



BEON-Garden

**Giftige Algen en de Reductie
van de Nutriëntenbelasting**

Eindrapport

Beleidsgericht
ecologisch onderzoek
van de
Noordzee/Waddenzee



**NIOZ
RWS-RIKZ
WL**

BEON-Garden

Giftige Algen en de Reductie van de Nutriëntenbelasting

Eindrapport

660

R. Riegman (NIOZ)
H. Los (WL)
C. Peeters (RWS-RIKZ)

April 1998

BEON Rapport nr. 98-4

BEON project NIOZ 95 E 02

ISSN 0924-6576

Inhoudsopgave

Hoofdstuk	Pagina
1. Voorwoord	3
2. Samenvatting	4
3. Summary	6
4. Introductie	8
5. Materiaal en methoden	10
6. Resultaten	14
6.1. Diatomeeën	14
6.2. Dinoflagellaten en Prymnesiophyceae	15
6.3. Stikstof-speciatie	18
7. Discussie	20
7.1. Algensoorten	20
7.2. Basale karakteristieken van soorten	21
7.3. Eutrofiëring	24
7.4. Duurzaamheid	25
8. Conclusies	26
9. Literatuur	27
10.1 Mans-Bloom inleiding	30
10.1.1. Uitgangssituatie	30
10.2 Doelstelling	31
10.2.1. Aanpassing coëfficiënten	31
10.2.2. Uitbreiding met mixotrofie	31
10.2.3. Dynamische zoöplankton module	32
10.3 Materiaal en methoden	33
10.3.1. Mixotrofie en aanpassing	33
10.3.2. Zoöplankton aanpassingen	35
10.4 Resultaten	38
10.4.1. Berekeningen met mixotrofie	38
10.4.2. Resultaten zoöplankton module	41
10.4.3. Mixotrofie en zoöplankton	50
10.5 Conclusies	50
10.5.1. Mixotrofie	50
10.5.2. Zoöplankton	51
10.5.3. Geïntegreerde implementatie	51
10.5.4. Relatie met experimenteel werk	52
10.6 Referenties	53

1. Voorwoord

Het BEON-Garden project had als doelstelling om meer inzicht te krijgen in de factoren die een rol spelen bij de tot stand koming van een bepaalde algensoortsamenstelling in watermassa's. Achterliggende motivatie is het besef dat Nederlandse kustwateren sterk beïnvloed worden door menselijke activiteiten. Vooral de toegenomen nutriënten belasting (eutrofiëring) zou invloed kunnen hebben op de mariene vegetatie (voornamelijk phytoplankton). Voor het kunnen inschatten van de kans op schadelijke effecten, bijvoorbeeld t.g.v. giftige algenbloeien, was meer inzicht nodig in de mechanismen die een rol spelen bij de selectie van algen soorten in de natuur.

Te midden van het wapengekletter rond klimaatonderzoek, biodiversiteits programma's, moleculair ecologisch onderzoek, internationale samenwerking, en indrukwekkende duurzaamheids projecten is het BEON-Garden project uitgevoerd als een bescheiden samenwerkingsproject tussen NIOZ, WL, en RIKZ. Het resultaat is een verzameling van fundamentele inzichten, verkregen door middel van laboratorium onderzoek, die algemeen toepasbaar zijn voor het beheer en beleid rond de waterkwaliteit en bruikbaar voor wetenschappelijk onderzoek betreffende algen in de natuur. Dit rapport is specifiek geschreven voor beleidsmedewerkers in die zin dat de conclusies vooral in beleidsmatige zin worden gepresenteerd en geëvalueerd. De belangrijkste resultaten zijn daarnaast in wetenschappelijke publicaties verschenen, en in het betreffende circuit op hun meritis getoetst. Dit rapport bevat dus niet een eindeloze opsomming van meetgegevens. Deze blijven evenwel via de auteurs beschikbaar voor algemeen gebruik. Dit rapport wordt niet dik. De enige negatieve kritiek op het fase 2 rapport was dat het er nogal mager uit zag. Bij navraag bleek dat men bedoelde dat het aantal pagina's te weinig was. Waarbij niet onvermeld dient te worden dat mijn ervaring leert dat de grote werkdruk van velen onder ons er meestal toe leidt dat men alleen de samenvatting leest. Op de werkvloer hebben we vele grote en kleine problemen moeten oplossen. Persoonlijk zal ik op een prettige manier terug denken aan dit project.

In de afgelopen jaren hebben vele mensen op één of andere wijze geholpen bij de uitvoering van het project. In willekeurige volgorde zijn dit o.m. geweest: Maarten van Arkel, Willem Stolte, Wim van Raaphorst, Maarten Scheffers, Lissette de Senerpont-Domis, Rob Kemkers, Simone Kip, Hans Los, Cees Peeters, Marijke de Boer, Anne van der Heide, Anna Noordeloos, Han Lindeboom en Anneke Bol. Zij worden bedankt voor hun enthousiasme en inzet.

Door het vertrek van Marinus Bokhorst van het WL naar het RIKZ is er bij de rapportage van het modellerings-werk bij het Waterloopkundig Laboratorium enige vertraging ontstaan. De auteurs hebben daarom gekozen voor de optie om het modelleringswerk in een apart hoofdstuk op te nemen aan het einde van dit rapport.

Roel Riegman.

2. Samenvatting

Het doel van dit project was het vaststellen van het competitievermogen van verschillende algensoorten. Effecten van een reductie in nutriëntbelastingen op de soortensamenstelling in het nederlandse kustwater zouden beter te voorspellen zijn wanneer we begrijpen hoe, en volgens welke wetmatigheden, algen in hun natuurlijk milieu geselecteerd worden op hun soortseigenschappen.

Afhankelijk van de nutriënten beschikbaarheid zou de algensoortensamenstelling langs de kust zich kunnen wijzigen. Deze mogelijkheid werd binnen het BEON-GARdeN project gesimuleerd in experimentele kweekopstellingen. Daarnaast is gewerkt aan de implementatie van de verkregen inzichten in het MANS-BLOOM model (Waterloopkundig Laboratorium). Zo is er een dynamische begrazingsmodule ingebouwd waardoor de algengroei in het Nederlandse kustwater op een betrouwbaardere wijze gemodelleerd kan worden.

Bestudeerd zijn de algensoorten *Alexandrium tamarense*, *Fibrocapsa japonica*, *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium simplex*, *Chrysochromulina polylepis*, *Emiliana huxleyi* type B, *Rhodomonas* sp., *Synechococcus*, *Chaetoceros socialis*, *Cymatosira belgica*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Odontella aurita*, *Pseudonitschia pungens* en *Streptotheca tamesis*, *Gyrodinium aureolum*, *Heterosigma akashiwo*, en *Ceratium tripos*. Daarnaast zijn een aantal experimenten uitgevoerd waarbij Marsdiep water als entmateriaal werd gebruikt.

In totaal zijn drie series competitie experimenten uitgevoerd. De eerste serie werd uitgevoerd met een mengsel van diatomeeën en niet-silicaat gebruikende algen om de concurrentie positie van diatomeeën ten opzichte van andere soorten te bepalen. Nadat gebleken was dat diatomeeën in principe de competitie onder alle geteste limitaties konden winnen van niet-diatomeeën werd gekozen voor een vervolg serie waarbij geen diatomeeën aanwezig waren. Dit is een situatie die vergelijkbaar is met watermassa's in de zomer, waar diatomeeën door een silicaat gebrek slechts spaarzaam of soms zelfs vrijwel geheel niet aanwezig zijn. Deze (tweede) serie betrof een mengsel van dinoflagellaten en Prymnesiophyceae. Ten slotte werd bij de derde serie onderzocht wat het effect zou zijn van de stikstof-speciatie (ammonium, nitraat, ureum, of humuszuren) op algen. In dit experiment werd gebruik gemaakt van diatomeeën, dinoflagellaten, een blauwwier, en Prymnesiophyceae. In alle series werd onderzocht hoe snel iedere soort kon groeien onder ammonium-, nitraat-, fosfaat- of een licht-limitatie. Daarnaast werden de nutriënten en licht in verschillende frequenties en hoeveelheden aangeboden.

Het ecologisch profiel van de geteste soorten wordt beschreven in de hoofdstukken Resultaten en Discussie (Algensoorten), alsmede in twee wetenschappelijke publicaties (Riegman et al., 1996; Riegman, in press).

Geconcludeerd kon worden dat:

- Diatomeeën betere competitors voor nutriënten en licht dan Prymnesiophyceae of dinoflagellaten, maar voor hun verspreiding in de natuur zijn ze afhankelijk van de beschikbaarheid van silicaat,
- Prymnesiophyceae (zoals *Phaeocystis*, *Emiliana*, *Chrysochromulina*) uitstekende groeiers zijn en betere concurrenten dan dinoflagellaten,
- Iedere algensoort een eigen karakteristieke respons heeft op het type groeibeperking,
- Kleine algen beter concurreren dan grotere soorten.

Op grond van deze conclusies, in combinatie met de bestaande inzichten in de vakliteratuur, konden de volgende uitspraken gedaan worden:

- Omdat kleinere soorten ook een hogere maximale groeisnelheid bezitten welke vertoond wordt onder nutriënt-verzadigende omstandigheden (Banse, 1976) moet geconcludeerd worden dat grotere algen soorten in de natuur dominant worden op grond van andere eigenschappen dan hun competitie vermogen m.b.t. nutriënt-ratio's. Het belangrijkste mechanisme dat een rol speelt bij grootte afhankelijke soort-selectie is begrazing door microzooplankton. Kleine algen (<10 μm) worden in hun biomassa vaak beperkt door begrazing (e.g. Riegman et al., 1993). Populaties van grotere soorten, hoewel slechtere groeiers, ervaren minder verlies door begrazing en kunnen daardoor een hoge biomassa bereiken (bloeien). De grazing van copepoden op bloeiende algen (en Euphasiden in de oceanen) kan aanmerkelijk zijn, maar treedt meestal pas in doeltreffende mate op wanneer de algenbloei zich reeds ontwikkeld heeft (Fransz & Colebrook, 1991).
- De mechanistische verklaring voor de giftige bloei van *Chrysochromulina polylepis* voor de Scandinavische kust geeft aan dat deze alg niet voor de Nederlandse kust zal bloeien omdat daar geen zoutstratificatie is.
- De kans op schadelijke (toxische) algen-bloeien neemt toe met eutrofiëring omdat top-down controle van onschadelijke soorten toeneemt. Hierdoor ontstaat een habitat voor toxische, slecht eetbare, algensoorten.
- Het valt te verwachten dat wijzigingen in nutriënten verhoudingen invloed hebben op de complete soortensamenstelling van nutriënt gecontroleerde (=zomer) populaties.
- Er is geen verschil tussen N- en P- gecontroleerde systemen wat betreft de kans op een schadelijke algenbloei.
- Echter, het wijzigen van de controlerende factor kan leiden tot het verdwijnen of juist dominant worden van een schadelijke algensoort. Wijziging in de N/P verhoudingen in een ecosysteem brengen het risico met zich mee van verstoringen die in het hele voedselweb zullen doorwerken. Bij hoge nutriënten belastingen krijgen deze verstoringen een catastrofaler karakter dan in oligotrofe (voedsel arme) systemen.

Of in iets minder wetenschappelijke termen:

- In een kustgebied waar eutrofiëringsproblemen niet gerelateerd zijn aan de aanwezigheid van giftige algen (vb. Waddenzee), maar wel aan de totale algenbiomassa, kan men de N- en P-belasting verhoudingsgewijs het beste zodanig reduceren dat de N/P verhouding in het systeem hetzelfde blijft. Wanneer er wel giftige algen bloeien, kan overwogen worden ook de N/P ratio in het kustgebied te manipuleren middels een specifiek reductie scenario.
- Een voor het beheer zeer krachtig instrument zou een empirisch vastgestelde relatie kunnen zijn tussen giftige algenbloeien enerzijds en verblijftijd van de watermassa (tijdsduur van voedselweb ontwikkeling) en nutriëntenbelasting (mate van top-down control; Riegman, 1995) anderzijds. Op grond van een literatuurstudie naar eutrofiëringsproblemen in kustsystemen zou een dergelijke relatie kunnen worden vastgesteld. Dit beleidsinstrumentarium zou richtlijnen (normen) kunnen omvatten voor zowel de kwaliteit als de productiviteit (denk aan visserij) van het ecosysteem. Het verdient aanbeveling dit plan verder uit te werken in Europees verband. Een dergelijk beleidsinstrumentarium zou toepasbaar zijn in alle Europese kustwateren.

3. Summary

The major goal of this project was to establish the ability to compete for nutrients and/or light of different algal species. The effects of a reduction in nutrient discharges on the species composition in the Dutch coastal waters would be more predictable, when knowledge is available on natural selection of algae.

Depending on the availability of nutrients the algal species composition in the coastal waters might change. This possibility was simulated in the BEON-GARDEN project in experimentally in the laboratory. Additionally, the achieved knowledge about algal species selection was implemented in the coastal algal growth model MANS-BLOOM (Delft Hydraulics) in order to achieve more reliable predictions on the impact of nutrient discharge reduction scenarios. Amongst others, a dynamic grazing module was implemented in the model.

For the laboratory study, we used *Alexandrium tamarense*, *Fibrocapsa japonica*, *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium simplex*, *Chrysochromulina polylepis*, *Emiliana huxleyi* type B, *Rhodomonas* sp., *Synechococcus*, *Chaetoceros socialis*, *Cymatosira belgica*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Odontella aurita*, *Pseudonitschia pungens* en *Streptotheca tamesis*, *Gyrodinium aureolum*, *Heterosigma akashiwo*, en *Ceratium tripos*. Occasionally, samples from the Marsdiep area (The Netherlands) were used as an inoculum for the cultures to explore the possibility that other algae, not being included in this study, might be good competitors as well.

There have been carried out three series of competition experiments. In the first serie a mixture of diatoms and non-silicate using algae was exposed in discontinuously diluted batch cultures to various regimes of ammonium-, nitrate-, phosphate-, and light-limitation to establish the competitive ability of diatoms. After it had been demonstrated that in principle the diatoms always win the competition, in contrast to non-diatoms, a second serie was carried out with mixtures of dinoflagellates and Prymnesiophyceae. Finally, in a third serie, it was investigated what the impact of nitrogen speciation (ammonium, nitraat, urea, or humic acids) would be on the algal species composition. In this experiment, diatoms, dinoflagellates, Prymnesiophyceae and a cyanobacterium were included.

In all series the performance of species was studied under an ammonium-, nitrate-, phosphorus-, and irradiance-limitation. Additionally, nutrients and irradiance were supplemented in various amounts and frequencies. The scientific results have been reported elsewhere (Riegman et al., 1996; Riegman, in press).

It could be concluded that:

- Diatoms are better competitors than Prymnesiophyceae or dinoflagellates, but their natural distribution will depend on the availability of silicate.
- Prymnesiophyceae (e.g. *Phaeocystis*, *Emiliana*, *Chrysochromulina*) can grow very fast, and are better competitors than dinoflagellates.
- Every algal species has its own characteristic response to the type of growth rate limiting factor.

On basis of these conclusions, combined with available knowledge in the literature, The following statements could be made:

- The dominance of larger algal species ($> 10\mu\text{m}$) in algal blooms is most likely due to their reduced losses by microzooplankton and/or their species specific life cycle and the needs for growth in each stage of the life cycle.
- Eutrophication enhances the change that algal blooms will be toxic and /or harmful, since top-down control increases with enhanced primary production creating a habitat for harmful species.
- It is realistic to expect shifts in algal species composition in natural nutrient controlled populations as a consequence of changes in nutrient supply ratios.
- There is no difference between N- and P- controlled systems with respect to the possibility that a phytoplankton bloom will be dominated by harmful species.
- A shift in the controlling factor will unavoidable lead to a change in algal species composition. This means that species will disappear or appear in the ecosystem. This includes harmful species. Therefore, shifts in N/P discharge ratios facilitate the risk of disturbance which will affect the entire pelagic foodweb. At higher nutrient discharges these disturbances will have a more catastrophic profile than at low nutrient discharges.
- Een voor het beheer zeer krachtig instrument zou een empirisch vastgestelde relatie kunnen zijn tussen giftige algenbloeien enerzijds en verblijftijd van de watermassa (tijdsduur van voedselweb ontwikkeling) en nutriëntenbelasting (mate van top-down control; Riegman, 1995) anderzijds. Op grond van een literatuurstudie naar eutrofiëringsproblemen in kustsystemen zou een dergelijke relatie kunnen worden vastgesteld. Dit beleidsinstrumentarium zou richtlijnen (normen) kunnen omvatten voor zowel de kwaliteit als de productiviteit (denk aan visserij) van het ecosysteem. Het verdient aanbeveling dit plan verder uit te werken in Europees verband. Een dergelijk beleidsinstrumentarium zou toepasbaar zijn in alle Europese kustwateren.
- In a coastal area where eutrophication problems are not related to the algal species composition, but only to the algal biomass, the N- and P-load should be reduced in such a way that the N/P ratio in the system remains the same. When toxic algae dominate, an additional effort in changing the N/P ratio in the coastal area by manipulation of the nutrient discharges could be considered.
- A powerful tool for coastal waterquality management would be an empirically established relationship between the occurrence of harmful algal blooms in relation to residence time and nutrient load of a coastal area.

4. Introductie

Het doel van dit project is het vaststellen van het competitievermogen van verschillende algensoorten, om het effect van een vermindering van voedingsstoffen in het nederlandse kustwater beter te kunnen voorspellen. De algensoortensamenstelling langs de kust zou zich kunnen wijzigen als gevolg van een veranderende beschikbaarheid van nutriënten. Deze mogelijkheid wordt binnen het BEON-GARdeN project onderzocht door simulatie in experimentele kweekopstellingen.

De nutriënten concentraties in het nederlandse kustwater liggen nog steeds boven de achtergrond concentraties (Anonymous, 1991; Klein & van Buuren, 1992; Laane, 1992; Peeters et al., 1993). Inmiddels zijn de nutriënten-belastingen van het Nederlandse kustwater aan het verminderen. Fosfaat loopt evenwel sneller terug dan stikstof. De vraag is of stikstofreductie ter bescherming van de Noordzee en Waddenzee geïntensiveerd dient te worden. Een zorgvuldige afweging is nodig omdat N-reductie erg duur is en omvangrijke economische en maatschappelijke consequenties zal hebben. Het is absoluut zeker dat bij de huidige trend er belangrijke verschuivingen in de algensoortensamenstelling zullen gaan optreden. Nieuwe toxische algenbloeien worden waargenomen (Zevenboom et al., 1991; Peperzak, 1994). Een recente, nog niet gepubliceerde studie (Phillipart & Cadée, in prep.), laat aan de hand van gegevens over de soortensamenstelling in het Marsdiep gedurende de laatste 30 jaren zien, dat er regelmatig groepen van jaren zijn, waarin de algensoortensamenstelling 's zomers sterk verschilt van voorgaande jaren. Deze wijzigingen zijn terug te voeren op veranderingen in de beschikbaarheid van stikstof en fosfaat. Hieruit kan geconcludeerd worden, dat eventuele nutriënt-reductie zeker een effect zal hebben op de soortensamenstelling in het Nederlandse kustwater.

In het BEWON-Garden project werden algen gescreend op grond van hun vermogen dominant te worden op basis van hun groei-eigenschappen. In een eerdere studie aan *Phaeocystis*, de schuim vormende alg, was reeds aangetoond dat de verspreiding van deze soort in de natuur goed te verklaren was aan de hand van zijn groei-eigenschappen (Riegman et al., 1992). Naast het verkrijgen van specifieke kennis omtrent de geteste algen, is getracht meer fundamenteel inzicht te verkrijgen in de wetmatigheden die een rol spelen bij de natuurlijke selectie van algen in een ecosysteem.

De algen soorten: *Alexandrium tamarense*, *Fibrocapsa japonica*, *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium simplex*, *Chrysochromulina polylepis*, *Emiliana huxleyi* type B, *Rhodomonas* sp., *Synechococcus*, *Chaetoceros socialis*, *Cymatosira belgica*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Odontella aurita*, *Pseudonitschia pungens* en *Streptotheca tamesis*, *Gyrodinium aureolum*, *Heterosigma akashiwo*, en *Ceratium tripos* werden gebruikt voor het onderzoek. Verschillende mengsels van deze algen werden gekweekt bij verschillende temperaturen, een groot aantal verschillende nutriënten-belastingen, en verschillende hoeveelheden licht. Hun vermogen om te kunnen groeien in elkaars aanwezigheid onder limiterende omstandigheden werd ge-analyseerd. Een voorbeeld van zo'n experiment, waarbij een mengsel gekweekt werd onder stikstof beperkende omstandigheden (N:P<16) met nitraat als stikstof-bron, is gepresenteerd in Figuur 1.

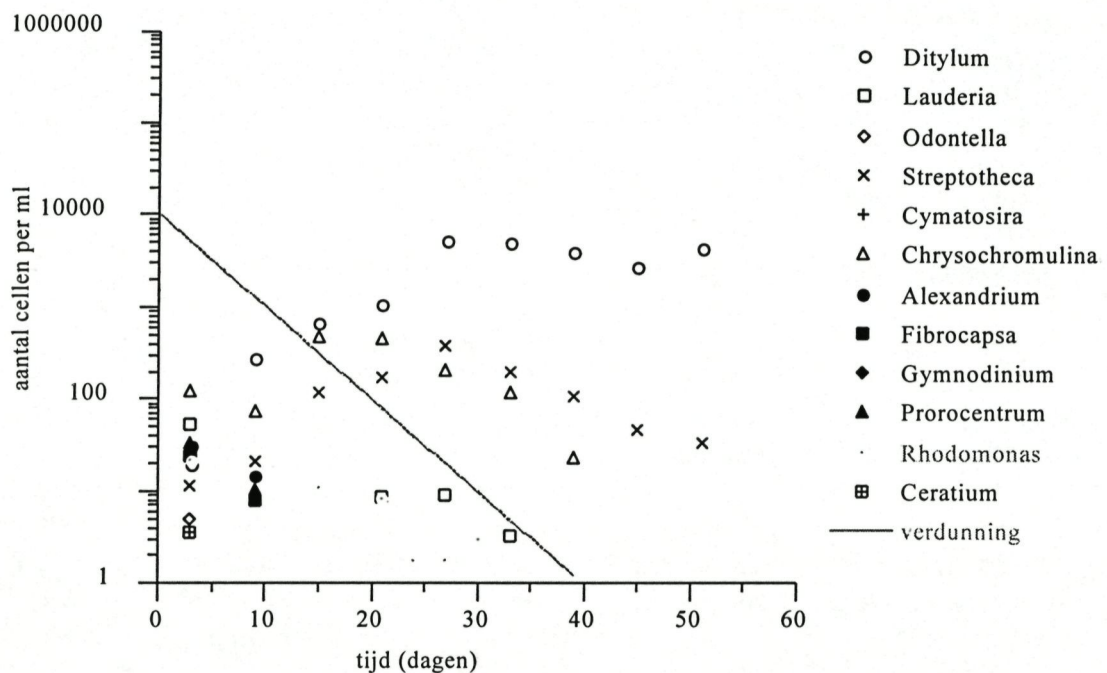


Fig. 1. Concurrentie om nitraat in aanwezigheid van silicaat. De verandering in celdichtheid met het tijdsverloop van het experiment in de gemengde algen cultures is soortafhankelijk. De diatomee *Ditylum brightwellii* groeit het snelst gedurende de eerste fase van het experiment, en wordt dominant. Soorten die minder hard groeien dan de opgelegde verdunningssnelheid (0.231 dag^{-1}) verdwijnen langzaam uit de cultuur, zoals hier *Streptotheca tamesis* en *Chrysochromulina polylepis*. De dinoflagellaat *Alexandrium tamarense* wordt alleen in de begin-monsters waargenomen en verdwijnt, sneller dan uitsluitend door verdunning, uit de cultuur.

