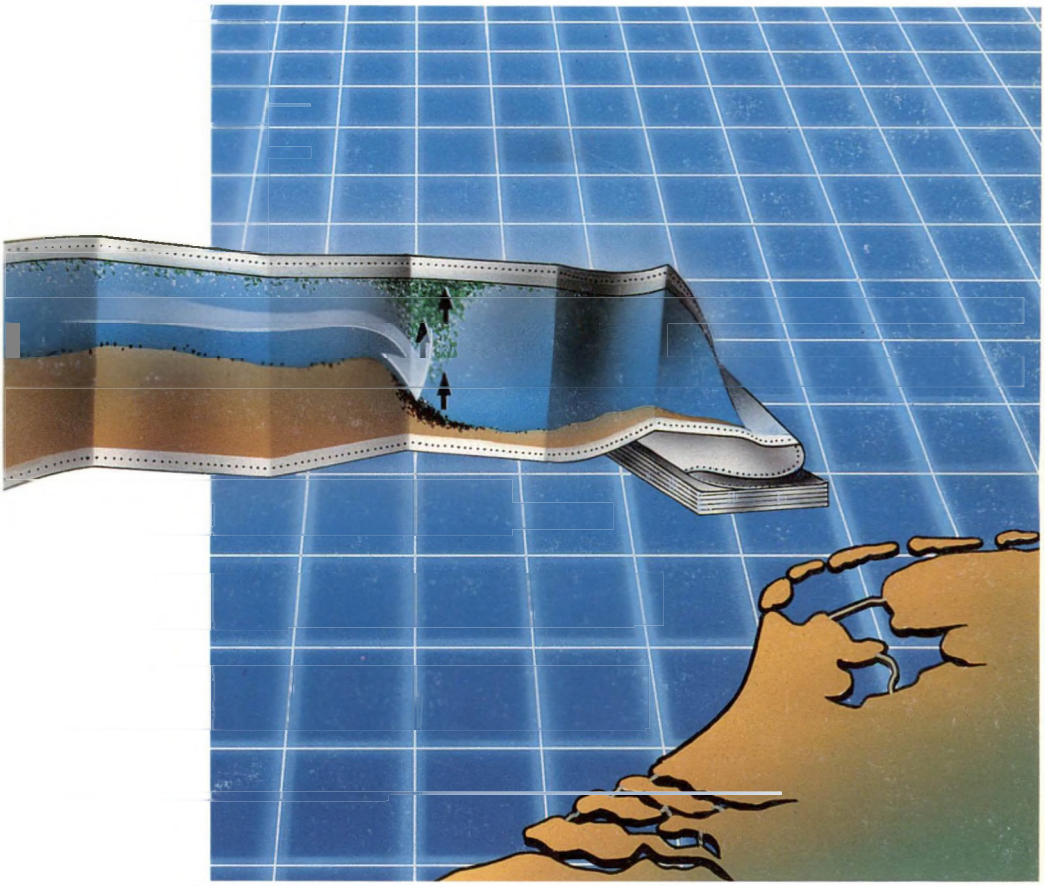
NIOZ - RAPPORT 1991 - 2

DE ECOLOGIE VAN HET FRIESE FRONT

WAARNEMINGEN AAN EEN BIOLOGISCH-RIJKE ZONE IN DE NOORDZEE, GELEGEN TUSSEN DE ZUIDELIJKE BOCHT EN DE OESTERGRONDEN

redactie:
A. de Gee, M.A. Baars, H.W. van der Veer



Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee

© 1991
This report is not to be cited without the consent of:
Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ)
P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg,
Texel, The Netherlands

ISSN 0923 - 3210

Cover design: H. Hobbelink

DE ECOLOGIE VAN HET FRIESE FRONT

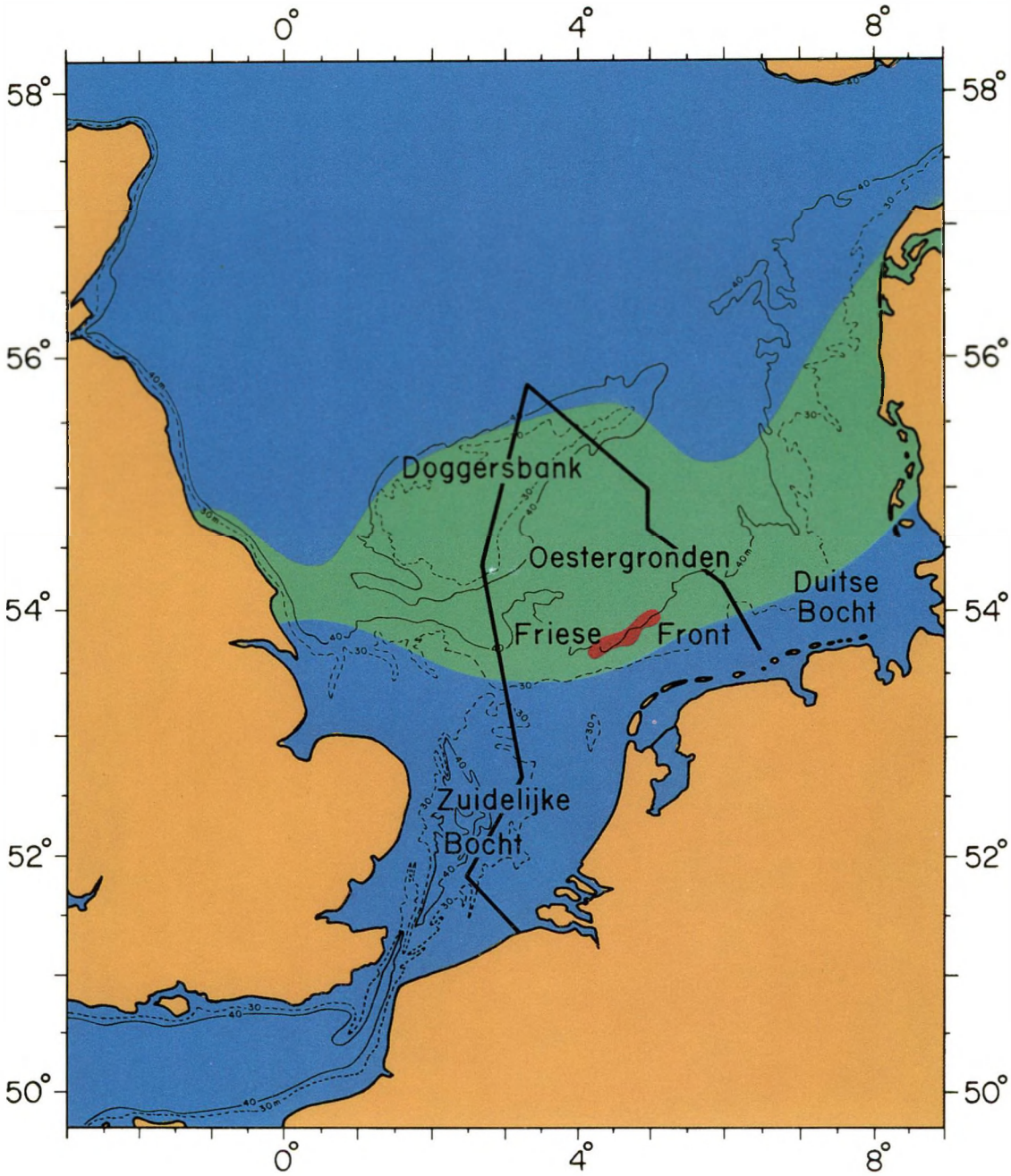
WAARNEMINGEN AAN EEN BIOLOGISCH-RIJKE ZONE IN DE NOORDZEE,
GELEGEN TUSSEN DE ZUIDELIJKE BOCHT EN DE OESTERGRONDEN

redactie:
A. de Gee, M.A. Baars, H.W. van der Veer

Dit rapport is tot stand gekomen op initiatief van en met financiële
steun van de Nederlandse Aardolie Maatschappij B.V.
en Mobil Producing Netherlands Inc.

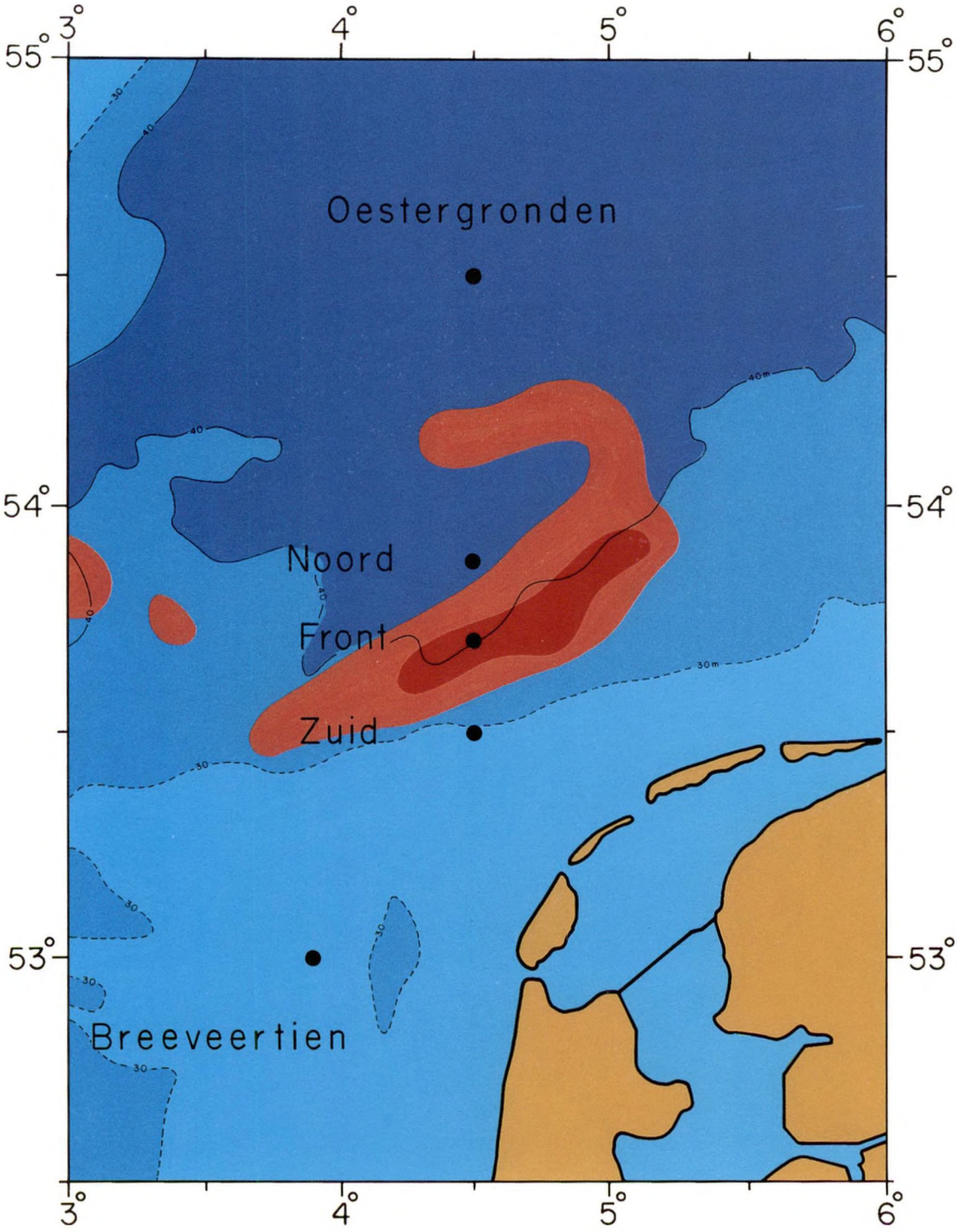
NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

NIOZ-RAPPORT 1991 - 2



De Noordzee, met het Nederlands Continentaal Plat (——), de variabele ligging in de zomer van het getijfront (groen), en het Friese Front (rood). Zie ommezijde voor detailkaart met de posities van monsterstations.

Bijlage: NIOZ-rapport 1991-2. Het Friese Front.



De ligging van de frequent bemonsterde stations op en bij het Friese Front en in de gebieden Breeveertien en Oestergronden. Het Friese Front is de bodemzone met slibgehalte >20% (rood), tevens is de zone met slibgehalte >15% aangegeven (licht-rood). Zie ommezijde voor overzichtskaart.

DE GEBOORTE VAN HET FRIESE FRONT

Op 17 oktober 1977 na een inspannende dag van bodemonderzoek in de Zuidelijke Noordzee gaf Dr. Freek Creutzberg, hoofd van de toenmalige afdeling Autoecologie en expeditieleider aan boord van het NIOZ onderzoeksvaartuig 'Aurelia', opdracht het anker te laten vallen op de zuidelijke rand van de Oestergrond. De exacte positie was 53°43′ NB en 4°14′ OL; er stond vrijwel geen wind en de zee was kalm. Van het bodemhappen van de afgelopen middag wist Creutzberg dat de zeebodem ter plaatse erg slibrijk was, schril afstekend tegen de zandige sedimenten enkele kilometers meer naar het zuiden. Omstreeks 6 uur 's avonds, juist voor zijn eerste borrel, leerde een toevallige blik op het log dat er op dat tijdstip vrijwel geen stroom stond. Mogelijk juist het moment van de kentering, maar gelijktijdig kwam bij Creutzberg de gedachte op dat de slibafzettingen in dit deel van de Noordzee te maken konden hebben met de geringe stroomsterkte. Vanaf dat moment tot de volgende morgen 8 uur werd om het half uur het log afgelezen waaruit vrijwel ontbreken van stroming bleek. De waarnemingen werden de nacht daarop herhaald en de uitkomst was identiek. Creutzberg begreep dat onder deze omstandigheden gesuspendeerd materiaal de kans kreeg te bezinken.

Deze plaats en dit tijdstip komen daarom overeen met de geboorte van het Front. Het vormt de start van het onderzoek door Creutzberg en vele anderen dat uiteindelijk geleid heeft tot het gedetailleerde inzicht dat we nu in het Friese Front hebben.

Graag willen stuurgroepleden en auteurs daarom dit boek over het Friese Front en de betekenis ervan voor het functioneren van het oecosysteem van de Zuidelijke Noordzee opdragen aan Freek.

Prof. Dr. Peter A.W.J. de Wilde

Dr. Freek Creutzberg zittend temidden van zijn medewerkers.

VOORWOORD

Dit rapport beschrijft de ecologie van het Friese Front, het overgangsgebied tussen de ondiepe wateren boven de Nederlandse en Duitse waddeneilanden en de Oestergronden. Het doel was een integratie van alle beschikbare informatie op zowel biologisch als niet-biologisch terrein. Deels bevat dit rapport een samenvatting van reeds gepubliceerd materiaal, terwijl tevens tot nu toe ongepubliceerde gegevens zijn verwerkt.

De beschrijving van de ecologie van het Friese Front is gebaseerd op gegevens verzameld in het kader van vaartochten uitgevoerd door het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) te Texel en van multidisciplinaire onderzoeksprojecten uitgevoerd door meerdere instituten onder auspiciën van de Nederlandse Raad voor Zeeonderzoek (NRZ) thans geheten Stichting Onderzoek der Zee (SOZ).

De uitwerking van de gegevens en de vervaardiging van dit rapport zijn geschied op initiatief van de NV Nederlandse Aardolie Maatschappij (NAM) te Assen en zijn mogelijk gemaakt door financiële ondersteuning van de NAM en de Mobil Producing Netherlands Inc. te 's Gravenhage.

Het rapport is opgebouwd uit door meerdere auteurs vervaardigde hoofdstukken. Ieder hoofdstuk is tot stand gekomen onder verantwoording van de desbetreffende auteur(s). Het gehele project is begeleid door een stuurgroep waarin zitting hebben gehad:

Dr. M.A. Baars, NIOZ (redacteur)
Dr. F. Creutzberg, NIOZ
Drs. J.P. van Dessel, NAM
Dr. ir. H.G. Fransz, NIOZ
Drs. A. de Gee, NIOZ (redacteur)
Dr. H.J. Lindeboom, NIOZ (voorzitter)
Ir. F.J. op ten Noort, Mobil
Dr. ir. P.H. Reijnders, RIN (Rijksinstituut voor Natuurbeheer)
Dr. ir. H.W. van der Veer, NIOZ (redacteur)
Prof. Dr. P.A.W.J. de Wilde, NIOZ

terwijl het eindrapport werd vervaardigd onder verantwoordelijkheid van genoemde leden.

Met de redactie spreken wij de hoop uit dat het waardevolle initiatief dat tot dit rapport heeft geleid, zal resulteren in een verdere verdieping van onze kennis van de ecologie van het Friese Front. Auteurs en redactie hebben daaraan een belangrijke bijdrage geleverd.

Prof. Dr. W.G. Mook
Wetenschappelijk Directeur Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel

SAMENVATTING

In de Noordzee overheerst een noordoostelijke reststroom van Atlantisch Oceaanwater via Het Kanaal door de Zuidelijke Bocht en een zuidoostelijke reststroom van Noord-Atlantisch water vanaf Schotland langs de Engelse oostkust. Deze buigt eveneens in noordoostelijke richting af ter hoogte van Norfolk. Hier begint een convergentie-gebied tussen genoemde watermassa's, met daartussen nog Engels kustwater en aan de oostkant Continentaal kustwater (dit is door rivierafvoer veranderd Kanaalwater). De scheidingen oftewel fronten tussen de watermassa's, die verschillen in zoutgehalte en temperatuur, lopen dwars door de Noordzee van Norfolk in de richting van het Skagerrak. Deze fronten lopen sterk parallel met dieptelijnen omdat de richting van de reststromen in grote mate door het diepteprofiel bepaald wordt. Voor het Nederlandse Continentale Plat omvat de betreffende zone de overgang van de 25 m diepe Breeveertien ten westen van Holland, naar de 50 m diepe Oestergronden ten noordwesten van de Waddeneilanden. Naast deze watermassafronten ontstaat in deze zone van diepteverval ook het zomerse getijfront, de overgang van goed doormengd water in het ondiepere deel van het Nederlandse Continentale Plat naar een gelaagde waterkolom in het diepe noordelijk deel, waar een warme bovenlaag rust op een koude onderlaag. Windinvloed en getijstroomsnelheid zijn hier niet groot genoeg om de hele waterkolom te mengen.

Ook de structuur van de bodem wordt in sterke mate door wind en getijstroom beïnvloed. In de Zuidelijke Bocht is de bodem zandig, de grote waterturbulentie verhindert dat het fijne, zwevende materiaal in het water hier kan bezinken. Met de reststroom in noordoostelijke richting meegevoerd, sedimenteert dit materiaal zodra de maximum getijstroomsnelheid onder een kritische waarde komt en dit is op 30 tot 40 m diepte aan de zuidrand van de Oestergronden. Opvallend is dat de markante slibpluim afkomstig van de eroderende kust van Norfolk juist in dit gebied verdwijnt. Uit baanbrekend onderzoek van F. Creutzberg en medewerkers bleek dat de bodem hier zeer slibbig en rijk aan organisch materiaal is. Daarmee samenhangend werd een grote rijkdom aan bodemdieren in een karakteristieke zonering parallel met de dieptelijnen gevonden. Dit overgangsgebied in bodemgesteldheid en bodemfauna wordt het Friese Front genoemd. Aanvankelijk werd de naam gesuggereerd voor het getijfront dat zich 's zomers meestal bevindt boven dezelfde dieptezone, maar dan tot in de Duitse Bocht. De slib- en dierrijke bodemzone met een breedte van circa 15 en een lengte van circa 100 km is echter, in tegenstelling tot het getijfront, een seizoensonafhankelijk fenomeen met een vaste geografische positie. Om praktische redenen wordt daarom de voorkeur gegeven de naam te koppelen aan de verrijkte bodemzone met bijbehorende waterkolom. Deze zone loopt ruwweg van 53°30′ NB 4° OL naar 54° NB 5° OL.

Gedurende het voorjaar kan de waterkolom van het gebied rond het Friese Front gekenmerkt worden door hoge primaire produkties en concentraties chlorofyl. De voorjaarsbloei lijkt hier sterker dan in de gebieden Breeveertien en Oestergronden. Een hypothese is dat het fytoplankton in het veel troebeler water van de Engelse slibpluim pas in het rustiger gebied van het Friese Front tot bloei komt. In perioden met weinig wind sedimenteert het fytoplankton overal, en hoge concentraties chlorofyl bij of op de bodem worden over een veel breder gebied dan het eigenlijke Friese Front gevonden. Opwerveling van het bezonken materiaal in de ondiepe gebieden door getijstroom en wind veroorzaakt wel een veel sterkere aanvoer van sedimenterend materiaal op het Friese Front. Sedimentatie van elders geproduceerd materiaal vindt waarschijnlijk ook de hele zomerperiode plaats. Door variaties in windrichting en -sterkte zijn de patronen van getijstromen en watermassa's niet constant, en dit doet vermoeden dat zowel materiaal uit het Engelse als uit het Nederlandse deel van de Zuidelijke Bocht betrokken is. Onderzoek hiernaar is nog niet verricht.

In de nutriëntarme zomersituatie is regelmatig een markante verhoging van de chlorofyl concentratie boven de rijke bodemzone te vinden. Dit fenomeen is niet gekoppeld aan het getijfront. Bovendien is de koude onderlaag boven de Oestergronden van zuidelijke oorsprong en vaak arm aan nutriënten. Creutzberg veronderstelde dat de chlorofyl-zuil boven het Friese Front veroorzaakt wordt door de afgifte van nutriënten door de rijke bodemzone. Waarnemingen met drijflichamen en stroommeters bevestigden dat de gemiddelde reststroom sterk parallel aan de dieptelijnen loopt. Verblijftijden van het water boven het 100 km lange bodemfront worden geschat op slechts 4 tot 7 dagen bij windkracht 7 maar op zeker 1 maand bij een windkracht gelijk of minder dan 2 Beaufort. Vermoed wordt dat in een periode met rustig weer voldoende nutriënten uit de bodem in de waterkolom terecht komen om een duidelijk verhoogde fytoplanktonconcentratie te geven. Een aanvullende hypothese is dat ook watermassa-fronten een rol kunnen spelen bij de vorming van de chlorofyl-zuil. Als de produktie-beperkende factoren in verschillende watermassa's niet dezelfde zijn, zal menging tot een verhoogde activiteit van het fytoplankton leiden. Er is op het Friese Front echter nog geen gericht onderzoek aan deze hypothese gedaan. Analyses van de

pigment samenstelling van het fytoplankton geven wel steeds verschillen tussen de algenpopulaties ten zuiden en ten noorden van het Friese Front. Op of bij het Friese Front loopt steeds de scheidslijn. De primaire produktie wordt op 420 gram koolstof per m^2 per jaar ($C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$) geschat, vergeleken met een waarde van 240 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ voor Breeveertien of Oestergronden. Van het verschil wordt 120 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ aan de sterkere voorjaarsbloei geweten, en 60 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ aan het in de zomer optredende chlorofyl-front.

Van de netto primaire produktie, dat wil zeggen de met de ^{14}C methode gemeten primaire produktie minus de fytoplankton respiratie, wordt geschat dat ruwweg 20% door het zoöplankton geconsumeerd wordt en slechts 10% direct in de bodemgemeenschap belandt. Tweederde van de organische koolstof gaat eerst naar de microbiële kringloop (bacteriën - heterotrofe flagellaten - ciliaten) en via die weg komt nog eens 20% bij het zoöplankton terecht. Via het pelagische voedselweb belandt 10% op de bodem. Ondanks het belangrijke aandeel van het microbiële voedselweb in het pelagiaal is het nauwelijks onderzocht. Bij het Friese Front is één waarneming op station Zuid (diepte 27,5 m) gedaan, waarbij het aantal bacteriën en de totale bacteriële produktie in de waterkolom vrij laag waren. Wel was de specifieke groeisnelheid en het aantal flagellaten er veel hoger dan elders. Meer werk is er aan het microbiële voedselweb in de bodem gedaan. Een hoge activiteit blijkt op het Friese Front aanwezig van juni tot in november. Bacterie-aantallen en -produktie zijn 3 tot 4 maal hoger in het sediment van het Friese Front dan in dat van de Breeveertien. Wel zijn meer eencelligen in het zand van de Breeveertien gevonden dan in het slib van het Friese Front. Voor de gebieden Breeveertien, Zuid, Front, Noord en Oestergronden is het zuurstofverbruik van de bodem, waarin het aandeel van bacteriën en eencelligen overheerst, berekend op respectievelijk 30, 30, 100, 40 en 40 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$. De grote respiratie-activiteit op het Friese Front wordt geweten aan de import van organisch materiaal van elders. Dit is naar verhouding veel minder stikstofrijk dan het ter plaatse geproduceerde plankton. In verhouding tot een geschat aandeel van circa 25% van de bodem in de totale respiratie op het Friese Front, is de teruglevering van stikstof door de bodem aan het water slechts gemiddeld 10% van de voor de primaire produktie benodigde hoeveelheid. Onderzocht is of er veel stikstof verdwijnt via denitrificatie, waarbij nitraat omgezet wordt in N_2O of N_2 en verloren gaat voor hergebruik door het fytoplankton. Dit proces blijkt zich vooral af te spelen in de periode april-juni maar representeert op jaarbasis minder dan 1% van de primaire produktie. Vergeleken met de bodem van Breeveertien, zijn de ammonium (NH_4^+) en nitraat (NO_3^-) concentraties in de bodem van het Friese Front veel hoger en treden afgiftes aan het water al op vanaf april (NH_4^+) en augustus (NO_3^-), terwijl dat op Breeveertien pas in respectievelijk augustus en november gebeurt. Maximum afgifte van NH_4^+ en NO_3^- door de bodem van het Friese Front is 1,5 tot 2 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, in de periode mei-augustus. De primaire produktie bedraagt in de zomer over het grootste deel van de Noordzee *ca.* 1 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, overeenkomend met een stikstofverbruik van 12 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Dit is vooral hergebruik, want in deze periode zijn produktie en mineralisatie in de waterkolom gemiddeld vrijwel aan elkaar gelijk. Op het Friese Front kan de aanvoer van 'nieuwe' stikstofverbindingen uit de bodem dus in een week tijd de in de waterkolom beschikbare hoeveelheid verdubbelen. De metingen aan de fluxen uit de bodem in de zomer ondersteunen Creutzbergs hypothese: de nieuwe produktie zal in perioden met rustig weer in 1 à 2 weken leiden tot een merkbaar verhoogde fytoplanktondichtheid.

Het Friese Front vormt voor het dierlijk plankton de scheiding tussen zuidelijke en noordelijke gemeenschappen. De aantallen roeipootkreeftjes corresponderen globaal met de chlorofyl verdeling, maar vertonen maxima over een breder gebied. Ditzelfde geldt voor de totale biomassa's in de vangsten met netten met een maaswijdte 50 μm, die op de stations Zuid, Front en Noord enkele malen hoger zijn dan voor Breeveertien en Oestergronden. Vergeleken met het fytoplankton hebben zoöplanktonorganismen een lagere groeisnelheid maar een langere levensduur, zodat de respons van het zoöplankton op hoge chlorofylconcentraties een meer uitgewaaierde verdeling geeft. In de voorjaarsbloei stijgt de biomassa van enkele g $C \cdot m^{-2}$ begin mei naar 10-20 g $C \cdot m^{-2}$ eind juni. In augustus wordt weer 2-3 g $C \cdot m^{-2}$ aangetroffen. Roeipootkreeftjes domineren maar in het voorjaar zijn met name ook larven van bodemdieren zoals kokerwormen zeer massaal en in de zomer zijn larven van de bodembewonende stekelhuidigen en herbivoren als het manteldiertje *Oikopleura* belangrijk.

Boven of bij het Friese Front zijn tevens pieken in de hoeveelheid macroplankton waargenomen, variërend in samenstelling van vislarven tot ribkwallen. Overeenkomstig de waarnemingen van het zoöplankton verschilt de soortensamenstelling vaak aan weerszijden van het Friese Front. De biomassa op de stations Zuid en Noord is gemiddeld vergelijkbaar met die op het station Front. Eind juni 1986 bedroeg de hoeveelheid macroplankton 120 mg $C \cdot m^{-2}$ (vooral bestaande uit ribkwallen, krabbelarven en vislarven), en in augustus 1987 uit 60 mg $C \cdot m^{-2}$ (vislarven en schijfkwallen). Echolood registraties in zomer en herfst tonen scholen vis boven de rijke bodemzone, met een duidelijke dag-nacht migratie, hetgeen mede door vangsten bevestigd, vooral wijst op

sprot. Een duidelijke relatie tussen planktondichtheid en scholen sprot is er niet gevonden. Mogelijk is de sprotconcentratie te wijten aan een gedragsfactor in deze vis, bijvoorbeeld oriëntatie op bodemgeur en helderheid van het water. Biomassa-schattingen van de sprot en echoregistraties in andere seizoenen ontbreken.

De bodemfauna op het Friese Front is afwijkend zowel in soortsamenstelling als in hoeveelheid dieren. Aan de zuidkant, in een smalle zone met instabiel sediment, verdwijnt de *Tellina fabula* gemeenschap die kenmerkend is voor de zandige Noordzeegebieden zoals Breeveertien en treden er hoge dichtheden op van de tweekleppige *Nucula turgida*, de zeeëgel *Echinocardium cordatum* en de zandkokerworm *Lanice conchilega*. De daarop volgende zeer slibrijke strook met het hoge gehalte aan organische koolstof wordt gekarakteriseerd door grote aantallen van de brokkelster *Amphiura filiformis* en van de tweekleppigen *Mysella bidentata* en *Abra alba*. Al deze soorten staan bekend als consumenten van op de bodem gesedimenteerd materiaal. In en op de harde slibbodem van de Oestergronden domineren de perkamentworm *Chaetopterus* spec. en de penhoren *Turritella communis*, die zwevend materiaal uit het water filtreren. De biomassa van de macrofauna bedraagt op Zuid, Front en Noord respectievelijk 4, 40 en 10 gram asvrij drooggewicht per m^2 (g AVD·m^{-2}). De hoeveelheid meiobenthos (dieren tussen 50 en 1000 μm) vertoont minder grote verschillen, en varieert van 0.8 (Zuid) tot 1,2 g AVD·m^{-2} (Front). Nematoden (aaltjes) zijn 2 tot 4 keer talrijker in de slibrijke bodem van het Friese Front. Hier zijn ook een aantal soorten foraminiferen (eencelligen) talrijk, waarvan bekend is dat zij vooral in dynamische milieus voorkomen.

Voor de op de bodem levende predatoren vormt het Friese Front de overgangszone tussen zuidelijke en noordelijke soortengemeenschappen. In de vangsten met een fijnmazige boomkor worden op het Friese Front geen exclusieve soorten gevonden. Wel zijn de aantallen of biomassa's van wijting, schar, dwergtong, zwemkrab en koningsgarnaal veel hoger op sector Front dan op de sectoren Zuid en Noord. Deze soorten leven vooral van prooien op of in de slibrijke bodem, terwijl de andere soorten in de vangsten van het boomkornet meer afhankelijk zijn van prooien in de waterkolom. Op Zuid bedraagt de gemiddelde biomassa 0,30 g AVD·m^{-2}, voornamelijk de gewone zeester, tegen 0,23 g op Front en 0,14 g AVD·m^{-2} op Noord, waar vissen en kreeftachtigen naar verhouding belangrijke groepen zijn.

Gestandaardiseerde waarnemingen aan zeevogels tonen aan dat de aantallen van deze visetende dieren 2 tot 3 keer hoger zijn boven het Friese Front dan in sectoren Zuid en Noord van de rijke bodemzone. In de broedtijd werden op Zuid, Front en Noord dichtheden van respectievelijk 1,9, 4,7 en 1,5 vogels per km^2 gevonden, met een dominantie van subadulte noordse stormvogels en kleine mantelmeeuwen. Buiten de broedtijd concentreren vooral zeekoeten (adulten met jongen) zich boven het Friese Front, en waren de dichtheden respectievelijk 3,6, 7,4 en 2,1 per km^2. Maxima worden waargenomen in augustus en september wanneer 20 000 vogels (waarvan de helft zeekoet) in een zone van 100 x 25 km kunnen voorkomen. Verondersteld wordt dat de zeekoet, een onderwater-jager die tot bij de bodem kan duiken, vooral door de scholen sprot boven de rijke bodemzone aangetrokken wordt. De zeekoetconcentraties liggen niet constant op dezelfde plaats. In sommige jaren is de verdeling meer verspreid of meer oostelijk. Niet bekend is of dit gerelateerd is aan fluctuaties in het verspreidingspatroon van de sprot.

Van de zeezoogdieren wordt de witsnuitdolfijn op het Friese Front niet vaker waargenomen dan elders in open zee. De bruinvis, een schipmijdende soort, wordt hier wel vaker gezien dan dichter bij de kust, mogelijk vanwege de langs de kust lopende scheepvaartroute.

Samenvattend kunnen alle gegevens verzameld op en rond het Friese Front in 3 categorieën waarnemingen verdeeld worden, elk sterk gerelateerd aan het relatief grote diepteverval van 25 naar 50 meter in deze zone van het Nederlandse Continentale Plat. De eerste en meest eenduidige groep gegevens betreft de bodem. De afname in de stroomsnelheid doet veel materiaal van elders hier bezinken, met als gevolg een slibbige bodem met een rijke en typische fauna, het 'Friese Front'.

Een tweede groep gegevens betreft de hydrografie en planktonverspreiding. Op jaarbasis kwantitatief is mogelijk het belangrijkst de aanvoer van relatief nutriëntenrijk maar troebel water uit het Engelse deel van de Noordzee, dat na uitzakken van het slib een krachtiger en langduriger voorjaarsbloei vertoont op en rond het Friese Front dan elders. Door de topografie zijn in het gebied van het Friese Front bovendien fronten tussen verschillende watermassa's aanwezig en ligt hier ook 's zomers vaak het getijfront. Beide typen fronten kunnen de algenproduktie stimuleren. In de zomer en herfst is regelmatig een verhoogde chlorofylconcentratie gevonden in afwezigheid van een getijfront. De afgifte van nutriënten uit de rijke bodemzone is voldoende om dit fenomeen te verklaren. Vermoed wordt dat het effect van deze 'nieuwe' produktie op de chlorofylconcentratie alleen merkbaar is in rustige weersomstandigheden, met langere verblijfstijden van het water. In samenhang met concentraties van fytoplankton komen soms ook hoge dichtheden van zoöplankton en macroplankton voor. Opvallend is dat in een gebied uitgestrekter dan al-

leen de waterkolom boven het Friese Front de hoeveelheden dierlijk plankton enige malen groter zijn dan in aangrenzende zeegebieden.

De derde set gegevens betreft scholen sprot en groepen zeekoeten, die zich in de periode augustus-oktober boven de rijke bodemzone concentreren. Aan de basis hiervan ligt mogelijk een gedragscomponent van de sprot, namelijk een oriëntatie op waterkarakteristieken samenhangend met stroomsnelheid, diepte en bodemgesteldheid.

Vervolgonderzoek aan het Friese Front zal vooral gericht kunnen worden op processen die zich in de gemiddelde richting (ZW-NO) van de reststroom vóór en boven het Friese Front afspelen, zoals het uitzakken van slib en de ontwikkeling van plankton populaties. Er is een sterke behoefte aan primaire produktie schattingen over een uitgestrekt gebied over meerdere jaren. Een groot vraagteken vormt het seizoensverloop van de sedimentatiesnelheid en de geografische herkomst van het gesedimenteerde materiaal. Ook is onduidelijk in welke mate dit materiaal incidenteel naar diepere gebieden getransporteerd wordt. Frequente opnames van de macrofauna zijn nodig om de veranderingen op middellange termijn van bodemstructuur en soortensamenstelling te registreren. Een simulatiemodel van het Friese Front is gewenst om de effecten van veranderingen in processnelheden te schatten en om nieuwe hypothesen te toetsen.

THE ECOLOGY OF THE FRISIAN FRONT

Observations on a biologically enriched zone in the North Sea between the Southern Bight and the Oyster Ground

SUMMARY

At the transition on the Dutch Continental Shelf between the Southern Bight water (depth 25 m) and the Oyster Ground (50 m) the maximum tidal current velocity drops below a critical value, resulting in deposition of mud and detritus on the bottom. Between the 30 and 40 m contour lines the sediment has a high mud and organic carbon content, and contains an abundant fauna. This enriched zone is called the Frisian Front and is located approximately between 53°30′ N, 4° E and 54° N, 5° E. Benthic community respiration is equivalent to about 100 g $C \cdot m^{-2} \cdot y^{-1}$ at the Frisian Front, *versus* 30 in the sandy bottom to the south and 40 g $C \cdot m^{-2} \cdot y^{-1}$ towards the deeper parts of the Oyster Ground. Macrofauna biomass amounts to 40 g $AFDW \cdot m^{-2}$ at the Frisian Front, *versus* 4 and 10 g $AFDW \cdot m^{-2}$, respectively. There is a marked zonation of benthic species from south to north, not only in macrofauna but as well in for example foraminifers and in the epibenthic fauna.

Net sedimentation at the Frisian Front is only *circa* 0.4 $cm^{-1} \cdot y^{-1}$, but seasonal figures may be relatively much higher, with losses of material northwards during eroding storms. The origin of the sedimentated material has not been studied. Current meter data and subsurface drogues indicate residual currents being predominantly parallel to the contour lines. A major part of the material therefore may originate from the British part of the Southern Bight, as illustrated by the disappearance of the plume of Norfolk boulder clay in the area of the Frisian Front.

In spring, the water column in the area is characterized by high chlorophyll concentrations and primary productions up to 6-8 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. This vigorous spring bloom is presumed to be due to the import of turbid waters from the British side of the Southern Bight, where phytoplankton growth is suppressed and nutrients levels are relatively high. Diatom species predominate in spring and the phytoplankton rapidly sinks out in the Frisian Front area during periods of calm weather.

In summer, high chlorophyll concentrations also regularly occur, but only in a narrow zone above the benthic front and with a uniform vertical distribution. The presence of this chlorophyll-column seems bound to periods of calm weather and it is independent of the location of the tidal front. Creutzberg has hypothesized that this chlorophyll front is mainly due to the flux of nutrients by mineralization of the organic material in the sediment. Actual measurements indeed show high fluxes up to 2 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ of nitrogen components during May-August. At low wind speeds, residence time of the water above the enriched zone will be several weeks up to more than one month. This will give a substantial accumulation of nutrients regenerated by the bottom, leading to a marked new production in the water column. If sedimentation of summer species of phytoplankton is negligible, primary production above the Frisian Front will be doubled in 10 days. Total primary production at the Frisian Front is estimated at 420 g $C \cdot m^{-2} \cdot y^{-1}$ compared with 240 g $C \cdot m^{-2} \cdot y^{-1}$ to the south and at the Oyster Ground. An amount of 120 g $C \cdot m^{-2}$ is attributed to the spring difference, and 60 g $C \cdot m^{-2}$ is caused by the chlorophyll column in summer.

In the Frisian Front area, spring development of zooplankton is also more pronounced than in surrounding areas, resulting in biomasses (50 μm net catches) of 10-20 g $C \cdot m^{-2}$at the beginning of summer. Biomass levels thereafter decline but relatively high values sometimes reoccur, but extend over a broader north-south range than the proper zone above the Frisian Front. In summer, acoustic recordings show a high concentration of fish schools above the enriched zone. These schools mainly consist of adult sprat and young herring, according to catches and to the diurnal vertical migration pattern. Main predators on these fishes are guillemots, which aggregate above the Frisian Front after the breeding season. Maximum numbers comprise 10,000 over an area of 100 x 25 km in August-September. Throughout the year, seabird densities at the Frisian Front are higher by a factor of *circa* 3 than south and north of the area.

1. INLEIDING

M.A. Baars

Op zeekaarten en in literatuur over de Noordzee komt men het 'Friese Front' niet tegen. Pas recent, in een artikel van F. Creutzberg in het Waddenbulletin van februari 1989, werd de naam geïntroduceerd bij een breder publiek. Maar ook binnen het circuit van het Noordzee-onderzoek is het nog een nieuw begrip. De term 'Friese Front' stamt uit 1985, toen in overleg tussen Nederlandse en Duitse oceanografen de naam werd geopperd voor het getijfront tussen de ondiepe wateren boven de Nederlandse en Oost-Friese Waddeneilanden en de Oestergronden, het grote meer dan 50 m diepe bekken ten zuid-oosten van de Doggersbank (Fig. 1.1). Het getijfront is in de zomer de scheiding van door het getij goed doormengde ondiepe water met een diepere gelaagde watermassa, waar een warme bovenlaag rust op een koude onderlaag. In de praktijk werd de naam echter overgenomen door biologen om een kleiner maar geografisch duidelijker omlijnd gebied aan te duiden: een *ca.* 15 km brede zone tussen de 30 en de 40 m dieptelijn ten noorden van de eilanden Texel en Vlieland. Hier bevindt zich een markant 'bodemfront', met een verhoogd slibgehalte en grote aantallen dieren. Een kort historisch overzicht van het onderzoek in dit gebied verduidelijkt dat getijfront en bodemfront samenhangen.

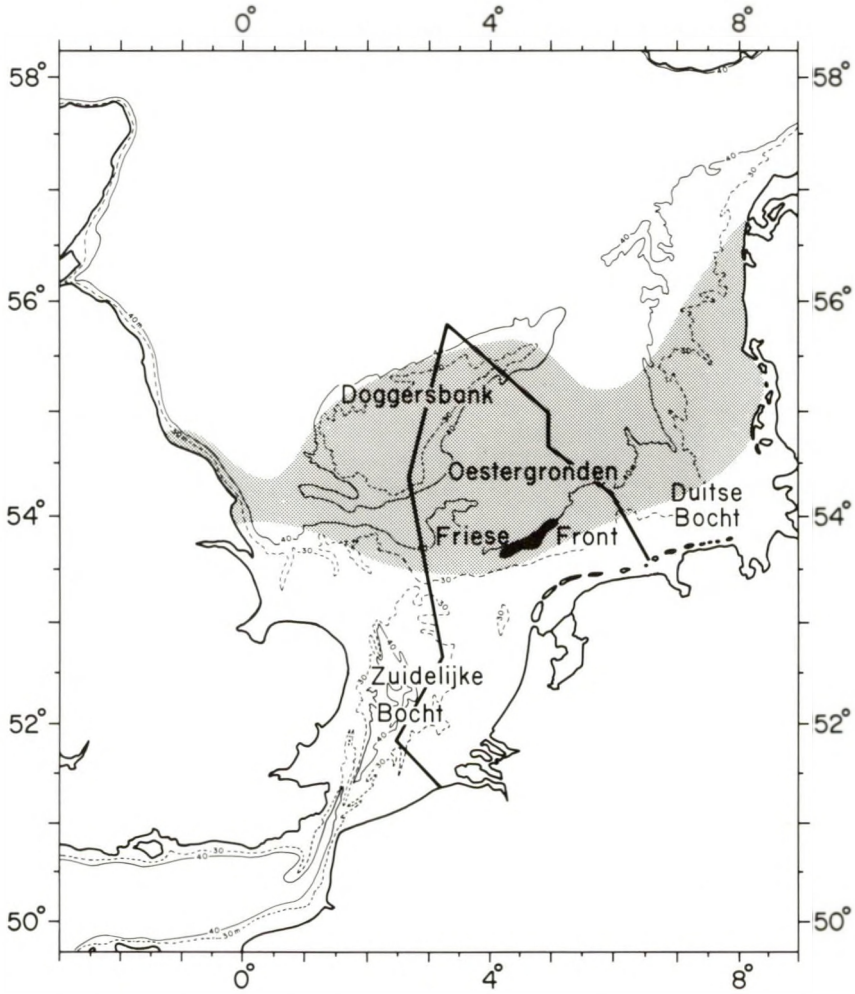


Fig. 1.1. De Noordzee tot 58° NB, met aangegeven het Nederlands Continentaal Plat (——), de geografisch variabele ligging in de zomer van het getijfront (arcering), en het Friese Front als het door Creutzberg beschreven bodemfront (zwart).

In 1972 werd een nieuw onderzoekvaartuig in gebruik genomen bij het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ). De 'Aurelia', een kotter van 32 m en speciaal gebouwd voor het zeeonderzoek, was voor het instituut het eerste eigen schip dat geschikt was voor de Noordzee. Het onderzoek in met name de Zuidelijke Bocht werd daarmee sterk uitgebreid. De NIOZ-werkgroep Autoecologie onder leiding van Freek Creutzberg startte een omvangrijke inventarisatie naar de verspreiding van allerlei op de bodem levende kleinere diersoorten, een groep waarover in de Noordzee zeer weinig bekend was omdat ze door de mazen van de normale visnetten heengaan. Aan de hand van vistrekken met een fijnmazig net (5 x 5 mm) in een 5,5 m brede boomkor, bleek de verspreiding van vissen, krabben, garnalen, zeesterren en slakken sterk samen te hangen met de bodemgesteldheid. De omschrijving van de bodemsoort op bestaande visserijkaarten en geologische kaarten was echter verouderd en onvolledig, zodat de werkgroep vanaf 1975 ook bodemmonsters met de 'Van Veen happer' ging nemen om een goede slibkaart van de Noordzee te maken. Met name de overgang van het grofzandige zuidelijke deel naar het modderige, diepere noordelijke deel van het Nederlandse continentale plat was opvallend. Niet het centrum maar de zuidrand van het gebied van de Oestergronden bleek het slibrijkst, wijzend op een voortdurende sedimentatie van materiaal aangevoerd met de getijstroom vanuit de Zuidelijke Bocht. Proeven met de ooit door Creutzberg voor glasalen-trek gebruikte caroussel-bak bevestigden deze hypothese: in de overgangszone van 25 naar 40 m diepte zijn de stroomsnelheden tijdens de getijden te zwak om al het tijdens de kentering bezonken slib te eroderen en weer op te wervelen. Uit de in het gebied genomen bodemmonsters werd ook de bodemfauna gesorteerd. Markante patronen werden gevonden, met een zeer rijk bestand in een typische zuid-noord zonering rond het slibrijke gebied. De dominerende soorten zijn andere dan die in de ondiepe Waddenzee, maar de hoeveelheden bodemdieren bleken vergelijkbaar met de rijkste wadplaten.

Ondertussen waren de fronten in het water, scheidingsvlakken van watermassa's van verschillende oorsprong of structuur, sterk in de belangstelling komen te staan. De fysici van het NIOZ verrichtten in de zomers van 1981 en 1982 samen met onderzoekers van het Instituut voor Meteorologie en Oceanografie Utrecht (IMOU) waarnemingen aan de gelaagdheid van het water boven de Oestergronden inclusief de zuidelijke rand van het getijfront, de overgang naar het ondiepe water. Dit programma 'Seizoensthermocline Centrale Noordzee' werd vooral uitgevoerd met de 84 m lange 'Tyro', het schip in gebruik bij de Nederlandse Raad voor Zeeonderzoek (NRZ), maar het stimuleerde Creutzberg en zijn groep om ook vanaf de 'Aurelia' de structuur van de waterkolom te gaan volgen. Zij hadden zich al eerder gerealiseerd dat de ligging van hun rijke bodemfront samenvalt met de gemiddelde positie van het getijfront in de zomer, aangezien beiden bepaald worden door de afname van de stroomsnelheid met toenemende diepte. Het bleek dat precies boven de rijke bodemzone vaak veel hogere concentraties chlorofyl in het water te vinden waren, wijzend op een hoge plaatselijke produktie van fytoplankton. Tijdens een tocht in september 1982 werd bovendien geconstateerd dat deze hoge algenconcentratie niet gebonden was aan het getijfront. Dit was door afkoeling en wind al meer dan 60 km naar het noorden teruggedrongen. Daarmee kreeg de centrale hypothese

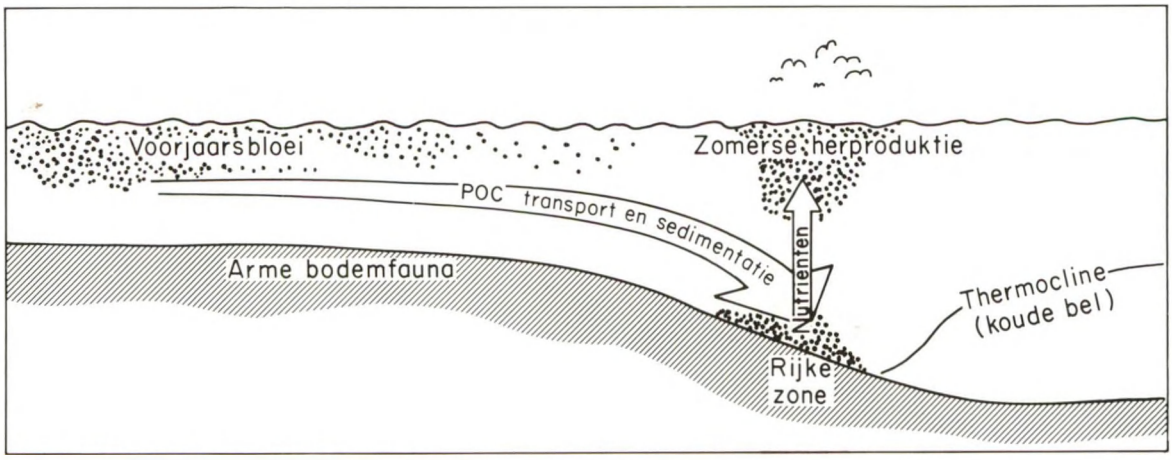


Fig. 1.2. Visualisering van de oorspronkelijke Friese Front hypothese. Op het Friese Front is de bodem sterk verrijkt door het bezinken van voorjaarsbloeien van algen afkomstig uit zuidelijke, ondiepere wateren. De opvallend hoge algenconcentratie op het Friese Front in de zomer wordt toegeschreven aan de grote aanvoer van nutriënten uit de bodem.

van het Friese Front gestalte (Fig. 1.2). Gedurende het voorjaar bezinkt planktonisch materiaal, aangevoerd uit het ondiepe deel van de Noordzee in de overgangszone van 30-40 m diepte. Dit voedt de bodemorganismen en bij de vertering van het materiaal komen nutriënten als nitraat en fosfaat geleidelijk weer terug in het water. Gedurende de zomer is juist het gebrek aan deze stoffen beperkend voor de algengroei, zodat alleen boven de rijke bodemzone zich een algenbloei kan ontwikkelen. De biologen concludeerden kortom dat 'in het voorjaar het benthos door het pelagiaal wordt gevoed, terwijl in de zomer het benthos het pelagiaal voedt'.

Het onderzoek van Creutzberg en zijn medewerkers trok veel interesse van andere NIOZ-werkgroepen, en dit resulteerde in het voorjaar van 1986 in de start van de multidisciplinaire programma's 'Synoptic Mapping' en 'Frisian Front Project'. Het eerste betrof het in kaart brengen van de bodemfauna van een groot deel van Noordzee samen met Duitse en Belgische onderzoekers, ondermeer om na te gaan of er nog meer rijke bodemplekken, wijzend op fronten, te vinden waren. Het 'Frisian Front Project' omvatte een intensieve meetcampagne aan het Friese Front, met deelname van fysici, chemici en biologen van allerlei disciplines. In mei en juni 1986 werd de voorjaarssituatie bestudeerd en in augustus 1987 de zomersituatie. Beide jaren waren vier Nederlandse schepen bij de uitvoering betrokken: de 'Tyro', 'Aurelia', 'Holland' (Rijkswaterstaat) en 'Breeveertien' (Loodswezen).

De winderige zomer van 1987 leverde helaas niet de juiste omstandigheden voor het testen van Creutzberg's hypothese: zowel de seizoensgelaagdheid als de verhoogde planktondichtheid ontbraken in dat jaar. In de daaropvolgende seizoenen werd op veel beperktere schaal aan het Friese Front gewerkt. Aanvullende waarnemingen werden gedaan vanaf de 'Tyro' in augustus 1988 tijdens het 'WINDOW Project' dat zich hoofdzakelijk bij de Doggersbank afspeelde, maar vooral tijdens tochten van de 'Aurelia' in 1989. Daarbij werd op het Friese Front voor het eerst een essentieel onderdeel van Creutzberg's hypothese gemeten: de flux van nutriënten uit de bodem.

Veel van de gegevens over de periode 1986-1990 zijn nog niet in publicaties verwerkt. Het doel van dit rapport is om de huidige kennis van het Friese Front, gepubliceerd en ongepubliceerd, op een rij te zetten en samen te vatten. Allereerst wordt in hoofdstuk 2 een overzicht gegeven van de hydrografie en bodemgesteldheid. Vervolgens worden in de hoofdstukken 3 en 4 de aan het plankton verrichte waarnemingen behandeld. In hoofdstuk 5 volgt de huidige kennis van bacteriën en andere kleine consumenten in water en bodem. De hoofdstukken 6 t/m 8 zijn geheel gewijd aan de bodem: chemie en fauna. In hoofdstuk 9 wordt de bijzondere positie van het Friese Front in de verspreiding van zeevogels en zeezoogdieren belicht. Tenslotte poogt hoofdstuk 10 een synthese van de metingen te geven en wordt geanalyseerd of de oorspronkelijke hypothese van Creutzberg wijziging of aanvulling behoeft. Tevens wordt een eerste schatting van de jaarlijkse koolstofstromen op het Friese Front gepresenteerd en wordt vervolg-onderzoek voorgesteld om de belangrijke leemten in onze huidige kennis te vullen. Met de komst van het nieuwe Noordzee-onderzoekvaartuig 'Pelagia' op het NIOZ medio 1991 wordt verwacht dat het onderzoek aan dit zeer interessante deel van ons continentaal plat geïntensiveerd zal worden.

2. HYDROGRAFIE EN GEOMORFOLOGIE

A. de Gee & H. Ridderinkhof

HYDROGRAFIE VAN DE NOORDZEE

De waterbeweging in de Noordzee wordt veroorzaakt door getij en door weersystemen. De stroming is ruimtelijk niet uniform en bovendien tijdsafhankelijk. Stroomsnelheidsvariaties ontstaan door de vorm van het Noordzeebekken, de lokale bodemtopografie, dichtheidsverschillen van het water, wrijving van wind aan het zeeoppervlak en wrijving van de stroming over de bodem (van Haren, 1990). De zeer variabele windrichting en windkracht kunnen een stroompatroon veroorzaken dat sterk afwijkt van het patroon dat zich met rustig weer instelt.

Het Noordzeewater is in de winter door getijstromen en stormen volledig gemengd. Door opwarming in het voorjaar en de zomer stijgt de temperatuur aan het oppervlak. De opwarming breidt zich naar beneden uit door turbulentie veroorzaakt door windgolven en in ondiepe gebieden bovendien door turbulentie die door getijstromen aan de bodem wordt opgewekt. In Fig. 2.1 is langs een denkbeeldige raai van noord (Oestergronden) naar zuid over het Friese Front gebied (zie hoofdstuk 1) zeer schematisch de dikte van een turbulente bovenlaag (veroorzaakt door de wind) en een turbulente onderlaag (veroorzaakt door de getijstroming) geschetst. In het noorden kan (afhankelijk van meteorologische omstandigheden) een gestratificeerde waterkolom ontstaan; dat wil zeggen een waterkolom waarbij de boven- en onderlaag gescheiden worden door een niet-turbulente thermocline (het niet gearceerde gebied in Fig. 2.1). Stratificatie kan slechts ontstaan in gebieden met geringe stroomsnelheden en/of grote waterdieptes waar de turbulentie niet voldoende groot is om het koudere bodemwater te mengen met de warmere bovenliggende waterlaag. Op 10 tot 20 m diepte ontstaat dan een thermocline (stabiele temperatuurspronglaag), die watermassa's van verschillende dichtheden (zoutgehalte en of temperatuur) scheidt en waardoor uitwisseling tussen de boven- en onderlagen wordt bemoeilijkt. In gebieden met grote stroomsnelheden en/of een geringe waterdiepte is voldoende turbulentie aanwezig om de waterkolom volledig gemengd te houden, zodat hier ook 's zomers geen gelaagdheid optreedt. Behalve door verschillen in temperatuur kunnen ook door verschillen in saliniteit tussen watermassa's scherpe dichtheidsverschillen ontstaan die uitwisseling tussen dergelijke watermassa's bemoeilijkt.

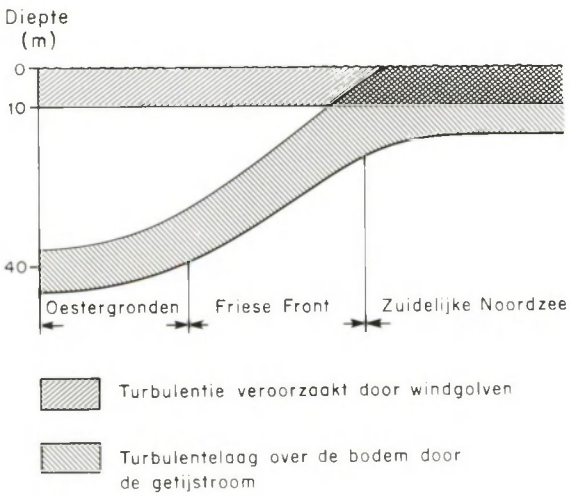


Fig. 2.1. Schematische weergave van turbulentie veroorzaakt door getijstromen en door windgolven over het Friese Front gebied.

