



Een verkennend onderzoek naar de ontwikkeling van perifyton op waterplanten in de Veluwerandmeren in 2000

RIZA werkdokument:: 2001.006X

Auteurs: Marcel van den Berg & Matthijs Rutten

1 maart 2001



**Een verkennend onderzoek
naar de ontwikkeling van
perifyton op waterplanten
in de Veluwerandmeren in
2000**

Voorwoord

Dit rapport is geschreven 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 determinatie van algen. Bas Ibelings, Hugo Coops en Ronald Bijkerk willen wij bedanken voor suggesties en referenties.

Inhoudsopgave

Samenvatting	7
1 Inleiding	9
1.1 Ecologie van perifyton	9
1.2 Effect op waterplanten	10
1.3 Interactie met voedselketen	11
1.4 Meten van perifyton	11
2 Materiaal & Methode	13
2.1 Bemonsteringen	13
2.2 Typering van perifyton	13
2.3 Data verwerking	13
2.4 Modelberekeningen met Charisma	14
3 Bespreking resultaten	15
3.1 Totale perifytonbedekking in het veld	15
3.2 Verschillen tussen soorten	18
3.3 Voorkomen van type van perifyton op waterplanten	19
3.4 Mogelijke oorzaken van overmatige perifytonontwikkeling	20
3.5 Door perifyton op weg naar troebel water?	22
4 Conclusies	25
5 Aanbevelingen	27
6 Referenties	29
Bijlagen	31

Samenvatting

In dit rapport is een verkennend onderzoek beschreven naar de perifytonontwikkeling op waterplanten in de Veluwerandmeren. Perifyton is een 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 perifytonovergroei vast te stellen. Bij de dataverwerking is bekeken met welke factoren, zoals afstand tot een dicht kranswielveld, strijklengte, waterdiepte en substraat type, de mate van overgroei door perifyton verband houdt. Vervolgens is ingeschat op basis van lichtbehoefte van waterplanten wat de bijdrage is van perifyton aan de lichtuitdoving. 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. In mindere mate waren draadvormige en slijmvormende blauwieren 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 planten aan de randen van het kranswielveld of daarbuiten. De perifytonbedekking bleek ook gemiddeld af te nemen met waterdiepte.

Slechts op een klein gedeelte (10 % van de bezochte locaties) van de meren worden kritieke licht omstandigheden voor waterplanten verwacht. Lichtlimitatie wordt onder de huidige omstandigheden op c. 65 % van de locaties verwacht. Perifyton levert ten opzichte van waterdiepte en troebelheid hieraan een aanmerkelijk bijdrage. Op c. 20 % van het aantal locaties wordt geen lichtlimitatie verwacht. Deze conclusies zijn gebaseerd op de geschatte perifytonbedekking, waarbij aangenomen is dat dit overeenkomt met de bijdrage aan de lichtuitdoving. Aanbevolen wordt om deze aanname te toetsen. Modelberekeningen met Charisma laten zien dat bij de huidige omstandigheden geen omslag is te verwachten naar een troebel systeem. Bij een toename van 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 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 in 1999 leek het perifyton met name 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 Directie IJsselmeergebied het RIZA opdracht gegeven om een inventariserend onderzoek in de Veluwerandmeren uit te voeren. 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, strijklengte en afstand tot dichte kranswievelden. Tot slot is een beoordeling van het risico van de huidige perifytonbedekking voor het verdwijnen van waterplanten gemaakt. Hiervoor zijn schattingen gemaakt van de mate van lichtlimitatie van waterplanten en is gebruik gemaakt van het waterplantenmodel 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 de organismen worden uitgescheiden (slijm, faeces) wordt tot het perifyton gerekend. Met epifyten wordt het plantaardige deel van organismen bedoeld die zich op substraat bevindt.

Biomassa en productie

Het perifyton is een belangrijke schakel in de voedselketen. Enerzijds wordt organische stof afgebroken, 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., 1983). In eutrofe systemen zoals de Deense ondiepe meren blijkt de 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 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 kan 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 productie in de Veluwerandmeren 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. Met name vlokreeften, bepaalde soorten muggenlarven en slakken kunnen profiteren van een toename in perifyton. Metingen in het Wolderwijd in 1994 hebben laten zien dat de dichtheid van perifytonetende slakken in kranswievelden met perifytonbedekking ongeveer 10 maal zo hoog was als in velden zonder perifyton bedekking (Van den Berg, et al. 1997). Een 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 kolonie-vormende en stikstof fixerende blauwalgen die overwinteren in de vorm van akineten. In de Veluwerandmeren worden *Gloeotrichia natans* en *G. pisum* aangetroffen. Beide zijn epifytische soorten, donkerbruin of groen van kleur waarbij de kolonies doorsneden van enkele cm's 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 als 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 lijkt de oorzaak te zijn voor het verdwijnen van *Chara* (Crawford, 1977). *G. natans* blijkt ook voor te komen op rijst planten (Querijero et al., 1990). De meeste ecologische gegevens zijn over *Gloeotrichia echinulata* te vinden, maar dit is een pelagische soort die zover bekend niet in het Veluwerandmeren wordt aangetroffen.

