

1992-09\_deklagen-kroos-literatuur

**stowa**

# **Ontstaan en bestrijden van deklagen van kroos**

**1. Literatuur**

**92-09**

## Ontstaan en bestrijden van deklagen van Kroos

Literatuur

92-09

STOWA  
Stichting Toegepast Onderzoek Waterbeheer  
Postbus 8090  
3503 RB Utrecht  
tel. 030-321199  
fax 030-321766

Publikaties en het publikatieoverzicht  
kunt u uitsluitend bestellen bij:  
Hageman Verpakkers BV  
Postbus 281  
2700 AC Zoetermeer  
tel. 079-611188  
fax 079-613927  
o.v.v. ISBN- of bestelnummer en  
een duidelijk afleveradres.

INHOUD	BLZ.
Inhoud	I
Ten geleide	IV
1 INLEIDING	1
2 EIGENSCHAPPEN VAN KROOSFRONDS EN KROOSDEKKEN	2
2.1 Fronds van Lemnaceae	2
2.1.1 <i>functionele morfologie</i>	2
2.1.2 <i>grootte</i>	2
2.1.3 <i>drooggewicht</i>	2
2.1.4 <i>chemische samenstelling</i>	3
2.1.5 <i>voortplanting</i>	5
2.1.6 <i>levensduur</i>	6
2.1.7 <i>groei</i>	6
2.1.8 <i>accumulatie door kroos</i>	10
2.1.9 <i>groeisnelheid en nutriëntconcentratie</i>	10
2.1.10 <i>groeisnelheid en bedekkingsgraad</i>	11
2.1.11 <i>concurrentie</i>	12
2.1.12 <i>verspreiding van kroos</i>	17
2.1.13 <i>turionen en rustfronds</i>	17
2.2 Kroosdekken van Lemnaceae	18
2.2.1 <i>vorming van kroosdekken</i>	18
2.2.2 <i>biomassa en productiviteit</i>	19
2.2.3 <i>frond-dichtheden en dikte van kroosdekken</i>	21
2.2.4 <i>soortensamenstelling en bedekking</i>	22
2.2.5 <i>invloed van gesloten kroosdekken op biotische componenten van het aquatisch ecosysteem</i>	23
2.2.6 <i>invloed van gesloten kroosdekken op de abiotische componenten van het ecosysteem</i>	23
2.3 Azollaceae	24
2.3.1 <i>reproductie</i>	24
2.3.2 <i>chemische samenstelling</i>	24
2.3.3 <i>stikstofvastlegging uit de lucht</i>	25
2.3.4 <i>de invloed van omgevingsfactoren op de groei</i>	26
2.3.5 <i>biomassa en produktie</i>	27
2.3.6 <i>dekken van Azolla</i>	27
3 DE INVLOED VAN CHEMISCHE EN FYSISCHE FACTOREN OP DE GROEI VAN KROOS	28
3.1 Algemeen	28
3.2 De invloed van chemische eigenschappen van het water op de groei van kroos	29
3.2.1 <i>fosfaat</i>	29
3.2.2 <i>stikstof</i>	32

3.2.3	<i>kalium</i>	35
3.2.4	<i>chloride</i>	36
3.2.5	<i>natrium</i>	37
3.2.6	<i>calcium en magnesium</i>	38
3.2.7	<i>zwavel</i>	39
3.2.8	<i>koolstof</i>	39
3.2.9	<i>sporenelementen</i>	41
3.2.10	<i>organische stoffen</i>	41
3.3	De invloed van fysische eigenschappen van het water op de groei van kroos	41
3.3.1	<i>elektrisch geleidingsvermogen</i>	41
3.3.2	<i>zuurgraad</i>	42
3.3.3	<i>temperatuur</i>	43
3.3.4	<i>licht</i>	45
3.3.5	<i>migratie</i>	47
3.3.6	<i>waterdiepte</i>	47
4	MIGRATIE	49
4.1	Transport door wind	49
4.2	Transport door waterbeweging	50
4.3	Opwaaien van kroos	51
5	LITERATUUR	53
5.1	Literatuur gerangschikt volgens nummer	53
5.2	Literatuur op alfabetische volgorde	60
	Begrippenlijst	67

## Ten geleide

Kroosdekken veroorzaken in een aanzienlijk deel van het Nederlandse oppervlaktewater een verslechtering van de waterkwaliteit, enerzijds omdat deze vegetatie lichttoevoer en zuurstofdiffusie naar het water sterk remt en anderzijds omdat de afbraak van afgestorven kroos continu zuurstof verbruikt.

Maatregelen tegen kroosdekken en het ontstaan ervan waren derhalve gewenst, doch tot dusver ontbrak voldoende inzicht in de mechanismen achter de kroosdekvorming om met voldoende zekerheid maatregelen voor te kunnen stellen.

Om inzicht te krijgen in het totale proces van groei en verspreiding van kroos en in mogelijke aangrijpingspunten voor beheersmaatregelen is de literatuur bijeengebracht over eigenschappen, groeifactoren en migratie van kroos, en is aandacht geschonken aan beheersmaatregelen, veldonderzoek en de ontwikkeling van een model voor groei en verspreiding van kroos.

In het thans voorliggende literatuurrapport is de actuele kennis over kroos bijeen gebracht; het veldonderzoek, de beheersmaatregelen en de modelvorming zijn apart gerapporteerd.

Het onderzoek werd in 1990, op advies van de Onderzoekadviescommissie (OAC) door het bestuur van de STOWA opgedragen aan BKH Adviesbureau (projectteam bestaande uit drs. J. Blok, drs. L. Bijlmakers, ir. J.N.J. Buijs en drs. P.L.G.M. Heszen) en namens de STOWA begeleid door een commissie bestaande uit drs. J. van der Does, mw. drs. G. Bolier, drs. J.H. Boeijen en drs. M. Schreijer.

Utrecht, november 1992

De directeur van de STOWA

drs. J.F. Noorthoorn van der Kruijff

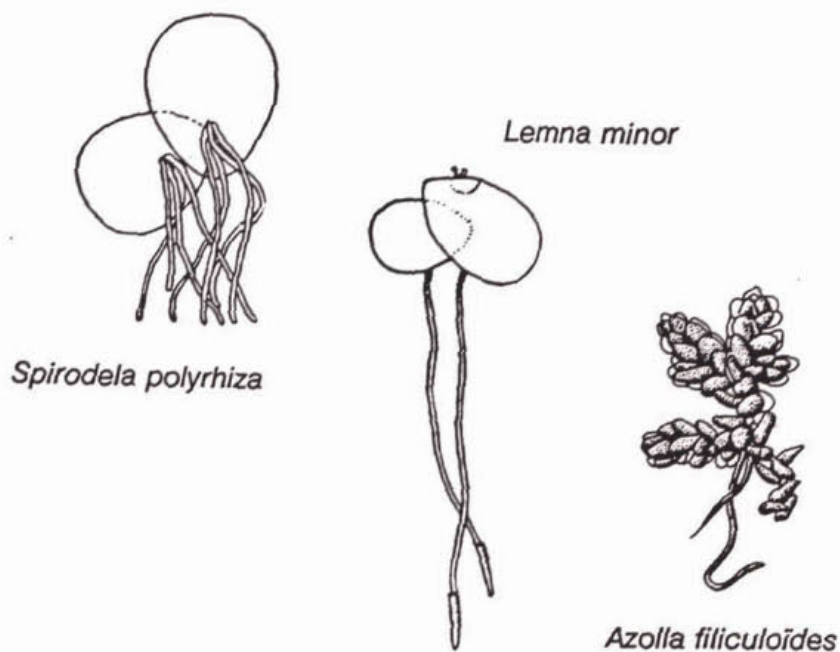
- De Onderzoekadviescommissie, die tot dit project adviseerde, bestond uit:  
prof.ir. J.H. Kop (voorzitter), drs. J.F. Noorthoorn van der Kruijff (secretaris) en ir. J. Boschloo, dr. ir. J.A. Don, ir. R. den Engelse, ir. A.E. van Giffen, prof.dr.ir. J.J. Heijnen, dr.ir. P.J. Huiswaard, ir. C. Kerstens, dr. S.P. Klapwijk, ir. K.F. de Korte, ir. J.M.J. Leenen, ir. A.B. van Luin, ir. G. Martijnse, ir. Tj. Meijer en ir. M. Tiessens (leden).

Kroos is een verzamelnaam voor twee families van drijvende waterplanten, de Lemnaceae (Eendekroos) en de Azollaceae (Kroosvaren). Algemeen in Nederland voorkomende soorten van deze twee families zijn onder meer *Lemna minor*, *Lemna gibba*, *Spirodela polyrhiza* en *Azolla filiculoides* (zie figuur 1).

Kroos komt vaak voor in de vorm dekken, die met name in de periode mei-oktober worden aangetroffen op ondiep, rustig water met een hoge nutriëntenaanvoer (sloten, vaarten en vijvers). *Lemna minor* en *Lemna gibba*, die overigens veel op elkaar lijken, zijn vaak de dominante soorten in deze krooslagen.

De aanwezigheid van een kroosdek veroorzaakt zuurstofgebrek in het water. Enerzijds omdat in het water onder de vegetatie continu zuurstof wordt verbruikt bij de afbraak van afgestorven kroos en anderzijds omdat de zuurstofdiffusie vanuit de atmosfeer naar het water sterke remming ondervindt door het dek. Verder neemt de krooslaag vrijwel al het licht weg in het onderstaande water zodat andere - zuurstofproducerende - waterplanten nauwelijks tot ontwikkeling kunnen komen en sprake is van een soortenarm ecosysteem.

Ter verbetering van de waterkwaliteit zijn maatregelen tegen kroosdekken gewenst. Tot dusver bestaat echter onvoldoende inzicht in de wijze waarop de dekken worden gevormd, om beheersmaatregelen te formuleren. Via een literatuurstudie is daarom zoveel mogelijk informatie over kroos verzameld. Deze informatie is vervolgens gebruikt voor een studie naar het proces van de vorming van kroosdekken en de aangrijpingspunten voor beheersmaatregelen<sup>1</sup>.



Figuur 1. Kroossoorten van in Nederland voorkomende kroosdekken<sup>91</sup>

## 2 EIGENSCHAPPEN VAN KROOSFRONDS EN KROOSDEKKEN

### 2.1 Fronds van Lemnaceae

#### 2.1.1 *functionele morfologie*

Lemnaceae behoren morfologisch gezien tot de lemniden, vrij in het water drijvende waterplanten (pleustofyten) van kleine afmeting met een gereduceerd cormus waarvan de bovenzijde is aangepast aan de atmosferische lucht en de onderzijde aan het leven in het water<sup>2</sup>. De cormus die normaal bestaat uit stengel, blad en wortel is bij Lemnaceae gereduceerd tot een complex van weefsels met slechts weinig differentiatie en heeft één (Lemna) of meerdere (Spirodela) wortels of is een bolletje zonder wortels (Wolffia). Dit individuele, bladvormige lichaam van Lemnaceae wordt een frond genoemd.

Via het onderste epidermis van de frond worden water en nutriënten opgenomen. Ook de bovenkant van de frond kan, mits in contact met water, nutriënten en water absorberen<sup>3</sup>.

De wortels van Spirodela en Lemna zijn volgens één studie<sup>4</sup> niet essentieel voor de opname van water en opgeloste stoffen en verwijdering van de wortels heeft daarom geen invloed op de groeisnelheid. Volgens een andere studie<sup>5</sup> hebben de wortels wel een belangrijke functie bij de opname van nutriënten.

De belangrijkste functie van de wortels van Lemnaceae is waarschijnlijk hun stabiliserend effect<sup>6</sup>. De wortels voorkomen dat de fronds gemakkelijk omkeren waardoor onder andere de CO<sub>2</sub>-opname belemmerd wordt.

#### 2.1.2 *grootte*

De grootste frondoppervlakte is gevonden bij *S. polyrhiza*: 39 mm<sup>2</sup>; (bij 32°C, een lichtintensiteit van 1000 lux, in tot 33,3% verdunde Hutner-oplossing als medium met hieraan toegevoegd 1% sucrose)<sup>7</sup>. De kleinste, volledig uitgegroeide, fronds van *W. globosa* (niet in Nederland voorkomend) zijn kleiner dan 0,1 mm<sup>2</sup> <sup>8</sup>. De grootte en vorm van de frond zijn zowel afhankelijk van de externe omstandigheden als van de genetisch aanleg.

Toename van de lichtintensiteit, belichtingsduur, temperatuur (tot 20° C) en nutriëntgehalte (N, P, K, Ca, Mg) leiden in het algemeen tot toename van de frondgrootte. Te hoge nutriëntconcentraties leiden tot een geringere grootte van de fronds.

#### 2.1.3 *drooggewicht*

Lemnaceae bevatten tussen 86 en 97% water, afhankelijk van de groeiomstandigheden. Optimale groeiomstandigheden (hoge groeisnelheden) resulteren in een relatief hoog watergehalte. Er is echter geen directe relatie tussen het drooggewicht en de grootte van een frond. Vooral omstandigheden die leiden tot zetmeelvorming (zoals een hoge lichtintensiteit en hoge CO<sub>2</sub>-concentraties) leiden tot een sterke verhoging van het drooggewicht. Het drooggewicht van Lemnaceae is niet alleen afhankelijk van de omstandigheden, het is ook specifiek voor soorten en klonen.

Het hoogste drooggewicht per frond dat in de literatuur vermeld wordt, is 0,6 mg voor *S. polyrhiza*<sup>7</sup>. Het gemiddelde drooggewicht van de kleinste Lemnaceae-fronds (*Wolffia*) is circa 0,01 mg<sup>6</sup>.

## 2.1.4 chemische samenstelling

### anorganische stoffen

Tabel 1 geeft een overzicht van het gehalte aan verschillende elementen in kroos als percentage van het drooggewicht.

element	gehalte (% van d.g.)	element	gehalte (% van d.g.)
Ag	0,3-50 x 10 <sup>-6</sup>	Mg	0,04-2,9
Al	0,000-11,4	Mn	0,003-6,4
As	0,2-23,5 x 10 <sup>-3</sup>	Mo	0,2-0,4 x 10 <sup>-3</sup>
B	0,02-3,25	N	0,8-8,7
Ba	0,03-0,11	Na	0,02-1,3
Br	0,25-0,65 x 10 <sup>-2</sup>	Nb	0,2 x 10 <sup>-3</sup>
C	30,5-43,7	Ni	0,7 x 10 <sup>-4</sup> -0,2
Ca	0,18-4,5	P	0,03-2,8
Cd	<0,1 x 10 <sup>-4</sup> -6,7	Pb	0,2 x 10 <sup>-4</sup> -0,2
Ce	0,2 x 10 <sup>-3</sup>	Pr	0,4 x 10 <sup>-4</sup>
Cl	0,08-4,29	Ra	sporen
Co	0,9 x 10 <sup>-4</sup> -1,1	Rb	0,0054
Cr	0,3-17,8 x 10 <sup>-3</sup>	S	0,33-7,0
Cs	0,4-50 x 10 <sup>-3</sup>	Sb	0,0015-0,012
Cu	0,2 x 10 <sup>-3</sup> -3,2	Se	0,0018-0,12
F	0,2 x 10 <sup>-3</sup>	Si	0,41-5,35
Fe	0,007-3,2	Sn	0,2-3,6 x 10 <sup>-2</sup>
Ga	0,9 x 10 <sup>-4</sup>	Sr	0,008-0,11
H	5,4	Ti	0,0018-0,32
Hg	0,04-18 x 10 <sup>-4</sup>	V	0,3-10 x 10 <sup>-3</sup>
J	0,4-25 x 10 <sup>-4</sup>	Y	0,4 x 10 <sup>-4</sup>
K	0,03-7,0	Zn	0,004-0,14
La	0,9 x 10 <sup>-4</sup>	Zr	0,9 x 10 <sup>-4</sup>
Li	0,8-6 x 10 <sup>-3</sup>		

Tabel 1. Gehalte van elementen in kroos<sup>9</sup>

Het gehalte van veel elementen is, vergeleken met andere water- en moerasplanten, erg hoog<sup>10</sup>. Dit is mogelijk het gevolg van het vermogen van Lemnaceae om stoffen te accumuleren (zie 2.1.8).

De omstandigheden waaronder kroos groeit, blijken van veel meer invloed te zijn op het gehalte aan organische stoffen dan de genetische aanleg.

Een relatief lage C/N-verhouding van circa 7 lijkt karakteristiek te zijn voor Lemnaceae<sup>11</sup>. Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat de Lemnaceae slechts een dunne celwand hebben en een sterk gereduceerd vasculair systeem met nauwelijks enig sclerenchymatisch weefsel.

Tabel 2 geeft een overzicht van de mineraalgehaltenes van enkele kroossoorten. In tabel 3 zijn de nutriëntgehaltenes van enkele soorten weergegeven die in het laboratorium gekweekt werden onder identieke omstandigheden.



soort	gehalte van element (% van d.g.)								
	K	Na	Ca	Mg	Mn	Zn	Fe	P	N
<i>S. polyrhiza</i>	0,27	0,12	0,31	2,17	0,54	0,05	0,74	0,97	3,99
<i>L. minor</i>	1,53	0,02	0,18	1,92	0,03	0,05	0,06	0,83	8,74
<i>L. trisulca</i>	0,26	0,05	0,34	2,90	0,55	0,04	0,44	1,81	4,79

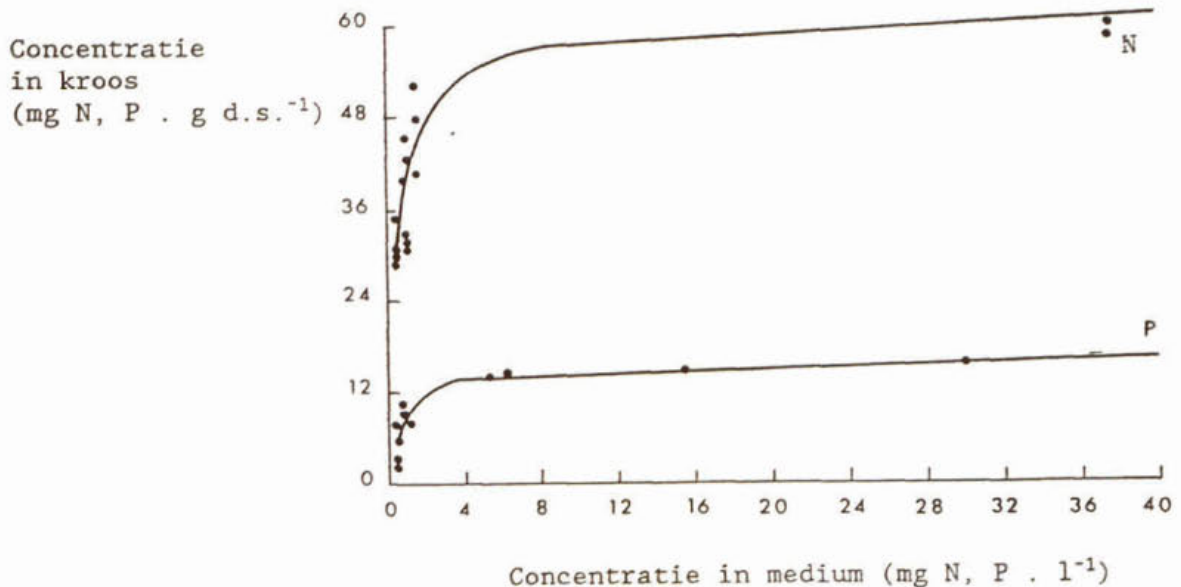
Tabel 2. Mineraalgehaltenes van enkele kroossoorten<sup>12</sup>

soort	nutriëntgehaltenes (% van d.g.)				
	N	K	P	Ca	PO <sub>4</sub>
<i>L. gibba</i>	4,6	5,3	1,1	0,57	0,35
<i>L. minor</i>	4,7	5,7	0,86	0,47	0,40
<i>L. aequinoctialis</i> *	4,1	4,9	0,74	0,33	0,30

Tabel 3. Nutriëntgehaltenes van enkele Lemna-soorten gekweekt onder identieke omstandigheden<sup>13</sup>

- niet in Nederland voorkomend

De concentratie van mineralen in het (voedings)medium heeft een directe invloed op het mineraalgehalte in de fronds (zie figuur 2). Het maximale stikstof- en fosfaatgehalte in de frond werd bereikt bij een stikstof- en fosfaatgehalte in het medium van respectievelijk 8 en 4 mg.l<sup>-1</sup>.



Figuur 2. Het stikstof- en fosfaatgehalte van *L. gibba* in relatie tot het stikstof- en fosfaatgehalte van het kweekmedium<sup>14</sup>

In tabel 4 wordt voor fosfaat aangegeven wat het gehalte in kroos is bij verschillende concentraties in het kweekmedium. Het fosfaatgehalte van de fronds bleek bij een fosfaatconcentratie in het kweekmedium hoger dan 3,1 mg P.l<sup>-1</sup> nauwelijks meer toe te nemen. De fosfaatconcentratie van kroosdekken (met verschillende kroossoorten) in Zuid-Hollandse poldersloten was gemiddeld 0,8% van het drooggewicht bij een gemiddeld fosfaatgehalte van 1,5 mg P.l<sup>-1</sup> in het water<sup>15,16</sup>.

fosfaatgehalte in kroos (% van d.g.)	fosfaatgehalte in het kweekmedium (mg P.l <sup>-1</sup> )
0,05	0,025
0,1	0,1
0,37	0,4
1,0	1,55
0,04 t/m 1,90	0,0031 t/m 3,1

Tabel 4. Fosfaatgehalte in kroos bij verschillende fosfaatconcentraties in het kweekmedium<sup>17</sup>

Geconcludeerd kan worden dat de mineraalgehaltenes van kroos sterk bepaald worden door de omstandigheden waaronder ze groeien. Hogere nutriëntgehaltenes (N,P) in het medium leiden tot een verhoging van de gehaltenes in de fronds tot een bepaald maximum. Het fosfaatgehalte voor diverse kroossoorten varieert van 0,3 - 2,6% van het drooggewicht, voor stikstof is dit 1,5 - 7,9% van het drooggewicht<sup>18</sup>.

#### *organische stoffen*

Tabel 5 geeft een overzicht van het asgehalte en de belangrijkste hoofdgroepen van organische stoffen in Lemnaceae.

component	gehalte (% van d.g.)
Eiwitten	6,8 - 45,0
Koolhydraten	14,1 - 43,6
Vetten	1,8 - 9,2
Vezels	5,7 - 16,2
As	8,0 - 27,6

Tabel 5. Het gehalte van as en enkele hoofdgroepen van organische stoffen in Lemnaceae<sup>19,9</sup>

#### 2.1.5 voortplanting

Lemnaceae zijn de kleinste plantjes die nog kunnen bloeien. In Nederland bloeien de Lemnaceae echter nauwelijks, daar ze zich hier aan noordgrens van hun areaal bevinden. Vermenigvuldiging van fronds

vindt hoofdzakelijk plaats door vegetatieve vermeerdering. Dochtercellen worden gevormd door knopvorming. Door celdeling en differentiatie groeit de knop uit tot een frond. Deze dochterfrond scheidt zich na verloop van tijd af van de moederfrond. Het aantal dochterfronds dat gevormd wordt door één moederfrond varieert per soort: circa 5 voor *W. arrhiza*, 15 tot 21 voor *L. minor* en 10 tot 12 voor *L. gibba*<sup>8</sup>.

Dochterfronds worden niet met regelmatige intervallen gevormd, de tijd tussen de vorming van twee dochterfronds wordt groter naarmate de moederfrond ouder wordt<sup>20</sup>. Hoewel de frondvorming vrij onregelmatig en onvoorspelbaar plaatsvindt, is per soort voor elke moederfrond het aantal dochterfronds uiteindelijk vrijwel hetzelfde.

#### 2.1.6 *levensduur*

Fronds hebben een levensduur van 5 tot 10 weken. De levensduur van de verschillende soorten en klonen is afhankelijk van de temperatuur (een frond leeft 1,8 x zo lang bij 20°C als bij 30°C). Mogelijk zijn de nutriëntenvoorziening en de daglengte ook van invloed. De lichtintensiteit speelt meestal geen rol, daar deze vrijwel nooit limiterend is<sup>21</sup>.

In het algemeen is de levensduur langer bij geringere groeisnelheid. Wanneer de nutriëntenvoorziening beneden een bepaald minimum komt, vindt echter versnelde afsterving van de fronds plaats<sup>6,22</sup>.

Onder normale omstandigheden is de gemiddelde levensduur van een frond in de veldsituatie circa 6 weken.

Naarmate de moederfrond ouder is, zijn de vrijkomende dochterfronds kleiner. Deze dochterfronds bezitten minder cellen, die echter wel van dezelfde grootte zijn als die van de moederfrond. De levensduur van de opeenvolgend vrijkomende dochterfronds neemt af.

