

RAPPORT

Voedselweb en productiviteit van het Markermeer

Klant: Rijkswaterstaat WVL

Referentie: BG2580WATRP1903071409

Status: P02.01/Finale versie

Datum: 18 maart 2019



Laan 1914 no.35
3818 EX AMERSFOORT
Water
Trade register number: 56515154

+31 88 348 20 00 **T**
+31 33 463 36 52 **F**
info@rhdhv.com **E**
royalhaskoningdhv.com **W**

Titel document: Voedselweb en productiviteit van het Markermeer

Ondertitel: Markermeer productiviteit
Referentie: BG2580WATRP1903071409
Status: P02.01/Finale versie
Datum: 18 maart 2019
Projectnaam: RWS MM prod
Projectnummer: BG2580
Auteur(s): Martin de Haan, Niels Schoffelen, Sven Teurlincx, Lisette N. de Senerpont Domis

Opgesteld door: Niels Schoffelen

Gecontroleerd door: Martin de Haan

Datum/Initialen: 18-03-2019/MdH

Goedgekeurd door: Roel Knobben

Datum/Initialen: 18-03-2019/RK

Classificatie

Vertrouwelijk



Disclaimer

No part of these specifications/printed matter may be reproduced and/or published by print, photocopy, microfilm or by any other means, without the prior written permission of HaskoningDHV Nederland B.V.; nor may they be used, without such permission, for any purposes other than that for which they were produced. HaskoningDHV Nederland B.V. accepts no responsibility or liability for these specifications/printed matter to any party other than the persons by whom it was commissioned and as concluded under that Appointment. The integrated QHSE management system of HaskoningDHV Nederland B.V. has been certified in accordance with ISO 9001:2015, ISO 14001:2015 and OHSAS 18001:2007.

Inhoud

1	Inleiding	1
1.1	Aanleiding	1
1.2	Aanpak	2
1.3	Leeswijzer	3
2	Overwegingen bij keuze van referenties	4
2.1	Referentieperiode	4
2.2	Referentiemeer	6
2.2.1	Verschillen en overeenkomsten	6
2.2.2	Voedselweb van Vörtsjärv	8
3	Markermeer: een systeem in beweging	10
3.1	Inleiding	10
3.2	Tijddlijn	10
4	Voedselweb van het Markermeer	13
4.1	Eerdere voedselwebstudies van het Markermeer	13
4.2	Voedselweb in deze studie	16
5	Van monitoringsdata naar biomassa's, productie en consumptie	18
5.1	Bepalende parameters: vroeger en heden	18
5.1.1	Nutriënten en licht	18
5.1.2	Fytoplankton	20
5.1.3	Waterplanten	22
5.1.4	Fytobenthos	24
5.1.5	Zoöplankton	25
5.1.6	Macrofauna	27
5.1.7	Vissen	31
5.1.8	Vogels	34
5.1.9	Visserij	38
6	Voedselwebberekeningen	39
6.1	Modelkeuze	39
6.2	Handmatige kalibratie van het Ecopath model	40
6.2.1	Zoöplankton	40
6.2.2	Benthische macrofauna (excl. mosselen)	40
6.3	Vergelijking van de voedselwebben van de twee tijdsperiodes	40
6.4	Scenarioanalyse	45
6.4.1	Verdubbeling begroeibaar areaal	47
6.4.2	Verandering van de gemeenschapssamenstelling van het fytoplankton	49

6.4.3	Stopzetten van de visserij	51
7	Conclusies	53
7.1	Algemene conclusies	53
7.2	Conclusies per ecologische groep	54
7.2.1	Nutriënten en fytoplankton	54
7.2.2	Waterplanten	55
7.2.3	Zoöplankton	55
7.2.4	Macrofauna	56
7.2.5	Vissen	57
7.2.6	Vogels	58
8	Aanbevelingen en handelingsperspectief	59
8.1	Aanbevelingen voor nader onderzoek	59
8.2	Informatie ten behoeve van handelingsperspectief	61
8.3	Aanzet tot handelingsperspectief	63
9	Referenties	65
Bijlagen		
	Bijlage A Kartering draadwier	66
	Bijlage B Consumptie, sedimentatie en diëten bij scenario's	67

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

Het Markermeer is aangewezen als Vogelrichtlijngebied (en deels als Habitatrichtlijngebied) in het kader van Natura 2000 (RWS 2017 beheerplan). Voor het Markermeer en IJmeer zijn voor twee habitattypen (H3140 Kranswierwateren, H3150 Meren met fonteinkruiden en krabbenscheer), drie habitatsoorten (kleine modderkruiper, rivierdonderpad en meervleermuis) en twee broedvogelsoorten (aalscholver en visdief) instandhoudingsdoelstellingen vastgesteld. Ook zijn voor 18 niet broedende vogelsoorten, waaronder de brilduiker, smient, grote zaagbek en nonnetje, instandhoudingsdoelstellingen opgesteld (LNV, 2009). Voor deze in het kader van Natura 2000 beschermde soorten moeten omvang en kwaliteit van de respectievelijke leefgebieden in stand gehouden worden of zelfs verbeterd voor de draagkracht van tevoren vastgestelde populatiegroottes. Naast de Natura 2000 status is het Markermeer aangewezen als oppervlaktewaterlichaam in het kader van de Europese Kaderrichtlijn Water (KRW) (Ministerie van IenM, 2015). Hiervoor zijn doelen voor de biologische waterkwaliteit opgesteld voor het fytoplankton, overige waterflora, macrofauna en vis. Ook zijn KRW-doelen voor biologie-ondersteunende fysisch-chemische parameters als stikstof (N) en fosfor (P) opgesteld.

Voor een groot aantal van de vogelsoorten met instandhoudingsdoelen zijn de aantallen sinds de jaren '80 sterk afgenomen en worden in de afgelopen decennia de instandhoudingsdoelen niet meer behaald (Noordhuis et al. 2014). Voornamelijk benthivore vogels (bodemfauna-etende vogels zoals brilduiker) en piscivore vogels (visetende vogels zoals nonnetje) zijn sterk in aantal afgenomen. Gelijktijdig met de afnames van deze vogelaantallen zijn de nutriëntenconcentraties in het Markermeer sterk teruggebracht (voornamelijk fosfaat) als het gevolg van voornamelijk P reducerende maatregelen. Hierdoor wordt in de gehanteerde KRW-methodiek de waterkwaliteit van het Markermeer met betrekking op N en P als 'goed' beoordeeld (Ministerie van IenM en RWS 2017).

Het is mogelijk dat de afnames van de aantallen Natura 2000 beschermde vogels het gevolg is van de afgenomen nutriëntenconcentraties in het Markermeer. De beschikbaarheid van nutriënten kan namelijk van grote invloed zijn op de productiviteit aan de basis van het voedselweb (o.a. fytoplankton) waardoor uiteindelijk in de top van het voedselweb (o.a. vogels) onvoldoende voedsel beschikbaar is. Daarom is het relevant om te weten of er daadwerkelijk sprake is van een lagere productiviteit op lagere trofische niveaus en - als dat zo is - hoe dit doorwerkt naar de hogere trofische niveaus. Het is ook denkbaar dat er in de voedselrelaties andere factoren een rol spelen, zoals een verandering in soortensamenstelling, die een optimale benutting van de beschikbare biomassa/voedsel belemmeren.

Het doel van deze studie is om de voedselweb-relaties en productiviteit van de verschillende trofische groepen in beeld te brengen. Hierbij vergelijken we twee referentieperioden: eind jaren tachtig, toen de aantallen van beschermde vogels hoog waren, en de 'huidige' periode van 2012 t/m 2017 waarin de aantallen van deze vogels sterk zijn afgenomen. Uit deze voedselweb- en productiviteitsvergelijking kan vervolgens beter worden bepaald welke maatregelen kansrijk zijn ten behoeve van een optimaal ecologisch functioneren van het Markermeer. Deze studie zal ook een goed overzicht geven van de beschikbare data voor het reconstrueren van het Markermeer voedselweb en mogelijke kennishiaten identificeren. Daarnaast zijn in de modelstudie verschillende scenario's (o.a. toename waterplanten, het stoppen van de beroepsvisserij) getest. Hiermee willen we een beter beeld krijgen wat voor gevolgen mogelijke ingrepen zullen hebben voor het voedselweb. Ook vergelijken we het Markermeer-voedselmodel met andere voedselweb-studies van andere meren. Met deze aanpak proberen wij voor RWS beter inzichtelijk te maken

welke maatregelen mogelijk kunnen bijdragen aan 'herstel' van de populaties van beschermde Natura 2000 vogelsoorten.

1.2 Aanpak

Vanuit Rijkswaterstaat WVL is het project geïnitieerd en begeleid door een projectgroep bestaande uit Albert Remmelzwaal, Maarten Platteeuw, Marcel van den Berg, Roel Doef (vervangen door Jeroen Postema), Ton Gerritsen en Francien van Luijn. Het project is uitgevoerd door Royal HaskoningDHV en door de AKWA-groep van het NIOO-KNAW.

Om een voedselweb van het Markermeer met kwantitatieve data te kunnen vullen en om productiviteit van het systeem te kunnen bepalen zijn biomassa-, productie- en consumptiegegevens nodig van de verschillende voedselgroepen. In de eerste workshop zijn deskundigen van binnen en buiten RWS uitgenodigd om in focusgroepen aan te geven welke data beschikbaar zijn en hoe deze kunnen worden verkregen. De indeling van de focusgroepen was als volgt:

- Nutriënten en fytoplankton
- Waterplanten
- Zoöplankton, mosselen en overige macrofauna
- Vissen
- Vogels

Beschikbare data van bovenstaande groepen zijn op aanwijzing van de workshopdeelnemers zo goed mogelijk verzameld, gebruik makende van (monitorings-) gegevens van RWS, aangevuld met algemene literatuurbronnen wanneer nodig.

Een belangrijke bevinding bij de eerste workshop was dat het Markermeer een systeem is dat voortdurend wordt beïnvloed door allerlei ingrepen en ontwikkelingen. Deze veranderingen kunnen ook invloed hebben op het functioneren van het Markermeer ecosysteem. Daarom zijn deze ontwikkelingen voor dit rapport op een rij gezet in een tijdslijn. Bij de interpretatie van waargenomen veranderingen in het ecosysteem dient ook rekening te worden gehouden met de mogelijke ontwikkelingen buiten het IJsselmeergebied. Zo kan klimaatverandering van grote invloed zijn op welke vogelsoorten gebruik maken van het Markermeer. Bij een zachte winter in noordelijk Europa zullen bijvoorbeeld veel wintergasten weg blijven (van Roomen et al. 2012). Ook zijn de randmeren de afgelopen decennia sterk in waterkwaliteit verbeterd, waardoor hier nu meer vogels verblijven i.p.v. op het Markermeer (Noordhuis et al. 2014).

Na afloop van deze eerste workshop is gezocht naar een model dat geschikt is om de productiviteit van het Markermeer in het verleden en heden in kaart te brengen. Belangrijke parameters die in dit model moeten worden ingevoerd zijn: biomassa in drooggewicht ($g\ DW/m^2$), consumptie en productie per ecologische groep. Na vergelijking van een aantal modellen is in een tweede workshop voorgesteld om Ecopath te gebruiken (Christensen & Walters 2004). Hier is mee ingestemd door de projectgroep en de overige workshopdeelnemers. Ook is gekozen om in het opzetten van het model te focussen op de kwantitatieve vergelijking tussen de referentieperiodes (jaren '80 t.o.v. huidig (2012-2017)). Door grote verschillen tussen de referentie ecosystemen en de modelopzet zijn vergelijkingen met modellen van andere meren voornamelijk kwalitatief uitgevoerd. Gebruik makend van de data verzameld voor het Markermeer is een aantal toekomstscenario's uitgewerkt om meer inzicht te krijgen in handelingsperspectieven voor het Markermeer.

1.3 Leeswijzer

In deze rapportage zijn het voedselweb en de productiviteit van het Markermeer gepresenteerd.

In hoofdstuk 1 zijn de aanleiding en de aanpak toegelicht.

In hoofdstuk 2 zijn keuzes voor een referentieperiode en een referentiemeer toegelicht.

Een overzicht van ontwikkelingen met invloed op het ecosysteem is gegeven in hoofdstuk 3.

Het voedselweb met een toelichting per groep is in hoofdstuk 4 gepresenteerd.

In hoofdstuk 5 is beschreven hoe we de biomassa, productie en consumptie per ecologische groep hebben berekend.

De uitkomsten van de berekeningen met het model, en de scenario analyses staan in hoofdstuk 6.

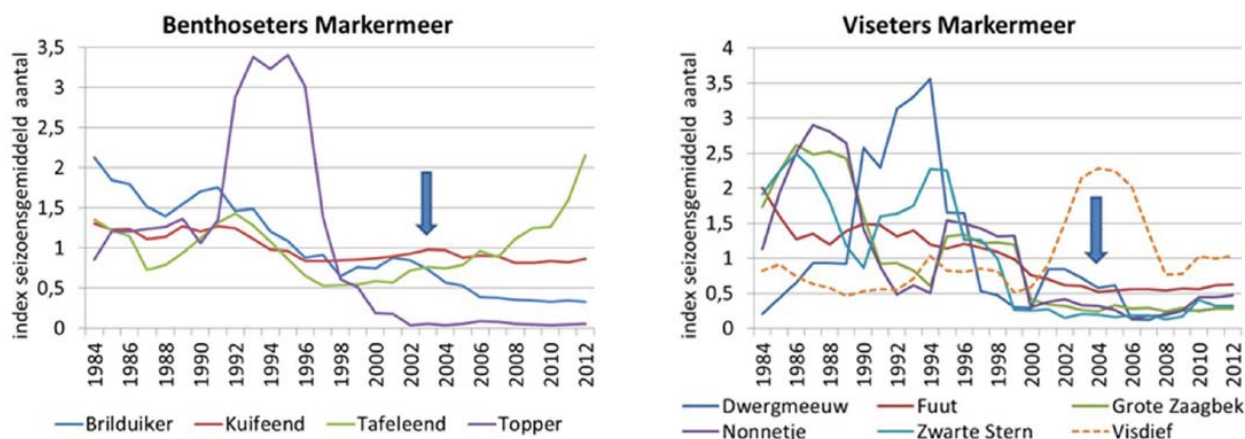
In hoofdstuk 7 staan de conclusies: in welke mate is de productiviteit van het Markermeer veranderd en welke consequenties heeft dat voor de hogere trofische niveaus?

Tenslotte is in hoofdstuk 8 een doorkijk gegeven naar de toekomst: welke aanbevelingen kunnen worden gedaan voor nadere informatieverzameling en welke hypothesen over relaties tussen voedselgroepen verdienen nadere bestudering. Hiermee is een aanzet gegeven tot handelingsperspectief voor een verbeterd ecologisch functioneren van het Markermeer.

2 Overwegingen bij keuze van referenties

2.1 Referentieperiode

Een belangrijke aanleiding voor deze studie is de signalering dat de vogelaantallen in het Markermeer zijn afgenomen. Halverwege de jaren '80 van de twintigste eeuw waren de aantallen van veel watervogels hoger dan in recentere jaren. Dit geldt met name voor benthos- en visetende vogels (zie Figuur 2-1).

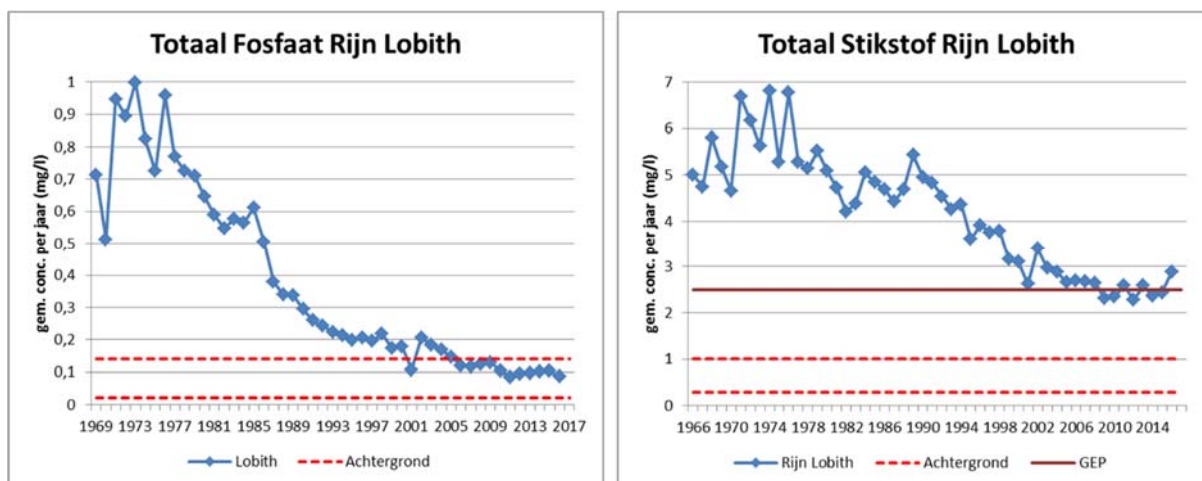


Figuur 2-1 Geïndexeerde vijfjarige gemiddelden van de aantallen watervogels (benthosetters en visetters) in het Markermeer van 1984 tot 2012. De blauwe pijl geeft aan op welke aantallen de behoudsdoelen zijn gebaseerd (Bron: Noordhuis e.a., 2014).

Ten tijde van het vaststellen van de Natura 2000-doelen, berekend aan de hand van de draagkrachtschatting voor de periode 1993-2003 (Ministerie van LNV 2006), was al zichtbaar dat de aantallen van veel watervogels waren afgenomen. Besloten is toen om geen 'verbeterdoelen' te formuleren maar 'behoudsdoelen' en een studie uit te voeren naar de oorzaken van deze Autonome Neergaande Trend (ANT). De betreffende studie (Noordhuis et al. 2014) heeft veel inzicht gegeven in verschillende mechanismen die een rol spelen in het ecosysteem van het Markermeer en mogelijk medeverantwoordelijk zijn voor de neergaande trends.

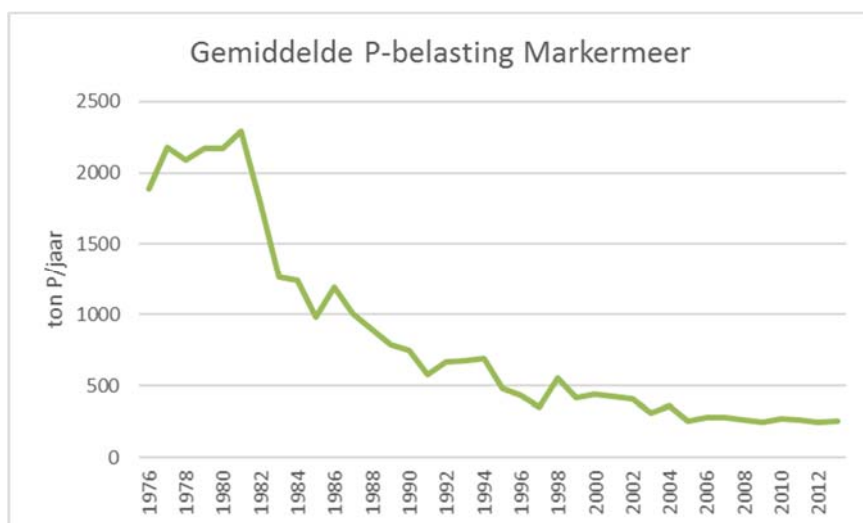
Een van de mechanismen die in het ANT-project zijn onderzocht is de afname van de aanvoer van voedingsstoffen. Door maatregelen ter verbetering van de waterkwaliteit is de fosforconcentratie sinds de jaren '80 flink afgenomen. Later zijn er vanuit de Europese Kaderrichtlijn Water verdere doelen geformuleerd voor nutriënten-concentraties (Goed Ecologisch Potentieel of GEP) die behoren bij optimaal ecologisch functioneren van het Markermeer (STOWA, 2012-31).

In de jaren '60 en '70 was er nog sprake van een toename van de aanvoer. Vooral in de tweede helft van de jaren '80 nam de aanvoer van voedingsstoffen en daardoor ook de concentratie van fosfor en stikstof in het oppervlaktewater sterk af. Vanaf de jaren '90 was de afname van de totale P- en N-aanvoer beperkt, maar namen de opgeloste P en N-fracties nog wel verder af. Het verloop van de afname van belasting met fosfaat en stikstof is geïllustreerd aan de hand van de gemeten concentraties in de Rijn bij Lobith (zie Figuur 2-2); het IJsselmeergebied ligt immers in het stroomgebied van de Rijn en een belangrijk deel van het water in IJsselmeer en Markermeer is afkomstig uit de Rijn.



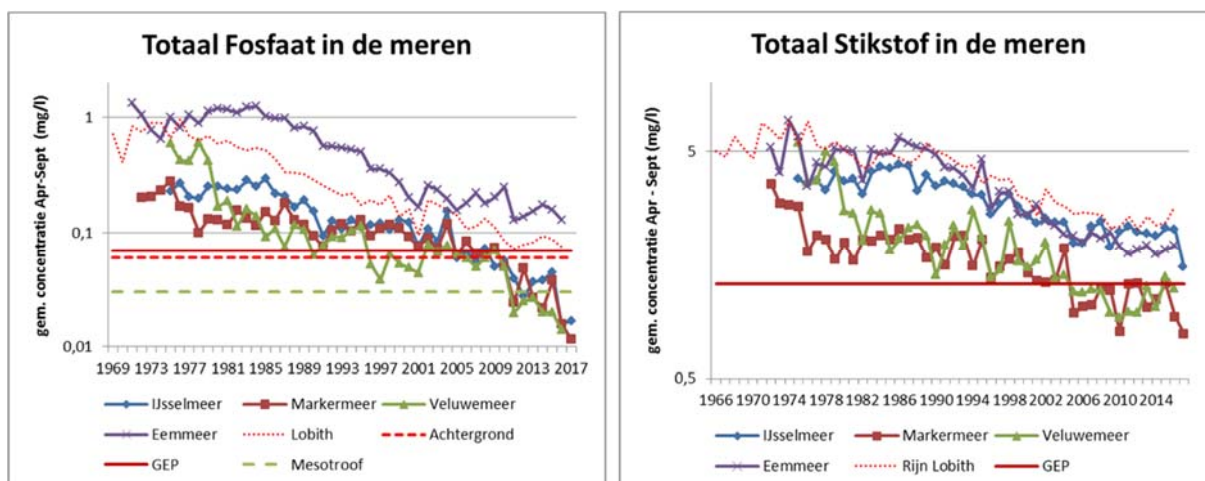
Figuur 2-2 Concentraties totaal-P en totaal-N in de Rijn bij Lobith, ter illustratie van de afname van de belasting van het IJsselmeergebied (Bron: Noordhuis op basis van gegevens RWS)

De afname in nutriëntenbelasting wordt bevestigd in een recente studie naar de water- en stoffenbalans van het Markermeer (Van der Geest e.a. 2018). In Figuur 2-3 is de totale P-belasting van het Markermeer in de periode 1976-2015 weergegeven.



Figuur 2-3 Gemiddelde P-belasting van het Markermeer (bron: Van der Geest e.a. 2018)

Nadat de externe belasting vanuit de Rijn was afgenomen, zijn ook de P- en N-concentraties in het IJsselmeergebied sterk afgenomen (Figuur 2-4). Overigens speelt ook de interne belasting (fosfaatbelasting vanuit de waterbodem) een rol bij de nutriëntenconcentraties in het water, met name als die bodem historisch nutriëntenrijk is, jarenlang door een hoge externe belasting is opgeladen en er sprake is van een lange verblijftijd.



Figuur 2-4 Concentratie totaal-P en totaal-N in de Rijn en enkele meren in het IJsselmeergebied (Bron: Noordhuis op basis van gegevens RWS)

Een lagere nutriëntenconcentratie kan leiden tot een lagere primaire productie (met name door algen), waardoor er minder voedsel voor de hogere trofische niveaus beschikbaar is. Dit kan er uiteindelijk toe leiden dat de draagkracht van het systeem niet (meer) voldoende is om de gewenste aantallen vogels te faciliteren.

Een aspect dat in de ANT-studie minder aan de orde is gekomen en waaraan in onderliggende rapportage extra aandacht is besteed is of er daadwerkelijk sprake is van een lagere productiviteit en of de doorwerking daarvan in het hele voedselweb is terug te zien. Daarom is niet alleen voor de huidige situatie een voedselweb met gekwantificeerde relaties tussen de voedselgroepen opgesteld, maar is dit ook gebeurd voor medio jaren '80, de periode waarin meer nutriënten werden aangevoerd en hogere vogelaantallen werden waargenomen. Door vergelijking van beide perioden zijn verschillen en overeenkomsten zichtbaar gemaakt en zijn hypothesen geformuleerd om deze verschillen nader te duiden. Door (in aanvulling op de ANT-studie) inzichtelijk te krijgen welke mechanismen ten grondslag liggen aan de schijnbare afname van de draagkracht van het systeem kan ook beter in beeld worden gebracht welk handelingsperspectief er is om 'aan de knoppen draaien'.

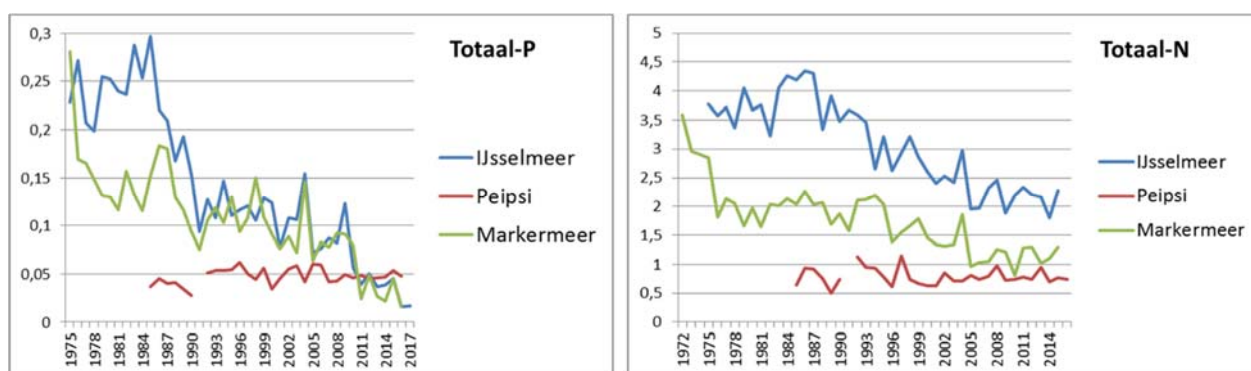
2.2 Referentiemeer

2.2.1 Verschillen en overeenkomsten

Om de toestand en ontwikkelingen in een meer te kunnen duiden en om de potenties beter te kunnen inschatten is het zinvol om naar vergelijkbare systemen te kijken die in een natuurlijker toestand verkeren. Voor het IJsselmeergebied (met name IJsselmeer en Markermeer) gebruikt Rijkswaterstaat Võrtsjärv en Peipsi als "referentie" meren. Deze beide meren in Estland hebben overeenkomsten met het IJsselmeer en Markermeer, maar er zijn ook de nodige verschillen. Voor de dimensies oppervlakte en diepte geldt dat deze min of meer vergelijkbaar zijn: in alle gevallen betreft het grote, relatief ondiepe meren. Er zijn echter ook aanzienlijke verschillen aan te duiden tussen de Estse en Nederlandse meren. De Estse meren hebben enorm brede land-waterovergangen. Door de grote moerasgordel is er sprake van een compleet ecosysteem inclusief leefgebied voor zoöplankton en paai-, opgroei- en schuilgelegenheid voor vissen. In het Markermeer bieden de steile stenen oevers nauwelijks plaats aan oevervegetatie. Daarnaast zijn de waterpeilfluctuaties in beide Estse meren veel groter (tot 2 meter in Peipsi) (Zwart & Jans 2006), terwijl het peilbeheer in het IJsselmeergebied (vrijwel) is vastgezet.

	Markermeer	IJsselmeer	Vörtsjärv	Peipsi
Oppervlakte (km ²)	695	1137	270	2611
Diepte (m)	3,8	4,6	2,8	8,3

Van oorsprong zijn de nutriënten-concentraties in de Estse meren lager dan in IJsselmeer en Markermeer. Door de sterke afname van de belasting is in de laatste jaren met name de totaal-P-concentratie in de Nederlandse meren echter lager geworden dan in de Estse meren (Figuur 2-5). De concentraties totaal-N zijn in het Markermeer en IJsselmeer nog wel hoger dan in Peipsi.



Figuur 2-5 Verloop van totaal-P en totaal-N in Markermeer en IJsselmeer in vergelijking met Peipsi (Estland). Presentatie M. R. van Eerden

Voor de ecologische potentie van het Markermeer kunnen uit vergelijking tussen de Nederlandse en Estse meren op het eerste gezicht de volgende ‘conclusies’ worden getrokken:

- Met lage totaal-P- en totaal-N-concentraties zoals waargenomen in Peipsi is een toestand met voldoende productiviteit mogelijk, waarbij ook op hogere trofische niveaus voldoende voedsel aanwezig is. Zo is de productie van vis in deze meren hoog.
- Het grote areaal aan moerassen in de Estse meren zorgt voor een grotere diversiteit aan habitatstructuur en de daarmee gepaard gaande biodiversiteit. Uitbreiding van het beperkte areaal aan land-waterovergangen in het Markermeer kan de natuurwaarden stimuleren.

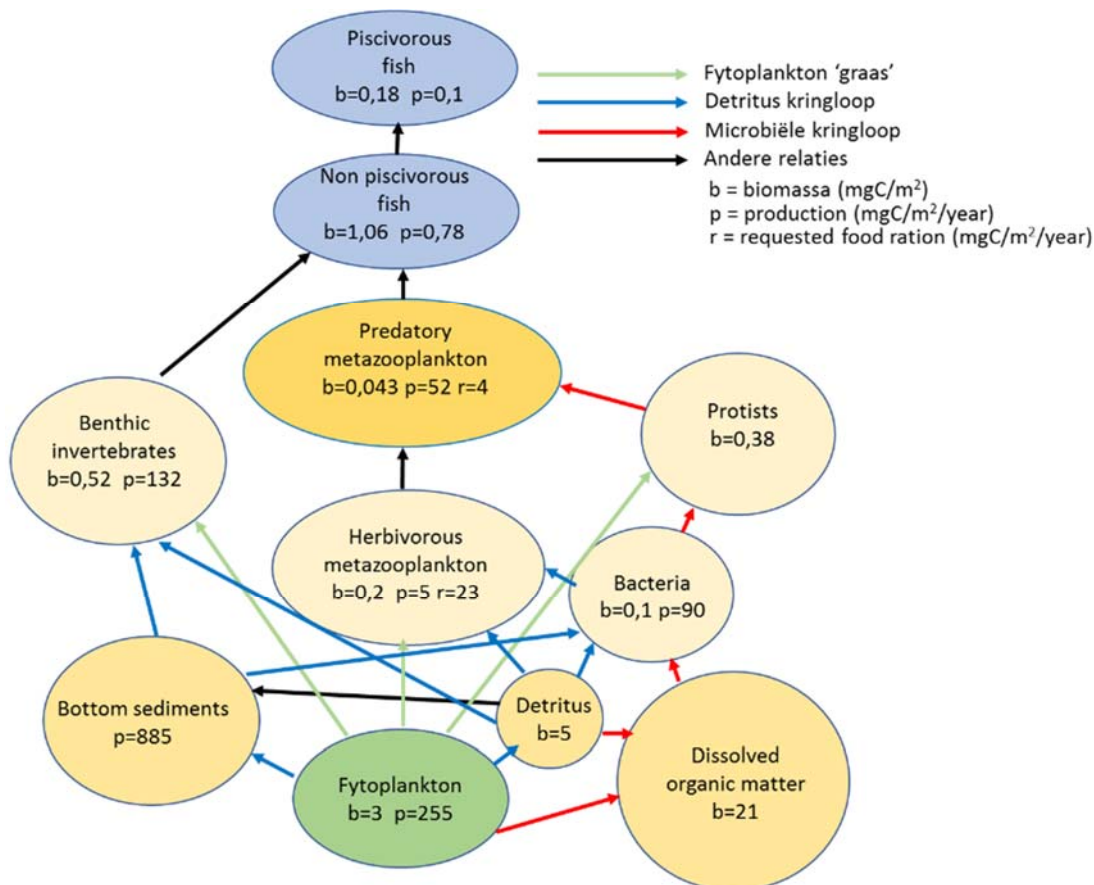
Maar er zijn ook grote verschillen tussen de Estse en Nederlandse meren aan te wijzen:

- Het IJsselmeer en Markermeer waren in het recente verleden mariene ecosystemen. Dat heeft, mede vanwege de rol van de zwavel (fosfaat wordt gebonden door zwavel, maar komt vrij in anaerobe omstandigheden) consequenties voor de nutriëntenbeschikbaarheid in deze meren.
- Het peilbeheer in IJsselmeer en Markermeer is strak geregeld en beperkt tot een gering aantal centimeters. In Peipsi en Vörtsjärv zijn er peilfluctuaties van enkele meters gedurende het jaar en over verschillende jaren. Hierdoor is er sprake van een dynamischer systeem met inundatie en droogval en meer ontwikkelingsmogelijkheden voor vegetatie.

Bovenstaande verschillen geven wel inzicht waarom het ecologisch functioneren in de Estse en Nederlandse meren verschilt, maar geven geen concrete handvatten voor handelingsperspectieven voor het Markermeer. Aan de recente mariene oorsprong kan immers niets worden veranderd en peilfluctuaties van enkele meters zijn in het Markermeer niet realiseerbaar.

2.2.2 Voedselweb van Vörtsjärv

In 2004 is voor Vörtsjärv een voedselweb opgesteld, waarin voor verschillende ecologische groepen de biomassa en productiviteit zijn gemeten of berekend, met onder meer veel aandacht voor de ontwikkeling van het zoöplankton.



Figuur 2-6 Voedselweb van Vörtsjärv (Haberman et.al, 2004).

De belangrijkste bevindingen m.b.t. het voedselweb van Vörtsjärv zijn:

- De rol van macrofyten als primaire producenten in Vörtsjärv wordt door de Estse onderzoekers ingeschat als beperkt. Het meer wordt beschouwd als een typisch fytoplankton gedomineerd meer. Sinds 1960 is het areaal aan vegetatie wel toegenomen tot een aanzienlijke bedekking van 20%. Toch zijn macrofyten zijn niet in het voedselwebmodel van Vörtsjärv opgenomen. Dit maakt een goede vergelijking met het voedselweb van het Markermeer op voorhand lastig.
- Klein fytoplankton is een belangrijke voedselbron voor het zoöplankton maar slechts beperkt aanwezig. Groter filamenteus fytoplankton domineert maar lijkt minder eetbaar voor het zoöplankton. Hierdoor sterft een grote fractie van het fytoplankton af i.p.v. te worden geconsumeerd door het zoöplankton, waardoor ze op deze manier direct bijdragen aan de detritus pool (inclusief bodemsediment) waar ze vervolgens worden afgebroken door onder meer bacteriën en schimmels. Daarmee speelt de microbiële kringloop in het voedselweb van Vörtsjärv een belangrijke rol.
- In het voedselweb van Vörtsjärv is onderscheid gemaakt tussen herbivore zoöplankton en 'predatory' zoöplankton. Het herbivore zoöplankton (o.a. rotiferen en cladoceren) eet fytoplankton, detritus en vooral bacteriën. Er zijn perioden waarin meer dan 100% van de productie van bacteriën wordt geconsumeerd.

