

LANDSCHAP, WATERPLANTEN EN WATERKWALITEIT

➤ Over de sturende rol van het landschap voor
de verspreiding van waterplanten

2025
27a



LANDSCHAP, WATERPLANTEN EN WATERKWALITEIT

➤ Over de sturende rol van het landschap voor
de verspreiding van waterplanten

2025
27a

COLOFON

STOWA-nummer	2025-27a
Download	Dit rapport is als pdf beschikbaar onder publicaties op www.stowa.nl
Publicatie	STOWA Postbus 2180 3800 CD Amersfoort Augustus 2025 © STOWA
Auteur(s)	Gerben van Geest, Fons Smolders & Jan Roelofs
Coverfoto	Tom Heijnen & Willem Kolvoort
Design	Shapeshifter.nl Utrecht

Copyright

De informatie uit dit rapport mag worden overgenomen, mits met bronvermelding. De in het rapport ontwikkelde, dan wel verzamelde kennis is om niet verkrijgbaar. De eventuele kosten die STOWA voor publicaties in rekening brengt, zijn uitsluitend kosten voor het vormgeven, vermenigvuldigen en verzenden.

Disclaimer

De inhoud van deze uitgave is met de grootst mogelijke zorg samengesteld. Niettemin aanvaarden de auteurs en de uitgever geen enkele aansprakelijkheid voor mogelijke onjuistheden in de publicatie, of eventuele gevolgen door toepassing van de inhoud ervan.

STOWA spant zich in de rechthebbenden van in de uitgave gebruikte afbeeldingen te respecteren conform het auteursrecht. Indien u desondanks van mening bent dat uw rechten in het geding zijn, dan verzoeken wij u contact met ons op te nemen.

➤ INHOUDSOPGAVE

	Colofon	3			
	Ten geleide	6			
1	INLEIDING	8			
2	VENNEN EN HOOGVEENWATEREN	12			
2.1	Inleiding	13	3.5	Veranderingen van begin 20 ^e eeuw	36
	Sturende factoren	13		Algemeen	36
2.2	Vegetatie in vennen	17		Effecten van bemesting op stroomgebiedsniveau	37
	Zure vennen	17		Eutrofiering, waterverharding en alkalisatie	38
	Zeer zwak gebufferde vennen	18		Effecten van stikstof	41
	Zwak gebufferde vennen	20	3.6	Gevolgen voor beekvegetaties	42
2.3	Drukfactoren voor vennen	21		Effecten in langzaam stromende beken	42
	Drukfactoren voor zure vennen	21		Effecten in snelstromende beken	43
	Drukfactoren voor zeer zwak gebufferde vennen	21			
	Drukfactoren voor zwak gebufferde vennen	25	4	LAAGVEENMOERASSEN, VEENWEIDEGEBIEDEN EN BINNENDIJKS GELEGEN RIVIERPOLDERS	45
3	WATERPLANTEN IN BEEKDALEN	27	4.1	Gevolgen voor beekvegetaties	46
3.1	Inleiding	28		Laag-Nederland: een landschap met vele gezichten	46
3.2	Hydrologie van laaglandbeken	28		Ontwikkeling van het landschap tot begin 20 ^e eeuw	46
3.3	Hydrologie en hydrochemie van snelstromende beken	30	4.2	Vegetatie in laag-Nederland	48
3.4	Vegetatie in beken	31		Laagveenmoerassen	48
	Langzaam stromende beken	31		Veenweidegebied	51
	Snelstromende beken: het domein van Vlottende waterranonkel	35		Binnendijkse polders in het rivierengebied	53
				Overgangsgebieden tussen polders en hoger gelegen zandgronden	55
			4.3	Aantastingen	57
				Effecten van bodemdaling op de waterhuishouding	57
				Gevolgen in moeras- en natuurgebieden	57
				Gevolgen in veenweidegebieden en binnendijkse komgronden	57
				Bronnen van sulfaat	59
				Effecten op de watervegetatie	60

➤ INHOUDSOPGAVE | Vervolg

5	BRAKKE EN VERZOETE WATEREN	63	6	ZEEGRASSEN	79
5.1	Achtergrond en afbakening	64	6.1	Inleiding	80
5.2	Ontstaansgeschiedenis	64	6.2	Ecologisch profiel van zeegrassen	80
	Zuidwestelijke Delta	65		Groot zeegras	80
	Brakwatervenen in Noord-Holland	66		Klein zeegras	81
	Friesland en Groningen	66		Abiotische preferenties	81
5.3	Hydrologie en herkomst van water	67		Zeegras als biobouwer	88
5.4	Eenheden van saliniteit	68	6.3	Ontwikkelingen in de tijd en kansen voor herstel	89
5.5	Verschillen in ecologisch functioneren tussen brakke en zoete wateren	69		Waddenzee	90
5.6	Hogere nutriëntenbeschikbaarheid	70		Zuidwestelijke Delta	92
5.7	Toxiciteit van ammonium (NH ₄) en sulfiden	71		Bijlage Literatuurlijst	95
5.8	Effecten op de structuur van het voedselweb	71		STOWA in het kort	109
5.9	Multistress	73			
5.10	Vegetatie	73			
	Sterk brakke wateren (> 3000 mg chloride per liter)	73			
	Zwak tot matig brakke wateren	75			
5.11	Knelpunten voor ecologisch functioneren	76			

➤ TEN GELEIDE



Foto: Watergentiaan - Klaus van de Weyer

ACHTERGRONDEN BIJ HET BOEK *WATERPLANTEN EN WATERKWALITEIT*

Dit rapport geeft een beschrijving van de sturende rol van het landschap voor de verspreiding van waterplanten in Nederland. In de recente editie van het boek *Waterplanten en Waterkwaliteit** ligt de nadruk op de beschrijving van biogeochemische processen die het voorkomen van waterplanten bepalen. In het voorliggende rapport wordt de kennis vanuit dit boek voor verschillende landschapstypen besproken. Hiermee vormt dit rapport een aanvulling op de inhoudelijke kennis van het boek *Waterplanten en waterkwaliteit**, en geeft het onmisbare achtergrondinformatie voor lezers die meer willen weten over het ecologisch functioneren van het landschap.

Zowel dit rapport als het boek zijn gebaseerd op onderzoek dat in de jaren 2015 t/m 2025 is uitgevoerd in het gelijknamige project. Het belangrijkste doel van dit project was om de relatie tussen soortensamenstelling en water(bodem)kwaliteit te onderzoeken en kwantitatief te beschrijven. In dit project is een dataset opgesteld van circa 2000 locaties, waarvan gegevens zijn verzameld van waterplanten en abiotiek, in het bijzonder de water- en waterbodempkwaliteit. Deze dataset is openbaar beschikbaar.

Het boek, dit rapport en de database horen bij elkaar en zijn allen uitvloeisels van het project *Waterplanten en waterkwaliteit*.

Het project is uitgevoerd met financiering van de STOWA, regionale waterbeheerders en Rijkswaterstaat, BIJ12, Deltares en onderzoekcentrum B-WARE.

Mark van der Werf
Directeur STOWA

* Van Geest, G., A. Smolders en J. Roelofs (2025); *Waterplanten en Waterkwaliteit*. Uitgeverij Noordboek.

⇒ HOOFDSTUK 1

INLEIDING

Auteurs: Gerben van Geest, Fons Smolders, Jan Roelofs

1



Foto: Waterviolier, Saxifraga - Mark Zekhuis

ACHTERGROND

Wie door Nederland rijdt ontdekt al gauw duidelijke verschillen in landschap. Op de hogere zandgronden vinden we bijvoorbeeld beken, terwijl laagveen- en zeekleilandschappen in Laag-Nederland domineren. Deze variatie is in de eerste plaats ontstaan door verschillen in ontstaansgeschiedenis, waterhuishouding en bodemtype. Factoren op een hoger landschappelijk schaalniveau zijn vaak doorslaggevend voor de milieuecondities op een bepaalde standplaats. Deze factoren hangen nauw samen met de ontstaansgeschiedenis van het landschap. Ze kunnen vaak niet of nauwelijks door menselijk handelen worden beïnvloed. Denk bijvoorbeeld aan de hoogteligging en reliëf, het bodemtype (zand, klei, veen) en andere kenmerken van de bodem (o.a. kalkrijkdom en zoutgehalte).

Deze landschapkenmerken veroorzaken grote verschillen in fysisch-chemische condities tussen gebieden, waardoor ze indirect van grote invloed zijn op de vegetatiesamenstelling van verschillende landschapstypen, zowel in het water als op het land. Als gevolg hiervan zijn de sturende factoren voor de ontwikkeling van waterplantenvegetatie in bijvoorbeeld vennen heel anders dan die voor planten in brakke wateren. Ditzelfde geldt ook voor de effecten van drukfactoren, zoals verzuring, vermesting (eutrofiëring) en waterverharding op de watervegetatie. Deze verschillen bepalen de variatie in groeicondities voor waterplanten op lokaal (standplaats)niveau. Ieder landschapstype heeft hierdoor zijn eigen kenmerkende soorten.

BELANG VAN VERSCHILLENDE SCHAALNIVEAU

In dit rapport plaatsen we de inhoudelijke proceskennis uit het boek *Waterplanten en waterkwaliteit* in landschapsperspectief. Hierbij gaan we nader in op de vraag welke factoren het voorkomen van waterplanten in het landschap bepalen, en op welke manier dit functioneren is aangetast door menselijk handelen. Centraal in deze aanpak staat het landschaps - en systeemgericht denken. Deze vergelijkingen vinden plaats aan de hand van zogeheten systeemanalyses. Deze systeemanalyses kunnen aan de hand van verschillende

methodes uitgevoerd worden. Voorbeelden hiervan zijn de Ecologische Sleutelfactoren (ESF), de Systeemgerichte Ecologische Stress Analyse (SESA) en de Landschapsecologische Systeemanalyse (LESA) (STOWA, 2015a,b,c; Verdonschot & Verdonschot, 2021; Van der Molen *et al.*, 2011). Hoewel bovengenoemde methodes - ESF, LESA en SESA - verschillen in aanpak, adresseren ze op hoofdlijnen wel dezelfde vragen (Verdonschot & Verdonschot, 2021):

1. Wat was hier?

Hierbij gaat het om de oorspronkelijke (referentie)situatie, van zowel (a)biotische processen als de bijbehorende vegetatiesamenstelling. Voor deze analyse worden alle belangrijke invloeden vanuit de omringende gronden meegenomen die van invloed zijn op de watersystemen in het gebied.

2. Wat is hier?

Hierbij worden dezelfde zaken in beeld gebracht als hierboven, maar dan voor de actuele situatie. Indien historische gegevens beschikbaar zijn, kan ook een overzicht gemaakt worden van veranderingen in de waterkwaliteit en vegetatiesamenstelling door de tijd.

3. Wat knelt hier?

In deze stap wordt een vergelijking gemaakt tussen de huidige situatie en het referentiebeeld. Op basis hiervan wordt inzicht verkregen in welke factoren en processen in het landschap zijn veranderd en op welke manier dit heeft geresulteerd in de huidige (veelal verarmde) soortensamenstelling.

4. Wat kan hier?

Tot slot wordt gekeken wat de mogelijkheden zijn voor ecologisch herstel. In deze beschouwing wordt ook bepaald welke veranderingen in het landschap maatschappelijk gezien 'onomkeerbaar' zijn. Ook worden de (verwachte) effecten van klimaatverandering meegenomen. Gegeven deze randvoorwaarden wordt vervolgens gekeken welk ecologisch herstel maximaal mogelijk is, en wat een realistisch ecologisch doel is.

DENK VAN GROOT NAAR KLEIN

Centraal bij een ecologische systeemanalyse staat de samenhang en hiërarchie tussen sturende factoren (Van Wirdum, 1979). Alleen op deze manier kunnen de oorzaken van drukfactoren (en de daarmee samenhangende maatregelen) achterhaald worden. Bij deze aanpak werken we van groot naar klein, en maken we stapsgewijs onderscheid tussen (figuur 1.1):

- positionele factoren: de grote sturende eigenschappen en factoren op landschapsschaal; dit zijn de factoren op macroschaal;
- conditionele factoren: standplaatsfactoren van een vegetatie of levensgemeenschap (mesoschaal);
- operationele factoren: relatie tussen individuele planten en hun omgeving (microschaal).

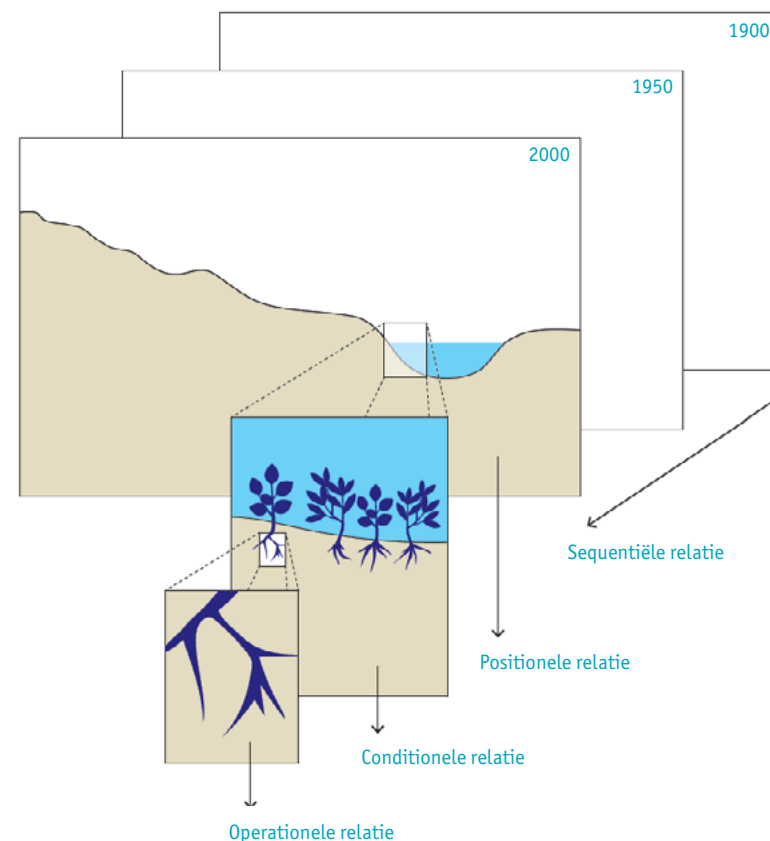
Deze indeling wordt vaak gebruikt om uit te leggen dat abiotische factoren op een ruimtelijk hoger schaalniveau (zoals klimaat, bodemtype en reliëf) de groeicondities van planten op standplaatsniveau bepalen. Aanvullend worden ook de sequentiële relaties geduid, dit zijn veranderingen in de tijd. Onderstaand volgt een uitgebreidere toelichting.

Op het hoogste schaalniveau zijn de zogeheten positionele factoren van belang. Dit zijn factoren die samenhangen met de positie van de standplaats in het landschap. Zo kan toestroming van grondwater (kwel) bijvoorbeeld alleen optreden als er ergens anders in het stroomgebied water in de bodem wegzakt (infilteert). Het toestromende grondwater kan alleen kalkrijk zijn als het tijdens zijn weg door de ondergrond kalk heeft kunnen opnemen, of wanneer het al kalkrijk was toen het infiltreerde als oppervlaktewater. Deze factoren zijn relatief stabiel in de tijd en omvatten landschapskenmerken zoals bodemgesteldheid, topografie, klimaat en geologie.

De positionele factoren sturen vervolgens de conditionele factoren aan. Deze conditionele factoren werken op een kleiner schaalniveau, en zijn alleen indirect van invloed op de vegetatie. Een voorbeeld hiervan is de pH van het water, die

FIGUUR 1.1

Relaties op verschillende schaalniveau's.



de vorm bepaalt waarin anorganisch koolstof in het water voorkomt, namelijk als kooldioxide of bicarbonaat. Een ander voorbeeld is de concentratie van pyriet in de bodem, die in combinatie met het grondwaterpeil bepaalt hoeveel zuur en sulfaat er vrijkomt, of kalk in de bodem die ook invloed heeft op de buffering van het water (zie HS Trofie, W&W).

De conditionele factoren sturen op hun beurt de operationele factoren aan. Dit zijn de standplaatsfactoren die direct inwerken op de plant; ze spelen daarom op het kleinste schaalniveau. Voorbeelden hiervan zijn de beschikbaarheid van licht, nutriënten en anorganisch koolstof, en de effecten van potentieel toxische stoffen, zoals ammoniak, sulfide en zout.

Tot slot is de (landschaps)historische context (de sequentiële relatie) van belang. Dit betreft bijvoorbeeld de vroegere begroeiing, vegetatiesuccessie en het menselijk ingrijpen (bedijken, inpolderen, vervenen, ontbossen, voormalig gebruik, etc.). Deze factoren kunnen inzicht geven in het ontstaan van het landschapsecologische systeem en in de knelpunten en potenties voor herstel ervan.

Bij de uitvoer van een ecologische systeemanalyse worden allereerst de gegevens van een groot aantal factoren verzameld. Dit kunnen factoren zijn op het gebied van morfologie, hydrologie, bodem, atmosfeer, vegetatie, fauna en mens. Welke factoren sturend zijn, verschilt per gebied. Wanneer er problemen zijn met deze sturende factoren, dan spreken we over drukfactoren. Een dergelijke systeemanalyse maakt niet alleen de problemen van een gebied inzichtelijk, maar achterhaalt ook de onderliggende factoren die deze problemen veroorzaken. Vaak gaat het hierbij om problemen die op hoger ruimtelijk schaalniveau liggen (dat wil zeggen: buiten het betreffende watersysteem of natuurgebied), zoals veranderingen in de hydrologie en landgebruik in de omgeving hiervan.

LEESWIJZER

In de recente editie van het boek *Waterplanten en Waterkwaliteit* (Van Geest *et al.*, 2025) ligt de nadruk op de beschrijving van biogeochemische processen die het voorkomen van waterplanten bepalen. In dit rapport wordt de kennis vanuit dit boek voor verschillende landschapstypen besproken; voor een uitgebreide beschrijving van (biogeochemische) processen verwijzen wij naar bovengenoemd boek. Niettemin heeft deze aanpak tot een (gedeeltelijke) inhoudelijke overlap tussen het boek en dit rapport geleid. Ter voorbereiding van dit rapport wordt aanbevolen om hoofdstuk 12 (Synthese en toepassing) van dit boek te lezen.

In dit rapport worden - van hoog- naar laag-Nederland - de volgende landschapstypen behandeld:

- HS 2. Vennen en hoogveenwateren;
- HS 3. Beken;
- HS 4. Laag-Nederland (laagveen- en rivierengebied);
- HS 5. Brakke en verzoete wateren;
- HS 6. Zeegrassen.

Voor ieder van bovengenoemde landschapstypen komen de volgende zaken aan bod:

- Ontstaansgeschiedenis;
- Sturende processen;
- Karakteristieke waterplantenvegetaties en -soorten;
- Effecten van drukfactoren op de waterkwaliteit en -vegetatie.

➤ HOOFDSTUK 2

VENNEN EN HOOGVEENWATEREN

Auteurs: Gerben van Geest, Emiel Brouwer, Jan Roelofs



2



Foto: Waterlobelia, Saxifraga - Mark Zekhuis

2.1 INLEIDING

Vennen zijn kleine, ondiepe plassen op de hogere zandgronden van Nederland. Deze wateren herbergen een unieke variatie aan soorten. Sommige soorten komen alleen in vennen voor (zoals Waterlobelia en Biesvarens), terwijl andere ook in hoogvenen en laagveenmoerassen groeien. Belangrijke randvoorwaarden zijn een voedselarme water- en bodemlaag, en een lage beschikbaarheid van bicarbonaat.

Na de laatste ijstijd lagen vennen oorspronkelijk in een kaal landschap, waarin zich beekdalen, venen en bossen ontwikkelden. Dit landschap is in de afgelopen eeuwen sterk door de mens veranderd. Eerst gebeurde dit nog relatief kleinschalig, door het graven van waterlopen, en de ‘omvorming’ van bos tot heidevelden en hooilanden. Deze heidevelden ontstonden door voortgaande houtkap en degradatie van het bos, in combinatie met het steken van plaggen die als bemesting gebruikt werden voor akkertjes rondom de dorpen. Vanaf het einde van de 19^e eeuw werden de technische mogelijkheden veel groter. Mede door de uitvinding van de kunstmest konden deze ‘woeste gronden’ worden ontgonnen en omgevormd tot vruchtbare landbouwgrond en dennenbos. Hiermee verdween ook het merendeel van de vennen. Diegenen die nog resteerden zijn vervolgens bloot gesteld aan de welbekende aantastingen, zoals verzuring, vermesting en verdroging. Veertig jaar geleden waren hierdoor vrijwel alle vennen sterk verarmd (Arts, 1990).

De afgelopen decennia zijn zaken gelukkig ten goede gekeerd. Zo is de uitstoot van zwaveldioxide met meer dan 90% gereduceerd, en is de stikstof-depositie met gemiddeld de helft afgenomen. Ook zijn de afgelopen decennia veel herstelprojecten uitgevoerd, waarbij venbodems zijn “opgeschoond” en de waterhuishouding is hersteld. De effecten van deze maatregelen zijn ronduit spectaculair. Uit een eerste evaluatie bleek dat voor 24 van de 44 bedreigde plantensoorten van vennen de negatieve trend was omgebogen in een positieve (Bekker & Lammerts, 2000), en deze resultaten pakten zelfs nog positiever uit op de langere termijn (Brouwer *et al.*, 2009; Van Kleef & Van Riel, 2023).

Ondanks deze successen zijn er nog steeds de nodige knelpunten. Zo is de atmosferische stikstofdepositie nog een factor twee tot viermaal te hoog en zijn grondwaterstromen richting de vennen vaak verontreinigd met nitraat en sulfaat. Hierdoor komen oudere successiestadia, zoals drijftillen en hoogveenvegetaties, maar moeilijk tot ontwikkeling. Daarnaast zorgt klimaatverandering voor de nodige problemen, door stijging van de watertemperatuur (wat interne eutrofiering stimuleert) en grotere extremen in neerslag en verdamping (waardoor vegetatie kan verdrogen of juist ‘verdrinken’). Ook zorgen ganzen voor veel problemen, door de eutrofiering die hun mest veroorzaakt. De invasieve exoot *Watercrassula* kan hier sterk van profiteren, zeker wanneer in deze vennen herstelmaatregelen zijn uitgevoerd waarbij een kale bodem zonder vegetatie is ontstaan. In deze vennen kan de soort dikke matten vormen, waardoor de oorspronkelijke vegetatie wordt verdreven. Voor herstel van de waterkwaliteit en bijbehorende vegetatie zijn dan vaak kostbare opschoningsoperaties nodig. Beheerders staan voor de uitdaging hoe hiermee om te gaan: is verder herstel van vennen nog mogelijk of lopen we tegen de grenzen aan die ontwatering, hoge stikstofdepositie, bemesting door ganzen, klimaatverandering en invasieve exoten veroorzaken? Voor beantwoording van deze vragen is het noodzakelijk om inzicht te krijgen in de belangrijkste sturende factoren voor de vegetatie in vennen.

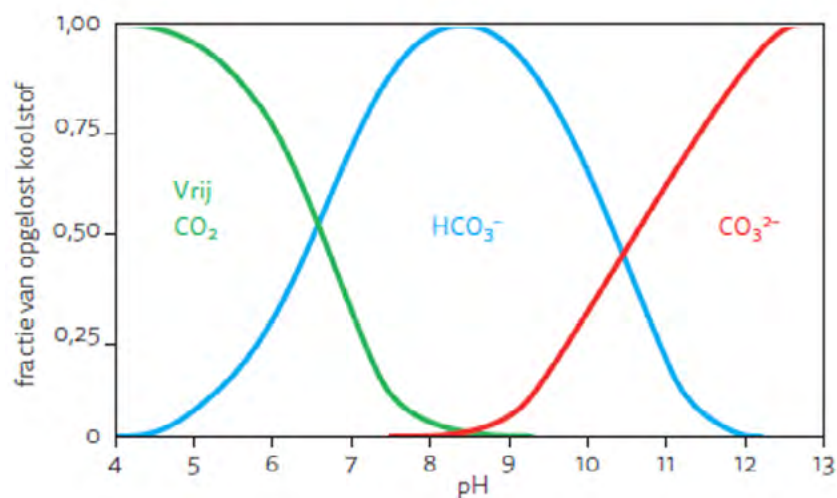
2.1.1 Sturende factoren

Eén van de belangrijkste factoren voor waterplanten in vennen is beschikbaarheid van anorganisch koolstof (Zie hoofdstuk 4 Anorganisch koolstof, W&W). Anorganisch koolstof bestaat uit de optelsom van de concentraties van kooldioxide (CO_2), bicarbonaat (HCO_3^-) en carbonaat (CO_3^{2-}). De vorm waarin anorganisch koolstof aanwezig is, hangt sterk af van de zuurgraad (pH). Bij een pH van 4.2 of lager bestaat al het anorganische koolstof uit kooldioxide en zijn bicarbonaat en carbonaat afwezig (Figuur 2.1). Bij een toename van de pH neemt het aandeel van bicarbonaat toe, terwijl het aandeel van kooldioxide evenredig daalt. Vanaf een pH hoger dan 8,2 is er geen kooldioxide aanwezig, en bestaat al het anorganisch koolstof uit bicarbonaat

en bij nog hogere pH ook carbonaat (CO_3^{2-}). De ligging van dit evenwicht is van belang voor waterplanten: in vennen zijn de concentraties van anorganisch koolstof vaak (zeer) laag, en veel karakteristieke vensoorten kunnen alleen kooldioxide als koolstofbron gebruiken. Om deze reden zijn deze soorten dus gebaat bij (zwak) zure condities, omdat het aandeel van kooldioxide dan het grootst is.

FIGUUR 2.1

De relatie tussen pH en het relatieve aandeel van verschillende vormen van anorganisch koolstof in oplossing.



De pH bepaalt niet alleen de beschikbaarheid van kooldioxide, maar ook de snelheid van microbiële processen. Zure omstandigheden remmen namelijk de microbiële activiteit, en een verhoging van pH 4 naar pH 5 is al voldoende om

de snelheid van deze processen sterk te laten toenemen. Voorbeelden hiervan zijn mineralisatie (afbraak van organisch materiaal), nitrificatie (omzetting van ammonium naar nitraat), denitrificatie (omzetting van nitraat naar stikstofgas) en methaanvorming. Deze processen zijn van grote invloed op de beschikbaarheid van kooldioxide en andere nutriënten, en hebben dan ook een groot effect op de soortensamenstelling in vennen.

De pH van het oppervlaktewater in vennen is afhankelijk van de balans tussen 'zuurvormende' en 'zuurconsumerende' processen (zie HS 6 Verzuring van vennen, W&W). Verzuring treedt op als de productie van protonen (H^+) groter is dan de consumptie ervan. Protonen kunnen bij verschillende zuurvormende processen vrijkomen. In de jaren tachtig van de voorgaande eeuw waren vennen sterk verzuurd door de hoge atmosferische depositie van zowel zwaveldioxide (SO_2) als ammoniak (NH_3). Het zwaveldioxide reageerde in de lucht met zuurstof en water, waardoor een sterk zuur ontstond, namelijk zwavelzuur (H_2SO_4). Ammoniak reageert in de lucht met water, waarbij ammonium (NH_4^+) wordt gevormd. Dit ammonium slaat vervolgens neer op de bodem, waar micro-organismen het omzetten in salpeterzuur (HNO_3); dit proces heet nitrificatie, waarbij - naast nitraat - ook zuur vrijkomt. Ook bij de opname van ammonium door algen en planten komt zuur vrij.

Als tegenhanger van zuurproductie zijn er processen die juist zuur consumeren. Dit zijn de reductieprocessen die in zuurstofloze waterbodems optreden, zoals denitrificatie (omzetting van nitraat naar stikstofgas) en met name de reductie van ijzer en sulfaat (zie HS 2 Basisbegrippen en biogeochemische processen, W&W). Als gevolg van de zuurconsumptie wordt er bicarbonaat gevormd, wat de buffercapaciteit vergroot. Eveneens wordt zuur geconsumeerd bij de opname van nitraat.

De pH en buffercapaciteit van het oppervlaktewater is het netto resultaat van de balans tussen deze 'zuurvormende' en 'zuurconsumerende' processen. Deze balans is de afgelopen decennia duidelijk verschoven. In de hoogtijdagen

van de zure regen domineerde het verzurende effect van de zwavel- en stikstofdepositie. Hierdoor daalde de pH tot waarden beneden 4 en kwamen microbiële processen tot stilstand, waardoor de concentraties van ammonium en sulfaat sterk konden oplopen. Tegenwoordig is de depositie van verzurende stoffen beduidend lager, en bestaat deze voornamelijk uit stikstof. Hierdoor heeft de pH zich kunnen herstellen tot waarden boven 4, en zijn microbiële processen als denitrificatie weer mogelijk. Bij dit proces komt bicarbonaat vrij. Hierdoor wordt het zuur dat bij de nitrificatie (omzetting van ammonium naar nitraat) wordt gevormd geneutraliseerd. Dit zorgt voor een verdere toename in de pH.

Watertypen

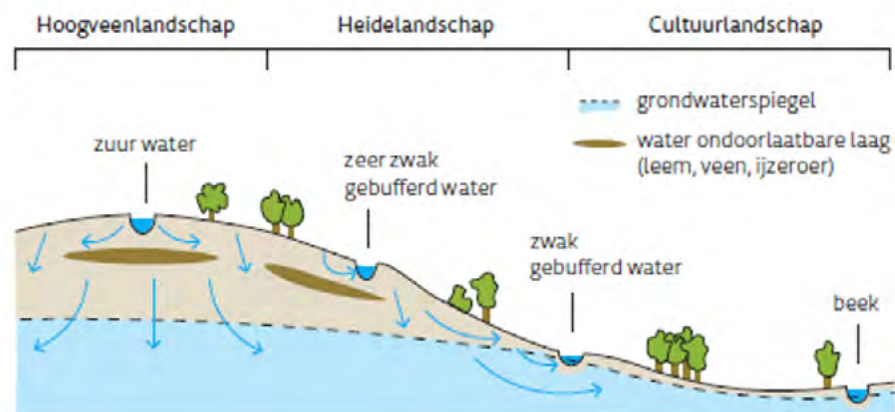
De pH van het water in de vennen hangt nauw samen met de buffercapaciteit van het water. De buffercapaciteit is gedefinieerd als het vermogen om zuur te neutraliseren, en wordt in de praktijk voornamelijk bepaald door de concentratie van bicarbonaat (HCO_3^-). Op basis van verschillen in buffercapaciteit worden vennen in de volgende typen ingedeeld:

1. zuur water met nauwelijks of geen buffercapaciteit; dit zijn de zure vennen;
2. zeer zacht water met een buffercapaciteit van 50-200 micro-equivalent zuur;
3. zacht water met een buffercapaciteit van 200 tot 500 micro-equivalent zuur.

De buffercapaciteit hangt sterk af van de landschappelijke ligging van de vennen. Vennen die lager in het landschap liggen, ontvangen vaak meer basenrijk grondwater, wat in een hogere buffercapaciteit resulteert (Figuur 2.2). Tussen vennen zijn grote verschillen in buffercapaciteit en beschikbaarheid van kooldioxide, wat zich duidelijk weerspiegelt in de vegetatiestructuur. Maar gelet op de soortensamenstelling speelt ook de beschikbaarheid van kooldioxide een grote rol. De zeer zwak gebufferde vennen zijn arm aan kooldioxide en de zwak gebufferde vennen wat rijker aan kooldioxide.

FIGUUR 2.2

De buffercapaciteit, pH beschikbaarheid van anorganisch koolstof in vennen hangt vaak samen met de landschappelijke positie die deze vennen innemen.



Zure vennen liggen hoog in het landschap of geïsoleerd op een slecht waterdoorlatende laag in de bodem. In het eerste geval kunnen ze deel uitmaken van een groot grondwatersysteem dat in de toplaag zuur is. In het tweede geval stagneert er lokaal water op een slecht doorlatende laag, wat vervolgens een zure grondwaterbel vormt waar het ven deel van uitmaakt. De ontwikkeling van de watervegetatie is met name afhankelijk van de schommeling in de waterstand en de mate waarin kooldioxide wordt aangevoerd met grondwater of vrijkomt uit een organische bodem. Vanwege de lage pH bestaat vrijwel al het anorganisch koolstof uit kooldioxide. Goed ontwikkelde zure vennen met een stabiel waterpeil zijn te herkennen aan dikke matten met Waterveenmos, die later vaak overgaan in drijftillen.

Zeer zwak gebufferde vennen liggen vaak lager in het landschap, waardoor ze grondwater ontvangen vanuit de omringende omgeving. Veelal hebben ze ook een schijngrondwaterspiegel, als gevolg van een slecht doorlatende laag die tot buiten het ven reikt. Boven deze laag bolt het grondwater 's winters op, waarna het richting het ven kan stromen. Maar er zijn ook zeer zwak gebufferde vennen zonder grondwatertoevoer, die hun buffering te danken hebben aan een gebufferde venbodem, aan anaerobe afbraak van organisch materiaal op de venbodem, of aan een beperkte inlaat van oppervlaktewater. Hierdoor hebben deze wateren in vergelijking met zure vennen een iets hogere buffercapaciteit en pH, al is de beschikbaarheid van nutriënten nog steeds zeer laag. De concentratie van kooldioxide in de waterlaag is meestal nog te laag voor groei van ondergedoken waterplanten. In de waterbodem zijn deze concentraties daarentegen beduidend hoger, en er is een groep plantensoorten die in staat is om CO₂ via de wortels op te nemen. Dit zijn de zogeheten isoetide soorten, die de bodem als een open grasmatt kunnen bedekken.

FIGUUR 2.3

Massale groei van Waterlobelia in de Bergvennen nabij Denekamp. Dit is een karakteristieke soort van zeer zwak gebufferd en zeer voedselarm water. (Foto: Saxifraga - Mark Zekhuis)



Zwak gebufferde vennen liggen nog lager in het zandlandschap, op de overgang naar aangrenzende beek- en rivierdalen. Vaak zijn het restanten van vroegere beekmeanders, die in de loop der eeuwen geïsoleerd zijn geraakt. Mooie voorbeelden zijn het Winkelsven en Belversven op de Kampina, die deel uitmaken van de oorspronkelijke overstromingsvlakte van de Beerze in Noord-Brabant. Ook oude afgesloten meanders van de Maas kunnen tot dit type behoren, zoals de Broekse wielen nabij Escharen in Noord-Brabant. Tot dit type behoren ook de zogeheten pingovennetjes van Noord-Nederland, die - vanwege hun grotere diepte - soms ook in contact staan met regionale grondwaterstromen. Dit grondwater heeft vaak beduidend langer (en dieper) in de ondergrond verbleven, waardoor het niet alleen rijker is aan kooldioxide en bicarbonaat, maar ook aan andere stoffen zoals calcium en ijzer. Hierdoor zijn in deze wateren iets meer nutriënten beschikbaar dan in de voorgaande types. Deze combinatie zorgt voor een weelderige ondergedoken vegetatie die de gehele waterkolom kan vullen.

FIGUUR 2.4

Het Winkelsven in Noord-Brabant, een voorbeeld van een zwak gebufferd ven. (Foto: Saxifraga - Willem van Kruisbergen)



De planten kunnen nu namelijk ook koolstof vanuit de waterlaag opnemen, terwijl het vele ijzer de waterlaag voedselarm en helder houdt, maar de bodem wel enig fosfor bevat. Deze wateren zijn nog steeds voedselarm, omdat fosfor wordt gebonden aan het vele ijzer dat met het grondwater wordt aangevoerd. Maar er zijn ook vennen die gevoed worden door lokale grondwatersysteemjes waarin zich voldoende kalkrijke bodems bevinden om voor een zwakke buffering te zorgen.

Tot slot kunnen vennen ook oppervlaktewater ontvangen vanuit andere watersystemen. Vroeger kwam dit van nature voor in beekdalen, waar zwak gebufferde vennen tijdelijk door beekwater kon worden overstroomd. Sinds de jaren dertig van voorgaande eeuw komt dit echter niet of nauwelijks meer voor. In voorgaande eeuwen waren veel vennen ook met sloten aan beken verbonden, van waaruit periodiek gebufferd water werd ingelaten. Wanneer dit water tevens voedselarm was, dan konden hierdoor uitgebreide gradiënten in milieucondities ontstaan, zoals aan het begin van 20^e eeuw in de Oisterwijkse vennen het geval was (Van Dam, 2018). Ook werden vroeger met name in Noord-Brabant vennen bekakt ten behoeve van de visteelt of ontstond enige buffering van het water door het wassen van schapen.

Gradiënten binnen vennen

In de praktijk is de indeling tussen de bovengenoemde ventypen niet zo strak. Bovendien hebben vooral grillig gevormde vennen een grote interne variatie in de koolstofvoorziening, die het gevolg is van verschillen in windexpositie, diepte en invloed van grondwater of aangevoerd oppervlaktewater. Juist deze interne variatie zorgt voor geleidelijke overgangen in vegetatiestructuur binnen één ven, wat een grote rol speelt voor de soortenrijkdom. Dit geldt niet alleen voor waterplanten, maar ook voor andere soortgroepen, zoals sieralgen, macrofauna en amfibieën. Om deze reden is het belangrijk om bij de keuze van maatregelen rekening te houden met herstel van gradiënten binnen vennen. Een belangrijk aandachtspunt hierbij is de voedselrijkdom van de bodem. Wanneer er teveel voedselrijke bodem aanwezig blijft, dan kan ecologisch herstel namelijk geheel uitblijven.

2.2 VEGETATIE IN VENNEN

2.2.1 Zure vennen

Vennen met hoogveenachtige vegetaties, zoals drijftillen en ondergedoken veenmos, worden voornamelijk gevoed door regenwater. De mogelijkheden voor veenmosgroei zijn afhankelijk van de concentratie van kooldioxide, dat of uit grondwater of uit een organische bodem afkomstig is. Veenmosgroei is niet mogelijk in regenwater. Schoon regenwater bevat namelijk slechts 16 μmol kooldioxide per liter, terwijl goede waterveenmosgroei een kooldioxide concentratie van tenminste 300 - 450 μmol per liter vereist (Riis & Sand-Jensen, 1997). In zure vennen met een zandbodem en zonder toestroom van grondwater beperkt veenmosgroei zich daarom tot de terrestrische oevers, waar de mossen hun kooldioxide uit de lucht halen.

Zure vennen kunnen ook gevoed worden door koolstofrijk grondwater. Bij CO_2 -concentraties groter dan 40 - 60 μmol per liter kan Knolrus op de voorgrond treden, met name wanneer het water verrijkt is met ammonium. In helder water met 300 - 450 μmol CO_2 per liter kunnen veenmossen dikke ondergedoken matten vormen en zo milieucondities naar hun hand te zetten. Veenmossen zijn in staat om hun omgeving te verzuren. Zij nemen namelijk positief geladen ionen op (vooral calcium), en staan daarvoor in de plaats zure waterstofionen aan de omgeving af. Hierdoor kan de pH aanzienlijk dalen. De kooldioxide die voor de groei nodig is, kan vrijkomen bij de afbraak van het onderliggende veen of via de aanvoer van grondwater (Verschoor *et al.*, 2003). Een andere koolstofbron is de toevoer van methaan vanuit de waterbodem. De meeste plantensoorten kunnen dit methaan niet als koolstofbron gebruiken, maar veenmossen kunnen dit wel. Zij krijgen namelijk hulp van bacteriën die in het veenmos leven, en die dit methaan in kooldioxide omzetten (Raghoebarsing *et al.*, 2005). Op deze manier wordt koolstof (dat in de vorm van methaan vrijkomt uit de waterbodem) op een efficiënte manier hergebruikt door de levende veenmoslaag boven deze waterbodem.

Dit methaan speelt ook een belangrijke rol bij de vorming van drijftillen. Dit

zijn drijvende eilanden van vegetatie, die hun drijfvermogen ontleen aan de invang van methaanbubbel die in de waterbodem worden gevormd. Deze drijftillen ontstaan uit verdere groei van de dikke veenmosmatten, of uit veen dat opdrijft vanaf de bodem en vervolgens gekoloniseerd wordt door veenmos en andere planten. Methaan is namelijk slecht oplosbaar in water en vormt kleine gasbelletjes in veen op de waterbodem. Als er voldoende van deze gasbelletjes blijven hangen, dan komt dit veen opdrijven, en kunnen drijftillen ontstaan.

Onder CO₂-rijke condities kunnen vennen geheel dichtgroeien met drijftillen van veenmos, en zich ontwikkelen tot een hoogveentje; dit zijn de zogeheten hoogveenvennen. Mede door de grondwaterinvloed zijn ze vaak veel soortenrijker dan andere hoogveenrestanten, met o.a. Draadzegge, Waterdrieblad en op een enkele plek nog Veenbloembies of Veenmosorchis. Als het hoogveen boven de grondwaterinvloed uitgroeit daalt de CO₂ concentratie sterk omdat ze helemaal afhankelijk worden van CO₂-arm regenwater. Bultvormende veenmossen zoals Hoogveenveenmos (*Sphagnum magellanicum*) en Wrattig veenmos (*Sphagnum papillosum*) krijgen dan de overhand omdat deze soorten geheel kunnen overschakelen op atmosferisch CO₂ voor de fotosynthese. Omgekeerd kunnen zure, zandige vennen vele decennia vegetatieloos blijven, omdat de benodigde koolstof voor plantengroei ontbreekt. Dit geldt des te meer voor vennen die regelmatig droogvallen, omdat, met name de niet hoogveenvormende veenmossen, niet bestand zijn tegen sterke uitdroging.

Ook Drijvende egelskop (*Sparganium angustifolium*) komt voor in zure vennen, mits de bodem rijk is aan kooldioxide. Het oppervlaktewater in deze vennen is zeer arm aan nutriënten, zowel aan anorganisch koolstof, stikstof als fosfor. In de bodem is de beschikbaarheid groter; met name de concentraties van kooldioxide, bicarbonaat, ammonium en ijzer bereiken hoge waarden in het bodemvocht. Uit experimenteel onderzoek is gebleken dat Drijvende egelskop dit CO₂ uit het bodemvocht kan opnemen (Lucassen *et al.*, 2009). Drijvende egelskop gebruikt dit om lange drijfbladeren te vormen die vervolgens CO₂ uit de lucht kunnen halen.

2.2.2 Zeer zwak gebufferde vennen

Vegetaties met isoetide soorten zijn kenmerkend voor vennen met zeer voedselarm, helder en zeer zwak gebufferd water. Vaak zijn dit grote, ondiepe plassen met een zandbodem in open gebieden, zoals heidevelden. Isoetide soorten hebben korte, stijve bladeren die in rozetten bijeen staan. De meest gespecialiseerde soorten zijn Oeverkruid (*Littorella uniflora*), Waterlobelia (*Lobelia dortmanna*) (figuur 2.5), Grote biesvaren (*Isoetes lacustris*) en Kleine biesvaren (*Isoetes echinospora*). De waterlaag bevat te weinig nutriënten om van te kunnen leven, en dit geldt in het bijzonder voor kooldioxide. Als alternatief kunnen deze planten gebruik maken van het kooldioxide in de waterbodem, waar de concentraties een factor 10 - 100 hoger zijn. De planten hebben hiervoor verschillende aanpassingen. Zo beschikken ze over een goed ontwikkeld wortelstelsel waarmee ze veel zuurstof in de waterbodem kunnen pompen. Deze zuurstoftoevoer stimuleert de afbraak van organisch materiaal, en het CO₂ dat hierbij vrijkomt kunnen de planten met hun uitgebreide wortelstelsel opnemen (Sand-Jensen & Sondergaard, 1978). Eenmaal opgenomen wordt de diffusie in de plant gefaciliteerd door een groot aantal luchtholtes. In deze holtes vangen de planten ook een groot gedeelte van het kooldioxide op dat bij hun eigen respiratie vrijkomt. Op deze manier hergebruiken de planten hun eigen geproduceerde kooldioxide, wat de efficiëntie van de fotosynthese vergroot. Tot slot maken een aantal isoëtiden, waaronder beide soorten Biesvarens en Oeverkruid, gebruik van het zogeheten CAM-metabolisme (Crassulacean Acid Metabolism; zie hoofdstuk Anorganisch koolstof, W&W). Bij deze vorm van metabolisme leggen de planten 's nachts het koolstof vast in de vorm van malaat, omdat de CO₂-concentraties in de waterlaag dan het hoogst zijn. Overdag maken zij dit koolstof weer vrij, zodat het weer beschikbaar is voor fotosynthese. Op deze wijze beschikken de planten overdag over een interne kooldioxidebron, als de externe kooldioxide-concentratie limiterend is voor fotosynthese. Een andere soort die je in deze wateren kunt aantreffen, is Gesteeld glaskroos (*Elatine hexandra*). Deze soort groeit vaak in een slechts enkele mm hoge vegetatie op de bodem, waardoor zij efficiënt gebruik kan maken van het weinige CO₂ dat vanuit de bodem vrijkomt.

FIGUUR 2.5

Waterlobelia (links) en Oeverkruid (rechts). (Foto's: Saxifraga - Hans Dekker en Ed Stikvoort)



Net als kooldioxide is ook de beschikbaarheid van nutriënten in deze wateren zeer laag, zowel van fosfor als stikstof. Dit is deels het gevolg van de aanvoer van ijzerrijk grondwater, gecombineerd met het af en toe droogvallen van grote delen van de vennen. De isoetide planten houden zelf ook de lage nutriëntenbeschikbaarheid in stand (Smolders *et al.*, 2002). De wortels van deze planten scheiden namelijk veel zuurstof uit, waardoor het tweewaardig ijzer wordt geoxideerd tot driewaardig ijzer. Dit vergroot de bindingscapaciteit van de waterbodem voor fosfor, waardoor de concentraties in het porievocht zeer laag is en er geen nalevering naar de waterkolom optreedt. De isoëtiden zelf kunnen dit fosfor via mycorrhiza-schimmels opnemen, wat hun een competitief voordeel biedt ten opzichte van andere plantensoorten die deze schimmels niet bezitten (Anderson & Anderson 2006; Baar *et al.*, 2011). Door de zuurstofrijke condities in het sediment treedt bovendien nitrificatie (omzetting van ammonium naar nitraat) op. Dit nitraat kan in diepere (zuurstofloze)

bodemlagen worden omgezet in stikstofgas, dat vervolgens naar de atmosfeer verdwijnt en dus niet meer beschikbaar is voor de waterplanten. Door deze gekoppelde nitrificatie-denitrificatie is de beschikbaarheid van anorganisch stikstof tijdens het groeiseizoen uiterst laag. In de wintermaanden is de beschikbaarheid van stikstof hoger, doordat de microbiële activiteit op een lager pitje staat, waardoor stikstof kan accumuleren.

Binnen de isoetide vegetaties zijn vooral Waterlobelia, Grote biesvaren en Kleine biesvaren gebonden aan wateren met kooldioxide concentraties lager dan 50-100 μmol per liter. In de Nederlandse, stikstofrijke situatie zien we helaas dat Oeverkruid veelal geen ruimte laat voor deze soorten. Wanneer de concentraties hoger worden, gaan waterplanten domineren die CO_2 uit de waterlaag halen, zoals Teer Vederkruid (*Myriophyllum alterniflorum*) en Haaksterrekroos (*Callitriche brutia*) (Spierenburg *et al.*, 2009). Oeverkruid is ook goed aangepast aan tijdelijke droogval. Zij vormt dan nieuwe luchtbladeren, terwijl de vroegere ondergedoken bladeren doodgaan. Het tegendeel geldt echter voor beide biesvarens, die geen droogval (Grote biesvaren) of alleen incidentele droogval verdragen (Kleine biesvaren). Vermoedelijk hangt dit samen met de beduidend kortere kiemperiode van laatstgenoemde soort (2-3 maanden voor Kleine biesvaren versus 12 maanden voor Grote biesvaren), waardoor deze soort zich sneller kan herstellen van verstoringen (Čtvrtlíková *et al.*, 2023). Waterlobelia verdraagt als volwassen plant enige droogval, mits het sediment voldoende nat blijft.

In tegenstelling tot de ultra-oligotrofe meren in Scandinavië en West Ierland die gedomineerd worden door Waterlobelia, zijn Nederlandse Oeverkruidvennen relatief voedselrijk, waardoor ze afhankelijk zijn van regelmatige droogval. Tijdelijke droogval verlaagt namelijk de beschikbaarheid van kooldioxide en andere nutriënten, wat gunstig uitpakt voor soorten als Oeverkruid, Knolrus, Drijvende waterweegbree en Kruipende moerasweegbree (die droogval verdragen). Tijdens droogval treedt er namelijk zuurstof in de bodem, wat dezelfde effecten heeft als de afgifte van zuurstof via plantenwortels (zie hierboven).