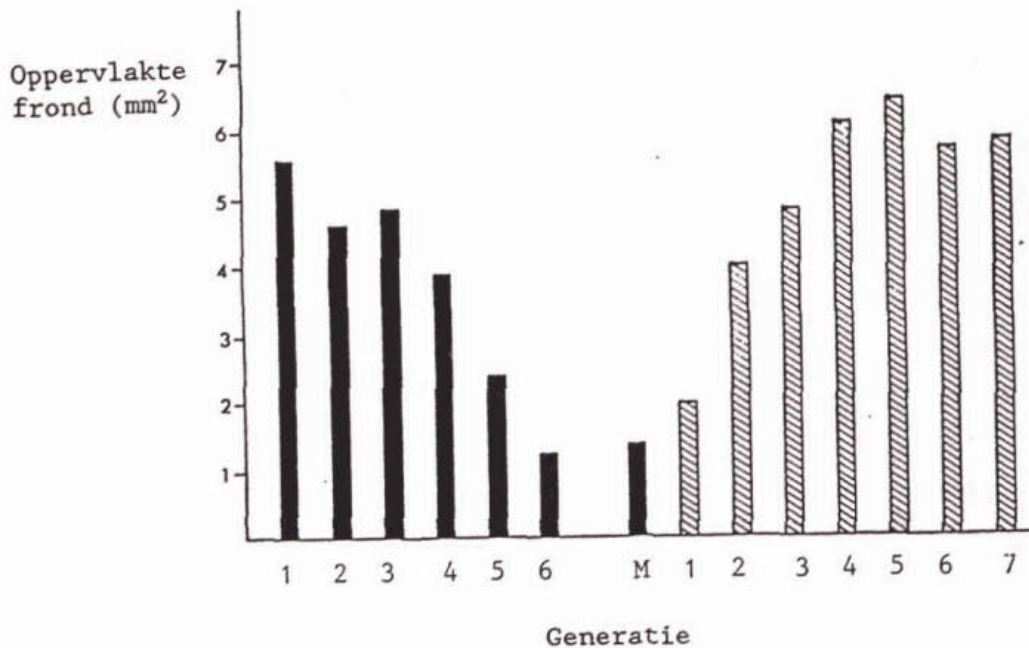
De eerste dochters in elk van de volgende generaties stammend van de laatste (kleinste) dochter nemen in grootte toe totdat een maximum wordt bereikt in de vierde of vijfde generatie<sup>21</sup>. Zie figuur 3.

In figuur 3 wordt als eenheid van de hoeveelheid licht 'lux' gebruikt, omdat het als zodanig in de literatuur was vermeld. Tegenwoordig wordt voornamelijk de eenheid  $W.m^{-2}$  gehanteerd. Bij zonlicht is  $1 W.m^{-2}$  ongeveer gelijk aan 100 lux. Onder omstandigheden met kunstlicht kan deze verhouding sterk variëren.

#### 2.1.7 *groei*

De groeisnelheid van kroos kan worden bepaald door middel van het meten van de toename van het aantal fronds<sup>3</sup>, het drooggewicht, het versgewicht, het oppervlak van de fronds of het bedekkingspercentage.

Drooggewichtbepalingen kunnen misleidend zijn daar deze vaak veranderingen in het zetmeelgehalte aangeven, die geen relatie hebben met de groei.



Zwarte kolommen: reductie van het frondoppervlak van dochterfrond 1 tot 6, alle afkomstig van dezelfde moederfrond

Gestreepte kolommen: toename van het frondoppervlak van opeenvolgende generaties van eerste-dochterfronds, afkomstig van een kleine moederfrond (M)

Omstandigheden: 20°C, 5000 lux

Figuur 3. Frondoppervlakte van *L. minor* voor opeenvolgende dochterfronds van een moederfrond en de eerste dochters van opeenvolgende generaties stammend van de laatste dochter van dat moederfrond<sup>6</sup>

De groeisnelheid wordt meestal uitgedrukt op basis van verandering in het aantal fronds<sup>23</sup>:

$$\mu = \frac{\text{Ln } N(t_2) - \text{Ln } N(t_1)}{(t_2 - t_1)} \text{ d}^{-1} \quad \text{waarin:}$$

Ln = natuurlijke logaritme  
 $N(t_1)$  = aantal fronds op tijdstip 1  
 $N(t_2)$  = aantal fronds op tijdstip 2  
 $\text{d}^{-1}$  = per dag (eenheid van  $\mu$ )

De groeisnelheid  $\mu$  is specifiek voor een bepaalde soort. De  $\mu_{\text{max}}$  is de maximale groeisnelheid die (onder optimale omstandigheden) bereikt kan worden bij een bepaalde temperatuur.

Wanneer in de waarde voor N (fronds, versgewicht, bedekkingspercentage) niet alleen de aangroei maar ook de sterfte is verwerkt, spreekt men niet meer van de groeisnelheid  $\mu$  maar van de biomassa-toename k:

$$k = \frac{\text{Ln } N(t_2) - \text{Ln } N(t_1)}{(t_2 - t_1)} \quad \text{waarin:}$$

N = resultante van groei en afsterving (in de literatuur wordt naast "k" ook K gebruikt. Bij deze K wordt  $^{10}\log$  in plaats van Ln gehanteerd).

Vaak wordt in de literatuur geen duidelijk onderscheid gemaakt tussen  $\mu$  en k. In dit rapport zal consequent  $\mu$  worden gebruikt, er vanuit gaande dat de groei meestal wordt gemeten in situaties waar nauwelijks sterfte optreedt.

Uit de formule blijkt dat bij een  $\mu$  van ongeveer  $0,70 \text{ d}^{-1}$  in 24 uur een verdubbeling van het aantal fronds (biomassa) wordt bereikt. De hoogste groeisnelheden van Lemnaceae ( $\mu$ ) liggen in de orde van grootte van  $0,70-0,74 \cdot \text{d}^{-1}$  (voor *L. aequinoctialis*; niet in Nederland voorkomend). De laagste groeisnelheden worden gevonden voor submerse soorten zoals *L. trisulca*<sup>7</sup>.

Tabel 6 geeft een overzicht van maximale groeisnelheden van enkele in Nederland voorkomende Lemnaceae bij optimale temperatuur (25 à 28°C). Het verschil in de getallen bij dezelfde soort kan tot stand zijn gekomen doordat de voorgeschiedenis van de gebruikte planten niet identiek is, waardoor bijvoorbeeld op verschillende wijze gebruik wordt gemaakt van interne bronnen.

*S. polyrhiza* blijkt onder optimale kweekomstandigheden een hogere maximale groeisnelheid te vertonen dan *L. gibba* en *L. minor*. Tussen beide laatste soorten lijken de verschillen gering te zijn. In een vergelijkende studie naar de groeisnelheden van beide soorten in veld en laboratorium<sup>24</sup> bleek *L. gibba* echter steeds een hogere groeisnelheid dan *L. minor* te bezitten. Andere auteurs komen tot tegengestelde conclusies<sup>25</sup>.

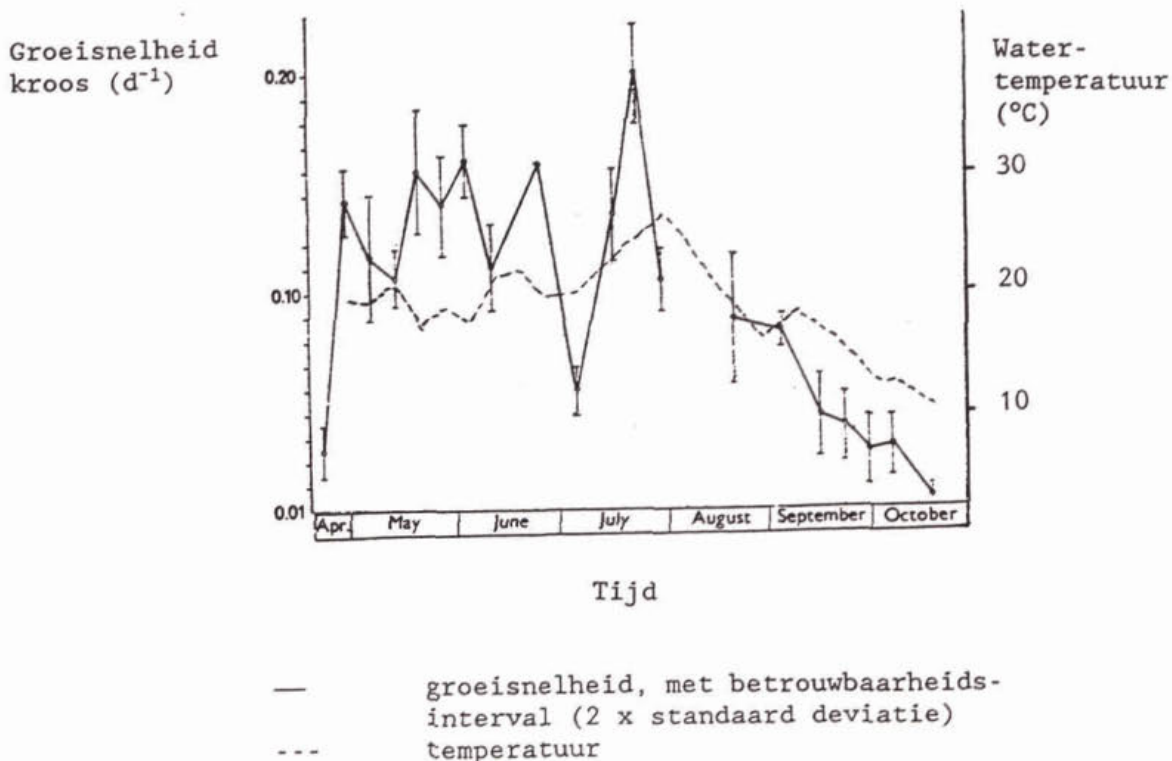
Groeiomstandigheden in het veld zijn nooit optimaal. Als gevolg van de veranderende omstandigheden kunnen groeisnelheden in de loop van het seizoen sterk variëren<sup>26</sup>.

Figuur 4 geeft de groeisnelheid van Lemnaceae in een visvijver in Tsjecho-Slowakije tijdens een groeiseizoen. In deze studie werd geen relatie gevonden tussen het nutriëntgehalte van het water en de groeisnelheid. In het voorjaar, de nazomer en herfst verliepen de veranderingen in groeisnelheid opvallend synchroon met de veranderingen in de watertemperatuur.

maximale groeiselheid voor verschillende soorten kroos ( $d^{-1}$ )					
L. minor	L. gibba	S. polyrhiza	L. trisulca	kroos (niet na- der omschreven)	bron
0,16					[14]
0,16			0,024		[27]
0,23	0,28	0,34			[23]
0,29	0,32	0,39			[28]
0,28	0,23	0,25			[23]
0,28	0,33	0,37			[28]
0,33					[29]
		0,35			[30]
		0,36			[7]
0,35	0,25	0,21			[25]
0,36					[31]
0,24	0,26				[24]
0,20*	0,22*				[24]
				0,10-0,35*	[32]
	0,46				[33]
	0,12-0,30*				[33]

Tabel 6. Maximale groeiselheid van enkele kroossoorten in labora-  
torium en veld bij optimale temperatuur

\* = veldonderzoek



Figuur 4. Groeiselheid van kroos gedurende het groeiseizoen<sup>26</sup>

### 2.1.8 accumulatie door kroos

Lemnaceae zijn tolerant voor hoge concentraties nutriënten en zware metalen. Daarnaast bezitten Lemnaceae de eigenschap zowel nutriënten als zware metalen te accumuleren.

De onttrekking van nutriënten (N en P) aan water neemt sterk af wanneer het gehalte daalt tot beneden  $4 \text{ mg.l}^{-1}$  <sup>14</sup> (zie figuur 2).

Met name de fysiologische actieve micronutriënten als Fe, Mn, Zn, Cu en Co worden in hoge mate geaccumuleerd. De accumulatiefactor, dat wil zeggen de verhouding van het gehalte van het betreffende element in de plant en het gehalte in de voedingsoplossing, is voor de genoemde elementen  $10^4 - 4,6 \times 10^5$ .

Voor Al, Ti, Sn, Sb en P is de accumulatiefactor circa  $10^4$ , en voor Pb, Pr, Ce, Ca, Cs, Mo, Nb, Zr, Y, Ni, Cr en V is deze  $10^2 - 10^3$  <sup>9</sup>.

De accumulatiefactor voor bepaalde zware metalen hangt af van het gehalte van de metalen in het water, alsmede van de soort kroos.

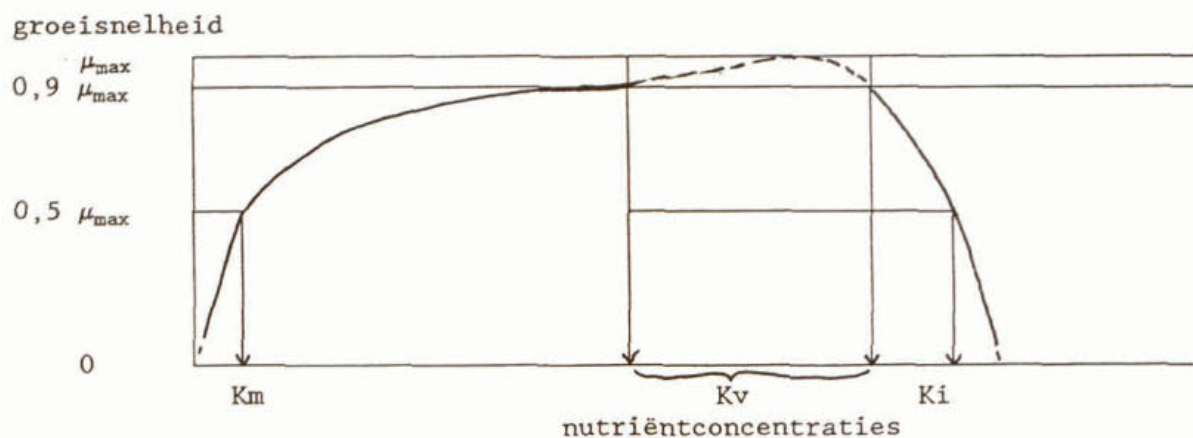
Kroossoorten zijn ook in staat bepaalde organische microverbindingen te accumuleren. Voorbeelden hiervan zijn PCB's, DDT en endrin<sup>9</sup>.

### 2.1.9 groeisnelheid en nutriëntconcentratie

Bij de bespreking van de relatie tussen groeisnelheid en nutriëntconcentraties worden als groeiparameters de volgende termen gehanteerd:

- $K_m$ : de nutriëntconcentratie die nodig is om 50% van de maximale groeisnelheid te bereiken ( $0,5 \mu_{max}$ )
- $K_v$ : de nutriëntconcentratie waarbij de groeisnelheid  $\geq 0,9 \mu_{max}$  is (groeiverzadigingsconcentratie)
- $K_i$ : de nutriëntconcentratie waarbij 50% remming van de maximale groeisnelheid optreedt ( $EC_{50}$ )

De grafische presentatie van de groeiparameters wordt weergegeven in figuur 5.



Figuur 5. De relatie tussen groeisnelheid van kroos en nutriëntconcentratie van het kweekmedium





Op basis van de gegevens van een onderzoek naar de relatie tussen de groeisnelheid van verschillende kroossoorten en de nutriëntconcentraties<sup>28</sup> zijn de waarden bepaald voor Km, Kv en Ki (zie tabel 7 en 8).

soort kroos	groeiparameters (mg P.l <sup>-1</sup> )			maximale groeisnelheid*
	Km	Kv	Ki	$\mu_{\max}$ (d <sup>-1</sup> )
L. minor	0,005	0,7-190	580	0,27
L. gibba	0,020	0,3-70	500	0,33
S. polyrhiza	0,020	0,2-60	230	0,37

Tabel 7. Groeiparameters en maximale groeisnelheid voor fosfaat bij verschillende soorten kroos<sup>28</sup>

\* Temperatuur = 25 °C, lichtintensiteit = 18.500 lux

soort kroos	groeiparameters (mg N.l <sup>-1</sup> )			maximale groeisnelheid*
	Km	Kv	Ki	$\mu_{\max}$ (d <sup>-1</sup> )
L. minor	0,040	1,1-430	800	0,27
L. gibba	0,060	0,8-380	380	0,27
S. polyrhiza	0,250	2,7-430	800	0,32

Tabel 8. Groeiparameters en maximale groeisnelheid voor stikstof bij verschillende soorten kroos<sup>28</sup>

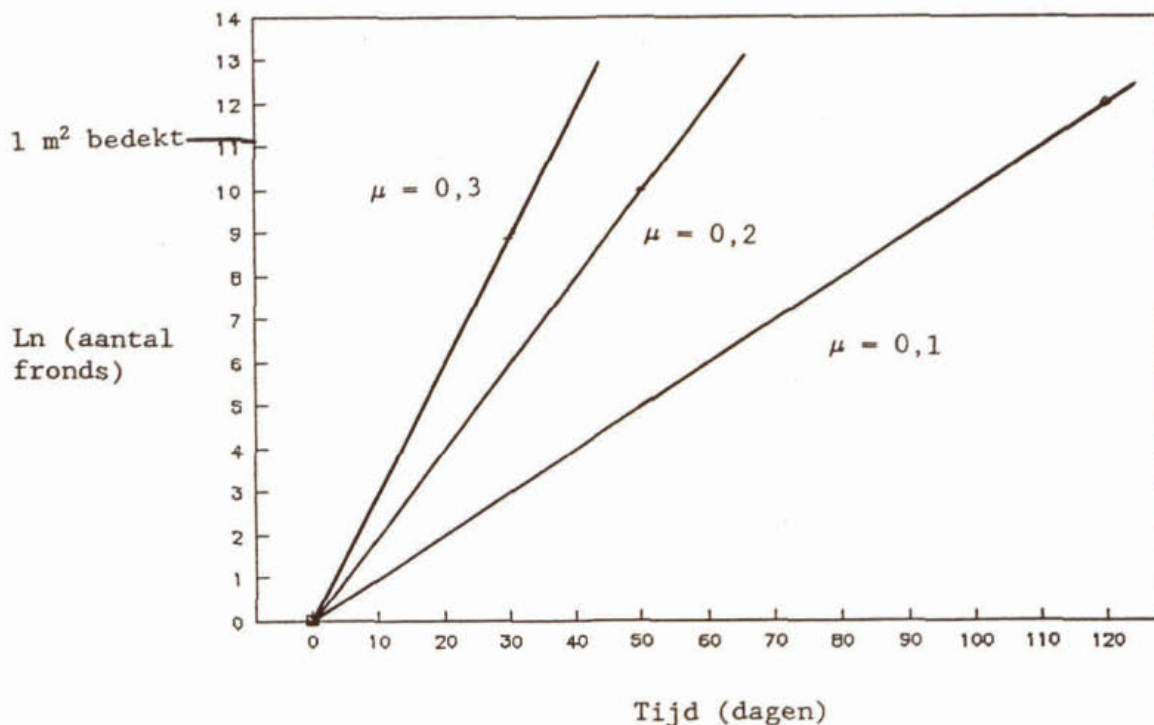
\* Temperatuur = 25 °C, lichtintensiteit = 18.500 lux

#### 2.1.10 groeisnelheid en bedekkingsgraad

Figuur 6 geeft de relatie weer tussen de tijd en de kroosbedekking (in aantal fronds) bij verschillende groeisnelheden. Voor elke groeisnelheid kan worden bepaald na hoeveel tijd 1 m<sup>2</sup> bedekt is, uitgaande van 1 frond. Bij een gemiddelde frondoppervlakte van 15 mm<sup>2</sup> zijn voor de vorming van een dergelijk kroosdek 6,7x10<sup>4</sup> fronds nodig.

Gezien de levensduur van de fronds en de exponentiële groei kan de afsterving van fronds verwaarloosd worden. Verlies van fronds als gevolg van predatie of passieve migratie door waterstroming en wind is buiten beschouwing gelaten.

Uit figuur 6 blijkt dat bij een hoge groeisnelheid ( $\mu = 0,3 \text{ d}^{-1}$ ) één frond na 37 dagen een bedekking oplevert 1 m<sup>2</sup>. Bij lage groei ( $\mu = 0,1 \text{ d}^{-1}$ ) is dit circa 111 dagen. Bij een groeisnelheid van 0,2 d<sup>-1</sup> wordt een bedekking van 1 m<sup>2</sup> bereikt na 56 dagen.



Figuur 6. Ontwikkeling van een kroospopulatie bij verschillende groeisnelheden

#### 2.1.11 concurrentie

De belangrijkste concurrenten van Lemnaceae zijn planten met dezelfde groeivorm (andere Lemnaceae, Azolla). Wortelende waterplanten (Typha, Carex, Phragmites, Scirpes) zijn concurrerend voor wat betreft licht en nutriënten. Dichte algenmatten zorgen eveneens voor concurrentie<sup>34</sup>.

In nutriëntenarme wateren of bij grote stroming is de concurrentiepositie van Lemnaceae zwak in vergelijking met veel andere waterplanten<sup>6</sup>. Lemnaceae blijken echter een sterke concurrentiepositie te bezitten in kleine, rustige wateren met veel nutriënten. Met name submerse soorten zijn hier schaars. De enige submerse soort die onder dichte kroosmatten aangetroffen wordt, is *Ceratophyllum demersum*<sup>35</sup>. De overige planten die hier samen met kroossoorten aangetroffen worden zijn soorten die boven het wateroppervlak uit kunnen groeien of grote drijvende bladeren kunnen vormen (*Nymphaea*, *Nuphar*).

#### concurrentie om licht

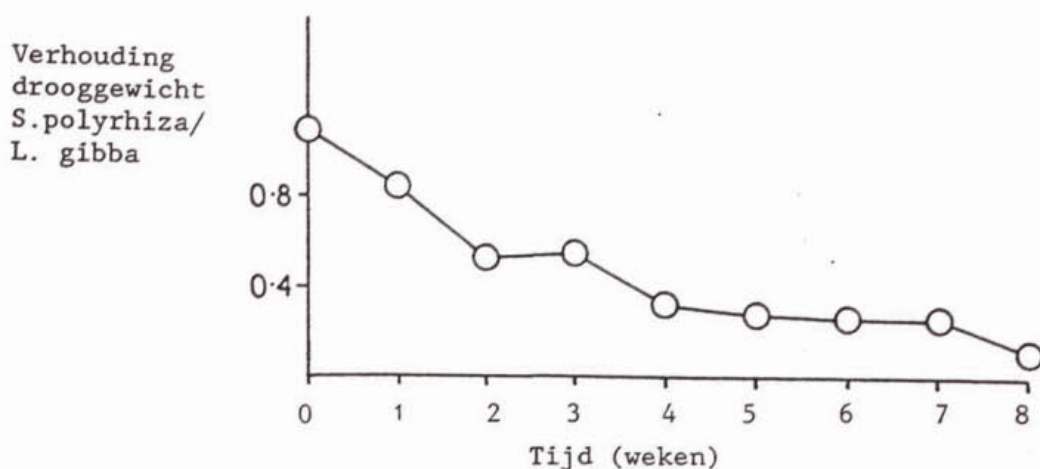
In een studie onder laboratorium- en veldcondities bleek *L. gibba*, vooral bij hogere temperaturen, duidelijk voordeel te hebben van de bolle ('gibbous') vorm van de fronds. De platte fronds van *L. minor*

werden 'overgroeid' door de *L. gibba*-fronds, waardoor de eerstgenoemde minder licht ter beschikking hadden en groei-limitatie optrad<sup>24</sup>. Zoals al eerder vermeld heeft *L. gibba*, onder dezelfde omstandigheden, in veld en laboratorium een wat hogere groeisnelheid dan *L. minor*. De biomassa in het veld is voor *L. gibba* eveneens hoger dan bij *L. minor*, met een maximale biomassa van respectievelijk 150 en 50 g d.s..m<sup>-2</sup>.

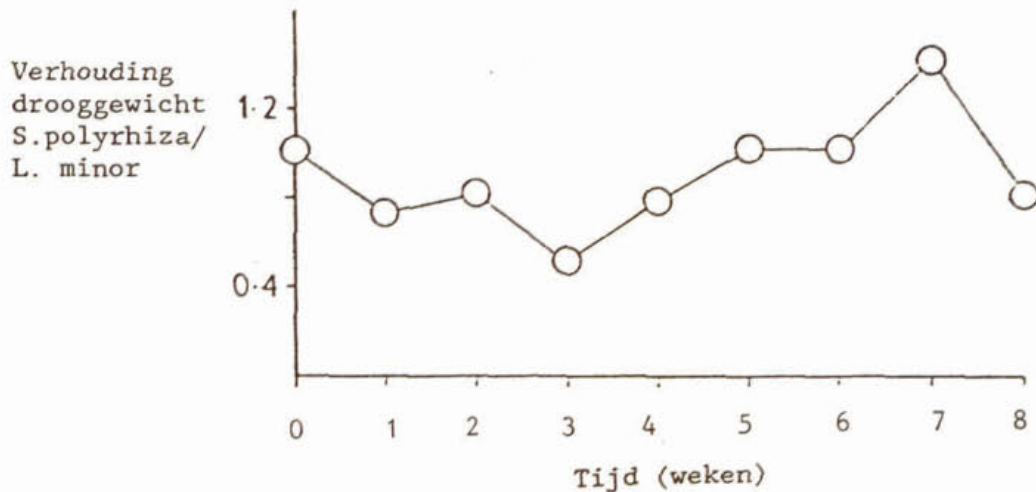
Bovengenoemde aspecten van concurrentie kunnen de reden zijn dat *L. gibba* vooral in nutriëntenrijke visvijvers voorkomt en het verspreidingsgebied van *L. minor* bestaat uit relatief nutriëntenarme en koude wateren<sup>24</sup>.

Uit een studie<sup>25</sup> naar de concurrentie om licht bleek dat *L. gibba* in staat was *S. polyrhiza* te verdringen in self-crowding mengcultures (zie figuur 7). In mengcultures van *S. polyrhiza* met *L. minor* trad geen dominantie van één van beide soorten op (zie figuur 8). De verdringing tussen *L. minor* en *L. gibba* kon niet bepaald worden omdat de niet-bolle vorm van *L. gibba* niet te onderscheiden is van *L. minor*.

Het totaal drooggewicht van de mengcultures was steeds constant. Het gemiddeld frondgewicht van de soort die verdrongen, werd nam in de loop van de tijd af.



Figuur 7. De verhouding in drooggewicht tussen *S. polyrhiza* en *L. gibba* in een mengculture<sup>25</sup>



Figuur 8. De verhouding in drooggewicht tussen S. polyrhiza en L. minor in een mengcultuur<sup>25</sup>

De volgende reeksen werden vastgesteld voor de concurrentiepositie van de verschillende soorten:

- relatieve (intrinsieke) groeisnelheid in monocultures:  
L. minor > L. gibba > S. polyrhiza;
- groeisnelheid in self-crowding monocultures:  
S. polyrhiza > L. gibba > L. minor;
- opbrengst per monocultuur:  
S. polyrhiza > L. minor > L. gibba;
- succes in gemengde self-crowding cultures:  
L. gibba > S. polyrhiza = L. minor of  
L. gibba > S. polyrhiza > L. minor.