De specifieke groeisnelheid van iedere soort bij elke set van milieu omstandigheden is berekend en onderling met elkaar vergeleken. De resultaten werden gerelateerd aan de evolutionaire oorsprong (taxonomische verschillen) enerzijds, en fysieke beperkingen (cel afmeting en oppervlakte/inhoud relatie) anderzijds. Deze benadering maakte het mogelijk de resultaten te extrapoleren naar andere algen soorten welke niet in deze studie waren inbegrepen. De ontdekte wetmatigheden, en de bijgestelde verwachtingen omtrent de mogelijke effecten van reductie scenario's zijn gepresenteerd in de hoofdstukken 7 en 8.

In het oorspronkelijk werkplan van het BEON-GARDEN project is als één van de uiteindelijke doelstellingen opgenomen: "Verbetering van MANS -BLOOM en een vertaling van deze modeluitkomsten naar reële algensoorten". Hiervoor is gewerkt aan:

- * De aanpassing van de coëfficiënten waarmee de fytoplanktongroepen in het model worden gedefinieerd, en
- * Modificatie van bestaande c.q. inbouwen van nieuwe processen (m.n. mixotrofie), waarvan het belang experimenteel is aangetoond.

Uiteindelijk zal dit moeten leiden tot aanpassing van het model, zoals dat nu operationeel is voor een aantal Noordzee schematisaties. Een gedetailleerd verslag van deze werkzaamheden staat in hoofdstuk 11.

5. Materiaal en Methoden

In totaal zijn drie series competitie experimenten uitgevoerd. De eerste serie (serie **D+**) werd uitgevoerd met een mengsel van diatomeeën en niet-silicaat gebruikende algen om de concurrentie positie van diatomeeën ten opzichte van andere soorten te bepalen. Nadat gebleken was dat diatomeeën in principe de competitie altijd kunnen winnen van niet-diatomeeën werd gekozen voor een vervolg serie waarbij geen diatomeeën aanwezig waren. Dit is een situatie die vergelijkbaar is met watermassa's in de zomer, waar diatomeeë door een silicaat gebrek slechts spaarzaam of soms zelfs vrijwel geheel niet aanwezig zijn. De tweede serie (serie **nD**) betrof een mengsel van dinoflagellaten en Prymnesiophyceae. Ten slotte werd bij de derde serie (serie **N-spec**) onderzocht wat het effect zou zijn van de stikstof-speciatie op algen. In dit experiment werd gebruik gemaakt van diatomeeën, dinoflagellaten, een blauwwier, en Prymnesiophyceae.

Table 1: Experimentele condities van serie D+.

Medium	Nutriënt concentratie (µM)	Verdunning s-snelheid (d ⁻¹)	Licht: Donker cyclus (u)	Gemidd licht intensiteit (µE.m ⁻² .s ⁻¹)	Temp. (°C)
NO ₃ -lim	10 PO ₄ , 20 NO ₃	30 %	16 : 8	80	13,5
PO ₄ -lim	1 PO ₄ , 60 NO ₃	30 %	16 : 8	80	13,5
NH ₄ -lim	10 PO ₄ , 15 NH ₄	30 %	16 : 8	80	13,5
E-lim	10 PO ₄ , 60 NO ₃ , 15 NH ₄	30, 50 %	16 : 8	15	13,5
NO ₃ -lim	10 PO ₄ , 20 NO ₃	30 %	16 : 8	80	18,5
PO ₄ -lim	1 PO ₄ , 60 NO ₃	30 %	16 : 8	80	18,5
NH ₄ -lim	10 PO ₄ , 15 NH ₄	30 %	16 : 8	80	18,5

Ter voorbereiding van de competitie experimenten werd uitgezocht welke soorten bij elkaar in cultuur gebracht konden worden. Belangrijk criterium was de mogelijkheid de verschillende soorten microscopisch of anderszins te kunnen onderscheiden. Vooral de kleinere flagellaten zoals *Phaeocystis*, *Isochrysis*, *Chrysochromulina* en *Emiliania* lijken morfologisch nogal op elkaar. Daarbij kwam het probleem bij dat onder invloed van een limitatie de morfologie zich enigszins kan wijzigen. Behalve *Gyrodinium aureolum* bleken alle soorten te kunnen groeien in de experimentele test opzet. Van *G. aureolum* is bekend dat deze soort geen kerndeling meer uitvoert na agitatie van een cultuur.

Mono-algale cultures werden voor-geadapteerd gedurende een maand in aparte batch cultures en in de laat exponentiële fase met elkaar gemengd in een gelijke biovolume verhouding. Kweekmedia werden bereid van nutriënt arm zeewater (0.2 µM NH₄⁺, 0.05 µM NO₃⁻, 0.02 µM PO₄³⁻, 0.37 µM Si₂O₃²⁻) afkomstig uit de centrale

Noordzee en gefiltreerd over een 0.2 µm cellulose-acetaat filter. Voor sterilisatie (20 min. bij 120 °C) werd 1ml 1.2 N HCl per liter medium toegevoegd ter voorkoming van neerslagen van Ca- en Mg- zouten. Steriele nutriënten voorraadoplossingen werden toegevoegd bij kamer temperatuur. Spore-elementen en vitaminen werden toegevoegd zoals beschreven in Hansen (1989). Licht werd toegediend in verschillende regimes m.b.v. cirkelvormige TL buizen (Cool White 33) in een (tenzij anders vermeld 16:8 uur licht-donker periode) en de temperatuur geregeld door de plaatsing van de mengcultures in een gethermosteerd waterbad. De algenmengsels werden geïncubeerd in 1 liter polycarbonaat flessen ter voorkoming van silicaat contaminatie. Een probleem was dat sommige dinoflagellaten niet kunnen tegen continue menging. Daarom werden de cultures twee keer per dag, inclusief weekeinden en vakanties, met de hand gemengd. Verdunningen werden dagelijks, driedagelijks, en eens per zes dagen toegepast ten einde de invloed van puls frequentie nader te onderzoeken. (serie **nD**). Hierbij werd respectievelijk 10, 30 of 60% van de cultures vervangen door vers medium. Dit procedé van discontinue verdunning werd minstens één tot twee maanden per culture uitgevoerd. Lichtbeperkte cultures werden met een frequentie verdund die afhing van de groeisnelheid die de algen wisten te bereiken. Hierbij werd er naar gestreefd de optische dichtheid beneden de 0.1 (gemeten bij 750nm) te houden zodat er geen nutriënt limitatie ontstond. Iedere drie dagen werden monsters genomen, gefixeerd met lugol en glutaaraldehyde en de algensoort samenstelling geteld d.m.v. de sedimentatie telkamer methode (Utermöhl (1958). *Synechococcus* werd geteld na glutaaraldehyde fixatie en proflavine kleuring m.b.v. epi-fluorescentie microscopie. Gedurende de tweede maand van het experiment werd de groeisnelheid van de verschillende soorten worden vastgesteld onder de verschillende limitaties.

Voor serie **D+** werd gekozen voor een mengsel van *Alexandrium tamarense*, *Fibrocapsa japonica*, *Heterocapsa triquetra*, *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium simplex*, *Chrysochromulina polylepis*, *Emiliania huxleyi* type B, *Rhodomonas* sp., *Synechococcus*, *Chaetoceros socialis*, *Cymatosira belgica*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Odontella aurita*, *Pseudonitschia pungens* en *Streptotheca tamesis*. De verschillende nutriënt concentraties staan in tabel 1.

Voor serie **nD** werden gebruikt: *Chrysochromulina polylepis* (Sommer, Univ. Kiel, Germany), *Emiliania huxleyi* type B (v.d. Wal, NIOZ, The Netherlands), *Fibrocapsa japonica* (Atkinson, Cawthron Institute, New Zealand), *Gymnodinium simplex* (Vrieling, Univ. Groningen, The Netherlands), *Gyrodinium aureolum* (Fenchel, Univ. Copenhagen, Denmark), *Heterocapsa triquetra* (Atkinson, Cawthron Institute, New Zealand), *Heterosigma akashiwo* (Atkinson, C.I., New Zealand), and *Prorocentrum micans* (NIOZ). De macronutriënt verhoudingen zijn beschreven in tabel 2.

In principe betrof het een serie nutriënt gelimiteerde cultures (ammonium limitatie: exps. 1-4; nitraat limitatie: exps. 5-7; fosfaat limitatie: exps. 8-12) en een serie waarbij nutriënten in overmaat zijn, maar dan met verschillende licht regimes (sterk fluctuerend licht: exp. 13; licht inhiberende omstandigheden: exps. 14-15; en licht limiterende omstandigheden exps. 16-19).

Tabel 2. Macro-nutriënt concentratie, licht niveau's en periodiciteit (Licht-donker cycli in uren (h), en verdunningssnelheden als % van het culture volume na elk interval (in dagen). Sr staat voor de concentratie van de limiterende factor in het gebruikte medium.

		NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Licht	Opmerkingen
	Eenheden	μM	μM	μM	μE.m. ⁻² .s ⁻¹	16-8h licht -donker
Experiment	Limitatie					
1	Ammonium	15	0.05	10	80	10% per dag verdunning
2	Ammonium	15	0.05	10	80	30% per 3d
3	Ammonium	0.2	0.05	10	80	30% per 3d (Lagere Sr)
4	Ammonium	15	0.05	10	80	60% per 6d
5	Nitraat	0.2	30	10	80	10% per dag
6	Nitraat	0.2	30	10	80	30% per 3d
7	Nitraat	0.2	30	10	80	60% per 6d
8	Fosfaat	0.2	60	1	80	10% per dag
9	Fosfaat	0.2	60	1	80	30% per 3d
10	Fosfaat	0.2	60	0.1	80	30% per 3d; 18 °C
11	Fosfaat	0.2	60	0.1	80	30% per 3d (Lagere Sr)
12	Fosfaat	0.2	60	1	80	60% per 6d
13	Periodiciteit	0.2	60	10	80	8*(0.5-0.5h L-D)+16h D
14	Photo	0.2	60	10	500	12-12h L-D
15	-inhibitie	0.2	60	10	500	
16	Licht	0.2	60	10	15	Hoge nutriënten
17	Licht	1.5	0.05	10	15	Laag ammonium
18	Licht	0.2	30	10	15	Laag nitraat
19	Licht	0.2	60	0.1	15	Laag fosfaat

Het verzoek van het beleid, zoals naar voren gekomen bij een vergadering van de begeleidingsgroep eutrofiëring (BGE), om meer aandacht te besteden aan ammonium was in de tweede set van experimenten gewaarborgd omdat zowel nitraat als ammonium apart werden onderzocht. Echter, de speciatie van stikstof zou inderdaad een veel grotere rol kunnen spelen bij de soortensamenstelling van algen dan tot nu toe is gedacht. Daarom werd de derde serie (N-spec) set van competitie experimenten uitgevoerd tussen *Cymatosira belgica*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Odentella aurita*, *Streptothea thamesis*, *Alexandrium tamarense*, *Fibrocapsa japonica*, *Gymnodinium simplex*, *Ceratium tripos*, *Chrysochromulina polylepis*, *Prorocentrum micans*, *Rhodomonas* sp. en *Synechococcus* ("groen") met afzonderlijk ammonium, nitraat, humuszuren of ureum als stikstof-bron (zie tabel 3). Deze set werd in aan- en afwezigheid van silicaat uitgevoerd omdat er ook nagenoeg niets bekend is van de invloed van stikstof speciatie op diatomeeën.

Tabel 3. Medium samenstelling voor serie competitie experimenten waarbij werd uitgezocht wat de invloed is van stikstof-speciatie op de algensoortsamenstelling (serie N-spec).

Limitatie	PO ₄ ³⁻ (μM)	Si ₂ O ₃ ²⁻ (μM)	NH ₄ ⁺ (μM)	NO ₃ ⁻ (μM)	Ureum (μM)	Humus zuren (μM)
NH ₄ ⁺	10	150	15	0	0	0
NO ₃ ⁻	10	150	0	15	0	0
Ureum	10	150	0	0	15	0
Humus	10	150	0	0	0	10
NH ₄ ⁺	10	0	15	0	0	0
NO ₃ ⁻	10	0	0	15	0	0
Ureum	10	0	0	0	15	0
Humus	10	0	0	0	0	10

6. Resultaten

6.1. Diatomeeën.

De eerste serie (serie D+) werd uitgevoerd met een mengsel van diatomeeën en niet-silicaat gebruikende algen om de concurrentie positie van diatomeeën ten opzichte van andere soorten te bepalen. De resultaten zijn samengevat in de figuren 2 (de diatomeeën) and 3 (overigen). Met name de diatomeeën *C. socialis*, *C. belgica*, and *Lauderia borealis*, groeiden sneller dan de niet-diatomeeën bij 13 °C en onder licht limiterende condities. Bovendien waren het goede competitors voor stikstof in tegenstelling tot fosfaat. In de fosfaat gelimiteerde cultures groeiden de niet-diatomeeën *F. japonica* en *C. polylepis* beduidend sneller. Er was geen significant effect van de stikstof speciatie op het competitieve vermogen van de diatomeeën, zowel op ammonium als op nitraat waren zij goede competitors. *C. belgica* bleek een typische indicator soort van N-limitatie. De potentiël toxische *Pseudonitschia pungens* bleek een slechte competitor onder alle geteste omstandigheden.

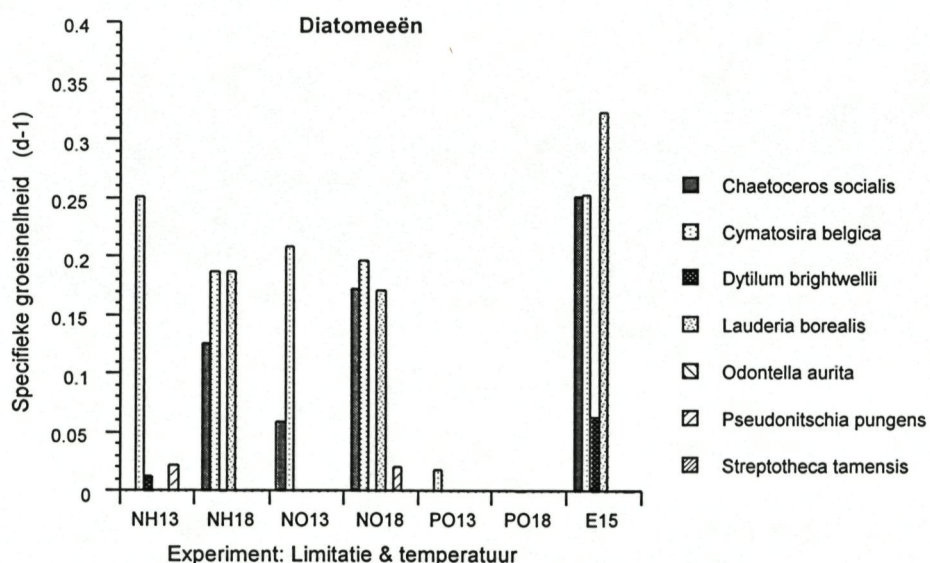


Fig. 2. De specifieke groeisnelheid van zeven verschillende diatomeeën in de competitie experimenten samen met niet-diatomeeën bij zeven verschillende sets van milieu-condities: Ammonium-limitatie (NH) bij 13 en 18 °C, nitraat-limitatie (NO) bij 13 en 18 °C, fosfaat-limitatie (PO) bij 13 en 18 °C, en licht-limitatie (E) bij 13 °C.

Van de niet-diatomeeën bleek *Chrysochromulina polylepis* één van de best groeiende soorten onder alle geteste condities. Stikstof-speciatie had wel een effect op de niet-diatomeeën. Ammonium-limitatie leidde tot hogere groeisnelheden dan nitraat-limitatie. Vooral de dinoflagellaten bleken beter te concurreren om ammonium dan om nitraat. De giftige dinoflagellaat *Alexandrium tamarense* had een zeer uitgesproken voorkeur voor ammonium en groeide niet bij andere limitaties. De

gebruikte *Synechococcus* stam bleek een uitstekende competitor voor P en onder licht limiterende condities. *Prorocentrum micans* had duidelijk een voorkeur voor hogere temperaturen en N-limiterende condities. In latere experimenten met Marsdiep water als entmateriaal voor P-gelimeerde cultures, bleek dat diatomeeën wel degelijk in staat waren om andere soorten er uit te concurreren. Het betrof met name *Cerataulina* die snel groeide onder een fosfaat-limitatie.

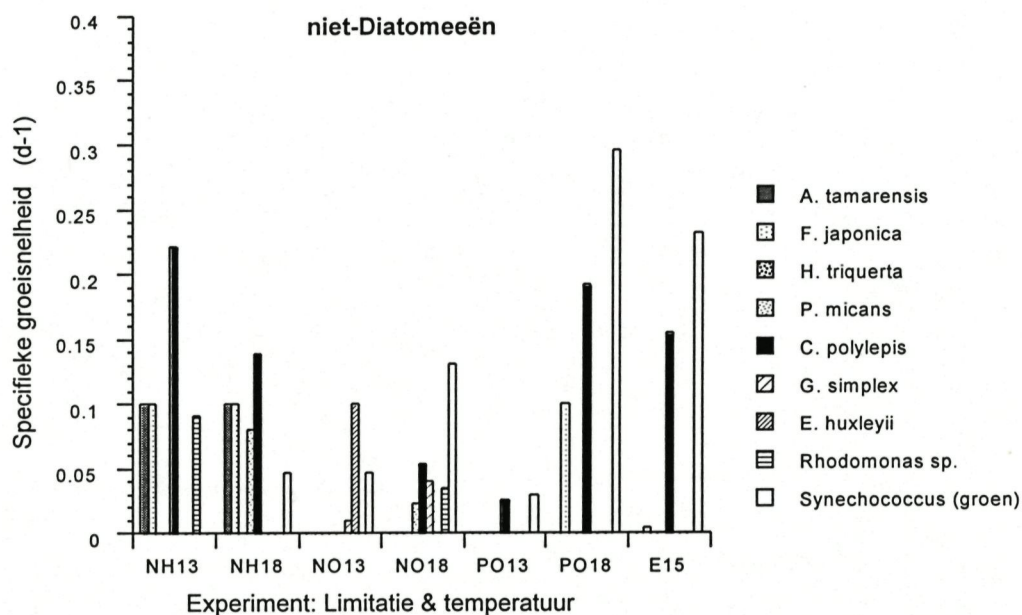


Fig. 3. De specifieke groeisnelheid van de niet-diatomeeën in de competitie experimenten samen met diatomeeën bij dezelfde milieu omstandigheden (serie D+) als in fig. 1.

6.2. Dinoflagellaten en Prymnesiophyceae

In de tweede set (serie **nD**) werd onderzocht wat het competitie vermogen van verschillende dinoflagellaten is ten opzichte van Prymnesiophyceae. Voorbeelden, representatief voor de verschillende limitaties, van de dynamiek in de soortsaanstelling gedurende de gemengde algen kweekexperimenten zijn gepresenteerd in figuur 4. Onder stikstof-limitatie groeide *Emiliana huxleyi* sneller op nitraat (exp. 6) dan op ammonium (exp. 2) als stikstofbron. *Chrysochromulina polylepis* groeide sneller dan bijvoorbeeld *Prorocentrum micans*. De dinoflagellaat *Gyrodinium aureolum* verdween snel uit de cultuur. Dit gebeurde onder alle geteste condities waaruit geconcludeerd moet worden dat dit organisme niet in staat was om in het kweekstelsel te groeien. Onder de aanname dat de algen waren geadapteerd aan de heersende limitatie na minimaal vier weken in de gemengde cultures, werd de groeisnelheid van de verschillende soorten vastgesteld. Deze groeisnelheid is indicatief voor het vermogen van een organisme om te kunnen concurreren om de groeibeperkende factor. Onder alle omstandigheden groeide *C. polylepis* erg snel onder de verschillende limitaties (Fig. 4).

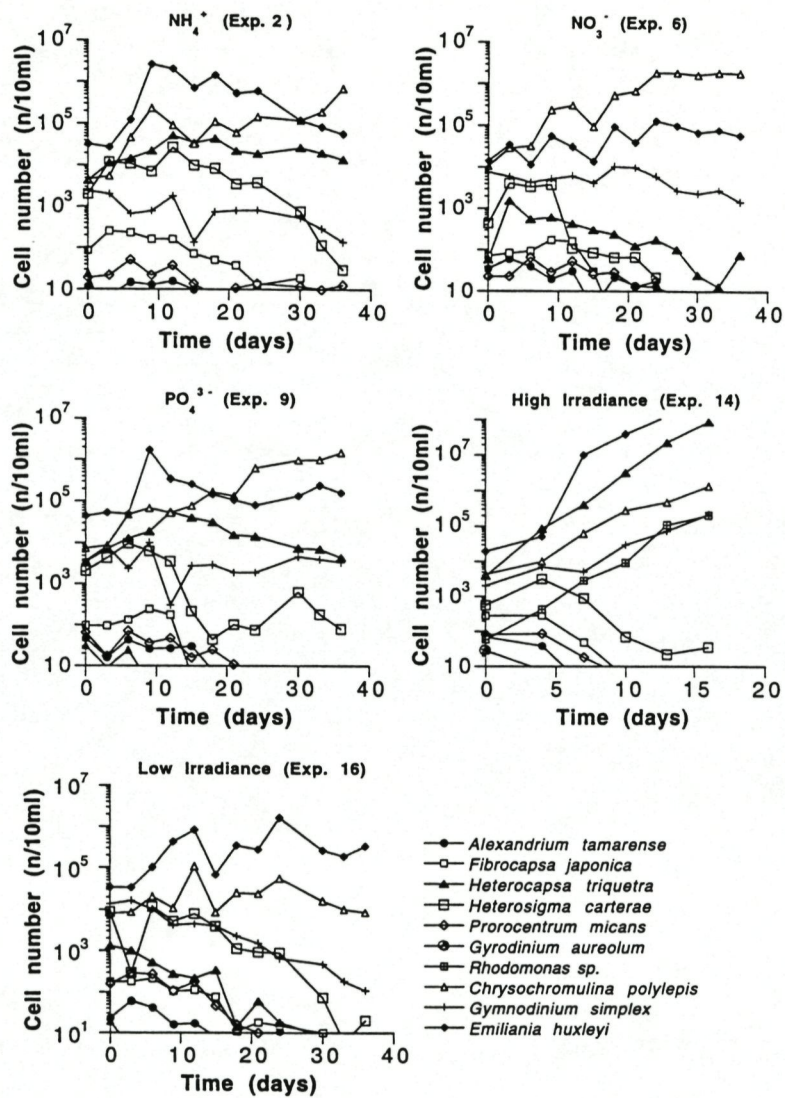


Fig 4. Voorbeelden van de groei van verschillende soorten dinoflagellaten en Prymnesiophyceae in mengcultures. Gekweekt werd bij niet-verzadigende ammonium-, nitraat-, of fosfaat concentraties en 80 $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, of lagere (15 $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) lichtintensiteiten.

