

Laan van Westenenk 501
Postbus 342
7300 AH Apeldoorn

www.mep.tno.nl

T 055 549 34 93
F 055 549 32 01
info@mep.tno.nl

TNO-rapport

R 2004/378

Leslie model voor *Corophium volutator* aangepast voor *Macoma balthica*

Datum	06-12-2004
Auteurs	A. Weber M.G.D. Smit
Projectnummer	35265
Trefwoorden	<i>Corophium</i> model <i>Macoma balthica</i> Leslie matrix Populatie model
Bestemd voor	RWS-RIKZ Mw. Belinda J. Kater Postbus 8039 4330 EA Middelburg

Alle rechten voorbehouden.

Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande toestemming van TNO.

Indien dit rapport in opdracht werd uitgebracht, wordt voor de rechten en verplichtingen van opdrachtgever en opdrachtnemer verwezen naar de Algemene Voorwaarden voor onderzoeksopdrachten aan TNO, dan wel de betreffende terzake tussen de partijen gesloten overeenkomst. Het ter inzage geven van het TNO-rapport aan direct belanghebbenden is toegestaan.

Samenvatting

Sinds 2001 heeft TNO in verschillende opdrachten van het ministerie van Verkeer en Waterstaat aan de ontwikkeling van het zogenaamde ‘*Corophium* model’ gewerkt. Doel van deze studie is het ontwikkelen van een Leslie matrix model voor *Macoma balthica* (nonnetje) op basis van het huidige *Corophium* model ten einde uit te vinden hoe generiek het Leslie matrix model is. De benodigde parameterwaarden voor het *Macoma* model zijn ingeschat op basis van de biologische en ecologische informatie over *Macoma* afkomstig uit literatuur. Nadat het model dusdanig is gekalibreerd met literatuur gegevens voor *Macoma*, is het toegepast op bestaande datasets van drie veldpopulaties.

De belangrijkste aanpassing van het model is het feit dat de *Corophium* populatie werd beschreven door aantallen individuen per lengteklassen, terwijl voor *Macoma* is gekozen voor jaarklassen. Door te kiezen voor jaarklassen is het matrix model vereenvoudigd. Daarnaast blijkt uit het ecoprofiel dat de hoeveelheid recruits (reproductie input in de eerste klasse) niet gerelateerd kan worden aan het aantal eieren of volwassen individuen van de populatie. Ook dit betekent een aanpassing van het model. Voor *Corophium* wordt de reproductieve output namelijk wel bepaald door de hoeveelheid adulten. De input van nieuwe individuen in het model voor *Macoma* zal worden bepaald door een hoeveelheid recruits afhankelijk van de wintertemperatuur. De overige temperatuursafhankelijkheden welke wel in het *Corophium* model aanwezig zijn (groei en reproductie) zijn voor het *Macoma* model niet relevant.

Het voor *Macoma* aangepaste Leslie matrixmodel is toegepast op populatiegegevens van 9 locaties uit de Wadenzee. Hiervoor zijn gerapporteerde gegevens over het populatieverloop van het nonnetje in de Waddenzee (dichtheden, jaarklassen en schelp lengtes) vanaf begin negentiger jaren gebruikt (Dekker, 1992-1997; Dekker & de Bruin, 1998-2001; Dekker *et al.*, 2002-2003; Dekker & Waasdorp, 2004).

Voor de meeste locaties is het mogelijk met een Leslie matrix de populatie goed tot redelijk te beschrijven. In sommige gevallen worden echter onrealistische waarden voor de matrixelementen ingeschat op basis van het verloop van de populatie verdeling over de beschouwde jaren (0 of 100% overleving in één of meerdere jaarklassen). In deze gevallen is het beschrijven van de populatieovergangen over meerdere jaren met een gemiddelde populatie matrix niet succesvol.

De keuze voor de startpopulatie heeft een bepalende invloed op de waarde van enkele matrix elementen. Door voor iedere tijdstap de betreffende matrixelementen in te schatten kan een Leslie matrixmodel goed op de populaties worden gefit. Gevolgen van variatie van de waarde van de matrixelementen in de tijd kunnen vervolgens bestudeerd. Wanneer de gemiddelde waarden van de afzonderlijk

ingeschatte matrixelementen worden gebruikt om de gemiddelde populatie matrix vast te stellen zijn de matrix elementen onafhankelijk van de gekozen startpopulatie. Geconcludeerd kan worden dat Leslie matrixmodellen voor *Macoma* toegepast kunnen worden om veld populaties te beschrijven en toekomstige ontwikkelingen te voorspellen. De systematiek van het Leslie matrixmodel lijkt daarom generiek te zijn.

Inhoud

	pagina
Samenvatting	3
1. Inleiding	6
1.1 Doel en omschrijving van de werkzaamheden	6
2. Ecoprofiel <i>Macoma balthica</i>	7
2.1 Verspreiding en habitat	7
2.2 Populatiedynamica	8
2.3 Voedsel	11
2.4 Natuurlijke vijanden	12
2.5 Inventarisaties van <i>Macoma</i> populaties	13
3. Het Leslie matrixmodel	15
3.1 Model beschrijving	15
3.2 Model aanpassingen ten behoeve van <i>Macoma</i>	16
3.3 Parameterschattingen	19
3.3.1 Recruitement	19
3.3.2 Overleving	20
4. Model toepassing op 9 locaties in de Waddenzee	21
4.1 De basis matrix toegepast op locatie S1	22
4.2 Populatie matrix op basis van een vaste startvector	23
4.3 Invloed van de keuze voor de startvector op de gemiddelde populatie matrix	32
4.4 Beschrijven van de populatie met variabele matrix elementen	35
5. Discussie en conclusies	38
6. Referenties	40
7. Verantwoording	44

1. Inleiding

Sinds 2001 heeft TNO in verschillende opdrachten van het ministerie van Verkeer en Waterstaat aan de ontwikkeling van het zogenaamde ‘*Corophium* model’ gewerkt. Dit populatie dynamisch model voor *Corophium volutator* is ontwikkeld om de ecologische relevantie te bepalen van de uitkomsten van bioassays die worden uitgevoerd met (mogelijk) verontreinigd sediment. Wanneer deze uitkomsten worden ingevoerd in het *Corophium* model, kan het effect van de verontreiniging op de populatieontwikkeling in kaart worden gebracht (Smit & Jak, 2003).

1.1 Doel en omschrijving van de werkzaamheden

Doel van deze studie is het ontwikkelen van een Leslie matrix model voor *Macoma balthica* (nonnetje) op basis van het huidige *Corophium* model ten einde uit te vinden hoe generiek het Leslie matrix model is.

De benodigde parameterwaarden voor het *Macoma* model zijn ingeschat op basis van de biologische en ecologische informatie over *Macoma* afkomstig uit literatuur. Aangezien van *Macoma* bekend is dat door genetische variatie populatieparameters kunnen verschillen tussen verschillende populaties, zijn gegevens van de Nederlandse populaties gebruikt (m.n. Waddenzee populaties). In samenwerking met Jan Drent van het NIOZ zijn de relevante gegevens opgenomen in een kort ecoprofiel waarin de populatieopbouw, groei, reproductie, sterfte en de invloed van voedselbeschikbaarheid worden beschreven (Hoofdstuk 2). Bij deze willen wij Jan bedanken voor zijn inzet.

De structuur van het *Corophium* model is aangepast voor de specifieke biologische processen van *Macoma*. Vervolgens zijn de waarden voor de modelparameters ingevoerd. (Hoofdstuk 3).

Nadat het model dusdanig is gekalibreerd met literatuur gegevens voor *Macoma*, is het toegepast op bestaande datasets van drie veld populaties (Waddenzee (2x) en Eems-Dollard) (Hoofdstuk 4).

2. Ecoprofiel *Macoma balthica*

Het nonnetje (*Macoma balthica*) is een voor de ondiepe kustwateren van Nederland karakteristiek tweekleppig schelpdier dat ondiep ingegraven in de bodem leeft. Vooral op de bij laag water droog vallende platen in het Waddenzeegebied en in Ooster- en Westerschelde is het een veel voorkomende soort.

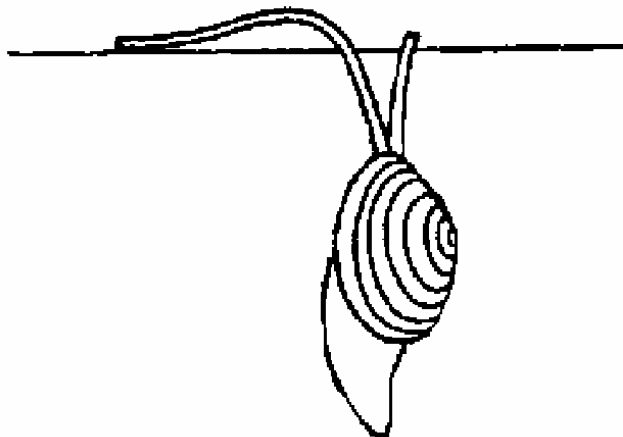
Het Nonnetje is in het project Watersysteemverkenningen (WSV) gekozen als doelvariabele om de milieukwaliteit van de Nederlandse zoute wateren te toetsen (Steur *et al.*, 1996).

2.1 Verspreiding en habitat

Het nonnetje vertoont een arctisch-boreale verspreiding langs de kusten van de noordelijke IJszee en aan beide zijden van de noordelijke Atlantische Oceaan (Steur *et al.*, 1996). Ook in Nederland is deze soort in de Waddenzee, Noordzee, Wester- en Oosterschelde algemeen verspreid. In het Grevelingen Meer en het Veerse Meer is het nonnetje minder algemeen. Deze schelp komt voornamelijk voor in ondiepe kustzones en intergetijdengebieden (tot 25 m). Echter in een bijzonder geval is deze soort in de Baltische Zee op 150 m diepte gevonden.

Macoma leeft voornamelijk verticaal ingegraven in het sediment en voedt zich met behulp van sifons (Figuur 1). Deze sifons steken boven het sediment uit en zorgen voor de toevoer van water en voedsel. Het nonnetje verzamelt zijn voedsel voornamelijk van het sedimentoppervlak. Opgenomen sediment wordt in de schelpholte verwerkt. De organische deeltjes worden verder verteerd, de rest wordt als pseudofaeces direct weer uitgescheiden uit de schelpholte. De lengte van de sifons is positief gerelateerd aan de schelplengte. Oudere nonnen kunnen zich tot ca. 10 cm diep ingraven (Steur *et al.*, 1996). De ingraafdiepte hangt ook gedeeltelijk af van de temperatuur. Bij te hoge of te lage temperaturen gaan de nonnen dieper zitten. Echter, de ingraafdiepte is voornamelijk afhankelijk van predatierisico, hierbij vergeleken heeft temperatuur slechts weinig invloed.

Nonnetjes hebben een lichte voorkeur voor de fijnere sedimenten maar komen vrijwel in alle sedimenttypes voor. Deze schelpdiersoort leeft in zout tot brak water (tot minimaal 2,7‰; euhalien). Te lage zoutgehaltes beperken het voorkomen door een belemmering van de groei en verzwakking van de schelp.



Figuur 1 *Macoma balthica*

De dichtheden van recruits kunnen in de zomer en het najaar op de hoge delen van de wadplaten oplopen tot meerdere duizenden per vierkante meter. Adulten komen echter zelden boven enkele honderden individuen per vierkante meter voor en worden frequenter op lagere delen aangetroffen (Steur *et al.*, 1996). De jaarlijkse variatie in dichtheden is relatief gering.

2.2 Populatiedynamica

Reproductie

Macoma balthica heeft gescheiden geslachten. Duur en tijdstip van reproductie zijn afhankelijk van de watertemperatuur en het voedselaanbod. In het algemeen is de reproductieperiode van maart - juni. Reproductie begint wanneer een watertemperatuur van 9-12°C bereikt is (Honkoop, 1998). In het zuiden van het verspreidingsgebied kan het nonnetje een tweede reproductiecyclus vertonen mits temperatuur en nutriëntenconcentratie gunstig zijn (Beukema & Desprez, 1986).

Het aantal eieren dat geproduceerd wordt is afhankelijk van lichaamsgewicht van de nonnetjes (Honkoop, 1998). Onder een bepaald lichaamsgewicht vindt geen eiproductie plaats. De relatie tussen lichaamsgewicht en het aantal te verwachten eieren wordt beschreven met behulp van de 'Body Mass Index' (BMI) (Honkoop, 1998).

