

Een verkennend onderzoek naar de ontwikkeling van perifyton op waterplanten in de Veluwerandmeren

Eindrapport 2000-2001
RIZA werkdocument 2002.073x
BOVAR Rapport 02-01
April 2002

Auteurs:
**Marcel van den Berg, Matthijs Rutten &
Kirsten Vendrig**

Inhoudsopgave

Voorwoord	5
Samenvatting	7
1 Inleiding	9
1.1 Ecologie van perifyton	9
1.2 Effect op waterplanten	10
1.3 Interacties met voedselketen	11
1.4 Meten van perifyton	11
2 Materiaal en Methoden	13
2.1 Bemonsteringen	13
2.2 Typering van perifyton	14
2.3 Data-verwerking	14
2.4 Relaties tussen perifytonbedekking, biomassa en uitdoving	15
2.5 Modelberekeningen met Charisma	15
3 Resultaten	17
3.1 Totale perifyton bedekking in het veld in 2000	17
3.2 Verschil tussen soorten	20
3.3 Voorkomen van typen van perifyton op waterplanten	21
3.4 Seizoensfluctuaties in 2001	22
3.5 Mogelijke oorzaken van overmatige ontwikkeling van perifyton	23
3.6 Door perifyton op weg naar troebel water?	24
4 Conclusies	27
5 Aanbevelingen	29
Referenties	31
Bijlage	33

Voorwoord

Het onderzoek beschreven in dit rapport is uitgevoerd in opdracht van Directie IJsselmeergebied en werd begeleid door Sophie Lauwaars en Paul Licht. Wij willen Egbert van Nes bedanken voor zijn bijdrage aan de modelberekeningen met Charisma. Jan Simons en Adri van Beem willen wij bedanken voor hun gastvrijheid op de VU en hun spoedcursus bij de determinatie van (benthische) algen. Bas Ibelings, Hugo Coops en Ronald Bijkerk willen wij bedanken voor suggesties en referenties.

Samenvatting

In dit rapport is een verkennend onderzoek beschreven naar de ontwikkeling van perifyton op waterplanten in de Veluwerandmeren. Perifyton is de verzamelnaam voor een levensgemeenschap bestaande uit algen, schimmels, bacteriën en detritus dat op substraat, zoals waterplanten, voorkomt. De bedekking van perifyton kan zo sterk zijn dat waterplanten verstikken. In augustus 2000 werden in de Veluwerandmeren 82 locaties bezocht om het type, de mate en de ernst van de perifytonbedekking vast te stellen. In 2001 is bovendien op een aantal locaties een seizoensbemonstering van het perifyton op kunstmatig substraat uitgevoerd. Bij de dataverwerking is bekeken met welke factoren, zoals afstand tot een dicht kranswielveld, strijklengte, waterdiepte en substraattipe, de mate van overgroei door perifyton verband houdt. Met behulp van een ijklijn die het verband beschrijft tussen lichtuitdoving en bedekking van perifyton, is de bijdrage van perifyton aan de lichtuitdoving uitgerekend en een inschatting gemaakt van de mate van de groeilimitering van waterplanten door licht. Met het waterplantenmodel Charisma zijn berekeningen gemaakt die het relatieve effect van perifyton ten opzichte van troebelheid op waterplanten in beeld brengen.

Uit het onderzoek is gebleken dat het perifyton voornamelijk bestaat uit epifytische diatomeeën en detritus (situatie 2000). In mindere mate waren draadvormige en slijmvormende blauwwieren belangrijk. De mate van overgroei had geen relatie met strijklengte of lokale troebelheid. Waterplanten midden in een dicht kranswielveld (> 300 m verwijderd van de rand) hadden een lagere perifytonbedekking dan de planten aan de randen van het kranswielveld of daarbuiten. De perifytonbedekking bleek gemiddeld af te nemen met waterdiepte. Voor waterplanten dicht aan de waterbodem blijkt gemiddeld 80 % van de lichthoeveelheid van het wateroppervlak te worden uitgedoofd door de combinatie van watertroebelheid en waterdiepte. Van het overgebleven licht dat aankomt (20%), wordt gemiddeld 40 % uitgedoofd door perifyton. Voor waterplanten met bladeren aan het wateroppervlak is de lichtuitdoving door waterdiepte en troebelheid aanmerkelijk kleiner.

Seizoensmetingen in 2001 van de lichtuitdoving door perifyton op kunstmatig substraat laten zien dat zomers in het Wolderwijd in een dicht kranswielveld de lichtuitdoving lager is dan op locaties aan de randen van het kranswielveld. In de herfst neemt de lichtuitdoving sterk toe en blijken verschillen tussen locaties bijna geheel te verdwijnen. Ruimtelijk gezien (metingen 2000) worden in een klein deel (10 % van de bezochte locaties) van de meren kritieke lichtomstandigheden voor waterplanten verwacht. Lichtlimitering wordt onder de huidige omstandigheden op ca. 65 % van de locaties verwacht. Op ca. 20 % van de locaties wordt geen lichtlimitering verwacht. Modelberekeningen met Charisma laten zien dat bij de huidige omstandigheden geen omslag te verwachten is naar een troebel systeem. Bij een toename van de troebelheid of bij een toename van de perifytonbedekking is het risico dat waterplanten verdwijnen reëel. Verder onderzoek is nodig om de oorzaken van de huidige ontwikkeling van perifyton te achterhalen.

1 Inleiding

De indruk bestaat dat in de laatste jaren waterplanten in de Veluwerandmeren sterker overgroeid zijn met perifyton dan in voorgaande jaren. In 1999 was de ontwikkeling zo sterk dat op sommige plaatsen kranswieren volledig bedekt waren door perifyton. Uit eerste waarnemingen van 1999 leek het perifyton voornamelijk te bestaan uit de kolonievormende en slijmproducerende blauwalg *Gloeotrichia* sp. Een sterke ontwikkeling van perifyton heeft negatieve gevolgen voor waterplanten. Het groeiseizoen kan korter worden en waterplanten kunnen bij sterke overgroei zelfs verdwijnen door lichttekort en/of verstikking. Vanwege dit gevaar en de onbekendheid van de schaal en de mate van perifyton heeft Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied het RIZA opdracht gegeven om inventariserend onderzoek uit te voeren in de Veluwerandmeren.

De bedekking van perifyton is geschat en onderzocht op samenstelling. Daarnaast is onderzocht of er relaties bestaan tussen de bedekking van perifyton en omgevingsfactoren zoals waterdiepte, strijk lengte en afstand tot dichte kranswierbedekking. In 2001 is een seizoensmatige bemonstering uitgevoerd en is de bijdrage van perifyton aan de lichtuitdoving bepaald en een ijklijn ontwikkeld om een geschatte bedekking van perifyton om te rekenen naar lichtuitdoving. Tot slot is een risicobeoordeling van de huidige perifytonbedekking gemaakt voor het verdwijnen van waterplanten. Hiervoor is een schatting gemaakt van de bijdrage van het perifyton aan de lichtuitdoving, de lichtbehoefte van waterplanten en de lichtbeschikbaarheid op de bodem. Om een idee te krijgen van de relatieve bijdrage van perifyton versus troebelheid voor het verdwijnen of verschijnen van waterplanten is gebruik gemaakt van het waterplanten model Charisma.

1.1 Ecologie van perifyton

Definitie

Perifyton is een verzamelnaam voor een uitgebreide en diverse levensgemeenschap. De gemeenschap bestaat uit organismen zoals schimmels, bacteriën en algen en organische stoffen die zich op ondergedompelde voorwerpen, planten en dieren bevinden (Simons et al., 1999). Ook de (an)organische stoffen die door organismen worden uitgescheiden (slijm, faecaliën) worden tot het perifyton gerekend. Met epifyton wordt het plantaardige deel van de organismen bedoeld dat zich op substraat bevindt.

Biomassa en productie

Het perifyton is een belangrijke schakel in de voedselketen. Enerzijds wordt organische stof gemineraliseerd, anderzijds geproduceerd. In sommige voedselarme meren vormt de productie van perifyton zelfs het merendeel van de gehele primaire productie (63 % in Lake Tahoe; Loeb et al., 1883). In eutrofe systemen zoals de Deense ondiepe meren blijkt het aandeel van perifyton in biomassa ongeveer 5 % te zijn en de bijdrage aan de primaire productie ongeveer 10 % (Sand-Jensen & Borum, 1991). In de Veluwerandmeren is het aandeel perifyton in de biomassa van producenten en waarschijnlijk ook het aandeel in de primaire productie in het

verleden aanzienlijk geweest. De biomassa van bodemalgen in het Wolderwijd bedroeg in 1991 ca. 30 g DW m⁻² (Van Luijn, 1998). Aan de ontwikkeling van perifyton zijn in de jaren tachtig metingen gedaan met kunstmatig substraat. Hieruit is gebleken dat de biomassa kon oplopen tot 100 g DW m⁻² (Van Dijk, 1991). Het aandeel van perifyton in de biomassa is lager dan dat van waterplanten (max. 400 g DW m⁻²), maar de productie van perifyton kan aanzienlijk hoger zijn (maximaal 5 maal hoger, zie Sand-Jensen & Borum, 1991). Over de huidige bijdrage van perifyton aan de biomassa en productie is niets bekend.

