

Dynamische aspecten van trofiegradiënten in een kraggelandschap

Lezing gehouden tijdens de technische bijeenkomst van de CHO 'Samenhang tussen waterkwaliteit en -kwantiteit bij studies van oppervlaktewateren' op 18 oktober 1978.

1. Oecologische werkingen en voedselrijkdom

Van oudsher wordt door biologen onderscheid gemaakt tussen levensgemeenschappen, bestaande uit organismen van meer of van minder voedselrijke omgeving. Dikwijls wordt daarbij de voedselrijkdom van een enkel bestanddeel van de omgeving, in dit verband vaak substraat genoemd, als maatstaf gebruikt. Inderdaad blijken verschillende organismen slechts te kunnen voorkomen wanneer bepaalde voedingsstoffen in hun onmiddellijke omgeving



G. VAN WIRDUM
Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Leersum

aanwezig zijn in een concentratie die het midden houdt tussen een tenminste vereiste en een ten hoogste verdraagbare waarde. Dit 'juiste midden' is het milieu van die organismen voor zover het de voedingsstoffenconcentratie van het substraat betreft. Wanneer men dit kent kan men ze in beginsel zelfs als indicatoren voor de voedselrijkdom van hun onmiddellijke omgeving gebruiken. Omgekeerd is het echter niet juist ervan uit te gaan dat in water (het substraat dat in dit artikel aan de orde is) bepaalde organismen ook inderdaad, qua behoefte aan voedingsstoffen, kunnen voorkomen, als maar eerst eenmaal aan hun milieu-eisen op het punt van de concentratie is voldaan. Bij de stofwisseling worden immers voedingsstoffen aan de omgeving onttrokken en afvalstoffen daaraan afgegeven. De onmiddellijke omgeving van de organismen dreigt daardoor te gaan afwijken van de eisen die hun milieu stelt; in het geval van de voedingsstoffen door te lage concentraties, in dat van de afvalstoffen door te hoge. Dit kan alleen door aanvulling uit resp. berging in een wijdere omgeving worden voorkomen. In hydrologische studies wordt dan ook terecht veel aandacht besteed aan de uitwisseling met modderlagen in plassen en meren, waarbij fysisch-chemische en biologische processen betrokken zijn. Slechts zelden doen zich echter in de natuur situaties voor waarin deze processen voldoende verklarend zijn voor een langdurig evenwicht. In het bijzonder in wateren waarin veen wordt gevormd, moet het aangeduide voorraad-aspect grotendeels uitwendig worden gezocht. Er is daar immers kennelijk maar in heel beperkte mate sprake van hercirculatie van voedingsstoffen. Het afgezette veen is dus 'slechts'

een regelapparaatje tussen de onmiddellijke omgeving van bepaalde organismen en de werkelijke bron van stoffen die voor de groei van die organismen noodzakelijk of gevaarlijk zijn. Staat de onmiddellijke omgeving (met al zijn eigenschappen) in operationele relatie tot de organismen (met al hun eigenschappen), het bedoelde regelapparaat (met al zijn eigenschappen) staat daartoe in conditionele relatie. De conditionele werkingen kunnen op hun beurt uitsluitend begrepen worden als de 'spanning' tussen wat men bij systeembenaderingen bronnen en putten noemt in rekening wordt gebracht. Deze bronnen en putten mogen dan onuitputtelijk resp. bodemloos schijnen, zij hebben een werking. Deze werking, die op verschil berust, zou ik (oecologische) veldwerking willen noemen. De relatie van een organisme zowel als die van een conditionele structuur tot het veld is positioneel, dus ruimtelijk bepaald. Een volledige veldbeschrijving omvat zowel het verschil tussen bronnen en putten als de in het veld aanwezige conditionele elementen. Hydrologisch gezien en generaliserend gesproken hebben positionele werkingen in natuurreservaten vooral te maken met peilverschillen, conditionele met verblijftijden en operationele met waterkwaliteit. Er is dus een oecologische samenhang tussen waterkwaliteit en -kwantiteit, die hier geïllustreerd zal worden aan de hand van studies van oppervlaktewateren in natuurgebieden.

2.1. Raadsels rond krabbescheer

De hogere waterplant krabbescheer (*Stratiotes aloides* L.) kwam tot voor kort in vele laagveenplassen in ons land voor, doch is daaruit thans vrijwel geheel ver-

Foto 1 - Bloeiende krabbescheerplanten. De matte glans op de planten wordt veroorzaakt door ijzerbacteriën. Voorts zijn kikkerbeet en zodevormende ronde zegge te onderscheiden.

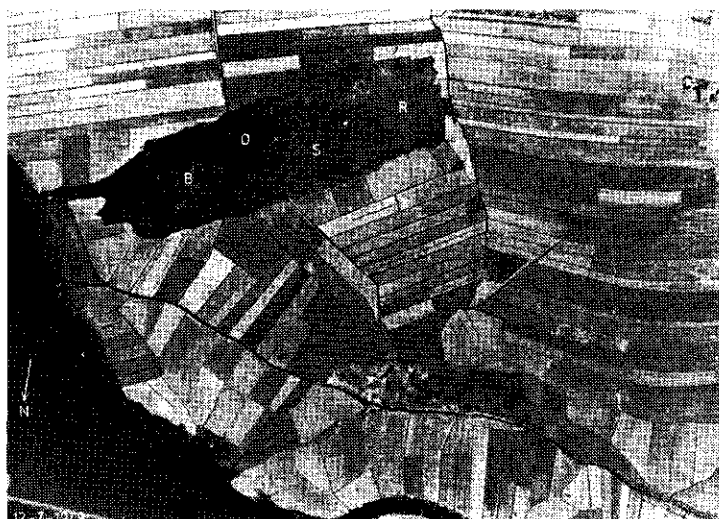


TABEL 1 - Fosfor in krabbescheer en water van de plas Venematen in juli 1967 (naar De Geus-Kruyt & Segal, 1973).

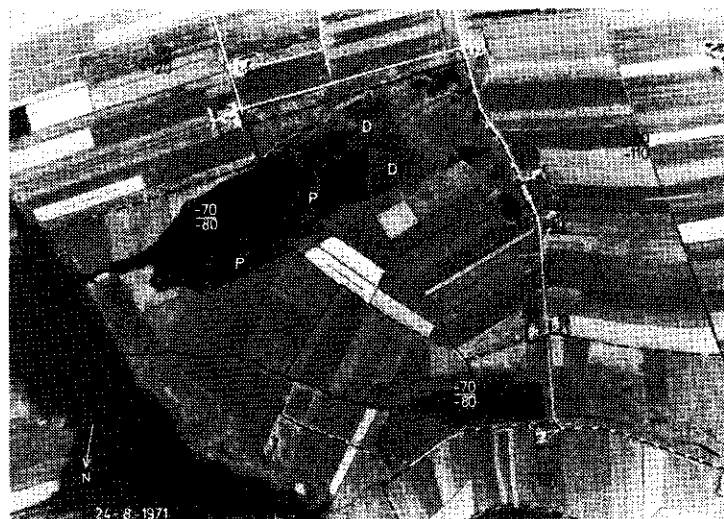
	planten	water
oppervlakte	2 ha	15 ha
drooggewicht	12.200 kg	
volumen		250.000 m ³
fosfor-concentratie	0,4 %	≤ 0,05 mg/l (fosfaat)
fosfor-hoeveelheid	49 kg	4 kg (P)