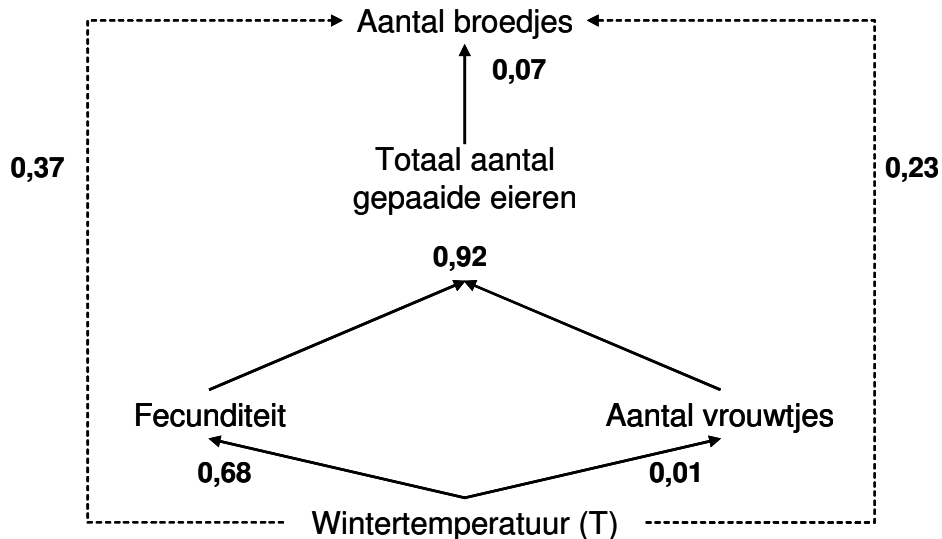
$$\text{BMI} = \text{mg ADW} / \text{schelplengte}^3 (\text{cm})$$

Waarin ADW staat voor het Asvrij drooggewicht (mg)

De watertemperatuur gedurende de winter heeft een sturende rol op het aantal eieren. Voor de Waddenzee is gevonden, dat het aantal eieren wat bij lage temperaturen (1,2 - 3,6 °C) geproduceerd wordt 1,5 tot -2 keer zo hoog (30 – 40 x

10^3) als het aantal eieren dat bij hogere temperaturen (3,6 - 6,2 °C) geproduceerd wordt (Honkoop, 1998).

Het aantal recruits is echter niet afhankelijk van het aantal geproduceerde eieren (Honkoop, 1998; Strasser *et al.*, 2003). De recruitdichtheid wordt het best voorspeld op basis van de gemiddelde winterwatertemperatuur. Door deze negatieve correlatie wordt 37% van de jaarlijkse variatie in geproduceerde recruits verklaart (Figuur 2) (Honkoop, 1998). Dit effect van de wintertemperatuur op de recruitment blijkt echter slechts voor een klein deel veroorzaakt te worden door variatie in eiaantallen (Figuur 2) (Honkoop, 1998). Dit betekent dat het 'temperatuureffect' door andere factoren te verklaren moet zijn. Een mogelijke verklaring is de predatie op recruits door bijvoorbeeld kleine krabben en kleine garnalen. De dichtheid van de predatoren en het moment waarop zij op de wadplaten actief zijn blijkt duidelijk gecorreleerd te zijn met de wintertemperatuur. Na een koude winter zijn er minder van deze predatoren aanwezig en komen zij later op de wadplaten dan na een warme winter (Beukema, 1991; 1992b). Ook bestaat er een duidelijke negatieve correlatie ($R^2=0,61$; $p<0,001$) tussen de biomassa van garnalen in het voorjaar en de recruitment van *Macoma* in de erop volgende zomer (Beukema *et al.*, 1998). Waardoor de variatie in aantallen recruits precies veroorzaakt wordt, is nog niet vastgesteld (Honkoop, 1998).



Figuur 2 Schema met berekende verklaarde variaties tussen verschillende reproductie factoren. (uit Honkoop, 1998)

Post-settlement mortaliteit van de recruits lijkt onafhankelijk van de larvendichtheid na settlement (Beukema *et al.*, 1998) en de variatie in recruitment lijkt dan ook gereguleerd te worden in de pelagische fase en tijdens de settlement.

De pelagische larven verblijven 2-5 weken in het plankton. Op het moment van settelen zijn zij ca. 250-300 μm groot (Drent, 2002; Van der Meer *et al.*, 2003).

Settlement vindt plaats in de dieper gelegen delen van de getijdezone op plaatsen met relatief fijn sediment en lage stroomsnelheden. In de navolgende weken vindt een redistributie plaats. Hierbij worden de larven met de getijdenstroom door passief transport naar hoger gelegen platen getransporteerd, waar verstoring door predatoren (krab, garnaal, platvislarven) geringer is (Beukema, 1993a; Steur *et al.*, 1996). Verstoring van de bovenste sedimentlaag (door bijvoorbeeld *Arenicola marina*, de wadpier) kan een negatief effect hebben op het vestigen van de broed (Flach, 1992).

Gedurende de eerste winter laten de juveniele nonnetjes zich, gestimuleerd door de lage temperaturen en met behulp van een kort slijmdraadje, met de ebstromen meevoeren naar lagere delen van het de wadplaat (en geulen) en naar sublitorale gebieden (Noordzee). De grootte bedraagt nu 2-8 mm. De passieve wintermigratie speelt een belangrijke rol bij de verspreiding van de soort over een groot, gevarieerd gebied. Deze migratie naar lager gelegen zones, waar juveniele en adulte levensstadia eventueel gunstigere leefomstandigheden aantreffen, is voor de Waddenzee aangetoond, maar blijkt in andere gebieden soms niet op te treden (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Beukema 1993b).

Groei en populatieopbouw

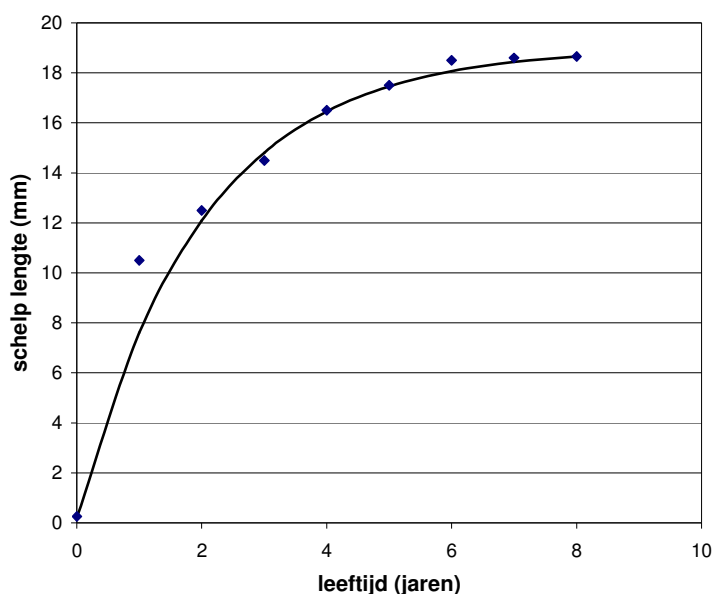
Het is algemeen aanvaard dat het begin van de groeiperiode afhankelijk is van de hoeveelheid beschikbaar voedsel. Hoe noordelijker, hoe later de groeiperiode begint en hoe korter hij is. In Nederland en Duitsland vindt groei uitsluitend in het voorjaar plaats bij temperaturen tussen de 4°C en de 16°C (Beukema *et al.*, 1985). De nonnetjes beginnen veelal in maart te groeien en de groeiperiode stopt ongeveer in juni (Beukema & De Bruin, 1977).

Voedsel is alleen in het voorjaar voldoende toereikend in kwantiteit en kwaliteit. In de Waddenzee groeien nonnetjes daarom alleen in het voorjaar (Drent, pers.com). In het najaar vindt bij dezelfde temperaturen geen groei plaats (Beukema *et al.*, 1985; Zwarts, 1991).

De absolute jaarlijkse groei voor *Macoma* is elk jaar nagenoeg constant en niet temperatuurafhankelijk (Beukema *et al.*, 1985). Dit wil zeggen dat alle individuen van een bepaalde leeftijd jaarlijks ongeveer dezelfde groeiontwikkeling doormaken. Temperatuurafhankelijkheid is derhalve beperkt tot het feit, dat groei alleen plaatsvindt tussen 4-16°C (Beukema *et al.*, 1985). Tijdens de groeiperiode nemen lengte en gewicht gelijktijdig toe (Beukema *et al.*, 1985). Meestal staat de lengtegroei echter na de zomer stil terwijl het vleesgewicht dan tot het volgende voorjaar met ca. 50% afneemt. Deze afname is positief gerelateerd met relatief warmere watertemperaturen gedurende de winter (Zwarts, 1991; Beukema, 1992b).

De lengte groei verloopt volgens een Von Bertalanffy groeimodel (Drent, 2004) waarbij gedurende de eerste levensjaren een relatief sterkere groei plaats vindt (Figuur 3). In het eerste jaar groeien de nonnetjes uit tot een lengte van ca. 4-10

mm, in het tweede jaar tot 10-15 mm en na ca. 5-6 jaar kunnen ze 20-25 mm groot worden (Steur *et al.*, 1996). Drent (2004) publiceert voor Waddenzee populaties maximale lengtes tussen de 18 en 23 mm. De Von Bertalanffy groeisnelheid ligt voor *Macoma* uit de Waddenzee tussen de 0,23 en 0,69 per jaar.



Figuur 3 Groeicurve voor een Waddenzee populatie van *Macoma balthica* (uit Drent 2004).

Sterfte

In het eerste jaar is de sterfte onder het broed erg groot (99,9%) (Steur *et al.*, 1996). Het aantal overlevende en settelende recruits wordt voornamelijk bepaald door de gemiddelde winterwatertemperatuur en het daaraan gerelateerde voorkomen van predatoren. De sterfte van individuen van een jaar en ouder ligt rond de 50% en is vrijwel constant (Van der Meer *et al.*, 2001). Recenter onderzoek geeft een gemiddelde populatiesterfte van 45% +/- 30% per jaar inclusief predatie (van der Meer *et al.*, 2001). Deze voorspelbare mortaliteit hangt samen met een relatief geringe wintersterfte. Dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld kokkels. De oorzaak hiervan is een relatief hoge tolerantie van *Macoma* voor lage temperaturen (Steur *et al.*, 1996). Oudere individuen kunnen massaal gedood worden door parasitaire trematoden (Lauckner, 1990).

2.3 Voedsel

Het nonnetje heeft twee manieren om voedsel te verzamelen. Als 'filter feeder' en 'deposit feeder' voedt het zich zowel met planktonische als met bentische microalgen en detritus. Als 'filter feeder' kan het nonnetje met behulp van de (inhalerende) sifon (Figuur 1), die net boven het oppervlak van het sediment

uitsteekt en in contact staat met het bovenstaande water, voedseldelen filteren (Hummel, 1985). Als ‘deposit feeder’ wordt de (inhalerende) sifon gebruikt om het omliggende sediment ‘te stofzuigen’, waarbij voedseldeeltjes opgenomen worden. Om de radius van de sifon zo groot mogelijk te maken zit het nonnetje tijdens het deposit-feeding minder diep ingegraven waardoor het gevoeliger is voor predatie (Zwarts & Wanink, 1989). *Macoma balthica* kan beide methoden toepassen, maar morfologisch is het nonnetje een ‘deposit feeder’. Afhankelijk van de omstandigheden (locatie en seizoen) zal één van de twee foerageermethodes efficiënter zijn.

Op de dieper gelegen zandige locaties, waar veel nonnetjes vanaf hun tweede levensjaar verblijven, is filter feeding de voornaamste voedingswijze. Hier is het voedselaanbod vrij rijk en constant. Hoger op de platen wordt voornamelijk gevoerageerd met behulp van ‘deposit feeding’, hoewel ook hier het grootste deel van het voedsel uit de waterkolom gewonnen wordt (Steur *et al.*, 1996). Voedselopname vindt voornamelijk plaats tijdens de eerste vier uur van de overstromingsperiode.

De manier van voedselopname verandert tevens gedurende het jaar. In het voorjaar (april - juni) is het voedselaanbod hoog en vindt de opname vooral plaats door middel van ‘filter feeding’ (Hummel, 1985). In deze periode wordt het meeste voedsel opgenomen. Gedurende de zomer en het najaar neemt de hoeveelheid beschikbaar voedsel af en gebruikt het nonnetje ook ‘deposit feeding’ om voedsel te kunnen verzamelen. Gedurende de winter wordt vrijwel geen voedsel opgenomen (Hummel, 1985).

Opgemerkt moet worden dat er ten aanzien van bovenstaande zaken nog veel onbekend is over precieze mechanismen (Drent, pers comm).

2.4 Natuurlijke vijanden

De larven van *Macoma* worden gedurende hun planktonische fase door planktoneters gegeten (Watzin, 1986). Het settlement succes van *Macoma* larven word dan ook sterk verminderd door krabben- en garnalen predatie (Beukema *et al.*, 1998). Het over het algemeen grotere broedsucces (gemeten als aantal overlevende recruits in het zelfde jaar) na koude winters is waarschijnlijk voor een groot deel te wijten aan de verminderde predatiedruk door deze dieren (Beukema, 1991; 1992a; Honkoop, 1998). Het slakje *Retusa alba* en de worm *Nereis diversicolor* vormen naast de reeds genoemde soorten ook een bedreiging voor gesettelde larven van het nonnetje.

