

Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren

R. Loeb
P.F.M. Verdonschot

werkdocumenten



Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu



WAGENINGENUR

For quality of life

Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren

De reeks 'Werkdocumenten' bevat tussenresultaten van het onderzoek van de uitvoerende instellingen voor de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu (WOT Natuur & Milieu). De reeks is een intern communicatiemedium en wordt niet buiten de context van de WOT Natuur & Milieu verspreid. De inhoud van dit document is vooral bedoeld als referentiemateriaal voor collega-onderzoekers die onderzoek uitvoeren in opdracht van de WOT Natuur & Milieu. Zodra eindresultaten zijn bereikt, worden deze ook buiten deze reeks gepubliceerd.

Dit werkdocument is gemaakt conform het Kwaliteitshandboek van de WOT Natuur & Milieu en is goedgekeurd door Rien Reijnen (deel)programmaleider WOT Natuur & Milieu.

Complexiteit van nutriënten-limitaties in oppervlaktewateren

R. Loeb

P.F.M. Verdonschot

Werkdocument 128

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu

Wageningen, maart 2009

Referaat

Loeb, R. & Verdonschot, P.F.M., 2008. *Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren*. Wageningen, Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, WOt-werkdocument 128. 69 blz.; 10 fig.; 1 tab.; 154 ref.

Voor het oplossen van eutrofiëringsproblemen is het van belang te weten welk nutriënt er sturend is voor het optreden van deze effecten. In aquatische systemen is de bepaling van het groei limiterende (sturende) nutriënt lastig, doordat toename van dit nutriënt niet noodzakelijkerwijs gepaard gaat met biomassatoename vanwege interacties met lichtlimitatie. Uit literatuur blijkt dat fosfor, zoals werd aangenomen, het nutriënt is dat het vaakst limiterend is voor algenbloei. Ook limitering door stikstof, koolstof en silicium komen echter voor. Voor het behoud van karakteristieke soorten water- en oeverplanten en van de biodiversiteit, zoals wordt vereist door de Kaderrichtlijn Water, is stikstof echter ook van groot belang.

Trefwoorden: Algenbloei, biodiversiteit, Kaderrichtlijn Water, koolstof, limitatie, macrofyten, nutriënten, fosfor, stikstof, silicium.

©2009 **Alterra**

Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Tel: (0317) 48 07 00; fax: (0317) 41 90 00; e-mail: info.alterra@wur.nl

De reeks WOt-werkdocumenten is een uitgave van de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, onderdeel van Wageningen UR. Dit werkdocument is verkrijgbaar bij het secretariaat. **Het document is ook te downloaden via www.wotnatuurenmilieu.wur.nl.**

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Tel: (0317) 48 54 71; Fax: (0317) 41 90 00; e-mail: info.wnm@wur.nl; Internet: www.wotnatuurenmilieu.wur.nl

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever. De uitgever aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Woord vooraf

Voor u ligt het document 'Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren'. Dit werkdokument is geschreven in opdracht van het Planbureau voor de Leefomgeving als onderdeel van de Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu (WOT N&M). Wij danken Hans van Grinsven, Rick Wortelboer en Frits Kragt, begeleidingscommissie vanuit het Planbureau voor de Leefomgeving, hartelijk voor de plezierige samenwerking en hun grote betrokkenheid bij het onderwerp.

Roos Loeb en Piet Verdonschot

Inhoud

Woord vooraf	5
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
2 Wat is limitatie?	13
2.1 Von Liebig's Law of the Minimum	13
2.2 Welke elementen kunnen limiterend zijn?	14
2.3 Van individu naar vegetatie	14
2.3.1 Concurrentie	14
2.3.2 Verschuiving in groeistrategieën	15
2.3.3 Verschillen in behoefte nutriënten en in beschikbare bronnen	15
2.3.4 Andere factoren dan concurrentie	16
2.3.5 Conclusie voor nutriëntenbeperkingen in vegetaties	16
2.4 Van vegetatie naar ecosysteem	17
2.4.1 Voedselwebrelaties	17
2.4.2 Zichtbaarheid van limitatie in aquatische systemen	17
2.4.3 Conclusie nutriëntenlimitatie in aquatische ecosystemen	19
2.5 Ratio's, concentraties of belastingen?	19
2.5.1 Nutriëntenratio's	19
2.5.2 Nutriëntenconcentraties	20
2.5.3 Belasting met nutriënten	20
2.5.4 Conclusie belang van ratio's, concentraties en belastingen van nutriënten	21
2.6 Effecten van eutrofiëring op het ecosysteem	21
2.7 Veranderingen in limitatie bij eutrofiëring	22
3 Nutriëntencycli in aquatische ecosystemen	23
3.1 Fosfor	23
3.2 Stikstof	26
3.3 Koolstof	27
3.4 Silicium	29
3.5 Conclusie	30
4 Hoe wordt limitatie vastgesteld?	31
4.1 Bio-assay	31
4.2 Mesocosmosstudie	31
4.3 Enclosurestudie in het veld	32
4.4 Experimenten met het hele waterlichaam	33
4.5 Analyse veldmetingen	33
4.6 Historische studies en herstelonderzoek	34
4.7 Interne nutriëntenratio's en -concentraties	34
4.8 Externe nutriëntenratio's	35
4.9 Fysiologische karakteristieken	35
4.10 Modelleringsstudies	35
4.11 Conclusie	36

5	Limitatie in zoete wateren	37
5.1	Algemeen beeld	37
5.2	Verschillen in limitatie tussen taxonomische groepen	38
5.3	Invloed van bodem- en waterkwaliteit en depositie	41
5.4	Stromende wateren	42
5.5	Oevers, uiterwaarden en andere wetlands	44
6	Vermindering van de nutriëntenbelasting	47
7	Synthese	49
7.1	Complexiteit van nutriëntenlimitatie van fytoplankton	49
7.2	Overzicht van sturende nutriënten in Nederlandse zoete wateren	51
7.3	Overige controverses en kennisleemtes	53
7.4	Conclusies	53
	Literatuur	55

Samenvatting

Vaak wordt ervan uitgegaan dat aquatische systemen gelimiteerd zijn door fosfor en dat daarom de fosforbelasting van oppervlaktewateren naar beneden gebracht moeten worden om ecologische doelen te halen. Uit voorliggend onderzoek blijkt dat stikstof, naast fosfor net zo goed belangrijk is, vooral als het gaat om het herstellen van de biodiversiteit en het bereiken van de goede ecologische toestand (GET) of het goede ecologische potentieel (GEP) voor de Kaderrichtlijn Water. In de Nederlandse uitwerking van de Kaderrichtlijn Water wordt ervan uitgegaan dat fosfor het groeibeperkende element is in Nederlandse zoete wateren. Uit internationale literatuur blijkt echter dat ook andere elementen in zoet water beperkend kunnen zijn. De vraag die ten grondslag ligt aan dit werkdocument, was dan ook of dit ook opgaat voor de Nederlandse situatie.

Dit document bestaat uit een evaluatie van ongeveer 150 wetenschappelijke artikelen op het gebied van nutriëntenlimitatie en eutrofiëring. We gaan eerst in op de betekenis van nutriëntenlimitatie voor aquatische systemen en de meetbaarheid ervan. Aan de hand van de kringlopen van mogelijk limiterende nutriënten wordt de beschikbaarheid van deze elementen voor de verschillende soortgroepen besproken. Daarna worden de verschillende typen limitatie die in de wetenschappelijke literatuur naar voren komen, en de onderliggende processen, besproken.

Veel wateren in Nederland hebben te kampen met eutrofiëring. Dit uit zich in (blauw)algenbloei en de daarmee gepaard gaande overlast van vergiftiging, stank, zuurstofloosheid en sterfte van vissen, in een hoge kroosbedekking in sloten en gevaar dat dit oplevert voor vee, en in het algemeen in de achteruitgang van waterplanten en verlies van biodiversiteit. Om deze problemen tegen te gaan, is het van belang om te weten waar zij door veroorzaakt worden. In een natuurlijke situatie wordt algengroei beperkt doordat er een beperkte hoeveelheid voedingsstoffen in het water zit. In het geval van algen zijn vooral de elementen P, N, C, Si en Fe van belang. Als het beperkende element toeneemt, kan dit leiden tot ongewenste algengroei. Het is daarom van belang om het groeibeperkende element te identificeren, zodat dit naar beneden gebracht kan worden en algenbloei kan worden tegengegaan.

Fytoplankton (algen) is wereldwijd in zoete wateren het vaakst gelimiteerd door fosfor. Limitatie door stikstof kan ook optreden, vooral in systemen die erg hoge fosfaatconcentratie hebben - dit zou bijvoorbeeld in Noord-Holland op kunnen treden onder invloed van fosfaatrijke kwel, of juist heel lage stikstofconcentratie door het ontbreken van atmosferische depositie van stikstof. Limitatie door silicium treedt op voor diatomeeën en ontstaat vaak gedurende het groeiseizoen. Vaak wordt siliciumlimitatie gestimuleerd door de belasting met fosfor. Koolstoflimitatie treedt op in zeer zachte wateren, zoals vennen, maar kan ook elders tijdelijk optreden bij een erg hoge productie van algen of ondergedoken waterplanten. Naast algen worden in heldere wateren ook ondergedoken waterplanten door nutriënten beperkt. Aanvoer van extra nutriënten kan in deze systemen leiden tot een verandering in groeistrategie en het verdwijnen van karakteristieke soorten. Wortelende waterplanten hebben doorgaans veel meer fosfaat tot hun beschikking dan zwevende, niet wortelende soorten. Daarnaast hebben zij waarschijnlijk een veel grotere relatieve behoefte aan stikstof dan het eencellige fytoplankton. In een aantal artikelen wordt dan ook stikstof als groeibeperkend element gevonden voor ondergedoken waterplanten en blijkt de concentratie nitraat in het water samen te hangen met de diversiteit van macrofyten. De vegetatie van veel oevers, moerassen en uiterwaarden is vaak (co-)gelimiteerd door stikstof. Voor het behoud van biodiversiteit blijkt stikstof dus, naast fosfor, ook in Nederlandse wateren een belangrijke sturende factor te zijn.

1 Inleiding

Sinds de tweede helft van de 20^e eeuw staan de Nederlandse oppervlaktewateren sterk onder druk door eutrofiëring. De extra aanvoer van nutriënten door intensieve landbouw, afvalwaterlozingen, verkeer en industrie hebben ertoe geleid dat veel soorten waterplanten achteruit zijn gegaan en dat veel meren door algen en veel sloten door kroos gedomineerd worden. Dit heeft niet alleen op de planten, maar op hele waterecosystemen grote gevolgen gehad, ook op het voorkomen van onder andere vissen, macrofauna en watervogels.

Sinds de jaren zeventig van de vorige eeuw is het beleid erop gericht eutrofiëring terug te dringen. Door rioolwaterzuivering, het weren van fosfaatrijke wasmiddelen en het terugdringen van stikstofemissies uit de landbouw, is de belasting van het oppervlaktewater met P en N inmiddels sterk verminderd. Deze vermindering heeft er echter nog niet toe geleid dat de effecten van eutrofiëring teniet zijn gedaan. Om efficiënt beleid te kunnen voeren, is het daarom van belang om te weten op welke limiterende nutriënt gestuurd moet worden om negatieve effecten zoals (blauw)algenbloei of het verdwijnen van wortelende macrofyten tegen te gaan.

Voor de Europese Kaderrichtlijn Water zijn getalswaarden voor nutriënten (P en N) vastgesteld voor de (zeer) goede ecologische toestand ((Z)GET) van oppervlaktewateren in Nederland. Voor alle wateren waarvoor referenties en maatlatten zijn opgesteld, wordt aangenomen dat P het limiterende nutriënt is en er dus op P gestuurd moet worden om eutrofiëringseffecten tegen te gaan. Er is echter uit internationaal gepubliceerde literatuur bekend dat ook stikstof in sommige gevallen eutrofiërende effecten op aquatische ecosystemen kan hebben. Dit is niet alleen relevant voor de Kaderrichtlijn Water, maar ook voor andere beleidsterreinen waarin stikstof een rol speelt, zoals het mestbeleid. Het is daarom van belang om te weten wanneer fosfor en wanneer andere elementen als stikstof, silicium of koolstof limiterend zijn. Dit onderzoek heeft tot doel om een onderbouwd overzicht te geven van de rol van andere nutriënten naast fosfor in aquatische systemen en aan te geven welke kennis er bestaat over de nutriëntenlimitatie in verschillende watertypen.

Hiertoe wordt in Hoofdstuk 2 eerst gezocht naar een definitie van (nutriënten)limitatie. Hoewel limitatie zoals gedefinieerd door Von Liebig een simpel begrip is, zijn in het veld de effecten van nutriëntenlimitatie veel complexer door concurrentie en door interacties op verschillende trofische niveaus. Daarnaast wordt in aquatische systemen de definitie van limitatie bemoeilijkt doordat primaire producenten op verschillende hoogtes in de waterkolom kunnen groeien en daarmee al snel lichtlimitatie kunnen veroorzaken. In dit hoofdstuk wordt ook ingegaan op de effecten van eutrofiëring op verschillende beleidsdoelen zoals algenbloei, overlast en biodiversiteit.

Hoofdstuk 3 gaat dieper in op de manieren waarop in wetenschappelijke literatuur nutriëntenlimitatie wordt aangetoond. Dit is van belang, omdat elke methode andere mogelijkheden geeft voor de interpretatie of extrapolatie van de gevonden resultaten.

In Hoofdstuk 4 worden de nutriëntencycli van P, N, C en Si, de elementen die in zoete wateren het vaakst limitatie veroorzaken, besproken. Deze elementen zijn in het oppervlaktewater afkomstig van verschillende bronnen. Daarnaast verschillen ook de omzettingsprocessen en de retentie voor elk element sterk van elkaar, waardoor er tussen watertypen, maar ook in verschillende seizoenen binnen een waterlichaam verschillende typen limitatie kunnen ontstaan.

Hoofdstuk 5 geeft een overzicht van het voorkomen van verschillende typen limitatie die in wetenschappelijke literatuur voor aquatische systemen aangegeven worden. In dit hoofdstuk wordt onder andere de rol besproken van nutriëntenconcentraties, het sedimenttype en stroming voor het type limitatie en wordt er dieper ingegaan op het type limitatie voor verschillende groepen primaire producenten.

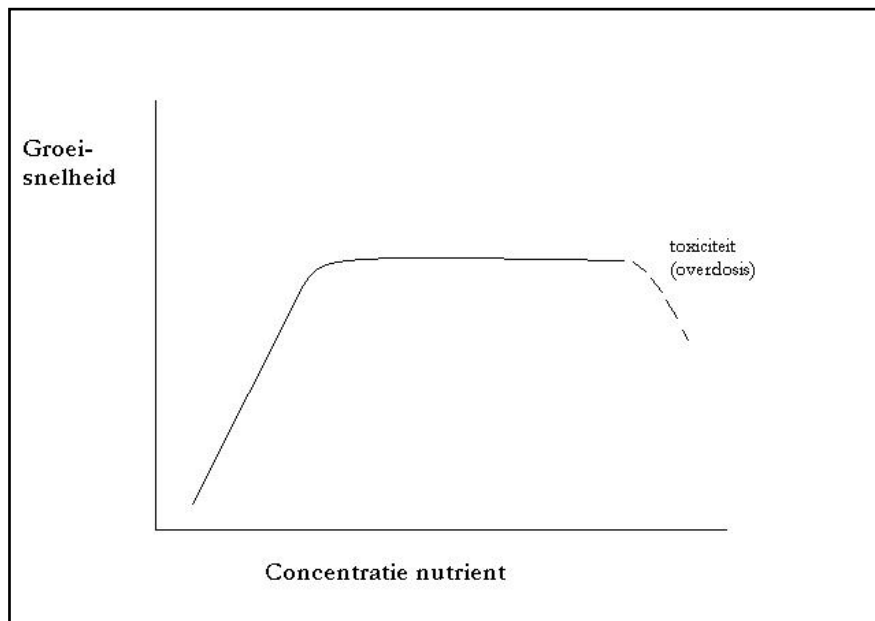
Er is de laatste jaren veel onderzoek gedaan naar de effecten van het terugdringen van nutriëntenbelasting op aquatische systemen, vooral in meren. In Hoofdstuk 6 worden de resultaten van dit onderzoek samengevat.

Hoofdstuk 7 vormt de synthese van de voorgaande hoofdstukken. In dit hoofdstuk wordt een schema gepresenteerd waarin de beslissende processen voor de verschillende typen van limitatie staan weergegeven. Daarnaast wordt er een inschatting gegeven van welke nutriënten voor de Nederlandse situatie sturend zijn voor fytoplanktongroei en voor het bevorderen of instandhouden van de biodiversiteit. Er wordt hier ook een overzicht gegeven van de conclusies, kennisleemtes en de controverses die uit het literatuuronderzoek naar voren komen.

2 Wat is limitatie?

2.1 Von Liebig's Law of the Minimum

In de 19^e eeuw ontwikkelde Justus von Liebig de theorie over groeibeperkende stoffen voor landbouwgewassen (Von Liebig 1878). Zijn theorie, beter bekend als Von Liebig's Law of the Minimum, hield in dat er altijd één element beperkend is voor de groei van planten. Als dit nutriënt een hogere beschikbaarheid krijgt, neemt de groeisnelheid van de plant toe (figuur 1), totdat een ander nutriënt limiterend wordt. De groei van de plant blijft dan gelijk bij toename van het eerstgenoemde nutriënt, totdat het nieuwe limiterende nutriënt wordt toegevoegd. Pas dan kan de groeisnelheid weer toenemen. Hoewel er vanuit de biologie al vrij vroeg interesse was voor de theorie van Von Liebig (De Baar 1994), werd de interesse in limiterende nutriënten in de ecologie pas echt gestimuleerd toen er sprake was van eutrofiëring. Onder invloed van toename in nutriënten verdwenen (vaak zeldzame) soorten, waarvoor veel algemenere soorten in de plaats kwamen, en kwam algenbloei frequenter voor. Vanuit het perspectief van eutrofiëring is de vraag welk nutriënt sturend is voor de biomassaproductie erg relevant, omdat de effecten van eutrofiëring tegengegaan kunnen worden door op dit nutriënt te sturen (Smith *et al.* 1999).



Figuur 1. Limitatie volgens Von Liebig's Law of the minimum: bij toenemende concentratie van een nutriënt neemt de groeisnelheid toe, totdat er een ander nutriënt limiterend wordt. Sommige essentiële elementen kunnen ook toxisch zijn. De groeisnelheid kan hierdoor uiteindelijk afnemen bij hoge concentraties.

Conclusie

In terrestrische monocultures wordt de groeisnelheid beperkt door één nutriënt, dat het beperkende (limiterende) nutriënt wordt genoemd.

2.2 Welke elementen kunnen limiterend zijn?

Planten bestaan uit verschillende elementen en hebben dus ook verschillende elementen nodig voor hun groei. Deze verschillende elementen zijn onderling niet uitwisselbaar. Omdat de elementen een verschillende rol spelen in de biochemie van een plant, zijn al deze nutriënten nodig voor de groei. De belangrijkste elementen waaruit planten zijn samengesteld, zijn (in volgorde van massa in algen en diatomeeën): H, C, O, N, Si, K, P, Fe, Na, Mg, Ca, S, Zn, B, Cu, Mn, Co en Mo (Hecky & Kilham 1988). Naast deze elementen hebben planten ook licht nodig. Licht is oorspronkelijk niet meegenomen in de Law of the Minimum, omdat dit in de agronomie niet zo belangrijk was: planten op de akker, mits op voldoende afstand van elkaar gepland, beschaduwden elkaar niet. In aquatische systemen is beperking door licht echter een zeer belangrijke factor. Primaire producenten in deze systemen groeien niet noodzakelijkerwijs naast elkaar op de bodem, maar kunnen ook boven elkaar groeien en op die manier de primaire producenten onder hen beschaduwden.

Daarnaast neemt de lichtintensiteit in een waterkolom lineair af met de diepte, waardoor bijvoorbeeld in diepe meren geen planten op de bodem kunnen groeien. In theorie kunnen alle bovengenoemde elementen en licht beperkend zijn voor de groei. In praktijk echter zijn sommige nutriënten nooit beperkend, omdat ze ten opzichte van de andere nutriënten in grote overmaat aanwezig zijn. Zo is H in waterrijke systemen nooit beperkend en zijn Na, K, S, Ca en Mg ook in overmaat in water aanwezig. P, N, C, Si, Fe en sommige sporenelementen kunnen wel beperkend zijn. In hoofdstuk 3 worden de nutriëntencycli van P, N, C en Si verder besproken. Alhoewel de essentiële nutriënten en licht onderling niet uitwisselbaar zijn, kan beperking van een bepaald element, of van licht, wel van invloed zijn op de behoefte van de plant aan een ander element. Bij een lage lichtintensiteit maken planten meer chlorofyl aan, waarvoor bijvoorbeeld meer Fe nodig is. Andersom kan een limitatie door Fe leiden tot een verminderde opname van N, omdat Fe nodig is in enzymen die zorgen voor de omzetting in nitraat in aminozuren, waardoor een N-limitatie kan ontstaan (De Baar 1994; Raven 1990). Uiteindelijk zijn zowel de behoefte aan een bepaald element als de beschikbaarheid van het element voor de plant bepalend het type limitatie.

Conclusie

In aquatische systemen kunnen de elementen P, N, C, Si en Fe beperkend zijn voor de groei van primaire producenten.

2.3 Van individu naar vegetatie

2.3.1 Concurrentie

De theorie van één enkele limiterende factor die beperkend is voor de groei van monoculturen van landbouwgewassen is niet één-op-één te extrapoleren naar een vegetatie die uit meerder planten- of algensoorten bestaat, laat staan naar een ecosysteem als geheel. In een monocultuur op een akker hebben de afzonderlijke planten elk een even grote behoefte aan bepaalde elementen en is ook de opname-efficiëntie van de afzonderlijke planten hetzelfde. Bij een vegetatie of algengemeenschap die bestaat uit meerdere soorten, verschilt de behoefte en de opname-efficiëntie per soort. Binnen een vegetatie is er sprake van concurrentie van soorten om nutriënten en licht. Sommige soorten zijn goed in het opnemen en efficiënt gebruiken van nutriënten. Zij kunnen daardoor goed overleven onder voedselarme omstandigheden. Andere soorten zijn snelle groeiers en gaan minder zuinig om met voedingsstoffen. Zij doen het goed onder voedselrijkere omstandigheden. Bij eutrofiëring is er meestal sprake van een toename van snelle groeiers die een lichtgebrek veroorzaken bij de langzame groeiers, die vervolgens verdwijnen.

2.3.2 Verschuiving in groeistrategieën

Een bekend fenomeen in sloten is een verschuiving tussen groeistrategieën. Onder voedselarme omstandigheden groeien wortelende macrofyten in het water. Bij een toename van nutriënten treedt er vaak algenbloei op. Deze algen bevinden zich grotendeels boven en op de macrofyten (als epifyten), waardoor de macrofyten een gebrek aan licht krijgen. De algen zorgen er op die manier voor dat de concurrentie wordt uitgeschakeld en de nutriënten die anders door de macrofyten zouden worden opgenomen, voor henzelf beschikbaar zijn. Vaak is er vervolgens een verschuiving te zien van macrofyten met een verticale groeistrategie naar macrofyten met een horizontale groeistrategie, die meer licht aan het wateroppervlak in kunnen vangen. Blauwalgen hebben een drijfmechanisme, waardoor ze boven de groenalgen kunnen gaan drijven en op die manier lichtlimitatie bij groenalgen kunnen veroorzaken (Paerl & Huisman 2008). In sloten vormt zich vaak een kroosdek bij hoge nutriëntenbelasting. Door het dichte kroosdek komt er geen licht meer in de waterkolom en verdwijnen naast de macrofyten ook de algen (Roelofs & Bloemendaal 1988).

2.3.3 Verschillen in behoefte nutriënten en in beschikbare bronnen

Naast een verschil in groeistrategie en efficiëntie in de opname en het omgaan met nutriënten vertonen plantensoorten ook een verschil in behoefte aan nutriënten. Diatomeeën hebben een skelet van silicium. Het kan daardoor voorkomen dat Si beperkend is voor diatomeeën, terwijl het voor andere primaire producenten niet limiterend is. Dit veroorzaakt een concurrentieverschuiving waardoor de dichtheid van diatomeeën zal afnemen. Ook tussen algen en hogere planten is er een belangrijk verschil in behoefte aan nutriënten. Voor algen stelde Redfield (1958) als eerste interne nutrientenverhoudingen vast waarbij de groeisnelheid optimaal was. Deze zogenoemde *Redfield ratio* ligt op een molaire verhouding van (C:N:P) 106:16:1. Macrofyten hebben gemiddeld lagere concentraties N en P in hun weefsel dan fytoplankton (Duarte 1992), waarschijnlijk omdat zij meer steunweefsel (voornamelijk bestaand uit koolstof) hebben dan algen. Ook vond Duarte (1992) een verschil in N:P-ratio's tussen fytoplankton en macrofyten. Dit verschil weet hij aan een sterkere limitatie van macrofyten in de velddata die hij gebruikte en niet aan een verschil in nutriëntenbehoefte tussen deze soorten.

Atkinson & Smith (1983) onderzochten C:N:P-verhoudingen in zoutwatermacrofyten over de hele wereld. Uit hun analyse bleek dat de gemiddelde verhouding voor deze wortelende planten op 550:30:1 lag. Het was in dit onderzoek echter niet bekend of deze planten onder optimale groeicondities groeiden, of dat zij gelimiteerd werden door C, N of P. Op basis van dit onderzoek werd echter wel aannemelijk dat de verhouding tussen N en P (en C) in hogere planten anders ligt dan bij fytoplankton (Sandjensen & Borum 1991). Uit recenter onderzoek aan wetlandvegetaties blijkt inderdaad dat de relatie tussen nutriëntenlimitatie en interne nutriëntenverhoudingen afwijkt van die bij fytoplankton (Verhoeven *et al.* 1996). N:P-verhoudingen tussen 31:1 en 35:1 geven in wetlandvegetaties de optimale ratio tussen deze nutriënten weer (Koerselman & Meuleman 1996; Olde Venterink *et al.* 2003; Güsewell & Koerselman 2002). Onder optimale groeicondities hebben hogere planten waarschijnlijk dus gemiddeld twee keer zoveel stikstof nodig als algen. Dit zou ertoe kunnen leiden dat hogere planten eerder door stikstof gelimiteerd worden dan fytoplankton. Ook binnen het fytoplankton loopt de relatieve nutriëntenbehoefte sterk uiteen. Optimale N:P-verhoudingen voor verschillende zoet- en zoutwater fytoplanktonsoorten lopen zelfs uiteen van 7 tot 87 (Hecky & Kilham 1988).