dwenen. In verschillende polders en graslandgebieden op boezempeil is hij echter nog talrijk. In water dat tussen vitale krabbescheerplanten wordt bemonsterd, wordt zelden bijzonder veel fosfor aangetroffen (zie ook De Lange 1972), terwijl de algen evenmin op zeer voedselrijk water wijzen. Een krabbescheervegetatie heeft echter een zeer hoge productie van biomassa en vroeger werden de planten zelfs dikwijls als mest over het land gebracht. We hebben hier kennelijk te doen met een plant die veel voedingsstoffen vereist, maar toch voorkomt in water waarin die stoffen slechts in een lage concentratie voorhanden zijn. Wellicht verdraagt hij zelfs niet eens veel hogere concentraties. De Geus-Kruyt & Segal (1973) berekenden dat in de plas Venematen in Noordwest-Overijssel ongeveer twaalf maal zoveel fosfor in de planten aanwezig was als in het water (zie tabel 1).

Zij concludeerden uit het kennelijk grotendeels ontbreken van hercirculatie dat waarschijnlijk uitwisseling met de bodem plaatsvindt. Ulehlová (1970) onderzocht in hetzelfde jaar een aantal plassen, waaronder de plas Venematen, op chemische eigenschappen van de modder, microklimaat en moddergassen. Zij kwam tot het inzicht dat de eigenschappen van de modder in de plas Venematen de intensieve landbouw op het aangrenzende hogere land weerspiegelden, waardoor deze plas, ondanks de schijnbaar betrekkelijk voedselarme eigenschappen van het water, toch een hoge stofproductie te zien gaf. Factoren uit de fosforhuishouding werden door haar niet onderzocht. Bij een hydrologisch onderzoek in dit gebied in 1974 stelden wij een aanmerkelijke wegzijging naar de Noordoostpolder en door drinkwateronttrekking vast, te zamen 0,25 - 0,3 mm/etm. Er vindt veel toevloed van water uit de hogere landbouwgronden plaats, evenals uit het omringende boezemgebied. De uitwisseling met de boezem wordt bovendien sterk beïnvloed door de wind (vgl. ook Lijklema & Van Straten 1977). Wil men een strikter verband tussen de statische voedselrijkdom van het water en de productie van biomassa daarin aangegeven, dan moeten (onder meer!) al deze factoren in aanmerking worden genomen. Dit geldt des te klemmender wanneer het de bedoeling is gesignaleerde



Afb. 1 - Vegetatie in het Duingermeer en Zuiderdiep, zomer 1949. De graslanden bevonden zich alle op boezempeil. De lichtere tint rechtsboven duidt een zandrug ('de Duin') aan. B: mattenbies; O: ondergedoken waterplanten; S: krabbescheer; R: rietveld. P: gele plomp; D: drijftillen met kleine lisdodde.



Afb. 2 - Vegetatie in het Duingermeer en Zuiderdiep, zomer 1971. Vele graslanden zijn in ruilverkavelingsverband ingepolderd. De vegetatie is sinds 1971 nog verder teruggeschreden. Getallen geven polder- en boezempeilen aan in cm t.o.v. NAP, zomerpeilen boven de streep, winterpeilen eronder. De begrenzing van de polders (onderbroken lijnen) is bij benadering. Betekenis van de letters als in afb. 1.

veranderingen in de begroeiing te verklaren. Het betreft dan meestal niet alleen veranderingen in de produktie van biomassa, maar het verschijnen en verdwijnen van één of meer soorten. Een dramatisch voorbeeld hiervan kan eveneens aan het krabbescheer-onderzoek worden ontleend. Nadat in een aantal poldersloten krabbescheer, vermoedelijk door het gebruik van bestrijdingsmiddelen (Westhoff & Den Held 1969), reeds eerder was verdwenen, zijn in de laatste tien jaar zeer snel vrijwel alle grote groeiplaatsen van deze plant in laagveenplassen verloren gegaan, waaronder ook die in de plas Venematen. De plaatsen waar krabbescheer in mijn onderzoekgebied Noordwest-Overijssel het langst heeft standgehouden en waar hij ten dele nog staat, ontvangen vrijwel allemaal water door natuurlijke afwatering van graslanden op percelen onvergraven veen of zgn. aangemaakt land: kleine enclaves landbouwgrond te midden van natuurgebied. In enkele plassen en vaarten speelt of speelde bovendien de afwatering van huizen en kleine boerenbedrijven een rol. De meeste van deze plekken liggen betrekkelijk ver van de grote doorgaande boezemvaarten af. Op verschillende plaatsen waar krabbescheer thans verdwenen is, werd 5 - 10 jaar vóór het verdwijnen van de plant op aangrenzende smalle stroken land (de zgn. legakkers) nog hooi gewonnen en soms ook wel eens vee geweid. Dit ging dikwijls met enige bemesting gepaard. Ter verbetering van de draagkracht van het grasland werd soms wel terpaarde uit Friesland over het veen gebracht. Op andere plaatsen werden achteruitgang en ondergang van de groeiplaatsen van krabbescheer voorafgegaan

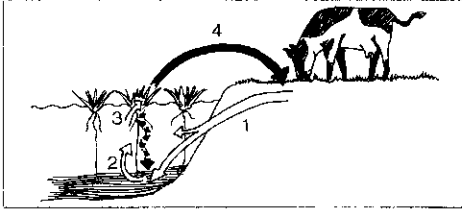
door waterhuishoudkundige veranderingen behoeve van de landbouw. Daarbij werd boezemland ingepolderd en op een lager peil gebracht. Dit was het geval bij de ruilverkaveling in de omgeving van het Duingermeer, omstreeks 1960. In de afb. 1 en 2 is de opvallende verandering in de vegetatie van het Duingermeer en het Zuiderdiep ook voor niet-plantkundigen zichtbaar. (Ten behoeve van een natuurlijke reliëf-indruk zijn deze foto's met de zuidzijde naar boven geplaatst.) Het is opvallend dat in deze omgeving thans nog rijke krabbescheervegetaties bestaan in een aantal sloten in de graslanden, vooral waar geen waterstandsverlaging heeft plaatsgehad. Overigens zijn ook daar de werkelijke peilen vaak lager ten gevolge van afdamming of dichtgroeien van sloten en van wegzijging naar de Noordoostpolder.

