

Pre-advies Laagveenwateren

ob+n



overlevingsplan

Pre-advies Laagveenwateren

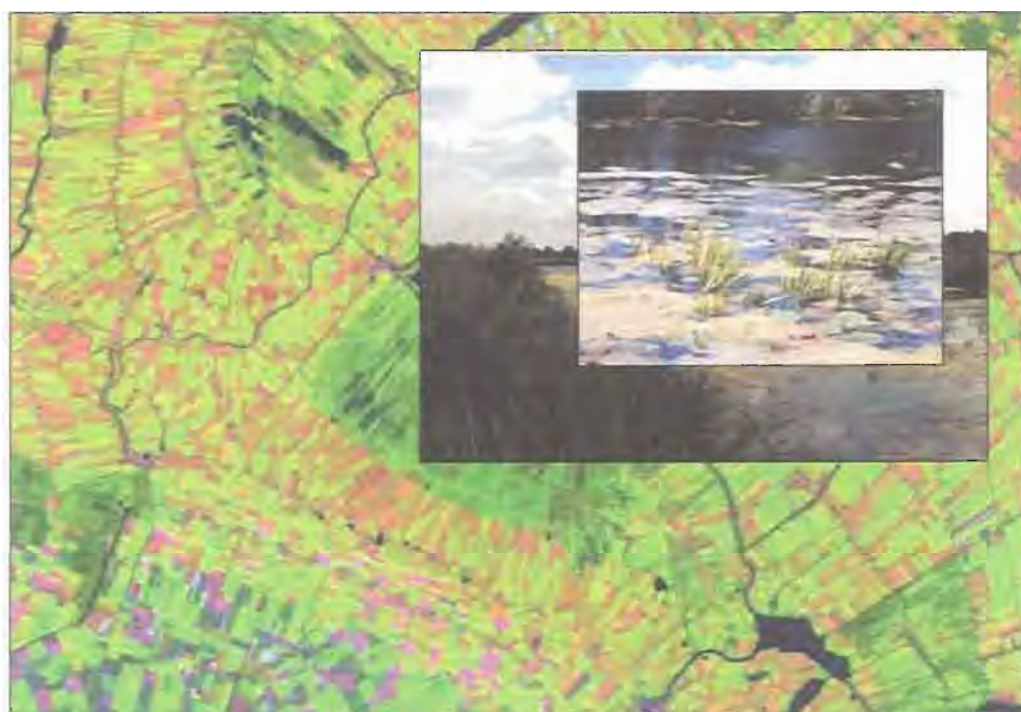
bos+natuur



landbouw, natuurbeheer
en visserij

OBN Preadvies

Laagveenwateren



Leon Lamers
Marcel Klinge
Jos Verhoeven

Colofon

Dit preadvies is opgesteld in opdracht van het Expertisecentrum LNV van het ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Dit rapport kunt u bestellen bij het Expertisecentrum LNV onder vermelding van code 'OBN-17'

Tekstdelen mogen worden overgenomen, mits met bronvermelding.

Auteurs: Leon Lamers, Marcel Klinge, Jos Verhoeven

Tekstbijdragen: Hugo Coops, Ellen van Donk, Gert-Jan van Duinen, Hans Esselink, Jan Roelofs, Chris van Turnhout

Ontwerp omslag: Grafisch Atelier Wageningen, J. de Gruyter

Foto omslag: P. van Galen. Zwarte stern op nest van Krabbescheerresten.

Druk omslag: Van Eck en Oosterink, Kesteren

Reprografie: JB&A Grafische Communicatie, Wateringen

Productie: Expertisecentrum LNV
Bedrijfsvoering / Vormgeving & Presentatie
Bezoekadres: Marijkeweg 24, Wageningen
Postadres: Postbus 24, 6700 AA Wageningen
Telefoon: 0317 - 474 801
Fax: 0317 - 427 561
E-mail: balie@eclnv.agro.nl



Universiteit Utrecht

Witteveen + Bos

water
infrastructuur
milieu
bouw



Katholieke ~~UNIVERSITEIT~~ Nijmegen



Stichting Bargerveen



Ministerie van Verkeer en Waterstaat

Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

RIZA Rijksinstituut voor integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling

