

## Effecten van temperatuurtoename op de grote wateren

Een literatuurstudie met data-overzicht



# Effecten van temperatuurtoename op de grote wateren

## Een literatuurstudie met data-overzicht

### Auteur(s)

Ruurd Noordhuis

Luuk van der Heijden

Anniek de Jong

## Effecten van temperatuurotoename op de grote wateren

Een literatuurstudie met data-overzicht



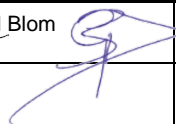
<b>Opdrachtgever</b>	Rijkswaterstaat Water, Verkeer en Leefomgeving
<b>Contactpersoon</b>	Marieke de Lange
<b>Referenties</b>	n.v.t.
<b>Trefwoorden</b>	Klimaatverandering, opwarming, temperatuur, grote wateren, voedselweb

### Documentgegevens

<b>Versie</b>	0.1
<b>Datum</b>	05-01-2021
<b>Projectnummer</b>	11205270-005
<b>Document ID</b>	11205270-005-ZWS-0003
<b>Pagina's</b>	116
<b>Classificatie</b>	
<b>Status</b>	definitief

### Auteur(s)

	Ruurd Noordhuis	
	Luuk van der Heijden	
	Anniek de Jong	

Doc. Versie	Auteur	Controle	Akkoord	Publicatie
0.1	Ruurd Noordhuis 	Miguel Dionisio Pires 	Gerard Blom 	



# Samenvatting

Deze studie is een analyse van de effecten en mogelijke effecten van opwarming op de Nederlandse grote wateren op basis van internationale literatuur en datareeksen van Rijkswaterstaat en het KNMI. Daarbij stonden drie vragen centraal: 1) Wat zijn de effecten op voedselweb en soortgroepen, 2) hoe is de relatie met andere stressoren en 3) wat zijn de gevolgen voor de KRW en Natura 2000 beoordeling. Bij de beantwoording van de eerste vraag is onderscheid gemaakt tussen de vier hoofdwatersystemen Waddenzee, Zuidwestelijke Delta, Rivierengebied en IJsselmeergebied.

Uit de studie komt naar voren dat opwarming van het water in alle vier hoofdwatersystemen aantoonbaar is. De orde van grootte van die opwarming is vergelijkbaar met de opwarming van de lucht en was even als deze sinds 1980 tot nu toe het grootst in het voorjaar. Er zijn enkele aanwijzingen voor een respons van aquatische organismen in de zin van vervroegde ontwikkeling in het seizoen, maar in het algemeen is dit met behulp van de reguliere monitoringsprogramma's moeilijk vast te stellen. Ook zijn bottom-up effecten sterk verweven met de gevolgen van afname van de voedselrijkdom van het water en ook de verbetering van de luchtkwaliteit (afnemende verzuring). In de rivieren is er ook sprake van sterke interactie met opwarming door koelwaterlozingen, en mogelijk in de toekomst afkoeling door warmtewinning.

Effecten in de hogere regionen van het voedselweb zijn verweven met effecten van veranderingen in inrichting en gebruik, zoals veranderingen in visserijdruk en de opmars van exoten. Wel zijn noordwaartse verschuivingen geconstateerd van de verspreidingsgebieden van vissen en watervogelsoorten, die kunnen resulteren in positieve of negatieve trends in aantallen. Bij noordelijke soorten kan afname in Nederland negatief effect hebben op de staat van instandhouding.

Omdat verschillende aspecten van verbetering van lucht- en waterkwaliteit hun voltooiing naderen, zullen de effecten van opwarming in de toekomst duidelijker worden. In hoofdstuk 8 worden aanbevelingen gedaan voor aanpassingen in de meetnetten om deze veranderingen beter te registreren, met het oog op de effectiviteit van maatregelen die de weerstand van de grote wateren tegen deze drukfactor kunnen vergroten.

# Inhoud

	<b>Samenvatting</b>	<b>4</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>8</b>
1.1	Doel van deze studie	8
<b>2</b>	<b>Opzet van de studie</b>	<b>9</b>
<b>3</b>	<b>Temperatuurverhoging in Nederland</b>	<b>11</b>
3.1	Luchttemperatuur	11
3.2	Van lucht naar water	12
3.3	Extreme weersomstandigheden	17
3.4	Gebiedsomschrijving en temperatuurveranderingen	19
3.4.1	De Waddenzee (incl. Eems-Dollard)	19
3.4.2	De zuidwestelijke Delta	20
3.4.3	Het Rivierengebied	22
3.4.4	Het IJsselmeergebied	23
<b>4</b>	<b>Effecten van temperatuurstijging op aquatische gemeenschappen en voedselwebben</b>	<b>26</b>
4.1	Effecten op de beschikbaarheid van zuurstof, nutriënten e.d.	26
4.1.1	Zuurstof	26
4.1.2	Koolstof en zuurgraad	28
4.1.3	Fosfor	29
4.1.4	Stikstof	29
4.1.5	Zwavel	30
4.1.6	Chloride	30
4.2	Effecten van temperatuurstijging op primaire productie	31
4.2.1	Waddenzee	32
4.2.1.1	Fytoplankton	33
4.2.1.2	Microfytobenthos	33
4.2.1.3	Macroalgen en zeegrassen	34
4.2.2	Zuidwestelijke Delta	34
4.2.2.1	Fytoplankton	34
4.2.2.2	Hogere planten	35
4.2.3	Rivieren en meren	35
4.2.3.1	Fytoplankton	35
4.2.3.2	Waterplanten	37
4.2.4	IJsselmeergebied	38
4.2.4.1	Fytoplankton	38
4.2.4.2	Waterplanten	40
4.3	Effecten van temperatuurstijging op zoöplankton	40
4.4	Effecten van temperatuurstijging macrofauna	42
4.4.1	Waddenzee	42
4.4.2	Zuidwestelijke Delta	44
4.4.3	Rivieren en meren	45

4.4.4	IJsselmeergebied	46
4.5	Effecten van temperatuurstijging op vissen	47
4.5.1	Waddenzee	47
4.5.2	Zuidwestelijke Delta	50
4.5.3	Rivieren en meren	51
4.5.4	IJsselmeergebied	52
4.6	Effecten van temperatuurstijging op vogels	54
4.6.1	Waddenzee	54
4.6.1.1	Voedselbeschikbaarheid	55
4.6.1.2	Energiebehoefte	56
4.6.1.3	Verspreiding	57
4.6.2	Zuidwestelijke Delta	58
4.6.3	Rivierengebied	60
4.6.4	IJsselmeer en Markermeer	62
4.7	Effecten van temperatuurstijging op zoogdieren	63
4.7.1	Waddenzee	63
4.7.2	Zuidwestelijke Delta	64
4.7.3	IJsselmeergebied	64
<b>5</b>	<b>Relaties met andere stressoren</b>	<b>65</b>
5.1	Invloed van overige aspecten van klimaatverandering	65
5.2	Andere oorzaken van temperatuurverandering	66
5.2.1	Koelwaterlozingen	66
5.2.2	Warmte onttrekking	69
5.3	Waterkwaliteit: eutrofiëring, algenbloei en zwevend stof	70
5.3.1	Eutrofiëring en algenbloei	70
5.3.2	Zwevend stof, zuurgraad en mineralisatie	70
5.4	Inrichting, gebruik en beheer	74
5.4.1	Inrichting; waterdiepte en beschaduwning	74
5.4.2	Waterbalans	74
5.4.3	Visserij	75
5.4.4	Exoten	75
<b>6</b>	<b>Gevolgen voor KRW en N2000 beoordeling</b>	<b>76</b>
6.1	KRW beoordeling	76
6.1.1	Ondersteunende parameters	76
6.1.2	Maatlatscores	76
6.1.2.1	Fytoplankton	76
6.1.2.2	Overige waterflora	77
6.1.2.3	Macrofauna	77
6.1.2.4	Vis	77
6.2	Natura 2000	78
<b>7</b>	<b>Synthese</b>	<b>79</b>
7.1	Algemene conclusies abiotiek en ecosysteem	79
7.1.1	Hydrologie en hydrofysica	80
7.1.2	Chemie en biochemie	80
7.1.3	Primaire productie door fytoplankton	80

7.2	Effecten op soorten en voedselwebrelaties	81
7.2.1	Macro-algen en hogere planten	81
7.2.2	Ongewervelden	81
7.2.3	Vis	82
7.2.4	Vogels en zoogdieren	82
7.3	Relaties met andere drukfactoren	83
7.3.1	Temperatuurverandering door andere aspecten van klimaatverandering	83
7.3.2	Andere oorzaken van verandering watertemperatuur	83
7.3.3	Andere aspecten van waterkwaliteit	83
7.3.4	Inrichting, beheer en gebruik	84
7.4	Effecten op KRW en Natura 2000 doelen	84
7.5	Samenvatting per hoofdwatersysteem	85
7.5.1	Waddenzee	85
7.5.2	Zuidwestelijke delta	85
7.5.3	Rivierengebied	86
7.5.4	IJsselmeergebied	87
<b>8</b>	<b>Kennisleemtes: beperkingen van de meetnetten en aanbevelingen</b>	<b>88</b>
8.1	Voortgang van opwarming in relatie tot andere drukfactoren	88
8.2	Beperkingen van de meetnetten	88
8.3	Aanbevelingen onderzoek en monitoring	90
8.3.1	Voedselwebstudies	90
8.3.2	Parameters	91
8.3.3	Meetfrequentie en locaties	91
8.3.4	Extreme events	91
8.3.5	Analyse	91
<b>9</b>	<b>Referenties</b>	<b>92</b>

# 1 Inleiding

In het kader van de Programmatische Aanpak Grote Wateren (PAGW), wordt gewerkt aan een kennisbasis ter ondersteuning bij de uitvoering van circa 33 maatregelen, die moeten leiden tot toekomstbestendige grote wateren waar hoogwaardige natuur samengaat met een duurzame economie. Om dat te bereiken is kennis nodig over de manier waarop duurzame watersystemen functioneren, over de positie van onze wateren ten opzichte van dit streefbeeld en over de drukfactoren die deze afstand veroorzaken. Deze kennis wordt gebruikt door waterbeheerders bij het verkennen, onderbouwen en plannen van maatregelen om de ecologie van Nederlandse grote wateren robuust en veerkrachtig te maken en bij het opzetten van programma's voor monitoring en evaluatie van deze maatregelen. Eén van de drukfactoren waarover kennis nodig is betreft klimaatverandering. Eerder werd ter bevordering van deze kennis de klimaatscan uitgevoerd (Noordhuis *et al.* 2020) en het klimaatkompas ontwikkeld (de Rijk *et al.* 2019) met een handleiding (de Rijk *et al.* 2020). De studie die in dit document wordt gepresenteerd is een uitgebreide literatuur survey over de effecten van de opwarming zelf op de waterkwaliteit en ecologie in de grote wateren.

Temperatuur heeft een belangrijke en sturende functie in het ecosysteem. Door de klimaatverandering wordt de temperatuur op aarde hoger. Verschillende klimaatmodellen voorspellen voor de 21<sup>e</sup> eeuw een doorgaande toename van de temperatuur op aarde (Myhre *et al.* 2013; IPCC 2019). Door een verhoging van de temperatuur vinden er veel verschuivingen plaats in het ecosysteem, wat gevolgen kan hebben op de levensgemeenschappen. Zo beïnvloedt temperatuur de beschikbaarheid van nutriënten, groei en productie, gedrag, interacties en de levenscyclus van soorten.

Inzicht in de manier waarop temperatuuroptoe name uitwerkt op de waterkwaliteit en ecologie van de grote wateren is van groot belang voor het beheer van deze wateren, omdat het kan leiden tot een efficiëntere combinatie van maatregelen en beheer. Voor de PAGW is het ook van belang te weten hoe de effecten van temperatuurverhoging samenhangen met die van andere drukfactoren zoals afnemende voedselrijkdom en gebruik. Kennis van effecten op soorten is onder meer belangrijk voor de beheersplancyclus van Natura 2000, omdat de opwarming effect kan hebben op de staat van instandhouding en de haalbaarheid van doelen.

## 1.1 Doel van deze studie

Het doel van deze studie is het geven van een overzicht van de manier waarop opwarming van het water effect kan hebben, en inmiddels heeft gehad, op de ecosystemen van de Nederlandse grote wateren, met behulp van internationale literatuur en monitoringsdata. Het betreft effecten op het voedselweb, interacties met andere drukfactoren en de gevolgen voor KRW en Natura 2000 doelen. Hier wordt specifiek aandacht besteed aan de vier hoofdwatersystemen; de Waddenzee, de Zuidwestelijke Delta, het Rivierengebied en het IJsselmeergebied.



## 2 Opzet van de studie

De basis van deze studie is literatuuronderzoek. Dit onderzoek is uitgevoerd door Deltares in samenwerking met het experts van het NIOO (Dr. Lisette de Senerpont Domis), Sovon Vogelonderzoek Nederland (Dr. Chris van Turnhout), NIOZ (Prof. Katja Philippart) en de Universiteit van Hamburg (Prof. Myron Peck). Het inzicht is verkregen door het bestuderen van internationale literatuur (peer reviewed) en Nederlandse rapporten (grijze literatuur). Hierbij is onder meer gebruik gemaakt van het literatuursysteem Mendeley en Google Scholar, met behulp van een grote variatie aan zoektermen. Het gaat om: studies die observaties rapporteren, studies gebaseerd op voorspellingsmodellen maar ook publicaties die experimentele resultaten presenteren. De selectie is zodanig dat beschreven omstandigheden of causale relaties van toepassing zijn op de ecosystemen van de Nederlandse grote wateren. De focus ligt bij de PAGW-wateren zoals die in de KlimaatScan (Noordhuis et al. 2019) zijn beschreven; de Waddenzee incl. Eems Dollard, de zuidwestelijke Delta, het Rivierengebied en het IJsselmeergebied. Door verschillende fysieke eigenschappen reageren deze hoofdwatersystemen ieder op een andere manier op temperatuurstijging.

De bevindingen vanuit de literatuurstudie zijn aangevuld met monitoringsdata van Rijkswaterstaat en het KNMI om te presenteren in hoeverre de beschreven processen ook daadwerkelijk in de grote wateren plaatsvinden. Dit betreft vooral de lucht- en watertemperatuur zelf en de basis van het voedselweb.

De focus van de literatuurstudie en de data-analyse ligt op het aquatische deel van de voedselwebben en is verder verfijnd door de volgende drie vragen:

Vraag 1:

Wat is het effect van temperatuurstijging en extreme events op aanwezigheid soorten, functionele groepen en voedselweb relaties?

Bij de beantwoording van deze vraag komen in de volgende onderwerpen aan bod:

- Effecten op de fysisch-chemische processen
- Effecten op de primaire productie (m.n. algen – waterplanten) en voedselweb-relaties
- Groei, voortplanting en sterfte van organismen, habitatgeschiktheid
- Seizoensopbouw, timing en mismatching (sturing eileg, ontkieming, trek, etc. via temperatuur versus daglengte); vertaling droge voorbeelden naar water?
- Areaalverschuivingen; STI en CTI (Species – en Community Temperature Index), opmars van exoten
- Vliegroutes van trekvogels, zwem- en trekgedrag van vissen
- Incidenten, denk aan sterfte door opwarming (zuurstof gerelateerd) of slechtere broedval bij mosselen na zachte winters
- Effecten via afname van vorst en ijsbedekking (wakken)

Vraag 2:

Kan dit effect onderscheiden worden van andere factoren en stressoren, hoe verhoudt het zich tot en natuurlijke fluctuatie en hoe groot is dit effect vergeleken met andere stressoren, zoals veranderingen in waterkwaliteit, inrichting en gebruik?

De volgende aspecten werden onderzocht:

- Effecten van andere aspecten van klimaatverandering op de temperatuur.
- Er wordt gekeken naar andere drivers die temperatuur kunnen veranderen, zoals koelwaterlozingen of het lokaal oogsten van warmte.
- Interacties met andere drukfactoren op de waterkwaliteit; te denken aan de afnemende voedselrijkdom en de afname van zwevend stof in de rivieren
- Verhouding tot veranderingen in beheer en gebruik.

Vraag 3:

Heeft dat een gevolg voor de KRW en N2000 beoordeling?

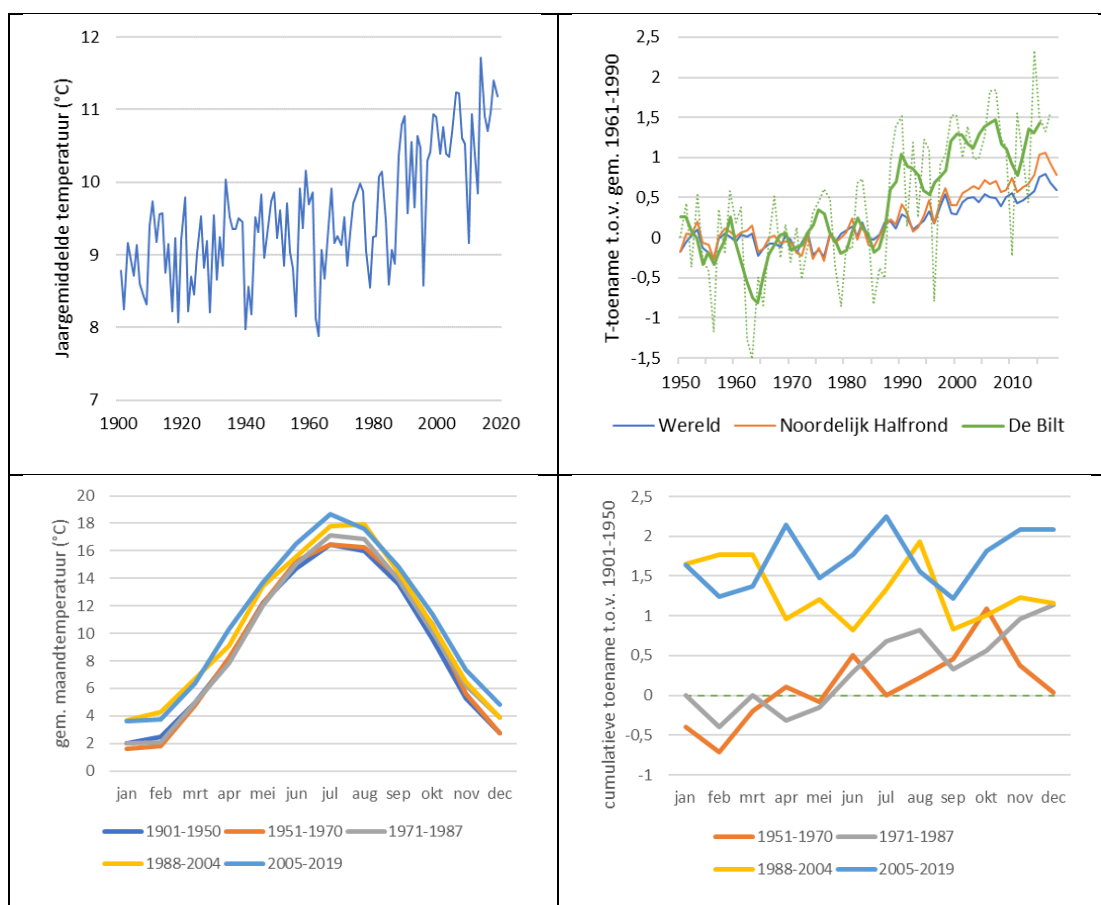
Met de volgende sub-vragen:

- KRW: effecten op maatlatscores vanuit waterkwaliteit en soorten; is de maatlat gevoelig genoeg om klimaat gebonden veranderingen in kaart te brengen?
- Natura 2000: wat zijn de mogelijke effecten op instandhoudingsdoelen van soorten en habitats in Nederland? Kunnen soorten verdwijnen of hun doel niet halen als gevolg van klimaatverandering?

# 3 Temperatuurverhoging in Nederland

## 3.1 Luchttemperatuur

In Nederland steeg tussen 1901 en 2013 het jaargemiddelde van de luchttemperatuur met 1.8°C (de Bilt), waarvan een toename van 1.4°C plaats vond tussen 1951 en 2013 (KNMI 2014). De afgelopen jaren is de gemiddelde jaartemperatuur verder gestegen (Figuur 3.1; [www.knmi.nl](http://www.knmi.nl)). De gemiddelde wereldwijde temperatuur steeg in dezelfde periode met ongeveer 0.9°C (2006-2015 t.o.v. 1850-1900; Brohan *et al.* 2005, aangevuld met gegevens Hadley Centre). De opwarming van de temperatuur in Nederland is dus op dit moment ongeveer twee keer zo groot geweest als de wereldwijde toename tot nu toe (Noordhuis *et al.* 2019).



Figuur 3.1 Linksboven: Gemiddelde jaarlijkse temperatuur in de Bilt, Nederland, sinds 1901 tot 2020. Data van KNMI ([www.knmi.nl](http://www.knmi.nl)). Rechtsboven: Temperatuurtoename in De Bilt, vergeleken met de toename op wereldschaal en op het Noordelijk Halfrond (verschil met de gemiddelde waarde over de periode 1961-1990; gegevens Hadley Centre, aangevuld naar Brohan *et al.* 2005; figuur uit Noordhuis *et al.* 2019). Linksonder: seizoens-verloop van veranderingen in de luchttemperatuur in De Bilt. Rechtsonder: seizoens-verloop van de cumulatieve verschillen in luchttemperatuur in De Bilt in opeenvolgende perioden, ten opzichte van de periode 1901-1950. Gegevens KNMI.

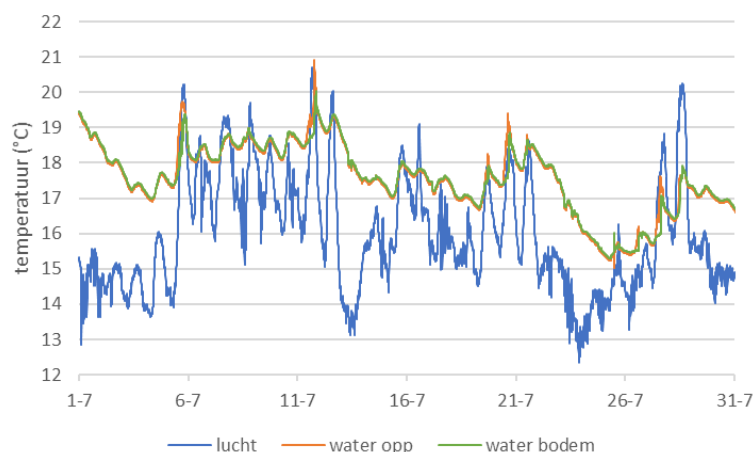
Deze sterkere toename heeft twee oorzaken in aanvulling op de wereldwijde toename (Van Oldenborgh *et al.* 2009; zie ook de klimaatscan; Noordhuis *et al.* 2019);

- 1 Een verandering in de luchtstromen boven de Atlantische Oceaan waardoor er in de winter vaker zachte lucht vanuit het westen wordt aangevoerd. Deze verandering heeft zich voorgedaan rond 1988, als onderdeel van een cyclisch proces (Noord Atlantische Oscillatie). Hierdoor werd de gemiddelde wintertemperatuur abrupt bijna twee graden hoger (figuur 3.1).
- 2 Toegenomen instraling van zonlicht in de zomer door afname van mist als gevolg van verbetering van de luchtkwaliteit. Dit proces heeft zich vanaf ongeveer 1980 voltrokken, en heeft ervoor gezorgd dat de toename van de zomertemperatuur uiteindelijk die van de wintertemperatuur evenaarde.

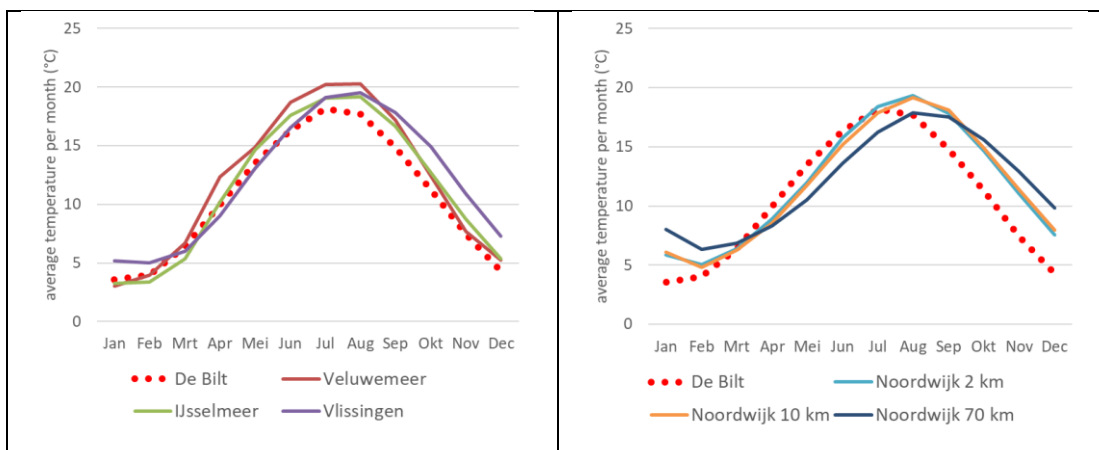
Terwijl tussen 1950 en 1987 vooral de nazomer- en herfsttemperatuur enigszins toenam, is er vanaf 1988 dus een sterke toename geweest van de winter en voorjaarstemperatuur, waardoor het voorjaar op basis van temperatuurtoename sindsdien twee tot drie weken eerder begint. De bloei van vroege voorjaarsplanten heeft deze vervroeging gevolgd; gegevens van de “natuurkalender” ([www.naturetoday.com](http://www.naturetoday.com)) geven een gemiddelde vervroeging van de bloei van een selectie vroege plantensoorten aan van 18 dagen (2001-2015 t.o.v. 1940-1968). Bladval in het najaar is in deze periode met 9 dagen naar achter geschoven, zodat het groeiseizoen met 26 dagen is verlengd. In deze studie zijn ook enkele water- en oeverplanten meegenomen (zie par 4.2). Ook in figuur 3.1 is te zien dat de vervroeging in het voorjaar sterker is geweest dan de verlating in het najaar.

## 3.2 Van lucht naar water

Water is een slechte geleider. Veranderingen in de temperatuur van de atmosfeer worden overgenomen door water, maar met een zekere vertraging. Daardoor worden fluctuaties in de luchttemperatuur zoals dag-nacht patronen gedempt (figuur 3.2), en die demping wordt sterker naar mate de diepte toeneemt. Grote veranderingen in luchttemperatuur worden in het water van de meren tot enkele dagen vertraagd (figuur 3.2). In de grootste wateren worden ook de seizoenen-patronen vertraagd. In Nederland is dat vooral in de kustwateren duidelijk, hoe verder uit de kust hoe groter de vertraging. Bij Noordwijk op 70 km uit de kust bedraagt de vertraging ongeveer een maand. Ook in de Westerschelde bij Vlissingen is zo'n vertraging zichtbaar (figuur 3.3).



Figuur 3.2. Fluctuaties in lucht- en watertemperatuur in en boven het IJsselmeer, juli 2011. Gegevens meetpaal RWS.

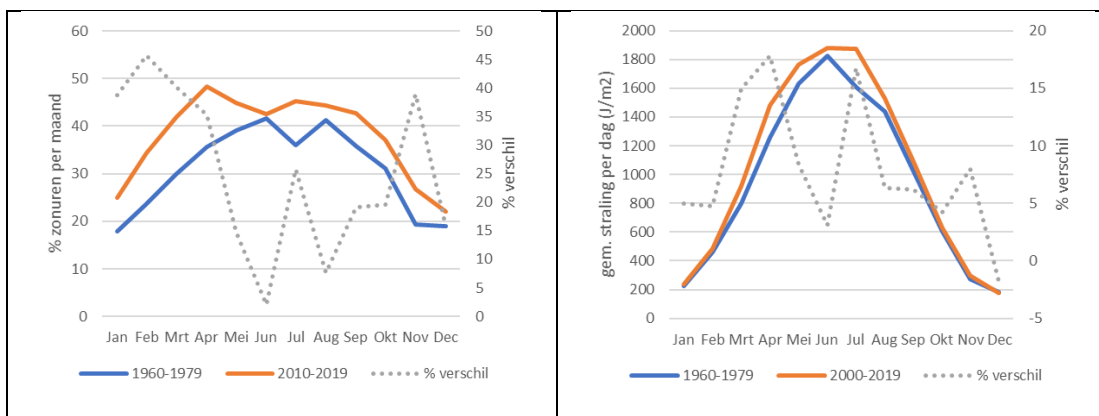


Figuur 3.3. Maandgemiddelden over 2000-2017 van de etmaalgemiddelde luchttemperatuur in De Bilt en van temperatuurmetingen in enkele grote wateren. Links enkele IJsselmeergebied en Westerschelde, rechts Noordzee op verschillende afstanden uit de kust (dag-metingen; gegevens RWS).

Korte termijn fluctuaties worden dus verzwakt en vertraagd. De watertemperatuur wordt echter wel degelijk beïnvloed door de omgevingstemperatuur (Whitehead *et al.* 2009). De temperatuur in de grote wateren is net als in de atmosfeer toegenomen en zal naar verwachting verder stijgen als gevolg van de opwarming van de aarde (Wetzel 2001; Komatsu *et al.* 2007; Verdonschot *et al.* 2007). Meetreksen van watertemperatuur in de grote Nederlandse wateren laten, hoewel meestal aanzienlijk minder gedetailleerd, toenames zien in dezelfde orde van grootte als die van de luchttemperaturen, zij het in verschillende patronen van toename (volgende paragraaf).

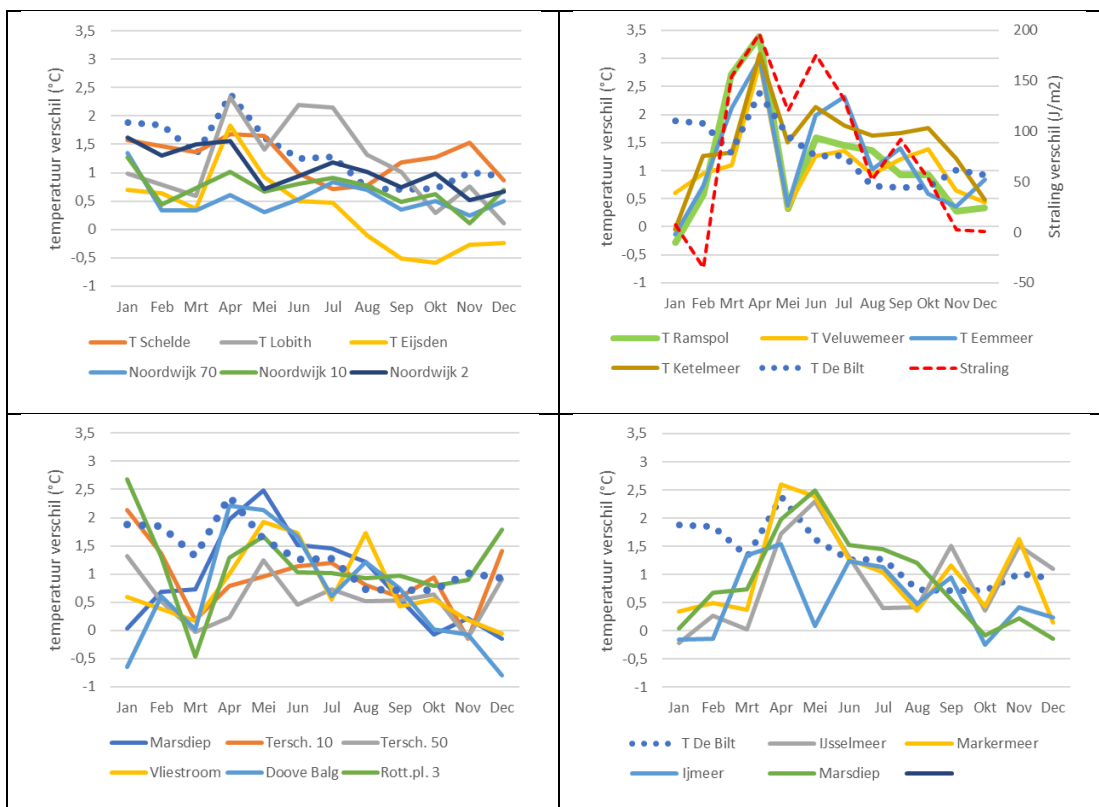
Ten opzichte van de verwachting dat wateren zoals meren aan het oppervlak 75–90% van de temperatuuroename in de lucht zouden overnemen (Schmid *et al.* 2014) zijn in een aantal buitenlandse meren sterkere toenames vastgesteld, soms zelfs sterker dan in de lucht (O’Reilly *et al.* 2015; Schneider & Hook 2010) als gevolg van toename van instraling van de zon (Fink *et al.* 2014; Schmid & Köster 2016). Ook in Nederland is die straling sinds 1980 fors toegenomen in samenhang met verbetering van de luchtkwaliteit (van Oldenborgh *et al.* 2009). Door afname van zwaveldioxide is de hoeveelheid aerosolen in de lucht sterk verminderd, waardoor het voorkomen van mist sterk is verminderd en de gemiddelde zichtafstand is toegenomen. Straling van de zon is een van de mechanismen waardoor de watertemperatuur kan toenemen. Modelberekeningen voor een centraal Europees meer door Schmid en Köster (2016) suggereren dat in voorjaar en zomer ongeveer 40% van de opwarming van het oppervlaktewater wordt veroorzaakt door straling. Anders dan de overdracht van warmte vanuit de lucht (de overige 60%) werkt dit alleen overdag. Door de kortere daglengte, het lagere aandeel zonuren op de totale daglichtduur en de lage zonnestand is dit mechanisme in de winter veel minder belangrijk.





Figuur 3.4. Links: Seizoenspatronen van de veranderingen in het aandeel zonuren van het beschikbare daglicht in De Bilt, en het percentage verandering per maand. Rechts: seizoensverloop van de veranderingen in de hoeveelheid straling in De Bilt. Gegevens KNMI.

Figuur 3.5 geeft het gemiddelde temperatuurverschil tussen de perioden 1975-1987 en 2003-2018 weer van de lucht in De Bilt en in een aantal grote wateren in Nederland. Conform figuur 3.1 is de toename van de luchttemperatuur in De Bilt in deze periode sterk geconcentreerd geweest in de winter en het voorjaar. De toename in het voorjaar is ook bij de watertemperaturen in alle wateren terug te vinden. De toename in de winter is niet overal even duidelijk.



Figuur 3.5. Seizoensverloop van de toename van de maandgemiddelde watertemperatuur tussen de perioden 1975-1987 en 2003-2018 op basis van (meestal laagfrequente) MWTL-data van RWS, vergeleken met de veranderingen van de luchttemperatuur in De Bilt over dezelfde perioden (blauwe stippellijn; KNMI). Linksboven: Rijn bij Lobith, de Maas bij Eijsden en de Schelde bij Schaar van Ouden Doel en de Noordzee bij Noordwijk op 2, 10 en 70 km uit de kust. Rechtsboven: Zwarte Meer (Ramspol), Ketelmeer, Veluwemeer en Eemmeer, ook vergeleken met de toename van de hoeveelheid straling in De Bilt. Linksonder: Locaties in de Waddenzee en de Noordzee buiten de Waddeneilanden. Rechtsonder: IJsselmeer, Markermeer en IJmeer, en ter vergelijking opnieuw het Marsdiep.

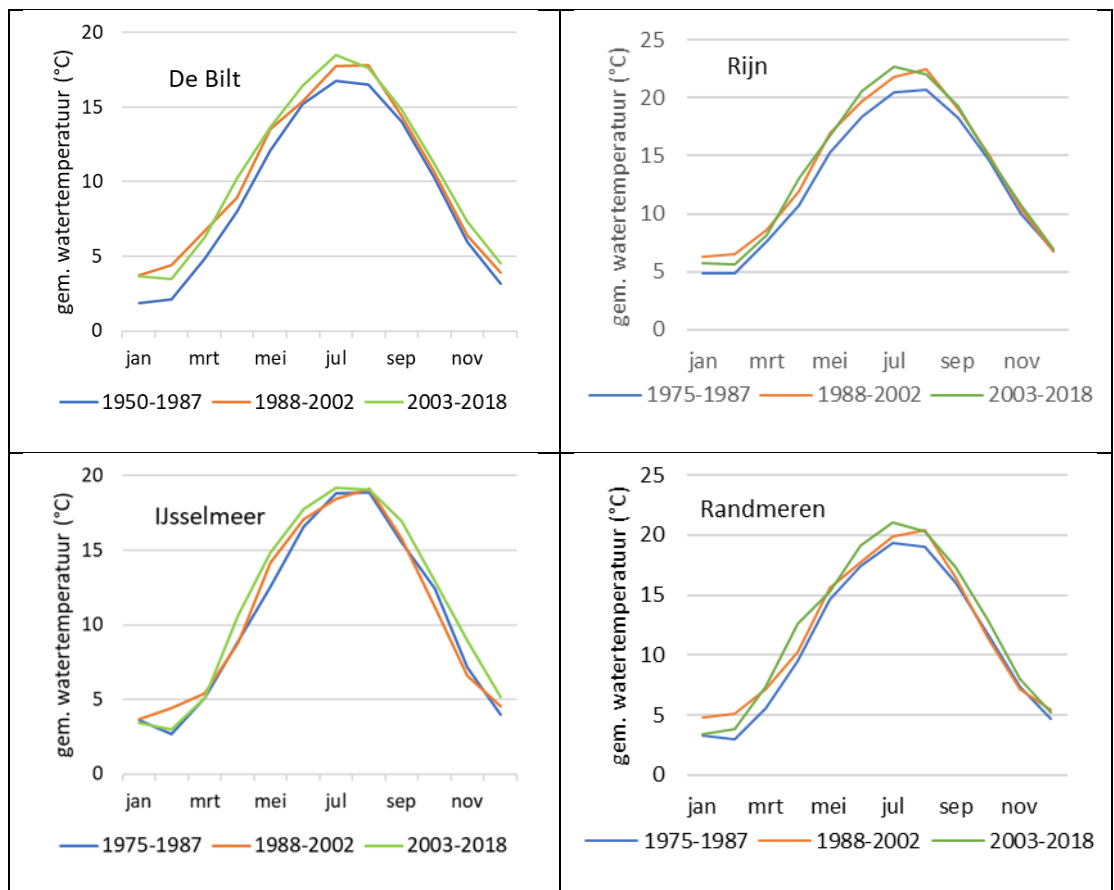
De sterke toename in december t/m maart is mede veroorzaakt door een toename van de aanvoer van zachte lucht door westenwinden, in samenhang met een verandering in luchtstromingen boven de oceaan (omslag van de Noord Atlantische Oscillatie index omstreeks 1988). In de rivieren en in het kustwater bij Noordwijk is dit ook zichtbaar. Ver op zee is de watertemperatuur vooral in december en januari toegenomen. De wintertoename is in de Rijn en Maas minder sterk, en dat geldt nog sterker voor de Waddenzee en het IJsselmeergebied, waar in januari zelfs nauwelijks toename zichtbaar is.

Net als in De Bilt is de toename in april in alle wateren relatief sterk geweest, in de randmeren zelfs sterker dan in De Bilt. De toename in april gaat onder meer gepaard met een toename in het aantal zonuren en instraling (figuur 3.4). In de wintermaanden is de instraling zeer laag door een combinatie van korte daglengte, laag percentage zonuren en lage zonnestand (figuur 3.4, rechts). In figuur 3.5 (rechtsboven) is het verschil in instraling afgestemd op dezelfde periode als het temperatuurverschil in de meren. Dan komt de overeenkomst met het temperatuurverschil vooral in de meest ondiepe meren sterk naar voren. Samenvallend met de grootste toename in straling is de gemiddelde watertemperatuur in het zeer ondiepe Zwarte Meer op basis van deze data in maart en april met maar liefst 3°C toegenomen. Na verzwakte doorgave van de temperatuur van de lucht in de wintermaanden, is de opwarming van het water rond april in de randmeren dus mogelijk sterker geweest dan in de lucht.

Bevestiging hiervan vergt echter een meer gedegen analyse van de data, omdat een deel van de toename mogelijk een gevolg is geweest van veranderingen in de timing en frequentie van de metingen (zie verder hoofdstuk 8).

Terwijl de toename van de luchttemperatuur en de instraling in De Bilt en die van de watertemperatuur in de randmeren na de piek van april juist relatief lage waarden in mei laten zien, laat de toename in het Waddengebied en de Noordzee boven de eilanden in mei nog hogere waarden zien. Het IJsselmeer en Markermeer sluiten daar min of meer bij aan, terwijl het patroon in het IJmeer weer overeenkomt met dat van de randmeren.

Terwijl deze versterkte toename in de randmeren waarschijnlijk is gekoppeld aan de geringe diepte is zo'n versterking in principe ook mogelijk in diepe meren waarin stratificatie optreedt. Van langdurige seizoens-stratificatie is bijvoorbeeld sprake in de diepere delen van deltawateren zoals Grevelingen en Volkerak, en in diepe zandwinputten in het IJsselmeergebied. Als stratificatie optreedt blijft de temperatuur in de onderlaag (hypolimnion) min of meer gelijk en kan de bovenlaag (epilimnion) door het wegvallen van mixing sterker opwarmen. In buitenlandse meren is vervroeging van het begin van het stratificatie seizoen in het voorjaar gerapporteerd, met als gevolg extra toename van de gemiddelde zomertemperatuur van het oppervlaktewater (Lake Superior, USA; Austin & Colman 2007).



Figuur 3.6. Veranderingen in het seizoensverloop van de luchttemperatuur in De Bilt (linksboven) en de watertemperatuur in de Rijn bij Lobith (rechtsboven), het IJsselmeer (linksonder) en de randmeren (rechtsonder, gemiddelde van Zwarte Meer, Ketelmeer, Veluwemeer en Eemmeer). Aangevuld naar Noordhuis et al. 2019. Het absolute verschil tussen De Bilt en de wateren wordt mede veroorzaakt door een verschil in gebruik van etmaalgemiddelden in De Bilt en dagtemperaturen in het IJsselmeer.

Er zijn dus twee (onderling samenhangende) mechanismen waardoor de opwarming van oppervlaktewater ten opzichte van de lucht kan worden versterkt; 1) aanvullende effecten van toenemende instraling en 2) vervroeging van de start van stratificatie. Door de relatief sterke toename van instraling in het vroege voorjaar spelen beide factoren in dat seizoen.

Dus ten opzichte van verzwakte doorgave van lucht naar water is er juist weer versterking in het voorjaar. Vervroeging van het seizoen is daardoor in het water net zo duidelijk zichtbaar als in de lucht (figuur 3.6).

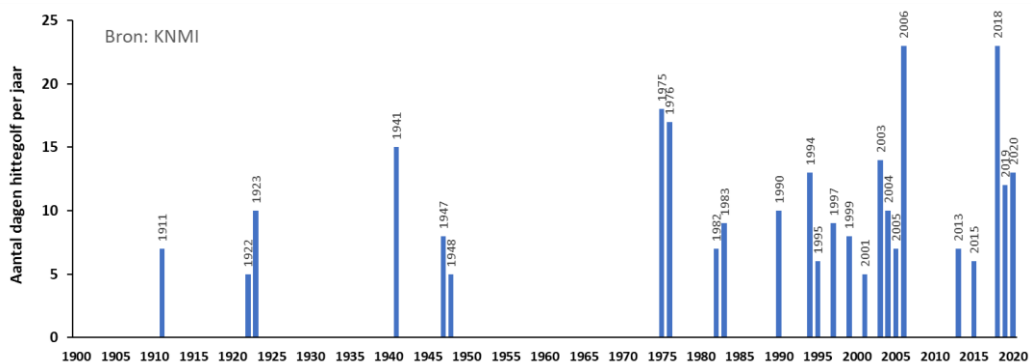
De gevoeligheid van waterlichamen voor opwarming is daarnaast van allerlei andere factoren afhankelijk, waaronder de verhouding tussen diepte en oppervlak, stroomsnelheid en bij smalle of kleinere wateren de aan- of afwezigheid van beschaduwing (Bond *et al.* 2015). Ook de kleur van het water heeft invloed, lichtgekleurd, slibrijk water kaatst meer licht terug en warmt minder snel op dan donkergekleurd, helder water. Bij Manaus in Brazilië waar de slibrijke Amazone en de zwarte, heldere Rio Negro elkaar ontmoeten en kilometerslang naast elkaar in dezelfde geul stromen, kan het temperatuurverschil aan weerskanten van de waterscheiding tot wel 6°C verschillen, genoeg om te overwegen hieruit energie op te wekken (Beluco & Kroeff de Souza 2014). In stedelijke gebieden zou de extra stadswarmte een rol kunnen spelen (zoals grote waterpartijen steden mogelijk kunnen koelen; Theeuwes *et al.* 2013; Jacobs *et al.* 2020). In kleine wateren vindt er voornamelijk temperatuur uitwisseling plaats met de omgeving, terwijl voor grote systemen de verandering van instraling van belang is. Voor stromende wateren zijn beide mechanismen van invloed en is daarnaast ook grondwater van belang.

### 3.3 Extreme weersomstandigheden

In de toekomst wordt er ook toename verwacht in de frequentie en intensiteit van extreme weersomstandigheden, zoals hittegolven en hoosbuien (Easterling *et al.* 2000; Meehl *et al.* 2007; Wetz & Yoskowitz 2013). Hoosbuien kunnen het water afkoelen, maar zijn lokaal en kortstondig, en enige toename in frequentie en sterkte zal op watersysteemniveau weinig effect hebben. In de laatste decennia is echter al wel een sterke toename waargenomen in het aantal hittegolven en duur van deze hittegolven (Figuur ) en verwacht wordt dat deze steeds vaker en extremer zullen voorkomen. Deze extreme weersomstandigheden zorgen voor extra druk op het ecosysteem naast de temperatuurverhoging. De verhoging van temperatuur op aarde en zodanig de wateren, heeft belangrijke gevolgen voor de organismes in zoet- en zoutwater systemen met specifieke gevolgen voor Nederland (Marengo *et al.* 2010). De keerzijde hiervan is de afname van de frequentie waarmee strenge winters voorkomen (o.a. Wessels 1984). Ook dit heeft gevolgen voor waterkwaliteit en ecologie, bijvoorbeeld via de toename van windeffect (turbulentie) de recrutering van schelpdieren (Folmer *et al.* 2014; Troost *et al.* 2012), en al of niet daaraan gerelateerd de voedselbeschikbaarheid voor en aanwezigheid van overwinterende wad- en watervogels (Kabat *et al.* 2009; Philippart *et al.* 2017; Noordhuis *et al.* 2019).

Extreme weersomstandigheden kunnen zich uitstrekken over perioden van een paar uur (hoosbuien) via een paar dagen of weken (hittegolf) tot enkele maanden (strenge winter). Een deel van de gevolgen voor waterkwaliteit en ecologie zijn reversibel, maar als bijv. strenge winters of hittegolven gepaard gaan met substantiële sterfte, kan zo'n herstelproces enkele jaren duren. Massale sterfte door temperatuurstress of zuurstoftekort als gevolg van hittegolven kan bijvoorbeeld optreden bij vissoorten als Spiering (Kangur *et al.* 2007) of schelpdieren zoals kokkels in de Waddenzee (Troost & van Asch 2018; WMR [www.wur.nl/nl/nieuws/Extreme-kokkelsterfte-op-droogvallende-platen-Nederlandse-kustwateren.htm](http://www.wur.nl/nl/nieuws/Extreme-kokkelsterfte-op-droogvallende-platen-Nederlandse-kustwateren.htm)) of driehoeks- en quaggamosselen in zoet wateren (IJsselmeer, Noordhuis 2009; Grote meren N. Amerika, White *et al.* 2015)

Als sprake is van een combinatie met andere drukfactoren, zoals veranderingen in de voedselrijkdom of de opmars van exoten, kan ook sprake zijn van permanente omslagen. Zo hebben strenge winters een rol gespeeld in de omslag van de troebele naar de heldere toestand in de randmeren (Ibelings *et al.* 2007; Noordhuis *et al.* 2015), heeft een crash van de populatie Driehoeksmosselen in het IJsselmeer die vermoedelijk verbonden was aan de hittegolf van 2006 de opmars van de quaggamossel waarschijnlijk gefaciliteerd (Noordhuis *et al.* 2014) en heeft een hittegolf bij een drastische omslag in de samenstelling van de visgemeenschap in Lake Peipsi in Estland, waarbij de Kleine Marene nagenoeg verdween (Kangur *et al.* 2007, 2018).



Figuur 3.7. Het voorkomen en de duur van hittegolven in Nederland van 1900 tot 2020. Bron KNMI.nl



### 3.4 Gebiedsomschrijving en temperatuurveranderingen

Binnen deze studie worden de grote wateren opgedeeld in vier deelgebieden, namelijk (1) de Waddenzee en Eems-Dollard; (2) de Zuidwestelijke Delta; (3) de rivieren en meren en (4) het IJsselmeer en Markermeer (Figuur ).

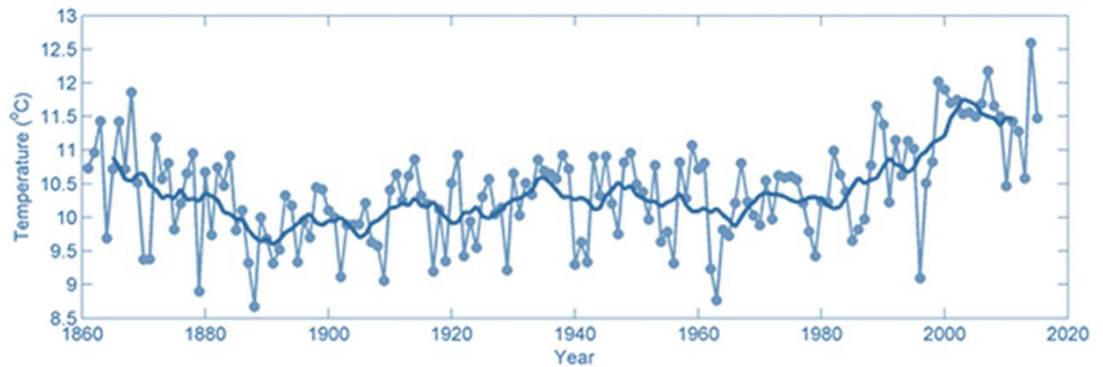
#### 3.4.1 De Waddenzee (incl. Eems-Dollard)

De Waddenzee is een binnenzee tussen het vasteland van Nederland, Duitsland en Denemarken en de Waddeneilanden en Noordzee. De Waddenzee en Eems-Dollard ondervinden momenteel de gevolgen van klimaatsverandering, waaronder de effecten van stijgende temperatuur (IPCC 2007). De Waddenzee is een van de snelst opwarmende mariene ecosystemen ter wereld (Belkin 2009), deels doordat het een ondiepe zee is. De Waddenzee staat in directe verbinding met de Noordzee, waarin het water voornamelijk afkomstig is uit het zuiden, waardoor de jaargemiddelde temperatuur van het water 1.5°C hoger is dan de temperatuur van de lucht boven het land.



