

IZWO
Instituut voor Zeewetenschappelijk Onderzoek (vzw)
Institute for Marine Scientific Research
VICTORIALAAN 3 - B - 8400 OOSTENDE BELGIUM
Tel. +32-(0)59-321045 - Fax: +32-(0)59-321135

Intercalibratie en toepassing Noordzee- modellen (MANS-FYFY) Fase 2

**Inventarisatie en onderzoek naar
mogelijke modelimplementatie
van wetenschappelijke kennis
omtrent de plaagalg Phaeocystis**

Beleidsgericht
ecologisch onderzoek
van de
Noordzee/Waddenzee



NIOZ WL

Intercalibratie en toepassing Noordzee-modellen (MANS-FYFY) Fase 2

**Inventarisatie en onderzoek naar
mogelijke modelimplementatie van
wetenschappelijke kennis omtrent de
plaagalg Phaeocystis**

759

A. van den Berg (NIOZ)
B.F. Michielsen (WL)

oktober 1995

BEON rapport nr. 95-16

BEON project WL 94 E 04

ISSN 0924-6576

Inhoud

	Voorwoord	iii
1	Inleiding	1 – 1
2	Beknopte overzicht uitkomsten van de eerste workshop	2 – 1
	2.1 Presentatie Riegman (NIOZ)	2 – 1
	2.2 Presentatie Peperzak (RIKZ)	2 – 3
	2.3 Presentatie van J. Stefels	2 – 4
	2.4 Discussiepunten	2 – 5
	2.5 Samenvatting van de workshop wat betreft de levenscyclus van <i>Phaeocystis</i>	2 – 5
3	Schematische beschrijving op basis van de workshopresultaten	3 – 1
	3.1 Schematisch levenscyclus van <i>Phaeocystis</i> gebaseerd op experimentele waarnemingen	3 – 1
	3.2 Schematisch levenscyclus van <i>Phaeocystis</i> gebaseerd op hypothesen	3 – 3
4	Vertaling van het schema naar modelconcepten	4 – 1
	4.1 Vertaling van de kennis naar de modelconcepten van FYFY	4 – 1
	4.2 Vertaling van de kennis naar modelconcepten van BLOOM II	4 – 4
	4.2.1 Conclusies	4 – 8

5	Algemene conclusies	5 – 1
6	Aanbevelingen	6 – 1
7	Literatuur	7 – 1

Voorwoord

De auteurs willen Louis Peperzak, Jacqueline Stefels en Roel Riegman bedanken voor hun bijdrage aan ons begrip van de ecofysiologie van *Phaeocystis* en het construeren van een conceptueel schema van tenminste een deel van de levenscyclus van *Phaeocystis*. Wanda Zevenboom (Directie Noordzee) willen we bedanken voor haar bereidheid voorzitter te zijn tijdens de workshop die plaatsvond op Schiermonnikoog en voor haar sturende rol tijdens dit project. Interne screening van het rapport is uitgevoerd door drs. F.J. Los (WL).

1 Inleiding

Projectkader

Dit project is uitgevoerd in het kader van de intercalibratie en toepassing van de Noordzee modellen MANS en FYFY vanuit de 'additionele middelen' van BEON. Uit overleg met de projectpartners, RIKZ, NIOZ en WL is gebleken dat er behoefte bestaat aan een conceptueel schema op basis van de bestaande kennis rond het optreden van de plaagalg *Phaeocystis*. Een dergelijk schema is namelijk nodig om de eventuele implementatie van kennis in modellen mogelijk te maken. In het kader van beleidstoepassingen zou deze kennis daarom een waardevolle aanvulling kunnen betekenen.

In een eerste fase van de intercalibratie en toepassing van de Noordzee modellen zijn de modellen NOORDZEEBLOOM (NZB) en FYFY met elkaar vergeleken. Hiervan is verslag gedaan in het gezamenlijke WL, NIOZ en RIKZ rapport "Comparison of models describing species composition of marine phytoplankton" (Michielsen en Van den Berg, 1994). In het onderhavige rapport wordt verslag gedaan van het overleg tussen de modelleurs van de drie instituten en wetenschappelijke experts (van het NIOZ, RIKZ en de afdeling Mariene Biologie van de Universiteit van Groningen) op het gebied van *Phaeocystis* en de conclusies die hieruit getrokken zijn. Vervolgens wordt de mogelijkheid van vertaling van de conclusies van bovengenoemde workshop naar (in de twee bestaande modellen) implementeerbare formules besproken. Op basis hiervan worden eventuele hiaten geïdentificeerd die ingevuld moeten worden om tot betere modelformuleringen te komen.

Phaeocystis problematiek

De problematiek rond *Phaeocystis* speelt zich af op het gebied van het optreden van de kolonievorm. Zoals bekend kan het afsterven van *Phaeocystis* kolonies na een bloei enorme schuimvorming op het strand veroorzaken, met alle nadelige gevolgen vandien voor de toeristenindustrie. Vaak wordt deze overmatige schuimvorming in verband gebracht met de toename van de eutrofiëring in de Nederlandse kustwateren. Verschillende theorieën zijn ontwikkeld ter verklaring van de dominantie van deze soort en het ontstaan van kolonies. In deze theorieën wordt bijvoorbeeld gedacht aan de opslag van energie in de koolstofrijke mucus of de opslag van nutriënten in de koloniematrix. Verder is o.a. onderzoek gedaan naar de competitieve eigenschappen van *Phaeocystis* onder verschillende nutriënten- en lichtregimes.

Tot dusver was er geen eensluidende theorie over de *Phaeocystis* levenscyclus en -groeikarakteristieken. Hierdoor is het effect van beheersmaatregelen niet goed te overzien en bestaat de kans dat deze zelfs negatief uitwerken, zoals door Riegman (1992) is beargumenteerd. In het kader van de ontwikkeling en verbetering van modellen die kunnen worden toegepast om het beleid te ondersteunen, ontstond hierom de behoefte bij de modelleurs aan grondiger kennis omtrent de groei en verliesprocessen die het biomassaverloop van *Phaeocystis* beïnvloeden.

Hoofdvraagstelling en doelstellingen

Op basis van inzichten van onderzoeksgroepen bij RIKZ en NIOZ zijn twee hypothesen ontwikkeld met betrekking tot de bepalende factoren achter de levenscyclus van *Phaeocystis* die strijdig met elkaar lijken te zijn. Hierin spelen omgevingsfactoren als licht, nutriënten, nutriëntratio's, hydrodynamica en selectieve begrazing een rol. Het doel van dit project is de visies uit te wisselen om tot een gezamenlijk conceptueel schema van de levenscyclus te komen. De hoofdvragen die beantwoord moeten worden zijn:

Zijn de experimentele waarnemingen van de deelnemende onderzoekers betreffende de levenscyclus van Phaeocystis consistent?

Is er uit deze kennis een schematische beschrijving van de levenscyclus van *Phaeocystis* op te stellen ?

Zo ja, is een dergelijke schematische beschrijving volledig genoeg om te worden vertaald in algorithmen die betere simulatie mogelijk maken dan de huidige?

Zo ja, zijn deze algoritmen in de huidige instrumenten (FYFY en NZB) te implementeren ?

Dit rapport is géén wetenschappelijke review waarin alle kennis over de fysiologie van *Phaeocystis* integraal weergegeven wordt. Dit rapport is door modelleurs opgesteld, waardoor de nadruk ligt op aspecten die voor de verbetering van de bestaande modellen van WL en NIOZ van belang zijn.

Kennis van de modellen FYFY (NIOZ) en NZB (WL) is vereist om delen van dit rapport op hun waarde te kunnen schatten en hierom wordt verwezen naar Michielsen en Van den Berg (1994) en de daarin vermelde referenties.

Invulling van het project

Om de vragen te beantwoorden en doelstellingen te bereiken zijn twee workshops georganiseerd.

Op 27-29 oktober 1994 vond op Schiermonnikoog de workshop 'Inventarisatie van kennis over *Phaeocystis*' plaats. Hieraan namen Roel Riegman (NIOZ), Louis Peperzak (RIKZ) en Jaqueline Stefels (Universiteit van Groningen) deel. Verder waren modelleurs aanwezig van het Waterloopkundig Laboratorium, het NIOZ en het RIKZ. Dr. Wanda Zevenboom (directie Noordzee) was voorzitter. De doelstelling van de workshop was om tot een schematische beschrijving van de levenscyclus van de plaagalg *Phaeocystis* te komen. Een tweede workshop werd hierna georganiseerd op 10 en 11 november 1994 op Texel bij NIOZ waaraan de modelleurs Marcel van der Tol (RIKZ), Arianne van den Berg en Piet Ruardij (NIOZ) en Hans Los en Bruce Michielsen (WL) deelnamen.

De presentaties van Roel Riegman, Louis Peperzak en Jaqueline Stefels worden in 2.1 - 2.3 samengevat. In hoofdstuk 3 worden de relevante resultaten van de workshop schematisch weergegeven en kort besproken. In hoofdstuk 4 wordt de vertaling van de verkregen inzichten naar modelconcepten besproken, voor de modellen FYFY (NIOZ) en NZB (WL) afzonderlijk. In hoofdstuk 5 worden de algemene conclusies en aanbevelingen weergegeven.

2 Beknopte overzicht uitkomsten van de eerste workshop

Om begripsverwarring te voorkomen en de in de volgende hoofdstukken gepresenteerde schema's te kunnen hanteren, moet er aangegeven worden wat er precies bedoeld wordt met de termen 'limitatie' en 'depletie'. Wanneer de algemeen geldende definities streng worden gehanteerd, dan treedt er altijd limitatie en nooit depletie op in de Noordzee veldsituatie.

Nutriëntlimitatie treedt per definitie altijd op in de veldsituaties, daar de μ_{max} in werkelijkheid nooit wordt bereikt ten gevolge van het asymptotisch verband tussen groei of productie en nutriëntgehalte). Er moet dus een norm worden gekozen in de vorm van een concentratie waaronder gesproken wordt van limitatie en waarboven géén sprake is van limitatie om de schema's te kunnen interpreteren en hanteren. Vaak wordt $10 \cdot K_s$ als norm gebruikt (mond. med. Wanda Zevenboom). De K_s is de concentratie van de betreffende nutriënt waarbij de opname de helft is van de maximale nutriëntopnamesnelheid.

Depletie van nutriënten (concentratie = 0) zoals dat mogelijk optreedt in batchculturen, namelijk zonder teruglevering, is in de Noordzee onwaarschijnlijk. Er is vrijwel altijd teruglevering van nutriënten in het veld, maar omdat de vrijkomende nutriënten snel worden opgenomen door het fytoplankton, zijn de concentraties soms in dergelijke gevallen gedurende langere perioden beneden de detectielimiet. Desondanks blijft de primaire productie (soms in hoge mate) doorgaan gedurende deze perioden, wat bewijst dat er wel degelijk nutriënten vrijkomen en verbruikt worden.

