

**Groei en begrazing van mosselzaad,
primaire productie en picoplankton in
de Waddenzee**

Technisch Rapport project Meerjarige effect- en
productiemetingen aan MZI's in de Westelijke
Waddenzee, Oosterschelde en Voordelta

Pauline Kamermans, Robbert Jak, Pascale Jacobs, Roel
Riegman

Rapport C187/13



IMARES Wageningen UR

Institute for Marine Resources & Ecosystem Studies

Opdrachtgever:

Ministerie van EZ
Directie Agro Kennis
Postbus 20401
2500 EK Den Haag

BO-11-011.04-007

Publicatiedatum:

Mei 2014

IMARES is:

- een onafhankelijk, objectief en gezaghebbend instituut dat kennis levert die noodzakelijk is voor integrale duurzame bescherming, exploitatie en ruimtelijk gebruik van de zee en kustzones;
- een instituut dat de benodigde kennis levert voor een geïntegreerde duurzame bescherming, exploitatie en ruimtelijk gebruik van zee en kustzones;
- een belangrijke, proactieve speler in nationale en internationale mariene onderzoeksnetwerken (zoals ICES en EFARO).

Dit onderzoek is uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie, Directie Kennis, binnen het Beleidsondersteunend onderzoek in (BO-projecten BO-11-007-007 en BO-11-011.04-007).

P.O. Box 68 1970 AB IJmuiden Phone: +31 (0)317 48 09 00 Fax: +31 (0)317 48 73 26 E-Mail: imares@wur.nl www.imares.wur.nl	P.O. Box 77 4400 AB Yerseke Phone: +31 (0)317 48 09 00 Fax: +31 (0)317 48 73 59 E-Mail: imares@wur.nl www.imares.wur.nl	P.O. Box 57 1780 AB Den Helder Phone: +31 (0)317 48 09 00 Fax: +31 (0)223 63 06 87 E-Mail: imares@wur.nl www.imares.wur.nl	P.O. Box 167 1790 AD Den Burg Texel Phone: +31 (0)317 48 09 00 Fax: +31 (0)317 48 73 62 E-Mail: imares@wur.nl www.imares.wur.nl
---	--	---	--

© 2012 IMARES Wageningen UR

IMARES is onderdeel van Stichting DLO
KvK nr. 09098104,
IMARES BTW nr. NL 8113.83.696.B16

De Directie van IMARES is niet aansprakelijk voor gevolgschade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van IMARES; opdrachtgever vrijwaart 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.

A_4_3_1-V12

Samenvatting (beleid)

Dit onderzoek is uitgevoerd in het kader van de transitie van de mosselzaadoogst naar drijvende installaties waarmee mosselzaad kan worden ingevangen. Gelet op de wettelijke (inter-)nationale verplichtingen op het gebied van waterkwaliteit en natuurbeheer is besloten tot begeleidend onderzoek bij de opschaling van de transitie.

Aandachtspunten zijn de beschikbaarheid van voedsel voor vogels, vissen en natuurlijke schelpdierpopulaties. Hieraan gerelateerd is de productiviteit en de voedselkwaliteit van het planktonisch systeem. Daarom is er een monitoringprogramma opgezet waarbij de groei van mosselzaad en de ontwikkelingen in de beschikbaarheid van hun voedsel, het plankton, nauwkeurig gevolgd gaat worden. Wiskundige modelberekeningen zullen worden gebruikt om de draagkracht van de Waddenzee en de Oosterschelde te berekenen.

In dit rapport wordt aanvullend en lopend onderzoek beschreven dat verricht wordt aan de groei en voedselopname door mosselzaad, gekweekt in mosselzaadinstallaties. De informatie-inwinning is er op gericht om hiaten in de bestaande wiskundige modellen op te vullen.

Uit de metingen blijkt dat het mosselzaad algen wat sneller weg filtreert dan slib. Dit verschijnsel is gekwantificeerd en kan in de wiskundige modellen worden ingebouwd. De relatie die de filtratiesnelheid beschrijft op basis van lengte en gewicht blijkt niet alleen te gelden voor grotere mosselen, maar ook voor mosselen kleiner dan 10 mm.

MZI-mosselen kunnen ook kleine algen filtreren, maar deze worden ongeveer half zo snel uit het water verwijderd. Mosselzaad blijkt selectief vooral de grotere algen en microzoöplankton te begrazen. Daardoor zijn mosselzaadinstallaties directe concurrenten voor de natuurlijke populaties van schelpdieren.

Na begrazing treedt er enig herstel op van de planktongemeenschap. Er is waargenomen dat de oorspronkelijke situatie (voordat de begrazing door mosselzaad plaats vond) niet volledig herstelt. Er treedt een verschuiving op in de richting van minder opneembare (kleinere) algen. Ook zijn er aanwijzingen gevonden dat, ondanks de grote graasdruk, het microzoöplankton zich wel goed weet te herstellen. Een mogelijke verschuiving van algen naar dierlijk plankton zou consequenties kunnen hebben voor de hogere trofische niveaus in het voedselweb.

In 2011, 2012 en 2013 zijn primaire productie metingen uitgevoerd op twee locaties met de ^{14}C -methode. Op basis van deze metingen is de jaarlijkse primaire productie in het gebied berekend. De jaarlijkse primaire productie in het Marsdiep blijkt $170 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ te zijn voor 2011, $189 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ voor 2012 en 195 voor 2013. Bij de NIOZ steiger was dit lager, $119 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ voor 2011 en $116 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ voor 2012.

In het afgelopen decennium daalde de biomassa en productiviteit van algen, een proces dat vooral aan de afnemende eutrofiëring wordt toegeschreven. Uit de veldmonitoring is gebleken dat bij de huidige omvang van de mosselzaadoogst er in de westelijke Waddenzee geen duidelijk nadelig effect op het planktonisch voedselweb aantoonbaar was. Bij een verdere daling van de primaire productiviteit en de mogelijke filtratiedruk door MZI's indien de opschaling naar 40 Mkg mosselzaad realiteit wordt, is het van groot belang om de interactie tussen mosselzaadactiviteit en draagkracht voor predatoren zo goed mogelijk in beeld te krijgen, inclusief de terugkoppelingsmechanismen die een rol spelen. Voor een kwantificering van de prognoses is het van belang om de huidige wiskundige modellen aan te passen. Daarnaast blijft veldmonitoring essentieel voor een directe signalering van mogelijke negatieve effecten van de opschaling.

Samenvatting (technisch)

In 2010, 2011, 2012 en 2013 is onderzoek verricht aan de voedsel生态学 en groeidynamiek van mosselzaad aan hangcultures in de westelijke Waddenzee in de periode van mei tot november. Daarnaast zijn de effecten bestudeerd van de begrazing door mosselzaad op het planktonisch voedselweb. Als onderdeel van de monitoring van impact indicatoren zijn er metingen verricht aan het fytoplankton en microzoöplankton in experimentele opstellingen en in het Marsdiep.

Na de vestiging van de mossellarven op de touwen in april begon het groeiseizoen van het mosselzaad. In de oogstperiode (oktober) was de gemiddelde lengte van de jonge mosselen circa 15 mm. Deze groei van het mosselzaad (toename in schelpenlengte) bleek lineair gerelateerd aan de tijd. Op verschillende tijdstippen zijn touwen met mosselen in incubatievaten geplaatst om de graasdruk te bepalen en de consequenties daarvan op de algenontwikkeling en –samenstelling te bepalen. Het asvrij drooggewicht van het mosselzaad kleiner dan 5 mm bleek de hoogste biomassa afhankelijke filtratiedruk te vertonen. Deze filtratiedruk, ook wel uitgedrukt als Clearance rate (CR), nam toe met de leeftijd van het mosselzaad. De eerder gerapporteerde relaties tussen CR en schelpenlengte (Cranford ea, 2011) en CR en gewicht (Smaal ea, 1997) bij volwassen mosselen bleek eveneens van toepassing bij mosselzaad. MZI-mosselen kunnen ook kleine algen filtreren, maar deze worden ongeveer half zo snel uit het water verwijderd. Ook was er sprake van een consumptie van grotere algen en microzoöplankton. Herstel van de fytoplanktonpopulatie vond plaats nadat het mosselzaad verwijderd was uit de incubatievaten. Het netto resultaat van blootstelling aan begrazing door mosselzaad gevolgd door een herstelperiode is dat zowel de grote als de kleine algen sterk in concentratie toenamen. Voorlopige indicaties (een sterke toename van het microzoöplankton na de begrazingsperiode) wijzen uit dat de 'microbiële kringloop' sterk gestimuleerd wordt door excretieproducten van het mosselzaad.

Monitoring van de impact-indicatoren is uitgevoerd ten tijde van de aanwezigheid van MZI's in de westelijke Waddenzee. In vergelijking met een eerder jaar (1992), waarin ook al eens een uitvoerig meetprogramma was uitgevoerd, blijkt dat de chlorofyl-a-concentratie nu circa 50% lager is. Deze afname houdt mogelijk verband met de afnemende eutrofiëring van de Waddenzee. Een suggestie van een effect van schelpdieren op de fytoplankton dichtheid werd waargenomen in de NIOZ-haven. Daar is sprake van een relatief hoge dichtheid van schelpdieren. Er werden tot 50% lagere chlorofyl-a waarden gevonden.

Metingen aan de fysiologische staat (absorptieratio) van de algen gaf aan dat de algen overwegend lichtbeperkt groeien, met name in de tweede helft van het MZI-seizoen. Omdat een positieve invloed op de nutriëntenregeneratie dan afwezig is heeft dit als consequentie dat een verdere toename van het aantal MZI's zal leiden tot een daling van de hoeveelheid algen, en een verschuiving naar kleinere algensoorten. Deze trends waren niet alleen waarneembaar in de NIOZ-haven, maar ook bij de incubatieproeven die zijn uitgevoerd.

Inhoudsopgave

Samenvatting (beleid)	3
Samenvatting (technisch)	4
1 Inleiding	6
2 Kennisvragen	11
3 Materiaal en methoden	12
3.1 Veldlocaties	12
3.2 Metingen	13
3.2.1 Groei en begrazingsnelheid mosselzaad en effect van mosselzaad op de soortsaamenstelling en biomassa van plankton.....	13
3.2.2 Impact indicatoren	14
3.2.3 Primaire productie.....	14
3.2.4 Statistische analyses	15
4 Resultaten	16
4.1 De groei van mosselzaad	16
4.2 De begrazingssnelheid van mosselzaad	19
4.3 Het effect van mosselzaad op de soortsaamenstelling en biomassa van plankton.....	21
4.4 Primaire productie en algenbiomassa in het Marsdiep.....	25
4.5 Impact-indicatoren in het Marsdiep.....	31
5 Discussie en conclusies	36
6 Dankwoord	40
7 Referenties	41
Kwaliteitsborging	45
Verantwoording	46

1 Inleiding

In het kader van het project: "Meerjarige effectmetingen aan MZI's in de Westelijke Waddenzee en de Oosterschelde", uitgevoerd door IMARES in opdracht van het Ministerie van LNV (thans EZ), zijn er in 2010 tot en met 2013 veldmetingen verricht bij een MZI. Centrale vraag binnen deelproject 1 betreft de mogelijke invloed van MZI's op de draagkracht van de Waddenzee en de Oosterschelde. In dit rapport worden de resultaten gepresenteerd van het onderzoek aan de MZI's in de Waddenzee.

Cruciaal voor een inschatting van de draagkracht van de Waddenzee is de voedsel生态学 en de groei-eigenschappen van het mosselzaad. Kwantitatieve informatie omtrent deze aspecten is nodig voor de constructie van een mathematische simulatiemodel dat de draagkracht kan berekenen voor de Waddenzee en Oosterschelde. Uit de vakliteratuur blijkt dat er veel onderzoek is gedaan aan mosselen, inclusief de invloed van hangcultures op de ecosystemen waarin zij gekweekt worden. Er zijn echter weinig gegevens over mosselen kleiner dan 1 cm, terwijl de MZI's vooral kleine mosselen bevatten. Van de voedsel生态学 en groei-eigenschappen van mosselzaad is weinig informatie beschikbaar over individuen die kleiner zijn dan ongeveer 1 cm (Riisgard & Mohlenberg 1978; Cranford ea, 2011). Dit rapport beschrijft het veldonderzoek dat tussen 2010 en 2013 is uitgevoerd om aanvullende gegevens te verzamelen omtrent het gedrag van mosselzaad. In combinatie met de bestaande gegevens over de volwassen exemplaren kan de populatiedynamiek van deze schelpdieren in de verschillende ecosystemen gemodelleerd worden.

De mossel, *Mytilus edulis*, verwijdt met haar kieuwen deeltjes uit het water. De snelheid van filtratie en voedselselectie hangt van verschillende factoren af. Grote mosselen filteren met een hogere snelheid dan kleinere. Laatstgenoemden hebben echter een hogere filtratiesnelheid per biomassa (Brinkman en Smaal, 2003). Grotere mosselen zijn efficiënt in de opname van grotere deeltjes ($>3\text{ }\mu\text{m}$; Kjørboe en Møhlenberg, 1981). Riisgard et al. (1980, in Raby et al, 1997) beschrijven dat de veel kleinere mossellarven (5 tot 13 dagen oud; 150 tot 170 μm in lengte) hoofdzakelijk partikels eten met een grootte tussen de 1 en 9 μm met een optimum tussen 2.5 en 3.5 μm . Van mossellarven (150-300 μm) wordt aangenomen dat nanoplankton (2-20 μm) de belangrijkste voedselbron is (Hansen et al, 1994). Van het grotere mosselzaad is niet bekend wat het precies eet. Settlement van mossellarven op een vast substraat vindt plaats wanneer de larven een lengte bereikt hebben van ca. 300 μm (P. Kamermans, pers. comm.). Volwassen mosselen hebben een breed voedselspectrum. De allerkleinste algen, het picofytoplankton (in deze studie gedefinieerd als 0.2-3.0 μm), worden echter niet gegeten (Cranford et al, 2006). Complicerende factor bij voedselopname studies zijn de aanwezigheid van slib, de voedselconcentratie, en zaken zoals stroming (Wildish en Miyares, 1990; Buschbaum en Saier, 2001). Gesuspenderd materiaal dat rijker is aan organisch materiaal leidt tot hogere filtratiesnelheden, terwijl hoge concentraties van de schuimvormende alg *Phaeocystis* juist weer leidt tot een afname in filtratiesnelheden (Prins, 1996; Prins e.a., 1997, Smaal & Twisk, 1997).

Hoewel algemeen aangenomen wordt dat algen de voornaamste voedselbron zijn, is het bekend dat ook zoöplankton gegeten wordt door volwassen mosselen (Horsted e.a., 1988, Trottet e.a., 2008a,b). Trottet en collega's (2008a,b) observeerden een lage opname van picoplankton en een verhoogde opname van heterotrofe nanoflagellaten en ciliaten bij hangcultures van volwassen mosselen. In veel van de baaien in Canada waar de bestudeerde hangcultures waren gelokaliseerd, werd een verschuiving in de algensoortensamenstelling waargenomen. De toename in picoplankton (tot 80% van de gehele algenlevensgemeenschap) wordt veroorzaakt door selectieve begrazing op de concurrenten van het picoplankton (de nano-algen) en op de predatoren van picoplankton (zoals ciliaten, heterotrofe nanoflagellaten en zakpijpen).

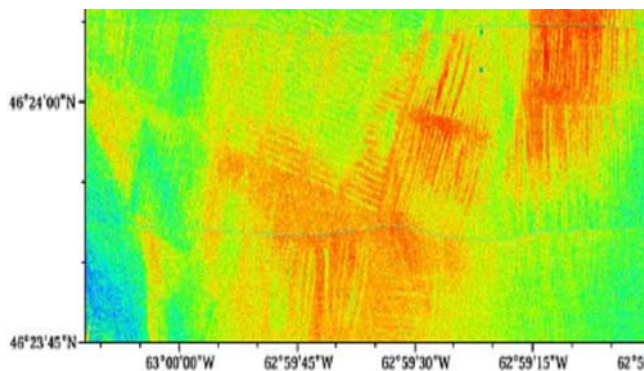
Ook hier is niet bekend wat het effect van de Canadese hangcultures is wanneer zij bezet zijn door het kleinere mosselzaad.

Een deel van het opgenomen voedsel wordt als pseudofeces uitgescheiden, de rest wordt verteerd. Hierbij worden nutriënten uitgescheiden (Dame en Dankers, 1988, Richard e.a., 2006, Cranford e.a., 2003). Met name ammoniumexcretie is een bekend fenomeen (Dame en Dankers, 1988). Een deel van de uitgescheiden ammonium wordt door bacteriën weer omgezet in nitriet en nitraat. Feces en pseudofeces worden geremineraliseerd (Prins & Smaal, 1994). Uiteindelijk kunnen de gerecyclede nutriënten weer worden benut door algen.

Een samenvatting van gepubliceerde effecten van hangcultures met volwassen mosselen is gepresenteerd in Tabel 1. De meest gemeten parameter is chlorofyl-a. Het blijkt dat in sommige situaties er een daling van het chlorofyl-a wordt waargenomen bij de hangcultures. Er zijn echter ook meldingen van het ontstaan van algenbloeien (verhoogde chlorofyl-a-concentraties) bij hangcultures.

Tabel 1. Overzicht van gepubliceerde effecten van hangcultures van volwassen mosselen op componenten van de waterkolom. (NB. Dolmer, 2000 en Dame & Dankers 1988, betreffen bodemcultuur van mosselen)

Parameter	bij MZI	Locatie	Publicatie
Chlorofyl-a	Afname	Limfjorden	Dolmer (2000) J Sea Res 43: 113-119
	Afname	Pelorus sound winter	Ogilvie et al. (2003) J Exp Mar Biol Ecol 295:23-39
	Toename	Tracaday Bay	Cranford et al. (2009) ICES Insight 2009: pp. 44-49
	Toename	Grande Entrée Lagoon	Trottet et al. (2008) Aquaculture 276:91-102
	Toename	Pelorus sound summer	Ogilvie et al. (2003) J Exp Mar Biol Ecol 295:23-39
	Toename	Beatrix Bay	Ogilvie et al. (2000) Aquaculture 181:71-80
Primary productie	Toename	Tracaday Bay	Trottet et al. (2008) Aquaculture 276:91-102
Picoplankton	Toename	Grande Entrée Lagoon	Trottet et al. (2008) J Exp Mar Biol Ecol 365: 103-115
Ciliaten	Afname	Grande Entrée Lagoon	Trottet et al. (2008) J Exp Mar Biol Ecol 365: 103-115
Zooplankton	Afname	Mesocosm	Zeldis et al. (2004) J Exp Mar Biol Ecol 311: 287-299
	Afname	Bantry Bay	Lehane, C. & J. Davenport (2006) Est, Coast Shelf Sci 67: 645-652
SPM	Afname	Mesocosm Wadden Sea	Prins et al. (1994) J Exp Mar Biol Ecol 176: 69-86
Nutriënt -recycling	Toename	Iles de la Madeleine	Richard et al. (2006) Can J Fish Aq Sci 63:1198-1213
	Toename	Sacca di Goro	Nizzoli et al. (2006) Aquaculture 261: 98-108
	Toename	Wadden Sea	Dame, R.F. & N. Dankers (1988) J Exp Mar Biol Ecol 118:207-216



Cranford et al. 2006 DFO Can.Sci. Advis. Sec. Res. Doc 2006/034

Figuur 1. Voorbeeld van algenbloei (hoogste chlorofyl-a-concentraties in rood) bij een hangcultuur van volwassen mosselen in Canada, waargenomen vanuit een vliegtuig.

