Raadgevende ingenieurs
Witteveen + Bos

water
infrastructuur
milieu
bouw

Landbouwuniversiteit Wageningen

HELDERHEID IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

DE STURENDE ROL VAN ONDERGEDOKEN WATERPLANTEN IN MEREN EN PLASSEN

Witteveen+Bos
Raadgevende ingenieurs b.v.

Van Twickelostraat 2
postbus 233
7400 AE Deventer
telefoon 0570 69 79 11
telefax 0570 69 73 44

Raadgevende ingenieurs
Witteveen Bos

water
infrastructuur
milieu
bouw

HELDERHEID IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

DE STURENDE ROL VAN ONDERGEDOKEN WATERPLANTEN IN MEREN EN PLASSEN

registratie	projectcode	status
	ZZIW 5036	definitief
projectleider	**projectdirecteur**	**datum**
drs. M. Klinge	drs. M.P. Grimm	98-05-19

autorisatie	naam	paraaf
goedgekeurd	drs. M. Klinge	

Witteveen+Bos
Raadgevende ingenieurs b.v.

Van Twickelostraat 2
postbus 233
7400 AE Deventer
telefoon 0570 69 79 11
telefax 0570 69 73 44

© Witteveen+Bos Raadgevende ingenieurs b.v.
Niets uit dit bestek/drukwerk mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande toestemming van Witteveen+Bos Raadgevende ingenieurs b.v., noch mag het zonder een dergelijke toestemming worden gebruikt voor enig ander werk dan waarvoor het is vervaardigd.

HELDERHEID IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

DE STURENDE ROL VAN ONDERGEDOKEN WATERPLANTEN IN MEREN EN PLASSEN

Eric Dawson
mei 1998

Projectleiders: drs. M. Klinge & dr. R. Roijackers

Witteveen+Bos Raadgevende ingenieurs, Deventer & Landbouwuniversiteit, Wageningen

Verslagnummer ZZIW 5036 (Witteveen+Bos) & 013/98 (Landbouwuniversiteit)

1945 b5

WOORD VOORAF

Bij deze wil ik graag van de gelegenheid gebruik maken een aantal mensen te bedanken. In de eerste plaats gaat mijn dank uit naar alle deskundigen die tijd vrij hebben willen maken voor het beantwoorden van mijn vragen. In het bijzonder dank ik Marcel van den Berg voor zijn bijdrage in de vorming van mijn ideeën. Tevens ben ik dank verschuldigd aan Marcel Klinge en Rudi Roijackers mijn begeleiders, evenals aan Gerben van Geest en Paulien den Hartog voor de commentaren die zij hebben gegeven op mijn ideeën en concepten.

Eric Dawson, mei 1998

SAMENVATTING

De afgelopen decennia bevond een groot aantal ondiepe, stagnante wateren in Nederland zich in een troebele toestand doordat er veel algen en gesuspendeerd bodemmateriaal in het water voorkwam. Om de wateren weer helder te krijgen is eind jaren tachtig begonnen met het uitvoeren van een aantal projekten, waarbij vissen werden weggevangen en (in een aantal gevallen) getracht werd de nutriëntenconcentraties in het water te verlagen. Het resultaat was in sommige gevallen positief: er ontstond helder water, maar in een aantal gevallen sloegen de maatregelen niet aan. Naar de mechanismen die een rol spelen bij het herstel van eutrofe wateren is vooral in de jaren negentig veel onderzoek gedaan. Dit rapport probeert samen te vatten wat tot nu toe bekend is over deze mechanismen door de beantwoording van drie onderzoeksvragen en de toetsing van een viertal hypothesen. Alle informatie is verkregen middels literatuurstudie en interviews met deskundigen op het gebied van de aquatische ecologie.

Wateren kunnen zich in twee alternatieve evenwichtstoestanden bevinden: in een heldere en een troebele toestand. Deze twee toestanden worden door een aantal mechanismen gebufferd, waarvan de belangrijkste factoren zijn waterplanten, watervogels, vissen, zoöplankton, epifyten, allelopathische stoffen, nutriënten, golven en waterdiepte. De troebele en heldere toestand kunnen in elkaar overgaan, maar hiervoor moet een verstoring optreden die de werking van de bufferende mechanismen kan overtreffen. Belangrijke factoren die hierbij een rol spelen zijn licht, nutriënten, temperatuur, sediment, watervogels en vissen. Deze overgangen hoeven niet permanent te zijn; de troebele en helder toestand kunnen ook cyclisch in elkaar overgaan.

De eigenschappen van waterplanten zijn uitgewerkt aan de hand van vier plantensoorten (of groepen van planten), te weten kranswieren, fonteinkruiden, waterpest en aarvederkruid. Kranswieren vertonen een horizontale groeistrategie, waarbij ze laag blijven en de bodem goed bedekken. Voortplanting en overwintering geschiedt via oösporen, bulbillen en plantfragementen, maar in sommige gevallen zijn kranswieren ook in staat om het hele jaar groen te blijven. De kieming van de voortplantingsorganen kan onder gunstige omstandigheden 100 procent bedragen. Voor kranswieren is ook een formule berekend die de kolonisatiesnelheid bepaalt ($y = 26.3 * x^{1.6}$). Dergelijke formules moeten met voorzichtigheid worden geïnterpreteerd en kunnen niet zomaar op andere wateren worden toegepast dan waarvoor de formule is berekend. De diepte waarop kranswieren voor kunnen komen is variabel, maar voor de kieming zijn vooral ondiepe wateren (rond een meter) vereist. De optimale temperatuur voor de kieming bedraagt 10 tot 15 °C. Fonteinkruiden kunnen een verticale en horizontale groeistrategie vertonen, waarbij de bladeren dichtbij het wateroppervlak wordt gebracht. Hierdoor zijn ze in staat ook in troebele wateren nog te groeien. Een aantal soorten is eenjarig, terwijl andere soorten overblijvend zijn. Overwintering en voortplanting is mogelijk door de vorming van tubers en via wortelstokken. De diepte waarop fonteinkruiden kunnen kiemen ligt wat lager (op grotere diepte) dan voor kranswieren, maar de maximale diepte waarop nog groei mogelijk is ligt voor fonteinkruiden juist wat minder diep. De optimale temperatuur voor de kieming bedraagt ongeveer 10 °C, wat lager dan voor kranswieren. Waterpest kan net als fonteinkruiden zowel een verticale als horizontale groeivorm hebben. Voortplanting treedt alleen op met behulp van plantfragmenten. Hierdoor vindt een makkelijke verspreiding plaats. Waterpest is een koudwaterstrateeg en kan daardoor makkelijk gedurende de winter groen blijven. Van waterpest zijn plotselinge sterften bekend, evenals van aarvederkruid. Doorgaans heeft waterpest een cyclus van ongeveer vier jaar en sterft dan massaal af. Aarvederkruid, tot slot, vertoont een horizontale groeivorm. Het is in staat wintergroen te blijven, maar als dat niet lukt vindt de overwintering plaats door wortelstokken. Vermenigvuldiging vindt plaats door vorming van (steen)vruchten, of door stengelfragmenten. De kolonisatiesnelheid van aarvederkruid is in een formule uitgedrukt: $y = 1.3\ x^{4.0}$. De diepte waarop aarvederkruid nog kan voorkomen lijkt op de diepteverspreiding van fonteinkruiden: kolonisatie kan in de wat diepere wateren plaats vinden, maar de maximale diepte waarop groei nog mogelijk is, is wat minder diep dan voor kranswieren.

Factoren die voor alle planten van belang zijn, zijn nutriënten en graas. Op welke manier nutriënten een rol spelen in de verspreiding van planten en hoe het de concurrentie tussen planten bepaalt is niet duidelijk. Wel is duidelijk dat lage nutriëntengehalten in de waterfase van belang zijn voor stabiliteit. Hoge nutriëntenconcentraties kunnen optreden als er veel oppervlakkige afstroming plaatsvindt, als gebiedsvreemd water wordt ingelaten, of als er mest van watervogels in het water terecht komt. Deze mechanismen worden aangeduid als externe eutrofiëring. Interne eutrofiëring kan optreden als de biomassa van waterplanten hoog is, als er weinig ijzer en veel sulfaat aanwezig is, of als waterplanten of benthische algen nutriënten van het sediment naar de waterfase pompen. Verder houdt graas doorgaans in dat de groei vermindert en de samenstelling van de vegetatie verandert. Aan de andere kant is graas wel van belang is voor de verspreiding van waterplanten. Ditzelfde geldt (in mindere mate) voor vissen.
In wateren met een nutriëntenarme bodem blijkt dat de kolonisatie minder snel verloopt dan in wateren met een rijke bodem. Tevens vinden er minder sterke schommelingen in de bedekking van waterplanten plaats, er komen minder zwevende en drijvende planten voor en bovenal is de plantenbiomassa lager. Een verhoging van de plantenbiomassa is negatief voor een stabiel ecosysteem, omdat dat interne eutrofiëring (als gevolg van decompositie van de biomassa) tot gevolg heeft. En aangezien hoge nutriëntengehalten in het water slecht zijn voor een stabiel ecosysteem, zal een hoge biomassa leiden tot instabilisatie. Ook los sediment heeft instabiliteit tot gevolg. In los sediment worden planten makkelijk uit het sediment verwijderd en vindt makkelijk opwerveling plaats. Maar de belangrijkste oorzaak hiervoor is dat los sediment meer voedingsstoffen bevat dan vast sediment. Dit leidt weer tot veel biomassa en dus tot interne eutrofiëring. Graas door watervogels tijdens de kieming van planten of na het groeiseizoen, heeft tot gevolg dat planten onherstelbaar beschadigd raken, of dat voortplantingsorganen worden verwijderd. Hierdoor kunnen waterplanten zich moeilijk handhaven en wordt het water makkelijk troebel. Ditzelfde geldt voor ondiepe wateren waar slechts weinig diepteverschillen aanwezig zijn. Hier raken planten makkelijk beschadigd door wind, golven, ijs en vogelvraat. Maar om kolonisatie goed te laten verlopen zijn ondiepe wateren juist gunstig. Dit betekent dat wateren met veel verschillende diepten stabieler zullen zijn dan wateren die weinig verschillende diepten bevatten.

Voor het verkrijgen van helder water kunnen maatregelen worden getroffen die gericht zijn op de stimulering van de kolonisatie en op de stimulering van de stabilisatie van het systeem. De kolonisatie kan gestimuleerd worden door planten te enten, of door propagules uit te zetten. Voorts is het van belang te zorgen voor een gunstig lichtklimaat: helder water. Dit kan bereikt worden door het wegvangen van benthivore en planktivore vissen, consolidatie van het sediment, het aanbrengen van verdiepingen in het sediment als slibvang en door het plaatsen van balen stro. Ook nutriëntengehalten moeten voldoende laag zijn voordat kolonisatie goed kan verlopen en tot slot bevordert een grote dieptediversiteit dit ook. Maatregelen voor de stabilisatie zijn vooral gericht op het verlagen van nutriëntenconcentraties. Voor het verlagen van nutriëntengehalten is het van belang de inlaat van gebiedsvreemd en nutriëntenrijk water tegen te gaan, maar aangezien dat niet altijd mogelijk is, is het zuiveren van het inlaatwater een goed alternatief. Andere maatregelen in dit perspectief zijn het verminderen van de sulfaatvracht (wat vooral een probleem is in venige systemen) en het toevoegen van ijzer aan het water. Het verminderen van de invloed van oppervlakkige afstroming is van belang in venige gebieden en gebieden waar in de directe omgeving landbouw wordt bedreven. Het verlagen van nutriëntengehalten is ook mogelijk door het oogsten van biomassa. Dit is in veel wateren waarschijnlijk permanent nodig, omdat veel wateren erg rijk zijn aan voedingsstoffen. Dat is ook niet vreemd, aangezien Nederland een deltagebied is en dus van oorsprong al een gebied is geweest dat rijk is aan nutriënten. Rijke sedimenten kunnen verwijderd worden door te baggeren, of door het aanbrengen van verdiepingen, waardoor slib geconcentreerd wordt op een punt. Het tegengaan van de eutrofiëring door vogels kan ook van belang zijn. Dit is alleen mogelijk als vogels kolonies vormen en vaste rustplaatsen hebben. In dat geval kan het water waar de vogels zich bevinden geïsoleerd worden van de rest van het meer. Tot slot is het vergroten van de dieptediversiteit een belangrijk middel voor de stabiliteit van heldere wateren. Op deze manier

worden veel verschillende habitats gecreëerd en kunnen veel plant- en diersoorten een plek in het water vinden.

Voor het verkrijgen van een helder en stabiel ecosysteem is het van belang de nutriëntenconcentraties laag te krijgen en houden. In publikaties wordt regelmatig onderstreept dat het vooral de nutriëntengehalten in de waterfase zijn die verlaagd moeten worden. Hiernaast is het ook van belang de nutriëntenconcentraties in het sediment te verlagen indien rijke sedimenten aanwezig zijn. Zonder deze nutriëntenreductie zal geen stabiliteit te verwachten zijn. Naast nutriëntenverlaging is het voor het verkrijgen van een helder en stabiel ecosysteem belangrijk vogels te weren tijdens de kieming van planten en na het groeiseizoen en tevens de dieptediversiteit te vergroten. De leemten in de huidige kennis zijn vooral geconstateerd op het gebied van nutriënten, het functioneren van soorten en gemeenschappen van planten en watervogels. Tevens ontbreekt het aan uniforme vegetatiegegevens, waarbij het opstellen van een algemeen gehanteerde methode voor het maken van vegetatieopnamen een grote stap voorwaarts zou zijn.

INHOUDSOPGAVE

Woord vooraf 3

Samenvatting 5

1 Inleiding 11
- 1.1 Aanleiding voor het onderzoek - 11
- 1.2 Probleemstelling - 11
- 1.3 Doel van het onderzoek - 11
- 1.4 Hypothese - 12
- 1.5 Methodiek - 12
- 1.6 Leeswijzer - 13

2 Theoretische Achtergrond 15
- 2.1 Inleiding - 15
- 2.2 Alternatieve Stabiele Systemen - 15
  - 2.2.1 Buffering van heldere wateren - 15
  - 2.2.2 Buffering van troebele wateren - 17
- 2.3 Factoren die een omslag van helder naar troebel water en vice versa veroorzaken - 18
- 2.4 Cyclische transitie - 24
- 2.5 Conclusie - 25

3 Eigenschappen van submerse waterplanten 27
- 3.1 Inleiding - 27
- 3.2 Kranswieren *(Characeae) - 27*
- 3.3 Fonteinkruiden *(Potamogetonaceae) - 32*
- 3.4 Waterpest *(Elodeaceae) - 33*
- 3.5 Aarvederkruid *(Myriophyllum spicatum) - 34*
- 3.6 Factoren en mechanismen achter plantengroei - 36
- 3.7 Discussie - 38
- 3.8 Conclusie - 39

4 Onderbouwing van de hypothesen 41
- 4.1 Inleiding - 41
- 4.2 Toetsing - 41
  - 4.2.1 Hypothese 1 - 41
  - 4.2.2 Hypothese 2 - 44
  - 4.2.3 Hypothese 3 - 45
  - 4.2.4 Hypothese 4 - 46

5 Maatregelen voor het verkrijgen van een helder en stabiel ecosysteem 49
- 5.1 Inleiding - 49
- 5.2 Maatregelen ter stimulatie van de kolonisatie - 49
- 5.3 Maatregelen ter stimulatie van de stabilisatie - 51
- 5.4 Conclusie - 53

6 Conclusie en aanbeveling 55
- 6.1 Inleiding - 55
- 6.2 Conclusie - 55
- 6.2 Aanbeveling - 56

Literatuur 57

Bijlage: Geïnterviewde deskundigen 65

1 INLEIDING

1.1 Aanleiding voor het onderzoek

In de eerste helft van deze eeuw werden veel van de Nederlandse (en buitenlandse) ondiepe en stagnante wateren gekenmerkt door de helderheid ervan, waarbij dominantie van waterplanten als kranswieren en fonteinkruiden een opvallende factor was (Coops *et al.*, 1997). In de jaren vijftig is in deze situatie langzaam verandering gekomen en is de kwaliteit van veel van de ondiepe wateren in Nederland achteruit gegaan. Geleidelijk ontstonden er wateren die troebel werden, waarbij waterplanten verdwenen ten gunste van (blauw)algen. De belangrijkste oorzaak voor de achteruitgang van de Nederlandse wateren is gelegen in het feit dat de nutriëntenconcentraties sterk zijn gestegen. Sinds de jaren '70 is met succes geïnvesteerd in het zuiveren van water, maar dit leidde niet tot herstel. Daarom is eind jaren tachtig voor het eerst een aantal Actief Biologisch Beheer experimenten uitgevoerd om de waterkwaliteit van een aantal (kleine) meren te verbeteren, teneinde helder water te verkrijgen. Hierbij werden vissen uit het water verwijderd en in een aantal gevallen werden roofvissen uitgezet. Helder water wordt voor de meeste Nederlandse wateren als doelstelling gehanteerd door de waterbeheerders. Het belang van helder water is duidelijk. In de eerste plaats biedt helder water mogelijkheden voor een ecosysteem waarin de diversiteit aan flora en fauna groot is. Aan de andere kant is helder water ook belangrijk voor menselijke activiteit zoals bijvoorbeeld recreatie, commerciële visserij en drinkwaterwinning (Verschoor, 1997). Dit geeft aan dat het belang van helder water en dus het herstellen van geëutrofiëerde wateren groot is. De maatregelen die uitgevoerd zijn leken succes te hebben en steeds meer en op steeds grotere schaal werden wateren 'hersteld' van hun troebele staat. In veel gevallen is het herstel goed verlopen, maar in veel andere gevallen zijn de maatregelen niet aangeslagen, of is in eerste instantie wel herstel opgetreden, maar viel het systeem in korte tijd weer terug in de troebele staat. Uit de uitgebreide ervaring die op dit moment verkregen is met ecologisch herstel, blijkt dat een belangrijke factor die het succes bepaalt, de aanwezigheid van ondergedoken waterplanten in het water zijn. Indien macrofyten het water na herstelmaatregelen koloniseren en rond vijftig procent van de bodem bedekken, dan blijft het water over het algemeen helder (pers. meded. M. Klinge). Het verkrijgen van waterplanten is in de meeste gevallen dan ook de doelstelling.

1.2 Probleemstelling

De laatste tien jaar is veel onderzoek gedaan naar het herstel van eutrofe wateren. Hiermee is duidelijk geworden wat de mechanismen zijn die troebele en door fytoplankton gedomineerde wateren over kunnen laten gaan in heldere en door macrofyten gedomineerde wateren. Echter, uitgebreide kennis en de synthese van de tot nu toe gepubliceerde kennis ontbreekt nog, evenals een overzicht van de factoren die aquatische vegetaties stabiel houden. Deze kennis is van groot belang bij het uitvoeren van ecologisch herstel in plassen en meren. Indien duidelijk is wat de factoren zijn die de stabiliteit van een helder systeem en de transitie ervan naar een troebel systeem bepalen, zal het makkelijker worden ecologisch herstel van wateren te sturen.

1.3 Doel van het onderzoek

Dit onderzoek is opgezet, met als doel de huidige kennis (al dan niet gepubliceerd) omtrent de stabiliteit van heldere door waterplanten gedomineerde, ondiepe en stilstaande wateren bijeen te brengen. Hiermee wordt inzicht verkregen in de mechanismen die deze stabiliteit bepalen. De onderzoeksvragen die hiervoor zijn geformuleerd luiden:

Welke factoren zijn van belang voor de kolonisatie en groei van waterplanten?

Wat is de kolonisatiesnelheid van waterplanten?

Welke maatregelen kunnen worden getroffen voor het verkrijgen van een stabiel en helder ecosysteem?

Gekozen is om deze vragen vooral toe te spitsen op een viertal (groepen van) ondergedoken waterplanten, te weten kranswieren *(Characeae)*, smal- en breedbladige fonteinkruiden *(Potamogetonaceae)*, waterpest *(Elodeaceae)* en aarvederkruid *(Myriophyllum spicatum)*. Deze (groepen van) waterplanten zijn doorgaans als eerste waar te nemen na het herstel van wateren en hier zal dan ook voldoende informatie over te vinden zijn.

Een aantal malen zijn al de woorden 'stabiel ecosysteem' en 'stabiliteit' gebruikt. Deze woorden scheppen makkelijk verwarring en verdienen daarom een nadere uitleg. Letterlijk betekent een stabiel ecosysteem een ecosysteem dat niet aan veranderingen onderhevig is en dus statisch is. Een ecosysteem en zeker een aquatisch ecosysteem is echter altijd aan veranderingen onderhevig. Plantensoorten volgen elkaar doorgaans op en dit leidt uiteindelijk vaak tot verlanding. Hier wordt echter met een stabiel ecosysteem en stabiliteit een systeem bedoeld dat gebufferd wordt een aantal mechanismen en dat niet snel omslaat van helder naar troebel (of andersom). Een stabiel systeem kan dus zowel een troebel als een helder systeem zijn, maar beide systemen houden zichzelf min of meer in stand. Op de lange termijn kan natuurlijk wel verlanding optreden.

1.4 Hypothesen

In het verlengde van de onderzoeksvragen zijn ook hypothesen opgesteld. Deze hypothesen worden in het vierde hoofdstuk getoetst op hun geldigheid en zonodig worden de hypothesen aangescherpt. Het gaat om de volgende hypothesen:

Hypothese 1:
Nutrientenarme sedimenten (zandbodems) leiden van nature tot stabielere aquatische ecosystemen dan nutriëntenrijke sedimenten (veen en vooral klei).

Hypothese 2:
Los sediment beïnvloedt de kolonisatie en ontwikkeling van waterplanten in negatieve zin.

Hypothese 3:
Graas gedurende de kiemingsperiode en na het groeiseizoen werkt destructief op het behoud van waterplanten. Tijdens het groeiseizoen (na de kieming) kan graas positief zijn voor het behoud van de stabiliteit.

Hypothese 4:
Aquatische ecosystemen met weinig diepteverschillen (diepte variërend van 0 tot 5 meter) zijn minder stabiel dan wateren die veel verschillende diepten bezitten.

1.5 Methodiek

Dit onderzoek is uitgevoerd in het kader van een doctoraalonderzoek voor de Vakgroep Aquatische Oecologie en Waterkwaliteitsbeheer van de Landbouwuniversiteit in Wageningen. Deze studie is gedurende de eerste vier maanden van 1998 uitgevoerd, deels bij Witteveen+Bos Raadgevende ingenieurs b.v. in Deventer, deels aan de Landbouwuniversiteit in Wageningen.

Het onderzoek is in twee delen gesplitst: een literatuurstudie en interviews. Relevante literatuur is, zowel aan de Universiteit als bij Witteveen+Bos, opgezocht via een aantal literatuurbestanden. In Wageningen is on-line gezocht met behulp van de uittrekselbestanden Biological Abstracts (BA) en Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA) via het computerprogramma WINSPIRS en tevens is gezocht met behulp van het bibliotheekbestand Agralin en via Internet. Bij Witteveen+Bos is literatuur gezocht in het bibliotheekbestand, in Aquatic and Environmental Sciences en op Internet.

Voor de interviews is een selectie gemaakt uit Nederlandse deskundigen op het gebied van aquatische ecologie en met name op het gebied van biomanipulatie en waterplanten. De Nederlandse deskundigen zijn persoonlijk benaderd voor een afspraak en om de interviews soepel te laten verlopen is een algemene vragenlijst opgesteld, waarbij elke geïnterviewde ook speciaal op zijn of haar vakgebied gerichte vragen gesteld kreeg.

In eerste instantie werd verwacht dat met de literatuur en interviews voldoende informatie gevonden zou kunnen worden om antwoord te kunnen geven op de onderzoeksvragen. Deze vragen waren in het eerste stadium vooral gericht op de kolonisatie en na enige tijd bleek dat er onvoldoende informatie beschikbaar was. Uit de verzamelde informatie vloeide wel automatisch een aantal hypothesen voort, de hypothesen die in de vorige paragraaf zijn geformuleerd. Dit heeft een wending aan het onderzoek opgeleverd die lastig te vatten is in een rapport met een vloeiende lijn. Daarom is gekozen om alle informatie te rapporteren in de volgorde zoals de informatie ook verzameld is.