Hiermee rekening houdend is het van belang een norm voor limitatie te kiezen die zoveel mogelijk in de buurt ligt van de concentraties waarbij de overgangen in morfologie zijn gevonden in experimenteel onderzoek. Aangezien depletie van nutriënten strikt genomen niet optreedt in de Noordzeegebieden, en beperkt is tot laboratoriumomstandigheden (batchculturen) is het de vraag of vertaling ervan naar de veldsituatie mogelijk, zinnig en nodig is om te modelleren. Men kan in dit opzicht beter spreken van (sterke) limitatie.

2.1 Presentatie Riegman (NIOZ)

De voorjaarsbloei van fytoplankton is in de Noordzee lichtgestuurd. Nutriëntgehalten spelen pas na de voorjaarsbloei een sturende rol, wanneer het grootste deel van de opgeloste nutriënten door assimilatie in de organische pools is terecht gekomen. De hoogte van de voorjaarspiek (= het einde van de voorjaarsbloei) wordt bepaald door de beschikbaarheid van nutriënten (de winterwaarde is hier een goede indicatie voor), en de typen van algen. Tijdens en direct na de voorjaarsbloei treedt er verlies op van biomassa door graas en lysis.

In de zomer is productie daarentegen sterk nutriëntgestuurd (dus door nutriëntlimitaties).

Tegenwoordig treden er in het Marsdiep zomerbloeien op van *Phaeocystis* volgend op de voorjaarsbloei (Cadee, 1990 in Riegman, 1992). Deze bloeien van de kolonievorm van *Phaeocystis* komen niet voor langs de Belgische kust (Lancelot et al., 1986 in Riegman, 1992).

Daar waar het kustwater onder invloed van de aanvoer van IJsselmeerwater staat (Marsdiep) trad tegelijk met een verhoging van de vrachten na 1975 een sterke daling van de N/P ratio op. Dit leidde volgens Riegman tot een minder vaak voorkomen van fosfaatlimitatie ten gunste van stikstoflimitatie in het betreffende gebied. Verder leidde de verhoging van de totale vrachten tot een verhoging van de totale biomassa van fytoplankton.

Bovenstaande bevindingen brachten Riegman tot de hypothese dat *Phaeocystis* goed kan concurreren onder stikstoflimitatie en slecht onder fosfaatlimitatie. Om dit te toetsen deed Riegman concurrentie-experimenten met verschillende representatieve algensoorten waaronder *Phaeocystis*, onder fosfaatlimitatie en onder stikstoflimitatie. Uit deze experimenten bleek dat *Phaeocystis* goed kon concurreren bij molaire N/P ratio's lager dan 7.5. Bij hoge N/P ratio's waarbij P limiterend is, concurreert *Phaeocystis* slecht. In deze experimenten kwam *Phaeocystis* voor in flagellate vorm.

Om te onderzoeken hoe nutriëntconcentraties de kolonievorming beïnvloeden deed Riegman vervolgens proeven waarbij ofwel orthofosfaat, nitraat of ammonium limiterend waren. Uit deze proeven bleek onder andere dat kolonievorming optrad bij nitraatlimitatie (stikstoflimitatie met nitraat als stikstofbron) en ook wanneer alle nutriënten en licht in verzadigende hoeveelheden aanwezig waren. Er trad geen kolonievorming op onder fosfaat- en ammoniumlimitatie.

Op basis van deze experimenten en de bevinding (Weisse en Scheffel-Möser, 1990; Verity en Smayda, 1989 in Riegman, 1992) dat flagellaten wél en kolonies niet goed begraasd worden, formuleerde Riegman de hypothese dat *Phaeocystis* goed zal kunnen concurreren in natuurlijke stikstofgelimiteerde systemen waarbij nitraat de stikstofbron is. *Phaeocystis* kan weliswaar onder laboratoriumomstandigheden goed groeien onder ammoniumgelimiteerde omstandigheden, maar als flagellaat, en is daardoor in het veld gevoeliger voor graasdruk. Langs de Belgische kust waar de waterkwaliteit sterk door de Schelde wordt beïnvloed, treedt door denitrificatie in de Scheldemond nitraatverwijdering op (Billen et al., 1985 in Riegman, 1992). De belangrijkste stikstofbron in dit stikstofgelimiteerde gebied is ammonium uit regeneratie, en dus zal volgens de bovenbeschreven gedachtengang *Phaeocystis* hier vooral in (de begraasde) flagellate vorm voorkomen. Dit concept kan vertaald worden in een verband met de F'-ratio van Owens, zijnde het quotiënt van de nitraatassimilatieflux en de assimilatieflux van totaal opgeloste anorganische stikstof:

$$F' = \delta\text{NO}_3 / (\delta\text{NO}_3 + \delta\text{NH}_4)$$

Deze waarde zal in de Noordzee per locatie en in de tijd verschillen. Bij de kust in de buurt van bronnen (bv. Rijnpluim) zal deze waarde hoger zijn dan in de minder antropogeen beïnvloede delen van de Noordzee. Gedurende de zomer zal zich in stikstofgelimiteerde gebieden door uitputting van zowel nitraat als ammonium een evenwicht gaan instellen tussen stikstofverbruik en stikstofregeneratie. De regeneratie van NH_4 (o.a. door afbraak) vindt sneller plaats dan die van NO_3 (o.a. door nitrificatie) waardoor de F'-ratio betrekkelijk laag zal zijn.

Dit betekent dat de *Phaeocystis* overgaat in eencellige vorm. Dit leidt tot graasgevoeligheid volgens Riegman waardoor de concurrentiepositie van *Phaeocystis* slecht is in deze periode en in deze gebieden. Pas bij stijging van de NO_3 gehalten zal er een mogelijkheid ontstaan voor hernieuwde opkomst van *Phaeocystis* middels kolonievorm (in de vorm van een zomerpiek).

Verder, stelt Riegman, is de invloed van graas belangrijker (op soortensamenstelling zowel als op biomassa) onder eutrofe omstandigheden dan onder oligotrofe omstandigheden.

2.2 Presentatie Peperzak (RIKZ)

De voorjaarsbloei van *Phaeocystis* treedt het eerste op bij de Doggersbank en vervolgens langs de kust. Deze ontwikkeling volgt volgens Peperzak de kustwaartse 'dagelijkse-instralingsgradient'. Dit is de dagelijkse dosis gemiddeld over de waterkolom (daglichtlengte x gemiddelde lichtintensiteit). Deze is het hoogst in de ondiepere delen van de Noordzee, zoals de Doggersbank. De dagelijkse dosis wordt pas later hoog in de kustgebieden, die door de aanwezigheid van meer zwevend stof een hogere extinctie hebben. Hetzelfde geldt voor de diepere delen van de Noordzee die door grotere diepte een lagere kolomgemiddelde dagelijkse lichtdosis hebben.

Na een periode van mooi weer verdwijnt *Phaeocystis* weer. In jaren met een slecht voorjaar (weinig licht) vertoont *Phaeocystis* een langduriger bloei. Dit wijst er volgens Peperzak op dat *Phaeocystis* pas de nutriënten kan uitputten wanneer er genoeg licht is geweest.

Een en ander heeft geleid tot de hypothese dat *Phaeocystis* gevoelig is voor de ontvangen lichtdosis wat betreft de overgang van flagellaten naar kolonies (en mogelijk daarom ook wat betreft concurrentie).

Om deze hypothese te onderzoeken deed Peperzak kweekexperimenten bij verschillende daglengte-regimes en verschillende intensiteiten. Met andere woorden: hij kweekte *Phaeocystis* flagellaten bij verschillende intensiteit-daglengte combinaties. Uit de proeven bleek dat er pas boven lichtdoses van $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ kolonievorming optrad (dus bij bijvoorbeeld 10 W.m^{-2} en daglengte 10 h.dag^{-1}) en bij verzadigende nutriëntconcentraties. Onder deze dosis bleven de flagellaten in eencellige vorm aanwezig. Overigens vond Peperzak dat de maximale groeisnelheid van cellen in kolonies die hij in zijn eigen experimenten had gemeten (2 celdelingen per dag onder optimale omstandigheden), overeenkwamen met de maximale groeisnelheid gemeten door Furnas (1990) in Peperzak (1994) van de éencellige flagellate vorm. Verder kon Peperzak uit zijn experimenten een relatie afleiden tussen DI (de dagelijkse instralingsdosis) en de celdelingsnelheid:

$$\mu = -3.33 + 1.87 \cdot \log(\text{DI})$$

Waarbij:

$$\begin{aligned} \mu &= \text{de specifieke groeisnelheid in delingen dag}^{-1} \\ \text{DI} &= \text{de dagelijkse instraling in } \text{W.h.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}. \end{aligned}$$

Wanneer de lichtdosis weer werd verlaagd én er nutriëntdepletie optrad, vielen de kolonies weer uit elkaar. Er is volgens Peperzak in het veld na de voorjaarsbloei (2 weken) een toename van flagellate *Phaeocystis*-cellen waargenomen. Peperzak heeft ook waargenomen dat *Phaeocystis*-kolonies na de bloei uitzakten en overgingen in flagellaten. In mesocosms werd waargenomen dat *Phaeocystis*-kolonies ten tijde van nutriëntdepletie sneller sedimenteerden en overgingen in flagellaten. In Antarctica bleven kolonies in nutriëntrijk water intact ondanks het feit dat ze onder ijsslagen terecht kwamen door advectie, en daarmee een sterk verminderde intensiteit waarnamen (Palmisano et al., 1986 in Peperzak, 1994).

Peperzak vermoedt op basis van zijn bevindingen dat zowel lichtdoses kleiner dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ als nutriëntdepletie noodzakelijk zijn om het uiteenvallen van kolonies te veroorzaken. In batchculturen bleek bij depletie van nutriënten en dagelijkse lichtdoses hoger dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, dat de kolonies niet overgingen in flagellaten, maar lyseerden.

Op basis van het bovenstaande formuleerde Peperzak de volgende hypothetische beschrijving van een deel van de levenscyclus van *Phaeocystis*: *Phaeocystis*-kolonies sedimenteren (sneller) in reactie op nutriëntlimitatie/depletie. Hierdoor komen de kolonies in diepere lagen waar er minder licht doordringt en, eenmaal onder de grens van $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ gekomen, desintegreren de kolonies waaruit losse flagellaten voortkomen. De hypothese van Peperzak is dat de kolonies ontbinden onder nutriëntlimitatie/depletie en lichtdoses lager dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ om een hogere affiniteit voor nutriënten te ontwikkelen. Dat flagellaten een hogere affiniteit voor fosfaat hebben dan de kolonies is volgens Peperzak door Veldhuis (1987) aangetoond.

2.3 Presentatie van J. Stefels

J. Stefels presenteert het onderzoek van M. van Rijssel dat op dit moment aan de Universiteit van Groningen wordt uitgevoerd. De samenwerking tussen de vakgroepen mariene biologie en microbiologie richt zich op mucusproductie door *Phaeocystis*, de biochemische samenstelling van het mucus en de microbiële afbraak van *Phaeocystis*-kolonies.