Een betere concurrentiepositie was niet gecorreleerd aan de groeisnelheid van de monocultures, maar werd waarschijnlijk bepaald door morfologische eigenschappen zoals bijvoorbeeld de aanwezigheid van aerenchym of de bolle ('gibbous') vorm van L. gibba-fronds.

Concurrentie om licht vindt ook plaats met andere waterplanten. In de loop van het seizoen kan het effect op de groeisnelheid van kroos en de biomassa echter sterk variëren<sup>34</sup> (zie tabel 9).

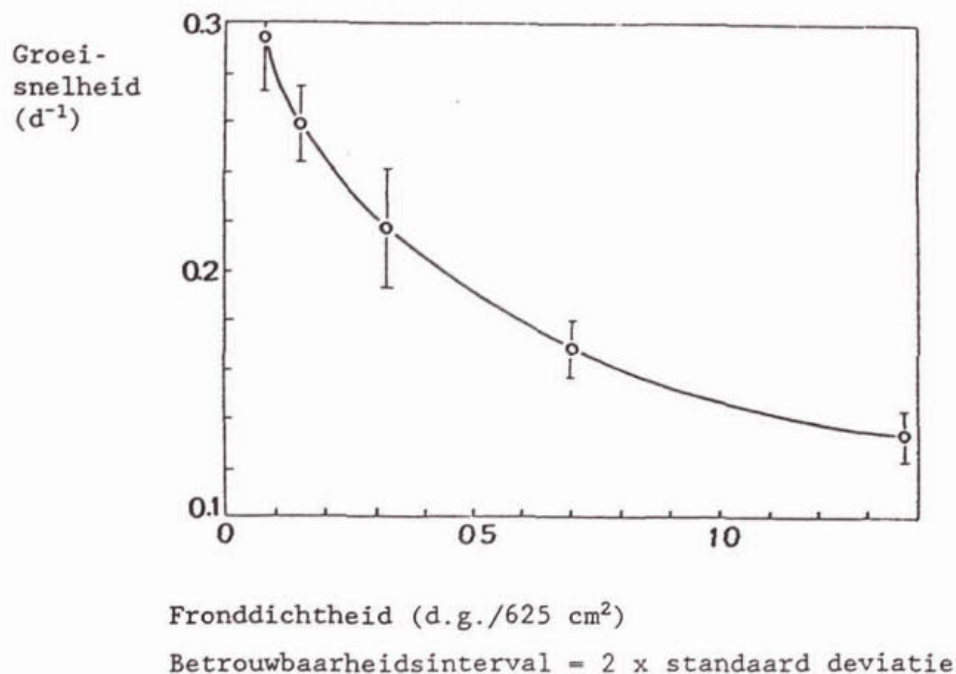
plaats	omstandigheden	$W_{max}^*$ (g d.s..m <sup>-2</sup> )	periode	groeisnelheid (d <sup>-1</sup> )		
				min.	gem.	max.
Opatovicky	open water	20	3 mei-28 aug.	0,0105	0,0015	0,183
	Phragmitetum communis	7	3 mei- 1 aug.	0,005	0,078	0,143
Nesyt	open water	50-150	15 mei-26 juni		0,295	
	Typhetum angustifoliae	50-90	15 mei-30 juli	0,113	0,195	0,279
	open vegetatie:					
	Typhetum angustifoliae	9-10	24 mei-26 juli	0,006	0,126	0,241
	dichte vegetatie:					
	Bolboschoenetum maritimi	80	12 mei-26 juli	0,155	0,215	0,288
	Phragmitetum communis		15 mei-30 juli	0,067	0,100	0,176
		12-80	24 mei-26 juni	0,035	0,081	0,118

Tabel 9. Maximale biomassa en groeisnelheden van een Lemnetum gibbae-gemeenschap in twee Tsjecho-Slowaakse visvijvers gedurende de periode 1971-1973<sup>34</sup>

\*  $W_{max}$  = maximale biomassa

#### concurrentie om ruimte

De groeisnelheid van kroossoorten wordt onder andere bepaald door de fronddichtheid. De groeisnelheid neemt exponentieel af bij toenemende fronddichtheid (zie figuur 9). Deze afname is het gevolg van de diverse nadelige effecten van self-crowding, waarvan de concurrentie om ruimte de belangrijkste is<sup>33</sup>.



Figuur 9. Groeisnelheid van kroos als functie van de fronddichtheid<sup>33</sup>

concurrentie om nutriënten

In een studie naar de concurrentie om nutriënten tussen *S. polyrhiza*, *W. arrhiza*, *L. minor* en *L. gibba* bleek de concurrentiekracht niet direct gerelateerd te zijn aan de groeisnelheden in monocultures, maar aan de mogelijkheid nutriënten op te nemen. Hoe groter het adsorberende oppervlak in het water en hoe dieper de adsorptieorganen, hoe groter de concurrentiekracht<sup>5</sup>. Opvallend is dat hier verondersteld wordt dat de wortels wel een belangrijke functie hebben als nutriënt-absorberend orgaan (zie ook 2.1.1).

De concurrentievolgorde van de geteste soorten met betrekking tot de opname van nutriënten was: *S. polyrhiza* > *L. gibba* > *L. minor* > *W. arrhiza*<sup>5</sup>.

Tabel 10 geeft een overzicht van de resultaten van concurrentie-experimenten met *L. turionifera*, *W. borealis* (beide niet in Nederland voorkomend) en *S. polyrhiza* (wel in Nederland voorkomend).

N/P-verhouding: soort	groeisnelheid (d <sup>-1</sup> en % t.o.v. monocultuur)					
	150	2,7	0,2	150	2,7	0,2
<i>L. turionifera</i> monocultuur	0,19	0,30	0,28	100	100	100
<i>S. polyrhiza</i> monocultuur	0,16	0,23	0,20	100	100	100
<i>W. borealis</i> monocultuur	0,005	0,14	0,13	100	100	100
<i>L. turionifera</i> in conc. met <i>S. polyrhiza</i>	0,16	0,23	0,21	82	77	77
<i>S. polyrhiza</i> in conc. met <i>L. turionifera</i>	0,09	0,15	0,15	58	67	78
<i>L. turionifera</i> in conc. met <i>W. borealis</i>	0,21	0,30	0,29	100	100	100
<i>W. borealis</i> in conc. met <i>L. turionifera</i>	0,005	0,01	0,02	100	7	15

Tabel 10. Groeisnelheid van kroos in monocultuur en met concurrentie bij verschillende N/P verhouding<sup>36</sup>

Experimenten betreffende concurrentie van kroossoorten geven de volgende resultaten<sup>6</sup>:

1. bij een goede nutriëntenvoorziening en milde klimaatomstandigheden (gemiddelde wintertemperatuur hoger dan -1°C; gemiddelde zomertemperatuur lager dan 26°C) domineert *L. gibba*;
2. bij ongunstige nutriëntenvoorziening domineert *S. polyrhiza* in regio's met warme zomers en domineert *L. minor* in regio's met koele zomers;
3. in wateren met een constant laag fosfaatgehalte in het groeiseizoen kan *L. trisulca* domineren doordat deze soort het snelst het uit het sediment vrijkomende fosfaat kan opnemen;
4. in wateren met onvoldoende nutriënten in regio's met milde winters en warme zomers kan *W. arrhiza* domineren, daar deze soort

snel groeit bij lage nutriëntenconcentraties, ongunstige perioden in de vorm van turionen kan overbruggen en als turion mogelijk nutriënten uit het sediment kan opnemen.

#### *groeistimulerende en groeiremmende stoffen*

De verschillende soorten Lemnaceae brengen verschillende verbindingen in het water die in kleine hoeveelheden frondgroei stimuleren, maar deze in grotere hoeveelheden doen afremmen. Vooral *S. polyrhiza* en in mindere mate *L. gibba* zijn gevoelig voor deze stoffen. De betreffende stoffen beïnvloeden waarschijnlijk de stikstofomzetting. Bij aanwezigheid van deze stoffen hebben de fronds een hogere verhouding nitraatgehalte/drooggewicht dan in oplossingen waar de stoffen verwijderd zijn met actieve kool<sup>5</sup>.

Uit onderzoek naar de allelopathische effecten van water- en moerasplanten bleek de frondgroei van *L. minor* geremd te worden door 12 van de 16 plantenextracten in hoge concentraties (250 g.l<sup>-1</sup>) en door 5 van de 26 bij lagere concentraties (125 g.l<sup>-1</sup>). Bij het experiment werd gebruik gemaakt van *Nymphaea odorata* bladeren + stengels, *Myriophyllum aquaticum*, *Nymphaea odorata* rhizomen\* + wortels. Door deze laatste plantenextracten werd de frondreproductie met meer dan 68% geremd.

In de hoogste concentratie (250 g.l<sup>-1</sup>) remde extract van *Nymphaea odorata* bladeren + stengels 98% van de frondreproductie, 38% van de plantbiomassa en 72% van het totaal chlorofyl.

#### 2.1.12 *verspreiding van kroos*

Lemnaceae zijn klein, vrijlevend en drijvend en daardoor gemakkelijk te verplaatsen via waterstroming (o.a. veroorzaakt door hoogteverval en wind). Vanwege de snelle verspreiding worden Lemnaceae vaak aangetroffen als pionierplanten.

Transport via dieren als rat, muskusrat, waterhoen, eend is ook een belangrijk verspreidingsmechanisme van kroos. In incidentele gevallen blijkt ook verspreiding via de wind plaats te vinden. De afstand van verplaatsing wordt vooral bepaald door de gevoeligheid van fronds voor uitdroging<sup>27</sup>: naarmate de frond minder snel uitdroogt, kan het gedurende langere tijd transport via dier of wind overleven.

#### 2.1.13 *turionen en rustfronds*

Veel Lemnaceae-soorten zijn onder ongunstige omstandigheden in staat inactieve (niet groeiende) fronds te vormen. Een turion is een inactief frond dat naar de bodem zakt, een rustfrond blijft drijven op het water.

Inactieve fronds, met name turionen, slaan veel zetmeel op. Het relatieve drooggewicht van deze fronds is veel groter dan bij actieve fronds.

Turionen zijn relatief klein en wortelloos. Deze inactieve fronds zakken naar de bodem als gevolg van reductie van de luchtholten en een verhoging van het zetmeelgehalte. Turionen worden onder andere aangetroffen bij *S. polyrhiza* en *W. arrhiza*. De turionen van *S. polyrhiza* zijn erg tolerant voor anaërobe omstandigheden, zij

verdragen echter geen uitdroging. Turionen tolereren temperaturen van  $-8^{\circ}\text{C}$  en  $+50^{\circ}\text{C}$  voor minstens 24 uur. Twee dagen bij  $-12^{\circ}\text{C}$  of één dag bij  $+60^{\circ}\text{C}$  is echter lethaal<sup>35</sup>.

Rustfronds zijn relatief klein en dik. Rustfronds komen onder andere voor bij *L. gibba* en *L. minor*.

De vorming van turionen en van rustfronds wordt gestimuleerd door factoren als een tekort aan mineralen, gereduceerde daglengte, lage nachttemperatuur, rood licht, een hoge lichtintensiteit en een hoog  $\text{CO}_2$ -gehalte<sup>9</sup>.

Turionvorming bij *S. polyrhiza* is onder andere gevonden bij lage fosfaat-, nitraat- en sulfaatgehaltes<sup>35</sup>. Klonen vertonen onderling verschil in reactie op de omstandigheden. Ook een endogeen seizoensritme lijkt de turionvorming te beïnvloeden. Toevoeging van sucrose of glucose stimuleert bij *S. polyrhiza* en *W. arrhiza* de vorming van turionen.

De vorming van rustfronds bij andere soorten wordt ook door bovengenoemde factoren gestimuleerd<sup>6</sup>.

Turionen kunnen gedurende meerdere maanden overleven. De lengte van de rustfase van turionen is erg complex en is onder meer afhankelijk van de turion-inducerende factoren.

De volgende factoren onderbreken de rustfase van turionen bij *S. polyrhiza*: bepaalde metabolische remmers, osmotische stress, lange dagen en stikstofdeficiëntie (wanneer turion is gevormd bij relatief hoog stikstofgehalte)<sup>9</sup>.

Bij een temperatuur boven  $15^{\circ}\text{C}$  ontkiemen de turionen van *S. polyrhiza*<sup>35</sup>. Bij veldonderzoek in Lake Michigan werd voor *S. polyrhiza* ontkieming geconstateerd bij een watertemperatuur van  $17,9^{\circ}\text{C}$ <sup>36</sup>.

Bij beëindiging van de rustfase vormen de turionen zuurstof als het gevolg van fotosynthese. Met deze zuurstof worden interne holten gevuld, waardoor het soortelijk gewicht afneemt en het plantje naar het oppervlak van het water kan stijgen.

## 2.2 Kroosdekken van Lemnaceae

### 2.2.1 *vorming van kroosdekken*

De groeicurve van een kroospopulatie zoals deze zich ontwikkelt in een laboratoriumcultuur kan opgesplitst worden in drie delen<sup>25</sup>:

#### Fase I (exponentiële groei)

De populatiegroei per tijdseenheid is een functie van het aantal fronds. Limitatie van groeifactoren treedt niet op.

#### Fase II (lineaire groei)

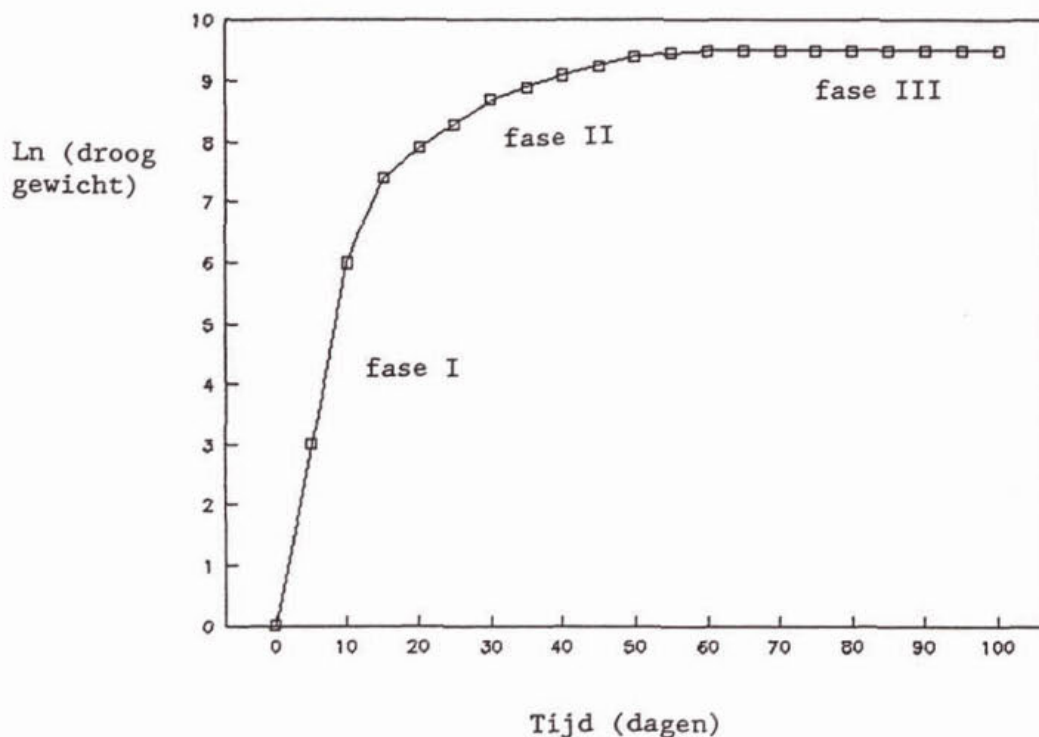
Er vindt ophoping binnen de populatie plaats en er treedt limitatie op van een of meer groeifactoren. De groei van de populatie wordt nu bepaald door de beperkingen van de omgeving (ruimte, licht, nutriënten) en niet door de omvang van de populatie.



Fase III (geen netto groei)

Na verloop van tijd bereikt de populatie een 'steady state', waarbij er een evenwicht is tussen het aantal afstervende fronds en de aangroei met jonge fronds.

Het verloop van de groeicurve is soortspecifiek. Figuur 10 geeft een voorbeeld van een groeicurve van een monocultuur van een self-crowding kroospopulatie, met daarin aangegeven de verschillende fasen van groei.



Figuur 10. Ontwikkeling van het drooggewicht bij een self-crowding monoculture van kroos

### 2.2.2 biomassa en productiviteit

De hoogste groeisnelheid van Lemnaceae is een verdubbeling in circa 24 uur ( $\mu \approx 0,7 \text{ d}^{-1}$ ). Deze groeisnelheid resulteert in een toename van  $1 \text{ gram} \cdot \text{gram}^{-1}$  drooggewicht per dag, ofwel  $64 \text{ gram} \cdot \text{gram}^{-1}$  drooggewicht per week. Ter vergelijking: voor maïs is dit 'slechts'  $2,3 \text{ gram} \cdot \text{gram}^{-1}$  drooggewicht per week. Deze theoretische opbrengst wordt in de natuur echter nooit bereikt, daar temperatuur, licht en nutriëntencondities nooit gedurende het gehele seizoen optimaal zijn.

Bij veldexperimenten in Tsjecho-Slowaakse visvijvers werden opbrengsten waargenomen van circa  $4 \text{ gram} \cdot \text{gram}^{-1}$  drooggewicht per week voor *L. gibba*. Lemnaceae groeien minstens tweemaal zo snel als andere hogere planten<sup>37</sup>.

De gemiddelde drooggewicht-productie op jaarbasis voor Lemniden werd in India (6) vastgesteld op 2,45 tot 4,14 g.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup>. De afzonderlijke soorten droegen hierin als volgt bij:

L. minor	0,5 -1,4	g.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup>
L. gibba	0,73-1,5	g.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup>
L. trisulca	0,56-1,06	g.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup>
S. polyrhiza	0,4-1,16	g.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup>

Voor Wolffia is in Thailand een jaaropbrengst vastgesteld van 10,5 x 10<sup>6</sup> g ds.ha<sup>-1</sup> 15. Dit komt neer op een gemiddelde drooggewichtproductie van circa 2,9 g.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup>.

De biomassa per oppervlakte-eenheid van Lemnaceae in de natuur is relatief laag in vergelijking met andere water- en landplanten. Dit is het gevolg van de specifieke laagvormige groeivorm en het relatief lage soortelijk gewicht. Tabel 11 geeft een overzicht van de biomassa van enkele kroosdekken.

soort	biomassa (g ds.m <sup>-2</sup> )	opmerkingen	bron
L. minor	50	max. biomassa (Tsjecho-Slowakije)	[24]
L. gibba	100-150	max. biomassa (Tsjecho-Slowakije)	[24, 33]
Kroos	185	max. biomassa (India)	[38]
Kroos	circa 300	max. biomassa (visvijvers Tsjecho-Slowakije)	[39]
S. polyrhiza	114	gem. seizoenbiomassa (Japan)	[40]
Kroos	298 (13-1631)	gem. seizoenbiomassa (incl. kroosopstuwing; Zuid-Holland)	[41]
Kroos	186 (13-522)	gem. seizoenbiomassa (excl. kroosopstuwing; Zuid-Holland)	[41]

Tabel 11. Biomassa van kroosdekken

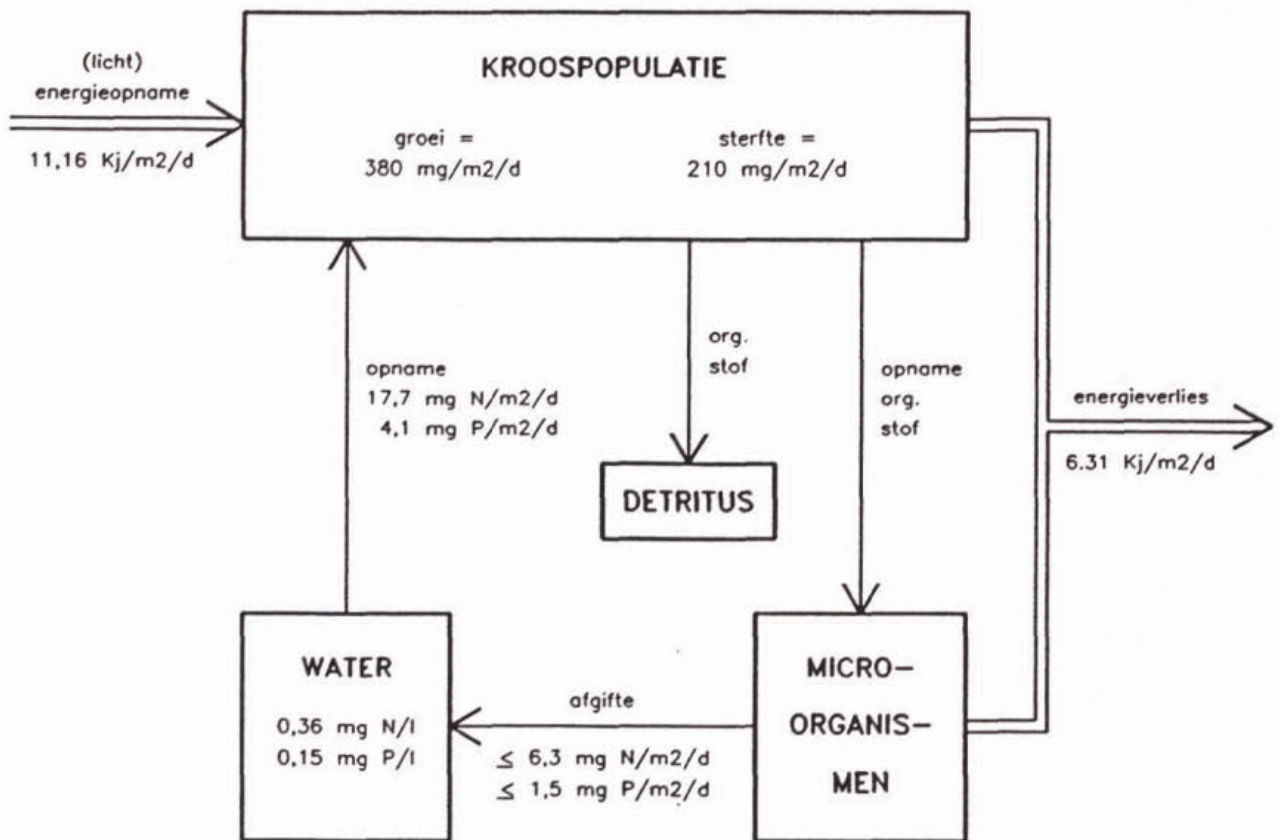
De in Nederland gevonden gemiddelde seizoenbiomassa's zijn hoog vergeleken met literatuurwaarden. Uitgezonderd een visvijver in Tsjecho-Slowakije zijn zelfs de maximale biomassa's overal lager.

Door de hoge groeisnelheid en snelle decompositie na de relatief korte levenscyclus is kroos van groot belang voor de energiestroom en nutriëntencycli in visvijvers en sloten.

In figuur 11 wordt de (bio)massa- en energiestroom van een Lemnaceae ecosysteem schematisch weergegeven.

Lemnaceae-detritus kan zeer snel afgebroken worden. De biomassa neemt af met 50% binnen 10 à 20 dagen. Deze halfwaardetijd van detritus neemt exponentieel toe bij afname van de temperatuur<sup>6</sup>. In de zomer treedt dus veel recycling op van stoffen en in de winter draagt het afgestorven kroos bij aan de vorming van de waterbodem.

Een duidelijk beeld van de veranderingen in de biomassa en produktiviteit in de loop van het groeiseizoen is uit de literatuur niet verkregen.



Figuur 11. Biomassa- en energiestroom in een Lemnaceae-ecosysteem in groeifase II<sup>14</sup>

### 2.2.3 frond-dichtheden en dikte van kroosdekken

Tabel 12 geeft een overzicht van de door diverse auteurs vastgestelde aantallen fronds per  $\text{m}^2$  in veldsituaties. In geen van deze studies was aangegeven wat het bedekkingspercentage en de dikte van de kroosdekken was.

Het totaal aantal fronds in gesloten kroosdekken is erg variabel. Factoren die het aantal fronds beïnvloeden zijn:

- de dichtheid ('pakking') van het kroosdek;
- de dikte van het kroosdek;
- de soortensamenstelling;
- de (gemiddelde) grootte van de fronds van de afzonderlijke soorten.

De gemiddelde dikte van de kroosdekken in Zuid-Hollandse poldersloten bedraagt  $3 \text{ cm}$ <sup>41</sup>.