Dit onderzoek maakte tevens duidelijk dat het lang niet steeds om groeiplaatsen ging, waar krabbescheer van oudsher een dominante plantesoort was. In veel gevallen was er namelijk sprake van een, welhaast even explosieve, opkomst, juist zoals dit zo bekend is van de waterhyacint (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) in tropische wateren. Deze opkomst valt ten dele (Westhoff & Den Held l.c.) samen met toenemende bemesting in de landbouw, maar kan zeker niet geheel daardoor worden verklaard. In Noordwest-Overijssel bereikte krabbescheer in het begin van de vijftiger jaren wel ongeveer zijn grootste uitbreiding. Een aantal van de groeiplaatsen bevond zich in gedeelten van plassen waar zich vóór de Tweede Wereldoorlog nog uitgestrekte velden lisdodde bevonden. Deze velden waren vermoedelijk ten gevolge van

de overstroming en bijkomende verschijnselen in de oorlogsjaren verdwenen. Het zou kunnen dat de mineralen die na het herstel van het normale peilregime vrijkwamen, de krabbescheer-explosie hebben beïnvloed. Zo kan men ook nu nog zien hoe krabbescheer zich soms snel vestigt en uitbreidt op plaatsen waar nieuwe plassen in enigszins veraard veen worden gegraven. Waar echter min of meer dichtgegroeide plassen in het hart van het natuurreservaat de Weerribben weer zijn opengebaggerd, is dit tot op heden nauwelijks of niet gebeurd, ook niet waar de bagger ter plaatse op de kant werd achtergelaten.

2.2. Oecologie op de grens van water en land

Hoewel in de voorgaande paragraaf positionele relaties van krabbescheer met zijn omgeving zijn gesuggereerd, heeft het meeste onderzoek naar en denken over het door velen als raadselachtig ervaren verdwijnen van krabbescheer zich geconcentreerd op operationeel werkzame omgevingsfactoren. Vooral boezemwaterverontreiniging en ziektekiemen worden, dikwijls met overtuiging, als vermoedelijke oorzaken genoemd. Het is echter gebleken dat de plant in sommige zeer verontreinigde boezemwateren wel degelijk kan voorkomen en dat een eventuele ziektekiem toch ook lang niet overal toeslaat. Zelfs al zouden voor één of meer van deze vermoede operationele oorzaken bewijzen kunnen worden aangevoerd, dan nog blijft er kennelijk behoefte aan een conditionele of positionele verklaring bestaan. De waarnemingen waaruit in dit artikel een greep is gepresenteerd kunnen tot een grof raam-



Afb. 3 - Omgevingsinvloeden op een krabbescheervegetatie.
Toelichting in de tekst.

werk daartoe worden aaneengesmeed. In afb. 3 is schematisch aangegeven hoe een krabbescheergroeiplaats zou kunnen 'werken'. Door natuurlijke, oppervlakkige afwatering onder invloed van betrekkelijk zuur neerslagwater geraken uit de enigszins bemeste en in natte toestand zuurstofarme veen- en klei-op-veengrond voedingsstoffen in het water van de groeiplaats (zie ook Steenvoorden & Oosterom, H₂O (12) 1979, nr. 2). Dat water is voor het overige in beginsel van een groot, gedeeltelijk hoger gelegen gebied afkomstig en daardoor enigszins kalkrijk.

Onder invloed van fysisch-chemische evenwichtsprocessen wordt een groot gedeelte van de nutriënten in de modder opgeslagen. Wanneer nu door het verbruik van de planten de concentraties ertoe neigen te veranderen, vindt vanuit de bodem aanvulling plaats. In het najaar zinken de aan zijspruiten gevormde jonge knoppen naar beneden om daar te overwinteren. Door de afstervende oude planten wordt de modderlaag van lieverlede zó dik en verandert deze door fysisch-chemische en biologische omzettingen zódanig van eigenschappen, dat het milieu van krabbescheer niet gehandhaafd blijft. Dit komt in de natuur voor en vindt dan meestal geleidelijk plaats, gepaard met het verschijnen van andere planten. Een aantal mogelijke aanleidingen voor een dergelijke successie is aan het slot van de voorgaande paragraaf vermeld. In de meeste gevallen waarvan sprake was werden echter de afstervende oude planten in het najaar uit het water gevist en over het land gebracht. Zo kwam een geforceerde hercirculatie tot stand. Anders gezegd: de verschillen tussen grasland en plas werden kunstmatig gehandhaafd. Of: *de veldgradiënt werd door beheersmaatregelen onderhouden.*

Op alle mij bekende plaatsen waar krabbescheer plotseling verdwenen is en thans vrijwel geen planten (behalve gele plomp en waterlelie) groeien hebben zich in deze situatie één of meer veranderingen voltrokken. Deze kunnen gegroepeerd worden naar eigenschappen van het veld en eigenschappen van het conditionele deel van het systeem:

1. Veranderingen in de eigenschappen van het veld.

De onderlinge verhoudingen en de totale hoeveelheid van opgeloste stoffen in het boezemwater zijn veranderd (vooral minder kalk). Het afwaterend gebied is verschaald; op vele plaatsen vindt zelfs geen afwatering meer plaats. Waar het afwaterend gebied sterker wordt bemest dan voorheen is de afwatering thans minder oppervlakkig en kunstmatig in plaats van natuurlijk.

2. Veranderingen in conditionele werkingen. Het 'scheren trekken' was gestaakt of werd de laatste tijd in de zomer uitgevoerd. De verblijftijd van het boezemwater is verkort.

Het is een belangwekkend verschijnsel dat op sommige plaatsen, waar de veranderingen in het veld geleidelijk tot een omkering daarvan hebben geleid, krabbescheer weer in opkomst lijkt te zijn. Zulke plaatsen, waar dus voedselarm water van het land (of een groot moerasgebied) in contact komt met voedselrijker water elders (zoals in rivieren) zijn ook uit minder door de mens beïnvloede landschappen bekend. Wellicht ten overvloede kan erop gewezen worden dat verschraling in onderdelen van het veld operationeel lang niet altijd als verschraling behoeft uit te werken. Wat krabbescheer betreft mag zelfs operationele vergiftiging met een nutriënt niet worden uitgesloten.

3.1. Inleiding tot de typologie van moerassen

Reeds lang is ook bij de studie van moerasgebieden gebruik gemaakt van het trofiebegrip. In de lange geschiedenis van de typologie van moerassen zijn verschillende indelingen voorgesteld. De meeste daarvan steunen op een complex van geomorfologische kenmerken, waarbij het zwaartepunt

Foto 2 - Bloeiende draadzegge, een karakteristieke plant van de poikilotrofe zone.



verschillend wordt gelegd. De voor deze bespreking belangrijkste indelingen hebben betrekking op de moerassen waarin veen wordt gevormd, de venen. Op grond van hun vorm werden reeds vroeg hoogvenen als groep onderscheiden van de overige. Eerst veel later, toen men aan de toevoeging 'hoog' niet zozeer de vorm van het veen, alswel de ligging ten opzichte van het grondwatervlak verbond, heeft men deze overige als laagvenen benoemd.