Bekende vijanden van nonnetjes van alle groottes zijn wadvogels (kanoetenstrandloper, bonte strandloper, scholekster, tureluur en rosse grutto) (Steur *et al.*, 1996). Ook duikeinden (eidereenden en zee-eenden) kunnen op

Macoma jagen (van Moorsel, 1979). De impact van de vogelpredatie op de *Macoma* populatie is onder meer afhankelijk van de dichtheid, grootte, conditie en ingraafdiepte van *Macoma* en van de aan- of afwezigheid van andere prooi-organismen zoals kokkels (Beukema, 1993a; Zwarts & Wanink, 1993).

Discussie is er nog over wanneer het grootste effect van predatie zal optreden. Enerzijds is dit in de zomer wanneer de nonnetjes over het algemeen minder diep ingegraven zijn en ook nog een relatief hoge biomassa bezitten. Anderzijds zal het vooral in de winter zijn, wanneer de meeste wadvogels aanwezig zijn en dus de potentiële predatiedruk het hoogst is. Over het algemeen wordt echter gesteld dat het totale effect van vogelpredatie op de *Macoma* populatie klein is (Van der Meer *et al.*, 2001).

Andere predatoren zijn de tepelhoren *Natica alderi* die in de Noordzee voorkomt (de Bruyne, 1994; Duineveld, 1992; Duineveld & Belgers, 1993) en de zeester *Asterias rubens* die met name in de Baltische Zee een belangrijke predator kan zijn (Bruegmann & Lange, 1988).

Nonnetjes kunnen ook door het aanvreten van de sifon door krabben, garnalen, grondels en platvissen verzwakt worden. Hierdoor wordt de voedselopname belemmerd en de groei vertraagd (Kamermans & Huitema, 1994). Ook kunnen de nonnetjes zich met een kortere sifon minder diep ingraven waardoor zij gevoeliger worden voor (vogel)predatie.

Het bestand adulte nonnen, vooral op de hoger gelegen platen, kan gedecimeerd worden door parasieten (Beukema & de Vlas, 1989; Lauckner, 1990).

2.5 Inventarisaties van *Macoma* populaties

Waddenzee

Jaarlijks worden op drie locaties *Macoma* populaties gemonitord. Van deze populaties zijn dichtheden, gemiddelde schelpenlengte, individuele biomassa en individueel schelpgewicht per jaarklasse beschikbaar (Dekker, 1992-1997; Dekker & de Bruin, 1998-2001; Dekker *et al.*, 2002-2003; Dekker & Waasdorp, 2004).

Westerschelde

In de periode 1952-1953 is een bemonstering in de Beneden-Schelde uitgevoerd (Leloup & Konietzko, 1956). *Macoma balthica* kwam hier vrij algemeen voor. Er zijn echter geen betrouwbare en vergelijkbare dichtheidsgegevens of gegevens over de leeftijdsverdeling beschikbaar. In 1965 en 1968 is de Westerschelde bemonsterd (Wolff, 1973). Uit deze gegevens kon voor het oostelijke deel van de Westerschelde een gemiddelde dichtheid van 10 nonnetjes per vierkante meter bepaald worden. Informatie over de leeftijdsopbouw is echter niet beschikbaar (zie ook Steur *et al.*, 1996).

Oosterschelde, Grevelingen, Veerse Gat

Voor de uitvoering van de Deltawerken werden in de getijdenzone van deze wateren gemiddelde dichtheden van 14-50 volwassen *Macoma* per vierkante meter gevonden (Wolff, 1973; Van Mansfeld, 1978, Weeber, 1980; Fortuin, 1981; Steur *et al.*, 1996).

Voordelta

In de periode 1958-1969 werden is de Zeeuwse Voordelta bemonsterd. Hier werden 3-4 *Macoma* per vierkante meter gerapporteerd (Wolff, 1973; Steur *et al.*, 1996).

3. Het Leslie matrixmodel

3.1 Model beschrijving

In het huidige model wordt een *Corophium volutator* populatie voorgesteld door een vector met drie elementen (n_t). Deze elementen representeren het aantal individuen in een juvenielen klasse (n_1) en in twee adulten klassen (n_2 en n_3). De som van n_1 , n_2 en n_3 geeft de totale populatieomvang weer. Er is gekozen om de populatie in te delen in lichaamslengteklassen.

$$n_t = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}$$

Door de vector (n_t) te vermenigvuldigen met een Leslie-matrix (M_t) wordt een nieuwe vector berekend die de populatie opbouw beschrijft voor de opéénvolgende maand. De elementen van de Leslie-matrix bepalen per klasse, welke fractie overgaat naar de volgende klasse (groei; $P_{1,2}$ en $P_{2,3}$), welke fractie in dezelfde klasse blijft ($P_{1,1}$, $P_{2,2}$ en $P_{3,3}$) en hoeveel nieuwe individuen in de eerste klasse terechtkomen (reproductie; F_2 en F_3). De som van de fractie die overgaat naar de volgende klasse alsmede de fractie die in dezelfde klasse blijft is de fractie van die klasse die overleeft ($P_{1,1}+P_{1,2}$ voor klasse 1 en $P_{2,2}$ en $P_{2,3}$ voor klasse 2).

$$M_t = \begin{pmatrix} p_{1,1} & F_2 & F_3 \\ p_{1,2} & p_{2,2} & 0 \\ 0 & p_{2,3} & p_{3,3} \end{pmatrix}$$

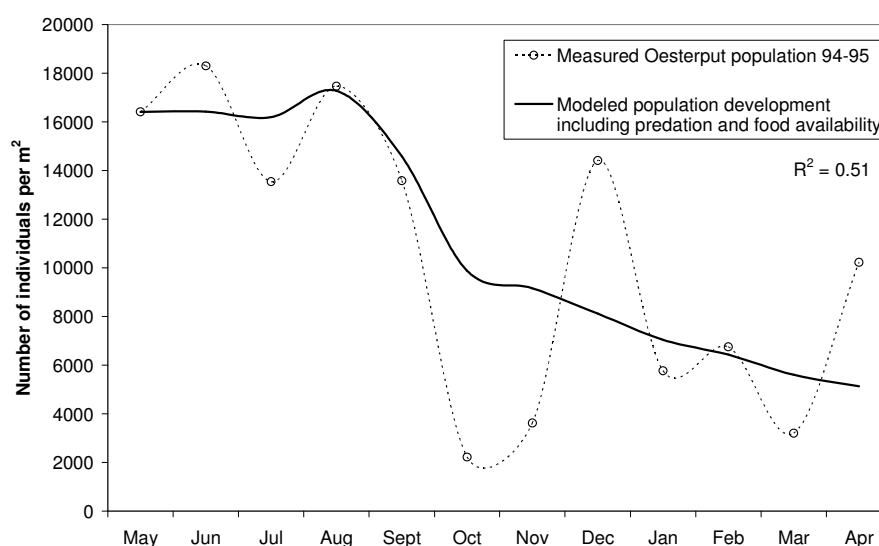
Het model is zo ontwikkeld dat de reproductie en de groei afhankelijk zijn van de watertemperatuur. De waarden van de matrix elementen zijn daardoor maandelijks verschillend en afhankelijk van de gemiddelde temperatuur in de betreffende maand. Deze afhankelijkheid wordt beschreven door een Arrhenius temperatuur kromme (zie voor details: Smit & Jak, 2003) .

Middels een literatuurstudie is voor *C. volutator* het verloop van de processen sterfte, groei en reproductie (en hun afhankelijkheid van de temperatuur) ingeschat. Wanneer een startpopulatie wordt ingevoerd beschrijft het model op basis van deze processen en een meetreeks van de gemiddelde watertemperatuur, een ongestoorde ontwikkeling van de startpopulatie in de tijd

De mate waarin het model de ontwikkeling van de populatie voorspelt, kan worden uitgedrukt in de maandelijkse populatie groeisnelheid. Door de verschillen in de

maandelijks gemiddelde temperaturen is ook de populatiegroeisnelheid maandelijks verschillend.

Het model is gebruikt om de *C. volutator* populatieontwikkeling in de Oesterput in 1994 en 1995 te beschrijven. De gemodelleerde ontwikkeling van een ongestoorde populatie liet een groei zien van de populatie over het jaar (gemiddelde populatiegroei van 0,055). De daadwerkelijke gemeten populatieontwikkeling in de Oesterput is echter sterk negatief (Figuur 4). Op basis van veldwaarnemingen en ervaring in het gebied zijn vervolgens predatie en voedselbeschikbaarheid geschat. Met deze twee additionele processen is het model gestuurd om de veldpopulatie te kunnen beschrijven.



Figuur 4 Vergelijking van de gemodelleerde populatie van *Corophium volutator* (inclusief schattingen voor de predatie en voedselbeschikbaarheid) en de gemeten populatie in de Oesterput.

Sterfte gemeten in een bioassay (X% in 10 dagen) kan als additionele sterfte aan een geselecteerde en gemodelleerde veldpopulatie worden toegevoegd, om de impact van deze additionele sterfte op de veldpopulatie in te schatten.

Een uitgebreide beschrijving van het Leslie matrixmodel voor *Corophium* is gerapporteerd in Smit & Jak, 2003.

3.2 Model aanpassingen ten behoeve van *Macoma*

Het *Corophium* model heeft als basis gediend voor het nieuw opgezette *Macoma* model. Het principe van modelleren op basis van een Leslie matrix is daardoor gelijk gebleven. Wel zijn er diverse aanpassingen gepleegd in de programmering.

De belangrijkste aanpassing van het model is het feit dat de *Corophium* populatie werd beschreven door aantallen individuen per lengteklassen, terwijl voor *Macoma* is gekozen voor jaarklassen. Bij veldinventarisaties worden naast lengte ook de jaarklassen van individuele *Macoma*'s vastgesteld, wat voor *Corophium* niet het geval is. Zowel de resultaten van de modelberekeningen als de gegevens van de veldmetingen zijn voor *Macoma* als jaarklassen beschikbaar en kunnen als zodanig worden vergeleken.

Door te kiezen voor jaarklassen in plaats van lengteklassen is het matrix model vereenvoudigd. Na elke tijdstap zullen immers alle individuen uit een jaarklasse overgaan naar de volgende jaar klasse. Er blijven geen individuen in dezelfde klasse achter. Dit betekent tevens dat de groeisnelheid en lengte van *Macoma* niet langer een input zijn van het model.

Uit het ecoprofiel blijkt dat de hoeveelheid recruits het sterkst te correleren is aan de wintertemperatuur van het betreffende jaar. De hoeveelheid recruits (reproductie input in de eerste klasse) kan niet gerelateerd worden aan het aantal eieren of volwassen individuen van de populatie. Ook dit betekent een aanpassing van het model. Voor *Corophium* wordt de reproductieve output namelijk bepaald door de hoeveelheid adulten. De input van nieuwe individuen in het model voor *Macoma* zal worden bepaald door een reproductie hoeveelheid afhankelijk van de wintertemperatuur. De overige temperatuursafhankelijkheden welke wel in het *Corophium* model aanwezig zijn (groei en reproductie) zijn voor het *Macoma* model dus ook niet relevant.

Naast reproductie is tenslotte alleen sterfte nog bepalend voor de verdeling van individuen over de verschillende jaarklassen. De overleving bepaalt immers welke fractie van de individuen overgaat naar de opéénvolgende klasse. Op dit punt hoeft het Leslie model niet te worden aangepast.

De monitoringsgegevens uit Dekker (1992-1997), Dekker & De Bruin (1998-2001), Dekker *et al.*, (2002-2003) en Dekker & Waasdorp (2004) beschrijven het aantal individuen in vijf verschillende jaarklassen. De nieuwe recruits van het betreffende jaar zijn niet altijd gemonitord. Voor deze groep is in het model echter wel een klasse gedefinieerd (R). In deze klasse komen de op basis van de winter watertemperatuur berekende hoeveelheid recruits van dat jaar terecht. De volgende klasse (n_1) bevat individuen die zich tijdens het vorige jaar gesetteld hebben. Deze nonnetjes zijn dus minimaal 1 jaar oud. De laatste klasse bevat individuen ouder dan 5 jaar. Individen die na vijf jaar in deze klasse terecht komen, zullen na elke tijdstap wel in deze klasse blijven, wanneer ze dat jaar overleven.

Op basis van bovenbeschreven aanpassingen geeft vector n_t de populatie opbouw van *Macoma* weer:

$$n_t = \begin{pmatrix} R \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{pmatrix}$$

R representeert het aantal recruits en n_1 tot en met n_5 staan voor de hoeveelheid individuen in de jaarklassen (1 – 5) die ook gemonitord worden. Omdat niet alle individuen na 1 jaar de vijfde klasse verlaten (door sterfte), zal voor deze klasse een extra matrix element worden geschat die de fractie van individuen weergeeft die in deze klasse blijft. De uiteindelijke vorm van de matrix voor *Macoma* heeft de volgende vorm.