GETIJSTROMEN

In de Nederlandse sector van de Noordzee is van zuid naar noord een gradiënt waarneembaar van afnemende getijstroomsnelheden. Dit verschijnsel kan grofweg verklaard worden door een toename van de waterdiepte van zuid naar noord. In de relatief ondiepe Zuidelijke Noordzee kan door de grote getijstroomsnelheden en de daardoor veroorzaakte turbulentie nooit een stratificatie ontstaan. Op de grens tussen de Zuidelijke en de Centrale Noordzee verandert de waterdiepte van 30 naar 40 m over een relatief korte afstand. De getijstroomsnelheid neemt nauwelijks meer af boven het gebied van de Oestergronden (Fig. 2.2). Wanneer de omstandigheden gunstig zijn kan hier in de zomer stratificatie optreden. De afname van de getijstroomsnelheden heeft effect op de mate van door bodemwrijving opgewekte turbulentie. Hierdoor kan een deel van het zwevend materiaal, dat aangevoerd wordt vanuit turbulentere gebieden, hier bezinken.

RESTSTROMEN

De Noordzee kent een dubbeldaags getij, waardoor tweemaal per dag een eb en een vloed optreedt met stroomsnelheden van maximaal ongeveer 1 m per seconde (1 $m \cdot sec^{-1}$). Stromingen met perioden groter dan een dag worden sub-getijstromen of ook wel reststromen genoemd. De grootschalige reststromen op de Noordzee worden door het getij zelf en

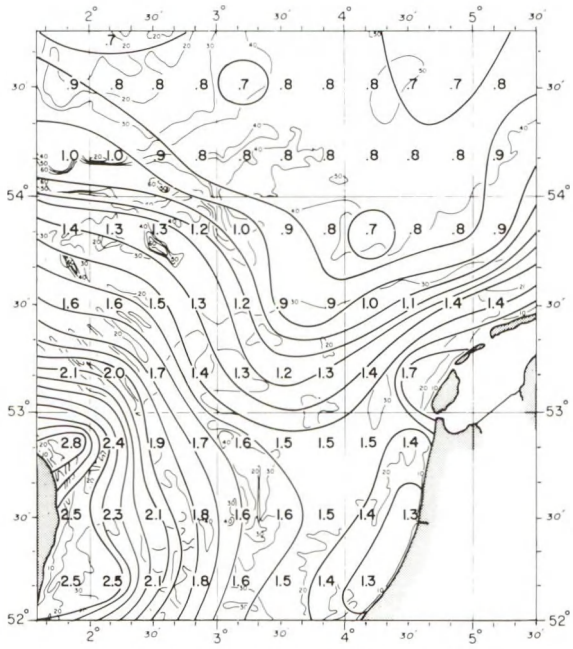


Fig. 2.2. Maximale getijstroomsnelheden bij gemiddeld springtij (mijlen·u^{-1}) en lijnen van gelijke stroomsnelheid (uit: Creutzberg & Postma, 1979).

door de wind veroorzaakt. De door het getij veroorzaakte reststroom langs de Nederlandse kust heeft een gemiddelde snelheid van 5 cm·sec^{-1} en is noordoostwaarts gericht, ongeveer evenwijdig aan de kustlijn. Wind veroorzaakt het variabele gedeelte van reststromen, zowel in richting als in grootte. Op en rond de Noordzee overheersen westelijke winden. Uit een analyse van gegevens over meer dan dertig jaar is gebleken, dat voor berekeningen van de gemiddelde waterbeweging over langere perioden uitgegaan kan worden van een zuidwesten wind met een kracht van 4,5 m·sec^{-1} (3 Beaufort). Fig. 2.3 geeft het grootschalige reststromingspatroon op basis van modelberekeningen ten gevolge van het getij en deze gemiddelde zuidwesten wind.

Onder invloed van genoemde grootschalige reststromen kan het gemiddelde stromingspatroon op de Noordzee globaal aangegeven worden door twee grote waterbewegingen. Langs de Schotse kust komt Noord-Atlantisch Oceaanwater de Noordzee binnen. Dit water steekt ongeveer ter hoogte van 53° NB (kust van Norfolk, Engeland) de Noordzee over naar het Europese vasteland. Vanaf het zuiden wordt via het Kanaal Atlantisch Oceaanwater aangevoerd dat na het doorstromen van de Zuidelijke Noordzee samenkomt met het Noord-Atlantisch water. Via de Duitse en Deense kustzone verlaat dit water vervolgens de Noordzee door de diepe trog langs de Noorse kust.

Bovengenoemde reststromen veroorzaken op de scheiding tussen de Zuidelijke en de Centrale Noordzee een convergentiegebied waar, afhankelijk van de wind, een combinatie van de volgende watermassa's aangetroffen kan worden:

—Continentaal kustwater (Atlantisch Oceaanwater uit het Kanaal gemengd met continentaal rivierwater)

—Engels Kanaalwater (ongemengd Atlantisch Oceaanwater uit het Kanaal)

—Engels kustwater (Atlantisch Oceaanwater gemengd met Engels rivierwater)

—Centraal Noordzeewater (ongemengd Noord-Atlantisch Oceaanwater)

Identificatie van deze watermassa's vindt plaats aan de hand van hun posities en verschillen in zoutgehalte.

Een proces dat lokaal van belang is voor reststroming komt voor in gebieden met een sterke bodemhelling. Hier wekt het getij door interactie met de bodemhelling een reststroom op die het sterkst is op de steilste plek van de helling. De richting van deze reststroom loopt parallel aan de dieptelijnen. In een gelaagde zee wordt bovendien een restcirculatie opgewekt in het vlak dwars op de dieptelijnen (Maas & Zimmerman, 1989; van Haren, 1990).

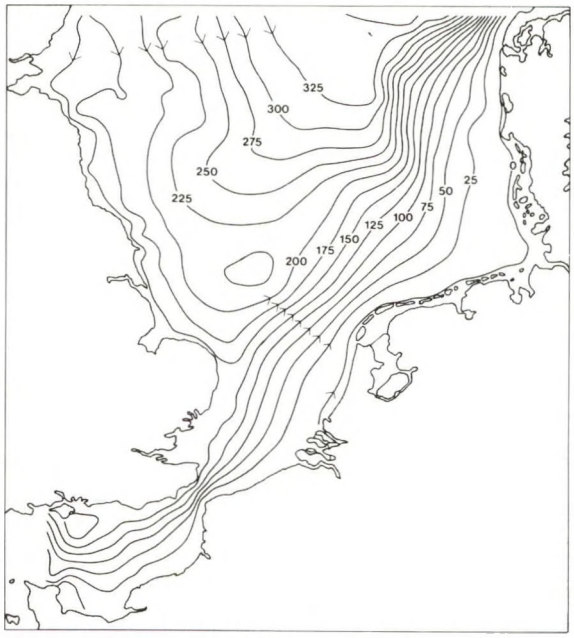


Fig. 2.3. Berekend gemiddeld stromingspatroon op de Noordzee bij zuidwesten wind 4,5 m·s^{-1} (3 Beaufort); met een contourinterval van 25.000 m^3·s^{-1} (uit: de Ruijter e.a., 1987).

FRONTEN

Naast een scherpe verticale dichtheidsovergang (gelaagdheid) komen in de Noordzee ook scherpe horizontale dichtheidsovergangen, de zogenaamde fronten, voor. Deze markeren de grenzen tussen verschillende watermassa's die verschillen kunnen in biologische en chemische eigenschappen. Nabij een dergelijk front kan een verhoogde biologische produktie plaatsvinden, begunstigd door de samenkomst van water met verschillende biochemische samenstelling (zie hoofdstuk 3). Parallel aan het front wordt een stroming gevonden die ontstaat door aanpassing van de door het dichtheidsverschil geïnduceerde stroming aan de draaiing van de aarde (geostrofisch evenwicht).

Wanneer een front wordt geïnduceerd door het zoutgehalte ofwel door saliniteitsverschillen kan dit verschijnsel het hele jaar door optreden, maar het is vaak zwak door de relatief geringe dichtheidsverschillen, behalve nabij riviermonden waar het verschil in saliniteit relatief groot kan zijn. In het reeds eerder genoemde gebied tussen de Zuidelijke en de Centrale Noordzee is afhankelijk van de wind een combinatie aan te treffen van de eerder genoemde verschillende watermassa's. Een door temperatuursverschillen gecreëerd front kan alleen in de zomer ontstaan. Een dergelijk front kan zich in het hierboven genoemde Friese Front gebied instellen en wordt een getijfront genoemd. Het ontstaat op de scheidingslijn tussen een gestratificeerde (gelaagd, diep, stroomsnelheid klein; het gebied van de Oestergronden met Centraal Noordzeewater) en een niet gestratificeerde watermassa (ongelaagd, ondiep, stroomsnelheid groot; het Continentaal kustwater). Dietrich (1954) heeft de positie van dit front voorspeld met behulp van de parameters warmte-influx, windeffecten, getijstromen en waterdiepten. Ook Pingree

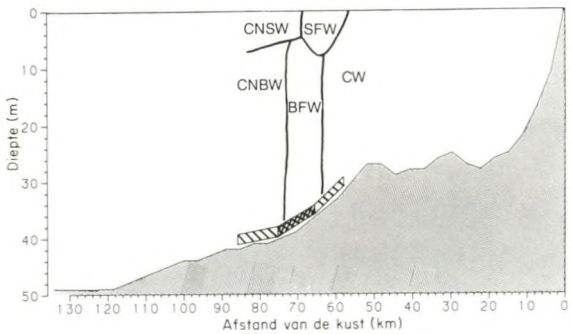


Fig. 2.4. Watermassa verdeling berekend uit cluster analyse gedurende de zomer 1986 in het Friese Front gebied. CNSW = Centraal Noordzee water; CNBW = Centraal Noordzee bodemwater; SFW = Frontaal oppervlaktewater; BFW = Frontaal bodemwater; CW = Kanaal water (uit: Li e.a., 1989).

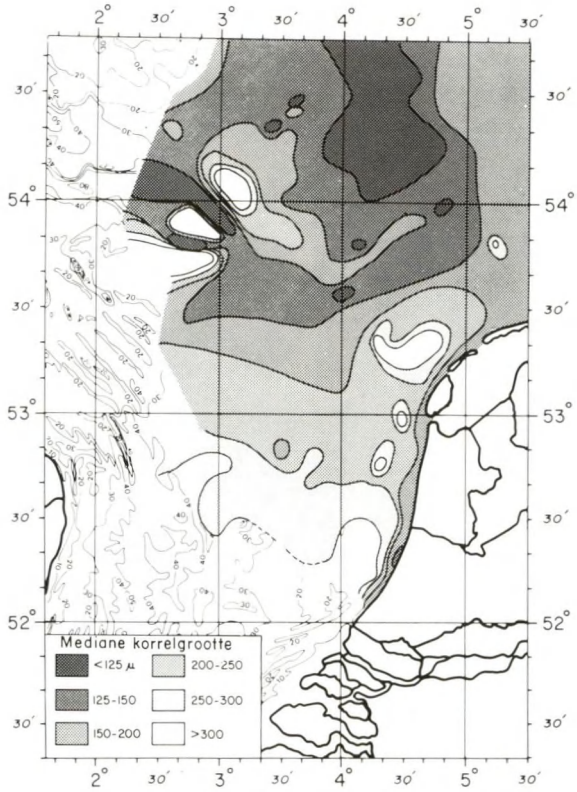


Fig. 2.5. Mediane korrelgrootte (μm) van het bodemsediment in de Zuidelijke Noordzee (uit: Creutzberg e.a., 1984; Creutzberg, 1985).

(1978) en Pingree & Griffiths (1978) komen met behulp van een numeriek model op basis van getijstroomsnelheden en diepten tot eenzelfde resultaat.

Fig. 2.4 geeft de verdeling van watermassa's in dit gebied in de zomer van 1986. Het is een zeer variabel front dat sterk afhankelijk is van weersomstandigheden, zoals de hoeveelheid instraling, de windsterkte en de windrichting. De geografische positie in het zomerseizoen kan van jaar tot jaar verschillen. Wanneer het oppervlaktewater weinig is opgewarmd en/of wanneer er veel wind is, ligt het getijfront noordelijker. Resumerend bestaat het fysische Friese Front dus niet alleen uit een getijfront, maar er zijn ook duidelijk watermassa-invloeden (zoutfronten) waarneembaar, die onder andere door verschillen in wind(richting en -sterkte) drastisch verschillende fronten kunnen vormen (van Haren, 1990; van Haren e.a., 1990). Verder wordt het Friese Front gebied, waar zich onder gunstige omstandigheden een fysisch front kan instellen, gekenmerkt door een relatief steil aflopende bodem.

Wanneer zich een front heeft gevormd boven deze bodemhelling dan wordt circa 50% van de langs de dieptelijnen gerichte reststroming veroorzaakt door

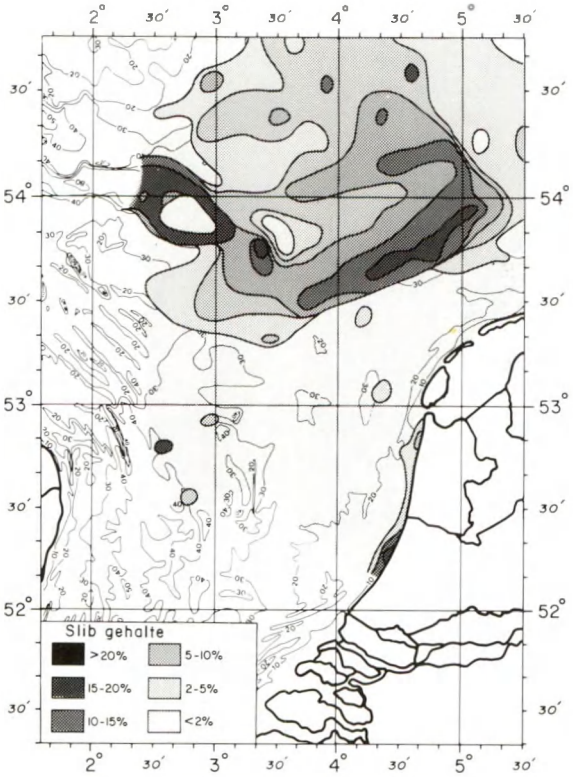


Fig. 2.6. Slibgehalte, deeltjes kleiner dan 50 μm, (%) van het bodemsediment in de Zuidelijke Noordzee (uit: Creutzberg e.a., 1984; Creutzberg, 1985).

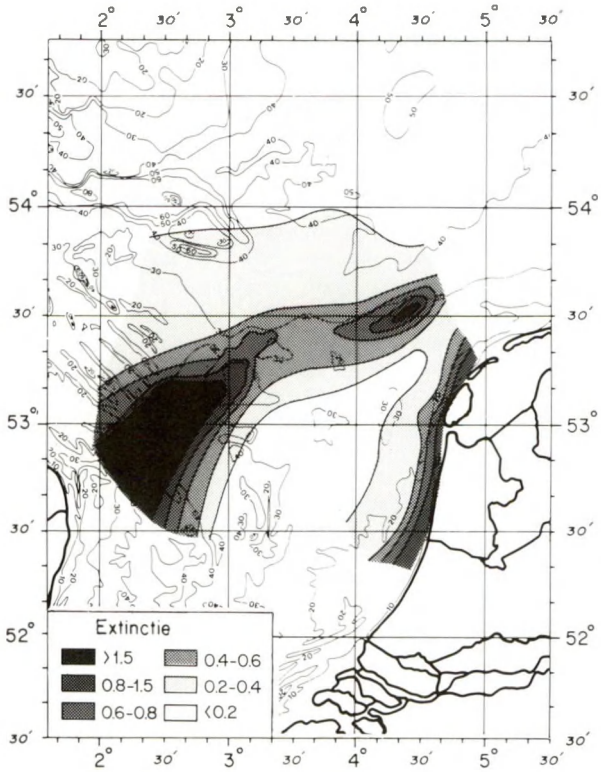


Fig. 2.7. Troebelheid (licht-uitdoving tegen gedestilleerd water) op 13-19 maart 1953 (uit: Joseph, 1953).

een grootschalige horizontale drukgradiënt. Daarnaast wordt circa 40% gedreven door de frontale dichtheidsgradiënt en ongeveer 10% kan verklaard worden met een model dat de interaktie beschrijft tussen het getij en de bodemhelling onder gelaagde condities. Als de wind uit westelijke richting waait en als een front gevormd wordt tussen Kanaalwater en Centraal Noordzeewater, dan blijken de bij bovengenoemde processen behorende dwarscirculaties elkaar te versterken. Dan is de stroming nabij de bodem versterkt hellingafwaarts gericht en wordt boven de helling een zone met versterkte vertikale stroming gegenereerd (van Haren, 1990).

GEOMORFOLOGIE

De struktuur van de Noordzeebodem blijkt een redelijk permanent karakter te hebben. Recente kaarten van de verdeling van de mediane korrelgrootte van het sediment en van de verdeling van het slibgehalte (Creutzberg e.a., 1984; Creutzberg, 1985; Anon., 1986) vertonen een opvallende overeenkomst met kaarten, gemaakt in het begin van deze eeuw (Borley, 1923; gegevens verzameld tussen 1904-1908).

In de Nederlandse sector van de Noordzee neemt de mediane korrelgrootte van het sediment geleidelijk af van zuid naar noord (Fig. 2.5). Verder heeft het in het noorden gelegen slikkige gebied, de Oestergronden, een scherpe zuidelijke begrenzing (Fig. 2.6). Deze overgang ligt tussen 4° en 5° OL en op ongeveer 53°35′ NB. In dit gebied op de grens tussen de Zuidelijke en de Centrale Noordzee verandert de waterdiepte van 30 naar 40 m over een relatief korte afstand. Het wordt het Friese Front gebied genoemd (zie hoofdstuk 1). In noordelijke richting neemt de waterdiepte geleidelijk toe tot een constante diepte van 50 m.

In het fijnzandige gebied van de Vlielandgronden en Terschellinger Bank ten zuiden van de slibgrens veroorzaken de getijstromen veel turbulentie, waardoor zwevend materiaal geen gelegenheid krijgt om te sedimenteren. Dit is wel mogelijk in het gebied van de Oestergronden, waar de stroomsnelheden lager zijn, zodat zwevend materiaal aangevoerd vanuit turbulente gebieden hier kan bezinken.

Creutzberg & Postma (1979) hebben experimenteel bewezen dat ter plaatse van de slibgrens tussen bovengenoemde gebieden de getijstromen net voldoende klein zijn om het slib te laten bezinken. Eenmaal met een bepaalde stroomsnelheid afgezet, zijn bovendien steeds sterkere stroomsnelheden nodig

om het slib weer op te wervelen, omdat het zich consolideert. Dit versterkt de stabiele en permanente ligging van de slibgrens. De Oestergronden zelf lijken, ook gezien de soortensamenstelling van het benthos, een gebied waar weinig opwerveling plaatsvindt (Creutzberg, 1989). Het grootste deel van de Oestergronden ligt dieper dan 40 m. Om turbulentie ten gevolge van windgolven tot de bodem te laten doordringen zijn golven nodig met golflengtes van meer dan 160 m (4 maal de diepte, Veth pers. meded.; Weber, 1989). Deze golflengtes ontstaan bij een windkracht van ongeveer 8 Beaufort en komen gemiddeld 20 maal per jaar voor (Groen, 1976; Korevaar, 1990). In het noorden wordt het gebied afgeschermd door de Doggersbank, zodat golven ten gevolge van zware stormen uit het NW met golflengtes van meer dan 200 m dit gebied niet bereiken en geen verhoogde turbulentie bij de bodem veroorzaken.

Samengevat zijn voor het bezinken van zwevend materiaal in dit gebied niet alleen windgolven van belang (turbulentie van boven af) maar ook de turbulentie opgewekt aan de bodem door stroming. Deze stroming veroorzaakt een wrijving, waardoor een turbulentie in de onderste waterlaag ontstaat (zie ook Fig. 2.1). Deze turbulentiepatronen kunnen worden beschreven met behulp van de zogenaamde Ekman dynamica.

Over de sedimentatiesnelheid in het gebied zijn de meningen van verschillende onderzoekers niet eensluidend. Behre e.a. (1984) troffen in een sedimentkern afkomstig uit het slibgrensgebied vervuiling aan op 1 m diepte. Hieruit werd geconcludeerd dat in dit gebied de laatste 100 jaar ongeveer 1 m slib is afgezet. Dit komt overeen met een sedimentatiesnelheid van 1 $cm \cdot j^{-1}$ Volgens Zuo e.a. (1989) is de gemiddelde sedimentatiesnelheid in dit gebied echter tussen de 3-4 $mm \cdot j^{-1}$. Een verklaring voor de aangetroffen vervuiling op 1 m diepte in het sediment zou volgens laatstgenoemde auteurs gezocht moeten worden in het mengen van opgewerveld gesuspendeerd materiaal met relatief recentelijk aangevoerd vervuild slib dat opnieuw sedimenteert, maar waarschijnlijk vooral door een benedenwaarts

Fig. 2.8. Beeld van de zuidelijke Noordzee gemaakt door de Coastal Zone Colour Scanner, zo bewerkt dat gesuspendeerde deeltjes wit en geel zijn weergegeven.

gericht chemisch-fysisch diffusieproces via het poriënwater. Ook bioturbatie kan een rol spelen in dit proces. In hoeverre gesedimenteerd materiaal in het Friese Front gebied weer opgewerveld en vervolgens verder getransporteerd kan worden is onbekend. Theoretisch lijkt het mogelijk dat meerdere malen per jaar de door zware stormen veroorzaakte turbulentie tot een opwerveling van bodemmateriaal kan leiden, waardoor een slibtransport richting Noorse trog plaats zou kunnen vinden.

De oorsprong van het slib is nog niet vastgesteld. Joseph (1953) heeft via de verdeling van troebel water laten zien dat er mogelijk een transport van slib plaatsvindt vanaf de sterk eroderende Engelse oostkust, welke met konvergerende stromen vanuit het noorden (Schotland) en zuiden (Kanaal) de Zuidelijke Noordzee oversteekt en zich verplaatst richting Oestergronden (Fig. 2.7). Ook op satellietfoto's is dit slibtransport goed waarneembaar (Holligan e.a., 1989). De slibpluim verdwijnt ter hoogte van de Oestergronden (Fig. 2.8). Waar het slib uiteindelijk wordt afgezet hangt af van lokale stroomsnelheden en de hierdoor veroorzaakte turbulentie. In Fig. 2.6 is een duidelijke zone te zien met een extra verhoogd slibgehalte aan de zuidkant van de Oestergronden. Dit slib kan ook gedeeltelijk uit de Zuidelijke Noordzee komen, wanneer het bijvoorbeeld met de reststromen langs de continentale kust wordt meegevoerd (Fig. 2.3).

LITERATUUR

ANONYMOUS, 1986. Rijks Geologische Dienst. Oppervlakte delfstoffen. Kaart behorende bij 'Geologie van Nederland, deel 2, Delfstoffen en samenleving'.

BEHRE, K.E., J. DÖRJES & G. IRION, 1984. Ein datierter Sedimentkern aus dem Holozän der südlichen Nordsee. In: Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet. Verlag August Lax, Hildesheim. Vol **15:** 135-148.

BORLEY, J.O., 1923. The marine deposits of the southern North Sea. Fishery Investigations, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (Ser. 2), 4 **(6):** 73 pp.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll *a* maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp., Cambridge University Press, Cambridge: 97-108.

CREUTZBERG, F., 1989. Het Friese Front. Waddenbulletin, **24:** 4-8.

CREUTZBERG, F. & H. POSTMA, 1979. An experimental approach to the distribution of mud in the southern North Sea. Neth. J. Sea Res. **13:** 99-116.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G. DUINEVELD, N. LOPEZ LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer **183:** 101-110.

DIETRICH, G., 1954. Einflusz der Gezeitenstromturbulenz auf die hydrographische Schichtung der Nordsee. Archiv. für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Ser **A:** Meteorologie und Geophysik 7: 391-405.

GROEN, P. & R. DORRESTEIN, 1976. Zeegolven. K.N.M.I. Opstellen op oceanografisch en maritiem meteorologisch gebied. Staatsdrukkerij en -Uitgeverij, 's-Gravenhage No. 11, derde druk: 1-84.

HAREN, J.J.M. VAN, 1990. Observations on the structure of currents at tidal and sub-tidal frequencies in the central North Sea. Proefschrift Rijksuniversiteit Utrecht, Utrecht: 1-102.

HAREN, J.J.M. VAN & J.C.A. JOORDENS, 1990. Observations of physical and biological parameters at the transition between the southern and central North Sea. Neth. J. Sea Res. **25:** 351-364.

HOLLIGAN, P.M., T. AARUP, S.B. GROOM, 1989. The North Sea: satellite colour atlas. Cont. Shelf Res. **9:** 667-756.

JOSEPH, J., 1953. Die Trübungsverhältnisse in der südwestlichen Nordsee während der 'Gauss' Fahrt im Februar/März 1952. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. **13:** 93-103.

KOREVAAR, C.G., 1990. North Sea Climate based on observations from ships and lightvessels. KNMI, Kluwer Ac. Publ. Dordrecht: 1-137.

LI, H., J.J.M. VAN HAREN & H.M. VAN AKEN, 1989. Cluster analysis as a method to discriminate water masses in shelf seas. ICES C.M. 1989/C:3: 1-14.

PINGREE, R.D., 1978. Mixing and stabilization of phytoplankton distribution on the northwest European continental shelf. In: J.H. Steele. Spatial patterns in plankton communities. Plenum press, London: 181-220.

PINGREE, R.D. & D.K. GRIFFITHS, 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. J. Geophys. Res. (Oceans and Atmospheres) **83:** 4615-4622.

RUIJTER, W.P.M. DE, L. POSTMA & J.M. DE KOK, 1987. Transport Atlas of Southern North Sea. Mooren, Nijmegen: 1-33.

WEBER, S.L., 1989. Surface gravity waves and turbulent bottom friction. Proefschrift Rijksuniversiteit Utrecht, Utrecht: 1-128.

ZUO, Z., D. EISMA & G.W. BERGER, 1989. Recent sediment deposition rates in the Oyster Ground, North Sea. Neth. J. Sea Res. **23:** 263-269.

3. HET FYTOPLANKTON OP HET FRIESE FRONT

M.A. Baars, G.W. Kraay & S.S. Oosterhuis

INLEIDING

De zwevende algen, het fytoplankton, vormen in open zee de basis van de voedselketen. Ze zijn de primaire producenten. Bij voldoende licht treedt in de algencel fotosynthese op, waarbij, evenals bij landplanten, suikers worden gevormd uit water en koolzuur, en zuurstof vrijkomt. Deze suikers worden omgezet in andere organische verbindingen die nodig zijn voor metabolisme en groei, waarbij ook andere door de cel opgenomen nutriënten, zoals nitraat, fosfaat, kiezel en metalen gebruikt worden.

De sleutelrol in het fotosynthese proces wordt vervuld door het groene pigment chlorofyl *a*, dat de lichtenergie absorbeert. De concentratie van het chlorofyl per eenheid watervolume wordt algemeen gebruikt om de hoeveelheid fytoplankton te schatten. Meestal wordt de fluorescentie- methode toegepast, waarbij na beschijning met blauw licht het chlorofyl rood gaat fluoresceren. Door een *in situ* fluorimeter aan een kabel van het schip neer te laten, krijgt men een indruk van de verdeling van de algen over de waterkolom. Nauwkeuriger is het filtreren van een watermonster over een glasvezelfilter, dat zelfs deeltjes van 0.7 μm diameter tegenhoudt. Uit de op het filter verzamelde algencellen wordt het chlorofyl geëxtraheerd in aceton en wordt de concentratie fluorometrisch bepaald en berekend in mg chl *a* per m^3 water (of μg per liter).

Voor het bestuderen van de afzonderlijke soorten in het fytoplankton worden watermonsters gebruikt. Maar een deel van de algensoorten is voldoende groot om in fijnmazige netten verzameld te worden. De grootste fractie van de totale hoeveelheid fytoplankton bestaat meestal uit cellen met een diameter kleiner dan 20 μm, het nanoplankton. Soms kan zelfs het ultraplankton, soorten kleiner dan 5 μm, domineren. Na fixatie van de watermonsters kunnen de aantallen cellen na bezinking in een telkamertje met een omkeermicroscoop bepaald worden. Veel van de kleinere soorten vallen echter bij fixatie uit elkaar of worden onherkenbaar. In aanvulling op het telwerk wordt daarom vaak de pigmentenverhoudingen in afgefiltreerde monsters bepaald, waarbij eveneens een indruk van de samenstelling van het fytoplankton wordt gekregen aan de hand van groepspecifieke pigmenten. Zo wijst bijvoorbeeld chlorofyl *b* in het monster op de aanwezigheid van o.a. groenwieren en prasinophyten, hoge concentraties fucoxanthine op een dominantie van diatomeeën of de slijmerige flagellaat *Phaeocystis pouchetii*, en het pigment peridinine op dinoflagellaten.

De algengroei oftewel de primaire produktie wordt gemeten door watermonsters van verschillende diepten onder de bijbehorende lichtomstandigheden gedurende enkele uren of een dag te incuberen. De mate van fotosynthese volgt uit de geproduceerde zuurstof of uit de hoeveelheid door de cellen opgenomen koolzuur. Bij de laatste methode wordt ^{14}C als tracer gebruikt en wordt na incubatie de radioactiviteit van het op een filter geconcentreerde algenmonster bepaald. De grootte van de primaire produktie per vierkante meter waterkolom hangt sterk af van de hoeveelheid algen, de verdeling van het licht onder water, en van de concentraties van de nutriënten. In troebel water dringt licht veel minder ver door dan in helder water, zodat algengroei tot een veel geringere diepte mogelijk is. Naast bepaling van het lichtprofiel met een *in situ* irradiantiemeter, wordt ook de Secchi-schijf nog steeds gebruikt om de troebelheid te meten. Voor Noordzee-water buiten de kuststrook wordt de diepte waarop deze witte schijf nog net zichtbaar is vermenigvuldigd met een factor 2,5 of 3 om de diepte te schatten waar beneden geen produktie meer plaatsvindt.

SEIZOENSVERLOOP IN DE NOORDZEE

In de winter is de waterkolom rijk aan nutriënten maar is het licht beperkend voor de algengroei. De toename van het zonlicht in het voorjaar geeft een reeks van algenbloeien. In het begin komen vooral bloeien van diatomeeën voor, waarbij het silicaat uit het water verdwijnt. Hierna domineert *Phaeocystis pouchetii*, waarbij ook de concentraties fosfaat en nitraat sterk dalen. De voorjaarsbloeien worden maar gedeeltelijk door het zoöplankton geconsumeerd, omdat de aantallen herbivoren laag zijn en de groei van de nieuwe generatie bij de nog lage watertemperatuur langzaam gaat (Fransz & Gieskes, 1984). Het niet-geconsumeerde fytoplankton wordt deels door bacteriën in de waterkolom afgebroken, deels bezinkt het en kan het door de bodemdieren geconsumeerd worden. In ondiepe gebieden wordt het bezonken, afstervende fytoplankton door de getijstroom steeds weer opgewerveld en naar elders vervoerd (Jenness & Duineveld, 1986).

In de zomer beperken de lage gehaltes aan nutriënten de primaire produktie. Alleen in de kustzones komen onder invloed van nutriëntrijk rivierwater nog hoge fytoplanktonconcentraties voor. Ook in de, door de wind gemengde, bovenlaag in de Centrale en Noordelijke Noordzee beperken de lage gehaltes aan nutriënten de primaire produktie, terwijl in de die-

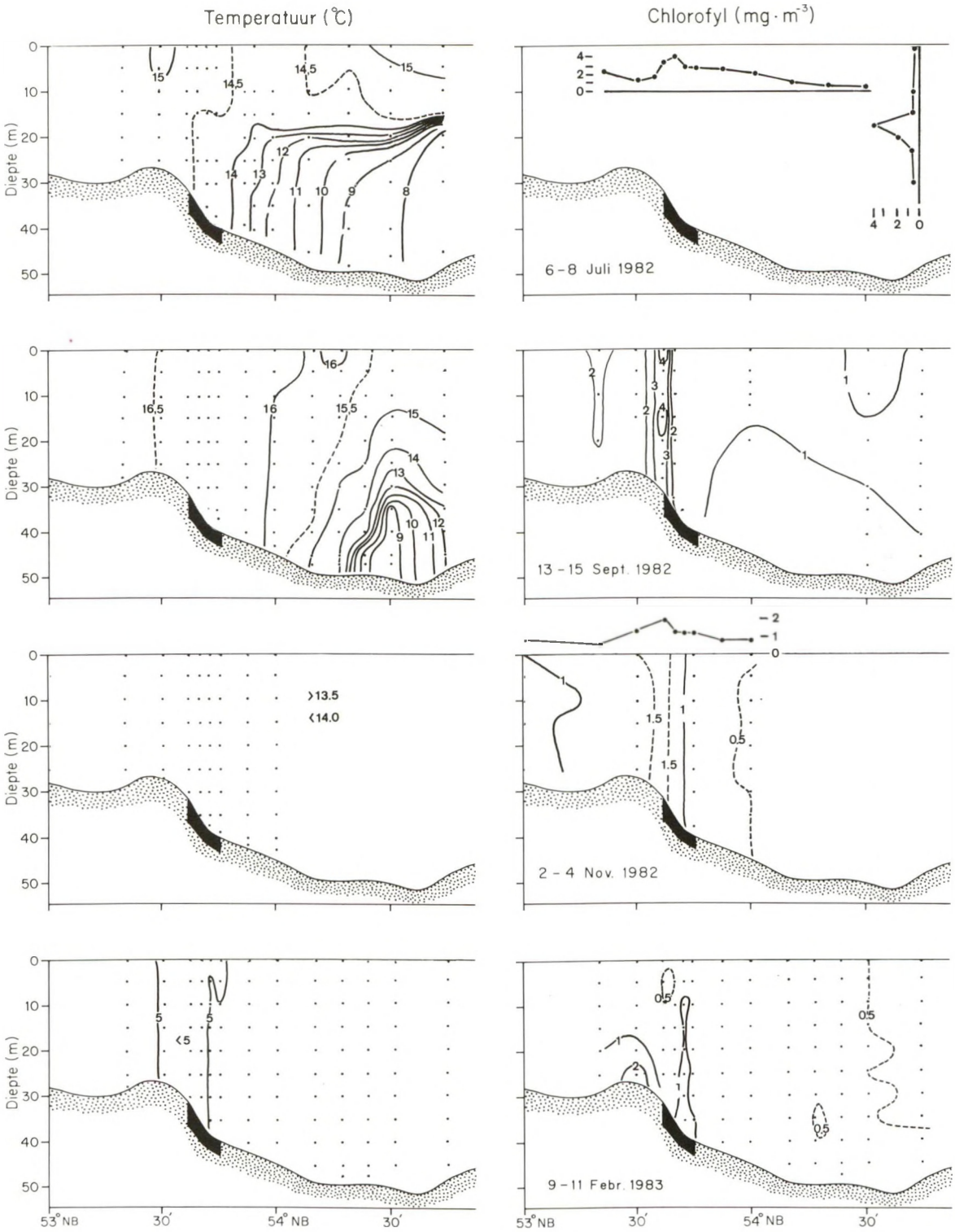


Fig. 3.1. Temperatuur (°C) en chlorofyl *a* (mg·m^{-3}) secties langs een zuid-noord raai met toenemende bodemdiepte in het gebied van het Friese Front, in juli, september en november 1982 en februari 1983 (uit: Creutzberg, 1985). De locatie van de rijke bodemzone is aangegeven (zwart).

pe, koudere waterlaag bij de bodem de lichthoeveelheden onvoldoende zijn. De temperatuurspronglaag tussen deze waterlagen vormt een overgangsgebied waar voldoende licht en voldoende nutriënten aanwezig zijn voor met name de dinoflagellaten van het geslacht *Ceratium*. Deze soorten zijn groot (~200-500 μm) en de cellen in de overgangslaag hebben relatief veel chlorofyl, zodat deze populatie als het 'diepe-chlorofyl-maximum' van de Noordzee bekend staat.

Hoge primaire produkties en fytoplanktonconcentraties in de open Noordzee komen in de zomersituatie alleen voor als het nutriëntrijke water van de koude onderlaag zich sterk mengt en op geringere dieptes met betere lichtomstandigheden belandt. Op grote schaal treedt dit bij nazomerstormen op, met vooral in de Noordelijke Noordzee een duidelijke herfstbloei van het fytoplankton. Op geografisch kleinere schaal kunnen zulke mengprocessen de gehele zomer door gebeuren op getijfronten, de scheidingsvlakken tussen de gelaagde en de ondiepe, goed doormengde watermassa's. Op of bij het Friese Front, de zone tussen de 30 en 40 m dieptelijn ten noordwesten en noorden van de Waddeneilanden, ligt zo'n scheidingsgebied. In feite is het Friese Front een hydrografisch gecompliceerd gebied omdat hier 3 of 4 verschillende watermassa's naast elkaar kunnen voorkomen en behalve het getijfront ook fronten in zoutgehalte kunnen optreden (zie hoofdstuk 2). In de volgende paragrafen worden de waarnemingen en metingen aan het fytoplankton op het Friese Front geanalyseerd. Voor een uitvoeriger behandeling van het fytoplankton in de gehele Noordzee wordt verwezen naar Cadée & Colijn (1990) en naar Reid e.a. (1990).

CHLOROFYLCONCENTRATIES OP HET FRIESE FRONT, JULI 1982 - JULI 1984

Gerichte waarnemingen aan de chlorofylverdeling over het Friese Front besloegen meestal een raai lopend van 53° NB, 4° OL naar 53°30′ NB, 4°30′ OL in het relatief ondiepe (25 à 30 m), zandige deel van de Noordzee ten westen van Texel, en vandaar langs 4°30′ OL verder naar het noorden tot op 54°45′ NB, voorbij het meer dan 50 m diepe centrum van de modderige Oestergronden. De hier volgende beschrijving van de temperatuur- en chlorofylprofielen wijkt soms af van de oorspronkelijke analyse door Creutzberg (1985).

In 1982 (Fig. 3.1) werd steeds een verhoogde chlorofylconcentratie waargenomen tussen 53°37′ en 53°40′ NB, het gebied met een diepteverval van 32 naar 37 m. In juli 1982, toen het chlorofyl met een fluorimeter alleen in het oppervlaktewater werd gemeten, lag de piek op 53°40′ NB, 15 km zuidelijker dan de 14°C isotherm, die de koude onderlaag van het gelaagde gebied markeerde. Op het meest noordelijke station werd de fluorimeter ook voor een meting in de vertikaal gebruikt, en werd het voor de spronglaag karakteristieke diepe-chlorofyl-maximum gevonden. In september 1982 was de temperatuurgelaagdheid al bijna geheel afgebroken en was dit maximum verdwenen. Wel werd op 53°37′ NB, 55 km zuidelijk van de 15° isotherm, een verhoogde chlorofylconcentratie gevonden, in een vrijwel homogene waterkolom van oppervlakte tot bodem. Deze markante 'chlorofylzuil' viel samen met een iets hogere saliniteit. In november 1982 gaf de oppervlakteregistratie een geringe chlorofylverhoging op wederom 53°37′ NB.

De waarnemingen in 1983 gaven een gevarieerd beeld. In februari 1983 (Fig. 3.1d) lag een verhoogde chlorofylconcentratie bij de bodem op de 27 m diepe 'bult' van de raai, mogelijk doorlopend tot op 39 m diepte op 53°42.5′ NB. De Secchi-schijf dieptes bedroegen toen slechts 2-4 meter, zodat de lichtzone tot maximaal 12 m diepte reikte. De 1,5 tot 4 maal hogere chlorofylwaarden daarbeneden wijzen op uitzakken van fytoplankton. In april 1983 (Fig. 3.2a) werd het zuiden gekenmerkt door een voorjaarsbloei. In de overgangszone had het water een lagere saliniteit en lagen de hoogste chlorofylwaarden wederom bij de bodem, op 53°30′-53°37′ NB. Eind mei-begin juni was een vrij sterke gelaagdheid ontstaan, met gemiddeld heel hoge chlorofylwaarden rond de 9°C isotherm, in de dieptelaag 10 tot 25 m tussen 53°52.5′ en 54°24′ NB, en onder de 25 m tussen 53°40′ en 54° NB (Fig. 3.2b). Dit markante patroon hing samen met verschillende watermassa's, waarbij de chlorofylrijke zone een relatief lage saliniteit (33.6-33.8) had vergeleken met het omringende water boven de bult en in het noorden (> 34). Op vrijwel alle stations tot en met 54° NB kwamen de hoogste chlorofylwaarden in de onderste helft van de waterkolom voor. Op de noordelijke stations 54°10′-54°25′ NB leek het fytoplankton tot aan de spronglaag uit te zakken.

In juli 1983 was de gelaagdheid maximaal en lag het getijfront veel zuidelijker dan in juli 1982. Naast een diep-chlorofyl-maximum boven de chlorofylarme, koude onderlaag, werd ook een relatief geringe chlorofylverhoging aangetroffen boven de bult, op 53°20′-53°30′ NB, in de vóór het getijfront liggende waterkolom met vrijwel homogene temperatuur (Fig. 3.2c). Pas gedurende een korte raai op 14 september 1983 (niet weergegeven), waarbij geen gelaagdheid meer aangetroffen werd, lag een chlorofylverhoging op de plek typerend voor 1982: op 53°40′-53°42.5′ NB waren de concentraties in de hele waterkolom twee keer zo hoog als op de omringende stations. Opvallend was een intrusie van kouder water op 53°30′-53°37′ NB. Tijdens een lange raai op 2-3 november 1983 (niet weergegeven) ontbrak daarentegen elke aanwijzing van een verhoogde chlorofylconcentratie op het Friese Front. Op alle sta-

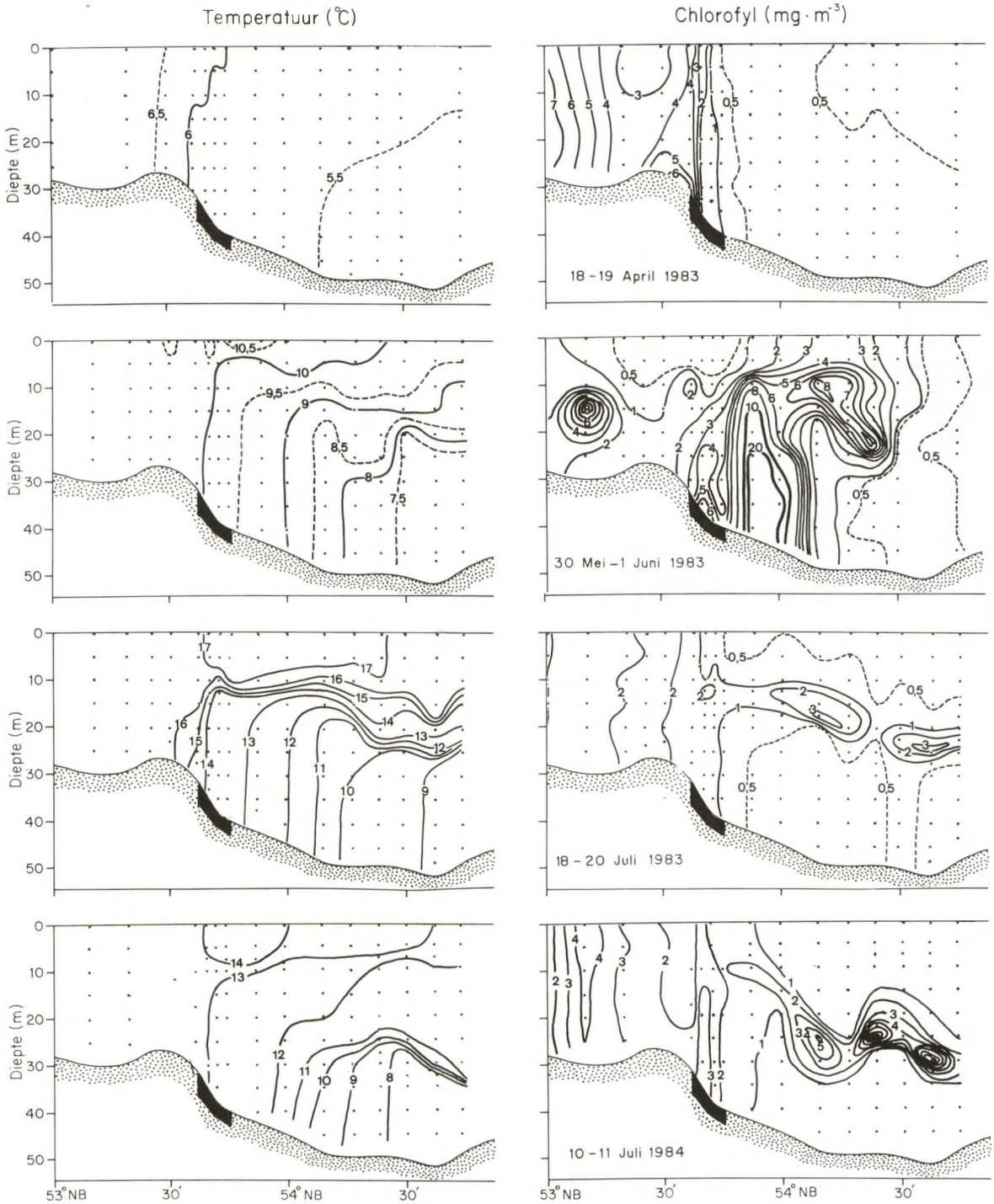


Fig. 3.2. Temperatuur (°C) en chlorofyl *a* (mg·m^{-3}) secties langs een zuid-noord raai met toenemende bodemdiepte in het gebied van het Friese Front in april, mei-juni en juli 1983 en juli 1984 (uit: Creutzberg, 1985). De locatie van de rijke bodemzone is aangegeven (zwart).

tions lagen de waarden onder de 1 mg·m^{-3}.

In 1984 werd slechts 1 vaartocht gehouden in juli (Fig. 3.2d). Een koude en stormachtige junimaand had de eerder opgebouwde gelaagdheid teruggedrongen tot 54° NB, en aan de onderkant van de diepe, arme menglaag bevond zich een diep-chlorofyl-maximum. Op de meest zuidelijke stations, met een waterkolom vrijwel homogeen in temperatuur, werden vergelijkbare chlorofylwaarden aangetroffen. Daartussen, op 53°40′-53°42.5′ NB, werd een vrij zwakke chlorofyl-zuil gevonden, lopend van de bodem tot aan de 1,5°C warmere 0-10 m laag. Van deze stations zijn ook waarnemingen van 9 juli beschikbaar, en in Fig. 3.3 worden die met 11 juli vergeleken. De totale hoeveelheid chlorofyl in de waterkolom was ongeveer gelijk (22 versus 23 mg·m^{-2}) maar op 11 juli was de warme bovenlaag verarmd en de onderlaag verrijkt. De lichtzone reikte tot ongeveer 18 m, zodat de chlorofyl toename in de laag van 15 tot 35 m eerder aan uitzakken van fytoplankton dan aan nieuwe produktie geweten moet worden.

NIEUWE WAARNEMINGEN, 1985-1990

In juni en begin juli in 1985 werden, in een periode van zwakke gelaagdheid, tijdens drie korte raaien over het Friese Front alleen chlorofyl concentraties minder dan 2 mg·m^{-3} waargenomen (Fig. 3.4). Clusteranalyses op de pigmentsamenstelling van het fytoplankton gaven aan dat ten zuiden en ten noorden van het getijfront verschillende populaties aanwezig waren. In augustus 1985 was de gelaagdheid geheel verdwenen maar gaf de clusteranalyse wederom een scheidslijn op ongeveer dezelfde positie. Gemiddeld waren toen bovendien de chlorofyl concentraties op 53°42.5′ NB dubbel zo hoog vergeleken met de zuidelijker stations (Fig. 3.4). Dit suggereerde de door Creutzberg (1985) beschreven concentratie van chlorofyl boven de rijke bodemzone.

In het voorjaar van 1986 en in augustus 1987 werden respectievelijk 10 en 8 series metingen gedaan waarbij noord- zuid raaien werden bemonsterd langs een drijver boven de rijke bodemzone. Elke serie duurde 3 à 4 dagen, waarna de drijver, een groot zeil hangend onder water en voorzien van een radiozenderboei, scheep werd gehaald en opnieuw uitgezet werd bij het centrum van het bodemfront (~53°42.5′ NB, 4°30′ OL). De verplaatsingen van de drijver over gehele getijperioden zijn een afspiegeling van de reststroom, en deze is sterk gecorreleerd met de windkracht (Fig. 3.5). Bij winden uit het zuidwesten en zuiden is de reststroom bijna twee keer zo groot als bij winden uit andere richtingen. De richting van de reststroom was in 8 op de 10 gevallen opvallend parallel met de dieptelijnen en vrijwel altijd in ONO richting. Alleen bij noordoosten- en oostenwinden draait de richting van de reststroom om naar WZW.

Mei 1986 werd gekenmerkt door korte perioden met rustig weer afgewisseld door ZW stormen die de beginnende gelaagdheid weer afbraken. Een langere periode met mooi weer begon op 10 juni en resulteerde in een gelaagdheid die in stand bleef gedurende winderige dagen. Clusters van fytoplanktonpigmenten toonden wederom zuid-noord patronen op momenten zonder gelaagdheid maar gaven tijdens perioden van gelaagdheid ook verschillen in de verticaal te zien (Fig. 3.6). Zeer hoge chlorofylconcentraties werden regelmatig, zowel in mei als in juni, bij de bodem gevonden en die situaties leken sterk op die van voorjaar 1983 (Fig. 3.2). Het verticale profiel van de chlorofylconcentratie hing sterk af van de windomstandigheden (Fig. 3.7). Op 10 mei wervelde een tot windkracht 7 (16 m·s^{-1}) aanwakkerende wind het uitzakkende fytoplankton op, en stegen de chlorofylconcentraties in de bovenlaag binnen een etmaal met een factor 5, teveel om op basis van algenproduktie te kunnen verklaren. Ook op 27 mei stond er windkracht 7 en waren de temperatuur- en chlorofyl-verdelingen op alle stations homogeen (niet afgebeeld). Er volgde rustiger weer (wind ~7 m·s^{-1}) en op 30 mei waren de chlorofylconcentraties in de bovenlaag al weer vele malen lager dan bij de bodem. In de volgende twee etmalen nam de concentratie in de bovenlaag nog met een factor 10 verder af, terwijl de concentratie bij de bodem bleef stijgen

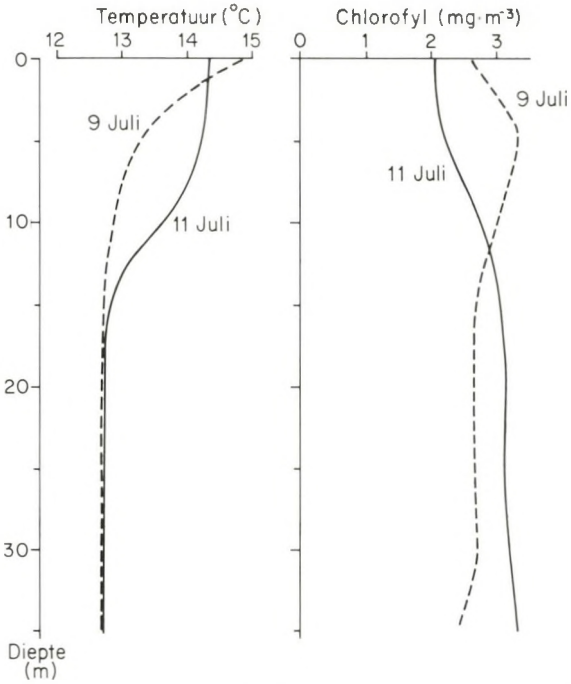


Fig. 3.3. Gemiddelde temperatuur (°C) en chlorofyl *a* (mg·m^{-3}) profielen op een tweetal Friese Front stations (53°40′ en 53°42,5′ NB) op 9 en 11 juli 1984.

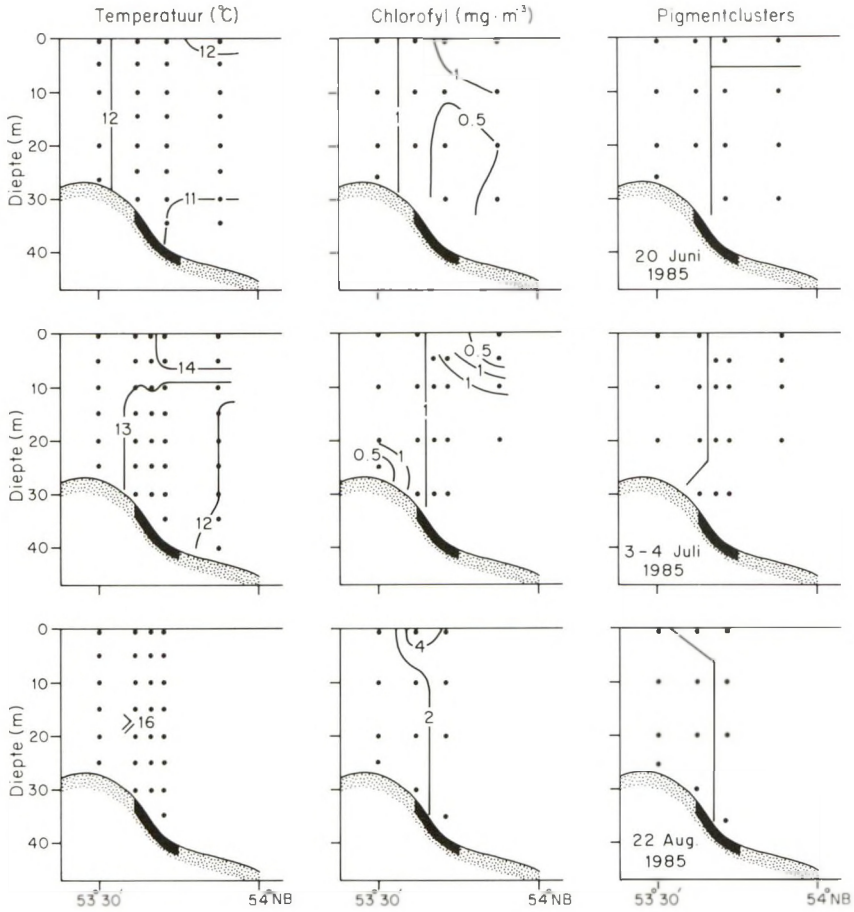


Fig. 3.4. Temperatuur (°C), chlorofyl *a* ($mg \cdot m^{-3}$) en clusters van fytoplanktonpigmenten langs een zuid-noord raai met toenemende bodemdiepte in het gebied van het Friese Front op drie vaartochten in 1985. De locatie van de rijke bodemzone is aangegeven.

(Fig. 3.7). Na een zware NW storm op 4 en 5 juni was de waterkolom weer geheel gemengd en leek volgens de opvarenden de zee te 'stinken', wat doet vermoeden dat een deel van het fytoplankton bij de bodem aan het afsterven was. In mei en begin juni was de lichtzone beperkt tot ongeveer 20 meter, al het daaronder uitgezakte fytoplankton kan in gelaagde omstandigheden niet of nauwelijks meer produktief zijn geweest tot eventueel een volgende stormachtige dag.

De hoge fytoplankton concentraties bij de bodem waren vaak lokaal, en beperkten zich niet tot het gebied tussen de 30 en de 40 m dieptelijn maar ze kwamen ook dieper voor (Fig. 3.8). Na een storm waren ze met de reststroom het gebied uitgevoerd en verdwenen. Op andere plekken vormden zich nieuwe concentraties bij de bodem. Opvallend was de verdeling begin juli (Fig. 3.8), toen hoge concentraties chlorofyl ook in het gebied ondieper dan 30 m gevonden werden. De verklaring daarvan ligt in de voorafgaande periode met oostenwinden vanaf 15 juni. De reststroom was vanaf die datum naar het ZW gericht en de chlorofylrijke onderlaag kroop de bodemhelling op (vergelijk 20 met 16 juni in Fig. 3.6). Dit resulteerde in opwelling aan de zuidkant van de gelaagde zone en de clusteranalyse van de pigmenten suggereert dat het 'oude' fytoplankton op de ondiepe stations 2 en 1 weer in de lichtzone kwam. Een deel van dit plankton was nog vitaal (Tabel 3.1). Op 21 juni was de primaire produktie op het station Zuid plotseling verachtvoudigd.