De maximale dikte van het kroosdek van een overstortslot in Bodegraven was  $1,0 \text{ cm}$ . De gemiddelde dikte over het groeiseizoen was hier  $0,8 \text{ cm}$ <sup>42</sup>.

soort	fronddichtheid (aantal. m <sup>-2</sup> )	land	bron
S. polyrhiza	10.000- 29.000	India (Kashmir)	[43]
L. gibba	16.000- 89.000	India (Kashmir)	[43]
L. minor	18.000- 84.000	India (Kashmir)	[43]
Totaal kroos	44.000-202.200	India (Kashmir)	[43]
Kroos	40.000-140.000	Duitsland	[44]
Kroos	800.000	USA	[45]
S. sp.	200.000	USA	[45]
W. sp.	2.000.000	USA	[45]

Tabel 12. Fronddichtheid in kroosdekken

#### 2.2.4 soortensamenstelling en bedekking

Binnen Lemnaceae-gemeenschappen bestaat gedurende het groeiseizoen vaak een duidelijke verschuiving voor wat betreft de bedekkingsgraad van de verschillende soorten. Deze veranderingen kunnen zowel opgevat worden als een karakteristiek van één afzonderlijke associatie, of als verschillende associaties die elkaar in de loop van het groeiseizoen vervangen. Tabel 13 geeft een overzicht van de ontwikkeling van bedekkingsgraden in een kroosvegetatie in Californië.

soort	bedekkingsgraad op verschillende tijdstippen*								
	1 apr	19 mei	9 jul	6 aug	7 sep	29 sep	8 nov	4 dec	10 jan
L. gibba	1	1	2	2	2	2	1	+	+
L. minor	2	3	2	2	2	2	1	+	+
L. turionifera	+	+	1	2	2	2	+	+	+
L. minuscula	+	1	2	1	1	1	+	+	+
W. globosa	+	2	4	5	5	5	2	1	+
A. filiculoides	+	+	+	+	+	+	1	3	5

Tabel 13. Veranderingen in bedekkingsgraad van verschillende kroossoorten van een kroosvegetatie in een vijver in Californië, U.S.A.<sup>6</sup>

- + = bedekking <1%
- 1 = bedekking 1-5%
- 2 = bedekking 5- 25%
- 3 = bedekking 25- 50%
- 4 = bedekking 50- 75%
- 5 = bedekking 75-100%

Voorbeelden van de veranderingen in bedekking en samenstelling van kroosvegetaties in Nederland over het volledige groeiseizoen zijn in de literatuur niet aangetroffen.

Uit persoonlijke mededelingen en observaties blijkt dat vaak een duidelijke verschuiving waargenomen wordt. Het meest opvallend is de vervanging van Lemna-vegetaties door Azolla in de periode augustus-oktober. Dit verschijnsel treedt ook op in het hierboven gegeven voorbeeld, zij het wat later in het seizoen. Een verklaring hiervoor is in de literatuur niet aangetroffen.

### 2.2.5 *invloed van gesloten kroosdekken op biotische componenten van het aquatisch ecosysteem*

In Zuid-Hollandse poldersloten werd waargenomen dat zowel het aantal als het gewicht van bodembewonende fauna (wormen en muggelarven) negatief werd beïnvloed door de aanwezigheid van kroosbedekkingen<sup>46</sup>. Ook in een onderzoek aan overstortsloten in Bodegraven bleek dat door de aanwezigheid van een kroosdek het aantal soorten van de macrofauna-gemeenschap sterk verminderde. Een integraal onderzoek naar de effecten van kroosdekken op alle biotische (en abiotische) componenten van het aquatisch ecosysteem is zover bekend niet verricht. Niettemin wordt in de literatuur<sup>47</sup> opgemerkt dat het water onder een Lemnaceae-dek in het algemeen veel minder producenten en meer detritivoren en carnivoren bevat dan water zonder gesloten kroosdek. De gehalten chlorofyl en eiwit in water onder een kroosdek zijn respectievelijk 33% en 66% van die in onbedekt water.

### 2.2.6 *invloed van gesloten kroosdekken op de abiotische componenten van het ecosysteem*

#### *temperatuur*

De temperatuurfluctuaties in het water zijn bij aanwezigheid van een kroosdek geringer (4,5°C) dan bij afwezigheid (6,5°C). In de periode juni - september was de gemiddelde temperatuur onder kroosdekken 2 - 4°C lager dan daarbuiten (gemeten op 25 cm diepte)<sup>6,47</sup>.

In met Lemnaceae bedekte wateren is de temperatuur aan het oppervlak veel hoger dan bij onbedekte wateren. 's Nachts is de temperatuur van het kroosdek lager dan die van het open water<sup>9</sup>.

#### *licht*

De lichtintensiteit onder een kroosdek is erg laag. Een gesloten dek van *S. polyrhiza* reduceert de lichtintensiteit tot circa 1% van de waarde die gevonden wordt bij onbedekt water<sup>5</sup>.

#### *zuurstof*

Het zuurstofgehalte onder een kroosdek daalt door een afnemende assimilatie van het fytoplankton bij gereduceerde lichtintensiteit. Uiteraard leiden ook de veranderingen in flora- en faunasamenstelling tot wijzigingen in zuurstofproductie en -consumptie.

De afname in lichtintensiteit onder kroosdekken tot circa 1% leidt tot een reductie van de fytoplanktonassimilatie tot 2-5%. Het zuurstofgehalte neemt hierdoor af met 8 tot 14 mg O<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup> 5.

Het kroosdek vertraagt de waterbeweging en reduceert hiermee de menging van water met zuurstof uit de lucht. Door kroos (*L. minor*; *S. polyrhiza*) geproduceerde zuurstof ontwijkt naar de atmosfeer en leidt niet tot verhoging van het zuurstofgehalte in het water<sup>39</sup>.

#### *organische stof*

Het gehalte aan organische stof in het water is bij aanwezigheid van een kroosdek in het algemeen hoger dan bij afwezigheid. Het lagere zuurstofgehalte heeft namelijk een verminderde afbraak tot gevolg.

## *H<sub>2</sub>S*

In wateren met kroosbedekking is het H<sub>2</sub>S-gehalte hoger dan in wateren zonder kroosdek. Door het lagere zuurstofgehalte ontstaat eerder anaërobe afbraak, die gepaard gaat met de vorming van H<sub>2</sub>S. Onder een kroosdek zijn op 20 cm diepte H<sub>2</sub>S-gehaltenes van 5 mg.l<sup>-1</sup> gemeten<sup>44</sup>.

## *pH*

De pH wordt door de aanwezigheid van een kroosdek beïnvloed. Vooral door het verhoogde CO<sub>2</sub>-gehalte (respiratie, afbraak) kan de pH tot 2,5 dalen<sup>9</sup>. In de meeste Nederlandse oppervlaktewateren is de natuurlijke pH relatief hoog (8 tot 9).

## *fosfaat*

Anaërobe condities onder kroosdekken kunnen leiden tot het vrijkomen van fosfaat, en mogelijk ook Fe<sup>2+</sup> en Mn<sup>2+</sup>, uit het sediment<sup>48</sup>. Het daadwerkelijk optreden van dit verschijnsel bij anaërobie onder kroosdekken is echter nog niet experimenteel vastgesteld.

## 2.3 Azollaceae

Met de verzamelnaam 'kroos' worden naast de Lemnaceae ook de Azollaceae aangeduid. Beide families zijn goed van elkaar te onderscheiden. Lemnaceae zijn een primitieve vorm van hogere planten terwijl de Azollaceae tot de varens behoren.

Evenals de Lemnaceae behoren de Azollaceae tot de pleustofyten. Azollaceae bestaan uit een korte, vertakte stengel waaraan wortels zitten. Het stengeltje met zijtakken wordt bedekt door kleine, elkaar overlappende blaadjes<sup>27</sup>.

De Azollaceae worden in Nederland vertegenwoordigd door twee soorten; *Azolla filiculoides* (grote kroosvaren) en *A. caroliniana* (kleine kroosvaren). Beide soorten zijn in de 19e eeuw (opnieuw) geïntroduceerd in Europa. *A. filiculoides* veroorzaakt sindsdien in veel regio's grote overlast.

*A. caroliniana* is in Nederland op de meeste plaatsen vrij zeldzaam. In deze studie zal de aandacht dan ook hoofdzakelijk uitgaan naar *A. filiculoides*. De literatuur inzake Azollaceae is echter erg beperkt.

### 2.3.1 *reproductie*

Reproductie van *Azolla* vindt plaats via sporen. De vorming van sporocarpes wordt geïnduceerd door matvorming van *Azolla* en vindt in gematigde streken vooral in de zomermaanden plaats. Er worden mannelijke of vrouwelijke sporen gevormd, die in het water vrijkomen. Bevruchting vindt onder water plaats. De gevormde zygote groeit verder uit tot een zaailing. Wanneer deze zaailingen 1 à 2 blaadjes hebben, stijgen ze op naar het wateroppervlak om hier verder uit te groeien.

### 2.3.2 *chemische samenstelling*

Tabel 14 geeft een overzicht van de chemische samenstelling van *A. filiculoides*.

*Azolla* heeft een hoog eiwitgehalte. In de literatuur worden waarden

genoemd van 13-23,4% van het drooggewicht<sup>8</sup>.

Voor organische componenten en niet organische stoffen (as) worden de volgende gehalten gevonden:

as	9,7%-23,8%;
vet	4,4%- 6,3%;
vezels	9,5%-24,5%;
koolhydraten	6,4%-61%.

concentratie (% van d.g.)						
N	P	K	Ca	Mg	Na	Cl
2,16-4,47	0,16-0,49	1,98-2,57	0,61-0,97	0,43-0,62	0,92	2,50

Tabel 14. Chemische samenstelling van A. filiculoïdes

### 2.3.3 stikstofvastlegging uit de lucht

De meest opvallende eigenschap van Azolla is de symbiotische relatie met de stikstof-bindende cyanobacterie Anabaena azollae. Azolla levert aan Anabaena-kolonies nutriënten en een beschermende ruimte in elk blad. Van de cyanobacterie ontvangt Azolla vastgelegde atmosferische stikstof en mogelijk andere groei-bevorderende verbindingen<sup>49</sup>. De symbiotische cyanobacterie is in staat om volledig te voorzien in de eigen stikstofbehoefte en die van Azolla. Azolla kan echter ook zelf (niet atmosferische) stikstof uit de omgeving opnemen.

De snelheid van stikstof-fixatie in de symbiose komt overeen met die van de Rhizobium/vlinderbloemige-symbiose. De snelheid van stikstof-fixatie varieert per Azolla-soort (zie tabel 15).

soort	gebied	snelheid van N-fixatie (gem. kg N.ha <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup> )
A. pinnata*	Indonesië	0,28-0,44
A. filiculoïdes	Z.O. Azië	1,48
A. mexicana*	Z.O. Azië	1,17
A. pinnata*	Z.O. Azië	1,13
Azolla sp.	Volksrep. China	2,06-3,37
Azolla sp.	Volksrep. China	1,97

Tabel 15. Snelheid van stikstof-fixatie in het veld bij verschillende Azolla-soorten<sup>8</sup>

\* niet in Nederland voorkomend

Stikstof-meststoffen hebben in het algemeen een negatief effect op de groei van Azolla. Waarschijnlijk betreft dit geen direct effect op de groeisnelheid, maar een indirect effect doordat de concurrentie door andere organismen toeneemt.

Wanneer Azolla aan koude-stress blootgesteld wordt (temperatuur van

5 tot 15°C) neemt de stikstof-fixatie sterk af.

De geïsoleerde cyanobacterie is niet alleen in staat stikstof vast te leggen, maar ook om ammonium uit te scheiden<sup>49</sup>. Dit proces vindt zelfs plaats bij een concentratie van 5 mg.l<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>Cl in het medium. Uitscheiding van stikstofverbindingen naar het medium is bij diverse - niet in Nederland voorkomende - Azolla-soorten geconstateerd. Tot meer dan 20% van de gefixeerde stikstof zou zo, mogelijk in de vorm van ammonium, naar het medium kunnen verdwijnen. Het is niet onwaarschijnlijk dat ook de in Nederland voorkomende *A. filiculoides* in staat is stikstof naar het medium uit te scheiden.

#### 2.3.4 de invloed van omgevingsfactoren op de groei nutriënten

Azolla kan gemakkelijk gekweekt worden in een anorganische nutriënten-oplossing zonder aanwezigheid van stikstof. Toevoeging van sucrose leidt tot een hogere groeisnelheid. Essentiële sporenelementen zijn Mn, Co en Mo. De belangrijkste groeilimiterende nutriënt de natuurlijke situatie is fosfaat. De fosfaat-concentratie voor maximale groeisnelheid is echter niet bekend. Voor elke kg P die voor Azolla beschikbaar is zou 5 kg extra stikstof vastgelegd kunnen worden na 35 dagen van groei<sup>8</sup>. Met name bij P-deficiëntie vindt vorming van anthocyanine plaats, dat leidt tot een sterke roodkleuring. Hetzelfde proces vindt plaats in fel zonlicht.

Ijzer kan - met name in neutrale of alkaline oplossingen - groeilimiterend zijn. Diverse elementen hebben invloed op de beschikbaarheid van Fe: in neutrale oplossingen kan concurrentie bestaan tussen Mn<sup>2+</sup> en Fe<sup>2+</sup>-ionen. Bij hoge calcium-concentraties wordt de adsorptie van zowel Fe<sup>2+</sup> als Mn<sup>2+</sup> geremd. De groei van Azolla wordt sterk gestimuleerd indien het waterniveau zodanig laag is dat de wortels de bodem raken. Tekort aan mineralen wordt zo opgeheven.

#### *licht*

Groeisnelheid en snelheid van stikstof-fixatie zijn maximaal bij 20.000 tot 50.000 lux<sup>8</sup> (bij zonlicht 100 lux ongeveer gelijk aan 1 W.m<sup>-2</sup>). Een eenduidig beeld van de lichtbehoefte van Azolla is echter nog niet verkregen.

#### *pH*

Azolla kan overleven in het pH-traject van 3,5-10. Optimale groei is gevonden bij pH 4,5-7,0.

De groeisnelheid wordt beïnvloed door een directe relatie tussen lichtintensiteit en pH: hoge lichtintensiteit (60.000 lux) en hoge pH (9-10) alsmede lage lichtintensiteit (15.000 lux) en lage pH (5-6) leiden tot hoge groeisnelheid.

#### *temperatuur*

De optimale temperatuur voor groei en N-fixatie van *A. pinnata* ligt tussen 20 en 30°C met een optimum bij 27,5 °C. Afsterving vindt plaats bij een temperatuur lager dan 5°C en hoger dan 45°C. *A. filiculoides* kan echter een temperatuur van -5°C overleven. Bij hogere pH is de koude-resistentie het hoogst.



De temperatuur is van invloed op zowel het stikstofgehalte als op het natgewicht van *A. pinnata*:

bij 5°C : 1,75% N (drooggewicht) en 84% H<sub>2</sub>O (nat gewicht)  
 bij 25°C : 4,5 % N (drooggewicht) en 94% H<sub>2</sub>O (nat gewicht)  
 bij 40°C : 2,5 % N (drooggewicht) en 90% H<sub>2</sub>O (nat gewicht)

#### saliniteit

De groeisnelheid van *Azolla* neemt geleidelijk af bij toename van de saliniteit. Bij een zoutconcentratie van 1,3% (circa 33% van het gehalte van zeewater) stopt de groei van *Azolla*. Hogere concentraties leiden tot afsterving. Het optimale totaal-nutriëntgehalte ligt tussen 90 en 150 mg.l<sup>-1</sup>.

In rijstvelden met een zoutconcentratie van 1480-1872 mg.l<sup>-1</sup> verwelkten de *Azolla*-planten.

#### 2.3.5 biomassa en produktie

Tabel 16 geeft een overzicht van de biomassa van *Azolla*-vegetaties, zoals deze in het veld vastgesteld is.

soort	biomassa (g ds.m <sup>-2</sup> )	opmerkingen	Bron
<i>A. pinnata</i> *	278	max. seizoenbiomassa (India)	[8]
<i>A. mexicana</i> *	98	max. seizoenbiomassa (Z.O. Azië)	[8]
<i>A. filiculoides</i>	180-257	max. seizoenbiomassa (Z.O. Azië)	[8]
<i>A. filiculoides</i>	300	max. seizoenbiomassa (Denemarken)	[8]
<i>A. filiculoides</i>	214 (118-522)	gem. (min-max) seizoenbiomassa (Nederland)	[41]

Tabel 16. Biomassa-waarden van verschillende *Azolla*-vegetaties

\* niet in Nederland voorkomend

#### 2.3.6 dekken van *Azolla*

De fragiele structuur en hoge nutriëntbehoefte van *Azolla* voorkomen aanwezigheid in veel wateren. Sterke wind en waterbeweging leiden tot fragmentatie en afsterving van *Azolla*. In eutrofe wateren wordt echter wel massale groei van *Azolla* aangetroffen.

Het aantal *Azolla*-planten in dichte dekken varieert van 16.000 tot 20.000.m<sup>-2</sup> 49. De dikte van de dekken is erg variabel maar kan waarden van circa 10 cm bereiken<sup>50</sup>. Uit veldwaarnemingen blijkt dat de onderste planten in een dicht vegetatiedek aan het afsterven zijn. Bij snelle afbraak komen nutriënten opnieuw beschikbaar waardoor het vegetatiedek in stand kan blijven. Het water onder het vegetatiedek is vaak anaëroob, waardoor de omstandigheden voor veel organismen ongunstig zijn.

In veel landen veroorzaakt *Azolla* overlast en schade in visteelt, verstopte pompen en leidingen en veroorzaakt het obstructie in watergangen. Daarnaast bestaat de indruk dat de diversiteit van het aquatisch ecosysteem door *Azolla* aangetast wordt. De massale afsterving van *Azolla* op het einde van het groeiseizoen leidt tot een enorme nutriënten-verrijking van het oppervlaktewater.

3 DE INVLOED VAN CHEMISCHE EN FYSISCHE FACTOREN OP DE GROEI VAN KROOS

3.1 Algemeen

De aanwezigheid van kroossoorten alsmede de samenstelling van kroosvegetaties worden naast de fysische omstandigheden sterk bepaald door de chemische samenstelling van het water. Verder kunnen andere factoren als concurrentie, predatie, het eventueel uitdrogen en de aanwezigheid van herbiciden een belangrijke invloed hebben<sup>6</sup>. Lemnaceae kunnen groeien bij een breed bereik van nutriëntconcentraties.

Tabel 17 geeft een aantal waarden voor chemische en fysische eigenschappen van water waar kroos is aangetroffen.

parameter	eenheid	bereik waarbij kroos voorkomt	
		100 % van de monsters	95% van de monsters
P	mg.l <sup>-1</sup>	0,000-56	0,003-2
N	mg.l <sup>-1</sup>	0,003-43	0,02 -10
K	mg.l <sup>-1</sup>	0,5 -100	1,0 -30
Cl	mg.l <sup>-1</sup>	0,1 -4650	1 -2000
Na	mg.l <sup>-1</sup>	0,1 ->1000	2,5 -300
Ca	mg.l <sup>-1</sup>	0,1 -365	1,0 -80
Mg	mg.l <sup>-1</sup>	0,1 -230	0,5 -50
S	mg.l <sup>-1</sup>	0,03 -350	1 -200
HCO <sub>3</sub>	mg.l <sup>-1</sup>	8 -500	10 -200
e.g.v.	μS.cm <sup>-1</sup>	10 -10900	50 -2000
pH	-	3,5 -10,4	5,0 -9,5

Tabel 17. Waarden voor chemische en fysische parameters van water met Lemnaceae-vegetaties<sup>6</sup>

Lemnaceae zijn in staat gedurende enkele weken te overleven in sterk verdunde nutriëntoplossingen. Dit is mogelijk omdat de fronds veel nutriënten kunnen accumuleren. Een constante groeisnelheid is echter slechts mogelijk in water met een relatief hoog nutriëntgehalte<sup>9</sup>. In tabel 18 wordt voor enkele kroossoorten aangegeven wat de laagste concentratie van verschillende elementen is, waarbij de plant nog voorkomt in Centraal-Europese wateren.

soort: element	laagste concentratie waarbij aangetroffen (mg.l <sup>-1</sup> )			
	S. polyrhiza	L. gibba	L. minor	L. trisulca
P	0,007	0,027	0,006	0,010
N	0,04	0,22	0,04	0,04
K	1,3	2,6	0,9	2,0
Ca	18,8	23,7	11,6	40,0
Mg	1,1	4,5	1,1	4,6

Tabel 18. Laagste concentratie van verschillende elementen waarbij Lemnaceae-soorten voorkomen in Centraal-Europese wateren<sup>28</sup>

3.2 De invloed van chemische eigenschappen van het water op de groei van kroos

3.2.1 fosfaat

*groeisnelheid*

Fosfaat vormt voor veel planten een limiterende factor bij de groei.

Tabel 19 geeft een overzicht van de Km(P), Kv(P) en Ki(P) voor verschillende Lemnaceae zoals deze in het laboratorium vastgesteld zijn (zie 2.1.9).

soort	fosfaat-concentratie voor groeiparameters (mg.l <sup>-1</sup> )							
	Km[P]	Bron	Kv[P]	Bron	Ki[P]	Bron		
L. minor	0,014	[6]	0,43 -10,9	[23]	631	[28]		
	0,005	[23]	0,112-316	[28]				
	0,005	[28]						
L. gibba	0,017	[23]	0,09 -54,3	[23]	271,6	[23]		
	0,015	[28]	0,28 -79,4	[28]			617	[28]
S. polyrhiza	0,013	[28]	0,43 -10,9	[23]	1550	[51]		
	0,087	[23]	0,23 -54,3	[28]			310	[36]
				3,1 -31,0				

Tabel 19. Waarden van groeiparameters van verschillende soorten kroos voor fosfaat<sup>9</sup>

Diverse studies <sup>51,52,22,13</sup> hebben aangetoond dat bij fosfaatgebrek de groei van Lemnaceae afneemt, of dat bij stijgend fosfaatgehalte de groei toeneemt. Het eerste en meest opvallende symptoom voor fosfaatdeficiëntie is de afname in de groeisnelheid. Deze afname is vaak binnen 6 uur en in ieder geval binnen 24 uur te constateren<sup>22</sup>.

De fosfaatconcentraties waarbij de maximale groeisnelheid optreedt (Kv) alsmede de concentraties die nodig zijn voor het bereiken van 50% van de maximale groeisnelheid (Km), geven een goede indicatie van de fosfaatconcentraties die limiterend zijn voor de groei van kroos. In tabel 20 wordt voor enkele kroossoorten weergegeven bij welke fosfaatconcentraties Kv en Km worden bereikt.

Voor *W. arrhiza* en *Azolla* zijn de optimale fosfaatconcentraties die nodig zijn voor maximale groei niet bekend <sup>17,49</sup>.

soort	concentratie fosfaat bij verschillende groeiparameters (mg P.l <sup>-1</sup> )		$\mu_{max}$ (d <sup>-1</sup> )
	Kv	Km	
L. minor	0,112-316	0,005	0,28
L. gibba	0,28-79,4	0,015	0,32
S. polyrhiza	0,23-54,3	0,013	0,38

Tabel 20. Traject van fosfaatconcentraties waarbij Kv en Km optreedt bij verschillende kroossoorten met bijbehorende maximale groeisnelheid<sup>28</sup>

*lage fosfaatconcentraties*

Bij zeer lage fosfaatgehalten ( $0,7 \mu\text{g P.l}^{-1}$ ) werd nog enige kroos-groei geconstateerd. Groeisnelheden die bij deze fosfaatgehalten optreden, variëren voor *L. minor* van 0,3 tot  $0,13 \text{ d}^{-1}$  voor *L. gibba* van 0,02 tot  $0,10 \text{ d}^{-1}$  en voor *S. polyrhiza* van 0,01 tot  $0,05 \text{ d}^{-1}$  <sup>23,28</sup>. Voor *S. polyrhiza* vindt bij deze lage fosfaatconcentraties vooral turionvorming plaats.

Uit het lineaire verband tussen de fosfaat-concentratie en het aantal fronds (in het traject van 0 tot  $3,1 \text{ mg P.l}^{-1}$ ) is de minimale hoeveelheid fosfaat te berekenen die nodig is voor de opbouw van één frond<sup>53</sup>:

<i>L. minor</i>	0,1 $\mu\text{g P/frond}$ ;
<i>L. gibba</i>	0,18 $\mu\text{g P/frond}$ ;
<i>S. polyrhiza</i>	0,34 $\mu\text{g P/frond}$ ;
<i>L. trisulca</i>	0,12 $\mu\text{g P/frond}$ ;
<i>W. arrhiza</i>	0,01 $\mu\text{g P/frond}$ .

Het gewicht van de fronds is in deze studie niet vermeld.

Indien uitgegaan wordt van een gemiddeld drooggewicht per frond van 0,2 mg (zie 2.1.3) en een P-gehalte van 0,03% van het drooggewicht in een uitputtingssituatie (zie 2.1.4) is de minimale hoeveelheid fosfaat nodig voor de opbouw van één frond  $0,06 \mu\text{g P/frond}$  en ligt hiermee in dezelfde orde van grootte als de hierboven genoemde gewichten.

Tabel 21 geeft een overzicht van de effecten van lage fosfaatconcentraties op kroos-eigenschappen.

eigenschap	effect*	soort	bron
frondoppervlak	-	<i>L. minor</i> ; <i>S. polyrhiza</i>	[28,51]
drooggewicht	-	<i>L. minor</i> ; <i>S. polyrhiza</i>	[28]
lengte/breedte verh. frond	0	<i>L. minor</i> ; <i>S. polyrhiza</i>	[28,36,51]
lengte/breedte verh. frond	+	<i>L. gibba</i>	[28]
bolheid	0	<i>L. gibba</i>	[28]
wortellengte	+	<i>L. minor</i> ; <i>L. gibba</i> ; <i>S. polyrhiza</i>	[28,30,54]
lengte wortelcellen	+	<i>L. minor</i>	[54]
turion-vorming	+	<i>W. arrhiza</i> ; <i>S. polyrhiza</i>	[28,53]
zetmeelgehalte	+	<i>L. gibba</i>	[30]
anthocyanine-gehalte	+	<i>L. gibba</i> ; <i>L. trisulca</i> ; <i>S. polyrhiza</i>	[28,29,53]
proteïne-gehalte	0	<i>L. minor</i>	[53]
respiratie-snelheid	-	<i>L. minor</i>	[54]
fotosynthese-snelheid	-	<i>L. minor</i>	[30,54,55]
fosfaatgehalte frond	-	<i>L. gibba</i>	[53]

Tabel 21. Effecten van lage fosfaatconcentraties op eigenschappen van kroos

- \*  
 + = toename  
 - = afname  
 0 = geen effect

### *fosfaatconcentraties in het veld*

Tabel 22 geeft een overzicht van de laagste fosfaatconcentraties waarbij kroossoorten in het veld aangetroffen zijn.