Een mogelijk belangrijkst ecologisch effect van de introductie van MZI's in een natuurlijk ecosysteem grijpt aan op de voedselconcurrentie tussen planktoneters. MZI's verhogen de overleving van mosselzaad. Deze extra hoeveelheid mosselzaad eet een deel van het plankton. Daardoor is er minder voedsel beschikbaar voor andere plankton-etende dieren. In het ongunstigste geval is deze verminderde voedselbeschikbaarheid merkbaar bij hogere trofische niveaus, zoals vogels, vissen en zeezoogdieren. Om invulling te geven aan het veldonderzoek is er, aan de hand van de beschikbare kennis over hangcultures van volwassen mosselen, een theoretisch concept opgesteld. Uitgaande van de algen als de belangrijkste primaire producenten in het ecosysteem, kan de beschikbaarheid van voedsel voor de hogere trofische niveaus gekenmerkt worden. De beschikbaarheid van voedsel hangt af van de hoeveelheid, de productiesnelheid, en de voedselkwaliteit van deze algen.

Gespecificeerd zijn dit:

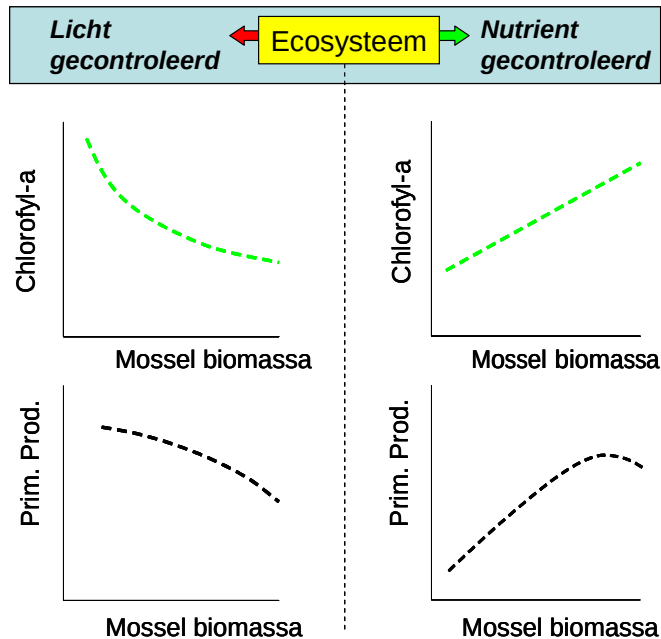
1. De algenbiomassa (ook wel gekarakteriseerd als chlorofyl-a)
2. De primaire productie (de hoeveelheid organisch koolstof die dagelijks geproduceerd wordt door de algen)
3. De algensoortsamenstelling

Nadere bestudering van het gepubliceerde materiaal over hangcultures geeft aan waarom soms een tegengestelde respons wordt waargenomen. Het blijkt dat in het geval van een afname van het chlorofyl-a (Dolmer, 2000; Ogilvie e.a., 2003) er sprake was van licht-gelimiteerde groei van algen. In de situaties waarin algenbloeien optraden (zie Tabel 1) was er juist sprake van nutriënt- gelimiteerde groei. Berekeningen met een eenvoudig model (Riegman, ongepubliceerd) geven aan dat de kwalitatieve respons inderdaad een tegengestelde respons oplevert (Figuur 2).

Het verschil in respons wordt veroorzaakt door de eigenschap van mosselen dat zij de overmaat aan nutriënten die geconsumeerd wordt, weer uitscheiden. Het zijn echter niet alleen nutriënten die oorspronkelijk in de geconsumeerde algen zaten. Daarnaast worden extra nutriënten, oorspronkelijk aanwezig in detritus en zoöplankton, ook nog eens beschikbaar gemaakt voor algen. Dit resulteert in een toename in algenbiomassa en -productie (zie bijvoorbeeld: Riegman e.a., 1993).

Dit verschil in respons is van essentieel belang voor de evaluatie van de effecten van MZI's op de Waddenzee. In het geval van licht-beperkte algengroei zullen MZI's een negatief effect op de rest van het voedselweb in het ecosysteem hebben. Wanneer er echter sprake is van nutriënt-gelimiteerde groei kunnen er zelfs positieve effecten verwacht worden. Dit laatste hangt wel af van welk nutriënt de algengroei beperkt. Op basis van Richard et al (2006) valt te concluderen dat MZI-culturen vooral ammonium uitscheiden, waardoor de meest positieve effecten te verwachten zijn wanneer stikstof

limiterend is. Bij een teveel aan mosselen kan in een nutriënt-gelimiteerd systeem echter ook overbegrazing optreden. In dit model is geen rekening gehouden met de invloed van de mosselen op de verlaging van troebelheid, waardoor de relatie tussen mosselbiomassa enerzijds en primaire productie en chlorofyl-a anderzijds onder lichtbeperkte omstandigheden anders moet worden beschouwd. Bij hoge mosselbiomassa wordt lichtbeperking minder waardoor meer primaire productie kan optreden.



Figuur 2. In een licht-gecontroleerd ecosysteem (linker grafieken) nemen zowel de biomassa als de primaire productie af naarmate de mosselbiomassa toeneemt. In nutriënt-gecontroleerde systemen (rechter grafieken) kan er juist sprake zijn van een toename in de algenbiomassa en primaire productie. Bij te hoge mosselbiomassa kan ook sprake zijn van overbegrazing, hetgeen te zien is als de afname in primaire productie bij hoge mosselbiomassa in de grafiek rechts onder.

Nu was het bij de aanvang van het onderzoek onbekend of in de periode dat de MZI's in de Waddenzee hangen, er sprake zou zijn van licht- of nutriënt-gecontroleerde algengroei. Vanaf het moment van plaatsen van de MZI's (medio mei) is er meestal sprake van nutriënt-gelimiteerde algengroei (Phillipart e.a. 2000). Aan het einde van de incubatieperiode (medio oktober) valt er licht-gecontroleerde algengroei te verwachten. Nu is de Waddenzee rijk aan slib waardoor de beschikbaarheid van licht geringer is dan in bijvoorbeeld de Oosterschelde. Hierdoor loopt het groeiseizoen voor algen ook eerder af en worden de algen eerder licht-beperkt.

Het veldonderzoek dat tussen 2010 en 2013 werd uitgevoerd bestond uit twee onderdelen. Enerzijds werd gericht onderzoek gedaan aan het mosselzaad zelf, anderzijds werd bestudeerd wat het effect was van deze dieren op hun eigen voedselbron, het planktonische voedselweb.

Met behulp van een kleine (mini) MZI, geplaatst vlak naast een commerciële MZI in het Marsdiep, werd onderzocht hoe de 'settling' van mosselzaad, en de groei van de individuele schelpen verliep.

Voor een effectenstudie van mosselzaad op het plankton, werden sub-monsters van het mosselzaad gebruikt. Gedurende het groeiseizoen (van juni tot eind oktober) werden incubatieproeven uitgevoerd. In deze experimenten werd plankton van een verschillende samenstelling aangeboden, en gemeten welke algen- en microzoöplanktonsoorten er werden gegeten door het mosselzaad. In aansluiting op deze begrazingsexperimenten werd een uitgroeioproef gedaan. Hiervoor werd het mosselzaad weer verwijderd, en werd gemonitord in hoeverre de planktongemeenschap in staat was zich te herstellen van de begrazingsverliezen, veroorzaakt door het mosselzaad.

Een ander onderdeel betrof de analyse van impact-indicatoren. Bij een te grote belasting van de Waddenzee met MZI's kunnen er veranderingen optreden in het planktonisch voedselweb. Dit zal een negatief effect hebben op de natuurlijke schelpdierpopulaties en overige organismen. Impact-indicatoren die tijdig aangeven of er problemen gaan ontstaan zijn de biomassa van (de voor mosselen eetbare) algen, de dominantie van algen die selectief niet gegeten worden, de microzoöplankton soorten die als voedsel voor schelpdieren dienen, en de groeikarakteristieken van het mosselzaad zelf. Voor het impact-indicator-onderzoek is er een wekelijkse bemonstering van het plankton in het Marsdiep uitgevoerd. De groei van het mosselzaad werd tweewekelijks gemeten.

2 Kennisvragen

Dit deelrapport beschrijft het veldonderzoek uitgevoerd in 2010 tot en met 2013 naar de mogelijke effecten van MZI's in de Waddenzee.

De behandelde kennisvragen zijn de volgende:

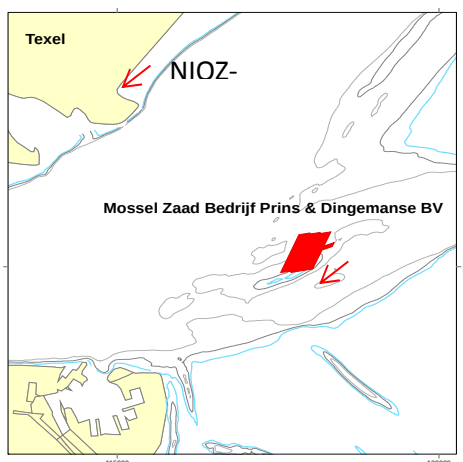
1. Hoe verloopt de groei van mosselzaad in een MZI-installatie in het Marsdiep?
2. Wat is de voedselopname door mosselzaad?
3. Wat is het effect van mosselzaad op de soortsamenvestelling van plankton?
4. Wat is de primaire productie in de Westelijke Waddenzee gedurende het seizoen?
5. Hoe variëren de potentiële impact-indicatoren (chlorofylconcentratie, % algen < 3 µm) in het Marsdiep gedurende het groeiseizoen ?

3 Materiaal en methoden

3.1 Veldlocaties

In de periode van half juni tot eind oktober (2010), eind juni tot half september (2011), half maart tot en met half september (2012) en van april tot en met september (2013) zijn er, met een interval van twee à drie weken, plankton- en mosselmonsters genomen uit het Marsdiep. Bemonstering vond plaats bij laag water. Hiervoor is gekozen om een beeld te krijgen van het planktonisch systeem in de westelijke Waddenzee. Er werd gebruik gemaakt van drie bemonsteringslocaties. (1) 100 meter ten zuidwesten van de MZI 'Prins en Dingemanse' was een Monicube (mini-mosselzaadrek) geplaatst voor de monitoring van de invang en aangroei van mosselzaad. (2) Een tweede reserverek werd geplaatst in de NIOZ-haven (zuidkant van Texel, verbonden met het Marsdiep). In dezelfde NIOZ-haven werden de incubatievaten gevuld voor het meten van de grazingactiviteit van de mosselen die bij de MZI verzameld waren. (3) Een derde locatie betrof de steiger van het NIOZ. Deze was gesitueerd aan de zuidkant van Texel, en bood de mogelijkheid tot bemonstering van het Marsdiepplankton. Voor deze planktonmonitoring werden wekelijks monsters genomen. De MZI van Prins en Dingemanse is gelegen in de meest westelijke inlaat van de Waddenzee, het Marsdiep (Fig. 3 en 4).

In 2013 is de bemonstering uitgevoerd op twee locaties: MZI 1 en 2. De locatie Jetty (NIOZ meetsteiger) is opgegeven en hiervoor in de plaats is de locatie MZI 2 gekozen. De locatie MZI 2 ligt ten westen van de MZI uitgebaat door de firma Prins en Dingemans. MZI 1 (voorheen locatie MZI) ligt is direct naast de monicube die IMARES heeft laten plaatsen (figuur 3). De bemonsteringsperiode in 2013 liep gelijk aan de periode dat de Monicube in het water ligt; van april tot en met september.



Figuur 3. Westelijk gedeelte van de Waddenzee. Locatie van Monicubes is aangegeven met pijl.



Figuur 4. Luchtfoto van de MZI "Prins en Dingemans". Zeven buizen zijn zichtbaar. (Foto: S. Brasseur)

3.2 Metingen

3.2.1 *Groei en begrazingsnelheid mosselzaad en effect van mosselzaad op de soortsamenvestelling en biomassa van plankton*

Voor vier jaar, gedurende het groeiseizoen van de mosselen op de touwen uit de Monicube in het Marsdiep, is het verloop van het aantal mosselen per centimeter touw bepaald. Dit gebeurde voor 1-3 stukken touw. Aan het begin van het meetseizoen is een serie touwen ('christmas rope') op het zelfde tijdstip in de Monicube opgehangen. Daarna zijn steeds 1-3 touwen op verschillende momenten opgehaald.

Voor het meten van de begrazingsactiviteit werden in 2010 en 2011 twee tot drie wekelijks vijf vaten (wit plastic, individueel volume 100 Liter) gevuld met water uit de NIOZ-haven. Na een half uur pre-incubatie werden submonsters genomen voor chlorofyl-a (gefilterd over GF/F (0.7 μm) en 3 μm), microscopische analyse van microzooplankton, Flowcytometertellingen van het aantal algen en hun grootteverdeling (Accuri Cytometers), PAM fluorimetrie (WaterPAM, Walz, Germany) en zuurstofproductiemetingen (optodenincubator, RWS in 2010, primaire productie ^{14}C in 2011). Daarnaast werd gedurende de gehele incubatieperiode metingen gedaan aan de troebelheid van het water (Transmissiometer (550 nm, 10 cm pathlength, Wetlabs) en de fluorescentie van de aanwezige algen (Trios, Germany). De incubatieduur was variabel tussen 1 en 6 uur en afhankelijk van de waarneembare afname in fluorescentie (indicatie voor de afname in fytoplanktonbiomassa). Het plankton werd in suspensie gehouden m.b.v. mechanisch aangedreven schroeven. Voor analyse van het microzooplankton werd minimaal 500ml water gefixeerd met lugol (2% eindconcentratie). Microscopische tellingen en indeling in 5 grootte klassen werd uitgevoerd door Koeman en Bijkerk (2010) en IMARES (2011). De geschatte cel inhoud en omrekening naar $\mu\text{g C L}^{-1}$ werd uitgevoerd vlg. omrekeningsfactor $0.19 \times 10^{-7} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$ (cf. Brussaard et al, 1996).

Op tijdstip 0 werd vervolgens in drie van de vijf vaten een stuk touw gehangen dat een dag eerder was opgehaald van de Monicube in het Marsdiep. Deze touwen, bezet met mosselzaad, waren gedurende 1 overnachting bewaard in een kooi van gaas (ter bescherming tegen vraat door predatoren zoals vogels en krabben) in de NIOZ-haven.

Vervolgens zijn, met een interval variërend van 30 minuten tot 1 uur, submonsters genomen van de waterfase van de vijf verschillende incubatievaten. Aan het einde van het begrazings-experiment, wanneer circa 75% van het gesuspendeerde materiaal was verwijderd door het mosselzaad, werden de mossel uit het vat gehaald. In 2011 zijn zuurstofconcentraties gemeten om te zien of de omstandigheden in de incubatievaten niet te veel afwaken van die buiten de incubatievaten. Van de submonsters van mosselen werd vervolgens de lengte en breedte (in mm), drooggewicht (DW; 48 uur bij 60°C) en het asvrij drooggewicht (AFDW; 2 uur bij 560 °C) bepaald.

De resultaten in dit rapport zijn uitgedrukt op basis van het drooggewicht (inclusief schelp) omdat van kleine mosselen de schelp zeer moeilijk te verwijderen is. Ook werd het aantal mosselzaadindividuen en de schellengte van deze individuen per strekkende centimeter van het Mini-MZI/Monicube-touw bepaald. In het begin van het seizoen, toen de mosselen nog erg klein werden 2-3 stukken van 2.5cm van het touw afgesneden. Hiervan werden alle mosselen geteld en gewogen, en van een subsample (per stuk touw van 2.5 cm 50 stuks) werd de schellengte opgemeten. Bij grotere mosselen zijn alle mosselen van het touw (50 cm) gehaald en op gewicht gesubsampled (2-3 subsamples). Van de subsamples zijn de aantallen geteld en per subsample is van 50 stuks de schellengte opgemeten.

Na verwijdering van het mosselzaad werden de incubatievaten voorzien van een transparant deksel ter voorkoming van inregenen. Gedurende de incubatie zijn dagelijks de abiotische omstandigheden (pH, O₂, temperatuur en licht) gemeten. Na 10 dagen werden ten slotte wederom monsters genomen van de twee series (wel of niet geïncubeerd met mosselzaad). Deze monsters van de 'uitgroeiproeven' werden op dezelfde wijze geanalyseerd als de monsters die eerder tijdens het experiment waren genomen.

Zoals hierboven is beschreven zijn filters van 0.45 µm en 3 µm gebruikt om het fytoplankton in twee fracties te scheiden. De kleinere fractie wordt in deze studie picofytoplankton genoemd. De grenzen wijken enigszins af van de algemene grenzen die voor picofytoplankton gebruikt worden, deze zijn 0.2 µm en 2 µm.

In 2012 zijn 32 incubaties uitgevoerd op het lab met 1-20 mosselen afkomstig van de Monicube naast de MZI van Prins en Dingemans in het Marsdiep en watermonsters van de locatie NIOZ steiger of MZI. De incubaties in 100-500ml duurden ongeveer 1 uur. Er werden metingen verricht met de flowcytometer. Hierbij lag de focus op verschil in begrazing tussen algen <3.0 µm en >3.0 µm. Tellingen voor bacteriën zijn flowcytometrisch uitgevoerd na fixatie van monsters met 25% glutaraldehyde en kleuring met SYBRGreen.

3.2.2 *Impact indicatoren*

Een belangrijke impact indicator voor de overbegrazing door mosselzaad – en door schelpdieren in het algemeen- is mogelijk het percentage kleine algen (als fractie van de totale algengemeenschap). In verschillende baaien in Canada is met een zeer hoge dichtheid aan hangcultuur mosselen de picoplankton fractie van meer dan 50 % indicatief voor het bereiken van de draagkracht limiet (Cranford et al 2006).