2.2.3 Zwak gebufferde vennen

In zwak gebufferde vennen is de beschikbaarheid van kooldioxide hoger dan in het voorgaande ventype, en vormt het oppervlaktewater de voornaamste bron van koolstof voor ondergedoken waterplanten. Dit CO_2 wordt aangevoerd met grondwater, of komt vrij uit een organische laag van de bodem. De soortensamenstelling wordt ook hier bepaald door de beschikbaarheid van anorganisch koolstof, stikstof en fosfaat. Veel soorten zijn gebaat bij een lichte toevoer van bufferstoffen en anorganisch en organisch koolstof uit het invanggebied. Kenmerkend voor deze wateren is dat ze vaak zwak gebufferd zijn met een buffercapaciteit tussen 100 en 500 μmol . Als de CO_2 waarden relatief laag zijn (100-200 μmol per liter) dan komen soorten voor als Naaldwaterbies, Pilvaren, Witte waterranonkel en Kruipende moerasweegbree.

Kenmerkende soorten voor CO_2 niveaus boven 200 μmol per liter zijn Vlottende bies (*Isolepis fluitans*) Stijve moerasweegbree (*Baldellia ranunculoides*), Duizendknoopfonteinkruid (*Potamogeton polygonifolius*), Doorschijnend glanswier (*Nitella translucens*) en Ongelijkbladig fonteinkruid (*Potamogeton gramineus*). De nutriëntenconcentraties in het water zijn zeer laag, evenals in het sediment. Niettemin bezitten soorten van iets meer gebufferde standplaatsen ook iets hogere (maximale) ammonium concentraties in het sediment.

In zwak gebufferde vennen komen gradiënten in de beschikbaarheid van CO_2 goed tot uiting in de loop van de successie. In opgeschoonde vennen vestigen zich pioniers die kenmerkend zijn voor zeer zwak gebufferde standplaatsen, zoals bovengenoemde isoetiden. De interne variatie in milieucondities is dan nog klein, waardoor de soortenrijkdom nog beperkt is. Met de tijd hoopt zich organische stof op in het sediment, met name in windluwe delen van vennen. Dit leidt tot een hogere beschikbaarheid van kooldioxide op deze plaatsen, waardoor zich ook andere soorten kunnen vestigen, zoals Moerashertshooi, Kruipende moerasweegbree en Pilvaren. De isoetiden houden het langst stand op regelmatig droogvallende oevers, of wind-geëxponeerde plaatsen, omdat hier geen organisch slib ophoopt, waardoor de CO_2 -concentratie laag blijft.

FIGUUR 2.6

Duizendknoopfonteinkruid (links), Moerashertshooi (rechts) en Kleinste egelskop (onder) zijn karakteristieke soorten voor zwak gebufferde vennen. (Foto's: Klaus van de Weyer, Saxifraga - Ed Stikvoort)



Gradiënten in soortensamenstelling kunnen ook ontstaan wanneer een ven gevoed wordt door grondwaterstromen van verschillende kwaliteit. Een mooi voorbeeld hiervan is het Achterste Goorven bij Oisterwijk, waar het westelijk deel gedomineerd wordt door zuur regenwater, terwijl in het oostelijke deel lokaal, zeer zwak gebufferd grondwater wordt aangevoerd. Hierdoor heeft dit ven tot op heden een bijzondere overgang van een zeer zwak gebufferde oostpunt, met soorten als Duizendknoopfonteinkruid en Waterdrieblad, naar zuur water in de overige delen (Hanhart & Brouwer, 2019). Het meest complex zijn de vennen die zowel door zuur grondwater als door gebufferd oppervlaktewater worden gevoed, wat onder andere in het naastgelegen Voorste Goorven het geval was.

2.3 DRUKFACTOREN VOOR VENNEN

De afgelopen decennia zijn er vele aantastingen geweest, die de ecologische kwaliteit van vennen heeft verminderd. Tot aan het einde van de vorige eeuw stonden vennen bloot aan verzuring, die het gevolg was van de hoge atmosferische depositie van zwaveldioxide (SO_2) en ammoniak (NH_3). Dit leidde destijds tot een sterke toename van de concentraties van kooldioxide en ammonium in het water, wat resulteerde in een massale groei van Knolrus en Waterveenmos (zie HS 6 Verzuring van vennen, W&W). Deze toename was echter tijdelijk. Na verloop van tijd was door de verzuring al het aanwezige (bi) carbonaat verbruikt, zowel in het ven zelf als in de bodems van het omringende inrijgebied. Hierdoor daalden de concentraties van kooldioxide, waarop de massavegetatie ineen stortte. Als erfenis bleef op de waterbodem een dikke laag organisch materiaal achter, waarin veel nutriënten en zwavel waren opgeslagen. Rond 1980 bevonden veel vennen zich in deze toestand; de buffercapaciteit was destijds zeer laag ($< 50 \mu\text{eq}$ per liter), en de pH was veelal lager dan 4. Vanwege deze lage pH waren microbiële processen geremd, waardoor de concentratie van ammonium tot toxische niveaus kon oplopen. Bij een dergelijke lage pH ging ook aluminium in oplossing, wat eveneens sterk giftig is.

De afgelopen jaren is de waterkwaliteit in vennen deels hersteld. Alle vennen

hebben weer een pH hoger dan 4, en veel geïsoleerde vennen bezitten weer grotendeels hun oorspronkelijke buffercapaciteit. Ook zijn de concentraties van ammonium, nitraat en sulfaat sterk afgenomen. In veel vennen zijn karakteristieke vensoorten teruggekeerd, zoals Oeverkruid, Kruipende moerasweegbree, Naaldwaterbies, Gesteeld glaskroos, Witte waterranonkel en Moerashertshooi. Dit geldt echter vooral voor vennen waar de sliblaag (met de resten van afgestorven plantenmateriaal) is verwijderd. Waar nog te veel slib aanwezig is wordt een terugkeer verhinderd door nalevering van voedingsstoffen en de zuurstofloze bodem. Hiernaast zorgen de toegenomen ganzen voor eutrofiering van de vennen, wat gunstig is voor Watercrassula, een invasieve exoot die de afgelopen decennia in veel vennen dominant is geworden, waardoor de oorspronkelijke vegetatie kan verdwijnen. Hiernaast zorgt klimaatverandering voor een reeks aan veranderingen, zoals hogere temperaturen, meer neerslag in de winter en juist minder in de zomer, en een grotere kans op extremen, zowel binnen één jaar als tussen opeenvolgende jaren. Deze veranderingen kunnen de problemen van eerder genoemde drukfactoren versterken.

2.3.1 Drukfactoren voor zure vennen

De belangrijkste drukfactor voor zure vennen is een verstoorde hydrologie. Bij een verminderde toevoer van (grond)water kunnen de peilfluctuaties zodanig groot worden, dat veenmossen verdrogen en afsterven en drijftillen niet tot ontwikkeling komen. Verwijdering van de sliblaag is meestal geen goede maatregel in hoogveenvennen. Dit kan zelfs leiden tot het afzinken van drijftillen, omdat het benodigde methaan voor de drijftilvorming dan niet meer gevormd wordt. Uitzondering hierop zijn vennen die in het verleden verrijkt zijn met fosfor, bijvoorbeeld door meeuwenkolonies.

2.3.2 Drukfactoren voor zeer zwak gebufferde vennen

Een toename van de neerslag zorgt, tezamen met een hogere temperatuur en stikstofdepositie, voor een hogere toevoer van koolstof naar wateren, wat van grote invloed is op de soortensamenstelling van zwak gebufferde systemen.

Deze factoren stimuleren namelijk de productie van de terrestrische vegetatie, waardoor ook meer organisch materiaal beschikbaar komt voor afbraak. Bij deze afbraak wordt CO_2 gevormd, wat met de (grond)waterstromen naar zachte wateren wordt vervoerd. De toename van de CO_2 -concentratie heeft grote gevolgen voor de soortensamenstelling van deze wateren. Bij een CO_2 -concentratie tot circa 50-100 $\mu\text{mol CO}_2$ per liter wordt de vegetatie gedomineerd door isoetide soorten. Bij hogere concentraties kunnen zich soorten vestigen als Teer vederkruid (*Myriophyllum alterniflorum*) en Haaksterrekroos (*Callitriche brutia*; Spierenburg *et al.*, 2009). Als de nutriëntenconcentraties in de bodem hoog genoeg zijn, dan kunnen deze de isoetide waterplanten deels verdringen. Dit patroon geldt voor alle zeer zachte wateren in Europa, van de mediterrane tot de boreale klimaatzone. Als de CO_2 -concentraties boven 100 μmol per liter komen en zijn eveneens de ammoniumconcentraties hoog, dan kan Knolrus gaan woekeren en de natuurlijke vegetatie verdringen (Lucassen *et al.*, 2016).

FIGUUR 2.7

Teer vederkruid (Foto: Klaus van de Weyer)



Zeer zwak gebufferde vennen kunnen ook gevoelig zijn voor constant hoge waterpeilen, die het gevolg kunnen zijn van een opeenvolgende reeks van natte zomers. Hoge waterpeilen leiden namelijk tot ophoping van organisch stof op de bodem, waardoor de concentraties van kooldioxide in het sediment sterk kan toenemen. Dit leidt tot 'reuzengroei' van isoetiden. Bij Oeverkruid groeien de bovengrondse plantdelen dan sterk uit, waardoor deze veel gevoeliger wordt voor ontworteling tijdens periodes met wind en golfslag (Brouwer *et al.*, 2008; Spierenburg *et al.*, 2013). Dit effect wordt nog eens versterkt door de slappere bodemstructuur die hiermee gepaard gaat, en de slechtere doorworteling door lagere zuurstofgehalten in het sediment (Pulido *et al.*, 2011, 2012; Baastrup-Spohr *et al.*, 2016). Hierdoor kunnen vegetaties met isoetide soorten tijdens een storm over grote oppervlaktes ontworteld worden, en aan de oevers aanspoelen. Dit is bijvoorbeeld opgetreden in het Beuven, in 2016 (zie figuur 2.9). In die zin kan de vegetatie in Oeverkruid-vennen dus ook 'verzuipen', door continue hoge waterpeilen waardoor droogval lange tijd achterwege blijft (Brouwer *et al.*, 2008).

Door het verdwijnen van de onderwatervegetatie met isoetiden verandert het ecologisch functioneren van de vennen (Figuur 2.9). De planten pompen dan namelijk geen zuurstof meer in de bodem, waardoor de redoxpotentiaal daalt, en driewaardig ijzer wordt gereduceerd tot tweewaardig ijzer. Dit vermindert de bindingscapaciteit voor fosfor, waardoor de bodem fosfor kan naleveren. Bovendien komen er ook veel nutriënten vrij vanuit het ontwortelde, rottende plantenmateriaal. Deze processen versterken elkaar, waardoor het gehele ecosysteem binnen korte tijd kan 'omslaan' naar troebel, algen-gedomineerd water (Spierenburg *et al.*, 2013). Dankzij de stabiele waterstand kan langs de oevers bovendien een sterke groei van veenmos optreden. Wanneer deze veenmossen eenmaal dichte tapijten hebben gevormd, dan ontstaat een eenvormige vegetatie die niet snel meer zal verdwijnen, ook niet wanneer deze aan tijdelijke droogval blootstaan (Brouwer *et al.*, 2008).

Hiernaast kunnen ook grotere extremen in neerslag voor soortgelijke problemen zorgen. Tijdens droge periodes kunnen vennen (vroegtijdig) droogvallen, terwijl

extreem natte periodes juist tot een sterke stijging van het waterpeil kan leiden, waardoor de vegetatie ‘verdrinkt’ en afsterft. Een voorbeeld hiervan is het Beuven in 2016, waar de omringende rietvegetatie is verdrongen tijdens een periode met extreem veel neerslag. Dit leidde tevens tot een massale sterfte van de isoetide vegetatie, waardoor de bicarbonaat- en nutriëntenconcentraties sterk toenamen.

FIGUUR 2.8

LINKS: Watervegetatie in het Beuven in begin 2018. Zichtbaar is de lange, oude scheut die is ontstaan in de hoogwater-situatie in 2016, en jonge rozetten met bladeren van normale lengte die in 2017 weer zijn gevormd na wateraflaat. **RECHTS:** Oever van het Beuven in najaar 2016, met veel aangespoeld Oeverkruid en in het water blauwwierbloei.

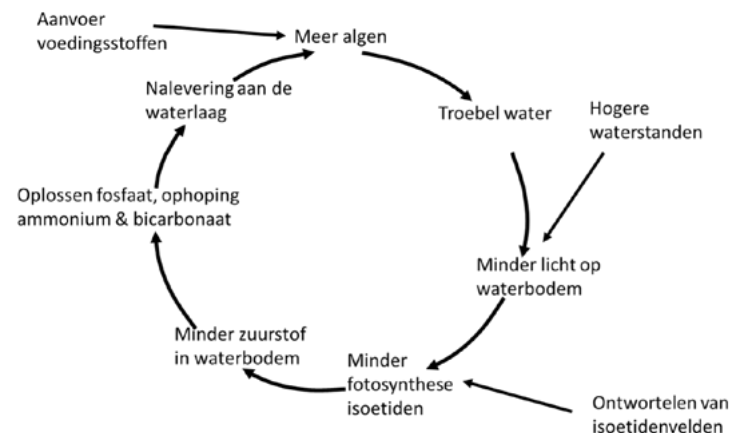


Foto's: B-Ware

De afgelopen decennia zijn veel vennen geëutrofeerd door uitwerpselen van vogels (Brouwer *et al.*, 2009). In recente jaren vormen vooral de toegenomen

FIGUUR 2.9

Zelfversterkend proces van eutrofiering wanneer velden met isoetide soorten verdwijnen door aanvoer van nutriënten, hogere waterstanden of ontworteling. Zie tekst voor verdere uitleg.



aantallen grauwe ganzen een probleem. Deze vogels halen hun voedsel vanuit de omringende (landbouw)omgeving, en gebruiken de vennen als rustplaats of om te ruien. Vooral schiereilandjes en eilandjes worden dan sterk belast met uitwerpselen. Dit leidt tot een sterk verhoogde fosfaatbeschikbaarheid op de vermeste oevers, waardoor ‘eutrofe’ soorten als Watervanell, akkeronkruiden en diverse soorten Tandzaad op de voorgrond treden (Brouwer *et al.*, 2009). Ook kunnen de nutriëntenconcentraties in het water stijgen, met het risico op algenbloei en troebel water, waardoor ondergedoken waterplanten kunnen verdwijnen. Dit probleem is het grootst in de isoetidenvennen, vanwege hun grote omvang zijn deze vennen juist het meest aantrekkelijk voor rustende watervogels. Zonder aanvullend ganzenbeheer is het weinig duurzaam om dergelijke vennen op te schonen; voor het Beuven is berekend dat deze binnen 10 - 30 jaar weer te voedselrijk wordt (Possen *et al.*, 2022).

FIGUUR 2.11

Heereven met massale vegetatie van *Watercrassula* (Foto: Esther Lucassen)



De meeste grote vennen met in het verleden een isoetidenvegetatie hebben inmiddels al een hersteloperatie achter de rug. Vaak is ook bos gekapt in het inzijsgebied om de windwerking op het ven te vergroten en/of de kwaliteit en kwantiteit van toestromend grondwater te verbeteren. Dit heeft op veel plekken geleid tot een vlakdekkend herstel van de isoetidenvegetatie. Maar door allerlei oorzaken is dit herstel vaak beperkt of niet duurzaam, met name door verdroging (Keyenhurk, Groot Meer Vessem, Groot Meer Ossendrecht), te sterke vernatting (Beuven, Bergvennen), vermesting door ganzen (alle grote isoetidenvennen!), bruinkleuring van het water (Voorste goorven en Witven) en onvoldoende buffering (Groot Huisven, Groot Malpieven). Ook is in veel vennen te zien dat de isoetidenvegetatie zich niet handhaaft in diepere delen en dat het aandeel van de meest oligotrafente soorten (biesvarens, waterlobelia) overal zeer gering is. Dit is waarschijnlijk het gevolg van vermesting door stikstofdepositie

en ganzen. Ook klimaatverandering kan nadelig zijn voor deze soorten, maar kan in de toekomst ook leiden tot de vestiging van meer mediterrane verwanten zoals *Isoetes histrix*.

2.3.3 Drukfactoren voor zwak gebufferde vennen

Watervullende vegetaties komen in deze vennen vaak alleen voor op plaatsen met een hoge beschikbaarheid van kooldioxide, op plekken met grondwateraanvoer of met een organische bodem. Deze vegetaties zijn gevoelig voor een slechte kwaliteit van het grondwater, wat het gevolg kan zijn van belasting met stikstof en sulfaat. Ook kan 'ontijzering' van het grondwater een rol spelen, wat het gevolg is van hoge nitraatconcentraties. In het grondwater oxideert nitraat namelijk het (goed oplosbare) tweewaardig ijzer tot (slecht oplosbaar) driewaardig ijzer. Hierdoor slaat het ijzer neer in de bodem, en dalen de ijzerconcentraties in de kwelstromen die vennen voeden. Dit proces kan ook optreden door zuurstofaanvoer als gevolg van verdroging, of in extreem droge zomers zoals in de periode 2018-2022. De toevoer van ijzerarm grondwater vergroot de kans op interne eutrofiering, door het vrijkomen van nutriënten vanuit het sediment.

Het risico op interne eutrofiering is het grootst in vennen die gevoed worden door nitraat- of zwavelrijk (grond)water, en nooit droogvallen. In deze vennen kunnen de effecten van waterverharding en interne eutrofiering nog lang zichtbaar blijven. Daarentegen wordt in vennen met regelmatige droogval sulfide in het sediment geoxideerd tot sulfaat. Deze droogval veroorzaakt tevens verzuring, waardoor de pH kan dalen. Wanneer deze vennen zich weer vullen met water, komt dit sulfaat vrij in het oppervlaktewater, en kan met grondwaterstromen geleidelijk worden afgevoerd. In deze vennen werden in het verleden regelmatig hoge sulfaatpieken gemeten in jaren na tijdelijke droogval. Na verschillende droogvalperiodes raakt de zwavelvoorraad in het sediment van deze vennen echter uitgeput. Dit vermindert de kans op afwisseling van interne eutrofiering en waterverharding gevolgd door verzuring, waardoor de vennen zich kunnen herstellen.

In recente jaren (2018, 2019, 2020, 2022) zijn veel van de zwak gebufferde vennen langdurig drooggevallen. Dit is uitzonderlijk, omdat veel van deze vennen normaal gesproken zelden of nooit droogvallen vanwege de continue toevoer van grondwater. Veel kenmerkende waterplanten van deze vennen zijn hieraan aangepast en hebben hier weinig last van gehad. Dit geldt bijvoorbeeld voor amfibische soorten als Gesteeld glaskroos, Kruipe moerasweegbree, Pilvaren en Naaldwaterbies. Voor vegetaties van drijftillen in deze vennen heeft deze droogval daarentegen dramatisch uitgedaakt, evenals voor de karakteristieke libellenfauna. Deze soorten zijn afhankelijk van drijftillen en grondwater gevoede verlandingsreeksen op de oevers.

De oudere successiestadia hebben het sowieso moeilijk in deze vennen. Hoge concentraties van nitraat en sulfaat gaan namelijk de vorming van drijftillen tegen. Zowel sulfaat als nitraat verhinderen de vorming van methaan. Hierdoor komt de 'motor' van drijftilvorming, namelijk ontwikkeling van drijfvermogen door invangen van methaانبellen, tot stilstand, waardoor drijftillen kunnen zinken (Smolders *et al.*, 2002).

In veel vennen is de eutrofe sliblaag verwijderd. Dit vermindert de kans op interne eutrofiering, maar er zijn ook nadelen. Watervullende vegetaties zijn juist afhankelijk van hoge CO₂-concentraties in het water. Wanneer dit CO₂ niet met grondwater wordt aangevoerd, dan zijn de waterplanten aangewezen op CO₂ wat uit de waterbodem vrijkomt, door de afbraak van organisch materiaal. Verwijdering van de sliblaag zorgt echter vaak voor een sterke afname van de CO₂ productie vanuit de bodem, omdat het merendeel van het organisch materiaal dan verwijderd wordt. Om deze reden hebben meerdere kenmerkende 'waterkolom vullende' soorten het nog steeds moeilijk in herstelde vennen. In veel zwak gebufferde vennen zijn de CO₂ concentraties vrijwel altijd lager. dan 200 µmol per liter, wat te laag is voor karakteristieke soorten als Ongelijkbladig fonteinkruid en Duizendknoopfonteinkruid.

Klimaatverandering

Klimaatverandering heeft ook effecten via de temperatuur. Een hogere watertemperatuur leidt tot een snellere eutrofiering van vennen en andere wateren, ook bij een gelijkblijvende nutriëntenbelasting. Dit is een gevolg van een versnelde afbraak van organisch materiaal bij hogere temperatuur. Hierdoor komen meer nutriënten en bicarbonaat vrij, waardoor vegetaties met isoetide soorten in deze vennen eerder zullen onwortelen (zie hierboven) en vennen sneller kunnen eutrofiëren. Dit geldt vooral voor vennen met een dikke sliblaag van afgestorven plantenresten op de bodem, die zich in voorgaande decennia hebben opgehoopt. Enkele decennia geleden werd de afbraak van deze plantenresten verhinderd door de lage pH, maar nu de pH zich weer heeft hersteld, kan dit organische materiaal alsnog afbreken, zeker wanneer de watertemperatuur toeneemt.

➤ HOOFDSTUK 3 WATERPLANTEN IN BEEKDALEN

Auteurs: Gerben van Geest, Fons Smolders

3



Foto: Willem Kolvoort

3.1 INLEIDING

De uitdrukking ‘Nederland Waterland’ gaat niet alleen op voor het laaggelegen deel van Nederland. Wanneer we op oude topografische kaarten kijken, dan vinden we meer dan duizend kleine beken en riviertjes, die als langgerekte linten in het landschap liggen. Dit zijn de laaglandbeken die kenmerkend zijn voor het licht glooiende landschap van Zuid- en Oost-Nederland. Snelstromende beken vinden we alleen op plaatsen met een groter hoogteverschil, zoals in het heuvelland van Zuid-Limburg. Typerend voor beekdallandschappen zijn de vele overgangen, van voedselarm naar -rijk, van nat naar droog, en van hooiland naar bos. Dit weerspiegelt zich in een hoge soortenrijkdom, waaronder die van stromend water.

Internationaal gezien heeft Nederland een belangrijke verantwoordelijkheid voor kenmerkende waterplantsoorten van laaglandbeken, zoals Drijvende waterweegbree en Klimopwaterranonkel. Deze soorten hebben namelijk een relatief klein ‘Atlantisch’ verspreidingsgebied dat zich uitstrekt van Portugal tot Zuid-Scandinavië, en oostwaarts tot Polen. De afgelopen decennia zijn deze soorten sterk achteruitgegaan, zowel in Nederland als in omringende landen. Eenzelfde achteruitgang is ook vastgesteld bij andere karakteristieke beeksoorten, zoals Vlottende waterranonkel, Rossig fonteinkruid, Duizendknoopfonteinkruid, Grote waterranonkel en Teer vederkruid (Mesters, 1995). Deze achteruitgang is niet alleen het gevolg van veranderingen in de beek zelf, maar vooral ook van het landschap eromheen. Dit landschap is in de loop der eeuwen sterk veranderd.

Veel mensen zien een beek als een natuurlijke kronkelende waterloop die zachtjes stroomt door een landschap van bossen, weilanden en houtwallen. Het tegendeel is echter waar: vroeger kwam je zeker in de hoger gelegen, vlakke delen van het landschap veel minder beken tegen. Hier stroomde het water diffuus over het land of via kleine loopjes door zogeheten doorstroommoerassen. Pas verder stroomafwaarts, op plaatsen met een groter verval of vanwege slecht doorlatende lagen in de bodem, vloeiden deze loopjes samen en werd de loop als ‘echte’ beek herkenbaar. Deze doorstroommoerassen

werkten destijds als sponzen in het landschap: tijdens nattere periodes hielden deze gebieden veel water vast, wat in drogere tijden weer vertraagd werd afgegeven. Hierdoor hadden de beken een vrij gelijkmatige afvoer door het jaar heen, en was de toevoer van water tijdens droge periodes gegarandeerd.

In de loop der eeuwen heeft de mens een steeds grotere stempel gedrukt op de waterhuishouding en het landschap in beekdalen. Om de landbouw te bevorderen, groef men watergangen om de moerassige laagtes te ontwateren, en er werden ook veel watermolens aangelegd. Naderhand vormden deze watergangen zelf weer meanders, en veel van de kronkelende beek- en rivierlopen die we nu kennen danken hieraan hun ontstaan. Door de ontwatering verdwenen er steeds meer moerassen en kwam actieve veengroei tot stilstand. Ook werd er turf gewonnen en werden broekbossen omgezet in hooiland. Niettemin bleven veel belangrijke landschappelijke processen intact: de kwelstromen waren nog niet sterk aangetast, en jaarlijkse overstromingen waren een natuurlijk gegeven. Bovendien werd er nog geen kunstmest gebruikt, waardoor geleidelijke overgangen ontstonden in de basen- en nutriëntenrijkdom. Aan het einde van de 19^e eeuw resulteerde dit in een beeklandschap dat weliswaar sterk door mensenhanden was beïnvloed, maar dat tegelijkertijd ook uiterst rijk aan kenmerkende soorten was. De hydrologie en het landgebruik waren hierbij de ‘motor’ van de biodiversiteit in dit landschap. Voor het bepalen van de mogelijkheden voor ecologisch herstel is het cruciaal om het hydrologisch functioneren van het beekdal goed in de vingers te krijgen. De hydrologie vormt namelijk de basis van het ecologisch functioneren van een beekdalsysteem.

3.2 HYDROLOGIE VAN LAAGLANDBEKEN

Laaglandbeken worden gevoed door grondwaterstromen van verschillende herkomst. Er is een duidelijke variatie in relatieve bijdrage van deze stromen aan de beek, zowel in stroomafwaartse richting (van bron naar monding), over de breedte van het beekdal (van helling naar hoofdgeul), als gedurende het jaar (verschil tussen natte en droge periodes).

FIGUUR 3.1

*De Run in Noord-Brabant, een voorbeeld van een langzaam stromende beek met zacht water.
(Foto: Saxifraga - Tom Heijnen)*



Variatie in de lengte: van bron naar monding

Beken worden gevoed door neerslag en grondwater. Het aandeel van deze waterstromen verschuift vaak in stroomafwaartse richting van de beek. In de hoger gelegen bovenlopen van beken bestaat het aangevoerde grondwater vaak merendeels uit 'jong' water dat een korte reistijd in de ondergrond heeft gehad, terwijl in de middenloop van de beek juist diep 'ouder' grondwater aan de oppervlakte komt.

Deze grondwaterstromen verschillen vaak sterk in chemische samenstelling. Het jonge grondwater stroomt door de bovenste bodemlaag, en heeft een betrekkelijk korte reistijd. In het merendeel van Zuid- en Oost-Nederland bevat deze bodemlaag nauwelijks oplosbare mineralen, waardoor de samenstelling van het grondwater weinig van die van regenwater verschilt. In de meer

stroomafwaarts gelegen middenloop van de beek komt vaak juist 'ouder' grondwater aan de oppervlakte. Dit grondwater is afkomstig uit hoger gelegen gebieden die dit water als neerslag hebben ontvangen, waarna het in de bodem is gezakt (geïnfiltreerd). Vanuit deze infiltratiegebieden stroomt het grondwater naar lager gelegen beekdalen, waar het als kwelwater weer aan de oppervlakte komt. Dit water kan tot afstanden van enkele tientallen kilometers van de beek zijn geïnfiltreerd, en is tot verschillende eeuwen in de bodem geweest voordat het in het beekdal weer aan de oppervlakte komt. Tijdens dit transport passeert dit water dieper gelegen bodemlagen die rijk zijn aan klei, leem en kalk. Hierdoor is dit water vaak rijk aan bicarbonaat, ijzer en calcium, maar van oorsprong ook zeer arm aan fosfor, stikstof en sulfaat.

In de praktijk is deze tweedeling in chemische samenstelling tussen jong en oud grondwater niet zo strak. Op sommige plaatsen bevindt zich bijvoorbeeld kalkhoudend materiaal in de ondiepe ondergrond, waardoor 'jong' grondwater alsnog kalkrijk kan zijn. Op soortgelijke wijze zijn beken die vanuit iets voedselrijkere gebieden ontspringen (bijvoorbeeld vanuit laagvenen die door diepere grondwaterstromen worden gevoed) rijker aan basen en andere nutriënten. Omgekeerd zijn diepere, regionale kwelstromen ook niet per definitie rijk aan bicarbonaat. Een voorbeeld hiervan zijn beken met Drijvende waterweegbree in Noord-Brabant, die gevoed worden door regionale grondwaterstromen van zwak gebufferd water, dat arm is aan bicarbonaat maar wel veel ijzer bevat.

Hiernaast heeft de verontreinigingsgraad ook invloed op de waterkwaliteit. De kwaliteit van 'jong' grondwater is tegenwoordig vaak aangetast door bemesting van de infiltratiegronden. Dit in tegenstelling tot diep, oud kwelwater, dat enkele honderden jaren geleden al in de bodem is geïnfiltreerd, en daardoor nog niet verontreinigd is met nutriënten. De verontreiniging van beken verloopt niet alleen via het grondwater. Tegenwoordig zijn beken vaak ook geëutrofeerd door aanvoer van nutriënten vanaf aangrenzende landbouwgronden, of door (gebiedsvreemd) water vanuit de Rijn of Maas dat tijdens droge periodes wordt aangevoerd.

Variatie in de breedte: van helling naar hoofdgeul

De gradiënt in waterkwaliteit over de breedte van een beekdal is hetzelfde als die in de lengterichting van de beek. Hoog aan de randen van het beekdal kwelt voornamelijk jong grondwater uit, terwijl lager in het beekdal, in de richting van de beek, het aandeel van diep kwelwater plotseling sterk kan toenemen.

Variatie in de tijd: verschillen tussen seizoenen

De bijdrage van de verschillende grondwaterstromen varieert ook tussen seizoenen. Dit is het gevolg van een variërende mengverhouding tussen diepe en ondiepe grondwaterstromen (Figuur 3.2; Rozemeijer en Broers, 2007). Tijdens droge periodes worden beken vrijwel alleen gevoed door diepere stroombanen met 'oud' grondwater; dit is de basisafvoer. De kwaliteit van dit grondwater is vaak (maar lang niet meer altijd) nog goed, waardoor de nutriëntenconcentraties laag zijn. Als het natter wordt, dan wordt dit diepere

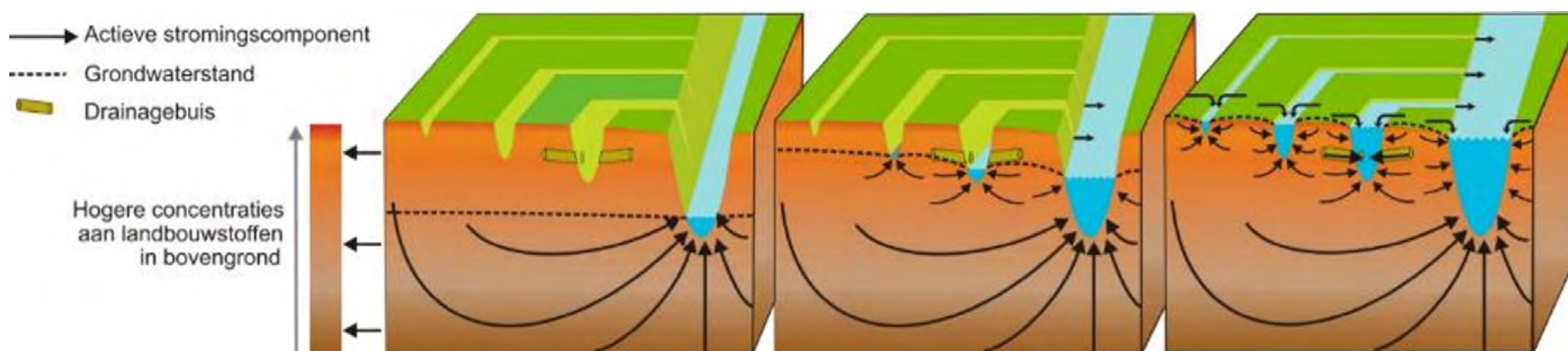
grondwater achtereenvolgens aangevuld met ondiep grondwater, drainwater en - bij piekbuien - ook oppervlakkige afspoeling vanaf het land. Laatstgenoemde drie waterstromen bevatten vaak hoge concentraties aan zwevend stof en nutriënten, met name wanneer het water afkomstig is van akkerland. Hierdoor kunnen de concentraties van nutriënten in de beek tijdens natte perioden sterk stijgen.

3.3 HYDROLOGIE EN HYDROCHEMIE VAN SNELSTROMENDE BEKEN

De snelstromende beken in Zuid-Limburg vormen een categorie apart. Voorbeelden van deze beken zijn de Swalm (zie figuur 3.3) en de Geul. Deze beken bevatten vanaf de start reeds basenrijk water, niet alleen vanwege de kalkrijke bedding waarin deze stromen, maar ook vanwege de voeding met kalkrijk grondwater vanuit de nabije omgeving van deze beken. De meeste beken ontstaan hier uit bronnen die (relatief) oud grondwater aanvoeren. De

FIGUUR 3.2

Conceptueel model over de relatie tussen grond- en oppervlaktewater (Rozemeijer en Broers, 2007; Rozemeijer et al., 2007).



oppervlakkige drainage via sloten ontbreekt hier vaak. Regenwater infiltreert en stroomt als grondwater door de bodem af naar kwelzones die de bronnen vormen van vele kleine zijbeekjes. Bij zeer hevige regenval kan vanwege de hoogteverschillen in zeer korte tijd veel regen de beek bereiken. In grote lijnen kan het water worden gekenmerkt als hard tot zeer hard, met hoge concentraties aan calcium en bicarbonaat. De aanrijking van grondwater met calcium en bicarbonaat wordt bepaald door het zuuroplossend vermogen van het infiltrerende grondwater. Hoe meer zuur dit water bevat, hoe meer kalk kan worden opgelost of hoe meer basen (zoals bicarbonaat) kunnen vrijkomen van het adsorptiecomplex. Onder natuurlijke omstandigheden zorgt het zwak zuur vormende CO_2 voor de oplossing van kalk. In het Zuid-Limburgse heuvellandschap speelt de antropogene aanvoer van verzurende stoffen (zoals ammonium, salpeterzuur, en zwavel) echter een dominante rol in de concentratie van calcium (en bicarbonaat) in het water. Zowel de hydrologie, bodemsamenstelling als de biogeochemische processen in dit heuvellandschap zijn echter zeer complex, waardoor moeilijk generieke uitspraken kunnen worden gedaan voor beeksystemen in dit landschap (Schaminee *et al.*, 2009).

3.4 VEGETATIE IN BEKEN

De verschillen in kwaliteit van het oppervlaktewater en de beekbodem weerspiegelt zich in de vegetatiesamenstelling. In kwelpoelen en beektrajecten die gevoed worden door voedselarm zacht water met een lage koolstofbeschikbaarheid, vinden we de zogeheten zachtwatervegetaties, met soorten als Teer Vederkruid, Haaksterrenkroos, Drijvende waterweegbree en Duizendknoopfonteinkruid. In stroomafwaartse richting wordt het water iets rijker aan nutriënten, hier komen soorten voor als Waterviolier, Grote waterranonkel, Rossig fonteinkruid hun optimum. In benedenlopen is het water voedselrijker, maar vaak ook nog steeds rijk aan ijzer. Hier groeien soorten als Brede waterpest, Aarvederkruid, Buigzaam glanswier, Stijve waterranonkel, Glanzig fonteinkruid en Doorgroeid fonteinkruid. Onderstaand wordt deze zonering in meer detail besproken.

FIGUUR 3.3

De Swalm in Zuid-Limburg, een voorbeeld van een snelstromende beek.

(Foto: Saxifraga - Tom Heijnen)



3.4.1 Langzaam stromende beken

Beektrajecten met zacht water

Internationaal gezien heeft Nederland een belangrijke verantwoordelijkheid voor kenmerkende waterplantsoorten van laaglandbeken, zoals Drijvende waterweegbree en Klimopwaterranonkel. Oorspronkelijk kwamen deze soorten vrij algemeen voor op de hogere zandgronden in Nederland, maar tegenwoordig zijn zij tamelijk zeldzaam geworden, en ook in omringende landen is het aantal groeiplaatsen hard achteruit gegaan. Mede om deze reden hebben vegetaties met deze soorten een beschermde status binnen de N2000 Habitatrichtlijn. Zachtwatersoorten groeien vaak op plaatsen die gevoed worden door zwak gebufferd grondwater. De oorsprong van dit water is sterk afhankelijk van de

geologische opbouw van de ondergrond: in sommige beken treedt dit alleen op in bovenlopen die gevoed worden door lokaal grondwater dat arm is aan koolstof, terwijl in andere beken (zoals in Noord-Brabant) ook de middenloop gevoed kan worden door regionaal grondwater dat arm is aan bicarbonaat, maar zeer rijk aan ijzer.

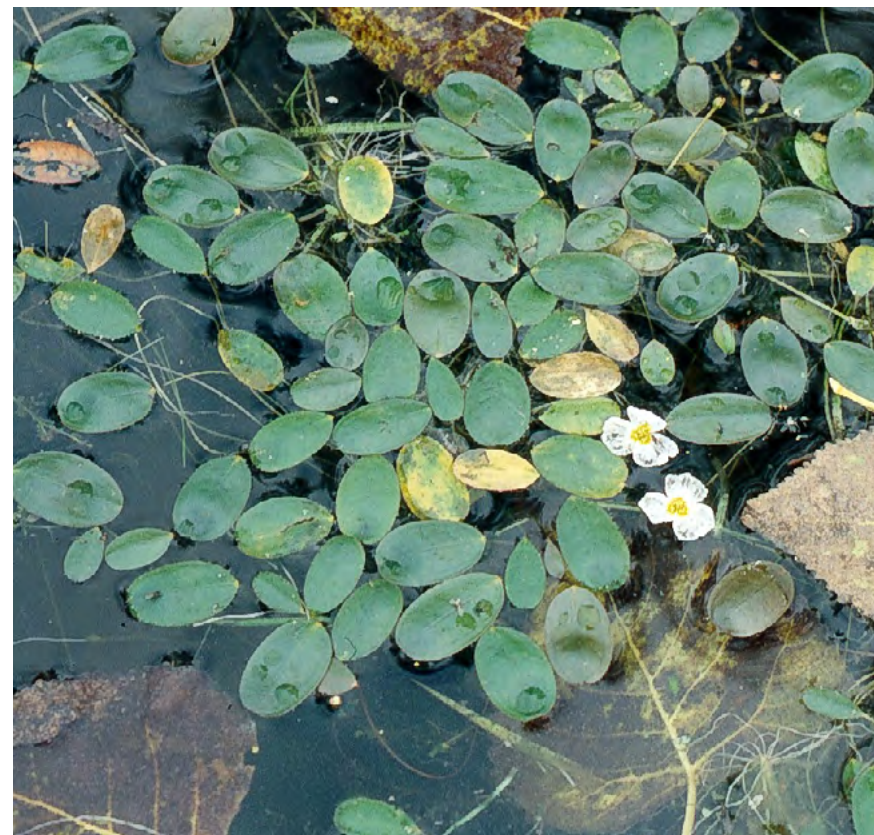
In beken met een lage buffercapaciteit is de pH van het water neutraal tot zwak zuur, en is anorganisch koolstof de beperkende factor voor de groei van waterplanten. Een mooi voorbeeld van zo'n bovenloop is de Heelsumse beek aan de zuidrand van de Veluwe, of beeklopen die vanuit hoogveengebieden ontspringen, zoals de beek vanuit het Geijsters ven. Deze beken zijn het domein van soorten die zijn aangepast aan een lage beschikbaarheid van anorganisch koolstof. Kenmerkende soorten zijn Duizendknoopfonteinkruid, Vlottende bies en Haaksterrenkroos. Wanneer de buffercapaciteit iets groter is, dan doen soorten als Teer vederkruid en Drijvende waterweegbree hun intrede. Veel van deze soorten kunnen alleen kooldioxide als koolstofbron gebruiken.

Naast anorganisch koolstof is fosfor een belangrijk limiterend element voor plantengroei in deze beken. Bovengenoemde soorten komen vrijwel uitsluitend voor in oppervlaktewater dat nauwelijks fosfor bevat (ortho-fosfaat $< 0,4 \mu\text{mol}$ per liter). Deze lage beschikbaarheid is vaak het gevolg van toevoer van ijzerhoudend grondwater naar de beek. Dit ijzer oxideert in de zuurstofrijke waterlaag, waar het fosfor bindt en vervolgens neerslaat op de bodem. Dit resulteert in fosfaatlimitatie in de waterlaag, waardoor algengroei weinig kans krijgt en het water helder blijft. De bodem daarentegen is iets voedselrijker, met concentraties van totaal-P in de range van $< 5 - 10 \mu\text{mol}$ totaal-P per liter poriewater. Deze combinatie van helder, voedselarm water met een iets rijkere bodemlaag kan tot een sterke groei van waterplanten leiden. Dit verschijnsel treedt ook op in het Apeldoorns kanaal. Het grootste deel van dit kanaal is eutroof, maar op plaatsen waar sprengbeken vanuit het Veluwemassief in het kanaal uitmonden en ijzerrijk water aanvoeren, is het water over een afstand over honderden meters kraakhelder en heeft het een lage beschikbaarheid

van anorganisch koolstof en fosfor. Op deze plaatsen ontwikkelen zich massaal waterplanten, met soorten die kenmerkend zijn voor zwak tot matig gebufferde wateren, zoals Teer vederkruid, Drijvende waterweegbree en Duizendknoopfonteinkruid. Deze situatie is over tenminste 40 jaar stabiel (Spier *et al.*, 2023).

FIGUUR 3.4

Drijvende waterweegbree (Foto: Klaus van de Weyer)



In sommige beken groeien uitgebreide vegetaties van Drijvende waterweegbree (Figuur 3.4). Deze soort komt in verschillende beken in Noord-Brabant nog steeds talrijk voor, voorbeelden hiervan zijn de Run en Kleine Beerse. De laatstgenoemde beek bevat waarschijnlijk zelfs de meest uitgebreide vegetaties van Drijvende Waterweegbree in Noordwest-Europa. Deze beken worden gevoed door kalkarme maar ijzerrijke grondwaterstromen, die dicht onder het maaiveld lopen. In deze beken zijn anorganisch koolstof en fosfor de beperkende factoren voor waterplantengroei (Lucassen *et al.*, 2007, 2010). De lage fosforbeschikbaarheid is ook hier voor een belangrijk deel het gevolg van de hoge ijzerconcentraties in beken waar deze soort wordt aangetroffen. Het vele ijzer verlaagt namelijk de nutriëntenbeschikbaarheid, doordat het merendeel van het fosfor aan het ijzer geadsorbeerd is, waardoor er geen nalevering naar de waterkolom optreedt. Net als andere kenmerkende beeksoorten kan Drijvende waterweegbree ook bij extreem hoge ijzerconcentraties groeien; veel van deze soorten worden nog aangetroffen bij concentraties boven 250 $\mu\text{mol Fe}$ per liter in het poriewater. Dit geeft

hun waarschijnlijk een concurrentievoordeel onder voedselrijkere condities. Deze soorten hebben namelijk vaak een lage competitiekracht ten opzichte van andere waterplanten, waardoor ze snel verdwijnen bij een hogere nutriëntenbeschikbaarheid. Weliswaar kan Drijvende waterweegbree ook bicarbonaat als koolstofbron gebruiken, maar wel met een lage efficiëntie. Hierdoor verdwijnt deze soort bij bicarbonaat concentraties hoger dan 1000 μmol per liter, wat waarschijnlijk het gevolg is van competitie met andere waterplanten (Lucassen *et al.*, 2007, 2010).

Een andere kenmerkende soort voor beekdalen is Klimopwaterranonkel (Figuur 3.5). Dit is eveneens een zeldzame soort, met een beperkt Atlantisch verspreidingsgebied, die eveneens onder zwak zure condities groeit met een hoge beschikbaarheid van kooldioxide en ijzer. Wat betreft de preferenties voor trofieniveau wijkt deze soort echter duidelijk af: Klimopwaterranonkel kan namelijk over een brede range van nutriëntencondities groeien, variërend van een lage naar hoge beschikbaarheid van fosfor (Van Diggelen & Klooker, 1990).

FIGUUR 3.5 Nederland heeft een belangrijke verantwoordelijkheid voor vegetaties met Klimopwaterranonkel. (Foto's: Saxifraga - Hans Boll en Saxifraga - Ed Stikvoort)



Voor deze soorten zijn de hydrologische condities namelijk belangrijker dan de fysisch-chemische waterkwaliteit. Onder voedselarme condities kan deze soort ook op tijdelijke droogvallende plaatsen groeien. Onder voedselrijkere omstandigheden groeit deze soort daarentegen alleen op ondiepe plaatsen met permanent water. Klimopwaterranonkel heeft namelijk een lage concurrentiekracht, en wordt bij tijdelijke droogval snel verdreven door soorten die op de voedselrijke, droogvallende bodems kiemen. Voorbeelden van deze soorten zijn Blaartrekkende boterbloem en Mannagras. Klimopwaterranonkel ontloopt de concurrentie met deze soorten door vroeg in het voorjaar te kiemen en in (permanent) stromend water te groeien. Vanwege deze groeistrategie groeit deze soort zowel in prachtig ontwikkelde kwelvegetaties, als ook in diepe, kwelgevoede greppels met permanent water die te midden van maisakkers zijn gelegen. In Nederland groeit deze soort vaak in kleine hydrologische systemen, waarin het water een vrij korte weg door de ondergrond heeft afgelegd, zoals in bovenlopen van beken of flanken van beekdalen. Normaal gesproken vallen kwelgebieden die gevoed worden door dergelijke kleine hydrologische systemen tijdens het groeiseizoen al vrij snel droog. In een aantal situaties kunnen de waterstanden ook in een klein hydrologisch systeem stabiel zijn. Dit geldt bijvoorbeeld wanneer het water afstroomt over een slecht doorlatende laag die aan of dichtbij de oppervlakte komt, waardoor het water altijd in dezelfde zone uittreedt. Eenzelfde effect treedt op als zo'n kleiner systeem grenst aan een groter en dieper hydrologisch systeem, zoals aan de binnenduinarand van Schoorl. Door de druk van dit diepere grondwaterstroom kwelt het grondwater uit het kleinere systeem het hele jaar door op dezelfde plaats omhoog, waardoor er permanent water blijft staan (Van Diggelen & Klooker, 1990).

Het matig voedselrijke middentraject

In stroomafwaartse richting wordt het beekwater aangevuld met diepere, regionale kwelstromen, die rijker zijn aan bicarbonaat, ijzer, en van oorsprong arm waren aan sulfaat, fosfor en stikstof. Dezelfde condities treffen we aan in beken die vanuit laagvenen ontspringen. Voorbeelden van dit laatste type zijn beken die gevoed worden door oude Maasmeanders, zoals Beeselsbroek en

de ontwateringsbeek vanuit Kaldenbroek. Kenmerkende soorten die hier van oorsprong hun optimum hebben zijn Grote waterranonkel (Figuur 3.6), Rossig fonteinkruid en Waterviolier. Vanwege de hoge kooldioxide concentraties nemen deze soorten preferent kooldioxide op. Wanneer zowel kooldioxide als bicarbonaat in overmaat aanwezig zijn, dan kunnen zowel obligate kooldioxide- als bicarbonaatgebruikers aanwezig zijn. Bij een overmaat aan kooldioxide ($> 200 \mu\text{mol}$ per liter) zullen de planten allereerst kooldioxide opnemen, omdat dit veel minder energie kost dan de opname van bicarbonaat. Dit geldt niet alleen voor soorten die alleen CO_2 kunnen opnemen, maar ook voor bicarbonaat-gebruikers. Dit verklaart waarom een obligate kooldioxide-gebruiker als Waterviolier ook in dit type water aanwezig zijn. Bovengenoemde soorten prefereren lage fosfor-concentraties, zowel in het oppervlaktewater als in het sediment, al zijn de concentraties meestal wel iets hoger dan in de bovengenoemde zachtwaterbeken.

FIGUUR 3.6

Grote waterranonkel (Foto: Klaus van de Weyer)



Voedselrijkere benedenlopen

In de benedenloop van beken is de beschikbaarheid van bicarbonaat en nutriënten hoger. Wanneer de nutriëntenbeschikbaarheid niet te hoog is, worden deze trajecten gedomineerd door soorten als Brede waterpest, Doorgroeid fonteinkruid, Glanzig fonteinkruid en Stijve waterranonkel. Een hogere nutriëntenbeschikbaarheid leidt tot een toename van eutrofe soorten, zoals Gewoon sterrenkroos, Grof hoornblad en Kleine egelskop (Figuur 3.7). De laatste decennia is Stomphoekig sterrenkroos sterk in opmars in deze wateren. In de zomermaanden kunnen zich vaak ook kroosdekken ontwikkelen, als de waterstroming stagneert door droogte.