Gemiddeld waren de primaire produkties in 1986 met ongeveer 3 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ op alle stations hoog, en regelmatig kwamen waarden van 5 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ voor (Tabel 3.1). Alleen op Zuid zakte de primaire produktie langdurig onder de 1 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ gedurende de start van de zomergelaagdheid, de gebeurtenis van de opwelling. Na begin juli werden helaas geen waarnemingen meer gedaan om het verdere verloop van de fytoplanktonpopulaties in en onder de meng-

TABEL 3.1

Primaire produktie (mg $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) op de posities Zuid (53°30 NB), Front (53°42.5 NB) en Noord (53°52.5 NB) gedurende voorjaar 1986 en zomer 1987. ^{14}C-meting in dekincubator met incubaties bij respectievelijk 90, 60, 40, 15, 7, 3.5 en 0.7% van het natuurlijke licht aan de oppervlakte, met watermonsters genomen op overeenkomstige diepten. De produktie over de incubatieperiode van 5 tot 10 uur is aan de hand van de solarimeter registratie lineair geëxtrapoleerd naar de produktie in de complete lichtperiode. (? = incubaties korter dan 5 uur).

	voorjaar 1986				zomer 1987		
Datum	Zuid	Front	Noord	Datum	Zuid	Front	Noord
9 mei	3303	2347	1535	3 aug.	497	1029	586
11 mei	6154	2532	4859	7 aug.	1072	1579	2575?
13 mei	792	2240	441	11 aug.	1537	1447	1834
15 mei	5652	3490	-	15 aug.	807	937	977
24 mei	6171	1674	5430	21 aug.	765	1220	1146
28 mei	3333	3195	4195	25 aug.	820	802	847
1 juni	587	1437	1854	29 aug.	2057?	841	738
				2 sept.	750	1057	1167
11 juni	372	4029	4197				
13 juni	305	1651	3411	gem.	1038	1114	1234
15 juni	749	2795	3256				
17 juni	970	6328	7820				
19 juni	919	2963	3793				
21 juni	7653	2970	1054				
23 juni	4971	5055	6319				
gem.	2995	3050	3705				

laag te volgen. Pas op 9 september werd het gebied opnieuw bezocht, maar toen was de gelaagdheid al geheel verdwenen. Chlorofyl concentraties waren het hoogst bij de bodem op station Zuid en de verdeling was boven de 'helling' niet bijzonder (geen figuur).

Waarnemingen in de zomer van 1987 staan in Fig. 3.6 (onderaan) en Fig. 3.9 (boven). Een stormachtige julimaand had de in juni opgebouwde gelaagdheid teruggedrongen tot diep in de Oestergronden. Door de hoge watertemperatuur van oppervlak tot bodem ontstond ook geen stabiele gelaagdheid boven het Friese Front in augustus. Chlorofylconcentraties waren in de bovenlaag altijd hoger dan bij de bodem. Op grond van de opvallend grote hoeveelheden van het pigment alloxanthine werd geschat dat het fytoplankton soms voor gemiddeld 50% uit Cryptophyceae bestond. Deze algengroep bleek al eerder, in mei 1981 boven de Oestergronden, dominant te kunnen voorkomen (Gieskes & Kraay, 1983). Dit type algencellen leeft als endosymbionten in de circa 50 μm grote ciliaat *Mesodinium rubrum*, een organisme met een naar verhouding goed zwemvermogen en een voorkeur voor de bovenlaag van de waterkolom.

De primaire produkties waren in augustus 1987 veel lager dan in het voorjaar van 1986, en met ruim 1 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ gemiddeld gelijk voor de verschillende stations (Tabel 3.1). Gedurende de hele vaarperio-

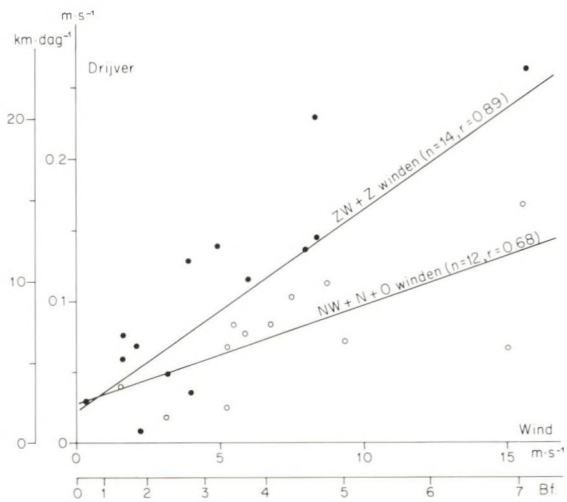


Fig. 3.5. Reststroom ($m \cdot s^{-1}$) in afhankelijkheid van windkracht en windrichting op het Friese Front. Waarnemingen met een drijver (in de vorm van een zeil hangend op 3-10 m diepte) over minimaal 2 tot maximaal 6 getijperioden met redelijk homogeen windveld gedurende mei-juni 1986 en augustus 1987.

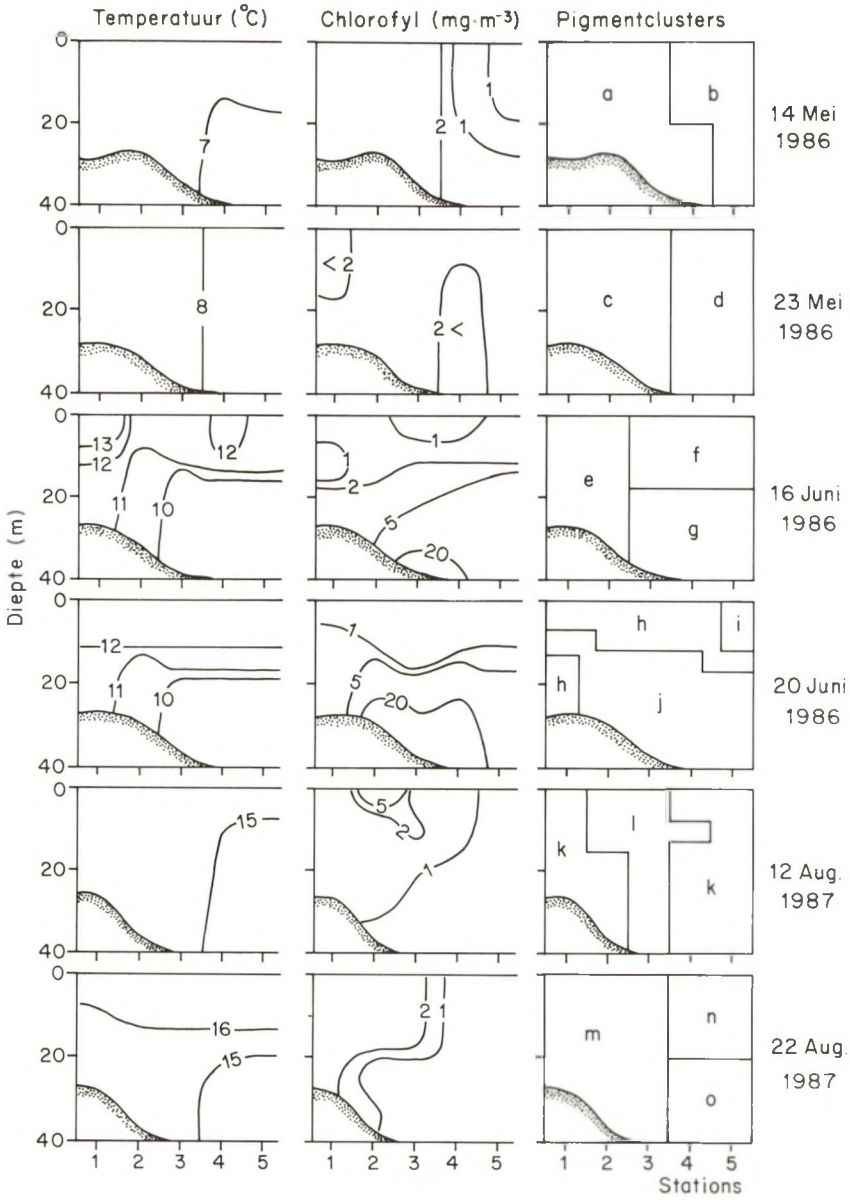


Fig. 3.6. Temperatuur (°C), chlorofyl *a* (mg·m^{-3}) en clusters van fytoplanktonpigmenten op raaien van zuid naar noord langs een drijver (op station 3) boven het Friese Front in het voorjaar van 1986 en in augustus 1987. Afstand tussen stations is 5 mijl, waarbij station 1 in positie vergelijkbaar is met 'Zuid' (53°30′ NB) en station 5 met 'Noord' (53°52,5′ NB).

de in 1987 werd geen enkele keer het ontstaan van een chlorofylconcentratie boven het bodemfront gedetecteerd.

Na een fraaie zomer werd in september 1990 wel de chlorofyl-zuil boven de bodemhelling waargenomen: Fig. 3.9 (onder). In totale afwezigheid van gelaagdheid was er een verticaal vrijwel homogene concentratie chlorofyl van 17 mg·m^{-3} op 53°34.5′ NB. In november 1990 werd geen bijzondere chlorofylverdeling aangetroffen (geen figuur).

DISCUSSIE

Creutzberg (1985) bracht de in Fig. 3.1 en 3.2 weergegeven waarnemingen in verband met het relatief steile diepteverval tussen 53°30′ en 53°45′ NB. De sterke afname van de getijsnelheid in dit gebied zou een voortdurende sedimentatie van slib en planktonmate-

riaal van elders veroorzaken, met als gevolg een verhoogde concentratie aan organisch koolstof in het sediment (Fig. 3.10) en een rijke bodemfauna tussen 53°37′ en 53°45′ NB (Creutzberg e.a., 1984). De frequente aanwezigheid van een concentratiepiek aan chlorofyl boven deze rijke bodemzone is niet gekoppeld aan de aanwezigheid of de positie van het (zomerse) getijfront. Daarom concludeerde Creutzberg (1985) dat de mineralisatie van de organische stof door fauna en bacteriën in de bewuste bodemzone een belangrijke bron van nutriënten voor de bovenstaande waterkolom vertegenwoordigt. Bij voldoende verticale menging leidt dit tot de markante zuil van chlorofyl zoals die met name op 13-15 september 1982 gevonden was. De in de vorige paragraaf beschreven waarnemingen in mei-juni 1986 ondersteunen het sedimentatiedeel van Creutzbergs hypothese. Hoe dramatisch snel de waterkolom kan verarmen aan fytoplankton werd gemerkt in de laatste week van mei. Deze waarneming wordt sterk ondersteund door Cramer (1990), die op 53°42.5′ NB de hoeveelheid chlorofyl *a* in de bovenste 5 cm van de bodem zag toenemen van 124 $mg \cdot m^{-2}$ op 25 mei naar 816 $mg \cdot m^{-2}$ op 31 mei. In feite vertonen alle chlorofylverdelingen uit de periode januari-mei concentraties bij de bodem die minstens 1.5 keer zo hoog zijn als bovenin de waterkolom (Tabel 3.2). Wel is duidelijk dat uitzakken van fytoplankton niet beperkt is tot de 15 km brede zone tussen 53°37′ en 53°45′ NB, want ook ten zuiden en ten noorden van deze strook is het waarneembaar. Zowel in 1983 als in 1986 zaten grote fytoplankton-massa's in het onderste deel van de waterkolom tot of voorbij 54° NB. Zelfs op 54°30′ NB in het centrum van de Oestergronden is het organisch koolstofgehalte in het sediment nog vele malen hoger dan op het zandige, ondiepe deel ten zuiden van 53°37′ NB (Fig. 3.10). Het in dit zuiden sedimenterende materiaal zal door getij en wind naar diepere gebieden doorgevoerd worden.

Op grond van een aantal overwegingen, waaronder de hoge primaire produktie waargenomen in mei en juni 1986, is het niet waarschijnlijk dat al het sedimenterende fytoplankton in ondieper water geproduceerd is en nu in rustiger water uitzakt. Een aanzienlijk deel van de populaties zal zich in korte tijd ter plaatse hebben ontwikkeld. De stroomatlassen, de metingen met de verankerde stroommeters (van Haren 1990; van Haren & Joordens, 1990), en de bewegingen van de in 1986 en 1987 gebruikte boeien suggereren dat het meeste water over het Friese Front niet van het Nederlandse deel van de Zuidelijke bocht maar juist van het Engelse deel komt. In dat gebied zijn de getijstromen veel sterker en is de troebelheid van het water groter. Tett & Mills (1990) vermoeden dat de voorjaarsbloei in de westelijke helft van de zuidelijke Noordzee daardoor vaak

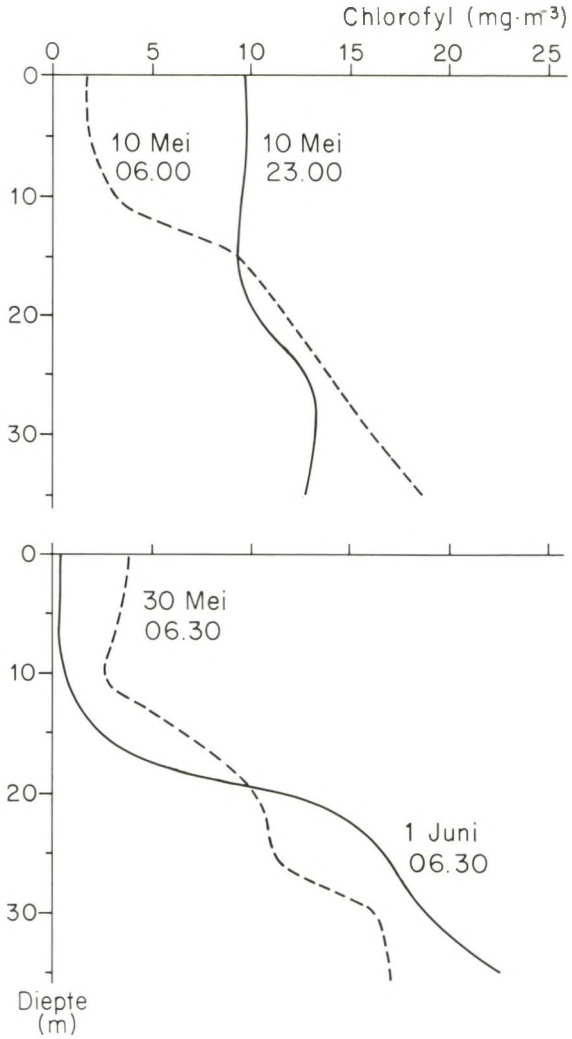


Fig. 3.7. Veranderingen in chlorofyl-profielen ($mg \cdot m^{-3}$) bij wind aanwakkerend tot 7 Beaufort op 10 mei 1986 en gedurende een periode met rustig weer (1 tot 4 Beaufort) van 30 mei naar 1 juni 1986. Op 10 mei nam de temperatuurgelaagdheid af van 7,4 ⟷ 6,7°C naar 7,0 ⟷ 6,9°C en nam de menglaag toe van 0-10 naar 0-20 m. Van 30 mei naar 1 juni nam de temperatuur-gelaagdheid toe van 9,7 ⟷ 9,3°C naar 10,2 ⟷ 9,4°C (menglaag 0-10 m). Monsternames bij drijver (markering menglaag) boven de rijke bodemzone, rond posities 53°50′ NB, 4°50′ OL (10 mei) en 53°37′ NB, 4°20′ OL (30 mei - 1 juni).

ontbreekt. In dat geval zal de brede slibpluim, lopend van Norfolk in noordoostelijke richting naar het Friese Front (zie hoofdstuk 2), in het voorjaar een nog steeds nutriëntrijke watermassa vertegenwoordigen, die een latente fytoplanktonbloei herbergt. In het rustige Friese Front gebied zakt het slib uit en stimuleert het hierdoor verbeterde lichtprofiel de primaire produktie. Uit Tabel 3.2 volgt dat het niet juist is om de voorjaarsbloei met uitzakkend fytoplankton op

TABEL 3.2
Type en positie van chlorofyl *a* verdelingen over het Friese Front gebied van 1982-1990.
(? = Incomplete data set).

Maand	Aantal waarnem.	Chlorofyl-verdeling			
		kenmerken van sedimentatie	piek boven bodemfront	piek bij getijfront	niet bijzonder
januari	1	1987 53°40-53°52.5			
februari	1	1983 53°25-53°42.5			
maart	-				
april	1	1983 53°30-53°37			
mei	2	1983 53°40-54° 1986 ≤53°30-≥53°52.5			
juni	3	1986 ≤53°30-≥53°52.5		1986 53°35-53°50	1985
juli	5		1982? 53°40 1984 53°40-53°42.5	1983 53°20-53°30 1986 53°30-53°45	1985
augustus	2		1985? 53°42.5		1987
september	5		1982 53°37 1983 53°40-53°42.5 1990 53°34.5		1986 1987
oktober	-				
november	3		1982? 53°37		1983 1990
december	-				

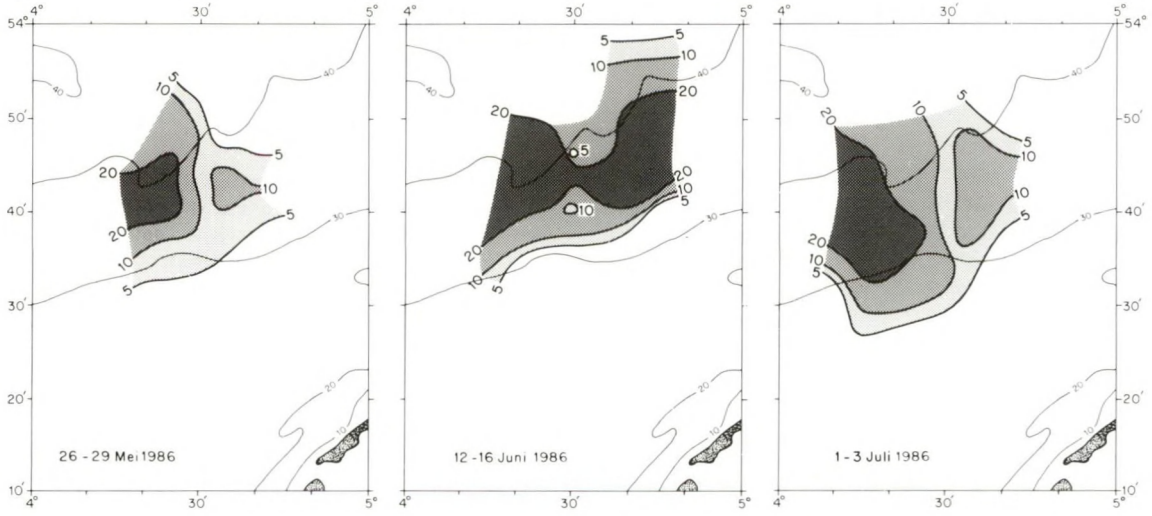


Fig. 3.8. Concentraties chlorofyl *a* (mg·m^{-3}) op 5 m boven de bodem tijdens en vlak na de voorjaarsbloei van 1986. Op 26-29 mei geen, op 12-16 juni beginnende en op 1-3 juli sterke gelaagdheid in de waterkolom (uit: Joordens, 1987).

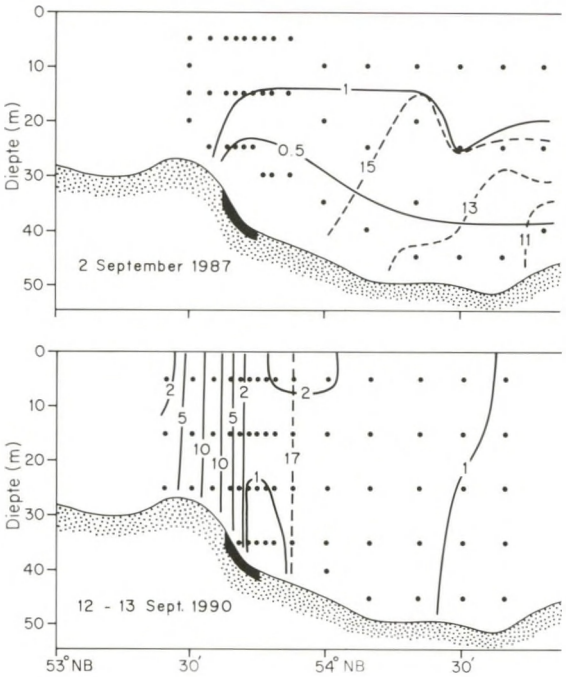


Fig. 3.9. Temperatuur (°C; ---) en chlorofyl (mg·m^3; ——) secties langs een zuid-noord raai met toenemende bodemdiepte in september 1987 en 1990. De locatie van de rijke bodemzone is aangegeven.

één lijn te stellen met de zomerperiode met een markante chlorofyl-zuil (zoals door Creutzberg, 1985). Het is ook niet juist om de voorjaarsbloei te koppelen aan het getijfront (zoals door van Haren & Joordens, 1990). De vorming van het getijfront valt logischerwijs samen met het ontstaan van hoge concentraties chlorofyl nabij de bodem: beide worden veroorzaakt door verlaagde turbulentie bij rustig weer. Bij het ontstaan van het getijfront in dit gebied zijn boven- en onderlaag even rijk (of arm) aan nutriënten, pas vanaf 24 juni 1986 waren de concentraties onder de menglaag significant hoger dan erin (ongepubliceerde gegevens C. Westra). Waarom zakt het fytoplankton in de periode januari-juni vaak in een breed of geografisch variabel gebied uit en zijn in de periode juni-november de chlorofyl concentraties in de verticaal uniform of in de bovenlaag het hoogst? Uit de waarnemingen in 1986 en 1987 bleek dat in het voorjaar vooral diatomeeën overheersen, een groep die door hun kiezelpantser snel sedimenteert in rustige omstandigheden. In de veel chlorofyl-armere zomerherfst situatie domineren andere en gemiddeld kleinere algen, en is een geringe turbulentie door wind en bodemwrijving, of 'verpakking' die beter kan zwemmen *(Mesodinium)*, voldoende voor een veel homogenere verdeling in de waterkolom. Enige sedimentatie van fytoplankton kan ook in de zomersituatie voorkomen (zie Fig. 3.3), en de regelmatige aanvoer van water uit doormengde gebieden met de noordoostwaarts gerichte reststroom naar het Friese Front betekent waarschijnlijk ook in die periode een gestage aanvoer van nieuw voedsel voor de verrijkte bodemzone.

In de zomer, wanneer de nutriëntconcentraties laag zijn met uitzondering van die in de diepe onderlaag in de Centrale Noordzee, kan het reststroompatroon mogelijk de oorzaak zijn van Creutzbergs markante chlorofyl-zuil boven het rijke bodemfront. Juist in dit gebied kan een combinatie van verschillende watermassa's aangetroffen worden (Li e.a., 1989), waarbij Engels kustwater, gekarakteriseerd door het slib van Norfolk, zich dringt tussen het Centraal Noordzeewater in het noorden en het Engels Kanaalwater in het zuiden, en na menging als een nieuwe categorie, 'Front water', onderscheiden wordt. Als de produktie-beperkende factoren in verschillende watermassa's niet dezelfde zijn, zal menging op het scheidingsvlak van de complementaire gehaltes aan nutriënten tot een verhoogde activiteit van het fytoplankton leiden (Loder & Platt, 1985). Het is verleidelijk om te poneren dat in de gevallen waarin in de zomer of herfst geen chlorofyl-zuil werd waargenomen, de watermassa-fronten ontbraken of menging van watermassa's niet vruchtbaar was. Een systematisch onderzoek naar de relatie tussen de aanwezigheid van watermassa-fronten en Creutzbergs chlorofyl-zuil is helaas bij de huidige set gegevens niet mogelijk. Bij veel vaartochten zijn geen zoutgehaltes geregistreerd en nutriënten gehaltes gemeten. Toch is de watermassa-hypothese, ook aangestipt in Van Haren & Joordens (1990), niet echt overtuigend. De piek in chlorofyl ligt te constant boven de rijke bodemzone.

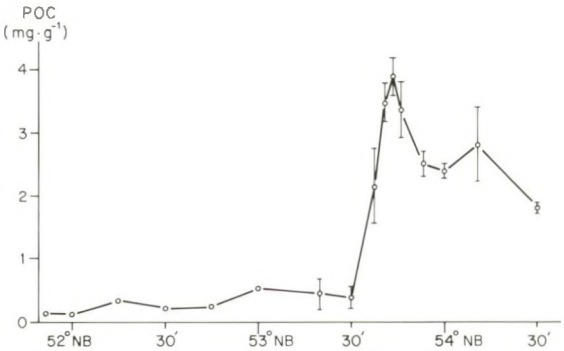


Fig. 3.10. Organische koolstof gehalte (mg·g^{-1}) in de bovenste 10 cm van de bodem langs een raai van de Zeeuwse Banken naar de Oestergronden. Gemiddelde waarden (± 1 standaardafwijking) van monsters genomen in juli, september en november 1982 (uit: Creutzberg, 1985).

De flux van nutriënten uit de bodem moet wel degelijk in de zomer een cruciale rol spelen, zeker als de verblijfstijden van het water op het Friese Front voldoende lang zijn. Essentieel daarbij is het gegeven dat het water zich vooral in de lengterichting van het 100 km brede bodemfront verplaatst. In rustige omstandigheden (Beaufort 0 tot 2) lijkt het water meer dan een maand boven het bodemfront te kunnen vertoeven. Dit zal ruimschoots voldoende zijn om de primaire produktie meer dan te verdubbelen (zie hoofdstuk 6), en te leiden tot een markante chlorofyl verhoging. Helaas zijn nog geen produktiemetingen in die situatie verricht. Alleen de metingen van zomer 1987 zijn beschikbaar, toen geen chlorofyl-zuil aanwezig was. Vermoed wordt dat de juli-stormen in dat jaar de rijke toplaag op het bodemfront hebben opgewerveld. In hoofdstuk 10 wordt een poging gedaan de primaire produktie op het Friese Front te schatten, waarbij vooral de spectaculaire voorjaarsbloei (waargenomen in 1983 en 1986) een groot aandeel in de jaarproduktie heeft. De gemeten waarden van 6-8 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ in mei-juni 1986 zijn veel hoger dan de maxima van 2-3 $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ voor aangrenzende zeegebieden (Gieskes & Kraay, 1975, 1977, 1984).

Samenvattend hebben de waarnemingen in 1985-1990 de ontdekking van Creutzberg in 1982, dat los van het getijfront een verticaal vrijwel homogene chlorofylverhoging boven de rijke bodemzone te vinden is, in grote lijnen bevestigd. Het voorkomen van deze 'chlorofyl-zuil' is echter beperkt tot de zomer en lijkt afhankelijk van een voldoende lange verblijftijd van het water boven het bodemfront. Het reststroomtransport vindt vooral in de lengterichting van het bodemfront plaats (parallel aan de dieptelijnen) zodat in perioden met rustig weer nutriënten, afgegeven door het bodemfront, voldoende accumuleren in de pelagische kringloop om een significante verhoging van het algenbestand te geven.

De hoge concentraties chlorofyl gedurende het voorjaar zijn niet oorzakelijk gekoppeld aan het bodemfront. Een aantrekkelijke hypothese om de record-hoge produkties in deze periode te verklaren is dat het uitzakken van de Engelse slibpluim in het Friese Front gebied tot een heftige en langdurige voorjaarsbloei leidt.

LITERATUUR

BAARS, M.A. & H.G. FRANSZ, 1984. Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the central North Sea. Neth. J. Sea Res. **18:** 120-142.

CADÉE, G.C. & F. COLIJN, 1990. Planten in zee. In: P. de Wolf. De Noordzee. Terra, Zutphen: 82-91.

CRAMER, A., 1990. Seasonal variation in benthic metabolic activity in a frontal system in the North Sea. In: M. Barnes & R.N. Gibson. Trophic relationships in the marine environment. Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp. Aberdeen University Press, Aberdeen: 54-76.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll *a* maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp. Cambridge University Press, Cambridge: 97-108.

——, 1989. Het Friese Front. Waddenbulletin **24:** 4-8.

CREUTZBERG, F. & H. POSTMA, 1979. An experimental approach to the distribution of mud in the southern North Sea. Neth. J. Sea Res. **13:** 99-116.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G. DUINEVELD & N. LOPEZ LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 101-110.

FRANSZ, H.G. & W.W.C. GIESKES, 1984. The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 218-226.

GIESKES, W.W.C. & G.W. KRAAY, 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. Neth. J. Sea Res. **9:** 166-196.

——, 1977. Primary production and consumption of organic matter in the southern North Sea during the spring bloom of 1975. Neth. J. Sea Res. **11:** 146-167.

GIESKES, W.W.C. & G.W. KRAAY, 1983. Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. Mar. Biol. **75:** 179-185.

GIESKES, W.W.C. & G.W. KRAAY, 1984. Phytoplankton, its pigments, and primary production at a central North Sea station in May, July and September 1981. Neth. J. Sea Res. **18:** 51-70.

HAREN, J.J.M. VAN, 1990. Sub-tidal dynamics of a near-coastal zone in the North Sea. Neth. J. Sea Res. **25:** 31-44.

HAREN, J.J.M. VAN & J.C.A. JOORDENS, 1990. Observations of physical and biological parameters at the transition between the southern and central North Sea. Neth. J. Sea Res. **25:** 351-364.

JENNESS, M.I. & G.C.A. DUINEVELD, 1985. Effects of tidal currents on chlorophyll *a* content of sandy sediments in the southern North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. **21:** 283-287.

JOORDENS, J.C.A., 1987. De fytoplanktonverdeling vóór, tijdens en na de vorming van een frontale zone in het zeegebied benoorden de Nederlandse waddeneilanden. Doctoraalverslag NIOZ/LU Wageningen, 1-60.

LI, H., J.J.M. VAN HAREN & H.M. VAN AKEN, 1989. Cluster analysis as a method to discriminate water masses in shelf seas. ICES C.M. 1989/C3: 1-14.

LODER, J.W. & T. PLATT, 1985. Physical controls on phytoplankton production at tidal fronts. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp. Cambridge University Press, Cambridge: 3-21.

REID, P.C., C. LANCELOT, W.W.C. GIESKES, E. HAGMEIER & G. WEICHART, 1990. Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: a review. Neth. J. Sea Res. **26:** 295-331.

TETT, P. & D. MILLS, 1990. The plankton of the North Sea - pelagic ecosystems under stress? Ocean and Shoreline Management, in druk.

4. ZOÖPLANKTON EN PELAGISCHE VIS OP HET FRIESE FRONT

B.R. Kuipers, H.IJ. Witte, H.G. Fransz, S.R. Gonzalez, R. Daan, S.S. Oosterhuis & M.A. Baars

INLEIDING

Met zoöplankton worden alle dieren aangeduid die in het water leven en door hun geringe afmeting of zwemsnelheid meegevoerd worden met de stromen. Het dierlijk plankton wordt gewoonlijk in 3 grootteklassen ingedeeld, microzoöplankton (<200 μm), mesozoöplankton (200 μm - 2 mm) en macrozoöplankton (>2 mm). Het microzoöplankton omvat kleine, vooral eencellige diertjes en de larvenstadia van het mesozoöplankton. Ze zijn herbivoor en leven voornamelijk van vrij zwevende algen, het fytoplankton. Binnen het veelsoortige mesozoöplankton vormen kleine kreeftachtigen, met name roeipootkreeftjes, de belangrijkste groep. De meeste soorten eten fytoplankton maar feitelijk zijn ze omnivoor (alleseters) en consumeren ze bijvoorbeeld ook microzoöplankton. Het macrozoöplankton is eveneens zeer veelvormig, met kwallen, grote kreeftachtigen en vislarven als belangrijkste groepen. De meerderheid is carnivoor, en predeert op het mesozoöplankton of op de kleinere soorten van het macrozoöplankton.

Het zoöplankton omvat een groot aantal schakels van de voedselketen, lopend van fytoplanktonconsumenten tot toppredatoren zoals grote kwallen. De belangrijkste predatoren op het zoöplankton zijn de pelagische vissen, met name de haringachtigen. In zeeën met een continu hoge fytoplanktonproduktie, zoals de tropische opwellingsgebieden bij West-Afrika en bij Peru, treft men veel zoöplankton en dientengevolge grote populaties sardien aan. In wateren in de gematigde streek treedt een duidelijk seizoensverloop op, met een fytoplanktonbloei in het vroege voorjaar gevolgd door het zoöplankton in het late voorjaar, terwijl de aantallen predatoren pas hoog worden in de loop van de zomer.

De voortplantingssnelheid en de groei van zoöplankton en vis is in grote delen van de Noordzee niet optimaal omdat temperatuur en voedselomstandigheden doorgaans niet gelijktijdig optimaal zijn. Roeipootkreeftjes gedijen het best op de kiezelwieren van de voorjaarsbloei in maart-april maar de larven groeien dan langzaam bij de nog lage watertemperatuur. In mei domineert de minder favoriete slijmalg *Phaeocystis pouchetii* het fytoplankton. Toch produceert het zoöplankton ook in deze periode voldoende eieren en is door de gestegen watertemperatuur de groei van de larven aanzienlijk, zodat de aantallen blijven stijgen. In de loop van juni loopt door uitputting van de nutriënten in het water de produktie en de hoeveelheid van het fytoplankton terug, en in de zomer overheersen zeer kleine algen, het nanoplankton (2-20 μm), en zeer grote dinoflagellaten. Beide typen zijn ongeschikt als voedsel voor roeipootkreeftjes, die in deze periode drastisch afnemen in aantal. Alleen in gebieden waar de waterkolom verrijkt wordt met nutriënten blijft de algenproduktie op niveau en is de samenstelling van het fytoplankton meer geschikt. Zulke gebieden zijn de kuststrook door de invloed van de rivierafvoer, en het getijfront tussen het gemengde, ondiepe water van de Zuidelijke Noordzee en het gelaagde water van de centrale Noordzee, waar mengingsprocessen nutriëntenrijk water van de koude onderlaag kunnen aanvoeren. Fronten kunnen een plaats zijn waar in de zomer de voedselketen fytoplankton-roeipootkreeftjes-pelagische vis niet onderbroken is, en daarmee kunnen ze een belangrijk produktiegebied vormen.

Het Friese Front, ten noordwesten van de Waddeneilanden, is het gebied waar in de meeste zomers het getijfront ligt tussen het zuidelijke Noordzeewater en het gelaagde water van de diepere, noordelijk gelegen Oestergronden (zie hoofdstuk 2). In dit gebied werden door Creutzberg e.a. (1984) hoge aantallen bodemdieren gevonden in een slib- en voedselrijke zone, samenhangend met een verhoogde bezinking van materiaal door afnemende stroomsnelheid. Boven dit bodemfront werd bovendien een aantal malen een verhoogde concentratie fytoplankton waargenomen in afwezigheid van een getijfront (zie hoofdstuk 3). Creutzberg (1985) veronderstelt dat nutriënten uit de verrijkte bodem aan de waterkolom worden afgegeven hetgeen tot een verhoogde activiteit in de pelagische voedselketen leidt. In dit hoofdstuk worden de op het Friese Front verrichte waarnemingen aan het zoöplankton en hun predatoren behandeld om na te gaan in hoeverre dit gebied inderdaad een afwijkende pelagische fauna herbergt. Van de hier gepresenteerde gegevens zijn alleen de echoloodregistraties van vis gepubliceerd (Sprong e.a., 1990).

Voor een uitvoeriger inleiding over het zoöplankton in de Noordzee wordt verwezen naar Daan (1990).

MATERIAAL EN METHODEN

De op en rond het Friese Front verzamelde zoöplanktonmonsters bestaan uit twee groepen. De ene set omvat een vijftal raaien van 7-15 stations op 4°30′ OL en betreft vangsten met netten met een maaswijdte van 300 μm. Op 30 juni en 18-20 juli 1983 werd een kleine planktontorpedo gebruikt, terwijl op 2 september 1987, 12-13 september en 12 november 1990 met een verticaal net werd gewerkt. Van deze monsters werden alleen de volwassen roeipootkreeftjes geteld.

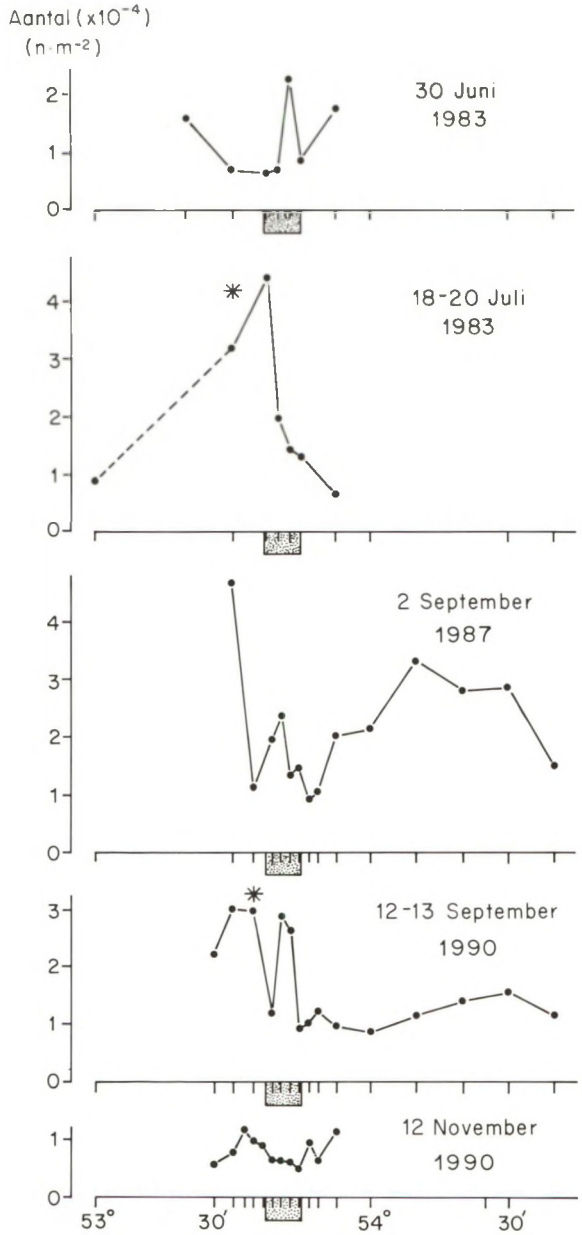


Fig. 4.1. Aantallen volwassen roeipootkreeftvrouwtjes onder 1 m^2, gesommeerd van oppervlak tot bij de bodem ($n \cdot m^{-2}$), op stations van een raai op 4°30′ OL. Het gearceerde gebied geeft de ligging van de rijke bodemzone aan. Een sterretje wijst op de positie van een fytoplanktonmaximum, indien aanwezig.

De tweede set gegevens betreft slechts 3 stations genaamd Zuid, Front en Noord, eveneens op 4°30′ OL. Op deze stations werden in mei-juni 1986 en augustus 1987 frequent vangsten gedaan met een grote planktontorpedo, voorzien van een 50 μm net. Alle dieren en stadia in deze vangsten zijn geteld, en de aantallen en groottes zijn omgerekend naar asvrijdrooggewicht (AVD) per m^3. Afzonderlijke soorten zijn in de volgende groepen samengenomen:

—Roeipootkreeftjes (Copepoda). Kleine kreeftachtigen van *ca.* 1 mm lengte met veel ontwikkelingsstadia (ei > nauplius larven 1 t/m 6 > copepodieten 1 t/m 5 > adult). De belangrijkste soorten in de zuidelijke Noordzee zijn *Pseudocalanus elongatus, Acartia clausi* en *Temora longicornis.* Deze zijn overwegend herbivoor.

—Andere herbivoren. Een verzamelgroep bestaande uit allerlei kreeftachtigen als vlokreeften (Amphipoda) en larven van de zeepok *Balanus* (Cirripedia); maar ook het pelagische manteldiertje *Oikopleura* (Larvacea) is een belangrijke soort in deze groep.

—Larven van bodembewonende borstelwormen (Polychaeta). Met name larven van de schelpkokerworm *Lanice* kunnen soms massaal in de waterkolom voorkomen.

—Carnivoren. Een zeer gevarieerde groep, voornamelijk bestaand uit dwergkwallen (Hydrozoa), ribkwallen (Ctenophora), kreeftachtigen zoals aasgarnalen (Mysidacea) en larven van garnalen en krabben (Decapoda), de pijlworm *Sagitta* (Chaetognatha) en vislarven (Pisces).

Het microzoöplankton is op het Friese Front niet adequaat bestudeerd. De gedeeltelijk daaronder vallende larven van de roeipootkreeftjes e.a. zijn door het gebruik van 50 μm netten wel verzameld, maar er zijn geen watermonsters genomen en verwerkt voor tellingen aan eencelligen. De 50 μm vangsten worden daarom onder de naam 'zoöplankton' behandeld.

Macroplankton werd bemonsterd met een grofmazig 'Isaacs-Kidd' net (1,4 mm). De vangsten van het Friese Front bestaan ook hier uit twee groepen. In het voorjaar van 1983 werd drie keer een raai van 8-16 stations bemonsterd, en in mei-juni 1986 en augustus 1987 werd gevist op de stations 'Zuid', 'Front' en 'Noord'. De trekken werden tot dicht bij de bodem gedaan, bij een vaarsnelheid van 2 knopen. Alle vangsten werden op eenzelfde manier gedetermineerd en gemeten, en omgerekend naar koolstofgehalte per m^3 ($gC \cdot m^{-3}$). De volgende groepen komen aan de orde.

—Dwergkwallen (Hydrozoa). Tere en meestal doorzichtige kwalletjes van enkele mm's groot. Veel soorten komen voor en ze voeden zich met zoöplankton dat aan de van netelcellen voorziene tentakels blijft kleven.

—Schijfkwallen (Scyphozoa). Dit zijn de bekende grote kwallen, met 5 soorten aanwezig in de Noordzee, waaronder de kompaskwal *Chrysaora* en de haarkwallen van het geslacht Cyanea. Ze eten zoöplankton maar ook grotere vislarven.

—Ribkwallen (Ctenophora). Het meest algemeen is

TABEL 4.1
Soortensamenstelling van de roeipootkreeftjes (%) (volwassen vrouwtjes) in zones van de raai op 4°30 OL. Zie Fig. 4.1 voor ligging van de stations en de totale aantallen per m^2. Zone Zuid loopt t/m 53°35, zone Front t/m 53°45 en zone Noord t/m 54° NB. De restcategorie bestaat vooral uit *Centropages* en *Calanus* soorten.

	Zuid	Front	Noord	Oestergronden
30 juni 1983				
Pseudocalanus	63	66	76	
Acartia	15	16	9	
Temora	22	14	15	
Rest	0	4	0	
18-20 juli 1983				
Pseudocalanus	3	11	53	
Acartia	83	77	43	
Temora	13	8	4	
Rest	1	4	0	
2 september 1987				
Pseudocalanus	18	42	43	56
Acartia	48	40	32	32
Temora	30	13	17	8
Rest	4	5	8	4
12-13 september 1990				
Pseudocalanus	37	37	70	74
Acartia	4	4	2	3
Temora	54	53	16	5
Rest	5	6	12	18
12 november 1990				
Pseudocalanus	53	36	14	
Acartia	24	49	58	
Temora	15	12	21	
Rest	8	3	7	

Pleurobrachia pileus, een glazig kogeltje van enkele mm's tot ongeveer 2 cm groot. Deze dieren zwemmen met behulp van trilharen en vangen met hun lange, kleverige tentakels vooral roeipootkreeftjes.
—Kreeftachtigen (Crustacea), bestaande uit vooral garnaalachtigen als aasgarnalen (Mysidacea), krill (Euphausiacea), en soms grote aantallen larven van bodembewonende garnalen en krabben (Decapoda).
—Vissen (Pisces). Alle vislarven met dooierzak en jonge vis tot 3 cm worden tot het macrozoöplankton gerekend, zoals soorten als haring, sardien, sprot en spiering, maar ook schol en andere bodembewonende platvissen die pelagische larven hebben.

Op enkele vaartochten zijn incidenteel waarnemingen gedaan aan de verdeling van de grotere vissen met behulp van een 38 kHz echolood. Op 25 en 26 september 1985 werd op een aantal noord-zuid raaien in de zone tussen de 30 en de 40 m dieptelijn een systematische opname gemaakt. Van belang zijn ook een noord-zuid opname over het Friese Front op 19 augustus 1987 en op 12 en 13 september 1990.

ZOÖPLANKTON

De vangsten van volwassen roeipootkreeftjes op een vijftal tochten zijn weergegeven in Fig. 4.1, en de soortensamenstelling in Tabel 4.1. In twee gevallen waren de aantallen duidelijk het hoogst boven en pal ten zuiden van het rijke bodemfront: op 18-20 juli 1983 in aanwezigheid van een getijfront met hogere chlorofyl concentraties op 53°20′-53°30′ NB tegen het front aan (Creutzberg, 1985; Fig. 3.2) en op 12-13 september 1990 in afwezigheid van een getijfront maar met een markante chlorofylpiek op 53°34.5′ NB (Fig. 3.6). De aantallen roeipootkreeftjes waren niet alleen op het station met de chlorofylpiek hoog maar over een veel breder gebied.

Tijdens de drie andere vaartochten was de chlorofylconcentratie boven het bodemfront gelijk of zelfs lager dan in de omringende wateren. Ook de verdeling van de roeipootkreeftjes vertoonde gemiddeld

TABEL 4.2
Hoeveelheid zoöplankton (mg DW·m^{-3}) op de stations Zuid (53°30), Front (53°42.5) en Noord (53°52.5 NB) gedurende mei-juni 1986 en augustus 1987.

Datum	Zuid	Front	Noord
9 mei '86	201	151	87
11 mei	92	79	88
13 mei	136	144	143
15 mei	124	177	184
gem.	138	138	126
22 mei '86	162	644	92
24 mei	561	949	178
26 mei	410	707	558
28 mei	262	361	602
30 mei	333	948	2196
1 juni	475	1874	7952
3 juni	289	522	2045
gem.	356	858	1946
13 juni '86	692	1497	1908
15 juni	1792	1240	694
17 juni	945	1660	640
19 juni	1051	1046	883
21 juni	1888	1058	
23 juni	846	535	901
gem.	1202	1173	1005
9 aug. '87	89	91	47
13 aug.	94	125	51
19 aug.	305	113	85
20 aug.	650	159	93
22 aug.	392	243	136
23 aug.	194	139	89
24 aug.	255	160	107
26 aug.	440	292	206
27 aug.	193	334	104
28 aug.	236	185	184
30 aug.	294	174	74
31 aug.	260	82	63
gem.	284	175	103

geen hogere waarden in dit gebied. In combinatie met gegevens over de chlorofylverdeling suggereert Fig. 4.1 tot op zekere hoogte een positieve relatie tussen fytoplanktonhoeveelheid en aantallen roeipootkreeftjes. In de gevallen dat de aantallen duidelijk het hoogst waren boven en pal ten zuiden van het rijke bodemfront, overheerste *Acartia* in juli 1983, terwijl *Temora* de belangrijkste soort was in september 1990. De soortensamenstelling op het Friese Front week op geen van de vaartochten sterk af van die ten zuiden óf ten noorden. Wel waren er meestal verschuivingen in samenstelling van zuid naar noord, soms geleidelijk, soms meer abrupt (Tabel 4.1). In de noordelijke sectoren was *Pseudocalanus* het talrijkst gedurende alle zomertochten.

In het late voorjaar van 1986 en in de zomer van 1987 werd frequent gevist op de stations Zuid, Front en Noord (Tabel 4.2). In de eerste onderzoekperiode t/m 15 mei 1986 was de totale hoeveelheid zoöplankton op alle drie stations laag en vormden de roeipootkreeftjes de belangrijkste groep (Tabel 4.3). Daarna nam de biomassa in alle groepen toe, met name op Front en eind mei-begin juni vooral op Noord, veroorzaakt door salpen (manteldieren) en wormenlarven. In de periode 13-23 juni 1986 bleef de broedproduktie van de wormen belangrijk, ook op Zuid, en steeg de gemiddelde totale biomassa van de roeipootkreeftjes verder (Tabel 4.3). De gemiddelde hoeveelheid zoöplankton was in deze periode opmerkelijk gelijk tussen de stations.

In augustus 1987 nam de gemiddelde biomassa af van Zuid naar Noord en vormden roeipootkreeftjes, andere kreefachtigen (Amphipoda), het manteldiertje *Oikopleura* en larven van bodembewonende slakken en stekelhuidigen het leeuwedeel van het zoöplankton (Tabel 4.2 en 4.3). Er waren geen grote verschillen in hydrografie door het ontbreken van een

TABEL 4.3
Gemiddelde hoeveelheid biomassa zoöplankton (mg DW·m^{-3}) per groep per monsterperiode op de stations Zuid (53°30), Front (53°42.5) en Noord (53°52.5 NB) gedurende mei-juni 1986 en augustus 1987.

	Zuid	Front	Noord
9-15 mei 1986			
Roeipootkreeftjes	111	91	110
Andere herbivoren	2	4	1
Wormenlarven	19	28	12
Carnivoren	6	15	3
22 mei-3 juni 1986			
Roeipootkreeftjes	226	244	348
Andere herbivoren	22	121	903
Wormenlarven	98	359	656
Carnivoren	10	134	39
13-23 juni 1986			
Roeipootkreeftjes	481	629	492
Andere herbivoren	196	54	80
Wormenlarven	447	434	405
Carnivoren	78	56	28
9-31 aug. 1987			
Roeipootkreeftjes	162	110	64
Andere herbivoren	103	61	27
Wormenlarven	9	3	3
Carnivoren	9	2	10

getijfront en chlorofylconcentraties waren vooral op Front en Noord laag.

MACROZOÖPLANKTON

In het voorjaar 1983 werd 3 maal een zuid-noord raai over het Friese Front bemonsterd (Fig. 4.2). Op 26-27 april bedroeg de Secchischijf-diepte op 53°37′ en 53°40′ NB slechts 3 m, zodat de fytoplanktondichtheid boven een deel van de rijke bodemzone waarschijnlijk hoog was. Op 53°37′ NB werd een groot aantal haring- en sprotlarven gevangen, en ook de hoeveelheid krill was veel hoger dan in de trekken op de andere stations. De totale biomassa op 53°37′ NB was 40 maal groter dan op 53°30′ waar de haarkwal *Cyanea lamarckii* domineerde, en gemiddeld 300 maal hoger dan op de andere stations boven de rijke bodemzone. Ook op het meest noordelijke station op 54°45′ NB boven de Oestergronden, was de vangst groot maar bestond deze vooral uit dwergkwallen en spieringlarven. Het ontbreken of schaars zijn van dwergkwallen, krill en vislarven in de vangsten ten zuiden van de rijke bodemzone (Tabel 4.4), suggereren verschillende watermassa's tussen zuid en noord.

Drie weken later op 17-18 mei, waren de Secchischijf-dieptes wederom laag boven de rijke bodemzone en op 53°25′ maar de vangsten vertoonden geen uitschieters meer (Fig. 4.2). Biomassa's kwamen nergens boven de 500 μg C·m^{-3}. Vislarven waren ditmaal in de zuidelijke sectoren het meest talrijk (Tabel 4.4). In meerdere sectoren vormden ribkwallen en larven van krabben een aanzienlijk deel van de biomassa. Dwergkwallen en krill ontbraken wederom in het zuiden.

Tijdens de derde vaartocht van 30 juni duidden de grote Secchischijf-dieptes niet op hoge fytoplanktonconcentraties op de grens van het gemengde zuidelijke water en het gelaagde gebied vanaf de rijke bodemzone. De biomassa's van de vangsten waren op drie van de vier stations in die zone boven de 500 μg C·m^{-3} (Fig. 4.2). Dit kwam vooral door grote aantallen ribkwallen, die ook domineerden op het meest noordelijke station van deze raai.

Zowel in het late voorjaar van 1986 als in de zomer van 1987 werd een maand lang frequent gemonsterd op het drietal stations 'Zuid', 'Front' en 'Noord' (Tabel 4.5). Eind mei-begin juni was de hoeveelheid macroplankton op alle stations nog zeer laag, en bestond ze vooral uit vislarven en larven van krabben (Tabel 4.6). Na 11 juni 1986 trad een steeds sterkere gelaagdheid in het onderzoeksgebied en op station Zuid op. Het aantal ribkwallen nam explosief toe op alle stations en op 17 en vooral 19 juni werden zeer veel larven van krabben op Zuid gevangen.

Door een stormachtige julimaand ontbrak een ge-

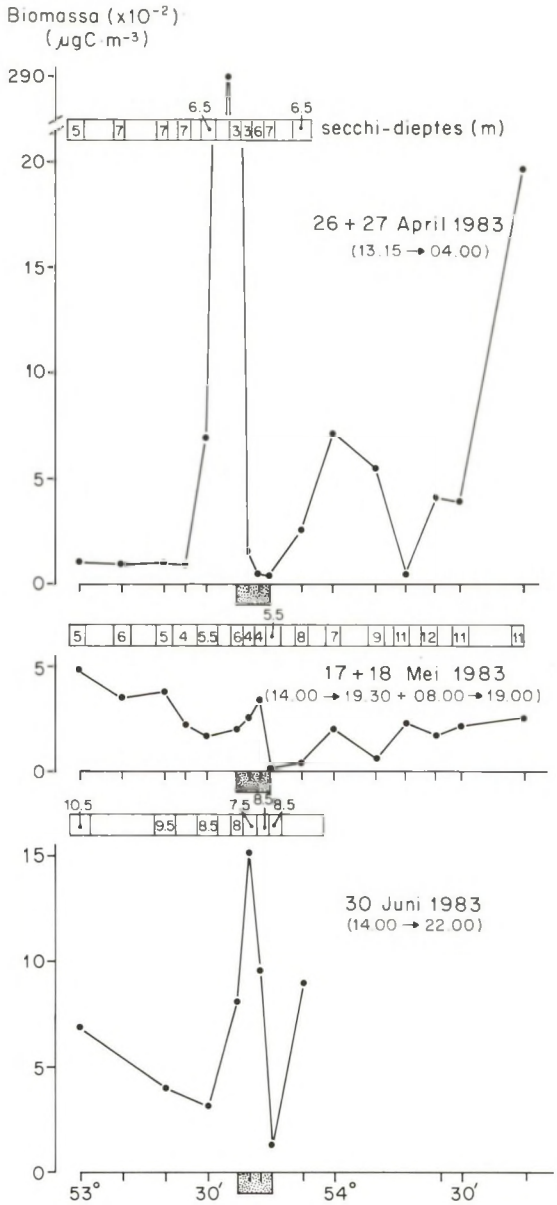


Fig. 4.2. Hoeveelheden macroplankton (μg C·m^{-3}) op stations van een raai op 4°30′ OL. Het gearceerde gebied geeft de ligging van de rijke bodemzone aan. Waargenomen Secchischijfdieptes (m) staan bovenaan de figuren, ontbrekende waarden betreffen 's nachts bemonsterde stations.

tijfront in augustus 1987. De koolstofgehaltes van de vangsten waren op alle drie stations gemiddeld hoog (Tabel 4.5), voornamelijk door hoge aantallen schijfkwallen en vislarven (Tabel 4.6). Tijdens deze vaartocht werden veel vangsten 's nachts gedaan, waarbij meer vislarven werden gevangen dan overdag. De vangsten van schijfkwallen vertoonden geen consequente dag-nacht verschillen. Aannemende

TABEL 4.4

Gemiddelde hoeveelheid biomassa (µg C·m^{-3}) van verschillende groepen van het macroplankton in sectoren van een raai op 4°30' OL. West van Texel omvat de stations 53°-53°10 NB, Zuid = 53°20-53°30 NB, Front = 53°37-53°45 NB, Noord = 53°52.5-54° NB, Oestergronden = 54°10-54°45 NB. Tussen haakjes het aantal stations per sector.

	26 + 27 april 1983					17 + 18 mei 1983					30 juni 1983			
	W. van Texel (2)	Zuid (3)	Front (4)	Noord (2)	Oester-gronden (5)	W. van Texel (2)	Zuid (3)	Front (4)	Noord (2)	Oester-gronden (5)	W. van Texel (1)	Zuid (2)	Front (4)	Noord (1)
Dwergkwallen	0	0	5	99	241	0	0	0	1	74	109	75	139	23
Schijfkwallen	0	273	0	0	0	0	0	0	0	0	462	0	0	0
Ribkwallen	0	12	8	2	30	158	16	62	118	17	43	137	654	831
Pijlwormen	0	0	0	60	1	1	0	1	0	3	0	0	0	0
Wormenlarven	0	0	0	80	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Aasgarnalen	87	0	0	12	10	0	0	0	0	0	0	0	6	0
Krill	0	2	592	98	80	0	0	11	2	5	0	0	1	0
Overige kreeftachtigen	0	0	1	7	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Krabbelarven	0	0	3	0	5	38	0	93	0	48	1	1	1	0
Vislarven	14	10	6739	132	299	224	241	40	3	25	75	146	58	55
Totaal	101	297	7348	490	675	420	257	208	124	186	690	359	859	909

dat het Isaacs-Kidd net dicht genoeg bij de bodem kwam om daar eventuele concentraties van vislarven overdag adequaat te bemonsteren, dan lijken veel vislarven in staat te zijn om bij daglicht het net, dat met een snelheid van 3 à 4 km per uur door het water gesleept wordt, te ontwijken. De eventuele consequenties voor de macroplanktonverdelingen in Fig. 4.2 lijken beperkt, aangezien de grote nachtvangsten op de meest noordelijke stations van de april- en juniraai vooral uit kwallen bestonden.