In de literatuur is een toename gevonden tussen kolonievolume in veldmateriaal en de hoeveelheid opgelost koolstof verkregen door filtratie van kolonies. De exacte relatie tussen koloniegrootte en de hoeveelheid geproduceerd mucus is op deze manier nooit goed te bepalen omdat tijdens filtratieprocessen de cellen beschadigen waardoor ten onrechte materiaal in het filtraat tot het mucus gerekend wordt.

In het gepresenteerde onderzoek is een meer mathematische benadering van het probleem gevolgd waarbij gekeken is naar kolonies die gesorteerd waren in grootteklassen, die vervolgens in hun geheel geanalyseerd zijn op zowel suikers als koolstof. Voor beide parameters bleek een perfect lineair verband te bestaan met het oppervlak van de kolonie. Aangezien al meerdere malen is aangetoond dat ook het oppervlak van de kolonie gerelateerd is aan de hoeveelheid aanwezige cellen moet geconcludeerd worden dat iedere cel in een kolonie ongeacht de grootte van die kolonie een vaste hoeveelheid koolstof bezit waarvan een vast percentage bestaat uit inwendige en extracellulaire (mucus)suikers. Met andere woorden *Phaeocystis*-kolonies worden gevormd door een laagje mucus en cellen van ongeveer 3 cellagen dik. Binnen de kolonie bevindt zich verder geen koolstof.

2.4 Discussiepunten

Peperzak is van mening dat de door Riegman genoemde recent waargenomen zomerbloeien van *Phaeocystis* in het Marsdiep, geen nieuws zijn. Dit verschijnsel deed zich al voor in 1974-1976 (Cadeé en Hegeman, 1986 in Peperzak, 1994). De oorzaak ervan kan volgens Peperzak ook in de (in de presentatie van Riegman genoemde) toegenomen vracht uit het IJsselmeer zitten waardoor limitaties langer uitblijven en ook niet persé het gevolg van een verschuiving van fosfaat- naar stikstoflimitatie. Er is volgens Peperzak noch in experimenten noch in het veld aangetoond dat *Phaeocystis* kolonies goed kunnen concurreren onder NO_3 -limitatie.

Peperzak vraagt zich af of stikstof wel limiterend is in de zomer. Peperzak vindt het niet onlogisch te verwachten dat er langere en grotere bloei optreedt bij verhoogde nutriëntvrachten zoals in het Marsdiep, en dat hiermee de toegenomen zomerbloei mogelijk kan worden verklaard.

Riegman vindt dat de lichtdrempelbevindingen van Peperzak geen verklaring inhouden voor de dominantie van *Phaeocystis*. Hij merkt verder op dat de bevindingen wat betreft de lichtdosisdrempel ondersoortafhankelijk zijn omdat er bij andere ondersoorten kolonievorming is gevonden bij lagere doses dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. Hij vroeg zich af of het werkelijk mogelijk is om het uitzakken en uiteenvallen van kolonies in de zee waar te nemen. Hij denkt dat het wat voorbarig is om sedimentatie na de bloei te veronderstellen, en verwacht aan de hand van eigen onderzoek ook dat dit niet gebeurt.

Riegman wees er verder op dat is waargenomen dat *Phaeocystis* (in kolonievorm) goed concurreert onder nitraatlimitatie (unpublished results, W.Stolte, NIOZ). Riegman stelde dat een zomerbloei (onder nutriëntlimitatie) niet hetzelfde is als een verlengde voorjaarsbloei (onder lichtlimitatie). Hij noemt de latere bloeiperiode in de jaren 1974-1976 verlengde voorjaarsbloeien.

Hij stelt dat het feit dat er een lagere affiniteit van kolonies voor fosfaat is gemeten dan van losse cellen, niet betekent dat dit ook het geval is voor ammonium en nitraat.

2.5 Samenvatting van de workshop wat betreft de levenscyclus van *Phaeocystis*.

Een algemene opmerking: *Phaeocystis* kan in 3 vormen of morfotypen voorkomen te weten:

1. als kolonies;
2. als microflagellaten;
3. als macroflagellaten.

Het onderscheid tussen 2. en 3. is niet geheel duidelijk met uitzondering van de grootte. Vermoed wordt dat er sprake kan zijn van sexuele voortplanting (Kornman, 1955; Rousseau et al., 1994) door middel van haploïde microflagellaten ('microzoösporen'). In dit rapport wordt geen onderscheid gemaakt tussen de twee eencellige morfotypen, dit op basis van de aanname dat het verschil niet van belang is voor de stofstromen. In dit rapport wordt de nadruk gelegd op de processen die overgang tussen eencellige en meercellige verschijningsvormen en vice versa teweeg brengen.

De bevindingen en de hypothesen met betrekking tot de levenscyclus van *Phaeocystis* worden hieronder kort uiteengezet.

Riegman:

Wat is er waargenomen in het laboratorium?

- i *Phaeocystis* concurreert in flagellate vorm goed onder stikstoflimitatie.
- ii *Phaeocystis* concurreert in flagellate vorm slecht onder fosfaatlimitatie.
- iii *Phaeocystis* gaat over in kolonievorm onder nitraatlimitatie (in afwezigheid van ammonium) en onder verzadigende licht- en nutriëntomstandigheden. *Phaeocystis* blijft dus in flagellate vorm onder fosfaat- of ammoniumlimitatie (in afwezigheid van nitraat).
- iv De kolonievorm van *Phaeocystis* concurreert goed onder nitraatlimitatie
- v In batchculturen waarbij nutriëntdepletie optrad, bij dagelijkse instralingsdoses lager dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, verdwenen de kolonies van *Phaeocystis*.

Wat voor hypothesen zijn geformuleerd op basis hiervan en in combinatie met ander onderzoek ?

Phaeocystis concurreert in het veld goed onder verzadigende omstandigheden en onder nitraatlimitatie, en wel in kolonievorm. Onder fosfaatlimitatie zal *Phaeocystis* door andere algen worden al weggeconcurrerd op basis van groeisnelheid, los van de graasdruk. Onder ammoniumlimitatie in het veld zal *Phaeocystis* graasgevoelig zijn omdat *Phaeocystis* in deze omstandigheden in de flagellate vorm voorkomt.

Peperzak:

Wat is er waargenomen in het laboratorium?

- vi *Phaeocystis* gaat over in kolonievorm bij dagelijkse instralingsdoses boven $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$.
- vii *Phaeocystis* gaat over van kolonievorm naar flagellate vorm bij nutriëntdepletie én lichtdoses lager dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$.
- viii In batchculturen waarbij nutriëntdepletie optrad, bij dagelijkse instralingsdoses hoger dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, trad lysis op, en géén vorming van flagellaten.

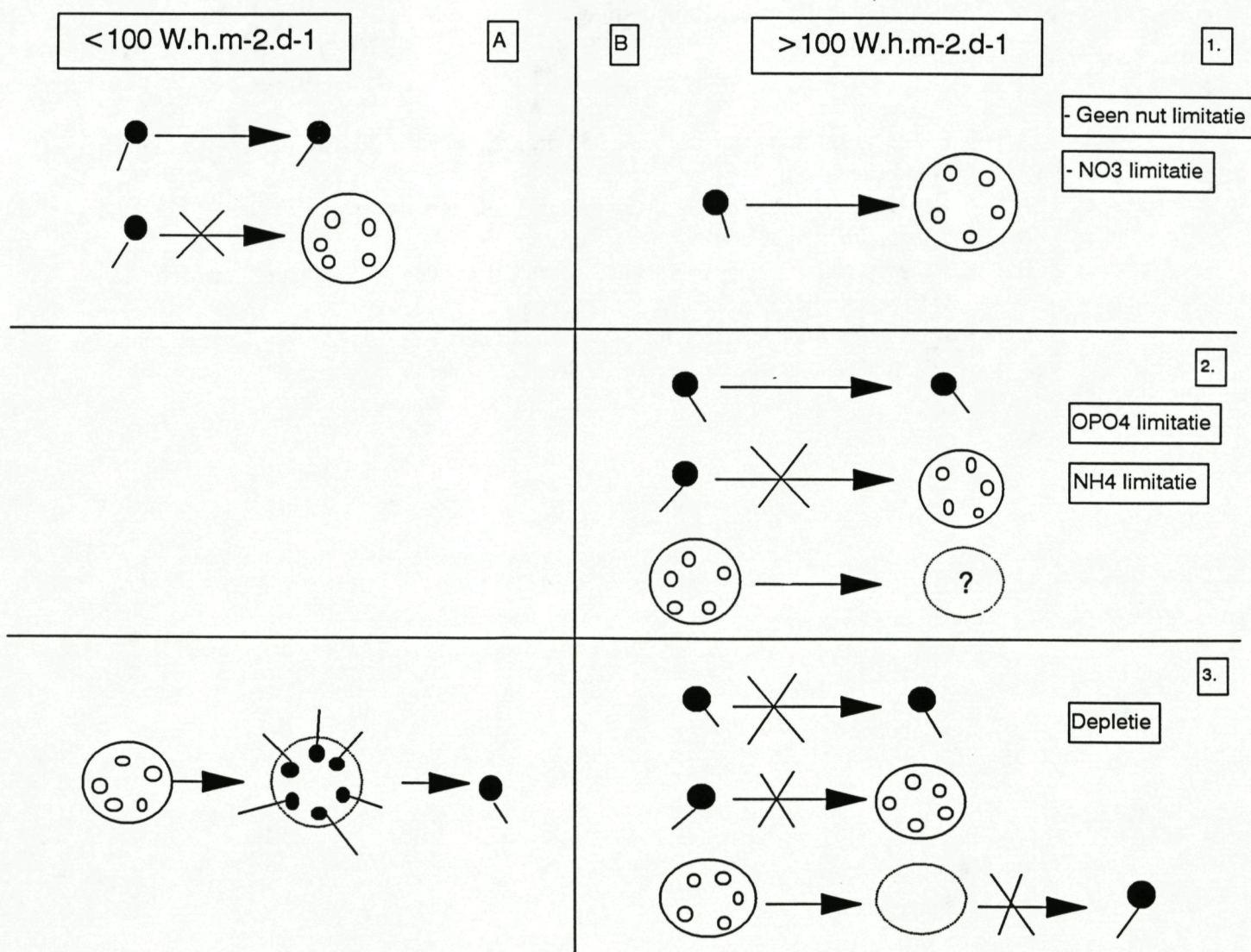
Wat voor hypothesen zijn geformuleerd op basis hiervan en in combinatie met ander onderzoek ?

Phaeocystis sedimenteert uit na nutriëntlimitatie/depletie en gaat vervolgens over in flagellaten (Peperzak 1994). *Phaeocystis* vormt pas kolonies bij dagelijkse instralingsdoses boven $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ en verzadigende nutriëntconcentraties. De reactie van *Phaeocystis*-kolonies op nutriëntlimitatie of -depletie is sedimentatie, waardoor de dagelijkse instralingsdosis afneemt tot onder $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. Hierdoor vallen de kolonies uiteen en worden flagellaten gevormd. Deze flagellaten hebben een hogere affiniteit voor nutriënten en kunnen op basis hiervan beter groeien onder deze omstandigheden dan de kolonievorm. Als de kolonies onder nutriëntlimitatie/depletie niet in staat zijn om te sedimenteren tot diepten waarbij de dagelijkse instralingsdosis lager dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ bedraagt, treedt lysis op. Dit kan in het geval van turbulentie of ondiepte.