1.6 Leeswijzer

In het volgende hoofdstuk wordt de theoretische achtergrond van aquatische ecosystemen besproken. Er wordt ingegaan op de mechanismen die zowel helder als troebel water bufferen, op de factoren die de omslag van helder naar troebel water veroorzaken en op een betrekkelijk nieuw begrip: cyclische transitie.

In hoofdstuk drie worden de eigenschappen en de factoren die groei van submerse planten bepalen uitgelegd. Dit wordt gedaan voor de vier geselecteerde plantengroepen: kranswieren, fonteinkruiden, waterpest en aarvederkruid. Dit geeft inzicht in de eisen die de belangrijkste waterplanten in Nederlandse wateren stellen.

In hoofdstuk vier worden de hypothesen die in paragraaf 1.4 zijn opgesteld nader bekeken. De ideeën die heersen over de hypothesen worden opgesomd en de hypothesen worden daaraan getoetst.

In het vijfde hoofdstuk zullen de maatregelen worden gegeven die getroffen kunnen worden om een helder en stabiel aquatisch ecosysteem te laten ontstaan. De maatregelen worden gesplitst in maatregelen die van invloed zijn op de kolonisatie en in maatregelen die van invloed zijn op de fase na de kolonisatie: de stabilisering van het systeem.

Het zesde en laatste hoofdstuk omvat de conclusie. Hier zullen de onderzoeksvragen bekeken worden en zo mogelijk zal er een antwoord op worden gegeven. Tevens worden in dit hoofdstuk aanbevelingen gedaan voor verder onderzoek.

2 THEORETISCHE ACHTERGROND

2.1 Inleiding

Zoals in hoofdstuk 1 al ter sprake is geweest, kunnen ondiepe, stagnante wateren zich in twee alternatieve evenwichtstoestanden bevinden (Scheffer *et al.*, 1993). Het gaat enerzijds om een troebele, door fytoplankton gedomineerde toestand en anderzijds om een heldere, door macrofyten gedomineerde toestand. Tussen deze twee evenwichten bevinden zich nauwelijks intermediaire vormen, waardoor een water zich meestal in een van beide stabiele situaties bevindt (Janse, 1997). De twee evenwichten worden in stand gehouden door bufferingsmechanismen die de transitie van het ene naar het andere systeem bemoeilijken (Irvine *et al.*, 1989; Scheffer *et al.*, 1993). De buffering van de evenwichten wordt in belangrijke mate bepaald door de aan- of afwezigheid van waterplanten (ook wel macrofyten) (Carpenter & Lodge, 1986): bij aanwezigheid van ondergedoken (submerse) macrofyten is water doorgaans helder en bij afwezigheid ervan vertroebelt het water. De mechanismen waarop de buffering van de twee alternatieve stabiele systemen geschiedt en de mechanismen die verantwoordelijk zijn voor de overgang (transitie) van het ene naar het andere systeem, worden in de volgende paragrafen uitgewerkt.

2.2 Alternatieve Stabiele Systemen

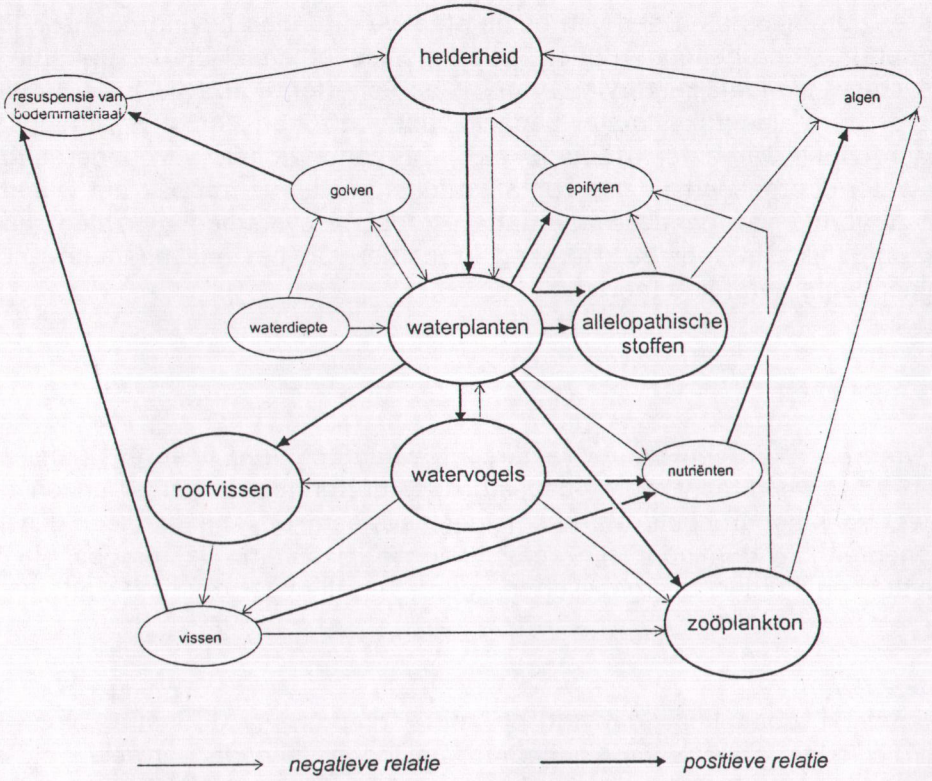
Zowel helder als troebel water bezitten een zekere veerkracht, waardoor deze twee systemen niet zomaar in elkaar overgaan. Deze veerkracht wordt bepaald door bufferingsmechanismen en deze mechanismen werken zowel voor het troebele als het heldere systeem op min of meer dezelfde manier. Alleen de componenten die dominant zijn verschillen per systeem. De relaties die van belang zijn voor heldere systemen worden weergegeven in figuur 1 en die voor troebele systemen in figuur 2.

2.2.1 Buffering van heldere wateren

Helder water wordt gekenmerkt door licht dat tot op grote diepten in de waterkolom kan doordringen. De factoren die helder water direct negatief beïnvloeden zijn de aanwezigheid van algen en resuspensie van bodemmateriaal. Ten einde helder water te verkrijgen moet de aanwezigheid van algen en gesuspendeerd sediment tegengegaan worden en het belangrijkste mechanisme hiervoor zijn macrofyten (Carpenter & Lodge, 1986). Macrofyten reguleren direct en indirect helder water door het verminderen van de algenbiomassa en door het tegengaan van de resuspensie van sedimentdeeltjes. Indien een minimale bedekking van ongeveer vijftig procent wordt gerealiseerd, dan blijft het water doorgaans helder (pers. meded. M. Klinge). Buffering van het helder waterevenwicht is daarmee gericht op het stimuleren van macrofytengroei. De mechanismen uit figuur 1 die helder water reguleren (met macrofyten als centrale factor) worden (tegen de wijzers van de klok in) hieronder uitgewerkt.

Waterplanten kunnen zich ontwikkelen als er voldoende licht in het water doordringt, maar omgekeerd geldt ook dat voor het verkrijgen van helder water waterplanten een essentiële factor zijn (Chambers & Kalff, 1985; Phillips *et al.*, 1978). Waterplanten kunnen namelijk zowel resuspensie van bodemmateriaal als groei van algen tegengaan. Het tegengaan van de resuspensie van bodemmateriaal werkt via het verminderen van golfslag. Macrofyten zijn middels hun stengels en (drijf)bladeren in staat de kracht van golven te breken; tevens worden door beworteling bodemdeeltjes vastgehouden (Brock, 1988; James & Barko, 1990; Meijer *et al.*, 1990; Petticrew & Kalff, 1992). Het gevolg hiervan is dat er minder bodemdeeltjes in resuspensie gaan, makkelijker sedimentatie van gesuspendeerde deeltjes plaatsvindt en dus de helderheid toeneemt. Golven spelen vooral een grote rol in ondiepe en niet stromende wateren (Lijklema, 1997). Ook wordt de resuspensie verminderd doordat in wateren waar waterplanten aanwezig zijn ook veel visetende (piscivore) vissen zijn. Piscivore vissen hebben schuil- en paaiplaatsen nodig en die worden

gecreëerd door waterplanten (Raat, 1988). Omdat piscivore vissen leven van bodemwoelende (benthivore) en planktonetende (planktivore) vissen (Irvine *et al.*, 1989), houdt een grote populatie piscivore vissen in dat er weinig benthivore en planktivore vissen zijn en daardoor ook weinig resuspensie (Meijer *et al.*, 1990; Petticrew & Kalff, 1992). Ook zijn waterplanten goed voedsel voor (sommige) watervogels. Watervogels spelen geen directe rol in de vertroebeling van water, maar door hun aktiviteiten in het water kunnen zij toch veranderingen teweeg brengen. Vogels eten namelijk planten, vissen en soms zoöplankton. Hiermee veroorzaken vogels (indirect) vertroebeling van water. Bovendien komen via de mest van de vogels ook extra voedingsstoffen in het water terecht.



figuur 1: Belangrijkste relaties die verantwoordelijk zijn voor het stabiliseren van ondiepe, stilstaande wateren. Grote en vet gedrukte ellipsen in de figuur duiden op een dominantie van de betreffende component, kleine ellipsen wijzen op een ondergeschikte rol (bron: gewijzigd naar Scheffer et al., 1993).

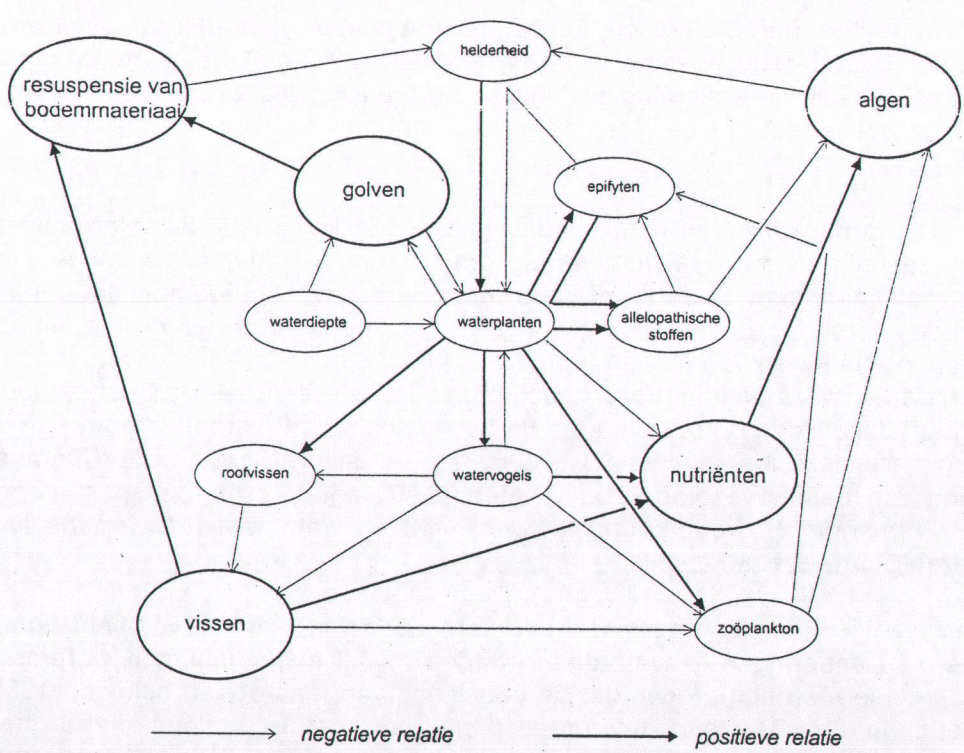
Daarmee is het linkerdeel van de figuur (de resuspensie van bodemmateriaal) besproken. Het rechter deel omvat de factoren die invloed hebben op het fytoplankton. Zoals in de vorige alinea is besproken eten sommige vogels zoöplankton. In veel grotere mate doen planktivore vissen dit ook. Dit zoöplankton leeft zelf weer van algen en is afhankelijk van waterplanten om te ontsnappen aan de graas van vissen (Lauridsen *et al.*, 1993; Stansfield, *et al.* 1989; Timms & Moss, 1984; Van den Berg *et al.*, 1997). Omdat in helder water weinig planktivore vissen zijn (er zijn veel waterplanten) betekent dit dat er veel zoöplankton is en daardoor weinig algen. Nutriënten die in de waterfase zitten zijn van groot belang voor algen: als er weinig nutriënten zijn kunnen algen nauwelijks groeien. Nutriënten worden door waterplanten uit het water en het sediment opgenomen. Een input van nutriënten is de mest die via vogels in het water terecht komt. De laatste factor die werkt op algen zijn allelopathische stoffen. Waterplanten scheiden deze stoffen af, waardoor de groei van algen wordt geremd (Wium-Andersen, 1987). Allelopathie lijkt soortsafhankelijk te zijn en wordt geïnduceerd door epifyten (Perrow *et al.*, 1997). Epifyten zijn algen die op waterplanten groeien en

het lichtklimaat voor planten negatief beïnvloeden. Allelopathische stoffen verminderen ook de groei van epifyten.

Samengevat zien de relaties in het heldere water er als volgt uit. Indien er veel macrofyten aanwezig zijn, wordt de resuspensie van sedimentdeeltjes en de aanwezigheid van fytoplankton verminderd. De vermindering van de resuspensie wordt veroorzaakt door een vermindering van het effect van golven en door een vermindering van het effect van de bodemwoelende activiteit van benthivore vissen (dit als gevolg van de aanwezigheid van grotere aantallen piscivore vissen). De vermindering van de aanwezigheid van fytoplankton wordt veroorzaakt door allelopathische stoffen die de algen in hun groei remmen, door lage nutriëntenconcentraties in het water als gevolg van opname door waterplanten en door grote hoeveelheden zoöplankton die grazen op het fytoplankton. Door deze relaties wordt het water helder gehouden.

2.2.2 Buffering van troebele wateren

De relaties (de pijlen uit figuur 1) die van belang zijn voor de buffering van troebele wateren zijn dezelfde als voor de buffering van heldere wateren. Het enige verschil is dat in troebele wateren andere componenten een dominante functie vervullen. Het meest opvallende is dat in troebele wateren nauwelijks waterplanten aanwezig zijn. De mechanismen die troebel water bufferen worden grafisch weergegeven in figuur 2 en hier wordt volstaan met een samenvatting van de buffering.



Figuur 2: Belangrijkste relaties die verantwoordelijk zijn voor het stabiliseren van het troebele systeem in ondiepe meren. Grote vet gedrukte ellipsen in de figuur duiden op een dominantie van de betreffende component, kleine ellipsen wijzen op een ondergeschikte rol (bron: gewijzigd naar Scheffer et al., 1993).

In troebel water zijn weinig macrofyten aanwezig, waardoor er enerzijds veel bodemmateriaal gesuspendeerd raakt en anderzijds veel fytoplankton aanwezig is. Het ontbreken van macrofyten

speelt hier wederom een centrale rol bij. De grote hoeveelheid van geresuspendeerd materiaal is het gevolg van golfslag en van de grote activiteit van benthivore en planktivore vis (door het ontbreken van piscivore vissen). De hoge fytoplanktonbiomassa wordt veroorzaakt door het ontbreken van allelopathische stoffen, de hoge nutriëntenconcentraties in het water en door de afwezigheid van een goede, fytoplanktonetende zoöplanktonpopulatie. Het gevolg is troebel water.

2.3 Factoren die een omslag van helder naar troebel water en vice versa veroorzaken

Uit het voorgaande blijkt dat wateren weliswaar worden gebufferd door verschillende mechanismen, toch kunnen de systemen uit balans raken en daarmee van de ene naar de andere toestand over gaan. Dit is alleen mogelijk als er een verstoring optreedt die zo groot is dat de werking van de bufferende mechanismen overtroffen worden (Blindow, 1993; Moss, 1990).

De afgelopen tien jaar is vooral de omslag van troebel naar helder water bestudeerd, waarbij de noodzakelijke verstoring meestal een menselijke ingreep inhield. Deze ingrepen vonden plaats in het kader van Actief Biologisch Beheer programma's. Actief Biologisch Beheer (vaak afgekort tot ABB) is het herstellen van troebele eutrofe wateren middels top-down gerichte maatregelen. De belangrijkste maatregel van Actief Biologisch Beheer is uitdunnen van de visstand en eventueel uitzetten van roofvis (Hosper *et al.*, 1992). Andere factoren die deze omslag tot gevolg kunnen hebben zijn het lichtklimaat, nutriëntengehalten, temperatuur, sediment en watervogels.

Echter op dit moment (nadat Actief Biologisch Beheer is uitgevoerd) worden ook wel transities waargenomen van helder naar troebel water. Bij deze transities is vooral de achteruitgang van waterplanten de oorzaak voor de vertroebeling die in het systeem optreedt. De factoren die een omslag van helder naar troebel water of vice versa tot gevolg hebben worden hier uitgewerkt.

Licht

Planten zijn voor hun groei afhankelijk van licht, omdat licht noodzakelijk is voor de produktie van energie. Niet alle planten hebben evenveel licht nodig om te kunnen groeien. Sommige planten gaan efficiënter om met licht dan andere: planten met een laag lichtcompensatiepunt (de lichtintensiteit waarbij de zuurstofproduktie even groot is als het zuurstofverbruik door ademhaling) kunnen ook bij lage lichtintensiteiten voorkomen (Van Wijk, 1988). Een andere factor die van belang is voor de groei in wateren waar weinig licht beschikbaar is, is de groeivorm. Ondergedoken waterplanten zijn sterk afhankelijk van processen die de hoeveelheid licht verminderen die in water doordringt. Een strategie om deze afhankelijkheid te beperken is een verticale groei (Chambers & Kalff, 1985), of vorming van een hoge biomassa. De eerste strategie wordt toegepast door een aantal fonteinkruiden *(Potamogeton)*, vederkruid *(Myriophyllum)* en waterpest *(Elodea)*, de tweede door kranswieren *(Chara)* (Duarte & Kalff, 1990).

Factoren die transities beïnvloeden als gevolg van een verandering van de hoeveelheid licht, zijn waterdiepte en epifyten. Veranderingen in waterdiepte treden op bij schommelende waterstanden en dit is vooral in het groeiseizoen een proces dat de bedekking van macrofyten beïnvloedt (Martin & Uhler, 1939). Fluctuaties in de waterstand zullen niet zo snel optreden in ondiepe, niet stromende wateren, maar wel is denkbaar dat door zeer hevige regenval de waterdiepte in kleine wateren toe kan nemen; door de inlaat van gebiedsvreemd water en wateraanvoer via beken en sloten kan ditzelfde verschijnsel optreden. Het gevolg kan zijn dat er minder licht in het water doordringt en waterplanten verdwijnen en het water troebel wordt. Een omslag van troebel naar helder water is mogelijk als het omgekeerde gebeurd en het waterpeil daalt. Echter, dergelijke fluctuaties komen in Nederland nog maar zelden voor. Het peilbeheer is er op dit moment op gericht de het waterpeil zo constant mogelijk te houden.

Epifyten zijn goed in staat om licht weg te vangen zodat het niet meer beschikbaar is voor waterplanten. Dit effect is mogelijk nog sterker dan het effect van troebel water (Sand-Jensen & Søndergaard, 1981; Van Dijk, 1989). Een aantal waterplanten verdedigt zichzelf hiertegen door

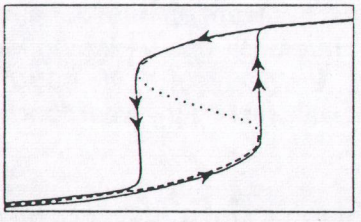
allelopathische stoffen af te scheiden. De groei van epifyten wordt geremd door graas door macrofauna (vooral slakken) en door waterbewegingen, waardoor epifyten weggespoeld worden (Sand-Jensen & Revsbech, 1987). Bij afwezigheid van zoöplankton en bij geringe waterbewegingen (weinig golfslag en wind) kunnen de epifyten dus toenemen en de macrofytenbiomassa mogelijk verkleinen. Wel is belangrijk bij waterbewegingen rekening te houden met het optreden van vertroebeling van het water door resuspensie. Voor de transitie van troebel naar helder water zijn epifyten van weinig belang, omdat in troebel water nauwelijks tot geen waterplanten aanwezig zijn. Hierdoor zullen er ook maar weinig epifyten zijn.

Door de bodemwoelende aktiviteit van vissen (vooral witvis), wordt het lichtklimaat ook beïnvloed. Verdere effecten van vissen wordt verderop besproken.

Nutriënten

Naast licht zijn nutriënten ook een erg belangrijke bron voor de groei van macrofyten; de nutriënten zijn aanwezig in zowel de water- als bodemfase en het zijn vooral fosfaat (P), stikstof (N) en koolstof (C) die van belang zijn. Wortelende waterplanten zijn vooral afhankelijk van de nutriëntenvoorraad in de bodem en in mindere mate van de nutriënten in waterfase. Planten die niet wortelen zijn voor nutriënten geheel afhankelijk van de waterfase. In zeer voedselarme wateren komen wortelende waterplanten het meest frequent voor, omdat in het sediment nog de meeste voedingsstoffen aanwezig zijn. De planten hebben in dit geval een horizontale groeivorm, waarbij de planten laag blijven en een groot deel van de bodem bedekken. Bij een verhoging van de nutriëntenconcentraties in het sediment neemt de biomassa ook sterk toe (Jupp & Spence, 1977; Kiørboe, 1980). Neemt ook het nutriëntengehalte in de waterfase toe, dan verdwijnen de wortelende planten als eerste en blijven vooral niet-wortelende planten over. De meest succesvolle groeistrategie is dan de verticale groei, waarbij bladeren tot dicht aan het oppervlak worden gebracht. In feite gaat de concurrentie dan niet meer om nutriënten, maar om licht. Wortelende planten met een verticale groeistrategie blijken over voldoende reservestoffen te beschikken, waarmee ze de donkere, onderste laag van het water kunnen 'doorboren' en door kunnen groeien tot aan het wateroppervlak waar veel licht is (Roelofs & Bloemendaal, 1988).

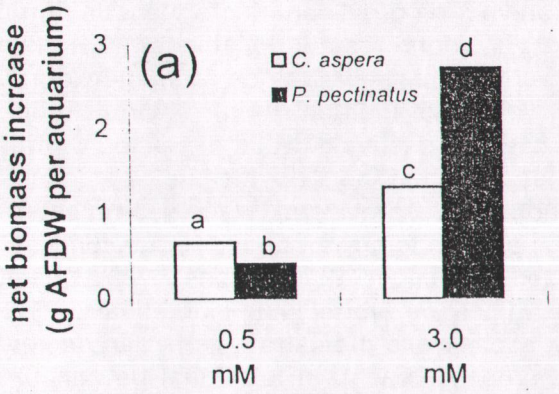
Een verhoging van de nutriëntenconcentratie is een mogelijke oorzaak voor de omslag van helder naar troebel water. Als echter de nutriëntengehalten worden verlaagd betekent dat niet automatisch dat er weer een helder systeem ontstaat. Dit wordt hysterese genoemd en wordt in figuur 3 grafisch weergegeven. De omslag van helder naar troebel water treedt op bij hoge nutriëntengehalte. De terugslag van troebel naar helder water vereist veel lagere gehalten (Janse, 1997; Scheffer, 1998).



figuur 3: Hysterese-effect bij waterplanten en fytoplankton. X-as: toename van het nutriëntengehalte, Y-as: toename in de vertroebeling (bron: Scheffer, 1998).

Uit deze figuur wordt duidelijk dat een helder water door een toename van het nutriëntengehalte (hoofdzakelijk stikstof en fosfaat) niet noodzakelijkerwijs hoeft om te slaan naar een troebel water (en andersom). Om te komen tot een omslag zijn nog andere verstoringen nodig. Pas bij hele hoge concentraties zal het systeem spontaan overgaan in een troebele staat.