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ p_{R,1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_{1,2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_{2,3} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_{3,4} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & p_{4,5} & p_{5,5} \end{pmatrix}$$

Waarin $p_{R,1}$ de fractie van de recruits is die overleeft en overgaat naar de eerste jaarklasse. $p_{i,i+1}$ (met i is jaarklasse i) is de fractie die van jaarklasse i overgaat naar de jaarklasse $i+1$. $p_{5,5}$ geeft weer welke fractie van de individuen vanuit klasse 5 ook het volgende jaar in klasse 5 blijft.

De tijdstap van het model is in jaren weergegeven. Voor elk jaar wordt derhalve de vector die de populatie opbouw presenteert vermenigvuldigd met de matrix. Aangezien echter de hoeveelheid recruits onafhankelijk is van de hoeveelheid adulten in de populatie, is de waarde van de matrixelementen op de eerste horizontale rij, die de reproductie representeren (zie paragraaf 3.1) gelijk aan 0. De hoeveelheid recruits wordt nadat de populatie vector vermenigvuldigd is met de matrix aan de vector toegevoegd. Reproductie in de vorm van eiproductie wordt niet gebruikt, hiervoor in de plaats komt een waarde voor recruitment in relatie tot de wintertemperatuur.

De dichtheid en productie van een *Macoma* populatie wordt in het model bepaald door de jaar-tot-jaar variatie in recruitment. Een jaarklasse recruits (cohort) ontwikkelt zich relatief constant door de jaren heen (sterfte, groei). Dit is in overeenstemming met bevindingen van Van der Meer *et al.*, 2001.

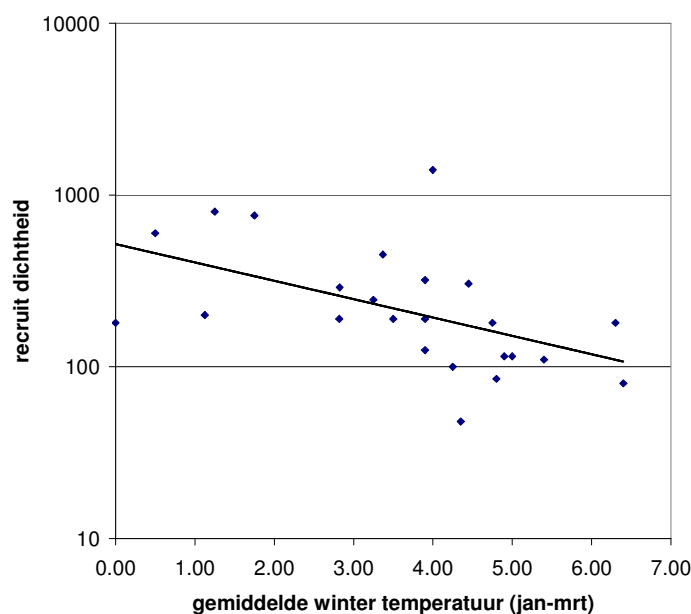
3.3 Parameterschattingen

De parameters die voor het matrixmodel van *Macoma* moeten worden geschat zijn beperkt ten opzichte van de parameters voor *Corophium*. Voor het matrix model van *Macoma* zijn alleen overleving en reproductie (recruitment) van belang.

3.3.1 Recruitment

De waarde voor recruitment in relatie tot de wintertemperatuur wordt vastgesteld volgens de onderstaande formule. Deze formule is de ‘best-fit’ op de gegevens uit Figuur 5 (Honkoop, 1998).

$$\text{recruitdichtheid} = 518,3 \exp(-0,246 \times T)$$



Figuur 5 Correlatie tussen recruitdichtheid en de gemiddelde wintertemperatuur (Honkoop, 1998).

Niet voor de gehele Waddenzee zijn temperatuurgegevens beschikbaar. Voor het vaststellen van de hoeveelheden recruits per jaar zal, in afwezigheid van de werkelijke lokale wintertemperatuur, gebruik worden gemaakt van de meetreeks van het NIOZ in het Marsdiep (Van Aken, 2003).

3.3.2 Overleving

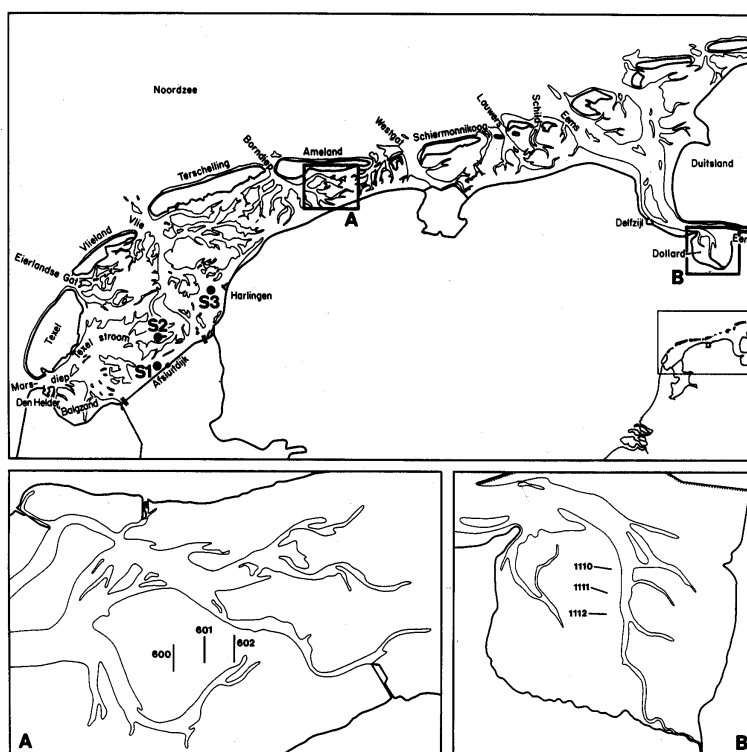
Het schatten van een juiste parameter waarde voor de sterfte van individuen in de verschillende klassen is niet eenvoudig. Recent onderzoek geeft een gemiddelde populatiesterfte van 45% +/- 30% per jaar inclusief predatie (van der Meer *et al.*, 2001). Met deze gegevens kunnen de matrixelementen die de overlevingsfracties per klasse weergeven op 55% gezet worden. Dit leidt voor iedere locatie tot een basis matrix (M_{basis})

$$M_{basis} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,55 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,55 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,55 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,55 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,55 & 0,55 \end{pmatrix}$$

Echter als de gemiddelde populatie sterfte 45% is wil dit niet zeggen dat in iedere klasse de sterfte gelijk is. Eerder is al opgemerkt dat de sterfte in de eerste klasse hoger ligt. Aangezien specifieke gegevens over sterfte afhankelijk van de leeftijd ontbreken is er, naast het gebruiken van de basis matrix met standaard 55% overleving per klasse, gekozen om het matrixmodel te fitten op populatie gegevens. Door het model te fitten wordt per locatie de overleving per klasse in geschat. Dit leidt voor iedere locatie tot een specifieke matrix. Hiervoor zijn gegevens over het populatieverloop van het nonnetje in de Waddenzee (dichtheden, jaarklassen en schelpenlengtes) vanaf begin negentiger jaren gebruikt (Dekker, 1992-1997; Dekker & de Bruin, 1998-2001; Dekker *et al.*, 2002; Dekker *et al.*, 2003; Dekker & Waasdorp, 2004). Voor alle matrixelementen die overleving per klasse representeren geldt dat de waarde tussen de 0 en de 100% mag liggen. De resultaten worden per monitoringslocatie in het volgende hoofdstuk besproken.

4. Model toepassing op 9 locaties in de Waddenzee

Het voor *Macoma* aangepaste Leslie matrixmodel is toegepast op populatiegegevens van 9 locaties uit de Waddenzee. Hiervoor zijn gerapporteerde gegevens over het populatieverloop van het nonnetje in de Waddenzee (dichtheden, jaarklassen en schelpenlengtes) vanaf begin negentiger jaren gebruikt (Dekker, 1992-1997; Dekker & de Bruin, 1998-2001; Dekker *et al.*, 2002-2003; Dekker & Waasdorp, 2004). Figuur 6 laat de ligging van de negen locaties zien.



Figuur 6 Positie van de locaties waarvan de monitoringsgegevens die gebruikt zijn in het *Macoma* model (S1 – S3, 600 – 601 en 1110 – 1112) (uit Dekker, 1992).

Met de monitoringsgegevens zijn een viertal bewerkingen uitgevoerd:

- 1 Met de gegevens uit 1989 van locatie S1 als startvector is met de basis matrix (M_{basis} ; paragraaf 3.3) de populatie ontwikkeling op deze locatie geschat voor de opeenvolgende jaren tot en met 2003. De geschatte populatie ontwikkeling is vergeleken met de gemeten populatie ontwikkeling.
- 2 Voor alle locaties (S1 – S3, 600 – 601 en 1110 – 1112) is een gemiddelde populatie matrix vastgesteld waarbij de meetgegevens uit het eerste jaar van monitoring als startvector gebruikt zijn. Op basis van deze berekening zijn de overlevingsfracties van 55%, zoals deze in de basis matrix gebruikt worden,

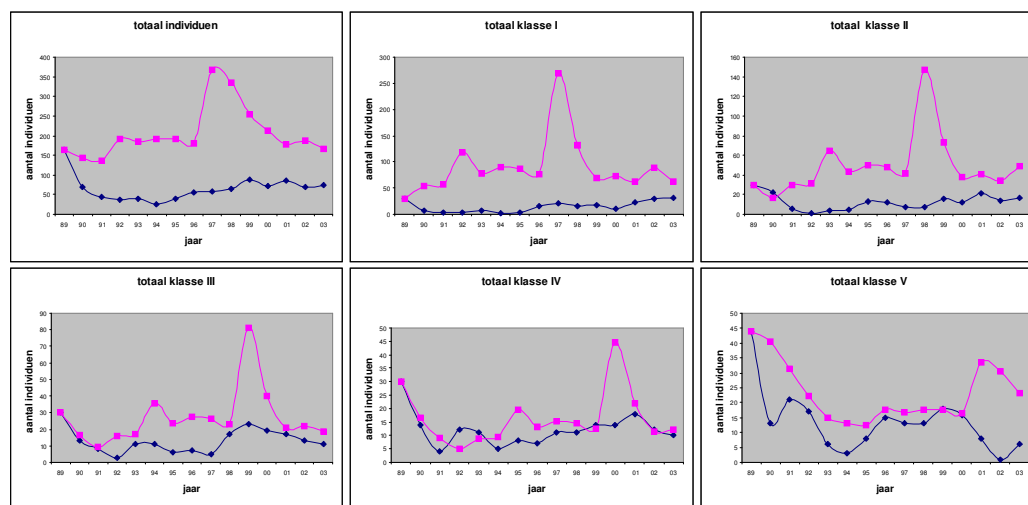
aangepast voor iedere locatie er van uitgaande dat de sterfte in alle klassen gedurende de jaren gelijk blijft. De enige factor die variatie in de populatieopbouw bepaald is de recruitment (die afhankelijk is gesteld van de wintertemperatuur). Met deze gemiddelde populatie matrix komt de gemodelleerde ontwikkeling van de start populatie het meest overeen met de gemeten ontwikkeling.

- 3 Om de invloed van de keuze van de startvector op de gemiddelde populatie matrix vast te stellen is voor de locaties S1, S2 en S3 dezelfde bewerking uitgevoerd als bij punt 2 is genoemd, gebruikmakend van de gegevens uit het tweede jaar van monitoring.
- 4 Voor locatie 1110 is voor iedere jaarovergang (van n_t naar n_{t+1}) een nieuwe populatie matrix vastgesteld die elke overgang het best beschrijft. Iedere afzonderlijke jaar-matrix bevat matrixelementen voor de overleving per klasse voor het betreffende jaar. Door van deze matrixelementen per klasse een gemiddelde te bepalen is wederom een gemiddelde populatie matrix voor locatie 1110 vastgesteld.

In de volgende paragrafen worden achtereenvolgens de resultaten van de verschillende bewerkingen gepresenteerd.

4.1 De basis matrix toegepast op locatie S1

Figuur 7 presenteert voor locatie S1 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1989 en gebruikmakend van de basis matrix. Duidelijk is de overschatting van het aantal individuen dat in klasse 1 terecht komt. Door deze overschatting is de hoeveelheid individuen in de overige klassen in de daaropvolgende jaren ook (te) hoog. Het aantal gemeten en berekende individuen komt in klasse 5 het meest overeen. Hieruit kan worden afgeleid dat een gemiddelde overleving van de gehele populatie van 55% wel in de range zit van de werkelijke overleving in deze populatie. De werkelijke leeftijdsafhankelijke overleving is echter niet bekend.



