

Ruimtelijke en temporele patronen in de diversiteit van de macrobenthische infauna op het Nederlands Continentaal Plat

J.A. Craeymeersch, R. Witbaard, E. Dijkman &
H.W.G. Meesters

Rapport C070/08



Institute for Marine Resources and Ecosystem Studies

Wageningen *IMARES*

Vestiging Yerseke

Opdrachtgever: Rick Wortelboer
Planbureau voor de Leefomgeving
Postbus 303
3720 AH Bilthoven

Publicatiedatum: 22 december 2008

- Wageningen **IMARES** levert kennis die nodig is voor het duurzaam beschermen, oogsten en ruimte gebruik van zee- en zilte kustgebieden (Marine Living Resource Management).
- Wageningen **IMARES** is daarin de kennispartner voor overheden, bedrijfsleven en maatschappelijke organisaties voor wie marine living resources van belang zijn.
- Wageningen **IMARES** doet daarvoor strategisch en toegepast ecologisch onderzoek in perspectief van ecologische en economische ontwikkelingen.

© 2007 Wageningen **IMARES**

Wageningen IMARES is een samenwerkingsverband tussen Wageningen UR en TNO. Wij zijn geregistreerd in het Handelsregister Amsterdam nr. 34135929, BTW nr. NL 811383696B04.



A_4_3_1-V5

De Directie van Wageningen IMARES is niet aansprakelijk voor gevolgschade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Wageningen IMARES; opdrachtgever vrijwaart Wageningen IMARES van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets uit dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt worden zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave

Samenvatting	4
Summary	4
1. Inleiding.....	5
2. Materiaal en methoden	6
2.1 Data	6
2.2 Biodiversiteit.....	6
2.3 Kaarten.....	7
2.4 Statistische analyse	7
3. Resultaten	11
3.1 Aantal soorten	11
3.1.1 Algemene beschrijving.....	11
3.1.2 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van data per locatie	13
3.1.3 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van gemiddelde waarden per deelgebied.....	16
3.2 Shannon-Wiener	18
3.2.1 Algemene beschrijving.....	18
3.2.2 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van data per locatie	18
3.2.3 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van gemiddelde waarden per deelgebied.....	22
3.3 Simpson.....	25
3.3.1 Algemene beschrijving.....	25
3.3.2 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van data per locatie	27
3.3.3 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van gemiddelde waarden per deelgebied.....	30
4. Discussie.....	32
5. Conclusie	36
6. Referenties	37
Verantwoording	40

Samenvatting

In opdracht van het Planbureau voor de Leefomgeving is een overzicht gemaakt van ruimtelijke en temporele verschillen in de diversiteit van het benthos op het Nederlands Continentaal Plat. Voor de berekeningen werd gebruik gemaakt van de meetgegevens van het landelijke monitoringprogramma MWTL (Monitoring van de Waterstaatkundige Toestand des Lands). In dit rapport zijn de macrobenthosgegevens van de periode 1991-2005 geanalyseerd.

Een analyse van drie diversiteitsindices (aantal soorten, Shannon-Wiener index, Simpsons index voor dominantie) laat zien dat de macrobenthische infauna in het noorden (Doggersbank, Oestergronden, Friese Front) hoger is dan in het zuiden (kustzone en offshore-gebied). Dat is in overeenstemming met eerdere bevindingen. Blijkbaar zijn de abiotische factoren die deze verschillen veroorzaken weinig veranderd.

Globaal gezien blijken er in de periode 1991-2005 weinig, hoogstens kleine, veranderingen in de biodiversiteit van de macrobenthische infauna. Fluctuaties in de populatieomvang van een aantal soorten leidden wel tot significante fluctuaties in dominantie, gereflecteerd in de Simpson index.

Summary

For the Netherlands Environmental Assessment Agency (PBL) an overview was made of spatial and temporal patterns and fluctuations of the benthic diversity on the Dutch continental Shelf. The analyses were based on data of the macrobenthic fauna collected in the period 1991-2005 in the framework of the national monitoring programme MWTL.

An analysis of three diversity indices (number of species, Shannon-Wiener diversity index, Simpson's diversity index) shows that the diversity of the macrobenthic infauna in the north (Dogger Bank, the Oyster grounds, the Frisian Front) is higher than in the south (coastal waters, offshore). The results corroborate with earlier findings. The forces accounting for this major depth related division appear to be little changed.

Overall, the diversity of the macrobenthic infauna remained rather similar. Fluctuations in the population size of a few species, however, resulted in temporal changes in dominance, reflected in significant fluctuations in Simpson's diversity index.

1. Inleiding

Het Planbureau voor de Leefomgeving (PBL), ontstaan uit het Milieu- en Natuurplanbureau en het Ruimtelijk Planbureau, levert evaluaties en verkenningen over de leefkwaliteit van ons land in relatie met de milieuproblematiek op Europese en op mondiale schaal. Het PBL richt zich vooral op het ondersteunen van de nationale besluitvorming over milieu- en natuurvraagstukken. Het PBL brengt de effecten in kaart die het overheidsbeleid heeft op de natuur en op het ruimtegebruik en in het bijzonder op de biodiversiteit (www.pbl.nl). In dat kader heeft het MNP aan Wageningen IMARES gevraagd om een beeld te geven van de biodiversiteit van het benthos in de Noordzee.

De voornaamste doelen van dit overzicht zijn:

- het geven van een ruimtelijke overzicht van de diversiteit op het Nederlands Continentaal Plat
- het aangeven van ruimtelijke verschillen tussen gebieden op het Nederlands Continentaal Plat
- een temporele analyse om na te gaan of er veranderingen in de tijd zijn opgetreden
- het beschikbaar maken van digitale kaarten in de vorm van ArcGIS-shapebestanden.

2. Materiaal en methoden

2.1 Data

Er is gebruik gemaakt worden van bestaande gegevens, met name de data over de macrobenthische infauna van het Nederlands Continentaal Plat verzameld in het kader van het MWTL-programma over de jaren 1991 tot en met 2005 (zie o.a. Daan & Mulder, 2006). Tot en met 1994 werden jaarlijks 25 vaste stations bemonsterd gelegen langs 5 raaien, en op elk van deze stations werden steeds 5 box-cores genomen. Vanaf 1995 werden 100 stations bemonsterd, waaronder de 25 'oude' stations. De 75 'nieuwe' stations werden min of meer at random gekozen binnen vier deelgebieden in de Nederlandse sector: het zuidelijke deel van de Doggersbank, de Oestergronden, het overige offshore gebied en de kustzone (*Figuur 1*). Per station werd slechts één box-core genomen (Holtmann et al., 1996a). De gekozen deelgebieden zijn onder meer gebaseerd op de uitkomsten van een analyse van bodemfaunagemeenschappen in de Noordzee door Holtmann et al (1996b) and Künitzer et al (1992) en analyses naar het onderscheidend vermogen van de tot dan toe gevolgde steekproefopzet en mogelijke alternatieven (van der Meer, 1994, van der Meer, 1997). In dit rapport zijn daarom de termen gemeenschap en deelgebied onderling uitwisselbaar.

2.2 Biodiversiteit

Als maat voor de biodiversiteit zijn drie diversiteitsindices bepaald: het aantal soorten, de Shannon-Wiener index en Simpsons index voor dominantie. Deze drie veel gebruikte indices houden in verschillende mate rekening met de dominantie van bepaalde soorten. Het aantal soorten (S) is onafhankelijk van de verdeling van de individuen over de aanwezige soorten. Bij de Shannon-Wiener index (H') wordt rekening gehouden met het relatieve aandeel van iedere soort. De index bereikt een maximum wanneer alle soorten in gelijke aantallen voorkomen. Bij de Simpson index (SI) wordt de dominantie van een soort zwaarder meegeteld. Lagere waarden (lagere dominantie) indiceren een hogere diversiteit.

$$H' = -\sum_{j=1}^s p_j \log_e p_j$$

$$SI = \sum_{j=1}^s p_j^2$$

met: $p_j = n_j/N$
N = het totaal aantal individuen in een monster
 n_j = het aantal individuen van soort (taxon) j
S = het totaal aantal soorten (taxa) in een monster.

Hill (1973) toonde aan dat deze indices als een uniforme reeks geschreven kunnen worden ($N_0 = S$, $N_1 = \exp(H')$, $N_2 = 1/SI$, ..., N_∞), waarbij de opeenvolgende indices minder gewicht toekennen aan zeldzame soorten.

De berekeningen zijn uitgevoerd op de ruwe data. Om de bemonsteringsinspanning per locatie zo beperkt mogelijk te houden – het aantal soorten is immers afhankelijk van de bemonsterde oppervlakte - zijn voor de periode 1991-1994 uitsluitend de gegevens van de eerst genomen box-core gebruikt, alhoewel er in die periode per locatie vijf box-cores genomen werden. Dit is gedaan om de vergelijkbaarheid van de gegevens uit de verschillende perioden te vergroten, na 1994 is immers ook maar een enkele box-core per locatie genomen.

2.3 Kaarten

Om het project binnen de beschikbare tijd te kunnen uitvoeren, is het kaartmateriaal niet per jaar gemaakt. Voordeel hiervan is ook dat kleine jaarlijkse verschillen deels gemaskeerd zijn, wat een beter ruimtelijk beeld oplevert. De berekende gegevens zijn over twee jaar gemiddeld. Er zijn kaarten gemaakt van: 91/92 93/94 95/96 96/97 98/99 2000/01 02/03 04/05. Het jaar 1996 is tweemaal gebruikt om, terugrekenend van 2004/2005, vergelijkbaar gemiddeldes van 2 jaar te hebben. Anders bleef 1995 als een enkel jaar over.

De kaarten zijn gemaakt met behulp van interpolatie (ordinary kriging) tussen de puntwaarnemingen. Om de voorspelling meer realiteitswaarde te geven, werd co-kriging met de EUNIS ecotopenkaart (*Figuur 2*) uitgevoerd. De kaarten werden gemaakt met ESRI ArcMap 9.1. De gegevens zijn nadien per uurhokken (5*5 km) bepaald, en omgezet in shapefiles met de berekende waarde per uurhok. Voor de enkelvoudige monsters uit de periode 1991-1994 is geen interpolatie en co-kriging toegepast omdat de ruimtelijke dekking te gering is.

2.4 Statistische analyse

Alle analyses werden uitgevoerd in R (versie 2.7.2, www.r-project.org).

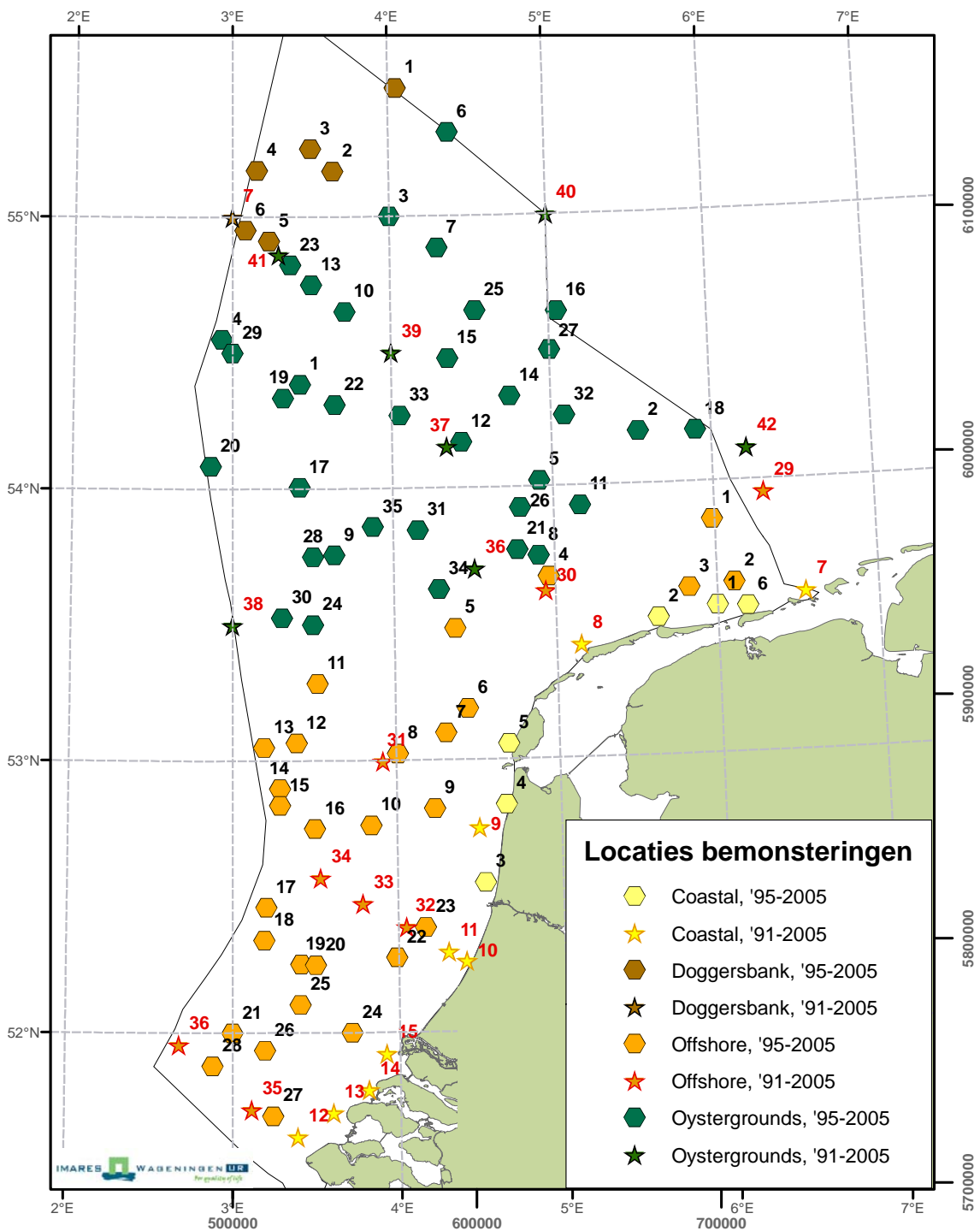
De (getransformeerde) data werden primair geanalyseerd op verschillen in tijd en ruimte aan de hand van lineaire modellen. De gegevens voor de afzonderlijke jaren werden gebruikt (dus geen 2-jaarlijkse perioden zoals bij de kaarten). In het geval de resultaten van een 'gewoon' lineair model op heterogeniteit van de varianties wezen, is een verdere analyse uitgevoerd met behulp van de methode van de gegeneraliseerde kleinste kwadraten (Generalized Least Squares, GLS), waarbij per deelgebied (Doggersbank, Oestergronden, offshore, kustzone) is gecorrigeerd voor heteroskedasticiteit door het toelaten van een andere variantie-structuur per deelgebied (argument `weights=varIdent()` bij functie `gls()` van de bibliotheek `nlme` in R; Pinheiro, 2008). Voor het nagaan van temporele trends zijn verdere analyses uitgevoerd met gecentreerde en geschaalde data. Daarbij is ook nagegaan in hoeverre het lineaire model verbeterd kon worden door toevoeging van een random asafsnede, random asafsnede en helling en autocorrelatie per locatie (functie `lme()` van bibliotheek `nlme` in R). Lineaire modellen laten toe om een inzicht te krijgen in de gemiddelde veranderingen over de beschouwde periode. Maar de echte patronen kunnen ook niet lineair zijn. Daarom is tot slot nagegaan of een model met zogenaamde 'smoothers', een zogenaamd Gegeneraliseerd Additief Model (functie `gam()` van bibliotheek `mgcv`; Wood, 2008), waarbij een vloeiende lijn tussen de datapunten wordt geschat door steeds subselecties van de data te nemen, beter is dan een lineair model.