Een ander nutriënt dat van groot belang is koolstof. Bij lage pH-waarden komt koolstof in het water vooral voor als koolzuur (CO_2), bij hogere pH-waarden als bicarbonaat (HCO_3^-). Door praktisch alle planten wordt CO_2 beter opgenomen en benut dan bicarbonaat; bij een alkaliniteit van 1 meq/l of hoger wordt opgelost koolstof limiterend voor alle planten (Jones *et al.*, 1996; Madsen & Marbely, 1991). Door de lage diffusiesnelheid van koolzuur is dit koolzuur in de meeste wateren in vrij lage concentraties aanwezig. In dat geval wordt bicarbonaat als koolstofbron gebruikt, waarbij de pH stijgt door uitstoot van OH^- ionen (behoud van electrische neutraliteit) en er dus nog minder koolzuur aanwezig is. Sommige planten zijn beter in staat om bicarbonaat te benutten dan andere planten. Kranswieren bijvoorbeeld hebben een hogere biomassaproduktie dan fonteinkruiden als ze groeien met bicarbonaat als koolstofbron (Van den Berg *et al.*, in press B). Dit wordt weergegeven in figuur 4.



figuur 4: Netto biomassa-toename van Chara aspera en Potamogeton pectinatus bij verschillende bicarbonaatgehalten (bron: Van den Berg et al, in press B).

Een belangrijk effect van nutriënten is dat een toename van het nutriëntengehalte ook een toename in de biomassa van zowel waterplanten als vissen tot gevolg heeft. Dit heeft in de meeste gevallen negatieve gevolgen voor de helderheid van het water. Een hoge biomassa aan waterplanten in de zomer is in de winter een bron van eutrofiëring (interne eutrofiëring), doordat de planten afsterven en de opgenomen nutriënten weer in de waterfase komen door afbraak van het dode materiaal. Ook een toename van de visbiomassa heeft vaak negatieve gevolgen, omdat daarmee de resuspensie (als gevolg van bodemwoeling door benthivore vissen) en de hoeveelheid algen (als gevolg van graas van zoöplankton door planktivore vissen) toeneemt. Dit treedt alleen op als de piscivore vissen niet in staat zijn de benthivore en planktivore vissen te reguleren. Bij een verlaging van het nutriëntenniveau treedt het omgekeerde op. In dat geval zal er geen interne eutrofiëring plaatsvinden en zullen er niet veel benthivore en planktivore vissen aanwezig zijn, waardoor helder water kan ontstaan.

Een toename van nutriënten is mogelijk door instroom van (eutroof) water dat via inlaat of oppervlakkige afstroming een gebied binnen stroomt. Ook kan gebiedsvreemd water in veengebieden leiden tot afbraak van het veen, waardoor interne eutrofiëring optreedt. Tevens kan er een verschuiving optreden van waterplanten die als nutriëntensink fungeren naar planten die nutriënten van het sediment naar de waterfase pompen. Verder kunnen grote aantallen watervogels zorgen voor eutrofiëring door de mest die zij in het water laten vallen.

Temperatuur

Temperatuur is bij de kieming van sporen en andere voortplantingsorganen van groot belang. Bij een lage temperatuur in het voorjaar lopen propagules niet, of minder goed uit en dat heeft een lage biomassa in de zomer tot gevolg. Dit houdt nauw verband met jaarritmen in de biomassa: sommige planten moeten vroeg in het (voor)jaar kiemen, omdat ze later in het seizoen hier geen gelegenheid

meer voor krijgen. Dit wordt veroorzaakt doordat de algenbiomassa, of biomassa van later kiemende planten toegenomen is, waardoor planten die vroeg kiemen worden weggedrukt. In feite heeft ook dit te maken met licht. Door niet in het voorjaar te kiemen (wat wordt geïnduceerd door temperatuur), zijn de kansen om later in het jaar te kiemen kleiner, doordat de lichtbeschikbaarheid afneemt door de opkomst van andere planten en algen.

Een ander effect van temperatuur doet zich vooral te gelde in de winter: ijs. IJs kan planten (mechanisch) beschadigen die in de winter nog biomassa hebben en een lage waterstand in de winter bevordert deze beschadiging. Planten die de winter als propagule doorkomen, hebben minder last van vorst (Martin & Uhler, 1939). Deze beschadiging treedt alleen op als er sterke schommelingen in de waterstanden plaatsvindt. Aangezien dat in Nederland nauwelijks meer het geval is, zal dit ook niet veel effect hebben op de plantenbiomassa. Ook kan ijs zuurstofloosheid tot gevolg hebben, waardoor vissen sterven. In troebel water zullen vooral benthivore en planktivore vissen sterven en de kans op een transitie naar helder water vergroten; in helder water kan vissterfte juist betekenen dat roofvissen verdwijnen, waardoor benthivore en planktivore vissen kunnen gaan domineren. Het gevolg zal dan zijn dat waterplanten verdwijnen en dat het water troebel wordt.

Temperatuur is dus niet direct een factor die een omslag bewerkstelligt, maar kan daar indirect wel een verklaring voor zijn, omdat het een effect heeft op de kieming van waterplanten en dus op de biomassa in de zomer en op de visstand.

Sediment

Het sediment heeft een belangrijke invloed op waterplanten via de trofiegraad en via de hechting van planten in de waterbodem. In de alinea Nutriënten is de trofiegraad van wateren al besproken. Wortelende planten zijn afhankelijk van de nutriënten in de bodem, wat afhankelijk is van het type waterbodem. Zandbodems bevatten veel minder voedingsstoffen dan bijvoorbeeld kleibodems. Het tweede punt omvat de verankering, de beworteling van waterplanten in de bodem. Dit is nodig voor de nutriëntenopname, maar ook voor de verzekering van plaats in ruimte en tijd. Door zich in de bodem te hechten verschaffen planten zich een plek in het watersysteem en hebben daarmee een concurrentievoordeel. In losse bodems kunnen macrofyten makkelijker hun wortels laten doordringen, maar daar staat tegenover dat een dergelijke verankering minder stevig is dan in zwaardere bodems. Tot slot is de bodemhelling van belang voor de groei van waterplanten. Een te grote helling maakt het onmogelijk om waterplanten te laten groeien, omdat zij zich daar niet goed genoeg in kunnen hechten.

Naast verankering van waterplanten is het sediment van groot belang, doordat het grote hoeveelheden voortplantingsorganen (propagules) kan bevatten. Propagules in het sediment die zorgen voor regeneratie van waterplanten zijn zaden, oösporen (zaden van kranswieren), tubers en bulbillen (specifiek voor kranswieren) en plantfragmenten. Belangrijk voor de kieming van deze organen is vaak de toestand van het sediment. Een sterk gereduceerde staat bijvoorbeeld is over het algemeen een slechte conditie voor kieming (Van den Berg *et al.*, in press A)

Het sediment van een water verandert niet makkelijk en zal daardoor niet snel een afname van een waterplantengemeenschap tot gevolg kunnen hebben. Aan de andere kant zal een eutrofe erfenis wel een mogelijk herstel in de weg staan, wat daarmee het belang van sediment aangeeft. Verder is sediment van groot belang in relatie tot vissen en vogels (zie volgende alinea's).

Watervogels

Het mechanisme waarop watervogels macrofyten aantasten en daarmee een omslag naar troebel water zouden kunnen veroorzaken is duidelijk. Door vraat raken planten beschadigd en vaker nog worden ze daardoor uit het watersysteem verwijderd. De grootte van het effect dat deze dieren hebben op de macrofytenbiomassa is nog allerminst duidelijk. Enerzijds wordt een groot effect van watervogels verwacht, doordat ze door vraat planten beschadigen en verwijderen. Anderzijds wordt verwacht dat het effect van watervogels te verwaarlozen is, omdat graas door watervogels

hoofdzakelijk buiten het groeiseizoen van waterplanten plaatsvindt (Kiørboe, 1980). Ook kan vraat door vogels tot gevolg hebben dat de eutrofiëringssuccessie van waterplanten tegengegaan wordt. De oorzaak voor de hoge vogelaantallen na de biomassapiek van waterplanten zou gelegen kunnen zijn in het feit dat andere gebieden in het groeiseizoen geprefereerd worden (bijvoorbeeld door verstoring door recreatie), doordat vogels later in hun jaarcyclus Nederland bereiken, of doordat de waterstanden te hoog zijn in het groeiseizoen. Het zijn vooral de kranswieren die geprefereerd worden door hun hoge biomassa, doordat het het enige plantaardige voedsel is dat aanwezig is als de vogels er zijn (Van der Winden *et al.*, 1997) en doordat kranswieren goed te verteren zijn (Van den Berg, 1996).

Naast een negatieve effect, kunnen watervogels ook een positief effect hebben op waterplanten. Graas door vogels kan ook een eutrofiëringsreeks van waterplanten voorkomen, of zelfs een successiereeks terugzetten in een eerder stadium. Dit verschijnsel is onder andere waargenomen in Lake Luknajno in Polen.

Vissen

Vissen vormen gemeenschappen (of typen) die afhankelijk zijn van de toestand van het water (figuur 5). In heldere wateren met veel waterplanten komt het snoek-zeelttype voor, terwijl in troebele wateren met veel fytoplankton juist het brasem-snoekbaarstype aanwezig is. Tussen deze twee uitersten bevinden zich nog twee overgangstypen (overgangstype 1 en 2). Ook deze twee typen zijn afhankelijk van de staat van het water en dus van de mate van eutrofiëring.

Indien in wateren het doorzicht meer dan een meter bedraagt (bodemzicht in ondiepe wateren) en de bedekking van de macrofyten meer dan vijftig procent van het wateroppervlak is, dan kan het snoek-zeelttype tot ontwikkeling komen (Westlake, 1963). Dit type wordt gekenmerkt door vissoorten als snoek, ruisvoorn, zeelt, blankvoorn, brasem en aal (Quak & Van der Spiegel, 1992). Wat betreft de waterplanten gaat het voor vissen als snoek niet zo zeer om ondergedoken waterplanten, maar om emergente planten (wortelende planten die boven het water uitkomen). Opvallend bij deze visgemeenschap is dat de voedselketen kort is (Grimm, 1983) en dat de cypriniden goed worden weggegeten door snoeken (Grimm & Raat, 1987). Er is veel zoöplankton aanwezig (als voedsel voor witvis), maar door de effectieve predatie van roofvissen op de cypriniden blijft het zoöplankton in hoge dichtheden aanwezig.

In troebel water, dat wordt gekenmerkt door een doorzicht van tien tot veertig centimeter, een bedekking van het wateroppervlak met waterplanten van nul tot tien procent en een bloei van blauw- en groenalgen, komt het brasem-snoekbaarstype goed tot ontwikkeling. Kenmerkende soorten van dit type zijn snoekbaars, baars, pos en enigszins karper en aal. Opvallend van dit type is de hoge predatiedruk op zoöplankton, een matige predatie van roofvissen op cypriniden en een hoge interne eutrofiëring (Quak & Van der Spiegel, 1992).

Een overgang van het snoek-zeelttype naar andere visgemeenschappen is mogelijk als het nutriëntenniveau geleidelijk toeneemt. Door deze toename zullen epifyten op de waterplanten toenemen met als gevolg dat de waterplantenbiomassa vermindert. Tevens zullen door het toenemen van de nutriëntenconcentratie meer draad- en darmwieren gaan groeien die slecht eetbaar zijn voor zoöplankton en dus neemt de zoöplanktondichtheid af. Als gevolg van een verhoogd fosfaatgehalte neemt de produktiviteit toe en dus neemt ook de visbiomassa toe. Doordat de roofvissen het bij hogere nutriëntengehalten zich minder goed kunnen handhaven (er zijn minder emergente planten), neemt het aantal prooivissen (benthivore en planktivore vissen) toe. De visgemeenschap gaat dan over in het eerste overgangstype. Deze gemeenschap komt voor in wateren met een verminderde zichtdiepte (veertig tot zeventig centimeter) en een bedekking van het wateroppervlak met macrofyten tot vijftig procent. De vissamenstelling hoeft in deze wateren niet

TYPE-KENMERKEN	SNOEK-ZEELTTYPE	OVERGANGSTYPE 1	OVERGANGSTYPE 2	BRASEM-SNOEKBAARSTYPE
	ONDIEP I	ONDIEP II	ONDIEP III	ONDIEP IV
Kenmerken visstand	ruisvoorn, zeelt (en aal) en sterke snoekpopulatie voor een groot deel bestaande uit 1-jarige exemplaren (15-35 cm)	blankvoorn, baars, kolblei en in mindere mate ruisvoorn en zeelt (en aal); snoekpopulatie vnl. uit meerjarige ex. (>50 cm), veel 1-jarige reeds in loop van zomer weggevreten	brasem, blankvoorn en baars (en karper en aal); snoekpopulatie klein, opkomende snoekbaarspopulatie	brasem, pos en snoekbaars (en karper en aal)
Kenmerkende vissoorten				
snoek	++	+	+	
Ruisvoorn	++	+		
zeelt	++	+		
baars	+	+	+	
blankvoorn	+	++	++	
kolblei		+		
brasem		+	++	++
snoekbaars			+	++
pos			+	++
karper		(+)	(+)	(+)
aal	+	+	+	+
Gemiddelde groei dominante vissoorten*	gemiddeld tot snel	gemiddeld tot snel	gemiddeld (blankv.,baars) gemiddeld tot snel (brasem)	gemiddeld tot zeer langzaam
Visbiomassa (incl.roofv.)	100-350 kg/ha	300-500 kg/ha	350-600 kg/ha	450-800 kg/ha
- baars?	5- 1 kg/ha	30- 10 kg/ha	10- 2 kg/ha	nihil
snoek	10- 50 kg/ha	50-100 kg/ha	30- 50 kg/ha	3- 30 kg/ha
snoekbaars	geen	nihil	0- 10 kg/ha	10- 50 kg/ha
- karper (max.bezetting)**	40- 50 kg/ha	100-150 kg/ha	150-200 kg/ha	450-800 kg/ha
Gemiddelde zichtdiepte (april - oktober)	> 1 m (bodemzicht)	40 - 70 cm	40 - 60 cm	10 - 40 cm
Groenalgen	nihil	veel	bloei	bloei
Blauwalgen	nihil	nihil	bloei (incidenteel)	bloei
Macrofyten (opp.)	60 - 100%	20 - 60%	10 - 20%	0 - 10%
- submers	veel	weinig	nihil	geen
- drijfblad	veel	matig - veel	weinig - matig	geen - weinig
- emergent	veel	matig	matig	geen - matig

++ dominante vissoorten + co-dominante vissoorten
groei volgens OVB-normen (zie § 4.2.2.3) ** maximaal mogelijke karperbezetting zonder het watertype in doorzicht aan te tasten
? biomassagegevens van baars zijn in hoge mate indicatief

figuur 5: Indeling van de Nederlandse, ondiepe en stilstaande wateren aan de hand van visgemeenschappen (bron: Quak en van der Spiegel, 1992).

veel te verschillen van die van het snoek-zeelttype. Het enige verschil is dat het aantal jonge witvissen veel groter is. Dit is het gevolg van de verminderde aantallen piscivore vissen. De toename van de hoeveelheden cypriniden is afhankelijk van de predatiedruk door snoek en baars (Quak & Van der Spiegel, 1992). Het tweede overgangstype wordt gekenmerkt door blankvoorn, (grote) brasem, baars, snoekbaars en een aantal snoeken, karpers en alen. Vooral de blankvoorn is dominant aanwezig. Wateren met dit type visgemeenschap hebben een zichtdiepte van veertig tot zestig centimeter, waterplanten (geen submerse) met een bedekking van hooguit 25 procent en vooral (groen)algenbloei (Quak & Van der Spiegel, 1992).

Van de vissen die in ondiepe wateren voorkomen is het vooral witvis die een negatief effect heeft op waterplanten. Door zijn bodemwoelende aktiviteit veroorzaken deze vissen een vertroebeling van het water en bovendien raken planten mechanisch beschadigd door deze aktiviteit. Vooral in losse bodems is het effect het grootst. Een derde punt dat een afname van waterplantenbiomassa kan veroorzaken als gevolg van visaktiviteit is de toename van nutriënten in de waterfase. Dit is ook het gevolg van de bodemwoeling en hierdoor kunnen niet-wortelende planten de kans krijgen om wortelende planten te overgroeien.

Voor de overgang van troebel naar helder water is het dus van belang benthivore en planktivore vissen te verwijderen. Dit is naast het verlagen van nutriëntengehalten dan ook het uitgangspunt van Actief Biologisch Beheer.

2.4 Cyclische transitie

Na het herstel van eutrofe wateren tot heldere, plantenrijke meren treedt dus ook wel een terugslag op. Dit is in de voorgaande paragrafen uitgewerkt. Naast het idee dat de nieuwe troebele toestand stabiel is, zou een nieuwe hypothese de transities kunnen verklaren. Deze hypothese stelt dat als helder water dat verkregen wordt door middel van Actief Biologisch Beheer niet een stabiele situatie is (maar weer terug slaat naar de troebele staat), dat de troebele staat dan mogelijk ook niet stabiel is. Er zou dan sprake kunnen zijn van een cyclisch proces, waarbij helder en troebel water elkaar afwisselen (Andersson *et al.*, 1990; Blindow *et al.*, 1988; Mitchell, 1989; Rip *et al.*, 1994). Vooral in de Botshol is aandacht besteed aan deze hypothese en met name aan de schommeling in de bedekking van kranswieren in dit water. De verklaring voor deze schommeling wordt toegeschreven aan het feit dat als kranswieren (of andere planten) in het voorjaar en de zomer een hoge biomassa hebben, in de winter ook veel afsterving van plantenmateriaal plaatsvindt. Dit is een bron van eutrofiëring en zal de kranswierengroei in het volgende jaar sterk kunnen beperken. Een andere oorzaak kan zijn dat door de hoge biomassa van kranswieren veel watervogels worden aangetrokken die het als voedsel benutten (Van der Winden *et al.*, 1997). Dit zou de vegetatie aan kunnen tasten en daarmee een cyclische successie bewerkstelligen, maar het precieze effect dat dit heeft op de vegetatie is echter (nog) niet duidelijk. Een derde verklaring is gelegen in een van nature sterke, van jaar tot jaar verschillende fluctuatie in de biomassa van kranswieren (Nat *et al.*, 1996). E. van Donk (pers. meded.) suggereert dat cyclische successie veroorzaakt wordt door cyclische processen van waterplanten. Waterpest *(Elodea nuttallii)* bijvoorbeeld sterft vaak na twee tot vier jaar na kieming af en indien een populatie van waterpest op eenzelfde tijdstip gekiemd is, dan kan deze sterfte de oorzaak zijn voor het verdwijnen van een hele populatie (Lauridsen *et al.*, 1994), met als gevolg vertroebeling van het water.

Naast de zojuist genoemde factoren zijn er ook factoren die cyclische stabiliteit lijken te veroorzaken, maar dat in werkelijkheid waarschijnlijk niet doen. Een grote sterfte van (piscivore) vissen (winterkill) in ijsperiodes door gebrek aan zuurstof, kan het verdwijnen van waterplanten tot gevolg hebben (pers. meded. E. van Donk). Het is de vraag of een winterkill van vissen cyclisch te noemen is, omdat ijsvorming en vaak daarmee gepaard gaande zuurstoftekorten weliswaar regelmatig optreden, maar niet cyclisch zijn. In ieder geval kan een schommeling in de visstand zorgen voor een plotselinge omslag van helder naar troebel water (Meijer *et al.*, 1994). Het omgekeerde kan ook gebeuren: een fishkill leidt tot een grote sterft van benthivore en planktivore

vissen, waardoor planten weer de gelegenheid krijgen zich te vestigen. Hierbij moet worden opgemerkt dat vissterften in veel wateren zoveel mogelijk wordt tegengegaan. Hetzelfde effect hebben fluctuaties in het waterpeil. Deze fluctuaties zijn ook in staat om watervegetaties te laten verdwijnen (pers. meded. E. van Donk; Blindow, 1992), maar ook hier geldt dat peilschommelingen eerder een stochastisch dan een cyclisch proces zijn, hoewel dat in Nederland niet echt meer het geval is.

2.5 Conclusie

Wateren kunnen zich in twee alternatieve stabiele systemen bevinden, een troebele door algen gedomineerd systeem en een helder door waterplanten gedomineerd systeem. Deze twee systemen worden gebufferd door verscheidene mechanismen, waardoor een overgang van de ene naar de andere toestand bemoeilijkt wordt. Een omslag wordt vooral veroorzaakt als er een verstoring van het heldere systeem optreedt, waardoor waterplanten uit het systeem verdwijnen. Waterplanten worden hiermee gezien als de regulerende factor voor helder water. Macrofyten zullen dan ook in de volgende hoofdstukken een centraal staan.

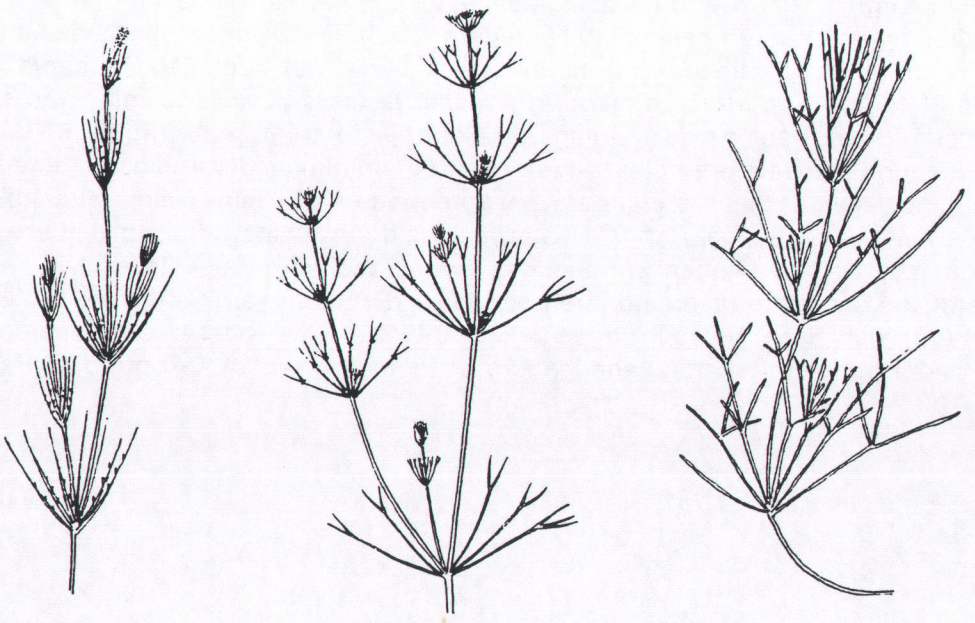
3 EIGENSCHAPPEN VAN SUBMERSE WATERPLANTEN

3.1 Inleiding

In dit hoofdstuk zal aan bod komen wat de eigenschappen zijn van waterplanten. Deze eigenschappen worden behandeld aan de hand van de soorten die voor dit onderzoek zijn geselecteerd: kranswieren, fonteinkruiden, waterpest en aarvederkruid. Vervolgens worden factoren en mechanismen gegeven die de groei van planten beïnvloeden. Het hoofdstuk eindigt met een discussie (waarin de eigenschappen en de groeibepalende factoren van de afzonderlijke planten gekoppeld worden) en een conclusie.

3.2 Kranswieren *(Characeae)*

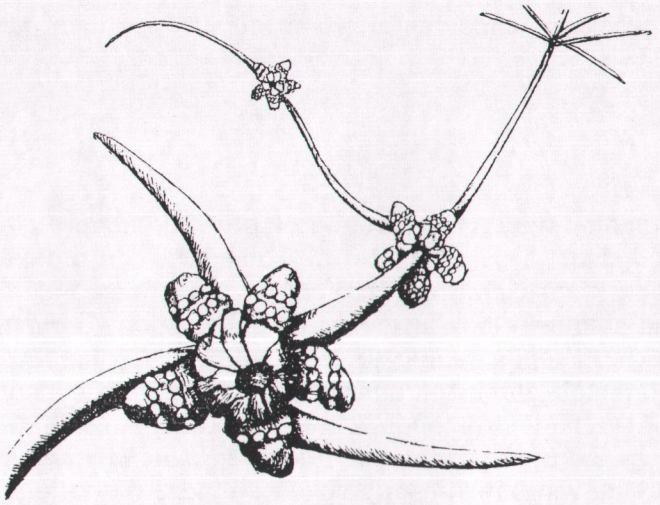
Kranswieren zijn groene en wortelende waterplanten die op het eerste gezicht tot de hogere planten lijken te behoren. Kranswieren worden echter meestal gerekend tot de klasse van de groenalgen (Hutchinson, 1975). De overeenkomsten tussen kranswieren en groenalgen zijn onder andere het bezitten van cellulosewanden, het gebruik van zetmeel als reservevoedsel en het zich voornamelijk bevinden in het haploïde stadium (Maier, 1972). In tegenstelling tot een indeling van kranswieren behorend tot de groenalgen, beschouwen sommige auteurs kranswieren ook wel als een aparte divisie (phylum) (Maier, 1972). De genera die in niet stromende wateren voorkomen zijn *Chara, Nitella* en *Nitellopis* (figuur 6). Hoewel sommige soorten groot kunnen worden (*Nitella translucens* kan 1.25 meter hoog worden met een stengeldikte van 6 millimeter), vullen de meeste soorten maar een gering deel van de waterkolom. Door de horizontale groeistrategie (de bodem van een watersysteem kan voor een groot deel bedekt worden) en de hoge biomassa, dragen de kranswieren vaak toch voor een belangrijk deel bij aan limnologische processen, zoals het creëren van habitats, vastleggen van sediment en dergelijke (Hutchinson, 1975).



figuur 6: Chara globularis, Nitella flexilis en Nitellopsis obtusa (bron: Hutchinson, 1975).

