

**Het effect van maaitijdstip op de hergroei van drie soorten
ondergedoken waterplanten**
**Deelverslag van project 717 'Effecten van aard en frequentie van
mechanisch onderhoud op de hergroei van submerse waterplanten'**

F.H.H. Jacobs & E.P.H. Best

CABO-verslag 140
1990

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO-DLO)
Postbus 14, 6700 AA Wageningen, Nederland

<u>INHOUD</u>	<u>PAGINA</u>
Samenvatting	3
Summary	5
1. Inleiding	7
2. Materiaal en methoden	10
2.1. Opzet experiment	10
2.2. Aanplant en kweekomstandigheden	12
2.3. Oogsten en maaien plantenmateriaal	12
2.4. Bepalingen	12
2.5. Statistiek	13
3. Resultaten	15
3.1. Hoornblad	15
3.1.1. Statistische analyse biomassagegevens	15
3.1.2. Biomassaparameters	18
3.1.3. Abiotische factoren	23
3.2. Waterpest	25
3.2.1. Statistische analyse biomassagegevens	25
3.2.2. Biomassaparameters	25
3.2.3. Abiotische factoren	32
3.3. Kamfonteinkruid	34
3.3.1. Statistische analyse biomassagegevens	34
3.3.2. Biomassaparameters	36
3.3.3. Abiotische factoren	41
4. Discussie	43
4.1. Het effect van maaien op de hergroei van ondergedoken waterplanten	43
4.2. Groei van ondergedoken waterplanten en de effecten van beperking door licht, koolstof, stikstof en fosfaat	44
5. Conclusies	47
Literatuur	48
Bijlage Tabel 1. Toets ter vaststelling van het verschil in groei in 1989 tussen wel en niet gemaaide vegetaties, gemiddeld over het hele jaar.	49
Bijlage Tabel 2. Toets ter vaststelling van het verschil in groei in 1989 tussen wel en niet gemaaide vegetaties, gemiddeld per oogstdatum.	50

SAMENVATTING

Dit onderzoek werd uitgevoerd om het maaitijdstip vast te stellen waarop de hergroei na maaien van ondergedoken waterplanten minimaal was.

Er werd een twee-jarig (1988 en 1989) experiment opgezet, waarin de biomassavorming als respons op het verwijderen van de scheut gemeten werd. Deze respons werd vergeleken met de biomassavorming onder ongestoorde omstandigheden. Als groei werd beschouwd: de geoogste biomassa van een niet gemaaide vegetatie, zowel tijdens het eerste als het tweede jaar. Als hergroei werd beschouwd: de geoogste biomassa van een vegetatie tijdens het tweede jaar, na maaien in het eerste jaar.

De vier gekozen maaitijdstippen waren representatief voor de praktijk, n.l. voorjaar, zomer, najaar en laat najaar. Drie plantesoorten werden in het onderzoek betrokken die in de praktijk vaak problemen geven, namelijk Hoornblad (*Ceratophyllum demersum*), Waterpest (*Elodea nuttallii*) en Kamfonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*). Deze soorten verschillen in groeistrategie en hebben een levenscyclus die varieert van eenvoudig tot zeer ingewikkeld. Het experiment werd uitgevoerd in ondiepe (0,7 m water diepte) vijvers op het CABO-terrein (Wageningen).

Hoornblad: de hergroei het tweede jaar was vergelijkbaar met de groei.

De groei was het tweede jaar veel lager dan het eerste jaar. Dit zou het gevolg kunnen zijn van groeibeperking door licht en/of fosfaat het tweede jaar. Dit lichtgebrek, ten gevolge van fytoplanktonbloei, kwam tot uiting in de geringe biomassa en in de lage koolhydraatconcentraties (suikers en zetmeel). De mogelijkheid van een fosfaat-beperking werd afgeleid uit de lage fosforconcentraties van het plantenmateriaal (0,11-0,19% van het asvrij drooggewicht, AFDW), die onder de kritische literatuurwaardes lagen. Stikstofbeperking trad niet op.

Er is geen uitspraak te doen over het tijdstip, waarop maaien de vorming van de bovengrondse biomassa het volgend jaar het meest reduceert, daar maaien geen duidelijk effect op de hergroei van Hoornblad had.

Waterpest: de hergroei het tweede jaar was veel minder dan de groei, in de zomer maar vooral in de vroege en late herfst. Op de laatste oogstdatum (november) was de biomassa van de het voorgaande jaar gemaaide vegetatie 25 % van die van de ongemaaide vegetatie. De koolhydraatreserves, die zich grotendeels in de bovengrondse delen bevonden, werden sterk beïnvloed door

maaien.

De groei was het tweede jaar veel sterker dan het eerste jaar. Er was dus een duidelijk verschil tussen de groei in de kolonisatiefase en in de gevestigde fase. Lichtbeperking van de groei kan opgetreden zijn, maar werd in dit geval veroorzaakt door lichtuitdoving in de waterkolom door de biomassa van de hogere plant zelf en niet van fytoplankton.

Fosfaatbeperking trad niet op. Stikstofbeperking kan opgetreden zijn aan het eind van het tweede jaar, gezien de op dat moment lage stikstofconcentraties in de plant (scheut circa 1 %, wortel 2 % AFDW), maar dit werd niet bevestigd door een reductie in biomassa.

Het beste tijdstip om te maaien voor de praktijk zou in dit geval najaar of laat najaar zijn.

Kamfonteinkruid: de hergroei was het tweede jaar verschillend in de beide kweekvijvers; in de ene vijver vergelijkbaar aan de groei, in de andere vijver 20 tot 25 % van de groei in vroege en late herfst. Op de laatstgenoemde tijdstippen kan de plant met het maaien een groot deel verliezen van haar reserves (vooral koolhydraten), die anders in de ondergrondse organen opgeslagen zouden zijn. Bovendien gaan met het verwijderen van de bladeren waarschijnlijk de organen verloren die de prikkel voor tubervorming kunnen opvangen.

De groei verschilde sterk in beide vijvers: in de ene vijver werd beide jaren een vergelijkbare hoeveelheid biomassa gevormd, in de andere vijver het eerste jaar weinig en het tweede jaar veel meer, vooral in de vorm van tubers. Het verschil in groeirespons in beide vijvers werd vooral toegeschreven aan het moment waarop tubervorming werd geïnduceerd. Inductie werd gerelateerd aan het doorzicht van de waterkolom. De meeste koolhydraatreserves waren ondergronds opgeslagen, vooral in de tubers. Zetmeel was hiervan kwantitatief het belangrijkste, en bereikte concentraties van maximaal 50 % AFDW in de tubers. De suikerconcentraties waren hoger in de wortels dan in de tubers. Lichtbeperking van de groei is waarschijnlijk niet opgetreden, daar de scheuten hun fotosynthetiserende organen grotendeels aan het wateroppervlak concentreerden. Fosfaatbeperking halverwege het eerste jaar kan niet uitgesloten worden, gezien de lage fosforconcentraties in de scheut (0,2 % AFDW). Stikstofbeperking kan in de zomers van beide jaren opgetreden zijn, gezien de lage stikstofconcentraties in de scheut (eerste jaar 1,7 %, tweede jaar 1,4 % AFDW). Het beste tijdstip om te maaien voor de praktijk zou ook in dit geval najaar of laat najaar zijn.

SUMMARY

The aim of this investigation was to determine the moment of weed cutting at which the regrowth of submerged angiosperms was lowest.

A two-year (1988 and 1989) experiment was designed in which the biomass formation in response to the removal of the shoot was measured. This response was compared with undisturbed biomass formation. Growth was defined as the biomass harvested the first as well as the second year from a previously not mown vegetation. Regrowth was defined as the biomass harvested the second year from a vegetation which had been mown the first year.

The four moments chosen were characteristic for management practice in water courses, notably spring, summer, early and late autumn. Three aquatic macrophyte species were tested, which regularly pose problems in management practice, namely Hornwort (*Ceratophyllum demersum*), Elodea (*Elodea nuttallii*) and Sagopondweed (*Potamogeton pectinatus*). These species differ in growth strategy and their life cycle varies from plain to very intricate. The experiment was carried out in shallow (0.70 m water depth) ponds on the grounds of the Centre for Agrobiological Research (Wageningen).

Hornwort: regrowth the second year of the experiment was similar to growth.

Growth was far less in the second than in the first year. This may be due to the limitation of growth by light and/or phosphate availability the second year. Light limitation, caused by phytoplankton blooms, was indicated by the low macrophyte biomass and the low carbohydrate concentrations (sugars and starch). The possibility of phosphate limitation was derived from the low phosphorus concentrations in the plant material (0.11-0.19% AFDW), which are below the values indicated as critical in literature. Nitrogen limitation did not occur.

It is not feasible to decide on one particular moment at which weed cutting the previous year reduces the aboveground biomass the most, because weed cutting did not significantly affect regrowth in the present case.

Elodea: regrowth in the second year of the experiment was far lower than growth, in summer but especially in early and late autumn. At the last harvest date biomass of the previously cut vegetation was 25 % of that of the control vegetation. The carbohydrate reserves, which occurred largely in the aboveground plant organs, were strongly influenced by weed

cutting.

Growth in the second year was far stronger than in the first year. There was obviously a large difference between growth in the colonization and in the established phase. Growth may have been light-limited, but in this case due to light attenuation within the water column by the macrophyte biomass and not by that of phytoplankton. Phosphate limitation did not occur. Nitrogen limitation may have occurred late in the second year considering the then low nitrogen concentrations in the macrophyte (shoot about 1 %, root 2 % AFDW), but this was not confirmed by a reduction in biomass.

Weed cutting in early and late autumn reduces aboveground biomass the following year most effectively in *Elodea*.

Sagopondweed: regrowth in the second year differed strongly in both experimental ponds: in one pond it was similar to growth, in the other pond 20 to 25 % of growth in early and late autumn. At the latter moments the vegetation may lose most of its storage compounds (largely carbohydrates) by weed cutting, which would otherwise have been stored underground. Moreover, the trigger receptors for tuber formation are probably lost with the removal of shoots. Growth differed also strongly between both ponds: in one pond biomass formation was similar both years, while in the other pond the first year it was low and the second year it was high (mainly composed by tubers). The difference in growth in both ponds was mainly attributed to the moment at which tuber formation was induced. Induction was related to water transparency. Most carbohydrate reserves were stored underground, in the tubers. Starch was quantitatively most important and reached concentrations of maximally 50 % AFDW in the tubers. The sugar concentrations were higher in roots than in tubers. Light limitation of growth probably did not occur, because the shoots concentrated their photosynthesising organs largely at the water surface. Phosphate limitation halfway the first year can not be excluded, taking the low phosphorus concentrations of the shoot (0.2 % AFDW) into consideration. Nitrogen limitation may have occurred in the summer of both years, taking the low nitrogen concentration of the shoot (first year 1.7 %, second year 1.4 % AFDW) into consideration.

Weed cutting in early and late autumn reduces aboveground biomass the following year also most effectively in *Sagopondweed*.

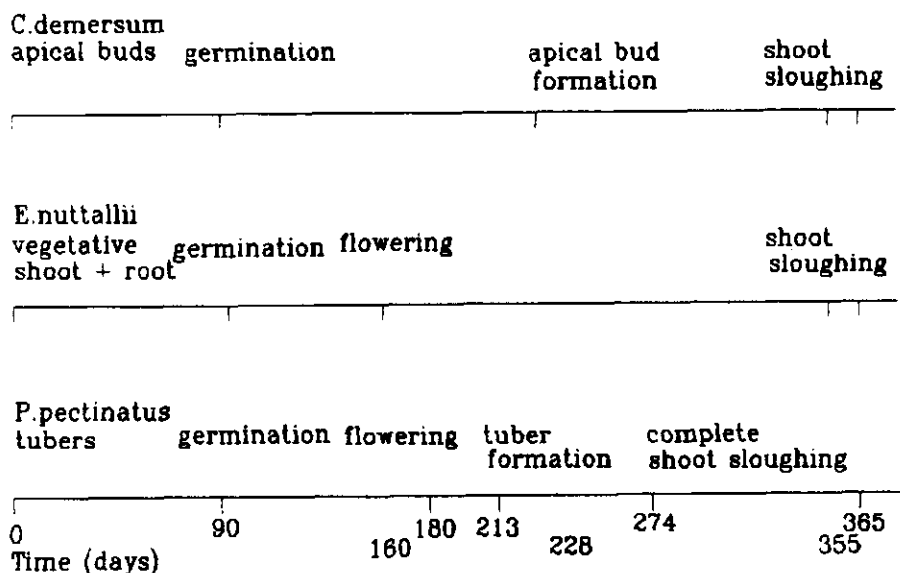
1. INLEIDING

Waterlopen

Waterlopen zijn gewoonlijk begroeid met waterplanten. In landbouwgebieden hebben waterlopen gewoonlijk in de eerste plaats een waterdoorvoerende functie. Overtollig water van omliggende landbouwgebieden moet snel kunnen worden afgevoerd, of de wateraanvoer snel plaatsvinden. Een dichte waterplante-begroeiing kan de waterdoorvoer belemmeren, maar stabiliseert tevens de taluds en bodem. Om de belemmering in waterdoorvoer te voorkomen, terwijl toch beperkte plantengroei wordt toegestaan, worden de waterlopen regelmatig gemaaid, hetgeen met hoge kosten gepaard gaat. Een beperking van deze kosten door te maaien op een voor de planten cruciaal moment, zodat de hergroei beperkt blijft, zou wenselijk zijn. Hiervoor is inzicht in de hergroei van waterplanten als reactie op maaibeheer nodig.

Waterplanten

Er kunnen drie groepen waterplanten onderscheiden worden namelijk ondergedoken, in de bodem wortelende waterplanten met boven het water uitstekende bladeren, en drijvende waterplanten. In dit experiment gaat het om drie soorten ondergedoken waterplanten, namelijk Hoornblad, Waterpest en Kamfonteinkruid, die in deze volgorde een toenemende ingewikkeldheid van levenscyclus hebben (Fig.1).



Figuur 1. Levenscycli van Hoornblad (*C. demersum*), Waterpest (*E. nuttallii*) en Kamfonteinkruid (*P. pectinatus*).
Life cycles of Hornwort (*C. demersum*), Elodea (*E. nuttallii*) and Sagopondweed (*P. pectinatus*).

Hoornblad (*Ceratophyllum demersum* L.) heeft een relatief eenvoudig bouwplan, dat wil zeggen dat gedurende de hele levenscyclus alleen een scheut te onderscheiden is. De plant overwintert d.m.v. winterknoppen (toppen van scheuten). Kieming hiervan vindt plaats eind maart/begin april. De groei heeft in de zomer plaats. Bloei treedt gewoonlijk niet op in Nederland. De vorming van winterknoppen vindt plaats aan het eind van de zomer en de rust wordt geïnitieerd in de vroege herfst. Aan het begin van de winter sterven de scheuten van onderen af en komen de winterknoppen vrij. Waterpest (*Elodea nuttallii* Michx.) heeft een ingewikkelder bouw, met duidelijk te onderscheiden stengels, bladeren en wortels. De plant overwintert met al deze organen, maar een lage biomassa. De groei start met de vorming van nieuwe scheuten in het vroege voorjaar. De groei heeft plaats gedurende de zomer en het vroege najaar. De bloei vindt plaats in het begin van de zomer. Zaden worden niet gevormd. De levenscyclus eindigt met een gedeeltelijk afsterven van de scheut in het begin van de winter.

Kamfonteinkruid (*Potamogeton pectinatus* L.) kiemt in het vroege voorjaar vanuit tubers, turions of zaden. Tubers zijn ondergronds gevormde knollen; turions in de bladoksels gevormde winterknoppen. Bloei vindt plaats in het midden van de zomer. Zaadvorming treedt wel op, maar voortplanting is vrijwel volledig vegetatief. De vorming van de reserveorganen (tubers en turions) neemt van voorzomer naar herfst toe en de levenscyclus eindigt met een volledig afsterven van de scheut in de herfst.

Groei en hergroei

De groei van ondergedoken waterplanten wordt voor een belangrijk deel bepaald door abiotische factoren zoals licht, temperatuur, en de beschikbaarheid van anorganische koolstof, stikstof en fosfaat. Groei heeft plaats als de energie vastgelegd tijdens de fotosynthese groter is dan de energie nodig voor het onderhoud van de plant.

Hergroei, in dit geval gedefiniëerd als de biomassavorming als reactie op het verwijderen van de bovengrondse biomassa (maaien), wordt in sterke mate bepaald door de resterende reserves dat wil zeggen de hoeveelheid biomassa, reserves aan koolhydraten en mineralen, en de aard van de organen.

Doel van het experiment

In dit experiment is de relatie tussen het tijdstip van maaien en de

hergroei van ondergedoken waterplanten onderzocht. Het gaat hierbij om drie soorten die massaal in watergangen van landbouwgebieden kunnen voorkomen. De effecten van vier maaitijdstippen zijn in het onderzoek betrokken, namelijk begin mei (dagno 122), eind juli (dagno 212), begin september (dagno 244) en eind november (dagno 324).

2. MATERIAAL EN METHODEN

2.1. Opzet experiment

Het experiment werd dusdanig opgezet dat de kans om significante effecten van maaitijdstip te vinden groot was.

* Drie plantesoorten waren in het experiment betrokken.

* Het effect van 4 oogsttijdstippen op de groei en de hergroei werd onderzocht.

De tijdstippen werden aangegeven met dagnummers, waarbij 1 januari overeenkomt met dagno 1.