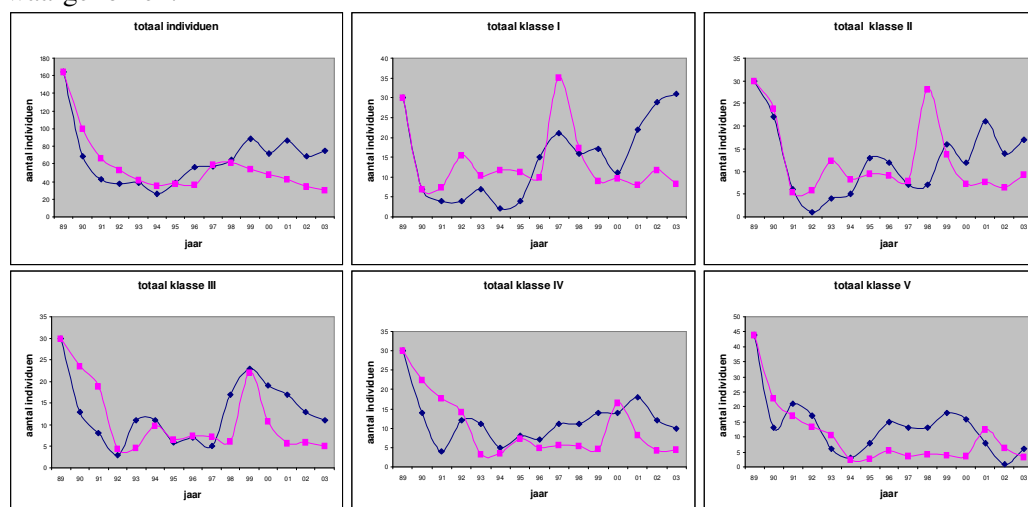
Figuur 7 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie S1 met als aanvangsjaar 1989 gebruikmakend van de basismatrix.

Voor verdere analyses is geen gebruik meer gemaakt van de basismatrix, maar zijn de overlevingsfracties specifiek per locatie geschat.

4.2 Populatie matrix op basis van een vaste startvector

Locatie S1

Figuur 8 presenteert voor locatie S1 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1989. Hierbij zijn de waarden van de matrixelementen ingeschat op basis van de monitoringsgegevens. Tussen 1989 en 1990 is op deze locatie een sterke afname van het totaal aantal individuen waargenomen.



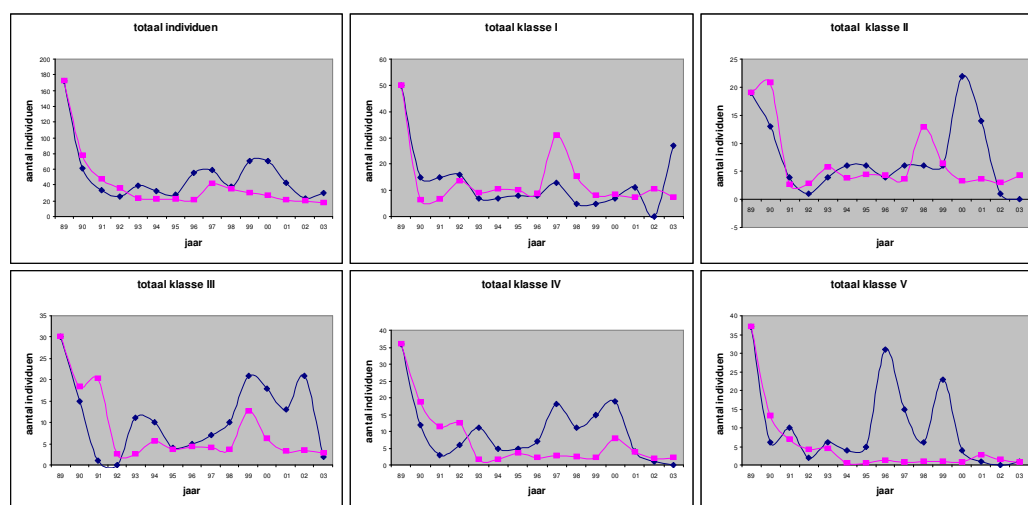
Figuur 8 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie S1 met als aanvangsjaar 1989.

Matrix M_{S1-89} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1989 en 2003 overleefde gemiddeld 7,2% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. De overleving in de hogere klassen is veel hoger. Opvallend is de berekende overleving van 0% in de vijfde klasse. Dit betekent dat geen enkel individu ouder wordt dan 5 jaar. De berekende gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 52,8%.

$$M_{S1-89} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,072 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,795 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,788 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,752 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,759 & 0,000 \end{pmatrix}$$

Locatie S2

Figuur 9 presenteert voor locatie S2 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1989. Ook op deze locatie is tussen 1989 en 1990 een sterke afname van het totaal aantal individuen waargenomen.



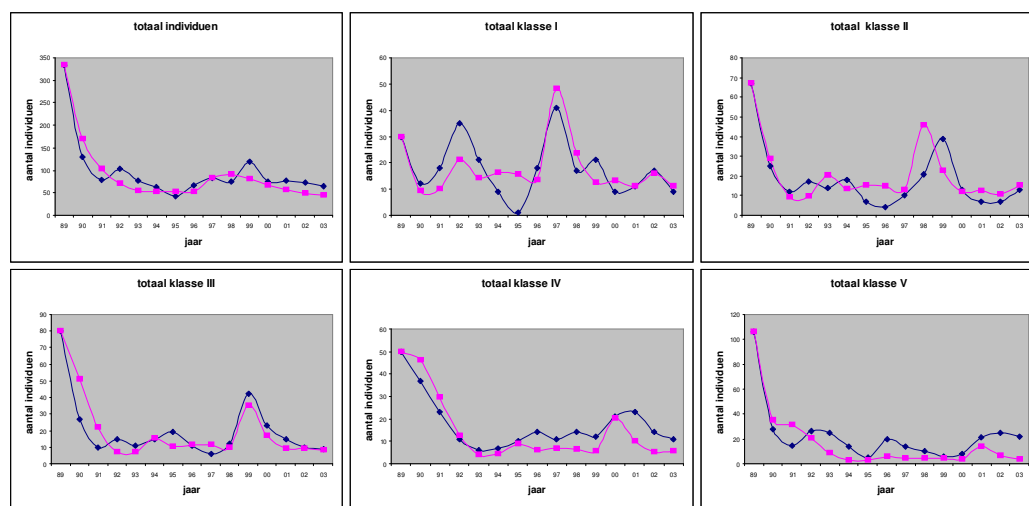
Figuur 9 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie en indeling op locatie S2 met als aanvangsjaar 1989.

Matrix M_{S2-89} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1989 en 2003 overleefde gemiddeld 6,4% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. De overleving in de hogere klassen is hoger. Opvallend is ook hier de berekende overleving van 0% in de vijfde klasse. Dit betekent dat geen enkel individu ouder wordt dan 5 jaar. De berekende gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 40,5%.

$$M_{S2-89} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,064 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,417 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,968 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,620 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,364 & 0,000 \end{pmatrix}$$

Locatie S3

Figuur 10 presenteert voor locatie S3 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1989. Tussen 1989 en 1990 is ook op deze locatie een sterke afname van het totaal aantal individuen waargenomen.



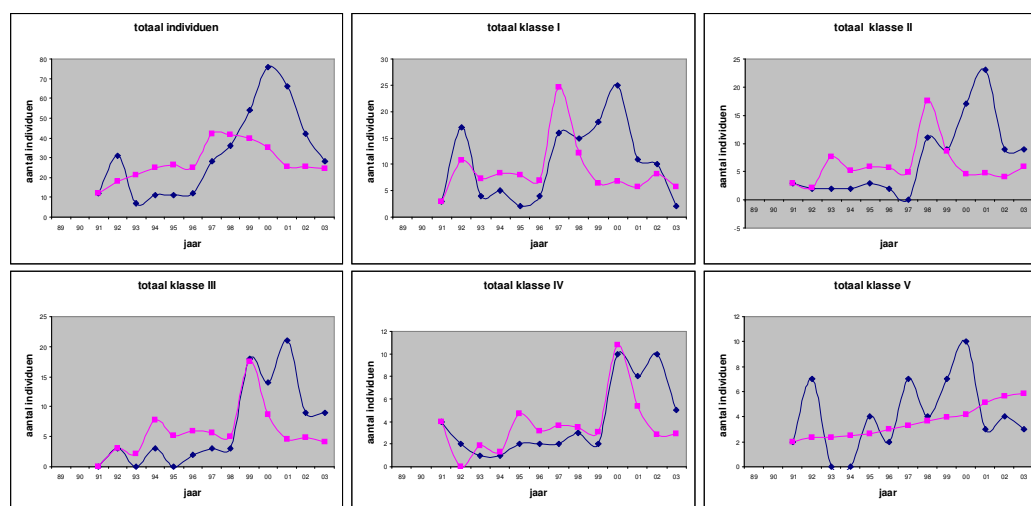
Figuur 10 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie S3 met als aanvangsjaar 1989.

Matrix M_{S3-89} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1989 en 2003 overleefde gemiddeld 9,9% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. De overleving in de hogere klassen is hoger. Opvallend is de berekende overleving van 0% in de vijfde klasse. Dit betekent dat geen enkel individu ouder wordt dan 5 jaar. De berekende gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 51,4%.

$$M_{S3-89} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,099 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,956 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,762 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,577 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,689 & 0,000 \end{pmatrix}$$

Locatie 600

Figuur 11 presenteert voor locatie 600 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1991.



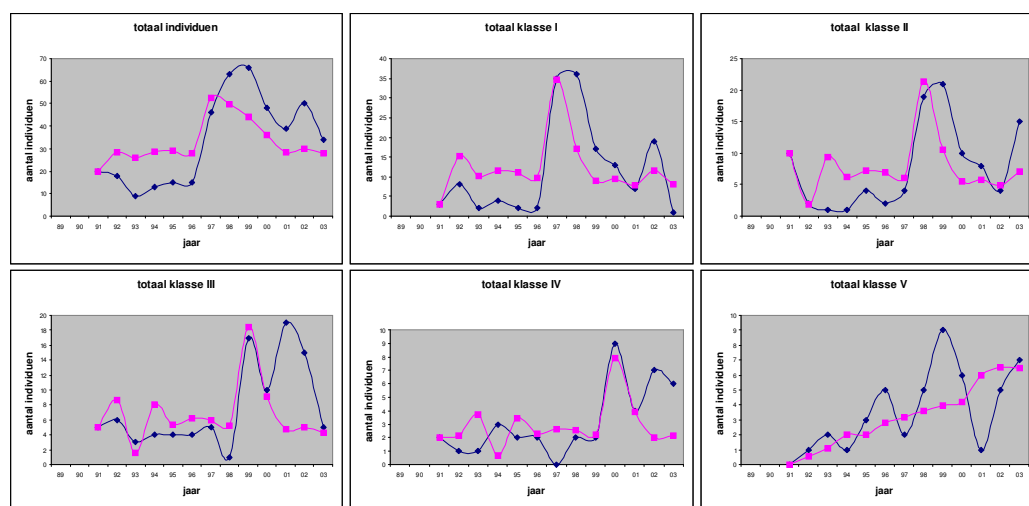
Figuur 11 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 600 met als aanvangsjaar 1991

Matrix M_{600} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1991 en 2003 overleefde gemiddeld 5,0% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar.. Opvallend is de berekende overleving van 100% in de tweede en vijfde klasse. Dit betekent dat geen enkel individu sterft in het tweede en na het vijfde levensjaar. Het spreekt voor zich dat dit een onrealistische inschatting is. De hoge overleving in klasse vijf wordt gecompenseerd door de hoge sterfte in klasse vier. De berekende gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 57,8%.

$$M_{600} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,050 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,716 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1,000 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,614 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,087 & 1,000 \end{pmatrix}$$

Locatie 601

Figuur 12 presenteert voor locatie 601 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1991



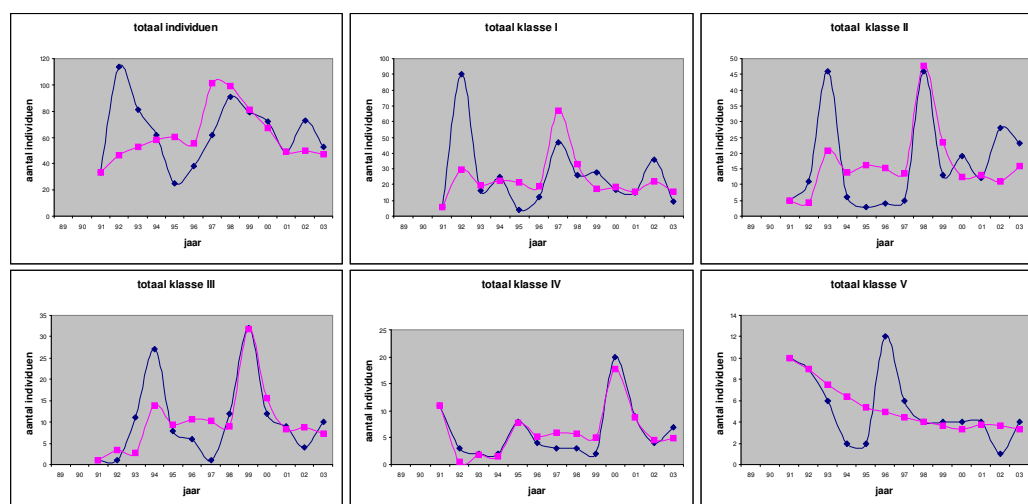
Figuur 12 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 601 met als aanvangsjaar 1991

Matrix M_{601} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1991 en 2003 overleefde gemiddeld 7,1% van de recruits het eerste jaar. De overleving in de hogere klassen is hoger. Opvallend is de hoge overleving in de vijfde klasse. De gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 52,7%.

$$M_{601} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,071 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,617 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,865 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,427 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,277 & 0,906 \end{pmatrix}$$

Locatie 602

Figuur 13 presenteert voor locatie 602 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1991.