Ook microzoöplankton (protisten) speelt een rol: zij eten klein fytoplankton en bacteriën en worden gegeten door herbivoor/omnivoor mesozoöplankton. Het kleine zoöplankton en de protisten dienen als voedsel voor predatory zoöplankton, waartoe onder meer glaswormen, carnivore copepoden en muggenlarven worden gerekend.

- Voor de juveniele vissen is mesozoöplankton een belangrijke voedselbron. Enkele soorten (spiering, alver en houting) blijven ook als adult dit zoöplankton eten. Het belangrijkste voedsel van benthivore vissen (vooral pos, brasem en aal, maar ook voorn, zeelt, winde en kolblei) wordt gevormd door muggenlarven (*Chironomus plumosus*). In jaren dat er weinig muggenlarven zijn is de conditie van de vissen minder.
- Piscivore vissen, met name snoek en snoekbaars, hebben een 'controlerende' rol: zij houden het bestand aan benthivore en planktivore vis onder controle. Te weinig predatie op planktivore vis zorgt voor toename van graasdruk op zoöplankton en daarmee tot afname van de hoeveelheid fytoplankton.
- Vogels maken geen deel uit van het voedselwebmodel van Vörtsjärv. Een van de aanleidingen voor het opstellen van het voedselweb voor het Markermeer is juist om een beter beeld te krijgen van de beschikbaarheid van voedsel voor vogels.
- Omdat in Vörtsjärv maar een beperkt deel van de productie van het fytoplankton wordt gegeten door zoöplankton en andere filterfeeders eindigt maar een beperkt deel van de primaire productie bij hogere voedselniveaus. Dit is kenmerkend voor mesotrofe ecosystemen.

3 Markermeer: een systeem in beweging

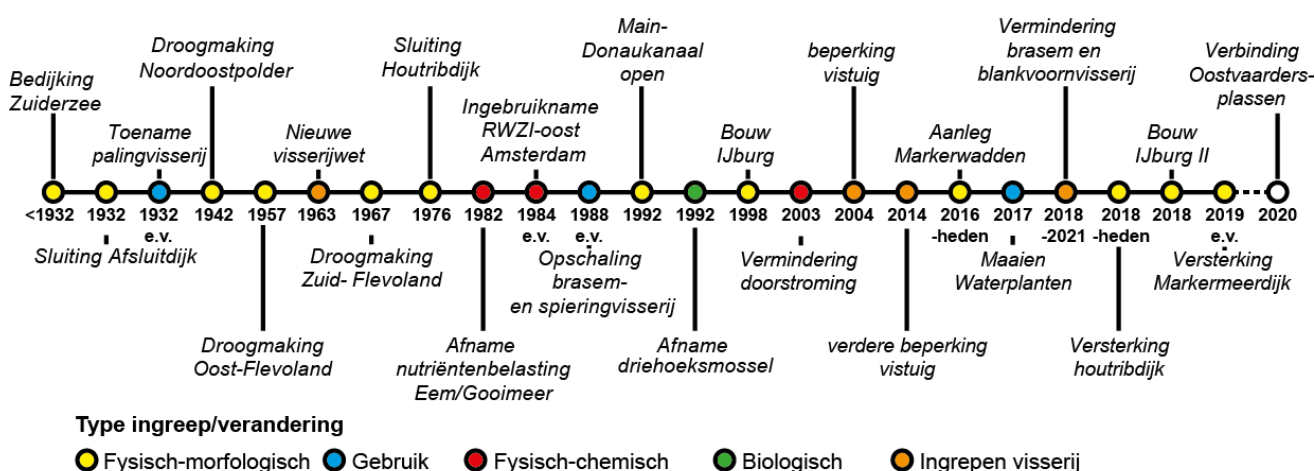
3.1 Inleiding

Het IJsselmeergebied is altijd onderhevig geweest aan sterke veranderingen onder meer door schommelingen van het klimaat tussen ijstijden en warmere perioden. In de laatste 4000 jaar ontwikkelde het gebied zich van een aantal kleinere met de Noordzee verbonden meren, tot een groot meer in directe verbinding met de zee en het Rijnstroomgebied. In de koudere periode van 2000-1000 jaar BP, die gepaard ging met een lagere zeespiegel, ontstond het zoetwatermeer Almere. Door een toename in temperatuur, hogere zeespiegel en een groter aantal stormvloed en nam de invloed van de Noordzee toe en veranderde het Almere in een brakke binnensee, de Zuiderzee.

Aan het begin van de 20^e eeuw werden de eerste plannen gemaakt voor het afsluiten van de Zuiderzee. Deze afsluiting was gemotiveerd door een gewenste verbetering van de waterveiligheid, ontwikkeling van nieuwe landbouwgronden, toename van de werkgelegenheid en een betere zoetwatervoorziening. Sinds het afsluiten van de Zuiderzee in 1932 is de invloed van de mens op het IJsselmeergebied sterk toegenomen met grote gevolgen voor de ecologie (zie figuur 3-1). In dit hoofdstuk geven we een chronologisch overzicht van de belangrijkste veranderingen in het IJsselmeergebied na de afsluiting in 1932 die in meer of mindere mate van invloed zijn geweest op de ecologische ontwikkelingen in het gebied.

3.2 Tijdlijn

Gebeurtenissen die mogelijk invloed hebben gehad op het ecosysteem van het Markermeer zijn te verdelen in ingrepen in de fysisch-morfologische omstandigheden (denk aan bedijking, drooglegging e.d.) en ingrepen in de fysisch-chemische omstandigheden (denk aan nutriënten-reducerende maatregelen). Ook zijn er wijzigingen in het gebruik te onderscheiden, zoals het opschalen van de brasemvisserij en het maaien van waterplanten t.b.v. recreatief gebruik. Tenslotte zijn beleidsmaatregelen benoemd, met name ingrepen in de beroepsvisserij¹. Aan sommige gebeurtenissen kan een exacte datum worden toegekend (zoals sluiting van het laatste gat in een afsluitdijk), terwijl andere gebeurtenissen gedurende een periode plaatsvonden (zoals vermindering van nutriëntenaanvoer vanuit de Eem).



Figuur 3-1 Tijdlijn van ingrepen en ontwikkelingen in het Markermeer. In de tijdlijn is aangegeven of het een fysisch-morfologische, fysisch-chemische, gebruik, biologische of Ingrepen in de visserij betreft.

¹ Voor een gedetailleerd overzicht van veranderingen en ingrepen in de visserij verwijzen wij naar de Leeuw et al .2008.

<1932 Voor de sluiting van de Afsluitdijk werden de randen van het Markermeer bedijkt voor een betere waterbescherming maar ook voor het inpolderen van nieuwe landbouwgrond. Door deze hardere en steilere oevers en een vermindering van het moerasareaal gingen leef-, paai- en opgroeigebieden voor vissen verloren. De afname in habitatstructuur die gepaard gaat met het verloren gaan van land-waterovergangen heeft ook consequenties voor de aanwezigheid van macrofauna en zoöplankton.

1932 Na de sluiting van de Zuiderzee door de afsluitdijk verandert het IJsselgebied van een zout- en brak naar een zoetwatergebied. Daarnaast verdwijnt het getij, wordt er een (min of meer) vast waterpeil aangehouden en verdwijnen (vis)migratie routes. Door deze veranderingen verdwijnt de mariene/estuariene flora en fauna in korte tijd en nemen fytoplankton, macrofyten, macrofauna en vissen kenmerkend voor zoetwaterecosystemen toe. Door de afsluiting is de unieke situatie ontstaan dat de waterkolom zoet is maar dat de bodem wordt gekenmerkt door mariene karakteristieken.

1932 e.v. Na de sluiting van de afsluitdijk neemt de hoeveelheid Aal sterk toe. Als een gevolg neemt ook de palingvisserij sterk toe waarbij vistechnieken zoals boomkorvissen worden gebruikt wat een hoge bijvangst tot gevolg heeft.

1942 De Noordoostpolder is de eerste grote polder die wordt drooggelegd. Hierdoor verdwijnt een groot areaal open water en wordt het areaal ondiep water verkleind.

1957 Oostelijk Flevoland wordt droog gelegd waardoor het areaal open water en ondiep water verder wordt verkleind.

1963 De nieuwe 'Visserijwet' verbiedt het vissen op snoekbaars met boomkor of zegen. Een aantal jaar later wordt de boomkorvisserij verboden en vervangen door schietfuij en stand want visserij om voornamelijk aal te blijven bevissen. Ook deze vistechnieken zorgen voor een aanzienlijke hoeveelheid bijvangst.

1967 Zuidelijk Flevoland wordt droog gelegd waardoor het areaal open water en ondiep water nog verder wordt verkleind. Het huidige Markermeer wordt nu voornamelijk gekenmerkt door een gemiddelde diepte van 3.8 m met steile oevers.

1976 De aanleg van de Houtribdijk wordt afgerond waardoor het IJsselmeer en Markermeer ontstaan. Deze barrière zorgt voor een sterke vermindering van wateruitwisseling tussen het IJssel- en Markermeer. Hierdoor neemt de hoeveelheid slib in het Markermeer toe omdat dit niet langer kan worden afgevoerd richting het IJsselmeer. Daarnaast wordt de vismigratie tussen deze twee meren sterk beperkt. De aanvoer van water en nutriënten richting het Markermeer komt nu voornamelijk vanuit het Eem- en Gooimeer.

1982 Vanaf de jaren '70 en '80 wordt eutrofiëring als een steeds groter probleem gezien voor de oppervlaktewaterkwaliteit. Door vermindering van de aanvoer van fosfor (bijv. door toenemend gebruik van fosfaatvrije wasmiddelen) neemt de concentratie nutriënten dat via het Eem- en Gooimeer wordt aangevoerd af.

1984 De rioolwaterzuiveringsinstallatie (RWZI)-Oost wordt in Amsterdam in gebruik genomen. Hierdoor stopt de aanvoer van nutriënten uit het afvalwater van Amsterdam en wordt het effluent van de zuivering geloosd op het Amsterdam-Rijnkanaal.

1988 e.v. De visserij op het IJsselmeer verandert. Zo stappen verschillende vissers over van de palingvisserij (die met fuiken worden gevangen) naar de brasem- en spieringvisserij. Hierbij worden naast fuiken ook andere vistechnieken gebruikt zoals zegen en staand want. Sinds begin jaren 90 neemt spiering sterk af, mogelijk als gevolg van een toename in visserij activiteit maar ook door een toenemende watertemperatuur en een verandering in de voedselsamenstelling en -beschikbaarheid.

1992 Na opening van het Main-Donaukanaal wordt de verspreiding van verschillende vissoorten (blauwband, blauwneus, Donaubrasem, marm grondel, zwartbek grondel, Pontische stroomgrondel, Kesslers grondel, roofblei), garnalen (Kaspische slijkgarnaal), kreeftensoorten (Kaspische vlokreeft) en tweekleppigen (quaggamossel) naar West-Europa vergemakkelijkt. Een aantal van deze exoten heeft ook het IJsselmeergebied bereikt.

1992 In de periode 1992-1994 wordt er geconstateerd dat de driehoeksmosselpopulatie is ingestort. Mogelijke oorzaken voor deze achteruitgang zijn: een toenemend zwevend slibgehalte, hogere

watertemperaturen, lagere algen concentratie, een verslechtering van de voedsel kwaliteit als gevolg van een veranderende algensoortensamenstelling en een ongunstige nutriëntenbalans.

1998 Vanaf 1998 is begonnen met de aanleg van de woonwijk IJburg in het IJmeer.

2003 De doorstroming van het Markermeer wordt verminderd, hierdoor neemt de verblijftijd van het water toe.

2004 Nadat over de afgelopen decennia de aal- en spieringstand is afgenomen worden er maatregelen genomen om het aantal fuiken, palingkisten, kieuwnetten en vergunningen te verminderen.

2014 Er wordt verder ingegrepen in de visserij, door het aantal toegestane hoogstaande netten met 85% te verminderen moet de achteruitgang in het aantal schubvissen worden gestopt. Wel mogen in plaats van hoogstaande- laagstaande netten worden gebruikt, waarmee onder meer wolhandkrabben gevangen kunnen worden.

2016 Vanaf 2016 wordt er begonnen met de aanleg van de Markerwadden, leidend tot minder areaal open water, maar een groter areaal aan land-water overgangen. Dit nieuwe natuurgebied wordt geschikt gemaakt voor het gebruik door broedvogels. Door de geleidelijke overgang van land naar water rond de Markerwadden wordt een geschikte biotoop gecreëerd voor verschillende waterplanten, vissen en vogels.

2017 Om de doorgang voor de pleziervaart te verbeteren is er begonnen met het maaien van de waterplanten in de Hoornsche Hop.

2018 Vanaf 2018 tot 2021 moet de vangst van brasem en blankvoorn met 36% worden verminderd.

2018 Er is begonnen met de versterking van de Houtribdijk tussen Enkhuizen en Trintelhaven. Door deze versterking wordt areaal open water ingeleverd maar wordt op een aantal plaatsen een geleidelijke land-waterovergang gerealiseerd.

2018 In augustus is er begonnen met de aanleg van IJburg II.

2019 Er zal worden begonnen met de versterking van de Markermeerdijk. Deze dijk wordt zo ingericht dat het areaal land-waterovergang zal toenemen.

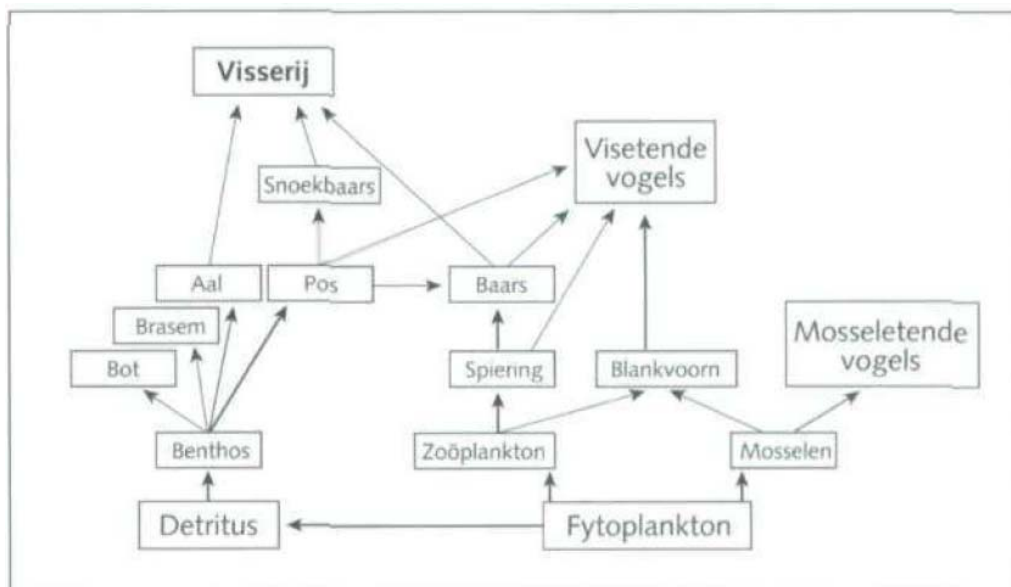
2020 Er wordt overwogen een verbinding te maken tussen de Oostvaardersplassen en het Markermeer. Hierdoor kan relatief nutriëntenrijk water naar het Markermeer stromen en kunnen onder meer vissen zich makkelijker verplaatsen tussen beide habitats.

4 Voedselweb van het Markermeer

4.1 Eerdere voedselwebstudies van het Markermeer

Niet alle in het Markermeer voorkomende soorten en organismen kunnen in een voedselwebanalyse worden opgenomen. Dit zou tot een onhanteerbaar complex model leiden en daarnaast zijn er op soortniveau onvoldoende kwantitatieve gegevens beschikbaar. Daarom wordt in dergelijke voedselwebanalyses vaak gekozen voor groepering van soorten in ecologische groepen die tot een trofisch niveau behoren. Voorbeelden van voedselwebben van het Markermeer zijn te vinden in onder meer Lammens (1999), Noordhuis et al. (2014) en van Riel et al. (2018).

In de periode van voorjaar 1992 t/m voorjaar 1998 is een onderzoek uitgevoerd om een voedselweb voor IJsselmeer en Markermeer op te stellen. Hiervoor is in de periode van voorjaar 1993 t/m zomer 1995 veldonderzoek uitgevoerd. De bevindingen zijn opgenomen in Lammens (1999). In Figuur 4-1 is het voedselweb voor Markermeer en IJsselmeer gepresenteerd.



Figuur 4-1 Voedsel van Markermeer met drie voedselketens (microbiële keten ontbreekt). Bron: Lammens (1999).

In deze studie zijn vier voedselketens te onderscheiden:

1. via fytoplankton naar zoöplankton naar vis, visserij en vogels
2. via detritus en bodemorganismen (exclusief mosselen) naar vis, visserij en vogels
3. via fytoplankton naar mosselen naar duikeenden
4. via detritus naar bacteriën/schimmels (niet in het schema opgenomen)

Ad 1. Van de totale productie van algen in het Markermeer wordt 20% (1200 kg/ha) geconsumeerd door zoöplankton.

Spiering eet 100 kg zoöplankton per hectare per jaar.

Ongeveer de helft van de spieringproductie wordt geconsumeerd door baars en snoekbaars.

Zoöplankton groeit langzaam in het Markermeer omdat niet alle algen goed eetbaar of verteerbaar zijn en vanwege de hoge concentratie zwevend stof.

Ad 2. 10% van de algen (600 kg/ha) sedimenteert.

Pos, aal en brasem eten jaarlijks 30 kg benthos per hectare.

De groei van pos is beperkt doordat niet voldoende muggenlarven (hun hoofdvoedsel) aanwezig zijn voor een onbeperkte groei.

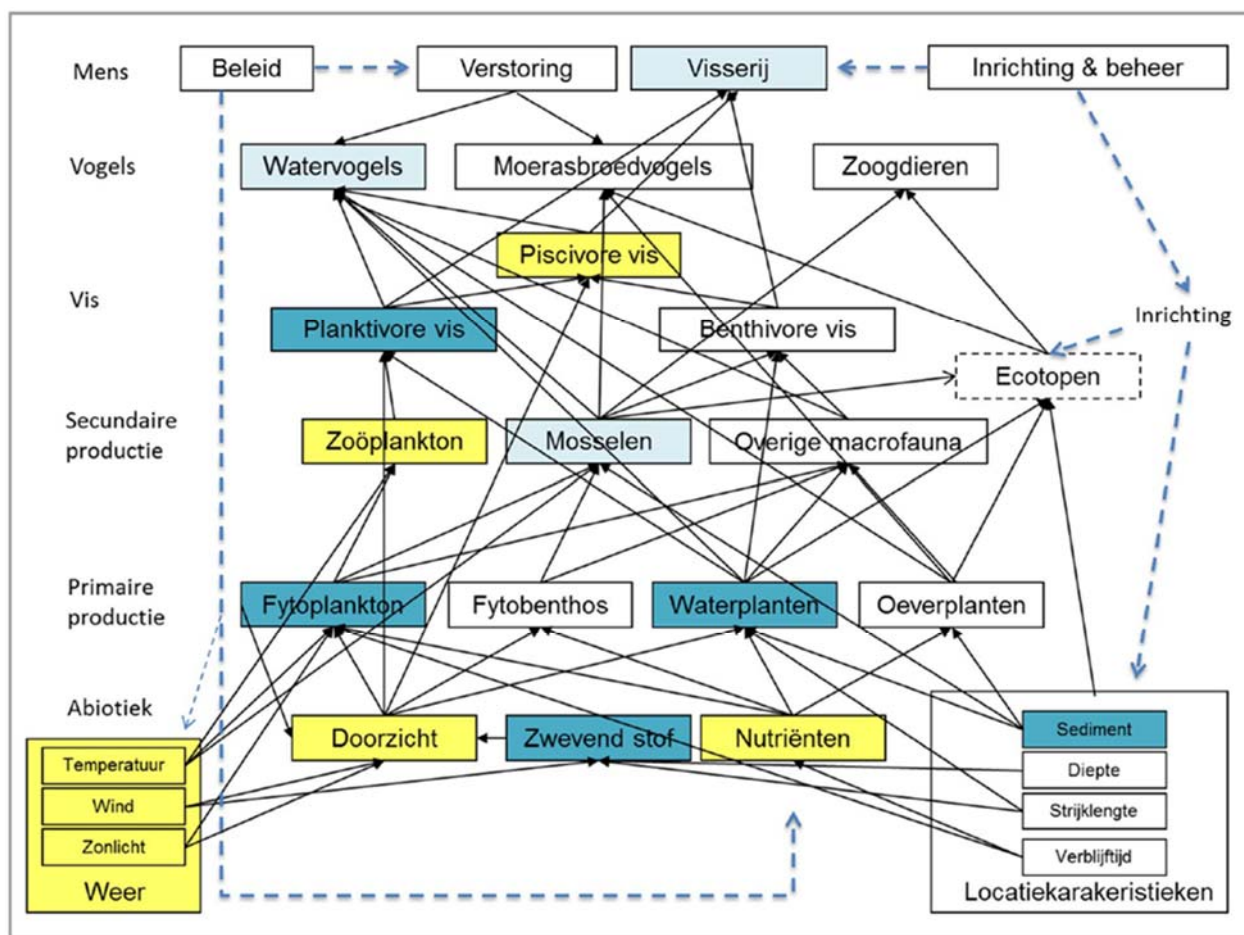
Brasem, aal, bot en blankvoorn zouden op grond van beschikbaarheid van voedsel een hogere biomassa kunnen bereiken; voor deze vissen is er een tekort aan geschikt paai- en opgroeigebied.

Ad 3. De mosselen verwijderen per jaar meer algen uit het water dan het zoöplankton. Per jaar wordt door duikeenden 20-30 kg droge stof per hectare geconsumeerd. Dat is 5-20% van de totale biomassa en 20-40% van de productie.

Slechts 1-5% van de productie van mosselen vindt via blankvoorn zijn weg naar roofvis en vogels.

Ad 4. Ongeveer de helft van de algen wordt niet geconsumeerd maar sterft af en komt in de microbiële voedselketen terecht.

In de ANT-studie (Noordhuis et al. 2014) is vooral aandacht besteed aan de oorzaken van de afname van vogels. Gezocht is naar beperkingen via de voedselwebrelaties. Ook was er aandacht voor abiotische factoren en locatiekarakteristieken. Daarnaast is de invloed van de mens via beleid, verstoring, visserij en inrichting & beheer in beeld gebracht. De samenhang is weergegeven in Figuur 4-2.



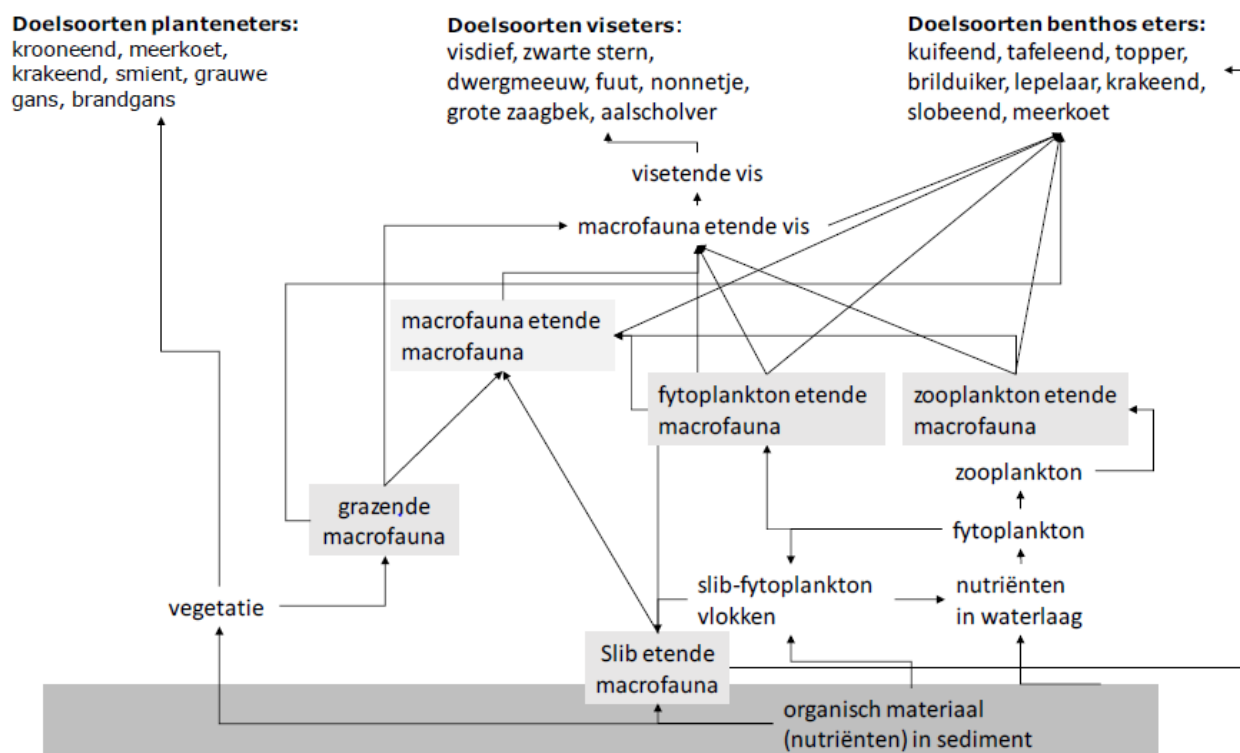
Figuur 4-2 Voedselweb en externe beïnvloedingsfactoren die zijn onderzocht in ANT-studie. Bron: Noordhuis et al. (2014).

Belangrijke bevinding uit het ANT-onderzoek met relevantie voor deze studie zijn (Noordhuis et al. 2014):

- De nutriëntengehaltes in het water zijn afgenomen. Dit kan in beginsel hebben geleid tot een lagere algenproductie; er zijn echter binnen de ANT-studie geen bewijzen voor een lagere productie.
- Volgens gehanteerde modellen is de recirculatie van voedingsstoffen versneld, zodat eenzelfde hoeveelheid vaker in het seizoen door algen wordt gebruikt.

- In het Markermeer zijn algen veelal gebonden aan het slib en worden vlokken gevormd. De algen bezinken daardoor sneller en zijn minder geschikt als voedsel voor zoöplankton en mosselen.
- Algen bevatten minder P en hebben daardoor een lagere voedselwaarde voor zoöplankton en mosselen.
- Verminderde geschiktheid en lagere voedselwaarde hebben geleid tot een afname van de gemiddelde lengte en het vetgehalte van mosselen.
- De driehoeksmossel is grotendeels vervangen door de quaggamossel, die een lagere voedselkwaliteit heeft voor benthoseters en zich ook in diepere delen vestigt dan de driehoeksmossel, waardoor er meer energie nodig is om aan voldoende voedsel te komen.
- Veel mosseletende vogels zoals kuifeenden zijn deels overgestapt op alternatieve voedselbronnen, zoals slakjes, erwtenmosseltjes en vlokreeftjes.
- De hoeveelheid spiering is afgenomen door een aantal factoren, zoals beschikbaarheid van voedsel (zoöplankton) en visserijdruk. Daarnaast speelt de temperatuuroptocht waarschijnlijk een rol.
- Visetende vogels als grote zaagbek en nonnetje zijn in het Markermeer vooral afhankelijk van spiering. Spiering verplaatst zich vanuit de door quaggamosselen helder gefilterde delen naar de diepere delen van IJsselmeer en Markermeer en zijn daardoor minder goed te vangen voor ondiepe duikers zoals dwergmeeuw, visdief en zwarte stern. Misschien nog belangrijker voor de aantallen visetende vogels aanwezig in het Markermeer is dat een groot deel van de vogels overwintert in de Oostzee als de winteromstandigheden daar dat toelaten.

In oktober 2016 is een vlakdekkende bemonstering van macrofauna uitgevoerd in het Markermeer (van Riel et al. 2018). In het voedselweb staat bij deze studie macrofauna dan ook centraal (zie Figuur 4-3).



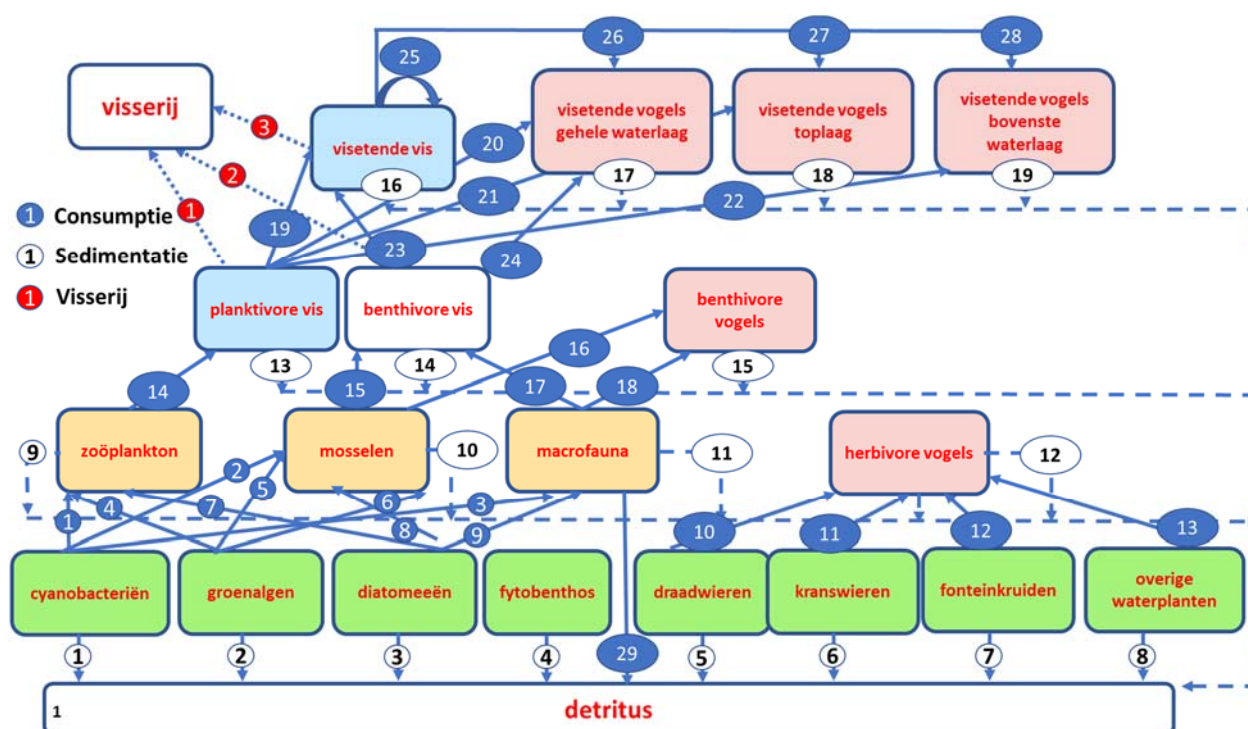
Figuur 4-3 Schematische voorstelling van het voedselweb van het Markermeer. Centraal (lichtgrijze blokken) staat macrofauna (van Riel et al. 2018).

Eén van de conclusies van het onderzoek was dat de macrofaunagemeenschap in het Markermeer een belangrijke rol speelt in het voedselweb, doordat macrofaunasoorten fytoplankton, vegetatie en detritus

benutten als voedselbron en zelf weer voedsel vormen voor hogere trofische niveau met vissen en vogels aan de top (zie Figuur 4-3). In de verschillende voedselketens speelt macrofauna steeds een centrale rol in de doorstroom van stoffen uit de bodem naar de waterlaag en de vegetatie.

4.2 Voedselweb in deze studie

Rekening houdend met de beschikbaarheid van data, de rol die soorten innemen in het ecosysteem en de bekende voedselprocessen in het Markermeer zijn de diverse soorten gegroepeerd in representatieve trofische groepen. In enkele sessies met de projectgroep (zie paragraaf 1.2) en deskundigen van binnen en buiten Rijkswaterstaat zijn de gekozen groepen bediscussieerd en gehergroepeerd. Dit heeft geleid tot het in Figuur 4-4 beschreven voedselweb.



Figuur 4-4 Voedselweb van het Markermeer, gebruikt in deze studie

Korte toelichting

De keuze voor groepen die een belangrijke rol spelen in het voedselweb én waarvan data beschikbaar zijn betekent onherroepelijk dat ook bepaalde groepen of parameters niet zijn opgenomen. Het betreft:

Nutriënten. Nutriënten vormen geen trofische groep in een voedselweb (dat geldt in ieder geval voor het gehanteerde Ecopath model, zie hoofdstuk 6). De algen zijn nu de laagste trofische groep. De invloed van nutriënten is vanzelfsprekend wel een essentiële factor voor met name samenstelling en productie van algen. Hiermee is in deze studie rekening gehouden.

Oeverplanten en emergente vegetatie. Vanwege de dominantie van harde oevers in het Markermeer is het aantal potentiële groeiplaatsen van emergente soorten en oeverplanten beperkt en spelen zij in het voedselweb een ondergeschikte rol.

Vleermuizen. Soorten als de watervleermuis en de meervleermuis vangen insecten vanaf en vlak boven het wateroppervlak. Hoewel zij wel belangrijk zijn voor de natuurwaarden van het Markermeer is hun kwantitatief belang in het voedselweb verwaarloosbaar.

Toppredatoren. Een toppredator als de zeearend is een belangrijke indicator van de kwaliteit van de leefomgeving, maar is niet kwantitatief belangrijk voor het voedselweb.

Sommige groepen die in eerdere studies als één groep zijn beschouwd zijn in deze studie opgedeeld. Het betreft in het bijzonder:

Fytoplankton. Binnen de groep fytoplankton is onderscheid gemaakt tussen blauwalgen (cyanobacteriën), groenalgen en diatomeeën, omdat de fytoplanktensamenstelling van invloed is op de consumptie door hogere voedselgroepen.

Waterplanten. Veranderingen in de soortensamenstelling van ondergedoken waterplanten is aanleiding voor het onderscheiden van fonteinkruiden, kranswieren, draadwieren en overige waterplanten.

Macrofauna. Driehoeksmosselen spelen een belangrijke rol als voedsel voor benthosetende vogels. Uit onderzoek blijkt dat vogels naast mosselen in toenemende mate afhankelijk zijn geworden van andere macrofauna. Daarom is onderscheid gemaakt tussen 'mosselen' en 'overige macrofauna'.

Visetende vogels. Prooiselectie door visetende vogels is mede afhankelijk van de foerageerstrategie. Groepen met verschillende foerageerstrategieën vertonen ook verschillen in aantalsontwikkeling. Daarom is onderscheid gemaakt tussen 'visetende vissen gehele waterlaag' (vogels die in de hele waterkolom vissen vangen), 'visetende vogels bovenste waterlaag' (vogels die in de bovenste 1 à 2 meter vissen vangen) en 'visetende vogels toplaag' (vogels die vanuit de lucht duikend alleen de vissen dicht onder het wateroppervlak vangen).

Voor de overige groepen is in deze studie geen aanleiding voor een bijzondere behandeling. Visserij is expliciet meegenomen in de voedselwebanalyse vanwege de belangrijke rol die beroepsvissers spelen in het onttrekken van (vis)biomassa uit het systeem.