FIGUUR 3.7

Kleine egelskop (Foto: Saxifraga - Peter Meininger)



3.4.2 Snelstromende beken: het domein van Vlottende waterranonkel

Vlottende waterranonkel is in Nederland beperkt tot een klein aantal beken in Zuid-Limburg en Noord-Brabant. Vanwege het grote verhang is de stroomsnelheid in deze beken hoog, en heeft de bodem een zandig tot grindig substraat. De vegetatie wordt gedomineerd door fonteinkruiden en Vlotte waterranonkel. Veel soorten die kenmerkend zijn voor laaglandbeken zijn niet aangepast aan dergelijke hoge stroomsnelheden.

Snelstromende beken worden vanaf de bron gevoed door kalkrijk grondwater. Vlottende waterranonkel groeit in heldere beken, maar in tegenstelling tot veel andere aquatische doelsoorten lijkt deze soort het beter te doen bij hogere nutriëntenconcentraties. In langzaam stromende beken zouden dergelijke concentraties tot algenbloei en een slecht doorzicht kunnen leiden, maar in snelstromende beken krijgen algen door de hoge stroomsnelheid veel minder kans om zich te ontwikkelen. Wat betreft P-concentraties kan de standplaats sterk verschillen, maar zeer hoge concentraties tot 0,5 mg P per liter (16 μmol per liter) zijn geen uitzondering (Loeb *et al.*, 2017). Ook hoge ammoniumconcentraties kan de soort goed aan, tot wel 0,5 mg N per liter (35 μmol per liter).

Vlottende waterranonkel heeft zijn optimum in hard water, en komt vaak voor bij bicarbonaatconcentraties van rond de 4 mmol per liter. Zolang Vlottende waterranonkel met zijn slippy nog niet tot het wateroppervlak reikt, is de soort voor zijn koolstofvoorziening aangewezen op koolstof (bicarbonaat of CO_2) uit het water. Optimaal zijn hiervoor bicarbonaatconcentraties van rond 8 mmol per liter (Bodner, 1994). Bij lage bicarbonaatconcentraties in het beekwater, is Vlottende waterranonkel (mede)afhankelijk van CO_2 . Van CO_2 heeft de soort minder nodig voor optimale groei dan van bicarbonaat, maar bij lage bicarbonaatconcentraties in combinatie met een hoge pH van het beekwater is de CO_2 -concentratie ook laag en kan koolstofgebrek ontstaan.

3.5 VERANDERINGEN VAN BEGIN 20^e EEUW

3.5.1 Algemeen

Vanaf het begin van de twintigste eeuw is de ecologische kwaliteit van het beeklandschap in Nederland sterk achteruitgegaan (Aggenbach *et al.*, 2009). De komst van de moderne landbouw en cultuurtechniek vergrootte namelijk de mogelijkheden om de waterafvoer te versnellen. Vanaf het einde van de Tweede Wereldoorlog is het merendeel van de Nederlandse beken genormaliseerd ('onder normprofiel gebracht'), gekanaliseerd (rechtgetrokken) en gereguleerd (verstuwd). Tegelijkertijd werden de aangrenzende natte laagtes gedraineerd. Door al deze maatregelen verloor het landschap zijn sponswerking en werd het grondwater minder aangevuld. Dit verlaagde de kweldruk, en veel gebieden waar vroeger kwelwater aan de oppervlakte kwam, zijn tegenwoordig infiltratiegebieden.

De versnelde waterafvoer leidt tot hogere piekafvoeren tijdens natte periodes. De stroomsnelheden kunnen hierbij zodanig oplopen, dat de beekbodem gaat uitslijten (eroderen). Hierdoor komen de beken steeds dieper in het landschap te liggen. Door deze erosie verdwijnt ook de variatie in bodemsamenstelling in een beek, wat ten koste gaat van de soortendiversiteit. Deze insnijding heeft niet alleen gevolgen voor de beek zelf, maar resulteert ook in verdroging van het omliggende landschap, omdat de grondwaterstanden in het aangrenzende beekdal hierdoor eveneens dalen. De versnelde waterafvoer vermindert ook de beschikbaarheid van water tijdens droge periodes, wat de kans op droogval vergroot. Om dit te voorkomen, zijn in veel beken om de 1 - 2 kilometer stuwen aangelegd. Deze stuwen voorkomen weliswaar droogval, maar zorgen ook voor dat het stromende karakter van de beek verloren is gegaan. Door de lagere stroomsnelheid sedimenteren bovendien nu fijne deeltjes, waardoor veel beekbodems tegenwoordig zijn bedekt met een (voedselrijke) sliblaag.

Als gevolg van al deze ingrepen is de waterkwaliteit in Nederlandse beken sterk verslechterd. Veel ontwaterde gronden werden omgezet in landbouwgronden, die vervolgens sterk werden bemest. Tot rond 1980 brachten Nederlandse

boeren ieder jaar grotere hoeveelheden mest op het land aan. Ook was de atmosferische depositie van ammonium en zwaveldioxide toen extreem hoog (Aggenbach *et al.*, 2009). Dit leidde tot een sterke vervuiling van het ondiepe grondwater met fosfor, stikstof en sulfaat. Inmiddels is deze mestgift sterk verminderd en is ook de verzurende depositie afgenomen, wat zich vertaalt in een dalende trend van het nitraatgehalte in het ondiepe grondwater. Niettemin werken de gevolgen van de vroegere, zware bemesting nog steeds door, in de vorm van hoge stikstofconcentraties in het grondwater dat enkele decennia geleden als neerslag in de bodem is geïnfilteerd. Hierdoor hangt de vervuiling nauw samen met de 'ouderdom' van grondwater. Als grove vuistregel kan gesteld worden dat grondwater jonger dan 50 jaar vaak sterk verontreinigd is met stikstof, terwijl dit voor ouder grondwater minder of niet het geval is.

De afgelopen decennia hebben waterbeheerders veel energie gestoken in maatregelen om de ecologische kwaliteit te verbeteren. Tot een halve eeuw geleden werd er nog veel ongezuiverd afvalwater op de beken geloosd. Veel beken bezaten hierdoor stinkend water met dikke drijvende schuimkoppen. Rond 1970 zijn veel van deze lozingen stopgezet, door de komst van afvalwaterzuiveringsinstallaties en sanering van riooloverstorten. Sindsdien is de zuurstofhuishouding van het water met sprongen vooruitgegaan, en zijn ook de nutriëntenconcentraties verminderd. Vanaf begin jaren negentig is er aandacht voor herstel van de morfologie van de beken, met maatregelen als het opnieuw laten hermeanderen van rechtgetrokken beeklopen en aanleg van flauwe oevers. Dit gaf niet het gewenste resultaat. Weliswaar kregen de beken een landelijker aanzien, maar van een duidelijk ecologisch herstel was nog geen sprake, zowel in de stroomgeul zelf, als in het aangrenzende beekdal.

Dit geringe succes roept natuurlijk de vraag op welke factoren ecologisch herstel verhinderen. De belangrijkste reden is dat veel herstelmaatregelen alleen in de beek zelf zijn uitgevoerd, terwijl de oorzaken van de achteruitgang merendeels in het omliggende landschap gezocht moeten worden. In vrijwel alle stroomgebieden van beken is de hydrologie sterk aangetast, en is het

grondwater vervuild door de (vroegere) zware bemesting van landbouwgronden. Het oplossen van deze knelpunten vraagt om een integrale benadering, met een centrale rol voor de hydrologie en het landgebruik van het complete stroomgebied. Dit betreft dus niet alleen de beekdalen zelf, maar ook de hellingen van het beekdal en de infiltratiegebieden die deze beekdalen met grondwater voeden. Onderstaand wordt dit nader toegelicht.

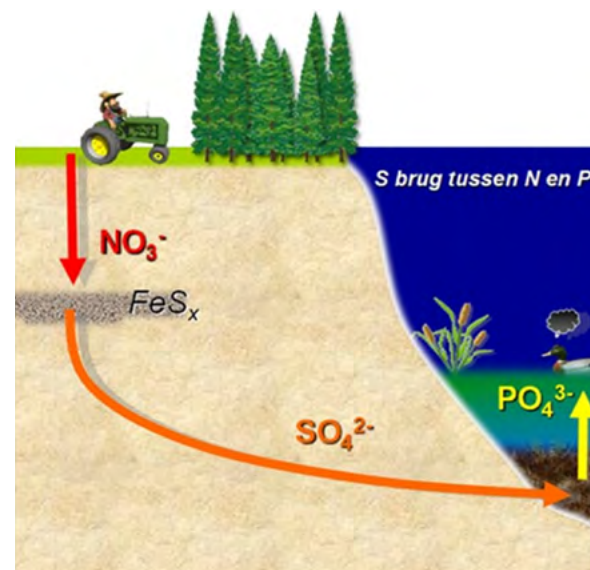
3.5.2 Effecten van bemesting op stroomgebiedsniveau

In veel beeksystemen bevat het grondwater hoge concentraties van nitraat. Dit heeft niet alleen een direct eutrofiërend effect, maar stimuleert indirect ook interne eutrofiering, doordat het de toevoer van sulfaat naar de beek sterk kan verhogen. Dit is het gevolg van de aanwezigheid van pyrietbanken in de bodem. Het pyriet bestaat uit ijzersulfiden (FeS_x), dat als vaste stof in de bodem aanwezig is. Wanneer deze pyrietlagen doorstroomd worden met nitraatrijk grondwater, dan wordt het (gereduceerde) zwavel in het pyriet omgezet in het goed oplosbare sulfaat (Figuur 3.8). Dit sulfaat stroomt met het grondwater richting de beek, waar het een grote rol kan spelen bij interne eutrofiering (zie hoofdstuk 3 Trofie, W&W. Deze pyrietbanken komen in een aanzienlijk deel van Nederland in de ondergrond voor, ook in relatief ondiepe bodemlagen. Als gevolg hiervan is de sulfaatbelasting van beeksystemen sterk toegenomen.

Hiernaast zorgt nitraat voor een 'ontijzering' van de grondwaterstromen, waardoor de toevoer van ijzer naar de beek sterk verminderd. In zuurstofloos grondwater bevindt zich normaal gesproken tweewaardig ijzer, wat goed oplosbaar is, en met de waterstroom naar de beek wordt vervoerd. Wanneer deze grondlagen doorstroomd worden door nitraatrijk water, dan wordt dit tweewaardige ijzer geoxideerd tot driewaardig ijzer. Dit driewaardige ijzer is zeer slecht oplosbaar en verdwijnt uit het grondwater. Door dit proces is het grondwater op de zandgronden van Zuid- en Oost-Nederland op veel plaatsen arm aan ijzer geworden, waardoor ook de toevoer van ijzerrijk water naar beken is afgenomen (Smolders *et al.*, 2010). Het ijzer is dus weliswaar nog wel in de ondergrond aanwezig, maar is niet meer oplosbaar in het grondwater. Ijzer

FIGUUR 3.8

Nitraatuitspoeling vanuit de landbouw of door invang van stikstofdepositie in bossen kan resulteren in hoge sulfaatconcentraties in het grondwater wanneer er pyriet (FeS_x) in de bodem aanwezig is. Sulfaat kan in natte systemen resulteren in een versnelde mobilisatie van fosfaat. Bron: vereenvoudigd schema naar Smolders *et al.* (2010).



speelt een belangrijke rol bij de vastlegging van fosfaat. Bij een lagere toevoer van ijzer via het grondwater, zal fosfaat eerder tot eutrofiëringsproblemen in oppervlaktewateren leiden. Hiernaast zijn karakteristieke doelsoorten beter bestand tegen hogere ijzergehalten, waardoor de competitieve verhouding tussen soorten verschuift richting algemeen voorkomende 'generalisten'.

Tot slot heeft verdroging ook indirect een grote invloed op de waterkwaliteit, doordat in het omringende inrijgebied meer zuurstof de bodem kan indringen. Deze effecten zijn vergelijkbaar met die van nitraatrijk grondwater.

Onder invloed van zuurstof vinden er allerlei oxidatieprocessen plaats in deze terrestrische bodems, zoals de pyrietoxidatie en nitrificatie. Deze oxidatieprocessen resulteren in de productie van protonen en daarmee ook tot verzuring. Ook vergroten zij de toevoer van sulfaat naar beken, terwijl de toevoer van ijzer (en het hieraan gebonden fosfor) juist afneemt, doordat het goed oplosbare ijzer (II) worden omgezet in nauwelijks oplosbaar Fe (III). Deze processen vergroten de kans op interne eutrofiering (zie hierboven). Hiernaast kan verdroging ook tot (tijdelijke) droogval van beken leiden. Als compensatie kan dan aanvoer van gebiedsvreemd water plaatsvinden, zoals in sommige bovenlopen van beken in Noord-Brabant, waar Maaswater wordt aangevoerd. Dit water is vaak rijk aan sulfaat en arm aan ijzer. Hierdoor verdwijnen de oorspronkelijke gradiënten in waterkwaliteit, en treedt eutrofiering en waterverharding op.

3.5.3 Eutrofiering, waterverharding en alkalisatie

Als gevolg van bovengenoemde processen staan beken bloot aan eutrofiering en waterverharding. Bij eutrofiering is er sprake van een toename van de beschikbaarheid van één of meerdere nutriënten, zoals fosfor en stikstof, en bij waterverharding gaat het om de toename van bicarbonaat.

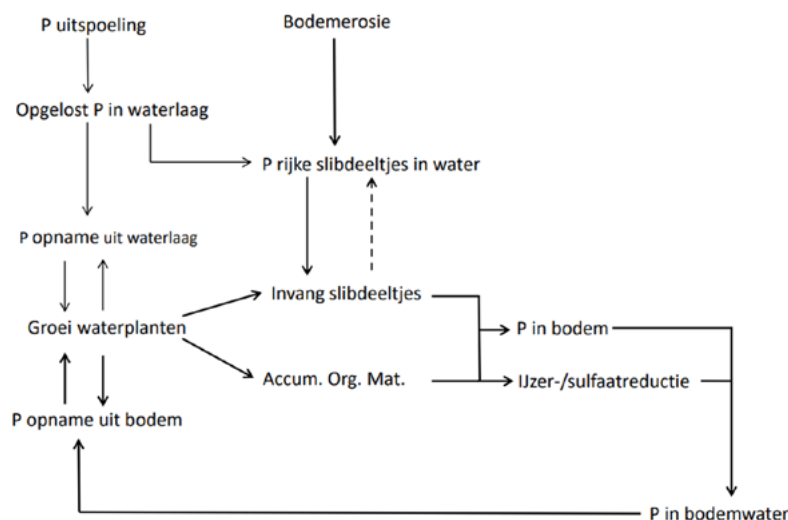
Bij eutrofiering wordt onderscheid gemaakt tussen externe en interne eutrofiering. Bij externe eutrofiering worden nutriënten van buiten het systeem aangevoerd. Deze nutriënten kunnen via water worden aangevoerd, bijvoorbeeld door lozingen van rioolwaterzuiveringsinstallaties. Hiernaast ontvangen veel beken nutriënten van de landbouwgronden in het stroomgebied. Deels worden deze nutriënten meegevoerd met de grondwaterstromen die de beken voeden, maar daarnaast spoelen ook veel voedselrijke slibdeeltjes vanaf nabijgelegen landbouwgronden in de beek. Dit slib is vaak rijk aan geoxideerd (driewaardig) ijzer en fosfor dat aan deze bodemdeeltjes gehecht is. Bij lage stroomsnelheden sedimenteren deze deeltjes op de beekbodem, vooral in stroomluwe (verstuwde) beektrajecten kunnen zich op deze wijze dikke nutriëntrijke sliblagen vormen (Loeb *et al.*, 2021, Smolders *et al.*, 2017).

Wanneer zich eenmaal een voedselrijke sliblaag heeft gevormd, dan kunnen ook hieruit nutriënten worden vrijgemaakt; dit proces heet interne eutrofiering. De sliblaag bevat namelijk vaak goed afbreekbaar organisch materiaal, waardoor het sediment zuurstofloos wordt. Ook in de afwezigheid van zuurstof zijn micro-organismen alsnog in staat om het organische materiaal af te breken, door achtereenvolgens het aangevoerde nitraat, ijzer en sulfaat als 'elektronenacceptor' te gebruiken. De afbraak van organisch materiaal gaat niet alleen gepaard met een toename van de fosfor- en stikstofgehalten in het poriewater, maar ook die van bicarbonaat. Hierdoor stijgt de buffercapaciteit van het poriewater, wat de afbraak van organisch materiaal in het sediment (en daarmee interne eutrofiering) weer stimuleert. Als gevolg hiervan zijn de concentraties van anorganisch koolstof ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-$), fosfor en ammonium in het porievocht positief met elkaar gecorreleerd. Deze stoffen kunnen vervolgens naar de bovenstaande waterlaag diffunderen. Door dit proces is de waterbodem in beken tegenwoordig een belangrijke leverancier van zowel fosfor, stikstof als bicarbonaat aan de bovenstaande waterlaag. Dat het sediment ook een belangrijke leverancier kan zijn van bicarbonaat aan de waterlaag, blijkt ook uit het feit dat de bicarbonaat-concentraties in het poriewater vele malen hoger zijn dan in het bovenstaande oppervlaktewater.

Wanneer het sediment eenmaal verrijkt raakt met nutriëntenrijk slib, dan ontstaat een zelfversterkend proces. Door de hogere beschikbaarheid van nutriënten in de waterbodem kunnen wortelende waterplanten beter groeien. Hierdoor ontstaat een dichte massa aan waterplanten die de stroomsnelheid verlaagt, waardoor veel fijne (P-rijke) slibdeeltjes bezinken en in de beekbodem terecht komen. De planten zorgen er ook voor dat er meer gemakkelijk afbreekbaar organisch materiaal beschikbaar komt. Bij afbraak van dit materiaal komen vervolgens weer nutriënten en bicarbonaat vrij. Dit leidt tot een positieve terugkoppeling, waarbij een toename van waterplantenbiomassa in een voedselrijkere waterbodem resulteert, wat de groei van waterplanten stimuleert, waardoor de beschikbaarheid van fosfor en bicarbonaat groter wordt, wat de groei van waterplanten weer stimuleert, enzovoorts (zie figuur 3.9).

FIGUUR 3.9

Terugkoppelingen tussen erosie en uitspoeling van fosfaat, belasting van oppervlaktewater en de groei van waterplanten.



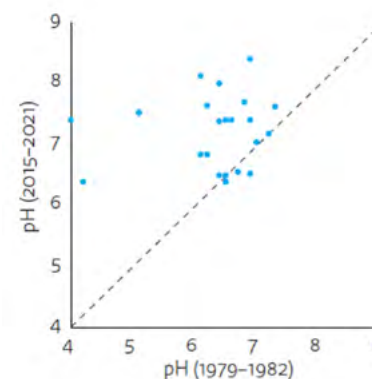
De nalevering van fosfor vanuit het sediment is ook afhankelijk van de stroomsnelheid van het water in de beek. Lagere stroomsnelheden vergroten namelijk de kans op nalevering van fosfor vanuit het sediment, vanwege de grotere kans op zuurstofloze condities boven het sediment. In veel beken is de sliblaag zeer rijk aan ijzer, waardoor de ratio van Fe:P in het poriewater hoog is (zie hierboven). Deze hoge ratio werkt onder zuurstofrijke condities als de zogeheten 'ijzerval' voor fosfaat (zie hoofdstuk Trofie, W&W). Onder deze condities is er een gering risico op nalevering van fosfaat aan de waterkolom. Wanneer stroming wegvalt, dan kunnen periodiek lage zuurstofgehalten bij de bodem optreden, waardoor de ijzerval minder goed werkt. In deze situatie wordt ijzer gereduceerd en kan fosfor vanuit het poriewater naar de waterlaag

diffunderen en kan een kroosdek of algenbloei ontstaan (Boedeltje *et al.*, 2005). Zolang de waterlaag meer dan 5 mg per liter zuurstof bevat, zal er waarschijnlijk nauwelijks nalevering van fosfor vanuit de bodem plaatsvinden.

Niettemin kan het vele gebonden fosfor in de bodem wel voor problemen zorgen. Ook al wordt dit fosfor niet naar de waterkolom nageleverd, is het nog wel beschikbaar voor de groei van waterplanten in beken. Wortelende waterplanten kunnen dit fosfor opnemen, waardoor dichte massa's met woekervegetaties kunnen ontstaan. Deze woekervegetaties stremmen de waterafvoer van beken, en verlagen de biodiversiteit. Bovendien kunnen de nutriënten die opgeslagen zijn in het plantenmateriaal, alsnog in de waterkolom komen wanneer de planten in het najaar afsterven. De hoeveelheid nutriënten die hierbij vrijkomen kunnen vele malen groter zijn dan via nalevering van fosfor vanuit de waterbodem.

FIGUUR 3.10

Een vergelijking van de pH van beken in 1980 en 2015-2020 laat zien dat alkalisatie optreedt in beken in Nederland. In vrijwel alle beken lag de pH in 2015-2020 hoger dan in 1980 (punten boven de diagonale lijn), terwijl op slechts enkele locaties de pH nagenoeg gelijk bleef.



In beken kan ook alkalisatie optreden. Onder alkalisatie verstaan we een toename van de pH van het oppervlaktewater. In sommige wateren is in de loop van de jaren de pH fors hoger geworden. Dit blijkt uit een vergelijking van beken die tijdens beide onderzoeksperiodes van het onderzoek 'Waterplanten en Waterkwaliteit' zijn bemonsterd. In vrijwel alle opnieuw bemonsterde beken was de pH in de periode 2015-2020 hoger dan in de jaren 1978-1982 (figuur 3.10).

Alkalisatie kan het gevolg zijn van waterverharding. Waterverharding resulteert immers vaak in een stijging van de zuurgraad door een groter aandeel bicarbonaat. Dit betekent echter niet dat het omgekeerde ook het geval is. Met andere woorden: hogere pH-waarden hoeven niet altijd samen te gaan met hogere bicarbonaatconcentraties. In onderstaande paragraaf bespreken we andere oorzaken van alkalisatie, namelijk een verhoogde opname van CO_2 en HCO_3^- uit het oppervlaktewater en een verminderde productie van zuur.

Alkalisatie wordt vaak veroorzaakt door de verhoogde opname van anorganisch koolstof (CO_2 en HCO_3^-) uit het oppervlaktewater. Primaire producenten (waterplanten en algen) kunnen namelijk veel anorganisch koolstof opnemen uit het oppervlaktewater (Madsen & Sand-Jensen, 1994). Door deze opname verschuift het koolstofevenwicht naar rechts, waardoor de pH stijgt en tot waarden boven de 8 (zelfs tot circa 11) kan uitkomen. Hierdoor kan de beschikbaarheid van kooldioxide en bicarbonaat zelfs uitgeput raken. Om bicarbonaat op te kunnen nemen, scheiden algen en waterplanten OH^- uit om de vloeistof in hun cellen neutraal te houden (Elzenga & Prins, 1988; Prins & Elzenga, 1989). Door deze uitscheiding kan de pH lokaal zelfs oplopen tot pH 10 of hoger. Bij deze hoge pH is het nog aanwezige koolstof aanwezig als carbonaat. Het water kan oververzadigd raken ten opzichte van kalk, waardoor CO_3^{2-} samen met Ca^{2+} neerslaat als CaCO_3 . Hierdoor wordt nog meer koolstof aan het systeem onttrokken, waardoor de pH nog sterker stijgt.

De pH kan ook stijgen door een veranderde balans tussen zuurvormende en zuurconsumerende processen (zie ook hoofdstuk 2 Basisbegrippen

en chemische processen, W&W en hoofdstuk 3 Trofie, W&W). Tijdens anaerobe afbraak wordt zuur geconsumeerd, waardoor zowel de bicarbonaatconcentratie als de pH wordt verhoogd. Bij aerobe afbraak van reactief organisch materiaal is dit niet het geval. Onder invloed van zuurstof worden naast organisch materiaal ook gereduceerde anorganische verbindingen geoxideerd, zoals ammonium, gereduceerd ijzer en sulfide. Bij deze oxidatieprocessen wordt zuur gevormd (zie hoofdstuk 2 Basisbegrippen en chemische processen, W&W). Wanneer er minder reactief organisch materiaal en gereduceerde anorganische verbindingen worden aangevoerd, vindt er minder oxidatie plaats in het oppervlaktewater, waardoor de zuurproductie afneemt. De afname van het aantal riooloverstorten en betere afvalwaterzuivering hebben ervoor gezorgd dat het biologisch en chemisch zuurstofverbruik in veel stromende wateren is verlaagd. Zo is de belasting van het oppervlaktewater met ammonium sterk afgenomen. Vroeger kwam bij de aerobe afbraak van deze stoffen veel protonen (H^+) vrij. Tegenwoordig worden deze stoffen veel minder geloosd, waardoor er ook minder zuurproductie is. Dit kan een reden zijn waarom de pH in beken in de afgelopen decennia omhoog is gegaan (zie HS 5 Waterverharding en Alkalisatie, W&W).

Een belangrijk effect van alkalisatie is de verschuiving van het koolzuurevenwicht. Bij een hogere pH is een kleiner deel van het anorganische koolstof aanwezig als CO_2 . Hierdoor kan er een CO_2 -tekort ontstaan voor obligate CO_2 -gebruikers. Bij een hoge pH ($> 7,5$) kan er in wateren met een niet al te hoge bicarbonaatconcentratie ook koolstoflimitatie voor alle ondergedoken waterplanten optreden, waardoor waterplanten niet meer goed tot ontwikkeling kunnen komen. Dit is simpelweg het gevolg van het feit dat water dan te weinig CO_2 bevat voor alle ondergedoken soorten, maar ook te weinig koolstof voor planten die bicarbonaat als aanvullende koolstofbron kunnen gebruiken. Voor optimale groei met bicarbonaat als enige koolstofbron zijn namelijk hogere concentraties bicarbonaat nodig ($> 1400 \mu\text{mol}$ per liter, zie hoofdstuk 4 Anorganisch koolstof, W&W).

Een tweede effect van alkalisatie is het vrijkomen van fosfaat vanuit de waterbodem. Als gevolg van de hoge pH kan namelijk fosfaatdesorptie vanuit het sediment optreden. Deze desorptie is het gevolg van competitie tussen OH^- en fosfaat voor bindingsplaatsen aan het adsorptiecomplex. Bij een stijging van de pH neemt de OH^- concentratie toe, en vanaf pH-waarden van 9,5 kan het sediment veel fosfaat gaan naleveren. Naar verwachting treedt dit effect vooral op bij zeer lage beekafvoeren, wanneer het water vrijwel stagnant is geworden.

Vanwege de hoge ijzerconcentraties in waterbodems van beken, is het niet de verwachting dat sulfidetoxiciteit een grote rol zal spelen voor de verspreiding van plantensoorten in beken. Dit blijkt ook uit de resultaten van het veldonderzoek, waaruit blijkt dat er nauwelijks beken zijn met sulfiden concentraties die boven de drempelwaarde voor toxiciteit van 10 - 30 μmol per liter poriewater komen. Omdat vrij sulfide geneutraliseerd wordt bij neerslag met ijzer, zal er alleen toxisch sulfide kunnen ontstaan in sliblagen met een laag ijzergehalte. Alleen onder stagnante omstandigheden in beken met ophoping van veel goed-afbreekbaar organische stof, lage ijzerconcentraties in de beekbodem, en een hoge sulfaatconcentratie en lage nitraatconcentratie in het oppervlaktewater van de beek, zou sulfidetoxiciteit een rol kunnen spelen.

3.5.4 Effecten van stikstof

In Nederlandse beken kunnen de nitraatconcentraties ook tijdens de zomermaanden nog erg hoog zijn. Dit is hoogstwaarschijnlijk het gevolg van de continue toevoer van verontreinigd, nitraatrijk grondwater naar deze beken. Dit is een duidelijk verschil met stilstaande wateren, waar de nitraatconcentraties tijdens de zomermaanden vaak zeer laag zijn, als gevolg van denitrificatie in het watersysteem, waarbij nitraat wordt omgezet in stikstofgas dat naar de atmosfeer verdwijnt.

Mogelijk hebben deze hoge nitraatconcentraties een toxisch effect op sommige waterplantsoorten. Deze toxiciteit kan worden verklaard door verschillen tussen

FIGUUR 3.11

Rossig fonteinkruid (Foto: Saxifraga - Rutger Barendse)



waterplantsoorten om nitraat als stikstofbron te gebruiken (Melzer & Kaiser, 1986). Anorganisch stikstof kan door planten worden opgenomen als nitraat (NO_3^-) of als ammonium (NH_4^+). Alle plantensoorten zijn in staat om ammonium op te nemen, terwijl slechts een deel van de soorten ook nitraat als stikstofbron kan gebruiken. Voordat het in de eiwitsynthese kan worden gebruikt, moet het opgenomen nitraat dan wel worden gereduceerd tot ammonium. De eerste stap hiervan bestaat uit de omzetting van nitraat in nitriet, door het enzym nitraatreductase. Niet alle planten beschikken echter over dit enzym. Soorten waar dit enzym ontbreekt, beperken zich in hun voorkomen tot een ammoniumrijk milieu en kunnen ook geen nitraatreductase aanmaken als ze

overgezet worden naar een ammoniumarm, nitraatrijke omgeving (Melzer, 1980). Voor deze soorten kunnen hoge nitraatconcentraties - in combinatie met afwezigheid van een ammoniumbron in het sediment - zelfs tot een forse remming van de groei leiden. Voor Rossig fonteinkruid (Figuur 3.11) toonden Boedeltje *et al.* (2005) aan dat een verhoging van de nitraatconcentratie in het oppervlaktewater van 0 naar 500 μmol per liter op een ammoniumarme zandbodem zorgde voor een 2,5 x lagere groei, een verlaagde concentratie van totaal-stikstof en aminozuren in de plant, en een grotere investering in het wortelstelsel. Naast een mogelijk nadelig effect van nitraat op de concurrentiekracht van dit type soorten, heeft een hoge nitraatconcentratie dus ook een direct nadelig effect op deze soorten. Op dit ogenblik is het van veel soorten nog niet bekend of ze in het bezit zijn van het enzym nitraatreductase.

3.6 GEVOLGEN VOOR BEEKVEGETATIES

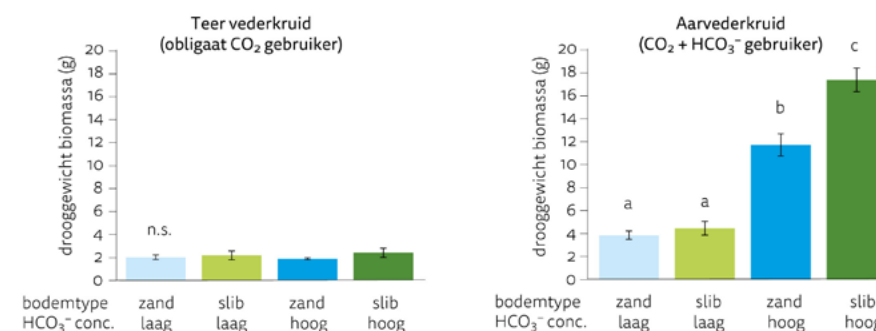
3.6.1 Effecten in langzaam stromende beken

De afgelopen decennia zijn beken met zachtwatervegetaties sterk achteruitgegaan. Dit terwijl Nederland juist een belangrijke verantwoordelijkheid heeft voor deze begroeiingen van laaglandbeken. Veel van deze soorten hebben namelijk een klein (Atlantisch) verspreidingsgebied en zijn ook in omringende landen achteruit gegaan. De vegetatie op locaties waar deze soorten verdwenen zijn, wordt nu in veel gevallen gedomineerd door voedselrijke soorten als Aarvederkruid, Smalle waterpest, Kikkerbeet, Klein kroos en Grof hoornblad. Op locaties waar kenmerkende soorten van zwak gebufferde wateren verdwenen zijn, heeft het oppervlaktewater vaak een hogere bicarbonaatconcentratie en een hogere pH. Daarnaast is zijn de fosfor- en de ammoniumconcentratie in het poriewater en alsmede in de waterlaag vaak hoger op plaatsen waar deze soorten zijn verdwenen. Deze resultaten geven aan dat de afname van zachtwatersoorten veroorzaakt worden door eutrofiering en waterverharding. De processen die hieraan ten grondslag liggen, gaan vaak hand in hand. De toename van bicarbonaat leidt tot een gewijzigde koolstofbeschikbaarheid, doordat de relatieve bijdrage van bicarbonaat toeneemt ten opzichte van kooldioxide (CO_2). Hierdoor nemen ook de absolute

concentraties van bicarbonaat toe, waardoor deze de grenswaarde (1000 - 1500 μmol per liter) kunnen naderen voor de zogeheten 'bicarbonaat' gebruikers. Wanneer deze grenswaarde wordt overschreden, dan kunnen ook soorten van harder water in deze beken gaan groeien, waardoor de karakteristieke zachtwatersoorten verdwijnen door competitie.

FIGUUR 3.12

Biomassa van Teer vederkruid en Aarvederkruid die experimenteel gekweekt zijn in aquaria met een voedselarme zandondergrond of een voedselrijke slibondergrond bij weinig (50 μmol per liter) of bij veel (3000 μmol per liter) bicarbonaat in het oppervlaktewater. Uit: Loeb *et al.* (2021).



Dit laatste blijkt ook duidelijk uit een competitie-experiment, waarin Aarvederkruid (*Myriophyllum spicatum*, een bicarbonaatgebruiker) en Teer vederkruid (*Myriophyllum alterniflorum*, een obligaat CO_2 -gebruiker) gezamenlijk in aquaria werden gekweekt. Deze aquaria hadden respectievelijk een voedselarme of voedselrijke waterbodem, en bicarbonaatarm of bicarbonaatrijk oppervlaktewater. Teer vederkruid groeide in dit experiment in alle behandelingen even langzaam; dit gold dus niet alleen voor de toevoeging van bicarbonaat (wat gezien het obligaat CO_2 -gebruik van deze soort te verwachten

FIGUUR 3.13

Teer vederkruid is de afgelopen decennia in Nederlandse stromende beken sterk achteruit gegaan, als gevolg van de combinatie van eutrofiëring en waterverharding. (Foto: Klaus van de Weyer)



was), maar ook voor een verhoogde beschikbaarheid van nutriënten (fosfaat en ammonium) in het sediment (figuur 3.12). Deze soort kan dus geen profijt trekken van een verhoogd aanbod van nutriënten (in het sediment) en bicarbonaat in het water. Deze respons verschilde sterk van die van Aarvederkruid. Deze soort groeide namelijk duidelijk beter bij een hoger nutriëntenaanbod in het sediment, en werd nog eens extra gestimuleerd bij een gecombineerde verhoging van zowel de bicarbonaat- als nutriëntenconcentraties (Loeb *et al.*, 2021). Door deze snellere groei kan Aarvederkruid de concurrentie winnen, waardoor Teer vederkruid verdwijnt. Dit experiment bevestigt de conclusie dat zachtwatersoorten bij

waterverharding kunnen worden weggeconcentreerd door bicarbonaatgebruikende soorten, omdat laatstgenoemde soorten dan sneller kunnen groeien vanwege het verhoogde aanbod van zowel bicarbonaat als nutriënten.

Waterverharding pakt ook negatief uit voor de Drijvende waterweegbree, een zeldzame soort die in sommige zwak gebufferde beken in Noord-Brabant nog talrijk voorkomt, zoals in de Run en Kleine Beerze. De soorten in deze beken zijn erg gevoelig voor een toename van de bicarbonaatconcentraties, in combinatie met eutrofiëring door fosfaat (zie ook hierboven). Deze concentraties zijn mede afhankelijk van het waterpeil in beken. In veel beekdalen zijn de grondwaterstanden gedaald. Om deze daling te compenseren, wordt het water in sommige beken opgestuwd. Dit leidt inderdaad tot een stijging van het peil in de beek, maar het brengt ook het risico van waterverharding met zich mee. Voordat de beken werden opgestuwd, ontvingen deze namelijk nog relatief schoon, zwak gebufferd en vaak ijzerrijk kwelwater. Bij opstuwing bestaat het risico dat de toevoer van deze kwelstroom vermindert of stopt. Wanneer het beekpeil hoger komt te liggen dan de stijghoogte van het grondwater, wordt de toevoer van kwel naar de beek namelijk weggedrukt. Hierdoor stopt de toevoer van basenarm grondwater en valt ook de waterstroming weg, waardoor waterverharding kan optreden. Drijvende waterweegbree verdwijnt wanneer de bicarbonaatconcentratie in het oppervlaktewater hoger wordt dan circa 1500 μmol per liter (Lucassen *et al.*, 2007, 2010).

3.6.2 Effecten in snelstromende beken

De groeiplaatsen van Vlottende waterranonkel zijn beperkt tot snelstromende beken en rivieren met een zandige tot grindige bodem. Vlottende waterranonkel groeit vooral in iets voedselrijkere beken, zoals de Swalm en Geul in Zuid-Limburg. De soort was voor 1950 al zeldzaam in Nederland, en is nu vrijwel beperkt tot de zijrivieren van de Maas; sinds 1980 groeit deze soort ook in de Tongelreep, ten zuiden van Eindhoven. Op veel groeiplaatsen is een sterke afname van deze soort vastgesteld, en in verschillende beken is deze soort vrijwel verdwenen, zoals in de Swalm.

Deze soort profiteert dus niet van de trend van een verbeterde waterkwaliteit die in veel beken heeft plaatsgevonden. In de jaren tachtig van de voorgaande eeuw was het beekwater vaak nog sterk verontreinigd, met hoge concentraties van fosfor, nitraat en ammonium, en (zeer) lage zuurstofconcentraties. Dit gold ook voor de groeiplaatsen van Vlottende waterranonkel. Door tal van maatregelen zoals betere waterzuivering en verwijdering van riooloverstorten is de waterkwaliteit sterk verbeterd. Dit heeft geresulteerd in een lagere belasting met fosfor en ammonium, en een sterk verbeterde zuurstofhuishouding. Niettemin zijn de concentraties van nitraat nog steeds hoog, als gevolg van uit- en afspoeling vanuit landbouwgronden.

Afgelopen jaren zijn diverse hypotheses getoetst die deze tegengestelde trend kunnen verklaren. Een aannemelijke verklaring voor de sterke afname in de Swalm is een daling van de beschikbaarheid van anorganisch koolstof voor de planten. De concentraties van bicarbonaat zijn namelijk vrij laag in deze beek. Hierdoor is deze soort in deze beek afhankelijk van kooldioxide als koolstofbron, maar deze concentraties zijn de afgelopen jaren afgenomen, doordat de pH van het water is toegenomen. Door deze pH-toename neemt het relatieve aandeel van bicarbonaat namelijk toe, terwijl het aandeel van kooldioxide lager wordt. Ondanks deze toename zijn de absolute concentraties van bicarbonaat nog steeds te laag voor voldoende koolstofopname door Vlottende waterranonkel, terwijl de kooldioxide concentraties tegenwoordig eveneens duidelijk te laag zijn. Hierdoor ontstaat mogelijk koolstoflimitatie voor deze soort (Van Pul, 2018).

In tegenstelling tot wat eerder werd gedacht, is de afname van Vlottende waterranonkel niet het gevolg van stikstoflimitatie, vanwege de dalende concentraties van ammonium in de beken. Volgens de literatuur kan Vlottende waterranonkel namelijk alleen ammonium (en niet nitraat) als stikstofbron gebruiken (Melzer & Kaiser, 1986; Bal *et al.*, 2013). Experimenteel onderzoek met Nederlands plantmateriaal wees echter uit dat Vlottende waterranonkel ook goed in staat is om nitraat als stikstofbron te gebruiken (Loeb *et al.*, 2020).

Het is onduidelijk waardoor de pH-stijging van het water in veel Nederlandse beken wordt veroorzaakt. Mogelijk is dit het gevolg van de verminderde lozingen van ammonium en andere goed afbreekbare organische verbindingen (zie hierboven). Paradoxaal genoeg kunnen verminderde lozingen van gemakkelijk afbreekbare producten (zoals ammonium en organische verbindingen) dus tot een pH-stijging in het ontvangende water leiden, en daarmee koolstoflimitatie veroorzaken voor ondergedoken waterplanten. Een andere, aanvullende hypothese is limitatie door fosfor door de lagere fosforconcentraties in het beekwater en de verhoogde verhouding tussen stikstof en fosfor in het beekwater.

➤ HOOFDSTUK 4

LAAGVEENMOERASSEN, VEENWEIDEGEBIEDEN EN BINNENDIJKS GELEGEN RIVIERPOLDERS

Auteurs: Gerben van Geest, Casper Cusell, Fons Smolders

4



Foto: Sloot met blaasjeskruid- Weerribben - Nico Jaarsma

4.1 INLEIDING

4.1.1 Laag-Nederland: een landschap met vele gezichten

Het laaggelegen deel van Nederland is een typisch Hollands cultuurlandschap. Vanaf de Middeleeuwen heeft de mensenhand natuurlijke processen zoals overstromingen, veenvorming en kleiafzetting steeds verder bedwongen, door de aanleg van dijken en het droogmalen van polders. Binnen dit gebied zijn grote verschillen in ontstaansgeschiedenis, hydrologie en bodemtype. Omdat deze verschillen grote invloed hebben op de vegetatie-ontwikkeling, onderscheiden we binnen dit gebied de volgende drie regio's:

- **Laagveenmoerassen.** Dit zijn verveende laagveengebieden met veel sloten, petgaten en grote plassen. Kenmerkend voor deze moerassen is het mozaïek van verlandingsstadia van open water naar bos, zoals open water, vegetaties met Krabbenscheer, kraggen en drijftillen, trilvenen, veenmosrietlanden, moerasheiden en broekbossen. Sommige van deze gebieden ontvingen vroeger nog veel kwelwater vanuit aangrenzende hogere zandgronden, zoals het Oostelijke Vechtplassengebied en 'de naad van Brabant'. In andere gebieden, zoals de Nieuwkoopse plassen en Reeuwijkse plassen is de invloed van dit kwelwater vrijwel afwezig geweest.
- **Veenweidegebieden en in cultuur gebrachte kleipolders.** Deze gebieden zijn sinds vele eeuwen gedraineerd, waardoor de bodem sterk is gedaald. In Noord- en West-Nederland hebben we bij elkaar ruim 220.000 ha aan veenweidegebieden. Het land wordt voornamelijk gebruikt als productiegasland voor de melkveehouderij. Deze gebieden zijn in de zomermaanden vaak sterk afhankelijk van de inlaat van boezem- of rivierwater, al kan langs de randen van diepere polders lokaal ook 'dijkse' kwel optreden;
- **Binnendijkse rivierpolders.** Dit is het binnendijks gelegen rivierengebied dat merendeels uit zogeheten fluviatiele afzettingen bestaat (grind, zand, klei) afgezet voor de aanleg van dijken toen de rivieren nog vrij spel hadden in dit landschap. Dit omvat gebieden tussen de grote rivieren (zoals het land van Maas en Waal, de Betuwe, Vijfherenlanden, de Alblasserwaard

en de Bommelerwaard), als ook de gebieden langs kleine rivieren (zoals de Kromme Rijn en de benedenloop van de Overijsselse Vecht). Deze gebieden bestaan uit laag gelegen komkleigronden op grote afstand van de rivier, die aan de rivierzijden geflankeerd worden door zandige oeverwallen. Deze polders kunnen kwelwater ontvangen vanuit de stuwwallen (zoals de Veluwe en Utrechtse heuvelrug), als ook meer lokale kwel vanuit de rivier. In sommige stroomafwaarts gelegen gebieden (zoals de Alblasserwaard) zijn ook veenbodems tot ontwikkeling gekomen.

Alle gebieden in dit hoofdstuk hebben van oorsprong een zoete ontstaansgeschiedenis. Dit is een verschil met de wateren die beschreven zijn in hoofdstuk vijf (Brakke en verzoete wateren), die van oorsprong een mariene ontstaansgeschiedenis hebben. Een harde scheidslijn tussen deze twee landschapstypen is er echter niet, mede omdat zich op veel plaatsen in west-Nederland nog 'fossiel' brak water in de ondergrond bevindt.

In onderstaande tekst behandelen we de landschapsontwikkeling van bovengenoemde drie regio's. Waar mogelijk, worden deze ontwikkelingen voor deze regio's gezamenlijk besproken; indien nodig, worden deze specifiek per deelgebied behandeld.

4.1.2 Ontwikkeling van het landschap tot begin 20^e eeuw

De ontwikkeling van laagveen- en komgronden in laag-Nederland kan niet los gezien worden van de ontwikkeling van het Nederlandse landschap na de laatste ijstijd (Weichselien), die circa 10.000 jaar geleden afgelopen was. Na afloop van deze Ijstijd trad op grote schaal veenvorming op tussen de strandwallen nabij de Noordzee en de hogere zandgronden van Zuid- en Oost-Nederland. De ontwikkeling van dit landschap werd gestuurd door verschillen in hydrologie en voedselrijkdom.

Op de overgang van de hogere zandgronden naar laag Nederland trad een sterke kwel op van voedselarm, basenrijk water. Op deze plaatsen bevonden zich veel

permanente natte laagtes waar voedselarm zeggeveen tot ontwikkeling kwam. Dit zijn de laagveenmoerassen in het Hollands-Utrechtse veengebied, als ook De Wieden en de Weerribben in Noordwest-Overijssel en verschillende gebieden in Friesland (Alde Faenen, Rottige Meente, De Deelen). Langs de grote rivieren bestond het landschap uit een afwisseling van eutrofe klei- en veenmoerassen, die dichtbij de rivier werden omgeven door brede, zandige oeverwallen. Achter deze oeverwallen bevonden zich lager gelegen kommen, waar tijdens overstromingen veel fijne slibdeeltjes werden afgezet. Dit zijn nu de zogeheten komgronden met een slecht doorlatend kleipakket. Dit kleipakket beslaat in stroomafwaartse richting van Waal en Maas een steeds groter aaneengesloten oppervlak van de polders, en wordt in deze richting ook steeds dikker. In sommige van deze gebieden (zoals de Alblasserwaard) vond ook veenvorming plaats.

Een groot deel van West-Nederland was destijds door bovengenoemde veen- en kleimoerassen bedekt. Door voortgaande veengroei kwamen deze moerassen steeds verder buiten de invloedssfeer van kwel en overstromingen. In de loop der tijd ontstond hierdoor hoogveen, dat een waterhuishouding heeft die losstaat van de heersende grondwaterstand, en waar de invloed van regenwater overheerste. Over de eeuwen heen varieerde de invloed van de rivieren, waardoor periodes met veengroei werden afgewisseld met periodes van overstromingen door de rivier. Een groot deel van de bodem in laag-Nederland bestaat hierdoor uit een gelaagde, verticale bodemopbouw van afwisselende veen- en kleilagen.

Dit landschap is vanaf de vroege Middeleeuwen ingrijpend veranderd door de mens. Centraal hierbij staan ontginningen voor de landbouw, stedenbouw, en de brandstofwinning (turf). Vanaf de vroege middeleeuwen werden de hoogvenen op grote schaal ontwaterd. Deze ontwatering had als doel om de bodems geschikt te maken voor akkerbouw (en niet voor turfwinning). Door deze ontwatering klonk de veenlaag in en daalde het maaiveld. Hierdoor werden de bodems zo nat dat alleen nog veeteelt mogelijk was. Door deze bodemdaling

kwamen de veenbodems weer onder invloed van de grondwaterstand, waardoor het oorspronkelijke hoogveen weer laagveen werd. Door de voortgaande bodemdaling verliep de afvoer van water steeds moeilijker. In latere eeuwen gaf bemaling een nieuwe impuls, maar dit leidde ook tot een snellere bodemdaling. Het eindresultaat is dat het veenlandschap de afgelopen duizend jaar met drie tot vier meter is gezakt, terwijl de zeespiegel met 1,5 meter is gestegen. Dit heeft ons de unieke, laaggelegen veenweidegebieden opgeleverd, met zijn vaste kavelpatronen van sloten die op veel plaatsen nog herkenbaar zijn in het landschap.

Tot slot leidde turfwinning tot grote veranderingen in het veenlandschap. Dit gold met name in de moerasgebieden langs de pleistocene zandgronden, waar zich zeggeveen had ontwikkeld. Bij deze turfwinning werd het veen afgegraven in een patroon van smalle sleuven (petgaten), met daartussen stroken veen die gespaard werden en waar de turf op te drogen werd gelegd (legakkers). In sommige gevallen werden de petgaten te breed gegraven, waardoor de legakkers met storm wegsloegen. Hierdoor zijn grote veenplassen ontstaan, zoals de Belter- en Beulakerwijde, Loosdrechtse Plassen en Nieuwkoopse Plassen. In de petgaten ontwikkelde zich geleidelijk aan mesotrofe verlandingsvegetaties door

FIGUUR 4.1

*Een petgat in De Deelen in Friesland, met een vegetatie van Krabbenscheer.
(Foto: Nico Jaarsma)*



de toevoer van basenrijk kwel- en oppervlaktewater vanuit de aangrenzende zandgronden, dat zich gemakkelijker in dit 'open gegraven' landschap kon verspreiden (Cusell *et al.*, 2018).