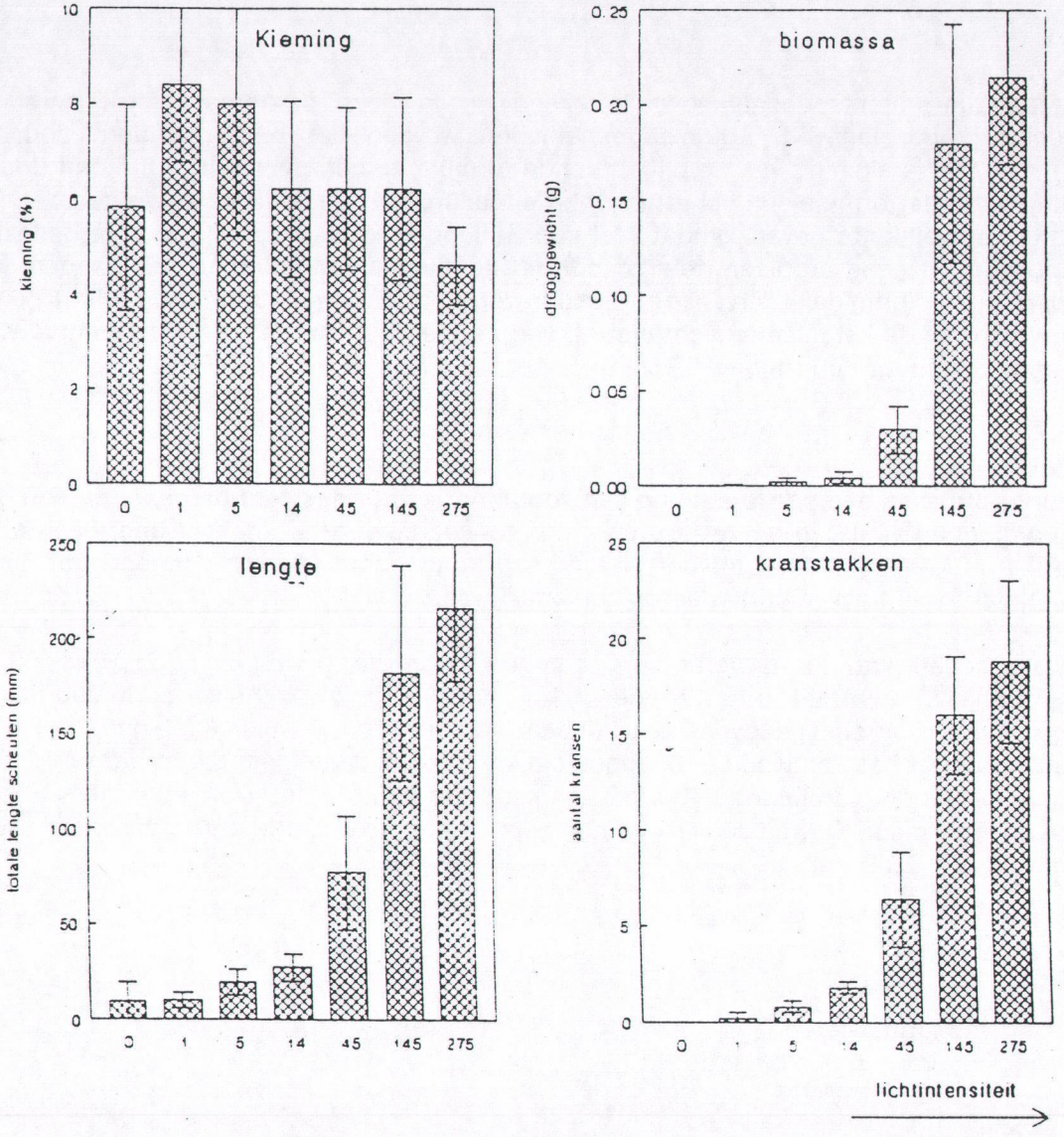
Kranswieren worden doorgaans gezien als soorten die goed in staat zijn om wateren te koloniseren, maar onder gunstige omstandigheden kunnen kranswieren ook stabiele vegetaties vormen (Van den

Berg *et al.*, 1997). Ook de levenscyclus is een belangrijke factor die verschilt van soort tot soort. De meeste kranswiersoorten zijn één-jarig (Migula, 1909), terwijl een aantal soorten in staat is om het hele jaar door groen te blijven (wintergroen), zelfs onder ijs (Flössner, 1964). Dit is waargenomen bij *Chara aspera* en *Chara filiformis*. Voor de verspreiding en het behoud van kranswieren zijn verschillende organen verantwoordelijk. Voor de verspreiding zijn vooral plantfragmenten en oösporen van belang en voor het in stand houden van vegetaties dragen vooral bulbillen zorg (zie figuur 7). Niet alle soorten bezitten bulbillen. Zo hebben bijvoorbeeld *Chara aspera*, *Nitellopsis obtusa* ze wel, maar *Chara contraria* niet (Krause, 1985; Van der Winden *et al.*, 1997).

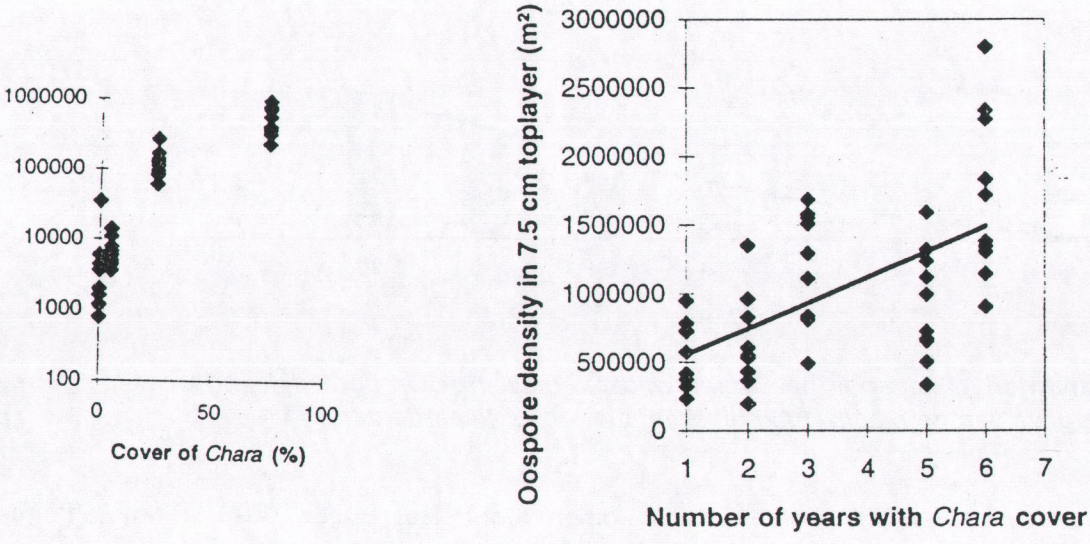


figuur 7: Bulbillen van Nitellopsis obtusa (bron: Maier, 1972).

Het kiemingspercentage van oösporen bedraagt 15% en wordt geremd door licht. Door licht neemt namelijk de redoxpotentiaal van de bodem toe als gevolg van een hogere zuurstofproduktie door benthische algen (Van Luijn, 1997). Uit onderzoek naar *Chara*sporen is gebleken dat een hoog zuurstofgehalte de kieming van sporen belemmert (Forsberg, 1965). Onder natuurlijke omstandigheden echter wordt hier maar weinig hinder van ondervonden, omdat het geoxideerde laagje in het sediment erg klein is (Van den Berg *et al.*, in press A). In ieder geval is voor de kieming van sporen nauwelijks licht vereist; dit wordt pas na de kieming de belangrijkste groei factor (figuur 8) (Van den Berg, 1996). Voordat kieming van oösporen plaatsvindt, moet een minimale dichtheid zijn bereikt van 10^4 sporen per vierkante meter, maar aangezien oösporen een vrij kleine verspreidingskracht hebben, wordt de kieming vooral bepaald door de aanwezigheid van kranswieren in eerdere jaren. Deze planten hebben dan sporen kunnen vormen die in het sediment opgeslagen worden. De sporendichtheid neemt toe naarmate meerdere jaren een hoge dichtheid van kranswieren aanwezig is geweest (figuur 9) (Van den Berg, 1996). In tegenstelling tot oösporen is het kiemingspercentage van bulbillen hoog. Onder gunstige omstandigheden kan een kieming van 100% optreden (Van den Berg *et al.*, in press A).



figuur 8: Het effect van licht op de kieming en de vorming van biomassa van Chara contraria na een vier weken durend experiment (bron: Van den Berg, 1996).



figuur 9: Links: relatie tussen oösporendichtheid en de kranswierbedekking. Rechts: relatie tussen oösporendichtheid en het aantal jaren dat kranswieren aanwezig zijn geweest (bron: Van den Berg, 1996).

Voor kranswieren zijn kolonisatiesnelheden berekend en in deze paragraaf wordt eerst een theoretische achtergrond gegeven. Kolonisatiesnelheden worden het best benaderd door een sigmoïdale curve, maar berekening van de bijbehorende formule is niet eenvoudig. Dit komt doordat voor de bepaling van deze formule een schatting van de maximale bedekking moet worden gegeven. Deze schatting is nauwelijks te geven, omdat veel verschillende factoren deze maximale bedekking bepalen. Dit hoeft echter geen probleem te zijn voor het berekenen van kolonisatiesnelheden, want het eerste deel van een sigmoïdale curve wordt beschreven door een machtsfunctie en in dit eerste deel van de curve speelt de kolonisatie zich juist af. Het eerste deel van de sigmoïdale curve wordt wiskundig weergegeven door de formule:

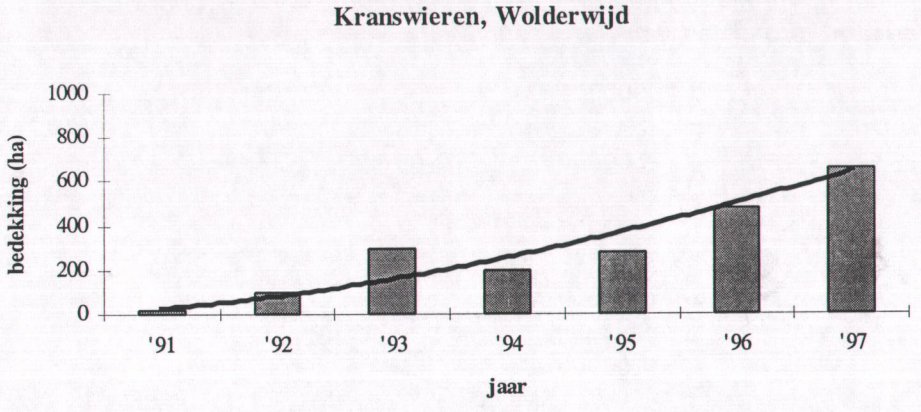
$$y = a * x^b$$

Hierbij duidt een grote *a* op een snelle stijging van vooral het eerste deel van de curve en een grote *b* duidt op een steile curve juist in latere fasen. Een grote waarde voor *a* betekent daarmee dat een plant heel snel de initiële kolonisatie uitvoert, terwijl een hoge waarde voor *b* aangeeft dat niet de initiële kolonisatie snel is, maar juist de daarop volgende fase.

De kolonisatiesnelheden van kranswieren zijn berekend aan de hand van gegevens uit het Wolderwijd. Uit figuur 10 blijkt dat in het Wolderwijd de bedekking van kranswieren in zes jaar tijd enorm is toegenomen. Ook zijn gegevens beschikbaar van het Veluwemeer (niet getoond) en de kolonisatiesnelheid die in het Veluwemeer is opgesteld verschilt niet veel van die in het Wolderwijd. Het enige verschil is dat de significantie voor de berekende formule in het Wolderwijd iets hoger is dan die van het Veluwemeer. Dit maakt het aannemelijk dat de kolonisatie van kranswieren wordt beschreven door de volgende formule:

$$y = 26.3 * x^{1.6} \qquad (R^2 = 0.92)$$

y: bedekking van kranswieren (ha)
x: aantal jaar na start van kolonisatie



figuur 10: Kranswierbekkingen in het Wolderwijd. De staven geven de bedekking weer, de getrokken lijn is de weergave van de machtsfunctie (bron: niet gepubliceerde data).

De diepte waarop kranswieren voor kunnen komen loopt zeer uiteen. Als de omstandigheden gunstig zijn, dan kunnen kranswieren tot op 8 meter diepte voorkomen (zie Tabel 1); er zijn ook waarnemingen van het voorkomen van kranswieren op veel grotere diepten. Voor een goede kieming zijn echter meestal ondiepe wateren vereist (Coops & Doef, 1996; Kiørboe, 1980). Voor waterplanten in het algemeen geldt dat kieming het best verloopt in wateren die minder diep dan een meter zijn

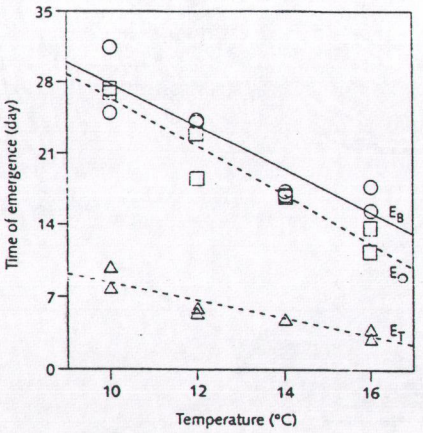
(Scheffer, 1998). De kolonisatiediepten die in Tabel 1 worden gegeven moeten gezien worden als de maximale diepten waarop de betreffende soorten nog voor kunnen komen.

Tabel 1: Kolonisatiediepten door macrofyten in een aantal Schotse meren (Loch) in Schotland (bron: Spence, 1964).

Lochs	Dominerende soort op de grootste diepte	Diepte waarop kolonisatie nog waargenomen is (m) (A)	Maximale diepte van het Loch (m) (B)	A/B * 100%
Lindores	*Chara*	2.50	3.10	80.6
Croispol	*Chara contraria*	8.00	79.00	10.1
Maberry	*Nitella opaca*	3.00	4.30	69.8
Black	*Nitella opaca*	3.50	3.50	100.0
Lowes	*Nitella opaca*	5.00	16.20	30.9
Mochrum	*Nitella opaca*	2.50	4.00	62.5
Kinord	*Nitella translucens-Isoetes*	1.70	3.70[1]	45.9
Mhor	*P. obtusifolius/Nitella*	1.40	1.40[1]	100.0
Garten	*P. xsparganifolius/Nitella*	1.80	1.80[1]	100.0
White	*Potamogeton lucens*	3.40	11.60	29.3
near Stack	*Potamogeton natans*	0.80	0.80[1]	100.0
Hempriggs	*Fontinalis-P. perfoliatus*	3.00	3.00[1]	100.0
Carlingwark	*Elodea*	2.90	5.20	55.8
Rescobie	*Elodea*	1.20	7.00	17.1
Creagach	*Myriophyllum/P. gram/Chara*	0.50	0.50[1]	100.0

1: de bedekking van deze gemeenschappen is 100% of nagenoeg 100%.

De temperatuur waarbij kranswieren het best kiemen ligt tussen de 10 en 15 °C (Kool, 1995; Proctor, 1967). Van den Berg *et al.* (1998) onderstreept dit met een experiment met *Chara aspera*: bij 10 °C en warmer is de kans op kieming van alle propaguletypen (bulbillen en oösporen) groter dan bij lagere temperaturen. Er was nauwelijks verschil te zien tussen de kieming van bulbillen en oösporen. In ditzelfde experiment is ook duidelijk geworden dat temperatuur effect heeft op de snelheid waarmee propagules kiemen. Hoge temperaturen hebben een sterk positief effect op de verschijning van kranswieren (figuur 11).



figuur 11: Lineaire regressie voor de eerste dag van verschijning (E) afhankelijk van de temperatuur voor tubers (E_T, Δ) van Potamogeton pectinatus, oösporen (E_O, ❑) en bulbillen (E_B, ○) van Chara aspera) (bron: Van den Berg et al., 1998).

Naast de aanwezigheid van propagules, de waterdiepte en de temperatuur is sediment een belangrijke determinant voor de kieming van planten; in 1917 werd hier al vanuit gegaan (Pearsall). Sedimenten hebben invloed op de kieming via de nutriënten die erin opgeslagen zijn en via de

textuur, de dichtheid ervan. Over de relatie tussen sediment en groepen van planten is in de literatuur niet veel geschreven. Er is niet aan te geven welke planten meer invloed zullen ondervinden van nutriëntenrijk sediment, of een sediment dat een erg losse struktuur heeft. Dit is per plant en situatie verschillend. In hoofdstuk vier zal dit aspect verder worden toegelicht en hier zal er dan ook niet verder op worden in gegaan.

3.3 Fonteinkruiden *(Potamogetonaceae)*

Fonteinkruiden zijn angiospermen, of wel zaadplanten. Onder de familie van de *Potamogetonaceae* vallen vijf genera, te weten *Potamogeton*, *Groenlandia*, *Ruppia*, *Zannichellia* en *Zostera*. *Zostera* en *Ruppia* zijn twee genera van vooral het zoute milieu; het genus *Groenlandia* bestaat (in Nederland) slechts uit een soort, *Zannichellia* uit drie soorten en *Potamogeton* is verreweg het grootste genus met ongeveer 90 soorten (Weeda *et al.*, 1991; Hutchinson, 1975). Hier zal enkel het genus *Potamogeton* worden behandeld en dit genus wordt verder aangeduid met de verzamelnaam 'fonteinkruiden'.

Fonteinkruiden worden doorgaans verdeeld in smalbladige (ook wel grasbladige) en breedbladige fonteinkruiden (figuur 12). De smalbladige fonteinkruiden komen meestal voor in troebele wateren, de breedbladige in helder water. Fonteinkruiden vertonen een verticale groeistrategie. Stengels worden opgericht, zodat de bladeren tot iets onder het wateroppervlak uitkomen. Fonteinkruiden kunnen ook een horizontale groeistrategie vertonen. Deze horizontale groeistrategie houdt in dat de planten het wateroppervlak naderen en pas hier horizontaal gaan groeien, in tegenstelling tot kranswieren die laag bij het sediment blijven. Fonteinkruiden hebben daardoor minder last van vertroebeling van water, omdat vlak onder het wateroppervlak vaak nog genoeg licht aanwezig is voor fotosynthese. Op hun beurt veroorzaken fonteinkruiden ook weer voor een vermindering van de doordringing van het licht (Weeda *et al.*, 1991; Roelofs & Bloemendaal, 1988).

figuur 12: Links smalbladig fonteinkruid (Potamogeton pectinatus) en rechts breedbladig fonteinkruid (Potamogeton natans) (bron: Weeda et al., 1991).

Bij de smalbladige fonteinkruiden komen niet of nauwelijks wortelstokken tot ontwikkeling, de plant sterft in de winter af en de propagules komen los van de moederplant. Hierdoor lijkt de

levenscyclus van deze fonteinkruiden op die van eenjarige planten. Ze worden tevens min of meer gezien als pioniersoorten. De breedbladige fonteinkruiden hebben wel wortelstokken en de meeste soorten zijn overblijvend. De overwinteringsknoppen komen (voor zover ze gevormd worden) tot ontwikkeling aan de wortelstok (Weeda *et al.*, 1991). Sommige soorten (bijvoorbeeld *Potamogeton pectinatus* en *Potamogeton nodosus*) zijn in staat tubers te vormen. Dit zijn wortelknolletjes waarin veel reservestoffen opgeslagen zitten en deze organen hebben dezelfde functie als bulbillen bij kranswieren, namelijk de in stand houding van bestaande vegetaties. Tubers zijn door de grote hoeveelheid voedingsstoffen goed voedsel voor watervogels (vooral knobbelzwanen) en door de grote diameter kunnen ze goed gevonden worden. Over kiemingspercentages, andere factoren die de kieming van propagules veroorzaken en kolonisatiesnelheden is nauwelijks iets bekend.

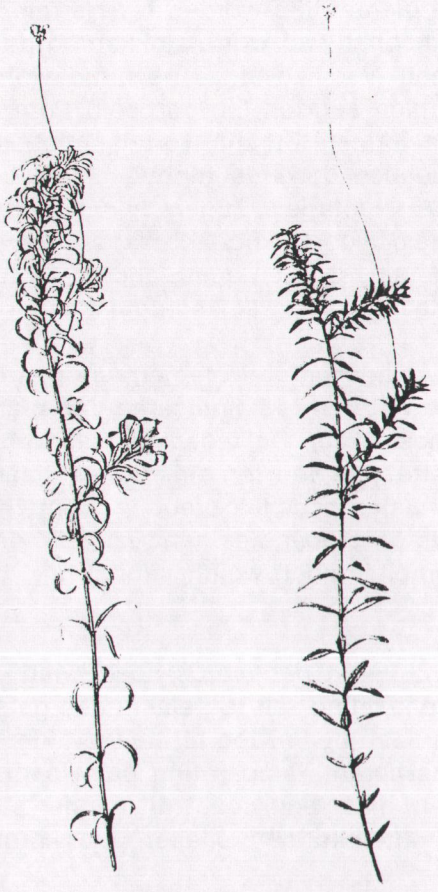
Uit Tabel 1 wordt duidelijk dat fonteinkruiden tot op minder grote diepten voorkomen dan kranswieren. Fonteinkruiden zijn echter in staat om diepere wateren te koloniseren dan planten als kranswieren, die een horizontale groeivorm hebben (Kiørboe, 1980). De reden hiervan van is niet bekend. Mogelijk is dit het gevolg van de (verticale) groeistrategie van fonteinkruiden, waarmee zij in staat is om in vrij korte tijd de bladeren tot dichtbij het wateroppervlak brengen. Fonteinkruiden zijn hiertoe in staat doordat er voldoende voedingsstoffen in de propagules aanwezig zijn om na de kieming tot het wateroppervlak te groeien. Hiermee zijn fonteinkruiden weinig afhankelijk van licht in de periode net na de kieming.

De temperatuur waarbij kieming van fonteinkruiden *(Potamogeton pectinatus)* plaatsvindt is door Van den Berg *et al.* (1998) onderzocht. In dit onderzoek is de kieming van fonteinkruiden gerelateerd aan die van kranswieren. De kans op kieming van fonteinkruiden neemt toe bij temperaturen boven de 10 °C en deze kans neemt sterker toe dan die van kranswieren. Temperatuur beïnvloedt ook de snelheid waarmee de propagules van fonteinkruiden kiemen, maar beïnvloedt dit minder sterk dan de kiemsnelheid van kranswieren. Desondanks kiemen fonteinkruiden sneller dan kranswieren (figuur 11).