Voor de validatie van de lineaire modellen is nagegaan of de residuen normaal verdeeld waren (via histogrammen en QQ-plots), of er geen patronen waren in een grafiek van residuel tegenover berekende waarden (nagaan van homogeniteit), en of er geen patronen waren in grafieken van residuen tegenover de gebruikte variabelen jaar en deelgebied (onafhankelijkheid van de residuen).

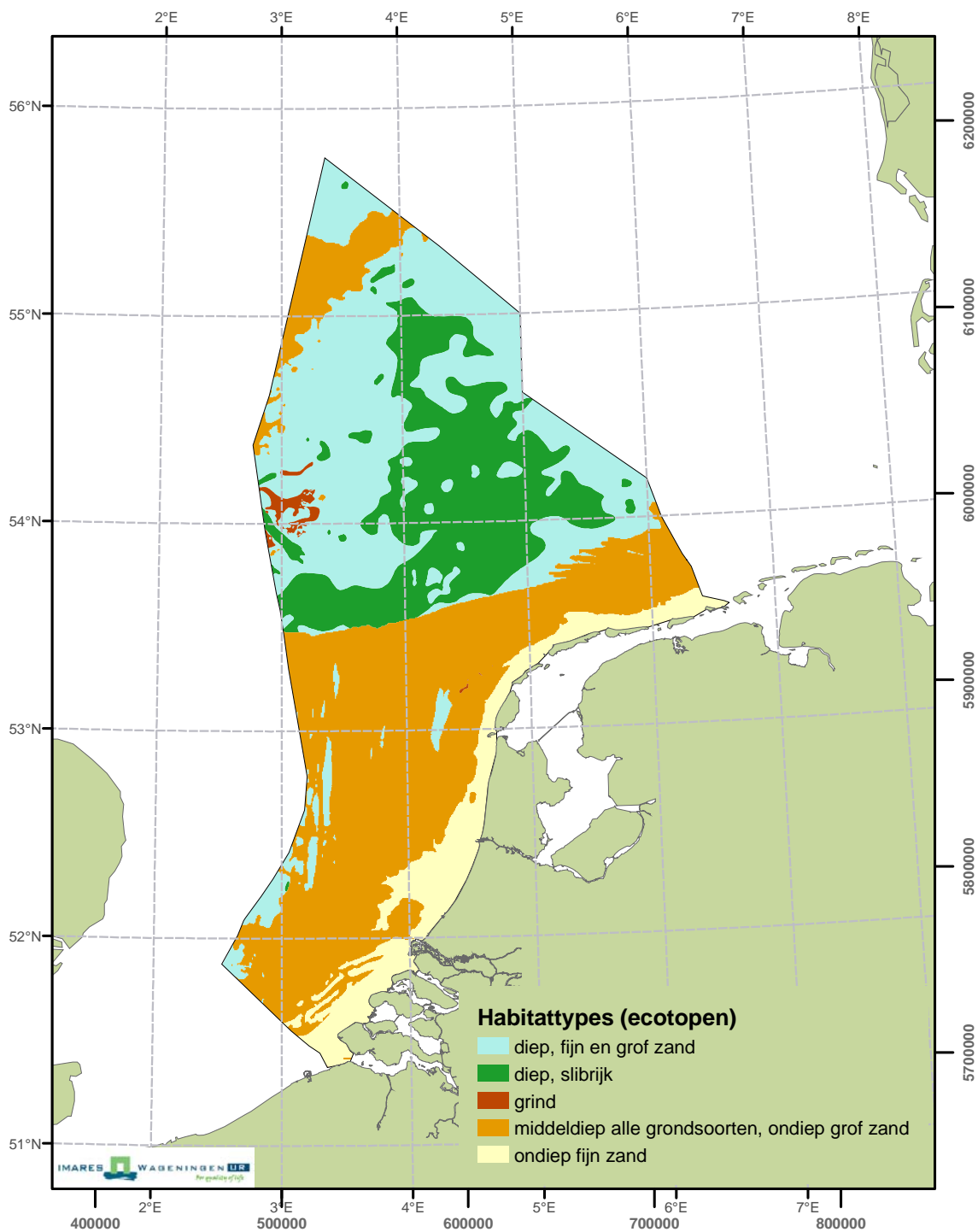
Analyses werden zowel uitgevoerd met de data per locatie als (deels) met de gemiddelde data per deelgebied. Iedere locatie is toegekend aan een deelgebied volgens de opzet van het monitoringsprogramma MWTL. Eén waarneming is uit de database geschrapt. Op één locatie in de Oestergronden (Oys9) werd in 1996 geen enkel individu gevonden. Dit is – gezien het aantal soorten en individuen op andere tijdstippen en locaties in de Oestergronden – als een artefact beschouwd.

De verdeling van het Nederlands Continentaal Plat in deelgebieden komt grotendeels overeen met de verdeling in ecotopen. Bij deze laatste zijn de Oestergronden nog verder verdeeld in een fijnzandiger en slibrijker gebied. Een clustering van de benthosgegevens geeft echter een andere verdeling (Witbaard, niet gepubliceerd). Daarom is de trendanalyse beperkt tot de gehele Oestergronden, en niet tot een analyse met een verdere verdeling.

In de gebruikte modellen is geen ruimtelijke correlatiestructuur ingebouwd. Mogelijk kan de inbouw grote invloed hebben op de p-waarden en de standaardfouten. Het is aan te bevelen dit bij toekomstige analyses mee te nemen.



Figuur 1. Ligging van de locaties bemonsterd tijdens de MWTL-campagnes in de periode 1991-2005. De kleur geeft het deelgebied aan, het symbool de periode van bemonstering. Stationsnummers van de locaties bemonsterd over de hele periode zijn in rood weergegeven, stationsnummers van de locaties enkel bemonsterd sinds 1995 in zwart.



Figuur 2. Ecotopen op het Nederlands Continentaal Plat (de Jong, 1999).

3. Resultaten

3.1 Aantal soorten

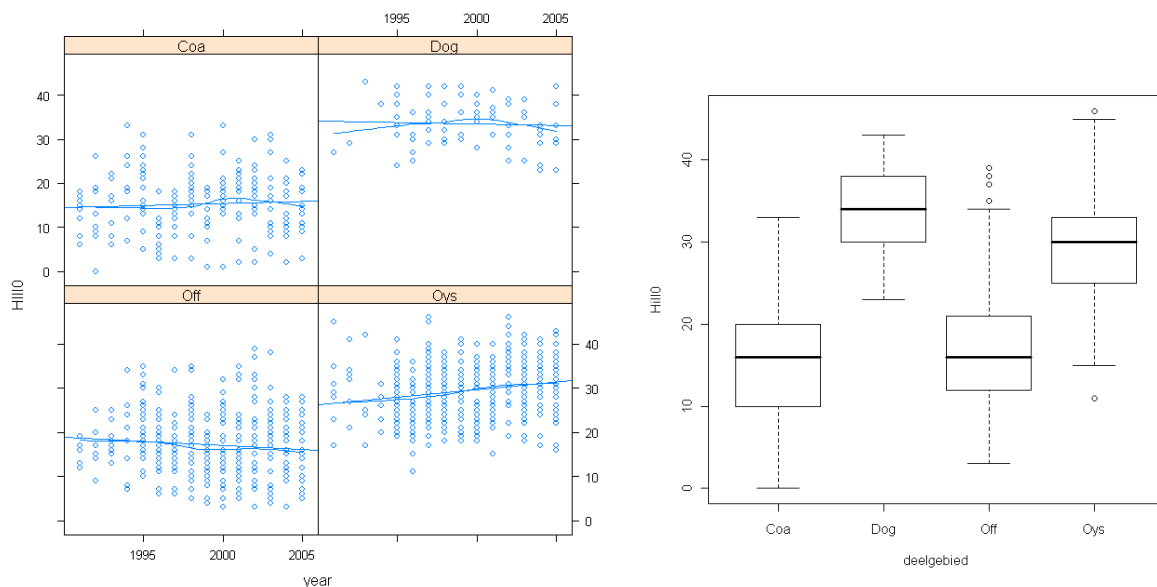
3.1.1 Algemene beschrijving

Het aantal soorten is in het noorden van het NCP (Doggersbank, Friese Front, Oestergronden) hoger dan in het zuiden (de overige offshore-gebieden en de kustzone) (Figuur 3). Dat blijkt ook uit het kaartmateriaal (Figuur 4).

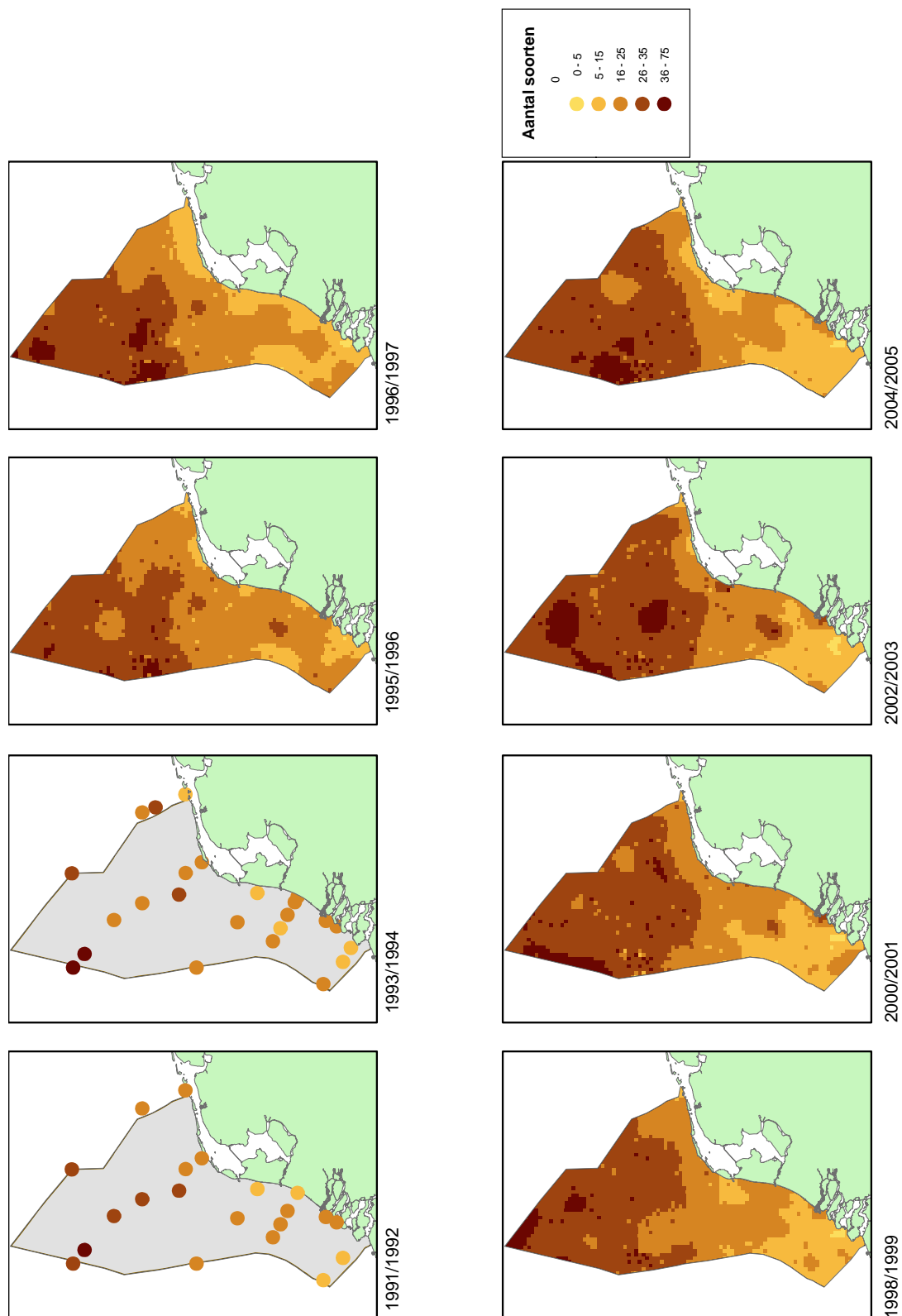
In de tijd lijken er erg veel verschuivingen op te treden, maar deze zijn deels veroorzaakt door kleine veranderingen. Bij het kiezen van iets andere klassegrenzen verandert het patroon binnen de hogere (meer dan 25 soorten) en binnen de lagere (minder dan 25 soorten) klassen. Het verschil tussen noord en zuid blijft.

Er zijn niet direct duidelijke temporele patronen (Figuur 3). Per jaar is er immers een grote spreiding en de spreiding binnen een jaar is veelal groter dan de spreiding tussen de jaren.