Behalve een verschil in behoefte in nutriënten kan er ook sprake zijn van een verschil in beschikbare bronnen voor een bepaald nutriënt. Planten met drijfbladeren kunnen eenvoudig koolstof (in de vorm van CO_2) en zuurstof (O_2) opnemen uit de lucht, terwijl ondergedoken planten voor hun opname van CO_2 in grotere mate afhankelijk zijn van de diffusie vanuit de lucht naar het water. Sommige planten kunnen koolstof in de vorm van bicarbonaat (HCO_3^-)

opnemen. Zij zijn in harde wateren in het voordeel ten opzichte van planten die voor hun koolstofbron afhankelijk zijn van CO₂ in het water (Bloemendaal & Roelofs 1988).

Wortelende macrofyten kunnen nutriënten opnemen uit het sediment, terwijl niet-wortelende planten afhankelijk zijn van nutriënten in de waterkolom. Wortelende macrofyten nemen de elementen N, P, Fe, Mn en sporenelementen vooral met hun wortels uit de bodem nemen op en Ca, Mg, Na, K, S, en Cl voornamelijk via hun bladeren uit het water (Barko *et al.* 1991). Ook kan de vorm waarin nutriënten opgenomen kunnen worden, verschillen per soort. De opneembaarheid van stikstof hangt af van de vorm waarin het voorkomt. Sommige soorten prefereren nitraat, terwijl andere soorten ammonium goed kunnen gebruiken. Terwijl de meeste planten aangewezen zijn op nitraat of ammonium voor hun stikstofvoorziening, kunnen veel cyanobacteriën (blauwalgen) en Kroosvaren (*Azolla*) stikstofgas (N₂) gebruiken. Deze groepen kunnen daardoor goed concurreren onder omstandigheden waaronder er voor andere planten sprake is van N-limitatie. Er zijn steeds meer aanwijzingen dat sommige fytoplankton ook organisch stikstof (vooral opgeloste kleine verbindingen) kunnen gebruiken als stikstofbron (Ferber *et al.* 2004; Pearl, 1999).

Conclusie

Het voorkomen en de groeisnelheid van afzonderlijke plantensoorten in het veld wordt niet direct bepaald door limitatie, maar is de resultante van onder andere de nutriëntenlimitatie en concurrentie met andere plantensoorten. Voor verschillende plantensoorten binnen een vegetatie kunnen verschillende nutriënten limiterend zijn. Eutrofiëring veroorzaakt vaak een verschuiving in soortensamenstelling doordat de concurrentiekracht tussen plantensoorten of algensoorten verschuift.

2.3.4 Andere factoren dan concurrentie

Concurrentie om licht en nutriënten zijn niet de enige bepalende factoren in het voorkomen van planten. Ook temperatuur beïnvloedt concurrentie tussen soorten. Cyanobacteriën (blauwalgen) groeien sneller dan groenalgen bij hogere temperaturen. Hierdoor kunnen zij bij hogere temperaturen onder eutrofe omstandigheden sterker gaan domineren dan bij lagere temperaturen (Paerl & Huisman 2008). Planten kunnen ook onder stress staan van bijvoorbeeld toxische stoffen of door droogte, en in dynamische milieus bepaalt verstoring het voorkomen van plantensoorten (Grime 1974, 1977). In stromende wateren kan verstoring ook een belangrijke rol spelen. Het feit dat er in stromende wateren veel minder vaak algenbloei aangetroffen wordt dan in stilstaande, komt niet doordat nutriëntenconcentraties in stromende wateren lager zijn, maar door het wegspoelen van algen (Hilton *et al.* 2006). In stromende wateren kan de trekkracht die door het water op wortelende macrofyten wordt uitgeoefend, groot zijn (Haslam 1987). Deze vorm van verstoring kan in bepaalde typen beken en rivieren belangrijker zijn dan concurrentie om voedingsstoffen tussen plantensoorten (Hilton *et al.* 2006).

Of concurrentie bepalend is voor de vegetatiesamenstelling, is geen statisch gegeven. Beltman *et al.* (2007) toonden aan dat in een vastomlijnd gebied in de uiterwaarden van de Rijn de vegetatie in de meeste jaren gelimiteerd werd door N of N+P, maar dat in jaren waarin er sprake was van grote overstroming van de uiterwaard, de overstroming bepalend was voor de biodiversiteit.

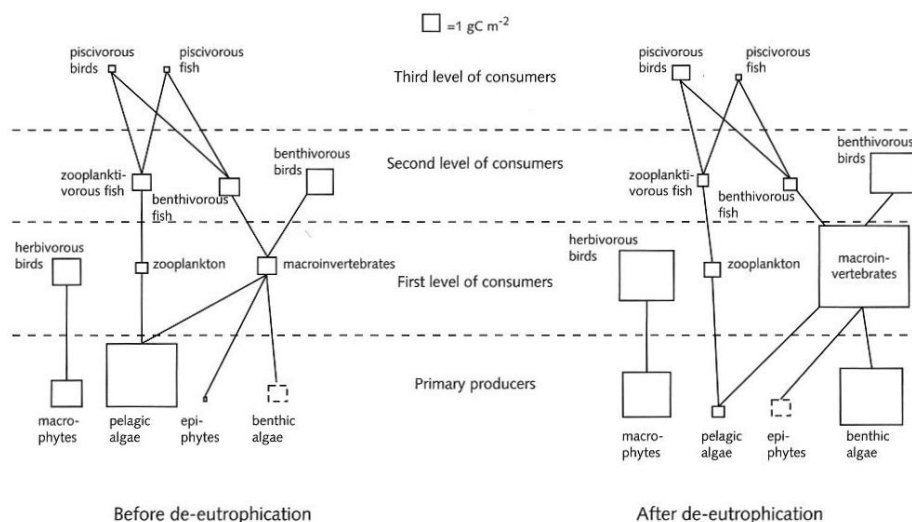
2.3.5 Conclusie voor nutriëntenbeperkingen in vegetaties

In vegetaties die bestaan uit verschillende soorten primaire producenten is sprake van concurrentie om voedingsstoffen. De concurrentiekracht wordt bepaald door onder andere de opname-efficiëntie van een soort, de behoefte aan een bepaald nutriënt en de beschikbaarheid van dat nutriënt. Lichtlimitatie speelt een grote rol in aquatische systemen. Behalve door limitatie door licht of nutriënten, zijn ook de temperatuur, fysieke verstoring en stress bepalend voor de plantengroei.

2.4 Van vegetatie naar ecosysteem

2.4.1 Voedselwebrelaties

De vertaling van limitatie binnen een vegetatie of een algengemeenschap naar een heel ecosysteem is nog een stuk ingewikkelder. Behalve onderlinge concurrentie tussen primaire producenten, spelen hier ook consumenten een belangrijke rol. Op het eerste niveau staan de planten- en detrituseters, zoals zoöplanktonsoorten die algen eten, detritus- en algenetende macrofauna en watervogels die (delen van) macrofyten eten. Op deze dieren vindt echter ook weer predatie plaats door onder andere vissen en vogels. De zoöplanktonetende vis wordt op zijn beurt weer gegeten door andere vissen en door vogels (zie bijvoorbeeld Van den Berg 1999). Er is dus sprake van een ingewikkeld voedselweb waarin de toediening van een limiterend nutriënt een effect kan hebben op verhoudingen tussen de verschillende niveaus van consumenten en producenten (figuur 2). Andersom zijn er in een ecosysteem ook allerlei terugkoppelmechanismen aanwezig die ervoor kunnen zorgen dat de toevoeging van een nutriënt nauwelijks een zichtbaar effect heeft op een systeem. Zo kan bijvoorbeeld begrazing door zoöplankton ervoor zorgen dat geen algenbloei optreedt bij de aanvoer van extra nutriënten.



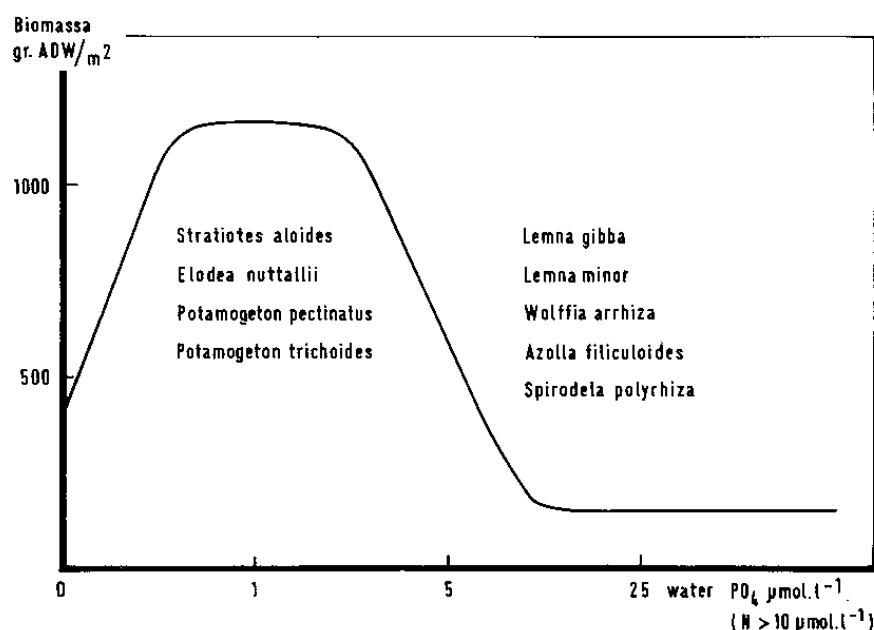
Figuur 2. Biomassa van verschillende niveaus in de voedselketen in het Wolderwijd, voor (links) en na (rechts) terugdringen van de fosfaatbelasting. Deze de-eutrofiëring heeft niet alleen effect op de primaire producenten, maar werkt ook verder door in de voedselketen. Uit: Van den Berg, 1999.

Naast directe voedselwebrelaties spelen er nog allerlei andere processen die van invloed zijn op de groei van primaire producenten in aquatische systemen. In meren woelen vissoorten zoals Brasem de bodem om en zorgen daardoor voor een hoge turbiditeit van het water (onder andere (Gulati & van Donk 2002)). Macrofyten ontvangen hierdoor minder licht en kunnen verdwijnen.

2.4.2 Zichtbaarheid van limitatie in aquatische systemen

Hoewel in (semi-)terrestrische systemen verschillende nutriënten limiterend kunnen zijn voor meer plantensoorten in een vegetatie, is er toch consensus over welk nutriënt of welke nutriënten gezien moeten worden als limiterend voor de vegetatie als geheel. Hiervoor wordt

altijd het nutriënt (of de nutriënten) aangewezen die bij additie een verhoging van de totale biomassa (of van de totale biomassagroei) tot gevolg heeft (zie bijv. Güsewell *et al.* 2003, Olde Venterink *et al.* 2003). In aquatische systemen hoeft additie van limiterende nutriënten echter niet tot een verhoging van de biomassa van alle primaire producenten te leiden. Omdat hier een toename van trofie in stilstaande wateren gepaard gaat met de overgang van planten met een verticale groeistrategie (wortelende macrofyten) naar primaire producenten met een horizontale groeistrategie (algen en in kleine stilstaande wateren daarna ook kroossoorten) (Van Liere *et al.* 2007; Sand-Jensen & Sondergaard 1981), neemt de biomassa niet toe met een hogere trofiegraad (Roelofs & Bloemendaal 1988). In plaats daarvan is er een optimumcurve waarbinnen er effect is op de biomassa van wortelende macrofyten, met vervolgens een zeer lage biomassa bij dominantie van soorten van een hoge trofie (figuur 3) (Roelofs & Bloemendaal 1988). Dit gegeven bemoeilijkt de discussie over welk nutriënt in aquatische systemen limiterend is, omdat hiervoor een andere parameter aangewezen moet worden dan (de toename van) de biomassa van alle primaire producenten samen.



Figuur 3. Biomassa van primaire producenten in een sloot bij toenemende concentraties van een beperkend nutriënt. Bij lage concentraties neemt de biomassa toe met toenemende nutriëntenconcentraties door vermindering van de limitatie, maar bij hogere concentraties neemt de biomassa af door dominantie van drijvende soorten die ervoor zorgen dat er onder in de waterkolom geen plantengroei mogelijk is door lichtlimitatie. Uit: Roelofs & Bloemendaal, 1988.

In het onderzoek naar limiterende factoren in aquatische systemen speelt meestal niet alleen puur theoretische interesse, maar vooral de praktische vraag hoe eutrofiëring het best bestreden kan worden. In geëutrofiëerde systemen -vooral in meren, die relatief goed onderzocht zijn- wordt vooral algenbloei als effect van eutrofiëring als negatief ervaren (Correll 1998). Algenbloei zorgt voor het verdwijnen van macrofyten uit meren, en kan vissterfte tot gevolg hebben door het ontstaan van zuurstofloze omstandigheden. Bloei van blauwalgen wordt over het algemeen als de meest negatieve situatie gezien, omdat blauwalgen toxische stoffen af kunnen scheiden die tot sterfte bij watervogels en vis kunnen leiden en ook gezondheidsklachten bij zwemmende recreanten kunnen veroorzaken. Om deze reden kiezen veel onderzoekers fytoplanktonbloei als proxy voor eutrofiëring. Het limiterende nutriënt wordt vervolgens bepaald aan de hand van de respons van de biomassa (dus concentratie) van fytoplankton, of de daaraan gerelateerde concentratie van chlorofyl-a (zie bijvoorbeeld Bergstrom *et al.* 2005; Huszar *et al.* 2006; James *et al.* 2003; Schindler 1977; Seip *et al.*

2000). Door deze focus op fytoplankton wordt er relatief weinig aandacht besteed aan andere eutrofiëringseffecten en aan het feit dat voor andere groepen dan fytoplankton andere nutriënten limiterend kunnen zijn (zie bijvoorbeeld de correlatie tussen nitraat en de soortenrijkdom van macrofyten die James *et al.* (2005) hebben gevonden). Daarnaast worden ook eutrofiëringseffecten in de vorm van epifyten (op planten zittende algen) en fyto benthos (op de bodem/oever zittende algen), die in kleine stilstaande wateren, zoals sloten, en in stromende wateren een relatief grote rol spelen ten opzichte van fytoplankton, over het hoofd gezien.

2.4.3 Conclusie nutriëntenlimitatie in aquatische ecosystemen

Nutriëntenlimitatie is in aquatische systemen niet vast te stellen aan de hand van de biomassa van alle primaire producenten. Omdat fytoplankton vaak de meeste overlast veroorzaakt, wordt vaak de toename van de concentratie van chlorofyl-a gebruikt om te bepalen wat het beperkende nutriënt is.

2.5 Ratio's, concentraties of belastingen?

De verhouding waarin voedingsstoffen voorkomen is bepalend voor het type limitatie. De negatieve effecten van eutrofiëring worden echter meestal geassocieerd met een hogere nutriëntenbelasting van het systeem. De vraag is wat er uiteindelijk bepalend is voor het optreden van eutrofiëringseffecten: veranderingen in verhouding tussen nutriënten, verhoging van concentraties van nutriënten of de totale belasting van het systeem met nutriënten.

2.5.1 Nutriëntenratio's

Uit de Law of the Minimum van Von Liebig blijkt dat de verhouding tussen nutriënten bepalend is voor het type limitatie van het gewas. Ten opzichte van de andere aanwezige nutriënten is bijvoorbeeld N beperkt aanwezig, waardoor het gewas een lagere groeisnelheid heeft dan wanneer er een ongelimiteerde hoeveelheid N op het land zou worden gebracht. De groeisnelheid zou in dat geval hoger zijn, maar wordt vervolgens beperkt door het nutriënt dat dan relatief weinig aanwezig is, bijvoorbeeld P. Van dit gegeven wordt veel gebruik gemaakt in fytoplanktonstudies. Algen hebben een redelijk vaste verhouding in hun cellen van elementen waaruit zij bestaan (Redfield 1958). Er wordt vanuit gegaan dat de groei van fytoplankton optimaal is, als deze elementen in deze zelfde verhouding in hun omgeving voorkomen (Hecky & Kilham 1988). Uit het relatieve voorkomen van deze elementen in het water, kan dus bepaald worden welk element mogelijk limiterend is (Hecky & Kilham 1988; Huszar *et al.* 2006; James *et al.* 2003). Hiermee kan ook het vaak aangetroffen verschil verklaard worden tussen het type limitatie voor algengroei in zoetwater en in oceanen. In zoetwater wordt P meestal als limiterend nutriënt voor algenbloei gevonden (Hecky & Kilham 1988; Schindler 1977), terwijl fytoplanktonstudies in oceanen vaker N, Si en Fe als limiterende nutriënten aanwijzen (Hecky & Kilham 1988). Bij een vergelijking van de relatieve elementensamenstelling van algen met de relatieve samenstelling van rivierwater, zijn P, Fe en Co elementen die relatief weinig in rivierwater zitten en daarom mogelijk limiterend zijn. Bij een vergelijking met de relatieve samenstelling van zeewater komen echter N, Si, O, Fe, Cu, Mn en Co als mogelijk limiterende nutriënten naar voren (Hecky & Kilham 1988).

Omdat verschillende soorten verschillen in behoeften aan en affiniteit voor nutriënten, kan er door verschuiving in nutriëntenratio's een verschuiving in concurrentiekracht ontstaan. Tilman (1977) liet zien dat de dominantie van de diatomeeën *Asterionella* en *Cyclotella* in een experiment met concurrentie om de elementen Si en P verklaard kan worden door de verhouding waarin Si en P in het water zitten. Niet alleen de dominantie van de ene soort en verdwijnen van de andere soort kan door de verhouding van nutriënten verklaard worden,

maar ook de co-existentie van de soorten (Tilman 1977, 1985). Verschillende onderzoekers hebben dergelijke experimenten met verschillende soorten en verschillende elementen herhaald (bijvoorbeeld Fujimoto *et al.* 1997) om de concurrentiekracht tussen algensoorten in het veld te verklaren. Eén van de verklaringen voor het feit dat verschillende soorten naast elkaar voor kunnen komen en er niet slechts één dominerende soort overblijft, is de aanwezigheid van meerdere limiterende factoren. Interlandi & Kilham (2001) lieten zien dat hoe meer limiterende factoren er aanwezig waren (N, P, Si en licht) in drie meren in Yellowstone, hoe hoger de diversiteit aan fytoplanktonsoorten was.

2.5.2 Nutriëntenconcentraties

In het veld speelt de toename van nutriënten echter meestal een grotere rol dan de verandering in nutriëntenratio's. De dominantie van algen en het daardoor verdwijnen van macrofyten is hier een voorbeeld van. Güsewell & Bollens (2003) hebben de rol van verandering in nutriëntenratio's ten opzichte van een nutriëntentoeename onderzocht in een potexperiment met vier plantensoorten uit wetlands (*Carex flava*, *Centaurea angustifolia*, *Lycopus europeus* en *Selenium carviflora*). Uit dit onderzoek bleek dat er zowel effecten waren van verandering in ratio's als verandering in nutriëntengift afzonderlijk, als interactie-effecten tussen nutriëntengift en nutriëntenratio's. De totale biomassa van alle vier de plantensoorten samen was niet altijd het hoogst bij een intermediaire (15 g/g) N:P-verhouding. Dit was alleen het geval in de hoogste nutriëntengift, terwijl bij de lagere twee nutriëntengiften de totale biomassa hoger werd bij hogere N:P-verhoudingen. Ook bleek de concurrentiekracht tussen soorten af te hangen van zowel de nutriëntenratio als de nutriëntengift (nutriëntenconcentratie).

De concentraties van en belastingen met nutriënten zijn dus weldegelijk erg belangrijk. Hoewel soortgelijke experimenten niet voor aquatische planten zijn uitgevoerd, is het wel aannemelijk dat soortgelijke interacties ook in het water te vinden zijn. In tegenstelling tot de nutriëntenratio's bepalen de concentraties de mate van eutrofiëring. Vaak zijn kritische concentraties aan te wijzen waarboven negatieve effecten, zoals algenbloei op gaan treden. De concentratie chlorofyl-a is in veel meren vaak gecorreleerd met de concentratie P in het water (Huszar *et al.* 2006; Noges *et al.* 2003; Schindler 1977). James *et al.* (2005) vonden dat de diversiteit van macrofytenvegetaties in meren sterk afnam bij winterstraatconcentraties boven 1 à 2 mg N/l. Ook in fytoplankton treden grote veranderingen in abundantie van verschillende groepen op bij toenemende eutrofiëring: bij toenemende concentraties van P neemt de relatieve biomassa van blauwalgen en diatomeeën toe, terwijl de relatieve biomassa van *Chrysophyceae* en *Chlorofyta* afneemt (Watson *et al.* 1997).

2.5.3 Belasting met nutriënten

Het is echter niet altijd de actuele nutriëntenconcentratie die bepalend is voor de trofische status van een waterlichaam. N en P in het systeem kunnen grotendeels in organische vorm in biota aanwezig zijn en bij omzetting weer beschikbaar komen voor primaire producenten. Vooral tijdens het groeiseizoen is dit het geval, waardoor in het groeiseizoen gemeten concentraties weinig zeggen over de trofie van een waterlichaam (Roelofs & Bloemendaal 1988). Voor P is ook nalevering uit de bodem erg belangrijk (zie Hoofdstuk 3). De nutriëntenbelasting van het systeem (de hoeveelheid nutriënten die per m² jaarlijks het gebied inkomen) heeft daarom vaak een betere voorspellende waarde van de trofie (Van Liere *et al.* 2007) dan de gemeten concentraties. Hierbij is wel de verblijftijd of de stroomsnelheid van het water van belang, omdat er in stromende wateren door de korte verblijftijd sprake is van een lagere omzetting van nutriënten in opneembare vorm en een groot deel van de jaarlijkse aanvoer plaatsvindt buiten het groeiseizoen (Hilton *et al.* 2006). Hier hebben concentraties waarschijnlijk een betere voorspellende waarde.

2.5.4 Conclusie belang van ratio's, concentraties en belastingen van nutriënten

De verhouding tussen nutriënten bepaalt welk nutriënt limiterend is voor plantengroei, mits er sprake is van nutriëntenlimitatie. Concentraties van en belastingen met nutriënten bepalen echter de trofiegraad van het systeem en daarmee ook of er bijvoorbeeld algenbloei op kan treden. Daarnaast kan de trofiegraad ook van invloed zijn op de optimale verhouding tussen nutriënten.

2.6 Effecten van eutrofiëring op het ecosysteem

Eutrofiëring zorgt voor een hogere beschikbaarheid van nutriënten in een ecosysteem. Hierdoor wordt de limitatie door een specifiek nutriënt gedeeltelijk of geheel opgeheven. De gevolgen van eutrofiëring liggen op drie verschillende vlakken: veranderingen in biomassaproductie, achteruitgang van biodiversiteit en direct merkbare overlast.

In oligotrofe systemen leidt eutrofiëring tot een hogere biomassa van primaire producenten (§ 2.4.2). In eutrofe systemen neemt de totale biomassa af, doordat macrofyten verdwijnen door beschaduwing door algen (fytoplankton en epifyten). De biomassa van fytoplankton neemt echter wel toe met eutrofiëring. Dit veroorzaakt een afname van de biodiversiteit, omdat er op de bodem te weinig licht meer doordringt voor macrofyten om te kunnen groeien (Gulati & van Donk 2002; Sand-Jensen & Borum 1991). Ook beschaduwing door epifyten kan bij eutrofiëring sterk bijdragen aan de achteruitgang van macrofyten. Biodiversiteitsverlies treedt echter ook op lage trofieniveaus op door eutrofiëring. In oligotrofe wateren, zoals vennen, zijn isoëtide soorten zoals Oeverkruid en Waterlobelia karakteristiek. Deze soorten worden bij hogere trofie verdrongen door snellere groeiers met een hogere *turnover*-snelheid (Sand-Jensen & Borum 1991). De concurrentie tussen macrofyten onderling kan daarom ook verklaren waarom de soortdiversiteit aan macrofyten gecorreleerd is met de nitraatconcentratie in het water (James *et al.* 2005), terwijl de concentratie van het fytoplankton meestal sterk correleert met de concentratie fosfor (Hecky & Kilham 1988). Ook binnen het fytoplankton treden verschuivingen in taxongroepen op bij eutrofiëring. In voedselarmere systemen domineren vaak Chrysofyten, die in zeer eutrofe wateren verdrongen worden door Blauwalgen.

Over het algemeen verloopt de successie van oligotroof naar eutroof water als volgt:

- Helder water met isoëtide macrofyten en weinig fytoplankton (vooral Chrysofyten);
- Dichtere begroeiing met sneller groeiende macrofyten; iets meer fytoplankton (vooral diatomeeën); fytoenthos (algen aan de bodem);
- Overgang van macrofyten met verticale groeistrategie naar macrofyten met een horizontale groeistrategie die meer licht in kunnen vangen; meer fytoplankton (groenalgen) en meer epifyten;
- Dominantie door fytoplankton (o.a. blauwalgen); enige macrofyten zijn macrofyten met drijfbladeren of helofyten. Weinig epifyten meer; alleen op drijvende macrofyten.

Of deze successie zich voltrekt als hierboven beschreven, hangt af van het type water. Over het algemeen gaat deze successiereeks op voor meren en plassen, waarbij het van het substraat en de geohydrologie afhankelijk is wat de natuurlijke trofiestatus van het meer is. In sloten is onder eutrofe omstandigheden de dominantie van Kroos of Kroosvaren opvallend. Deze drijvende planten kunnen zo'n dichte mat vormen dat er nauwelijks meer fytoplankton voor kan komen door lichtlimitatie. In meren en in stromende wateren kan er geen dominantie van Kroos of Kroosvaren ontstaan, omdat deze plantjes door windwerking op de oever spoelen of omdat ze met de stroming weg worden gespoeld. Dit geldt in stromende wateren

ook voor fytoplankton. In stromende wateren gaan daarom bij eutrofiëring epifyten en in de bodem verankerde algen zoals *Cladophora* domineren.

Andere effecten van eutrofiëring zouden onder de noemer “overlast” kunnen worden samengevat. Algenbloei vormt een esthetisch probleem, maar de overlast wordt ernstiger als er tijdens of na de algenbloei zo’n hoge zuurstofconsumptie optreedt door het afsterven van algen dat het water zuurstofloos wordt. Hierdoor kan er sterfte van onder andere vis optreden. In zeer eutrofe meren treedt blauwalgenbloei op. Een aantal soorten blauwalgen produceert toxines die giftig zijn voor allerlei organismen, onder andere voor mensen bij contact met het water (huiduitslag en bij inslikken maag- en darmklachten). Ook voor vee kan consumptie van water met (blauw)algenbloei gezondheidsklachten geven. Voor vee (schapen, paarden) vormen sloten met een dicht kroosdek ook een probleem, omdat de dieren niet zien dat er een watergang ligt en er daardoor in terecht kunnen komen.