5 Van monitoringsdata naar biomassa's, productie en consumptie

5.1 Bepalende parameters: vroeger en heden

Sinds de afsluiting van de Houtribdijk is het ecosysteem van het Markermeer onderhevig aan grote veranderingen. Dat betekent niet alleen dat de aantallen vogels de laatste vier decennia jaarlijks kunnen variëren, maar ook dat andere karakteristieken van het ecosysteem onderhevig zijn aan verandering. Deze veranderingen zijn deels het gevolg van natuurlijke ontwikkelingen die zich in een 'nieuw' watersysteem voordoen. Deels kunnen de veranderingen ook zijn veroorzaakt door de ingrepen en andere veranderingen die zijn beschreven in de tijdlijn (zie hoofdstuk 3.2). In deze paragraaf worden veranderingen op grond van de verzamelde monitoringresultaten per ecologische groep in het voedselweb van het Markermeer toegelicht.

5.1.1 Nutriënten en licht

Parameters van grote invloed op de productiviteit in het Markermeer zijn de nutriënten stikstof (N) en fosfaat (P). In de jaren '80 waren zowel de totale N- als P-concentraties hoger dan tegenwoordig (*Figuur 5-1*). Maatregelen voor het verminderen van de eutrofiëring hebben voornamelijk de P-concentraties weten te reduceren. Hierdoor is de P-concentratie in de waterkolom veel sterker afgenomen in vergelijking met N. Dit heeft tot gevolg gehad dat verhoudingen in de beschikbaarheid van N en P tegenwoordig veel sterker fluctueren. Deze variaties in de N/P-ratio kunnen ongunstig zijn voor bepaalde primaire producenten en een voordeel bieden aan andere. Blauwalgen kunnen bijvoorbeeld goed omgaan met sterke fluctuaties in de N/P-ratio (Huisman et al. 2018).

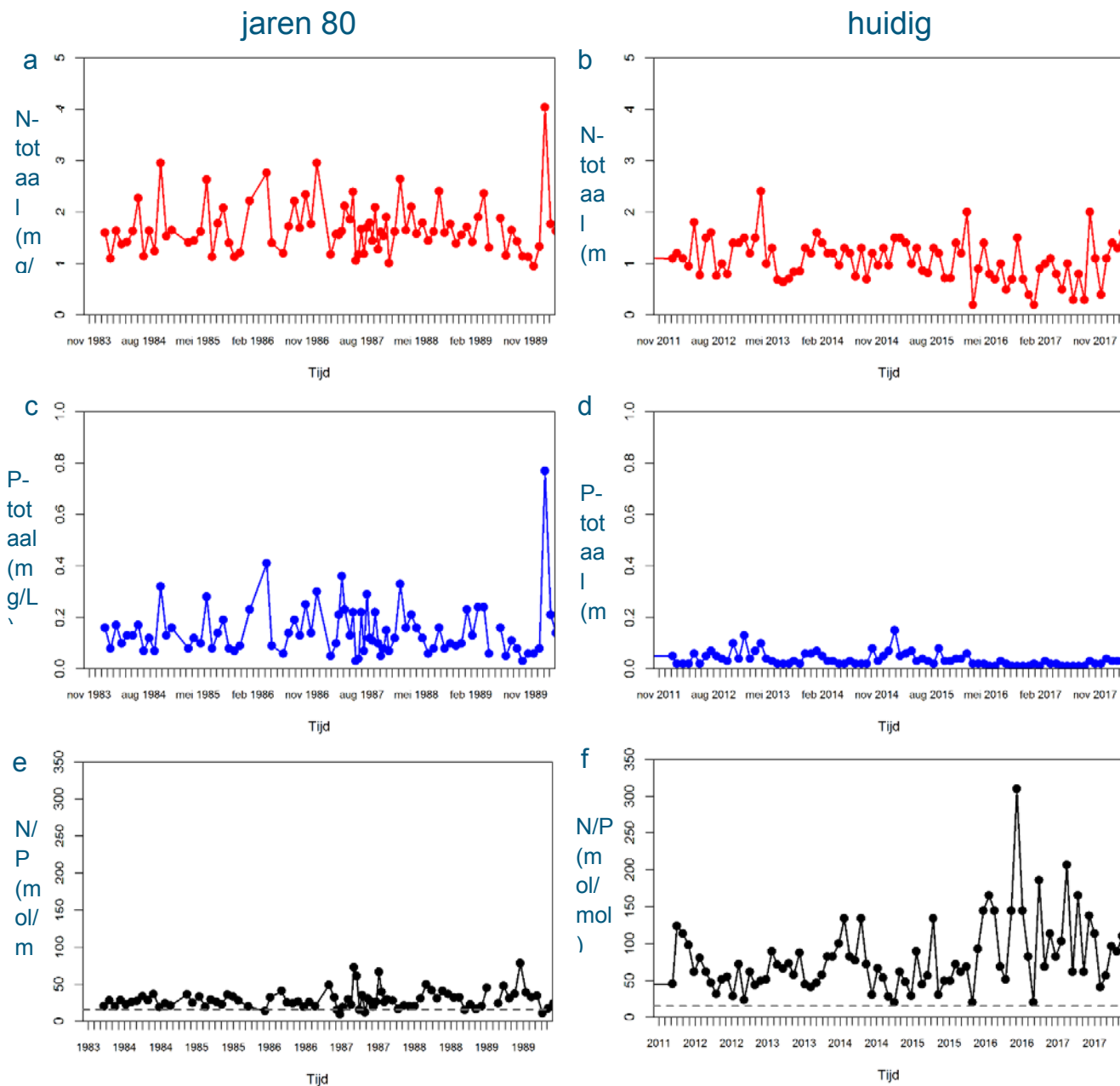
Hoewel nutriëntenconcentraties van vooral fosfaat lager zijn geworden is het niet duidelijk of hierdoor de productiviteit wordt geremd. Het is goed mogelijk dat fysische factoren zoals de beschikbaarheid van licht de productiviteit in het Markermeer controleren. Het beschikbaar licht wordt onder meer beperkt door de hoge concentratie zwevend stof in het Markermeer. In lichtgelimiteerde ecosystemen zijn het ook vaak blauwalgen die hier goed mee kunnen omgaan (Passarge et al. 2006; Brauer et al. 2012; Huisman et al. 2018).

Data-aanlevering Nutriënten, Chlorofyl-a en fytoplanktonsamenstelling:

Nutriënten en Chlorofyl-a data voor de periode 1980 en 2012-2017 is aangeleverd door het RWS-data loket, voor het meetpunt "Markermeer midden".

De fytoplanktonsamenstelling voor de seizoenen 1987 en 1988 is gebaseerd op het rapport fytoplankton Markermeer (Mur et al. 1990). Recente data (seizoenen '04-'15) zijn aangeleverd voor meetpunt Markermeer midden door Ruurd Noordhuis.

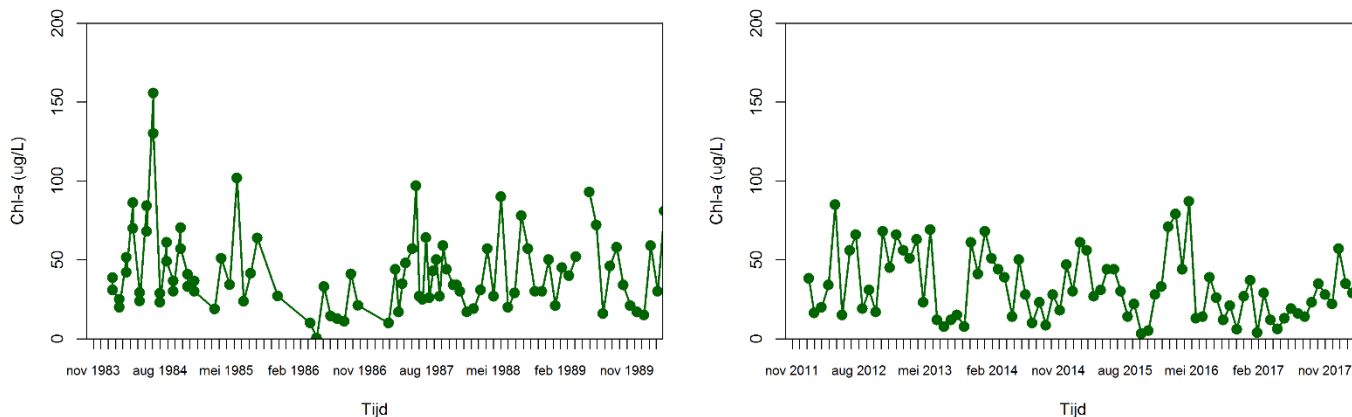
Fytoplanktonbiomassa's zijn berekend door de Chlorofyl-a concentraties van diatomeeën, blauwalgen en groenalgen om te rekenen naar biomassa's (Janse 2005).



Figuur 5-1 Nutriëntenconcentraties in het Markermeer: Meetgegevens van het meetstation Markermeermidden voor de referentiekaders “jaren 80” en “huidig”. a en b) P-totaal, c en d) N-totaal (De N-totaal-concentratie is gebaseerd op de Kjeldahl-N- en N-nitrat metingen), e en f) molaire N/P ratio. De stippellijn geeft een N/P ratio van 16:1 aan.

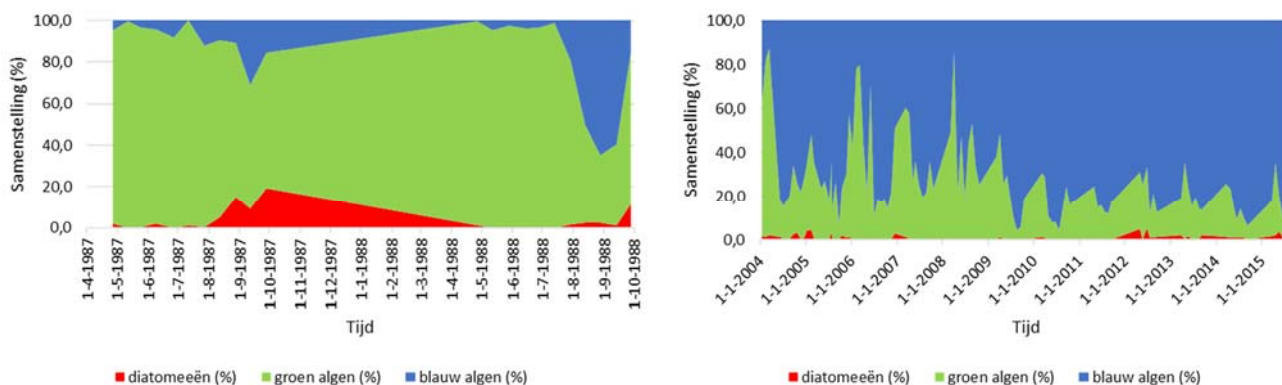
5.1.2 Fytoplankton

Als maat voor de biomassa aan primaire producenten in het oppervlaktewater van het Markermeer is de concentratie Chlorofyl-a (Chl-a) gemeten. De Chl-a concentraties zijn niet afgenomen ten opzichte van de jaren 80 (Figuur 5-2).



Figuur 5-2 Chlorofyl-a concentraties in het Markermeer: Meetgegevens van het meetstation Markermeer Midden voor de referentiekaders “jaren 80” en “huidig”.

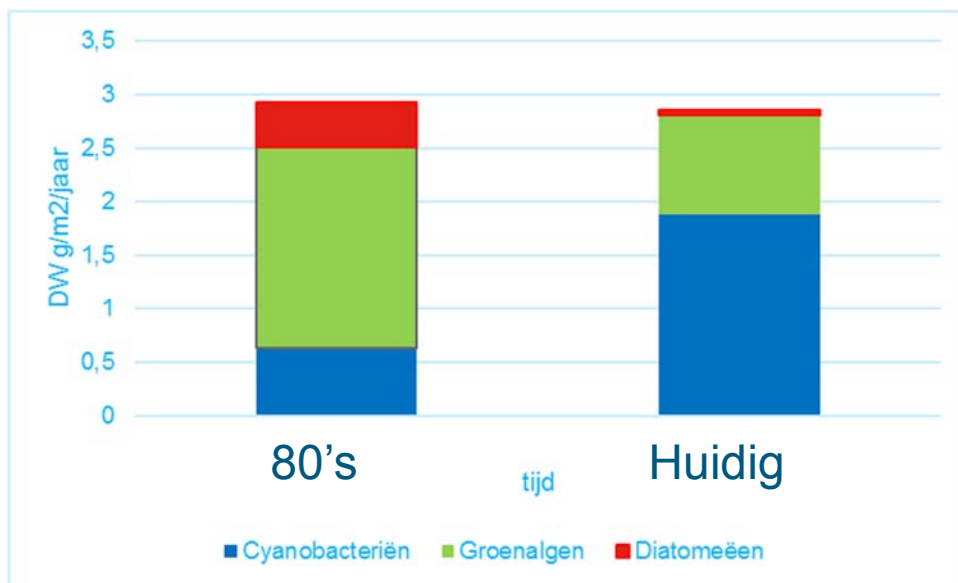
Gelet op de samenstelling van de primaire producenten zijn drie belangrijke groepen te onderscheiden: diatomeeën, groenalgen en blauwalgen (Figuur 5-3). In gematigde klimaatzones hebben de meeste meren een sterke groei van diatomeeën in het voorjaar. In het Markermeer lijken diatomeeën echter maar een beperkt deel uit te maken van de fytoplanktonsamenvesting. In de jaren ‘80 zijn groenalgen dominant, met aan het einde van de zomer een toename van het aandeel blauwalgen. Een vergelijkbare fytoplanktoncompositie werd ook gevonden door Lammens (1999) in het begin van de jaren ‘90. In de recente periode (2004-2015) neemt het aandeel blauwalgen steeds verder toe. Vanaf 2010 lijken blauwalgen structureel meer dan 70% van de fytoplanktonsamenvesting uit te maken.



Figuur 5-3 Fytoplanktonsamenvesting in het Markermeer: Meetgegevens van het meetstation Markermeer-midden voor de referentieperiode “jaren 80” en “huidig”. Soortensamenstellingspercentages zijn gebaseerd op fytoplanktontellingen.

5.1.2.1 Biomassa

Ondanks een sterke verandering van de fytoplankton soortensamenstelling tussen de jaren 80 en recente jaren is de totale biomassa van fytoplankton niet veranderd (Figuur 5-4). Tegenwoordig bestaat het grootste deel van de fytoplanktonbiomassa uit blauwalgen (cyanobacteriën), terwijl in de jaren '80 het grootste aandeel in de biomassa werd ingenomen door groenalgen.



Figuur 5-4 Fytoplanktonbiomassa in het Markermeer: De biomassa in de jaren '80 en huidig (2012-2017) voor cyanobacteriën (blauwalgen), groenalgen en diatomeeën. Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m² per jaar.

5.1.2.2 Productie

Productie van fytoplankton is in de jaren 87 en 88 gemeten door Mur et al. (1990). Hier is gedurende de periode april tot en met september de groeisnelheid van de algen bepaald. Deze groeisnelheid is vervolgens gemiddeld over alle meetmomenten wat leidt tot een groeisnelheid van 108.33 gram drooggewicht (gDW)/gram drooggewicht (gDW)/jaar⁻¹ (gerealiseerde biomassa per jaar in gram drooggewicht per eenheid aanwezige biomassa).

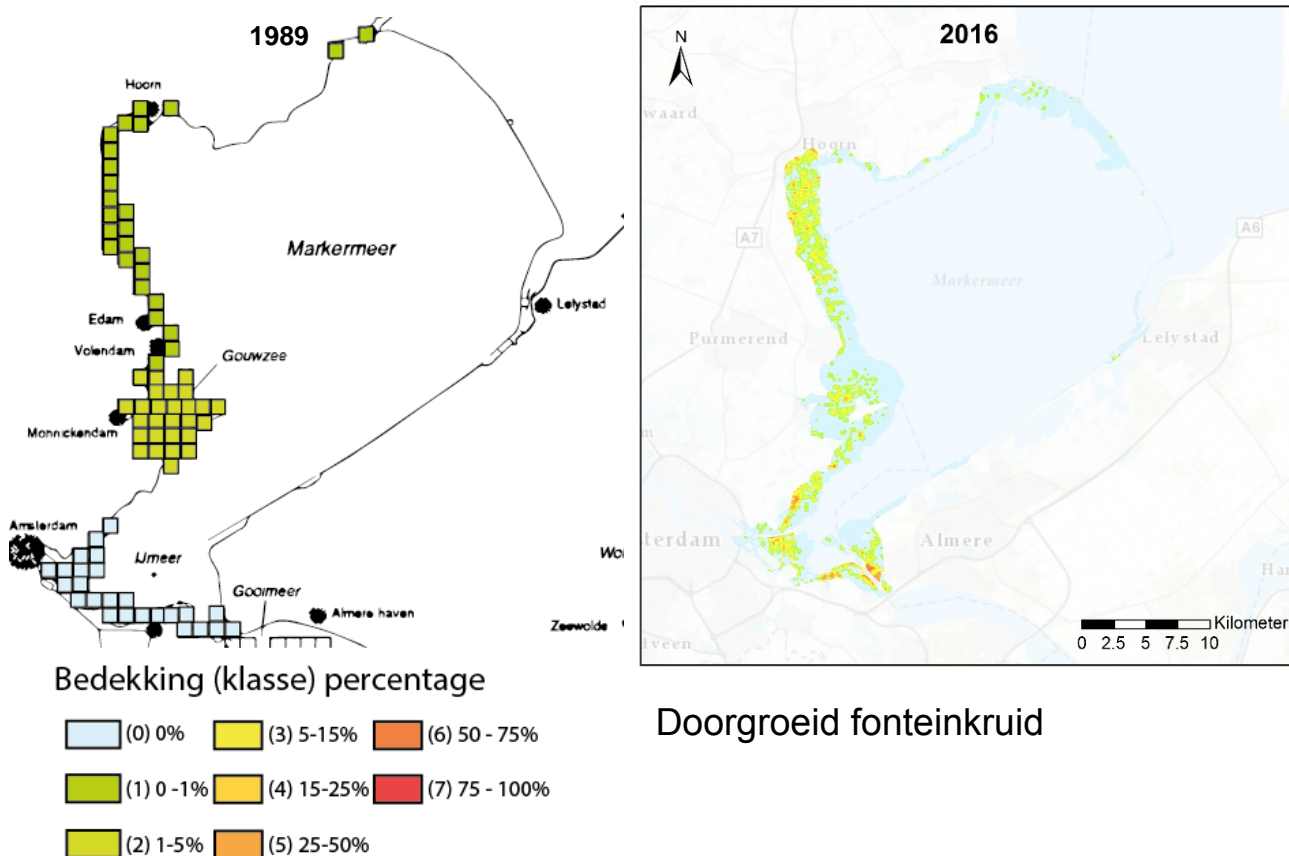
5.1.3 Waterplanten

5.1.3.1 Biomassa

In het Markermeergebied zijn grote arealen waterplanten te vinden in de Gouwzee, Hoornse Hop en IJmeer. Dit zijn voornamelijk fonteinkruiden (tenger-, schede-, doorgroeid-) en kranswier (Figuur 5-5 en Figuur 5-6). Deze twee waterplantentypen representeren de grootste biomassa in de jaren '80 en in het huidige ecosysteem (

Figuur 5-7). Van de fonteinkruiden heeft doorgroeid fonteinkruid de hoogste biomassa, doordat dit een veel robuustere plant is in vergelijking met schede- of tenger fonteinkruid (Doef et al. 1991). Overige waterplanten met een beperktere biomassa in het Markermeer zijn aarvederkruid, smalle waterpest en zannichellia. In het recente monitoringsprogramma is ook draadwier gekarteerd. Opvallend is dat draadwieren slechts beperkt aanwezig waren in 2013 maar in 2016 op zeer veel locaties werden teruggevonden (zie bijlage A), waardoor ze ook een relatief hoge biomassa hebben. De hoeveelheid biomassa draadwier kan dus sterk variëren van jaar tot jaar. Een regelmatigere monitoring in plaats van eenmaal in de drie jaar zou de ontwikkeling van draadwier in het Markermeergebied beter in kaart kunnen brengen. Voor de vergelijking tussen referentieperioden (jaren '80 en huidig) in deze studie zijn de draadwierbiomassa's van 2013 en 2016 met elkaar gemiddeld.

In vergelijking met de biomassa in de jaren '80 is in de huidige toestand voornamelijk de biomassa van fonteinkruiden sterk toegenomen (3-7). De totale biomassa aan waterplanten is ongeveer met een factor 3 toegenomen ten opzichte van de jaren '80.

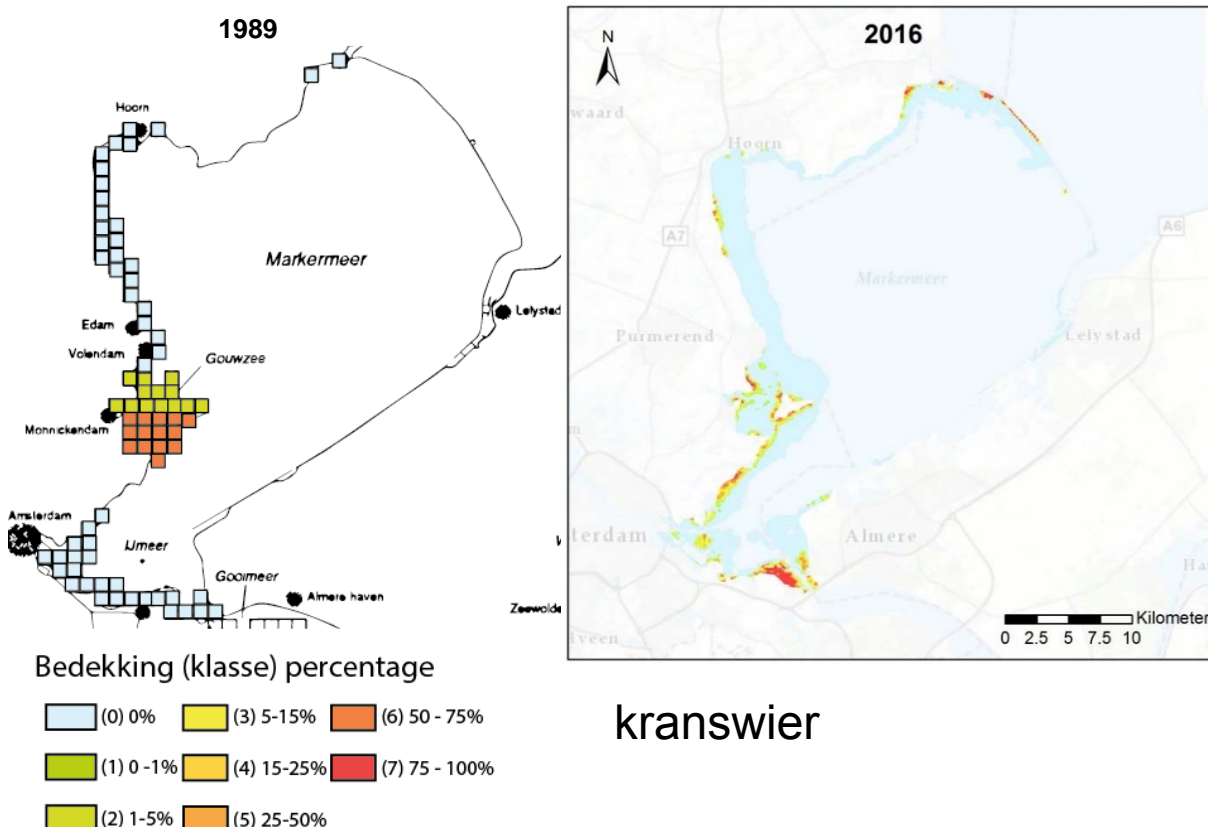


Figuur 5-5 Bedekkingspercentage doorgroei fonteinruid in het Markermeer. Vergelijking tussen de waterplantenkartering voor doorgroei fonteinruid tussen 1989 (deel uitmakend van referentieperiode “80s”) en 2016 (deel uitmakend van referentieperiode “huidig”).

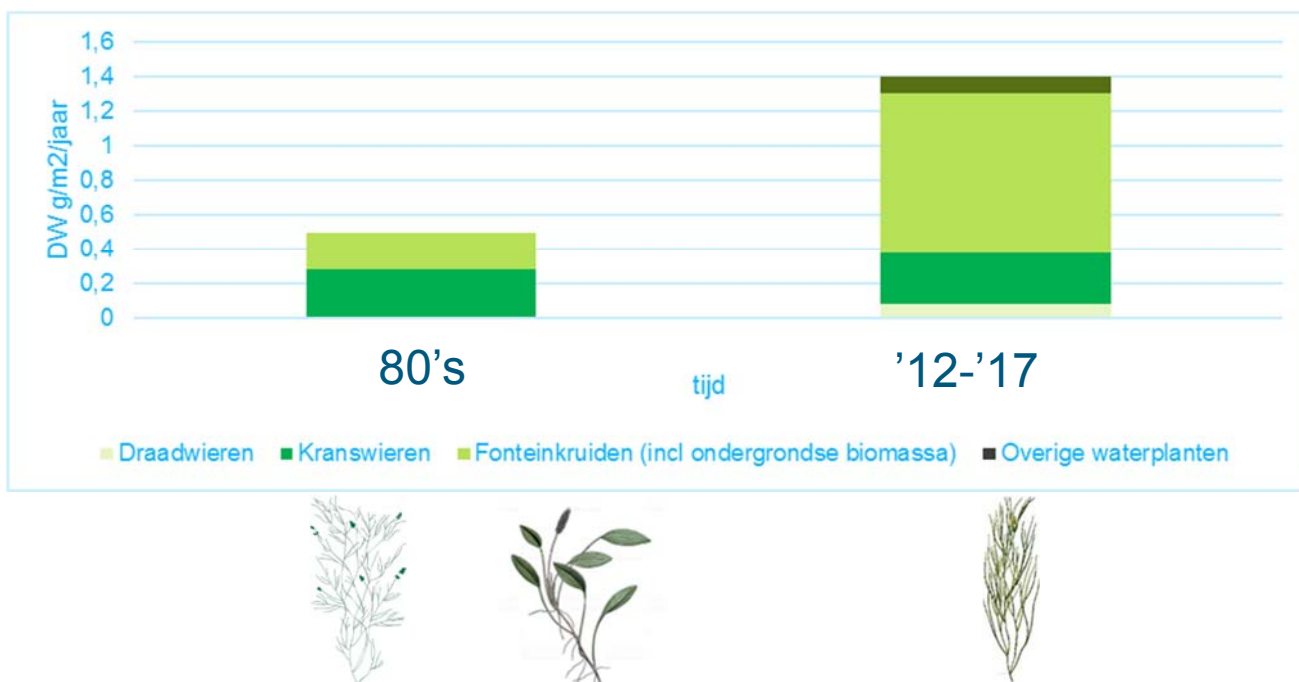
Data-aanlevering waterplanten:

Waterplantenbedekkingsgegevens voor de seizoenen 1981, 1983, 1985, 1987, 1989 zijn gebaseerd op het rapport (Doef & van Eerden 1991). Voor de recente periode zijn GIS-bedekkingsgegevens gebruikt uit 2013 en 2016 aangeleverd door RWS. De waterplantenbedekkingsgraden zijn omgerekend naar biomassa's aan de hand van Doef et al. (1991).

De manier van waterplantenkartering van de jaren '80 en van de afgelopen jaren verschilt sterk van elkaar. In de jaren '80 werd de bedekking van waterplanten ingeschat per km² vakken met een inschatting van de bedekkingsgraden per gebied. De huidige kartering is gebaseerd op een 50x50 m grid waarin de bedekkingsgraden (volgens Tansley 1993) van individuele soorten voor het Markermeer zijn beschreven tot een maximum diepte van 3 meter. Waterplanten in diepere delen van het Markermeer zijn wel vanuit het vliegtuig waargenomen, maar deze 'vliegtuigdata' geven onvoldoende kwantitatieve informatie voor een betrouwbare biomassa-inschatting. De ontwikkeling van waterplanten in de diepere delen van het Markermeer is dus niet meegenomen in deze karteringen. Door dit verschil in methodiek is het lastig de biomassagegevens tussen beide perioden te vergelijken. Vooral voor de waterplantengegevens van de jaren '80 schatten wij een grote onzekerheid in. Desalniettemin komt het resultaat dat het areaal waterplanten is toegenomen sinds de jaren '80 overeen met observaties.



Figuur 5-6 Bedekkingspercentage kranswier in het Markermeer. Vergelijking tussen de waterplantenkartering voor kranswier tussen 1989 (deel uitmakend van referentieperiode “80s”) en 2016 (deel uitmakend van referentieperiode “huidig”).



Figuur 5-7 Waterplanten biomassa in het Markermeer: De biomassa in de jaren '80 en huidig (2012-2017) voor kranswieren, fonteinkruiden (doorgroeid, schede-, tener), draadwieren en overige waterplanten (aarvederkruid, smalle waterpest en zannichellia). Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m² per jaar volgens Doef et al. 1991.

5.1.3.2 Productie

Fonteinkruiden: De productie van fonteinkruiden is gebaseerd op groeisnelheden uit wetenschappelijke literatuur (Fritioff et al. 2005, Nielsen & Sand-Jenssen 1991). Deze bronnen beschrijven de groeisnelheid van doorgroeid fonteinkruid en schedefonteinkruid. Gemiddeld komt de groei van deze soorten uit op 18.25 gDW/gDW/jaar⁻¹. Hierbij dient opgemerkt te worden dat bronnen over biomassatoename door de tijd, zoals de hier gebruikte bronnen, bovengrondse biomassatoename betreffen. De ondergrondse biomassa is echter wel van groot belang voor de consumptie door bijv. herbivore vogels zoals zwanen.

Kranswieren: De productie van kranswieren is gebaseerd op groeisnelheden uit wetenschappelijke literatuur (Pentecost 1984). Deze bron beschrijft de groeisnelheid van *Chara globularis*. Gemiddeld komt de productie van deze soorten uit op 8.25 gDW/gDW/jaar⁻¹.

Overige waterplanten: De productie van overige waterplanten is gebaseerd op groeisnelheden uit wetenschappelijke literatuur. Hierbij is gekozen om de gemiddelde groeisnelheid te nemen voor waterpest (Velthuis et al. 2017), aarvederkruid (Barko et al. 1983) en zannichellia (Nielsen & Sand-Jenssen 1991). Dit zijn een aantal van de meest voorkomende soorten in het Markermeer (Noordhuis 2014). Gemiddeld komt de productie van deze soorten uit op 27.56 gDW/gDW/jaar⁻¹.

Draadwieren: De productie van draadwieren is gebaseerd op literatuur over *Cladophera*, een veel voorkomende draadwiergeslacht. Auer en Canale (1982) hebben de groei van deze soort bepaald in Lake Huron. Omgerekend komt de productie hiervan uit op 36.5 gDW/gDW/jaar⁻¹.

5.1.4 Fytobenthos

Voor fytobenthos zijn geen data voorhanden. Aangezien deze groep waarschijnlijk wel relevant is als primaire producent opgenomen in het voedselweb, is deze groep wel meegenomen in de

voedselwebanalyse. Hiervoor is aangenomen dat de biomassa heel laag is (om zo modelberekeningen niet te beïnvloeden) en dat productie minimaal is.

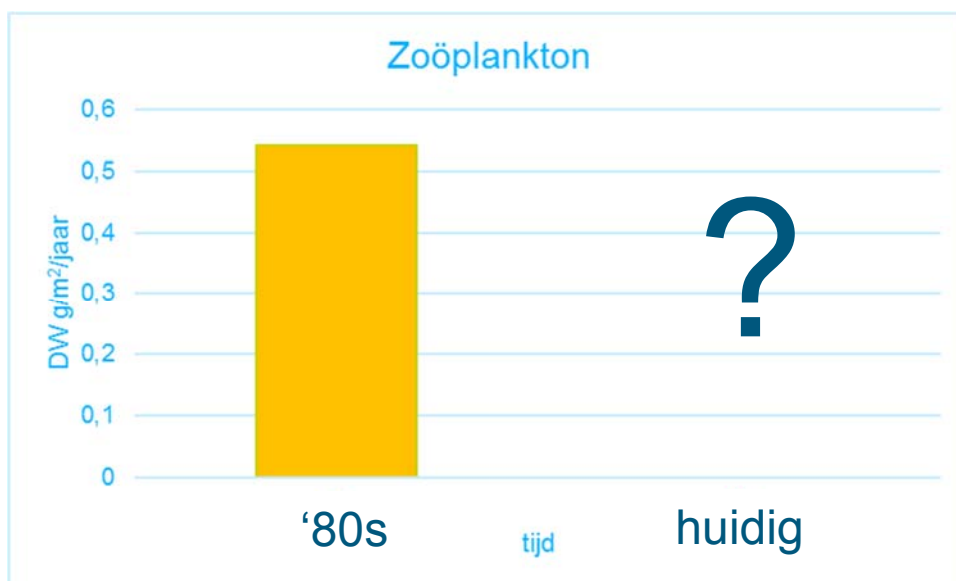
5.1.5 Zoöplankton

In het IJsselmeergebied kan het zoöplankton worden onderverdeeld in drie hoofdgroepen: cladoceren, copepoden en rotatoren. Cladoceren zijn onder meer watervlooien (daphnia's), die een lengte van 2mm kunnen bereiken. Veel kleiner zijn de rotatoren (raderdieren) die slechts een lengte van rond de 0.1mm hebben. Voor dit zoöplankton is fytoplankton de belangrijkste voedselbron. Cladoceren en copepoden zijn op hun beurt weer belangrijke voedselbronnen voor verschillende soorten jonge vis.

5.1.5.1 Biomassa

Voor de twee gedefinieerde referentieperioden (jaren '80 en huidig) zijn geen zoöplanktongegevens aangeleverd. Daarom maken we voor de jaren '80 gebruik van de zoöplanktongegevens verzameld in 1993 en 1994, er van uitgaande dat deze gegevens representatief zijn voor de jaren '80 (Lammens 1999). Voor de dataset van Lammens zijn niet alleen biomassagegevens van het Markermeer maar ook van het IJsselmeer verzameld. Opvallend is dat de biomassa en lengte van het zoöplankton in het Markermeer lager is dan in het IJsselmeer. In het Markermeer dragen daphnia's 10% bij aan de totale zoöplankton biomassa. Belangrijkste cladoceren zijn *Bosmina longirostris*, *Bosmina coregoni* en *Chydorus sphaericus*, waarvan de *Bosmina* soorten ongeveer de helft van de zoöplanktonbiomassa vertegenwoordigen. De andere helft van de zoöplanktonbiomassa bestaat uit copepoden en rotatoren. In deze studie kwam ook naar voren dat de hoogste concentraties zoöplankton correleren met locaties waar de hoogste fytoplanktonconcentraties zijn gemeten (Lammens 1999). De beschikbaarheid van voedsel lijkt dus een direct effect te hebben op de hoeveelheid zoöplankton.

Voor de huidige referentieperiode zijn momenteel geen data beschikbaar. Wel zijn er door Liesbeth Bakker en collega's (NIOO-KNAW) in 2018 zoöplanktonmonsters verzameld die momenteel worden uitgewerkt. Van deze 2018 monsters is een kleine subset uitgewerkt door Deltares. Omdat het hier om een zeer kleine subset gaat kunnen deze eerste gegevens niet als representatief worden gezien voor het Markermeer ecosysteem. Deze eerste tellingen voor onder meer daphnia laten lage concentraties zoöplankton zien, waaruit wij beredeneren dat het goed mogelijk is dat de hoeveelheid zoöplankton t.o.v. de jaren 80 is afgenomen.



Figuur 5-8 Zoöplanktonbiomassa in het Markermeer: De biomassa in de jaren '80 gebaseerd op metingen uit '93 en '94'. Recente zoöplanktondata zijn momenteel niet beschikbaar. Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m² per jaar.