Vooral in de Scandinavische landen werd veel meer aandacht geschonken aan de vegetatie van de venen, maar voor een grove twee- of driedeling maakt dit niet zoveel verschil: hoogvenen zijn in het algemeen gekarakteriseerd door een gesloten tapijt van veenmossen, het algemeen voorkomen van dwergstruiken, zoals struikheide, en het ontbreken van boomgroei; in laagvenen worden veelal uitgestrekte vegetaties van riet, biezen en zeggen aangetroffen, terwijl er ook broekbossen onder zijn. Vele onderzoekers stelden vast dat er een verband bestond met de voedselrijkdom van het veenwater. Hiermee deed het statische trofiebegrip in de veentypologie zijn intrede: de laagvenen zijn eutroof, de hoogvenen oligotroof. Dit is in redelijke overeenstemming met gegevens over de produktie. Tot de tussengroep van de mesotrofe venen worden zowel de overgangsvenen gerekend als de venen met vegetaties van slaadmossen en kleine zeggen. De overgangsvenen nemen een tussenpositie in in de genese van een hoogveen wanneer dit uit een laagveen ontstaat. De slaadmossen- en zeggenrijke venen staan veeleer ruimtelijk tussen hoog- en laagvenen in. In het vervolg van deze paragraaf wordt daarop uitvoerig ingegaan.

Reeds de jurist Dau stelde in het begin van de vorige eeuw (vide Overbeck 1975) vast, dat de hoogvenen uitsluitend door regenwater gevoed worden. Dit standpunt werd weliswaar van natuurwetenschappelijke zijde nog geruime tijd daarna als lekenpraat afgehandeld, maar is uiteindelijk in vrijwel alle indelingen doorgedrongen door de benoeming van hoogvenen als ombroegen, ombrofiel of ombrotroof. Hoewel men er een natuurlijk criterium aan zou kunnen verbinden door waterbalansstudies, is toch vooral getracht het begrip — als ombrotroof — met een op kwalitatieve kenmerken onderscheidbaar trofieniveau te synonymiseren. Dit komt onder andere tot uiting in het zoeken naar een 'Mineralbodenwasserzeigergrenze' (o.a. Du Rietz 1954).

De chemische herkenbaarheid van deze op grond van plantesoorten aangewezen grens is echter geenszins eenduidig. Ter onderstreping van de herkomst van opgeloste stoffen uit het grondwater worden de



Foto 3 - Een krabbescheerveldje dat de positie van de plant tussen (veen)water en (boeren)land laat zien.

laagvenen in deze indelingen vaak minero-troof genoemd.

Pas in de laatste drie decennia hebben andere hydrologische criteria bij de indeling van moerassen een duidelijke rol gespeeld. De Pool Kulczynski (1949) was in dit opzicht een pionier. Bij zijn onderzoek van de toen nog zeer uitgestrekte en gave venen in het Pripet-gebied kwam hij tot de conclusie dat de vanouds herkende veentypen hun eigenschappen vooral ontleenden aan het al dan niet door het veen stromen van water en de invloed van de neerslag. In de omgeving van de waterscheidingen trof hij vooral hoogvenen aan. Deze werden uitsluitend door regenwater gevoed en door hem ombrofiel genoemd. In de dalen kwamen laagvenen voor. Het water stroomde hier doorheen, al moet men zich daarbij geen enorme stroomsnelheden voorstellen: de rheofiele venen. Moore & Bellamy (1974), van wie de tweede veel veenkennis in Polen in het voetspoor van Kulczynski heeft opgedaan, stellen voor de groepen van deze indeling onder de namen *rheo*, *meso*- en *ombro*troof aan te houden. Zij willen hiermee onderstrepen dat de band met botanische veentypologieën vooral in de 'voeding' gelegen moet zijn. Een voorname overweging hierbij is dat er opvallende overeenkomsten tussen rheotrofe venen met eutroof water enerzijds en zulke met oligotroof water anderzijds bestaan. Daarentegen zijn er belangrijke verschillen tussen venen, waarin het water een zelfde trofiegraad heeft, maar al dan niet door het veen stroomt (zie ook Ingram 1967).

3.2. Hydrologische veentypen en trofie

Onafhankelijk van de hiervoor besproken trofie-indeling stelden Moore & Bellamy op grond van kwantitatief hydrologische overwegingen in een landschapsoecologisch verband, een indeling voor in primaire, secundaire en tertiaire moerassen. Deze indeling wordt door hen op het hiërarchisch

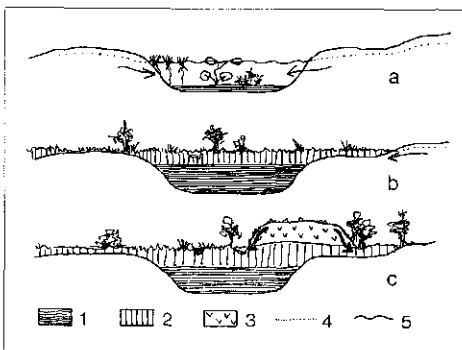
hoogste niveau gemaakt. De primaire moerassen zijn moerassen die gevormd worden in een met water gevulde laagte in het landschap: bekkenopvullende moerassen. Door sedimentatie en veenvorming wordt er water verdrongen. Wanneer boven het waterniveau van het oorspronkelijk bekken veen wordt gevormd, wordt daarin water vastgehouden, waardoor de watervoorraad en de grondwaterstand in het bekken stijgen. Zo'n moeras wordt secundair genoemd. In de tertiaire moerassen wordt eveneens een toenemende hoeveelheid water vastgehouden, maar dit gebeurt boven het niveau van de stijghoogte in het oorspronkelijk bekken. Dit zijn de hoogvenen. In afb. 4 zijn de drie typen schematisch weergegeven.

De auteurs geven zorgvuldig aan dat primaire en secundaire moerassen beide zowel rheotroof als mesotroof kunnen zijn. Tertiaire moerassen zijn altijd ombrotroof en omgekeerd. In het volle besef dat alle indelingen een abstractie en generalisatie van de werkelijkheid zijn, kan men zich afvragen waarin nu de wezenlijke verschillen

Afb. 4 - Hydrologische moerastypen: primair (a), secundair (b) en tertiair (c) bekken.

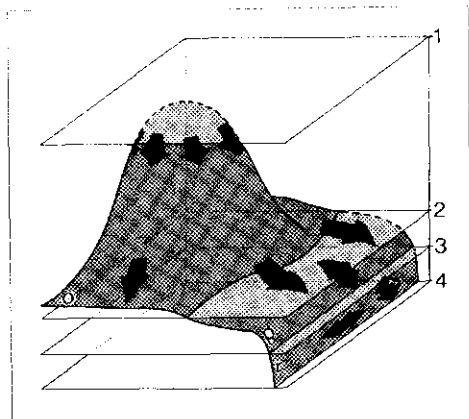
Pijlen geven waterhuishoudkundige invloedsrichtingen aan.