Figuur 3.8. Overzicht van de grote wateren in Nederland met o.a. de Waddenzee (turquoise), de Eems-Dollard (groen), het IJsselmeer en het Markermeer (paars), de rivieren (groen) en de Zuidwestelijke Delta (oranje). Bron: Rijkswaterstaat.

De watertemperatuur varieert sterk in de Waddenzee, een stijging in temperatuur is echter duidelijk waarneembaar (Figuur ; van Aken 2008; Nauw *et al.* 2017). Doordat de Waddenzee een groot ruimtelijk gebied beslaat zijn er ook ruimtelijke variaties waar te nemen, met koudere winters in het noordoostelijke gedeelte (richting Denemarken) dan het zuidwestelijke gedeelte (richting Nederland). Een opwarming van 1°C tot 5°C is echter mogelijk tegen het einde van de 21<sup>e</sup> eeuw (Oost *et al.* 2017).



Figuur 3.9. Jaargemiddelde temperatuur in het Marsdiep voor de periode 1860-2015, met een negenjarige lopen gemiddelde, met een toename van 1.5 graad in de laatste 25 jaar. Figuur uit Oost et al. (2017).

### 3.4.2 De zuidwestelijke Delta

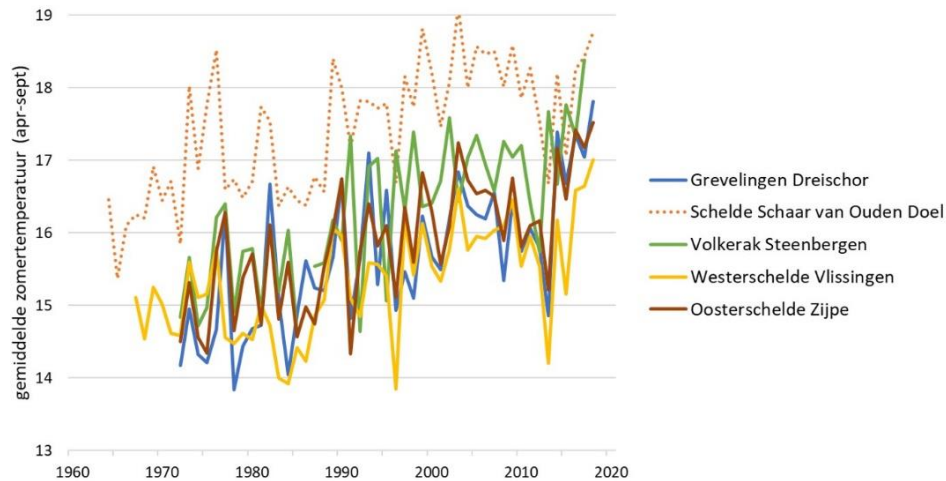
De zuidwestelijke Delta (ZW-Delta) is het gebied met daarin Zeeland, de eilanden van Zuid-Holland en het westelijke gedeelte van Noord-Brabant. In deze delta komen rivieren en zee samen, en enkele belangrijke wateren hier zijn de Westerschelde, Oosterschelde, Grevelingenmeer, Volkerak-Zoommeer en het Veerse Meer. Hier worden deze wateren beknopt beschreven om zo een beeld te krijgen van de verschillen.

De Westerschelde en Zeeschelde (of Schelde-estuarium), is een estuarium van 160 km en omvat de volledige gradiënt van zout naar brak naar zoet water (Barneveld, Nicolai, Boudewijn, van de Moortel, *et al.* 2018). Menselijke veranderingen van de laatste eeuwen als inpolderingen, bedijkingen en verdiepingen hebben grote invloed gehad op de waterbeweging, de veiligheid tegen overstromingen, de morfologie en de natuur van het Schelde-estuarium. Door deze ingrepen is een aanzienlijk leefgebied voor de natuur verloren gegaan. Ook de vervuiling van de Zeeschelde heeft grote gevolgen gehad voor de natuur. Sinds 2000 is dit door verbeteringen en investeringen sterk verbeterd, vooral toen het zuurstofgehalte toenam (2003-2010) kon het leven terugkeren in de Zeeschelde.

De Oosterschelde, een estuarium met een karakteristieke zout-zoetgradiënt en een gelijkmatig zoutgehalte, is niet volledig afgesloten van de zee door de functionaliteit van de stormvloedkering (Slabbers *et al.* 2018). Het was voor de aanleg van de Deltawerken echter onderdeel van een veel groter getijdengebied maar is sinds de uitvoering van het Deltaplan afgesneden van meerdere wateren zoals het Veerse Gat, de Zandkreek, de Grevelingen, het Haringvliet, het Krammer-Volkerak en het Hollands Diep.

Het Grevelingenmeer, liggend op de grens van Zuid-Holland en Zeeland, is een zoutwatermeer dat in verbinding staat met zout water (Noordzee en Oosterschelde) en zoet water (Rijn en Maas via Volkerak; Nieuwkamer 2012). Het Grevelingenmeer is in 1971 afgesloten van de Noordzee met de aanleg van de Brouwersdam, waarna de Brouwerssluis (in 1978 aangelegd) nog zorgt voor enige verbinding met de Noordzee.

Het Volkerak-Zoommeer bestaat uit meerdere zoetwatermeren en kanalen. Dit is in 1987 ontstaan door de voltooiing van de Oesterdam en de Philipsdam (Tosserams *et al.* 2000). Er vond een verandering plaats van een zout getijdengebied naar zoetwatermeer met een vast waterpeil (NAP 0 m) waar de morfologie (o.a. van het Volkerakmeer) nog typisch is voor een getijdesysteem.

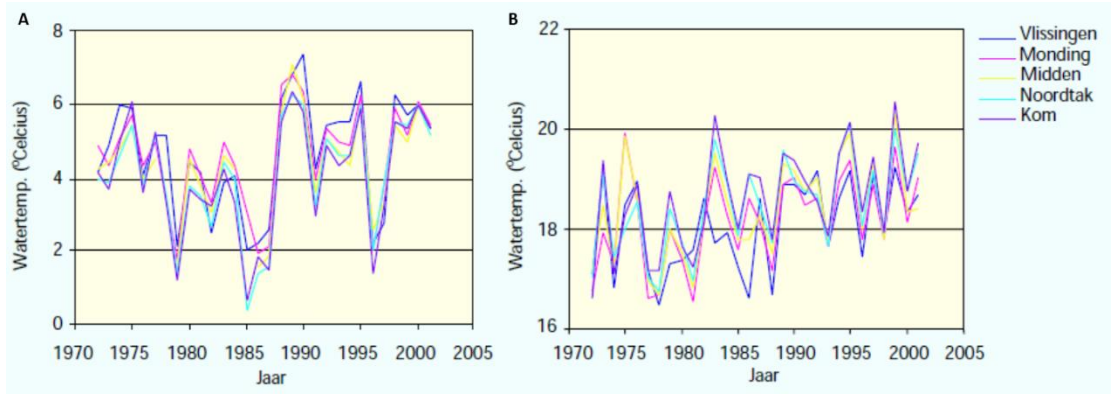


Figuur 3.10. Veranderingen in de gemiddelde watertemperatuur in enkele deltawateren over de zomerperiode (april-sept) op basis van gegevens van Rijkswaterstaat (MWTL). Uit Noordhuis *et al.* 2019.

Het Veerse Meer is een kunstmatig brakwater meer, aangelegd in 1960/61, die na een doorlaatmiddel (2004) een betere wateruitwisseling kreeg met de Oosterschelde (Holland 2004). Deze uitwisseling zorgde voor veranderingen in het Veerse meer die zowel positieve (waterkwaliteit, stabiel zoutgehalte, toename biodiversiteit) als negatieve effecten (afname zeegras, introductie Japanse oester) tot gevolg heeft gehad (Wijnhoven *et al.* 2010).

De watertemperatuur van de ZW-Delta zal grotendeels de verhoging van de gemiddelde luchttemperatuur volgen en dus een stijgende lijn laten zien (Mulder & Peperzak 2003), al zijn er wel verschillen tussen de wateren (figuur 3.10, figuur 3.11; Noordhuis *et al.* 2019). Zo toonde een analyse van Geurts van Kessel (2004) een toename in de watertemperatuur van de Oosterschelde tussen 1972 en 2002 (figuur 3.11). Deze toename in de Oosterschelde was relatief groter dan die in de Westerschelde, o.a. door de aanleg van de Deltawerken die zorgde voor een langere verblijftijd van het water. Op basis van de MWTL-temperatuur gegevens lijkt ook het Volkerak versterkt te zijn opgewarmd na de afsluiting in 1987 (figuur 3.10).

In Ooster- en Westerschelde werd een significante toename van watertemperatuur waargenomen in de zomer, terwijl in de winter het aantal koude winters afnam (definitie KNMI voor koude winter: een winter waarin de laagste maandelijkse watertemperatuur in de periode van december t/m februari beneden de 3 °C ligt). Een vergelijkbare trend toonde Depreiter *et al.* (2014) met een vervroeging over de jaren van de eerste dag dat de watertemperatuur de 12 °C overschrijdt, door sommige aangekaart als het moment dat het voortplantingsseizoen (Depreiter *et al.* 2014; Maris & Meire 2017) en/of de paaimigratie van vissoorten begint (Arahamian *et al.* 2003; Gregory & Clabburn 2003). Dit moment (> 12 °C) viel in de oligohaliene (brakke water) zone zelfs een maand eerder in over een periode van 20 jaar (1995-2015), wat gerelateerd zou zijn aan de opwarming van het water afkomstig uit het Netebekken (Maris & Meire 2017).

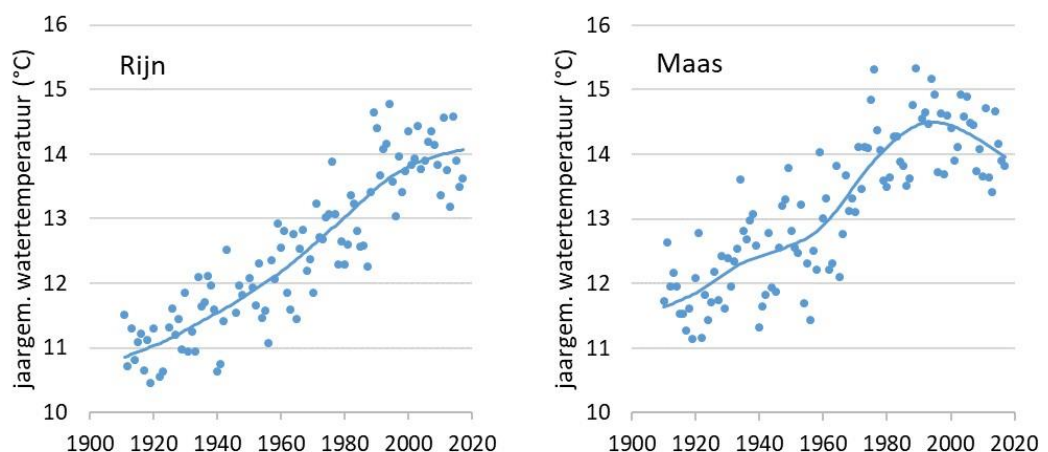


Figuur 3.11. Gemiddelde watertemperatuur over de (A) winterperiode en (B) zomerperiode berekend voor de vier deelgebieden in de Oosterschelde. Vlissingen is een vijfde locatie bij de uitmonding van de Westerschelde. Figuur uit Geurts van Kessel (2004).

Naast deze lange termijn trends worden in de toekomst ook gevolgen verwacht van extreme events in estuaria, zoals hittegolven (Wetz & Yoskowitz 2013). Deze hittegolven stimuleren verschillende ecologische processen, vaak met negatieve gevolgen voor de waterkwaliteit.

### 3.4.3 Het Rivierengebied

De grote rivieren in Nederland zijn de Rijn en de Maas, in derde instantie de Schelde. Alle drie zijn dit grensoverschrijdende rivieren. Vooral in de Rijn en de Maas wordt al decennialang intensief gemeten bij de grensstations, resp. Lobith en Eijsden. Temperatuurgegevens zijn zelfs vanaf het begin van de 20e eeuw beschikbaar. Daaruit blijkt dat de watertemperatuur in beide rivieren in een eeuw tijd ongeveer drie graden is gestegen, aanzienlijk meer dan de luchttemperatuur (figuur 3.12). Dat komt niet alleen door klimaatverandering, maar ook door een toenemende invloed van koelwaterlozingen. Tot voor kort lagen de watertemperaturen in de rivieren één tot twee graden hoger dan die in de meren. Vooral in de Maas is recent een afname in de watertemperatuur zichtbaar in navolging van een afname van koelwaterlozingen. Ook in de IJssel en de Schelde is zo'n recente afname zichtbaar, waardoor het verschil in zomertemperatuur tussen de rivieren en de meren is afgenomen (figuur 3.10, zie verder par. 5.2). De beschikbare gegevens over watertemperatuur in de rivieren betreffen alleen de hoofdgeulen. Over de zijwateren is wat dit betreft weinig bekend, maar het lijkt waarschijnlijk dat het verloop van de temperatuur daar afwijkt van dat van de hoofdgeul.

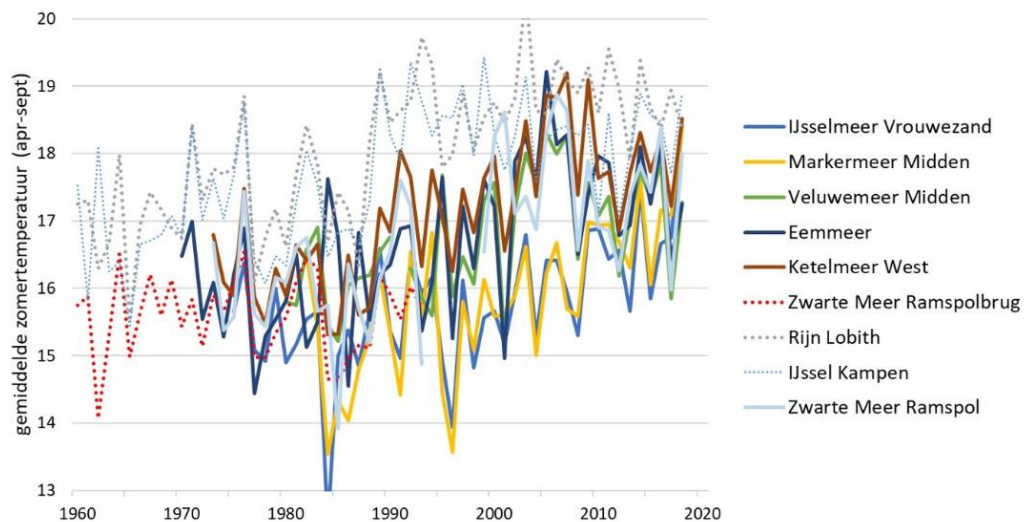


Figuur 3.12. Jaargemiddelde watertemperatuur in de Rijn en in de Maas. Bron: [www.clo.nl](http://www.clo.nl) (PBL), gegevens RWS.

Het afwijkende verloop van de temperatuur in de rivieren blijkt ook uit figuur 3.5. In de Rijn is nog extra toename te zien in de zomer, in de Maas afkoeling in het najaar, die met vermindering van koelwaterlozingen te maken kan hebben.

### 3.4.4 Het IJsselmeergebied

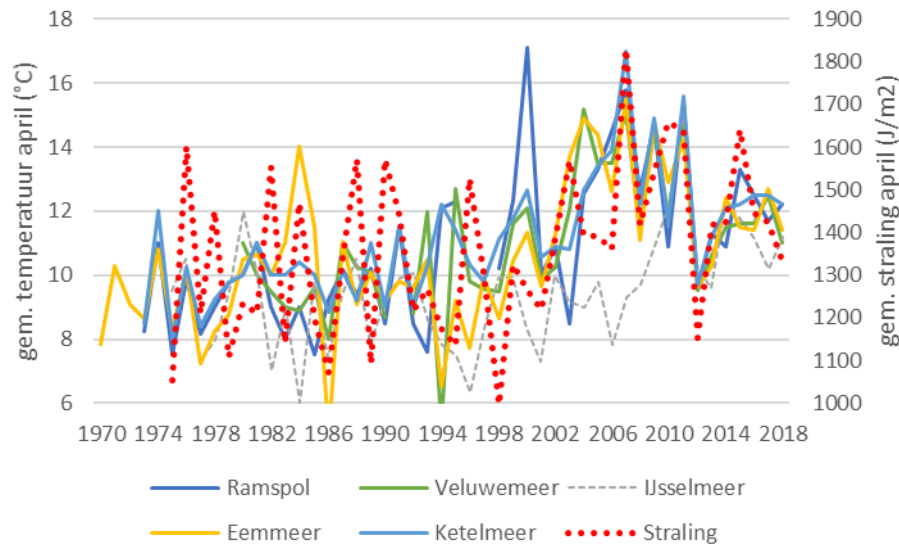
Het IJsselmeer en het Markermeer zijn de grootste kunstmatige meren van Nederland. Ze ontvangen, direct of indirect, voornamelijk water van de rivier de Rijn (Figuur 7). Ook de Randmeren, die ooit met Markermeer en IJsselmeer deel uitmaakten van een enkel waterlichaam, vallen binnen het IJsselmeergebied. Net als in de deltawateren illustreren de meetgegevens van Rijkswaterstaat een toename van de watertemperatuur, die gemiddeld in het zomerhalfjaar sinds 1970 inmiddels ongeveer anderhalve graad bedraagt. De zomerhalfjaargemiddelden zijn gebaseerd op een klein aantal metingen (wekelijkse tot maandelijks surveys voor waterkwaliteit), zodat aan de details van het verloop niet te veel waarde kan worden gehecht. Langjarige reeksen van watertemperatuur met meer detail zijn niet beschikbaar.



Figuur 3.13. Veranderingen in de gemiddelde watertemperatuur in enkele wateren in het IJsselmeergebied over de zomerperiode (april-sept), vergeleken met het verloop in de Rijn en de IJssel. Gegevens van Rijkswaterstaat (MWTL).

De eigenschappen met betrekking tot de watertemperatuur verschillen enigszins tussen de meren (figuur 3.13), met bijvoorbeeld gemiddeld hogere temperaturen in de randmeren, die door hun geringe diepte mogelijk relatief sterk zijn beïnvloed door veranderingen in de hoeveelheid instraling (figuur 3.4, 3.5). In het Ketelmeer, dat in het verlengde van de IJssel ligt en een verblijftijd van slechts enkele dagen heeft, is het patroon vergelijkbaar, maar met gemiddeld nog iets hogere waarden, mogelijk beïnvloed door de door koelwater verhoogde temperaturen in de IJssel. De timing van toename van de gemiddelde temperatuur in het zomerhalfjaar wordt sterk bepaald door de relatief sterke toename in (maart en) april, en is in alle randmeren ongeveer gelijk. Samen met de hoeveelheid zoninstraling in april nam de temperatuur in april toe na 2000 met wel 4-5°C. Vanaf 2012 is de temperatuur weer wat lager, zij het nog steeds 3°C hoger dan voor 2000 (figuur 3.14).

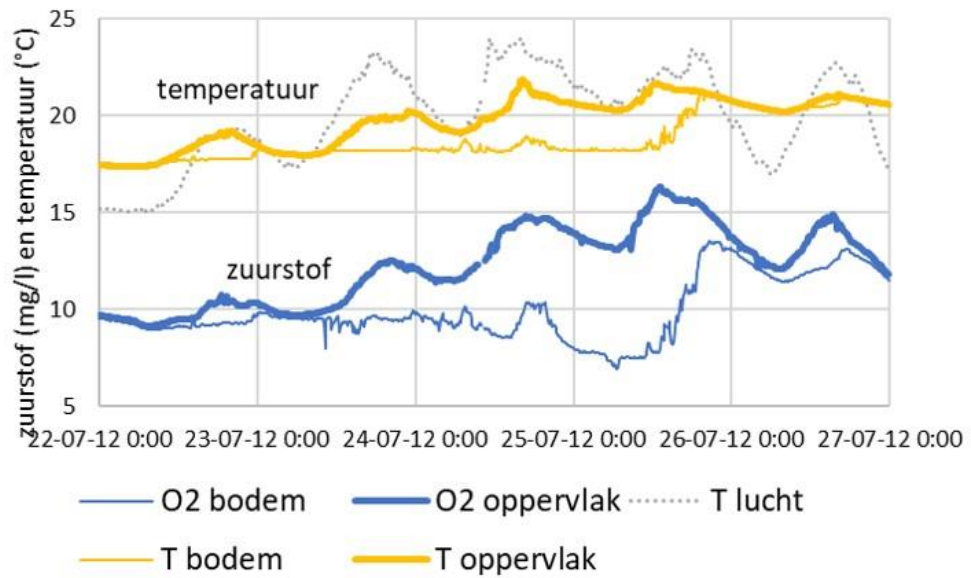




Figuur 3.14. Verloop van de gemiddelde watertemperatuur in april in de randmeren, vergeleken met de temperatuur in het IJsselmeer en de gemiddelde hoeveelheid zonnestraling in april in De Bilt.

Met behulp van de MWTL-data van watertemperatuur is, ondanks de lage meetfrequentie, dus goed zichtbaar dat de vervroeging van de opwarming in het voorjaar en de latere afname in het najaar (dus de verlenging van het groeiseizoen) die bij de luchttemperatuur in De Bilt duidelijk heeft plaatsgevonden, zich ook in het water heeft voltrokken (figuur 3.15; Noordhuis *et al.* 2019). De verhoging van de gemiddelde zomertemperatuur lijkt in het IJsselmeer iets minder uitgesproken dan in De Bilt. In de ondiepe randmeren is die toename wel duidelijk zichtbaar, is de toename in het voorjaar sterker en de gemiddelde temperatuur hoger dan in het IJsselmeer. In het gehele IJsselmeergebied is de versterkte toename in januari en februari van eind jaren 1980 weer iets teruggezakt door het cyclische karakter van de toename van de hoeveelheid westenwind in de wintermaanden (Noord Atlantische Oscillatie).

Hoewel de meren van het IJsselmeergebied, met uitzondering van enkele diepe putten, niet diep genoeg zijn voor structurele stratificatie, tredt in de zomer op warme dagen met weinig wind stratificatie op gedurende een aantal uren. Tijdens hittegolven kan die stratificatie echter enkele dagen aanhouden. In het hypolimnion neemt de zuurstofconcentratie dan af (figuur 3.15). De kans op zulke situaties kan door opwarming toenemen en stratificatie treedt eerder op in het voorjaar.



*Figuur 3.15. Drie dagen aanhoudende stratificatie in het IJsselmeer, weergegeven als het verloop van de watertemperatuur en de zuurstofconcentratie in de bovenlaag en de onderlaag. Uit Noordhuis et al. 2019.*

## 4 Effecten van temperatuuroename op aquatische gemeenschappen en voedselwebben

Temperatuuroename heeft op verschillende manieren invloed op waterkwaliteit en ecologie. Allereerst is er invloed op de hydrofysische en chemische processen, bijvoorbeeld op de oplosbaarheid van gassen zoals zuurstof, stikstof en koolstof, en op de beschikbaarheid van nutriënten. Vervolgens is er, zowel via de beschikbaarheid van voedingstoffen als via het metabolisme, effect op de primaire productie door met name algen en hogere planten.

En tenslotte is er op allerlei manieren effect op de hogere trofische niveaus in de voedselwebben. Het overgrote deel van de organismen die in onze grote wateren leven zijn koudbloedig. Toename van de watertemperatuur heeft direct effect op het metabolisme en de activiteit van deze organismen. Ook warmbloedige dieren zoals vogels en zoogdieren zijn minder energie kwijt aan opwarming als het minder koud is. Ze reageren op veranderingen in temperatuur door wijzigingen in trekpatronen en fenologie (timing van aankomst en vertrek) of op wijzigingen in de timing van de beschikbaarheid van voedsel en geschikt habitat.

### 4.1 Effecten op de beschikbaarheid van zuurstof, nutriënten e.d.

De basis van het voedselweb wordt gevormd door de aanwezige nutriënten. Variaties in watertemperatuur beheersen de fysisch-chemische evenwichten in watersystemen (zoals nitrificatie, mineralisatie van organisch materiaal, verzuring, enz.) en hebben een impact op het transport en de concentratie van nutriënten (Delpla *et al.* 2009; Whitehead *et al.* 2009). De belangrijkste cycli zijn de koolstof, de stikstof, en de fosfor cyclus, die in verbinding staan met elkaar en met de concentratie aanwezige zuurstof. Deze biogeochemische cycli zijn hetzelfde in zout als in zoet water en zullen hieronder dan ook verder algemeen worden besproken.

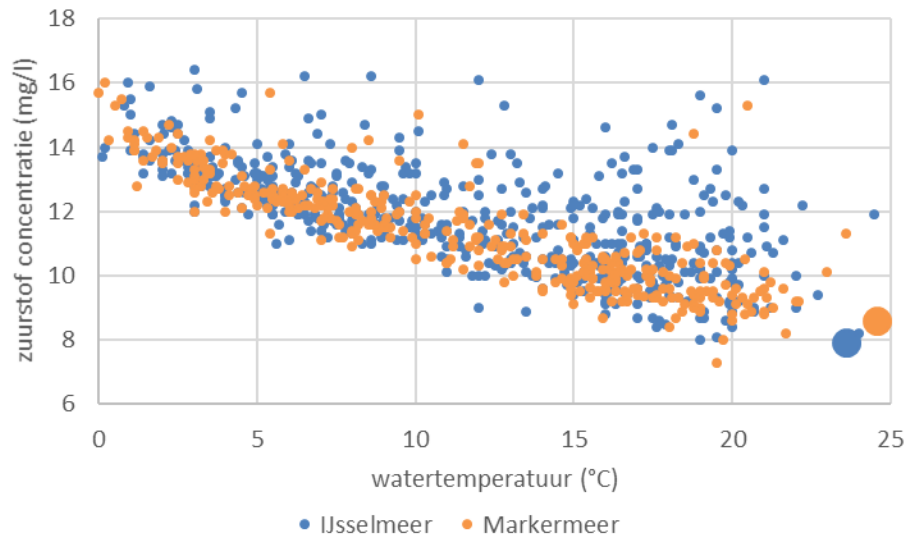
#### 4.1.1 Zuurstof

Opgeloste zuurstof (DO) concentraties worden voornamelijk bepaald door de oplosbaarheid in water en door biologische (primaire productie, decompositie) en fysische processen (mixen van de estuaria, atmosferische uitwisseling; Hoppema 1991). Verhogingen van de watertemperatuur resulteert in verminderde oplosbaarheid van zuurstof, waardoor de concentraties in het water worden verlaagd (figuur 4.1). Bij hogere watertemperaturen neemt de zuurstofconcentratie af. Als voorbeeld; de zuurstofconcentratie in het IJsselmeer daalt van 14 mg/L rond het vriespunt naar ongeveer 8 mg/L bij een watertemperatuur van 25°C (bij een 100% verzadiging; los van productie en consumptie door bijvoorbeeld plankton). Tijdens de hittegolf van 2006 werd dat punt bereikt. De zuurstofconcentraties hebben dan echter betrekking op de bovenlaag van het water, en kunnen na verloop van enkele dagen onder de spronglaag aanzienlijk lager worden. Er trad in associatie met deze hittegolf massale sterfte van zowel spiering als driehoeksmossel op (Noordhuis *et al.* 2019).

De verhoging van temperatuur zal daarnaast zorgen voor een hoger biologische zuurstofbehoefte door verhoging van metabolisme van verschillende organisme bij hogere temperatuur, dit gaat zowel op voor de primaire productie, die overdag plaats vindt, als de respiratie, die gedurende het hele etmaal plaats vindt en resulteert in lagere zuurstofconcentraties in het water (Cox & Whitehead 2009).

Daarnaast kunnen zowel een toenemende watertemperatuur als een toename van het aantal en de duur van hittegolven resulteren in een toename van de kans op - en de duur van stratificatie, waarbij zich zuurstoftekorten in de onderste waterlaag ontwikkelen (Noordhuis 2010; Noordhuis *et al.* 2019). Andere klimaateffecten kunnen hierbij een versterkende rol spelen zoals afname van rivierdebieten in de zomer (meren met korte verblijftijd zoals het Ketelmeer) of veranderingen in windpatronen. Veranderingen in verblijftijd kunnen een rol gaan spelen op het functioneren van een waterlichaam rond een waarde van een paar weken tot een maand (Eemmeer, Volkerak). Bij langere verblijftijden worden bijvoorbeeld in mesotrofe systemen de opgeloste nutriënten volledig benut door het plankton en gaat nalevering van fosfaat vanuit de bodem een rol spelen (grenswaarde Handreiking Beoordeling Waterbodems; Hin *et al.* 2010). Stabiele stratificatie zal niet snel plaatsvinden in de rivieren, omdat ze daar te ondiep voor zijn en een te hoge doorstromingsnelheid hebben, maar kan wel voor (meer)dagelijkse lage concentraties leiden. De kans hierop wordt groter bij lagere stroomsnelheid, die kan ontstaan tijdens extreme droogte. Verder kan er met een verhoging van de zeespiegel zout water verder in de laag gelegen kustgebieden landinwaarts komen. De zuurstofconcentratie in het water wordt exponentieel lager met hogere zoutconcentraties (Wetzel 2001). Dat wil zeggen dat de afname enigszins versnelt naar mate het zoutgehalte hoger wordt. Een lichte verhoging van het zoutgehalte in zoet water heeft dus nog weinig effect op de zuurstofconcentraties. Maar ook zout water wordt bij normale temperaturen nog niet anoxisch. Een toename van de temperatuur heeft een iets andere uitwerking in zout water dan in zoet, omdat zout water een lagere warmtecapaciteit heeft (zie verder par. 5.1).

Bij een hogere watertemperatuur neemt, als er geen nutriëntbeperking is, de algenbloei toe in intensiteit. Wanneer er een algenbloei optreedt zijn er grote dagelijkse variaties in het zuurstofgehalte omdat het 's nachts lager wordt door consumptie en overdag hoger door productie door de algen, voornamelijk tijdens een laag debiet in de zomer. In figuur 4.1 (metingen overdag) vertegenwoordigen de hogere waarden oververzadiging van het water met zuurstof dat door algen is geproduceerd. Dergelijke waarden komen met de afname van de voedselrijkdom steeds minder voor. De verlaagde concentraties hebben invloed op de duur en intensiteit van algenbloei (Komatsu *et al.* 2007; Whitehead *et al.* 2009). Afname van de voedselrijkdom leidt dus tot afname van zuurstofconcentraties overdag en toename (of minder uitputting) in de nacht. Opwarming leidt tot lagere oplosbaarheid en afname over het gehele etmaal. In zekere zin is sprake van soortgelijke effecten als van eutrofiering, met een soortgelijke uitwerking op het voedselweb, zoals een toenemende kans op omslag naar een troebele toestand in meren (Mooij *et al.* 2005),



Figuur 4.1. Relatie tussen watertemperatuur en zuurstofconcentratie in het IJsselmeer en Markermeer, afzonderlijke meetwaarden uit de jaren 1982-2018. Bij hogere watertemperaturen neemt de zuurstofconcentratie af. De hittegolf van 2006 is weergegeven met vergrootte symbolen: er trad toen massale sterfte van zowel Spiering als driehoeksmossel op. Gegevens RWS (uit Noordhuis et al. 2019).

#### 4.1.2 Koolstof en zuurgraad

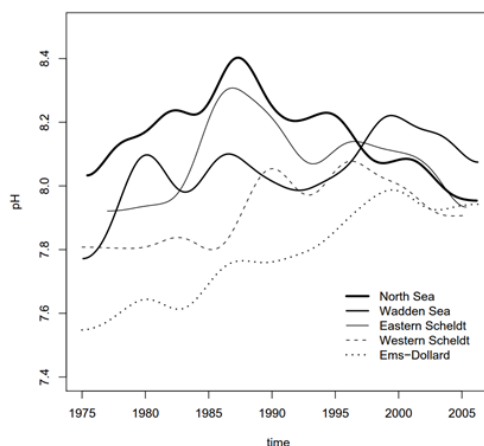
Met stijging van de temperatuur neemt de afbraaksnelheid van organisch materiaal toe (Flanagan & McCauley 2010; Gudasz et al. 2010; Song et al. 2013; Fernandes et al. 2014; Zhou et al. 2016). Het opgeloste organisch materiaal (DOM) bevat koolstof en heeft invloed op de zuurgraad, transport van sporenmatalen, lichtabsorptie en fotochemie, en op de energie en nutriëntentoevoer (Evans et al. 2005). Tevens zorgt de verwachte toename van extreme buien en de extreme afwisseling van droge en natte periodes, vooral in veengebieden, voor toename van de DOM belasting. Daarnaast zullen door de extreme buien meer riool overstorten plaatsvinden, wat leidt tot hogere DOM en hogere zuurstofvraag in rivieren. De toename van DOM en temperatuur kunnen zorgen voor hogere emissies van koolstofdioxide (CO<sub>2</sub>) en methaan (CH<sub>4</sub>) (Sakai et al., 2010; Aben et al., 2017; Comer-Warner et al., 2018).

Net als bij zuurstof (en andere assen) neemt de oplosbaarheid van CO<sub>2</sub> af met toename van de temperatuur. Door opwarming geeft het water dus, vooral wateren met veel organisch stof, meer CO<sub>2</sub> af waardoor het broeikas effect wordt versterkt. Tegelijkertijd lost er bij gelijke temperatuur meer CO<sub>2</sub> op in het water door de hogere concentraties in de atmosfeer. De balans tussen twee processen zal afhangen van seizoen en locatie.

Toename van opgelost CO<sub>2</sub> heeft grote gevolgen voor oceanen waar het leidt tot verzuring ("Ocean Acidification"; Caldeira & Wickett 2003; Williamson et al. 2017). De pH van de oceanen is inmiddels gedaald van 8,2 naar 8,1. Dat betekent een toename van de concentratie van H<sup>+</sup> ionen met 26%. Een verlaging van de pH heeft invloed in andere processen, zoals de verhouding ammonia (NH<sub>3</sub>) tot ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>), maar ook op de oplosbaarheid van kalkstructuren zoals schalen van schelpdieren en bepaalde typen plankton (Fitzer et al. 2015). Volgens een rapport van de IPCC uit 2014 kan de oceaanzuuriging bij het zeer ambitieuze 'RCP 2.6 Scenario' beperkt blijven.

Zondermaatregelen kan de pH met meer dan 0,3 schaalpunten extra dalen. Dit betekent dat de concentratie H<sup>+</sup> ionen in de 21e eeuw meer dan verdubbelt.

Omdat de zuurgraad in de zomer ook daalt door afname van algenbloei als gevolg van de afnemende voedselrijkdom, is afname van de pH die in de Noordzee en in de zomer in het IJsselmeergebied is gemeten niet duidelijk aan “Ocean Acidification” door klimaatverandering toe te schrijven. In de Eems-Dollard is zelfs een toename opgetreden (figuur 4.2; Provoost *et al.* 2010). Aan de andere kant is oor enkele zoetwater reservoirs in Duitsland is een afname van de pH met 0,3 schaalpunten gevonden, die volgens de onderzoekers niet aan eutrofiëring kan worden toegeschreven (Weiss *et al.* 2017). Voor rivieren en meren heeft de atmosferische CO<sub>2</sub> concentratie maar een klein effect op de hoeveelheid CO<sub>2</sub> dat oplost in het water en leidt het hoogst waarschijnlijk niet tot verzuring zoals geobserveerd in de oceanen (Reitsema *et al.* 2018).



Figuur 4.2. Fluctuatie van pH in de Waddenzee de afgelopen 40 jaar en in de Eems-Dollard (Provoost *et al.* 2010).

#### 4.1.3 Fosfor

Met een hogere temperatuur neemt de interne fosfor belasting toe door versnelde mineralisatie. Tevens zullen de extreme buien en de toename van neerslag in de winter de fosforvrucht verhogen door ondergrondse afstroming en run-off (zowel erosie als vrijkomen van fosfor in de toplaag van landbouwgrond) (Mooij *et al.* 2005). In de zomer kan de uitspoeling van fosfor afnemen.

Het aanwezige fosfor kan aan ijzer binden, waardoor het niet gemakkelijk beschikbaar is voor organismen. Met een hogere temperatuur neemt de interne fosfor-belasting toe door versnelde mineralisatie. Doordat de zuurstofconcentratie in de toplaag van het sediment afneemt, kan er bovendien aan ijzer gebonden fosfaat (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) vrijkomen. Wanneer er ook sulfaat reductie plaatsvindt, zal er meer PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> vrijkomen doordat er ijzersulfides worden gevormd (Smolders *et al.* 2006). In sommige wateren, worden methaan gasbellen gevormd in de zuurstofarme laag van het sediment (Aben *et al.* 2017). Wanneer deze uit het sediment opstijgen komt er niet alleen methaan vrij, maar kan er ook opgelost fosfor worden meegenomen naar de waterkolom.

#### 4.1.4 Stikstof

De verhoging van de watertemperatuur versnelt de mineralisatie, waardoor er meer NH<sub>4</sub><sup>+</sup> vrijkomt in de waterlaag (Zhou *et al.* 2016). Afhankelijk van de stroomsnelheid zal er zuurstof in de waterlaag aanwezig zijn voor nitrificatie (oxidatie van NH<sub>4</sub><sup>+</sup> tot nitriet (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) en nitraat (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)). De verwachte extreme weersomstandigheden zullen, net als bij fosfor, ook zorgen voor hogere afspoeling van de stikstofvrucht. Dit is ook gekoppeld aan de hogere temperatuur wat leidt tot snellere afbraak van het organische materiaal in bodems.



De extreme regen in combinatie met extreme droogte zorgt ook voor hogere  $\text{NH}_4^+$  concentraties door diffusie, dit komt voornamelijk voor in veenrijke gebieden. Door hogere  $\text{NH}_4^+$  concentraties is er in de toekomst verhoogde kans op eutrofiëring.

Door de lagere concentraties DO die ontstaan door hogere temperatuur kan het nitrificatieproces worden onderdrukt door zuurstoftekort. Als gevolg kan ammonium zich ophopen in het poriewater. Bij een hoge pH kan  $\text{NH}_4^+$  worden omgezet in de toxische  $\text{NH}_3$ . Deze omzetting wordt gestimuleerd door hogere temperaturen. Deze combinatie kan leiden tot hoge  $\text{NH}_3$  concentraties in het water tijdens de zomer. Door de verhoging van de temperatuur en de lagere zuurstofconcentraties zal de snelheid van denitrificatie toenemen. Hierdoor neemt de concentratie van  $\text{NO}_2^-$  af (Mooij *et al.* 2005), en kan er een hogere uitstoot van distikstofgas ( $\text{N}_2$ ) en het sterke broeikasgas distikstofmonoxide ( $\text{N}_2\text{O}$ ) zijn (Veraart *et al.* 2011). Hiervoor moet wel genoeg  $\text{NO}_2^-$  en organische stoffen aanwezig zijn.

#### 4.1.5 Zwavel

De biogeochemische zwavel cyclus is nauw verbonden met de koolstof, ijzer, en zuurstof cyclus. Zwavel komt in het water voor in de vorm van sulfaat ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) en wordt in de anoxische laag gereduceerd tot waterstofsulfide ( $\text{H}_2\text{S}$ ) en vervolgens tot sulfide ( $\text{S}_2^-$ ). Bij deze reductie wordt ook organisch materiaal afgebroken, wat kan zorgen voor hogere concentraties van fosfor en  $\text{NH}_4^+$  in het bodemvocht.

In de zee is de concentratie natriumsulfaat ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) ongeveer 4 g/L. Verhoging van temperatuur heeft weinig invloed op de  $\text{SO}_4^{2-}$  concentraties in de zee. In de Zuidwestelijke delta heeft afsluiting met de zee een groter effect, zoals gezien in de Oosterschelde (Oesterdam, Philipsdam, Oosterscheldekering) waar de concentratie van  $\text{SO}_4^{2-}$  daalde na afsluiting van dit gebied met de zee (de Vries 2015).

In de rivieren is de  $\text{SO}_4^{2-}$  concentratie tussen de 50 en 125 mg/L (Fraters & de Goffau 2014). De  $\text{SO}_4^{2-}$  concentraties in zoetwater zijn veel hoger dan als ecologisch veilig kan worden beschouwen volgens de richtlijnen van Geurts *et al.* 2008 (10 mg/L) (Geurts *et al.* 2008). Er is hier een verhoogd risico op  $\text{SO}_4^{2-}$  gestuurde eutrofiëring. De zwavelconcentraties in rivieren kunnen verder verhogen tijdens lage waterstanden in zwavelhoudende bodems en door toename van de instroom van brak en zoute kwel.

Zwavel kan ook in het water komen door oxidatie van ijzerzwavel verbindingen ( $\text{FeS}_x$ ) met zuurstof of nitraatrijk water. De  $\text{SO}_4^{2-}$  concentraties zijn lager in de zomer, wat onder andere kan komen door hoger zuurstofverbruik. Het eerdergenoemde  $\text{S}^{2-}$  kan reageren met gereduceerd ijzer tot ijzersulfiden ( $\text{FeS}$ ) en pyriet ( $\text{FeS}_2$ ). Wanneer veel ijzer gebonden fosfaten voorkomen, kan de toename van  $\text{S}_2^-$  leiden tot mobilisatie van fosfaat (zie par. 4.1.3) en zo leiden tot interne eutrofiëring (Smolders *et al.* 2006). Als er onvoldoende ijzer aanwezig is in de bodems kan het  $\text{S}_2^-$  ophopen, wat toxische gevolgen heeft voor wortelende waterplanten en waterfauna.

#### 4.1.6 Chloride

De concentratie chloride is hoger in zoutwater dan in zoetwater. De verhoging van temperatuur zal voornamelijk effect hebben op de chloride concentraties in zoetwater door verzilting. Zout water dringt via de onderste laag van het water zoetwater rivieren binnen. De mate waarin verzilting van oppervlaktewater (zouttong) plaatsvindt is afhankelijk van de rivierafvoer en de zeewaterstand. Dit gebeurt op plaatsen waar de rivier in zee uitmondt of bij sluizen. Door een stijgende zeespiegel zal de zoutwaterdruk toenemen. Daarnaast zal door een verwacht groter neerslagtekort en warme temperatuur in de zomer, het zoetwater debiet lager worden (Zwolsman & Doomen 2005).

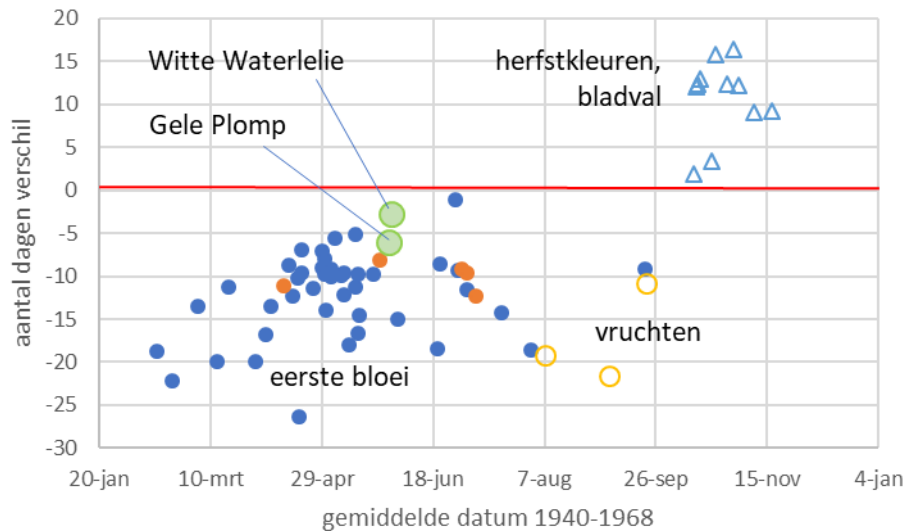
Ook de bodemdaling als gevolg van inpoldering heeft het zoute grondwater in beweging gebracht en resulteert in brak kwel in de kuststrook en verder landinwaarts.

## 4.2 Effecten van temperatuurstijging op primaire productie

Primaire productie is de synthese van organische verbindingen uit CO<sub>2</sub> door middel van fotosynthese, waarbij licht de energiebron is, of door middel chemosynthese, waarbij de oxidatie of reductie van anorganische verbindingen als energiebron wordt gebruikt. De organismen die verantwoordelijk zijn voor de primaire productie heten autotrofe organismen en staan aan de basis van het voedsel web. Voor het watersysteem zijn dit het fytoplankton (eukaryoten en cyanobacteriën) en fytobenthos, een deel van microzoöplankton en sommige bacteriën en natuurlijk de hogere waterplanten en macro-algen (wieren).

Al deze groepen komen zowel in zoet als in zout water voor, maar met andere onderlinge verhoudingen in betekenis. Fytoplankton is relatief belangrijk in diep water, fytobenthos in ondiepe systemen zoals de Waddenzee, waterplanten in de meren. Hogere planten zijn in de Waddenzee en de zuidwestelijke delta alleen vertegenwoordigd door zeegras, macro-algen in zoet water door kraanwieren en draad- en darmwieren.

Primaire productie in het water kan onder meer zijn gelimiteerd door de beschikbaarheid van licht en nutriënten (Colijn & Cadée 2003; Jacobs *et al.* 2020). De groei van algen wordt echter ook gestimuleerd door hoge watertemperaturen (Liu *et al.* 2011; Hunter-Cevera *et al.* 2016; Trombetta *et al.* 2019). Dat geldt ook voor verschillende soorten hogere waterplanten (Rooney & Kalf 2000; Mooij *et al.* 2005). In perioden waarin geen nutriëntlimitatie optreedt wordt de opname van voedingsstoffen bij hogere temperaturen versterkt (Gillooly *et al.* 2001; Cross *et al.* 2015), net als de koolstofassimilatie (Falkowsky & Raven 2013; Lewandowska *et al.* 2012). De toename in groeisnelheid met toenemende temperatuur kan wel een verdubbeling per 10°C betekenen (de Q10 temperatuur-coëfficiënt; Rose *et al.* 2007). Vooral bij niet al te hoge temperaturen (in het voorjaar) reageren algen bovendien sterker op temperatuurtoename dan hun grazers (Rose *et al.* 2007; Huntley & Lopez 1992). In combinatie met de beschikbaarheid van voedingsstoffen zou het effect van opwarming dus het sterkst kunnen zijn in het voorjaar. Bij veel vroeg-bloeiende landplanten is de laatste decennia systematische vervroeging van die bloei vastgesteld (zie bijv. [www.naturetoday.com/intl/nl/observations/natuurkalender](http://www.naturetoday.com/intl/nl/observations/natuurkalender); figuur 4.2). De vroegst bloeiende soorten hebben de sterkste vervroeging laten zien, soorten die in mei en juni bloeien aanzienlijk minder (figuur 4.3). Enkele soorten oeverplanten die in dit databestand voorkomen wijken niet af van dit patroon. De enige twee waterplanten in het bestand, de relatief laatbloeiende gele plomp en waterlelie, laten relatief weinig vervroeging zien. Soms is ook bij de voorjaarsbloei van fytoplanktonsoorten zo'n vervroeging vastgesteld (Wiltshire & Boersma 2016). Bij plankton en waterplanten zijn lange meetreeksen echter schaars of is de meetfrequentie zodanig dat de intervallen te lang zijn om verschuivingen van dagen of weken aan te tonen.



Figuur 4.3. Veranderingen in de timing van bloei, vruchtzetting en bladval van een aantal plantensoorten, bewerking van data van de natuurkalender ([www.naturetoday.com](http://www.naturetoday.com)). Weergegeven is het aantal dagen verschuiving in de gemiddelde timing over de jaren 2001-2013 ten opzichte van de periode 1940-1968. De meeste soorten zijn landplanten, in oranje enkele oeverplanten (van links naar rechts dotterbloem, gele lis, moeraspirea, kattenstaart en moerasandoorn) en in groen de enige twee waterplanten (drijfbladplanten) gele plomp en waterlelie.

In de oceanen lijkt de opwarming juist negatief effect te hebben op de algenproductie, de ruimtelijke patronen van toename van watertemperatuur en van algenproductie zijn spiegelbeeldig. Meest waarschijnlijk is dat dit wordt veroorzaakt doordat de uitwisseling van water in de bovenste laag en het voedselrijkere water eronder vermindert (<https://earthobservatory.nasa.gov/images/7187/warming-ocean-slows-phytoplankton-growth>). Algenbloei komt dan in de gematigde streken vooral in voor- en najaar voor als er wel uitwisseling is, in zuidelijker wateren in de winter. Voor de oostkust van Noord-Amerika wordt een afname van de gezamenlijk door temperatuur en nutriënten gestuurde voorjaarsbloei bij verdere opwarming een afname verwacht (Jennifer *et al.* 2015). Voor de Rode Zee is een latere aanvang en een kortere duur van de winterbloei beschreven (Gittings 2018). Als door opwarming de kans op stratificatie toeneemt, kan dat in de zomer ook in diepe meren gebeuren. Bij voldoende voedselrijkdom kan de algenbloei dan verschuiven naar voor- en najaar.

Specifieke informatie over de hoofdwatersystemen wordt in de volgende paragrafen besproken.

#### 4.2.1 Waddenzee

In de Waddenzee vindt de primaire productie voornamelijk plaats door fytoplankton (Wolff *et al.* 1979; Philippart & Cadée 2000). Daarnaast zijn er ook microfytobenthos (microscopische algen in en op het sediment) en macroalgen. In de Waddenzee zijn voor een groot deel van het jaar (vroeg lente, herfst en winter) de nutriënten fosfor (zie par. 4.1.3) en stikstof (zie par. 4.1.4) in vrij hoge concentraties aanwezig, waardoor licht in deze periode de belangrijkste limiterende factor is voor de primaire productie (Colijn & Cadée 2003; Loebel *et al.* 2009).

#### 4.2.1.1 Fytoplankton

Lichtbeperking is vooral gerelateerd aan de slibdynamiek in de Waddenzee en speelt o.a. een belangrijke rol in de winter (Colijn & Cadée 2003). Limitatie van groei door gebrek aan nutriënten speelt met name een rol in de lente en vroege zomer (Philippart *et al.* 2000, 2007). Dit is gerelateerd aan de sterke opbloei van algen die plaatsvindt in lente en waardoor de nutriënten snel uitgeput worden. Regeneratie van nutriënten vindt pas later in het seizoen plaats (in de late zomer en herfst). In de afgelopen vijftig jaar zijn er verschillende verschuiving opgetreden in de nutriëntenlimitering, van fosforlimitering naar stikstofflimitering en weer terug naar fosforlimitering (Philippart *et al.* 2000). Over het algemeen wordt stikstof beschouwd als de limiterende nutriënt in mariene ecosystemen (Hecky & Kilham 1988; Howarth & Marino 2006), desondanks toonde Ly *et al.* (2014) aan dat fosfor de limiterende factor is voor fytoplankton tijdens de lente bloei in de westelijke Waddenzee. Met verandering van de landbouw, meer extremen in droogte of regen, kunnen de nutriënten concentraties die inspoelen via de rivieren leiden tot een verandering in de soortensamenstelling van fytoplankton.

