

Het gebruik van de N:P ratio als instrument in het beheer van aquatische ecosystemen: pas op!

1. Inleiding

In het artikel door Koerselman en Meuleman wordt het gebruik van de N:P ratio als eenvoudig hulpmiddel in het ecologisch beheer gepropageerd. Volgens het artikel geeft de ratio van stikstof en fosfor in vegetatie een goede indicatie voor de groei-limiterende factor; bij een N:P ratio ≥ 16 is P limiterend, bij een waarde tussen 14 en 16 is er meestal sprake van een co-limitatie en bij een ratio ≤ 14 is N limiterend. De auteurs stellen dat de omslag van N- naar P-limitatie bij een ratio van 14-16 een algemene geldigheid lijkt te hebben. Hiertoe wordt gerefereerd aan een artikel van Downing en McCauley [1992] waarin de N:P ratio's in het epilimnion van meren behandeld wordt. Koerselman en Meuleman maken echter geen melding van de overige literatuur waarin het gebruik van N:P ratio's in het beheer van aquatische systemen omstreken is. Hierbij wil ik in deze leemte voorzien. Tegelijkertijd is een waarschuwing op zijn plaats. De eenvoud van de methode maakt haar inderdaad aantrekkelijk, maar het propageren van een algemene geldigheid van het gebruik van N:P ratio's kan mijns inziens leiden tot ondoordacht beheer.

2. De ene N:P ratio is de andere niet

Het artikel van Koerselman en Meuleman wijkt af van het artikel van Downing en McCauley in dié zin dat de eerstgenoemde auteurs N:P ratio's van plantenweefsel en laatstgenoemde auteurs ratio's van totaal N en P in oppervlaktewater, dus inclusief opgeloste nutriënten, als uitgangspunt nemen. In de literatuur worden opgeloste, intracellulaire en totaal concentraties vaker naast elkaar gebruikt. Het voorspellen van een groei-limiterende factor op grond van opgeloste of totaal nutriëntconcentraties is een hachelijke zaak. Totaal N en P, noch de opgeloste concentraties zijn op eenduidige wijze gerelateerd aan de biologische beschikbaarheid van deze nutriënten. Tevens is de opname van nutriënten en groei van fytoplankton nauwelijks op voorspelbare wijze aan elkaar gekoppeld als gevolg van 'Luxury consumption' [Droop; 1983]. De veronderstelling dat het artikel van Downing & McCauley de conclusies van Koerselman en Meuleman onderbouwt lijkt mij voorbarig omdat beide artikelen zich niet zonder meer laten vergelijken. Als referentie voor N:P ratio's van fytoplankton wordt meestal de Redfield ratio gebruikt. Analyse van algen geeft gemiddeld een atomaire ratio van 15-16 N:P (≈ 7 N:P op massa basis). Afwijking van deze ratio wordt gebruikt als indicatie voor nutriënt opslag of limitatie. De Redfield

ratio met een waarde van 7 wijkt duidelijk af van de door Koerselman en Meuleman gevonden omslag bij N:P ratio's tussen 14 en 16. Er lijkt dus geen aanleiding voor het algemeen aannemen van het door hen voorgestelde concept.

3. Co-limitatie van nutriënten

Overigens heb ik enige moeite met het door de auteurs gehanteerde begrip co-limitatie door N en P. Co-limitatie lijkt in tegenspraak met de door hen zelf gegeven definitie van de limiterende voedingsstof, namelijk het nutriënt met de laagste beschikbaarheid. Uit onderzoek aan fytoplankton blijkt dat co-limitatie niet voorkomt en dat slechts N óf P limiterend is voor de groeisnelheid (bijvoorbeeld [Rhee; 1978]). Wel zijn overige nutriënten, licht en temperatuur van invloed op de 'yield' op het limiterend nutriënt. Bemestingsexperimenten (bioassays) kunnen de verwarring over het bestaan van co-limitatie in de hand werken. Als bijvoorbeeld P limiterend is en N tevens een lage concentratie heeft, zal het toedienen van P nauwelijks leiden tot een toename van de biomassa omdat N de rol van limiterend nutriënt overneemt. Slechts toedienen van N en P zal leiden tot waarneembare groei. De conclusie 'co-limitatie' ligt dan voor de hand, heeft wellicht zelfs praktische waarde, maar is onjuist.