Halverwege de negentiende eeuw waren de laagveen- en komgronden in laag-Nederland een duidelijk cultuurlandschap, maar wel één met een hoge soortenrijkdom. Weliswaar waren deze gebieden veranderd van een 'veenvormend' naar een 'veenverliezend' landschap, maar toch kwamen vele kenmerkende soorten nog talrijk voor. Eutrofiering speelde toen nog een ondergeschikte rol, terwijl de aanvoer van basenrijk kwel- en oppervlaktewater vanuit de hogere zandgronden vaak nog gegarandeerd was, en het water minder snel werd afgevoerd. Ook was er nog een beperkte peildynamiek aanwezig. Bovendien zorgde de turfwinning voor het ontstaan van nieuwe petgaten, van waaruit de verlanding weer opnieuw kon starten. Hierdoor waren er op landschapsschaal vele gradiënten aanwezig, zowel door verschillen in milieucondities (zuur - basisch, voedselarm - voedselrijk) als door de aanwezigheid van verschillende verlandingsstadia.

4.2 VEGETATIE IN LAAG-NEDERLAND

Laag-Nederland was van oorsprong zeer rijk aan plantensoorten. Vele soorten waterplanten hebben hun optimale bereik in laagveenmoerassen, veenweidegebieden en binnendijkse komgebieden, en een aantal van deze soorten is zelfs beperkt tot dit landschapstype. De soortenrijkdom is het gevolg van de gradiënten in milieucondities die hier aanwezig zijn. Deze condities variëren hier van basisch naar zuur, van fosfor- en stikstof- naar koolstoflimitatie en van zand naar veen en klei. In onderstaande paragrafen is de karakteristieke vegetatie voor de verschillende regio's beschreven.

4.2.1 Laagveenmoerassen

4.2.1.1 Sturende processen

Veel laagveenmoerassen bevinden zich op de overgang van stuwwallen of zandgronden naar het laaggelegen deel van Nederland. Voorbeelden zijn de

Oostelijke Vechtplassen, De Wieden en Weerribben en de laagvenen op de "Naad van Brabant". Van oorsprong werden veel van deze gebieden gevoed door diep regionaal grondwater vanuit deze zandgronden. Dit grondwater is vaak rijk aan calcium en bicarbonaat, maar arm aan nutriënten (Van Wirdum, 1979). Dit water mixte dan met regenwater in het gebied, waardoor uitgebreide gradiënten in basenrijkdom en nutriënten ontstonden.

Kenmerkend voor laagveenmoerassen is een rijke onderwaterflora, met vele soorten fonteinkruiden en kranswieren. Hierbij vinden we ook vele rode lijstsoorten, zoals Kleinste egelskop, Rossig fonteinkruid, Stomp fonteinkruid, Spits fonteinkruid, Plat blaasjeskruid en Krabbenscheer. Ook groeien hier (zeer) zeldzame kranswieren, zoals Stekelharig kransblad, Ruw kransblad, Sterkranswier en Klein glanswier. Kenmerkend voor deze moerassen zijn ook de verschillende successiestadia van open water naar land, zoals kraggen, trilvenen en veenmosrietlanden, die ieder eveneens door vele bijzondere soorten worden gekenmerkt. Bij verlanding volgen verschillende typen vegetatie elkaar op, waardoor open water steeds verder dichtgroeit en uiteindelijk via trilvenen en veenmosrietlanden 'verlandt' tot moerasbos. De initiële waterkwaliteit speelt een grote rol bij het type verlanding dat optreedt. Goed ontwikkelde trilvenen ontwikkelen zich alleen bij een goede (mesotrofe) waterkwaliteit met basenrijk water.

4.2.1.2 Vegetatie

Welke vegetaties elkaar bij verlanding opvolgen, hangt af van de voedselrijkdom van het water en het beheer van het gebied. Op hoofdlijnen worden de volgende verlandingsreeksen onderscheiden:

- **Mesotroof:** veel soorten van 'zacht water' of sterk voedselarme condities in zowel oppervlaktewater als sediment, waaronder kranswieren, Rossig fonteinkruid en Kleinste egelskop;
- **Meso-eutroof:** Krabbenscheer, veelal vergezeld door een open, soortenrijke begroeiing van Waterviolier, Kransvederkruid en verschillende zeldzamere fonteinkruidsoorten, zoals Plat fonteinkruid en Spits fonteinkruid.

- **Eutroof:** met deels dezelfde soortensamenstelling als voorgaande reeks. Krabbenscheer is nog steeds (dominant) aanwezig, maar andere meer kritische soorten (t.a.v. het trofieniveau) zijn verdwenen. Het aandeel van soorten dat strikt aan kooldioxide als koolstofbron gebonden zijn, is meestal beperkter. Er is vaak een groter aandeel van hardwatersoorten die ook bicarbonaat kunnen gebruiken, bijvoorbeeld Glanzig fonteinkruid, maar ook Smalle waterpest, Groot Blaasjeskruid en Kikkerbeet;
- **Hypertroof:** dominantie van algen (troebel water), kroossoorten, draadalgen. Enkele soorten ondergedoken waterplanten kunnen hier ook standhouden, zoals schedefonteinkruid. Ook Grof hoornblad kan onder een kroosdek voorkomen.

Vegetaties van mesotroof milieu

Mesotrofe condities komt men tegenwoordig in Nederlandse laagveengebieden vooral tegen in kwelgebieden met een dunne veenlaag, waar zich op geringe diepte het pleistocene zandpakket in de ondergrond bevindt. De ondiepe petgaten en watergangen hebben hier vaak een zandige bodem, en worden gevoed door opstijgend grondwater wat via kwelstromen vanuit aangrenzende pleistocene zandgronden wordt aangevoerd. Deze standplaatsen zijn vaak rijk aan ijzer, calcium en bicarbonaat en waren oorspronkelijk ook nutriëntenarm. Tot halverwege vorige eeuw waren vele van deze gebieden zeer soortenrijk, maar tegenwoordig is deze soortenrijkdom deels tot grotendeels verdwenen. De (veelal anekdotische) beschrijvingen van de vegetatie van de Oostelijke Vechtplassen geeft een indruk van de oorspronkelijke soortenrijkdom (Loeb *et al.*, 2015). Dichtbij de stuwwallen van de Utrechtse Heuvelrug kwam veel kwelwater aan de oppervlakte. In veel petgaten was hier de dunne veenlaag vaak weggegraven tot op het pleistocene zand. Deze gebieden werden gevoed met matig gebufferd, voedselarm (kwel)water. Dit resulteerde in een soortensamenstelling die gelijkenis vertoont met zwak gebufferde vennen, en die gebonden zijn aan een lage beschikbaarheid van anorganisch koolstof en nutriënten. In de Tienhovense binnenpolder groeiden destijds uitgestrekte velden van Kleinste egelskop, als ook Drijvende waterweegbree

en Naaldwaterbies (Westhoff *et al.*, 1971). Hiernaast groeiden in de Oostelijke vechtplassen ook soorten als Naaldwaterbies, Stijve moerasweegbree, Rossig fonteinkruid en Oeverkruid. Deze soorten groeiden vaak in sloten of kleine, beschutte wateren zoals petgaten. De toevoer van kwelwater is echter geen must voor deze soorten. In grote laagveenmoerassen die geen kwelwater ontvangen (zoals de Alde Faenen) kunnen dezelfde voedselarme, zwak gebufferde condities ontstaan door een mix van oppervlakte- en regenwater. Veel van deze soorten kunnen alleen in water te groeien als de ortho-fosfaat en ammonium-concentratie in de waterlaag lager is dan resp. 0,5 en 5 - 10 μmol per liter. Voorbeelden hiervan zijn verschillende soorten kranswier (Teer kransblad, Stekelbladig kransblad, Ruw kransblad, Klein glanswier), Kleinste egelskop, Plat blaasjeskruid en Klein blaasjeskruid. Laatstgenoemde drie soorten zijn kenmerkend voor mesotrofe laagveenwateren, die zich kunnen ontwikkelen richting basenrijk trilveen. Deze soorten beperken zich tot wateren met een zeer lage nutriëntenbelasting, zowel vanuit externe bronnen als vanuit het sediment.

FIGUUR 4.2

Kleinste egelskop, een soort van zwakgebufferde, voedselarme wateren.

(Foto: Saxifraga - Peter Meininger)



Vegetaties van meso-eutrofe milieus

Op beschutte plaatsen, zoals in petgaten, vaarten en luwe delen van meren, kunnen wanneer het water iets voedselrijker wordt (meer buffercapaciteit, als ook een iets hogere beschikbaarheid van N en P) soorten als Waterviolier, Kransvederkruid en Krabbenscheer op de voorgrond treden. Deze vegetaties behoren tot de soortenrijkste waterplantenbegroeiingen die Nederland kent (Weeda *et al.*, 2000), en herbergen vaak verschillende minder algemene tot zeldzame soorten, zoals Stomp fonteinkruid, Spits fonteinkruid en Plat fonteinkruid. Het water op deze locaties is helder, en de soorten komen optimaal voor bij lage fosfaatconcentraties in het oppervlaktewater. Het water is matig hard, met optimale bicarbonaatconcentraties lager dan 2000 $\mu\text{mol/L}$.

Al deze soorten zijn afhankelijk van hoge CO_2 -concentraties in het water ($> 300 \mu\text{mol/L}$). Dit CO_2 kan verschillende bronnen hebben.. Aanvoer van grondwater kan zorgen voor voldoende CO_2 in het oppervlaktewater omdat grondwater vaak relatief veel CO_2 bevat. Daarnaast kan er ook veel CO_2 -productie in de waterbodem plaatsvinden. Dit kan de aanwezige vegetatie zelf ook faciliteren. Een soort als Krabbenscheer kan veel plantenmateriaal produceren, wat in het najaar naar de bodem zakt en afsterft en daar een zogeheten sapropeliumlaag vormt. Vanuit deze laag kan uit afbraak veel CO_2 vrijkomen (Harpenslager *et al.*, 2015).

Vegetaties van (natuurlijk) eutroof milieu

Op iets voedselrijke standplaatsen vinden we de soorten van eutroof water. Deels zijn dit dezelfde soorten als voorgaande reeks. Krabbenscheer is nog steeds (dominant) aanwezig, maar verschillende meer kritische soorten (t.a.v. het trofieniveau) zijn verdwenen. Ook is het aandeel soorten dat strikt aan kooldioxide als koolstofbron gebonden zijn, meestal beperkter, en is er een groter aandeel van hardwatersoorten die ook bicarbonaat kunnen gebruiken. Voorbeelden van deze soorten zijn Glanzig fonteinkruid, Brede waterpest, Groot Blaasjeskruid, Kikkerbeet en Stijve waterranonkel.

FIGUUR 4.3

Krabbenscheer en Spits fonteinkruid (Foto's: Saxifraga - Hans Boll en Peter Meininger)



FIGUUR 4.4

Brede waterpest (boven) en Glanzig fonteinkruid (onder) (Foto's: resp. Klaus van de Weyer en Saxifraga - Rutger Barendse)



Vegetaties van hypertroof milieu

Op plaatsen met een hoge belasting van nutriënten kunnen soorten van extreem voedselrijke (hypertrofe) condities op de voorgrond treden. Voorbeelden hiervan zijn dikke kroosdekken, of massa-vegetaties bestaande uit Grof hoornblad, Gekroesd fonteinkruid of Schedefonteinkruid. Op plaatsen met veel windwerking zijn de condities te dynamisch voor waterplanten; in deze situatie domineert fytoplankton.

Vegetaties in grote meren en plassen

Los van bovengenoemde verlandingsvegetaties zijn er ook de grote meren en plassen, zoals het Naardermeer, Loosdrechtse plassen, Ankeveense plassen, Nieuwkoopse plassen en de plassen in de Wieden. Halverwege de voorgaande eeuw was de bodem van deze meren bedekt met een tapijt van kranswieren (veelal Sterkranswier), aangevuld met soorten als Groot nimfkruid, Aarvederkruid, Doorgroeid fonteinkruid en Glanzig fonteinkruid. In windluwe delen van deze meren groeide ook Krabbenscheer, Groot blaasjeskruid en Kikkerbeet, soorten die we ook kennen van kleine laagveenwateren onder natuurlijk eutrofe condities (zie hierboven).

4.2.2 Veenweidegebied

4.2.2.1 Sturende processen

Veenweidegebieden liggen meestal verder van de hoger gelegen zandgronden en stuwwallen af dan de laagveenmoerassen, waardoor er van oorsprong altijd minder invloed van kwel is geweest dan in de laagveenmoerassen. Niettemin kan er wel degelijk kwel optreden, en vaak is dit lokale of 'dijkse' kwel. Dit type kwel treedt meestal uit in een smalle zone langs de randen van diepe polders. Dit kwelwater is afkomstig van aangrenzende hoger gelegen rivieren, boezems of natuurgebieden. De chemische samenstelling van dit grondwater is afhankelijk van de waterkwaliteit in het aangrenzende gebied en de processen die tijdens het grondwatertransport optreden. Wanneer het grondwater bijvoorbeeld door veraard veen loopt, dan vindt veenaafbraak plaats. Hierdoor krijgt het ondiepe grondwater een hoger kooldioxidegehalte,

en is het vrij zuur. Wanneer dit grondwater vervolgens door kalkrijke lagen stroomt, dan kan (vanwege de lage pH) binnen korte tijd veel kalk oplossen, waardoor het grondwater wordt aangerijkt met bicarbonaat en calcium. Vaak zijn deze kwelstromen wel iets voedselrijker, omdat bij de afbraak van veen ook nutriënten vrijkomen. Op dit voorbeeld zijn vele varianten mogelijk, afhankelijk van de kwaliteit van het infiltrerende oppervlaktewater, het landgebruik (natuurgebied versus agrarisch), de chemische samenstelling van de bodem en de reistijd van het water. Deze kwelstromen vormen van oorsprong vaak gradiënten met gebiedseigen (regen)water in het veenweidegebied. Tegenwoordig is de invloed van dit kwelwater sterk verminderd, en bestaat het oppervlaktewater hier vaak voor een groot deel uit inlaatwater (vanuit de Rijn, vaak via de boezems), wat in een variërende hoeveelheid is aangevuld met (gebiedseigen) regenwater.

4.2.2.2 Vegetatie

Van oorsprong hadden **veenweidegebieden** een overeenkomstige soortensamenstelling als de laagveenmoerassen. Het is nu moeilijk voor te stellen hoe soortenrijk dit polderlandschap aan het einde van de 19e eeuw is geweest, voordat kunst- en drijfmest werd toegepast en het waterpeil sterk werd gereguleerd. Westhoff *et al.* (1971) geeft een algemene omschrijving van het vegetatiebeeld destijds in deze gebieden. Het vroegere waterbeheer vormde toen de basis voor gradiënten in waterkwaliteit in de polders. Door de voortgaande ontwatering lagen de polders destijds ook al (veel) lager dan de omringende boezems en rivieren, waardoor deze polders mede gevoed werden door kwelwater vanuit deze wateren, wat werd aangevuld met neerslag. Dichtbij de stuwwallen kan diepere kwel ook een rol hebben gespeeld. Het hele ruimtelijke verloop van voedselrijk naar voedselarm kon men destijds prachtig volgen aan de hand van de verspreiding van fonteinkruidsoorten in de tochtsloten, die zich tussen de boezem en polderkern uitstrekten. Naarmate men op grotere afstand van de boezem wandelde, werd het water steeds voedselarmer. Dit was deels het gevolg van de inlaat van boezemwater tijdens droge periodes, maar ook door ongewilde aanvoer van dit water tijdens het schutten van

FIGUUR 4.5

Grof hoornblad (boven) en Sterkranswier (onder) (Foto's: Klaus van de Weyer)



boten via poldersluisjes. Dichtbij de boezem groeide Schedefonteinkruid, een paar honderd meter verderop gemengd met het daarna volgende Gekroesd fonteinkruid. Nog weer zo'n afstand dieper de polder in kwamen dan Glanzig fonteinkruid en Doorgroeid fonteinkruid aan de beurt, om tenslotte te eindigen met Drijvend fonteinkruid. Laatstgenoemde stond daar vooral in zijslotjes, evenals de soorten Plat, Stomp, Puntig, Klein en Tenger fonteinkruid (Westhoff *et al.*, 1971). Deze zijslotjes groeiden in het middentraject ieder jaar weer dicht met Krabbenscheer, meestal in gezelschap van soorten van harder water, zoals Stijve waterranonkel, Kikkerbeet, Groot blaasjeskruid, Brede waterpest en Grof hoornblad. In het meest voedselarme centrum van de polder groeiden destijds ook soorten die we nu vooral van zwak gebufferde vennen kennen, zoals Kleinste egelskop, Knolrus en Stijve moerasweegbree, met langs de oevers Waterdrieblad, Wateraardbei en Draadzegge. Dit zijn soorten van matig basenrijk water met een (zeer) lage beschikbaarheid van nutriënten, zowel in de bodem als het oppervlaktewater. Ook de nymphaeiden vertoonden een gradiënt: Waterlelies groeiden vooral in het centraal gelegen deel van de polder, terwijl Gele plomp over de hele gradiënt werd aangetroffen. Westhoff *et al.* (1971) noemt verder nog plaatsen met enige kwel, waar Waterviolier en Gewoon sterrenkroos groeiden, terwijl dichtbij bebouwing verschillende kroossoorten overheersten.

Op bovenstaande beschrijving bestaan vele variaties, afhankelijk van de kwaliteit van het kwelwater en de chemische samenstelling van de ondergrond. De soortensamenstelling varieerde ook naar gelang de bodemsamenstelling: polders met kleibodems herbergen vaak vegetaties van iets voedselrijkere en hardere condities dan polders met veenbodems.

4.2.3 Binnendijkse polders in het rivierengebied

4.2.3.1 Sturende processen

Kenmerkend voor de binnendijkse gebieden van het rivierengebied zijn de oeverwallen en komgronden tussen de Maas, Waal en Neder-Rijn, Lek, Kromme Rijn en het benedenstroomse deel van de Overijsselse Vecht. Centrale rol speelt de hydrologie van het gebied, in combinatie met verschillen

in bodemsamenstelling. De grondwaterstromingen in deze binnendijkse gronden worden sterk gestuurd door de doorlatendheid van de bodem. In het oostelijk deel van het Nederlandse rivierengebied bestaat de bodem voor een groot deel uit zand, met alleen in de laaggelegen komgebieden ook klei. In stroomafwaartse richting ligt een (steeds dikker wordende) deklaag van rivierklei. Lokaal wordt deze kleilaag afgewisseld met laagveengebieden, zoals in de Vijfherenlanden en in de Alblasserwaard. Deze klei- en veenlagen zijn slecht doorlatend, waardoor maar een beperkt deel van de neerslag in de bodem kan zakken. Om deze reden is in het westelijk deel van het rivierengebied een dicht netwerk aan watergangen aanwezig om het overschot aan water af te voeren.

Het oostelijk deel van het rivierengebied ontvangt kwelwater vanuit de aangrenzende stuwwallen van de Veluwe, Utrechtse heuvelrug en Nijmegen, en aanvullend ook lokale kwel vanuit de aangrenzende rivieren. Deze stuwwallen veroorzaken een (tot meer dan 100 meter) diepe regionale grondwaterstroming richting de binnendijkse gronden in het rivierengebied. In polders met een (goed doorlatende) zandige ondergrond is daardoor in grote delen van het jaar sprake van een (weliswaar geringe) opwaartse grondwaterstroming, veroorzaakt door relatief schoon kwelwater vanuit deze stuwwallen.

Aanvullend kan ook meer lokale kwel vanuit de rivier optreden. Dit is afhankelijk van de waterstand op de rivier in combinatie met de hoogteligging van de aangrenzende polders. Ook hier is een gradiënt in stroomafwaartse richting. De waterstanden ten westen van Tiel zijn gemiddeld genomen namelijk hoger dan de aangrenzende polderpeilen, terwijl in oostelijke richting het omgekeerde geldt. Dit varieert echter ook door het jaar heen, door afvoer gedreven fluctuaties van het rivierpeil. Bij hoge rivierstanden infiltreert water in de rivierbodem en kan tot op een afstand van enkele honderden meters aan de binnenzijde van polderdijken weer als kwelwater omhoog komen. Bij lage rivierpeilen kan ook het omgekeerde optreden: dan kan namelijk de grondwaterstroming omkeren, waardoor er grondwater wegzijgt vanuit de polder richting de rivier.

De mate van afwisseling tussen kwel en wegzijging is afhankelijk van het peilverschil tussen de rivier en polder, in combinatie met de lokale doorlaatbaarheid van de ondergrond (zand versus klei/veen). In stroomopwaartse, ongestuwde delen van rivieren (zoals langs de Waal) kan het rivierpeil in de hoofdstroom sterk fluctueren, wat in combinatie met een overwegend zandige ondergrond ook tot sterke fluctuaties van het binnendijkse grondwater leidt. Hierdoor kan het waterpeil in geïsoleerde binnendijkse wateren (zoals wielen, kolken en kleiputten) flink uitzakken tijdens lage rivierpeilen, maar ook weer flink stijgen tijdens hoogwater. In de overgrote meerderheid van de binnendijkse vaarten en sloten wordt het waterpeil echter constant gehouden, door aan- en afvoer van water tijdens resp. lage en hoge rivierpeilen. Achter veel dijken zijn hiertoe kwelsloten aangelegd, om het water af te voeren tijdens hoge rivierpeilen. Omgekeerd is in sommige sloten een kleidek aangebracht, om sterke wegzijging te verminderen. Soms kunnen wel kwelvensters optreden op plaatsen waar klei en veen afwezig is, evenals op plaatsen waar zandopduikingen door deze deklagen heen steken. In stroomafwaartse richting fluctueert het rivierpeil steeds minder, evenals in gestuwde rivierpanden, zoals in de Nederrijn, Lek en de Maas. Langs deze riviertrajecten kan het waterpeil continue verhoogd zijn ten opzichte van aangrenzende binnendijkse polders. De toevoer van kwelwater naar deze polders wordt vaak beperkt door dikke lagen klei en veen die hier in de ondergrond aanwezig zijn.

4.2.3.2 Vegetatie

De binnendijkse rivierpolders in dit gebied kenmerken zich door vele sloten die kwelwater ontvangen vanuit de stuwwallen en de rivier. Van oorsprong bevatten deze sloten rijke vegetaties, die een grote gelijkenis vertonen met die in het veenweidegebied. Vaak waren standplaatsen wel iets voedselrijker, doordat kleibodems vaak overheersen. De vegetatie is in het verleden minder goed bestudeerd dan in de laagveenmoerassen en veenweidegebieden. Toch kan op basis van oude verspreidingsgegevens en literatuur een beeld geschetst worden van de waterplantenvegetatie in deze gebieden. Kenmerkende soorten

zijn onder meer Paarbladig fonteinkruid, Waterviolier, Kransvederkruid, Groot blaasjeskruid en - meer lokaal - Krabbenscheer. Een groot aantal soorten komen in het gehele binnendijkse rivierengebied voor, zoals Waterviolier, Groot blaasjeskruid, Kransvederkruid en Krabbenscheer (Weeda *et al.*, 2000). Voor laatstgenoemde drie soorten vormt het rivierengebied het zwaartepunt van de verspreiding in Nederland, tezamen met de laagveengebieden. Kenmerkend voor deze soorten zijn matig voedselrijke condities met helder water en een hoge beschikbaarheid van kooldioxide. In de laaggelegen klei- en veenpolders van het westelijk rivierengebied hadden verschillende fonteinkruidsoorten hun optimum, zoals Spits, Stomp en Plat fonteinkruid (www.verspreidingsatlas.nl).

FIGUUR 4.6

Waterviolier (Foto: Saxifraga - Mark Zekhuis)



Meer lokaal groeit Paarbladig fonteinkruid. Deze soort is kenmerkend voor locaties met sterke kwel, zoals in diep gelegen polders direct achter winterdijken. Vaak groeit deze soort in heldere sloten, en wordt regelmatig begeleid door Holpijp, Waterviolier, Gewoon Kransblad - en - onder iets voedselrijkere condities - Gekroesd fonteinkruid. Opmerkelijk zijn de zeer hoge concentraties van zowel kooldioxide, bicarbonaat als calcium op standplaatsen van deze soort. Gemiddeld genomen zijn deze concentraties namelijk circa een derde hoger dan het rivierwater dat op korte afstand in de bodem infiltreert! Waarschijnlijk passeert dit geïnfiltreerde rivierwater eerst een veenlaag, waardoor het water veel CO₂ opneemt, om daarna zijn weg te vervolgen door een kalkrijke zandlaag, waarbij het (vanwege de hoge kooldioxide concentraties) veel kalk kan oplossen.

FIGUUR 4.7

Paarbladig fonteinkruid (Foto: Klaus van de Weyer)



In het oostelijk deel van het rivierengebied groeide op meerdere plaatsen Rossig fonteinkruid, en werd lokaal ook Haaksterrenkroos aangetroffen. Deze soorten indiceren matig gebufferd, voedselarm water, wat waarschijnlijk afkomstig was uit het kwelwater dat vanuit de stuwwallen werd aangevoerd.

Verschillende soorten kranswieren zijn ook kenmerkend voor het rivierengebied, zoals Groot boomglanswier en Kleinhoofdig glanswier, die internationaal gezien zeer zeldzaam zijn (Van Leerdam *et al.*, 1993). Groot boomglanswier is in zijn verspreiding bijvoorbeeld vrijwel tot stroomgebied van de Rijn beperkt, en Nederland ligt in het centrale deel van het verspreidingsgebied van deze soort. Groot boomglanswier is voornamelijk op rivierklei gevonden, en dan vaak in de oeverwallen van de gebieden, op plaatsen waar kalkrijk kleiig zand overheerst. Van oorsprong is deze soort kenmerkend voor zeer dynamische poelen in uiterwaarden, waar de schurende water tijdens overstromingen regelmatig nieuwe pioniercondities creëert. In het huidige rivierengebied is de hoofdstroom van de rivier tegenwoordig vastgelegd met kribben, waardoor deze dynamiek hier vrijwel is verdwenen. Nu is deze soort juist beperkt tot binnendijkse sloten in het rivierengebied die intensief geschoond worden. Hoewel intensieve schoning in de regel negatief uitpakt voor waterplanten, zorgt het in deze situatie juist voor de benodigde pioniercondities voor deze soort. Groot boomglanswier groeit hier bij voedselarme tot matig voedselrijke condities (Van Leerdam *et al.*, 1993).

4.2.4 Overgangsgebieden tussen polders en hoger gelegen zandgronden

4.2.4.1 Sturende processen

Net als laagveenmoerassen herbergen polders in de overgangszone tussen stuwwallen en het laag gelegen deel van Nederland vaak uiterst waardevolle vegetaties. Dit is mede het gevolg van grote verschillen in herkomst van water in deze gebieden, en de daardoor veroorzaakte gradiënten in waterkwaliteit. Op vrij korte afstand kunnen watergangen gevoed worden door ondiep of diep kwelwater, wat zich vervolgens mengt met regenwater en oppervlaktewater. Ook het bodemtype kan op korte afstand variëren. Op de lagere delen bestaat

de bodem vaak uit een deklaag van laagveen of klei dat steeds dunner wordt richting de hogere zandgronden, en uiteindelijk komen de onderliggende zandbodem aan de oppervlakte. Door deze verschillen ontstaan vele gradiënten in milieucondities, wat tot een hoge soortenrijkdom leidt.

4.2.4.2 Vegetatie

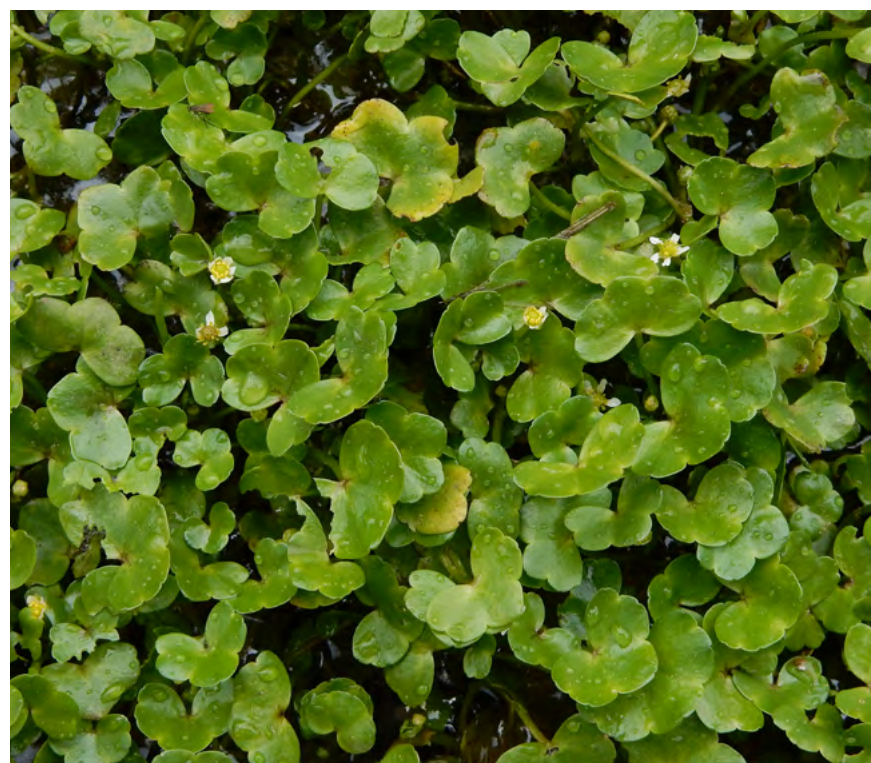
Veen (1986) geeft een beschrijving van de variatie in vegetatiesamenstelling in watergangen op de overgang van Utrechtse heuvelrug naar de Eempolder, tussen Baarn en Amersfoort. Tussen de Eemvallei en Utrechtse heuvelrug zijn grote hoogteverschillen, wat resulteert in een kwel vanuit de heuvelrug. Deze kwel varieerde in chemische samenstelling en intensiteit door het jaar heen. In de waterlopen van het bovenste deel van de kwelzone vielen de sloten regelmatig droog. Op deze plaatsen groeide veel Klimopwaterranonkel, en op plaatsen met een continue toevoer van kwelwater ook Paarbladig fonteinkruid en Sterrekroossoorten. In de lager gelegen zandzone waren veel sloten permanent watervoerend; de begroeiing omvatte hier onder meer Waterviolier, Haaksterrekroos, Paarbladig fonteinkruid, Brede waterpest, en incidenteel ook Kransvederkruid, diverse kranswieren (*Chara*) en Rossig fonteinkruid. In de kleizone langs de Eem stonden de sloten regelmatig vol met Glanzig fonteinkruid, Watergentiaan, Zoetwaterzannichellia, Stijve waterranonkel, kranswieren en Holpijp, en lokaal ook Paarbladig fonteinkruid en Brede waterpest.

Soortgelijke gradiënten zijn ook vastgesteld in andere overgangsgebieden van pleistocene naar holocene gronden, zoals in het Kromme Rijn gebied (overgang Utrechtse heuvelrug naar Kromme Rijn), Tjongervallei en Stinsweigebied nabij Garyp (overgang Friese Wold - laagveen; zie Papenburg, 2015) en de naad van Brabant (www.verspreidingsatlas.nl). De vegetatie in deze watergangen kunnen een grote variatie aan milieucondities weerspiegelen, ook wanneer deze watergangen in agrarisch gebied liggen. Vaak gaat het om minder algemene soorten (zoals Spits en Klein fonteinkruid), en incidenteel groeien hier zelfs zeldzame soorten als Kleinste egelskop, Ondergedoken moerasscherm,

Ongelijkbladig fonteinkruid en Rossig fonteinkruid. De verspreidingspatronen van deze soorten komen ook hier vaak goed overeen met subtiele verschillen in hoogteligging en hydrologie van een gebied. Doorslaggevend is dat deze gebieden geen inlaat kennen van boezem- of rivierwater. Wanneer dit wel het geval is, dan zijn de bovengenoemde gradiënten in waterkwaliteit snel verdwenen, en verandert de vegetatiesamenstelling in alledaagse soorten van geëutrofeerd en hard water, zoals Smalle waterpest en Grof hoornblad.

FIGUUR 4.8

Klimopwaterranonkel (Foto: Saxifraga - Ed Stikvoort)



4.3 AANTASTINGEN

4.3.1 Effecten van bodemdaling op de waterhuishouding

De afgelopen eeuwen is de hydrologie van laag-Nederland sterk gewijzigd. Dit is voor een groot deel het gevolg van de bodemdaling, die het gevolg is van peilverlagingen ten behoeve van de landbouw. Dit veranderde namelijk niet alleen de hoogteligging van het landschap, maar de waterhuishouding. Van oorsprong lagen moerasgebieden namelijk op de laagst gelegen locaties in het landschap. Dit vormt een sterk contrast met de huidige situatie: tegenwoordig vormen deze moerassen nu juist hoog gelegen 'eilanden', die omgeven zijn door dieper gelegen polders en droogmakerijen. Veel van deze moerasgebieden zijn namelijk niet of slechts gedeeltelijk ontwaterd, waardoor de bodem niet of minder is ingeklonken. Daarentegen is in aangrenzende polders wel een sterke bodemdaling opgetreden als gevolg van de voortgaande peilverlagingen van afgelopen eeuwen. Door deze omkering ('inversie') van de hoogteligging van het landschap zijn ook de grondwaterstromen veranderd: in gebieden die vroeger kwelwater ontvingen overheerst nu juist wegzijging, en omgekeerd. Op soortgelijke wijze zijn kwelstromen verschoven in de richting van diepe polders die de afgelopen 150 jaar zijn drooggelegd. Voorbeelden hiervan zijn de Horstermeerpolder en Bethunepolder (die veel kwelwater vanuit de Utrechtse heuvelrug afvangen), en de Noordoostpolder en andere diepe polders rondom De Wieden en de Weerribben. Hiernaast zijn de kwelstromen ook verminderd door drinkwaterwinning, ontwatering op de zandgronden en verstedelijking in het inrijgebied. Hetzelfde verhaal gaat op voor (veelal kleinere) moerasgebieden in de veenweide- en komgebieden, bijvoorbeeld in vroegere boezemlanden, en in het rivierengebied. Vroeger lagen rivieren in het laagste deel van het landschap, en ontvingen kwel vanuit de omgeving. Tegenwoordig ligt rivieren vaak duidelijk hoger dan de ingeklonken komgronden, waardoor deze nu juist leverancier van kwelwater zijn geworden naar omringende komgronden. Deze veranderde hydrologische situatie heeft grote gevolgen voor de verschillende deelgebieden. Moerasgebieden als het Naardermeer, de Ankeveense en Kortenhoefse plassen, de Westbroekse Zodden en Het Hol ontvangen tegenwoordig hierdoor veel minder kwelwater dan vroeger.

4.3.2 Gevolgen in moeras- en natuurgebieden

In veel moeras- en natuurgebieden wordt de verminderde toevoer van kwelwater vaak gecompenseerd door (extra) aanvoer van (gedefosfateerd) 'gebiedsvreemd' oppervlaktewater en soms door het langer vasthouden van regen- of oppervlaktewater. Het aangevoerde water is vaak afkomstig vanuit boezemwateren die gevoed worden door water vanuit omringende veenweidegebieden, dat vaak rijk is aan nutriënten en sulfaat (zie beneden). De inlaat van dit water gaat daarom vaak gepaard met eutrofiering, waterverharding, alkalisatie en toxiciteit van sulfiden en ammoniak. Om deze problemen te voorkomen, wordt er soms ook voor gekozen om een beheergebied zo veel mogelijk af te sluiten (te isoleren) van de invloed van dit gebiedsvreemde water. Ook dit heeft echter een aantal belangrijke nadelen. Naast nutriënten bevat inlaatwater namelijk vaak ook veel basen en calcium. Door de hydrologische isolatie kan de toevoer van deze macro-elementen sterk verminderen en zal het peil vaak uitzakken. Dit kan een negatieve invloed hebben op veel karakteristieke soorten van laagveenwateren (zoals Krabbenscheer), onder andere omdat er koolstofgebrek kan optreden. Dit geldt ook voor de vegetatie van terrestrische natuur in deze gebieden. Hydrologische isolatie kan in deze gebieden ook tot verdroging en verzuring leiden, wat (zeer) negatief kan uitpakken voor de ontwikkeling van (semi-)terrestrische successiestadia, zoals basenrijke trilvenen (Cusell *et al.*, 2013).

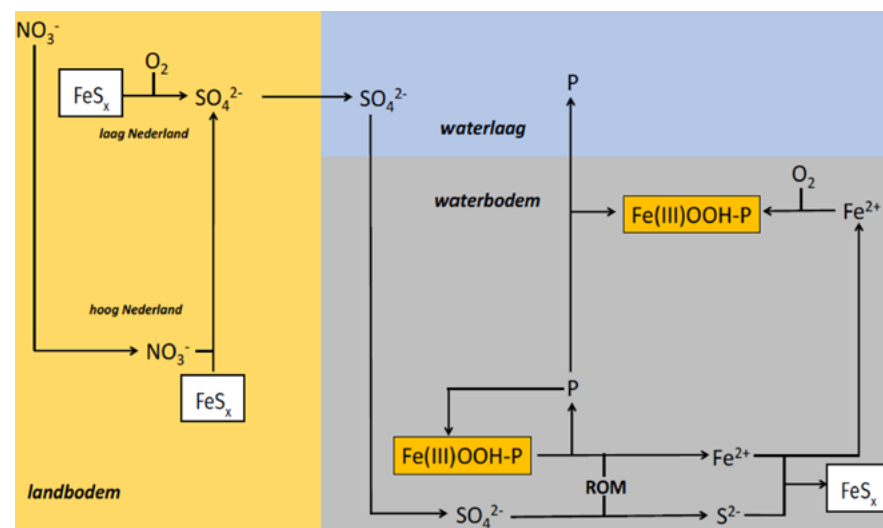
4.3.3 Gevolgen in veenweidegebieden en binnendijkse komgronden

De voortgaande bodemdaling in het veenweidegebied en in de komgronden langs de grote rivieren leidt ook tot verschillende knelpunten. Hierdoor worden veenlagen namelijk blootgesteld aan zuurstof, waardoor veenaafbraak optreedt. Hierbij wordt niet alleen het organische materiaal in de veenbodems geoxideerd, maar ook gereduceerd zwavel (o.a. in de vorm van pyriet) dat in deze bodems aanwezig is. Bij deze afbraak komen veel nutriënten en sulfaat vrij, die vervolgens naar het oppervlaktewater kunnen uitspoelen. Hiernaast speelt bemesting van landbouwpercelen een rol. Deze bemesting is de afgelopen decennia wel duidelijk afgenomen. Uit modelberekeningen voor de

Krimpenerwaard bleek bijvoorbeeld dat de recente bemesting (in het jaar 2001) slechts 7% bijdroeg aan de fosforbelasting van het oppervlaktewater. De bijdrage van de historische bemesting (tussen 1940 en 2001) bedroeg daarentegen maar liefst 50% en de bijdrage van veenaafbraak in het verleden 43% (Van Gerven *et al.*, 2011). Deze studie laat zien dat in het verleden opgehoopt fosfor, de fosfaaterfenis, grotendeels verklaart waarom de huidige fosforbelasting van het oppervlaktewater in veenweidegebieden vaak nog zo hoog is.

FIGUUR 4.9

Schematische weergave van de interacties tussen ijzer (Fe), zwavel (S), nitraat (N) en fosfor (P) in verschillende compartimenten (water, land- en waterbodem) op landschapsschaal. ROM = reactief organisch materiaal.



De belangrijkste oorzaak voor de slechte waterkwaliteit is vaak de veenaafbraak door peilverlaging, in combinatie met fosfor dat geaccumuleerd is in de toplaag

van de landbodems als gevolg van bemesting in het verleden (Smolders *et al.*, 2024). Hoewel de huidige externe nutriëntenbelasting van een watersysteem nog steeds een rol speelt, zijn het tegenwoordig vooral de afbraakprocessen in de waterbodem die de beschikbaarheid van nutriënten in een watersysteem bepalen. De waterbodem fungeert hierbij als opslag en 'doorgeefluik' van nutriënten naar de waterkolom. De 'motor' van deze processen is de hoeveelheid reactief (gemakkelijk afbreekbaar) organisch materiaal in de waterbodem (Figuur 4.9). Dit is afkomstig van afgestorven resten van algen en waterplanten die binnen het systeem zijn geproduceerd, maar kan ook van buiten komen via bijvoorbeeld aangevoerd slib of afkalving van oevers. In de waterbodem wordt reactief organisch materiaal afgebroken door microbiële redoxreacties waarbij koolstof (C), stikstof (N) en fosfor (P) vrijkomen.

De mate waarin reactief organisch materiaal afgebroken kan worden is echter afhankelijk van de aanwezigheid van zogenaamde elektronenacceptoren (Smolders *et al.*, 2006; Lamers *et al.*, 2012). Zuurstof is een sterke elektronenacceptor, maar in waterbodems vaak amper aanwezig. Veel waterbodems bevatten van nature relatief veel ijzer en er wordt ook ijzer aangevoerd via af- en uitspoeling van percelen en via grondwater. In de zuurstofloze delen van de onderwaterbodems zijn driewaardig ijzer (Fe^{3+}) en sulfaat (SO_4^{2-}) de meest voorkomende elektronenacceptoren (Figuur 4.9). Driewaardig ijzer is aanwezig in ijzer(III) (hydr)oxides. Bij de afbraak van organisch materiaal in de onderwaterbodem komt tweewaardig ijzer (Fe^{2+}) vrij, alsmede het aan de ijzer(III)hydroxides gebonden fosfor. Tweewaardig ijzer kan boven in de waterbodem, dicht bij de zuurstofhoudende waterlaag, weer worden geoxideerd tot driewaardig ijzer waarbij fosfor kan worden vastgelegd.

Hierdoor wordt nalevering van fosfor naar de waterlaag voorkomen, zolang de waterlaag zuurstofhoudend is (Smolders *et al.*, 2006). De ijzercyclus beïnvloedt de beschikbaarheid van fosfor dus op twee manieren: via 1) afbraak van organisch materiaal en de mobilisatie van fosfor en/of 2) de immobilisatie van fosfor aan ijzer.

De beschikbaarheid van sulfaat kan de ijzercyclus echter sterk beïnvloeden. Wanneer de beschikbaarheid van ijzer(III)(hydr)oxides afneemt en het oppervlaktewater of aangevoerde grondwater veel sulfaat bevat, kan sulfaat als alternatieve elektronenacceptor optreden. Sulfaat stimuleert niet alleen de afbraak van organisch materiaal, maar via de interactie met ijzer ook de bindingscapaciteit voor fosfor in de onderwaterbodem (Smolders *et al.*, 2024). Sulfiden die in de waterbodem vrijkomen bij de reductie van sulfaat, binden namelijk aan ijzer waarbij slecht oplosbare ijzersulfides (FeS_x , waaronder pyriet) worden gevormd (Smolders & Roelofs, 1993). Wanneer meer sulfaat dan ijzer wordt aangevoerd, is na verloop van tijd het meeste ijzer in de waterbodems vastgelegd in de vorm van FeS_x -verbindingen. Hierdoor kunnen de ijzerconcentraties in het poriewater van de waterbodems zeer sterk afnemen terwijl de fosfaatconcentraties toenemen. Ook de nalevering van fosfaat naar de waterlaag zal hierdoor sterk toenemen. Wanneer er onvoldoende vrij ijzer over blijft om sulfide te binden kan er op termijn ook sulfide ophopen, wat giftig is voor veel waterplanten en bodemorganismen (Lamers *et al.*, 2013). Tegelijkertijd kunnen de lage ijzerconcentraties in het poriewater zorgen voor ijzergebrek in waterplanten (Smolders *et al.*, 2006). Sulfaat kan dus op verschillende manieren (eutrofiëring, sulfidetoxiciteit en ijzergebrek) de groei van waterplanten belemmeren (Smolders *et al.*, 2003, 2024).

Dat de beschikbaarheid van fosfor in de eerste plaats afhankelijk is van interacties met zwavel en ijzer in de waterbodem, en veel minder van de absolute fosforbelasting van het watersysteem, bleek ook uit onderzoek in de Lopikerwaard (Smolders *et al.*, 2012). In dit onderzoek werden drie sloten onderzocht met een verschillende nutriëntenbelasting. De sloten met de hoogste fosforbelasting hadden in dit onderzoek toch de beste waterkwaliteit. Dit kwam door de toevoer van ijzer naar deze sloten. Hierdoor sloeg het aangevoerde fosfor grotendeels neer en hoopte zich op in de waterbodem. Belasting van organische onderwaterbodems met sulfaat en/of vermindering van de toevoer van ijzer leiden namelijk tot een verlaging van de ijzer/zwavel ratio van deze waterbodems en een afname van de ijzer/fosfor ratio in het bodemvocht. Als

gevolg hiervan neemt de nalevering van fosfor naar de waterlaag toe. Wanneer de ijzerconcentratie in het poriewater erg laag wordt, kan bovendien het giftige sulfide zich ophopen. Deze hoge sulfide concentraties en een hypertrofe waterlaag voorkwamen de ontwikkeling van wortelende waterplanten en resulteerde in een lage soortenrijkdom in deze sloten.

4.3.4 Bronnen van sulfaat

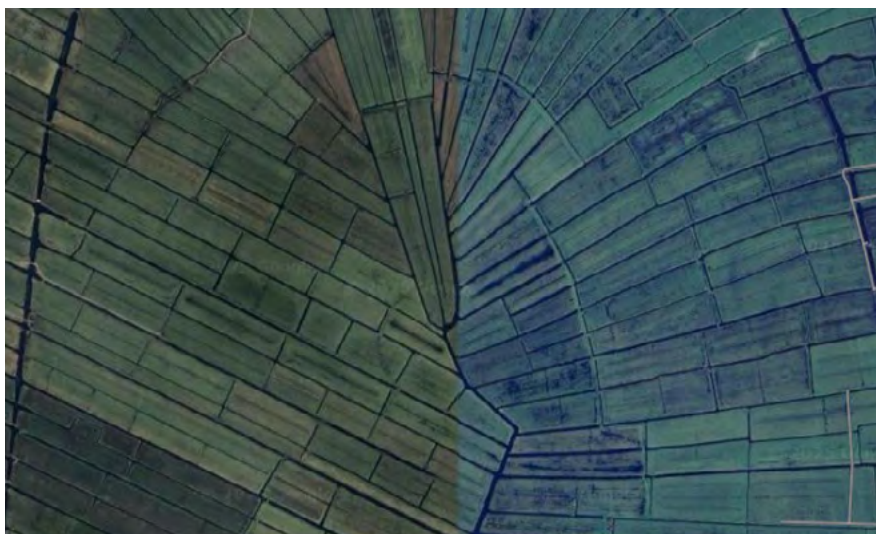
Een belangrijke sulfaatbron is, de oxidatie van zwavelhoudende (pyriet)lagen in terrestrische bodems (Smolders *et al.*, 2024). In laag-Nederland gaat het hierbij om zwavelrijke veen- en kleibodems die dicht bij het aardoppervlak liggen. Deze bodems bevatten vaak veel zwavel vanwege de voormalige invloed van de zee (o.a. overstromingen) en door de invloed van brak (sulfaatrijk) grondwater. Door ontwatering wordt de veenbodem blootgesteld aan zuurstof, waardoor het veen oxideert en hierin aanwezig gereduceerd en organisch zwavel wordt omgezet in sulfaat. Sulfaat is zeer mobiel en spoelt gemakkelijk uit naar het oppervlaktewater (Smolders *et al.*, 2013; Vermaat *et al.*, 2013). Dit zien we duidelijk terug in het West-Nederlandse oppervlaktewater. In veel wateren is er sprake van een sterke toename van de sulfaatconcentraties in de wintermaanden. Het gaat hierbij om sulfaat dat in de zomer door oxidatieprocessen vrijkomt in terrestrische delen en in de winter uitspoelt naar het aangrenzende oppervlaktewater.

We zien in verschillende gebieden dat de sulfaatconcentraties na de droge zomers in de jaren 2018-2020 hoger zijn. De grondwaterstanden in de landbodems zakten in die jaren dieper uit dan in jaren ervoor, waardoor er meer oxidatie van pyrietlagen plaatsvond met meer sulfaatuitspoeling tot gevolg (Vermaat *et al.*, 2013). In de zomer nemen de sulfaatconcentraties in het oppervlaktewater juist af, dan vindt sulfaatreductie plaats in de onderwaterbodems en wordt er veel minder aangevoerd via uitspoeling. De fosforconcentraties in het oppervlaktewater nemen in de zomer juist sterk toe omdat de onderwaterbodems, waarin de fosforbeschikbaarheid groot is, dan veel fosfor naleveren. Gevolg is een slechte waterkwaliteit, waarbij vaak algenbloei optreedt.