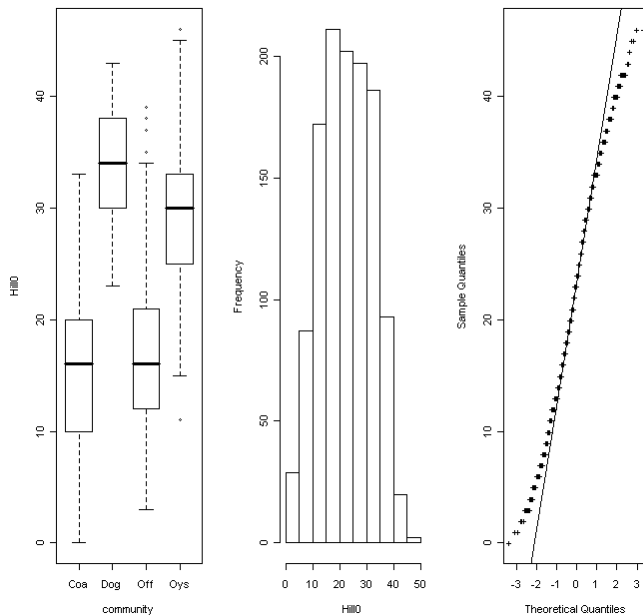
Het gemeten aantal soorten per stations lijkt normaal verdeeld (zie histogram en QQ-plot in Figuur 5), en de data zijn verder geanalyseerd zonder transformatie.



Figuur 3. Plot van aantal soorten (Hill0) op iedere locatie, met regressielijn en lowess-curve (links) en box-and-whisker plot (rechts) per deelgebied (Dog = Doggersbank, Oys = Oestergronden, Coa = kustzone, Off = rest van offshore-gebied,)



Figuur 4. Aantal soorten (co-kriging met EUNIS-ecotopenkaart)



Figuur 5. Links: box-and-whisker plot van het aantal soorten (HII0) per deelgebied (Dog = Doggersbank, Oys = Oestergronden, Off = rest van offshore-gebied, Coa = kustzone). Midden: histogram van het aantal soorten. Rechts: QQ-plot van het aantal soorten.

3.1.2 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van data per locatie

Een GLS-analyse gecorrigeerd voor heteroskedasticiteit maar zonder toevoeging van een interactieterm duidt op significante verschillen in ruimte en tijd:

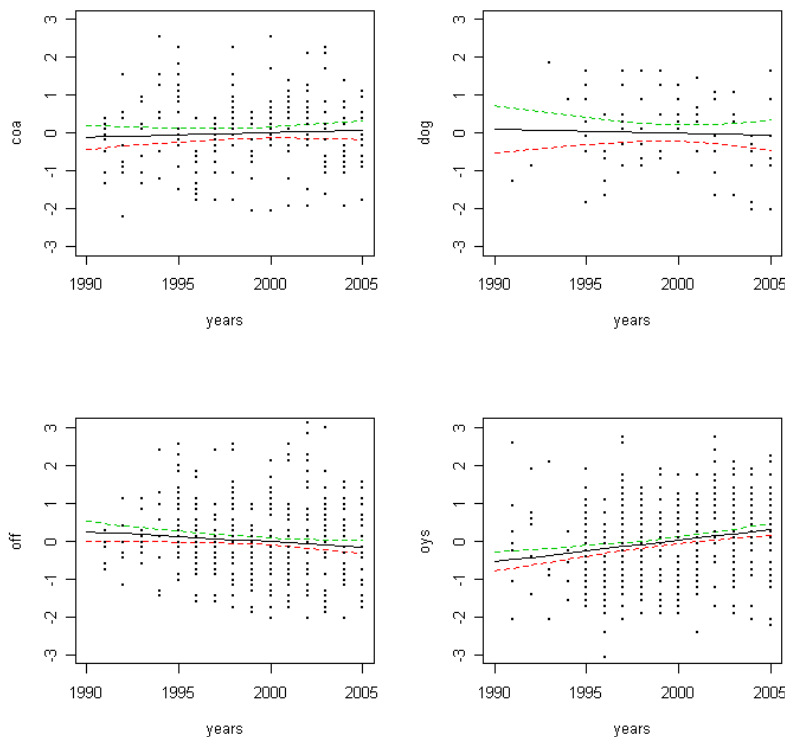
	numDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	17508.703	<.0001
year	1	18.724	<.0001
community	3	462.051	<.0001

Maar een GLS-model met interactie tussen tijd en ruimte is beter dan een model zonder interactie ($p=0.0001$). Trends zijn dus niet in alle deelgebieden van het NCP gelijk Er is een verandering in de tijd van de verschillen tussen de deelgebieden.

Bij een analyse van gecentreerde en geschaalde data blijkt een GLS-model niet beter dan een 'gewoon' lineair model (LM-model). De ANOVA-tabel wijst ook hier op een significante interactie tussen tijd en ruimte. Logischerwijze is er, door gebruik van gecentreerde en geschaalde gegevens, geen verschil tussen de deelgebieden.

	numDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	0.000000	1.0000
year	1	3.240565	0.0721
factor(community)	3	0.008769	0.9989
year:factor(community)	3	7.237816	0.0001

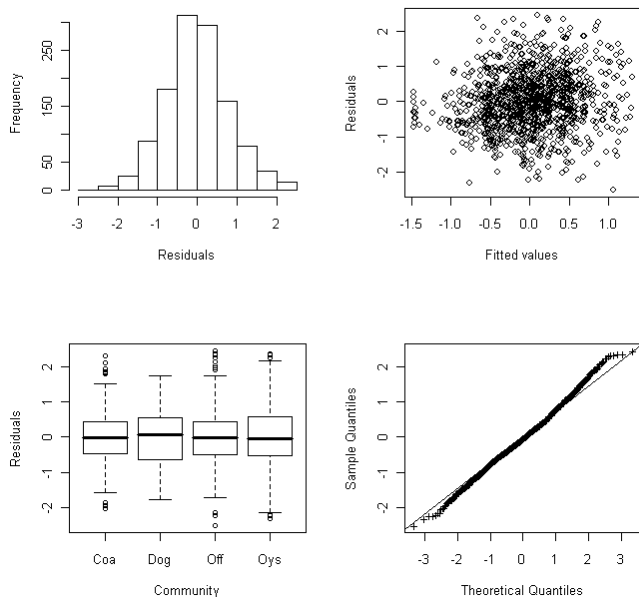
Er lijkt echter enkel sprake van een toename in het aantal soorten in de Oestergronden (Figuur 6).



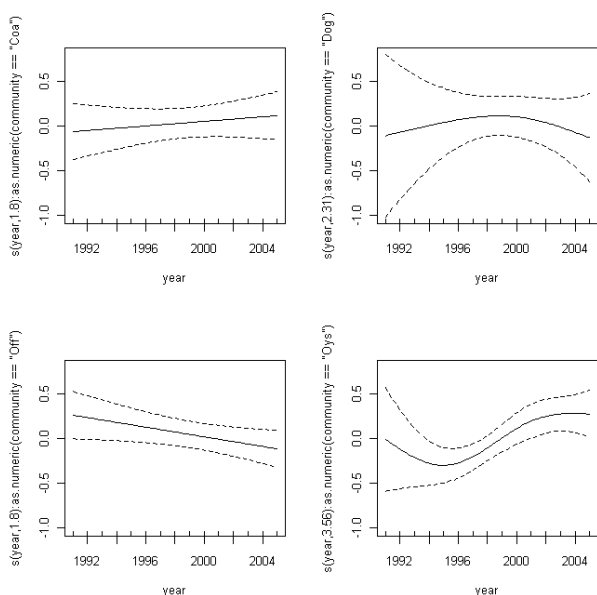
Figuur 6. Temporele trend van aantal soorten (geschaalde data) voor de vier deelgebieden (dog = Doggersbank, oys = Oestergronden, coa = kustzone, off = rest van offshore-gebied, coa = kustzone). De gefitte functie (LM-model met interactie) en 95%-confidentiebetrouwbaarheidsintervallen zijn gegeven.

Het model kan verder verbeterd worden door toevoeging van een random asafsnode ($p < 0.0001$) en een temporele autocorrelatiefunctie ($\rho = 0.03$) (modelvalidatie: Figuur 7). De correlatie tussen de opeenvolgende jaren is overigens erg laag ($\phi = 0.07$). De uitkomst van het model blijft hetzelfde: een significante interactie tussen tijd en ruimte ($p < 0.0001$). Een weergaven van de residuen versus gefitte waarden per deelgebied (en niet van alle waardes zoals in Figuur 7) wijst op een mogelijk 'cone effect'. Worteltransformatie van de data resulteert in een verbetering van de residuen, maar verandert niets aan de uitkomsten.

Uit een GAM-modellering met verschillende 'smoothers' per gebied blijkt dat lineaire modellen even goed zijn (Figuur 8).



Figuur 7. Grafische output van LM-model met random asafsnode en autocorrelatiefunctie ter verificatie van assumpties met betrekking tot de verdeling, de homogeniteit en de onafhankelijkheid van de residuen (geschaalde data).



Figuur 8. Aantal soorten. Grafische weergave van 'smoothers' en 95%-betrouwbaarheidsintervallen van Gegeneraliseerd Additief Model, met verschillende 'smoothers' per deelgebied (geschaalde data).

3.1.3 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van gemiddelde waardes per deelgebied

Een 'gewone' lineaire regressie wijst op verschillen in aantal soorten per deelgebied (modelvalidatie: Figuur 9). Het aantal soorten op de Doggersbank en in de Oestergronden is significant hoger dan in de kustzone (p-waardes voor Doggersbank, Oestergronden en Offshore zijn t.o.v. kustzone, de baseline (en daarom niet in tabel gegeven). Dat blijkt ook uit *Figuur 10*. De helling (trend) is dezelfde in ieder gebied: een model met interactie is niet beter dan een model zonder interactie ($p=0.5119$). De helling (trend) is niet significant verschillend van nul ($p=0.4859$):

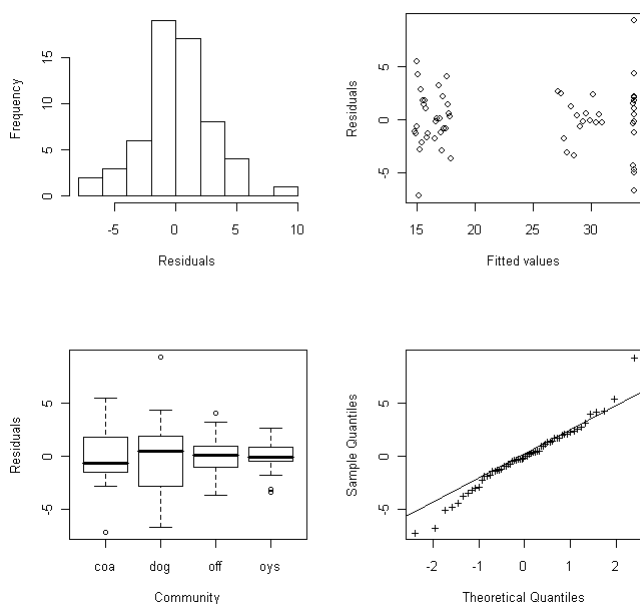
```

Coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)   -110.82292   179.81303   -0.616   0.5402
t.mean         0.06314     0.09000    0.702   0.4859
factor(com.mean)dog    18.33693     1.09977   16.673 <2e-16 ***
factor(com.mean)off    1.89685     1.09977    1.725  0.0902 .
factor(com.mean)oys    13.70534     1.09977   12.462 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

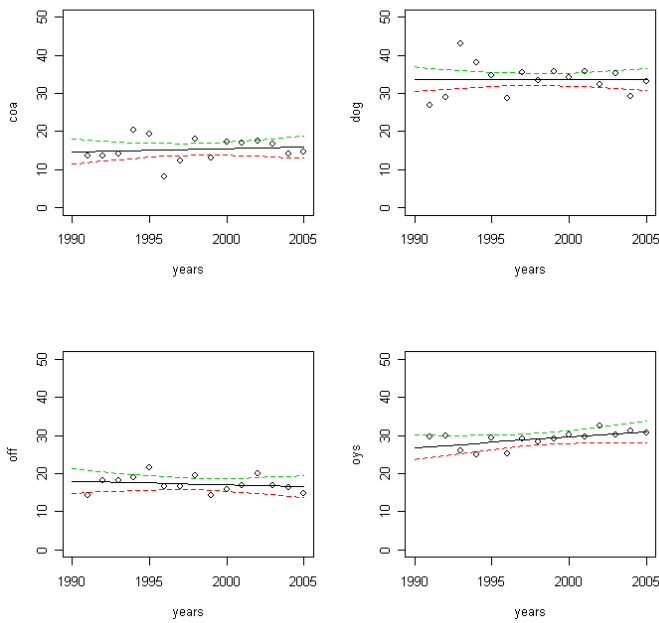
Residual standard error: 3.012 on 55 degrees of freedom
Multiple R-Squared:  0.8783,    Adjusted R-squared:  0.8694
F-statistic: 99.22 on 4 and 55 DF,  p-value: < 2.2e-16

```

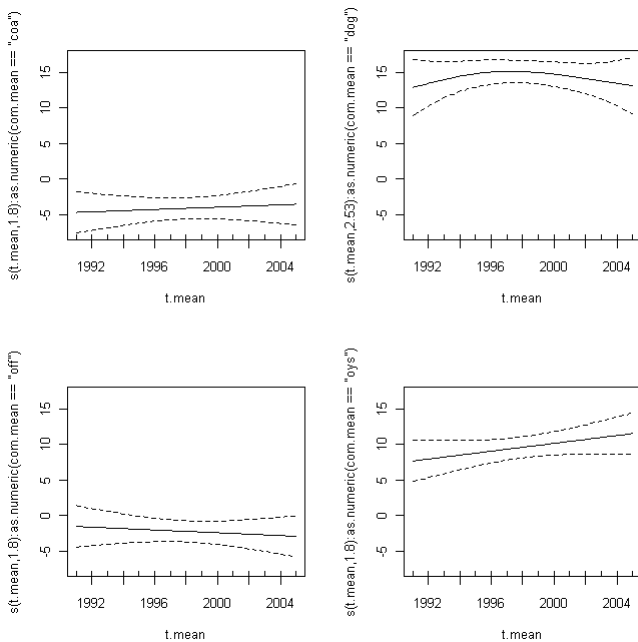
Er is dus globaal gezien geen sprake van een verandering in het aantal soorten in de tijd. Uit een GAM-modellering met verschillende 'smoothers' per gebied blijkt dat lineaire modellen even goed zijn (Figuur 11). 'Smoothers' zijn dus niet nodig voor beschrijven van trend.