In de ammonium-, nitrate- en fosfaat- gelimiteerde cultures was de groeisnelheid respectievelijk 0.16, 0.13 en 0.21 dag⁻¹ welke hoger was dan de verdunningsnelheid. Bij overmaat aan nutriënten vertoonde *C. polylepis* een afname in de groeisnelheid onder sterk fluctuerende licht-omstandigheden (exp. 13). Dit zou een reden kunnen zijn waarom *C. polylepis* geen rol van betekenis speelt in het Nederlandse kustwater waar een frequente menging over een sterke verticale lichtgradiënt plaats vindt.

Omdat alle organismen onder dezelfde condities groeiden in de mengcultures, reflecteren verschillen in specifieke groeisnelheden van verschillende soorten het competitie vermogen. Dit is weergegeven door de specifieke groeisnelheid van een soort te relateren aan de groeisnelheid van *C. polylepis* als referentie-organisme onder de heersende condities.

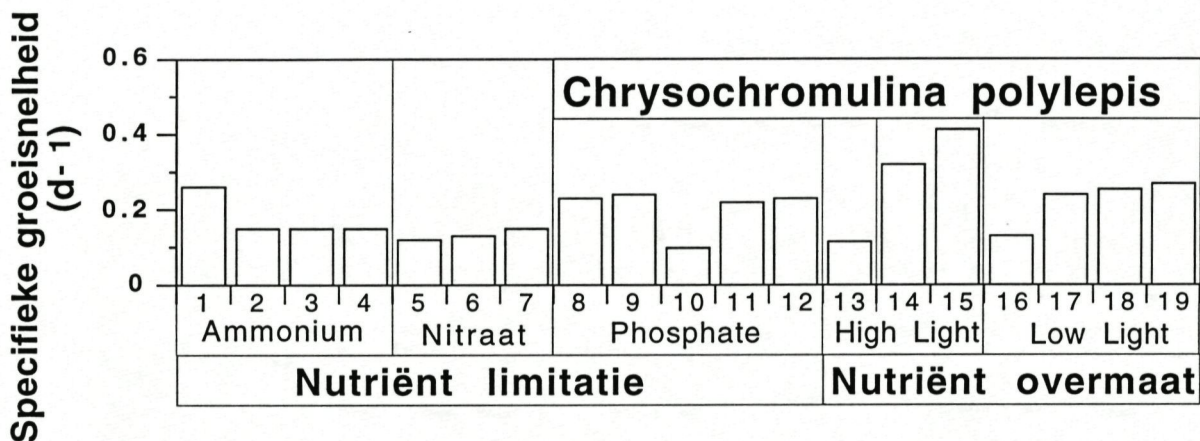


Fig. 5. Specifieke groeisnelheid van *C. polylepis* in de mengcultures bij verschillende nutriënt-limitaties (Exp. 1-12), en bij overmaat nutriënten bij verschillende lichtintensiteiten (Exp. 13-19).

De andere organismen (figuur 6) vertoonden grotere verschillen in hun groei-respons. In experiment 3 en 11 was *C. polylepis* aanwezig in lagere celdichtheden. In vergelijking met experimenten 2 en 9 groeiden de andere soorten niet significant harder bij deze lagere celdichtheid van *Chrysochromulina*. Daaruit moet geconcludeerd worden dat er geen sprake was van mogelijke allelopathische effecten van *C. polylepis* op de groei van andere soorten. De gecalcificeerde cellen van *Emiliana huxleyi* werden niet meer waargenomen onder een ammonium-limitatie. De hoogste groeisnelheden werden waargenomen onder een nitraat-limitatie en bij overmaat aan nutriënten (experimenten 13-19). De dinoflagellaat *Prorocentrum micans* bleek een slechte concurrent onder alle geteste omstandigheden m.u.v. ammonium-limitatie (exp. 2). *Alexandrium tamarense* groeide ook traag in de meeste cultures. *Fibrocapsa japonica* bleek zeer gevoelig voor hoge lichtintensiteiten (exp. 14 en 15), maar groeide wel snel onder fluctuerende licht-omstandigheden en bij limiterende intensiteiten. *Heterocapsa triquatra*, een kleinere dinoflagellaat, was relatief ongevoelig voor hoge lichtintensiteiten, maar concurreerde ook goed om ammonium (exp. 1-4), onder fluctuerende licht omstandigheden (exp. 13), en bij lage,

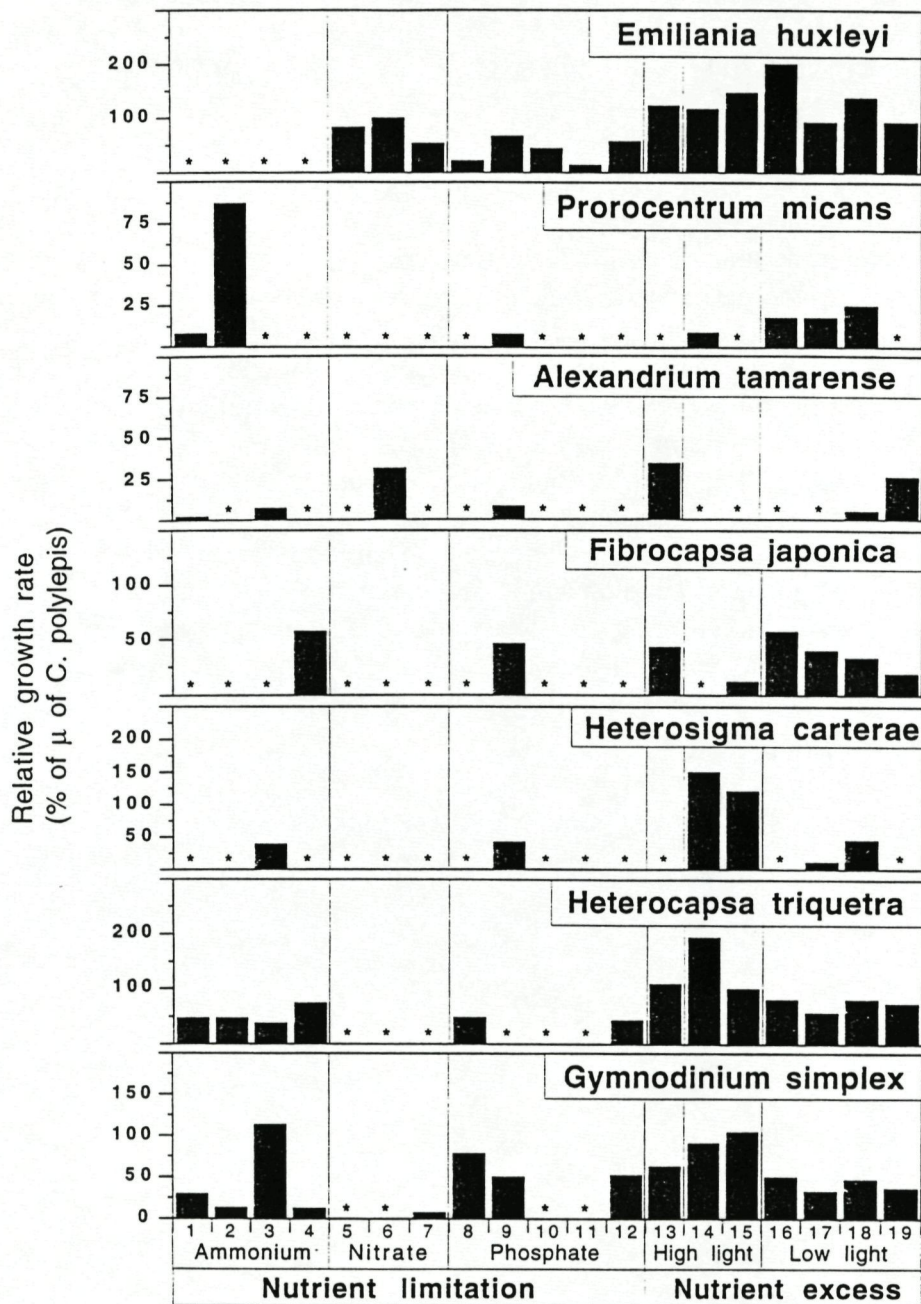


Fig 6. De relatieve groeisnelheid van verschillende soorten in de mengculturen (serie nD), uitgedrukt als percentage van de groeisnelheid van *C. polylepis* in dezelfde mengculturen. Een sterretje betekent geen of negatieve groeisnelheid.

niet verzadigende intensiteiten (exp. 16-19). *Gymnodinium simplex* vertoonde een vergelijkbare ecologische niche als *H. triquetra*, maar groeide beduidend langzamer. Zowel onder nutriënt- als onder licht-beperkende omstandigheden, bleek selectie op te treden in de soortsaanstelling.

6.3. Stikstof-speciatie

Dat niet alleen nutriënt ratios, maar ook de speciatie van een nutriënt invloed heeft op de soort samenstelling bleek uit de derde serie experimenten. Tijdens de groei onder stikstof-limiterende omstandigheden, met ammonium, nitraat, humuszuren, of ureum, toegediend met dezelfde snelheid aan de verschillende cultures, waren wederom de diatomeeën de snelle groeiers wanneer er voldoende silicaat beschikbaar was. *Ditylum brightwelli* bleek een goed te concurreren om nitraat, maar minder goed om de gereduceerde N-verbindingen (Fig. 7). De diatomee *Cymatosira belgica* vertoonde precies de omgekeerde voorkeur. *Chrysochromulina polylepis* groeide wederom snel in alle cultures, met name op ammonium en humuszuren. De cryptomonade *Rhodomonas* groeide niet goed op ammonium, en de cyanobacterie *Synechococcus* groeide uitstekend op ammonium en urea, en veel minder op nitraat en humuszuren. In de cultures waar geen silicaat was toegevoegd groeien de diatomeeën minder hard ten gevolge van silicaat-limitatie. De specifieke voorkeur van de overige soorten voor een bepaalde stikstof verbinding werd niet beïnvloedt door de aanwezigheid van silicaat.

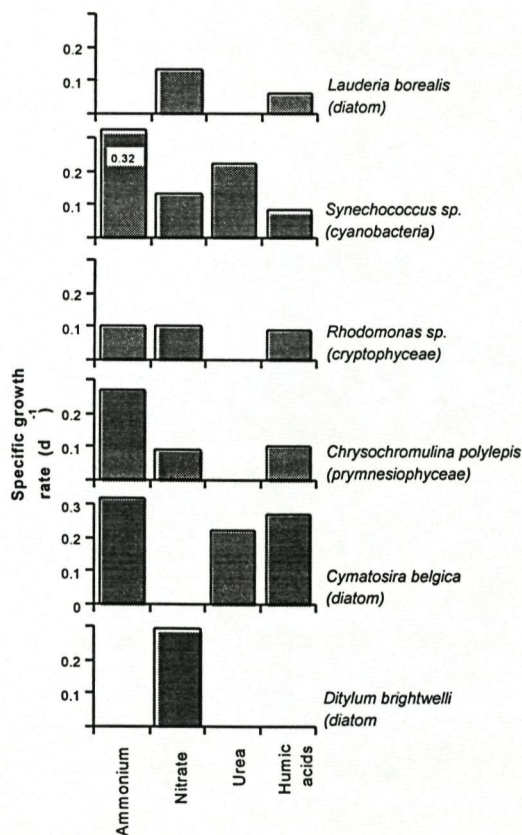


Fig. 7. De groeisnelheid van verschillende algen in mengcultures onder N-limitatie met ammonium, nitraat, ureum, of humuszuren als stikstof bron..

7. Discussie

7.1. Algensoorten

Op grond van de resultaten kan geconcludeerd worden dat de onderzochte algen sterk verschillen ten aanzien van hun vermogen om te concurreren onder diverse sets van milieu-omstandigheden. Sommige soorten, zoals *Ditylum brightwelli* en *Heterocapsa triquetra* hadden een duidelijke voorkeur voor een bepaalde groeibeperking, terwijl soorten zoals *Synechococcus* en *Chrysochromulina polylepis* eigenlijk bij vrijwel alle limitaties goed konden concurreren. Soorten zoals *Alexandrium tamarense* en *Odontella aurita* waren slechte competitors onder alle geteste omstandigheden.

Als indicator soorten, d.w.z. soorten die indicatief zijn voor een bepaalde groei-beperking in het natuurlijke water, kunnen genoemd worden: *Ditylum brightwelli* voor nitraat- beperking bij temperaturen boven de 13 °C; *Cymatosira belgica* voor stikstof beperking met een additionele voorkeur voor organische stikstofverbindingen, *Heterosigma carterae* voor een overmaat aan licht en nutriënten (afwezigheid van competitie), *Heterocapsa triquetra* voor ammonium-limitatie en/of een overmaat aan nutriënten, *Rhodomonas* voor de groei op ammonium en stikstof-limitatie, *Chaetoceros socialis* voor nitraat- en licht-beperking waarmee deze diatomee sterk lijkt op *Phaeocystis* (Riegman et al., 1993), en *Lauderia borealis* voor licht-beperking.

Chrysochromulina polylepis is een typisch voorbeeld van een mixotrofe alg. Dat wil zeggen dat deze alg voor de energie behoefte zowel zonlicht als consumptie van organische partikels (fagotrofie) kan gebruiken. Door middel van fagotrofie worden bovendien stikstof en fosfaat opgenomen in particuliere vorm, die niet beschikbaar is voor de vele obligaat fototrofe algen. De bloei van *Chrysochromulina polylepis* voor de Scandinavische kust in 1988 vond plaats na de voorjaars diatomeeën bloei. In veel kustzone's wordt de voorjaarsbloei gevolgd door een "clear water phase" ten gevolge van autolyse (Brussaard et al., 1995, 1996) en sedimentatie van de diatomeeën door silicaat-depletie (van Boekel et al., 1992). Heterotrofe bacteriën groeien op het vrijgekomen organisch substraat en mineraliseren de organische nutriënten. Omdat hun N/P ratio veel lager is (± 8) dan die van algen, zal een fosfaat-limitatie ontstaan. Nu zijn bacteriën betere competitors voor fosfaat dan algen (Rhee, 1972). Een voorbeeld van zo'n "clear waterphase" is recentelijk uitstekend beschreven door Thingstad et al. (1993). In een typisch estuarien milieu bleek vrijwel al het gemineraliseerde fosfaat opgenomen te worden door de bacteriën i.p.v. de algen. Een dergelijke situatie waarin het merendeel van het fosfaat beschikbaar is in de bacteriële fractie, is bevordelijk voor *Chrysochromulina* die d.m.v. fagotrofie bacteriën kan consumeren. Hiermee wordt in een deel van haar P-behoefte voorzien. In combinatie met een verhoogde regenval in 1988, en de hiermee gepaard gaande verhoogde N toevoer, werd de P-limitatie alleen maar extremer. Bovendien was er in 1988 een periode met sterke zoutstratificatie en veel zonnige dagen waardoor de zwemmende mixotroof zowel van de beschikbare hoeveelheid licht als bacteriëel fosfaat, geaccumuleerd bij de spronglaag, kon profiteren. Deze analyse is van belang voor het Nederlandse kustwater. *Chrysochromulina* zal daar niet zo snel dominant worden door de afwezigheid van sterke stratificatie. Op dit moment is de P-limitatie gedurende de "clear waterphase" ook niet stringent. Dit laatste kan echter wel veranderen wanneer

de fosfaat-belasting van de Rijn nog verder terug loopt. Het valt te verwachten dat andere mixotrofen dominantierender zullen gaan worden in die situatie.

7.2. Basale karakteristieken van soorten

Naast soorts-afhankelijke verschillen zijn er ook overeenkomsten binnen bepaalde groepen van algen aan te wijzen. Nu is het gevaar van generaliserende discriminerende uitspraken op basis van een betrekkelijk kleine steekproef (de verzameling onderzochte algen is minder dan een promille van het totaal aantal soorten dat beschreven is) dat deze uitspraken onjuist zullen blijken te zijn of dat er altijd weer soorten bestaan die nu net een uitzondering op de regel blijken te zijn. Toch lijkt op grond van de resultaten alsof er wetmatigheden zijn die verband houden met de evolutionaire oorsprong (taxonomische verschillen) enerzijds, en fysieke beperkingen (cel afmeting en oppervlakte/inhoud relatie) anderzijds.

De diatomeeën zijn betere concurrenten dan de overige algen. Dit blijkt zowel uit de BEON-GardeN experimenten als uit vergelijkbare experimenten, uitgevoerd door Sommer (1994). Hun verspreiding in de natuur zal voornamelijk gecorreleerd zijn aan beschikbaarheid van silicaat. Als er silicaat is, zijn er diatomeeën. Wanneer de beschikbare hoeveelheid silicaat niet voldoende is om alle stikstof en fosfaat te consumeren d.m.v. diatomeeën groei, blijft er N en P over voor de overige algen. Vooral in ge-eutrofiëerde gebieden zullen diatomeeën nooit heel erg kunnen toenemen doordat zij tegen een silicaat-beperking aanlopen. Welke algen vervolgens dominant worden in de strijd om de resterende nutriënten wordt bepaald door de fitness van de verschillende niet-diatomeeën. Uit de gemiddelde groeisnelheden van de representanten van de verschillende taxonomische groepen voor elke set van limitaties (Figuur 8) blijkt duidelijk dat dinoflagellaten onder alle geteste limitaties gemiddeld beduidend langzamer groeien dan de Prymnesiophyceae. De giftige dinoflagellaten konden slecht om nutriënten concurreren, maar bij hogere temperaturen deden zij het beter. Hun aanwezigheid in de natuur zal voor een deel samenhangen met de beschikbaarheid van ammonium in gevallen dat stikstof de beperkende factor is. Met name echter onder stikstof-limitatie met nitraat als N-bron, bleken de Prymnesiophyceae veruit superieur. Het inferieure vermogen van de meeste dinoflagellaten om te kunnen concurreren om nutriënten onder de gebruikte kweekomstandigheden geeft aanleiding tot de gedachte dat deze soorten misschien andere strategieën gebruiken om te bestaan in de natuur. Van veel soorten (*Alexandrium*, *Gymnodinium*) is bekend dat zij een levenscyclus bezitten met ruststadia in of op het sediment. Hierdoor zijn zij in staat alleen onder gunstige omstandigheden in de waterkolom te verschijnen. Daarnaast zijn er dinoflagellaten (bijvoorbeeld *Gyrodinium*, *Heterosigma*) die verticale migratie vertonen. Hierdoor kunnen zij profiteren van nutriënten onder de spronglaag i.t.t. soorten die geen verticale migratie vertonen.

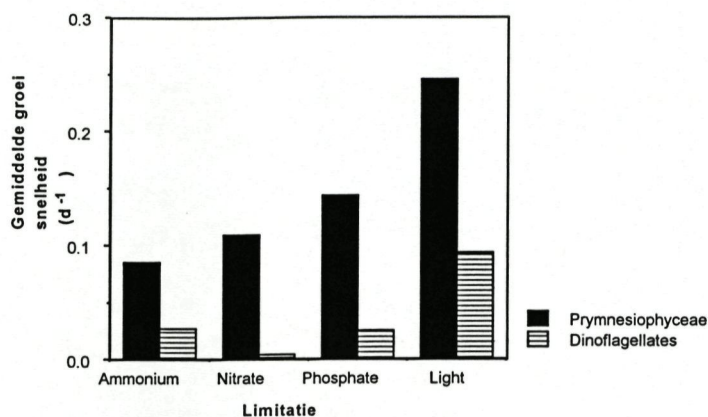


Fig. 8. Het concurrentie vermogen van representanten van Pymnesiophyceae en dinoflagellaten onder verschillende limitaties.

Het competitievermogen bleek gerelateerd te zijn aan de celgrootte van de geteste algensoorten. In het algemeen wordt verondersteld dat kleine algen betere concurrenten zijn dan grotere soorten (Stolte & Riegman, 1995). Uitzondering op deze regel vormen diatomeeën die onder een fluctuerend nitraat-aanbod concurreren onder een N-limitatie. Onder deze specifieke omstandigheid zijn het juist de grotere diatomeeën soorten die sneller groeien dan de kleinere (Stolte et al., 1994). Diatomeeën bezitten een vacuole die een groot deel van de cel in beslag neemt en waarin nitraat opgeslagen kan worden. Het opslagreservoir voor nitraat, de vacuole, is bij dinoflagellaten vele malen kleiner is dan bij diatomeeën. Grotere dinoflagellaten bleken dan ook niet sneller te kunnen groeien dan kleinere dinoflagellaten onder een nitraat limitatie. Experimenteel werd vastgesteld dat kleinere soorten onder concurrerende omstandigheden inderdaad harder groeien dan grotere (Figuur 9).

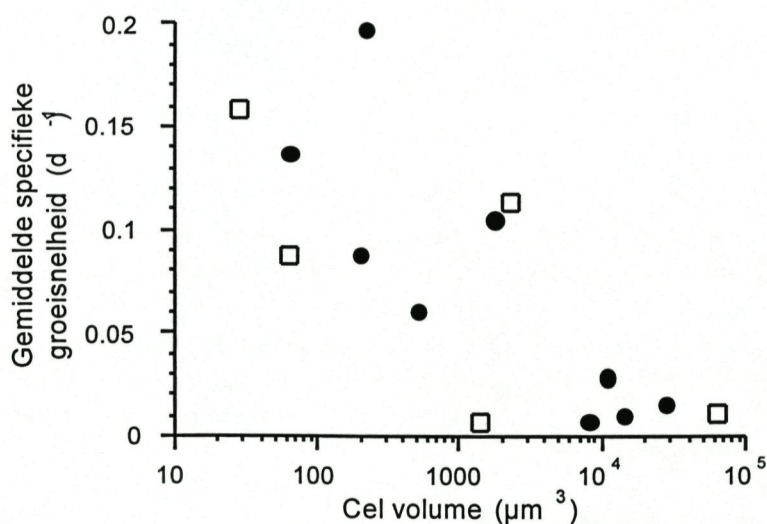


Fig 9. De specifieke groeisnelheid van dinoflagellaten en haptophyceae (cirkels), en diatomeeën (vierkanten), gekweekt bij verschillende nutriënt-limiterende omstandigheden in relatie tot celgrootte. Voor iedere soort berekend als gemiddelde groeisnelheid in die nutriënt-gelimiterde cultures waarin de betreffende soort ook groei vertoonde.