3 Schematische beschrijving op basis van de workshopresultaten

Na de presentaties over aspecten van de levenscyclus hebben Riegman en Peperzak een schematische beschrijving ervan opgesteld waarin de resultaten van hun onderzoek zoveel mogelijk zijn opgenomen. Dit schema is dus gebaseerd op waarnemingen. Een aangepaste versie van dit schema volgt hieronder.

3.1 Schematisch levenscyclus van *Phaeocystis* gebaseerd op experimentele waarnemingen



Figuur 3.1

Toelichting bij het 'waarnemingsschema' in Figuur 3.1:

De volgende toestanden worden in het schema onderscheiden:

A. Lichtdoses **lager** dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$.

1. Géén limitatie of nitraatlimitatie
2. Fosfaatlimitatie of ammoniumlimitatie
3. Nutriëntdepletie

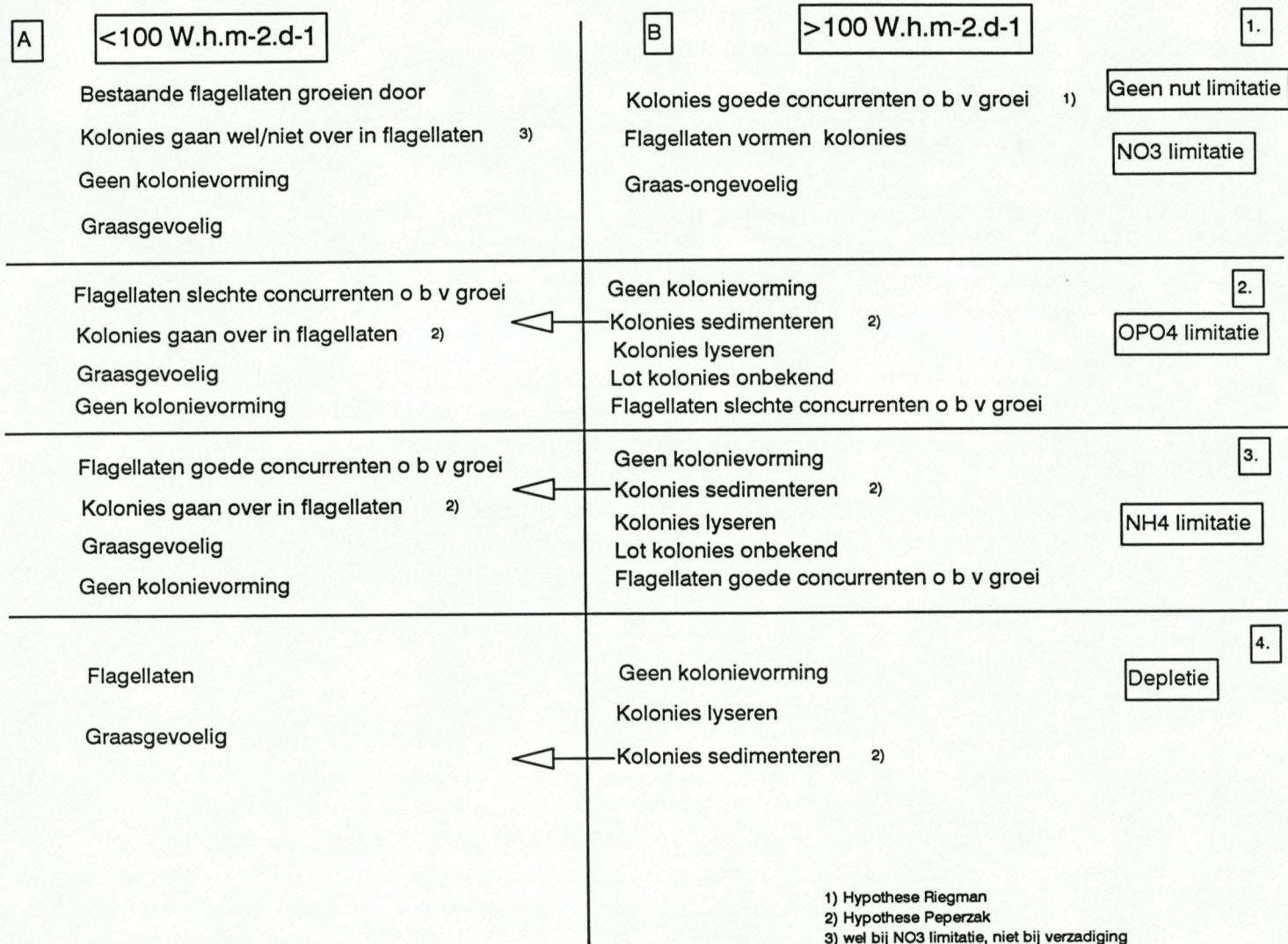
B. Lichtdoses **hoger** dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$

1. Géén limitatie of nitraatlimitatie
2. Fosfaatlimitatie of ammoniumlimitatie
3. Nutriëntdepletie

- A.1. *Phaeocystis* komt voor in flagellate vorm. Er worden geen kolonies gevormd.
- A.2. Niet bekend
- A.3. Bestaande kolonies vallen uiteen in flagellaten, er worden géén kolonies gevormd.
- B.1. *Phaeocystis* flagellaten vormen kolonies
- B.2. *Phaeocystis* komt voor in flagellate vorm. Er worden géén kolonies gevormd. Aanwezige kolonies vertonen lysis (niet zeker).
- B.3. Aanwezige *Phaeocystis* kolonies vertonen lysis. Er worden géén nieuwe kolonies gevormd, en aanwezige flagellaten delen zich niet.

3.2 Schematisch levenscyclus van *Phaeocystis* gebaseerd op hypothesen:

Op basis van de hypothesen en ideeën van de onderzoekers in aanvulling op hun experimentele waarnemingen is door de auteurs onderstaande schema opgesteld. Dit schema is dus ten dele speculatief. De hoofdauteurs nemen dit schema voor hun rekening.



Figuur 3.2

Opmerkingen bij het hypothetische schema in Figuur 3.2:

De volgende toestanden worden in het hypothetische schema onderscheiden:

A. Lichtdoses **lager** dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$.

1. Géén limitatie of nitraatlimitatie
2. Fosfaatlimitatie
3. Ammoniumlimitatie
4. Nutriëntdepletie

B. Lichtdoses **hoger** dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$

1. Géén limitatie of nitraatlimitatie
2. Fosfaatlimitatie
3. Ammoniumlimitatie
4. Nutriëntdepletie

De term "concurrentie op basis van groei" slaat op de experimenten van Riegman waarbij concurrentie werd onderzocht in afwezigheid van zoöplankton. Riegman wijst erop (Riegman, 1992) dat in het veld het verliesproces graas voor flagellaten de uitkomst van concurrentie een geheel andere beeld kan geven.

De aanduiding "graasgevoelig" in het schema slaat op de morfologie van *Phaeocystis*. Volgens de hypothese is de flagellate vorm altijd eetbaar, en de kolonievorm nauwelijks of niet. (Dit onderscheid is in werkelijkheid mogelijk minder discreet).

De sedimentatiehypothese van Peperzak is deels gebaseerd op ander onderzoek en deels op eigen waarnemingen (niet gepubliceerd). Riegman stelt dat er uit zijn onderzoek van sedimentatiesnelheden van *Phaeocystis*-kolonies geen toename in sedimentatiesnelheid tijdens of na de bloei is waargenomen.

Lotgevallen van *Phaeocystis*-biomassa na de bloei

Er zijn drie mogelijke mechanismen geopperd om de tijdens de bloei opgebouwde biomassa van *Phaeocystis* af te voeren.

1. Door nutriëntlimitatie gaan de kolonies over in flagellaten, deze worden begraasd en komen via zoöplankton in de opgeloste anorganische en de opgeloste- en vaste organische nutriëntpools (fecale pellets sedimenteren snel --> bodemdetritus) terecht.
2. Door nutriëntlimitatie sedimenteren de kolonies, waardoor ze lagere lichtdoses dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ ontvangen en vervolgens uiteenvallen in flagellaten, deze flagellaten worden begraasd.
3. Door nutriëntlimitatie lyseren de kolonies en komen direct in de opgeloste- en (in eerste instantie zwevende) detritusnutriëntpools terecht.

Op basis van bovenstaande informatie is nog geen duidelijkheid te geven omtrent het relatieve belang (en correctheid) van de genoemde alternatieven. Andere alternatieven zijn ook niet uit te sluiten. In Michielsen (1994) wordt een eerder gemaakte korte literatuurstudie van de verliesprocessen die aangrijpen op *Phaeocystis*-biomassa weergegeven.

4 Vertaling van het schema naar modelconcepten

In dit hoofdstuk wordt de vertaling van het opgestelde hypothetische schema in hoofdstuk 3 in modelconcepten besproken. Of en hoe dit voor FYFY en NZB te doen is wordt in afzonderlijke paragrafen beschreven (resp. 4.1 en 4.2). Deze implementatievoorstellen komen geheel voor rekening van de modellers van de desbetreffende instituten.

Als antwoord op de in de inleiding gestelde vraag of het opgestelde schema volledig genoeg is om betere simulatie mogelijk te maken kan al het volgende worden gezegd.

Er is meer kennis in het 'waarnemingsschema' dan er in de huidige modelconcepten is verwerkt. Het betreft hier essentiële informatie over de verandering van morfologie van *Phaeocystis* en de rol van omgevingsfactoren hierin. In dit opzicht heeft de workshop een potentiële verbetering van de simulatieresultaten opgeleverd. Strikt genomen is het waarnemingsschema natuurlijk niet volledig genoeg om **zonder aannamen** het conceptuele schema om te zetten in modelconcepten. Toch kan er onder het doen van aannamen profijt worden getrokken uit de resultaten. Deze aannamen betreffen het vullen van hiaten in de huidige kennis, en maken het inbouwen van aanpassingen aan de modellen mogelijk. Bij de interpretatie van resultaten van berekeningen met dergelijke aanpassingen moeten deze aannamen expliciet worden betrokken. Een deel van deze aannamen bestaat uit de stap van het 'waarnemingsschema' naar het 'hypothetisch schema'. Verdere aannamen zullen in de volgende paragrafen waar relevant worden genoemd.