Uit het feit dat *L. minor*, *L. gibba* en *S. polyrhiza* (en in mindere mate *L. trisulca*) gevonden werden in sloten met een gemiddeld hoger fosfaatgehalte dan in kroosvrije sloten werd geconcludeerd dat fosfaat limiterend is voor het voorkomen van Lemnaceae in het onderzochte gebied (Zwitserland, Italië, Duitsland, Frankrijk)<sup>28</sup>. Het gemiddelde fosfaatgehalte van kroosvrije wateren in deze studie was 0,005 mg P/L<sup>-1</sup>.

laagste concentratie fosfaat per kroossoort (mg P.l <sup>-1</sup> )						
<i>L. minor</i>	<i>L. gibba</i>	<i>S. polyrhiza</i>	<i>L. trisulca</i>	<i>W. arrhiza</i>	<i>A. filiculoïdes</i>	bron
0,1	0,06	0,1	0,03	0,2	0,06	[56]
0,006		0,027	0,007	0,010		[28]
0,01		0,02				[53]
0,012					0,012	[57]
0,003-0,62*						[58]

Tabel 22. Laagste fosfaatconcentraties waarbij Lemnaceae aangetroffen zijn in het veld

\* = 90% van de oppervlaktewateren met *L. minor*

Uit een onderzoek in Israël en de Sinai blijkt dat de fosfaatgehalten niet bepalend zijn voor kroosvestiging<sup>59</sup>. De fosfaatgehalten van kroosrijke wateren varieerden hier van 1,0-3,8 mg P.l<sup>-1</sup> en die van kroosvrije wateren van 0,04-5,85 mg P.l<sup>-1</sup>.

Een significante relatie tussen veranderingen in de kroosgroei (biomassa; bedekking) met veranderingen in het nutriëntgehalte van het oppervlaktewater is niet aangetoond<sup>60,61,38</sup>.

### *conclusies*

Op basis van laboratorium-experimenten kan geconcludeerd worden dat de fosfaat-concentraties nodig voor het bereiken van maximale groeiselheden voor kroossoorten liggen tussen enkele tienden (0,02-0,4) tot enkele tientallen (10-54) mg P.l<sup>-1</sup>.

Groeiselheden die bij deze concentraties bereikt worden, variëren van 0,20 tot 0,34 d<sup>-1</sup>. Bij concentraties van 0,005 tot 0,087 mg P.l<sup>-1</sup> worden reeds 50% van de maximale groeiselheid bereikt. Dit betekent dat ook bij zeer lage P-concentraties in het water (aanzienlijk lager dan de AMK-waterkwaliteitsnorm van 0,15 mg P/l) omvangrijke kroosgroei kan optreden. Groeiselheden die bij deze concentraties in het laboratorium bereikt worden, variëren van 0,11 tot 0,19 d<sup>-1</sup>. Zelfs bij zeer lage fosfaatconcentraties van 0,7 µg P.l<sup>-1</sup> is nog enige groei geconstateerd. De concentraties waarbij 50% van de maximale groeiselheid 50% optreedt, komen ongeveer overeen met de laagste concentraties waarbij kroossoorten in het veld aangetroffen worden.

Veel Nederlandse oppervlaktewateren bevatten aanzienlijk hogere fosfaatconcentraties dan nodig voor het bereiken van 50% van de

maximale groeisnelheid voor kroossoorten. De concentraties nodig voor maximale kroosgroei worden echter veelal niet bereikt. Geconcludeerd kan worden dat de fosfaatconcentraties mogelijk bepalend zijn voor kroosgroei in de Nederlandse oppervlaktewateren.

### 3.2.2 stikstof

#### groeisnelheid

Lemnaceae kunnen stikstof opnemen in de vorm van nitraat, nitriet, ammonium, ureum of als bepaalde aminozuren. De belangrijkste bronnen zijn echter nitraat en ammonium. De literatuur omtrent de keuze van kroos voor ammonium of nitraat als stikstofbron geeft in vrijwel alle gevallen een voorkeur aan voor ammonium<sup>9</sup>. Soorten als *L. minor* en *S. polyrhiza* vertonen geen duidelijke voorkeur. *L. gibba* preferert echter duidelijk ammonium boven nitraat.

Een voorkeur voor ammonium boven nitraat kan van belang zijn voor een snelle en minder energieverbruikende opbouw van aminozuren<sup>62</sup>.

*S. polyrhiza*, *L. minor* en *L. gibba* vertonen bij normale CO<sub>2</sub>-concentratie (0,03%) en constante pH, in een kweekmedium met nitraat als stikstofbron een circa 20% lagere groeisnelheid dan in kweekmedium met ammonium<sup>23</sup>.

Tabel 23 geeft een overzicht van de Km[N], Kv[N] en Ki[N]-waarden voor verschillende Lemnaceae.

soort	Km[N]	N-bron*	bron	Kv[N]	N-bron*	bron	Ki[N]	N-bron*	bron
<i>S. polyrhiza</i>	0,14	3	[28]	37-70	2	[51]	1050	1	[51]
	1,22	3	[23]	140-320	1	[51]	1300-1560	1	[65]
	0,08		[36]	4,5-631		[23,28]	1120	3	[28]
				<130	1	[65]			
<i>L. gibba</i>	0,13	3	[63]	0,3-316	3	[28]	1950-2600	1	[65]
	0,07	3	[28]	<650	1	[65]	1000	3	[28]
	0,20	3	[23]	14-350		[23]			
<i>L. minor</i>	0,065		[36]	2,6-65	1	[65]	1300-1950	1	[65]
	0,04	3	[28]	1,0-370		[28]	1750	3	[28]
	0,10-0,25	1	[64]	14-350		[23]			
	0,06	3	[23]	0,6		[63]			

Tabel 23. Waarden van groeiparameters van verschillende soorten kroos voor stikstof

\* 1 = NO<sub>3</sub>; 2 = NH<sub>4</sub>; 3 = NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>

Bij afname van de stikstofconcentratie in het medium neemt de groeisnelheid van kroos af. De stikstofconcentraties waarbij de maximale groeisnelheid, Kv(N), optreedt en de concentraties waarbij 50% reductie van deze maximale groeisnelheid bereikt wordt, Km(N), geven een duidelijk beeld van de stikstof-concentraties die groeilimite-rend kunnen zijn voor kroos. In tabel 24 zijn deze stikstofconcentraties en de groeisnelheden die hierbij bereikt worden, aangegeven. De stikstofconcentraties waarbij 50% remming ten opzichte van de maximale groeisnelheid optreedt (Ki[N]), worden in de natuur zelden of nooit bereikt.

soort	concentratie stikstof voor verschillende groeiparameters (mg N.l <sup>-1</sup> )		$\mu_{\max}$ (d <sup>-1</sup> )
	Kv	Km	
L. minor	0,10-370	0,005	0,28
L. gibba	0,3 -316	0,07	0,28
S. polyrhiza	4,0 -500	0,14	0,30

Tabel 24. Traject van stikstofconcentraties waarbij Kv en Km optreden bij verschillende kroossoorten met bijbehorende maximale groeisnelheid<sup>28</sup>

*lage stikstofconcentraties*

Tabel 25 geeft een overzicht van de laagste stikstofconcentraties waarbij nog kroosgroei is geconstateerd, alsmede de groeisnelheden die hierbij optreden.

De effecten van lage stikstofconcentraties op krooseigenschappen worden vermeld in tabel 26.

soort	bron = [23]		bron = [28]	
	concentratie N (mg N.l <sup>-1</sup> )	groeisnelheid (d <sup>-1</sup> )	concentratie N (mg N.l <sup>-1</sup> )	groeisnelheid (d <sup>-1</sup> )
L. minor	0,0045	0,07	0,0045	0,07-0,09
L. gibba	0,0045	0,10	0,0045	0,08-0,10
S. polyrhiza	0,0045	0,04	0,0045	0,04-0,07

Tabel 25. Laagste stikstofconcentraties waarbij in het laboratorium nog kroosgroei werd waargenomen, met bijbehorende groeisnelheden

eigenschap	effect*	soort	bron
frondoppervlak	-	L. minor; S. polyrhiza	[51,28,66]
drooggewicht	-	S. polyrhiza	[51]
lengte/breedte verh. frond	0	L. minor; S. polyrhiza; L. gibba	[28]
wortellengte	+	L. minor; S. polyrhiza	[28,54,66]
lengte wortelcellen	+	L. minor	[54]
turion-vorming	+	S. polyrhiza	[28,51]
stikstof-gehalte	-	L. gibba	[13]
zetmeelgehalte	-	L. minor	[66]
anthocyanine-gehalte	+	L. gibba; S. polyrhiza	[28,51]
chlorofyl-gehalte	-	L. minor; L. gibba	[13,66]
respiratie-snelheid	-	L. minor; L. gibba	[54,63,66]
fotosynthese-snelheid	-	L. minor; L. gibba	[13,54]

Tabel 26. Effecten van lage stikstofconcentraties op eigenschappen van kroos

- \*  
 + = toename  
 - = afname  
 0 = geen effect

*stikstofconcentraties in het veld*

Op basis van drie-jarig veldonderzoek in Zwitserland, Italië, Frankrijk en Duitsland werd geconstateerd dat het jaargemiddelde van het nitraatgehalte in kroosrijke wateren in het algemeen lager was dan in kroosarme wateren<sup>28</sup>.

Deze jaargemiddelden van kroosrijke wateren staan weergegeven in tabel 27.

In tabel 28 wordt vermeld bij welke stikstofconcentratie kroos in het veld wordt aangetroffen

soort	concentratie (jaargemiddelde in mg N.l <sup>-1</sup> )	
	ammonium	nitraat
L. minor	0,07	0,1
L. gibba	0,1	0,3
S. polyrhiza	0,1	0,1
L. trisulca	0,4	0,1

Tabel 27. Concentratie ammonium en nitraat in kroosrijk water<sup>28</sup>

soort	concentratie (mg N.l <sup>-1</sup> )			
	ammonium bereik <sup>1</sup>	nitraat bereik <sup>1</sup>	totaal-stikstof laagste <sup>2</sup>	bereik <sup>3</sup>
L. minor	0,2-13	0-20	0,04	0,4-3,0
L. gibba	0,2-13	0-15,2	0,22	0,2-10,6
S. polyrhiza	0,1-13	0-20	0,04	
L. trisulca	0,4-7,1	0-<< <sup>4</sup>		
W. arrhiza	0,5-6,0	0-<<		
A. filiculoides	0,4-6,0	0-<<		

Tabel 28. Concentraties stikstof waarbij kroos in het veld wordt aangetroffen<sup>28,56</sup>

- 1 Nederland
- 2 Zwitserland, Italië, Frankrijk en Duitsland
- 3 Verenigde Staten
- 4 << = zeer lage concentratie

In de semi-aride en aride gebieden van Israël en de Sinai werden kroossoorten uitsluitend aangetroffen in ammoniumrijke (1,25-23 mg NH<sub>4</sub>-N.l<sup>-1</sup>) en nitraat-arme (0,0-0,9 mg NO<sub>3</sub>-N.l<sup>-1</sup>) wateren. In ammoniumloze wateren (0,0 mg NH<sub>4</sub>-N.l<sup>-1</sup>; 0,0-1,06 mg NO<sub>3</sub>-N.l<sup>-1</sup>; 0,04-5,85 mg P.l<sup>-1</sup>) werd geen kroos aangetroffen. De voorkeur van kroos voor ammonium boven nitraat als stikstofbron wordt genoemd als een mogelijk belangrijke factor voor de verspreiding van kroossoorten in aride zones. In drinkpoelen in de Judea-woestijn werden uitsluitend kroosdekken aangetroffen bij ammoniumgehalten hoger dan 1,8 mg N.l<sup>-1</sup>, nitraatgehalten hoger dan 4,96 mg N.l<sup>-1</sup> en wisselende, maar hoge fosfaatgehalten (1,3-3,8 mg P.l<sup>-1</sup>)<sup>59</sup>.



### conclusies

Op basis van laboratoriumexperimenten kan geconcludeerd worden dat voor het bereiken van maximale groeisnelheden voor *L. minor*, *L. gibba* en *S. polyrhiza* stikstofgehaltenes in het bereik van 0,3-631 mg N.l<sup>-1</sup> nodig zijn. Stikstofconcentraties waarbij 50% van de maximale groeisnelheid bereikt wordt, liggen in de orde van grootte van 0,04 tot 1,2 mg N.l<sup>-1</sup>.

Zelfs bij zeer lage stikstofconcentraties (0,0045 mg N.l<sup>-1</sup>) worden nog groeisnelheden van 0,04-0,10 d<sup>-1</sup> bereikt.

De concentraties waarbij de groeisnelheid 50% van de maximale groeisnelheid is, komen ongeveer overeen met de laagste concentraties waarbij kroossoorten in het veld aangetroffen zijn.

Stikstofconcentraties kleiner dan 1 mg N.l<sup>-1</sup> worden in de Nederlandse oppervlaktewateren veelvuldig aangetroffen. Dit zou kunnen betekenen dat ook stikstof mogelijk bepalend is voor kroosgroei, ongeacht de vorm (ammonium of nitraat) waarin het stikstof aanwezig is.

In Zuid-Hollandse poldersloten werden de volgende stikstofgehaltenes aangetroffen (mg N.l<sup>-1</sup>):

- totaal-N : van 1,03 tot 6,53 (gem. 3,71);
- NH<sub>4</sub><sup>+</sup> : van 0,1 tot 3,8 (gem. 1,1);
- NO<sub>2</sub><sup>-</sup>/NO<sub>3</sub><sup>-</sup> : van 0,03 tot 1,99 (gem. 0,54)<sup>41</sup>.

De gehaltenes van deze wateren lijken voldoende hoog voor het - in potentie - optreden van maximale groeisnelheid voor *L. minor* en *L. gibba*. De groeisnelheid van *S. polyrhiza* is onder deze omstandigheden - in potentie - waarschijnlijk kleiner dan het maximum.

### 3.2.3 kalium

Omtrent de Kv-, Km- en Ki-waarden voor kalium in relatie tot kroosgroei is weinig bekend. Maximale groeisnelheden worden bereikt bij kaliumgehaltenes van 20 tot 400 mg K.l<sup>-1</sup> <sup>64</sup> of van 40 tot 780 mg K.l<sup>-1</sup> <sup>67</sup>.

Een schatting van de kaliumgehaltenes, waarbij 50% van de maximale groeisnelheid bereikt wordt (Km[K]), is 7,6 mg K.l<sup>-1</sup> <sup>44</sup>. De groeisnelheid is hierbij circa 0,2 d<sup>-1</sup>.

Bij kaliumgehaltenes groter dan 780 mg K.l<sup>-1</sup> neemt zowel de groeisnelheid als de kroosbiomassa af<sup>44</sup>. De kaliumgehaltenes waarbij 50% remming optreedt ten opzichte van de maximale groeisnelheid (Ki[K]) zijn echter, op basis van de beschikbare gegevens, niet vast te stellen.

Toevoeging van kalium in bio-assay-experimenten met *L. minor* leidde niet tot stimulering van de kroosgroei. Bij een gehalte van 40 mg K.l<sup>-1</sup> (en 6,06 mg P.l<sup>-1</sup> en 25,2 mg N.l<sup>-1</sup>) werd zelfs groeiremming geconstateerd. Bij een verhoging van de fosfaat- en stikstofconcentraties in het kweekmedium nam het voor kroosgroei optimale kaliumgehalte toe<sup>68</sup>. Vooral de verhouding waarin voedingsstoffen beschikbaar zijn is van belang voor de groei van kroos.

Bij veldonderzoek in Centraal-Europa werd geconstateerd dat het kaliumgehalte van kroosvrije wateren in het algemeen lager was dan dat van kroosrijke wateren<sup>28</sup>. Hieruit werd geconcludeerd dat Lemnaceae een voorkeur vertonen voor wateren met een relatief hoog kaliumgehalte.

Tabel 29 geeft een overzicht van de kaliumgehaltenes van kroosrijke en kroosarme oppervlaktewateren. In tabel 30 worden de laagste kaliumconcentraties weergegeven, waarbij in het veld kroos is waargenomen.

concentratie kalium (mg.l <sup>-1</sup> )		
kroosrijke wateren	kroosarme wateren	bron
1,55-18,5	2,03-3,65	[28]
1,95-29,5*		[58]
2-53		[69]
5-28		[60]
0,9-19,4 (gem. 11,9)		[70]

Tabel 29. Kaliumgehaltenes van kroosrijke en kroosarme wateren

\* 90% van de waarnemingen

soort	bron = [28]	bron = [69]
L. minor	0,88	3
L. gibba	2,59	2
S. polyrhiza	1,32	3
L. trisulca	1,99	2

Tabel 30. De laagste kaliumgehaltenes waarbij kroossoorten in het veld waargenomen zijn

Een laag kalium-gehalte van het water resulteert bij L. minor in een afname van de wortellengte (als gevolg van afname van de cellengte), een afname van de reproductiesnelheid, een afname van de fotosynthesnelheid, een afname van het frondoppervlak (maar gelijkblijvend gewicht) en een toename van de respiratie<sup>71</sup>.

#### *conclusies*

Op basis van de literatuurgegevens is geen duidelijk beeld te krijgen van de kalium-behoefte van Lemnaceae in relatie tot de groeisnelheid. Km[K]-waarden lijken te liggen waarschijnlijk bij enkele mg K.l<sup>-1</sup> en Kv[K]-waarden liggen waarschijnlijk tussen 20 en 400 mg K.l<sup>-1</sup>. Kalium-gehaltenes waarbij 50% remming van de maximale groeisnelheid optreedt (Ki[K]), liggen in de orde van grootte van enkele honderden mg K.l<sup>-1</sup>. Deze hoge waarden zullen in natuurlijke wateren niet bereikt worden. Mogelijk vindt wel groeilimitatie plaats door te lage kalium-gehaltenes in het oppervlaktewater. Het is echter niet te verwachten dat een dergelijke situatie veelvuldig zal optreden in Nederlandse wateren.

#### 3.2.4 chloride

Kroos wordt in veldsituaties aangetroffen bij zeer uiteenlopende chloridegehaltenes (zie tabel 31). Opgemerkt dient te worden dat er

geen informatie is omtrent de mate waarin kroos bij de betreffende concentraties voorkomt.

soort	minimum	gemiddelde	maximum	bron
L. minor	0,1		300	[71, 74]
L. gibba	20-250	125-179	600-3500	[75]
S. polyrhiza	0,2			[71]
L. trisulca	13-250	72-273	550-4650	[75]
A. filiculoïdes	63-80	100-137	126-1100	[75]
W. arrhiza	32		620	[73]
Kroos	1		2000	[6] (95% van de monsters)
Kroos	2,8		142	[58] (90% van de Nederlandse wateren met kroos)
Kroos	0,05-0,1			[3] (fysiologisch minimum)

Tabel 31. Chloride-gehaltenes waarbij in het veld Lemnaceae zijn aangetroffen

Op basis van laboratoriumexperimenten zijn voor verschillende soorten kroos bij de volgende chlorideconcentraties ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) de maximale groeisnelheid bereikt:

L. minor 180-2120<sup>72</sup>; groter dan 0,04<sup>73</sup>  
 S. polyrhiza 0,35-35<sup>51</sup>; groter dan 0,054<sup>73</sup>  
 A. caroliniana 90-150<sup>8</sup>

De groeisnelheid van S. polyrhiza neemt af bij 350  $\text{mg Cl.l}^{-1}$  en sterfte treedt op bij 3.500  $\text{mg Cl.l}^{-1}$ . Het hoogste drooggewicht per frond werd gevonden bij concentraties groter of gelijk aan 0,35  $\text{mg Cl.l}^{-1}$  <sup>51</sup>.

De groeisnelheid van Azolla neemt geleidelijk af bij hogere saliniteit. Bij circa 1,3% stopt de groei. Hogere saliniteit leidt tot afsterving<sup>8</sup>. Bij veldonderzoek in Zuid-Hollandse sloten werd geen correlatie gevonden tussen het chloridegehalte van het water en de mate van kroosgroei. Het chloride-gehalte in de sloten varieerde van 137 tot 238  $\text{mg Cl.l}^{-1}$  <sup>60</sup>. De relatie tussen groeisnelheid en chlorideconcentratie is niet erg duidelijk. Groeibeperking treedt mogelijk op bij zeer lage concentraties, dat wil zeggen kleiner dan 1  $\text{mg Cl.l}^{-1}$ . Bij concentraties van 350 tot 2120  $\text{mg Cl.l}^{-1}$  vindt, met uitzondering van L. minor, remming van de groeisnelheid plaats. Bij nog hogere concentraties treedt afsterving op.

Samenvattend kan gesteld worden dat in het veld vooral hoge chlorideconcentraties (in het brak-zoute gebied) limiterend zijn voor kroosgroei.

### 3.2.5 natrium

De laagste en hoogste natriumgehaltenes waarbij kroos in het veld waargenomen werden, zijn respectievelijk 1,3<sup>58</sup> en groter dan 1000  $\text{mg.l}^{-1}$  <sup>69</sup>.

De verschillende soorten groeien bij de volgende concentratiebereiken ( $\text{mg.l}^{-1}$ ) <sup>69</sup>:

- L. minor 14-80;
- L. gibba 50-400;
- S. polyrhiza 18-200;

Gehaltes voor een maximale groeisnelheid van *L. minor* in het laboratorium variëren tussen 115 en 230 mg Na.l<sup>-1</sup>. Bij concentraties groter dan 460 mg.l<sup>-1</sup> neemt de groeisnelheid sterk af<sup>72</sup>.

Kroossoorten worden reeds aangetroffen bij natriumconcentraties van 1 à 2 mg.l<sup>-1</sup>. De hoogste groeisnelheid wordt bereikt in het traject van 15 tot 400 mg.l<sup>-1</sup>. Bij hogere concentraties neemt de groeisnelheid sterk af. Zoete oppervlaktewateren in Nederland hebben in het algemeen een natrium-gehalte kleiner dan 100 mg Na.l<sup>-1</sup>. Te lage gehalten voor kroosgroei zullen waarschijnlijk niet optreden. Te hoge natrium-gehalten voor kroosgroei worden aangetroffen in het brakke-zoute water.

### 3.2.6 calcium en magnesium

De tabellen 32, 33 en 34 geven een overzicht van calcium- en magnesiumgehalten waarbij langdurig kroosgroei kan plaatsvinden in het laboratorium<sup>9,51,72</sup>, respectievelijk waarbij kroossoorten in het veld zijn aangetroffen.

soort	calciumconcentratie (mg.l <sup>-1</sup> )		magnesiumconcentratie (mg.l <sup>-1</sup> )	
	minimum	maximum	minimum	maximum
<i>L. minor</i>	0,4-0,8	800-1600	0,1	800
<i>L. gibba</i>	0,4-0,8	800-1600	0,1-0,2	400-800
<i>S. polyrhiza</i>	0,8	800	0,1	400-800

Tabel 32. Calcium- en magnesiumgehalten waarbij kroosgroei optreedt in het laboratorium

soort	calciumconcentratie laagste jaargem. in Centraal-Europa (mg.l <sup>-1</sup> )	opmerkingen
<i>L. minor</i>	11,6 5-37,5	Bovengrens in de V.S.: 25 mg/l <sup>69</sup> In Nederland voor 90% van de wateren met kroos <sup>58</sup>
<i>L. gibba</i>	23,7	Niet bij conc. < 6,5 mg.l <sup>-1</sup> in de V.S. <sup>69</sup>
<i>S. polyrhiza</i>	18,8	calcifiel <sup>75</sup> ;
<i>L. trisulca</i>	40,0	voorkeur voor hoge conc. <sup>72</sup>
<i>A. filiculoides</i>		calcifoob <sup>75</sup>
Kroos		In de V.S. bij 1-145 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup>
Kroos		in Europa bij 9-243 (m.n. 1-80) mg.l <sup>-1</sup> <sup>76</sup>

Tabel 33. Calciumconcentraties waarbij kroos is aangetroffen in het veld

soort	magnesiumconcentratie laagste jaargem. in Centraal-Europa (mg.l <sup>-1</sup> )	opmerkingen
L. minor	1,1	In V.S. bij 3-50 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup> De enige kroossoort in V.S. bij < 5 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup>
L. gibba	4,5	In V.S. bij 10-160 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup> De enige kroossoort in V.S. bij > 100 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup>
S. polyrhiza	1,1	In V.S. bij 5-50 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup>
L. trisulca	4,5	
Kroos		In V.S. beperkt tot wateren met 0,7-230 mg.l <sup>-1</sup> <sup>69</sup> In Nederland altijd bij conc. < 50 mg.l <sup>-1</sup> <sup>75</sup>

Tabel 34. Concentraties magnesium waarbij kroos is aangetroffen in het veld

De verhouding Ca/Mg waarbij Lemnaceae in het veld gevonden worden, varieert van 0,15 tot 13 <sup>6</sup>. In het laboratorium werd kroosgroei geconstateerd bij verhoudingen van 0,07-520 <sup>52</sup>.

De hoogste waarden voor de gehalten calcium en magnesium waarbij kroossoorten in het laboratorium nog groeien, worden in het veld zelden of nooit bereikt. De laagste waarden zouden echter mogelijk in het veld wel limiterend voor kroosgroei kunnen zijn.

### 3.2.7 zwavel

De belangrijkste anorganische zwavelbron voor kroos is sulfaat, maar ook sulfide, sulfiet, H<sub>2</sub>S en SO<sub>2</sub> kunnen, mits in lage concentraties, gebruikt worden.