Betekenis voor organismen

Het perifyton is ook een belangrijke voedselbron voor macrofauna, zoals slakken en muggenlarven. Met name organismen die op de bodem leven of op waterplanten profiteren direct van het perifyton als voedselbron. Vlokkreeften, bepaalde soorten muggenlarven en slakken profiteren direct van een toename van het perifyton als voedselbron. Metingen in het Wolderwijd in 1994 hebben laten zien dat de dichtheid van perifytonetende slakken in kranswielvelden met perifytonbedekking ongeveer 10 maal hoger waren dan in velden zonder perifyton bedekking (Van den Berg et al., 1997). Een ander mogelijk negatief aspect van perifyton is dat waterplanten mogelijk minder aantrekkelijk worden als voedselbron voor watervogels. Observaties in het Veluwemeer duiden op het ontwijken van de waterplantenvelden bedekt met *Gloeotrichia*. De achterliggende oorzaak is onduidelijk.

Ecologie van het geslacht Gloeotrichia

Gloeotrichia spp. zijn kolonievormende en stikstof fixerende blauwalgen die overwinteren in de vorm van akineten. In de Veluwerandmeren wordt *Gloeotrichia natans* aangetroffen. Dit is een epifytische soort, donkerbruin of groen van kleur en een doorsnede van enkele cm's kan bereiken. *G. natans* scheidt een slijmerige substantie uit die zich aan de planten vasthecht. De soort kwam vroeger ook al voor in de Veluwerandmeren (Leentvaar, 1961) en komt nu vooral voor in het Veluwemeer en Drontermeer. Ook in andere matig voedselrijke omstandigheden zoals het Naardermeer, maar ook bijvoorbeeld het Balaton meer komt *G. natans* voor. In het buitenland komt de soort ook voor in *Chara* gedomineerde meren en deze lijkt de oorzaak te zijn voor het verdwijnen van *Chara* (Crawford, 1977). *G. natans* blijkt ook voor te komen op rijstplanten (Querijereo et al., 1990). De meeste ecologische gegevens zijn over *Gloeotrichia echinulata* te vinden, maar dit is een pelagische (= in het water zwevende) soort die niet in de Veluwerandmeren wordt aangetroffen.

1.2 Effect op waterplanten

Het belangrijkste effect van perifyton is dat het licht uitdooft voor het substraat. Bij waterplanten als substraat kan dit leiden tot groeiremming (Van Dijk, 1991; Sand-Jensen & Sondergaard, 1981). In het Wolderwijd wordt verondersteld dat het korte groeiseizoen van *Chara* spp. te wijten is aan overgroei door perifyton (Van den Berg et al., 1997). Phillips et al. (1972) presenteerden een conceptueel model waarin beschaduwing door perifyton als de belangrijkste oorzaak wordt beschouwd voor de achteruitgang van waterplanten tijdens eutrofiëring. Fytoplankton levert echter ook een belangrijke bijdrage aan uitdoving van het licht dat op de bodem valt. Sand-Jensen & Sondergaard (1981) evenals Vermaat en De Bruijne (1993) schatten dat de uitdoving van

licht in gelijke mate was toe te schrijven aan perifyton en fytoplankton. Vooral voor waterplanten met een groeivorm laag bij de bodem, zoals kranswieren, is de lichtuitdoving door algen rondzwevend in de waterlaag relatief groot. Lichtuitdoving door algen die in het water rondzweven (ofwel troebelheid) wordt als belangrijkste oorzaak gezien voor fluctuaties van de gekoloniseerde waterdiepte en van de biomassa van waterplanten (Schwarz & Hawes, 1997). Ook uit andere studies blijkt dat er een sterke relatie is tussen maximale diepte van voorkomen en helderheid, en dat deze relatie redelijk constant is voor zeer uiteenlopende meren over de gehele wereld (Blindow, 1992; Chambers & Kalf, 1985; Middelboe & Markager, 1997). Het lichtklimaat, zoals ervaren wordt door planten, wordt dus zowel bepaald door de waterhelderheid, troebelheid als door de mate van lichtuitdoving door perifyton.

1.3 Interacties met voedselketen

Het perifyton wordt geconsumeerd door macrofauna, zoals slakken. Verschillende experimenten hebben aangetoond dat door de graas van perifyton ten gevolge van het toedienen van slakken de lichtuitdoving door perifyton zo sterk afneemt dat waterplanten sneller of langer groeien (Bronmark, 1985; Underwood, 1992). Onderzoek van Bronmark et al. (1992) heeft laten zien dat de top-down regulering van perifytongroei onder experimentele condities nog een niveau hoger doorwerkt. Met experimenten in enclosures werden molluscivore vissen geïntroduceerd. De vissen zorgden voor een lagere dichtheid van slakken die op hun beurt minder aten, waardoor het perifyton harder kon groeien. Bovendien bleek dat het perifyton in door slakken begraasde delen vooral bestond uit een filamentvormende blauwalg *Gloeotrichia*, terwijl de onbegraasde delen vooral uit diatomeeën bestond. Als de slakken de keuze hadden bleken *Gloeotrichia* minder 'smakelijk' te zijn.

1.4 Meten van perifyton

Perifyton kan op verschillende manieren worden gemeten. Een methode is het meten van de aangroei door het schatten of afspoelen van het op de waterplanten aanwezige perifyton. Het afspoelen gebeurt meestal door handmatig verwijderen (Sand-Jensen & Borum, 1991), sterk spoelen (Hough et al., 1989) of door oxidatie (Phillips et al., 1972), waarna het drooggewicht of het chlorofyl-a gehalte in het spoelwater wordt bepaald. In sommige studies wordt bovendien de lichtuitdoving van het spoelwater bepaald, zodat de bijdrage aan de lichtuitdoving kan worden gemeten.

Een andere methode maakt gebruik van een kunstmatig substraat dat in het veld wordt uitgehangen. Het substraat bestaat uit glasvezel filters of uit objectglazen in rekken (Van Dijk, 1991; Vermaat & De Bruyne, 1993). Het voordeel van deze methode is dat al het aangroei verwijderd kan worden. Een nadeel is dat het niet zeker is of kunstmatig substraat in dezelfde mate en samenstelling wordt overgroeid als waterplanten. In deze studie is gekozen voor het op het oog schatten van de perifytonbedekking en voor het gebruik van kunstmatig substraat zoals beschreven in Van Dijk (1991).

2 Materiaal en Methoden

2.1 Bemonsteringen

Van 8 tot en met 15 augustus 2000 zijn 82 punten bezocht in de Veluwerandmeren. Op deze punten is de waterdiepte, lichtuitdoving (LICOR, 400-700 nm), de bedekking van waterplanten en de periphyton bedekking geschat. Het periphyton is per soort waterplant geschat, waarbij is geprobeerd een zo goed mogelijke inschatting te geven van het gedeelte van de plant dat bedekt is met periphyton. Kalk is niet als periphyton meegenomen. Uit bestaande data bestanden is voor alle punten ook de effectieve strijklengte bepaald. Tevens is de kortste afstand bepaald tussen het bemonsteringspunt en de grens van een dichte kranswierbedekking. Als een punt buiten het kranswieveld lag is de afstand negatief gesteld.

In 2001 is van april tot en met half oktober kunstmatig substraat uitgehangen op 4 locaties in het Wolderwijd. Het kunstmatig substraat bestond uit 16 objectglazen in 4 rekken (zie foto 1). De rekken hingen aan een drijvende ton ca. 2 dm onder het wateroppervlak. Om de drie weken werden de locaties bezocht en werden 8 van de 16 objectglazen per locatie uitgehaald en vernieuwd. De andere 8 bleven gedurende de hele periode hangen en werden alleen aan het einde bemonsterd. De locaties werden gekarakteriseerd door verschillen in de mate en in het type vegetatie: open schedefonteinkruid vegetatie, middenin dicht kranswiervegetatie, aan de rand van dichte kranswiervegetatie, en in de vaargeul.