* Definities groei en hergroei:

- groei : biomassa geoogst tijdens experimenteel jaar 1 en jaar 2, op 4 tijdstippen (8 oogsten)

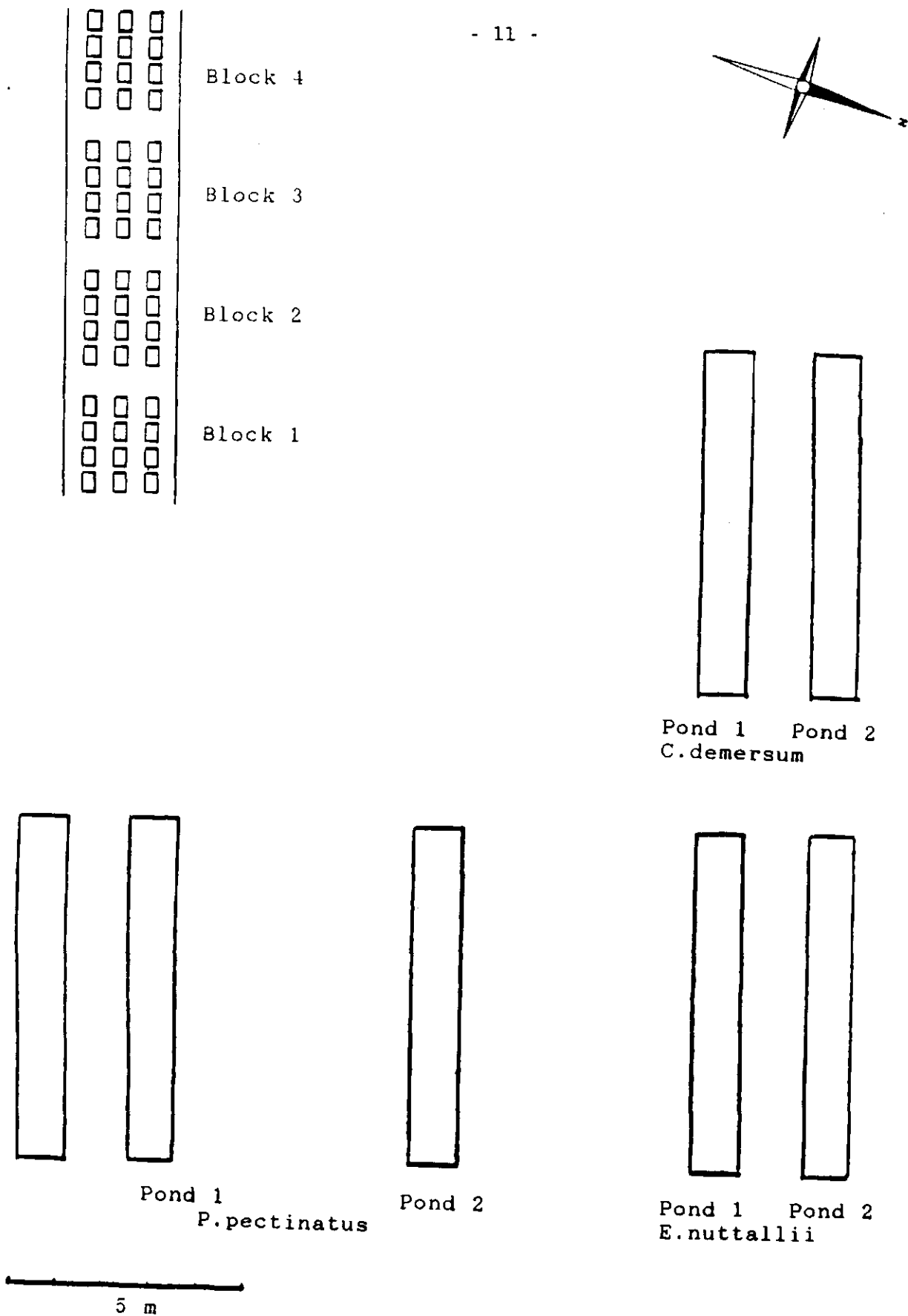
- hergroei: biomassa geoogst tijdens experimenteel jaar 2 op 4 tijdstippen, van een vegetatie die in jaar 1 op overeenkomstige tijdstippen als jaar 2 gemaaid was (4 oogsten)

* Het effect van elk oogsttijdstip werd totaal 4 x bepaald (4 herhalingen) per onafhankelijke duplo. Elke herhaling was gerangschikt in een blok. Er waren dus 4 blokken met elk 12 verschillende oogsten per blok. Plaatsing van de oogsten binnen de 4 blokken was onafhankelijk, dat wil zeggen door loting per vijver bepaald.

* Er waren per plantesoort 2 onafhankelijke duplo's, dat wil zeggen 2 vijvers. Het totaal aantal vijvers was 6.

* De vijvers waren elk 15,2 m lang en 3,3 m breed.

* Overzicht experiment: zie Fig.2.



Figuur 2. Overzicht veldsituatie, ligging van de vijvers ten opzichte van elkaar. Inzet linksboven: ligging van de plantenbakjes, gerangschikt in vier blokken binnen elke vijver.
Field situation, position of the ponds. Left upper corner: arrangement of the trays in four blocks within each pond.

2.2. Aanplant en kweekomstandigheden

Het plantenmateriaal voor de kweek bestond voor Hoornblad uit winterknoppen, afkomstig uit een sloot in de polder 'Groot en klein oud Aa' in de buurt van Breukelen. Voor Waterpest is gebruik gemaakt van scheuten afkomstig uit het v. Limburg Stirumkanaal en voor Kamfonteinkruid van tubers afkomstig uit het Westerkanaal, beiden gelegen in het waterwingebied van de Gemeente waterleiding Amsterdam bij Vogelenzang.

De aanplant vond plaats in het november 1987, het experiment in 1988 en 1989. In 1988 werd eenderde deel van de planten op 5 cm hoogte boven de bodem afgeknipt en een derde deel volledig geoogst. In 1989 werd de rest geoogst.

De planten groeiden in plastic bakjes gevuld met een mengsel van teelt-aarde en zand in de verhouding 7:3. Deze rijke grond was door een laagje van 2 cm scherp zand afgesloten van het bovenliggende water om verrijking van het bovenstaande water te voorkomen en daarmee algengroei te vermijden. De bakjes stonden op een diepte van 0,70 m.

Het water van de 2 Kamfonteinkruid-vijvers werd stromend gehouden door het rond te pompen. Het water van de overige vijvers stond stil.

2.3. Oogsten en maaien plantenmateriaal

Elk meettijdstip werden de te oogsten bakjes in zijn geheel op de kant gebracht.

Voor het oogsten werd het plantenmateriaal schoongespoeld en opgedeeld in bovengrondse en ondergrondse delen. Voor Hoornblad werd alleen de scheut onderscheiden, voor Waterpest scheut en wortels, en voor Kamfonteinkruid scheut, wortels en tubers.

Voor het maaien werden de scheuten op 5 cm hoogte afgeknipt en het bakje met plantenmateriaal vervolgens teruggeplaatst op de bodem.

2.4. Bepalingen

Plantenmateriaal

Het plantenmateriaal werd gevriesdroogd, en vervolgens gemalen. Van submonsters hiervan werden het asgehalte en enkele andere chemische parameters bepaald. Het asvrij drooggewicht (AFDW) werd als maat voor de biomassa genomen. De as werd bepaald als residu van een 1 uur bij 55 °C

verhit droog monster.

Het CHN-gehalte werd bepaald d.m.v. elementair-analyse volgens Dumast (Monar, 1965; -, 1972). Het fosforgehalte werd colorimetrisch gemeten, na natte destructie van het plantenmateriaal met een mengsel van geconcentreerd zwavelzuur en salpeterzuur (Rameau & Ten Have, 1951; Parch & Tracey, 1956; Vertregt & Pannebakker, 1975).

De koolhydraatreserves werden als volgt gekwantificeerd. Suiker: in een ethanol-extract m.b.v. een natrium-thiosulfaat-titratie (Schaeffer & Somogyi, 1970); zetmeel als suiker, na hydrolyse met het enzym amyloglucosidase.

Fysisch-chemische factoren

De watertemperatuur en het doorzicht zijn tijdens het hele experiment om de twee weken bepaald. Voor de hoeveelheid instraling (stralingssom/dag) is gebruik gemaakt van de weergegevens van het Meteorologisch instituut in Wageningen.

Ook de bicarbonaatconcentratie en de pH werden tweewekelijks gemeten. Bicarbonaat werd bepaald door middel van titratie met een verdunde HCl-oplossing. Bovendien werden aan het eind van het eerste en het tweede jaar van het experiment de totaal-fosfaat- en totaal-stikstof-concentratie bepaald in het water van alle vijvers (Golterman, 1969).

2.5. Statistiek

Er werd een variantie-analyse uitgevoerd op de gevonden biomassa-waarden. Per soort werd, indien aanwezig, zowel de bovengrondse als de totale biomassa in de analyse betrokken. Er werd gebruik gemaakt van het statistisch pakket GENSTAT V. Een verschil werd significant genoemd als de kans dat het in beschouwing genomen effect aan een andere factor toe te schrijven was, $< 5\%$ was.

De volgende vragen werden getoetst:

1. Is de groei van een vegetatie die het voorgaande jaar gemaaid is verschillend van de groei van een niet-gemaaide vegetatie? De toets werd uitgevoerd per soort, zowel op de volledige dataset (4 oogstdata) als per oogstdatum.
2. Is dit verschil volledig toe te schrijven aan de factor maaien? Zo niet, is er dan een interactie tussen de factoren maaien en leeftijd?
3. Is er een significant verschil in de groei van een vegetatie tussen het

eerste en tweede jaar van vestiging (jaar 1 en 2)?

4. Is er een significant verschil aantoonbaar tussen de plantengroei in twee verschillende kweekvijvers (vijver 1 en 2)?

3. RESULTATEN

3.1. Hoornblad

3.1.1. Statistische analyse biomassagegevens

Er werd onderzocht of het maaien van een vegetatie in het eerste jaar leidt tot een biomassa in het tweede jaar die verschilt van de biomassa van een vegetatie die het voorafgaande jaar niet gemaaid was (vergelijking gestoorde met ongestoorde groei; Fig.3, Bijlage Tabel 1,2). Er bleek bij Hoornblad geen significant effect van storing op de biomassa gemiddeld over het hele jaar te zijn. Uit toetsing per oogstdatum bleek op geen enkel tijdstip een significant verschil tussen ongestoorde en gestoorde groei aantoonbaar. (dagno 324, Fprob.=0,191)

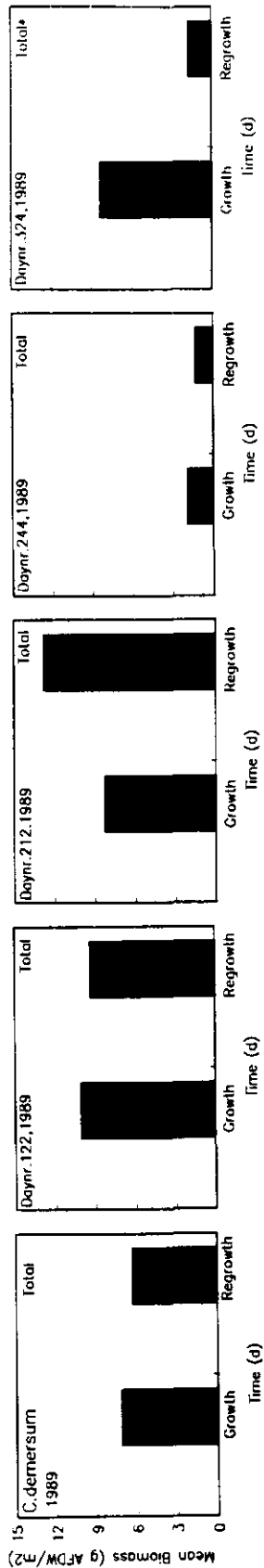
Er werd geen interactie tussen de factoren leeftijd en maaien aangetoond (Tabel 1; Fprob.lt.-m. 0,314).

De biomassa in het eerste jaar was significant hoger dan die van het tweede jaar, zowel als de biomassagegevens van beide vijvers werden samengevoegd voor de toetsing (Tabel 2a), als wanneer de biomassagegevens per vijver werden getoetst (Tabel 2b,c).

Er was geen significant verschil in biomassaontwikkeling in vijver 1 ten opzichte van die in vijver 2, noch bij ongestoorde noch bij gestoorde groei (Tabel 3).

Tabel 1. Toets ter vaststelling van een mogelijke interactie tussen de factoren maaien en leeftijd van de vegetatie, en van het effect van leeftijd op de groei en hergroei.
Selectie data: Biomassa vijver 1 + vijver 2, jaar 1989, gestoorde en ongestoorde vegetatie.

Soort	Fprobability	
	leeftijd-maaien	leeftijd
Hoornblad	0,314	0,685
Waterpest	0,001	0,001
Kamfonteinkruid	0,189	0,702



Figuur 3. Toetsing van het effect van maaaien in het voorafgaande jaar op de hergroei van Hoornblad, gemiddeld over het hele jaar (links) en per oogstdatum.
Testing the effect of mowing the previous year on the regrowth of Hornwort; average of the whole year and per harvest date.

Tabel 2a. Toets ter vaststelling van het verschil in groei in 1988 en 1989. De biomassawaarden zijn de gemiddelden van de vier oogstdata. Vijver 1+2.
Selectie data: Biomassa vijver 1 + vijver 2, ongestoorde vegetatie, jaren 1988 en 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability jaar
		1988	1989	
Hoornblad	B*	44,1	6,4	0,002
	T*	44,1	6,4	0,002
Waterpest	B*	55	405	0,001
	T*	61	428	0,001
Kamfonteinkruid	B*	7,5	5,8	0,457
	T*	9,8	22,4	0,148

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Tabel 2b. Vijver 1. Selectie data: Biomassa vijver 1, ongestoorde vegetatie, jaren 1988 en 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability jaar
		1988	1989	
Hoornblad	B*	40,6	9,5	0,053
	T*	40,6	9,5	0,053
Waterpest	B*	45	448	0,043
	T*	50	476	0,042
Kamfonteinkruid	B*	9,1	4,5	0,214
	T*	12,1	10,8	0,722

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Tabel 2c. Vijver 2. Selectie data: Biomassa vijver 2, ongestoorde vegetatie, jaren 1988 en 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability jaar
		1988	1989	
Hoornblad	B*	47,6	3,2	0,046
	T*	47,6	3,2	0,046
Waterpest	B*	65	363	0,011
	T*	72	379	0,010
Kamfonteinkruid	B*	6,0	7,1	0,214
	T*	7,5	34	0,722

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Tabel 3. Toets ter vaststelling van het verschil in groei tussen vijver 1 en vijver 2. De biomassawaarden zijn de gemiddelden van de vier oogstdata in 1989. Deze toets werd slechts uitgevoerd op de dataset van een jaar, omdat was aangetoond dat de groei in beide jaren meestal significant verschilde.
Selectie data: Biomassa vijver 1 en vijver 2, ongestoorde groei, jaar 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability vijver
		Vijver 1	Vijver 2	
Hoornblad	B*	11,9	2,4	0,024
	T*	11,9	2,4	0,024
Waterpest	B*	169	116	0,094
	T*	186	132	0,117
Kamfonteinkruid	B*	4,6	5,8	0,642
	T*	13	20	0,435

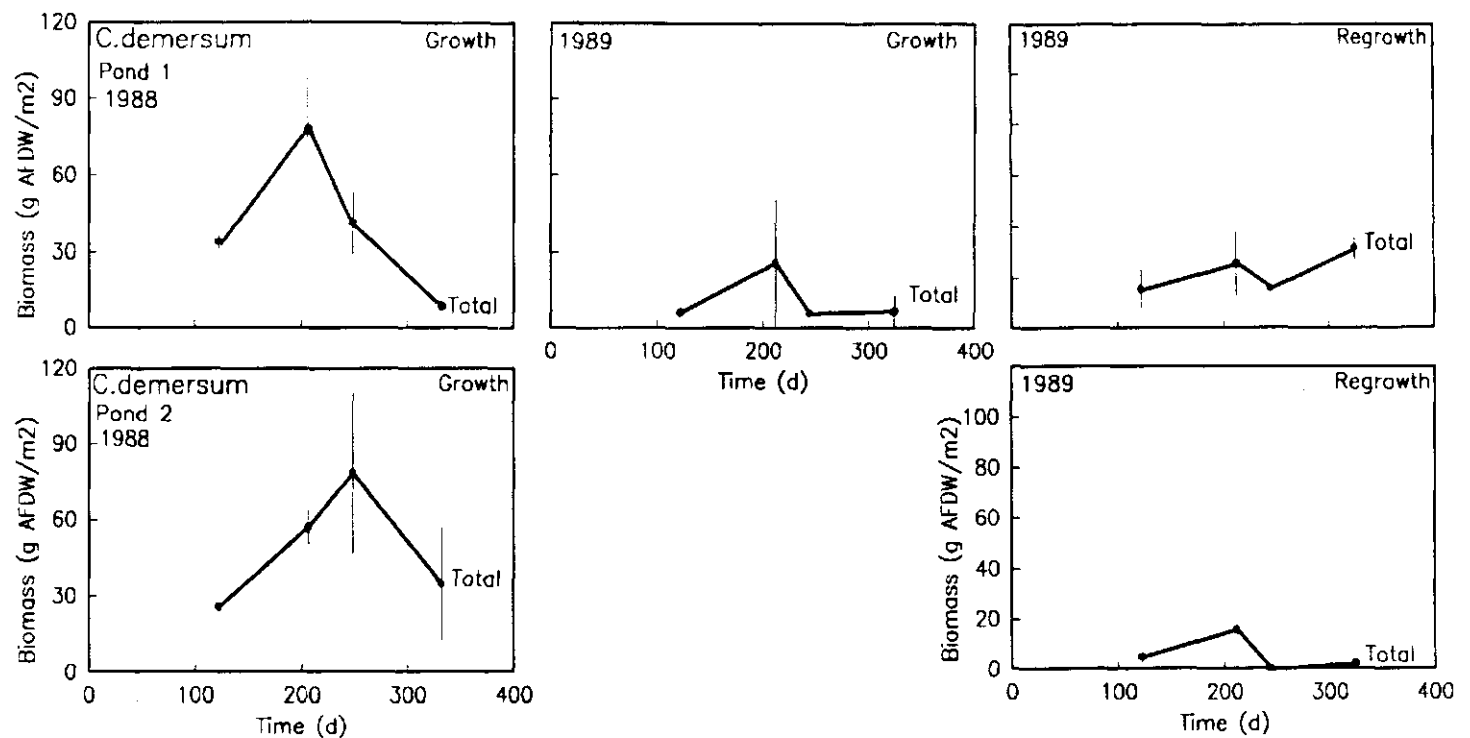
* B: Bovengrondse biomassa; T: Totaal.

3.1.2. Biomassaparameters

Groei en hergroei

De biomassavorming in de tijd was het eerste jaar vergelijkbaar in beide vijvers, alleen trad het maximum eerder op in vijver 1 dan in vijver 2 (Fig.4, groei). Het verloop van de biomassa was ook het tweede jaar na maaien in het voorafgaande jaar vergelijkbaar in beide vijvers, zij het veel lager dan in het eerste jaar (Fig.4, groei).

De biomassa van de vegetatie het tweede jaar na maaien in het voorafgaande jaar (Fig.4, hergroei) was vergelijkbaar met die van een ongestoorde vegetatie het tweede jaar, met uitzondering van de laatste oogstdatum. De hergroei was in het late najaar duidelijk hoger dan de groei, namelijk respectievelijk 31 en 6,6 g AFDW/m² in vijver 1.