De oxidatie van pyrietlagen kan ook het gevolg zijn van de uitspoeling van nitraat (NO_3^-) naar het grondwater (Smolders *et al.*, 2024). Wanneer nitraat, afkomstig van uitspoeling en/of stikstofdepositie, door pyrietlagen in de bodem stroomt kan het reageren met het aanwezige pyriet. Daarbij wordt nitraat gereduceerd tot stikstofgas, terwijl zwavel wordt geoxideerd tot sulfaat. Dit proces leidt tot sulfaatrijker grondwater dat vervolgens gemakkelijk richting het oppervlaktewater uitspoelt. In de laatste helft van de vorige eeuw zijn de concentraties van nitraat in het ondiepere grondwater sterk toegenomen door bemesting van landbouwpercelen en door atmosferische stikstofdepositie (Di & Cameron, 2002). Evenals bij oxidatie van pyrietlagen door voortgaande peilverlagingen, zorgt dit voor eutrofiering van het oppervlaktewater waar dit sulfaat naar uitspoelt.

FIGUUR 4.10

Detailfoto van het landschap in polderlandschap met vele sloten in Polder De Ronde Hoep nabij Amsterdam. (Foto: Google Maps)



4.3.5 Effecten op de watervegetatie

In grote delen van laag-Nederland wordt de waterkwaliteit sterk gestuurd door biogeochemische afbraakprocessen in de bodem (Smolders *et al.*, 2014). Dit geldt zowel voor de oxidatie van veen- en pyrietlagen in aangrenzende percelen, als voor de processen in de waterbodem die een groot deel van de nutriënten in de waterbodem beschikbaar maken voor algen en waterplanten. Randvoorwaarden voor deze afbraak is de aanwezigheid van elektronenacceptoren (zoals sulfaat) als voldoende gemakkelijk afbreekbaar (reactief) organisch materiaal. Bij deze processen komt zowel fosfor, stikstof als bicarbonaat vrij, en wordt sulfaat gereduceerd tot giftige sulfiden. Als gevolg van deze processen gaan eutrofiering, waterverharding (toename van de concentratie van bicarbonaat), alkalisatie (pH-verhoging) en toxiciteit van sulfiden (in het sediment) en ammoniak (in het oppervlaktewater) vaak hand in hand.

Bij waterverharding stijgt de concentratie van bicarbonaat in het water. Omdat dit bicarbonaat afkomstig is uit de afbraak van (veelal nutriëntenrijk) organisch materiaal in de waterbodem, gaat deze toename vaak ook gepaard met een toename van de beschikbaarheid van stikstof en fosfor. Beide processen zijn ten gunste van snelle groeiers, zoals Smalle waterpest en Grof hoornblad, waardoor karakteristieke laagveensoorten (die veelal minder competitief zijn) worden verdrongen. Hiernaast zijn deze soorten beter bestand tegen troebeler water, dat eveneens het gevolg is van eutrofiering.

Hiernaast kan ook alkalisatie optreden. Met alkalisatie wordt een toename van de pH bedoeld. Alkalisatie kan tegelijkertijd met waterverharding optreden, maar dit is niet altijd het geval. Waterverharding leidt tot zowel een hogere pH als bicarbonaat-concentratie, terwijl bij alkalisatie de pH ook kan toenemen bij gelijkblijvende of zelfs dalende bicarbonaatgehalten. Dit laatste treedt op bij een opname van CO_2 en HCO_3^- uit het oppervlaktewater (als gevolg van fotosynthese door waterplanten en algen), of door een verminderde productie van zuur (als gevolg van verminderde aerobe afbraak). Een stijging van de pH kan verschillende effecten hebben als de pH boven specifieke grenswaarden komt.

Afhankelijk van de hoogte van de pH kunnen de volgende processen optreden: alkaline fosfaatdesorptie van fosfaat (leidend tot eutrofiering), een verlaging van de beschikbaarheid van kooldioxide in de waterkolom en toxiciteit van ammoniak.

Bij pH-waarden hoger dan 9.0 kan zogeheten alkaliene fosfaatdesorptie plaatsvinden: hierbij laat de waterbodem veel fosfor vrij, doordat de OH⁻ ionen het negatief geladen fosfaat verdringen van ijzer- en aluminium(hydr)oxides waaraan het gebonden is. Dit kan resulteren in een sterke toename van de fosforconcentratie in de waterkolom, wat tot eutrofiering kan leiden. Dit proces treedt bijvoorbeeld op in ondiepe meren met voedselrijke bodems waar - nadat het water helder is geworden - excessieve waterplantengroei optreedt. Deze waterplanten onttrekken veel kooldioxide en bicarbonaat uit het oppervlaktewater, waardoor de pH tot hoge waarden oploopt en alkaliene fosfaatdesorptie optreedt (zie HS Waterverharding, W&W).

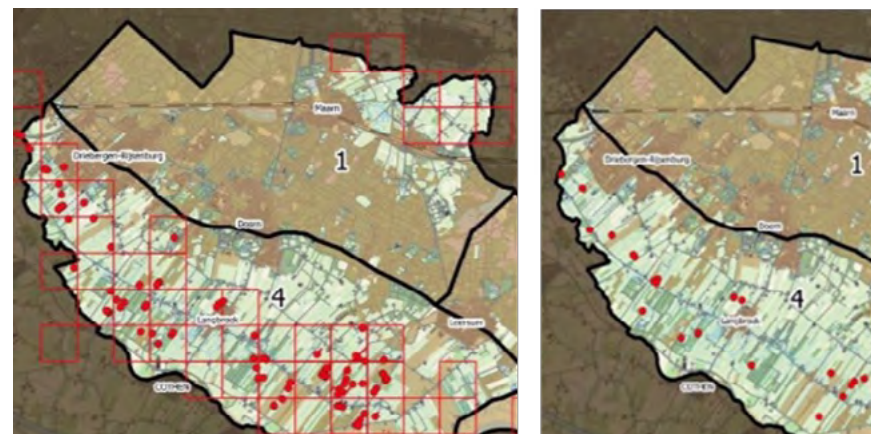
Bij een hoge pH vermindert ook de beschikbaarheid van kooldioxide, doordat het anorganisch koolstof-evenwicht naar HCO₃⁻ verschuift. Hierdoor kan het kooldioxidegehalte niet alleen te laag worden voor ondergedoken obligate CO₂-gebruikers, maar ook voor bicarbonaatgebruikers die bij lagere concentraties hiervan mede afhankelijk zijn van kooldioxide. Hierdoor worden de groeicondities ongunstig voor een groot aantal karakteristieke soorten, die juist gebaat zijn bij hoge kooldioxide concentraties in de waterkolom. Bij een te lage beschikbaarheid van CO₂ kan bijvoorbeeld een soort als Krabbenscheer in het voorjaar niet met zijn bladeren boven water komen (Harpenslager *et al.*, 2015).

Bij hoge pH-waarden wordt ammonium (NH₄⁺) in ammoniak (NH₃) omgezet, wat tot toxische effecten kan leiden, omdat laatstgenoemde stof beduidend giftiger is. De omzetting van ammonium naar ammoniak is een evenwichtsreactie, waarbij het relatieve aandeel van beide ionen afhangt van de pH en temperatuur. Vanaf een pH > 8 start de omzetting naar ammoniak en bij een pH > 9.5 is het aandeel van ammoniak hoger dan 50%. Bij hogere

temperaturen verloopt deze omzetting sneller. Deze verhouding is afhankelijk van lokale condities. De ammoniumconcentratie hangt daarnaast ook af van de zuurstofconcentratie van het water: bij voldoende zuurstof wordt ammonium omgezet in nitraat. Toxiciteit van ammoniak is dus vooral kenmerkend voor sterk eutrofe wateren met een slechte zuurstofhuishouding en een hoge watertemperatuur.

FIGUUR 4.11

Locaties met groeiplaatsen van Waterviolier rond 1980 (links) en in 2018 (rechts) in het Kromme Rijn gebied aan de voet van de Utrechtse heuvelrug. Figuren overgenomen uit Van Dijk (2018, 2020).

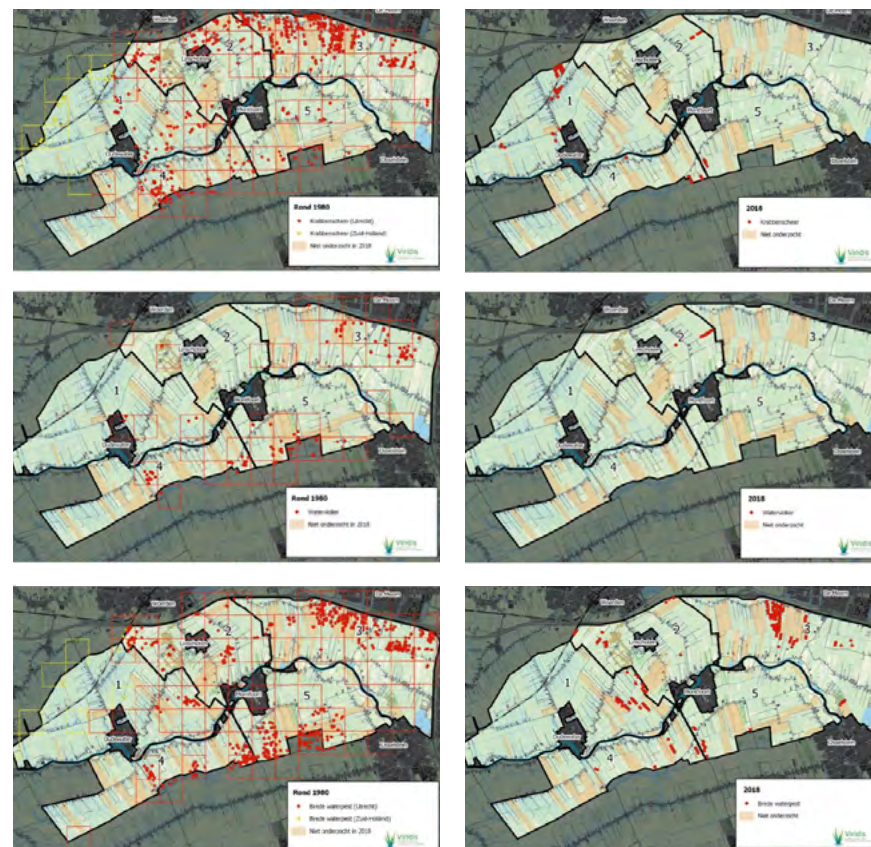


Al deze processen hebben een negatieve invloed op het voorkomen van soorten. Allereerst zullen de meest kritische soorten verdwijnen. Hierdoor kunnen soortenrijke gemeenschappen van bijvoorbeeld Krabbenscheer en Waterviolier veranderen in monoculturen van deze soorten. Bij nog verdere eutrofiering en waterverharding kunnen ondergedoken waterplanten verdwijnen (vanwege troebel water en sulfidotoxiciteit in het sediment), terwijl kroossoorten en

filamenteuze draadalgen (op beschutte plaatsen) of fytoplankton (in grote plassen of andere wind-geëxponeerde plaatsen) steeds dominanter worden. De afgelopen decennia zijn er grote veranderingen opgetreden in de waterflora van veenweide- en komkleigebieden. Illustratief in dit opzicht zijn de achteruitgang van Krabbenscheer, Waterviolier en Brede waterpest in verschillende delen van het werkgebied van Hoogheemraadschap Stichtse Rijnlanden. Deze soorten zijn de laatste veertig jaar duidelijk afgenomen, onder meer in de polders rondom De Meern, Montfoort en Oudewater en in de landgoederenzone tussen Odijk en Wijk bij Duurstede (Van Dijk, 1980, 2020; zie Figuur 4.11 en 4.12). Bij uitvoer van een ecologische systeemanalyse van deze polders is het interessant om na te gaan in hoeverre afname van de kweldruk (middels CO₂-rijk water) verantwoordelijk is voor deze afname, of dat (ook) verdergaande eutrofiering vanuit de landbouw een rol speelt. De landbouwinvloed omvat hierbij niet alleen de effecten van directe bemesting, maar ook indirecte gevolgen van peilverlaging, resulterend in een hogere sulfaatbelasting (vanuit de landbouwpercelen), met bijgevolg interne eutrofiering, waterverharding, alkalisering en/of toxiciteit van sulfiden en NH_x in aangrenzende watergangen.

FIGUUR 4.12

Locaties met groeiplaatsen van Krabbenscheer (boven), Waterviolier (midden) en Brede waterpest (onder) rond 1980 (links) en in 2018 (rechts). Figuren overgenomen uit Van Dijk (2018)



➤ HOOFDSTUK 5 BRAKKE EN VERZOETE WATEREN

Auteurs: Gerben van Geest, Gijs van Dijk, Fons Smolders

5

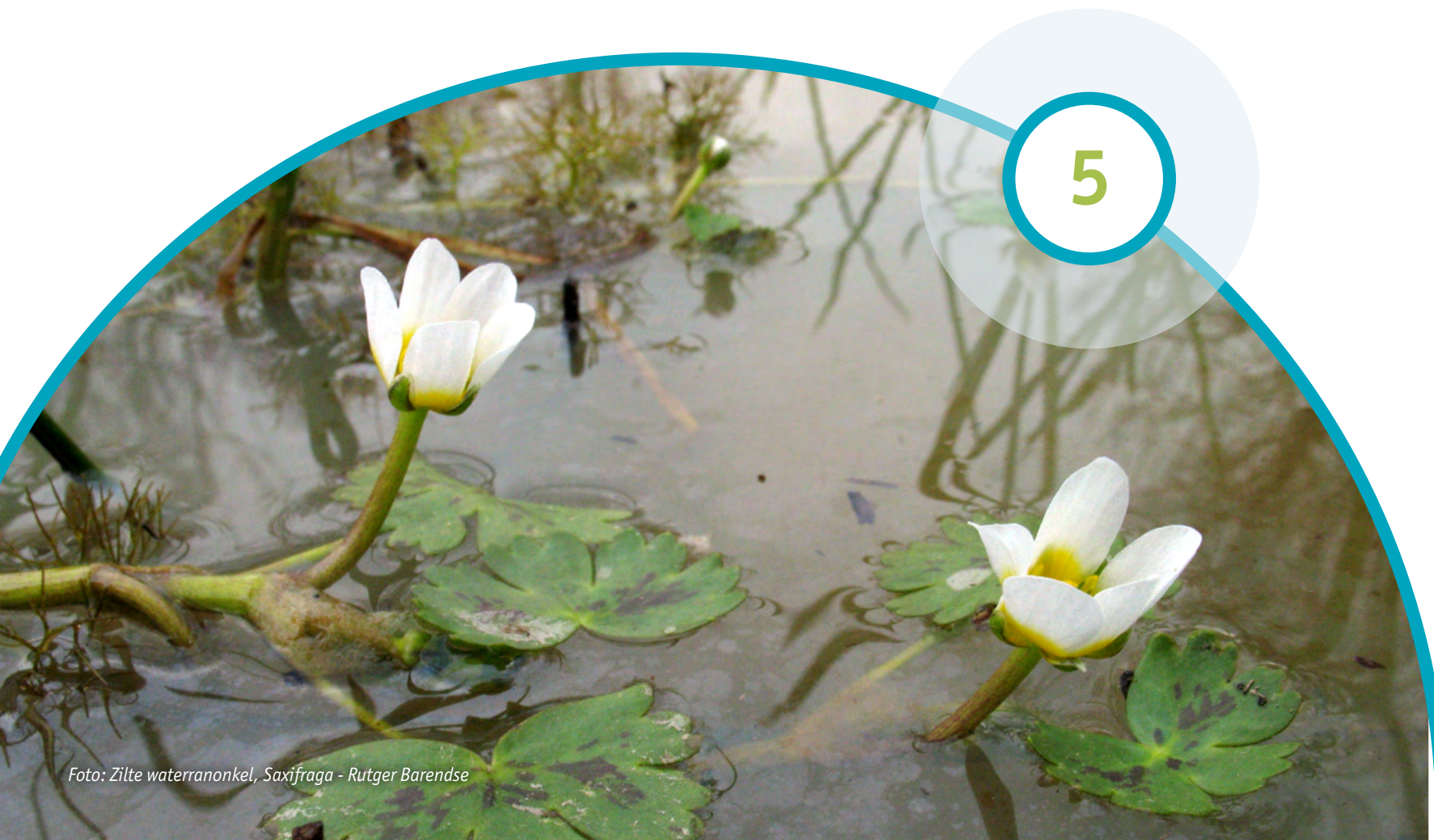


Foto: Zilte waterranonkel, Saxifraga - Rutger Barendse

5.1 ACHTERGROND EN AFBAKENING

Dit hoofdstuk gaat over (voormalig) brakke wateren in binnendijkse laagveen- en zeekleigebieden langs de kust. Dit omvat zowel de brakke wateren die hier lokaal nog voorkomen, als ook het veel grotere areaal van (merendeels) verzoete wateren. Van oorsprong vormden brakke wateren een typisch onderdeel van het laaggelegen deel van Nederland. De afgelopen eeuw zijn veel van deze wateren verdwenen of verzoet, door afsluiting van de Zuiderzee, de aanleg van de Deltawerken en doorspoeling met zoet water. Toch wordt het ecologisch functioneren van deze wateren nog steeds sterk beïnvloed door de brakke ontstaansgeschiedenis. Vanwege deze ontstaansgeschiedenis bevindt zich op veel plaatsen in laag-Nederland nog brak water in de ondiepe ondergrond. Dit water heeft niet alleen hoge concentraties van zout (chloride), maar ook van andere ionen, zoals ammonium, natrium, calcium, kalium en sulfaat. Vooral sulfaat is van belang, omdat dit de beschikbaarheid van fosfor vergroot. De invloed van dit water varieert van plaats tot plaats, waardoor op korte afstand grote verschillen in zoutconcentratie kunnen ontstaan.

Brakke wateren kwamen tot aan het begin van de 20^e eeuw nog wijdverbreid in Nederland voor. Buitendijks bevonden zich de open zeearmen van de estuaria, zoals het Haringvliet, Lauwersmeer en Krammer-Volkerak, evenals ons grootste brakwatersysteem dat Nederland de afgelopen eeuwen heeft gekend, namelijk de Zuiderzee. Ook binnendijks waren er vele brakke wateren, zoals oude kreekresten en inlagen in de zuidwestelijke Delta, de brakwatervenen in Noord-Holland en de vele sloten, kolken en andere watertjes langs de Hollandse kust en het Waddengebied. Deze situatie veranderde vanaf het begin van de 20^e eeuw. Sindsdien zijn veel zeearmen van de zee afgesloten, wat tot sterke afname van het brakwaterareaal heeft geleid. Ook binnendijks verdwenen veel brakke wateren, doordat ze gedempt werden tijdens dijkverzwaringen. De resterende wateren liggen vaak in intensief gebruikte landbouwgebieden, van waaruit een hoge belasting met nutriënten optreedt. Tegelijkertijd werd het peilbeheer ook gericht op de optimalisering van de teelt van landbouwgewassen. Dit betekende een laag

waterpeil in de winter en het voorjaar, en een hoger peil in het groeiseizoen, wat precies tegenovergesteld is aan een natuurlijk verloop. Ook worden veel wateren tijdens de zomermaanden doorspoeld met zoet water, wat eveneens in een onnatuurlijk seizoensverloop van het zoutgehalte resulteert, met lage chloride-waarden tijdens de zomer en hogere tijdens de winter.

Al deze veranderingen hebben grote gevolgen gehad voor de ecologische kwaliteit van brakke wateren. Veel wateren raakten niet alleen verzoet, maar ook sterk geëutrofeerd door de toevoer van meststoffen. In de verzoete wateren speelt bovendien het probleem van hoge sulfaatgehalten, wat eveneens een erfenis is van een marien verleden. Dit sulfaat is ondermeer afkomstig vanuit oxidatie van zwavelrijk organisch materiaal en pyriet dat gevormd tijdens de mariene ontstaansgeschiedenis van deze gebieden. Deze sulfaatgehalten verhogen de beschikbaarheid van fosfor, waardoor verzoeting gepaard gaat met een sterke eutrofiering (algengroei). De laatste eeuw zijn deze processen tegelijkertijd opgetreden, waardoor het moeilijk is om de afzonderlijke effecten van elkaar te onderscheiden.

Door al deze veranderingen zijn brakwatergemeenschappen de afgelopen eeuw hard achteruit gegaan, niet alleen in Nederland maar ook in omliggende landen. Om deze veranderingen beter te begrijpen, is inzicht nodig in de ontstaansgeschiedenis van het landschap, en de veranderingen in hydrologie en landgebruik die de afgelopen eeuwen hebben plaatsgevonden. Deze onderwerpen komen in onderstaande paragrafen aan bod.

5.2 ONTSTAANSGESCHIEDENIS

Rond het begin van de jaartelling had zich achter de strandwallen van de kust een dikke laag hoogveen gevormd. Tot in de vroege middeleeuwen (700 na Christus) waren grote delen van het huidige Zeeland, Zuid-Holland, Noord-Holland en Friesland met dit hoogveen bedekt, en de Zuiderzee en het estuarium van de zuidwestelijke delta bestond toen nog niet. De ontwikkelingen in de eeuwen daarna verschillen tussen regio's in Nederland. In onderstaande

tekst komen achtereenvolgens de ontwikkelingen in de zuidwestelijke Delta, Noord-Holland en Noord-Nederland (Friesland en Groningen) aan bod.

Zuidwestelijke Delta

In de huidige Zeeuwse en Zuid-Hollandse delta braken vanaf de eerste eeuw na Christus de strandwallen door. Hierdoor veranderde het hoogveenlandschap in een estuarium, en erodeerde een groot deel van het veen weg. Vanaf de 12^e eeuw werden de eerste kwelders bedijkt. In deze polders weerspiegelt de ligging van slootjes het oude, kleinschalige Middeleeuwse verkavelingspatroon. Doordat de slootjes het reliëf van de kreekrukken en poelen volgen, liggen deze al kronkelend in het landschap. Na bedijking is dit reliëf versterkt door inklinking van veen en klei, wat het gevolg was van ontwatering en de winning van turf en zout. Doordat de zandige kreekrukken veel minder inklonken dan het omringende veen- en kleilandschap, ontstonden forse hoogteverschillen (van enkele meters) in het landschap. Hierdoor ontstond een kleinschalig landschap met vele interessante gradiënten, met geleidelijke overgangen tussen zandige, kalkrijke zoete kreekrukken naar natte, kalkarme ‘poelen’ met blauwzwarte klei en zout veen. Polders met dit kleinschalige landschap worden “Oudland” genoemd, en de belangrijkste vinden we op Schouwen, Tholen, Walcheren en Zuid-Beveland.

Tegenwoordig is er nog maar weinig van deze rijkdom over. Het merendeel van deze “Oudlanden” is de afgelopen eeuw tijdens ruilverkavelingen op de schop gegaan. Hierbij werd de onregelmatige blokverkaveling weggevaagd, evenals de hoogteverschillen in het landschap. Hiermee verdwenen ook de gradiënten van zout en zoet, van kalkrijk naar kalkarm, van droog naar nat, en van zand naar klei en veen. Wie nu bijvoorbeeld de uitgestrekte bieten- en aardappelakkers van Schouwen overziet, kan zich moeilijk voorstellen dat zich hier tot na de Tweede Wereldoorlog een gevarieerd landschap bevond met kreekrukken, drinkpoelen en meidoornhagen. De Yerseke en Kapelse Moer (op Zuid-Beveland) vormt de enige oudlandpolder in Zeeland die deze dans is ontsprongen (Jansen & Schaminee, 2009; zie ook figuur 5.1).

FIGUUR 5.1

Luchtfoto van de Yerseke Moeren uit 2017. In het linkerdeel is duidelijk het oude, onregelmatige verkavelingspatroon te zien. In het rechterdeel van de foto vinden we landbouwgrond waar dit patroon tijdens latere ruilverkavelingen teniet is gedaan.



Foto: Google Maps

De polders die na 1200 zijn aangelegd zijn ontstaan door bedijking van jonge landaanwassen. Dit “Nieuwland” is veel eenvormiger dan het Oudland. In deze polders was het veen namelijk al weggeslagen voordat opslibbing plaatsvond. Bovendien hadden zich in deze gebieden nog geen kreekrukken gevormd, waardoor de verschillen in bodemsamenstelling en hoogteligging minder uitgesproken zijn. Het merendeel van deze polders is tegenwoordig in gebruik als landbouwgrond. Langs de dijken vinden we hier een belangrijk toevluchtsoord voor brakwatergemeenschappen, namelijk de zogeheten ‘inlagen’ en ‘karrevelden’. Dit zijn stroken land achter de zeedijk, die zijn ontstaan door kleiwinning tussen de zeedijk en een nieuwere, meer landinwaarts gelegen dijk. Deze gebieden ontvangen vaak brak kwelwater, en bezitten eveneens gradiënten in zoutgehalte en bodemtypen. Net als de Oudlanden herbergen deze gebieden ook vele brakwatersoorten.

FIGUUR 5.2

Binnendijkse inlaag aan de zuidkust van Schouwen. (Foto: Gerben van Geest)



Brakwatervenen in Noord-Holland

In Noord-Holland hebben zich uitgestrekte veengebieden ontwikkeld, die later onder invloed kwamen van brak water. Deze brakwaterinvloed was hier vooral afkomstig vanuit de Zuiderzee. Vanaf ongeveer 1000 na Christus werd het hoogveen ontgonnen en ontwaterd, en in de daaropvolgende eeuwen werd het landschap steeds verder ontgonnen, en nam het agrarisch gebruik toe. Hierdoor daalde het maaiveld sterk terwijl de zeespiegel steeds verder steeg. Als gevolg hiervan nam de invloed van zout water, onder andere als gevolg van dijkdoorbraken en overstromingen, steeds verder toe. Gebieden als Polder Westzaan, Ilperveld en het Wormer- en Jisperveld stonden tot de aanleg van de Afsluitdijk in 1932 nog onder invloed van brak oppervlaktewater; in deze gebieden varieerde de chlorideconcentratie destijds tussen 2500 en 4000 mg per liter, met uitschieters tot 5000 à 8000 mg chloride per liter. De afsluiting van de Zuiderzee resulteerde hier in een ommekeer. De invloed van brak water nam hierdoor sterk af, en sindsdien zijn de wateren in deze gebieden ook actief

verzoet, door aanvoer van zoet water van elders. De snelheid van verzoeting varieerde per gebied. In het Ilperveld verliep dit snel, doordat dit gebied in open verbinding stond met het (veel zoetere) water uit het Noordhollands Kanaal. In Polder Westzaan daarentegen verliep de verzoeting langzaam, door de aanvoer van brak water vanuit het Noordzeekanaal via schutsluizen. Tegenwoordig is het merendeel van de wateren in deze gebieden sterk verzoet. Dit heeft echter tot grote problemen met de waterkwaliteit geleid: vanwege de mariene ontstaansgeschiedenis is er nog steeds veel invloed van brak water vanuit de ondergrond, terwijl vanuit de oxidatie van veen eveneens veel nutriënten vrijkomen. Hierdoor zijn deze wateren sterk geëutrofeerd, en zijn ondergedoken waterplanten vrijwel afwezig.

Friesland en Groningen

Voor de kust van het vasteland van Friesland en Groningen zijn geen strandwallen gevormd, omdat het benodigde zand hiervoor reeds werd afgezet bij de Waddeneilanden. Vanaf het begin van de jaartelling is hierdoor veel veen weggeslagen of bedekt met zeeklei. Tussen 800 en 1200 na Christus steeg de zeespiegel, en groef de zee zich steeds dieper in het landschap, waarbij uiteindelijk de Zuiderzee is gevormd. In het noordelijk zeekleigebied wierpen de bewoners terpen (Friesland) of wierden (Groningen) op om zich te beschermen tegen het oprukkende water. Omdat de (veelal zuidwestelijke) wind tijdens stormen hier over land kwam, waren overstromingen in deze gebieden vaak minder verwoestend dan in de zuidwestelijke Delta. Als gevolg hiervan kon sedimentatie van zeeklei veel langer doorgaan, ook nadat de kwelders in agrarisch gebruik waren genomen. Door deze voortgaande buitendijkse opslibbing liggen polders dicht bij de Waddenzee hoger dan meer landinwaarts gelegen oudere polders. Het merendeel van de oude polders in Friesland en Groningen werden omdijkt tussen 1000 en 1200 na Christus. Net als in de Zuidwestelijke delta vinden we in dit “Oudland” een duidelijk onderscheid tussen de zandige, kalkrijke kreekruggen en lagergelegen kleigronden, en zijn later bedijkte polders veel eenvormiger wat betreft hoogteligging en bodemsamenstelling.

5.3 HYDROLOGIE EN HERKOMST VAN WATER

De hydrologie is - tezamen met het bodemtype en chemische samenstelling van de ondergrond - bepalend voor het ecologisch functioneren van deze wateren. De invloed van zout is hierbij dominant. Wat betreft de toevoer van brak water kan onderscheid gemaakt worden tussen door brak oppervlaktewater gevoede systemen, en door brakke tot zoute kwel gevoede systemen.

Door brak oppervlaktewater gevoede systemen kwamen hoofdzakelijk voor in het lager gelegen polderlandschap van West-Nederland. Dit polderlandschap is van oudsher beïnvloed geweest door brak oppervlaktewater vanuit de voormalige Zuiderzee (voornamelijk de provincies Noord-Holland en Utrecht). Sinds de afsluiting van de Zuiderzee en het verzoeten van het IJsselmeer is de brakke invloed hier sterk verminderd, en tegenwoordig zijn er nauwelijks wateren die via deze route brak water ontvangen.

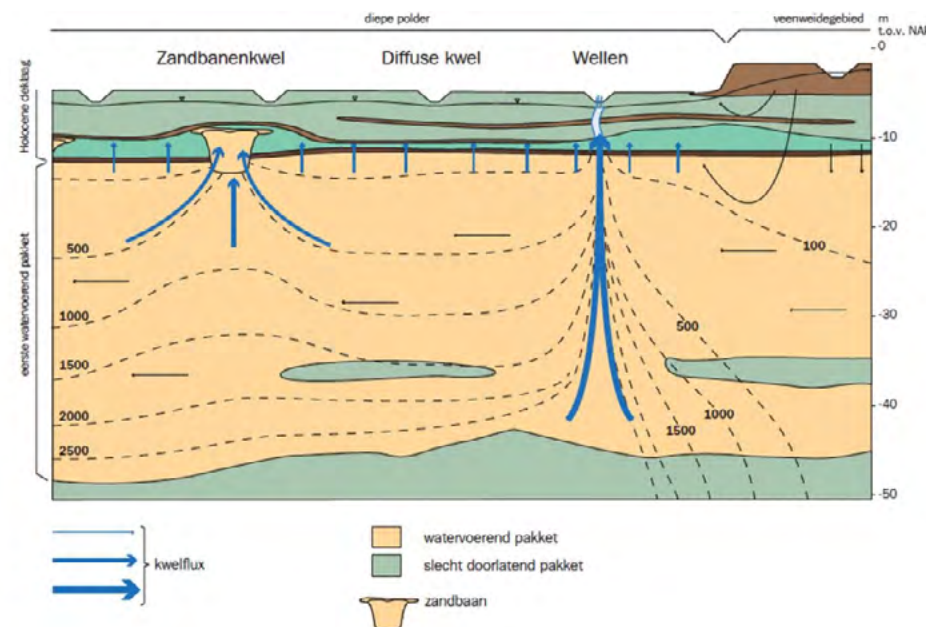
Het tweede type betreft gebieden die door brakke tot zoute kwel gevoed worden. Deze kwel kan direct afkomstig zijn vanuit de zee of vanuit een door brak water gevoed kanaal (zoals het Noordzeekanaal). Op grotere afstand van de zee kan ook brakke kwel optreden vanuit 'fossiel' brak water wat nog steeds in de ondergrond aanwezig is. Op basis van oplopend debiet en zoutgehalte kunnen drie typen kwel worden onderscheiden (De Louw *et al.*, 2010; figuur 5.3):

1. diffuse kwel van brak grondwater door een slecht doorlatende klei- en veenlagen in de ondergrond. Vanwege deze bodemlagen is de intensiteit van de kwel laag;
2. preferente brakke kwel door (goed doorlaatbare) zandbanen in de deklaag. Deze zandbanen zijn vaak overblijfselen van oude stroomgeulen in het verleden, en kunnen veel kwel naar een gebied toevoeren;
3. zoute wellen, waarbij zout grondwater geconcentreerd en met grote snelheid (klein oppervlak, preferente grondwaterstroming) uittreedt (in waterlopen of op het land). Deze wellen treden met name in diepe polders op, zoals Groot-Mijdrecht en Haarlemmermeer. De laatstgenoemde zoute wellen bepalen in belangrijke mate het zoutgehalte in de watergangen van veel diepe

droogmakerijen (De Louw *et al.*, 2013). Doordat deze wellen het grondwater met hoge snelheid afvoeren, trekken zij diep en daardoor zout grondwater aan. Om deze reden zijn de kwelstromen van de meeste wellen veel zouter dan de diffuse vormen van kwel.

FIGUUR 5.3

Op basis van oplopend debiet en zoutgehalte kunnen drie typen kwel worden onderscheiden, namelijk diffuse kwel, zandbanenkwel, en wellen. Voor verdere toelichting, zie tekst. Bron: Oude Essink & De Louw, 2017.



Deze kwelstromen kunnen - naast verschillen in zoutgehalte - ook variëren in de concentratie van nutriënten. Het merendeel van de brakke wateren in Nederland ontvangt (diffuse) kwel dat in de ondergrond door voedselrijke veen- en kleilagen heeft gestroomd, waardoor dit water rijk is aan fosfor en ammonium. Interessante vraag is echter of brakke kwel dat alleen door zandlagen heeft gestroomd, ook zo rijk is aan nutriënten. De indruk bestaat namelijk dat lokaal ook voedselarme brakke kwel kan optreden. Een voorbeeld hiervan zijn brakke, kranswier gedomineerde sloten in het Lage land van Texel.

Op gelijke wijze kunnen verschillen in chemische samenstelling van de ondergrond in Nederland voor variatie in waterkwaliteit zorgen. Zo was de concentratie van totaal-fosfor veel lager in het poriewater van zeekleimeren in Friesland en Groningen dan in zeekleimeren van Noord- en Zuid-Holland en Zeeland (Van Dijk *et al.*, 2013a). Hetzelfde geldt voor verschillen in chemische samenstelling van de ondergrond. Op basis van de concentraties van aluminium, natrium, magnesium, zwavel en ijzer konden zeekleibodems ingedeeld worden in vijf verschillende geografische regio's in Nederland (Groningen & Friesland, Flevoland, Noord-Holland, Zuid-Holland en Zeeland; Van Dijk *et al.*, 2013a). Deze variatie is voor een belangrijk deel terug te voeren op verschillen in ontstaansgeschiedenis en samenstelling van het moedermateriaal tussen deze gebieden. Tot dusver ontbreekt echter een overzicht van verschillen in chemische samenstelling en grondwaterkwaliteit tussen zeekleigebieden in Nederland. Inzicht hierin is van belang, omdat dit een grote rol speelt voor de ecologische potenties van deze gebieden.

5.4 EENHEDEN VAN SALINITEIT

Voordat we verder gaan op het ecologisch functioneren van brakke wateren, behandelen we eerst verschillende definities van het begrip 'saliniteit'. In de literatuur worden namelijk verschillende parameters en eenheden gebruikt om het zoutgehalte van het water te karakteriseren. Voorbeelden hiervan zijn saliniteit, het elektrisch geleidend vermogen (EGV) en de chloride concentratie. In tabel 5.1 is de typologie van verschillende brakke watertypen weergegeven, op

basis van verschillende van deze eenheden. In mariene wateren wordt de saliniteit uitgedrukt als PPT (parts per thousand), wat staat voor delen per duizend. Een saliniteit van 35 PPT betekent dat er 35 gram zout is (alle opgeloste ionen) per kilogram water. De termen saliniteit en zoutgehalte zijn inwisselbaar: een saliniteit van 35 PPT komt overeen met een zoutgehalte van 35‰. Tegenwoordig wordt meestal de (eenheidsloze) parameter PSU (practical salinity units) gebruikt; zeewater met een zoutgehalte van 35‰ heeft een PSU van 35.

TABEL 5.1

Typologieën van brakke wateren op basis van verschillen in chloride-concentraties. In de literatuur worden deze concentraties in verschillende eenheden uitgedrukt

Watertype		saliniteit (‰)	mmol Cl/l	mg Cl/l
Zoet	zoet	< 0,18	< 3,5	< 100
Oligohalien	zeer licht brak	0,18 - 0,54	3,5 - 10,1	100 - 300
	licht brak	0,54 - 1,81	10,1 - 35,5	300 - 1.000
Mesohalien	brak	1,81 - 5,42	35,5 - 106	1.000 - 3.000
	sterk brak	5,42 - 9,03	106 - 177	3.000 - 5.000
	zeer brak	9,03 - 18,1	177 - 354	5.000 - 10.000
Polyhalien	zout	18,1 - 32,5	354 - 638	10.000 - 18.000
Euhalien	zout	32,5	> 638	> 18.000

In binnendijkse wateren wordt de saliniteit veelal uitgedrukt als mg chloride per liter. Omrekening van saliniteit naar chloride (en omgekeerd) kan via de formule: [chlorideconcentratie] (mg per liter) = $1000 \times [\text{saliniteit}] / 1,807$ (UNESCO, 1973). Deze omrekening geldt alleen bij een vaste verhouding tussen de totale hoeveelheid zout en chloride. Bij saliniteitswaarden onder de 20‰ is deze formule onbetrouwbaar, omdat andere ionen dan een aanzienlijk deel van de totale hoeveelheid zout kunnen uitmaken (UNESCO, 1973). Bij lage saliniteitswaarden kunnen daarom het beste specifieke omrekenfactoren per watersysteem bepaald worden, aan de hand van tijdreeksen van gemeten chlorideconcentraties en saliniteit in deze wateren.

Als alternatief voor chlorideconcentratie wordt vaak ook het elektrisch geleidingsvermogen (EGV) gemeten. Het EGV is een maat voor de hoeveelheid stroom die een wateroplossing geleidt: hoe hoger de zoutconcentratie van een oplossing, hoe beter deze stroom geleidt, en hoe hoger de gemeten EGV-waarde. Het EGV hangt ook af van de temperatuur; standaard wordt deze bij 25 °C gemeten. De eenheid die in Nederland veel gebruikt wordt is microSiemens per cm ($\mu\text{S}/\text{cm}$). De geleidbaarheid van verschillende ionen verschilt echter sterk, waardoor de relatie tussen saliniteit en EGV erg gevoelig is voor veranderingen in het relatieve aandeel van ionen. Als de verhouding tussen de individuele ionen geen grote wijzigingen vertoont, dan kan EGV een bruikbaar alternatief zijn voor saliniteit. In dit geval kunnen eveneens specifieke omrekenfactoren per watersysteem bepaald worden.

De verschillende eenheden voor zoutgehalte worden ook in de wetenschappelijke literatuur door elkaar heen gebruikt. In onderstaande tekst zijn de tolerantiegrenzen uit de literatuur aan de hand van de bovenstaande formule omgerekend naar de chlorideconcentratie per liter. Hierbij moet rekening worden gehouden met bovengenoemde kanttekeningen; deze omrekeningen geven dus een indicatie van de chlorideconcentratie, niet de precieze waarde hiervan.

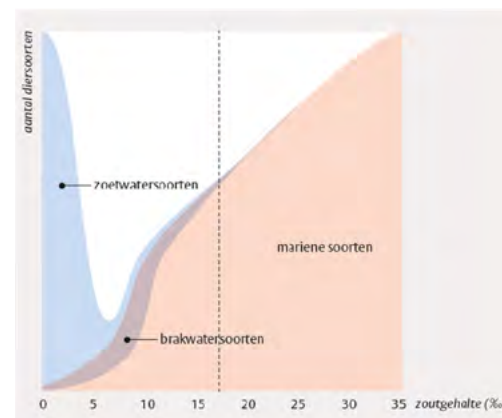
5.5 VERSCHILLEN IN ECOLOGISCH FUNCTIONEREN TUSSEN BRAKKE EN ZOETE WATEREN

Brakke wateren staan bekend om hun lage soortenrijkdom. Brakke wateren zijn een extreem milieu om in te leven, en slechts een beperkt aantal soorten is hierop aangepast. Al in het begin van de vorige eeuw ontdekte Remane dat het aantal soorten in het matig brakke gebied van de Oostzee heel laag is. Op basis van dit onderzoek is de zogeheten 'curve van Remane' opgesteld (Remane, 1934; figuur 5.4).

Deze curve geeft aan dat in een gradiënt van zoet naar zout de soortensamenstelling en daarmee de biodiversiteit verandert, met doorgaans een lage soortenrijkdom in brakke systemen (saliniteit tussen 5 - 8‰) en een veel hogere soortenrijkdom in zowel zoete als mariene systemen. Deze curve is

FIGUUR 5.4

Curve van Remane. In deze curve is de soortenrijkdom van drie verschillende groepen (zoetwatersoorten, brakwatersoorten en mariene soorten) weergegeven als functie van het zoutgehalte van het water. Deze curve is gebaseerd op macrofaunagegevens vanuit de Baltische Zee (Remane, 1934).



opgesteld voor macrofauna, maar lijkt ook op te gaan voor waterplanten (hogere planten en macro-algen tezamen). Vroeger werd dit uitgelegd als alleen een effect van zout, maar dit blijkt te simplistisch. Naast het zoutgehalte verschilt brak water ook op vele andere punten van zoete systemen. Brakwater bevat niet alleen hogere concentraties natrium en chloride, maar ook van andere stoffen, zoals calcium, magnesium, kalium en sulfaat. Naast het zoutgehalte zelf spelen met name sulfide, ammonium en fosfor een belangrijke rol in het ecologisch functioneren van deze wateren. Zo is brakwater in Nederland vaak rijker aan ammonium en fosfor (figuur 5.4), wat mede het gevolg is van nalevering van nutriënten uit de waterbodem. Deze verschillen werken niet alleen door op individuele soorten, maar ook op de structuur van het voedselweb, het lichtklimaat en vele biogeochemische processen die in deze wateren plaatsvinden. Hieronder wordt dit nader toegelicht.

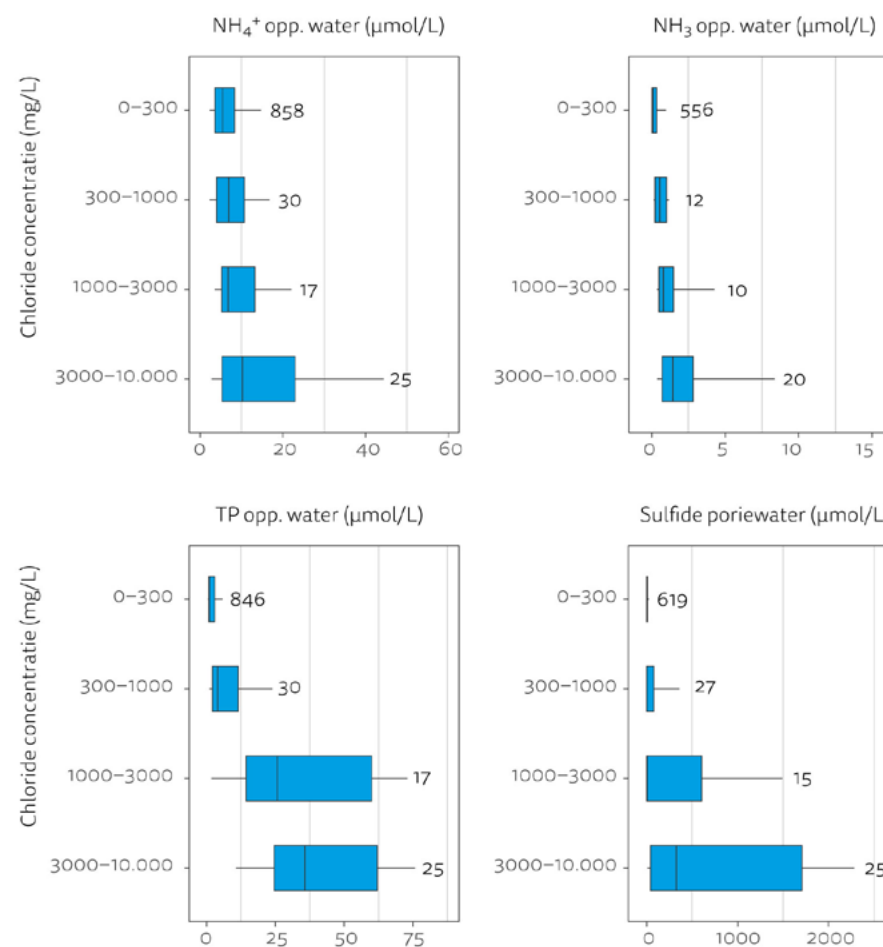
5.6 HOGERE NUTRIËNTENBESCHIKBAARHEID

De hoge fosfor- en ammoniumconcentraties kunnen door verschillende processen worden veroorzaakt. In brakke en mariene wateren zijn de sulfaatconcentraties van nature vele malen hoger dan in zoete wateren. Hierdoor bevindt zich veel gereduceerd zwavel in de waterbodem, wat zich deels als sulfide aan ijzer heeft gebonden. Hierdoor wordt een groot deel van het ijzer vastgelegd als ijzersulfide (waaronder pyriet), waardoor dit ijzer wordt onttrokken aan de ijzerkringloop en niet meer beschikbaar is om fosfaat te immobiliseren (zie hoofdstuk 3 Trofie, W&W). Mede hierdoor zijn de fosforconcentraties in (voormalig) brakke wateren vaak (veel) hoger dan in zoete wateren. Daarnaast komen er veel nutriënten vrij bij de versnelde afbraak van organisch materiaal in brakke waterbodems. Deze versnelde afbraak is eveneens het gevolg van de hoge sulfaatbeschikbaarheid in deze wateren. Ook worden veel brakke wateren gevoed door ammonium- en fosforrijk kwelwater, doordat dit sulfaatrijke water nutriëntenrijke veenlagen in de ondergrond heeft gepasseerd. Een andere oorzaak zijn pulsen met brak (oppervlakte)water, waardoor positief geladen ionen (zoals natrium en kalium) het NH_4^+ verdringen van het adsorptiecomplex in de waterbodem (Seitzinger *et al.*, 1991, Weston *et al.*, 2006; Van Dijk *et al.*, 2015).

Hoge ammoniumconcentraties kunnen ook het gevolg zijn van een verschuivende balans tussen afbraak en vorming van ammonium. In brakwater zijn de nitrificatiesnelheden vaak lager, waardoor ammonium minder snel in nitraat wordt omgezet en de NH_4^+ -concentraties in het oppervlaktewater kunnen oplopen (Joye & Hollibaugh 1995, Rysgaard *et al.*, 1999). Ook kan er in deze wateren sprake zijn van een verhoogde vorming van ammonium vanuit nitraat. Dit gebeurt via het proces van zogenoemde dissimilatieve nitraatreductie (DNRA) (Burgin & Hamilton 2007, 2008), dat juist gestimuleerd wordt door brakke en sulfiderijke condities (Senga *et al.*, 2006, Laverman *et al.*, 2007).

FIGUUR 5.5

Boxplots van ammonium (NH_4^+), ammoniak (NH_3) en totaal-fosfor (TP) in oppervlaktewater, en sulfideconcentraties in het poriewater van respectievelijk zoete, zwak brakke, matig brakke en sterk brakke wateren. De lijnen geven resp. de 10-, 25-, 50-, 75- en 90-percentiel waarden weer.



5.7 TOXICITEIT VAN AMMONIUM (NH_4) EN SULFIDEN

Hoge ammoniumconcentraties kunnen sneller tot toxiciteit van ammoniak leiden. Dit treedt vooral op bij een pH-waarden hoger dan 8, omdat dan een aanzienlijk deel van het ammonium wordt omgezet in ammoniak (zie hoofdstuk 7, W&W). Dit proces speelt juist een grote rol in brakke wateren, omdat de pH van deze wateren veelal hoger is dan in zoete wateren. Dit is het gevolg van de hoge zwavelbeschikbaarheid in deze systemen. In de waterbodem van brakke wateren wordt veel sulfide gevormd, dat zich vervolgens aan ijzer bindt. Aangezien dit een sterke binding is, wordt hierbij ijzer onttrokken aan de redoxcyclus van oxidatie- en reductieprocessen. Deze onttrekking heeft duidelijke gevolgen voor de pH van het water. Bij de oxidatie van ijzer komt er op de overgang van de waterbodem naar de waterlaag namelijk veel zuur (H^+ ionen) vrij, wat de buffercapaciteit en pH van het water verlaagt. Door de sterke binding van sulfiden aan ijzer is er in brakke wateren echter vaak nauwelijks ijzer beschikbaar dat geoxideerd kan worden, en kan er dus ook geen zuur vrijkomen door ijzeroxidatie. Mede hierdoor hebben brakke wateren vaak een beduidend hogere pH- en ammoniakconcentraties dan zoete wateren. Deze hoge pH kan ook veroorzaakt worden door de verwerking van kalkrijke klei in het sediment van deze wateren. Als gevolg hiervan groeien alle soorten die kenmerkend zijn voor sterk brakke wateren (> 3.000 mg chloride per liter) vrijwel exclusief bij hoge tot zeer hoge concentraties van bicarbonaat in het oppervlaktewater ($> 2500 - 4000$ μmol per liter) en pH-waarden hoger dan 8. Vanwege deze hoge pH zijn de concentraties van kooldioxide in het oppervlaktewater beduidend lager dan de drempelwaarde van $100(-200)$ μmol per liter voor CO_2 -opname door waterplanten. Dit betekent dat ondergedoken waterplanten in brakke wateren geheel zijn aangewezen op bicarbonaat als koolstofbron.