1.2 Effect op waterplanten

Het belangrijkste effect van perifyton is beschaduwung. Dit kan leiden tot groeiremming bij waterplanten (Van Dijk, 1991; Sand-Jensen & Sondergaard, 1981). In het Wolderwijd wordt verondersteld dat het korte groeiseizoen van Characeae te wijten is aan overgroei door perifyton (Van den Berg et al., 1997). Phillips et al. (1972) presenteerden een conceptueel model waarin beschaduwung door perifyton de belangrijkste oorzaak wordt beschouwd voor de achteruitgang van waterplanten tijdens eutrofiëring. Het fytoplankton levert echter ook een belangrijke bijdrage aan uitdoving van het licht dat op de bodem valt. Sand-Jensen & Søndergaard (1981) evenals Vermaat en De Bruijne (1993) schatten dat de uitdoving van licht in gelijke mate was toe te schrijven aan perifyton als aan fytoplankton (of troebelheid veroorzaakt door fytoplankton). Vooral voor waterplanten met een groeivorm laag bij de bodem, zoals kranswieren, is de beschaduwung door algen rondzwevend in de waterlaag relatief groot. Beschaduwung door algen die in het water rondzweven (ofwel troebelheid) is ook een belangrijke factor gezien de fluctuaties van de gekoloniseerde waterdiepte en 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 waterdiepte, de troebelheid van het water als door de mate van lichtuitdoving door perifyton op de planten.

1.3 Interacties met voedselketen

Het perifyton wordt geconsumeerd door macrofauna, zoals slakken. Verschillende experimenten hebben aangetoond dat de graas van perifyton door slakken de beschaduwing 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 bestonden. Als de slakken de keuze hadden, bleek *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.

2 Materiaal & Methode

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 bodembedekking door waterplanten en de perifytonbedekking op de planten geschat. Het perifyton is per soort waterplant geschat, waarbij is geprobeerd een zo goed mogelijke inschatting te geven van het gedeelte van de plant waar perifyton ervoor zorgt dat de plant niet zichtbaar meer is. Kalk is niet als perifyton 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 kranswier bedekking. Als een punt buiten het kranswieveld lag is de afstand negatief gesteld.

2.2 Typering van perifyton

Van elk punt is een hoeveelheid planten gefixeerd in fixatievloeistof zoals voorgeschreven in 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 200x onder de microscoop beoordeeld. Als er meer dan 2 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, Diatomeeën, en een groep niet herkenbaar als organisme, 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 beschaduwing is bepaald door aan te nemen dat het geschatte percentage overeenkomt met het percentage licht dat de planten niet meer bereikt. Omdat waterdiepte en helderheid ook in sterke mate bijdragen aan de lichtbeschikbaarheid is dit ook geanalyseerd. De hoeveelheid licht beschikbaar voor planten op basis van diepte en helderheid is berekend als percentage van het licht aan het wateroppervlak met (zie ook Middelboe & Markager, 1997):

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

waarin k de gemiddelde lichtuitdoving is in de zomer (berekend uit het chlorophyl-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 die 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 fotosynthesemetingen (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. 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 snelheid 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.

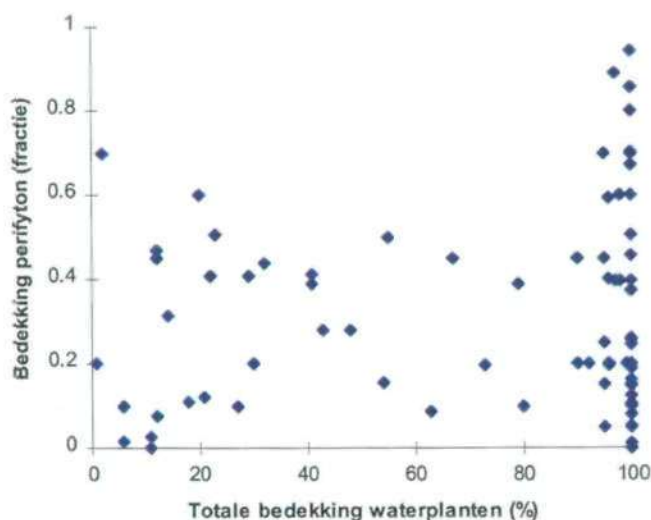
2.4 Modelberekeningen met Charisma

Voor een uitgebreide 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 perifytonbedekking en lichtuitdoving op de biomassa van kranswier te bepalen. De modelberekeningen zijn uitgevoerd voor *Chara aspera* in een meer van 0.75 en 1.5 m diepte dat veranderde van helder naar troebel en vice versa. De perifyton fractie is stapsgewijs hoger gezet. Als respons variabele is de biomassa van *C. aspera* berekend die ontstaat na 20 jaar groeien.

3 Bespreking resultaten

3.1 Totale perifyton bedekking in het veld

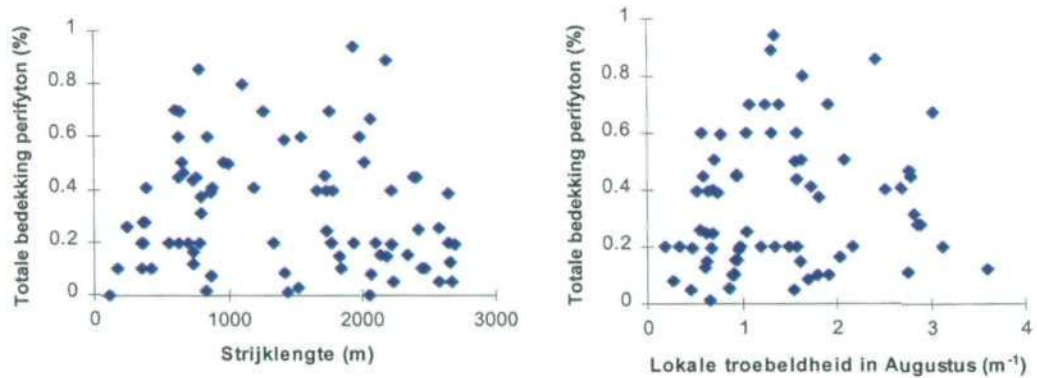
De totale perifyton bedekking in de Veluwerandmeren varieerde van plek tot plek van 0 tot 95 %. De variatie was het grootst op plekken met dichte watervegetatie (> 95 % bedekking). Op plekken met minder vegetatie bedekking (< 80%) was de maximale bedekking van perifyton lager en daardoor was ook de variatie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