Data-aanlevering zoöplankton:

Data voor zoöplanktonbiomassa konden niet worden aangeleverd voor de twee referentieperioden. De enige bekende gegevens van zoöplanktonbiomassa waren van de jaren 1993 en 1994, uitgevoerd voor een eerder productiviteitsonderzoek (Lammens 1999). Deze gegevens uit de jaren '90 zijn gebruikt voor de zoöplanktonbiomassa voor de jaren '80, waarbij we ervan uitgaan dat de zoöplankton biomassa niet is veranderd in de tussenliggende periode.

Voor de recente perioden zijn momenteel geen zoöplankton gegevens beschikbaar voor het Markermeer. Ondertussen wordt door het NIOO-KNAW nieuwe 2018 zoöplanktonmonsters uitgewerkt. Voor verdere informatie en de beschikbaarheid van deze nieuwe zoöplanktongegevens verwijzen wij naar Liesbeth Bakker (NIOO-KNAW).

5.1.5.2 Productie

Productiegegevens voor zoöplankton zijn overgenomen uit Lammens (1999). Hier is een productie van 31.6 gDW/gDW/jaar⁻¹ gevonden.

5.1.5.3 Consumptie

Consumptiesnelheid van zoöplankton is eveneens gebaseerd op de waarde van Lammens (1999). Dit leidt tot een productie van 126.4 gDW/gDW/jaar⁻¹ (geconsumeerde biomassa per jaar nodig voor de instandhouding van één eenheid biomassa).

5.1.5.4 Dieet

Het dieet van zoöplankton bestaat primair uit fytoplankton. Hoewel ook ander zoöplankton en detritus tot de voedselbronnen kan behoren is, aangezien de gebruikte biomassa (Lammens 1999) uitsluitend bestaat uit de grote Daphnia, is de keuze gemaakt om hier alleen fytoplankton als voedselbron te laten consumeren

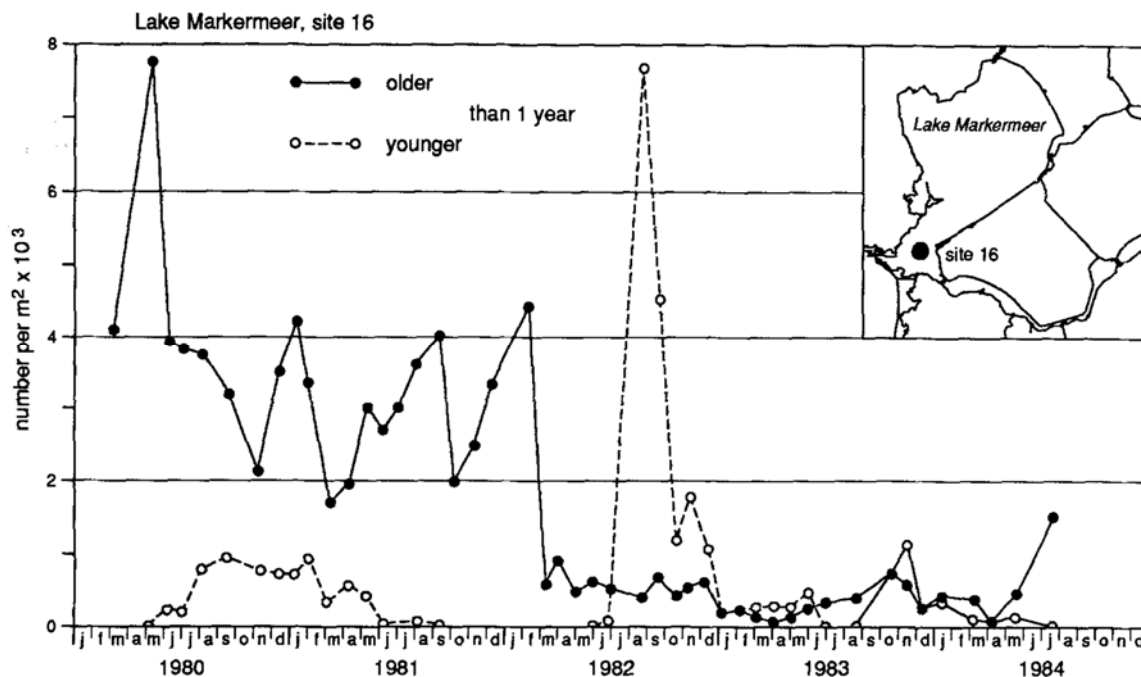
door het zoöplankton. De respectievelijke consumptie van fytoplankton door het zoöplankton hangt sterk af van de voedselkwaliteit (zie bijv. Teurlincx et al. 2017) en ook kunnen de soorten en hun eetbaarheid binnen een voedselgroep sterk verschillen. We kiezen ervoor om hier pragmatisch mee om te gaan en gebruik te maken van basale kentallen voor de consumptie van verschillende fytoplanktongroepen (Janse 2005). Hierbij zijn groenalgen goed eetbaar (60% van het dieet), en diatomeeën en blauwalgen worden beduidend minder gegeten (beide 20% van het dieet). Daarna worden deze relatieve consumpties nog gewogen aan de hoeveelheid biomassa die in de betreffende tijdsperiode aanwezig is van de drie fytoplanktongroepen.

5.1.6 Macrofauna

Macrozoöbenthosoorten zoals mosselen zijn een belangrijke voedselbron voor vogels in het IJsselmeergebied. De driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) was één van de eerste zoetwatermosselsoorten die het IJsselmeergebied koloniseerde na de afsluiting in 1932. *Dreissena* mosselen onderscheiden zich van veel inheemse soorten door een planktonisch larve-stadium, waardoor zij zich snel kunnen verspreiden. Door het succesvol koloniseren van het IJsselmeergebied vertegenwoordigden de driehoeksmosselen een hoge biomassa met op veel plaatsen duizenden exemplaren per vierkante meter. Met deze hoge aantallen kunnen ze bijdragen aan het verbeteren van de helderheid van het water doordat zij grote hoeveelheden water filteren. Een driehoeksmossel van circa 2 cm filtert in de zomer ongeveer 1 liter water per dag (Noordhuis et al. 1992). De efficiëntie van voedselopname is vervolgens afhankelijk door de samenstelling en hoeveelheid fytoplankton en zwevende stof in het water.

5.1.6.1 Biomassa

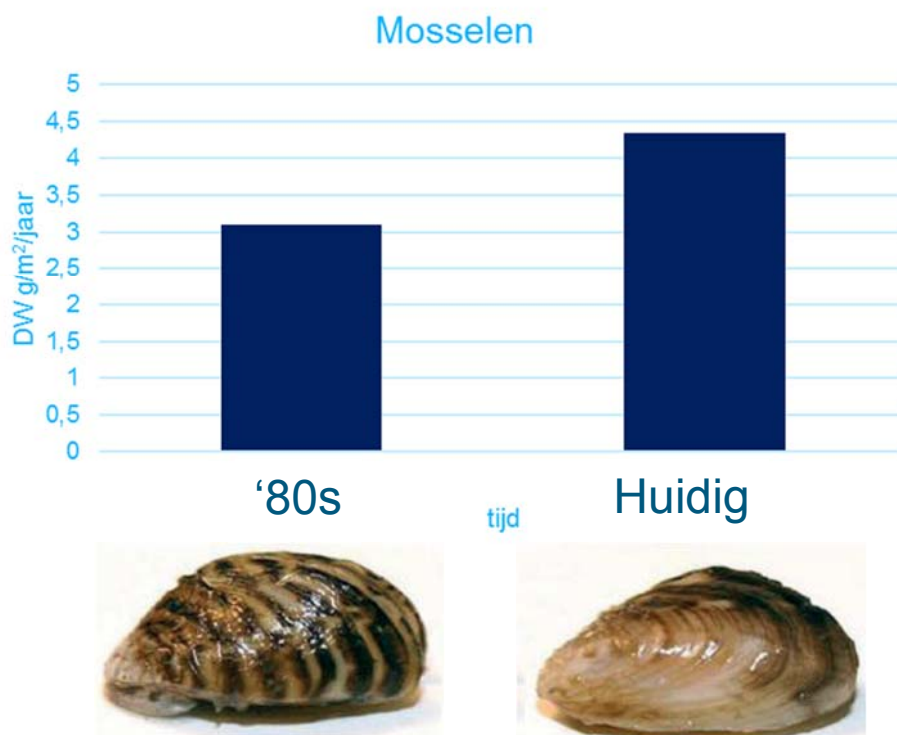
In de jaren '80 zijn het voornamelijk driehoeksmosselen die een groot deel van de macrozoöbenthos biomassa vertegenwoordigen en als belangrijke voedselbron dienen voor hogere trofische niveaus. Tijdens deze referentieperiode zijn driehoeksmosselen de dominante soort tweekleppige, maar het aantal driehoeksmosselen nam tijdens de jaren '80 drastisch af (*Figuur 5-9*; Bij de Vaate 1991). Deze afnemende trend werd ook geconstateerd op basis van grootschalige karteringsgegevens van 1969, 1976, 1981, 1993, 2000, en 2006 (Noordhuis & Houwing 2003; Noordhuis 2009). Op basis van deze gegevens is geconcludeerd dat begin jaren '90 de driehoeksmosselpopulatie in zijn geheel was ingestort. Daarnaast zijn in de afgelopen decennia de driehoeksmosselen in het Markermeer in vleesgewicht afgenomen, ook ten opzichte van driehoeksmosselen in het IJsselmeer en Gooimeer (Noordhuis 2010). De oorzaak van het instorten van de driehoeksmosselpopulatie moet worden gezocht in een afname van voedselbeschikbaarheid, voedselkwaliteit en een hogere concentratie slib in het Markermeer (Noordhuis & Houwing 2003). Het is echter ook mogelijk dat andere factoren, zoals een warmer klimaat en minder zuurstof bij de bodem, van grote invloed zijn geweest op instorting van de driehoeksmosselpopulatie.



Figuur 5-9 Aantallen driehoeksmosselen in het Markermeer: (Bij de Vaate 1991).

Tegenwoordig bestaat de mosselpopulatie in het Markermeer voornamelijk uit quaggamosselen (*Dreissena bugensis*). Deze mosselsoort komt oorspronkelijk uit het Ponto-Kaspische gebied (van der Velde et al. 2010) en wordt vanaf 2006 in de Nederlandse wateren aangetroffen (Bij de Vaate 2006). De quagga- en driehoeksmossel zijn sterk aan elkaar verwant, met een vergelijkbare levenscyclus en levensduur en vergelijkbare habitatten waar ze in voor komen. De quaggamossel verschilt van de driehoeksmossel in de hogere tolerantie voor extremere omstandigheden (lagere temperatuur, slechte voedselkwaliteit) en doordat quaggamosselen zich op diepere gelegen zachtere bodemdelen kunnen vestigen. Verder filtert de quaggamossel efficiënter en langer dan de driehoeksmossel, zodat hij aan voldoende voedsel weet te komen ondanks een slechte voedselkwaliteit. Door deze eigenschappen verdringt de quaggamossel op veel plaatsen de driehoeksmossel (Bij de Vaate & Jansen 2016).

In de afgelopen 10 jaar is de populatie quaggamosselen sterk toegenomen, waardoor zij een groot deel van de benthische macrozoöbenthos vertegenwoordigen. In 2008 was minder dan 10% van de macrozoöbenthos quaggamosselen. In 2012 was dit aandeel toegenomen tot 80% in het Markermeer (Noordhuis et al. 2014). Met de huidige hoeveelheden quaggamosselen is de totale mosselbiomassa in het Markermeer hoger dan in de referentieperiode in de jaren '80 (Figuur 5-10). Ondanks deze toename van de mosselbiomassa in het Markermeer lijkt de consumptie van quaggamosselen door vogels lager te zijn dan de in eerdere periodes geconstateerde consumptie van driehoeksmosselen. Wel is gerapporteerd dat quaggamosselen worden gegeten door onder meer kuifeenden (Noordhuis 2015). Omdat de huidige mosselpopulatie grotendeels in diepere delen van het Markermeer verblijft dan in de jaren '80, lijkt het aandeel mosselen dat als goede voedselbron voor vogels fungeert te zijn afgenomen (Noordhuis et al. 2014).



Figuur 5-10 Biomassa van mosselen in het Markermeer: De biomassa in de jaren '80 van driehoeksmosselen (links). De biomassa bepaald in 2016 (huidig) met voornamelijk quaggamosselen (rechts). Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m² per jaar, exclusief schelp (asvrij). Foto's: Michigan Sea Grant (2013).

Naar overige macrozoöbenthos, zoals wormen, muggenlarven en vlokreeften is wel onderzoek gedaan. Voor deze soorten zijn echter alleen tellingen uitgevoerd, waarbij de vertaalslag naar biomassa's ontbreekt. Daarom gebruiken wij voor de overige macrozoöbenthos eerder bepaalde kengetallen voor het Markermeer ('t Hoen et al. 2011). Hierdoor zijn de gegevens voor overige macrozoöbenthos indicatief: zij geven slechts de orde van grootte aan van de biomassa van overige macrozoöbenthos. In het Markermeer is een biomassa van 0.5-1 g/m²/jaar gevonden (Lammens 1999). Hierin vormen wormen het grootste deel van de biomassa, en zijn vlokreeften en muggenlarven verantwoordelijk voor een beperkt deel van de biomassa.

Data-aanlevering Macro-benthos:

Data voor driehoeksmosselen biomassa's in de jaren 80 zijn verzameld voor de jaren 1980-1985, uit de publicatie Bij de Vaate 1991. Hierin zijn getallen gegeven in asvrij drooggewicht voor het gehele Markermeer. Voor de huidige periode komen getallen uit Bij de Vaate en Janssen (2016). In deze 2016 kartering van driehoeksmosselen is wederom een opschaling naar de aanwezige asvrij drooggewicht biomassa gemaakt voor het gehele Markermeer.

Tellingen van de overige benthische macrofauna in het Markermeer zijn aangeleverd via Marielle van Riel (WENR). Deze zijn, zoals eerder vermeld, niet geschikt om betrouwbare biomassaschattingen mee te doen zonder kennis van bijv. lengteverdelingen of gewicht. Daarom is een biomassaschatting overgenomen uit een eerder voedselweb opgesteld binnen ANT ('t Hoen et al. 2011).

5.1.6.2 Productie

Dreissenamosselen: de productie van mosselen is in het Markermeer zelf onderzocht door Bij de Vaate (1991) waarbij groei gedurende enkele jaren is gemeten. Dit is gedaan door de toename in schelpenlengte (mm) te bepalen door de tijd. De schelpenlengte (L) kan omgezet worden naar de hoeveelheid asvrij drooggewicht (W) met een formule (MOSSEL1) waarbij specifieke coëfficiënten gebruikt worden (a en b).

$$W = a * L^b \text{ (formule MOSSEL1)}$$

Deze coëfficiënten zijn door Bij de Vaate vastgesteld gedurende 1983 en 1984 in het IJsselmeer. Gemiddelden van deze coëfficiënten zijn gebruikt om het de schelpenlengtes die door de tijd zijn gemeten om te rekenen naar biomassa's asvrij drooggewicht. Vervolgens is de hoek van de resulterende curve bepaald van biomassatoename door de tijd bepaald. Deze hoek representeert de groeisnelheid en is omgerekend $9.72 \text{ gDW/gDW/jaar}^{-1}$.

Overige macrofauna: productie van overige macrofauna is vastgesteld aan de hand van een literatuurbron (Poepperl 2003). Deze auteur heeft een voedselwebmodel opgesteld voor een Duitse beek waarin macrofauna een prominente rol speelt. Hiervoor is ook de productie bepaald van bentische macrofauna, Gemiddeld komt dit uit op $3.5 \text{ gDW/gDW/jaar}^{-1}$.

5.1.6.3 Consumptie

Driehoeksmosselen: de consumptie van mosselen is vastgesteld aan de hand van de een getal uit de wetenschappelijke literatuur (Madenjian 1995) waarin de consumptiesnelheid in biomassa-eenheden is vastgesteld voor de driehoeksmossel in Lake Eerie. Omgerekend leidt dit tot een consumptie van $22.73 \text{ gDW/gDW/jaar}^{-1}$.

Overige macrofauna: Consumptie is in de studie van Poepperl (2003) die ook gebruikt is voor het bepalen van de productie ook gegeven. In deze voedselwebstudie aan een Duitse beek wordt een consumptie van $30.0 \text{ gDW/gDW/jaar}^{-1}$ gevonden.

5.1.6.4 Dieet

Dreissenamosselen: Het dieet van mosselen bestaat primair uit gesuspendeerd materiaal in de waterkolom. Binnen het hier opgestelde voedselweb zijn dit de 3 fytoplanktongroepen. We zijn uitgegaan van een vergelijkbare preferentie voor de verschillende groepen als die van het zoöplankton: groenalgen 60% van het dieet en diatomeeën en blauwalgen beide 20% van het dieet. Vergelijkbaar met het zoöplankton zijn deze relatieve consumpties nog gewogen aan de hoeveelheid biomassa die in de betreffende tijdsperiode aanwezig is van de drie fytoplanktongroepen. Opgemerkt dient te worden dat in de praktijk mosselen ook veelal slib, gesuspendeerd detritus en zeker ook andere micro-organismen zoals bacteriën zullen filtreren en dus als voedselbron kunnen benutten.

Overige macrofauna: Het dieet van bentische macrofauna is sterk soortafhankelijk en bestaat voornamelijk uit een combinatie van verschillende componenten dood organisch materiaal (detritus) en fytoplankton. Hier nemen we aan dat detritus de belangrijkste voedselbron vormt (70%). Fytoplankton vormt de overige 30% van het dieet en wordt gelijk verdeeld over de verschillende groepen.

5.1.7 Vissen

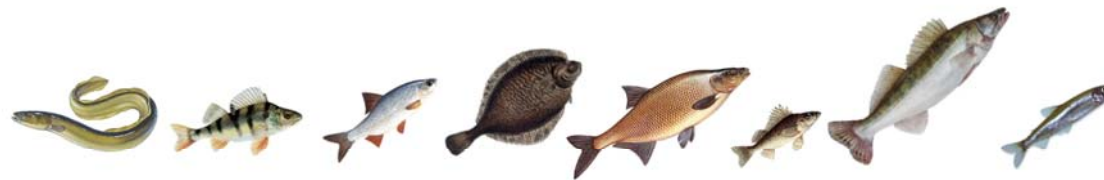
Na het sluiten van de Afsluitdijk in 1932 heeft spiering zich weten te ontwikkelen tot een standpopulatie in het IJsselmeer, terwijl vissen als haring en ansjovis zijn verdwenen. Daarvoor in de plaats kwamen zoetwatervissen. De visstand in het Markermeer bestaat nu voornamelijk uit spiering, pos, baars, blankvoorn, brasem, bot, snoekbaars en aal. Spiering speelt een belangrijke rol in het Markermeer-ecosysteem omdat het een belangrijke prooivis is voor snoekbaars (Willemsen 1977) en visetende vogels zoals futen, zaagbekken en sterns (van Eerden et al. 1993; Noordhuis et al. 2010; van de Ven 2011). Andere belangrijke prooivissen zijn pos en blankvoorn die worden gegeten door baars, snoekbaars en aalscholvers (Willemsen 1977; Voslamber 1988; Buijse 1992). Waar spiering voornamelijk voorkomt in het open water, zijn jonge baars en blankvoorn voornamelijk bij begroeide oevers te vinden en zijn alleen volwassen baars en blankvoorn in het open water te vinden.

5.1.7.1 Biomassa

In de referentieperiode van de jaren '80 vertegenwoordigde spiering de grootste biomassa met ~70 kg/ha, gevolgd door baars en pos (de Leeuw, persoonlijke communicatie). Voor de recente periode is de biomassa spiering sterk afgenomen naar ~10 kg/ha. In de recente periode is pos met een biomassa van ~30 kg/ha de vis met de hoogste biomassa. De snoekbaars is in de huidige referentieperiode in aantal gehalveerd in vergelijking met de jaren '80.

In het voor dit project ontwikkelde voedselweb zijn de vissen niet op soortniveau maar per trofische groep ingedeeld (piscivoor, benthivoor, planktivoor). Het indelen van de Markermeervissen in deze verschillende trofische klassen is lastig omdat dezelfde vissen in verschillende levensstadia (leeftijd/grootte) verschillend voedsel eten. Gebaseerd op lengteverdelingen per soort kan worden bepaald welk voedsel door welke vissen wordt gegeten. Gebaseerd op deze trofische verdeling is er de volgende klassenindeling gemaakt per soort (Tabel 5-1; de Leeuw, persoonlijke communicatie).

Tabel 5-1 Trofische klassenverdeling per vissoort in het Markermeer: Indeling van voedsel per soort. In dit overzicht is rekening gehouden met verandering in dieet tussen verschillende levensstadia (de Leeuw, persoonlijke communicatie).

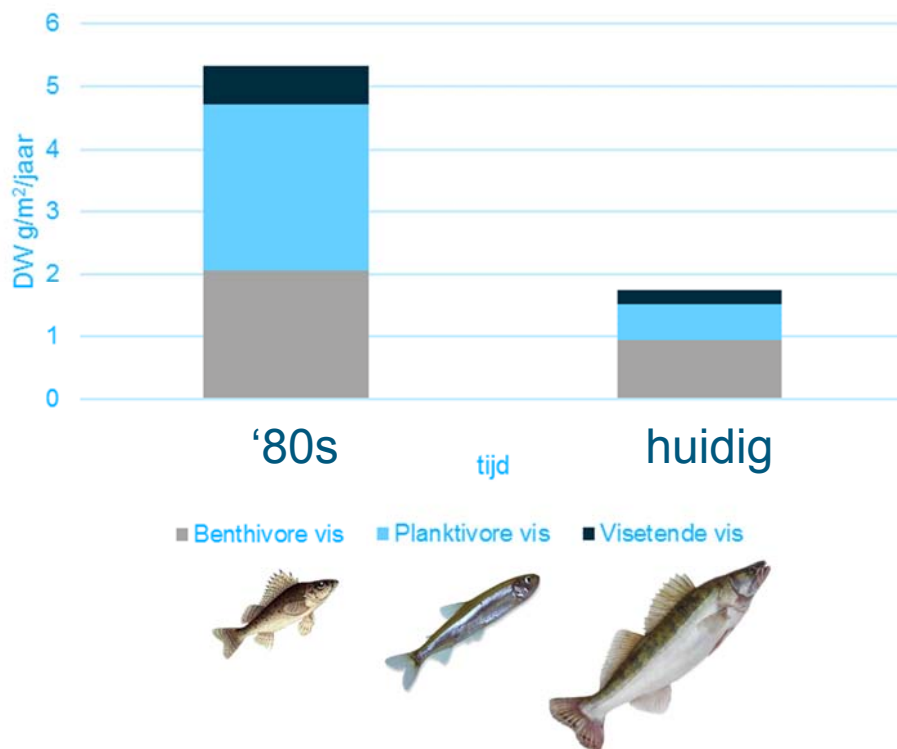


	aal	baars	blankvoorn	bot	brasem	pos	snoekbaars	spiering
piscivoor	33%	33%					90%	
benthivoor	33%	33%	33%	100%	67%	100%		
planktivoor	33%	33%	67%		33%		10%	100%

Na de indeling van biomassa's per soort in verschillende trofische klassen zijn de volgende trends tussen de jaren '80 en huidige referentieperiode onderscheiden:

- Ten eerste is de totale biomassa vis sterk afgenomen van 5.3 DW g/m² in de jaren '80 naar 1.8 DW g/m²/jaar in de huidige periode (Figuur 5-11).
- Vooral planktivore vis (o.a. spiering, blankvoorn) is sterk afgenomen met een factor 5. Mogelijk is dit het gevolg van een afname in beschikbaar zoöplankton.

- Benthivore vissen (o.a. pos) zijn slechts met een factor 2 afgenomen, waardoor deze trofische klasse tegenwoordig meer biomassa vertegenwoordigt dan de planktivore vissen.
- De biomassa van piscivore vis (o.a. snoekbaars) is sterk afgenomen met een factor 3 ten opzichte van de jaren '80.



Figuur 5-11 Vissenbiomassa in het Markermeer: De biomassa in de jaren '80 en recent (2012-2017) voor benthivore, planktivore en piscivore vis. Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m².

Een uitheemse vissoort die sinds 2004 aan een sterke opmars is begonnen is de zwartbekgrondel. Deze benthivore vis komt oorspronkelijk uit het Zwarte-Zee gebied maar kan tegenwoordig in verschillende Nederlandse wateren worden gevonden (zie o.a. Ravon/NDFF 2019). In de afgelopen vijf jaar lijkt het aantal grondels ook sterk te zijn toegenomen. In de verschillende monitoringsprogramma's in het Markermeer worden ze met toenemende aantallen gevangen, waardoor ze een substantiële biomassa in het ecosysteem lijken te vertegenwoordigen. Ook lijken grondels een toenemend aandeel in de voedselvoorziening van visetende vogels uit te maken. Op dit moment zijn deze monitorgegevens echter nog niet zover ontsloten dat ook de biomassa aan (zwartbek)grondels in het Markermeer kan worden bepaald. Daarom is deze vissoort buiten beschouwing gelaten in ons productiviteitsmodel.

Data-aanlevering vissendata:

Data voor vissenbiomassa en voedselsamenstelling zijn aangeleverd door Joep de Leeuw van Wageningen Marine Research. De biomassagegevens zijn geaggregeerde gegevens uit de perioden 1980-1988 en 2010-2017.

Vissenbiomassa gegevens waren aangeleverd als kg/ha. Deze zijn omgezet naar g DW/m² (Lantry & O'Gorman 2007).

5.1.7.2 Productie

De productie per biomassa ratio van vissen wordt in de wetenschappelijke literatuur vaak geschat aan de hand van een standaardrelatie (Waters 1977):

$$P/B = 2.64 * W^{-0.35} \quad (\text{Formule VIS1})$$

Waarin W het gemiddelde gewicht van een vis vertegenwoordigt. Om dit gemiddelde visgewicht W vast te stellen is gebruik gemaakt van een omrekening van lengte naar gewicht zoals gebruikelijk is in visbemonsteringen (van der Sluis 2016):

$$W = a * L^b \quad (\text{Formule VIS2})$$

In deze formule is zijn a en b per vis verschillende coëfficiënten. L is de lengte van een volwassen/paarijpe vis. De specifieke coëfficiënten zijn voor de verschillende vissen vastgesteld aan de hand van van der Sluis (2016) en Fishbase voor de missende soorten (Spiering, Pos). Vislengtes zijn vastgesteld aan de hand van de visgegevens uit het Markermeer (zie tabel).

Tabel 5-2 Gegevens die zijn gebruikt voor het invullen van formule VIS2 voor verschillende vissoorten en hun bronnen.

Vissoort	a	b	L ('80)	Bron	L (huidig)	Bron
Brasem	0.0053	3.2	34.3	Tien 2018	34.3	Tien 2018
Aal	0.00107	3.133	28	van de Ven 2016	28	Van de Ven 2016
Spiering	0.0053	3.032	7.8	Deerenberg et al. 2009	9	Deerenberg 2009
Baars	0.005	3.335	14.2	van der Sluis 2018	14.2	van der Sluis 2018
Blankvoorn	0.0046	3.317	14.3	van der Sluis 2018	14.3	van der Sluis 2018
Snoekbaars	0.006	3.1	37.2	van der Sluis 2018	37.2	van der Sluis 2018
Pos	0.00778	3.18	8.5	van Overzee (2013)	10	van Overzee (2013)

Met behulp van de formule VIS2 kan aan de hand van de lengte de gemiddelde visbiomassa per vis berekend worden. Deze wordt vervolgens omgerekend naar drooggewicht met behulp van de gemiddelde conversie van vers naar drooggewicht uit Lantry and O'Gorman (2007). Vervolgens is met behulp van de formule VIS1 de P/B ratio voor de verschillende vissen berekend. Productiegetallen per soort zijn vervolgens gemiddeld per groep, gewogen aan de biomassa van de soort in de desbetreffende trofische groep. Dit leidt tot een productie van 0.63 voor visetende vis, 1.06 voor benthivore vis en 1.43 gDW/gDW/jaar⁻¹ voor planktivore vis in de huidige periode. Voor de jaren '80 bedraagt de productie 0.63 voor visetende vis, 0.93 voor benthivore vis en 1.27 gDW/gDW/jaar⁻¹ voor planktivore vis.

5.1.7.3 Consumptie

De consumptie van vissen is vastgesteld met behulp van de empirische relaties voorgesteld voor het gebruik van Ecopath (Christensen et al. 2005). Deze relaties maken gebruik van constanten en een aantal getallen uit Fishbase. Binnen ANT zijn deze berekeningen al eerder uitgevoerd ('t Hoen et al. 2012) voor verschillende soorten. Consumptiegetallen per soort zijn vervolgens gemiddeld per groep, gewogen aan de biomassa van de soort in de desbetreffende trofische groep. Dit leidt tot een consumptie van 3.19 voor visetende vis, 5.16 voor benthivore vis en 7.02 gDW/gDW/jaar⁻¹ voor planktivore vis in de huidige periode. Voor de jaren '80 bedraagt de productie 4.41 voor visetende vis, 5.55 voor benthivore vis en 6.97 gDW/gDW/jaar⁻¹ voor planktivore vis.

5.1.7.4 Dieet

Voedselvoorkeur van de verschillende vissen is vastgesteld aan de hand van hun voedselweb relaties. **Planktivore vis** wordt verondersteld alleen zoöplankton te consumeren. Benthivore vis consumeert zowel Dreissena als andere benthische macrofauna. De driehoeksmossel wordt veelal verondersteld goed eetbaar te zijn, de quaggamossel wordt echter minder gegeten. Daarom is gekozen om de consumptie voor benthivore vis op 50% macrofauna en 50% Dreissena te zetten voor de jaren '80 en de consumptie bijna geheel op macrofauna te zetten (95%) voor de huidige periode. Het dieet van visetende vis bestaat grotendeels uit de veelal kleinere planktivore vis (80%). Echter, ook kleinere benthivore vis kan gegeten worden (10%) en er vindt ook predatie plaats binnen de voedselwebblaag (10%). Precieze hoeveelheden verschillen sterk per soort, leeftijd en grootte van de vissen (zie bijv. Buijse 1992). De hierboven gegeven percentages zijn een schatting gebaseerd op expertkennis.

5.1.8 Vogels

Vogels in het IJsselmeergebied foerageren op mosselen, waterplanten en vis of gebruiken het IJsselmeer en Markermeer als rustgebied (waarbij ze bijvoorbeeld foerageren op de randmeren). De talrijkste mossel- en macrobenthos-etende vogels zijn kuifeend, tafeleend, toppereend en in mindere mate meerkoet (Noordhuis et al. 2010). De belangrijkste waterplanteneters zijn knobbelzwaan en ook meerkoet (Noordhuis et al. 2010). De belangrijkste piscivore vogels zijn aalscholvers, futen, zaagbekken, nonnetjes, zwarte sterns en verschillende meeuwen (Noordhuis et al. 2010). In de aangeleverde telgegevens door RWS zijn geen ganzen meegenomen, omdat deze voornamelijk oeverplanten en gras als voedselbronnen hebben en het Markermeer zelf hoofdzakelijk als rustgebied gebruiken. Veel van de eerder genoemde vogels zijn niet het gehele jaar in het Markermeer aanwezig. Zo zijn de macrobenthos etende vogels en zaagbekken hoofdzakelijk aanwezig in de wintermaanden en veel visetende vogels zoals de visdief in de zomer (SOVON 2018). Een recente ontwikkeling is dat een toenemend aantal aalscholvers ook in de winter in het IJsselmeergebied blijft in plaats van naar het zuiden te trekken (SOVON 2018).

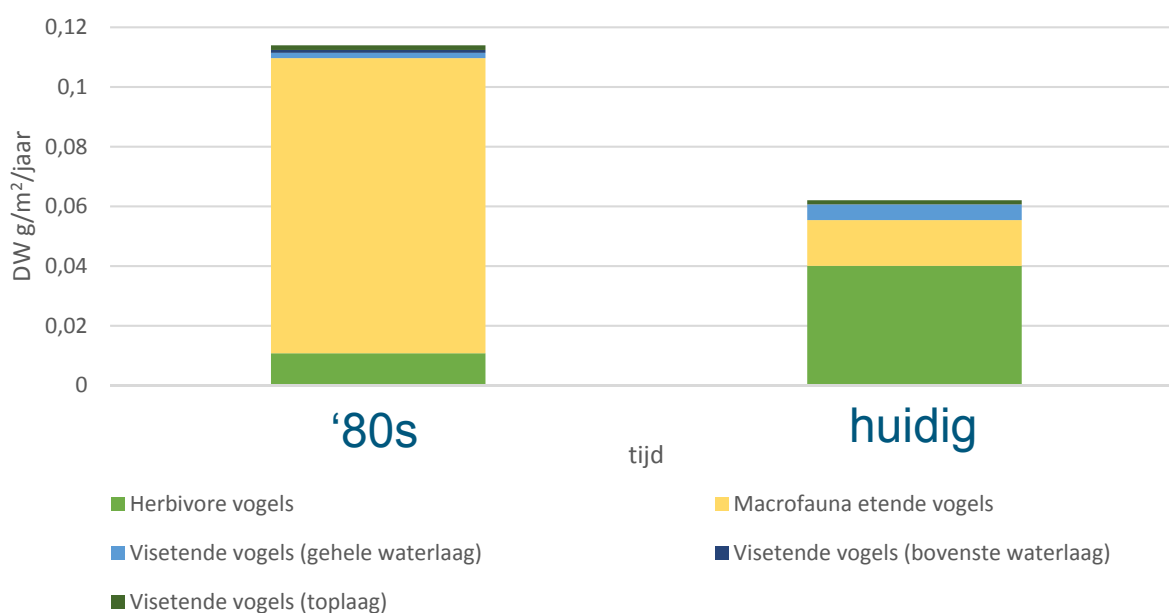
5.1.8.1 Biomassa

Voor de analyse van de biomassa in ons model zijn de volgende trofische hoofdgroepen gemaakt: herbivore vogels, macrofauna-etende vogels en visetende vogels. Van deze trofische groepen maakten de macrofauna-etende vogels (brilduiker, kuifeend, tafeleend en toppe) veruit het grootste deel uit van de vogelbiomassa in de jaren '80. Ten opzichte van deze periode is het aantal macrofauna-etende vogels in de huidige referentieperiode (2012-2017) met een factor 7 afgenomen. Deze sterke afname kan het gevolg zijn van een verandering in voedselaanbod. Driehoeksmosselen zijn vervangen door de minder voedzame en moeilijker bereikbare quaggamosselen. Ook externe factoren kunnen van grote invloed zijn op het aantal macrofauna-etende vogels in het Markermeer. Zo is het voedselaanbod in de nabijgelegen randmeren over de laatste decennia sterk verbeterd waardoor het aantal macrofauna-etende vogels in deze meren is

toegenomen. Ook zijn de macrofauna-etende vogels (kuifeend, brilduiker, tafeleend) wintergasten die in de zomer veelal rond in noordelijker streken verblijven. De stijging van de gemiddelde wintertemperatuur in Europa veroorzaakt een tendens om noordelijker, bijvoorbeeld rond de Oostzee, te overwinteren (EEA 2016; van Roomen et al. 2012). Dit zou leiden tot lagere aantallen macrofauna-etende vogels in het Markermeer. De totale biomassa aan vogels in het Markermeer is in ieder geval afgenomen (waarbij ganzen buiten beschouwing worden gelaten). Wel is het aantal herbivore vogels (knobbelzwaan, meerkoet) met een factor 4 toegenomen. Dit kan samenhangen met het toegenomen areaal aan waterplanten. Ook de biomassa van visetende vogels is licht toegenomen vergeleken met de jaren 80.