In de Waddenzee heeft een verhoging van de temperatuur tot dus ver nog geen invloed gehad op de productie van fytoplankton (Boyce *et al.* 2010; Taucher & Oschlies 2011). De verwachtingen voor een effect van temperatuur in de toekomst zijn dan ook laag (interview C.J.M. Philippart). Fytoplankton gemeenschappen worden wel beïnvloed door veranderingen in de fytoplankton consumerende gemeenschap of door veranderingen hogerop in het voedselweb (Winder & Sommer 2012). De invloed hiervan is onder discussie (Wiltshire & Boersma 2016). Zo toonde Wiltshire *et al.* (2008) een verandering in de dynamiek van zoöplankton aan over tijd, wat tegelijkertijd nauwelijks werd waargenomen in fytoplankton gemeenschap. Dit zou kunnen leiden tot een discrepantie in de bloei van fytoplankton en zoöplankton, en uiteindelijk een verlaging in de predatie druk (Cushing 1974). Daartegenover staat dat Wiltshire & Boersma (2016) hebben aangetoond dat de bloei van een fytoplankton soort en een zoöplankton soort beiden eerder in het jaar plaatsvonden. De effecten van klimaatverandering op fytoplankton productie zal verschillen per locatie, afhankelijk van limitatie en soortensamenstelling (Winder & Sommer 2012).

#### 4.2.1.2 Microfytobenthos

Microfytobenthos bestaat uit microscopisch kleine algen, voornamelijk diatomeeën (ook wel kiezelwieren genoemd), die op of in de bovenste lagen van de bodem leven. Productie door microfytobenthos wordt net als fytoplankton gelimiteerd door lichtinstraling en nutriënten (Sundbäck & Jönsson 1988; Kromkamp *et al.* 1995). Deze algen leven op de bodem waar ze tijdens de periode van eb vaak blootgesteld worden aan de buitenlucht en tijdens vloed ondergedompeld zijn (Miller *et al.* 1996). Tijdens deze onderdompeling zijn ze vaak gelimiteerd door lichtinstraling, vooral gerelateerd aan de troebelheid van het water. Microfytobenthos hebben een positieve relatie met temperatuur, zoals de Jonge *et al.* (2012) aantoonde in de Eems-Dollard. In deze studie werd een correlatie waargenomen tussen jaargemiddelde luchttemperatuur en chlorofyl gehalten van de bovenste sediment laag in de periode 1992-1999. De correlatie is waarschijnlijk een combinatie van directe temperatuureffecten op microfytobenthos en sterkere, en waarschijnlijk meer complexe, indirecte temperatuureffecten op bijv. op de seizoensgebonden ontwikkeling en populaties van hogere trofische niveaus (algen grazers en predatoren van deze grazers). Een direct gevolg van lange termijn temperatuurstijging op de biomassa en productie van microfytobenthos is niet waargenomen. Door een experimentele studie van Bedolfe (2015) naar de gevolgen van hittegolven op benthische kiezelwieren productie werden echter negatieve gevolgen waargenomen. Vervolgstudies zijn nodig om te achterhalen of deze afname in productiviteit ook wordt waargenomen in het veld van de Waddenzee.

#### 4.2.1.3 Macroalgen en zeegrassen

Er zijn verschillende soorten macroalgen en zeegrassoorten in de Waddenzee, zoals zeegras (*Zostera noltii* en *Zostera marina*), zeesla (*Ulva* sp.) en blaaswier (*Fucus* sp.) (Gittenberger *et al.* 2010; Dolch *et al.* 2017). Zeegras soorten komen nauwelijks meer voor in de Nederlandse Waddenzee, en als ze al voorkomen is het met een lage dichtheid/oppervlak ratio (Dolch *et al.* 2017).

Zeegrasvelden waren nooit echt overvloedig maar toch is een grote daling te zien in de 20<sup>e</sup> eeuw (van Katwijk *et al.* 2006), al is er recentelijk een succesvolle herplanting proef waargenomen (www.omropfryslan.nl 2020). Zeegras is van grote ecologische waarde maar ook gevoelig, vooral voor eutrofiëring, vertroebeling, verstoring door stroming en golven, instabiliteit van sediment, uitdroging en extreme veranderingen in saliniteit en temperatuur (Dolch *et al.* 2013; Folmer *et al.* 2016). Het is echter nog onduidelijk wat de gevolgen van een langdurige verhoging in temperatuur zijn voor zeegras in de Nederlandse Waddenzee, al is de sterke afname in de jaren '30 niet te verklaren door een toename temperatuur (Giesen *et al.* 1990). Na een hittegolf in 2003 werd een sterke afname waargenomen in de zeegras populatie in de baai van Sylt-Rømø, in de Duitse Waddenzee (Zipperle *et al.* 2009). In de Deense Waddenzee zijn echter meerdere afnames in zeegrasvelden waargenomen als gevolg van een warme zomers in de jaren '90 (Rask *et al.* 2000; Frederiksen *et al.* 2004). Hier moet bij vermeld worden dat de Deense Waddenzee veel meer zeegrasvelden bevat (700 ha.) ten opzichte van de Nederlandse Waddenzee (11.3 ha.), die ook nog eens een grote dichtheid/oppervlakte ratio hebben (Dolch *et al.* 2017).

Naast zeegras zijn er ook macroalgen te vinden in de Nederlandse Waddenzee, waaronder uitheemse soorten, zoals Japan bessenwier (*Sargassum muticum*) en Violet buiswier (*Polysiphonia stricta*) (Gittenberger *et al.* 2010; Büttger *et al.* 2017). Deze uitheemse soorten worden bijvoorbeeld meegenomen met ballast water of komen via kanalen in de Waddenzee terecht (Büttger *et al.* 2017). Over de gevolgen van een temperatuurstijging alleen voor deze macroalgen is echter nog niet veel bekend, wel worden effecten waargenomen bij een combinatie van temperatuurstijging en verhoogde CO<sub>2</sub> concentratie (Koch *et al.* 2013). Een studie naar de ecologische niche van zeewieren van Marcelino & Verbruggen (2015) geeft wel aan dat temperatuur een belangrijke factor is in de verspreiding van zeewieren (Eggert 2012) en dat verder onderzoek nodig is om de effecten van temperatuurstijging te voorspelen.

### 4.2.2 Zuidwestelijke Delta

#### 4.2.2.1 Fytoplankton

Effecten van temperatuurstijging op fytoplankton in de ZW-Delta verschillen sterk voor de verschillende wateren. Zo toonde een onderzoek van Kromkamp & van Engeland (2010) naar fytoplankton in de Westerschelde aan dat een afname in fytoplankton biomassa bij Doel tussen 1978 en 2006 niet te verklaren was door veranderingen in temperatuur. Zij toonden wel een verschuiving aan van de fytoplanktonbloei als gevolg van temperatuurverandering: de bloei vond eerder plaats, de bloei nam eerder af en de bloei lengtes toonde verschillende veranderingen tussen locaties binnen het estuarium. Zo nam de bloei lengte af aan de monding van de Schelde en nam deze toe in de buurt van de Belgische-Nederlandse grens.

Binnen de Westerschelde zijn in de afgelopen decennium als gevolg van veranderingen in watertemperatuur mariene plaagalg (bijv. *Phaeocystis*) waargenomen (Barneveld, Nicolai, Boudewijn, van de Moortel, *et al.* 2018). Dit had allereerst te maken met het hoge stikstofgehalte, waardoor er na productie en groei van diatomeeën nog genoeg over bleef voor andere algen.

Daarnaast speelde ook een aantal milde winters een rol, doordat de watertemperatuur al vroeg in het voorjaar hoog was kon de plaagalg zich al vroeg ontwikkelen en had het meer tijd om uit te groeien tot grote kolonies.

Primaire productie van fytoplankton is licht afgenomen na de totstandkoming van de Oosterscheldewerken, wat grotendeels werd veroorzaakt door een verminderd doorzicht (Wetsteyn *et al.* 2003; Geurts van Kessel 2004). Ook is de fytoplanktonsamenvatting veranderd na de introductie van de Japanse oester, een oester die algen filtreert, en bestaat een steeds groter deel van het fytoplankton uit kleine algen soorten (<20 µm) (Geurts van Kessel 2004).

In de Grevelingen is sprake van sterfte van bodemfauna doordat in de diepere delen, die in de zomer gestratificeerd zijn, zuurstoftekort ontstaat. Dit heeft onder meer te maken met het verlies aan dynamiek, en wordt, net als in het Haringvliet, aangepakt door te streven naar meer doorstroming (Wereld Natuur Fonds 2017). Temperatuuroename kan effect hebben op planktonproductie en dus op de hoeveelheid door organisch stof dat uitzakt en vervolgens zuurstof gaat verbruiken. Het kan ook effect hebben op de kans of het moment dat stratificatie ontstaat (Bestuurlijke Commissie MIRT 2012; Arts *et al.* 2016; Bouma *et al.* 2008; Troost *et al.* 2012)

Door temperatuurstijging zou de groei van blauwalgen, die steeds vaker voorkomen in het Volkerak-Zoommeer, nog verder kunnen stijgen zoals eerder aangetoond (Paerl & Huisman 2008b).

#### 4.2.2.2 Hogere planten

Waterplanten staan aan de basis van de voedselketen van veel organisme. Ze spelen een belangrijke rol in de koolstofcyclus en de koolstofopslag in aquatische habitats. De planten hebben een effect op de chemie in de bodem en op de lichtdoorlaatbaarheid van het water.

De Oosterschelde is nog een van de weinige wateren in Nederland waar nog zeegras voorkomt, voornamelijk klein zeegras (*Zostera noltii*) en in beperkte mate (*Zostera marina*) (Geurts van Kessel 2004). De zeegrasvelden zijn echter sterk afgenomen in de Oosterschelde in de periode 1972-2002 (Geurts van Kessel 2004). Voormalige zeegrasvelden in het Grevelingenmeer worden hedendaags bedekt met velden van macroalgen zoals zeesla, roodwieren en bruinwieren (Wetsteyn 2011).

#### 4.2.3 Rivieren en meren

##### 4.2.3.1 Fytoplankton

Elk soort fytoplankton heeft zijn eigen karakteristieke thermische prestatiecurve en zal op identieke wijze reageren op temperatuurverhoging van het water in rivieren en meren. Dit betekent dat de toename van temperatuur niet een eenduidig effect heeft op het fytoplankton. Hier spelen verschillende factoren een rol; elk soort reageert anders op een toename van watertemperatuur, bijvoorbeeld koud versus warm aangepast plankton (Shatwell *et al.* 2008; Devlin & Finkelstein 2011; Smith & Manoylov 2013; Berthon *et al.* 2014). Daarbij zorgt de hogere temperatuur ook voor een verhoging van het metabolisme bij vissen, wat resulteert in een hogere graasdruk op zoöplankton. Bij een afname in de grootte en biomassa van het zoöplankton, neemt de graasdruk op fytoplankton af en kan deze in biomassa toenemen (mits er genoeg nutriënten aanwezig zijn). Daarnaast zullen de verwachte warme winters zorgen voor minder ijsbedekking en dus minder kans op stratificatie. Hierdoor zullen meer vissen de winter overleven waardoor de druk op het zoöplankton hoger wordt, en de fytoplanktonbiomassa kan toenemen.



De hogere respiratie die plaatsvindt bij een toename van de temperatuur kan echter ook zorgen voor een negatief effect op de biomassa doordat de zuurstofconcentraties sneller afnemen (zie par. 4.1.1). Hierdoor neemt de groei af en dus ook de biomassa.

Deze scenario's worden complexer wanneer de voedingsstoffen worden meegenomen. Met klimaatverandering komt boven op de toename in temperatuur de verandering in de concentratie van nutriënten. Verschillende studies hebben aangetoond dat verandering in temperatuur een kleiner effect heeft op de jaarlijkse biomassa dan een verandering in de concentratie nutriënten (Elliott *et al.* 2006; Feuchtmayr *et al.* 2009). De fytoplankton gemeenschap is dus gevoeliger voor een verandering van nutriënten in het stroomgebied (bijvoorbeeld door verandering in landbouw) dan een direct effect van temperatuurverhoging (Lüring *et al.* 2018). Een toename van voedingsstoffen bevordert over het algemeen de groei bij de meeste soorten (Lüring *et al.* 2018). Dit geldt voor zowel de meren als de stromende wateren. Bij lagere debieten neemt de concentratie nutriënten toe en zo ook het fytoplankton biomassa.

De verschillende karakteristieken van de fytoplankton organismen in relatie tot temperatuur en nutriënten heeft effect op concurrerende soorten en zo op de gemeenschap. Groter plankton, zoals diatomeeën, hebben meer nutriënten nodig en dus hebben ze een grotere behoefte aan menging van de verticale waterkolom die voedingsproducten opslaat. Daarbij zakken ze doordat ze zwaarder zijn ook meer uit. Door de toename in (dag)stratificatie wordt de nutriënten cyclus gebroken en zal deze populatie afnemen (Bopp *et al.* 2005). Daar staat tegenover dat het kleinere plankton, zoals dinoflagellaten en cyanobacteriën (o.a. blauwalg), zullen toenemen (Jeppesen *et al.* 2009; López-Urrutia & Morán 2015; Zohary *et al.* 2020). Deze shift in soorten is waargenomen in Friese meren, waar een vervroeging van het fytoplankton seizoen kwam door een vroegere bloei van diatomeeën, en een verlating van het zomermaximum ontstond door een langer groeiseizoen van cyanobacteriën (Wanink *et al.* 2008). De toename van stratificatie heeft tot gevolg dat het water minder mengt en het fytoplankton in de bovenste laag blijft circuleren, wat ook kan zorgen voor een eerdere voorjaarsgroei (Sommer & Lengfellner 2008).

De cyanobacteriën zijn de groep fytoplankton die het meest in verband worden gebracht met temperatuurverhoging (Hans W Paerl & Huisman 2008a 2019; Jeppesen *et al.* 2009 2011; Huisman *et al.* 2018). De toename van de cyanobacteriën wordt al geregistreerd sinds 1945 (Taranu *et al.* 2015). De hogere temperatuur zorgt ervoor dat ook invasieve soorten zich kunnen gaan vestigen zoals de *Cylindrospermopsis*. Veel soorten groeien beter bij een hogere temperatuur dan veel groenalgen of diatomeeën, maar dit geldt niet voor alle soorten (Jöhnk *et al.* 2008; Lüring *et al.* 2013). Bijkomend voordeel is dat cyanobacteriën hun drijfvermogen kunnen reguleren doormiddel van gasblaasjes in het epilimnion, zoals *Microcystis sp.* (Walsby 1994; Pfeifer 2012). Dit komt van pas bij de toenemende kans op stratificatie (zie par. 4.1.1). Terwijl andere soorten fytoplankton tijdens stratificatie problemen hebben met het opnemen van voldoende zuurstof, kunnen de cyanobacteriën naar het zuurstofrijke deel van het water verplaatsten. Aan het oppervlak vormen ze grote drijfvlagen. De drijfvlagen zorgen ervoor dat niet drijvend fytoplankton licht gelimiteerd kan raken. Daarnaast kunnen ze door dit drijfvermogen ook naar diepere water afzakken als daar meer nutriënten beschikbaar zijn. Er zijn cyanobacteriënsoorten, zoals *Planktothrix agardhii*, die beter groeien dan andere algen in donkere omstandigheden, die gecreëerd kunnen worden door hoog fytoplankton biomassa (Oberhaus *et al.* 2007). Daarnaast zijn er soorten die stikstof kunnen fixeren, en zijn andere soorten beter bestand tegen UV-radiatie (Paul 2008). Eutrofiëring en de toename van CO<sub>2</sub> in de atmosfeer kunnen een extra trigger zijn voor het ontstaan van cyanobacteriële bloeien (Schindler 1974; Verspagen *et al.* 2014; Ji *et al.* 2017).

De hogere temperatuur (> 20 °C) zal de productie van het cyano-toxine microcystine stimuleren, wat kan samenvallen met het afsterven van de cyanobacteriën (Walls *et al.* 2018). De verschillende toxines die geproduceerd worden, kunnen, wanneer ze worden ingenomen, zorgen voor lever-, spijsverterings-, en neurologische aandoeningen bij vogels, zoogdieren, en mensen (Carmichael 2001; Metcalf & Codd 2012; Merel *et al.* 2013). Er zijn verschillende mogelijkheden om de verwachte toename van cyanobacteriën tegen te gaan (Huisman *et al.* 2018).

Zoals beschreven is er een complex effect van temperatuurverhoging op het fytoplankton. De klimaatverandering kan leiden tot een verlenging van het fytoplankton groeiseizoen door hogere biomassa in het voor- en najaar. Zowel de toename in fluctuaties in nutriënt gehalte als de temperatuursverhoging spelen een rol in de toename van het fytoplankton en de biodiversiteit (Elliott *et al.* 2006; de Senerpont Domis *et al.* 2013).

#### 4.2.3.2 Waterplanten

Om te kunnen groeien hebben waterplanten licht nodig, wat sterk kan worden verminderd door de kwaliteit van de waterkolom. In troebele situaties worden plantengemeenschappen gedomineerd door soorten met drijvende bladeren en drijvende soorten als het nutriënt gehalte voldoende is om plantengroei te stimuleren (Kosten *et al.* 2009). Schaduwvorming door fytoplankton (door enorme groei of lagere graasdruk) kan bijdragen aan een beperkt voorkomen van waterplanten.

Door klimaatverandering wordt het water in het voorjaar eerder warm en zijn er meer warme zomer pieken. Sommige waterplanten groeien beter bij een hogere watertemperatuur, ook op grotere dieptes (Rooney & Kalff 2000). Dit zorgt voor meer biomassa en kan voor competitie kan zorgen van grotere, lange planten (Mooij *et al.*, 2005). De hogere temperatuur kan zorgen voor zuurstofloosheid. Microbiële degradatie processen vinden plaats zonder de aanwezigheid van zuurstof en zorgen voor het vrijkomen van verschillende nutriënten, zoals ammonium, welke stress kunnen geven aan planten (Mooij *et al.*, 2005). In de toekomst is er meer kans op eutrofiering (zie 3.1.3; 3.1.4), waarbij er nutriënten beschikbaar komen voor planten om op te nemen. De competitie tussen fytoplankton en waterplanten kan tijdens hoge nutriënt concentraties echter leiden tot vermindering (en uiteindelijk verdwijning) van de waterplant (Scheffer *et al.* 1993; Declerck *et al.* 2005; Mooij *et al.*, 2007). Eutrofiering promoot algen groei en limiteert uiteindelijk het licht wat in het water schijnt, waardoor de productiviteit en de verspreiding van planten verminderd (Partanen & Luoto 2006).

Klimaatverandering zorgt voor een toename van CO<sub>2</sub> in de atmosfeer. Deze hogere concentratie zorgt voor een hogere oplosbaarheid van CO<sub>2</sub> in het water. Vooral ondergedoken waterplanten kunnen hiervan profiteren omdat deze volledig afhankelijk zijn van de concentratie CO<sub>2</sub> in het water (Andersen *et al.* 2005; Rasse *et al.* 2005). Vooral nog speelt dit vooral in de oceanen ("Ocean Acidification"; Fitzner *et al.* 2015; Williamson *et al.* 2017) en wordt dit aspect van klimaatverandering in de zoete wateren nog overschaduwd door veranderingen in waterkwaliteit (Noordhuis *et al.* 2019). Toch lijkt dit ook in zoete meren te spelen (Weiss *et al.* 2017).

De zachtere winters zorgen ervoor dat drijvende planten zoals kroos en groenblijvende planten het beter overleven (Kosten *et al.* 2009; Netten *et al.* 2011). Ze kunnen een hoge bedekking houden en soms zelfs lichte groei vertonen (Jeppesen *et al.* 2010). Dit kan een positief hebben op de methaan emissie, doordat microben in de wortels van de drijvende planten de methaan wat door het water omhoog diffundeert kunnen oxideren (als er genoeg zuurstof aanwezig is (Kosten *et al.* 2016). Maar deze planten zorgen ook voor een toename van het organisch materiaal en daarmee een toename van de methaan productie. Dit wordt versterkt als de planten zorgen voor lagere zuurstofconcentraties in het water.

De accumulatie van deze planten kan voor de methaan emissie zowel positieve als negatieve gevolgen hebben, sterk afhankelijk van de lokale condities. Deze soorten kunnen met klimaatverandering ondergedoken waterplanten wegconcurreren (Netten *et al.* 2011). Daarbij hebben sommige sediment overwinterende waterplanten de koude winters nodig voor de kieming van de wortelknollen, zoals Schedefonteinkruid. Met de mildere winters kan dit een effect hebben op het voorkomen van waterplant soorten.

De fluctuaties van het waterpeil in de rivieren en meren, door verandering in neerslag en doorstroming, kan zowel positieve als negatieve effecten hebben op de waterplanten. Over het algemeen geeft het natuurlijk waterpeil verloop variatie aan de waterplant populatie, bij tussenliggende amplitude van de waterfluctuatie is de hoogste diversiteit (Geest *et al.* 2005; Mjelde *et al.* 2013). Ondergedoken waterplanten vangen meer licht bij een lager waterpeil (Beklioglu *et al.* 2006) en fluctuaties zorgen voor een betere verspreiding van deze soorten (Wang *et al.* 2016). Het droogvallen van meren in bijvoorbeeld uiterwaarden is voor een aantal soorten waterplanten nodig voor de kieming van de zaden (Keddy & Reznicek 1986). Bovendien kan het droogvallen verhinderen dat een bepaald soort dominant wordt en draagt het zo bij aan diversiteit (Hill *et al.* 1998). Het droogvallen is voordelig voor ruderaal en polymorfe soorten. Taxa die kwetsbaar zijn voor droogvallen zijn onder andere meerjarige soorten, zoals *Potamogeton* spp., die voor de voortplanting sterk afhankelijk zijn van wortelstelsels (bijv. Thallus) (Siver *et al.* 1986) en obligaat-ondergedoken soorten (Boschilia *et al.* 2012).

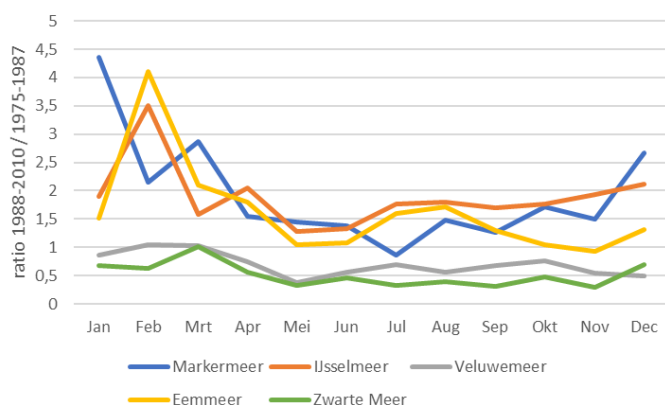
De verhoogde watertemperatuur zorgt er ook voor dat exoten zich kunnen vestigen en dat een groot deel van hen ook de winter kan overleven door de mildere temperaturen. Een voorbeeld hiervan is de Gekrulde waterpest (*Lagarosiphon major* synoniem *Elodea crispata*) waarvan de groeisnelheid toeneemt bij een hogere watertemperatuur (Mckee *et al.* 2002). Ook de opkomst van waterteunisbloem en grote waternavel zijn wel gekoppeld aan temperatuuroptoe name door klimaatverandering (Gillarda *et al.* 2017; Robert *et al.* 2013). Door de variatie van (kleinere) watertypen in het winterbed van de rivieren is dit het meest gevoelige hoofdwatersysteem voor dergelijke invasies van hogere planten.

#### 4.2.4 IJsselmeergebied

##### 4.2.4.1 Fytoplankton

In het IJsselmeergebied hebben zich in de loop der jaren enkele substantiële wijzigingen voorgedaan in de abundantie en soortensamenstelling van het fytoplankton (Noordhuis 2010; Noordhuis *et al.* 2014). In de eerste plaats betreft dat een afname van de biomassa (chlorofyl concentraties) die te maken heeft met afname van de voedselrijkdom, in de Veluwerandmeren aanvankelijk (vanaf 1979) als gevolg van lokale maatregelen als defosfatering in de rwzi's en doorspoeling (Hosper 1984; 1997; Hosper & Meyer 1986), later in het gehele gebied als gevolg van afname van de aanvoer via de Rijn en de IJssel (vanaf eind jaren 1980). Door evolutie van de kennis en methoden rond herkenning van soorten zijn die veranderingen in het IJsselmeer en Markermeer slecht gedocumenteerd. Wel is hier een verschuiving naar kleinere soorten vastgelegd in het midden van de jaren 1990 traden veranderingen op in chlorofylconcentraties en de relatie tussen chlorofyl en doorzicht (Noordhuis 2010; Noordhuis *et al.* 2014). Latere veranderingen (omstreeks 1996) traden op in combinatie met afname van bodemwoelende brasem en toename van waterplanten en filtratie door zoöplankton en mosselen (Ibelings *et al.* 2007; Noordhuis *et al.* 2015).

Geen van deze veranderingen is destijds in verband gebracht met klimaatverandering. Als opwarming primaire productie verhoogt is het effect tegengesteld aan de werkelijke ontwikkelingen en zal het effect van afnemende voedselrijkdom hooguit iets zijn verzwakt. Omdat aanvankelijk (eind jaren 1980) de opwarming in de wintermaanden het sterkst was, zijn vooral effecten denkbaar via afname van ijsbedekking (in combinatie met turbulentie) en de aanvang van het groeiseizoen. Dergelijke effecten zijn echter moeilijk aan te tonen als gevolg van respectievelijk het ontbreken van gegevens over soortsamenstelling van het fytoplankton uit de wintermaanden en de vierwekelijkse frequentie van chlorofylmetingen. Wel is in het Markermeer sinds de jaren 1990 sprake geweest van een sterke toename van de chlorofylconcentraties in de winter. De oorzaak hiervan is niet geheel duidelijk en is waarschijnlijk complex, maar opwerveling van sediment door windwerking en daarmee ook afname van het voorkomen van ijsbedekking is mogelijk een van de factoren (Noordhuis *et al.* 2014). Een indicatie dat opwarming ook een rol speelt is misschien te vinden in de chlorofyl/P-ratio, die in alle wateren van het IJsselmeergebied in de wintermaanden (december – april) het meest is toegenomen dan wel het minst afgenomen, in overeenstemming (figuur 4.4). Het feit dat de watertemperaturen in december – februari minder sterk zijn toegenomen (figuur 3.5) bevestigt echter de complexiteit van deze ontwikkelingen.



Figuur 4.4. Seizoensverloop van het verschil in maandgemiddelde chlorofyl/P ratio's in de perioden 1975-1987 en 1988-2010 in vijf wateren in het IJsselmeergebied. Gegevens RWS

Door de slechte lichtomstandigheden veroorzaakt door de zwevende stof in het Markermeer zijn hier relatief gezien weinig fytoplankton in vergelijking met het aangrenzende IJsselmeer. Tussen 2000 en 2010 is de hoeveelheid kleine algen (<5 µm) toegenomen ten opzichte van midden jaren negentig, wat duidt op afname van de begrazingsdruk van zoöplankton (Noordhuis 2010). Hierdoor wordt het transparantieprobleem van het Markermeer verder uitgebreid. Door de aanleg van de Makker Wadden zijn met zand en slib ook nutriënten uit de bodem omhooggekomen. Vooral de stikstof en fosfaatconcentraties zijn gestegen (lopend onderzoek KIMA; Noordhuis 2019), wat de groei van fytoplankton stimuleert. Ook zoöplanktonsoorten als *Daphnia sp.* bereiken hier nu hoge dichtheden (lopend onderzoek NIOO; Jin en Bakker 2019). Rond Marker Wadden is dan ook een verbetering te zien in de waterkwaliteit ten opzichte van de rest van het Markermeer. Dit lijkt zodanig verbonden aan de werkzaamheden van de aanleg dat het wellicht een tijdelijk effect is, zij het dat projecten als Marker Wadden elkaar voorlopig zullen opvolgen (Trintelzand, Oeverdijk, Marker Wadden 2, verbinding Oostvaardersplassen etc.). Met een toename van de temperatuur kan de gemeenschap veranderen en zullen er waarschijnlijk meer cyanobacteriën voorkomen. Deze blauwalgen vormen filamenten met een inwendig drijfvermogen, waardoor drijfvlagen op de oppervlakte van het water kunnen ontstaan als de wind afneemt.

Op het IJsselmeer ontstaan er bij hogere windsnelheden ( $>2-3 \text{ m s}^{-1}$ ) minder drijfslagen van cyanobacteriën dan in het Markermeer (Ibelings *et al.* 2003). Door de combinatie van hogere windsnelheid in de winter en de grotere windgevoeligheid van het Markermeer kan het zijn dat er bloei van blauwalgen in het Markermeer een grotere spreiding over het jaar vertoont dan in het IJsselmeer (Howard & Easthope 2002) (Ibelings *et al.* 2003). Dit kan worden gestimuleerd door de vervroeging van de toename van de watertemperatuur in het voorjaar.

#### 4.2.4.2 Waterplanten

Overall in het IJsselmeergebied zijn de waterplanten toegenomen. Ook dit is goed te verklaren uit veranderingen als toename van helderheid, afname van bodemwoelende vis en toename van filterende mosselen (Noordhuis *et al.* 2014). Toename van de watertemperatuur kan een rol hebben gespeeld, maar dit is tot nu toe niet onderzocht. Een eventuele verlenging van het groeiseizoen kan niet uit de beschikbare data worden afgeleid, omdat monitoring van waterplanten is gebaseerd op surveys die ongeveer eens in de drie jaar eenmalig in de zomer worden uitgevoerd.

De effecten van klimaatverandering op waterplanten in het IJsselmeergebied zijn de verandering in temperatuur, wind, en  $\text{CO}_2$  concentratie. Veranderend neerslagregime heeft op dit moment nog niet veel effect in dit gebied, aangezien het nog nauwelijks in de rivierafvoer zichtbaar is en omdat het waterpeil gereguleerd wordt. Ook het eventuele effect van runoff als gevolg van een toename van extreme regenbuien zal bij de huidige zeer lage nutriënt beschikbaarheid beperkt zijn.

Met een hogere watertemperatuur gedijen sommige waterplanten beter. Het kan zorgen voor een snellere groei en een verlenging van het groeiseizoen (Velthuis *et al.* 2018). De toename van de  $\text{CO}_2$  concentratie in het water kan gunstig zijn voor de groei van fonteinkruiden ten opzichte van kranwieren (Vonk *et al.* 2019). De hoeveelheid woekerend fonteinkruid is nu al een probleem, voornamelijk voor de watersporten, en kan in de toekomst voor grotere problemen zorgen als de groei van waterplanten door hogere temperaturen wordt gestimuleerd, met name in de vorm van verlenging (vervroeging) van het seizoen.

Kranwieren gedijen goed onder lage beschikbaarheid van nutriënten. Met een toename op de kans op eutrofiering in de meren zullen de kranwieren verdwijnen en zullen snelgroeiende vaatplanten gaan domineren. De lichtcondities zullen dan beperkend gaan worden voor de groei. De wind kan ook een invloed hebben op de troebelheid en dus de lichtdoorlaatbaarheid van het water. De toename in extreme weersomstandigheden kan zorgen voor meer wind en verhoging van de troebelheid van het water. Dit heeft gevolgen voor de ontwikkeling van ondergedoken waterplanten. Met name het Markermeer is hier gevoelig voor.

### 4.3 Effecten van temperatuurstijging op zoöplankton

Een hogere watertemperatuur heeft, net als voor fytoplankton, geen eenduidig effect op zoöplankton. Verschillende omstandigheden spelen hierbij een rol, hetgeen verklaard kan worden vanuit een combinatie van bottom-up en top-down processen. *Bottom-up*: De toename van stratificatie selecteert voor fytoplankton soorten die klein zijn, drijfvermogen regulatie hebben (cyanobacteriën), en bewegende flagellen hebben omdat er verticaal minder menging plaatsvindt en soorten met een hogere zink snelheid (zoals diatomeeën en groene algen) nadeel ondervinden (Huisman *et al.* 2004; Strecker *et al.* 2004; Winder & Hunter 2008). Deze verandering van de fytoplankton gemeenschapsstructuur hebben effect op de consumenten. Verder zorgt de afname in menging ook voor lagere concentraties aan nutriënten in het epilimnion, wat resulteert in minder fytoplankton en zo verhoging van zoöplankton (George 2000). *Top-down*:

De warmere wateren kunnen zorgen voor een toename in de vispopulatie (Manca & DeMott 2009), verlenging van het predatie seizoen (Wagner & Benndorf 2007), en afname van de



vissterfte in de winter (Schindler *et al.* 2005; Jeppesen *et al.* 2009 2010; Balayla *et al.* 2010), wat de graasdruk op zoöplankton verhoogd.

Een verhoging van de temperatuur wordt vaak in verband gebracht met een toename van de cyanobacteriën (een fytoplankton), daarom wordt er hier verder ingegaan op de relatie van deze bacteriën met het zoöplankton. De toename van cyanobacteriën (zie par. 4.2.3.1) kan leiden tot een ontkoppeling van de groei van fytoplankton en herbivoor zoöplankton, omdat (i) cyanobacteriën relatief lage kwaliteit voedsel zijn voor zoöplankton (Brett & Müller-Navara 1997; Wilson *et al.* 2006; de Senerpont Domis *et al.* 2007), (ii) de filamenten van de bacteriën kunnen verstopping veroorzaken in het filter apparaat voor filter voeders (Gliwicz 1990; Gliwicz & Lampert 1990; DeMott *et al.* 2001), (iii) en ze kunnen toxisch zijn voor de consument al is de toxiciteit voor zoöplankton recentelijk in twijfel getrokken (Wilson *et al.* 2006). Voor veel soorten *Daphnia* is de inname van cyanobacteriën hierdoor problematisch. Het enige wat ze kunnen doen is het verminderen van hun voedselinname waardoor de gehele fitness afneemt (Lüring & van der Grinten 2003; Ghadouani *et al.* 2004). Klein zoöplankton, zoals Copepoda (eenogkreeftjes) en Rotifera (raderdieren), is selectief in hun grazen (DeMott 1986) en kunnen voorkomen dat ze cyanobacteriën eten (Bouvy *et al.* 2001; Koski *et al.* 2002; Ger & Panosso 2014). Hoge biomassa van Copepoden wordt vaker waargenomen tijdens een cyanobacteriële bloei (L.-A. Hansson *et al.* 2007; Lars-Anders Hansson *et al.* 2007). Cladoceren zoals *Daphnia*, zijn daarentegen niet selectief in hun grazen, maar ze kunnen wel alle voedseldeeltjes die ze hebben verzameld afstoten en zo inname van cyanobacterie reduceren (DeMott 1986). De rol van grazers om toekomstige cyanobacteriële bloeien onder controle te houden zijn complex, en kan niet in het beheer worden gebruikt zonder verder begrip van de biotische interacties tussen het micro-organismen (Sommer *et al.* 2012; Ger *et al.* 2016).

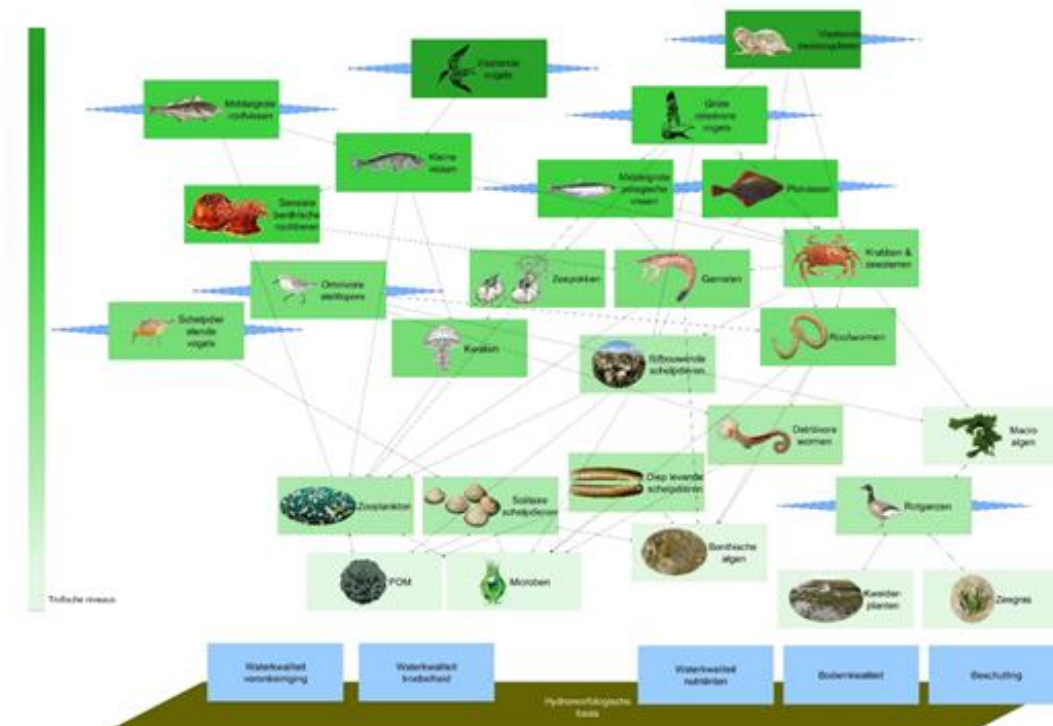
De klimaatverandering geeft ook een verschuiving in de fenologie van zoöplankton (Vadadi-Fülöp *et al.* 2012). De temperatuurverhoging kan ervoor zorgen dat sommige soorten eerder opkomen (Adrian *et al.* 2006; Manca *et al.* 2007). Dit zie je soms ook terug in de zogenoemde helderewaterfase in het voorjaar in oligo- tot mesotrofe wateren, waarbij het zoöplankton eerder piekt dan het fytoplankton en zo het aanwezige fytoplankton begraaft (Wagner & Benndorf 2007; Jaarsma *et al.* 2008). Met warmere winters zullen er ook andere soorten beter overleven dan andere, dit is al gezien voor *Daphnia sp.* (Zeis *et al.* 2010). Er kan een verschuiving komen in de voedselbron wat kan leiden tot een verschuiving in de soorten samenstelling.

Trends in zoöplankton zijn niet of nauwelijks in beeld, omdat deze parameter al lange tijd niet meer in het monitoringsprogramma in de rijkswateren is opgenomen (in 2020 echter weer gestart in het Markermeer). In de meren kan de rol van zoöplankton soms tot op zekere hoogte worden afgeleid van veranderingen in het optreden van een heldere water fase in het voorjaar, een periode waarin zoöplankton de dichtheid van fytoplankton verlaagt door graas, totdat de nieuwe jaarklasse van vis op hun beurt het zoöplankton gaat begrazen. Zo eenn heldere water fase ontstond bijvoorbeeld rond 1996 in de zuidelijke randmeren nadat de overmaat van fosfaat werd teruggedrongen. Ook dit was dus geen direct gevolg van klimaatverandering, en net als bij chlorofyl vinden de metingen van doorzicht en helderheid niet frequent genoeg plaats om een eventuele vervroeging van het seizoen te kunnen vaststellen.



## 4.4 Effecten van temperatuurstijging macrofauna

Macrofauna is een praktische term voor de gemeenschappen van ongewervelde dieren (evertebraten) in het water die groter zijn dan zoöplankton, zoals wormen, muggenlarven, schelpdieren en kreeftjes die in en op het sediment leven (benthos), maar ook tussen waterplanten of vrij in de waterkolom (bijv. aasgarnalen). Als koudbloedige dieren reageren ze sterk op veranderingen in watertemperatuur. Die invloed betreft allerlei aspecten van hun bestaan, zoals groei en metabolisme, voorplanting en seizoensritmiek en verspreiding. Veel kennis over de invloed van temperatuur, vaak verzameld in relatie tot koelwaterlozingen, is samengevat in Verdonschot *et al.* 2007. De invloed is relatief sterk in de Waddenzee, vanwege de geringe diepte en de blootstelling tijdens laag water, waardoor de fluctuaties in temperatuur groot zijn. Door de diversiteit en de basale positie van macrofauna (benthos) in het voedselweb kunnen de gevolgen complex zijn, zowel voor permanente bewoners van de habitat als voor migranten zoals trekvogels en trekvissen (figuur 4.5).



Figuur 4.5. Voedselweb van de Waddenzee, uit Fiet *et al.* 2018. De soorten met een blauwe ruit op de achtergrond zijn migranten.

### 4.4.1 Waddenzee

In de Waddenzee is macrozoöbenthos de meest voorkomende groep van grotere ongewervelden (Christianen *et al.* 2017; Drent *et al.* 2017). Op basis van hun voedselkeuze zijn ze ingedeeld in herbivoren, detrituseters en carnivoren (Asmus & Asmus 1985). De meest voorkomende soorten behoren tot de categorie herbivoren, deze soorten voeden zich op primaire producenten zoals fytoplankton en microfyto-benthos (van Oevelen *et al.* 2006; Christianen *et al.* 2017). De invertebraten vormen dan ook een belangrijke link naar de hogere trofische niveaus, bijv. vissen en vogels, in het voedsel web (van Oevelen *et al.* 2006; Christianen *et al.* 2017). Dit voedselweb kan worden verstoord als gevolg van een stijging in de temperatuur (Kirby & Beaugrand 2009). Zo zorgt toename in temperatuur voor eerdere kolonisatie van jongvolwassen garnalen (*Crangon crangon*) op de intergetijden-moddervlaktes die kunnen grazen op het kuit van het nonnetje (*Limecola balthica*) (Philippart *et al.* 2003).

Recentelijk is echter aangetoond dat tweekleppige schelpen hun timing van paaien vervoegd hebben waardoor zij de graasdruk van garnalen kunnen vermijden (Philippart *et al.* 2014). Dit is ook te zien in enkele grotere rekrutering voorvallen van het nonnetje in de Waddenzee in de jaren 2012 tot 2014 (Compton *et al.* 2016).

#### **BOX Fenologische mismatches**

Een fenologische mismatch komt voor wanneer de timing van een vaak herhaalde levensfasen van interacterende soorten elkaar mislopen (Visser *et al.*, 1998; Parmesan, 2006; Renner and Zohner, 2018). Deze interacties kunnen gerelateerd zijn aan voortplanting binnen soortengemeenschappen, interacties tussen verschillende soorten zoals bestuiving en concurrentie om voedsel en interacties tussen organismes en omgevingsfactoren (bijv. temperatuur, saliniteit). Verandering in klimaat, waaronder ook temperatuur, kan deze dynamiek en interacties verstoren.

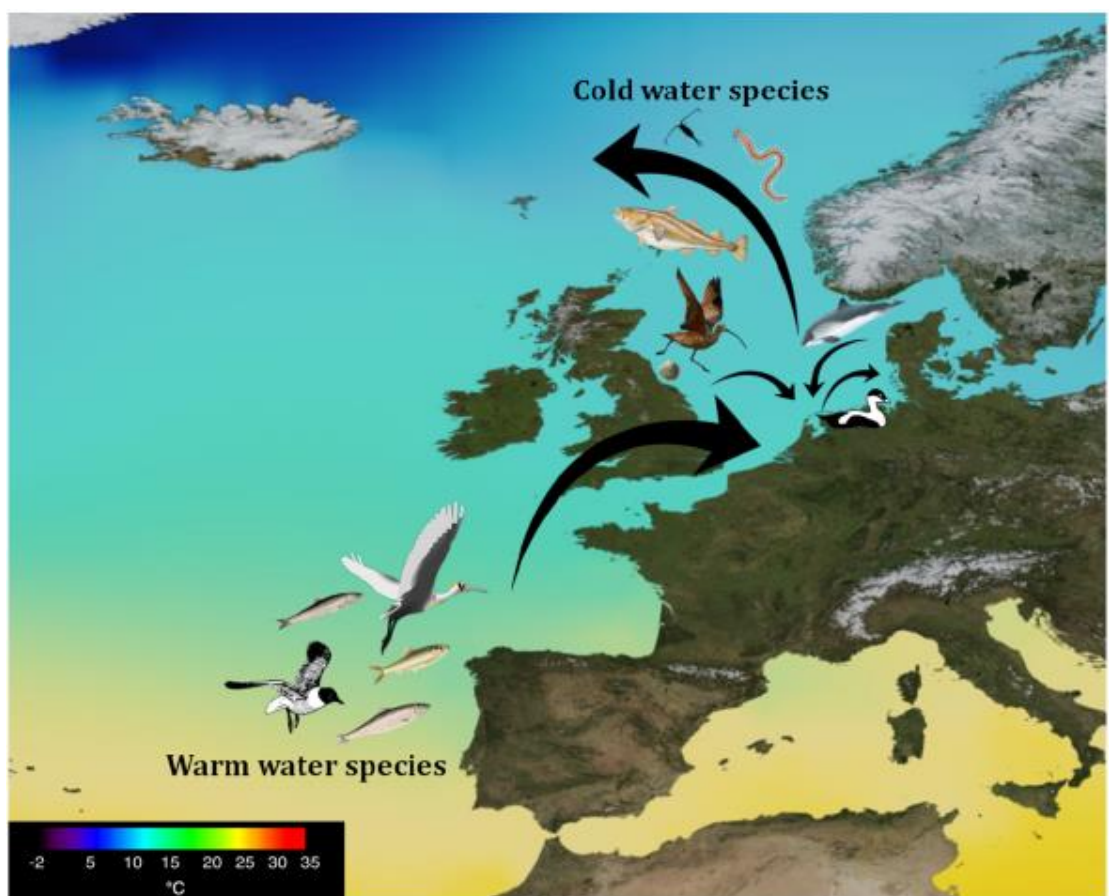
Stijging van de temperatuur van het water zorgt ook voor een toename van het aantal soorten in de Waddenzee. In een 40-jarige studie (1970-2009) naar benthische invertebraten in een getijde vlakte in de westelijke Waddenzee is een groei in soortenrijkheid gevonden, van 28 naar 38 aantal soorten (Beukema & Dekker 2011). Vier van deze nieuwe soorten zijn uitheemse soorten, namelijk *Ensis directus*, *Marenzelleria viridis*, *Crassostrea gigas* en *Hemigrapsus takanoi*, die de Waddenzee binnen zijn gekomen in deze periode. De studie naar de Balgzand getijdevlaktes toonde ook een positieve relatie tussen een hogere temperatuur en het aantal bezette monsterplaatsen door borstelwormen (*Lanice conchilega* en *Nephtys hombergii*).

De verhoging van temperatuur van het water zorgt ook voor negatieve gevolgen voor de evertbraten, zoals mismatching (Tekst box) en verhoogde sterfte. Een voorbeeld hiervan is de verhoogde mortaliteit van de gewone kokkel (*Cerastoderma edule*) tijdens een hittegolf in de Waddenzee (Beukema & Dekker 2020). Het lange termijn-effect in het aantal volwassen dieren was echter niet zichtbaar, doordat de afname in rekrutering gecompenseerd werd door een toename in de overleving van volwassenen in de winter. Veranderingen in temperatuur is dus niet een directe verklaring zijn voor de grote kokkelsterfte in de Waddenzee (persoonlijk interview Philippart, C.J.M.). Een hypothese voor deze massale sterfte tijdens de hittegolf is dat er bij warm weer en hogere mate van oostenwind een afname is van fytoplankton, een belangrijke voedselbron voor de kokkel. Daarnaast zijn ook de zoetwateralgen een belangrijke voedselbron voor kokkels (Jung *et al.* 2019). Bij een lage zoetwaterafvoer en oostenwind wordt er ook een afname verwacht in de biomassa van zoetwateralgen in de westelijke Waddenzee. Afname in beide voedselbronnen zouden gelinkt kunnen worden aan de zomersterfte van bijvoorbeeld kokkels (persoonlijk interview Philippart, C.J.M.). Doordat ze tegen het optimum aanzitten kost het veel energie om te overleven en worden de reserves vaker aangesproken. Ook voor het nonnetje waren afnemende trends waargenomen in de overlevingskans van volwassenen (begon rond 1996) en jaarlijkse rekrutering (begon rond 2003) met verhoging van temperatuur (Beukema *et al.* 2017). De toenemende temperaturen na 1997 konden alleen niet geheel de lage overlevingskans en lage rekrutering verklaren, mogelijk was hier sprake van een besmettelijke ziekte.

De gevolgen van temperatuurverandering op bodemdieren kan ook sterk verschillen binnen een soortengroep, bijv. gerelateerd aan de levensfase. Zo kan het bijvoorbeeld een voordeel zijn als een dier meer reserves heeft (wellicht het geval bij grotere individuen) op het moment dat het weerstand moet bieden aan temperatuurveranderingen.

Daarnaast zal een kleiner individu sneller afkoelen en opwarmen, gerelateerd aan de oppervlakte-inhoud ratio. Voor een aantal organismes, zoals het nonnetje (*Limecoma balthica*) en de wadpier (*Arenicola marina*), is waargenomen dat zij zich in hun eerdere levensfase hoger op de wadplaten bevinden. Na het eerste levensjaar migreren deze bodemdieren naar een gebied lager op de wadplaat (tussen de volwassenen). Dit effect is ook gerelateerd aan de habitat waar deze organismes zich bevinden tijdens verschillende levensfasen. Tijdens eerdere levensfasen bevinden zij zich minder diep en hoger op de wadplaat, waar ze kwetsbaarder zijn voor veranderingen in temperatuur. Naast de fysiologie van de organismes (en hun levensfasen) speelt ook habitat hier dus een belangrijke rol.

Door een toename in de watertemperatuur is er ook sprake van migraties en areaalverschuivingen van invertebraten (Figuur 4.). Zo is het leefgebied van een borstelworm soort (*Amphictene auricoma*) naar het noorden verschoven (Hiddink *et al.* 2015). Mieszkowska *et al.* (2006) vond een verspreiding van enkele rotsachtige schelpdieren (Trochidae) en zeepokken (Balanomorpha) vanuit de kust van Groot-Brittannië naar de Waddenzee, wat waarschijnlijk te wijten was aan een stijging van de watertemperatuur.



Figuur 4.6. Oppervlaktewatertemperatuur kaart toont een aantal warm-water soorten die noordwaarts migreren, terwijl koud-water soorten vanuit de Waddenzee naar nog koudere wateren migreren. Figuur uit Philippart *et al.* (2017).

#### 4.4.2 Zuidwestelijke Delta

Diverse trends die mogelijk met temperatuurverandering te maken hebben zijn beschreven bij zoöplankton, meiofauna en macrofauna (wadpieren en schelpdieren). Voor een deel zijn die waarschijnlijk toe te schrijven aan veranderingen in voedselbeschikbaarheid (primaire producenten), voor een ander deel aan andere mechanismen.

#### *Westerschelde:*

Een toename in plaagalgen (bijv. *Phaeocystis*) kan gevolgen hebben voor het voedselweb omdat ze minder gegeten worden door bijv. zoöplankton (Landsberg 2002). Daarnaast kan de massale sterfte van plaagalgen zorgen voor een plotselinge afname in zuurstof en kan de productie van gifstoffen door deze algen zorgen voor sterfte in organismes, wat weer gevolgen kan hebben schelpdieren (bijv. mossels).