4.1 Vertaling van de kennis naar de modelconcepten van FYFY

De levenscyclus van *Phaeocystis* die in de hoofdstukken 2 en 3 is gepresenteerd kan geïmplementeerd worden in het FYFY model. Het FYFY model bevat de belangrijkste aspecten die nodig zijn voor het modelleren van de levenscyclus, namelijk dynamische begrazing, limitering door de nutriënten fosfaat en stikstof en onderscheidend vermogen tussen de twee stikstofspecties, nitraat en ammonium (Van den Berg et al., 1995). Verder wordt de kolonievorming door lichtinductie bij relatief hoge lichtintensiteiten ($> 100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) in het FYFY model gedekt. Het oorspronkelijke FYFY model kan dus gehandhaafd worden.

In Figuur 4.1 is een schematische weergave gegeven van de verschillende groeicondities die in het FYFY model kunnen optreden met de vorm waarin *Phaeocystis* hierbij voor zal komen. In het FYFY model wordt er vanuit gegaan dat *Phaeocystis* in principe in kolonievorm voorkomt, maar dat er soms omstandigheden zijn waardoor de kolonies uit elkaar vallen of niet gevormd kunnen worden. Voor de nutriënten fosfaat en stikstof zijn er drie verschillende mogelijkheden wat betreft hun voorkomen.

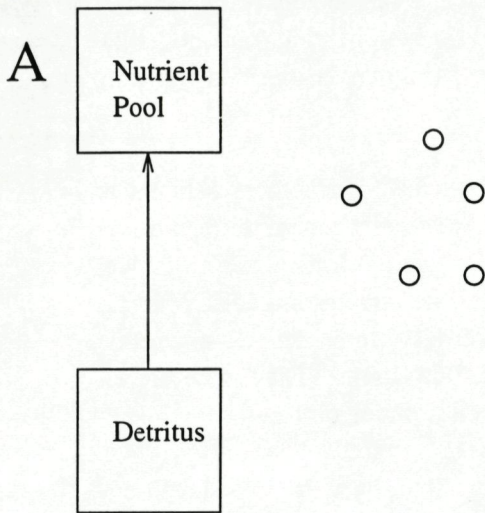
Ten eerste is er de mogelijkheid dat beide nutriënten in overmaat aanwezig zijn. In dit geval zullen de cellen hun maximale groeisnelheid behalen of, indien licht niet verzadigend is, een groeisnelheid die afhankelijk is van de lichtinstraling, zoals Peperzak heeft aangetoond (Figuur 4.1B). Hierbij zullen altijd kolonies gevormd worden met slechts één uitzondering. Bij lage lichtdoses, kleiner dan $100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ worden geen kolonies gevormd, zoals weergegeven in Figuur 4.1A. Dit houdt in dat in de winter en het vroege voorjaar geen kolonies gevormd worden en er flagellaten aanwezig zijn met een lage groeisnelheid.

Ten tweede is er de mogelijkheid dat voor wat betreft nutriënten alleen fosfaat in overmaat aanwezig is en de lichtintensiteiten eveneens hoog zijn. In dit geval is er sprake van een stikstoflimitatie. Er zijn dan twee mogelijkheden te onderscheiden in het voorkomen van de verschillende stikstofverbindingen, te weten een overmaat van ammonium relatief ten opzichte van nitraat of een overmaat nitraat ten opzichte van ammonium. In het eerste geval zullen eventueel aanwezige kolonies uit elkaar vallen en zal *Phaeocystis* als losse flagellaten doorgroeien, Figuur 4.1C. Hoge biomassa's kunnen in dit geval niet bereikt worden omdat de losse, kleine flagellaten door zoöplankton begraasd worden. In het tweede geval, een overmaat van nitraat ten opzichte van ammonium, zullen altijd kolonies gevormd worden, zelfs bij relatief lage groeisnelheden, Figuur 4.1D. Aangezien kolonies niet begraasd worden kunnen in dit geval wel hoge biomassa's bereikt worden.

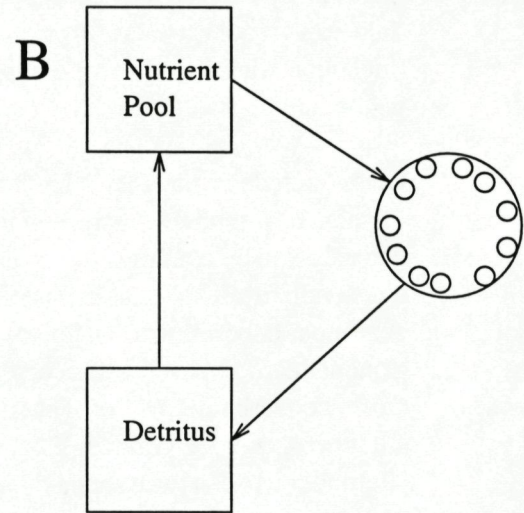
Ten derde is er de mogelijkheid dat stikstof in welke vorm dan ook in overmaat aanwezig is. In dit geval is er sprake van een fosfaatlimitatie. *Phaeocystis* kolonies worden niet gevormd, ongeacht de lichtintensiteit. *Phaeocystis* kan onder een fosfaatlimitatie echter slecht concurreren met andere algensoorten, waardoor in niet al te lange tijd ook de *Phaeocystis*-flagellaten niet meer voorkomen, Figuur 4.1E. Bij een fosfaatlimitatie wordt *Phaeocystis* dus niet aangetroffen, tenzij het om oude kolonies gaat die in een eerder stadium gevormd werden en nog niet gelyseerd zijn.

De implementatie van *Phaeocystis* in het FYFY model kan als volgt geconceptualiseerd worden. De groeikarakteristieken van *Phaeocystis* in kolonievorm en in flagellatenvorm zijn identiek, zoals in hoofdstuk twee geconstateerd is. Dit houdt in dat er voor de implementatie geen onderscheid gemaakt hoeft te worden in verschillende subsoorten van *Phaeocystis* met verschillende groeisnelheid of opnamekinetiek. Volstaan kan worden met het beoordelen van de omgevingsfactoren om te weten of *Phaeocystis* in kolonie dan wel flagellate vorm voorkomt. In het FYFY model is altijd sprake van een licht- en een nutriëntlimitatie aangezien deze factoren met elkaar vermenigvuldigd worden. Er is echter per periode een duidelijk verschil in de mate van groeitoename door een toename in het licht of de nutriënten. Hierdoor is het mogelijk expliciet van een licht of een nutriëntlimitatie te spreken. Ter beoordeling van de aard van de limitatie, licht- of nutriëntlimitatie zal daarom een maat gekozen moeten worden. Gedacht kan worden aan b.v. 5 of 10 * de K_s van het betreffende nutriënt. In het geval van een stikstoflimitatie met relatief lage nitraatconcentraties ten opzichte van de ammoniumconcentratie (Figuur 4.1C) of een fosfaatlimitatie (Figuur 4.1E) zal een switch omgezet moeten worden in het FYFY model, waardoor *Phaeocystis* begraasd kan gaan worden. Deze switch wordt gestuurd door de verhouding van de nutriëntconcentraties. In het FYFY model wordt de stikstof- of fosfaatlimitatie bepaald aan de hand van de molaire Redfield ratio, i.e. N:P is gelijk aan 16:1. Voor de relatieve verhouding van de stikstofverbindingen nitraat en ammonium onder een stikstoflimitatie wordt gebruik gemaakt van de F'-ratio van Owens. Het weergeven van de verschillende *Phaeocystis*-vormen in de uitvoer van het model is slechts een technische kwestie.

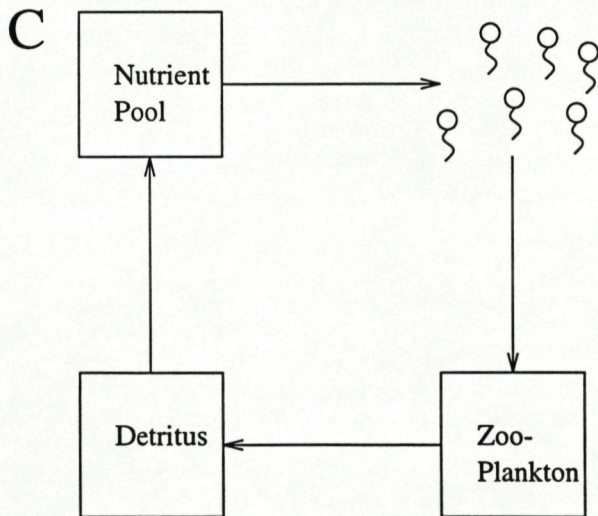
Excess N+P
 (Light limitation or μ max)
 $L < 100$ {W h / m² d}



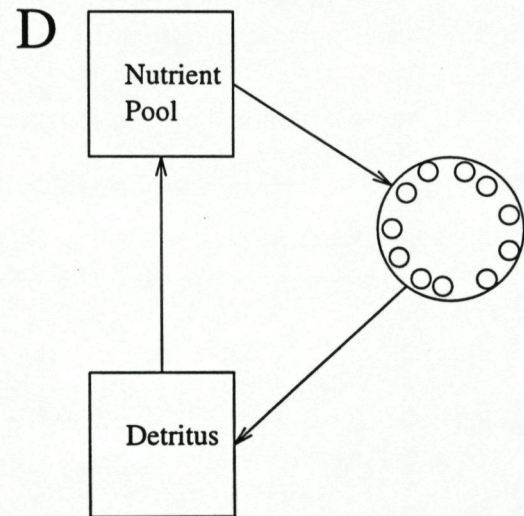
Excess N+P
 (Light limitation or μ max)
 $L = [100 - L_{max}]$ {W h / m² d}



Excess P (N-limitation)
 $NO_3 < NH_4$
 $L < 100$ {W h / m² d}



Excess P (N-limitation)
 $NO_3 > NH_4$
 $L = [100 - L_{max}]$ {W h / m² d}



Excess N (P-limitation)
 $L < 100$ {W h / m² d}

E No Phaeocystis
 Figuur 4.1

Excess N (P-limitation)
 $L = [100 - L_{max}]$ {W h / m² d}

F No Phaeocystis

4.2 Vertaling van de kennis naar modelconcepten van BLOOM II

Ten tijde van het schrijven van de definitieve versie van dit hoofdstuk werd in het kader van onder andere een andere BEON project gewerkt aan de modificatie van de zoetwatergraasmodule van BLOOM II en de implementatie ervan in NZB. Bij de beschrijving van mogelijke implementaties van de workshopresultaten in NZB in deze paragraaf is hiermee rekening gehouden.

Onder het doen van bepaalde aannamen is het mogelijk om het conceptuele schema te vertalen naar modelformalismen in NZB. Om dit te doen moet allereerst een vertaling worden gemaakt van de condities (nutriëntlimitatie en lichtdosis) waaronder kolonievorming danwel uiteenvallen van kolonies plaatsvinden, naar criteria uitgedrukt in modelgrootheden. Vervolgens moet gekozen worden hoe de gevolgen hiervan op het verdere biomassaverloop worden gemodelleerd, waarbij een keuze moet worden gemaakt voor de aanpak. Dit laatste betreft de keuze tussen het wel of niet laten sedimenteren van kolonies onder nutriëntlimitatie met alle gevolgen voor graasdruk.