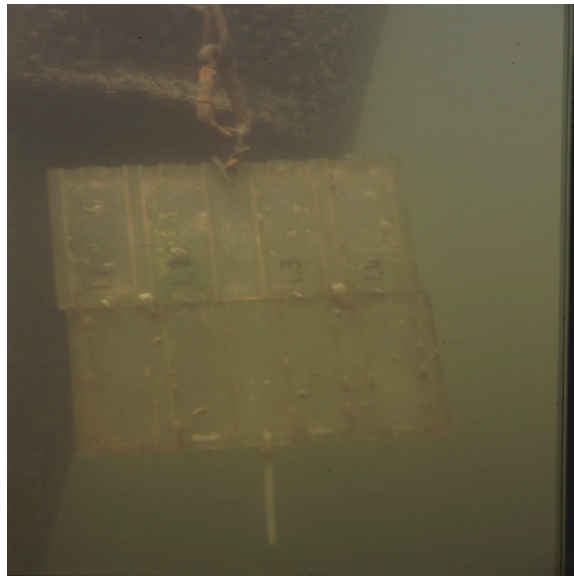


Foto 1. Een rek waarin kunstmatig substraat (objectglazen) zijn opgehangen. Het rek is bevestigd met een verlengstuk dat loodrecht op de ketting tussen de boei en bodem staat.

De coördinaten waren voor het Wolderwijd: vaargeul x 168,1 y 484,9, rand kranswiervegetatie x 168,133 y 484,705, midden kranswiervegetatie x 168,437 y 484,118, Schedefonteinkruidvegetatie x 168,925 y 482,974 en voor het Veluwemeer: vaargeul x 172,9 y 489,0, rand kranswiervegetatie x 173,575 y 489,030, middenin kranswiervegetatie x 174,217 y 488,563 en

Schedefonteinkruidvegetatie x 174,813 y 488,112. Op deze punten is de waterdiepte, lichtuitdoving, de bodembedekking door waterplanten per soort en de perifytonbedekking op de waterplanten geschat.

2.2 Typering van perifyton

De typering van de perifytongemeenschap is alleen in 2000 uitgevoerd. Van elk punt is een hoeveelheid planten gefixeerd in fixatievloeistof (Simons et al., 1999). Op het laboratorium zijn preparaten gemaakt van alle op het punt verzamelde soorten waterplanten. Van de preparaten werden minimaal 10 beeldvelden bij een vergroting 200 maal onder de microscoop beoordeeld. Als er meer dan twee soorten aanwezig waren werden minimaal 5 beeldvelden per soort bekeken. Van het beeldveld werd eerst de totale bedekking geschat, waarna vervolgens de bijdrage van het perifyton in groepen werd beoordeeld. De volgende groepen werden gehanteerd: groenalg-kolonievormend, groenalg-draadvormig, groenalg-solitair, blauwalg-kolonievormend, blauwalg-draadvormig, blauwalg-solitair, blauwalg-slijmvormend, en een groep niet herkenbaar als organismen, vooral bestaande uit detritus en anorganisch materiaal.

2.3 Data-verwerking

De hoeveelheid licht die de planten bereikt is het belangrijkste criterium voor de mogelijkheid voor planten om te kunnen groeien. Daarom is een schatting gemaakt van de lichtuitdoving door perifyton. De bijdrage van het perifyton aan de lichtuitdoving is bepaald door de bedekking met een ijklijn om te rekenen naar lichtuitdoving. De ijklijn is ontwikkeld op basis van gegevens uit 2001 (zie bijlage 2). Omdat waterdiepte en helderheid ook in sterke mate bijdragen aan de lichtbeschikbaarheid zijn deze ook geanalyseerd. De hoeveelheid licht beschikbaar voor planten is op basis van diepte en helderheid berekend als percentage van het licht aan het wateroppervlak met (zie ook Middelboe & Markager, 1997):

$$\% \text{ licht} = e^{-k \cdot z} * (100-5),$$

waarin k de gemiddelde lichtuitdoving is in de zomer (berekend uit het chlorofyl-a gehalte en het reciproke doorzicht) en z de waterdiepte van de onderzochte plek. De factor honderd is gebruikt om het percentage te berekenen; de correctie 5 is toegevoegd omdat gemiddeld 5% van het licht wordt weerkaatst aan het wateroppervlak (Middelboe & Markager, 1997). Het percentage licht is een goede maat voor de hoeveelheid licht dat nodig is voor planten om te kunnen groeien. Op basis van empirische gegevens wordt afgeleid dat wanneer het percentage lager is dan 2 % waterplanten te weinig licht krijgen om te kunnen groeien (Middelboe & Markager, 1997). Dit percentage komt goed overeen met het compensatie punt van waterplanten op basis van experimentele fotosynthese metingen (Sand-Jensen & Madsen 1991; referenties in Van den Berg et al., 1998). Het is echter wel zo dat het percentage benodigd licht afneemt in troebel water, doordat waterplanten naar het relatief lichtrijke wateroppervlak kunnen groeien. Dit geldt vooral voor waterplanten met een bladerdek aan het wateroppervlak en bijvoorbeeld niet voor kranswieren (Middelboe & Markager, 1997). Bij meer dan 2 % licht (van het wateroppervlak) kunnen waterplanten dus groeien en de snelheid neemt toe als het licht toeneemt. Bij een bepaalde hoeveelheid licht is echter de maximale groeisnelheid bereikt en worden de

planten niet meer gelimiteerd door licht. Op basis van de fotosynthetische respons op lichthoeveelheden van een aantal waterplanten is aangenomen dat lichtverzadiging optreedt bij 10 x zoveel licht als het minimum (Schwarz & Howes 1996; Sand-Jensen & Madsen 1991). Dit komt overeen met 20 % (2 % x 10) van het licht aan het wateroppervlak (Nederlandse breedtegraad) en ongeveer 70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ onder experimentele laboratorium condities.

2.4 Relatie tussen perifytonbedekking, biomassa en uitdoving

Van de objectglazen die in 2001 waren bemonsterd zijn de biomassa en de lichtuitdoving bepaald. De biomassa is per locatie en per datum bepaald. De lichtuitdoving is per glas op minimaal een plek gemeten door een LICOR lichtcel onder het glas te plaatsen. Dit gebeurde in een laboratoriumopstelling onder een daglicht lamp in een emmer met water. Als referentie diende een schoon objectglas. De lichtcel was gekoppeld aan een data logger die ca. in 10 s. 10 metingen opslaat. Deze waarden zijn vervolgens gemiddeld. De glazen zijn vervolgens goed schoongemaakt en van het water zijn het drooggewicht en de gloeirest van het zwevende stof bevattende water bepaald (uitgevoerd door Tauw sterlab respectievelijk volgens NEN 5747 en NEN 5754). Met regressieanalyse is de relatie bepaald tussen bedekking door perifyton en het glas en lichtuitdoving, en tussen lichtuitdoving en biomassa. Voor de relatie tussen lichtuitdoving en bedekking bleek het beter te zijn de data te transformeren. Omdat het percentages betreffen, is een inverse sinus wortel transformatie uitgevoerd voor beide variabelen (zie bijlage 2 en 3). In het geval van lichtuitdoving bleek de variantie juist bij de lagere getallen groot te zijn. Daarom is besloten alleen een inverse sinus, zonder wortel transformatie uit te voeren. Uiteindelijk leidde dit tot een redelijke lineaire relatie tussen de getransformeerde variabelen (zie bijlage 2, $R^2 = 0,84$; $n=820$, $P < 0,001$). De relatie is gebruikt om de bedekkingen die in 2000 op de waterplanten geschat zijn om te rekenen naar lichtuitdoving.

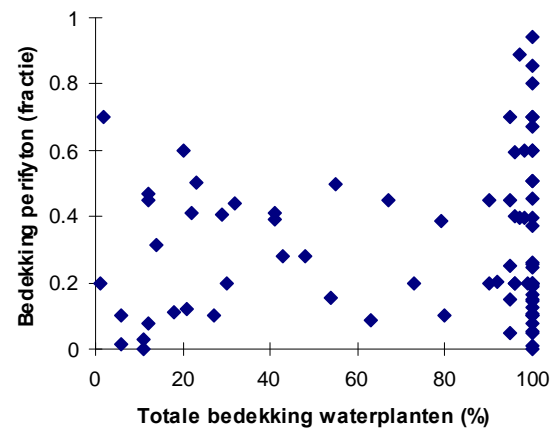
2.5 Modelberekeningen met Charisma

Voor een uitgebreid modelbeschrijving wordt verwezen naar Van Nes et al., in press. Charisma is een individu gebaseerd model dat de groei van waterplanten simuleert. Het model is gebruikt om het relatieve effect van perifyton bedekking en lichtuitdoving op de biomassa van kranswier te bepalen. De modelberekeningen zijn uitgevoerd voor *Chara aspera* in een hypothetisch meer met een uniforme waterdiepte van een 0,75 en 1,5 m diepte dat veranderde van helder naar troebel en vice versa. De perifytonbedekking (uitgedrukt als fractie van de lichthoeveelheid beschikbaar voor de plant) is stapsgewijs hoger gezet. Als respons variabele is de biomassa van *C. aspera* berekend die ontstaat na 20 jaar groeien.