Figuur 9. Aantal soorten. Grafische output van LM-model ter verificatie van assumpties met betrekking tot de verdeling, de homogeniteit en de onafhankelijkheid van de residuen (data: gemiddelde per jaar).



Figuur 10. Temporele trend van gemiddeld aantal soorten voor de vier deelgebieden (dog = Doggersbank, oys = Oestergronden, coa = kustzone, off = rest van offshore-gebied). De gefitte functie (LM-model zonder interactie) en 95%-betrouwbaarheidsintervallen zijn gegeven (data: gemiddelde per jaar).



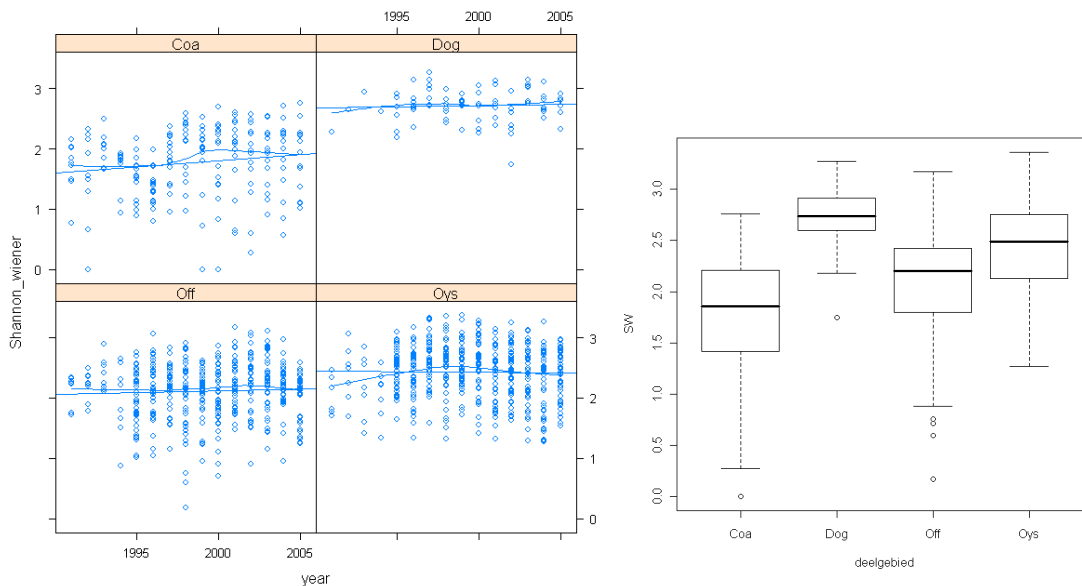
Figuur 11. Aantal soorten. Grafische weergave van 'smoothers' en 95%-betrouwbaarheidsintervallen van Gegeneraliseerd Additief Model, met verschillende 'smoothers' per deelgebied (data: gemiddelde per jaar).

3.2 Shannon-Wiener

3.2.1 Algemene beschrijving

Zoals voor het aantal soorten zijn voor de Shannon-Wiener index op het eerste zicht weinig duidelijke patronen te zien (Figuur 12, Figuur 13 en Figuur 14). Ruimtelijk blijkt een hogere diversiteit op de Doggersbank, in het Friese Front en in de Oestergronden.

Om een normale verdeling te krijgen, zijn de data getransformeerd (vierkantswortel($\exp(\text{Shannon-Wiener})$)). (Figuur 14).

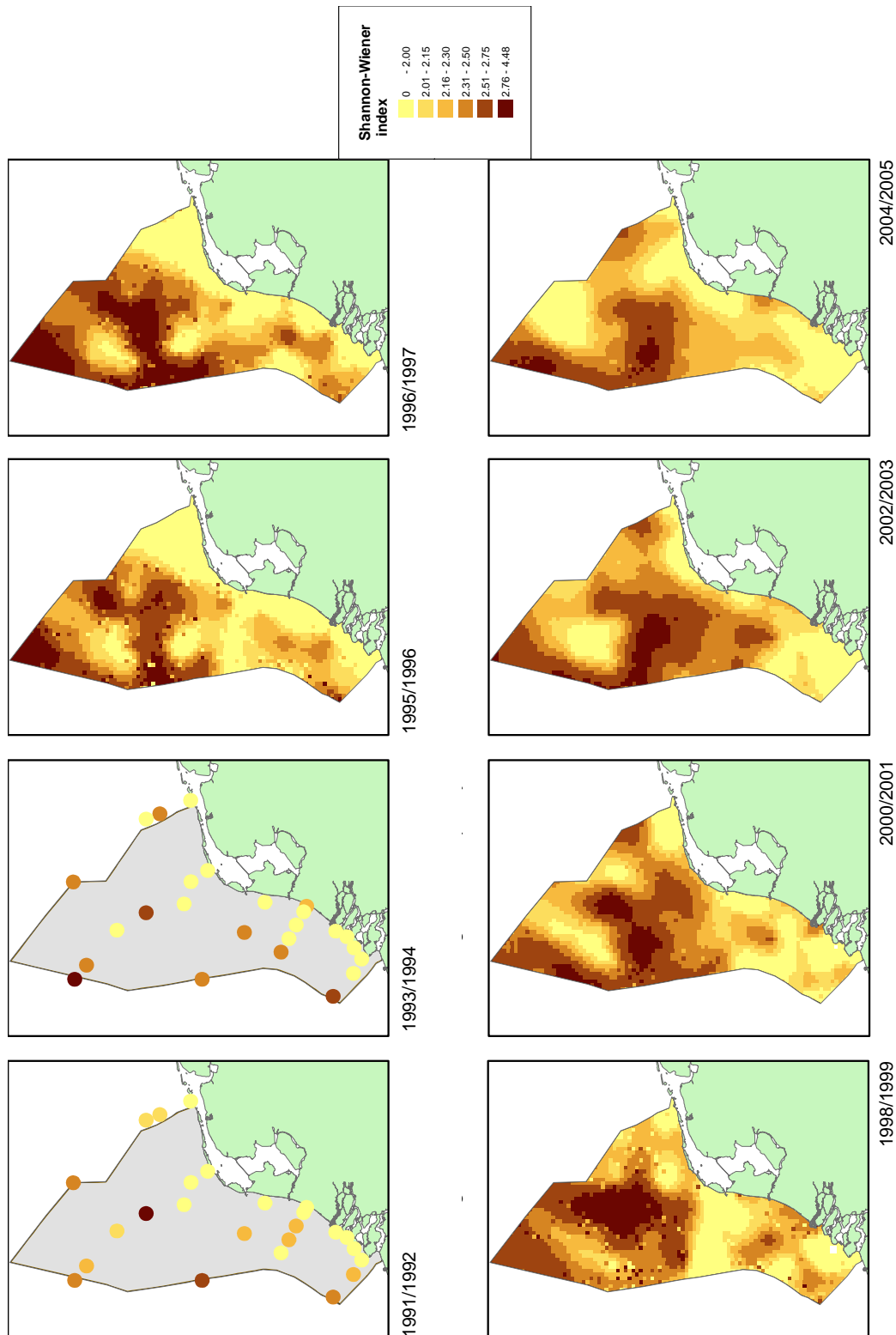


Figuur 12. Plot van de Shannon-Wiener index op iedere locatie, met regressielijn en lowess-curve (links) en box-and-whisker plot (rechts) per deelgebied (Coa = kustzone, Dog = Doggersbank, Off = rest van offshore-gebied, Oys = Oestergronden,).

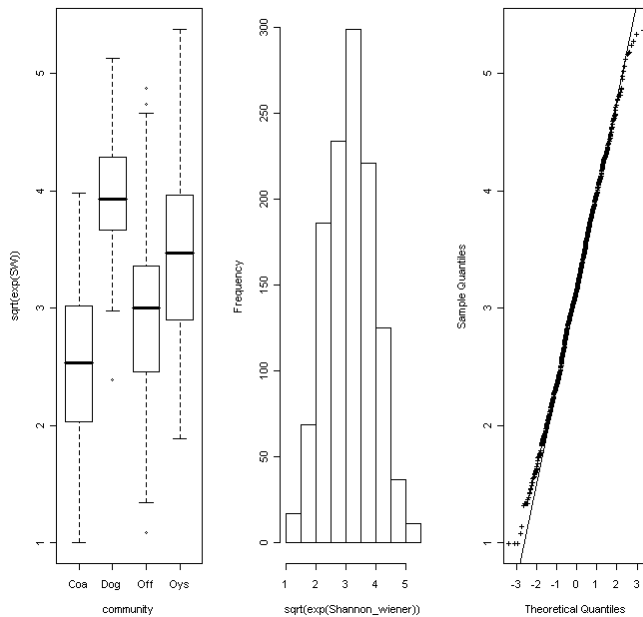
3.2.2 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van data per locatie

Een GLS-model met interactie tussen tijd en ruimte blijkt niet beter dan een model zonder interactie ($p=0.1944$). Het GLS-model zonder interactie wijst enkel op significante verschillen in de ruimte, niet in de tijd:

	numDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	2.63261	0.1050
year	1	3.47021	0.0627
community	3	165.00225	<.0001



Figuur 13. Shannon-Wiener index (co-krigging met EUNIS ecotopenkaart).



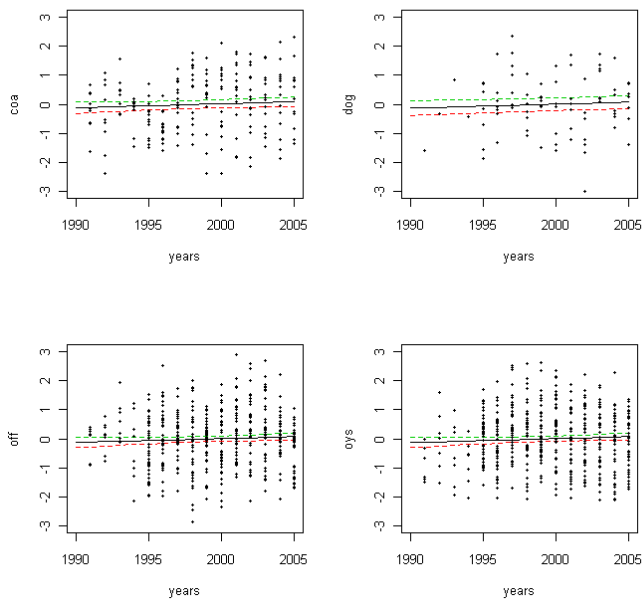
Figuur 14. Links: box-and-whisker plot van $\sqrt{\exp(\text{Shannon-Wiener})}$ per deelgebied (Dog = Doggersbank, Oys = Oestergronden, Off = rest van offshore-gebied, Coa = kustzone). Midden: histogram van $\sqrt{\exp(\text{Shannon-Wiener})}$. Rechts: QQ-plot van $\sqrt{\exp(\text{Shannon-Wiener})}$.

Bij de analyse van gecentreerde en geschaalde gegevens blijkt een GLS-model niet beter dan een 'gewoon' lineair model (LM). Daarenboven is een model met interactie niet beter dan een model zonder interactie ($p=0.1079$). De ANOVA-tabel duidt niet op significante veranderingen in de tijd. Dat is ook duidelijk te zien in de weergave van de gefitte functie per deelgebied (Figuur 15). Logischerwijze is er, door gebruik van gecentreerde en geschaalde gegevens, geen verschil tussen de deelgebieden.

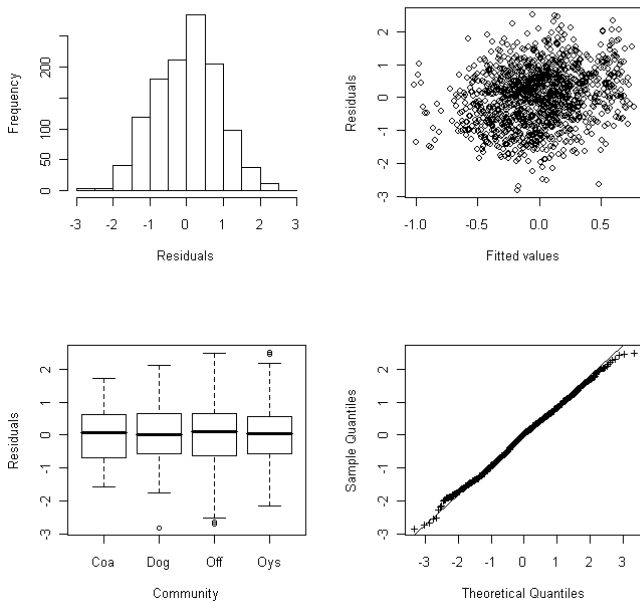
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
year	1	2.98	2.98	2.9854	0.08428
community	3	0.02	0.01	0.0081	0.99900
Residuals	1194	1192.00	1.00		

Het model kan verder verbeterd worden door toevoeging van een random asafsnede ($p<0.001$) en autocorrelatie per station ($p<0.001$) (modelvalidatie: Figuur 16). De correlatie tussen opeenvolgende jaren is hoger dan voor het aantal soorten ($\phi=0.23$).

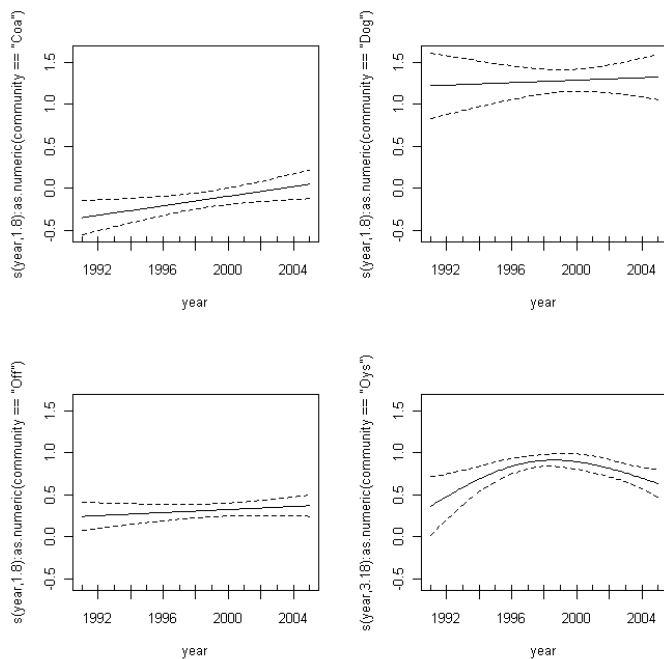
Uit een GAM-modellering met verschillende 'smoothers' per deelgebied blijkt dat lineaire modellen even goed zijn, met uitzondering van de Oestergronden (Figuur 17). Daar is er namelijk eerst sprake van een toename, gevolgd door een afname. Voor de Doggersbank en het Offshore-gebied past ook een horizontale lijn (geen trend) binnen de confidentie-intervallen.