Omdat kleinere soorten ook een hogere maximale groeisnelheid bezitten welke vertoond wordt onder nutriënt-verzadigende omstandigheden (Banse, 1976) moet geconcludeerd worden dat grotere algen soorten in de natuur dominant worden op grond van andere eigenschappen dan hun competitie vermogen m.b.t. nutriënt-ratio's. Het belangrijkste mechanisme dat een rol speelt bij grootte afhankelijke soort-selectie is begrazing door microzooplankton. Kleine algen (<10 μm) worden in hun biomassa vaak beperkt door begrazing (e.g. Riegman et al., 1993). Populaties van grotere soorten, hoewel slechtere groeiers, ervaren minder verlies door begrazing en kunnen daardoor een hoge biomassa bereiken (bloeien). De grazing van copepoden op bloeiende algen (en Euphasiden in de oceanen) kan aanmerkelijk zijn, maar treedt meestal pas in doeltreffende mate op wanneer de algenbloei zich reeds ontwikkeld heeft (Fransz & Colebrook, 1991).

7.3. Eutrofiëring

Voor het beleid is een belangrijkste conclusie dat vooral de grotere dinoflagellaten soorten vrij slechte concurrenten zijn. Dit betekent dat het al- of niet voorkomen van deze soorten waarschijnlijk niet direct gerelateerd is aan N-P verhoudingen. Juist bij dinoflagellaten komen veel soorten voor die toxines kunnen vormen en daardoor als potentiëel schadelijke algensoorten worden aangemerkt. De toename van deze soorten in eutrofe gebieden zal dus anders verklaard moeten worden. Een klassieke theorie is die van MacArthur en Wilson (1967) welke de processen beschrijft die plaats vinden bij soortselectie tijdens de invasie van eilanden. In feite zijn watermassa's ook eilanden in een grotere zee die na verrijking de gelegenheid bieden tot kolonisatie door algen. Na een aanvankelijke kolonisatie door snelgroeiende soorten (r-selectie) treedt er tijdens de "rijping" van het voedselweb een verschuiving op naar de selectie van "K-soorten". Dit zijn soorten die hun bestaansrecht niet zozeer ontleen aan hun reproductie vermogen dan wel aan hun overlevingsmogelijkheden (zoals "schadelijke dinoflagellaten). Zo kan er sprake zijn van een situatie waarbij na een bepaalde periode een verschuiving plaatsvindt naar soorten die slechter gegeten worden. De productiviteit van de hogere trofische niveau's neemt in dat geval niet meer toe, of zelfs af met toenemende eutrofiëring. Ook thermische of haline stratificatie leidt tot een grotere en continue stabiliteit in de waterkolom. Stratificatie bevordert middels stabilisatie van watermassa's de groei van K-soorten.

Een voor het beheer zeer krachtig hulpmiddel bij normstelling zou een empirisch vastgestelde relatie kunnen zijn tussen giftige algenbloeien enerzijds en verblijftijd van de watermassa (tijdsduur van voedselweb ontwikkeling) en nutriëntenbelasting (mate van top-down control; Riegman, 1995) anderzijds. Op grond van een literatuurstudie naar eutrofiëringsproblemen in kustsystemen zou een dergelijke relatie kunnen worden vastgesteld. De gevonden grenswaarden zouden kunnen worden gebruikt voor het vaststellen van streefwaarden (normen) ten aanzien van de na te streven waterkwaliteit. Dit beleidsinstrumentarium zou richtlijnen kunnen omvatten voor zowel de kwaliteit als de productiviteit (denk aan visserij) van het ecosysteem. Het verdient aanbeveling dit plan verder uit te werken in Europees verband. Een dergelijk beleidsinstrumentarium zou toepasbaar zijn in alle Europese kustwateren.

7.4. Duurzaamheid

De invloed van eutrofiëring op de duurzaamheid van ecosystemen is iets waar we eigenlijk nog niet veel van weten. Enerzijds komt dit omdat veel marien biologen zich daar nooit mee bezig hebben gehouden. Een marien ecosysteem verschilt met name van terrestrische systemen doordat een groot deel van de organismen voortdurend onderhevig is aan transport. De vegetatie zit niet op een vaste plek maar zweeft in het water en ondergaat naast seizoensinvloeden vele variaties in groeiomstandigheden die niet alleen gerelateerd zijn aan biologische factoren maar ook aan transport en menging van watermassa's. Hierdoor kunnen zowel fysische (met name licht) als chemische omstandigheden (nutriënten hoeveelheden en verhoudingen) zich drastisch en onvoorspelbaar wijzigen.

Eliminatie van deze factor, door bijvoorbeeld mesocosms te gebruiken of de eutrofiëring van kleine meren te bestuderen kan meer inzicht geven in de intrinsieke respons van ecosystemen op voedselverrijking. Zo weten we dat eutrofiëring van meren en plassen leidt tot stabiele hoge biomassa's van slecht eetbare algen (cyanobacterien) terwijl oligotrofe systemen eveneens stabiel kunnen zijn, maar dan met een diversere soorten samenstelling. Uitstekend theoretisch werk (Scheffer, 1990) geeft aan dat bij konstante randvoorwaarden (nutriënten-belasting, instraling) ecosystemen een evenwichtstoestand kunnen bereiken die stabiliserend werkt. Echter bij een wijziging van de randvoorwaarde (bijvoorbeeld meer of minder eutrofiëring) kunnen hysterese effecten optreden die catastrofale gebeurtenissen in het voedsel web kunnen bewerkstelligen.

Er bestaan aanwijzingen dat ook in mariene systemen eutrofiëring kan leiden tot een afname in biodiversiteit en een verhoogde konstantheid in het voedselweb (Sorokin et al., 1996). Bij een drastische verandering van de randvoorwaarden, bijvoorbeeld door menging met andere watermassa's, blijkt de geringe soortensamenstelling de extern geforceerde veranderingen in het fysisch/chemische milieu niet te kunnen opvangen en vinden er catastrofale gebeurtenissen plaats waarna een nieuw evenwicht bereikt wordt. Omdat deze catastrofale gebeurtenissen doorwerken door het gehele voedselweb kan gesteld worden dat eutrofiëring van mariene systemen leidt tot instabiliteit en een verhoogde kans op milieu "rampen". Het blijft dus belangrijk om nutriënten-belastingen van zowel N als P laag te houden.

De algensoortensamenstelling is een goed instrument om de diversiteit en stabiliteit van het systeem te meten, en eventuele milieu verstoringen tijdig te signaleren. Dankzij de in dit project verkregen kennis over verschillende algensoorten kan de biologische respons op variaties in nutriënten belastingen beter begrepen en voorspeld worden.

8. Conclusies

- Diatomeeën zijn betere competitors dan Prymnesiophyceae of dinoflagellaten maar zijn voor hun verspreiding in de natuur afhankelijk van de beschikbaarheid van silicaat.
- Prymnesiophyceae (zoals *Phaeocystis*, *Emiliana*, *Chrysochromulina*) zijn uitstekende groeiers en betere concurrenten dan dinoflagellaten.
- Iedere algensoort heeft een eigen karakteristieke respons op het type groeibeperking.
- Het valt te verwachten dat wijzigingen in nutriënten verhoudingen invloed hebben op de complete soortsamenstelling van nutriënt-gecontroleerde (=zomer) populaties.
- Er kan niet gesteld worden dat een P-gecontroleerde systeem minder gedomineerd gaat worden door toxische algensoorten dan een N-gecontroleerd systeem.
- Wel is het zo dat een wijziging in de controlerende factor kan leiden tot het verdwijnen of juist dominant worden van een schadelijke algensoort. Wijziging in de N/P verhoudingen in een ecosysteem brengen het risico met zich mee van verstoringen die in het hele voedselweb zullen doorwerken. Bij hoge nutriënten belastingen krijgen deze verstoringen een catastrofaler karakter dan in oligotrofe (voedsel arme) systemen.
- De algensoortsamenstelling kan zich wijzigen wanneer de speciatie van de stikstof-bron (nitraat versus ammonium) sterk verandert.
- Kleine algen concurreren beter dan grotere soorten om nutriënten en licht.
- De dominantie van grotere soorten in algen bloeien moet verklaard worden op grond van hun geringe eetbaarheid voor microzooplankton en /of hun soort-specifieke levenscyclus en de groeibenodigheden van ieder stadium van de levenscyclus.
- De kans op schadelijke (toxische) algenbloeien neemt toe met eutrofiëring omdat topdown controle van niet schadelijke soorten toeneemt waardoor een habitat ontstaat voor toxische algensoorten.
- Een geringe mate van eutrofiëring zal leiden tot een toename van productieve algensoorten. Dit zal ten goede komen van de hogere trofische niveau's.
- Overmaat schaadt, ook in de natuur.

Het is zeer aannemenlijk is dat hydrologische veranderingen in kustgebieden even sterk invloed kunnen hebben als wijzigingen in de nutriëntenbelasting op het optreden van schadelijke algebloeien. Het interactieve effect van beide antropogene activiteiten is nooit gedegen en kwantitatief bestudeerd.

9. Referenties

- Anderson, A., P. Haecky & Å. Hagström (1994). Effect of temperature and light on the growth of micro- nano- and pico-plankton: impact on algal succession. *Mar. Biol.* 120:511-520.
- Anonymous (1991). Trends en toestand zoute wateren 1980-1990. DGW 1991.
- Banse, K. (1976). Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size- a review. *J. Phycol.* 12: 135-140
- Bokhorst, M., Los, F.J., 1997. 'Pilot toepassing MANSeutro' WL rapport T1629
- Brussaard, C.P.D., R. Riegman, A.A.M. Noordeloos, G.C. Cadee, H. Witte, A.J. Kop. G. Nieuwland, F.C. van Duyl, R.P.M. Bak. (1995). Effects of grazing, sedimentation and phytoplankton cell lysis on the structure of a coastal pelagic food web. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 123:259-271.
- Brussaard, C.P.D., G.J. Gast, F.C. van Duyl, en R. Riegman (1996). Impact of phytoplankton bloom magnitude on a pelagic microbial food web. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 144: 211-221.
- Fransz, H.G., J.M. Colebrook (1991). The Zooplankton in the North Sea. *Neth J. Sea Res.* 28(1/2): 1-52.
- Hansen, P.J. (1989). The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense* : effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 53: 105-116.
- Jak, R.G. en Michielsen, B.F., 1996. Algenbegrazing: een nadere analyse van de invloed van toxicanten op het ontstaan van eutrofiëringsproblemen. TNO-MEP/WL. BEON rapport 96-4
- Klein, A.W.O. & J.T. van Buuren (1992). Eutrophication of the North Sea in the dutch coastal zone 1976-1990. Report Ws-92.003.
- Laane, R.W.P.M. (1992). Background concentrations of natural compounds. Report DGW-92.033.
- MacArthur, R. and Wilson, E.O. (1967) *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 203 pp.
- Michielsen, B.F., 1996. Ontwikkeling van een dynamische zooplanktonmodule, WL rapport T2008.01
- Michielsen, B.F., 1995. Verbetering/onderbouwing groei vs. Instralingscurven NOORDZEEBLOOM. WL speurwerkrapport T1154
- Peeters, J.C.H., H.A. Haas, L. Peperzak & I. de Vries (1993). Nutrients and light as factors controlling phytoplankton biomass on the Dutch Continental Shelf (North Sea) in 1988-1990. Report DGW-93.004.
- Peperzak, L. (1994). Plaagalgen in de Noordzee. Rapport DGW-93.053.
- Riegman, R., A.A.M. Noordeloos, G.C. Cadee (1992). *Phaeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea. *Mar. Biol.* 112: 479-484.
- Riegman, R., B.R. Kuipers, A.A.M. Noordeloos, H.J. Witte. (1993). Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. *Neth.J. Sea Res.* 31(3): 255-265.
- Riegman, R. (1995). Nutrient related selection mechanisms in marine phytoplankton communities and the impact of eutrophication on the planktonic foodweb. *Wat. Sci. Technol.* 32(4): 63-75.
- Riegman, R. , M. de Boer, & L. de Senerpont Domis (1996). Growth of harmful marine algae in multispecies cultures. *J. Plankton Res.* 18(10): 1851-1866.
- Riegman, R. (in press). Species composition of harmful algal blooms in relation to macronutriënt dynamics. Key note lecture. NATO Conference on harmful algae, Bermuda, 1996. (ed. D. Anderson).

- Stolte, W., T. McCollin, A.A.M. Noordeloos, Riegman, R. (1994). Effect of nitrogen source on the size distribution within marine phytoplankton populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 184: 83-97.
- Stolte, W., Riegman, R. (1995). Effect of phytoplankton cell size on transient state nitrate and ammonium uptake kinetics. *Microbiology* 141, 1221-1229.
- Sommer, U. (1994). Are marine diatoms favoured by high Si:N ratios? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 115: 309-315.
- Sorokin, Y.I., F. Dallochio, F. Gelli, L. Pregnolato (1996). Phosphorus metabolism in anthropogenically transformed lagoon ecosystems: the Comacchio Lagoons (Ferrara, Italy). *J. Sea Res.* 35(4): 243-250.
- Zevenboom, W., M. Rademaker & F. Colijn (1991). Exceptional algal blooms in dutch coastal waters. *Wat. Sci. Techn.* 24-10: 251-260.
- Thingstad, T.F., E.F. Skjoldal & R.A. Bohne (1993). Phosphorus cycling and algal-bacterial competition in Sandsfjord, western Norway. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 99: 239-259.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Verein. Theor. angew. Limnol.* 9: 1-39

10.1. Inleiding

10.1.1. Uitgangssituatie

In de loop van de jaren tachtig is door WL in opdracht van RIKZ en Directie Noordzee een uitgebreid modelinstrumentarium opgezet, waarmee een aantal waterkwaliteitsaspecten kunnen worden beschreven. In het kader van een serie vervolg projecten en eigen ontwikkelingen binnen WL is dit instrumentarium verder ontwikkeld. De eutrofiëringsaspecten worden beschreven in het model Noordzee-BLOOM (NZBLOOM), in het kader van GARDEN meestal MANS-BLOOM genoemd. Dit is een modelsysteem gebaseerd op het transport model DELWAQ en het fytoplankton model BLOOM. Door middel van een procesbibliotheek is het systeem technisch gezien relatief gemakkelijk uitbreidbaar dan wel modificeerbaar. Dit model is operationeel voor vier verschillende Noordzee schematisaties:

1. GENOGROF (zuidelijke Noordzee; 16x16km vakken),
2. ZUNOWAK (Belgische en Nederlandse kust; 3.2x3.2 km vakken),
3. CSM (grote Noordzee; 8x8 km vakken ten zuiden van de Doggersbank, 16x16 km vakken ten noorden hiervan),
4. Kuststrook (Nederlands kustgebied; variabele vakgrootte van minder dan 0.5x0.5 km tot minder dan 5x5 km 70 km uit de kust).

De laatste twee schematisaties zijn gebaseerd op de meest recente hydrodynamische modellen en zijn de enige twee, die momenteel daadwerkelijk worden gebruikt ten behoeve van beleidstoepassingen. Als we kijken naar de inhoudelijke performance van het NZBLOOM model op deze schematisaties, dan blijkt dat:

1. Het biomassaverloop van fytoplankton in de ruimte goed overeen komt met de metingen.
2. De hoogte en timing van de voorjaarsbloei goed voorspeld wordt, maar vlak na de voorjaarsbloei zijn de berekende biomassa's vaak hoger dan gemeten. Op de offshore lokaties blijft de berekende biomassa vaak hoger dan de metingen
3. De berekende gehalten aan opgeloste nutriënten goed met de metingen overeen komen.
4. De samenstelling van de plankton gemeenschap kwalitatief gezien redelijk met de waarnemingen overeen komt wat betreft de verdeling over de hoofdgroepen (diatomeeën, micro-flagellaten, *Phaeocystis* en dinoflagellaten. Wel is de berekende hoeveelheid dinoflagellaten in de eerste 20 km van de kustzone hoger dan waargenomen.

De modelveranderingen in het kader van het GARDEN project richten zich vooral op het tweede en het vierde aspect, dus met name op de dynamiek van het fytoplankton.

10.2. Doelstelling

In het werkplan van het BEON GARDEN project is als een van de uiteindelijke doelstellingen opgenomen:

Verbetering van MANS - BLOOM en een vertaling van de modeluitkomsten naar reële algensoorten.

In het kader van GARDEN worden twee soorten modelverbetering beoogd:

1. Aanpassing van de coëfficiënten, waarmee de fytoplanktongroepen in het model worden gedefinieerd,
2. Modificatie van bestaande c.q. inbouwen van nieuwe processen, waarvan het belang experimenteel is aangetoond.

10.2.1. Aanpassing coëfficiënten

De experimenten, zoals die in het NIOZ onderdeel van het GARDEN project zijn verzameld, leveren een belangrijke bijdrage aan het inzicht omtrent het functioneren van de diverse soorten en soortsgroepen in het Noordzee ecosysteem. De samenvatting van deze informatie in hoofdstuk 7 is dan ook mede gebruikt bij een kritische beschouwing van de eigenschappen van de diverse soortsgroepen, zoals die binnen het model worden beschouwd. Dit betekent overigens niet dat de experimentele resultaten *direct* konden worden vertaald in model parameters. Hiervoor bestaan twee belangrijke redenen:

1. In de laboratoriumexperimenten is een groter aantal soorten beschouwd dan in het model. Met andere woorden: de modelsoortsgroepen vertegenwoordigen *verschillende* soorten.
2. De omstandigheden in het veld verschillen sterk van die in het laboratorium: het laboratorium experiment en het mathematische model vormen elk een verschillende abstractie van de werkelijkheid.

10.2.2. Uitbreiding met mixotrofie

Van alle organismen op aarde kunnen planten als enige gebruik maken van directe energiebronnen: ze zijn autotroof. Veruit de meeste planten maken hiertoe gebruik van zonlicht via het fotosynthese proces. Naast licht is de beschikbaarheid van voldoende nutriënten echter een voorwaarde voor de productie van organische verbindingen en daarmee voor de groei. Soms treedt een gebrek aan nutriënten op. In een aantal delen van de Noordzee gebeurt dit in de loop van het seizoen, waardoor de groei van de meeste fytoplankton soorten stagneert. De meeste nutriënten zijn in deze periode opgeslagen in levende algen en in afgestorven algenresten (detritus). Door voortdurende omzettingen vindt wel een bepaalde regeneratie plaats, maar een sterke toename van de fytoplanktongehalten is onder deze omstandigheden uitgesloten. Deze nutriënten komen pas beschikbaar voor nieuwe groei in opgeloste (=bruikbare) vorm na bacteriële afbraak.

Binnen de fytoplanktongemeenschap komen echter een aantal uitzonderingen voor op dit algemene beeld. Diverse soorten zijn in staat niet alleen licht en opgeloste nutriënten te gebruiken voor hun levensonderhoud, maar tevens organisch materiaal, met name detritus. Deze algen zijn "mixotroof": een deel van de groei wordt gerealiseerd op basis van fotosynthese, een ander deel door opname ("graas") van organisch materiaal. Deze algen zijn hierdoor in staat te groeien onder omstandigheden, waarbij de opgeloste nutriënten zijn uitgeput. Dit biedt hen een competitief voordeel ten opzichte van de andere algensoorten. Andere eco-fysiologische factoren werken echter in hun nadeel waardoor mixotrofen toch niet in staat zijn andere algen onder alle omstandigheden sterk te beconcurreren. Ze komen pas echt in het voordeel onder voor andere algen sterk nutriënt gelimiteerde condities (zie hoofdstuk 7 voor meer details).

Op basis van veldkennis bestaat de indruk dat mixotrofie een belangrijk proces is in de Noordzee. Toch wordt dit proces in geen van de ons bekende modellen expliciet beschouwd. Mogelijk worden de effecten nagebootst door de mineralisatiesnelheid van detritus (te) hoog te kiezen. Hierdoor komen in het model meer nutriënten vrij dan in werkelijkheid, zodat de groei kan toenemen. Hiermee kan echter wel het effect op de totale productie worden benaderd, maar niet op de individuele soortsgroepen omdat slechts een beperkt aantal soorten kan profiteren van de effecten van mixotrofie. Voor het beleid is de constatering van belang dat juist een aantal van de mixotrofe algen giftige eigenschappen vertonen. Zo werd de beruchte bloei in de Noorse fjorden aan het eind van de jaren tachtig veroorzaakt door de mixotroof *Chrysochromulina polylepsis*. In het kader van GARDEN is onderzocht of het mogelijk is het Noordzee BLOOM model uit te breiden met mixotrofie. Tevens is een analyse uitgevoerd naar de effecten hiervan.

10.2.3. Uitbreiding met dynamische zoöplanktonmodule

Tot nu toe zijn de effecten van graas "gelumped" in de natuurlijke sterfte coëfficiënt, die in het model slechts een functie is van de temperatuur. Hierbij wordt geen onderscheid gemaakt tussen soortsgroepen onderling.

Om de effecten van graas expliciet mee te nemen kan worden gekozen uit een forcing function aanpak dan wel een dynamische graas module. Een forcing function module bestaat voor het belangrijkste zoetwater eutrofiëringsmodel van WL en wordt veelvuldig toegepast. Deze module zal ook in de pilotversie van het Generieke Estuarium Model (GEM) worden opgenomen.

Het is echter niet eenvoudig met een forcing function aanpak te werken voor een groot en heterogeen systeem als de Noordzee. In principe moet per segment een tijdreeks worden opgelegd. Zonering zal in de naaste toekomst binnen DELWAQ (en dus in MANS - BLOOM) mogelijk zijn, maar de noodzaak om een groot aantal reeksen in hun onderling samenhang te definiëren blijft een lastig probleem: velddata zijn hoe dan ook schaars en hebben een sterk lokaal karakter.