3 Resultaten

3.1 Totale perifyton bedekking in het veld in 2000

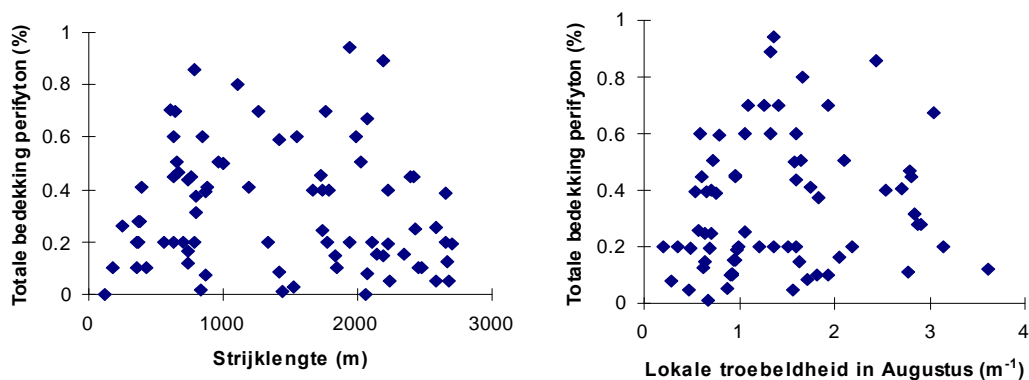
De totale perifyton bedekking in de Veluwerandmeren varieerde van plek tot plek van 0 tot 95 %. De variatie was het grootst op plekken met dichte watervegetatie (> 95 % bedekking). Op plekken met minder hoge bedekking door vegetatie (< 80%) was de maximale bedekking van perifyton lager en daardoor was ook de variatie lager (zie figuur 1). De gemiddelde bedekking van perifyton bedroeg ca. 30 %.



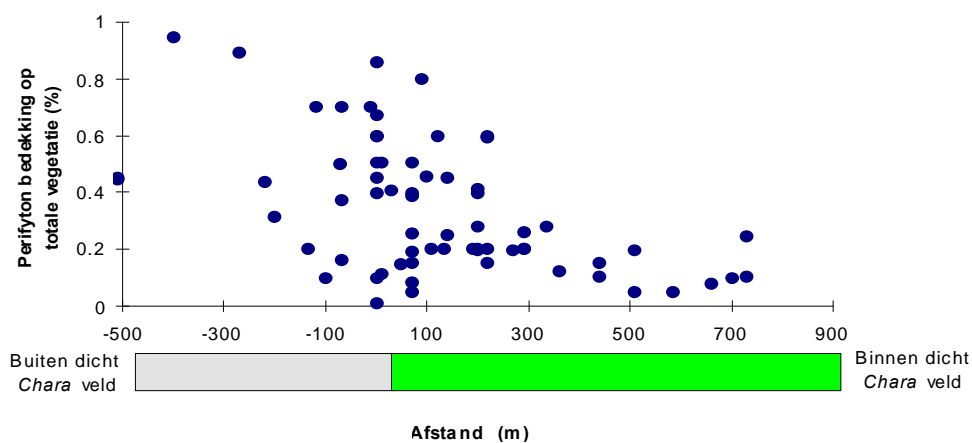
Figuur 1. Bedekking van perifyton in relatie tot de totale bedekking van waterplanten.

De bepaling van de perifytonbedekking uitgevoerd door de meetdienst van RDIJ bleek redelijk goed overeen te komen met onze resultaten (De Witte et al., 2000). Alleen de bepaling van de perifytonbedekking in het smalle deel van het Veluwemeer kwam niet terug in de kaarten, zoals gemaakt door de meetdienst. Mogelijk dat de ontwikkeling nog minder sterk was (door de meetdienst werd 1 maand eerder gekarteerd) of dat het om een systematische onderschatting betreft van het slijm van *Gloeotrichia*, de dominante groep in dat gebied. De mate van perifyton bedekking bleek niet samen te hangen met strijklengte of lokale troebelheid (figuur 2; Spearman correlatie test, $P > 0.05$). Zant (1994) vond wel effect van expositie op de ontwikkeling van perifyton, op basis van metingen voor en achter een aangelegde dam. Hieruit bleek, in tegenstelling tot wat meestal wordt aangenomen, dat de perifytonbedekking aan de geëxponeerde kant hoger was dan aan de luwe kant. De mate van perifytonbedekking bleek wel afhankelijk van de afstand tot de rand van het dichtstbijzijnde dichte kranswielveld (figuur 3). Op punten minstens 300 m in het veld bleek de bedekking van perifyton op waterplanten (meestal kranswieren) lager te zijn dan 20 %. Rond de grens van het veld (< 300 m binnen en < 100 m buiten het veld) bleek dat de bedekking sterk varieerde. Doordat deze grens vrij groot is, wordt bijvoorbeeld het smalle deel van het Veluwemeer waar waterplanten vooral met *Gloeotrichia* bedekt waren als 'grensgebied' beschouwd. Ver buiten het kranswielveld werd perifyton

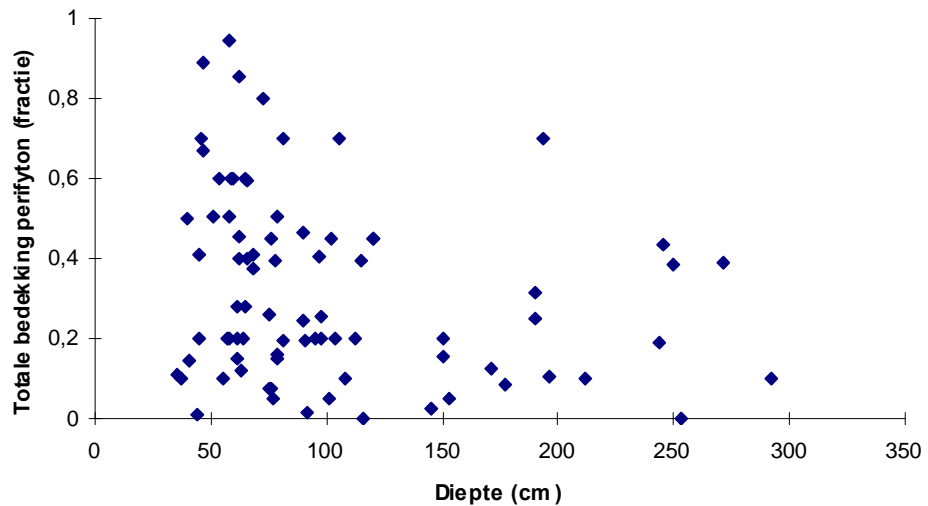
aangetroffen met bedekkingen hoger dan 40 %, hoewel het aantal waarnemingen in dit gebied wat laag was.



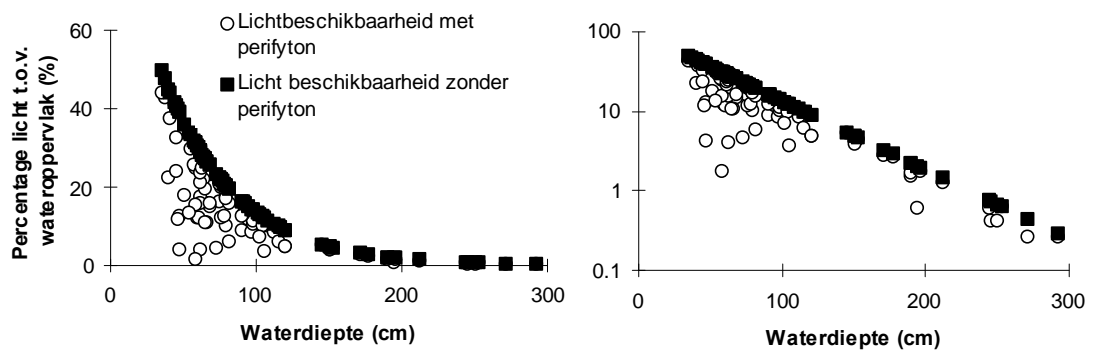
Figuur 2. Fractie perifyton op waterplanten in relatie tot strijklengte (links) en lokale troebelheid gemeten in augustus 2000 (rechts).



Figuur 3. Fractie perifyton bedekking op waterplanten in relatie tot de afstand tot een dicht kranswieren veld.