Een potentiële indicator voor nutriënt- of lichtlimitatie is de absorptieratio voor pigment gemeten bij golflengtes 480- en 665 nm die de verhouding tussen carotenoïde pigmenten en chlorofyl-a weergeeft (Riegman & Rowe, 1994). Riegman & Rowe (1994) beschouwen een ratio van 1 als uiterste van licht-limitatie en een ratio van 2 als uiterste van nutriënt-limitatie.

Voor de monitoring van de 'impact-indicatoren' werden de monsters uit het Marsdiep geanalyseerd op de grootteverdeling van algen (Flowcytometer en chlorofyl-a). Er zijn metingen gedaan aan de watertemperatuur, de uitdovingcoëfficiënt (Transmissiometer), de pigmentabsorptieratio van algen (Riegman and Rowe, 1994), en de fluorescentie. Submonsters zijn genomen voor de flowcytometrische tellingen van algen en microscopische tellingen van microzoöplankton (zie 3.2.1).

Chlorofyl-a werd bepaald voor twee groottefracties door gebruik te maken van filters met twee verschillende poriegroottes: Whatman GF/F (gemiddelde porie grootte 0.7 µm) en Sartorius 3.0 µm cellulosenitraatfilters. Per monster werd 200 ml (250 ml voor GF/F-filtratie) afgefilterd. De filters werden bewaard bij -80 °C en binnen 1 maand geanalyseerd. Na extractie met 90 % aceton (-3 °C) in combinatie met 30 seconden sonificatie met glaspapieren, werd het debris verwijderd d.m.v. centrifugeren. In de vloeistofrest werd chlorofyl-a bepaald m.b.v. een fluorimeter, waarbij HPLC gezuiverd chlorofyl-a van een spinazie-extract (Sigma) werd gebruikt als standaard. Correctie voor feofytine vond plaats d.m.v. aanzuren met 1N HCl (cf. Lorenzen 1967).

3.2.3 *Primaire productie*

Primaire productie is bepaald aan water dat bemonsterd is vanaf de steiger bij het NIOZ (Jetty) en nabij de Mini-MZI. In de periode begin april tot begin oktober van 2011 tot en met 2013 is tweewekelijks bemonsterd voor de primaire productie metingen. Primaire productie is bepaald met de ¹⁴C techniek. Deze metingen werden uitgevoerd in een incubator waarbij de invloed van verschillende lichtintensiteiten op de opname van bicarbonaat werd gemeten. Dit resulteerde in een kwantificering van de anorganische koolstofopname activiteit van algen in termen van biomassa (chlorofyl-a) afhankelijke fotosynthesesnelheden in relatie tot de aangeboden hoeveelheid licht. Fotosynthese respons-curves zijn opgesteld door de radio-actieve bicarbonaat opname na een 2 uur durende lichtincubatieperiode te meten. Een reeks van lichtintensiteiten is gebruikt van 0 tot 1400 µE.m⁻².s⁻¹, zoals eerder toegepast door Colijn (1983), Riegman et al. (1990) en Riegman & Colijn (1991). Deze methode geeft informatie over de maximale fotosynthesesnelheid, de lichtaffiniteit en de foto-inhibitieconstante. De productie in de totale waterkolom (in mg C.m⁻¹.d⁻¹) is berekend vanuit de dagelijkse instraling (PAR; Photosynthetic

Active Radiation, gemeten in uur-intervallen), de verticale uitdovingscoëfficiënt (in situ gemeten met een transmissiometer) en de fotosynthese-activiteit zoals hierboven beschreven met de ^{14}C -incubatie techniek.

Voor de berekening van de dagelijkse primaire productie zijn globale stralingsdata van het KNMI gebruikt. Om deze gegevens te extrapoleren tot een schaal van de gehele westelijke Waddenzee zijn gegevens van dit gebied gebruikt voor de diepte, getijdecures, en gemeten lichtuitdoving.

Er dient opgemerkt te worden dat de Jetty bemonsteringen al jaren enige vraagtekens oproepen. Dit steigertje ligt op een locatie in het Marsdiep waar het erg ondiep is (1 tot 2 m diep). Vaak is visueel waarneembaar dat de watermassa rond de Jetty troebeler en anders van kleur is dan het water in het Marsdiep. De uitwisseling met water in het centrale deel van het Marsdiep is dus niet voldoende voor een volledige en continue menging met het Marsdiep water. Enerzijds is het logistiek gemakkelijk om water te bemonsteren op de Jetty, anderzijds is het de vraag in hoeverre de metingen aan deze monsters nu echt representatief zijn voor de westelijke Waddenzee.

3.2.4 *Statistische analyses*

Effecten van behandelingen of locaties op responsparameters zijn statistisch getest met variantie analyses (ANOVA). Homogeniteit van variaties is getest met een Levene test en lineariteit van de data met residual plots.

4 Resultaten

4.1 De groei van mosselzaad

In alle vier jaren (2010 tot en met 2013) was er gedurende het gehele seizoen sprake van een monocultuur van mosselzaad op de touwen. In 2010 was er halverwege juni zichtbaar mosselzaad aanwezig op de touwen van de Monicube die in het Marsdiep was geplaatst (Figuur 5). De Monicube in de NIOZ-haven was eveneens begroeid, maar daar werden echter ook sporen van predatie door garnalen en krabben waargenomen. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de ondiepte in de Haven. Bij laag water konden bodemdieren het mosselzaad bereiken. Dit was niet het geval in het Marsdiep.



Figuur 5. Rek met 'christmas rope' bij aanvang van de mosselzaadinvang (linker foto) en een deel van een touw drie maanden later, dicht bezet met mosselzaad (rechter foto).

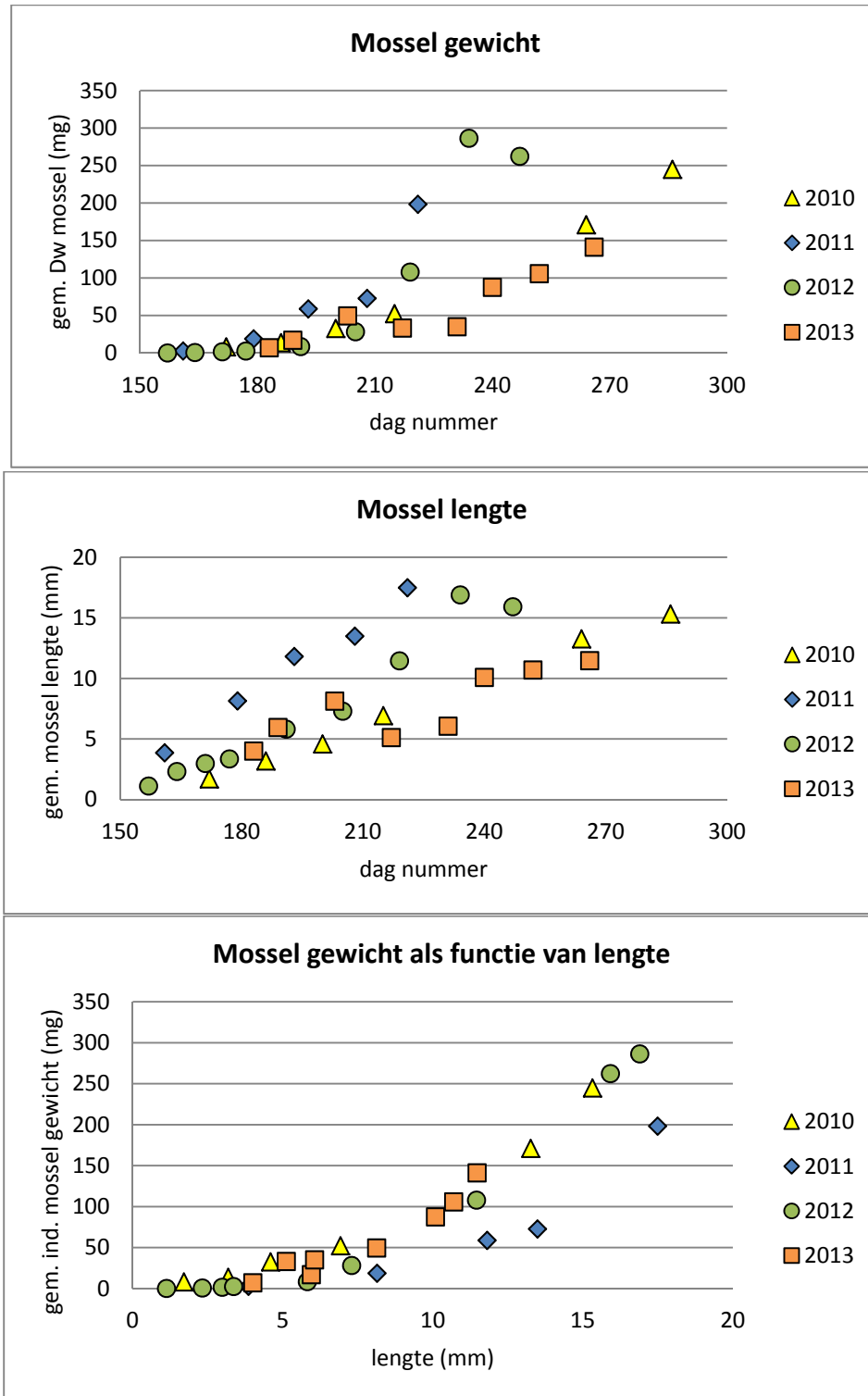
De gemiddelde lengte van het mosselzaad nam in 2010 toe van 2 mm in juni tot 15 mm halverwege oktober (Figuur 6).

In 2011 is iets later gestart met de metingen. Bij aanvang in eind juni waren de mosseltjes echter al aanmerkelijk groter dan in 2010, namelijk ca. 8 mm tegenover 2 mm in 2010. Ook was de groei sneller dan in het voorgaande jaar. Medio september was een gemiddelde lengte van 20 mm bereikt.

Uit Figuur 6 blijkt de indrukwekkende groei van mosselzaad. Uit de metingen van 2010 en 2011 blijkt dat er in vier maanden tijd sprake is van een toename van het gemiddelde drooggewicht, in 2010 van ca. 8 tot 245 mg en in 2011 van ca. 19 tot 630 mg, een verschilfactor van ruim 30. In 2012 werd na dag 234 een afname in gewicht en lengte geobserveerd.

In figuren 6a en 6b is te zien dat er in 2013 een afname is in het gemiddelde drooggewicht van de mossel aan een MZI als ook een afname in de gemiddelde lengte. De verklaring hiervoor is de massale vestiging van een tweede groep mossel larven. De touwen geoogst op 5 augustus (dagnummer 217) bleken vol te zitten met mosselen <5 mm. Verder valt op dat zowel de toename in gemiddeld drooggewicht per mossel als de toename in gemiddelde lengte in 2011 en 2012 beduidend sneller gaat

dan in 2010 en 2013. Het relatieve gewicht van mosselen uit 2011 was lager dan uit 2010, 2012 en 2013 (Fig. 6c).



a

b

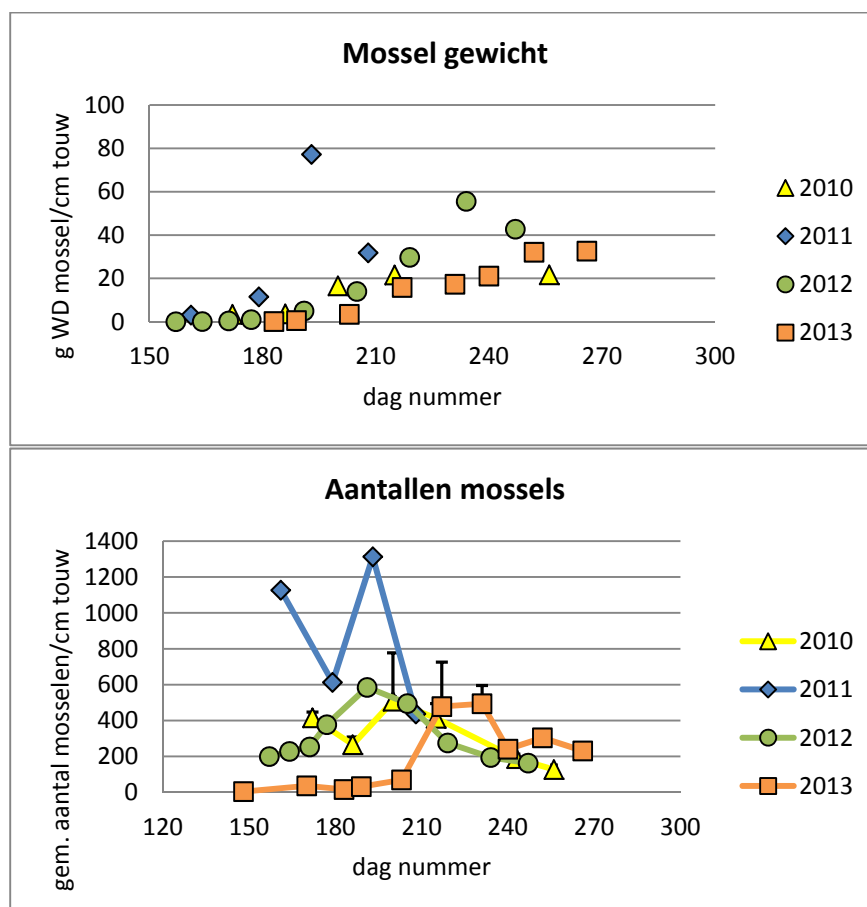
c

Figuur 6. De groei van het mosselzaad in (a) drooggewicht en (b) lengte en (c) lengte-gewichtsrelatie in het Marsdiep gedurende het seizoen 2010 - 2013.

Het gewicht aan mosselzaad per cm touw nam gestaag toe (Figuur 7a). De bezettingsgraad van de touwen (uitgedrukt in biomassa per lengte touw) was eind september 2010 niet verder toegenomen (Figuur 7b). In 2011 was de dichtheid aan mosselen half juli al zeer hoog en nam gedurende die maand weer af. In de laatste week van augustus 2011 zonk de Monicube, waarschijnlijk vanwege de hoge biomassa aan mosselen. De variatie tussen de touwen kan groot zijn (figuur 7b). Omdat in de jaren 2010- 2012 na de initiële broedval later in het seizoen geen nieuwe vestiging van kleine mosselen op de touwen is waargenomen is de (schijnbare) toename van mosselen gedurende het eerste deel van het groeiseizoen (bv. in 2011), niet anders te verklaren dan uit de variatie tussen touwen van een serie. Er lijkt dus geen sprake van een werkelijke toename. De afname in aantallen mosselen per cm touw vindt plaats doordat er trossen mosselen vanwege hun gewicht van te dik bezette touwen afvallen (pers. obs.).

In 2013 is de sterke toename van het aantal mosselen per cm touw te verklaren door een tweede broedval zoals al eerder besproken. Verder valt in dit jaar de zeer lage bezetting op de touwen op in het begin van het seizoen.

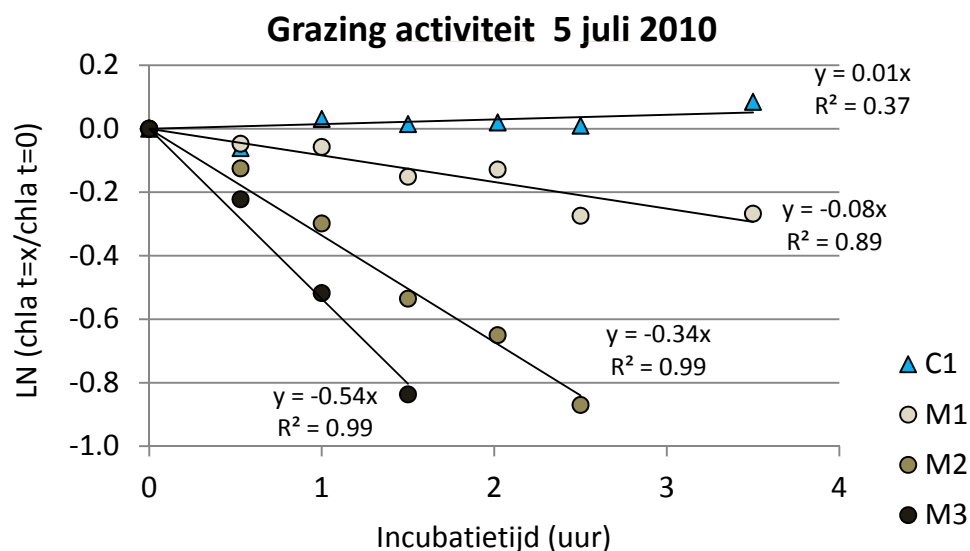
De laatste maand voor de oogst door de MZI-ondernemers nam de afmeting van de individuele mosselzaadjes dus toe (Figuur 6), maar de totale hoeveelheid mosselzaad (in drooggewicht) op de touwen niet (Figuur 7). De verschillen tussen de jaren in bezettingsgraad door het groeiseizoen heen zijn groot, en dus ook de filtratiedruk die de mosselen uitoefenen. Als echter alleen naar de uiteindelijke oogst zou worden gekeken, eind september, dan is dat verschil in aantal individuen per m touw tussen jaren niet meer terug te zien.



Figuur 7. a. Verloop van de mosselzaadbiomassa per cm touw in de Monicube, b. Verloop van de aantallen mosselen per cm touw (gele driehoek: 2010; blauwe ruit: 2011, groene cirkel: 2012 en oranje vierkant: 2013).

4.2 De begrazingssnelheid van mosselzaad

De begrazingssnelheid werd gedurende het groeiseizoen van 2010, 2011 en 2012 (van juni tot en met oktober) gemeten door sub-monsters van de touwen, bezet met mosselzaad, te incuberen in 100-liter vaten. Een voorbeeld van de begrazingsactiviteit is te zien in Figuur 8.



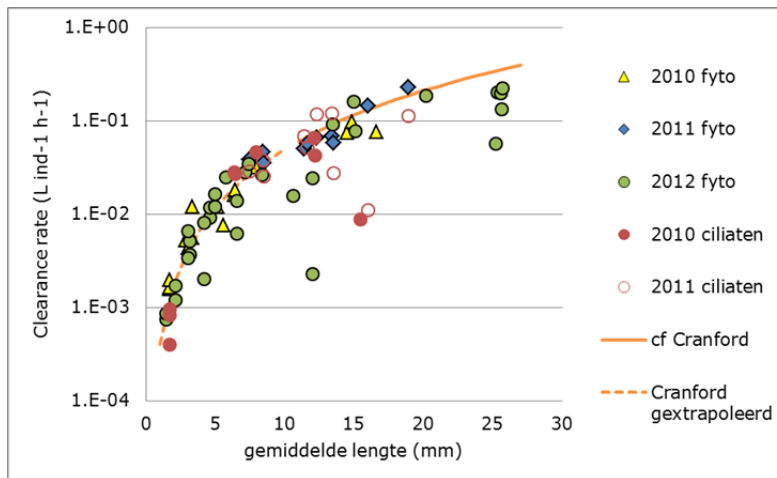
Figuur 8. Logaritmische afname van de hoeveelheid algen o.i.v. begrazing door mosselzaad in de incubatievaten. Blauwe symbolen: controlebak (geen mosselzaad aanwezig). Cirkels: incubaties in drie bakken met verschillende hoeveelheden mosselzaad ($M3 > M2 > M1$).