4. Optimale N:P ratio's en de 'struggle for life'

In de fytoplankton-ecologie zijn intracellulaire N:P ratio's meermalen gebruikt om co-existentie en competitieve eliminatie van soorten te verklaren. Een optimale N:P ratio is dié ratio waarbij N-limitatie overgaat in P-limitatie en vice versa. Deze optimale ratio's zouden soortspecifiek zijn, waardoor de verhouding in de beschikbaarheid van N en P de competitie tussen soorten beïnvloedt (merk op dat verwarring opnieuw op de loer ligt; de beschikbaarheid van nutriënten verwijst naar de opgeloste vorm; de optimale N:P ratio van een soort verwijst naar de intracellulaire concentraties). Rhee en Gotham [1980] verklaren dit aan de hand van een voorbeeld. Stel de optimale N:P ratio's van soort A en B zijn 10 respectievelijk 30. Wanneer de beschikbaarheid van nutriënten in een meer leidt tot een N:P > 30 zullen beide soorten een P-limitatie ondervinden. De lagere N:P ratio van soort A leidt tot een stringenter P-limitatie; soort B zal in het voordeel zijn en zal soort A op den duur verdringen (competitieve eliminatie). Het omgekeerde is waar voor N-limitatie bij N:P < 10 . Bij een N:P tussen 10 en 30

ondervindt soort A een P-limitatie en B een N-limitatie. Er is geen directe competitie om het limiterend nutriënt tussen beide soorten. Zowel de populatie van A als B zal voortbestaan (co-existentie). Overigens is op dit concept ook kritiek ontstaan [Reynolds; 1992]. De verhouding in beschikbaarheid van N en P is zelden constant. De tijd die nodig is voor competitieve eliminatie is daardoor niet altijd aanwezig. Als de groeicondities gedurende bijvoorbeeld vier generatietijden verschuiven ten gunste van een sub-dominante soort B, zal deze soort A als dominante soort alleen dan verdringen als het inoculum van B voldoende groot is. De grootte van het inoculum is de doorslaggevende factor.

5. N:P ratio's en bloei van cyanobacteriën

Smith [1983] correleerde de N:P ratio van het epilimnion van een aantal meren aan het al of niet voorkomen van cyanobacteriën (blauwalgen). Veel cyanobacteriën zijn in staat moleculaire stikstof uit de lucht te binden, of staan anderszins sterk in de competitie om N. Dit resulteerde in de veronderstelling dat cyanobacteriën specifiek voorkomen bij lage N:P ratio's. Smith stelt dat cyanobacteriën domineren bij massa N:P ratio's < 29 (waarbij overigens ook het lichtklimaat een rol speelt) en hij gebruikt het voorbeeld van herstel van een Zweeds meer om zijn stelling te onderbouwen. Het omleiden van met P vervuild afvalwater en het verwijderen van het met P vervuilde sediment leidde tot een sterke toename van de N:P ratio en tot het verdwijnen van de cyanobacteriën. Ik denk dat een stringenter P-limitatie gecombineerd met een verandering in het onderwater lichtklimaat een betere verklaring geeft. Smith concludeert dat manipulatie van de N:P ratio een instrument is om de overlast door cyanobacteriën terug te dringen. Ik kan hiermee instemmen als manipulatie betekent dat er een inspanning verricht wordt om de fosfaatbelasting van een meer of rivier aan te pakken. Zelfs de waarschuwing dat de verwijdering van N uit afvalwater risico's inhoudt, bevat een zekere waarheid. Immers, als via het terugdringen van de N-belasting de groei van niet N₂-fixerend fytoplankton geremd wordt, kan dit betekenen dat een grotere hoeveelheid fosfaat beschikbaar blijft voor N₂-fixerende cyanobacteriën. Het is echter de beschikbaarheid van de afzonderlijke nutriënten die de uiteindelijk haalbare biomassa van een systeem begrenst. Deze inzichtelijkheid gaat verloren door N en P in één ratio te vangen. Het voorstel de N-belasting van meren te verhogen, om