Laagste sulfaatgehalten waarbij Lemnaceae in het veld aangetroffen worden, variëren van 0 tot 5 mg SO<sub>4</sub>.l<sup>-1</sup> (circa 0 tot 1,5 mg S.l<sup>-1</sup>). In het algemeen is het zwavelgehalte groter dan 5 mg S.l<sup>-1</sup>. <sup>7,77,58,75</sup>.

Als hoogste zwavelgehalten waarbij kroossoorten worden aangetroffen zijn genoemd: 200 tot 350 mg S.l<sup>-1</sup> <sup>2</sup> en 15 tot 700 mg S.l<sup>-1</sup> <sup>22</sup>.

H<sub>2</sub>S in het water leidt tot een gereduceerde groeisnelheid van L. minor, omdat dit gas de adsorptie van sulfaat uit de oplossing tegengaat.

Een H<sub>2</sub>S-gehalte van 6 mg.l<sup>-1</sup> reduceert de groeisnelheid met 15% <sup>78</sup>.

Kroos is in staat bij zeer lage zwavelgehalten te groeien. Het zwavelgehalte in de Nederlandse oppervlaktewateren zal dan ook niet beperkend zijn. Groeiremming zou kunnen optreden in het brakke en zoute water als gevolg van te hoge zwavelgehalten.

### 3.2.8 koolstof

Onder normale omstandigheden kunnen drijvende Lemnaceae in hun C-behoefte voorzien door opname van gasvormig CO<sub>2</sub> uit de lucht. Onder

laboratorium-omstandigheden wordt tot 5% van het C uit het water en de rest uit de lucht opgenomen. De pH heeft geen direct effect op dit proces.

Anorganische C is alleen essentieel voor volledig of gedeeltelijk onder water levende kroossoorten die afhankelijk zijn van opgelost CO<sub>2</sub> of HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, zoals *L. trisulca*. Laatstgenoemde soort groeit onder laboratorium-omstandigheden (aseptisch) niet in oplossingen met pH lager dan 6, als geen organische C-bron, zoals sucrose, wordt toegevoegd<sup>6</sup>. Bij hogere pH, wanneer een grotere hoeveelheid anorganisch koolstof in de vorm van bicarbonaat in het water opgelost is, vindt wel groei plaats.

Onder natuurlijke omstandigheden zal CO<sub>2</sub> zelden een limiterende factor zijn voor submerse soorten, omdat heterotrofe micro-organismen CO<sub>2</sub> in het water brengen door respiratie. Daarnaast zullen er onder kroosdekken in het algemeen weinig autotrofe organismen aanwezig zijn die CO<sub>2</sub> assimileren.

Wateren met Lemnaceae zijn in het algemeen tamelijk CO<sub>2</sub>-rijk (gem. 45 mg.l<sup>-1</sup>)<sup>58</sup>. Submerse soorten worden vaak gevonden in wateren met hoge carbonaatgehalten<sup>59</sup>. Het bicarbonaat-gehalte van 90% van de Nederlandse oppervlaktewateren met kroos varieerde van 12,2 tot 209 mg.l<sup>-1</sup><sup>58</sup>.

In tabel 35 worden de bicarbonaatgehalten weergegeven die zijn aangetroffen bij enkele soorten kroos in het veld.

soort	bicarbonaatgehalte (mg.l <sup>-1</sup> )		
	minimum	maximum	gemiddelde
<i>L. gibba</i>	99-196	484-503	250-308
<i>L. trisulca</i>	43-99	503-526	241-254
<i>A. filiculoides</i>	205-215	362-503	268-395

Tabel 35. Bicarbonaatgehalten waarbij kroos voorkomt in het veld<sup>75</sup>

Het carbonaatgehalte in vele wateren is een afspiegeling van het carbonaatgehalte in de bodem. Bij een indeling van waterplanten naar het bicarbonaatgehalte in de bodem worden zowel *A. filiculoides* als *L. gibba* geplaatst bij de soorten van carbonaatrijke bodems (12,2-22,0 µg HCO<sub>3</sub>.g.d.s.<sup>-1</sup>). *L. minor* en *S. polyrhiza* zijn soorten die niet gevoelig zijn voor deze factor<sup>79</sup>.

Koolstof zal in het veld voor drijvende kroossoorten geen beperkende factor zijn, daar deze CO<sub>2</sub> uit de lucht opnemen. Bij lage pH en het ontbreken van organische koolstof in het water, kan onvoldoende C beschikbaar zijn voor ondergedoken soorten zoals *L. trisulca*. In het veld zal deze situatie waarschijnlijk zelden optreden.

### 3.2.9 sporenelementen

Lemnaceae zijn in staat sporenelementen op te slaan, efficiënt te gebruiken en via vegetatieve vermeerdering door te geven aan volgende generaties. Overleving over langere periode is hierdoor mogelijk zonder continue toevoer van deze stoffen<sup>62</sup>.

De volgende elementen zijn essentieel voor Lemnaceae<sup>9</sup>; C, O, H, K, Ca, Mg, N, P, S, Cl, Fe, Mn, Mo en B. Een stimulerend effect is daarnaast waargenomen voor Na, Li, Cu, Co, Ni, Ga en Sr.

Tabel 36 geeft de tolerantie van *L. minor* voor verschillende micro-nutriënten<sup>51,80,81</sup>.

effect	concentratie (mg.l <sup>-1</sup> )					
	Fe	Mn	B	Cu	Zn	Mo
Geen groeiremning	1-27,9	0,05-54,9	0,05-17,3	3,2	0,04-6,5	54,4
Volledige groeiremning	100,5	274,5	86,5	6,3	65-300	271,8

Tabel 36. Effecten van de concentratie van sporenelementen op de groei van kroos

*S. polyrhiza* vertoont reeds groeivertraging bij een Fe-concentratie van 56 mg.l<sup>-1</sup>. Voor de produktie van 1 gram droge stof was 0,017 mg Fe nodig<sup>51</sup>.

De sporenelementen Fe, Mn, Co, Mb zijn essentieel voor de groei van *A. filiculoides*<sup>8</sup>. In wateren met hoge pH kan Fe mogelijk limiterend zijn<sup>6</sup>. Ook Mn kan in de veldsituatie voor *Azolla* limiterend zijn<sup>44</sup>.

### 3.2.10 organische stoffen

Lemnaceae worden vaak aangetroffen in wateren met een hoog organisch koolstof-gehalte. Dit kan zowel de oorzaak als het gevolg van kroos-groei zijn. Aanwezigheid van kroos leidt vaak tot zuurstofarme omstandigheden. Een snelle aërobe omzetting door micro-organismen is niet mogelijk en kan leiden tot verhoogde organisch C-gehaltes.

Anderzijds kunnen organische stoffen van belang zijn bij de vorming van chelaten, en als bron voor vitamine of energie (suiker) fungeren voor heterotrofe groei.

Toevoeging van glucose, lactose en saccharose aan het medium leidt tot toename van de reproductiesnelheid van kroos<sup>30,68,82</sup>. Een kweekmedium met 1% suiker is optimaal, hogere concentraties leiden tot afname van frondgrootte<sup>7</sup>.

## 3.3 De invloed van fysische eigenschappen van het water op de groei van kroos

### 3.3.1 elektrisch geleidingsvermogen

Kroossoorten worden in Nederland bij sterk uiteenlopende e.g.v.-waarden aangetroffen. Tabel 37 geeft hiervan een overzicht.

soort	e.g.v. waarde ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ )		bron
	bereik	gemiddelde	
L. minor	10-1770		[56,69,74]
L. gibba	20-8950	450-950	[56,69,74,75]
S. polyrhiza	130-1580		[56,69]
L. trisulca	100-9000	750-1050	[56,75]
W. arrhiza	110-2600		[56]
A. filiculoïdes	100-8000	500-1000	[56,75]

Tabel 37. Overzicht van de e.g.v.-waarden waarbij kroossoorten in het veld zijn aangetroffen

In Zuid-Hollandse poldersloten werd een significant positieve correlatie gevonden tussen de biomassa van het kroos en de geleidbaarheid van het water. Deze correlatie bleek groter te zijn dan die tussen de biomassa en de totaal-fosfaatconcentratie van het water. Dit zou indiceren dat andere factoren dan eutrofiëring (bijvoorbeeld: chloride, sulfaat en bicarbonaat) gerelateerd zijn aan de biomassa<sup>41</sup>.

Kroossoorten worden aangetroffen bij e.g.v.-waarden tot circa 9.000  $\mu\text{S.cm}^{-1}$ . Als somparameter voor de totale hoeveelheid opgeloste ionen geeft de e.g.v.-waarde geen informatie over de bijdrage van de afzonderlijke ionen. Een e.g.v.-waarde tot circa 650  $\mu\text{S.cm}^{-1}$  ( $\approx 300 \text{ mg Cl.l}^{-1}$ ) is normaal voor de Nederlandse zoete oppervlaktewateren.

### 3.3.2 zuurgraad

Op basis van laboratoriumonderzoek is de relatie tussen pH en groeisnelheid vastgesteld (zie tabel 38). In tabel 39 worden de pH-waarden gegeven, waarbij kroos in het veld wordt gevonden.

Het tolerantie-bereik voor pH is bij Lemnaceae, zoals dit in het laboratorium is bepaald, staat vermeld in tabel 40.

soort	Km(pH)	Kv(pH)	Ki(pH)
Lemnaceae	4	6,2	10
L. minor	3,3		
L. gibba	3,9		
L. trisulca	3,8		
S. polyrhiza	3,0	7,0	10
W. arrhiza	3,5	5,0	10
A. filiculoïdes	3,5	4,5-7,0	10

Tabel 38. Km-, Kv- en Ki-waarden van kroos voor de pH <sup>9,49,82,83</sup>



soort	pH			bron	opmerkingen
	minimum	gemiddelde	maximum		
L. minor	< 6,3			[74]	vooral bij lagere pH vooral bij hogere pH In de V.S. de enige ook in Nederland voor- komende kroossoort bij pH > 9
L. gibba	6,0-6,8	7,3-7,4	8,6-10,5	[75]	
S. polyrhiza				[69]	
L. trisulca	5,7-6,4	7,3	8,3-10,5	[75]	tolerant voor breed pH-bereik in V.S.
A. filiculoïdes	6,9-7,5	7,2-7,9	7,8-9,3	[49,75]	
Lemnaceae	3,5		10,4	[69]	

Tabel 39. pH-waarden waarbij kroos in het veld wordt aangetroffen

soort	pH		
	minimum	maximum	optimum
Lemna	4,0	10,0	5,0
Spirodela	3,0	10,0	7,0
Wolffia	4,0	5,0	10,0

Tabel 40. pH-tolerantietraject en pH-optimum voor kroos

Het pH-traject waarin kroossoorten in het laboratorium kunnen groeien, is veel groter, met name in het zure gebied, dan het traject waarbij kroossoorten in het veld worden aangetroffen.

Het feit dat Lemnaceae veelal niet in wateren met pH-waarden kleiner dan 5 aangetroffen worden, is waarschijnlijk niet zozeer het gevolg van een lage pH, maar van de lage nutriëntgehalten van deze wateren<sup>6</sup>.

Ongestoorde (niet geëutrofiëerde of verzuurde) oppervlaktewateren hebben in het algemeen een pH van 6 tot 9. In deze wateren zal de zuurgraad geen belemmering vormen voor een goede kroosgroei.

### 3.3.3 temperatuur

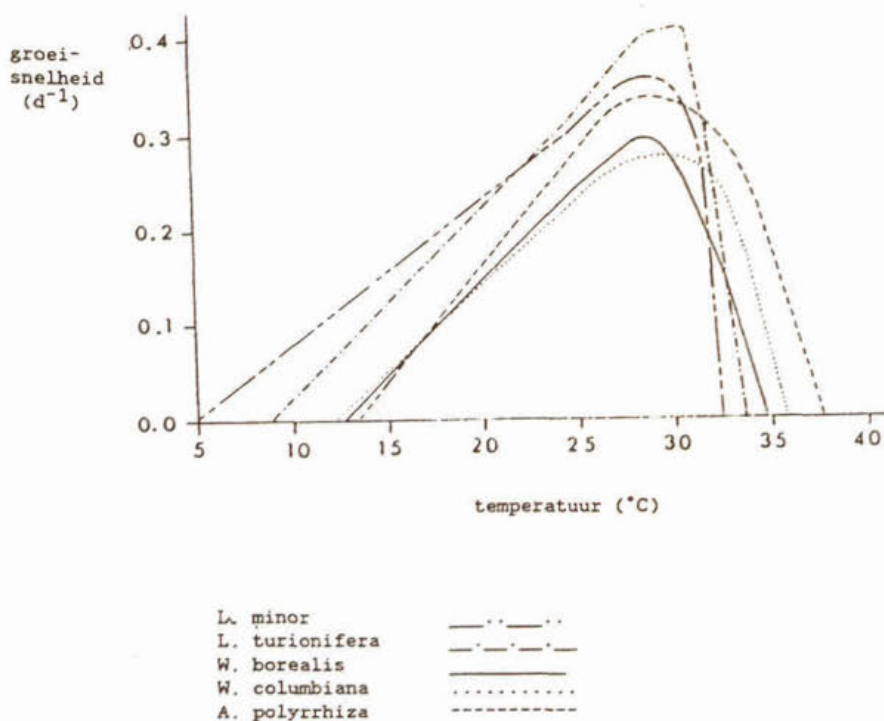
De verschillende soorten Lemnaceae hebben ieder hun specifieke maximum-temperatuur waarbij nog groei kan plaatsvinden. Dit maximum bevindt zich in het algemeen tussen 26 en 37°C. De optimale temperaturen liggen voor alle soorten boven 24°C<sup>6,8</sup>. De groeisnelheid neemt, afhankelijk van de soort, toe in het traject van 25 tot 30°C en neemt bij hogere temperatuur sterk af.

L. trisulca groeit niet meer boven 30°C en L. gibba, L. minor en W. arrhiza niet meer boven 33°C. S. polyrhiza heeft een duidelijke voorkeur voor hogere temperaturen en groeit zelfs nog bij temperaturen hoger dan 36°C (zie figuur 12). Incidenteel kortstondige hogere temperaturen (tot 50°C) worden door vrijwel alle soorten getoleerd<sup>7</sup>.

De minimale temperatuur voor kroosgroei bevindt zich tussen 4 en 18°C. Deze temperatuur is soortspecifiek, en varieert zelfs tussen de klonen van eenzelfde soort. In tabel 41 wordt voor verschillende soorten kroos vermeld wat het temperatuurtraject is waarbinnen groei optreedt.

soort	aantal geteste klonen	minimale temperatuur voor groei (°C)
L. gibba	6	4
L. minor	8	4-9
L. trisulca	4	4-9
S. polyrhiza	4	9-20
W. arrhiza	1	13,5-16,5

Tabel 41. Minimale temperatuur waarbij kroos groei vertoont<sup>6</sup>



Figuur 12. Groeisnelheid van enkele kroossoorten als functie van de temperatuur<sup>6</sup>

Soorten als L. gibba en L. minor zijn in staat om in streken met koele winters door te groeien terwijl S. polyrhiza en W. arrhiza deze periode op de waterbodem doorbrengen in de vorm van turionen. Omdat L. minor bij temperaturen kleiner dan 20°C veel sneller groeit

dan *S. polyrhiza* wordt *L. minor* in het voorjaar in het algemeen veel eerder waargenomen dan de turion-vormende *S. polyrhiza*<sup>6</sup>. Temperaturen van -10°C zijn dodelijk voor alle fronds van Lemnaceae, die niet in een ruststadium zijn. Voor het overleven van zeer lage temperaturen hebben kroossoorten diverse strategieën ontwikkeld<sup>6</sup>, zoals het zinken naar diepere waterlagen (submerse soorten als *L. trisulca*; *L. minor*), de vorming van turionen (*S. polyrhiza*; *Wolffia* sp.), vorstresistentie van de rustfronds (*L. minor*; *L. gibba*) en overleving via de zaden (*L. gibba*). Lemnaceae zijn hierdoor in staat te overleven in gebieden met wintertemperaturen ver beneden de minimumtemperatuur voor groei.

Toename van de temperatuur tot circa 20°C leidt bij *L. minor* en *S. polyrhiza* tot toename van de frondgrootte. Bij hogere temperatuur neemt deze weer af<sup>65</sup>. Bij toevoeging van suiker ligt de temperatuur voor maximale frondgrootte hoger<sup>7</sup>.

Het gemiddelde drooggewicht van de frond vertoont in het traject tussen 20 en 30°C weinig variatie. Beneden 20°C neemt het voor *L. minor* met afnemende temperatuur toe. Bij 14°C is het drooggewicht zelfs bijna het dubbele van dat bij 20°C<sup>65</sup>.

De relatie tussen temperatuur en frondgrootte en tussen temperatuur en drooggewicht, resulteert voor bijvoorbeeld *L. minor* in een verdrievoudiging van de verhouding oppervlakte/drooggewicht bij een temperatuurstijging van 12,5 naar 27,5°C<sup>84</sup>.

Een Lemna-frond heeft een karakteristieke levensduur, zelfs in exponentieel groeiende populaties. Deze levensduur hangt vooral af van de temperatuur. Een temperatuurverhoging van 20 naar 30°C vermindert de levensduur van een frond met de helft<sup>21</sup>.

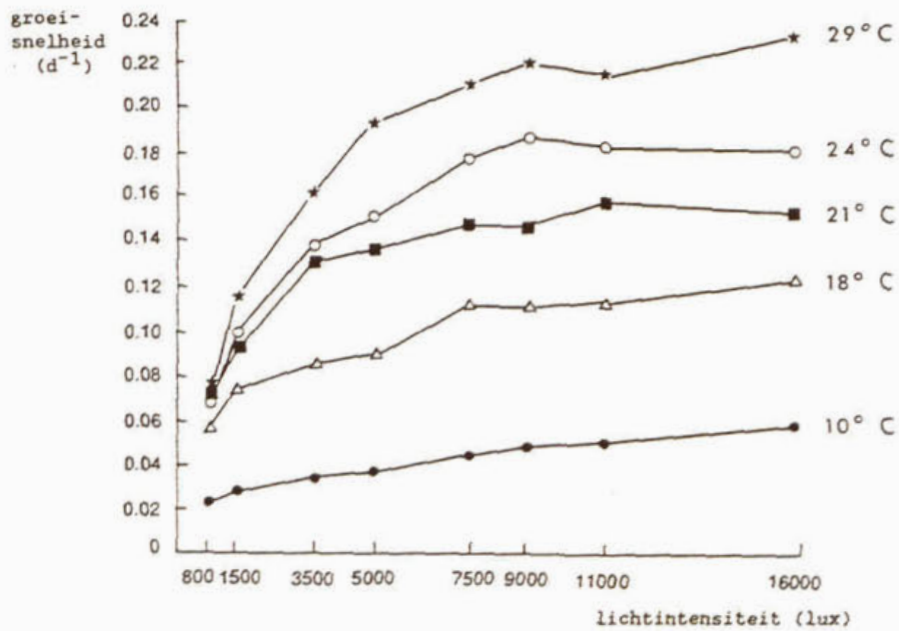
#### 3.3.4 Licht

De groeisnelheid van Lemnaceae neemt toe bij toename van de lichtintensiteit tot een bepaald optimum<sup>85,86,87</sup>.

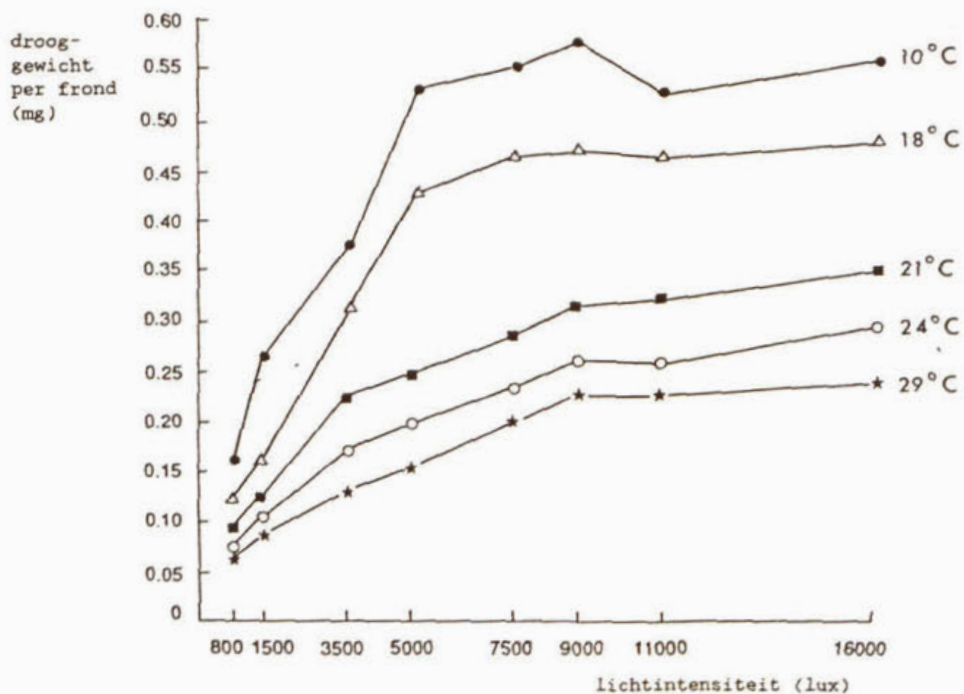
De lichtintensiteit voor maximale groei van Lemnaceae varieert, afhankelijk van de soort of kloon, bij 24°C en continue verlichting tussen de 5.000 en 15.000 Lux<sup>9,7</sup> (bij zonlicht is 100 lux ongeveer gelijk aan 1 W.m<sup>-2</sup>). Deze lichtintensiteit voor maximale groei is hoger bij hoge temperaturen en lager bij lagere temperaturen (zie figuur 13). Bij 29°C worden voor *S. polyrhiza* en *L. minor* maximale groeisnelheden bereikt bij 17.000 lux. Voor *L. gibba* ligt deze waarde nog hoger. De groeisnelheid van *L. minor*, *L. gibba*, *W. arrhiza* en *S. polyrhiza* bij 2.000 Lux is steeds 50 tot 63% van het maximum (bij 9.000 Lux met toevoeging van sucrose, bij constante temperatuur)<sup>7</sup>.

*A. filiculoides* vertoont maximale groeisnelheid bij 50% van de intensiteit van het zonlicht (40.000-57.500 lux)<sup>49</sup>.

Met toename van de lichtintensiteit neemt het drooggewicht per frond toe<sup>49,87</sup> (zie figuur 14). Ook de oppervlakte van de frond is meestal groter bij hogere lichtintensiteit. Een eenduidige relatie werd echter niet gevonden<sup>87</sup>.



Figuur 13. Groeisnelheden van *L. minor* bij verschillende lichtintensiteiten en temperaturen<sup>86</sup>



Figuur 14. Gemiddeld drooggewicht per frond van *L. minor* bij verschillende lichtintensiteiten en temperaturen<sup>86</sup>

### 3.3.5 migratie

Lemnaceae zijn klein, vrijlevend en drijvend. Daarom migreren ze gemakkelijk ten gevolge van wind en stroming. Snelstromende wateren zijn in het algemeen kroosvrij. Langzaam stromende wateren bevatten alleen maar Lemnaceae op de plaatsen waar wegspoeling van de fronds voorkomen kan worden, bijvoorbeeld tussen vegetatie, of aan onregelmatige ('ruwe') oevers. Lemnaceae worden vooral gevonden in zeer langzaam stromende sloten en kanalen waar het verlies aan fronds door migratie gecompenseerd wordt door de groei. Zie hoofdstuk 4 voor verdere toelichting op migratie.

### 3.3.6 waterdiepte

Relatief diep water heeft als voordeel voor Lemnaceae dat de kans op te hoge temperaturen of droogvallen gering is. Ook is de kans op bevriezing van de overwinterende fronds of turionen hier geringer. Diepe wateren kunnen echter ongunstig zijn in koude regio's, omdat ze te laat in het seizoen voldoende warm zijn om groei van kroos mogelijk te maken.

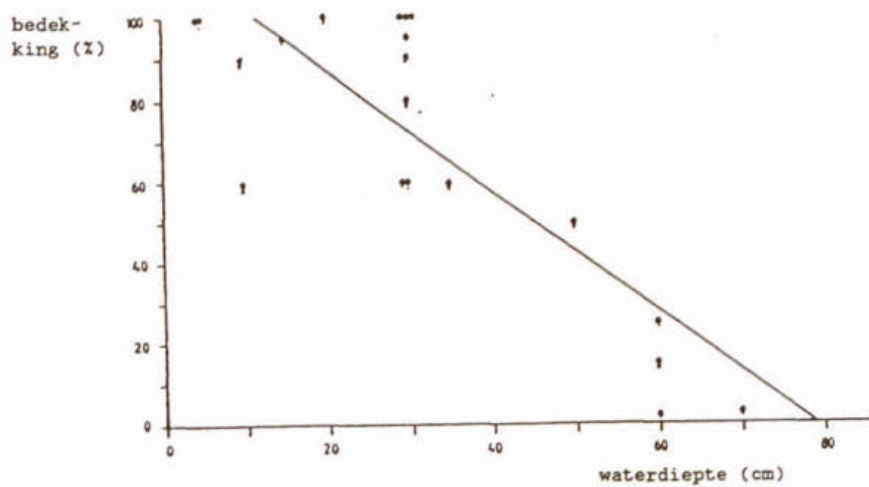
Wat betreft de nutriëntvoorziening zijn ondiepe wateren voor kroos gunstiger dan diepe wateren; in het algemeen komen de hoogste nutriëntgehaltenes namelijk bij de bodem voor. Hoe dichters de Lemnaceae zich bij de bodem bevinden hoe gemakkelijker in hun nutriëntbehoefte voorzien zal worden door transport van nutriënten uit de bodem naar het water<sup>44</sup>.