3.4 Waterpest *(Elodeaceae)*

Net als kranswieren en fonteinkruiden is waterpest een wortelende plant. Waterpest kan echter ook niet-wortelend voorkomen. In Nederland komen twee soorten voor, te weten smalle waterpest *(Elodea nuttallii)* en brede waterpest *(Elodea canadensis)* (figuur 13) die beide oorspronkelijk uit Amerika afkomstig zijn. Waterpest vertoont hoofdzakelijk een verticale groeistrategie, maar de stengels van smalle waterpest groeien ook wel horizontaal. Ook waterpest kan net als een aantal fonteinkruiden groeien in troebel water. Overwintering vindt plaats met stengels die op of net in het sediment liggen. De verspreiding van waterpest verloopt zeer makkelijk, doordat alleen een stengelfragment al in staat is om na beworteling zich te ontwikkelen tot een plant. Geslachtelijke voortplanting vindt nauwelijks plaats, omdat in Nederland hoofdzakelijk vrouwelijke planten voorkomen. Op plaatsen waar (smalle) waterpest opkomt, kunnen andere planten erg moeilijk opkomen (Weeda *et al.*, 1991).

Evenals bij fonteinkruiden is over waterpest niet bekend wat de kiemingspercentages, de factoren die kieming veroorzaken en kolonisatiesnelheden zijn. Wel is in het plasje Zwemlust gebleken dat waterpest in staat is om als pionier op te treden en in korte tijd een water te koloniseren (Van Donk & Gulati, 1995). Een formule is hier niet van te geven. Ook worden in Tabel 1 nog enkele diepten gegeven waarop waterpest is gevonden. Dit zijn niet voldoende waarnemingen om uitspraken te kunnen doen over kolonisatiediepten van waterpest. Wel is bekend dat waterpest niet op grote diepten voor kan komen en dus beperkt is tot de wat ondiepere wateren.

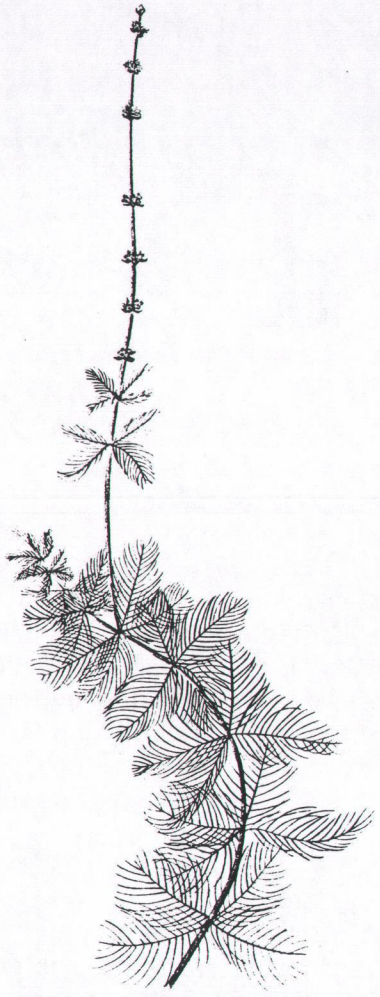


figuur 13: Links smalle waterpest (Elodea nuttallii) en rechts brede waterpest (Elodea canadensis) (bron: Weeda et al., 1991).

Over de factoren die na de kieming van invloed zijn op waterpest zijn meer gegevens beschikbaar. Waterpest is, evenals sommige fonteinkruiden (bijvoorbeeld *Potamogeton cripsus*) en aarvederkruid, een koudwaterstrateeg (Nichols & Shaw, 1986). Dit betekent dat deze planten in staat zijn om gedurende een winter groen te blijven. Van waterpest en aarvederkruid is bekend dat zij plotseling af kunnen sterven. Doorgaans is de cyclus van een waterpestpopulatie rond de vier jaar (pers. meded. E. van Donk).

3.5 Aarvederkruid *(Myriophyllum spicatum)*

aarvederkruid (figuur 14) is ook een wortelende plant en vertoont evenals fonteinkruiden en waterpest een verticale groeistrategie. In de meeste wateren overwintert aarvederkruid met wortels, maar in voedselarm water kan de plant ook gedurende winter groen blijven. Voortplanting vindt geslachtelijk plaats door de vorming van (steen)vruchtjes die lang op het water drijven en door afgebroken stengelfragementen (Weeda *et al.*, 1991).

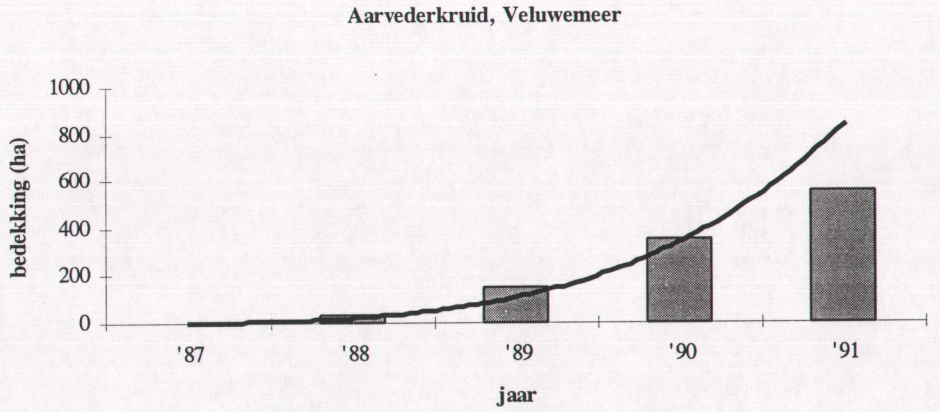


figuur 14: Aarvederkruid (Myriophyllum spicatum) (bron: Weeda et al., 1991).

Van aarvederkruid zijn (evenals voor kranswieren) gegevens beschikbaar voor het opstellen van een formule voor de kolonisatie. Dit is gedaan aan de hand van gegevens van het Veluwemeer (figuur 15). De formule die deze kolonisatie beschrijft luidt:

$y = 1.3 * x^{4.0}$ $(R^2 = 0.98)$

y: bedekking van aarvederkruid (ha)
x: aantal jaar na start van kolonisatie



figuur 15: aarvederkruidbekkingen in het Veluwemeer. De staven geven de bedekking weer, de getrokken lijn is de weergave van de machtsfunctie (bron: niet gepubliceerde data).

De dieptedistributie van aarvederkruid lijkt op die van fonteinkruiden. Ook aarvederkruid groeit makkelijk naar het wateroppervlak en heeft daardoor niet enkel ondiep water (minder dan een meter) nodig om te kunnen kiemen (Kiørboe, 1980). Evenals bij fonteinkruiden is aarvederkruid niet in staat om na kieming zich te verspreiden naar hele grote diepten. Deze twee soorten blijven daarmee beperkt tot matige diepten (circa 4 meter), in tegenstelling tot kranswieren die tot op 30 meter zijn waargenomen.

3.6 Factoren en mechanismen achter plantengroei

Een aantal factoren die wel van belang zijn voor de groei van waterplanten is nog niet behandeld. Het betreft vooral de problematiek rond nutriënten. Voor de regeneratie van waterplanten zijn lage nutriëntengehalten van belang in verband met algenbloei vroeg in het voorjaar. Bij hoge nutriëntenconcentraties treedt in het voorjaar een bloei van algen op (doorgaans van diatomeeën), waardoor het lichtklimaat sterk negatief beïnvloed wordt. Nutriëntenconcentraties in het sediment zijn waarschijnlijk voor de kieming van weinig belang. Dit is waarschijnlijk analoog aan de geringe lichtbehoefte voor de kieming van planten. Bovendien zijn in sedimenten doorgaans nutriënten in overmaat aanwezig en dit zal dan geen rol spelen in het kiemingsproces. Hieronder wordt het effect van nutriënten op de stabiliteit van aquatische vegetaties uitgewerkt.

De effecten van nutriënten kunnen beschreven worden door twee mechanismen: enerzijds is dat externe eutrofiëring en anderzijds interne eutrofiëring. Externe eutrofiëring is de toevoer van nutriënten van buiten een aquatisch systeem naar binnen. Hier is veel over gepubliceerd en het effect ervan is duidelijk: externe eutrofiëring is een zeer bedreigende factor voor de stabiliteit en zou altijd voorkomen moeten worden. Externe eutrofiëring treedt hoofdzakelijk op door oppervlakkige afstroming van regenwater, of door de inlaat van gebiedsvreemd water.

Oppervlakkige afstroming is vooral een probleem in natte perioden. In het veengebied Botshol is dit de oorzaak geweest voor een sterke achteruitgang in de bedekking van de vegetatie. In de periode van 1993 - 1995 zijn de winters relatief nat geweest, waardoor de afspoeling van regenwater vrij groot is geweest. Het afspoelende water had een hoog fosfaatgehalte, dat vooral in het sediment van sloten, petgaten en in de oeverzone terecht is gekomen. Het heeft in diezelfde winter dus niet geleid tot een verhoging van het fosfaatgehalte in de waterfase. In de zomer echter is het fosfaat vrijgekomen (fosfaatnalevering) door het optreden van zuurstofloosheid (als gevolg van decompositie van het veen) (Ouboter, 1997). Het fosfaat kan weliswaar door uitstromend water ook weer uit het systeem worden verwijderd, maar de snelheid waarmee dit gebeurt hangt af van de verblijftijd van het water. In Botshol duurt de verwijdering ongeveer twee jaar. Meren met een korte

verblijftijd van water zullen sneller een daling van het fosfaatgehalte te zien geven dan meren met een lange verblijftijd.

Naast oppervlakkige afstroming is de inlaat van gebiedsvreemd water een belangrijke bron van externe eutrofiëring. De reden om gebiedsvreemd water in te laten is het opzetten van het grondwaterpeil in de zomer, omdat in deze periode doorgaans een tekort aan water optreedt. Gebiedsvreemd water bevat vaak veel nutriënten en toxische stoffen, hoewel dit de laatste decennia wel sterk verminderd is. Toch blijft inlaat van gebiedsvreemd water een gevaarlijke operatie. Het zal in de meeste gevallen nodig zijn om de nutriënten (vooral fosfaat) te verwijderen alvorens het een natuurgebied in te laten. Dit is mogelijk middels chemische defosfatering. Hierbij wordt meestal ijzerchloride toegevoegd aan water, waardoor het fosfaat aan het ijzer bindt en vlokken vormt. De vlokken zijn makkelijk te verwijderen. In Botshol blijkt dat indien het fosfaatgehalte lager dan 0.03 mgP/l is, het water helder blijft en daarmee de ontwikkeling van waterplanten mogelijk wordt (Rip *et al.*, 1994). Scheffer (1998) en Jeppesen *et al.* (1990) daarentegen gaan uit van een gehalte van 0.1 mgP/l en in geval van kleine meren wordt ook wel gesproken van 0.35 mgP/l (Meijer *et al.*, 1994). Deze concentraties liggen aanzienlijk uit elkaar en waarschijnlijk is dat te wijten aan verschillen in sedimenttype: wateren met een organische bodem zijn gevoeliger voor hoge nutriëntenconcentraties in de waterfase dan wateren met een zandbodem. Een algemeen geldende waarde waarbij stabilisering van helder water optreedt is dan ook niet te geven. Mogelijk is een fosfaatgehalte van 0.1 mg/l voldoende in wateren met een zandbodem en in wateren met een organische bodem zal dit gehalte rond de 0.03 mgP/l moeten liggen.

Een andere vorm van eutrofiëring is de input van mest door (water)vogels. Dit kan niet echt tot de externe eutrofiëring worden gerekend, want veel watervogels eten waterplanten en pompen via mest de nutriënten die ze met het eten van planten hebben opgenomen weer in hetzelfde water (pers. meded. L. Santamaría; Hansson *et al.*, 1987); daarmee kan het ook tot interne eutrofiëring worden gerekend (zie volgende alinea). Over de kwantificering van deze eutrofiëring is nog niets bekend, maar inzicht in het effect van watervogels is groeiende.

Interne eutrofiëring is de toename van nutriënten door processen vanuit het watersysteem zelf. Het mechanisme dat voor deze eutrofiëring verantwoordelijk is, is de afgifte van fosfaat dat aan ijzer gebonden is. Als ijzer in geoxideerde vorm voorkomt dan is de binding met fosfaat goed, maar komt het ijzer voor in gereduceerde vorm voor dan is de binding heel erg zwak en vindt afgifte aan de waterfase plaats (Einsele, 1936; Einsele, 1938; Mortimer, 1941; Mortimer, 1942). Sulfaat speelt hierbij ook een belangrijke rol, omdat dit via de inlaat van gebiedsvreemd water vaak in vrij hoge concentraties aanwezig is. Sulfaat kan in zuurstofloze bodems omgezet worden (door sulfaatreducerende bacteriën) in sulfide. Dit sulfide bindt zeer sterk aan ijzer en hierdoor wordt fosfaat van het ijzer 'verdreven'. Dit betekent dat als er in sedimenten weinig ijzer aanwezig is, er ook maar weinig fosfaat gebonden kan zijn en het fosfaat snel in oplossing zal gaan. Opgemerkt moet worden dat dit probleem is waargenomen in veengebieden en daarmee vooral een probleem is van deze gebieden. Echter, gebleken is dat in The Norfolk Broads dit probleem niet speelt. Verder onderzoek zal hier meer duidelijkheid over geven. Hiernaast speelt de pH een belangrijke rol. Een lage pH is gunstig voor de buffering van fosfaat, terwijl een hoge pH juist een afgifte van fosfaat bewerkstelligt (Lijklema, 1977). De pH wordt sterk beïnvloed door de fotosynthese en de inlaat van calcium/carbonaatrijk inlaat water, of door HCO_3-rijk water, want zoals gezegd is ijzer in geoxideerde vorm goed in staat om fosfaat te binden, terwijl bij gereduceerd ijzer dit veel minder het geval is. Naast sulfaat is ook chloride vaak een bron van eutrofiëring. Chloride verdrijft, evenals sulfaat dat doet, fosfaat van adsorptiecomplexen en daarmee heeft dat (interne) eutrofiëring tot gevolg.

Een andere vorm van interne eutrofiëring is de toename van plantenbiomassa die in de winter doorgaans afsterft. Hierdoor komt veel organische stof beschikbaar voor afbraak met als gevolg dat de nutriënten, opgeslagen in de biomassa, weer in de waterfase terecht kunnen komen. In hoeverre dit een bedreiging vormt voor de stabiliteit van een meer is niet duidelijk. J. Roelofs (pers. meded.) verwacht dat een sterke toename van de plantenbiomassa in combinatie met een anaëroob milieu

leidt tot interne eutrofiëring. Een praktijkvoorbeeld dat dit tegenspreekt is de enorme biomassatoename in de Randmeren. Ondanks dat kranswieren als gevolg van hun hoge biomassa veel fosfaat opnemen en opslaan (Blindow, 1992), lijkt de biomassatoename in de Randmeren geenszins de stabiliteit van het heldere water aan te tasten. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door het lange groeiseizoen van de kranswieren, waardoor de organische stof niet wordt afgebroken (pers. meded. M. van den Berg). Bepalend voor het al dan niet optreden van deze vorm van eutrofiëring is in eerste instantie de plantensoort (zie volgende alinea) en de mate van anaërobie van het sediment. Sterk anaërobe sedimenten en plantensoorten die veel nutriënten opnemen uit het sediment, veroorzaken het sterkst een interne eutrofiëring. Verder zijn andere factoren van belang voor de mate van de eutrofiëring zoals de lengte van de periode dat de planten groen zijn en de trofiegraad van de waterfase en het sediment.

Planten zijn zelf in staat om de nutriëntengehalten aan te passen. Van sommige planten is bekend dat zij nutriënten uit het sediment en de waterfase opslaan en daarmee werken als een nutriëntenval, maar andere planten pompen juist nutriënten uit het sediment naar de waterfase. Van *Elodea nuttallii* wordt beweerd dat het een pompende werking heeft (Van Donk & Gulati, 1995), maar dit verschilt per situatie. Van andere waterplanten zijn nauwelijks gegevens verkrijgbaar, maar algemeen kan gesteld worden dat wortelende waterplanten werken als een pomp en niet-wortelende planten als nutriëntensink (pers.meded. E. van Donk).

Een ander aspect van interne eutrofiëring is de aanwezigheid van benthische algen. In het Noorddiep zijn benthische algen en een hoog fosfaatgehalte in de waterfase gevonden. Mogelijk is er een causaal verband tussen deze twee. Ditzelfde effect van nutriëntenafgifte (vooral fosfaat) uit het sediment wordt ook veroorzaakt door benthische chironomiden (Phillips *et al.*, 1994). Aan de andere kant is het mogelijk dat benthische algen concurreren met fytoplankton om nutriënten (pers. meded. M.-L. Meijer), waarbij benthische algen in het voordeel zullen zijn, omdat zij ook nutriënten uit het sediment kunnen halen. Wanneer welk proces de overhand neemt is mogelijk afhankelijk van het nutriëntengehalte in de waterfase. In nutriëntenarm water zorgen benthische algen waarschijnlijk voor een toename in de nutriëntengehalten, terwijl in nutriëntenrijk water hoofdzakelijk de concurrentie een rol zal spelen. Een heel ander effect van benthische algen is het tegengaan van resupensie van bodemmateriaal en het bemoeilijken van kolonisatie van waterplanten. Verder onderzoek hiernaar zal meer duidelijk moeten maken over de mate waarin benthische organismen effect kunnen hebben op de fosfaatnalevering en compactie van het sediment.

De laatste factor die hier behandeld wordt is het effect van graas op de vegetatie. Een groot aantal watervogels eet waterplanten en beïnvloedt daarmee de groei en samenstelling van aquatische vegetaties. Aan de andere kant zijn vogels wel van essentieel belang in verband met de verspreiding van propagules. Het exacte effect van vogels is nog niet duidelijk, hoewel hier wel steeds meer onderzoek naar wordt verricht. Hetzelfde effect mag verwacht worden van vissen, alhoewel vissen waarschijnlijk op een kleinere schaal effect zullen hebben.

3.7 Discussie

Uit het voorgaande is gebleken dat vooral over kranswieren en fonteinkruiden (met name schedefonteinkruid) veel bekend is. Sommige van deze gegevens zullen algemener toepasbaar zijn. Te verwachten is dat zaden van waterplanten uit de gematigde streken zullen kiemen bij een temperatuur van boven de tien graden. Ook zal voor de kieming van de zaden voor de meeste planten gelden dat het nutriëntenniveau niet van groot belang is. Andere factoren zullen per soort juist wel veel verschillen. De kolonisatiesnelheden van planten verschillen per soort. Bovendien zijn kolonisatiesnelheden verschillend van water tot water.

Bij vergelijking van de formules voor de kolonisatiesnelheid door kranswieren en aarvederkruid, blijkt dat aarvederkruid een groter getal in de macht heeft staan. Hier staat tegenover dat de

constante *a* in het geval van aarvederkruid kleiner is dan bij de formule van kranswierkolonisatie. Dit betekent dat de eerste fase (de eerste drie jaar) van de kolonisatie van aarvederkruid langzamer verloopt dan die van kranswieren, maar dat de kolonisatiesnelheid toeneemt naarmate er meer jaren zijn verstreken. Hieruit kan geconcludeerd worden dat kranswieren betere kolonisatoren zijn dan aarvederkruid, maar dat na verloop van tijd aarvederkruid beter zal groeien.

3.8 Conclusie

Groeibepalende factoren zijn voor alle planten verschillend, maar sterk bepalend voor de soortensamenstelling is het nutriëntengehalte. Voor het verkrijgen van waterplanten en daarmee helder water zal het altijd belangrijk blijven de nutriëntengehalten laag te krijgen en houden. Vooral is er bij Actief Biologisch Beheer projecten aandacht geweest voor het nutriëntengehalte in de waterfase, maar mogelijk is het nutriëntengehalte in het sediment ook van belang. Eigenlijk belangrijker nog dan lage nutriëntengehalten is het voor het verkrijgen van waterplanten van belang dat er propagules aanwezig zijn. Dit is de eerste voorwaarde voor plantengroei; daarna worden de factoren als nutriëntenconcentraties en lichtbeschikbaarheid van belang.

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn geworden dat over kranswieren verreweg de meeste informatie beschikbaar is. De kennis over deze planten maakt veel duidelijk over groei van planten in het algemeen, maar meer inzicht in de groeifactoren van de andere planten zal de mogelijkheid bieden beter te kunnen voorspellen wat de reaktie van een groep van verschillende planten is op veranderende milieuomstandigheden.

4 ONDERBOUWING VAN DE HYPOTHESEN

4.1 Inleiding

In hoofdstuk 1 van dit rapport is een aantal hypothesen geformuleerd. In dit hoofdstuk zullen deze hypothesen getoetst worden aan praktijkvoorbeelden. De voor dit doel gebruikte informatie is afkomstig van verschillende Nederlandse meren waar Actief Biologisch Beheer is uitgevoerd, waarvan de resultaten in vaktijdschriften en rapporten zijn gepubliceerd.

4.2 Toetsing

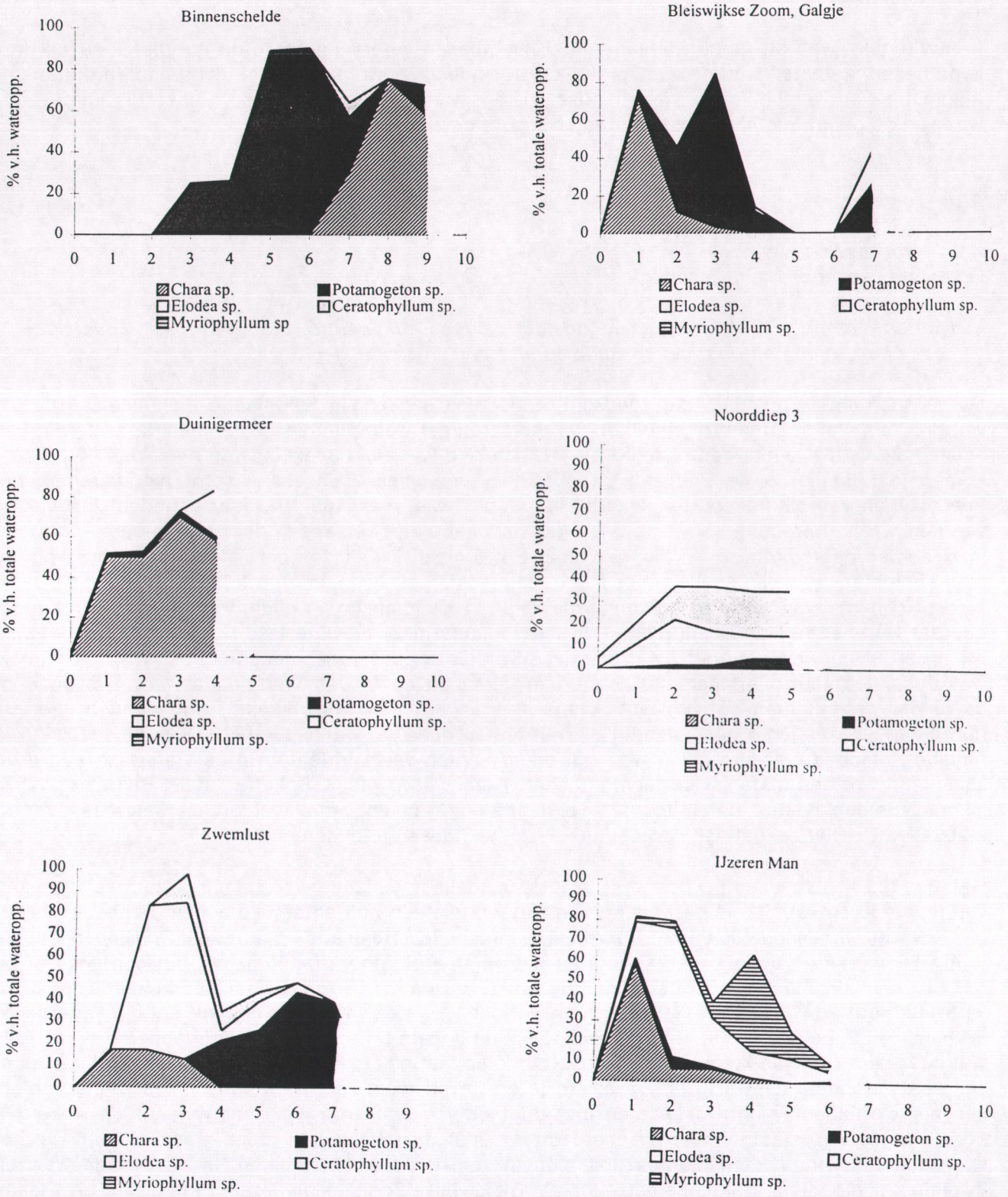
4.2.1 Hypothese 1

De eerste hypothese luidt als volgt:

> *Nutrientenarme sedimenten (zandbodems) leiden van nature tot stabielere aquatische ecosystemen dan nutriëntenrijke sedimenten (veen en vooral klei).*

De verwachting is namelijk dat voedselrijke bodems een snelle kolonisatie en snelle successie veroorzaken, wat zorgt voor instabiliteit van heldere (met waterplanten gedomineerde) wateren. Een snelle kolonisatie is hier gedefinieerd als het bereiken van een bedekking van meer dan 60 procent in een jaar (Meijer & de Boois, in prep). Onder een snelle successie wordt hier verstaan het opeenvolgen van plantensoorten, waarbij een soort twee, maximaal drie jaar abundant (bedekking van minimaal 20 procent) aanwezig is en daarna weer wordt vervangen door een andere soort. Het idee achter de hypothese is dat een snelle kolonisatie leidt tot een sterke toename van de plantenbiomassa en een snelle successie in de meeste gevallen een eutrofiëringsreeks zal zijn. Een sterke toename van de plantenbiomasssa leidt in de meeste gevallen tot interne eutrofiëring, doordat wortelende planten nutriënten uit het sediment naar de waterfase pompen en doordat veel biomassa in de winter afsterft, waardoor veel nutriënten door decompositie weer vrijkomen in de waterfase. Een eutrofiëringsreeks houdt een verschuiving in van wortelende naar zwevende of drijvende waterplanten, wat meestal hetzelfde is als een verschuiving van planten die als nutriëntensink fungeren naar planten die nutriënten naar het water pompen. Deze verschuiving is negatief, omdat bij aanwezigheid van drijvende planten veel nutriënten in de waterfase aanwezig zullen zijn wat een instabiel systeem indiceert (Meijer *et al.*, 1989; Scheffer, 1989; Benndorf, 1987). Hiermee leiden beide punten tot een verslechtering van de waterkwaliteit en daarmee dus tot instabilisatie. Hier zal getracht worden om deze hypothesen te onderbouwen.