Vaak is een vorm van overlast de aanleiding om iets aan eutrofiëring te doen. Het verlies aan biodiversiteit of aan karakteristieke soorten kan echter al eerder zijn opgetreden. In de Kaderrichtlijn Water zijn zowel algenbloei als de aan- of afwezigheid van karakteristieke macrofyten van belang, omdat beide meewegen in de scores op de maatlatten.

Conclusie

Eutrofiëring bepaalt of een systeem gedomineerd wordt door ondergedoken waterplanten of door algen of kroos. De effecten van eutrofiëring zijn onder te verdelen in effecten op de biomassa, biodiversiteitsverlies en overlast.

2.7 Veranderingen in limitatie bij eutrofiëring

Tijdens eutrofiëring komen er extra nutriënten in het water terecht. Hierdoor verandert dus in elk geval de nutriëntenbelasting van een systeem. Of de concentraties van nutriënten in het water hierdoor veranderen is echter ook afhankelijk van adsorptie aan het sediment en van de opname van nutriënten door primaire producenten. Naast de belasting en de concentraties kan ook de verhouding tussen nutriënten veranderen. Dit is vaak het geval bij eutrofiëring, want N en P zijn bij de extra belasting vaak afkomstig van een andere bron dan waar de natuurlijke voeding van het waterlichaam met N en P van afkomstig is. Over het algemeen wordt aangenomen dat de N:P-ratio lager wordt bij eutrofiëring (Downing & McCauley 1992). Oppervlaktewater gaat bij eutrofiëring steeds meer lijken op afvalwater, waarin relatief meer P zit ten opzichte van N dan in onbeïnvloed water. Dit zou betekenen dat onbeïnvloede meren sterker P-gelimiteerd zijn dan beïnvloede. De verschuiving van de N:P-ratio vindt echter niet altijd in deze richting plaats. In veel landen in Noordwest-Europa, zeker in Nederland, is de stikstofdepositie uit de lucht hoog. Er zijn hierdoor ook wateren die wel extra N ontvangen, maar geen extra P, waardoor de N:P-verhouding bij eutrofiëring juist hoger wordt (Bergstrom *et al.* 2005). De geëutrofiëerde wateren zullen dan juist sterker gelimiteerd worden door P. Eenzelfde verschuiving zou op kunnen treden in wateren die grondwater met hoge nitraatconcentraties ontvangen. Door uitspoeling van nitraat uit landbouwgrond zijn nitraatconcentraties in het (ondiepe) grondwater vaak hoog. In een groot deel van Nederland overschrijdt de nitraatconcentratie van (het bovenste deel van) het freatische pakket de drinkwaternorm, die ook in de Kaderrichtlijn Water voor grondwater wordt aangehouden, van 50 mg/l (11 mg N/l) (Meinardi *et al.* 2005). Ook ontwatering of verdroging kan een uitspoeling van nitraat naar het oppervlaktewater veroorzaken door een versnelde afbraak van organische stof in de bodem. Het type limitatie kan dus door eutrofiëring veranderen, maar dit hoeft niet.

Conclusie

Bij eutrofiëring verandert doorgaans ook de verhouding tussen N en P. Meestal wordt de verhouding lager, maar dit is afhankelijk van het type belasting.

3 Nutriëntencycli in aquatische ecosystemen

3.1 Fosfor

De aanvoer van fosfor in aquatische systemen vindt voornamelijk plaats door aanvoer met oppervlaktewater of grondwater (figuur 4). Aanvoer met atmosferische depositie is meestal verwaarloosbaar klein ten opzichte van de aanvoer met water. In beboste beken kan bladinvall voor input van organisch materiaal, dus ook P, zorgen (figuur 6). In de vorm van (ortho)fosfaat is fosfor goed opneembaar door planten. Fosfaatconcentraties in de waterlaag zijn echter vaak laag, omdat fosfaat bindt aan ijzer- en aluminium(hydr)oxides, calcium- en calciumcarbonaat in de bodem. Er is een evenwicht tussen fosfaat in de waterlaag en fosfaat dat in de bodem gebonden is. Bij verlaging van fosfaatconcentraties in de waterlaag door vermindering van de P-belasting van de aanvoerstroom of door opname door biota, treedt er “nalevering” vanuit de bodem naar de waterlaag op. Het kan daardoor lang duren voordat maatregelen die genomen zijn om P-belasting tegen te gaan, ook daadwerkelijk effect krijgen.

De binding van fosfor aan ijzer en ijzer(hydr)oxides is redoxafhankelijk. In afwezigheid van zuurstof kunnen micro-organismen geoxideerd ijzer (Fe^{3+}) gebruiken om organische stof te oxideren. Het ijzer wordt dan gereduceerd tot Fe^{2+} , wat een mobiel ion is. De affiniteit van fosfaat voor Fe^{3+} is vele malen groter dan voor Fe^{2+} , waardoor bij reductie van ijzer fosfaat minder sterk gebonden wordt (Einsele 1938; Mortimer 1941, 1942; Patrick & Khalid 1974). Het is dan weer vrij opneembaar door planten. Ijzer is van nature in hoge concentraties te vinden in bodems die voor een deel uit klei en silt bestaan en in bodems die kwel ontvangen of vroeger kwel hebben ontvangen. Vaak zijn onderwaterbodems anaeroob en zijn fosfaatconcentraties in het poriewater van deze bodems vele malen hoger dan in het bovenliggende, aerobe, water. Poriewaterconcentraties van fosfaat kunnen wel 100 keer hoger liggen dan de concentraties in het water zelf (pers. obs. R. Loeb). Macrofyten die fosfaat via hun wortels uit de bodem opnemen hebben fosfor dus vaak in veel hogere concentraties tot hun beschikking dan macrofyten en fytoplankton die afhankelijk zijn van P in de waterlaag.

De waterlaag is niet altijd aeroob. In stilstaande wateren zoals sloten en meren kan door een hoge zuurstofconsumptie (bijvoorbeeld na algenbloei) of door thermische stratificatie ook zuurstofloosheid in de waterlaag ontstaan. Ook in rivieren kan onder invloed van zeer hoge organische-stofbelasting zuurstofloosheid voorkomen. In een dek van drijvende planten, zoals bij een kroosdek op een sloot, is er weinig uitwisseling tussen de lucht en het water, terwijl de drijvende planten het geproduceerde zuurstof aan de lucht afgeven. Hierdoor kan de waterlaag ook zuurstofloos worden. Tijdens zuurstofloosheid in de waterlaag kan het oorspronkelijk aan ijzer gebonden fosfaat in de waterkolom terecht komen. Naast het aan ijzer gebonden fosfaat kan er ook fosfor vrijkomen uit micro-organismen die afsterven door de zuurstofloze omstandigheden (Baldwin & Mitchell 2000; Gächter *et al.* 1988). Drijvende planten en algen kunnen op deze manier de voor hen beschikbare hoeveelheid fosfaat sterk beïnvloeden (Boedeltje *et al.* 2005). In het geval van thermische stratificatie, wat in diepe meren een normaal verschijnsel is tijdens het zomerhalfjaar, komt het fosfaat uit de bodem alleen in de onderste waterlaag (*hypolimnion*) terecht. In het najaar (en het voorjaar) treedt er echter menging op tussen de waterlagen, wat voor een hogere beschikbaarheid van P voor macrofyten en fytoplankton in hogere waterlagen kan zorgen (figuur 5).

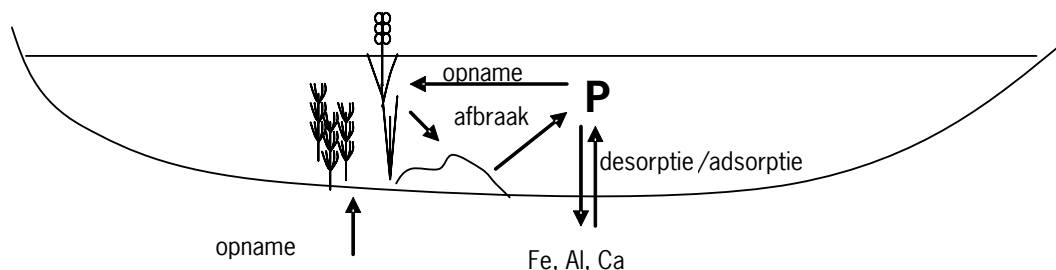
Aan calcium gebonden fosfor kan vrijkomen onder invloed van verzuring. Andersom kan er juist fosfor neerslaan als het water basischer wordt (Reddy *et al.* 1999).

Ook de kwaliteit van het water is van belang bij het beschikbaar komen van P uit de bodem. Bij de reductie van sulfaat uit het water ontstaat sulfide. Dit sulfide slaat neer met ijzer, waardoor er geen fosfaat meer aan kan binden. Dit fosfaat komt vervolgens vrij (Caraco *et al.* 1989; Lamers *et al.* 1998; Roden & Edmonds 1997). Dit proces speelt een belangrijke rol bij eutrofiëring van veengebieden (Lamers *et al.* 2002; Lamers *et al.* 2001; Lamers *et al.* 1998; Roelofs 1991). Het is ook een mogelijke verklaring voor de hogere beschikbaarheid van fosfaat in oceanen, omdat zeewater hoge concentraties sulfaat bevat en de oceaانبodems vaak anaeroob zijn. Door de neerslag van ijzersulfiden zijn er dus minder bindingsplaatsen voor fosfaat beschikbaar (Canavan *et al.* 2006; Hecky 1998; Blomqvist *et al.* 2004).

De concentratie van nitraat is ook van invloed op de beschikbaarheid van fosfor in het water. Nitraat kan net als ijzer en sulfaat door micro-organismen gebruikt worden als alternatieve elektronenacceptor. Nadat alle zuurstof opgebruikt is, zal eerst nitraat gebruikt worden voor de afbraak van organische stof en daarna pas ijzer en sulfaat. Nitraat werkt dus als redoxbuffer. Doordat ijzer en sulfaat in aanwezigheid van hoge concentraties nitraat niet gereduceerd worden, blijft er meer fosfaat aan de waterbodem gebonden (Lucassen *et al.* 2004; Petzoldt & Uhlmann 2006). Als stikstof echter limiterend is, kan nitraat de redoxpotentiaal ook omlaagbrengen. In de Baltische Golf heeft aanvoer van nitraat met het rivierwater ervoor gezorgd dat er een bloei van Dinoflagellaten optrad. De extra organische stof die dit opleverde zorgde bij afbraak voor een dalende redoxpotentiaal, waarbij het systeem overging van een redoxpotentiaal waarbij ijzer gereduceerd werd naar een status van sulfaatreductie op kon treden. Door deze sulfaatreductie en daaropvolgende binding van sulfide aan ijzer, kwam er extra fosfaat vrij in het zeewater, waardoor er algenbloei op ging treden (Lehtoranta *et al.* 2008).

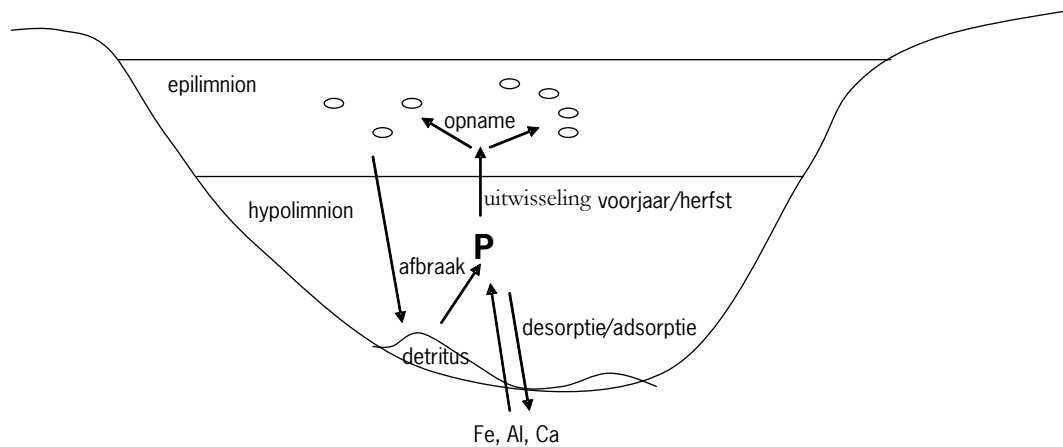
Ook in Nederlandse vennen is de verandering in redoxpotentiaal van het sediment verantwoordelijk voor het vrijkomen van fosfaat. In een natuurlijke situatie is de venbodem aeroob. Als de biomassaproductie in een ven toeneemt door eutrofiëring, kan zich op de bodem een aerobe sliblaag vormen, waardoor het ijzer in de bodem gereduceerd wordt en er fosfaat vrijkomt, wat een extra eutrofiërend effect heeft. Bij het opschonen van vennen, raakt de bodem weer geaëreerd en neemt de concentratie van fosfaat in de waterlaag af (Brouwer & Roelofs 2001). De aanvoer van nitraat kan ook direct de afbraak van detritus en organische stof versnellen, waardoor er ook meer P beschikbaar kan komen (Gonzalez Sagrario *et al.* 2005).

Kringloop van P in een ondiep meer



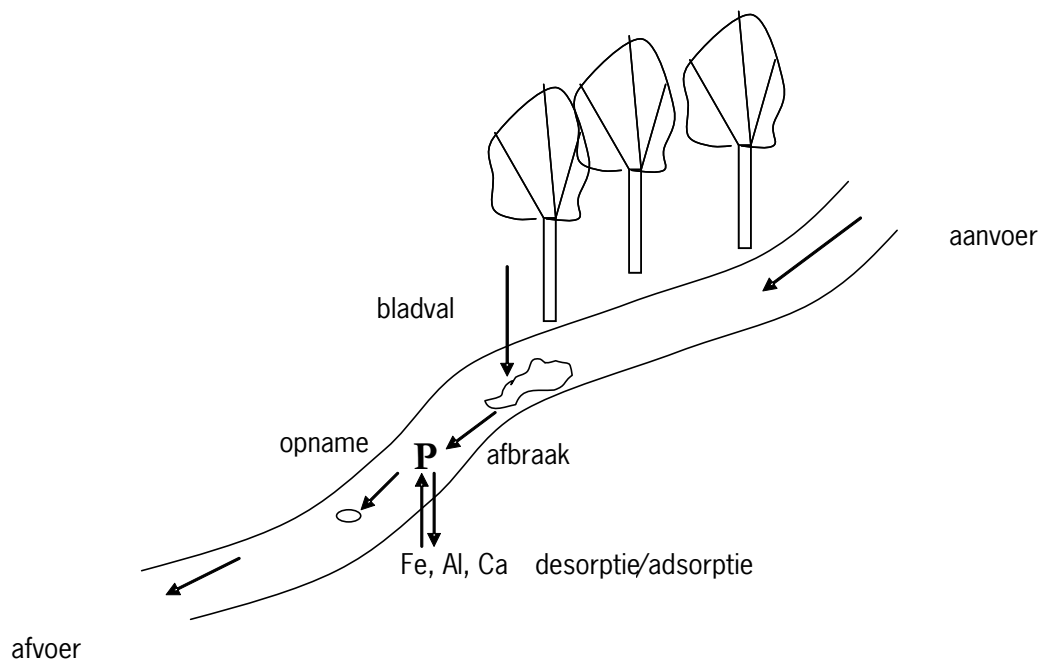
Figuur 4. Fosforkringloop in een ondiep meer. Opname en adsorptie van P is voornamelijk in de vorm van orthofosfaat.

Kringloop van P in een diep meer



Figuur 5. Fosforkringloop in een diep meer. Opname en adsorptie van P is voornamelijk in de vorm van orthofosfaat.

Kringloop van P in een beek



Figuur 6. Fosforkringloop in een beek. Opname en adsorptie van P is voornamelijk in de vorm van orthofosfaat.

3.2 Stikstof

De kringloop van stikstof verschilt sterk van die van fosfor (figuur 7). Net als bij fosfor is de aanvoer met oppervlaktewater en grondwater van belang. Daarnaast speelt echter atmosferische depositie van stikstof echter een grote rol. Atmosferische stikstof (NH_3 en NO_x) is afkomstig van verkeer en landbouw. De natuurlijke achtergronddepositie van stikstof wordt geschat op ongeveer 2 kg/ha/jr (De Ruiter *et al.* 2006). Enkele decennia geleden was de atmosferische depositie in Nederland ongeveer 50 kg/ha/jr. Inmiddels is de atmosferische depositie van stikstof afgenomen tot 31 kg/ha/jr in 2002 (De Ruiter *et al.* 2006), hoewel er nog steeds agrarische gebieden zijn waar de depositie een stuk hoger ligt. Stikstof is voor primaire producenten voornamelijk opneembaar als nitraat (NO_3^-) en ammonium (NH_4^+). Nitraat bindt nauwelijks aan de bodem en is dus erg mobiel. Door deze hoge mobiliteit spoelt het snel uit uit landbouwgronden en kan het in het oppervlaktewater en het grondwater terecht komen. Ook verdroging kan uitspoeling van extra nitraat veroorzaken door versnelde afbraak van organische stof. Veel van het freatische water in Nederland overschrijdt de nitraatnorm van 11,3 mg N/l (50 mg NO_3^- /l). Kwelontvangende wateren kunnen hierdoor sterk met stikstof aangerijkt worden. Ammonium bindt iets sterker aan de bodem dan nitraat, maar deze binding is vele malen zwakker dan de binding van fosfaat aan ijzer- en aluminiumoxiden. De anorganische stikstofpool in de waterbodem is maar klein en de meeste stikstof bevindt zich in organische stof (biota en detritus) of in anorganische vorm in de waterkolom en het poriewater. De afbraak van organische stof vormt dus een belangrijke bron voor het beschikbaar komen van voor planten opneembaar stikstof.

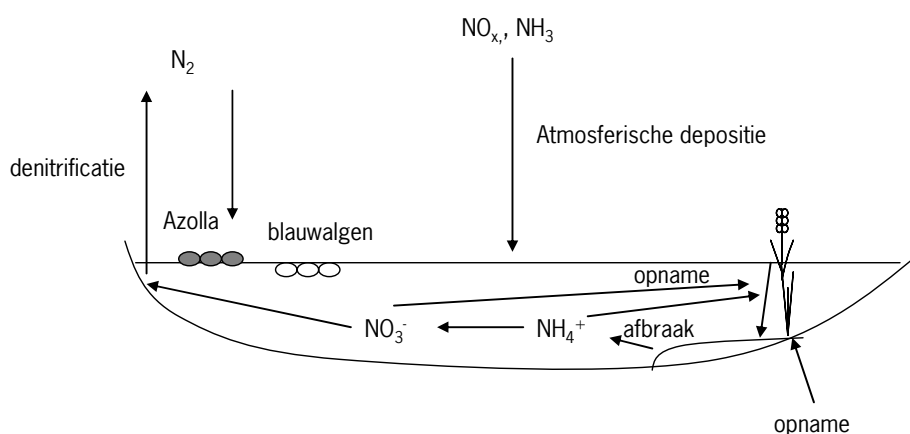
Bij de afbraak van organische stof wordt eerst NH_4^+ gevormd, dat onder aerobe omstandigheden verder geoxideerd wordt tot NO_3^- . Onder anaerobe omstandigheden vindt de oxidatie naar NO_3^- niet plaats en kunnen de concentraties NH_4^+ stijgen. Micro-organismen gebruiken in afwezigheid van zuurstof nitraat om organische stof te oxideren. Hierbij ontstaat stikstofgas (N_2). Met dit gas verdwijnt het stikstof vervolgens naar de atmosfeer (Bowden 1987). Voor de reductie van nitraat zijn dus anaerobe omstandigheden nodig, maar voor het ontstaan van nitraat aerobe. De hoogste omzetting van nitraat naar stikstofgas vindt daarom plaats onder wisselende redoxcondities zoals bij sterk wisselende waterstanden (Hefting *et al.* 2004). Anaerobe oxidatie van ammonium (anammox), waarbij ammonium onder zuurstofloze omstandigheden met nitriet tot stikstofgas (Strous *et al.*, 1997; Jetten *et al.*, 2005) wordt geoxideerd, blijkt steeds vaker een belangrijke rol te spelen in oppervlaktewateren naast denitrificatie (Zhang *et al.*, 2007). De fosforconcentratie in het water kan sturend zijn voor de denitrificatie als er sprake is van fosforlimitatie. De concentratie van fosfor bepaalt dan de vastlegging van stikstof in organische stof en daarmee de concentratie nitraat die in het water overblijft en dus beschikbaar is voor denitrificatie. Een lagere fosforconcentratie in het water kan op die manier denitrificatie en een lagere stikstofbeschikbaarheid stimuleren (Van der Molen *et al.* 1998). Verhoging van fosforconcentraties kan ook de mineralisatie van organische stof, en daarmee het beschikbaar komen van anorganisch stikstof, stimuleren (White & Reddy 2000).

In tegenstelling tot andere primaire producenten kunnen veel blauwalgen (cyanobacteriën) stikstofgas uit de lucht opnemen als stikstofbron. Zij hebben daarmee dus een groot voordeel ten opzichte van hun concurrenten. De stikstofopname van meren kan hierdoor zo groot worden dat bemesting met fosfor kan leiden tot een evenredige stijging van de stikstofconcentraties in het water (Schindler 1977). Ook zijn er verschillen in affiniteit van verschillende fytoplankton groepen voor nitraat en ammonium als stikstofbron. Groenalgen zijn beter in staat nitraat te gebruiken dan cyanobacteriën (Blomqvist *et al.* 1994). Blauwalgen zijn in staat zich van het oppervlak naar de bodem van het waterlichaam te verplaatsen (en vice versa). In het sediment en op het grensvlak van het sediment en het water zijn

ammoniumconcentraties vaak hoger dan in het water. Omdat blauwalgen deze bron dus beter kunnen bereiken dan groenalgen, kunnen zij gaan domineren onder nitraatarme, ammoniumrijke omstandigheden (Ferber *et al.* 2004). Sommige soorten zijn ook in staat organisch stikstof te gebruiken (Ferber *et al.* 2004).

Nitriet, nitraat en ammonium/ammonia, kunnen toxisch zijn voor organismen. Nitriet zorgt voor de blokkering van zuurstofopname bij dieren (Lewis & Morris 1986). Vooral aquatische dieren die geen bescherming hebben voor binnendringend nitriet zijn erg gevoelig voor nitriet (Alonso & Camargo 2008). Nitraat kan in het lichaam omgezet worden in nitriet, waardoor hoge concentraties nitraat dezelfde toxische effecten kunnen hebben. Daarnaast kunnen hoge concentraties nitraat bij mensen via de omzetting in nitrosaminen kanker veroorzaken (Camargo & Alonso 2006; Van Grinsven *et al.* 2006). Ammonium (NH_4^+) wordt bij een hoge pH omgezet in ammonia (NH_3). Ammonia is zowel voor planten als voor dieren giftig (Pearson & Stewart 1993; Schubauerberigan *et al.* 1995; Williams *et al.* 1986). Hoge pH's kunnen in aquatische systemen ontstaan als de CO_2 -opname door planten erg hoog is, bijvoorbeeld tijdens fytoplanktonbloei, het bicarbonaatevenwicht verschuift en er daardoor geen bicarbonaat meer aanwezig is om de pH te bufferen. Bij een lage pH kan ammonium zelf ook toxisch zijn voor planten als er weinig nitraat aanwezig is. Onder deze omstandigheden hebben kost het planten veel energie om de het overschot aan protonen uit te scheiden en moet het opgenomen ammonium noodgedwongen worden opgeslagen in de vorm van aminozuren. Dit kost veel energie, waardoor de planten niet goed kunnen groeien (Lucassen *et al.* 2003; van den Berg *et al.* 2005).

Kringloop van N

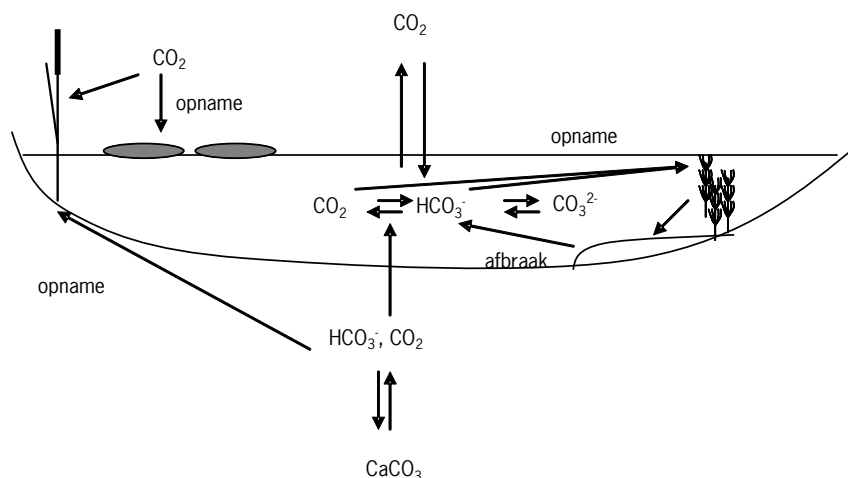


Figuur 7. Kringloop van stikstof.

3.3 Koolstof

De aanvoer van koolstof in aquatische systemen is sterk afhankelijk van diffusie van CO_2 uit de atmosfeer naar het water, of, als er drijvende planten of helofyten aanwezig zijn, de opname uit de atmosfeer. Aanvoer van koolstof vindt ook plaats met oppervlaktewater of grondwater, zowel in de vorm van CO_2 en (bi)carbonaat als in de vorm van organische stof. Vanuit het sediment komt er koolstof in het water beschikbaar als kalk (CaCO_3) in oplossing gaat of bij afbraak van organisch materiaal (figuur 8).

Kringloop van C



Figuur 8. Kringloop van koolstof.

Primaire producenten kunnen koolstof opnemen in de vorm van CO₂ of HCO₃⁻ (bicarbonaat). Via het bicarbonaatevenwicht wordt, afhankelijk van de pH, CO₂ omgezet in bicarbonaat of andersom. Bij afbraak van organische stof ontstaat CO₂ of bicarbonaat, of, bij zeer lage redoxpotentiaal, CH₄.

Voor helofyten en drijvende waterplanten is de lucht de belangrijkste bron van CO₂. Zij zullen dus niet snel gelimiteerd worden door koolstof. Veel andere waterplanten zijn echter afhankelijk van koolstof in de waterlaag, die in stilstaande wateren sterk verlaagd kan worden doordat diffusie vanuit de lucht erg traag gaat en er dus geen evenwicht is met CO₂ uit de atmosfeer. Sommige wortelende macrofyten, zoals isoetiden (plantensoorten die een groeiwijze hebben die op die van Biesvaren lijkt, met dikke bladen in een rozet), kunnen ook met hun wortels CO₂ uit de bodem opnemen (Madsen & Sandjensen 1991). Hierdoor zijn het goede concurrenten in zachte wateren, waarin CO₂ hogere concentraties in het poriewater van de bodem te vinden zijn. Dit is vaak het geval als de bodem kwelwater ontvangt waarin enig (bi)carbonaat is opgelost, dat in contact met het zure oppervlaktewater wordt omgezet in CO₂, maar de hogere CO₂-concentraties kunnen ook ontstaan door de afbraak van organische stof in de bodem.