Hieronder worden twee aanpakken opgesomd om de vertaling van de hypothetische levenscyclus naar NZB te implementeren. De eerste methode sluit minder elegant aan bij de modelconcepten van de BLOOM II module, doordat er buiten deze module om eigenschappen van de BLOOM grootheden worden aangepast aan de hand van de nutriënt- en lichtcondities. In de tweede aanpak is gepoogd een oplossing geheel binnen de BLOOM II concepten te bewerkstelligen.

Eerste methode:

Zoals gezegd moeten eerst de concepten in de schema's worden vertaald naar modelgrootheden. In onderstaande tabel wordt dit toegelicht.

Nutriëntcondities	Vertaald naar modelgrootheden	DI W.h.m ⁻² .d ⁻¹	<i>Phaeocystis</i> Morfologie
Nutriëntverzadiging	$[N_{tot}] > D_{n_{tot}}$ EN $[P] > D_p$	> 100 < 100	Kolonies Flagellaten
Nitraatlimitatie	$D_{n_{tot}} > [N_{tot}] > 0$ EN $[NO_3] > [NH_4]$	> 100 < 100	Kolonies Flagellaten
OF	$[N_{tot}] = 0$ en $F' > D_f$		
Ammoniumlimitatie	$D_{n_{tot}} > [N_{tot}] > 0$ EN $[NO_3] < [NH_4]$	> 100 < 100	Flagellaten Flagellaten
OF	$[N_{tot}] = 0$ en $F' < D_f$		
Fosfaatlimitatie	$[P] < D_p$	> 100 < 100	Flagellaten Flagellaten

Uitleg van de gebruikte symbolen:

$[N_{tot}]$	=	De totale concentratie van opgelost stikstof
$[P]$	=	De totale concentratie van opgelost fosfaat
D_p	=	De drempel van de fosfaatconcentratie waaronder van limitatie wordt gesproken
D_{nct}	=	De drempel van de opgeloste stikstof concentratie waaronder van limitatie wordt gesproken
$[NO_3]$	=	De concentratie van nitraat
$[NH_4]$	=	De concentratie van ammonium
F'	=	De F' ratio van Owens
D_f	=	De waarde van de F' -ratio van Owens waarboven van nitraatlimitatie en waaronder van ammoniumlimitatie moet worden gesproken.

Op basis van het bovenstaande is het in principe op elk tijdstip door het model te bepalen welke condities er heersen en daarmee in welke vorm *Phaeocystis* volgens de aannamen moet voorkomen. Hiertoe moeten er waarden worden gekozen voor de drempelconcentraties en voor de drempel van de F' -ratio van Owens. Op basis van de F' -ratio wordt dus onderscheiden tussen een ammoniumlimitatie en een nitraatlimitatie wanneer dit niet uit de concentraties eenduidig is af te leiden.

Rest de vraag: Hoe uit zich het onderscheid tussen kolonies en flagellaten in NZB ?

Hiervoor wordt het onderscheid binnen NZB tussen typen gebruikt (Los, 1991), in combinatie met begrazing.

De soort of groep *Phaeocystis* bestaat in het model in de vorm van 3 verschillende typen: een E-type, een N-type en een P-type. De eerste is een snelgroeibende, en door zijn interne nutriëntenstoichiometrie veel nutriënten verbruikende, type. Het N-type heeft een minder grote stikstof behoefte, en zal daardoor onder stikstoflimitatie sterker concurreren dan de overige typen. Het P-type concurreert analoog hieraan beter onder fosfaatlimitatie. Het N- en P-type hebben een lagere P_{max} dan het E-type.

Dit alles zal ertoe leiden dat het E-type ten opzichte van de overige typen dominant voorkomt onder nutriëntverzadiging. Het N-type zal juist onder ammonium- en nitraatlimitatie domineren. Het P-type zal onder fosfaatlimitatie domineren.

Als *Phaeocystis* dus als één groep (soort in NZB) wordt gemodelleerd dan kan de indeling in een E-type, een P-type en een N-type gehandhaafd blijven. Er moet echter een voorziening worden getroffen om bij hogere DI (daily irradiance) de overgang naar kolonies te simuleren bij nutriëntverzadiging (= afwezigheid van limitatie) en nitraatlimitatie. Het ondervinden van graasdruk is de discriminerende factor tussen de kolonievorm en de flagellate vorm in deze aanpak. Er kan om dit te implementeren in het model een toetsing van de condities worden ingebouwd op basis waarvan begrazing van het E-type en het N-type 'aan' of 'uit' wordt gezet. Deze toetsing moet de volgende functionaliteit hebben:

ALS de $DI > 100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ EN er is verzadiging DAN wordt het E-type niet begraasd.

ALS de $DI > 100 \text{ W.h.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ EN er is nitraatlimitatie DAN wordt het N-type niet begraasd.

In alle andere gevallen worden het E-type en het N-type wél begraasd. Het P-type wordt altijd begraasd, maar zal op basis van de lagere groei (die volgt uit de experimenten van Riegman) al slecht concurreren.

Het is dus van belang de standaardinvoer van NZB, de gemeten week- of daggemiddelde oppervlakte instralingsintensiteit ($J.cm^{-2}.week^{-1}$ of $J.cm^{-2}.dag^{-1}$), in combinatie met daglengte, om te rekenen in doses per tijdstap. Er kan hiermee getoetst worden of de DI hoger of lager is dan $100 W.h.m^{-2}.d^{-1}$. Aangezien de gemiddelde lichtintensiteit in de ondiepere gebieden van de centrale Noordzee hoger is dan langs de kust, zal de op deze wijze berekende drempel ertoe leiden dat er inderdaad eerder kolonies worden gesignaleerd in de ondiepe gebieden in zee, zoals de Doggersbank, dan dichters langs de kust.

Omdat er binnen het model in bovenstaande beschrijving géén onderscheid wordt gemaakt tussen de flagellaten en de kolonies, maar alleen tussen begrazing en géén begrazing, moet er verder buiten de fytoplanktonmodule een toetsing van de morfologie op basis van de actuele forcing functions (lichtintensiteit, daglengte, nutriëntgehalten en fluxverhoudingen) plaatsvinden. Deze toetsing zorgt ervoor dat de morfologie wordt meegenomen in de presentatie van de uitvoer.

Er wordt vooralsnog de keuze gemaakt om sedimentatie constant te houden en niet te laten toenemen met het afnemen van de nutriëntgehalten. Het is de vraag of lysis op zich een afdoende verklaring is voor de verwijdering van *Phaeocystis*-biomassa na de bloei. Als hiervoor reële waarden voor gevonden kunnen worden kan dit getoetst worden.

Tweede methode:

Een andere aanpak waarbij er zoveel mogelijk binnen de modelconcepten van BLOOM II naar een oplossing wordt gezocht voor de implementatie is hieronder toegelicht.

Daar er onder nutriëntverzadiging en onder nitraatlimitatie in principe zowel flagellaten als kolonies kunnen voorkomen, moeten er zowel flagellaat E- en N-typen als kolonie E- en N-typen worden gedefinieerd. Onder fosfaatlimitatie komen slechts flagellaten voor, en er kan daarom binnen de BLOOM-groep *Phaeocystis* volstaan worden met een flagellate P-type. We komen zo op 5 typen binnen de groep *Phaeocystis*. Het onderscheid tussen deze typen op basis waarvan het biomassaverloop door BLOOM II wordt berekend bestaat uit de keuze van de fysiologische en stoichiometrische coëfficiënten van de verschillende typen. Hieronder is in een tabel weergegeven hoe deze BLOOM II coëfficiënten ten opzichte van elkaar moeten worden gekozen om de overgangen zoals die verwacht worden op basis van de conceptuele levenscyclus te simuleren. In de tabel zijn de relatieve grootten van de coëfficiënten gegeven door indeling in categorieën van "-" via "o", "+", "++", naar "+++". Hierin stelt "-" de laagste waarde voor en "+++ de hoogste.

	Graas	P_{max}^*	N/C ratio	P/C ratio
Flagellaat E-type	wel	+++	++	++
Kolonie E-type	niet	++	+	+
Kolonie N-type (NO ₃ lim)	niet	o	-	o
Flagellaat P-type	wel	-	o	-
Flagellaat N-type (NH ₄ lim)wel		-	-	o

* De coëfficiënt P_{max} is hier lage de maximale productiesnelheid gecorrigeerd voor de efficiëntievermindering op basis van de nutriëntconcentraties.

In deze constellatie van coëfficiënten zal onder nutriëntverzadiging het flagellaat E-type de snelste groeier zijn. Daarna volgt de kolonievorm van het E-type. Door graas zal het flagellaat E-type een hogere totaalverlies kennen en zal, ondanks de snellere groei van het flagellaat E-type, er dominantie kunnen optreden van de kolonievorm van het E-type.

De successie in BLOOM wat betreft *Phaeocystis* zal bij het optreden van toenemende stikstof-limitatie eerst een overgang van het kolonie E-type naar het kolonie N-type laten zien, en vervolgens een overgang naar het flagellaat N-type. Ervan uitgaande dat er in het geval van een stikstoflimitatie na de bloei in het veld een nitraatlimitatie vooraf gaat aan een ammoniumlimitatie is dit ook volgens het conceptuele schema de te verwachten opeenvolging. Hierbij moet worden opgemerkt dat er in situaties bij beginnend stikstoflimitatie met ammonium als belangrijkste stikstofbron, dezelfde successie optreedt. Dit kan ertoe leiden dat het model kolonies berekent waar er flagellaten horen te worden gevormd. Het uitgangspunt is dat dit slechts lokaal optreedt en van zeer korte duur is, omdat de totaal opgeloste stikstofgehalte snel afneemt en regeneratie van ammonium productiesnelheid bepalend wordt.

In deze aanpak wordt de lichtdosis niet simultaan gevolgd om hiermee de kolonievorming te sturen, maar wordt nagegaan of de coëfficiënten zodanig te kiezen zijn dat deze én realistische waarden hebben, én ertoe leiden dat de overgang tussen flagellaten en kolonies ook daadwerkelijk plaatsvindt rond deze drempelwaarde.

Hier wordt eveneens in eerste instantie geen verhoging van de sedimentatiesnelheid van *Phaeocystis* verondersteld, maar wordt voorgesteld om een constante, op waarnemingen gebaseerde, sedimentatiesnelheid te gebruiken.

Welke parameters zijn er dus nodig?

Om de definitie van *Phaeocystis* in BLOOM II te implementeren is het nodig om de BLOOM II eigenschappen van *Phaeocystis* een waarde toe te kennen. Hierom worden hieronder eerst de eigenschappen die gekwantificeerd moeten worden op een rij gezet.

1. *Interne stoichiometrie*

De stikstof-koolstof en fosfor-koolstof gewichtsratio's

2. *Productie versus licht curve*

Het verband tussen de netto productiesnelheid en de lichtintensiteit voor zowel de flagellate vorm als voor de kolonievorm.