Het idee dat een voedselrijke bodem leidt tot een snelle kolonisatie wordt geïllustreerd aan de hand van figuur 16 en Tabel 2. In de figuur staan wateren die een nutriëntenrijke bodem hebben. Hiervan is alleen de Binnenschelde en het Noorddiep geen snelle kolonisatie opgetreden. De Binnenschelde is afwijkend van de andere meren, doordat het ontstaan is door afsluiting van het contact met de Noordzee. In dit meer heeft dus verzoeting plaats gevonden. Gezien vanaf het moment dat er er verzoeting optrad is de kolonisatie langzaam verlopen. Echter, vanaf het moment dat het water in de Binnenschelde helder was is tachtig procent van de bodem overgroeid met *Potamogeton pectinatus* wat dus wel een snelle kolonisatie is. Het Noorddiep laat ook geen snelle kolonisatie zien, terwijl er wel een kleibodem aanwezig is. Opvallend is dat in dit meer veel *Ceratophyllum ssp.* (hoornblad, een niet-wortelende plant) en planten met drijfbladeren aanwezig zijn, wat verklaard kan worden door de hoge fosfaatgehalten in het water. Door beschaduwing door deze planten is het waarschijnlijk voor andere planten niet mogelijk om goed te koloniseren. In de overige wateren Zwemlust (kleibodem), Galgje (is hetzelfde als Bleidwijkse Zoom) (klei), IJzeren Man (zand met leem) en Duinigermeer (veen) is wel een snelle kolonisatie opgetreden. Voor de IJzeren Man moet opgemerkt worden dat het enerzijds een rijk sediment heeft (zand met leembodem) en anderzijds sterk wordt doorspoeld met nutriëntenrijk gebiedsvreemd water (Driessen *et al.*, 1993).



figuur 16: Bedekking van wateroppervlak door submerse waterplanten in een aantal Nederlandse wateren (bron: Meijer & de Boois, in prep).

Tabel 2: Enkele karakteristieken van een aantal Nederlandse wateren waar Actief Biologisch Beheer is uitgevoerd (bron: Meijer & de Boois, in prep).

Plas	bodem	oppervlakte (ha)	P_{totaal} in water (mg/l)
Binnenschelde	zand/leem	180.0	0.25
Bleiswijkse Zoom	klei	3.0	0.15
Duinigermeer	veen	30.0	0.05
Noorddiep 3	klei	4.5	0.28
IJzeren man	zand/leem	11.0	0.10
Zwemlust	klei	1.5	1.10

Uit figuur 16 wordt verder duidelijk dat niet in alle wateren waar een voedselrijke bodem aanwezig is ook een snelle successie optreedt. Alleen in Zwemlust en de IJzeren Man is dit wel het geval. Deze twee wateren voldoen hiermee aan de verwachting dat wateren met een nutriëntenrijke bodem ook een snelle kolonisatie en snelle successie laten zien. In Galgje en Duinigermeer is geen snelle successie opgetreden en in het Duinigermeer lijkt nauwelijks successie op te treden, hoewel hier weinig data over beschikbaar is. Dit zou in tegenspraak zijn met de hypothese, maar op dit punt zal de hypothese wat aangescherpt moeten worden. Er is namelijk van oude vegetatiegegevens bekend dat in wateren met een veenbodem wel stabiele vegetaties voor kunnen komen, ondanks dat het nutriëntenrijke sedimenten zijn. Dit is te verklaren doordat de voedingsstoffen uit het veen pas onder bepaalde omstandigheden (basische, ijzerarme, sulfaat- en zuurstofrijke omstandigheden) vrijkomen. Het gevolg is dat het op veenbodems niet altijd mogelijk zal zijn om stabiele vegetatie te laten ontstaan, maar dat dit niet uitgesloten moet worden. Dit lijkt dan ook voor het Duinigermeer te gelden. In geval van het Galgje ligt het wat gecompliceerder. Hier is een kleibodem aanwezig en dit impliceert (volgens de hypothese) dat er een snelle kolonisatie en snelle successie op zou moeten treden. Een snelle kolonisatie is wel waargenomen, maar geen snelle successie. Wel treden er grote fluctuaties op in de bedekking van de waterplanten. Dit zou ook kunnen duiden op instabiliteit.

De volgende stap in de toetsing van de hypothese is het nagaan of een snelle kolonisatie en snelle successie ook leiden tot instabiliteit van het water. Er wordt verwacht dat Zwemlust in 1998 voor het eerst sinds de herstelmaatregelen nauwelijks plantengroei zal vertonen en voor een groot deel van het jaar troebel zal zijn (pers. meded. W. van de Bund). Dit betekent dat er in Zwemlust instabiliteit optreedt, zoals ook verwacht volgens de hypothese. Opgemerkt dient te worden dat in Zwemlust de nutriëntengehalten in het water ook erg hoog zijn. Dit maakt het moeilijk te bepalen wat de causale factor is voor de terugslag naar troebel water. In de figuur van de IJzeren Man is te zien dat in het laatste jaar de plantenbedekking sterk af is genomen, tot ongeveer tien procent. Dit is een indicatie dat hier een terugslag naar troebel water aan het optreden is, wat de hypothese ondersteunt. Ook bij de IJzeren Man is het van belang te onthouden dat er veel nutriënten in het water aanwezig zijn, waardoor de causale factor voor de omslag moeilijk te achterhalen is.

Samengevat kan gesteld worden dat in wateren met een voedselrijke bodem (vooral kleibodems) een snelle kolonisatie van waterplanten te verwachten is, maar dat niet aangetoond is dat dit ook een snelle successie tot gevolg heeft. Wel duiden bovenstaande gevallen op een verhoogde instabiliteit. Het Duinigermeer is afwijkend, maar hier kunnen factoren meespelen die ervoor zorgen dat er geen nutriënten uit het veen vrijkomen. Wateren met een kleibodem vertonen een sterke schommeling in de plantenbedekking, een dominantie van zwevende of drijvende planten, of een snelle kolonisatie. Dit zijn waarschijnlijk alle drie indicatoren voor instabiliteit van een helder systeem.

Het is hier van belang nog een aantal kanttekeningen te maken. Aangetoond is dat veel nutriënten in het sediment een verhoging van de biomassa tot gevolg hebben (Jupp & Spence, 1977; Kiørboe, 1980). De aanwezigheid van veel planten (ofwel veel biomassa) heeft mogelijk een positieve invloed op de helderheid van water (pers. meded. J. Roelofs). De mechanismen hierachter zijn in hoofdstuk twee uitgewerkt. Meer waarschijnlijk is echter dat veel biomassa niet goed is voor de stabiliteit. Het idee is dat veel biomassa in de herfst en winter voor een groot deel afsterft en daarmee beschikbaar komt voor decompositie. Op deze manier komen alle uit het sediment opgenomen

nutriënten in de waterkolom, wat in het voorjaar kan leiden tot algenbloei. Het gevolg is het uitblijven van de groei van planten (zie hoofdstuk 2). Of er werkelijk een algenbloei optreedt is afhankelijk van de verblijftijd van het water. Bij lange verblijftijden blijven de nutriënten ook lang aanwezig, terwijl bij korte verblijftijden veel weggespoeld wordt. Verwacht wordt dat dit nutriëntenprobleem zal overheersen over het positieve effect van veel biomassa. Dit wordt onderstreept door eerdere ideeën dat nutriënten in de waterfase de belangrijkste factor zijn die succes van Actief Biologisch Beheer bepalen (Meijer *et al.*, 1989; Scheffer, 1989; Benndorf, 1987).

Een ander punt dat hierbij van belang is, is de pompende werking van (wortelende) waterplanten. Van een aantal planten zoals waterpest, aarvederkruid, sommige fonteinkruiden (bijvoorbeeld *Potamogeton crispus*) en ook kranswieren wordt verwacht dat zij nutriënten opnemen uit het sediment en dat naar de waterfase pompen (pers. meded. H. Schutten; Hansson *et al.*, 1987; Rogers & Breen, 1980). Het precieze effect hiervan is echter nauwelijks vast te stellen (Stephen *et al.*, 1997). Factoren die de pompende werking zullen beïnvloeden zijn de locale omstandigheden als de nutriëntenstatus van het sediment en het water, het tijdstip en uiteraard de plant zelf. Bovendien speelt er nog een factor een rol en dat is dat planten niet alleen nutriënten pompen naar de waterfase, maar ook in staat zijn om nutriënten uit de waterfase op te nemen. (Phillips *et al.*, 1978; Rattray *et al.*, 1991; Van Donk *et al.*, 1993)

Verder is gebleken dat een aantal soorten juist voorkomt in wateren die niet stabiel zijn. Zo is in Noorddiep nooit een stabiel en helder systeem tot ontwikkeling gekomen, maar wel is een dominantie van hoornblad en drijfblad-planten opgetreden. Dit doet vermoeden dat deze planten ongunstig zijn voor de stabilisatie. Van drijfblad-planten is bekend dat zij zorgen voor het verdwijnen van ondergedoken waterplanten, doordat zij met hun (vaak grote) bladeren voorkomen dat licht ver het water kan binnen dringen. Hoornblad is een soort die niet wortelt en vooral voorkomt in eutrofe wateren. Daarmee is het waarschijnlijk een karakteristiek voor een (ver)slecht(erd) systeem. Dit wordt onderstreept door het voorkomen van hoornblad in Zwemlust, waar een achteruitgang van de waterkwaliteit gaande is. Hier echter werd deze soort als positief ervaren, omdat hoornblad goed nutriënten op kan nemen en daarmee goed met algen kan concurreren om nutriënten (Best, 1980). Algemeen kan gesteld worden dat bij een verslechtering van het systeem planten die hun voedingsstoffen uit de waterfase halen, of planten die goed hun bladeren tot dichtbij het wateroppervlak kunnen brengen dominant zullen worden. Soorten die dit kunnen zijn de drijfbladplanten, hoornblad, aarvederkruid en sommige fonteinkruiden (*Potamogeton pectinatus*). Uiteraard zijn er ook uitzonderingen op deze regel. In The Norfolk Broads (Engeland) blijkt hoornblad ook onder heldere en stabiele omstandigheden voor te kunnen komen (Scheffer, 1998).

Geconcludeerd kan worden dat rijk sediment leidt tot een snelle kolonisatie, een dominantie van zwevende of drijvende planten, een sterke schommeling in de plantenbedekking, of tot veel plantenbiomassa. In essentie zijn planten juist goed voor de stabilisatie van helder water, maar een extreem hoge biomassa (zeker een explosieve toename van de biomassa) zal niet goed zijn. In dat geval neemt namelijk de interne eutrofiëring sterk toe door decompositie van biomassa of door de pompende werking van de planten, met als gevolg een toename van het fytoplankton. Hiermee wordt het belangrijk om niet alleen te streven naar een reduktie van het nutriëntegehalte in de waterfase, zoals dat tot nu toe meestal het geval is geweest. Ook zal een reduktie van het nutriëntenniveau in het sediment gerealiseerd moeten worden voordat een stabiel ecosysteem zich zal kunnen ontwikkelen. Dit is in de meeste Nederlandse wateren een probleem, omdat de meeste bodems nutriëntenrijk zijn. Nederland is een deltagebied wat automatisch inhoudt dat er veel nutriënten aanwezig zijn. Daarom zal het in veel gevallen wellicht niet mogelijk zijn om stabiel helder water te verkrijgen.

4.2.2 Hypothese 2

De tweede hypothese is als volgt gedefinieerd:

Los sediment beïnvloedt de kolonisatie en ontwikkeling van waterplanten in negatieve zin.

Los sediment is negatief voor de stabiliteit van helder water, doordat los sediment makkelijker opgewerveld kan worden door wind dan het geval is met compact sediment. Tevens hebben wind en graas door watervogels in los sediment een groter effect op de vegetatie, doordat hele planten verwijderd worden. In compacte sedimenten heeft graas enkel tot gevolg dat planten als het ware 'geknipt' worden, waarbij het wortelstelsel aanwezig blijft en er dus weer vrij makkelijk nieuwe groei kan plaats vinden. Dit 'knippen' van de vegetatie is mogelijk zelfs positief voor de produktie van planten (Prejs, 1984).

Het effect van wind en golfslag in wateren met los sediment wordt onderstreept door Scheffer (1998). Aan de andere kant is gebleken dat los sediment de groei van planten bevordert (Barko & Smart, 1986). Een lage dichtheid van het sediment (tussen de 0.2 en 0.9 mg/ml) bevordert plantengroei, terwijl sedimenten met een grotere dichtheid zorgen voor inhibitie van groei. Wel moet opgemerkt worden dat dit gerelateerd is aan organische stofgehalten en daarmee aan nutriëntenniveaus. Sedimenten met een hoge dichtheid (zoals zandbodems) bevatten weinig organische stof en sedimenten met een lage dichtheid bevatten juist veel organische stof. Aannemende dat er een duidelijk (negatief) verband bestaat tussen sedimentdichtheid en organische stofgehalte, onderstreept de bevinding van Barko & Smart (1986) de hypothese. Omdat het losse sediment nutriëntenrijker is dan compact sediment leidt dat tot instabiliteit middels interne eutrofiëring, zoals in de eerste hypothese duidelijk is geworden.

Deze laatste gedachtegang is in feite al 1977 door Jupp & Spence gemaakt. Zij stellen dat veel nutriënten (wat vooral in fijne en dus losse sedimenten voorkomt) leidt tot veel biomassa indien er weinig wind is (zie ook vorige hypothese). Hier voegen zij nog aan toe dat het verdwijnen van planten het gevolg is van graas door watervogels, wat wordt bevestigd door Scheffer (1998) en Lauridsen *et al.* (1993).

Een aantal auteurs geeft rond aan de hypothese, maar geconcludeerd wordt dat de verklaring in eerste instantie te nauw is geweest. Niet alleen is los sediment negatief voor stabiliteit van heldere wateren door een toename van de opwerveling en het grote effect van vogelgraas. Een minstens net zo belangrijke rol speelt het nutriëntenniveau: los sediment is doorgaans rijker aan nutriënten dan vast sediment en daarmee ook instabieler, zoals dat beschreven is in de eerste hypothese.

4.2.3 Hypothese 3

De derde hypothese luidt als volgt:

> *Graas gedurende de kiemingsperiode en na het groeiseizoen werkt destructief op het behoud van waterplanten. Tijdens het groeiseizoen (na de kieming) kan graas positief zijn voor het behoud van de stabiliteit.*

Het idee hierachter is dat als graas in de periode van de kieming plaatsvindt, de beschadiging van de planten snel ernstige vormen aanneemt, omdat het wortelstelsel nog nauwelijks ontwikkeld is en vraat dan inhoudt dat praktisch alle biomassa verwijderd wordt. Graas buiten het groeiseizoen is negatief voor waterplanten, doordat dan overwinteringsorganen verwijderd worden. In het nieuwe seizoen zullen dan minder planten op kunnen komen. Als graas in het groeiseizoen plaatsvindt (na de kieming) dan werkt dit mogelijk positief op de stabiliteit van helder water. Graas zou namelijk in staat kunnen zijn de successiereeks terug te zetten naar een eerder stadium, of zelfs te voorkomen. Hierbij zou graas ook nutriënten uit het systeem kunnen verwijderen

Tot voor kort werd weinig aandacht besteed aan het effect van watervogels op de stabiliteit van wateren, maar de aantallen publikaties hierover zijn groeiende. Vooral het eerste deel van de hypothese wordt bevestigd door verschillende onderzoekers. Algemeen wordt momenteel onderkend dat graas de ontwikkeling van biomassa onderdrukt (Scheffer & Jeppesen, 1998; Søndergaard *et al.*, 1998; Van Donk *et al.*, 1994). Over de periode waarin het effect van graas het grootst is bestaat geen consensus, maar in wateren waarin kolonisatie plaatsvindt is het effect in ieder geval groot (Scheffer & Jeppesen, 1998; Søndergaard *et al.*, 1998). Hoewel Kiørboe (1980) stelde dat graas

nauwelijks effect heeft op waterplanten, omdat het hoofdzakelijk buiten het groeiseizoen plaatsvindt, wordt graas in de herfst en winter als een groot probleem beschouwd (Scheffer & Jeppesen, 1998; Søndergaard *et al.*, 1998; Van Donk *et al.* 1994). Vogels zijn dan namelijk niet meer territoriaal en foerageren in grote gebieden (Søndergaard *et al.*, 1998). De grootte van dit effect is afhankelijk van de soort voortplantingsorganen dat geproduceerd wordt, omdat graas vooral plaatsvindt op de overwinteringsorganen. Organen die makkelijk te vinden zijn door vogels, zoals tubers en overwinteringswortels, worden effectief uit het sediment verwijderd en kunnen in het voorjaar dus niet meer kiemen. Op dit moment is deze graas een probleem aan het worden, omdat er geen natuurlijke peilfluctuaties meer optreden. Onder natuurlijke omstandigheden is de waterstand in de herfst en winter hoog, zodat graas op de overwinteringsorganen minder goed mogelijk is. Tot slot is ook gebleken dat in kleine wateren waar de littorale zone relatief groot is het effect van graas groot is (Søndergaard *et al.*, 1998).

Naar het tweede deel van de hypothese is duidelijk minder onderzoek gedaan. Van Zwemlust is bekend dat graas een verschuiving in de soortensamenstelling teweeg heeft gebracht (Van Donk *et al.*, 1994). Waterpest, waar effectief op gegraasd wordt (ze overwinteren enkel met wortels), werd vervangen door een soort die minder voedzaam is voor vogels: Grof hoornblad. Ook in Lake Luknajno vindt veel graas door watervogels plaats, maar in dit meer heeft de graas tot gevolg dat de eutrofiëringsreeks die gaande is, wordt teruggezet in een vroeger stadium. Deze twee praktijkvoorbeelden spreken elkaar tegen, maar bij gebrek aan meer voorbeelden is de hypothese eigenlijk niet te toetsen en hier zal meer onderzoek voor nodig zijn.

Bewezen is dat graas welke plaatsvindt tijdens de kieming van planten en na het groeiseizoen (in de herfst en de winter) destructief werkt op het behoud van de waterplanten. De conclusie luidt dan ook dat het eerste deel van de hypothese juist is geweest. Graas in de periode van de kieming komt vrij weinig voor en zal in de praktijk weinig invloed hebben, maar in de herfst beginnen veel vogels aan de trek naar warmere gebieden en dan wordt er veel gefoerageerd in Nederlandse wateren. Dit is dus het meest kritieke moment voor waterplanten en is momenteel een probleem aan het worden doordat er nauwelijks meer peilfluctuaties optreden. Over graas in de zomer wanneer de plantengroei maximaal is, is onvoldoende informatie beschikbaar en daar kunnen dan verder ook geen conclusies uit worden getrokken. Dit deel van de hypothese kan dus niet getoetst worden.

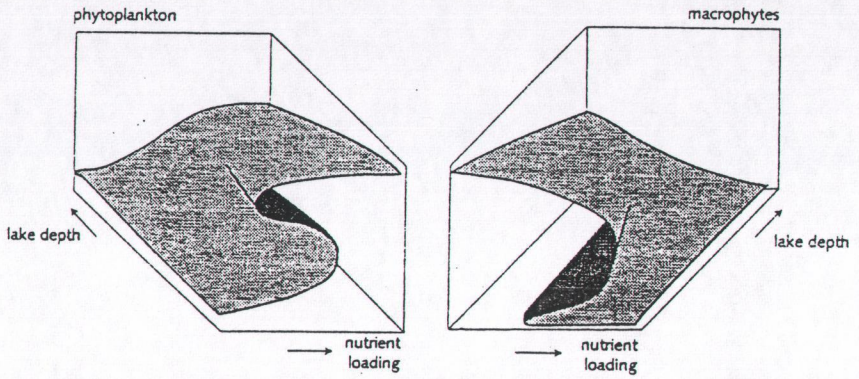
4.2.4 Hypothese 4

De vierde en laatste hypothese luidt als volgt:

> *Aquatische ecosystemen met weinig diepteverschillen (diepte variërend van 0 tot 5 meter) zijn minder stabiel dan wateren die veel verschillende diepten bezitten.*

De verklaring voor deze hypothese zou kunnen zijn dat wateren die een grote dieptediversiteit bezitten ook meer niches kunnen bieden aan veel en verschillende organismen. Van de terrestrische ecologie is bekend dat een grote diversiteit leidt tot een grotere stabiliteit en dat zou ook in aquatische systemen op kunnen gaan.

Door Scheffer & Jeppesen (1998) wordt de hypothese bevestigd. De achterliggende gedachte die zij geven is dat in diepe wateren de invloed van verstoringen niet zo groot is als in ondiepe wateren (zie figuur 17). De werking van wind, golven, ijs en vogelvraat is in diepe wateren minder groot dan in ondiepe wateren. Daarmee is de stabiliteit in diepe wateren groter dan in ondiepe wateren. Echter, de kolonisatie in diepe wateren verloopt moeilijker dan in ondiep water. Dit betekent dat wateren met een grote diversiteit aan diepten de grootste kans hebben om zich te ontwikkelen tot een stabiel systeem.



figuur 17: Abundantie van fytoplankton en macrofyten uitgezet als functie van waterdiepte en nutriëntenbelasting (bron: Scheffer & Jeppesen, 1998).

In een Amerikaans reservoir is gebleken dat in de diepe delen van een water het sediment een lage dichtheid heeft en veel organische stof en nutriënten bevat. In de ondiepe delen is meer erosie en hier heeft het sediment een grotere dichtheid en minder organische stof en nutriënten (James & Barko, 1990). Gezien de tweede hypothese zou dit betekenen dat diepe delen minder stabiel zijn dan de ondiepe als gevolg van interne eutrofiëring. Maar hier werken nog andere factoren mee. In de diepe delen zijn de verstoringen namelijk minder groot en daarmee zal een hoge plantenbiomassa (door het hoge nutriëntengehalte) zich wel in stand kunnen houden. De kans op het wintergroen blijven van de planten is in diepe delen veel groter en dus zal een grote dieptediversiteit de stabiliteit vergroten.

Er kan geconcludeerd worden dat de hypothese die hier gesteld is bevestigd wordt door een aantal auteurs. Het zijn weliswaar niet veel auteurs, maar de hypothese is wel zeer aannemelijk. Meer onderzoek hiernaar zou wenselijk zijn.