Positieve effecten van temperatuurstijging op de primaire consumenten in de Westerschelde zijn niet direct waargenomen. Er is echter voor de steurgarnaal (*Palaemon* spp.), die voorkomt in Europese estuariën en kustzones, een trend waargenomen dat de ontwikkelingssnelheid van larven sneller verloopt bij een hogere watertemperatuur (González-Ortegón & Giménez 2014).

De Westerschelde heeft een veel lagere biomassa en diversiteit in macrozoobenthische organismes dan de Oosterschelde (Cozzoli *et al.* 2013). Vooral wormen doen het goed in deze wateren, al komen het nonnetjes, kokkels en scheermessen ook regelmatig voor. In het geval van de Westerschelde is de biodiversiteit goed, waarin de samenstelling wel aan het veranderen is (vooral die van schelpdieren). Filterende bodemdieren (zoals kokkels) namen lange tijd af in biomassa. In 2019 werd echter een plotselinge toename gesignaleerd (van Asch *et al.* 2019). En dat terwijl sifon voedende bodemdieren (zoals het nonnetje en de platte slijkgaper) in de laatste ook aan het toenemen zijn. De algemene afname in kokkels is te verklaren door een lage broedval als gevolg van milde winters en een afname van het voedsel (van Asch *et al.* 2019). Een andere reden zou kunnen zijn dat een ander dier mee concurreert om de voornaamste voedselbron van deze kokkels. Echter is het aantal Japanse oesters, een concurrent van de kokkel, in de Westerschelde zeer laag, zeker als je het vergelijkt met de Oosterschelde (van den Ende *et al.* 2016, 2019). De verklaring van een afname in voedsel zou echter wel te verklaren zijn door een afname van de primaire productie in het Schelde estuarium. Het is echter lastig te weerleggen of in deze veranderingen ook effecten van temperatuurstijging zijn waargenomen. De vele veranderingen in de Westerschelde maken het moeilijk om dit effect eruit te filteren.

Migratieverschuiving als gevolg van temperatuurstijgingen zijn wel te verwachten in de zuidwestelijke Delta. Zo toonde een studie van Chaalali *et al.* (2013) dat in het estuarium van Gironde rivier (Zuid-Frankrijk) het roeipootkreeftje (*Eurytemora affinis*) zijn migratiepatroon aanpaste als gevolg van verschuiving in de zoet-zout overgang. Hier speelde de stijging in watertemperatuur echter ook een belangrijke rol, vooral in de opwaartse migratie.

Net als in vele estuaria (Stachowicz *et al.* 2002; Williams & Grosholz 2008) worden er ook binnen de zuidwestelijke Delta steeds meer exoten waargenomen, zoals de Japanse oester, Amerikaanse zwaardschede, Quaggamossel en kolonievormende zakpijpen (Schaminée *et al.* 2019). Deze organismes kunnen de functionele ecologie van de wateren aantasten en effect hebben op de nu al voorkomende dieren. Er is echter nog veel onduidelijk over de ontwikkelingen van deze inheemse soorten en de effecten van temperatuurstijging op deze ontwikkeling.

#### **4.4.3 Rivieren en meren**

In de grote zoete wateren zijn slakken en tweekleppige sterk vertegenwoordigd, mede doordat ze in hogere watertemperatuur kunnen leven (bijvoorbeeld de lethale temperatuur voor de slak *Potamopyrgus antipodum* is 30°C (Winterbourn 1969) (Wortelboer en Harezlak 2020). Er is een afname geobserveerd van larven van steenvliegen (*Plecoptera*), haften (*Ephemeroptera*) en schietmotten (*Trichoptera*), welke gevoeliger zijn voor verschil in watertemperatuur.



Het effect van stijging van de watertemperatuur op insecten in de Nederlandse grote wateren is lastig om te voorspellen door gebrek aan goede datasets. Daarnaast speelt een verbetering van de waterkwaliteit hier ook een belangrijke rol, wat de afgelopen jaren voor een toename van de insecten populatie heeft gezorgd (van Klink *et al.* 2020).

Amfibieën komen niet voor in de grote rivieren, maar wel in sloten, vaarten, beekjes, en boezems, en uiterwaarden. Een hogere watertemperatuur versnelt de levenscyclus van amfibieën, tezamen met beschikbaarheid van voedsel en nutriënten. Ook hier is de kans op infectie door pathogenen groter met een hogere watertemperatuur, zoals het ranavirus (Brand *et al.* 2016).

#### 4.4.4 IJsselmeergebied

Zoals bij alle koudbloedige dieren is de activiteit van macrofaunasoorten gekoppeld aan de temperatuur. De aard van deze relaties wordt onder meer besproken in Verdonchot *et al.* 2007, met betrekking tot onder meer groei, voortplanting en diversiteit. Deze analyse is vooral gebaseerd op wat oudere studies die niet zijn gerelateerd aan klimaatverandering, maar bijvoorbeeld aan koelwaterlozingen. In het IJsselmeer is deze relatie in het bijzonder bij de Driehoeksmossel onderzocht. Zo is er een ondergrens voor (filtratie)activiteit van ongeveer 6°C en een ondergrens voor de uitstoot van geslachtsproducten van ongeveer 12°C (Bayne *et al.* 1976; Borcherdig 1990). Deze mosselen hebben een optimum in de filtratie activiteit bij een temperatuur tussen de 5 -20°C (Reeders 1989) en sterfte boven de 26°C (Strayer 1991). Daarbij gaat het vooral om de temperatuur bij de bodem, waar de meeste mosselen leven. Hier loopt de temperatuur minder hard op tijdens een hittegolf, maar kan de zuurstofconcentratie in dergelijke situaties wel dalen als (micro)stratificatie optreedt. Sterfte treedt dan op na enkele dagen. Omdat de kosten van filtratie uiteindelijk sneller toenemen met de watertemperatuur dan de baten kunnen hogere temperaturen energetische consequenties hebben, waarbij energie onttrokken kan worden aan de gonaden. Enige adaptatie aan dit regime lijkt mogelijk, maar niet als de watertemperatuur sterk fluctueert. In het IJsselmeer bleken mosselen die bovenin de waterkolom waren uitgehangen, waar uitgesproken dag-nacht ritmiek in watertemperatuur heerst, zich minder efficiënt voort te planten dan dieper uitgehangen mosselen (Scheffer 1992; Noordhuis *et al.*, 1992; Noordhuis *et al.* 1994). Terwijl de eicellen van de vrouwtjes binnen 24 uur in het water bevrucht moeten worden, liep de (gesynchroniseerde) uitstoot van de mannelijke en vrouwelijke geslachtsproducten hier tot wel 2 weken uiteen. Dit onderzoek is uitgevoerd als onderdeel van een studie naar de oorzaken van het ontbreken van Driehoeksmosselen in de Veluwerandmeren (later alsnog teruggekeerd). Het gevonden principe speelt een rol in ondiep water, waar de dag-nacht fluctuaties in temperatuur het grootst is (<1,5m). Als een deel van de populatie dieper voorkomt (zoals in het IJsselmeer en Markermeer), is dit geen probleem. In zeer ondiepe meren kan opwarming dit mechanisme vooral versterken als de dagtemperatuur sterker toeneemt dan de nachttemperatuur. Dat gebeurt waarschijnlijk niet als gevolg van klimaatverandering, maar mogelijk wel omdat de toename van de instraling door verbetering van de luchtkwaliteit zich vooral overdag afspeelt.

Voor organismen zoals mosselen vervroegt door de opwarming de aanvang van het groeiseizoen terwijl de duur ervan toeneemt. Behalve dat door klimaatverandering de kans op sterfte-incidenten bij hogere watertemperaturen toeneemt, speelt bij mosselen op geringe diepte (bijv. in de randmeren) ook een toename van de verschillen in temperatuur tussen dag en nacht, doordat de opwarming overdag sterker is als gevolg van toenemende instraling door afname van de frequentie van mist (Vanhemelrijk *et al.* 1993).

## 4.5 Effecten van temperatuurstijging op vissen

Ook vissen zijn koudbloedig, waardoor veranderingen in de watertemperatuur, nagenoeg gelijk aan de temperatuur van het dier, grote invloed heeft. Verhoging van de watertemperatuur kan direct en indirect een sterk effect op de visgemeenschap, omdat het invloed heeft op de levenscyclus, sterfte, gedrag en voedselvoorkeur. Vissen hebben een grote invloed op allerlei andere biota, o.a. door de opslag, transport en excretie van nutriënten en kunnen hierdoor grote gevolgen hebben voor het functioneren van het ecosysteem. Net als bij macrofauna heeft temperatuur op fysiologische processen, groei en voortplanting en uiteindelijk op verspreiding en diversiteit (Verdonschot *et al.* 2007). De relatie met temperatuur en de daaraan verbonden zuurstoftolerantie verschilt sterk per soort en hangt samen met de timing van de paai (vroeg in het voorjaar voor koudwatersoorten). Een overzicht in Verdonschot *et al.* 2007, met gegevens uit Van Emmerik en de Nie 2006 en Gerstmeier en Romig 1998, laat voor zoetwatervissen maximumtemperaturen zien die variëren van 20°C bij beekprik, kwabaal en rivierdonderpad, tot 38°C bij zeelt en kroeskarper. Minimum zuurstofconcentraties variëren volgens dit overzicht van 1 mg/l voor snoek, blankvoorn en kroeskarper tot 8 mg/l voor spiering, elrits en rivierdonderpad. Deze laatstgenoemde concentratie wordt in 100% verzadigd zoet water bereikt bij ongeveer 25°C.

### 4.5.1 Waddenzee

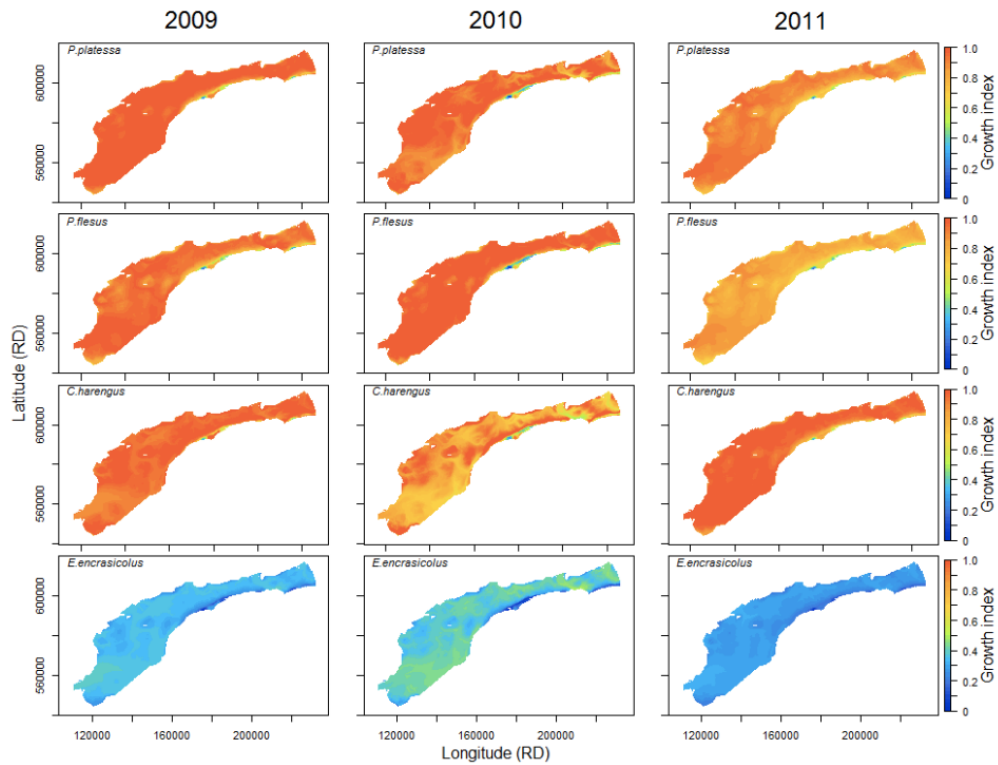
Temperatuurstijging is op dit moment een van de belangrijkste drijvende kracht achter veranderingen in het voorkomen en de verspreiding van vissoorten en dus in de soortensamenstelling van mariene systemen (Perry *et al.* 2005; Weatherdon *et al.* 2016; Geraldi *et al.* 2019). De verwachting is dat individuele vissoorten tijdens alle levensfasen beïnvloed zullen worden door klimaatverandering, wat door zal werken op vis populaties, gemeenschappen en het functioneren van ecosystemen (Pörtner & Peck 2010). Temperatuurstijging kan bijvoorbeeld leiden tot: fysiologische veranderingen van het organisme (zoals het concept van zuurstof en capaciteit-bepaalde thermische tolerantie (Pörtner & Knust 2007); gedragsverandering op individueel niveau, zoals vermijden van ongunstige omstandigheden of verplaatsing naar geschiktere gebieden; veranderingen op het populatieniveau via verschuivingen in het evenwicht van sterftegevallen, groei en voortplanting; en verandering op het ecosysteemniveau in de productiviteit en de voedselweb-interacties (bijvoorbeeld fenologische mismatches (Box 2)) als gevolg van veranderingen in andere lagen van het voedselweb.

De Waddenzee is een kraamkamer voor vele vissoorten (Rauck & Zijlstra 1978; van der Veer *et al.* 2015). Dit soort ecosystemen zijn productief en bieden voldoende voedsel en bescherming voor de vroege levensfasen van deze vissen (Bergman *et al.* 1988; Beck *et al.* 2001; Gibson *et al.* 2002). De verblijftijd van de jongvolwassen vissen in een kinderkamer is soort afhankelijk en varieert van enkele weken tot meerdere jaren (Cabral & Costa, 1999; Martinho *et al.* 2007; Laurel *et al.* 2009). Twee soorten niet-commerciële platvissen, de dwergtong (*Buglossidium luteum*) en de schurftvis (*Arnoglossus laterna*), namen in aantallen toe in de Waddenzee. Deze toename hing samen met een voorkeur voor warmer water en een verhoogde overlevingskans bij minder koude winters (van Hal *et al.* 2010). Noordwaartse verschuivingen zijn ook in de Noordzee aangetoond, met ook hier een toename van Dwergtong en Schurftvis, maar ook van Mul, Zonnevis en Kleine Pieterman (Tulp *et al.* 2009). Enkele koudwatersoorten, zoals Puitaal, namen af door temperatuurstijging (ook in de Waddenzee; Pörtner en Kunst 2007). Met de opmars van zuidelijke soorten nam de soortenrijkdom in de Noordzee echter toe. Andere aspecten van de veranderingen, zoals een tendens naar kleinere soorten, zijn niet los te zien van de visserijdruk (Tulp *et al.* 2009). Opvallend is een verschuiving in fenologie van een aantal vissoorten in de Westelijke Waddenzee, die geen vervroeging van de aankomst en zomerpiek inhoudt, maar juist verschuiving naar latere tijdstippen (van Walraven *et al.* 2017).

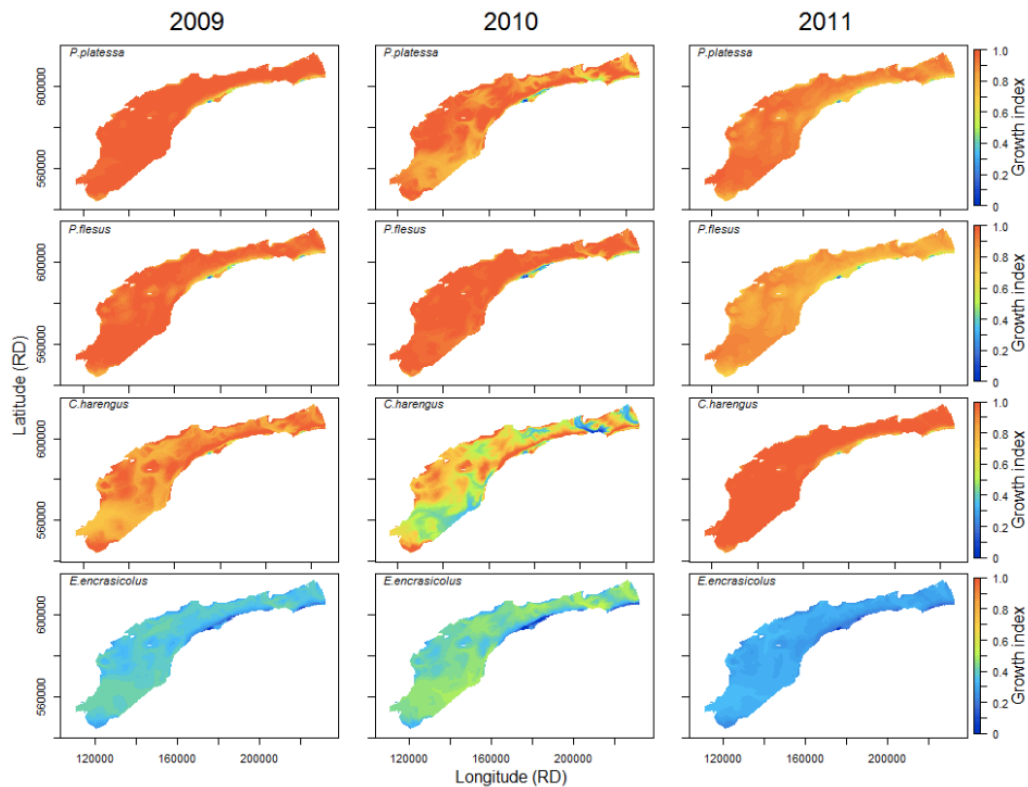


Een mogelijke verklaring is dat in het voorjaar de omstandigheden ook in dieper water verbeteren, waardoor de vis langer daar blijft. Bij schol is vastgesteld dat de larven (0-groep) die in de westelijke Waddenzee plachten op te groeien naar diepere wateren zijn verschoven (Freitas *et al.* 2016).

Hogere temperaturen in gematigde wateren, zoals de Waddenzee, zorgen vaak voor de introductie van nieuwe zuidelijke soorten en een afname in de lokale populaties door verschil in specifieke temperatuur optima (Perry *et al.* 2005; Rindorf & Lewy 2006). De soort-specifieke temperatuur optima hangen nauw samen met de zuurstofconcentraties in het water (par. 4.1.1) en de tolerantie hiervan per vissoort (Pörtner & Knust 2007). Het tolereren van extreme temperaturen voor vissen en invertebraten zorgt voor een mismatch tussen de vraag naar zuurstof en de capaciteit van de toevoer van zuurstof naar verschillende delen van het organisme (Frederich & Pörtner 2000; Pörtner 2001; Mark *et al.* 2002). De meest kwetsbare levensfase van vissen voor temperatuurverandering zijn de embryo-fase en de kuitschietende vissen (Dahlke *et al.*, 2020). Naast opgroeiende vissen in de Waddenzee, zijn er ook de juveniele en volwassen vissen die de Waddenzee gebruiken als een gebied om te voedsel te consumeren (Tulp *et al.* 2009). Een effect van temperatuurverhoging was de afname van de groei van haring, schol, en bot jongvolwassenen in de periode tussen 2009-2011 door hoge zomertemperaturen (figuur 4.7 en figuur 4.8) (Volwater 2017). Deze afname in groei werd ook waargenomen voor pelagische en bodemvissen. Zij vertoonde een tienvoudige afname in biomassa (1980: 150 gram natgewicht, 2011: 20 gram natgewicht) voornamelijk in lente (van der Veer *et al.* 2015). Daarnaast nam ook de trofische structuur (trofisch niveau = hiërarchische positie van een organisme in een voedselweb) van pelagische vissen af, mogelijk door een verhoging in watertemperatuur, habitat destructie in kust zones (zand baggeren, visserij) en door toename in predatie en grootschalige hydrodynamische circulatie. In het Marsdiep werd een afname geconstateerd in de biomassa van de puitaal (*Zoarces vivaporous*), voor wie de Waddenzee de zuidelijke grens van de verspreidingsgebied is (van Walraven *et al.* 2017).



Figuur 4.7. Simulatie van potentiële dagelijkse groei van vissen van 5cm in juli 2009-2011 voor schol (*Pleuronectus platessa*), bot (*Platichthys flesus*), haring (*Clupea harengus*) en ansjovis (*Engraulis encrasicolus*). De groei index varieert van geen groei (groei index = 0.0) tot maximale groeisnelheid in cm per dag (groei index = 1.0). Maximale groeisnelheid schol (1.22 mm/dag), bot (1.01 mm/dag), haring (0.92 mm/dag) en ansjovis (1.31 mm/dag). Figuur uit Volwater (2017)



Figuur 4.8. Simulatie van potentiële dagelijkse groei van juveniele vissen (15-20 cm) in juli 2009-2011 voor schol (*Pleuronectes platessa*), bot (*Platichthys flesus*), haring (*Clupea harengus*) en ansjovis (*Engraulis encrasicolus*). De groei index varieert van geen groei (groei index = 0.0) tot maximale groeisnelheid in cm per dag (groei index = 1.0). Maximale groeisnelheid: schol (0.97 mm/dag), bot (0.70 mm/dag), haring (0.66 mm/dag) en ansjovis (0.41 mm/dag). Figuur uit Volwater (2017).

Migratie van vissoorten van zuid naar noord is voor het mariene milieu uitgebreid gedocumenteerd (Walther *et al.* 2002; Parmesan & Yohe 2003; Engelhard *et al.* 2014). Voor vissen in de aangrenzende Noordzee zijn duidelijke effecten beschreven (Dulvy *et al.* 2008) waaronder benthische vissoorten die steeds dieper voorkomen (verdieping van 3.6 m per decennium) en noordwaartse of zuidwaartse verschuiving afhankelijk van de thermische gevoeligheid van de vissoorten. Ook voor de Waddenzee zijn migraties van vissen waargenomen, zowel migraties naar de Waddenzee als migraties weg van de Waddenzee zijn waargenomen. Zo zijn er migraties waargenomen van de haring richting het noorden (Alheit & Hagen 1997), en sardines en ansjovis richting de Waddenzee (Beare *et al.* 2004). Hierbij moet wel vermeld worden dat er tot aan 1962 nog gevist werd op ansjovis in de Waddenzee maar dat de soort sindsdien sporadisch voorkwam (Boddeke & Vingerhoed 1996). Hier is dus meer sprake van een toename in productiviteit voor een lokale ansjovis populatie dan een noordwaarts migratie patroon (persoonlijk interview Myron Peck). Daar staat tegenover dat er voor kabeljauw een migratie vanuit de wateren ronde Noordzee richting de noordpool is waargenomen (Hiddink & ter Hofstede 2008; Engelhard *et al.* 2014).

#### 4.5.2 Zuidwestelijke Delta

Verschillende trekvissoorten die de Westerschelde gebruiken om te paaien zullen gevolgen ondervinden de temperatuurstijging (Stevens *et al.* 2009). De opwarming en vervroeging van de overschrijving van de migratie temperatuur limiet (zie 3.4.2) heeft effecten op de fenologie van trekvissoorten als fint, rivierprik en glasaal (Stevens *et al.* 2009; Vanoverbeke *et al.* 2019). Dit effect kan echter verschillen per vissoort, bij sommige soorten wordt voortplanting voornamelijk teweeggebracht door de daglengtes en in minder mate door temperatuur.

De verschillende effecten in de fenologie kunnen ook resulteren in een verstoring van de voedselketen door een 'mismatch' tussen het consumerend organisme en de voedselbron (Renner & Zohner 2018).

De Westerschelde vervult zijn kinderkamerfunctie minder goed dan voorheen, een trend die ook zichtbaar is in de andere deltawateren en de Waddenzee. De trend verschilt per vissoort, maar de meeste vissoorten laten een dalende trend zien. Een van de mogelijk belangrijke oorzaken is de watertemperatuur die toeneemt door klimaatverandering.

#### 4.5.3 Rivieren en meren

Een verhoogde temperatuur heeft invloed op de dichtheid van vissen in de rivieren en meren. Door de warmere winters zal de vissterfte in de wintermaanden verder afnemen, omdat de periode van ijsbedekking korter wordt. De dichtheid in het voorjaar neemt hierdoor toe. Door de verandering van het klimaat verlengt het paai en het groeiseizoen van vissen wat kan leiden tot extra lichting van de vissoorten, of grotere vissen (Lappalainen & Tarkan 2007; Mooij *et al.* 2008; Jeppesen *et al.* 2010). Deze verschillende oorzaken zorgen voor een toename van de visdichtheid wat kan resulteren in een voedselprobleem, vooral in het voorjaar, omdat er niet genoeg zoöplankton aanwezig is. Daarnaast kan er door temperatuurverhoging ook mismatch ontstaan tussen de voedselproductie en de vissoort. Het kan zijn dat er een verschuiving komt in de voedselvoorkeur van de vis, naar bijvoorbeeld een hogere positie in het voedsel web (Jeppesen *et al.* 2010; O'Gorman *et al.* 2016)

De hogere temperatuur gaat ook gepaard met een lagere oplosbaarheid van zuurstof in het water (zie par. 4.1.1) en een toename in zuurstof gebruik voor respiratie. De druk op de zuurstof wordt hoger naarmate de dichtheid toeneemt. Soorten zoals de modderkruipers, zeelt en de kroeskarper, hebben een hoge tolerantie voor lage zuurstofconcentraties en kunnen mogelijk gunstige concurrentieposities verkrijgen. Tijdens extreem weer kan er stratificatie optreden wat kan leiden tot massale sterfte. Het (tijdelijk) droogvallen tijdens (extreme) zomers leidt tot vissterfte en daardoor een afname van de dichtheid.

De fysiotoop speelt ook een belangrijke rol in het voortbestaan van vissoorten. Sommige vissoorten zijn sterk afhankelijk van uiterwaarde die in het voorjaar langdurig onderlopen, en waar hun larven opgroeien. Door de lagere debieten is het overstromingsgebied verkleind. Zo is bijvoorbeeld de kwabaal (*Lota lota*) ernstig bedreigd en staat deze op de Rode Lijst van Nederlandse vissen (wet stb-2016-34). De afname van het debiet in de zomer en daarbij verlagende stroomsnelheid zorgt voor hogere instraling, hogere concentratie vervuiling, en meer kans op eutrofiëring, wat ook negatief effect kan hebben op de fysiotoop en daarmee de vispopulatie. De langsdammen in de rivier de Waal laten een positief effect zien op de vissoorten en de aantallen (Collas *et al.* 2018). Een voordeel van de langsdammen in rivieren is dat er een kleinere kans is op droogvallen met toekomstig warmer weer dan voor nevengeulen in uiterwaarden. Een ander voordeel is dat het water stroomt waardoor het water zuurstofrijk blijft.

Verder zal de temperatuurverhoging leiden tot een verschuiving van de vissoorten. Waarbij koude minnende soorten zoals spiering en kwabaal zullen afnemen of verdwijnen en warmte minnende soorten zoals karperachtigen, meerval en baars zullen toenemen (Burgos & Van Den Beld 2009). Dit wordt versterkt door eutrofiëring effecten. Om de (leef) gebieden voor diverse soorten te vergroten zijn er al veel vispassages geplaatst die bijdragen aan de uitwisselingsmogelijkheden voor soorten. De koude minnende soorten kunnen indien mogelijk noordwaarts trekken (Magnus *et al.* 1997; Daufresne *et al.* 2004; Jeppesen *et al.* 2010).

Een studie naar de fenologie van 21 zoetwatervissen gaf een indirect en negatieve correlatie van temperatuur op abundantie door een vervroegde migratie (Kuczynski *et al.* 2017).

Ondanks dat sommige soorten zich kunnen aanpassen aan de temperatuurverandering kon een populatie verminderen in aantal doordat of de aanpassing niet voldoende was of doordat er een mismatch was ontstaan in de trofische interactie (Kuczynski *et al.* 2017). Er kan ook competitie ontstaan tussen de (nieuwe) vissoorten.

Sommige vissen migreren tussen kritieke habitatten om hun levenscyclus te voltooien (Dingle & Alistair Drake 2007), bijvoorbeeld van het opgroei-gebied naar het paaigebied. Een op de drie zoetwater vissen worden wereldwijd bedreigd met uitsterven (Collen *et al.* 2014), maar de trekvisser zijn hier disproportioneel in vertegenwoordigd (Darwall & Freyhof 2016). Veel kunstmatige barrières, zoals dammen, duikers, kruisingen en stuwen, belemmeren de beweging van trekvisser en verminderen hun vermogen om hun levenscyclus te voltooien (Winemiller *et al.* 2016). Dammen en andere rivier infrastructuur kunnen ook het stroomregime aanzienlijk veranderen, waardoor ook stroomafwaarts gelegen gebieden worden beïnvloed. Voor migrerende vissen is de temperatuur van het water in mondingen van de rivieren van invloed op de optrekbaarheid van het soort (de Laak 2007). Voor bijvoorbeeld de zalm wordt de migratie belemmerd bij temperaturen boven de 25°C, wat betekent dat de migratie stil komt te liggen (Burgos & Van Den Beld 2009). Dit hoeft niet gelijk tot negatieve gevolgen te leiden. Wel zullen de zalmen optrekken in de rivieren in de zomer last hebben van de hogere temperatuur en bijhorende risico's (Burgos & Van Den Beld 2009). De juveniele zalmen die migreren van de opgroeiplaats naar zee zullen ook hinder ondervinden van de hogere temperatuur (Burgos & Van Den Beld 2009). Als ze vroeger vertrekken kan het zeewater nog niet op de juiste temperatuur zijn, wat kan zorgen voor een mismatch in voedselproductie (Kennedy & Crozier 2010). De condities voor de warm minnende trekvisser in de grote rivieren wordt gunstiger met de verhogende watertemperatuur. Zo zijn de condities voor de paai van de barbeel nu nog niet optimaal (temperatuur van boven de 20°C nodig), maar met het oog op klimaatverandering zal dit in de toekomst verbeteren (Burgos & Van Den Beld 2009).

De temperatuurgevolgen zullen groter zijn voor de inheemse soorten dan voor de exoten, omdat de exoten hier voornamelijk zijn gekomen door areaal verschuiving. De temperatuurverhoging zal dan ook het voorkomen van exoten bevorderen (Leuven *et al.* 2011). De opmars van exoten wordt gestimuleerd door het openstellen van stroomgebieden, zoals het Main-Donaukanaal wat de Donau en de Rijn met elkaar verbindt. Dit leidt tot een toename van exoten uit de omgeving van de Kaspische en Zwarte zee, zoals de Donaubrasem en de Blauwband.

Tot slot, kan een verhoging van de watertemperatuur zorgen voor een hogere aanwezigheid van ziekteverwekkers voor vissen, zoals *Vibrio sp.*, *Listeria monocytogenes*, *Yersinia spp.*, *Salmonella serovars*, en *Clostridium botulinum* (Novoslavskij *et al.* 2016). Dit kan tot een potentieel gevaar zijn voor de vis als voor menselijk consumptie. Ziekte-uitbraken bij visetende vogels zijn ook in verband gebracht met de inname van vis die besmet is met *C. botulinum* (Novoslavskij *et al.* 2016).

#### 4.5.4 IJsselmeergebied

Net als bij fytoplankton en waterplanten zijn de veranderingen van de abundantie en samenstelling van de visgemeenschappen in het IJsselmeergebied niet in de eerste plaats aan klimaatverandering te danken. Afnemende voedselrijkdom, veranderingen in de visserijdruk en predatie en invasies van exoten zijn tot nu toe van groter belang geweest.

Opwarming van het water is wel genoemd als een van de oorzaken van de afname van Spiering, omdat die in ons land de zuidgrens van z'n internationale verspreidingsgebied nadert en bovendien als zalmachtige relatief gevoelig is voor lage zuurstofconcentraties (<8°C). Het eerste argument lijkt niet sterk omdat ook in het veel noordelijker gelegen referentiemeer Peipsi in Estland sprake is geweest van een forse afname (Kangur *et al.* 2007, 2018). In dit meer zijn in de loop der jaren een aantal gebeurtenissen van massale vissterfte in warme zomers geregistreerd die soms permanente omslagen in de visgemeenschap te weeg hebben gebracht. Zo is snoekbaars sterk toegenomen en kleine marene bijna verdwenen na de uitzonderlijk warme zomer van 1988. Dat laatste werd ook geconstateerd in meren in Finland en Groot-Brittannië (Kungur *et al.* 2018). Ook in het IJsselmeer is in sommige jaren sprake van massale sterfte tijdens of aan het eind van hittegolven en ook dan is er kans op spieringsterfte (Noordhuis 2010). Toename van de frequentie waarmee hittegolven optreden kan dus, zeker in combinatie met andere drukfactoren zoals een lage voedselproductie of hoge visserijdruk (spieringvisserij is echter al een aantal jaren verboden) leiden tot trendmatige afname van de populatie.

Opwarming zou ook de opmars van zuidelijke exoten kunnen hebben gefaciliteerd. Vooral sinds in 1992 een al eerder bestaande verbinding tussen de Donau en de Main is "verbeterd", arriveren jaarlijks enkele vis of macrofauna soorten uit de Donau in het stroomgebied van de Rijn. Enkele daarvan zijn ook in het IJsselmeergebied zeer talrijk geworden, waaronder de Zwartbekgrondel. Vooral in de meest kunstmatige habitats, zoals langs de stortstenen oevers, werd deze soort aanvankelijk sterk dominant. Sinds deze invasie wordt de Rivierdonderpad, beschermd onder de habitatrichtlijn en bewoner van hetzelfde habitat, niet meer waargenomen.

Door de kunstmatige oorsprong van de meren van het IJsselmeergebied zijn veel van de oevers steil en de oeverzones diep. De met water- en oeverplanten begroeide zones ondervertegenwoordigd (IJsselmeer en Markermeer/IJmeer), terwijl deze elders juist zijn oververtegenwoordigd (Randmeren) door de kunstmatige verdeling van dieptezones over de meren (Noordhuis 2010). Door de geringe peildynamiek zijn periodiek overstromende graslanden beperkt aanwezig. De visfauna is hierdoor eenzijdig en bestaat uit 5 tot 6 dominante soorten (Noordhuis 2010). Deze geringe diversiteit kan ervoor zorgen dat de weerstand en/of veerkracht van ecosysteem verminderd wat kan leiden tot een verlies van essentiële ecosysteefuncties met klimaatverandering. Met de verdere ontwikkeling van de Marker wadden en de uitvoering van een reeks andere inrichtingsprojecten, zoals eerder de Kreupel, maar ook de IJsselmonding, momenteel Trintelzand, Oeverdijk, PEN-eiland en in de toekomst wellicht Marker Wadden 2 en de verbinding met de Oostvaardersplassen (Nationaal Park Nieuwland) en andere ontwikkelingen in het kader van PAGW, zal de transitie zone tussen land en water verbeteren, wat de habitat voor vissen kan vergroten.

Voor de vissen die voorkomen in het IJsselmeergebied gelden dezelfde potentiële veranderingen als voor vissen in rivieren. Ook hier wordt met een hogere temperatuur het groeiseizoen verlengt. Een recent onderzoek wees uit dat de voedingsperiode van de smelt 2.9 dagen is vervroegd (Keller *et al.* 2020). Doordat 50% van de eitjes voor 1 april uitkomen (Keller *et al.* 2020), maar het zoöplankton pas later begint te groeien (Noordhuis 2010) kan er een mis-match op trofisch niveau ontstaan. Een ander voorbeeld is de snoekbaars, die door klimaatverandering al sneller is gaan groeien en zich steeds eerder voortplant (Noordhuis 2010).

Er worden ook trekvisserijen aangetroffen in het IJsselmeer gebied. Een voorbeeld hiervan is de spiering, deze vis heeft het nu al moeilijk in Nederland. De hoge temperatuur brengt de ei-fase van spiering in gevaar (dit gebeurt bij 12°C), wat kan leiden tot grote sterfte (Burgos & Van Den Beld 2009). Het IJsselmeer is relatief ondiep en het zal lastig zijn voor de spiering om de diepere koelen stukken te vinden.



Deze vis kan met tijdens hoge temperatuur naar zee vluchten, maar dit is door afsluiting tot nog toe niet mogelijk in IJsselmeer (Ruurd Noordhuis 2010). De komst van de vismigratie rivier kan hier een uitkomst bieden. Naast trekvissen zijn er ook belangrijkste roofvissen in dit gebied, zoals de snoekbaars en de baars, welke ook van belang zijn voor de commerciële visserij. Beide roofvissen hebben een voorkeur voor de spiering, maar het is onduidelijk hoe de teruglopende populatie van spiering invloed heeft op de op de populatie roofvissen en alternatieve prooien (zoals blankvoorn, pos, en kannibalisme).

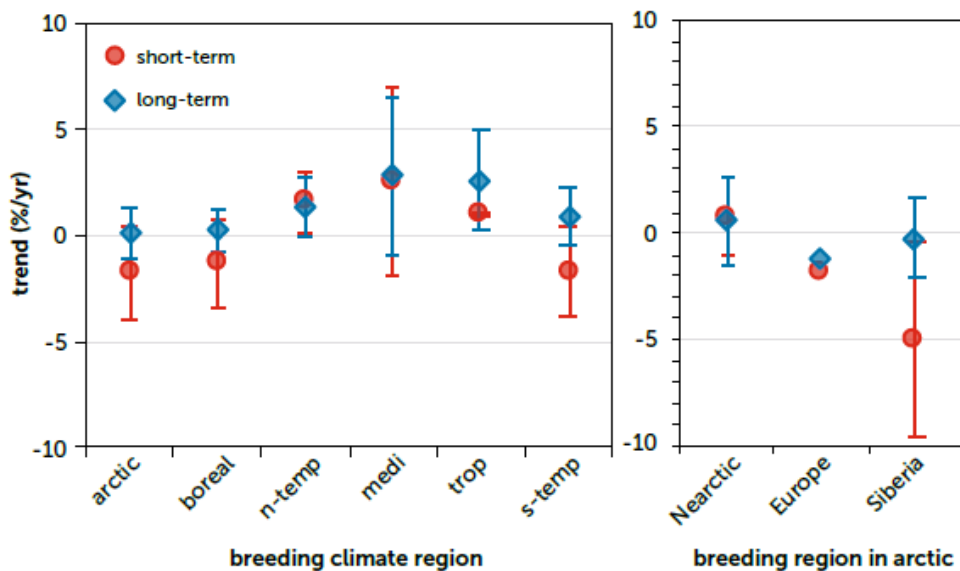
## 4.6 Effecten van temperatuurstijging op vogels

Vogels reageren zijn mobiel en gebruiken vaak verschillende gebieden en habitats in hun levenscyclus. Nederland is bij uitstek een land van trekvogels, waarbij die verschillende gebieden vaak ver uit elkaar liggen. Vogels in een bepaald gebied reageren dus zowel lokaal op temperatuurverandering en daardoor gestuurde veranderingen in voedselbeschikbaarheid als in gebieden waar ze andere fases van hun cyclus doormaken. Niet alle veranderingen in aantallen in Nederland zijn dus bij ons veroorzaakt. Er is veel geschreven over veranderingen in verspreidingsgebieden, trekpatronen en fenologie (tijdstip van aankomst en vertrek) in relatie tot klimaatverandering. Net als bij vissen zijn in ons land trends te bespeuren van toename van zuidelijke soorten (cetti's zanger, zilverreiers, bijeneter) en afname van noordelijke soorten (grote zaagbek, nonnetje, wilde zwaan). Wintervogels waarvan het zwaartepunt van het overwinteringsgebied ten noordoosten van Nederland ligt, hebben een gemiddeld meer negatieve aantalstrend dan soorten waarbij Nederland in het centrum van het overwinteringsgebied ligt. In landen rond de Oostzee, zoals Zweden en Finland, overwinteren veel soorten die vanouds zuidelijker overwinteren, in steeds grotere aantallen, terwijl soorten met een nog noordelijker verspreiding (bijv. steller's eidereend) daar juist afnemen omdat ze in de poolgebieden blijven (van Roomen *et al.* 2020). Deze noordwaartse verschuiving van soorten is voor Nederland recent in beeld gebracht voor gemeenschappen van broedvogels, samen met gemeenschappen van libellen, vlinders en planten (van Swaay *et al.* 2018). Door het zwaartepunt van de Europese verspreiding van soorten vast te stellen kan de verschuiving van het gewogen gemiddelde van een gemeenschap van soorten door de jaren heen gevolgd worden (CTI; Community Temperature Index). Internationaal treedt door de veranderingen in verspreiding soms ook verschuivingen op van vogels van beschermde naar onbeschermde gebieden, zodat het netwerk van beschermde gebieden op den duur zal moeten worden aangepast (Pavón-Jordán *et al.* 2020).

Behalve effecten op verspreiding en fenologie zijn ook bij vogels effecten op energieopslag en conditie van vogels. Een recente studie op basis van gegevens van 19 soorten over 21 jaar vond echter geen aanvullende effecten hiervan op het voortplantingssucces en de populatie ontwikkeling (McLean *et al.* 2020).

### 4.6.1 Waddenzee

Effecten van klimaatverandering op de vogelpopulatie kunnen optreden in de Waddenzee (via draagkracht), maar ook in de broedgebieden en de andere doortrek- en overwinteringsgebieden die de vogels aandoen (via trekgedrag en populatie-omvang). Al deze veranderingen kunnen effect hebben op het aantal vogels dat van de Waddenzee gebruik maakt. Veel vogels die de Waddenzee als doortrekgebied gebruiken overwinteren en broeden elders (tropische gebieden en Arctische gebieden respectievelijk) (van Roomen *et al.* 2018). In het Arctische gebied vormt de klimaatverandering op dit moment de grootste bedreiging (Post *et al.* 2009) en er wordt dan ook verwacht dat trekvogels, die ook de Waddenzee aandoen, hier ook de gevolgen van gaan ondervinden. Op de langere termijn ondervinden vogels die in het Europese en Siberische gebied broeden de negatieve effecten van opwarming (figuur 4.9).



Figuur 4.9. Gemiddelde lange- en korte termijn trends van populaties opgedeeld over hun broedzone (klimaat; linker paneel) inclusief 95% betrouwbaarheidsinterval. Voor Arctisch broedende vogels is ook de geografische regio weergegeven (rechter paneel). Figuur uit van Roomen et al. (2018).

#### 4.6.1.1 Voedselbeschikbaarheid

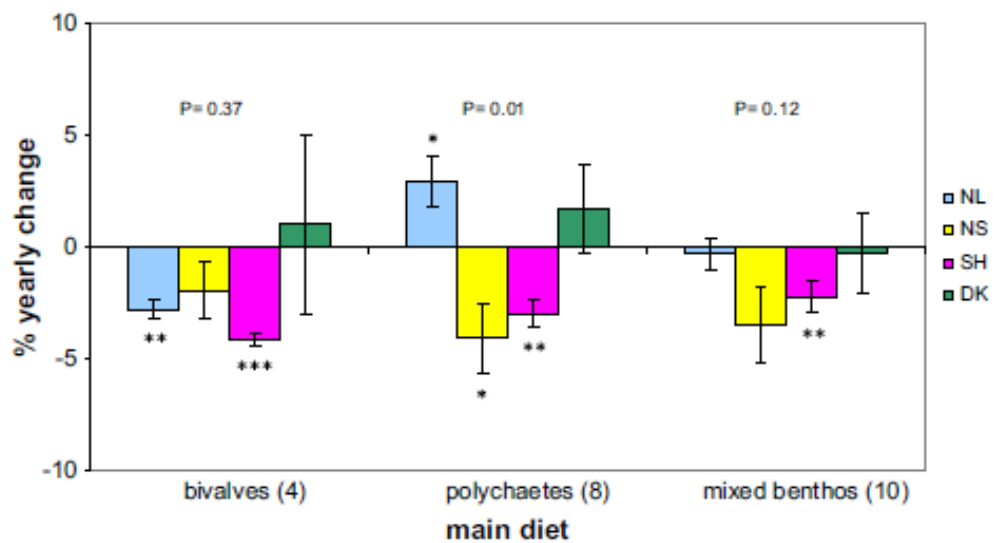
Het voedsel van vogels bestaat uit organismen die op hun beurt effecten ondervinden van de verhoging van temperatuur. Er kunnen mismatches ontstaan in het voedselweb (zie box 2), vooral doordat kleinere organismen lager in het voedselweb zich sneller aanpassen aan klimaatverandering dan grotere organismen hoger in het voedselweb (zoals vogels). Hierdoor kan bijvoorbeeld de beschikbaarheid van prooidieren verschuiven ten opzichte van de timing van de vogeltrek (Voigt et al. 2003; Høye et al. 2007; Both et al. 2009; Burgess et al. 2018). Het is echter onbekend in hoeverre migrerende Waddenzee vogel soorten negatieve effecten ondervinden van deze fenologische mismatches (Bairlein & Exo 2007; Reneerkens 2020). Een voorbeeld van een veranderende voedselrelatie is die tussen de mossel en de eider (*Somateria mollissima*). De eider populatie is sterk afgenomen over de laatste decennia, van  $\pm 3,000$  paren in 1992 naar  $\pm 1,000$  paren in 2008 (Laursen & Møller 2014). Een deel van de eider populatie broedt buiten Nederland en overwintert in de Waddenzee. Een van hun voedselbronnen is de gewone mossel (*Mytilus edulis*), maar door de warmere winters is er een verhoging van de graasdruk op de planktonische larven van gewone mossel waardoor mossel populaties afnemen (Beukema et al. 2015). De afname van de mossel in de Nederlandse Waddenzee is versterkt door het oogsten van mosselculturen, waardoor eiders overgaan naar voedsel met lagere kwaliteit. Dit heeft dan weer gevolgen voor de reproductie van eiders (Laursen & Møller 2014).

Ook effecten elders in de migratieroute van de vogels kunnen gevolgen hebben voor de vogels in de Waddenzee (van Roomen et al. 2018; Reneerkens 2020). Zo nam de populatie van kanoetstrandlopers, een vogel die over grote afstanden migreert, af door een afname in lichaamsgrootte, waarschijnlijk door ondervoeding (van Gils et al. 2016). Jaren waarin de sneeuw vroeg begon met smelten in Siberië zorgde waarschijnlijk voor een mismatch in het seizoen met een van hun voedselbronnen in Siberië (insecten). Hierdoor werden jongvolwassen kanoeten waargenomen in Polen (hun tussenstop) met kortere snavel. Deze kortere snavel zorgde voor een afname in de overleving op hun overwinteringslocatie (Mauritanië), omdat ze niet meer bij hun meest voordelige voedselbron konden die diep in het sediment begraven is.

Dit voorbeeld geeft aan dat de veranderingen van temperaturen elders ook effecten kunnen hebben op de populatie en groei van organismes in de Waddenzee (Reneerkens 2020).

Er heeft ook een verschuiving plaatsgevonden in de populaties watervogels binnen de Waddenzee afhankelijk van hun voedselbron (figuur 4.10) (van Roomen *et al.* 2012b). Zo namen in de periode 1991-2009 in de Nederlandse Waddenzee populatie watervogels af die zich voornamelijk voeden met tweekleppigen. Tegelijkertijd werd er een toename waargenomen in de watervogel populaties die zich voornamelijk voeden met borstelwormen. Deze trend kan echter ook weer gevolgen hebben voor trofische niveaus lager in het voedselweb.

Verder heeft plotselinge massasterfte van voedselbronnen door extremen zoals hittegolven voor watervogels grote gevolgen voor de populaties, deze massasterfte kan plaatsvinden in broedgebieden, trekovergangsgebieden of overwinteringsgebieden (Meehl *et al.* 2007).



Figuur 4.10. Verandering van populatie watervogels in het intergetijdengebied van de Waddenzee, gemiddelde per regio en per voedselsoort is weergegeven (inclusief 95% betrouwbaarheidsinterval). Figuur uit van Roomen *et al.* (2012b).

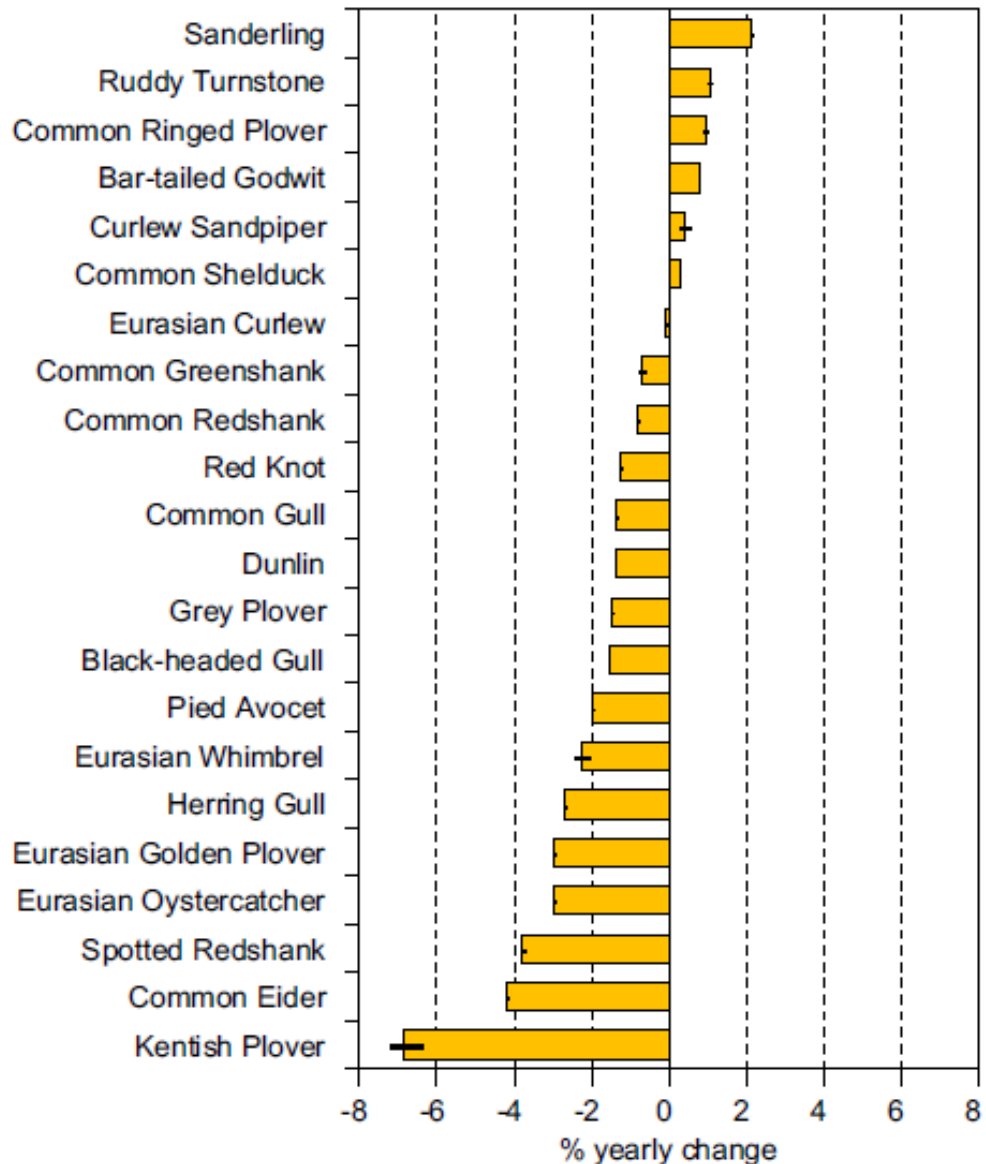
#### 4.6.1.2 Energiebehoefte

De temperatuurverhoging heeft ook impact op de energiehuishouding van de vogels, en indirect hun voedselbehoefte. Er zijn verschillende positieve relaties te onderscheiden tussen temperatuurstijging en energiebehoefte van vogels. Watervogels houden namelijk hun eigen lichaamstemperatuur constant met minimale metabolische regulatie binnen een bereik van omgevingstemperaturen (Scholander *et al.* 1950). Dit kan echter veel energie kosten in gebieden als de Waddenzee en de Arctische omgeving (Wiersma & Piersma 1994; Piersma *et al.* 2003), wat bij een stijging in temperatuur minder wordt. De hogere omgevingstemperaturen in de Arctische omgeving kunnen ook positieve effecten hebben op het broeden. Het is immers zo dat lagere temperaturen kunnen leiden tot toename in energieverbruik bij het broeden (Piersma *et al.* 2003) en een langere broedtijd, waardoor de foerageer periode wordt verkort (Krijgsveld *et al.* 2003). Daarnaast zou eventuele prooi van kustvogels ook minder actief kunnen zijn bij lagere temperaturen, wat het moeilijker maakt voor de vogels om hun voedsel te vinden (Tulp & Schekkerman 2008). In beide gevallen zal een stijging in temperatuur leiden tot positieve effecten op de energiehuishouding en voedselbehoefte.