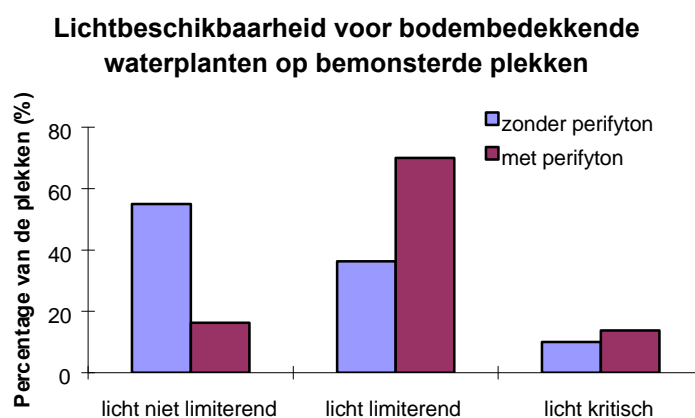
Figuur 4. Fractie perifyton op waterplanten in relatie tot waterdiepte



Figuur 5. Beschikbaarheid van licht voor waterplanten als percentage van het licht aan het wateroppervlak in relatie tot waterdiepte en bijdrage van de gemeten perifyton bedekking (rechts op logaritmische schaal).

Ook de waterdiepte bleek verband te hebben met de mate van perifytonbedekking. Op ondiepe delen was de variatie in perifytonbedekking groot, maar deze nam duidelijk af naarmate het water dieper werd. Dit zou kunnen betekenen dat planten met een hoge perifytonbedekking op diepe plekken zijn verdwenen of niet kunnen groeien door lichttekort. In figuur 5 is uitgerekend wat de lichthoeveelheid (als percentage van het wateroppervlak) was die het sediment bereikte en dus beschikbaar was voor de waterplanten. De zwarte vierkanten geven voor elk punt de hoeveelheid licht aan zonder perifytonbedekking en de witte cirkels geven de lichthoeveelheid weer die overblijft voor de planten als rekening wordt gehouden met de lichtuitdoving door perifyton. De geschatte lichthoeveelheid neemt exponentieel af met de waterdiepte. Voor ondiepe plekken bleek de afname van het licht door perifyton sterker te zijn dan op diepe plekken. Gemiddeld blijkt maximaal 80 % van de lichthoeveelheid aan het wateroppervlak te worden uitgedoofd door de combinatie van watertroebelheid en waterdiepte. Door het perifyton wordt vervolgens nog eens 40 % van het licht beschikbaar voor planten uitgedoofd. Voor verschillende dieptes (figuur 5, rechts) blijkt niet één minimum lichthoeveelheid te zijn, waaronder waterplanten niet meer voorkomen. In dat

geval zouden de punten met perifyton een horizontale ondergrens moeten vertonen. De laagste hoeveelheid licht waar waterplanten zijn waargenomen was bij 0.5 % licht van het wateroppervlak.

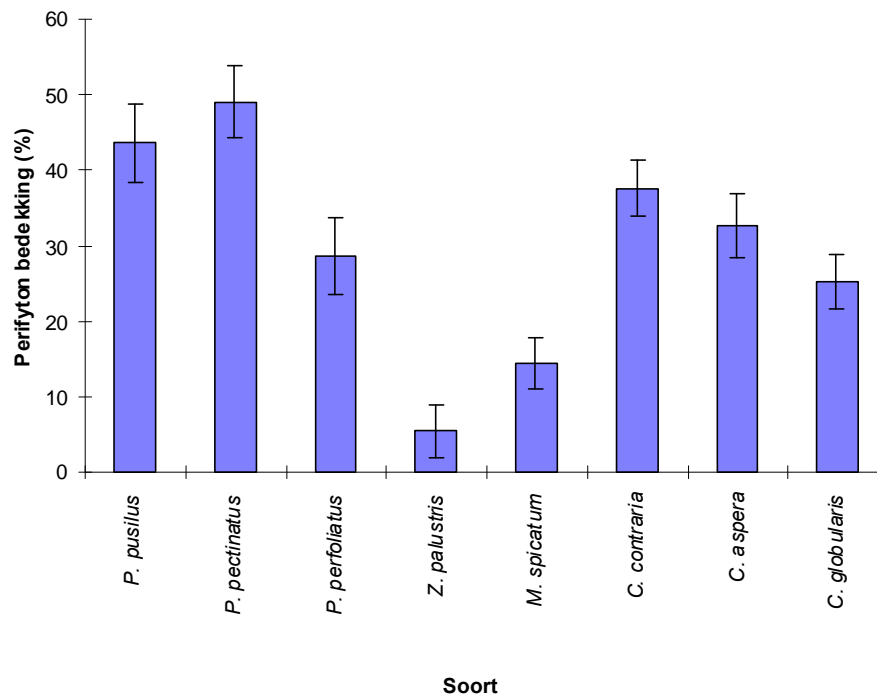


Figuur 6. Schatting van de mate van groeilimitatie door licht voor waterplanten op de bemonsterde plekken voor de huidige perifytonbedekking en de aanname dat perifyton afwezig zou zijn. Licht is aangenomen kritisch te zijn bij minder dan 2% licht van het wateroppervlak, limiterend bij > 2 en < 10 % en niet limiterend bij > 20 %. De indeling van lichtbehoefte is gebaseerd op de maximale kolonisatie diepte en fotosynthese metingen, zie tekst.

De lichtbeschikbaarheid voor planten is in figuur 6 in 3 klassen ingedeeld: licht niet limiterend (>20 % van het wateroppervlak), licht limiterend (< 20 % en > 2 %) en kritisch licht (< 2%). Het blijkt dat lichtlimitatie relatief onbelangrijk is als alleen waterdiepte aan lichtuitdoving zou bijdragen. Op meer dan de helft van de punten is het te verwachten dat licht niet limiterend is voor de groei. Op 36 % van de plekken is lichtlimitatie te verwachten en op 10 % van de plekken is het licht kritisch. Indien wel rekening wordt gehouden met de perifyton bedekking blijkt dat op 70 % van de plekken lichtlimitatie optreedt. Op 14 % van de plekken is het te verwachten dat licht kritisch is. De bijdrage van perifyton aan de lichtuitdoving draagt dus vooral bij aan toenemende lichtlimitatie van de planten, maar leidt niet tot kritische lichtbeschikbaarheid in grote delen van de meren.

3.2 Verschillen tussen soorten

Er bestaan geen grote verschillen in mate van perifytonbedekking tussen soorten waterplanten die veel voorkomen (figuur 7). Over het algemeen ligt de bedekking gemiddeld rond de 30 %. Alleen de smalbladige fonteinkruiden lijken gemiddeld wat hoger bedekt te zijn, tussen de 40 en 50 % perifyton bedekking. Een lage uitschieter was *Zannichellia palustris*, maar deze waarde is maar gebaseerd op 2 waarnemingen. Een ander opvallende waarneming was dat op plaatsen met dominantie van *Chara globularis* (> 75 % bedekking) het perifyton altijd laag was (< 10 % bedekking), maar doordat deze soort ook gemengd met andere soorten voorkomt, meestal in lagere bedekking, is de gemiddelde perifytonbedekking niet opvallend laag.



Figuur 7. Bedekking van perifyton voor verschillende soorten waterplanten (\pm SD).

3.3 Voorkomen van typen van perifyton op waterplanten

Om een indruk te geven van de rijkdom aan vorm en soorten is een aantal bijlagen opgenomen met foto's van aangetroffen epifyten gemaakt door een microscoop. De mate van bedekking door perifyton op de totale planten bedekking bedraagt ongeveer 25 %. De verschillen tussen de meren zijn klein (figuur 8). Het perifyton wordt gedomineerd door diatomeeën en overig materiaal, zoals slib en detritus die beide 10 % bijdragen aan de bedekking van de totale hoeveelheid waterplanten. Wanneer de onbedekte delen buiten beschouwing worden gelaten, maken diatomeeën en dood materiaal 75 % uit van de totale perifytonbedekking. Draadvormige blauwalgen maken voor ongeveer 5 tot 10 % deel uit van de totale bedekking, met de hogere waarden in het Dronter- en Veluwemeer. De slijmvormende blauwalgen nemen 5 % in van de totale perifytonbedekking met de hoogste fractie in het Veluwemeer (ca. 10 %). De bijdrage van slijmproducerende blauwalgen is dus minder dan op het eerste gezicht werd verwacht. De samenstelling van het perifyton tussen soorten waterplanten verschilt aanzienlijk. Als voorbeeld is de samenstelling van perifyton weergegeven dat voorkomt op belangrijkste soorten in de Veluwerandmeren *Chara aspera* en *Potamogeton pectinatus* (figuur 9B). Het perifyton op *Chara* is gedomineerd door draadvormige blauwalgen (Drontermeer en Wolderwijd) en door diatomeeën in het Veluwemeer. Op Schedefonteinkruis is het perifyton gedomineerd door slijmproducerende blauwalgen, zoals verschillende soorten *Rivularia* en *Gloeotrichia*.