1: in primair bekken afgezet veen; 2: idem, secundair bekken; 3: idem, tertiair bekken; 4: grondwaterspiegel (voor zover beneden maaiveld); 5: oppervlaktewaterspiegel.



en overeenkomsten tussen de beide laatst-besproken indelingen schuilen. Aangezien alle water op de continenten dat niet verdampt onderweg is naar het diepere grondwater of naar zee, lijken in beginsel ook alle bekkenopvullende moerassen in meer of mindere mate rheotroof.

Indien het watervanggebied klein is, kan het water, statisch gezien, wel mesotroof of zelfs, zoals in sommige vennen en in hoogveenslenken, oligotroof zijn. Regenwater zal zich echter onmiddellijk met water uit het bekken vermengen, zodat er geen plekken voorkomen waar organismen zelfs maar een gedeelte van het jaar geheel met 'zelf gevangen' regenwater moeten toe-kunnen. Zodra zich in een primair bekken een drijvende vegetatiemat (*kragge*) ontwikkelt, kunnen wél plekken ontstaan waarin regenwater stagneert. Vooreerst houden deze plekken minstens gedurende een deel van het jaar contact met het, meestal voedselrijkere, water in het bekken onder de *kragge*, maar het is redelijk om van mesotrofie in de zin van Moore & Bellamy te spreken. In perioden met een neerslagoverschot staat het water op zulke plaatsen vaak beduidend hoger en bij een tekort vindt niet onmiddellijk aanvulling uit het open water plaats, zodat de *kragge* met de waterspiegel omlaag zakt. Hoewel het duidelijk is dat uit het bekken door de dikker en zwaarder wordende *kragge* water verdrongen wordt, vindt aan de bovenzijde steeds aangroei en veenvorming juist boven de oorspronkelijke waterspiegel van de plas plaats. De *kragge* kan zo bezien een drijvend secundair veen worden genoemd dat, met dezelfde snelheid waarmee het aangroeit, in een primair bekken verdrinkt. Op een *kragge* kan men zelfs wel miniatur tertiaire moerasjes aantreffen. In een tertiair moeras staat de waterspiegel steeds ten minste *iets* hoger dan daarbuiten, zodat een eventueel neerslagoverschot naar de omgeving van het hoogveen wordt afgevoerd. In grote hoogvenen vindt onder het veenoppervlak enige zetting plaats, waardoor iets verrijkt veenwater uittreedt. Soms leidt dit zelfs tot zgn. veenuitbraken. Doordat veenmossen actief ionen uitwisselen met het neerslagwater dat erop valt, verschilt dit drangwater evenals het afstromende water in eigenschappen van neerslagwater. Een hoogveen fungeert daardoor als een bron van water met afwijkende eigenschappen in een verhoudingsgewijze voedselrijke en weinig zure omgeving. Omgekeerd is het niet mogelijk dat grondwater het tertiaire veen binnendringt: stromingen van het grondwater gaan eventueel onder het hoogveen met zijn eigen 'waterberg' door. Tussen het uitgesproken rheotrofe en ombrotrofe gebied ontstaat zo een zone die zijn eigenschappen



Afb. 5 - Verschillen in waterkwaliteit in een moeraslandschap.

Op het grondvlak kan men zich de plaatscoördinaten op het aardoppervlak denken. Evenwijdige vlakken geven de positie aan van regenwater (1), oppervlaktewater bij hoge waterstanden (2), idem bij lage waterstanden (3) en zeer voedselrijk grond- en oppervlaktewater (4). Onderlinge beïnvloeding via de waterhuishouding van de ombrotrofe (o), de poikilotrofe (p) en de rheotrofe (r) zone is met pijlen aangeduid. Let op de gelijkenis met stijfhoogteverschillen en reliëf!

te danken heeft aan de intermediaire positie tussen rheo- en ombrotrofie. Dit is in afb. 5 weergegeven. Deze afbeelding beeldt een gradiënt uit van verschil in waterkwaliteit ten opzichte van het grond- en oppervlaktewater. Dit verschil is het grootst in het centrum van het hoogveen en neemt af in de richting van het rheotrofe gebied. Het hoogveen onderhoudt als het ware een potentiaalveld van waterkwaliteit: er gaat een veldwerking van uit. Hierbij spelen, hydrologisch gezien, kennelijk peilverschillen een belangrijke rol: de hogere potentiaal van het water in het tertiaire veen ligt aan de gradiënt ten grondslag. De conditionele werking gaat uit van het secundaire veen, dat de verblijftijd van het water beïnvloedt. De wijze waarop het mesotrofe gebied hier beschreven is — niet zozeer als een trofie-niveau, maar als het resultaat van positionele en conditionele werkingen van de omgeving — maakt het gewenst dit, ter vermindering van verwarring, ook anders te benoemen. Ik zou hier de naam *poikilotroof* willen voorstellen, waarin de Griekse stam *poikil-* staat voor 'van beide wat'. De betekenis daarvan is echter bovendien 'bont beschilderd', 'fijn bewerkt' of 'subtief'. In de volgende paragraaf zal in het kort worden aangeduid hoezeer dit, gelet op de soortenrijkdom en de structuur van de vegetatie, op de poikilotrofe moerassen van toepassing is. Tegen de hier besproken achtergrond levert de discrete indeling in primaire, secundaire en tertiaire moerassen een algemene beschrijving op van de hoedanigheden van het 'trofieveld' in een concreet moeras. Daarbinnen zijn grootte en richting van de

vectoriële grootheden rheotrofie en ombrotrofie op elke plaats bepaald. Het lijkt zinvol de hydrologische typologie op een hoog hiërarchisch niveau voor gehele bekkens te handhaven en daarbeneden rheo-, poikilo- en ombrotrofe typen te onderscheiden. Een nadere aanduiding van de statische voedselrijkdom van het water (eu-, meso- en oligotroof) kan eventueel op een nog lager indelingsniveau een plaats behouden.

3.3. Op de gradiënt tussen hemel- en grondwater

Poikilotrofe moerassen worden, heel algemeen gesproken, gekenmerkt door een mostapijt van meestal min of meer bruin gekleurde zgn. slaapmossen (*Hypnaceae* s.l.) en een groot aantal fijngebouwde zegge-soorten. Er groeien echter ook zeer veel 'bloemplanten', waarvan de meeste elders zeldzaam zijn. In Nederlandse poikilotrofe venen komen soms wel meer dan 70 plantesoorten per vierkante meter voor, waardoor de desbetreffende vegetaties tot de soortenrijkste moeten worden gerekend. Zo'n soortenrijkdom is het gevolg van kleine verschillen in de oecologische eigenschappen van dicht bij elkaar gelegen plekjes in het moeras. Gezien de geringe variatie die van jaar tot jaar in deze vegetaties valt waar te nemen, mogen we aannemen dat deze verschillen in eigenschappen ook langdurig blijven gehandhaafd. De oorzaak hiervan moet gezocht worden in de 'betrouwbaarheid' van de gradiënt waarin het veen zelf, als uiterst simpele conditionele structuur, regelend werkzaam is. De operationele verschillen van plek tot plek komen tot stand door de fysisch-chemische interactie tussen water uit het rheotrofe deel van het systeem en dat uit het ombrotrofe, gereguleerd door met het reliëf samenhangende verschillen