Een forcing function moet bovendien steeds weer worden aangepast als het model wordt gebruikt om toekomstige situaties te voorspellen. Daarom ligt het meer voor de hand het model uit te breiden met een dynamische graasmodule. Hierbij wordt per algengroep de graasdruk berekend, rekening houdend met de preferenties van zoöplankton. Vooralsnog wordt geen onderscheid gemaakt tussen verschillende soorten zoöplankton. Evenmin wordt een relatie gelegd met de rest van het ecosysteem (vissen bijvoorbeeld). De module is in het kader van flankerend speurwerk door WL ontwikkeld; de implementatie heeft plaats gevonden binnen GARDEN.

10.3. Materiaal en Methoden

10.3.1. De aanpassingen in het kader van mixotrofie

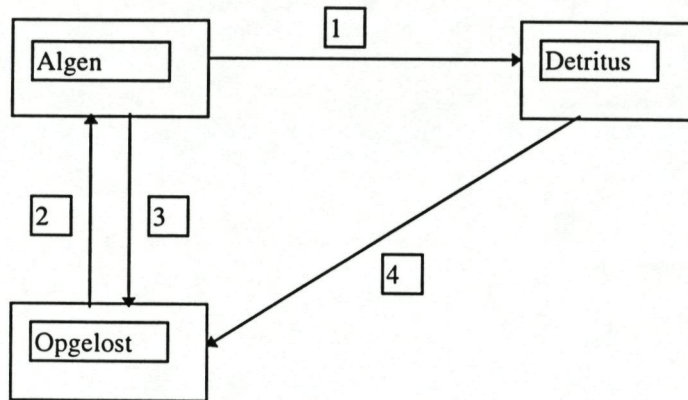
Bij de implementatie in het model is gebruik gemaakt van de bijzondere eigenschap van BLOOM om binnen een soort meerdere typen te onderscheiden. Binnen de groep van de dinoflagellaten is een type gedefinieerd, dat detritus N en P als een extra nutriënten bronnen kan opnemen naast de opgeloste fracties van beide nutriënten. Geen van de andere modelalgen heeft deze eigenschap zodat die geen gebruik kunnen maken van detritus als nutriënt. Als het mixotrofe type gaat groeien, dan kunnen de cellen de geïncorporeerde nutriënten doorgeven aan hun dochtercellen, die mixotroof maar ook gewoon foto-autotroof kunnen groeien. Met andere woorden: het opname proces van nutriënten wijkt af, maar de groei verloopt bij alle algen volgens dezelfde principes. Nadat het proces van mixotrofie was ingebouwd, zijn een aantal proefberekeningen uitgevoerd om enerzijds de technische aspecten te controleren en anderzijds een indruk te krijgen van het modelgedrag. De technische controle gaf aan dat het proces correct was geïmplementeerd. Inhoudelijk bleek dat zonder verdere coëfficiënt aanpassingen het aandeel van de dinoflagellaten sterk toe nam. Dit is logisch, omdat mixotrofie deze groep een extra voordeel biedt boven de uitgangssituatie. Met andere woorden: de berekende biomassa is op elk tijdstip en op elke plaats altijd groter of gelijk aan de gekalibreerde uitgangssituatie. Daarom is opnieuw gekeken naar het kalibratieresultaat van het model.

Hoewel het belang van mixotrofie als proces aannemelijk is, is de exacte toetsing *niet* mogelijk. De reden is dat er geen eenduidig, goed meetbare grootte (een flux of concentratie) is waaruit het effect direct valt af te lezen. Mixotrofen hebben een naar verhouding kleine bijdrage aan chlorofyl, wat de beste ruimschoots beschikbare maat is voor fytoplanktonbiomassa. Een betere biomassabepaling van mixotrofen is slechts mogelijk door soortspecifieke analyses. Echter deze zijn tijdrovend en nog steeds niet erg nauwkeurig. We zijn hierdoor aangewezen op vrij indirecte informatie omtrent de verspreiding van soortsgroepen in het veld enerzijds en hun specifieke eigenschappen anderzijds. De beoordeling van dit aspect van het model kan daardoor niet anders dan weinig exact zijn: welke veranderingen verwachten we op grond van de introductie van mixotrofie en treden die ook op? Meer in het bijzonder: berekent het model meer dinoflagellaten buiten de 20 km zone en juist minder daarbinnen vergeleken de basisberekening? Een belangrijke randvoorwaarde hierbij is dat de overal modelperformance van al die stoffen, die wel goed meetbaar zijn, niet mag verslechteren.

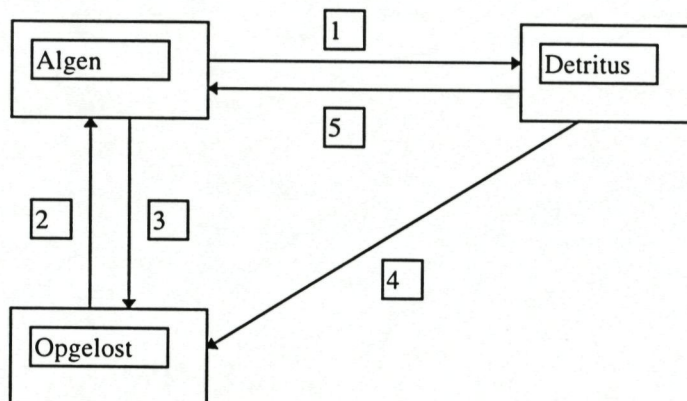
Om dit resultaat te bereiken zijn de volgende aanpassingen gedaan:

1. De stochiometrie (nutriënt / koolstof verhouding) van mixotrofe algen is hetzelfde als in de uitgangsberekeningen, alleen kan nu 40 procent van de nutriënten N en P uit detritus worden opgenomen.
2. De maximale groeisnelheid en sterftesnelheid van dinoflagellaten in het model zijn aanzienlijk verlaagd en daarmee in overeenstemming gebracht met de experimentele observatie dat dit langzaam groeiende algen zijn.
3. De eigenschappen van de andere algen zijn niet veranderd.

In onderstaande figuren wordt het verschil aangegeven tussen NoordzeeBLOOM zonder en met het proces mixotrofie:



Figuur 10.1 Exclusief mixotrofie



Figuur 10.2 Inclusief mixotrofie

Waarbij

- 1 = Sterfte algen
- 2 = Opname van opgeloste nutriënten door algen
- 3 = Autolyse bij sterfte algen
- 4 = Mineralisatie van detritus
- 5 = Mixotrofie, opname van detritus door algen (dinoflagellaten)

10.3.2. De aanpassingen in het kader van zoöplanktongraas

In deze paragraaf is het conceptuele model beschreven van de zoöplanktonmodule. Dit model is geïmplementeerd in het Noordzee instrument. In het kader van dit project zijn zowel de 0D ("1 baks versie") als de 2D (kuststrook) toepassing van Noordzee BLOOM uitgerust met deze zoöplanktonmodule. In de hierop volgende paragrafen wordt de eerste kalibratieslag gerapporteerd.

De zoöplanktonbiomassa wordt berekend volgens de onderstaande formule. De toename van de zoöplankton biomassa bestaat in feite uit de resultante van de ingestie en alle verliesprocessen.

$$\frac{dc_z}{dt} = (F_{ff} \cdot R_{inges} - R_{resp} - R_{mort}) \cdot c_z \quad (1.1)$$

Waarin:

C_z	=	Zoöplankton biomassa	[gC·m ⁻³]
t	=	Tijd	[d]
R_{inges}	=	Ingestie per eenheid van biomassa	[gC·gC ⁻¹ ·d ⁻¹]
R_{resp}	=	Respiratie	[d ⁻¹]
R_{mort}	=	Mortaliteit	[d ⁻¹]
F_{ff}	=	Fecal fraction	[-]

Ingestie

$$R_{inges} = R_{inges,20} \cdot TC_{inges}^{(T-20)} \cdot \max(0, \min(1, \frac{C_{food} - C_{thresh}}{C_{lim} - C_{thresh}})) \quad (1.2)$$

Waarin:

$R_{inges,20}$	=	Ingestie bij 20 °C	[gC·gC ⁻¹ ·d ⁻¹]
TC_{inges}	=	Temperatuurcoëfficiënt ingestie	[-]
T	=	Temperatuur	[°C]
C_{food}	=	Hoeveelheid beschikbaar voedsel	[gC·m ⁻³]
C_{thresh}	=	Voedseldrempel waaronder geen graas plaatsvindt	[gC·m ⁻³]
C_{lim}	=	Minimum voedselconcentratie waarbij maximale ingestie mogelijk is	[gC·m ⁻³]

Respiratie

De respiratie wordt berekend volgens:

$$R_{resp} = R_{resp,20} \cdot Tc_{resp}^{(T-20)} \quad (1.3)$$

Waarin:

$$\begin{aligned} R_{resp,20} &= \text{Respiratie bij } 20 \text{ }^\circ\text{C} & [\text{d}^{-1}] \\ Tc_{resp} &= \text{Temperatuurscoëfficiënt respiratie} & [-] \end{aligned}$$

Mortaliteit

De mortaliteit van zoöplankton vindt voornamelijk zijn oorzaak in door graas door vissen kwallen, ander macrozoöplankton en autopredatie (juвениel zoöplankton wordt gegeten door volwassen exemplaren). Gedurende het voorjaar en het begin van de zomer is de biomassa van het macrozoöplankton het hoogst, min of meer samenvallend met de zoöplankton biomassa piek. Dit gegeven is gebruikt door in het model de sterfte door graas door macrozoöplankton en autopredatie te laten afhangen van de zoöplanktonbiomassa (Klepper, 1994).

De mortaliteit wordt berekend volgens:

$$R_{mort} = R_{1,mort,20} \cdot Tc_{mort}^{(T-20)} + R_{2,mort} \cdot C_z \quad (1.4)$$

Waarin:

$$\begin{aligned} R_{1,mort,20} &= \text{Mortaliteit bij } 20 \text{ }^\circ\text{C} & [\text{d}^{-1}] \\ R_{2,mort} &= \text{Mortaliteit tgv predatie en autopredatie} & [\text{m}^3 \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}] \\ Tc_{mort} &= \text{Temperatuurscoëfficiënt mortaliteit} & [-] \end{aligned}$$

Beschikbaar voedsel

$$C_C = \sum_{i=1}^n (Pref_i \cdot C_{AlgC,i}) + Pref_{Detr} \cdot C_{DetrC} \quad (1.5)$$

$$C_N = \sum_{i=1}^n (Pref_i \cdot C_{AlgN,i}) + Pref_{Detr} \cdot C_{DetrN} \quad (1.6)$$

$$C_P = \sum_{i=1}^n (Pref_i \cdot C_{AlgP,i}) + Pref_{Detr} \cdot C_{DetrP} \quad (1.7)$$

$$C_{food} = \min\left(C_C, \frac{C_N}{NCrat_{zoo}}, \frac{C_P}{PCrat_{zoo}}\right) \quad (1.8)$$

Waarin:

C_C	=	Beschikbaar koolstof	$[\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}]$
C_N	=	Beschikbaar stikstof	$[\text{gN}\cdot\text{m}^{-3}]$
C_P	=	Beschikbaar fosfaat	$[\text{gP}\cdot\text{m}^{-3}]$
$C_{AlgC,i}$	=	Concentratie alg i uitgedrukt in koolstof	$[\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}]$
$C_{AlgN,i}$	=	Concentratie alg i uitgedrukt in stikstof	$[\text{gN}\cdot\text{m}^{-3}]$
$C_{AlgP,i}$	=	Concentratie alg i uitgedrukt in fosfaat	$[\text{gP}\cdot\text{m}^{-3}]$
C_{DetrC}	=	Concentratie detritus uitgedrukt in koolstof	$[\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}]$
C_{DetrN}	=	Concentratie detritus uitgedrukt in stikstof	$[\text{gN}\cdot\text{m}^{-3}]$
C_{DetrP}	=	Concentratie detritus uitgedrukt in fosfor	$[\text{gP}\cdot\text{m}^{-3}]$
$Pref_{Detr}$	=	Voedselpreferentie zoöplankton detritus	[-]
$NCrat_{zoo}$	=	N/C ratio zoöplankton	$[\text{gN}/\text{gC}]$
$PCrat_{zoo}$	=	P/C ratio zoöplankton	$[\text{gP}/\text{gC}]$
C_{Food}	=	Hoeveelheid beschikbaar voedsel	$[\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}]$
$Pref_i$	=	Preferentie van zoöplankton voor algentype i	[-]
n	=	Aantal gemodelleerde algen	[-]

Parameterwaarden

Parameter	Minimum	Maximum	Model	Eenheid	Referentie
$R_{max,20}$	0.5	2.0	1.5	$[\text{gC}\cdot\text{gC}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}]$	Calibratie icm literatuur range
T_c			1.09	[-]	Calibratie
C_{thresh}	0.020	0.075	0.05	$[\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}]$	
C_{lim}	0.2	0.3	0.2	$[\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}]$	Klepper, 1989
$R_{resp,20}$	0.05	0.25	0.10	$[\text{d}^{-1}]$	Jorgensen
$T_{C_{resp}}$			1.04	[-]	Calibratie
$R_{1,mort,20}$			0.01	$[\text{d}^{-1}]$	Calibratie
$R_{2,mort}$	0.12	0.75	0.15	$[\text{m}^3\cdot\text{gC}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}]$	Klepper, 1994 (Calibratie)
$T_{C_{mort}}$			1.08	[-]	Calibratie

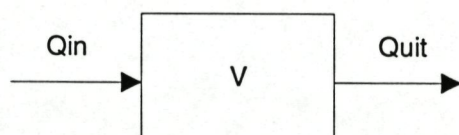
0D schematisatie

In het kader van het project KSENOs is het fytoplanktonmodel NZBLOOM toegepast op de kuststrookschematisatie. Tijdens het project "Pilot toepassing vernieuwde MANSeutro" is het model afgeregeld op basis van metingen die zijn verricht in het kader van routinematige bemonsteringsprogramma's gedurende de periode 1975-1993.

Middels een tweetal nul dimensionale ("1-baks schematisatie") berekeningen zijn de modelresultaten van NZBLOOM op de KUSTSTROOK schematisatie zo goed mogelijk gereproduceerd: Deze betreffen een berekening representatief voor een kustlocatie (Noordwijk 10) en een berekening representatief voor een offshore locatie (Noordwijk 70). Deze berekeningen staan aan de basis van het gevoeligheidsonderzoek zoals verderop gepresenteerd.

Technische opzet

De 0D berekeningen zijn technisch als volgt opgezet. Op een DELWAQ segment is een vracht en een uitstroom gedefinieerd waarbij het ingaande debiet gelijk is aan het uitgaande debiet (zie Figuur 10.3). Het ingaande debiet en de bijbehorende vracht is gelijk genomen aan de geschatte 1990 decadegemiddelde debieten en vrachten (concentratie maal debiet) voor de Rijnuitstroom (Haringvliet en Nieuwe Waterweg). Hoe verder een locatie kustafwaarts is gelegen, des te groter is de verdunning van de Rijnuitstroom met Noordzee water. Door de vrachten te schalen met een vermenigvuldigingsfactor tussen 0 en 1 kan de mate van verdunning worden ingesteld. De initiële condities zijn afgeleid uit berekeningsresultaten van de 1990 calibratieberekening van NZBLOOM op de KUSTSTROOK schematisatie. Tabel geeft een overzicht van enkele karakteristieke grootheden voor de offshore en de kust berekeningen.



Figuur 10.3 Schematische voorstelling 1bak-toepassing.

Tabel 10.1 Enkele karakteristieke grootheden van de 0D berekeningen.

	<i>Kust locatie</i>	<i>Offshore locatie</i>
Diepte	18 m	26 m
Verdunningsfactor vrachten	0.6	0.2
Zwevend stof	20.0 g/m ³ (winter)	7.5 g/m ³ (winter)
	7.0g/m ³ (zomer)	2.5 g/m ³ (zomer)

10.4. Resultaten

10.4.1. Resultaten berekeningen met mixotrofie

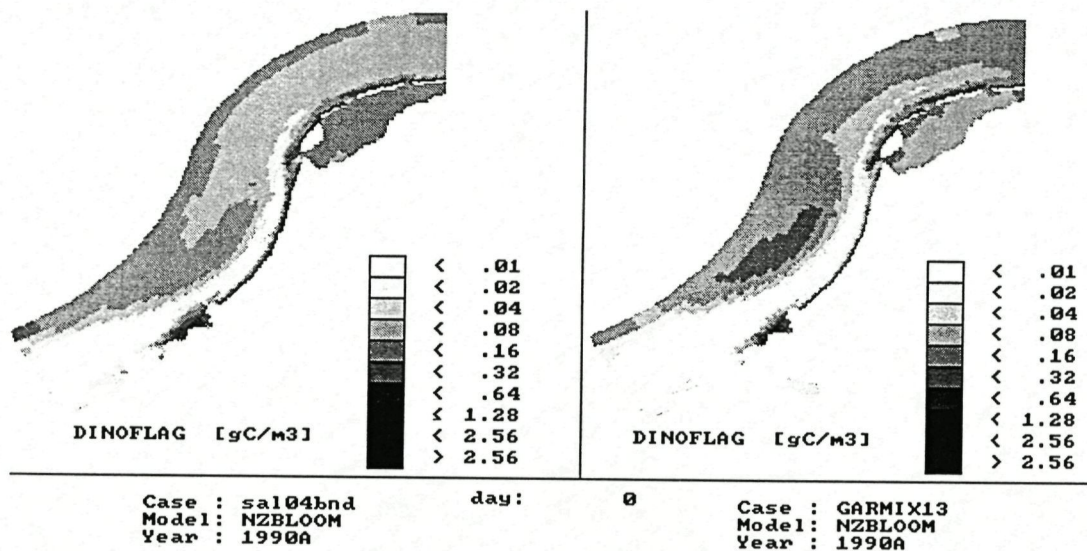
Zoals hierboven is uitgelegd is de exacte toetsing *niet* mogelijk is voor het verschijnsel mixotrofie. Bij beschouwing van de resultaten met mixotrofie letten we daarom vooral op de effecten van implementatie van dit proces op de biomassa ontwikkeling van de dinoflagellaten. Welke veranderingen verwachten we op grond van de introductie van mixotrofie en treden die ook op? Meer in het bijzonder: berekent het model meer dinoflagellaten buiten de 20 km zone en juist minder daarbinnen vergeleken met de basisberekening? Een belangrijke randvoorwaarde hierbij is dat de overal modelperformance van al die stoffen, die wel goed meetbaar zijn, niet mag verslechteren. We zullen daarom enkele belangrijke parameters aflopen en nagaan of deze (sterk) worden beïnvloed door de aanpassingen.

Ruimtelijke verdeling van de gemodelleerde groepen/soorten
Chlorofyl
Opgeloste nutriënten

Effecten van mixotrofie op de gesimuleerde ruimtelijke verdeling van de fytoplanktongroepen

In de onderstaande figuren zijn de gesimuleerde ruimtelijke verdelingen per soort weergegeven zoals door het model zijn berekend met (rechts) en zonder (links) het proces mixotrofie. De plaatjes betreffen gemiddelde verdeling over het gehele jaar.

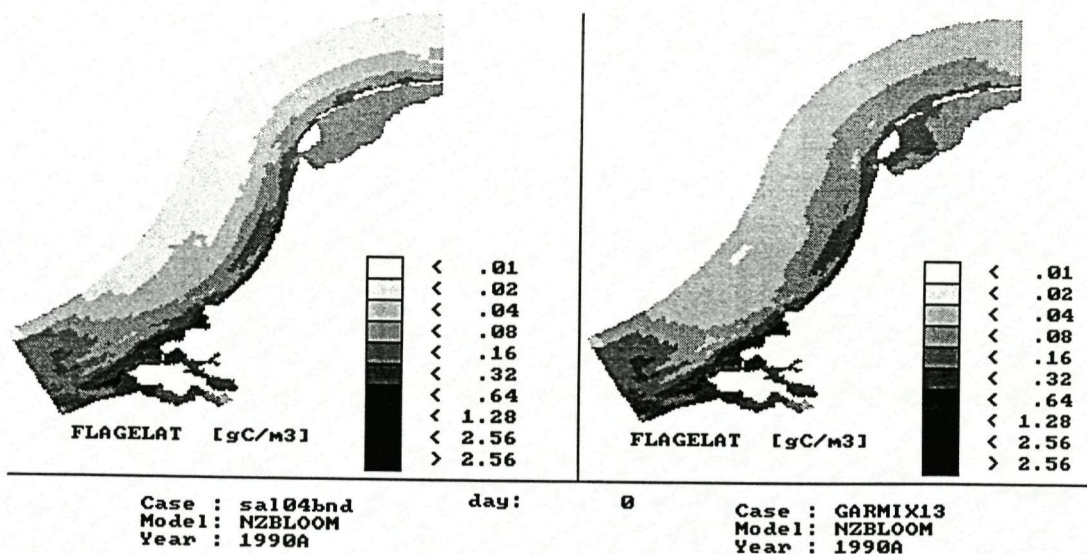
Dinoflagellaten



Figuur 10.4 Dinoflagellaten

Er treedt een duidelijke toename op van de biomassa van (mixotrofe) dinoflagellaten buiten de 20km lijn uit de kust. De band met lage dinoflagellatenbiomassa langs de kust is iets breder geworden.

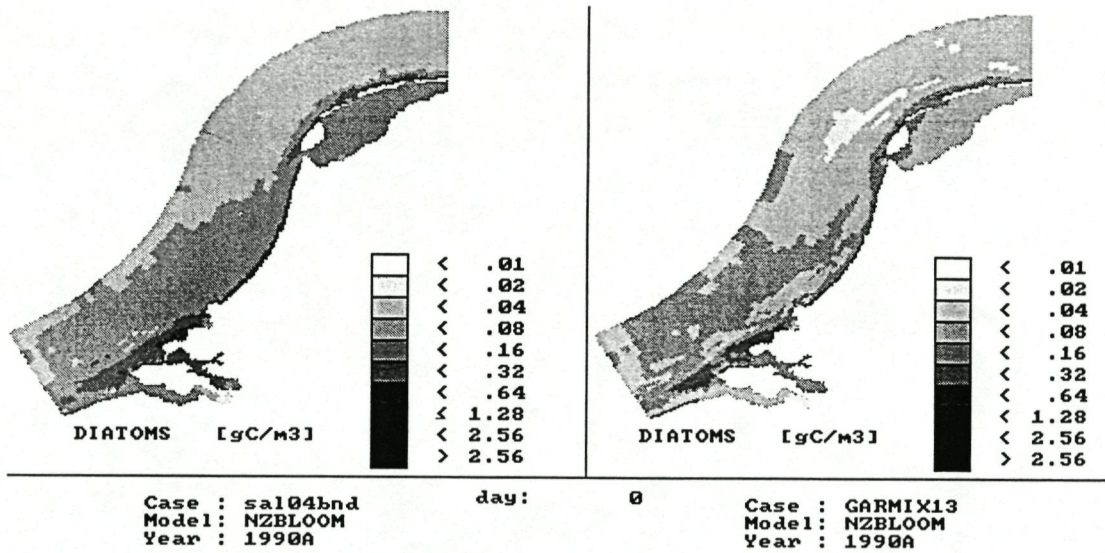
Flagellaten



Figuur 10.5 Flagellaten

De berekende biomassa van flagellaten is met name uit de kust wat toegenomen. Langs de kust is er weinig verandering te zien ten opzichte van de nominale berekening.