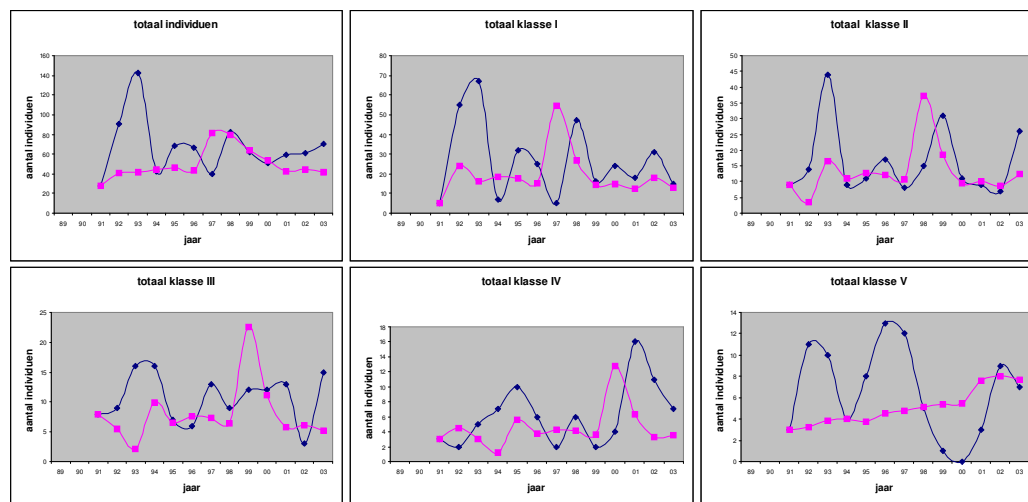
Figuur 13 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 602 met als aanvangsjaar 1991

Matrix M_{602} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1991 en 2003 overleefde gemiddeld 13,7% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. Dit is opvallend hoger in vergelijking met de overige locaties. Opvallend is wederom de geringe overleving in klasse vier en de hoge overleving in klasse vijf. De gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 49,4%.

$$M_{602} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,137 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,712 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,668 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,559 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,055 & 0,835 \end{pmatrix}$$

Locatie 1110

Figuur 14 presenteert voor locatie 1110 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1991. Ten opzichte van de eerdere locaties beschrijft het model de populatie ontwikkeling op locatie 1110 veel minder goed.



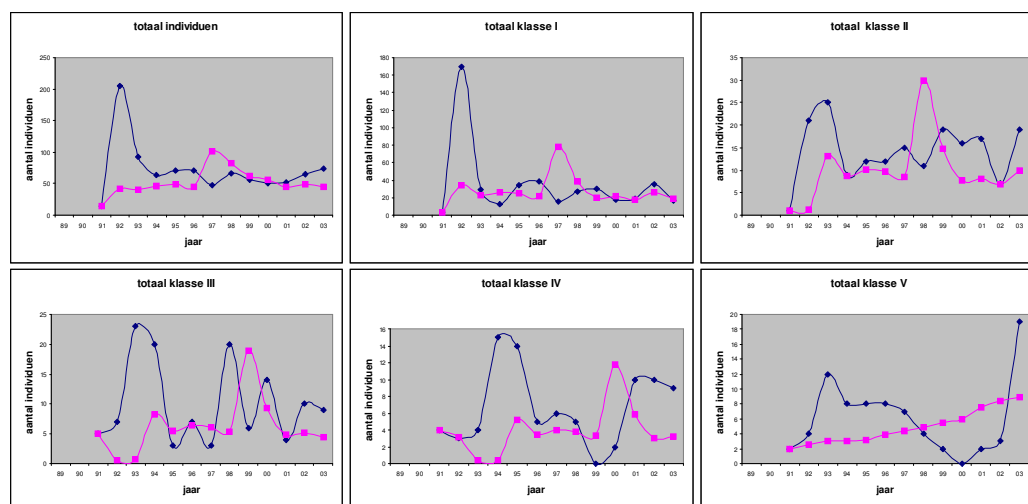
Figuur 14 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 1110 met als aanvangsjaar 1991

Matrix M_{1110} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1991 en 2003 overleefde gemiddeld 11,2% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. De gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 51,0%.

$$M_{1110} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,112 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,684 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,604 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,566 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,228 & 0,865 \end{pmatrix}$$

Locatie 1111

Figuur 15 presenteert voor locatie 1111 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1991. De sterke variatie in de populatie gedurende de eerste drie jaar bemoeilijken de fit van het model op de gegevens.



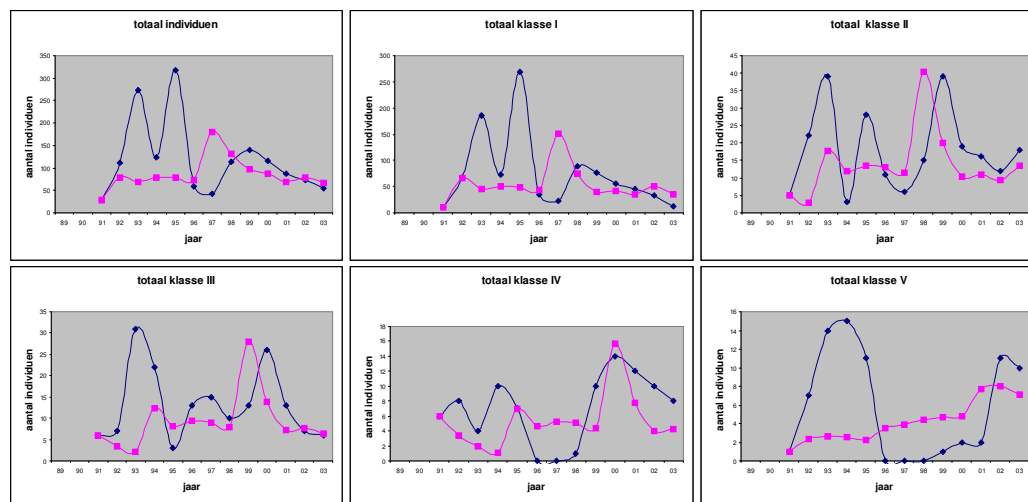
Figuur 15 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 1111 met als aanvangsjaar 1991

Matrix M_{1111} is de transitiematrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1991 en 2003 overleefde gemiddeld 16,1% van de recruits het eerste jaar. Dit is weer opvallend hoger in vergelijking met de overige locaties. Opvallend is ook de berekende overleving van 100% in de vijfde klasse. Dit betekent dat alle individuen in klasse vijf altijd zullen overleven. Deze opbouw in klasse vijf is ook duidelijk te zien in Figuur 15. De gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 49,0%.

$$M_{1111} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,161 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,382 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,634 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,623 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,142 & 1,000 \end{pmatrix}$$

Locatie 1112

Figuur 16 presenteert voor locatie 1112 de gemeten en gemodelleerde populatie omvang (totaal individuen) en verdeling over de gedefinieerde klassen op basis van de gemeten populatie omvang in 1991. De sterke variatie in de populatie gedurende de eerste zes jaar bemoeilijken de fit van het model op de gegevens



Figuur 16 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 1112 met als aanvangsjaar 1991

Matrix M_{1112} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1991 en 2003 overleefde gemiddeld 31,0% van de recruits het eerste jaar. Dit is weer opvallend hoger in vergelijking met de overige locaties en vergelijkbaar met de overleving in de hogere klassen. De gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 52,0%.

$$M_{1112} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,310 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,267 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,694 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,560 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,261 & 0,767 \end{pmatrix}$$

Conclusie

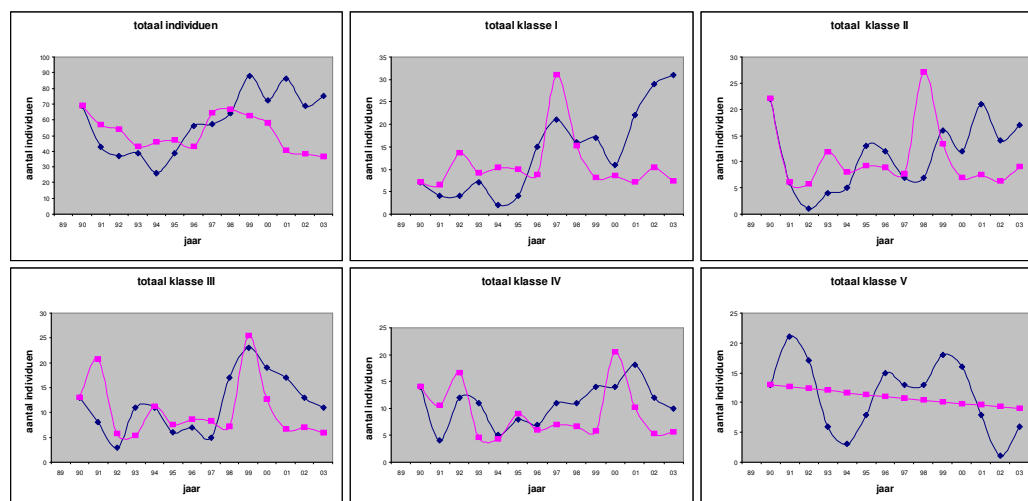
Over het algemeen is de ontwikkeling van de startpopulatie met een gemiddelde populatie matrix redelijk tot goed te modelleren voor de locaties S1-S3 en 600-602. Voor de locaties 1110-1112 is de ontwikkeling minder goed weer te geven. De gemiddelde jaarlijkse overleving voor alle populaties bedraagt $50,7 \pm 4,6\%$. Dit is dezelfde orde van grootte als de 55%, zoals deze in de basis matrix is gebruikt.

4.3 Invloed van de keuze voor de startvector op de gemiddelde populatie matrix

De keuze van de start vector heeft mogelijk invloed op de waarde van de elementen in de gemiddelde populatie matrix zoals deze voor elke locatie in de vorige paragraaf is vastgesteld. Voor de locaties S1, S2 en S3 zijn daarom op basis van de gegevens van een jaar later nogmaals de gemiddelde populatie matrices bepaald.

Locatie S1

Figuur 17 presenteert voor dezelfde locatie S1 wederom de gemeten en gemodelleerde populatie omvang en verdeling. Dit maal is echter de gemeten populatie omvang in 1990 als basis genomen. De sterke afname tussen 1989 en 1990 wordt hierdoor buiten beschouwing gelaten.



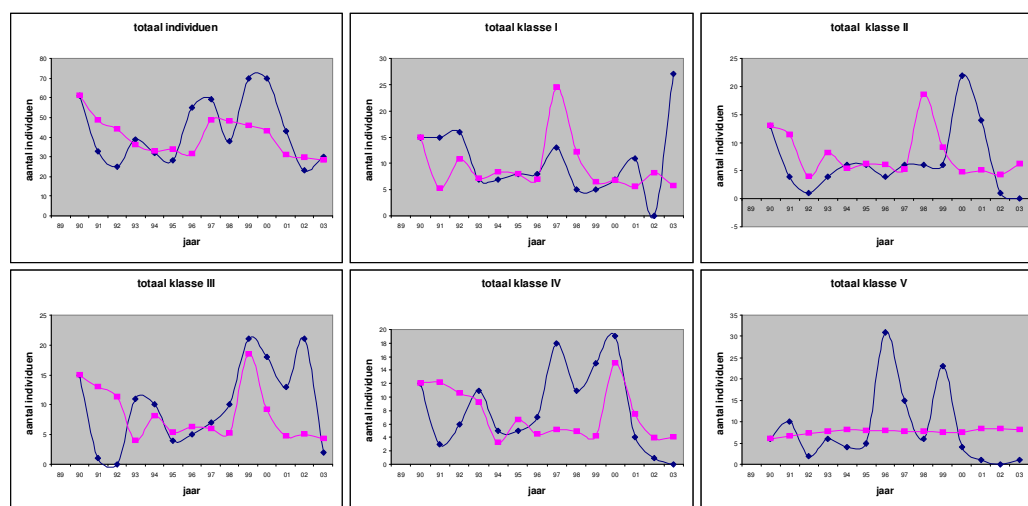
Figuur 17 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie S1 met als aanvangsjaar 1990.