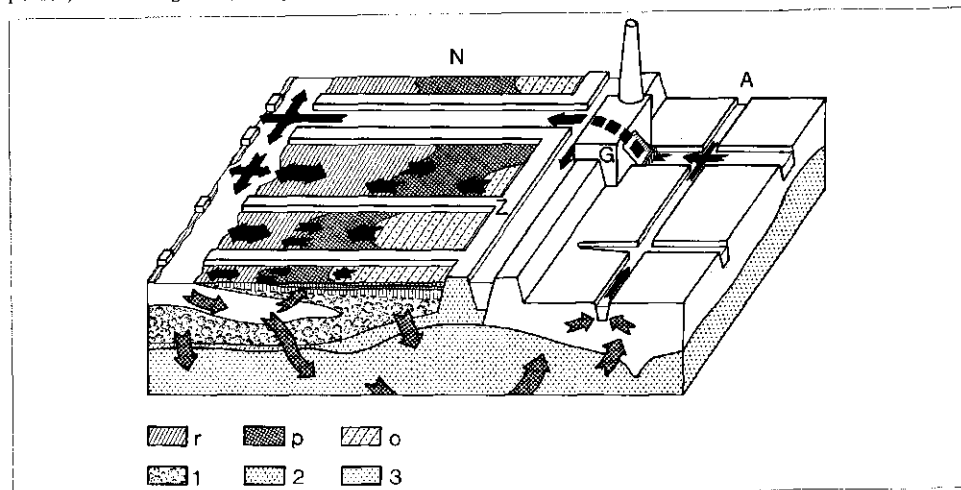
in zuurstofhuishouding en uitwisselingsprocessen met het veen zelf. Het is wel haast onmogelijk voor elk plekje in het veen vast te stellen met welke operationele werkingen een organisme er precies wordt geconfronteerd, anders dan door af te gaan op de planten. Daaraan kunnen echter geen strikte fysisch-chemische waarden verbonden worden. Alleen daarom reeds, nog afgezien van alle uitvoeringsproblemen, is het niet goed mogelijk ter plaatse maatregelen te nemen om de hoge natuurwaarde van het poikilotrofe veen te bewaren. De enige werkelijke oplossing is de betrouwbaarheid van het veld te garanderen. Daar is het tertiaire moeras voor nodig. Hoewel het hoogveen zelf aanmerkelijk minder soortenrijk is dan het poikilotrofe moerasveen, heeft het daarom een zeer grote natuurtechnische betekenis. Op de voorgrond tredende verschillen van de hier besproken gradiënt met de grenssituatie waarin krabbescheer in ons land voorkomt, zijn gelegen in het feit dat in het laatste geval geen sprake is van een geleidelijke overgang, maar van een messcherpe grens waar het voedselrijke water vanaf het land ertoe neigt op te dringen. Wanneer zoiets een kleine 'mesthoop' in een grote voedselarme omgeving betreft, zal de tijd het verschil ongetwijfeld uitwissen als geen beheersmaatregelen worden uitgevoerd. Behalve in de krabbescheer is een zeer goed voorbeeld hiervan gelegen in de mossenfamilie *Splachnaceae*, waarvan verschillende soorten voorkomen op uitwerpselen van zoogdieren en op uileballen, mits deze in een zeer voedselarme omgeving, bijv. hoogveen of stuifzand, liggen.

4. De nivellering van een trofiegradiënt in Noordwest-Overijssel

De veldanalyse in de wereld der moerassen

Afb. 6 - Blokdiagram van een gedeelte van het natuurreservaat De Weerribben.

Pijlen geven stroomrichtingen aan van het water. r: rheotroof gebied; p: poikilotroof gebied; o: ombrotroof gebied; 1: 'veenbrij', modder; 2: rest-veen; 3: zandondergrond; A: landbouwgebied in polder; N: natuurgebied; G: gemaal; Z: legakkers tussen de verlandende petgaten.



geeft tal van aanknopingspunten om de veranderingen die zich in de waterhuishouding van Noordwest-Overijssel hebben voorgedaan te beschrijven en de oecologische gevolgen ervan te begrijpen. Enkele hoofdlijnen daarvan zullen hier worden aangegeven, in de eerste plaats als voorbeeld van de praktische toepassing van de gepresenteerde theorieën bij de interpretatie van onderzoekgegevens.

Afb. 6 geeft een sterk geschematiseerd beeld van de kwantitatieve waterhuishouding in een stukje van het natuurreservaat De Weerribben. Daarop is te zien dat wegzijging naar naburige polders optreedt. Door gemalen wordt het water uit de polders ten dele weer op dezelfde boezem teruggepompt. Overigens is het boezemwater afkomstig van hogere gronden in Overijssel en Drenthe en uit het Friese boezemgebied. Dit laatste wordt voor een belangrijk deel met IJsselmeerwater gevoed. Via een netwerk van sloten en vaarten kan het boezemwater zelfs zeer afgelegen delen van de natuurreservaten in de kop van Overijssel bereiken. In de dichtgegroeide plassen (ontstaan door vervening) bevinden zich min of meer drijvende vegetatiematten, waarop plaatselijk enig neerslagwater wordt opgespaard. Hier bestaat in het klein de situatie die eerder als stabiele trofiegradiënt rondom een hoogveen werd beschreven. Waar in deze drijvende venen de omstandigheden poikilotroof zijn, bevinden zich zeer soortenrijke vegetaties. Men noemt deze complexen wel trilvenen, hoewel in het veren van de kragge op zichzelf geen wezenlijk onderscheid met de meer rheotrofe gedeelten bestaat. In tabel II zijn een aantal analyseresultaten samengevoegd om de in het gebied bestaande verschillen aan te stippen.