Negatieve effecten van temperatuurstijging zijn echter ook waar te nemen, o.a. gedragsaanpassing en oververhitting. Extreme hitte kan bijvoorbeeld leiden tot een verhoging van energieverbruik door bijvoorbeeld een gedragsaanpassing om oververhitting te voorkomen. Vooral in tropische omgevingen, waar veel vogels die in de Waddenzee voorkomen overwinteren, zijn deze gedragsaanpassingen belangrijk op het moment dat kustvogels op het punt staan te vertrekken voor migratie en veel onderhuids vet bevatten (Battley *et al.* 2003). Reneerkens, (2020) concludeerde dan ook dat de voordelen van verminderde energiekosten bij een temperatuurstijging beperkt lijken te zijn.

#### 4.6.1.3 Verspreiding

Over het algemeen wordt binnen de Waddenzee (Nederlandse, Duitse en Deense samen) een duidelijke verschuiving in de populaties van watervogels waargenomen met afnames en toenames van verschillende soorten (figuur 4.11) (van Roomen *et al.* 2012b). Los van de trends zijn er duidelijke relaties tussen de strengheid van de winter en het aantal vogels van een bepaalde soort in de Waddenzee, waarbij de relatie afhankelijk van de soort positief of negatief kan zijn, soms met verschillen in deelgebieden. Dit komt omdat vogels hun trekgedrag aanpassen aan de weersomstandigheden (Bairlein & Exo 2007). Door klimaatverandering kunnen dergelijke mechanismen trends veroorzaken. Op de schaal van Europa bestaat er ook een trend dat wadvogels in toenemende mate oostelijker overwinteren, waar de winters vroeger kouder waren (Austin & Rehfisch 2005; MacLean *et al.* 2008). Ook soorten die voorheen in het zuiden of zuidwesten overwinterden, zoals de wulp (*Numenius arquata*), verschuiven noordwaarts wat zorgt voor een toename in watervogel soorten in de Waddenzee (Hornman *et al.* 2012; Laursen & Frikke 2013). Deze geografische verspreiding van vogels wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de milde winters. Hierdoor komen ze in gebieden die voorheen niet of nauwelijks te tolereren waren, maar nu de juiste eigenschappen hebben (MacLean *et al.* 2008). Daarnaast sparen de vogels waarschijnlijk energie door de migratieroutes naar de broedplaats te verkorten (Fox *et al.* 2015). De eigenschappen van de broedplaatsen veranderen ook waardoor, vooral met het snel veranderende noordelijke klimaat, vogel soorten richting het noorden trekken (Lehikoinen & Virkkala 2016). Zo broeden de lepelaar (*Platalea leucorodia*), de zwartkopmeeuw (*Larus melanocephalus*) en kleine zilverreiger (*Egretta garzetta*) steeds vaker in de Waddenzee (periode van 1991-2013), terwijl zij voorheen vooral in zuidelijk Europa voorkwamen (Kleefstra *et al.* 2009; Koffijberg *et al.* 2015).



Figuur 4.11. Populatie veranderingen in watervogels die afhankelijk zijn van het intergetijdengebied in de Waddenzee uitgedrukt als de snelheid van jaarlijkse veranderingen (in percentage met 95% betrouwbaarheids-interval) voor de periode 1991-2009. Figuur uit van Roomen et al. (2012b).

#### 4.6.2 Zuidwestelijke Delta

Net als in de Waddenzee of het IJsselmeergebied zijn in de deltawateren in de loop der jaren verschuivingen opgetreden in de samenstelling van de vogelgemeenschappen. Soms zijn die verschuivingen te verbinden aan veranderingen in voedselbeschikbaarheid, bijvoorbeeld in relatie tot zuurstoftekorten (o.a. Arts *et al.* 2019). Deze tekorten kunnen weer worden beïnvloed door temperatuurveranderingen. Veel van de bij de Waddenzee beschreven invloeden (o.a. Reneerkens 2020; zie 4.6.1) zullen ook betrekking hebben op de deltawateren, ook al werd eerder de verwachting uitgesproken dat hier de effecten van klimaatverandering zoals mogelijk hogere temperaturen, minder strenge winters of veranderingen van stormfrequenties zullen “wegvallen” in de jaar-op-jaar variabiliteit (Ronde *et al.* 2013). De volgende effecten zouden niettemin kunnen optreden specifiek voor de zuidwestelijke Delta:

In de zuidwestelijke Delta zijn in de broeitijd voornamelijk omnivore vogels te vinden (79%), met in mindere mate visetende vogels (16%) en invertebraten-eters (5%) (van der Winden *et al.* 2017). Buiten de broeitijd is deze verdeling geheel anders met een hoog aantal plantetende vogels (47%) en daarnaast evertebraten-eters (28%), omnivoren (14%), schelpdiereneters (8%) en viseters (3%). In deze verschillende voedselgroepen zijn ook verschillende trends waargenomen in de laatste decennia (Tabel 4.1). Zo werd zowel buiten als binnen het broedseizoen om in de Westerschelde een afname waargenomen in de omnivore vogels. Viseters en predatoren namen toe, zowel binnen als buiten het broedseizoen. Overwinteraars die zich met planten of bodemdieren voeden nemen af in aantallen, terwijl deze evertebraten-eters in het broedseizoen toenemen. Het was echter vaak onduidelijk of dit een direct gevolg is van temperatuurstijging. Een vergelijking door van der Winden *et al.* (2017) met andere deltawateren toonde echter dat de meeste vogels het slechter deden in de Westerschelde t.o.v. andere wateren. De oorzaak van de afname kan dus gedeeltelijk gezocht worden in de Westerschelde, of deze oorzaak gekoppeld is aan temperatuurstijging blijft onduidelijk.

Tabel 4.1 De trends pleisteraars, overwinteraars en broedvogels in de periode 1980-2015 in de zuidwestelijke Delta. De kleuren geven de ontwikkeling van aantallen weer: groen = positief, oranje = neutraal, rood = negatief. De tekens geven het belang van het gebied voor de desbetreffende groep vogels weer: ++ groot belang, + matig, 0 niet of nauwelijks. Tabel gecreëerd naar de tabellen uit van der Winden *et al.* (2017).

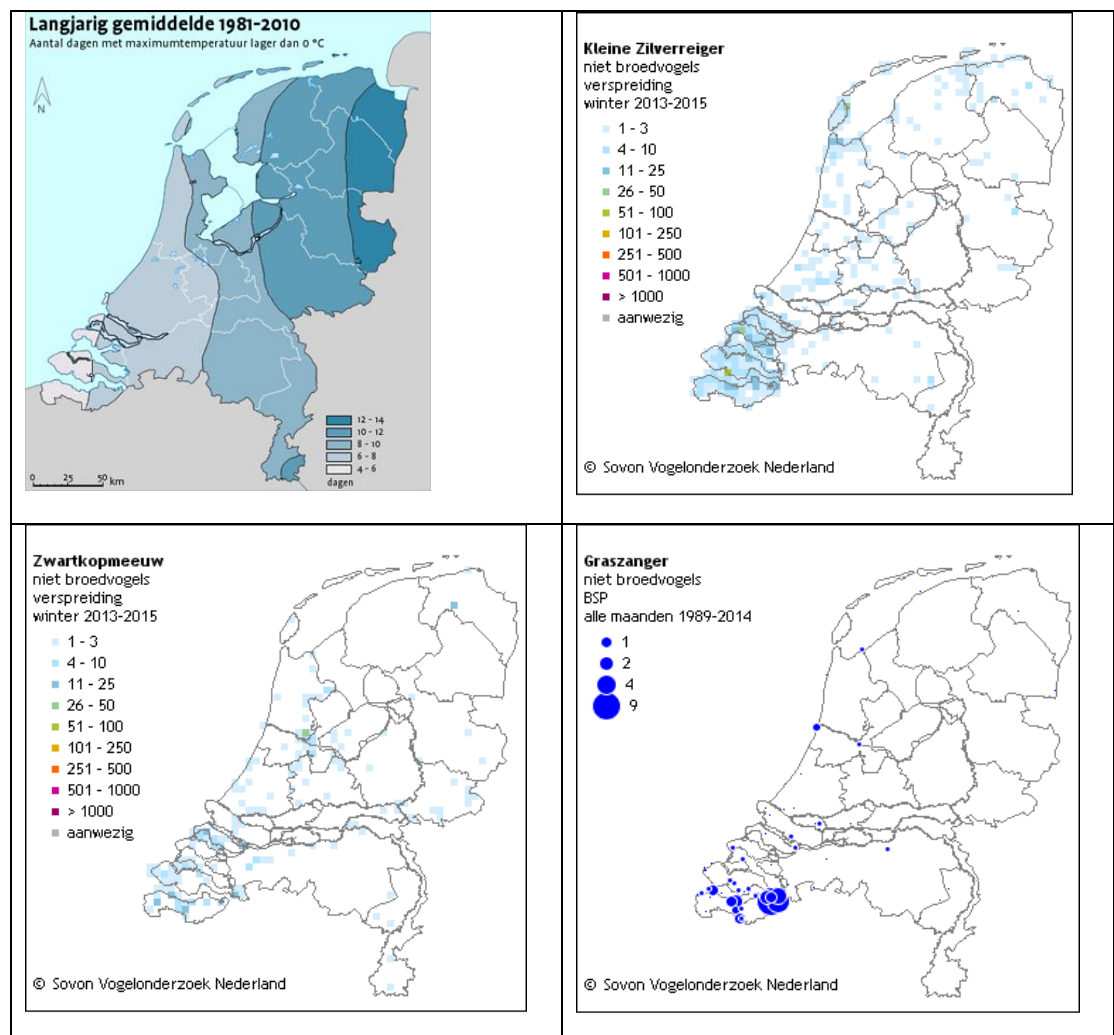
Gebied	Pleisteraars en overwinteraars						Broedvogels			
	Viseter	Invertebraten-eters	Schelpdieren-eters	Planten-eters	Omnivoor	Predator	Viseter	Invertebraten-eters	Omnivoor	Predator
Westerschelde	0	++	++	+	+	++	++	++	++	++
Oosterschelde	+	++	++	++	++	++	++	++	++	+
Grevelingen	++	++	0	++	++	+	++	++	++	+
Volkerak	++	++	0	++	++	+	++	++	++	+
Zoommeer	0	+	+	0	+	0	0	+	+	0
Veerse Meer	0	+	+	++	++	0	+	+	++	+

In de Zeeschelde werd in het begin van de eeuw een stijging in overwinterende eenden waargenomen, als gevolg van de toename in voedsel (wormen: Oligochaeta) (Verbessem *et al.* 2008; Van Den Bergh 2009). Deze piek in wormen is echter afgevlakt en er zijn andere dieren bijgekomen. Door de toename van andere bodemdiereneters (garnalen, vissen) is het voedsel beperkter dan in het begin van deze eeuw en is er weer een afname zichtbaar. Een trend die in andere deltawateren minder of niet zichtbaar is, zelfs niet in de Westerschelde.

De zuidwestelijke delta is het gebied waar de opmars in Nederland geconcentreerd is geweest van enkele zuidelijke broedvogelsoorten die zich de laatste decennia noordwaarts hebben uitgebreid tot in Nederland.



Voorbeelden zijn kleine zilverreiger, zwarkopmeeuw en graszanger, in zoete delen van de delta en de Biesbosch ook cetti's zander (Sovon Vogelonderzoek Nederland 2018). In dit deel van Nederland zijn vooral de winters zachter dan elders, met bijna drie keer minder ijsdagen dan in het noordoosten. Ijsvrije winters komen hier dus het vaakst voor. Voor kleine zilverreiger en cetti's zanger, en mogelijk ook voor de graszanger, zijn strenge winters een beperkende factor bij de uitbreidingen (figuur 4.12).



Figuur 4.12. Linksboven: verdeling van het gemiddeld aantal ijsdagen over Nederland (KNMI). Rechtsboven: Winterverspreiding van kleine zilverreigers. Linksonder: Verspreiding Zwartkopmeeuw (niet-broedvogels). Rechtsonder: Verspreiding Graszanger (niet broedvogels). Vogelkaarten [www.sovon.nl](http://www.sovon.nl). en Sovon Vogelonderzoek Nederland 2018.

Negatieve effecten van stijgende watertemperatuur kunnen ook liggen in de toenemende kans van ziekte uitbraak. Zo toonde een studie Anza *et al.* (2016) dat de omstandigheden voor de uitbraak van botulisme (door *Clostridium botulinum*) binnen watervogels geschikter worden met stijgende watertemperatuur en lange periodes van droogte.

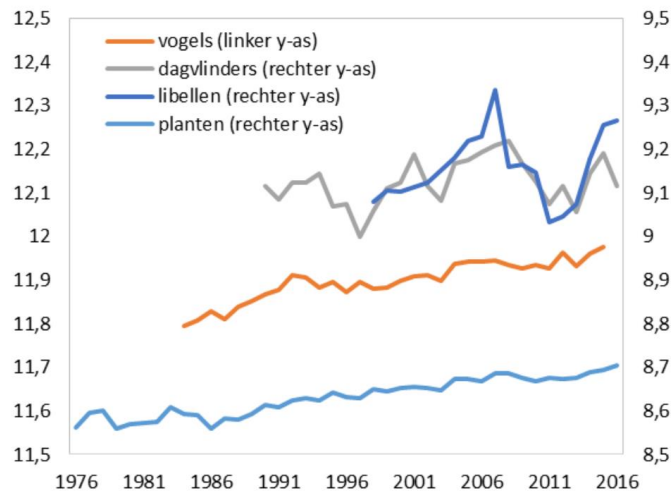
#### 4.6.3 Rivierengebied

Door de opwarming kunnen verschuivingen ontstaan in de beschikbaarheid van voedsel voor vogels. Veel ongewervelde zullen zich bijvoorbeeld eerder ontwikkelen, waardoor er een mismatch kan ontstaan met de voedselbehoefte van de vogels.

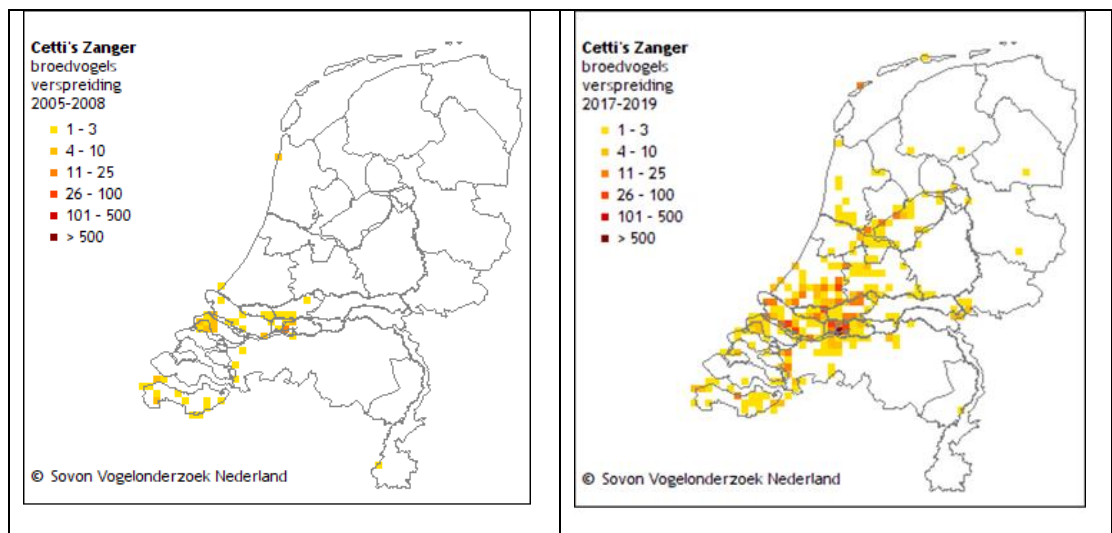
Hierdoor kan het broedsucces afnemen. In hoeverre vogels ook in staat zijn hun broedseizoen te vervroegen verschilt per soort (Dawson 2008; Waller *et al.* 2018). In het algemeen vertrekken trekvogels gemiddeld iets meer dan een week eerder naar hun broedgebieden dan een halve eeuw geleden door een vroegere start van de lente (Lehikoinen *et al.* 2019). De grootste verschuiving is te zien bij vogels die korte afstanden afleggen en de winter doorbrengen binnen Europa of Noord-Amerika, waarbij de voorjaarstrek 1,5 tot 2 dagen per 10 jaar vervroegde (Lehikoinen *et al.* 2019). Vogels die lange afstanden trekken en bijvoorbeeld in de tropen overwinteren, vertrekken ook eerder, maar slechts 0,6 tot 1,2 dagen per decennium (Lehikoinen *et al.* 2019). Binnen een soort kan de mate van vervroeging ook afhangen van de beschikbaarheid van broedhabitat (Lehikoinen *et al.* 2019). Individuen die niet broeden vertrekken later, dit zorgt ervoor dat de trek ook later eindigt en in totaal dus langer duurt. Het moment waarop de trek begint is vaak afhankelijk van het de daglengte, en verschuift daardoor minder makkelijk dan eventuele temperatuur gedreven veranderingen in de voedselbeschikbaarheid in het broedgebied (Both *et al.* 2006). De vervroeging van voedselbeschikbaarheid kan de populatie dan in gevaar brengen.

Door de temperatuurverhoging zullen zuidelijk vogelsoorten toenemen in aantallen in Nederland (Mooij *et al.* 2005). Dit is al gaande, en is voor een aantal soorten zowel als gemeenschappen van broedvogels, libellen, vlinders en planten uitgewerkt op basis van Species – en Community Temperature Index; de CTI en STI (Devictor *et al.* 2012; van Swaay *et al.* 2017, 2018). De STI is de gemiddelde temperatuur in het in het Europese (West Palearctische) verspreidingsgebied van een soort. De CTI is het gewogen gemiddelde van deze STI's voor een selectie van soorten, bijvoorbeeld de gemeenschap van soorten uit een dier- of plantengroep die in een land voorkomt. Noordwaartse verschuivingen van soorten komen via de jaarlijkse soortsamenvatting tot uiting in een toename van CTI van de desbetreffende gemeenschap over de jaren. Van de vier onderzochte groepen is vooral bij broedvogels en planten een doorgaande toename van de CTI zichtbaar (figuur 4.13).

Voorbeelden van soorten waarbij zo'n noordwaartse verschuiving al gaande is zijn onder meer zwartkopmeeuw, lepelaar en zilverreigers. Een afname van strenge winters zal ook bijdragen aan succesvolle vestiging en populatiegroei, bijvoorbeeld bij cetti's zanger en ijsvogel. Andere vogels kunnen onder druk komen te staan door de verhogen van temperatuur doordat de zomerdebieten in de rivieren verlagen die worden gevoed door smeltwater zoals de Rijn, en zo ook de waterstanden in de uiterwaarden. Dit brengt de geschikte habitats voor watervogels in gevaar, waardoor de populatie onder druk kan komen te staan. Verder zal, net als voor de vissen, de temperatuur stijging ook zorgen voor een toename van potentiële pathogenen voor vogels, zoals malaria (Garamszegi 2011) of het Usutu virus (Lühken *et al.* 2017).



Figuur 4.13. Community Temperature Index (CTI) voor vogels (linker y-as), dagvlinders, libellen en planten (rechter y-as) over de periode 1976-2016. Uit: Van Swaay et al. 2017.



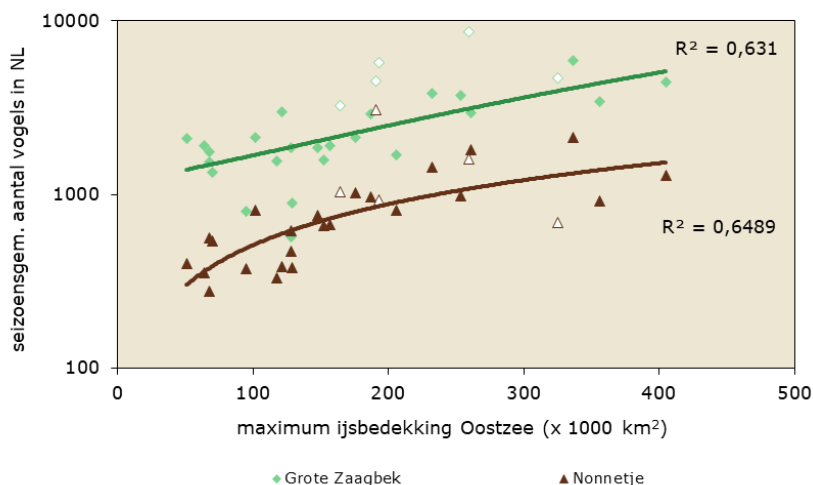
Figuur 4.14. Verspreiding van de cetti's zanger als broedvogel in 2005-2008 (links) en in 2017-2019 (rechts). Kaartjes van [www.sovon.nl](http://www.sovon.nl).

Een zuidelijke broedvogel die zich gedurende de laatste decennia tot in Nederland heeft uitgebreid is de cetti's zanger. Deze vogel trekt in de winter niet weg en is gevoelig voor strenge winters, die de beginnende kolonisatie tot ongeveer 2003 hebben beperkt. Sindsdien is de toename zo sterk geweest dat een populatie ontstond die de verliezen van strenge(re) winters kan opvangen. Daarbij hebben Zeeuws-Vlaanderen en de Benedenrivieren (Biesbosch) een belangrijke springplankfunctie gehad (figuur 4.14; Sovon Vogelonderzoek Nederland 2018).

#### 4.6.4 IJsselmeer en Markermeer

Het IJsselmeergebied is van grote betekenis voor vogels. Bij de broedvogels, waaronder koloniebroeders als visdief en aalscholver, zijn nog geen temperatuur gestuurde verschuivingen bekend. Dat is wel het geval bij watervogels in het winterhalfjaar, vogels die elders broeden, die hier met vele honderduizenden pleisteren tijdens de trektijd en in de winter. Een aantal soorten zijn echt afgenomen.

Daaronder zijn er enkele waarvan de internationale populatietrend in de beschouwde periode juist positief was, nl. fuut, brilduiker, grote zaagbek en nonnetje, of waarbij de afname in het gebied sterker was op internationaal niveau, nl. kuifeend en tafeleend (van Roomen *et al.* 2012a). Bij enkele van deze soorten, vooral bij brilduiker, grote zaagbek en nonnetje, past het genoemde verschil in een patroon waarbij trends in landen ten noordoosten van Nederland positiever waren dan in landen ten zuidoosten van Nederland (van Roomen *et al.* 2012a). Bij grote zaagbek en nonnetje is er een positieve relatie tussen de ijsbedekking van de Oostzee en het aantal vogels dat in de winter naar Nederland en naar het IJsselmeergebied komt (figuur 4.15). De afnemende trend van de ijsbedekking draagt op die manier, naast afname van spiering, die in het verleden een belangrijke voedselbron vormde, bij aan de negatieve trends van de aantallen van deze soorten in het IJsselmeergebied (Noordhuis 2010).



Figuur 4.15. Relatie tussen het aantal grote zaagbekken en nonnetjes in Nederland en de ijsbedekking van de Oostzee. Uit Noordhuis 2010.

## 4.7 Effecten van temperatuurstijging op zoogdieren

Net als vogels zijn zoogdieren warmbloedig en mobiel, hoewel die mobiliteit voor kleine soorten zoals de noordse woelmuis sterk beperkt is. Enkele soorten zijn intensief aan water gebonden; zeehonden en grijze zeehonden in de Waddenzee en de Delta, otters, bevers, muskusratten, woelratten, noordse woelmuizen en waterspitsmuizen in de zoete wateren.

### 4.7.1 Waddenzee

De effecten van temperatuurstijging werden ook waargenomen binnen de allergrootste groep organismes in de Waddenzee, bij de zoogdieren. Reijnders *et al.* (2010) zag een verschuiving in de voortplanting van zeehonden als gevolg van stijgende temperaturen; de geboorte van zeehonden pups verschoof 0.71 dagen per jaar tussen 1974 en 2009, wat erop neerkomt dat zeehonden 25 dagen eerder geboren werden (gemiddeld) in 2009 t.o.v. 1974. Osinga *et al.* (2012) toonde middels een analyse van de data van strandingen van verweesde pups die werden opgenomen voor revalidatie een gemiddelde verschuiving van 0.88 dagen per jaar in de periode 1974-2008. In de Duitse Waddenzee werd een vergelijkbare verschuiving waargenomen in de timing van voortplanting, zowel in Niedersachsen (0.59 dagen per jaar) als in Schleswig-Holstein (0.68 dagen per jaar) (Reijnders *et al.* 2010). Verwacht wordt is dat deze verschuivingen een gevolg is van gedragsveranderingen gerelateerd aan klimaatsverandering en voedsel beschikbaarheid (Reijnders *et al.* 2010; Osinga *et al.* 2012).

#### 4.7.2 Zuidwestelijke Delta

In de Westerschelde is een positieve ontwikkeling gaande wat betreft de populatie van gewone zeehonden (Barneveld, Nicolai, Boudewijn, de Jong, *et al.* 2018; Vlaams-Nederlandse Scheldecommissie 2019). Daarnaast wordt ook de grijze zeehond en bruine vinvis steeds vaker waargenomen in de Westerschelde. Deze waarnemingen keken er niet of deze toename toe te schrijven was aan de stijgende temperaturen.

#### 4.7.3 IJsselmeergebied

In het IJsselmeergebied verschijnen inmiddels af en toe otters, maar er is nog nauwelijks sprake van gevestigde populaties die onderhevig zijn aan klimaat-gestuurde veranderingen in het leefgebied. Dat is mogelijk wel het geval bij populaties noordse woelmuizen en waterspitsmuizen die hier buitendijks leven. Uit het buitenland (Litouwen) zijn wel wat indicaties van positieve effecten van milde winters op de overleving van kleinere noordse woelmuizen (Balčiauskienė en Balčiauskas 2009)

## 5 Relaties met andere stressoren

In het vorige hoofdstuk kwam geregeld naar voren hoe moeilijk het is om klimaatverandering te onderscheiden van andere drukfactoren als oorzaak van ecologische veranderingen in de grote wateren. Met betrekking tot de watertemperatuur is er allereerst interactie met andere oorzaken van opwarming van het water, met name lozingen van koelwater of anderszins opgewarmd water. Ook minder voor de hand liggende oorzaken kunnen zorgen voor warmer water, zoals afnemende schaduwwerking in kleinere of smalle wateren door het verwijderen van bomen langs de oevers. Het omgekeerde van koelwaterlozing is echter ook aan de orde: afkoeling door onttrekking van warmte aan oppervlaktewater. Dit fenomeen lijkt in de nabije toekomst vaker te gaan spelen (Boderie & Wortelboer 2020; De Lange *et al.* 2017).

Daarnaast zijn de effecten van opwarming vaak nauw verweven met effecten van andere factoren, zoals veranderingen in waterkwaliteit. Sinds de opwarming in Nederland in de jaren 1980 is versneld, zijn tevens grote veranderingen opgetreden in de waterkwaliteit. Verhoogde productie door opwarming kan gemakkelijk zijn gemaskeerd door de effecten van de afname van de voedselrijkdom. De opmars van exoten, soms mede gefaciliteerd door opwarming, kan veranderingen veroorzaken in de abundantie van andere soorten, die mogelijk ook door opwarming (en verandering van voedselrijkdom) kunnen worden beïnvloed. Veranderingen in de abundantie van vissen en vogels kunnen ook worden veroorzaakt door veranderingen in inrichting en gebruik, bijvoorbeeld visserij. De kunstmatige inrichting en het gebrek aan habitatdiversiteit en dynamiek maakt de ecosystemen extra gevoelig voor drukfactoren zoals opwarming.

### 5.1 Invloed van overige aspecten van klimaatverandering

Behalve via de toename van de luchttemperatuur wordt de watertemperatuur mogelijk indirect door klimaatverandering beïnvloed. In de rivieren heeft een hogere stroomsnelheid een dempende invloed op temperatuurfuctuaties. Een lage stroomsnelheid gaat veelal samen met een lagere waterstand en een geringere diepte, en die combinatie zal vaker voorkomen als de hoeveelheid neerslag in de (na)zomer afneemt en de verdamping toeneemt. Tijdens hittegolven is met name de rivier dan extra gevoelig voor opwarming en algenbloei (zie hieronder). Bij een extreem lage waterstanden kan de stroming bijna wegvallen (met name in de Maas) en reageert het water als in een meer op hoge temperaturen, met sterke algenbloei en uitputting van voedingsstoffen (Noordhuis *et al.* 2019).

Waarschijnlijk zijn dergelijke invloeden echter van beperkte betekenis. Zo zijn er in de rivieren weliswaar verschillen tussen jaren met lage en hoge afvoer in de gemiddelde temperatuur, maar die worden vooral veroorzaakt doordat geloosd koelwater (zie volgende paragraaf) zich gemiddeld over weinig, respectievelijk veel water verdeelt (Wessels 1984). In combinatie met koelwaterlozing kan trendmatige afname van de afvoer in de nazomer dus alsnog zorgen voor toename van de gemiddelde watertemperatuur.

In dieper water zijn veranderingen in stroming en windpatronen van invloed op de menging en dus op het verticale verloop van de watertemperatuur en het optreden van eventuele stratificatie. Ook de opwarming zelf heeft daar invloed op, en die invloed is waarschijnlijk groter, vooral met inbegrip van de verlenging van het zomerseizoen door opwarming van voor- en najaar.



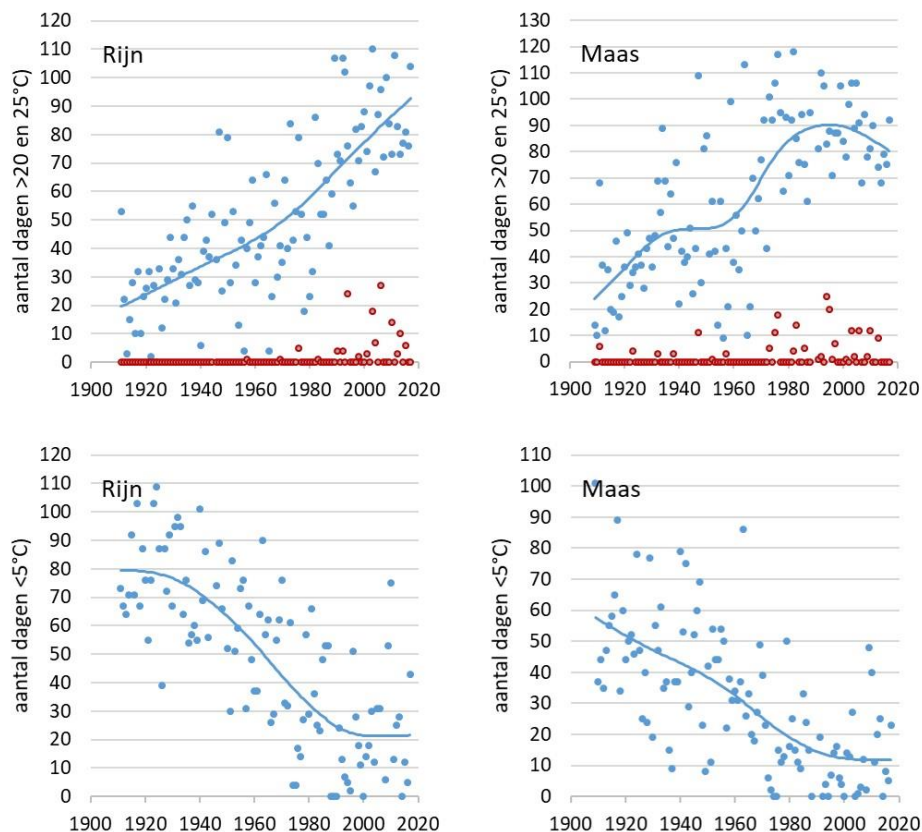
Toename van de zoutgehalten van binnenwater door zeespiegelstijging kan ook enig effect hebben op de watertemperatuur. De werking is echter complex. Zout water heeft een lagere soortelijke warmtecapaciteit dan zoet water. Dat betekent dat er minder energie nodig is om de temperatuur te laten stijgen. Zout water warmt dus makkelijker op, kan meer warmte opnemen maar koelt ook weer sneller af, zoet water houdt de warmte langer vast. Het vriespunt van zout water ligt lager dan dat van zoet water. Het warmteverlies door verdamping is kleiner dan vanuit zoet water (Abdelrady 2013). De balans hangt dus mede af van de inhoud/oppervlakte verhouding; ondiepe wateren koelen vooral af via verdamping.

Het verschil in warmtecapaciteit tussen puur zoet water en verzadigd zout water bedraagt zo'n 20%. De effecten van een opmars van brak water zijn dus voorlopig beperkt. Het wordt nog iets ingewikkelder omdat zout water zwaarder is dan zoet water, en koud water zwaarder dan warm water. Als wind of stroming niet voor menging zorgen, kan het oppervlaktewater grotendeels zoet zijn, zodat de lucht-water interactie nauwelijks verandert.

## 5.2 Andere oorzaken van temperatuurverandering

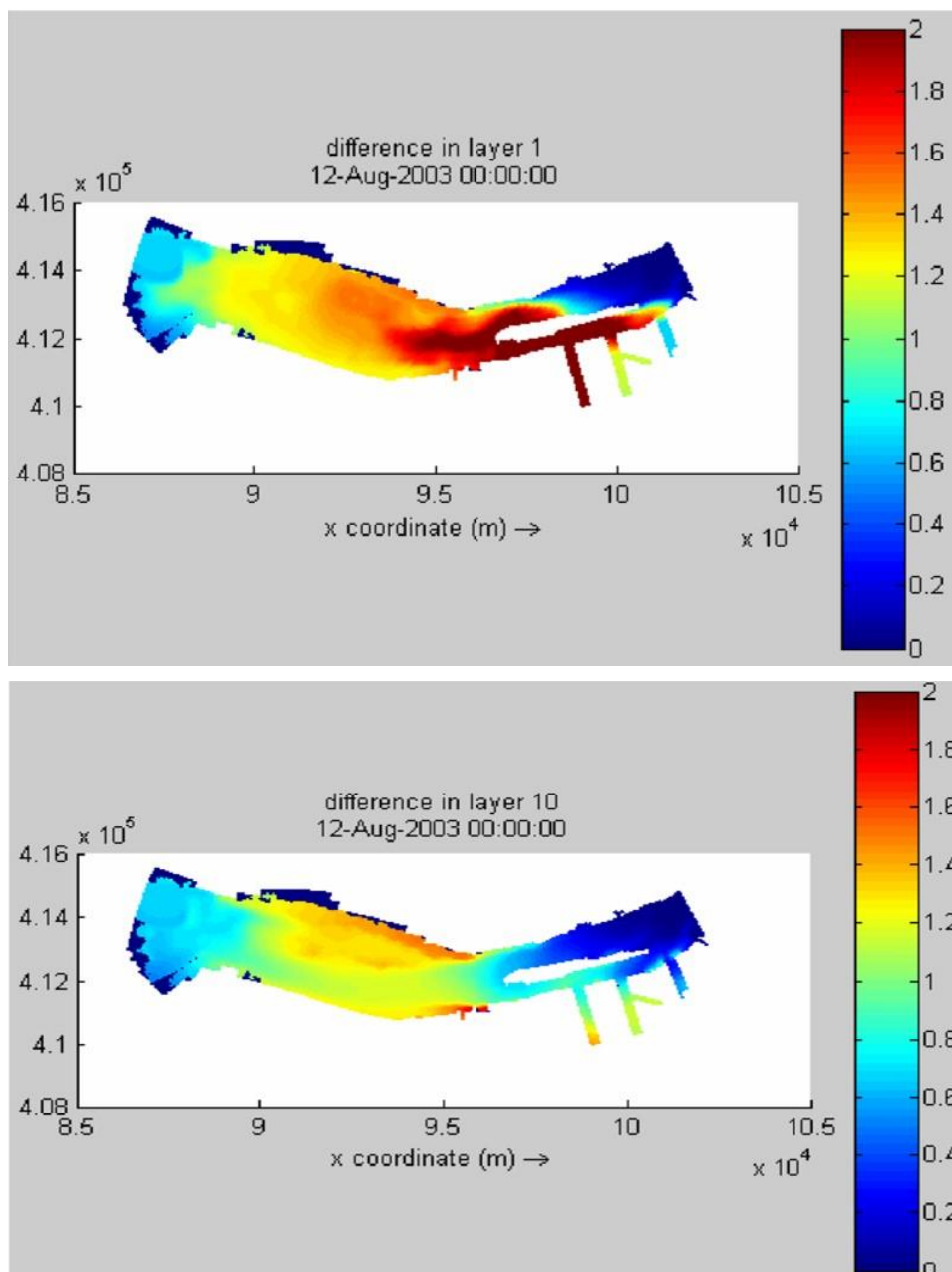
### 5.2.1 Koelwaterlozingen

De watertemperatuur in de Rijn en de Maas is sterker gestegen dan de luchttemperatuur en de temperatuur in de meren en de kustwateren (zie figuur 3.12, figuur 5.1). Dat is het gevolg van een toename van koelwaterlozingen in binnen- en buitenland. Ongeveer 65% van de 3,2 graden toename van de temperatuur van het Rijnwater en de 2,9 graden toename in het Maaswater vanaf 1910 zou door koelwaterlozingen zijn veroorzaakt (Compendium van de Leefomgeving, PBL/CBS /WUR; <https://www.clo.nl/indicatoren/nl0566-temperatuur-oppervlaktewater>). De toename luchttemperatuur sindsdien bedraagt 1,9°C en heeft zich vooral vanaf 1960 voorgedaan. De toename in de rivieren is duidelijk eerder begonnen, volgens Wessels (1984) ongeveer vanaf 1940. Door de toename is ook het aantal dagen met hoge temperaturen sterk gestegen en het aantal dagen met lage temperaturen is sterk gedaald (figuur 5.1). IJsvorming komt op de rivier sinds 1970 vrijwel niet meer voor (IJssel; Wessels 1984). Recente stagnatie van de toename van de gemiddelde watertemperatuur in de Rijn en zelfs enige afname in de Maas is vermoedelijk veroorzaakt door afname van koelwaterlozingen. Het verschil in de gemiddelde zomertemperatuur tussen de rivieren en de grote meren is daardoor iets afgenomen (figuur 5.1).



*Figuur 5.1. Versterkte opwarming van de rivieren door koelwaterlozingen. Boven: toename van het aantal dagen met hoge watertemperaturen in Rijn en Maas. Onder: afname van het aantal dagen met koud water. Naar het Compendium voor de Leefomgeving 2017, gegevens RWS.*

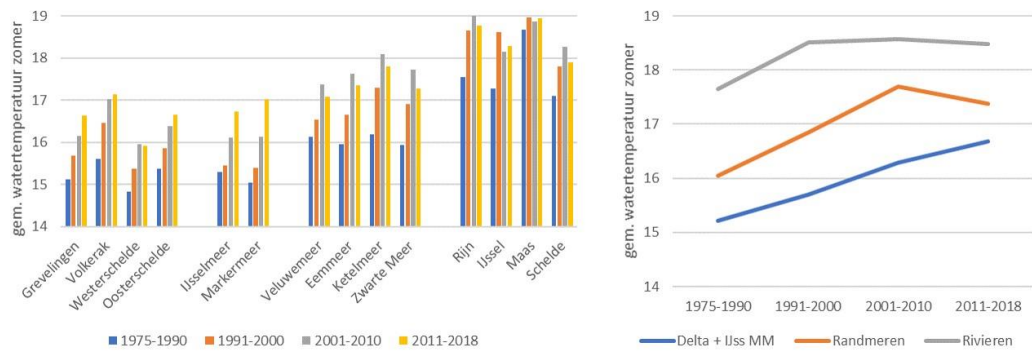
Deze lozingen zijn wel enigszins gereguleerd; voor De Kaderrichtlijn Water (KRW) geldt een Goed Ecologisch Potentiëel (GEP-waarde) van 25°C en de temperatuur mag door lozingen maximaal 3° stijgen. Sinds 2005 gelden de regels dat bij koelwaterlozingen in de rivier het gebied met een temperatuur van meer dan 30°C niet groter mag zijn dan 25% van het totale oppervlak van de doorsnede van de rivier, terwijl de rest van de rivier niet meer dan 3°C mag opwarmen. Dat geldt in het algemeen voor de mengzone in zoet water, in zout water is de maximum opwarming 2°C (LCW 2012). Als de temperatuur in de rivier stijgt boven de 28°C gelden dus beperking voor koelwaterlozing. Op 25 juli 2019 is deze waarde in de Maas bij Eijsden van ongeveer 15.00 - 17.10u voor het eerst overschreden (geautomatiseerde continuumetingen RWS vanaf 2013). Door de combinatie van klimaatverandering en koelwaterlozing krijgen de betrokken bedrijven vaker met beperkingen te maken. Alternatieven zijn koeltorens of gebruik van de warmte voor energievoorziening van omliggende bedrijven.



Figuur 5.2. Modelsimulatie van opwarming van het Hollands Diep aan het oppervlak (boven) en bij de bodem (onder) op een warme dag (12 aug 2003), als gevolg van een koelwaterlozing vanuit het industriegebied ten zuiden van de Sassenplaat. Opwarming in graden ten opzichte van de "schaduwtemperatuur" zonder de lozing. Uit Kallen et al. 2008.

Ook in andere wateren dan de Rijn en de Maas vinden lozingen van koelwater plaats, of van water dat op andere manieren is opgewarmd, zoals in rwzi's. In de ontvangende waterlichamen koelt dit water met toenemende afstand van het lozingspunt natuurlijk af. Modelstudies suggereren echter dat het gebied dat wordt opgewarmd, afhankelijk van de waterbewegingen, aanzienlijk kan zijn (figuur 5.2, boven; Kallen et al. 2008). Omdat warm water stijgt is de toename het sterkst in de toplaag van de waterkolom, maar ook de onderlaag kan afkoelen, afhankelijk van de waterbeweging eventueel juist verder van het lozingspunt (figuur 5.2, onder). Bij vergelijking van de gemiddelde temperatuur van een aantal rijkswateren blijkt dat de rivieren lange tijd ongeveer twee graden warmer waren dan de grote wateren van het IJsselmeergebied en de delta.

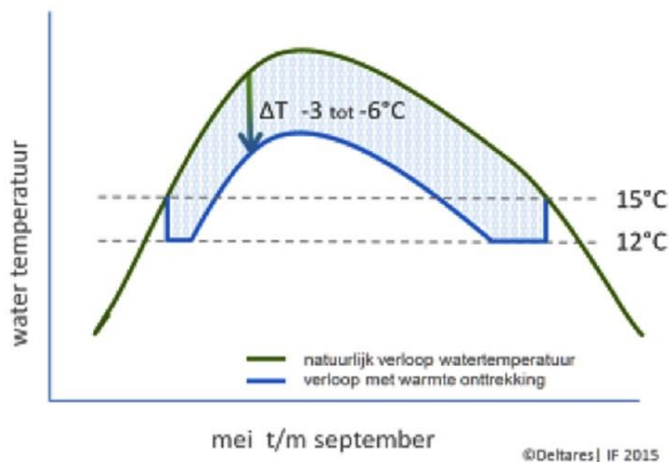
Het water in het Ketelmeer is gemiddeld iets warmer is dan in de overige randmeren, mogelijk als gevolg van aanvoer van extra warmte met de IJssel (figuur 5.3).



Figuur 5.3. Verschillen in gemiddelde zomertemperatuur tussen de rivieren, de randmeren, het IJsselmeer en Markermeer en de deltawateren in vier opeenvolgende perioden. Gegevens RWS.

### 5.2.2 Warmte onttrekking

Als warmte uit de oppervlaktewateren wordt gebruikt als thermische energiebron, wordt elders afgekoeld water geloosd (Boderie & Wortelboer 2018; De Lange *et al.* 2017). Dit gebeurt niet in de winter en is in voor- en najaar weersafhankelijk, het gebruik van oppervlaktewater is rendabel bij temperaturen vanaf ongeveer 15°C. De lokale afkoeling kan tot ongeveer 5 graden bedragen (figuur 5.4). Op dit moment zijn er nog maar weinig bedrijven die op deze manier thermische energie winnen (10 in 2015) en is er nog geen regelgeving rond koudwater-lozingen.



Figuur 5.4. Schematische weergave van temperatuurverandering door warmtewinning uit oppervlaktewater gedurende een seizoen. Uit De Lange *et al.* 2017.

Bij het lozen van afgekoeld water zal de watertemperatuur dalen wat effect heeft op de fysisch-chemische reacties als op de ecologie. Zo wordt er meer zuurstof opgenomen in het water bij een lagere temperatuur, waardoor er meer zuurstof beschikbaar komt voor organisme. Het metabolisme van organisme van organisme neemt ook af bij een lagere temperatuur waardoor ze ook minder zuurstof produceren en consumeren (respiratie neemt sneller af dan de productie), wat zorgt voor een hogere beschikbaarheid. De verschillen in de temperatuur tussen dag en nacht worden kleiner, waardoor er ook een kleinere kans op (dag)stratificatie is.

De lagere temperatuur zorgt ook voor een verminderde activiteit van het degradatie proces van organisch materiaal. Dit heeft tot gevolg dat er minder CO<sub>2</sub>, fosfaat en stikstofverbindingen vrijkomen.

In het voedselweb vinden er ook verschuivingen plaats. De temperatuurverlaging kan voor een verschuiving zorgen in algensoorten, waarbij de diatomeeën meer voorkomen bij een temperatuur <14°C terwijl er meer blauwalgen zullen zijn bij een temperatuur boven de 20°C. De graasdruk door zoöplankton op fytoplankton neemt af (Verdonschot 2007). Door een mogelijke verlaging van nutriënten kan de algen biomassa afnemen. Waterplanten groeien langzamer bij een lagere temperatuur. Waterplanten die temperatuur gestuurd worden, zoals het Fonteinkruid, zullen later gaan bloeien. Er kan ook een verschuiving in soorten ontstaan. Voor de hogere organismen zal over het algemeen de groeisnelheid afnemen met een lagere temperatuur. Hoe soorten verder reageren hangt af van de temperatuurgevoeligheid van het soort en de verandering in competitie en fitness.

## 5.3 Waterkwaliteit: eutrofiëring, algenbloei en zwevend stof

### 5.3.1 Eutrofiëring en algenbloei

De groei van algen wordt gestimuleerd door hoge watertemperaturen (Liu *et al.* 2011; Hunter-Cevera *et al.* 2016; Trombetta *et al.* 2019), maar ook door, en vaak samen met, eutrofiëring (Cai *et al.* 2012). Als er voldoende nutriënten zijn, resulteert toename van de watertemperatuur dus in een “versterkt eutrofiëringseffect” (Mooij *et al.* 2005). Omdat algen actief zonlicht opnemen, wordt het water bij algenbloei nog meer verwarmd, zodat het effect zichzelf versterkt (<https://www.epa.gov/nutrientpollution/climate-change-and-harmful-algal-blooms>).

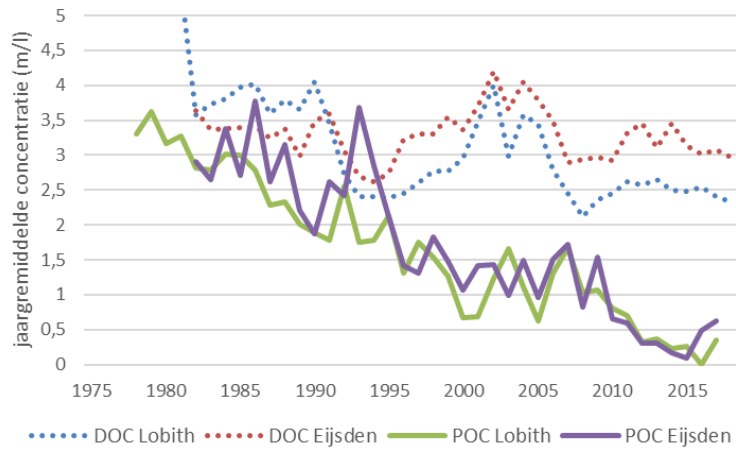
In de Nederlandse grote wateren is de laatste decennia vaak sprake geweest van afname van algen (chlorofyl) door afname van de voedselrijkdom (oligotrofiëring). Groeibeperking van algen door nutriëntlimitatie kan enigszins worden “opgerekt” door opwarming, als door toename van mineralisatie de beschikbaarheid van fosfaat en stikstof toeneemt (interne belasting; Smolders *et al.* 2006). In perioden waarin geen nutriëntlimitatie optreedt kan de opname van voedingsstoffen bij hogere temperaturen nog meer worden versterkt (Gillooly *et al.* 2001; Cross *et al.* 2015), net als de koolstofassimilatie (Falkowsk1 & Raven 2013; Lewandowska *et al.* 2012).