De snelheid waarmee het chlorofyl-a in de incubatievaten afneemt is o.a. afhankelijk van de hoeveelheid mosselzaad (biomassa) en van de biomassa-specifieke activiteit.

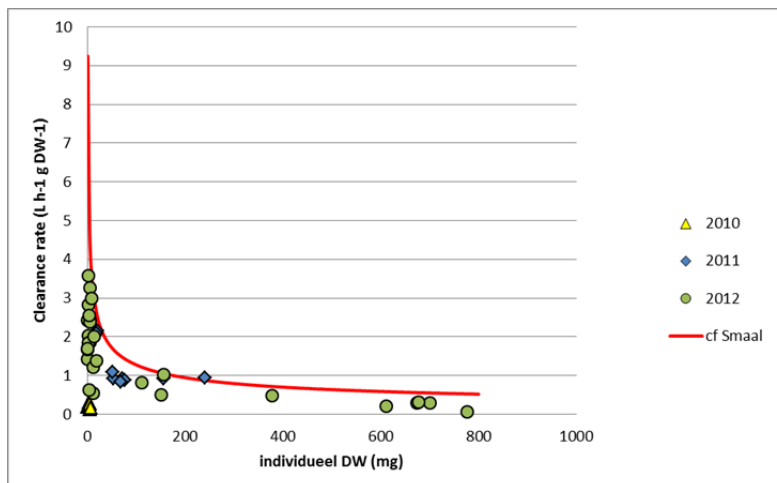
Behalve algen worden ook andere deeltjes zoals klei, slib en kleine zandkorrels verwijderd door het mosselzaad. Het water wordt minder troebel, en de snelheid waarmee dit gebeurt is een maat voor de 'Clearance rate' (CR). Met de leeftijd (en dus ook de lengte) van het mosselzaadje neemt ook de clearance rate toe. Bij de incubatie-experimenten is deze afname van de troebelheid gemeten m.b.v. een transmissiometer. Voor mosselzaad is door Cranford et al., 2011.) een wiskundige relatie beschreven tussen de 'pumping rate' (=clearance rate; CR in $l \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en de lengte (L in mm) van de schelp :

$$CR = 0.0004 * (L^{2.19}) \quad (\text{Vergelijking 1})$$

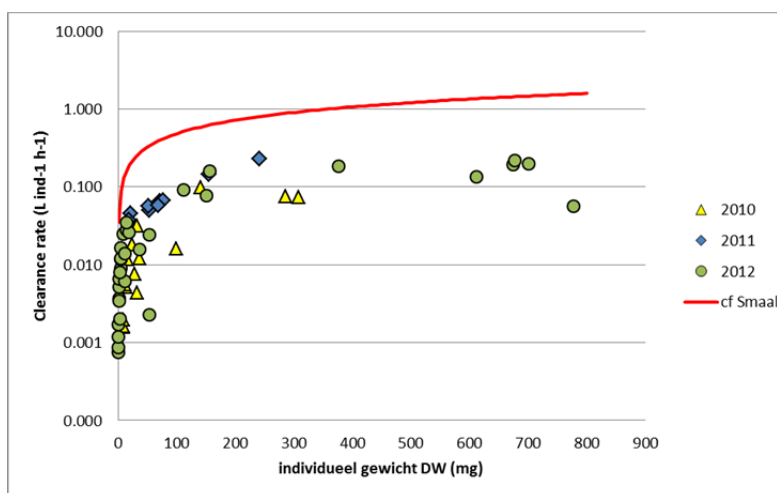
Deze relatie is door Cranford gemeten aan volwassen mosselen. Extrapolatie van deze relatie blijkt de activiteit van het onderzochte mosselzaad goed te beschrijven (oranje lijn in Figuur 9a). De relatie zoals beschreven door o.a. Cranford (2011) lijkt ook te kunnen worden toegepast voor mosselen kleiner dan 10 mm om een inschatting te krijgen van de clearance rate.



a



b



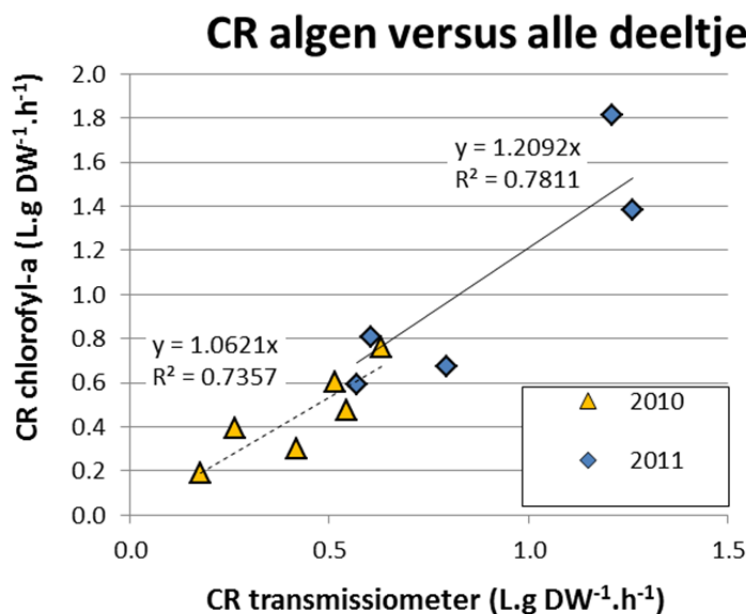
c

Figuur 9. De filtratiesnelheid (clearance rate) van mosselzaad gekweekt in het Marsdiep, afhankelijk van de gemiddelde lengte (a) en van het individuele drooggewicht (b en c). Oranje lijn: relatie conform Cranford ea. (2011), oranje stippellijn: geschatte waarden conform Cranford e.a. (2011), rode lijn: relatie conform Smaal ea (1997) met correctie voor verschil in gewichtsbepaling. Naast de begrazing op fytoplankton (>3.0µm, FCM) voor drie jaar ook is ook de begrazingssnelheid op ciliaten uitgezet (2010, 2011). NB: in (a) staat filtratiesnelheid in l/ind/h, en in (b) staat filtratiesnelheid per gram drooggewicht. Jacobs et al in prep.

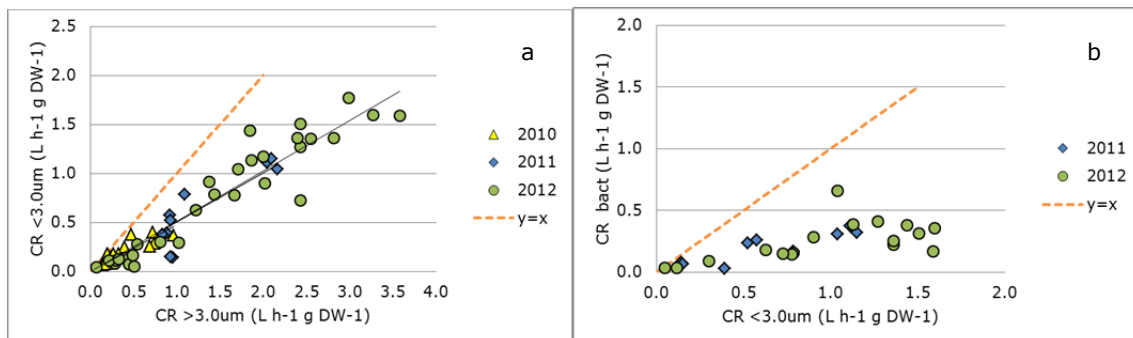
De gewicht-specifieke clearance rate neemt af met een toename van het individueel gewicht (Figuur 9b). Meestal wordt de filtratiesnelheid beschreven in relatie tot de biomassa en niet in relatie tot de lengte. Onder anderen Smaal et al (1997) geven een dergelijk verband met de biomassa ($CR = a \text{ Massa}^b$, waarbij b vaak 0.67 is). Volgens Figuur 9 is de relatie met de lengte wél aanwezig, maar is die met de individuele massa juist minder duidelijk. Onder anderen Smaal et al (1997) geven een dergelijk verband met de biomassa ($CR = a \text{ Massa}^b$, waarbij b 0.57 is en a 1.66). De metingen volgen de relatie van Smaal et al (1997), maar liggen wel op een ander niveau (Fig. 2.12b). Dit is mogelijk een gevolg van de methode van drooggewicht bepaling. Smaal et al (1997) bepaalden het drooggewicht van het vlees, terwijl het drooggewicht van de MZI-mosseltjes inclusief schelp is bepaald.

4.3 Het effect van mosselzaad op de soortssamenstelling en biomassa van plankton

De gemeten 'clearance rate' is een maat voor de snelheid waarmee het water helderder wordt onder invloed van de filtratieactiviteit van de mosselen. Voor de Waddenzee is het ook relevant in hoeverre de algen in dezelfde mate worden verwijderd door het mosselzaad als het slib. Uit de literatuur blijkt dat opgenomen zand en kleideeltjes worden voor een groot deel weer worden uitgescheiden (Hawkins et al., 1998). Opgenomen algen worden grotendeels wel verteerd en pas weer uitgescheiden wanneer zij geen chlorofyl meer bevatten. Alleen bij de aanwezigheid van veel slib en zand is er geconstateerd dat er ook onverteerde algen, samen met de pseudofeces, worden uitgescheiden. De clearance rate, berekend op basis van de afname in chlorofyl-a tijdens de incubaties, is hoger dan de berekende clearance rate die gemeten is m.b.v. een transmissiometer (Figuur 10). Door de spreiding in de data is het verschil tussen clearance op algen (chl-a) versus clearance op alle deeltjes (transmissiometer) echter niet significant van $x=y$ (ANOVA, $P=0.091$).



Figuur 10. De clearance rate van mosselzaad voor totaal chlorofyl-a versus de clearance rate op alle deeltjes in de waterfase.



Figuur 11. (a) Begrazingssnelheid (CR) op algen, uitgedrukt als L h⁻¹ g DW. Uitgezet is de CR <3.0µm tegen de CR >3.0µm, voor drie jaren. En (b) begrazingssnelheid (CR) op bacteriën uitgezet tegen de CR op <3.0µm algen, voor twee jaren. In de grafieken staat ook $y=x$.

Er is gekeken of de begrazingssnelheid op de kleine algen (<3 µm) gelijk was aan die van grotere algen (>3 µm) (Figuur 11a). Uit eerdere studies (Cranford et al, 2011) blijkt dat algen groter dan 2.5-3.5µm met 100 procent efficiëntie uit het water worden gehaald. Uit de experimenten in deze studie blijkt, voor ieder jaar afzonderlijk, dat de kleine algen ongeveer half zo snel uit het water worden verwijderd vergeleken met grote algen (Figuur 11a en Tabel 2).

Tabel 2. Resultaten van regressie analyse van begrazingsdata.

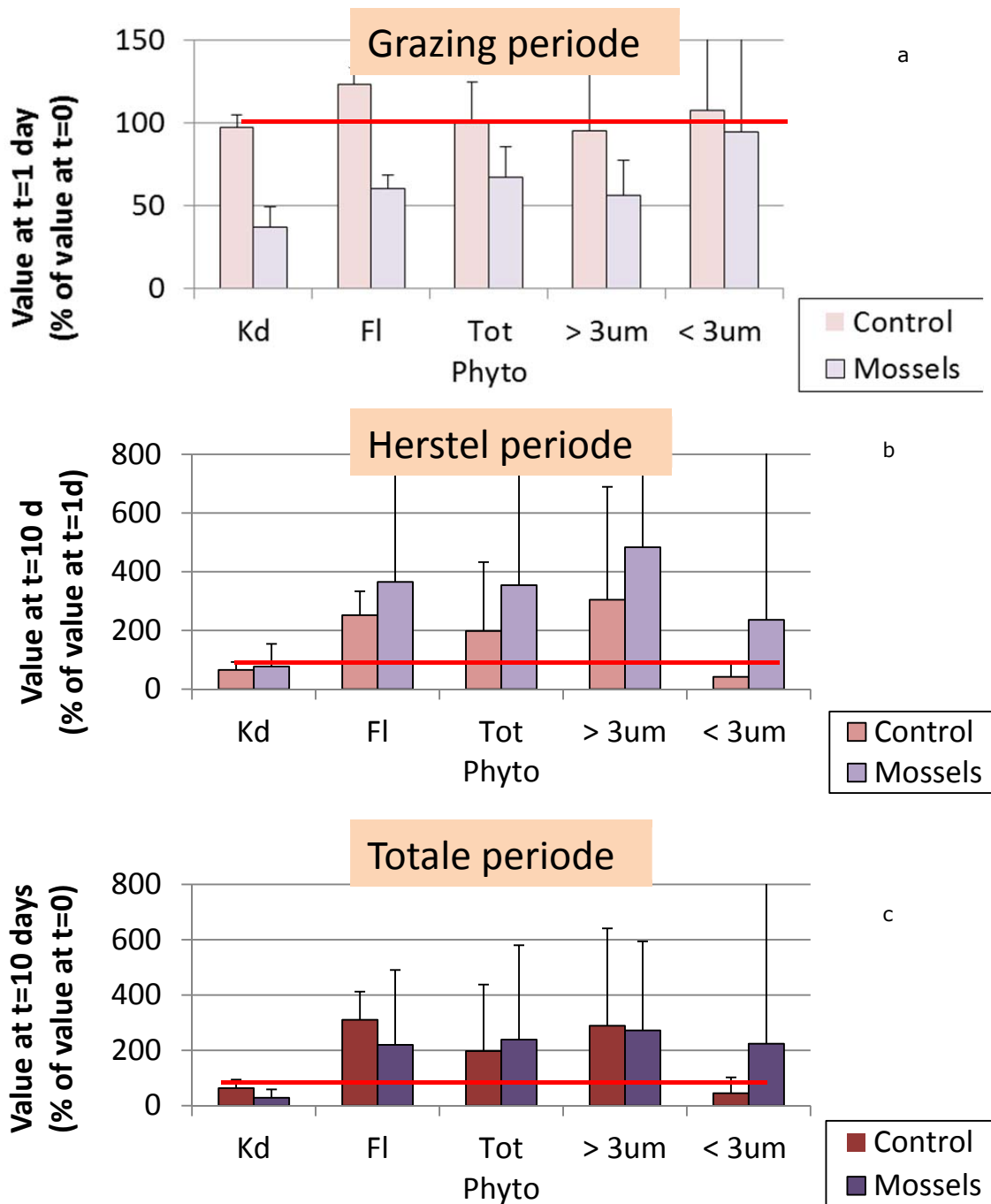
Year	regression	R ²
2010	$y=0.4745x$	0.61
2011	$y=0.5018x$	0.76
2012	$y=0.513x$	0.89

In figuur 11b staan de resultaten van berekeningen aan begrazing van mosselzaad op bacteriën. Verwacht werd dat bacteriën met een zelfde efficiëntie uit het water werden verwijderd als kleinere algen. Dit was niet het geval, de efficiëntie voor bacteriën was veel lager dan voor kleine algen.

Tijdens de incubaties worden algen, microzoöplankton en slib verwijderd uit de waterfase. Daarnaast is waargenomen dat er productie van feces en pseudofeces plaatsvindt. Dit resulteert in remineralisatie en dus productie van nutriënten. Om het middel-langetermijneffect van de begrazing op de algen te bestuderen werden de incubatievaten na de incubatieperiode van 1 tot 6 uur nog 9 à 10 dagen zonder mosselzaad in de NIOZ-haven geplaatst. De resultaten van deze behandeling zijn als voorbeeld weergegeven in Figuur 12. Deze heeft betrekking op incubatie-experimenten uitgevoerd in 2010. Tijdens de incubatie zonder mosselzaad blijven de onderzochte parameters in de controle bakken (geen mosselzaad) nagenoeg constant en neemt de fluorescentie wel enigszins toe (Figuur 12a). In de bakken met mosselzaad zijn de parameters significant lager dan in de controle bakken (ANOVA's, $P=0.000$), behalve de parameter algen < 3µm (ANOVA, $P=0.143$). Het water wordt helderder, (de uitdovingscoëfficiënt daalt) en de hoeveelheid chlorofyl neemt af (Figuur 12a).

Na verwijdering van het mosselzaad begint de herstelperiode (Figuur 12b). In de herstelperiode wordt het water nog iets helderder: de uitdovingscoëfficiënt K_d neemt af. In de controlebakken ontstaat een algenboei. Deze bloei bestaat vrijwel geheel uit grotere algen. De kleine algen nemen juist in aantal af. In de bakken die met mosselzaad behandeld zijn, nemen zowel de kleine als de grote algen sterk toe. De parameters verschillen echter niet significant tussen de controle bakken en de bakken met mosselzaad (ANOVA's $P > 0.05$, behalve de algen $< 3 \mu m$ (ANOVA, $P = 0.044$)).

Het gecombineerde effect van begrazing gevolgd door herstel is dat het water helderder wordt onder invloed van mosselzaad (Figuur 12c). Ongeacht de aanwezigheid van begrazing neemt de algenbiomassa van de grotere algen sterk toe. In de met mosselen behandelde bakken is er ook een bloei van kleinere algen ontstaan, terwijl in de controle juist het aantal algen $< 3 \mu m$ sterk is afgenomen. De parameters verschillen echter niet significant tussen de controle bakken en de bakken met mosselzaad (ANOVA's, $P > 0.05$), behalve de uitdovingscoëfficiënt (ANOVA, $P = 0.009$)).