Tot slot kan toxiciteit van sulfiden optreden. Het sediment van zowel huidige als voormalige brakke wateren in Nederland is zeer rijk aan sulfide, met name in sterk brakke wateren ($3.000-10.000$ mg chloride per liter). In deze wateren kunnen de sulfideconcentraties oplopen tot piekwaarden van circa 2.000

μmol per liter (figuur 5.5). Dit terwijl sulfide al vanaf lage concentraties (in de orde van $10 - 30$ μmol per liter) in het sediment toxisch kan zijn (Lamers *et al.*, 2013). Deze hoge sulfideconcentraties zijn mede het gevolg van het hoge trofieniveau van deze wateren, waardoor er niet alleen veel sulfaat maar ook veel gemakkelijk afbreekbaar (reactief) organische stof beschikbaar is. Dit laatste is randvoorwaarde voor de omzetting van sulfaat naar sulfiden (en overigens ook voor de vorming van ammonium). Als er onvoldoende reactief organisch materiaal aanwezig is, dan wordt er weinig sulfide gevormd, ook bij een hoge sulfaatbeschikbaarheid.

De giftigheid van sulfide hangt ook af van de concentratie van opgelost ijzer in het poriewater. Zolang er voldoende opgelost ijzer beschikbaar is, wordt het geproduceerde sulfide direct aan ijzer gebonden en is er geen (giftig) vrij sulfide meer aanwezig. Veel brakke wateren hebben echter lage concentraties ijzer in het poriewater, waardoor de sulfideconcentraties al snel tot toxische waarden kunnen oplopen. Omdat sulfiden vooral in het sediment voorkomen, zijn deze met name giftig voor wortelende waterplanten (Lamers *et al.*, 2013). Deze toxiciteit is echter wel soort-specifiek. Veel brakwatersoorten verlagen de sulfide-concentraties door de uitstoot van zuurstof in de wortelzone, waardoor het sulfide wordt geoxideerd (Lamers *et al.*, 2013). Deze mechanismes werken natuurlijk voornamelijk als een soort met grote aantallen individuen aanwezig is en hiermee verhoudingsgewijs een grote invloed heeft op de wortelzone. Veel brakwatersoorten (zoals Brakwaterkransblad en *Ruppia*'s) zijn, mede hierdoor, tolerant tegen hoge concentraties van sulfiden, en regelmatig worden aangetroffen bij sulfide-concentraties hoger dan 1000 μmol per liter poriewater. Deze waarden staan in sterk contrast tot de tolerantiegrens van veel zoetwatersoorten, die veelal in de orde van $10 - 30$ μmol per liter ligt.

5.8 EFFECTEN OP DE STRUCTUUR VAN HET VOEDSELWEB

Brak water beïnvloedt niet alleen het voorkomen van individuele soorten, maar verandert ook de structuur van het voedselweb. Met name in Denemarken is veel onderzoek verricht naar de gecombineerde effecten van een toenemend

zoutgehalte en trofieniveau op het voedselweb in brakke wateren (Jeppesen *et al.*, 1994; 2007). Bij zoutgehaltes boven 1100 - 1400 mg chloride per liter worden grote watervlooien (zoals *Daphnia*) vervangen door kleine zoöplanktonsoorten (zoals Bosmina, calanoïde Copepoden en Rotiferen) (Van Geest *et al.*, 2022). In brak water kan ook Aasgarnaal (*Neomysis integer*) dominant worden, en dit is een belangrijke predator van grote watervlooien.

Deze verschuiving in zoöplanktonsamenstelling heeft grote gevolgen voor de helderheid van het water. *Daphnia*'s (en andere grote watervlooien) zijn namelijk in staat om de biomassa van algen laag te houden, ook als deze algen snel groeien. Bij hogere zoutgehaltes domineren weliswaar copepoden en radardiertjes, maar zij zijn minder efficiënte grazers, waardoor de algenbiomassa sterk kan toenemen. Wanneer de *Daphnia*'s verdwijnen, dan vermindert of verdwijnt dus de 'top down' controle op de algenbiomassa en kan het water eerder troebel worden. Het belangrijkste gevolg is dat - bij een toenemend zoutgehalte en gelijkblijvende nutriëntenbelasting - helder water kan omslaan naar troebel water boven waarden van 1.100 - 1.400 mg chloride per liter.

De drempelwaarde voor deze soortverschuiving ligt niet vast en hangt af van andere factoren, zoals het trofieniveau van het watersysteem. Voedselrijker water resulteert namelijk in hogere dichtheden van vissen en aasgarnalen (Jeppesen *et al.*, 1994), waardoor deze een hogere predatiedruk op *Daphnia*'s kunnen uitoefenen, wat in een lagere drempelwaarde resulteert voor omslag naar troebel water. Voor eutrofe brakke wateren in Denemarken ligt deze drempelwaarde rond 1.100 mg chloride per liter (Jeppesen *et al.*, 1994, 2007). Deze waarde komt goed overeen met de bovengrens van *Daphnia* in Nederlandse (eutrofe) brakke wateren, die in de range van 1.000 - 1.400 mg chloride per liter ligt. Deze drempelwaarde is relatief laag, en is het gevolg van een hoge visbiomassa (Van Geest *et al.*, 2022) in Deense en Nederlandse brakke wateren, waardoor de *Daphnia*'s worden gepredeerd door vis. *Daphnia* kan echter ook bij beduidend hogere zoutconcentraties voorkomen: *Daphnia magna* tolereert

zoutconcentraties tot circa 3700 mg chloride per liter. Deze soort is - vanwege zijn forse formaat - echter sterk gevoelig voor vispredatie, waardoor deze soort nauwelijks een rol van betekenis speelt in eutrofe brakke wateren (Jeppesen *et al.*, 1994). In voedselarmere brakke wateren ligt deze drempelwaarde mogelijk hoger, vanwege de lagere biomassa van vis en aasgarnalen in deze wateren. Onder deze condities kan de zouttolerante (en vispredatie gevoelige) *Daphnia magna* alsnog gaan domineren, waardoor de omslag naar troebel water pas bij 2200 - 3300 mg chloride optreedt. Vanwege de hoge trofiegraad van veel Nederlandse (en Deense) brakke wateren is het niet mogelijk om deze hypothese te toetsen.

FIGUUR 5.6

Aarvederkruid in een poel in de duinen. (Foto: Saxifraga - Ed Stikvoort)



5.9 MULTISTRESS

Blootstelling aan brak water kan de gevoeligheid voor andere stressoren vergroten. Een hoger zoutgehalte verhindert namelijk de groei van waterplanten (Munns & Tester, 2008), waardoor deze ook minder snel de negatieve gevolgen van andere stressoren kunnen opvangen. Zo kan de combinatie van zoutstress en eutrofiëring extra negatief uitpakken voor soorten, omdat beide de groei kunnen remmen. Soortgelijke effecten kunnen ook optreden bij de combinatie van eutrofiëring met sulfidetoxiciteit. Eutrofiëring vermindert namelijk de beschikbaarheid van licht voor ondergedoken waterplanten, waardoor de fotosynthetische activiteit vermindert. Dit leidt niet alleen tot een lagere groei, maar ook tot een verminderde beschikbaarheid van zuurstof dat via de wortels in de rhizosfeer kan worden gepompt. Veel planten van brakke wateren hebben deze zuurstofafgifte nodig, voor de ontgiftiging van sulfiden in de rhizosfeer. Door een verminderde zuurstofbeschikbaarheid zijn de planten dus minder goed in staat om sulfiden te ontgiften (Brodersen *et al.*, 2015; Van der Heide *et al.*, 2012). Veel zwak brakke wateren in Nederland liggen in akkerbouwgebieden met intensieve landbouw, en juist in deze gebieden speelt de combinatie van stressfactoren een grote rol. Naast eutrofiëring gaat het hierbij ook om de inlaat van zoetwater in het groeiseizoen, en het gebruik van bestrijdingsmiddelen.

Probleem in deze wateren is ook het verschil in snelheid van verzoeting tussen het oppervlaktewater en het onderliggende sediment. Bij toevoer van zoet water kan het zoutgehalte in het oppervlaktewater in snel tempo afnemen. Dit geldt echter niet voor de onderliggende waterbodem, waar de concentraties van zout en sulfaat nog lange tijd verhoogd zijn, ook als het bovenstaande oppervlaktewater beduidend zoeter is. Dit vergroot de kans op interne eutrofiering vanuit de waterbodem.

5.10 VEGETATIE

Dit hoofdstuk geeft een overzicht van de oorspronkelijke vegetatie in brakke wateren, inclusief de effecten van drukfactoren waaraan deze wateren

blootstaan. Probleem is echter dat we een incompleet beeld hebben van het ecologisch functioneren van brakke wateren in ongestoorde situaties. Tegenwoordig komen deze wateren vrijwel alleen nog maar binnendijks voor, en de kenmerken van deze wateren verschillen sterk met die van de oorspronkelijke situatie. Van oorsprong kwamen brakke wateren voor in de geleidelijke overgangszone van zoete naar zoute wateren. Het waren open systemen, waarin vissen en andere planten en dieren vrijuit konden migreren. De toevoer van (voedselrijke) kwel speelde toen vermoedelijk geen rol van betekenis, omdat deze wateren toen niet onder zeeniveau lagen. Deze condities verschillen sterk met de huidige situatie, zeker voor het binnendijks gebied. Brakke wateren zijn nu vaak klein en liggen sterk geïsoleerd van andere wateren in de omgeving. Bovendien liggen tegenwoordig veel van deze wateren onder zeeniveau, waardoor ze voedselrijk kwelwater vanuit de ondergrond ontvangen, met hoge concentraties van fosfor en ammonium. Vaak vertonen deze systemen ook onnatuurlijke schommelingen in het zoutgehalte, als gevolg van toevoer van zoet water van elders. Al deze factoren tezamen kunnen de groei van waterplanten sterk belemmeren.

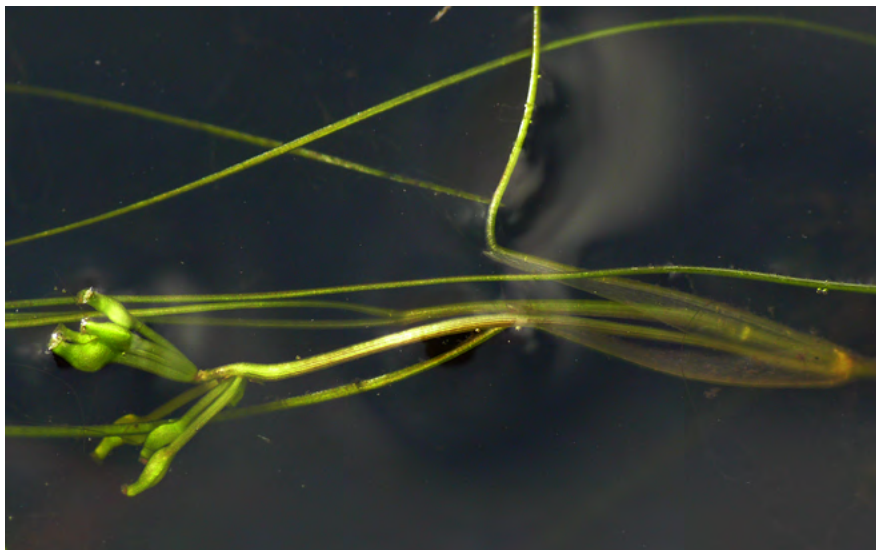
Wat betreft het referentiebeeld voor brakke wateren zijn er dus nog verschillende vragen. In onderstaande tekst bespreken we het ecologisch functioneren van brakke en verzoete wateren vanuit de kennis die nu beschikbaar is. Welke soorten zijn kenmerkend voor deze wateren, en wat zijn de bijbehorende abiotische condities? Welke effecten hebben drukfactoren op de vegetatie en levensgemeenschap in deze wateren. Op basis hiervan proberen we antwoord te geven waar kansen liggen voor deze wateren.

5.10.1 Sterk brakke wateren (> 3000 mg chloride per liter)

Er zijn slechts enkele plantensoorten die vrijwel exclusief gebonden zijn aan sterk brakke wateren; alleen *Ruppia*-soorten zijn vrijwel tot deze wateren beperkt. Ook Brakwaterkransblad kan bij chloride concentraties tot 5000 mg per liter groeien (Corillion, 1957), maar deze soort heeft zijn optimum bij (beduidend) lagere zoutgehaltes.

FIGUUR 5.7

Vegetaties met Snavelruppia. (Foto boven: Klaus van de Weyer; foto onder: Gerben van Geest)



In Nederland komen twee Ruppia soorten voor: Spiraalruppia (*Ruppia cirrhosa*) en Snavelruppia (*R. maritima*). Beide soorten zijn zeldzaam en groeien voornamelijk in binnendijkse brakke wateren. Het merendeel van de vindplaatsen ligt in het Deltagebied en in het Waddengebied (voornamelijk op Texel). Het zoutgehalte in deze wateren kan sterk variëren. In de winter is er weinig verdamping en wordt het water verdund met regenwater, waardoor het zoutgehalte afneemt. In de zomer daarentegen speelt verdamping een veel grotere rol, waardoor de zoutgehaltes sterk kunnen oplopen. Spiraalruppia staat doorgaans in zouter water dan Snavelruppia, en verdraagt ook hogere maxima, op sommige groeiplaatsen van Spiraalruppia kan het zoutgehalte tot 60 promille oplopen (Den Hartog, 1971); dit is bijna een tweemaal zo hoog als de saliniteit van zeewater. Dit verschilt sterk met Snavelruppia, die zoutgehaltes tot 15 promille verdraagt (Verhoeven, 1980). Vanwege de wisselingen in zoutgehalte zijn Ruppia begroeiingen uiterst soortenarm. In Nederland komen tegenwoordig alleen Schedefonteinkruid (*Stuckenia pectinata*) en Gesteelde zannichellia (*Zannichellia palustris pedicellata*) als regelmatige begeleider voor, mits de piekwaarden van het chloridegehalte niet hoger dan 8 -15 promille zijn. In het brakke laagveengebied ten noorden van Amsterdam werd Snavelruppia vroeger regelmatig vergezeld door Groot nimkruid (*Najas marina*). Van oorsprong is deze soort kenmerkend voor brakke laagveengebieden boven het IJ in Noord-Holland, maar door verzoeting is deze hier tegenwoordig vrijwel verdwenen (Schaminée *et al.*, 1995).

Kranswieren kunnen ook in brakke wateren groeien. Enkele soorten zijn kenmerkend voor brak water, zoals Kustkransblad (*Chara baltica*) en Brakwaterkransblad (*C. canescens*). In Nederland verdraagt Brakwaterkransblad tot 3.300 mg chloride per liter en is de presentie het hoogst tussen 800 en 3.000 mg per liter, terwijl relictvegetaties kunnen standhouden in zoete wateren, tot een minimumwaarde van 150 mg chloride per liter. Torn *et al.* (2004) vermelden voor Estland de hoogste presentie in oligohalien (300- 1000 mg chloride per liter) water en Langangen (1993) verkreeg in cultuur bij soortgelijke waarden eveneens de beste groei van deze soort. Overeenkomstig hiermee zijn Brakwaterkransblad en Kustkransblad in de dataset van dit project gevonden bij chloridewaardes tussen 600 - 1.000 mg per liter.

Vroeger werd Snavelruppia in Nederland soms vergezeld door bovengenoemde kranswiersoorten. Tegenwoordig komt deze soortencombinatie nog maar zelden voor. Dit is deels te wijten aan de toegenomen eutrofiering van de resterende brakke wateren. Veel van deze wateren kenmerken zich door hoge fosforconcentraties in het oppervlaktewater en hebben troebel water, terwijl bovengenoemde kranswiersoorten juist kenmerkend zijn voor helder water met een (zeer) lage nutriëntenbeschikbaarheid in het oppervlaktewater.

Naar alle waarschijnlijkheid zijn deze kranswiersoorten de afgelopen eeuw altijd al zeldzaam geweest in Nederland. De vindplaatsen in Nederland liggen geconcentreerd in de kop van Noord-Holland en Texel, en op andere plaatsen langs de kust komen deze soorten niet of nauwelijks voor, zowel nu als in het verleden. Waarschijnlijk kwamen voedselarmere condities in binnendijkse brakke wateren vroeger ook weinig voor. Veel brakke wateren ontvangen namelijk brak kwelwater dat voedselrijke veenlagen in de ondergrond heeft gepasseerd. Dit kwelwater bevat niet alleen veel zout, maar ook veel fosfor en ammonium, waardoor veel van deze wateren van nature eutroof zijn. De brakwaterkranswieren staan vaak op zandbodems, die beduidend voedselarmere zijn. Dit is een duidelijk verschil met Ruppia's, die meestal op voedselrijkere kleibodems worden aangetroffen. Hoewel Ruppia-soorten ook gevoelig zijn voor eutrofiering, worden ze in het veld bij aanzienlijk hogere fosforconcentraties aangetroffen dan bovengenoemde kranswiersoorten. Waarschijnlijk zijn deze kranswiersoorten veel meer gebonden aan wateren met zandbodems die gevoed worden door voedselarm kwelwater (dat niet door (voedselrijke) veenlagen heeft gestroomd). De afname van deze kranswieren is het gevolg van eutrofiering van deze wateren, in combinatie met een voortgaande verzoeting.

5.10.2 Zwak tot matig brakke wateren

Zwakke tot licht brakke wateren (300 - 3.000 mg chloride per liter) hebben in Nederland geen kenmerkende soorten. Alle soorten die in deze wateren zijn aangetroffen groeien ook in zoet milieu en bezitten een zekere tolerantie voor brak water. Uit de resultaten blijkt dat veel plantensoorten in Nederlandse

FIGUUR 5.8

Twee typische soorten van brak water, namelijk Brakwaterkransblad (boven) en Gesteelde zannichellia (onder). (Foto's: Klaus van de Weyer)



wateren afwezig zijn bij zoutgehaltes hoger dan 300 mg chloride per liter (Runhaar *et al.*, 1997; Barendregt (1993), Barendregt *et al.* (1991), Barendregt & Bootsma (1991) en De Lyon & Roelofs (1986). Dit veldpatroon is opvallend, omdat uit experimenteel onderzoek is gebleken dat veel zoetwatersoorten ook bij veel hogere zoutgehaltes kunnen groeien. Algemene soorten als Grof hoornblad, Gekroesd fonteinkruid, Tenger fonteinkruid, Grote kroosvaren en Veelwortelig kroos tolereren constante NaCl-concentraties tussen 5 en 10 g/L (~ 2700-5500 mg chloride/L), en soorten als Doorgroeid fonteinkruid, Schedefonteinkruid, Aarvederkruid, Klein kroos (*Lemna minor*) en Bultkroos zijn zelfs bestand zijn tegen NaCl-concentraties tot 10-15 g/L (~ 5500-8300 mg chloride/L; Moreira *et al.*, 2023). In andere landen zijn deze soorten ook in het veld bij relatief hoge zoutgehaltes aangetroffen. Veel waterplantensoorten die in Nederland vaak al verdwijnen bij zoutgehaltes hoger dan 300 mg chloride per liter, groeiden in de Oostzee tot chloride-concentraties in de range van 1400 - 2200 mg per liter (Luther, 1951).

Voorbeelden hiervan zijn Grote biesvaren (*Isoetes lacustris*), Kleine biesvaren (*Isoetes echinospora*), Oeverkruid (*Littorella uniflora*), Teer vederkruid (*Myriophyllum alterniflorum*), Gesteeld glaskroos (*Elatine hexandra*), Plat blaasjeskruid (*Utricularia intermedia*), Klein blaasjeskruid (*U. minor*) en Kleinste egelskop (*Sparganium natans*); dit zijn soorten die we in Nederland kennen van wateren met juist een heel laag zoutgehalte, zoals vennen. Ook soorten van matig voedselrijke laagveenwateren, zoals Stomp fonteinkruid (*Potamogeton obtusifolius*), Kransvederkruid (*Myriophyllum verticillatum*), Gele plomp (*Nuphar lutea*), Sterkranswier (*Nitellopsis obtusa*) en Aarvederkruid groeiden destijds in de Oostzee bij dergelijk hoge saliniteitswaarden.

5.11 KNELPUNTEN VOOR ECOLOGISCH FUNCTIONEREN

Deze verschillen roepen de vraag op waarom veel zoetwatersoorten in Nederlandse wateren al verdwijnen bij zoutgehaltes hoger dan 300 mg chloride per liter, terwijl dezelfde soorten in de Oostzee tot zoutgehaltes van 1000 - 1500 mg chloride per liter kunnen worden aangetroffen. Is dit een gevolg van de

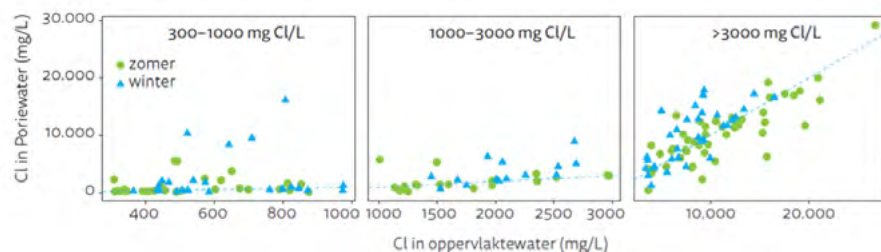
grotere fluctuaties in zoutgehalte van de Nederlandse wateren, of van factoren die hiermee samenhangen, zoals een hoge nutriëntenbeschikbaarheid, hoge concentraties van potentieel giftige stoffen, zoals sulfiden (in het sediment) en ammoniak (in het oppervlaktewater)?

De groeiplaatsen van bovengenoemde soorten in de Oostzee wijken nogal af van die in Nederlandse brakke wateren. Eén van de verschillen is de amplitude van de zoutfluctuaties tijdens het groeiseizoen. In de Oostzee zijn de fluctuaties van het zoutgehalte namelijk relatief klein. Deze situatie verschilt sterk van die in brakke wateren in Nederland, waar het zoutgehalte vaak juist sterk fluctueert. In brakke wateren in Nederland volgt het zoutgehalte van oorsprong een natuurlijk seizoensverloop, met hoge chlorideconcentraties in de (drogere) zomermaanden en lagere tijdens de (nattere) winter. De toename van het zoutgehalte tijdens de zomermaanden is niet alleen het gevolg van de hoeveelheid water die er verdampt, maar ook van de waterdiepte. In ondieper water is immers een kleiner watervolume beschikbaar om fluctuaties in zoutgehalte op te vangen, waardoor het zout hier vele malen sterker geconcentreerd kan worden. Juist deze fluctuaties hebben een sterk nivellerend effect op de soortenrijkdom van waterplanten, aangezien slechts een handjevol soorten hiertegen bestand zijn. Voorbeelden van deze soorten zijn Schedefonteinkruid en beide *Ruppia* soorten. Een extreem voorbeeld van indamping vond plaats in de droge zomer van 1959, in de Suzanna Inlaag aan de zuidkust van Schouwen. In deze zomer werden hier chlorideconcentraties gemeten tot circa 64.000 mg per liter (Den Hartog, 1971); dit zijn zoutconcentraties die circa tweemaal hoger zijn dan die van zeewater.

Een andere belangrijke stressor voor waterplanten in Nederlandse brakke wateren is de aanvoer van zoet (gebiedsvreemd) water tijdens het groeiseizoen. Dit gebeurt om de teelt van bepaalde landbouwgewassen mogelijk te maken. Deze aanvoer veroorzaakt onnatuurlijke fluctuaties in het oppervlaktewater, die negatief kunnen uitpakken voor waterplanten. Deze fluctuaties worden mede veroorzaakt door verschillen in zoutgehalte tussen het oppervlaktewater

FIGUUR 5.9

De chlorideconcentraties in het oppervlaktewater en poriewater van verschillende brakke wateren in Nederland. De x-as geeft de chlorideconcentratie in het poriewater van de waterbodem weer, de y-as de corresponderende concentratie in het oppervlaktewater. De stippellijn geeft de 1:1 lijn tussen oppervlaktewater en poriewater weer. Naar Van Dijk *et al.* (2022).



en het onderliggende sediment. In veel brakke binnenwateren in Nederland is het zoutgehalte in de waterbodem namelijk 1000 tot 15.000 mg chloride per liter hoger dan in het bovenstaande oppervlaktewater, zoals figuur 5.9 laat zien. De hogere zoutgehalten in waterbodems zijn vaak het gevolg van brakke kwel, maar kunnen ook veroorzaakt worden door een fluctuerend zoutgehalte van het bovenstaande oppervlaktewater. Waterbodems worden namelijk sneller brak dan dat ze verzoeten en ze behouden dus nog lange tijd hun brakke karakter, ook als het bovenstaande oppervlaktewater is verzoet (Van Dijk *et al.*, 2015).

Deze verschillen in zoutgehalte tussen oppervlaktewater en sediment zijn van grote invloed op de groei van waterplanten. Experimenteel onderzoek met twee relatief zouttolerante soorten (Smalle waterpest en Aarvederkruid) toonde aan dat wortels en bovengrondse delen van deze soorten de hoogste biomassa bereikten wanneer de zoutconcentraties in het oppervlaktewater (~ 1500 mg chloride per liter) overeenkwamen met die in het sediment (Velthuis *et al.*, 2023). Vermoedelijk kunnen deze soorten de verschillen in osmotische druk

tussen wortels en bovengrondse delen moeilijk overbruggen als het zoutgehalte tussen water en sediment sterk verschilt, waardoor groeiremming optreedt. Het is echter onbekend vanaf welke verschillen in zoutconcentratie tussen oppervlaktewater en waterbodem deze effecten optreden.

De grote fluctuaties in zoutgehalte in Nederlandse brakke wateren bieden ook een verklaring voor de verschillen in zouttolerantie van soorten van Nederlandse standplaatsen in vergelijking tot die in de Oostzee. In het laatstgenoemde systeem zijn de jaarlijkse fluctuaties in zoutgehalte namelijk veel kleiner, en het is daarom aannemelijk dat veel zogeheten zoetwatersoorten in Nederland om deze reden tot beduidend hogere zoutgehalten kunnen groeien in de Oostzee. De afwezigheid van deze soorten in Nederland kan echter ook het gevolg zijn van de aanwezigheid van natuurlijke toxische stoffen in Nederlandse wateren, zoals sulfiden (in het sediment) en ammoniak (in het oppervlaktewater).

Veel brakwatersoorten zijn namelijk tolerant voor hoge concentraties van sulfiden in het poriewater. Verschillende brakwatersoorten kunnen worden aangetroffen bij sulfide-concentraties tot 1000 μmol per liter bodemvocht, en deze concentraties staan in schril contrast met de tolerantiegrens van veel zoetwatersoorten, die veelal in de orde van 10 - 30 μmol per liter ligt. Eenzelfde verhaal gaat op voor ammoniak in het oppervlaktewater, waarvan de concentraties in brakke wateren ook sterk kan oplopen. Op dit ogenblik is het relatieve belang van deze factoren nog onbekend.

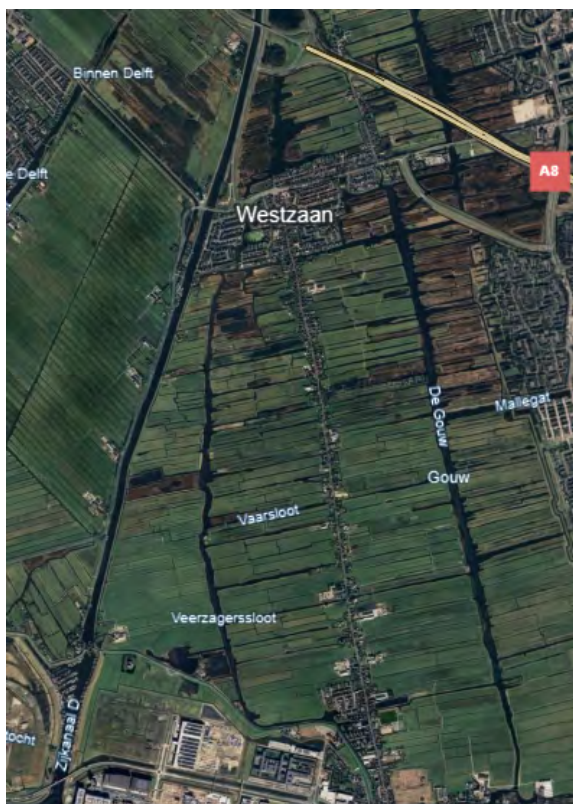
De hydrologie van de binnendijkse gebieden in het kustgebied is door de mensenhand sterk gewijzigd. Net als in het laagveen- en rivierengebied spelen hier ook de problemen rond de omkering van de hoogteligging van het landschap. Oorspronkelijk lagen veel binnendijkse natuurgebieden in de lage delen van de polder. In deze polders werd een hoog waterpeil gehandhaafd, waardoor er weinig tot geen bodemdaling optrad. In de omringende landbouwgronden daarentegen werden de waterpeilen wel

steeds verder verlaagd, wat gepaard ging met een steeds verdere daling en inklinking van de bodem. Dit is een belangrijk knelpunt voor het beheer. Vanwege de oorspronkelijke lage ligging ontvingen deze gebieden vroeger vaak (brak) kwelwater, maar tegenwoordig treedt hier juist wegzijging op, doordat veel water weglekt naar omliggende lager gelegen polders. Als reactie hebben beheerders vaak ingezet op het beter vasthouden van water in deze natuurgebieden, maar dit zal in een verdere verzoeting resulteren, omdat er immers vooral regenwater wordt vastgehouden. Voor het beheer is het dus belangrijk om te weten wat de bron van het brakke water is, en in hoeverre kwel of wegzijging optreedt.

FIGUUR 5.10

Polder Westzaan is één van de gebieden in Noord-Holland die men wil verbrakken.

(Foto: Google Maps)



Verzoeting is overigens een algemeen probleem voor licht brakke wateren. In gebieden waar geen toevoer van brak water (meer) plaatsvindt. Hierdoor zullen verzoete brakke wateren steeds meer de eigenschappen van zoete wateren krijgen. De snelheid waarmee dit gebeurt, hangt sterk af van de uitgangssituatie en de verblijftijd van het water. Dit geldt bijvoorbeeld voor een groot deel van de Noord-Hollandse brakwatervenen, die tegenwoordig voor een groot deel geen toevoer meer krijgen van brak grond- of oppervlaktewater. Deze wateren zijn sterk verzoet nadat de toevoer van brak oppervlaktewater afnam door de aanleg van de Afsluitdijk in 1932. Hierbij nam het zoutgehalte in het oppervlaktewater al binnen enkele jaren af, waardoor typische brakwatersoorten als Snavelruppia en Fijn hoornblad (*Ceratophyllum submersum*) inmiddels vrijwel zijn verdwenen. De veenbodems behouden echter nog decennialang hoge zwavel- en zoutconcentraties, waardoor de opmars van zoetwatersoorten als Gele plomp en Drijvend fonteinkruid (*Potamogeton natans*) relatief traag verloopt, al neemt de verspreiding van deze soorten in recente jaren wel duidelijk toe (Van 't Veer *et al.*, 2012). In dit gebied zitten water- en natuurbeheerders met een dilemma. Het gebied is inmiddels zo ver verzoet dat het zijn brakwatersoorten reeds grotendeels verloren heeft, maar door de zwavelrijke en licht brakke waterbodem lukt het niet om de doelen voor zoete laagveenwateren te realiseren. Daarbovenop komt de hoge mate van eutrofiëring van het boezemsysteem waar deze gebieden door gevoed worden. In sommige van deze gebieden onderzoekt men de mogelijkheid om het systeem opnieuw te verbrakken, omdat dit de enige mogelijkheid lijkt om de waterkwaliteitsproblemen het hoofd te bieden.

➤ HOOFDSTUK 6 ZEEGRASSEN

Auteurs: Gerben van Geest, Marieke van Katwijk

6



Foto: Waddenzee nabij Griend

6.1 INLEIDING

Zeegrassen zijn planten die zijn aangepast aan het onderwaterleven in brakke en zoute wateren. In onze streken zijn dit de enige vaatplanten die permanent in zeewater kunnen groeien. In Nederland komen twee soorten zee gras voor, Groot zee gras (*Zostera marina*) en Klein zee gras (*Z. noltii*). Beide soorten kwamen vroeger talrijk in de Waddenzee voor, als ook in de zuidwestelijke Delta. Aan het begin van de vorige eeuw groeide Groot Zee gras in uitgestrekte velden in de Waddenzee, tot een oppervlak van 15 vierkante kilometer. Deze vegetaties vormden een eigen leefomgeving die door veel dieren gebruikt werden, bijvoorbeeld als paai- of voedselgebied, of als schuilplaats tegen predatie. Voor bepaalde soorten in de Waddenzee waren deze zee grasvelden onmisbaar. De Zeestekelbaars (*Spinachia spinachia*) nestelde bijvoorbeeld in deze vegetatie, en ook de Adderzeenaald (*Entelurus aequoreus*) en de slakkensoorten Scheefhoren (*Lacuna vincta*) en Vliezig drijfhoortje (*Rissoa membranacea*) kwamen alleen hier voor (Van Goor, 2019). Het zee gras zelf vormde ook een belangrijke voedselbron voor diverse vogelsoorten, zoals Rotganzen en Smienten. Later onderzoek heeft aangetoond dat zee grasvelden ook een belangrijke functie vervullen voor de vastlegging van nutriënten en koolstof in het systeem. Zo leggen zee grasvelden veel koolstof vast en dempen ze golfslag waardoor ze ook van belang kunnen zijn voor kustbescherming (Nordlund *et al.*, 2016).

De afgelopen eeuw is het areaal van zee gras in Nederlandse wateren sterk gekrompen. In de Waddenzee verdwenen de ondergedoken zee grasvelden na de voltooiing van de Afsluitdijk in 1932. Dit was deels het gevolg van de afsluiting van de Zuiderzee, in combinatie met een ziekte (de zogeheten ‘wasting disease’) die in die jaren in het gehele Noord-Atlantische gebied in zee grasvelden optrad. In latere decennia herstelde Groot zee gras zich in omringende landen, maar in de Nederlandse Waddenzee bleef dit herstel achterwege (Van Katwijk *et al.*, 2024). Ook in het Deltagebied zijn zee grassen sterk afgenomen, hoewel er, voor de aanleg van de Deltawerken, nooit sprake is geweest van ondergedoken zee grasvelden behalve in het havenkanaal van Goes (Beeftink, 1965; Wolff *et al.*, 1967). Aanvankelijk wist Groot zee gras te profiteren van de afdamming van de

Grevelingen en het Veerse Meer, maar in latere jaren zijn deze populaties alsnog verdwenen (Van Avesaath *et al.*, 2014; Prins *et al.*, 2015, Van Katwijk *et al.*, 2023). Deze soort groeit nu alleen met een klein aantal exemplaren in de Oosterschelde (nabij Bruinisse), en Klein zee gras beperkt zich nu tot aantal veldjes in de Oosterschelde.

Dit hoofdstuk geeft een overzicht van de ecologische preferenties van beide zee grassoorten. Ook bespreekt het kort de trends in de Waddenzee en zuidwestelijke Delta, en gaat het nader in op de randvoorwaarden voor ecologisch herstel.

6.2 ECOLOGISCH PROFIEL VAN ZEEGRASSEN

6.2.1 Groot zee gras

Groot zee gras groeit aan de zee kusten van het noordelijk halfrond. Het verspreidingsgebied omvat een brede gradiënt in klimaatzones: in Europa groeit het vanaf de Middellandse Zee tot in het noorden van Noorwegen, aan de randen van de poolstreken. Groot zee gras groeit hier in twee vormen: een meerjarige, robuuste vorm met brede bladeren die vanaf even boven de gemiddelde laagwaterlijn en lager groeit, en een voornamelijk eenjarige, flexibele vorm met smallere bladeren, die alleen op regelmatig droogvallende getijdenplaten (het zogeheten intertidaal) groeit (Van Katwijk *et al.*, 2000; Van Katwijk & Van Tussenbroek, 2023).

De meerjarige, robuuste vorm vormde vroeger in de Nederlandse Westelijke Waddenzee uitgestrekte velden. Karteringen en schattingen uit de jaren 1869, 1915 en 1931 rapporteren respectievelijk circa 70, 150 en 120 km² (Oudemans *et al.*, 1870; van Goor, 1919; Reigersman *et al.*, 1939). Dit betrof voornamelijk permanent ondergedoken vegetaties van Groot zee gras. De vegetatie bestond uit vrij stevige planten waarvan het onderste deel rechtop bleef staan bij droogval. Door deze groeiwijze waren de planten goed bestand tegen waterdynamiek, maar slecht tegen tijdelijke droogval (Van Katwijk *et al.*, 2000). In de jaren dertig van voorgaande eeuw is deze ondergedoken vorm in de Nederlandse Waddenzee

uitgestorven. Op sommige plaatsen heeft het zich hersteld na de *wasting disease* (bijvoorbeeld in Frankrijk, zie Godet *et al.*, 2008); op andere plekken is het teruggekeerd na grootschalige uitzaai, zoals in Virginia Bays in de Verenigde Staten (Orth *et al.*, 2020). In de Oostzee werd deze vorm minder aangetast door *wasting disease*, maar dit gebied is het later wel achteruit gegaan als gevolg van eutrofiering (zie bijv. Moksnes *et al.*, 2018). De **flexibele vorm** van Groot Zeegras is kenmerkend voor getijdenplaten. Bij laagwater liggen deze planten plat op de wadbodem, waardoor ze minder snel uitdrogen. Dit type is meestal eenjarig, en moet zich dus ieder jaar opnieuw vanuit zaad vestigen. Er bestaan ook **tussenvormen** tussen de robuuste en flexibele vorm. Voorbeelden hiervan waren de populaties in het Veerse Meer en de Grevelingen. In de jaren 1960-1980 zijn deze wateren afgedamd, waardoor het getij verdween. De zeegrasvelden die voorheen op getijdenplaten in deze wateren lagen, kwamen hierdoor permanent onder water. De planten in deze velden bleven aanwezig en behielden hun flexibele groeivorm. Wel traden veranderingen op in hun groeistrategie: de planten in de Grevelingen werden meerjarig, terwijl de planten in het Veerse Meer eenjarig bleven (Beeftink, 1965; Van Lent & Verschuure, 1994a; Van Katwijk & Van Tussenbroek, 2023).

FIGUUR 6.1

Groot zeegras (Foto: Waardenburg Ecology)



6.2.2 Klein zeegras

Klein zeegras groeit aan de kusten van Europa en Noord-Afrika (zuidelijk tot Mauritanië) en oostelijk tot in de Kaspische Zee. In Nederland komt Klein zeegras voor in de Waddenzee (en dan met name langs de Groninger waddenkust) en in de Oosterschelde. Vóór de eutrofiëring van de jaren 1970-1980 groeiden er ook goed ontwikkelde velden op het Balgzand (nabij Den Helder) en aan de zuidkant van Terschelling (vanaf Hoorn tot ver voorbij de Wierschuur, Mörzer Bruijns & Tanis, 1955). In de Nederlandse Waddenzee was het totale oppervlak van Klein zeegras echter beperkt; dit in tegenstelling tot de Duitse Waddenzee bij Nordfriesland, waar grote delen van het intergetijdengebied (zowel vroeger als nu) bedekt zijn met deze soort (Dolch *et al.*, 2017; Van Katwijk *et al.*, 2024). In de Oosterschelde groeiden in het verleden ook grote en dichtbegroeide velden van deze soort (bijv.. Jacobs *et al.*, 1983, Van Lent & Verschuure 1994a); tegenwoordig is dit oppervlak beperkt tot circa tien veldjes (MWTL; Giesen *et al.*, 2015).

6.2.3 Abiotische preferenties

Onderstaand wordt een overzicht gegeven van de abiotische randvoorwaarden voor de vestiging, groei en overleving van beide zeegrassensoorten.

Saliniteit

Groot zeegras komt in noordwest-Europa doorgaans voor tussen 5 en 35 saliniteit, en Klein zeegras tussen 10 en 35 saliniteit (Van der Heide *et al.*, 2009). Voor Groot zeegras ligt het optimum in de range van 10 en 25 (Nejrup *et al.*, 2008). Bij hogere saliniteitswaarden (in de range 26-34) is de groei licht geremd (Kamermans *et al.*, 1999; Van Katwijk *et al.*, 1999), waardoor de planten gevoeliger worden voor andere stressfactoren. In een experiment met Groot zeegras vormde de planten bij een saliniteit van 22 meer scheuten en bladeren en een hogere ondergrondse biomassa dan bij een saliniteit van 32 (Kamermans *et al.*, 1998). Deze respons verklaart ook de geringere kolonisatiediepte van Groot zeegras in Denemarken bij een saliniteit hoger dan 20 (De Jong en De Jonge, 1989). Omgekeerd leidt een verlaagd zoutgehalte tot een sterkere groei waardoor

eutrofiëring aanvankelijk tot extra groei leidt; dit verklaart de aanwezigheid van zeegras in estuaria met een relatief hoge stikstofbelasting (bijvoorbeeld in de Eemsmonding, Van Katwijk *et al.*, 1999; 2024).

Het zoutgehalte heeft ook invloed op de kieming van zaden en overleving van kiemplanten. In een experiment met zaden die waren verzameld nabij de Zandkreek (Oosterschelde) kiemden beide soorten beter bij lage zoutgehaltes (Hootsman *et al.*, 1987). Een saliniteit hoger dan 10 (5,5 g chloride per liter) verminderde de kieming en vanaf 20 (11 g chloride per liter) trad er vrijwel geen kieming meer op. Deze respons verschilt echter tussen populaties. In latere experimenten is bijvoorbeeld ook nog enige kieming vastgesteld in zout water met planten van Terschelling (van Katwijk *et al.*, 2023) en in het veld wordt eveneens kieming waargenomen bij hoge zoutgehaltes, bijvoorbeeld in de Waddenzee op Balgzand (Van Katwijk & Wijgengangs, 2004), en in de Oosterschelde en Grevelingen, (Van Lent & Verschuure, 1994a).

Bovengenoemde verschillen in respons op zoutgehalte berusten deels op genetische verschillen tussen populaties. Voor Groot Zeegras zijn in de literatuur meerdere klonen beschreven met verschillende tolerantiegrenzen voor zout. Zo kiemden de zaden slechter bij een hoger zoutgehalte dan de locaties waar het zaad was verzameld (Hootsman *et al.*, 1987), en tijdens groeiproeven in het laboratorium waren planten afkomstig uit mariene milieu beter bestand tegen hoge zoutgehaltes dan 'estuariene' planten die bij een lager zoutgehalte groeiden (Van Katwijk *et al.*, 1999). In de Grevelingen is er tijdens een periode met dalende zoutgehaltes zelfs selectie opgetreden van een ecotype dat minder zouttolerant was. Toen mogelijk het zoutgehalte in latere jaren weer steeg bleef herstel van zeegras uit, ondanks dat de waterkwaliteit goed was (Van Katwijk *et al.*, 2023). Ook voor Klein zeegras zijn er verschillen in zouttolerantie vastgesteld. Zo groeiden Spaanse planten beter in een zouter milieu dan Nederlandse planten (saliniteit 35‰ werd getest tegen saliniteit 15‰, Vermaat *et al.*, 2000). In een iets kleinere zoutgradiënt (saliniteit variërend tussen 25-35) in een kleiner geografisch bereik (noord-Frankrijk, Nederland, noord-Duitsland)

waren er echter geen verschillen tussen populaties van verschillende herkomst (Suykerbuyk *et al.*, 2018).

Waterdiepte en hoogteligging

Van beide soorten zijn gegevens voorhanden over de range van waterdieptes waar zij kunnen groeien. Deze resultaten zijn echter vaak slecht vertaalbaar naar andere gebieden, omdat gegevens over de helderheid van het water en amplitude van het getijslag vaak niet worden vermeld. In het Deltagebied groeide Groot zeegras in de range van 30 - 150 cm beneden GHW. Voor de Oosterschelde is voor de aanleg van de Oosterschelddam een range gevonden van NAP -0.75 tot +0.35 m (Beeftink, 1965). In de Nederlandse Waddenzee groeit het droogvallend zeegras doorgaans tussen +0.15 en -0.20 m NAP; aanplanten daarboven drogen uit, en diepere aanplanten verdwijnen of kwijnen weg (Van Katwijk & Hermus, 2000; Bos & Van Katwijk, 2007). Als er beschutting is, groeit het zeegras soms dieper (bijvoorbeeld in Noord-Friesland) (Van Katwijk *et al.*, 2000; Van Katwijk & Hermus, 2000). De ondergedoken velden van Groot zeegras groeiden in de Waddenzee tot grofweg 1 à 2 meter onder de gemiddelde laagwaterlijn, met uitschieters tot 3-4 meter (ongepubliceerde data Reigersman *et al.*, 1939). De ondergedoken velden in de Grevelingen groeiden tot een maximale diepte van circa 5,2 m (De Jong en De Jonge, 1989; Nienhuis, 1996).

FIGUUR 6.2

Klein zeegras (Foto: Waardenburg Ecology)



Gegevens over de standplaatshoogte van groeiplaatsen van Klein zee gras zijn schaars. In Nederland groeit deze soort alleen in het middelste gedeelte van de intergetijdenzone, net als de eenjarige vorm van Groot zee gras. Voor het deltagebied is wel enige informatie beschikbaar. Beeftink (1965) geeft als hoogte "van ongeveer halftij tot 15 - 70 cm beneden GHW". De Jong (pers. med.) vond voor de Oosterschelde een range van ca NAP -0.65 tot +0.80 m. Wanneer deze laatste range wordt vergeleken met de overspoelingsgegevens uit de Oosterschelde in de jaren voor de aanleg van de Oosterscheldedam (oorspronkelijk getij), dan blijkt daaruit dat Klein zee gras hoogstwaarschijnlijk bij ieder hoogwater overspoeld werd (De Jonge & De Jonge, 1989). Deze zonering verschilt echter ook tussen geografische locaties: in Bretagne en verder zuidelijk, als ook in Groot-Brittannië langs het Kanaal komt Klein zee gras ook bij de laagwaterlijn voor, en nog verder zuidelijk groeit deze soort zelfs permanent onder water. Uit experimenten is gebleken dat Nederlandse planten ook permanent ondergedoken kunnen groeien; waarschijnlijk is groei van ondergedoken Klein zee gras in permanent water in Nederland niet mogelijk, vanwege de hoge sedimentdynamiek op deze plaatsen (Suykerbuyk *et al.*, 2018). In de middelste zone van het intergetijdengebied kunnen beide zee grassoorten ook gezamenlijk voorkomen. Soms treedt er dan een duidelijke mozaïekpatroon op, waarbij Groot zee gras in de lagere delen groeit, en Klein zee gras de hogere delen prefereert (Den Hartog & Van der Velde, 1970). Een volledige gemengde vegetatie van beide soorten kan ook optreden; dit was in het verleden het geval in de Oosterschelde (Jacobs *et al.*, 1983). In deze gemengde vegetaties faciliteert Klein zee gras mogelijk de groei en overleving van Groot zee gras. De eerstgenoemde soort kan met zijn dichte begroeiing namelijk veel water vasthouden, waardoor Groot zee gras tijdens laagwater minder sterk uitdroogt (Maxwell *et al.*, 2017).