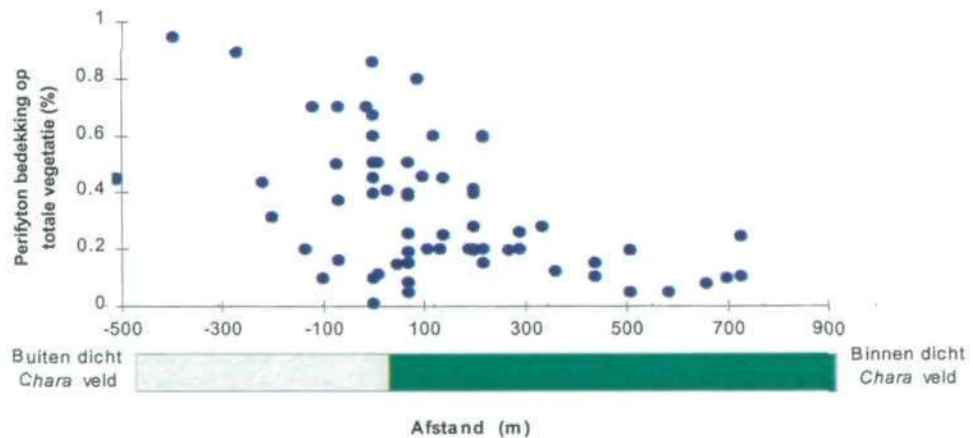
Figuur 1. Bedekking van perifyton in relatie tot de totale bedekking van waterplanten.

De kartering van perifytonbedekking uitgevoerd door de meetdienst van RDIJ bleek redelijk goed overeen te komen met onze resultaten. Voor de kaarten gemaakt door de meetdienst wordt verwezen naar De Witte et al., 2000. Alleen 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 (de meetdienst was 1 maand eerder) of dat het slijm van slijmvormende blauwalgen niet is gezien. De mate van perifyton bedekking bleek niet samen te hangen met strijklengte of lokale troebelheid (figuur 2; Spearman correlatie test, $P > 0.05$). Dit werd wel verwacht omdat metingen achter en voor aangelegde dammen lieten zien dat perifyton aangroei in de luwte van dammen sterker is dan aan de geëxponeerde zijde (Zant, 1994). De mate van bedekking bleek wel afhankelijk van de afstand tot de rand van het dichtstbijzijnde dichte kranswieveld (figuur 3). Op punten minstens 300 m in het veld bleek de bedekking van perifyton op waterplanten (meestal kranswieren)

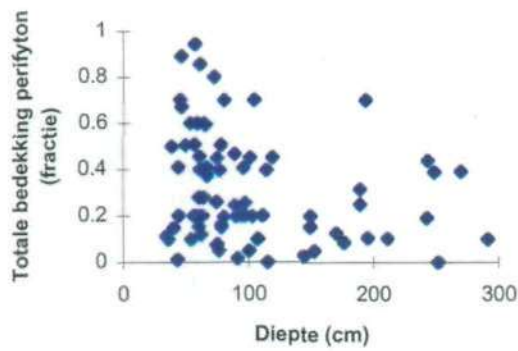
lager te zijn dan 20 %. Rond de grens van het veld (< 300 m binnen en < 100 m buiten het veld) bleek dat de bedekking sterk varieerde. Doordat deze grens vrij groot is (2 maal 300 m), wordt bijvoorbeeld het smalle deel van het Veluwemeer waar waterplanten vooral met slijmvormende blauwalgen (*Rivularia*, *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.



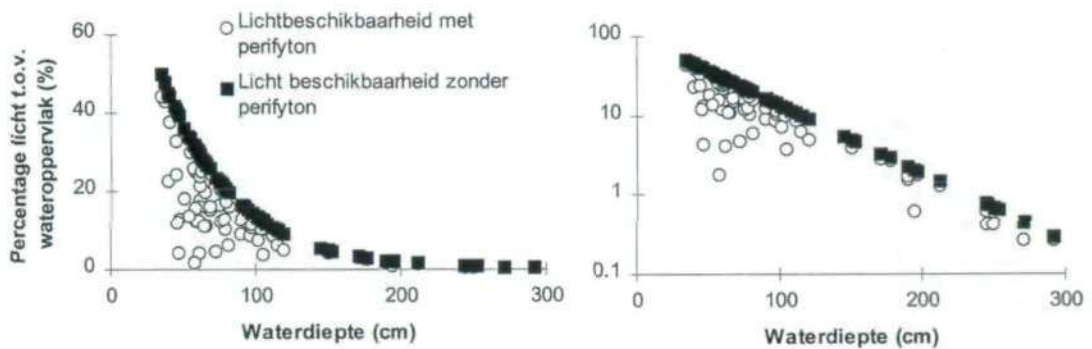
Figuur 2. Fractie perifyton op waterplanten in relatie tot strijklengte (links) en lokale troebelheid gemeten in augustus 2000 (rechts).