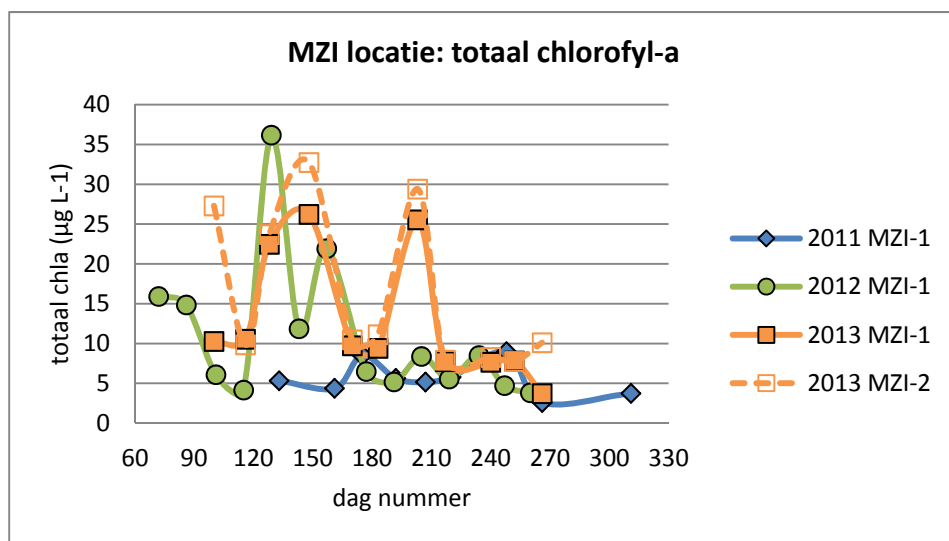


Figuur 12. Veranderingen in de uitdovingscoëfficiënt (Kd), de fluorescentie (F), en de algen (Totale populatie (Tot), grote algen (>3 μ m) en kleine algen (< 3 μ m)). Geen verandering gedurende de periode is aangegeven met de rode lijn. In de controlebakken is geen mosselzaad geweest (roodbruin), in de mosselbakken (paars) wel. Er worden drie tijdvakken weergegeven: De begrazingperiode (1 tot 6 uur; bovenste grafiek a), de hier opvolgende herstelperiode (9 tot 10 dagen, middelste grafiek b) en beide periodes samen (onderste grafiek c). Gemiddelde van zeven metingen in twee controle bakken en drie mosselbakken met standaard deviatie.

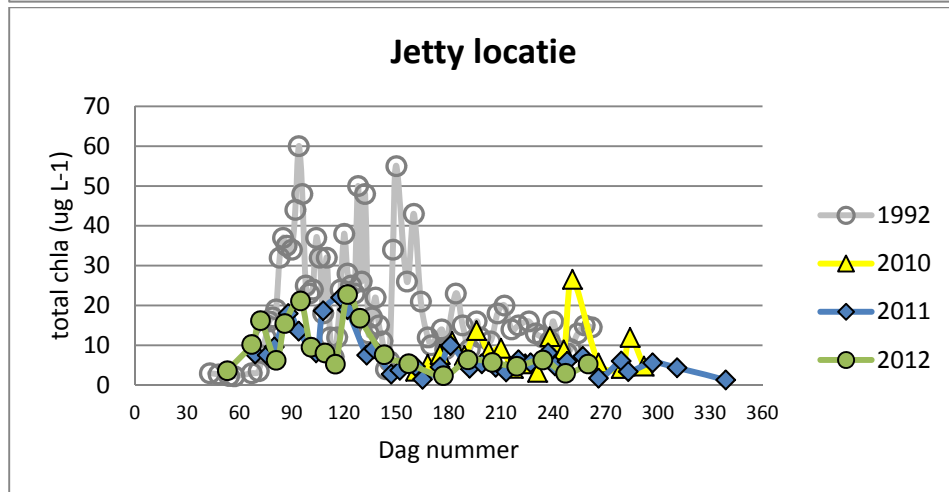
4.4 Primaire productie en algenbiomassa in het Marsdiep

In 2011 is gestart met primaire productiemetingen in de Waddenzee met behulp van C14 incubaties. Deze metingen leveren gegevens over primaire productie voor de Waddenzee (en Oosterschelde) die niet via andere meetprogramma's afgedekt worden. Deze gegevens worden (ook) gebruikt als invoerdata voor modelberekeningen. Deze paragraaf behandelt de primaire productiemetingen in de Waddenzee, die voor de Oosterschelde worden verzameld door NIOO-CEME (nu onderdeel van het NIOZ).

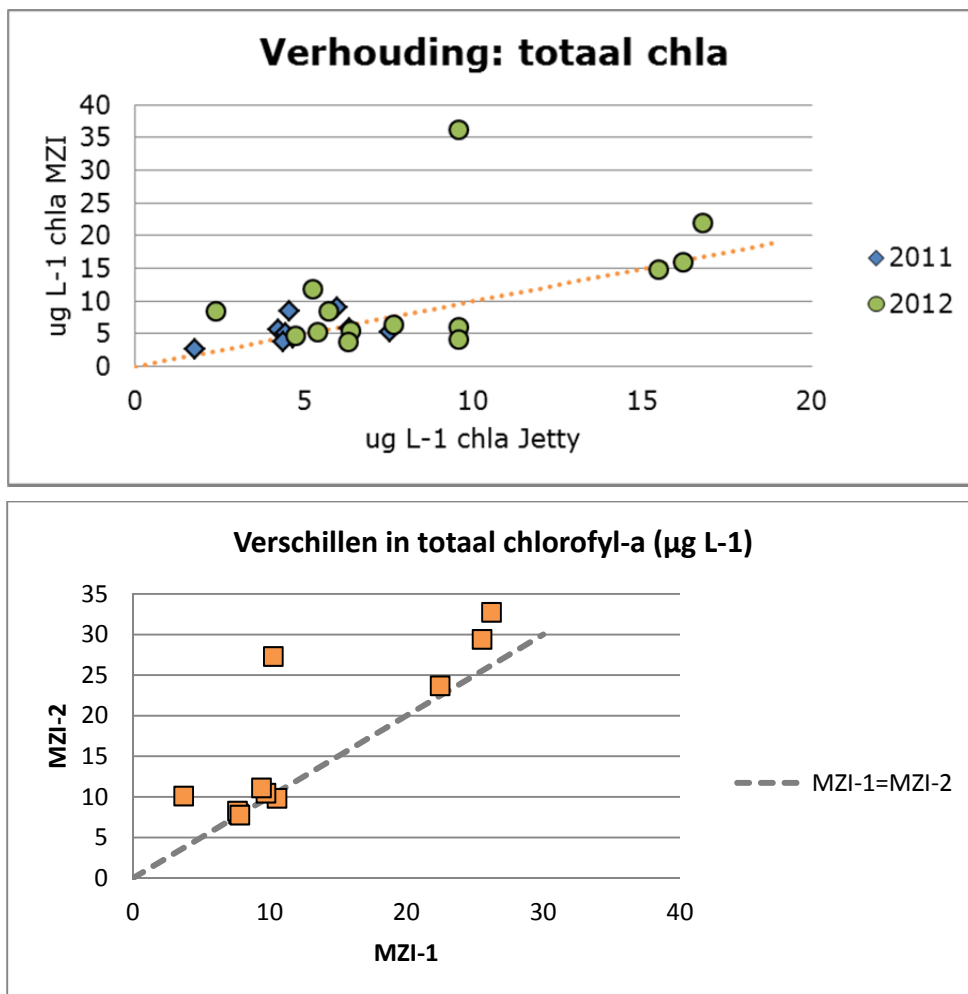
In 2011 en 2012 zijn chlorofylmetingen (fytoplankton biomassa) en primaire productiemetingen verricht op 2 vaste locaties in het Marsdiep (Waddenzee), namelijk bij de steiger van het NIOZ ("Jetty") en bij de Mini-MZI. In 2013 is de bemonstering alleen uitgevoerd op twee locaties nabij de Mini-MZI in het Marsdiep (MZI-1 en MZI-2).



a



b



Figuur 13. Chlorofyl-a verloop in bij de MZI locaties MZI-1 (2011-2013) en MZI-2 (2013) (a) en de NIOZ steiger (b) tijdens laagwater. Ook is de verhouding in chlorofyl-a biomassa tussen de twee locaties weergegeven (c en d). Voor de locatie NIOZ steiger is ook het verloop van chlorofyl-a in 1992 gemeten met hoogwater weergegeven (Brussaard et.al. 1996). Chlorofyl-a verloop in het Marsdiep (Jetty) en de MZI. Grijs: Jetty in 1992 (Brussaard et.al. 1996). In figuur d geeft de stippellijn de lijn $y=x$ aan, dus voor alle punten op de lijn geldt dat de waarde voor locatie MZI-1 gelijk is aan de waarde voor locatie MZI-2.

De seizoensdynamiek van de algenbiomassa, gemeten als chlorofyl-a, vertoont in alle jaren min of meer een gelijk verloop; een piek van de biomassa in het voorjaar en een lage biomassa gedurende de zomer (Figuur 13a,b). Wel zijn er variaties in moment en hoogte van de pieken, zowel tussen de jaren (Figuur 13a) als tussen de MZI en de Jetty (vergelijk Figuur 13a en 13b). Opvallend is de relatief lage algenbiomassa in het voorjaar van 2011 bij de MZI. De chlorofylwaarden van de twee meetstations nabij de MZI in 2013 zijn over het algemeen wat hoger bij MZI-2 in vergelijking met MZI-1 (Figuur 13d).

Gemiddeld waren de chlorofylconcentraties nabij de MZI 28% hoger dan bij de Jetty (Tabel 5), waarbij vooral het aandeel van cellen $< 3 \mu\text{m}$ hoger was. De hogere algenbiomassa houdt waarschijnlijk verband met het hogere doorzicht nabij de MZI; de lichtuitdoovingscoëfficiënt (k_d) was hier gemiddeld aanzienlijk hoger dan bij de Jetty.

De algenbiomassa (chlorofyl-a) blijkt in 2010 tot en met 2012 in het Marsdiep (locatie van de Jetty) veel lager te zijn dan in 1992 (Figuur 13b). Een belangrijke verklaring voor deze daling is de daling van de eutrofiëring (Brinkman 2008). De beduidend lagere chlorofyl-a-concentratie heeft tot gevolg dat er

waarschijnlijk minder voedsel beschikbaar is voor de hogere trofische niveaus (inclusief schelpdieren) dan vroeger. De uitschieterende meting van de lijn $y=x$ in figuur 13c (chl-a MZI veel hoger dan chl-a steiger) is de voorjaarsbloei bij de MZI die in 2012 veel hoger was dan de bloei bij de steiger.

De primaire productie is bepaald aan de hand van ^{14}C incorporatie gedurende incubatie-experimenten bij verschillende lichtintensiteiten. Uit deze metingen zijn licht-versus productie (PI)curves geconstrueerd, waaruit de maximale productie (P_{max}) en de lichtaffiniteit-constante (α) zijn afgeleid. De maximale fotosynthesesnelheid P_{max} bleek in beide jaren te variëren met het seizoen (Fig. 14a).

De hoogste waarden voor P_{max} werden gemeten in de zomermaanden. Dit kan verklaard worden door het feit dat de maximale biomassa specifieke fotosynthesesnelheid bepaald wordt door biochemische processen in de algencellen. Deze processen zijn temperatuur gevoelig; bij hogere temperaturen in de zomer kunnen de algen ook sneller fotosynthetiseren. Voor de affiniteit van het fotosynthese proces (α , Fig. 14b) voor licht is de temperatuur gevoeligheid veel minder prominent. Dit komt omdat bij lage lichtintensiteit niet zozeer de biochemische processen in de algencellen limiterend zijn, maar juist fysische processen zoals bijvoorbeeld lichtabsorptie en moleculaire diffusie.

Gedurende het mosselzaad seizoen (apr tot okt) varieert P_{max} tussen de 4 en 10 $\mu\text{g C}/\mu\text{g chl-a}\cdot\text{h}^{-1}$. De verschillen tussen de Jetty en de MZI zijn relatief gering, er is wel een duidelijk verschil in dynamiek tussen de meetjaren. In de zomermaanden van 2012 lagen de waarden voor P_{max} beduidend lager dan in 2011 en 2013.

De affiniteit van de fotosynthese voor licht, α , varieert sterk tussen de verschillende jaren en met het seizoen (Figuur 14b). Meetwaarden variëren globaal tussen 0.02 en 0.1 $\mu\text{g C}/\mu\text{g Chl-a}\cdot\text{h}^{-1}\cdot(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$. De hoogste waarden voor α werden bepaald in de zomermaanden van 2011, waarbij de waarden van de Jetty duidelijk hoger waren dan bij de MZI. In 2013 werden gedurende de zomermaanden juist de laagste waarden bepaald. Lagere waarden hangen vaak samen met lichtlimitatie, waardoor meer antennepigment wordt aangemaakt en er relatief minder reactiecentra (chlorofyl-a) zijn. Hierdoor is de chlorofyl-a specifieke affiniteit lager.

De in dit rapport vermelde waarden voor de chl-a specifieke fotosynthese parameters zijn circa 50% lager dan de meest recente waarnemingen in andere fotosynthesestudies. Dit komt omdat chl-a tegenwoordig vaak gemeten wordt met behulp van HPLC. Dit levert lagere waarden voor chlorofyl-a op dan bij gebruik van de fluorimetrische methode die bij dit onderzoek is gebruikt. Bij de fluorimetrische methode wordt een deel van de gemeten fluorescentie toegekend aan chlorofyl-a, terwijl deze afkomstig is van andere chlorofyl types. Er vindt dus een overschatting van chlorofyl-a en een onderschatting van P_{max} en α plaats. Voor de berekening van de primaire productie is dit effect niet relevant omdat de dagelijkse koolstoffixatie een product is van chl-a en de chl-a specifieke C fixatie snelheid. Er wordt voor de primaire productie uiteindelijk dus gerekend met koolstoffixatiesnelheden per liter water per uur.

De chlorofyl-a specifieke fotosynthese snelheden waren in 2013 lager dan in 2012 en het hoogst in 2011. Bij de Jetty en de MZI was de P_{max} 10% lager in 2012. α was in 2012 14% lager dan in 2011 bij de Jetty en 26% lager bij de MZI. Nadere analyse liet zien dat deze lagere waarden niet veroorzaakt werden door verschillen in temperatuur. Voor de periode april – okt was de ratio tussen de gemiddelde temperatuur in 2012 en de gemiddelde temperatuur in 2011 gelijk aan 1.00 ± 0.11 bij de Jetty en 1.04 ± 0.13 bij de MZI. Er was dus geen meetbaar verschil tussen 2011 en 2012 wat betreft de watertemperatuur in de mosselzaadperiode. Een andere mogelijke verklaring kan zijn dat de algen in 2012 meer chl-a per cel bevatten dan in 2011. Hier is echter geen specifiek onderzoek aan verricht.

Op basis van deze parameters kan voor iedere lichtintensiteit de productie per eenheid chlorofyl worden gekwantificeerd. Het water bij de steiger was significant troebeler dan bij de MZI (getest voor 2012,

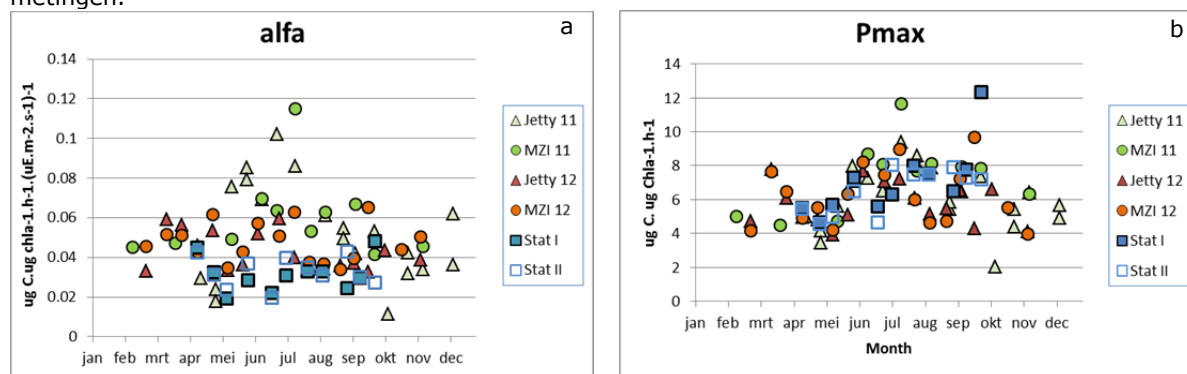
ANOVA, $P=0.022$, Figuur 15). Er is wel veel vaker gemeten bij de steiger. In figuur 15b bijvoorbeeld zijn er bij de steiger nogal wat uitschieters van troebel water te zien. Deze uitschieters ontbreken volledig bij de MZI locatie. Het is onduidelijk of deze evt. uitschieters niet gemeten zijn of dat de locatie MZI wel degelijk helderder is dan de locatie steiger. Uit de figuur 15c blijkt ook dat de locatie Jetty gemiddeld troebeler is dan locatie MZI.

Met behulp van de gemeten fotosynthesekarakteristieken, de dagelijkse instraling (gemeten op uurbasis), de lichtuitdoving onder water (attenuation), de hoeveelheid chlorofyl-a in de waterkolom en de hydromorfologie van de westelijke Waddenzee, kan de jaarlijkse primaire productie voor dit gebied berekend worden (Tabel 3). De berekeningswijze is verder uitgewerkt en onderbouwd door Riegman (2013). Met uitzondering van het voorjaar is de primaire productie bij de MZI significant hoger dan bij de Jetty (ANOVA, $P=0.000$), ondanks het feit dat de chlorofyl-a concentratie in het voorjaar bij de Jetty hoger is (Figuur 16). Dit wordt veroorzaakt doordat het daar ook veel troebeler is (Figuur 1). Er zijn op beide locaties twee pieken te onderscheiden, de hoogste piek eind juni en een tweede piek gedurende de maand augustus.

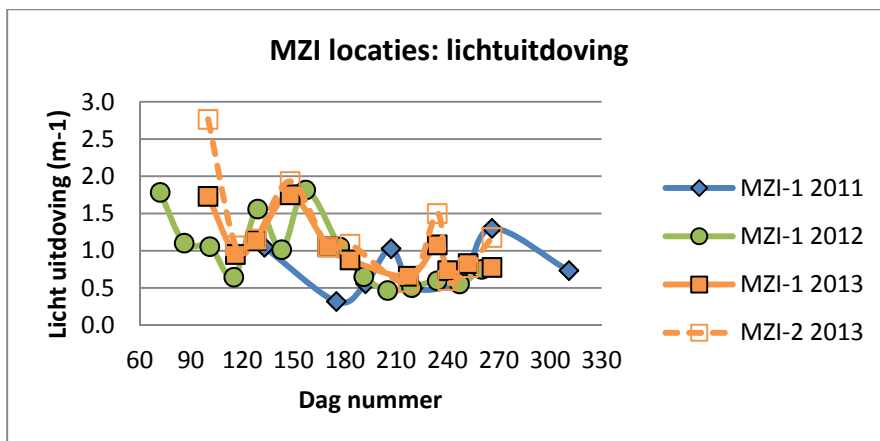
Tabel 3. Primaire productie van de westelijke Waddenzee, berekend op basis van metingen bij de Jetty (linker grafiek) en berekend op basis van metingen bij de MZI (rechter grafiek).