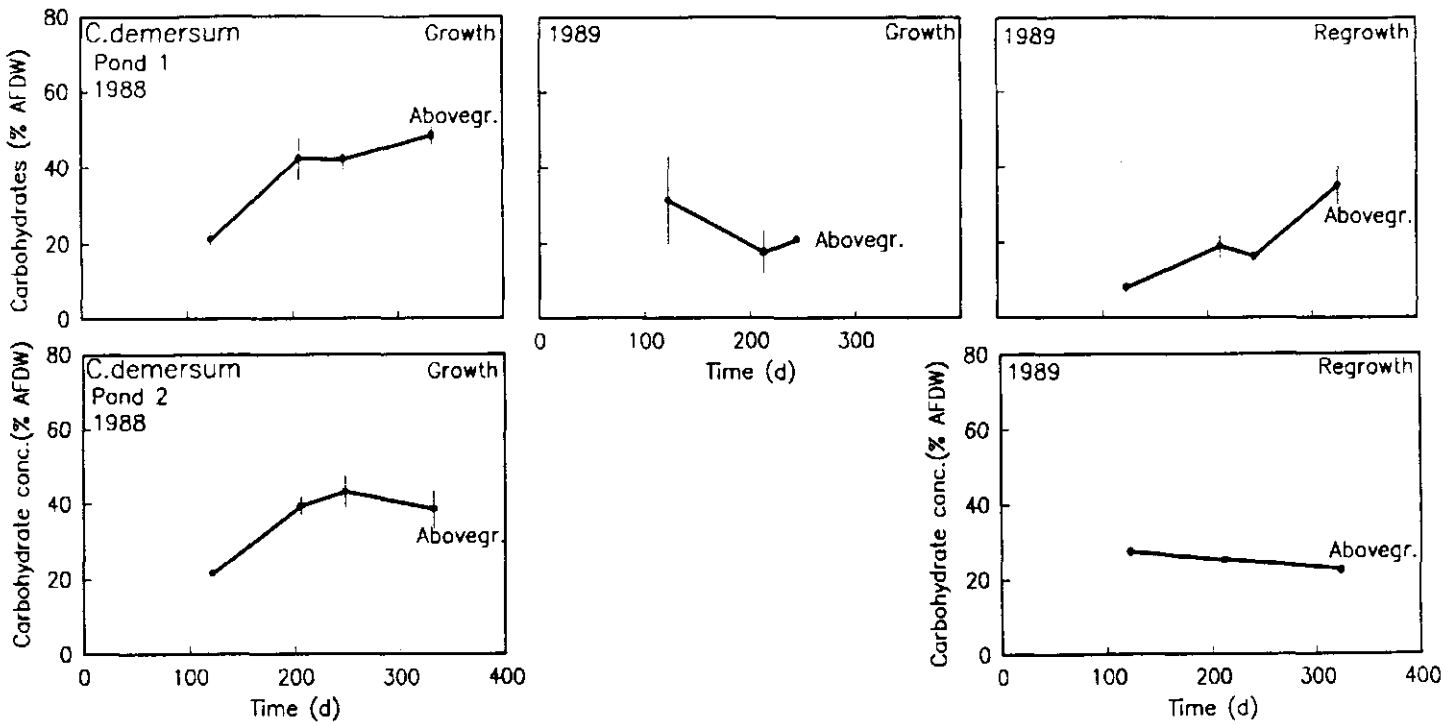


Figuur 4. Het verloop van de biomassa van Hoornblad in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The biomass time course of Hornwort, during two years in two ponds.

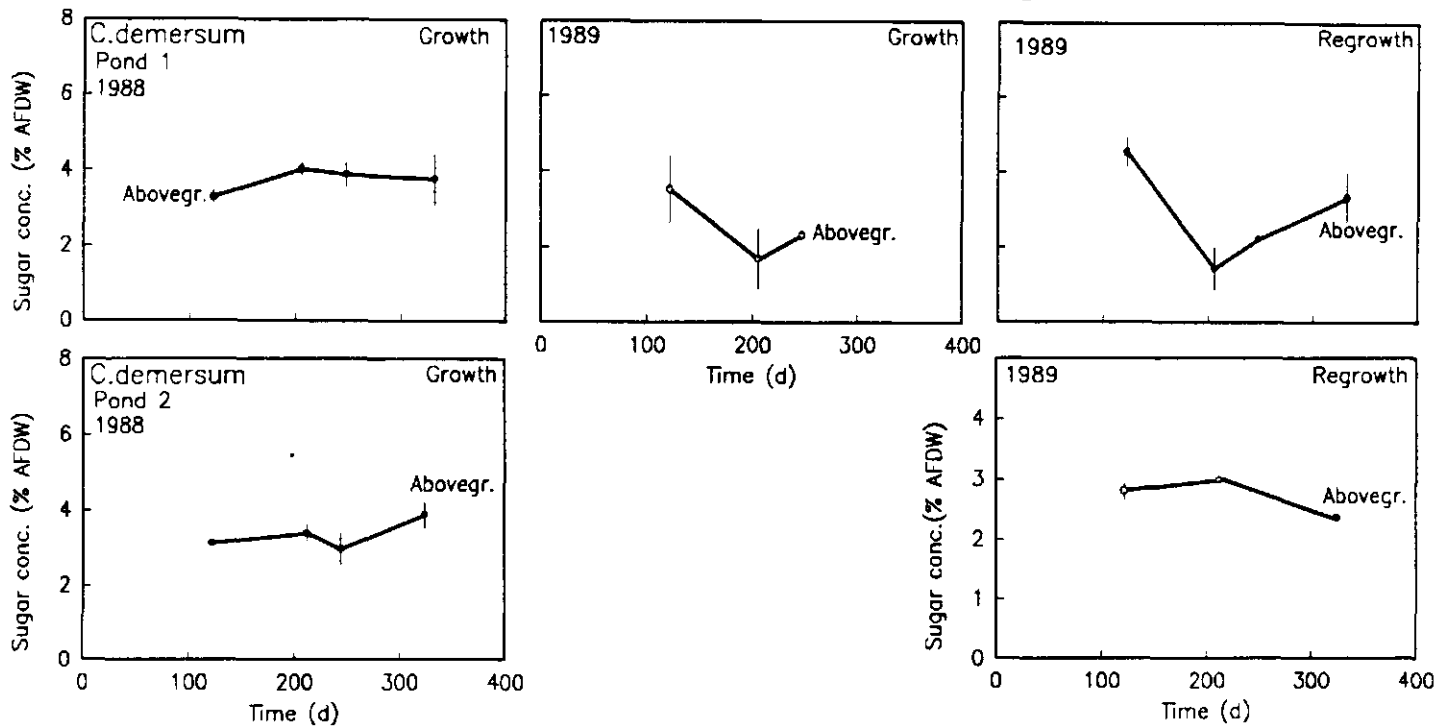
Koolhydraat- en minerale reserves

De totaal koolhydraatconcentratie lag het eerste jaar op een hoger peil dan het tweede jaar (Fig.5, groei en hergroei). De suikerconcentratie lag het eerste jaar rond 4 %, het tweede jaar rond 3 % AFDW (Fig.6, groei en hergroei). De suikerconcentratie vertoonde geen duidelijk verschil in de ongestoorde t.o.v. de gemaaid vegetatie.

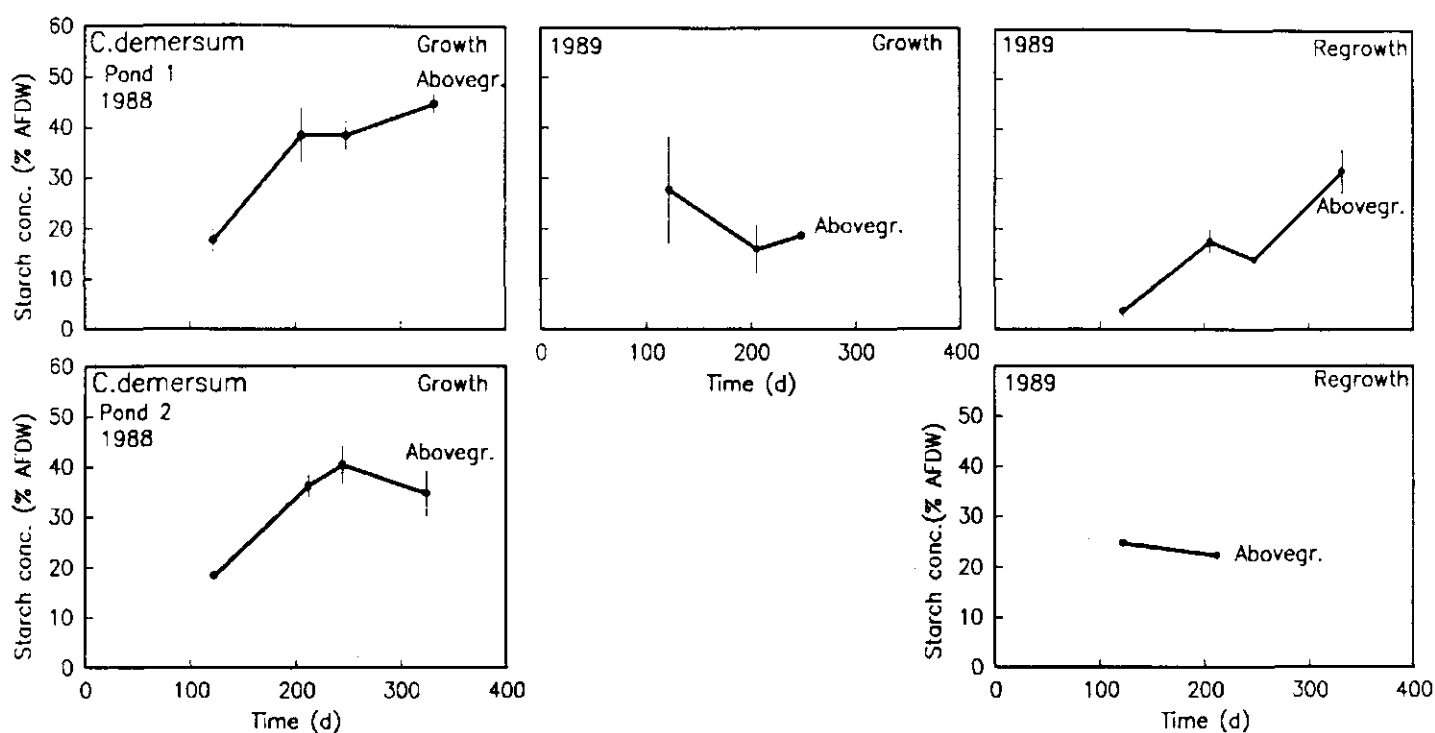
De zetmeelconcentratie lag het eerste jaar rond 40 %, het tweede jaar rond 25 % AFDW (Fig.7, groei en hergroei). Deze nam het eerste jaar toe van 20 tot 40 % AFDW in de ongestoorde vegetatie van beide vijvers (Fig.7, groei). Daarna nam het af tot 20 % in de ongestoorde vegetatie van vijver 1, terwijl de vegetatie in vijver 2 verdwenen was. In de gemaaid vegetatie steeg het echter van 3 tot 30 % in vijver 1 en bleef het vrijwel constant op 23 % in vijver 2 (slechts 2 meetpunten; Fig.7, hergroei).



Figuur 5. Het verloop van de totaal koolhydraatconcentratie in Hoornblad in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of carbohydrate concentration of Hornwort, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.



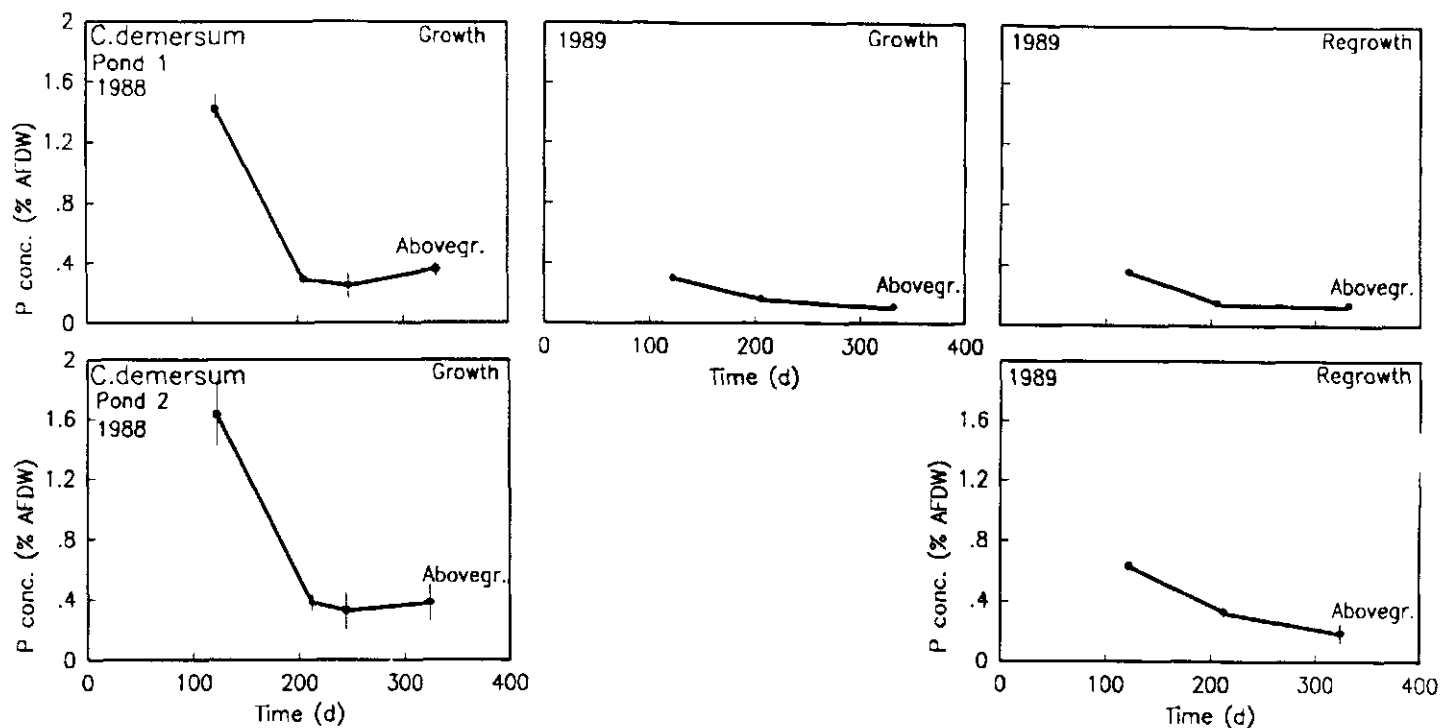
Figuur 6. Het verloop van de suikerconcentratie in Hoornblad in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of sugar concentration of Hornwort, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.



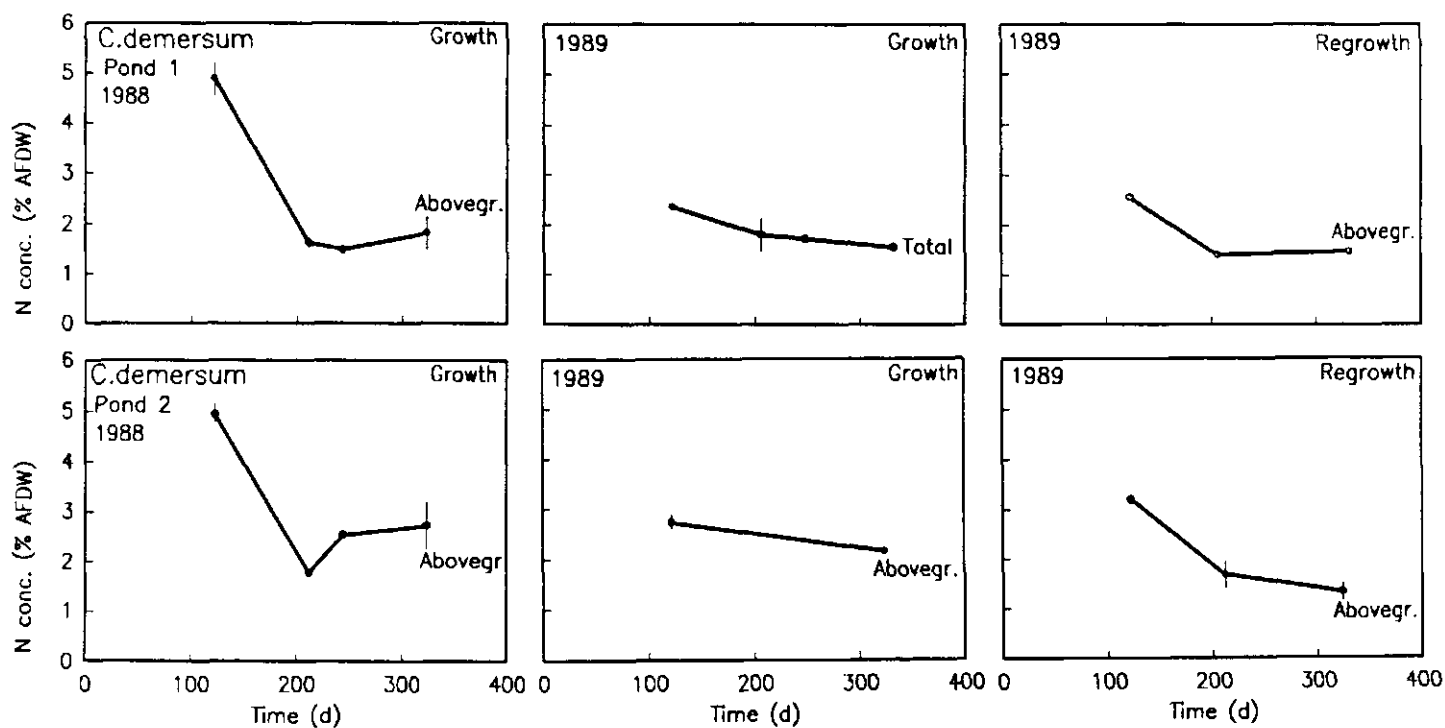
Figuur 7. Het verloop van de zetmeelconcentratie in Hoornblad in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of starch concentration of Hornwort, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

De P-concentratie vertoonde een vergelijkbaar verloop in de vegetatie in beide vijvers (Fig.8). Deze daalde het eerste jaar sterk, van 1,5 tot 0,25 % AFDW, en stabiliseerde vanaf juli op 0,3 a 0,4 % AFDW (Fig.8, groei). Deze lag het tweede jaar veel lager en nam bovendien nog enigszins af (tot 0,11 % in vijver 1, groei; tot 0,14- 0,19 % in de vijvers 1 en 2, hergroei).