Matrix M_{S1-90} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1990 en 2003 overleefde gemiddeld 6,3% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. Dit is vergelijkbaar met het percentage wat op basis van de gegevens uit 1989 is vastgesteld (M_{S1-89}). Opvallend is de berekende overleving van 0% in de vierde klasse. Dit betekent dat geen enkel individu vanuit de vierde klasse de vijfde klasse bereikt. De individuen die zich nu nog in de vijfde klasse bevinden zullen langzaam uitsterven. Het spreekt voor zich dat dit een onrealistische inschatting is. In vergelijking met matrix M_{S1-89} op basis van de gegevens uit 1989, zijn met name de overleving voor klasse vier en vijf verschillend ingeschat. De berekende totale gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 60,9%.

$$M_{S1-90} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,063 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,877 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,938 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,804 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,000 & 0,972 \end{pmatrix}$$

Locatie S2

Figuur 18 presenteert voor dezelfde locatie S2 wederom de gemeten en gemodelleerde populatie omvang en verdeling. Dit maal is echter de gemeten populatie omvang in 1990 als basis genomen. De sterke afname tussen 1989 en 1990 wordt hierdoor buiten beschouwing gelaten.



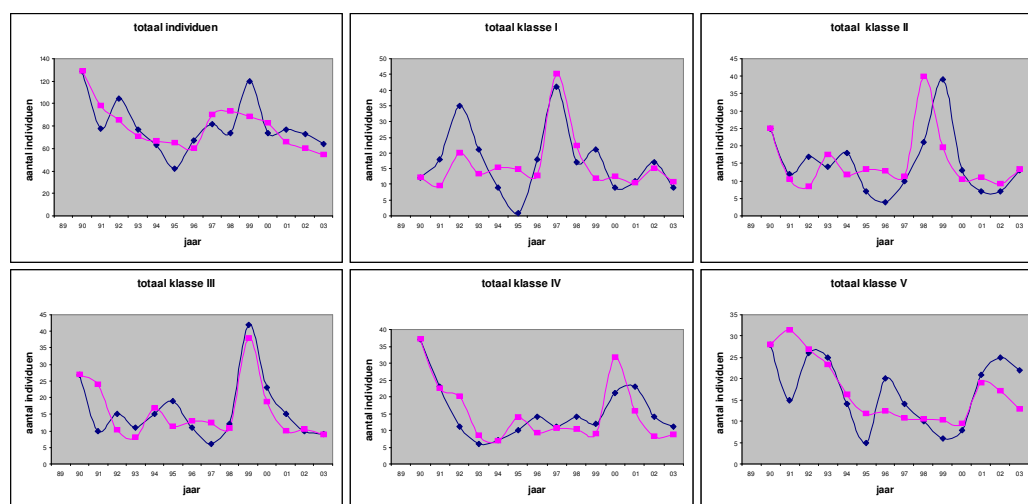
Figuur 18 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie S2 met als aanvangsjaar 1990.

Matrix M_{S2-90} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1990 en 2003 overleefde gemiddeld 5,0% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar hetgeen vergelijkbaar is met het overlevingspercentage ingeschat op basis van de gegevens uit 1989 (M_{S1-89}). Opvallend is de berekende overleving van 100% in de tweede klasse. Dit betekent dat alle individuen vanuit klasse twee naar klasse drie overgaan. Daarnaast is de overleving in klasse vier wederom gering hetgeen gecompenseerd wordt door een hoge overleving in klasse 5. In matrix M_{S1-89} was dit juist andersom het geval. De berekende gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 60,7%.

$$M_{S2-90} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,754 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1,000 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,815 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,091 & 0,930 \end{pmatrix}$$

Locatie S3

Figuur 19 presenteert voor dezelfde locatie S3 wederom de gemeten en gemodelleerde populatie omvang en verdeling. Dit maal is echter de gemeten populatie omvang in 1990 als basis genomen. De sterke afname tussen 1989 en 1990 wordt hierdoor buiten beschouwing gelaten.



Figuur 19 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie S3 met als aanvangsjaar 1990.

Matrix M_{S3-90} is de transitie matrix die de gemiddelde overleving over de jaren per klasse weergeeft. Gedurende de periode 1989 en 2003 overleefde gemiddeld 9,3% van de berekende hoeveelheid recruits het eerste jaar. Dit is vergelijkbaar met de overleving ingeschat op basis van de gegevens uit 1989. Opvallend is wederom de mate waarin het matrix M_{S1-90} de populatie ontwikkeling op S3 weet te beschrijven. Met matrix M_{S1-89} was dit ook het geval terwijl voor beide matrices de waarde van de matrixelementen verschillen. Duidelijk is ook de doorschuivende reproductie piek veroorzaakt door de koude winter van 1996 te zien. De berekende gemiddelde jaarlijkse overleving van de populatie op deze locatie bedraagt 62,3%.

$$M_{S3-90} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,093 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,878 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,955 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,834 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,443 & 0,537 \end{pmatrix}$$

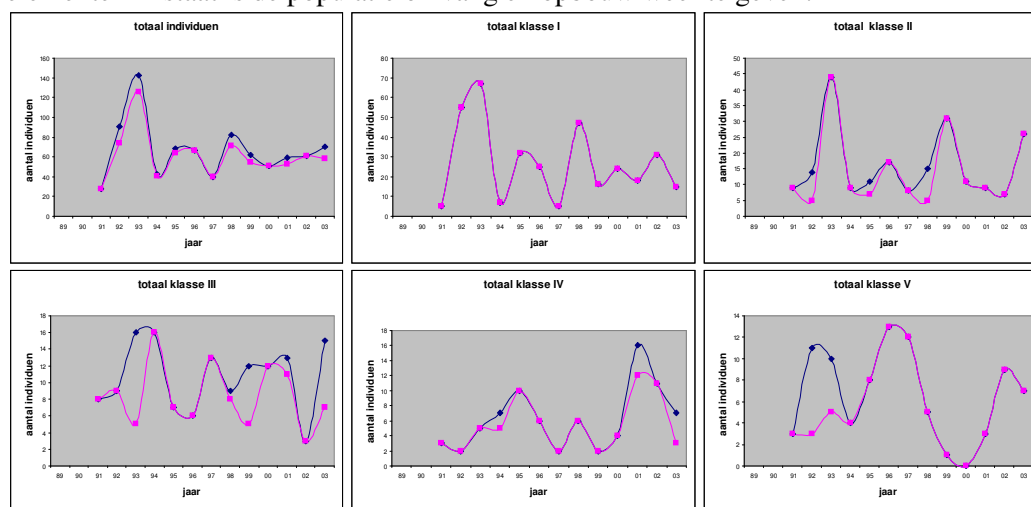
Conclusie

In alle drie de gevallen beschrijft een gemiddelde populatie matrix de ontwikkeling van de populatie uit 1990 in redelijke mate. Doordat de relatief hoge sterfte tussen 1989 en 1990 buiten beschouwing is gelaten is de gemiddelde jaarlijkse overleving over de monitoringsperiode hoger (gemiddeld 61,3%). Door de waarde van de matrixelementen uit de gemiddelde populatie matrices beschreven in deze paragraaf te vergelijken met de waarde van de elementen uit de matrices voor S1-S3 uit de vorige paragraaf, is vast te stellen dat de invloed van de keuze van de startpopulatie op de waarde van de elementen hoog is.

4.4 Beschrijven van de populatie met variabele matrix elementen

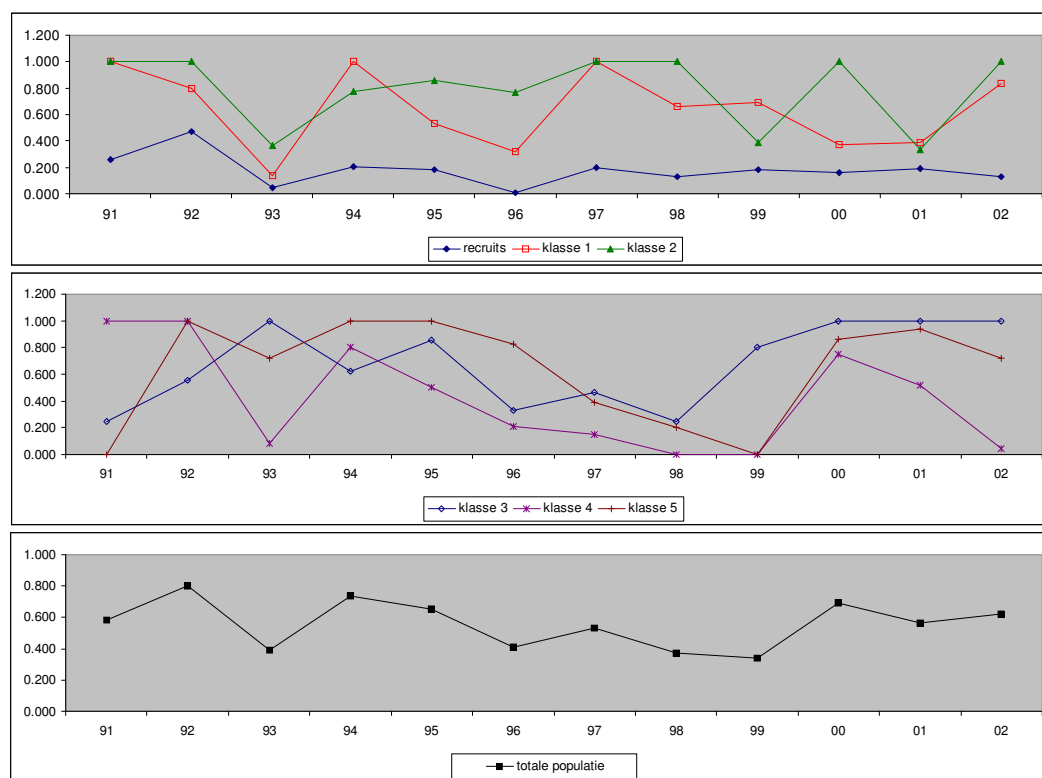
Over het algemeen kunnen de monitoringsgegevens van de locaties 1110, 1111 en 1112 gedurende de monitoringsperiode minder goed beschreven worden door een gemiddelde populatie matrix dan de overige locaties. Blijkbaar zijn de overleving van recruits en de overleving in de klassen sterk wisselend gedurende de jaren. Het Leslie matrix model kan echter ook worden gebruikt om de overleving in de verschillende klassen in de verschillende jaren te beschrijven. Hiertoe dienen voor elke tijdstap de matrix elementen afzonderlijk geschat te worden.

Figuur 20 geeft voor locatie 1110 weer in hoeverre een Leslie model met variabele elementen in staat is de populatie omvang en opbouw weer te geven.



Figuur 20 Gemeten (donker) en gemodelleerde (licht) populatie omvang en indeling op locatie 1110 met als aanvangsjaar 1991

In vergelijking met Figuur 14, waarin de populatie werd beschreven met een matrix met constante elementen is de fit in Figuur 20 uiteraard aanzienlijk verbeterd. De vraag is echter hoe het komt dat de overleving in de verschillende jaren zo varieert. Figuur 21 laat het verloop van de overleving in de verschillende klassen in de tijd zien. De onderste figuur presenteert de totale gemiddeld overleving voor de gehele populatie tussen 1991 en 2003. Met name in 1993, 1996 en 1999 is een verhoogde sterfte ten opzichte van voorgaande jaren waar te nemen.



Figuur 21 Variatie in de matrixelementen die de overleving in de verschillende klassen beschrijven en de gemiddelde overleving voor alle klassen voor populatie 1110 tussen 1991 en 2003.

Op basis van de variatie in de matrixelementen zoals deze in Figuur 21 gepresenteerd zijn is een matrix samen te stellen die weergeeft wat de gemiddelde overleving in de verschillende klassen gedurende deze periode is. Matrix $M_{1110-gem}$ geeft deze gemiddelde matrix weer. De elementen van de gemiddelde populatie matrix zijn nu onafhankelijk van het gekozen startjaar.

$$M_{1110-gem} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,179 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,645 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,790 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,678 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,421 & 0,638 \end{pmatrix}$$

5. Discussie en conclusies

Op basis van het Leslie matrix model voor *Corophium* is een matrix model voor *Macoma* opgesteld. De principes van modelleren met een Leslie matrix is gelijk gebleven echter het matrixmodel voor *Macoma* is vereenvoudigd ten opzichte van het model voor *Corophium*. Deze vereenvoudiging is het gevolg van de indeling van de individuen in jaarklassen, waardoor het groeiproces (van *Macoma*) voor het model niet meer relevant is. Daarnaast is de reproductieve input in het model onafhankelijk van het aantal adulten en het aantal geproduceerde eieren. Hiervoor in de plaats is een relatie in het model ingebouwd die de hoeveelheid recruits per jaar bepaald op basis van de winterwatertemperatuur. Aangetoond is dat er een correlatie bestaat tussen beide parameters. De temperatuursafhankelijkheid van groei en reproductie zoals die voor *Corophium* geprogrammeerd zijn voor het model voor *Macoma* niet langer relevant.