Inhoudsopgave

1	Inleiding	5
1.1	Het Overlevingsplan Bos en Natuur	5
1.2	Het Deskundigenteam Laagveenwateren	6
1.3	Een preadvies voor OBN-onderzoek aan laagveenwateren	6
1.4	Leeswijzer	6
2	Classificatie van laagveenwateren	7
2.1	Inleiding en afbakening	7
2.2	Hydrologie	10
2.3	Water- en bodemchemie	12
2.3.1	Indelingen	12
2.3.2	Trofiegraad	12
2.3.3	Saliniteit	13
2.3.4	Dominante anion	15
2.3.5	Alkaliniteit	15
2.4	Typologie en successie	16
2.4.1	Typologie	16
2.4.2	Veevorming en successie	17
3	Natuurwaarden van laagveenwateren	21
3.1	Internationale betekenis	21
3.2	Nationale betekenis	21
3.3	Biodiversiteit en achteruitgang	21
3.3.1	Hogere planten, mossen en kranswieren	21
3.3.2	Fytoplankton	28
3.3.3	Macrofauna	30
3.3.4	Visfauna	34
3.3.5	Broedvogels	38
3.3.6	Overige fauna	44
3.4	Indicator- en doelsoorten voor laagveenwateren	46
3.5	Doelstellingen OBN laagveenwateren met betrekking tot biodiversiteit	46
4	Sleutelfactoren en -processen in laagveenwateren	47
4.1	Inleiding	47
4.2	Hydrologie en biogeochemie	47
4.3	Veevorming en verlandingsuccessie	49
4.4	Trofische relaties	49
4.5	Synthese sleutelfactoren en -processen	56
5	Knelpunten voor het behoud en herstel van laagveenwateren	59
5.1	Problemen in laagveenwateren	59
5.2	'VER'-thema's	59
5.2.1	Vermesting (eutrofiëring)	59
5.2.2	Verdroging	62
5.2.3	Verzuring	64
5.2.4	Verharding (alkalinesering)	64
5.2.5	Verstarring (van het waterpeil)	65
5.2.6	Vergiftiging	66
5.2.7	Verzoeting	67
5.2.8	Versnippering	67
5.3	Overige knelpunten	68
5.3.1	Erfenissen uit het verleden	68
5.3.2	Nauwelijks vorming van nieuw open veenwater	68
5.3.3	Formaat van de wateren	68
5.3.4	Muskusratten	68
5.4	Samenvatting knelpunten	69

6	Gebruikte beheers- en herstelmaatregelen	71
6.1	Beheersdoelen	71
6.2	Inventarisatie van de maatregelen en hun effecten	71
6.2.1	Verdrogingsbestrijding	72
6.2.2	Eutrofiëringsbestrijding	74
6.2.3	Verzuringsbestrijding	79
6.2.4	Bestrijding (effecten van) versnippering	80
6.2.5	Handhaven of creëren gewenst successiestadium	82
6.3	Conclusies met betrekking tot het beheer	85
7	Kennislacunes	87
7.1	Inleiding	87
7.2	Overzicht kennislacunes	87
8	OBN-maatregelen in laagveenwateren	89
8.1	Typen maatregelen binnen OBN	89
8.2	Reguliere maatregelen in laagveenwateren	89
8.3	Proefmaatregelen in laagveenwateren	89
8.4	Experimentele maatregelen in laagveenwateren	90
8.5	Samenvatting OBN-maatregelen in laagveenwateren	90
9	OBN-Onderzoeksmonitoring in laagveenwateren	93
10	OBN-Onderzoek aan laagveenwateren	95
10.1	Plan van aanpak	95
10.2	Uitwerking, planning en kostenraming	95
11	Samenvatting	103
12	Verklarende woordenlijst	105
13	Geciteerde literatuur	117
Bijlagen		133
1.	Adressen Deskundigenteam Laagveenwateren	133
2.	Workshop beheerders ten behoeve van dit preadvies	134
3.	Indicator- en doelsoorten van laagveenwateren	134

1. Inleiding

1.1 Het Overlevingsplan Bos en Natuur

Voor u ligt het preadvies voor onderzoek aan laagveenwateren binnen de regeling Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) van het Ministerie voor Landbouw, Natuurbeheer en Visserij (LNV). Dit rapport is geschreven in opdracht van het Expertisecentrum LNV, met als hoofddoel het omschrijven van benodigd onderzoek voor de bestrijding van de negatieve effecten van verzuring, vermesting (eutrofiëring) en verdroging in Nederlandse laagveenwateren (Beije *et al.*, 1999). De beheers- en inrichtingsmaatregelen die in natuur- en bosgebieden in het kader van OBN genomen worden, zijn geformuleerd als aanvulling op het Brongerichte Beleid en worden daarom aangeduid met Effectgerichte Maatregelen (EGM).