### 5.3.2 Zwevend stof, zuurgraad en mineralisatie

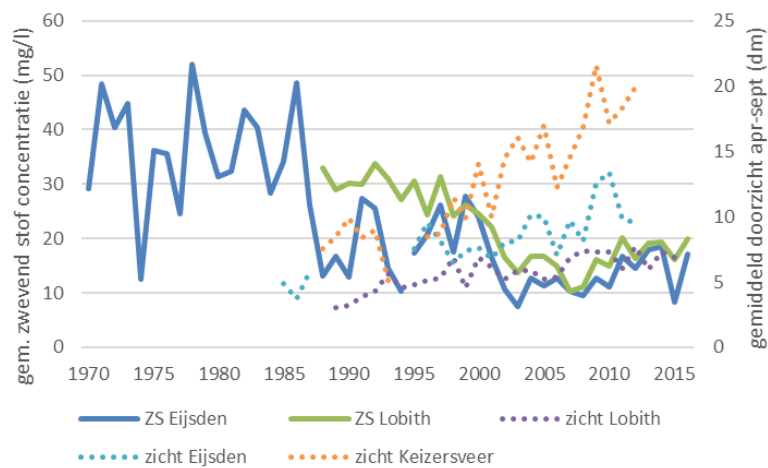
Sinds 1990 neemt het opgelost organische koolstof (DOC) toe in Europese en Amerikaanse rivieren en meren (Monteith *et al.* 2007). In de Rijn bij Lobith en in de Maas bij Eijsden is geen absolute toename zichtbaar, maar wel een relatieve; het aandeel opgelost op totaal organisch koolstof neemt toe van 60 naar 90% (figuur 5.5). Dat gaat samen met een forse afname in de totale hoeveelheid zwevend stof en een toename van het doorzicht (figuur 5.6), in de Rijn en de Maas in ongeveer hetzelfde patroon. Er is hiervoor geen eenduidige oorzaak aan te wijzen. Het kan komen door vermindering van de zure regen waardoor de oplosbaarheid van organisch materiaal in het porie water verlaagde, door toedoen van urbanisatie, ander landgebruik, of door klimaatverandering (Reitsem *et al.* 2018). Afbraak van organisch materiaal kan worden versterkt door temperatuuroptename, maar ook door een hogere pH. In de Rijn bij Lobith is de pH sinds ongeveer 1980 flink gestegen (figuur 5.7). Een sterke correlatie met een afname van de jaargemiddelde sulfaatconcentratie in het water suggereert een verband met de verbetering van de luchtkwaliteit (afname zure regen).

Samen met de opwarming door klimaatverandering en door koelwaterlozingen kan dit de mineralisatie in de rivieren hebben versterkt. Dit proces kan zichzelf vervolgens op verschillende manieren versterken:

Afname van zwevend stof in rivierwater kan leiden tot minder lichtreflectie en meer absorptie van warmte. Versterkte mineralisatie kan leiden tot verhoogde nalevering van nutriënten, dus interne eutrofiëring, die samen met de hogere temperaturen de algenbloei kunnen versterken en versterkte algenbloei kan weer leiden tot een hogere pH. Er kan dus zowel sprake zijn van een versterking van opwarming als van gezamenlijke versterking van productie.

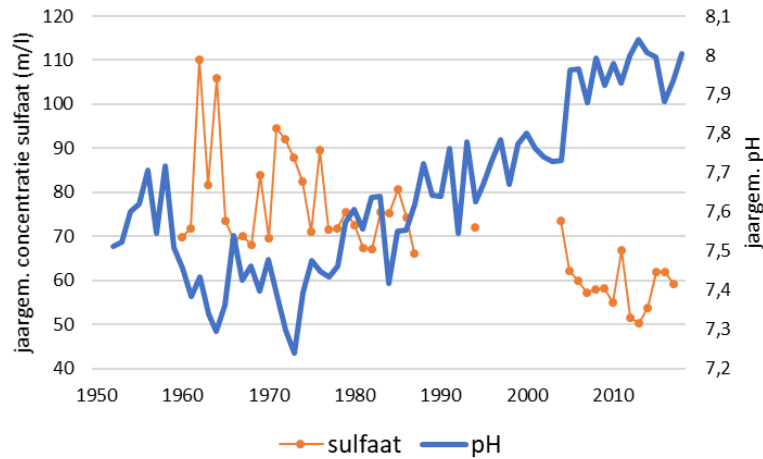


Figuur 5.5. Veranderingen in de jaargemiddelde concentratie opgelost organisch koolstof (DOC) en particulier organisch koolstof (POC) in Rijn bij Lobith en de Maas bij Eijsden. Gegevens RWS.

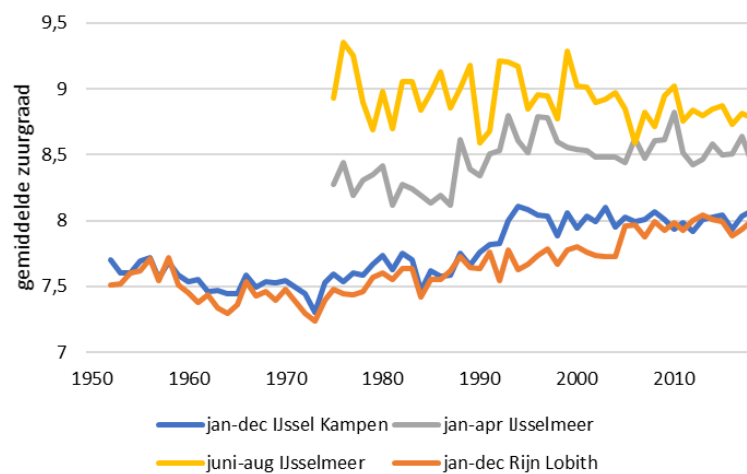


Figuur 5.6. Jaargemiddelde concentratie van zwevend stof (juli-juni aangegeven jaar) en doorzicht (apr-sept) in de Rijn bij Lobith en de Maas bij Eijsden, aangevuld met het doorzicht bij Keizersveer. Gegevens RWS.





Figuur 5.7. Veranderingen van jaargemiddelden van de pH en de sulfaat concentratie in de Rijn bij de Lobith. Gegevens RWS.



Figuur 5.8. Vergelijking van het verloop van de pH in het IJsselmeer met het verloop in de Rijn en de IJssel. Gegevens RWS.

Het patroon van toename van de pH in de IJssel is in de wintermaanden ook nog herkenbaar in het IJsselmeer bij Vrouwezand, zij het op een hoger absoluut niveau (figuur 5.8). Hier zijn deze processen dus dominant over een eventueel proces van verzuring door toename van het oplossen van atmosferisch CO<sub>2</sub> conform de Ocean Acidification. In het IJsselmeer is de pH in de zomer hoger. In dat seizoen heeft wel een afname plaatsgevonden, maar dat is waarschijnlijk veroorzaakt door afname van algenbloei.

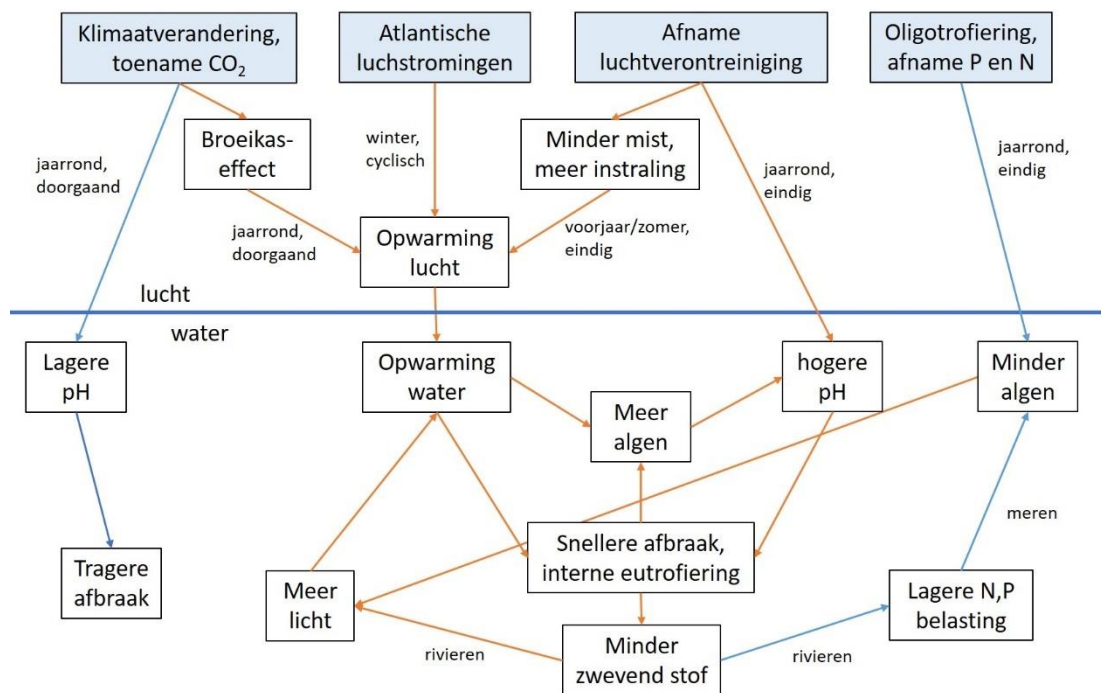
#### Eigenschappen opgelost organisch koolstof

Een groot deel van het DOC bestaat uit humusstoffen (HS). Deze stoffen (deeltjes <3.5 kD) kunnen worden opgenomen door de cellen van de waterplanten waar ze kunnen leiden tot de vorming van reactieve zuurstof deeltjes, die schade kunnen aanbrengen aan de cellen (Steinberg *et al.* 2006; Grigutyte *et al.* 2009) of kunnen interfereren met de fotosynthese (Pflugmacher *et al.* 2006). De mate van stress die de planten ondervinden is verschillend per soort (Steinberg *et al.* 2008; Reitsema *et al.* 2018). Het is nog onduidelijk of er soorten zijn die beter gedijen in HS rijk water. Dit is bijvoorbeeld wel het geval voor de rondworm *Caenorhabditis elegans* (Steinberg *et al.* 2007).

De toename van humusstoffen heeft ook gevolgen voor het microbiële leven in de bodem. Na reductie door microbiële activiteit kunnen humusstoffen chemisch opnieuw worden geoxideerd door zuurstof (Klöpffel *et al.* 2014) of geoxideerde verbindingen, zoals ijzeroxiden (Lovley *et al.* 1998). Humusstoffen kunnen bijdragen aan de activiteiten van anaerobe oxidatie van methaan (Valenzuela *et al.* 2019) en dat kan een aanzienlijke impact hebben op de methaan budgetten. Humusstoffen kunnen ook gevolgen hebben voor andere processen, maar door de beperkte kennis over de structuur, compositie en reactiviteit vanwege de heterogeniteit en geografische variabiliteit en de beperkte mogelijkheden om humusstoffen te analyseren blijft dit nog onduidelijk (Dou *et al.* 2020).

Zoals hierboven is geconstateerd is in de Nederlandse rivieren, anders dan in enkele andere Europese en Noord-Amerikaanse meren (Monteith *et al.* 2007), nog geen sprake van absolute toename van opgeloste organisch koolstof. Dit maakt een analyse van de relatie met opwarming op dit moment minder relevant.

Samenvattend bestaat er dus vanuit de vier basisprocessen van klimaatverandering, cyclisch veranderende luchtstromingen, verbetering luchtkwaliteit en afname eutrofiëring (oligotrofiëring) een complex van interacties, met mechanismen die soms een tegengestelde werking hebben en soms een versterkende (figuur 5.9). De laatste decennia is de werking van de afnemende eutrofiëring dominant geweest, en voedselrijkdom zal uiteindelijk beperkend blijven voor toename van productie door opwarming. Afname van algenbloei door oligotrofiëring en afname van zure regen hebben tot nu toe in de binnenwateren en kustwateren de verzuring door klimaatverandering overtroffen. Opwarming heeft echter de effecten van oligotrofiëring ook vertraagd, en dat is (tijdelijk) versterkt door verandering van luchtstromingen en verbetering van de luchtkwaliteit in een complex relatiepatroon met enkele positieve terugkoppelingsmechanismen (figuur 5.9).



Figuur 5.9. Schema van mechanismen van opwarming naar toename van productie (oranje pijlen) en tegengestelde processen (blauwe pijlen) vanuit vier relevante processen.

## 5.4 Inrichting, gebruik en beheer

### 5.4.1 Inrichting; waterdiepte en beschaduwing

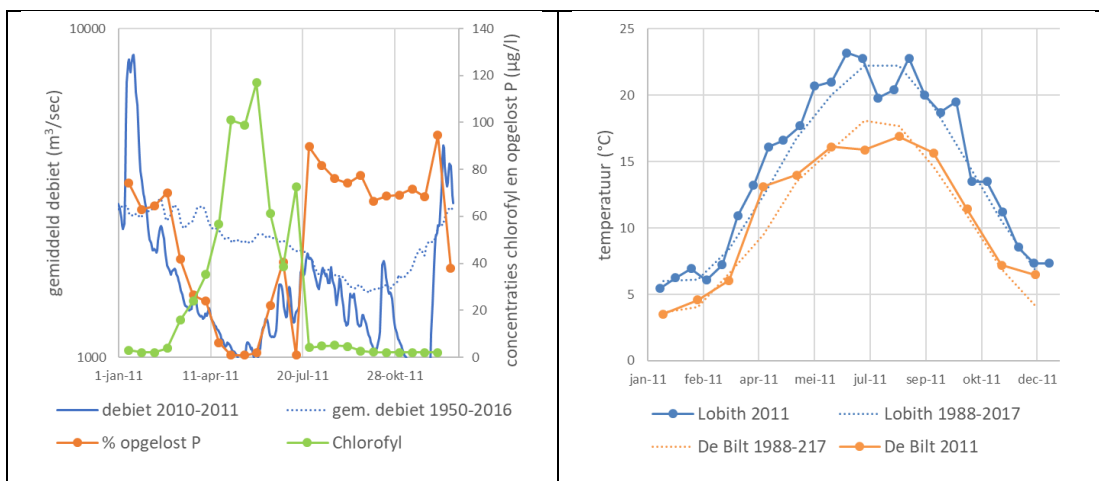
Aangezien eigenschappen van waterlichamen als diepte, waterbeweging en ook beschaduwing effecten hebben op het verloop van de watertemperatuur zijn ook keuzes met betrekking tot de hydromorfologie van de wateren van belang. Bij natuurontwikkeling ten behoeve van natuurdoelen en een grotere veerkracht van de grote watersystemen (PAGW) worden vaak ondervertegenwoordigde, ondiepe habitats aangelegd, zoals ondiepe oeverzones langs meren en nevengeulen langs rivieren. Hier kan het effect van opwarming relatief groot zijn.

Omdat water een slechte temperatuurgeleider is, wordt de bovenlaag van het water door de zon veel sterker verwarmd dan diepere lagen; 98% van de energie is op 2 meter diepte geabsorbeerd. Dit geeft niet alleen dieptegradiënten in temperatuur (in diepere wateren met stratificatie), maar ook een verloop van afnemende fluctuaties met toenemende diepte, bijvoorbeeld dag-nacht ritmiek.

Dat betekent dat inrichtingskeuzes als verondiepingen kunnen resulteren in warmer water met grotere fluctuaties. Meer dynamiek kan weer leiden tot afname van zulke korte termijn fluctuaties in watertemperatuur. Toename van waterplanten door verbetering van waterkwaliteit of verondieping kan de sedimentatie van zwevend stof bevorderen, waarna het heldere water meer licht en warmte kan absorberen en dus nog sneller opwarmt. Beplanting op de oevers van kleine of smalle wateren kan via beschaduwing juist weer leiden tot lagere (maximum) temperaturen.

### 5.4.2 Waterbalans

Waar wijzigingen in de waterbalans leiden tot afname van diepte, maar in stromende wateren ook tot drastische afnames in debieten en doorstroming (stuwpannen rivieren), kan de invloed van opwarming toenemen. Een illustratie hiervan is het effect dat de ongebruikelijk lage waterstand van eind april en mei 2011 in de Rijn bij Lobith (figuur 5.9; Rozemeijer *et al.* in prep.). De stroming viel vrijwel stil en de rivier ging zich gedragen als een meer, met record hoge chlorofylconcentraties door algenbloei en uitputting van opgelost fosfaat. April was uitzonderlijk warm en droog dat jaar, in De Bilt was de maandgemiddelde etmaaltemperatuur 13,1°C, tegenover 9,5°C gemiddeld over 1988-2017 (figuur 5.10). Tijdens de algenbloei in mei was de temperatuur weer min of meer normaal, zodat vooral het verlaagde debiet sturend moet zijn geweest.



Figuur 5.10. Links: verloop van het debiet in de Rijn bij Lobith en het gemiddelde verloop over 1950-2016, vergeleken met het verloop van de concentraties chlorofyl en opgelost fosfaat in 2011 (naar Rozemeijer et al. in prep., gegevens RWS). Rechts: verloop van de watertemperatuur in de Rijn bij Lobith (RWS) en van de maandgemiddelde luchttemperatuur in De Bilt in 2011 (KNMI), vergeleken met het gemiddelde verloop over 1988-2017.

### 5.4.3 Visserij

Een bijzondere vorm van gebruik die betrekking heeft op ecologie en ecologische beoordeling is visserij. Veranderingen in de visserijdruk hebben niet alleen direct effect op visbestanden, maar via voedselweb-relaties ook op andere soorten en soortgroepen. Dat kan het analyseren van effecten van andere drukfactoren zoals opwarming bijzonder moeilijk maken. Een voorbeeld is de sterke afname van spiering in het IJsselmeergebied. Dit is een soort die bij ons de zuidgrens van zijn verspreidingsgebied bereikt, en die massale sterfte vertoont tijdens hittegolven. Er zijn aanwijzingen voor vervroeging van de paai onder invloed van toename van voorjaarstemperaturen (Noordhuis 2010; Noordhuis et al. 2014). De afname gaat echter ook gepaard met afname van de voedselrijkdom van het water en volgt bovendien op een periode van sterk verhoogde visserij op spiering. Mogelijk is juist de combinatie van meerdere drukfactoren funest voor dergelijke soorten.

### 5.4.4 Exoten

Elk jaar verschijnen er uitheemse diersoorten in de Nederlandse wateren als gevolg van menselijk handelen, zoals het verbinden van stroomgebieden van rivieren, het lozen van ballastwater van schepen dat afkomstig is van andere delen van de wereld of de aquarium- en terrariumhandel. Gezien deze oorzaken is de invloed van en interactie met exoten te beschouwen als een aspect van inrichting (bijv. het verbinden van de stroomgebieden van Rijn en Donau), beheer (bestrijding van exoten) en gebruik (uitzetten op dumpen van exoten, ballastwater e.d.). Sommige van die exoten zijn zo succesvol in onze wateren dat populatie explosies ontstaan met gevolgen voor de abundantie van inheemse soorten. Veel van die exoten, zoals quaggamossel, Japanse oester en zwartbekgrondel, hebben een zuidelijker herkomst en worden mogelijk extra gefaciliteerd door de opwarming van onze wateren. Effecten van klimaatveranderingen op inheemse soorten kunnen worden gemaskerd door effecten van de opmars van exoten, maar in sommige gevallen is daarmee dus sprake van een indirect klimaatteffect.

Terwijl het succes van exoten van zuidelijke herkomst positief kan worden beïnvloed door opwarming, kunnen de effecten daarvan op inheemse soorten in sommige gevallen worden gedomineerd door toenemende concurrentie met exoten. Dit aspect is vergelijkbaar met de invloed van veranderingen in visserijdruk.

## 6 Gevolgen voor KRW en N2000 beoordeling

Tien jaar geleden constateerden Van Kouwen en Maarse (2010) dat de effecten van klimaatverandering op maatregelen en doelen van de KRW en Natura 2000 slecht waren onderzocht. KRW-maatregelen zouden veelal klimaatrobust zijn en deels ook mitigerend werken (Portielje 2009). Specifieke maatregelen kunnen wel uiteenlopende effecten hebben op afzonderlijke diergroepen (Harezlak en Maarse 2009; Beumer *et al.* 2009). Effecten op Natura 2000 doelen zouden vooral negatief zijn door noordwaartse verschuiving van doelsoorten (Van Kouwen en Maarse 2010). Aanbevolen werd bij nieuwe studies een meer holistische aanpak te kiezen, ook omdat een enkele doelsoort via het voedselweb op verschillende manieren kan worden beïnvloed. Uit de onderhavige studie blijkt dat de kennisleemte sindsdien maar beperkt is ingevuld, onder meer omdat de reguliere monitoringsprogramma's daarop niet altijd goed op zijn toegerust (zie hfdst. 8).

### 6.1 KRW beoordeling

De KRW beoordeling kan met name op twee manieren worden beïnvloed, via de ondersteunende parameters, waaronder de watertemperatuur zelf en de waterkwaliteit, en via de maatlatten, op basis van de samenstelling van flora en fauna.

#### 6.1.1 Ondersteunende parameters

Onder de fysisch chemische ondersteunende parameters valt in de eerste plaats de watertemperatuur zelf. Door geleidelijke opwarming, maar vooral ook de toenemende kans op extremen zoals hittegolven, kan het vaker voorkomen dat de GEP-norm wordt overschreden. Zowel in de meren als in de rivieren wordt dan af en toe de grenswaarde van 25°C bereikt (van der Molen *et al.* 2018). In principe betreffen deze grenswaarden seizoensmaxima (van der Grinten *et al.* 2008), maar de beoordeling vindt plaats op basis van de 98% percentielen van de dagwaarden, vanuit het criterium dat overschrijding van de temperatuurnorm gedurende één week per jaar acceptabel is (Hoijtink *et al.* 2020). De metingen worden in de rivieren verricht op een waterdiepte van 30 cm (tussen 8.00 en 16.00 uur), waar de fluctuaties van de dag-nacht ritmiek nog aanwezig zijn. In de overgangs- en kustwateren en de zoute meren, waar dezelfde GEP (of GET; Goede Ecologische Toestand) waarde geldt, wordt op een diepte van een meter gemeten, zodat het tijdstip van de meting minder van belang is (van der Molen *et al.* 2020).

#### 6.1.2 Maatlatscores

##### 6.1.2.1 Fytoplankton

De maatlat fytoplankton geldt voor de meren en voor de overgangs- en kustwateren en is gebaseerd op chlorofylconcentraties en bloei van ongewenste soorten (deelmaatlat soortensamenstelling). Beide kunnen door hogere watertemperaturen toenemen, zodat ook de kans op overschrijding van de GEP toeneemt.

Chlorofyl wordt gebruikt als indicator voor abundantie van het fytoplankton (Van der Molen *et al.* 2018). In samenhang met hogere watertemperaturen en een hogere kans op algenbloei en stratificatie kan ook de kans dat het zuurstofpercentage de GEP-waarde niet haalt, toenemen, terwijl algenbloei ook een ongunstig effect kan hebben op de pH en het doorzicht. Deze parameters worden echter beoordeeld op basis van seizoens-gemiddelden, zodat de effecten van een hittegolf minder makkelijk tot en overschrijding van het GEP zal leiden dan de temperatuur zelf (Hoijtink *et al.* 2020). Voor zuurstof is de GEP-range vrij ruim.

Ook is de score afhankelijk van de manier waarop wordt gemeten in relatie tot bijvoorbeeld stratificatie (diepte van de meting), die volgens de voorschriften niet hoeft te worden meegenomen (Van der Molen *et al.* 2018). De bovengrens van de GEP voor de pH wordt in de meren al vrij gemakkelijk bereikt en zal dus onder invloed van een toenemende kans op algembangloei vaker overschreden kunnen worden. Dit geldt ook voor het doorzicht.

#### 6.1.2.2 Overige waterflora

Ondergedoken waterplanten die door de watertemperatuur kunnen worden beïnvloed, worden beoordeeld in meren en rivieren. Omdat de verlenging van het groeiseizoen voor waterplanten in de monitoring niet tot uiting komt, is het effect van hogere watertemperaturen op de score van de deelmaatlat abundantie waarschijnlijk beperkt. De uitkomst van de deelmaatlat soortensamenstelling zou kunnen worden beïnvloed door een toename van zuidelijke soorten en exoten. Vooral nog is dit bij planten een minder dominant proces dan bij macrofauna en vis.

Voor overgangs- en kustwateren is er een aparte deelmaatlat voor zeegras, die mogelijk gevoelig is voor opwarming (paragraaf 4.2.1.3). Hoewel de exacte relatie nog onduidelijk is, zijn er aanwijzingen voor negatieve effecten van warme zomers. De maatlat is gebaseerd op het areaal met een bedekking >5% en de kwaliteit op basis van het aandeel >60%. Een toename van extreem warme zomerperiodes zou dus een negatief effect kunnen hebben op de Ecologische Kwaliteits Ratio (EKR). Omdat de voorgeschreven meetperiode van juli tot 15 sept loopt, is de kans groot dat zomersterfte in de monitoringsresultaten is terug te zien.

#### 6.1.2.3 Macrofauna

De macrofauna maatlat, die voor alle watersystemen geldt, werkt met kenmerkende soorten voor het desbetreffende watertype en met positieve en negatieve indicatoren. De stress van opwarming kan de opmars van exoten bevorderen en, ook als de exoot nog niet in de lijst negatieve indicatoren is opgenomen en toch sterk toeneemt, negatief effect hebben op de abundantie van kenmerkende soorten. De EKR daalt dan, eventueel totdat de exoot een meer gebalanceerde positie krijgt in de gemeenschap. Doordat met enige regelmaat nieuwe soorten verschijnen zullen de lijsten met indicatoren af en toe moeten worden aangepast. Momenteel is alleen de Quaggamossel *Dreissena bugensis* opgenomen (naast Driehoeksmossel *D. polymorpha*, maar die geldt na bijna 200 jaar niet meer als exoot), afhankelijk van het watertype als positieve of negatieve indicator. De rol van deze relatief nieuwe exoot (ontdekt in 2006; Bij de Vaate 2006) is nog slecht voorspelbaar. Invloed van watertemperatuur kan vooral via zuurstoftekorten tijdens hittegolven optreden. Het effect van een “crash” kan twee of drie jaar zichtbaar zijn (monitoringsdata IJsselmeer; Noordhuis *et al.* 2014), meer de gevolgen op de rest van de gemeenschap zijn niet onderzocht. Daarnaast zijn watertemperatuur en zuurstof in extreme situaties (hittegolven) van invloed op de fysiologie en overleving van macrofaunasoorten. Succesvolle (zuidelijke) koloniatoren zoals bepaalde exoten zullen hiervan relatief gemakkelijk herstellen. Op deze manier kan een afname van de EKR op termijn worden versterkt.

#### 6.1.2.4 Vis

Ook de vismaatlat, eveneens voor alle watersystemen, werkt met indicatieve en kenmerkende soorten. Net als bij macrofauna is bij vis sprake van een groeiende invloed van exoten (en “klimaatopschuivers”). Omdat zowel de deelmaatlat soortensamenstelling als de deelmaatlat abundantie soort specifiek zijn, heeft succesvolle opmars van (nieuwe) exoten invloed op de EKR. Daarnaast zijn sommige inheemse vissoorten, zoals zalmachtigen (incl. spiering) gevoelig voor hoge watertemperaturen en daaraan verbonden lage zuurstofconcentraties en een eventuele toename van ziekteverwekkers (Stehfest *et al.* 2018; Moeller & Scholz 1991). Ook dit heeft, net als bij macrofauna, negatief effect op de EKR, totdat de maatlat eventueel is aangepast aan een nieuwe gemeenschap.



## 6.2 Natura 2000

De beoordeling van de ecologische kwaliteit bij Natura 2000 verschilt van die van de KRW. Terwijl het bij de KRW gaat om de samenstelling van gemeenschappen van soorten in vergelijking met referentie situaties, gaat het bij Natura 2000 om de toestand van habitats en individuele soorten (inclusief kwaliteit en ruimtelijk beslag), vaak in vergelijking met het moment van vaststelling van de richtlijn. Het behalen van de instandhoudingsdoelen van de soorten waarvoor het desbetreffende gebied is aangewezen wordt rechtstreeks beïnvloed door hun gevoeligheid voor klimaatverandering. Deze beïnvloeding van doelsoorten kan binnen het gebied gestuurd worden, bijvoorbeeld via voedselbeschikbaarheid. De sturing kan echter ook elders plaatsvinden, vooral als daar de effecten van klimaatverandering extremer zijn. Dat kan bijvoorbeeld het geval zijn bij vogelsoorten die bij ons overwinteren, maar broeden in arctische gebieden. Omdat de instandhoudingsdoelen vaak kwantitatief zijn en afgeleid van een historische situatie, anticiperen ze niet op effecten van klimaatverandering. Hoewel de instandhoudingsdoelen bij watervogels strikt genomen de draagkracht betreffen, is de historische situatie waarop die is gebaseerd, niet noodzakelijkerwijs ecologisch duurzaam. Dat komt omdat instandhoudingsdoelen in sommige gevallen zijn bepaald op basis van aantallen die verhoogd waren als gevolg van onnatuurlijke omstandigheden zoals een verhoogde voedselrijkdom. Aan de duurzaamheid van de ecosystemen van de grote wateren wordt hard gewerkt (zowel in de vorm van KRW maatregelen en via de Natura 2000 beheerplannen als via PAGW), maar zolang die situatie nog niet is bereikt zijn ze extra gevoelig voor druk zoals die van klimaatverandering. Doelsoorten die daarvoor gevoelig zijn kunnen afnemen tot onder hun instandhoudingsdoel, terwijl andere kunnen toenemen. Soorten zoals grote zaagbek en nonnetje nemen bij ons bijvoorbeeld af omdat ze hun overwinteringsgebied noordwaarts hebben verschoven. Daarbij is de kwaliteit van het overwinteringsgebied bij ons dan mogelijk niet de (enige) oorzaak van het niet behalen van het instandhoudingsdoel, en is de populatieomvang internationaal gezien stabiel. De instandhoudingsdoelen moeten in dat geval dus uiteindelijk worden aangepast. Juist bij deze soorten is dat echter lastig, omdat ze sterk reageren op dynamiek, bijvoorbeeld in de vorm van grote verschillen tussen jaren. Gebieden in ons land kunnen dan een opvangfunctie hebben als andere gebieden (in het buitenland) door omstandigheden niet geschikt zijn (bijv. dichtvriezen van de Oostzee).

## 7 Synthese

Deze literatuurstudie laat zien dat effecten van opwarming op waterkwaliteit en ecologie van de grote wateren op verschillende manieren zichtbaar zijn, al zijn de relaties soms complex en verweven met effecten van andere drukfactoren. In deze synthese worden na algemene conclusies over toename van de watertemperatuur eerst de effecten op soorten en voedselweb samengevat (vraag 1), vervolgens de samenhang met andere drukfactoren (vraag 2) en tenslotte de effecten op de doelen van KRW en Natura 2000 (vraag 3).

### 7.1 Algemene conclusies abiotiek en ecosysteem

Klimaatverandering leidt via de toename van broeikasgassen tot gemiddeld hogere luchttemperaturen, waardoor uiteindelijk, zij het met gedempte fluctuaties, ook de watertemperatuur toeneemt. Dit is in alle vier de hoofdwatersystemen ook daadwerkelijk vastgesteld. De patronen van toename verschillen nogal en kunnen door laagfrequente monitoring vaak ook niet nauwkeurig worden vastgesteld, maar in het algemeen heeft sinds omstreeks 1970 in de grote wateren een toename van orde grootte anderhalve graad plaatsgevonden, meestal gemeten op een diepte van een meter. De volgende conclusies kunnen worden getrokken:

- Toenames van de watertemperatuur zijn met behulp van meetgegevens aantoonbaar in alle vier de hoofdwatersystemen.
- De toenames in de zomer en vooral in het voorjaar (april) zijn net als die van de luchttemperatuur de laatste decennia sterker geweest dan de gemiddelde temperatuurtoename op wereldschaal (meer dan 1°C). Dit betekent niet dat de toename ook in de toekomst sneller blijft verlopen, omdat het verschil met de toename op wereldschaal is verbonden aan de verbetering van de luchtkwaliteit in Nederland, die uiteindelijk zal afvlakken (of dat reeds doet).
- Ook in de winter (december-maart) zijn de watertemperaturen toegenomen, maar minder sterk dan de luchttemperaturen. De versterkte toenames van de luchttemperaturen in de winter zijn verbonden aan veranderingen in de luchtstromingen boven de Atlantische Oceaan, die cyclisch zijn.
- Door de relatief sterke toename in verband met de combinatie van de twee bovengenoemde versterkingsmechanismen in de winter en het vroege voorjaar is ook extra vervroeging van de start van het groeiseizoen met enkele weken vastgesteld, meer dan verlating van het einde. Het groeiseizoen is daardoor vooral aan de voorkant verlengd.

Dat deze veranderingen ondanks de lage meetfrequentie (wekelijks tot maandelijks) duidelijk zichtbaar zijn, betekent dat naast de doorgaande veranderingen van indirecte indicatoren zoals de luchttemperatuur of het aantal ijsdagen, ook de toename van de watertemperatuur zelf al lang niet meer wegvalt in de jaar-op-jaar fluctuaties en een serieuze factor is geworden in de ontwikkelingen in de grote wateren.

Dit heeft verschillende soorten gevolgen; hydrologische en hydrofysische gevolgen, chemische gevolgen en ecologische gevolgen.

### 7.1.1 Hydrologie en hydrofysica

- Door toename van de temperatuur zet water uit. Dit uit zich, meer dan smeltend poolijs, in zeespiegelstijging. Sinds 1900 is de zeespiegel in de Nederlandse kustwateren ongeveer 20 cm gestegen.
- Door toename van de watertemperatuur neemt de verdamping toe, waardoor de afvoer van rivieren in de zomer kan dalen en de verblijftijd in de meren kan toenemen (los van effecten van temperatuur van het oceaanoewater op neerslagpatronen in NW Europa). In de Rijn is er een lichte tendens in de richting van afnemende nazomerdebeten.
- Door zeespiegelstijging en lagere rivierdebeten in de zomer kan zout water verder het binnenland in dringen. Omdat zout water een lagere warmtecapaciteit heeft kan de gevoeligheid van het water voor temperatuurfluctuaties daarmee enigszins toenemen (d.w.z. meer fluctuaties in het water).
- Door de toename van de temperatuur kan de kans op en de duur van stratificatie toenemen. Bij het wegvallen van verticale menging warmt het water boven de spronglaag sterker op. Stratificatie wordt lokaal wel gemeten, maar de duur wordt niet gemonitord.
- Door toename van de wintertemperaturen neemt de frequentie en de duur van ijsbedekking af, waardoor de turbulentie, met name in ondiepe meren, gemiddeld toeneemt.

### 7.1.2 Chemie en biochemie

- Met toename van de watertemperatuur lossen gassen als zuurstof, stikstof en koolstofgas minder goed op, waardoor de concentraties in water lager worden. Afname van zomergemiddelde zuurstofconcentraties is echter tot nu toe vooral gekoppeld aan afnemende oververzadiging door afname van algenbloei als gevolg van oligotrofiëring.
- Bij CO<sub>2</sub> wordt dit gecompenseerd door de toename van de concentratie in lucht, waardoor toch meer CO<sub>2</sub> in water op kan lossen, met als gevolg de verzuring die in de oceanen speelt (Ocean Acidification). Of recente afnames van de pH in de Noordzee en in de meren hieraan zijn toe te schrijven, is de vraag, omdat tegelijkertijd ook veranderingen in de voedselrijkdom zijn opgetreden. Afname van de pH treedt in de zomer ook op door afname van algenbloei. In de rivieren is de pH juist toegenomen, waarschijnlijk doordat de hoeveelheid zure regen is afgenomen.
- Bij hogere temperaturen neemt de mineralisatie van organisch stof toe, waardoor meer zuurstof wordt verbruikt, meer CO<sub>2</sub> en methaan vrijkomt en de interne nutriëntbelasting van waterlichamen toeneemt door het vrijkomen van fosfaat en ammonium. In de grote wateren is tot nu toe de afname van externe eutrofiëring door de ingrepen ter verbetering van de waterkwaliteit sterker geweest.
- Bij toename van stratificatie en mineralisatie kan extra zuurstoftekort ontstaan in de onderste waterlaag, of bij menging aan het eind van zo'n periode in de hele waterkolom. Het is mogelijk dat dergelijke incidenten in frequentie toenemen, maar dit wordt niet geregistreerd.

### 7.1.3 Primaire productie door fytoplankton

- Door de interne eutrofiëring (meer fosfaat uit de bodem door sterkere mineralisatie) en toename van het metabolisme van organismen bij hogere temperaturen neemt de primaire productie toe en wordt de kans op algenbloei groter. Dit is in de grote wateren tot nu toe gemaskeerd door oligotrofiëring.
- Door vervroeging van de opwarming in het voorjaar vervroegt de aanzet van algenbloei. Er zijn aanwijzingen dat dit is gebeurd in de Waddenzee en in de Westerschelde en de Oosterschelde. Mogelijk is dit ook het geval in de andere grote wateren, maar het is moeilijk vast te stellen door de lage meetfrequentie.
- Effecten later in het seizoen zijn minder duidelijk door interactie met grazers (zoöplankton, filterfeeders) en hun predatoren, die ook door opwarming worden beïnvloed.

Terugkoppeling naar chemie:

- De zuurstofconcentraties nemen bij algenbloei overdag toe. Door dominantie van de oligotrofiering is deze trend echter tot nu toe negatief.
- Algenbloei resulteert in hogere pH waardoor in combinatie met lage zuurstofbeschikbaarheid en hogere temperatuur de nitrificatie wordt geremd waardoor uit ammonium meer ammoniak en minder nitraat ontstaat. Denitrificatie wordt gestimuleerd waardoor nitriet wordt omgezet in stikstofgas. Ook de pH neemt tot nu toe meestal af door dominantie van het oligotrofieringsproces.

In het algemeen kan er met betrekking tot deze basisprocessen door temperatuuroename dus sprake zijn van een (beperkte) terugkeer in de richting van de periode van sterke eutrofiering in de grote wateren. De effecten van de afname van de eutrofiering in de zomer zijn in de meeste grote wateren met betrekking tot primaire productie waarschijnlijk vooralsnog dominant over die van temperatuuroename. De afname van zuurstof met opwarming als gevolg van slechtere oplosbaarheid wordt daardoor versterkt door de afname van oververzadiging met de vermindering van algenbloei.

Mogelijk geldt dat niet voor het vroege voorjaar, door combinatie van extra sterke opwarming en een lagere kans op nutriëntbeperking kan het “eutrofiëringseffect” van opwarming bijdragen aan vervroegde toename van productie en vervroeging en verlenging van het groeiseizoen.

## 7.2 Effecten op soorten en voedselwebrelaties

### 7.2.1 Macro-algen en hogere planten

- Van een bepaalde soorten waterplanten is bekend dat ze harder groeien bij hogere temperaturen en hogere concentraties opgelost koolzuurgas in het water (bijv. waterpest), maar ze kunnen ook last hebben van bijv. toename van ammonium door opwarming.
- Zachte winters kunnen het groeiseizoen verlengen en overblijven of zelfs wintergroei stimuleren (kroos en andere drijfbladplanten), maar werken bij sommige soorten negatief op de kieming van wortelknollen (schedefonteinkruid).
- Vervroeging van de ontwikkeling of bloei kon bij waterplanten in de grote wateren niet worden vastgesteld omdat de monitoring daar niet geschikt voor is. Beperkte vervroeging van de bloei van waterlelie en gele plomp en van enkele soorten oeverplanten is wel vastgesteld in andere monitoringsprogramma's (natuurkalender).
- Opwarming kan verder de opmars van bepaalde exoten (gekrulde waterpest, grote waternavel, waterteunisbloem) stimuleren.
- Indirecte effecten van opwarming kunnen optreden via verdamping en droogval. Dit kan sterfte tot gevolg hebben (zeegras Waddenzee), maar op langere termijn ook toename van de diversiteit (geïsoleerde wateren winterbed rivieren).

### 7.2.2 Ongewervelden

- Door toename van de watertemperatuur (en de luchttemperatuur) neemt het metabolisme van organismen toe en wordt het groeiseizoen van primaire producenten langer en vervroegt de toename van de energiebehoefte van (koudbloedige) macrofauna en vis.
- Hierdoor verschuift de timing van voedselbeschikbaarheid voor organismen hoger in de voedselketen, waardoor ook daar verschuivingen in de levenscycli gaan optreden. Waar dit niet direct goed aansluit (“mismatching”) kunnen (tijdelijk?) problemen ontstaan rond overleving of recrutering. Dergelijke verschuivingen in timing en mismatches kunnen met de reguliere monitoringsprogramma's niet worden vastgesteld.

- Door de opwarming verschuift het zwaartepunt van verspreidingsgebieden van soorten en habitats noordwaarts. Dit is bijvoorbeeld vastgesteld bij libellen. Ook de vestigingskansen voor veel exoten (vaak met zuidelijker herkomst) nemen toe.
- Door de toenemende kans op hittegolven neemt ook de kans op sterfte incidenten toe als gevolg van temperatuurstress of zuurstoftekort. In combinatie met andere drukfactoren kunnen omslagen of anderszins permanente verschuivingen in levensgemeenschappen optreden. Massale sterfte incidenten worden bij macrofauna vooral gerapporteerd met betrekking tot tweekleppige schelpdieren zoals mosselen en kokkels.

Duidelijker dan in de zoete wateren is er in de zoute wateren sprake van noordwaartse verschuiving van leefgebieden van soorten (libellen). Ook hebben enkele studies opwarming verbonden aan toename van soortenrijkdom, voor een deel door nieuwe exoten. Uit de zoete wateren zijn weinig of geen trends in ongewervelden duidelijk te koppelen aan opwarming, als is er de nodige kennis over de relatie tussen watertemperatuur en activiteit en fysiologie van ongewervelden. In het algemeen is de monitoring niet intensief genoeg om verschuivingen in seizoenspatronen of effecten van extremen zoals strenge winters of hittegolven vast te stellen. De opmars van exoten, die meestal wel goed is te volgen, kan bij bepaalde soorten door opwarming worden gestimuleerd (soorten met een zuidelijker herkomst, zoals quaggamossel, japanse oester en reuzenvlokreeft), rechtstreeks of via toenemende stress van de inheemse en bijvoorbeeld sterfte door zuurstoftekorten tijdens hittegolven.

### 7.2.3

#### Vis

Ook bij vis kunnen meerdere mechanismen zorgen voor effecten van opwarming. Eén daarvan bestaat uit fysiologische veranderingen. Sommige soorten zijn bijvoorbeeld gevoelig voor veranderingen in zuurstofconcentraties. Een tweede mechanisme bestaat uit veranderingen in het voedselweb, zoals het optreden van mismatching. Dat kan negatief effect hebben op de groei, maar ook op gedrag, bijvoorbeeld in de vorm van verplaatsing naar gunstiger wateren. Verder zijn er effecten op de fenologie van trekvis, bijvoorbeeld vervoeging van de trek of juist uitstel, wat weer kan leiden tot mismatches. Ook in zoet water worden deze effecten verwacht, in combinatie met verhoogde productie door het langere seizoen en lagere wintersterfte. In het rivierengebied kan in de uiterwaarden verkleining van leefgebied optreden door lager zomerdebieten. Net als bij macrofauna verbeteren de kansen voor exoten (bijv. zwartbekgrondel), maar ook voor ziekteverwekkers. Terwijl voor de zoute wateren inmiddels temperatuur gestuurde veranderingen zijn vastgesteld, gaat het in het zoete water nog vooral om verwachtingen op basis van onderzoek aan gedrag en fysiologie e.d., terwijl eventuele effecten die zich al hebben voorgedaan moeilijk aanwijsbaar zijn door tegelijkertijd opgetreden veranderingen in voedselrijkdom en visserijdruk.

### 7.2.4

#### Vogels en zoogdieren

Bij broedvogels is inmiddels gemiddeld enige noordwaartse verschuiving gevonden van het zwaartepunt van de verspreiding per soort. Zuidelijke soorten die in Nederland als broedvogel zijn toegenomen zijn bijvoorbeeld lepelaar en zwartkopmeeuw. Soorten die in de arctische (sub)gebieden broeden en bij ons overwinteren verschijnen soms minder vaak in Nederland doordat dicht bij de broedgebieden overwinterd kan worden (eendensoorten zoals nonnetje en grote zaagbek), of juist omdat een verslechterende voedselsituatie in het noorden negatieve effecten heeft op conditie en broedsucces (kanoet). Veel veranderingen bij vogelpopulaties worden gestuurd door veranderingen in voedselbeschikbaarheid, die bij ons niet alleen door opwarming worden veroorzaakt. Daarbij zijn er grote verschillen tussen soorten, mede afhankelijk van hun voedselkeuze. De rol van opwarming is dus vaak moeilijk vast te stellen. Verschuivingen in fenologie (timing van aankomst, broeden of vertrek) zijn wel vastgesteld, maar voorbeelden van mismatching met voedselaanbod, wel bekend van bijvoorbeeld zangvogels, zijn er bij watervogels nog nauwelijks.

Net als bij vis kan in het rivierengebied habitatverlies ontstaan voor moerasvogels door lagere rivierafvoer en kan de kans op bepaalde ziektes toenemen. Bij zoogdieren in de grote wateren is een duidelijke vervroeging van de voortplanting van zeehonden de enige verschuiving die direct of indirect aan opwarming gekoppeld kan worden.

## 7.3 Relaties met andere drukfactoren

Opwarming door klimaatverandering zowel als de effecten daarvan op waterkwaliteit en ecologie vertonen op allerlei manieren interacties met andere veranderingen. Allereerst zijn er andere aspecten van klimaatverandering, in de tweede plaats andere oorzaken van temperatuurverandering van het water dan klimaatverandering, in de derde plaats in waterkwaliteit en in de vierde plaats veranderingen beheer, inrichting en gebruik van de grote wateren die effect kunnen hebben op de watertemperatuur.

### 7.3.1 Temperatuurverandering door andere aspecten van klimaatverandering

- **Luchtstromingen:** Veranderingen in windpatronen boven de Atlantische Oceaan; oorzaak van de extra opwarming in NW Europa t.o.v. wereldschaal in de winter, fors, maar cyclisch effect, sterke bijdrage aan uitblijven ijswinters.
- **Instraling:** Veranderingen in instraling door verbetering van de luchtkwaliteit; oorzaak van de extra opwarming in de zomer, fors, permanent maar eindig effect.
- **Neerslag en verdamping:** Verandering in waterdiepte door toename van verdamping en afname van neerslag in de zomer; leidt bij zeer lage afvoer in de rivieren tot extra opwarming en algenbloei en uitputting van nutriënten als in een meer.
- **Zeespiegelstijging:** Verandering in zoutgehalte door zeespiegelstijging en debietverlaging; inmiddels aanleiding tot aangepast sluisbeheer in droge periodes, maar nog zonder ecologische effecten. Mogelijk op termijn effecten op opwarming vanwege de grotere warmtecapaciteit van zout water.

### 7.3.2 Andere oorzaken van verandering watertemperatuur

- **Koelwaterlozingen:** Zijn van grote invloed geweest op de opwarming van de rivieren, mogelijk van dezelfde orde van grootte als klimaatverandering, maar in betekenis afnemend door aangepast beleid (verscherpte wetgeving, toename alternatief gebruik restwarmte). Ook invloed op de ontvangende meren met korte verblijftijd (bijv. Ketelmeer).
- **Warmte onttrekking:** Door resulterende koudwater-lozingen in de toekomst mogelijk afremming van de opwarming in de zomer. Opkomend verschijnsel, tot nu toe no van weinig invloed.

### 7.3.3 Andere aspecten van waterkwaliteit

- **Oligotrofiëring:** Door de afname van eutrofiering neemt in de grote wateren de algenbloei in het algemeen af, waarschijnlijk enigszins vertraagd door toename door opwarming, die algengroei stimuleert. Effecten van opwarming zijn daardoor waarschijnlijk gemaskeerd. Toenemend doorzicht door afname van algen kan de opwarming in ondiepe wateren nog iets versterken.
- **Afname zure regen:** Vooral in de rivieren heeft de afname van luchtverontreiniging geleid tot toename de zuurgraad en van mineralisatie. Via afname van zwevend stof heeft dit geleid dit tot een grotere helderheid van het rivierwater en tot lagere nutriëntbelasting van de meren (vrijwel wegvallen van de gebonden fractie), en respectievelijk versterking en verzwakking van de effecten van opwarming.



#### 7.3.4 Inrichting, beheer en gebruik

- *Verondieping*: de mate van opwarming is relatief groot in ondiepe water, zodat inrichtingsmaatregelen waarbij de diepte wordt gemanipuleerd ook gevolgen kunnen hebben voor klimaatgevoeligheid.
- *Beschaduwning*: Bij kleine of smalle wateren kan verandering van beschaduwing door bomen en struiken op de oever effect hebben op de watertemperatuur/
- *Verstuwing en compartimentering*: Afname van dynamiek vermindert de dempende werking op fluctuaties in de luchttemperatuur en doet de gevoeligheid voor extreme situaties (hittegolven) toenemen.
- *Visserij*: Veranderingen in visserijdruk hebben geen direct effect op de watertemperatuur, maar kunnen wel de effecten daarvan op de hogere trofische niveaus maskeren.
- *Exoten*: Dit geldt ook voor invasies van exoten. Omdat veel succesvolle exoten van een zuidelijker herkomst zijn wordt in dit geval het verloop van de abundantie vaak door opwarming gefaciliteerd.

#### 7.4 Effecten op KRW en Natura 2000 doelen

Zowel de beoordeling met behulp van de maatlatten van de KRW als die van Natura 2000 kunnen worden beïnvloed door opwarming. De maatlatten van de KRW zijn gebaseerd op de samenstelling van gemeenschappen van soorten, maar zijn niet voorbereid op veranderingen in die samenstelling onder invloed van opwarming. De meest directe veranderingen zijn die met betrekking tot ondersteunende parameters als de watertemperatuur zelf, waarvan de GEP-waarde van 25°C steeds vaker wordt genaderd. Die kans wordt, na afname door afname van de voedselrijkdom, ook bij chlorofyl weer wat groter, gebruikt als indicator in de deelmaatlat abundantie van fytoplankton in meren en overgangs- en kustwateren. Bij de hogere trofische niveaus zijn de gevolgen van opwarming moeilijker voorspelbaar door de complexe voedselwebrelaties en interactie met andere drukfactoren. Een punt van zorg is wel de toenemende invloed van exoten, die via lagere abundantie van kenmerkende soorten effect kunnen hebben op de maatlatscores. Deze exoten zijn vaak van zuidelijker oorsprong, zodat hun opmars vaak door opwarming wordt gefaciliteerd.

De instandhoudingsdoelen van Natura 2000 betreffen afzonderlijke habitats en soorten. Afname van doelsoorten door bijvoorbeeld noordwaartse verschuiving van het leefgebied kan betekenen dat de instandhoudingsdoelen niet meer gehaald worden, ook zonder dat de populatie op internationaal niveau afneemt. Dat lijkt het geval te zijn bij enkele noordelijke vogelsoorten zoals grote zaagbek en nonnetje, als gevolg van veranderingen buiten Nederland, waardoor de noodzaak om bij ons te overwinteren afneemt, bijvoorbeeld doordat de Oostzee minder vaak en minder uitgebreid dichtvriest.

## 7.5 Samenvatting per hoofwatersysteem

### 7.5.1 Waddenzee

*Watertemperatuur:* Toename van 1,5°C van de jaargemiddelde temperatuur in het Marsdiep sinds 1960. Op basis van MWTL-gegevens een piek van ongeveer 2°C opwarming in april en mei, maar nauwelijks opwarming in december en januari.

*Primaire productie:* Aanwijzingen voor vervroeging van de fytoplanktonbloei in het voorjaar. Meer dan in de andere drie hoofwatersystemen is in de Waddenzee ook de fyto-benthos van belang voor de primaire productie. In de Eems-Dollard een positief korte termijn effect op de groei van microfyto-benthos in de bovenste sedimentlaag door een combinatie van directe en indirecte effecten van temperatuuropenaam. De effecten van opwarming op zeevieren en zee-gras zijn slecht onderzocht. Wel is in het Deense Waddengebied afname (sterfte) van zee-gras waargenomen in warme zomers.