Met literatuurgegevens zijn waarden geschat voor de matrix elementen die de verdeling van individuen over de verschillende jaarklassen beschrijven. Een gemiddelde jaarlijkse overleving van 55% is aanvankelijk gebruikt om de overleving in iedere klasse te beschrijven. Op grond van deze gegevens is een basis matrix opgesteld. Wanneer deze basis matrix wordt toegepast op de monitoringsgegevens blijkt echter dat de gemiddelde jaarlijkse overleving niet gelijk verdeeld is over de verschillende jaarklassen. De gemiddelde overleving (55%) wordt overschat voor de recruits. Een gemiddelde overleving voor de gehele populatie van ongeveer 55% wordt door het model wel ondersteund. Het feit dat de overleving leeftijdsafhankelijk is, wordt ondersteund door de literatuur (Steur *et al.*, 1996; Van der Meer *et al.*, 2001), precieze overlevingscurves zijn echter niet beschikbaar.

Aangezien de basis matrix de daadwerkelijke populatie ontwikkeling niet goed beschrijft zijn op basis van de gegevens van 9 monitoringslocaties uit de Waddenzee en het Eems-Dollard gebied, uitgaande van vaste startpopulaties, nieuwe Leslie matrices opgesteld. Deze locatie specifieke matrices hebben constante matrix elementen die overleving in de klassen op de verschillende locaties beschrijven. Alle matrices maken gebruik van de correlatie tussen recruitment en de wintertemperatuur. Voor de locaties S1 – S3, en 600 – 602 is het mogelijk met een dergelijke Leslie matrix de ontwikkeling van de startpopulatie gedurende een periode van meer dan 10 jaar goed tot redelijk te beschrijven. Voor de locaties 1110 – 1112 is deze beschrijving een stuk minder goed. Mogelijke redenen hiervoor is dat temperatuursgegevens uit het Marsdiep gebruikt worden, terwijl de locaties in het Eems-Dollard gebied liggen. Figuur 5 laat zien dat er variatie is tussen de voorspelde en gemeten recrutaïchtheid op basis van de gemiddelde wintertemperatuur. Het is dan ook de vraag of de gemiddelde temperatuur wel de effectieve temperatuur is die gecorreleerd is aan de

recruidichtheid. Mogelijk spelen ‘vroege’ of ‘late’ koude of het aantal vorstdagen een rol.

Naast de onzekerheden in de gebruikte recruidichtheden, blijkt de overleving, die in het model constant is gehouden, in praktijk (op basis van de monitoringsdata) behoorlijk variabel te zijn. In sommige gevallen worden onrealistische waarden van matrixelementen ingeschat op basis van het verloop van de populatie verdeling over de beschouwde jaren (0 of 100% overleving in één of meerdere jaarklassen). In deze gevallen is het beschrijven van de populatieovergangen over meerdere jaren met een gemiddelde populatie matrix niet succesvol. Daarnaast blijkt de keuze voor de startpopulatie een bepalende invloed te hebben op de waarde van enkele matrixelementen.

Wanneer voor iedere tijdstap een aparte matrix wordt gebruikt om de betreffende jaarovergang te beschrijven, kunnen deze jaarlijkse Leslie matrices met wisselende matrixelementen, de ontwikkeling van de populatie goed beschrijven. Variaties in de jaarlijkse overleving worden zo in beeld gebracht. Oorzaken van variatie van de waarde van de matrixelementen die overleving in de tijd beschrijven kunnen vervolgens worden bestudeerd. Voor locatie 1110 blijken de overlevingsfracties voor de verschillende fracties zelfs binnen één jaar sterk te variëren (bijv. 1991, 1993 en 2001). Variatie in overleving tussen de jaren is mogelijk verklaarbaar door externe factoren bijvoorbeeld sterke predatie, parasieten of verstoring door visserij. Sterke variatie in overleving voor verschillende klassen binnen een jaar is moeilijke een oorzaak voor aan te wijzen. Mogelijk is het te verklaren door een meetfout bij het vaststellen van de jaarklassen bij het uitwerken van de monitoringsgegevens. Door individuen in de verkeerde jaarklasse in te delen is het mogelijk dat overleving binnen de ene klasse overschat wordt terwijl deze voor een andere klasse dan onderschat wordt. Gemiddeld over de klassen levert dit echter wel een goed beeld op. Om de invloed van de meetfout vaststellen zou deze voor de monitoringsgegevens vastgesteld dienen te worden.

Wanneer de gemiddelde waarden van de matrixelementen van de jaarlijkse Leslie matrices worden gebruikt om een gemiddelde populatie matrix vast te stellen zijn deze gemiddelde matrix elementen onafhankelijk van de gekozen startpopulatie. De op deze wijze verkregen gemiddelde matrix zal voor de betreffende locatie de meest waarschijnlijke toekomstige populatie ontwikkeling kunnen voorspellen, onafhankelijk welke startpopulatie wordt gebruikt. Wanneer voor meerdere locaties deze gemiddelde matrices worden opgesteld en gecombineerd tot één generieke matrix, kan deze ook op andere, onbekende, locaties worden toegepast.

Geconcludeerd kan worden dat Leslie matrixmodellen voor *Macoma* toegepast kunnen worden om de veldpopulaties in de Waddenzee en het Eems-Dollard gebied te beschrijven en toekomstige ontwikkelingen te voorspellen. De systematiek van het Leslie matrixmodel lijkt derhalve generiek toepasbaar te zijn.

6. Referenties

Aken H.M. van (2003): 140 years of daily observations in a tidal inlet (Marsdiep). ICES Marine Science Symposia, 219: Hydrobiological Variability in the ICES Area, 1990 – 1999, pp. 359-361.

Armonies W. & M. Hellwig-Armonies (1992): Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. Neth. J. Sea Res. 29:371-378.

Beukema J.J. (1991): Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. Mar. Biol. 111:293-301.

Beukema J.J. (1992a): Dynamics of a juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83:157-165.

Beukema J.J. (1992b): Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. Neth. J. Sea Res. 30:73-79.

Beukema J.J. (1993a): Increased mortality in alternative bivalve prey during a period when the tidal flats of the Dutch Wadden Sea were devoid of mussels. Neth. J. Sea Res. 31:395-406.

Beukema J.J. (1993b): Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea. Helgol. Meeresunters. 47:287-304.

Beukema J.J. & W. de Bruin (1977): Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 11: 42-55.

Beukema J.J. & M. Desprez (1986): Single and dual annual growing seasons in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 102:35-45.

Beukema J.J. & J. de Vlas (1989): Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52:193-200.

Beukema J.J., E. Knol & G. C. Cadée (1985): Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 90: 129-144.

Beukema J.J., P.J.C. Honkoop & R. Dekker (1998): Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* 375/376:23-34.

Bruegmann L. & D. Lange (1988): Trace metal studies on the starfish *Asterias rubens* L. from the western Baltic Sea. *Chem. Ecol.* Vol. 3(4):295-311.

Bruyne R.H. de (1994): Schelpen van de Nederlandse kust. KNNV-veldgids no.6.

Dekker R. (1992): Het macrozoobenthos op negen raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1991. NIOZ rapport 1992-3.

Dekker R. (1993): Het macrozoobenthos op negen raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1992. NIOZ Rapport 1993-3.

Dekker R. (1994): Het macrozoobenthos op negen raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1993. NIOZ Report 1994-2.

Dekker R. (1995): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1994. NIOZ Rapport 1995-1.

Dekker R. (1996): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1995. NIOZ Rapport 1996-1.

Dekker R. (1997): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1996. NIOZ Rapport 1997-5.

Dekker R. & W. de Bruin (1998): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1997. NIOZ Rapport 1998-3.

Dekker R. & W. de Bruin (1999): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1998. NIOZ Rapport 1999-2.

Dekker R. & W. de Bruin (2000): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1999. NIOZ Rapport 2000-8.

Dekker R. & W. de Bruin (2001): Het macrozoobenthos op twaalf raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 2000. NIOZ Rapport 2001-1.

Dekker R., D. Waasdorp & J.M. Ogilvie (2002): Het macrozoobenthos in de Waddenzee in 2001. NIOZ Rapport 2002-2.

Dekker R., D. Waasdorp & J.M. Ogilvie (2003): Het macrozoobenthos in de Waddenzee in 2002. NIOZ Rapport 2003-2.

Dekker R. & D. Waasdorp (2004): Het macrozoobenthos in de Waddenzee in 2003. NIOZ Rapport 2004-3.

Drent J. (2002): Temperature responses in larvae of *Macoma balthica* from a northerly and southerly population of the European distribution range. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 275: 117-129.

Drent J. (2004): Life history variation of a marine bivalve (*Macoma balthica*) in a changing world. PhD thesis, Univ of Groningen.

Duineveld G.C.A. & J.J.M. Belgers (1993): The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1992. NIOZ Report 1993-11.

Duineveld G.C.A. (1992): The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1991. NIOZ-Report 1992-6.

Flach E.C. (1992): The influence of four macrozoobenthic species on the abundance of the amphipod *Corophium volutator* on tidal flats of the Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 29:379-394.

Fortuin A.W. (1981): Samenstelling, verspreiding, aantallen en biomassa van het macrozoobenthos in het Volkerak-Oosterschelde estuarium in de periode 1959 t/m 1976. DIHO Rapporten en Verslagen nr. 1981-6.

Honkoop P.J.C. (1998): Bivalve reproduction in the Wadden Sea: effects of winter conditions on reproductive effort and recruitment. PhD thesis, Univ of Groningen.

Hummel H. (1985): An energy budget for a *Macoma balthica* (Mollusca) population living on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. J. of Sea Res. 19 (1): 84-92.

Kamermans P. & H.J. Huitema (1994): Shrimp (*Crangon crangon* L.) browsing upon siphon tips inhibits feeding and growth in the bivalve *Macoma balthica* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 175:59-75.

Leloup E. & B. Konietzko (1956): Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut. Verh. K.B.I.N. 132, 96p.

Lauckner G. (1990): Parasiten – ihr Einfluss im Ökosystem Wattenmeer. In: Warnsignale aus der Nordsee. Parey, Berlin, pp. 219-230.

Mansfeld M.J.M. van (1978): Verandering in de samenstelling van het zoobenthos van het zachte substraat in het Veerse Meer sinds 1959. DIHO studenten verslagen D2-1978.

Meer J. van der, J.J. Beukema & R. Dekker (2001): Long-term variability in secondary production of an intertidal bivalve population is primarily a matter of recruitment variability. *J. Anim. Ecol.* 70(1):159-169.

Meer J. van der, J.J. Beukema & R. Dekker (2003): Large spatial variability in lifetime egg production in an intertidal Baltic tellin (*Macoma balthica*) population. *Helgoland Mar. Res.* 56(4):274-278.

Moorsel G.W.N.M. van (1979): Overleving van *Macoma balthica* op het Balgzand. NIOZ, Interne verslagen no. 1979-1.

Smit M.G.D. & R.G. Jak (2003): Leslie matrixmodel voor *Corophium volutator*, versie 2.0. TNO-rapport R2003/037

Steur C., J. Seys & J. Eppinga (1996): Ecologisch profiel van het Nonnetje (*Macoma balthica*). Rapport RIKZ 96.022.

Strasser M., R. Dekker, K. Essink, C.-P. Günther, S. Jaklin, I. Kröncke, P. Brinch Madsen, H. Michaelis & G. Vedel (2003): How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *J. Sea Res.* 49: 47-57.

Watzin M.C. (1986): Larval settlement into marine soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98:65-113.

Weeber I.J. (1980): Samenstelling en verspreiding van het macrozoobenthos in de Grevelingen voor de afsluiting van de Noordzee. I. De periode 1960-1963. DIHO rapporten en verslagen. Nr 1980-5.

Wolff W.J. (1973): The estuary as habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zool. Verh.* 126. 242pp.

Zwarts L. (1991): Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 28:231-245.

Zwarts L. & J. Wanink (1989): Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Mar. Biol.* 100:227-240.

Zwarts L. & J.H. Wanink (1993): How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Neth. J. Sea Res.* 31:441-476.

7. Verantwoording

Naam en adres van de opdrachtgever:

RWS-RIKZ
Mw. Belinda J. Kater
Postbus 8039
4330 EA Middelburg

Namen en functies van de projectmedewerkers:

A. Weber	Projectleider
M.G.D. Smit	Wetenschappelijk medewerker
N.H.B.M. Kaag	Wetenschappelijk medewerker
R.G. Jak	Wetenschappelijk medewerker

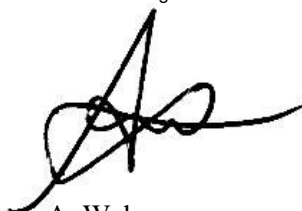
Namen van instellingen waaraan een deel van het onderzoek is uitbesteed:

-

Datum waarop, of tijdsbestek waarin, het onderzoek heeft plaatsgehad:

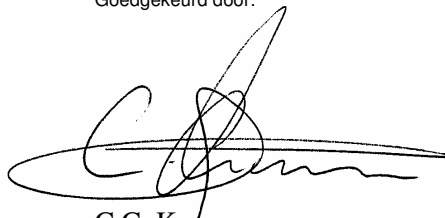
November 2004

Ondertekening:



A. Weber
Projectleider
6 december 2004

Goedgekeurd door:



C.C. Karman
Afdelingshoofd
6 december 2004