Vanaf 1989 is bij de Directie Natuurbeheer van het Ministerie van Natuurbeheer, Landbouw en Visserij (LNV) de Regeling Effectgerichte Maatregelen in Natuurterreinen (EGM) van kracht. Via deze regeling en via onderdelen uit de Regeling Bijdragen Bos en Landschapsbouw 1991 wordt beoogd de negatieve invloed van vervuilde atmosferische depositie (verzuring en eutrofiëring) op de natuurwaarden van natuur- en bos-terreinen en de vitaliteit van bossen te verminderen, door het treffen van specifieke maatregelen. Deze regeling is succesvol gebleken: natuurwaarden kunnen zich herstellen en een aantal bedreigde planten- en diersoorten herstelden zich of keerden terug (Holtland & Rossenaar, 1998). Vanwege deze positieve ervaringen, terwijl de kwaliteit en kwantiteit van de Nederlandse natuur- en bossterreinen nog verder daalde, werden er in het kader van het Nationaal Milieubeleidsplan 2 (NMP2) extra financiële middelen vrijgemaakt voor dit type maatregelen voor de periode 1995-2010. Dit plan, waarin de intensivering van EGM verder uitgewerkt is, heeft de naam Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) meegekregen.

Het OBN biedt de beheerders van natuurgebieden ondersteuning bij het uitvoeren van EGM. Binnen OBN wordt de verantwoordelijkheid gedeeld door overheid (LNV), terreinbeheer en deskundigenteam. Dit preadvies geeft aan welke kennis er reeds is omtrent EGM in Laagveenwateren, en welke kennishiaten er nog zijn, om te kunnen komen tot een effectief onderzoeksplan met betrekking tot deze systemen.



Figuur 1. Slangewortel (*Calla palustris*). Prent van C. Lindman.

1.2 Het Deskundigenteam Laagveenwateren

Binnen OBN-kennis zijn deskundigenteams werkzaam die ieder een deel van de Nederlandse natuurtypen voor hun rekening nemen. In ieder team is zowel natuuronderzoek als -beheer vertegenwoordigd. In 1999 werd het deskundigenteam Laagveenwateren toegevoegd aan OBN (Hesen & Jansen, 1999). Dit team bestaat uit de volgende personen (hun adressen staan vermeld in bijlage 1):

Harry Hosper	<i>voorzitter</i>	RIZA
Mariken Fellinger	<i>secretaris</i>	EC-Natuurbeheer
Annemiek Boosten	<i>natuurbeheer</i>	Ver. Natuurmonumenten
Hugo Coops	<i>onderzoek; vegetatie, waterbeheer</i>	RIZA
Ellen van Donk	<i>onderzoek; voedselketens, plankton</i>	NIOO
Hans Esselink	<i>onderzoek; fauna</i>	St. Bargerveen / K.U. Nijm.
Jaap Hofstra	<i>waterbeheer</i>	Hghmr. Amstel, Gooi, Vecht
André Jansen	<i>onderzoek; (eco)hydrologie</i>	KIWA
Marcel Klinge	<i>onderzoek; vis, actief biologisch beheer</i>	Witteveen+Bos
Jan Roelofs	<i>onderzoek; waterchemie, vegetatie</i>	Kath. Univ. Nijmegen
Jos Schouwenaars	<i>waterbeheer; hydrologie</i>	Wetterskip Boarn en Klif
Nicko Straathof	<i>natuurbeheer; hydrologie</i>	Ver. Natuurmonumenten
Bert Takman	<i>natuurbeheer</i>	Staatsbosbeheer
Ron van 't Veer	<i>natuurbeheer; vegetatie</i>	St. N.-Hollands Landschap
Jos Verhoeven	<i>onderzoek; nutriënten</i>	Univ. Utrecht