Op de getijdenplaten kan ook een repeterende kolonisatiecyclus in de tijd ontstaan, doordat erosie en sedimentatie elkaar op langere termijn in evenwicht houden. In de Oosterschelde en de Waddenzee vertonen begroeiingen van Klein zee gras vaak een golvend oppervlak met bultjes en slenken. Doordat de planten

zelf slib invangen, versterken zij dit proces. Wordt dit reliëf niet door grazende watervogels of ijsgang teniet gedaan, dan groeien de bulten tenslotte uit tot een hoogte waarbij Klein zee gras door uitdroging verdwijnt. Vervolgens worden deze bulten door erosie afgevlakt, waarna de cyclus weer van vooraf aan begint (Den Hartog & Van der Velde, 1970; Van der Heide *et al.*, 2012). Soortgelijke processen werden ook waargenomen in een Groot zee grasaanplant in de Waddenzee (Gräfnings *et al.*, 2023a)

Droogvalduur

Beide soorten zee gras groeien in het intergetijdengebied bij een droogvalduur tussen 40 - 65% (De Jong *et al.*, 2005, zie ook Jacobs *et al.*, 1983, Van Katwijk & Hermus 2000, Leuschner *et al.*, 1998, Suykerbuyk *et al.*, 2018). Droogvalduur, die is afgeleid van de getijcurve en hoogteligging, wordt niet op elke plek hetzelfde ervaren als droogte door de plant. Dit komt bijvoorbeeld omdat er bij eb vanuit de omringende getijdeplaten en schorren nog enige tijd water afvloeit over een zee grasveld, en deze nalevering kan verschillen per locatie. Of er is sprake van waterretentie: in de aangeplante zee grasvelden bij Griend bijvoorbeeld, bleek een achterblijvend dun laagje water tijdens eb een belangrijke overlevingsfactor tijdens hittegolven: de planten droogden hierdoor minder snel uit en bleven ook koeler (Gräfnings *et al.*, 2023b). Als gevolg hiervan werden de planten in natte proefvlakken tweemaal zo groot als in droge proefvlakken. De omvang van de zee grasvelden speelt hierbij een belangrijke rol: grotere velden blijven namelijk langer nat. Dit komt omdat een groter veld vooral aan de randen zand en slib invangt. Hierdoor ontstaat een verhoging rond het veld, waar water in bleef staan. Schaalniveau speelt dus een belangrijke rol: in grotere velden is er dus meer kans op succesvol herstel (Gräfnings *et al.*, 2023b). Hetzelfde kan gebeuren als gevolg van het bladerdek zelf: de blaadjes houden een laag water vast (Fox, 1996). Ook het microreliëf heeft invloed: op de hogere delen van de getijdenplaten in de Oosterschelde groeit Klein zee gras vaak vanuit een nat slenkje naar bestaande bultjes uit. Doordat de blaadjes dichter worden kunnen ze dan het vocht beter vasthouden. In de diepere dalen groeit Klein zee gras hier vaak uitsluitend op de bulten (Suykerbuyk *et al.*, 2016a, 2018).

De drempelwaarden voor droogvalduur zijn ook afhankelijk van de mate van beschutting en het klimaat. De ondergrens wordt bepaald door water- en sedimentdynamiek. Als er beschutting is dan kunnen ze iets dieper (bij lagere droogvalduur) groeien, omdat de planten dan aan minder water- en sedimentdynamiek blootstaan (Van Katwijk & Hermus, 2000). In lijn hiermee kunnen ze in een natter klimaat juist iets hoger in de zonering groeien, omdat de planten dan minder snel uitdrogen; dit geldt ook voor meerjarig Groot zeegras (Van Katwijk & Van Tussenbroek, 2023).

Stroming

De groei van zeegrassen is ook afhankelijk van de stroomsnelheid. Zeegrassen produceren namelijk meer biomassa wanneer het water enigszins stroomt (Wijgersgangs & De Jong, 1999). Deze stroming ververst het water rondom de bladeren, waardoor deze efficiënter voedingsstoffen vanuit het water kunnen opnemen. Deze positieve relatie treedt alleen op bij stroomsnelheden tot 0,5 meter per seconde (Conover, 1968 in Wijgersgangs & de Jong, 1999); bij hogere stroomsnelheden neemt de biomassaproductie juist sterk af. De sterke stroming bemoeilijkt dan de nutriëntopname door de bladeren, waardoor de groei aanzienlijk trager verloopt (Wijgersgangs & De Jong, 1999). Dit positieve effect treedt alleen op wanneer de waterstroom vanuit één richting komt en bij verandering van getij 180 graden draait. Wanneer de stroming vanuit meerdere hoeken komt (zoals bij golven), dan worden de bladeren alle kanten opgeslingerd, en scheuren de bladeren vanaf de basis in, waarna ze van de wortels losraken (Wijgersgangs & De Jong, 1999). Dit wordt ook waargenomen bij aanplanten die te diep zijn aangeplant, waardoor ze aan een te grote waterdynamiek blootstaan (Schanz & Asmus 2003; Bos & Van Katwijk, 2007; Rehlmeier *et al.*, 2024; pers. obs. Marieke van Katwijk).

Golfwerking

De ondergrens van zeegras op getijdenplaten (het intertidaal) wordt doorgaans bepaald door water- en sedimentdynamiek; dit geldt zowel voor Groot als Klein zeegras (e.g. Han *et al.*, 2012; Suykerbuyk *et al.* 2012, 2016a; Van Katwijk

FIGUUR 6.3

Klein zeegras op het Uithuizerwad in Groningen. (Foto: Waardenburg Ecology)



& Hermus, 2000). Ook experimenteel is het negatieve effect van golfwerking op zeegras vastgesteld (La Nafie *et al.*, 2012). Uit deze experimenten bleek eveneens dat de combinatie van golfwerking met verhoogde nutriënten concentraties zeer schadelijk is voor Klein zeegras (La Nafie *et al.*, 2012; Folmer *et al.*, 2016). Negatieve effecten van golfwerking starten bij een maximum golfsnelheid van 0,2 m/s, en boven 0,4 - 0,5 m/s maximum orbitaalsnelheid kan zeegras niet voorkomen (Conover, 1968; De Jong *et al.*, 2005). Bij toepassen van bodemstabilisatie, in schelpenbanken of in oude compacte kleibanken kan ook een hogere waterdynamiek worden verdragen (Van Katwijk & Hermus, 2000; Reise & Kohlus, 2008; Suykerbuyk *et al.*, 2016a; Temmink *et al.*, 2020).

Nutriënten

Nutriënten kunnen op verschillende manieren van invloed zijn op zeegrassen (Burkholder *et al.*, 2007). Eutrofiering stimuleert algengroei en vermindert de beschikbaarheid van licht voor zeegrassen. Deze lichtafname is niet alleen het gevolg van een toename van (vrij zwevend) fytoplankton in de waterkolom, maar ook van de (vastgehechte) epifytische algen op de bladeren en van macroalgen die tussen het zeegras groeien of ernaartoe drijven. Voor droogvallend zeegras speelt het doorzicht van het water (en dus de dichtheid van fytoplankton) echter niet zo'n grote rol. Uit zowel veldonderzoek als experimenteel werk is gebleken dat bij toenemende nutriëntenbelasting de epifytenbiomassa op de bladeren sterk kan toenemen (Kemp *et al.*, 1983; Philippart, 1995). Wanneer deze epifyten niet worden verwijderd, dan nemen deze een aanzienlijk deel van het beschikbare licht voor de zeegrassen weg, ook wanneer het water helder is. Nog belangrijker is de rol van macroalgen: deze groeien tussen en over het zeegras, en als ze losraken drijven ze vaak naar plekken waar zeegras staat en kunnen de vegetatie bedekken. In tijdseries van de internationale Waddenzee is er een omgekeerd evenredig verband tussen macroalgen en zeegras waargenomen, zowel in Noord-Friesland en het Ems-Jade gebied. Meer macroalgen gaan hier dus gepaard met minder zeegras (van Katwijk *et al.*, 2024).

Daarnaast wordt de verspreiding van zeegras sterk gestuurd door interacties tussen sedimentdynamiek en eutrofiëring. Op plaatsen die te dynamisch zijn qua golven en stroming kunnen planten voorkomen die zich als toevalstreffer hebben gevestigd (tijdens een luwe periode op een lokaal luwe plek). In eerste instantie ontwikkelen deze planten zich vaak heel fraai, maar in het daaropvolgende jaar zijn ze vaak weer verdwenen vanwege de hoge dynamiek. Op plaatsen die luw genoeg zijn voor massale zeegrasvestiging, hopen zich onder geëutrofiëerde omstandigheden vaak macroalgen op, die aan het eind van de zomer afsterven. Hierdoor kunnen de sulfide- en ammoniumconcentraties hoog oplopen, niet alleen in het sediment, maar ook in de onderste waterlaag. Dit overleven de wortels van de planten niet, waardoor de planten afsterven voordat ze zaden kunnen vormen (Van Katwijk *et al.*, 2009; 2010). In

voedselarmere gebieden zijn dergelijke luwe plekken wel geschikt voor zeegras omdat er minder macroalgen zijn, zoals in de noordelijke Waddenzee. Dit is een belangrijke reden waarom het succes van herstelprojecten in eutrofe wateren zeer ongewis is (Van Katwijk *et al.*, 2024). We noemen dit ook wel habitat squeezeing: in stormachtige jaren zijn de beschutte plekken in het voordeel voor zeegras, terwijl in rustige jaren juist de geëxponeerde plekken gunstiger zijn voor zeegras. Dit kan dan ook nog interfereren met droge jaren (wat samenvalt met een lage stikstofbelasting) en natte jaren (resultierend in een hoge stikstofbelasting). Dit alles leidt tot een grote onvoorspelbaarheid, met name in geëutrofiëerde wateren (Van Katwijk *et al.*, 2024).

Ondanks dat uitbundige groei van deze macro-algen gestimuleerd door een hoge nutriëntenbelasting, hoeft reductie van eutrofiering niet direct tot zeegrasherstel te leiden. Als het water namelijk helderder wordt, dan kunnen er in eerste instantie juist meer macro-algen gaan groeien. Dit neemt niet weg dat macro-algen op de langere termijn dan wel kunnen afnemen. Dit laatste is onder meer op Sylt (Noordelijke Waddenzee) en nabij Niedersachsen gebeurd (Van Beusekom *et al.*, 2017; Dolch & Reise, 2021). Naderhand heeft het zeegras zich - met name in de Noordelijke Waddenzee - hersteld (Dolch *et al.*, 2017; Van Katwijk *et al.*, 2024). Ook wereldwijd zien we steeds meer voorbeelden dat afname van eutrofiëring leidt tot herstel van zeegras (De los Santos *et al.*, 2019).

Natuurlijk toxische stoffen (ammonium, sulfiden)

Verschiedende stoffen, zoals sulfiden en ammonium, kunnen toxische concentraties bereiken in het veld. Dergelijke hoge concentraties zijn vaak het gevolg van eutrofiering.

Ammonium bereikt regelmatige toxische concentraties in het veld. Experimenteel onderzoek heeft aangetoond dat Groot zeegras niet bestand is tegen hoge concentraties van ammonium (NH_x) in de waterlaag ($> 25 \mu\text{mol/L}$) (Van Katwijk *et al.*, 1997). Het toxische effect was sterker in een zandig bodem dan in klei en bij een hogere temperatuur (20°C tegenover 15°C). Bij Klein

zeegras zijn concentraties vanaf $16 \mu\text{mol NH}_x$ per liter reeds toxisch, waarbij toevoeging van fosfaat het toxische effect verminderde (Brun *et al.*, 2002). De lichtbeschikbaarheid en stroomsnelheid bepalen de concentratie waarop ammonium in de waterlaag toxisch is voor zeegras (Villazán *et al.*, 2016). De meest negatieve effecten op overleving en groei werden gemeten bij gemiddelde stroomsnelheden. Deze negatieve effecten werden bovendien versterkt door een verminderde lichtbeschikbaarheid; in deze behandeling was de netto biomassaproductie alleen positief bij een hoge stroomsnelheid. In het algemeen geldt: als het zeegras een hoge groeisnelheid heeft, kan het meer ammonium uit de waterlaag gebruiken voor de groei, terwijl als de groei geremd is kan het ammonium zich in de plantweefsels ophopen en daar een toxisch effect hebben. Die hoge groei kan optreden als er voldoende fosfaat en licht is, met wat doorstroming, en bij voorkeur ook een wat lagere saliniteit, zoals we hierboven zagen (Van Katwijk *et al.*, 2000).

FIGUUR 6.4

Zeesla (Foto: Nathalie de Somer)



Het toxische effect van ammonium in oppervlaktewater is ook afhankelijk van de zuurgraad (pH). Bij pH-waarden hoger dan 8 stijgt namelijk het aandeel van ammoniak (NH_3) in NH_x , en deze vorm is reeds bij veel lagere concentraties toxisch voor planten. Vooral oudere plantdelen zijn hiervoor gevoelig voor, omdat deze fotosynthetisch minder actief zijn, waardoor er minder suikers beschikbaar zijn voor de ontgiftiging van ammonium (Van de Heide *et al.*, 2008)

Een verhoogd nitraatgehalte (tot $125 \mu\text{M}$) bleek geen toxisch effect te hebben. Er is een studie dat hoge nitraatconcentraties brosse bladeren kunnen opleveren (Burkholder *et al.*, 1992), maar in latere studies zijn deze resultaten niet bevestigd (Van Katwijk *et al.*, 1999; La Nafie *et al.*, 2013, zie echter ook De los Santos *et al.*, 2012).

FIGUUR 6.5

Op geeutrofieerde locaties kunnen macro-algen dominant worden.

(Foto: Waardenburg Ecology)



Eutrofiering vergroot ook de kans op sulfidetoxiciteit in het sediment. Eutrofiering stimuleert namelijk algengroei, waardoor er veel organisch materiaal (in de vorm van afstervend of dood algenmateriaal) wordt gevormd. Dit organisch materiaal is gemakkelijk afbreekbaar, en kan in het sediment de reductie van sulfaat naar (giftige) sulfiden stimuleren. Zeegrassen zijn weliswaar in staat om deze sulfiden in het sediment te ontgiften door zuurstof in de bodem te pompen en zwavel in de weefsels op te slaan (Hasler-Sheetal & Holmer 2015; zie ook hieronder), maar concentraties hoger 1.000 μmol sulfide per liter poriewater zijn toxisch voor Klein zeegras (Govers *et al.*, 2014). In de Oostzee zijn hoge sulfideconcentraties een belangrijke oorzaak van verlies van zeegrasvelden (Holmer *et al.* 2009), en ook in Nederland gaat de sterfte van macroalgen in de late zomer gepaard met sulfidestress voor het zeegras (pers. obs. Marieke van Katwijk). In het algemeen zijn dichte zeegrasvelden beter bestand tegen sulfidestress dan minder dichtbegroeide zeegrasvelden. Dat heeft te maken met de hoeveelheid zuurstof die de planten in de bodem brengen die het giftige sulfide oxideert.

De mate van herstel na een verstoring is afhankelijk van de sulfideconcentratie in de bodem en hangt mede samen met de samenstelling van het sediment: hogere sulfidegehaltes en fijnere korrelgrootte van het sediment vermindert het herstelvermogen van de planten (Govers, 2014).

In het poriewater van het sediment kunnen de concentraties voor ammonium ook toxisch worden. Bij Klein zeegras is ammonium toxisch in het poriewater bij concentraties hoger dan 2000 $\mu\text{mol/L}$ (Govers *et al.*, 2014). Een experiment op een groeiplaats van Klein zeegras waarbij nutriënten en organische stof werden toegevoegd aan het sediment, liet zien dat overleving en uitbreiding van zeegrasspollen beperkt wordt door ammonium- en sulfidetoxiciteit van het poriewater. Een ammoniumconcentratie hoger dan 2000 μmol per liter poriewater remde de uitgroei van de pollen, maar beïnvloedde niet de biomassa van de pollen zelf. Een sulfideconcentratie van meer dan 1000 μmol per liter poriewater remde echter zowel de uitbreiding als de uitgroei van pollen (Govers *et al.*, 2014).

Biotische interacties

Naast de bovengenoemde abiotische condities kunnen ook interacties in het voedselweb een grote invloed uitoefenen op zeegrassen. Deze invloed kan zowel positief als negatief uitpakken.

Vogels

Graas door vogels kan van invloed zijn op de stabiliteit van zeegrasvelden. Dit geldt met name voor graas op wortelstokken (Jacobs *et al.*, 1981). Hierdoor kunnen gaten van enkele meters in het vegetatiedek ontstaan, waardoor de zeegrasvelden gevoeliger worden voor erosie door golfslag en stroming. Het merendeel van de studies geeft echter aan dat de negatieve gevolgen van deze graas beperkt zijn (Ganter, 2000), of dat er zelfs een positieve invloed is. De zeegrasvegetaties vangen namelijk veel slib in, waardoor deze steeds hoger komen te liggen en de standplaats uiteindelijk te droog wordt voor zeegrassen. Ganzenvraat gaat deze bultvorming tegen, en stimuleren hiermee indirect de groeicondities voor zeegras (Nacken & Reise, 2000; Zipperle *et al.*, 2010).

Wadpieren (*Arenicola marina*)

Wadpieren kunnen kiemplanten van Groot zeegras loswoelen of onder het sediment begraven en kunnen daarmee een doorslaggevende rol spelen voor de vestigingskansen van Groot zeegras (Valdemarsen *et al.*, 2010). Klein zeegras heeft nog meer last van wadpieren, en dit is goed beschreven voor de Oosterschelde, zowel voor grootschalige aanplant (Suykerbuyk *et al.*, 2016a), als voor natuurlijke velden (Suykerbuyk *et al.*, 2016b) en ook op sommige plekken in Waddenzee, bijvoorbeeld bij Terschelling (Philippart, 1994). Daarentegen vormen wadpieren op andere plekken in de Waddenzee (bv Uithuizerwad) geen probleem (Eklöf *et al.*, 2011). Een interessant verschil, dat mogelijk te maken heeft met het sediment: als dit slikrijk is (Uithuizerwad en kleibanken Terschelling) hebben wadpieren het minder naar de zin dan wanneer het sediment zandig is.

Zagers (*Platynereis dumerilii*)

In de Waddenzee bleken Zagers de heel jonge zaailingen van Groot zeegras te

eten. Dit belemmert de vestiging van een nieuw veld (Kwakernaak *et al.*, 2023). Onderzoek in het Grevelingenmeer heeft laten zien dat zagers ook een indirect negatief effect op zeegras kan hebben: in de Groot zeegras transplanten werden de blaadjes aan elkaar gekleefd waren door zagers die hier een beschutte plek hadden ‘gebouwd’ die was overgroeid met epifyten. Dit bleek niet goed te zijn voor het zeegras (Cronau *et al.*, 2023a, 2023b). Experimenten, zowel in het lab als in het veld, wezen uit dat als je grazers toevoegt, hier alikruiken, zowel het aantal verklevingen als de algehele epifytenovergroei afnamen, en het zeegras beter groeide (Cronau *et al.*, 2023a; 2025). De nieuwe transplantaties van Groot zeegras in de Grevelingen doen het inmiddels uitstekend (pers. med. L.L. Govers), hetgeen ook op Google Earth te zien is.

FIGUUR 6.6

Wadslakjes bereiken hoge dichtheden op het wad, en zijn belangrijke grazers van epifyton op zeegras. (Foto: Sjoeke)



Graas op epifyten

Graas kan dus ook een positief effect hebben op zeegras. Hierbij gaat het dan specifiek om graas op de algen (epifyten) die op de bladeren groeien, en niet om consumptie van het plantmateriaal zelf. De hoeveelheid epifyten op zeegrasbladeren wordt bepaald door de eutrofiëring en de graasactiviteiten van grazers. Bij een toenemende mate van eutrofiëring neemt namelijk de epifytenbegroeiing toe. Deze epifyten kunnen tot wel 90% van het invallende licht wegvangen, waardoor de planten lichttekort kunnen krijgen (Philippart, 1995). Ook nemen ze veel koolstof en nutriënten op, waardoor de plantengroei gelimiteerd kan worden door nutriënten. Het Wadslakje (*Hydrobia ulvae*) en de Alikruik (*Littorina littorea*) zijn veelvoorkomende slakkensoorten in de getijdenzone van het wad, en zij zijn belangrijke grazers van algen (epifyten) op zeegras. Op het wad van Terschelling kan het aantal wadslakjes oplopen tot wel 50.000 tot 100.000 per vierkante meter. Deze wadslakjes grazen dagelijks 25-100% van deze epifytische algenbiomassa op de zeegrasbladeren weg, waardoor de beschikbaarheid van licht voor de planten duidelijk toeneemt. Dit belang bleek ook uit een experiment waar Wadslakjes waren verwijderd op een groeiplaats van zeegras. Dit resulteerde in een verhoogde biomassa van epifyten op de planten en daarmee een verlaagde biomassa van de zeegrassen, met name die van de wortelstokken in het sediment (Philippart, 1995). In Duitsland heeft men ook een duidelijk verband tussen epifyten en graas waargenomen, in interactie met waterdynamiek: op geëxponeerde plekken bleven de grazers weg, en waren er meer epifyten en een verminderde groei van Klein zeegras (Schanz & Asmus, 2003). Ook laboratoriumexperimenten met alikruiken en nutriënten lieten zien dat nutriëntentoevoeging tot meer epifyten en een verminderde groei van zeegras leidt, en dat dit weer werd opgeheven door toevoeging van alikruiken (Cronau *et al.*, 2023a).

6.2.4 Zeegras als biobouwer

Zeegrassen worden niet alleen beïnvloed door de abiotische condities op een bepaalde plaats, zij hebben ook een duidelijke invloed hierop, waardoor ze de milieucondities naar hun hand kunnen zetten. Wanneer een populatie eenmaal

is uitgegroeid tot een groot aaneengesloten veld, dan kan zeegras bijvoorbeeld de helderheid van het water vergroten. Zeegras stabiliseert namelijk het sediment (waardoor er minder slib opwervelt) en verlaagt de stroomsnelheid (waardoor fijn slib eerder bezinkt). Dit resulteert niet alleen in een grotere helderheid, maar ook in een lagere sedimentdynamiek. Hierdoor kunnen uitbreidende velden ook locaties koloniseren die té dynamisch zijn voor de groei van individuele planten (Van der Heide *et al.*, 2007; Maxwell *et al.*, 2017). Hiermee is zeegras een mooi voorbeeld van een zogeheten **biobouwer**. Dit zijn soorten die niet alleen reageren op het omringende milieu, maar dit milieu zelf ook duidelijk kunnen veranderen.

Een ander voorbeeld waarop zeegrassen hun eigen groeicondities kunnen beïnvloeden, is de afgifte van zuurstof in de wortelzone (waardoor sulfiden worden geoxideerd, en niet meer giftig zijn) en de opname van ammonium door planten, waardoor de concentratie in het water wordt verlaagd (Van der Heide *et al.*, 2008). Deze effecten zijn sterk afhankelijk van de dichtheden van de planten in het zeegrasveld: naarmate deze dichtheid groter is, kunnen de planten immers meer invloed uitoefenen op de abiotische condities in hun omgeving. Voor permanent ondergedoken vegetaties van zeegras is modelmatig aangetoond dat dit tot zogeheten ‘alternatieve stabiele toestanden’ kan leiden. Dit betekent dat bij dezelfde waterdiepte en waterdynamiek twee toestanden kunnen ontstaan: één met troebel water zonder zeegras, en één helder water met zeegras (Van der Heide *et al.*, 2007).

Sedimentstabilisatie is een belangrijke groeivoorwaarde voor zeegras, zeker ook voor droogvallend zeegras (Suykerbuyk *et al.*, 2016b). In de Oosterschelde is een soort kantelpunt beschreven voor Klein zeegras: als de dichtheid minder dan 30% is neemt de sedimentmobiliteit en de wadpierendichtheid toe en verdwijnt het zeegras. Dit noemen we een *runaway feedback loop*. Als de zeegrasdichtheid groter is dan 30 % bedekking wordt het sediment in toenemende mate gestabiliseerd en de wadpierendichtheid kleiner en de zeegrasdichtheid neemt dan verder toe. Dit noemen we een *self-sustaining feedback loop*.

6.3 ONTWIKKELINGEN IN DE TIJD EN KANSEN VOOR HERSTEL

Onderstaand worden voor de Waddenzee en zuidwestelijke Delta de populatieontwikkelingen besproken, evenals limiterende factoren tussen deze gebieden. Aansluitend gaan we voorbeelden geven van (verschillen in) randvoorwaarden voor ecologisch herstel tussen deze gebieden.

Zoals in voorgaande hoofdstukken is aangegeven, kunnen de limiterende factoren voor zeegrasgroei van locatie tot locatie verschillen. Op geëxponeerde plaatsen kan bijvoorbeeld slibresuspensie het water vertroebelen, terwijl op luwe plaatsen eutrofiering juist de vestiging kan belemmeren. Deze factoren interacteren weer met andere factoren, zoals de stevigheid van de bodem en graas door herbivoren. Aangezien het belang van deze factoren van gebied tot gebied varieert, betekent dit ook dat er geen standaardrecept beschikbaar is voor ecologisch herstel van zeegrasvelden. Voor de keuze van de juiste maatregelen is dus maatwerk vereist.

FIGUUR 6.7

Groot zeegras nabij Griend in de Waddenzee. (Foto: Waardenburg Ecology)



6.3.1 Waddenzee

Ontwikkelingen in de tijd

De afgelopen eeuw is het areaal van zeegras in Nederlandse wateren sterk gekrompen. In de Waddenzee verdwenen de zeegrasvelden na de voltooiing van de Afsluitdijk in 1932. Dit was deels het gevolg van de afsluiting van de Zuiderzee, maar ook van de zogeheten *wasting disease*, die in de jaren in het gehele Noord-Atlantische gebied optrad. Deze ziekte werd veroorzaakt door een schimmel *Labyrinthula zosterae* (Muehlstein *et al.*, 1988, 1991). Waarschijnlijk was zeegras in het begin van de jaren 30 van voorgaande eeuw extra vatbaar voor deze infectieziekte, als gevolg van veranderingen door de aanleg van de Afsluitdijk (Giesen *et al.*, 1990). Op een aantal plekken in het Noord-Atlantische gebied herstelde het ondergedoken Groot zeegras zich langzaam weer, zoals in Frankrijk (Godet *et al.*, 2008), maar zeker niet overal. Ook in Virginia Bays in de Verenigde Staten bleef herstel bijvoorbeeld uit. Dit leidde hier eind jaren 1990 tot een zeer grootschalig herstelproject dat inmiddels een iconisch succes is (>3.600 hectare; Orth *et al.*, 2020). Dit was echter een gebied dat nooit geëutrofiëerd is geraakt, en waar het gebrek aan zaden waarschijnlijk de enige oorzaak was van het uitblijven van herstel.

In de Nederlandse Waddenzee bleef herstel eveneens achterwege. Dit kwam door de permanent verslechterde groeicondities, als gevolg van de afsluiting van de Zuiderzee. De aanleg van de Afsluitdijk veranderde namelijk het patroon van platen en geulen, waardoor de bodem instabieler werd, en het water troebeler door opgewerveld slib. Tegelijkertijd was ook de zoutgradiënt steiler geworden. Al deze veranderingen waren het grootst in het gebied waar vroeger de uitgestrekte zeegrasvelden in de Waddenzee voorkwamen (Van der Heide *et al.*, 2006). In het Duitse en Deense deel van de Waddenzee was er waarschijnlijk nooit veel ondergedoken zeegras. Het is beschreven bij Sylt in een oude studie die ook vermeld hoe het destijds verdween als gevolg van de *wasting disease* (Wohlenberg, 1935). Ook hier werd echter vlak voor het uitbreken van deze ziekte een dam aangelegd (de Hindenburgdamm in 1927), waardoor voor ondergedoken zeegras eveneens de condities veranderden.

Op de getijdenplaten van de Nederlandse Waddenzee kwam van oudsher zowel Klein zeegras als eenjarig Groot zeegras voor, hoewel nooit veel meer dan zo'n 300 hectare (dit betreft planten met een bedekking van > 5%; schatting uit Van Katwijk *et al.* (2024) op basis van historische opgaven uit de jaren 1950 - 1960). In de jaren 1995-2010 waren het er nog enkele tientallen hectare intertidaal zeegras (beide soorten), maar sinds 2010 is er geen Groot zeegras meer met meer dan 5% bedekking, en Klein zeegras bereikt af en toe 19 hectare in de Groninger kwelderwerken (in 2017 en 2023) maar op andere plekken en in andere jaren beslaat dit oppervlak slechts 1 tot 2 hectare (Marijt *et al.*, 2025; Van Katwijk *et al.*, 2024; MWTL-data). Wel bereikt zijn er plekken met > 5% bedekking Groot zeegras in het ingezaaide veld bij Griend. Deze zijn steekproefsgewijs in MWTL-meetnet opgenomen; extrapolatie duidt op zo'n 25 hectare Groot zeegras met een bedekking hoger dan 5% bij Griend.

In het gebied tussen de Elbe en de Jade in noord-Duitsland is er van oudsher méér zeegras, rond de 3000 hectare vóór de eutrofiëring. Tijdens de eutrofiëringsperiode in de jaren 1970 en 1980 nam dit terug tot 490 hectare, waarna het zich enigszins herstelde tot 740 ha (2019) met een uitschieter rond 2013 van 2700 ha (Van Katwijk *et al.*, 2024). In Noordfriesland is altijd méér intertidaal zeegras geweest dan in het zuiden. De populaties volgen het patroon van eutrofiëring: vóór de eutrofiëring 14.000 hectare, tijdens de eutrofiëring 3000-7000 hectare, en tegenwoordig schommelt het tussen de 15.000 - 19.000 hectare (2010-2020). Hier is Klein zeegras de dominante soort, niettemin komt Groot zeegras hier ook veel voor (Dolch *et al.*, 2013; 2017; Van Katwijk *et al.*, 2024).

Ecologisch herstel

In recente jaren treedt er in de Nederlandse Waddenzee enig herstel op als gevolg van uitzaaimaatregelen. Tot voor kort was Groot zeegras nagenoeg verdwenen uit de Nederlandse Waddenzee, maar sinds een paar jaar ontwikkelt zich een groot zeegrasveld ten oosten van het eiland Griend. Hier zijn de afgelopen jaren een fors aantal extra zaden ingebracht; in 2023 en 2024 betrof

dit in totaal alleen al meer dan 1,63 miljoen zaden. Als gevolg hiervan is het zeegrasareaal bij Griend gegroeid van 30 hectare in 2018 naar 1.668 ha in 2024. In totaal stonden in 2024 bij Griend bijna een miljoen Groot zeegrasplanten. Hopelijk wordt dit veld op de lange termijn zelfredzaam, waardoor de inbreng van extra zaden niet meer nodig is (Marijt *et al.*, 2025). Daarnaast is hier ook succesvol Klein zeegras aangebracht en is er veel *Ruppia* waargenomen.

In navolging van de veelbelovende resultaten van Griend zijn er de laatste jaren ook op verschillende andere locaties zaden van zeegras ingebracht. Bij Texel, Terschelling en Schiermonnikoog had dit geen resultaat, maar bij Ameland was dit voor Groot zeegras wel succesvol. Na uitzaaï in 2023 (30.000 zaden) en 2024 (390.000 zaden) stond er in 2024 34 hectare; in totaal betrof dit 5.670 planten (Marijt *et al.*, 2025). Het voortbestaan van dit veld is echter ongewis. In vergelijking met andere locaties heeft deze locatie namelijk fijner sediment met een hoger organisch stofgehalte, en is mogelijk ook luwer. Hierdoor is deze locatie ook uitermate geschikt voor macroalgen, zeker omdat de oostelijke Waddenzee nog duidelijk geëutrofeerd is (Van Katwijk *et al.*, 2024). Wanneer deze macro-algen sterk tot ontwikkeling komen, dan kunnen ze het zeegras verdringen. In het algemeen zijn geëutrofeerde, luwe locaties heel gevoelig voor jaarlijkse veranderingen in het stromingspatroon en indirect ook van het weer (zie hierboven). Hopelijk is het stromingspatroon in dit gebied zodanig dat er geen accumulatie optreedt van macroalgen.

Herintroductie van de ondergedoken vorm van Groot zeegras

De afgelopen jaren zijn er ook maatregelen uitgevoerd om de ondergedoken, robuuste vorm van Groot zeegras te herintroduceren in de Nederlandse Waddenzee. Aanvankelijk gebeurde dit door Groot zeegras aan de laagwaterlijn (-1.15m NAP) aan te planten. Hierbij verdwenen vrijwel onmiddellijk alle planten die onder -0.20 m NAP waren aangeplant (Van Katwijk & Hermus, 2000). De afgelopen jaren zijn ook twee habitatgeschiktheidsmodellen voor de ondergedoken vorm van Groot zeegras ontwikkeld (Van der Heide *et al.*, 2009; Rehlmeier 2025). Op basis van de resultaten van deze modellen zijn een aantal

FIGUUR 6.8

Nabij Griend in de Waddenzee heeft de inbreng van zaden tot herstel van Groot zeegras geleid. (Foto: Waardenburg Ecology)



plekken kansrijk bevonden. In 2021 zijn op twee van deze plekken 900 scheuten van de ondergedoken vorm uit Denemarken uitgezet. Dit betrof de Vlake van Kerken bij Texel, en het Zachte Bed Oost (in het midden van de westelijke Waddenzee). Bij deze aanplant zijn twee typen bescherming aangebracht: bodemstabilisatie met behulp van zogeheten BESE elementen, en de aanleg van een gebogen richel van zandzakken (Rehlmeier *et al.*, 2024). De planten verdwenen uiteindelijk binnen een aantal maanden, maar met bodemstabilisatie duurde dit veel langer dan zonder. De zandzak barrières waren geen succes: de sedimentdynamiek nam hier juist toe. Er was erosie rond de uiteinden van de barrière, en sedimentatie achter het middengedeelte, net zoals ook in op de getijdenplaten is vastgesteld (Rehlmeier *et al.*, 2024; Van Pelt *et al.*, 2003). Daarnaast ontwikkelden zich veel macroalgen op en bij de zandzakken, vooral op de plek bij Texel (Rehlmeier *et al.*, 2024).

6.3.2 Zuidwestelijke Delta

Ontwikkelingen in de tijd

In de Grevelingen pakte de afdamming aanvankelijk gunstig uit. Voor de afsluiting in 1971 groeide Groot zeegras hier over een oppervlak van ongeveer 1.000 hectare. De planten waren hier eenjarig, en groeiden op de droogvallende platen (Beeftink, 1965). Na afsluiting volgde een explosieve uitbreiding. De planten werden meerjarig, en breidde zich steeds verder uit, tot een oppervlak van meer dan 4.000 hectare rond 1978. Daarna is het om verschillende redenen verdwenen. In de eerste jaren na afsluiting was de Grevelingen een vrijwel gesloten systeem: er was praktisch geen contact met de omringende wateren. Onder invloed van regenwater en de uitslag van polderwater daalde het zoutgehalte van het water sterk, van 17 gram chloride per liter in 1970 tot 12 gram chloride per liter in 1978. Vanaf eind 1978 werd de sluis in de Brouwersdam in gebruik genomen, waardoor water vanuit de Noordzee werd aangevoerd, en het Grevelingen weer zout werd. Vanaf die tijd namen de zeegrasvelden sterk in omvang af. Er was een duidelijke correlatie tussen het zoutgehalte en de sterfte. Ook kunnen de twee koude winters rond die tijd een rol hebben gespeeld bij de zeegrassterfte (Nienhuis, 1996). Het idee dat het door silicaattekort zou kunnen komen (Herman *et al.*, 1996) is later weerlegd door laboratoriumexperimenten (Kamermans *et al.*, 1999): silicaat had geen effect op zeegras. Kiemingsexperimenten gaven aan dat de zaden vanuit de Grevelingen niet meer konden kiemen bij hogere zoutgehaltes. Waarschijnlijk had het lagere zoutgehalte in voorgaande jaren de genotypen eruit gefilterd die aangepast waren aan een hoger zoutgehalte. Omdat het meer geïsoleerd is kon er ook geen herkolonisatie met andere, meer zouttolerante ecotypes plaatsvinden (Van Katwijk *et al.*, 2023).

In het Veerse Meer trad na afsluiting in 1961 een minder massale groei van Groot zeegras op. Het water was hier minder zout en voedselrijker dan de Grevelingen. Toch bleef hier een populatie van ondergedoken Groot zeegras tot het begin van deze eeuw, doordat de planten overgroeid raakten met macroalgen en epifyten (Van Lent & Verschuure, 1994a). Na 2006 is zeegras hier

niet meer waargenomen (Van Avesaath *et al.*, 2014). Het Groot zeegras heeft zich in het Veerse Meer dus langer staande kunnen houden dan in de Grevelingen waar de populatie (na de aanvankelijke explosieve groei) al begin jaren 1990 verdween (Nienhuis, 1996). Er zijn aanwijzingen dat Groot zeegras een hogere graad van eutrofiëring kan verdragen wanneer de saliniteit wat lager is (Van Katwijk *et al.*, 1999; zie boven). Dit verklaart misschien waarom Groot zeegras toch kon voorkomen bij een relatief hoge nutriëntenbelasting. De planten in het Veerse Meer zijn echter altijd eenjarig gebleven. Dit in tegenstelling tot de Grevelingen, waar de planten na het verdwijnen van het getij meerjarig werden (Van Lent & Verschuure 1994a,b; Van Katwijk & Van Tussenbroek, 2023).

Klein zeegras is in de Grevelingen en het Veerse Meer verdwenen. Met de afsluiting van deze wateren verdween het getij en kwamen de getijdenplaten permanent onder water te staan. Klein zeegras was hier niet tegen bestand. In de Oosterschelde houdt Klein zeegras stand op de getijdenplaten, ook als is het oppervlak hier duidelijk verminderd. Groot zeegras is daarentegen vrijwel verdwenen. Hiervoor kunnen verschillende verklaringen gegeven worden. De Oosterscheldekering werd voltooid in 1986, en bij het inregelen van de kering zijn er extreem lage waterstanden ontstaan, die samenvielen met strenge vorstperiodes. Als gevolg hiervan zijn een aantal velden verdwenen of gereduceerd door bevrozing. Hiernaast heeft de aanleg van de Oosterscheldekering ook in een grotere erosie geresulteerd, als gevolg van de ontstane 'zandhonger' in dit systeem. Hierdoor eroderen de zandplaten en verdwijnt het sediment in de geulen, waardoor er eveneens leefgebied voor zeegrassen verloren gaat. De meeste Klein zeegrasvelden gaan hier nog steeds verder achteruit, daarentegen breiden de velden in het zuidoostelijke deel van de Oosterschelde zich gestaag uit. De oorzaak van deze uitbreiding is nog niet geheel duidelijk. Mogelijk zijn hier door de voortgaande erosie harde kleibanken aan de oppervlakte gekomen, die de zeegrasvegetatie een grotere stabiliteit biedt. Bodemstabiliteit blijkt namelijk een belangrijke factor voor de verspreiding en herstel van Klein zeegras in de Oosterschelde (Suykerbuyk *et al.*, 2016a,b). Toch verklaart deze factor niet alle zeegrasdynamiek. Succes lijkt

op sommige plekken ook verklaard te kunnen worden door het droogteregime dat ontstaat als gevolg van lokale (bio-)geomorfologie (Suykerbuyk *et al.*, 2016a). Herstel lijkt hier niet gerelateerd aan waterkwaliteit (Giesen *et al.*, 2015).

Ecologisch herstel

In recente jaren zijn ook herstelprojecten gestart voor Groot zeegras in de Grevelingen. De water- en bodemkwaliteit lijkt hier namelijk bijzonder geschikt voor een hervestiging van een populatie (Van der Heide *et al.*, 2009). Zaden waren niet geschikt om de restauratie mee te starten. Er was teveel sedimentdynamiek als gevolg van waterdynamiek en wadpieren om zaailingen te laten overleven (Cronau *et al.*, 2023b). Herintroductie van planten met een geschikt (meer zouttolerant ecotype) is kansrijk op deze locatie (Van Katwijk *et al.*, 2023). De eerste jaren sloegen de planten (afkomstig vanuit Denemarken) op sommige plekken aan, en een klein aantal kon ook al overwinteren. Er bleek echter een knelpunt te zijn in de samenstelling van het voedselweb: tegenwoordig zijn er namelijk nauwelijks grazers aanwezig die epifytengroei op de bladeren kunnen wegnemen. Voorbeelden van deze grazers zijn verschillende soorten alikruiken en wadslakjes (zie hierboven). Ook werd waargenomen dat zagers schuilhuisje bouwden op de zeegrasbladeren en daarbij de bladeren aan elkaar kleefden, wat de overleving van de zeegrasplanten verlaagde. Grazers houden de bladeren vrij van epifyten en belemmeren de zagers om deze schuilhuisjes te bouwen. Inmiddels worden de restauraties uitgevoerd met een gelijktijdige herintroductie van alikruiken. Als er alikruiken aan het systeem worden toegevoegd komen de bladeren weer vrij en wordt de overleving van het zeegras verhoogd (Cronau *et al.*, 2023; 2025). De laatste jaren gebeurt dit minder, omdat de invasieve Japanse zeepbelslak (*Haloa japonica*) zich in de Grevelingen heeft gevestigd. Deze soort lijkt de grazersfunctie van de alikruik over te nemen. Hoe dan ook, de transplantaties van zeegras in het Grevelingenmeer zijn bijzonder succesvol, breiden zich uit en bereiken hoge dichtheden. Dit is ook zichtbaar zijn op Google Earth (<https://www.rijkswaterstaat.nl/nieuws/archief/2024/10/groeisucces-zeegras-in-grevelingen-en-veerse-meer>). In het Veerse meer is in 2024 ook aangeplant en de resultaten zijn daar eveneens bemoedigend (pers. med. L.L. Govers)

In de Oosterschelde heeft een grootschalig zeegrasherstelproject tussen 2007 en 2015 een nieuw klein zeegrasveld opgeleverd van zo'n 30 hectare nabij Roelshoek, waarvan 5 hectare met meer dan 5% bedekking (Van den Oever *et al.*, 2023). Dit mitigatieproject betrof het verplaatsen van Klein zeegraszoden uit de werkstroken van de dijkwerken naar kansrijke plekken waar vroeger zeegras heeft gestaan. Behandelingen van de bodem met een laag schelpen bleek een hogere overleving van de planten te geven. De schelpen werden ingegraven op 10-20 cm diepte zodat ze geen aanhechting voor macroalgen konden veroorzaken, en ze bioturbatie door wadpieren verhinderden. Het sediment werd hierdoor stabiel, wat in een hogere overleving van zeegras resulteerde (Suykerbuyk *et al.*, 2012, 2016a).

FIGUUR 6.9

Foto: Waardenburg Ecology



Samenvattend

Een belangrijke factor die het succes van ecologische herstelmaatregelen bepaalt, is het trofieniveau van het water. Hoewel de eutrofiëring sterk is afgenomen en dit in noord-Duitsland en op andere plekken in de wereld al tot fraai zeegrasherstel heeft geleid (vooral van de pionierssoort Klein zeegras), is de nutriëntenbelasting in de zuidelijke Waddenzee nog vaak te hoog voor een stabiele zeegrasvestiging, vooral in de oostelijke deel van de Nederlandse Waddenzee. In de westelijke Waddenzee en het gebied tussen Eems en Jade komt het al enigszins in de buurt, dat wil zeggen dat in droge jaren de nutriëntenbelasting laag genoeg is, maar dat deze in natte jaren nog te hoog is. In de jaren met hoge belasting moet het zeegras 'geluk hebben' dat er geen macroalgen indrijven. De luwe plekken zijn hier extra gevoelig voor. In het Nederlandse deel van de Waddenzee zou een verdere reductie van de nutriëntenbelasting met 40% ideaal zijn om het risico op verliezen van zeegras te verminderen (Van Katwijk *et al.*, 2024).

Ook het schaalniveau speelt een belangrijke rol bij de kansen voor herkolonisatie (Van Katwijk *et al.*, 2016). Hoe groter het zeegrasveld is, des te meer kans op succes (Gräfnings *et al.*, 2023b,c). Hiervoor kunnen verschillende redenen gegeven worden. Allereerst resulteert de inbreng van een groot aantal individuen in spreiding van risico's. Dit is van groot belang, vanwege de grote variatie in omgevingscondities, zowel in de ruimte als in de tijd (verschillen tussen jaren). Hiernaast vergroot een groot aantal individuen de kans op positieve feedbackmechanismen van de vegetatie zelf. Naarmate de dichtheid en oppervlak van een zeegrasveld groter is, kan het namelijk ook meer invloed uitoefenen op zijn omgeving, en zijn eigen groeicondities positief beïnvloeden, bijvoorbeeld door vermindering van de resuspensie (resultierend in helderder water en stabiel sediment) en een hogere inbreng van zuurstof in het sediment (wat sulfidotoxiciteit tegengaat) (zie hierboven en Van Katwijk *et al.*, 2016). In grotere velden is er bovendien minder sedimentatie van slib in het centrale deel ervan. Hierdoor blijven deze delen tijdens laag water langer nat. Dit vermindert de uitdroogkans voor zeegras en heeft een duidelijk positief effect op de groei (Gräfnings *et al.*, 2023b).

Hiernaast is de samenstelling van het voedselweb ook van groot belang. Wanneer grazers op de epifytische algen ontbreken, dan kan herstel achterwege blijven, ook als de waterkwaliteit goed is. In de Grevelingen is de invasie van de Japanse zeepbelslak (die eveneens epifytische algen eet) misschien een redder in de nood, maar hiervoor is meer onderzoek nodig. Het verdwijnen van de Alikruik (als epifytische grazer) heeft waarschijnlijk ook te maken met het grote aantallen krabben, en minder predatoren van krabben (Cronau *et al.*, 2025). Vergelijkbare problemen spelen in de Oostzee: hier worden de toppredatoren overbevist, waardoor in het voedselweb een gebrek aan epifytengrazers ontstaat en zeegras verdwijnt (Baden *et al.*, 2012; Östman *et al.*, 2016).

Wanneer zeegras eenmaal verdwenen is, dan is herkolonisatie vaak niet mogelijk als gevolg van gebrek aan zaden. Recent is er een sterk verbeterde methode ontwikkeld om zaden in de bodem aan te brengen. In eerdere pogingen tot herintroductie ging vaak een zeer groot deel van dit zaad verloren, maar dankzij de verbeterde zaaimethode nam dit verlies af van 99% tot 86%, en steeg de plantdichtheid van gemiddeld anderhalve plant tot maximaal 57 planten per vierkante meter (Grafnings *et al.*, 2022).

Om de geschiktheid van locaties voor herkolonisatie te selecteren is de guerrilla-methode een goede techniek. Dit betekent een kleine testaanplant op vele locaties (Marijt *et al.*, 2025), hoewel er ook zoiets bestaat als de ironie van de testplot: een kleine aanplant heeft (vanwege het kleine schaalniveau) de minste kans op succes (Van Katwijk *et al.*, 2016), maar evengoed is het duidelijk: als de testaanplant overleeft is het een veelbelovende locatie. Een andere interessante indicator voor de geschiktheid voor een plek is de bodemfauna. Eutrofiëring wordt namelijk gereflecteerd in de faunasamenstelling. Deze kan dus als indicator dienen voor eutrofiëring, en dus ook voor de potentie voor zeegrasherstel (Gräfnings *et al.*, 2023a; Singer *et al.*, 2023).

➞ BIJLAGE LITERATUURLIJST



Foto: Doorgroeid fonteinkruid en smalle waterpest - Nico Jaarsma

- Aggenbach, C.J.S., Groenendijk, D., Kemmers, R.H., van Kleef, H.H., Smolders, A.J.P., Verberk, C.E.P., & Verdonschot, P.F.M. (2009). Preadvies Beekdallandschappen. Knelpunten, kennislacunes en kennisvragen voor natuurherstel in beekdalen. KWR/Alterra/Bargerveen/Bware/De Vlinder-stichting, Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Anderson, F.O & Anderson, T., (2006). Effects of arbuscular mycorrhizae on biomass and nutrients in the aquatic plant *Littorella uniflora*. *Freshwater Biology*, 51:267-271.
- Arts, G.H.P. (1990). Deterioration of Atlantic soft-water systems and their flora: a historical account. Proefschrift Katholieke Universiteit Nijmegen.
- Baar J., Paradi I., Lucassen E.C.H.E.T., Hudson-Edwards K., Redecker D., Roelofs J.G.M., & Smolders A.J.P. (2011). Molecular analysis of AMF diversity in aquatic macrophytes in oligotrophic and ultra-oligotrophic lakes in Norway and the Netherlands. *Aquatic Botany* 94: 53-61.
- Baastrup-Spohr, L., Møller, C.L., & Sand-Jensen, K. (2016). Water-level fluctuations affect sediment properties, carbon flux and growth of the isoetid *Littorella uniflora* in oligotrophic lakes. *Freshwater Biology*, 61(3), 301-315.
- Baden, S., Emanuelsson, A., Pihl, L., Svensson, C. J., & Åberg, P. (2012). Shift in seagrass food web structure over decades is linked to overfishing. *Marine Ecology Progress Series*, 451, 61-73.
- Beeftink, W.G. (1965). De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Wageningen University and Research.
- Bekker, R.M., & Lammerts, E.J. (2002). Groene stippen voor Rode Lijstsoorten: evaluatie van herstelmaatregelen. *De Levende Natuur*, 103(2), 48-52.
- Bloemendaal, F.H.J.L. & J.G.M. Roelofs (ed.) (1988). Waterplanten en waterkwaliteit; Utrecht: Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.
- Bodner, M. (1994). Inorganic carbon source for photosynthesis in the aquatic macrophytes *Potamogeton natans* and *Ranunculus fluitans*. *Aquatic Botany* 48: 109-120.
- Boedeltje G., Smolders A.J.P., Lamers L.P.M. & Roelofs J.G.M. (2005). Interactions between sediment propagule banks and sediment nutrient fluxes explain floating plant dominance in stagnant shallow waters. *Archiv für Hydrobiologie* 162: 349-362.
- Bos, A.R., & Van Katwijk, M.M. (2007). Planting density, hydrodynamic exposure and mussel beds affect survival of transplanted intertidal eelgrass. *Marine Ecology Progress Series*, 336, 121-129.
- Brodersen, K.E., Nielsen, D.A., Ralph, P.J., & Köhl, M. (2015). Oxic microshield and local pH enhancement protects *Zostera muelleri* from sediment derived hydrogen sulphide. *New Phytologist*, 205(3), 1264-1276.
- Brouwer E., Lucassen E., Smolders A. & Roelofs J. (2008). Vennen kunnen verzuipen. *H2O* 41(19): 35-37.
- Brouwer, E., Denys, L., Lucassen, E. C. H. E. T., Buiks, M., & Onkelinx, T. (2017). Competitive strength of Australian swamp stonecrop (*Crassula helmsii*) invading moorland pools. *Aquatic Invasions*, 12, 321-331.
- Brouwer, E., H. van Kleef, H. van Dam, J. Loermans, G. Arts & D. Belgers (2009). Effectiviteit van herstelbeheer in vennen en duinplassen op de middellange termijn. Ministerie van LNV, Dienst Kennis. Rapportnummer: 2009.11
- Brun, F.G., Hernández, I., Vergara, J.J., Peralta, G., & Pérez-Lloréns, J.L. (2002). Assessing the toxicity of ammonium pulses to the survival and growth of *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 177-187.