op deze wijze de N:P ratio in de gewenste richting te duwen, gaat mij echt te ver. Juist hier wordt duidelijk waartoe een slecht begrip van de voorspellende waarde van N:P ratio's kan leiden. Er zijn vele voorbeelden waar óók bij hoge N:P ratio's cyanobacteriën domineren. In de Nederlandse meren is er geen relatie tussen het optreden van bloei van cyanobacteriën en de N:P ratio [Schreurs; 1992]. Manipulatie van de N:P ratio geeft geen enkele garantie voor succesvolle bestrijding van cyanobacteriën. Het is spijtig te moeten zien dat in de praktijk N-bemesting van meren inderdaad wordt geadviseerd om groei van cyanobacteriën te bestrijden [Chutter en Rossouw; 1992]. Het aanpakken van de P-belasting, inderdaad resulterend in een hogere N:P ratio, zal in veel gevallen uiteindelijk de beste garantie op succes geven.

6. Conclusie

Een N:P ratio die sterk afwijkt van de Redfield ratio met een waarde van 7:1 zou een indicatie geven van het optreden van een nutriënt limitatie. Echter de ratio is de resultante van de *afzonderlijke* concentraties van N en P. Een afwijkende nutriënt ratio is dus een *gevolg* van nutriënt limitatie en niet de *oorzaak* hiervan. De ratio op zich geeft geen betrouwbare informatie. De ratio van N en P kan bijvoorbeeld aangeven dat P limiterend is, terwijl uit de concentraties van ieder van de nutriënten afzonderlijk duidelijk blijkt dat zowel N als P in overmaat aanwezig zijn. Ook deze fout wordt in de praktijk gemaakt. Het toepassen van de N:P ratio kan dus leiden tot verkeerde beheersmaatregelen. Een goed beheer is gebaat bij een goed begrip van sturende processen in ecosystemen. Dit betekent,

noagmaals, dat het beheer zich weliswaar kan richten op de relatie tussen nutriënten, maar wel gebaseerd op concentraties van de *afzonderlijke* nutriënten en niet slechts op de ratio. Wel ben ik het volledig eens met de conclusie van Koerselman en Meuleman dat het belangrijk is de groei limiterende factor van populaties te kennen. Dit is echter geen eenvoudige zaak. Noch N:P ratio's, noch bioassays, noch fysiologische indicatoren (onder andere enzymactiviteiten) zijn zondermeer toepasbaar. Bij een vergelijking van de methodes kleven mijns inziens de minste bezwaren aan de laatste methode, maar dat is een andere discussie.

Literatuur

- Chutter, F. M. & Rossouw, J. N. (1992). *The management of phosphate concentrations and algae in Hartbeespoort dam*. Report to the Water Research Commission 289/1.
- Downing, J. A. & McCauley, E. (1992). *The nitrogen: phosphorus relationship in lakes*. Limnol. Oceanogr. 37(5), 936-945.
- Droop, M. R. (1993). *25 Years of algal growth kinetics*. Bot. Marina 26, 99-112.
- Reynolds, C. S. (1992). *Eutrophication and the management of planktonic algae: what Vollenweider couldn't tell us*. In: Sutcliffe, D. W. & Jones, J. G. (eds.). *Eutrophication: research and application to water supply*. FBA, Ambleside.
- Rhee, G. Y. (1978). *Effects of N:P atomic ratio's and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake*. Limnol. Oceanogr. 23(1), 10-25.
- Rhee, G. Y. & Gotham, I. J. (1980). *Optimum N:P ratio's and coexistence of planktonic algae*. J. Phycol. 16, 486-489.
- Schreurs, H. (1992). *Cyanobacterial dominance. Relations to eutrophication and lake morphology*. Proefschrift, Universiteit van Amsterdam.
- Smith, V. H. (1982). *Low nitrogen to phosphorus ratio's favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton*. Science 221, 669-671.