Figuur 3. Fractie perifyton bedekking op waterplanten in relatie tot de afstand naar een dicht kranswielveld.

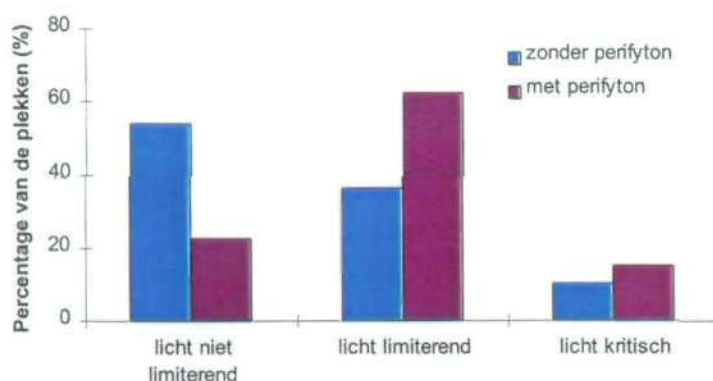


Figuur 4. Fractie perifyton op waterplanten in relatie tot waterdiepte



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) op de bemonsterde plekken.

Ook de waterdiepte bleek verband te hebben met de mate van perifytonbedekking. Op ondiepte 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 perifyton bedekking op diepe plekken zijn verdwenen door licht tekort. In Figuur 5 is weergegeven wat de lichthoeveelheid (als percentage van het wateroppervlak) was die het sediment bereikte en dus beschikbaar was voor de waterplanten. De zwarte vierkanten geven de hoeveelheid licht aan zonder perifytonbedekking. De geschatte lichthoeveelheid neemt exponentieel af met de waterdiepte. Bovendien is voor elk punt aangegeven wat de lichthoeveelheid was die waterplanten bereikte met perifyton. Voor ondiepe plekken bleek de afname van het licht door perifyton sterker te zijn dan op diepe plekken. Wanneer de resultaten op een logaritmische schaal worden geplot (figuur 4, rechts) blijkt echter dat er voor verschillende dieptes niet één minimum lichthoeveelheid is aan te wijzen. De laagste hoeveelheid licht waar waterplanten zijn waargenomen was bij 0.5 % licht van het wateroppervlak.

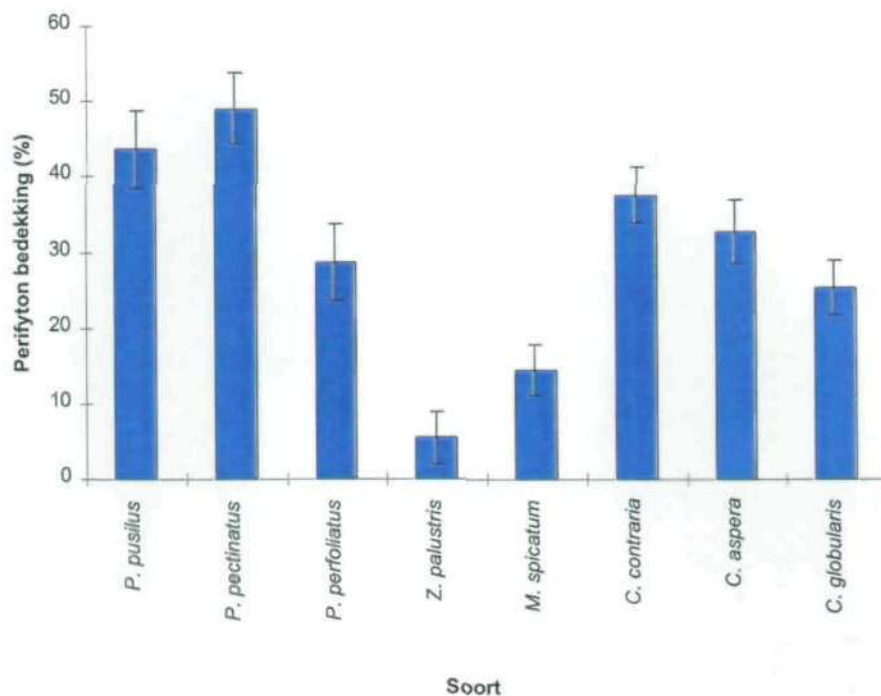


Figuur 6. Schatting van de mate van groeilimitatie door licht voor waterplanten op de bemonsterde plekken voor de huidige perifyton bedekking en de aanname dat perifyton afwezig zou zijn. Licht is aangenomen kritisch te zijn bij minder dan 2% licht van het wateroppervlak, limiterend bij > 2 en < 10% 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 64% van de plekken lichtlimitatie optreedt. Op 15% 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 algemene soorten (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 *C. 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.