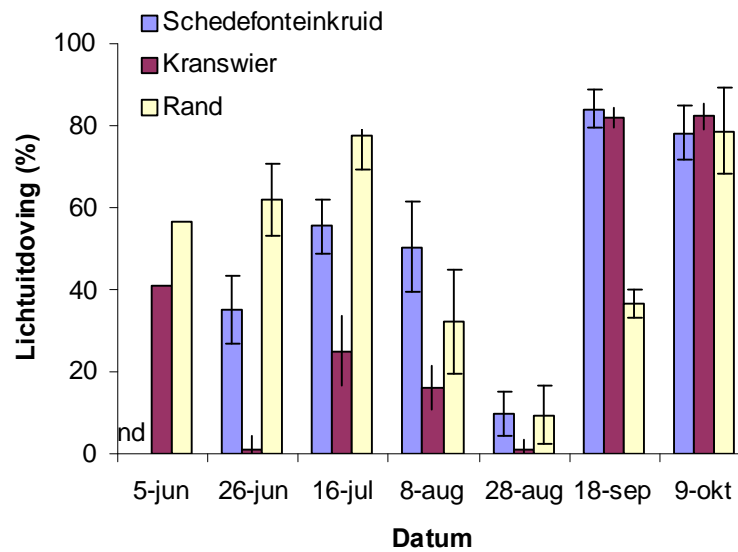
Figuur 8. Samenstelling van het perifyton op alle aanwezige planten in de Veluwerandmeren in 2000, inclusief en exclusief het onbedekte gedeelte

Figuur 9. Samenstelling van de perifytonbedekking op twee algemene soorten waterplanten in de Veluwerandmeren 2000.

1.1

1.2 3.4 Seizoensfluctuaties in 2001

De lichtuitdoving gemeten op objectglazen fluctueerde aanzienlijk over het seizoen en gaf grote verschillen te zien tussen de locaties. In het Wolderwijd waren de verschillen tussen locaties consistent (figuur 10). In het Veluwemeer waren de verschillen over tijd en ruimte kleiner en minder consistent (zie bijlage). In het Wolderwijd was de lichtuitdoving op de locatie midden in het kranswieveld in de zomer altijd lager dan op andere locaties en varieerde tussen 0 en 40 %.



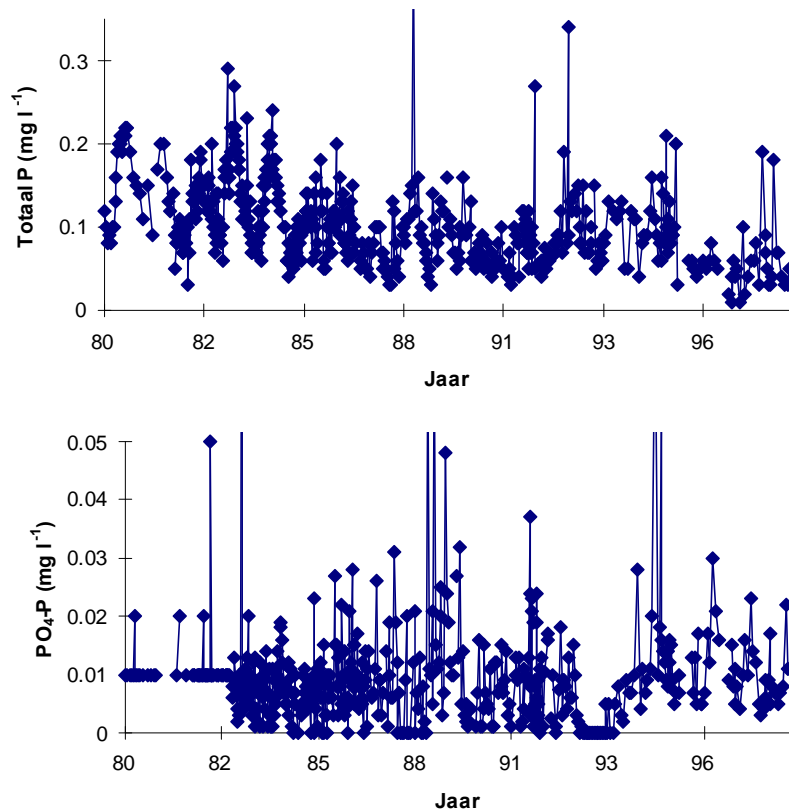
Figuur 10. De lichtuitdoving gemeten op objectglazen veroorzaakt door perifyton die op locaties verschillend in vegetatietype in het Wolderwijd 2001 hebben gehangen. De glazen zijn op verschillende data bemonsterd en hadden een incubatietijd van 3 weken, nd = niet gemeten.

Van de glazen in het Schedefonteinkruid was de lichtuitdoving doorgaans een factor 2 tot 10 hoger. Het verschil tussen de lichtuitdoving van objectglazen op de locatie met Schedefonteinkruid en aan de rand van het kranswierveld was kleiner. In de herfst (vanaf 18 september) verdwenen nagenoeg alle verschillen en steeg de lichtuitdoving tot de hoogste waarden van het seizoen meestal rond de 80 % lichtuitdoving binnen 3 weken.

Opmerkelijk was dat de glazen die gedurende het hele seizoen hadden gehangen in bijna alle gevallen een vergelijkbare uitdoving hadden (rond de 80 %) als de glazen die alleen de laatste 3 weken hadden gehangen. Dit betekent dat de groei van perifyton in 3 weken net zo snel kan groeien als in een halfjaar, of dat de productie- en verliesprocessen zich in 3 weken kunnen hebben ingesteld.

3.5 Mogelijke oorzaken van overmatige ontwikkeling van perifyton

Het is lastig om de oorzaken voor de huidige perifytonbedekking aan te wijzen, omdat geen historische gegevens bekend zijn van de bedekking van perifyton. Het is dus niet duidelijk wanneer en hoe precies de huidige perifyton bedekking tot stand is gekomen. Over het algemeen neemt perifyton toe bij een toename van de nutriëntenbelasting. Perifyton is voornamelijk afhankelijk van nutriënten die in de waterlaag beschikbaar zijn. De afgenomen fosfaatbelasting van de afgelopen jaren strookt dus niet met de toename van perifyton. De laatste jaren is wel een lichte trend zichtbaar dat ongebonden fosfaat in de waterkolom toeneemt in het Veluwemeer (figuur 11) en in mindere mate voor het Wolderwijd. De reden voor de toename kan liggen in het feit dat de algensamenstelling veranderd is van dominantie door draadvormige blauwalgen naar een meer gevarieerde algensamenstelling. Draadvormige blauwalgen kunnen anorganisch P het beste uitputten van alle algen. Mogelijk dat de blauwalg *Gloeotrichia* net als de meeste andere blauwalgen in staat is om anorganisch P verder uit te putten dan andere epifyten.



Figuur 11. Verloop van totaal P en anorganisch P concentratie in het Veluwemeer over de laatste jaren. Voor PO₄-P lag de detectie limiet tot 1983 bij 0.01 mg l⁻¹ en zijn de waarden in 1993 niet betrouwbaar.

Epifyten hebben geen last van graas door zoöplankton of driehoeksmosselen. Daarentegen worden ze wel in belangrijke mate begraasd door slakken. Het is onduidelijk of de dichtheid van slakken recent is afgenomen, bijvoorbeeld door toename van vispredatie. Daarbij komt dat sommige soorten epifyten, zoals *Gloeotrichia*, relatief ongevoelig blijken te zijn voor vraat door slakken (Bronmark et al., 1992).

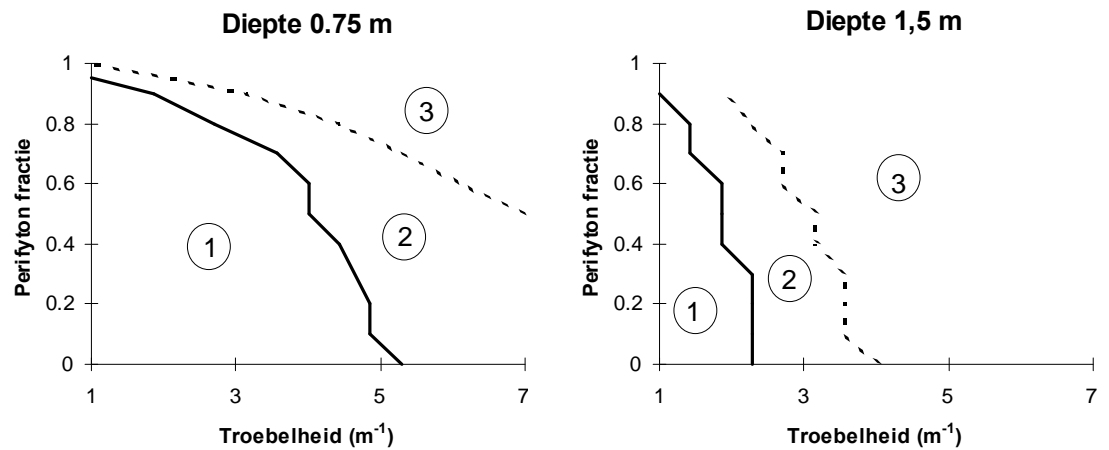
De ruimtelijke verspreiding en de soortensamenstelling van het perifyton doen echter vermoeden dat ook andere factoren van belang zijn. De waterdiepte, de afstand tot een dicht kranswieren veld en in mindere mate ook de soort waterplant blijken van invloed te zijn op de mate van perifyton.