Figuur 15. Temporele trend van (getransformeerde) Shannon-Wiener voor de vier deelgebieden (dog = Doggersbank, oys = Oestergronden, off = rest van offshore-gebied, coa = kustzone). De gefitte functie (LM-model zonder interactie) en confidentie-interval zijn gegeven (geschaalde data).



Figuur 16. Shannon-Wiener. Grafische output van LM-model met random asafsnede en autocorrelatiefunctie ter verificatie van assumpties met betrekking tot de verdeling, de homogeniteit en de onafhankelijkheid van de residuen (geschaalde data).



Figuur 17. Shannon-Wiener. Grafische weergave van 'smoothers' en confidentie-intervallen van Gegeneraliseerd Additief Model, met verschillende 'smoothers' per deelgebied (geschaalde data).

3.2.3 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van gemiddelde waarden per deelgebied

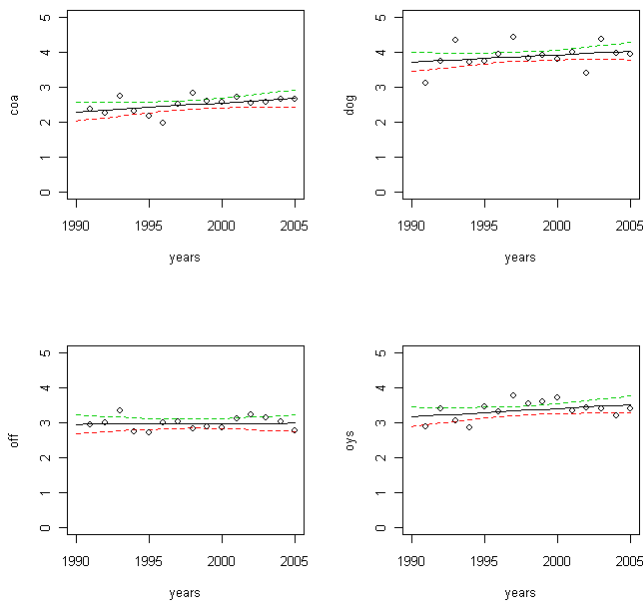
Een 'gewone' lineaire regressie wijst op verschillen in de Shannon-Wiener index per deelgebied. De index op de Doggersbank, de Oestergronden en de offshore zijn significant verschillend van deze in de kustzone. De helling (trend) is dezelfde in ieder gebied: een model met interactie is niet beter dan een model zonder interactie ($p=0.6876$). De helling (trend) is ook significant verschillend van nul:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept)	-33.250088	15.021744	-2.213	0.0310	*
t.mean	0.017894	0.007518	2.380	0.0208	*
factor(com.mean)dog	1.380256	0.091875	15.023	< 2e-16	***
factor(com.mean)off	0.469586	0.091875	5.111	4.16e-06	***
factor(com.mean)oys	0.854638	0.091875	9.302	6.98e-13	***

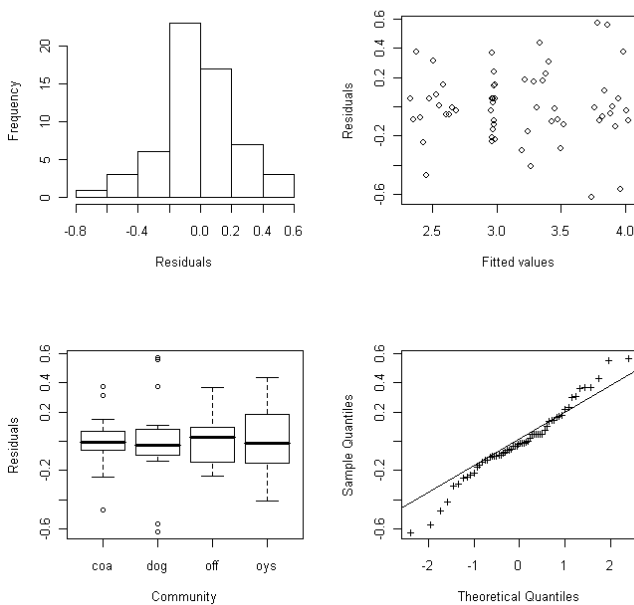
 Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.2516 on 55 degrees of freedom
 Multiple R-squared: 0.8191, Adjusted R-squared: 0.806
 F-statistic: 62.28 on 4 and 55 DF, p-value: < 2.2e-16

Het model wijst op een lichte toename in het kustgebied, de Oestergronden en op de Doggersbank (Figuur 18), maar een horizontale lijn past ook binnen de confidentie-intervallen. De modelvalidatie wijst verder op het niet voldoen van de analyse aan de assumpties (Figuur 19). Voor de analyse van gemiddelde waarden had wellicht beter een andere transformatie gebruikt moeten worden.

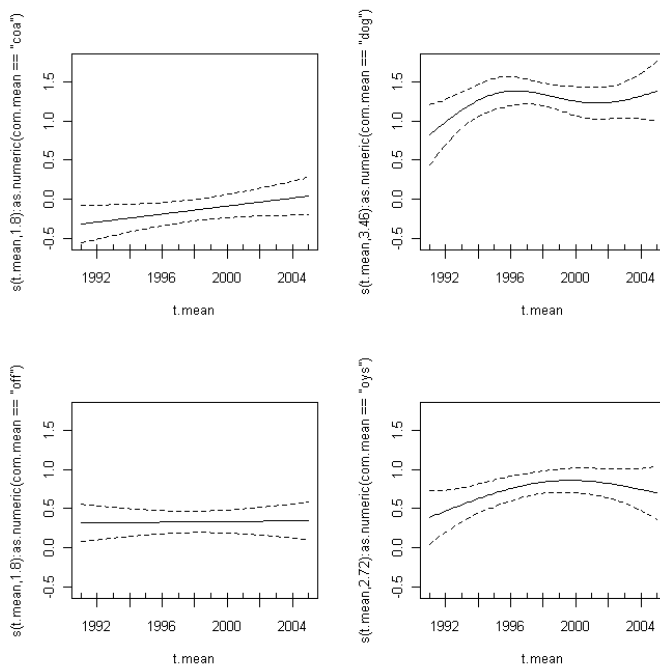


Figuur 18. Temporele trend van de Shannon-Wiener index voor de vier deelgebieden (dog = Doggersbank, oys = Oestergronden, off = rest van offshore-gebied, coa = kustzone). De gefitte functie (LM-model zonder interactie) en 95%-betrouwbaarheidsintervallen zijn gegeven (data: gemiddelde per jaar).



Figuur 19. Aantal soorten. Grafische output van LM-model ter verificatie van assumpties met betrekking tot de verdeling, de homogeniteit en de onafhankelijkheid van de residuen (data: gemiddelde per jaar).

Uit een GAM-modellering met verschillende 'smoothers' per deelgebied blijkt dat een lineair model niet voldoet voor de Oestergronden (Figuur 20), wat ook al bleek uit de analyse van de data per locatie (Figuur 17). Het verloop wordt beter beschreven door een stijging in de eerste periode gevolgd door een lichte daling sinds 2000. Voor de Doggersbank en het Offshore-gebied past ook een horizontale lijn (geen trend) binnen de confidentie-intervallen.



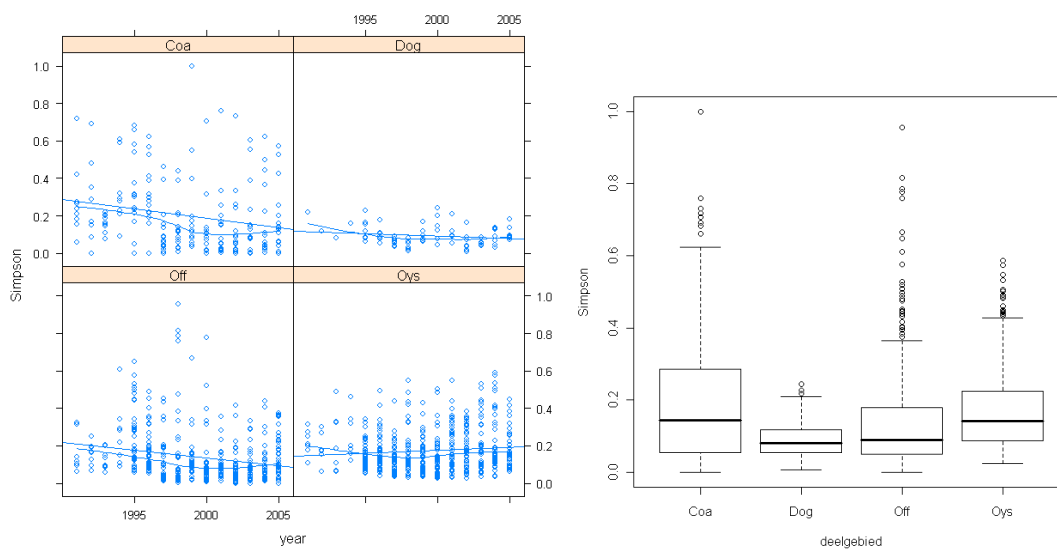
Figuur 20. Shannon-Wiener index. Grafische weergave van 'smoothers' en confidentie-intervallen van Generaliseerd Additief Model, met verschillen 'smoothers' per deelgebied (data: gemiddelde per jaar).

3.3 Simpson

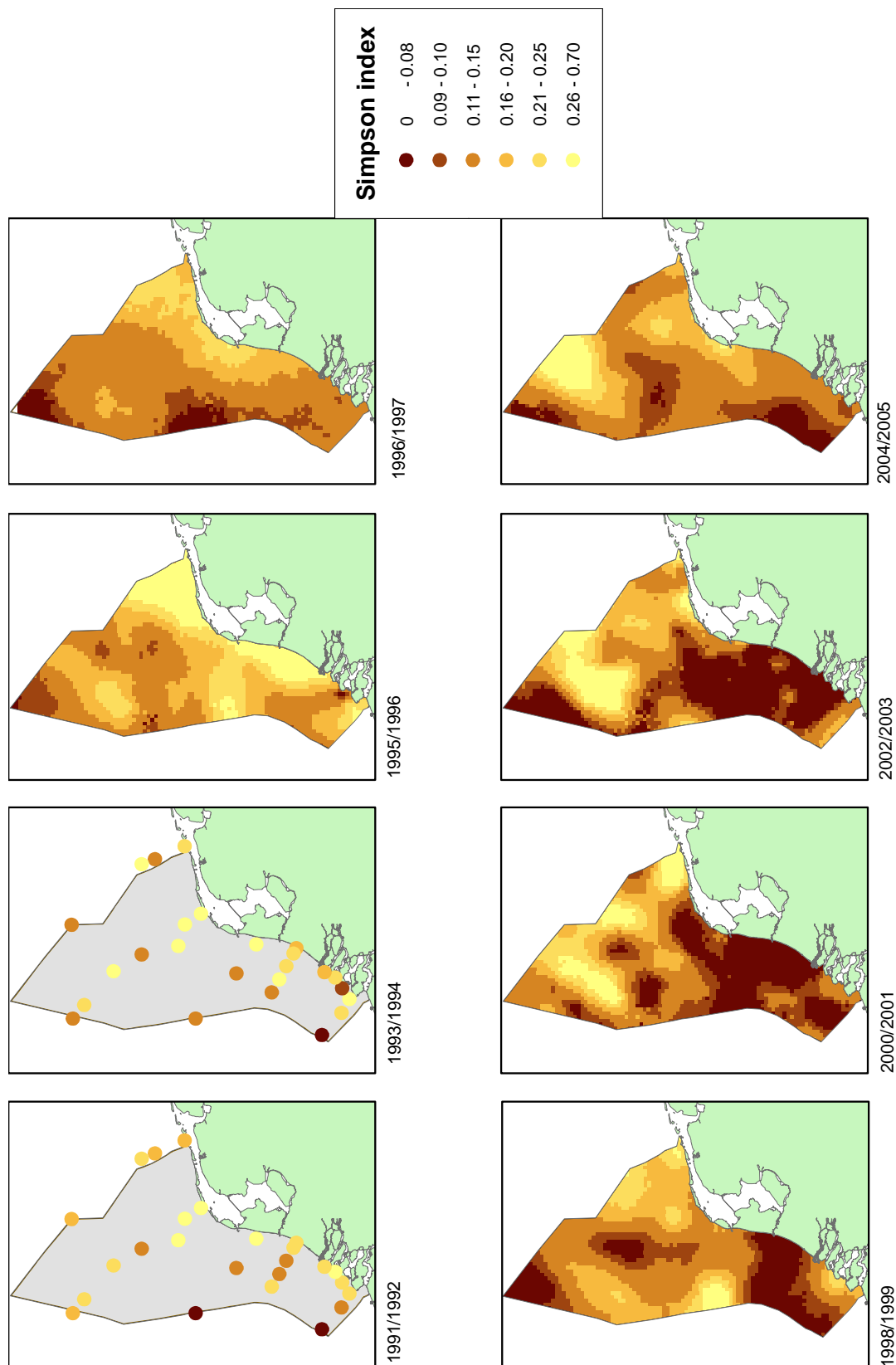
3.3.1 Algemene beschrijving

Net zoals de andere diversiteitsindices heeft ook de Simpson index per jaar een grote spreiding, is de spreiding binnen een jaar groter dan de spreiding tussen de jaren (Figuur 21), en vertoont de index grote ruimtelijke verschillen (Figuur 22). Er lijkt in alle gebieden, op de Oestergronden na, een afname van de index.