Data-aanlevering vogeldata:

Vogeldagen gegevens voor de referentieperioden zijn aangeleverd door de maandelijkse watervogeltellingen IJsselmeergebied, uitgevoerd door RWS. Ook Deze tellingen zijn omgezet naar massa aan de hand van vogelgewichten, hiervoor zijn de data aangeleverd door RWS. Het vis gedrag voor de verschillende vogels (bovenste, gehele, toplaag bevissende vogels). Is gebaseerd op observaties van Mennobart van Eerden (RWS). Deze indeling is niet absoluut, maar geeft een algemeen kloppende categorisering. De vogeldata zijn omgezet naar drooggewicht aan de hand van Campell & Leatherland 1980.



Figuur 5-12 Vogelbiomassa in het Markermeer: De biomassa in de jaren '80 en recent (2012-2017) voor herbivore, macrofauna-etende en visetende vogels. Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m² per jaar.

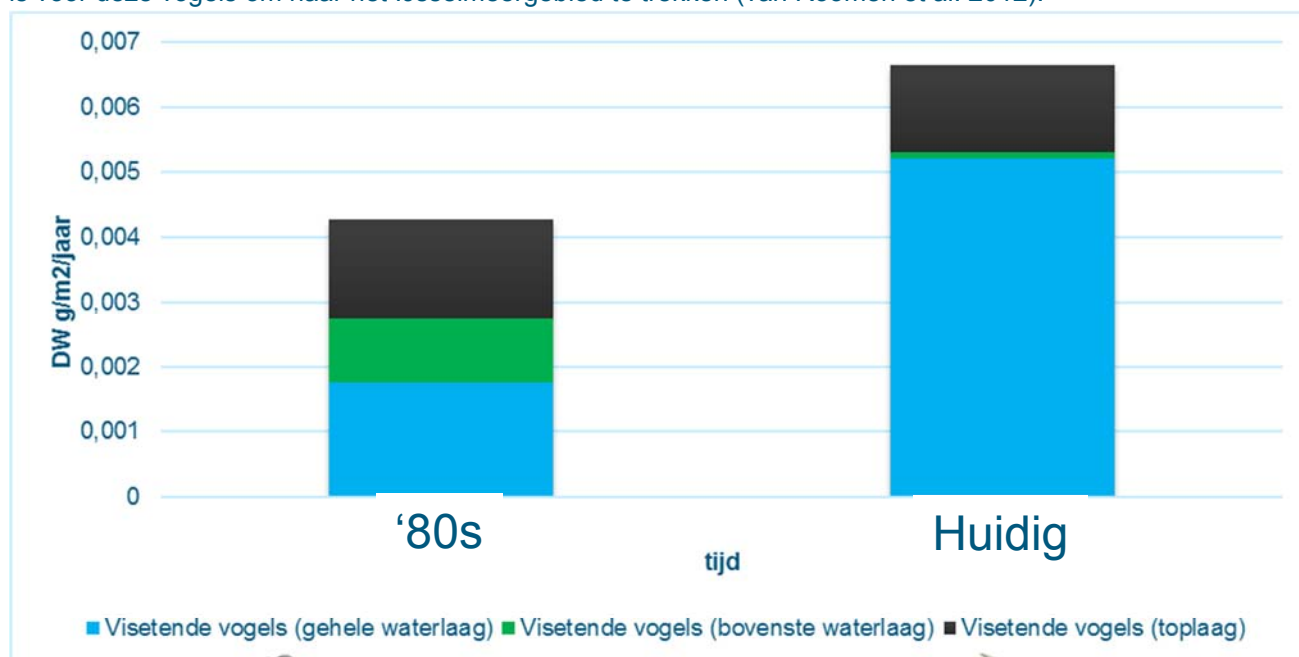
De groep van visetende vogels omvat in totaal 12 verschillende soorten met verschillende foerageerstrategieën. De visetende vogels zijn onderverdeeld in drie verschillende subgroepen: (1) hele waterlaag bevissende vogels (aalscholver, fuut), (2) bovenste laag (1 à 2 meter) bevissende vogels (grote zaagbek, middelste zaagbek², nonnetje) en (3) toplaag bevissende vogels (dwergmeeuw, grote mantelmeeuw,

² Middelste zaagbekken lijken in het IJsselmeergebied ook prooien op een grotere diepte dan 2 meter te vangen en zouden daarom ook kunnen worden ingedeeld in de categorie 'hele waterlaag bevissende vogels (Platteeuw, pers. med.). Vanwege de geringe biomassa van deze groep en de geringe predatiedruk op de vissen zou dit geen wezenlijke invloed hebben op voedselweb en productiviteitsberekeningen.

kokmeeuw, stormmeeuw, visdief, zilvermeeuw en zwarte stern). De biomassa's per groep zijn gepresenteerd in Figuur 5-13.

Opvallend is dat de biomassa van de visetende vogels die de hele waterlaag bevissen is toegenomen met een factor 3. Deze toename is voornamelijk het gevolg van een groter aantal aalscholvers rond het Markermeer t.o.v. de jaren '80. Naast dat aalscholvers grote vogels zijn, waardoor ze per individu relatief veel bijdragen aan de biomassa, verblijven tegenwoordig veel aalscholvers ook in de winter in het IJsselmeergebied (SOVON 2018). Aalscholvers kunnen niet alleen de hele waterkolom bevissen, zij eten over het algemeen grotere vissen dan de andere vogels variërend tussen de 5 en 30 centimeter (Voslamber 1988). Ook kan het succes van de aalscholvers mogelijk worden verklaard door een toename van het sociaal foerageren, waarbij groepen van 100 tot 1000 aalscholvers de vis vanuit de diepte opdrijft en uitput (van Eerden & Voslamber 1995). Omdat aalscholvers baars en in mindere maten aal wegvangen ziet de beroepsvisserij deze vogel als een belangrijke concurrent.

Een groep van visetende vogels die sterk (met een factor 10) is afgenomen vergeleken met de jaren '80 is de 'bovenste laag bevissende vogels'. Zaagbekken en nonnetjes zijn alle wintergasten (SOVON 2018). Ze eten voornamelijk spiering, maar zaagbekken kunnen ook blankvoorn, baars en pos vangen (Platteeuw 1985). Een mogelijke reden voor de afname van deze soorten rond het Markermeer is de verbetering van het waterdoorzicht. Hierdoor bevindt spiering zich mogelijk op grotere diepte, omdat deze de voorkeur geeft voor troebel en donker water, waardoor zaagbekken en nonnetjes niet bij de spiering kunnen komen. Ook is het goed mogelijk dat externe factoren verantwoordelijk zijn voor de afname van zaagbekken en nonnetjes rond het Markermeer. Zo kunnen zachtere winters rond de Oostzee eraan bijdragen dat er geen noodzaak is voor deze vogels om naar het IJsselmeergebied te trekken (van Roomen et al. 2012).



Figuur 5-13 Biomassa van visetende vogels in het Markermeer in de jaren '80 en recent (2012-2017) voor herbivore, macrofauna-etende en visetende vogels. Biomassa's zijn berekend in grammen drooggewicht (DW) per m² per jaar.

5.1.8.2 Productie

De productie van alle vogels is op 1 gezet, aangezien voor het gros van de vogels het broedsucces niet direct gelinkt is aan het Markermeer-ecosysteem.

5.1.8.3 Consumptie

Herbivore vogels: Consumptie van herbivore vogels is vastgesteld aan de hand van consumptiesnelheden en gemiddelde biomassa per vogelsoort uit de literatuur. De biomassa per vogelsoort komt voort uit werk van Platteeuw in het kader van ANT en is gebaseerd op Cramp (1983a, b) en op het werk van Mathiasson (1973). Door dit te combineren met de consumptiesnelheid per dier uit de literatuur (Mathiasson 1973; Verhoeven 1980) kan de consumptie per biomassa bepaald worden. Dit levert een consumptie per biomassa van 57.2 gDW/gDW/jaar⁻¹ voor de meerkoet en 53.7 gDW/gDW/jaar⁻¹ voor de knobbelzwaan op. De consumptie voor de betreffende tijdsperiode wordt bepaald door een gemiddelde van deze getallen te nemen gewogen aan de hand van aanwezige biomassa van de desbetreffende soorten.

Benthivore en visetende vogels: Consumptiegetallen voor benthivore en visetende vogels zijn vastgesteld aan de hand van het werk van Platteeuw dat in het kader van ANT is uitgevoerd. Dit werk gaat uit van de maximale metaboliseerbare energie opname (MEI) per dag (Kirkwood 1983) voor een vogel en de energie per eenheid biomassa die een voedselbron levert. Hierbij wordt voor alle visetende vogels de spiering als uitgangspunt genomen met een energetische waarde van 21.1 kJ/gram drooggewicht en een Dreissenamossel met 2.18 kJ/g drooggewicht voor benthivore vogels (de Leeuw & van Eerden 1995). Met deze getallen en de biomassa van de vogelsoorten (Cramp, 1983a en b, Southern 1986) kan de totale consumptie per jaar voor een soort worden uitgerekend en ook de consumptie per biomassa. Deze getallen worden vervolgens voor de desbetreffende trofische groep uitgemiddeld, waarbij ze aan de aanwezige biomassa van de verschillende soorten gewogen worden.

5.1.8.4 Dieet

Herbivore vogels: Het dieet van herbivore vogels bestaat uit de groepen ondergedoken vegetatie. Hierbij is geen voorkeur voor verschillende groepen planten gemaakt (elke groep 33%) en wordt uitgegaan van een dichtheidsafhankelijke begrazing. Hoe meer van een groep aanwezig is hoe meer ervan gegeten wordt. Draadwieren worden aangenomen beperkt begraast te worden (1%).

Benthivore vogels: Het dieet van benthivore vogels wordt verondersteld te bestaan uit benthische macrofauna en driehoeksmosselen. De driehoeksmossel wordt veelal verondersteld goed eetbaar te zijn, de quaggamossel wordt echter minder gegeten. Daarom is gekozen om de consumptie van benthivore vogels op 50% macrofauna en 50% Dreissena te zetten voor de jaren '80 en de consumptie bijna geheel op macrofauna te zetten (90%) voor de huidige periode.

Visetende vogels: Het dieet van visetende vogels bestaat uit een combinatie van alle visgroepen. Of vissen eetbaar zijn hangt sterk af van de grootte van de vis en de vogel. Voor de visetende vogels in de gehele waterlaag (grotendeels aalscholvers) is een verdeling van 30% visetende vis, 10% benthivore vis en 60% planktivore vis gekozen. Voor de viseters in de toplaag is gekozen om alleen predatie op visetende vis (kleine baars) en planktivore vis toe te laten. De planktivore vis vormt hierbij het overgrote deel van het dieet (90%). Voor de visetende vogels in de bovenste waterlaag (bijv. zaagbekken) wordt aangenomen dat het gros van de consumptie uit planktivore vis bestaat (80%) en een klein deel uit visetende vis (10%) en benthivore vis (10%). Naast deze basisaannames voor het dieet wordt wederom aangenomen dat er een dichtheidsafhankelijkheid is in voedselkeuze. Groepen met meer biomassa worden meer gegeten, en het dieet wordt dus nog gewogen aan de aanwezige biomassa van visgroepen in de verschillende tijdsperioden.

5.1.9 Visserij

In theorie kunnen aanlandingsgegevens aanvullende informatie geven over de totale vangsten van vis in het Markermeer en daarmee ook een indicatie van de visbiomassa's in het Markermeer. In de praktijk is er een groot aantal aanlandingshavens waarvan de registratie van aangelande vis geen betrouwbaar beeld geeft van de werkelijke totale vangsten en speelt stroperij een substantiële rol in de onttrekking van visbiomassa aan het systeem. Om deze redenen zijn de aanlandingsgegevens niet gebruikt voor de bepaling van de visbiomassa in het Markermeer. Deze gegevens zijn wel (met de nodige voorzichtigheid) gebruikt voor de kwantificering van de visserijdruk.

Data-aanlevering visserijdata:

Data voor visserijdruk op grond van aanlandingsgegevens zijn aangeleverd door Joep de Leeuw van Wageningen Marine Research. De gegevens zijn geaggregeerde gegevens uit de perioden 1980-1988 en 2010-2017. De vangstgegevens zijn omgezet in g DW/m²/jaar aan de hand van Lantry & O'Gorman 2007.

6 Voedselwebberekeningen

6.1 Modelkeuze

Om de productiviteit van het Markermeer voedselweb te berekenen in verschillende scenario's hebben we gebruik gemaakt van het ecologische model Ecopath. Ecopath is vrijelijk beschikbare software die veel gebruikt wordt voor het beantwoorden van ecologische vragen, maar ook voor het verkennen van handelingsperspectieven. Ecopath stelt de gebruiker in staat om een statische massabalans te maken van een ecosysteem. Het is goed om in het achterhoofd te houden dat deze massabalans een momentopname is. Door verschillende scenario's te verkennen kan de gebruiker echter een beeld krijgen van de handelingsperspectieven voor ecologisch herstel.

Het verkennen van scenario's gebeurt met behulp van de module Ecosim. Dit is een dynamische module die de massabalansresultaten van Ecopath gebruikt voor het schatten van parameters. Ecosim maakt gebruik van een aantal vergelijkingen waarin de biomassafluxen tussen verschillende trofische groepen worden uitgedrukt als een functie van tijd. In onze Ecopath en Ecosim exercities hebben we de fluxen uitgedrukt in $g/m^2/jaar$.

De afgeleide biomassa, productie, consumptie en dieetsamenstelling van de verschillende groepen dient als invoer voor het Ecopath model (Hoofdstuk 5). Aan de hand van de dieetkeuze wordt door het model o.a. de trofische positie van een groep bepaald. Daarnaast geeft het model inzicht in de doorvoer aan biomassa (throughflow in $g/m^2/dag$) door het voedselweb. Gecombineerd met productie en biomassagetallen leidt dit tot een aantal samenvattende getallen die het voedselweb karakteriseren. Deze kunnen voor zowel de verschillende periodes als voor de verschillende scenario's vergeleken worden. Deze samenvattende getallen bevatten een viertal componenten. De consumptie beschrijft het deel van de doorvoer in het voedselweb dat direct geconsumeerd wordt door andere (hogere) trofische niveaus. Niet alle biomassa die gegeten wordt, wordt echter omgezet in productie van de hogere trofische niveaus. Aan de hand van de discrepantie tussen de productie van een groep en de consumptie van deze groep kan een respiratie bepaald worden. Deze post omvat alle voedselconsumptie die niet tot biomassa leidt maar wel door een voedselweb component heen gaat. De doorvoer naar detritus is gebaseerd op de turnover van trofische groepen, de niet gegeten productie sterft met een bepaalde snelheid af, wat leidt tot een stroom van biomassa naar de detrituscomponent. De laatste term, export, bevat de uitvoer van alle vormen van biomassa zowel levend als dood (detritus) uit het systeem. Dit kan komen door bijv. migratie van vissen, transport van massa door vogels of directe uitstroom van detritus en kleinere organismen met de waterstroom. Deze stroom dient als een soort sluitpost van het voedselweb, waarmee het geheel sluitend gemaakt wordt binnen Ecopath.

In 2018 is een wetenschappelijke publicatie van een voedselwebstudie over Vörtsjärv verschenen waarbij Ecopath is gebruikt als modelplatform (Cremona et al., 2018). Het gemodelleerde voedselweb in deze studie wijkt sterk af qua keuze voor trofische groepen en detailniveau. Het model beschrijft een 14-tal vissoorten waarbij in deze studie is gekozen voor om vissen te groeperen op basis van dieetkeuze (trofische groep). Er is een opsplitsing gemaakt in macro- en meso-zoöplankton maar fytoplankton is daarentegen slechts in een enkele groep gevangen. In het Vörtsjärv model is verder de keuze gemaakt om vogels en vegetatie niet mee te nemen. De keuze voor slechts fytoplankton als de primaire producent wordt gerechtvaardigd door te stellen dat fytoplankton kwantitatief grootste aandeel heeft in de primaire productie (Cremona et al., 2016) en de beschikbare data voor andere primaire producenten zoals perifyton en vegetatie van mindere kwaliteit was dan die van het fytoplankton (Cremona et al., 2018). Ondanks deze duidelijke verschillen in configuratie van het model is de doelstelling van de studie vergelijkbaar, namelijk het beschrijven van het voedselweb van het meer. Hierdoor is een voorzichtige vergelijking zeker zinvol. Echter, in de Vörtsjärv studie is de keuze gemaakt om versgewicht in als eenheid te gebruiken waarin alle biomassa's, productiesnelheden en

consumptiesnelheden worden uitgedrukt, terwijl in deze studie is gekozen voor drooggewicht. Door de keuze voor een andere eenheid is vergelijking van absolute getallen niet mogelijk, waardoor in de vergelijking met deze studie dan ook vooral naar relatieve maten verwezen zal worden.

6.2 Handmatige kalibratie van het Ecopath model

Om te komen tot een sluitende massabalans in Ecopath zijn enkele posten aangepast ten opzichte van de eerder beschreven waarden uit databronnen en literatuur (zie hoofdstuk 5).

6.2.1 Zoöplankton

Zoöplankton data van de huidige periode ontbreekt. Om na te gaan hoeveel zoöplankton er minimaal dient te zijn in de huidige situatie wordt een berekening gemaakt waarbij de planktivore vis biomassa als startpunt wordt genomen. Aangezien deze planktivore visbiomassa in de huidige periode wordt waargenomen dient er tenminste voldoende zoöplankton te zijn om deze te ondersteunen. In de meest extreme situatie wordt alle zoöplankton doorgevoerd naar de planktivore vis, wat betekent dat er precies genoeg zoöplankton is dat precies genoeg productie heeft om de planktivore vis van voedsel te voorzien. Dit is een extreme aanname, maar geeft wel een goede minimumschatting van de zoöplankton biomassa. Door de Ecotrophic Efficiency (EE), ofwel de mate van productie die wordt verklaard door het model, in te stellen op 1 wordt door Ecopath een biomassa van 0.126 g/m² aan zoöplankton geschat. Ten opzichte van de jaren '80, waar de zoöplankton biomassa 0.541 g/m² betrof is dit een duidelijke afname (ook hier was de EE ongeveer 1).

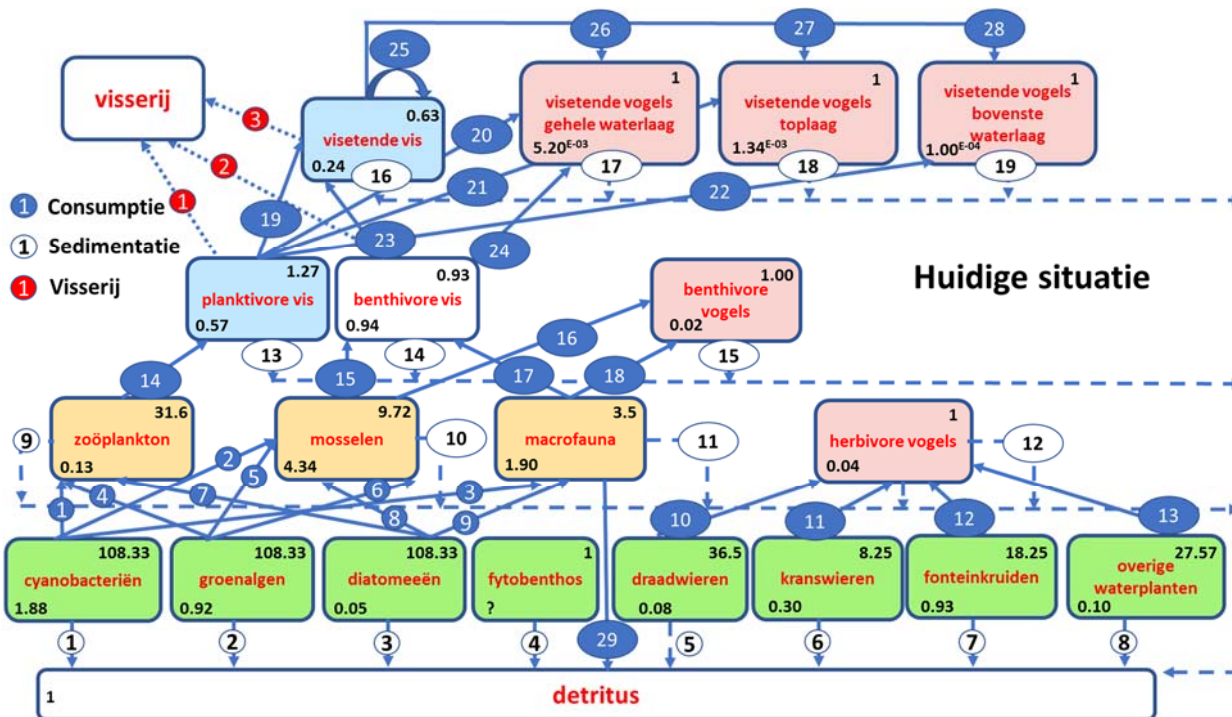
6.2.2 Benthische macrofauna (excl. mosselen)

Informatie over de macrofauna was schaars. Hierdoor kon in het Ecopath model geen goede schatting gemaakt worden van de consumptie, productie en aanwezige biomassa van de macrofauna, waardoor in het model de macrofauna overmatig werd geconsumeerd (EE > 1). Simpel gezegd werd meer macrofauna weggegeten dan er in het systeem aanwezig was en geproduceerd kon worden. Om dit op te lossen is de biomassa van macrofauna geschat door het model i.p.v. aan de hand van bestaande ANT-getallen. Dit heeft geleid tot een verandering van de biomassa aan macrofauna van 0.85 naar 1.89 g/m² voor de huidige periode. Voor de periode van '82-'87 heeft dit geresulteerd in een verandering van 0.6 naar 1.83 g/m². Hoewel deze verandering leidt tot een sluitende massabalans dient opgemerkt te worden dat een aanpassing van het dieet van de consumenten van de macrofauna of het verhogen van de productie van deze groep ook gebruikt had kunnen worden als stelpost voor het model. De keuze om de biomassa als stelpost te gebruiken is gemaakt omdat de beschikbare data niet geschikt waren om een gedegen biomassaschatting mee te maken. Daarentegen waren wel kengetallen bekend voor productie/consumptie en dieet.

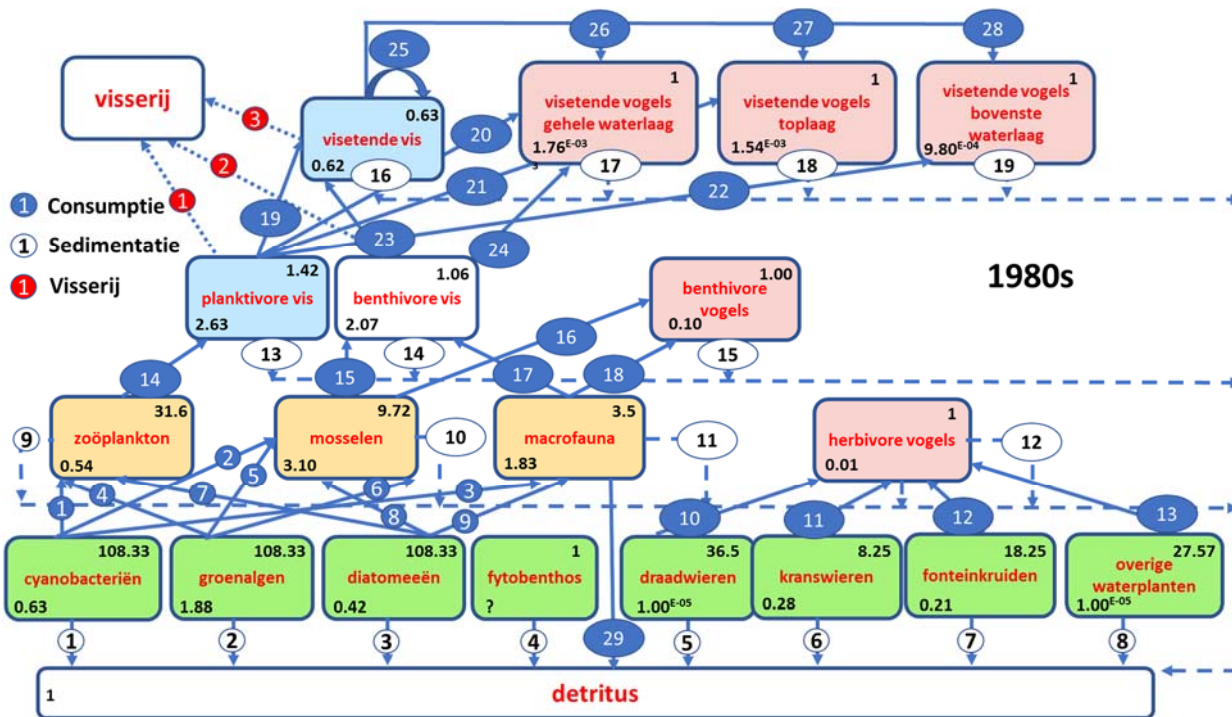
6.3 Vergelijking van de voedselwebben van de twee tijdsperiodes

In de twee onderstaande figuren zijn de massabalansen van het Markermeer voor de huidige periode (Figuur 6-1) en de situatie in de jaren '80 (Figuur 6-2) gepresenteerd. Daarna zijn in de tabellen 6.1 t/m 6.3 respectievelijk de consumptiesnelheden, sedimentatiesnelheden en visserijvangsten gegeven.

In Figuur 6-3 zijn de biomassa's van de verschillende groepen in de huidige situatie en in de jaren '80 vergeleken. Daarbij is ervoor gekozen om de huidige situatie te nemen als referentie en de 'verandering' van de biomassa's in de jaren '80 ten opzichte van de huidige situatie te tonen. Door deze visualisatie is de figuur beter vergelijkbaar met de figuren die de biomassaveranderingen in de diverse scenario's tonen. In die figuren is de huidige situatie immers ook als referentie gekozen.



Figuur 6-1 Statisch voedselwebmodel van het Markermeer in de huidige toestand zoals gemodelleerd met behulp van Ecopath. In elke component van het voedselweb is links onder de biomassa (g/m2) en rechtsboven de productie (g/m2/jaar) gegeven. De cijfers op de pijlen verwijzen naar consumptie (zie tabel 6.1) en sedimentatiesnelheden (tabel 6.2) en visserijvangst (tabel 6.3).



Figuur 6-2 Statisch voedselwebmodel van het Markermeer in de jaren '80 zoals gemodelleerd met behulp van Ecopath. Voor toelichting van getallen en pijlen: zie figuur 6-1.

Tabel 6-1 Consumptiesnelheden in g/m²/jaar behorende bij de voedselwebben van de huidige toestand (Figuur 6.1) en de jaren '80 (Figuur 6.2).

#	Van	Naar	huidig	Jaren '80
1	Cyanobacteriën	Zoöplankton	7.9599	6.4383
2	Cyanobacteriën	Mosselen	49.202	6.6216
3	Cyanobacteriën	Macrofauna	10.874	3.47
4	Groenalgen	Zoöplankton	7.7845	57.74
5	Groenalgen	Mosselen	48.118	59.383
6	Groenalgen	Macrofauna	5.2944	10.41
7	Diatomeën	Zoöplankton	0.2074	4.3151
8	Diatomeën	Mosselen	1.2818	4.4379
9	Diatomeën	Macrofauna	0.2846	2.3133
10	Draadwieren	Herbivore vogels	0.0045	0
11	Kranswieren	Herbivore vogels	0.4964	0.3414
12	Fonteinkruiden	Herbivore vogels	1.5627	0.2575
13	Overige waterplanten	Herbivore vogels	0.1625	0
14	Zoöplankton	Planktivore vis	3.9879	18.343
15	Mosselen	Benthivore vis	1.0285	9.6447
16	Mosselen	Benthivore vogels	1.5617	23.23
17	Macrofauna	Benthivore vis	3.823	1.8645
18	Macrofauna	Benthivore vogels	2.7524	4.4908
19	Planktivore vis	Visetende vis	0.5996	2.4392
20	Planktivore vis	Visetende vogels (heel)	0.0914	0.0379
21	Planktivore vis	Visetende vogels (top)	0.0357	0.0424
22	Planktivore vis	Visetende vogels (boven)	0.0039	0.0414
23	Benthivore vis	Visetende vis	0.1237	0.2395
24	Benthivore vis	Visetende vogels (heel)	0.0252	0.005
25	Visetende vis	Visetende vis	0.0309	0.0716
26	Visetende vis	Visetende vogels (heel)	0.019	0.0045
27	Visetende vis	Visetende vogels (top)	0.0016	0.0011
28	Visetende vis	Visetende vogels (boven)	0.0002	0.0011
29	Detritus	Macrofauna	40.477	38.831

Tabel 6-2 Sedimentatiesnelheden in g/m²/jaar behorende bij voedselwebben van de huidige toestand (Figuur 6.1) en de jaren '80 (Figuur 6.2).

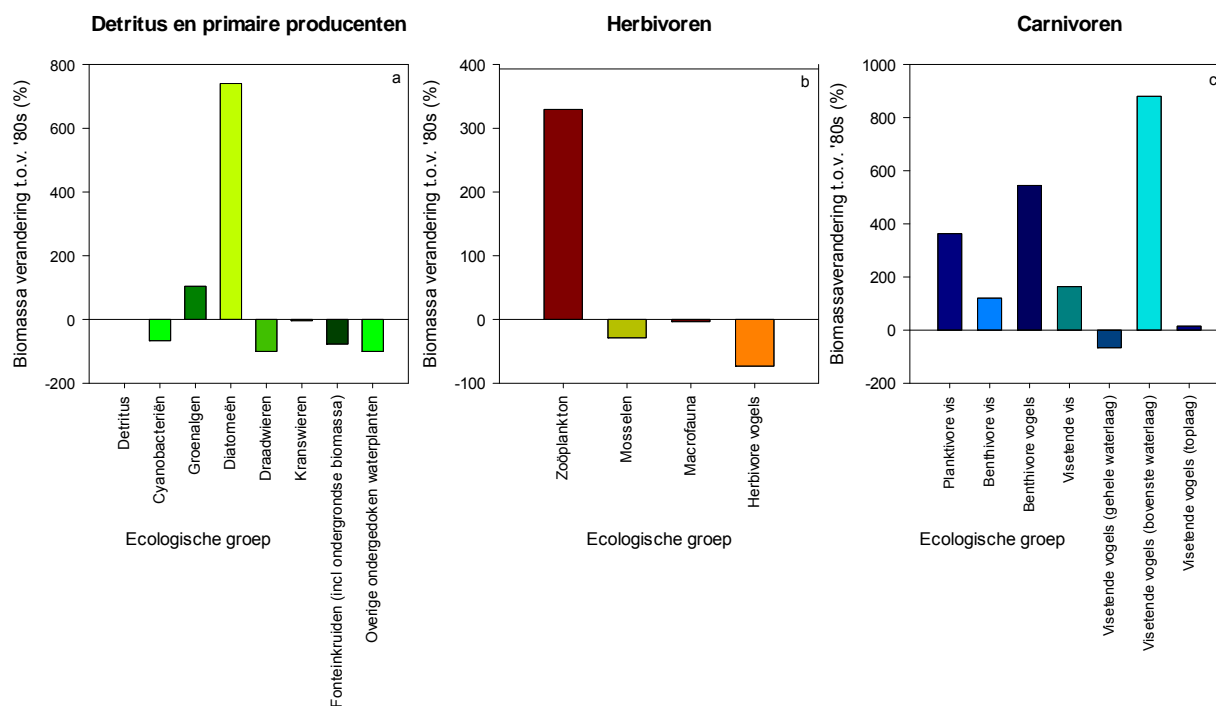
#	Van	Naar	huidig	Jaren '80
1	Cyanobacteriën	detritus	135.62	51.715
2	Groenalgen	detritus	38.463	76.119
3	Diatomeën	detritus	3.6424	34.431
4	Fytobenthos	detritus	1E-06	1E-05
5	Draadwieren	detritus	2.9082	0.0004
6	Kranswieren	detritus	1.9453	2.0014
7	Fonteinkruiden	detritus	15.41	3.648
8	Overige waterplanten	detritus	2.506	0.0003
9	Zoöplankton	detritus	3.1904	12.479
10	Mosselen	detritus	59.285	11.33
11	Macrofauna	detritus	11.452	11.069
12	Herbivore vogels	detritus	0.4853	0.1306
13	Planktivore vis	detritus	0.8553	4.1891
14	Benthivore vis	detritus	1.7622	3.9163
15	Benthivore vogels	detritus	0.8782	5.643
16	Visetende vis	detritus	0.1615	0.6422
17	Visetende vogels (heel)	detritus	0.0323	0.0112
18	Visetende vogels (top)	detritus	0.0088	0.0102
19	Visetende vogels (boven)	detritus	0.0009	0.0095

Tabel 6-3 Visserijvangsten in g/m²/jaar bij de voedselwebben van de huidige toestand (Figuur 6.1) en de jaren '80 (Figuur 6.2).

#	Van	Naar	huidig	Jaren '80
1	Planktivore vis	Visserij	0.0223	0.2521
2	Benthivore vis	Visserij	0.0513	0.0648
3	Visetende vis	Visserij	0.0483	0.0837



huidig t.o.v. '80s



Figuur 6-3 De relatieve veranderingen in biomassa van de detritus en primaire producenten (links), de herbivoren (midden) en de carnivoren (rechts) t.o.v. de huidige situatie in vergelijking met de jaren '80.

Het Markermeer werd in de jaren '80 gekenmerkt door een duidelijk ander voedselweb (Figuur 6.1 en figuur 6.2) dan momenteel het geval is. De fytoplanktensamenstelling is sterk veranderd en de ondergedoken planten zijn sterk toegenomen in biomassa (Figuur 6.3). De netto totale primaire productie van het Markermeer in de jaren '80 op 323 g/m²/jaar terwijl deze momenteel iets hoger ligt, op 333 g/m²/jaar. Dit staat haaks op het veelgehoorde statement dat de productie sterk is afgenomen. Wat echter wel opgemerkt dient te worden is dat deze productie gedeeltelijk is verschoven naar de ondergedoken planten. De toename van herbivore watervogels is hier waarschijnlijk direct aan gerelateerd. De totale biomassa doorvoer van het voedselweb van het Markermeer bedroeg in de jaren '80 796 g/m²/jaar en is in de huidige periode iets toegenomen naar 800 g/m²/jaar. Deze doorvoer beschrijft de som van de fluxen (de pijlen in figuur 6.1 & 6.2) in het voedselweb, oftewel de hoeveel biomassa die door het voedselweb heen stroomt gedurende een jaar. De samenstelling van deze doorvoer van biomassa door het voedselweb is echter wel sterk veranderd tussen de jaren '80 en nu. In de jaren '80 bedroeg de consumptiestroom 32% van de totale doorvoer terwijl dit nu 23% is. Dit suggereert een sterke afname in consumptie door hogere trofische groepen. Deze suggestie wordt verder versterkt door een afname van het percentage doorvoer dat in respiratie gaat zitten (jaren '80: 18%, huidig: 12%). Verder is de primaire productie/respiratie ratio sterk toegenomen, van 2.24 naar 3.50. In vergelijking met Vörtsjärv is het Markermeer in de huidige toestand qua opbouw van de doorvoer sterk vergelijkbaar. De consumptiestroom komt overeen en ook in Vörtsjärv is de respiratiedoorvoer relatief laag met een hoge productie/respiratie. Wat echter wel sterk verschilt tussen Vörtsjärv en het Markermeer is de verhouding biomassa/doorvoer. Dit laat zien dat de relatieve doorvoer weliswaar vergelijkbaar is, maar dat de biomassa in Vörtsjärv veel langzamer door het systeem heen gaat. Dit suggereert dat de overheersende stroom van voedsel in Vörtsjärv veel langer onderweg is voordat deze weer gerecycled wordt. Ander gezegd het metabolisme van het meer ligt een stuk lager.