1.3 Een preadvies voor OBN-onderzoek aan laagveenwateren

Binnen OBN wordt al geruime tijd aandacht besteed aan het terrestrische deel van het halfnatuurlijke laagveen in Nederland (OBN - Natte Schraallanden). De aquatische en semi-aquatische componenten van laagvenen vielen tot nog toe buiten het bestek van OBN, hoewel ook deze systemen een belangrijke natuurwaarde kennen en sterk bedreigd worden door eutrofiëring, verdroging en verzuring. Om kennis te maken met betrekking tot het herstel en behoud van deze *wetlands* aan te pakken, is er een Deskundigenteam Laagveenwateren samengesteld, met als eerste opdracht een Preadvies voor OBN-onderzoek aan laagveenwateren te produceren. Het preadvies is gebaseerd op de Verkenningsstudie Laagveenwateren (Hesen & Jansen, 1999) die in opdracht van het toenmalige IKC-Natuurbeheer is geschreven. Dit rapport was een opmaat voor het nieuwe Deskundigenteam Laagveenwateren. Er is voor gekozen om het preadvies te laten schrijven door een consortium bestaande uit de Universiteit Utrecht, de Katholieke Universiteit Nijmegen en het adviesbureau Witteveen en Bos, waarbij Leon Lamers tijdelijk aangesteld is om het rapport te schrijven. Hij is onderzoeker aan de Katholieke Universiteit Nijmegen, met als specialisatie biogeochemie en vegetatie van venen. De begeleiding was in handen van Jos Verhoeven en Marcel Klinge. Voor dit preadvies werden tekstbijdragen geleverd door Hugo Coops, Marcel Klinge, Jos Verhoeven, Ellen van Donk, Jan Roelofs en Hans Esselink, allen lid van het Deskundigenteam Laagveenwateren, en verder door Gert-Jan van Duinen (Stichting Bargerveen) en Chris van Turnhout (Stichting Bargerveen / SOVON Vogelonderzoek Nederland). Tijdens het schrijven regelmatig overleg geweest tussen de samenstellers van het preadvies en het OBN-Deskundigenteam Laagveenwateren, dat de eindverantwoordelijkheid voor zijn rekening neemt.

1.4 Leeswijzer

Het preadvies Laagveenwateren beoogt een overzicht te geven van het gewenste onderzoek binnen OBN met betrekking tot de restauratie van laagveenwateren in Nederland. Hiertoe is het nodig om allereerst uiteen te zetten welke typen laagveenwateren er zijn (hoofdstuk 2) en welke natuurwaarden hieraan worden toegekend (hoofdstuk 3). Vervolgens wordt de huidige kennis over de sleutelprocessen en -factoren in deze systemen samengevat (hoofdstuk 4), die noodzakelijk is om te begrijpen welke knelpunten er bestaan met betrekking tot het beheer en herstel van laagveenwateren (hoofdstuk 5). Voor zover mogelijk zal er een overzicht gemaakt worden van de vroegere en huidige beheers- en herstelmaatregelen en, belangrijker nog, de resultaten die dit opgeleverd heeft (hoofdstuk 6). Hierbij zal ook aandacht besteed worden aan de doelen die beheerders en onderzoekers voor ogen hadden/hebben. De analyses van de knelpunten en de beheersresultaten worden vervolgens benut om kennislacunes te definiëren, waarbij de problematiek thematisch aangepakt wordt (hoofdstuk 7). Hierna zal aangegeven worden welke OBN-maatregelen voor laagveenwateren aangemerkt kunnen worden als regulier, proef- of onderzoeksmaatregelen (hoofdstuk 8) en welke monitoring hierbij noodzakelijk is (hoofdstuk 9). Tenslotte worden de concrete plannen gepresenteerd om de geconstateerde lacunes op te vullen ('te laten verlanden') binnen OBN, middels de formulering van een onderzoeksplan voor het herstel van laagveenwateren (hoofdstuk 10).

2. Classificatie van laagveenwateren

2.1 Inleiding en afbakening

Laagvenen zijn veenvormende, natte systemen die voor het grootste deel, en tot in de toplaag, gevoed worden door mineraalrijk grond- en/of oppervlaktewater (tellurisch water; minerotrofie). Hiermee verschillen ze van hoogvenen, die in de toplaag voor het belangrijkste deel door regen gevoed worden (ombrotrofie). Bij hoogvenen is er in de toplaag niet of nauwelijks (meer) sprake van aanrijking met mineralen als calcium en magnesium. Het aanbod aan voedingsstoffen kan sterk variëren in laagvenen, en is niet per definitie hoger dan in hoogvenen. Het verschil tussen beide veentypen ligt alleen in de mate van basenaanrijking, wat ook door de vegetatie en (voor een groot deel ook) de faunasamenstelling geïndiceerd wordt.