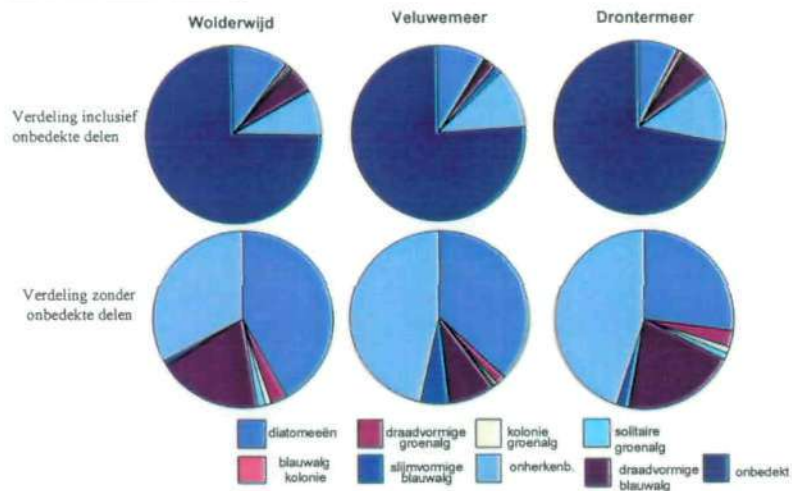
Figuur 7. Bedekking voor verschillende soorten waterplanten door perifyton (\pm SD).

3.3 Voorkomen van type van perifyton op waterplanten

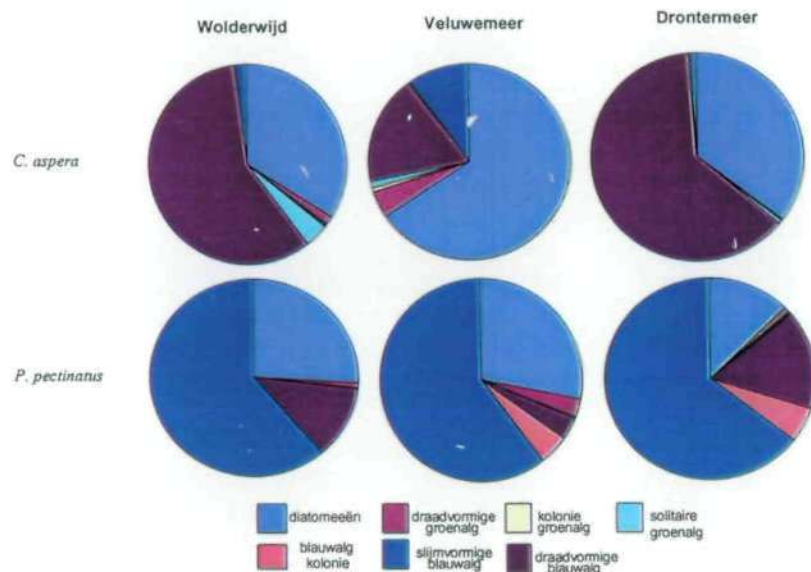
Om een indruk te geven van de rijkdom aan vorm en soorten zijn een aantal bijlagen opgenomen met microscopische foto's van aangetroffen epifyten.

De mate van bedekking door perifyton op de totale plantenbedekking 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 beiden 10 % bijdrage aan de bedekking van de totale hoeveelheid waterplanten. Geen rekening houdend met de onbedekte delen beslaan diatomeeën en dood materiaal (fractie onherkenb.) samen 75 % van het perifyton. Draadvormige blauwalgen maken ongeveer 5 tot 10 % uit van het perifyton met de hogere waarden in het Drontermeer en het Veluwemeer. De slijmvormende blauwalgen maken maximaal 5 % deel uit van de perifytonbedekking, met de hoogste fractie in het Veluwemeer. De bijdrage van de slijmproducerende blauwalgen is dus minder dan op het eerste gezicht werd verwacht. De samenstelling tussen soorten waterplanten verschilt aanzienlijk. Als belangrijkste soorten is de samenstelling van perifyton op *Chara aspera* en *Potamogeton pectinatus* weergegeven (Figuur 9). Het perifyton op *Chara* is gedomineerd door draadvormige blauwalgen (Drontermeer en Wolderwijd) en door diatomeeën in het Veluwemeer. Op Schedefonteinkruid is het perifyton gedomineerd door slijmvormende blauwalgen zoals verschillende soorten *Rivularia* en *Gloeotrichia*.

Perifyton op waterplanten



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 dominante soorten waterplanten in de Veluwerandmeren in 2000.

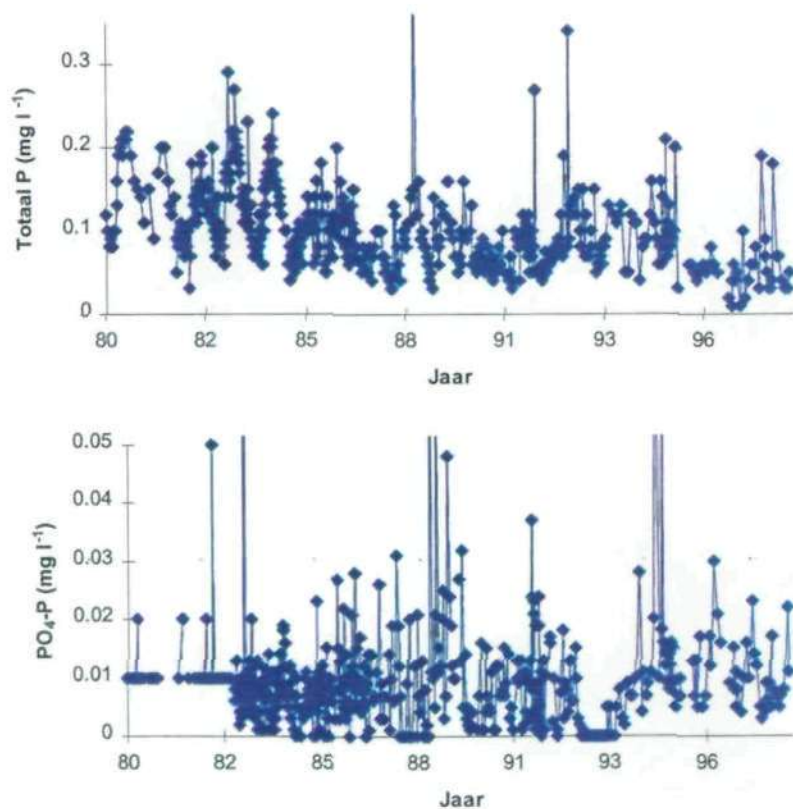
3.4 Mogelijke oorzaken van overmatige perifytonontwikkeling