Naast de kengetallen is een biomassaschatting gemaakt van de overeenkomstige groepen in het Vörtsjärv voedselweb en het Markermeer-voedselweb. Dit is gedaan aan de hand van een herordering van de visgroepen in het voedselweb van Cremona et al. (2018) aan de hand van de door de auteurs gehanteerde dieetgegevens. Belangrijk om hierbij op te merken is dat de dataverzameling en de dataverwerking niet gelijk is, wat een deel van de verschillen kan verklaren. Echter, opvallend uit deze vergelijking is wel dat de visbiomassa van alle groepen vele malen hoger ligt in Vörtsjärv dan in het Markermeer. De biomassa van het fytoplankton lijkt ordegrote vergelijkbaar met die van het Markermeer. De zoöplanktonbiomassa is echter wel duidelijk hoger. Dit komt overeen met een betere doorvoer van productie naar hogere trofische niveaus in Vörtsjärv.

Tabel 6-4: Samenvattende kengetallen van het voedselweb van Vörtsjärv (Cremona et al., 2018) en het Markermeer in de twee tijdsperiodes en schattingen van de biomassa's van de overeenkomstige groepen.

	Vörtsjärv	huidig	1980s
doorvoer consumptie %	0.232801	0.234706	0.320369
doorvoer export %	0.29971	0.297766	0.224768
doorvoer respiratie %	0.084361	0.119325	0.181817
doorvoer detritus %	0.383128	0.348202	0.273046
primare productie / respiratie	4.55	3.495428	2.236228
primary productie / totale biomassa	82	26.86924	22.56162
Biomassa / totale doorvoer	0.004	0.015523	0.018021
Biomassa per groep			
Biomassa Fytoplankton (gDW/m ²)	3.6	2.85	2.93
Biomassa Zoöplankton (gDW/m ²)	1.2525	0.126	0.542
Biomassa Macrofauna (gDW/m ²)	1.2624	1.898	1.834
Biomassa Planktivore vis (gDW/m ²)	8.73050112	0.568	2.631
Biomassa Bentivore vis (gDW/m ²)	7.7948115	0.939	2.073
Biomassa Piscivore vis (gDW/m ²)	3.30027538	0.236	0.624

6.4 Scenarioanalyse

Aan de hand van scenarioanalyse kunnen hypothetische veranderingen in het voedselweb worden doorgerekend. Dit geeft een indicatie van de richting waarin het ecosysteem van het Markermeer zich zou kunnen gaan ontwikkelen bij een ingreep die effect heeft op het voedselweb. Om meer inzicht te krijgen in het handelingsperspectief is een drietal scenario's in overleg met de projectgroep van RWS gedefinieerd. Het betreft de volgende scenario's:

1. **Verdubbeling begroeibaar areaal.** Ten opzichte van de jaren '80 is de hoeveelheid waterplanten toegenomen. Met dit scenario is verkend welke effecten verdere doorzetting van deze ontwikkeling

middels de realisatie van meer ondiepten en geleidelijke land-waterovergangen kan hebben op het voedselweb.

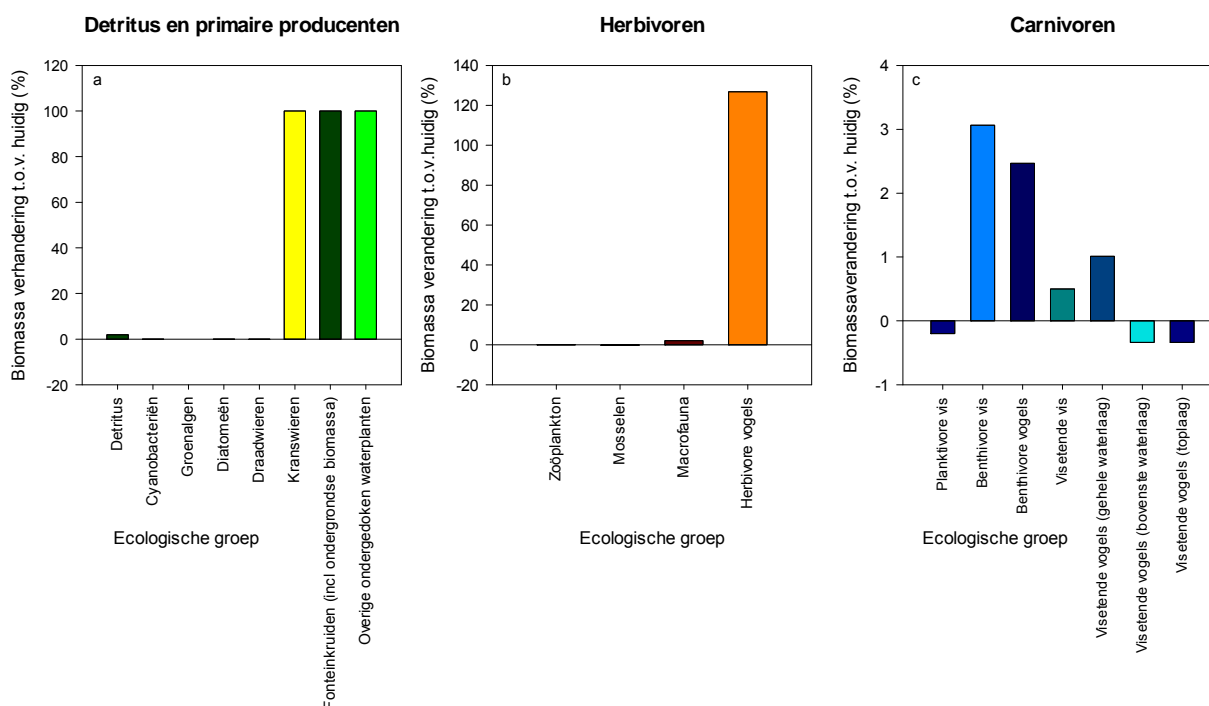
2. **Verandering van de samenstelling van het fytoplankton.** Achtergrond voor dit scenario is de constatering dat de huidige fytoplanktensamenstelling aanzienlijk verschilt van de fytoplanktensamenstelling in de jaren '80. Mogelijke oorzaken daarvan zijn een verandering in nutriëntenbelasting (onder meer leidend tot een andere N:P-ratio) en een verandering in lichtbeschikbaarheid als gevolg van zwevend slib. Daarom is er in de beheerpraktijk geen simpele 'knop' waaraan kan worden gedraaid om de fytoplanktensamenstelling te wijzigen. Toch kan het resultaat van dit scenario een indicatie geven van de effecten op het voedselweb en mogelijk de urgentie van nader onderzoek ondersteunen.
3. **Stopzetting van beroepsvisserij.** Sinds de jaren '80 is er eerst sprake geweest van een zeer hoge visserijdruk. De afname van visbestanden heeft geleid tot een deels autonome en deels door het beleid opgelegde afname van de visserij. Vooralsnog heeft dat niet geresulteerd in grootschalig herstel van visbestanden. Met dit scenario is verkend wat de effecten op het voedselweb zijn van het volledig wegnemen van de visserijdruk.

Deze scenario's zijn dynamisch doorgerekend met Ecosim, een uitbreiding op Ecopath waarmee dynamische voedselwebmodellen worden gegenereerd vanuit een statisch Ecopath voedselweb. In alle gevallen is eerst het bestaande voedselweb van de huidige periode zonder verandering 50 jaar gedraaid, en vervolgens is het scenario opgelegd aan het model en is weer 50 jaar doorgerekend. Deze lange doorrekkentijd is genomen om te zorgen dat modellen in evenwicht zijn en niet gekeken wordt naar kortstondige veranderingen door plotselinge aanpassingen in het voedselweb. Voor tijdseries van deze simulaties zie bijlage B, figuur 1, 2 en 3.

6.4.1 Verdubbeling begroeibaar areaal

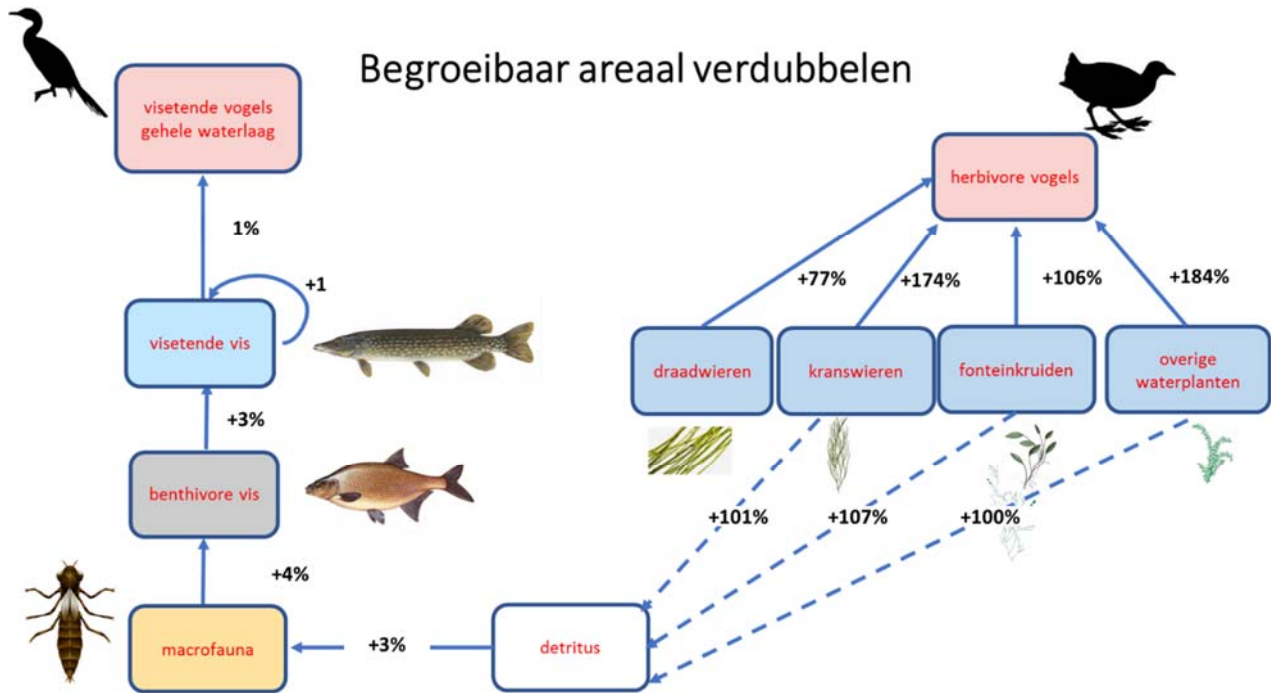
3
J
t
1

Verdubbeling plantenareaal t.o.v. huidig



Figuur 6-4 De relatieve veranderingen in biomassa van de detritus en primaire producenten (links), de herbivoren (midden) en de carnivoren (rechts) t.o.v. de huidige situatie in vergelijking met een scenario waarin de plantenbiomassa is verdubbeld.

In figuur 6.4 is te zien dat de toename in de drie groepen ondergedoken planten leidt tot een orde-grootte vergelijkbaar met de verandering aan herbivore watervogels. Aangezien dit de enige groep in het voedselweb is die de planten consumeert is dit niet onverwacht. Daarnaast treedt een aantal subtielere veranderingen op hogerop in het voedselweb doordat de detritus pool toeneemt door de extra primaire productie ("benthic shunt"; Hecky et al., 2004). Deze veranderingen leiden tot een beperkte toename aan macrofauna, die vervolgens leidt tot een toename van benthivore vis en daarmee ook visetende vis (Figuur 6.5). Dit heeft tot gevolg dat meer voer beschikbaar is voor de visetende vogels, waar voornamelijk de visetende vogels die in de gehele waterlaag vissen van profiteren. De absolute toename in biomassa van zowel vissen als vogels blijft echter wel beperkt, met uitzondering van de herbivore vogels. Belangrijk om hierbij op te merken is dat deze toename aan vis plaats vindt zonder dat het model expliciet rekening houdt met een toename aan schuil- en paaiplaats voor vissen. Een toevoeging van dergelijke toename in productie en afname in consumptie zou deze effecten nog verder kunnen versterken.

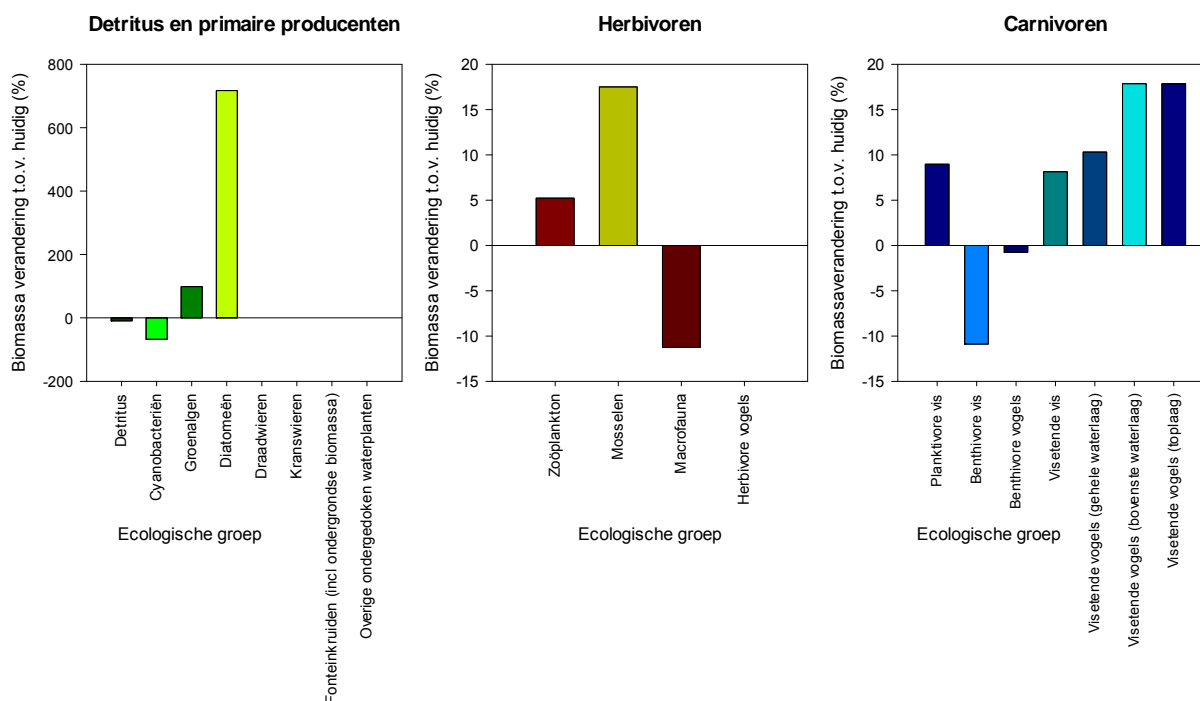


Figuur 6-5 Illustratie van de veranderingen in consumptie en sedimentatie als gevolg van een verdubbeling van de biomassa aan ondergedoken vegetatie. Alleen de belangrijkste onderdelen van het voedselweb die veranderen in het scenario zijn weergegeven.

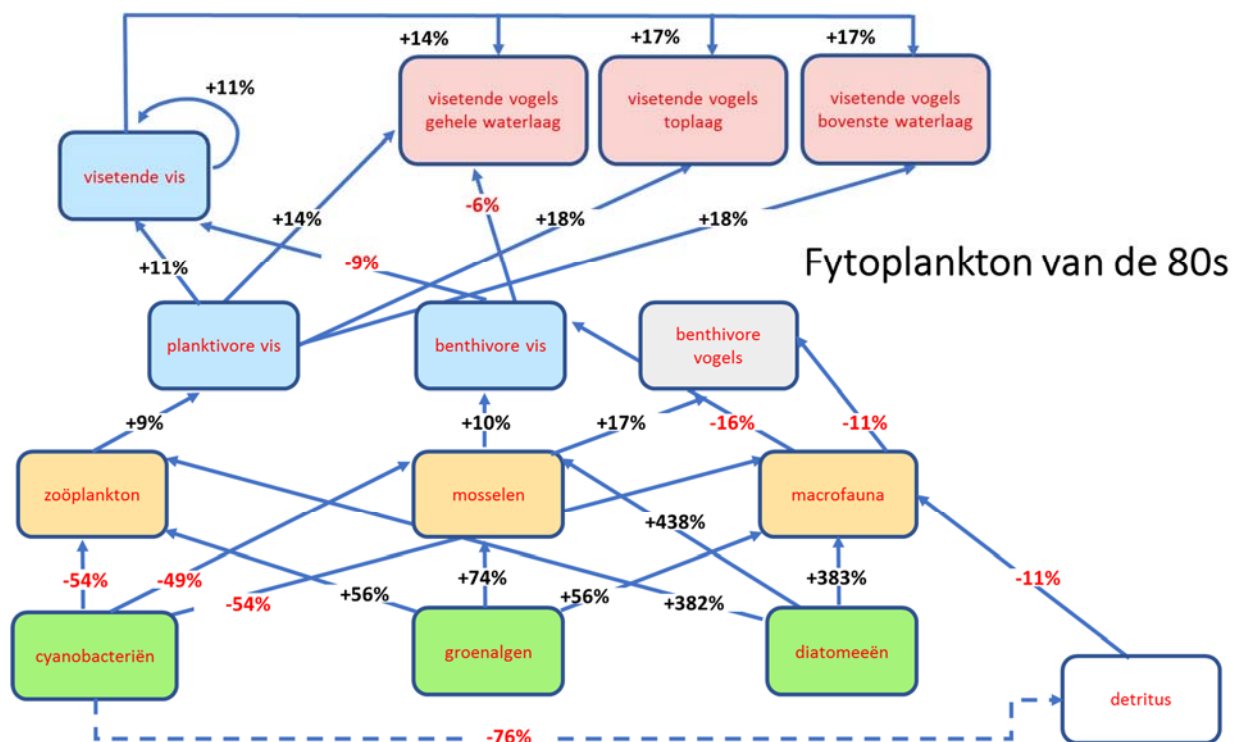
6.4.2 Verandering van de gemeenschapssamenstelling van het fytoplankton

Niet alle fytoplankton is even goed eetbaar voor hogere trofische groepen (d.w.z. mosselen en zoöplankton). Door een verschuiving van groenalgendominantie naar een dominantie van blauwalgen is de doorvoer van de productie naar het zoöplankton waarschijnlijk afgenomen. In dit scenario wordt de relatieve soortensamenstelling van de drie fytoplanktongroepen (cyanobacteriën, groenalgen en diatomeeën) gelijkgesteld aan die van de jaren '80. Dit leidt tot een herverdeling van de totale biomassa aan fytoplankton (2.85 g/m²) van een verhouding van 66% cyanobacteriën, 32% groenalgen en 2% diatomeeën naar 22%, 64% en 14% respectievelijk. De totale biomassa aan fytoplankton uit de huidige tijdsperiode wordt hierbij gehandhaafd.

Verandering fytoplanktensamenstelling t.o.v. huidig



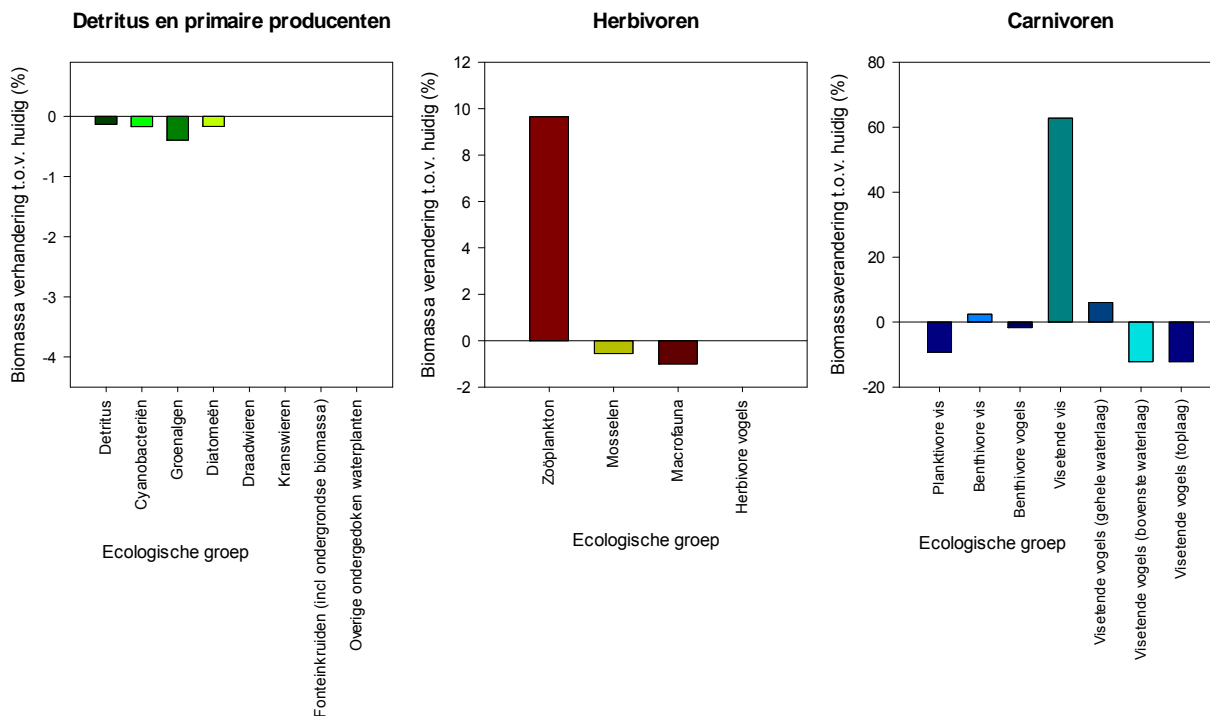
Figuur 6-6: De relatieve veranderingen in biomassa van de detritus en primaire producenten (links), de herbivoren (midden) en de carnivoren (rechts) t.o.v. de huidige situatie in vergelijking met een scenario waarin de gemeenschapssamenstelling van het fytoplankton (relatief) is opgelegd op de huidige situatie.



Figuur 6-7: Illustratie van de veranderingen in consumptie en sedimentatie als gevolg van een verandering van de fytoplanktensamenstelling. Alleen de belangrijkste onderdelen van het voedselweb die veranderen in het scenario zijn weergegeven.

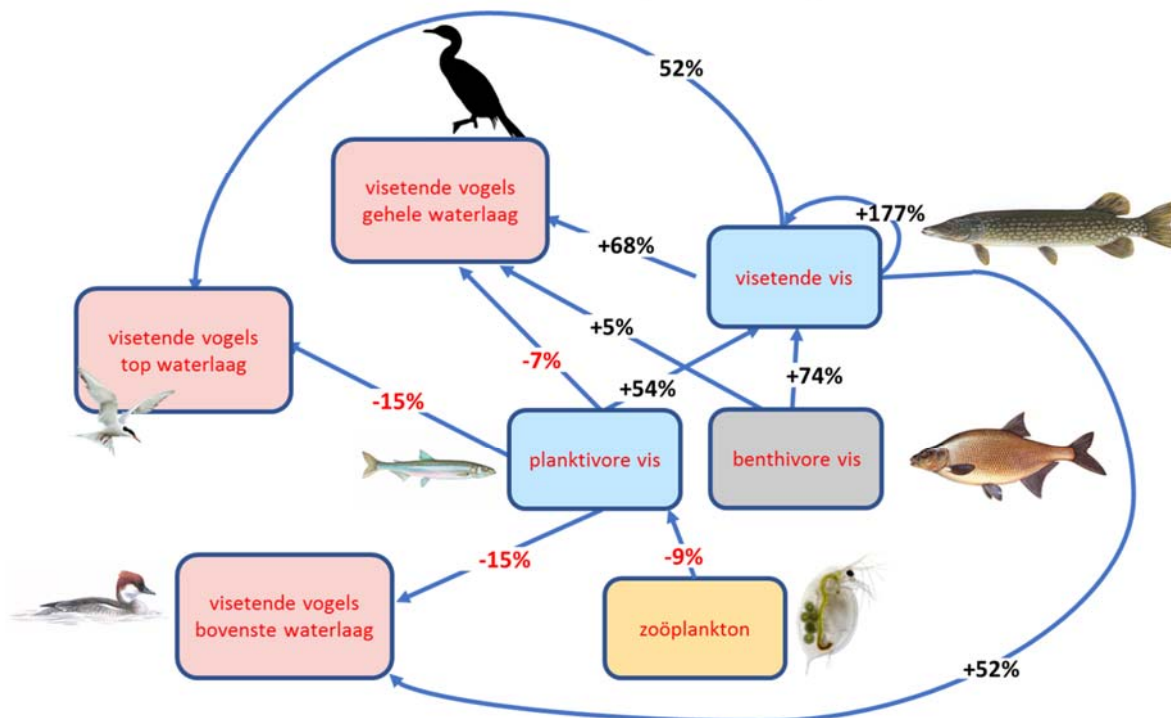
Resultaten van de scenarioanalyse laten zien dat de verandering in fytoplanktensamenstelling inderdaad leidt tot een toename aan biomassa van zowel mosselen (18%) en zoöplankton (5%) (Figuur 6.6). De consumptie van groenalgen naar zoöplankton en mosselen neemt sterk toe door de veranderende samenstelling van het fytoplankton (Figuur 6.7). Echter, door een toenemende doorvoer van fytoplankton naar mosselen en zoöplankton neemt de totale detrituspoel af (-9%). Dit heeft een negatieve invloed op de macrofaunabiomassa (11%) (Figuur 6.6). Door deze afname in macrofauna neemt de benthivore vis af in biomassa (11%). Het toenemen van zoöplankton heeft een duidelijk positief effect op de planktivore vis, die 9% hogere consumptie en ook een biomassatoename van 9% laat zien. Deze toename in planktivore vis leidt ook tot een toename van viseters. Zowel de visetende vis, maar vooral ook de visetende vogels nemen hierdoor tussen de 8 en 18% toe (Figuur 6.6). Voor de visetende vogels die in de toplaag van het water foerageren, leidt dit tot een biomassa die zeer vergelijkbaar is met die van de jaren '80. Echter, de vogels die foerageren op vissen in de bovenste waterlaag (bijv. nonnetje) nemen weliswaar toe met 18%, maar zijn nog steeds meer dan 80% lager in biomassa dan in de jaren '80.

Stop beroepsvisserij t.o.v huidig



Figuur 6-8 De relatieve veranderingen in biomassa van de detritus en primaire producenten (links), de herbivoren (midden) en de carnivoren (rechts) t.o.v. de huidige situatie in vergelijking met een scenario waarin de visserij wordt stopgezet.

Afschaffen beroepsvisserij



Figuur 6-9: Illustratie van de veranderingen in consumptie en sedimentatie als gevolg van een stopzetting van de visserij. Alleen de belangrijkste onderdelen van het voedselweb die veranderen in het scenario zijn weergegeven.

Het stoppen van de visserij geeft in theorie ruimte aan alle visgroepen om zich meer te ontwikkelen (minder visserijdruk). Echter, in de scenarioanalyse blijkt dat de extra productie aan zowel planktivore en benthivore vis snel wordt doorgevoerd naar de viseters (visetende vis en visetende vogels). Hierdoor blijft een toename van de planktivore en benthivore vis uit (Figuur 6.8) maar neemt de visetende vis wel sterk toe met meer dan 60%. Voor de vogels die foerageren in de gehele waterlaag wordt een lichte toename gevonden (6%), maar de vogels die foerageren in de toplaag en bovenste waterlaag nemen af (12%) doordat de consumptie van planktivore vis naar beneden gaat (Figuur 6.9). Dit is een schoolvoorbeeld van een trofische cascade vergelijkbaar met effecten van biomanipulatie (zie bijv. Bernes 2015). Door de toppredator (in dit geval de visserij) te verwijderen uit het voedselweb kan de hoogste trofische groep die hierdoor beperkt werd sterk profiteren (visetende vis). Dit leidt tot afname van de lagen waar deze groep van eet (planktivore vis, benthivore vis) en daarmee een verlaging van de consumptie van de laag van het voedselweb daaronder. Deze groep (zoöplankton) neemt daardoor dus juist toe in biomassa, aangezien de predator van deze groep (planktivore vis) wordt onderdrukt.

7 Conclusies

7.1 Algemene conclusies

In de jaren '80 kende het Markermeer een hogere externe belasting met nutriënten en waren er hogere aantallen watervogels aanwezig dan in de recente periode. Dit roept de vraag op of de draagkracht van het systeem nog voldoende groot is voor de 'historische' (en als Natura 2000-doelen geformuleerde) vogelaantallen.

De vogels staan aan de top van voedselketens die gezamenlijk het voedselweb van het Markermeer vormen. De voedselketens kunnen bestaan uit diverse ecologische groepen waarbij tussen de primaire producenten (die voor hun productie afhankelijk zijn van onder meer beschikbaarheid van nutriënten en licht) en de organismen aan de top nog diverse andere trofische niveaus aanwezig zijn. Door het plaatsen van de verschillende ecologische groepen in een voedselweb en het verzamelen van kwantitatieve gegevens van deze groepen kan inzicht worden verkregen in de onderlinge relaties. Door gegevens uit de jaren '80 en recente gegevens in een voedselwebmodel te plaatsen, waarbij de biomassa's in één eenheid worden uitgedrukt, kunnen verschillen en overeenkomsten zichtbaar worden gemaakt. Daaruit kunnen mogelijke verklaringen worden afgeleid voor de toestand waarin het ecosysteem van het Markermeer verkeert.

Het is van belang om zich te realiseren dat een ecosysteem méér is dan een voedselweb. Natuurlijk is voedselbeschikbaarheid essentieel voor de aanwezigheid van verschillende soorten en spelen zaken als predatie en concurrentie een belangrijke rol in de kansen en ontwikkelingen van die soorten. Tegelijkertijd zijn er echter andere factoren, zoals habitatgeschiktheid, die ook bepalend zijn voor groei- en voortplantingsmogelijkheden van soorten. Dergelijke factoren maken geen deel uit van een voedselwebmodel en effecten daarvan kunnen hoogstens 'handmatig' worden ingevoerd door andere waarden voor inputparameters als biomassa, productie, consumptie of dieet op te leggen.

Ook is er sprake van ruimtelijke en temporele variatie: het Markermeer kent verschillende habitats (bijvoorbeeld plantenrijk/ondiep en plantenloos/diep) en diverse ecologische groepen zijn niet het hele jaar in dezelfde mate aanwezig. Om ten aanzien van die variaties duidelijkheid te krijgen moet de monitoring daarop zijn gericht. Omdat dat niet is gebeurd, kan voor de meeste ecologische groepen geen betrouwbare ruimtelijk of temporeel gedifferentieerde input worden gegenereerd. Daarom zijn biomassa's als gemiddeld drooggewicht per m² over een jaar voor het hele Markermeer ingevoerd.

Daarnaast moet worden bedacht dat het Markermeer geen systeem in langdurig evenwicht is: sinds het ontstaan na sluiting van de Houtribdijk zijn vele maatregelen genomen en hebben zich ontwikkelingen voorgedaan die grote invloed kunnen hebben op het ecosysteem en daarmee ook op het voedselweb. Deze maatregelen en ontwikkelingen zijn met een tijdlijn in beeld gebracht.

Het Ecopath model van het Markermeer is een manier om de vele verschillende data van het Markermeer op een coherente manier met elkaar te vergelijken over verschillende tijdsperiodes. Daarnaast laat het toe om hypothesen te genereren over hoe dit voedselweb zou veranderen, gegeven bepaalde scenario's. Duidelijk is dat het voedselweb sterk is veranderd ten opzichte van de jaren '80. Dit past bij het sterk veranderende karakter van het watersysteem zelf (veranderende nutriënteninstroom) maar ook sterk veranderd sociaal systeem (veranderde en afgenomen visserijdruk). Een vergelijking van het hierin gemaakte model met een onlangs gemaakt model van referentiemeer Vörtsjärv (Cremona et al., 2018) laat zien dat het Markermeer in de huidige tijd qua relatieve fluxen over het gehele voedselweb steeds meer op de referentie begint te lijken. Echter, de absolute hoeveelheden aan visbiomassa zijn duidelijk vele malen lager in het Markermeer. Ook de zooplankton lijkt vele ordegrößen lager te zijn in het Markermeer dan in

Vörtsjärv. De doorvoer van lagere trofische niveaus naar hogere niveaus is dus zeer beperkt. Dit duidt op een korte loop in het voedselweb. Dit is in lijn met recent werk aan de slibconglomeraten in het Markermeer (Brinkmann et al., 2018) waar een snelle recycling van nutriënten plaatsvindt die daardoor in deze 'lake snow' gevangen blijven. Het versnellen van deze doorvoer is geen gemakkelijke opgave, aangezien het hier een inherente eigenschap van het Markermeersysteem betreft die ook in de jaren '80 al lijkt te hebben bestaan en mogelijk een gevolg is van de beperkte wateruitwisseling met het IJsselmeer.

7.2 Conclusies per ecologische groep

In deze paragraaf is per ecologische groep een korte opsomming gegeven van de belangrijkste bevindingen en conclusies. Daarbij is achtereenvolgens aandacht besteed aan de verschillen in biomassa's tussen de huidige situatie en de jaren '80, hypothesen en mogelijke verklaringen om deze verschillen te duiden, beschikbaarheid van data in relatie tot modelaanvoer, lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen en aanbevelingen voor nader onderzoek (nadere uitwerking van de aanbevelingen volgt in hoofdstuk 8).

7.2.1 Nutriënten en fytoplankton

Verschillen in concentraties en biomassa's

Ten opzichte van de jaren '80 is de P-concentratie in het Markermeer in de huidige periode aanmerkelijk lager. De N-concentratie is minder sterk afgenomen. Omdat de P-concentratie veel sterker is afgenomen dan de N-concentratie is de N/P-ratio niet alleen veel hoger dan in de jaren '80, maar ook aanmerkelijk hoger dan de optimale N/P-ratio in aquatische ecosystemen van 16:1 (Redfield ratio).

De afname in vooral P-concentraties heeft niet geleid tot een lagere fytoplanktonbiomassa in de huidige periode t.o.v. de jaren '80. Hierbij dient te worden opgemerkt dat nutriëntenconcentraties niet gelijk staan aan nutriëntenbelasting. Concentraties zijn een resultante van de nutriëntenbelasting en verblijftijd van het systeem. De totale fytoplanktonproductiviteit lijkt dus niet primair te worden gelimiteerd door de beschikbaarheid van nutriënten. Wel is de fytoplankton-soortensamenstelling sterk veranderd, van een systeem in de jaren '80 met voornamelijk groenalgen naar het huidige systeem met voornamelijk blauwalgen.

Hypothesen / mogelijke verklaringen

Mogelijk is het systeem in plaats van nutriënten-gelimiteerd voornamelijk licht-gelimiteerd. Het Markermeer is immers vrij troebel door hoge concentraties zwevend stof.

De veranderingen in soortensamenstelling zijn mogelijk het gevolg van een toenemende variatie in N/P-ratio's in het Markermeer. Van blauwalgen is bekend dat zij goed kunnen omgaan met sterk variërende nutriëntenconcentraties (en variaties in hun onderlinge verhoudingen) en zijn aangepast aan een lage lichtbeschikbaarheid.