Behalve CO₂ kan ook bicarbonaat een bron zijn voor koolstof voor macrofyten. Niet alle macrofyten kunnen bicarbonaat uit de waterlaag opnemen en ook voor de soorten die dat wel kunnen, blijft CO₂ gemakkelijker opneembaar (Vadstrup & Madsen 1995). Ook tussen verschillende soorten fytoplankton zijn er verschillen in het al dan niet gebruiken van bicarbonaat als koolstofbron. Sommige blauwalgen (*Microcystis*) en groenalgen van de familie van de Chlorococcon kunnen effectief HCO₃⁻ opnemen, terwijl Chrysofyten en sommige diatomeeën dit niet kunnen (Hein 1997).

Koolstoflimitatie speelt een belangrijke rol in vennen (Brouwer & Roelofs, 2001; Arts 2002), die zeer zacht water hebben en lage concentraties aan N en P. Het is echter niet uitgesloten dat koolstoflimitatie ook een rol kan spelen in andere stilstaande wateren, vooral als er onder invloed van een hoge fotosynthesecapaciteit in het water een hoog verbruik is van CO₂ en het overgebleven anorganische koolstof voornamelijk in de vorm van bicarbonaat of carbonaat

aanwezig is (Hein 1997). Dit kan bijvoorbeeld gebeuren tijdens algenbloei of bij een dichte macrofytenvegetatie in ondiepe wateren. Deze perioden van een lage koolstofbeschikbaarheid in (matig) harde wateren worden gekarakteriseerd door de hoge pH en de lage alkaliniteit van het water. Vadstrup & Madsen (1995) en Hein (1997) vonden zelfs in meren met ongeveer 1 mmol HCO_3^- /l nog een positief effect van CO_2 -toediening op macrofytengroei. In stromende wateren zal niet snel koolstoflimitatie optreden, omdat hier door de waterbeweging de CO_2 -concentratie gelijk is aan die van de lucht.

3.4 Silicium

Silicium is een element dat door diatomeeën wordt gebruikt voor de opbouw van het kiezelskelet. Silicium staat in het periodiek systeem onder koolstof en heeft daarom ongeveer dezelfde bindingseigenschappen, maar is een stuk zwaarder. Het meeste silicium is onbeschikbaar opgeslagen als siliciumoxides (silicaten) in gesteenten (o.a. zand). Silicium komt door verwerking in oplossing in het water terecht. Opgelost silicium kan door primaire producten worden opgenomen, vooral in de vorm van Si(OH)_4 (Ragueneau *et al.* 2000). Het kiezelskelet dat diatomeeën van silicium maken bestaat uit amorfe of kristallijne silicaten. Na afsterven zakken de diatomeeën naar de bodem. De anorganische silicaten lossen door chemische processen uiteindelijk weer op en komen dan weer in beschikbare vorm in de waterkolom terecht. De kringloop van silicium is hierdoor trager dan die van stikstof en fosfor, elementen die voornamelijk in organische vorm in het detritus terecht komen en door microbiële afbraak weer in het systeem terecht kunnen komen (Conley *et al.* 1993).

Omdat diatomeeën zulke hoge concentraties silicium nodig hebben, zijn groen- en blauwwieren in het voordeel op plekken met lage siliciumconcentraties. Bij hoge opname van Si, kunnen de concentraties Si in het systeem sterk dalen, wat een aanwijzing kan zijn dat Si op dat moment limiterend is voor diatomeeën (Schelske & Stoermer 1971). Siliciumlimitatie kan ontstaan onder invloed van aanrijking met P, als dat het primair limiterende nutriënt is. Hierbij wordt er meer Si vastgelegd door diatomeeën, waardoor de siliciumconcentratie in het water daalt en er siliciumlimitatie voor diatomeeën ontstaat. Dit eutrofiëringseffect heeft er in een aantal meren in de Verenigde Staten toe geleid dat groen- en blauwwieren zijn gaan domineren ten koste van de diatomeeën (Schelske *et al.* 1986; Schelske & Stoermer 1971; Schelske *et al.* 1983). Siliciumlimitatie kan kortstondig ontstaan in perioden in het jaar met een sterke diatomeeënbloei waarbij de siliciumconcentratie ver kan dalen, doordat het vrijkomen van silicium vrij traag gaat. Dit effect kan versterkt worden in meren met stratificatie, waarin silicium vrijkomt in het hypolimnion, maar niet in het epilimnion terechtkomt. Dit verandert zodra de stratificatie in de herfst wordt opgeheven.

Een klein deel van de kiezelskeletten wordt echter niet omgezet, maar accumuleert in het sediment. In systemen met een lange verblijftijd (sommige meren), waarin er op jaarbasis weinig Si wordt aangevoerd, kan dit ook op lange termijn leiden tot een siliciumlimitatie, vooral na een diatomeeënbloei (Conley *et al.* 1993). Omdat de kiezelskeletten van diatomeeën zo'n hoge dichtheid hebben, kan silicium ook achterblijven in stuwmeren. Het blijft dan achter op de bodem van het stuwmeer, waardoor concentraties na de stuw veel lager kunnen zijn (Conley 1999).

3.5 Conclusie

De kringlopen van de verschillende mogelijk limiterende nutriënten grijpen in op de beschikbaarheid van deze nutriënten. Een groot deel van de fosforkringloop wordt bepaald door interacties met het sediment, terwijl de kringloop van stikstof zich voornamelijk in het water afspeelt. Voor de koolstofkringloop zijn de interacties met de lucht, met kalk in de bodem en met afbraakprocessen van organische stof van belang.

4 Hoe wordt limitatie vastgesteld?

Er zijn verschillende manieren waarop nutriëntenlimitatie in aquatische systemen kan worden onderzocht (onder andere Beardall *et al.* 2001; Hecky & Kilham 1988). De verschillende manieren van aanpak van limitatiestudies hebben elk hun eigen sterke en zwakke punten.

4.1 Bio-assay

In fytoplanktonstudies worden vaak bio-assays uitgevoerd: water uit het veld wordt in het lab geïncubeerd en er worden verschillende behandelingen gegeven waarin nutriënten worden toegediend (bijvoorbeeld Elser *et al.* 1990; James *et al.* 2003; Tilman 1977). Soms worden zelfgecultiveerde algen gebruikt in de bio-assays en soms worden algen die zich al in het water uit het veld bevinden, geobserveerd. In de assays wordt de concentratie chlorofyl of de concentratie van de algen gemeten in de verschillende behandelingen. Een hogere biomassa of hogere chlorofylconcentraties ten opzichte van de controlebehandeling betekenen dat het toegevoegde nutriënt of de toegevoegde nutriënten limiterend waren. Het voordeel van zulke experimenten is dat ze in een kort tijdsbestek uitgevoerd kunnen worden en dat ze indicatief zijn voor het nutriënt dat limiterend is voor de groei, zonder dat dit beeld vertroebeld wordt door verliesfuncties, zoals door begrazing. Ook zijn de alle mogelijke variabelen die van invloed kunnen zijn (zoals bijvoorbeeld temperatuur) goed te sturen. De concurrentiekracht tussen een mix van vooraf geselecteerde soorten is op deze manier ook goed te bestuderen. Het nadeel van dit soort experimenten is dat ze ver van de veldsituatie afstaan. De concentraties van nutriënten kunnen sterk gaan afwijken van de veldsituatie, doordat er geen nalevering meer plaatsvindt vanuit de bodem en de lucht. Schindler (1977) geeft aan dat er vroeger vrij vaak C-limitatie in bio-assays werd gemeten, puur doordat er te weinig koolstof vanuit de lucht de incubatieflessen in kon komen. De uitkomsten uit een bio-assay zeggen weinig over de potentiële effecten van nutriëntenadditie in het veld op de gemeten parameters, omdat in het veld juist parameters als begrazing, wisselende temperaturen, menging of stratificatie van belang kunnen zijn.

Ook met hogere planten worden wel bio-assays uitgevoerd, waarbij er sediment uit het veld beplant wordt met fytometers (testplanten) of waarin de planten die al in het veld aanwezig zijn worden bestudeerd onder de toevoeging van verschillende nutriënten. Er zijn relatief weinig van dit soort studies uitgevoerd met ondergedoken waterplanten. Dit type studies wordt wel regelmatig van met planten van oevers of natte milieus uitgevoerd.

4.2 Mesocosmosstudie

Bij een mesocosmosstudie worden er stukken intacte (water)bodem overgebracht naar het lab, waar vervolgens de processen in het veld zo goed mogelijk op kleine schaal worden nagebootst (figuur 9). Het voordeel van zulke studies is dat de condities zoals temperatuur en licht geregeld kunnen worden, zodat alleen de parameters waarin men geïnteresseerd is (zoals nutriënten) gevarieerd kunnen worden. Door zowel de bodem als de waterlaag in het onderzoek te betrekken, worden ook de invloeden van nalevering en afbraak meegenomen, in tegenstelling tot in een bio-assay met fytoplankton. In dit soort experimenten worden echter processen die hoger in de voedselketen spelen niet meegenomen, zoals effecten van de aanwezigheid van (grote) vissen en watervogels.



Figuur 9. Voorbeeld van een mesocosmosstudie waarin het effect van de toediening van sulfaat op verschillende sedimenten wordt onderzocht. Foto: R. Loeb.

4.3 Enclosurestudie in het veld

Bij een enclosurestudie in het veld worden kleine delen van het veld (bijvoorbeeld in een meer) afgescheiden van de rest van het water (bijvoorbeeld Gonzalez Sagrario 2005). Op deze manier is het mogelijk om onder de omstandigheden die er in het veld heersen en met de soorten die er in het veld aanwezig zijn effecten van bijvoorbeeld nutriëntenadditie te testen. Na afloop van de studie worden er bijvoorbeeld monsters van het fytoplankton genomen en worden macrofyten geoogst, waarvan vervolgens de biomassa wordt bepaald. Bij een limitatiestudie waarin er nutriënten aan de waterlaag worden toegevoegd, zal een enclosure meestal bestaan uit een plastic cilinder die in de waterbodem wordt gestoken en die aan de bovenkant boven het water uitsteekt. Er kan dan weinig nutriëntenuitwisseling meer plaatsvinden tussen de enclosure en het water buiten de enclosure, zodat de precieze nutriëntengift en -concentratie binnen de enclosure bekend zijn. Doordat er geen uitwisseling plaatsvindt, is het water in de enclosure meestal stagneranter dan het water erbuiten en kunnen er ook geen vissen, macro-invertebraten of plantdiasporen de enclosures binnenkomen. De omstandigheden in de enclosure zijn daardoor toch anders dan die in de echte veldsituatie. In een goede enclosurestudie wordt daarom ook altijd het effect van de enclosure op zich bekeken, door de controlebehandeling (enclosures waaraan geen nutriënten zijn toegevoegd) te vergelijken met de waarden die in het veld gemeten worden.

4.4 Experimenten met het hele waterlichaam

Het meest veelzeggend over de veldsituatie is natuurlijk een experiment waarin de hele veldsituatie wordt meegenomen. Beroemd zijn de studies van Schindler (1977) in de Experimental Lake Area waarin hele meren in Canada bemest zijn met P, C of N om te achterhalen wat de limiterende factor in deze meren was. Dit soort studies worden weinig uitgevoerd, omdat ze een grote impact hebben op de veldsituatie en eutrofiëringseffecten na afloop van het experiment niet eenvoudig terug zijn te draaien. Daarbij komt dat er meerdere vergelijkbare wateren nodig zijn die als replica's voor de verschillende behandelingen kunnen dienen. In het experiment van Schindler werd na afloop van de additie in alle meren bepaald de respons van het fytoplankton (gemeten in de concentratie chlorofyl-a).

4.5 Analyse veldmetingen

Een veelgebruikte onderzoeksmethode die geen impact heeft op de veldsituatie is de analyse van de veldmetingen. Hierin worden in verschillende wateren bepaalde parameters gemeten, zoals nutriënten- en chlorofylconcentraties, die vervolgens correlatief met elkaar vergeleken worden. In sommige studies gebeurt dit met behulp van multivariate analyses, waarmee bepaald wordt welk van de gemeten variabelen het meest verklarend is voor de gevonden spreiding in gegevens, en soms worden er directe correlaties berekend, zoals bijvoorbeeld tussen chlorofyl- en nutriëntenconcentraties. Het voordeel van zulke studies is dat ze erg breed opgezet kunnen worden en daardoor vaak wel 50 tot 200 wateren beschrijven (bijvoorbeeld Bergstrom *et al.* 2005; Huszar *et al.* 2006; Noges *et al.* 2003; Weyhenmeyer *et al.* 2007). Hiermee kan de relatie tussen nutriënten en primaire producenten veel breder beschouwd worden dan bij een veldexperiment met slechts een beperkte set wateren van eenzelfde type en kunnen tevens grote ranges aan nutriëntenconcentraties onderzocht worden.

Een van de nadelen is dat met dit soort onderzoek alleen correlatieve verbanden aangetoond kunnen worden, en geen oorzakelijke. Als een meer met lage fytoplanktonconcentraties een lage fosfaatconcentratie heeft en een meer met hogere fytoplanktonconcentraties een hogere fosfaatconcentratie, hoeft dit nog niet noodzakelijkerwijs te betekenen dat de hoge fytoplanktonconcentraties worden veroorzaakt door de hogere fosfaatconcentraties. Daarnaast zijn in een studie die verschillende watertypen beslaat, bijvoorbeeld van zeer oligotrofe meren in Scandinavië tot eutrofe meren in West-Europa, veel van de gemeten parameters met elkaar gecorreleerd. Dit geldt bijvoorbeeld vaak voor fosfaat en nitraat, die beide in hogere concentraties voorkomen in eutrofe dan in oligotrofe meren (James *et al.* 2005; Noges *et al.* 2003). Er is dan niet te achterhalen of gemeten verschillen in chlorofylconcentraties tussen de oligotrofe en eutrofe meren verband houden met de hogere concentraties aan fosfaat of aan nitraat.

Omdat vaak maar een beperkte set parameters getoetst kan worden en het geen zin heeft om parameters te toetsen die zeer sterk met elkaar gecorreleerd zijn, wordt soms de keuze gemaakt om alleen de effecten van fosfor mee te nemen en niet die van stikstof (bijvoorbeeld Jeppesen *et al.* 2000). Dit kan in de literatuur het beeld versterken dat fosfor meestal de sturende factor is. Een ander probleem met grote correlatieve studies om het type nutriëntenlimitatie te bepalen, is dat bijzondere omstandigheden vaak over het hoofd worden gezien. In een studie waarin fytoplanktongroei in het grootste deel van de onderzochte wateren wordt bepaald door fosfor, vallen enkele wateren waarin de fytoplanktongroei niet door fosfor, maar door stikstof wordt bepaald, niet op. Er zal dan nog steeds een positief verband tussen de fosforconcentratie en fytoplanktonconcentratie worden gevonden.

4.6 Historische studies en herstelonderzoek

Om de effecten van nutriënten op primaire producenten te achterhalen, is ook historisch onderzoek mogelijk. Riis & Sand-Jensen, (2001) hebben zo'n historisch onderzoek uitgevoerd voor beken en rivieren in Denemarken. Zij vergeleken vegetatieopnamen van 100 jaar geleden met opnamen in de huidige, geëutrofiëerde toestand. Dit is een uitzonderlijk onderzoek, want het komt niet vaak voor dat er zulke gedetailleerde historische opnamen over zo'n groot gebied voorhanden zijn.

De afgelopen decennia zijn er veel maatregelen genomen om nutriëntenbelastingen van het oppervlaktewater te beperken. Vaak zijn er ook gegevens beschikbaar van vóór de uitvoering van de maatregelen, zodat de huidige toestand vergeleken kan worden met de vroegere. Jepessen *et al.* (2005) en Moss *et al.* (2005) deden zulk onderzoek aan meren waarin de nutriëntenbelasting was teruggebracht. Het voordeel van historische studies is dat hetzelfde waterlichaam, met dezelfde karakteristieken (klimaat, hydrologie) op tijdstippen met een verschillende nutriëntenbelasting wordt onderzocht, in tegenstelling tot een brede analyse van veldmetingen waarin behalve de nutriëntenbelastingen ook andere parameters zoals de hydrologie, het substraat en het klimaat, van de vergeleken wateren onderling verschillen. Toch heeft ook dit type onderzoek als nadeel dat veel (nutriënten)parameters met elkaar gecorreleerd zijn, omdat bijvoorbeeld genomen defosfateringsmaatregelen vaak ook een positief effect hebben op de stikstofbelasting van de wateren. Hierdoor is er dus ook moeilijk onderscheid te maken tussen de effecten van het terugdringen van de fosfaatbelasting en van de nitraatbelasting.

4.7 Interne nutriëntenratio's en -concentraties

Primaire producenten hebben redelijk vaste verhoudingen waarin elementen in hun weefsel voorkomen (zie paragraaf 2.3.3). Bij een tekort aan een bepaald element, wordt dit element relatief iets minder opgenomen dan andere nutriënten. Hierdoor verschuiven de verhoudingen tussen de interne nutriëntenconcentraties. N:P-verhoudingen boven 22 hangen in fytoplankton sterk samen met P-limitatie (Guildford & Hecky 2000). Voor wetlandvegetaties blijken N:P-ratio's van onder de 31:1 à 22:1 (molair) (14:1 à 10:1 op gewichtsbasis) meestal te duiden op limitatie door stikstof, en ratio's boven de 35:1 à 44:1 (16:1 tot 20:1 op gewichtsbasis) op limitatie door fosfor (Koerselman & Meuleman 1996; Olde Venterink *et al.* 2003; Güsewell & Koerselman 2002). Deze ratio's zijn echter gebaseerd op de vegetatie als geheel, en niet op afzonderlijke soorten, die elk een zeer afwijkende N:P-verhouding kunnen hebben (Atkinson & Smith 1983; Güsewell 2004).

Behalve dat verhoudingen tussen elementen kunnen wijzen op limitatie door een bepaald nutriënt, kunnen concentraties dat ook in beperkte mate. Als de interne concentraties lager worden dan een bepaalde waarde, is het element groeibeperkend (Gerloff & Krombhol 1966). Bij macrofyten lijken deze minimumwaarden te liggen rond 1,3% van de massa van de droge stof voor stikstof en 0,13% voor fosfor. Güsewell & Koerselman (2002) vonden dat wetlandvegetaties met stikstofconcentraties onder 0,95% stikstof altijd gelimiteerd werden door stikstof en met 0,05% fosfor altijd door fosfor, terwijl er bij fosforconcentraties boven 0,1 % nooit fosforlimitatie optrad.

Hoewel N:P-ratio's en concentraties van N en P indicatief kunnen zijn voor het type limitatie, is het type limitatie toch niet met zekerheid vast te stellen aan de hand van interne nutriëntenratio's en concentraties. Afgezien van het feit dat biomassagroei niet altijd door nutriënten beperkt is (Grime 1977) en dat er ook andere elementen behalve N en P beperkend

kunnen zijn (Olde Venterink 2003), lijkt ook in de gevallen waarin wel P of N beperkend is de ratio tussen deze twee elementen niet altijd zekerheid te geven.

4.8 Externe nutriëntenratio's

De interne nutriëntenverhoudingen in fytoplankton weerspiegelen vaak de verhoudingen tussen nutriënten in het water. Dit zou betekenen dat nutriëntenverhoudingen in het water een goed beeld geven over het groeibeperkende element. Wateranalyses zijn eenvoudiger uit te voeren dan analyses van interne nutriëntenconcentraties in planten en externe nutriëntenratio's worden dan ook veelvuldig gebruikt om een beeld te krijgen van de mogelijk limiterende factor (bijvoorbeeld Beardall *et al.* 2001; Guildford & Hecky 2000; Hecky & Kilham 1988; Huszar *et al.* 2006). Het nadeel van deze methode is dat nutriëntenconcentraties zeer sterk over het jaar kunnen fluctueren. Winterconcentraties hebben een grotere voorspellende waarde voor de biomassaontwikkeling in het groeiseizoen, maar het is aannemelijk dat ratio's die op een specifiek moment gemeten worden een beter beeld geven van de limiterende factor voor fytoplankton op dat moment dan de ratio's die in de winter gemeten worden. Het is dus de vraag op welke tijdschaal het type limitatie van belang is. Daarnaast kunnen N:P-verhoudingen in het water een vertekend beeld geven van de relatieve beschikbaarheid van deze nutriënten als er sprake is van nalevering van P uit de bodem (zie paragraaf 3.1). Op grond van de actuele N:P-ratio in het water zou er dan geoordeeld kunnen worden dat N in overmaat aanwezig is, terwijl het grootste deel van het voor het groeiseizoen beschikbare stikstof in de waterkolom aanwezig is en het meeste fosfor nog door nalevering uit de bodem in het water terecht komt. Er zou dan onterecht verondersteld worden dat er sprake is van fosforlimitatie, terwijl er op termijn stikstoflimitatie kan ontstaan door depletie van stikstof.

4.9 Fysiologische karakteristieken

Soms worden fysiologische parameters en enzymactiviteit gebruikt voor het vaststellen van het type limitatie van fytoplankton. Fixatie van N_2 , wat voornamelijk plaatsvindt bij gebrek aan stikstof, is zichtbaar in hogere concentraties van het enzym nitraatreductase in stikstofbindende blauwalgen (Beardall *et al.* 2001; Scott *et al.* 2007). Alkaline fosfatase is een enzym dat wordt aangetroffen onder fosforlimitatie (Guildford & Hecky 2000). De ratio tussen ferredoxine en flavodoxine (eiwitten die een rol spelen in de energiehuishouding van een cel) kan gebruikt worden als maat voor ijzerlimitatie (Beardall *et al.* 2001; Scott *et al.* 2007). Het voordeel van deze analysetechnieken is dat ze inzichtelijk maken hoe nutriëntenconcentraties daadwerkelijk op celniveau ingrijpen. Nadeel is echter dat ze slechts op beperkte soortgroepen (fytoplankton) worden ingezet en daardoor niet de effecten op andere groepen in beeld kunnen brengen.

4.10 Modelleringsstudies

Om de effecten van eutrofiëring in te schatten, worden vaak modellen gebruikt. In deze modellen dienen nutriëntenconcentraties of nutriëntenbelastingen in een systeem als input en worden vervolgens de biota (vaak in de vorm van de biomassa per organismegroep) als output berekend. Deze modellen worden ook gebruikt voor het vaststellen van de maximale nutriëntenbelasting (kritische belastingen of kritische concentraties) van een systeem (Van Liere & Jonkers 2002). Voorbeelden van zulke modellen zijn PCLake (Janse & Van Liere 1995) en PCDitch (Janse 1998), waarmee de eutrofiëringseffecten in meren en ondiepe zones van meren ("wetlands") en respectievelijk in sloten gesimuleerd kunnen worden. Het voordeel van

modelleringstudies boven veldstudies is dat er binnen zeer kort tijdsbestek de effecten van nutriëntenadditie op het hele ecosysteem bekeken kunnen worden en dat er voorspellende uitspraken gedaan kunnen worden over de effecten van bijvoorbeeld het terugdringen van de belasting van het systeem, terwijl dit in praktische zin niet mogelijk is om in het veld te onderzoeken. Nadelen van modelleringstudies zijn onder andere onzekerheden in het model en de modelparameters, fouten in de metingen die nodig zijn voor de invoer (Van der Molen 1999) en het tekort aan wetenschappelijke kennis over de te modelleren processen. Modellen worden maar weinig gebruikt voor het bepalen van de nutriëntenlimitatie *an sich*. Omdat dit niet het doel is waarvoor eutrofiëringsmodellen gemaakt zijn, zijn ze hier vaak niet direct geschikt voor.

4.11 Conclusie

Methoden die in onderzoek naar nutriëntenlimitatie worden gebruikt, verschillen sterk in schaalniveau. Daarnaast zijn er grote verschillen tussen meer oorzakelijk en meer correlatief onderzoek. Samenhangend met deze verschillen, zijn er grote verschillen in de nauwkeurigheid van de uitkomsten en in de uitvoerbaarheid van deze onderzoeken. Het is daarom van belang bij de interpretatie van de uitkomsten van onderzoek naar nutriëntenlimitatie de gebruikte onderzoeksmethode mee te wegen.

5 Limitatie in zoete wateren

5.1 Algemeen beeld

De effecten van eutrofiëring zijn het meest uitgebreid onderzocht in stilstaande wateren (meren). In de internationale literatuur is het gebruik van het woord 'lake' (meer) erg breed. Onder dit begrip valt een brede range aan stilstaande wateren, van oligotrofe vennen tot aan van nature eutrofe wateren in uiterwaarden. Het substraat en de voeding van deze meren verschillen sterk. Meren kunnen een bodem hebben bestaand uit zand, klei, leem, hoogveen, laagveen, of een harder gesteente zoals kalksteen of leisteen. Zij worden gevoed door oppervlaktewater (door in het meer uitkomende beken of rivieren of door tijdelijke inundaties vanuit rivieren of beken), door grondwater (vooral in meren met een zandbodem) of door regenwater.

Al deze karakteristieken beïnvloeden de natuurlijke trofie van het water in meren sterk. In vergelijkende studies wordt vaak een zeer brede range aan meren, variërend van voedselarm tot voedselrijk meegenomen om de effecten van nutriënten op, meestal, fytoplankton of chlorofyl-a te testen. In meren wordt fosfor het vaakst gevonden als limiterend nutriënt voor fytoplanktongroei. Vollenweider (1968) vond als eerste een duidelijk verband tussen de chlorofyl-a-concentratie en de fosforconcentratie in een brede range van meren met een verschillende voedselrijkdom. Dit verband geeft aan dat fosfor over het algemeen sturend is voor de fytoplanktonontwikkeling in meren. Ook Schindler (1977) vond een soortgelijk verband voor de Canadese meren die hij had gebruikt voor zijn bemestingsexperimenten.