3. *Temperatuursafhankelijkheid van lysis, productie en respiratie*

4. *Specifieke extinctie*

Deze grootte is nodig om op ieder tijdstip de bijdrage van *Phaeocystis* aan de totale extinctie in het water te berekenen.

5. Graasdruk

Graassnelheden waarmee flagellaten in het veld worden verwijderd zijn van belang om na te gaan of deze, ondanks de hogere groeisnelheid van *Phaeocystis* flagellaten ten opzichte van andere algensoorten onder ammoniumlimitatie, er inderdaad toe leiden dat deze snelgroeiers toch de concurrentie verliezen.

6. Koolstof-chlorofyl verhouding

Voor zover hier metingen van voorhanden zijn. Deze coëfficiënt is variabel. Hiervan moet een range bekend zijn.

In de eerste formulering van *Phaeocystis* in NZB zijn er al waarden voor bovenstaande parameters toegekend. Op basis van de nieuwe inzichten, literatuur en iteratieve modelruns kunnen deze in de beschreven richting worden aangepast.

Verder zijn er alléén voor de eerste methode nodig:

- D_p = De drempel van de fosfaatconcentratie waaronder van limitatie wordt gesproken
- D_{stot} = De drempel van de opgeloste stikstof concentratie waaronder van limitatie wordt gesproken
- D_f = De waarde van de F'-ratio van Owens waarboven van nitraatlimitatie en waaronder van ammoniumlimitatie moet worden gesproken.

4.2.1 Conclusies

De conceptuele levenscyclus is onder het doen van aannamen implementeerbaar in NZB op twee manieren. De uitkomsten van deze implementaties kunnen leiden tot betere simulatie van het voorkomen van *Phaeocystis*. Het is hierbij van belang om voorzover bekend de benodigde coëfficiënten realistische waarden te geven. Dit is niet mogelijk voor alle coëfficiënten omdat deze niet of slecht bekend zijn, en het is daarom te hopen dat wetenschappelijk onderzoek in de nabije toekomst tot meer kennis hierover zal leiden. Het BEON-project "Garden" zal zeker een bijdrage hieraan kunnen leveren.

5 Algemene conclusies

Dit project heeft een bijdrage geleverd aan het tot stand komen van samenwerking tussen onderzoekers en modellers van RIKZ, NIOZ, en WL.

Het samenwerkingsproject tussen RIKZ, NIOZ en WL heeft een bijdrage geleverd aan een beter begrip bij de modellers van de plaagalg *Phaeocystis*. In de workshop waarin de modellers van de drie instituten met Nederlandse wetenschappelijke experts op het gebied van *Phaeocystis* bij elkaar kwamen, is een aanzet gemaakt tot het construeren van een schematische beschrijving van de levenscyclus van *Phaeocystis*.

Er kan geconcludeerd worden dat de experimentele waarnemingen van Riegman en Peperzak aan het ontstaan van de kolonievorm van *Phaeocystis* een consistent geheel vormen. De waarnemingen bleken een waardevolle aanvulling op elkaar. Door het combineren van de conclusies uit de waarnemingen en geformuleerde hypothesen van de onderzoekers zijn we gekomen tot een schematische beschrijving van de levenscyclus van *Phaeocystis*. Hierin zijn de omgevingsfactoren zoals licht en nutriëntgehalten gekoppeld aan de verschijningsvorm van *Phaeocystis*. Deze verschijningsvorm bepaalt de begrazingsdruk en mogelijk de sedimentatiekarakteristieken van *Phaeocystis*.

De modellers van RIKZ, NIOZ en WL zijn in de aparte modellersworkshop tot de conclusie gekomen dat het mogelijk is om, mits bepaalde aannamen worden gedaan betreffende nog ontbrekende kennis, de schematische levenscyclus van *Phaeocystis* te vertalen in algorithmen die gesimuleerd kunnen worden. Wel is geconstateerd dat het belangrijk is de verschillende flows en variabelen te kwantificeren. Er is behoefte aan meer kennis hieromtrent om tot een verantwoorde invulling van de modellen te kunnen komen.

Implementeerbaarheid in FYFY (NIOZ)

Er is geconcludeerd dat de algorithmen in het FYFY model in te passen zijn. De manier waarop wordt hieronder kort samengevat. In het FYFY model wordt verondersteld dat de kolonievorm de natuurlijke verschijningsvorm van *Phaeocystis* is die onder bepaalde omstandigheden over kan gaan in flagellaatvorm. Aangezien er geen verschillen zijn tussen de groeikarakteristieken van *Phaeocystis* flagellaatcellen en koloniecellen wordt er geen onderscheid gemaakt in verschillende subsoorten van *Phaeocystis*, maar afhankelijk van de omgevingsfactoren bepaald in welke vorm *Phaeocystis* aanwezig zal zijn. Indien *Phaeocystis* in flagellaatvorm aanwezig is wordt een switch omgezet waardoor zoöplankton de alg zal gaan begrazen. De omgevingsfactoren worden bepaald aan de hand van de Redfield ratio, de relatieve limitatie en de F-ratio van Owens. Hierbij moet vermeld worden dat een situatie van nutriëntdepletie, i.e. de concentratie is nul, in het veld niet zal voorkomen vanwege constante regeneratie van nutriënten uit detritus e.d.. In het FYFY model is er ook geen sprake van sedimentatie aangezien in het modelgebied, de zuidelijke Noordzee, het gehele jaar door een goede menging optreedt.

Implementeerbaarheid in NZB (WL)

Er is geconcludeerd dat er op twee manieren implementatie mogelijk is van de geconstrueerde levenscyclus in NZB. De eerste maakt graas van flagellaten afhankelijk van (naast de grazerbiomassa) abiotische omstandigheden die overeenkomen met de overgangsnormen van kolonies naar flagellaten. In het model wordt hiertoe de dagdosis op ieder tijdstip berekend op basis van standaardinvoer. Verder wordt op basis van hetzij concentraties van nutriënten hetzij de F'-ratio van Owens, bepaald of er nutriëntlimitatie is en zo ja welke nutriënt limiterend is. Op basis van deze twee parameters wordt de verschijningsvorm van *Phaeocystis* bepaald en daarmee de graasdruk.

In de tweede aanpak worden typen gedefinieerd binnen BLOOM II die flagellaten of kolonies voorstellen, en waarvan de keuze van de coëfficiënten leidt tot simulatie van de levenscyclus van *Phaeocystis*. Het verschil met de eerste aanpak is dat de overgang van kolonies naar flagellaten op basis van type-eigenschappen plaatsvindt terwijl in de eerste aanpak direct via externe factoren deze overgang wordt gestuurd. In eerste instantie wordt in beide aanpakken geen verhoogde sedimentatie in het model verondersteld van kolonies bij het opraken van nutriënten.

6 Aanbevelingen

Het verdient de aanbeveling om onderzoek te verrichten naar bepaalde aspecten van de fysiologie van *Phaeocystis* die slecht bekend zijn. Dit betreft met name het kwantificeren van fysiologische processen en afhankelijkheden m.b.t. groei en opnamekinetiek alsook het precieze lot van de kolonies en flagellaten. In het kader van het BEON project "Garden" is het onder andere de bedoeling hier gericht onderzoek naar te doen. Dit is van groot belang omdat de kwantificering van de fluxen van nutriënten in sterke mate van deze kennis afhangt. Het simuleren van voorkomen moet gepaard gaan met de goede simulatie van de verliesprocessen. De vragen die in dit opzicht gesteld kunnen worden, zijn:

- i) Hoe is de groei en toename van de twee verschijningsvormen te kwantificeren?
- ii) Hoe zijn de belangrijkste verliesparameters van de twee verschijningsvormen te kwantificeren?
- iii) Wat zijn realistische waarden voor de overige voor de modellen benodigde fysiologische en stoichiometrische parameters?

Het logische vervolg op deze studie behelst het implementeren van genoemde mechanismen en formalismen. Dit veranderen behelst in feite een iteratief proces. Een onderdeel hiervan is naast modelaanpassingen het vergelijken van de *Phaeocystis* specifieke modeluitkomsten met veld en laboratoriumgegevens om te beoordelen of de modelmechanismen kwalitatief en kwantitatief het verschijnen van *Phaeocystis* adequaat weergeven.

7 Literatuur

- Bätje, M., Michaelis, H., 1986. *Phaeocystis pouchetii* blooms in the East Frisian coastal waters (German Bight, North Sea). *Mar. Biol.* 93:21-27
- Bautista, B. et al. 1992. In situ copepod feeding and grazing rates during a spring bloom dominated by *Phaeocystis* sp. in the English Channel. *Journal of Plankton Research.* 14(5): 691-703.
- Berg, van den A.J., Ridderinkhof, H., Riegman, R. Ruurdij, P. en Lenhart, H. 1995. Influence of variability of water transport on phytoplankton biomass and composition in the southern North Sea, a modelling approach (FYFY). *Continental Shelf Research*, in press.
- Cadée, G.C., Hegeman, J. 1986. Seasonal and annual variation in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Netherlands Journal of Sea Research.* 20(1):29-36.
- Cadée, G.C. 1991. *Phaeocystis* colonies wintering in the water column?. *Netherlands Journal of Sea Research.* 28(3):227-230.
- Eberlein, K., Leal, M.T., Hammer, K.D., Hickel, W. 1985. Dissolved organic substances during a *Phaeocystis pouchetii* bloom in the German Bight (North Sea). *Marine Biology* 89:311-316.
- Estep, K.W. et al., 1990. Predations by copepods upon natural populations of *Phaeocystis pouchetii* as a function of the physiological state of the prey. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 8:225-231.
- Hansen, F.C., Van Boekel, W.H.M., 1991. Grazing pressure of the calanoid copepod *Temora longicornis* on a *Phaeocystis* dominated spring bloom in a Dutch tidal inlet. *Marine ecology progress series.* 78: 123-129.
- Lancelot, C. et al. 1987. *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio.* 16:38-46.
- Lancelot, C., Wassmann, P., eds., 1994. Ecology of *Phaeocystis* dominated Ecosystems. *Journal of Marine systems.* vol. 5, No. 1 (special issue).
- Michielsen, B.F. 1994. Heterotrofe groei van fytoplankton en fysiologie van *Phaeocystis*. WL, intern speurwerkrapport T1154.
- Michielsen en Van den Berg, 1994. Comparison of models describing species group composition of marine phytoplankton. (WL, NIOZ, RIKZ) BEON - report 94-8.
- Peperzak, L. 1993. Daily irradiance governs growth rate and colony formation of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae). *Journal of Plankton Research.* 15:809-821.
- Riegman, R., Noordeloos, A.A.M., Cadée, G.C., 1992. *Phaeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea. *Marine Biology* 112:479-484.
- Riesbesell, U. 1993. Aggregation of *Phaeocystis* during phytoplankton spring blooms in the southern North Sea. *Marine ecology progress series.* 96:281-289.
- Stefels, J., Van Boekel, W.H.M., 1993. Production of DMS from dissolved DMSP in axenic cultures of the marine phytoplankton species *Phaeocystis* sp.. *Marine ecology progress series* 97:11-18.
- Van Boekel, W.H.M. 1992. *Phaeocystis* colony mucus components and the importance of calcium ions for colony stability. *Marine ecology progress series.* 87: 301-305.
- Van Boekel, W.H.M., et al. 1992. Lysis induced decline of a *Phaeocystis* spring bloom and coupling with the microbial foodweb. *Marine ecology progress series.* 81:269-276.
- Veldhuis, M.J.W., Colijn, F., Venekamp, L.A.H. 1986. The Spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Netherlands Journal of Sea Research.* 20(1):37-48.