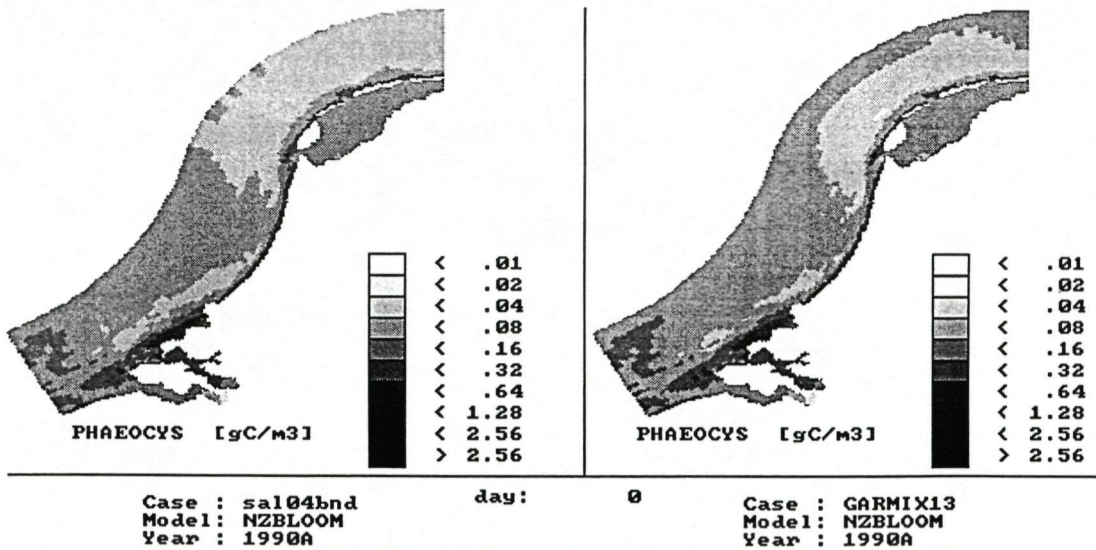
Diatomeeën



Figuur 10.6 Diatomeeën

Er is een minder uitgesproken verandering te zien van de biomassa van diatomeeën. Er is een lichte afname langs de kust ten opzichte van de nominale som, en in het noorden uit de kust (ongeveer 20-30 km) van Texel is een "patch" te zien met verlaagde diatomeeënbiomassa.

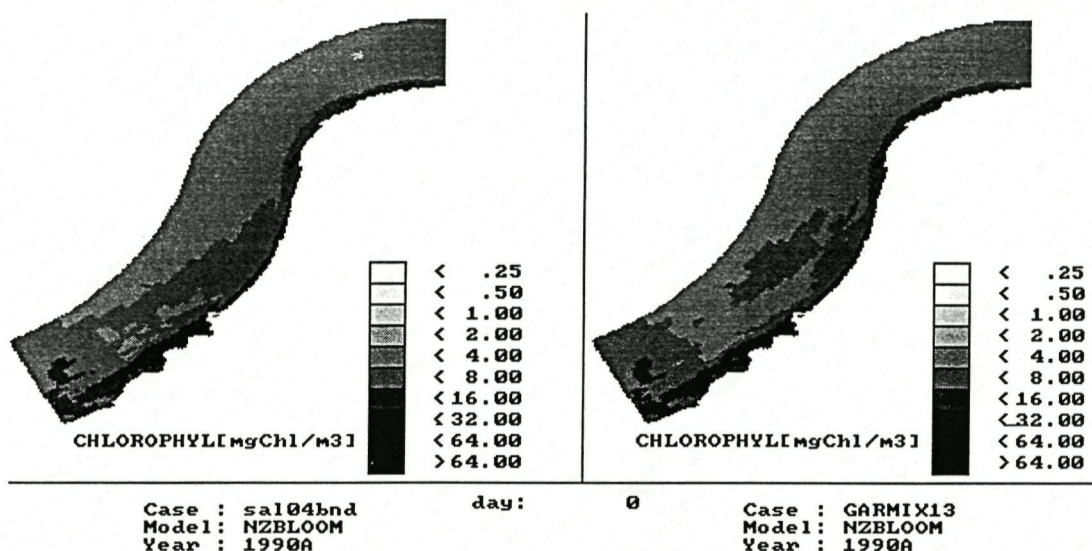
Phaeocystis



Figuur 10.6 Phaeocystis

Van de biomassa van de groep 'phaeocystis' is weinig verandering te zien. In de noordelijke helft van het gemodelleerde gebied is ver uit de kust een band met licht verhoogde biomassa ten opzichte van de nominale som.

Chlorofyl



Figuur 10.7 Chlorofyl

Er is een licht verhoogde concentratie van chlorofyl berekend vanaf ongeveer 10 km uit de kust van Zeeland en Zuid Holland. Ook de verhoogde biomassa van dinoflagellaten laat lokaal verhoogde chlorofylconcentraties zien.

Opgeloste nutriënten

De vergelijking van de berekende en gemeten opgeloste nutriënten laat geen wezenlijke veranderingen zien ten opzichte van de nominale run (niet getoond). De duur van de silicium limitatie is wat langer uit de kust (noordwijk 70) doordat de diatomeeënbiomassa plaatselijk minder plotseling afneemt tussen dag 200 en dag 250.

10.4.2. Resultaten dynamische zoöplanktonmodule

Minimumwaarde zoöplanktonbiomassa

Bij de eerste toepassingen van de zoöplanktonmodule bleek dat het resultaat in de loop van het groeiseizoen sterk afhankelijk was van de initiële condities voor de zoöplanktonbiomassa. Dit effect vindt zijn oorzaak in vergelijking (1.1) en (1.2). Door de lage beschikbaarheid van voedsel in de winter en het vroege voorjaar zijn de termen F_{inges} en F_{ff} gelijk aan nul. De termen F_{resp} en F_{mor} zijn klein maar groter dan nul met als gevolg dat de zoöplanktonbiomassa in de winter en het vroege voorjaar langzaam maar zeker daalt. De zoöplanktonbiomassa in het voorjaar bepaalt de grootte van F_{inges} zodat de graasdruk in het voorjaar een functie is van de initiële conditie. Dit is niet reëel en er is voor gekozen de zoöplanktonbiomassa niet verder te laten dalen dan 0.001 gC/m³ door bij lagere concentraties de mortaliteit en respiratie gelijk te stellen aan nul.

Gevoeligheidsonderzoek en berekeningen met 0D schematisatie

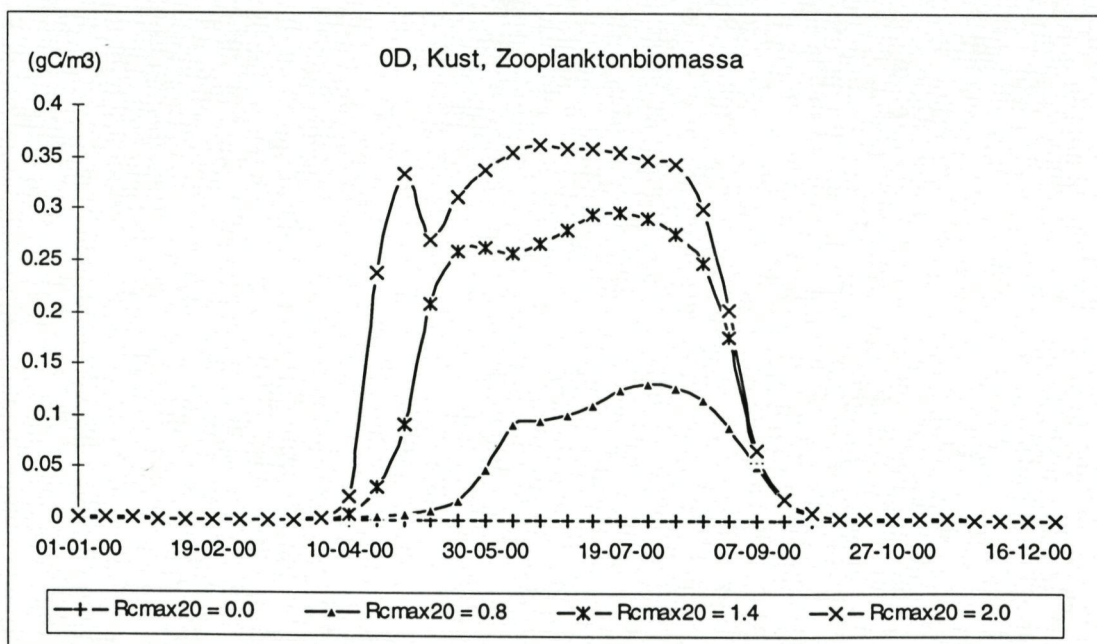
Voor de volgende parameters is een gevoeligheidsonderzoek uitgevoerd (Tabel 10.2):

A. De maximale ingestie (parameter R_{inges})

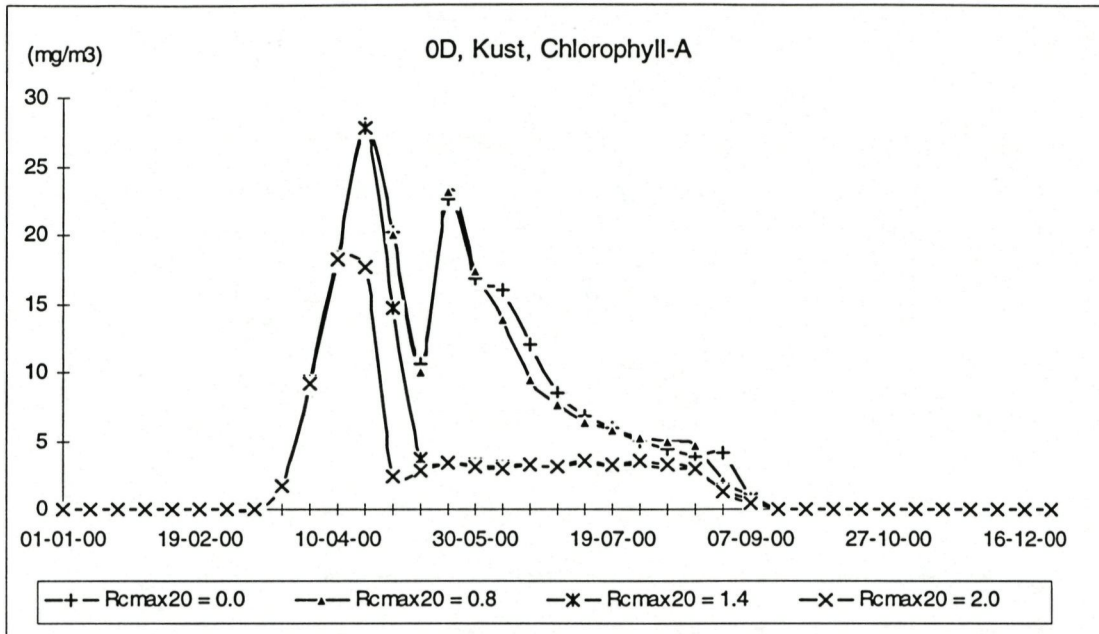
Tabel 10.2 Uitgevoerde berekeningen tbv gevoeligheidsonderzoek.

Berekening	Locatie	Parameter
ZNW10_00	Kust	$R_{inges} = 0.0 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW10_01	Kust	$R_{inges} = 1.4 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW10_02	Kust	$R_{inges} = 2.0 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW10_03	Kust	$R_{inges} = 0.8 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW70_00	Offshore	$R_{inges} = 0.0 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW70_01	Offshore	$R_{inges} = 1.4 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW70_02	Offshore	$R_{inges} = 2.0 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
ZNW70_03	Offshore	$R_{inges} = 0.8 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$

Figuur 10.8 geeft voor de 0D kustlocatie de berekende zoöplanktonbiomassa bij verschillende parameterwaarden voor de maximale ingestie. Uit de figuur blijkt dat bij een grotere maximale ingestie de zoöplanktonpopulatie zich eerder ontwikkelt en een hoger biomassaniveau bereikt. In Figuur 10.9 wordt het effect van de zoöplanktongraas op de biomassa van de fytoplanktonpopulatie getoond. Het tijdstip van aanvang van de voorjaarsbloei wordt niet beïnvloed. Het biomassa maximum van de voorjaarsbloei is alleen lager bij een maximale ingestie van $2.0 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. Het zomerniveau van de biomassa wordt verlaagd bij een maximale ingestie van 1.4 en $2.0 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. Een maximale ingestie van $0.8 \text{ gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ heeft weinig effect op de fytoplanktonbiomassa.

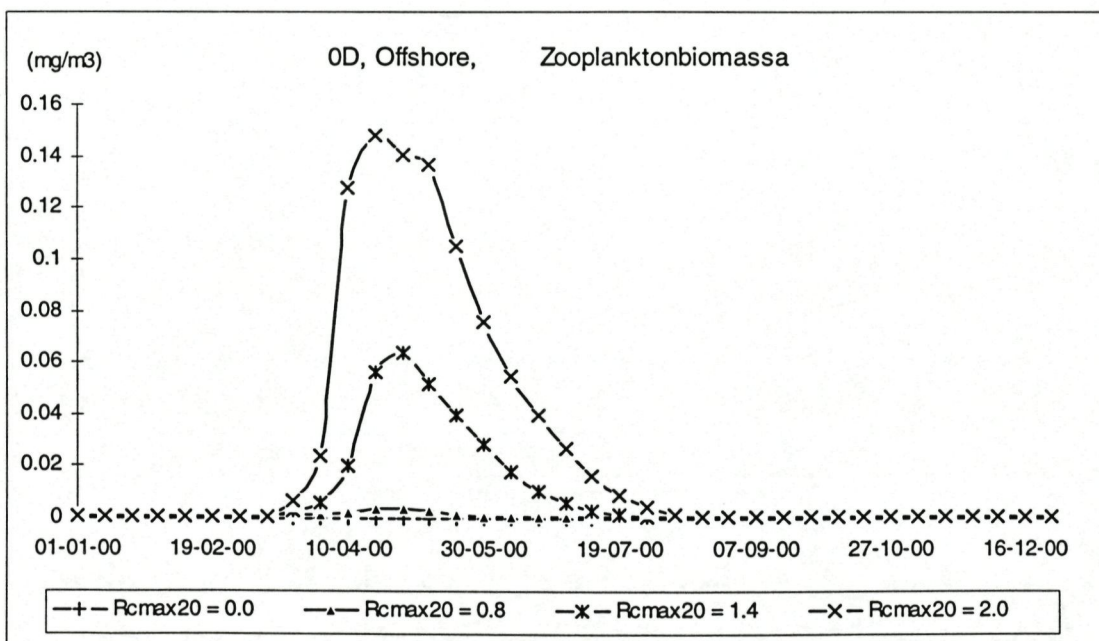


Figuur 10.8 Berekende zoöplanktonbiomassa bij variërende maximale ingestie ($\text{gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$)

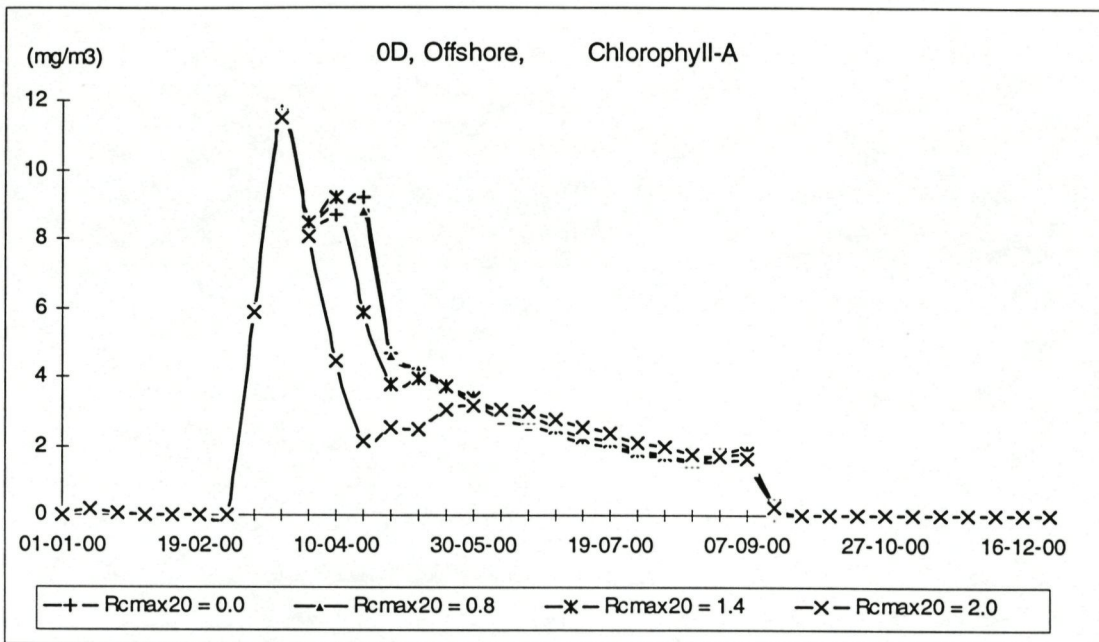


Figuur 10.9 Berekende chlorofylconcentraties bij variërende maximale ingestie ($\text{gC}\cdot\text{gC}^{-1}\cdot\text{m}^{-3}$)

Figuur 10.10 geeft voor de OD offshore locatie de berekende zoöplanktonbiomassa bij verschillende parameterwaarden voor de maximale ingestie. Uit de figuur blijkt dat alleen bij een maximale ingestie van 1.4 en 2.0 $\text{gC}\cdot\text{gC}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ er zich een zoöplanktonpopulatie van enige betekenis ontwikkeld. In Figuur 10.10 wordt het effect van de zoöplanktongraas op de biomassa van de fytoplanktonpopulatie voor de OD offshore locatie getoond. Ook hier wordt het tijdstip van aanvang van de voorjaarsbloeï niet beïnvloed. In tegenstelling tot de OD kust berekening wordt het biomassa maximum van de voorjaarsbloeï niet verlaagd. De fytoplanktonbiomassa wordt alleen verlaagd gedurende een korte periode direct na het maximum van de voorjaarsbloeï bij een maximale ingestie van 1.4 en 2.0 $\text{gC}\cdot\text{gC}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$.



Figuur 10.10 Berekende zoöplanktonbiomassa bij variërende maximale ingestie ($\text{gC}\cdot\text{gC}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$)

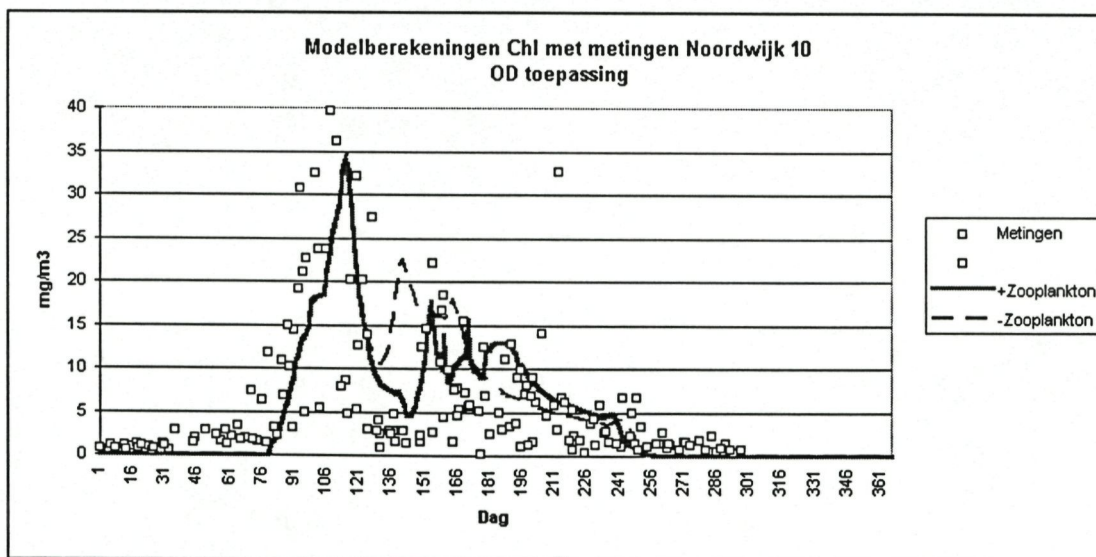


Figuur 10.11 Berekende chlorofylconcentraties bij variërende maximale ingestie ($\text{gC} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)

Vergelijking resultaten OD berekeningen met metingen van chlorofyl

Kustlokatie noordwijk 10

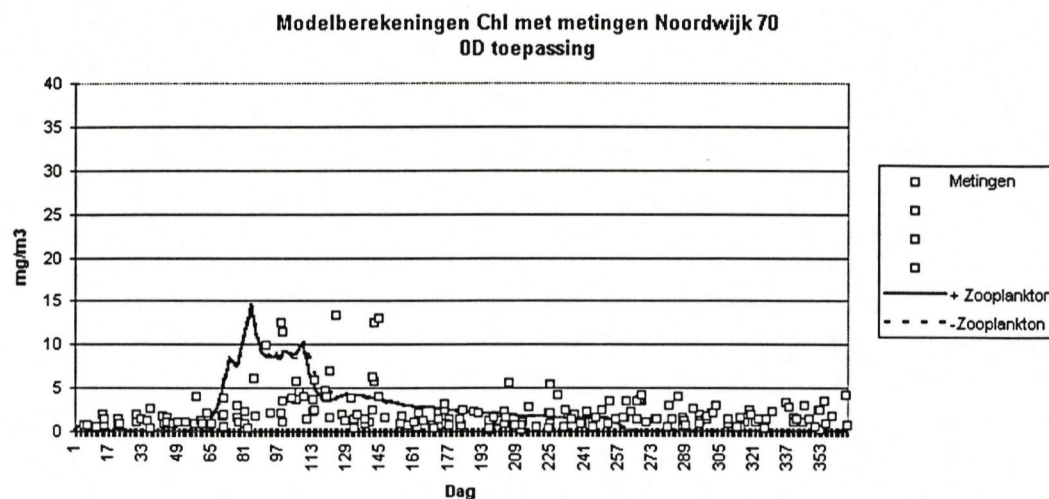
In onderstaand figuur is de berekende chlorofylgehalte voor de OD simulatie van de kustlokatie gepresenteerd met de chlorofylmetingen van verscheidene jaren. Bij deze modelberekening is de preferentie van zoöplankton voor dinoflagellaten op 0 gesteld.