Nog steeds wordt de relatie tussen verschillende nutriënten en de chlorofylconcentratie in (selecties van) meren onderzocht. Seip *et al.* (2000) vonden ook een verband tussen de fosforconcentratie en de chlorofylconcentratie in meren in Scandinavië. Huszar *et al.* (2006) vonden eenzelfde duidelijke correlatie voor subtropische en tropische meren. Dit was een onverwacht resultaat, omdat er werd aangenomen dat tropische meren vaker door N gelimiteerd zijn, vanwege een veronderstelde hogere aanvoer van P door een sneller verlopende verwerking van gesteenten bij hogere temperatuur en door de hypothese dat stikstof bij hogere temperatuur door denitrificatie sneller uit het systeem verdwijnt. Uit een zeer recente analyse van chlorofyl-a-concentraties in 1000 meren in heel Europa bleek de chlorofyl-a-concentratie zowel met de totaal-P-concentratie als met de totaal-N-concentratie gecorreleerd te zijn, hoewel de correlatie met P sterker was (Phillips *et al.* 2008). Bergstrom *et al.* (2005) vonden juist het tegenovergestelde resultaat voor meren in Zweden in een gradiënt met N-depositie. Uit hun analyse bleek dat fytoplankton in meren in het zuiden van Zweden, die een hogere N-depositie hebben, P-gelimiteerd is, fytoplankton in meren in het midden van Zweden co-gelimiteerd door N+P en fytoplankton in meren in het noorden van Zweden, waar de N-depositie laag is, N-gelimiteerd.

Hoewel het algemene beeld is dat fytoplanktongroei in meren gelimiteerd wordt door fosfor (Hecky & Kilham 1988; Moss *et al.* 2005; Schindler 1977), levert onderzoek aan afzonderlijke meren een gevarieerder beeld op, waarin ook stikstof, koolstof en silicium beperkend kunnen zijn onder bepaalde omstandigheden. De omstandigheden waaronder andere elementen dan fosfor beperkend zijn, zijn interessant omdat het voor de terugdringen van eutrofiëringseffecten van belang is op welk nutriënt er het beste gestuurd kan worden (Moss *et al.* 2005) en omdat deze omstandigheden inzicht kunnen leveren in mogelijke limiterende nutriënten in niet-onderzochte meren. Elser *et al.* (1990) deden onderzoek naar de resultaten

van bio-assays. Hieruit bleek dat co-limitatie van N en P vaker voorkwam dan limitatie door één van beide nutriënten. Zij concludeerden dat ook in bemestingsexperimenten met hele meren de conclusie had moeten zijn dat deze algengroei in deze meren het vaakst co-gelimiteerd zijn door N en P. Uit een meta-analyse van bemestingsexperimenten van zoete wateren, mariene wateren en terrestrische systemen (Elser *et al.* 2007) bleek dat in alle drie de systemen zowel N- als P-limitatie en co-limitatie veelvuldig voorkomen. Fytobenthos (vastzittende algen) in meren was ongeveer 3 keer zo vaak door P als door N gelimiteerd. Hieruit blijkt dat de organismegroep waar naar wordt gekeken van groot belang is.

In meren komen vaak seizoensverschuivingen in limitatie voor. In het begin van het groeiseizoen zijn diatomeeën bijvoorbeeld vaak gelimiteerd door P. Tegen de zomer vermindert de beschikbaarheid van Si, waardoor de diatomeeën Si-gelimiteerd raken (Sommer *et al.* 1993). Ook C-limitatie kan tijdelijk zijn: bij hoge fotosynthese-activiteit tijdens een algenbloei kan het CO₂ in het water uitgeput raken, waardoor er op dat moment C-limitatie optreedt. In het eutrofe meer Müggelsee vonden onderzoekers P-limitatie in de lente en N-limitatie in de zomer (Kohler *et al.* 2005).

De groei van fytoplankton en ondergedoken waterplanten kan ook door koolstof gelimiteerd worden in zeer zachte wateren (Fairchild & Sherman 1992; Hein 1997; Roelofs *et al.* 2002), zoals vennen. Limitatie door koolstof kan ook in hardere wateren ontstaan door de hoge consumptie van CO₂ bij algenbloei (Hein 1997). De koolstoflimitatie verdwijnt dan weer zodra de algenbloei afneemt, dus vormt in dit soort wateren slechts een temporele limitatie.

In Nederland is er weinig onderzoek gedaan waarin er experimenteel is gekeken naar de effecten van afzonderlijke nutriënten op de ontwikkeling van aquatische vegetatie. Wel zijn er veel metingen beschikbaar van concentraties totaal N en totaal P in oppervlaktewateren. De verhouding tussen deze nutriënten geeft een indicatie van de mogelijke nutriëntenlimitatie van fytoplankton in het water. Bij de leerstoelgroep Aquatische ecologie en Waterkwaliteitsbeheer van de WUR zijn er data over N:P-verhoudingen van 1400 meren en 3300 sloten beschikbaar (De Klein, 2008). Uit de data van de Nederlandse meren blijkt dat de N:P-ratio sterk verandert tijdens de seizoenen, doordat stikstofconcentraties in de winter hoog, en in de zomer lager zijn. De verhoudingen liggen over het algemeen boven de 30 en zijn dus indicatief voor P-limitatie, behalve in Noord-Holland, waar ze gemiddeld tussen de 10 en de 20 schommelen.

Deze verhoudingen geven aan dat stikstoflimitatie mogelijk in (een deel van) de Noord-Hollandse meren (periodiek) voorkomt. De verklaring hiervoor is de fosfaatrijke kwel die in delen van Noord-Holland vanuit een watervoerend pakket met brak water optreedt. In sloten is dezelfde trend in N:P-ratio's over het jaar te zien. Gemiddeld hebben sloten in Nederland een N:P-ratio die varieert tussen 20 in augustus tot 70 in januari (De Klein, 2008).

Conclusie

Op basis van de relatie tussen de concentratie van chlorofyl-a en nutriënten en op basis van N:P-verhoudingen in het water wordt geconcludeerd dat fosforlimitatie de meest voorkomende vorm van nutriëntenlimitatie voor fytoplankton in stilstaande wateren is. In afwijking hierop wordt ook N-limitatie (o.a. door fosfaatrijke kwel in Noord-Holland), koolstoflimitatie of (voor diatomeeën) siliciumlimitatie gevonden.

5.2 Verschillen in limitatie tussen taxonomische groepen

Er zijn duidelijke verschillen tussen de beschikbaarheid van nutriënten en behoefte aan nutriënten tussen fytoplankton enerzijds en (wortelende) macrofyten anderzijds. Wortelende

macrofyten hebben over het algemeen veel hogere nutriëntenconcentraties (zowel P als N) tot hun beschikking dan niet-wortelende primaire producenten. Daarnaast zijn de interne verhoudingen van nutriënten, dus ook de behoeften aan nutriënten, anders voor fytoplankton dan voor hogere planten (zie paragraaf 2.3.3). Sand-Jensen en Borum (1991) hypothetiseren dat deze verschillen, plus de lagere groeisnelheid van macrofyten en de hoge lichtbehoefte in combinatie met de lage lichtintensiteit op de bodem van het water ertoe leiden dat macrofyten in tegenstelling tot fytoplankton niet door nutriënten gelimiteerd zijn.

Uit een aantal studies blijkt echter dat macrofyten wel degelijk door nutriënten gelimiteerd worden. Andersen en Kalff (1986) en Chambers en Kalff (1985) deden onderzoek naar nutriëntenlimitatie van *Myriophyllum spicatum* in Lake Memphremagog in Canada. Uit een bemestingsexperiment met N, P en K op 2 à 3 m diepte bleek dat *Myriophyllum spicatum* alleen bij stikstofadditie een significante biomassatoename liet zien. Deze toename was 30-40% en resulteerde er ook in dat planten langer konden worden en dus dichter naar het wateroppervlak konden groeien (Andersen & Kalff, 1986). In een ander experiment werden mandjes met *Myriophyllum spicatum* op 1,5, 2 en 3 m diepte uitgezet. Het sediment in de mandje bestond uit puur zand, zand aangerijkt met 10% voedselrijk slib of uit 100% voedselrijk slib. Er werd in dit experiment een duidelijke respons van de biomassa van *M. spicatum* gevonden op het de voedselrijkdom van het sediment. Alleen in de behandeling met 100% voedselrijk sediment was er een effect te zien van de diepte waarop de planten waren geplant; in de diepere delen groeiden de testplanten op dit sediment minder hard en werden ze dus door licht gelimiteerd. De groeisnelheid op deze diepte was echter nog steeds hoger dan in de mandjes waarin minder voedselrijk sediment was gedaan (Chambers & Kalff 1985).

Stikstof wordt het vaakst als limiterende factor gevonden voor macrofyten. Best *et al.* (1996) vonden in een labexperiment stikstoflimitatie bij *Elodea nuttallii*, één van de algemeenste waterplanten van Nederland, in veensloten. Barko (1988) vond ook een verminderde groei van *Hydrilla verticillata* bij depletie van N uit het sediment. Een veldstudie naar de limitatie van *Littorella uniflora*, een soort van voedselarme wateren, in een meer in Denemarken toonde echter juist alleen een effect van fosfor op de biomassa van deze plant (Christiansen 1985). Het meer waarin het experiment werd uitgevoerd was voedselarm en had een geoxideerde bodem waarin zichtbaar ijzeroxides aanwezig waren. Deze omstandigheden zullen een sterke binding van fosfaat hebben veroorzaakt, waardoor fosfor slecht opneembaar was voor de planten. Het feit dat wortelende macrofyten N en P voornamelijk uit het sediment opnemen en dat er in het sediment een over het algemeen een veel grotere pool van P beschikbaar is dan van N (Barko *et al.* 1991), in combinatie met de relatief hogere N-behoefte van macrofyten, resulteert erin dat stikstof vaker limiterend zal zijn voor wortelende macrofyten dan fosfor.

Als limiterend nutriënt heeft stikstof niet alleen een effect op de biomassagroei van macrofyten, maar ook op de soortensamenstelling. In het Botshol is de soortensamenstelling van ondergedoken waterplanten gerelateerd aan de concentratie ammonium (Rip 2007). James *et al.* (2005) ontdekten dat de diversiteit van macrofyten in meren in Groot-Brittannië en Polen samenhangt met de concentratie nitraat in het water. Boven 1-2 mg NO₃-N/l in de winter nam de diversiteit van de gemeenschappen in deze meren sterk af. Soorten die overbleven, waren de zeer algemene soorten *Ceratophyllum demersum* (Grof hoornblad), *Potamogeton pectinatus* (Schedefonteinkruid) en de kroossoorten *Lemna minor* (Klein kroos) en *Lemna trisulca* (Puntkroos). Dit zijn alle soorten met een horizontale groeistrategie (Roelofs & Bloemendaal 1988), die goed kunnen concurreren om licht: door de horizontale groeivorm nabij de waterspiegel, vangen ze veel licht in en zorgen er op die manier voor dat er geen licht meer beschikbaar is voor andere macrofyten of algen.

Ook Gonzalez Sagrario *et al.* (2005) vonden een respons van macrofyten op stikstofadditie in experimenteel bemest meer in Denemarken. Fytoplankton bleek hier zowel door P als door N gelimiteerd te zijn, terwijl de biomassa van macrofyten significant afnam door de additie van stikstof, maar niet door de additie van fosfor. In een survey van 204 ondiepe meren in Denemarken die zij uitvoerden, bleek dat de bedekking met macrofyten negatief gecorreleerd was met stikstof. Een hoge bedekking met macrofyten kwam alleen voor in meren die een stikstofconcentratie onder 2 mg/l hadden, ongeacht de fosforconcentratie. De auteurs wijten dit voornamelijk aan toename van beschaduwing door epifyten en fytoplankton, die dus (gedeeltelijk) door N gelimiteerd werden.

In laagveenplassen in Nederland, Ierland en Polen blijkt het voorkomen van bedreigde macrofytensoorten echter sterk gecorreleerd te zijn met de fosfaatconcentratie (Geurts *et al.* 2008). De concentratie van fosfaat was in het onderzoek van Geurts *et al.* (2008) sterk gecorreleerd met de turbiditeit. De resultaten van dit onderzoek benadrukken dat ook fosfor een zeer grote rol speelt in de soortensamenstelling van macrofyten ofwel via het verminderen van een mogelijke fosforlimitatie van de macrofyten ofwel door verminderen van de fosforlimitatie van fytoplankton, dat vervolgens macrofyten wegconcurrereert door beschaduwing.

Voor niet-wortelende macrofyten zijn de concentraties en verhoudingen van nutriënten in de waterlaag van belang. Uit onderzoek van de leerstoelgroep Aquatische ecologie en Waterkwaliteitsbeheer van de WUR (De Klein, 2008), blijkt dat in sloten in Nederland de N:P-verhouding gedurende het groeiseizoen gemiddeld onder de 30 zakt. In sloten zijn vooral kroossoorten van belang als niet-wortelende macrofyten. Over deze specifieke groep is nog niet bekend bij welke N:P-verhouding zij hun optimale groei bereiken. Het zou kunnen dat deze lage N:P-verhouding in de loop van het groeiseizoen kan leiden tot stikstoflimitatie.

In veel geëutrofeerde meren gaat een verhoging van de fosforconcentratie gepaard met de dominantie van blauwalgen (onder andere Hecky & Kilham 1988; Moss *et al.* 1997; Schindler 1977). Veel blauwalgen kunnen stikstof uit de lucht binden. Terwijl andere fytoplanktongroepen bij een hoge fosforconcentratie, gecombineerd met een lage anorganisch stikstofconcentratie, door stikstof gelimiteerd worden, blijven blauwalgen gelimiteerd door fosfor (Scott *et al.* 2007; Vitousek & Howarth 1991). Voor stikstoffixatie moeten de fosforconcentraties hoog zijn, omdat stikstoffixeerders een grotere fosforbehoefte hebben dan andere primaire producenten (Vitousek & Howarth 1991), en de N:P-verhouding in het water laag. Hierdoor blijft de stikstoflimitatie voor de niet-fixerende primaire producenten bestaan (Vitousek & Howarth 1991). Scott *et al.* 2007 deden onderzoek aan stikstoffixatie in gradiënt in een wetland dat eutroof rivierwater ontving. Op de locatie die het dichtst bij het inlaatpunt van het rivierwater lag en de hoogste concentraties P en N had, vond geen stikstoffixatie plaats. Verder in de gradiënt, waar de concentratie P, maar vooral de concentratie van N, lager was, vond wel stikstoffixatie door blauwwieren plaats.

Er zijn echter ook onderzoeken waaruit blijkt dat de N:P-ratio geen invloed heeft op het voorkomen van blauwalgen, maar dat het hier alleen om de hoge concentraties van de nutriënten gaat (Gonzalez Sagrario *et al.* 2005; Jeppesen *et al.* 2005). Van der Molen *et al.* (1998) vond een duidelijk verband tussen stikstofconcentraties in het water en het voorkomen van stikstoffixeerders in Nederlandse meren: onder 1,35 mg totaal N/l in de zomer was er geen dominantie van *Microcystis* en draadvormende blauwalgen. Ook werd dominantie van blauwalgen gevonden in een meer in de Verenigde Staten op de momenten dat het anorganisch stikstof vooral in de vorm van ammonium aanwezig was (Ferber *et al.* 2004). Niet alle blauwalgen zijn in staat om stikstof uit de lucht te binden. Soorten van het geslacht *Anabaena* kunnen dit bijvoorbeeld wel, terwijl soorten van het geslacht *Microcystis* dit niet

kunnen. Voor de bestrijding van de negatieve effecten van blauwalgenbloei moeten echter ook de niet-stikstofbindende blauwalgen bestreden worden. Het voorkomen van deze soorten kan echter niet verklaard worden uit een lage N:P-verhouding waarbij N gefixeerd kan worden (Ferber *et al.* 2004). Ook tijdens dominantie van blauwalgen die wel stikstof kunnen fixeren, vonden Ferber *et al.* (2004) geen sterke stikstoffixatie. In hun studie werd er minder dan 2% van het benodigde stikstof uit de lucht opgenomen. Hieruit blijkt dat ook het voorkomen van stikstofbindende cyanobacteriën niet altijd verklaard kan worden uit een betere concurrentiepositie bij een lagere N:P-verhouding (Ferber *et al.* 2004).

Conclusie

Het is dus duidelijk dat primaire producenten die verschillende bronnen gebruiken voor hun nutriëntenopname (wortelende macrofyten de bodem, groenalgen, kroos en kroosvaren de waterlaag en blauwalgen naast de waterlaag ook de atmosfeer), of die verschillende behoeften hebben aan bepaalde nutriënten (diatomeeën meer Si en macrofyten meer N) in hetzelfde water door verschillende nutriënten beperkt kunnen zijn.

5.3 Invloed van bodem- en waterkwaliteit en depositie

Een relatief goed onderzocht systeem van stikstofgelimiteerde meren zijn de Shropshire en Cheshire Meres in de West-Midlands in Engeland. James *et al.* (2003) ontdekten dat van de fytoplanktongroei in 18 van deze meren er in vijf gevallen sprake was van N-limitatie, in twee van P-limitatie en dat de fytoplanktongroei in de rest van de meren door N en P co-gelimiteerd werd of dat limitatie niet aantoonbaar was. Deze N-gelimiteerde meren worden gekarakteriseerd door hoge fosforconcentraties (150 tot > 1500 µg P/L) (Kilinc & Moss 2002; Moss *et al.* 1997) en lage concentraties anorganisch stikstof (Moss *et al.* 1997). Dicht onder de het oppervlak (de bodem van de meren) zijn afzettingen gevonden die rijk zijn aan apatiet (calciumfosfaat). Dit kan de bron zijn voor de hoge fosforconcentraties in de meren, die niet in het grondwater worden teruggevonden (Moss *et al.* 1997). Er zijn aanwijzingen dat er in de meren blauwalgenbloei optrad al voor grootschalige menselijke invloed (rond 1700) (Moss *et al.* 1997), wat er op kan wijzen dat de P-concentratie toen al hoog was en de N:P-ratio laag. Of dit een natuurlijke status van de meren is, wordt echter betwijfeld, omdat er de regio waar deze meren liggen al vanaf de IJzertijd beïnvloed is door landbouw (Anderson 1995). Een mogelijke aanvullende verklaring voor de hoge fosforconcentraties is dat er accumulatie van nutriënten optreedt in de meren doordat de meren kwelontvangende systemen zijn zonder in- of uitstroom van oppervlaktewater. Terwijl stikstof door denitrificatie uit het systeem kan verdwijnen, blijft fosfor in de meren achter (James *et al.* 2003).

Sommer (1993) vond stikstof- en siliciumlimitatie in het eutrofe meer Plußsee in Noordduitsland. Fosforconcentraties lagen hier boven 12 mg P/L en anorganisch stikstof boven ook boven 12 mg N/L. N:P-concentraties waren laag. Siliciumlimitatie werd een aantal keer per jaar voor diatomeeën gevonden.

Bergstrom *et al.* (2005) vonden juist in oligotrofe meren stikstoflimitatie. In deze meren varieerde de concentratie fosfor tussen 7 en 14 µg/L tussen de minst beïnvloede oligotrofe meren in het noorden van Zweden en de meest beïnvloede oligotrofe meren in het zuiden van Zweden. Door stikstofdepositie varieerde de concentratie anorganisch stikstof echter tussen 17 en 330 µg/L, waardoor de N:P-verhouding zodanig veranderde dat fytoplanktongroei niet meer stikstof- maar fosfor-gelimiteerd was. Ook voor de Nederlandse vennen, die wat ondieper zijn dan de Scandinavische oligotrofe, zwakgebufferde meren, wordt er vanuit gegaan dat stikstofdepositie een belangrijke oorzaak is van de eutrofiëring die de achteruitgang in ecologische kwaliteit veroorzaakt (Arts *et al.* 2002), wat hier sterk

samenhangt met de verzuring die door de stikstofdepositie wordt veroorzaakt. Voor vennen zijn daarom aparte, kritische depositieniveaus berekend (Van Liere & Jonkers 2002).

Bedford *et al.* (1999) hebben een uitgebreide literatuurstudie gedaan naar N- en P-limitatie in Noord Amerikaanse wetlands. Zij keken met behulp van N:P-verhoudingen in het bladweefsel van helofyten en in de bodem naar mogelijke nutriëntenlimitatie in verschillende typen wetlands. Uit deze analyse blijkt dat er een groot verschil is in N:P-verhoudingen tussen wetlands op minerale bodem en wetlands met een organische bodem (hoog- en laagveen). Verhoudingen van deze nutriënten in de bodem en in het bladmateriaal wezen erop dat wetlands in veengebieden P-gelimiteerd waren en wetlands met kruidachtige vegetatie op minerale bodems N-gelimiteerd. De reden hiervoor kan zijn dat organische bodem relatief veel (organisch) N opslaan en minerale bodems relatief veel (anorganisch) P, dat goed aan ijzer- en aluminium(hydr)oxiden bindt en weer beschikbaar kan komen (Bedford *et al.* 1999). Deze onderverdeling gaat echter niet altijd op.

Een zeer goed onderzocht wetland is de Everglades in de Verenigde Staten. De vegetatie is hier sterk P-gelimiteerd (Noe *et al.* 2001; Ross *et al.* 2006) en toont sterke eutrofiëringseffecten in het gebied waar P wordt aangevoerd (Noe *et al.* 2001). De ondergrond van het gebied bestaat uit kalksteen, waarop zich een dunne laag veen heeft afgezet van 0,3 tot 2,1 meter. De concentratie calcium en de pH van het water zijn er hoog door de aanwezigheid van het kalksteen, waardoor er veel P precipiteert met het calcium (Noe *et al.* 2001). Het is dan niet beschikbaar voor opname door primaire producenten. Een ander verschil tussen de Everglades en veel andere wetlands is dat het sediment geoxideerd tot slechts weinig gereduceerd is, in plaats van sterk gereduceerd (Noe *et al.* 2001). In veel wetlands met kalkarme minerale sedimenten bepaalt de reductie van ijzer het vrijkomen van fosfaat naar de waterlaag. Dit kan ook het verschil in limitatie verklaren dat Saunders *et al.* (2000) vonden in bergmeren in Adirondack in de Verenigde Staten. Zij deden een bemestingsproef in 18 meren waarin zij keken naar het effect op de biomassa van fytoplankton. In 10 van deze meren werden effecten gevonden van bemesting met N, P en N+P. Het bleek dat de kwelgevoede meren, die meestal ook een anoxisch hypolimnion hadden en thermisch gestratificeerd waren, door N of N+P werden gelimiteerd, terwijl meren met een aan- en afvoer van oppervlaktewater een oxisch hypolimnion hadden en door P werden gelimiteerd. Het enige kwelgevoede meer dat P-gelimiteerd was, had een oxisch hypolimnion.

Conclusie

De geologische opbouw, hydrologie en stikstofdepositie zijn bepalend voor het type limitatie in stilstaande wateren.

5.4 Stromende wateren

Het effect van stroming op nutriëntenlimitatie is groot. In stromende wateren is helaas veel minder onderzoek gedaan aan nutriëntenlimitatie dan in meren. Over het algemeen wordt aangenomen dat stromende wateren minder gevoelig zijn voor eutrofiëringseffecten dan stilstaande wateren (Hilton *et al.* 2006; Smith *et al.* 1999). Hier worden een aantal oorzaken voor genoemd: ten eerste zorgt de stroming van de rivier voor het wegspoelen van fytoplankton. Als de uitspoeling sneller verloopt dan de verdubbelingstijd van algen en in wezen de verblijftijd van het water erg kort is, kan er geen algenbloei optreden (Hilton *et al.* 2006). Ten tweede is de trekkracht die wortelende macrofyten ervaren door de stroming erg belangrijk voor de plantengroei. Deze trekkracht kan gezien worden als een verstoring (dynamiek) van het milieu, waardoor, volgens de theorie van Grime (1977) (zie paragraaf 2.3), er minder snel concurrentie tussen planten om nutriënten op zal treden (Biggs 1996; Hilton *et*

al. 2006). Daarnaast kan lichtlimitatie in stromende wateren een grotere rol spelen dan in stilstaande, omdat de sedimentbelasting van rivieren hoog kan zijn, waardoor er weinig licht in het water doordringt. Beschaduwning door bomen kan bij beken een grote rol spelen. Hierdoor treedt ook eerder lichtlimitatie op (Smith *et al.* 1999; Von Schiller *et al.* 2007).

Toch zijn er wel degelijk aanwijzingen voor nutriëntenlimitatie in stromende wateren (Smith *et al.* 1999). Vooral biomassagroei van fyto-benthos en perifyton is veelvuldig aangetoond (bijvoorbeeld Biggs 2000; Catford *et al.* 2007; Notestein *et al.* 2003; Stevenson *et al.* 2006; Von Schiller *et al.* 2007; Winter & Duthie 2000). Uit verschillende nutriëntenadditie-experimenten in het veld blijkt dat N- en P-limitatie van perifyton en benthos in rivieren en beken beide voorkomen (Elser *et al.* 2007; Smith *et al.* 1999), volgens Elser *et al.* (2007) ongeveer in evengrote mate. Epifyten, algen die op planten zitten, kunnen een sterk effect hebben op de groei van planten, doordat zij licht wegnemen en zo voor lichtlimitatie bij macrofyten zorgen (Hilton *et al.* 2006). Macrofyten met een horizontale groeistrategie, zoals wortelende planten met drijvende bladeren, kunnen lichtlimitatie door epifyten tegengaan door hoog in de waterkolom in de breedte te groeien, zoals in eutrofe meren gebeurt. Planten met deze groeivorm zijn echter veel gevoeliger voor de waterstroming en kunnen dus alleen in langzaam stromende wateren voorkomen (Hilton *et al.* 2006).

De vraag is of nutriënten dan geen effect zouden hebben in stromende wateren. Thiebaut & Muller (1998) vergeleken twee riviertjes in de Vogezen, waarvan er een hoge nutriëntenconcentraties had en de andere lage. Het riviertje met de hoge concentraties had een veel lagere soortendiversiteit van hogere planten en hier werden ook veel draadalgen gevonden. Ook Sand-Jensen *et al.* (2000) en Riis & Sand-Jensen (2001) vonden een sterke achteruitgang in soortendiversiteit van macrofyten in beken in de afgelopen 100 jaar. Zij deden onderzoek waarin zijn vegetatie-opnamen van 100 jaar geleden vergeleken met de huidige situatie. Zij vonden vooral in de diversiteit van Fonteinkruiden een sterke achteruitgang in oligotrofe soorten en soorten met brede bladeren. Zij verklaarden de achteruitgang door fysieke ingrepen (kanalisatie, baggeren, maaien) (Baattrup-Pedersen *et al.* 2003), door eutrofiëring en doordat eutrofiëring in meren ervoor heeft gezorgd dat er geen zaden van voedselarme soorten vanuit de meren de beken in kunnen komen.