5 MAATREGELEN VOOR HET VERKRIJGEN VAN EEN STABIEL HELDER ECOSYSTEEM

5.1 Inleiding

Voor het verkrijgen van helder water is het nodig om een ingreep te plegen die groter is dan de bufferende werking van het systeem (Blindow, 1993; Moss, 1990). Actief Biologisch Beheer is hiervoor deels een effectieve maatregel gebleken. Er kleven echter nog haken en ogen aan, omdat na Actief Biologisch Beheer niet altijd permanent helder water op lijkt te treden. Voorbeelden hiervan zijn onder andere Sondelerleien, IJzeren Man en Zwemlust. Om toch permanent helder water te verkrijgen zijn meer maatregelen nodig dan alleen het ingrijpen in het voedselweb en het verlagen van de nutriëntengehalten in het water. Uitgangspunt hiervoor blijft dat waterplanten aanwezig moeten zijn om het helder water te krijgen. In de volgende paragrafen worden maatregelen gegeven die de groei en stabiliteit van wateren kunnen verbeteren. Enerzijds kunnen de maatregelen gericht zijn op de kolonisatiefase, maar anderzijds ook op de fase erna.

5.2 Maatregelen ter stimulatie van de kolonisatie

Om de kolonisatie van waterplanten te bevorderen is het in eerste instantie van belang om te zorgen dat er voldoende propagules en planten aanwezig zijn. Kwantitatieve gegevens ontbreken op dit terrein nog; alleen van kranswieren is al het een en ander bekend. De meest voor de hand liggende maatregel om planten in een watersysteem terug te krijgen is het enten ervan. Hier zijn proeven mee gedaan en ook is er praktijkervaring opgedaan en het blijkt dat er veel exemplaren nodig zijn om herstel van de vegetatie op te laten treden. De belangrijkste bronnen voor het verkrijgen van waterplanten is het maaisel van geschoonde sloten en de planten die verkregen worden na het uitdunnen van vegetaties in zwemplassen. Het aanplanten kan het beste aan het eind van de lente worden uitgevoerd. Dan kan de groei meteen inzetten en is de kans op beschadiging door vogels en wind het minst. Het nadeel van het enten van planten is dat succes niet gegarandeerd is en in sommmige landen het verkrijgen van planten een kostbare zaak is (Moss *et al.*, 1996). In Nederland is het geen probleem aan voldoende plantmateriaal te komen, aangzien er veel materiaal beschikbaar komt bij het schonen van de talloze sloten. Door de nadelen zijn andere methoden soms wenselijker. Een andere mogelijkheid is het uitzetten van voortplantingsorganen als zaden (oösporen bij kranswieren), tubers, of bulbillen. Deze voortplantingsorganen hebben niet alle dezelfde kiemkracht. Voor oösporen van kranswieren lijkt een minimum dichtheid van 10^4 sporen per vierkante meter nodig te zijn, voordat kieming van maximaal vijftien procent mogelijk is (Van den Berg *et al.*, in press A). De kieming van bulbillen lijkt niet gebonden te zijn aan een bepaalde dichtheid en de kieming is onder gunstige omstandigheden honderd procent. Het uitzetten van bulbillen is dan ook mogelijk een succesvolle methode. Het verkrijgen van bulbillen is vrij makkelijk, omdat in het sediment van kranswierrijke wateren vaak erg veel bulbillen aanwezig zijn en het bovendien niet nodig zal zijn om de bulbillen uit het sediment te filteren. Ook worden door het overbrengen van sediment tevens andere propagules overgebracht, wat alleen maar ten goede van de vegetatieontwikkeling kan komen (pers. meded. M. van den Berg). Waarschijnlijk kunnen bulbillen het best vroeg in het voorjaar worden verzameld, zodat ze ook meteen verspreid kunnen worden. Zo is opslag van de bulbillen niet nodig en kan kieming meteen starten als de temperatuur hoog genoeg is.

Beschikbaarheid van licht van is van groot belang voor de kolonisatie (Chambers & Kalff, 1985). Voor kranswieren is weliswaar waargenomen dat licht de kieming van oösporen niet sterk beïnvloedt (bij 275 $\mu E/m^2s$ kan al kieming plaats vinden) (Van den Berg, 1996), maar voor de periode vlak na de kieming is licht waarschijnlijk wel een belangrijke factor. Hiermee wordt het verkrijgen van waterplanten voor een belangrijk deel teruggebracht tot het verkrijgen van helder water. Veel is hier al over geschreven en Actief Biologisch Beheer lijkt een goed middel te zijn om te komen tot helder water (Reinertsen & Olsen, 1984; Van Donk *et al.*, 1990). Er zijn echter ook andere methoden

om helder water te bevorderen. Een daarvan is het bevorderen van de consolidatie van het sediment (zie volgende alinea). Een andere mogelijkheid is het op bepaalde plaatsen verdiepen van water, waardoor slib makkelijker kan bezinken (pers. meded. M. de Ruiter). Dit is een maatregel die binnenkort zal worden toegepast in de Breukeleveense plas. Voor het tegengaan van de groei van algen is het ook mogelijk om balen stro in het water te laten decomposteren (Gibson *et al.*, 1990). Uit laboratoriumexperimenten is gebleken dat de maximale inhibitie zes maanden na de start van het rottingsproces bereikt wordt. Dit zou betekenen dat de balen stro in de maanden december en januari geplaatst moeten worden om de algenbloei in mei en juni tegen te gaan. Het is echter de vraag of de decompositie in de wintermaanden al voldoende is om de maximale inhibitie in mei juni te bereiken. Een bijkomend verschijnsel is dat de fosfaat en stikstofgehalten wat verlaagd worden door het rottingsproces. Dit is echter niet de reden voor de inhibitie van algen. Dat wordt namelijk veroorzaakt door de afscheiding van een (waarschijnlijk organische) chemisch actieve stof. De praktische waarde van deze methode blijkt echter niet zo groot te zijn, omdat het alleen effectief is in hele kleine wateren.

Een belangrijke factor die beïnvloed kan worden en ook (onder andere) effect heeft op het lichtklimaat is de compactheid van het sediment, ook wel de consolidatie van de bodem genoemd. Consolidatie treedt vanzelf op als een sediment in rust verkeerd. Dit betekent dat dynamische krachten als de werking van wind en golfslag en woelende activiteit van (benthivore) vissen moet worden tegengegaan. De werking van wind en golfslag kan worden verminderd door het verminderen van de strijklengte middels het creëren van eilanden of het plaatsen van schotten. Het effect van benthivore vissen kan alleen worden tegengegaan door het wegvangen van vis, het uitsluiten van vissen in daarvoor aangewezen gebieden, of het uitzetten van piscivore vissen. Deze laatste maatregel is echter niet altijd even effectief, omdat benthivore vissen vaak te groot zijn voor piscivore vissen. Een positief effect op de consolidatie hebben ook benthische algen. Deze algen zorgen voor een hogere weerstand tegen de zojuist genoemde krachten. Het is echter nog niet bekend wat de vorming van een algenmat kan veroorzaken. Tot slot kan ook het tijdelijk droog leggen van een meer compactie van het sediment tot gevolg hebben (Scheffer, 1998). Andere effecten die na drooglegging op kunnen treden zijn de verwijdering van toxinen uit het sediment door oxidatie en vastlegging van fosfaat door de binding van het fosfaat aan (nieuw) geoxideerd ijzer (pers. meded. J. Roelofs). Een bijkomend voordeel van het droogleggen van plassen en meren is dat op eenvoudige wijze vis verwijderd kan worden en als dat gewenst is gebaggerd kan worden. Het nadeel van deze maatregel is dat het lang niet in alle Nederlandse wateren even makkelijk toepasbaar is vanwege de hoge pompkosten door de sterke kweldruk (Moss, *et al.*, 1996).

Voor de regeneratie van waterplanten zijn lage nutriëntengehalten van belang in verband met algenbloei vroeg in het voorjaar. Bij hoge nutriëntenconcentraties treedt in het voorjaar een bloei van algen op (doorgaans van diatomeeën), waardoor het lichtklimaat sterk negatief beïnvloed wordt. Om te komen tot lage(re) nutriëntengehalten staat een waterbeheerder een aantal maatregelen ter beschikking. Deze terugdringing zal zowel gericht moeten zijn op het verminderen van de externe als de interne eutrofiëring. In paragraaf 5.3 wordt dit verder uitgewerkt.

Zoals in hoofdstuk 4 is besproken, is het van belang dat de verstorende invloed van (benthivore en planktivore) vis en van vogels wordt tegengegaan, vooral in de periode (in het voorjaar) dat planten zich nog moeten ontwikkelen tot robuuste populaties. Vooral in het begin van het groeiseizoen van planten hebben watervogels grote effecten op de vegetatie en het is dan ook in deze periode dat vogels geweerd zouden moeten worden. Wel is het zo dat in de groeiperiode de vogelaantallen doorgaans niet zo groot zijn. Het uitsluiten van vogels is in kleine wateren mogelijk door het plaatsen van gazen kooien over het water. Ook onder water moeten de kooien aangebracht worden, omdat anders vogels door te duiken toch de planten kunnen beschadigen. Op dit moment is er nog geen goed functionerend middel om vogels te weren. Het gevolg is vertraging van het herstel van de vegetatie met enkele jaren (Moss *et al.*,1996). Het uitsluiten van vissen is mogelijk door vissen te verwijderen en vervolgens visweringen te plaatsen.

Ook is in hoofdstuk 4 het belang van de waterdiepte duidelijk gemaakt. Over het algemeen vindt kieming van waterplanten vooral plaats op ondiepe delen. Maar de diepte waarop planten het makkelijkst kiemen verschilt waarschijnlijk per plant en is waarschijnlijk van nog veel meer andere factoren afhankelijk. Een oplossing voor dit probleem is het vergroten van de dieptediversiteit. Op die manier kunnen veel planten een geschikte habitat vinden en daarmee kolonisatie versnellen.

5.3 Maatregelen ter stimulatie van de stabilisatie

Voor het verkrijgen van een stabiel en helder ecosysteem is de eerste voorwaarde dat het nutriëntenniveau voldoende laag is. Bij de meeste beheerders is bekend dat het belangrijk is om de nutriëntengehalten in het water voldoende laag te krijgen en houden. Maar zoals in het vorige hoofdstuk duidelijk is geworden is het ook van belang om rekening te houden met de nutriëntenstatus van het sediment. Nu zal eerst ingegaan worden op de nutriënten in de waterfase, vervolgens op het nutriëntenprobleem in het sediment, de problematiek rond vogels en dieptediversiteit.

Om externe eutrofiëring terug te dringen is het van belang om de invloed van gebiedsvreemd water te verminderen. Vermindering van de hoeveelheid inlaatwater zal in praktisch alle gevallen leiden tot verlaging van het waterniveau wat juist niet gewenst is. De beste oplossing is daarom het herstellen van de oorspronkelijke hydrologische situatie (pers. meded. J. Roelofs). Op die manier wordt een self-supporting ecosysteem gecreëerd en zullen weinig verdere ingrepen nodig zijn. Dit is in veel gevallen echter niet mogelijk en een goed alternatief is dan het zuiveren van het inlaat water. Fosfaatgehalten moeten daarbij zeker niet hoger zijn dan 0.1 mgP/l, omdat in de meeste praktijkvoorbeelden zich daarboven geen stabiel systeem ontwikkelt. In alle gevallen zullen nog lagere concentraties (zoals 0.03 mgP/l in Botshol) gunstiger zijn. Naast het fosfaatgehalte moet ook het sulfaatgehalte worden verminderd; zeker in systemen waar het sediment een hoog percentage aan organische stof bevat zoals venig sediment. Hoe laag deze gehalten moeten zijn hangt sterk af van de hoeveelheid ijzer die aanwezig is. Maar in principe geldt dat elk molecuul sulfaat al zal leiden tot het vrijkomen van fosfaat en dus zal het sulfaat zo ver mogelijk teruggedrongen moeten worden. Tevens kan om het ongewenste effect van sulfaat tegen te gaan ijzer worden toegevoegd aan het water. Deze maatregel heeft echter maar een betrekkelijk korte werking, in de orde van grootte van 2 à 3 maanden. Ook is er de mogelijkheid de bodem eens in de 5 à 6 jaar droog te laten vallen om geoxideerd ijzer terug te krijgen. Naast sulfaat kan ook chloride zorgen voor een toename van het nutriëntenniveau en chlorideconcentraties zouden ook zo laag mogelijk gehouden moeten worden. Dit is echter een erg ingewikkelde proces en wordt nauwelijks uitgevoerd. De enige oplossing om chloridegehalten laag te houden is dan het voorkomen van de inlaat van gebiedsvreemd water.

Naast het verminderen van de invloed van gebiedsvreemd water zal ook oppervlakkige afstroming van regenwater verminderd moeten worden. Uit een onderzoek naar eutrofiëring in Botshol (Ouboter, 1997) is gebleken dat de oppervlakkige afstroming beïnvloed wordt door a) de verticale weerstand van de deklaag, b) door de stijghoogte van het eerste watervoerende pakket, c) door de horizontale doorlatendheid van de deklaag en d) door de slootafstand (Ouboter, 1997). Waarschijnlijk is de oppervlakkige afstroming vooral van belang in veengebieden en in gebieden waar in de directe omgeving landbouw wordt bedreven. In de andere gebieden zal minder afstroming optreden, doordat er een kortere oeverlengte is door de afwezigheid van sloten. In de veengebieden zal de oppervlakkige afstroming te verminderen zijn door de slootafstand te vergroten (punt d). De andere factoren die de afstroming beïnvloeden zijn nauwelijks te wijzigen. Dit betekent dat (vooral in veengebieden met veel sloten) rekening moet worden gehouden met eutrofiëring door oppervlakkige afstroming. Dit is uiteraard niet gewenst, maar dit proces is wel een natuurlijk proces dat al jaren gaande is. Waarschijnlijk heeft het ook geen permanent negatieve invloed op de helderheid, maar veroorzaakt het een cyclische stabiliteit.

Als gevolg van de hoge nutriëntengehalten in Nederlandse wateren zal een reductie van het nutriëntenniveau niet makkelijk zijn. Daarom zal er rekening moeten worden gehouden met het feit dat het (in sommige gevallen) nodig zal zijn om regelmatig biomassa te verwijderen. In feite gaat het om het tegengaan van de interne eutrofiëring. Hiermee worden de door planten en vissen opgenomen nutriënten uit het water verwijderd en zal het water 'verschralen'. Dit idee is enige jaren geleden door E. van Donk aangedragen en dit principe is te legitimeren met het feit dat oogsten van oudsher al gangbaar is. Krabbescheer *(Stratiotes aloïdes)* bijvoorbeeld is lange tijd uit wateren gehaald en werd gebruikt als meststof voor de akkers. Een moderne manier van oogsten is het maaien van de vegetatie. Het blijkt soms nodig te zijn om twee tot drie maal per jaar te maaien wat deze maatregel erg duur maakt (Moss *et al.*, 1996). Een andere manier van oogsten is het verwijderen van vissen, bijvoorbeeld via biomanipulatie. In het Volkerak wordt bijvoorbeeld geen stabiliteit verwacht zonder herhaalde biomanipulatie (Breukers *et al.*, 1997).

In paragraaf 2.3 is het effect van bicarbonaat op de concurrentie tussen kranswieren en fonteinkruiden beschreven. Het ligt in de verwachting dat verlaging van het bicarbonaatgehalte de aanwezigheid van kranswieren zou stimuleren. Dit zal zeker niet altijd opgaan. In wateren waar al wat kranswieren aanwezig zijn zal een verlaging mogelijk de kranswieren stimuleren, maar door de aanwezigheid van de kranswieren treedt dit proces ook spontaan op. In wateren waar geen kranswieren aanwezig zijn zal het verlagen van het bicarbonaatgehalte geen positief effect hebben op de populatie. Dit komt doordat er andere planten zijn die nog beter in staat zijn om bij lage bicarbonaatgehalten te groeien dan kranswieren. Het bicarbonaat is daarmee alleen een verklaring voor het verschil in concurrentiekracht tussen kranswieren en fonteinkruiden en mogelijk ook andere planten.

Het verminderen van het nutriëntengehalte in het sediment is op te lossen door te baggeren. Dit levert vaak grote problemen op. In veel gevallen zal het slib en sediment dat uit het water gehaald wordt chemisch afval zijn en kan dan alleen tegen hoge kosten opgeslagen worden. Bovendien wordt met baggeren ook een groot deel van de zaden die in het sediment aanwezig zijn verwijderd. In gevallen waarbij klei op de bodem ligt, zal het zelfs helemaal niet mogelijk zijn om het nutriëntengehalte in het sediment voldoende te verlagen. Dat zou namelijk betekenen dat alle klei verwijderd moet worden voordat herstel van een stabiel systeem kan optreden. Een andere maatregel zou nog kunnen zijn het plaatselijk aanbrengen van verdiepingen (zie ook paragraaf 5.2). Het losse en nutriëntenrijke sediment wordt dan ingevangen. Maar ook dit zal alleen effectief zijn in wateren waar een arme bodem aanwezig met daarop een (dunne) laag rijk en los sediment.

Het tegengaan van guanotrofiering is vaak een lastig probleem, doordat het een diffuse bron van bemesting is. In het Naardermeer is dit probleem aangepakt door de plek waar een kolonie Aalscholvers zijn rustplaats heeft af te scheiden van de rest van het gebied. Er zijn schotten in het water geplaatst en daarbinnen is het waterpeil verlaagd, waardoor het eutrofe water waar de kolonie huist niet in contact kan komen met het overige water.

De laatste maatregel die van belang is voor de stabilisatie is het vergroten van de dieptediversiteit. In paragraaf 5.2 is dit ook aan bod geweest als maatregel ter bevordering van de kolonisatie; voor de stabilisatie is deze maatregel minstens net zo belangrijk. De verstorende invloed van wind- en golfwerking en van vogelvraat is in diepe delen veel kleiner dan in ondiepe delen (hoofdstuk 4) en dit zal de stabiliteit van heldere wateren dan ook ten goede komen. In geval er in een plas gebaggerd wordt is het raadzaam om hier rekening mee te houden door niet overal even diep te baggeren, maar verschillende diepten aan te brengen.

Er dient bij alle maatregelen bedacht te worden dat het gaat om het versnellen van natuurlijke processen. In veel gevallen is zonder een verstoring van het systeem geen terugkeer naar helder water mogelijk. Echter in veel gevallen zullen de ingrepen uitgevoerd worden om tijdwinst te boeken. De beste methode is doorgaans rustig afwachten hoe het systeem zich ontwikkelt en het is de taak van de waterbeheerders om te signaleren of een ingreep werkelijk noodzakelijk is. Hierbij zou immer rekening moeten worden gehouden met de publieke opinie en de kosten. De reactie op

dit soort maatregelen lopen erg uiteen en kunnen zeer hevige discussies opleveren. Het is de taak van de instanties die de herstelmaatregelen uitvoeren om een balans te vinden tussen de maatregelen die het beoogde effect tot stand brengen en de opinie van de samenleving.

5.4 Conclusie

Verschillende maatregelen zijn in dit hoofdstuk beschreven en de meeste maatregelen hebben te maken met het nutriëntenniveau in de waterfase of in het sediment. In de eerste jaren van Actief Biologisch Beheer werd al duidelijk dat nutriëntengehalten in de waterfase voldoende laag moeten zijn om een verbetering in de helderheid van wateren te kunnen verwachten. Inmiddels wordt langzaam ook duidelijk dat het niet enkel gaat om de nutriënten in het water, maar ook in het sediment. Hier is helaas nog niet zo veel ervaring mee, maar verder onderzoek zou daar verbetering in aan kunnen brengen. Naast de nutriënten zijn ook andere maatregelen mogelijk om helder water te verkrijgen. Het zijn de maatregelen die onder andere gericht zijn op de verbetering van het lichtklimaat, de aanwezigheid van propagules, het tegengaan van de aktiviteit van watervogels en het vergroten van de dieptediversiteit. Bedacht moet worden dat deze maatregelen vooral dan effect zullen hebben als de nutriënten in het water en het sediment voldoende laag zijn.

6 CONCLUSIE EN AANBEVELINGEN

6.1 Inleiding

In dit hoofdstuk komen de conclusie en enige aanbevelingen aan bod. De conclusie is gebaseerd op de onderzoeksvragen en hypothesen die in de inleiding zijn geformuleerd. Antwoorden op de onderzoeksvragen zullen worden gegeven en de hypothesen worden geëvalueerd. Hieruit en tevens uit de voorgaande hoofdstukken vloeien verschillende aanbevelingen voort. Die zullen in paragraaf 6.3 aan bod komen.

6.2 Conclusie

Voor de kolonisatie en groei van waterplanten is een aantal factoren van belang. Gebleken is dat het vooral gaat om de aanwezigheid van propagules, de diepte, watertemperatuur, het sediment, graas en nutriëntengehalten. De eerste vijf factoren zijn vooral bepalend voor de kolonisatie; de laatste factor is in sterke mate bepalend voor de stabilisatie. Naar de invloed van deze factoren op afzonderlijke planten is wel enig onderzoek gedaan, maar over het effect ervan op hele populaties onder natuurlijke omstandigheden is nog veel onduidelijk.

Kolonisatiesnelheden konden slechts voor twee soorten worden berekend, namelijk voor aarvederkruid en voor kranswieren. Gebleken is dat er niet veel gegevens beschikbaar zijn voor dergelijke berekeningen en dat formules die berekend worden met voorzichtigheid moeten worden gehanteerd. Wel zijn kolonisatiesnelheden interessante handvatten in het beheer van aquatische systemen, omdat ze veel duidelijk kunnen maken over de het verloop van (het eerste deel van) de kolonisatie en daarmee in hoeverre er een kans bestaat op een redelijk herstel van meren en plassen.

Naar de maatregelen die getroffen kunnen worden is veel onderzoek gedaan. Voor het verkrijgen van een stabiel en helder ecosysteem zullen maatregelen moeten worden getroffen die in de eerste plaats de kolonisatie van waterplanten stimuleren en in de tweede plaats moeten maatregelen worden getroffen om het systeem te stabiliseren. Maatregelen die stimulerend werken op de kolonisatie zijn het enten van planten, het uitzetten van propagules, Actief Biologisch Beheer, consolidatie van de bodem, aanbrengen van verdiepingen, plaatsen van balen stro, het uitsluiten van vissen en vogels en het vergroten van de dieptediversiteit. Het verlagen van het nutriëntengehalte blijft een belangrijk punt. Dit is tevens het belangrijkste punt voor de stabilisatie. Voor het verlagen van het nutriëntenniveau kan gedacht worden aan het verminderen van de inlaat van gebiedsvreemd water, verminderen van de sulfaatvracht, verrijking van het water met ijzer, tegengaan van de oppervlakkige afstroming, het oogsten van biomassa, baggeren, het aanbrengen van verdiepingen en het isoleren van vogelkolonies. Tevens is het voor de stabilisatie van belang een grote diversiteit in de diepte aan te brengen.

De informatie die in de eerste drie hoofdstukken is geven vormt voor een deel de onderbouwing van de hypothesen. Het blijkt dat er aanwijzingen zijn om aan te nemen dat nutriëntenarme sedimenten van nature stabieler zijn dan nutriëntenrijke sedimenten, maar een bewijs is hier (nog) niet voor geleverd. In wateren met een rijke bodem treden schommelingen in de plantenbedekking op, evenals een snelle kolonisatie en dominantie van zwevende of drijvende planten. Dit zijn waarschijnlijk indicatoren voor instabiliteit. Aan de nutriëntenstatus is de textuur van het sediment gekoppeld. Los sediment is doorgaans rijker aan nutriënten dan compact sediment en daardoor waarschijnlijk ook minder stabiel. Dit wordt nog versterkt doordat in los sediment planten makkelijk in zijn geheel worden verwijderd door golfbeweging en vogels. Naast de factor sediment is gebleken dat vogels een grote invloed kunnen hebben op waterplanten. Vooral in de periode dat planten kiemen en de periode na het groeiseizoen zijn kwetsbaar. De gevolgen van vogels gedurende het

groeiseizoen is nog niet duidelijk. Waarschijnlijk heeft graas in het groeiseizoen verschuivingen in de plantensamenstelling tot gevolg, maar bewezen is dit niet. Evenmin is bewezen dat een grote dieptediversiteit leidt tot een grotere stabiliteit, hoewel een aantal auteurs dit wel onderstreept.