Onder laagveenwateren worden in dit preadvies die wateren en verlandingsvegetaties verstaan die in een laagveengebied liggen, door een veenbodem (of venige bodem) gekenmerkt worden en zowel een natuurlijke als een antropogene oorsprong kunnen hebben. Het betreft hier zowel de aquatische als semi-aquatische levensgemeenschappen van halfnatuurlijk laagveen.

De meeste overgebleven laagvenen in Nederland zijn restanten van de holocene stroomvlakte, ooit bedekt met uitgestrekte venen (Pons, 1992). Er kwam een scala aan successiestadia voor, van open water gedomineerd door waterplanten en helofyten tot kraggevenen en broekbossen. In gebieden waar het water minder minerotroof was, zoals in de contactzones met hogergelegen pleistocene delen, waren verscheidene overgangstypen van laag- naar hoogveen aanwezig. Op locaties in de stroomvlakte waar de veenstapeling boven het waterpeil uitrees en het tellurische water (gebufferd grond- en/of oppervlaktewater) de toplaag niet meer kon bereiken, ontwikkelden zich vanuit de laagveenvegetaties hoogveenmoerassen (Polak, 1929). Na 800 AD werd de invloed van de mens op het landschap steeds groter. Venen gelegen achter de duinen werden ontwaerd en ontgonnen. Als gevolg hiervan vond inklinking plaats, waarbij het maaiveld vaak enkele meters daalde. Tussen 800 en 1250 AD (Schultz, 1992; Pons, 1992; Van de Ven, 1994), en mogelijk alleen tot 1000 AD (Van 't Veer *et al.*, 2000), werden veel van deze (hoog)venen echter overstroomd door het rijzende zeewater in combinatie met de inklinking en oxidatie als gevolg van ontginningen. De meeste Nederlandse laagvenen, inclusief de meren, hebben zich ontwikkeld in deze gedegenereerde, zogenaamde 'verdrongen' hoogvenen (Van 't Veer *et al.*, 2000). Door de landverzakking werd drainage echter steeds moeilijker. Pas met de uitvinding van de windmolen, aan het begin van de vijftiende eeuw, kon men dit probleem aanpakken.

In gebieden die door de zee beïnvloed bleven, zoals in Noordwest-Nederland, waren venen ontstaan onder brakke omstandigheden. In veel pleistocene gebieden hadden zich kleinere laagvenen gevormd door toevoer van minerotroof water afkomstig van hogergelegen plateaus, of door overstroming of infiltratie van rivierwater. Ook in afgesloten rivierarmen (strangen en wielen), zoals in oude Maasmeanders, ontwikkelden zich laagvenen. Tegenwoordig zijn er nog maar fragmenten van de oorspronkelijke venen over, verspreid over Nederland.

De periode tussen 1600 en 1850 was erg dynamisch. Er werden talloze nieuwe wateren gecreëerd door veenwinning, maar tegelijkertijd ook vele wateren ingepolderd. Eeuwenlang was veen de belangrijkste brandstof (Schultz, 1992; Van der Ven, 1994). Het veen werd op twee manieren gewonnen: middels droge en middels natte vervening. Bij droge vervening werd het veen boven de grondwaterspiegel verzameld. Deze wijze werd in Overijssel, Friesland en Groningen toegepast. Bij natte vervening werd veen uit het water gedregd en in een schuit of op de legakker gedeponerd (Fig. 2). Na drogen op de legakker werd het veen in blokken gesneden en afgevoerd. Deze wijze werd vooral in Holland en Utrecht toegepast, maar kwam na 1750 ook in andere laagveenprovincies voor.

Vrijwel alle officiële laagveenreservaten bevinden zich in het holocene deel van ons land en zijn tussen 200 en 600 ha groot. Een klein aantal, waaronder De Wieden, de Weerribben en Alde Feanen, is groter (1300-4500 ha). Verder zijn er zowel in het holocene als in het pleistocene deel vele kleine laagvenen, over het algemeen slechts enkele tot tientallen hectaren groot. Door het wegslaan van legakkers en door overige veenafslag kent Nederland bovendien vele grote laagveenplassen in grootte variërend van enkele hectaren tot meer dan honderd hectaren, zoals de Friese Meren, Loosdrechtse Plassen, Ankeveensche Plassen, meren in de Wieden en De Botshol. Het Naardermeer is ontstaan doordat de Zuiderzee via de monding van de Vecht grote delen van het veen afsloeg (Hessels, 1995).