ECHOLOODREGISTRATIES

Echoloodwaarnemingen tijdens raaien over het Friese Front op 25 en 26 september 1985 gaven aan dat zich hier waarschijnlijk concentraties van kleine vis bevonden. De betreffende echo's lieten zien dat er sprake is van een duidelijke dag-nacht migratie. Overdag zat de vis dicht bij de bodem, maar 's nachts kwamen ze in het bovenste deel van de waterkolom tot dicht onder het oppervlak, om in de och-

TABEL 4.5

Hoeveelheid macroplankton (µg C·m^{-3}) op de stations Zuid (53°30), Front (53°42.5) en Noord (53°52.5 NB) gedurende eind mei en juni 1986 en gedurende augustus 1987. In 1986 werd alleen overdag met het Isaacs Kidd net gevist; in 1987 werden ook trekken 's nachts (N) gedaan.

	voorjaar 1986				zomer 1987		
Datum	Zuid	Front	Noord	Datum	Zuid	Front	Noord
24 mei	32	36	40	4 aug. N	336	728	616
26 mei	187	102	26	9 aug.	491	564	1107
28 mei	318	99		10 aug. N	1373	1144	491
30 mei	54	128	24	12 aug. N	7755	948	945
1 juni	274	14	25	13 aug.	514	610	864
3 juni	6	315	7	14 aug. N	775	428	561
				16 aug. N	2923	1066	396
gem.	145	116	24	19 aug. N	734	961	4324
				19 aug.	64	492	1130
11 juni	47	47		21 aug. N	1164	2445	1369
13 juni	573	1014	3787	23 aug. N	1305	1368	1555
15 juni	1132	3068	1782	23 aug.	283	208	814
17 juni	3211	701	1254	29 aug. N	3944	2178	2292
19 juni	19020	3640	1355	31 aug. N	5677	979	2814
21 juni	1392	2915	5514	31 aug.	469	68	2043
23 juni	1402	5288	2907				
				gem.	1854	946	1421
gem.	4455	2771	2767				
(excl. 11 juni)				Dag gem.	364	388	1192
				Nacht gem.	2599	1225	1536

TABEL 4.6
Gemiddelde hoeveelheid biomassa (µg C·m⁻³) van verschillende groepen macroplankton per monsterserie in 1986 en 1987 de stations Zuid, Front en Noord.

	Voorjaar 1986						Zomer 1987					
	24 mei- 3 juni			13-23 juni			Dagvangsten 9-31 aug.			Nachtvangsten 4-31 aug.		
	Zuid	Front	Noord	Zuid	Front	Noord	Zuid	Front	Noord	Zuid	Front	Noord
Dwergkwallen	0	2	3	12	51	7	20	4	1	28	1	48
Schijfkwallen	0	0	0	0	0	0	194	274	836	206	478	640
Ribkwallen	35	2	3	778	2588	2738	0	0	0	0	0	0
Garnaalachtigen	0	3	0	3	11	2	0	0	0	11	11	5
Krabbelarven	57	50	3	3570	5	7	0	0	0	0	0	0
Vislarven	53	59	15	92	116	13	150	111	355	2354	735	843

tend weer uit die laag te verdwijnen (Fig. 4.3). De horizontale verdeling van de echo's toonde duidelijk concentraties in een gebied van ongeveer 32 tot 35 m diepte (Fig. 4.4). Het is opmerkelijk dat dit gebied min of meer samenvalt met de rijke bodemzone. Tijdens nachttrekken met een wijdmazige uitvoering (5 mm) van het Isaacs-Kidd net werd bij een snelheid van 8 km per uur enige adulte sprot en jonge haring in de bovenlaag gevangen. Maagonderzoek bij deze vis wees uit dat de prooien voornamelijk bestonden uit roeipootkreeftjes, in het bijzonder *Temora*.

Ook in oktober 1986 werden concentraties vis op het Friese Front waargenomen maar het aantal en de intensiteit van de echo's was toen lager dan in september 1985. In augustus 1987 werden verhoogde concentraties geregistreerd tussen 53°37′ en 53°44′ NB (hoofdstuk 9), eveneens boven de verrijkte bodemzone. De vorm van de echo's suggereerde dat dit haringachtigen waren, waarschijnlijk sprot.

Echoloodregistraties op 12 en 13 september 1990 toonden groepen echo's bij de bodem. De echo's hadden een minder grote en aaneengesloten vorm dan die van september 1985 (zie Fig. 4.3.a). Toch werden ook nu de schooltjes niet in het ondiepe zuiden of boven de diepe Oestergronden aangetroffen, maar alleen daartussen, van ongeveer 53°34′ tot 53°52′ NB (Tabel 4.7). Daarentegen waren diffuse echo's, mogelijk afgegeven door macroplankton, op vrijwel elk station aanwezig.

DISCUSSIE

De gepresenteerde gegevens laten zien dat regelmatig verhoogde concentraties van zoöplankton en macroplankton boven of vlak bij de rijke bodemzone voorkomen. De waarnemingen hebben echter een wat fragmentarisch karakter door de afwezigheid van meerdere trekken per station, zodat de reproduceerbaarheid van de gegevens niet te beoordelen is. Bovendien is vaak maar één van de categorieën plankton bemonsterd. De meest aansprekende maxima op of bij het Friese Front zijn de spectaculair grote vangst van haring- en sprotlarven op 26-27 april 1983 en de hoge aantallen roeipootkreeftjes op 18-20 juli 1983 en 12-13 september 1990. Alle drie waarnemingen lijken of gaan gepaard met een chlorofyl maximum, op 18-20 juli gekoppeld aan een getijfront en op de twee andere vaartochten in afwezigheid van gelaagdheid. Welke levensduur zulke pelagische maxima boven of bij het bodemfront hebben is onbekend. De gegevens verzameld in 1986 en 1987 suggereren dat biomassaverschillen tussen stations zeker een week kunnen aanhouden.

Populaties van zoöplankton groeien veel trager dan die van fytoplankton. De generatieduur ligt in de grootte-orde van enige weken in plaats van dagen. Eigenlijk kan men alleen bij langdurige perioden van rustig weer in de zomer, wanneer de verblijftijd van het water boven de rijke bodemzone een maand kan bedragen (zie hoofdstuk 3), verwachten dat het ontstaan van een 'chlorofyl zuil' gevolgd kan worden door de ontwikkeling van een zoöplanktonmaximum. Een voorbeeld lijkt de raai van september 1990 na een zeer fraaie zomer. De piek van het (langer levende) zoöplankton was toen over een breder gebied dan die voor het fytoplankton, mogelijk door uitwaaiering van de populaties. Een macroplanktonpiek zoals de concentratie ribkwallen op 30 juni 1983 moet wellicht eerder aan passieve concentratie op het getijfront toegeschreven worden.

Simultane waarnemingen aan fytoplankton (hoofd-

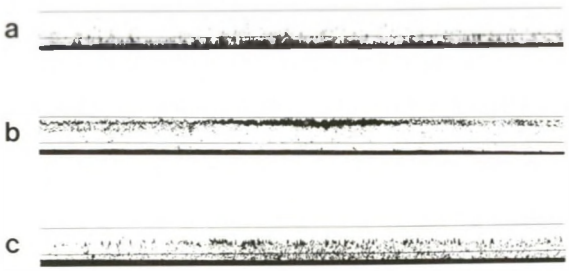


Fig. 4.3. Echoregistraties op het Friese Front op 25 en 26 september 1985. Lengtes van de opnames beslaan circa 5 mijl (9 km); de horizontale lijnen geven 30 m diepte aan. Tijdstippen: a. 12.05-12.50 b. 20.10-21.05; c. 07.20-08.20.

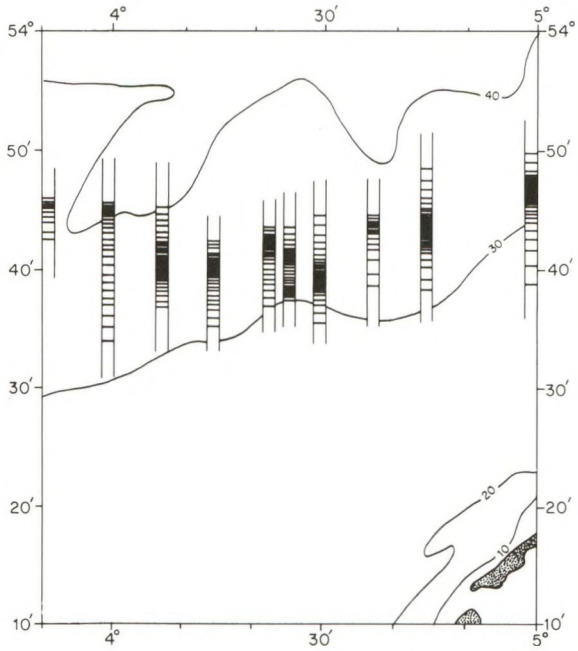


Fig. 4.4. Echodichtheid op raaien in het Friese Front gebied op 25 en 26 september 1985.

stuk 3), zoöplankton en macroplankton gedurende mei-juni 1986 en augustus 1987 werden in een vrij klein gebied verricht. In deze perioden werden op het station Front niet systematisch hogere waarden gevonden dan op de ongeveer 20 km verderop gelegen stations Zuid en Noord. De gegevens van voorjaar 1986 wezen echter op hoge fytoplanktondichtheden en produkties in dit hele gebied en ook de zoöplankton biomassa's blijken bij vergelijking met andere gebieden in de Noordzee verrassend hoog. Voor de roeipootkreeftjes geven Fransz e.a. (1984) waarden variërend van 30 tot 60 mg AVD·m^{-3} (alle stadia samen, 50 μm netvangsten) voor zowel de Zuidelijke Bocht als de Oestergronden gedurende mei tot september. Alleen de Nederlandse kuststrook komt daar duidelijk bovenuit met 175 mg AVD·m^{-3} in juli. Het gebied rond het Friese Front was in het voorjaar van 1986 beduidend rijker, met een ontwikkeling van 100 naar 500 à 600 mg AVD·m^{-3} op alle drie stations. Ook in augustus 1987 werd gemiddeld nog 100 mg AVD·m^{-3} aan roeipootkreeftjes gevonden. De sterke zoöplankton ontwikkeling in mei-juni moet veroorzaakt zijn door de uitbundige voorjaarsbloei in het gebied maar waarom de zoöplankton biomassa ook in augustus, in afwezigheid van een chlorofyl zuil, over een breed gebied relatief hoog bleef is onduidelijk. Een veronderstelling is dat de stormen in de voorafgaande julimaand het materiaal van het rijke bodemfront in noordwaartse richting verspreid hebben en daarmee ook het pelagiaal op Noord stimuleerden, terwijl op Zuid watermassa fronten voor verrijking zorgden.

Tijdens de meetcampagnes in 1986 en 1987 zijn veel graas-, eileg- en groei-experimenten met roeipootkreeftjes gedaan, maar de resultaten (grotendeels nog niet gepubliceerd) geven geen hogere uitslagen voor het station Front dan voor de stations Zuid en Noord. De eileg door roeipootkreeftjes vertoonde vooral een seizoensverloop, met op alle stations veel hogere waarden tijdens mei-juni 1986 dan tijdens de relatief chlorofylarme maand augustus 1987 (Fransz e.a., 1989). Eenzelfde patroon volgde de groeisnelheid en de graasactiviteit. Gedurende de waarnemingsperiode in augustus leek de consumptie van fytoplankton door roeipootkreeftjes niet hoger dan de 10 tot 20% van de dagelijkse algenproduktie zoals die zomer 1981 op de Oestergronden waargenomen werd (Baars & Fransz, 1984). Dit is te weinig om te veronderstellen dat een potentiële fytoplankton-bloei op het front steeds onderdrukt wordt door begrazing.

Voor de prooi-predator relatie tussen zoöplankton en macroplankton kunnen soortgelijke uitspraken ge-

TABEL 4.7

Schematische weergave van echoloodregistraties over een noord-zuid raai op 4°30 OL op 12 en 13 sept. 1990 overdag. Boven- en onderhelft van de waterkolom werden op aan- (+) of afwezigheid (-) van twee typen echo's geanalyseerd. Diffuse, streperige echo's (macroplankton?) zijn naar mate van zwarting ingedeeld, en compacte, zwarte echo's (visscholen?) naar frequentie.

	53° NB								54° NB			
	26'	30'	34'	38'	42'	46'	50'	55'	10'	20'	30'	40'
Macroplankton?												
Bovenlaag	+++	++	+	+	+++	+++	+++	+	-	-	+	++
Onderlaag	+++	++	-	-	++	+	+	-	-	-	-	-
Visscholen?												
Bovenlaag	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Onderlaag	-	-	+	++	+	+	+	-	-	-	-	-

daan worden. Uit studies gedaan voor de Nederlandse kust (Daan, 1986, 1987, 1988; Miller & Daan, 1989; Kuipers e.a., 1990) blijkt dat in het algemeen de vraat van het macroplankton te gering is om zoöplankton populaties te controleren. Alleen wanneer de voedselomstandigheden van het zoöplankton zo verslechteren dat de produktie van eieren en de groei van de larven tijdelijk stagneert, dan zijn predatoren op eieren zoals de zeevonk *Noctiluca miliaris* (een 1 mm groot zweephaardier, vaak heel talrijk in de zomer) en predatoren op larven en volwassenen als de ribkwal *Pleurobrachia pileus* belangrijke factoren bij de afname van het aantal roeipootkreeftjes. De seizoensproduktie van roeipootkreeftjes wordt in de Zuidelijke Noordzee geschat op 10 tot 20 $gC \cdot m^{-2}$ (Fransz & Gieskes, 1984), oftewel op ongeveer 5 mg $C \cdot m^{-3}$ per dag. Voor het Friese Front gebied zal dit hoger zijn, en ook in augustus 1987 waarschijnlijk het dubbele hebben bedragen. Wanneer de dagelijkse consumptie door het macroplankton op ongeveer 50% van het eigen koolstofgewicht van deze dieren gesteld wordt, dan volgt uit de nachtvangsten in Tabel 4.5 dat aan zoöplankton 0,6-1,3 mg $C \cdot m^{-3} \cdot d^{-1}$ geconsumeerd wordt. Het macroplankton speelt dus volgens deze globale berekeningen geen dominerende rol bij de aantalsregulatie van het zoöplankton op het Friese Front. Of dit ook voor grotere jonge vis geldt is de vraag. Deze categorie predatoren ontbreekt in de vangsten met het Isaacs-Kidd net, maar massale aanwezigheid gedurende de zomer werd duidelijk door de echoloodwaarnemingen.

Op dit moment zijn de echoloodgegevens, verzameld tijdens enkele vaartochten in de periode augustus-oktober, zeer eenduidig. Alle registraties wijzen op een concentratie van sprot en haring boven de rijke bodemzone. De aanwezigheid van roeipootkreeftjes in de magen van vissen, gevangen in september 1985, is aangegrepen om te veronderstellen dat deze vis aggregeert op het Friese Front vanwege een hoge primaire produktie en een grote hoeveelheid zoöplankton (Sprong e.a., 1990). De gegevens uit 1987 en 1990 geven geen uitsluitsel over deze hypothese. In augustus 1987 werd geen maximum in algenproduktie (zie hoofdstuk 3) of in hoeveelheid zoöplankton gevonden op station Front (53°42.5' NB), ook niet rond de datum van de bewuste echoopname. In september 1990 telde de brede zone met visscholen zowel stations met hoge als met lage aantallen roeipootkreeftjes. Het is mogelijk dat ook om andere redenen het Friese Front een aantrekkelijke verblijfplaats voor deze pelagische vis is. Het is een gebied dat vergeleken met de Zuidelijke Bocht lagere stroomsnelheden en helderder, dieper water heeft. De rijke bodemzone zal door afwijkende bodemgesteldheid en -fauna (en daardoor bv. een afwijkende geur) een duidelijk oriëntatiepunt kunnen vormen. Van de sprot is bekend dat deze zich 's winters in ondieper kustwater dichtbij estuaria en riviermondingen concentreert. Vermoed wordt dat de scholen op het Friese Front dan verdwenen zijn maar door het ontbreken van echoloodregistraties in de winterperiode is daar geen zekerheid over. Ook is het niet duidelijk of de sprot al in de paartijd, april-juni, op het Friese Front teruggekeerd is of dat de paaiplaatsen elders liggen.

LITERATUUR

BAARS, M.A. & H.G. FRANSZ, 1984. Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the central North Sea. Neth. J. Sea Res. **18:** 120-142.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll *a* maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp., Cambridge University Press, Cambridge: 97-108.

——, 1989. Het Friese Front. Waddenbulletin **24:** 4-8.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G. DUINEVELD & N. LOPEZ LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 101-110.

DAAN, R., 1986. Food intake and growth of *Sarsia tubulosa* (Sars, 1835), with quantitative estimates of predation on copepod populations. Neth. J. Sea Res. **20:** 67-74.

——, 1987. Impact of egg predation by *Noctiluca miliaris* on the summer development of copepod populations in the southern North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. **37:** 9-17.

——, 1988. Factors controlling the summer development of copepod populations in the Southern Bight of the North Sea. Neth. J. Sea Res. **23:** 305-322.

——, 1990. Zoöplankton. In: P. de Wolf. De Noordzee. Terra, Zutphen, 93-102.

FRANSZ, H.G. & W.W.C. GIESKES, 1984. The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 218-226.

FRANSZ, H.G., S.R. GONZALEZ & W.C.M. KLEIN BRETELER, 1989. Fecundity as a factor controlling the seasonal population cycle in *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida). In: J.S. Ryland & P.A. Tyler. Reproduction, genetics and distribution of marine organisms. Proc. 23rd Europ. Mar. Biol. Symp. Olsen & Olsen, Fredensborg: 83-90.

FRANSZ, H.G., J.C. MIQUEL & S.R. GONZALEZ, 1984. Mesozooplankton composition, biomass and vertical distribution, and copepod production in the stratified central North Sea. Neth. J. Sea Res. **18:** 82-96.

KUIPERS, B.R., U. GAEDKE & L. ENSERINK, 1990. Effect of ctenophore predation on mesozooplankton during a spring outburst of *Pleurobrachia pileus*. Neth. J. Sea Res. **26:** 111-124.

MILLER, R.J. & R. DAAN, 1989. Planktonic predators and copepod abundance near the Dutch coast. J. Plankton Res. **11:** 263-282.

SPRONG, I., B.R. KUIPERS & H. WITTE, 1990. Acoustic phenomena related to an enriched benthic zone in the North Sea. J. Plankton Res. **12:** 251-261.

5. HET MICROBIËLE VOEDSELWEB IN HET FRIESE FRONT

F.C. van Duyl, R.P.M. Bak, A.J. Kop & G. Nieuwland

INLEIDING

De belangrijkste structurele componenten van het microbiële voedselweb worden gevormd door bacteriën en protisten. Bacteriën behoren tot de procaryoten, terwijl protisten tot de eucaryoten gerekend worden. Protist is een verzamelnaam voor de groep eenvoudige eucaryoten die bestaat uit protozoën, schimmels en sommige algensoorten. De protisten zijn voornamelijk vertegenwoordigd door nanoflagellaten, eencellige eucaryote organismen met 1 of 2 flagellen en cel diameters van minder dan 20 μm lengte. Er wordt onderscheid gemaakt tussen heterotrofe en autotrofe nanoflagellaten. Autotrofe nanoflagellaten zijn in staat om zelf organische koolstof te vormen d.m.v. fotosynthese, terwijl heterotrofe organismen externe organische verbindingen nodig hebben. Tussen de groepen in het microbiële voedselweb bestaan trofische relaties, met name de predatie van heterotrofe nanoflagellaten op bacteriën. Onderzoek heeft uitgewezen dat 6-60% van de primaire produktie aan componenten in het microbië-

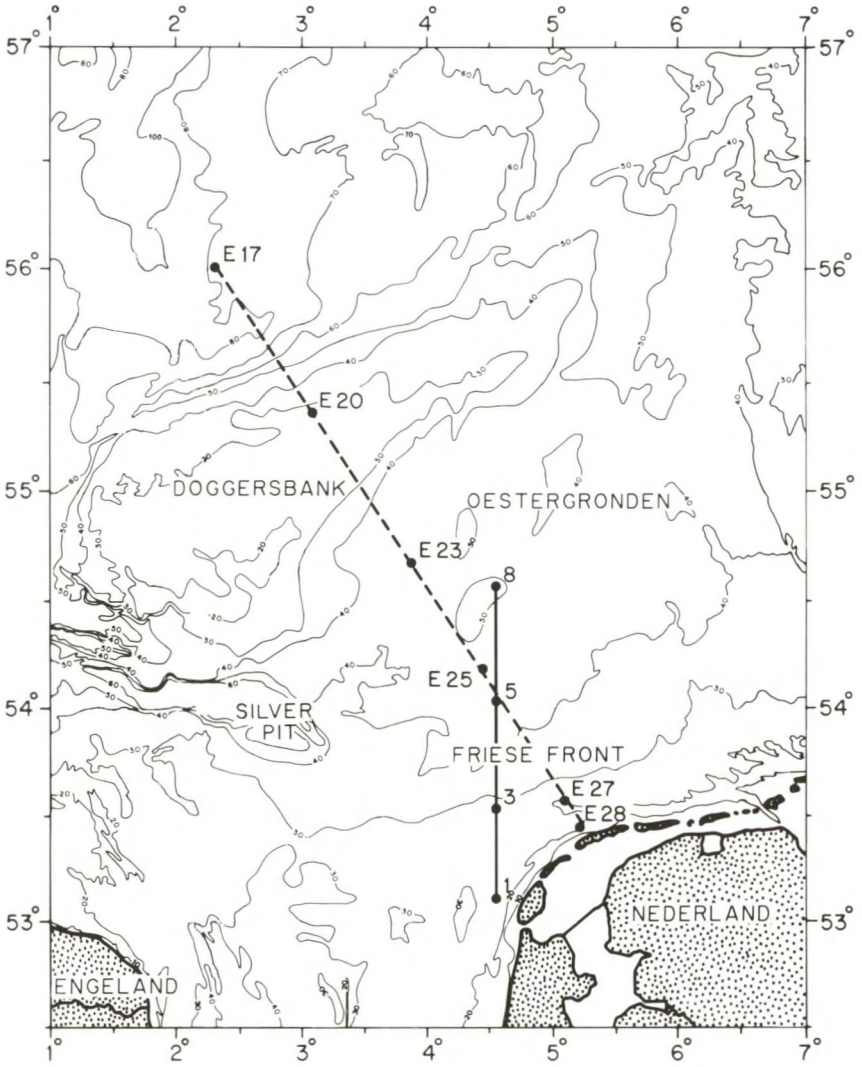


Fig. 5.1. Bemonsterde stations tijdens expedities in respectievelijk juni (E17-E28) en juli-augustus (1-8) 1988.

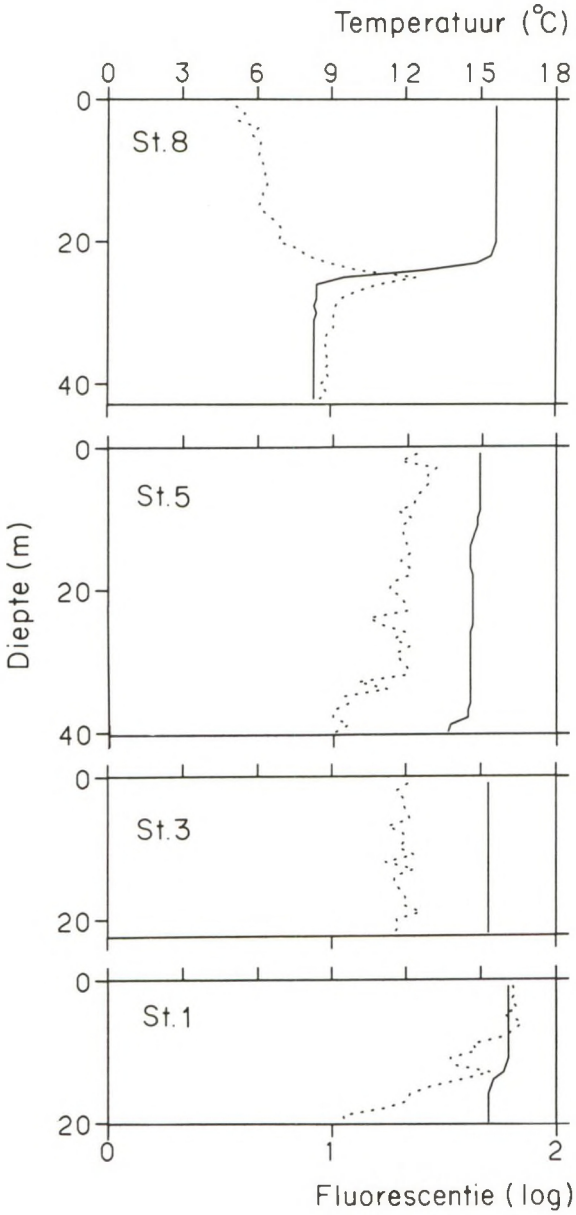


Fig. 5.2. Temperatuur verloop (°C; ——) en fluorescentie (---) in de verticaal op de stations (1-8), bemonsterd tijdens de expeditie in augustus 1988 (zie Fig. 5.1).

le voedselweb ten goede komt (Fuhrman & Azam, 1980; 1982). In hoeverre het microbiële voedselweb energie doorgeeft aan hogere trofische niveaus is niet eenduidig en hangt mogelijk samen met (sub)recente historie van de bemonsterde watermassa's (gemengd, gestratificeerd).

Het microbiële voedselweb in de Noordzee heeft tot op heden weinig aandacht gekregen. Slechts in een beperkt aantal deelgebieden is de structuur van het auto- en heterotrofe nanoplankton (Geider, 1980; Nielsen & Richardson, 1989) en het belang van bacteriën (Billen e.a., 1990) onderzocht. De aanwezige informatie over het Friese Front wordt voor de waterfase gevormd door de gegevens verzameld tijdens 2 zeegaande expedities in 1988, waarbij vooral het onderzoek naar het functioneren van het microbiële voedselweb in getijfronten, gemengde en gestratificeerde gebieden centraal gestaan heeft (van Duyl e.a., 1990). Gegevens over microbiële processen in de bodem zijn verzameld in 1989 in het kader van het 'mesocosm experiment' (van Duyl e.a., 1991).

DE WATERKOLOM

Figuur 5.1. toont de stations bezocht tijdens de expedities in 1988. Aan de hand van het temperatuurverloop met de diepte op de verschillende stations (Fig. 5.2) is te zien dat in juli 1988 het fysisch front zich bevond tussen station 5 en 8. In het algemeen wordt de hoogste microbiële activiteit in de kustzone aangetroffen en nemen de waarden richting centrale Noordzee af (Tabel 5.1). Deze trend lijkt onderbroken te worden ter hoogte van het Friese Front in juli (Fig. 5.3). In het bijzonder de specifieke bacteriële groei en aantallen auto- en heterotrofe nanoflagellaten vertonen hogere waarden tussen station 3 en 5, tussen de 25 en 35 m dieptelijnen. De specifieke bacteriële groeisnelheid bereikt op het Friese Front waarden van meer dan 40×10^{-3} u^{-1}, terwijl zowel in de kustzone als ten noorden van het front deze specifieke groeisnelheid daalt tot waarden van 6 - $10 \times 10^{-3} \cdot u^{-1}$. Eenzelfde patroon is waarneembaar in de dichtheden nanoflagellaten. Zowel de autotrofe als de heterotrofe nanoflagellaten zijn een factor 4 in dichtheid verhoogd op het front. Deze op het Friese Front gevonden waarden worden zelfs niet overtroffen door de waarden van de kuststations (van Duyl e.a., 1990), die onder invloed staan van nutriëntenrijk rivierwater.

Verhoogde microbiële activiteit op fronten lijkt algemeen in de Noordzee voor te komen in de zomer. Zowel Fogg e.a. (1985) als Lochte (1985) en van Duyl e.a. (1990) rapporteren verhoogde activiteiten in andere frontale gebieden, zoals in de Ierse Zee, het En-

TABEL 5.1
Bacteriële produktie ($mgC \cdot m^{-3} \cdot d^{-1}$) in de waterkolom op een raai over het Friese Front gebied (zie Fig. 5.1).

Station	Bacteriële Produktie ($mgC \cdot m^{-3} \cdot d^{-1}$)
E28	1444
E27	1008
E25	240
E23	154
E20	94
E17	120

gelse kanaal en de centrale Noordzee. De verklaring wordt gezocht in het beschikbaar komen van nutriënten in een front gebied (hoofdstuk 3). Een fysisch front bevindt zich op de overgang van verticaal gemengde naar gestratificeerde watermassa's. Door mengingsverschijnselen die hier plaatsvinden vermengt nutriënten-arm water zich met nutriënten rijk water vanonder de spronglaag. De hierdoor verhoogde beschikbaarheid van nutriënten in de eufotische zone kan de primaire produktie op het front stimuleren, hetgeen bevestigd werd voor andere gebieden in de Noordzee door Riegman e.a. (1990). Deze verhoogde primaire produktie wordt gezien als de oorzaak van de eveneens verhoogde bacteriële produktie (Cole e.a., 1989). Van primaire producenten afkomstig opgelost organisch materiaal (door excretie, lysis, materiaal dat vrijkomt bij slordig eten door consumenten) vormt de voedselbron voor deze bacteriën. Heterotrofe nanoflagellaten zullen hierdoor eveneens in aantal kunnen toenemen door een verhoogde predatie op bacteriën, die hun primaire voedselbron vormen (Fenchel, 1982). Dit komt tot uiting in de kombinatie van een lage bacteriële biomassa met een hoge specifieke groeisnelheid, oftewel een hoge turnover snelheid. De correlatie tussen specifieke bacteriële groeisnelheid en aantal heterotrofe nanoflagellaten duidt op regulatie van de bacterie-aantallen door de heterotrofe nanoflagellaten (van Duyl e.a., 1990). Een zelfde regulatie wordt eveneens gevonden voor gemengde wateren (van Duyl e.a., 1990). In gestratificeerde gebieden kon een dergelijke regulatie van prooi door predator niet gevonden worden.

Tijdens de expeditie in juli-augustus 1988 varieerde de grootte van de bacteriële produktie in verhouding tot de primaire produktie van 3 tot 31%. Bij een koolstof omzettingsefficientie van 50% (Williams, 1984) betekent dit dat de bacteriën tussen de 6 en 62% van de primaire produktie voor hun rekening nemen. Deze range komt overeen met in de literatuur vermelde waarden (Fuhrman & Azam, 1980, 1982). Het is duidelijk dat op deze wijze een aanzienlijk deel van de primaire produktie via bacteriën en heterotrofe nanoflagellaten in het microbiële voedselweb verstookt wordt en slechts een restant doorgegeven kan worden aan hogere trofische niveaus door predatie op flagellaten door ciliaten en hogere organismen (copepoden). Hierdoor komt nog maar een geredu-

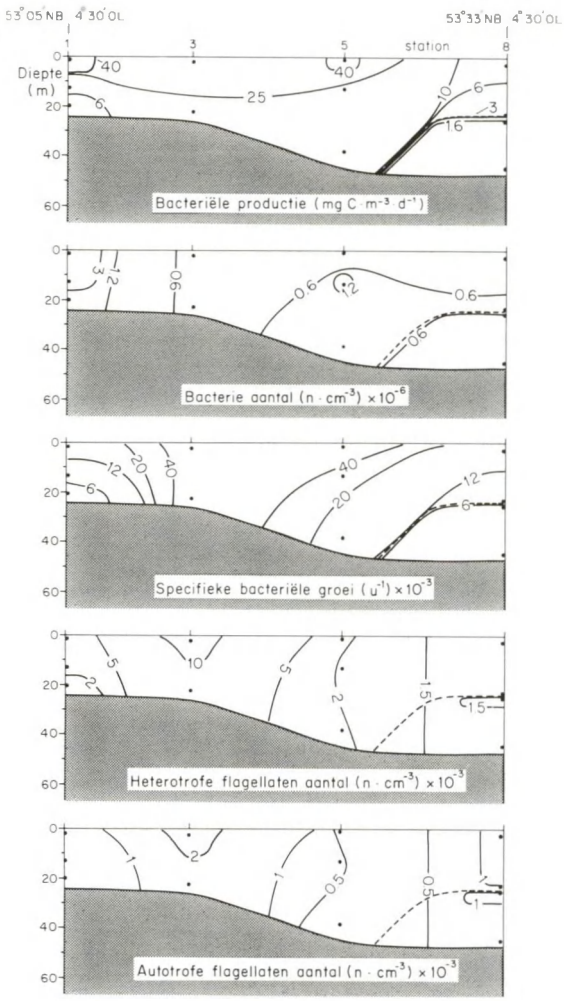


Fig. 5.3. Dwarsprofiel van microbiële variabelen op de raai over het Friese Front vanaf Texel tot Centrale Oestergronden in juli 1988.

TABEL 5.2
Karakterisering van Breeveertien en Friese Front.

		Breeveertien	Friese Front
Locatie	NB	53°00´	53°42´
	OL	3°55´	4°30´
Waterdiepte (m)		28	38
Mediane korrelgrootte (µm)		200-250	125-150
Slib gehalte (fractie > 20µm)		< 2%	> 20%
Koolstofgehalte (mgC.g^{-1} droog sediment)		1	5

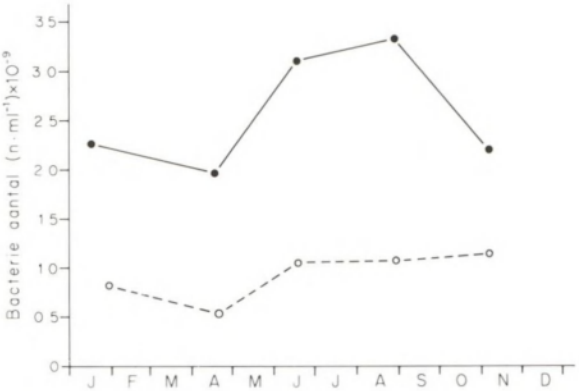


Fig. 5.4. Seizoensvariatie van bacterie aantallen ($n \cdot ml^{-1}$) in de 0-5 mm oppervlaktelaag van de bodem van Friese Front (——) en Breeveertien (---).

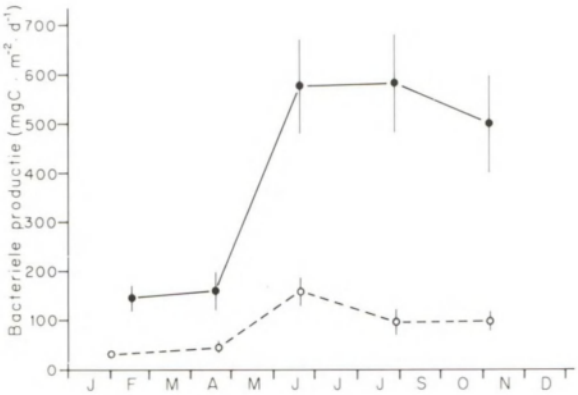


Fig. 5.5. Seizoensvariatie van bacteriële produktie ($mgC \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) in de 0-5 mm oppervlaktelaag van de bodem van Friese Front (——) en Breeveertien (---).

ceerd deel van de primaire produktie na sedimentatie ten goede aan het benthisch systeem.

De zone met verhoogde microbiële activiteit hoeft niet noodzakelijkerwijs te overlappen met de zone waarin het fysische front zich op dat moment bevindt. Een verhoogde primaire produktie in een front leidt weliswaar tot een verhoogde bacteriële produktie, echter met een zekere vertraging (Anderson & Fenchel, 1985; Andersen & Sørensen, 1986; Billen & Fontigny, 1987). Als gevolg van de heersende waterbewegingen kan dit er toe leiden dat op het moment van verhoogde bacteriële produktie deze ontkoppeld lijkt te zijn van de primaire produktie als ook van de precieze locatie van het front. Een andere mogelijkheid is dat de verhoogde microbiële activiteit zoals die in de waterkolom boven het Friese Bodem Front wordt gevonden los staat van het getijfront en (in)direct gegenereerd wordt door de nutriënt regeneratie uit de biologisch rijke bodemzone (hoofdstuk 3, 6).

DE BODEM

Tot 1989 onbreekt eigenlijk iedere informatie over de bodemmicrobiologie in de Noordzee (Billen e.a., 1990). In het kader van het 'mesocosm experiment' uit 1989 zijn een aantal microbiële parameters gedurende het gehele jaar 5 maal gemeten op het Friese Front (refererend naar de biologisch verrijkte bodemzone) en op een station zuidelijk van dit gebied: Breeveertien (zie Fig. 6.1) (van Duyl e.a., 1991). Doel van dit onderzoek was om na te gaan of de microbiële processen, zoals die zich afspelen in Noordzeesedimenten, nagebootst en dus bestudeerd kunnen worden in mesocosms. Tabel 5.2. geeft een karakterisering van beide bemonsterde stations.

Gedurende 1989 zijn de volgende parameters gemeten: bacterie aantal en produktie, aantal protozoën (voornamelijk heterotrofe nanoflagellaten) en de bodemrespiratie. De seizoenspatronen op beide stati-

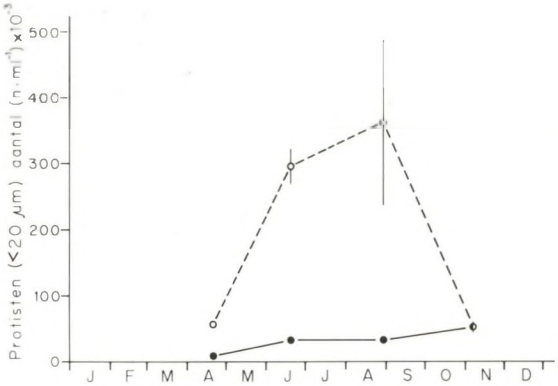


Fig. 5.6. Seizoensvariatie van protisten aantallen ($n \cdot ml^{-1}$) in de 0-5 mm oppervlaktelaag van de bodem van Friese Front (——) en Breeveertien (---).

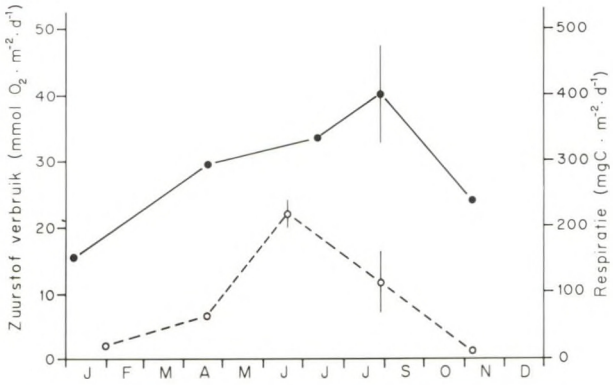


Fig. 5.7. Seizoensvariatie van zuurstof consumptie (mmol $O_2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) en koolstof respiratie (mg $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) van de bodem van Friese Front (——) en Breeveertien (---).

TABEL 5.3
Bacteriële produktie ($gC \cdot m^{-2}$) en respiratie ($gC \cdot m^{-2}$) op jaarbasis van de bovenste 5 mm van de bodem van Breeveertien en Friese Front in 1989

	Breeveertien	Friese Front
Bact. produktie	34	143
Respiratie	31	104

ons vertonen grote overeenkomsten. Bacterie aantallen zijn op beide plaatsen het laagst in april. In mei-juni treedt een toename op en tot aan september-oktober blijven verhoogde zomerwaarden gehandhaafd (Fig. 5.4). Het patroon in bacteriële produktie stemt hier in grote lijnen mee overeen (Fig. 5.5). Op Breeveertien bereikt de bacteriële produktie in juni zijn maximale waarden, terwijl op het Friese Front gedurende het gehele seizoen tot aan oktober hoge waarden gevonden blijven worden. Zowel bacterieaantallen als produktie zijn respectievelijk 2,5 en 5 maal hoger op het slibbige Friese Front dan op het zandige station Breeveertien. Het aantal protozoën in het sediment vertoont daarentegen hogere waarden op de Breeveertien (Fig. 5.6). Het zuurstofverbruik van de bodem is ongeveer 2 maal hoger op het Friese Front (Fig. 5.7) dan op het station Breeveertien. Het seizoensverloop op beide plaatsen is ongeveer gelijk, met de hoogste waarden in de zomer-herfst.

De gevonden verschillen tussen Breeveertien en het Friese Front lijken van structurele aard te zijn. Op jaarbasis is zowel de bodemrespiratie als de bacteriële produktie op het Friese Front 3 tot 4 maal hoger dan op het zandige Breeveertien station (Tabel 5.3).

De bodemrespiratie uitgedrukt in koolstof wordt verondersteld gelijk te zijn aan de jaarlijkse koolstof input. Deze hoeveelheden (31 $gC \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ op de Breeveertien en 104 $gC \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ op het Friese Front) zullen ook jaarlijks in de vorm van sedimentatie beschikbaar moeten komen voor de bodemgemeenschap, wil er in de loop der jaren geen achteruitgang optreden. De bacteriële koolstofvraag is respectievelijk 68, 286 $gC \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ op basis van een groei efficientie van 50% (Williams, 1984; Moriarty e.a., 1985) en is dus ruim 2 keer hoger dan de jaarlijkse koolstof input. Deze schijnbare discrepantie is te verklaren door een hoge mate van recycling van koolstof binnen o.a. bacteriën. Strayer (1987) geeft aan dat hierdoor een schijnbare 'unbalance' kan ontstaan die voortkomt uit het meerdere malen gebruiken van dezelfde koolstofbron door secundaire producenten. Dit zal consequenties hebben voor de nutriëntregeneratie in de bodem.

Op grond van de gevonden patronen in het veld blijkt voor wat betreft de microbiële variabelen van de bodem het Friese Front duidelijk rijker dan het zandige station Breeveertien, met uitzondering van de protozoën dichtheden. Bovendien blijkt gedurende het gehele jaar sprake te zijn van verhoogde activiteiten op het Friese Front, zodat deze hogere activiteit een permanent karakter lijkt te hebben. Voor wat betreft de meeste microbiële variabelen blijkt er op het Friese Front sprake te zijn van een verrijkte biologische bodemzone.

LITERATUUR

ANDERSEN, P. & T. FENCHEL, 1985. Bacteriovory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. Limnol. Oceanogr. **30:** 198-202.

ANDERSEN, P. & H.M. SØRENSEN, 1986. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. **33:** 99-109.

BILLEN, G. & A. FONTIGNY, 1987. Dynamics of a *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgium coastal waters. II. Bacterioplankton dynamics. Mar. Ecol. Prog. Ser. **37:** 259-264.

BILLEN, G., C. JOIRIS, L.-.A. MEYER-REIL & H.J. LINDEBOOM, 1990. Role of bacteria in the North Sea Ecosystem. Neth. J. Sea Res. **26:** 265-293.

COLE, J.J., S. FINDLAY, M.L. PACE, 1989. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross system overview. Mar. Ecol. Prog. Ser. **43:** 1-10.

DUYL, F.C. VAN, R.P.M. BAK, A.J. KOP, G. NIEUWLAND, 1990. Bacteria, auto- and heterotrophic nanoflagellates and their relations in mixed, frontal and stratified waters of the North Sea. Neth J. Sea Res. **26:** 97-109.

DUYL, F.C. VAN, R.P.M. BAK, A.J. KOP, G. NIEUWLAND, E.M. BERGHUIS & A. KOK, 1991. Mesocosm experiments: Mimicking seasonal developments of microbial variables in North Sea sediments (aangeboden aan Hydrobiologia).

FENCHEL, T., 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. Mar. Ecol. Prog. Ser. **9:** 35-42.

FOGG, G.E., B. EGAN, G.D. FLOODGATE, D.A. JONES, J.Y. KASSAB, K. LOCHTE, S. SCROPE-HOWE & C. M. TURLEY, 1985. Biological studies in the vicinity of a shallow sea tidal mixing front. VII. The frontal ecosystem. Phil. Trans. R. Soc. Lond. **B310:** 555-571.

FUHRMAN, J.A. & F. AZAM, 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California. Appl. Environ. Microbiol. **39:** 1085-1095.

FUHRMAN, J.A. & F. AZAM, 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. Mar. Biol. **66:** 109-120.

GEIDER, R.J., 1988. Abundances of autotrophic and heterotrophic nanoplankton and the size distribution of microbial biomass in the southwestern North Sea in October 1986. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **123:** 127-145.

LOCHTE, K., 1985. Biological studies in the vicinity of a shallow sea tidal mixing front. III. The seasonal pattern of heterotrophic uptake of glucose. Phil. Trans. R. Soc. Lond. **B310:** 445-469.

MORIARTY, D.J.W., P.C. POLLARD, W.G. HUNT, C.M. MORIARTY, T.J. WASSENBERG, 1985. Productivity of bacteria and microalgae and the effect of grazing by holothurians in sediments on a coral reef flat. Mar. Ecol. Prog. Ser. **85:** 293-300.

NIELSEN, T.G. & K. RICHARDSON, 1989. Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. Mar. Ecol. Prog. Ser. **56:** 75-87.

RIEGMAN, R., J.F.P. MALSCHAERT, F. COLIJN, 1990. Primary production of phytoplankton at a frontal zone located at the northern slope of the Doggerbank (North Sea). Mar. Biol. **105:** 329-336.

STRAYER, D., 1988. On the limits to secondary production. Limnol. Oceanogr. **33:** 1217-1220.

WILLIAMS, P.J.LEB., 1984. Bacterial production in the marine food chain: the Emperor's new suit of clothes? In: M.J.R. Fasham. Flows of energy and materials in marine ecosystems. Plenum Press, New York: 271-299.

6. STIKSTOF REGENERATIE EN VERWIJDERING IN HET SEDIMENT VAN HET FRIESE FRONT

W. van Raaphorst, H.T. Kloosterhuis & E.M. Berghuis

INLEIDING

Voor de synthese van celmateriaal heeft fytoplankton een aantal nutriënten nodig. In de Zuidelijke Noordzee is van deze nutriënten stikstof (N) veelal beperkend voor de groei (Peeters & Peperzak, 1990; Riegman e.a., 1990). Dit geldt waarschijnlijk ook voor het Friese Front. Inzicht in de stikstof-huishouding is daarom van grote ecologische betekenis. In totaal wordt vanuit de omringende landen jaarlijks *ca.* 1,1 miljoen ton N direct op de Noordzee geloosd (Brockmann e.a., 1988). Bijna de helft hiervan komt uit de Rijn en de Elbe. Daarnaast bereikt een slecht gekwantificeerde hoeveelheid de Noordzee vanuit de atmosfeer (voorzichtige schatting: 0,1-0,3 miljoen ton N per jaar). Ook de grootte van de uitwisseling tussen Noordzee en Atlantische Oceaan is niet goed bekend, maar zeer waarschijnlijk is deze aan- en afvoerroute van nutriënten eveneens van groot belang. Omgerekend per oppervlakte eenheid is de N-belasting vanuit West Europa over de gehele Noordzee gemiddeld *ca.* 3 g stikstof per m^2 per jaar ($gN \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$), ofwel *ca.* 0,6 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Direct langs de Belgisch/Nederlandse kust en in de Duitse Bocht is de werkelijke belasting veel groter dan dit gemiddelde. Een precieze schatting voor het Friese Front is niet te geven op grond van bestaande literatuur, maar de belasting is hier (nog relatief dicht bij de kust) vermoedelijk iets hoger dan het gemiddelde voor de Noordzee. Een tentatieve schatting is 0,8-1,5 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$.

De jaarlijkse primaire produktie is in de Zuidelijke Noordzee *ca.* 300 $gC \cdot m^{-2}$ (Brockmann e.a., 1988). Op het Friese Front is de jaarproduktie ongeveer 420 $gC \cdot m^{-2}$. Uitgaande van een atomaire C:N verhouding in het fytoplankton van 7:1 betekent dit, dat 14 $mmol\ N \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ op het Friese Front door de primaire producenten wordt opgenomen. Vergelijking met bovengenoemde belasting-getallen suggereert dat elke mol stikstof een groot aantal keren hergebruikt wordt. Dit is niet meer dan een indicatie, maar het geeft aan dat er een intensieve regeneratie van nutriënten moet bestaan om de primaire produktie op gang te houden. Een vraag die hierbij opkomt is of deze regeneratie op het Friese Front sneller is dan in de omliggende gebieden, en of dit de reden kan zijn waarom er hogere chlorofyl *a* gehaltes en hogere primaire produkties worden aangetroffen. In dit hoofdstuk wordt geprobeerd een gedeeltelijk antwoord op deze vraag te geven, waarbij wij ons beperken tot de bijdrage die de bodem levert aan de totale N-regeneratie. De tweede vraag betreft de andere kant van de stikstof huishouding, nl. de afvoer of verwijdering uit het systeem, omdat uiteindelijk het verschil tussen aanvoer en verwijdering de netto belasting bepaalt. Ook hier beperken wij ons tot de bodem, die in ondiepe gebieden als de Zuidelijke Noordzee een belangrijke schakel vormt binnen de totale stikstof cyclus (Billen, 1978; Rutgers van der Loeff, 1980; van Raaphorst e.a., 1990). De gegevens die verzameld zijn van het Friese Front worden vergeleken met corresponderende gegevens van Breeveertien, een zandig station dat min of meer karakteristiek is voor grote delen van de Zuidelijke Bocht. Voor zover relevante data beschikbaar zijn wordt ook een vergelijking gemaakt met het sedimentatiegebied in de Oestergronden.

N-CYCLUS IN DE BODEM

Een deel van het in de waterkolom geproduceerde organisch materiaal sedimenteert op de bodem en wordt daar omgezet (geoxideerd) in anorganische eindprodukten (mineralisatie) en organisch restmate-

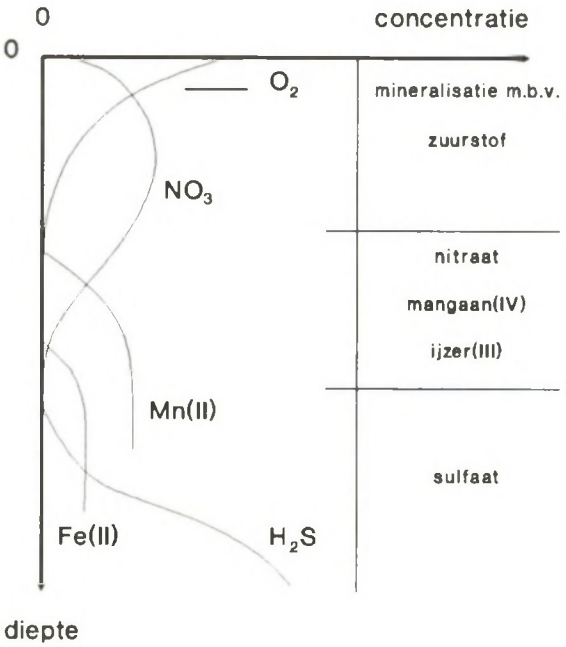


Fig. 6.1. Schematische weergave van de mineralisatie reacties in mariene bodems (gedeeltelijk ontleend aan Froelich e.a., 1979).

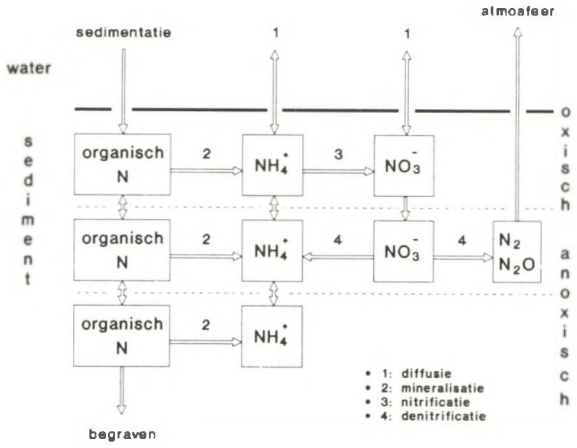


Fig. 6.2. Schematische weergave van de N-cyclus in mariene bodems.

riaal (o.a. humus). Het sedimenterende materiaal bevat naast koolstof ook organische nutriënten, bijv. in de vorm van eiwitten. Een goed overzicht van de oxidatieprocessen in de bovenste halve meter van mariene sedimenten geven Froelich e.a. (1979) en Bender & Heggie (1984). Stikstof is op twee manieren bij de mineralisatie betrokken. Ten eerste als deel van het te oxideren substraat en in de vorm van de eindprodukten (NH_4^+, NO_3^-), ten tweede als oxidator in de vorm van nitraat.

In de bodem vindt een keten van redoxreacties plaats waarvan de volgorde thermodynamisch bepaald is. Omdat de oxidatoren geleverd moeten worden vanuit de waterkolom is het eindresultaat een karakteristieke vertikale gelaagdheid in het sediment (Fig. 6.1). Boven in het sediment, in een laag die vaak niet dikker is dan enkele mm's tot cm's, wordt O_2 gereduceerd; in de laag daaronder is nitraat de oxidator; daaronder mangaan, etc. Fig. 6.2 toont een sterk vereenvoudigde weergave van de N-cyclus in de bodem. Bij alle oxidatie reacties van organisch materiaal wordt NH_4^+ gevormd. In het vervolg wordt dit proces **ammonificatie** genoemd. In aanwezigheid van zuurstof kan ammonium verder geoxideerd worden tot nitraat, de **nitrificatie.** In de tweede laag is nitraat oxidator en wordt daarbij omgezet in stikstof gas (N_2) en lachgas (N_2O). Als N_2 het eindprodukt is wordt gesproken van **denitrificatie.** Vooral in geval van een hoge organische belasting van de bodem ten opzichte van de mogelijke aanvoer van oxidatoren (electronen acceptors), zal een deel van het nitraat niet gereduceerd worden tot N_2 of N_2O maar tot ammonium (de zg. Dissimilatieve Nitraat Reductie tot Ammonium, DNRA, Tiedje, 1988). Op dit proces wordt verder niet ingegeaan; deze vorming van NH_4^+ is inbegrepen in de ammonificatie. In de Zuidelijke Noordzee is denitrificatie waarschijnlijk het belangrijkste proces voor de verwijdering van stikstof uit het systeem (de gassen verdwijnen naar de atmosfeer). Samen met het altijd aanwezige diffusieve transport in de bodem bepalen de bovengenoemde basisprocessen in grote lijnen de vertikale ammonium- en nitraatconcentratieprofielen zoals die in het poriewater worden aangetroffen. De concentratie-gradiënten aan het sediment-water grensvlak bepalen uiteindelijk het transport van of naar de waterkolom, hier kortweg fluxen genoemd. Deze fluxen vormen de laatste stap in de benthische N-regeneratie. Uitgaande van stationaire condities kunnen op grond van Fig. 6.2 twee eenvoudige balans vergelijkingen worden opgesteld:

$$\text{ammonificatie} = NH_4^+ \text{ flux} + \text{nitrificatie} \quad (1)$$

$$\text{nitrificatie} = NO_3^- \text{ flux} + \text{denitrificatie} + N_2O\text{-flux} \quad (2)$$

waarbij de fluxen positief gerekend worden als deze gericht zijn naar de waterkolom.

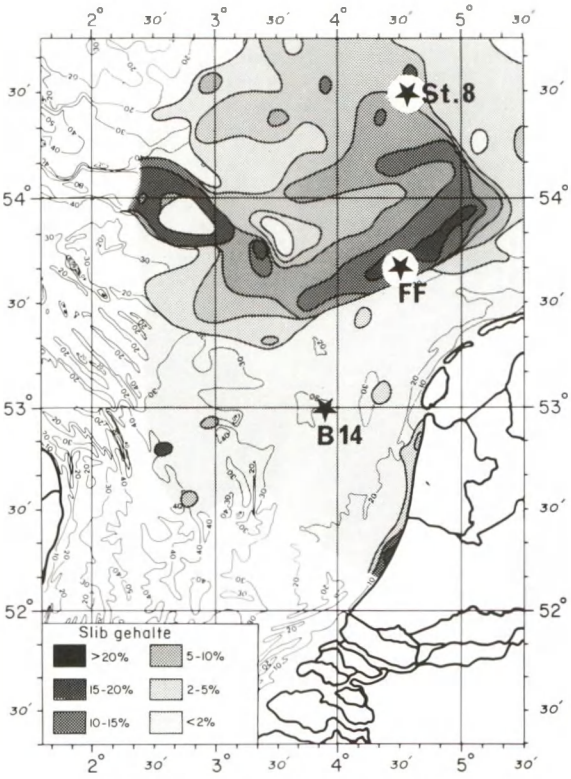


Fig. 6.3. De Zuidelijke Noordzee met de monsterlocaties. Friese Front (FF) en Breeveertien (B14). St. 8 is een station in de Oestergronden beschreven door Saager e.a. (1989) en Van Raaphorst e.a. (1990).

TABEL 6.1
Belangrijkste sediment karakteristieken van de stations Breeveertien, Friese Front en st.8 in de Oestergronden (zie Fig. 6.3). Voor st.8 hebben alle data betrekking op juli-augustus 1988, de andere data zijn gemiddeld over geheel 1989.

	Breeveertien (B14)	Friese Front (FF)	Oestergronden (st.8)
Waterdiepte (m)	29	39	45
Zomerstratificatie	nee	nee	ja
Temperatuur (°C)			
zomer	15	15	8
winter	5	5	-
Mediane korrelgrootte (µm)	200-250	125-150	100-150
org.C (%)			
0- 5 mm	0.2	0.4	0.6
0-100 mm	0.1	0.5	0.6
org. N (%)			
0- 5 mm	0.02	0.02	0.05
0-100 mm	0.01	0.05	0.05
C:N (mol/mol)			
0-5 mm	12	23	13
0-100 mm	9	10	15
Porositeit (l/l)			
0- 5 mm	0.38	0.65	0.70
0-100 mm	0.37	0.55	0.49

MATERIAAL EN METHODEN

De monster stations in het Friese Front (FF) en Breeveertien (B14) zijn aangegeven in Fig. 6.3. Hierin is ook station 8 in de Oestergronden opgenomen dat als extra referentie dient. Data voor dit laatste station zijn verzameld in juli-augustus 1988 en beschreven door Saager e.a. (1989) en van Raaphorst e.a.(1990). De belangrijkste sedimentkarakteristieken zijn samengevat in Tabel 6.1. Het organisch koolstof gehalte is laag op alle stations: minder dan 0,6%. Uitgaande van de door Froelich e.a. (1982) uit de literatuur verzamelde sedimentgegevens hoort bij deze C gehaltes een atomaire C:P ratio die kleiner is dan *ca.* 125:1. Samen met de hoge C:N ratio's (Tabel 6.1) ten opzichte van de standaard Redfield ratio voor fytoplankton (C:N:P = 106:16:1), zou dit betekenen dat het benthisch organisch materiaal in dit deel van de Noordzee relatief arm is aan stikstof. De temperatuur van het water direct boven de bodem op B14 en FF is weergegeven in Fig. 6.6.