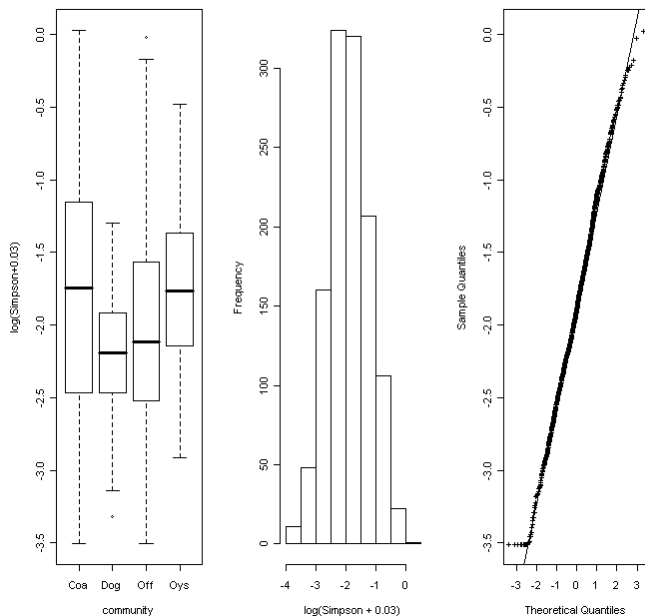
Om een normale verdeling te krijgen, zijn de data voor de verdere analyses getransformeerd ($\log(\text{Simpson}+0.03)$) (Figuur 23).



Figuur 21. Plot van de Simpson index op iedere locatie, met regreissielijn en lowess-curve (links) en box-and-whisker plot (rechts) per deelgebied (Dog = Doggersbank, Oys = Oestergronden, Off = rest van offshore-gebied, Coa = kustzone).



Figuur 22. Simpson index (co-krigging met EUNIS ecotopenkaart).



Figuur 23. Links: box-and-whisker plot van $\log(\text{Simpson}+0.03)$ per deelgebied (Dog = Doggersbank, Oys = Oestergronden, Off = rest van offshore-gebied, Coa = kustzone). Midden: histogram van $\log(\text{Simpson}+0.03)$. Rechts: QQ-plot van $\sqrt{\exp(\text{Shannon-Wiener})}$.

3.3.2 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van data per locatie

Een GLS-analyse van de niet geschaalde en niet gecentreerde gegevens, gecorrigeerd voor heteroskedasticiteit maar zonder toevoeging van een interactieterm wijst op significante verschillen in ruimte en tijd:

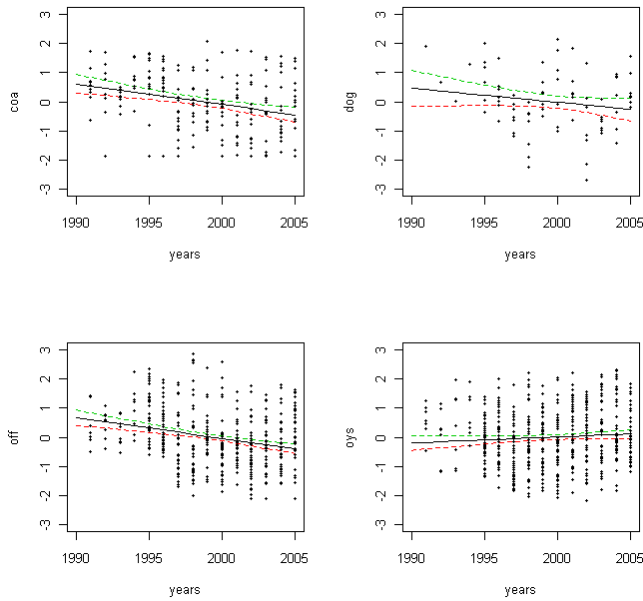
	numDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	11636.303	<.0001
year	1	14.051	2e-04
community	3	33.603	<.0001

Trends zijn echter niet in alle delen van het NCP gelijk: een model met interactie tussen tijd en ruimte is beter dan een model zonder interactie ($p < 0.0001$)

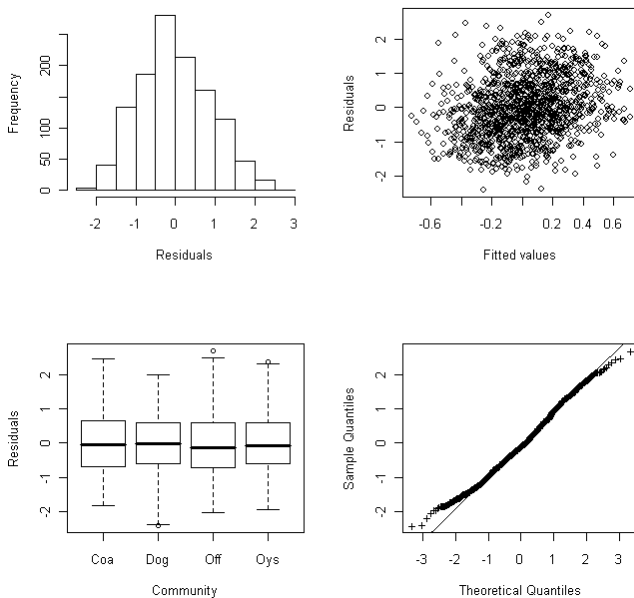
Bij een analyse van gecentreerde en geschaalde data blijkt een GLS-model niet beter dan een 'gewoon' lineair model. ($p = 0.8756$). De ANOVA-tabel van een LM-model wijst op significante interactie tussen tijd en ruimte. Logischerwijze is er, door gebruik van gecentreerde en geschaalde gegevens, geen verschil tussen de deelgebieden.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
year	1	19.45	19.45	20.2341	7.522e-06 ***
community	3	0.16	0.05	0.0548	0.9831
year:community	3	30.65	10.22	10.6312	6.712e-07 ***
Residuals	1191	1144.74	0.96		

Er lijkt met name een afname van de index in het kustgebied, op de Doggersbank en in het offshore-gebied (Figuur 24).



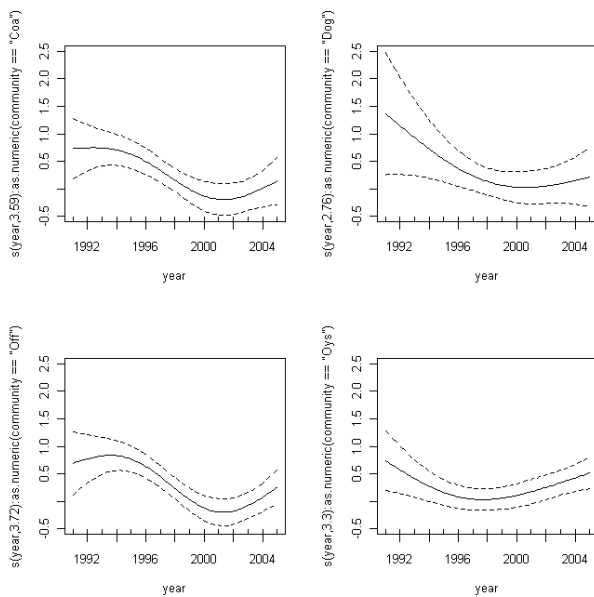
Figuur 24. Temporele trend van (getransformeerde) Simpson index voor de vier deelgebieden (dog = Doggersbank, oys = Oestergronden, off = rest van offshore-gebied, coa = kustzone). De gefitte functie (LM-model zonder interactie) en 95%-betrouwbaarheidsintervallen zijn gegeven (geschaalde data).



Figuur 25. Simpson index. Grafische output van LM-model met random asafsnode en autocorrelatiefunctie ter verificatie van assumpties met betrekking tot de verdeling, de homogeniteit en de onafhankelijkheid van de residuen (geschaalde data).

Het model kan verder verbeterd worden door toevoeging van een random asafsnode ($p < 0.001$) en autocorrelatie per station ($p < 0.001$) (modelvalidatie: Figuur 25). De correlatie tussen de opeenvolgende jaren is erg laag: $\phi = 0.07$. De uitkomst van het model blijft hetzelfde: een significante interactie tussen tijd en ruimte.

Uit de GAM-modellering blijkt dat een niet-lineair model voor de meeste gebieden beter is dan een lineair model (Figuur 26). Met name in het kustgebied en het offshore-gebied is er een daling tot begin deze eeuw gevolgd door een lichte stijging. In de andere gebieden is er min of meer eenzelfde trend – al is de daling op de Doggersbank een heel stuk groter – maar in deze gebieden kan ook een lineair model.



Figuur 26. Simpson index. Grafische weergave van 'smoothers' en confidence-intervallen van Gegeneraliseerd Additief Model, met verschillende 'smoothers' per deelgebied (geschaalde data).

3.3.3 Ruimtelijke en temporele analyse op basis van gemiddelde waarden per deelgebied

Een 'gewone' lineaire regressie wijst op verschillen tussen de deelgebieden (modelvalidatie: Figuur 28). De Simpson index op de Doggersbank is significant lager dan in de kustzone. De trend is dezelfde in ieder gebied: een model met interactie is niet beter dan een model zonder interactie ($p=0.0933$). De trend is significant verschillend van nul:

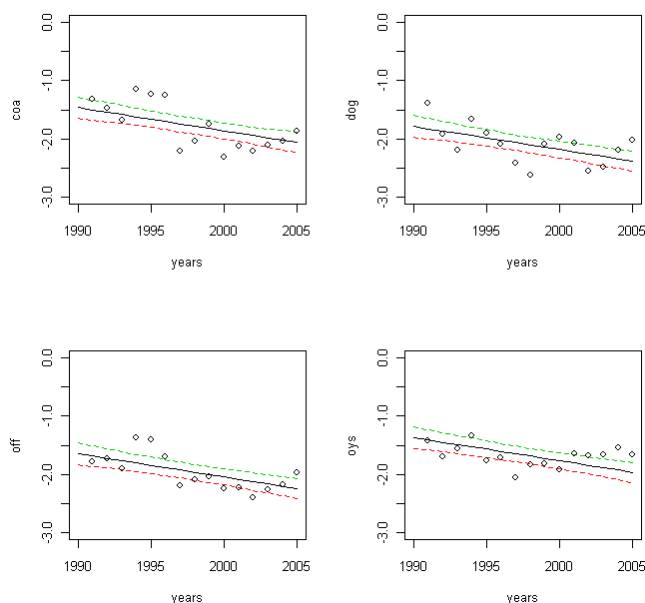
```

                Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)    77.770844  15.880855   4.897 8.92e-06 ***
t.mean         -0.039816   0.007948  -5.009 5.99e-06 ***
factor(com.mean)dog -0.321533   0.097130  -3.310 0.00165 **
factor(com.mean)off -0.182698   0.097130  -1.881 0.06527 .
factor(com.mean)oys  0.094642   0.097130   0.974 0.33413
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

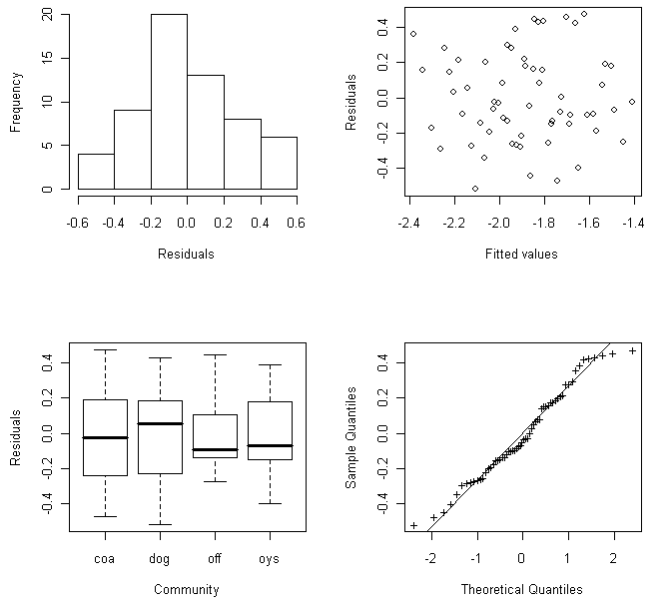
Residual standard error: 0.266 on 55 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.4613,    Adjusted R-squared:  0.4221
F-statistic: 11.77 on 4 and 55 DF,  p-value: 5.606e-07

```

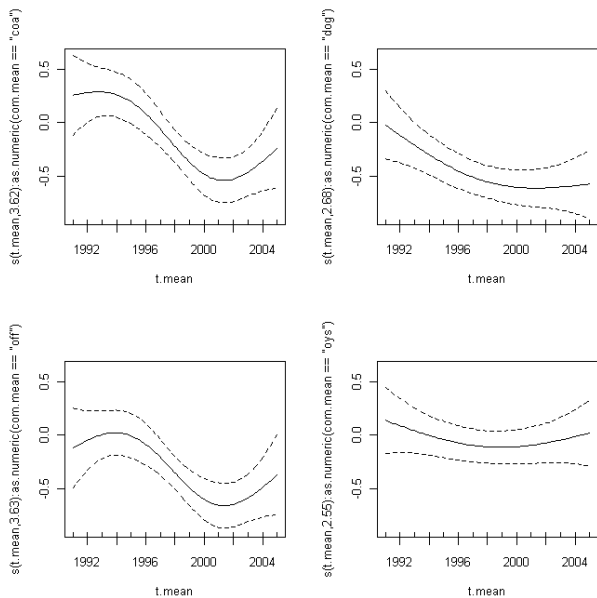
Er lijkt overall een afname van de Simpson index (Figuur 27). Uit een GAM-modellering blijkt dat de trend in de meeste gebieden niet goed beschreven wordt door een lineair model (Figuur 29), zoals ook bij analyse van data per locatie geconcludeerd is. De begin- en eindsituatie lijkt niet significant te verschillen.



Figuur 27. Temporele trend van de Simpson index voor de vier deelgebieden (dog = Doggersbank, oys = Oestergronden, off = rest van offshore-gebied, coa = kustzone). De gefitte functie (LM-model zonder interactie) en 95%-betrouwbaarheidsintervallen zijn gegeven (data: gemiddelde per jaar).



Figuur 28. Simpson. Grafische output van LM-model ter verificatie van assumpties met betrekking tot de verdeling, de homogeniteit en de onafhankelijkheid van de residuen (data: gemiddelde per jaar).



Figuur 29. Simpson index. Grafische weergave van 'smoothers' en 95%-betrouwbaarheidsintervallen van Gegeneraliseerd Additief Model, met verschillen 'smoothers' per deelgebied (data: gemiddelde per jaar).