Het karakter van het Nederlandse laagveenlandschap is in hoge mate bepaald door de wijze van vervening, waarbij een patroon van petgaten (trekgaten) en legakkers (ribben) ontstaan is (Fig. 2). Als uitvalsbasis voor ontginning en vervening werden vaak riviertjes en stroompjes in het gebied gekozen. Daarnaast werden ook

weteringen gegraven om de veengebieden te ontsluiten (Hendriks, 1998). Aanvankelijk lag nieuw ontgonnen veen hoog genoeg voor akkerbouw. Door oxidatie en inklinking daalde het maaiveld echter snel, waardoor de percelen steeds vochtiger werden en alleen nog maar geschikt bevonden werden als weiland of hooiland. Voor akkers moesten dus steeds verder afgelegen percelen gekozen worden, die door ontginning vrijgekomen waren. Soms werd de afstand tot de nederzetting op deze manier zo groot, dat men zich gedwongen zag te verhuizen. Door de natuurlijke omstandigheden of bestuurlijke grenzen zijn vaak zeer gevarieerde patronen van ontginningen, verveningen en nederzettingen ontstaan. De Ronde Venen ten zuiden van Amsterdam gingen bijvoorbeeld uit van een cirkelvormig veen, begrensd door veenstroompjes. Hierin ontstond een stervormige verkaveling vanuit het middelpunt (Hendriks, 1998).

Doordat veel legakkers in laagvenen te smal waren en verwoest werden door stormen, ontstonden grote ondiepe laagveenplassen of wieden, die vaak een bedreiging gingen vormen voor de nederzettingen. Het Haarlemmermeer, deels ontstaan door vervening maar voornamelijk door afslag van onvergraven veen, is hiervan het meest beruchte voorbeeld (Hendriks, 1998). Op andere locaties groeiden legakkers juist aaneen door verlanding, vuilstort en aanleg van dammen (Van 't Veer *et al.*, 2000).

De grote meerderheid van de huidige laagveenwateren bestaat uit sterk door de mens beïnvloede, veelal afgegraven of uitgebaggerde plassen en sloten. De hydrologie kenmerkt zich door de menging van water vanuit verschillende bronnen, namelijk regen, grond- en/of oppervlaktewater. Laagveensystemen in gebieden grenzend aan hogere zandgronden werden (worden) veelal gevoed door kwel van grondwater. Systemen die niet in kwelgebieden liggen, worden gevoed door oppervlaktewater dat direct of indirect afkomstig is van beken, rivieren of kanalen. De waterkwaliteit is afhankelijk van de kwantitatieve verhouding tussen de verschillende bronnen en de waterkwaliteit van het instromende water.

Veel van de oorspronkelijke verveningen zijn verland (en vaak ook vervuigd), waarbij de huidige vegetatie sterk afhankelijk is van het gevoerde beheer, met name van het water- en maaibeheer (Van Wirdum, 1991; Den Held *et al.*, 1992; Van Wirdum *et al.*, 1992; Grootjans & Van Diggelen, 1995; Wheeler & Shaw, 1995). Het typisch Nederlandse laagveenlandschap, een halfnatuurlijk landschap (Westhoff *et al.*, 1970) gecreëerd door mensen, omvat veel soortenrijke plantengemeenschappen en faunagroepen (Vermeer & Joosten, 1992). In een achtergronddocument bij het Handboek Natuurdoeltypen in Nederland (Higler, 2000) worden laagveenwateren ingedeeld op grond van hun grootte, zoet- of brakwaterkarakter en nutriëntenstatus (Tabel 1).