Voor fluxmetingen, denitrificatie en porie-water werden intacte sedimentkernen verzameld met een gemodificeerde cylindrische 'Reineck type boxcorer' (Reineck, 1963), met een binnen-diameter van 31 cm. Per station werden steeds 2 kernen (totaal oppervlak 0,151 m^2) gebruikt voor respiratiemetingen en 2 kernen voor de overige analyses. Voor de meting van O_2-fluxen door het sediment-water grensvlak (respiratie) werden gehele boxcores gebruikt; voor fluxen van ammonium en nitraat werden subkernen met een binnendiameter van 10 cm toegepast. Denitrificatie metingen werden uitgevoerd met behulp van 5 cm binnendiameter subkernen. Poriewater werd verzameld door het uitpersen onder N_2 atmosfeer (*cf.* Reeburgh, 1967) van sediment plakjes met een diameter van 5 cm (dikte 0,5 tot 2 cm). Voor een gedetailleerde beschrijving van de toegepaste methode voor respiratie zie Cramer (1989, 1990), voor poriewaterconcentraties en nutrientfluxen zie van Raaphorst e.a. (1990), en voor denitrificatie zie Kieskamp e.a. (1990).

PORIEWATER CONCENTRATIES

Ammonium- en nitraatconcentraties in het interstitieel water (tot 110 mm diepte) van FF en B14 zijn weergegeven in Fig. 6.4. De NH_4^+ gehaltes in FF zijn steeds hoger dan in B14: in augustus respectievelijk meer dan 125 ten opzichte van iets meer dan 40 $\mu mol \cdot l^{-1}$. Ter vergelijking, in St. 8 werden in de zomer van 1988 waarden tot maximaal 80 $\mu mol \cdot l^{-1}$ gevonden (Fig. 6.5). Dit suggereert dat in de bodem van het Friese Front hogere ammonificatiesnelheden optreden dan op Breeveertien. Het zandige B14 vertoont in de periode april-augustus een maximum ammonium concentratie op *ca.* 50 mm diepte, terwijl FF een continu met de diepte toenemende concentratie laat zien. Ook St. 8 vertoont een maximum ammoniumconcentratie rond 50 mm. Waarschijnlijk duiden

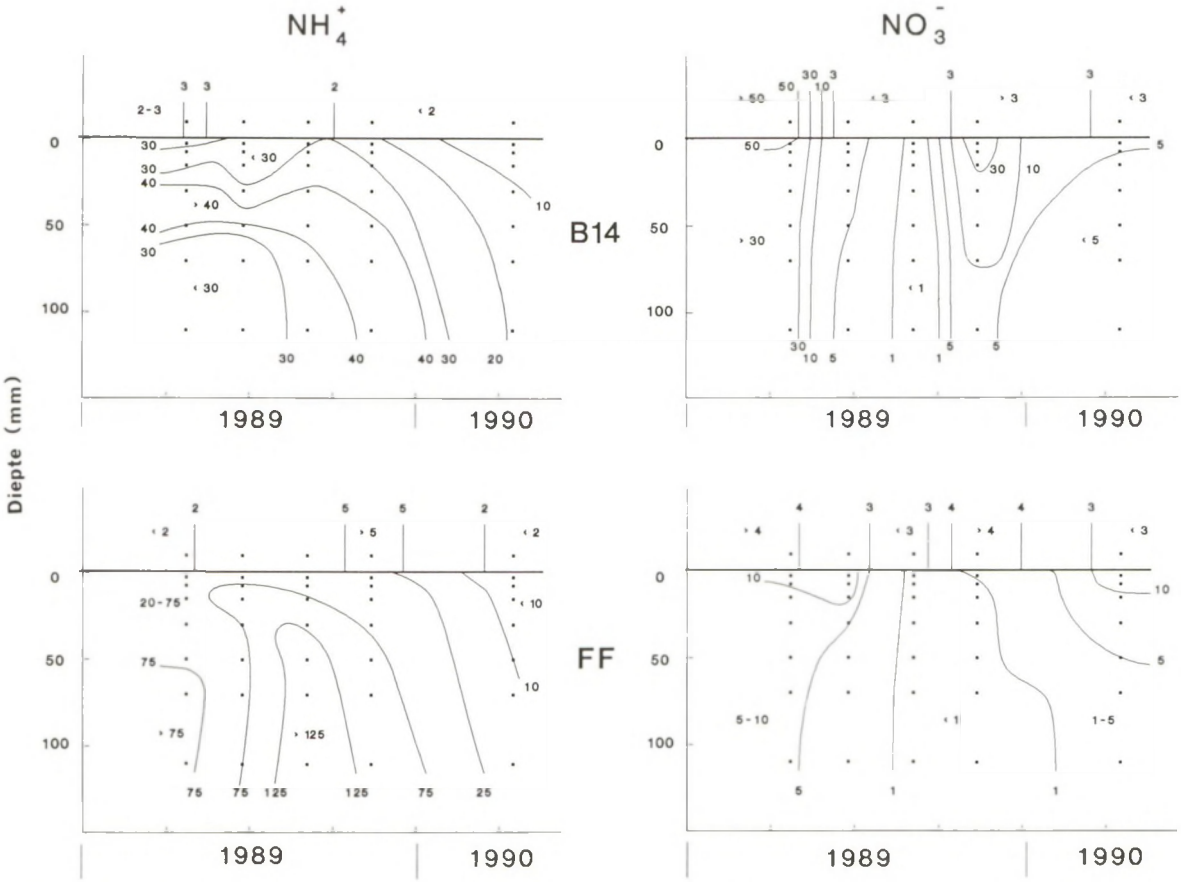


Fig. 6.4. NH_4^+ en NO_3^- concentraties ($\mu mol \cdot l^{-1}$) in het poriewater van sediment van Breeveertien (boven) en het Friese Front (onder) in 1989.

deze maxima erop dat de ammonificatie op B14 en St. 8 beperkt is tot de bovenste cm's van het sediment. Van Raaphorst e.a. (1990) berekenen voor St. 8 dat 95% van de totale benthische ammonificatie plaatsvindt in de bovenste 2 cm. Op het Friese Front lijkt de ammonificatie zich, zeker in de zomer, door te zetten tot minimaal 5 à 10 cm diepte. Meest opvallend in de ammonium profielen zijn de afnemende concentraties in de periode augustus 1989 tot april 1990. Deze afname betreft de gehele bovenste 10 cm, en wijst op een afnemende ammonificatie in de maanden na augustus 1989. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een verminderde aanvoer van reduceerbaar organisch materiaal naar de bodems van B14 en FF in combinatie met een daling van de temperatuur na de zomermaanden. De lage concentraties in april 1990 lijken er op te wijzen dat de sedimentatie van materiaal afkomstig van de voorjaarsbloei in de primaire produktie nog niet heeft plaatsgevonden.

Als er voldoende oxideerbaar organisch materiaal aanwezig is, gaat de nitraat concentratie bij toenemende diepte (snel) naar nul. Met name in de eerste helft van 1989 is van een dergelijke afname nauwelijks sprake. Alleen in augustus gaan de concentraties naar waarden <1 $\mu mol \cdot l^{-1}$. Op B14 zijn de poriewater-concentraties in april 1989, wanneer de gehaltes in het bovenstaande water 70 $\mu mol \cdot l^{-1}$ bedragen (Fig. 6.7), uitzonderlijk hoog. Deze hoge waarden en de verticale isolijnen suggereren dat er meer nitraat vanuit de waterkolom wordt aangevoerd dan in de bovenste 10 cm voor de oxidatie van organisch materiaal nodig is. In de literatuur wordt deze situatie beschreven als 'koolstof gelimiteerd' (Emerson e.a., 1985). Alleen in de zomer is er voldoende koolstof en raakt NO_3^- 'op' door denitrificatie. Verhoogde nitraatconcentraties direct onder het sediment-water grensvlak (als gevolg van nitrificatie) zijn te herkennen in april-juni 1989 (FF) en november 1989 - april 1990 (B14, FF).

SEDIMENT-WATER FLUXEN

De zuurstof-fluxen zijn weergegeven in Fig. 6.6, de N-fluxen in Fig. 6.7. Ter vergelijking, in St. 8 waren de fluxen in de zomer van 1988 resp. 11 mmol-$O_2 \cdot m^{-2}$

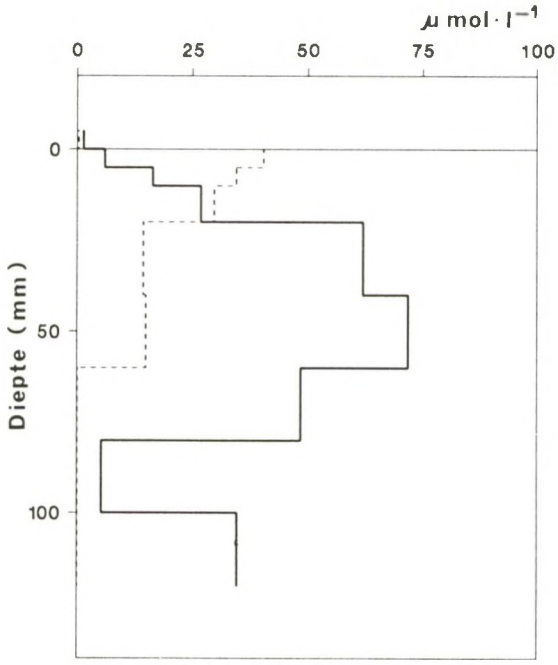


Fig. 6.5. Profiel van NH_4^+ (——) en NO_3^- (---) concentraties (μmol·l^{-1}) in het poriewater van het sediment van St. 8 in de Oestergronden in de zomer van 1988. Gegevens ontleend aan van Raaphorst e.a., 1990.

·d^{-1}, 0,22 mmol-NH_4^+·m^{-2}·d^{-1}, en 0,32 mmol-NO_3^-·m^{-2}·d^{-1} (O_2 het sediment in; de stikstof componenten vanuit de bodem naar het bovenstaande water (data ontleend aan van Raaphorst e.a., 1990)).

De gegevens laten zien, dat zowel de O_2-respiratie als de NH_4^+-flux in FF meestal beduidend groter is dan in B14. De gevonden maximum respiraties zijn *ca.* 40 (FF, augustus) en 20 mmol·m^{-2}·d^{-1} (B14, juni), de hoogste ammonium fluxen *ca.* 1,7 (FF, juni-augustus) en 0,5 mmol·m^{-2}·d^{-1} (B14, juni). In de wintermaanden zijn alle fluxen aanzienlijk lager. Opvallend is het verschil tussen april 1989 en april 1990. De lage ammonium fluxen in april 1990 zijn in overeenstemmming met de gevonden poriewater concentraties (Fig. 6.4) en wijzen ook op een geringe ammonificatie op dat moment. De influx van NH_4^+ in januari 1989 (B14) en april 1990 (FF, B14) is het gevolg van enerzijds een geringe produktie van ammonium in het sediment, en anderzijds van een relatief grote ammoniumbehoefte van nitrificerende organismen. De nitraatfluxen laten een geheel ander seizoenspatroon zien. Maximale waarden zijn gevonden in november, zowel op FF als B14 *ca.* 0,3 mmol·m^{-2}·d^{-1}. In de eerste helft van 1989 waren de nitraatfluxen laag, op B14 zelfs negatief. De extreem lage waarde op B14 in april 1989 (−0,25 mmol·m^{-2}·d^{-1}) hangt samen met de hoge nitraat concentratie in die maand (Fig. 6.8). Vermoedelijk is deze hoge concentratie het gevolg van het transport van nutriënt-rijk kustwater naar Breeveertien. In Fig. 6.7 is ook de som van de twee stikstof fluxen weergegeven (DIN = Dissolved Inorganic Nitrogen = NH_4^+ + NO_3^-). De totale DIN-nalevering naar de waterkolom is op FF 3 tot 4 keer zo groot als op B14. De maxima liggen voor beide stations in augustus wanneer ook de O_2 respiratie het hoogst is.

DENITRIFICATIE EN N_2O-FLUXEN

Directe metingen van benthische denitrificatie zijn 5 keer uitgevoerd in de periode april 1989 tot april 1990. De resultaten zijn weergegeven in Fig. 6.8. Voor St. 8 zijn alleen uit poriewaterprofielen berekende waarden bekend: 0,3 mmol·m^{-2}·d^{-1} in augustus 1988 (van Raaphorst e.a., 1990). In FF en B14 ver-

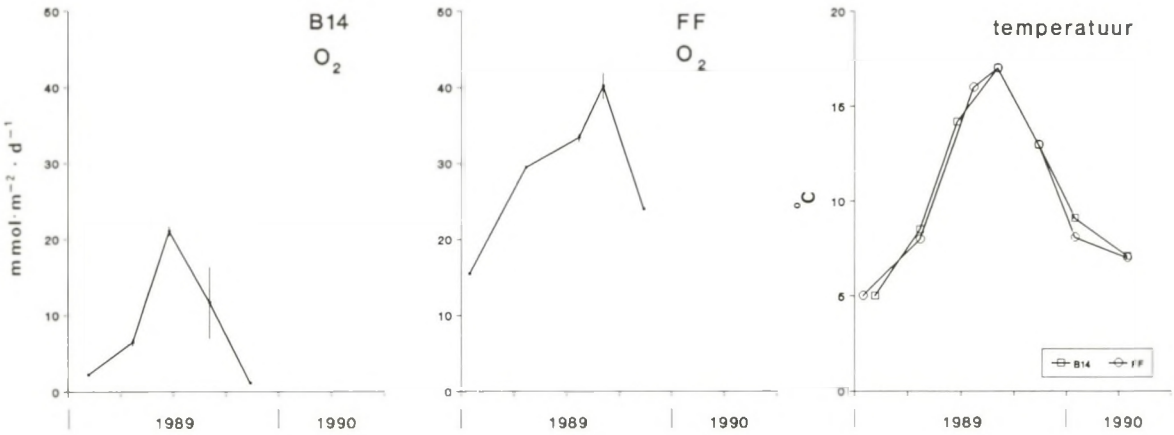


Fig. 6.6. Zuurstof consumptie respiratie (mmol·m^{-2}·d^{-1}) van het sediment van Breeveertien (B14) en het Friese Front (FF) en het temperatuursverloop (°C) op beide stations in 1989.

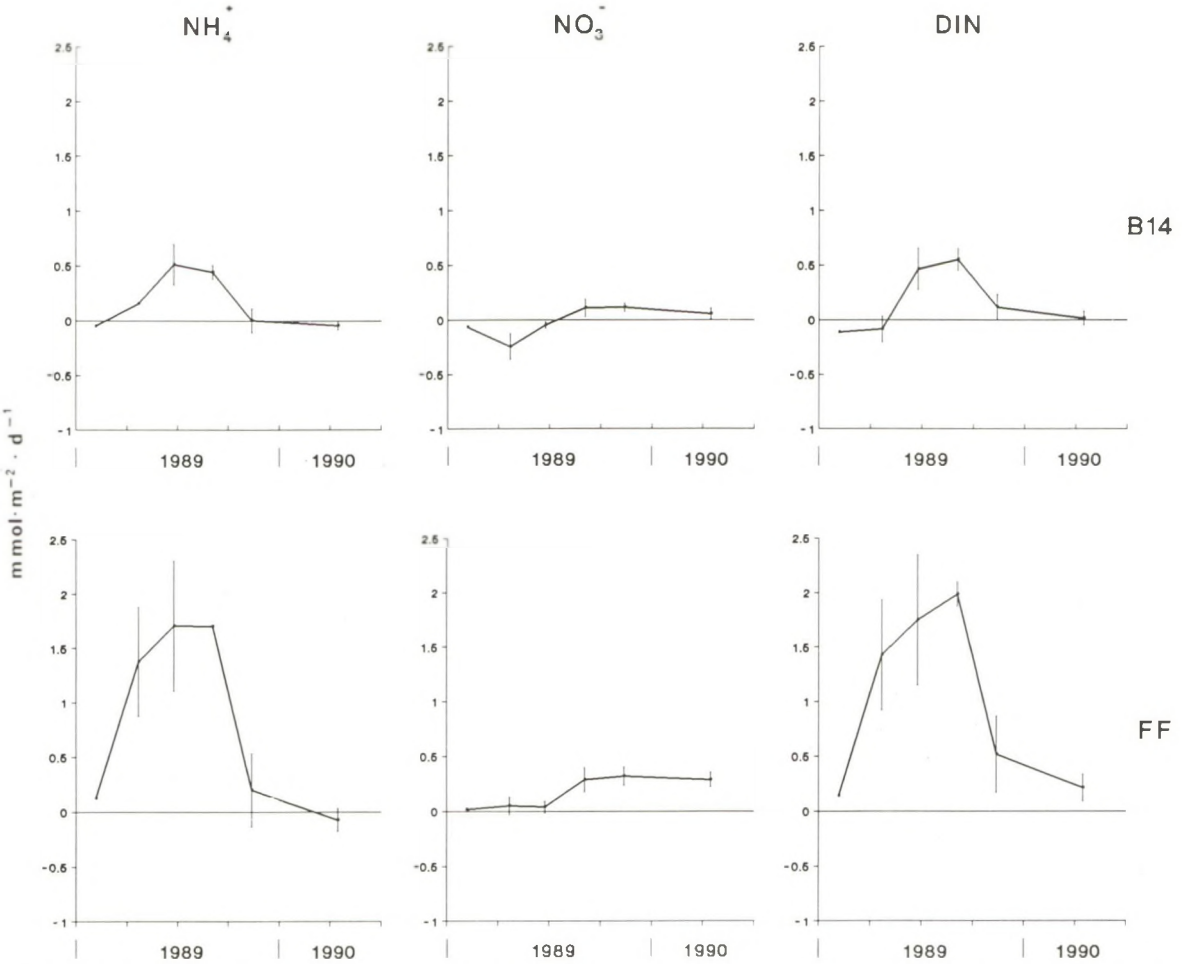


Fig. 6.7. NH_4^+, NO_3^- en DIN-fluxen (mmol·m^{-2}·d^{-1}) door het sediment-water grensvlak van Breeveertien (B14) en het Friese Front (FF) in 1989-1990.

toont de denitrificatie een duidelijk seizoenspatroon: hoge waarden in april en juni, lage in augustus en november. De relatief hoge waarde op B14 in april 1989 (0,45 mmol·m^{-2}·d^{-1}) is opvallend en hangt weer samen met de beschreven op dat moment aanwezige hoge nitraat concentratie in de waterkolom. In augustus zijn de gevonden snelheden in beide stations veel lager dan op St. 8 in de Oestergronden. Ook in Fig. 6.8 staan de N_2O-fluxen uit het sediment die van potentieel belang zijn binnen de mondiale broeikas-problematiek (Hoppema & de Baar, 1991). Gemiddeld over het jaar verschilt de flux van N_2O naar de waterkolom op FF niet erg van die op B14: *ca.* 0,002 mmol-N·m^{-2}·d^{-1}. De maxima (tot 0,005 mmol-N·m^{-2}·d^{-1}, FF april 1989) treden op in het voorjaar, terwijl in de zomer de N_2O-fluxen rond nul schommelen. Ter vergelijking, Law & Owens (1990) vonden 's zomers in sedimentatiegebieden van de Noordzee fluxen tussen 0 en 0,001 mmol-N ·m^{-2}·d^{-1}. De huidige gegevens geven geen aanwijzing dat het sediment van het Friese Front wat betreft N_2O-fluxen een uitzonderingspositie inneemt in de Noordzee.

AMMONIFICATIE EN NITRIFICATIE

De waarden voor de ammonificatie en de nitrificatie die berekend zijn op grond van de balansvergelijkingen (1) en (2) zijn weergegeven in Fig. 6.9. Vergelijking met Fig. 6.7 laat zien dat ammonificatie en DIN-fluxen nagenoeg aan elkaar gelijk zijn. Dit betekent dat het grootste deel van het ammonium dat door mineralisatie geproduceerd wordt, teruggeleverd wordt aan aan de waterkolom. De totale ammonificatie is in FF 2 tot 3 keer hoger dan op B14. Maxima treden op in augustus. Opnieuw vallen de lage waarden in april 1990 op. In de zomer is de nitrificatie duidelijk lager dan de ammonificatie; de ratio

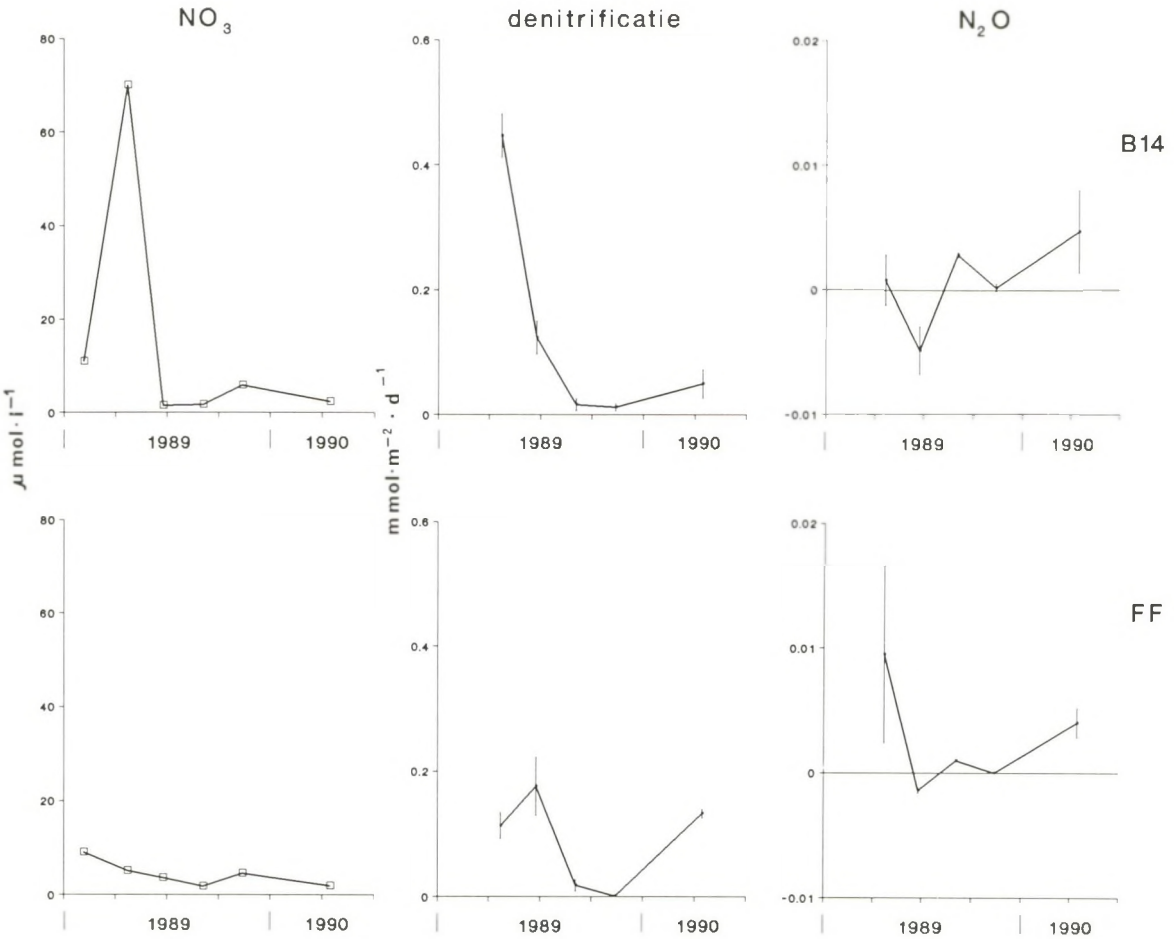


Fig. 6.8. Denitrificatie en N_2O-fluxen ($mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) door het sediment-water grensvlak van het sediment van Breeveertien (B14) en het Friese Front (FF) in 1989-1990. De N_2O-fluxen zijn uitgedrukt in $mmol\text{-}N \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, tesamen met het verloop van de NO_3^- concentratie ($\mu mol \cdot l^{-1}$) in het water direkt boven de bodem.

nitrificatie : ammonificatie is dan ongeveer 0,2. Dit betekent dat in de zomer slechts een klein gedeelte van het geproduceerde NH_4^+ geoxideerd wordt tot NO_3^-. De vermoedelijke reden hiervoor is de verminderde beschikbaarheid van zuurstof in deze periode. Bijna alle zuurstof is dan nodig om aan de behoefte van de organische stof mineraliserende organismen te voldoen, slechts weinig blijft over voor de nitrificeerders. In de wintermaanden en vooral in april 1990, als er slechts een geringe mineralisatie optreedt en er dus veel zuurstof beschikbaar is, wordt bijna alle ammonium omgezet in nitraat. Ondanks de kleinere aanvoer van NH_4^+ en de lagere temperatuur in de winter is de nitrificatie hierdoor dan toch hoger dan in de zomer.

STIKSTOF REGENERATIE EN VERWIJDERING

Creutzberg (1985) beschrijft de aanwezigheid van een chlorofyl *a* maximum in de waterkolom van het Friese Front en verklaart dit mede op grond van een hoge nutriënt nalevering vanuit het sediment ten opzichte van de omliggende gebieden. Uit hoofdstuk 3 volgt dat de chlorofyl *a* maxima vooral optreden in de tweede helft van het jaar en veel minder in het voorjaar. Gesuggereerd wordt dat transport en menging van watermassa's met verschillende nutriënt- en slibgehaltes naar, respectievelijk ter plekke van het fysisch front een belangrijke rol kunnen spelen bij het ontstaan van deze maxima. De hoge benthische activiteit wordt bevestigd door Cramer (1990), die op FF

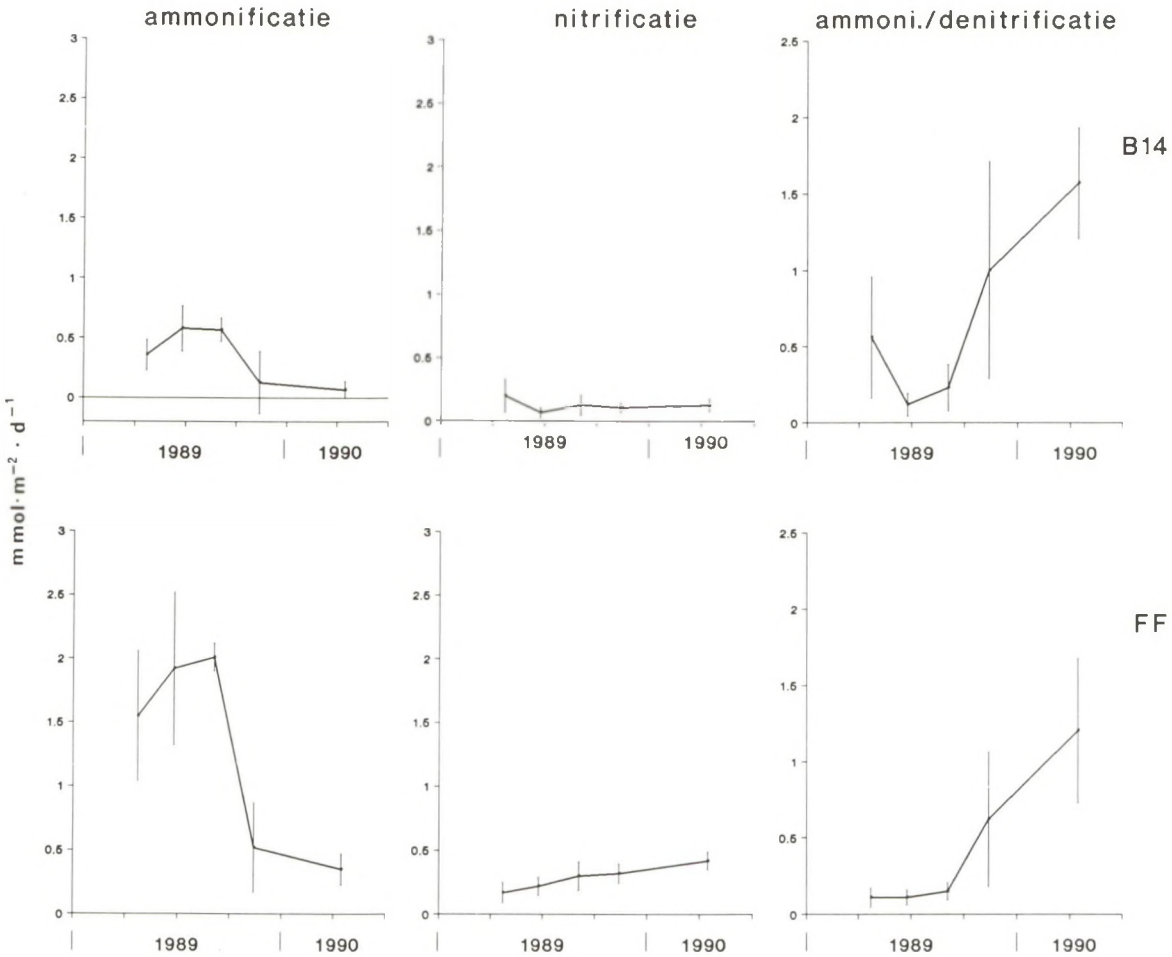


Fig. 6.9. De totale benthische ammonificatie, en nitrificatie (mmol·m^{-2}·d^{-1}) op Breeveertien (B14) en het Friese Front (FF) in 1989-1990, tesamen met de ratio ammonificatie : nitrificatie.

hoge bodemrespiraties waarnam. Uitgedrukt in koolstof vond zij een jaarlijkse respiratie van 95 gC·m^{-2} op het Friese Front. De jaarlijkse primaire produktie in de waterkolom van FF is ongeveer 420 gC·m^{-2} (zie hoofdstuk 10). Dit bevestigt dat een groot deel van het in de waterkolom geproduceerde organische materiaal niet in de bodem, maar elders (in de waterkolom) wordt afgebroken (zie ook Cramer, 1990). Dit verschijnsel is niet specifiek voor dit gedeelte van de Noordzee, maar wordt ook voor andere gebieden gemeld (o.a. Graf e.a., 1982). Het geeft aan dat niet verwacht mag worden dat de bodem in een groot deel van de nutriëntbehoefte van het producerende fytoplankton kan voorzien. Daarin wordt waarschijnlijk vooral voorzien door lysis en mineralisatie van het fytoplankton in de waterkolom. Het betreft hier een interne nutriëntencyclus in het pelagiaal waarvan de turn-over-snelheid grotendeels bepalend is voor de primaire produktie. Om een antwoord te geven op de vraag of de N-regeneratie in het sediment een belangrijke invloed heeft op het fytoplankton boven dit sediment is de vergelijking met de dagelijkse behoefte van de primaire producenten, althans voorzover deze behoefte gebaseerd is op louter primaire produktie cijfers, niet maatgevend. Het is beter uit te gaan van stijgingen in de totale algen biomassa en het hieraan gekoppelde totaal-N (organisch + anorganisch) gehalte in de waterkolom. Als alternatief wordt hier een vergelijking gemaakt met de externe aanvoer van stikstof en wordt een schatting gemaakt van de regeneratie-efficiëntie van de bodem, d.w.z. van het relatieve deel van de totale benthische ammonificatie dat teruggeleverd wordt aan de waterkolom. Bij een hoge efficiëntie 'lekt' er netto nauwelijks stikstof uit het pelagiaal naar het sediment; in het tegenovergestelde geval kan het 'lek' aanzienlijk zijn. Dit geeft in ieder geval een kwalitatieve indicatie van het belang van de bodem voor de

produktie in de waterkolom en van de verschillen tussen Breeveertien en het Friese Front.

De over het jaar geïntegreerde waarden van de respiratie, ammonificatie, en denitrificatie zijn verzameld in Tabel 6.2. Ook wordt hierin een vergelijking gemaakt met de jaarlijkse primaire produktie en de externe stikstofbelasting. Voor de laatste is uitgegaan van 1,2 mmol-N $m^{-2} \cdot d^{-1}$ (zie Inleiding), ofwel 425 mmol $N \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$. Uit Tabel 6.2 blijkt dat het sediment van het Friese Front actiever is dan dat van de Breeveertien. De jaarlijkse respiratie is ruim 3 keer hoger in FF dan in B14. Zowel deze verhouding als de absolute getallen zijn goed vergelijkbaar met de gegevens van Cramer (1990) voor FF en stations direct ten noorden en ten zuiden hiervan. Deze respiraties bedragen respectievelijk 95 (FF), 30 (Zuid) en 40 g-$C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ (Noord). De jaarlijkse benthische ammonificatie is op FF ruim 2,5 keer groter dan op B14. De atomaire C:N ratio's, berekend als respiratie gedeeld door ammonificatie, zijn op beide stations ongeveer gelijk (C:N = *ca.* 20:1), maar ze liggen aanzienlijk hoger dan in fytoplankton verwacht mag worden (C:N = *ca.* 7:1). Dit duidt erop dat het organisch materiaal dat de bodem bereikt en daar gemineraliseerd wordt arm is aan stikstof, waarschijnlijk omdat een relatief groot deel van de organische N-componenten (ten opzichte van organisch C) al in de waterkolom wordt gemineraliseerd. De gevonden C:N ratio's zijn in overeenstemming met gegevens van andere delen van de Noordzee (Davies & Paine, 1984; van Raaphorst e.a., 1990). De totale DIN-fluxen door het sediment-water grensvlak zijn 380 en 110 mmol$\cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ voor respectievelijk het Friese Front en Breeveertien, dus de jaarlijkse benthische regeneratie van FF is *ca.* 3,5 keer groter dan die van B14. Vergelijking met de jaarlijkse ammonificatie laat zien dat op FF bijna alle gemineraliseerde stikstof terug wordt geleverd aan de waterkolom, terwijl dit op B14 75% is. Op beide stations 'lekt' netto dus maar weinig stikstof vanuit het pelagiaal weg naar het sediment. Ten opzichte van de jaarlijkse directe N-opname door het fytoplankton is de flux uit de bodem op beide stations laag, *ca.* 8% op FF en *ca.* 4% op het zandige B14. Dit bevestigt het eerder geschetste beeld, dat de flux uit de bodem klein is ten opzichte van de stroom binnen de totale nutriëntencyclus in het pelagiaal. In vergelijking met de externe N belasting is de bodem-water uitwisseling

TABEL 6.2

Schattingen van de over het jaar geïntegreerde waarden van O_2-respiratie, ammonificatie, DIN fluxen naar de waterkolom, en denitrificatie. Ter vergelijking zijn de externe N belasting van de Noordzee en jaarlijkse primaire produktie ook aangegeven. Voor de primaire produktie is een atomaire O_2:C:N ratio van 8,1:6,6:1 aangenomen.

	eenheid	Friese Front	Breeveertien
Primarie produktie	$gC \cdot m^{-2}$	420	240
	mol $O_2 \cdot m^{-2}$	43	25
	mmol $N \cdot m^{-2}$	5000	2900
Respiratie	mol $O_2 \cdot m^{-2}$	10	3
	mol $C \cdot m^{-2}$	9	3
	$gC \cdot m^{-2}$	100	30
t.o.v. pr.prod.	%	23	12
Ammonificatie	mmol $N \cdot m^{-2}$	400	150
C:N ratio	mol:mol	22	20
t.o.v. pr.prod.	%	11	4
DIN-flux	mmol $N \cdot m^{-2}$	380	110
deel van amm.	%	95	75
t.o.v. ext.bel.	%	90	25
t.o.v. pr.prod.	%	10	3
Denitrificatie + N_2O-flux	mmol $N \cdot m^{-2}$	20	40
deel van amm.	%	5	25
t.o.v. ext.bel.	%	5	10
t.o.v. pr.prod.	%	< 1	1

Externe belasting: ca. 425 mmol $N \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ (zie inleiding)

echter aanzienlijk, vooral op FF. Dit geeft aan dat de benthische regeneratie van nutriënten een potentieel belangrijke invloed heeft op het ecosysteem in de waterkolom. In ieder geval is de invloed van dezelfde grootteorde als de belasting vanaf het vaste land.

Verwijdering van stikstof vindt vooral plaats via denitrificatie en bedraagt jaarlijks 20 (FF) en 40 $mmol \cdot m^{-2}$ (B14). Dat de verwijdering in het zandige sediment van B14 hoger is wordt deels veroorzaakt door de hoge nitraat concentratie in het bovenstaande water in april 1989, en deels door de betere oxygenatie met als gevolg een hogere nitrificatie. De sterke koppeling tussen nitrificatie en denitrificatie (Jenkins & Kemp, 1984; van Raaphorst e.a., 1990), vooral bij lage NO_3^- concentraties in de waterkolom, maakt dat een betere oxygenatie een grotere denitrificatie tot gevolg heeft. Ten opzichte van de externe belasting is de denitrificatie 5 (FF) tot 10% (B14). Deze percentages zijn ongeveer gelijk aan waarden die door Law & Owens (1990) voor depositiegebieden van de Noordzee genoemd worden (7,5 à 12% van Noordzee gemiddelde externe belasting, dus 4 à 6% van de belasting op FF en B14; zie Inleiding). De gevonden denitrificatie is echter veel kleiner dan de jaartotalen die gepresenteerd zijn door Billen (1978) voor het Belgische kustgebied: 140 tot 430 $mmol \cdot m^{-2}$. Het lijkt er dus op dat de verwijdering van stikstof uit het Noordzee ecosysteem vooral plaatsvindt dicht bij de kust. Verder van de kust af is de denitrificatie in het zandige sediment rond Breeveertien belangrijker dan die op het Friese Front.

Uit het bovenstaande volgt dat de bodem van het Friese Front niet substantieel bijdraagt aan de directe N-behoefte van het fytoplankton. De hogere benthische activiteit ten opzichte van bijvoorbeeld Breeveertien kan dus niet een evenredig hogere primaire produktie veroorzaken. De DIN-flux vanuit het sediment van het Friese Front is bijna even groot als de externe N-belasting, en is duidelijk groter dan op B14. Dit suggereert dat de bodem toch een zekere invloed kan hebben op het systeem in de waterkolom. De vraag of de hogere activiteit van de bodem op FF hogere chlorofyl *a* gehaltes kan veroorzaken in vergelijking met de omliggende gebieden (zie hoofdstuk 3) is nog niet beantwoord. Een eerste indicatie volgt uit de seizoenspatronen van de ammoniumconcentraties in het poriewater, de respiratie, de DIN-flux en de ammonificatie. Er van uitgaande dat de sedimentatie van materiaal afkomstig van de voorjaarsbloei van fytoplankton in april 1989 al heeft plaats gevonden, levert het volgende beeld op: een stijging van de ammoniumconcentraties in het poriewater, van de respiratie, de DIN-flux en van de ammonificatie tot augustus en daarna een afname tot in april 1990. De conclusie is dat zowel op FF als op B14 het sediment wat betreft NH_4^+ 'leeg'-loopt na de zomer, en pas weer 'gevuld' wordt na de voorjaarsbloei. Aan het begin van de voorjaarsbloei is het sediment dus niet in staat om stikstof te leveren voor het fytoplankton. Zowel op het Friese Front als op Breeveertien moeten alle nutriënten die in het voorjaar nodig zijn voor de synthese van celmateriaal verzorgd worden vanuit de waterkolom zelf. Dit zou kunnen verklaren dat in het voorjaar nauwelijks een chlorofyl *a* maximum ter plaatse van het Friese Front wordt aangetroffen (zie hoofdstuk 3). Het sediment wordt geactiveerd doordat materiaal afkomstig van de voorjaarsbloei sedimenteert (zie ook Graf e.a., 1982). Experimenten in mesocosms met sediment afkomstig van B14 en FF wijzen er echter op dat het afbreekbare deel van dit materiaal binnen enkele weken nagenoeg volledig gemineraliseerd is, en dat het sediment zonder verdere suppletie van organisch materiaal snel zijn activiteit verliest (Duineveld e.a., 1991; van Duyl e.a., 1991). Dit resultaat is ook door anderen gevonden voor andere mariene sedimenten (Kelly & Nixon, 1984; Kristensen & Blackburn, 1987). Stijging van de temperatuur vormt dus niet de enige reden dat de benthische activiteit in augustus maximaal is (zie ook Cramer, 1990). Er moet gedurende de gehele zomer organisch materiaal op de bodems van Breeveertien en het Friese Front sedimenteren om de gevonden patronen te kunnen verklaren. Dit wordt bevestigd door de organisch C gehalte in de bovenste cm van het sediment van het Friese Front dat in 1989 maximaal was in juni (0,63%, Duineveld e.a., 1991). Op B14 lag het maximum in april (0,24%), maar het organisch N gehalte was hier wel maximaal in juni (0.02%). Het beeld dat hieruit naar voren komt is dat dankzij sedimentatie van materiaal afkomstig van de voorjaarsbloei het sediment wordt 'opgeladen' met mineraliseerbaar substraat. Deze aanvoer van organisch materiaal is veruit het belangrijkst, het vult een leeg sediment op. In de zomer mineraliseert dit materiaal snel, maar wordt steeds aangevuld door een kleine maar continue bezinking van materiaal afkomstig van het zomerfytoplankton. Na de zomer neemt de sedimentatie in betekenis af en loopt het sediment weer leeg tot de nieuwe voorjaarsbloei aanbreekt.

Uitgaande van dit beeld rijst de vraag in hoeverre het sediment kan bijdragen aan de waargenomen chlorofyl *a* concentraties in de waterkolom van het Friese Front. In het eerste deel van de zomer na de voorjaarsbloei (tweede kwartaal), is de nalevering van stikstof door de bodem ongeveer gelijk aan de sedimentatie van organisch materiaal. Als dit materiaal lokaal geproduceerd is kan de bodem niet bijdragen aan verhoogde chlorofyl *a* concentraties. Er verdwijnt dan evenveel naar de bodem als er teruggeleverd wordt. Na deze periode (derde kwartaal), vindt er waarschijnlijk een netto nalevering van stikstof plaats. Voor het gemak aannemende dat er geen noemenswaardige bezinking van fytoplankton

meer plaatsvindt, kan de totale DIN-flux gezien worden als een goede benadering van de netto N nalevering. Op het Friese Front is deze (in het derde kwartaal) *ca.* 1 à 1,5 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, op Breeveertien *ca.* 0,4 $mmol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ (Fig. 6.7). Potentieel kan hiervan bij een atomaire C:N ratio van 7:1 en een C:chlorofyl *a* ratio van 40:1 ($g \cdot g^{-1}$) in de waterkolom van FF ongeveer $7{,}5 \cdot 10^{-2}$ μg chl $a \cdot l^{-1} \cdot d^{-1}$ gevormd worden, op B14 is dit $2{,}5 \cdot 10^{-2}$ μg chl $a \cdot l^{-1} \cdot d^{-1}$. Als dit chlorofyl *a* boven het sediment blijft en niet naar elders wordt afgevoerd, levert dit in een maand tijd potentieel ruim 2 μg chl $a \cdot l^{-1}$ op FF en *ca.* 0.8 μg chl $a \cdot l^{-1}$ op B14. De gevonden verschillen in de chlorofyl *a* concentraties in bijvoorbeeld september 1982 (Creutzberg, 1985; zie hoofdstuk 3) zouden hiermee voor een groot deel verklaard kunnen worden.

LITERATUUR

BENDER, M.L. & D.T. HEGGIE, 1984. Fate of organic carbon reaching the sea floor: a status report. Geochim. Cosmochim. Acta **48:** 977-986.

BILLEN, G., 1978. A budget of nitrogen recycling in North Sea sediments off the Belgian coast. Est. Coast. Mar. Sci. **7:** 127-146.

BROCKMANN, U., G. BILLEN & W.W.C. GIESKES, 1988. North Sea nutrients and eutrophication. In: W. Salomons, B.L. Bayne, E.K. Duursma & U. Förstner. Pollution of the North Sea. An assessment. Springer, Berlin: 348-383.

CRAMER, A., 1989. A common artefact in estimates of benthic community respiration caused by the use of stainless steel. Neth. J. Sea Res. **23:** 1-6.

CRAMER, A., 1990. Seasonal variation in benthic metabolic activity in a frontal system in the North Sea. In: M. Barnes & R.N. Gibson. Trophic relationships in the marine environment. Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen Univ. Press, Aberdeen: 54-76.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll *a* maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp., Cambridge Univ. Press, Cambridge: 97-108.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G. DUINEVELD & N. LOPEZ LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P.-v. Réun. int. Explor. Mer **183:** 102-110.

DAVIES, J.M. & R. PAYNE, 1984. Supply of organic matter to the sediment in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom. Mar. Biol. **78:** 315-324.

DUYL, F.C. VAN, R.P.M. BAK, A.J. KOP, G. NIEUWLAND, E.M. BERGHUIS & A. KOK, 1991. Mesocosm experiments: Mimicking seasonal developments of microbial variables in North Sea sediments (aangeboden aan Hydrobiologia).

DUINEVELD, G.C.A., P. VERBURG, E. BERGHUIS, A. KOP, G.J. VAN NOORT & P.A.W.J. DE WILDE, 1991. Metabolic responses of soft-bottom benthic mesocosms to enrichment and food depriviation. In voorbereiding.

EMERSON, S., K. FISCHER, C. REIMERS & D.T. HEGGIE, 1985. Organic carbon dynamics and preservation in deep sea sediments. Deep Sea Res. **32:** 1-21.

FROELICH, P.N., M.L. BENDER, N.A. LUEDTKE, G.R. HEATH & T. DEVRIES, 1982. The marine phosphorus cycle. Am. J. Sci. **282:** 474-511.

FROELICH, P.N., G.P. KLINKHAMMER, M.L. BENDER, N.A. LUEDTKE, G.R. HEATH, D. CULLEN, P. DAUPHIN, D. HAMMOND, B. HARTMAN & V. MAYNARD, 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. Geochim. Cosmochim. Acta **43:** 1075-1090.

GRAF, G., W. BENGTSSON, U. DIESNER, R. SHULTZ & H. THEEDE, 1982. Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom: process and budget. Mar. Biol. **67:** 201-208.

HOPPEMA, J.M.J. & H.J.W. DE BAAR, 1991. Changes in the balances of non-fossil carbon, nitrous oxide and dimethyl sulfide in Dutch coastal waters. NIOZ report, in voorbereiding.

JENKINS, M.C. & W.M. KEMP, 1984. The coupling of nitrification and denitrification in two estuarine sediments. Limnol. Oceanogr. **29:** 609-619.

JOIRIS, C., G. BILLEN, C. LANCELOT, M.H. DARO, J.P. MOMMAERTS, A. BERTELS, M. BOSSICART, J. NIJS & J.H. HECQ, 1982. A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: Relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. Neth. J. Sea Res. **16:** 260-275.

KIESKAMP, W.M., L. LOHSE, E. EPPING & W. HELDER, 1990. Seasonal variation in denitrification and nitrous oxide fluxes in intertidal sediments of the Western Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., in druk.

KELLY, J.R. & S.W. NIXON, 1984. Experimental studies of the effect of organic deposition on the metabolism of a coastal marine bottom community. Mar. Ecol. Prog. Ser. **17:** 157-169.

KRISTENSEN, E. & T.H. BLACKBURN, 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: Influence of bioturbation and anoxia. J. Mar. Res. **45:** 231-257.

LAW, C.S. & N.J.P. OWENS, 1990. Denitrification and nitrous oxide in the North Sea. Neth. J. Sea Res. **25:** 65-74.

PEETERS, J.H.C. & L. PEPERZAK, 1990. Nutrient limitation in the North Sea: a bioassay approach. Neth. J. Sea Res. **26:** 61-73.

RAAPHORST, W. VAN, H.T. KLOOSTERHUIS, A. CRAMER & K.J.M. BAKKER, 1990. Nutrient early diagenesis in the sandy sediments of the Doggerbank area, North Sea: Pore water results. Neth. J. Sea Res. **26:** 25-52.

REEBURGH, W.S., 1967. An improved interstitial water sampler. Limnol. Oceanogr. **12:** 163-170.

REINECK, H.E., 1963. Der Kastengreifer. Natur u. Museum **93:** 102-108.

RIEGMAN, R., F. COLIJN, J.F.P. MALSCHAERT, H.T. KLOOSTERHUIS & G.C. CADÉE, 1990. Assessment of growth rate limiting nutrients in the North Sea by use of nutrient- uptake kinetics. Neth. J. Sea Res. **26:** 53-60.

RUTGERS VAN DER LOEFF, M.M., 1980. Nutrients in the interstitial waters of the Southern Bight of the North Sea. Neth. J. Sea Res. **14:** 144-171.

SAAGER, P.M., H.J.W. DE BAAR, H.T. KLOOSTERHUIS & W. VAN RAAPHORST, 1989. Trace element geochemistry of sandy sediments and overlying waters at the Doggerbank,

North Sea. NIOZ report 1989-8: 1-72.
TIEDJE, J.M., 1988. Ecology of denitrification and dissilimatory nitrate reduction to ammonium. In: A.J.B. Zehnder. Biology of anaerobic microorganisms. Wiley, New York, USA: 179-244.

7. HET ZOÖBENTHOS VAN HET FRIESE FRONT

G.C.A. Duineveld & L. Moodley

INLEIDING

Aangezien in zeegebieden dieper dan 25 tot 30 m te weinig licht tot de bodem doordringt voor plantengroei van enige betekenis, leven op en in de bodem van de Noordzee vrijwel uitsluitend dierlijke organismen, samen te vatten als de bodemfauna of het zoöbenthos. Om praktische redenen wordt dit zoöbenthos (of, omdat het alleen over dieren gaat, kortweg benthos) ingedeeld in drie klassen: het macrobenthos (groter dan 1 mm), het meiobenthos (tussen 1 mm en ongeveer 50 μm) en het microbenthos (kleiner dan 50 μm, bestaande uit de in ontelbare aantallen voorkomende bodembacteriën en protozoën (ééncelligen)). De bodemfauna bestaat uit organismen afkomstig uit vele verschillende systematische groepen. Het macrobenthos in de Noordzee wordt voornamelijk vertegenwoordigd door wormachtigen (Annelida), schelpdieren (Mollusca), stekelhuidigen (Echinodermata; zeeëgels en zeesterren) en schaaldieren (Crustaceae; krabben, kreeften, garnalen, enz.).

De energie voor het functioneren van de gehele bodemfauna (benthische gemeenschap) wordt geleverd door levende en dode organische deeltjes afkomstig uit het pelagische systeem. Dit organisch materiaal dwarrelt uit de waterkolom op het sediment neer en wordt in de (benthische) voedselketen opgenomen en gebruikt voor:

—synthese van biomassa, d.w.z. lichaamsgroei. De uit het pelagische systeem verloren gegane en gewoonlijk uit zeer kleine deeltjes bestaande organische materialen worden omgezet in grotere 'biomassa-eenheden', die op hun beurt weer een aantrekkelijke voedselbron vormen voor vissen en andere grotere carnivoren. Dit is het produktieproces.

—het basaal metabolisme. Het grootste deel van het neerzinkende organische materiaal wordt omgezet in energie, nodig voor het blijven functioneren van de benthische organismen. Bij deze verbranding komen de nutriënten uit het materiaal in oplosbare vorm terug in het water: het zogenaamde mineralisatieproces (zie hoofdstuk 6).

Aan het einde van de vorige eeuw werd de studie van de bodemfauna ter hand genomen door vooral visserijbiologen, die de functie van het benthos als voedselproducent voor economisch belangrijke vissoorten als schol en tong, kabeljauw en wijting inzagen. Men ontwierp bodemhappers (o.a. de nog steeds veel gebruikte 'van Veen happer') en begon het benthos op grote schaal te bemonsteren. Het doel was in de eerste plaats kennis te verzamelen over de soortensamenstelling en de dichtheden per oppervlakte eenheid. Met zulke gegevens kon men de verspreiding en migratie van vissoorten verklaren.

Daarna begon men zich af te vragen, welke factoren de rijkdom en samenstelling van het benthos zelf bepalen. Men dacht in de eerste plaats aan fysische factoren en legde de nadruk op het zoeken naar verbanden tussen de bodemsoort (gekarakteriseerd door o.a. korrelgrootte en slibgehalte) en het algemene type benthos. Voor de typering van het benthos werd de term 'gemeenschap' geïntroduceerd: een vast omlijnde groep van bodemdieren, die karakteristiek zijn voor een bepaald gebied (biotoop). Zo'n gemeenschap wordt aangeduid met de naam van de dominerende soort(en) (Petersen, 1913; Odum, 1971). De Noordzee is aan de hand van zulke benthosstudies verdeeld in gebieden met een eigen typische

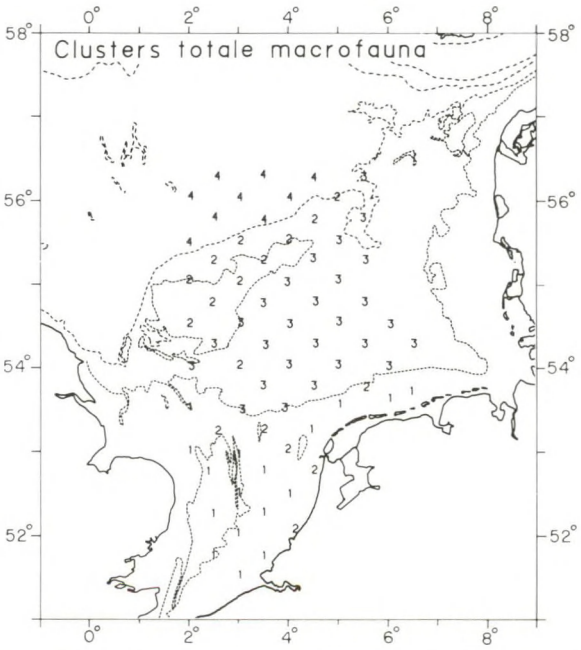


Fig. 7.1. Classificatie van de totale macrofauna van de Zuidelijke Noordzee (uit: Duineveld e.a., 1990). Cluster 1: Gemeenschap voorkomend in het grove en middelgrove zand van de Zuidelijke Bocht. Cluster 2: Gemeenschap voorkomend in het fijne zand (*Tellina* gemeenschap). Cluster 3: Gemeenschap voorkomend vanaf Friese Front tot het oostelijk deel van de Doggersbank (*Amphiura* gemeenschap), op de overgang van zand in slib. Cluster 4: Gemeenschap voorkomend in 'diepere' slikkige sediment van de Centrale Noordzee.

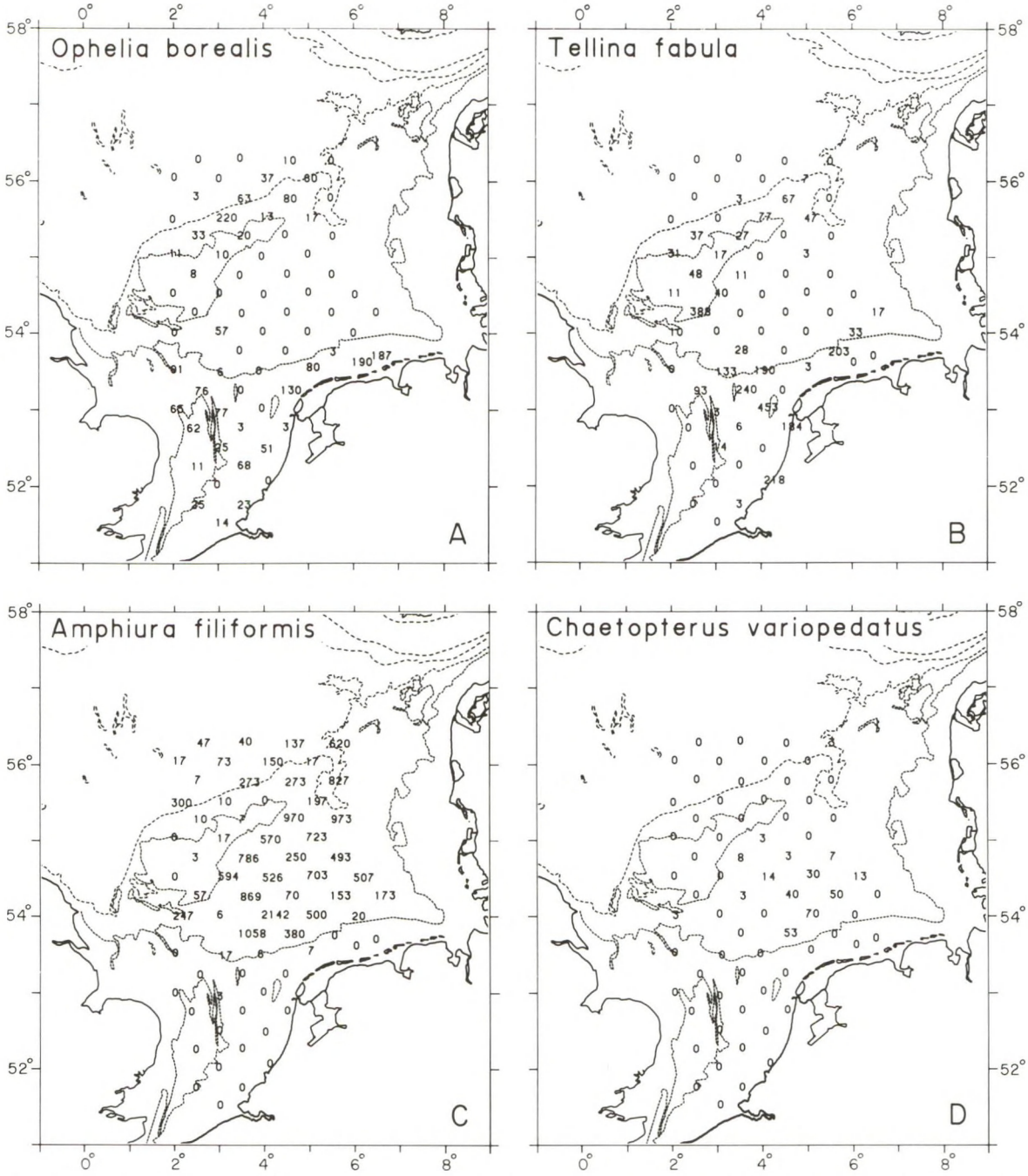


Fig. 7.2. Verspreiding en dichtheid ($n \cdot m^{-2}$) van enkele karakteristieke soorten in de Zuidelijke Noordzee (uit: Duineveld e.a., 1990). A: *Ophelia borealis*; B: *Tellina fabula*; C: *Amphiura filiformis*; D: *Chaetopterus variopedatus*.

benthos gemeenschap en een bepaald type sediment (Davis, 1925).