Dit rapport onderstreept de eerdere bevinding dat voor het verkrijgen van een stabiel en helder ecosysteem het van belang is de nutriëntengehalten in het water op een laag niveau te krijgen en houden. Nutriënten blijven daarmee de belangrijkste variabele waarmee een ecosysteem gestuurd kan worden. Dit concept is echter niet compleet: verlaging van de nutriëntenconcentraties in de waterfase alleen zal niet voldoende zijn. Het probleem bevindt zich ook in het sediment. In de Nederlandse wateren is de bodem doorgaans rijk aan voedingsstoffen en dit zal ook de stabiliteit bepalen. Zonder een verlaging van het nutriëntengehalte in het sediment is geen stabiliteit te verwachten. Door de rijke sedimenten in de Nederlandse wateren is het aannemelijk dat veel van deze wateren van oudsher al niet helder zijn geweest en het streven naar helder water zal in die gevallen dan ook niet altijd even zinvol zijn. Naast de reductie van het nutriëntenniveau in zowel het water als in het sediment is het voor het verkrijgen van helder water van belang het effect van watervogels tegen te gaan en de dieptediversiteit te vergroten.

6.3 Aanbeveling

Uit het voorgaande is gebleken dat er nog een aantal hiaten is in de kennis van het functioneren van aquatische ecosystemen. In de eerste plaats is er onvoldoende kennis over de relatie tussen nutriënten in het sediment en de daarmee gepaard gaande instabiliteit. Gebleken is dat veel nutriënten in het sediment leiden tot een hoge biomassa, maar nog niet helemaal duidelijk is welke gevolgen een hoge biomassa heeft voor de stabiliteit.

In de tweede plaats zal meer kennis over het functioneren van afzonderlijke planten en van gemeenschappen van planten leiden tot het kunnen maken van een verwachting omtrent de reactie van planten op veranderingen in het milieu. Het gaat vooral om de manier waarop planten nutriënten opnemen, gebruiken en eventueel naar de waterfase pompen. Ook belangrijk is de plasticiteit van de groeivorm, omdat planten daarmee grote concurrentievoordelen kunnen behalen. Er zijn verder nog veel meer karakteristieken van planten die een rol spelen bij de overleving ervan, maar het voert te ver om dat hier helemaal uit te werken.

Bij het bepalen van kolonisatiesnelheden is gebleken dat vegetatieopnamen op zeer veel verschillende manieren gemaakt worden. In de aquatische ecologie is niet een algemeen gehanteerde methode in gebruik. Voor vergelijking van gegevens zou het erg praktisch zijn als het maken van vegetatieopnamen wel gestandaardiseerd wordt.

Het onderzoek naar het effect van watervogels is groeiende, maar meer kennis over het effect van graas gedurende het groeiseizoen zou een grote stap voorwaarts zijn in het onderzoek naar stabiliteit. Het is vooral de kennis over het effect van graas op de samenstelling van vegetaties dat ontbreekt.

Tot slot is meer bewijs nodig om de vierde hypothese over de relatie tussen dieptediversiteit en stabiliteit te kunnen bevestigen. Het gaat vooral om meer veldgegevens die deze hypothese zouden kunnen ondersteunen.

LITERATUURLIJST

Andersson, G., I. Blindow, A. Hargeby & S. Johansson, 1990. **Det våras för Krankesjön.** Aangehaald door: Brönmark, C. & S. Weisner, 1992. **Indirect effect of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism.** Hydrobiologia 243/244: 293-301.

Benndorf, J., H. Shultz, A. Benndorf, R. Unger, E. Penz, H. Kneschke, K. Kossatz, R. Dumke, U. Hornig, R. Kruspe & S. Reichel, 199\88. **Food web manipulation by enhancement of piscivorous fish stocks long-term effects in the hypertrophic Bautzen Reservoir East Germany.** Aangehaald door: Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Best, E., 1980. **Effects of nitrogen on the growth and nitrogenous compounds of *Ceratophyllum demersum.*** Aquatic Botany 8: 197-206.

Blindow, I., A. Hargeby, S. Johansson & G. Andersson, 1988. **Sjöfågelföda i Tåkern och Krankeslön - stabilitet och förändringar.** Aangehaald door: Brönmark, C. & S. Weisner, 1992. **Indirect effect of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism.** Hydrobiologia 243/244: 293-301.

Blindow, I., 1992. **Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes.** Freshwater Biology 28: 15-27.

Blindow, I., G. Andersson, A. Hargeby & S. Johansson, 1993. **Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes.** Freshwater Biology 30: 159-167.

Breukers, C., E. van Dam & S. de Jong, 1997. **Lake Volkerak: a lake shifting from the clear to turbid state.** Hydrobiologia 342/343: 367-376.

Brock, Th., 1988. **De invloed van waterplanten op hun omgeving.** In: Bloemendaal, F. & J. Roelofs (red.), 1988. **Waterplanten en waterkwaliteit.** Stichting uitgeverij KNNV, Utrecht en Katholieke Universiteit, Nijmegen, p. 27-41.

Carpenter, S. & D. Lodge, 1986. **Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes.** Aquatic Botany 26: 341-370.

Chambers & Kalff, 1985. **Depth distribution and biomass of submerged aquatic macrophyte communities in relation to Sacchi depth.** Candian Journal of Fisheries and Aquatic Science 42: 701-709.

Coops, H. en R. Doef, 1996. **Submerged vegetation development in two shallow, eutrophic lakes.** Hydrobiologia 340: 115-120.

Coops, H., R. Doef, B. De Witte & M. Van den Berg, 1997. **Herstel van de watervegetatie in de Veluwerandmeren.** De Levende Natuur 98, Themanummer randmeren: 8-13.

Driessen, O., B. Pex & H. Tolkamp, 1993. **Restoration of a lake: First results and problems.** Verh. Int. Ver. Limnol. 25: 617-620.

Duarte, C. & J. Kalff, 1990. **Biomass density and the relationship between submerged macrophyte biomass and plant growth form.** Hydrobiologia 196: 17-23.

Einsele, W., 1936. **Über die Beziehungen des Eisenkreilaufs zum Phosphatkreislauf im eutropen See.** Aangehaald door: Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Einsele, W., 1938. **Über chemische und kolloidchemische Vorgänge in Eisenphosphat-Systemen unterlimnochemische und limnogeologische Gesichtspunten.** Aangehaald door: Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Flössner, D., 1964. **Zur Cladocerenfauna des Stechlinsee-Gebietes. II.** Aangehaald door: Hutchinson, G., 1975. **A treatise on limnology, Volume III-Limnological Botany.** John Wiley & Sons, New York, 660 p.

Forsberg, C., 1965. **Sterile germination of oospores of *Chara* succession in farm ponds.** Aangehaald door: Van den Berg, M., H. Coops & J. Simons, in press A. **Propagule bank built up of charophytes and its significance for colonisation of a shallow lake.** Freshwater Biology.

Gibson, M., I. Welch, P. Barrett & I. Ridge, 1990. **Barley straw as en inhibitor of algal growth II: laboratory studies.** Journal of Applied Phycology 2: 241-248.

Grimm, M., 1983. **Regulation of biomasses of small (<41 cm) northern pike (*Esox lucius* L.) with special reference to the contribution of individuals stocked as fingerlings (4-6 cm).** Fish Manag. 14: 115-135.

Grimm, M. & A. Raat, 1987. **De effecten van eenzelfde nutriëntenelasting op vier watertypen en daarmee geassocieerde visgemeenschappen.** Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein. OVB-projectvoorstel VROM/OVB 1988.

Hansson, L.-A., L. Johansson & L. Persson, 1987. **Effects of fish grazing on nutrient release and succession of primary producers.** Limnol. Oceanogr. 32: 723-729.

Hosper, S., M.-L. Meijer & P. Walker, 1992. **Handleiding Actief Biologisch Beheer. Beoordeling van de mogelijkheden van visstandbeheer bij het herstel van meren en plassen.** RIZA, Lelystad en OVB, Nieuwegein, 104 p.

Hutchinson, G., 1975. **A treatise on limnology, Volume III-Limnological Botany.** John Wiley & Sons, New York, 660 p.

Irvine, K., B. Moss & H. Balls, 1989. **The loss of submerged plants with eutrophication II. Relationships between fish and zooplankton in a set of experimetal ponds, and conclusions.** Freshwater Biology 22: 89-107.

James, W. & J. Barko, 1990. **Macrophyte influences on the zonation of sediment accretion and composition in a north-temperate reservoir.** Arch. Hydrobiol. 2: 129-142.

Janse, J., 1997. **A model of nutrient dynamics in shallow lakes in relation to multiple stable states.** Hydrobiologia 342/343: 1-8.

Jones, J., K. Hardwick & J. Eaton, 1996. **Diurnal carbon restrictions on the photosynthesis of dense stands of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John.** Hydrobiologia 340: 11-16.

Jupp, B. & D. Spence, 1977. **Limitations of macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven II. Wave action, sediments and waterfowl grazing.** Journal of Ecology 65: 431-446.

Kiørboe, T., 1980. **Distribution and production of submerged macrophytes in Tipper Grund (Ringkøbing Fjord, Denmark), and the impact of grazing waterfowl.** Journal of Applied Ecology 17: 675-687.

Kool, A., 1995. **De invloed van temperatuur op de kieming en groei van *C. contraria*.** Aangehaald door: Van den Berg, M., 1996. **Ecologie van kranswieren in relatie met het waterbeheer in ondiepe meren. Rapportage 1994 - 1996.** RIZA Werkdocument 96.181X, Lelystad.

Krause, W., 1985. **On habitat conditions and distribution behaviour of the charophyte Nitellopsis obtusa (Desvaux) J. Groves.** Carolinea 42: 31-42.

Lauridsen, T. E. Jeppesen & F. Østergaard Andersen, 1993. **Recolonization of submerged macrophytes in shallow fish manipulated lake Væng: impact of sediment composition and waterfowl grazing.** Aquatic Botany 46: 1-15.

Lauridsen, T, E. Jeppesen and M. Søndergaard, 1994. **Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow lake Vaeng during the first five years following fish manipulation.** Hydrobiologia 275/276: 233-242.

Lijklema, L., 1977. **The role of iron in the exchange of phosphate between water and sediments.** Aangehaald door: Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Lijklema, L., 1997. **Systemanalyses in Water Quality Management, Part I: Processes.** Collegedictaat Landbouwuniversiteit Wageningen, 199 p.

Madsen, T. & S. Maberly, 1991. **Diurnal variation in light and carbon limitation of fotosynthesisby two species of submerged macrophyte with different ability to use carbon.** Freshwater Biology 26: 175-187.

Maier, E., 1972. **De kranswieren *(Charophyta)* van Nederland.** Wetenschappelijke Mededeling van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Hoogwoud, 44p.

Martin, A. & F. Uhler, 1939. **Food of game ducks in the United States and Canada.** Aangehaald door: Blindow, I., 1992. **Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes.** Freshwater Biology 28; 15-27.

Meijer, M.-L., A. Raat & R. Doef, 1989. **Restoration by biomanipulation of lake Bleiswijkse Zoom the Netherlands first results.** Hydrobiological Bulletin 23: 49-58.

Meijer, M. de Haan, A. Breukelaar & H. Buitenveld, 1990. **Is reduction of the benthivorous fish an important cause of high transparency following biomanipulation in shallow lakes?** Aangehaald door: Van Donk, E., E. de Deckere, J. Klein Breteler & J. Meulemans, 1994. **Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake: effects on long-term recovery.** Verh. Int. Ver. Limnol. 25: 2139-2143.

Meijer, M.-L., E. Jeppesen, E. van Donk, B. Moss, M. Scheffer, E. Lammens, E. van Nes, J. van Berkum, G. de Jong, B. Faafeng & J. Jensen, 1994. **Long-term responses to fish-stock reduction in small shallow lakes: interpretation of five-year results of four biomanipulated cases in The Netherlands and Denmark.** Hydrobiologia 275/276: 457-466.

Meijer, M.-L. & I. de Boois, in prep. **Actief Biologisch Beheer in Nederland. Evaluatie Projecten 1987-1996.** RIZA, Lelystad, 87p.

Migula, W., 1909. **Kryptogamen-flora von Deutschland Österreich und Schweiz. II. Algen, 2.** Aangehaald door: Hutchinson, G., 1975. **A treatise on limnology, Volume III-Limnological Botany.** John Wiley & Sons, New York, 660 p.

Mitchell, S., 1989. **Primary production in a shallow eutrophic lake dominated alternately by phytoplankton and by submerged macrophytes.** Aquatic Botany 33: 101-110.

Mortimer, C., 1941. **The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. I.** Aangehaald door: Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Mortimer, C., 1942. **The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. II.** Aangehaald door: Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Moss, B., J. Madgwick & G. Phillips, 1996. **A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes.** Chapman & Hall, London, 180 p.

Moss, B., 1990. **Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components.** Hydrobiolgia 200/201: 367-377.

Nat, E., J. Simons, M. de la Haye & H. Coops, 1996. **Watersysteemverkennigen 1996. Historisch en actueel verspreidingsbeeld van kranswieren in Nederland in samenhang met waterkwaliteitsfactoren.** RIZA werkdocument 94.148X, Vrije Universiteit, Amsterdam, RIZA, Lelystad, 77 p.

Nichols, S. & B. Shaw, 1986. **Ecological life histories of three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum, Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*.** Hydrobiologia 131: 3-21.

Ouboter, M., 1997. **Dynamiek eutrofiering Botshol. Een balansstudie.** Waterloopkundig Laboratorium, Delft, 55 p.

Pearsall, W., 1917. **The aquatic and marsh vegetation of Esthwaite water.** Journal of Ecology 5: 180-202.

Perrow, M., M.-L. Meijer, P. Dawidowicz & H. Coops, 1997. **Biomanipulatie in shallow lakes: state of the art.** Hydrobiologia 342/342: 355-365.

Petticrew & Kalff, 1992. **Water flow and clay retention in submerged macrophyte beds.** Aangehaald door: Scheffer, M., M. van den Berg, A. Breukelaar, C. Breukers, H. Coops, R. Doef & M.-L. Meijer, 1994. **Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes.** Aquatic Botany 49: 193-196.

Phillips, G., D. Eminson & B. Moss, 1978. **A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwater.** Aquatic Botany 4: 103-126.

Phillips, G., R. Jackson, C. Bennett & A. Chilvers, 1994. **The importance of sediment phosphorus release in the restoration of very shallow lakes (The Norfolk-Broads, England) and implications for biomanipulation.** Hydrobiologia 275/276: 445-456.

Prejs, A., 1984. **Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences.** Aangehaald door: Van Donk, E., E. de Deckere, J. Klein Breteler & J. Meulemans, 1994. **Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake: effects on long-term recovery.** Verh. int. Ver. Limnol. 25: 2139-2143.

Proctor, V., 1967. **Storage and germination of Chara oospores.** Aangehaald door: Simons, J., M. Ohm, R. Daalder, P. Boers & W. Rip, 1994. **Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of a characean community , dominated by *Chara connivens*.** Hydrobiologia 275/276: 243-253.

Quak, J. & A. van der Spiegel (red.), 1992. **Cursus Visstandbeheer en Integraal Waterbeheer.** Organisatie te Verbetering van de Binnenvisserij, Nieuwegein, 402 p.

Raat, A., 1988. **Synopsis of biological data on the northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758.** In: Craig, J., 1996. **Pike, Biology and exploitation.** Chapman & Hall, London, 298 p.

Rattray, M., C. Howard-Williams & J. brown, 1991. **Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes.** Aquatic Botany 40: 225-237.

Reinertsen, H. & Y. Olsen, 1984. **Effects of fish elimination on the the phytoplankton community of an eutrophic lake.** Verh. int. Ver. Limnol. 22: 649-657.

Rip, W., M. van der Horst & A. Houwers, 1994. **Integrale eutrofiëringsbestrijding Botshol. Begeleidend onderzoek - Deelrapport I.** Provincie Utrecht, Dienst Water en Milieu, Bureau Oppervlaktewater, Utrecht, 127 p.

Roelofs, J. & F. Bloemendaal, 1988. **Trofie.** In: Bloemendaal, F. & J. Roelofs (red.), 1988. **Waterplanten en waterkwaliteit.** Stichting uitgeverij KNNV, Utrecht en Katholieke Universiteit, Nijmegen, p. 113-125.

Rogers, K. & M. Breen, 1980. **Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South African lake.** Journal of Ecology 68: 561-571.

Sand-Jensen, K. & M. Søndergaard, 1981. **Phytoplankton and epiphyte development and their shading effect on submerged macrophytes in lakes of different nutrient status.** Int. Gesamten Hydrobiol. 66: 529-552.

Sand-Jensen, K. & N. Revsbech, 1987. **Photosynthesis and light adaptation in epiphyte-macrophyte associations measured by oxygen microelectrodes.** Limnology and Oceanography 32: 452-457.

Scheffer, M., 1989. **Alternative stable states in eutrophic, shallow freshwater systems: a minimal model.** Hydrobiological Bulletin 23: 73-83.

Scheffer, M., S. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. **Alternative equilibria in shallow.** Tree 8: 275-279.

Scheffer, M. & E. Jeppesen, 1998. **Alternative stable states.** In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds), 1998. **The structuring role of submerged macrophytes in lakes.** Springer-Verlag, New York, p. 397-406.

Scheffer, M., 1998. **Ecology of Shallow Lakes.** Chapman and Hall, London, 357 p.

Søndergaard, M., T. Lauridsen, E. Jeppesen & L. Bruun, 1998. **Macrophyte-waterfowl interactions: Tracking a variable resource and the impact of herbivory and plant growth.** In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds), 1998. **The structuring role of submerged macrophytes in lakes.** Springer-Verlag, New York, p. 298-306.

Spence, D., 1964. **The macrophytic vegetation of freshwater lochs, swamps and associated fens.** p. 306- 425. In: Burnett, J. (eds). **The vegetation of Scotland.** Oliver & Boyd, Edinburgh and London, 613 p.

Stansfield, J., B. Moss & K. Irvine, 1989. **The loss of submerged pants with eutrophication III. Potential role of organochlorine pesticides: a palaeoecological study.** Freshwater Biology 22: 109-132.

Stephen, D., B. Moss & G. Phillips, 1997. **Do rooted macrophytes increase sediment phosphorus release?** Hydrobiologia 342/343: 27-34.

Timms, R. & B. Moss, 1984. **Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presense of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem.** Limnology and Oceanography 29: 472-486.

Van den Berg, M., 1996. **Ecologie van kranswieren in relatie met het waterbeheer in ondiepe meren. Rapportage 1994 - 1996.** RIZA Werkdocument 96.181X, Lelystad.

Van den Berg, M., R. Doef, F. Zant & H. Coops, 1997. **Kranswieren: helder water en macrfauna in de Veluwerandmeren.** De Levende Natuur 98, Themanummer randmeren: 14-19.

Van den Berg, M., H. Coops, J. Simons & A. de Keizer, 1998. **Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as function of temperature and light.** Aquatic Botany.

Van den Berg, M., H. Coops & J. Simons, in press A. **Propagule bank built up of charophytes and its significance for colonisation of a shallow lake.** Freshwater Biology.

Van den Berg, M., H. Coops, J. Simons & J. Pilon, in press B. **A comparative study on the use of carbon resources of *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus*.** Aquatic Botany.

Van der Winden, J., M. Poot, M. Van der Berg, T. Boudewijn & S. Dirksen, 1997. **Kranswieren: voedsel voor grote aantallen watervogels.** Levende Natuur 98, Themanummer: Randmeren: 34-41.

Van Dijk, G., 1989. **De invloed van het licht op de groei en ontwikkeling van *Potamogeton pectinatus* L. In het Veluwemeer.** In: De Redelijkheid, M. & M. Scheffer, 1990. **Verspreiding en dynamiek van ondergedoken waterplanten in de randmeren.** Rijkswaterstaat, D.B.W./RIZA Nota 90.036, Lelystad.

Van Donk, E., M. Grimm, D. Gulati & J. Klein Breteler, 1990. **Whole-lake food-web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem.** Aangehaald door: Meijer, M.-L., E. Jeppesen, E. van Donk, B. Moss, M. Scheffer, E. Lammens, E. van Nes, J. van Berkum, G. de Jong, B. Faafeng & J. Jensen, 1994. **Long-term responses to fish-stock reduction in small shallow lakes: interpretation of five-year results of four biomanipulated cases in The Netherlands and Denmark.** Hydrobiologia 275/276: 457-466.

Van Donk, E., R. Gulati, A. Iedema & J. Meulemans, 1993. **Macrophyte related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake.** Hydrobiologia 251: 19-26.

Van Donk, E., E. de Deckere, J. Klein Breteler & J. Meulemans, 1994. **Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake: effects on long-term recovery.** Verh. int. Ver. Limnol. 25: 2139-2143.

Van Donk, E. & R. Gulati, 1995. **Transition of a lake to turbid state six years after biomanipulation: mechanisms and pathways.** Water Science and Technology 32: 197-206.

Van Luijn, F., 1997. **Nitrogen removal by dentrification in the sediments of a shallow lake.** Proefschrift Landbouwuniversiteit, Wageningen.

Van Wijk, R., 1988. **Overlevingsstrategieën van waterplanten.** In: Bloemendaal, F. & J. Roelofs (red.), 1988. **Waterplanten en waterkwaliteit.** Stichting uitgeverij KNNV, Utrecht en Katholieke Universiteit, Nijmegen, p. 67-77.

Verschoor, A., 1997. **Oligotrofiëring ten behoeve van ecologisch herstel van nederlandse meren en plassen.** Witteveen+Bos Raadgevende ingenieurs b.v., Deventer, 73 p.

Weeda, E., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1991. **Nederlandse Oecologische Flora. Wilde Planten en hun Relaties 4.** Stichting Nationaal Fonds Natuur- en Milieuedducatie, 317 p.

Westlake, D., 1963. **Comparisons of plant productivity.** Biol. Rev. 38: 385-425.

Wium-Andersen, S., 1987. **Allelopathy among aquatic plants.** Archiv für Hydrobiologie Beih. 27: 167-172.

BIJLAGE: GEINTERVIEWDE DESKUNDIGEN

drs. M. van den Berg: Assistent in Opleiding aan de Vrije Universiteit, Amsterdam met als onderwerp kranswieren. Hij zal in 1998 promoveren. Drs. M. van den Berg is tevens verbonden aan en werkzaam bij het RIZA (Rijksinstituut voor Integrale Zoetwater en Afvalwaterbehandeling), Lelystad.

dr. E. van Donk: Medewerkster aan het NIOO (Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek), Nieuwersluis en aktief op het gebied van Actief Biologisch Beheer.

ir. M.-L. Meijer: Medewerkster bij het RIZA (Rijksinstituut voor Integrale Zoetwater en Afvalwaterbehandeling), Lelystad en aktief op het gebied van Actief Biologisch Beheer-projekten.

drs. W. Rip: Medewerkster bij DWR (Dienst Water en Riolering), Hilversum en aktief aan het projekt Botshol.

dr. J. Roelofs: Wetenschappelijk medewerker en universitair hoofddocent aan de Katholieke Universiteit, Nijmegen.

ir. M. de Ruiter: Medewerker DWR (Dienst Water en Riolerign), Hilversum en aktief aan het projekt Breukeleveense plas en Loosdrechtse plassen.

dr. L. Santamaría: Medewerker NIOO (Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek), Nieuwersluis en aktief op het gebied van vogelonderzoek.

drs. Y. Scheffer: Medewerkster DWR (Dienst Water en Riolering), Hilversum en aktief aan het projekt Ankeveense plassen.

drs. H. Schutten: Promovendus in Engeland. Hij doet onderzoek naar het effect van sedimenten op waterplanten. Tevens is drs. H. Schutten werkzaam bij het RIZA (Rijksinstituut voor Integrale Zoetwater en Afvalwaterbehandeling), Lelystad.

dr. J. Simons: Wetenschappelijk medewerker en universitair hoofddocent aan de Vrije Universiteit, Amsterdam.

dr. J. Vermaat: Medewerker IHE (International Institute for Hydraulic and Environmental Engineering), Delft, aquatisch ecoloog.