Het is lastig om de ontwikkeling van de 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. Op basis van waarnemingen in de begin jaren negentig kan wel worden gesteld dat in het Veluwemeer het perifyton op kranswieren pas de laatste jaren is toegenomen. Over het algemeen neemt perifyton toe bij een toename van de nutriënten belasting. Perifyton is voornamelijk afhankelijk van nutriënten in de waterlaag. 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 10) 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 best uitputten van alle algen (Scheffer, 1998). Mogelijk dat de slijmvormende blauwalg zoals *Gloeotrichia* sterker profiteert van hogere $PO_4\text{-P}$ concentraties dan andere epifyten of pelagische algen.

Tabel 1. Factoren die mogelijk van belang zijn voor de aanwezigheid of verandering van perifyton in de Veluwerandmeren.

Factor	Oorzaak toe of afname factor	Effect op perifyton	Werking
* $PO_4\text{-P}$	toename door andere algensamenstelling	+	opheffing P gelimiteerde groei
*waterdiepte	n.v.t.	-	
*soort waterplant	n.v.t.	-	allelopathie, overig
*macrofauna samenstelling	afname door toename kleine vis	+	selectieve graas



Figuur 10. Verloop van totaal P en anorganisch P concentratie in het Veluwemeer over de laatste jaren. De detectie limiet voor $PO_4\text{-P}$ lag tot 1983 bij 0.01 mg l^{-1} . De lage waarden van 1993 zijn niet betrouwbaar.

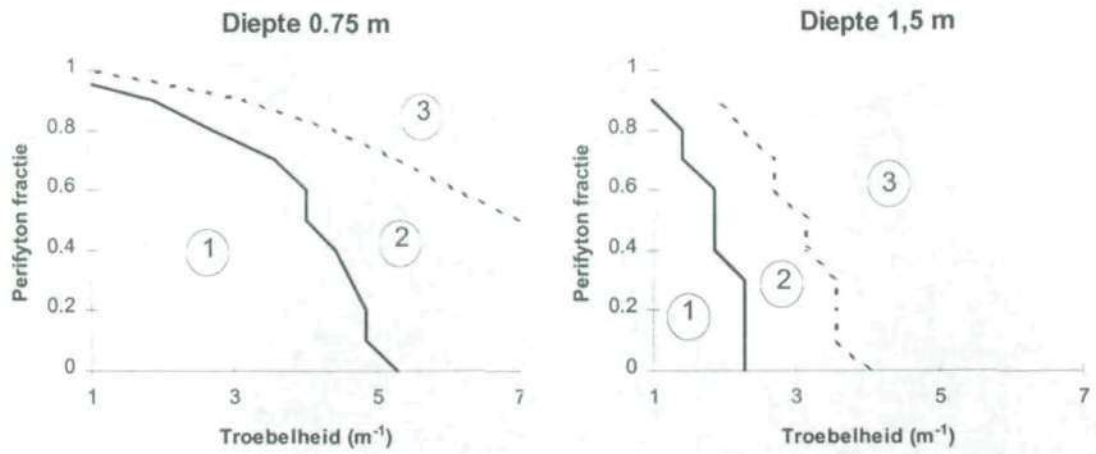
Epifyten hebben geen last van graas door zoöplankton of driehoeksmosselen. Daarentegen worden ze wel in belangrijke mate begraasd door slakken. Het is onduidelijk of de dichtheid van slakken recent is afgenomen, bijvoorbeeld door toename van vispredatie. Daarbij komt dat sommige soorten epifyten, zoals *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 kranswielveld en in mindere mate ook de soort waterplant blijken van invloed te zijn op de mate van perifyton. In tabel 1 zijn de mogelijke relaties en factoren op een rijtje gezet.

3.5 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 11). 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 troebelheid 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 meer dan 90 % met perifyton bedekt zijn. De resultaten uit het veld laten zien dat dergelijk waarden maar op 1 à 2 punten worden aangetroffen. Op diepere plekken voorspelt het model dat bij een perifytonbedekking van ongeveer 40 % het gevaar bestaat van verdwijnen van de vegetatie. 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 dus klein. Bij toename van de externe troebelheid is te verwachten dat de vegetatie op diepere delen vrijwel direct afneemt. Zowel de empirische inschattingen op basis van de lichtbehoefte 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 logisch is echter dat zowel de troebelheid als de perifytonbedekking tegelijkertijd zullen toenemen. Dit leidt tot verhoging van het risico van een totale omslag van helder naar troebel, omdat afname van lichtbeschikbaarheid voor zowel diepere als ondiepere delen van de meren optreedt.