Latere benthosstudies (het Friese Front onderzoek heeft hierbij een belangrijke rol gespeeld) hebben uitgewezen dat niet zozeer de grondsoort zelf de verspreiding en de rijkdom van het benthos bepaalt, alswel de mate van aanvoer en de aard van het voedselmateriaal dat het benthos bereikt. De fysische factoren die voor deze aanvoer verantwoordelijk zijn, te weten stroomsnelheid en stroomrichting van het water en de daardoor ontstane turbulentie, zijn dezelfde die bepalend zijn voor de samenstelling van

de bodemsoort. Dit verklaart de nauwe samenhang die vaak gevonden is tussen bodemsoort en benthosgemeenschap.

MACROBENTHISCHE GEMEENSCHAPPEN IN DE ZUIDELIJKE NOORDZEE

Een recente analyse van grote aantallen monsters verspreid over de Zuidelijke en Centrale Noordzee (Duineveld e.a., 1990), laat zien dat de macrofauna in gemeenschappen ingedeeld kan worden, welke een duidelijk verband vertonen met de sedimentsamenstelling (Fig. 7.1). Ten zuiden van het Friese Front gebied zijn twee gemeenschappen te onderscheiden, één in het grove en middelgrove zand van de Zuidelijke Bocht met kenmerkende soorten als de worm *Ophelia borealis* en de zeeëgel *Echinocyamus pusillus,* en een gemeenschap in het fijn zandige gebied dat zich uitstrekt tot aan het Friese Front, waarin de tweekleppige *Tellina fabula* als kenmerkende soort voorkomt. Ter hoogte van het Friese Front, waar zand overgaat in een mengsel van zand en slib, wordt de fijn-zand gemeenschap (of *Tellina*-gemeenschap) vervangen door een gemeenschap met de slangster *Amphiura filiformis* als dominante soort. De verspreiding van deze *Amphiura*-gemeenschap omvat het gebied van de Oestergronden en het oostelijk deel van de Doggersbank. Ten noorden van de Doggersbank, in de Centrale Noordzee, wordt op plaatsen waar de bodem voldoende slib bevat ook een *Amphiura*-gemeenschap aangetroffen. De Doggersbank, die bedekt is met fijn-zand, wordt daarentegen bewoond door een *Tellina*-gemeenschap. Van enkele karakteristieke soorten, die in verband met het Friese Front genoemd worden is de dichtheid en verspreiding weergegeven in Fig. 7.2.

ZONERING OP HET FRIESE FRONT

In de loop van de zeventiger jaren werd het Friese Front als duidelijke scheidslijn tussen twee verschillende benthosgemeenschappen gekozen voor verder onderzoek naar de factoren, die tot het ontstaan van zulke specifieke gemeenschappen leiden. Door gebruik te maken van gegevens over voedselopname door de meest algemene soorten hebben Creutzberg e.a. (1984) geprobeerd meer inzicht te krijgen in de oorzaken voor de verspreiding van het macrobenthos op het Friese Front. In het algemeen worden er twee voedingswijzen onderscheiden: 'suspension feeding' en 'deposit feeding'. Suspension feeders vangen of zuigen zwevend materiaal uit het water met tentakels of siphonen. Deposit feeders daarentegen verzamelen organisch materiaal dat boven op de bodem of in de bodem begraven ligt. Verder is gebleken dat sommige soorten zich van beide wijzen kunnen bedienen. Bij tweekleppigen geeft de verhouding in grootte van het filterapparaat en de mondpalpen per soort aan, van welk belang elk van de voedingswijzen is (Creutzberg, mond. meded.). De dominante voedingswijze van het benthos geeft een aanwijzing hoe het voedsel ter plaatse verdeeld is over de bodem- en waterfase.

Voor het macrobenthosonderzoek rond het Friese Front zijn series monsters genomen langs drie raaien, die in noord-westelijke richting dwars over het gebied lopen (Creutzberg e.a., 1984). De opeenvolging van de karakteristieke soorten langs deze raaien is weergegeven in Fig. 7.3. De meest zuidelijke stations van de raaien waren gelegen in een gebied met fijn zand, waar getijstromen en golfwerking te sterk zijn om organisch materiaal te laten bezinken (Creutzberg & Postma, 1979). Jenness & Duineveld (1986) hebben aangetoond dat vers materiaal in dit gebied slechts gedurende de getijwisseling op de bodem neerdwarrelt, om later weer door de vloedstroom te worden opgewerveld. Op deze stations werden hoge dichtheden van *Tellina fabula* aangetroffen. Deze tweekleppige is een suspension feeder, waarvan de oudere exemplaren tevens in staat zijn materiaal van

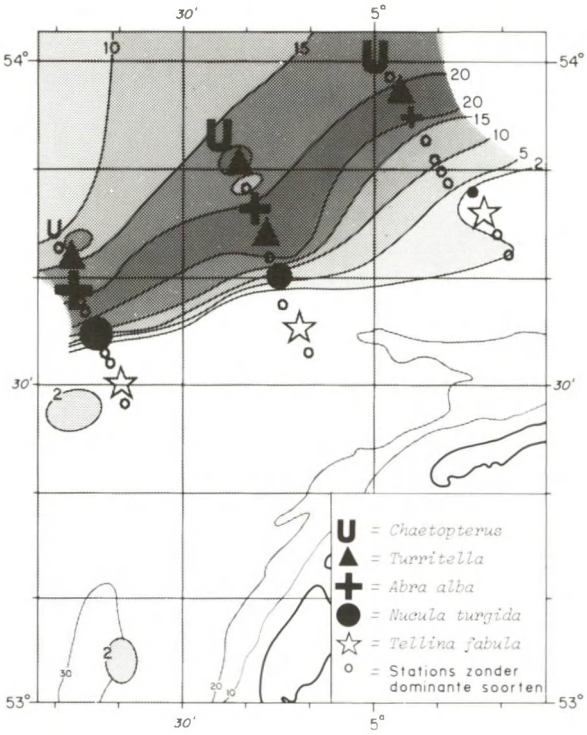


Fig. 7.3. Het voorkomen van enige dominante soorten langs drie transecten over het Friese Front gebied in relatie tot het slibgehalte (%) van het sediment (uit: Creutzberg e.a., 1984).

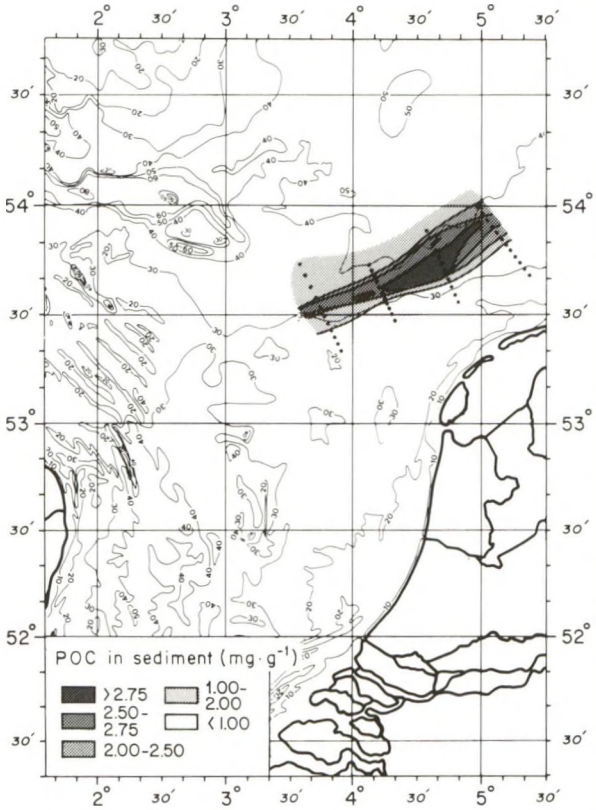


Fig. 7.4. Particulair organisch koolstof gehalte (mg·g^{-1}) in het sediment ten zuiden van de Oestergronden (uit: Creutzberg e.a., 1986).

de bodem te verzamelen door middel van deposit feeding (Salzwedel, 1979). Door deze veelzijdige manier van voedsel verzamelen kan *Tellina* het voedselaanbod in dit gebied optimaal benutten en zich in hoge dichtheden handhaven. Uit een onderzoek aan verspreiding en groei van *Tellina*-larven door Schweimler (1988) bleken de noordelijker gelegen slibrijke bodems ongeschikt voor de opgroei van de larven. Ook in andere delen van de Noordzee blijkt de verspreiding van *Tellina* beperkt te zijn tot fijn puur zand. Mogelijk speelt de fysische korrelgrootte een rol bij de voedselopname van bodemmateriaal of bij het ingraven.

Tussen het fijn-zand gebied en het Friese Front onderscheiden Creutzberg e.a. (1984) een smalle overgangszone met hoge dichtheden van de kleine tweekleppige *Nucula turgida*, de zeeëgel *Echinocardium cordatum* en de zandkokerworm *Lanice conchilega*. De aanwezigheid van *Nucula* wijst volgens Picard (1965) en Rhoads & Young (1970) op instabiel sediment. Dat men vanuit het fijnzandige *Tellina* gebied naar het noorden inderdaad instabiel sediment aantreft, bleek uit analyse van het bodemmateriaal, waarin veel *Nucula* werd aangetroffen. Zowel in de diepte als in het horizontale vlak zijn er grote verschillen in de de korrelgrootte van het sediment. Kennelijk is het materiaal er zo fijnkorrelig, dat het frequent wordt opgewerveld en neergelegd. *Nucula*, een deposit feeder die zijn voedsel onder het sedimentoppervlak verzamelt, wordt nauwelijks gehinderd door deze onrustige bodem. Ook van de twee andere genoemde soorten is bekend dat ze zich weten te handhaven in zeer turbulente gebieden zoals de kustzone. Jonge exemplaren van *Lanice* bijvoorbeeld vestigen zich op de kokers van de ouderen en vinden aldus houvast (Duineveld, ongepubl.).

Ten noorden van de overgangszone bevindt zich een zone met hoge slibgehaltes (tot 20%; zie Fig. 7.3) en organische koolstof (Fig. 7.4), die gekenmerkt wordt door grote aantallen van de slangster *Amphiura filiformis* en tweekleppigen *Mysella bidentata* en *Abra alba*. Op grond van de hier aangetroffen koolstofgehaltes spreken Creutzberg e.a. (1984) van een verrijkte zone (Fig. 7.4). Omdat de maximale getijstromen hier onder de kritische grens liggen (zie hoofdstuk 2), zijn de omstandigheden hier gunstig voor het bezinken van organisch materiaal, zoals mede blijkt uit de hoge ETS-activiteit (Tabel 71.), koolstof mineralisatie (Tabel 7.2) en gehaltes chlorofyl *a* in het sediment (Cramer, 1990; Tabel 7.3). Het organisch materiaal in de bodem kan zowel afkomstig zijn van locale produktie als aangevoerd uit zuidelijker gelegen turbulente gebieden. De slangster *Amphiura*, die zijn voedsel van de oppervlakte en uit de waterkolom kan vergaren, bereikt maximale dichtheden in deze verrijkte slibrijke zone (Fig. 7.5). Dit is in overeenstemming met de in het algemeen gevonden sterke toename van deze slangster in geëutrofieerde gebieden zoals het Skagerrak (Josefson, 1987). *Mysella*, die in de gangen van *Amphiura* leeft, is voor zijn voedselvoorziening direct afhankelijk van de hoeveelheid voedsel die de slangster weet te vergaren. *Abra alba* daarentegen, is een depositfeeder die profiteert van de verhoogde depositie. *Echinocardium*, hoewel ook een efficiënte depositfeeder, is in deze zone minder talrijk. Ook op andere locaties in de Noordzee blijkt deze soort zich slechts marginaal te

TABEL 7.1
Gemiddelde ETS activiteit (µmol $O_2 \cdot m^{-2} \cdot u^{-1}$) in de top 10 cm op het station Breeveertien, Front en Centrale Oestergonden in de Zuidelijke Noordzee, gemeten in 1983.

Datum	Breeveertien	Front	Centrale Oestergronden
mrt/apr	2879	5045	3670
juli	5468	6655	5513
sept	8810	8388	7400

TABEL 7.2
De uit de respiratie berekende jaarlijkse koolstof mineralisatie ($gC \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$) van station Zuid ten zuiden van het Friese front (53°30'NB en 4°30'OL), Front (53°42'NB en 4°30'OL) en Noord (53°52'NB en 4°30'OL) (uit: Cramer, 1990).

Station	Koolstof mineralisatie ($gC \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$)
Zuid	29.4
Front	95.1
Noord	41.1

kunnen handhaven als het sediment veel slib bevat. In het algemeen bereikt deze soort de hoogste groeisnelheden in puur zand (Duineveld & Jenness, 1984).

Noordelijk van de *Amphiura*-zone is het slibgehalte en het organisch koolstofgehalte beduidend lager. Gesuspendeerd materiaal is hier in geringere mate aanwezig dan in de zuidelijker gelegen zones, zoals blijkt uit de hoge Secchi-disk waarden (10-20 m). Door de lage stroomsnelheden kan locaal geproduceerd organisch materiaal wel bezinken, maar van accumulatie van elders geproduceerd materiaal is hier waarschijnlijk geen sprake. In deze zone bereiken gespecialiseerde suspension feeders zoals *Chaetopterus variopedatus* en *Turritella communis* hun hoogste dichtheden. De eerste soort filtreert grote hoeveelheden water met een fijnmazig slijmnet (0,5 μm; Flood & Fiala-Medioni, 1982), dat onbruikbaar is bij grote hoeveelheden zwevend materiaal. Ook *Turritella* is slecht bestand tegen een overdosis aan gesuspendeerd fijn materiaal (Yonge, 1946). Voor *Amphiura*, die zuidelijker zo dominant is, zijn de omstandigheden in deze zone minder gunstig. Dit blijkt niet alleen uit de lagere dichtheden maar ook uit de achterblijvende grootte van de individuen (Fig. 7.6). Hetzelfde geldt in nog sterkere mate voor *Mysella bidentata*, terwijl *Abra alba* hier totaal afwezig is.

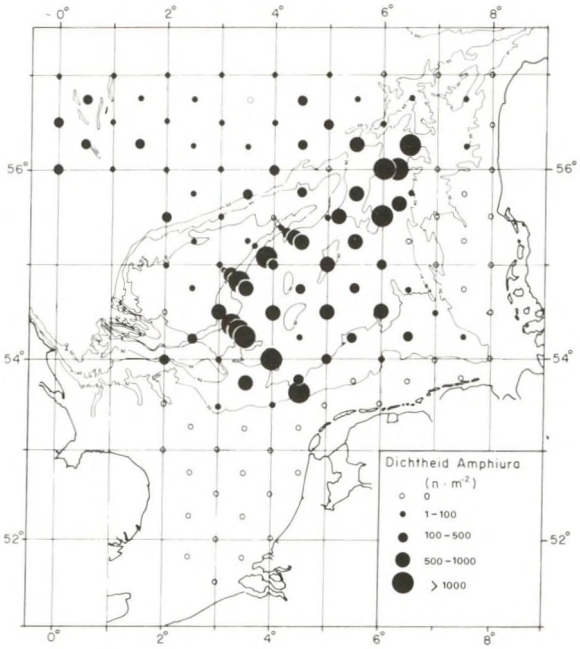


Fig. 7.5. Dichtheden van *Amphiura filiformis* ($n \cdot m^{-2}$) in de Zuidelijke Noordzee (uit: Duineveld e.a., 1987)

MACROBENTHOS BIOMASSA OP HET FRIESE FRONT

Metingen van de biomassa van de totale macrofauna leveren een aanwijzing op dat de voedseltoevoer naar de bodem ter hoogte van de slibrijke zone culmineert. Fig. 7.7 toont de waarden zoals die door Creutzberg e.a. (1984) gevonden zijn. Omdat in deze studie gebruik is gemaakt van een van Veen happer, zijn de dichtheden van een aantal grote dieplevende organismen onderschat. Aanvullende gegevens uit

TABEL 7.3
Het gehalte chlorofyl *a* en organisch koolstof in het sediment op de stations Zuid, Front en Noord (zie Tabel 7.2) in augustus 1987, vergeleken met het materiaal verzameld m.b.v. de sediment val. Data met een asterisk verwijzen naar storm data (uit: Cramer, 1990).

	Zuid	Front	Noord
Totaal chlorofyl 0-5 cm ($mg \cdot m^{-2}$)	164 ± 133	364 ± 116	275 ± 171
Totaal org. koolstof 0-5 cm ($g \cdot m^{-2}$)	103 ± 25	235 ± 171	214 ± 81
Sedimentatie val	53 ± 39*	5.9 ± 4.1*	6.2 ± 6.8*
($mg\ chl \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$)	3.6 ± 0.7	2.8 ± 0.9	---
Koolstof/chlorofyl in sediment	628	645	778

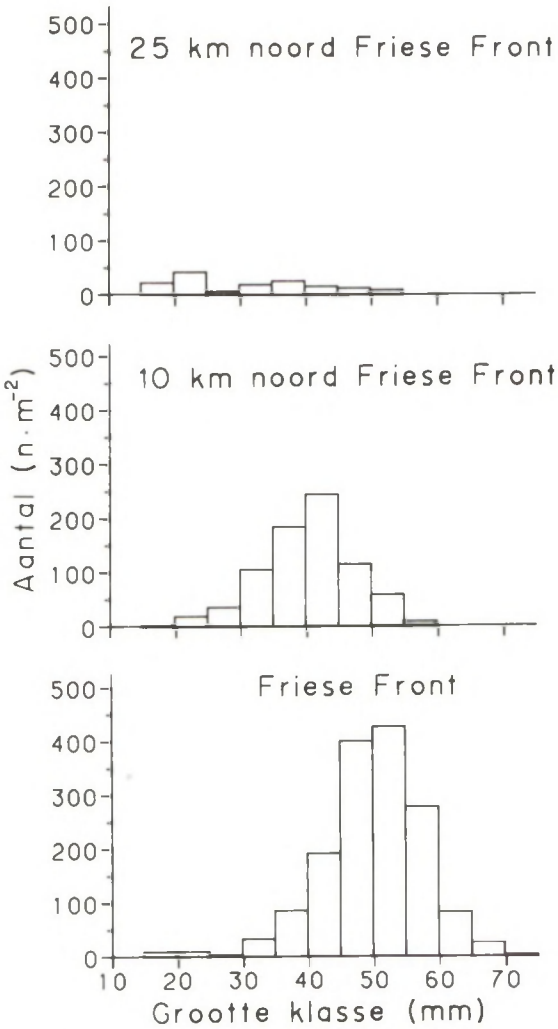


Fig. 7.6. Grootteklassen van *Amphiura* (mm) in de verschillende zones van van het Friese Front.

boxcore monsters van Cornelis (1984) laten aanmerkelijk hogere waarden zien voor zowel de slibrijke als de noordelijke zone, respectievelijk 37 g en 13 g asvrij drooggewicht (AVD) per m^2. Het pure zand station dat door Cornelis (1984) is bemonsterd, en een gemiddelde biomassa van 5 g AVD·m^{-2} opleverde (Fig. 7.7), lag ten zuiden van de fijn-zand zone, die aansluit op het Friese Front. Op grond van enkele monsters uit deze fijn-zand zone, genomen tijdens de ICES North Sea Benthos Survey (Duineveld e.a., 1990), bestaat het vermoeden dat ook in deze zone de biomassa hoger ligt dan door Creutzberg e.a. (1984) is gerapporteerd, voornamelijk door de dieplevende *Echinocardium*. Tabel 7.4 geeft een overzicht van de biomassa, zoals die in de jaren 80 door verschillende onderzoekers is gevonden.

In Fig. 7.8 wordt de verdeling van de biomassa over de verschillende soorten macrobenthos-organismen gegeven. Hierbij zijn de soorten in een aantal categorieën samengenomen. Treffend is het hoge aandeel van *Amphiura* (20 g AVD·m^{-2}) in de slibrijke zone en dat van *Chaetopterus* (6 g AVD·m^{-2}) in de noordelijke zone.

HET MEIOBENTHOS

Het meiobenthos (o.a. nematoden, copepoden en foraminiferen) is niet zo gedetailleerd onderzocht als het macrobenthos. De aanwezige gegevens over nematoden en copepoden (Groenewold, ongepubl.) laten niettemin een duidelijke verandering zien in de samenstelling van het meiobenthos in de drie hoofdzones (fijn-zand, slibrijke en noordelijke zone). Het meest opmerkelijk is de verandering in aantal nematoden, die de hoogste waarden opleveren in de slibrijke zone ($3x10^6$ ind·m^{-2}); in de fijn-zand zone is dit aantal $0,7x10^6$·m^{-2}) en in de noordelijke zone $1,6x10^6$ ind·m^{-2}. Verder zijn er aanwijzingen dat het aantal harpacticoïde copepoden in de fijn-zand zone en slibrijke zone weinig uiteenloopt, maar sterk toeneemt in de noordelijke zone (Groenewold, ongepubl.).

Ook de geschatte biomassa van de meiofauna vertoont een toename in de slibrijke zone ten opzichte van de omringende gebieden: 1,2 g droog gewicht·m^{-2} tegenover 0,9 g·m^{-2} in de fijn-zand zone

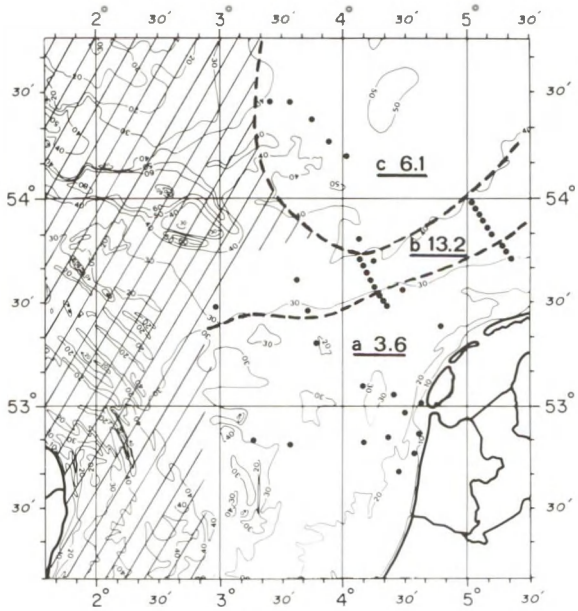


Fig. 7.7. Gemiddelde biomassa (g AVD·m^{-2}) van de benthische macrofauna in drie verschillende sectoren van de Zuidelijke Noordzee (uit: Creutzberg e.a., 1984).

en 0,8 g·m^{-2} in de noordelijke zone.

BENTHISCHE FORAMINIFEREN

Benthische foraminiferen komen zowel op als in de bodem voor. Uit een voorstudie was gebleken dat het merendeel van de foraminiferen in de bovenste 5 cm van de bodem leeft, maar dat er ook op grotere dieptes (tot 35 cm) in het sediment aanzienlijke aantallen levende foraminiferen voorkomen. Deze bleken in het laboratorium met succes in leven te kunnen worden gehouden (Moodley, ongepubl.). Van diepzeesoorten is bekend dat sommige soorten een voorkeur vertonen voor een bestaan in het sediment (Corliss, 1985; Gooday, 1986a,b), maar de verdeling van deze soorten over de diepte bleek echter niet altijd eenduidig of constant te zijn (Kitazato, 1988; Bernhard, 1989; Moodley, 1990). Of een soort zich op een bepaalde diepte kan handhaven hangt af van de stabiliteit van het sediment. Deze wordt in grote mate bepaald door de hydrografische omstandigheden die processen als erosie, bezinking en vorming van stroomribbels etc. bepalen. Op kleinere schaal speelt de bioturbatie door grotere organismen een rol. Daarnaast is ook de vorm van de schaal van invloed op de snelheid waarmee een soort zich aktief kan bewegen.

Algemeen wordt aangenomen dat de verspreiding van soorten foraminiferen wordt bepaald door omgevingsvariabelen zoals diepte, temperatuur en saliniteit, maar dat de dichtheid afhankelijk is van de hoeveelheid voedsel. Omdat er ter hoogte van het Friese Front sprake is een duidelijke gradiënt in zowel voedselaanbod als hydrografie en sediment, is de verspreiding van benthische foraminiferen in het betreffende gebied onderzocht.

Voor deze studie zijn 4 stations (E-H; Fig. 7.9) geselecteerd. Gebruik makend van de terminologie van Creutzberg e.a. (1984) ligt het zuidelijke station E in de zandige, turbulente sector, station F op de overgang naar de verrijkte zone, station G in de verrijkte zone en station H in de noordelijke rustige sector.

Op elk station zijn in opeenvolgende laagjes van 1 cm tot een diepte van totaal 5 cm de foraminiferen

TABEL 7.4
Variatie in biomassa van het macrobenthos (g AVD·m^{-2}) op station Zuid, Front en Noord in de jaren 80 (uit: Holtmann, 1988).

Bron	Zuid	Front	Noord
de Wilde e.a., 1984		30.00	
Cadée, 1984	2.49	25.61	9.71
Cornelis, 1984		40.30	
Creutzberg, 1985	4.00	25.00	11.00
Holtmann, 1988	3.93	42.70	10.08

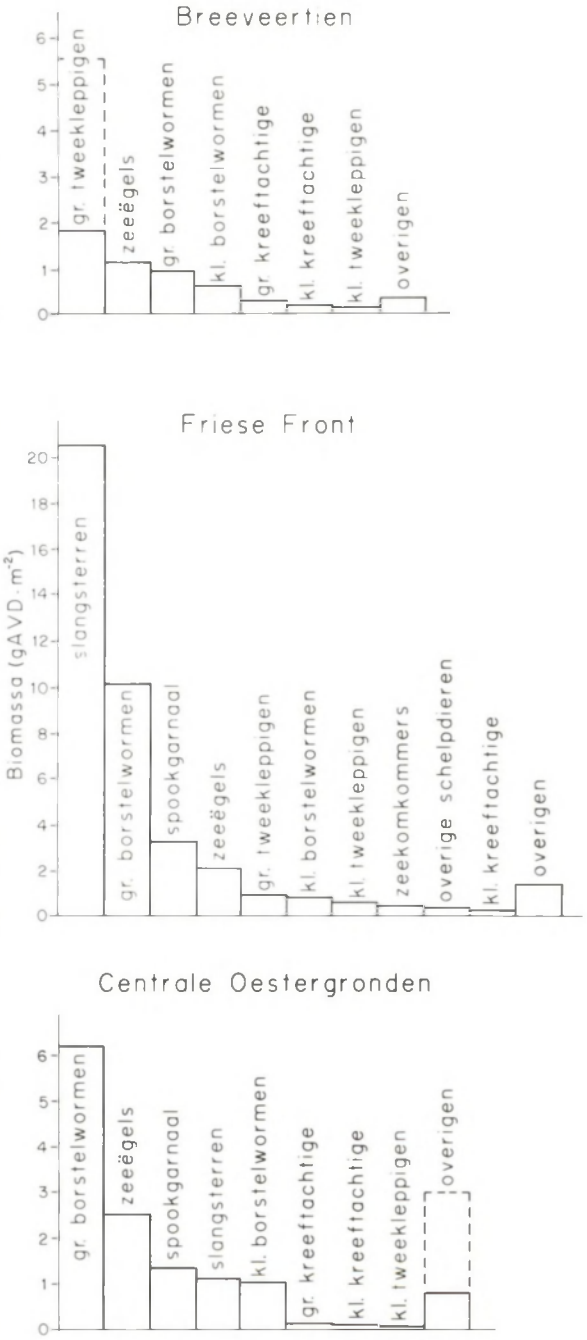


Fig. 7.8. Verdeling van de biomassa (g AVD·m^{-2}) over verschillende soorten van het macrobenthos op Breeveertien, Friese Front en Centrale Oestergronden (uit: Cornelis, 1984).

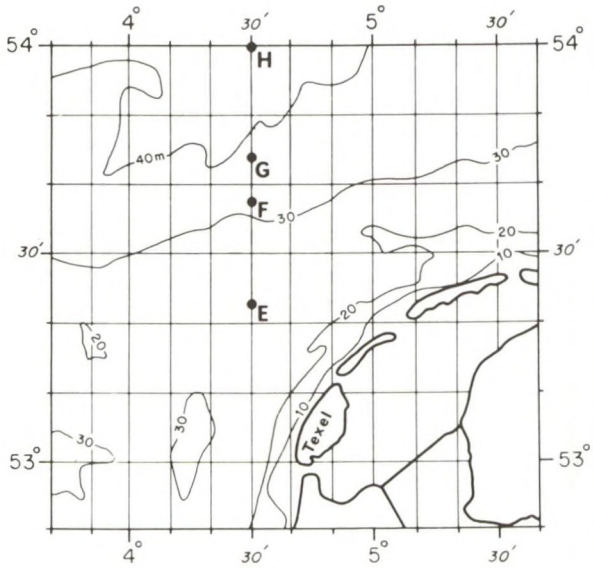


Fig. 7.9. Positie van de monster-stations E, F, G en H in de Noordzee.

geïdentificeerd en geteld. Van de aangetroffen 27 levende soorten (Tabel 7.5) zijn de 10 talrijkste afgebeeld in Fig. 7.10. In verband met de toegepaste methodes zijn soorten met zachte schalen niet onderzocht.

De totale dichtheid (0-5 cm) aan foraminiferen op de 4 stations staat vermeld in Tabel 7.6 samen met de dieptes, sediment-parameters en organische koolstof gehaltes die op deze stations gemeten zijn. De dichtheid aan foraminiferen is het laagst op het zuidelijke zandstation E, waar ook het laagste gehalte aan organisch koolstof gevonden is. Op de drie overige stations (F-H), waarvan de bodem aanzienlijk meer organische koolstof bevat, zijn de dichtheden aanzienlijk hoger, niet alleen in de bovenste cm maar ook in de diepere lagen. Deze toename in de diepte kan toegeschreven worden aan de graafactiviteit van de meer talrijke macrofauna (Tabel 7.4), die voedseldeeltjes dieper in de bodem brengen.

De hoogste dichtheid aan foraminiferen is gevonden in de verrijkte zone (station G). Het iets zuidelijker gelegen station F heeft een lagere dichtheid en vooral een lagere diversiteit (Berger & Parker, 1970) vergeleken met het station G. Op het noordelijkste station H, waar het gehalte aan organisch koolstof weer afneemt, is ook de dichtheid weer lager dan op het verrijkte station G. De diversiteit op station H ligt echter wel op een relatief hoog niveau, zeker in vergelijking met station F. Wat betreft de soortensamenstelling blijkt station H veel gelijkenis te vertonen met het verrijkte station G (zie Tabel 7.7), terwijl station F meer verwant is aan station E uit de zandige turbulente sector.

Verschillende studies (bijv. Hofker, 1931; Voorthuysen, 1960; Benda & Puri, 1962 en Seiglie, 1970) hadden al eerder een positief verband gevonden tussen foraminiferen en het organisch koolstofgehalte van het sediment. Hoewel organisch koolstof niet noodzakelijk equivalent is aan geschikt benthisch voedsel, is er in het onderhavige studiegebied wel sprake van een duidelijke positieve correlatie tussen het koolstofgehalte enerzijds en chlorofyl *a* (Tabel 7.3), bacteriële biomassa en produktie (zie hoofdstuk 5) anderzijds. Aangezien foraminiferen zich voornamelijk voeden met pennate diatomeeën, kleine chlorophyten en bacteriën, en soms ook detritus (Lee, 1980), betekent een verhoogd koolstofgehalte in dit geval wel een verhoogd voedselaanbod.

Uit het feit dat station F ondanks een vergelijkbaar (hoog) gehalte aan organische koolstof toch een lagere dichtheid van foraminiferen opleverde dan station G, blijkt dat naast voedsel nog andere factoren een rol spelen. Creutzberg e.a. (1984) vonden in de overgangszone (station F) een maximum van de tweekleppige *Nucula turgida,* hetgeen een indicatie is voor de instabiliteit van het sediment (Picard, 1965; Rhoads & Young, 1970). Ook de foraminiferengemeenschap op station F wordt gedomineerd door een soort, *Elphidium excavatum* (Terquem), die volgens Richter (1964a, b) vooral voorkomt in dynamische milieus. De nauwe correlatie tussen de aantallen van deze soort en het organisch koolstofgehalte, laat zien dat *E. excavatum* door zijn resistentie optimaal kan profiteren van het voedselaanbod ongeacht de andere omstandigheden. Van de andere soorten die op station F en de overige stations voorkomen bereikt een groot deel de hoogste dichtheid pas op station G, wat erop wijst dat ondanks het gunstige koolstofgehalte, andere condities in de bodem van station F minder optimaal zijn.

Ook de verscheidenheid in schaalvormen kan een aanwijzing opleveren voor verschillende milieuomstandigheden. Volgens Severin (1983) neemt het aantal hoekige en asymmetrische vormen toe met de diepte en behoren de afgeronde symmetrische schalen toe aan generalistische soorten die onder alle omstandigheden kunnen overleven. Er is een duidelijke gradiënt in schaaltypen (Fig. 7.11), met een toename van het aandeel langgerekte vormen naar het noorden. Bovendien neemt het aantal soorten met zandschalen toe in noordelijke richting. Ervan uitgaande dat langgerekte schalen minder robuust zijn dan ronde vormen is het niet verwonderlijk dat hun aantal hoger is op station G en H waar de waterbeweging nabij de bodem geringer is en waar als gevolg daarvan fijnkorrelige sedimenten liggen.

Ook lijken de langwerpige schaalvormen beter aangepast aan sediment-turbulatie ten gevolge van de verhevigde bioturbatie op de noordelijke stations G en H. Tijdens laboratoriumproeven is gezien dat

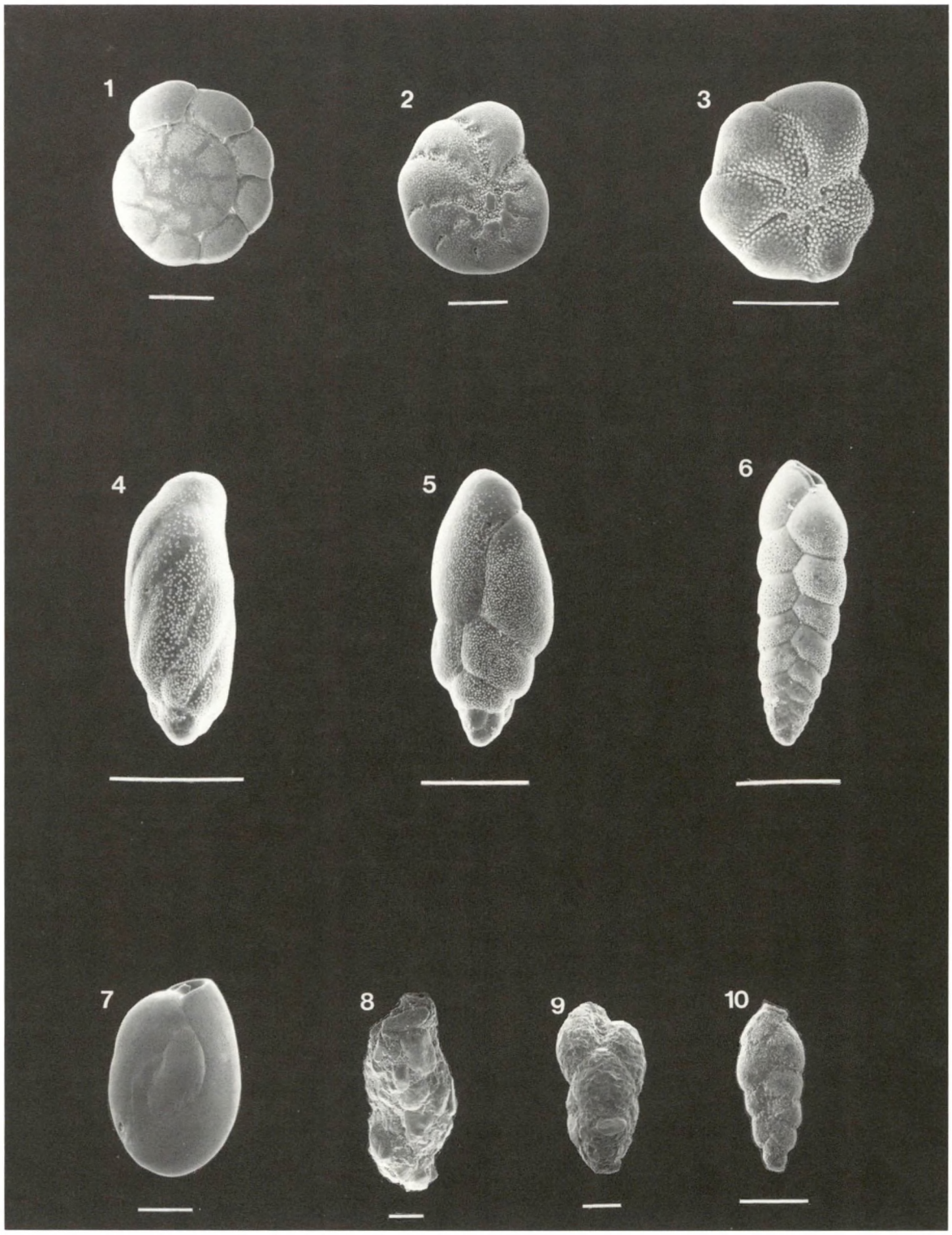


Fig. 7.10. De 10 dominante levende soorten Foraminiferen aangetroffen in de Zuidelijke Noordzee. Balk = 100 μm. 1. *Ammonia beccarii* (Linné); 2. *Elphidium exclavatum* (Terquem); 3. *Elphidium magellanicum* Heron Allen and Earland; 4. *Buliminella elgantissima* (d'Orbigny); 5. *Fursenkoina fusiformis* (Williamson); 6. *Brizalina pseudopunctata* (Höglund); 7. *Quinqueloculina seminulum* (Linné); 8. *Reophax fusiformis* (Williamson); 9. *Eggerella scabra* (Williamson); 10. Dit genus lijkt veel op *Spiroloxostoma* Conato. Het genus is alleen waargenomen als een fossiel uit Late Mioceen - Late Plioceen in Italië en Tsjechoslowakije (Loeblich e.a., 1987). De soort is levend aangetroffen in de Noordzee.

TABEL 7.5
Aantal levende individuen > 63 µm per soort en procentueel voorkomen (tussen haakjes) in de bovenste 5 cm van het sediment (per 250 cm^3), soorten diversiteit en het percentage zandschaligen per station (zie tekst).

Soort	Station E	F	G	H
Ammonia beccarii	12(4)	126(6)	385(7)	31(1)
Asterigerinata mamilla	8(3)	12(1)	44(1)	57(2)
Bolivina pseudoplicata	3(1)	1	34(1)	15
Bolivina skagerrakensis	-	8	19	-
Brizalina pseudopunctata	2(1)	22(1)	194(4)	153(5)
Brizalina variabilis	-	3	6	25(1)
Bulimina gibba/elongata	1	34(2)	273(5)	90(3)
Buliminella elegantissima	21(7)	172(8)	285(5)	350(11)
Cassiduliniodes sp.	-	-	2	-
Clavinula sp.	1	5	20	54(2)
Eggerella scabra	-	6	938(18)	1054(33)
Elphidium excavatum	128(43)	1498(69)	1109(21)	557(18)
Elphidium magellanicum	6(2)	154(7)	449(8)	22(1)
Elphidium sp.	-	-	-	-
Epistominella vitrea	-	13(1)	3	28(1)
Fursenkoina fusiformis	14(5)	120(6)	1168(22)	546(17)
Jadammina sp.	-	-	-	1
Lagena sp.	-	-	3	2
Nonion sp.	8(3)	1	6	-
Nonionella sp.	-	1	48(1)	18(1)
Psammosphaera fusca	-	1	-	14
Quinqueloculina oblonga	7(3)	-	-	5
Quinqueloculina seminulum	77(26)	-	-	-
Reophax fusiformis	-	-	45(1)	127(4)
Rosalina sp.	11(4)	-	12	-
Spiroloxostoma sp.	-	3	289(5)	16(1)
Textularia sp.	-	-	-	5
Totaal	299	2179	5332	3169
Aantal soorten	14	18	21	21
Diversiteit (1/d)	2.33	1.46	4.57	3.01
% Zandschaligen	0.00	0.32	18.44	37.89

langgerekte vormen zich in het sediment boren en dat ronde vormen zich door draaiende bewegingen in de bodem graven (Langer e.a., 1989). De borende wijze van ingraven lijkt een meer efficiënte manier van beweging in het sediment dan de roterende beweging van de ronde vormen. Langgerekte schalen zouden zich dan ook beter tegen transport, veroorzaakt door bioturbatie, teweer kunnen stellen.

Hoewel soorten met zandschalen niet beperkt zijn tot fijnkorrelige sedimenten, is hun dichtheid vaak het grootst in dit type sediment (Boltovskoy, 1976). De (bijna) afwezigheid van deze soorten in de zuidelijke stations E en F, doet vermoeden dat rustige, stabiele omstandigheden vereist zijn voor de constructie van hun schaal.

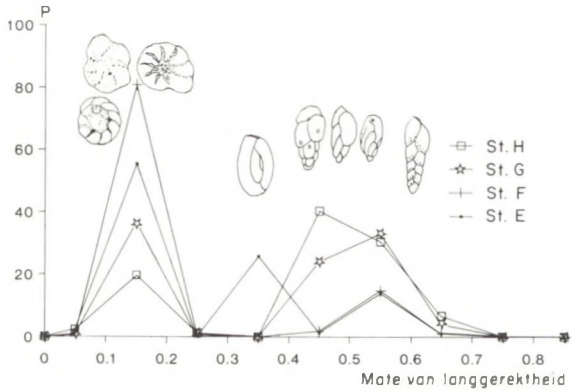


Fig. 7.11. Voorkomen (%) van verschillende morfologische typen Foraminiferen op de stations. Bij het onderscheiden in de vorm van de schalen is gebruik gemaakt van de functie '1 - (min. ∅ / max. ∅)', die de mate van langgerektheid uitdrukt. Een complete bolvormige morfologie wordt uitgedrukt door de waarde 0.

TABEL 7.6
Diepte, sediment parameters, bodem saliniteit, organisch koolstof gehalte (0-1 cm), temperatuur en de totale dichtheid aan Foraminiferen in 250 cm^3 sediment op de verschillende stations (zie tekst).

	Stations			
	E	F	G	H
Diepte	28	35	40	45
Sediment	redelijk goed gesorteerd middel fijn zand	redelijk goed gesorteerd fijn zand	slecht gesorteerd fijn zand	goed gesorteerd fijn zand
Saliniteit	34,3	34,5	34,5	34,3
POC (%)	0,21	1,37	1,29	0,95
Temp (^0C)	13,0	13,0	13,0	12,8
Aantal levende foraminiferen	299	2179	5332	3169

ENERGIEVERBRUIK DOOR DE BENTHISCHE GEMEENSCHAP

Naast de structuur (soorten, aantallen, biomassa) van benthische gemeenschappen leveren respiratiemetingen informatie op over het belang van diverse gemeenschappen in het ecosysteem van een zeegebied. Door middel van de respiratie van een gemeenschap (uitgedrukt in koolstof-verbruik per oppervlakte- en tijdseenheid) kan de verhouding worden vastgesteld tussen de mineralisatieprocessen in de bodem en de bovenstaande waterkolom, met andere woorden kan het belang van het benthos voor het totale systeem worden berekend. Verder geven de plaatselijke verschillen in respiratie een aanwijzing over de verdeling van het organisch materiaal over de bodem.

Rond en op het Friese Front is de bodemrespiratie op een tweetal manieren gemeten:
-door het aan dek incuberen van sediment kernen
-door meting van de ETS-activiteit (zie Vosjan & Olańczuk-Neyman, 1977). Met de laatste methode wordt de potentiële activiteit van de kleinste organismen in de bodem (meso-, meio-, microfauna en bacteriën) bepaald, terwijl met de eerste methode de activiteit van de gehele fauna gemeten wordt. Het meten van de ETS-activiteit, waarbij de grotere macrofauna niet vertegenwoordigd is, lijkt een gerechtvaardigde methode door de resultaten van Smith (1978), die vond dat de variaties in respiratie slechts voor 1 procent verklaard werden door de variatie in totale macrofauna biomassa. Ook Pamatmat & Banse (1969) noemen de activiteit van meio- en microfauna (het 'small food web') bepalend voor de bodemrespiratie. Omdat de bodemrespiratie mede afhankelijk is van de temperatuur, is er op drie stations (zand, slibrijke en noordelijke zone) gedurende een jaar gemeten (Cornelis, 1984).

TABEL 7.7
Similariteit (Sander, 1960) (%) van de Foraminiferen-populaties van de verschillende stations.

	E	F	G	H
E	100	63	40	35
F		100	49	39
G			100	71

Wat betreft de ETS-activiteit, zijn er geen eenduidige verschillen tussen de stations te zien (Tabel 7.1). De winterwaarden voor het zandstation zijn weliswaar lager dan op de twee andere stations, maar de zomerwaarden ontlopen elkaar weinig. Metingen van de respiratie van aan dek geïncubeerde kernen leveren echter meer geprononceerde verschillen op (Fig. 7.12). De activiteit in de zand-gemeenschap blijft gedurende het gehele jaar achter bij die in de slibrijke en de noordelijke zone. De hoogste activiteit in de slibrijke zone is zowel in juli als september gemeten. Om een schatting te krijgen voor het jaarlijks verbruik is de oppervlakte onder de curves berekend. Uitgedrukt in gram koolstof per $gC \cdot m^{-2}$ komt dit voor het zandstation neer op een verbruik van 20, voor het slibrijke station op 60 en voor het noordelijke station op 40 gram per m^2. Uit respiratiemetingen blijkt dus

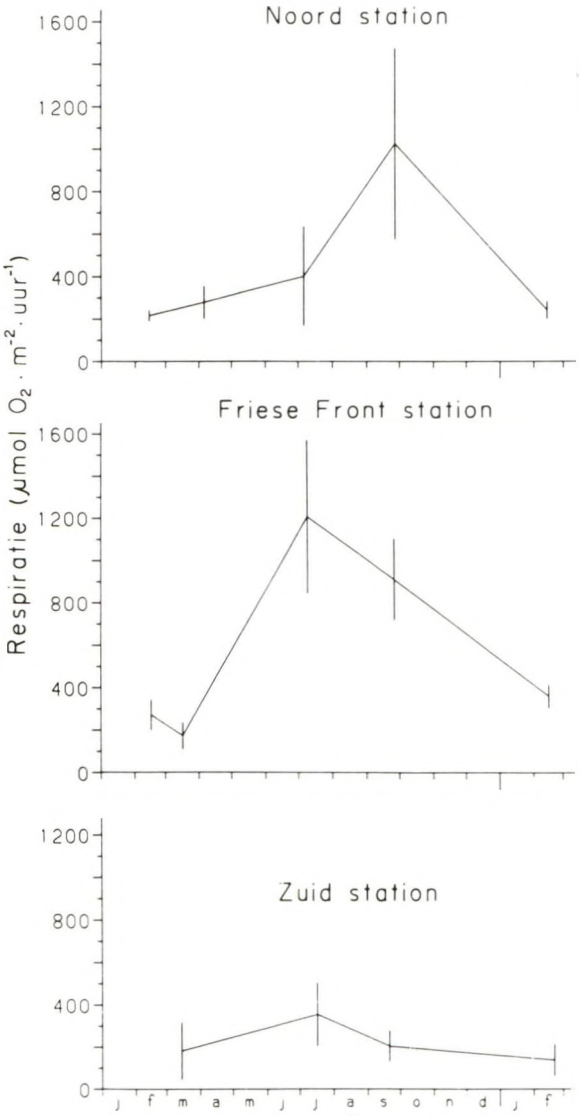


Fig. 7.12. Seizoensvariatie in de respiratie van de benthische gemeenschap (μmol $O_2 \cdot m^{-2} \cdot u^{-1}$) op station Noord, Friese Front en Zuid in 1989-1990.

dat de bodemfauna in het Friese Front gebied meer dan gemiddeld bijdraagt aan de mineralisatie van nutriënten in het systeem.

DISCUSSIE

Naar aanleiding van hun onderzoek aan het macrobenthos op het Friese Front, hebben Creutzberg e.a. (1984) als hypothese gesteld dat de nauwe zone met hoge slibgehaltes en een rijke benthische gemeenschap, de potentiële plaats is waar organisch materiaal in relatief grote hoeveelheden bezinkt. Dit materiaal zou volgens de auteurs zowel afkomstig kunnen zijn van de zuidelijker gelegen turbulente gebieden, waar het niet permanent blijft liggen (Jenness & Duineveld, 1985), als van de locale primaire produktie, die door de aanwezigheid van een hydrografisch getijfront versterkt en van langere duur kan zijn. Uit nader onderzoek van deze hypothese (Creutzberg, 1985) bleek dat er gedurende een groot deel van de periode 1982-1983 inderdaad sprak was van verhoogde concentraties chlorofyl *a* in nabijheid van de slibrijke zone (zie hoofdstuk 3). Deze verhoogde concentraties bleken echter geen relatie te hebben met het hydrografisch getijfront (Creutzberg, 1985).

De metingen aan de bodemrespiratie ondersteunen de suggestie dat de slibrijke zone het meeste organisch materiaal ontvangt in het onderzochte gebied, zoals ook gesuggereerd is door Creutzberg e.a. (1984) op grond van de verdeling van biomassa en koolstof. De constant hogere bodemrespiratie in de slibrijke zone ten opzichte van die in het zuiden en noorden, kan alleen verklaard worden door de voortdurende aanwezigheid van een grotere hoeveelheid organisch materiaal ter plaatse. Het verschil in activiteit tussen de zuidelijke zandbodem en de slibrijke zone kan niet verklaard worden door de temperatuur, aangezien de twee curves weinig uiteenlopen en de maxima in de zuidelijke zone zelfs hoger liggen. Bij de achterblijvende activiteit in de noordelijke zone, kan de temperatuur echter wel een rol spelen. Tijdens de zomerse temperatuur-stratificatie zijn de watertemperaturen boven de bodem in dit gebied lager dan in de zuidelijker gebieden (Fig. 7.13). Pas in september worden hier de hoogste seizoenswaarden bereikt, en de hoogste bodemrespiratie in september (Fig. 7.12; Tabel 7.1) is hiermee in overeenstemming. Respiratie metingen in de drie zones, waarbij de ker-

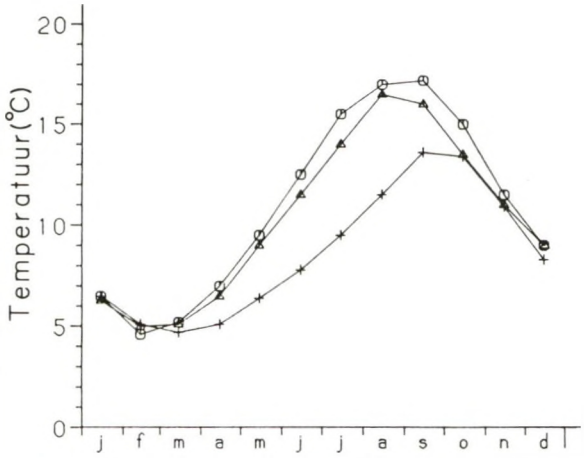


Fig. 7.13. Seizoensvariatie in watertemperatuur (°C) in 1983 op Breeveertien (○), een station in het Friese Front gebied (Δ) en de Centrale Oestergronden (+).

nen bij dezelfde temperatuur geïncubeerd werden, lieten niettemin een verschil in activiteit tussen de zones zien, met de slibrijke zone als meest actieve, gevolgd door de noordelijke zone en als minst actieve de zuidelijke zone (Duineveld, ongepubl.).

Het is vooralsnog onduidelijk hoeveel de aanvoer vanuit de zuidelijk gelegen turbulente gebieden bijdraagt tot de verrijking van de slibrijke zone, en hoeveel afkomstig is van een locale primaire produktie. Algen die na de voorjaarsproduktie in het zuidelijke gebied snel op het Friese Front accumuleren en begraven worden, zouden gedurende langere tijd zorg kunnen dragen voor een verhoogde mineralisatie (zie Cramer, 1990). Anderzijds duidt de aanwezigheid van voortdurend verhoogde chlorofyl *a* concentraties boven de slibrijke zone (zie Creutzberg, 1985) op een versterkte en tevens verlengde primaire produktie.

LITERATUUR

BENDA, W.K. & H.S. PURI, 1962. The distribution of Foraminifera and Ostracoda off the Gulf Coast of the Cape Romano area, Florida. Gulf Coast. Assoc. Geol. Soc., Trans. **12:** 303-341.

BERGER, W.H. & F.L. PARKER, 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments. Science **168:** 1345-1347.

BERNHARD, J.M., 1989. The distribution of benthic Foraminifera with respect to oxygen concentration and carbon levels in shallow-water Antarctic sediments. Limnol. Oceanogr. **34:** 1131-1141.

BOLTOVSKOY, E. & A. WRIGHT, 1976. Recent Foraminifera. Junk, The Hague: 1-515.

CADÉE, G.C., 1984. Macrobenthos and macrobenthic remains on the Oyster Ground, North Sea. Neth. J. Sea Res. **18:** 160-178.

CORLISS, B.H., 1985. Microhabitats of benthic Foraminifera within deep-sea sediments. Nature **314:** 435-438.

CORNELIS, P., 1984. Gemeenschapsademhaling van het benthos in de Zuidelijke Noordzee, *in situ* en incubatie. Verslag doctoraal hoofdvak Mariene Biologie: 1-45.

CRAMER, A., 1990. Seasonal variation in benthic metabolic activity in a frontal system in the north Sea. In: M. Barnes & R.N. Gibson. Trophic relationships in the marine environment. Proc. 24th Eur. Mar. Biol. Symposium. Aberdeen University Press, Aberdeen: 54-76.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll a maximum coinciding with an enriched benthic zone. In P.E. Gibbs. Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp. Cambridge University Press, Cambridge: 97-108.

CREUTZBERG, F. & H. POSTMA, 1979. An experimental approach to the distribution of mud in the southern North Sea. Neth. J. Sea Res. **13:** 99-116.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G.C.A. DUINEVELD & N. LOPEZ-LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer **183:** 101-110.

DAVIS, F.M., 1925. Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. No. 2. Results of the investigations in the southern North Sea 1921-1924. Fish. Invest. London (Ser. 2) **8:** 1-50.

DUINEVELD, G.C.A. & M.I. JENNESS, 1984. Differences in growth rates of the sea urchin *Echinocardium cordatum* as estimated by the parameter w of the von Bertalanffy equation applied to skeletal rings. Mar. Ecol. Prog. Ser. **19:** 65-72.

DUINEVELD, G.C.A., A. KÜNITZER & R.P. HEYMAN, 1987. *Amphiura filiformis* (Ophiuroida: Echinodermata) in the North Sea. Distribution, present and former abundance and size composition. Neth. J. Sea Res. **21:** 317-329.

DUINEVELD, G.C.A., P.A.W.J. DE WILDE & A. KOK, 1990. A synopsis of the macrobenthic assemblages and benthic ETS activity in the Dutch Sector of the North Sea. Neth. J. Sea Res. **26:** 125-138.

FLOOD, P.R. & A. FIALA-MÉDIONI, 1982. Structure of the mucous feeding filter of *Chaetopterus variopedatus* (Polychaeta). Mar. Biol. **72:** 27-33.

GOODAY, A., 1986a. Meiofaunal foraminiferans from the bathyal Porcupine Seabight (north-east Atlantic): size structure, standing stock, taxonomic composition, species diversity and vertical distribution in the sediments. Deep-Sea Res. **33:** 1135-1373.

——, 1986b. Soft-shelled foraminifera in meiofaunal samples from the bathyal northeast Atlantic. Sarsia **71:** 275-287.

HOFKER, J., 1931. De Foraminiferen in den omtrek van Amsterdam. De Biologie van de Zuiderzee tijdens haar drooglegging **3:** 61-66.

HOLTMANN, S.E., 1988. Untersuchung der Benthosaktivität in einem Frontgebiet der Südlichen Nordsee an Hand von Respirations-messungen. TUB. NIOZ, Interne Verslagen: 1-132.