Ook Hilton *et al.* (2006) nemen aan dat er effecten van nutriënten op macrofyten in rivieren en beken zijn: in stromende wateren met lage tot gemiddelde nutriëntenconcentraties kunnen macrofyten domineren, omdat zij voedingsstoffen uit het sediment op kunnen nemen, die niet beschikbaar zijn voor algen in het water. Als het voedselarm sediment iets voedselrijker wordt, zal de bedekking met wortelende macrofyten toenemen. In stromende wateren met gemiddelde tot hoge nutriëntenconcentraties zullen epifyten gaan domineren, die voor lichtlimitatie bij macrofyten zorgen. Als deze beschaduwning te hoog wordt, zal de macrofytenpopulatie ineenstorten en kan de rol van de macrofyten overgenomen worden. Dit kan bij hogere nutriëntenconcentraties ook gebeuren met draadalgen, zoals *Cladophora*, die ook een groot aandeel van de primaire productie kunnen leveren in beken. Uiteindelijk blijven er dan alleen benthische algen over.

Hoewel er nog veel onbekend is over nutriëntenlimitatie in rivieren en beken, zeker over de limitatie van macrofyten, kan er wel geconcludeerd worden dat de effecten van eutrofiëring in de waterkolom kleiner zijn naarmate de stroomsnelheid groter is. Hoe meer stroming, hoe sneller fytoplankton zal worden weggespoeld. Een hogere stroomsnelheid zorgt ook voor een hogere trekkracht, die bepalend is voor het voorkomen van macrofyten. In beken en rivieren met een hoge stroomsnelheid, zullen daardoor fyto-benthos en in sommige beken ook mossen, gaan domineren (Biggs 1996). Biggs (1996) onderzochten het volume dat door macrofyten ingenomen kan worden bij beken met verschillende stroomsnelheden (0,1 tot 0,9

m/s). Uit dit onderzoek bleek dat dit volume afnam van circa 75 tot minder 10% van de waterkolom bij oplopende snelheden. Nederlandse beken hebben over het algemeen een stroomsnelheid < 0,5 m/s. Bij deze stroomsnelheden kan theoretisch 20-75% van de waterkolom met macrofyten gevuld zijn. Eutrofiëring kan in deze beken dus negatieve effecten hebben op de macrofyten, mogelijk direct op de soortensamenstelling en anders via de hoger bedekking met epifyten.

In de KRW-maatlatten wordt voor de norm voor stikstof in rivieren rekening gehouden met de afwenteling op kustwateren, waarvan wordt aangenomen dat zij N-gelimiteerd zijn (o.a. Hecky & Kilham 1988). Er wordt echter geen rekening gehouden met de invloed van kwaliteit van stromende wateren op oevers en uiterwaarden en op wateren die bij overstroming rivier- of beekwater ontvangen. Ook kan er beïnvloeding van wateren en wetlands plaatsvinden onder invloed van rivierkwel. In deze systemen kan de waterkwaliteit van de stromende wateren een veel grotere invloed hebben dan in het stromende waterlichaam zelf.

Conclusie

In stromende wateren spelen de verblijftijd (stroomsnelheid), trekkracht en lichtlimitatie een grote rol op de vegetatie-ontwikkeling naast mogelijke nutriëntenlimitatie. In stromende wateren is er meestal geen sprake van fytoplanktonbloei maar wel van de groei van epifyten en fyto benthos. Eutrofiëring kan in deze beken dus negatieve effecten hebben op de macrofyten, mogelijk direct op de soortensamenstelling en anders via de hoger bedekking met epifyten.

5.5 Oevers, uiterwaarden en andere wetlands

Oevers spelen een belangrijke rol in de Kaderrichtlijn Water. De oevervegetatie wordt hier gedefinieerd als de vegetatielaag tussen gemiddeld hoog- en gemiddeld laagwater (Van der Molen & Pot 2007). Over het algemeen worden oevers, uiterwaarden en andere wetlands gedomineerd door helofyten en (semi-)terrestrische planten en spelen algen en andere drijvende waterplanten een veel kleinere rol. Limitatie door licht door beschaduwning door algen of kroos, of limitatie door koolstof spelen hier dus veel minder. Voor wetlands die in contact staan met oppervlaktewateren, is de waterkwaliteit van het oppervlaktewater van belang. Voor wetlands wordt limitatie door N, P en K gevonden. Olde Venterink *et al.* (2001) voerden een bemestingsonderzoek uit in graslanden langs de Dommel en de Zwarte Beek. Hier was N het belangrijkste beperkende nutriënt, soms gecombineerd met co-limitatie van P en K. Loeb *et al.* (in press) vonden in graslanden langs de Overijsselse Vecht N-limitatie en N- en K- co-limitatie. In uiterwaarden van de Rijn vonden Beltman *et al.* (2007) co-limitatie van N en P in de jaren dat er geen zware overstromingen waren geweest. Extra toevoer van stikstof zorgde hier voor een afname van het aantal soorten. In jaren met zware overstromingen was het effect van verstoring zo groot dat er geen limitatie door nutriënten optrad.

Er wordt ook geopperd dat veel uiterwaarden zo eutroof zijn dat er geen nutriëntenlimitatie meer optreedt (Antheunisse *et al.* 2006; Spink *et al.* 1998). Olde Venterink *et al.* (2003) vergeleken het type limitatie, vastgesteld aan de hand van N:P-, N:K-, en P:K-ratio's, en biomassaproductie voor 150 wetlands in Nederland, België en Polen. Hieruit bleek dat alleen de laagproductieve sites P-(co)gelimiteerd waren, sites met een gemiddelde productie K-(co)gelimiteerd en dat N-limitatie over de hele range van biomassaproductie voorkwam. Een van de verklaringen die zij hiervoor geven is dat de productieve wetlands die zij onderzochten overstroomd werden. Hierdoor werd er veel P-rijk sediment afgezet, waardoor er geen P-limitatie optrad. Bedford *et al.* (1999) vonden aanwijzingen voor zowel N- als P-limitatie in Amerikaanse wetlands. De laagvenen uit hun onderzoek bleken vooral P-gelimiteerd te zijn

(met soms co-limitatie door N), terwijl de moerasbossen en moerassen met een minerale bodem vooral gelimiteerd werden door N. In een review van bemestingsexperimenten van verschillende soorten wetlands in Europa (Verhoeven *et al.* 1996; met de nadruk op Nederland) werden vooral N- als P-limitatie frequent gevonden. Natte heiden waren voornamelijk P-gelimiteerd, net als hoogvenen. Natte graslanden werden vooral door N of K gelimiteerd en in laagvenen kwam zowel N- als P-limitatie voor.

De verschillen in limitatie werden door Verhoeven *et al.* (1996) verklaard door verschillen in successiestadium, beheer, stikstofdepositie en waterchemie. In het begin van de successie (het opeenvolgen van plantengemeenschappen in de tijd) is er geen organische materiaal, en dus nauwelijks stikstof, in de bodem aanwezig, terwijl door verwerking de fosforbeschikbaarheid hoog kan zijn. Hierdoor kan het zijn dat op dezelfde plek een stikstofgelimiteerde vegetatie aanwezig is en uiteindelijk een die door fosfor gelimiteerd wordt, omdat als er veel stikstof in het systeem is opgehoopt. Bij maaien en afvoeren, een beheermaatregel die veel in Nederland wordt toegepast, wordt er relatief veel stikstof en kalium verwijderd. Dit kan verklaren waarom regelmatig gemaaide vegetaties toch nog door stikstof gelimiteerd kunnen zijn, terwijl de stikstofdepositie hoog is. Verhoeven *et al.* (1996) vonden dat wetlands met calcium- en ijzerrijke kwel eerder fosforgelimiteerd waren door de vastlegging van fosfor aan calcium en ijzer.

Oeverzones en bufferstroken zijn ook van invloed op de nutriëntenhuishouding in een meer of een stromend water. Op anoxische plekken, rijk aan organisch materiaal, kan denitrificatie optreden, waardoor stikstof uit het systeem verdwijnt. Ook kan er slib ingevangen worden, waardoor fosfor dat geadsorbeerd zit aan het slib, niet meer beschikbaar is. De precieze uitwerking van oevers of bufferstroken op nutriënten en nutriëntenverhoudingen is afhankelijk van onder andere de dimensies, hydrologie en sedimentlast.

Conclusie

Concluderend kan gezegd worden dat stikstoflimitatie in oevers, uiterwaarden en wetlands veel voorkomt, waarschijnlijk vaker dan fosforlimitatie. Omdat het type limitatie in deze wetlands niet hetzelfde hoeft te zijn als in de waterlichamen waar zij door beïnvloed worden, is het van belang hier in het beleid en beheer rekening mee te houden.

6 Vermindering van de nutriëntenbelasting

Voor de bestrijding van eutrofiëringseffecten, zoals algenbloei, is het van belang op welk nutriënt er gestuurd moet worden om effect te behalen. Het is daarom van belang om te weten of het watersysteem P- of N-gelimiteerd is. Moss *et al.* (2005) beschrijven wat het effect was van vermindering van de belasting met effluent van een rioolwaterzuiveringsinstallatie op twee hypertrofe meren in Groot-Britannië die N-gelimiteerd zijn. Het eerste meer was een ondiep, helder meer, waarin geen vis voor kon komen doordat het meer af en toe zuurstofloos was door de hoge belasting met effluent. Het omleiden van het effluent van de rioolwaterzuivering had als effect dat de concentratie P 93% gereduceerd werd. Ook de ammoniumconcentratie nam sterk af. Het effect hiervan was opmerkelijk genoeg dat het meer wat troebeler werd. Dit kwam doordat er weer vis in kon leven. Op de totale concentratie chlorofyl-a had de maatregel geen effect, maar wel was er een verschuiving te zien in de piek van chlorofyl, die van het voorjaar naar de zomer verschoof. De diversiteit van macrofyten nam na de maatregel wel sterk toe, hoewel dit tijdelijk leek te zijn. Het andere meer was een diep meer. Ook hier namen de fosforconcentraties af, hoewel er veel nalevering vanuit de bodem bleef. Er werd geen effect op de chlorofylconcentraties in het meer gevonden.

Jeppesen *et al.* (2005) beschrijven de effecten van vermindering van de nutriëntenbelasting op 35 meren in gematigde tot subtropische regio's, die uiteenlopen van oligo- tot hypertroof. In de meeste meren leidde de vermindering van nutriëntenbelasting ook daadwerkelijk tot afname van de nutriëntenconcentraties, hoewel dit in diepe meren niet duidelijk was voor stikstof. Door de grotere afname van P werd de N:P-verhouding in de meeste meren hoger. Het doorzicht van het water werd groter en de fytoplanktonconcentraties lager. De samenstelling van het fytoplankton veranderde: er kwamen meer diatomeeën voor, maar soms ook meer blauwalgen, ondanks de hogere N:P-verhouding. Door de afname van de nutriënten verschoof ook het evenwicht tussen zoöplankton en fytoplankton: de lagere fytoplanktonconcentraties leidden tot overwicht van het zoöplankton, waardoor de concentraties van het fytoplankton nog lager konden worden.

Sommer *et al.* (1993) onderzochten de effecten van oligotrofiëring op de samenstelling van fytoplankton in een meer in Duitsland. In dit meer nam de fytoplanktonbloei in de zomer af, terwijl deze in de lente gelijk bleef. In de lente nam het aandeel van diatomeeën toe, terwijl dit in de zomer afnam. Sommer *et al.* (1993) verklaren dit aan de hand van de hogere Si:P-ratio in de lente. Door afname van de fosforconcentratie in de lente kon hierdoor een hogere diatomeeënbloei ontstaan, maar in de zomer waren de diatomeeën sterker door Si gelimiteerd.

Ook Kohler *et al.* 2005 keken naar de effecten van oligotrofiëring op een Duits meer. Hier namen zowel de concentraties totaal fosfor als totaal stikstof af. In dit meer nam het doorzicht en de macrofytenabundantie (*Potamogeton pectinatus*) toe. De N:P-ratio in het meer werd hier juist lager, vooral in de zomer, in tegenstelling tot oligotrofiëring in andere meren waarbij voornamelijk de P-concentratie omlaag ging. Door de sterkere stikstoflimitatie leidde dit tot een toename van N-fixeerders. In de lente nam de biomassa van stikstoffixeerders juist af.

In Noord- en Midden Europese meren lijken nitraatarme omstandigheden toe te nemen in de periode van 1985 tot 2005 (Weyhenmeyer *et al.* 2007). Dit komt enerzijds door de afgenomen stikstofdepositie in dit gebied en anderzijds door de gemiddeld hogere watertemperatuur, waardoor er al vroeger in het jaar stikstof kan worden opgenomen door

fytoplankton en waardoor de denitrificatiesnelheid wordt gestimuleerd. Door deze afname van de stikstofconcentratie, zouden er eerder N-gelimiteerde situaties kunnen ontstaan (Weyhenmeyer *et al.* 2007).

Brouwer & Roelofs (2001) volgden de effecten van het succesvol opschonen van vennen op vegetatie-ontwikkeling en nutriëntenconcentraties. Na de genomen maatregelen in niet-verzuurde vennen, waarbij weer isoetide soorten terugkeerden, bleek vooral de concentratie fosfaat in de waterlaag te zijn verlaagd, terwijl de ammoniumconcentraties niet significant veranderden.

In Nederland is de belasting van het oppervlaktewater met fosfor en stikstof in de afgelopen decennia flink teruggebracht (Portielje & Van der Molen 1998; Van der Molen *et al.* 1998). Tussen 1980 en 1996 is de belasting met P circa 56% afgenomen en de belasting met N circa 21%. De gemiddelde zomerconcentraties namen in deze periode met dezelfde percentages af, ondanks het feit dat er voor fosfor vaak nalevering uit de bodem optreedt (Van der Molen *et al.* 1998). De winterconcentraties van N namen nog sterker af. In de meeste meren in Nederland heeft deze afname in belasting ook daadwerkelijk geresulteerd in een afname in de concentratie van chlorofyl-a (Van der Molen *et al.* 1998). Behalve tot een afname van de nutriëntenconcentraties leidt de reductie van de belasting dus ook tot een gemiddelde verhoging van de N:P-ratio's in het water. De Nederlandse trend in nutriëntenreductie zal dus kunnen leiden tot een (sterkere) P-limitatie.

Conclusie

Maatregelen tegen eutrofiëring (die vooral op fosfor sturen) zijn in de afgelopen decennia effectief geweest tegen hoge nutriëntenconcentraties en algenbloei waardoor het doorzicht in veel meren is verbeterd en de macrofytengroei kon toenemen. De afname van de P-belasting in Nederlandse wateren, die groter is dan de afname in N-belasting, versterkt de P-limitatie, hoewel in de toekomst afname van stikstofdepositie en verhoogde denitrificatiesnelheden door klimaatverandering lokaal N-limitatie in de hand zouden kunnen werken.

7 Synthese

7.1 Complexiteit van nutriëntenlimitatie van fytoplankton

In de Kaderrichtlijn Water wordt voor meren momenteel uitgegaan van de limitatie van het fytoplankton om de limitatie van het hele waterlichaam te bepalen. Er wordt aangenomen dat dit in alle watertypen fosforlimitatie betreft. In de voorgaande hoofdstukken is beschreven dat het type limitatie sterk kan verschillen tussen verschillende organismegroepen. Vooral het verschil in nutriëntenbehoefte tussen macrofyten en groenalgen is frappant. Macrofyten hebben een grotere behoefte aan stikstof dan groenalgen en wortelende macrofyten hebben vaak ook nog een hogere concentratie fosfor tot hun beschikking. Ook oevervegetaties als geheel zijn vaak door stikstof gelimiteerd. In de KRW worden zowel waterplantenvegetaties als oevervegetaties als belangrijke onderdelen van het ecosysteem gezien, waarvan de biologische kwaliteit met normstellend is en die met behulp van maatlaten wordt vastgelegd. De normering voor de biologische groepen onderdeel wordt vastgesteld op de gevoeligste groep. De normering voor fosfor en stikstof zou daarom logischerwijs eveneens aangepast moeten zijn op de meest kritische organismegroep of meest kritische onderdeel van het systeem.

Fytoplankton wordt het vaakst gelimiteerd door fosfor. Omdat fytoplankton- en epifytenbloei via lichtlimitatie direct een negatieve invloed heeft op de groei van ondergedoken waterplanten, ook als deze door stikstof gelimiteerd zijn, is sturing op fytoplankton meestal de belangrijkste eerste stap in het herstellen van de ecologie van oppervlaktewateren. Fytoplankton kan ook behalve door fosfor ook door andere elementen (N, C en Si) worden gelimiteerd. In figuur 10 zijn de processen die bepalend zijn voor het type limitatie van fytoplankton globaal weergegeven.

De geologie en de bodemsamenstelling hebben een duidelijke invloed op het type limitatie. Als de ondergrond organisch is (veen), ligt stikstoflimitatie van het fytoplankton niet erg voor de hand door de relatief hoge beschikbaarheid van stikstof in het water door afbraak van het veen. Een kalkrijke bodem kan fosfaat vastleggen, waardoor ook hier fosforlimitatie waarschijnlijk is. Door de hoge bicarbonaatconcentraties in water op een kalkrijke bodem, kan zich geen koolstoflimitatie voordoen. Bevat de bodem veel apatiet, dan kan de beschikbaarheid van fosfor juist hoog zijn, waardoor eerder stikstoflimitatie optreedt. Uit een zandbodem komt door verwerking kiezelzuur vrij, waardoor de kans op siliciumlimitatie kleiner is.

In de hydrologie van stilstaande wateren spelen kwel, stratificatie en verblijftijd een rol in de ontwikkeling van verschillende typen nutriëntenlimitaties. Kwel kan de beschikbaarheid van fosfor verhogen door aanvoer van fosfaatrijk kwelwater of door verlaging van de redoxpotentiaal van de bodem, waardoor er meer ijzergebonden fosfaat in oplossing gaat. Hierdoor is de kans op een ander type limitatie dan fosforlimitatie groter. Dit effect is echter wel sterk afhankelijk van de kwaliteit van het kwelwater. Kwelwater met een hoge concentratie nitraat zal juist eerder leiden tot fosforlimitatie. En als de toplaag van de onderwaterbodem geoxideerd is kan anaeroob kwelwater met veel ijzer en calcium, juist meer fosfor vastleggen, waardoor fosforlimitatie ook gestimuleerd wordt. Stratificatie van de waterkolom leidt ertoe dat naar de bodem gezakt silicium niet meer beschikbaar is voor diatomeeën in de bovenste laag, vooral als door een lange verblijftijd er weinig silicium wordt aangevoerd. Een lange verblijftijd zorgt er ook voor dat een groter deel van de aangevoerde stikstof door

denitrificatie naar de lucht kan verdwijnen, terwijl aangevoerd fosfor zich ophoopt. Dit geeft een hogere kans op stikstoflimitatie.

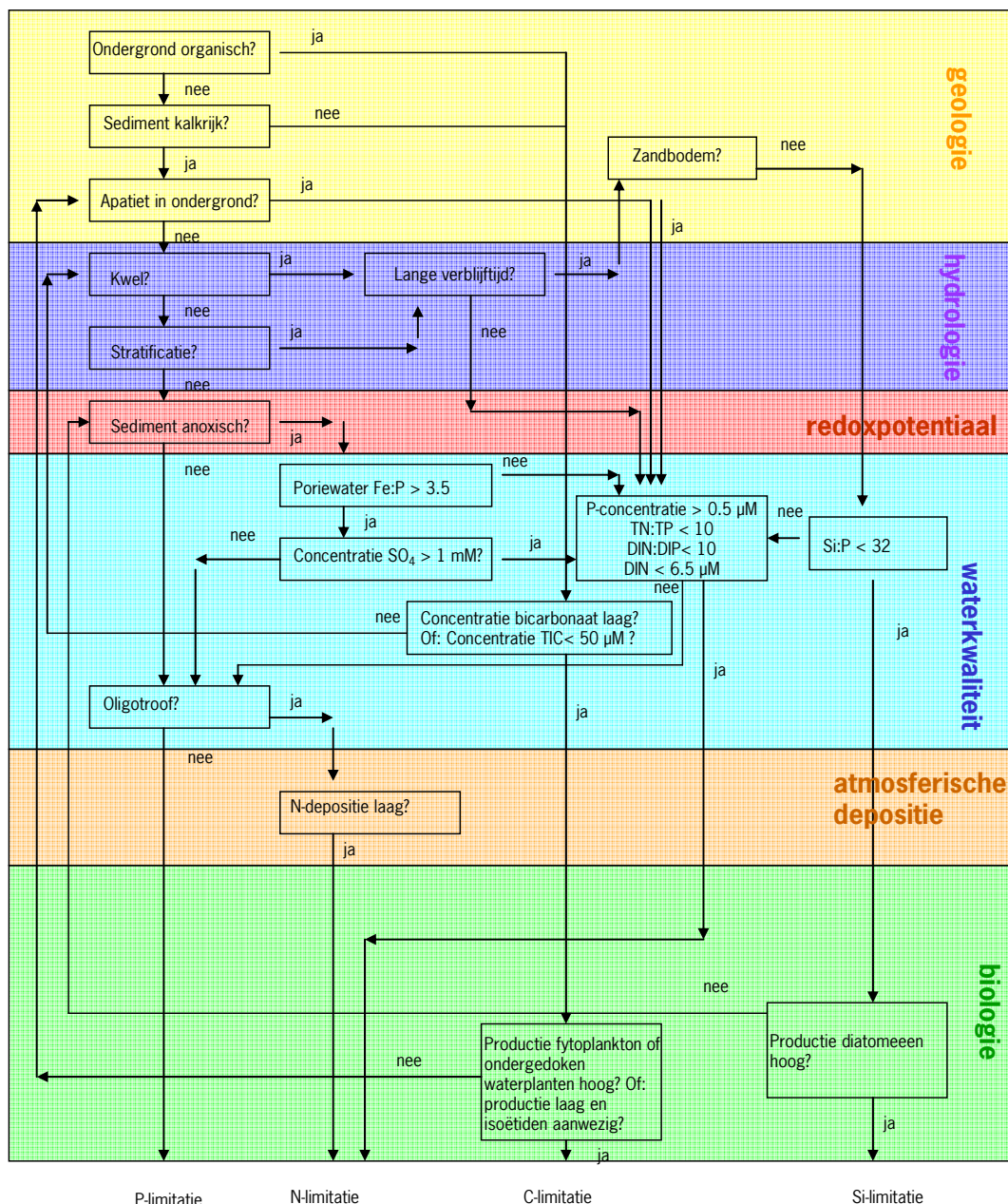
Ook de redoxpotentiaal van het sediment speelt een belangrijke rol. Is de redoxpotentiaal laag, dan kan ijzer worden gereduceerd, waardoor fosfaat vrijkomt. Ook vindt er in anaeroob sediment denitrificatie plaats, waarbij nitraat wordt omgezet in stikstofgas, dat vervolgens niet meer beschikbaar is voor opname voor de meeste typen fytoplankton. Een lage redoxpotentiaal van het sediment, geeft hierdoor meer kans op stikstoflimitatie.

De limitatie van fytoplankton wordt vanzelfsprekend het meest direct beïnvloed door de concentraties en ratio's van voedingsstoffen in het water. Dit is ook de reden dat de TN:TP-ratio en de DIN:DIP-ratio vaak gebruikt worden om het type limitatie in te schatten. Vaak worden de verhoudingen volgens Redfield gebruikt om aan te geven of een systeem fosfor- of stikstofgelimiteerd is (16:1). Empirisch zijn ook iets afwijkende verhoudingen vastgesteld: een verhouding TN:TP kleiner dan 10 (Forsberg & Ryding 1980) tot 20 (Guildford & Hecky 2000) (molaire verhouding) is indicatief voor stikstoflimitatie, een TN:TP-verhouding groter dan 17 (Forsberg & Ryding 1980) tot 50 (Guildford & Hecky 2000) bleek indicatief voor fosforlimitatie. Stilstaande wateren met een TP-concentratie kleiner dan $0.5 \mu\text{mol/l}$ bleken in het onderzoek van Guildford & Hecky (2000) altijd fosfor gelimiteerd. Maberly *et al.* (2002) vonden dat de kans op stikstoflimitatie het grootst was op bij een DIN-concentratie onder $6.5 \mu\text{mol/l}$ en bij een DIN:TP <53. De kans op stikstof- en fosforcolimitatie was het grootst als de concentratie DIN kleiner was dan $13 \mu\text{mol/l}$ en de DIN:TP-verhouding onder de 250 lag. De kans op fosforlimitatie was bij hogere waarden van DIN en DIN:TP het grootst. Hetzelfde geldt voor de verhouding tussen silicium en andere nutriënten. Als de verhouding Si:P kleiner is dan circa 32 (Gilpin *et al.* 2004) tot 96 (Hecky & Kilham 1988), kan er voor diatomeeën siliciumlimitatie optreden.

Ook andere elementen in het water zijn van invloed op de beschikbaarheid van nutriënten. De verhouding tussen Fe en P in het bodemvocht bepaalt hoeveel fosfor er vanuit de bodem in de waterlaag terecht kan komen. Bij een Fe:P-ratio kleiner dan 3.5 mol mol^{-1} , kunnen hoge concentraties fosfaat in de waterlaag optreden (Geurts *et al.* 2008). Hoge sulfaatconcentraties kunnen een extra mobilisatie van fosfor geven, als sulfaat anaeroob wordt omgezet in sulfide. Nitraat kan de redoxpotentiaal van de bodem verhogen en op die manier de beschikbaarheid van fosfaat verlagen. Koolstoflimitatie treedt onder andere op in vennen bij concentraties van totaal anorganisch koolstof onder $50 \mu\text{mol/l}$ (Brouwer & Roelofs 2001).

Atmosferische depositie van stikstof kan, zeker in ondiepe wateren, een grote aanvulling geven op het beschikbare stikstof in het systeem, als het systeem van nature lage concentraties nutriënten bevat, zoals vennen. Bij een hoge stikstofdepositie wordt fosforlimitatie waarschijnlijker.

De consumptie van nutriënten leidt tot een lagere beschikbaarheid. De effecten van een hoge biomassaproductie kan een sterke verlaging van de concentraties van CO_2 en bicarbonaat teweegbrengen en daarmee koolstoflimitatie initiëren. In vennen is de aanwezigheid van isoëtide plantensoorten een aanwijzing voor koolstoflimitatie in de waterlaag, omdat zij aanpassingen hebben om koolstof uit de bodem op te nemen. Door de lage nutriëntenconcentraties in vennen is de primaire productie hier erg laag. Tijdens een diatomeeënbloei kan de concentratie silicium zover teruglopen dat er siliciumlimitatie optreedt.



Figuur 10. Schematische weergave van processen die bepalend zijn voor het type limitatie.