Figuur 11. Grenzen van alternatieve toestanden ('bifurcatie diagram') gesimuleerd met Charisma in relatie tot troebelheid buiten de vegetatie en perifyton bedekking op waterplanten voor een ondiep en diep meer. Gebied 1 is stabiel helder water met waterplanten, gebied 2 kan zowel helder als troebel zijn (hysteresis), gebied 3 is stabiel troebel water zonder waterplanten.

4 Conclusies

De perifytonbedekking bestaat voornamelijk uit detritus (dood materiaal) en epifytische diatomeeën (samen c. 75 %). Slijm- en draadvormende blauwalgen vormen een klein deel van het perifyton (samen c. 20 %). Er bestaan grote verschillen tussen verschillende soorten waterplanten qua samenstelling van het perifyton.

Verschiede soorten waterplanten vertonen gezien de variatie geen grote verschillen in de mate van perifytonbedekking. Smalbladige fonteinkruiden zijn iets sterker overgroeid (c. 45 %) dan bijvoorbeeld Aarverderkruid en *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.

De perifyton bedekking blijkt op planten in een kranswielveld (> 300 m van de rand) lager te zijn dan aan de randen en buiten het veld waar de bedekking van waterplanten met perifyton veel sterker varieert. In het kranswielveld speelt allelopathie mogelijk een rol in het onderdrukken van de groei van epifyten.

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

Slechts op een klein gedeelte (10%) van de locaties worden kritieke lichtomstandigheden voor waterplanten verwacht. Lichtlimitatie wordt onder de huidige omstandigheden op c. 65 % van de locaties verwacht. Perifyton levert ten opzichte van waterdiepte en troebelheid hieraan een aanmerkelijk bijdrage. Op c. 20 % van de locaties wordt geen lichtlimitatie verwacht. Een belangrijke aanname hierbij is dat de geschatte perifytonbedekking overeenkomt met de lichtuitdoving.

De oorzaken van 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 kolonievormende en slijmproducerende blauwalgen (zoals *Gloeotrichia*) zijn waarschijnlijk 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.

5 Aanbevelingen

Op basis van het huidige onderzoek is aangegeven of de huidige perifyton bedekking risico's met zich meebrengt voor het voorkomen van waterplanten. Een belangrijke aanname in dit onderzoek was dat het geschatte perifytonbedekking overeenkomt met de lichtuitdoving. De eerste aanbeveling is om deze aanname in 2001 te toetsen aan de hand van perifyton aangroei op objectglazen en het meten van de lichtuitdoving daarvan. Een andere aanbeveling is dat inzicht nodig is in het vergelijkende seizoensverloop van perifyton en waterplanten. De timing van groei is in sterke mate bepalend of het perifyton overlast oplevert voor de planten. Daarnaast blijven de voorwaarden voor perifytongroei onduidelijk. Deze kennis is wel van belang om toekomstige beheersmaatregelen uit te voeren. Hiervoor is een uitgebreider onderzoek met een experimentele benadering nodig.

6 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. *Aquat. Bot.* 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.

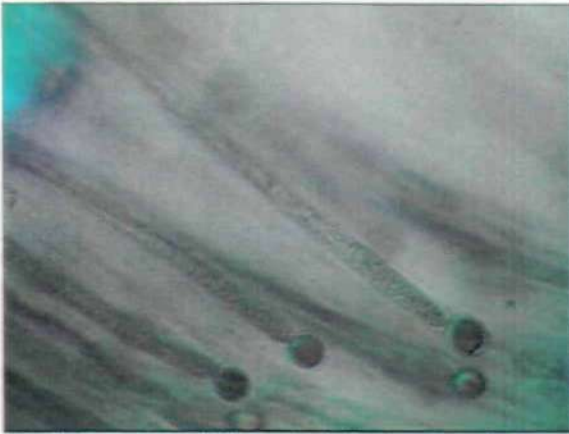
Van Dijk, G.M. 1991. Light climate and its impact on *Potamogeton pectinatus* L. in a shallow eutrophic lake. Proefschrift LU Wageningen, 125 pp.

Van Luijn, F. (1997). Nitrogen removal by denitrification in the sediments of a shallow lake. Proefschrift LU Wageningen, 130 pp.

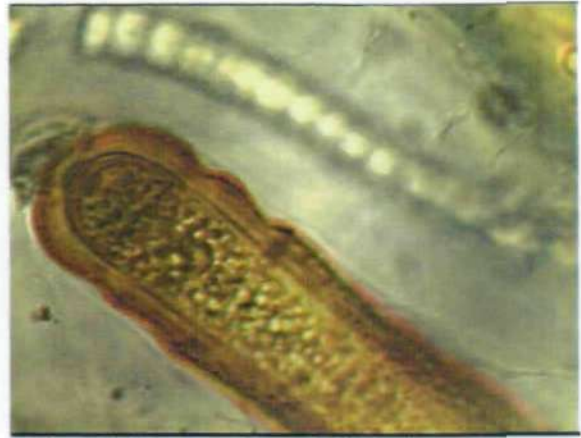
Van Nes, E.H., Scheffer M., Van den Berg, M.S. & H. Coops (2001). Dominance of submerged macrophytes in eutrophic shallow lakes – when should we expect it to be an alternative stable state? *Aq. Bot.*, in press.

Witte, B. J. de, L. van Pelt & J. Postema. *Monitoring van waterplanten en perifyton in het IJsselmeergebied 2000*. RDIJ rapport 2000-11.