Lemnaceae worden zelden gevonden in periodiek droogvallende wateren. De fronds drogen namelijk vrij snel uit. *W. arrhiza* overleeft zonder water bij 65% vochtigheid gedurende 20 à 30 minuten. Fronds van *L. minor* en *L. trisulca* sterven na respectievelijk na 120 en 75 minuten bij volledig omringing door lucht met 70% vochtigheid (25°C-)<sup>27</sup>. Ook turionen, bijvoorbeeld van *S. polyrhiza*, drogen snel uit<sup>35</sup>.

In de literatuur wordt een significante correlatie vermeld tussen de aanwezige kroosbiomassa en de hoeveelheid beschikbaar fosfaat uit de bodem. De biomassa per m<sup>2</sup> van *S. polyrhiza* nam af met toenemende diepte van het water<sup>40</sup>.

Bij onderzoek aan poldersloten in de Alblasserwaard en Krimpenerwaard werd bij afnemende waterdiepte een significante toename van kroos- en kroosvaren-bedekking geconstateerd (figuur 15). Bij een slootdiepte kleiner dan 40 cm was de kroosbedekking steeds 60% of meer. Kroosbedekkingen van 100% werden uitsluitend aangetroffen bij een waterdiepte kleiner dan 0,3 m<sup>88</sup>.

In een andere studie naar de situatie in Zuid-Hollandse poldersloten<sup>41</sup> werd een minder duidelijke relatie gevonden tussen de aanwezigheid van kroosdekken en de waterdiepte. Lemnaceae-dekken werden aangetroffen bij een diepte van 0,12-2,33 m (gem. 0,59 m) meter en *Azolla*-dekken bij 0,02-1,20 m (gem. 0,66 m). De kroosvrije sloten weken in diepte hier echter niet van af (0,20-0,70 m, gem. 0,42 m). De waterdiepte van sloten blijkt een belangrijke factor voor de bedekking door kroossoorten. In hoeverre er een direct verband is met de beschikbaarheid van fosfaat uit de bodem is echter niet duidelijk.



Figuur 15. Relatie tussen waterdiepte en kroosbedekking voor sloten in de Alblasserwaard en Krimpenerwaard<sup>88</sup>

#### 4 MIGRATIE VAN KROOS

Omdat kroos een drijvende plant is, bepalen waterbeweging en wind in belangrijke mate waar kroos kan voorkomen. Onderbrekingen van het vrije wateroppervlak, bijvoorbeeld door planten of kunstwerken, spelen daarnaast ook een belangrijke rol doordat deze grenzen stellen aan het traject waarover kroos door water en wind verplaatst kan worden. Bij dergelijke onderbrekingen van het vrije wateroppervlak treedt vaak opeenhoping van kroos op.

Dit hoofdstuk geeft de resultaten van het literatuuronderzoek naar het effect van waterbeweging en wind op de migratie van kroos.

##### 4.1 Transport door wind

Transport van kroos door wind werd onderzocht door Baijens<sup>89</sup> met behulp van proeven in een windtunnel. De experimenten werden voornamelijk gedaan met veelwortelig kroos (*S. polyrhiza*), terwijl enkele proeven gedaan werden met klein kroos (*L. minor*). Bij deze proeven was de windrichting parallel aan de richting van de goot waarin het kroos verplaatst werd.

Het onderzoek van Baijens laat zien, dat er een evenredigheid is tussen windsnelheid en de verplaatsingssnelheid van kroos, bij stilstaand water:

$$v_k = \alpha U(10)$$

waarin:

- $v_k$  = de snelheid van het kroos;
- $U(10)$  = de windsnelheid op 10 meter hoogte tijdens de windtunnelproeven;
- $\alpha$  = een dimensieloze evenredigheidsconstante, welke verder de windfactor genoemd zal worden.

Er is gekozen voor het gebruik van de windsnelheid op 10 m hoogte omdat dit een standaard meteorologische grootte is. Deze werd bepaald door omrekening van de waargenomen windsnelheid naar een hoogte van 10 m.

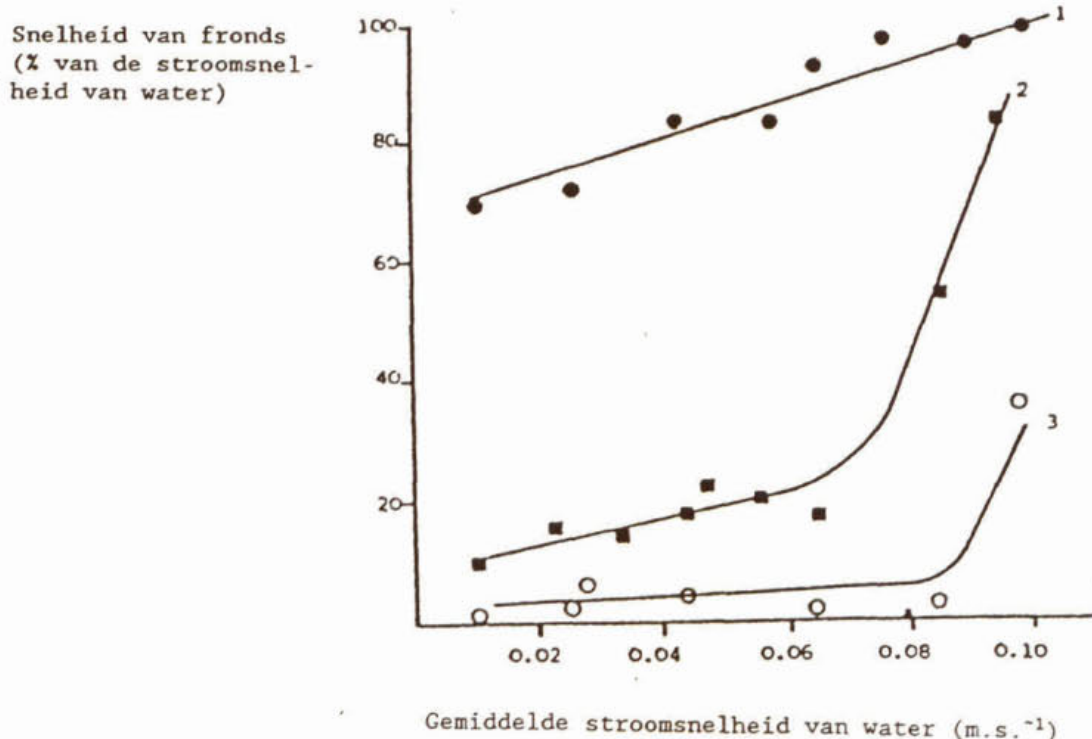
Voor drie onderzochte fronds van de soort *L. minor* varieerde  $\alpha$  van 0,0075 tot 0,0106 en voor drie onderzochte fronds van de soort *S. polyrhiza* varieerde  $\alpha$  van 0,0082 tot 0,0084.

Door Duffield and Edwards<sup>90</sup> is in het veld onderzoek gedaan naar de verplaatsing van kroos door wind en stroming. Hun onderzoek laat o.a. zien dat er een aanzienlijk verschil in de windinvloed is tussen het midden van de sloot en de kanten. De windfactor die zij vonden varieert van 0,1 in het midden tot praktisch 0 aan de kant, met een gemiddelde over de gehele breedte van 0,0038. Hierbij is de wind herleid tot 'slootniveau', zonder dat dit nader gepreciseerd is. Er is eenduidige relatie tussen de snelheid dicht bij het grondoppervlak en de snelheid op 10 m hoogte. Bovendien heeft de windfactor hier betrekking op de verhouding van de snelheid van het wateroppervlak en de windsnelheid. Hierdoor is het niet mogelijk de door hen vermelde windfactor te vergelijken met die van Baijens.

Met de door hen bepaalde windfactor en de correctie van de windsnelheid met  $\cos\theta$  lukte het Duffield en Edwards om over een periode van een week de redistributie van kroos te voorspellen uit de windwaarnemingen. Stroming was daarbij afwezig.

#### 4.2 Transport door waterbeweging

Door Duffield en Edwards worden resultaten gepresenteerd van waarneming van de verplaatsingssnelheid van kroos in verhouding tot de stroomsnelheid van water, voor verschillende gemiddelde stroomsnelheden en slootvegetaties (zie figuur 16). In het artikel wordt niet ingegaan op mogelijke redenen waarom kroos zich in de onbegroeide sloten langzamer verplaatst dan met de gemiddelde stroomsnelheid van het water. Ook wordt niet ingegaan op de opmerkelijke knik in de getekende lijnen 2 en 3. De informatie in het artikel wordt daarom nauwelijks bruikbaar geacht.



Figuur 16. De relatie tussen de gemiddelde watersnelheid en de verplaatsingssnelheid van kroos (*Lemna* spp.) in sloten met en zonder wortelende planten<sup>90</sup>

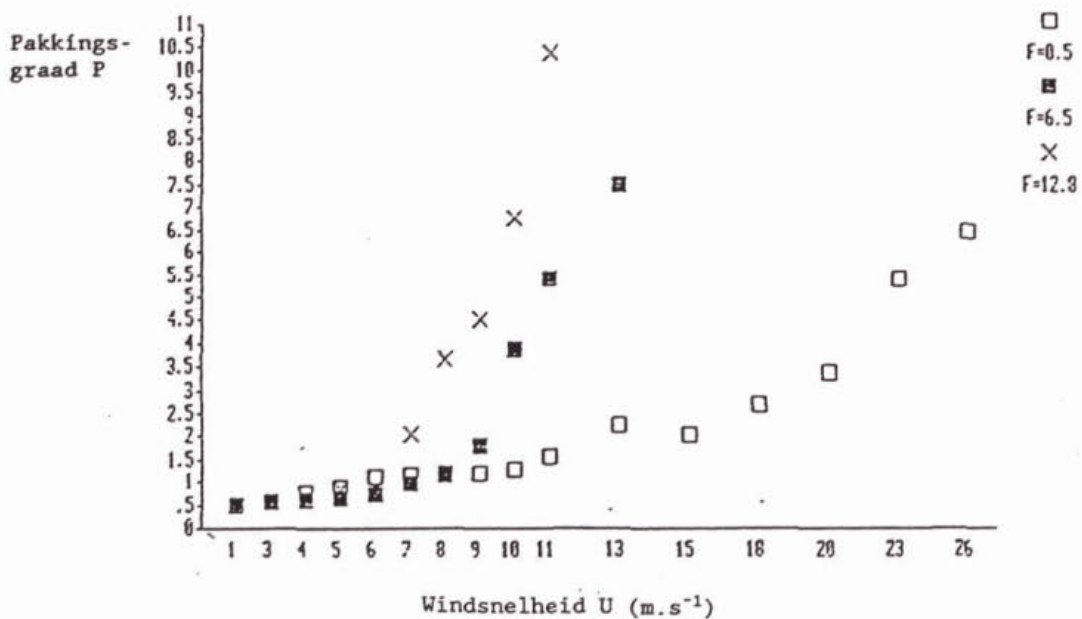
- Lijn 1: geen vegetatie
- Lijn 2: met een gemengde vegetatie bestaande uit *Glyceria maxima*, *Apium nodiflorum* en *Elodea canadensis*
- Lijn 3: met een dichte rietbegroeiing (*Phragmites communis*)



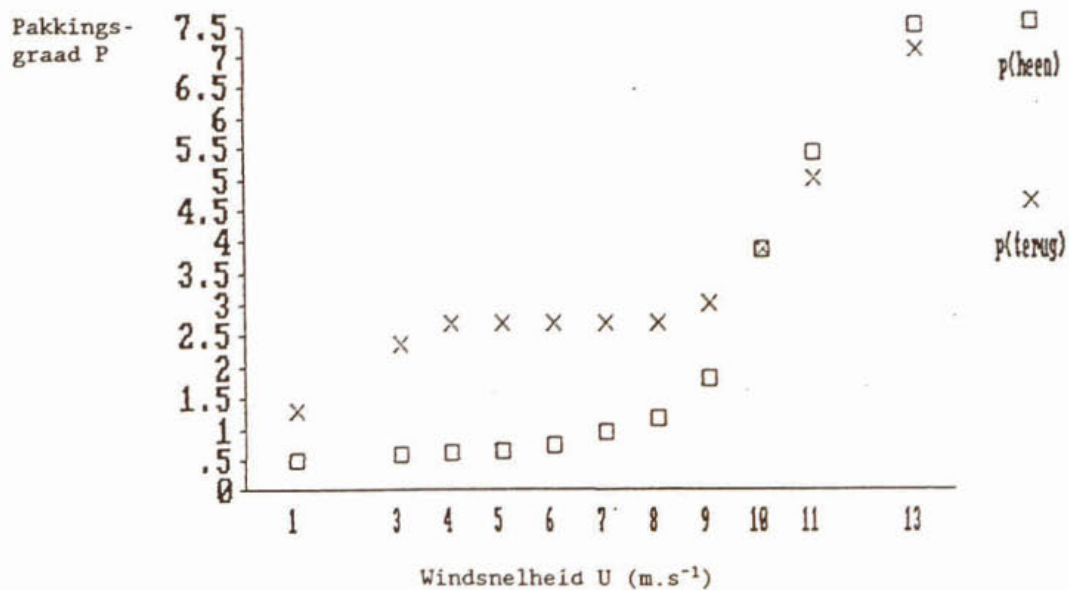
#### 4.3 Opwaaien van kroos

Door Baijens is onderzoek gedaan naar het door wind opeenpakken van kroos bij barrières. Dit onderzoek is uitgevoerd in een windtunnel. Uit de experimenten blijkt dat de dichtheid van een kroosdek voor een barrière toeneemt met de windsnelheid. De gemiddelde pakkingsdichtheid, d.i. de totale hoeveelheid kroos gedeeld door de lengte van het kroosdek, blijkt afhankelijk van de windsnelheid (zie figuur 17). Waarnemingen bij toenemende windsnelheid blijken echter wat andere resultaten te geven dan waarnemingen bij afnemende windsnelheid (zie figuur 18). Er is dus sprake van hysteresis.

De strijklengten van de wind, d.i. de afstand die de wind of het water aflegt vóór het kroosdek, heeft ook invloed op de pakkingsdichtheid van kroos. Baijens vond dat vooral de variatie bij kleine strijklengten, d.w.z. minder dan 10 meter, verandering van de pakkingsdichtheid tot gevolg heeft.



Figuur 17. De gemiddelde pakkingsgraad p van een kroosveld als functie van de windsnelheid U bij de strijklengten F=0.5 m, F=6,5 m en F=12,8 m<sup>90</sup>



Figuur 18. De gemiddelde pakkingsgraad p als functie van de windsnelheid U bij toenemende windsnelheid (p[heen]) en bij langzaam afnemende windsnelheid (p[terug])<sup>90</sup>

5 LITERATUUR

5.1 Literatuur gerangschikt volgens nummer

1. STOWA, 1992. Ontstaan en bestrijden van deklagen van kroos.  
2. Modelmatige benadering van de kroosontwikkeling en de beoordeling van potentiële beheersmaatregelen.
2. Segal, S. 1965. Een vegetatie-onderzoek van hogere waterplanten in Nederland. Wetensch. Meded. K.N.N.V. nr. 57.
3. Hillman, W.S., 1961. The Lemnaceae or duckweeds. A review of the descriptive and experimental literature. Bot. Rev. 27; 221-287.
4. Gorham, P.G., 1941. Measurement of the response of Lemna to growth promoting substances. Am. J. Bot. 28; 98-101.
5. Wolek, J., 1974. A preliminary investigation in interactions (competition, allelopathy) between some species of Lemna, Spirodela and Wolffia Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich, 42; 140-162.
6. Landolt, E., 1986. The family of Lemnaceae - a monographic study (vol. 1). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, Heft 71, 566 pp.
7. Landolt, E., 1957. Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 67; 271-410.
8. Lumpkin, T.A. en Plucknett, D.L., 1980. Azolla: Botany, physiology and use as a green manure. Economic Botany, 34(2); 111-153.
9. Landolt, E. en Kandeler, R., 1987. The family of Lemnaceae - a monographic study (vol. 2). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, Heft 95, 638 pp.
10. Dykyjova, D., 1979. Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants. Folia Geobot. Phytotax. 14; 267-325.
11. Wolverton, B.C. en McDonald, R.C., 1981. Energy from vascular plant wastewater treatment systems. Econ. Bot. 35(2); 224-232.
12. Karpati, V. en Pogomi, P., 1979. Accumulation and release of nutrients by aquatic macrophytes. Symp. Biol. Hung. 19; 33-42.
13. Ericsson, T., Larsson, C.M. en Tillberg, E., 1982. Growth responses of Lemna to different levels of nitrogen limitation. Z. Pflanzenphysiol. 105(4); 331-340.

14. Rejmánková, E., 1981. On the production ecology of duckweeds. Internat. Workshop on Aquatic Macrophytes, Illmitz, Austria, 7 pp.
15. Bhanthumnavin, K. en McGarry, M.G., 1971. *Wolffia* as a possible source of inexpensive protein. *Nature* 232 (5331); 495.
16. Rejmánková, E., 1973. Seasonal changes in the growth rate of duckweeds (*L. gibba* L.) in the littoral of the Nesyt fish pond. In: Kvet, J. (ed). *Littoral of the Nesyt fish pond*. *Ekol. Stud. Czech. Acad. Praha*, 15; 103-106.
17. Fekete, A. en Riemer, D.N., 1973. Effects of varying phosphorus concentration on *L. minor* L. *Coll. Agric. Environ. Sci., Rutgers Univ. New Brunswick, N.Y.*, 27; 109-114.
18. Koles, S.M., 1986. Modelling of duckweed (family Lemnaceae) biomass production and water quality improvement. Ms. Thesis, Univ. of Florida, Gainesville, 135 pp.
19. Ruskin, F.R. en Shipley, D.W. (eds), 1976. Making aquatic weeds usefull: Some perspectives for developing countries. Appendix A: Duckweeds and their use (p. 148-154), National Academy of Sciences, Washington D.C.
20. Pirson, A. en Göllner, E., 1954. Beobachtungen zur Entwicklungsphysiologie der *L. minor* L. *Flora* 140; 485-498.
21. Wangermann, E. en Ashby, E., 1951. Studies on the morphogenesis of leaves VII, 1. Effects of light intensity and temperature on the cycle of ageing and rejuvenation in the vegetative history of *L. minor*. *New Phytol.* 50; 186-199.
22. Boeszoermenyi, E. en Boeszoermenyi, Z., 1957. N and P nutrition and the physiological age of *L. minor* L. *Acta. Bot. Acad. Sci. Hung.* 3; 1-7.
23. Löönd, A., 1980. Effects of nitrogen and phosphorus upon the growth of some Lemnaceae. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich*, 70; 118-141.
24. Rejmánková, E., 1975. Comparison of *L. gibba* and *L. minor* from the production ecological viewpoint. *Aquat. Bot.* 1; 423-428.
25. Clatworthy, J.N. en Harper, J.L., 1962. The comparative biology of closely related species living in the same area. 5. Inter- and intra-specific interference within cultures of *L. ssp.* and *Salvinia natans*. *J. Exp. Bot.* 13; 307-324.
26. Rejmánková, E., 1973. Seasonal changes in the growth rate of duckweed community (*Lemnetum gibbae*). *Folia Geobot. Phytotax.* 8; 1-13.

27. Keddy, P.A., 1976. Lakes as islands. The distributional ecology of two aquatic plants, *L. minor* L. and *L. trisulca* L. *Ecology* 57 (2); 353-359.
28. Lüönd, A., 1983. Das Wachstum von Wasserlinsen (Lemnaceae) in Abhängigkeit des Nährstoffangebots, insbesondere Phosphor und Stickstoff. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich, 80, 116 pp.
29. Humphrey, T.J., Sarawek, S. en Davies, D.D., 1977. The effect of nitrogen deficiency on the growth and metabolism of *L. minor* L. *Planta* 137; 259-264.
30. Reid, M.S. en Bielecki, R.I., 1970. Response of *S. oligorrhiza* to phosphorus deficiency. *Plant Physiol.* 46; 609-613.
31. Cooke, R.J., Oliver, J. en Davies, D.D., 1979. Stress and protein turnover in *L. minor*. *Plant Physiol.* 64; 1109-1113.
32. Oron, G., Porath, D. en Wildschut, L.R., 1986. Wastewater treatment and renovation by different duckweed species. *J. Environ. Eng.* 112(2); 247-263.
33. Rejmánková, E., 1973. Biomass, production and growth rate of duckweeds, (*L. gibba* en *L. minor*). In: Heyny, S. (ed.). *Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia. Trebon*, 101-106.
34. Rejmánková, E., 1978. Growth, production and nutrient uptake of duckweeds in fishponds and in experimental cultures. In: Dykyova, D. en Kvet, E. (ed.). *Pond littoral ecosystems. Ecol. Studies, Analysis and synthesis*, Springer, Berlin/Heidelberg, 28; 278-291.
35. Jacobs, D.L., 1947. An ecological life history of *Spirodela polyrhiza* (greater duckweed) with emphasis on the turion phase. *Ecol. Monogr.* 17; 437-469.
36. Docauer, D.M., 1983. A nutrient basis for the distribution of the Lemnaceae. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan. 223 pp. (cit. Landolt en Kandeler, 1987).
37. Hillman, W.S. en Culley, D.D., 1978. The uses of duckweeds. *Am. Sci.* 66; 442-451.
38. Singal, P.K., 1981. Chemical and productional characteristics of Lemnids. *Int. J. of Ecol. and Environ. Sc.* 7; 97-104.
39. Pokorny, J. en Rejmánková, E., 1983. Oxygen regime in a fish pond with duckweeds (Lemnaceae) and *Ceratophyllum*. *Aquat. Bot.* 17(2); 125-137.

40. Sastroutomo, S.S., 1982. Summer biomass of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in Lake Aino-Numa, Miyaki. *Jap. J. Ecol.*, 32(1); 45-55.
41. Does, J. van der, en Klink, F.J., 1991. Excessive growth of Lemnaceae and Azolla in ditches observed by false colour teledetection. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24; 2683-2688.
42. N.W.R.W., 1989. Gedetailleerd onderzoek naar de effecten van vuilemissies uit het gemengde rioolstelsel van Bodegraven op de waterkwaliteit van het ontvangende slootsysteem. Deel 2: De biologische kwaliteit. Ministerie van VROM.
43. Kaul, V. en Bakaya, U., 1973. The noxious floating Lemnid-Salvinia aquatic weed complex in Kashmir (India), 183-192. In: Varshney, C.K. en Rzoska, J. (eds). *Aquatic weeds in South-East Asia. Proc. Region. Seminar Noxious Aquatic Vegetation*, New Delhi, Junk, The Hague.
44. Klose, H., 1963. Zur Limnologie von Lemna-Gewässern. *Wiss. Z. Univ. Leipzig, Math.-Nat. Reihe* 12; 233-259 (cit. Landolt en Kandeler, 1987).
45. Hicks, L.E., 1937. The Lemnaceae of Indiana. *Am. Midl. Nat.* 18; 774-789.
46. Berkhuizen, J.C., 1983. De invloed van kroosbedekkingen op visvoedsel organismen in poldersloten. Rapport ZS 83-04, RIVO, IJmuiden.
47. Pourriot, R., 1972. Etude hydrobiologique de deux petits étangs de prairie: observations sur la distribution de la température et du plancton et l'influence d'un couvert végétal à L. minor. *Ann. Hydro-biol.* 3 (1); 33-46.
48. Patrick, W.H. jr. en Khalid, R.A., 1974. Phosphate release and sorption by soils and sediments. Effects of aerobic and anaerobic conditions. *Science* 53: 186.
49. Ashton, P.J. en R.D. Walmsley, 1976. The aquatic fern Azolla and its Anabaena symbiont. *Endeavour* 35; 39-43.
50. Klink, F.J., 1984. Kroosonderzoek: literatuuronderzoek en inventarisatie van kroos binnen Rijnland. Doctoraalverslag, Landbouwniversiteit Wageningen.
51. Eyster, C., 1966. Optimization of the physiological activity (growth rate) of the giant duckweed, *S. polyrhiza*. Final Report. Monsanto Res. Corp. Dayton Lab., Dayton, Ohio. 200 pp. (cit. Landolt en Kandeler), 1987).

52. Beyer, B.H., 1983. Oekologisch-systematische Differenzierung in der Familie der Lemnaceae in bezug auf den Bedarf an Calcium und Magnesium. Diploma Thesis. Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 139 pp. (cit. Landolt & Kandeler, 1987).
53. Jungnickel, F., 1978. Phosphatbedarf und Mangelsymptome bei einigen axenisch kultivierten Lemnaceen. *Limnologica* 11; 469-478.
54. Pirson, A. en Göllner, E., 1953. Zellphysiologische Untersuchungen an der Lemna-Würzel bei verminderter Nitrat- und Phosphatversorgung. *Z. Bot.* 41; 147-176.
55. Lindeman, W., 1951. The influence of phosphate on the photosynthesis of *L. minor* L. *Proc. KNAW/C* 34; 287-295.
56. Werkgroep Biologische Waterbeoordeling, 1977. Biologische Waterbeoordeling. Landbouwhogeschool Wageningen, vakgroep Natuurbeheer.
57. Iversen, J. en Olson, S., 1946. Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. *Bot. Tidskr.* 46; 136-145.
58. Roelofs, J.G.M., 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands. I. Field observations. *Aquat. Bot.* 17(2); 139-155.
59. Porath, D. en Agami, M., 1986. An alternative approach to study the avoidance of duckweed (*L. gibba* L. - *L. minor* L. - complex) from arid zones. *Arch. Hydrobiol.* 108(1); 45-53.
60. Berg, M. van den, en Orleans, T., 1983. Oorzaak en gevolg van kroos in poldersloten. Vol. 1. Doctoraalverslag, Rijksuniversiteit Leiden.
61. Jong, F.M.W. de en Nuijens, L., 1985. Oorzaak en gevolg van kroos in poldersloten. Vol. 2. Doctoraalverslag, Centrum voor Milieukunde, Leiden.
62. Porath, D. en Pollock, J., 1982. Ammonia stripping by duckweed *L. gibba* and its feasibility in circulating aquaculture. *Aquat. Bot.* 13(2); 125-132.
63. Ingemarsson, B., Johansson, L. en Larsson, C.-M., 1984. Photosynthesis and nitrogen utilization in exponentially growing nitrogen-limited cultures of *L. gibba*. *Physiol. Plant.* 62(3); 363-369.
64. White, H.L., 1937. The interaction of factors in the growth of Lemna. XI. The interaction of nitrogen and light intensity in relation to growth and assimilation. *Ann. Bot.* 1; 623-648.