APPENDICES

Appendix A Verliesprocessen

Deze appendix bevat een aanvulling uit de literatuur omdat tijdens de workshop over enkele aspecten onduidelijkheid restte.

Wat er precies gebeurt aan het einde van de voorjaarsbloei van *Phaeocystis* kolonies waardoor de biomassa van deze soort plotseling snel afneemt is niet duidelijk. De 3 belangrijkste verliesprocessen van de soort *Phaeocystis* zijn zoals gezegd lysis, sedimentatie en graas.

Sedimentatie snelheden van *Phaeocystis* worden geschat op 1 - 2 m/dag (Riegman mond. med.).

Volgens Riegman kan gesteld worden dat juist in eutrofe systemen de top-down control door grazers van groot belang is, daarentegen is deze van minder groot belang in oligotrofe systemen. Deze werking grijpt niet alleen aan op biomassa maar ook op selectie van groepen en soorten, en in het geval van *Phaeocystis*, selectie van vorm (kolonies versus eencellige vorm). De literatuur is niet eensluidend over het relatieve belang van deze processen in de bepaling van *Phaeocystis* biomassa. Hieronder volgt een (onvolledig) overzicht van wat er in de literatuur is gevonden over verliesprocessen:

Sedimentatie

Van Boekel et al. (Van Boekel et al., 1992) vond dat lysis de belangrijkste verliesproces was na de voorjaarspiek van *Phaeocystis* in het Marsdiep. Echter volgens Riebesell (1993) trad er in het onderzoek van van Boekel minder sedimentatie op door verhoogde stroming waardoor resuspensie versterkt optrad en daardoor kon lysis belangrijk worden als verliesproces. Wassmann et al. (1990) vond echter dat massale sedimentatie na een *Phaeocystis* sp. bloei in de Barentssee optrad, en schreef dit verschijnsel toe aan aggregatie en hierop volgende snelle sedimentatie van zgn "marine snow" (= uitzakkende deeltjes bestaand uit slib, detritus en algen etc.). Riebsell (1993) vond dat aggregatie van *Phaeocystis* sp. kolonies aan vlokken "marine snow" niet sterk was (minder grote cell-stickiness dan bv. diatomeeën), daardoor nogal afhankelijk van turbulentie. Verder constateert hij dat sedimentatie in alle gevallen (wel of géén aggregatie) de belangrijkste verliesterm is van *Phaeocystis* sp.. Hij leidt af dat graas en lysis niet van belang zijn als verliesprocessen in het geval er van 'niet kleine' netto sedimentatie sprake is. Sedimentatiesnelheden van *Phaeocystis* sp., bepaald in vitro door Van Boekel et al. (1992), bedroegen tussen 0.15 en 0.5 m.h⁻¹; het gemiddelde ligt rond 0.28 m.h⁻¹, dit komt overeen met ongeveer 7 m.dag⁻¹. De waarden waren tijdsafhankelijk, de laagste waarde werd gevonden op dag 104 (rond de bloeitijd van de diatomeeën en *Phaeocystis* sp.).

Graas

Beukema & Cadée (1991) stellen dat bivalven niet efficiënt kunnen grazen op *Phaeocystis* sp. kolonies.

(Riebesell 1993): Er bestaat controverse over wat de belangrijkste verliesprocessen zijn van *Phaeocystis* sp. biomassa. Sommige auteurs (Schnack et al., 1985; Verity & Smayda, 1989) concluderen dat er een remmend effect uitgaat van *Phaeocystis* sp. op zoöplankton graas, terwijl anderen (Tande en Båmstedt, 1987; Weisse & Scheffel-Möser, 1990) van mening zijn dat er predatie optreedt van *Phaeocystis* sp. door copepoden en microzoöplankton. Hansen & van Boekel (1991) schatten het verlies van *Phaeocystis* sp. door graas per dag op minder dan 1 % van het totale verlies. Volgens van Boekel et al. (1992) zijn de kolonies van *Phaeocystis* sp. te groot om door herbivoren te worden gegeten en ontsnapt *Phaeocystis* sp. hiermee aan graas. Dit verklaart volgens Van Boekel et al. (1992) weer het verschijnsel dat *Phaeocystis* sp. de enige fytoplanktonsoort is die direct na de diatomeeën bloei bloeit. In Weisse en Scheffelmoser (1990) wordt gesteld dat *Phaeocystis* kolonies slecht eetbaar zijn door zoöplankton en de mobiele cellen (microflagellaten) juist wel.

Lysis

Van Boekel et al. (1992) stelde dat lysis na een periode met nutriëntgebrek de belangrijkste verliesterm was voor *Phaeocystis* sp. in het Marsdiep. Lysis snelheid van *Phaeocystis* sp. cellen gemeten door Van Boekel et al. (1992) varieerde van 0 tot 0.25 dag⁻¹. Gemiddelde waarde was rond 0.1 dag⁻¹. Sterfte bleek in dit onderzoek sterk tijdsafhankelijk, en zodanig dat er meer dan alleen temperatuur-effecten aan ten grondslag lagen. Waarschijnlijk gaat het hier om nutriënt uitputting als 'oorzaak' van de sterfte.

Wassman (1994) concludeert onder andere dat graas hooguit in de diepere gebieden een rol speelt maar in de ondiepe gebieden is sedimentatie, lysis en mineralisatie juist belangrijk. Riegman wijst op het feit dat juist de flagellate vorm van *Phaeocystis* gevoelig is voor graas, en dat als graas een rol speelt dit het sterkst aangrijpt op de biomassa van deze verschijningsvorm. Aangezien uit andere waarnemingen van Riegman kon worden geconcludeerd dat nutriënt (P en NO₃) limitatie de overgang van kolonies naar flagellaten in de hand werkt (zie 2.2), is het logisch te veronderstellen dat er op het moment van nutriëntlimitatie in de diepe gebieden door graas een plotseling effect op de biomassa van *Phaeocystis* optreedt. De kolonies gaan over in flagellaten die ten prooi vallen aan zoöplankton waar deze in voldoende mate aanwezig is (Wassman, 1994).

Het blijft echter de vraag in hoeverre toegenomen sedimentatie ten gevolge van de toegenomen volume van de kolonies meespeelt bij het verdwijnen van de biomassa uit de eufotische zone (Wassman, 1994). Uit de literatuur is hierover niet voldoende informatie te vinden om uitsluitel te geven omtrent de precieze loop van gebeurtenissen of hun relatief belang.

De belangrijkste constatering wat betreft de modellering is dat er plotselinge graas/sterfte/verlies optreedt van *Phaeocystis* biomassa uit de eufotische zone aan het einde van de voorjaarsbloei (ten tijde van beperking/limitatie van nutriënten).

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 Modellering	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 (<i>Corystes cassivelaunus</i>). Rapportage Project BEONADD I/III	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 BEON 1993-1997)	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	Philippart, C.J.M. & Groodt, E.G. de & Brinkman, A.G. & Jak, R.G. & Scholten, M.C.Th., Effecten van verschuivingen van nutriëntenconcentraties op biota in de Nederlandse kustwateren (IBN 93 E 02).
BEON rapport nr. 94-2	Kaag, N.H.B.M. et al., BENTOX: Toxische effecten van microverontreinigingen in sediment:deel 1, Verkennend onderzoek met natuurlijke verontreinigde sedimenten (TNO 93 M 04/TNO 94 M 06).
BEON rapport nr. 94-3	Jaarwerkplan 1994.
BEON rapport nr. 94-4	Riegman, R., jaarverslag 1993: Algenonderzoek in mesocosms en modellering (NIOZ 93 E 01).
BEON rapport nr. 94-5	Veer, H.W. van der, Impact of anthropogenic activities on the productivity of the western Wadden Sea ecosystem (NIOZ 93 E 02).

- BEON rapport nr. 94-6.1 Ruardij, P. and W. van Raaphorst. Bentic nutriënt generation in the ERSEM ecosystem model of the North Sea.
- BEON rapport nr. 94-6.2 J.P.C. Smit, A.G. Brinkman, E.G.M. Embsen, P. Ruardij, and W. van Raaphorst. The EcoWasp model and it's environment.
- BEON rapport nr. 94-7 Risico-analyse Mariene Systemen (RAM*2 project) Eindrapport van de RAM-Auditgroep.
- BEON rapport nr. 94-8 Michielsen, H & Berg, A. van den & Joordens, J., et al. Comparison of models describing species composition of marine phytoplankton (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 "Microverontreinigen: 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. J. Buijs, J.A. Craeymeersch, P. van Leeuwen, A.D. Rijnsdorp
- 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
- BEON rapport nr. 94-13 Bergman, M.J.N. en J.W. van Santbrink. Directe effecten van de visserij met de 12m en 4m boomkorren op het bodemleven in de Nederlandse sector van de Noordzee.
- BEON rapport nr. 94-14 Camphuysen, C.J. 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'.
- BEON rapport nr. 94-15 Spaans, A.L., M. BukaciŇska, D. BukaciŇska. the relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*: a pilot study.
- BEON rapport nr. 94-16 Brenninkmeijer, A. & E.W. M. Stienen. Pilot study on the influence of feeding conditions at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*.
- BEON rapport nr. 94-17 Boddeke, R. en P. Hagel. BEON-studie naar de effecten van de teruglopende nutriëntenbelasting van de Nederlandse kustzone.

1995

- BEON rapport nr. 95-1 Effecten van de schelpdiervisserij op het bodemleven in de Voordelta (IVO 94 V 06)
- BEON rapport nr. 95-2 Jaarwerkplan 1995
- BEON rapport nr. 95-3 Trends in het voorkomen van vissen en epibenthische evertebraten in de Noordzee: Een vergelijking van datasets
- 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 organohalogeene 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.
- 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.
- BEON rapport nr. 95-9 Effecten van antropogene activiteiten op de produktiviteit van het ecosysteem in de Westelijke Waddenzee.
- BEON rapport nr. 95-10 De invloed van biotransformatie op de bio accumulatie van lipofiele organohalogeenvbindingen in mariene Toppredatoren. Boon, J.P., A. van Schanke, M.T.J. Hillebrand en D. Morse.
- 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, 1994
- BEON rapport nr. 95-12 Habitatkarakteristieken van de Nederlandse kustzone, Wintermans, C. et al.
- 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

ELTEVIER (voorlopige titel). Bergman, M. et al (NIOZ 94 V 01)

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- 3114257/3114258/3114259/3114260
Telefax: 070- 311432

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