Figuur 10.12 Berekende chlorofylconcentraties kustlokatie OD schematisatie

Offshore lokatie..

In onderstaand figuur is de berekende chlorofylgehalte voor de OD simulatie van de offshorelokatie gepresenteerd met de chlorofylmetingen van verscheidene jaren.



Figuur 10.13 Berekende chlorofylconcentraties offshore lokatie OD schematisatie

Vergelijking van Kuststrook berekeningsresultaten met metingen van meerdere jaren

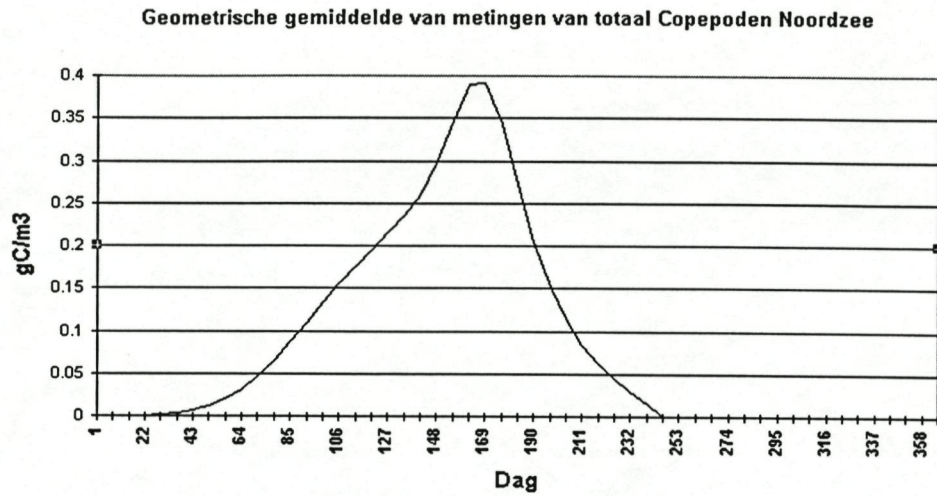
Teneinde een beeld te krijgen van de effecten van de zoöplanktonmodule op de modelprestaties van het gehele kuststrookinstrument moeten bepaalde relevante uitvoergrootheden worden vergeleken met metingen. We voeren deze vergelijking uit voor de volgende grootheden:

Zoöplanktonbiomassa
Chlorofylconcentratie
Opgelost stikstof
Opgelost fosfaat
Silicium

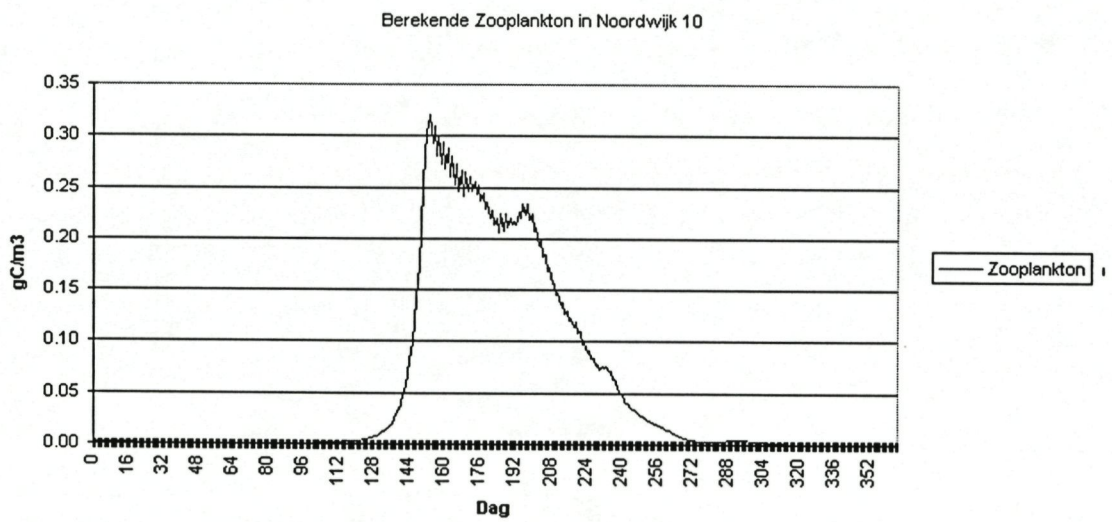
De hieronder getoonde berekeningen zijn uitgevoerd met een maximale ingestie van 2.0 en de selectieve preferentie van zoöplankton voor Dinoflagellaten op 0.

Zoöplankton

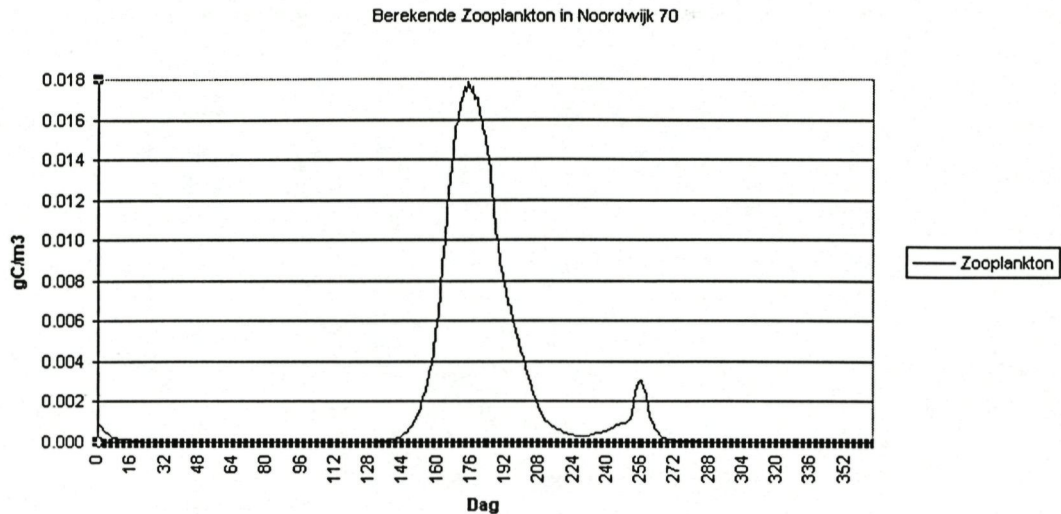
Voor de totale zoöplanktonbiomassa is in het kader van dit project geen uitgebreide meetset verzameld. In figuren 10.14 en 10.15 hieronder zijn gefitte curven van zoöplanktonbiomassa weergegeven voor de jaren 1973-1975 (Fransz, ongepubl., bewerkt door Jak en Michielsen (1996)).



Figuur 10.14 Metingen Zoöplankton Noordzee

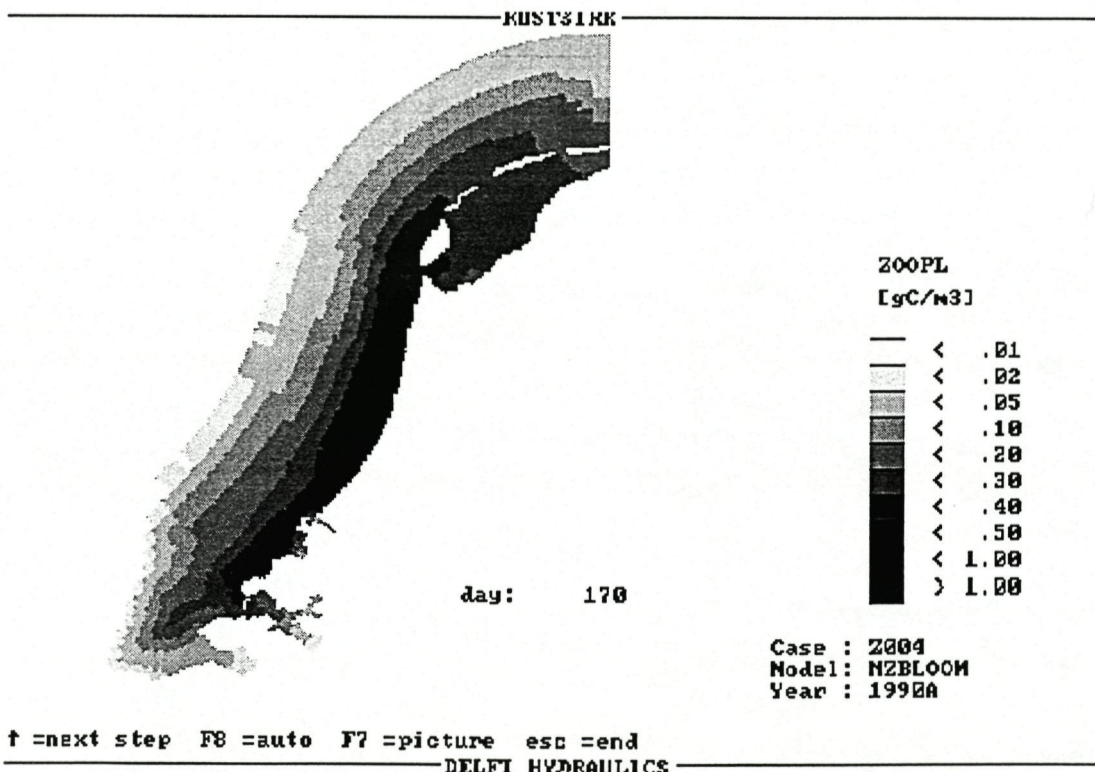


Figuur 10.15 Berekende zoöplanktonbiomassa Noordwijk 10



Figuur 10.16 Berekende Zoöplanktonbiomassa noordwijk 70

We mogen niet teveel uit de vergelijking van bovenstaande figuren concluderen gezien de beperkte genericiteit van de metingen. Toch kunnen we concluderen dat de ordegrrootte van de berekende zoöplanktonbiomassa's niet in tegenspraak is met waarnemingen, in acht nemend dat de dichtheid afneemt als we verder van de kust af gaan. Verder is het tijdstip van de biomassa piek redelijk in overeenkomst met de metingen. De aanwas in het voorjaar treedt in de berekeningen veel meer plotseling op dan deze metingen aangeven. We kunnen over het algemeen concluderen dat er een goed begin is gemaakt met de dynamische modellering van de zoöplanktonbiomassa zelf. Figuur 10.17 geeft de berekende ruimtelijke verdeling van de zoöplanktonbiomassa in juni.

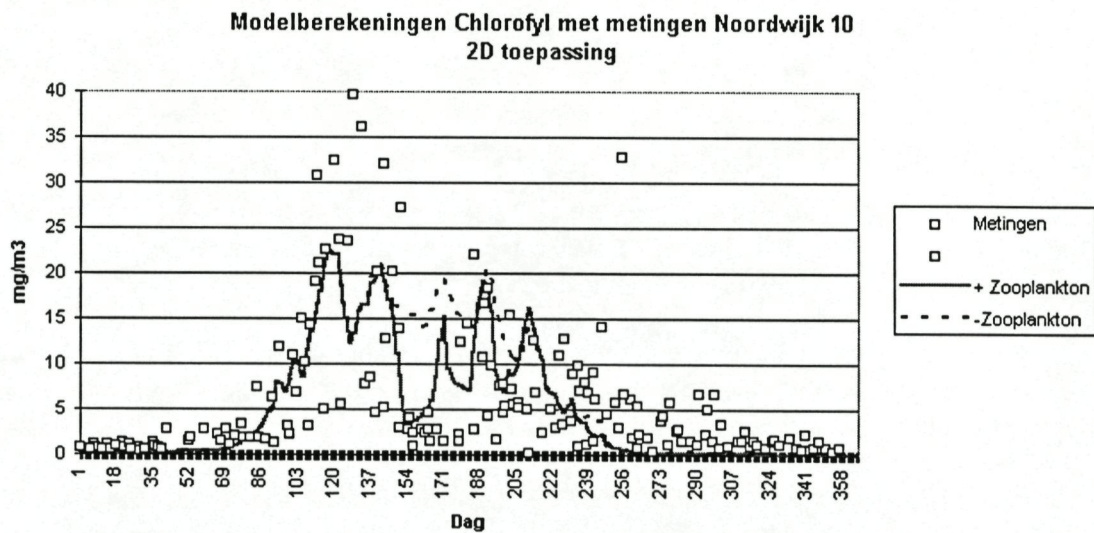


Figuur 10.17 Berekende ruimtelijke verdeling van zoöplanktonbiomassa ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-3}$) op dag 170.

Over de ruimtelijke verdeling van zoöplankton is in het kader van deze studie geen informatie voorhanden. De berekeningen geven een beeld met grotere zoöplanktondichtheid langs de kust, afnemend van de kust af.

Chlorofyl

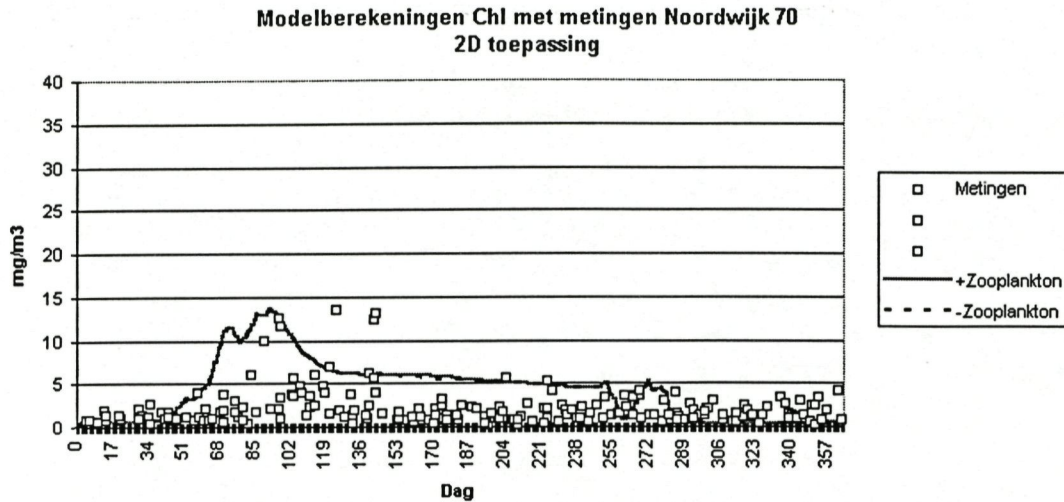
Figuur 10.18 geeft de berekende chlorofyl concentraties voor de 2D toepassing exclusief en inclusief de zoöplanktonmodule voor de kustlocatie Noordwijk 10. In de figuur zijn tevens de metingen weergegeven die gedurende de periode 1975-1993 zijn verricht in het kader van routinematige bemonsteringsprogramma's. De figuur geeft aan dat in het veld na mei de biomassa daalt naar $5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Er wordt verondersteld dat deze daling het gevolg is van graas door zoöplankton ('clear water fase').



Figuur 10.18 Berekende chlorofylconcentraties Noordwijk 10 inclusief en exclusief zoöplanktongraas.

In de figuur is duidelijk een verbetering van de berekende chlorofylconcentratie te zien in de periode rond dag 140 tot 180. Dit is een gevolg van de zoöplanktongraas. Na dag 200 neemt het effect sterk af.

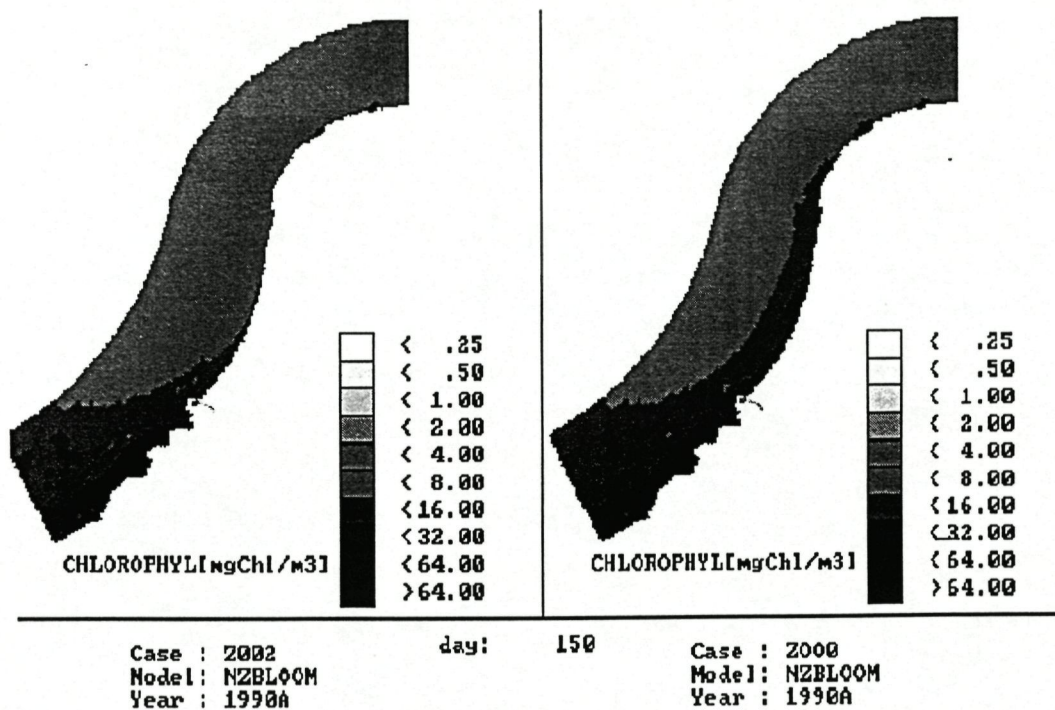
Figuur 10.19 geeft de berekende chlorofyl concentraties voor een toepassing exclusief en inclusief de zoöplanktonmodule voor de offshore locatie Noordwijk 70.



Figuur 10.19 Berekende chlorofylconcentraties Noordwijk 70 inclusief en exclusief zoöplanktongraas

In de figuur is geen duidelijk effect waar te nemen van zoöplankton op de chlorofylconcentratie. Dit is een gevolg van de lage berekende zoöplanktonconcentratie ter plekke.

In figuur 10.20 zijn berekeningsresultaten te zien van de chlorofylverdeling in aan-(links) en afwezigheid (rechts) van zoöplankton. Het berekend effect van zooplankton op het ruimtelijk beeld van chlorofyl is gegeven voor dag 150.



Figuur 10.20 Ruimtelijke verspreiding van chlorofyl met en zonder graasdruk

Hier valt op dat het effect het sterkst is langs de kust. Dit is conform de verspreiding van zooplanktonbiomassa.

Opgeloste nutriënten

Voor zowel opgelost stikstof als -fosfaat geldt dat het effect van de zooplanktonmodule op de berekende concentraties nauwelijks waarneembaar is. Voor opgelost silicium echter is er wel een klein effect te zien. Dit effect bestaat uit verkorting van de periode van silicium-uitputting (niet getoond: dag 125 tot 165 in plaats van de periode van 125 tot 250).

10.4.3. Resultaten van mixotrofie in combinatie met dynamische zooplanktonberekening

Ondanks het feit dat er in het kader van dit project geen kalibratie van beide processen is uitgevoerd, is er een berekening voor de gehele Noordzee uitgevoerd waarin beide processen geïmplementeerd zijn. Deze berekening zal kort worden besproken als basisrun en daarmee als discussiestuk teneinde de verdere kalibratie richting te geven. In deze berekening zijn enkele verschillen in coëfficiënten ten opzichte van alle vorige berekeningen. Verder is er selectieve graas waarbij slechts niet-diatomeeën worden gegeten door zooplankton.

In het kort zijn de volgende resultaten gevonden:

1. Er treedt een minder steile gradiënt van flagellaten op vanaf de kust richting diepzee dan in de nominale run.
2. Er komen meer dinoflagellaten op uit de kust, en minder langs de kust. Hoewel door selectieve graasdruk op niet-dinoflagellaten dit effect minder uitgesproken is dan met alleen mixotrofie (zie boven).
3. In de ruimtelijke verdeling van diatomeeën is weinig veranderd ten opzichte van de nominale berekening.
4. Er treedt een lichte toename op van Phaeocystis.
5. De concentratie van detritus neemt over het algemeen af .
6. Chlorofyl verandert nauwelijks ten opzichte van de nominale berekening.
7. Hetzelfde als 6 geldt voor de concentraties van opgeloste nutriënten.

10.5. Conclusies

10.5.1. Mixotrofie:

De veranderingen in de resultaten als gevolg van de implementatie van mixotrofie zijn overeenkomstig de verwachtingen. Dinoflagellaten zijn het meest aanwezig offshore en minder tot geheel niet langs de kust. Aanpassing van de produktiesnelheden is door deze aanpassing van het model meer overeenkomstig de gemeten waarden voor dinoflagellaten (Michielsen, 1995). Toevoeging van het proces waarbij particulier materiaal wordt opgenomen door dinoflagellaten staat nauwkeuriger simulatie van het systeem toe. Dit leidt tot vergroting van het begrip van het systeem. Voorts zal de 'reactie van het model' op beleidsscenario's resultaten geven die nog meer overeenkomst vertonen met de werkelijkheid.

De biomassa van andere groepen gaat in het model soms omhoog ten opzichte van voorgaande berekeningsresultaten. Dit is te verklaren uit de verhoogde turnover van nutriënten door de opname van detritus door dinoflagellaten en vervolgens de sterfte en autolyse. De hiermee vrijkomende nutriënten worden weer door andere groepen benut. Door de verhoging van opgeloste nutriënten treedt minstens gelijke maar soms hogere algenbiomassa op.

10.5.2. Zooplankton

1. Dynamische simulatie van zoöplanktonbiomassa en graas na gedeeltelijke kalibratie al redelijk tot goed te noemen. Het verloop van de berekende zooplanktonbiomassa komt in het algemeen redelijk overeen met de gemeten waarden. De chronologie van het verloop van de totale biomassa van zoöplankton moet vergeleken worden met een uitgebreider meetset. De module voorspelt te lage waarden in het vroege voorjaar in vergelijking met de gebruikte, beperkte, meetset.
2. Effecten van gemodelleerde zoöplankton op chlorofyl concentraties blijken de modelresultaten in positieve zin te beïnvloeden
3. 0D schematisatie (dus zonder transport) simuleert nauwkeuriger dan 2D schematisatie. Randeffecten zijn hierbij als oorzaak niet uit te sluiten
4. Zoöplanktonbiomassa neemt verder van de kust in grootte af. In hoeverre de ruimtelijke verspreiding van zooplanktonbiomassa door het model goed wordt voorspeld kan alleen worden nagegaan met behulp van een geschikte meetset.
5. Het effect van zooplankton op de soortensamenstelling hangt af van de instelling van de preferenties. Pas na grondiger kalibratie van de module kan hiervan een analyse worden gemaakt.