Prim. Productie JETTY (gC.m-2.j-1)			Prim. Productie MZI (gC.m-2.j-1)			
Periode	2011	2012	Periode	2011	2012	2013
jaarrond	119	116	1-1 tot 31-12	170	189	195
apr tot okt	108	100	1-4 tot 1-10	159	164	166
jul tot okt	46	44	1-7 tot 1-10	97	73	77

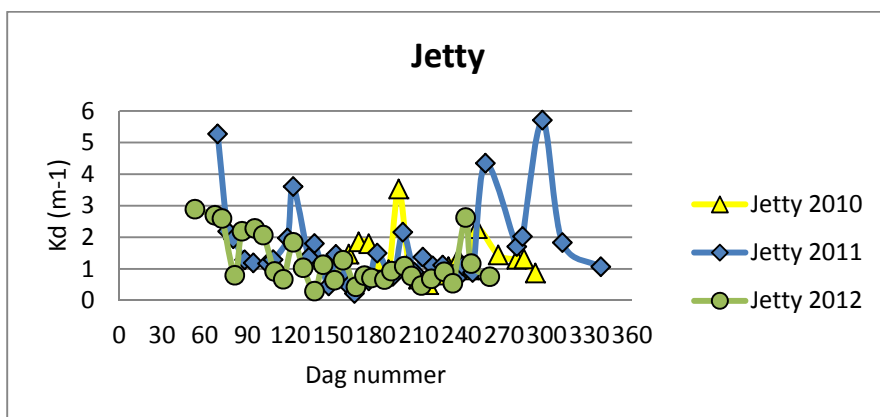
Voor beide jaren is er een structureel verschil tussen de berekende primaire productie op basis van de Jetty metingen en op basis van de MZI-metingen (Tabel 3). De jaarlijkse primaire productie gemeten bij de Jetty was in beide jaren circa 35 % lager dan de primaire productie nabij de MZI. Dit is voor een belangrijk deel toe te schrijven aan het feit dat het water nabij de Jetty veel troebeler is dan in het centrum van het Marsdiep. Gelet op het geïsoleerde karakter van de watermassa's rond de Jetty kan gesteld worden dat de MZI-metingen representatiever zijn voor de westelijke Waddenzee dan de Jetty metingen.



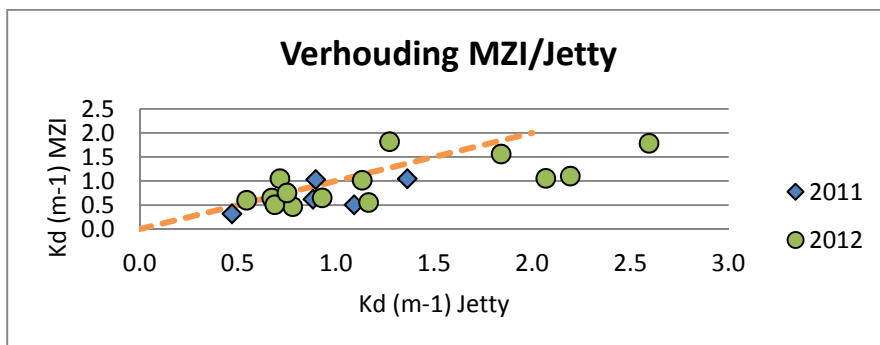
Figuur 14. Chlorofyl-a specifieke waarden voor de maximale fotosynthese capaciteit (P_{max}) (a) en lichtaffiniteits-constante (Alfa) (b) in 2011 (in groen); 2012 (in rood/oranje) bij de Jetty (driehoeken) en bij de MZI (cirkels); 2013 gevulde blauwe vierkanten MZI-1 en open blauwe vierkanten voor MZI-2.



a

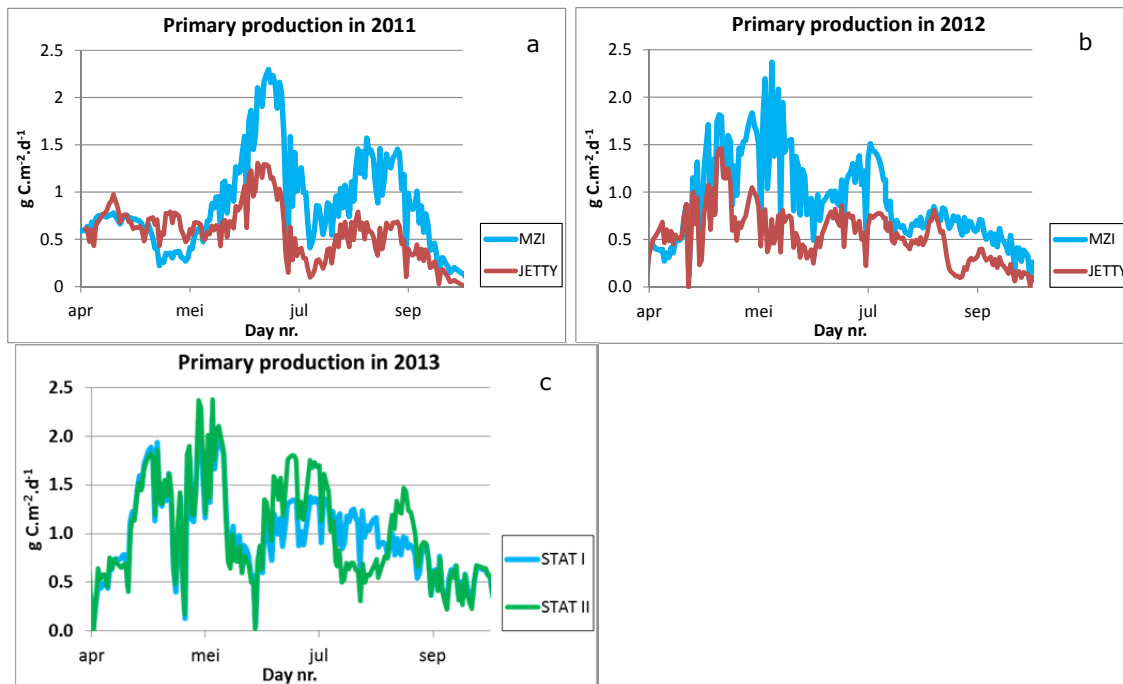


b



c

Figuur 15. De lichtuitdoving (Kd) per meter gemeten bij locaties MZI-1 (2011-2013) en MZI-2 (2013) (a) en de NIOZ steiger (b). Verder is de verhouding in lichtuitdoving tussen de twee locaties weergegeven (c).



Figuur 16. Dagelijkse primaire productie nabij de MZI en de Jetty (NIOZ steiger) in 2011 (a) en 2012 (b) en 2013 (c) twee stations nabij de MZI.

De dagelijkse primaire productie in 2011 volgt een ander seizoenspatroon dan in 2012 en 2013 (Figuur 16). Zoals reeds eerder vermeld, is de berekende primaire productie een optelsom van meerdere (niet-lineair gerelateerde) milieufactoren. Voor een analyse naar de oorzakelijke verschillen in de primaire productie in 2012 enerzijds en het voorgaande jaar 2011 anderzijds, is daarom gekozen voor een impact analyse (Tabel 4) op de primaire productie van de verschillende parameters die voor de berekening zijn gebruikt. Een rekenmodel genereert een primaire productie getal op basis van circa tien parameters die ieder weer omringd zijn met een onzekerheidsfactor die onbekend is. "Significant" is arbitrair gesteld op een afwijking van de waarde van 2011 met meer dan 8%.

Tabel 4. Afzonderlijke invloed van verschillende parameters op de primaire productie in 2012 ten opzichte van de PP in 2011. Waarden zijn uitgedrukt in PP2012 als percentage van PP2011, berekend op basis van metingen bij de Jetty (linker grafiek) en berekend op basis van metingen bij de MZI (rechter grafiek). Geanalyseerde parameters zijn chlorofyll-a (chl-a), de onderwaterlichtuitdovingscoëfficiënt (Kd), de chl-a specifieke fotosynthesekarakteristieken a,b en c (cf. Eilers en Peeters, 1988) en de dagelijkse instraling (I₀ PAR). De kolom geeft de uiteindelijke verandering in de primaire productie aan wanneer alle parameters betrokken worden bij de berkening. Groen: "significante" stijging; rood: "significante" daling; wit: geen "significante" verandering in 2012 t.o.v. 2011)

JETTY Prim Production in 2012 (as % of PP in 2011)					
Period	chl-a	Kd	a,b,c	I ₀ PAR	total
1-1 tot 31-12	104	116	96	98	97
1-4 tot 1-10	101	119	89	97	93
1-7 tot 1-10	92	124	73	109	96

MZI Prim Production in 2012 (as % of PP in 2011)					
Period	chl-a	Kd	a,b,c	I ₀ PAR	total
1-1 tot 31-12	147	100	84	102	111
1-4 tot 1-10	140	100	83	102	103
1-7 tot 1-10	93	106	69	109	75

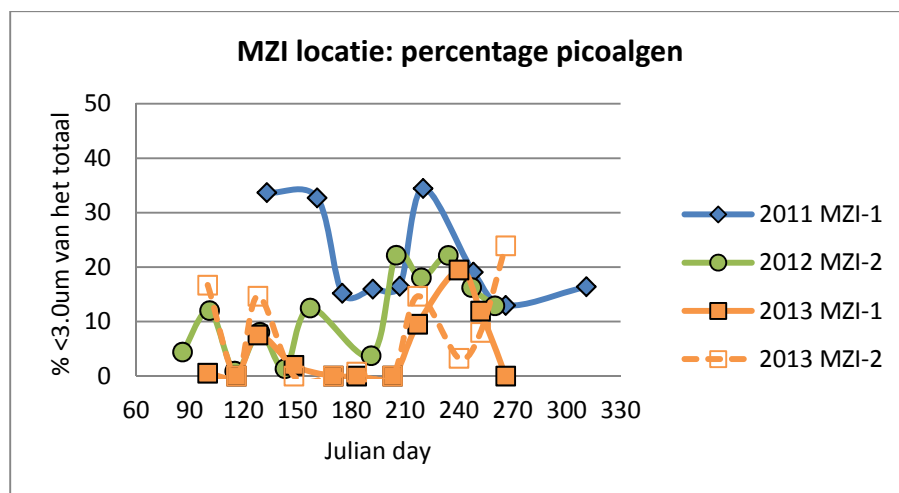
Uit de analyse (Tabel 4a) blijkt dat in 2012 bij de Jetty sprake was van een potentiële verhoging van de primaire productie omdat de uitdovingscoëfficiënt lager was. Aan de andere kant gaven juist de fotosynthesekarakteristieken aanleiding tot een lagere productie. Het netto effect van deze verschillen

tussen 2012 en 2011 is gering, de primaire productie vond in 2012 plaats in helderder water met minder actieve algen.

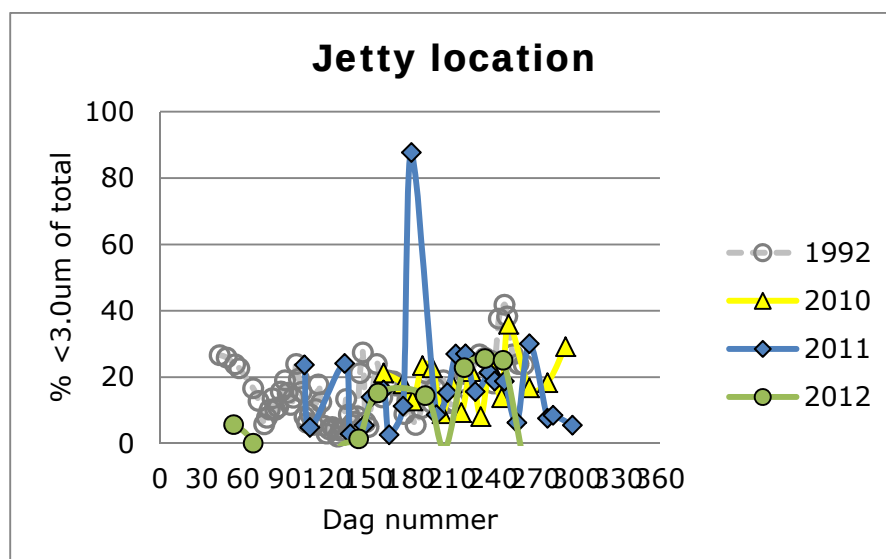
Bij de MZI was sprake van een ander patroon (Tabel 4b). Een verhoogde algenbiomassa (chl-a) was aanwezig in het jaargemiddelde en in de eerste helft van de mosselzaad periode. Dit zou potentieel kunnen leiden tot een verhoging van de PP met circa 45%. Dit gebeurde echter niet, omdat een verlaagde biomassa specifieke fotosynthese activiteit werd waargenomen. Het netto effect was een lichte verhoging van de jaarlijkse primaire productie. Tijdens de MZI periode waren er twee fasen te onderscheiden. In de eerste helft van het mosselzaadseizoen werden in 2012 hogere algenbiomassa's en een gelijkblijvende primaire productie waargenomen. In de tweede helft van het mosselzaadseizoen was er in 2012 sprake van een lagere biomassa aan algen en een lagere fotosynthesesnelheid. Dit resulteerde in een verlaging van de primaire productie met 25% in die periode.

4.5 Impact-indicatoren in het Marsdiep

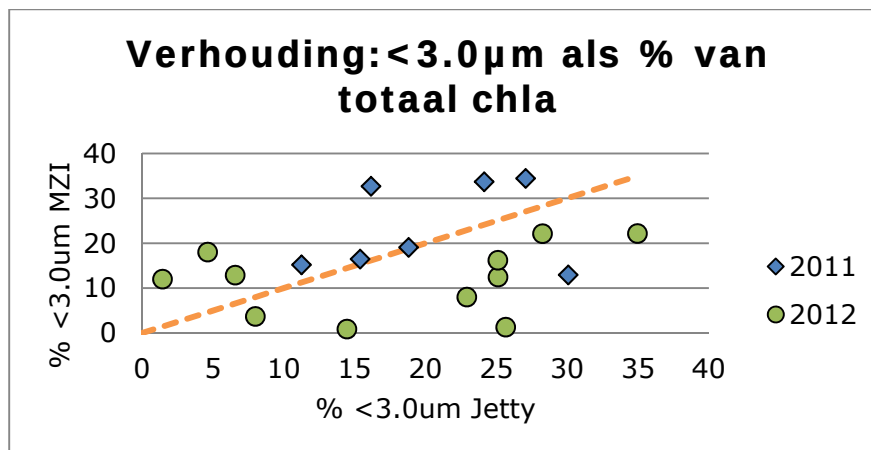
Tijdens het groeiseizoen van het mosselzaad is het fytoplankton gemonitord in het Marsdiep op de locaties NIOZ steiger (Jetty) en naast de Monicube (MZI). Het percentage kleine algen in De Waddenzee was over het algemeen lager dan 40 procent (Figuur 17, bovenaan). Er werd geen verband gevonden tussen het percentage kleine algen op beide locaties (Figuur 17c en d).