De N-concentratie gaf een met de P-concentratie vergelijkbaar verloop in de tijd te zien (Fig.9). Het daalde sterk in de loop van het eerste jaar, van 4,9 tot 1,8 % AFDW, stabiliseerde het tweede jaar op het eindniveau van het eerste jaar in de ongestoorde vegetatie (Fig.9, groei) en nam licht af in de gemaaide vegetatie van 2,9 tot 1,4 % AFDW (Fig.9, hergroei).



Figuur 8. Het verloop van de P-totaal concentratie in Hoornblad in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of total-P concentration of Hornwort, during two years in two ponds.



Figuur 9. Het verloop van de N-totaal concentratie in Hoornblad in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of total-N concentration of Hornwort, during two years in two ponds.

3.1.3. Abiotische factoren

Temperatuur, licht en bicarbonaat-, totaal-fosfaat- en totaal-stikstofconcentraties van het water. De watertemperatuur vertoonde een normaal seizoensgebonden verloop. Het jaar 1988 was een iets koeler jaar dan 1989, vooral in de herfst. De verschillen in watertemperatuur tussen de zes verschillende vijvers, twee vijvers per plantesoort, was minimaal (Fig.10).

De instraling was het eerste jaar vooral in het voorjaar iets hoger dan het tweede jaar; vergelijk hiervoor de stralingssom van beide jaren op dagno 100. Tussen de vijvers onderling was uiteraard geen enkel verschil in dit opzicht.

De extinctiecoëfficiënten van beide vijvers lagen het eerste jaar op een vrij constant laag niveau van 1 tot 2/m. Ze waren het tweede jaar veel hoger (2 tot 6/m) en vertoonden een grillig verloop. In het voorjaar lagen ze rond de 2/m, namen vervolgens sterk toe, tot 6 in vijver 1 en tot 3 in vijver 2, en bleven vervolgens fluctueren op een niveau van circa 4.

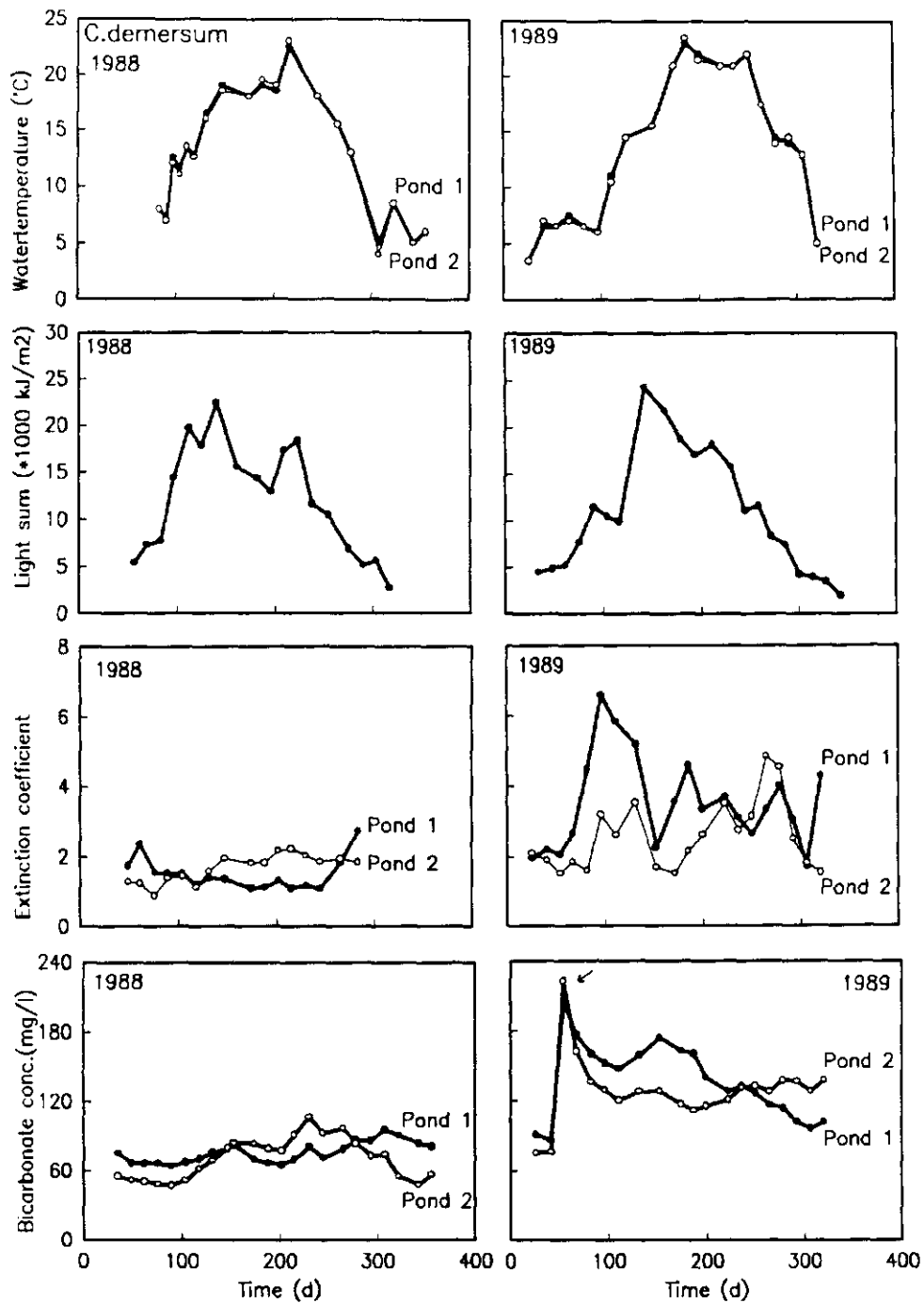
De bicarbonaatconcentratie was het eerste jaar laag, namelijk 60 tot 80 mg/l voor beide vijvers (normale waarden voor hard water zijn 250 mg/l). Deze nam sterk toe (door toevoeging van bicarbonaat in vaste vorm) in maart tot 200 mg/l in beide vijvers en nam vervolgens geleidelijk af tot 100 mg/l in vijver 1 en wat sneller tot 120 mg/l in vijver 2.

De totaal-fosfaat-concentratie van het water was laag, namelijk 0,06 mg/l, in beide vijvers, beide jaren (Tabel 4).

De totaal-stikstof-concentratie was hoog. Deze vertoonde een daling van 10,4 mg/l in het eerste jaar naar 7,9 mg/l in het tweede jaar (beide vijvers gemiddeld; Tabel 4).

Tabel 4. De totaal-fosfaat- en totaal-stikstof-concentraties gemeten in het water van de kweekvijvers. Meting 1988, dagno 342; 1989, dagno 348.

Soort		Totaal-fosfaat (mg/l)		Totaal-stikstof (mg/l)	
		Vijver 1	Vijver 2	Vijver 1	Vijver 2
Hoornblad	1988	0,066	0,057	10,9	9,9
	1989	0,062	0,060	8,0	7,8
Waterpest	1988	0,044	0,053	7,4	8,4
	1989			7,0	7,3
Kamfonteinkruid	1988	0,033	0,084	9,0	13,0
	1989	0,085	0,052	11,0	8,9



Figuur 10. Het verloop van vier fysisch-chemische factoren (water-temperatuur, stralingssom, extinctiecoëfficiënt en bicarbonaatconcentratie) in de tijd, gedurende twee jaren van de kweekvijvers van Hoornblad.

↙ Op dit moment (dagnr. 45) is in alle vijvers de bicarbonaatconcentratie verhoogd tot 200 mg/l.

The time course of four physico-chemical factors (water temperature, light sum, extinction coefficient and bicarbonate concentration) during two years of the Hornwort ponds.

↙ At this moment (daynr. 45) the bicarbonate concentration in the ponds has been enhanced to 200 mg/l.

3.2. Waterpest

3.2.1. Statistische analyse biomassagegevens

Maaien het eerste jaar leidde het tweede jaar tot een significant andere hergroei dan groei van Waterpest. Dit ging op voor de biomassa over het hele jaar gemiddeld, maar ook voor de biomassa per oogstdatum (Fig.11, Bijlage Tabel 1,21, $F_{\text{prob.}}=0,001$). Alleen op dagno 122 (voorjaar, mei) was het effect niet significant. Het verschil tussen gestoorde en ongestoorde groei was zowel voor de totale biomassa als voor de bovengrondse biomassa significant. Dit grote verschil tussen ongestoorde en gestoorde groei het tweede jaar komt ook in Fig.12, waarin het biomassaverloop is weergegeven, goed tot uitdrukking (vergelijk de middelste twee figuren met de rechter twee figuren). Het effect van de storing was het grootst op de laatste twee oogstdata (Fig.11). Deze verschillen waren voornamelijk toe te schrijven aan de bovengrondse biomassa, daar de ondergrondse biomassa relatief laag was.

Er werd interactie gevonden tussen de factoren storing (maaien) en leeftijd (Tabel 1; $F_{\text{prob.}} < 0,001$); met andere woorden, een gedeelte van het effect door maaien kan het gevolg zijn van de leeftijd op het oogsttijdstip van Waterpest.

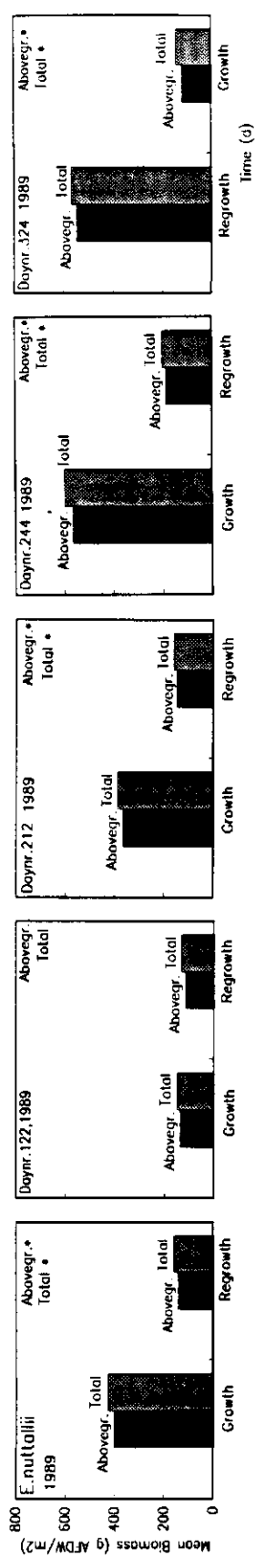
De biomassa in het eerste jaar verschilde significant van die in het tweede jaar (Tabel 2; zie ook Fig.12). Het verschil is met name duidelijk als de gemiddelde biomassawaardes over het jaar van beide vijvers voor beide jaren vergeleken worden, maar het is ook significant voor de biomassawaardes van iedere vijver afzonderlijk.

De biomassa-ontwikkeling in beide vijvers liep redelijk synchroon, en er was geen significant verschil tussen (Tabel 3).

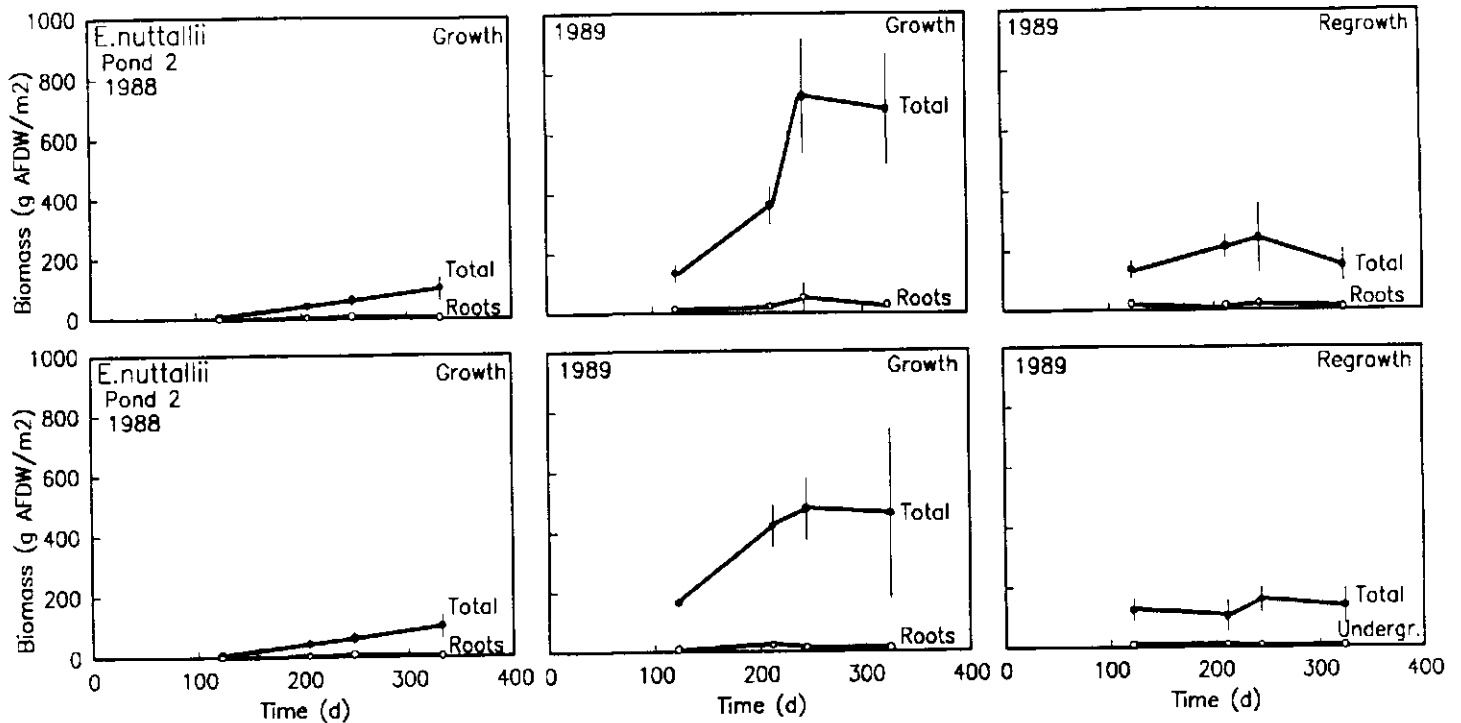
3.2.2. Biomassaparameters

Groei en hergroei

De biomassavorming was het eerste jaar veel minder dan het tweede jaar (Fig. 12). De hergroei het tweede jaar was duidelijk minder dan de groei. De hoeveelheid ondergrondse biomassa (wortels) was zeer klein vergeleken met de bovengrondse scheuten.



Figuur 11. Toetsing van het effect van maaien in het voorafgaande jaar op de hergroei van Waterpest, gemiddeld over het hele jaar (links) en per oogstdatum. Testing the effect of mowing the previous year on the regrowth of Elodea; average of the whole year and per harvest date. Abovegr., aboveground.

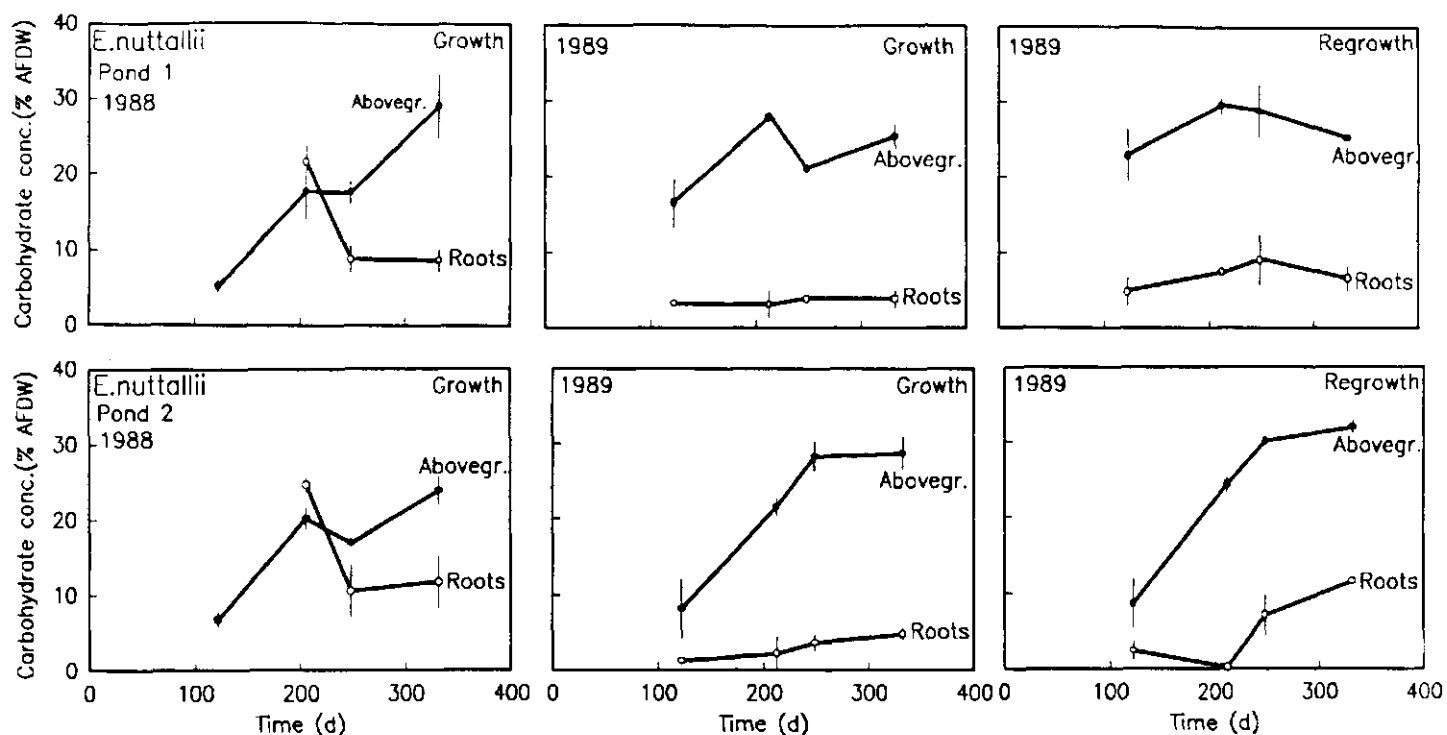


Figuur 12. Het verloop van de biomassa van Waterpest in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The biomass time course of Elodea, during two years in two ponds.