*Zoöplankton en andere ongewervelden:* Aanwijzingen voor vervroeging van de zoöplanktonbloei in het voorjaar. In de Waddenzee zijn ook bij ongewervelden verschuivingen gevonden in de timing van trek of voortplanting, waarbij in de onderlinge relaties mismatching kan ontstaan. In warme periodes kan sterfte optreden (kokkels) of verminderde recrutering (nonnetje), maar aan de andere kant kan de winteroverleving toenemen. Opnieuw zijn de mechanismen complex omdat ze mede door andere factoren worden gestuurd, of indirect door opwarming (bijv. via voedselbeschikbaarheid). Dieren die (in een bepaalde levensfase) hoger in het intergetijdegebied leven zijn kwetsbaarder voor opwarming. Door de geringe diepte en blootstelling bij laag water is de gemeenschap in de Waddenzee gevoeliger dan die in de Noordzee.

*Vis:* Afname van de groei van vis is in de Waddenzee vastgesteld bij onder meer haring, schol en bot, resulterend in afname van biomassa. In de Noordzee zijn noordwaartse verschuivingen in verspreidingsgebieden bij diverse soorten vastgesteld. In het Marsdiep is afname vastgesteld bij de puitaal, die bij ons aan de zuidgrens van zijn verspreidingsgebied komt. Andere (benthische) soorten komen steeds dieper voor. Ook zijn (noordwaartse) migraties waargenomen in zowel de Noordzee en de Waddenzee, bijvoorbeeld van haring en kabeljauw.

*Vogels:* De vogels in de Waddenzee zijn grotendeels trekvogels die in noordelijker streken broeden. Aantallen in de Waddenzee kunnen veranderen door wijzigingen in het trekgedrag of door veranderingen in voedselbeschikbaarheid in de Waddenzee of elders. Zo zijn Eideeenden in de Waddenzee afgenomen in samenhang met klimaat gerelateerde afname van mosselen en heeft er een meer algemene verschuiving plaatsgevonden van schelpdier etende vogels naar wormeneters. Een afname bij Kanoetstrandlopers werd gelinkt aan een eveneens klimaat gerelateerde afname van de voedselbeschikbaarheid in het broedgebied. Noordwaartse verschuivingen in verspreidingsgebieden zijn in de Waddenzee merkbaar in de vorm van een toename van broedvogelsoorten als zwartkopmeeuwen en zilverreigers.

### 7.5.2 Zuidwestelijke delta

*Watertemperatuur:* Toename van de watertemperatuur in het zomerhalfjaar van orde grootte 1 - 1,5°C sinds 1970, mogelijk versterkt door de compartimentering als gevolg van de deltawerken (Oosterschelde, Volkerak).

*Primaire productie:* Aanwijzingen voor vervroeging van de fytoplanktonbloei in het voorjaar in de Westerschelde en een toename van bloeien van de plaagalg *Phaeocystis*. Veranderingen in de abundantie van hogere planten (afname van zee-gras in de Oosterschelde, dominantie van macroalgen zoals zeesla) lijken vooral gekoppeld aan de deltawerken en veranderingen in waterkwaliteit. Verschuivingen in fenologie kunnen met de bestaande monitoringsprogramma's niet worden vastgesteld.

*Zoöplankton en andere ongewervelden:* Bij zoöplankton zijn geen klimaatgerelateerde verschuivingen in de delta bekend.

In andere delta's (Gironde) zijn wel effecten vastgesteld op het gedrag van zoöplanktonsoorten die ook in onze delta belangrijk zijn, nl. op de verticale migratie van het roeipootkreeftje *Eurytemora affinis*. De toename van zachte winters kan hebben bijgedragen aan de afname van kokkels in de delta, en de opmars van exoten zoals de Japanse oester kan door opwarming zijn gefaciliteerd.

*Vis:* Er zijn geen concrete, klimaatgebonden verschuivingen gevonden, wel zijn er vermoedens van verschuivingen in het seizoen door opwarming in fenologie (fint, rivierprik, glasaal) en van een rol van opwarming bij een verslechtering van de kinderkamerfunctie van de Westerschelde.

*Vogels:* De effecten van opwarming op vogels in de delta zijn waarschijnlijk vergelijkbaar met die in de Waddenzee, maar veranderingen zijn minder makkelijk te interpreteren door de diversiteit van de verschillende waterlichamen en van de veranderingen in inrichting en waterkwaliteit die via het voedselweb eveneens effecten hebben gehad. Wel zijn enkele van oorspronkelijk zuidelijke broedvogelsoorten die zich naar het noorden hebben uitgebreid, zoals kleine zilverreiger, zwartkopmeeuw en graszanger hun opmars binnen Nederland in deze regio begonnen, en zijn hier nog altijd relatief talrijk.

### 7.5.3 Rivierengebied

*Watertemperatuur:* Toename van wel 3°C van de jaargemiddelde watertemperatuur door combinatie van klimaatverandering en koelwaterlozingen. Recent afvlakking in de Rijn en afname in de Maas i.v.m. afname van deze lozingen. Relatief sterke opwarming in april, net als bij de luchttemperaturen, dus tevens vervroeging van het groeiseizoen.

*Primaire productie:* Zwakke indicaties voor vervroeging van de fytoplanktonbloei in het voorjaar. Veranderingen door klimaatverandering zijn vooral in de Rijn sterk verweven met effecten van andere drukfactoren zoals afnemende voedselrijkdom en de terugkeer van filterfeeders (mosselen) na verbetering van de chemische waterkwaliteit (sterke afname van chlorofyl in de zomer). Bij hogere planten zijn behalve vervroeging van het seizoen ook effecten te verwachten van indirecte gevolgen van opwarming in de vorm van verlaging van de waterstanden en toename van de kans op uitdroging van wateren in het winterbed van de rivieren.

*Zoöplankton en andere ongewervelden:* Verschuivingen in de abundantie van zoöplankton worden door zoveel voedselwebrelaties beïnvloed dat effecten van opwarming waarschijnlijk slecht zijn aan te wijzen. Bovendien komt zoöplankton nauwelijks in de monitoringsprogramma's voor, zodat ook fenologische verschuivingen niet bekend zijn. Dit geldt ook voor grotere ongewervelden. Ook hier geldt dat de opwarming de opmars van exoten, vaak afkomstig uit het warmere stroomgebied van de Donau, kan hebben gefaciliteerd.

*Vis:* Er zijn nog geen concrete aanwijzingen voor klimaat-gerelateerde verschuivingen. Te verwachten zijn verschuivingen in fenologie, effecten van hoge temperaturen in de zomer op activiteit en mismatches en prooi-predator relaties, bijvoorbeeld doordat trekvis te maken kan krijgen met verschillen in veranderingen van de watertemperaturen in de rivier ten opzichte van het kustwater.

*Vogels:* In het rivierengebied gelden de algemene trends bij vogels, zoals de noordwaartse verschuiving van gemeenschappen van broedvogels (Community Temperature Index). De cetti's zanger, een zuidelijke broedvogel die zich noordwaarts uitbreidt en recent Nederland koloniseert, heeft dat bij uitstek via het benedenrivierengebied (Biesbosch) en de delta gedaan.

#### 7.5.4 IJsselmeergebied

*Watertemperatuur:* Toename van de watertemperatuur in het zomerhalfjaar van grootte 1 - 1,5°C sinds 1970. In de ondiepe randmeren aanzienlijk meer in het voorjaar (3 - 5°C in april) door een relatief sterk effect van de toegenomen instraling. Daardoor relatief sterke vervroeging van het groeiseizoen.

*Primaire productie:* Geen aanwijzing voor vervroeging op basis van chlorofyl concentraties op basis van de (laagfrequente) MWTL-metingen, wel laat de chlorofyl/P-ratio in de wintermaanden (december – april) de grootste toename of kleinste afname zien. In de Friese meren is zowel een vervroeging van de voorjaarsbloei als een verlenging van de zomerbloei vastgesteld. De grootschalige toenames van waterplanten die zich de laatste decennia overal in het IJsselmeergebied hebben voorgedaan, zijn in de eerste plaats toe te schrijven aan toenames van het doorzicht (betere waterkwaliteit en meer filterende mosselen) en afname van bodem-woelende vis (brasem). Opwarming kan daaraan hebben bijgedragen. Gezien de relatief sterke opwarming van het voorjaar is vervroeging van het groeiseizoen te verwachten, maar de bestaande monitoringsprogramma's brengen dat niet in beeld.

*Zoöplankton en andere ongewervelden:* Zoöplankton is lange tijd niet opgenomen geweest in de monitoringsprogramma's in het IJsselmeergebied. Indirecte aanwijzingen, zoals het voorkomen van heldere water fase, zijn vooral gekoppeld aan veranderingen in waterkwaliteit. De belangrijkste recente veranderingen bij de grotere ongewervelden zijn de opmars van exoten als de Kaspische slijkgarnaal, de reuzenvlokreef en quaggamossel. Dit zijn soorten met een zuidelijker herkomst, zodat hun opmars door opwarming kan zijn gefaciliteerd. Bij de driehoeksmossel is in het IJsselmeergebied aangetoond dat temperatuurfuctuaties (dag-nacht ritmiek) op ondiepe locaties een negatief kan hebben op de voortplanting.

*Vis:* Er zijn aanwijzingen voor een vervroeging van de paai van spiering in het IJsselmeer. Ook wordt soms tijdens of na hittegolven massale sterfte vastgesteld, vaak ook bij spiering, die de zuidelijke grens van het verspreidingsgebied nadert. In het referentiegebied Peipsi in Estland zijn soms langdurige veranderingen in de samenstelling van de visgemeenschap opgetreden na een hittegolf. Andere veranderingen van de visgemeenschap zijn in de eerste plaats gekoppeld aan veranderingen in de voedselrijkdom en in visserijdruk, en aan de opmars van exoten zoals de zwartbekgrondel.

*Vogels:* In het IJsselmeergebied hebben zich sinds de jaren 1980 grootschalige veranderingen in verschuivingen van vogelpopulaties voorgedaan, die zijn gekoppeld aan veranderingen in waterkwaliteit en productie. De afname van de visetende eenden grote zaagbek en nonnetje zijn echter ook ten dele aan opwarming toe te schrijven; deze noordelijke soorten blijven meer in het Oostzeegebied overwinteren nu de ijsbedekking daar afneemt.

## 8 Kennisleemtes: beperkingen van de meetnetten en aanbevelingen

Uit het voorgaande wordt duidelijk dat de gevolgen van klimaatverandering in alle hoofdwatersystemen aanwijsbaar zijn. De gegevens die hiervoor beschikbaar zijn, zijn echter vaak nogal anekdotisch, hebben betrekking op specifieke situaties en soorten en/of zijn statistisch slecht onderbouwd. Dit heeft vaak te maken met beperkingen van de reguliere monitoringsprogramma's.

### 8.1 Voortgang van opwarming in relatie tot andere drukfactoren

Naar het zich laat aanzien zal de opwarming op wereldschaal zich de komende decennia voortzetten. Naast de voorspellingen van de verdere opwarming volgens de vier 2014 klimaatscenario's geeft het KNMI inmiddels ook voorspellingen voor diverse aspecten van verandering voor vier regio's in het midden Nederland, waaronder voorspellingen voor de watertemperaturen en de lengte van het groeiseizoen in de regio Flevoland.

Zo wordt volgens de modellen het huidige groeiseizoen, dat in deze regio 205 dagen lang is, verlengd tot 229-257 dagen in 2050 en 243-284 dagen in 2085. Het aantal achtereenvolgende dagen in de randmeren en de plassen in de omgeving met een watertemperatuur van meer dan 20°C neemt naar verwachting toe van 20-30 dagen nu tot 40 dagen in 2050 (<https://www.erikzeegers.nl/regio-flevoland/klimaatverandering/>).

Terwijl deze ontwikkeling zich dus voortzet, zijn andere drukfactoren al aan het afzwakken. Dat geldt voor de twee processen die verantwoordelijk zijn voor de extra opwarming in NW Europa, de cyclische veranderingen in de luchtstromingen boven de Atlantische Oceaan in de winter, en de toename van de instraling in de zomer door afname van de luchtverontreiniging (zie figuur 5.9). Maar het geldt ook voor het andere gevolg van de betere luchtkwaliteit, de afname van de verzuring in de rivieren, en voor de afname van de voedselrijkdom, althans voor de afname van fosfaat in de grote wateren. Dat zou kunnen betekenen dat de effecten van de wereldwijde opwarming steeds minder gemaskeerd (of versterkt) zullen worden door deze processen en zich steeds sterker in de wateren zullen manifesteren.

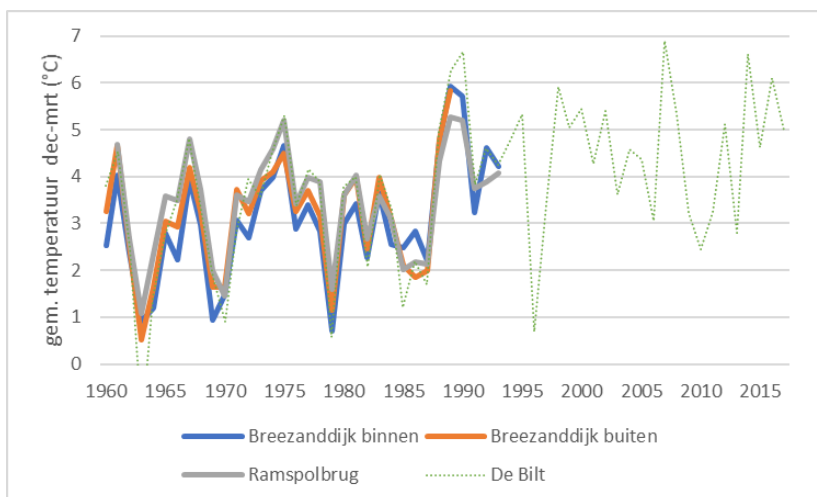
Dat maakt het des te belangrijker om deze veranderingen goed te registreren, ten behoeve van de kennisontwikkeling die nodig is om de grotere wateren veerkrachtiger te maken en beter bestand tegen de negatieve gevolgen van opwarming. In de volgende twee paragrafen worden de beperkingen van de huidige meetnetten aangegeven ten aanzien van die registratie en worden aanbevelingen gedaan voor aanvullingen ter verbetering.

### 8.2 Beperkingen van de meetnetten

De monitoring van de grote Rijkswateren (en de maatlatten en instandhoudingsdoelen, zie par. 6.1 en 6.2) is geschikt voor het volgen van effecten van waterkwaliteit en ecologische diversiteit, maar is niet bij voorbaat ingericht op het meten van effecten van klimaatverandering. Zo zijn sommige groepen ondervertegenwoordigd (zoöplankton), ontbreken compartimenten zoals het hypolimnion (onderste waterlaag bij het optreden van stratificatie en zuurstoftekorten) of bepaalde habitats (metingen in de vaargeul / hoofdgeul, niet op ondieptes of in zijwateren).

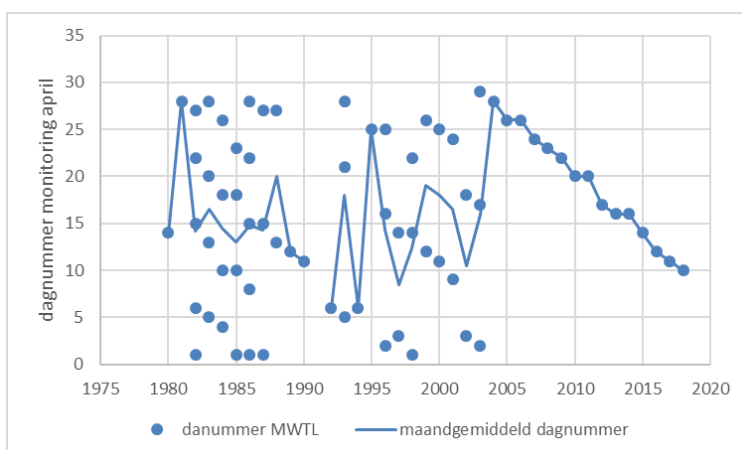
### Meetfrequentie

Bijzonder lastig is het in beeld brengen van verschuivingen in het seizoen met behulp van MWTL-data. Vervroeging van het seizoen is bij meeste soorten uit de hogere trofische niveaus niet vast te stellen omdat waterplanten, macrofauna en vis per seizoen eenmalig worden gemonitord. Maar ook bij de vaak vier-wekelijkse metingen van waterkwaliteit en fytoplankton is de tijd tussen twee metingen groter dan de verschuivingen die tot nu toe zijn opgetreden. Daardoor kunnen veranderingen pas na een groter aantal jaren worden vastgesteld door middel van analyse van trends per maand of seizoen en het vergelijken van gemiddelde seizoens patronen over perioden van meerdere jaren.



*Figuur 8.1. Gemiddelden over de periode december – maart op basis van daggemiddelde luchttemperaturen in De Bilt (KNMI) en dagelijkse metingen van de watertemperatuur in de Waddenzee en in het IJsselmeer bij Breezanddijk en in het Zwarte Meer bij de Ramspolbrug (gegevens RWS).*

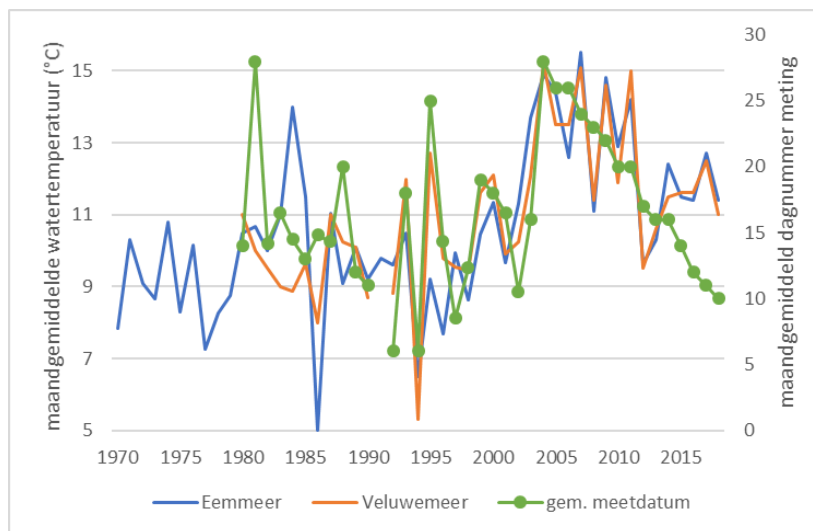
Deze analyses worden echter verder bemoeilijkt door veranderingen in de meetfrequenties over de jaren. Er zijn slechts enkele lange tijdreeksen van watertemperaturen met dagelijks metingen. In het Zwarte Meer bij de Ramspolbrug en in het IJsselmeer bij Breezanddijk zijn zulke reeksen in 1993 gestopt (figuur 8.1). Deze reeksen laten zien dat de toename van de luchttemperatuur in het water grotendeels is gevolgd.



*Figuur 8.2. Dagnummer in april van metingen van de watertemperatuur in het midden van het Veluwemeer.*



Op de meeste MWTL-stations is over een lange reeks van jaren de watertemperatuur gemeten tijdens de rondes voor monitoring van de waterkwaliteit. De frequentie van deze metingen is echter in de loop van de tijd enkele keren gewijzigd. Zo is de frequentie in de randmeren in 2004 gehalveerd van tweewekelijks naar vierwkelijks. Omdat die frequentie niet maandelijks maar vierwkelijks is, verschuift de opnamedatum over een periode van ongeveer 15 jaar systematisch van het eind van de maand naar het begin, om dan abrupt weer naar het eind te verspringen (figuur 8.2). De maandgemiddelde temperatuur vertoont dan overeenkomstige veranderingen die dus vooral de verschuivingen van de meetdatum vertegenwoordigen (figuur 8.3). Dit geldt ook voor de versterkte toename van de temperatuur in de randmeren in het voorjaar die in paragraaf 3.2 naar voren kwam (figuur 3.5), ondanks de (schijnbare) overeenkomst met het seizoenspatroon van de toename in instraling. Voor een goede interpretatie moet dus eerst worden gecorrigeerd voor de opnamedatum. Bij parameters met een complexer seizoensverloop, zoals chlorofyl, is dit nog lastiger.



Figuur 8.3. Gemiddelde watertemperatuur in april in het Veluwemeer en het Eemmeer en de gemiddelde opnamedatum in het Veluwemeer (meestal gelijk aan die van het Eemmeer).

Hoogfrequente metingen van watertemperatuur zijn er voor de meeste wateren pas recent gekomen. Hierdoor komen zowel de temperatuurverandering door de jaren als een belangrijk deel van de veranderingen die het duidelijkst aan opwarming zijn te koppelen minder goed in beeld. De veranderingen die zijn vastgesteld zijn vaak statistisch slecht onderbouwd door de daarvoor te beperkte meetfrequenties. Toch zijn er genoeg voorbeelden om aan te geven dat die veranderingen wel degelijk gaande zijn in de grote wateren, en dat opwarming zich als drukfactor kan meten met de veranderingen in waterkwaliteit en in inrichting en gebruik. Daarbij zijn bij waterkwaliteit de grootste veranderingen inmiddels achter de rug, waardoor de rol van opwarming (met andere aspecten van klimaatverandering) verder zal toenemen.

## 8.3 Aanbevelingen onderzoek en monitoring

### 8.3.1 Voedselwebstudies

Omdat de effecten van klimaatverandering complex zijn en interfereren met veranderingen van andere drukfactoren, zijn voedselweb-studies nodig om de kennis op te doen die nodig is om deze effecten zo nodig efficiënt te kunnen bijsturen. Daarom is het nodig om de monitoringsprogramma's breder in te richten dan voor KRW en Natura 2000 strikt noodzakelijk is.

### 8.3.2 Parameters

Dit betekent dat het wenselijk is om ontbrekende soortgroepen zoals zoöplankton in de programma's op te nemen, exoten goed te volgen en ontbrekende of ondervetegenwoordigde compartimenten zoals het hypolimnion en de bodem op te nemen.

### 8.3.3 Meetfrequentie en locaties

Zoals uit dit rapport blijkt is de verlenging van het seizoen een belangrijk aspect van de effecten van opwarming. Dit aspect komt met de huidige monitoring slecht in beeld voor de waterkwaliteitsparameters, en nagenoeg niet voor de ecologie. Voor de ecologische parameters is dit nauwelijks in de reguliere programma's op te lossen. Uitzondering is chlorofyl. Samen met waterkwaliteitsparameters als temperatuur, zuurstof, troebelheid en zuurgraad wordt deze parameter op een aantal locaties continu gemeten, soms ook op meerdere dieptes. De toepassing van dit soort meetssystemen is echter vaak gericht op specifieke projecten of lokale doelen.

Een integrale visie op het toepassen van permanente meetssystemen is wenselijk om het volgen van de effecten van klimaatverandering te verbeteren. Daarbij is ook de locatiekeuze in relatie tot de diepte van belang. Enerzijds zijn op diepere locaties de metingen vaak beperkt tot de bovenste waterlaag, zodat de vorming van stratificatie niet kan worden gevolgd. Anderzijds zijn ondieptes, waar de effecten van opwarming waarschijnlijk het grootst zijn, slecht vertegenwoordigd in het meetnet vanwege de bereikbaarheid. Voorbeeld is het Zwarte Meer, dat zeer ondiep is, maar waar het meetpunt in de veel diepere vaargeul ligt en dus het waterlichaam slecht vertegenwoordigt.

Voor de voortzetting van de reguliere veldmetingen van de waterkwaliteit is de aanbeveling om vier-wekelijkse metingen te vervangen door maandelijkse, die per waterlichaam jaarlijks rond dezelfde datum worden uitgevoerd en niet systematisch over de maand verschuiven. Bij de monitoring van waterplanten is een dergelijk systeem eerder met succes ingevoerd, nadat bleek dat de resultaten sterk gecorreleerd waren met de opnamedatum. Dit is in voor- en najaar natuurlijk ook sterk het geval met de watertemperatuur en de daaraan gerelateerde parameters (chlorofyl, zuurstof).

### 8.3.4 Extreme events

Ook het bestuderen van de gevolgen van extreme klimaatgebeurtenissen zoals hittegolven vraagt continue monitoring. Voor temperatuur, waterkwaliteitsparameters en chlorofyl wordt dat gedekt met meetpalen. Kennis over reacties van organismen hoger in het voedselweb komen niet standaard in beeld. Structurele effecten komen natuurlijk in de volgende monitoringsrondes in beeld, maar een registratiesysteem voor losse informatie over bijvoorbeeld massale vissterfte zou meerwaarde kunnen hebben.

### 8.3.5 Analyse

Vooralsnog is het gebruik van monitoringsdata voor kennisontwikkeling over de effecten van opwarming afhankelijk van de tijdreeksen uit de reguliere meetprogramma's. Om hier optimaal gebruik van te kunnen maken is in elk geval correctie voor opnamedata noodzakelijk. Vanuit de constatering in dit rapport dat opwarming in alle hoofdwatersystemen in de beperkte dataset van watertemperatuur duidelijk zichtbaar is, lijkt het de moeite waard deze dataset aan een degelijker statistische analyse te onderwerpen, in relatie tot de meetdatum en de KNMI data. Op die manier komen zowel het patroon van toename door de jaren als de seizoensaspecten van de veranderingen in het water veel beter in beeld.

## 9 Referenties

- Aben, R.C.H., Barros, N., van Donk, E., Frenken, T., Hilt, S., Kazanjian, G., *et al.* (2017). Cross continental increase in methane ebullition under climate change. *Nat Commun* 8: 1–8.
- Abdelrady, A.R. (2013). Evaporation over fresh & saline water using SEBS. Thesis Univ. Twente, Enschede.
- Adrian, R., Wilhelm, S. & Gerten, D. (2006). Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Glob Chang Biol* 12: 652–661.
- van Aken, H.M. (2008) Variability of the water temperature in the western Wadden Sea on tidal to centennial time scales. *J. Sea Res.* 60: 227–234.
- Alheit, J. & Hagen, E. (1997). Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fish Oceanogr* 6: 130–139.
- Andersen, T., Pedersen, O. & Andersen, F.O. (2005). Nutrient concentrations in a *Littorella uniflora* community at higher CO<sub>2</sub> concentrations and reduced light intensities. *Freshw Biol* 50: 1178–1189.
- Anza, I., Vidal, D., Feliu, J., Crespo, E. & Mateo, R. (2016). Differences in the vulnerability of waterbird species to botulism outbreaks in Mediterranean wetlands: An assessment of ecological and physiological factors. *Appl Environ Microbiol* 82: 3092–3099.
- Aprahamian, M.W., Aprahamian, C.D., Baglinière, J.L., Sabatié, R. & Alexandrino, P. (2003). *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. Literature review and bibliography. R & D Technical Report W1-014/TR.
- van Asch, M., van den Ende, D., van der Pool, J., Brummelhuis, E., van Zweeden, C., van Es, Y. & Troost, K. (2019). Het kokkelbestand in de Nederlandse kustwateren in 2019.
- Asmus, H. & Asmus, R.M. (1985). The importance of grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* 39: 273–301.
- Austin, J. A. & S. M. Colman (2007). Lake Superior summer water temperatures are increasing more rapidly than regional air temperatures: A positive ice-albedo feedback, *Geophys. Res. Lett.*, 34, L06604, doi:10.1029/2006GL029021.
- Austin, G.E. & Rehfisch, M.M. (2005). Shifting nonbreeding distributions of migratory fauna in relation to climatic change. *Glob Chang Biol* 11: 31–38.
- Balayla, D., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M. & Jeppesen, E. (2010). Larger zooplankton in Danish lakes after cold winters: are winter fish kills of importance? *Hydrobiologia* 646: 159–172.
- Balčiauskienė, L. & Balčiauskas, L. (2009). Growth of the bank vole *Myodes glareolus* in the non-vegetative period in NE Lithuania. *Estonian Journal of Ecology* 58(2):86–93. DOI: 10.3176/eco.2009.2.02
- Barneveld, H.J., Nicolai, R.P., Boudewijn, T.J., de Jong, J.W., Didden, K., van de Haterd, R.J.W. *et al.* (2018). Evaluatierapport - T2025-rapportage Schelde estuarium.

- Barneveld, H.J., Nicolai, R.P., Boudewijn, T.J., van de Moortel, I. & Postma, R. (2018). Evaluatie Schelde-estuarium: de toestand van Veiligheid, Toegankelijkheid en Natuurlijkheid - Samenvatting van de T2015-rapportage.
- Battley, P.F., Rogers, D.I., Piersma, T. & Koolhaas, A. (2003). Behavioural evidence for heat-load problems in Great Knots in tropical Australia fuelling for long-distance flight. *Emu* 103: 97–103.
- Bayne, B.L., Thompson, R.J. & Widdows, J. (1976). Physiology. In: Bayne, B.L. (ed.), *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge Un. Press, Cambridge.
- Beare, D., Burns, F., Jones, E., Peach, K., Portilla, E., Greig, T. *et al.* (2004). An increase in the abundance of anchovies and sardines in the north-western North Sea since 1995. *Glob Chang Biol* 10: 1209–1213.
- Beck, M.W., Heck, K.L.J., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M. *et al.* (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51: 633–641.
- Bedolfe, S. (2015). Heatwaves decrease production in benthic diatom communities.
- Beklioglu, M., Altinayar, G. & Tan, C.O. (2006). Water level control over submerged macrophyte development in five shallow lakes of Mediterranean Turkey. *Arch für Hydrobiol* 166: 535–556.
- Belkin, I.M. (2009). Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Prog Oceanogr* 81: 207–213.
- Van Den Bergh, E. (2009). Schelde - Nieuwsbrief Nr. 61.
- Beluco, A. & Kroeff de Souza, P. (2014). Energy at the junction of the rivers Negro and Solimoes, contributors of the Amazon River, in the Brazilian Amazon. *International Scholarly Research Notices*, ID 794583, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/794583>
- Bergman, M.J.N., van der Veer, H.W. & Zijlstra, J.J. (1988). Plaice nurseries: effects on recruitment. *J Fish Biol* 33: 201–218.
- Berthon, V., Alric, B., Rimet, F. & Perga, M.-E. (2014). Sensitivity and responses of diatoms to climate warming in lakes heavily influenced by humans. *Freshw Biol* 59: 1755–1767.
- Beukema, J.J. & Dekker, R. (2011). Increasing species richness of the macrozoobenthic fauna on tidal flats of the Wadden Sea by local range expansion and invasion of exotic species. *Helgol Mar Res* 65: 155–164.
- Beukema, J.J., Dekker, R. & Drent, J. (2017). Dynamics of a Limecola (*Macoma*) balthica population in a tidal flat area in the western Wadden Sea: effects of declining survival and recruitment. *Helgol Mar Res* 71: 18.
- Beukema, J.J., Dekker, R., van Stralen, M.R. & de Vlas, J. (2015). Large-scale synchronization of annual recruitment success and stock size in Wadden Sea populations of the mussel *Mytilus edulis* L. *Helgol Mar Res* 69: 327–333.
- Beumer, V., Verminnen, R. & Holzhauer, H. (2009). Effecten natuurwaarden benedenrivieren als gevolg van klimaatmaatregelen. Met een doorvertaling naar de effecten op de biologische KRW-doelen. *Deltares rapport*, Delft.
- Boddeke, R. & Vingerhoed, B. (1996). The anchovy returns to the Wadden Sea. *ICES J Mar Sci* 53: 1003–1007.

- Boderie, P. & Wortelboer, R. (2018). Effecten van thermische energie uit oppervlaktewater. Deltares rapport 11200544-000-BS-0002, Utrecht.
- Bond, R.M., Stubblefield, A.P. & van Kirk, R.W. (2015). Sensitivity of summer stream temperatures to climate variability and riparian reforestation strategies. *Journal of Hydrology: Regional Studies* 4: 267-279.
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S. & Gehlen, M. (2005). Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophys Res Lett* 32: L19606.
- Borcherding, J. (1990). Die Reproduktionsleistungen der Wandermuschel *Dreissena polymorpha*. Dissertatie Un. Keulen.
- Boschilia, S.M., De Oliveira, E.F. & Schwarzbald, A. (2012). The immediate and long-term effects of water drawdown on macrophyte assemblages in a large subtropical reservoir. *Freshw Biol* 57: 2641–2651.
- Both, C., van Asch, M., Bijlsma, R.G., van den Burg, A.B. & Visser, M.E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? *J Anim Ecol* 78: 73–83.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M. & Visser, M.E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81–83.
- Bouvy, M., Pagano, M. & Troussellier, M. (2001). Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). *Aquat Microb Ecol* 25: 215–227.
- Boyce, D.G., Lewis, M.R. & Worm, B. (2010). Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* 466: 591–596.
- Brett, M. & Müller-Navara, D. (1997). The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshw Biol* 38: 483–499.
- Brohan, P., Kennedy, J., Harris, I., Tett, S. & Jones, P. (2005). Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: a new dataset from 1850. *J. Geophys. Res.*, 111, D12106, doi:10.1029/2005JD006548
- Burgess, M.D., Smith, K.W., Evans, K.L., Leech, D., Pearce-Higgins, J.W., Branston, C.J. *et al.* (2018). Tritrophic phenological match-mismatch in space and time. *Nat Ecol Evol* 2: 970–975.
- Burgos, P. & Van Den Beld, T. (2009). Effecten van klimaatverandering op watertemperatuur en de consequenties daarvan voor visecologie en drinkwaterproductie, Delft Cluster.
- Büttger, H., Buschbaum, C., Dolmer, P., Gittenberger, A., Jensen, K., Kabuta, S. & Lackschewitz, D. (2017). Alien species. In *Wadden Sea Quality Status Report 2017*.
- Cabral, H. & Costa, M.J. (1999). Differential use of nursery areas within the Tagus estuary by sympatric soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*. *Environ Biol Fishes* 56: 389–397.
- Cai, L-L, Zhu, G-W., Zhu, M-Y., Zu, H. & Qin, B-Q. (2012). Effects of temperature and nutrients on phytoplankton biomass during bloom seasons in Taihu Lake. *Water Science and Engineering* 5(4): 361-374 doi:10.3882/j.issn.1674-2370.2012.04.001
- Carmichael, W.W. (2001). Health Effects of Toxin-Producing Cyanobacteria: "The CyanoHABs." *Hum Ecol Risk Assess An Int J* 7: 1393–1407.

- Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P. *et al.* (2013). Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuar Coast Shelf Sci* 134: 150–161.
- Christianen, M.J.A., Middelburg, J.J., Holthuijsen, S.J., Jouta, J., Compton, T.J., van der Heide, T. *et al.* (2017). Benthic primary producers are key to sustain the Wadden Sea food web: stable carbon isotope analysis at landscape scale. *Ecology* 98: 1498–1512.
- Colijn, F. and Cadée, G.C. (2003). Is phytoplankton growth in the Wadden Sea light or nitrogen limited? *J Sea Res* 49: 83–93.
- Collas, F.P.L., Buijse, A.D., van den Heuvel, L., van Kessel, N., Schoor, M.M., Eerden, H., and Leuven, R.S.E.W. (2018). Longitudinal training dams mitigate effects of shipping on environmental conditions and fish density in the littoral zones of the river Rhine. *Sci Total Environ* 619–620: 1183–1193.
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E.E., Baillie, Jonathan E. M. Cumberlidge, N., Darwall, W.R.T., Pollock, C. *et al.* (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and cross-taxon congruence. *Glob Ecol Biogeogr* 23: 40–51.
- Comer-Warner, S.A., Romeijn, P., Goody, D.C., Ullah, S., Kettridge, N., Marchant, B. *et al.* (2018). Thermal sensitivity of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions varies with streambed sediment properties. *Nat Commun* 9: 2803.
- Compton, T.J., Bodnar, W., Koolhaas, A., Dekinga, A., Holthuijsen, S., ten Horn, J. *et al.* (2016). Burrowing behavior of a deposit feeding bivalve predicts change in intertidal ecosystem state. *Front Ecol Evol* 4: 1–9.
- Cox, B.A. & Whitehead, P.G. (2009). Impacts of climate change scenarios on dissolved oxygen in the River Thames, UK. *Hydrol Res* 40: 138–152.
- Cozzoli, F., Bouma, T.J., Ysebaert, T. & Herman, P.M.J. (2013). Application of non-linear quantile regression to macrozoobenthic species distribution modelling: comparing two contrasting basins. *Mar Ecol Prog Ser* 475: 119–133.
- Cross W.F., Hood, J.M., Benstead, J.P., Huryn, A.D. & Nelson, D. (2015). Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization. *Glob. Change Biol* 21: 1025-1040.
- Cushing, D.H. (1974). The natural regulation of fish populations. In *Sea fisheries research*. Harden Jones, F.R. (ed). Paul Elek, London, pp. 399–412.
- Dahlke, F.T., Wohlrab, S., Butzin, M. & Pörtner, H.O. (2020). Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish. *Science* 369: 65–70.
- Darwall, W.R.T. & Freyhof, J. (2016). Lost fishes, who is counting? The extent of the threat to freshwater fish biodiversity. In *Conservation of Freshwater Fishes*. Closs, G.P., Krkosek, M. & Olden, J.D. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Daufresne, M., Roger, M.C., Capra, H. & Lamouroux, N. (2004). Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: Effects of climatic factors. *Glob Chang Biol* 10: 124–140.
- Dawson, A. (2008). Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363: 1621–1633.



- Declerck, S., Vandekerkhove, J., Johansson, L., Muylaert, K., Conde-Porcuna, J.M., Van der Gucht, K. *et al.* (2005). Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86: 1905–1915.
- Delpa, I., Jung, A.-V., Baures, E., Clement, M. & Thomas, O. (2009). Impacts of climate change on surface water quality in relation to drinking water production. *Environ Int* 35: 1225–1233.
- DeMott, W.R. (1986). The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334–340.
- DeMott, W.R., Gulati, R.D. & Van Donk, E. (2001). Daphnia food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: Evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. *Limnol Oceanogr* 46: 2054–2060.
- Depreiter, D., Cleveringa, J., van der Laan, T., Maris, T., Ysebaert, T. & Wijnhoven, S. (2014). T2009 rapportage Schelde estuarium.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, A., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., van Strien, A., van Turnhout, C., Vermouzek, Z., Wallis de Vries, M., Wynhoff, I. & Jiguet, F. (2012). Differences in the climate debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2, 121–124.
- Devlin, J.E. & Finkelstein, S.A. (2011). Local physiographic controls on the responses of Arctic lakes to climate warming in Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. *J Paleolimnol* 45: 23–39.
- Dingle, H. & Alistair Drake, V. (2007). What is migration? *Bioscience* 57: 113–121.
- Dolch, T., Buschbaum, C. & Reise, K. (2013). Persisting intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea since the 1930s. *J Sea Res* 82: 134–141.
- Dolch, T., Folmer, E.O., Frederiksen, M.S., Herlyn, M., van Katwijk, M., Kolbe, K. *et al.* (2017). Seagrass. In *Wadden Sea Quality Status Report 2017*. Kloepper, S. *et al.* (ed), Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany.
- Dou, S., Shan, J., Song, X., Cao, R., Wu, M., Li, C. & Guan, S. (2020). Are humic substances soil microbial residues or unique synthesized compounds? A perspective on their distinctiveness. *Pedosphere* 30: 159–167.
- Drent, J., Bijkerk, R., Herlyn, M., Grotjahn, M., Voß, J., Carausu, M. & Thielges, D.W. (2017). Macrozoobenthos. In *Wadden Sea Quality Status Report 2017*. Kloepper, S. (ed). Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany.
- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S.R. & Skjoldal, H.R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas. *J Appl Ecol* 45: 1029–1039.
- Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R. & Mearns, L.O. (2000). Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science* 289: 2068–2074.
- Eggert, A. (2012). Seaweed responses to temperature. In *Seaweed Biology: Novel Insights into Ecophysiology, Ecology and Utilization*. Wiencke, C. and Bischof, K. (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 47–66.
- Elliott, J.A., Jones, I.D. & Thackeray, S.J. (2006). Testing the Sensitivity of Phytoplankton Communities to Changes in Water Temperature and Nutrient Load, in a Temperate Lake. *Hydrobiologia* 559: 401–411.

- van Emmerik, W.A.M. en de Nie, H.W. (1980). De zoetwatervissen van Nederland. Vereniging Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- van den Ende, D., Troost, K., van Asch, M., Brummelhuis, E. & van Zweeden, C. (2016). Mosselbanken en oesterbanken op droogvallende platen in de Nederlandse kustwateren in 2016: bestand en arealen. Wageningen Marine Research Wageningen UR (University & Research centre), Wageningen Marine Research rapport C109/16.
- van den Ende, D., Troost, K., van Asch, M., Perdon, J. & van Zweeden, C. (2019). Mosselbanken en oesterbanken op droogvallende platen van de Nederlandse zoute getijdenwateren in 2019: bestand en arealen.
- Engelhard, G.H., Righton, D.A. & Pinnegar, J.K. (2014). Climate change and fishing: A century of shifting distribution in North Sea cod. *Glob Chang Biol* 20: 2473–2483.
- Evans, C.D., Monteith, D.T. & Cooper, D.M. (2005). Long-term increases in surface water dissolved organic carbon: Observations, possible causes and environmental impacts. *Environ Pollut* 137: 55–71.
- Falkowski P.G. & Raven J.A. (2013). Aquatic photosynthesis. Second Edition. Princeton University Press.
- Fernandes, I., Seena, S., Pascoal, C. & Cássio, F. (2014). Elevated temperature may intensify the positive effects of nutrients on microbial decomposition in streams. *Freshw Biol* 59: 2390–2399.
- Feuchtmayr, H., Moran, R., Hatton, K., Connor, L., Heyes, T., Moss, B. *et al.* (2009). Global warming and eutrophication: effects on water chemistry and autotrophic communities in experimental hypertrophic shallow lake mesocosms. *J Appl Ecol* 46: 713–723.
- Fink, G., M. Schmid, B. Wahl, T. Wolf & A. W€uest (2014), Heat flux modifications related to climate-induced warming of large European lakes, *Water Resour. Res.*, 50, 2072–2085, doi:10.1002/2013WR014448.
- Firet, M.J., Sas, H., Kaneri, A., van Heusden, W., Walker, P., Tentij, M. & Janssen, G. (2018). Samen werken aan een veerkrachtig voedselweb. Behoud en ontwikkelin voedselweb, biobouwers, flyway en swimway Wadden. Discussiepaper Programma naar een Rijke Waddenzee, Leeuwarden.
- Flanagan, K.M. & McCauley, E. (2010). Experimental warming increases CO<sub>2</sub> saturation in a shallow prairie pond. *Aquat Ecol* 44: 749–759.
- Fitzer, S.C., Zhu, W., Tanner, K.E., Phoenix, V.R., Kamenos, N.A. & Cusack, M. (2015). Ocean acidification alters the material properties of *Mytilus edulis* shells. *Journal of The Royal Society Interface* 12(103): 20141227
- Folmer, E.O., van Beusekom, J.E.E., Dolch, T., Grawe, U., van Katwijk, M.M., Kolbe, K. & Philippart, C.J.M. (2016). Consensus forecasting of intertidal seagrass habitat in the Wadden Sea. *J Appl Ecol* 53: 1800–1813.
- Folmer, E.O., Drent, J., Troost, K., B€uttger, H., Dankers, N., Jansen, J., van Stralen, M., Millat, G., Herlyn, M. & Philippart, C.J.M. (2014). Large-Scale Spatial Dynamics of Intertidal Mussel (*Mytilus edulis* L.) Bed Coverage in the German and Dutch Wadden Sea. *Ecosystems* (2014). 17: 550–566. DOI: 10.1007/s10021-013-9742-4
- Fox, A.D., Jónsson, J.E., Aarvak, T., Bregnballe, T., Christensen, T.K., Clausen, K.K. *et al.* (2015). Current and potential threats to Nordic duck populations — a horizon scanning exercise. *Ann Zool Fenn* 52: 193–220.

- Fraters, D. & de Goffau, A. (2014). Sulfaat in grondwater en oppervlaktewater in Nederland : Overzicht van meetresultaten van nationale meetnetten, Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu, Bilthoven.
- Frederich, M. & Pörtner, H.O. (2000). Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 279: 1531–1538.
- Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M. & Laursen, J.S. (2004). Long-term changes in area distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Danish coastal waters. *Aquatic* 78: 167–181.
- Freitas, V., Witte, J.I.J., Tulp, I. & van der Veer, H.W. (2016). Shifts in habitat utilization by 0-group plaice in the western Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 111: 65-75.
- Garamszegi, L.Z. (2011). Climate change increases the risk of malaria in birds. *Glob Chang Biol* 17: 1751–1759.
- Geest, G.J.V., Wolters, H., Roozen, F.C.J.M., Coops, H., Roijackers, R.M.M., Buijse, A.D. & Scheffer, M. (2005). Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia* 539: 239–248.
- George, D.G. (2000). The impact of regional-scale changes in the weather on the long-term dynamics of *Eudiaptomus* and *Daphnia* in Esthwaite Water, Cumbria. *Freshw Biol* 45: 111–121.
- Ger, K.A. & Panosso, R. (2014). The effects of a microcystin-producing and lacking strain of *Microcystis* on the survival of a widespread tropical copepod (*Notodiaptomus iheringi*). *Hydrobiologia* 738: 61–73.
- Ger, K.A., Urrutia-Cordero, P., Frost, P.C., Hansson, L.-A., Sarnelle, O., Wilson, A.E. & Lürling, M. (2016). The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. *Harmful Algae* 54: 128–144.
- Geraldi, N.R., Kellison, G.T. & Bacheler, N.M. (2019). Climate indices, water temperature, and fishing predict broad scale variation in fishes on temperate reefs. *Front Mar Sci* 6: 1–13.
- Gerstmeier, R. en Romig, T. (1998). *Die Süßwasserfische Europas: für Naturfreunde und Angler*. Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart.
- Geurts, J., Sarneel, J.M., Pires, L.M.D., Mulderij, G., Christianen, M., Schouwenaars, J. *et al.* (2008). Onderzoek ten behoeve van het herstel en beheer van Nederlandse laagveenwateren : tussentijdse OBN-rapportage (fase 2, tweede onderzoeksjaar), Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Geurts van Kessel, A.J.M. (2004). Verlopend tij: Oosterschelde, een veranderd natuurmonument. Rijkswaterstaat RIKZ, rapport 2004.028, Middelburg. <http://resolver.tudelft.nl/uuid:9122787b-0dcf-4973-95ba-817bc609afc5>
- Ghadouani, A., Pinel-Alloul, B., Plath, K., Codd, G.A. & Lampert, W. (2004). Effects of *Microcystis aeruginosa* and purified microcystin-LR on the feeding behavior of *Daphnia pulex*. *Limnol Oceanogr* 49: 666–679.
- Gibson, R.N., Robb, L., Wennhage, H. & Burrows, M.T. (2002). Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Mar Ecol Prog Ser* 229: 233–244.

- Giesen, W., van Katwijk, M.M. & den Hartog, C. (1990). Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea in the 1930's. *Netherlands J Sea Res* 25: 395–404.
- Gillarda, M., Grewell, B.J., Deleuc, C. & Thiébaud, G. (2017). Climate warming and water primroses: Germination responses of populations from two invaded ranges. *Aquatic Botany* 136: 155-163
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, E.L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- van Gils, J.A., Lisovski, S., Lok, T., Meissner, W., Ozarowska, A., de Fouw, J. *et al.* (2016). Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range. *Science* 352: 819–821.
- Gittenberger, A., Rensing, M., Stegenga, H. & Hoeksema, B. (2010). Native and non-native species of hard substrata in the Dutch Wadden Sea. *Ned Faun Meded* 33: 21–76.
- Gliwicz, Z.M. (1990). Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia* 200–201: 83–97.
- Gliwicz, Z.M. & Lampert, W. (1990). Food Thresholds in *Daphnia* Species in the Absence and Presence of Blue-Green Filaments. *Ecology* 71: 691–702.
- González-Ortegón, E. & Giménez, L. (2014). Environmentally mediated phenotypic links and performance in larvae of a marine invertebrate. *Mar Ecol Prog Ser* 502: 185–195.
- Gregory, J. & Claburn, P. (2003). Avoidance behaviour of *Alosa fallax fallax* to pulsed ultrasound and its potential as a technique for monitoring clupeid spawning migration in a shallow river. *Aquat Living Resour* 16: 313–316.
- Grigutyte, R., Nimptsch, J., Manusadžianas, L. & Pflugmacher, S. (2009). Response of oxidative stress enzymes in charophyte *Nitellopsis obtusa* exposed to allochthonous leaf extracts from beech *Fagus sylvatica*. *Biologija* 55: 142–149.
- van der Grinten, E., van Herpen, F.C.J., van Wijnen, H.J., Evers, C.H.M., Wuijts, S. & Verweij, W. (2008). Afleiding maximumtemperatuurnorm oede ecologische toestand (GET) voor Nederlandse grote rivieren. RIVM rapport 607800004/2008, Bilthoven.
- Gudasz, C., Bastviken, D., Steger, K., Premke, K., Sobek, S. & Tranvik, L.J. (2010). Temperature-controlled organic carbon mineralization in lake sediments. *Nature* 466: 478–481.
- van Hal, R., Smits, K. & Rijnsdorp, A.D. (2010). How climate warming impacts the distribution and abundance of two small flatfish species in the North Sea. *J Sea Res* 64: 76–84.
- Hansson, L.-A., Gustafsson, S., Rengefors, K. & Bomark, L. (2007). Cyanobacterial chemical warfare affects zooplankton community composition. *Freshw Biol* 52: 1290–1301.
- Hansson, Lars-Anders, Nicolle, A., Brodersen, J., Romare, P., Anders Nilsson, P., Brönmark, C. & Skov, C. (2007). Consequences of fish predation, migration, and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnol Oceanogr* 52: 696–706.
- Harezlak, V. & Maarse, M. (2009). Verkenning effecten van peilsteiging op de natuur in het IJsselmeer. Deltares rapport, Delft.
- Hecky, R.E. & Kilham, P. (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol Oceanogr* 33: 796–822.