JENNESS, M.I. & G.C.A. DUINEVELD, 1985. Effects of tidal currents on chlorophyll a content of sandy sediments in the southern North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. **21:** 283-287.

JOSEFSON, A.B., 1987. Large-scale patterns of dynamics in subtidal macrozoobenthic assemblages in the Skagerrak: effects of a production-related factor. Mar. Ecol. Prog. Ser. **38:** 13-23.

KITAZATO, H., 1988. Locomotion of some benthic foraminifera in and on the sediment. J. Foram. Res. **18:** 344-349.

LANGER, M., L. HOTTINGER & B. HUBER, 1989. Functional morphology in low-diverse benthic foraminiferal assemblages from tidal flats of the North Sea. Senckenbergeana marit. **20:** 81-99.

LEE, J., 1980. Nutrition and Physiology of the Foraminifera. In: M. Levandovska & S. Hutner. Biochemistry and physiology of protozoa. Academic Press, London: 43-66.

LOEBICH, A.R. & H. TAPPAN, 1987. Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 2 vols.

MOODLEY, L., 1990. Southern North Sea seafloor and subsurface distribution of living benthic foraminifera. Neth. J. Sea Res. **27:** 57-71.

ODUM, E.P., 1971. Fundamentals of ecology. Saunders Company, Philadelphia: 1-574.

PAMATMAT, M.M. & K. BANSE, 1969. Oxygen consumption by the sea bed. II. in-situ measurements to a depth of 180 metres. Limnol. Oceanogr. **14:** 250-259.

PETERSEN, C.G.J., 1913. Valuation of the sea. II. The animal

communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. Rep. Dan. Biol. Stn. **21:** 1-44.

PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrates meubles dragables de la région Marseillaise. Rec. Trav. Station Marine d'Endoume, Fasc. 52, Bull. **36:** 1-160.

RICHTER, G., 1964a. Zur Ökologie der Foraminiferen. I. Die Foraminiferen-Gesellschaften des Jade-gebietes. Natur u. Museum **94:** 343-353.

——, 1964b. Zur Ökologie der Foraminiferen. II. Lebensraum und Lebensweise von *Nonion depressulum*, *Elphidium exclavatum* und *E. selseyense*. Natur u. Museum **94:** 421-430.

RHOADS, D.C. & D.K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. J. Mar. Res. **28:** 150-178.

SALZWEDEL, H., 1979. Reproduction, growth, mortality, and variations in abundance and biomass of *Tellina fabula* (Bivalvia) in the German Bight in 1975/76. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **18:** 111-202.

SANDERS, H.L., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay, III, The structure of the soft-bottom community. Limnol. Oceanogr. **5:** 138-153.

SCHWEIMLER, I., 1988. Ausbreitung und Ansiedlung von Benthischen Larven an Hand von Bivalvenlarven in einem Frontgebied in der Nordsee. TUB. NIOZ, Interne Verslagen: 1-137.

SEIGLIE, G.A., 1970. The distribution of foraminifers in the Yabucoa Bay southeastern Puerto Rico and its paleoecological significance. Rev. Espan. Micropaleontol. **2:** 183-220.

SEVERIN, K.P., 1983. Test morphology of benthic foraminifera as a discrimator of biofacies. Mar. Micropaleontol. **8:** 65-76.

SMITH, K.L. JR., 1978. Benthic community respiration in the N.W. Atlantic Ocean: in-situ measurements from 40 to 5200 metres. Mar. Biol. **47:** 337-347.

VOORTHUISEN, H.J., 1960. Die Foraminiferen des Dollart-Ems Estuarium. Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb. Gen. Geol. Ser. **19:** 237-269.

VOSJAN, J.H. & K.M. OLAŃCZUK-NEYMAN, 1977. Vertical distribution of mineralization processes in a tidal sediment. Neth. J. Sea Res. **11:** 14-23.

WILDE, P.A.W.J. DE, E.M. BERGHUIS & A. KOK, 1984. Structure and energy demand of the benthic community of the Oyster Ground, Central North Sea. Neth. J. Sea Res. **18:** 143-159.

YONGE, C.M., 1946. On the habits of *Turritella communis* RISSO. J. mar. biol. Ass. U.K. **26:** 377-380.

8. EPIBENTHISCHE PREDATOREN OP HET FRIESE FRONT: BODEMVISSEN, KRABBEN EN ZEESTERREN

G.C.A. Duineveld, A. de Gee & G.J. van Noort

INLEIDING

In vergelijking met de ingegraven bodemdieren (infauna) rond het Friese Front is er weinig bekend over de grotere epibenthische bodemdieren die op of direct boven de bodem leven, zoals zeesterren, krabben en niet-commerciële vissoorten. Het verzamelen gaat meestal met een bodemkor of dreg, die door een schip gesleept wordt. Door hun mobiliteit zijn vele soorten in staat te ontsnappen als bijvoorbeeld de snelheid van het schip te laag is. Bovendien is de vangstefficiency o.a. afhankelijk van het gebruikte bodemnet (maaswijdte; aantal kettingen) en van het bodemtype (Kuipers, 1975; Creutzberg e.a., 1987). Het is om deze redenen vaak moeilijk om het epibenthos op een betrouwbare, dat wil zeggen kwantitatieve, manier te vangen.

Epibenthische organismen vormen een belangrijke voedselbron voor een aantal commercieel belangrijke rondvissoorten zoals wijting, kabeljauw en schelvis (zie o.a. Cramer & Daan, 1986). Epibenthische organismen zelf kunnen invloed uitoefenen op de structuur van een bodemgemeenschap in een zeegebied. De aard van dit effect hangt af van het type voedsel dat wordt gegeten. Studies in ondiepe kustwateren hebben aangetoond dat garnalen en krabben, maar ook jonge vissen, zich voeden met kleinere organismen, zoals meiofauna en jonge stadia van infauna (Reise, 1985). Het totale gewicht dat weggenomen wordt vertegenwoordigt een relatief kleine biomassa, maar het betreft een categorie prooien (zoals broed en juvenielen), die potentieel het grootste deel van de produktie van het macro- en meiobenthos voor haar rekening neemt (Warwick, 1990). De grotere vissen die deel uitmaken van de epibenthische vangsten, zoals de platvissen schol en tong, eten voornamelijk grotere macrofauna (Creutzberg & Duineveld, 1986) en bieden door het wegvangen van de grotere (oudere) dieren, daarentegen betere kansen voor jong broed. Uiteindelijk kan predatie effect hebben op zowel de groottesamenstelling (dus ook de biomassa), als op de produktie van de macrofauna. In alle gevallen zijn de mobiele epibenthische organismen echter afhankelijk van de produktie van kleinere macrofauna. De verdeling van dit epibenthos in een zeegebied geeft daarom aanwijzingen over verschillen in productiviteit van macro- en meiobenthos.

EPIBENTHOS ROND HET FRIESE FRONT

Uit de gegevens over het epibenthos in de Zuidelijke Noordzee, die verzameld zijn in de jaren 1972-1980 met behulp van een boomkor (Creutzberg, 1979; van Noort e.a., 1979a, b, c, d, 1982, 1983, 1984, 1986), is een selectie gemaakt van stations die tussen de 4°

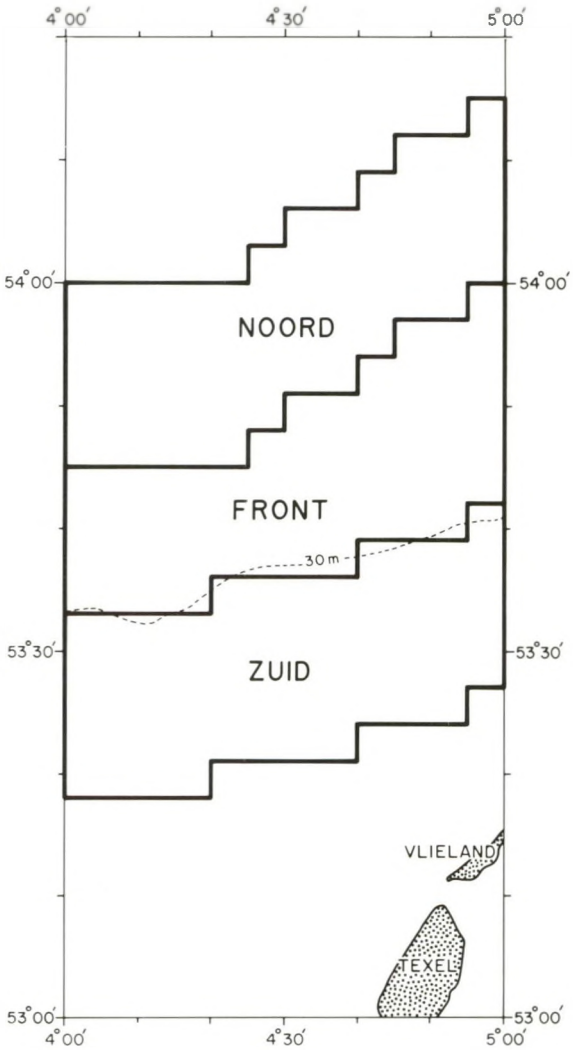


Fig. 8.1. De locatie van de gebieden Noord, Front en Zuid in de zuidelijke Noordzee.

TABEL 8.1.
Gemiddelde aantallen (N) en biomassa's (B, uitgedrukt in AVD (As Vrij Drooggewicht)) van de epibentische soorten per 10000 m² in de zeegebieden Noord (gemiddelde waarden berekend over 15 trekken met een boomkor) Front (11 trekken) en Zuid (11 trekken). De data, afkomstig van Van Noort e.a. (1979-1986), werden verzameld in 1972-1980.

	Noord		Front		Zuid	
	N	B	N	B	N	B
-PLATVISSEN-						
Hippoglossoides platessoides	2	2.3	1	1.5	-	-
Arnoglossus laterna	19	16.5	23	23.6	5	4.4
Limanda limanda	85	631.8	149	726.8	30	172.5
Bugglossidium luteum	14	8.0	150	34.7	53	18.0
Pleuronectus platessa	2	20.9	4	28.2	6	73.5
Solea solea	1	1.2	2	3.6	1	0.6
-OVERIGE VISSEN-						
Pomatoschistus norvegicus	2	0.2	-	-	-	-
Trisopterus spp.	5	18.2	1	5.1	1	1.7
Rhinonemus cimbrius	7	8.7	3	2.0	1	0.2
Eutrigla gurnardus	3	4.2	3	2.9	1	1.5
Merlangus merlangus	27	125.7	61	472.1	5	12.6
Callionymus lyra	59	134.1	79	123.6	27	48.2
Pomatoschistus lozanoi	4	0.5	8	2.3	52	6.9
Pomatoschistus minutus	7	1.5	29	10.1	61	11.9
Callionymus reticulatus	1	0.2	3	0.6	4	0.8
Pomatoschistus pictus	-	-	2	0.3	13	0.8
Trachinus vipera	-	-	1	-	2	2.6
Ammodytes sp.	-	-	1	-	2	0.3
-KREEFTACHTIGEN-(Arthropoda)						
Ebalia cranchii	5	1	3	1	1	-
Corystes cassivelaunus	18	16	8	9	1	1
Processa edulis	1	-	7	1	-	-
Crangon allmanni	51	4	135	11	5	1
Pagurus bernhardus	56	29	44	25	98	50
Macropipus holsatus	40	23	244	143	40	28
Macropodia rostrata	2	1	8	2	3	1
Pontophilus trispinosus	1	-	4	1	42	2
Crangon crangon	1	-	11	2	121	13
-STEKELHUIDIGEN-(Echinodermata)						
Ophiothrix fragilis	2	1	1	-	-	-
Ophiura albida	2396	63	747	25	4	-
Astropecten irregularis	185	61	131	41	165	55
Asterias rubens	69	152	283	604	1381	2549
Ophiura texturata	4	1	78	15	175	26
Psammechinus miliaris	5	2	5	2	12	4
-SCHELPDIEREN-(Mollusca)						
Neptunea antiqua	1	1	1	-	-	-
Buccinum undatum	4	9	1	2	1	2
-WORMACHTIGEN-(Annelida)						
Aphrodite aculeata	65	65	5	5	-	-

en 5° OL rond het Friese Front liggen. Binnen deze groep is een onderscheid gemaakt in stations die zich in het gebied tussen de 30 en 40 m dieptelijn bevinden (het Friese Front gebied met 11 stations), stations in een ongeveer even groot gebied ten zuiden van de 30 m dieptelijn (Zuid met 11 stations) en in een gebied van dezelfde omvang ten noorden van de 40 m dieptelijn (Noord met 15 stations). Fig. 8.1 geeft de indeling in de zeegebieden Zuid, Friese Front en Noord.

Het epibenthos werd verzameld met een 5,5 m brede boomkor met een maaswijdte van 5 x 5 mm. De trekken duurden ongeveer 10 minuten. Door de fijnmazigheid was de vangstsnelheid relatief laag, waardoor de grotere platvissen gemakkelijk konden ontsnappen, zodat de vangsten van deze groep niet representatief zijn voor het voorkomen van deze vissen in de beschouwde gebieden.

Uit de vangsten worden de vrijlevende soorten behandeld die strikt gezien op of boven het sediment leven. In Tabel 8.1 wordt een overzicht gegeven van de verdeling van de soorten, aantallen en biomassa's. Zowel het zuidelijke als het noordelijke gebied kent één of meerdere unieke soorten. Het Friese Front vormt een overgang tussen deze twee epibenthische fauna's. Karakteristieke soorten voor het noordelijke gebied zijn:

de Noorse grondel *(Pomatoschistus norvegicus)*,
de dwerg- en/of steenbolk *(Trisopterus* ssp.),
de vijfdradige meun *(Rhinonemus cimbrius)*,
de kleine slangster *(Ophiura albida)* en
de fluwelen zeemuis *(Aphrodite aculeata)*.

Soorten met een meer zuidelijke verspreiding zijn:

Lozano's grondel *(Pomatoschistus lozanoi)*,
het dikkopje *(Pomatoschistus minutus)*,
de kleurige grondel *(Pomatoschistus pictus)*,
de kleine pieterman *(Trachinus vipera)*,
een dwerggarnaaltje *(Pontophilus trispinosus)*,
de gewone garnaal *(Crangon crangon)*,
de gewone zeester *(Asterias rubens)*,
de gewone slangster *(Ophiura textura)* en
de gewone zeeappel *(Psammechinus miliaris)*

Het feit dat de samenstelling van het epibenthos een graduele verandering ondergaat van zuid naar noord, kan geïllustreerd worden aan de hand van een ordinatie van de stations op grond van aantallen en biomassa van de soorten. Deze ordinatie (m.b.v. TWINSPAN en DECORANA; Hill, 1979a, b) laat een gradiënt zien met als uitersten de zuidelijke en noordelijke stations en de stations van het Friese Front verspreid in het midden. De met deze techniek verkregen clusters van de stations zijn weergegeven in Tabel 8.2.

Zowel onder de vissen als onder de kreeftachtigen zijn er soorten die verhoogde aantallen en biomassa's laten zien op het Friese Front. Van de platvissen zijn dit:

de schar *(Limanda limanda)* en vooral
de dwergtong *(Buglossidium luteum)*,

van de overige vissen:

de pitvis *(Callionymus lyra)* en
de wijting *(Merlangius merlangus)*,

en van de kreeftachtigen:

een garnaal *(Crangon allmani)* en
de zwemkrab *(Macropipus holsatus)*.

Twee van deze soorten, de wijting en de pitvis, hebben een duidelijke voedselvoorkeur. Zo blijkt het voedsel van de wijting grotendeels te bestaan uit kleine vissen, krabben *(Macropipus* sp., *Corystus* sp.) en garnalen, terwijl het menu van de pitvis voornamelijk bestaat uit slangsterren *(Amphiura filiformis)* en polychaeten (Creutzberg & Duineveld, 1986; van der Veer e.a., 1990). Al deze prooien zijn op het Friese Front in ruimere mate voorhanden dan op de omringende stations (Tabel 8.1). De andere vissoorten lijken hun menu meer aan te passen aan de beschikbare prooien. Een voorbeeld hiervan is de schar die zich op het Friese Front grotendeels voedt met de plaatselijk massaal aanwezige slangster *Amphiura filiformis* (Duineveld e.a., 1986), terwijl zijn menu in het zuidelijke gebied veel gevarieerder is en bestaat uit wormen, schelpdieren en kleine vissen (Creutzberg & Duineveld, 1986). Vooral deze laatste categorie voedsel, kleine vis, blijkt algemener te zijn in de magen van vissen die uit het zandige gebied afkomstig zijn. Het betreft hier vooral visprooien die zelf hun voedsel uit het pelagiaal onttrekken, zoals de zandspiering en de grondels. Deze meer directe afhankelijkheid tussen bodemvis en het pelagiaal in het zuidelijke zandgebied is vermoedelijk een reactie op de geringere benthische biomassa en produktie in deze gebieden. Een voorbeeld van een bodemvis die uitsluitend van in het pelagiaal geproduceerd voedsel leeft is de kleine pieterman, die voorkomt in het grove en arme zand van de zuidelijke Noordzee (Creutzberg & Witte, 1989).

Ondanks de flexibiliteit in het menu van de schar, blijkt ook deze soort meer algemeen op het Friese Front, hetgeen alleen verklaard kan worden door de plaatselijk hogere biomassa en mogelijk produktie

TABEL 8.2

Clusters van de stations zoals berekend mbv. TWINSPAN. Het aantal stations per cluster is weergegeven, waarbij N staat voor de stations afkomstig uit het zeegebied Noord, F voor stations uit het Front-gebied en Z voor de stations uit Zuid. De stations zijn geclusterd op grond van aantallen en biomassa van de soorten; in beide gevallen zijn de eerste (I: 2 clusters) en de tweede verdeling (II: 4 clusters) gegeven.

Gebaseerd op aantallen van 74 soorten	I:	15N,7F		4F,11Z	
	II:	12N,3F	3N,4F	2F,2Z	2F,9Z
Gebaseerd op biomassa van 36 soorten	I:	15N,6F		5F,11Z	
	II:	12N,4F	3N.2F	1F,2Z	4F,9Z

TABEL 8.3
Biomassa's ($g \cdot AVD \cdot 10.000\ m^{-2}$) van epibentische groepen in de zeegebieden Noord (N=15), Front (N=11) en Zuid (N=11). De data, afkomstig van Van Noort e.a. (1979-1986) werden verzameld in 1972-1980.

	Noord	Front	Zuid
Vissen	974	1437	357
Kreeftachtigen	74	194	96
Stekelhuidigen	280	687	2633
Schelpdieren	10	2	2
Wormachtigen	65	5	-
Totaal	1403	2325	3088

aan totale macro(in)-en meiofauna (zie hoofdstuk 7). Hetzelfde geldt voor de hoge dichtheden aan kreeftachtigen, die zich uitsluitend voeden met macro(in)fauna en meiofauna.

Ook als de totale biomassa van de verschillende diergroepen in beschouwing wordt genomen (Tabel 8.3), blijkt er voor wat betreft de vissen en kreeftachtigen een duidelijke toename te zijn op het Friese Front. Bij de biomassa van de Echinodermen ligt het zwaartepunt echter op de zuidelijke stations, wat geheel verklaard wordt door grote aantallen van de gewone zeester *(Asterias rubens)* ter plaatse.

LITERATUUR

CRAMER, S. & N. DAAN, 1986. Consumption of benthos by North Sea cod and haddock in 1981. ICES C.M. 1986/G.: **56:** 1-14.

CREUTZBERG, F., 1979. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea; Introductory report. NIOZ Interne Verslagen 1979-4: 1-31.

CREUTZBERG, F. & G.C.A. DUINEVELD, 1986. The role of the lesser weever *Trachinus vipera* and the dab *Limanda limanda* in the benthic system of the southern North Sea. ICES C.M. 1986/L.: **4:** 1-10.

CREUTZBERG, F., G.C.A. DUINEVELD & G.J. VAN NOORT, 1987. The effect of different number of tickler chains on beam-trawl catches. J. Cons. int. Explor. Mer **43:** 159-168.

CREUTZBERG, F. & J.IJ. WITTE, 1989. An attempt to estimate the predatory pressure exerted by the lesser weever, *Trachinus vipera* (Cuvier), in the southern North Sea. J. Fish Biol. **34:** 429-449.

DUINEVELD, G.C.A. & G.J. VAN NOORT, 1986. Observations on the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the southern North Sea and its exploitation by the dab, *Limanda limanda*. Neth. J. Sea Res. **20:** 85-94.

HILL, M.O., 1979a. TWINSPAN, a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca: Cornell University, New York: 1-90.

HILL, M.O., 1979b. DECORANA, a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ithaca: Cornell University, New York: 1-52.

KUIPERS, B.R., 1975. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice *(Pleuronectes platessa)*. Neth. J. Sea Res. **9:** 69-85.

NOORT, G.J. VAN & F. CREUTZBERG, 1981. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea; Report 5: Trawl survey October-November 1974. NIOZ Interne Verslagen 1981: 1-116.

NOORT, G.J. VAN, F. CREUTZBERG & R. DAPPER, 1982. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea; Report 6: Trawl surveys September-November 1975. NIOZ Interne Verslagen 1982-7: 1-116.

NOORT, G.J. VAN, F. CREUTZBERG & R. DAPPER, 1982-1984. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea; Report 7: Trawl surveys February-March 1976. NIOZ Interne Verslagen 1983-3: 1-76.

NOORT, G.J. VAN, F. CREUTZBERG & R. DAPPER, 1982-1984. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea; Report 8: Trawl surveys October 1976. NIOZ Interne Verslagen 1984-8: 1-72.

NOORT, G.J. VAN, F. CREUTZBERG & G.C.A. DUINEVELD, 1986. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea; Report 9: Trawl survey May-July 1980. NIOZ Interne Verslagen 1986-3: 1-55.

NOORT, G.J. VAN, F. VAN LEEUWEN & F. CREUTZBERG, 1979a. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea. Report 1: Trawl surveys April-May 1972. NIOZ Interne Verslagen 1979-5: 1-104.

NOORT, G.J. VAN, F. VAN LEEUWEN & F. CREUTZBERG, 1979b. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea. Report 2: Trawl surveys June-July 1972. NIOZ Interne Verslagen 1979-6: 1-107. 1979: 1-99.

NOORT, G.J. VAN, F. VAN LEEUWEN & F. CREUTZBERG, 1979c. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea. Report 3: Trawl surveys October-November 1972. NIOZ Interne Verslagen 1979-7: 1-115.

NOORT, G.J. VAN, F. VAN LEEUWEN & F. CREUTZBERG, 1979d. 'Aurelia'-cruise reports on the benthic fauna of the southern North Sea. Report 4: Trawl surveys January-February 1973. NIOZ Interne Verslagen 1979-8: 1-99.

REISE, K., 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Springer Verlag. Berlin: 1-191.

VEER, H.W. VAN DER, F. CREUTZBERG, R. DAPPER, G.C.A. DUINEVELD, M. FONDS, B.R. KUIPERS, G.J. VAN NOORT & J.IJ. WITTE, 1990. On the ecology of the dragonet *Callionymus lyra* L. in the southern North Sea. Neth. J. Sea Res. **26:** 139-150.

WARWICK, R., 1990. Experimental systems / Mesocosms. Field Experiments (2). EIASO-cours, Galway: 1-3.

9. TOPPREDATOREN OP HET FRIESE FRONT: ZEEVOGELS EN ZEEZOOGDIEREN

M.F. Leopold

INLEIDING

De Noordzee is rijk aan vis en bodemdieren, en biedt ruimte aan een verscheidenheid aan toppredatoren, zoals vissen, zeevogels, zeezoogdieren en de mens. Dit hoofdstuk beperkt zich tot de zeevogels en de zeezoogdieren. Zeevogels zijn vogels, die hun voedsel uit zee halen. In het algemeen foerageren deze vogels niet alleen op zee, maar verblijven ze hier ook gedurende het grootste deel van het jaar. In het broedseizoen moeten ze echter aan land komen, waardoor de aantallen broedvogels relatief makkelijk zijn vast te stellen. Rond de Noordzee broeden ongeveer 4,25 miljoen zeevogels (Tasker e.a., 1987). Ook van de zeezoogdieren die regelmatig op het droge moeten komen om te rusten of om hun jongen te verzorgen (zeehonden) zijn redelijk nauwkeurige schattingen van de in de Noordzee voorkomende aantallen bekend. Deze dieren zijn voor het Friese Front van weinig belang, omdat ze op open zee nauwelijks voorkomen. Walvissen en dolfijnen daarentegen brengen hun gehele leven in zee door en nauwkeurige schattingen van de aantallen zijn hierdoor niet bekend. Wel kan aangegeven worden in welke gebieden er relatief veel of weinig van deze dieren voorkomen (Evans, 1980; Evans e.a., 1986; Reijnders & Lankester, 1990).

Vrijwel alle zeevogels en zeezoogdieren in het Nederlandse deel van de Noordzee eten vis. Uitzonderingen hierop vormen enkele soorten zeevogels die gedeeltelijk ook van zoöplankton leven (Furness & Todd, 1984) en sommige eendesoorten die in de ondiepe kustgebieden vooral schelpdieren eten (Leopold, 1988). Voor de zeevogels en zeezoogdieren in het gebied van het Friese Front vormt vis het hoofdvoedsel. Evenals warmbloedige zoogdieren hebben vogels relatief meer voedsel nodig dan koudbloedige predatoren zoals vissen. Daarom zullen hoge dichtheden met name in gebieden met een hoog prooiaanbod voorkomen.

De Noordzee vertoont zowel in ruimte als in tijd een grote variatie in hoeveelheden beschikbaar voedsel voor toppredatoren. Zo vertonen sommige vissoorten een trekgedrag binnen (haring) en soms zelfs buiten de Noordzee (makreel). Predatoren die niet aan een bepaald gedeelte van de Noordzee gebonden zijn, zoals zeevogels door de locatie van hun broedkolonie, kunnen de bewegingen van deze vissen volgen. Veel vissen in de Noordzee zijn carnivoor en ook zij zullen gebieden opzoeken met een rijk voedselaanbod. Het voedsel van deze vissen bestaat uit zoöplankton (copepoden) en jonge vis. Voor deze groepen organismen is weer de primaire produktie van belang. De gebieden met een hoge primaire produktie kunnen op deze wijze via de gehele voedselketen aantrekkelijk zijn voor toppredatoren. De Noordzee kent een aantal gebieden met een grote rijkdom aan zowel plankton als vis. In het algemeen zijn dit de kuststroken die tevens door de aanwezigheid van veel jonge vis extra aantrekkelijk zijn voor zeevogels. Op zee zijn vooral gebieden met fysische fronten zeer produktief (Pingree & Griffiths, 1978). Tijdens vogeltellingen op de Noordzee zijn concentraties van zeevogels aangetroffen op diverse fronten, van gebieden met diep water in de noordelijke Noordzee, tot gebieden met ondiep water (Friese Front) en zelfs met zeer ondiep kustwater langs de Hollandse kust (Leopold, ongepub.). Ook in andere zeeën staan fronten bekend als zeer produktief, gemeten aan hoge planktonconcentraties (Pingree e.a., 1975, 1978; Iverson e.a., 1979a, b; Simpson e.a., 1979; Bowman e.a., 1981), aan concentraties vissen en vissers (Bowman & Esaias, 1978; Laurs e.a., 1984; Eltink, 1989) en aan zeevogel- en zeezoogdierconcentraties (Evans 1987; Leopold, 1987).

De ontdekking van het Friese Front gebied door Creutzberg vormde de aanleiding tot het zeevogelonderzoek op het NIOZ (zie Creutzberg, 1985; 1989; Creutzberg e.a., 1984). De vraag of alle elementen van de voedselketen, van fytoplankton tot en met de zeevogels, hogere waarden vertoonden op dit front, kon voor zeevogels bevestigend beantwoord worden. Ondanks de toen nog primitieve telmethode bleek, dat de dichtheden van een aantal zeevogelsoorten op het Friese Front hoger waren dan daarbuiten (Leopold, 1987). Vervolgens is het onderzoek grootschaliger opgezet en is de telmethode verbeterd. Aan de hand van de aldus opgebouwde dataset is het nu mogelijk om de dichtheden van zeevogels per gebied te berekenen.

DE TELMETHODE

De tellingen op zee worden sinds 1987 uitgevoerd volgens een door het Britse 'Seabirds at Sea Team' ontwikkelde en internationaal gebruikte methode en vormen de eerste poging om de verspreiding van de zeevogels voor de gehele Noordzee in kaart te brengen (Blake e.a., 1984; Tasker e.a., 1987). De oostelijke helft van de Noordzee is relatief weinig onderzocht en het Friese Front is door de Britten niet opgemerkt als een voor zeevogels belangrijk gebied. De tellin-

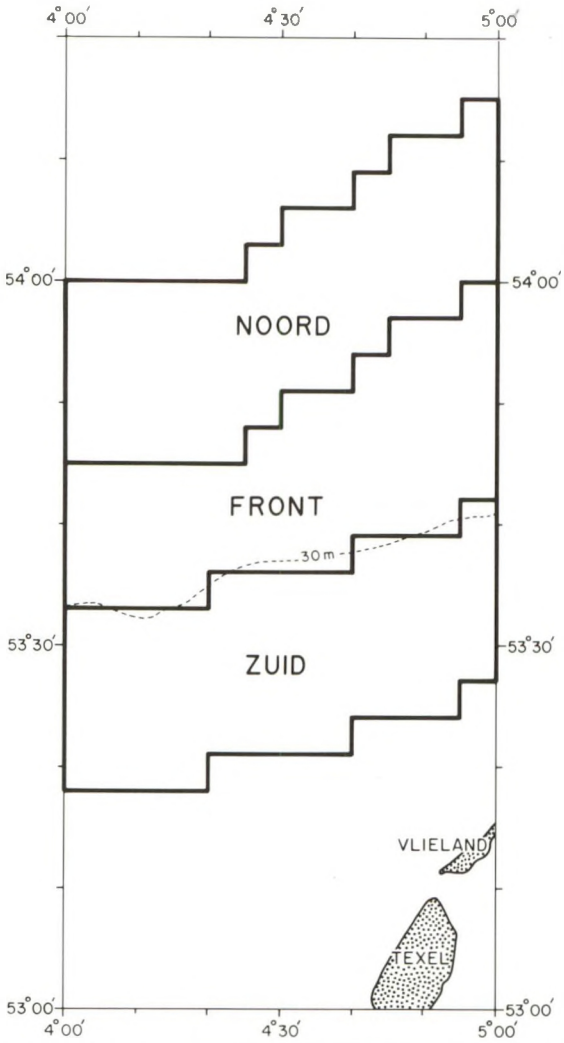


Fig. 9.1. De locatie van de gebieden Noord, Front en Zuid in de Zuidelijke Noordzee.

gen worden vanaf varende schepen verricht, waarbij een strook water van ten hoogste 300 m breedte wordt afgezocht. De breedte van deze telstrook wordt tijdens slecht weer versmald tot minimaal 100 m bij harde wind of mist. De tellingen worden opgedeeld in eenheden van 10 minuten. De grootte van het oppervlak per telling is dus afhankelijk van de breedte van de telstrook en de snelheid van het schip. Van iedere telling worden de geografische begin- en eindpunten genoteerd. Hiermee wordt het middelpunt van de getelde strook bepaald. Op grond van deze middelpunten worden de tellingen vervolgens gegroepeerd in blokken. De gemiddelde dichtheid van iedere vogelsoort per blok wordt berekend door het totaal aantal getelde vogels in de telstroken te delen door de som van de oppervlakten van de telstroken. Voor het onderzoek aan de zeevogels rond het Friese Front werden blokken van 5′ OL bij 3′ NB gehanteerd. Ter hoogte van het Friese Front zijn deze blokken vrijwel vierkant, met een zijde van ruim 5,5 km en een oppervlakte van 31 km^2.

In deze studie is het gebied rond het Friese Front ingedeeld in drie gebieden. Als eerste is het Friese Front gebied gedefinieerd als het zeegebied tussen 4° en 5° OL, en ruwweg tussen de 30 en 35 m dieptelijn ('Front'). In noord-zuid richting is dit gebied ongeveer 15 mijl breed. Ter vergelijking werden de gebieden 'Zuid' en 'Noord' aan weerszijden gedefinieerd. Deze twee gebieden zijn eveneens 15 mijl breed en volgen de contouren van respectievelijk de 40 en 25 m dieptelijn (Fig. 9.1). Zowel in het gebied 'Zuid' als 'Noord' bevinden zich 60 blokken (1860 km^2) en het 'Front' gebied omvat 56 blokken (1736 km^2).

Gedurende het jaar zijn er in het Friese Front gebied twee duidelijk verschillende perioden te onderscheiden: het broedseizoen (mei-juli) en de periode daarbuiten. Het verschil wordt veroorzaakt door het wegtrekken van vogels die elders broeden en door het terugkeren van de Nederlandse broedvogels. In de broedtijd zijn in het gebied alleen de in Nederland broedende volwassen vogels (adulten) en vogels die nog niet aan broeden toe zijn (subadulten) aanwezig. Buiten de broedtijd komen er ook vogels voor die buiten Nederland, met name in Engeland en Schotland, broeden. Om deze reden is er een onderscheid gemaakt tussen tellingen uit de periode mei-juli en die uit de periode augustus-april. Er is gebruik gemaakt van vogeltellingen gedaan vanaf mei 1987. Er is alleen gekeken naar soorten die numeriek belangrijk zijn (Tabel 9.1).

SOORTEN ZEEVOGELS

In het gebied van het Friese Front zijn meer dan 100 vogelsoorten waargenomen, waarvan de meeste echter trekvogels zijn die de zee niet als leefgebied hebben. Van de 25 soorten zeevogels die in het gebied zijn waargenomen, zijn slechts 9 soorten aan te merken als numeriek belangrijk. De overige 16 soorten vertegenwoordigen ongeveer 1% van het totaal aantal waargenomen zeevogels in het gebied. De 9 belangrijke soorten zeevogels hebben allemaal vis als hoofdvoedsel. Op basis van de wijze waarop zij hun voedsel vergaren, zijn ze onder te verdelen in zeevogels die geheel zelfstandig voedsel zoeken en zeevogels die profiteren van menselijke activiteiten, met name de visserij. De zeekoet (*Uria aalge*) en de alk (*Alca torda*) jagen al duikend op kleine visjes, zoals haring, sprot en zandspiering. Omdat deze vogels in staat zijn om diepten van meer dan 100 m te bereiken, kunnen ze de hele waterkolom van het Friese Front gebied afzoeken. De overige soorten kunnen niet zo diep duiken en zijn daarom aangewe-

TABEL 9.1
De numeriek belangrijkste vogelsoorten in het Friese Front gebied, hun belangrijkste voedselbron, en maximale duikdiepte.

Soort	Latijnse naam	Voedsel	Duikdiepte (m)
Noordse stormvogel	(*Fulmarus glacialis*)	afval kotters	3
Jan van gent	(*Sula bassana*)	vrijzwemmende vis, afval kotters	10
Grote jager	(*Stercorarius skua*)	afpakken,	0,5
Grote mantelmeeuw	(*Larus marinus*)	afval kotters	0,5
Kleine mantelmeeuw	(*Larus fuscus*)	afval kotters	0,5
Zilvermeeuw	(*Larus argentatus*)	afval kotters	0,5
Drieteenmeeuw	(*Rissa tridactyla*)	afval kotters	0,5
Zeekoet	(*Uria aalge*)	vrijzwemmende kleine vis	tot bodem
Alk	(*Alca torda*)	vrijzwemmende kleine vis	tot bodem

zen op het voedsel dat zich in de bovenste waterlaag bevindt. Deze toplaag is echter voedselarm, zodat meeuwen, stormvogels en in mindere mate jan-vangents (*Sula bassana*) en jagers van anderen afhankelijk zijn om aan voldoende voedsel te komen. Zo jagen scholen roofvissen, zoals makreel en haring, kleinere prooivisjes naar het oppervlak, waardoor deze binnen het bereik van de meeuwen komen. Menselijke visserij-activiteiten zijn echter voor deze groep vogels van meer belang. De vogels volgen de viskotters en eten zowel de vissen die aan het oppervlakte uit het net ontsnappen als de vis, die als bijvangst door de vissers over boord wordt gezet. Ook de ingewanden van de aan boord schoongemaakte vissen en zelfs een deel van de bijvangst aan benthos vormen een voedselsbron. De noordse stormvogels (*Fulmarus glacialis*) kunnen iets dieper duiken dan de meeuwen, en eten in noordelijker streken ook veel zoöplankton (vooral euphausiden, mysiden, isopoden, decapoden en copepoden) (Furness & Todd, 1984; Camphuysen, pers. meded.). In het Friese Front gebied volgen ze vooral viskotters. Grote jagers (*Stercorarius skua*) zijn ook vooral achter schepen te vinden, waar ze of zelf het afval van de visserij opvissen, of dit afpakken van de meeuwen. De jan-vangents nemen een tussenpositie in. Deze vogels duiken vanaf grote hoogte (vaak meer dan 10 m) en kunnen een diepte van ongeveer 10 m onder water bereiken. Ze eten grotere vissen (volwassen haring en makreel) dan de andere soorten. Maar jan-vangents worden echter ook regelmatig als volgers van viskotters waargenomen. De dichtheden van deze zeevogels worden daarom in hoge mate bepaald door de aanwezigheid van visserij activiteiten (Tabel 9.1).

DICHTHEDEN VAN ZEEVOGELS

Het totale aantal vogels is in de broedtijd lager dan daarbuiten. Voor beide perioden geldt dat de dichtheden aan zeevogels in het Front gebied hoger zijn dan die in Zuid en Noord (Tabel 9.2). In de broedtijd zijn er op het Front gebied gemiddeld 4,7 vogels per km^2 aanwezig, tegen 1,9 per km^2 en 1,5 per km^2 in

TABEL 9.2
Gemiddelde dichtheden ($n \cdot km^{-2}$) van de negen numeriek belangrijkste zeevogelsoorten in de gebieden Zuid, Front en Noord in: mei-juli (I) en augustus-april (II), berekend over de periode mei 1987 tot september 1990.

Soort	Zuid		Front		Noord	
	I	II	I	II	I	II
Noordse stormvogel	0.39	0.39	1.98	1.31	0.72	0.72
Jan van gent	0.03	0.72	0.07	0.19	0.07	0.08
Grote jager	0.00	0.05	0.01	0.06	0.00	0.00
Grote mantelmeeuw	0.01	0.47	0.00	0.93	0.01	0.05
Kleine mantelmeeuw	1.08	0.32	1.70	0.16	0.53	0.23
Zilvermeeuw	0.20	0.06	0.04	0.25	0.00	0.03
Drieteenmeeuw	0.10	0.62	0.51	0.81	0.12	0.18
Zeekoet	0.03	0.86	0.37	3.28	0.03	0.66
Alk	0.00	0.07	0.00	0.39	0.00	0.15
Totaal	1.90	3.61	4.70	7.42	1.49	2.13

respectievelijk Zuid en Noord. De numeriek belangrijkste soorten in deze periode zijn de noordse stormvogel en de kleine mantelmeeuw (*Larus fuscus*) (Fig. 9.2a en 9.2b). Buiten de broedtijd zijn op het Front gebied gemiddeld 7,4 vogels per km^2 aanwezig, tegen 3,6 per km^2 in Zuid en 2,1 per km^2 in Noord. In deze periode vormt de zeekoet de numeriek belangrijkste soort (Fig. 9.3a), gevolgd door noordse stormvogel, grote mantelmeeuw (*Larus marinus*) en drieteenmeeuw (*Rissa tridactyla*) (Fig. 9.3b, 9.3c en 9.3d). In de broedtijd maken per dag gemiddeld bijna 9000 zeevogels gebruik van het Friese Front. Buiten de broedtijd zijn dit er 13.000. De hoogste aantallen worden op het Friese Front in de maanden augustus en september aangetroffen. In deze periode verblijven hier ruim 20.000 zeevogels, waaronder 10.000 zeekoeten (Leopold, 1988).

DE ZEEKOET ALS INDICATOR VOOR VOEDSELSITUATIE

De zeekoet is numeriek de meest belangrijke zeevogel van het Friese Front en de hoogste dichtheden van deze soort worden in de nazomer en herfst (augustus tot november) bereikt. De zeekoet kan als indicator voor de beschikbaarheid van voedsel in een bepaald zeegebied beschouwd worden, omdat deze soort voor zijn voedsel niet afhankelijk is van de activiteiten van menselijke visserij. Onder de beschikbaarheid van voedsel wordt niet alleen de hoeveelheid kleine vissen verstaan maar ook de mate van vangbaarheid voor de zeekoeten. De magen van zeekoeten, die in de nazomer op het Friese Front verzameld waren, bleken vooral sprot en jonge horsmakreel te bevatten (Leopold, ongepub.). Een concentratie zeekoeten op het Front kan er op wijzen dat er hoge dichtheden prooivissen aanwezig zijn, of

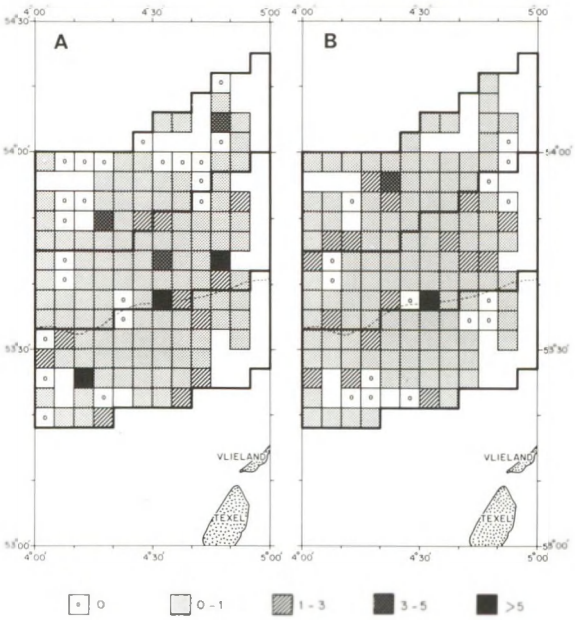


Fig. 9.2. Verspreiding (n·km^{-2}) van de belangrijkste soorten zeevogels in het Friese Front gebied tijdens de broedtijd. a. kleine mantelmeeuw; b. noordse stormvogel.

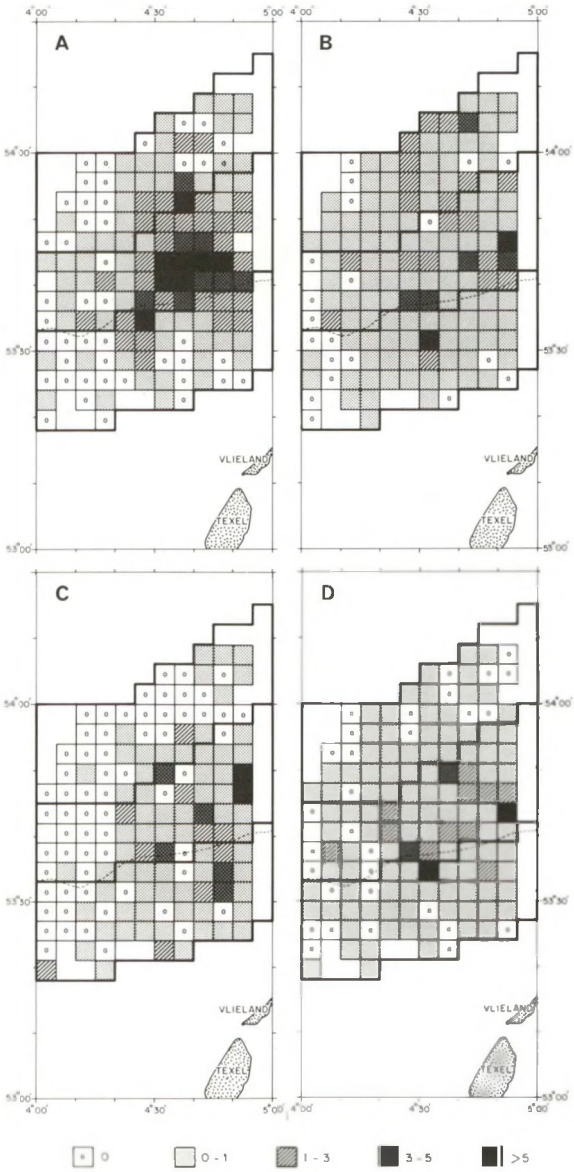


Fig. 9.3. Verspreiding (n·km^{-2}) van de belangrijkste soorten zeevogels in het Friese Front gebied buiten de broedtijd a. zeekoet; b. noordse stormvogel; c. grote mantelmeeuw; d. drieteenmeeuw.

dat deze vissen hier makkelijk te vangen zijn door bijvoorbeeld de plaatselijke helderheid van het water.

De helderheid van het water in de Front zone is gedurende jarenlang onderzoek gemeten met behulp van een Secchi-schijf. Van zuid naar noord is er op het Friese Front vaak een duidelijke en scherpe overgang van troebel naar helder water. Secchi-waarden kunnen over een afstand van enkele zeemijlen oplopen van minder dan 5 tot meer dan 10 m. Er zijn aanwijzingen, dat er in het Front gebied meer kleine vis aanwezig is dan in de zones Zuid en Noord. Sprong e.a. (1990) laten aan de hand van echogrammen zien, dat er in het Front gebied veel leven in het water zit. Aan de hand van enkele vangsten in de zone met de maximale echo's, nemen deze auteurs aan dat het hier concentraties van sprot en haring betreft. Deze vissen hadden copepoden in hun maag. Op de echogrammen waren ook 'zachtere' echo's te zien, die wijzen op wolken zoöplankton.

In de nacht van 19 augustus 1987 voer de 'Tridens' bij mooi weer over het Friese Front en kon een additioneel echogram gemaakt worden. De koers ging volgens lijn ABCD, zoals weergegeven in Fig. 9.4. Het echogram laat zeer zware echo's zien op het lijnstuk B-C. Tijdens een gelijktijdige visuele inspectie van de zee met behulp van een schijnwerper werden grote massa's sprotachtige visjes van ongeveer 10 cm lengte direkt onder het wateroppervlak waargenomen. In dezelfde maand werden er in het gebied veel vogeltellingen uitgevoerd. Binnen een rechthoek, die de echo-raai omvat, zijn de dichtheden van de zeekoeten per strook van 3′ NB uitgerekend (Fig. 9.4). De zeekoeten komen binnen dit gebied in een duidelijke concentratie voor. Deze concentratie ligt dicht bij de op grond van de echogrammen veronderstelde concentratie van vis. De geringe verschuiving ten opzichte van de 'vispiek' kan een effect van het getij zijn (Sprong e.a., 1990). Ten zuiden en ten noorden van de echo-concentratie komen wel echo's voor, maar deze zijn minder dicht. De zeekoeten kwamen in lagere dichtheden voor buiten het gebied waar de meeste echo's werden waargenomen. Een combinatie van troebel water en een kleinere visstand maakt het zuiden van het gebied minder aantrekkelijk voor de zeekoeten. In het noorden is het water wel helder, maar is de visstand vermoedelijk veel lager dan rond de 53° 40′ NB.

PREDATIEDRUK VAN ZEEVOGELS

Voor de gehele Noordzee is de consumptie door zeevogels berekend op grond van geschatte aantallen, energie behoefte en energie-inhoud van het voedsel van de aanwezige vogels. Baily (1986) schat de jaarlijkse consumptie door de visetende vogels op 4,9-8,1% van de pelagische visproduktie, ofwel

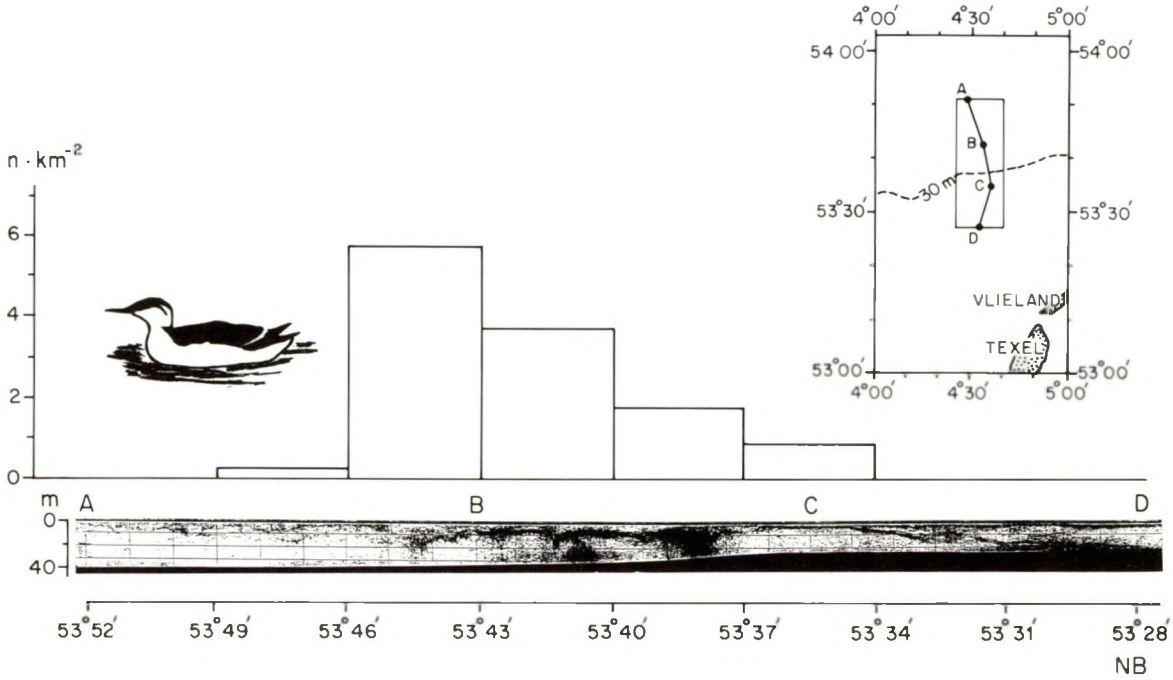


Fig. 9.4. De relatie tussen het voorkomen van kleine vis (aan de hand van echogrammen) en de zeekoet, langs een raai over het Friese Front (inzet) in augustus 1987.

340.000 ton (nat gewicht), bij een produktie van 10.7-12.9 miljoen ton. Dunnet e.a. (1990) hanteren een consumptie door zeevogels van 5-15% van de jaarlijkse produktie van kleine vis.

Voor een schatting van de predatiedruk door zeevogels op het Friese Front zijn de volgende aannames gemaakt:

—het aantal vogeldagen (dat wil zeggen het aantal malen dat één vogel één dag doorbrengt in een bepaald gebied) is de gemiddelde dichtheid per seizoen vermenigvuldigd met de lengte van het seizoen (in dagen),

—alle vogels zijn volgroeid gedurende de periode dat ze in het gebied verblijven,

—alle vogels eten uitsluitend vis met een gemiddelde energie inhoud van 7,5 $kJ \cdot g^{-1}$ (Baily, 1986),

—de assimilatie efficiëntie van zeevogels is 75% (Wiens, 1984; Baily, 1986),

—de vogels blijven de hele dag in het gebied en foerageren alleen binnen het gebied.

De dagelijkse energie van een zeevogel is berekend aan de hand van het basaal metabolisme. Het basaal metabolisme ('Basic Metabolic Rate', BMR) is de hoeveelheid energie die een vogel verbruikt tijdens absolute rust en is afhankelijk van de biomassa van de vogel (Whittow & Rahn, 1984). Voor zeevogels geldt de algemene formule:

$$BMR = 381{,}8\ m^{0{,}721},$$

waarbij BMR uitgedrukt wordt in $kJ \cdot d^{-1}$ en de biomassa m in kg (Ellis, 1984).

De dagelijkse energie behoefte (DEB) van een zeevogel is een veelvoud van zijn BMR. De waarde van de vermenigvuldigingsfactor is afhankelijk van de activiteiten van de zeevogel en van de temperatuur en kan variëren van een factor 2 tot 3 (tijdens rusten op zee en glijvlucht) tot een factor 10 (tijdens snel vliegen). In deze berekening is een factor 3 gebruikt voor de zomer periode en een factor 3,5 voor de winter. Deze factor is voor de kleine mantelmeeuw in de zomer waarschijnlijk aanzienlijk hoger. Deze (broed)vogels moeten dan zowel voedsel zoeken voor hun jongen aan land als heen en weer vliegen tussen de kolonie (op Terschelling) en hun foerageergebied op zee. Beide activiteiten zijn 'energetisch duur' en het energie verbruik van de vogels is daarom voor deze periode op 6xBMR geschat. Voor andere Nederlandse broedvogels, zoals de zilvermeeuw (*Larus argentatus*), wordt het onwaarschijnlijk geacht dat hun actieradius reikt tot het Friese Front (Noordhuis, 1987). Vogels van deze soort, die in de broedtijd in het gebied worden aangetroffen, zijn dus voornamelijk subadult. Van de kleine mantelmeeuwen, die in de broedtijd werden gezien in het Friese Front gebied, was meer dan 90% in adult kleed. Voor de berekeningen is aangenomen dat alle kleine mantelmeeuwen broedvogels waren.

De jaarlijkse predatiedruk van zeevogels is weergegeven in Tabel 9.3. Voor het Front gebied is de voedselopname door zeevogels met ruim 500 $kg \cdot km^{-2} \cdot j^{-1}$ beduidend hoger dan de consumptie in de gebieden aan weerszijden hiervan. De meeste soorten zijn in het Front gebied het talrijkst (Tabel 9.2). De jan-van-gent valt buiten dit patroon evenals de zilvermeeuw in de zomer. Deze laatstgenoemde soort is dan vrij sterk gebonden aan de kust en daardoor het meest algemeen in gebied Zuid.

TABEL 9.3

Basaalmetabolisme (BMR ($kJ \cdot d^{-1}$)), dagelijkse vis consumptie (DVC) in gram per vogel in de periode mei-juni (I) en augustus-april (II), en de totale jaarconsumptie per km^2 in kilo's vis per soort zeevogel in de gebieden Noord, Front en Zuid.

Soort	Massa	BMR	DVC-I	DVC-II	Jaarconsumptie Zuid	Front	Noord
Noordse stormvogel	0.805[1]	327	174	203	28.3	104.8	51.7
Jan van gent	3.210[2]	885	472	551	111.0	32.5	15.6
Grote jager	1.400[3]	487	260	303	4.6	5.5	0.5
Grote mantelmeeuw	1.500[1]	511	273	318	41.4	80.8	4.8
Kleine mantelmeeuw	0.795[4]	324	346	202	52.4	63.6	29.8
Zilvermeeuw	0.925[4]	361	193	225	7.7	16.4	2.1
Drieteenmeeuw	0.386[2]	192	102	119	21.2	31.3	7.0
Zeekoet	0.940[2]	365	195	227	54.5	210.5	41.8
Alk	0.559[1]	251	139	156	3.3	16.8	6.4
				Totaal	324.7	562.3	159.9

[1]Bourne (1983); [2]Birt-Friesen e.a. (1989); [3]Furness (1978); [4]Noordhuis (1987).

TABEL 9.4
De bijdrage van zeevogels aan de nutriënthuishouding van de gebieden Zuid, Front en Noord. De hoeveelheden stikstof (N) en fosfor (P) ($kg \cdot km^{-2} \cdot j^{-1}$) zijn berekend aan de hand van de hoeveelheid vis ($kg \cdot km^{-2} \cdot j^{-1}$) die in ieder gebied wordt gegeten en weer ter plaatse als faeces wordt uitgescheiden.

Gebied	Vis	N	P
Zuid	305	8.38	1.02
Front	525	14.44	1.75
Noord	151	4.16	0.50

DE ROL VAN ZEEVOGELS IN DE NUTRIËNTENKRINGLOOP

Nutriënten vastgelegd in vissen, komen in principe weer vrij in zee, wanneer deze vissen verteerd worden en als faeces uitgescheiden worden door zeevogels. Een vogel die niet meer groeit, scheidt alle met het voedsel opgenomen nutriënten weer uit. Aangenomen dat de vogels op het Friese Front niet groeien of sterven in de tijd tussen voedselopname en produktie van faeces, en dat al het voedsel ter plaatse gevonden wordt en alle met dit voedsel opgenomen nutriënten ook weer ter plaatse uitgescheiden wordt, dan kan aan de hand van de consumptie en de samenstelling van de gegeten vis worden berekend welke hoeveelheden nutriënten in het water vrijkomen.