Toevoeging van een dynamische zooplankton levert aldus een bijdrage aan het heuristische karakter van het instrument , maar vergroot tevens de mogelijkheden om beleidsvragen te beantwoorden.

10.5.3. Geïntegreerde implementatie

Uit de resultaten kan worden afgeleid dat de toegevoegde processen tegelijk inpasbaar zijn in het instrument. Aangezien er vergelijkbare en in sommige gevallen betere resultaten behaald worden dan in het model zonder deze processen kan gesteld worden dat de mogelijkheden van het model verbeterd zijn door de implementatie. Rest nog een kalibratie van het model met de nieuwe processen waarbij de belangrijkste kalibratiegrootheden zijn:

- Preferentie van zooplankton voor afzonderlijke fytoplanktongroepen
- Mineralisatie snelheden van detritus

Verder zijn er aanwijzingen dat de temperatuurscoëfficiënten van zooplankton aangepast moeten worden teneinde het seizoensverloop van de zooplanktonbiomassa meer overeenkomstig de werkelijkheid te laten verlopen.

In de vorige model versie werden de effecten van graas en mixotrofie niet expliciet beschouwd, maar wel impliciet (“gelumped”) meegenomen in de waarden van bepaalde modelcoëfficiënten. De vraag welke mate van verbetering, bereikt kan worden door deze processen expliciet te beschouwen, kan nu nog niet worden beantwoord omdat de volledige kalibratie niet is uitgevoerd. Uit de berekeningen, zoals die hier zijn gerapporteerd, blijkt dat met name het transport de toch al ingewikkelde relatie tussen zooplankton, fytoplankton en nutriënten verder compliceert.

10.5.4. Relatie met experimenteel werk

De glazen bak met algen in het laboratorium en het wiskundig model vormen beiden een abstractie van de werkelijkheid. In het laboratorium worden weliswaar “echte” algen gebruikt, maar zowel het biologisch milieu (aantallen soorten; grazers) als het fysische milieu (transport) wijken sterk af van de werkelijkheid. In het mathematisch model hebben de levende organismen plaats moeten maken voor wiskundige vergelijkingen: de biologische werkelijkheid wordt nog meer geabstraheerd. Daar staat tegenover dat de fysische factoren zoals het transport vrij nauwkeurig kunnen worden nagebootst.

In het huidige MANS - BLOOM model worden circa 12 fytoplankton typen beschouwd. De eigenschappen hiervan zijn ontleend aan experimenteel werk zoals verricht in het kader van het Garden project. Soms zijn experimentele resultaten letterlijk gebruikt (bijvoorbeeld voor een maximale groeisnelheid bij 20 graden), soms zijn de experimentele wetmatigheden gebruikt (“grote algen groeien langzamer dan kleine algen”). Dit alles leidt tot een definitie van eigenschappen, waarin de experimentele resultaten zo goed mogelijk worden benut.

Hoe belangrijk de extra dimensie van het transport is, blijkt uit de vergelijking van de huidige modelschematisatie met die van begin jaren negentig. Destijds werd gerekend met relatief grove rekenelementen van 16x16 km. Het model was hierdoor niet in staat steile gradiënten te volgen zoals die zich bijvoorbeeld langs de Hollandse kust voordoen. De overgang op een veel fijnmazige grid bracht een sterke modelverbetering in vergelijking met de waarnemingen (Bokhorst en Los, 1997). Het valt hierbij op dat de biologische componenten van het systeem sterk afhankelijkheid zijn van de fysische: verandering van transport leidt tot andere gradiënten in nutriëntgehalten en lichtklimaat en beïnvloed daardoor de fytoplankton samenstelling in hoge mate.

Dit geldt zeker voor de hoofdgroepen zoals die in het model worden onderscheiden. Er zijn sterke aanwijzingen dat fysische c.q. transportverschijnselen een belangrijke zo geen doorslaggevende rol spelen bij de ontwikkeling van bloeien van giftige algensoorten. Immers uit het experimentele werk zoals dat in het kader van Garden is uitgevoerd blijkt dat deze algen in het algemeen slecht concurreren met “normale” algen. Afwijkende, lokale condities (gelaagdheid; aanvoer van grote hoeveelheden organisch materiaal) kunnen de aanzet vormen tot de ontwikkeling van een bloei. Vervolgens speelt het transport eveneens een belangrijke rol bij de verspreiding hiervan. Om tot een (betere) voorspelling te komen van de ontwikkeling van giftige algenbloeien is het daarom essentieel dat enerzijds de eco-fysiologische kennis beschikbaar is c.q. komt en anderzijds de modellering hiervan verder wordt verfijnd door een nog nauwkeuriger beschouwing van transport (3D; forcing op basis van actuele meteorologische condities).

Dit geldt bijvoorbeeld ook voor het in voorgaande hoofdstukken genoemd verschijnsel waarbij watertransport tot heterogeniteit en snelle veranderingen leidt in macronutriënt-concentraties en daarmee invloed heeft op fytoplankton. De effecten hiervan op de soortensamenstelling zullen met behulp van het model kunnen worden nagebootst mits de causale verbanden begrepen en vervolgens geïmplementeerd zijn in het model. Een hoog onderscheidend vermogen met betrekking tot het watertransport zal in het model genoemde heterogeniteit en snelle veranderingen in concentraties kunnen weergeven.

Op basis hiervan zullen de algensoortensamenstelling en fluxen van organisch materiaal kunnen worden nagebootst. De algengroepen in NoordzeeBLOOM worden omschreven in termen van nutriëntbehoefte, groeisnelheid, graasgevoeligheid, vermogen voor mixotrofie etc. De causale verbanden tussen genoemde factoren en de soortensamenstelling is “up to date”, mede door inbouw van mixotrofie. Een laag onderscheidend vermogen van transport zou een flessenhals vormen omdat de basisinvoer voor de berekening van soortensamenstelling dan ontbreekt.

Zo kan van alle facetten van het functioneren van het systeem worden nagegaan welke kennis van causale verbanden we hebben ingebouwd, daarmee de “status” van het model bepalend. In dat kader kan gesteld worden dat dit onderzoek naast de geleverde kennis ook tot een “statusverhoging” van het model NoordzeeBloom heeft geleid, door de inbouw van mixotrofie en dynamische zooplanktonberekening.

10.6. Referenties

Bokhorst, M., Los, F.J., 1997. 'Pilot toepassing MANSeutro' WL rapport T1629

Jak, R.G. en Michielsen, B.F., 1996. Algenbegrazing: een nadere analyse van de invloed van toxicanten op het ontstaan van eutrofiëringsproblemen. TNO-MEP/WL. BEON rapport 96-4

Michielsen, B.F., 1996. Ontwikkeling van een dynamische zooplanktonmodule, WL rapport T2008.01

Michielsen, B.F., 1995. Verbetering/onderbouwing groei vs. Instralingscurven NOORDZEEBLOOM. WL speurwerkrapport T1154

Reeds verschenen BEON rapporten:

BEON rapport nr.	1.	BEON Meerjarenplan 1988-1993.	1987
BEON rapport nr.	2.	BEON Jaarwerkplan 1988.	1988
BEON rapport nr.	3.	BEON Modelling.	1988
BEON rapport nr.	4.	BEON meerjaren Uitvoeringsprogramma 1988-1993.	1989
BEON rapport nr.	5.	BEON Jaarwerkplan 1989.	1989
BEON rapport nr.	6.	Findings of the BEON Workshop in preparation for the Third North Sea Conference.	1989
BEON rapport nr.	7.	Beleidspresentatie BEON 23 juni 1989 Den Haag.	1989
BEON rapport nr.	8.	Effects of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea.	1990
BEON rapport nr.	9.	BEON Jaarwerkplan 1990.	1990
BEON rapport nr.	10.	BEON Voortgangsrapport 1988-1989.	1990
BEON rapport nr.	11.	Beleidspresentatie BEON 31 mei 1990 Den Haag.	1990
BEON rapport nr.	12.	Beleidspresentatie BEON 20 juni 1991 Den Haag.	1991
BEON rapport nr.	13.	Effects of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea. II. The 1990 - studies.	1990
BEON rapport nr.	13 A.	BEON Jaarwerkplan 1991.	1991
BEON rapport nr.	14.	BEON Jaarwerkplan 1992.	1992
BEON rapport nr.	15.	Beleidspresentatie BEON 19 juni 1992 Den Haag.	1992
BEON rapport nr.	16.	Effect of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea. III. The 1991 - studies.	1992
BEON rapport nr.	17.	Beleidspresentatie BEON 12 december 1991.	1992
BEON rapport nr.	18.	Trace Element Geochemistry at the Sediment Water Interface in the North Sea and the Western Wadden Sea.	1993
BEON rapport nr.	19.	Effecten van met benzo(a)pyreen verontreinigd sediment op de Helmkrab (Corystes cassivelaunus). Rapportage Project BEONADD I/II.	1993
BEON rapport nr.	20.	Scavenging seabirds behind fishing vessels in the Northeast Atlantic. (With emphasis on the Southern North Sea).	1993
BEON rapport nr.	21	Brug tussen Beleid en Onderzoek (Rapportage over het eerste BEON Meerjarenprogramma 1988-1992).	1993
BEON rapport nr.	93-1	Naar een duurzame ontwikkeling van de Noordzee. (Tweede Meerjarenprogramma BEON1993-1997).	1993
BEON rapport nr.	93-2	The appearance of scars on the shell of <i>Arctica Islandica</i> L. (Mollusca, Bivalvia) and their relation to bottom trawl fishery.	1993
BEON rapport nr.	93-3	BEON Jaarwerkplan 1993.	1993
BEON rapport nr.	93-4	BEON Beleidspresentatie "Zee en Wadvogels. "Voorkomen en invloeden daarop" d.d. 10 december 1993.	1993

1994

- BEON rapport nr. 94-1 Effecten van verschuivingen van nutriëntenconcentraties op biota in de Nederlandse kustwateren. Philippart, C.J.M. & E.G. de Groot, A.G. Brinkman, R.G. Jak, M.C.Th. Scholten (IBN 93 E 02).
- BEON rapport nr. 94-2 Vervalt; zie 96-3
- BEON rapport nr. 94-3 Jaarwerkplan 1994.
- BEON rapport nr. 94-4 Jaarverslag 1993: Algenonderzoek in mesocosms en modellering/lering. Riegman, R. (NIOZ 93 E 01).
- BEON rapport nr. 94-5 Impact of anthropogenic activities on the productivity of the western Wadden Sea ecosystem. Veer, H.W. van der. (NIOZ 93 E 02).
- BEON rapport nr. 94-6.1 Benthic nutriënt generation in the ERSEM ecosystem model of the North Sea. Ruardij, P. and W. van Raaphorst. (NIOZ 93 E 03)
- BEON rapport nr. 94-6.2 The EcoWasp model and its environment. Smit, J.P.C., A.G. Brinkman, E.G.M. Embsen, P. Ruardij, and W. van Raaphorst. (NIOZ 93 E 03)
- BEON rapport nr. 94-7 Risico-analyse Mariene Systemen (RAM*2 project) Eindrapport van de RAM-Auditgroep.
- BEON rapport nr. 94-8 Comparison of models describing species composition of marine phytoplankton Michielsen, H & Berg, A. van den & Joordens, J., et al. (project MANS-FYFY, WL 93 E 01).
- BEON rapport nr. 94-9 Verslag BEON Workshop Risico-analyse, d.d. 27 april 1994, Den Haag.
- BEON rapport nr. 94-10 BEON Beleidspresentatie "Microverontreinigingen: effecten en trends", d.d. 21 juni 1994.
- BEON rapport nr. 94-11 De epi- en endofauna van de Nederlandse, Duitse en Deense kustzone: een analyse van 20 jaar bijvangsgegevens. Buijs, J., J.A. Craeymeersch, P. van Leeuwen, A.D. Rijnsdorp. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-12 De inductie van cytochroom P450 1 A in platvis door blootstelling aan polyaromatische koolwaterstoffen in de Noordzee. INP-programma 1991- 1992. Boon, J.P., H.M. Sleiderink, M.L. Eggens, A.D. Vethaak (NIOZ 93 M 05)
- BEON rapport nr. 94-13 Directe effecten van de visserij met de 12m en 4m boomkorren op het bodemleven in de Nederlandse sector van de Noordzee. Bergman, M.J.N. en J.W. van Santbrink. (NIOZ 93 V 07)
- BEON rapport nr. 94-14 Scavenging seabirds at beamtrawlers in the southern North Sea, distribution, relative abundance, behaviour, prey selection, feeding efficiency, kleptoparasitism and the possible effects of the establishment of protected areas'. Camphuysen, C.J. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-15 The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*: a pilot study. Spaans, A.L., M. Bukacińska, D. Bukacińska. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-16 Pilot study on the influence of feeding conditions at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. Brenninkmeijer, A. & E.W. M. Stienen. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-17 BEON-studie naar de effecten van de teruglopende nutriëntenbelasting van de Nederlandse kustzone. Boddeke, R. en P. Hagel. (RIVO 93 E 03)

1995

- BEON rapport nr. 95-1 Effecten van de schepdiervisserij op het bodemleven in de Voordelta. Van der Land, M.A. (RIVO 94 V 06).
- BEON rapport nr. 95-2 Jaarwerkplan 1995.
- BEON rapport nr. 95-3 Trends in het voorkomen van vissen en epibenthische evertrebraten in de Noordzee: Een vergelijking van datasets. Van der Veer, H.W., J.A. Craeymeersch, J. Van der Meer, A.D. Rijnsdorp, J.IJ. Witte. (NIOZ 93 A 04)
- BEON rapport nr. 95-4 De ontwikkeling van een in vitro assay voor de bepaling van de invloed van biotransformatie op de bioaccumulatie van lipofiele organohalogenen verbindingen in mariene toppredatoren. I. Validatie van de assay met PCBS en de eerste resultaten met Toxafeen. Boon, J.P., van Schanke, A., Roex, E., de Boer, J., Wester, P. (NIOZ 94 M 01)
- BEON rapport nr. 95-5 BEON beleidspresentatie "Ontwikkelingen in het beleid", d.d. 9 december 1994.

- BEON rapport nr. 95-6 BEON beleidspresentatie "Modellering: de stand van zaken en het belang voor beleid en beheer", d.d. 31 maart 1995.
- BEON rapport nr. 95-7 Wetenschappelijke discussie. De visserij-intensiviteit van de Nederlandse boomkorvisserij op de Noordzee mede in het licht van de milieu effecten en gesloten gebieden.
- BEON rapport nr. 95-8 Antropogene eutrofiëring en natuurlijke variaties. Consequenties voor de produktiviteit van de Noordzee. INP-MOORING/PELAGIC FOOD WEB/STED/ STRAECOS. Van Raaphorst, W., F.C. van Duyl, H. Ridderinkhof, R. Riegman, P. Ruardy. (NIOZ 94 E 01)
- BEON rapport nr. 95-9 Effecten van antropogene activiteiten op de produktiviteit van het ecosysteem in de Westelijke Waddenzee. Van der Veer, H.W., J.J. Beukema, G.C. Cadée, J. Hegeman, B. Mom, W. Van Raaphorst, J. IJ.. Witte (NIOZ 93 E 02)
- BEON rapport nr. 95-11 Biomarkers of Toxic effects chemoreception: effects of contaminated dredge spoil on chemoreception acuity in whelks. Ten Hallers-Tjabbes, C. and C.V. Fisher. (NIOZ 93 M 05)
- BEON rapport nr. 95-12 Habitatkarakteristieken van de Nederlandse kustzone. Wintermans, C. et al. (IBN 94 H 02)
- BEON rapport nr. 95-13 BEON Tweejaarverslag 1993-1994. Onderzoek en beleid kiezen samen het ruime sop; PB-BEON; augustus 1995.
- BEON rapport nr. 95-14 Toxische algen tussen Noordwijk- en Terschelling-raai. Peperzak, L. et al. (RIKZ 94 E 05; RKZ-040).
- BEON rapport nr. 95-15 Korte en lange termijn veranderingen in macrofauna veroorzaakt door verschillende vormen bodemvisserij. Bergman, M. et al. (NIOZ 94 V 01).
- BEON rapport nr. 95-16 Intercalibratie en toepassing Noordzee-modellen (MANS-FYFY) fase 2. (WL 94 E 04).

1996

- BEON rapport nr. 96-1 De ontwikkeling van een in-vitro assay voor de bepaling van de invloed van biotransformatie op de bioaccumulatie en de mutageniteit van lipofiele organohalogenverbindingen in mariene topredatoren. II. Toxafeen. Boon, J.P., H.M. Sleiderink, J. De Boer, P. Wester, H.J. Klamer, B. Govers. (NIOZ 95 M 03).
- BEON rapport nr. 96-2 *Spisula subtruncata* als voedselbron voor Zeeëenden in Nederland. Leopold, M.F. (IBN 95 V 29).
- BEON rapport nr. 96-3 BENTOX. Toxische effecten van verontreinigde sedimenten voor marien benthos. 1e fase: Verkennend onderzoek met 'natuurlijk' verontreinigde sedimenten, 2e fase: Benzo(a)pyreen en fluoranteen, 3e fase: BaP concentratiereeks. Kaag, N.H.B.M., J.P. Boon, K. Booij, C.V. Fischer, E.M. Fockema, M.T.J. Hillebrand, H. Hummel, H. Kralt, M.C. Th. Scholten, B.M.H. Timmermans, A.P.M.A. Vonck, M. de Vries, E. van Weerlee. (TNO 93 M 04, TNO 94 M 06, TNO 95 M 16).
- BEON rapport nr. 96-4 Algenbegrazing: Een nadere analyse van de invloed van toxicanten op het ontstaan van eutrofiëringsproblemen. Jak, R.G., Michielsens, B.F. (TNO 95 E 07).
- BEON rapport nr. 96-5 Habitatkartering en beschrijving Nederlandse kustwateren (IBN 95 H 36)
- BEON rapport nr. 96-6 Onderzoek naar de invloed van fluctuaties in de lokale voedselbeschikbaarheid op de populatiedynamiek van de grote stern *Sterna sandvicensis*: tussentijdse resultaten. Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer. (IBN 95 H 24).
- BEON rapport nr. 96-7 Resultaten BEON Workshop NW4.
- BEON rapport nr. 96-8 Thema bijeenkomst Boomkorvisserij.
- BEON rapport nr. 96-9 Jaarwerkplan 1996.
- BEON rapport nr. 96-10 SCREMOTOX (WL 95 M 21).
- BEON rapport nr. 96-11 Effecten van de schelpdiervisserij op het bodemleven in de Voordelta: De schelpdierbestanden in de Voordelta in 1995. Van der Land, M.A. (RIVO 95 V 30).
- BEON rapport nr. 96-12 Verslag van de BEON workshop ter voorbereiding van de Nederlandse inbreng van de tussenconferentie van Noordzee- en Visserijministers (IMM 97).
- BEON rapport nr. 96-13 BEON thema bijeenkomst polycyclische aromatische koolwaterstoffen (PAK's). 22 februari 1996 Den Haag.
- BEON rapport nr. 96-14 Evaluatierapport BEON 1996. Tussentijdse evaluatie Tweede Meerjarenprogramma BEON 1993-1997. Rapport naar aanleiding van de BEON evaluatieworkshop d.d. 2 februari 1996, Den Haag.

- BEON rapport nr. 96-15 Onderzoek naar mogelijkheden tot vermindering van discard productie door technische aanpassing van boomkorntetten (NIOZ 95 V 05). Fonds, M. & W. Blom
- BEON rapport nr. 96-16 INP-Mooring 94-96: Antropogene eutrofiëring en natuurlijke variaties in de open Noordzee: metingen op een verankeringsstation in de Oestergronden (NIOZ 95 E 01)

1997

- BEON rapport nr. 97-1 Fluctuaties in de lokale voedselbeschikbaarheid in relatie tot de populatiedynamiek van de Grote Stern *Sterna sandvicensis*: resultaten 1995-1996 (IBN 95 H 24). Stienen, E.W.M. en A. Brenninkmeijer.
- BEON rapport nr. 97-2 Vervallen.
- BEON rapport nr. 97-3 Jaarwerkplan 1997.
- BEON rapport nr. 97-4 De betekenis van het zout- en silicaatgehalte in Nederlandse kustwateren voor het zeezandrasaantal. Kamermans, P., M.A. Hemminga, D. de Jong, K.S. Dijkema. (NIOO 96 EH 07).
- BEON rapport nr. 97-5 Giftige Algen en de Reductie van de Nutriëntenbelasting (BEON-GARdeN) Competitie tussen algen. Jaarverslag 1996. Riegman, R., K. Peeters, H. Los. (NIOZ 95 E 02).
- BEON rapport nr. 97-6 In vitro biotransformatie van organohalogenverbindingen in zeezoogdieren en vogels. Mogelijke gevolgen voor bioaccumulatie en genotoxiciteit. III. Gebromeerde vlamvertragers (Polybroom difenylethers & polybroom bifenylen). Boon, J.P., M.J. Greve, J.B. Bouma, M.K. de Boer, W.E. Lewi, H.J.C. Klamer, D. Pastor, P. Wester, J. de Boer (NIOZ 95 M 03).
- BEON rapport nr. 97-7 The impact of marine eutrophication on phytoplankton, zooplankton and benthic suspension feeders. Stratification in mesocosms, a pilot experiment (Escaravage, V, Wetsteyn, L.P.M.J., T.C. Prins, A.J. Pouwer, A. de Kruijff, M. Vink-Lievaart, C.M. van der Voorn, J.C.H. Peeters & A.C. Smaal (RIKZ 96 E 01).

1998

- BEON rapport nr. 98-1 In vitro biotransformatie van organohalogenverbindingen in zeezoogdieren en vogels. Mogelijke gevolgen voor bioaccumulatie en genotoxiciteit. IV. Polychloor terfenylen (PCT's). Boon, J.P. D.E.C. Smith, W.E. Lewis, H.J.C. Klamer, D. Pastor, P. G. Wester, J. de Boer (NIOZ 95 M 03)
- BEON rapport nr. 98-2 De verspreiding van (epi) benthische macrotauna op het NCP in relatie met de microverspreiding van de boomkorvisserij vanaf 1993. Bergman, M.J.N., J. Buys, J. Craeymeersch, G.J. Piet, A.D. Rijnsdorp, J.W. van Santbrink. (NIOZ 96 V 26)
- BEON rapport nr. 98-3 Effects of changing food availability on population dynamics of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. Stienen, E.W.M., A. Brenninkmeijer (IBN 95 H 24)

Informatie BEON:

PROGRAMMA BUREAU BEON
 p/a Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
 Rijks Instituut voor Kust en Zee
 Kortenaerkade 1
 2518 AX Den Haag
 Postbus 20907
 2500 EX Den Haag
 070- 3114258/3114259/3114260
 Telefax: 070- 3114321

e-mail: beon@rikz.rws.minvenw.nl