Hoewel de meeste waarden de gradiënt volgen: laag in het ombrotrofe en hoog in het rheotrofe gebied en vooral het boezemwater, blijkt dit voor totaal-fosfaat uit gefiltreerd monster (0,45 μm) niet het geval te zijn. Dit kan enerzijds met de zuurgraad in het min of meer ombrotrofe veen samenhangen en met de gereduceerde omstandigheden aldaar, anderzijds met de hoge plantaardige produktie in het betreffende rheotrofe gebied, waar zich een vitale krabbescheervegetatie bevond. Ter plaatse van het ombrotrofe monster werden in het veld meestal lagere pH-waarden gemeten. Nitraat-stikstof was alleen in het boezemwater aantoonbaar. COD en kalium geven een soortgelijk verloop te zien als fosfor. Het boezemwatermonster is in de tabel als referentie opgenomen: het betreft gemiddelde concentraties in 25 monsters in de periode 1972-1977 op het punt waar water uit Friesland het netwerk van de boezem

TABEL II - Enige analysecijfers; toelichting in de tekst.

monster	pH	$\mu\text{S/cm}$ EC ₂₅ ⁰	meq/l alk	mg/l Cl ⁻	mg/l SO ₄ ⁼	mg/l Ca ⁺⁺	mg/l Mg ⁺⁺	mg/l Na ⁺	mg/l K ⁺	mg/l P-gef	mg/l NO ₃ -N	mg O/l COD
ombro	5,1	105	0,0	20	17	2	1	9	9	0,16	n.a.	129
poikilo	6,1	115	0,3	8	23	5	1	4	1	0,02	n.a.	45
rheo	6,6	290	2,0	79	24	28	2	19	0	0,02	n.a.	31
boezem	7,8	715	2,3	88	80	47	13	48	6	0,11	1,57	38

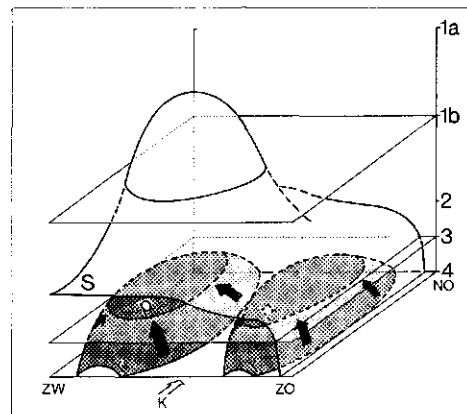
van het waterschap Vollenhove bereikt, te Ossenzijl.

Het verschil tussen de diverse plekken in een veenlandschap wordt, zoals eerder is besproken, onder invloed van de conditionele werking van het groeiende veen in stand gehouden. In een groeiend veenlandschap neemt dan ook in het algemeen de diversiteit in de eigenschappen van het water toe. Bij een onderzoek naar de chemische eigenschappen van het water in De Weerribben hebben wij kunnen constateren dat in de laatste zes jaar de verschillen daar juist geringer zijn geworden. Aan de ene kant betreft dat de verschillen tussen delen van het gebied waar veel ombrotrofe plekjes voorkomen en andere, aan de andere kant ook verschillen die te maken hebben met de herkomst van het water in de grootste boezemvaarten. Binnen het rheotrofe gebied was namelijk vroeger ook nog een gradiënt aanwezig van verhoudingsgewijs kalkrijk grondwater naar 'zeewater', waarin juist eenwaardige kationen in de meerderheid zijn.

Het heeft er alle schijn van dat het verdwijnen van waterplantenvegetaties in boezemvaarten in het beschreven proces van nivellering meekoppelend werkt. Een belangrijke mede-oorzaak die nog niet aan

Afb. 7 - Verschillen in waterkwaliteit in het natuurreservaat De Weerribben in het Subboreaal en thans.

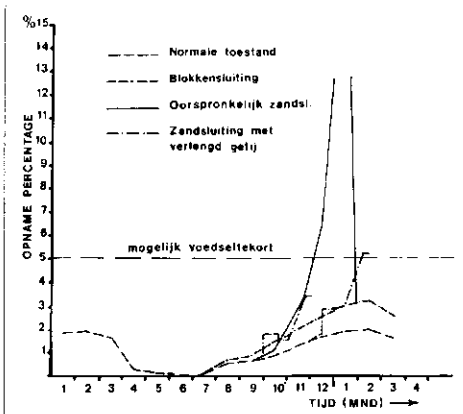
Betekenis van letters en cijfers als in afb. 6. Op het grondvlak zijn de windstreken aangegeven. K: Kalenbergergracht; S: toestand in het Subboreaal; 1a: regenwater in het Subboreaal; 1b: regenwater thans. De huidige toestand is gerasterd. Vlak 3 komt tevens overeen met de positie van het boezemwater in afgelegen slootjes en petgaten. De peilen zijn hier echter gemiddeld lager dan in wateren waarvan de kwaliteitspositie zich in vlak 4 bevindt!



de orde kwam is de bevoeiing ten behoeve van de rietcultuur. Naar schatting tussen de helft en driekwart van het natuurreservaat De Weerribben wordt ten behoeve van de rietcultuur met windmolens en motorpompen bevoeid. Daardoor worden de gedurende tientallen jaren steeds meer ombrotroof geworden kernen als het ware doorgespoeld met voedselrijk boezemwater. De rietgroei wordt hiermee bevorderd: riet is een plant met een rheotroof milieu. In afb. 7 zijn naast elkaar de uit het fossiele veen afgeleide 'oorspronkelijke' trofiegradiënt in De Weerribben en de thans bestaande situatie aangegeven. Over de oorspronkelijke toestand zijn wij vooral ingelicht door de gegevens van Veenbos (1950) en van Haans & Hamming (1962). Deze toestand werd reeds in afb. 5 als model gebruikt voor de 'normale'. De grootste veengroei in deze streken vond plaats in het Subboreaal. De verschillen tussen de toestand in het Subboreaal en die van thans kunnen als volgt worden gegroepeerd:

1. Eigenschappen van het veld. In het Subboreaal had het water in de ombrotrofe 'pool' een hoger peil, een groter, zich uitbreidend oppervlak, een centrale positie en een voedselarm karakter, zowel in vergelijking met het water in de rheotrofe component van het veld als met het ombrotrofe water thans. Thans heeft het ombrotrofe water vergeleken met het rheotrofe veelal een lager peil (t.g.v. wegzijging), een zeer klein, zich niet duidelijk uitbreidend oppervlak en een versnipperde positie in een aanzienlijk voedselrijkere matrix.
2. Eigenschappen van de conditionele structuur.

In het Subboreaal was in het poikilotrofe gebied een gezoneerd versnijdingspatroon aanwezig: aan de kant van het hoogveen vele, kleine, gedeeltelijk ondergrondse en slechts periodiek afvoerende slenken en veenbeekjes; aan de kant van rivieren en zee grotere en diepere waterlopen en meren. Thans is er veeleer sprake van een blosgewijze zonerings, waarbij het gehele gebied doorsneden is door brede, goed bevaarbare vaarten en zich binnen elk blok een aantal smallere sloten bevinden. De aanwezigheid van grote open plassen vertoont een zekere zonerings. Heel grofweg gesteld komen deze vooral aan de randen van het gebied voor.