- Burgin, A.J. en Hamilton, S.K., (2007). Have we overemphasized the role of denitrification in aquatic ecosystems? A review of nitrate removal pathways. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(2), 89-96.
- Burgin, A.J. en Hamilton, S.K., (2008). N03--driven S042- production in freshwater ecosystems: implications for N and S cycling. *Ecosystems*, 11, 908-922.
- Burkholder J.M., K.M. Mason, H.B. Glasgow (1992) - Water-column nitrate enrichment promotes decline on eelgrass *Zostera marina* L evidence from seasonal mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series* 81:163-178.
- Burkholder, J.M., Tomasko, D.A., & Touchette, B.W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 350 (1-2), 46-72.
- Conover, T. (1968) The importance of natural diffusion gradients and transport of substance related to benthic marine plant metabolism. *Bot. Mar.*, 11:1-9.
- Cronau RJT, de Fouw J, van Katwijk MM, Bouma TJ, Heusinkveld JHT, Hoeijmakers D, Lamers LPM, van der Heide T (2023b) Seed- versus transplant-based eelgrass (*Zostera marina* L.) restoration success in a temperate marine lake. *Restoration Ecology*, 31(1), e13786.
- Cronau RJT, Lamers LPM de Fouw J, van Katwijk MM, Bouma TJ, Heusinkveld JHT, Poortvliet T, van der Heide T (2025). Combining co-introduction with patch-size optimization as a novel strategy to maximize seagrass restoration. *Ecological Applications* e70055
- Cronau RJT, Telgenkamp Y, de Fouw J, van Katwijk MM, Bouma TJ, Heusinkveld JHT, Hoeijmakers D, van der Heide T, Lamers LL (2023a) Seagrass is protected from ragworm pressure by a newly discovered grazer-ragworm interaction; implications for restoration. *Journal of Applied Ecology* 60:978-989,
- Čtvrtlíková, M., Kopáček, J., Nedoma, J., Znachor, P., Hekera, P., & Vrba, J. (2023). Aquatic quillworts, *Isoetes echinospora* and *I. lacustris* under acidic stress—A review from a temperate refuge. *Ecology and Evolution*, 13(3), e9878.
- Cusell, C., A. Kooijman, I. Mettrop & L. Lamers (2013) Natura 2000 Kennislacunes in De Wieden & De Weerribben. Rapport Bosschap, bedrijfsschap voor bos en natuur.
- De Jong, D.J. de & V.N. de Jonge (1989) - Zeegras *Zostera marina* L., *Zostera noltii* Horn. Een ecologisch profiel en het voorkomen in Nederland. Nota GWA0-89.1003.
- De Jong, D.J., Van Katwijk, M.M., & Brinkman, A. (2005). Kanskaart zeegras Waddenzee: potentiële groeimogelijkheden voor zeegras in de Waddenzee. Rijkswaterstaat, RIKZ.
- De los Santos, C.B., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Marba, N., Duarte, C. M., van Katwijk, M.M., Perez, M., Romero, J., Sanchez-Lizaso, J. L., Roca, G., Jankowska, E., Perez-Llorens, J.L., Fournier, J., Montefalcone, M., Pergent, G., Ruiz, J.M., Cabaco, S., Cook, K., Wilkes, R.J., ... Santos, R. (2019). Recent trend reversal for declining European seagrass meadows. *Nature Communications*, 10, 3356.
- De Louw, P.G.B., Essink, G.O., Stuyfzand, P.J., & Van der Zee, S.E.A.T.M. (2010). Upward groundwater flow in boils as the dominant mechanism of salinization in deep polders, the Netherlands. *Journal of Hydrology*, 394(3-4), 494-506.
- De Louw, P.G.B., Vandenbohede, A., Werner, A.D., & Essink, G.O. (2013). Natural saltwater upconing by preferential groundwater discharge through boils. *Journal of Hydrology*, 490, 74-87.
- Den Hartog, C., & G. van der Velde. 1970. De flora en de vegetatie van het Balgzand. KNNV Wetenschappelijke Mededelingen: 86: 20-36.
- Den Hartog, C., (1971). De Nederlandse *Ruppia*-soorten. *Gorteria Dutch Botanical Archives*, 5(7/10), 148-153.

- Di, H.J. & Cameron, K.C. (2002). Nitrate leaching in temperate agroecosystems: sources, factors and mitigating strategies. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 64 (3), 237-256.
- Dolch, T., & Reise, K. (2021). Vorkommen von Grünalgen und Seegras im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Landesbetrieb für Küstenschutz, Nationalpark und Meeresschutz Schleswig-Holstein—Nationalparkverwaltung, Tönning, Alfred Wegener Institute.
- Dolch, T., Buschbaum, C., & Reise, K. (2013). Persisting intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea since the 1930s. *Journal of Sea Research*, 82, 134-141.
- Dolch, T., Folmer, E.O., Frederiksen, M.S., Herlyn, M., van Katwijk, M.M., Kolbe, K., Krause-Jensen, D., Schmedes, P., & Westerbeek, E.P. (2017). Seagrass. In S. Kloepper, M.J. Baptist, A. Bostelmann, J.A. Busch, C. Buschbaum, L. Gutow, G. Janssen, K. Jensen, H.P. Jørgensen, F. de Jong, G. Lüerßen, K. Schwarzer, R. Strempel, & D. Thieltges (Eds.), *Wadden sea quality status report 2017*. Common Wadden Sea Secretariat, 24 pp.
- Eklöf, J.S., T. van der Heide, S. Donadi, E.M. van der Zee, R. O'Hara, B.K. Eriksson (2011) - Habitat Mediated Facilitation and Counteracting Ecosystem Engineering Interactively Influence Ecosystem Responses to Disturbance. *PLoS ONE*, 6(8): e23229, 9 pp.
- Elzenga, J.T.M., & Prins, H.B. (1988). Adaptation of *Elodea* and *Potamogeton* to different inorganic carbon levels and the mechanism for photosynthetic bicarbonate utilisation. *Functional Plant Biology*, 15(6), 727-735.
- Folmer, E.O., van Beusekom, J.E., Dolch, T., Gräwe, U., van Katwijk, M.M., Kolbe, K., & Philippart, C. J. (2016). Consensus forecasting of intertidal seagrass habitat in the Wadden Sea. *Journal of Applied Ecology*, 53(6), 1800-1813.
- Fox, A. D. (1996). *Zostera*-exploitation by Brent geese and wigeon on the Exe estuary, southern England. *Bird Study* 43, 257-268.
- Ganter, B. (2000) - Seagrass (*Zostera* spp.) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgoland Marine Research* 54: 63-70.
- Giesen, W.B.J.T., Van Katwijk, M.M., & Den Hartog, C. (1990). Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea in the 1930's. *Netherlands Journal of Sea Research*, 25(3), 395-404.
- Giesen, W.B.T.J., Giesen, K., Giesen, P.T., Govers, L. ., Suykerbuyk, W., & van Katwijk, M.M. (2015). Zeegrasmittigaties Oosterschelde. Proeven met verplaatsen van Klein zeegras (*Zostera noltii*) in de Oosterschelde: mitigatiemaatregel bij dijkwerkzaamheden ZLD-6606A. Eindrapport, aangevuld met metingen 2014 en 2015.
- Godet L, Fournier J, van Katwijk MM, Olivier F, Le Mao P, and Retière C. (2008) Before and after wasting disease in common eelgrass *Zostera marina* along the French Atlantic coasts: a general overview and first accurate mapping. *Diseases Aquatic Organisms* 79: 249-255.
- Govers, L.L. (2014). The effects of biogeochemical stressors on seagrass ecosystems. PhD thesis. Radboud Universiteit Nijmegen.
- Govers, L.L., J.H.F. De Brouwer, W. Suykerbuyk, T.J. Bouma, L.P.M. Lamers, A.J.P. Smolders and M.M. Van Katwijk (2014) Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. *Aquatic Toxicology* 155:253-260.
- Govers, L.L., Reijers, V., van der Heide, T., Nauta, J., Marin-Diaz, B., Gräfnings, M., ... & van der Eijk, A. (2020). Luwte speelt sleutelrol voor zeegras en mosselbanken. *De Levende Natuur*, 121(5), 168-171.
- Gräfnings, M., L. Govers, J. Heusinkveld, M. Zwarts, D. Hoeijmakers, H. Wiersema, G. Maldonado, N. Hijner, C. Kwakernaak, Y. Gatt, T. Zuidewind, I. Grimm, I. Findji, Q. Smeele, T. van der Heide & A. van der Eijk. (2023c). Zeegrasherstel in de Waddenzee. *De Levende Natuur* 124 (1): 22-29.

- Gräfnings, M.L., Heusinkveld, J.H., Hijner, N., Hoeijmakers, D.J., Smeele, Q., Zwarts, M., ... & Govers, L.L. (2023b). Spatial design improves efficiency and scalability of seed-based seagrass restoration. *Journal of Applied Ecology*, 60(6), 967-977.
- Gräfnings, M.L.E., Govers, L.L., Heusinkveld, J.H.T., Silliman, B.R., Smeele, Q., Valdez, S.R., & van der Heide, T. (2023a). Macrozoobenthos as an indicator of habitat suitability for intertidal seagrass. *Ecological Indicators*, 147, 109948.
- Han, Q., Bouma, T.J., Brun, F. G., Suykerbuyk, W., & Van Katwijk, M.M. (2012). Resilience of *Zostera noltii* to burial or erosion disturbances. *Marine Ecology Progress Series*, 449, 133-143.
- Hanhart, K. & E. Brouwer (2018). Grond- en oppervlakte water, pijlers onder de biodiversiteit van vennen. *De Levende Natuur* 119 (2): 48-52.
- Harpenslager, S.F., Smolders, A.J.P., Kieskamp, A.A., Roelofs, J.G.M., & Lamers, L.P.M. (2015). To float or not to float: how interactions between light and dissolved inorganic carbon species determine the buoyancy of *Stratiotes aloides*. *Plos One*, 10(4), e0124026.
- Hasler-Sheetal, H., & Holmer, M. (2015). Sulfide intrusion and detoxification in the seagrass *Zostera marina*. *PloS one*, 10(6), e0129136.
- Herman, P.M.J., Hemminga, M.A., Nienhuis, P.H., Verschuure, J.M., & Wessel, E.G.J. (1996). Wax and wane of eelgrass *Zostera marina* and water column silicon levels. *Marine Ecology Progress Series*, 303-307.
- Holmer, M., Baden, S., Boström, C., & Moksnes, P.O. (2009). Regional variation in eelgrass (*Zostera marina*) morphology, production and stable sulfur isotopic composition along the Baltic Sea and Skagerrak coasts. *Aquatic Botany*, 91(4), 303-310.
- Hootsmans, M.J.M., J.E. Vermaat en W. Van Vierssen (1987) - Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from The Netherlands: *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* hornem. *Aquatic Botany*, 28 (3-4):275-285.
- Jacobs, R.P.W.M., Den Hartog, C., Braster, B.F., & Carriere, F.C. (1981). Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). *Aquatic Botany*, 10, 241-259.
- Jacobs, R.P.W.M., H.H. Hegger and A. Ras-Willems (1983). "Seasonal variations in the structure of a *Zostera* community on tidal flats in the SW Netherlands, with special reference to the benthic fauna." *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Academie Van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences* 86(3): 347-375.
- Janssen, A.M. en Schaminée, J.H.J. (2009). Europese natuur in Nederland. *Natura 2000 gebieden van Zee en kust*.
- Jones, I.D., & Smol, J.P. (eds.). (2023). *Wetzel's Limnology: Lake and River Ecosystems*. Elsevier.
- Joye, S.B., en J.T. Hollibaugh. (1995) Influence of sulfide inhibition of nitrification on nitrogen regeneration in sediments. *Science* 270:623-625.
- Kamermans, P., Hemminga, M.A., & De Jong, D.J. (1999). Significance of salinity and silicon levels for growth of a formerly estuarine eelgrass (*Zostera marina*) population (Lake Grevelingen, The Netherlands). *Marine Biology*, 133, 527-539.
- Kemp, W.M., Twilley, R.R., Stevenson, J.C., Boynton, W.R., & Means, J.C. (1983). The decline of submerged vascular plants in upper Chesapeake Bay: Summary of results concerning possible causes. *Marine Technology Society Journal*, 17(2), 78-89.
- Kirk, J.T.O. (2010). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge university press. Third edition.

- Kwakernaak, C., Hoeijmakers, D.J.J., Zwarts, M.P.A., Bijleveld, A.I., Holthuijsen, S., de Jong, D.J., & Govers, L.L. (2023). Ragworms (*Hediste diversicolor*) limit eelgrass (*Zostera marina*) seedling settlement: Implications for seed-based restoration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 560, 151853.
- La Nafie, Y.A., de los Santos, C.B., Brun, F.G., Mashoreng, S., van Katwijk, M.M., & Bouma, T.J. (2013). Biomechanical response of two fast-growing tropical seagrass species subjected to in situ shading and sediment fertilization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446, 186-193.
- La Nafie, Y.A., De Los Santos, C.B., Brun, F.G., Van Katwijk, M.M., & Bouma, T.J. (2012). Waves and high nutrient loads jointly decrease survival and separately affect morphological and biomechanical properties in the seagrass *Zostera noltii*. *Limnology and Oceanography*, 57(6), 1664-1672.
- Lamers, L.P., Govers, L.L., Janssen, I.C., Geurts, J.J., Van der Welle, M.E., Van Katwijk, M.M., Van der Heide, T., Roelofs, J.G.M. en Smolders, A.J., (2013). Sulphide as a soil phytotoxin—a review. *Frontiers in Plant Science*, 4, 268.
- Lamers, L.P.M., Goverts, L.L., Janssen, I.C.J.M., Geurts, J.J.M., Van der Welle, M.E.W., Van Katwijk, M.M., ... Smolders, A.J.P. (2013). Sulfide as a soil phytotoxin - a review. *Frontiers in Plant Physiology* 4, 268.
- Laverman, A.M., Canavan, R.W., Slomp, C.P. en Van Cappellen, P., (2007). Potential nitrate removal in a coastal freshwater sediment (Haringvliet Lake, The Netherlands) and response to salinization. *Water Research*, 41(14), 3061-3068.
- Lee, K.S., Park, S.R., & Kim, Y.K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 144-175.
- Leuschner, C., Landwehr, S., & Mehlig, U. (1998). Limitation of carbon assimilation of intertidal *Zostera noltii* and *Z. marina* by desiccation at low tide. *Aquatic Botany*, 62(3), 171-176.
- Loeb, R., F. Smolders & J. Roelofs, (2017). Achteruitgang van Vlottende waterranonkel in de Swalm. RP-16.119.17.14. Onderzoekcentrum B-WARE, Nijmegen.
- Loeb, R., F. Smolders, D. van Pul. (2020). Stroomt het wel, dan vlot het niet.... Onderzoek naar het leefgebied en herintroductie van Vlottende waterranonkel in snelstromende beken. Voortgangsrapportage 2019/2020.
- Loeb, R., Geurts, J., van Dijk, G., Weijs, W., van Belle, J., Bakker, E.S., ... & Roelofs, J. (2015). Verlanding in laagveenpetgaten: speerpunt voor natuurherstel in laagvenen.
- Loeb, R., Smolders, F., Arts, G., Belgers, D., Roskam, G., Kuiperij, R., ... & Verdonchot, R. (2021). Grip op beekslib: de sturende rol van beeksediment op de kwaliteit van beeklevens-gemeenschappen. Vereniging van Bos-en Natuurterreineigenaren (VBNE).
- Lucassen E., P. van den Munckhof, E. Brouwer & J. Roelofs, (2007). Een soortbeschermingsplan voor Drijvende waterweegbree in Noord-Brabant. Provincie Noord-Brabant. B-ware-rapportnr 2007.01. Onderzoekcentrum B-WARE, Nijmegen.
- Lucassen E.C.H.E.T., Spierenburg, P., Fraaie, R.G.A., Smolders, A.J.P., Roelofs, J.G.M. (2009). Alkalinity generation and sediment CO₂ uptake influence establishment of *Sparganium angustifolium* in softwater lakes, *Freshwater Biology*. 54:2300-2316.
- Lucassen, E., P. van den Muckhof, A. Smolders & J. Roelofs (2010). Mogelijkheden tot herstel drijvende waterweegbree. *H2O* 6: 44-46.
- Lucassen, E.C., Roelofs, J.G.M., Schneider, S.C., & Smolders, A.J. (2016). Long-term effects of liming in Norwegian softwater lakes: The rise and fall of bulbous rush (*Juncus bulbosus*) and decline of isoetid vegetation. *Freshwater Biology*, 61(5), 769-782.

- Luther, H. (1951). Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I Allgemeiner Teil. Acta Botanica Fennica, 49, 1-187.
- Madsen T.V. & K. Sand-Jensen (1994). The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. Plant, Cell and Environment 17: 955-962.
- Marijt, M.A.T.; L. Bruil, N. Hijner, L.L. Govers, J. Heusinkveld, T. van der Stegen, S. den Haan (2025). Rapportage kennisontwikkeling Groot en Klein zeegras 2024-2025 Projectnr 129454/25-002.511. Witteveen+Bos, Deventer, The Netherlands
- Maxwell, P.S., Eklöf, J.S., van Katwijk, M.M., O'Brien, K.R., de la Torre-Castro, M., Boström, C., ... & van der Heide, T. (2017). The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems-a review. Biological Reviews, 92(3), 1521-1538.
- Melzer, A. & R. Kaiser (1986). Seasonal variations in nitrate content, total nitrogen, and nitrate reductase activities of macrophytes from a chalk stream in Upper Bavaria. Oecologia 69: 606-611.
- Melzer, A. (1980). Okophysiologische Aspekte der N-Ernährung submerser Wasserpflanzen. Verh. Ges. Ökol. 8 : 357-362.
- Mesters, C. (1995). Shifts in macrophyte species composition as a result of eutrophication and pollution in Dutch transboundary streams over the past decades. Journal of Aquatic Ecosystem Health 4: 295-305.
- Moksnes, P.O., Eriander, L., Infantes, E., & Holmer, M. (2018). Local regime shifts prevent natural recovery and restoration of lost eelgrass beds along the Swedish west coast. Estuaries and Coasts, 41, 1712-1731.
- Moreira, M.H., They, N.H., Rodrigues, L.R., Alvarenga-Lucius, L. en Pita-Barbosa, A., (2023). Salty freshwater macrophytes: The effects of salinization in freshwaters upon non-halophyte aquatic plants. Science of The Total Environment, 857, p.159608.
- Mörzer Bruijns, M.F., & J. Tanis. 1955. De Rotganzen, *Branta bernicla* (L.), op Terschelling. Ardea: 261-274.
- Muehlstein, L.K., Porter, D., & Short, F.T. (1991). *Labyrinthula zosterae* sp. nov., the causative agent of wasting disease of eelgrass, *Zostera marina*. Mycologia, 83(2), 180-191.
- Muehlstein, L.K., Porter, D.T.S.F., & Short, F.T. (1988). *Labyrinthula* sp., a marine slime mold producing the symptoms of wasting disease in eelgrass, *Zostera marina*. Marine Biology, 99, 465-472.
- Munns, R. en Tester, M., (2008). Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59, 651-681.
- Nacken, N. & Reise, K. (2000) Effects of herbivorous birds on intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea. Helgoland Marine Research 54: 87-94.
- Nejrup, L.B., & Pedersen, M.F. (2008). Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. Aquatic Botany, 88(3), 239-246.
- Nienhuis, P.H.; de Bree, B.H.H.; Herman, P.M.J.; Holland, A.M.B.; Verschuure, J.M.; Wessel, E.G.J. (1986). Twenty-five years of changes in the distribution and biomass of eelgrass, *Zostera marina*, in Grevelingen Lagoon, The Netherlands. Neth. J. Aquat. Ecol. 30, 107-117.
- Nordlund, M.L., Koch, E.W., Barbier, E.B., & Creed, J.C. (2016). Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. Plos one, 11(10), e0163091.

- Orth, R.J., Lefcheck, J.S., McGlathery, K.S., Aoki, L., Luckenbach, M.W., Moore, K.A., ... & Lusk, B. (2020). Restoration of seagrass habitat leads to rapid recovery of coastal ecosystem services. *Science advances*, 6(41), eabc6434.
- Östman, Ö., Eklöf, J., Eriksson, B.K., Olsson, J., Moksnes, P.O., & Bergström, U. (2016). Top-down control as important as nutrient enrichment for eutrophication effects in North Atlantic coastal ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 53(4), 1138-1147.
- Oude Essink, G. & P. de Louw (herziene versie 2017). Deltafact Brakke kwel. www.stowa.nl
- Oudemans, C.A.J.A., J.F.W. Conrad, P. Maats, and L.J. Bouricius. 1870. Verslag der Staatscommissie inzake de wiermaayerij. Pages 199-231. Van Weelden en Mingelen, Den Haag.
- Papenburg, G. (2015). Fonteinkruiden in he Stinsweigebied ten noorden van Garyp. *Twirre* 25 (2): 7-11.
- Peralta, G., Pérez-Lloréns, J.L., Hernández, I., & Vergara, J.J. (2002). Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269(1), 9-26.
- Philippart, C.J. (1995). Effects of shading on growth, biomass and population maintenance of the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 188(2), 199-213.
- Philippart, C.J.M. (1994) - Interactions between *Arenicola marina* and *Zostera noltii* on a tidal flat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 111, 251-257.
- Phillips, G., Willby, N., & Moss, B. (2016). Submerged macrophyte decline in shallow lakes: what have we learnt in the last forty years? *Aquatic Botany*, 135, 37-45.
- Possen, B.J.H.M., Sevink, J., Brouwer, E., Versluis, R., van der Burg, R., de Graaf, M., & Jansen, A.J.M. (2022). Landschapsecologische systeemanalyse Beuven - verfijning. Rapport Stichting Bargerveen.
- Prins, H.B.A., & Elzenga, J.T.M. (1989). Bicarbonate utilization: function and mechanism. *Aquatic Botany*, 34(1-3), 59-83.
- Prins, T.C., S.A. Vergouwen, A.J. Nolte, C.A. Schipper, F.A. Arts, P.H. van Avesaath, V. Escaravage, M.J. de Kluijver & M.C. Dubbeldam (2015). Bekkenrapport Veerse Meer 2000-2014, ten behoeve van de evaluatie peilbesluit. Delft, Report 12200248-000, Deltares The Netherlands.
- Pulido, C., Keijzers, D.J., Lucassen, E.C., Pedersen, O., & Roelofs, J.G.M. (2012). Elevated alkalinity and sulfate adversely affect the aquatic macrophyte *Lobelia dortmanna*. *Aquatic Ecology*, 46, 283-295.
- Pulido, C., Lucassen, E.C., Pedersen, O.L.E., & Roelofs, J.G.M. (2011). Influence of quantity and lability of sediment organic matter on the biomass of two isoetids, *Littorella uniflora* and *Echinodorus repens*. *Freshwater Biology*, 56(5), 939-951.
- Raghoebarsing, A.A., Smolders, A.J., Schmid, M.C., Rijpstra, W.I.C., Wolters-Arts, M., Derksen, J., ... & Strous, M. (2005). Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs. *Nature*, 436(7054), 1153-1156.
- Rehlmeyer, K. (2025). Subtidal eelgrass in the Dutch Wadden Sea. A first step toward restoration. PhD thesis Rijksuniversiteit Groningen.
- Rehlmeyer, K., Franken, O., Van Der Heide, T., Holthuijsen, S.J., Meijer, K.J., Olff, H., ... & Govers, L.L. (2024). Reintroduction of self-facilitating feedbacks could advance subtidal eelgrass (*Zostera marina*) restoration in the Dutch Wadden Sea. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1253067.

- Reigersman, C.J.A., G.F.H. Houben & B. Havinga. 1939. Rapport omtrent den invloed van de wierziekte op den achteruitgang van de wierbedrijven, met Bijlagen. Provinciale Waterstaat in Noord-Holland, Haarlem.
- Reise K, Kohlus J. (2008) Seagrass recovery in the Northern Wadden Sea? *Helgol Mar Res* 62: 77-84.
- Remane, A., (1934). Die Brackwasserfauna. *Verhandlungen Der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 36, 34-37.
- Riis, T., & Sand-Jensen, K. (1997). Growth reconstruction and photosynthesis of aquatic mosses: influence of light, temperature and carbon dioxide at depth. *Journal of Ecology*, 359-372.
- Rozemeijer, J., Broers, H.P., & Geerts, A. (2007). Grondwater in Noord-Brabant zorgt voor overschrijding MTR-waarden oppervlaktewater. *H2O*, 40(4), 40.
- Rozemeijer, J.C., & Broers, H.P. (2007). The groundwater contribution to surface water contamination in a region with intensive agricultural land use (Noord-Brabant, The Netherlands). *Environmental Pollution*, 148(3), 695-706.
- Rysgaard, S., P. Thastum, T. Dalsgaard, P.B. Christensen, en N.P. Sloth. (1999). Effects of salinity on NH₄ adsorption capacity, nitrification, and denitrification in Danish estuarine sediments. *Estuaries* 22:21-30.
- Schaminée J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1995). De vegetatie van Nederland. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden. Opulus Press, Uppsala en Leiden.
- Schaminée, J., Aggenbach, C., Crombaghs, B., de Haan, M., Hommel, P., Smolders, F., ... & Weeda, E. (2009). Preadvies beekdalen heuvellandschap. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Schanz, A., & Asmus, H. (2003). Impact of hydrodynamics on development and morphology of intertidal seagrasses in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 261, 123-134.
- Scheffer, M. (1998). *Ecology of shallow lakes*. London; Chapman & Hall.
- Sculthorpe, C.D. (1967). *The biology of vascular aquatic plants*. London.
- Seitzinger, S.P., Gardner, W.S. en Spratt, A.K., (1991). The effect of salinity on ammonium sorption in aquatic sediments: implications for benthic nutrient recycling. *Estuaries*, 14, 167-174.
- Senga, Y., Mochida, K., Fukumori, R., Okamoto, N. en Seike, Y., (2006). N₂O accumulation in estuarine and coastal sediments: the influence of H₂S on dissimilatory nitrate reduction. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(1-2), 231-238.
- Singer, A., Bijleveld, A.I., Hahner, F., Holthuijsen, S.J., Hubert, K., Kerimoglu, O., ... & Wurpts, A. (2023). Long-term response of coastal macrofauna communities to de-eutrophication and sea level rise mediated habitat changes (1980s versus 2018). *Frontiers in Marine Science*, 9, 963325.
- Smolders A., Lucassen E., Roelofs J., Kramer-Hoederboom A. & Lenssen J. (2017). Woekering van waterplanten in beken tot op de bodem uitgezocht. *H2O-Online* / 16 februari 2017.
- Smolders A.J.P., Tomassen H.B.M., Lamers L.P.M., Lomans B.P. & Roelofs J.G.M. (2002). Peat bog restoration by floating raft formation: the effects of groundwater and peat quality. *Journal of Applied Ecology* 39: 391-401.
- Smolders, A. J., Lucassen, E. C., Bobbink, R., Roelofs, J.G.M., & Lamers, L.P.M. (2010). How nitrate leaching from agricultural lands provokes phosphate eutrophication in groundwater fed wetlands: the sulphur bridge. *Biogeochemistry*, 98, 1-7.

- Smolders, A.J.P., Broek, T., Lucassen, E.C.H.E.T., & Spanjers, B. (2012). Monitoring proefsloten Lopikerwaard: hoe werkt een boerensloot in het veenweidegebied?. H2O 17, blz 30-32.
- Smolders, A.J.P., Lamers, L.P.M., Den Hartog, C. & Roelofs, J.G.M. (2003). Mechanisms involved in the decline of *Stratiotes aloides* L. in The Netherlands: sulphate as a key variable. *Hydrobiologia* 506/509, 603-610.
- Smolders, A.J.P., Van Diggelen, J.H.M., Geurts, J.J.M., Poelen, M.D.M., Roelofs, J.G.M., Lucassen, E.C.H.E.T. & Lamers, L.P.M. (2013). Waterkwaliteit in het veenweidegebied: de complexe interacties tussen oever, waterbodem en oppervlaktewater. *Landschap* 30(3), 145-153.
- Smolders, A.J.P., Verstijnen, Y.J.M., van Diggelen, J.M.H., Lucassen, E.C.H.E.T., & Dijk, G.V. (2024). Zwavelland. Sulfaat als obstakel voor het bereiken van de KRW-doelen. *Landschap* 41 (2): 64-71.
- Spence, D.H.N. (1982). The zonation of plants in freshwater lakes. In *Advances in Ecological Research* Vol. 12, pp. 37-125. Academic Press.
- Spier, J., P. Van Beers, B. Achterkamp, R. van de Haterd, P.B. Broeckx (2023). Onderwaternatuur Apeldoorns Kanaal: kwetsbaar in droge tijden *De Levende Natuur* 124 (6), 229-234.
- Spierenburg, P., Lucassen, E., Lotter, A.F. and Roelofs, J.G.M. (2009). Competition between isoetids and invading elodeids at different concentrations of aquatic carbon dioxide, *Freshwater Biology*, 55(6), 1274-1287.
- Spierenburg, P., Lucassen, E.C.H.E.T., Pulido, C., Smolders, A.J.P., & Roelofs, J.G.M. (2013). Massive uprooting of *Littorella uniflora* (L.) A sch. during a storm event and its relation to sediment and plant characteristics. *Plant Biology*, 15(6), 955-962.
- Suykerbuyk, W., Bouma, T. J., Govers, L.L., Giesen, K., de Jong, D.J., Herman, P., ... & van Katwijk, M.M. (2016b). Surviving in changing seascapes: sediment dynamics as bottleneck for long-term seagrass presence. *Ecosystems*, 19, 296-310.
- Suykerbuyk, W., Bouma, T.J., Van Der Heide, T., Faust, C., Govers, L.L., Giesen, W.B., ... & Van Katwijk, M.M. (2012). Suppressing antagonistic bioengineering feedbacks doubles restoration success. *Ecological Applications*, 22(4), 1224-1231.
- Suykerbuyk, W., Govers, L. L., Bouma, T. J., Giesen, W. B., de Jong, D. J., van de Voort, R., ... & van Katwijk, M. M. (2016a). Unpredictability in seagrass restoration: analysing the role of positive feedback and environmental stress on *Zostera noltii* transplants. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 774-784.
- Suykerbuyk, W., Govers, L.L., van Oven, W.G., Giesen, K., Giesen, W.B., de Jong, D.J., ... & van Katwijk, M.M. (2018). Living in the intertidal: desiccation and shading reduce seagrass growth, but high salinity or population of origin have no additional effect. *PeerJ*, 6, e5234.
- Temmink, R.J., Christianen, M. J., Fivash, G. S., Angelini, C., Boström, C., Didderen, K., ... & van der Heide, T. (2020). Mimicry of emergent traits amplifies coastal restoration success. *Nature communications*, 11(1), 3668.
- UNESCO, (1973), Second report of the Joint Panel on Oceanographic Tables and Standards., in UNESCO technical papers in marine science, UNESCO, Editor: Kiel.16
- Valdemarsen, T., Canal-Vergés, P., Kristensen, E., Holmer, M., Kristiansen, M.D., & Flindt, M.R. (2010). Vulnerability of *Zostera marina* seedlings to physical stress. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 119-130.
- Van Avesaath, P., A. Engelberts & H. Hummel (2014). Verspreiding van abundante macro-algen in het Veerse Meer 2014. Monitor Taskforce Publication Series, NIOZ, Monitor Taakgroep, Yerseke, Monitor Taskforce Publication Series 2014-11.

- Van Beusekom, J.E.E., Bot, P., Carstensen, J., Grage, A., Kolbe, K., Lenhart, H.J., ... & Rick, J. (2017). Wadden Sea Quality Status Report, Eutrophication.
- Van Dam, H. (2018). Veranderingen in landschap, beïnvloeding en beheer van de vennen bij Oisterwijk en Boxtel. *De Levende Natuur* 119 (2): 44-47.
- Van den Oever, A., van Son, L.M., Schepp, K. (2024). Zeegraskartering MWTL Waddenzee en Oosterschelde 2023. Rapport 23-372.2 deel A. Waardenburg Ecology, Culemborg.
- Van der Heide T., Govers L.L., De Fouw J., Olff H., van der Geest M., van Katwijk M.M., Piersma T., van de Koppel J., Silliman B.R., Smolders A.J.P. & van Gils J.A. (2012). A three-stage symbiosis forms the foundation of seagrasses ecosystems. *Science* 336: 1432-1434.
- Van der Heide, T. (2009). Stressors and feedbacks in temperate seagrass ecosystems. PhD thesis. Radboud Universiteit Nijmegen.
- Van der Heide, T., Eklöf, J.S., van Nes, E.H., van der Zee, E.M., Donadi, S., Weerman, E.J., ... & Eriksson, B.K. (2012). Ecosystem engineering by seagrasses interacts with grazing to shape an intertidal landscape. *PLoS ONE* 7(8): e42060.
- Van der Heide, T., Peeters, E.T.H.M., Hermus, D.C.R., van Katwijk, M.M., Roelofs, J.G.M., & Smolders, A.J.P. (2009) - Predicting habitat suitability in temperate seagrass ecosystems. *Limnol. & Oceanol.* 54(6):2018-2024.
- Van der Heide, T., Smolders, A.J.P., Rijkens, B., van Nes, E.H., van Katwijk, M.M. & Roelofs, J.G.M. (2008) - Toxicity of reduced nitrogen in eelgrass (*Zostera marina*) is highly dependent on shoot density and pH. *Oecologia* 158:411-419.
- Van der Heide, T., van Nes, E.H., Geerling, G.W., Smolders, A.J.P., Bouma, T.J., & Van Katwijk, M.M. (2007) - Positive feedbacks in seagrass ecosystems: implications for success in conservation and restoration. *Ecosystems* 10: 1311-1322.
- Van Diggelen, R., & Klooker, J. (1990). Het voorkomen van de Klimopwaterranonkel (*Ranunculus hederaceus* L.) in Nederland in relatie tot de hydrologie. *Gorteria Dutch Botanical Archives*, 16(2), 29-38.
- Van Dijk, G., Lamers, L.P., Loeb, R., Westendorp, P.J., Kuiperij, R., van Kleef, H.H., Klinge, M. en Smolders, A.J., (2019). Salinization lowers nutrient availability in formerly brackish freshwater wetlands; unexpected results from a long-term field experiment. *Biogeochemistry*, 143, 67-83.
- Van Dijk, G., M. Poelen & A.J.P. Smolders (2022). Monitoringsplan brakke wateren, rapport Onderzoekcentrum B-WARE in opdracht van STOWA
- Van Dijk, G., Smolders, A.J., Loeb, R., Bout, A., Roelofs, J.G. en Lamers, L.P., (2015). Salinization of coastal freshwater wetlands; effects of constant versus fluctuating salinity on sediment biogeochemistry. *Biogeochemistry*, 126, 71-84.
- Van Dijk, G., Westendorp, P.J., Loeb, R., Smolders, F., Lamers, L., Klinge, M., & van Kleef, H. (2013b). Verbrakking in het laagveen- en zeekleilandschap. Bosschap, bedrijfschap voor bos en natuur, Driebergen.
- Van Dijk, G., Westendorp, P.J., Loeb, R., Smolders, F., van Kleef, H., Lamers, L., & Klinge, M. (2013a). Natuurherstel in ondiepe plassen in het zeeklei- en laagveenlandschap. Rapport nr. 2013/OBN185-LZ, Bosschap, bedrijfschap voor bos en natuur, Driebergen.
- Van Dijk, S., 2017. Resultaten flora en faunakartering 2016. Omgeving Houten, Werkhoven, Wijk bij Duurstede en Schalkwijk. Ecologisch Adviesbureau Viridis, Culemborg, PRNR-2016-91.
- Van Dijk, S.D, 2020. Resultaten flora- en faunakartering 2019. Utrechtse Heuvelrug, Langbroek, Veenendaal en Rhenen. Ecologisch Adviesbureau Viridis, Culemborg, PRNR-2019-003.

- Van Dijk, S.D. 2018. Resultaten flora- en faunakartering 2018. Omgeving Montfoort, IJsselstein (noord), Oudewater en Linschoten. Ecologisch Adviesbureau Viridis, Culemborg, PRNR-2018-051.
- Van Geest, G.J., Arts, G.H.P., & Van Dijk, G. (2022). Systeemkennis brakke wateren. Rapport Kennisimpuls waterkwaliteit.
- Van Gerven, L.P.A., Van der Grift, B., Hendriks, R.F.A., & Mulder, H.M. (2011). Nutriëntenhuishouding in de bodem en het oppervlaktewater van de Krimpenerwaard: bronnen, routes en sturingsmogelijkheden. Rapport Alterra, Wageningen.
- Van Goor, A.C.J (1919) Het zeegras (*Zostera marina* L.) en zijn beteekenis voor het leven der visschen. Rapporten en verhandelingen uitgegeven d. h. Rijksinstituut voor Visscherij-onderzoek, vol. 1, 4, p. 464.
- Van Katwijk M.M. & Van Tussenbroek, B.I. (2023) Facultative annual life cycles in seagrasses. *Plants* 12: 12102002.
- Van Katwijk MM, Cronau RJT, Lamers LPM, Kamermans P, van Tussenbroek BI. de Jong DJ (2023) Salinity-induced extinction of *Zostera marina* in Lake Grevelingen? How strong habitat modification may require introduction of a suitable ecotype. *Sustainability*, 15, 3472.
- Van Katwijk MM, van Beusekom JEE, Folmer E, Kolbe K, de Jong DJ (2024) Seagrass recovery trajectories and recovery potential in relation to nutrient reduction. *Journal of Applied Ecology* 61:1784-1804
- Van Katwijk, M.M., & Hermus, D.C.R. (2000). Effects of water dynamics on *Zostera marina*: transplantation experiments in the intertidal Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 107-118.
- Van Katwijk, M.M., & Wijgengangs, L.J.M. (2004). Effects of locally varying exposure, sediment type and low-tide water cover on *Zostera marina* recruitment from seed. *Aquatic Botany*, 80(1), 1-12.
- Van Katwijk, M.M., Anitra Thorhaug, Núria Marbà, Robert J. Orth, Carlos M. Duarte, Gary A. Kendrick, Inge HJ Althuizen *et al.* "Global analysis of seagrass restoration: the importance of large-scale planting." *Journal of Applied Ecology* 53, no. 2 (2016): 567-578.
- Van Katwijk, M.M., Bos, A.R., De Jonge, V.N., Hanssen, L.S.A.M., Hermus, D.C.R., & De Jong, D.J. (2009). Guidelines for seagrass restoration: importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering effects. *Marine Pollution Bulletin*, 58(2), 179-188.
- Van Katwijk, M.M., Bos, A.R., Kennis, P., & de Vries, R. (2010). Vulnerability to eutrophication of a semi-annual life history: A lesson learnt from an extinct eelgrass (*Zostera marina*) population. *Biological Conservation*, 143(1), 248-254.
- Van Katwijk, M.M., Schmitz, G.H.W., Gasseling, A.P., & Van Avesaath, P.H. (1999). Effects of salinity and nutrient load and their interaction on *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 190, 155-165.
- Van Katwijk, M.M., Vergeer, L.H.T., Schmitz, G.H.W., & Roelofs, J.G.M. (1997). Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 159-173.
- Van Katwijk, M.M., Wijgengangs, L.J.M., & Hermus, D.C.R. (2000). Standplaatsonderzoek Groot zeegras (*Zostera marina* L.). Vergelijking van vier Nederlandse zeegrasvelden. Department of Aquatic Ecology and Environmental Biology, University of Nijmegen.
- Van Kleef, H.H. en M.C. Van Riel (2023). Monitoring vennenflora 2023. Rapport- en projectnummer OBN-2023-40-NZ.

- Van Leerdam, A., Bootsma, M.C., & Stam, S.M.E. (1993). De ecologie van het Groot boomglanswier [*Tolypella prolifera* (Ziz ex A. Braun) Leonhardi], een zeldzame cultuurvolger. *Gorteria Dutch Botanical Archives*, 19(4), 105-114.
- Van Lent, F., & Verschuure, J. M. (1994b). Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. II. Relation with environmental factors. *Aquatic Botany*, 48(1), 59-75.
- Van Lent, F., & Verschuure, J.M. (1994a). Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. *Aquatic Botany*, 48(1), 31-58.
- Van Pelt S, van Katwijk MM, Dankers N (2003) Herintroductie *Zostera marina* in de westelijke Waddenzee (2002-2006). Resultatenrapportage activiteiten 2002. Dep. of Environmental Studies, Radboud University, Nijmegen.
- Van Pul, D. (2018). Veroorzaakt pH-stijging in Nederlandse beken en laagveenplassen koolstoflimitatie bij ondergedoken waterplanten? Stagerapport HAS Den Bosch/Onderzoekcentrum B-WARE, Den Bosch/Nijmegen.
- Veen, P.H. (1986). Klimopwaterranonkel op de overgang tussen Utrechtse Heuvelrug en Eemland. *De Levende Natuur*, 87(5), 183-189.
- Velthuis, M., Teurlincx, S., van Dijk, G., Smolders, A.J. en De Senerpont Domis, L.N., (2023). Salinisation effects on freshwater macrophyte growth and establishment in coastal eutrophic agricultural ditches. *Freshwater Biology*, 68(4), 547-560.
- Verhoeven, J.T.A. (1980). The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. *Aquatic Botany*, 8, 1-85.
- Vermaat, J., Harmsen, J., Hellman, F., Van der Geest, H., De Klein, J., Kosten, S. & Ouboter M. (2013). Sulfaatbronnen in het Hollandse veenlandschap. *Landschap* 30(1), 5-13.
- Vermaat, J.E., Verhagen, F.C., & Lindenburg, D. (2000). Contrasting responses in two populations of *Zostera noltii* Hornem. to experimental photoperiod manipulation at two salinities. *Aquatic Botany*, 67(3), 179-189.
- Verschoor, A. J., Baaijens, G. J., Everts, F. H., Grootjans, A. P., Rooke, W., Van der Schaaf, S., & De Vries, N. P. J. (2003). Hoogveenontwikkeling in veentjes en kleinschalige hoogveencomplexen op het Dwingelerveld; een landschapsbenadering. Deel 2 Landschapsontwikkeling en hydrologie (No. 2003/227-0). Ministerie van LNV.
- Villazán, B., Brun, F.G., González-Ortiz, V., Moreno-Marín, F., Bouma, T.J., & Vergara, J.J. (2016). Flow velocity and light level drive non-linear response of seagrass *Zostera noltei* to ammonium enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, 545, 109-121.
- Weeda, E.J., Schaminée, J.H.J., & van Duuren, L. (2000). Atlas van plantengemeenschappen in Nederland. Deel 1 wateren, moerassen en natte heiden. KNNV.
- Westhoff, V., Bakker, P.A., van Leeuwen, C.G.V., & Van der Voo, E.E. (1971). Wilde Planten. Flora en Vegetatie in onze Natuurgebieden. 2. Het lage land. Ver. Beh. Natuurmon., The Netherlands.
- Weston, N.B., Dixon, R.E. & Joye, S.B., (2006). Ramifications of increased salinity in tidal freshwater sediments: Geochemistry and microbial pathways of organic matter mineralization. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 111 (G01009).
- Wijgergangs, L.J.M. & D.J. de Jong (1999). Een ecologisch profiel van zeegras, en de verspreiding in Nederland, Rapport Vakgroep Oecologie Katholieke Universiteit Nijmegen & Rijks Instituut voor Kust en Zee/RIKZ Middelburg.

- Wohlenberg, E. (1935). Beobachtungen über das Seegrass, *Zostera marina* L., und seine Erkrankung im nordfriesischen Wattenmeer. Beiträge zur Heimatforschung im Schleswig-Holstein, Hamburg und Lübeck 2:1-19.
- Wolff, W.J.; Koeijer, P.; Sandee, A.J.J.; Wolf, L. (1967). De verspreiding van Rotganzen in het Deltagebied in relatie tot de verspreiding van hun voedsel. Limosa 40, 163-174.
- Xu, S., Zhou, Y., Wang, P., Wang, F., Zhang, X., & Gu, R. (2016). Salinity and temperature significantly influence seed germination, seedling establishment, and seedling growth of eelgrass *Zostera marina* L. PeerJ, 4, e2697.
- Zipperle, A.M., Coyer J.A., Reise K., Stam W.T., Olsen J.L. (2010) Waterfowl grazing in autumn enhances spring seedling recruitment of intertidal *Zostera noltii*. Aquatic Botany 93: 202-205.

➞ STOWA IN HET KORT



Foto: Kranswier - Nico Jaarsma

HOE WE WERKEN

STOWA is het kennis- en innovatiecentrum voor regionale waterbeheerders in Nederland; de waterschappen en provincies. We helpen ze met het verkrijgen van nieuwe kennis en inzichten die nodig zijn om de opgaven van de regionale waterbeheerders beter te kunnen uitvoeren. Dat doen we door kennisvragen te formuleren en te selecteren in programmacommissies. We zetten ons onderzoek uit bij een keur aan experts, adviesbureaus, instituten en universiteiten, die we begeleiden tijdens hun werk. We zorgen voor de beschikbaarstelling en verspreiding van de kennis, inzichten en antwoorden aan de gezamenlijke waterbeheerders. We stimuleren de uitwisseling van kennis en ervaringen, via bijeenkomsten, werkgroepen, excursies, conferenties en communities of practice. We werken samen met onder andere ministeries, Rijkswaterstaat, gemeenten, drinkwaterbedrijven.

WAT WE ONDERZOEKEN

Inhoudelijk richt STOWA zich op alle onderdelen van waterbeheer, van waterkering en stedelijk waterbeheer tot waterzuivering en watersystemen. Belangrijke thema's daarbij zijn klimaatadaptatie, waterveiligheid, waterkwaliteit en ecologie, energietransitie en circulaire economie.

De kennisvragen die STOWA beantwoordt liggen meestal op technisch, natuurwetenschappelijk, bestuurlijk-juridisch of sociaalwetenschappelijk gebied. Onze kennis is altijd gericht op de praktijk van regionale waterbeheerders. Dat is waar we voor staan, als Stichting Toegepast Onderzoek Waterbeheer.

WIE WE ZIJN

STOWA is als kennisorganisatie onafhankelijk, onpartijdig en transparant. De afnemers van onze kennis moeten erop kunnen vertrouwen dat de inhoud van onze rapporten objectief en representatief is. Alleen zo kan onze kennis worden ingezet voor beter waterbeheer en innovaties die antwoord geven op de uitdagingen van vandaag en morgen. Het is aan regionale waterbeheerders zelf te bepalen hoe ze de kennis van STOWA in de praktijk gebruiken. STOWA kan daarbij een rol spelen als adviseur, maar is geen uitvoerder of regisseur.

STOWA is een stichting die de richtlijnen volgt voor organisaties zonder winstoogmerk (RJ-640). In ons jaarverslag is daarom naast de cijfermatige jaarrekening onder meer ook een directieverslag over de stichting, haar activiteiten en kentallen opgenomen.

STOWA

Postbus 2180
3800 CD Amersfoort

BEZOEKADRES

Stationsplein 89, vierde etage
3818 LE Amersfoort

033 460 32 00

stowa@stowa.nl

www.stowa.nl

stowa

STICHTING
TOEGEPAST ONDERZOEK WATERBEHEER



stowa@stowa.nl www.stowa.nl
TEL 033 460 32 00 FAX 033 460 32 01
Stationsplein 89 3818 LE Amersfoort
POSTBUS 2180 3800 CD Amersfoort