- Hiddink, J.G., Burrows, M.T. & García Molinos, J. (2015). Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change. *Glob Chang Biol* 21: 117–129.
- Hiddink, J.G. & ter Hofstede, R. (2008). Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Glob Chang Biol* 14: 453–460.
- Hin J.A, L.A. Osté & C.A. Schmidt (2010). Handreiking Beoordelen Waterbodems. Methoden ter bepaling van de mate waarin het realiseren van kwaliteitsdoelen van een watersysteem wordt belemmerd door verontreinigde waterbodems. Min. I&M – DG Water, Den Haag.
- Holland, A.M.B.M. (2004). Veerse Meer aan de Oosterschelde. Toestand ecosysteem Veerse Meer voor ingebruikname doorlaatmiddel.
- Hoppema, J.M.J. (1991). The oxygen budget of the western Wadden Sea, The Netherlands. *Estuar Coast Shelf Sci* 32: 483–502.
- Hornman, M., van Roomen, M., Hustings, F., Koffijberg, K., van Winden, E. & Soldaat, L. (2012). Populatie-trends van overwinterende en doortrekkende watervogels in Nederland in 1975-2010. *Limosa* 85: 97–116.
- Hosper, S.H. (1984). Restoration of Lake Veluwe, The Netherlands, by reduction of phosphorus loading and flushing. *Water Sci Technol* 17:757–768
- Hosper, S.H. (1997). Clearing lakes: an ecosystem approach to the restoration and management of shallow lakes in the Netherlands. Dissertation, Wageningen University, the Netherlands
- Hosper, S.H., Meijer M.-L. (1986). Control of phosphorus loading and flushing as restoration methods for lake Veluwe, the Netherlands. *Hydrobiol Bull* 20:183–194
- Howard, A. & Easthope, M.P. (2002). Application of a model to predict cyanobacterial growth patterns in response to climatic change at Farmoor Reservoir, Oxfordshire, UK. *Sci Total Environ* 282–283: 459–469.
- Howarth, R.W. & Marino, R. (2006). Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: Evolving views over three decades. *Limnol Oceanogr* 51: 364–376.
- Høye, T.T., Post, E., Meltofte, H., Schmidt, N.M. & Forchhammer, M.C. (2007). Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Curr Biol* 17: 449–451.
- Hoijtink, R., Vroege, M. & Schreuders, R. (2020). Protocol monitoring en toestandsbeoordeling oppervlaktewaterlichamen KRW. RWS WVL, Lelystad.
- Huisman, J., Codd, G.A., Paerl, H.W., Ibelings, B.W., Verspagen, J.M.H. & Visser, P.M. (2018). Cyanobacterial blooms. *Nat Rev Microbiol* 16: 471–483.
- Huisman, J., Sharples, J., Stroom, J.M., Visser, P.M., Kardinaal, W.E.A., Verspagen, J.M.H. & Sommeijer, B. (2004). Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* 85: 2960–2970.
- Huntley, M.E. & Lopez, M.D. 1992. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *Am. Nat.* 140: 201-242.

- Hunter-Cevera, K.R., Neubert, M.B., Olson, R.J., Solow, A.R., Shalapyonok, A. & Sosik, H.M. (2016). Physiological and ecological drivers of early spring blooms of a coastal phytoplankter. *Science* 354: 326-329.
- Ibelings, B.W., Portielje, R., Lammens, E.H.R.R., Noordhuis, R., Van den Berg, M.S., Joosse, W., Meijer, M.-L. (2007). Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: lake Veluwe as a case study. *Ecosystems* 10:4–16
- Ibelings, B.W., Vonk, M., Los, H.F.J., van der Molen, D.T. & Mooij, W.M. (2003). Fuzzy modeling of cyanobacterial surface waterblooms: Validation with NOAA-AVHRR satellite images. *Ecol Appl* 13: 1456–1472.
- IPCC (2007). *Climate Change 2007: Impacts, adaptations and vulnerability*. In Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Parry, M., Canziani, O., Palutikof, J., van der Linden, P. & Hanson, C. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 976.
- IPCC (2019). *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*, Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Tignor, M., Poloczanska, E. *et al.* (eds).
- Jaarsma, N., Klinge, M., Lamers, L. & van Weeren, B.J. (2008). Van helder naar troebel... en weer terug : een ecologische systeemanalyse en diagnose van ondiepe meren en plassen voor de kaderrichtlijn water.
- Jacobs, C., Klok, L., Bruse, M., Cortesao, J., Lenzholzer, S. & Kluck, J. (2020). Are urban water bodies really cooling? *Urban Climate* 32: 100607
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Søndergaard, M., Hansen, K.M., Andersen, H.E. *et al.* (2009). Climate Change Effects on Runoff, Catchment Phosphorus Loading and Lake Ecological State, and Potential Adaptations. *J Environ Qual* 38: 1930–1941.
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Olesen, J.E., Audet, J., Søndergaard, M., Hoffmann, C.C. *et al.* (2011). Climate change effects on nitrogen loading from cultivated catchments in Europe: implications for nitrogen retention, ecological state of lakes and adaptation. *Hydrobiologia* 663: 1–21.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J. *et al.* (2010). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia* 646: 73–90.
- Ji, X., Verspagen, J.M.H., Stomp, M. & Huisman, J. (2017). Competition between cyanobacteria and green algae at low versus elevated CO<sub>2</sub>: who will win, and why? *J Exp Bot* 68: 3815–3828.
- Jin, H. & Bakker, L. (2019). Phytoplankton dynamics and sestonic stoichiometry. Presentatie NIOO-KNAW, Ecologendag KIMA, februari 2019, 's Graveland.
- Jöhnk, K.D., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P.M. & Stroom, J.M. (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Glob Chang Biol* 14: 495–512.
- de Jonge, V.N., de Boer, W.F., de Jong, D.J. & Brauer, V.S. (2012). Long-term mean annual microphytobenthos chlorophyll a variation correlates with air temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 468: 43–56.
- Jung, A.S., van der Veer, H.W., van der Meer, M.T.J. & Philippart, C.J.M. (2019). Seasonal variation in the diet of estuarine bivalves. *PLoS One* 14: 1–23.



- Kabat, P., Bazelmans, J., Van Dijk, J., Herman, P.M.J., Speelman, H., Deen, N.R.J. & Hutjes, R.W.A. (2009). Kennis voor een duurzame toekomst van de Wadden - Integrale Kennisagenda van de Waddenacademie. Leeuwarden / Amsterdam: Waddenacademie / KNAW.
- Kallen, M.J., de Goede, E.D. & Boderie, P.M.A. (2008). Bepaling koelcapaciteit van Rijkswateren. Statistische analyse landelijke warmtelozingscapaciteit en koelcapaciteit Hollandsch Diep onder kritische en extreme omstandigheden. Deltares rapport, Delft.
- Kangur, A., Kangur, P., Kangur, K. *et al.* (2007). The role of temperature in the population dynamics of smelt *Osmerus eperlanus eperlanus* m. *spirinchus* Pallas in Lake Peipsi (Estonia/Russia). *Hydrobiologia* 584, 433–441. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0614-9>
- Kangur, K., Blank, K., inter, K. & Palmik, K. (2018). Peipsi – IJsselmeer project 2018 report, Estonian University of Life Sciences, Tartu.
- van Katwijk, M.M., Geerling, G.W., Rašín, R., van 't Veer, R., Bos, A.R., Hermus, D.C.R. *et al.* (2006). Macrophytes in the western Wadden Sea: monitoring, invasion, transplantations, dynamics and European policy. In *Proceedings of the 11th International Scientific Wadden Sea Symposium*. Laursen, K. & Marencic, H. (eds). Esbjerg, Denmark, pp. 89–111.
- Keddy, P.A. & Reznicek, A.A. (1986). Great Lakes Vegetation Dynamics: The Role of Fluctuating Water Levels and Buried Seeds. *J Great Lakes Res* 12: 25–36.
- Keller, M., Molenaar, P., Leeuw, J., Mooij, W., Rijnsdorp, A. & Wolfshaar, K. (2020). Temperature effects on egg and larval development rate in European smelt, *Osmerus eperlanus*, experiments and a 50 year hindcast. *J Fish Biol* 96: 1422–1433.
- Kennedy, R.J. & Crozier, W.W. (2010). Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change. *J Fish Biol* 76: 1786–1805.
- Kirby, R.R. & Beaugrand, G. (2009). Trophic amplification of climate warming. *Proc R Soc B Biol Sci* 276: 4095–4103.
- Kleefstra, R., Horn, H., Leopold, M. & Overdijk, O. (2009). Kleine Zilverreigers in de Waddenzee: van mediterrane verschijning naar Nederlandse wadvogel. *Limosa* 82: 158–170.
- Klüpfel, L., Piepenbrock, A., Kappler, A. & Sander, M. (2014). Humic substances as fully regenerable electron acceptors in recurrently anoxic environments. *Nat Geosci* 7: 195–200.
- KNMI (2014). KNMI '14: Climate Change scenarios for the 21st Century. In Van den Hurk, B., Siegmund, P., Klein, A., Eds, T., Attema, J., Bakker, A. *et al.* (eds). Scientific Report WR2014-01, KNMI, De Bilt, The Netherlands. [www.climatescenarios.nl](http://www.climatescenarios.nl), p. 98.
- Koch, M., Bowes, G., Ross, C. & Zhang, X.-H. (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Glob Chang Biol* 19: 103–132.
- Koffijberg, K., Laursen, K., Hälterlein, B., Reichert, G., Frikke, J. & Soldaat, L. (2015). Trends of breeding birds in the Wadden Sea 1991-2013. *Wadden Sea Ecosystem* No. 35.
- Komatsu, E., Fukushima, T. & Harasawa, H. (2007). A modeling approach to forecast the effect of long-term climate change on lake water quality. *Ecol Modell* 209: 351–366.

- Koski, M., Schmidt, K., Engström-Öst, J., Viitasalo, M., Jonasdottir, S., Repka, S. & Sivonen, K. (2002). Calanoid copepods feed and produce eggs in the presence of toxic cyanobacteria *Nodularia spumigena*. *Limnol Oceanogr* 47: 878–885.
- Kosten, S., Kamarainen, A., Jeppesen, E., Van Nes, E.H., Peeters, E.T.H.M., Mazzeo, N. *et al.* (2009). Climate-related differences in the dominance of submerged macrophytes in shallow lakes. *Glob Chang Biol* 15: 2503–2517.
- Kosten, S., Piñeiro, M., de Goede, E., de Klein, J., Lamers, L.P.M. & Ettwig, K. (2016). Fate of methane in aquatic systems dominated by free-floating plants. *Water Res* 104: 200–207.
- van Kouwen, L. & Maarse, M. (2010). Verkenning naar de gevolen van klimaatverandering en klimaatadaptatiemaatregelen op KRW en Natura 2000 maatregelen en doelen. Deltares rapport 1200212-005, Delft.
- Krijgsveld, K.L., Reneerkens, J.W.H., McNett, G.D. & Ricklefs, R.E. (2003). Time budgets and body temperatures of American golden plover chicks in relation to ambient temperature. *Condor* 105: 268–278.
- Kromkamp, J., Peene, J., van Rijswijk, P., Sandee, A. & Goosen, N. (1995). Nutrients, light and primary production by phytoplankton and microphytobenthos in the eutrophic, turbid Westerschelde estuary (The Netherlands). In *Hydrobiologia*. pp. 9–19.
- Kromkamp, J.C. & van Engeland, T. (2010). Changes in Phytoplankton Biomass in the Western Scheldt Estuary During the Period 1978 – 2006. *Estuaries and Coasts* 33: 270–285.
- Kuczynski, L., Chevalier, M., Laffaille, P., Legrand, M. & Grenouillet, G. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLoS One* 12: e0175735.
- de Laak, G.A.J. (2007). Kennisdokument Atlantische zalm, *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) Hydrotheek.
- Landsberg, J.H. (2002). The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Rev Fish Sci* 10: 113–390.
- de Lange, M., Jacobs, C. & Boderie, P. (2017). Ecologische effecten koudwaterlozingen. STOWA Deltafact.
- Lappalainen, J. & Tarkan, A.S. (2007). Latitudinal gradients in onset date, onset temperature and duration of spawning of roach. *J Fish Biol* 70: 441–450.
- Laurel, B.J., Ryer, C.H., Knoth, B. & Stoner, A.W. (2009). Temporal and ontogenetic shifts in habitat use of juvenile Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *J Exp Mar Bio Ecol* 377: 28–35.
- Laursen, K. & Frikke, J. (2013). Staging waterbirds in the Danish Wadden Sea 1980-2010. *Dansk Orn Foren Tidsskr* 107 1-184 107: 1–184.
- Laursen, K. & Møller, A.P. (2014). Long-term changes in nutrients and mussel stocks are related to numbers of breeding eiders *Somateria mollissima* at a large baltic colony. *PLoS One* 9: 4–9.
- Lehikoinen, A., Lindén, A., Karlsson, M., Andersson, A., Crewe, T.L., Dunn, E.H. *et al.* (2019). Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration. *Ecol Indic* 101: 985–991.
- Lehikoinen, A. & Virkkala, R. (2016). North by north-west: climate change and directions of density shifts in birds. *Glob Chang Biol* 22: 1121–1129.

- Leuven, R.S.E.W., Hendriks, A.J., Huijbregts, M.A.J., Lenders, H.J.R., Matthews, J. & Velde, G. Van Der (2011). Differences in sensitivity of native and exotic fish species to changes in river temperature. *Curr Zool* 57: 852–862.
- Lewandowska, A.M., Breithaupt P., Hillebrand H., Hoppe H-G., Jürgens, K. & Sommer, U. (2012). Responses of primary productivity to increased temperature and phytoplankton diversity. *J. Sea res.* 72: 87-93.
- Liu, X., Lu, X. & Chen, Y. (2011). The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China. An 11-year investigation. *Harmful algae* 10: 337-343.
- Loebl, M., Colijn, F., van Beusekom, J.E.E., Baretta-Bekker, J.G., Lancelot, C., Philippart, C.J.M. *et al.* (2009). Recent patterns in potential phytoplankton limitation along the Northwest European continental coast. *J Sea Res* 61: 34–43.
- López-Urrutia, Á. & Morán, X.A.G. (2015). Temperature affects the size-structure of phytoplankton communities in the ocean. *Limnol Oceanogr* 60: 733–738.
- Lovley, D.R., Fraga, J.L., Blunt-Harris, E.L., Hayes, L.A., Phillips, E.J.P. & Coates, J.D. (1998). Humic substances as a mediator for microbially catalyzed metal reduction. *Acta Hydrochim Hydrobiol* 26: 152–157.
- Lühken, R., Jöst, H., Cadar, D., Thomas, S.M., Bosch, S., Tannich, E. *et al.* (2017). Distribution of Usutu Virus in Germany and Its Effect on Breeding Bird Populations. *Emerg Infect Dis* 23: 1994–2001.
- Lürling, M., Eshetu, F., Faassen, E.J., Kosten, S. & Huszar, V.L.M. (2013). Comparison of cyanobacterial and green algal growth rates at different temperatures. *Freshw Biol* 58: 552–559.
- Lürling, M. & van der Grinten, E. (2003). Life-history characteristics of *Daphnia* exposed to dissolved microcystin-Lr and to the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* with and without microcystins. *Environ Toxicol Chem* 22: 1281.
- Lürling, M., Mello, M.M. e, van Oosterhout, F., de Senerpont Domis, L. & Marinho, M.M. (2018). Response of Natural Cyanobacteria and Algae Assemblages to a Nutrient Pulse and Elevated Temperature. *Front Microbiol* 9:.
- Ly, J., Philippart, C.J.M. & Kromkamp, J.C. (2014). Phosphorus limitation during a phytoplankton spring bloom in the western Dutch Wadden Sea. *J Sea Res* 88: 109–120.
- MacLean, I.M.D., Austin, G.E., Rehfish, M.M., Blew, J., Crowe, O., Delany, S. *et al.* (2008). Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Glob Chang Biol* 14: 2489–2500.
- Magnus, J.J., Webster, K.E., Assel, R.A., Bowser, C.J., Dillon, P.J., Eaton, J.G. *et al.* (1997). Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian great lakes and precambrian shield region. *Hydro Process* 11: 825–871.
- Manca, M. & DeMott, W.R. (2009). Response of the invertebrate predator *Bythotrephes* to a climate-linked increase in the duration of a refuge from fish predation. *Limnol Oceanogr* 54: 2506–2512.
- Manca, M.M., Portogallo, M. & Brown, M.E. (2007). Shifts in phenology of *Bythotrephes longimanus* and its modern success in Lake Maggiore as a result of changes in climate and trophy. *J Plankton Res* 29: 515–525.

- Marcelino, V.R. & Verbruggen, H. (2015). Ecological niche models of invasive seaweeds. *J Phycol* 51: 606–620.
- Maris, T. & Meire, P. (2017). Onderzoek naar de gevolgen van het Sigmaplan, baggeractiviteiten en havenuitbreiding in de Zeeschelde op het milieu. Geïntegreerd eindverslag van het onderzoek verricht in 2016. ECOBE 017-R206.
- Mark, F.C., Bock, C. & Pörtner, H.O. (2002). Oxygen-limited thermal tolerance in Antarctic fish investigated by MRI and 31 P-MRS. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 283: 1254–1262.
- Martinho, F., Leitao, R., Neto, J.M., Cabral, H.N., Marques, J.C. & Pardal, M.A. (2007). The use of nursery areas by juvenile fish in a temperate estuary, Portugal. *Hydrobiologia* 587: 281–290.
- Mckee, D., Hatton, K., Eaton, J.W., Atkinson, D., Atherton, A., Harvey, I. & Moss, B. (2002). Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquat Bot* 74: 71–83.
- McLean, N.M., van der Jeugd, H.P., van Turnhout, C.A.M., Lefcheck, J.S. & van de Pol, M. (2020). Reduced avian body condition due to global warming has little reproductive or population consequences. *Oikos* 129 (5): 714-730. <https://doi.org/10.1111/oik.06802>
- Meehl, G.A., Stocker, T.F., Collins, W.D., Friedlingstein, P., Gaye, A.T., Gregory, J.M. *et al.* (2007). Global climate projections. In *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B. *et al.* (eds). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 748–845.
- Merel, S., Walker, D., Chicana, R., Snyder, S., Baurès, E. & Thomas, O. (2013). State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins. *Environ Int* 59: 303–327.
- Metcalfe, J.S. & Codd, G.A. (2012). *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time*, Whitton, B.A. (ed) Springer Berlin.
- Mieszkowska, N., Leaper, R., Moore, P., Kendall, M.A., Burrows, M.T., Lear, D. *et al.* (2006). Marine biodiversity and climate change: assessing and predicting the influence of climatic change using intertidal rocky shore biota.
- Milieueffectrapport bij de Rijksstructuurvisie Grevelingen en Volkerak-Zoommeer (2012).
- Miller, D.C., Geider, R.J. & Macintyre, H.L. (1996). Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries* 19: 202–212.
- Mjelde, M., Hellsten, S. & Ecke, F. (2013). A water level drawdown index for aquatic macrophytes in Nordic lakes. *Hydrobiologia* 704: 141–151.
- Moeller H. & Scholz U. 1991. Avoidance of oxygen-poor zones by fish in the Elbe River. *J. Appl. Ichtyol.* 7: 176–182.
- van der Molen, D.T., Pot, R., Evers, C.H.M., van Herpen, F.C.J. & van Nieuwenburgh, L.L.J. (2018). Referenties en maatlatten voor natuurlijke watertypen voor de Kaderrichtlijn Water 2021-2027. STOWA rapport 2018-49, Amersfoort.

- Monteith, D.T., Stoddard, J.L., Evans, C.D., de Wit, H.A., Forsius, M., Høgåsen, T. *et al.* (2007). Dissolved organic carbon trends resulting from changes in atmospheric deposition chemistry. *Nature* 450: 537–540.
- Mooij, W.M., Hülsmann, S., De Senerpont Domis, L.N., Nolet, B.A., Bodelier, P.L.E., Boers, P.C.M. *et al.* (2005). The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquat Ecol* 39: 381–400.
- Mooij, W.M., Janse, J.H., De Senerpont Domis, L.N., Hülsmann, S. & Ibelings, B.W. (2007). Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia* 584: 443–454.
- Mooij, W.M., De Senerpont Domis, L.N. & Hülsmann, S. (2008). The impact of climate warming on water temperature, timing of hatching and young-of-the-year growth of fish in shallow lakes in the Netherlands. *J Sea Res* 60: 32–43.
- Mulder, S. & Peperzak, L. (2003). Van de regen in de drup? Verkenning van de mogelijke effecten van klimaatverandering op de Nederlandse mariene Ecosystemen.
- Myhre, G., Shindell, D., Bréon, F.-M., Collins, W., Fuglestedt, J., Huang, J. *et al.* (2013). Anthropogenic and natural radiative forcing. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker, T., Qin, D., Plattner, G., Tignor, M., Allen, S., Boschung, J. *et al.* (eds). Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, pp. 659–740.
- Nauw, J., Philippart, C.J.M., Duran-Matute, M. & Gerkema, T. (2017). Estimates of exposure times in the Wadden Sea: A comparison of methods. *J Sea Res* 127: 12–25.
- Netten, J.J.C., van Zuidam, J., Kosten, S. & Peeters, E.T.H.M. (2011). Differential response to climatic variation of free-floating and submerged macrophytes in ditches. *Freshw Biol* 56: 1761–1768.
- Nieuwkamer, R. (2012). Natuur- en recreatieschap de Grevelingen MIRT Verkenning Grevelingen milieueffectrapport.
- Noordhuis, R. (1992). Oorzaken van het ontbreken van de Driehoeksmossel *Dreissena polymorpha* in de Veluwerandmeren. RIZA Nota 92.020, Lelystad.
- Noordhuis, R. (2009). Tweekleppigen in IJsselmeer en Markermeer, 2006-2008. Rapport Rijkswaterstaat Dir. IJsselmeergebied, Lelystad.
- Noordhuis, R. (2010). Ecosysteem IJsselmeergebied : nog altijd in ontwikkeling : trends en ontwikkelingen in water en natuur van het natte Hart van Nederland Publicatiedatabank IenW, Rijkswaterstaat Waterdienst, Lelystad.
- Noordhuis, R. (2019). Survey draadvormige zwavelbacterien Markermeer 2019. Memo Deltares, 11204657-002-ZWS-0001, Utrecht.
- Noordhuis, R., Groot, S., Dionisio Pires, M. & Maarse, M. (2014). Wetenschappelijk eindadvies ANT-IJsselmeergebied. Vijf jaar studie naar kansen voor het ecosysteem van het IJsselmeer, Markermeer en IJmeer met het oog op de Natura-2000 doelen. Deltares rapport 1207767-000-ZWS-0005, Utrecht.
- Noordhuis, R., S. de Rijk, G. van Geest, M. Maarse, S. Vergouwen & A. Boon (2020). Klimaatscan. Deltares 11203733-000-ZWS-0006, Utrecht.

- Noordhuis, R., van Zuidam, B.G., Peeters E.T.H.M. & van Geest, G.J. (2015). Further improvements in water quality of the Dutch Borderlakes: two types of clear states at different nutrient levels. *Aquat. Ecol.* DOI 10.1007/s10452-015-9521-8
- Novoslavskij, A., Terentjeva, M., Eizenberga, I., Valciņa, O., Bartkevičs, V. & Bērziņš, A. (2016). Major foodborne pathogens in fish and fish products: a review. *Ann Microbiol* 66: 1–15.
- O’Gorman, E.J., Ólafsson, Ó.P., Demars, B.O.L., Friberg, N., Guðbergsson, G., Hannesdóttir, E.R. *et al.* (2016). Temperature effects on fish production across a natural thermal gradient. *Glob Chang Biol* 22: 3206–3220.
- O’Reilly, C. M. *et al.* (2015), Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe, *Geophys. Res. Lett.*, 42, 10773–10781, doi:10.1002/2015GL066235.
- Oberhaus, L., Briand, J.F., Leboulanger, C., Jacquet, S. & Humbert, J.F. (2007). Comparative effects of the quality and quantity of light and temperature on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens* 1. *J Phycol* 43: 1191–1199.
- van Oevelen, D., Soetaert, K., Middelburg, J.J., Herman, P.M.J., Moodley, L., Hamels, I. *et al.* (2006). Carbon flows through a benthic food web: Integrating biomass, isotope and tracer data. *J Mar Res* 64: 453–482.
- Van Oldenborgh, G.J., Drijfhout, S., Van Ulden, A., Haarsma, R., Sterl, A., Severijns, C. *et al.* (2009). Western Europe is warming much faster than expected. *Clim Past* 5: 1–12.
- Oost, A.P., Hofstede, J., Weisse, R., Baart, F., Janssen, G. & Zijlstra, R. (2017). Climate change. In *Wadden Sea Quality Status Report 2017*. p. 597.
- Osinga, N., Pen, I., de Haes, U.H.A. & Brakefield, P.M. (2012). Evidence for a progressively earlier pupping season of the common seal (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 92: 1663–1668.
- Paerl, H.W. & Huisman, J. (2008a). Climate: Blooms like it hot. *Science* 320: 57–58.
- Paerl, H.W. & Huisman, J. (2008b); Milieueffectrapport bij de Rijksstructuurvisie Grevelingen en Volkerak-Zoommeer.
- Paerl, H.W. & Huisman, J. (2009). Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environ Microbiol Rep* 1: 27–37.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37: 637–669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- Partanen, S. & Luoto, M. (2006). Environmental determinants of littoral paludification in boreal lakes. *Limnologica* 36: 98–109.
- Paul, V.J. (2008). Global warming and cyanobacterial harmful algal blooms. In *Advances in experimental medicine and biology*. pp. 239–257.



- Pavón-Jordán, D., Abdou, W., Azafzaf, H., Balaž, M., Bino, T., Borg, J.J., Božič, L., Butchart, S.H.M. *et al.* (2020). Positive impacts of important bird and biodiversity areas on wintering waterbirds under changing temperatures throughout Europe and North Africa. *Biological Conservation* 246: 108549
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308: 1912–1915.
- Pfeifer, F. (2012). Distribution, formation and regulation of gas vesicles. *Nat Rev Microbiol* 10: 705–715.
- Pflugmacher, S., Pietsch, C., Rieger, W. & Steinberg, C.E.W. (2006). Dissolved natural organic matter (NOM) impacts photosynthetic oxygen production and electron transport in coontail *Ceratophyllum demersum*. *Sci Total Environ* 357: 169–175.
- Philippart, C.J.M., Van Aken, H.M., Beukema, J.J., Bos, O.G., Cadée, G.C. & Dekker, R. (2003). Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnol Oceanogr* 48: 2171–2185.
- Philippart, C.J.M., Beukema, J.J., Cadée, G.C., Dekker, R., Goedhart, P.W., Van Iperen, J.M. *et al.* (2007). Impacts of nutrient reduction on coastal communities. *Ecosystems* 10: 95–118.
- Philippart, C.J.M., Van Bleijswijk, J.D.L., Kromkamp, J.C., Zuur, A.F. & Herman, P.M.J. (2014). Reproductive phenology of coastal marine bivalves in a seasonal environment. *J Plankton Res* 36: 1512–1527.
- Philippart, C.J.M. & Cadée, G.C. (2000). Was total primary production in the western Wadden Sea stimulated by nitrogen loading? *Helgol Mar Res* 54: 55–62.
- Philippart, C.J.M., Cadée, G.C., Van Raaphorst, W. & Riegman, R. (2000). Long-term phytoplankton-nutrient interactions in a shallow coastal sea: Algal community structure, nutrient budgets, and denitrification potential. *Limnol Oceanogr* 45: 131–144.
- Philippart, C.J.M., Mekkes, L., Buschbaum, C., Wegner, K.M. & Laursen, K. (2017). Climate Ecosystems. In: Wadden Sea Quality Status Report 2017. Eds.: Kloepper S. *et al.*, Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany. <https://qsr.waddensea-worldheritage.org/reports/climate-ecosystems>
- Piersma, T., Lindstrom, A., Drent, R.H., Tulp, I., Jukema, J., Morrison, R.I.G. *et al.* (2003). High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study. *Funct Ecol* 17: 356–362.
- Portielje, R. (2009). Check op de klimaatrobustheid van maatregelen van de stroomgebiedsbeheersplannen (2009-2015). van de Europese Kaderrichtlijn Water. Intern rapport RWS Waterdienst, Lelystad.
- Pörtner, H.O. (2001). Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* 88: 137–146.
- Pörtner, H.O. & Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315: 95–97.
- Pörtner, H.O. & Peck, M.A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *J Fish Biol* 77: 1745–1779.
- Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B. *et al.* (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science* 325: 1355–1358.

- Provoost, P., van Heuven, S., Soetaert, K., Laane, R. & Middelburg, J. (2010). Seasonal and long-term changes in pH in the Dutch coastal zone. *Biogeosciences*, 7(11), 3869-3878. doi: 10.5194/bg-7-3869-2010.
- Rask, N., Bondgaard, E.J., Rasmussen, M.B. & Laursen, J.S. (2000). Ålegræs—udbredelse før og nu. *Vand og Jord* 7: 51–54.
- Rasse, D.P., Peresta, G. & Drake, B.G. (2005). Seventeen years of elevated CO<sub>2</sub> exposure in a Chesapeake Bay Wetland: sustained but contrasting responses of plant growth and CO<sub>2</sub> uptake. *Glob Chang Biol* 11: 369–377.
- Rauck, G. & Zijlstra, J.J. (1978). On the nursery-aspects of the Waddensea for some commercial fish species and possible long-term changes. *Rapp P-v Reun Cons int Explor Mer* 172: 266–275.
- Reeders H.H. 1989. De Driehoeksmossel en actief biologisch beheer. In situ metingen van de filtratiesnelheid in het Wolderwijd – 1988. DBW/RIZA nota 89.030, Lelystad.
- Reijnders, P.J.H., Brasseur, S.M.J.M. & Meesters, E.H.W.G. (2010). Earlier pupping in harbour seals, *Phoca vitulina*. *Biol Lett* 6: 854–857.
- Reitsema, R.E., Meire, P. & Schoelynck, J. (2018). The Future of Freshwater Macrophytes in a Changing World: Dissolved Organic Carbon Quantity and Quality and Its Interactions With Macrophytes. *Front Plant Sci* 9: 629.
- Reneerkens, J. (2020). Climate change effects on Wadden Sea birds along the East-Atlantic flyway.
- Renner, S.S. & Zohner, C.M. (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 49: 165–182.
- de Rijk, S., Maarse, M. & Noordhuis, R. (2019). Ontwikkelin van het PAGW KlimaatKompas. Rapportage van de eerste fase. Deltares rapport 11203733-000-ZWS-0007, Utrecht.
- de Rijk, S., Harezlak, V. & Noordhuis, R. (2020). Gebruik KlimaatKompas voor PAGW projecten. Handleiding. Deltares rapport 11205270-003-ZWS-0001, Utrecht.
- Rindorf, A. & Lewy, P. (2006). Warm, windy winters drive cod north and homing of spawners keeps them there. *J Appl Ecol* 43: 445–453.
- Robert, H., Lafontaine, R.M., Beudels-Jamar, R. & Delsinne, T. (2013). Risk analysis of the Water Pennywort *Hydrocotyle ranunculoides* (L.F., 1781). - Risk analysis report of non-native organisms in Belgium from the Royal Belgian Institute of Natural Sciences for the Federal Public Service Health, Food chain safety and Environment.
- van Roomen, M., Agblonon, G., Tom Langendoen, T., Citegetse, G., Diallo, A.Y., Gueye, K., van Winden, E. & Lüerßen, G.(eds.) (2020). Simultaneous January 2020 waterbird census along the East Atlantic Flyway: National Reports. Wadden Sea Flyway Initiative p/a Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany, Wetlands International, Wageningen, The Netherlands, BirdLife International, Cambridge, United Kingdom.
- van Roomen, M., Laursen, K., van Turnhout, C., van Winden, E., Blew, J., Eskildsen, K. *et al.* (2012a). Signals from the Wadden sea: Population declines dominate among waterbirds depending on intertidal mudflats. *Ocean Coast Manag* 68: 79–88.

- van Roomen, M., Laursen, K., van Turnhout, C., van Winden, E., Blew, J., Eskildsen, K. *et al.* (2012b). Signals from the Wadden sea: Population declines dominate among waterbirds depending on 86 van 91 Plan van Aanpak KPP 2020 project 15 december 2020 intertidal mudflats. *Ocean Coast. Manag.* 68: 79–88.
- van Roomen, M., Nagy, S., Citegetse, G. & Schekkerman, H. (2018). East Atlantic Flyway Assessment 2017: the status of coastal waterbird populations and their sites.
- Rooney, N. & Kalf, J. (2000). Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquat Bot* 68: 321–335.
- Rozemeijer, J., Noordhuis, R., Ouwerker, K., Dionisio Pires, M., Blauw, A., Hooijboer, A. & van Oldenborgh, G.J. in prep. Climate variability effects on eutrophication of groundwater, lakes, rivers, and coastal waters in the Netherlands
- Sakai, S., Conrad, R., Liesack, W. & Imachi, H. (2010). *Methanocella arvoryzae* sp. nov., a hydrogenotrophic methanogen isolated from rice field soil. *Int J Syst Evol Microbiol* 60: 2918–2923.
- Schaminée, J.H.J., Janssen, J.A.M., Kwak, R., Litjens, G.J.J.M., Mulder, J.P.M., Roels, B. *et al.* (2019). Biodiversiteit in de Zuidwestelijke Delta.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol* 8: 275–279.
- Scheffer R. 1992. De invloed van de watertemperatuur op de voortplanting van de Driehoeksmossel *Dreissena polymorpha*. RIZA, rapport 92.013X, Lelystad.
- Schindler, D.E., Rogers, D.E., Scheuerell, M.D. & Abrey, C.A. (2005). Effects of changing climate on zooplankton and juvenile sockeye salmon growth in southwestern Alaska. *Ecology* 86: 198–209.
- Schindler, D.W. (1974). Eutrophication and Recovery in Experimental Lakes: Implications for Lake Management. *Science* 184: 897–899.
- Schmid, M., Hunziker, S. & West, A. (2014). Lake surface temperatures in a changing climate: A global sensitivity analysis, *Clim. Change*, 124, 301–315, doi:10.1007/s10584-014-1087-2.
- Schmid, M. & Köster, O. (2016). Excess warming of a Central European lake driven by solar brightening, *Water Resour. Res.*, 52, 8103–8116, doi:10.1002/2016WR018651
- Schneider, P. & S. J. Hook (2010), Space observations of inland water bodies show rapid surface warming since 1985, *Geophys. Res. Lett.*, 37, L22405, doi:10.1029/2010GL045059.
- Scholander, P., Hock, F., Walters, R. & Johnson, V. (1950). Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol Bull* 99: 237–258.
- De Senerpont Domis, L.N., Elser, J.J., Gsell, A.S., Huszar, V.L.M., Ibelings, B.W., Jeppesen, E. *et al.* (2013). Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshw Biol* 58: 463–482.
- de Senerpont Domis, L.N., Mooij, W.M., Hülsmann, S., van Nes, E.H. & Scheffer, M. (2007). Can overwintering versus diapausing strategy in *Daphnia* determine match–mismatch events in zooplankton–algae interactions? *Oecologia* 150: 682–698.
- Shatwell, T., Köhler, J. & Nicklisch, A. (2008). Warming promotes cold-adapted phytoplankton in temperate lakes and opens a loophole for Oscillatoriales in spring. *Glob Chang Biol* 14: 2194–2200.

- Siver, P.A., Coleman, A.M., Benson, G.A. & Simpson, J.T. (1986). The effects of winter drawdown on macrophytes in Candlewood Lake, Connecticut. *Lake Reserv Manag* 2: 69–73.
- Slabbers, S., Brader, R. & Sorée, C. (2018). De Oosterschelde pakt door. Oosterscheldevisie 2018-2024.
- Smith, M.E. & Manoylov, K.M. (2013). Changes in Diatom Biodiversity in Lake Sinclair, Baldwin County, Georgia, USA. *J Water Resour Prot* 05: 732–742.
- Smolders, A.J.P., Lamers, L.P.M., Lucassen, E.C.H.E.T., van der Velde, G. & Roelofs, J.G.M. (2006). Internal eutrophication: How it works and what to do about it—a review. *Chem Ecol* 22: 93–111.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J.J., Gaedke, U., Ibelings, B. *et al.* (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43: 429–448.
- Sommer, U. & Lengfellner, K. (2008). Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. *Glob Chang Biol* 14: 1199–1208.
- Song, N., Yan, Z.-S., Cai, H.-Y. & Jiang, H.-L. (2013). Effect of temperature on submerged macrophyte litter decomposition within sediments from a large shallow and subtropical freshwater lake. *Hydrobiologia* 714: 131–144.
- Sovon Vogelonderzoek Nederland (2018). Vogelatlas van Nederland. Broedvogels, wintervogels en 40 jaar verandering. Kosmos Uitgevers, Utrecht/Antwerpen.
- Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B. & Osman, R.W. (2002). Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99: 15497–15500.
- Stehfest, K.M., Garter, C.G., McAllister, J.D., Ross, J.D. & Semmens, J.M. (2017). Response of Atlantic salmon *Salmo salar* to temperature and dissolved oxygen extremes established using animal-borne environmental sensors. *Scientific Reports* | 7: 4545 | DOI:10.1038/s41598-017-04806-2
- Steinberg, C., Saul, N., Pietsch, K., Meinelt, T., Rienau, S. & Menzel, R. (2007). Dissolved humic substances facilitate fish life in extreme aquatic environments and have the potential to extend the lifespan of *Caenorhabditis elegans*. *Ann Environ Sci* 1: 81–90.
- Steinberg, C.E.W., Kamara, S., Prokhotskaya, V.Y., Manusadzianas, L., Karasyova, T.A., Timofeyev, M.A. *et al.* (2006). Dissolved humic substances - ecological driving forces from the individual to the ecosystem level? *Freshw Biol* 51: 1189–1210.
- Steinberg, C.E.W., Meinelt, T., Timofeyev, M.A., Bittner, M. & Menzel, R. (2008). Humic substances. *Environ Sci Pollut Res* 15: 128–135.
- Stevens, M., van den Neucker, T., Mouton, A., Buysse, D., Martens, S., Baeyens, R. *et al.* (2009). Onderzoek naar de trekvissoorten in het stroomgebied van de Schelde. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2009 (INBO.R.2009.9).
- Strayer, D.L. (1991). Projected distribution of the zebra mussel, *Dreissana polymorpha*, in North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1389-1395
- Strecker, A.L., Cobb, T.P. & Vinebrooke, R.D. (2004). Effects of experimental greenhouse warming on phytoplankton and zooplankton communities in fishless alpine ponds. *Limnol Oceanogr* 49: 1182–1190.

- Sundbäck, K. & Jönsson, B. (1988). Microphytobenthic productivity and biomass in sublittoral sediments of a stratified bay, southeastern Kattegat. *J Exp Mar Bio Ecol* 122: 63–81.
- van Swaay, C., Van Turnhout, C. & Sparrius, L. (2017). Naar een Living Planet Index voor de drukfactoren klimaat en stikstof. Rapport VS2017.006. De Vlinderstichting, Wageningen.
- van Swaay, C., Van Turnhout, C., Sparrius, L., Van Grunsven, R., Van Dijk, J., Van Strien, A. & Doornbos, S. (2018). Hoe onze flora en fauna veranderen door klimaatverandering. *De Levende Natuur* 119 (6): 256-259.
- Taranu, Z.E., Gregory-Eaves, I., Leavitt, P.R., Bunting, L., Buchaca, T., Catalan, J. *et al.* (2015). Acceleration of cyanobacterial dominance in north temperate-subarctic lakes during the Anthropocene. *Ecol Lett* 18: 375–384.
- Taucher, J. & Oschlies, A. (2011). Can we predict the direction of marine primary production change under global warming? *Geophys Res Lett* 38: 1–6.
- Theeuwes, N.E., Socerova, A. & Steeneveld, G.J. (2013). Modeling the influence of open water surfaces on the summertime temperature and thermal comfort in the city. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 118: 8881-8896.
- Tosserams, M., Lammens, E.H.R.R. & Platteeuw, M. (2000). Het Volkerak-Zoommeer. De ecologische ontwikkeling van een afgesloten zeearm.
- Trombetta, T., Vidussi, F., Mas, S., Parin, D., Simier, M. and Mastajir, B. (2019). Water temperature drives phytoplankton blooms in coastal waters. *PLoS ONE* 14(4): e0214933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214933>.
- Troost, K., Drent, J., Folmer, E. & van Stralen, M. (2012). Ontwikkelin van schelpdierbestanden op de droogvallende platen van de Waddenzee. *De Levende Natuur* 113: 83-88.
- Troost, K. & van Asch M. (2018). Herziene schatting van het kokkelbestand in de Waddenzee en Oosterschelde in het najaar van 2018. WUR, CVO report 18.014, IJmuiden.
- Tulp, I., van Hal, R., ter Hofstede, R. & Rijnsdorp, A. (2009). Klimaatverandering in de Noordzee: gevolgen voor vis. *Levende Nat* 110: 273–276.
- Tulp, I. & Schekkerman, H. (2008). Has prey availability for Arctic birds advanced with climate change ? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic* 61: 48–60.
- bij de Vaate, A. (2006). De quagamossel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897), een nieuwe zoetwater mosselsoort voor Nederland. *Spirula* 353:n143-144.
- Vadadi-Fülöp, C., Sipkay, C., Mészáros, G. & Hufnagel, L. (2012). Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? *Aquat Ecol* 46: 501–519.
- Valenzuela, E.I., Avendaño, K.A., Balagurusamy, N., Arriaga, S., Nieto-Delgado, C., Thalasso, F. & Cervantes, F.J. (2019). Electron shuttling mediated by humic substances fuels anaerobic methane oxidation and carbon burial in wetland sediments. *Sci Total Environ* 650: 2674–2684.
- Vanhemelrijk J., Peeters, J., Butijn, G., Vermij, S., Lammens, E., Laane, W., en Wortel, A. (1993). Amoebe IJsselmeergebied. Studie naar ecologische ontwikkelingsrichtlijnen voor het IJsselmeergebied. RIZA, Lelystad.

- Vanoverbeke, J., van Ryckegem, G., van Braeckel, A. & van den Bergh, E. (2019). Modelinstrumentarium voor het voorspellen van habitatgeschiktheid van de Zeeschelde voor fint (*Alosa fallax*). Deelrapport voor het Integraal plan Boven-Zeeschelde.
- van der Veer, H.W., Dapper, R., Henderson, P.A., Jung, A.S., Philippart, C.J.M., Witte, J.I.J. & Zuur, A.F. (2015). Changes over 50 years in fish fauna of a temperate coastal sea: Degradation of trophic structure and nursery function. *Estuar Coast Shelf Sci* 155: 156–166.
- Velthuis, M., Kosten, S., Aben, R., Kazanjian, G., Hilt, S., Peeters, E.T.H.M. *et al.* (2018). Warming enhances sedimentation and decomposition of organic carbon in shallow macrophyte-dominated systems with zero net effect on carbon burial. *Glob Chang Biol* 24: 5231–5242.
- Veraart, A.J., de Klein, J.J.M. & Scheffer, M. (2011). Warming Can Boost Denitrification Disproportionately Due to Altered Oxygen Dynamics. *PLoS One* 6: e18508.
- Verbessem, I., Van Den Bergh, E., Soors, J. & de Regge, N. (2008). Sterke daling in het aantal watervogels langs de Zeeschelde.
- Verdonschot, R.C.M., de Lange, H.J., Verdonschot, P.F.M. & Bess, A. (2007). Klimaatverandering en aquatische diversiteit. 1. Literatuurstudie naar temperatuur. Alterra rapport 1451, Wageningen.
- Verspagen, J.M.H., Van de Waal, D.B., Finke, J.F., Visser, P.M., Van Donk, E. & Huisman, J. (2014). Rising CO<sub>2</sub> Levels Will Intensify Phytoplankton Blooms in Eutrophic and Hypertrophic Lakes. *PLoS One* 9: e104325.
- Visser, M.E., van Noordwijk, A.J., Tinbergen, J.M. & Lessells, C.M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc B Biol Sci* 265: 1867–1870.
- Vlaams-Nederlandse Scheldecommissie (2019). Systeemanalyse natuur Schelde-estuarium. Gezamenlijk feitenonderzoek van stakeholders, deskundigen en de Vlaams-Nederlandse Scheldecommissie.
- Voigt, W., Perner, J., Davis, A.J., Eggers, T., Schumacher, J., Bährmann, R. *et al.* (2003). Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology* 84: 2444–2453.
- Volwater, J. (2017). Impact of climate change on temperature-related growth potential of juvenile fish in the western Dutch Wadden Sea.
- Vonk, J.A., Verhofstad, M.J.J.M. & van der Geest, H.G. (2019). Ondergedoken waterplanten in het Markermeer: vragen en antwoorden, Rapport Universiteit van Amsterdam.
- de Vries, I. (2015). Waterkwaliteiten Deltawateren: datarapport N, P en Si.
- Wagner, A. & Benndorf, J. (2007). Climate-driven warming during spring destabilises a *Daphnia* population: a mechanistic food web approach. *Oecologia* 151: 351–364.
- Waller, E.K., Crimmins, T.M., Walker, J.J., Posthumus, E.E. & Weltzin, J.F. (2018). Differential changes in the onset of spring across US National Wildlife Refuges and North American migratory bird flyways. *PLoS One* 13: e0202495.
- Walls, J.T., Wyatt, K.H., Doll, J.C., Rubenstein, E.M. & Rober, A.R. (2018). Hot and toxic: Temperature regulates microcystin release from cyanobacteria. *Sci Total Environ* 610–611: 786–795.



- van Walraven, L., Dapper, R., Nauw, J.J., Tulp, I., Witte, J.I. & van der Veer, H.W. (2017). Long-term patterns in fish phenology in the western Dutch Wadden Sea in relation to climate change. *J Sea Res* 127: 173–181.
- Walsby, A.E. (1994). Gas vesicles. *Microbiol Rev* 58: 94–144.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C. *et al.* (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Wang, P., Zhang, Q., Xu, Y.-S. & Yu, F.-H. (2016). Effects of water level fluctuation on the growth of submerged macrophyte communities. *Flora* 223: 83–89.
- Wanink, J., van Dam, H., Grijpstra, F. & Claassen, T. (2008). Invloed van klimaatverandering op fytoplankton van de Friese meren. H2O.
- Weatherdon, L.V., Magnan, A.K., Rogers, A.D., Sumaila, U.R. & Cheung, W.W.L. (2016). Observed and projected impacts of climate change on marine fisheries, aquaculture, coastal tourism, and human health: An update. *Front Mar Sci* 3:.
- Weiss, L.C., Potter, L., Steiger, A., Kruppert, S., Frost, U. & Tollrian, R. (2017). Rising pCO<sub>2</sub> in freshwater ecosystems had the potential to negatively affect predator-induced defenses in *Daphnia*. *Current Biology* 28 (2): 327-332.
- Wessels, H.R.A. 1984. De temperatuur van de Rijn, 1911-184. H2O 17 (18): 396-399.
- Wetsteyn, L.P.M.J. (2011). Grevelingenmeer: meer kwetsbaar? Een beschrijving van de ecologische ontwikkelingen voor de periode 1999 t/m 2008-2010 in vergelijking met de periode 1990 t/m 1998.
- Wetsteyn, L.P.M.J., Duin, R.N.M., Kromkamp, J.C., Latuhihin, M.J., Peene, J., Pouwer, A. & Prins, T.C. (2003). Verkenning draagkracht Oosterschelde: Onderzoek naar veranderingen en trends in de Oosterschelde in de periode 1990 t/m 2000.
- Wetz, M.S. & Yoskowitz, D.W. (2013). An 'extreme' future for estuaries? Effects of extreme climatic events on estuarine water quality and ecology. *Mar Pollut Bull* 69: 7–18.
- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*, third. Academic Press.
- White, J.D., Hamilton, S.K. & Sarnelle, O. (2015). Heat-induced mass mortality of invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) at sublethal water temperatures. *Can. J. Fisheries and Aquatic Sciences*, DOI: 10.1139/cjfas-2015-0064
- Whitehead, P.G., Wilby, R.L., Battarbee, R.W., Kernan, M. & Wade, A.J. (2009). A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrol Sci J* 54: 101–123.
- Wiersma, P. & Piersma, T. (1994). Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Red Knots. *Condor* 96: 257–279.
- Wijnhoven, S., Escaravage, V., Daemen, E. & Hummel, H. (2010). The Decline and Restoration of a Coastal Lagoon (Lake Veere) in the Dutch Delta. *Estuaries and Coasts* 33: 1261–1278.
- Williams, S.L. & Grosholz, E.D. (2008). The invasive species challenge in estuarine and coastal environments: Marrying management and science. *Estuaries and Coasts* 31: 3–20.

- Williamson, P., Turley, C. & Ostle, C. (2017). Ocean acidification. MCCIP Science Review 2017: 1-14, doi:10.14465/2017.arc10.001-oac.
- Wilson, A.E., Sarnelle, O. & Tillmanns, A.R. (2006). Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnol Oceanogr* 51: 1915–1924.
- Wiltshire, K.H. & Boersma, M. (2016). Meeting in the middle: On the interactions between microalgae and their predators or zooplankton and their food. In *Aquatic Microbial Ecology and Biogeochemistry: A Dual Perspective*. Glibert, P.M. & Kana, T.M. (eds). Springer International Publishing, Switzerland, pp. 1–300.
- Wiltshire, K.H., Malzahn, A.M., Wirtz, K., Janisch, S., Mangelsdorf, P. & Manly, B.F.J. (2008). Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics : An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnol Oceanogr* 53: 1294–1302.
- van der Winden, J., de Fouw, J., Dreef, C., van Horssen, P.W. & Dirksen, S. (2017). Deltagebied: nationaal en internationaal topgebied voor vogels. Status, trends, bedreigingen en toekomst voor watervogels in het Deltagebied. Rapport SjDE 17-02.
- Winder, M. & Hunter, D.A. (2008). Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing. *Oecologia* 156: 179–192.
- Winder, M. & Sommer, U. (2012). Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5–16.
- Winemiller, K.O., McIntyre, P.B., Castello, L., Fluet-Chouinard, E., Giarrizzo, T., Nam, S. *et al.* (2016). Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* 351: 128–129.
- Wolff, W.J., den Hartog, C., Dijkema, K.S., Admiraal, W., Colijn, F., van den Hoek, C. *et al.* (1979). Flora and vegetation of the Wadden Sea. Report of the Wadden Sea Working Group 3.
- www.omropfryslan.nl (2020). Proef met zeegras in de Waddenzee verloopt onverwacht succesvol. Omroep Fryslan.
- Zeis, B., Horn, W., Gigengack, U., Koch, M. & Paul, R.J. (2010). A major shift in *Daphnia* genetic structure after the first ice-free winter in a German reservoir. *Freshw Biol* 55: 2296–2304.
- Zhou, X., Chen, N., Yan, Z. & Duan, S. (2016). Warming increases nutrient mobilization and gaseous nitrogen removal from sediments across cascade reservoirs. *Environ Pollut* 219: 490–500.
- Zipperle, A.M., Coyer, J.A., Reise, K., Stam, W.T. & Olsen, J.L. (2009). Evidence for persistent seed banks in dwarf eelgrass *Zostera noltii* in the German Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 380: 73–80.
- Zohary, T., Flaim, G. & Sommer, U. (2020). Temperature and the size of freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia*.
- Zwolsman, G. & Doomen, A. (2005). Ecosysteem IJsselmeergebied : nog altijd in ontwikkeling : trends en ontwikkelingen in water en natuur van het natte Hart van Nederland - Publicatiedatabank IenW.

Deltares is een onafhankelijk kennisinstituut voor toegepast onderzoek op het gebied van water en ondergrond. Wereldwijd werken we aan slimme oplossingen voor mens, milieu en maatschappij.

**Deltares**

[www.deltares.nl](http://www.deltares.nl)