Koolhydraat- en minerale reserves

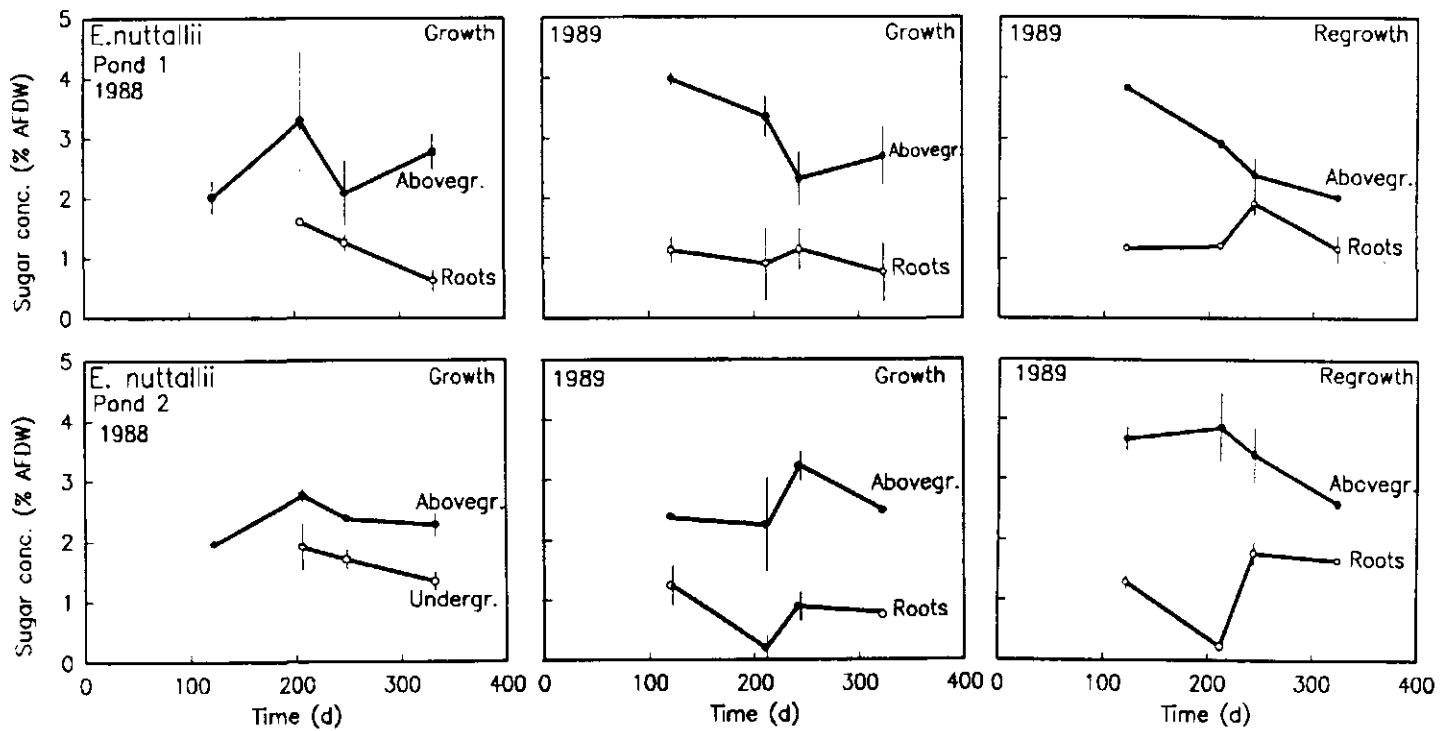
Het verloop en het peil van de totaal-koolhydraatconcentraties verschilden sterk in de ongemaaide planten het eerste en het tweede jaar (Fig.13). Het eerste jaar steeg de concentratie in de bovengrondse biomassa van 6 naar 26 % AFDW, en daalde ondergronds van 23 naar 10 % AFDW. Deze steeg het tweede jaar weer in de bovengrondse biomassa, soms tot een hoger peil dan het eerste jaar, maar bleef zeer laag (1-5 % AFDW) in de ondergrondse biomassa.

Het tweede jaar vertoonde de totaal-koolhydraatconcentratie van ongestoorde planten een vergelijkbaar verloop als die van het voorgaande jaar gemaaiden planten, maar was lager in de eerste dan in de laatste. Het maximum trad eerder op in vijver 1 dan in vijver 2.



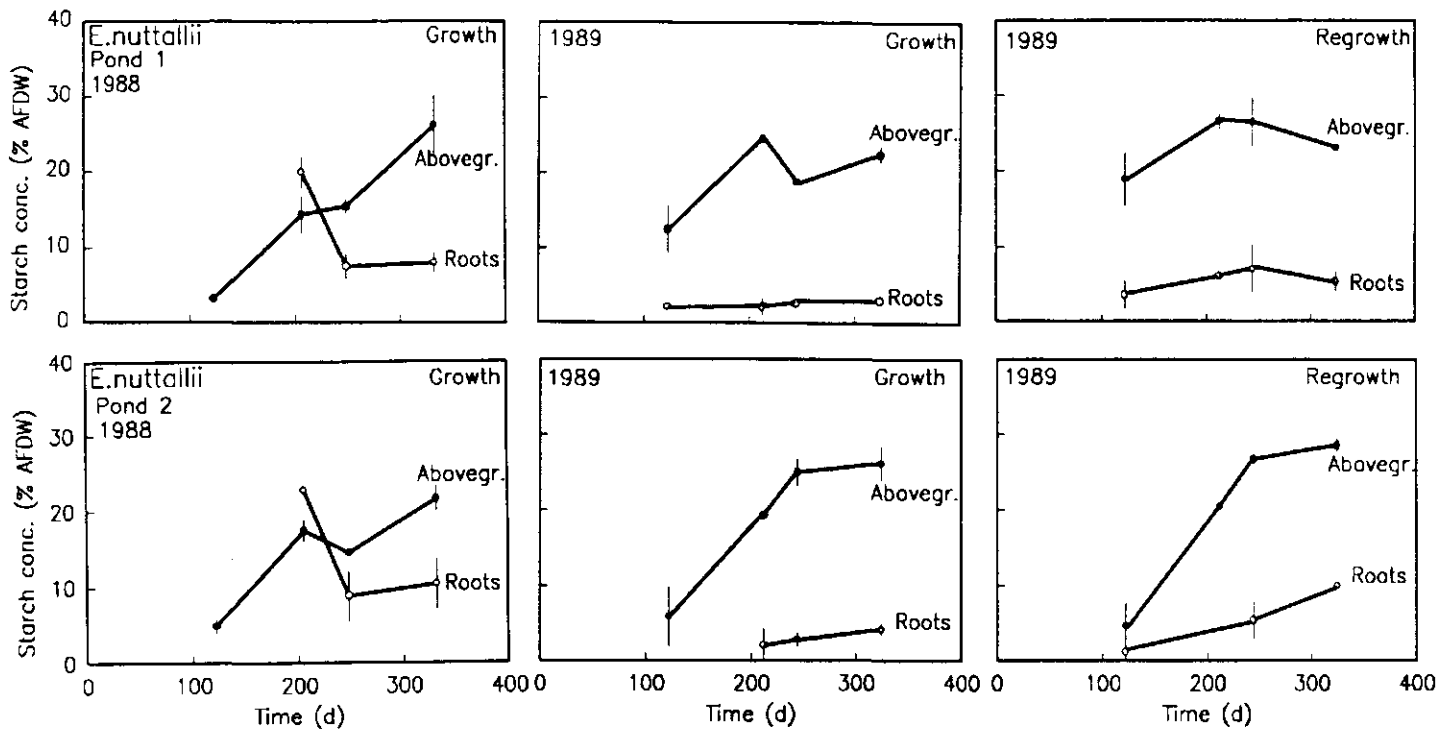
Figuur 13. Het verloop van de totaal koolhydraatconcentratie in Waterpest in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of carbohydrate concentration of Elodea, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

Het verloop van de suikerconcentratie was in beide vijvers vergelijkbaar het eerste jaar (Fig.14). Deze fluctueerde in de scheut (tussen 2 en 3 % AFDW), en nam enigszins af in de wortels (van 1,8 tot 0,9 % AFDW). Het tweede jaar was de suikerconcentratie van de scheut van de ongemaaide planten in het algemeen wat hoger dan het eerste jaar, en van de wortels wat lager; het verloop was echter vergelijkbaar met het verloop in het eerste jaar. De suikerconcentratie in beide vijvers verschilde tussen de eerste twee oogstdata: in vijver 1 4 % AFDW en in vijver 2 2,4 % AFDW. Bij gemaaide planten was de concentratie het tweede jaar ondergronds iets hoger dan bij ongemaaide planten, vooral aan het eind van het jaar (beide vijvers).



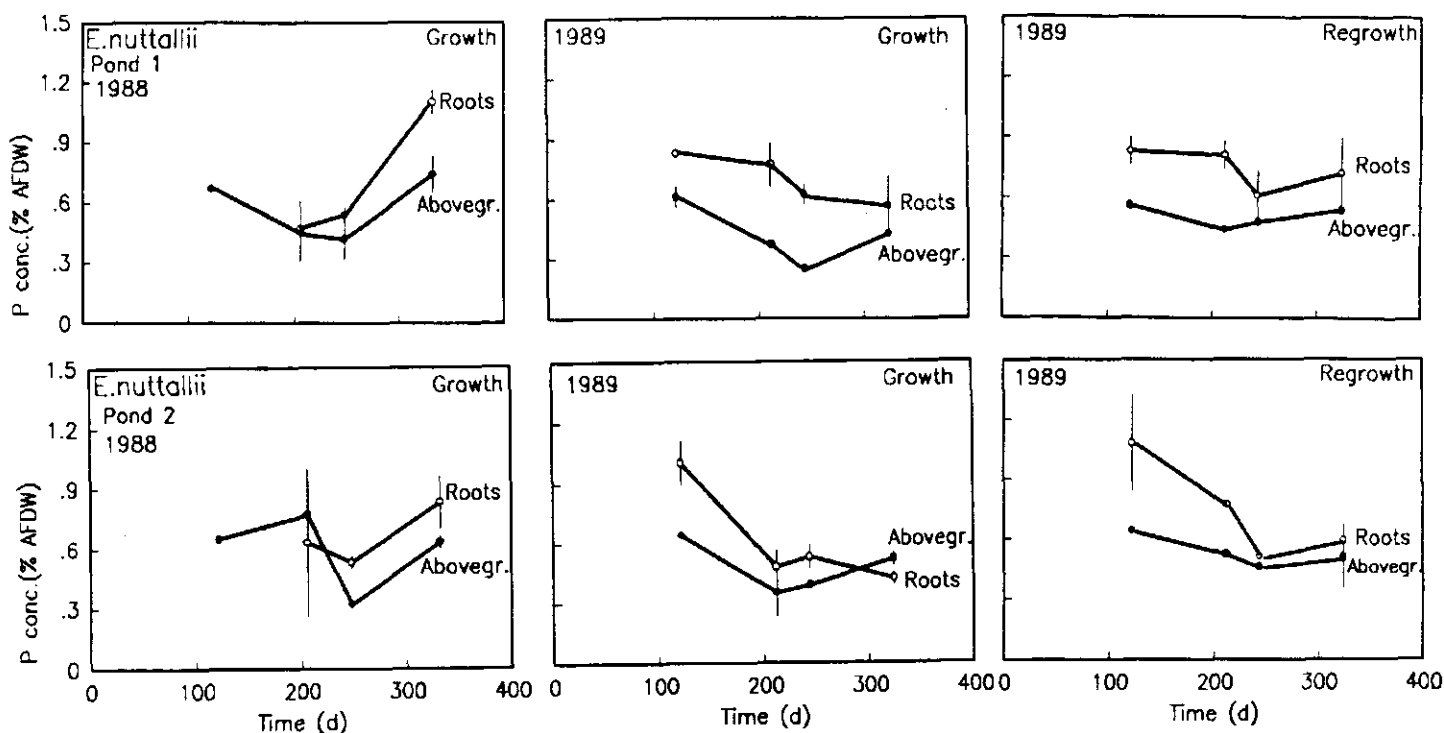
Figuur 14. Het verloop van de suikerconcentratie in Waterpest in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of sugar concentration of Elodea, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

Het verloop van de zetmeelconcentratie (% AFDW) vertoonde sterke overeenkomst met dat van de totaal koolhydraatconcentraties, en varieerde tussen 3 en 28 % AFDW in de scheut (Fig.15). Het peil was in de wortels veel lager namelijk 7 tot 22 % AFDW in het eerste jaar en 2 tot 6 % AFDW in het tweede jaar. De koolhydraatreserves van Waterpest bestaan grotendeels (tot 90 % bovengronds) uit zetmeel.



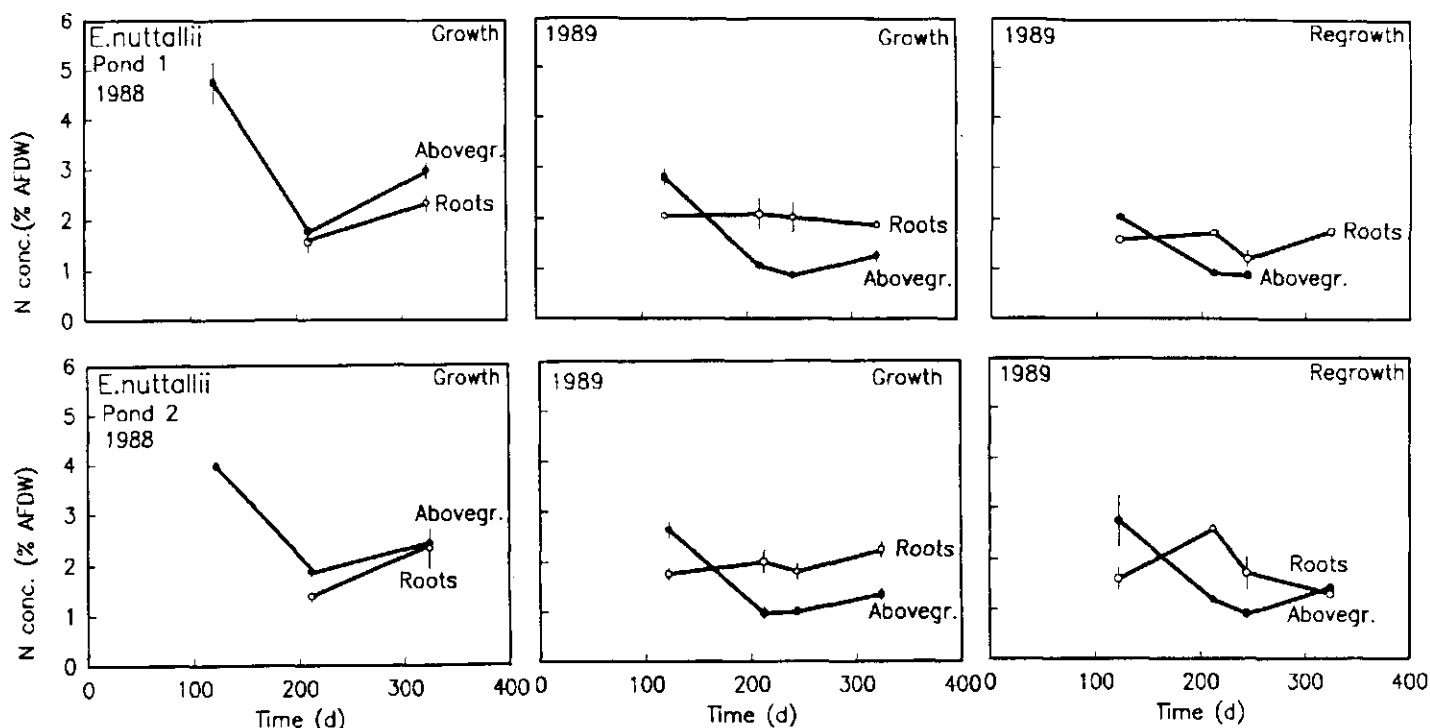
Figuur 15. Het verloop van de zetmeelconcentratie in Waterpest in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of starch concentration of Elodea, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

De P-concentratie verschilde niet duidelijk tussen de planten uit de verschillende vijvers en evenmin was het maaien in het voorgaande jaar van invloed op de P-concentratie van het nieuwgevormde plantenmateriaal het jaar erop (Fig.16). De P-concentratie nam ondergronds het eerste jaar vooral toe in vijver 1 (van 0,5 tot 1 % AFDW), het tweede jaar enigszins af. Bovengronds vertoonde deze een zomerminimum. Deze was vrijwel permanent lager in de scheut dan in de wortel (0,4 - 0,7 % AFDW vs. 0,5 - 1,1 % AFDW, resp). Deze was steeds >0,3 % AFDW.



Figuur 16. Het verloop van de P-totaal concentratie in Waterpest in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of total-P concentration of *Elodea*, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

De N-concentratie verschilde, evenals de P-concentratie, niet duidelijk tussen de planten uit de verschillende vijvers en evenmin was het maaien in het voorgaande jaar van invloed op de N-concentratie van het nieuwgevormde plantenmateriaal het jaar erop (Fig.16). Deze daalde het eerste jaar van 4-5 % AFDW naar 2 % AFDW. Het tweede jaar nam de concentratie bovengronds af tot ruim 1 % AFDW en bleef ondergronds rond de 2 % AFDW. Er was alleen een duidelijk verschil tussen de N-concentraties van de planten het eerste en het tweede jaar, maar niet tussen de vijvers of ten gevolge van het maaien.



Figuur 17. Het verloop van de N-totaal concentratie in Waterpest in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of total-N concentration of Elodea, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

3.2.3. Abiotische factoren

Temperatuur, licht en bicarbonaat-, totaal-fosfaat- en totaal-stikstof-concentraties van het water.