3.6 Door perifyton op weg naar troebel water?

Het relatieve effect van perifyton en waterhelderheid op de stabiliteit van het heldere en troebele water in een ondiep meer is gesimuleerd met Charisma (figuur 12). De resultaten van het model kunnen als indicatief worden beschouwd.

Het model voorspelt een situatie die altijd helder is (gebied 1), altijd troebel is (gebied 3) of een gebied waar het zowel troebel als helder kan zijn afhankelijk van de beginsituatie (gebied 2). De huidige helderheid van de

Veluwerandmeren buiten de waterplantenvelden is ongeveer 2 m^{-1} . Bij deze troebelheid is een omslag naar een troebel systeem te verwachten als waterplanten voor meer dan 90 % met perifyton bedekt zijn. De resultaten uit het veld laten zien dat dergelijk waarden maar op 1 à 2 punten wordt aangetroffen. Op grotere diepte (1,5 m) voorspelt het model dat bij een perifytonbedekking van ongeveer 40 % waterplanten kunnen verdwijnen. Ook deze waarde komt op de betreffende diepte maar een enkele keer voor. De kans dat het systeem omslaat van een helder naar een troebel meer lijkt onder de huidige omstandigheden klein. Bij een toename van de troebelheid is te verwachten dat de vegetatie op diepere delen vrijwel direct afneemt. Zowel de empirische inschatting op basis van lichtbehoefte van de planten als ook het model Charisma verwachten dit. Bij voortgaande toename van perifytonbedekking is ook een afname van vegetatie op ondiepe delen te verwachten. Het effect van toenemende troebelheid is hier relatief klein. Het meest logische is echter dat zowel de troebelheid als perifytonbedekking tegelijkertijd zullen toenemen. Dit leidt tot verhoging van de risico van een totale omslag, omdat afname van lichtbeschikbaarheid voor zowel diepere als ondiepere delen van de meren optreedt.



Figuur 12. Grenzen van alternatieve toestanden ('bifurcatie diagram') gesimuleerd met Charisma in relatie tot troebelheid buiten de vegetatie en perifyton bedekking voor een ondiep en diep meer. Uitleg getallen in de tekst.

4 Conclusies

De perifytonbedekking bestaat voornamelijk uit detritus (dood materiaal) en epifytische diatomeeën (samen 75 %). Slijmvormende en draadvormige blauwalgen vormen een klein deel van het perifyton (samen ca. 20 %).

Tussen waterplanten bestaan redelijk grote verschillen in de samenstelling van het perifyton, maar er bestaan geen grote verschillen in de mate van perifytonbedekking. Gemiddeld zijn smalbladige fonteinkruiden iets sterker overgroeid (c. 45 %) dan bijvoorbeeld Aarverderkruid en het kranswier *Chara globularis* (resp. 15 en 25 %). *C. globularis* in een dominante vegetatie is altijd weinig overgroeid (< 10 %).

De totale perifytonbedekking op waterplanten in de Veluwerandmeren blijkt niet samen te hangen met strijklengte of lokale troebelheid in de zomer. De perifyton bedekking blijkt in een kranswier veld (> 300 m van de rand) lager te zijn dan aan de randen en buiten het veld waar de bedekking van perifyton op waterplanten en kranswieren veel sterker varieert. In het kranswieveld speelt allelopathie mogelijk een rol in het onderdrukken van de groei van epifyten. Dit wordt ondersteunt door de seizoensmetingen.

Op locaties met grotere waterdiepte (> 1 m) is de perifyton bedekking lager (<40 %) dan op ondiepe plekken (< 1 m; variërend tussen 0 en 95 %). De gevoeligheid voor veranderingen in troebelheid wordt door het perifyton voor planten op ondiepe delen aanmerkelijk groter. Berekeningen laten zien dat kritische lichtomstandigheden in de huidige omstandigheden zich voordoen op de diepere delen.

Slechts in een klein gedeelte van de locaties (14%) in de meren worden kritieke lichtomstandigheden voor waterplanten verwacht. Lichtlimitering wordt onder de huidige omstandigheden op 70 % van de locaties verwacht. Op 20 % van de punten wordt geen lichtlimitering verwacht. De bijdrage van perifyton aan de lichtuitdoving ervaren door waterplanten wordt geschat op bijna 40 %.

Seizoensmetingen hebben laten zien dat het perifyton op kunstmatig substraat binnen 3 weken naar een volledige bedekking kan groeien. Bovendien heeft vegetatie in het Wolderwijd een duidelijke negatieve invloed op de ontwikkeling van perifyton. De lichtuitdoving was doorgaans een factor 2 tot 10 lager dan op locaties tussen fonteinkruiden of aan de rand van het veld. In de herfst steeg de lichtuitdoving op alle locaties en waren geen consistente verschillen meer tussen de locaties. In het Veluwemeer waren de verschillen kleiner en niet consistent.

De oorzaken achter de toename van perifyton hebben mogelijk verband met een toename van het ongebonden P en/of veranderingen in top-down control via veranderde samenstelling van slakken- en visgemeenschap. De blauwalg *Gloeoetrichia* is relatief ongevoelig voor graas door slakken.

Onder de huidige omstandigheden is geen omslag te verwachten naar een troebel systeem. Bij een toename van troebelheid in combinatie met toename van de perifytonbedekking is het risico dat waterplanten verdwijnen reëel.

Aanbevelingen

Aangezien het verdwijnen van waterplanten reëel is bij een toename van de perifytonbedekking is het monitoren van het perifyton op waterplanten aan te bevelen. Op de langere termijn kan een dergelijke monitoring van perifyton meer inzicht opleveren in de sturende factoren van het perifyton. Indien de ontwikkeling van perifyton toeneemt, verdient het de aanbeveling meer aandacht te geven aan de oorzaken achter van de ontwikkeling van perifyton. Hiervoor is een uitgebreid onderzoek nodig met veld- en laboratoriumexperimenten.

Referenties

- Blindow, I. (1992). Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwat. Biol.* 28: 9-14.
- Bronmark, C. (1985). Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach. *Oikos* 45: 26-30.
- Bronmark, C., S.P. Klosiewski & R.A. Stein (1992). Indirect effects of predation in a freshwater benthic food chain. *Ecology* 73: 1662-1674.
- Chambers, P. A. & Kalff, J. (1985). Depth distribution and biomass of submersed aquatic plant communities in relation to Secchi depth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 701-709.
- Crawford, S.A. (1979). Chemical physical and biological changes associated with *Chara* succession in farm ponds. *Hydrobiologia* 55: 209-218.
- Hough, A. D., M. D. Fornwall, B. J. Negele, R. L. Thompson & D.A. Putt (1989). Plant community dynamics in a chain of lakes: principal factors in the decline of rooted macrophytes with eutrophication. *Hydrobiologia* 173: 199-217.
- Leentvaar, P. 1961. Hydrobiologische waarnemingen in het Veluwemeer. *De Levende Natuur* 64: 273-279.
- Middelboe, A.L. & S. Markager (1997). Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*: 37: 553-568.
- Phillips, G. L., D. Eminson, B. Moss (1978). A mechanism to account for macrophytes decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany* 4: 103-126.
- Querijero-Palacpac, N.M., M.R. Martinez & S. Boussiba (1990). Mass cultivation of the nitrogen-fixing cyanobacterium *Gloeotrichia natans* indigenous to rice fields. *J. Appl. Phycol.* 2: 314-326.
- Sand-Jensen, K. & T.V. Madsen (1991). Minimum light requirements of submerged macrophytes in laboratory growth experiments. *Journal of Ecology* 79: 749-764.
- Sand-Jensen, K. & J. Borum (1991). Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137-175.
- Scheffer, M. (1998). *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall, New York.
- Schwarz, A. M. & I. Hawes (1997). Effects of changing water clarity on characean biomass and species composition in a large oligotrophic lake. *Aquatic Botany* 56: 169-81.
- Simons, J., G.M. Lokhorst & A.P. van Beem (1999). *Benthische zoetwateralgen in Nederland*. KNNV uitgeverij, Utrecht, 280 pp.