Dr. B. W. Ibelings
HASKONING

fende nutriënt. Bij concentraties boven de kritische waarde zou van een beperkende rol geen sprake zijn. Vrijwel steeds worden daarbij voor N en P kritische waarden van resp. 14 en 0,7 mg/g plantaardig weefsel aangehouden, ontleend aan onderzoek door De Wit *et al.* [1963]. Uit ons onderzoek blijkt, dat de betrouwbaarheid van kritische nutriëntgehalten bijzonder gering is. Uit afbeelding 2 uit ons artikel had Ibelings af kunnen leiden dat de N en P gehalten in de plant *geen enkele indicatie* geven voor de mate waarin N en P groeibeperkend zijn. N kan beperkend zijn bij een gehalte van meer dan 20 mg N/g, terwijl in andere terreinen bij een N gehalte van minder dan 11 mg/g geen sprake bleek van N beperking. Iets vergelijkbaars geldt voor P. Ook bij een zeer hoog N en P gehalte, wanneer op grond van nutriëntgehalten geen sprake van voedingsstofbeperking door N of P zou zijn, bleken in een bemestingsonderzoek voedingsstoffen wel degelijk groeibeperkend. Op grond van deze gegevens stelden Verhoeven *et al.* [1994] dan ook vast, dat het gebruik van kritische nutriëntgehalten in 18 van de 34 geselecteerde bemestingsstudies tot een *verkeerde* voorspelling van de beperkende voedingsstof leidt.

Het gebruik van de N:P ratio leidt daarentegen wel tot een goede voorspelling, ook onder zeer voedselrijke omstandigheden. Op dit moment beschikken we over resultaten van 40 bemestingsstudies waarin we de voorspellende waarde van de N:P ratio kunnen testen en in 39 daarvan leidt toepassing van de door ons gehanteerde kritische N:P ratio tot een juiste voorspelling van de aard van voedingsstof-limitatie.

Kortom, Ibelings heeft ongelijk als hij stelt, dat de N:P ratio misleidende informatie geeft over de aard van de voedingsstofbeperking. Zoals hiervoor blijkt, geldt dat bezwaar juist voor de door Ibelings voorgestelde aanpak, waarbij naar nutriëntgehalten gekeken wordt. We onderschrijven natuurlijk van harte de conclusie van Ibelings, dat de N:P ratio niet de *oorzaak* is van nutriëntenbeperking, maar het *gevolg* daarvan. Juist vanwege dit feit is de N:P ratio bruikbaar om er uit af te leiden welke voedingsstof beperkend is en hebben we voor onze aanpak gekozen. Ibelings geeft ook op enkele andere punten kritiek. In het volgende zullen we kort hierop reageren, waarbij we dezelfde volgorde aanhouden als Ibelings in zijn reactie.

De ene N:P ratio is de andere niet

Ibelings merkt op dat er een belangrijk verschil is tussen het bepalen van N:P

Naschrift van de auteurs

Met belangstelling hebben we kennis genomen van de reactie van de heer Ibelings op ons artikel over het gebruik van N:P ratio's voor de vermindering van de voedselrijkdom van terreinen. Ibelings benadert het onderwerp vanuit een andere invalshoek, namelijk die van de aquatische ecologie. In zijn reactie geeft Ibelings een aantal kritiekpunten op ons onderzoek. Daarop gaan we graag nader in.

Het N:P concept

De belangrijkste kritiek op het N:P concept treffen we aan in de conclusies van Ibelings. Hij concludeert, dat het bepalen van de N:P ratio 'geen betrouwbare' informatie oplevert, omdat deze ratio zou kunnen wijzen op P limitatie, 'terwijl

uit de concentraties van ieder van de nutriënten afzonderlijk duidelijk blijkt dat zowel N als P in overmaat aanwezig zijn'. Verder stelt Ibelings: 'Het toepassen van de N:P ratio kan dus leiden tot verkeerde beheersmaatregelen'. Het beheer zou zich dienen te richten 'op concentraties van de afzonderlijke nutriënten en niet slechts op de ratio'. Met deze kritiek raakt Ibelings vanzelfsprekend de kern van ons artikel. Reden om bij deze kritiek wat uitgebreider stil te staan.