4. Discussie

In 1992 heeft Nederland heeft in Rio de Janeiro - met heel veel andere landen - het Biodiversiteitsverdrag ondertekend en als kader voor het nationale natuurbeleid onderschreven. Het doel van de Conventie is het behoud van de biologische diversiteit, het duurzame gebruik van de bestanddelen daarvan en de rechtvaardige verdeling van opbrengsten die voortvloeien uit het gebruik ervan. Het belang van biodiversiteit wordt hierbij niet alleen vanuit de mens bekeken, maar ook vanuit dat van de eigen, intrinsieke waarde van de natuur. De Conventie verplicht de leden om op nationaal niveau voorzieningen te treffen voor het behoud en duurzame gebruik van bestanddelen van de biodiversiteit. Daarnaast onderstreepte Nederland ook de EU-doelstelling dat per 2010 de achteruitgang van biodiversiteit - binnen de EU - moet zijn gestopt (LNV, 2000).

Biodiversiteit kan op verschillende manier uitgedrukt worden. Een hoge biodiversiteitswaarde wordt ondermeer toegekend aan gebieden waar vele, en vaak ook nog zeldzame, soorten leven. Soms worden één of meer kensoorten als indicatoren genomen voor de hele gemeenschap. Een hoge biodiversiteit kan ook gezien worden als een gebied met een hoge soortenrijkdom. In dit rapport is als basis voor deze laatste gekozen, maar is ook de verdeling van de aantallen over de soorten in rekening gebracht.

Foutenanalyse

In de geanalyseerde data set, die de periode 1991-2005 besloeg, zijn in het totaal 476 macrobenthische taxa onderscheiden. Een groot deel hiervan kan als zeldzame soort beschouwd worden en wordt slechts incidenteel in ruimte en tijd gevonden. Een beperkt aantal soorten vormt de hoofdmoot van de diverse gemeenschappen. In de Oestergronden bijvoorbeeld zijn in het totaal 159 soorten gevonden. De 20 meest algemene soorten daarvan vormen echter 75% van het totaal aantal individuen.

In de hier gepresenteerde analyses zijn alle onderscheiden taxa gebruikt voor de berekeningen van diversiteitsindices. Doordat een aantal van deze taxa bestaan uit onvolledige gedetermineerde hogere taxonomische eenheden, d.w.z. determinaties slechts zijn uitgevoerd tot op genus, familie, orde of nog hoger taxonomisch niveau, zijn de berekende indices in absolute zin niet correct maar feitelijk een onderschatting. Het gaat hierbij bijvoorbeeld om de groepen *Aplacophora_spp*, *Caprellidae_spp*, *Hydrozoa_spp*, *Nemertina_spp*, *Oligochaeta_spp*, *Phoronida_spp*, *Platyhelminthes_spp*. Ieder van deze onvolledig uitgedetermineerde taxa zijn in de analyse indifferent als 1 soort beschouwd, terwijl het feitelijk en meest waarschijnlijk meerdere soorten betrof. Het aantal ongedetermineerde hogere taxonomische eenheden per jaar is gemiddeld 10.5 ± 3.5 .

Naast deze groep van onvolledige geïdentificeerde taxa is er in de dataset nog een andere groep onvolledige gedetermineerde taxa opgenomen met als effect dat de biodiversiteit iets te hoog wordt ingeschat. Het gaat hier om exemplaren van soorten die normalerwijze volledig gedetermineerd werden maar waarvan individuen onherkenbaar waren doordat diagnostische kenmerken onvoldoende ontwikkeld dan wel verloren waren. Het gaat bijvoorbeeld om delen van de tweekleppige *Ensis* of moeilijk te determineren borstelwormen. Gemiddeld per jaar gaat het hier om 10.7 ± 3 ten onrechte als soort aangemerkte record.

Beide "foute" soorten zijn kwantitatief ongeveer even groot en het is daarom aannemelijk dat correctie voor deze misinterpretaties geen groot effect zal hebben op het uiteindelijke beeld dat uit de trendanalyses is ontstaan. Beide soorten onvolledige determinaties laten een zelfde soort variatie in de tijd zien. Deze kan gekenschetst worden als niet significant dalend. Wat verder opvalt is een piek van niet of onvolledig gedetermineerde taxa in het jaar 1997. Deze piek valt niet samen met een verandering in monsterprogramma of andere wijziging in het programma. De oorzaak is niet bekend.

Daar waar de potentiële verschillen tussen jaren door onvolledige determinaties relatief klein zijn, zijn de ongecorrigeerde aantallen ongedetermineerde groepen tussen de gebieden wel groot. Dit wordt veroorzaakt door het verschil in bemonsterd oppervlak. Immers het aantal soorten dat gevonden wordt, is een functie van het bemonsterd oppervlak. En het lijkt aannemelijk dat dit ook geldt voor soorten die niet op naam gebracht kunnen worden. In Tabel 1 is het aantal stations per gebied weergegeven alsmede de opsplitsing in twee verschillende categorieën ongedetermineerde soorten. Corrigeert men hiermee het

aantal onvolledige identificaties, dan blijkt dit per gebied vrijwel constant te zijn. Wat voor alle gebieden opvalt, is het grotere aantal onvolledig uitgedetermineerde taxa (genera) ten opzichte van niet uitgesplitste hogere taxa (spp). Dus potentieel is het totaal aantal soorten in de verschillende gebieden daadwerkelijk iets te hoog ingeschat. Theoretisch kunnen de diversiteitsverschillen tussen de gebieden hierdoor iets kleiner zijn dan weergegeven. Echter, omdat behalve Hill_0 (het aantal soorten) de overige indices rekening houden met de aantallen individuen en de verdeling daarvan over de verschillende soorten, is het effect van de onvolledige identificaties niet sterk. Feitelijk tellen de misidentificaties als zeldzame soort mee. Telkens gaat het maar om 1 of enkele individuen. Het effect op de in de rapport gepresenteerde indices lijkt daarom klein.

Tabel 1. Aantal niet op lager taxonomische gedetermineerde taxa (#Spp), aantal soms niet op soortsniveau gedetermineerde genera (#Indet), aantal station (#stations), gemiddeld aantal niet op lager taxonomische gedetermineerde taxa (Spp/station), gemiddeld aantal niet op soortsniveau gedetermineerde genera (Indet/station) (COA = kustzone, DOG = Doggersbank, OYS = Oestergronden, OFF = rest van off-shore-gebied).

Area	#Spp ¹	#Indet ²	#stations ³	Spp/station	Indet/station
COA	11	19	15 (9)	0.73	1.3
DOG	13	14	7 (1)	1.9	2
OFF	21	33	36 (8)	0.6	0.9
OYS	22	44	42 (7)	0.5	1.0

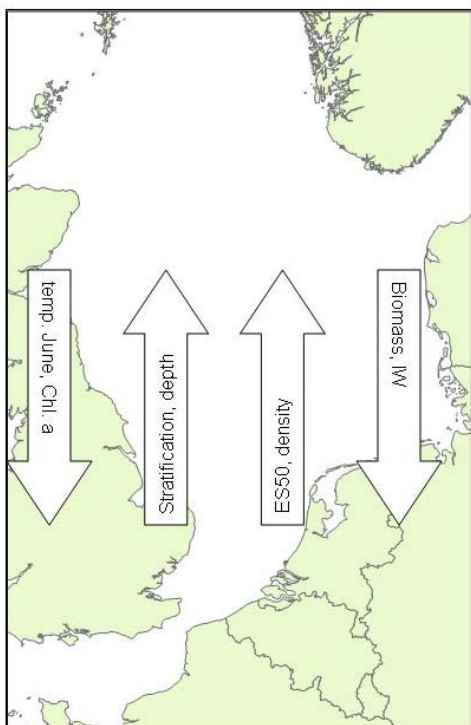
1. Tellen altijd mee als soort
2. Tellen soms mee als soort, afhankelijk van de aanwezigheid van identieke op naam gebrachte taxa
3. Tussen haakjes het aantal stations in de periode 1991-1995

Ruimtelijke patronen

Deze studie wijst op significante ruimtelijke verschillen: meer soorten in de Oestergronden, het Friese Front en op de Doggersbank dan in de kustzone en de offshore-gebied. Globaal wordt dus het hoogste aantal soorten in het noorden gevonden. Eenzelfde patroon is te zien in de andere diversiteitsindices.

Een hogere diversiteit in het noorden van het NCP past in een algemene trend in Noordzee (Greenstreet et al., 2007, Heip et al., 1992, Rachor et al., 2007). De toename met toenemende diepte is ondermeer gerelateerd aan een hogere stabiliteit naar het noorden toe en de sterke invloed van Atlantisch water in het noorden (Figuur 30).

Lagere diversiteit in de kustzone van de zuidelijke Noordzee wordt verklaard door lagere saliniteiten, hogere variabiliteit in de klimatologische en hydrologische omstandigheden en verstorend door de mens zoals vervuiling en eutrofiëring (Rachor et al., 2007).



Figuur 30. Schematisch overzicht van abiotische en biotische gradiënten in de Noordzee. De pijlen duiden op de richting van de hoogste waarden van de genoemde variabelen (naar Willems et al., 2007)

Temporele patronen

De bevindingen van de huidige studie blijken in overeenstemming met eerdere analyses (o.a. Daan & Mulder, 2005). Het aantal soorten in de vier onderscheiden gebieden vertoont weinig veranderingen. Ook de Shannon-Wiener index wijst niet op grote veranderingen. In de Oestergronden wordt de tijdserie gekenmerkt door een toename in de eerste periode (tot zowat de eeuwwisseling) gevolgd door een afname. De Simpson index duidt over de hele periode gezien niet op grote veranderingen (de betrouwbaarheidsintervallen van begin- en eindsituatie overlappen). Enkel op de Doggersbank lijkt er een afname van de dominantie van bepaalde soorten. In de andere gebieden zijn er duidelijk fluctuaties: de dominantie van bepaalde soorten neemt afwisselend een aantal jaren af en dan weer toe. De trends zijn niet-lineair.

De trend in de Oestergronden hangt wellicht samen met veranderingen in dominantie van *Amphiura filiformis*. Dit is een slangster die leeft in zeer fijnzandige sedimenten, en voornamelijk microplankton, geresuspendeerd materiaal en detritus eet (Holtmann et al., 1996b). De soort kwam vooral in de tweede helft van de jaren negentig in lage dichtheden voor, maar is in recentere jaren weer erg dominant geworden (Daan & Mulder, 2005). Door de hoge dichtheden *Amphiura filiformis* worden de Oestergronden gekenmerkt door proportioneel veel suspensie-eters, vergeleken met andere delen van de Noordzee. De afname resulteerde dan ook in een verschuiving van de verhouding tussen verschillende functionele groepen ('feeding guilds'), al bleven suspensie-eters in dit gebied dominant. Hoge dichtheden suspensie-eters worden veelal beschouwd als een indicatie van een niet-vervuilde of niet-gestresseerde omgeving.

Een afname zou dus een toenemende druk impliceren (Lavaleye et al., 2007), een stijging een verbetering. Niet in alle gevallen is een toename van suspensie-eters echter een verbetering. Van Hoey et al. (2007) classificeren de kwaliteit van bodemgemeenschappen van de Hollandse kust en de Waddenkust als matig en slecht. Reden is de dominantie van een de Amerikaanse zwaardschede (*Ensis directus*), een exoot in de Nederlandse wateren.

De vastgestelde trends zouden gerelateerd kunnen zijn aan de koude winters in de periode 1995-1997. In ieder geval is *Amphiura filiformis* een soort die gevoelig is voor koude winters (Duineveld et al., 1987, Reiss et al., 2006, Ursin, 1960).

De veranderingen in de Simpson-index is waarschijnlijk grotendeels te wijten aan een verandering in de populatie van kortlevende soorten, die dan een aantal jaren dominant zijn en dan weer niet. Zo was in de offshore-zone in het midden van de jaren negentig onder andere de borstelworm *Spiophanes bombyx* erg dominant. Maar sinds 2000 komt deze soort er in lagere dichtheden voor (Daan & Mulder, 2005). Verschillende kortlevende soorten kunnen elkaar in de tijd opvolgen, meestal niet met dezelfde dichtheid en dominantie zoals ook vastgesteld tijdens rekolonisatiestudies (zie bijv. Davin & Ibanez, 1986, Van Colen et al., in prep.)

De afwezigheid van een trend in het aantal soorten op de Doggersbank is in overeenstemming met uitgebreidere studies, althans over de periode 1985-1998 (Wieking & Kröncke, 2001, "bank community"). Op de zuidelijke helling van de Doggersbank ("southern community"), een gebied dat in het deelgebied Oestergronden ligt, constateerden ook zij een toename van het aantal soorten na 1996. Overigens was het aantal soorten in 1985 en 1986 veel lager dan in de negentiger jaren.

Al met al vraagt het ontrafelen van patronen en fluctuaties in de diversiteit een analyse van de ontwikkelingen van functionele groepen en afzonderlijke soorten en hun kenmerken. Zo'n analyse valt buiten de reikwijdte van het hier gepresenteerde onderzoek.

Antropogene effecten

Het ecosysteem van de Noordzee staat onder invloed van intensief gebruik door de mens, door ondermeer de visserij, de instroom van verontreinigende en eutrofiërende stoffen vanuit rivieren, en winning van delfstoffen. Door de mens veroorzaakte veranderingen in de fysieke omgeving kunnen van invloed zijn op de biodiversiteit. Het is echter moeilijk om de directe en indirecte invloed van menselijk gebruik vast te stellen. Zo zijn voor de afname van *Amphiura filiformis* (en dus voor het effect op de Shannon-Wiener-index en de Simpson-index) verschillende redenen genoemd, waaronder visserij, een toegenomen resuspensie door hogere wind stress en een ecologische "regime shift" (van Nes et al., 2007). In de volgende paragrafen geven we een samenvatting van conclusies over de menselijke invloed zoals die in een aantal recente overzichten gerapporteerd zijn.

In het algemeen kan vervuiling leiden tot een verminderde conditie resulterend in een verminderde vruchtbaarheid, lagere groeisnelheden en ander gedrag (Kröncke & Bergfeld, 2001). Er zijn echter geen aanwijzingen van grote negatieve effecten op de bodemdiergemeenschappen (Rees et al., 2007).

De effecten van gas- en oliewinning zijn waarschijnlijk te lokaal om deze in de data van een geografisch brede studie als deze te kunnen detecteren. De effecten beperken zich tot maximaal enige kilometers van de installaties (OSPAR Commission 2000 in Rees et al., 2007).