Bij de volgende berekening zijn ten opzichte van de getallen in Tabel 9.3 op bovengenoemde aannames voor de kleine mantelmeeuw en de zeekoet correcties aangebracht. Kleine mantelmeeuwen vliegen in de zomer heen en weer tussen het Front en de kolonie. Hierdoor zal een deel van het door hun verzamelde voedsel buiten het foerageergebied terecht komen. Voor de berekeningen is aangenomen dat deze meeuw ongeveer evenveel voedsel voor zichzelf nodig heeft als voor zijn jongen en dat hij, gezien de hoge verteringssnelheid, het voor zichzelf opgenomen voedsel grotendeels ter plekke weer uitscheidt. Onder deze aannames zal maximaal de helft van de door de kleine mantelmeeuw opgenomen nutriënten in het foerageergebied achterblijven. Zeekoeten komen in augustus-september massaal in het gebied aan. Een deel van deze vogels, ongeveer ⅓, is op dat moment nog niet volgroeid. Als aangenomen wordt dat de onvolgroeide vogels nog drie maanden nodig hebben om de volwassen grootte te bereiken (⅓ van de totale niet-broedtijd), en dat ze gedurende deze groeiperiode de helft van de opgenomen nutriënten in hun lichaam vastleggen, dan is de hoeveelheid uitgescheiden nutriënten ongeveer 5% minder (⅓ × ⅓ × ½) dan de opgenomen hoeveelheid. De nutriëntenafgifte van de zeevogels kan nu op basis van een gemiddelde prooivis berekend worden. De meest voorkomende prooivissen (haring, sprot, makreel en kabeljauw-achtigen) bevatten gemiddeld ruwweg 2,75% stikstof en 0,33% fosfor op natgewicht basis (Vinogradov, 1953). Hieruit volgt dat de input van nutriënten door zeevogels in het Friese Front gebied ruwweg varieert tussen 5 (Noord) en 15 (Front) $kg \cdot km^{-2} \cdot j^{-1}$ (Tabel 9.4).

INVLOED VAN VISSERIJ OP ZEEVOGELDICHTHEDEN

De invloed van de visserij op de dichtheden van schipvolgende zeevogels is nagegaan door het percentage van de tellingen te berekenen, waarin sprake was van vogels die geassocieerd waren met vissersschepen (Tabel 9.5). De invloed van de visserij was in de broedtijd minder sterk dan buiten de broedtijd. Gedurende de onderzoekstijd waren de meeste kotters steeds in het Front gebied aanwezig. Hoewel het percentage van de tellingen waarin sprake was van beïnvloeding door kotters gering is, mag het belang hiervan toch niet onderschat worden. Eén kotter kan enkele honderden zeevogels om zich heen verzamelen. Bij een gemiddelde dichtheid van slechts enkele vogels per km^2 kan een dergelijke concentratie van grote invloed zijn op de uiteindelijke telresultaten. De relatief hoge vogeldichtheden op het Friese Front kunnen voor wat betreft de schipvolgende soorten deels verklaard worden door de relatief grote invloed van de visserij aldaar.

LANGE TERMIJN TRENDS ZEEVOGELS

In de Noordzee zijn de aantallen zeevogels deze eeuw aanzienlijk veranderd door o.a. vervolging of juist bescherming van bepaalde soorten, door verontreiniging van de zee en door veranderingen in visstapels en visserij. Binnen Nederland zijn een aantal soorten meeuwen de laatste decennia in aantal toegenomen als gevolg van betere bescherming.

TABEL 9.5
Overzicht van de aantallen tellingen (I) per seizoen per deelgebied, en het percentage van de tellingen (II), waarin sprake was van vogels geassocieerd met vissersschepen.

Deelgebied	Broedtijd		Niet-Broedtijd	
	I	II	I	II
Zuid	356	0.8	514	2.1
Front	412	1.4	575	2.9
Noord	145	0	204	0.4
	913	1.0	1293	2.2

Eidereenden, grote sterns en visdieven hebben zich hersteld van de pesticiden-vergiftiging van ons kustwater in de 60-er jaren (Swennen, 1972; Koeman e.a., 1967; Duinker & Koeman, 1978; Rooth, 1980).

Voor 1980 is er geen onderzoek aan zeevogels verricht aan dichtheden van zeevogels op het Nederlands Continentaal Plat (NCP). Er zijn echter wel enkele meer kwalitatieve studies gedaan in de 70-er jaren (samengevat in Camphuysen, 1984). Deze doen vermoeden, dat er in die tijd minder soorten van open zee (met name drieteenmeeuwen, alken en zeekoeten) op het NCP voorkwamen dan tegenwoordig. De recente toename van deze soorten in onze wateren wordt wel in verband gebracht met verschuivingen in vispopulaties, en met een algemene toename van deze soorten in de Noordzee. Trends in aantallen zeevogels op zee in de omgeving van Nederland kunnen ook worden afgelezen uit de aantallen op onze kust gestrande vogels (veelal olieslachtoffers). Camphuysen (1989) berekent dat er in de periode van 1969 tot 1985 gemiddeld 30.000 vogels per jaar op de Nederlandse kust zijn aangespoeld. De soortensamenstelling van deze aangespoelde vogels is de laatste decennia gewijzigd. Duikers en zeeëenden namen in aantal af en noordse stormvogels, alken, zeekoeten en drieteenmeeuwen namen in aantal toe. Deze veranderingen stemmen in het algemeen overeen met wat bekend is over aantallen vogels in de (Zuidelijke) Noordzee (Tasker e.a., 1987; Dunnet e.a., 1990).

De in Nederland broedende soorten meeuwen vormen een belangrijke deel van de avifauna van onze kustwateren en ze zijn de laatste decennia belangrijk in aantal toegenomen. Hiervoor zijn een tweetal oorzaken aan te wijzen, namelijk de betere bescherming van de broedkolonies en de toename van de visserij. De meeste kolonies liggen tegenwoordig in beschermde natuurreservaten, terwijl vroeger veel eieren geraapt werden voor menselijke consumptie. Voor de 60er jaren werd met name het broeden van zilvermeeuwen krachtig bestreden. Sinds deze bestrijding werd gestaakt zijn de meeuwen sterk in aantal toegenomen (Spaans, 1979; Spaans & Noordhuis, 1989). Dit geldt nog sterker voor de kleine mantelmeeuw, die pas sinds 1926 in ons land broedt, en gestaag in aantal is toegenomen. In Nederland bedraagt het aantal broedparen van deze soort tegenwoordig ongeveer 20.000 (de Wit & Spaans, 1984; Spaans & Noordhuis, 1989). De grootste kolonie van kleine mantelmeeuwen bevindt zich op Terschelling, dus relatief dicht bij het Friese Front.

De visserij heeft een positief effect gehad op de vogelstand op het NCP. Er wordt gevist op soorten als kabeljauw, wijting, schol en tong, die door hun grootte oneetbaar zijn voor veel zeevogels. De bijvangst aan kleinere vissen, die zich voor de meeste vogelsoorten op een onbereikbare diepte bevinden, wordt

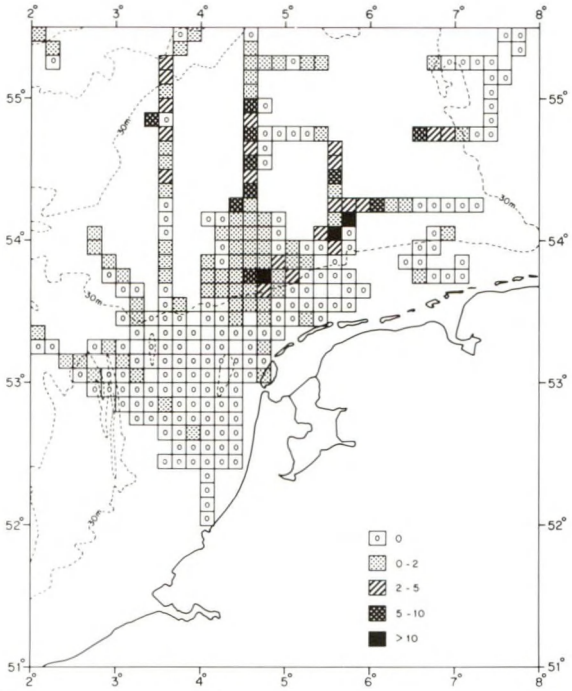


Fig. 9.5. Verspreiding (n·km^{-2}) van de zeekoet in de maanden augustus en september, in een groter gebied (weergegeven in 10′×6′ blokken). In deze periode kunnen zeekoeten zich alleen zwemmend verplaatsen, door de aanwezigheid van jonge, nog niet vliegende vogels, en vleugelrui bij de oude dieren.

overboord gezet. Zowel deze kleine vissen als de ingewanden van aan boord schoongemaakte grotere vissen kunnen door de zeevogels gegeten worden. In de Zuidelijke Noordzee kunnen zo duizenden stormvogels en meeuwen voedsel vinden, dat anders voor hen niet beschikbaar zou zijn (Hudson & Furness, 1988). Door visserij activiteiten is bovendien het aantal grote vissen in zee afgenomen. Grote vissen zijn in principe voedselconcurrenten van zeevogels. Bij een mogelijke voedselcompetitie blijven er door het wegvangen van deze vissen meer kleine vissen over voor de zeevogels. De met name diep duikende soorten zeevogels, zoals alken en zeekoeten, zouden hiervan hebben kunnen profiteren.

Verontreining van de Noordzee met PCB's en zware metalen kan de aantallen zeevogels negatief beïnvloeden door verkorting van de levensduur, verminderde vruchtbaarheid en acute sterfte. De meest bekende vergiftigingszaak in Nederland was de lozing van pesticiden in de 60er jaren in de Nieuwe Waterweg. Dit resulteerde in een massale sterfte van Nederlandse, en mogelijk ook Duitse, zeevogels (Swennen, 1972; Duinker & Koeman, 1978; Rooth, 1980; Becker & Erdelen, 1987). Bij bijvoorbeeld de grote stern heeft het tientallen jaren geduurd voordat

de populatie zich hiervan had hersteld (Rooth, 1989).

JAAR TOT JAAR VARIATIE IN ZEEVOGELDICHTHEDEN

In dit onderzoek zijn de resultaten van tellingen op zee van 1987-1990 gemiddeld waarbij geen rekening gehouden is met eventuele onderlinge verschillen tussen de jaren. Er zijn aanwijzingen dat in stormachtige nazomers, zoals voorgekomen tijdens het 'Friese Front Project' in 1987, aanzienlijk meer zeekoeten in de Front zone verblijven dan in rustige zomers. In augustus 1990 werden weinig zeekoeten op het Front aangetroffen, maar was er wel een sterke concentratie aanwezig op een meer oostelijke locatie boven dezelfde dieptelijn. Als de verspreiding van de zeekoet in de maanden augustus en september 1987-1990 bekeken wordt over een groter gebied, dan blijken er gedurende deze periode meerdere concentraties geweest te zijn, steeds op ongeveer de 35 m dieptelijn (Fig. 9.5). Ook komt het beeld naar voren, dat zeekoeten in deze periode wel in dieper water voorkomen, maar niet of nauwelijks in water dat ondieper dan 25 m is. Wellicht is het totale aantal zeekoeten in dit deel van de Noordzee iedere nazomer ongeveer gelijk, maar verschilt de lokatie van de hoofdgroep langs de 35 m dieptelijn enigszins van jaar tot jaar. De verklaring voor deze verschillen moet mogelijk gezocht worden in de locale aanwezigheid van de grootste scholen prooivis (in deze periode sprot en jonge horsmakreel). Mogelijk reageren deze vissen op stormen, of op, door stormen veroorzaakte, verschillen in slibgehalte van het zeewater.

Schipvolgende zeevogels laten zich in sterke mate leiden door het doen en laten van de viskotters en de verspreiding van deze zeevogelsoorten wordt in sterke mate bepaald door de menselijke visserij activiteiten. Zo zou het mogelijk kunnen zijn dat deze vogels tijdens de weekends meer verspreid voorkomen dan tijdens de werkdagen waarop door de kotters gevist wordt.

VERSPREIDING ZEEZOOGDIEREN

Tijdens de vogeltellingen op zee worden ook dolfijnen opgemerkt. In het gebied van het Friese Front worden twee soorten walvisachtigen min of meer regelmatig gezien. Dit zijn de ongeveer 2,5 m lange witsnuitdolfijn (*Lagenorhynchus albirostris*), en de ongeveer 1,5 m lange bruinvis (*Phocoena phocoena*). Het tellen van dolfijnen op zee is moeilijker dan het tellen van zeevogels, omdat de dolfijnen de meeste tijd onder water zwemmen. Bij een niet vlakke zee wordt het kortstondige bovenkomen om adem te halen makkelijk door de waarnemer gemist. Er is nog zeer weinig bekend over de dichtheden van deze zeezoogdieren. Een kwalitatief beeld van de verspreiding van deze dieren kan verkregen worden. Er moet rekening mee gehouden worden, dat de twee soorten zeezoogdieren die in het gebied voorkomen een geheel verschillend gedrag ten opzichte van schepen vertonen. Bruinvissen zijn klein en vluchten altijd voor een naderend motorschip. Ze worden daardoor waarschijnlijk vaak gemist, tenzij de zee zeer rustig is. Witsnuitdolfijnen daarentegen worden door schepen aangetrokken en kunnen van verre afstand naar een naderend schip toezwemmen. Ook het grotere formaat van de witsnuitdolfijnen draagt er toe bij dat deze dieren makkelijker worden opgemerkt dan bruinvissen.

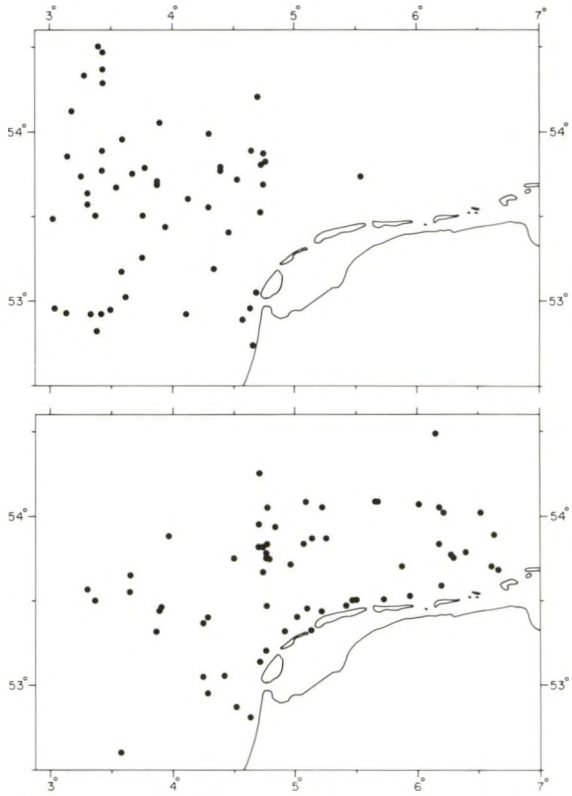


Fig. 9.6. Het voorkomen van de witsnuitdolfijn (boven) en de bruinvis (onder) rond het Friese Front gebied. Elk vierkantje geeft één waarneming aan, gedaan tijdens vogeltellingen vanaf schepen en uit vliegtuigen, 1984-1990. (Data van H.J.M. Baptist, Dienst Getijdewateren; C.J. Camphuysen, Nederlandse Zeevogelgroep; M.F. Leopold, NIOZ).

De waarnemingen van zeezoogdieren, uitgevoerd vanaf schepen (door het NIOZ en de Club van Zeetrekwaarnemers) en vanuit vliegtuigen (door Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren), zijn in kaart gebracht in een recente publicatie van Baptist e.a. (1990). Het blijkt dat witsnuitdolfijnen overal rond het Front voorkomen, maar de kust mijden (Fig. 9.6a,b). Bruinvissen komen wel regelmatig in de kustzone

voor, maar de waarnemingen vertonen een opvallende concentratie in het gebied van het Friese Front. De waargenomen verspreiding van deze soort zou geïnterpreteerd kunnen worden als een ruime verspreiding langs de kust met uitzondering van de druk bevaren scheepvaartroute tussen de Waddeneilanden en het Friese Front. Deze scheepvaartroute is een permanente bron van geluid. De opvallende afwezigheid van bruinvissen in deze zone zou een reactie op scheepsgeluiden kunnen zijn. De afwezigheid van de bruinvissen zou ook verklaard kunnen worden uit het feit dat de wateren aan weerszijden van de scheepvaartroute relatief visrijk zijn.

LANGE TERMIJN TRENDS ZEEZOOGDIEREN

De bruinvis was voor de tweede wereldoorlog in de Nederlandse kustwateren zo algemeen, dat aan registratie van waarnemingen in die tijd nauwelijks is gedacht (Smeenk, 1987). Verwey (1975) merkte kort na deze oorlog een achteruitgang op, en vanaf 1951 werden gestrande bruinvissen geregistreerd. In het begin van de 60er jaren is de populatie ingestort en is de bruinvis in onze wateren vrijwel uitgestorven. Als mogelijke oorzaken van deze sterke achteruitgang worden vergiftiging door persistente chemicaliën, overbevissing, het vrijwel verdwijnen van de haring in onze kustwateren en de verdrinking van bruinvissen in netten, met name in de Deense wateren, genoemd (Smeenk & Addink, 1990a). Deze waarnemingen tonen aan dat de bruinvis in ieder geval niet is uitgestorven en zelfs bezig lijkt aan een voorzichtig herstel. Deze bevindingen komen overeen met zowel de toename van waarnemingen van langstrekkende bruinvissen vanaf de kust (Camphuysen, pers. meded.) als de toename van het aantal strandingen (Smeenk & Addink, 1990a).

In de periode van 1920 tot 1970 was een aangespoelde tuimelaar (*Tursiops truncatus*) of gewone dolfijn (*Delphinus delphis*) op Nederlandse stranden niet ongewoon (Bakker & Smeenk, 1987). Gewone dolfijnen zijn zelden in de Nederlandse sector gezien. De tuimelaar was voor de tweede wereldoorlog een vrij algemene soort in de Nederlandse kustwateren (Verwey, 1975) maar leek de laatste 25 jaar uitgestorven. In de zomer van 1990 vond er echter een invasie van deze soort in de Nederlandse wateren plaats (Baptist, pers. meded.). witsnuitdolfijnen waren voor 1950 in Nederland eigenlijk onbekend, tegenwoording stranden jaarlijks enkele exemplaren (Bakker & Smeenk, 1987; Smeenk & Addink, 1990a,b). Deze waarnemingen laten zien dat de witsnuitdolfijn nu tot de vaste bewoners van onze wateren gerekend moet worden. De verwachting is dat met het weer toenemen van de haringstand in de Noordzee, het aantal walvisachtigen in onze wateren verder zal toenemen.

LITERATUUR

BAKKER, J. & C. SMEENK, 1987. Time-series analysis of *Tursiops truncatus, Delphinus delphis*, and *Lagenorhynchus albirostris* strandings on the Dutch Coast. European Cetacean Society Newsletter **1:** 14-19.

BAILY, R.S., 1986. Food consumption by seabirds in the North Sea in relation to the natural mortality of exploited fish stocks. ICES CM 1986/G:5

BAPTIST, H., C. CAMPHUYSEN & M. LEOPOLD, 1990. Seamammal sightings in the Netherlands. Int. Whaling Committee Meeting, Noordwijk. (in druk).

BECKER, P.H. & M. ERDELEN, 1987. Die Bestandentwicklung von Brutvogeln der Deutschen Nordseeküste 1950-1979. J. Orn. **128:** 1-32.

BIRT-FRIESEN, V.L., W.A. MONTEVECCHI, D.K. CAIRNS & S.A. MACKO, 1989. Activity-specific metabolic rates of free-living Northern Gannets and other seabirds. Ecology **70:** 357-367.

BLAKE, B.F., M.L. TASKER, P. HOPE JONES, T.J. DIXON, R. MITCHELL & D.R. LANGSLOW, 1984. Seabirds distribution in the North Sea. Nature Conservancy Council, Huntingdon.

BOURNE, W.R.P., 1983. Birds, fish and offal in the North Sea. Mar. Poll. Bull. **14:** 294-296.

BOWMAN, M.J. & W.E. ESAIAS, 1978. Oceanic Fronts in Coastal Processes. Springer Verlag, Berlin.

BOWMAN, M.J., W.E. ESAIAS & M.D. SCHNITZER, 1981. Tidal stirring and the distribution of phytoplankton in Long Island and Black Island Sounds. J. Mar. Res. **39:** 587-603.

CAMPHUYSEN, C.J., 1984. Vogels van de Noordzee (Nederlands deel Continentaal Plat). Bureau Ecoland, Leeuwarden: 1-129.

——, 1989. Beached bird surveys in the Netherlands, 1915-1988. Seabird mortality in the southern North Sea since the early days of oil pollution. Techn. Report Vogelbescherming 1, Werkgroep Noordzee, Amsterdam: 1-322.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll a maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp. Cambridge University Press, Cambridge: 97-108.

——, 1989. Het Friese Front. Waddenbulletin **24:** 4-8.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G. DUINEVELD & N. LOPEZ LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 101-110.

DUINKER, J.C. & J.H. KOEMAN, 1978. Summary report on the distribution and effects of toxic pollutants (metals and chlorinated hydrocarbons) in the Wadden Sea. In: K. Essink & W.J. Wolff. Pollution of the Wadden Sea area. Report 8 of the Wadden Sea Working Group, Balkema Press, Rotterdam: 45-54.

DUNNET, G.M., R.W. FURNESS, M.L. TASKER & P.H. BECKER, 1990. Seabird ecology in the North Sea. Neth. J. Sea Res. **26:** 387-425.

ELLIS, H.I., 1984. Energetics of free-ranging seabirds. In: G.C. Whittow & H. Rahn. Seabird Energetics. Plenum Press, New York: 203-234.

ELTINK, A.T.G.W., 1989. Bestandsopnamen van makreel en horsmakreel. Biovisie Mag. **1:** 7-12.

EVANS, P.G.H., 1980. Cetaceans in British waters. Mammal Rev. **10:** 1-52.

——, 1987. The Natural History of Whales and Dolphins. Cristopher Helm, London: 1-343.

EVANS, P.G.H., S. HARDING, G. TYLER & S. HALL, 1986. Analysis of cetacean sightings in the British Isles, 1958-1985. Unpubl. Rep. Nature Conservancy Council, Peterborough: 1-71.

FURNESS, R.W., 1978. Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. J. Anim. Ecol. **47:** 39-53.

FURNESS, R.W. & C.M. TODD, 1984. Diets and feeding of fulmars *Fulmarus glacialis* during the breeding season: a comparison between St Kilda and Shetland colonies. Ibis **126:** 379-387.

HUDSON, A.V. & R.W. FURNESS, 1988. Utilization of discarded fish by scavenging seabirds behind whitefish trawlers in Shetland. J. Zool. Lond. **215:** 151-166.

IVERSON, R.L., L.K. COACHMAN, R.T. COONEY, T.S. ENGLISH, J.J. GOERING, G.L. HUNT JR, M.C. MACAULEY, C.P. MCROY, W.S. REEBURGH & T.E. WHITLEDGE, 1979a. Ecological significance of fronts in the southeastern Bering Sea. In: R.J. Livingstone. Ecological Processes in Coastal and Marine Systems, Plenum Press, New York: 437-466.

IVERSON, R.L., T.E. WHITLEDGE & J.J. GOERING, 1979b. Fine structure of chlorophyll and nitrate in the southeastern Bering Sea shelfbreak front. Nature **281:** 664-666.

KOEMAN, J.H., A.A.G. OSKAMP, J. VEEN, E. BROUWER, J. ROOTH, P. ZWART, E. V.D. BROEK & H. VAN GENDEREN, 1967. Insecticides as a factor in the mortality of the Sandwich tern (*Sterna sandvicensis*). A preliminary communication. Meded. Rijksfac. Landbouwwet. Gent **32:** 841-854.

LAURS, R.M., P.C. FIEDLER & D.R. MONTGOMERY, 1984. *Albacore tuna* catch distribution relative to environmental features observed from satellites. Deep-Sea Res. **31:** 1085-1099.

LEOPOLD, M.F., 1987. Zeevogels op zee: een onderzoek naar verspreiding en kwaliteitsverschillen van zeevogels binnen een deel van het Nederlands Continentale Plat. NIOZ Interne Verslagen, 1987: 1-59.

——, 1988. A concentration of guillemots *Uria aalge* at a tidal front near Texel, after the breeding season. In: M.L. Tasker. Seabird Food and Feeding Ecology; Proc. 3rd Int. Conf. of the Seabird Group, Cambridge: 32-33.

NOORDHUIS, R., 1987. Voedseloecologie van zilver- en kleine mantelmeeuw op Terschelling: een geval van het 'competitive exclusion principle'. RIN, Intern rapport, Arnhem: 1-90.

PINGREE, R.D. & D.K. GRIFFITHS, 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. J. Geophys. Res. (Oceans and Atmospheres) **83:** 4615-4622.

PINGREE, R.D., P.R. PUGH, P.M. HOLLIGAN & G.R. FORSTER, 1975. Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. Nature **258:** 672-677.

PINGREE, R.D., P.M. HOLLIGAN & G.T. MARDELL, 1978. The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European shelf. Deep-Sea Res. **25:** 1011-1028.

REIJNDERS, P.J.H. & K. LANKESTER, 1990. Status of marine mammals in the North Sea. Neth. J. Sea Res. **26:** 427-435.

ROOTH, J., 1980. Sandwich tern. In: C.J. Smit & W.J. Wolff. Birds of the Wadden Sea. Report 6 of the Wadden Sea Working Group, Balkema Press, Rotterdam: 250-258.

——, 1989. De Nederlandse broedpopulatie van de grote stern *Sterna sandvicensis* in 1961-88. Limosa **62:** 121-124.

SIMPSON, J.H., D.J. EDELSTEN, A. EDWARDS, N.C.G. MORRIS & P.P. TETT, 1979. The Islay front: physical structure and phytoplankton distribution. Estuar. coast. Mar. Sci. **9:** 713-726.

SMEENK, C., 1987. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758) in The Netherlands: stranding records and decline. Lutra **30:** 77-90.

SMEENK, C. & M.J. ADDINK, 1990a. The harbour porpoise in Dutch waters: evidence from stranding records. Proc. Int. Conf. ECS, Mallorca, (in druk).

——, 1990b. Witsnuitdolfijnen in storm en branding - 'massastranding' op de Nederlandse kust. Zoogdier **1:** 5-9.

SPAANS, A.L., 1979. Kleine mantelmeeuw. In: R.M. Teixeira. Atlas van de Nederlandse broedvogels: 170-171.

SPAANS, A.L. & R. NOORDHUIS, 1989. Voedselconcurrentie tussen kleine mantelmeeuwen en zilvermeeuwen. In: A.L. Spaans. Wetlands en watervogels. Pudoc, Wageningen: 35-47.

SPRONG, I., B.R. KUIPERS & H. WITTE, 1990. Acoustic phenomena related to an enriched benthic zone in the North Sea. J. Plankton. Res. **12:** 251-261.

SWENNEN, C., 1972. Chlorinated hydrocarbons attacked the eider population in the Netherlands. TNO-nieuws **27:** 556-560.

TASKER, M.F., A. WEBB, A.J. HALL, M.W. PIENKOWSKI & D.R. LANGSLOW, 1987. Seabirds in the North Sea. Nature Conservancy Council, Peterborough: 1-336.

VERWEY, J., 1975. The cetaceans *Phocoena phocoena* and *Tursiops truncatus* in the Marsdiep area (Dutch Wadden Sea) in the years 1931-1973. NIOZ, Interne Verslagen, 1975a,b: 1-153.

VINOGRADOV, A.P., 1953. The Elementary Chemical Composition of Marine Organisms. Memoir Sears Foundation for Marine Research, Yale University, New Haven.

WHITTOW, G.C. & H. RAHN, 1984. Seabird Energetics. Plenum Press, New York.

WIENS, J.A., 1984. Modelling the energy requirements of seabird populations. In: G.C. Whittow & H. Rahn. Seabird Energetics. Plenum Press, New York: 255-284.

WIT, A.N. DE & A.L. SPAANS, 1984. Veranderingen in de broedbiologie van de zilvermeeuw *Larus argentatus* door toegenomen aantallen. Limosa **57:** 87-90.

10. HET FRIESE FRONT: EEN WISSELWERKING TUSSEN WATER EN BODEM

M.A. Baars

In dit hoofdstuk worden de gegevens over het Friese Front uit de voorgaande hoofdstukken geanalyseerd, om na te gaan of de eerder gepubliceerde hypothesen over deze overgangszone nog steeds houdbaar zijn of gedeeltelijk herzien moeten worden. In de waarnemingen zijn 3 groepen te onderscheiden, namelijk bodem, waterkolom en pelagische vis plus zeevogels. In Tabel 10.1 worden alle biomassawaarden die in de verschillende hoofdstukken van dit rapport te vinden zijn, op een kwalitatieve wijze gepresenteerd. Het Friese Front springt er met name uit wat betreft de macrofauna, de pelagische vis en de zeevogels. De groep gegevens betreffende de bodem is het meest eenduidig. In een zone op 30 tot 40 m diepte tussen het zandige, 25 m diepe gebied in het zuiden en de 50 m diepe Oestergronden is de bodem zeer slibbig en rijk aan organische koolstof. Aan de hand van experimenten is aannemelijk gemaakt dat in deze zone de maximale getijstroomsnelheid te gering wordt om gesedimenteerd materiaal weer op te wervelen (Creutzberg & Postma, 1979). Er is een zonering van bodemdieren, die bovendien in gemiddeld zeer hoge dichtheden voorkomen. Deze opvallende combinatie van afwijkende bodemgesteldheid en -fauna kan het 'bodemfront' genoemd worden. Vermoed wordt dat op het bodemfront veel materiaal uit de Zuidelijke Noordzee accumuleert (Creutzberg e.a., 1984; Creutzberg, 1985). De meest markante ondersteuning van het bodemfront vormt het patroon in het zuurstofverbruik van de bodem, overeenkomend met 100 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ in de rijke zone tegen 30 ten zuiden en 40 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ ten noorden daarvan (hoofdstukken 5 t/m 7). Onduidelijk is uit welk gebied het organisch materiaal afkomstig is en hoe lang het op het bodemfront blijft liggen (hoofdstuk 2). Omdat de gemiddelde reststromen in dit deel van de Noordzee sterk noordoost gericht zijn, zou het kunnen zijn dat de aanvoer vooral uit het zuidwesten komt, van de Engelse kant van de Zuidelijke Bocht (van Haren & Joordens, 1990). Illustratief is dat de opvallende

TABEL 10.1
Biomassa's van het Friese Front vergeleken met omringende gebieden. stippen representeren lage waarden. Zie voor posities van stations Fig. 10.1.

	Bree-veertien	Zuid	Front	Noord	Oester-gronden
BODEM					
Koolstofgehalte	+	+	+++	+++	++
Bacteriën	+		+++		
Microfauna	+++		+		
Meiofauna		+	++	+	
Macrofauna	●	●	++++	+	+
Epibenthos		+++	++	+	
PELAGIAAL, voorjaar					
Fytoplankton	++	++++	++++	++++	++
Zooplankton	+	+++	+++	+++	+
Macroplankton	+	+	++	+	+
PELAGIAAL, zomer					
Fytoplankton	+	+	++	+	+
Bacteriën	+++	+		+	+
Microheterotrofen	+	++		+	-
Zooplankton	+	++	++	++	+
Macroplankton	++	++	++	++	++
VISSCHOLEN, zomer/herfst		●	+++	+	
ZEEVOGELS, broedtijd		+	+++	+	
ZEEVOGELS, buiten broedtijd		++	++++	++	

slibpluim afkomstig van de eroderende kust van Norfolk juist in het gebied van het bodemfront en boven de Oestergronden verdwijnt. Anderzijds toont de stroomroos van het (gemiddelde) getij in het gebied van het Friese Front dat de vloedstroom enige uren noordwaarts gericht is. Het is vooral de vloed die een sterk opwervelend effect heeft (Jenness & Duineveld, 1986), zodat ongetwijfeld ook materiaal van de Nederlandse kant van de Zuidelijke Bocht op het bodemfront belanden kan.

Het slibgehalte van de bodem in het centrum van de Oestergronden is (met gemiddeld 10-15% deeltjes kleiner dan 50 μm) lager dan op de bodemfront (> 20%), maar de mediane korrelgrootte is er kleiner en het organisch koolstofgehalte bedraagt zeker nog 50-70% van dat op het bodemfront. Vooral dit laatste verdient nader onderzoek, omdat het de vraag opwerpt waarom de bodemgemeenschap vanaf de noordrand van het bodemfront tot en met de Oestergronden zoveel minder rijk is, met een respiratieactiviteit van 40% en een macrofauna-biomassa van slechts 25% van die op het bodemfront. Een hypothese is dat — buiten de periode van de voorjaarsplanktonbloei — op de Oestergronden alleen incidenteel materiaal sedimenteert gedurende stormperioden. Ouder materiaal in zuidwestelijke gelegen, minder diepe gebieden kan dan opgewerveld worden. Uit dit materiaal zijn de voedselrijke, makkelijk afbreekbare componenten al verdwenen. Het bodemfront daarentegen grenst aan een ondieper gebied, waar bezinkend, afstervend fytoplankton met de getijstroom steeds weer opgewerveld wordt (Jenness & Duineveld, 1986) en vrijwel continu op het bodemfront aangevoerd wordt. Ook dit materiaal is waarschijnlijk al voor een deel in de waterkolom verteerd, gezien de hoge koolstof-stikstof en koolstof-chlorofyl verhoudingen in het bodemfront vergeleken met die in fytoplankton (hoofdstukken 6 en 7).

De set gegevens over de waterkolom in het Friese Front gebied is veel minder overzichtelijk. Bodemgesteldheid en -fauna geven het gehele jaar door hetzelfde patroon, maar watermassa's met daarin planktonpopulaties zijn voortdurend in beweging en het seizoensverloop is zeer overheersend. Toch is regelmatig een pelagisch front in de vorm van een meer of minder duidelijke verhoging van de chlorofyl concentratie boven of vlak bij het bodemfront te vinden (Creutzberg, 1985; hoofdstuk 3). Het optreden van deze 'chlorofyl-zuil' is niet gekoppeld aan de aanwezigheid van het zomerse getijfront, zodat geconcludeerd werd dat de mineralisatie van organische stof door bacteriën en fauna in de bewuste bodemzone een belangrijke bron van nutriënten voor de bovenstaande waterkolom vertegenwoordigt. Daarmee wordt een sterke wisselwerking tussen water en bodem gesuggereerd: in het voorjaar sedimenteert de fytoplanktonbloei over een groot gebied en belandt uiteindelijk op het bodemfront, terwijl in de zomer het bodemfront het pelagische voedselweb daarboven stimuleert. Recente metingen aan de teruglevering van stikstof in de zomer door de bodem aan het water tonen aan dat per dag aanzienlijke hoeveelheden nieuwe nutriënten voor het fytoplankton beschikbaar komen, overeenkomend met 15% van het normale dagelijkse verbruik (hoofdstuk 6). Aangezien de zomer-fytoplanktonsoorten niet of nauwelijks sedimenteren, accumuleren deze nutriënten in de pelagische kringloop zodat in een week tijd de primaire produktie kan verdubbelen. Bij niet te hoge windsnelheden ligt de verblijftijd van het water boven het bodemfront in de grootte-orde van weken (hoofdstuk 3), zodat vooral in perioden met rustig weer een duidelijk verhoogde fytoplankton-dichtheid kan ontstaan. Een aanvullende hypothese is dat de chorofylzuil veroorzaakt wordt door een watermassafront in combinatie met het bodemfront (hoofdstuk 3). Er is nog geen gericht onderzoek naar deze mogelijkheid gedaan en ook metingen aan de produktiviteit van het pelagische front ontbreken. Primaire produktie

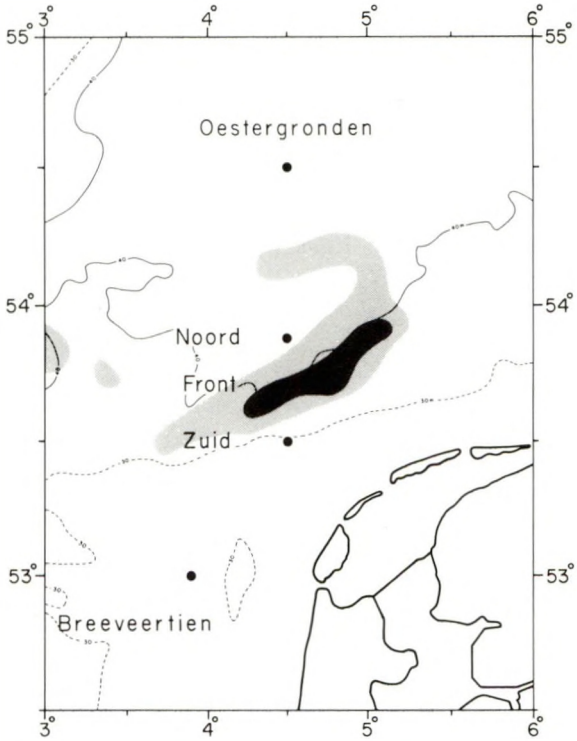


Fig. 10.1. De ligging van het drietal frequent bemonsterde stations op en bij het Friese Front, en de stations in de gebieden Breeveertien en Oestergronden waar vergelijkbare metingen zijn verricht. Het Friese Front is hier gedefinieerd als de bodemzone met slibgehalte >20% (donker gearceerd); tevens is de zone met slibgehalte >15% aangegeven (licht gearceerd).

getallen zijn alleen verzameld tijdens de voorjaarsbloei van mei-juni 1986 en in augustus 1987, toen de chlorofyl-zuil ontbrak.

De waarnemingen van voorjaar 1986 wezen op een grote pelagische activiteit over een veel breder gebied dan boven het eigenlijke bodemfront. Ook op de stations Zuid (diepte 27.5 m) en Noord (43 m) (Fig. 10.1) zone waren primaire produktie en chlorofyl concentratie gemiddeld hoog, en ontwikkelde het zoöplankton zich zodanig dat biomassa's aan het einde van het voorjaar beduidend hoger waren dan de waarden bekend van de Zuidelijke Bocht en de Oestergronden. Van de biomassa toename werd *circa*. 40% veroorzaakt door een massaal optreden van larven van bodemdieren (hoofdstuk 4). Het brede pelagische front in het voorjaar kan misschien verklaard worden door de aanvoer van het troebele water van de Engelse slibpluim, waarin de fytoplanktonbloei zich pas kan ontwikkelen als het slib in gebieden met lagere stroomsnelheid uitzakt (hoofdstuk 3).

De laatste set gegevens omvat waarnemingen aan dieren die door hun verplaatsingsvermogen gebieden in zee actief kunnen opzoeken. In de zomer en herfst worden groepen zeekoeten boven de rijke bodemzone waargenomen, die daar leven van op het bodemfront samengeschoolde sprot en andere haringachtigen (hoofdstukken 4 en 9). De scholen sprot staan niet in directe relatie tot de op en in de bodem levende fauna. De sprot voedt zich met zoöplankton maar mijdt het ondiepere deel zuidelijk van het bodemfront waar de hoeveelheden zoöplankton gemiddeld niet lager zijn dan boven het bodemfront. Vermoed wordt dat de sprot een voorkeur heeft voor het type water boven het bodemfront, dat gemiddeld minder troebel is en een lagere stroomsnelheid heeft dan op Zuid. De scholen kunnen zich daarbij oriënteren door middel van karakteristieken van het bodemfront (geur?) als ze zich overdag vlak boven de bodem bevinden.

Samengevat kunnen dus drie biologische fronten in het gebied onderscheiden worden: het bodemfront, het pelagische front en het front van sprot en zeekoet. Elk hangt misschien op eigen wijze met het diepteverval van 25 naar 50 m samen: aanvoer van gesedimenteerd materiaal in het geval van het bodemfront; de toenemende helderheid van het water en het optreden van watermassafronten in het geval van het pelagische front; en een oriëntatie op water- en bodemgradiënten door de sprot, de prooi van de zeekoet. De hoofdoorzaak van de biologische fronten is het diepteverval, en de wisselwerking tussen de verschillende biologische compartimenten is secundair. Alvorens de wisselwerking tussen pelagiaal en bodem nader te kwantificeren, kan de vraag gesteld worden wat onder de naam Friese Front nu het meest logisch verstaan kan worden. De naam is oorspronkelijk gesuggereerd voor het getijfront dat zich 's zomers ontwikkelt in de zone van het diepteverval. De beperkte rol die dit front lijkt te spelen in de biologische verrijking van het gebied, het seizoenskarakter, de zeer variabele positie en de uitgestrektheid van dit getijfront maken het gebruik van de naam hiervoor onpraktisch. Dit geldt ook voor de watermassafronten, die variabel in ligging en in kenmerken zijn, door hun afhankelijkheid van de weerpatronen. Voor twee van de drie biologische fronten gelden soortgelijke overwegingen. Het pelagisch front is in het voorjaar breed, terwijl in de zomer de aan het bodemfront gekoppelde chlorofyl-zuil onregelmatig aanwezig is en waarschijnlijk geen typerende soortensamenstelling kent. De concentratie van sprot en zeekoet is alleen specifiek voor de periode augustus-oktober, en het verspreidingspatroon is niet constant. De naam Friese Front dient daarom vooral gekoppeld te worden aan het bodemfront, zoals dit impliciet door een publicatie van Creutzberg (1989) al gemeengoed aan het worden is.

Voor een kwantitatieve schatting van de processen op en rond het Friese Front is gekozen voor een uitwerking van de respiratie op jaarbasis (Tabel 10.3). Daarbij is aangenomen dat het fronteffect in de bodem een smalle zone betreft en in de waterkolom een veel breder gebied beslaat. Een drietal basisgegevens of aannames vormden het uitgangspunt:
a) de gemeten of veronderstelde primaire produktie (Tabel 10.2), waarbij op de stations Breeveertien en Zuid een deel van de produktie niet geconsumeerd wordt maar met de reststroom wordt geëxporteerd,
b) de respiratie van het fytoplankton, gesteld op ⅓ van de met de ^{14}C methode gemeten primaire produktie, en
c) het uit metingen berekende jaarlijkse zuurstofverbruik van de bodem. De resterende hoeveelheid beschikbare koolstof wordt verondersteld vooral naar het microbiële voedselweb in het water te gaan.

Een kleiner deel wordt door het zoöplankton en grotere organismen gebruikt. Deze verdeling is vooral gebaseerd op respiratie proeven gedaan op de Oestergronden in 1981. Daarbij bleek 85-90% van het zuurstofverbruik in het water veroorzaakt door organismen <50 μm (Baars & Fransz, 1984; Fransz & Gieskes, 1984). Als de primaire produktie op Zuid-Front-Noord gemiddeld 1,5 keer hoger is dan meer zuidelijk of noordelijk (Tabel 10.2), dan moeten de respiratie activiteiten van het microbiële voedselweb en van de voedselketen 'zoöplankton-kleine predator-grote predator' ook aanzienlijk hoger zijn om de koolstofkringloop sluitend te maken (Tabel 10.3). In Fig. 10.2 is het schema van de koolstofstroom verder uitgewerkt voor Breeveertien en Front. De grotere stroom naar de bodemgemeenschap op het Friese Front vergeleken met Breeveertien is vooral te wijten aan de sedimentatie van

TABEL 10.2
Verondersteld seizoensverloop van de gemiddelde primaire produktie ($gC \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) (meting over de lichtperiode), en de daaruit volgende jaarproduktie. Schattingen voor Breeveertien en Oestergronden afgeleid uit getallen in Gieskes & Kraay (1975, 1977, 1984), voor Zuid, Front en Noord uit hoofdstuk 3.

	Breeveertien	Zuid	Front	Noord	Oestergronden
Maart	0.5	0.5	0.5	0	0
April	2	2	2	2	2
Mei	1	3	3	2	2
Juni	1	3	3	2	1
Juli	1	1	1.5	1	1
Aug.	1	1	1.5	1	1
Sept.	1	1	1.5	1.5	1.5
Okt.	0.5	0.5	1	0.5	0.5
Jaarprod.	240	360	420	300	240

organisch materiaal van elders (import van 60 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$) en voor een kleiner deel aan meer sedimenterende partikels als algen, keutels en kadavers afkomstig van de grotere produktie ter plaatse (15 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$). Het voedselweb van de bodemgemeenschap is in Fig. 10.2 niet verder uitgewerkt, en de totale respiratie is op een hoog percentage gesteld omdat het gaat om een optelsom van de verademing in verschillende schakels. Behalve consumptie van pelagische predatoren op bodemorganismen en de afgifte van larven aan het pelagiaal, gaat alle organische koolstof in de bodemgemeenschap uiteindelijk verademt als CO_2 terug uit de bodem naar de grote CO_2 voorraad in de waterkolom.

In Fig. 10.2 is de rijke bodemzone niet erg afhankelijk van het pelagische front. Wanneer in een seizoen de verhoogde produktie op het Friese Front ontbreekt, gaat nog altijd 60+35=95 g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ naar de bodemgemeenschap. Omgekeerd is ook het pelagiaal niet afhankelijk van de bodemgemeenschap, aangezien in koolstof uitgedrukt er een éénrichtingsverkeer van pelagiaal naar bodem heerst. In de stikstofkringloop is de wisselwerking groter, want de aan het koolstofverbruik gekoppelde mineralisatie geeft een flux van nutriënten terug naar het water. In Fig. 10.2 omvat de potentiële stikstof-mineralisatie door de bodem 24% van de primaire produktie op het Friese Front en 12,5% op Breeveertien. De werkelijke stikstofafgifte door de bodem bleek enige malen lager te liggen omdat kennelijk veel stikstof reeds in de waterkolom tijdens sedimentatie en transport vrijkomt. Omgerekend naar de hier gegeven produktieschattingen van 420 (Front) en 240 (Breeveertien) g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$, bedraagt de bijdrage van de bodem volgens de metingen in hoofdstuk 6 op jaarbasis slechts respectievelijk 9% en 5%. Dit beeld is wat vertekend, omdat de stikstofafgifte door de bodem vooral in de zomer plaatsvindt, overeenkomend met *ca.* 0,14 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ op het Friese Front en 0,04 voor Breeveertien. In die periode is het fytoplankton

TABEL 10.3
Verondersteld verbruik van koolstof (respiratie; $gC \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$) in verschillende delen van de voedselkringloop. Het totaal is gelijk aan de jaarlijkse primaire produktie.

	Breeveertien	Zuid	Front	Noord	Oestergronden
Fytoplankton	80	120	140	100	80
Microbiële kringloop	85	150	150	130	100
Zoö- en macroplankton, vis	15	30	30	30	20
Bodem	30	30	100	40	40
Export	30	30	0	0	0
Totaal	240	360	420	300	240

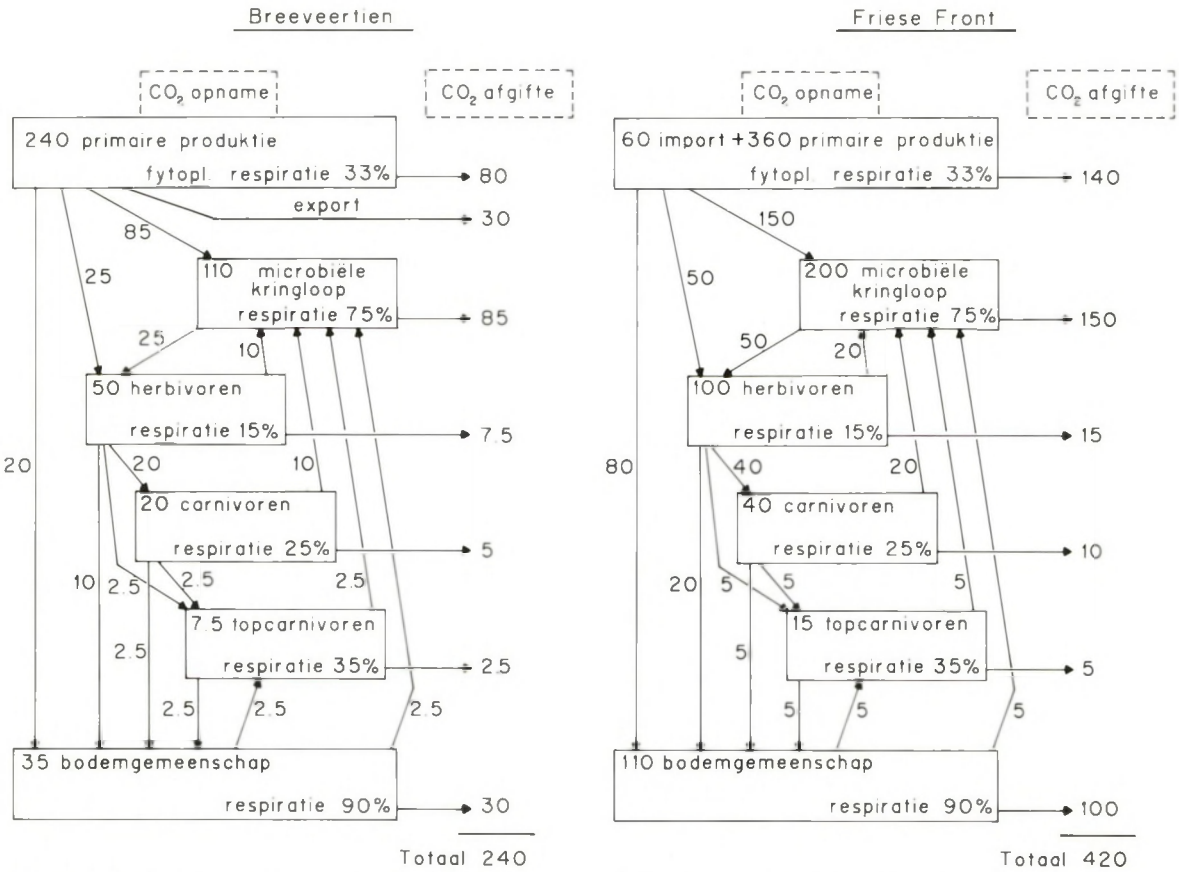


Fig. 10.2. Schematische voedselwebs voor het gebied Breeveertien en voor het Friese Front, in jaarlijkse koolstofstromen (g $C \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$). Getallen binnen de kaders geven de consumptie aan als optelsom van de binnenkomende pijlen. Uitgaande pijlen zijn mengsels van niet-verteerd voedsel, predatie en natuurlijke sterfte, en de horizontale pijlen vertegenwoordigen de respiratie. De gepresenteerde getallen zijn niet direct bruikbaar om biomassa's of produkties tussen compartimenten te vergelijken.

stikstof-gelimiteerd, zodat de aanvoer uit de bodem de primaire produktie sterk zal stimuleren. Na 10 dagen zal de primaire produktie op het Friese Front circa 1 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ hoger zijn dan in het gebied Breeveertien. Indien die periode overeenkomt met de gemiddelde verblijftijd van het water, ligt de primaire produktie op het Front gemiddeld 0,5 g $C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ hoger (Tabel 10.2, juli t/m oktober).

De bestaande set gegevens is onvolledig en anekdotisch, zodat de betrouwbaarheid van de hier geponeerde schattingen (Tabellen 10.2, 10.3, Fig. 10.2) onduidelijk is. Er is grote behoefte aan consistente meetseries van o.a. de primaire produktie over een groot gebied over meerdere jaren. Bovendien zou een simulatiemodel van het Friese Front een goed instrument kunnen zijn om de huidige denkbeelden te toetsen en vervolgonderzoek te stimuleren. De oorspronkelijke hypothese van Creutzberg (1985) dat het pelagiaal van de Zuidelijke Bocht het bodemfront voedt en dat het bodemfront later het pelagiaal ter plaatse voedt, is met de waarnemingen en metingen gedaan in de periode 1985-1990 in essentie bevestigd. Wel zijn de eerdere denkbeelden op details gewijzigd. Uit experimenten die in hoofdstuk 6 genoemd worden bleek dat de zuidelijke voorjaarsbloei die op het bodemfront sedimenteert, in enkele weken verteerd kan zijn, zodat ook na die periode een gestage aanvoer van materiaal op het bodemfront moet plaatsvinden om de nutriëntenfluxen uit de bodem naar het water in de nazomer te kunnen verklaren. Tevens lijkt het er op dat een aanzienlijk deel van de voorjaarssedimentatie bestaat uit ter plaatse geproduceerde algen tijdens een voorjaarsbloei die in het gebied van het Friese Front veel heviger is dan in de Zuidelijke Bocht (hoofdstuk 3). In vergelijking daarmee is de zomerse chlorofyl-zuil van Creutzberg boven het bodemfront qua fytoplankton biomassa niet indrukwekkend en bovendien is dit fenomeen lang niet altijd aanwezig. Enerzijds wordt verondersteld dat het optreden van de chlorofyl-zuil samenhangt

met periode van rustig weer, anderzijds met jaar op jaar fluctuaties in de rijkdom van organisch materiaal van het bodemfront. In stormachtige zomers zoals die van 1987 zou wellicht dat materiaal over veel grotere oppervlaktes noordwaarts verspreid worden. Het is echter niet duidelijk hoe bestendig het gesedimenteerde materiaal op het bodemfront is (Creutzberg, 1989; hoofdstuk 2). Recente schattingen van de sedimentatie-snelheid over de laatste 30-40 jaar komen op slechts *ca.* 0,4 $cm \cdot j^{-1}$ (Zuo e.a., 1989). Permanente meetpunten zouden ingericht kunnen worden om het seizoensverloop van de sedimentatie op het Friese Front te volgen: is dit gebied een 'doorgangshuis' voor slib, met gemiddeld een grote sedimentatie tijdens voorjaar en zomer en erosie tijdens herfst en winter? Tevens is de herkomst van slib en organische stof niet onderzocht. Stroommetingen (zie van Haren & Joordens, 1990) en de bewegingen van drijvers (hoofdstuk 3) geven aan dat het reststroom-transport vooral plaatsvindt in de lengterichting van het Friese Front, parallel aan de dieptelijnen. Nieuw onderzoek zal dus niet alleen noord-zuid raaien moeten omvatten maar zal zich vooral moeten concentreren op de processen die zich op de as ZW-NO afspelen. Mogelijk is de keileem van de eroderende kust van Norfolk als tracer te gebruiken voor transport en sedimentatie. In dat verband verdient ook de hypothese dat het uitzakken van de Engelse slibpluim boven het Friese Front tot een sterke voorjaarsbloei leidt, nader onderzoek. Men zou bijvoorbeeld *in situ* fluorometers onder andere onder platforms kunnen plaatsen om op diverse posities in de slibpluim het seizoensverloop van de algen biomassa te registreren. Ook de komst van de nieuwe satelliet SeaWiFS in 1992-1993, die vergeleken met de vroegere CZCS een beter onderscheid kan maken tussen chlorofyl en gesuspendeerd slib, biedt in dat opzicht perspectief. Het leeuwedeel van het in de toekomst te ondernemen onderzoek, zowel voor wat betreft de waterkolom als voor de bodem, zal echter op frequente vaartochten aangewezen zijn. Veranderingen op middellange termijn zijn het best af te leiden uit de macrofauna, tevens het meest frappante aspect van het Friese Front.

LITERATUUR

BAARS, M.A. & H.G. FRANSZ, 1984. Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the central North Sea. Neth. J. Sea Res. **18:** 120-142.

CREUTZBERG, F., 1985. A persistent chlorophyll *a* maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: P.E. Gibbs. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp., Cambridge University Press, Cambridge: 97-108.

——, 1989. Het Friese Front. Waddenbulletin **24:** 4-8.

CREUTZBERG, F. & H. POSTMA, 1979. An experimental approach to the distribution of mud in the southern North Sea. Neth. J. Sea Res. **13:** 99-116.

CREUTZBERG, F., P. WAPENAAR, G. DUINEVELD & N. LOPEZ LOPEZ, 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 101-110.

FRANSZ, H.G. & W.W.C. GIESKES, 1984. The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **183:** 218-226.

GIESKES, W.W.C. & G.W. KRAAY, 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. Neth. J. Sea Res. **9:** 166-196.

——, 1977. Primary production and consumption of organic matter in the southern North Sea during the spring bloom of 1975. Neth. J. Sea Res. **11:** 146-167.

——, 1984. Phytoplankton, its pigments, and primary production at a central North Sea station in May, July and September 1981. Neth. J. Sea Res. **18:** 51-70.

HAREN, J.J.M. VAN & J.C.A. JOORDENS, 1990. Observations of physical and biological parameters at the transition between the southern and central North Sea. Neth. J. Sea Res. **25:** 351-364.

JENNESS, M.I. & G.C.A. DUINEVELD, 1985. Effects of tidal currents on chlorophyll *a* content of sandy sediments in the southern North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. **21:** 283-287.

ZUO, Z., D. EISMA & G.W. BERGER, 1989. Recent sediment deposition rates in the Oyster Ground, North Sea. Neth. J. Sea Res. **23:** 263-269.

INHOUDSOPGAVE

De geboorte van het Friese Front 1
Voorwoord 3
Samenvatting 5
Summary 9

1. Inleiding 11
   M.A. Baars
2. Hydrografie en geomorfologie 15
   A. de Gee & H. Ridderinkhof
3. Het fytoplankton op het Friese Front 21
   M.A. Baars, G.W. Kraay & S.S. Oosterhuis
4. Zoöplankton en pelagische vis op het Friese Front 33
   B.R. Kuipers, H.IJ. Witte, H.G. Fransz, S.R. Gonzalez, R. Daan, S.S. Oosterhuis & M.A. Baars
5. Het microbiële voedselweb in het Friese Front 43
   F.C. van Duyl, R.P.M. Bak, A.J. Kop & G. Nieuwland
6. Stikstof regeneratie en verwijdering in het sediment van het Friese Front 49
   W. van Raaphorst, H.T. Kloosterhuis & E.M. Berghuis
7. Het zoöbenthos van het Friese Front 61
   G.C.A. Duineveld & L. Moodley
8. Epibenthische predatoren op het Friese Front: bodemvissen, krabben en zeesterren 75
   G.C.A. Duineveld, A. de Gee & G.J. van Noort
9. Toppredatoren op het Friese Front: zeevogels en zeezoogdieren 79
   M.F. Leopold
10. Het Friese Front: een wisselwerking tussen water en bodem 91
    M.A. Baars