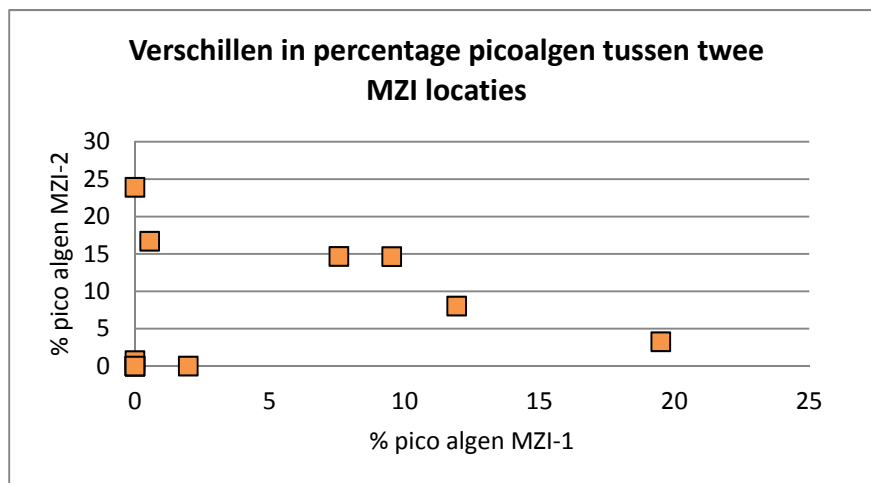
a



b



c



d

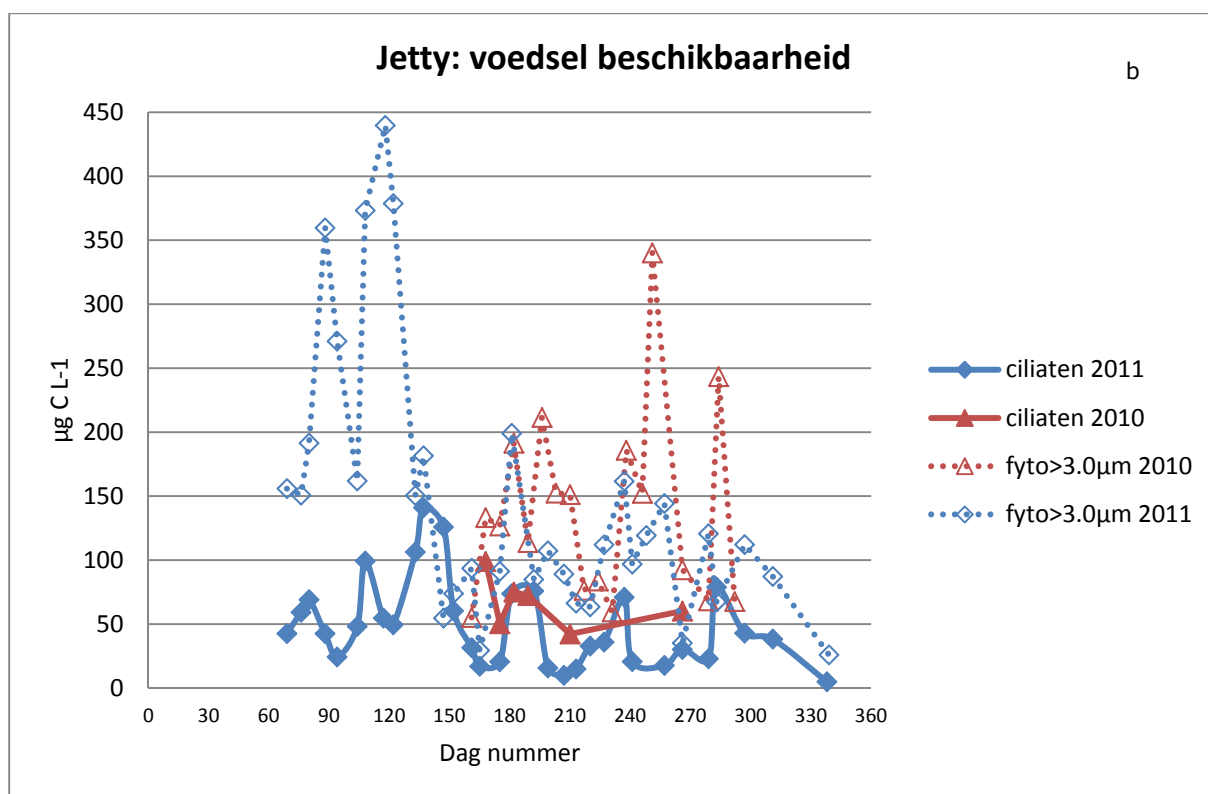
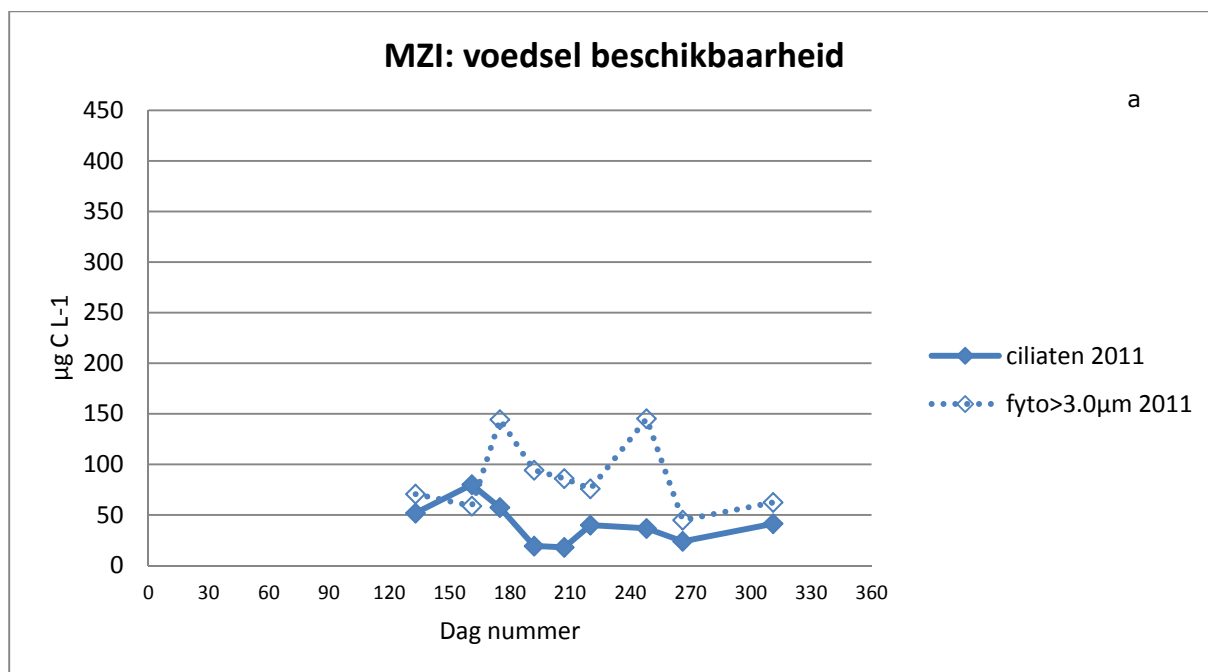
Figuur 17. Chlorofyl-a afkomstig van algen kleiner dan 3µm als percentage van de totale biomassa chlorofyl. Voor de locatie MZI (a) en de NIOZ steiger (b). Ook is de verhouding in percentage kleine algen weergegeven tussen de twee locaties weergegeven (c en d).

Tabel 5. Verschillen in watertemperatuur, lichtuitdovingswaarde, chlorofyl-a en fytoplanktensamenstelling (algen > en < 3 µm) tussen de Mini-MZI en de Jetty (NIOZ-steiger)

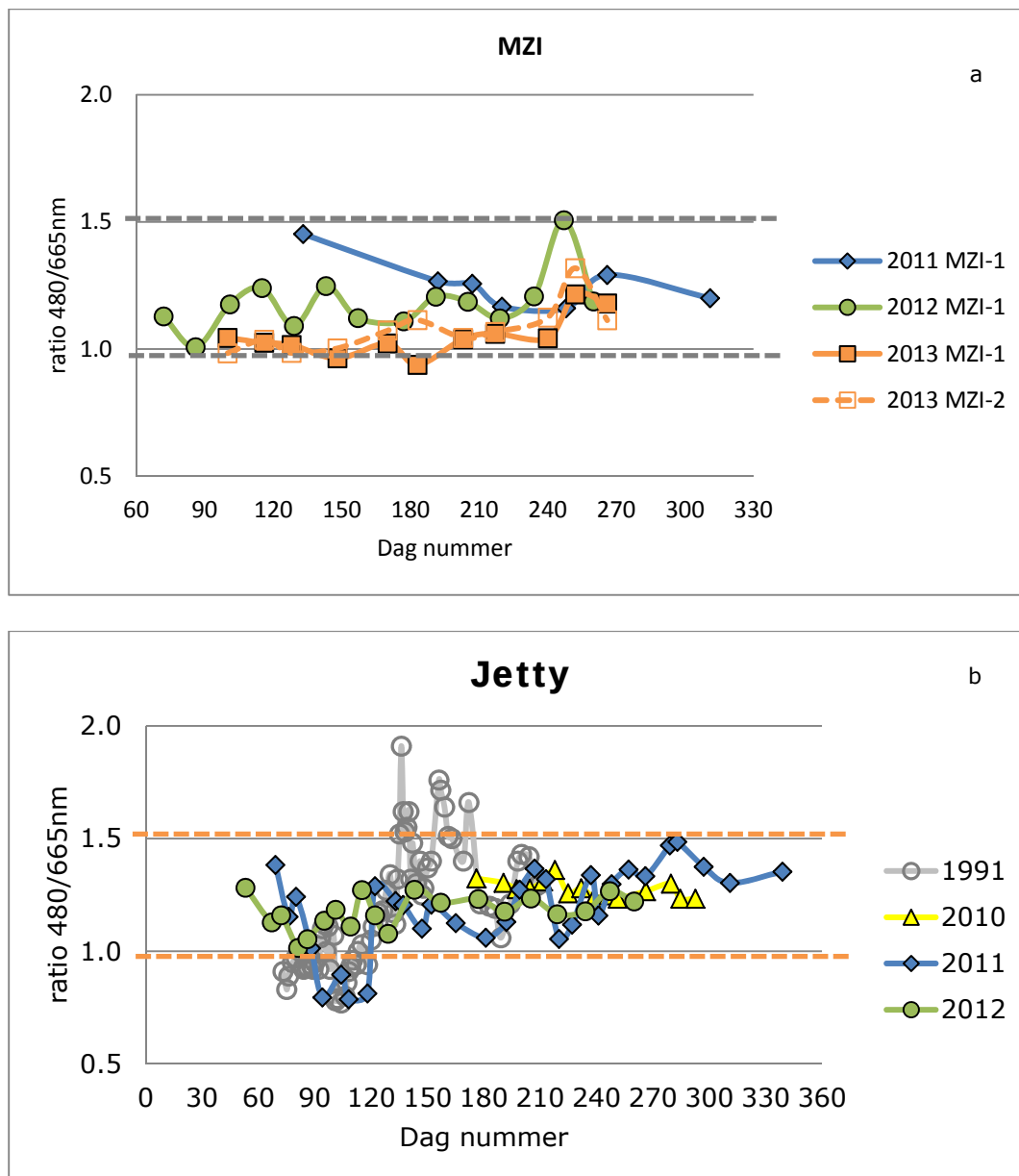
	MZI als % van Jetty	
	Gemiddelde	STDEV
Temperatuur	100	6
Lichtuitdoving	43	50
Totaal chl-a	128	39
>3.0µm	121	50
<3.0µm	147	67
<3µm (% van totaal)	121	53

Uit eerdere resultaten (figuur 9a en 11a en b) blijkt dat mosselen zowel grotere algen en ciliaten efficiënt uit het water verwijderen. Voor kleine algen en bacteriën geldt een veel lagere verwijdersnelheid. Beschikbaar voedsel wordt daarom gedefinieerd als alle biomassa aan >3.0µm algen en de biomassa aan ciliaten. De voedselbeschikbaarheid voor mosselzaad uitgedrukt in concentratie is hoger bij de NIOZ steiger dan op de MZI-locatie (Figuur 18). De werkelijke voedselbeschikbaarheid wordt echter bepaald door de flux aan deeltjes (concentratie x stroomsnelheid). Stroomsnelheid is waarschijnlijk hoger op de MZI-locatie dan bij de NIOZ steiger.

De invloed van MZI's op algen is afhankelijk van vraag of de groei van algen licht- of nutriëntgelimiteerd is. Een indicatie van de limiterende factor voor de algengroei blijkt uit de lichtabsorptieratio. In het algemeen indiceren waarden voor de ratio die rond een waarde van 1 liggen, dat er sprake is van lichtgelimiteerde primaire productie. Waarden boven de 1.5 zijn kenmerkend voor nutriëntgelimiteerde algengroei (Riegman & Rowe, 1992). In het groeiseizoen van het mosselzaad heeft de absorptieratio een waarde van ongeveer 1.3 (Figuur 19). Dit houdt in dat zowel licht als nutriënten bepalend zijn voor de groei en primaire productie van algen. De metingen op de steiger in 1992 zijn verricht bij hoogwater, dit kan een verklaring zijn voor de nutriënt limitatie in het voorjaar (water vnl. afkomstig uit de Noordzee, minder troebel, geen licht beperkte maar nutriënt beperkte groei).



Figuur 18. Beschikbaar voedsel gedurende het groeiseizoen. Als voedsel voor mosselzaad is hier gedefinieerd chlorofyl-a afkomstig uit algen >3.0 μm en de biomassa afkomstig uit ciliaten. Voedsel is uitgedrukt als $\mu\text{g C L}^{-1}$. Figuur a geeft het voedsel weer voor de locatie MZI, b voor de locatie NIOZ steiger.



Figuur 19. Absorptieratio (van carotenen versus chlorofyl-a, gemeten bij respectievelijk 480 en 665 nm) van algen. Dit is gemeten op twee locaties MZI-1 (2011-2013) en MZI-2 (2013) (a) en de NIOZ steiger (jetty) (b). Voor de locatie steiger is er ook de meetreeks uit 1991 toegevoegd (open cirkels cf. Riegman & Rowe 1992). De gestippelde lijnen in beide grafieken geven grenzen aan van een door licht gelimiteerde fytoplankton populatie (<1) en een nutriënt gelimiteerde populatie (>1.5).

5 Discussie en conclusies

In alle jaren vond een gestage groei van mosselen plaats, zowel in individuele lengte en individueel gewicht (DW) als in de hoeveelheid biomassa per lengte touw. De groei is vergelijkbaar met metingen uitgevoerd aan mosselen op MZI's in de Waddenzee en Oosterschelde in de periode 2006-2012 (Kamermans et al., in prep). Na de sterke toename in het begin van de zomer volgde er een afname in biomassa. Dit houdt in dat het mosselzaad enerzijds wel bleef groeien (Figuur 6), maar dat het aantal mosselen per strekkende cm touw de laatste maand afnam. Dit kan het gevolg zijn van een fysiek ruimtegebrek op het touw.

De gemeten groeisnelheden kunnen als basis dienen voor de monitoring van de draagkracht van de Waddenzee voor MZI's. Wanneer er teveel MZI's komen en er een concurrentie om voedsel gaat ontstaan, zal dit zijn weerslag hebben op de groeisnelheid van het mosselzaad en de productiviteit van de MZI's.

Het verdient wel aanbeveling om deze monitoring gestandaardiseerd, d.w.z. met het zelfde rek en op dezelfde plaats in het Marsdiep jaarlijks uit te voeren. Uit visuele observaties bleek dat het mosselzaad op de monicube die in 2010 in de NIOZ-haven geplaatst was, na een aantal maanden veel grotere afmetingen had dan het mosselzaad dat gekweekt was in het Marsdiep. Dit kan het gevolg zijn van de verhoogde begrazingsdruk op de kleinere fracties van het mosselzaad (enkele millimeters) die vooral in de NIOZ-haven plaats vond. Regelmatig werden er grote aantallen krabben en garnalen op de touwen aangetroffen. Na een paar maanden zat er veel minder, maar ook veel groter mosselzaad op de touwen uit de haven dan uit het Marsdiep. Als indicator van voedselgebrek kan daarom wellicht beter gebruik worden gemaakt van metingen aan de conditie van het mosselzaad (asvrij drooggewicht per lengte-eenheid) dan van de gemiddelde lengtegroei van de individuele mossel.

De voedselopname van het mosselzaad is uitgebreid gemonitord. Zo blijkt de 'clearance rate' (CR) van het mosselzaad te voldoen aan de wetmatigheid zoals die is gevonden door Cranford et al. (2011) en Smaal et al. (1997) bij onderzoek aan grotere mosselen. De CR kan daarom voor zowel volwassen mosselen als voor mosselzaad goed worden ingeschat op basis van de lengte en gewicht van de individuen.

Geheel volgens de verwachting vertonen de heel kleine mosselzaadjes (< 5 mm) een hogere biomassa-specifieke filtratiesnelheid dan de grotere exemplaren. Dit heeft te maken met de verhouding oppervlakte/biomassa, welke voor kleine mosseltjes gunstiger is dan voor grotere. De clearance rate vertoonde bij kleine mosselen wel veel variatie.

Directe metingen aan mogelijke effecten van het mosselzaad op de primaire productie in incubatievaten zijn helaas mislukt. Een direct effect van begrazing op de algensoortensamenstelling is aangetoond. Eerder was al gepubliceerd dat volwassen mosselen bij voorkeur algen eten die groter zijn dan 3 μm (oa Riisgard, 1988; Cranford et al. 2006). Het blijkt uit de huidige metingen dat dit ook geldt voor mosselzaad. MZI-mosselen kunnen ook kleine algen filtreren, maar deze worden ongeveer half zo snel uit het water verwijderd. Een stimulerend effect van mosselzaad op algen kleiner dan 3 μm dat is waargenomen, kan het gevolg zijn van de mosselpredatie op microzoöplankton. Door eliminatie van hun predatoren krijgen de kleinere algen een kans om hun biomassa te vergroten.

De incubatieproeven waren zodanig ontworpen, dat ook een mogelijk herstel van de algengemeenschap kon worden gevolgd. Nu bleek dat ook in de controlebakken er een algenbloei ontstond. Uit de absorptieratio van het natuurlijke fytoplankton uit het Marsdiep kon geconcludeerd worden dat de groei van de algen mede lichtbeperkt was (Figuur 19). Hieruit kan geconcludeerd worden dat de hoeveelheid aangeboden licht in de drijvende incubatievaten waarschijnlijk hoger moet zijn geweest dan in de Waddenzee zelf. Dit klopt: de vaten zijn ongeveer een meter diep en de aanwezige algen ontvangen dus veel meer licht dan die in het Marsdiep waardoor menging de algen zich deels in het volstrekte donker

bevinden. Voor de extrapolatie van de meetresultaten is het dan ook raadzaam om het invallend zonlicht sterker te reduceren bij de incubatievaten dan nu het geval was. Wel kon geconcludeerd worden dat er een herstel van de algenpopulatie optreedt waarbij de respons van de kleinere algen (ten opzichte van de controle bakken) groter was dan die van de grotere algen. Wellicht illustratief van de mogelijke effecten van MZI's op het plankton is een vergelijking tussen de NIOZ-haven en het Marsdiep. De betreffende haven staat in open verbinding met het Marsdiep en de wateruitwisseling vindt plaats als gevolg van de getijdenbeweging. De haven is echter maar enkele meters diep, en is er relatief veel hard substraat aanwezig in de vorm van kades, dijken, en palen. Deze harde substraten zijn bedekt met volwassen mosselen en exemplaren van de Japanse oester. Ter plekke kan men dus een verhoogde begrazingdruk van schelpdieren op het plankton verwachten. Dit zou de grotere dominantie van kleinere algen (Tabel 6) kunnen verklaren, maar dat zou ook aan andere factoren kunnen liggen. Ook kan dit de lagere totale algenbiomassa's in de haven kunnen verklaren. Door de verhoogde begrazingsdruk is het water ook helderder dan in het Marsdiep. Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat de stroomsnelheden in de haven ook lager zijn dan in het Marsdiep. Dit kan er eveneens toe leiden dat lagere algenbiomassa's en slibconcentraties in het water worden gemeten.

Tabel 6. Vergelijking van parameters (gemiddelde waarden van tweewekelijkse bemonsteringen bij laag water) in de periode juli – okt 2010) in water van de NIOZ-haven en van het Marsdiep (bemonsterd op NIOZ-steiger).

PARAMETER	Haven	Marsdiep	Alle Data	Eenheid
Temperatuur	18.2	17.1	17.4	Graden Celsius
Totaal chl-a	4.2	7.8	6.7	ug/L
Algen < 3um	26.4	15.0	18.6	% van tot chl-a
Chl-a > 3um	3.2	7.4	6.3	ug/L
Fluorescentie	3.1	6.1	5.2	ug/L
Chl-a/F	1.3	1.1	1.2	
Kd	0.78	1.25	1.11	m ⁻¹

De primaire productie metingen bij de Jetty gaven een lagere schatting van de primaire productie in de westelijke Waddenzee dan de metingen nabij de MZI in het centrum van het Marsdiep. Dit wordt veroorzaakt doordat water bij de Jetty troebeler is dan bij de MZI.

Een voortzetting van de monitoring van impact-indicatoren zal een indicatie geven voor een mogelijke overbelasting van de westelijke Waddenzee. Een vergelijking tussen de algengemeenschap in de NIOZ-haven (hogere filtratiedruk door schelpdieren) en de algen in het Marsdiep suggereert dat verhoogde filtratiedruk door MZI's bij zal kunnen dragen aan een daling van het chlorofylgehalte. Daarnaast zijn er nog andere factoren die hierop van invloed kunnen zijn. Ook uit de incubatiemetingen blijkt dat de aanwezigheid van mosselzaad kan leiden tot lagere chlorofyl-a-concentraties (ten opzichte van de incubaties waar geen mosselzaad aanwezig was). In hoeverre deze verlaging van de algenbiomassa een effect zal hebben op de beschikbaarheid van voedsel voor de hogere trofische niveaus is onbekend.