Beschikbaarheid data / aannames voor modelinvoer

Er zijn wel primaire productiemetingen uit de jaren '80, maar er zijn geen recente meetresultaten van primaire productie. Voor de modelinvoer is er daarom vanuit gegaan dat de productiviteit in de huidige periode niet is veranderd ten opzichte van de jaren '80.

Lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen

De scenario's 'Verdubbeling begroeibaar areaal' en 'Stopzetten visserij' hebben geen wezenlijke invloed op het fytoplankton. Bij het scenario 'Verandering fytoplanktonsoortensamenstelling' wordt rechtstreeks ingegrepen in de verdeling van blauwalgen, groenalgen en diatomeeën over de fytoplanktongemeenschap. Dit leidt ertoe dat de benutting van algen door zoöplankton, mosselen en overige macrofauna toeneemt.

Aanbevelingen voor nader onderzoek

Onderzoek naar limiterende factoren voor algengroei.

Onderzoek naar invloed van de huidige N/P-ratio op de samenstelling van de algen, met behulp van simpele bioassays (Elser et al. 1990).

Onderzoek naar de primaire productie in het Markermeer (te beginnen met uitwerking van uitgevoerde metingen).

7.2.2 Waterplanten

Verschillen in biomassa's

De biomassa van aandeel waterplanten in de huidige periode is sterk toegenomen t.o.v. de jaren '80. De biomassa is op grond van de beschikbare gebruikte, kwantitatief bruikbare waterplantengegevens ongeveer een factor 3 hoger. Op veel plaatsen waar in de jaren '80 nauwelijks waterplanten stonden, zoals de Hoornsche Hop, staan nu uitgestrekte waterplantenvelden.

Hypothesen / mogelijke verklaringen

De lokale condities voor de groei van waterplanten zijn sterk verbeterd. Daarbij is vooral de lichtbeschikbaarheid op de bodem als gevolg van lokaal een beter doorzicht een belangrijke factor.

Beschikbaarheid data / aannames voor modelinvoer

Van de waterplanten is de bedekkingsgraad zowel in de jaren '80 als in de huidige periode vastgesteld. De wijze waarop dit gebeurt, is in de huidige periode intensiever en nauwkeuriger en geeft daarom een beeld dat veel gedetailleerder is dan in de jaren '80. Voor de modelinvoer is de bedekkingsgraad 'omgerekend' in biomassa drooggewicht per m².

Lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen

Voor het scenario 'Verdubbeling begroeibaar areaal' is een tweemaal zo grote biomassa van de waterplanten opgelegd. Dit leidt tot een hogere begrazing door herbivore vogels. De scenario's 'Stopzetten visserij' en 'Verandering fytoplanktonsamenvesting' hebben geen wezenlijke invloed op de waterplanten.

Aanbevelingen voor nader onderzoek

Onderzoek naar de ontwikkeling van het ecosysteem in een waterplantenrijke omgeving in vergelijking met een waterplantenarme omgeving.

7.2.3 Zoöplankton

Verschillen in biomassa's

Biomassagegevens voor zoöplankton zijn niet beschikbaar voor de jaren '80 en evenmin voor de huidige periode. Recent zijn wel zoöplankton-tellingen uitgevoerd, maar deze zijn niet omrekenbaar in betrouwbare biomassa's drooggewicht per m².

Hypothesen / mogelijke verklaringen

Zoöplankton speelt een belangrijke rol in de voedselketen tussen fytoplankton en planktivore vis (deels jonge vis die later benthivore of piscivore wordt). Mogelijk is de zoöplanktonbiomassa afgenomen omdat algen minder goed eetbaar zijn.

De toename van waterplanten kan indirect bijdragen aan de productiviteit in het Markermeer, omdat waterplantenvelden schuilgelegenheid geven aan zoöplankton.

Beschikbaarheid data / aannames voor modelinvoer

Omdat geen betrouwbare gegevens beschikbaar waren in voor de jaren '80 gebruik gemaakt van de gegevens uit de jaren '90. In eerste instantie is voor de huidige periode dezelfde biomassa gebruikt. Een betrouwbaardere waarde is ingevoerd door handmatige kalibratie in het Ecopath model (zie paragraaf 6.2).

Lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen

Het scenario 'Verdubbeling begroeibaar areaal' heeft via het voedselweb geen wezenlijke invloed op de biomassa van zoöplankton. Mogelijk is die invloed er in de praktijk wel omdat waterplantenvelden schuilgelegenheid bieden aan zoöplankton. Het scenario 'Verandering fytoplanktensamenstelling' toont een toename van consumptie van algen door zoöplankton en daardoor ook een toename van de biomassa. Het scenario 'Stopzetten visserij' leidt in principe tot verbeterde ontwikkelingsmogelijkheden voor alle visgroepen, maar voor planktivore vis blijkt dat de extra productie snel wordt doorgevoerd naar de visetende vis (die immers toeneemt door stopzetting van de visserij). Door een lagere predatiedruk van planktivore vis neemt de biomassa van zoöplankton in dit scenario toe.

Aanbevelingen voor nader onderzoek

Monitoring van zoöplankton in het Markermeer; verzameling van gegevens over aantallen, samenstelling, biomassa en productie.

7.2.4 Macrofauna

Verschillen in biomassa's

De macrofauna in het Markermeer kent een groot aantal verschillende soorten. De biomassa van macrobenthos wordt gedomineerd door Dreissena's. In de jaren '80 bestond de mosselgemeenschap uit *Dreissena polymorpha* (driehoeksmossel), recent bestaat deze voor het overgrote deel uit *Dreissena bugensis* (quaggamossel). De totale biomassa van de mosselen is in de huidige periode hoger dan in de jaren '80.

Van overige macrofaunasoorten zijn wel recent gemonitord, maar hiervan zijn geen betrouwbare biomassa's drooggewicht per m² te berekenen.

Hypothesen / mogelijke verklaringen

In het voedselweb zijn de andere macrofaunasoorten een belangrijkere rol gaan spelen. Van benthivore vogels is bekend dat zij deels zijn overgeschakeld op andere prooisoorten. Deze andere soorten spelen mogelijk een belangrijke rol in de draagkracht van het Markermeer voor vissen en vogels.

Beschikbaarheid data / aannames voor modelinvoer

Voor de biomassa's van macrofauna is gebruik gemaakt van bekende gegevens van mosselen.

Lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen

Het scenario 'Verdubbeling begroeibaar areaal' toont een toename van de flux naar de detrituspool, waarvan macrofauna (beperkt) profiteert. Mogelijk zal een toename van waterplanten ook leiden tot meer fyto-benthos, hetgeen ook ten voordele kan zijn voor macrofaunasoorten. Omdat fyto-benthos niet in het voedselwebmodel is opgenomen is dit mogelijk effect niet te zien.

Het scenario 'Verandering fytoplanktensamenstelling' toont een toename van consumptie van algen door mosselen en daardoor ook een toename van de biomassa. Omdat de doorvoer naar de detrituspool afneemt profiteren andere macrofaunasoorten (met name de soorten die detritus eten) niet en de biomassa van 'overige macrofauna' neemt daardoor af.

Het scenario 'Stopzetten visserij' leidt tot een toename van de benthivore vis en daardoor tot een verhoogde predatiedruk op mosselen en overige macrofauna. De biomassa van de macrofauna neemt daardoor (beperkt) af.

Aanbevelingen voor nader onderzoek

Onderzoek naar de rol van de diverse macrofaunasoorten in het voedselpakket van vissen en vogels.
Onderzoek naar de biomassa's van andere macrofaunasoorten in drooggewicht per m².

7.2.5 Vissen

Verschillen in biomassa's

De biomassa van planktivore, benthivore en piscivore vis is in de huidige periode aanmerkelijk lager dan in de jaren '80. Dat geldt vooral voor planktivore vis zoals spiering.

Hypothesen / mogelijke verklaringen

Mogelijk is de afname van planktivore vis een gevolg van de afname van de beschikbaarheid van zoöplankton. Als er minder jonge, nog planktivore, vis kan opgroeien door een gebrek aan voedsel heeft dat natuurlijk ook consequenties voor de hoeveelheid adulte benthivore en piscivore vis.

Voor spiering, die gedurende de gehele levenscyclus planktief blijft, is een mogelijk extra reden voor de afname dat de geleidelijke toename van de temperatuur het voor deze, aan de zuidelijke grens van zijn verspreidingsgebied vertoevende vissoort, leidt tot een geleidelijke afname.

Voor alle vissoorten geldt (met uitzondering van mogelijk de pos) dat zij waarschijnlijk als gevolg van de visserijdruk in biomassa zijn verminderd.

Beschikbaarheid data / aannames voor modelinvoer

De data voor vis zijn afkomstig van visserijonderzoek dat jaarlijks wordt uitgevoerd door WMR. De vangsten zijn omgerekend in biomassa's in drooggewicht per m². Er zijn twijfels over de betrouwbaarheid daarvan. Omdat veel vissoorten tijdens hun levenscyclus veranderen van voedselstrategie zijn voor de modelinvoer aannames gedaan voor de aandelen van verschillende voedselbronnen in hun voedselpakket.

Lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen

Het scenario 'Verdubbeling begroeibaar areaal' toont een toename van de flux naar de detrituspool, waarvan macrofauna (beperkt) profiteert, vervolgens ook benthivore vis en daardoor ook visetende vis.

Het scenario 'Verandering fytoplanktonsamenvatting' toont enerzijds een toename van de consumptie van algen door mosselen en anderzijds een afname van de doorvoer naar de detrituspool, waardoor detritus etende macrofaunasoorten in biomassa. Onder aan de streep neemt de biomassa van benthivore vis af. Planktivore vis neemt juist toe, want deze profiteert van het hogere zoöplanktonaanbod. Visetende vis neemt daardoor ook toe.

In het scenario 'Stopzetten visserij' is er geen sprake meer van visserijdruk op de verschillende groepen vis. Planktivore en benthivore vis nemen echter niet in biomassa toe, omdat extra productie onmiddellijk wordt benut door hun predatoren, waaronder visetende vis. De biomassa van visetende vis neemt daardoor wel toe.

Aanbevelingen voor nader onderzoek

Onderzoek naar aandelen van voedselbronnen in het voedselpakket van vissen.

7.2.6 Vogels

Verschillen in biomassa's

Herbivore vogels zijn in de huidige periode in aanmerkelijk hogere aantallen (en biomassa) aanwezig dan in de jaren '80.

Benthivore vogels zijn in aantallen flink afgenomen.

De biomassa van visetende vogels is toegenomen.

Hypothesen / mogelijke verklaringen

De toename van het aantal waterplantenetende vogels (o.a. knobbelzwaan en meerkoet) is veroorzaakt door de toename van het met waterplanten begroeide areaal in het Markermeer.

Quaggamosselen worden minder gegeten door benthosetende vogels. Daardoor ondersteunen deze mosselen de hogere trofische niveaus in het voedselweb minder dan de driehoeksmosselen in het verleden. De benthosetende vogels zijn deels overgestapt op andere macrofaunasoorten als voedselbron.

De biomassa van piscivore vogels is weliswaar toegenomen, dat geldt niet voor de aantallen van veel soorten. Met name relatief zware aalscholvers, die vissen in de hele waterkolom kunnen vangen, doen het goed. Voor vogels die afhankelijk zijn van de bovenste laag is er schijnbaar minder voedsel beschikbaar.

Een hypothese is dat de afname van vogels in het Markermeer (en IJsselmeer) mede wordt veroorzaakt doordat wintergasten in noordelijkere regio's overwinteren. Ook is het mogelijk dat vogels elders in Nederland foerageren.

Beschikbaarheid data / aannames voor modelinvoer

De beschikbaarheid van vogeldata is goed.

Lessen uit resultaten van de scenarioberekeningen

Het scenario 'Verdubbeling begroeibaar areaal' leidt door de toename van voedsel tot een ruime verdubbeling van de biomassa van herbivore vogels. Daarnaast toont het scenario een toename van de flux naar de detrituspool. Via de voedselketen macrofauna - benthivore vis - visetende vis neemt ook de biomassa visetende vogels (met name de vogels die vis vangen in de hele waterkolom) in beperkte mate toe.

Het scenario 'Verandering fytoplanktensamenstelling' toont een toename van zoöplankton, via planktivore vis leidend tot een toename van visetende vogels. Door de toename van mosselen neemt ook de biomassa van benthivore vogels toe. Daarvan profiteren planktivore vis en uiten en anderzijds een afname van de doorvoer naar de detrituspool, waardoor detritus etende macrofaunasoorten in biomassa. Onder aan de streep neemt de biomassa van benthivore vis af. Planktivore vis neemt juist toe, want deze profiteert van het hogere zoöplanktonaanbod. Visetende vis neemt daardoor ook toe.

In het scenario 'Stopzetten visserij' is er geen sprake meer van visserijdruk op de verschillende groepen vis. Van de toename van visetende vis profiteren vooral de visetende vogels die de hele waterlaag bevissen. Er is geen wezenlijk effect op herbivore en benthivore vogels.

Bij beschouwing van alle drie de scenario's valt op dat één groep in meer of mindere mate profiteert: het betreft de visetende vogels van de hele waterlaag. Qua biomassa gaat het dan vooral om aalscholvers.

Aanbevelingen voor nader onderzoek

Nader onderzoek van voedselkeuze van benthivore vogels.

Onderzoek op een hoger schaalniveau: zijn er echt minder vogels van bepaalde soorten of zijn zij verschoven naar andere, voedselrijkere gebieden?

8 Aanbevelingen en handelingsperspectief

8.1 Aanbevelingen voor nader onderzoek

Deze voedselwebstudie heeft een aantal vragen beantwoord, maar roept ook (nieuwe) vragen op. Door gericht aanvullend onderzoek kan een verdiept inzicht in het voedselweb en het functioneren van het ecosysteem worden gerealiseerd, waardoor het handelingsperspectief ook duidelijker wordt.

Voorstellen voor nader onderzoek

Fytoplankton

De totale fytoplanktonbiomassa is in de huidige situatie niet lager dan in de jaren '80. De huidige productie van het fytoplankton is onbekend. Voor de voedselwebstudie is het gewenst een beter beeld te krijgen van de factoren die fytoplanktensamenstelling en de productie beïnvloeden. Daarom worden de volgende aanvullende onderzoeken voorgesteld:

- Onderzoek naar limiterende factoren voor algengroei en de invloed van de huidige N/P-ratio op de fytoplanktensamenstelling, bijvoorbeeld met bioassays (Elser et al., 1986).
- Onderzoek naar de primaire productie in het Markermeer (te beginnen met uitwerking van metingen die zijn uitgevoerd door RWS (persoonlijke communicatie Arnold Veen).
- Rol van interne belasting vanuit de bodem op het ecosysteem (productie door fytoplankton en fyto-benthos).

Waterplanten en oeverplanten

Voor de voedselwebberekeningen zijn monitoringgegevens gebruikt van waterplanten die voorkomen tot een diepte van 3 meter. Vanuit het vliegtuig is vastgesteld dat er ook op grotere diepte waterplanten groeien. De op deze wijze verzamelde data hebben onvoldoende kwantitatieve waarde om de biomassa op betrouwbare wijze te kunnen schatten en zijn daarom niet gebruikt voor het Ecopath model.

Oeverplanten vormen een belangrijke habitat voor onder meer zoöplankton, macrofauna en vis. Die rol komt niet tot uiting in een voedselweb, waarin alleen voedselrelaties zijn weergegeven. Toch blijkt uit de scenario-analyse van 'verdubbeling begroeibaar areaal' dat meer planten via de detritusketen als gevolg van de hogere primaire productie ook een toename van macrofauna- en visbiomassa kunnen veroorzaken.

Aanbevolen wordt:

- Betrek in de monitoring van watervegetatie ook de waterplanten die voorkomen op plaatsen dieper dan 3 meter.
- Geef meer aandacht aan de rol van waterplanten en oeverplanten in het voedselweb, rekening houdend met de habitat biedende rol van vegetatie.

Fytobenthos en perifyton

In het voedselwebmodel is fyto-benthos (algen op de bodem), net als perifyton (algen aan oever- en waterplanten) niet opgenomen, omdat gegevens over deze groepen nagenoeg ontbreekt. Mogelijk spelen fyto-benthos en perifyton wel een substantiële rol als primaire producent (gebruiker van nutriënten) en als voedsel voor slakken en andere macrofaunasoorten. Om een beter inzicht te krijgen in de rol van fyto-benthos in het voedselweb wordt het volgende onderzoek aanbevolen:

- Monitoring van de fyto-benthos en perifyton (biomassa en productie).
- Onderzoek naar begrazing van fyto-benthos en perifyton.

Zoöplankton

Zoöplankton is een grote onbekende in het voedselweb van het Markermeer. Het speelt een belangrijke rol in de voedselketen tussen fytoplankton en planktivore vis, maar in het Markermeer wordt niet systematisch gemonitord. Omdat geen recente gegevens beschikbaar zijn, is de (minimum) zoöplankton-biomassa

indirect afgeleid van de voedselbehoefte van planktivore vis. Voor een betrouwbaarder voedselweb is een betere bepaling van de zoöplanktonbiomassa gewenst. Daarom wordt het volgende onderzoek aanbevolen:

- Beschikbaar maken van de resultaten van de zoöplankton tellingen in 2018 (NIOO-KNAW, Brachion-Idee).
- Vervolgonderzoek naar zoöplanktonbiomassa en -samenstelling.
- Onderzoek naar productie en voedselopname door zoöplankton in het Markermeer.

Macrofauna

Een redelijk beeld bestaat van de biomassa van mosselen in het Markermeer, zowel in de jaren '80 als in de huidige situatie. Dat geldt niet voor de overige macrofauna. Recent onderzoek (van Riel et al., 2018) is uitgevoerd naar de samenstelling van de bodemfauna, maar aangezien lengtegegevens (nog) ontbraken, kon in deze voedselwebstudie geen totale biomassa van de bodemfauna worden berekend. In het verleden is verondersteld dat de biomassa van 'overige bodemfauna' verwaarloosbaar was ten opzichte van de biomassa van driehoeksmosselen en quaggamosselen. Omdat is gebleken dat vissen en vogels in toenemende mate zijn overgestapt van driehoeksmosselen naar andere bodemfaunasoorten mag het belang van deze groep zeker niet worden onderschat. Daarom wordt het volgende onderzoek aanbevolen:

- Beschikbaar maken van de resultaten van de biomassaberekeningen op grond van de recente macrofaunamonitoring in het Markermeer (WEnR).
- Periodieke herhaling van representatieve monitoring van het Markermeer.

Vissen en visserij

Er wordt al lange tijd jaarlijks door WMR (voorheen Imares) vis gemonitord in het Markermeer. Op grond daarvan worden visbiomassa's berekend voor het hele Markermeer. Ingewikkeld daarbij is dat de temporele en ruimtelijke variatie van vis moeilijk op betrouwbare wijze in beeld is te brengen.

De omvang van de onttrekking van vis door de mens kan mede daardoor niet betrouwbaar kwantitatief worden bepaald. De informatie over vangsten komt van de aanlandplekken, maar het is lastig om daarvan een compleet beeld te krijgen. De omvang van de stroperij kan alleen worden geschat.

Het consumptiepatroon van verschillende vissen is onder meer afhankelijk van het levensstadium en de beschikbaarheid van voedselitems. In het model zijn nu 'algemene' verdelingen van voedselbronnen per vissoort gebruikt.

Recent is de aanwezigheid van Oost-Europese grondels enorm toegenomen. Onder meer zwartbekgrondels in de oeverzone zijn dominant aanwezig. Dit heeft ongetwijfeld consequenties voor het voedselweb, die in deze studie nog niet konden worden meegenomen.

Aanbevolen wordt:

- Uitvoeren van nauwkeurigere schattingen van visbiomassa's uit recente logboekgegevens van vissers en visserijmodellen.
- Op grond van bij WMR beschikbare systeemkennis specifieker per vissoort aangeven welk voedsel wordt benut door de verschillende jaarklassen.
- Aandacht besteden aan de rol van Oost-Europese grondels in het voedselweb, onder meer als voedsel van aalscholvers.

Vogels

Op basis van de beschikbaar gestelde data is de ecologische groep 'vogels' de best onderzochte groep in het Markermeer. De 'autonome' achteruitgang van diverse beschermde vogelsoorten baart zorg. Voor deze achteruitgang zijn diverse verklaringen geopperd, die deels in het Markermeer zelf liggen, zoals verslechtering van de voedseltoestand. Anderen wijzen op de verandering van het klimaat als oorzaak: daardoor blijven veel vogels die vroeger als wintergast naar het IJsselmeergebied kwamen nu in noordelijkere streken overwinteren. Binnen het kader van deze voedselwebstudie is met name de voedselsituatie relevant. Daarom zijn de volgende onderzoeken aanbevolen:

- Nader onderzoek naar de voedselkeuze van benthivore vogels met aandacht voor de voedselkwaliteit van quaggamossels en de mate waarin andere bodemfaunasoorten worden benut.

Verdere mogelijkheden voor toepassing van Ecopath

Het verzamelen van meer en specifieke informatie over de verschillende ecologische groepen (zie hierboven) en het gebruiken van deze gegevens in Ecopath/Ecosim vergroot de nauwkeurigheid van de resultaten.

Met het aldus verbeterde model kunnen de in deze studie geselecteerde scenario's opnieuw worden doorgerekend, kunnen nieuwe scenario's worden beschouwd en kunnen de resultaten van combinaties van scenario's worden berekend. Hiermee kan mogelijk extra richting worden gegeven op weg naar handelingsperspectieven.

Ten slotte is het theoretisch ook mogelijk om met de Ecopath/Ecosim benadering meer zicht te krijgen op de rol van ruimtelijke en temporele variabiliteit. Welke seizoensontwikkelingen doorloopt het ecosysteem en in hoeverre spelen verschillende delen van het Markermeer (diep-ondiep, met en zonder waterplanten) daarbij een rol? Daarvoor is het essentieel dat voor alle relevante ecologische groepen de benodigde temporele en ruimtelijke informatie beschikbaar is. Dat betekent dat hiervoor een veel intensievere meetinspanning (in ruimte en tijd) nodig is dan in de huidige situatie.

8.2 Informatie ten behoeve van handelingsperspectief

De resultaten van de voedselwebstudie geven uitsluitsel over een aantal vragen over productiviteit van het systeem, geven een verbeterd inzicht in bepalende factoren in het voedselweb en laten zien van welke onderdelen van het voedselweb onvoldoende betrouwbare data beschikbaar zijn. Deze gezamenlijke informatie draagt bij aan (het begin van) een beter zicht op het handelingsperspectief, dat mede wordt bepaald vanuit de voorwaarden van de Europese richtlijnen (Vogelrichtlijn, Habitatrichtlijn, Kaderrichtlijn Water) en de Nederlandse implementatie daarvan.

Europese richtlijnen

Vanuit KRW-oogpunt mankeert er relatief weinig aan het Markermeer: de algemeen fysisch-chemische kwaliteitselementen (inclusief P en N) zijn op orde, met uitzondering van de zuurgraad en het doorzicht (Ministerie van IenM, 2017). Van de biologische kwaliteitselementen scoren fytoplankton en macrofauna matig. Verder is er een viertal specifiek verontreinigende stoffen en een vijftal prioritaire stoffen die, net als op veel andere plekken in Nederland, de norm overschrijden.

Voor de planperiode 2017-2021 geplande maatregelen hebben vooral betrekking op verbetering van vismigratiemogelijkheden en vestigingsmogelijkheden van waterplanten.

In het Natura 2000-beheerplan Markermeer zijn maatregelen uit reeds vastgesteld beleid, met name KRW-maatregelen en visserij regulerende maatregelen, benoemd. Aanvullend is aangegeven dat maatregelen ten behoeve van kale grondbroeders zoals de visdief nodig zijn. Verder is gesteld dat verdere verslechtering voor visetende en benthosetende vogels in de planperiode wordt voorkomen, maar dat in volgende beheerplannen zal worden gezien of intensivering of aanvulling van maatregelen nodig zal zijn voor het bereiken van de doelaantallen.

Productiviteit

Vergelijking met de jaren '80 toont de veel lagere externe belasting met nutriënten in de huidige periode en de lagere nutriëntenconcentraties in het Markermeer, vooral voor P en in mindere mate voor N. Deze voedselwebstudie laat zien dat dit niet heeft geleid tot een lagere algenproductie. Wel is een verandering van de algensamenstelling zichtbaar: van meer groenalgen in de jaren '80 naar meer blauwalgen in de huidige periode. Naast algen zijn ook waterplanten primaire producenten. De biomassa en productiviteit van de waterplanten in de huidige periode is een stuk hoger dan in de jaren '80. Waterplanten halen een

belangrijk deel van hun nutriënten uit de bodem en hebben geprofiteerd van de lokaal verbeterde lichtomstandigheden. Ook sommige blauwalgensoorten kunnen nutriënten uit de bodem halen, en door hun positief drijfvermogen een fosfaatpomp naar hoger gelegen waterdelen veroorzaken. De waterplanten en blauwalgen zorgen er (tot op zekere hoogte) voor dat nutriënten vanuit de bodem in de waterkolom komen, waarvan andere algen vervolgens kunnen profiteren. De bodem en de nutriënten, die daarin zijn opgeslagen en die door diverse biologische en chemische processen in de waterkolom kunnen komen, speelt waarschijnlijk een belangrijkere rol in de productiviteit van het ecosysteem dan met deze studie zichtbaar kan worden gemaakt.

Bepalende groepen in het voedselweb / Ontbreken van betrouwbare data

Voor enkele groepen heeft deze studie (extra) duidelijk gemaakt dat zij een bepalende rol spelen in het voedselweb. Tegelijkertijd blijkt van deze groepen essentiële informatie te ontbreken.

Nutriënten in de bodem. Nutriënten uit de bodem van het Markermeer zijn belangrijk voor de productiviteit van het systeem. Hoe groot de rol is van de bodem verdient nader onderzoek.

Waterplanten. Van waterplanten die staan op plaatsen dieper dan 3 meter zijn geen kwantitatieve gegevens bekend.

Zoöplankton. Zoöplankton is de link tussen fytoplankton en planktivore vis. Helaas zijn er geen recente betrouwbare gegevens voor biomassa van zoöplankton. Niet onderzocht is in hoeverre het fytoplankton in de huidige situatie wordt begraasd. Evenmin is helder hoeveel voedsel er beschikbaar is voor planktivore vis.

Macrofauna. Benthivore vogels die voorheen met name driehoeksmosselen aten zijn deels overgestapt op andere macrofauna. Vooralsnog is niet bekend in welke biomassa's die andere macrofauna aanwezig is.

Spiering. Spiering is een essentiële voedselbron voor veel visetende vogels. Duidelijk is dat de biomassa van spiering flink is afgenomen ten opzichte van de jaren '80. Daarvoor zijn diverse mogelijke oorzaken benoemd, zoals overbevissing en opwarming van het water. Onduidelijk is of en zo ja, hoe de 'oude situatie' met grote spieringbestanden kan worden hersteld.

Fytobenthos en perifyton. Voor zowel fyto­benthos als perifyton geldt dat vrijwel niets bekend is van de biomassa en de productie en evenmin is bekend in welke mate fyto­benthos en perifyton van belang zijn als voedselbron voor macrofaunasoorten.

In deze voedselwebstudie is de detritus pool sluitpost van het model, waardoor het effect dat fyto­benthos kan hebben op voedselwebrelaties hierin zit verdisconteerd. Het Markermeer kent van oudsher een voedselrijke bodem en de bodem is bovendien gedurende decennia door een hoge externe nutriëntenbelasting verder opgeladen. In dergelijke systemen kan fyto­benthos een belangrijke rol spelen in de nutriëntenkringloop. Mogelijk speelt fyto­benthos daarom een belangrijke rol, die een betere kwantificering behoeft.

De biomassa van het perifyton is meestal beperkt in vergelijking met de biomassa van de waterplanten waarop zij groeien. Toch kan voor veel macrofaunasoorten met name het perifyton (en niet de waterplanten waarop zij groeien) een belangrijke voedselbron vormen. Voor een voedselweb is meer kennis van de biomassa en productie van perifyton en de consumptie door macrofauna gewenst.

Resultaten van scenarioberekeningen

Om effecten via het voedselweb van mogelijke ingrepen in het systeem te voorspellen is een drietal scenario's opgesteld en doorgerekend. De scenarioberekeningen tonen dat het draaien aan knoppen via het voedselweb leidt tot veranderingen.

De scenario's zijn vrij extreem: het volledig stopzetten van alle visserij, een complete verandering van de fytoplankton­­samenstelling, of tweemaal zoveel begroeibaar areaal. Het is de vraag in hoeverre dergelijke ingrepen in de praktijk realiseerbaar zijn.

In geen van de scenario's wordt de oude toestand hersteld. Een toename van vissen (vooral visetende vissen) en vogels (vooral aalscholvers) wordt wel voorspeld door het voedselwebmodel, maar het

terugbrengen van in de jaren '80 aanwezige aantallen vogels of biomassa's vissen is met alleen veranderen van voedselrelaties (zoals gebeurt in een voedselwebmodel) niet te realiseren.

8.3 Aanzet tot handelingsperspectief

De uitgevoerde studie geeft geen eenduidig antwoord op de vraag welke ingrepen in ieder geval moeten worden genomen voor een verbetering van het ecologisch functioneren. Evenmin kan met de modelresultaten een kwantitatieve schatting worden gedaan van de effecten van eventueel te treffen maatregelen. Wel kan - met een slag om de arm - een indruk worden gegeven van mogelijk kansrijke ontwikkelingen. De onderstaande voorbeelden van mogelijk handelingsperspectief moeten daarom worden gezien als een eerste aanzet. Nadere uitwerking en eventueel onderzoek is in alle gevallen nodig. Voor het handelingsperspectief is onderscheid gemaakt in mogelijke ingrepen (met een uiteenlopend abstractie- en detailniveau), gewenste ontwikkelingen en mogelijke beleidskeuzes.

Mogelijke ingreep: vergroting van het begroeibaar areaal.

Het vergroten van begroeibaar areaal voor ondergedoken waterplanten betreft feitelijk al voorgenomen beleid: diverse KRW-maatregelen zijn gericht op het vergroten van het areaal land-waterovergangen en ondiep water. Daarnaast is in de autonome ontwikkeling al een uitbreiding van het waterplantenareaal zichtbaar. Het betreft wel met name areaal aan de relatief ondiepe Noord-Hollandse kant van het Markermeer. Er liggen dus vooral kansen voor nieuw areaal aan de Flevolandse zijde van het Markermeer. Te verwachten effecten van deze ingreep zijn in beginsel positief. Uit de voorspelling van het scenario 'verdubbeling waterplanten' komt naar voren dat in ieder geval de herbivore vogels hiervan profiteren. Effecten van het uitbreiden en verbeteren van habitat voor zoöplankton, diverse macrofaunasoorten, schuilende planktivore vis e.d. komen niet naar voren uit de berekeningen met het voedselwebmodel, maar dragen waarschijnlijk wel bij aan een verbetering van het ecologisch functioneren. Dit aspect vraagt nadere studie.

Mogelijke ingreep: gecontroleerde aanvoer van nutriënten.

Achterliggende gedachte bij deze ingreep is herstel van het nutriëntenevenwicht (N/P-ratio). Het doel is om groenalgen weer een belangrijker deel uit te laten maken van de algensamenstelling. Aan deze ingreep zitten wel haken en ogen: aanvoer van nutriënten gaat in tegen het vigerend beleid, leidt mogelijk tot eutrofiëring en is in dit geval vanuit KRW-oogpunt ongewenst en niet toegestaan. Wellicht is lokale verbetering van de toestand door gecontroleerde aanvoer van nutriënten wel mogelijk. Gedacht wordt aan het project Oostvaardersoevers, waarbij wordt gekeken naar de mogelijkheden en consequenties van wateruitwisseling tussen de voedselrijke Oostvaarderplassen en het nutriëntenarme Markermeer. Gezien het veel grotere volume van het Markermeer ten opzichte van de Oostvaarderplassen zal nutriëntenaanvoer naar verwachting hoogstens lokaal effect hebben.

Mogelijke ingreep: stopzetting visserij.

Een hoge visserijdruk heeft in het verleden waarschijnlijk bijgedragen aan een systeem waar minder visetende vogels aan hun voedselbehoefte kunnen voldoen, hetgeen heeft geleid tot een daling van de aantallen van diverse soorten. Stopzetting van de visserijdruk betekent echter niet dat het oude systeem zich zal herstellen. Uit de berekeningen met het scenario stopzetting visserij blijkt dat vooral aalscholvers hiervan profiteren. Vanuit maatschappelijk oogpunt zal die ontwikkeling waarschijnlijk niet onverdeeld positief worden ontvangen. Mogelijk zal opheffen van visserij ook leiden tot een verandering in lengteverdeling van vissen, in consumptie en in productie. Dit zijn zaken die niet kunnen worden voorspeld met de huidige voedselwebstudie, maar die mogelijk wel tot een verbetering van de voedselsituatie voor ook de ander visetende vogels kunnen leiden.

Gewenste ontwikkeling: uitbreiding van een gerichte monitoring.

Deze studie heeft (opnieuw) duidelijk gemaakt dat gegevens van mogelijk essentiële ecologische groepen in het ecosysteem goeddeels ontbreken. De belangrijkste voorbeelden hiervan zijn fyto-benthos, zoöplankton en macrofauna. Een goede, gerichte monitoring met aandacht voor periode, frequentie, locaties en methode zou leiden tot een dataset waarmee een model van het voedselweb van het Markermeer betrouwbaardere resultaten zou geven.

Gewenste ontwikkeling: verbetering van opslag van data en organisatie van ontsluiting van data.

Hoewel data van enkele essentiële groepen ontbreken (zie hierboven) zijn er wel degelijk heel veel data verzameld in het Markermeer. Helaas zijn deze data niet eenvoudig terug te vinden, omdat zij op veel verschillende plekken zijn opgeslagen. Daarnaast zijn de verzamelde data vaak niet op elkaar afgestemd (in periode en locatie bijvoorbeeld). Dat maakt gebruik in een studie als deze lastig, omdat veel (nauwkeurigheid verminderende) omrekeningen moeten plaatsvinden.

Een data-opslagsysteem waarin data eenvoudig zijn terug te vinden en makkelijk kunnen worden gedownload zou de uitvoering van een studie als deze makkelijker, sneller uitvoerbaar en misschien beter maken.

Mogelijke beleidskeuze: met rust laten.

Vastgesteld is dat het Markermeer vanaf het ontstaan zeer regelmatig geconfronteerd is met ingrepen en ontwikkelingen met grote invloed op het ecosysteem. Er is daarom in het Markermeer nooit sprake geweest van een stabiel ecosysteem. In plaats van het (met de beste bedoelingen) opnieuw uitvoeren van ingrijpende maatregelen kan ook worden overwogen om het systeem een poos (bijvoorbeeld 10 jaar) met rust te laten en in die periode te volgen hoe het Markermeer zich ontwikkelt. Momenteel is bijvoorbeeld een ontwikkeling naar meer waterplanten en daardoor meer herbivore vogelsoorten reeds gaande. Mogelijk zet deze ontwikkeling zich de komende jaren voort en komen daar nog meer positieve ontwikkelingen uit voort.

Mogelijke beleidskeuze: overwegen van aanpassen van de doelaantallen voor vogels.