Op plaatsen waar substraat gewonnen wordt (b.v. via zandwinning), verdwijnen ook de bodemdieren. Zo was het aantal soorten op de Klaverbank duidelijke lager twee maanden na grindwinning dan voorheen (van Moorsel, 1994). Herstel hangt af van de grootte van de extractie, eventuele veranderingen in sedimentstructuur, het type gemeenschap, en de aanwezigheid van larven of adulte bodemdieren. Op de Klaverbank bleken met name de populaties grotere schelpdieren (bijv. *Dosinia exoleta*) twee jaar na extractie nog niet hersteld. Ook in zandige sedimenten duurt het herstel zeker wee jaar, al is ook dan de biomassa nog lager en ontbreken nog een aantal karakteristieke soorten (Essink, 1997). Maar zoals voor

olie- en gaswinning, geldt ook voor zand- en grindwinning dat dit vooral een lokaal gebeuren is waar de effecten niet op de schaal van de in dit rapport bestudeerde gebieden waar te nemen zijn.

Ook eutrofiëring heeft invloed op de bodemdiersamenstelling door een verrijking van de sedimenten of door het ontstaan van zuurstofarmoede of -tekort in het water net boven de zeebodem wat resulteert in een sterfte van de meeste bodemdieren. Dit speelt vooral in de ingesloten of periodisch erg rustige wateren in de oostelijke Noordzee en het Skagerrak/Kattegat maar is ook gerapporteerd voor de meer centrale Noordzee en de Doggersbank (Kröncke & Bergfeld, 2001). Dat eutrofiëring effect zou hebben in deze gebieden wordt echter door anderen betwijfeld (de Vooys et al., 2004). Waar waargenomen, heeft eutrofiëring geleid tot een toegenomen biomassa, samen met een hogere dominantie van kleine, opportunistische, kortlevende soorten (Kröncke & Bergfeld, 2001 en referenties daarin).

Lange-termijneffecten van bodemvisserij op het benthos in de zuidelijke Noordzee zijn nog steeds niet duidelijk aangetoond. Pogingen om bestaande natuurlijke patronen in visserij-intensiteit te correleren met diversiteit van benthosgemeenschappen leverden geen duidelijke relaties, o.a. omdat natuurlijke gradiënten zowel de verspreiding van benthos en vis alsook de daarop gerichte visserij bepalen (Bergman et al., 2005). Nochtans zijn er duidelijke directe effecten, o.a. op de diversiteit (Hiddink et al., 2006a, Hiddink et al., 2006b, Lindeboom & de Groot, 1998, Rijnsdorp et al., 2006, Thrush & Dayton, 2002). Vooral grotere, kwetsbare soorten worden beïnvloed (Bergman et al., 1998, Jennings et al., 2001, Kaiser et al., 2000). Met een boxcore worden echter vooral kleine, kortlevende soorten bemonsterd. Een recente studie naar verschillen in de bodemfauna in een voor visserij gesloten gebied rond een platform in vergelijking met een bevist referentiegebied resulteerde in significante verschillen in diversiteit tussen beviste en niet-beviste gebied in de bodemfauna gevangen met de bodemschaaf maar niet in de fauna bemonsterd met de box-corer (Bergman et al., 2005, Duineveld et al., 2007). Kortom, de in deze studie gebruikte data die met box-corers verzameld zijn, zijn wellicht niet erg geschikt om effecten van visserij aan te tonen. Specifieke bemonsteringen naar grotere in- en epifaunasoorten vormen echter zelden onderdeel van lopende monitoringprogramma's.

5. Conclusie

De diversiteit in het noordelijk deel van het Nederlands Continentaal Plat is hoger dan in het zuidelijk deel. Dit is in overeenstemming met het beeld in de gehele internationale Noordzee. Blijkbaar zijn de abiotische factoren die deze verschillen veroorzaken weinig veranderd.

Over het algemeen blijken er in de periode 1991-2005 weinig en in ieder geval in absolute zin kleine veranderingen in de biodiversiteit van de macrobenthische infauna. Wel leiden fluctuaties in de populatieomvang van een aantal soorten tot significante fluctuaties in dominantie, gereflecteerd in de Simpson-index.

6. Referenties

- Bergman, M., Duineveld, G. & Lavaleye, M.S., 2005. Long term closure of an area to fisheries at the Frisian Front (SE North Sea): effects on the bottom fauna. pp. 18. Royal Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ).
- Bergman, M.J.N., van Santbrink, J.W., Piet, G.J. & Rijnsdorp, A.D., 1998. Abundance and species composition of larger sized invertebrate species (megafauna) in relation to beam trawl effort. In *The distribution of benthic macrofauna in the Dutch sector of the North Sea in relation to the micro distribution of beam trawling*, vol. BEON Rapport nr. 98-2 (eds. M.J.N. Bergman, J.W. van Santbrink, J. Buijs, J.A. Craeymeersch, G.J. Piet, A.D. Rijnsdorp, C. Laban and W. Zevenboom), pp. 37-53. Den Haag: Programma Bureau BEON.
- Daan, R. & Mulder, M., 2005. The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 2004 and a comparison with previous data. Royal Netherlands Institute for Sea Research. NIOZ-RAPPORT 2005-3. 95 pp.
- Daan, R. & Mulder, M., 2006. The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 2005 and a comparison with previous data. NIOZ-rapport 2006-3. NIOZ, Texel
- Dauvin, J.-C. & Ibanez, F., 1986. Variations à long-terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche occidentale): analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia*, **142**, 171-186.
- de Jong, D.J., 1999. Ecotopes in the Dutch Marine Tidal Waters. A proposal for a classification of ecotopes and a method to map them. Rijkswaterstaat, Rijksinstituut voor Kust en Zee. RIKZ-Report 99.017.21 pp.
- de Vooy, C.G.N., Dapper, R., van der Meer, J., Lavaleye, M.S.S. & Lindeboom, H.J., 2004. Het macrobenthos op het Nederlands Continentaal Plat in de Noordzee in de periode 1870-1914 en een poging tot vergelijking met de situatie in de periode 1970-1980. pp. 76. Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee.
- Duineveld, G.C.A., Bergman, M.J.N. & Lavaleye, M.S.S., 2007. Effects of an area closed to fisheries on the composition of the benthic fauna in the southern North Sea. *Ices Journal of Marine Science*, **64**(5), 899-908.
- Duineveld, G.C.A., Kōnitzer, A. & Heyman, R.P., 1987. *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the North Sea. Distribution, present and former abundance and size composition. *Netherlands Journal of Sea Research*, **21**, 317-329.
- Essink, K., 1997. Risk analysis of coastal nourishment techniques (RIACON). Final Evaluation Report. RIKZ Rep 97 031 Haren Netherlands: 42pp.
- Greenstreet, S., Robinson, L., Reiss, H., Kröncke, I., Callaway, R., Snelgrove, P., Costello, M., Bergmann, M., Hiddink, J., Fraser, H., Craeymeersch, J., Degraer, S., Goffin, A. & Lancaster, J., 2007. Review of theoretical community ecology: implications for marine communities. Fisheries Research Services, Aberdeen, UK. Collaborative Report No 08/07. 127 pp.
- Heip, C., Basford, D., Craeymeersch, J.A., Dewarumez, J.-M., Dörjes, J., de Wilde, P., Duineveld, G., Eleftheriou, A., Herman, P.M.J., Niermann, U., Kingston, P., Kōnitzer, A., Rachor, E., Rumohr, H., Soetaert, K. & Soltwedel, T., 1992. Trends in biomass, density and diversity of North Sea macrofauna. *Ices Journal of Marine Science*, **49**, 13-22.
- Hiddink, J.G., Hutton, T., Jennings, S. & Kaiser, M.J., 2006a. Predicting the effects of area closures and fishing effort restrictions on the production, biomass and species richness of benthic invertebrate communities. *Ices Journal of Marine Science*, **63**, 822-830.
- Hiddink, J.G., Jennings, S., Kaiser, M.J., Queirós, A.M., Duplisea, D.E. & Piet, G.J., 2006b. Cumulative impacts of seabed trawl disturbance on benthic biomass, production, and species richness in different habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 721-736.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**(2), 427-432.
- Holtmann, S.E., Belgers, J.J.M., Kracht, B. & Daan, R., 1996a. The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1995 and a comparison with previous data.
- Holtmann, S.E., Groenewold, A., Schrader, K.H.M., Asjes, J., Craeymeersch, J.A., Duineveld, G.C.A., van Bostelen, A.J. & van der Meer, J., 1996b. *Atlas of the zoobenthos of the Dutch Continental Shelf*. Rijkswijk: Ministry of Transport, Public Works and Water Management, North Sea Directorate.

Jennings, S., Pinnegar, J., Polunin, N. & Warr, K., 2001. Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series*, **213**, 127-142.

Kaiser, M.J., Ramsay, K., Richardson, C.A., Spence, F. & Brand, A.R., 2000. Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 494-503.

Kröncke, I. & Bergfeld, C., 2001. Synthesis and new conception of North Sea research (SYCON). Working Group 10: Review of the current knowledge on North Sea benthos. Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung. Reihe Z: Interdisziplinäre Zentrumsberichte. Zentrum für Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg 2001. .

Künitzer, A., Basford, D., Craeymeersch, J.A., Dewarumez, J.M., Dörjes, J., Duineveld, G.C.A., Eleftheriou, A., Heip, C., Herman, P., Kingston, P., Niermann, U., Rachor, E., Rumohr, H. & de Wilde, P.A.J., 1992. The benthic infauna of the North Sea: species distribution and assemblages. *Ices Journal of Marine Science*, **49**, 127-143.

Lavaleye, M., Craeymeersch, J.A. & Duineveld, G.C.A., 2007. Functional diversity. In *Structure and dynamics of the North Sea benthos. ICES Cooperative Research Report, 288*, (eds. H.L. Rees, J.D. Eggleton, E. Rachor and E. Vanden Berghe), pp. 109-115.

Lindeboom, H.J. & de Groot, S.J., 1998. The effects of different types of fisheries on the North Sea and Irish Sea benthic ecosystems. pp. 404.

LNV, 2000. Natuur voor mensen, mensen voor natuur. Nota natuur, bos en landschap in de 21^e eeuw. Ministerie van LNV, 98 pp.

Pinheiro, J., 2008. R - manual: The nlme Package. Version 3.1-89. June 9, 2008. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. 339 pp.

Rachor, E., Reiss, H., Degraer, S., Duineveld, G.C.A., Van Hoey, G., Lavaleye, M., Willems, W. & Rees, H.L., 2007. Structure, distribution, and characterizing species of North Sea macro-zoobenthos communities in 2000. In *Structure and dynamics of the North Sea benthos. ICES Cooperative Research Report, 288*, (eds. H.L. Rees, J.D. Eggleton, E. Rachor and E. Vanden Berghe), pp. 46-59.

Rees, H.L., Eggleton, J.D., Rachor, E. & Vanden Berghe, E. (eds.), 2007. *Structure and dynamics of the North Sea benthos. ICES Cooperative Research Report No. 288. 258 pp.*

Reiss, H., Meybohm, K. & Kröncke, I., 2006. Cold winter effects on macrofauna communities in near- and offshore regions of the North Sea. *Helgol Mar Res*, **60**, 224-238.

Rijnsdorp, A.D., van Stralen, M., Baars, D., van Hal, R., Jansen, H., Leopold, M., Schippers, P. & Winter, E., 2006. Rapport Inpassing Visserijactiviteiten Compensatiegebied MV2. Wageningen IMARES, Institute for Marine Resources & Ecosystem Studies, IJmuiden. Rapport C047/06. 123 pp.

Thrush, S.F. & Dayton, P.K., 2002. Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: implications for marine biodiversity. *Annual Review Ecology and Systematics*, **33**, 449-473.

Ursin, E., 1960. A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North Sea. *Meddelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersigelse*, **2**, 1-204.

Van Colen, C., Montserrat, F., Vincx, M., Herman, P.M.J., Ysebaert, T. & Degraer, S., in prep. Macrobenthic recovery from hypoxia in an estuarine tidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series*.

van der Meer, J., 1994. De statistische opzet van enkele biologische meetnetten in de mariene wateren van Nederland. NIOZ. Eindconcept 31 maart 1994. .

van der Meer, J., 1997. Sampling design of monitoring programmes for marine benthos: a comparison between the use of fixed versus randomly selected stations. *Journal of Sea Research*, **37**, 167-179.

Van Hoey, G., Drent, J., Ysebaert, T. & Herman, P., 2007. The Benthic Ecosystem Quality index (BEQI), intercalibration and assessment of Dutch Coastal and Transitional Waters for the Water Framework Directive. NIOO rapport 2007-02. 244 pp.

van Moorsel, G.W.N.M., 1994. The Klaverbank (North Sea), geomorphology, macrobenthic ecology and the effect of gravel extraction. Bureau Waardenburg bv, Culemborg. Report nr 94.24. 65 pp.

van Nes, E.H., Amaro, T., Scheffer, M. & Duineveld, G.C.A., 2007. Possible mechanisms for a marine benthic regime shift in the North Sea. *Marine Ecology-Progress Series*, **330**, 39-47.

Wieking, G. & Kröncke, I., 2001. Decadal changes in macrofauna communities on the Dogger Bank caused by large-scale climate variability. *Senckenbergiana maritima*, **31**, 125-141.

Willems, W., Rees, H.L., Vincx, M., Goethals, P. & Degraer, S., 2007. Relations and interactions between environmental factors and biotic properties. In *Structure and dynamics of the North Sea benthos. ICES Cooperative Research Report, 288*, (eds. H.L. Rees, J.D. Eggleton, E. Rachor and E. Vanden Berghe), pp. 69-90.

Wood, S., 2008. R - manual: The mgcv Package. Version 1.4-1. June 19, 2008. GAMs with GCV smoothness estimation and GAMMs by REML/PQL 137 pp.

Verantwoording

Rapport C070/08
Projectnummer: 4394200003

Dit rapport is met grote zorgvuldigheid tot stand gekomen. De wetenschappelijke kwaliteit is intern getoetst door een collega-onderzoeker en het betreffende afdelingshoofd van Wageningen IMARES.

Akkoord: Dr. Ir. G.M. Aarts
Onderzoeker

Handtekening:



Datum: 19 december 2008

Akkoord: Drs. F.C. Groenendijk
Hoofd afdeling ecologie

Handtekening:



Datum: 19 december 2008

Aantal exemplaren: 50
Aantal pagina's: 40
Aantal tabellen: 1
Aantal figuren: 30