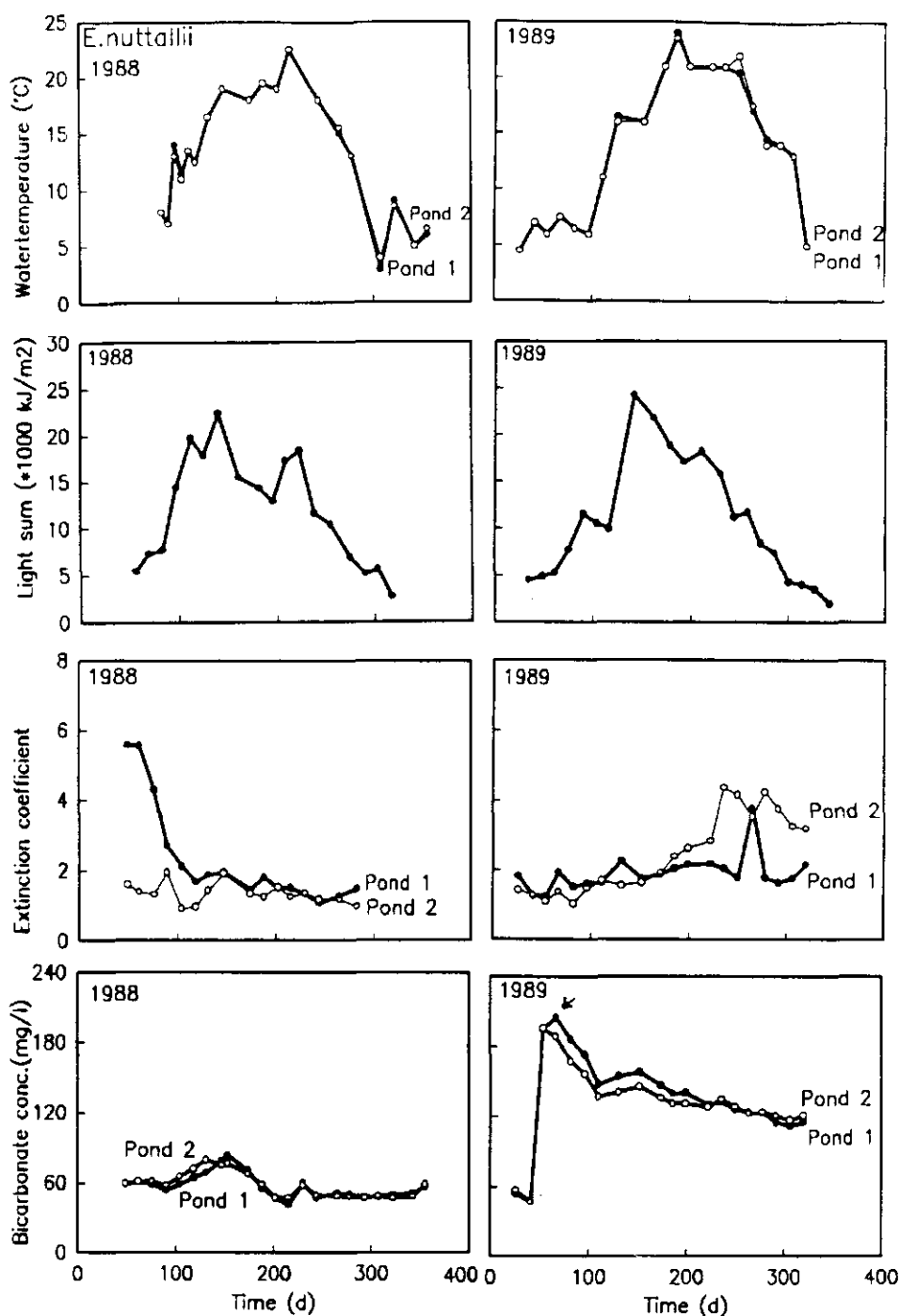
De watertemperatuur en instraling verliepen gedurende beide jaren voor alle vijvers vrijwel gelijk (Fig.18).

De extinctiecoëfficiënt in de vijvers van Waterpest fluctueerde minder dan in de vijvers van Hoornblad en Kamfonteinkruid, en lag beide jaren meestal rond de 2. De extinctiecoëfficiënt was aan het begin van het eerste jaar in vijver 1 zeer hoog, namelijk 6/m, maar nam vervolgens snel af. Het tweede jaar was er sprake van een tijdelijke verhoging in augustus-september naar 4/m in vijver 2.

De bicarbonaatconcentratie gaf een vergelijkbaar beeld als in de Hoornblad-vijvers.

De totaal-fosfaat-concentratie van het water was het eerste jaar in beide vijvers laag, namelijk 0.05 mg/l, en werd het tweede jaar niet bepaald (Tabel 4).

De totaal-stikstof-concentratie was hoog en in beide jaren vergelijkbaar (7.5 mg/l, beide jaren en vijvers gemiddeld).



Figuur 18. Het verloop van vier fysisch-chemische factoren (water-temperatuur, stralingssom, extinctiecoëfficiënt en bicarbonaatconcentratie) in de tijd, gedurende twee jaren van de kweekvijvers van Waterpest.

↙ Op dit moment (dagnr.45) is in alle vijvers de bicarbonaatconcentratie verhoogd tot 200 mg/l.

The time course of four physico-chemical factors (water temperature, light sum, extinction coefficient and bicarbonate concentration) during two years of the Elodea ponds.

↙ At this moment (daynr.45) the bicarbonate concentration in the ponds has been enhanced to 200 mg/l.

3.3. Kamfonteinkruid

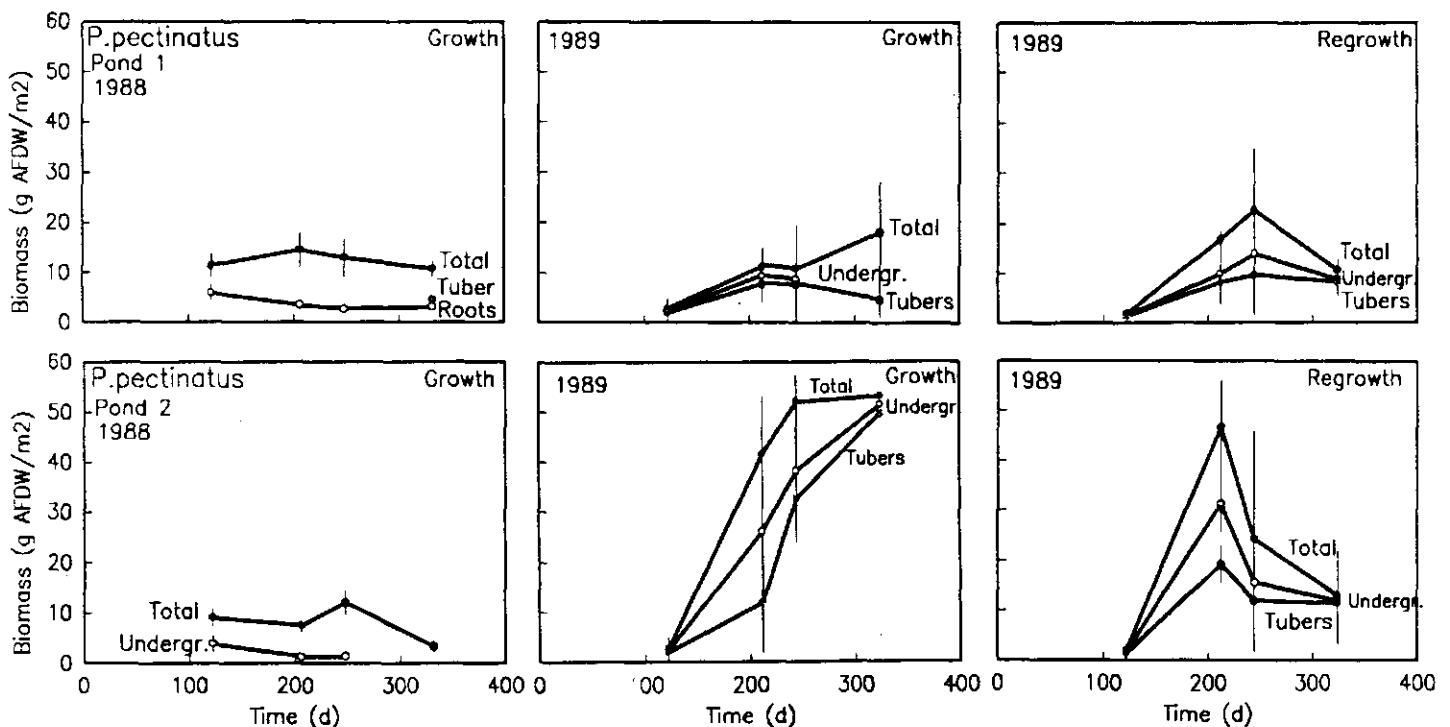
3.3.1. Statistische analyse biomassagegevens

Maaien het eerste jaar had geen significant effect op de hergroei het tweede jaar, noch bij toetsing gemiddeld over het hele jaar noch bij toetsing per oogstdatum (Fig.19, Bijlage Tabel 1,2 ; $F_{\text{prob.}} = 0,587$). Wel waren de verschillen tussen de biomassa van gestoorde en ongestoorde planten ten tijde van de maximale biomassa (dagno 244) en aan het eind van het jaar (dagno 324) groot, maar ze waren niet significant (dagno 244, $F_{\text{prob.}} = 0,671$; dagno 324, $F_{\text{prob.}} = 0,081$).

Er werd geen interactie gevonden tussen de factoren maaien en leeftijd (Tabel 1).

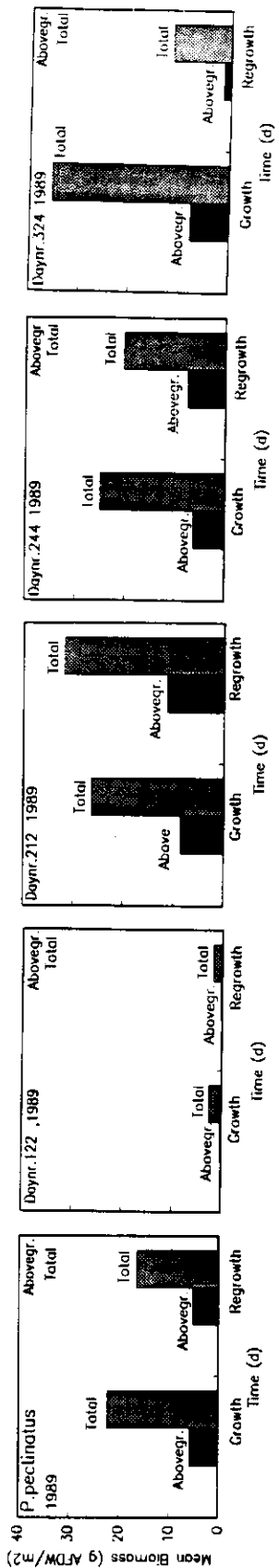
Er werd geen significant verschil aangetoond tussen de groei het eerste en het tweede jaar, zowel ten aanzien van de bovengrondse als de totale biomassa (Tabel 2a).

Er werd evenmin een significant verschil tussen de groei in vijver 1 en die in vijver 2 gevonden (Tabel 3).



Figuur 20. Het verloop van de biomassa van Kamfonteinkruid in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.

The biomass time course of Sagopondweed, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.



Figuur 19. Toetsing van het effect van maaien in het voorgaande jaar op de hergroei van Kamfonteinkruid, gemiddeld over het hele jaar (links) en per oogstdatum.
Testing the effect of mowing the previous year on the regrowth of Sagopondweed; average of the whole year and per harvest date. Abovegr., aboveground.

3.3.2. Biomassaparameters

Groei en hergroei

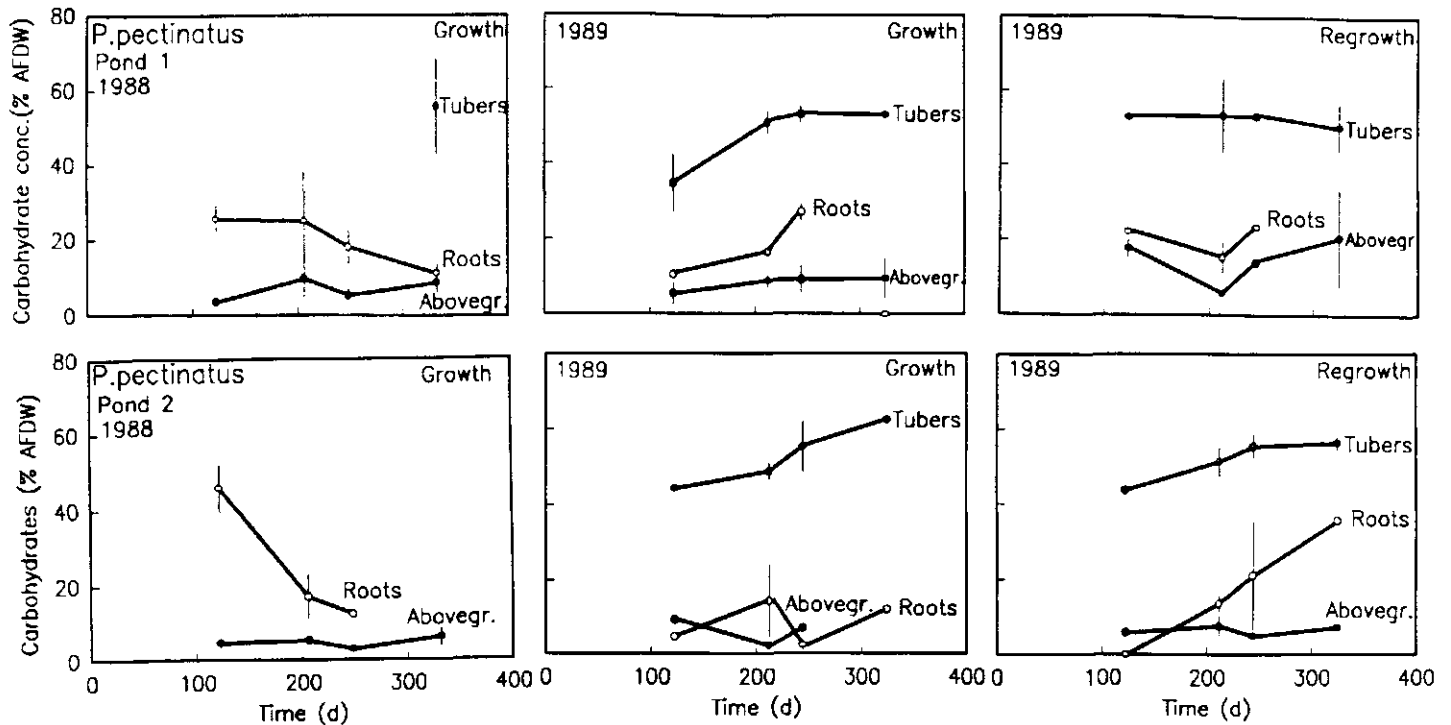
De ongestoorde vegetatie gedroeg zich sterk verschillend in vijver 1 en 2. In vijver 1 was het verloop van de biomassavorming het eerste en tweede jaar vergelijkbaar. In vijver 2 werd het tweede jaar veel meer biomassa gevormd dan het eerste jaar, hetgeen vooral toegeschreven kan worden aan de vorming van ondergrondse tubers (Fig.20; maxima 51 vs. 20 g AFDW/m²).

De gestoorde vegetatie gedroeg zich ook sterk verschillend in vijver 1 en 2. In vijver 1 lag de totale biomassa in dezelfde orde van grootte als van de ongestoorde vegetatie, maar het maximum werd een oogstmoment eerder bereikt. In vijver 2 werd totaal meer biomassa gevormd, lag echter op dagno 212 de tuberbiomassa ver boven die van de ongestoorde vegetatie (19 vs. 12 g AFDW/m²), de maximum biomassa was lager en werd veel eerder bereikt bij de gestoorde dan bij de ongestoorde vegetatie (dagno 212 piekbiomassa 47 g AFDW/m² vs. dagno 324 piekbiomassa 13 g AFDW/m²).

Koolhydraat- en minerale reserves

De koolhydraatconcentratie was steeds lager in de scheut dan in de ondergrondse organen (Fig.21). Deze bleef het eerste jaar op een vrijwel constant niveau in de scheut (circa 6 % AFDW), maar nam af in de wortels (van 26 en 46 % AFDW in resp. vijver 1 en 2 naar 12 % AFDW in beide vijvers). Het tweede jaar bleef de concentratie in de scheut op hetzelfde peil als het eerste jaar, maar vertoonde in de wortels de tendens toe te nemen. De concentratie was zeer hoog in de nu rijkelijk gevormde tubers en nam licht toe in de loop van het jaar (43 tot 56 % AFDW).

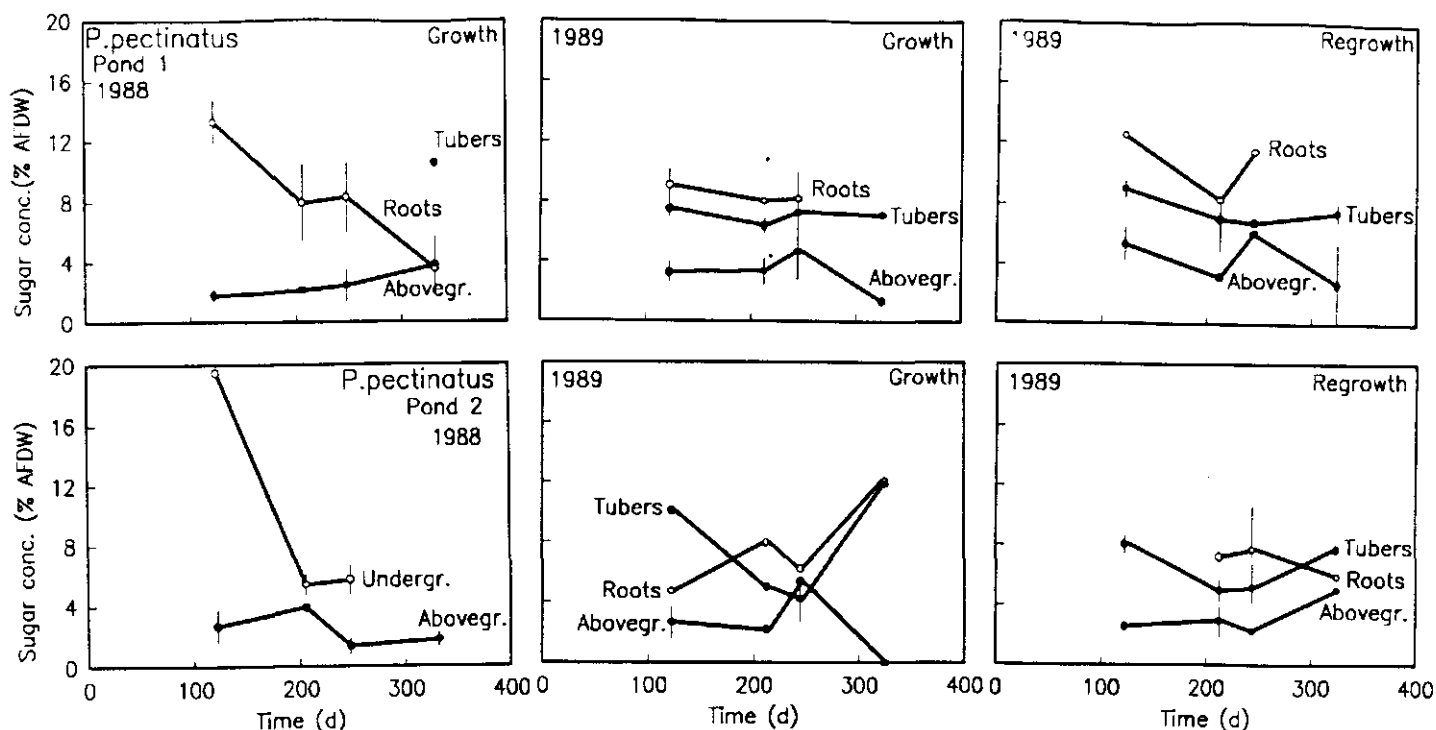
De koolhydraatconcentratie van planten die het voorgaande jaar gemaaid waren was vergelijkbaar aan die van ongemaaide planten in vijver 1, maar nam sterk toe in de wortels van voorheen gemaaide planten van vijver 2 (van 13 naar 35 % AFDW).