Deze beleidsstudie leidt niet eenduidig tot de conclusie dat de Natura 2000-doelaantallen van visetende vissen als nonnetje en grote zaagbek en benthivore vogels als topper en kuifeend onbereikbaar zijn geworden. In beginsel is de productiviteit van het systeem niet zodanig afgenomen dat er voor deze vogelsoorten niet meer voldoende voedsel kan worden 'gegenereerd'. Wel maakt de studie duidelijk dat ingrepen niet op eenvoudige wijze (berekend met een voedselwebmodel) tot gewenste aantallen van betreffende vogelsoorten zullen leiden. Dat betekent overigens niet dat er niet gestreefd zou moeten worden naar een situatie waarin deze vogelsoorten wel een geschikte habitat met voldoende voedsel wordt geboden.

De wetenschap dat niet makkelijk kan worden teruggekeerd naar de 'oude situatie', waarin doelaantallen voor vogels worden gerealiseerd, in combinatie met de observaties dat veel vogels door de klimaatverandering niet geneigd zijn in het IJsselmeergebied te overwinteren kan aanleiding zijn om te overwegen om de doelaantallen aan te passen. Tegen een dergelijk besluit is veel weerstand te verwachten vanuit de samenleving (en vooral de natuurorganisaties). Ook de Europese Unie stelt strenge voorwaarden aan een dergelijke aanpassing. Daarom kan een dergelijke besluit niet lichtzinnig en niet zonder grondige onderbouwing worden genomen.

9 Referenties

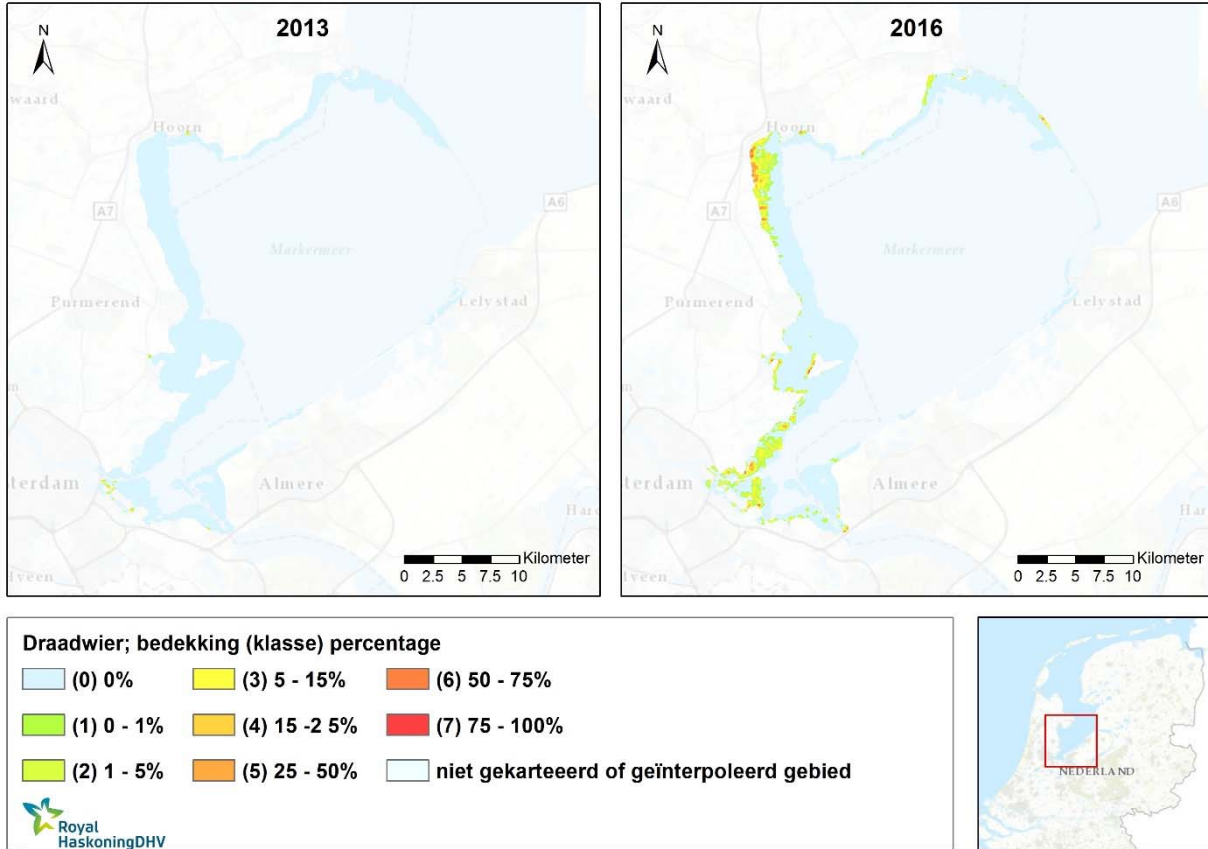
- 't Hoen, J., M. Scheffer, E. H. van Nes, and W. M. Mooij. 2012. Unraveling the Drivers of Ecosystem Shifts in two Large Lakes; a Systems Analysis.
- Auer, M. T., and R. P. Canale. 1982. Ecological Studies and Mathematical Modeling of Cladophora in Lake Huron: 3. The Dependence of Growth Rates on Internal Phosphorus Pool Size. *J. Great Lakes Res.* **8**: 93–99. doi:[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(82\)71947-1](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(82)71947-1)
- Barko, J. W. 1983. The growth of *Myriophyllum spicatum* L. in relation to selected characteristics of sediment and solution. *Aquat. Bot.* **15**: 91–103.
- Bernes, C., S. R. Carpenter, A. Gårdmark, P. Larsson, L. Persson, C. Skov, J. D. M. Speed, and E. Van Donk. 2015. What is the influence of a reduction of planktivorous and benthivorous fish on water quality in temperate eutrophic lakes? A systematic review. *Environ. Evid.* **4**: 7. doi:10.1186/s13750-015-0032-9
- Bij de Vaate, A. 1991. Distribution and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the lake IJsselmeer area (The Netherlands). *Oecologia* 40–50.
- Bij de Vaate, A. 2006. De quaggamossel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897), een nieuwe zoetwater mosselsoort voor Nederland. *Spirula* 143–144.
- Bij de Vaate, A., and E. A. Jansen. 2016. De dichtheid van driehoeks- en quaggamosselen in het Markermeer: resultaten van de kartering uitgevoerd in 2016.
- Brauer, V. S., M. Stomp, and J. Huisman. 2012. The Nutrient-Load Hypothesis: Patterns of Resource Limitation and Community Structure Driven by Competition for Nutrients and Light. *Am. Nat.* **179**: 721–740. doi:10.1086/665650
- Brinkmann, B. W., J. A. Vonk, S. A. M. van Beusekom, and others. 2018. Benthic hotspots in the pelagic zone: Light and phosphate availability alter aggregates of microalgae and suspended particles in a shallow turbid lake. *Limnol. Oceanogr.* **0**. doi:10.1002/lno.11062
- Buijse, A. D. 1992. Dynamics and exploitation of unstable percid populations. Universiteit Wageningen.
- Campbell, R. R., and J. F. Leatherland. 1980. Estimating Body Protein and Fat from Water Content in Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* **44**: 438–446. doi:10.2307/3807975
- Christensen, V., and C. J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. **172**: 109–139. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003
- Christensen, V., C. Walters, and D. Pauly. 2005. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fish. Centre, Univ. Br. Columbia, Vancouver, Canada ICLARM, Penang, Malaysia **12**.
- Cramp, S. 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: Waders to gulls, Oxford University Press.
- Cramp, S., K. E. L. Simmons editors, D. C. Brooks, and others. 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic: 3. Waders to gulls,.
- Cremona, F., A. Laas, L. Arvola, D. Pierson, P. Nöges, and T. Nöges. 2016. Numerical Exploration of the Planktonic to Benthic Primary Production Ratios in Lakes of the Baltic Sea Catchment. *Ecosystems* **19**: 1386–1400. doi:10.1007/s10021-016-0006-y
- Cremona, F., L. Tuvikene, J. Haberman, P. Nöges, and T. Nöges. 2018. Factors controlling the three-decade long rise in cyanobacteria biomass in a eutrophic shallow lake. *Sci. Total Environ.* **621**: 352–359. doi:<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.250>
- Deerenberg, C. M., and W. Dekker. 2009. Kennisvraag protocol voor spieringvisserij 2009. IMARES.
- Doef, R. W., and M. R. van Eerden. 1991. Watervegetatie in het IJsselmeer, Markermeer, Gouwzee en IJmeer 1981, 1983, 1985, 1987 en 1989 (inclusief Randmeren 1987 en 1989).
- Doef, R. W., A. J. M. Smits, and F. C. M. Kerkum. 1991. Water- en oeverplanten in het IJsselmeergebied (1987-1989).
- van Eerden, M. R., T. Piersma, and R. Lindeboom. 1993. Competitive food exploitation of smelt *Osmerus eperlanus* by great crested grebes *Podiceps cristatus* and perch *Perca fluviatilis* at Lake IJsselmeer, The Netherlands. *Oecologia* **93**: 463–474. doi:10.1007/BF00328953
- van Eerden, M. R., and B. Voslamber. 1995. Mass fishing by cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Lake IJsselmeer, the Netherlands: a recent and successful adaptation to a turbid environment. *Ardea* **83**: 199–212.
- Elsler, J. J., and B. L. Kimmel. 1986. Alteration of phytoplankton phosphorus status during enrichment experiments: implications for interpreting nutrient enrichment bioassay results. *Hydrobiologia* **133**: 217–222. doi:10.1007/BF00005593
- European Environment Agency. 2016. Distribution shifts of plant and animal species.

- Fritioff, A., L. Kautsky, and M. Greger. 2005. Influence of temperature and salinity on heavy metal uptake by submersed plants. *133*: 265–274. doi:10.1016/j.envpol.2004.05.036
- van der Geest, H. G., J. A. Vonk, and M. R. L. Ouboter. 2018. Reconstructie water- en stoffenbalans Markermeer 1976-2015.
- Haberman, J., E. Pihu, and A. Raukas. 2004. Lake Võrtsjärv, Estonian Encyclopaedia Publishers.
- Hecky, R. E., R. E. H. Smith, D. R. Barton, S. J. Guildford, W. D. Taylor, M. N. Charlton, and T. Howell. 2004. The nearshore phosphorus shunt: a consequence of ecosystem engineering by dreissenids in the Laurentian Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **61**: 1285–1293. doi:10.1139/f04-065
- Huisman, J., G. A. Codd, H. W. Paerl, B. W. Ibelings, J. M. H. Verspagen, and P. M. Visser. 2018. Cyanobacterial blooms. *Nat. Rev. Microbiol.* **16**: 471–483. doi:10.1038/s41579-018-0040-1
- Janse, J. H. 2005. Model studies on the eutrophication of shallow lakes and ditches. Wageningen Universiteit.
- Kirkwood, J. K. 1983. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.* **75**: 1–3. doi:https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90033-6
- Lammens, E. 1999. Het voedselweb van IJsselmeer en Markermeer: Veldgegevens, hypothesen, modellen en scenario's.
- Lantry, B. F., and R. O'Gorman. 2007. Drying Temperature Effects on Fish Dry Mass Measurement. *J. Great Lakes Res.* **33**: 606–616. doi:10.3394/0380-1330(2007)33[606:DTEOFD]2.0.CO;2
- de Leeuw, J. J., W. Dekker, and A. D. Buijse. 2008. Aiming at a moving target, a slow hand fails! 75 years of fisheries management in Lake IJsselmeer (the Netherlands). *J. Sea Res.* **60**: 21–31. doi:10.1016/j.seares.2008.03.005
- de Leeuw, J. J., and M. R. van Eerden. 1995. Duikeenden in het IJsselmeergebied herkomst, populatiestructuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze.
- LNV. 2009. Natura 2000-gebied Markermeer & IJmeer.
- Madenjian, C. P. 1995. Removal of algae by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in western Lake Erie: a bioenergetics approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**: 381–390. doi:10.1139/f95-040
- Mathiasson, S. 1973. A moulting population of non-breeding Mute Swans with special reference to flight feather moult, feeding ecology and habitat selection. *Wildfowl* **24**: 43–63.
- Ministerie I&M. 2015. Stroomgebiedbeheerplan Rijn 2016-2021.
- Ministerie I&M. 2017. Factsheets KRW.
- Ministerie van LNV. 2006. Natura 2000 doelendocument.
- Mur, L. R., M. J. van Hezewijk, and P. M. Visser. 1990. Fytoplankton Markermeer.
- Nielsen, S. L., and K. Sand-Jensen. 1991. Variation in growth rates of submerged rooted macrophytes. *Aquat. Bot.* **39**: 109–120. doi:https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90026-2
- Noordhuis, R. 2009. Tweekleppigen in IJsselmeer en Markermeer, 2006-2008.
- Noordhuis, R. 2010. Ecosysteem IJsselmeergebied : nog altijd in ontwikkeling.
- Noordhuis, R. 2015. Trends en ontwikkelingen in ecologie en draagkracht voor Tafelend en Brilduiker in de Veluwerandmeren.
- Noordhuis, R., S. Groot, M. Dionisio Pires, and M. Maarse. 2014. Wetenschappelijk eindadvies ANT-IJsselmeergebied.
- Noordhuis, R., and E.-J. Houwing. 2003. Afname van de Driehoeksmossel in het Markermeer.
- Noordhuis, R., H. H. Reeders, and A. de Vaate. 1992. Filtration rate and pseudofaeces production in zebra mussels and their application in water quality management. *The Zebra Mussel Dreissena Polymorpha* **4**: 101–114.
- van Overzee, H. M. J., I. Boois, M. de graaf, and others. 2013. Toestand vis en visserij in de zoete Rijkswateren. Deel II: Methoden.
- Passarge, J., S. Hol, M. Escher, and J. Huisman. 2006. Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? *Ecol. Monogr.* **76**: 57–72. doi:10.1890/04-1824
- Pentecost, A. 1984. The growth of *Chara globularis* and its relationship to calcium carbonate deposition in Malham Tarn. *F. Stud.* **6**: 53–58.
- Platteeuw, M. 1985. voedsel-ecologie van de grote- (mergus merganser) en de middelste zaagbek (mergus serrator) in het IJsselmeergebied 1979/1980 en 1980/1981.
- Poepperl, R. 2003. A Quantitative Food Web Model for the Macroinvertebrate Community of a Northern German Lowland Stream. *Int. Rev. Hydrobiol.* **88**: 433–452. doi:10.1002/iroh.200310666
- van Riel, M. C., P. F. M. Verdonschot, and D. D. Dekkers. 2018. De bodemfauna van het Markermeer

- Markermeer bodemfaunakaractering 2016 en MWTL-analyse.
 van Roomen, M., M. Hornman, S. Flink, T. Langendoen, E. Van Winden, S. Nagy, and C. Van Turnhout. 2012. Flyway-trends for waterbird species important in lakes IJsselmeer and Markermeer.
- RWS. 2017. Natura 2000 Beheerplan IJsselmeergebied 2017 - 2023.
- van der Sluis, M. T., N. S. H. Tien, A. B. Griffioen, O. A. van Keeken, E. van Os-Koomen, K. E. van de Wolfshaar, and J. A. M. Wiegerinck. 2018. Toestand vis en visserij in de zoete Rijkswateren 2016 : Deel II: Methoden. Wageningen Marine Research.
- van der Sluis, M. T., N. S. H. Tien, A. B. Griffioen, O. A. van Keeken, E. van Os-Koomen, K. E. van de Wolfshaar, J. A. M. Wiegerinck, and M. Lohman. 2016. Toestand vis en visserij in de zoete Rijkswateren. Deel II: Data.
- Southern, H. N. 1986. The Birds of the Western Palearctic. Vol. IV. Terns to Woodpeckers, JSTOR.
- SOVON. 2018. Vogel Atlas van Nederland, 2013th–2015th ed. J. Altenburg, H. Van Diek, F. Hustings, and K. Koffijberg [eds.]. Kosmos.
- STOWA. 2012. Referenties en maatlatten voor natuurlijke watertypen voor de kaderrichtlijn water 2015-2021.
- Tansley, A. G. 1993. An introduction to plant ecology, Discovery Publishing House.
- Teurlincx, S., M. Velthuis, D. Seroka, L. Govaert, E. van Donk, D. B. Van de Waal, and S. A. J. Declerck. 2017. Species sorting and stoichiometric plasticity control community C:P ratio of first-order aquatic consumers P. Jeyasingh [ed.]. *Ecol. Lett.* **20**: 751–760. doi:10.1111/ele.12773
- van der Velde, G., S. Rajagopal, and A. de Vaate. 2010. From zebra musselsto quagga mussels: An introduction to the greissenidae. *Ned. Tijdschr. Tandheelkd.*
- Velthuis, M., E. van Deelen, E. van Donk, P. Zhang, and E. S. Bakker. 2017. Impact of Temperature and Nutrients on Carbon: Nutrient Tissue Stoichiometry of Submerged Aquatic Plants: An Experiment and Meta-Analysis. *Front. Plant Sci.* **8**: 655. doi:10.3389/fpls.2017.00655
- van de Ven, C., and F. Visser. 2016. Resultaten IJssel- en Markermeer enquête (IJMME2016).
- van de Ven, P. 2011. Our common tern in Lake IJsselmeer. Wageningen University.
- Verhoeven, J. T. A. 1980. The ecology of Ruppia-dominated communities in western Europe. III. Aspects of production, consumption and decomposition. *Aquat. Bot.* **8**: 209–253. doi:https://doi.org/10.1016/0304-3770(80)90053-4
- Voslamber, B. 1988. Visplaatskeuze, foerageerwijze en voedselkeuze van Aalscholvers *Phalacrocorax carbo* in het Usselmeergebied in 1982. *Flevoverichten*
- Willemsen, J. 1977. Population Dynamics of Percids in Lake IJssel and some Smaller Lakes in The Netherlands. *J. Fish. Res. Board Canada* **34**: 1710–1719. doi:10.1139/f77-236
- van Zuidam, B. G., and E. T. H. M. Peeters. 2015. Wave forces limit the establishment of submerged macrophytes in large shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.* **60**: 1536–1549. doi:10.1002/lno.10115
- Zwart, Ij., and L. Jans. 2006. Watermanagers IJsselmeergebied bezoeken referentiegebied Lake Peipsi. H2O



Bijlage A Kartering draadwier



Bijlage A **Bedekkingspercentage draadwier in het Markermeer.** Vergelijking tussen de waterplantenkartering voor draadwier tussen 2013 en 2016 (deel uitmakend van referentieperiode "huidig").

Bijlage B Consumptie, sedimentatie, diëten en relatieve biomassaveranderingen bij scenario's

Tabel 1: Consumptiesnelheden in g/m²/jaar behorende bij de scenarioanalyses.

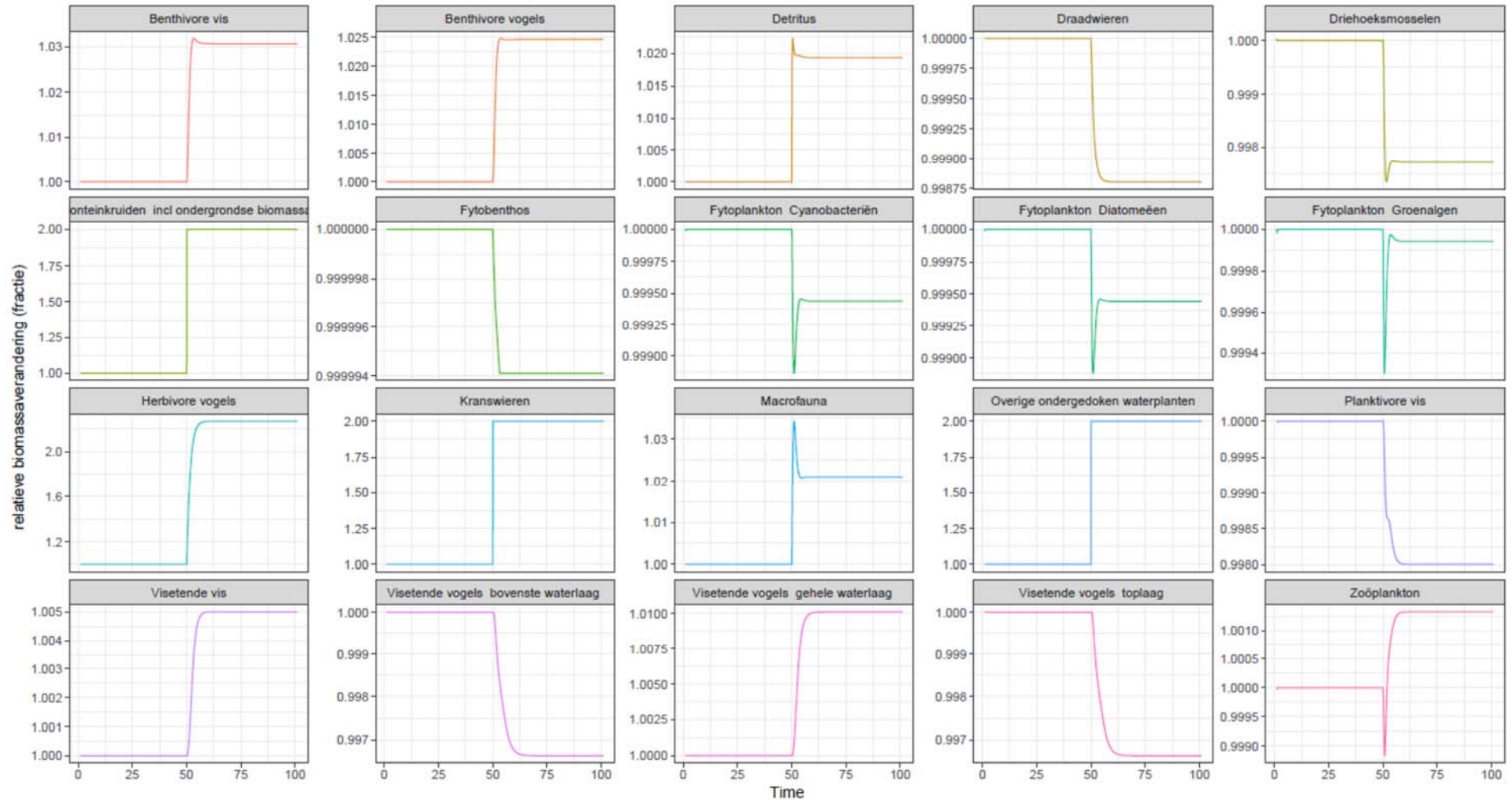
#	Van	Naar	Dubbele planten	Fytoplankton 80's	Geen visserij
1	Cyanobacteriën	Zoöplankton	7.9685	3.6447	8.7377
2	Cyanobacteriën	Mosselen	49.077	25.158	48.982
3	Cyanobacteriën	Macrofauna	10.811	4.9862	10.763
4	Groenalgen	Zoöplankton	7.7968	12.142	8.5259
5	Groenalgen	Mosselen	48.02	83.811	47.795
6	Groenalgen	Macrofauna	5.2666	8.2704	5.229
7	Diatomeën	Zoöplankton	0.2076	0.9995	0.2276
8	Diatomeën	Mosselen	1.2786	6.8992	1.2761
9	Diatomeën	Macrofauna	0.283	1.374	0.2818
10	Draadwieren	Herbivore vogels	0.0079	0.0045	0.0045
11	Kranswieren	Herbivore vogels	1.3625	0.4964	0.4964
12	Fonteinkruiden	Herbivore vogels	3.2176	1.5627	1.5627
13	Overige waterplanten	Herbivore vogels	0.4609	0.1625	0.1625
14	Zoöplankton	Planktivore vis	3.98	4.3454	3.6183
15	Mosselen	Benthivore vis	1.0422	1.129	1.0573
16	Mosselen	Benthivore vogels	1.5783	1.8283	1.5397
17	Macrofauna	Benthivore vis	3.958	3.195	3.9121
18	Macrofauna	Benthivore vogels	2.8422	2.4533	2.7014
19	Planktivore vis	Visetende vis	0.5992	0.6684	0.9263
20	Planktivore vis	Visetende vogels (heel)	0.0917	0.1044	0.0854
21	Planktivore vis	Visetende vogels (top)	0.0356	0.0421	0.0303
22	Planktivore vis	Visetende vogels (boven)	0.0039	0.0047	0.0034
23	Benthivore vis	Visetende vis	0.1277	0.1129	0.2157
24	Benthivore vis	Visetende vogels (heel)	0.0261	0.0236	0.0266
25	Visetende vis	Visetende vis	0.0311	0.0343	0.0857
26	Visetende vis	Visetende vogels (heel)	0.0192	0.0216	0.0318
27	Visetende vis	Visetende vogels (top)	0.0016	0.0019	0.0025
28	Visetende vis	Visetende vogels (boven)	0.0002	0.0002	0.0003
29	Detritus	Macrofauna	41.762	35.89	40.083

Tabel 2: Sedimentatiesnelheden in g/m²/jaar behorende bij de scenarioanalyses.

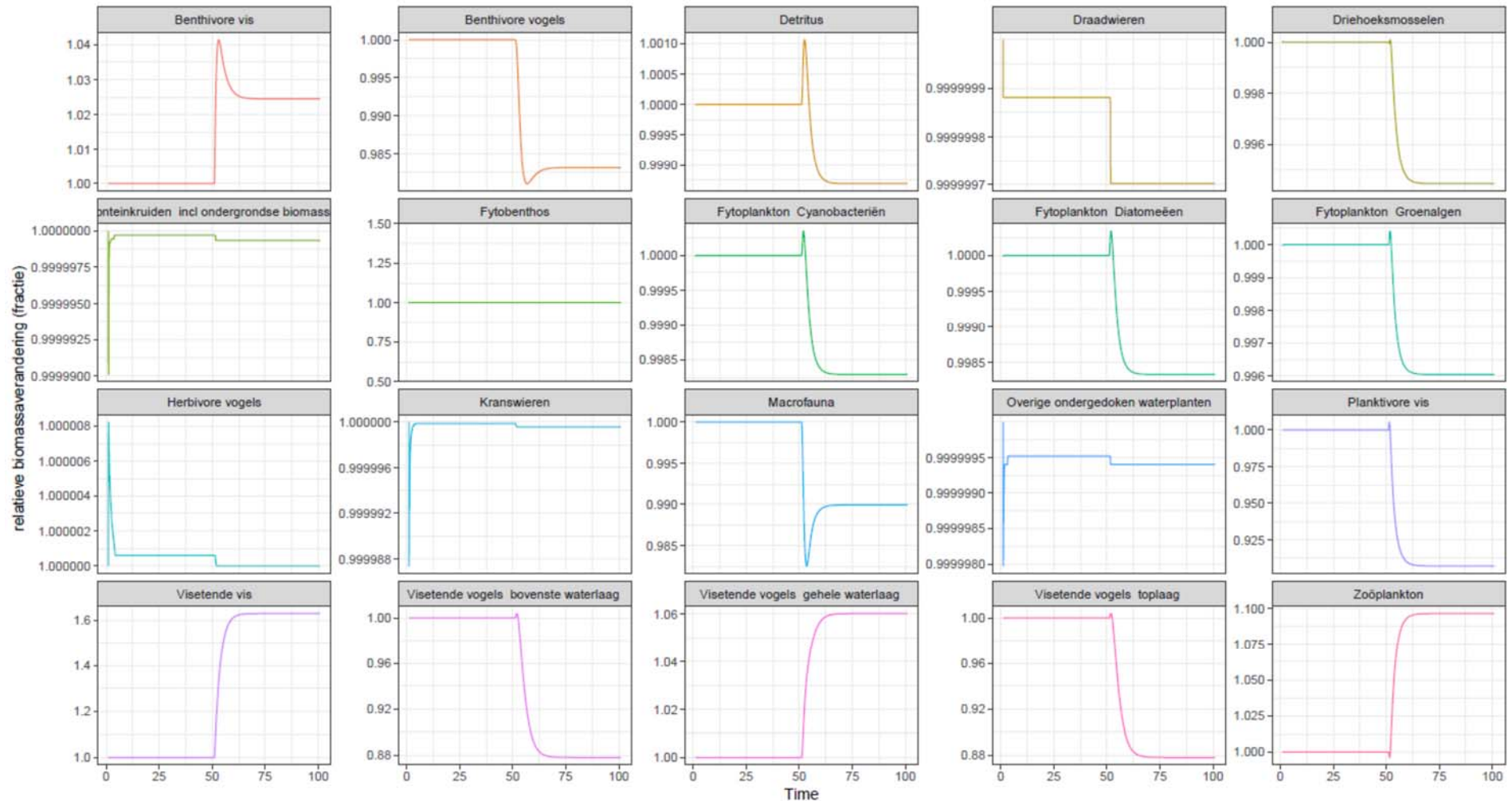
#	Van	Naar	Dubbele planten	Fytoplankton 80's	Geen visserij
1	Cyanobacteriën	detritus	135.74	33.738	134.99
2	Groenalgen	detritus	38.575	101.33	37.913
3	Diatomeëen	detritus	3.6457	35.729	3.6262
4	Fytobenthos	detritus	1E-06	1E-06	1E-06
5	Draadwieren	detritus	2.9031	2.9082	2.9082
6	Kranswieren	detritus	3.9061	1.9453	1.9453
7	Fonteinkruiden	detritus	31.94	15.41	15.41
8	Overige waterplanten	detritus	5.0023	2.506	2.506
9	Zoöplankton	detritus	3.2038	3.3882	4.0399
10	Mosselen	detritus	59.148	69.677	58.933
11	Macrofauna	detritus	11.698	10.146	11.255
12	Herbivore vogels	detritus	1.1006	0.4853	0.4853
13	Planktivore vis	detritus	0.8543	0.9445	0.5237
14	Benthivore vis	detritus	1.8179	1.5667	1.7463
15	Benthivore vogels	detritus	0.8998	0.8716	0.8633
16	Visetende vis	detritus	0.1626	0.179	0.2396
17	Visetende vogels (heel)	detritus	0.0327	0.0357	0.0343
18	Visetende vogels (top)	detritus	0.0088	0.0104	0.0077
19	Visetende vogels (boven)	detritus	0.0009	0.0011	0.0008

Tabel 3: Visserijvangsten in g/m²/jaar behorende bij de scenarioanalyses.

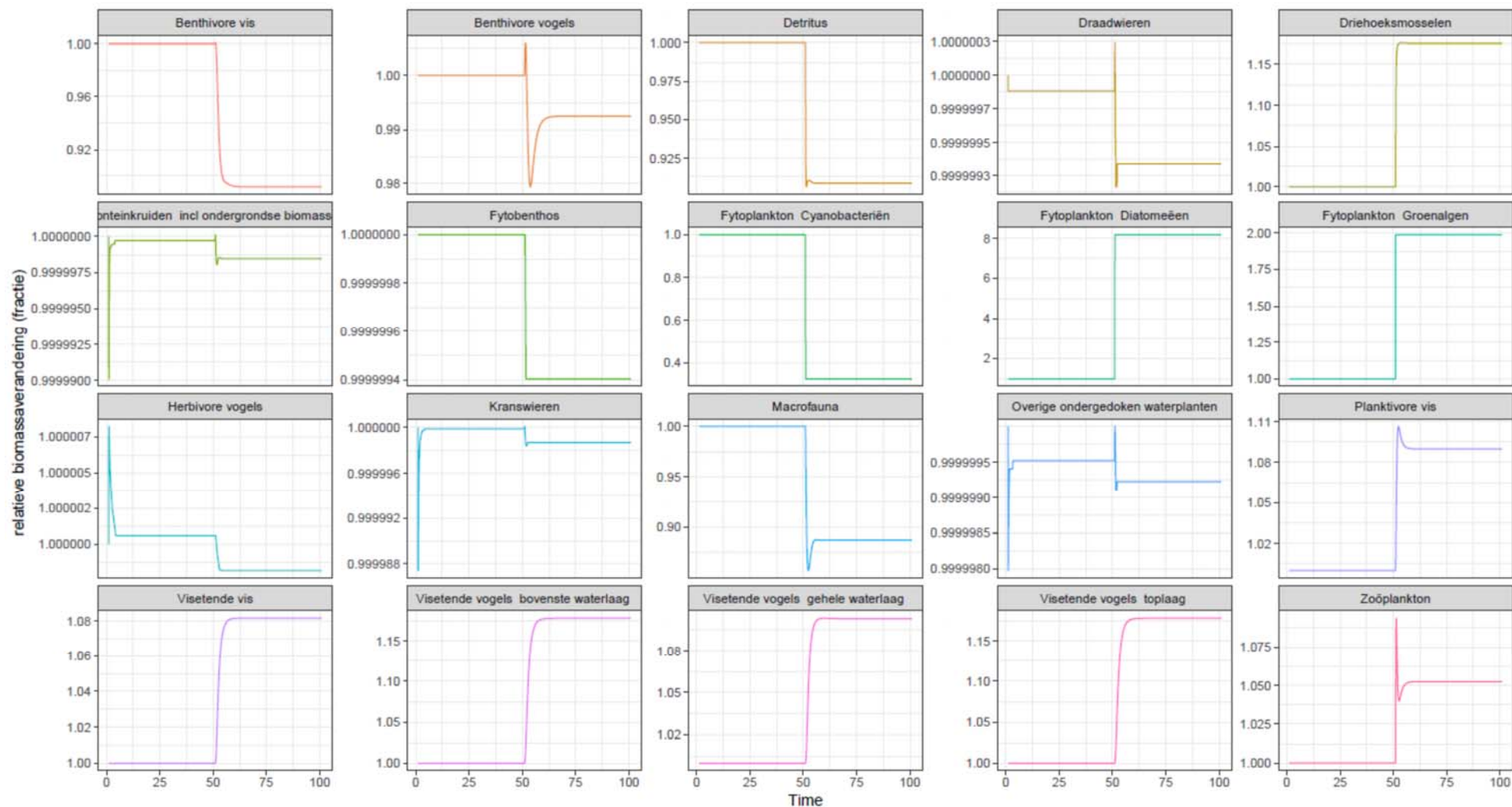
#	Van	Naar	huidig	'80s	Dubbele planten	Fytoplankton 80's	Geen visserij
1	Planktivore vis	Visserij	0.0223	0.2521	0.0223	0.0223	0
2	Benthivore vis	Visserij	0.0513	0.0648	0.0513	0.0513	0
3	Visetende vis	Visserij	0.0483	0.0837	0.0483	0.0483	0



Figuur 1: Relatieve veranderingen in alle voedselweb componenten onder het scenario van het verdubbelen van de vegetatie. Waardes geven relatieve verandering in biomassa weer ten opzichte van het startpunt van de simulatie (Ecopath model huidige situatie). De eerste 50 jaar laten de stabiliteit van het huidige model zien en na 50 jaar wordt het scenario ingezet en voor 50 jaar gevolgd.



Figuur 2: Relatieve veranderingen in alle voedselweb componenten onder het scenario van het stopzetten van de visserijdruk. Waardes geven relatieve verandering in biomassa weer ten opzichte van het startpunt van de simulatie (Ecopath model huidige situatie). De eerste 50 jaar laten de stabiliteit van het huidige model zien en na 50 jaar wordt het scenario ingezet en voor 50 jaar gevolgd.



Figuur 3: Relatieve veranderingen in alle voedselweb componenten onder het scenario van de verandering van de fytoplanktensamenstelling. Waardes geven relatieve verandering in biomassa weer ten opzichte van het startpunt van de simulatie (Ecopath model huidige situatie). De eerste 50 jaar laten de stabiliteit van het huidige model zien en na 50 jaar wordt het scenario ingezet en voor 50 jaar gevolgd.