Net als in de aquatische ecologie wordt ook in de terrestrische ecologie gewerkt met 'kritische nutriëntgehalten'. Wanneer het nutriëntgehalte in de plant beneden de kritische waarde ligt, dan zou dit wijzen op een groeibeperkende rol van het betref-

ratio's in plantaardig weefsel, of in het water. Dat is juist en dat verschil hebben we door het gebruik van cursivering in ons artikel ook benadrukt, juist om misverstanden te vermijden. Ibelings noemt het voorspellen van de groei-beperkende voedingsstof op grond van analyses van de waterkwaliteit een hachelijke zaak, maar bestrijdt niet de resultaten van Downing en McCauley [1992], waaruit blijkt dat de N:P ratio in het water wel degelijk een goede voorspeller is. Onze conclusie blijft dan ook, dat de N:P ratio een bruikbaar instrument is voor de bepaling van de aard van voedingsstoflimitatie, met dien verstande dat in terrestrische systemen de N:P in *de plant* bepaald wordt en in aquatische systemen *in het water*, zoals we in ons artikel duidelijk hebben weergegeven. In beide gevallen ligt de kritische N:P ratio op ongeveer 15. Als we stellen dat het N:P concept 'een algemene geldigheid heeft', willen we daarmee natuurlijk niet zeggen dat de kritische N:P ratio *in algen* en *in hogere planten* gelijk is. Volgens Ibelings zal de kritische N:P ratio in algen waarschijnlijk de Redfield ratio (N:P = 7) benaderen. Opmerkelijk is echter, dat uit het onderzoek van Rhee [1978], waarnaar Ibelings enige malen verwijst, blijkt dat in de algeen Scenedesmus de kritische N:P ratio 14 bedraagt.

Co-limitatie van nutriënten

Volgens Ibelings hanteren we het begrip 'co-limitatie door N en P' onjuist en hij verwijst naar resultaten van onderzoek door Rhee [1978]. Rhee stelde vast, dat de algeen Scenedesmus altijd door N of door P gelimiteerd wordt, en nooit door N en P tegelijk. De vergelijking tussen het onderzoek van Rhee en dat van ons gaat echter mank, omdat we in ons artikel het begrip co-limitatie niet op *soortniveau* gebruiken (zoals Ibelings doet) maar op het *niveau van de vegetatie*, waarin meerdere soorten samen voorkomen. Dat is een essentieel andere benadering, waarin het begrip vanzelfsprekend een andere betekenis heeft. Op het niveau van de vegetatie spreken we van co-limitatie indien zowel toediening van N als van P een (geringe) groeirespons van de vegetatie geeft, maar toediening van N+P samen een veel grotere respons. Co-limitatie op het niveau van de vegetatie is eenvoudig te verklaren uit het feit dat ter plaatse *sommige soorten door P* gelimiteerd worden en *andere soorten door N*.

De kritiek van Ibelings berust dus op een misverstand, omdat hij het begrip co-limitatie betreft op het niveau van de

soort, waar wij expliciet doelden op het niveau van de vegetatie.

Optimale N:P ratio's en de 'struggle for life'

Opmerkelijk is, dat Ibelings hier voorbeelden geeft die het door ons eerder toegelichte begrip van co-limitatie op het niveau van de vegetatie illustreren. Dit fenomeen treedt dus ook in algengemeenschappen op. De nuances die Ibelings aanbrengt bij enkele concepten zijn terecht, maar gelden met name voor algengemeenschappen, waar een zeer snelle successie plaatsvindt. Competitieve aansluiting zal in gemeenschappen van hogere planten natuurlijk nooit optreden als gevolg van kortdurende veranderingen van het aanbod van voedingsstoffen.