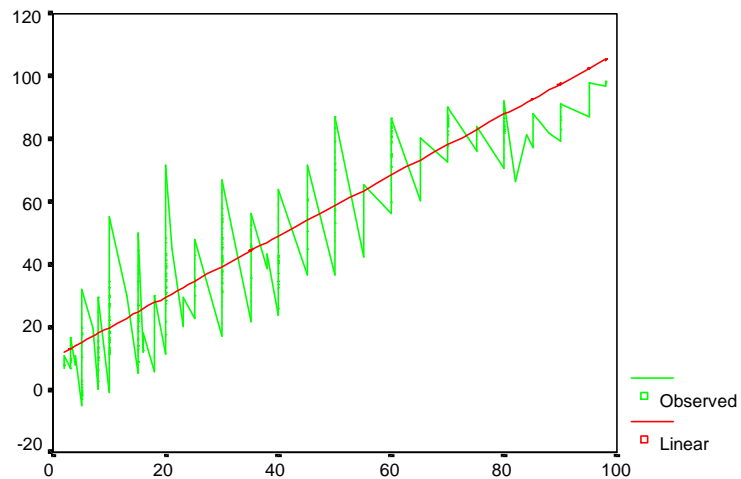
-
- Loeb, S.L., J.E. Reuter & C. R. Goldman (1983). Littoral zone production of oligotrophic lakes: The contribution of phytoplankton and periphyton. 161-168. IN Periphyton of freshwater ecosystems, Ed. R.G. Wetzel, Junk Publishers, The Hague.
- Underwood, G.J.C., J.D. Thomas & J.H. Baker (1992). An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte ecosystems. *Oecologia* 91:587-595
- Vermaat, J.E. & R.J. De Bruyne (1993). Factors limiting the distribution of submerged waterplants in the lowland River Vecht (The Netherlands). *Freshwater Biology* 30:147-157.
- Van den Berg, M. S., H. Coops, R. Noordhuis, J. Van Schie & J. Simons (1997). Macroinvertebrate communities in relation to submerged vegetation in two *Chara* dominated lakes. *Hydrobiologia* 342/343: 143-50.
- Van den Berg, M.S, M. Scheffer, H. Coops & J. Simons (1998). The role of Characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. *Journal of Phycology* 34: 150-157.
- Van Dijk, G.M. 1991. Light climate and its impact on *Potamogeton pectinatus* L. in a shallow eutrophic lake. Proefschrift LU Wageningen, 125 pp.
- Van Luijn, F. (1997). Nitrogen removal by denitrification in the sediments of a shallow lake. Proefschrift LU Wageningen, 130 pp.
- Van Nes, E.H., Scheffer, M., Van den Berg, M.S. & H. Coops. (2002). Dominance of submerged macrophytes in eutrophic shallow lakes – when should we expect it to be an alternative stable state? *Aquatic Botany*, in press.

Bijlage 1

Bijlage 2

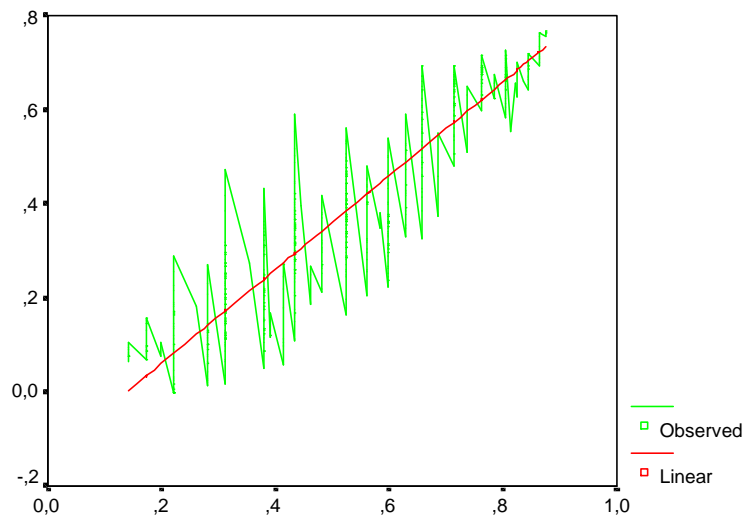
Regressieanalyse van de relatie tussen geschatte bedekking van periphyton op kunstmatig substraat en het percentage lichtuitdoving. De eerste figuur is een weergave van niet getransformeerde data de tweede figuur en de regressie-analyse is uitgevoerd met een inverse sinus wortel transformatie ($x_t = \arcsin(x^{0.5})$), waarbij x is omgerekend als fractie tussen 0 en 1. GemVan% uitdoving=lichtuitdoving (%); licars2=getransformeerde lichtuitdoving; bedars=getransformeerde bedekking.

GemVan% uitdoving



% bedekking

LICARS2



BEDARS

(vervolg bijlage 2)

Variables Entered/Removed

Model	Entered	Var.remov.	Method
1	BEDARS	,	Enter

a All requested variables entered.

b Dependent Variable: LICARS2

Model Summary

Model	R	R Square	Adjusted R square	Error of the Estimate
1	,915	,838	,838	8,369E-02

a Predictors: (Constant), BEDARS

ANOVA

Model	SumSq.	df	MeanSq.	F	Sig.
1 Regression	29,651	1	29,651	4233,414	,000
Residual	5,743	820	7,004E-03		
Total	35,394	821			

a Predictors: (Constant), BEDARS

b Dependent Variable: LICARS2

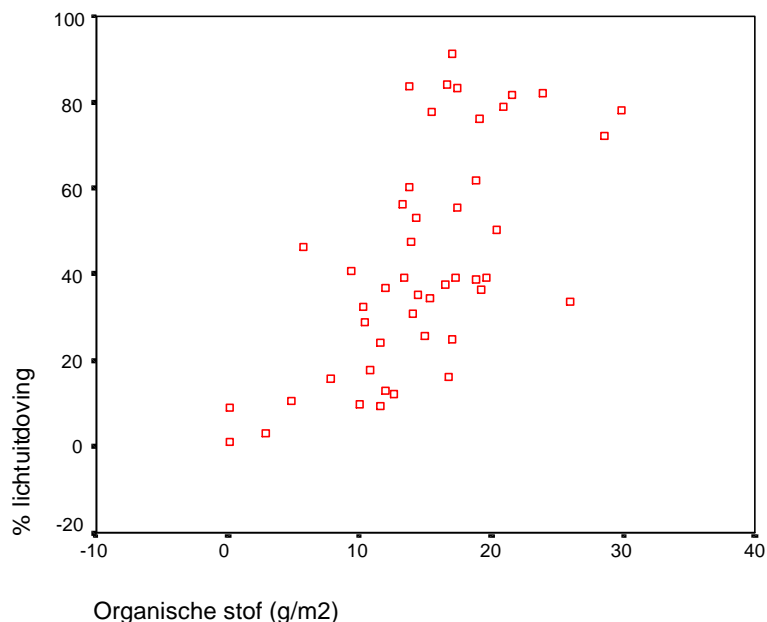
Coefficients

Model	Coefficients	B	Std. Error	Beta	t	Sig.
1 (Constant)		-,137	,008		-16,555	,000
BEDARS		,996	,015	,915	65,065	,000

a Dependent Variable: LICARS2

Bijlage 3

Regressieanalyse van de relatie tussen gemeten drooggewicht fracties op de glaasjes (organische stof, g m⁻²) en percentage lichtuitdoving. Transformatie van % lichtuitdoving (ln of angular) leverde niet meer verklaarde variantie op dan met niet getransformeerde waarden.



Model Summary

Model	R	R Square	Adjusted R Square	Std. Error of the Estimate
1	,641	,411	,398	20,085900 38545379

a Predictors: (Constant), Organische stof (g/m2)

b Dependent Variable: % lichtuitdoving

ANOVA

Model		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
1	Regression	12660,012	1	12660,012	31,380	,000
	Residual	18154,953	45	403,443		
	Total	30814,965	46			

a Predictors: (Constant), Organische stof (g/m2)

b Dependent Variable: % lichtuitdoving

Coefficients

Model		Unstandardized Coefficients	Std. Error	Standardized Coefficients	t	Sig.
		B		Beta		
1	(Constant)	4,350	7,480		,582	,564
	Organische stof (g/m2)	2,622	,468	,641	5,602	,000

a Dependent Variable: % lichtuitdoving

a Dependent Variable: % lichtuitdoving

Bijlage 4

De lichtuitdoving gemeten op objectglazen veroorzaakt door perifyton die op locaties verschillend in vegetatietype in het Veluwemeer (vm) en Wolderwijd (ww) 2001 hebben gehangen. De glazen zijn op verschillende data bemonsterd en hadden een incubatietijd van 3 weken.