Afb. 8 - De verwachte fouragedruk van vogels op bodemdieren in procenten van de aanwezige biomassa tijdens de sluiting van de compartimenteringsdammen (naar gegevens van Baptist).

gaten te verkleinen. Men realiseer zich, dat een zandsluiting ca. 50 mln. gulden goedkoper is dan een blokken- of caisson-sluiting. De blokkensluiting kan bij volgetij plaatsvinden, zodat deze sluitingswijze nagenoeg geen nadelige effecten zal hebben op het milieu in de Oosterschelde (afb. 7). Bij de zandsluiting werd in eerste instantie gedacht aan reductie van de getij-amplitude, door steeds meer schuiven dicht te zetten in de stormvloedkering. In de eindfase zou er dan gedurende 5 dagen nagenoeg geen getij meer zijn op de Oosterschelde. Indien deze sluitingswijze in het winterseizoen plaatsvindt, zouden de gevolgen voor het aquatische milieu en de overlevensgemeenschappen beperkt kunnen blijven, en zou een spoedig herstel kunnen worden verwacht. Mede gezien het eenmalig voorkomen van deze gebeurtenis werd de ingreep niet onaanvaardbaar geacht. Toch werden vraagtekens gezet bij deze sluitingsmethode, zowel ten aanzien van de fourageermogelijkheden voor vogels (afb. 8), als ten aanzien van het vermijden van stratifikatie. Bij het wegvallen van het getij zou gelaagdheid kunnen ontstaan ten gevolge van de doorgaande zoetwaterlazingen, waardoor de chloridegehalten van de bovenste waterlagen mogelijk te ver zouden dalen. Juist deze bovenste lagen staan in contact met de rijke overlevensgemeenschappen. Verhoogde sedimentatie en mogelijke zuurstofproblemen zouden eveneens het gevolg kunnen zijn van de afwezigheid van menging door het getij. In tweede instantie wordt nu gewerkt aan een verkenning van de mogelijkheden voor een zandsluiting onder 'gerekt' getij: niet de amplitude, maar de getijfrequentie wordt hierbij op kunstmatige wijze verlaagd door gebruik te maken van de stormvloedkering (afb. 7). De amplitude blijft daarbij zo groot mogelijk, de stroomsnelheden worden verlaagd, maar reduceren niet tot nul. Ook voor vogels lijken de ingeschatte

gevolgen dan niet onoverkomelijk (afb. 8). Op twee belangrijke details zij tenslotte nog gewezen. De laagwaterperioden moeten zo veel mogelijk overdag vallen, daar het fourageersucces voor vogels overdag waarschijnlijk groter is dan 's nachts. Ten tweede zal de fasering van de sluiting van de Oesterdam zodanig op die van de Philipsdam moeten worden afgestemd, dat er geen reststroming zuidwaarts zal plaatsvinden in de Eendracht, daar dan het relatief zoete water uit het Volkerak, achter Tholen langs, de kom van de Oosterschelde zal binnenstromen. Door de geringe uitwisseling van dit gebied met de Noordzee zal herstel van een verlaagd zoutgehalte pas na enkele maanden mogelijk zijn.

6. Conclusie

Voor het voeren van een succesvol waterkwaliteitsbeheer is de samenhang waterkwaliteit-waterkwantiteit, met name in het Deltagebied van belang, omdat de Deltawerken, via deze relatie, nieuwe beheersmogelijkheden zullen scheppen. Soms kan een beïnvloeding van de waterkwaliteit in een bekken, via waterhuishoudkundige maatregelen, consequenties hebben op de waterkwaliteit in een aangrenzende bekken. De waterhuishouding heeft daarnaast, via de waterpeilen, of de fluctuatie hierin, mogelijke invloed op de ontwikkelingen in en van oevers: in deze gevallen is er eerder sprake van een relatie waterkwantiteit-kwaliteit van buitendijks milieu, waarvan de relatie waterkwantiteit-kwaliteit deel uitmaakt. Tenslotte wordt opgemerkt, dat het opzetten en hanteren van veelal eenvoudige modellen stimulerend werkt op de gedachtenvorming bij de wegving van alternatieve handelwijzen en soms richtinggevend is voor nader onderzoek.



● *vervolg van pagina 51*

Dynamische aspecten van trofiegradiënten in een Kraggellandschap

De totale weerstand in het gebied is ten behoeve van de boezemfunctie gering. De verblijftijd van het water is aldus verkort.

3. Operationele omgevingseigenschappen. Zoals deze in de plantengroei tot uiting komen zijn er thans minder verschillen in operationele omgevingseigenschappen. De afwijkende 'typen' zijn bovendien zeldzaam. Het gebied is dus minder rijk geschakeerd.

Als oorzaken voor deze veranderingen kan gedacht worden aan de vervening, het boezemregime, de inpolderingen in de

omgeving, de rietcultuur en de recreatie. Vooral de veranderingen in de conditionele structuur hebben geholpen de 'potentiaalverschillen' in het veld te nivelleren.

5. Besluit

Het was in het bestek van dit artikel niet mogelijk basisgegevens over vegetatie en kwalitatieve waterhuishouding die eraan ten grondslag liggen te vermelden. Deze gegevens zijn door de auteur met medewerking van een groot aantal studenten en praktikanten van verschillende onderwijsinstellingen in Nederland verzameld. Dit zou nimmer mogelijk zijn geweest zonder de inspanningen, financieel, materieel en personeel, van die instellingen en van de instituten die tijdelijke aanstellingen voor hun rekening namen.

De Fototheek van de Topografische Dienst te Delft heeft de afb. 1 en 2 welwillend ter beschikking gesteld.

Literatuur

- Du Rietz, G. E., 1954. *Die Mineralbodenwasserzeignergrenze auf Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der Nord- und Mitteleuropäischen Moore*. Vegetatio 5/6: 571-585.
- Geus-Kruyt, M. de, Segal, S., 1973. *Notes on the productivity of *Stratiotes aloides* in two lakes in the Netherlands*. Pol. Arch. Hydrobiol. 20 (1): 195-205.
- Haans, J. C. F. M., Hamming, C., 1962. *Over de bodemgesteldheid in het veengebied in het Land van Vollenhove*. Rapp. Stiboka 583.
- Ingram, H. A. P., 1967. *Problems of hydrology and plant distribution in mires*. J. Ecol. 55: 711-724.
- Kulczynski, S., 1949. *Peatbogs of Polesie*. Mem. Ac. Sci. Cracovie B: 1-356.
- Lange, L. de, 1972. *An ecological study of ditch vegetation in the Netherlands*. Ac. proefschr. U.v.A.
- Lijklema, L., Straten, G. van, 1977. *De waterbeweging in het plasseengebied van Noordwest-Overijssel*. H₂O 10(16): 360-363.
- Moore, P. D., Bellamy, D. J., 1974. *Peatlands*. London.
- Overbeck, F., 1975. *Botanisch-geologische Moorkunde*. Neumünster.
- Steenvoorden, J. H. A. M., Oosterom, H. P., 1979. *Fosfaat- en stikstofbalansen van polder- en beekgebieden*. H₂O (12) 1979, nr. 2.
- Ulehlavá, B., 1970. *An ecological study of aquatic habitats in North-West Overijssel, The Netherlands*. Acta Bot. Neerl. 19(6): 830-858.
- Veenbos, J. S., 1950. *De bodemgesteldheid van het gebied tussen Lemmer en Blokzijl in het randgebied van de Noordoostpolder*. De bodemkartering van Nederland, deel V, V.L.O. 55.12.
- Westhoff, V., Held, A. J. den, 1969. *Plantengemeenschappen van Nederland*. Zutphen.