N:P ratio's en de bloei van cyanobacteriën

Volgens Ibelings verhult het gebruik van N:P ratio's wat het absolute niveau van de voedselrijkdom is. Dat klopt: eigen aan het werken met N:P ratio's is, dat uitsluitend de *relatieve* beschikbaarheid van N en P kan worden bepaald. Zoals we in ons artikel duidelijk stelden, moet voor een beeld van de *absolute* voedselrijkdom (ook) gekeken worden naar de biomassa-productie. Met andere woorden, zowel in een hoogopgaande eutrofe vegetatie, als in een zeer lager voedselarme vegetatie, kan de N:P ratio 5 bedragen. Het enige dat we zeker weten, is dat in beide gevallen N groeibeperkend is en dat als we het systeem voedselarmer willen maken, de aandacht in eerste instantie naar N dient uit te gaan.

Misbruik van N:P ratio's?

Ibelings betoogd dat het N:P concept misbruikt kan worden en geeft een voorbeeld waarbij de N-belasting van een systeem verhoogd werd, teneinde een bepaalde N:P ratio te bereiken. Een strategie waarbij de voedselrijkdom van een systeem verminderd wordt, kan natuurlijk nooit bestaan uit het *toedienen* van een bepaalde voedingsstof. De N:P ratio is een hulpmiddel ('een meetlat') die gebruikt kan worden om het systeem sneller voedselarm te maken. Het bereiken van een bepaalde N:P ratio is vanzelfsprekend geen doel op zich. Op geen enkele plaats in ons artikel wordt door ons die suggestie gewekt. Voor vrijwel ieder instrument geldt, dat het misbruikt kan worden. Dat betekent natuurlijk niet, dat instrumenten dan maar niet gemaakt moeten worden. Wél stelt het eisen aan de wijze waarop een instrument geïntroduceerd wordt. Beperkingen en randvoorwaarden voor

het gebruik dienen duidelijk te zijn. In ons artikel hebben we deze duidelijk genoemd. Ibelings lijkt dat laatste overigens ook niet te bestrijden.

Ten slotte

Uit het voorgaande blijkt, dat wij in tegenstelling tot Ibelings van mening zijn dat N:P ratio's goed bruikbaar zijn als indicator voor het vaststellen van de aard van de voedingsstofbeperking. Voor een deel lijkt het meningsverschil met Ibelings het gevolg van de onvergelykbaarheid van (1) aquatische en terrestrische systemen, (2) van systemen met één soort met systemen met meerdere soorten en (3) van systemen die een zeer snelle successie kennen met systemen die gekenmerkt worden door langzame successie. Op belangrijke punten heeft Ibelings bovendien onze resultaten niet goed geïnterpreteerd, waardoor hij tot onjuiste conclusies komt. Wij zien in de reactie van Ibelings dan ook geen reden de conclusies die we in ons artikel trokken, te wijzigen.

Literatuur

- Wit, C. T. de, Dijkshoorn, W. & Noggle, J. C. (1963). *Ionic balance and growth of plants*. Wageningen, Verslagen Landbouwkundig Onderzoek 69.15.
Downing, J. A. & McCauley, E. (1992). *The nitrogen: phosphorus relationship in lakes*. Limnol. Oceanogr. 37: 936-945.
Rhee, G.-Y. (1978). *Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake*. Limnol. Oceanogr. 23(1): 10-25.
Verhoeven, J. T. A., Wassen, M. J., Meuleman, A. F. M. & Koerselman, W. (1994). *Op zoek naar de bottleneck; N- en P-beperking in vennen en duivalleien*. Landschap 11(2): 25-39.

Willem Koerselman

Arthur F. M. Meuleman

Kiwa NV Onderzoek en Advies



Infiltratie in freatisch pakket Reacties en commentaar

Commentaar op het artikel van Cees Maas (5/95, p. 152-153)

'Dik freatisch pakket infiltreert niet lekker'

Hoe dikker hoe beter

Als je de weerstand die water ondervindt bij infiltratie vanuit sloten op een bepaalde manier afleidt, lijkt het alsof dikke freatische pakketten niet lekker infiltreren in vergelijking tot dunne (Maas, H₂O 5/95, p. 152-153). In de werkelijkheid ondervindt dit water, behalve de intrede-weerstand, ook weerstand van de pakket waar het doorheen stroomt. De laatste neemt nu juist af met de pakketdikte, h en