Figuur 21. Het verloop van de totaal koolhydraatconcentratie in Kamfontein-kruid in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of carbohydrate concentration of Sagopondweed, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

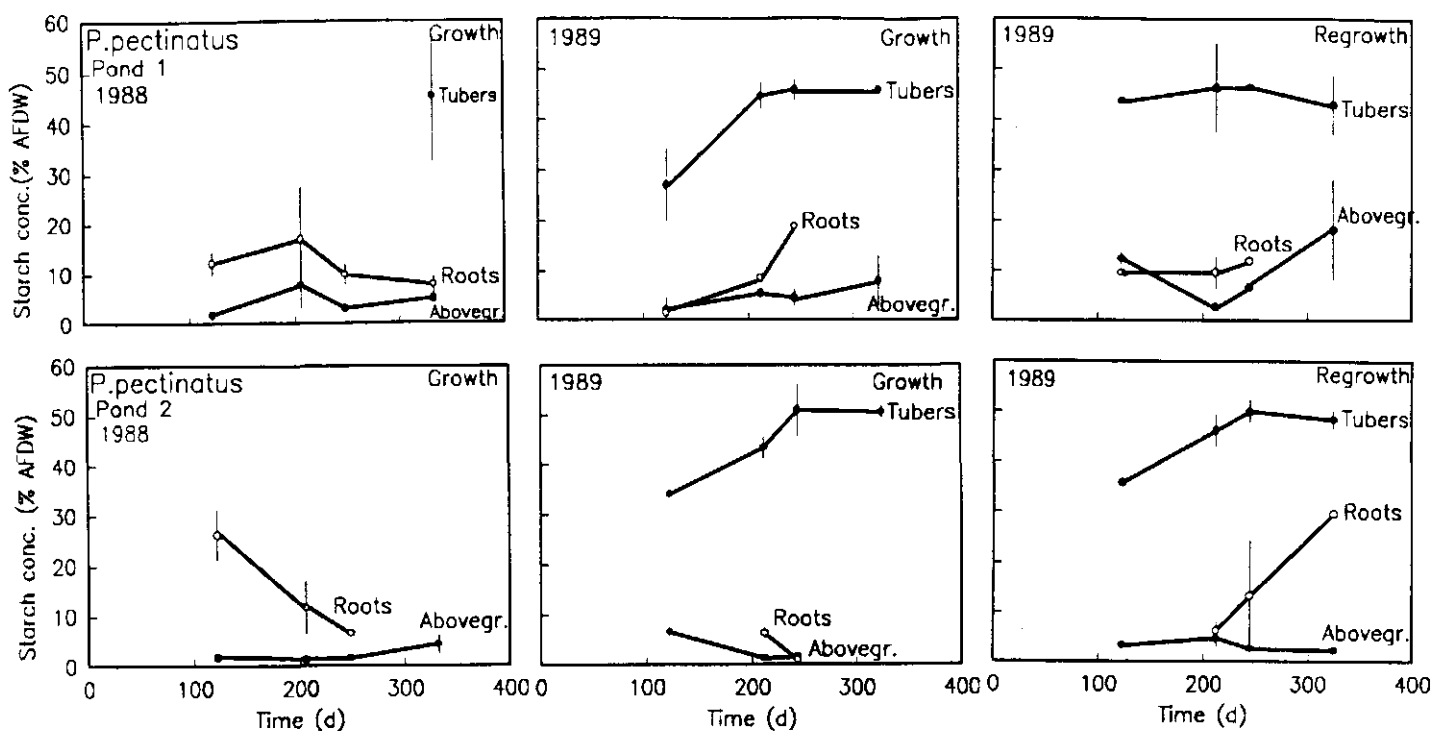
De suikerconcentratie bleef bovengronds vrij stabiel op 2 à 3 % AFDW, maar daalde sterk in de ondergrondse delen het eerste jaar in beide vijvers (van 13-19 % AFDW naar 3-5 % AFDW; Fig.22). Wortels en tubers waren relatief rijk aan suikers, dat wil zeggen dat de concentraties van deze organen vrijwel altijd hoger waren dan die van de scheut en een aanzienlijke bijdrage aan de koolhydraten leverden.

Het tweede jaar fluctueerde de suikerconcentratie per orgaan op eenzelfde peil in de ongemaaide vegetatie van vijver 1 (rond 3, scheut, rond 8 tubers, rond 10 % AFDW, wortels), en vertoonde een vergelijkbaar beeld voor de gemaaide vegetatie in deze vijver. De concentratie vertoonde een optimum voor de scheut, nam toe in de wortels en had een zomerminimum in de tubers van de ongemaaide vegetatie in vijver 2, in tegenstelling tot de concentratie in de gemaaide vegetatie dat toenam in de scheut, een licht zomerminimum vertoonde in de tubers en afnam in de wortels.



Figuur 22. Het verloop van de suikerconcentratie in Kamfonteinkruid in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of sugar concentration of Sagopondweed, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

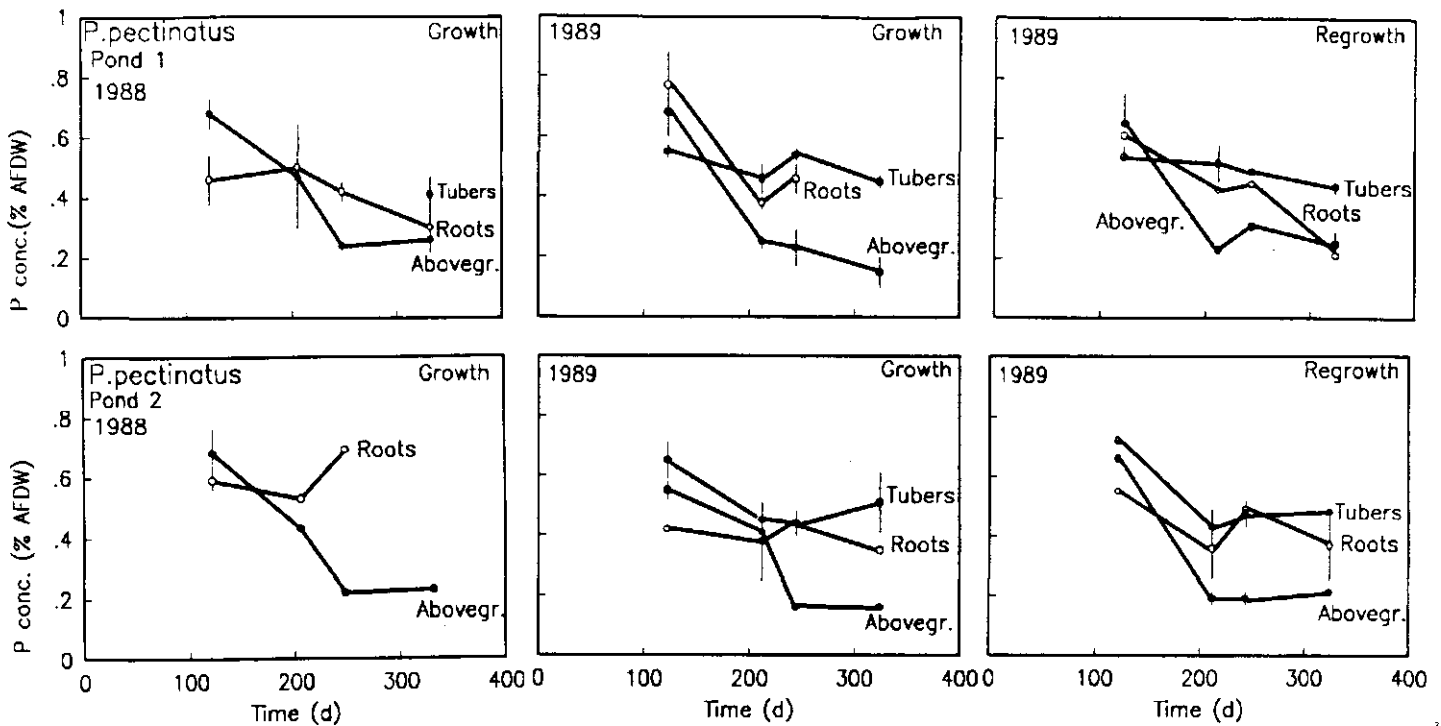
De zetmeelconcentratie was in de tubers voortdurend veel hoger dan in de wortels en scheut (Fig.23). Deze bleef het eerste jaar vrij constant in de scheut (3 % AFDW), en schommelde in vijver 1 (12 % AFDW) of nam af in vijver 2 (van 26 naar 7 % AFDW) in de wortels. Het tweede jaar bleef de concentratie in de scheut constant, nam toe in de wortels (vijver 1: van 1 naar 19 % AFDW) en tubers (beide vijvers: van 30 naar 48 % AFDW) van de ongemaaide vegetatie. De zetmeelconcentratie van de gemaaide vegetatie vertoonde een vergelijkbaar beeld, met uitzondering van de wortels in vijver 2 waarin deze veel hoger was dan in de ongemaaide vegetatie.



Figuur 23. Het verloop van de zetmeelconcentratie in Kamfonteinkruid in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of starch concentration of Sagopondweed, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

De P-totaal en N-totaal concentraties verschilden maar weinig bij vergelijking van ongemaaide en gemaaide vegetatie het tweede jaar.

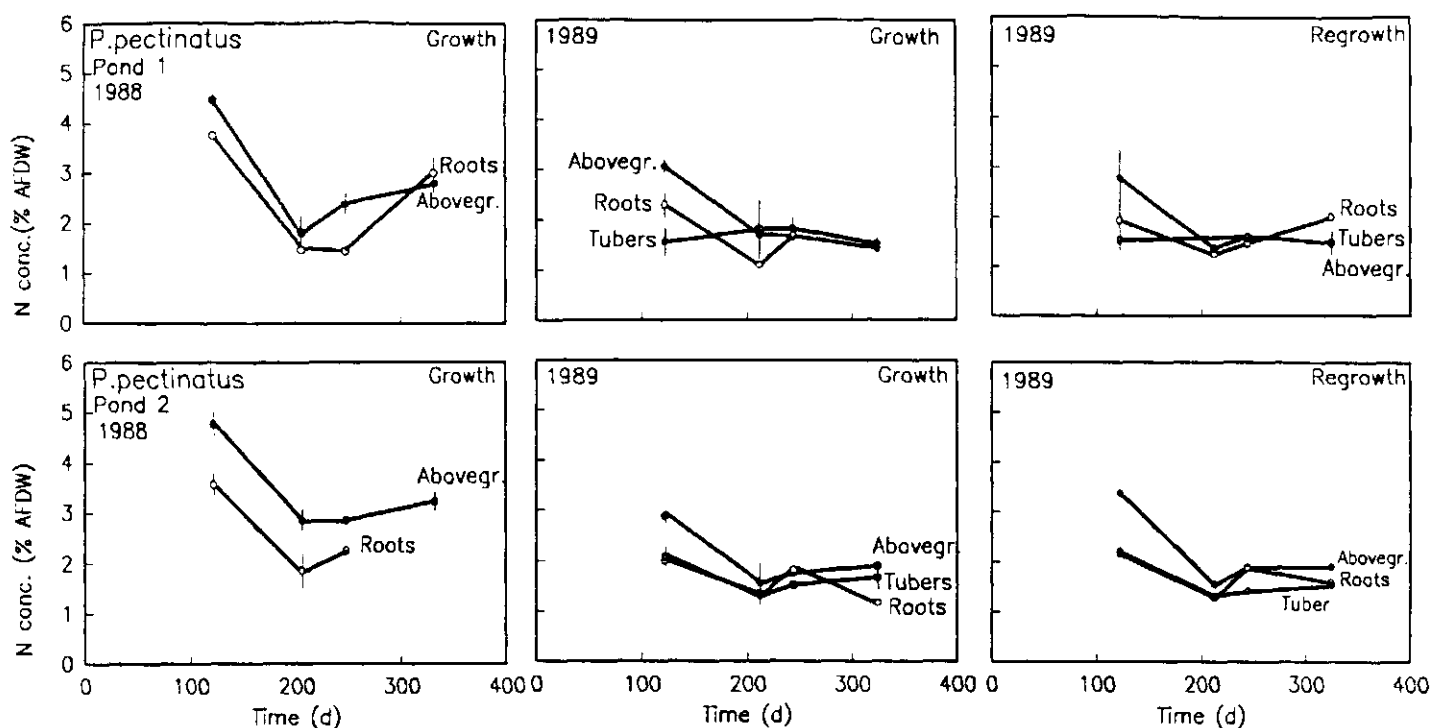
De P-totaal concentratie gaf een vergelijkbaar beeld van de vegetatie in de twee vijvers zowel het eerste als het tweede jaar (Fig.24). Bovengronds daalde deze vrij sterk (van 0,7 tot 0,2 % AFDW in de zomer) waarna stabilisatie optrad. Ondergronds was de P-concentratie het eerste jaar vrij stabiel in beide vijvers (0,5 % AFDW). Ook het tweede jaar nam de P-concentratie in de scheut af, evenals in de wortels (tot 0,4 % AFDW), terwijl deze in de tubers constant bleef (0,5 % AFDW).



Figuur 24. Het verloop van de P-totaal concentratie in Kamfonteinkruid in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of total-P concentration of Sagopondweed, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

Het verloop van de N-totaal-concentratie was vergelijkbaar in de vegetatie van beide vijvers. Er was wel een duidelijk verschil tussen het eerste en tweede jaar te zien (Fig.25). Het eerste jaar trad er daling op zowel bovengronds als ondergronds, gevolgd door een lichte stijging; het minimum van 1,7 en 2,7 % AFDW voor resp. vijver 1 en vijver 2, werd bereikt in juli.

Het tweede jaar daalde de N-concentratie minder sterk en bereikte een minimum van 1,4 % AFDW (beide vijvers en ongestoorde en gestoorde groei gemiddeld). Er was geen relatie tussen de N-concentratie en storing.



Figuur 25. Het verloop van de N-totaal concentratie in Kamfonteinkruid in de tijd, gedurende twee jaar in twee vijvers.
The time course of total-N concentration of Sagopondweed, during two years in two ponds. Abovegr., aboveground.

3.3.3. Abiotische factoren

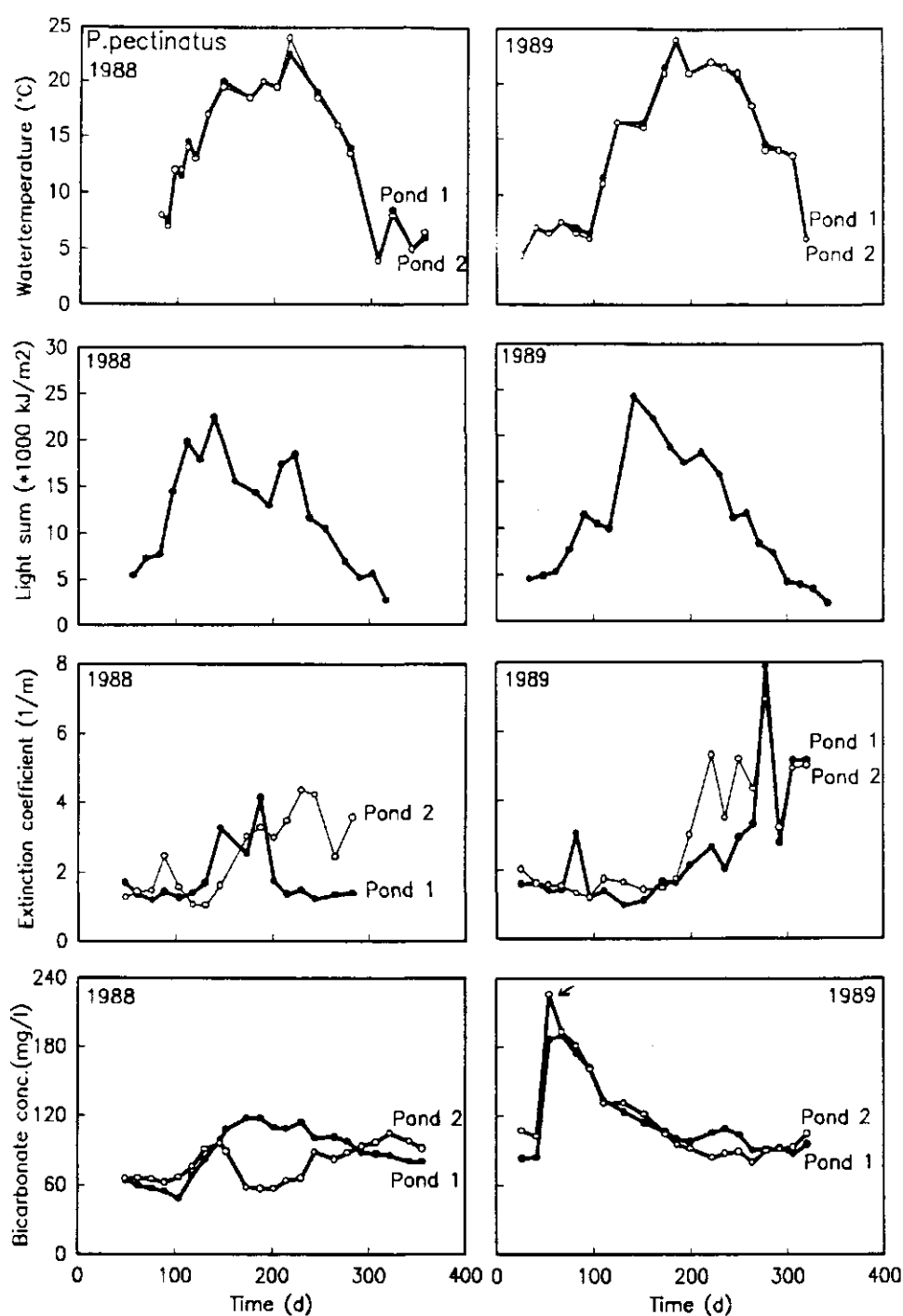
Temperatuur, licht en bicarbonaat-, totaal-fosfaat- en totaal-stikstof-concentraties van het water. De watertemperatuur en instraling verliepen gedurende beide jaren voor alle vijvers vrijwel gelijk (Fig.26).