65. Müller, M., 1983. Oekologische Untersuchungen zum Stickstoffumsatz verschiedener Lemnaceen. Diploma Thesis. TU München, 118 pp. (cit. Landolt en Kandeler, 1987).
66. White, H.L., 1936. The interaction of factors in the growth of Lemna. VIII. The effect of nitrogen on growth and multiplication. Ann. Bot. 50; 403-417.
67. White, H.L., 1936. The interaction of factors in the growth of Lemna. VII. The effect of potassium on growth and multiplication. Ann. Bot. 50; 175-196.
68. Straetmans, E.H.F.M., 1985. Methodiek en toepassing van bioassays met kroos. Doctoraalverslag, Rijksuniversiteit, Leiden.
69. Landolt, E. en Wildi, O., 1977. Oekologische Felduntersuchungen bei Wasserlinsen (Lemnaceae) in den südwestlichen Staaten der USA. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich, 44; 104-146.
70. Groot, W.T. de, Jong, F.M.W. de, en Berg, M.M.H.E. van den, 1987. Population dynamics of duckweed cover in polder ditches. Arch. Hydrobiol. 109(4); 601-618.
71. Bierhuizen, J.F., 1954. Observations on potassium deficiency in *L. minor* L. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 54; 311-319.
72. Strauss, R., 1976. Effet de divers sels alcalins sur la croissance et la nutrition de *L. minor* L. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 61(5); 673-676.
73. Wegener Sleeswijk, F.C., 1982. Oecologie en verspreiding van *W. arrhiza* in Nederland. Intern rapport no. 140, Universiteit van Amsterdam, Hugo de Vries laboratorium.
74. Lange, L. de, en Segal, S., 1968. Over het onderscheid en de oecologie van *L. minor* en *L. gibba*. Gorteria 4; 5-12.
75. Lange, L. de, 1972. An ecological study of ditch vegetation in the Netherlands. Ph.D. Thesis, Amsterdam, 112 pp.
76. Wiegand, 1976. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen hydrochemischen Umweltfaktoren und Makrophytenvegetation in stehenden Gewässern. Arch. Hydrobiol. 83(4) 443-484.
77. Landolt, E., 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *L. gibba*- *L. minor* group. Aquat. Bot. 1; 345-363.
78. Brunold, C. en Erismann, K.H., 1970. Die Hemmung der Sulfataufnahme durch  $H_2S$  bei *L. minor*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 150; 238-239 (cit. Landolt en Kandeler, 1987).



79. Bloemendaal, F.H.J.L. en Roelofs, J.G.M., 1988. Anorganische koolstof. In: Bloemendaal, F.H.J.L. en Roelofs J.G.M. (eds). Waterplanten en waterkwaliteit. Nat. Hist. Bibl. KNNV no. 45; 99-111.
80. Frick, H., 1985. Micronutrient tolerance and accumulation in the duckweed, Lemna. J. Plant Nutrition 8(12); 1131-1145.
81. Steinberg, R.A., 1946. Mineral requirements of L. minor. Plant Physiol. 21; 42-48.
82. Nickell, L.G., 1961. Physiological studies with Azolla under aseptic conditions. II. Nutritional studies and the effects of the chemicals on growth. Phyton, 17: 49-54.
83. McLay, C.L., 1976. The effects of pH on the population growth of three species of duckweed: S. oligorhiza, L. minor and W. arrhiza. Freshwater Biol. 6; 125-136.
84. Hodgson, G.L., 1970. Effect of temperature on the growth and development of Lemna minor, under conditions of natural daylight. Ann. Bot. 34: 365-381.
85. Harrison, D.E. en Beal, E.O., 1964. The Lemnaceae (duckweeds) of North-Carolina. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 80; 12-18 (cit. Landolt en Kandeler, 1987).
86. Ashby, E. en Oxley, T.A., 1935. The interaction of factors in the growth of Lemna. VI. An analysis of the influence of light intensity and temperature on the assimilation rate and the rate of frond multiplication. Ann. Bot. 49; 309-336.
87. White, H.L., 1936. The interaction of factors in the growth of Lemna. IX. Further observations on the effect of light intensity on growth and multiplication. Ann. Bot. 50; 827-848.
88. Boeyen, J.H. en Honing, H. van der., 1988. Effect van baggeren op de waterkwaliteit in sloten in de Alblasserwaard en de Krimpenerwaard H<sub>2</sub>O (21)7: 166-171.
89. Baijens, P.M., 1988. Aëro- en hydrodynamisch gedrag van kroos. TU-Delft, Faculteit der Civiele Techniek.
90. Duffield, A.N. en Edwards, R.W., 1981. Predicting the distribution of Lemna Spp. in a complex system of drainage channels. Proc. of the Ass. of Applied Biologists Conf. Aquatic weeds and their control, p. 59-65.
91. Heukels, H. en R. van der Meijden, 1983. Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.

## 5.2 Literatuur op alfabetische volgorde

- Ashby, E. en Oxley, T.A., 1935. The interaction of factors in the growth of Lemna. VI. An analysis of the influence of light intensity and temperature on the assimilation rate and the rate of frond multiplication. *Ann. Bot.* 49; 309-336. (86)
- Ashton, P.J. en R.D. Walmsley, 1976. The aquatic fern Azolla and its Anabaena symbiont. *Endeavour* 35; 39-43. (49)
- Baijens, P.M., 1988. Aëro- en hydrodynamisch gedrag van kroos. TU-Delft, Faculteit der Civiele Techniek. (89)
- Berg, M. van den, en Orleans, T., 1983. Oorzaak en gevolg van kroos in poldersloten. Vol. 1. Doctoraalverslag, Rijksuniversiteit Leiden. (60)
- Berkuizen, J.C., 1983. De invloed van kroosbedekkingen op visvoedsel organismen in poldersloten. Rapport ZS 83-04, RIVO, IJmuiden. (46)
- Beyer, B.H., 1983. Oekologisch-systematische Differenzierung in der Familie der Lemnaceae in bezug auf den Bedarf an Calcium und Magnesium. Diploma Thesis. Geobotanisches Institutes ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 139 pp. (cit. Landolt & Kandeler, 1987). (52)
- Bhanthumnavin, K. en McGarry, M.G., 1971. Wolffia as a possible source of inexpensive protein. *Nature* 232 (5331); 495. (15)
- Bierhuizen, J.F., 1954. Observations on potassium deficiency in *L. minor* L. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 54; 311-319. (71)
- Bloemendaal, F.H.J.L. en Roelofs, J.G.M., 1988. Anorganische koolstof. In: Bloemendaal, F.H.J.L. en Roelofs J.G.M. (eds). *Waterplanten en waterkwaliteit*. *Nat. Hist. Bibl. KNNV* no. 45; 99-111. (79)
- Boeszoermerenyi, E. en Boeszoermerenyi, Z., 1957. N and P nutrition and the physiological age of *L. minor* L. *Acta. Bot. Acad. Sci. Hung.* 3; 1-7. (22)
- Boeyen, J.H. en Honing, H. van der., 1988. Effect van baggeren op de waterkwaliteit in sloten in de Alblasserwaard en de Krimpenerwaard  $H_2O$  (21)7: 166-171. (88)
- Brunold, C. en Erismann, K.H., 1970. Die Hemmung der Sulfataufnahme durch  $H_2S$  bei *L. minor*. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.* 150; 238-239 (cit. Landolt en Kandeler, 1987). (78)
- Clatworthy, J.N. en Harper, J.L., 1962. The comparative biology of closely related species living in the same area. 5. Inter- and intra-specific interference within cultures of *L. ssp.* and *Salvinia natans*. *J. Exp. Bot.* 13; 307-324. (25)
- Cooke, R.J., Oliver, J. en Davies, D.D., 1979. Stress and protein turnover in *L. minor*. *Plant Physiol.* 64; 1109-1113. (31)

- Docauer, D.M., 1983. A nutrient basis for the distribution of the Lemnaceae. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan. 223 pp. (cit. Landolt en Kandeler, 1987). (36)
- Does, J. van der, en Klink, F.J., 1991. Excessive growth of Lemnaceae and Azolla in ditches observed by false colour teledetection. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24; 2683-2688. (41)
- Duffield, A.N. en Edwards, R.W., 1981. Predicting the distribution of Lemna Spp. in a complex system of drainage channels. Proc. of the Ass. of Applied Biologists Conf. Aquatic weeds and their control, p. 59-65. (90)
- Dykyjova, D., 1979. Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants. Folia Geobot. Phytotax. 14; 267-325. (10)
- Ericsson, T., Larsson, C.M. en Tillberg, E., 1982. Growth responses of Lemna to different levels of nitrogen limitation. Z. Pflanzenphysiol. 105(4); 331-340. (13)
- Eyster, C., 1966. Optimization of the physiological activity (growth rate) of the giant duckweed, *S. polyrhiza*. Final Report. Monsanto Res. Corp. Dayton Lab., Dayton, Ohio. 200 pp. (cit. Landolt en Kandeler), 1987). (51)
- Fekete, A. en Riemer, D.N., 1973. Effects of varying phosphorus concentration on *L. minor* L. Coll. Agric. Environ. Sci., Rutgers Univ. New Brunswick, N.Y., 27; 109-114. (17)
- Frick, H., 1985. Micronutrient tolerance and accumulation in the duckweed, Lemna. J. Plant Nutrition 8(12); 1131-1145. (80)
- Gorham, P.G., 1941. Measurement of the response of Lemna to growth promoting substances. Am. J. Bot. 28; 98-101. (4)
- Groot, W.T. de, Jong, F.M.W. de, en Berg, M.M.H.E. van den, 1987. Population dynamics of duckweed cover in polder ditches. Arch. Hydrobiol. 109(4); 601-618. (70)
- Harrison, D.E. en Beal, E.O., 1964. The Lemnaceae (duckweeds) of North-Carolina. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 80; 12-18 (cit. Landolt en Kandeler, 1987). (85)
- Heukels, H. en R. van der Meijden, 1983. Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Hicks, L.E., 1937. The Lemnaceae of Indiana. Am. Midl. Nat. 18; 774-789. (45)
- Hillman, W.S., 1961. The Lemnaceae or duckweeds. A review of the descriptive and experimental literature. Bot. Rev. 27; 221-287. (3)
- Hillman, W.S. en Culley, D.D., 1978. The uses of duckweeds. Am. Sci. 66; 442-451. (37)

- Hodgson, G.L., 1970. Effect of temperature on the growth and development of *Lemna minor*, under conditions of natural daylight. *Ann. Bot.* 34: 365-381. (84)
- Humphrey, T.J., Sarawek, S. en Davies, D.D., 1977. The effect of nitrogen deficiency on the growth and metabolism of *L. minor* L. *Planta* 137; 259-264. (29)
- Ingemarsson, B., Johansson, L. en Larsson, C.-M., 1984. Photosynthesis and nitrogen utilization in exponentially growing nitrogen-limited cultures of *L. gibba*. *Physiol. Plant.* 62(3); 363-369. (63)
- Iversen, J. en Olson, S., 1946. Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. *Bot. Tidskr.* 46; 136-145. (57)
- Jacobs, D.L., 1947. An ecological life history of *Spirodela polyrrhiza* (greater duckweed) with emphasis on the turion phase. *Ecol. Monogr.* 17; 437-469. (35)
- Jong, F.M.W. de, en Nuijens, L., 1985. Oorzaak en gevolg van kroos in poldersloten. Vol. 2. Doctoraalverslag, Centrum voor Milieukunde, Leiden. (61)
- Jungnickel, F., 1978. Phosphatbedarf und Mangelsymptome bei einigen axenisch kultivierten Lemnaceen. *Limnologica* 11; 469-478. (53)
- Karpati, V. en Pogomi, P., 1979. Accumulation and release of nutrients by aquatic macrophytes. *Symp. Biol. Hung.* 19; 33-42. (12)
- Kaul, V. en Bakaya, U., 1973. The noxious floating Lemnid-Salvinia aquatic weed complex in Kashmir (India), 183-192. In: Varshney, C.K. en Rzoska, J. (eds). *Aquatic weeds in South-East Asia. Proc. Region. Seminar Noxious Aquatic Vegetation*, New Delhi, Junk, The Hague. (43)
- Keddy, P.A., 1976. Lakes as islands. The distributional ecology of two aquatic plants, *L. minor* L. and *L. trisulca* L. *Ecology* 57 (2); 353-359. (27)
- Klink, F.J., 1984. Kroosonderzoek: literatuuronderzoek en inventarisatie van kroos binnen Rijnland. Doctoraalverslag, Landbouwniversiteit Wageningen. (50)
- Klose, H., 1963. Zur Limnologie von Lemna-Gewässern. *Wiss. Z. Univ. Leipzig, Math.-Nat. Reihe* 12; 233-259 (cit. Landolt en Kandeler, 1987). (44)
- Koles, S.M., 1986. Modelling of duckweed (family Lemnaceae) biomass production and water quality improvement. Ms. Thesis, Univ. of Florida, Gainesville, 135 pp. (18)
- Landolt, E., 1986. The family of Lemnaceae - a monographic study (vol. 1). *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, Heft* 71, 566 pp. (6)

- Landolt, E., 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *L. gibba*-*L. minor* group. *Aquat. Bot.* 1; 345-363. (77)
- Landolt, E., 1957. Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 67; 271-410. (7)
- Landolt, E. en Wildi, O., 1977. Oekologische Felduntersuchungen bei Wasserlinsen (Lemnaceae) in den südwestlichen Staaten der USA. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich*, 44; 104-146. (69)
- Landolt, E. en Kandeler, R., 1987. *The family of Lemnaceae - a monographic study* (vol. 2). *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, Heft 95, 638 pp. (9)
- Lange, L. de, 1972. An ecological study of ditch vegetation in the Netherlands. *Ph.D. Thesis, Amsterdam*, 112 pp. (75)
- Lange, L. de, en Segal, S., 1968. Over het onderscheid en de oecologie van *L. minor* en *L. gibba*. *Gorteria* 4; 5-12. (74)
- Lindeman, W., 1951. The influence of phosphate on the photosynthesis of *L. minor* *L.* *Proc. KNAW/C* 34; 287-295. (55)
- Lumpkin, T.A. en Plucknett, D.L., 1980. *Azolla: Botany, physiology and use as a green manure.* *Economic Botany*, 34(2); 111-153. (8)
- Lüönd, A., 1980. Effects of nitrogen and phosphorus upon the growth of some Lemnaceae. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich*, 70; 118-141. (23)
- Lüönd, A., 1983. Das Wachstum von Wasserlinsen (Lemnaceae) in Abhängigkeit des Nährstoffangebots, insbesondere Phosphor und Stickstoff. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich*, 80, 116 pp. (28)
- McLay, C.L., 1976. The effects of pH on the population growth of three species of duckweed: *S. oligorhiza*, *L. minor* and *W. arrhiza*. *Freshwater Biol.* 6; 125-136. (83)
- Müller, M., 1983. Oekologische Untersuchungen zum Stickstoffumsatz verschiedener Lemnaceen. *Diploma Thesis. TU München*, 118 pp. (cit. Landolt en Kandeler, 1987). (65)
- N.W.R.W., 1989. Gedetailleerd onderzoek naar de effecten van vuil-emissies uit het gemengde rioolstelsel van Bodegraven op de waterkwaliteit van het ontvangende slootsysteem. Deel 2: De biologische kwaliteit. *Ministerie van VROM*. (42)
- Nickell, L.G., 1961. *Physiological studies with Azolla under aseptic conditions. II. Nutritional studies and the effects of the chemicals on growth.* *Phyton*, 17: 49-54. (82)

- Oron, G., Porath, D. en Wildschut, L.R., 1986. Wastewater treatment and renovation by different duckweed species. *J. Environ. Eng.* 112(2); 247-263. (32)
- Patrick, W.H. jr. en Khalid, R.A., 1974. Phosphate release and sorption by soils and sediments. Effects of aerobic and anaerobic conditions. *Science* 53: 186. (48)
- Pirson, A. en Göllner, E., 1953. Zellphysiologische Untersuchungen an der Lemna-Würzel bei verminderter Nitrat- und Phosphatversorgung. *Z. Bot.* 41; 147-176. (54)
- Pirson, A. en Göllner, E., 1954. Beobachtungen zur Entwicklungsphysiologie der *L. minor* L. *Flora* 140; 485-498. (20)
- Pokorny, J. en Rejmánková, E., 1983. Oxygen regime in a fish pond with duckweeds (Lemnaceae) and *Ceratophyllum*. *Aquat. Bot.* 17(2); 125-137. (39)
- Porath, D. en Agami, M., 1986. An alternative approach to study the avoidance of duckweed (*L. gibba* L. - *L. minor* L. - complex) from arid zones. *Arch. Hydrobiol.* 108(1); 45-53. (59)
- Porath, D. en Pollock, J., 1982. Ammonia stripping by duckweed *L. gibba* and its feasibility in circulating aquaculture. *Aquat. Bot.* 13(2); 125-132. (62)
- Pourriot, R., 1972. Etude hydrobiologique de deux petits étangs de prairie: observations sur la distribution de la température et du plancton et l'influence d'un couvert végétal à *L. minor*. *Ann. Hydrobiol.* 3 (1); 33-46. (47)
- Reid, M.S. en Bialeski, R.I., 1970. Response of *S. oligorhiza* to phosphorus deficiency. *Plant Physiol.* 46; 609-613. (30)
- Rejmánková, E., 1975. Comparison of *L. gibba* and *L. minor* from the production ecological viewpoint. *Aquat. Bot.* 1; 423-428. (24)
- Rejmánková, E., 1978. Growth, production and nutrient uptake of duckweeds in fishponds and in experimental cultures. In: Dykyova, D. en Kvet, E. (ed.). *Pond littoral ecosystems. Ecol. Studies, Analysis and synthesis*, Springer, Berlin/Heidelberg, 28; 278-291. (34)
- Rejmánková, E., 1981. On the production ecology of duckweeds. *Internat. Workshop on Aquatic Macrophytes, Illmitz, Austria*, 7 pp. (14)
- Rejmánková, E., 1973. Seasonal changes in the growth rate of duckweed community (*Lemnetum gibbae*). *Folia Geobot. Phytotax.* 8; 1-13. (26)
- Rejmánková, E., 1973. Seasonal changes in the growth rate of duckweeds (*L. gibba* L.) in the littoral of the Nesyt fish pond. In: Kvet, J. (ed). *Littoral of the Nesyt fish pond. Ekol. Stud. Czech. Acad. Praha*, 15; 103-106. (16)

- Rejmánková, E., 1973. Biomass, production and growth rate of duckweeds, (*L. gibba* en *L. minor*). In: Heyny, S. (ed.). Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia. Trebon, 101-106. (33)
- Roelofs, J.G.M., 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands. I. Field observations. *Aquat. Bot.* 17(2); 139-155. (58)
- Ruskin, F.R. en Shipley, D.W. (eds), 1976. Making aquatic weeds usefull: Some perspectives for developing countries. Appendix A: Duckweeds and their use (p. 148-154), National Academy of Sciences, Washington D.C. (19)
- Sastroutomo, S.S., 1982. Summer biomass of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in Lake Aino-Numa, Miyaki. *Jap. J. Ecol.*, 32(1); 45-55. (40)
- Segal, S. 1965. Een vegetatie-onderzoek van hogere waterplanten in Nederland. *Wetensch. Meded. K.N.N.V.* nr. 57. (2)
- Singal, P.K., 1981. Chemical and productional characteristics of Lemnids. *Int. J. of Ecol. and Environ. Sc.* 7; 97-104. (38)
- Steinberg, R.A., 1946. Mineral requirements of *L. minor*. *Plant Physiol.* 21; 42-48. (81)
- STOWA, 1992. Ontstaan en bestrijden van deklagen van kroos. 2. Modelmatige benadering van de kroosontwikkeling en beoordeling van potentiële beheersmaatregelen. (1)
- Straetmans, E.H.F.M., 1985. Methodiek en toepassing van bioassays met kroos. Doctoraalverslag, Rijksuniversiteit, Leiden. (68)
- Strauss, R., 1976. Effet de divers sels alcalins sur la croissance et la nutrition de *L. minor*. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 61(5); 673-676. (72)
- Wangermann, E. en Ashby, E., 1951. Studies on the morphogenesis of leaves VII, 1. Effects of light intensity and temperature on the cycle of ageing and rejuvenation in the vegetative history of *L. minor*. *New Phytol.* 50; 186-199. (21)
- Wegener Sleeswijk, F.C., 1982. Oecologie en verspreiding van *W. arrhiza* in Nederland. Intern rapport no. 140, Universiteit van Amsterdam, Hugo de Vries laboratorium. (73)
- Werkgroep Biologische Waterbeoordeling, 1977. Biologische Waterbeoordeling. Landbouwhogeschool Wageningen, vakgroep Natuurbeheer. (56)
- White, H.L., 1936. The interaction of factors in the growth of *Lemna*. VII. The effect of potassium on growth and multiplication. *Ann. Bot.* 50; 175-196. (67)

White, H.L., 1936. The interaction of factors in the growth of Lemna. VIII. The effect of nitrogen on growth and multiplication. Ann. Bot. 50; 403-417. (66)

White, H.L., 1937. The interaction of factors in the growth of Lemna. XI. The interaction of nitrogen and light intensity in relation to growth and assimilation. Ann. Bot. 1; 623-648. (64)

White, H.L., 1936. The interaction of factors in the growth of Lemna. IX. Further observations on the effect of light intensity on growth and multiplication. Ann. Bot. 50; 827-848. (87)

Wiegand, 1976. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen hydrochemischen Umweltfaktoren und Makrophytenvegetation in stehenden Gewässern. Arch. Hydrobiol. 83(4) 443-484. (76)

Wolek, J., 1974. A preliminary investigation in interactions (competition, allelopathy) between some species of Lemna, Spirodela and Wolffia Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich, 42; 140-162. (5)

Wolverton, B.C. en McDonald, R.C., 1981. Energy from vascular plant wastewater treatment systems. Econ. Bot. 35(2); 224-232. (11)



## Begrippenlijst

aerenchym	luchtwoefsel: weefsel met grote intercellulaire ruimten tussen de cellen; vooral voorkomend bij water- en moerasplanten
allelopathie	groeiremming door stoffen die door andere plantesoorten worden uitgescheiden
carnivoren	organismen die dierlijk voedsel consumeren
chelaten	complexen van chemische verbindingen gevormd door organische stoffen (bijv humuszuren) met sporenelementen (bijv metaalionen zoals ijzer) Door complexvorming blijven de (metaal)ionen in oplossing en zijn beschikbaar voor opname door de plant
cormus	niet tot het wortelsysteem behorend plantweefsel dat is gedifferentieerd in stengel en blad
denitrificatie	anaërobe, microbiële omzetting van nitraat naar stikstofgas
detritivoren	organismen die detritus consumeren
epidermis	opperhuid; buitenste cellaag
flab	dichte mat van verschillende soorten draadwieren
frond	het individuele, bladvormige lichaam van Lemnaceae
Hutner-oplossing	een minerale oplossing die gebruikt wordt als groeimedium bij laboratoriumproeven met kroos
kiemen	de eerste plantjes (fronds) van een kroospopulatie aan het begin van het groeiseizoen
k	netto groeisnelheid: $\mu$ met correctie voor afsterving
Ki	de nutriëntconcentratie waarbij 50% remming van de maximale groeisnelheid optreedt (groeiremmingsconcentratie; $EC_{50}$ )
Km	de nutriëntconcentratie die nodig is om 50% van de maximale groeisnelheid ( $0,5 \mu_{max}$ ) te bereiken
Kv	de nutriëntconcentraties waarbij de groeisnelheid $\geq 0,9 \mu_{max}$ is (groei-verzadigingsconcentratie)

lux	eenheid van hoeveelheid licht per $m^2$ : bij zonlicht is 100 lux ongeveer gelijk aan $1 W.m^{-2}$
$\mu$	groeisnelheid, specifiek voor kroossoort, uitgedrukt in $d^{-1}$ (per dag)
$\mu_{max}$	de maximale groeisnelheid, bij bepaalde temperatuur
$\mu/\mu_{max}$	relatieve groeisnelheid: verhouding tussen de actuele en (potentieel) maximale groeisnelheid onder de gegeven omstandigheden
$\mu_s$	groeisnelheid bij $25^\circ C$ en verder optimale omstandigheden
migratie	verplaatsing van kroos onder invloed van wind en waterstroming (ook wel 'passieve' migratie genoemd)
nitrificatie	aërobe, microbiële omzetting van ammonium naar nitraat
pleustofyten	vrij in het water levende waterplanten
producenten	(groene) planten die energie vastleggen via de fotosynthese (primaire produktie)
rustfronds	kleine, dikke, niet groeiende fronds met zetmeel die gevormd worden ter overbrugging van ongunstige omstandigheden; rustfronds blijven drijven
sclerenchymatisch weefsel	steunweefsel; cellen met extra cellulose structuren die de plant stevigheid verlenen
self-crowding	groeiremming binnen een kroospopulatie door ophoping van fronds
sporenelementen	stoffen die een plant in zeer kleine hoeveelheid nodig heeft
turionen	kleine, wortelloze fronds die ter overbrugging van ongunstige omstandigheden naar de bodem zinken
vasculair systeem	vatenstelsel