Op basis van de gemiddelde waarden voor de periode van dag 181-273 voor de drie opeenvolgende jaren (2011-2012-2013) zijn correlaties berekend (r^2) tussen de verschillende parameters (Tabel 7). Opgemerkt moet worden dat het om slechts 3 punten gaat, namelijk gemiddelden die weliswaar gebaseerd zijn op meerdere meetwaarden. R^2 waarden van 0.994 en hoger zijn significant op het 5% niveau en r^2 waarden van 0.978 en hoger zijn significant op het 10% niveau. De correlaties zijn vooral indicatief, om mogelijke verbanden te bespreken, niet om deze op significantie vast te stellen.

Tabel 7. Correlaties (r^2) tussen parameterwaarden, gebaseerd op gemiddelde waarden voor de periode van dag 181-273 voor de drie opeenvolgende jaren (2011-2012-2013). PR = Photosynthetic Active Radiation, Kd = absorptie coëfficiënt, ABS = absorptie (ratio 430/665 nm), P/B = productie vs. biomassa ratio, PP = primaire productie, CR = Clearance Rate

	Temperatuur	PAR (dagelijks)	Kd	Instraling waterkolom	ABS ratio	chl-a	chl-a <3 um (µg/L)	chl-a <3 um (% van totaal chl-a)	Pmax-B	Alfa-B	dagelijkse P/B	dagelijkse PP	Mossel CR
Temperatuur	1.00	0.96	0.09	0.49	0.42	0.16	0.99	0.59	0.62	0.83	0.69	0.76	0.75
PAR (dagelijks)	0.96	1.00	0.02	0.30	0.61	0.32	0.92	0.76	0.43	0.95	0.85	0.59	0.89
Kd	0.09	0.02	1.00	0.80	0.28	0.56	0.16	0.14	0.69	0.01	0.08	0.53	0.05
Instraling waterkolom	0.49	0.30	0.80	1.00	0.01	0.14	0.59	0.01	0.98	0.12	0.03	0.92	0.06
ABS ratio	0.42	0.61	0.28	0.01	1.00	0.92	0.32	0.97	0.00	0.81	0.92	0.04	0.89
chl-a	0.16	0.32	0.56	0.14	0.92	1.00	0.10	0.80	0.06	0.55	0.71	0.01	0.65
chl-a <3 um	0.99	0.92	0.16	0.59	0.32	0.10	1.00	0.49	0.71	0.75	0.60	0.84	0.66
chl-a <3 um	0.59	0.76	0.14	0.01	0.97	0.80	0.49	1.00	0.04	0.93	0.99	0.13	0.97
Pmax-B	0.62	0.43	0.69	0.98	0.00	0.06	0.71	0.04	1.00	0.22	0.10	0.97	0.14
Alfa-B	0.83	0.95	0.01	0.12	0.81	0.55	0.75	0.93	0.22	1.00	0.97	0.36	0.99
dagelijkse P/B	0.69	0.85	0.08	0.03	0.92	0.71	0.60	0.99	0.10	0.97	1.00	0.21	1.00
dagelijkse PP	0.76	0.59	0.53	0.92	0.04	0.01	0.84	0.13	0.97	0.36	0.21	1.00	0.26
Mossel CR	0.75	0.89	0.05	0.06	0.89	0.65	0.66	0.97	0.14	0.99	1.00	0.26	1.00

Uit de tabel blijkt onder meer een sterke correlatie tussen de clearance rate (CR) van mosselen en de fractie van algen kleiner dan 3 µm, dus hoe hoger de CR hoe groter het percentage van kleine algen. Dit kan wijzen op verschuiving naar kleinere algen bij hoge graasdruk door mosselen, waardoor slechter begraasbaar fytoplankton over blijft. Deze verschuiving hoeft niet te leiden tot een afname in totale algenbiomassa (chlorofyl-a). De grootte-fractie van algen is daarom een betere indicator voor de voedselbeschikbaarheid voor schelpdieren in de Waddenzee dan chlorofyl. Bij toename van de clearance rate neemt de biomassa af maar neemt de dagelijkse productie/biomassa ratio (P/B) toe. De dagelijkse primaire productie (PP) neemt niet toe. De groei van algen is dus niet volledig compenserend om de biomassa en productie van algen op peil te houden. Opgemerkt moet worden dat de groeisnelheid van algen grenzen kent, welke op dit moment nog niet bereikt lijken te zijn. Bij een verdere toename van de begrazingsdruk zal de biomassa van fytoplankton af gaan nemen en daarmee de dagelijkse primaire productie en waarschijnlijk een verdere toename van het aandeel kleine, slechter begraasbare algen. Het is daarom zinvol om niet alleen chlorofylwaarden te monitoren, maar ook de P/B-ratio en de voedselkwaliteit op basis van de fractie kleine algen.

In het theoretisch concept (figuur 2, introductie) wordt gesteld dat de effecten van opschaling van mosselzaadinvanginstallaties zal afhangen van of het fytoplankton in het ecosysteem in groei wordt beperkt door licht dan wel nutriënten. Als in een systeem de groei van algen door licht wordt gecontroleerd zal bij meer biomassa aan MZI-mosselen de biomassa aan algen afnemen terwijl in een systeem waarin de groei wordt gelimiteerd door nutriënten er juist een toename aan biomassa kan plaatsvinden (onderschrift figuur 2). Uit metingen aan de 480/665 nm absorptie ratio figuur 20a en b, blijkt dat gedurende het groeiseizoen van de MZI-mosselen de groei van de algen zowel wordt beperkt door licht als door nutriënten. Het effect op de chlorofyl-a biomassa zal volgens het theoretisch concept

dus ergens tussen de twee geschetste scenario's liggen. Alleen veldmonitoring van bijvoorbeeld deze absorptieratio zal inzicht kunnen verschaffen in het daadwerkelijke effect van opschaling op de biomassa van algen.

Conclusies

Het doel van deze studie was het aanleveren van data voor een draagkracht model voor de Waddenzee (Brinkman, 2014). Meer specifiek betreft het gegevens over groei, bezettingsgraad en filtratiesnelheden van mosselzaad en het effect van filtratie op de fytoplankton samenstelling. Daarnaast is gestart met monitoring van primaire productie en impact indicatoren. De kennisvragen uit hoofdstuk 2 zijn beantwoord.

1. Hoe verloopt de groei van mosselzaad in een MZI-installatie in het Marsdiep?
Na de vestiging van de mossellarven op de touwen in april begon het groeiseizoen van het mosselzaad. In de oogstperiode (oktober) was de gemiddelde lengte van de jonge mosselen circa 15 mm. Deze groei van het mosselzaad (toename in schelpenlengte) bleek lineair gerelateerd aan de tijd.
2. Wat is de voedselopname door mosselzaad?
De relatie die de filtratiesnelheid beschrijft op basis van lengte en gewicht blijkt niet alleen te gelden voor grotere mosselen, maar ook voor mosselen kleiner dan 10 mm.
3. Wat is het effect van mosselzaad op de soortensamenstelling van plankton?
MZI-mosselen kunnen ook kleine algen filtreren, maar deze worden ongeveer half zo snel uit het water verwijderd. Mosselzaad blijkt selectief vooral de grotere algen en microzoöplankton te begrazen. Daardoor zijn mosselzaadinstallaties directe concurrenten voor de natuurlijke populaties van schelpdieren.
4. Wat is de primaire productie in de Westelijke Waddenzee gedurende het seizoen?
In 2011, 2012 en 2013 zijn primaire productie metingen uitgevoerd op twee locaties met de ^{14}C -methode. Op basis van deze metingen is de jaarlijkse primaire productie in het gebied berekend. De jaarlijkse primaire productie in het Marsdiep blijkt $170 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ te zijn voor 2011, $189 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ voor 2012 en 195 voor 2013. Bij de NIOZ steiger was dit lager, $119 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ voor 2011 en $116 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$ voor 2012.
5. Hoe variëren de potentiële impact-indicatoren (chlorofylconcentratie, % algen $< 3 \mu\text{m}$) in het Marsdiep gedurende het groeiseizoen?
Bij het huidige (sub-maximale) aantal MZI's zijn mogelijke negatieve effecten van de grootteafhankelijke begrazing door mosselzaad in het Marsdiep nog niet waarneembaar. Van de impact-indicatoren kan geconcludeerd worden dat er in de westelijke Waddenzee geen duidelijke afwijking is in de grootteverdeling van algen.

6 Dankwoord

De auteurs bedanken Susanne Kuehn en Pepijn de Vries voor het uitvoeren van de chlorofyl-a analyses, Piet-Wim van Leeuwen voor het bemonsteren van de locaties en ophalen van de touwen, de TX63 (Dirk Schagen) voor plaatsen en ophalen Monicube, André Meijboom voor zijn organisatie van het lab en de planning van assistenten, Santiago Gonzalez voor de metingen aan de fotosynthese activiteit in de maanden augustus en september in 2013 en Jacco Kromkamp voor waardevol commentaar op een eerdere versie van dit rapport.

7 Referenties

- Bayne BL & Newell RC 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In *The Mollusca*. Edited by K.M. Wilbur and A.S.M. Saledin. Academic Press, New York. pp. 407–515.
- Brinkman AG and AC Smaal (2003) Onttrekking en natuurlijke productie van schelpdieren in de Nederlandse Waddenzee in de periode 1976-1999. Wageningen, *Alterra-rapport 888*, 238p
- Brinkman AG (2008) Nutriënt- en chlorofylgehalten in het westelijke en oostelijke deel van de Nederlandse Waddenzee; waarden en trends tussen 1980 en 2005 en mogelijke oorzaken daarvan. Wageningen Imares Rapport C112/08, 370p
- Brinkman A.G. (2014) Modelling the effects of mussel seed collectors on the Wadden Sea ecosystem. IMARES Rapport C061/13
- Brockmann U & Topcu D (2009). Deduction of natural background concentrations and thresholds for chlorophyll a in the German Bight for NEA 1,2 and NEA 3,4. Work document
- Brussaard CPD, GJ GAst, FC van Duyl, R Riegman (1996). Impact of phytoplankton bloom magnitude on a pelagic microbial foodweb. *Mar Ecol Progr Series* 144, p. 211-221
- Buschbaum C and B Saier (2001) Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. *Journal of Sea Research* 45, p.27-36
- Colijn, F. (1983) Primary production in the Ems-Dollard estuary. Thesis University of Groningen. Drukkerij van Genderen B.V., Groningen. 123 pp.
- Cranford P, M Dowd, J Grant, B Hargrave and S McGladdery (2003) Ecosystem level effects of marine bivalve aquaculture, p. 51-95 In: Fisheries and Oceans Canada. A scientific review of the potential environmental effects of aquaculture in aquatic systems, Volume 1. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2450, 131p
- Cranford PJ, R Anderson, P Archambault, T Balch, SS Bates, G Bugden, MD Callier, C Carver, LA Comeau, B Hargrave, WG Harrison, E Horne, PE Kepkay, WKW Li, A Mallet, M 2006. Indicators and thresholds for use in assessing shellfish aquaculture impacts on fish habitat. Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report 2006/034. Fisheries and Oceans Canada Science, Ottawa, ON. 125 pp.
- Ouellette and P Strain (2006b) Indicators and thresholds for use in assessing shellfish aquaculture impacts on fish habitat. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2006/034, 116p
- Cranford P, B Hargrave and W Li (2009) No mussel is an island. *ICES Insight* 46, p.44-49
- Cranford, P.J., Ward, E., Shumway, S.E. 2011. Bivalve filter feeding: variability and limits of the aquaculture biofilter. In: *Shellfish aquaculture and the environment*. S.E. Shumway ed. Wiley-Blackwell, pp 81-124.
- Dame RF and N Dankers (1988) Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 118, p.207-216
- Dolmer P (2000) Algal concentration profiles above mussel beds. *Journal of Sea Research* 43, p.113-119
- Eilers, P.H.C. and J.C.H. Peeters (1988) A Model for the Relationship between Light-Intensity and the Rate of Photosynthesis in Phytoplankton. *Ecological Modelling* 42(3-4), p. 199-215.
- Hansen B, PK Bjornsen and PJ Hansen (1994) The Size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* 39, p.395-403
- Hawkins, A. J. S., Bayne, B. L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J. I. P., Navarro, E., Smith, R. F. M. and Urrutia, M. B. (1998). "Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspensionfeeding bivalve molluscs." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219(1-2): 87-103

- Horsted SJ, Nielsen TG, B Riemann, J Pock-Steen and PK Bjornsen (1988) Regulation of zooplankton by suspension-feeding bivalves and fish in estuarine enclosures. *Marine Ecology Progress Series* 48, p.217-224
- Kamermans P and A Smaal (2009) Evaluatie van de mosselzaadinvang (MZI) proefperiode 2008. *Wageningen Imares Rapport C022/09*, 41p
- Kamermans P, W van Broekhoven, E Brummelhuis, K Troost, & A Smaal (in prep) Settlement, retention and growth of *Mytilus edulis* spat on collectors in Dutch coastal waters
- Kjørboe T and F Møhlenberg (1981) Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 5, p.291-296
- Lehane C and J Davenport (2006) A 15-month study of zooplankton ingestion by farmed mussels (*Mytilus edulis*) in Bantry Bay, Southwest Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67, p.645-652
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: Spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12, p.343-346
- Nizzoli, D., D. T. Welsh, et al. (2006). Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways. *Marine Ecology-Progress Series* 315: 151-165.
- Ogilvie SC, AH Ross and DR Schiel (2000) Phytoplankton biomass associated with mussel farms in Beatrix Bay, New Zealand. *Aquaculture* 181, p.71– 80
- Ogilvie SC, AH Ross, MR James and DR Schiel (2003) In situ enclosure experiments on the influence of cultured mussels (*Perna canaliculus*) on phytoplankton at times of high and low ambient nitrogen. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 295, p.23–39
- Philippart CJM, GC Cadee, W van Raaphorst and R Riegman (2000) Long-term phytoplankton-nutrient interactions in a shallow coastal sea: Algal community structure, nutrient budgets and denitrification potential. *Limnology and Oceanography* 45, p.131-144
- Prins TC and AC Smaal (1994) The role of the blue mussel *Mytilus edulis* in the cycling of nutrients in the Oosterschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* 282/283, p.413-429
- Prins TC (1996) Bivalve grazing, nutrient cycling and phytoplankton dynamics in an estuarine ecosystem. *PhD Thesis*, Wageningen University, 151p
- Prins TC, AC Smaal and RF Dame (1997) A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology* 31, p.349–359
- Raby D, M Mingelbier, JJ Dodson, B Klein, Y Lagadeuc and L Legendre (1997). Food-particle size and selection by bivalve larvae in a temperate embayment *Marine Biology* 127, p.665-672
- Richard M, P Archambault, G Thouzeau and G Desrosiers (2006) Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Iles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, p.1198-1213
- Riegman R, 2013. Schatting van de primaire productie in de Waddenzee in de laatste drie decennia. Technisch Rapport project Meerjarige effect- en productiemetingen aan MZI's in de Westelijke Waddenzee en Oosterschelde. IMARES Rapport C 186/13.
- Riegman, R., H. Malschaert, et al. (1990). Primary Production of Phytoplankton at a Frontal Zone Located at the Northern Slope of the Dogger-Bank (North-Sea). *Marine Biology* 105(2): 329-336.
- Riegman, R. and F. Colijn (1991). Evaluation of Measurements and Calculation of Primary Production in the Dogger Bank Area (North-Sea) in Summer 1988. *Marine Ecology-Progress Series* 69(1-2): 125-132.

- Riegman R and A Rowe (1994) Nutritional status and pigment composition of phytoplankton during Spring and Summer *Phaeocystis* blooms in Dutch coastal waters (Marsdiep area). *Netherlands Journal of Sea Research* 32, p.13-21
- Riisgard, H. U. and F. Mohlenberg (1979). Improved Automatic Recording Apparatus for Determining the Filtration-Rate of *Mytilus-Edulis* as a Function of Size and Algal Concentration. *Marine Biology* 52(1): 61-67.
- Riisgård, H.U. (1988): Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: 217-223.
- Smaal, A. C. and H. A. Haas (1997). Seston dynamics and food availability on mussel and cockle beds. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 45(2): 247-259.
- Smaal AC & Twisk F. (1997) Filtration and absorption of *Phaeocystis* cf. *globosa* by the mussel *Mytilus edulis* L. *Journ. Exp. Mar. biol.* 209: 33-46
- Smaal, A.C., A.P.M.A. Vonck & M. Bakker (1997). Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 77: 817-838.
- STOWA (2007). Rerenties en maatlaten voor natuurlijke watertypen voor de Kaderrichtlijn Water. D.T. van der Molen & R. Pot (eds), STOWA-rapport 2007-32
- Trottet A, S Roy, E Tamigneaux, C Lovejoy and R Tremblay (2008a) Influence of suspended mussel farming on planktonic communities in Grande-Entree Lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada). *Aquaculture* 276, p.91-102
- Trottet A, S Roy, E Tamigneaux, C Lovejoy and R Tremblay (2008b) Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Quebec, Canada): A mesocosm approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 365, p.103-115
- Wildish DJ and MP Miyares (1990) Filtration rate of blue mussels as a function of flow velocity: preliminary experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142, p.213-219
- Winter JE (1978). A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture* 13: 1-33
- Nizzoli, D., D. T. Welsh, et al. (2006). Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways. *Marine Ecology-Progress Series* 315: 151-165.
- Zeldis, J., K. Robinson, et al. (2004). First observations of predation by New Zealand Greenshell mussels (*Perna canaliculus*) on zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 311(2): 287-299.



*Een monicube op de kade na beëindiging van het experiment.
Foto is genomen na predatie door studenten van het NIOZ.*

Kwaliteitsborging

IMARES beschikt over een ISO 9001:2008 gecertificeerd kwaliteitsmanagementsysteem (certificaatnummer: 57846-2009-AQ-NLD-RvA). Dit certificaat is geldig tot 15 december 2015. De organisatie is gecertificeerd sinds 27 februari 2001. De certificering is uitgevoerd door DNV Certification B.V. Daarnaast beschikt het chemisch laboratorium van de afdeling Milieu over een NEN-EN-ISO/IEC 17025:2005 accreditatie voor testlaboratoria met nummer L097. Deze accreditatie is geldig tot 27 maart 2013 en is voor het eerst verleend op 27 maart 1997; deze accreditatie is verleend door de Raad voor Accreditatie.

Verantwoording

Rapportnummer : C187/13

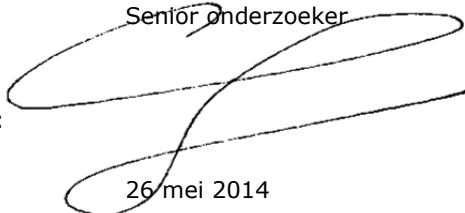
Projectnummer : 4308301013

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

Akkoord:

Aad Smaal
Senior onderzoeker

Handtekening:



Datum:

26 mei 2014

Akkoord:

Jakob Asjes
Afdelingshoofd Ecosystemen

Handtekening:



Datum:

26 mei 2014