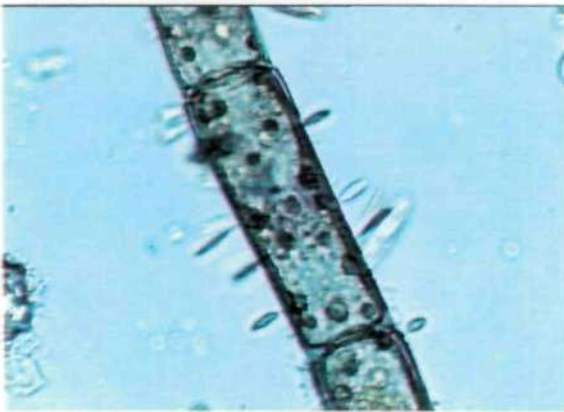
BIJLAGEN



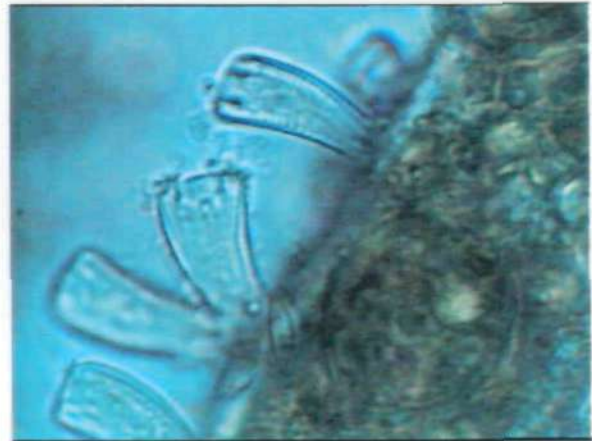
Rivularia sp. (400x) Blauwalg, kolonievormend, ingekapseld in een slijmlaag. Kenmerkend is de aanwezigheid van heterocysten (ronde cellen) en afwezigheid van akineten.



Gloeotrichia natans (1000x) Blauwalg kolonievormend, ingekapseld in een slijmlaag. Kenmerkend zijn akineten met gelaagd kapsel.



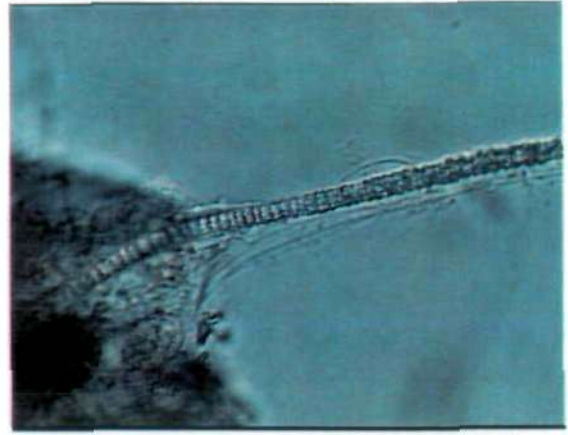
Draadvormige groenalg (*Oedogonium* sp., meestal epifytisch) met daarbovenop diatomeeën (*Rhicosphenia* sp., 400x)



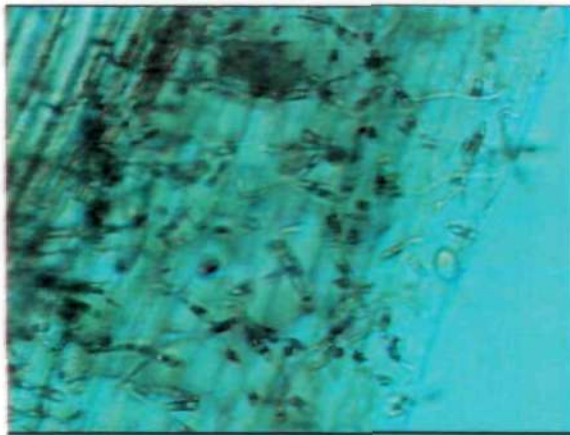
Epifytische diatomee *Characiopsis* sp. (1000x)



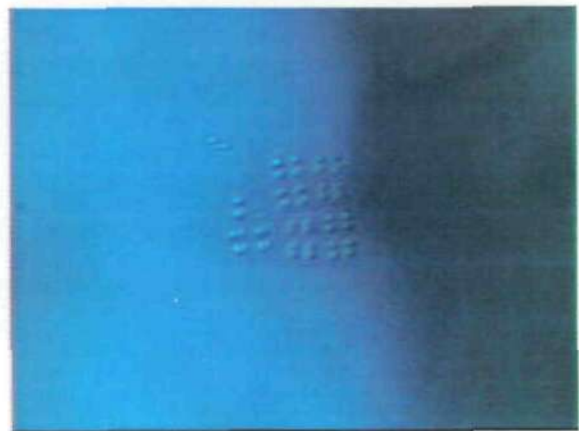
Kolonievormende groenalg (*Pediastrum* sp.) 200x.



Draadvormige blauwalg (1000x)



Diverse diatomeeën op een *Potamogeton* blad (400x)



Kolonievormende blauwalg (*Merismopedia* sp.) (1000x)



Dit is een minder milieu belastende inbindmap

Deze BINDOMATIC ECO-map bestaat uit een achterzijde van recycled karton en een voorzijde van PVC-vrije folie.

● chloor-arm ● zwavelvrij ● onschadelijk in de vuilverbranding ● niet van invloed op de kwaliteit van het grond- en oppervlakte water