7.2 Overzicht van sturende nutriënten in Nederlandse zoete wateren

In tabel 1 staat per watertype aangegeven op welke nutriënten gestuurd zou moeten worden om fytoplanktonbloei en daarmee samenhangende overlast (toxines van blauwalgen, zuurstofloosheid, stank, beschaduwning van macrofyten) tegen te gaan en voor de het behoud van karakteristieke biodiversiteit en het bereiken van de goede ecologische toestand (GET) of het goede ecologische potentieel (GEP) in de Kaderrichtlijn Water in de belangrijkste Nederlandse watertypen. Indien er over het watertype voornamelijk buitenlandse literatuur

bestaat, is getracht zo goed mogelijk een schatting te maken voor de Nederlandse situatie. Voor het onderscheid in type limitatie tussen oevers en het bijbehorende waterlichaam zijn oevers hier samengenomen met moerassen, terwijl zij binnen de Kaderrichtlijn Water zijn opgenomen in het bijbehorende watertype. De aangegeven limitatie kan voor specifieke wateren afwijken. Ook kunnen er tijdens het groeiseizoen verschuivingen in het type limitatie optreden. Er wordt daarom aanbevolen om voor het nemen van anti-eutrofiëringsmaatregelen in een specifiek water, eerst onderzoek hiernaar uit te voeren.

Tabel 1. Overzicht van sturende nutriënten voor fytoplanktonbloei en voor biodiversiteit in Nederland. Linkerkolom: sturend element. Kolom midden: c=consensus, d=dissensus, k=kennisleemte. Rechterkolom: paginanummer waarin verder op het sturende nutriënt voor het specifieke watertype wordt ingegaan.

Watertype	Sturing fytoplankton/overlast			Sturing biodiversiteit (GEP/GET)		
Meer op veen	P	c	p39/40	P, N	d/k	p41/43
Meer op minerale bodem/kanaal	P, N*	c	p39/40	N, P	d/k	p41
Sloot	P	k	p40	N, P	k	p41/42
Ven	P, C	c	p26/31/40	C, N, P	c	p30/43/50
Beek/rivier	P, N	k	p44	P, N	d/k	p45
Moeras/oever	nvt			N, P, K	c	p46

* Limitatie door N voornamelijk in Noord-Holland

In meren met een veenbodem is fosforlimitatie van het fytoplankton het meest gebruikelijk, omdat er in deze meren over het algemeen relatief veel stikstof beschikbaar is. Diversiteit van macrofyten kan zowel met fosfor als met stikstof samenhangen. Het algemene beeld is dat dit samenhangt met fosfor, maar er is hier nog weinig kennis over. In meren met minerale bodems zal ook fosfor het vaakst sturend zijn voor fytoplankton, hoewel de verwachting is dat stikstof eerder sturend is dan in meren met een veenbodem, doordat er minder nalevering van stikstof en meer van fosfor is. In Noord-Holland zijn relatief lage N/P-verhoudingen gemeten, wat betekent dat stikstof hier een deel van het jaar sturend kan zijn voor de fytoplanktonbloei. Voor de algemene biodiversiteit in deze meren ontbreekt er voor de Nederlandse situatie gericht onderzoek. Verwacht wordt dat de biodiversiteit van wortelende macrofyten hier eerder door stikstof dan door fosfor gestimuleerd zal worden, mits er geen sprake is van (met algenbloei samenhangende) turbiditeit. Sloten in Nederland hebben gemiddeld hoge N/P-verhoudingen, waardoor fytoplanktonbloei meestal door fosfor zal worden gestimuleerd. Voor macrofyten kan dit anders liggen.

Ook voor kroos, dat in sloten vaker voor een slecht lichtklimaat op de bodem zorgt dan algen, kan het zo zijn dat stikstof sturend is. Er is hier nog te weinig onderzoek aan gedaan om dit met zekerheid te kunnen vaststellen. Uit vennen is bekend dat additie van fosfor en koolstof stimulerend kunnen werken op het fytoplankton. Mogelijk gold dit ook voor stikstof in de tijd dat er nog geen sprake was van verhoogde atmosferische depositie. Voor de biodiversiteit als geheel lijken stikstof, fosfor en koolstof alledrie effect te hebben. Onder isoetide soorten in een goed functionerend ven is er vaak sprake van fosforlimitatie, terwijl andere soorten (ook) door koolstof gelimiteerd worden. De vorming van een sliblaag in het ven zorgt ervoor dat de redoxpotentiaal daalt en er meer fosfor beschikbaar komt. De eutrofiërende rol van stikstoftoevoer in vennen kan moeilijk los worden gezien van de verzurende rol die stikstof hier speelt. Hoewel er dus niet duidelijk is of er sprake is van stikstoflimitatie, is het wel zeker dat aanvoer van stikstof in vennen voor degradatie van het systeem zorgt.

Over eutrofiering in stromende wateren is, zeker voor de Nederlandse situatie, nog erg weinig bekend. Vermoedelijk is het zo dat, net als in onderzocht stromende wateren in het buitenland, zowel fosfor als stikstof effect kunnen hebben op fyto benthos en epifyten in deze wateren. Over het effect van nutriënten op ondergedoken waterplanten in stromende Nederlandse wateren is nog weinig bekend. Wel is bekend dat de fyto benthossamenstelling direct invloed kan hebben op de macrofauna in een beek. De vegetatie van moerassen en oevers wordt het vaakst beperkt door stikstof en soms door fosfor en/of kalium. Voor de Nederlandse situatie zijn op dit gebied wel veel onderzoeken uitgevoerd.

7.3 Overige controverses en kennisleemtes

Verschillende groepen primaire producenten hebben een verschillende behoefte aan nutriënten. Hogere planten hebben een andere optimale C:N:P-verhouding dan fytoplankton. Hierdoor zijn ze waarschijnlijk eerder stikstofgelimiteerd dan fytoplankton. Hoewel er op grond van de literatuur over gemiddelde verhoudingen in macrofyten in zoet en zout water sterke aanwijzingen zijn dat dit zo is, is alleen voor wetlandvegetaties als geheel aangetoond wat de optimale N:P-verhouding is. Hier ligt nog een behoefte aan empirische onderbouwing.

Er is geen consensus over de limitering van wortelende macrofyten in meren. Theoretisch zou limitering van wortelende macrofyten door stikstof of fosfor niet zo vaak voor komen door de hoge concentraties van stikstof en fosfor in het sediment en de lage lichtintensiteit aan de bodem, maar uit experimenteel onderzoek blijkt dat er wel degelijk sprake kan zijn van nutriëntenlimitatie van wortelende macrofyten. In een helder meer is pas op 3 m diepte interactie met lichtlimitatie vastgesteld. Hoe hoger de fytoplanktonconcentratie, hoe ondieper er al sprake zal zijn van lichtlimitatie. Meren in Nederland zijn echter gemiddeld minder dan 2 m diep (Gulati & Van Donk 2002), wat zou betekenen dat nutriëntenlimitatie van macrofyten toch een grote rol zou kunnen spelen in de Nederlandse situatie, zeker nu door defosfateringsmaatregelen en biomanipulatie de turbiditeit van veel meren lager is geworden. Er is aanvullend onderzoek nodig om deze controverse op te helderen.

Sommige onderzoekers waarschuwen dat een reductie van stikstof blauwalgenbloei kan veroorzaken, doordat stikstoffixerende blauwalgen dan in het voordeel zijn. Anderen voeren echter aan dat niet alle toxine-producerende blauwalgen stikstof kunnen binden. Het blijft een controverse in hoeverre het terugdringen van stikstofbelasting blauwalgenbloei en de productie van toxines in de hand werkt.

Er is nog weinig bekend over nutriëntenlimitatie in stromende wateren. Vooral over limitatie van macrofyten in stromende wateren is weinig bekend. Daarbij komt dat het effect van eutrofiëring op macrofyten in stromende wateren anders dan door beschaduwing door epifyten, nog controversieel is.

7.4 Conclusies

In de literatuur wordt voornamelijk aandacht besteed aan de nutriëntenlimitatie van fytoplankton. Dit is enerzijds een logische keuze, omdat bij de afname van de belasting met het voor fytoplankton limiterende nutriënt een systeem om kan slaan van een fytoplankton gedomineerd systeem naar een waterplanten gedomineerd systeem, maar dit onderzoek houdt er geen rekening mee dat macrofyten door een ander nutriënt gelimiteerd kunnen worden. Toename van dit nutriënt kan in dat geval ook zorgen voor de afname van biodiversiteit.

Uit wetenschappelijke literatuur over nutriëntenlimitatie van fytoplankton in meren in gematigd klimaat en op wereldschaal blijkt dat fosfor het vaakst optreedt als limiterend nutriënt. Doordat veel van dit onderzoek correlaties beschrijft tussen fytoplankton (chlorofyl-a) en de fosforconcentratie in verschillende meren, worden afwijkende situaties vaak over het hoofd gezien.

In tegenstelling tot in het correlatieve onderzoek, komen in onderzoek aan fytoplankton in afzonderlijke meren in de vorm van bio-assays, veldexperimenten of interne en externe nutriëntenconcentraties of -ratios, naast limitatie door fosfor, ook limitatie door stikstof, silicium of koolstof naar voren. De aard van de limitatie verandert vaak tijdens het seizoen. In de gevallen dat dit voorkomt, is er meestal sprake van fosforlimitatie in het voorjaar, waarna er door depletie van een ander nutriënt (N, Si of C) vervolgens limitatie door dit nutriënt optreedt. Er zijn ook meren waar het fytoplankton permanent door stikstof gelimiteerd is. Dit betreft meren die ofwel erg hoge fosforconcentraties hebben, zoals de Shropshire en Cheshire Meres, of juist zeer lage stikstofconcentraties, zoals meren in Noord-Scandinavië, waar de stikstofdepositie laag is. De lage N:P-verhoudingen die in meren in Noord-Holland worden gevonden door de aanwezigheid van brakke, fosfaatrijke kwel, kunnen een indicatie geven dat ook hier stikstoflimitatie een rol kan spelen voor fytoplankton. Ook siliciumlimitatie en koolstoflimitatie kunnen in temporeel opzicht limiterend zijn voor fytoplankton in Nederlandse wateren. In de meeste gevallen is echter fosfor limiterend.

Er is nog weinig bekend over nutriëntenlimitatie in stromende wateren. Daarbij komt dat het directe effect van eutrofiëring op macrofyten in stromende wateren nog wordt bediscussieerd. Hier dient dus meer onderzoek aan gedaan te worden. Van moerassen en oevers, die ook van groot belang zijn voor de kwaliteitscore in de KRW, is bekend dat ze vaak door N en soms door P of K worden gelimiteerd, onafhankelijk van de limitatie van het aangrenzende open water.

Over het algemeen kan gesteld worden dat om algenbloei en daarmee samenhangende overlast in Nederland tegen te gaan sturing op fosfor waarschijnlijk het meest effectief is. Zijn de omstandigheden in het water zo dat weinig of geen algenbloei meer optreedt en er daardoor groei van macrofyten op de bodem mogelijk is, dan is zowel sturing op stikstof als op fosfor van belang voor een goede biodiversiteit en het bereiken van de Goede Ecologische Toestand of het Goed Ecologisch Potentieel.

Literatuur

- Alonso A. & Camargo J. A. (2008) Ameliorating effect of chloride on nitrite toxicity to freshwater invertebrates with different physiology: A comparative study between amphipods and planarians. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 54: 259-265.
- Anderson M. R. & Kalff J. (1986) Nutrient limitation of *Myriophyllum spicatum* growth insitu. *Freshwater Biology* 16: 735-743.
- Anderson N. J. (1995) Naturally eutrophic lakes - reality, myth or myopia. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 137-138.
- Antheunisse A. M., Loeb R., Lamers L. P. M. & Verhoeven J. T. A. (2006) Regional differences in nutrient limitation in floodplains of selected European rivers: Implications for rehabilitation of characteristic floodplain vegetation. *River Research and Applications* 22: 1039-1055.
- Arts G. H. P. (2002) Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalinisation. *Aquatic Botany* 73: 373-393.
- Arts G. H. P., Van Dam H., Wortelboer F. G., Van Beers P. W. M. & Belgers J. D. M. (2002) De toestand van het Nederlandse ven. Alterra, Wageningen.
- Atkinson M. J. & Smith S. V. (1983) C-N-P ratios of benthic marine plants. *Limnology and Oceanography* 28: 568-574.
- De Baar H. J. W. (1994) Von Liebig Law of the Minimum and plankton ecology (1899-1991). *Progress in Oceanography* 33: 347-386.
- Baatrup-Pedersen A., Larsen S. E. & Riis T. (2003) Composition and richness of macrophyte communities in small Danish streams - influence of environmental factors and weed cutting. *Hydrobiologia* 495: 171-179.
- Baldwin D. S. & Mitchell A. M. (2000) The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: A synthesis. *Regulated Rivers-Research & Management* 16: 457-467.
- Barko J. W., Gunnison D. & Carpenter S. R. (1991) Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* 41: 41-65.
- Barko J. W., Smart R. M., McFarland D. G. & Chen R. L. (1988) Interrelationships between the growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and sediment nutrient availability. *Aquatic Botany* 32: 205-216.
- Beardall J., Young E. & Roberts S. (2001) Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation. *Aquatic Sciences* 63: 44-69.
- Bedford B. L., Walbridge M. R. & Aldous A. (1999) Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology* 80: 2151-2169.
- Beltman B., Willems J. H. & Gusewell S. (2007) Flood events overrule fertiliser effects on biomass production and species richness in riverine grasslands. *Journal of Vegetation Science* 18: 625-634.

- Van den Berg L. J. L., Dorland E., Vergeer P., Hart M. A. C., Bobbink R. & Roelofs J. G. M. (2005) Decline of acid-sensitive plant species in heathland can be attributed to ammonium toxicity in combination with low pH. *New Phytologist* 166: 551-564.
- Van den Berg M. S. (1999) Charophyte colonization in shallow lakes. Proefschrift Vrije Universiteit Amsterdam, Amsterdam.
- Bergstrom A. K., Blomqvist P. & Jansson M. (2005) Effects of atmospheric nitrogen deposition on nutrient limitation and phytoplankton biomass in unproductive Swedish lakes. *Limnology and Oceanography* 50: 987-994.
- Best E. P. H., Woltman H. & Jacobs F. H. H. (1996) Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by a fertilization experiment. *Freshwater Biology* 36: 33-44.
- Biggs B. J. F. (1996) Hydraulic habitat of plants in streams. *Regulated Rivers-Research & Management* 12: 131-144.
- Biggs B. J. F. (2000) Eutrophication of streams and rivers: dissolved nutrient-chlorophyll relationships for benthic algae. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 17-31.
- Bloemendaal F. H. J. L. & Roelofs J. G. M. (1988) Anorganisch koolstof. In: *Waterplanten en waterkwaliteit* (eds. F. H. J. L. Bloemendaal & J. G. M. Roelofs). Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Blomqvist P., Pettersson A. & Hyenstrand P. (1994) Ammonium-nitrogen - a key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Archiv für Hydrobiologie* 132: 141-164.
- Blomqvist S., Gunnars A. & Elmgren R. (2004) Why the limiting nutrient differs between temperate coastal seas and freshwater lakes: A matter of salt. *Limnology and Oceanography* 49: 2236-2241.
- Boedeltje G., Smolders A. J. R., Lamers L. P. M. & Roelofs J. G. M. (2005) Interactions between sediment propagule banks and sediment nutrient fluxes explain floating plant dominance in stagnant shallow waters. *Archiv für Hydrobiologie* 162: 349-362.
- Bowden W. B. (1987) The biogeochemistry of nitrogen in fresh-water wetlands. *Biogeochemistry* 4: 313-348.
- Brouwer E. & Roelofs J. G. M. (2001) Degraded softwater lakes: Possibilities for restoration. *Restoration Ecology* 9: 155-166.
- Camargo J. A. & Alonso A. (2006) Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environment International* 32: 831-849.
- Canavan R. (2006) Biogeochemical cycling of nutrients and trace metals in the sediment of Haringvliet Lake: Response to salinization. Proefschrift Universiteit Utrecht.
- Caraco N. F., Cole J. J. & Likens G. E. (1989) Evidence for sulfate-controlled phosphorus release from sediments of aquatic systems. *Nature* 341: 316-318.
- Catford J. A., Walsh C. J. & Beardall J. (2007) Catchment urbanization increases benthic microalgal biomass in streams under controlled light conditions. *Aquatic Sciences* 69: 511-522.
- Chambers P. A. & Kalff J. (1985) the influence of sediment composition and irradiance on the growth and morphology of *Myriophyllum spicatum* L. *Aquatic Botany* 22: 253-263.

- Christiansen R., Friis N. J. S. & Sondergaard M. (1985) leaf production and nitrogen and phosphorus tissue content of *Littorella uniflora* (L.) aschers in relation to nitrogen and phosphorus enrichment of the sediment in oligotrophic Lake Hampen, Denmark. *Aquatic Botany* 23: 1-11.
- Conley D. J. (1999) Biogeochemical nutrient cycles and nutrient management strategies. *Hydrobiologia* 410: 87-96.
- Conley D. J., Schelske C. L. & Stoermer E. F. (1993) Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology-Progress Series* 101: 179-192.
- Correll D. L. (1998) The role of phosphorus in the eutrophication of receiving waters: A review. *Journal of Environmental Quality* 27: 261-266.
- Downing J. A. & McCauley E. (1992) The nitrogen - phosphorus relationship in lakes. *Limnology and Oceanography* 37: 936-945.
- Duarte C. M. (1992) Nutrient concentration of aquatic plants - patterns across species. *Limnology and Oceanography* 37: 882-889.
- Einsele (1938) Über chemische und kolloidchemische Vorgänge in Eisenphosphat-systemen unter limnochemischen und limnogeologischen Gesichtspunkten. *Archiv für Hydrobiologie* 33: 361-387.
- Elser J. J., Bracken M. E. S., Cleland E. E., Gruner D. S., Harpole W. S., Hillebrand H., Ngai J. T., Seabloom E. W., Shurin J. B. & Smith J. E. (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10: 1135-1142.
- Elser J. J., Marzolf E. R. & Goldman C. R. (1990) Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the fresh-waters of North-America - a review and critique of experimental enrichments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1468-1477.
- Fairchild G. W. & Sherman J. W. (1992) Linkage between epilithic algal growth and water column nutrients in softwater lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 1641-1649.
- Ferber L. R., Levine S. N., Lini A. & Livingston G. P. (2004) Do cyanobacteria dominate in eutrophic lakes because they fix atmospheric nitrogen? *Freshwater Biology* 49: 690-708.
- Forsberg C. & Ryding S. O. (1980) Eutrophication parameters and trophic state indexes in 30 swedish waste-receiving lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 89: 189-207.
- Fujimoto N., Sudo R., Sugiura N. & Inamori Y. (1997) Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N:P supply ratios and temperatures. *Limnology and Oceanography* 42: 250-256.
- Gächter R., Meyer J. S. & Mares A. (1988) Contribution of bacteria to release and fixation of phosphorus in lake-sediments. *Limnology and Oceanography* 33: 1542-1558.
- Gerloff G. C. & Krombhol P. (1966) Tissue analysis as a measure of nutrient availability for growth of angiosperm aquatic plants. *Limnology and Oceanography* 11: 529-&.
- Geurts J. J. M., Smolders A. J. P., Verhoeven J. T. A., Roelofs J. G. M. & Lamers L. P. M. (2008) Sediment Fe:PO₄ ratio as a diagnostic and prognostic tool for the restoration of macrophyte biodiversity in fen waters. *Freshwater Biology*.
- Gilpin L. C., Davidson K. & Roberts E. (2004) The influence of changes in nitrogen: silicon ratios on diatom growth dynamics. *Journal of Sea Research* 51: 21-35.

- Gonzalez Sagrario M. A., Jeppesen E., Goma J., Sondergaard M., Jensen J. P., Lauridsen T. & Landkildehus F. (2005) Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations? *Freshwater Biology* 50: 27-41.
- Grime J. P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- Grime J. P. (1977) Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Van Grinsven H. J. M., Ward M. H., Benjamin N. & De Kok T. M. (2006) Does the evidence about health risks associated with nitrate ingestion warrant an increase of the nitrate standard for drinking water? *Environmental Health: A Global Access Science Source* 5: 1-6.
- Guildford S. J. & Hecky R. E. (2000) Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? *Limnology and Oceanography* 45: 1213-1223.
- Gulati R. D. & van Donk E. (2002) Lakes in the Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: state-of-the-art review. *Hydrobiologia* 478: 73-106.
- Güsewell S. (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164: 243-266.
- Güsewell S. & Bollens U. (2003) Composition of plant species mixtures grown at various N : P ratios and levels of nutrient supply. *Basic and Applied Ecology* 4: 453-466.
- Güsewell S. & Koerselman W. (2002) Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 5: 37-61.
- Güsewell S., Koerselman W. & Verhoeven J. T. A. (2003) Biomass N : P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications* 13: 372-384.
- Haslam S. M. (1987) River plants of Western Europe: the macrophytic vegetation of the European Economic Community. Cambridge University Press, New York.
- Hecky R. E. & Kilham P. (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in fresh-water and marine environments - a review of recent-evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography* 33: 796-822.
- Hefting M., Clement J. C., Dowrick D., Cosandey A. C., Bernal S., Cimpian C., Tatur A., Burt T. P. & Pinay G. (2004) Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient. *Biogeochemistry* 67: 113-134.
- Hein M. (1997) Inorganic carbon limitation of photosynthesis in lake phytoplankton. *Freshwater Biology* 37: 545-552.
- Hilton J., O'Hare M., Bowes M. J. & Jones J. I. (2006) How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of the Total Environment* 365: 66-83.
- Huszar V. L. M., Caraco N. F., Roland F. & Cole J. (2006) Nutrient-chlorophyll relationships in tropical subtropical lakes: do temperate models fit? *Biogeochemistry* 79: 239-250.
- Interlandi S. J. & Kilham S. S. (2001) Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology* 82: 1270-1282.
- James C., Fisher J. & Moss B. (2003) Nitrogen driven lakes: The Shropshire and Cheshire meres? *Archiv für Hydrobiologie* 158: 249-266.
- James C., Fisher J., Russell V., Collings S. & Moss B. (2005) Nitrate availability and hydrophyte species richness in shallow lakes. *Freshwater Biology* 50: 1049-1063.

- Janse J. H. (1998) A model of ditch vegetation in relation to eutrophication. *Water Science and Technology* 37: 139-149.
- Janse J. H. & van Liere L. (1995) PCLake - a modeling tool for the evaluation of lake restoration scenarios. *Water Science and Technology* 31: 371-374.
- Jeppesen E., Jensen J. P., Sondergaard M., Lauridsen T. & Landkildehus F. (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45: 201-218.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J. P., Havens K. E., Anneville O., Carvalho L., Coveney M. F., Deneke R., Dokulil M. T., Foy B., Gerdeaux D., Hampton S. E., Hilt S., Kangur K., Kohler J., Lammens E., Lauridsen T. L., Manca M., Miracle M. R., Moss B., Noges P., Persson G., Phillips G., Portielje R., Schelske C. L., Straile D., Tatrai I., Willen E. & Winder M. (2005) Lake responses to reduced nutrient loading - an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747-1771.
- Jetten M., Schmid M., van de Pas-Schoonen K., Damste J. S. S. & Strous M. (2005) Anammox organisms: Enrichment, cultivation, and environmental analysis. In: *Environmental Microbiology* pp. 34-57. Elsevier Academic Press Inc, San Diego.
- Kilinc S. & Moss B. (2002) Whitemere, a lake that defies some conventions about nutrients. *Freshwater Biology* 47: 207-218.
- De Klein, J. (2008) Trends in N/P ratios and limitations in Dutch surface waters. Presentatie op Cost869 WG2 workshop "N/P limitation and interactions between N and P in surface water" Athens-Anavyssos, Griekenland, 17-19 September 2008
- Koerselman W. & Meuleman A. F. M. (1996) The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33: 1441-1450.
- Kohler J., Hilt S., Adrian R., Nicklisch A., Kozerski H. P. & Walz N. (2005) Long-term response of a shallow, moderately flushed lake to reduced external phosphorus and nitrogen loading. *Freshwater Biology* 50: 1639-1650.
- Lamers L. P. M., Smolders A. J. P. & Roelofs J. G. M. (2002) The restoration of fens in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478: 107-130.
- Lamers L. P. M., Ten Dolle G. E., Van den Berg S. T. G., Van Delft S. P. J. & Roelofs J. G. M. (2001) Differential responses of freshwater wetland soils to sulphate pollution. *Biogeochemistry* 55: 87-102.
- Lamers L. P. M., Tomassen H. B. M. & Roelofs J. G. M. (1998) Sulfate-induced eutrophication and phytotoxicity in freshwater wetlands. *Environmental Science & Technology* 32: 199-205.
- Lehtoranta J., Ekholm P. & Pitkanen H. (2008) Eutrophication-driven sediment microbial processes can explain the regional variation in phosphorus concentrations between Baltic Sea sub-basins. *Journal of Marine Systems* 74: 495-504.
- Lewis W. M. & Morris D. P. (1986) Toxicity of nitrite to fish - a review. *Transactions of the American Fisheries Society* 115: 183-195.
- Van Liere L., Janse J. H. & Arts G. H. P. (2007) Setting critical nutrient values for ditches using the eutrophication model PCDitch. *Aquatic Ecology* 41: 443-449.
- Van Liere L. & Jonkers D. A. (red) (2002) Watertypegerichte normstelling voor nutriënten in oppervlaktewater. Rapport RIVM. pp. 109

- Loeb R., Kuijpers L., Peters C. J. H., Lamers L. P. M. & Roelofs J. G. M. (in press) Nutrient limitation along eutrophic rivers? Roles of N, P and K input in a species-rich floodplain hay meadow. *Journal of Vegetation Science*.
- Lucassen E., Bobbink R., Smolders A. J. P., van der Ven P. J. M., Lamers L. P. M. & Roelofs J. G. M. (2003) Interactive effects of low pH and high ammonium levels responsible for the decline of *Cirsium dissectum* (L.) Hill. *Plant Ecology* 165: 45-52.
- Lucassen E., Smolders A. J. P., Van der Salm A. L. & Roelofs J. G. M. (2004) High groundwater nitrate concentrations inhibit eutrophication of sulphate-rich freshwater wetlands. *Biogeochemistry* 67: 249-267.
- Maberly S. C., King L., Dent M. M., Jones R. I. & Gibson C. E. (2002) Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes. *Freshwater Biology* 47: 2136-2152.
- Madsen T. V. & Sand-Jensen K. (1991) Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 5-40.
- Meinardi C. R., van Ek R. & Zaadnoordijk W.-J. (2005) Karakterisering van het grondwater in het deelstroomgebied Rijn-Oost. Rapport RIVM/RIZA/Royal Haskoning.
- Van der Molen D. T. (1999) The role of eutrofication models in water management. Proefschrift Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- Van der Molen D. T., Portielje R., de Nobel W. T. & Boers P. C. M. (1998) Nitrogen in Dutch freshwater lakes: trends and targets. *Environmental Pollution* 102: 553-557.
- Van der Molen D. T. & Pot R. (red) (2007) Referenties en maatlaten voor natuurlijke watertypen voor de kaderrichtlijn water. STOWA-rapport. STOWA, Utrecht.
- Mortimer C. H. (1941) The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *Journal of Ecology* 29: 280-329.
- Mortimer C. H. (1942) The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. Part II. *Journal of Ecology* 30: 147-201.
- Moss B., Barker T., Stephen D., Williams A. E., Balayla D. J., Beklioglu M. & Carvalho L. (2005) Consequences of reduced nutrient loading on a lake system in a lowland catchment: deviations from the norm? *Freshwater Biology* 50: 1687-1705.
- Moss B., Beklioglu M., Carvalho L., Kilinc S., McGowan S. & Stephen D. (1997) Vertically-challenged limnology; Contrasts between deep and shallow lakes. *Hydrobiologia* 342: 257-267.
- Noe G. B., Childers D. L. & Jones R. D. (2001) Phosphorus biogeochemistry and the impact of phosphorus enrichment: Why is the everglades so unique? *Ecosystems* 4: 603-624.
- Noges P., Noges T., Tuvikene L., Smal H., Ligeza S., Kornijow R., Peczula W., Becares E., Garcia-Criado F., Alvarez-Carrera C., Fernandez-Alaez C., Ferriol C., Miracle R. M., Vicente E., Romo S., Van Donk E., van de Bund W., Jensen J. P., Gross E. M., Hansson L. A., Gyllstrom M., Nykanen M., de Eyto E., Irvine K., Stephen D., Collins S. & Moss B. (2003) Factors controlling hydrochemical and trophic state variables in 86 shallow lakes in Europe. *Hydrobiologia* 506: 51-58.
- Notestein S. K., Frazer T. K., Hoyer M. V. & Canfield D. E. (2003) Nutrient limitation of periphyton in a spring-fed, coastal stream in Florida, USA. *Journal of Aquatic Plant Management* 41: 57-60.
- Olde Venterink H., van der Vliet R. E. & Wassen M. J. (2001) Nutrient limitation along a productivity gradient in wet meadows. *Plant and Soil* 234: 171-179.