De extinctiecoëfficiënt verliep erg grillig gedurende beide jaren, in beide vijvers. Het eerste jaar ontstond er een behoorlijk verschil tussen vijver 1 en 2 vanaf dagno 200 (half juli), dat de rest van het jaar in stand bleef (range 1,5-4/m). Het tweede jaar liep de extinctiecoëfficiënt van beide vijvers redelijk synchroon met alleen een verschil in de tweede helft van juli en augustus (dagno 200-250; range 2-5/m).

De bicarbonaatconcentratie in de vijvers vertoonde het eerste jaar een verschil tussen beide vijvers vanaf dagno 170 (half juni) tot dagno 230 (half augustus) waarbij die van vijver 1 hoger was (variatie tussen 60 en 120 mg/l). Verder gaf het een vergelijkbaar beeld als de Hoornblad-vijvers.

De totaal-fosfaat-concentratie van het vijverwater was laag (Tabel 4). Deze was het eerste jaar meer dan twee maal zo laag dan het tweede jaar in vijver 1. In vijver 2 was het omgekeerde het geval.

De totaal-stikstof-concentratie was hoog (Tabel 4). Ook hier was sprake van een stijging in vijver 1 en een daling in vijver 2.



Figuur 26. Het verloop van vier fysisch-chemische factoren (water-temperatuur, stralingssom, extinctiecoëfficiënt en bicarbonaatconcentratie) in de tijd, gedurende twee jaren van de kweekvijvers van Kamfonteinkruid.

↙ Op dit moment (dagnr.45) is in alle vijvers de bicarbonaatconcentratie verhoogd tot 200 mg/l.

The time course of four physico-chemical factors (water temperature, light sum, extinction coefficient and bicarbonate concentration) during two years of the Sagopondweed ponds.

↙ At this moment (daynr.45) the bicarbonate concentration in the ponds has been enhanced to 200 mg/l.

4. DISCUSSIE

4.1. Het effect van maaien op de hergroei van ondergedoken waterplanten

Maaien beïnvloedde de hergroei van de drie bestudeerde soorten waterplanten op verschillende wijze.

Bij Hoornblad was nauwelijks sprake van een maai-effect. De biomassa die het jaar na maaien gevormd werd was over het algemeen vergelijkbaar met de biomassa van een ongemaaide vegetatie. Alleen op de laatste oogstdatum het tweede jaar werd een duidelijk (maar niet significant) hogere biomassa gevonden voor de gemaaide vegetatie in vergelijking met de ongemaaide (Bijlage Tabel 1, 2). Dit effect werd echter slechts in een vijver gevonden, terwijl in de andere vijver de vegetatie geheel verdwenen was. De groei van Hoornblad lag het tweede jaar dermate ver onder de normale, mogelijk ten gevolge van andere oorzaken dan de hier geteste, dat daardoor het gevonden maai-effect onbetrouwbaar wordt geacht.

Bij Waterpest was een duidelijk, significant, effect van maaien op de hergroei waarneembaar, dat wil zeggen waterplanten onderscheiden worden namelijk dat de gemaaide vegetatie veel minder biomassa produceerde dan de ongemaaide. Dit effect was maximaal bij maaien in het (late) najaar. De gevonden biomassa's op het laatste oogsttijdstip illustreren dit: 570 g AFDW/m² voor ongestoorde groei en 144 g AFDW/m² voor gestoorde groei. Een fysiologische verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat met het maaien in de zomer, maar vooral in het najaar en het late najaar de plant veel van zijn dat jaar gemaakte assimilaten verliest, terwijl hergroei in dat jaar beperkt zal blijven door de dan al lagere watertemperatuur en lichtintensiteit. Deze planten starten het volgende jaar met veel minder reservestoffen dan de niet gemaaide of de vroeg (in mei) gemaaide planten. De reservestoffen moeten de energie leveren voor de eerste groeifase vroeg in het voorjaar, wanneer er nog onvoldoende assimilaten via de fotosynthese aangemaakt kunnen worden door de beperkte hoeveelheid bladoppervlak en beperkte lichtbeschikbaarheid.

Bij Kamfonteinkruid werd een duidelijk, zij het niet significant, effect van maaien op de hergroei gevonden, dat wil zeggen dat maaien op bepaalde tijdstippen de hergroei het jaar erop verminderde.

Bij maaien half mei en eind juli was de hergroei het jaar erop

ongeveer even sterk als wanneer het voorgaande jaar niet gemaaid was. In mei wordt een relatief klein deel van de kiemplanten, voornamelijk vanuit de tubers maar ook vanuit de wortelstelsels, door maaien verwijderd. Daarna kan de rest nog kiemen en uitgroeien. In juli wordt weliswaar een vrij groot deel van de bovengrondse biomassa door maaien verwijderd, maar de dan goed ontwikkelde ondergrondse wortelstelsels kunnen nieuwe kiemplanten laten opkomen, die in principe (zie ook bij 4.2.) nog voldoende licht tot hun beschikking hebben om uit te groeien en reserves voor de komende winter op te bouwen. Deze kiemplanten missen bovendien de concurrentie om licht van de scheuten die er zonder maaien geweest zouden zijn.

Bij maaien begin september en eind november was in een vijver (2) de hergroei het jaar erop veel lager dan wanneer het voorgaande jaar niet gemaaid zou zijn. Dit komt waarschijnlijk omdat de plant een groot deel van zijn reserves met het maaien verliest. Deze reserves zouden anders in de ondergrondse organen -in dit geval voornamelijk de tubers- opgeslagen zijn. Ze zijn van groot belang om te overwinteren en voor de eerste groeifase het jaar erop. Bovendien zijn de organen waarmee waarschijnlijk de prikkel voor de tuberinductie wordt opgevangen (pigmenthoudende organen, bladeren) afgevoerd. Maaien eind november versterkte dit laatste effect nog. Deze effecten werden niet in vijver 1 gevonden, mogelijk omdat daar de tuberinductie het tweede jaar veel later plaats vond (zie ook bij 4.2.).

4.2. Groei van ondergedoken waterplanten en de effecten van beperking door licht, koolstof, stikstof en fosfaat

Bij Hoornblad was de groei het eerste jaar normaal, maar het tweede jaar ver achtergebleven. Een verklaring voor dit achterblijven zou de sterke algengroei het tweede jaar kunnen zijn, die tot uiting kwam in de hoge extinctiecoëfficiënten (4-6/m) in tegenstelling tot de relatief lage extinctiecoëfficiënten (1-2/m) het eerste jaar. Het geringe doorzicht zou een lichtbeperking van de groei van Hoornblad tot gevolg gehad kunnen hebben. Dit komt ook tot uiting in de koolhydraatconcentraties (vooral zetmeel), die het tweede jaar lager waren dan het eerste jaar. Deze plant, die eigenlijk alleen uit een scheut bestaat, heeft vrijwel alle koolhydraatreserves bovengronds, en zal dus extra zwaar te lijden hebben van elke gebeurtenis die of de hoeveelheid reserves zelf aantast (biomassa-verwijdering) of de mogelijkheid om reserves te maken (vermindering lichtbeschikbaarheid). Een groeibeperking door lage bicarbonaatconcentraties het eerste jaar is niet aannemelijk, gezien de normale

biomassaproduktie. De opkomst van de algen zou gestimuleerd kunnen zijn door de bicarbonaattoevoeging, die echter noodzakelijk was om groeibeperking van Hoornblad door bicarbonaat te voorkomen.

De P-concentratie van het plantenmateriaal daalde het tweede jaar tot onder het voor deze plant mogelijk kritieke niveau van 0,29-0,32 % AFDW. De lage fosfaatbeschikbaarheid in het water kan de groei van Hoornblad het tweede jaar beperkt hebben omdat deze plant fosfaat grotendeels uit het water moet opnemen bij gebrek aan wortels. Een deel van het fosfaat kan in de algen opgeslagen zijn geweest. Gezien de vrij hoge N-concentraties van het plantenmateriaal (>1,3 % AFDW) is het niet aannemelijk dat de groei N-beperkt is geweest.

Bij Waterpest werd het eerste jaar veel minder biomassa gevormd dan het tweede jaar. Er is dus een duidelijk verschil tussen groei tijdens de kolonisatiefase (eerste jaar) en de gevestigde fase (tweede jaar). De gemaaide vegetatie gaf weer een ander groeipatroon te zien, dat met geen van beide andere patronen overeen kwam. Lichtbeperking van de groei is waarschijnlijk wel opgetreden, maar werd in dit geval door de biomassa van de vegetatie zelf veroorzaakt en niet door algenbloei (relatief lage extinctiecoëfficiënten) zoals bij Hoornblad. De bicarbonaatconcentratie van het water kan het eerste jaar beperkend zijn geweest (circa 60 mg/l), maar was dat na de suppletie het tweede jaar zeker niet.

De verschillen in groeipatronen het eerste en tweede jaar leidden ook tot verschillen in assimilatenverdeling in de diverse planteorganen. Het eerste jaar werden relatief meer assimilaten in de wortels geïnvesteerd dan daarna. Maaien maakte geen verschil voor dit investeringspatroon. Ook bij Waterpest bevindt het grootste deel van de reserves zich bovengronds. De plant heeft echter wel wortels, met behulp waarvan deze toegang heeft tot de nutriënten in de bodem (die Hoornblad grotendeels onbenut moet laten) zodat nutriëntenbeperking van de groei niet gauw op zal treden.

De P-concentraties waren voortdurend hoger dan de uit de literatuur bekende kritieke waarden (>0,30 % AFDW), een eventuele fosfaatbeperking voor de groei is dan ook niet aannemelijk. Gezien de vrij lage N-concentraties van het plantenmateriaal het tweede jaar (soms <1,6 % AFDW) kan de groei van Waterpest door stikstof beperkt geweest zijn. Dit kwam echter niet tot uiting in de biomassavorming, zodat vraagtekens gezet kunnen worden bij deze uit de literatuur bekende zogenaamd beperkende concentraties.

Bij Kamfonteinkruid vertoonde de vegetatie in vijver 1 en 2 een verschillend groeipatroon. Het eerste jaar werd in beide vijvers een geringe hoeveelheid biomassa gevormd, die, opgekomen uit geplante tubers, voornamelijk uit een ondergronds wortelstelsel en scheuten bestond. Het tweede jaar herhaalde dit patroon zich in vijver 1, zij het dat er nu ook tubers aanwezig waren, maar werd in vijver 2 veel meer biomassa gevormd, die voor het overgrote deel uit tubers bestond. Dit verschil zou te wijten kunnen zijn aan een vroege tuberinductie het eerste jaar in vijver 2 ten gevolge van een sterke lichtuitdoving tijdens de zomer (vanaf dagno 200; deze troebelings trad niet op in vijver 1). Uit de literatuur is bekend, dat Kamfonteinkruid in ondiep, troebel water veel eerder en meer tubers vormt dan in helder water. De prikkel voor tubervorming zou de daglengte en/of de verhouding rood/verrood in het licht kunnen zijn. Meer en/of grotere tubers zorgen voor een betere start van de vegetatiegroei het jaar erop, omdat ze de reserves vormen op een moment dat fotosynthese nog niet of nauwelijks mogelijk is (weinig licht, geen bladoppervlak).

Bij Kamfonteinkruid, dat (zoals bij dit experiment) in ondiep vrij troebel water groeit, bevindt het grootste deel van de koolhydraatreserves zich gewoonlijk ondergronds. De soort start de groei met kiemplanten vanuit de tubers, die eerst snel naar het wateroppervlak groeien en vervolgens pas beginnen uit te stoelen. Watertroebeling later in het jaar is dus relatief onbelangrijk voor de groei aangezien er voldoende licht aan het wateroppervlak wordt opgevangen. Deze troebeling is wel van belang voor de inductie van de tubervorming. De bicarbonaatconcentratie van het water kan het eerste jaar beperkend zijn geweest, maar was dat na de suppletie het tweede jaar zeker niet.

De tubers van Kamfonteinkruid doen vooral dienst als groeipunt en opslagorgaan van zetmeel (zetmeelconcentraties tot circa 50 % AFDW). Aan het eind van het eerste jaar werden slechts heel weinig tubers teruggevonden (alleen in vijver 1, laatste oogstdatum). Dit is waarschijnlijk een artefact, te wijten aan nog niet goed uitgevoerde bemonsteringen (beter op latere tijdstippen).

Gezien de vrij lage - concentraties van de scheut in de zomer van het eerste jaar (0,20 % AFDW) kan fosfaatberking van de groei niet uitgesloten worden. Deze lage concentratie kan echter ook het gevolg zijn van redistributie van P naar ondergrondse plantendelen aan het eind van het groeiseizoen. Ook kan stikstofbeperking in de zomers van beide jaren opgetreden zijn, gezien de lage N-concentraties in de scheut (eerste jaar 1,7 %, tweede jaar 1,4 % AFDW). Hiervoor geldt dezelfde redenering als voor de P-conc.

5. CONCLUSIES

Bij Hoornblad was nauwelijks sprake van een maai-effect. Dit was groten-deels te wijten aan de invloeden van andere groeibeperkende factoren dan maaïen, namelijk de beschikbaarheid van licht en waarschijnlijk ook van fosfaat.

Bij Waterpest werd een duidelijk, significant, effect van maaïen op de hergroei gevonden, dat wil zeggen dat de gemaaiëde vegetatie het grootste deel van het jaar veel minder biomassa produceerde dan de ongemaaide. Het effect was maximaal in het najaar (september) en late najaar (november).

Bij Kamfonteinkruid werd een duidelijk, zij het niet significant, effect van maaïen op de hergroei gevonden, dat wil zeggen dat maaïen op bepaalde tijdstippen de hergroei het jaar erop verminderde. Het al dan niet optreden van het effect bleek afhankelijk van het doorzicht van het water, dat een belangrijke rol speelt bij de tuberinductie. In de kweekvijver waarin het effect wel optrad, bleek maaïen begin september of eind november de het jaar erop gevormde hoeveelheid biomassa sterk te verminderen. In de andere kweekvijver werd het effect niet gevonden.

LITERATUUR

- Golterman, H.L., 1969. Methods for chemical analysis of fresh waters. International Biological Programme Handbook 8: 76-78.
- Monar, I., 1965. Über einfache, allgemein anwendbare Mikromethoden zur Bestimmung von Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff und Sauerstoff und eine hierzu entwickelte, automatisch gesteuerte Verbrennungsapparatur. Microchimica Acta 4: 208.
- Monar, I., 1972. Analyseautomat zur simultanen Mikrobestimmung von C, H und N. Microchimica Acta 1: 784.
- Parch, K., & M.V. Tracey, 1956. Modern methods of plant analysis, 1. Springer-Verlag, Berlin: 487.
- Rameau, J.Th.L.B. & J. ten Have, 1951. Chemisch Weekblad 47: 1005-1113.
- Schaeffer, P.A. & M. Somogyi, 1970. Copper-iodometric reagents for sugar determination. Journal of Biological Chemistry 100: 695-713.
- Vertregt, N. & E.G. Pannebakker, 1975. De analyse van totaal fosfaat in vee-voeder, mest en oppervlaktewater. Methodiek & resultaten. Intern rapport CABO, no 1.

Bijlage Tabel 1. Toets ter vaststelling van het verschil in groei in 1989 tussen wel en niet in 1988 gemaaide vegetaties, gemiddeld over het hele jaar.
Selectie data: biomassa vijver 1 + vijver 2, jaar 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability maaien
		Niet maaien	Maaien	
Hoornblad	B*	6,4	7,2	0,565
	T*	6,4	7,2	0,565
Waterpest	B*	405	142	0,001
	T*	428	159	0,001
Kamfonteinkruid	B*	5,8	5,2	0,587
	T*	22,4	16,5	0,062

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Bijlage Tabel 2a. Toets ter vaststelling van het verschil in groei in 1989 tussen wel en niet in 1988 gemaaide vegetaties, gemiddeld per oogstdatum. Oogstdatum: dagno 122.

Selectie data: biomassa vijver 1 + vijver 2, dagno 122 jaar 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability maaien
		Niet maaien	Maaien	
Hoornblad	B*	9,4	10,1	0,877
	T*	9,4	10,1	0,877
Waterpest	B*	137,4	115,7	0,088
	T*	149,8	131,9	0,182
Kamfonteinkruid	B*	0,4	0,4	0,694
	T*	2,7	1,9	0,261

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Bijlage Tabel 2b. Oogstdatum dagno 212.

Selectie data: biomassa vijver 1 + vijver 2,
dagno 212 jaar 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability maaien
		Niet maaien	Maaien	
Hoornblad	B*	12,8	8,3	0,353
	T*	12,8	8,3	0,353
Waterpest	B*	367	147	0,001
	T*	389	160	0,001
Kamfonteinkruid	B*	8,7	11,4	0,345
	T*	26,4	31,8	0,167

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Bijlage Tabel 2c. Oogstdatum dagno 244.

Selectie data: biomassa vijver 1 + vijver 2, dagno 244
jaar 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m ²)		Fprobability maaien
		Niet maaien	Maaien	
Hoornblad	B*	1,4	2,0	0,720
	T*	1,4	2,0	0,720
Waterpest	B*	568	187	0,001
	T*	601	201	0,001
Kamfonteinkruid	B*	6,3	7,6	0,776
	T*	25	20,4	0,671

* B: Bovengronds; T: Totaal.

Bijlage Tabel 2d. Oogstdatum dagno 324.
Selectie data: biomassa vijver 1 + vijver 2, dagno 324 jaar 1989.

Soort		Biomassa (g AFDW/m2)		Fprobability maaien
		Niet maaien	Maaien	
Hoornblad	B*	1,8	8,4	0,191
	T*	1,8	8,4	0,191
Waterpest	B*	549	120	0,002
	T*	570	145	0,004
Kamfonteinkruid	B*	7,8	1,5	0,081
	T*	35,6	11,7	0,119

* B: Bovengronds; T: Totaal.