- Olde Venterink H., Wassen M. J., Verkroost A. W. M. & de Ruiter P. C. (2003) Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology* 84: 2191-2199.
- Paerl H. W. & Huisman J. (2008) Climate - Blooms like it hot. *Science* 320: 57-58.
- Patrick W. H. & Khalid R. A. (1974) Phosphate release and sorption by soils and sediments - effect of aerobic and anaerobic conditions. *Science* 186: 53-55.
- Pearson J. & Stewart G. R. (1993) The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. *New Phytologist* 125: 283-305.
- Petzoldt T. & Uhlmann D. (2006) Nitrogen emissions into freshwater ecosystems: is there a need for nitrate elimination in all wastewater treatment plants? *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 34: 305-324.
- Phillips G., Pietilainen O. P., Carvalho L., Solimini A., Solheim A. L. & Cardoso A. C. (2008) Chlorophyll-nutrient relationships of different lake types using a large European dataset. *Aquatic Ecology* 42: 213-226.
- Portielje R. & Van der Molen D. T. (1998) Trend-analysis of eutrophication variables in lakes in The Netherlands. *Water Science and Technology* 37: 235-240.
- Ragueneau O., Treguer P., Leynaert A., Anderson R. F., Brzezinski M. A., DeMaster D. J., Dugdale R. C., Dymond J., Fischer G., Francois R., Heinze C., Maier-Reimer E., Martin-Jezequel V., Nelson D. M. & Queguiner B. (2000) A review of the Si cycle in the modern ocean: recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy. *Global and Planetary Change* 26: 317-365.
- Raven J. A. (1990) Predictions of Mn and Fe use efficiencies of phototrophic growth as a function of light availability for growth and of C assimilation pathway. *New Phytologist* 116: 1-18.
- Reddy K. R., Kadlec R. H., Flaig E. & Gale P. M. (1999) Phosphorus retention in streams and wetlands: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 29: 83-146.
- Redfield A. C. (1958) The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-221.
- Riis T. & Sand-Jensen K. (2001) Historical changes in species composition and richness accompanying perturbation and eutrophication of Danish lowland streams over 100 years. *Freshwater Biology* 46: 269-280.
- Rip W. J. (2007) Cyclic state shifts in a restored shallow lake. Wageningen Universiteit.
- Roden E. E. & Edmonds J. W. (1997) Phosphate mobilization in iron-rich anaerobic sediments: Microbial Fe(III) oxide reduction versus iron-sulfide formation. *Archiv Fur Hydrobiologie* 139: 347-378.
- Roelofs J. G. M. (1991) Inlet of alkaline river water into peaty lowlands - effects on water-quality and *Stratiotes aloides* L stands. *Aquatic Botany* 39: 267-293.
- Roelofs J. G. M. & Bloemendaal F. H. J. L. (1988) Trofie. In: *Waterplanten en waterkwaliteit* (red. F. H. J. L. Bloemendaal & J. G. M. Roelofs). Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Roelofs J. G. M., Brouwer E. & Bobbink R. (2002) Restoration of aquatic macrophyte vegetation in acidified and eutrophicated shallow soft water wetlands in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478: 171-180.

- Ross M. S., Mitchell-Bruker S., Sah J. P., Stothoff S., Ruiz P. L., Reed D. L., Jayachandran K. & Coultas C. L. (2006) Interaction of hydrology and nutrient limitation in the Ridge and Slough landscape of the southern Everglades. *Hydrobiologia* 569: 37-59.
- De Ruiter J. F., Van Pul W. A. J., Van Jaarsveld J. A. & Buijsman E. (2006) Zuur- en stikstofdepositie in Nederland 1981-2002. Milieu- en Natuurplanbureau.
- Sand-Jensen K., Riis T., Vestergaard O. & Larsen S. E. (2000) Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *Journal of Ecology* 88: 1030-1040.
- Sand-Jensen K. & Borum J. (1991) Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate fresh-waters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137-175.
- Sandjensen K. & Sondergaard M. (1981) Phytoplankton and epiphyte development and their shading effect on submerged macrophytes in lakes of different nutrient status. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie* 66: 529-552.
- Saunders P. A., Shaw W. H. & Bukaveckas P. A. (2000) Differences in nutrient limitation and grazer suppression of phytoplankton in seepage and drainage lakes of the Adirondack region, NY, USA. *Freshwater Biology* 43: 391-407.
- Schelske C. L., Conley D. J., Stoermer E. F., Newberry T. L. & Campbell C. D. (1986) Biogenic silica and phosphorus accumulation in sediments as indexes of eutrophication in the laurentian great-lakes. *Hydrobiologia* 143: 79-86.
- Schelske C. L. & Stoermer E. F. (1971) Eutrophication, silica depletion, and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science* 173: 423-&.
- Schelske C. L., Stoermer E. F., Conley D. J., Robbins J. A. & Glover R. M. (1983) Early eutrophication in the lower Great-Lakes - new evidence from biogenic silica in sediments. *Science* 222: 320-322.
- Schindler D. W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.
- Schubauerberigan M. K., Monson P. D., West C. W. & Ankley G. T. (1995) Influence of pH on the toxicity of ammonia to *Chironomus tentans* and *Lumbriculus variegatus*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 14: 713-717.
- Scott J. T., Doyle R. D., Back J. A. & Dworkin S. I. (2007) The role of N₂ fixation in alleviating N limitation in wetland metaphyton: enzymatic, isotopic, and elemental evidence. *Biogeochemistry* 84: 207-218.
- Seip K. L., Jeppesen E., Jensen J. P. & Faafeng B. (2000) Is trophic state or regional location the strongest determinant for Chl-a/TP relationships in lakes? *Aquatic Sciences* 62: 195-204.
- Smith V. H., Tilman G. D. & Nekola J. C. (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100: 179-196.
- Sommer U. (1993) Phytoplankton competition in Plußsee - a field-test of the resource-ratio hypothesis. *Limnology and Oceanography* 38: 838-845.
- Sommer U., Gaedke U. & Schweizer A. (1993) The 1st decade of oligotrophication of lake constance .2. the response of phytoplankton taxonomic composition. *Oecologia* 93: 276-284.
- Spink A., Sparks R. E., Van Oorschot M. & Verhoeven J. T. A. (1998) Nutrient dynamics of large river floodplains. *Regulated Rivers-Research & Management* 14: 203-216.

- Stevenson R. J., Rier S. T., Riseng C. M., Schultz R. E. & Wiley M. J. (2006) Comparing effects of nutrients on algal biomass in streams in two regions with different disturbance regimes and with applications for developing nutrient criteria. *Hydrobiologia* 561: 149-165.
- Strous M., van Gerven E., Kuenen J. G. & Jetten M. (1997) Effects of aerobic and microaerobic conditions on anaerobic ammonium-oxidizing (Anammox) sludge. *Applied and Environmental Microbiology* 63: 2446-2448.
- Thiebaut G. & Muller S. (1998) The impact of eutrophication on aquatic macrophyte diversity in weakly mineralized streams in the Northern Vosges mountains (NE France). *Biodiversity and Conservation* 7: 1051-1068.
- Tilman D. (1977) Resource competition between planktonic algae - experimental and theoretical approach. *Ecology* 58: 338-348.
- Tilman D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-852.
- Vadstrup M. & Madsen T. V. (1995) Growth limitation of submerged aquatic macrophytes by inorganic carbon. *Freshwater Biology* 34: 411-419.
- Verhoeven J. T. A., Koerselman W. & Meuleman A. F. M. (1996) Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: Relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 494-497.
- Vitousek P. M. & Howarth R. W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea - how can it occur. *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- Vollenweider R. A. (1968) Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. OECD pp. 250., Parijs.
- Von Liebig J. (1878) *Chemische Briefe*. C.F. Wintersche Verlagshandlung, Leipzig/Heidelberg.
- Von Schiller D., Marti E., Riera J. L. & Sabater F. (2007) Effects of nutrients and light on periphyton biomass and nitrogen uptake in Mediterranean streams with contrasting land uses. *Freshwater Biology* 52: 891-906.
- Watson S. B., McCauley E. & Downing J. A. (1997) Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnology and Oceanography* 42: 487-495.
- Weyhenmeyer G. A., Jeppesen E., Adrian R., Arvola L., Blenckner T., Jankowski T., Jennings E., Nøges P., Nøges T. & Straile D. (2007) Nitrate-depleted conditions on the increase in shallow northern European lakes. *Limnology and Oceanography* 52: 1346-1353.
- White J. R. & Reddy K. R. (2000) Influence of phosphorus loading on organic nitrogen mineralization of everglades soils. *Soil Science Society of America Journal* 64: 1525-1534.
- Williams K. A., Green D. W. J. & Pascoe D. (1986) Studies on the acute toxicity of pollutants to fresh-water macroinvertebrates .3. Ammonia. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 61-70.
- Winter J. G. & Duthie H. C. (2000) Epilithic diatoms as indicators of stream total N and total P concentration. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 32-49.
- Zhang Y., Ruan X. H., den Camp H., Smits T. J. M., Jetten M. S. M. & Schmid M. C. (2007) Diversity and abundance of aerobic and anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater sediments of the Xinyi River (China). *Environmental Microbiology* 9: 2375-2382.

Verschenen documenten in de reeks Werkdocumenten van de Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu vanaf 2007

Werkdocumenten zijn verkrijgbaar bij het secretariaat van Unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, te Wageningen. T 0317 – 48 54 71; F 0317 – 41 90 00; E info.wnm@wur.nl

De werkdocumenten zijn ook te downloaden via de WOt-website www.wotnatuurenmilieu.wur.nl

2007

- 47 *Ten Berge, H.F.M., A.M. van Dam, B.H. Janssen & G.L. Velthof.* Mestbeleid en bodemvruchtbaarheid in de Duin- en Bollenstreek; Advies van de CDM-werkgroep Mestbeleid en Bodemvruchtbaarheid in de Duin- en Bollenstreek
- 48 *Kruit, J. & I.E. Salverda.* Spiegelkje, spiegeltje aan de muur, valt er iets te leren van een andere plannings-cultuur?
- 49 *Rijk, P.J., E.J. Bos & E.S. van Leeuwen.* Nieuwe activiteiten in het landelijk gebied. Een verkennende studie naar natuur en landschap als vestigingsfactor
- 50 *Ligthart, S.S.H.* Natuurbeleid met kwaliteit. Het Milieu- en Natuurplanbureau en natuurbeleidsevaluatie in de periode 1998-2006
- 51 *Kennismarkt 22 maart 2007; van onderbouwend onderzoek Wageningen UR naar producten MNP in 27 posters*
- 52 *Kuindersma, W., R.I. van Dam & J. Vreke.* Sturen op niveau. Perversies tussen nationaal natuurbeleid en besluitvorming op gebiedsniveau.
- 53.1 *Reijnen, M.J.S.M.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010'. National Capital Index version 2.0
- 53.3 *Windig, J.J., M.G.P. van Veller & S.J. Hiemstra.* Indicators voor 'Convention on Biodiversity 2010'. Biodiversiteit Nederlandse landbouwhuisdieren en gewassen
- 53.4 *Melman, Th.C.P. & J.P.M. Willemsen.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010'. Coverage protected areas.
- 53.6 *Weijden, W.J. van der, R. Leewis & P. Bol.* Indicators voor 'Convention on Biodiversity 2010'. Indicators voor het invasieproces van exotische organismen in Nederland
53. *Nijhof, B.S.J., C.C. Vos & A.J. van Strien.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010'. Influence of climate change on biodiversity.
53. *Moraal, L.G.* Indicators voor 'Convention on Biodiversity 2010'. Effecten van klimaatverandering op insectenplagen bij bomen.
- 53.8 *Fey-Hofstede, F.E. & H.W.G. Meesters.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010'. Exploration of the usefulness of the Marine Trophic Index (MTI) as an indicator for sustainability of marine fisheries in the Dutch part of the North Sea.
- 53.9 *Reijnen, M.J.S.M.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010'. Connectivity/fragmentation of ecosystems: spatial conditions for sustainable biodiversity
53. *Gaaff, A. & R.W. Verburg.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010' Government expenditure on land acquisition and nature development for the National Ecological Network (EHS) and expenditure for international biodiversity projects
- 11 *Elands, B.H.M. & C.S.A. van Koppen.* Indicators for the 'Convention on Biodiversity 2010'. Public awareness and participation
- 54 *Broekmeyer, M.E.A. & E.P.A.G. Schouwenberg & M.E. Sanders & R. Pouwels.* Synergie Ecologische Hoofdstructuur en Natura 2000-gebieden. Wat stuurt het beheer?
- 55 *Bosch, F.J.P. van den.* Draagvlak voor het Natura 2000-gebiedenbeleid. Onder relevante betrokkenen op regionaal niveau
- 56 *Jong, J.J. & M.N. van Wijk, I.M. Bouwma.* Beheerskosten van Natura 2000-gebieden
- 57 *Pouwels, R. & M.J.S.M. Reijnen & M. van Adrichem & H. Kuipers.* Ruimtelijke condities voor VHR-soorten
- 58 *Bouwma, I.M.* Quicksan Natura 2000 en Programma Beheer.
- 59 *Schouwenberg, E.P.A.G.* Huidige en toekomstige stikstofbelasting op Natura 2000-gebieden
- 60 Niet verschenen/ vervallen
- 61 *Jaarrapportage 2006.* WOT-04-001 – ME-AVP
- 62 *Jaarrapportage 2006.* WOT-04-002 – Onderbouwend Onderzoek
- 63 *Jaarrapportage 2006.* WOT-04-003 – Advisering Natuur & Milieu
- 64 *Jaarrapportage 2006.* WOT-04-385 – Milieuplanbureaufunctie
- 65 *Jaarrapportage 2006.* WOT-04-394 – Natuurplanbureaufunctie
- 66 *Brasser E.A., M.F. van de Kerkhof, A.M.E. Groot, L. Bos-Gorter, M.H. Borgstein, H. Leneman* Verslag van de Dialogen over Duurzame Landbouw in 2006
- 67 *Hinssen, P.J.W.* Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu. Werkplan 2007
- 68 *Nieuwenhuizen, W. & J. Roos Klein Lankhorst.* Landschap in Natuurbalans 2006; Landschap in verandering tussen 1990 en 2005; Achtergronddocument bij Natuurbalans 2006.
- 69 *Geelen, J. & H. Leneman.* Belangstelling, motieven en knelpunten van natuuraanleg door grondeigenaren. Uitkomsten van een marktonderzoek.
- 70 *Didderen, K., P.F.M. Verdonschot, M. Bleeker.* Basiskaart Natuur aquatisch. Deel 1: Beleidskaarten en prototype
- 71 *Boesten, J.J.T.I., A. Tiktak & R.C. van Leerdam.* Manual of PEARLNEQ v4
- 72 *Grashof-Bokdam, C.J., J. Frissel, H.A.M. Meeuwssen & M.J.S.M. Reijnen.* Aanpassing graadmeter natuurwaarde voor het agrarisch gebied
- 73 *Bosch, F.J.P. van den.* Functionele agrobiodiversiteit. Inventarisatie van nut, noodzaak en haalbaarheid van het ontwikkelen van een indicator voor het MNP
- 74 *Kistenkas, F.H. en M.E.A. Broekmeyer.* Natuur, landschap en de Wet algemene bepalingen omgevingsrecht
- 75 *Luttik, J., F.R. Veeneklaas, J. Vreke, T.A. de Boer, L.M. van den Berg & P. Luttik.* Investeren in landschapskwaliteit; De toekomstige vraag naar landschappen om in te wonen, te werken en te ontspannen
- 76 *Vreke, J.* Evaluatie van natuurbeleidsprocessen
- 77 *Apeldoorn, R.C. van,* Working with biodiversity goals in European directives. A comparison of the implementation of the Birds and Habitats Directives and the Water Framework Directive in the Netherlands, Belgium, France and Germany
- 78 *Hinssen, P.J.W.* Werkprogramma 2008; Unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu (WOT-04). Onderdeel Planbureaufuncties Natuur en Milieu.
- 79 *Custers, M.H.G.* Betekenissen van Landschap in onderzoek voor het Milieu- en Natuurplanbureau; een bibliografisch overzicht

- 80 *Vreke, J., J.L.M. Donders, B.H.M. Elands, C.M. Goossen, F. Langers, R. de Niet & S. de Vries.* Natuur en landschap voor mensen Achtergronddocument bij Natuurbalans 2007
 - 81 *Bakel, P.J.T. van, T. Kroon, J.G. Kroes, J. Hoogewoud, R. Pastoors, H.Th.L. Massop, D.J.J. Walvoort.* Reparatie Hydrologie voor STONE 2.1. Beschrijving reparatie-acties, analyse resultaten en beoordeling plausibiliteit.
- 2008**
- 82 *Kistenkas, F.H. & W. Kuindersma..* Jurisprudentie-monitor natuur 2005-2007; Rechtsontwikkelingen Natura 2000 en Ecologische Hoofdstructuur
 - 83 *Berg, F. van den, P.I. Adriaanse, J. A. te Roller, V.C. Vulto & J.G. Groenwold..* SWASH Manual 2.1; User's Guide version 2
 - 84 *Smits, M.J., M.J. Bogaardt, D. Eaton, P. Roza & T. Selnes..* Tussen de bomen het geld zien. Programma Beheer en vergelijkbare regelingen in het buitenland (een quick-scan)
 - 85 *Dijk, T.A. van, J.J.M. Driessen, P.A.I. Ehlert, P.H. Hotsma, M.H.M.M. Montforts, S.F. Plessius & O. Oenema..* Protocol beoordeling stoffen Meststoffenwet; versie 1.0
 - 86 *Goossen, C.M., H.A.M. Meeuwssen, G.J. Franke & M.C. Kuyper.* Verkenning Europese versie van de website www.daarmoetijkzijn.nl.
 - 87 *Helming, J.F.M. & R.A.M. Schrijver.* Economische effecten van inzet van landbouwsubsidies voor milieu, natuur en landschap in Nederland; Achtergrond bij het MNP-rapport 'Opties voor Europese landbouw-subsidies
 - 88 *Hinssen, P.J.W.* Werkprogramma 2008; Unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu (WOT-04). Programma 001/003/005
 - 90 *Kramer, H.* Geografisch Informatiesysteem Bestaande Natuur; Beschrijving IBN1990t en pilot ontwikkeling BN2004
 - 92 *Jaarrapportage 2007.* WOT-04-001 – Koepel
 - 93 *Jaarrapportage 2007.* WOT-04-002 – Onderbouwend Onderzoek
 - 94 *Jaarrapportage 2007.* WOT-04-003 – Advisering Natuur & Milieu
 - 95 *Jaarrapportage 2007.* WOT-04-005 – M-AVP
 - 96 *Jaarrapportage 2007.* WOT-04-006 – Natuurplanbureaufunctie
 - 97 *Jaarrapportage 2007.* WOT-04-007 – Milieuplanbureaufunctie
 - 98 *Wamelink, G.W.W.* Gevoeligheds- en onzekerheids-analyse van SUMO
 - 99 *Hoogeveen, M.W., H.H. Luesink, L.J. Mokveld & J.H. Wisman.* Ammoniakemissies uit de landbouw in Milieubalans 2006: uitgangspunten en berekeningen
 - 100 *Kennismarkt 3 april 2008; Van onderbouwend onderzoek Wageningen UR naar producten MNP*
 - 101 *Mansfeld, M.J.M. van & J.A. Klijn,* "Balansen op de weegschaal". Terugblik op acht jaar Natuurbalansen (1996-2005)
 - 102 *Sollart, K.M. & J. Vreke.* Het faciliteren van natuur- en milieueducatie in het basisonderwijs; NME-ondersteuning in de provincies
 - 103 *Berg, F. van den, A. Tiktak, J.G. Groenwold, D.W.G. van Kraalingen, A.M.A. van der Linden & J.J.T.I. Boesten,* Documentation update for GeoPEARL 3.3.3
 - 104 *Wijk, M.N., van (redactie).* Aansturing en kosten van het natuurbeheer. Ecologische effectiviteit regelingen natuurbeheer
 - 105 *Selnes, T. & P. van der Wielen.* Tot elkaar veroordeeld? Het belang van gebiedsprocessen voor de natuur
 - 106 *Annual reports for 2007; Programme WOT-04*
 - 107 *Pouwels, R. J.G.M. van der Gref, M.H.C. van Adrichem, H. Kuiper, R. Jochem & M.J.S.M. Reijnen,* LARCH Status A
 - 108 *Wamelink, G.W.W.* Technical Documentation for SUMO2 v. 3.2.1.
 - 109 *Wamelink, G.W.W., J.P. Mol-Dijkstra & G.J. Reinds,* Herprogrammeren van SUMO2. Verbetering in het kader van de modelkwaliteitsslag
- 110 *Salm, C. van der, T. Hoogland & D.J.J. Walvoort,* Verkenning van de mogelijkheden voor de ontwikkeling van een metamodel voor de uitspoeling van stikstof uit landbouwgronden
 - 111 *Dobben H.F. van & R.M.A. Wegman,* Relatie tussen bodem, atmosfeer en vegetatie in het Landelijk Meetnet Flora (LMF)
 - 112 *Smits, M.J.W. & M.J. Bogaardt.* Kennis over de effecten van EU-beleid op natuur en landschap
 - 113 *Maas, G.J. & H. van Reuler.* Boomkwekerij en aardkunde in Nederland,
 - 114 *Lindeboom, H.J., R. Witbaard, O.G. Bos & H.W.G. Meesters.* Gebiedsbescherming Noordzee, habitattypen, instandhoudingdoelen en beheermaatregelen
 - 115 *Leneman, H., J. Vader, L.H.G. Slangen, K.H.M. Bommel, N.B.P. Polman, M.W.M. van der Elst & C. Mijnders.* Groene diensten in Nationale Landschappen- Potenties bij een veranderende landbouw
 - 116 *Groeneveld, R.A. & D.P. Rudrum.* Habitat Allocation to Maximize BioDiversity, A technical description of the HAMBO model
 - 117 *Kruit, J., M. Brinkhuijzen & H. van Blerck.* Ontwikkelen met kwaliteit. Indicatoren voor culturele vernieuwing en architectonische vormgeving
 - 118 *Roos-Klein Lankhorst, J.* Beheers- en Ontwikkelingsplan 2007: Kennismodel Effecten Landschap Kwaliteit; Monitoring Schaal; BelevingsGIS
 - 119 *Henkens, R.J.H.G.* Kwalitatieve analyse van knelpunten tussen Natura 2000-gebieden en waterrecreatie
 - 120 *Verburg, R.W., I.M. Jorritsma & G.H.P. Dirx.* Quick scan naar de processen bij het opstellen van beheerplannen van Natura 2000-gebieden. Een eerste verkenning bij provincies, Rijkswaterstaat en Dienst Landelijk Gebied
 - 121 *Daamen, W.P.* Kaart van de oudste bossen in Nederland; Kansen op hot spots voor biodiversiteit
 - 122 *Lange de, H.J., G.H.P. Arts & W.C.E.P. Verberk,* Verkenning CBD 2010-indicatoren zoetwater. Inventarisatie en uitwerking relevante indicatoren voor Nederland
 - 123 *Vreke, J., N.Y. van der Wulp, J.L.M. Donders, C.M. Goossen, T.A. de Boer & R. Henkens,* Recreatief gebruik van water. achtergronddocument Natuurbalans 2008
 - 124 *Oenema, O. & J.W.H. van der Kolk.* Moet het eenvoudiger? Een essay over de complexiteit van milieubeleid
 - 125 *Oenema, O. & A. Tiktak.* Niets is zonder grond; Een essay over de manier waarop samenlevingen omgaan met hun bodem
- 2009**
- 126 *Kamphorst, D.A.* Beleidsprogramma Biodiversiteit. Verkenning van de beleidstheorie
 - 127 *Dirx, G.H.P. & F.J.P. van den Bosch.* Quick scan gebruik Catalogus groenblauwe diensten
 - 128 *Loeb, R. & P.F.M. Verdonschot.* Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren
 - 129 *Kruit, J. & P.M. Veer.* Herfotografie van landschappen
 - 130 *Smit, A., O. Oenema & J.W.H. van der Kolk.* Indicatoren Landelijk Gebied
 - 131 *Agricola, H.J.* Achtergronddocument net nulmeting Monitor Agenda Vitaal Platteland
 - 132 *Jaarrapportage 2008.* WOT-04-001 – Koepel
 - 133 *Jaarrapportage 2008.* WOT-04-002 – Onderbouwend Onderzoek
 - 134 *Jaarrapportage 2008.* WOT-04-003 – Advisering Natuur & Milieu
 - 135 *Jaarrapportage 2008.* WOT-04-005 – M-AVP
 - 136 *Jaarrapportage 2008.* WOT-04-006 – Natuurplanbureaufunctie
 - 137 *Jaarrapportage 2008.* WOT-04-007 – Milieuplanbureaufunctie