Tabel 1. Overzicht van de typen wateren zoals onderscheiden in het deelrapport Laagveenwateren van het Handboek Natuurdoeltypen in Nederland. De brakke laagveenplassen worden in deelrapport 'brakke binnenwateren' behandeld (zie Higler, 2000).

deelrapport	watertype
laagveenwateren	zure oligotrofe laagveenslootjes oligo- tot mesotrofe laagveensloten meso- tot eutrofe laagveensloten brakke laagveensloten vaarten en laagveenkanalen mesotrofe petgaten eutrofe petgaten mesotrofe plasjes eutrofe plasjes mesotrofe plassen en meren eutrofe plassen en meren
brakke binnenwateren	licht brakke laagveenplassen

Het onderzoek binnen OBN-Laagveenwateren richt zich op de successiestadia van de verlanding van laagveenwateren, van laagveenvegetaties van ondergedoken waterplanten tot kraggenvegetaties. Latere vegetatietypen zijn al ondergebracht bij het Deskundigenteam Natte Schraallanden (Jansen *et al.*, 1997) en (voor de broekbossen) het Deskundigenteam Natte Bossen (Poels *et al.*, 2000). De onderzoeksplanning voor laagveenwateren zal dan ook duidelijk afgestemd worden met het onderzoek begeleid door deze deskundigenteams. Aangezien er sprake is van een gradiënt van laagveenwateren naar deze ecotopen, is enige overlap uiteraard onvermijdelijk en ook zeer wenselijk. Dit zal met name met betrekking tot de fauna gelden, die zich veelal weinig aantrekt van de afbakening die wij graag wensen. Voor broekbossen zij vermeld dat deze als uitgangssituatie voor de omvorming naar open water wel binnen het bestek van het Deskundigenteam

Laagveenwateren vallen, maar als doeltype niet. De successie richting hoogveenvegetaties op laagveenkraggen wordt gedeeltelijk in het Preadvies Hoogvenen behandeld (Schouwenaars *et al.*, 1997), maar de successie naar Veenmosrietland en Moerasheide behoort logischerwijs tot dit preadvies.



Figuur 2. Schoolprent 'Een laagveengebied in Friesland', waarop natte verving middels langgerekte petgaten afgebeeld staat. Op de voorgrond rechts ligt het veen te drogen op de legakker, waarna het (links) gestapeld wordt. De smalle rij helofyten in het midden van de petgaten geeft aan dat er vanaf de kanten verveend is.

In navolging van het OBN-Preadvies Hoogvenen (Schouwenaars *et al.*, 1997) wordt erop gewezen dat onderzoek naar het herstel en behoud van laagveenwateren op verschillende schaalniveau's plaats dient te hebben:

1. **Standplaatsniveau:** soorten en gemeenschappen ('micro-niveau'). Vereiste abiotische en biotische voorwaarden voor het voorkomen van afzonderlijke laagveensoorten en van laagveengemeenschappen. Hoewel standplaats een botanische term is, wordt hiermee ook naar niet-sessiele organismen verwezen (plankton, fauna).
2. **Systeemniveau:** veenvormend laagveen ('meso-niveau'). Vereiste karakteristieken voor het voorkomen van een veenvormend laagveenecosysteem waarin successie van gemeenschappen optreedt. Het vóórkomen van karakteristieke laagveensoorten vormt geen garantie dat er ook herstel op dit niveau plaatsvindt.
3. **Landschapsniveau:** laagveenlandschap ('macro-niveau'). Vereiste landschapsecologische voorwaarden voor het goed functioneren van een laagveen in relatie tot zijn omgeving. Met name van belang in relatie tot hydrologische, hydrochemische en geomorfologische processen, en met betrekking tot dat deel van de fauna waarvoor het laagveen slechts een gedeelte van het biotoop vormt (Beije *et al.*, 1999).

Aangezien de termen micro, meso en macro nogal eens tot verwarring leiden, wordt in dit preadvies gekozen voor de bekendere termen standplaats, systeem en landschap. Het is duidelijk dat de herstelmaatregelen gaande van standplaats- naar landschapsniveau over het algemeen steeds uitgebreider, complexer en duurder worden, en daarmee ook moeilijker te verwezenlijken zijn. Dit geldt met name doordat op het hoogste niveau ook andere belangen dan natuurbehoud en -herstel, en met name het agrarisch waterbeheer, een prominente rol spelen. Hoewel OBN-maatregelen niet op landschapsniveau genomen worden, is het van wezenlijk belang om deze ingrepen toch altijd te plaatsen binnen het grotere, landschapsecologische en -hydrologische, kader.

2.2 Hydrologie

Laagvenen ontwikkelen zich in lage delen van het landschap, waar continu sprake is van waterverzadiging. Karakteristiek voor laagvenen is de aanvoer van mineraalrijk oppervlakte- of grondwater (tellurisch* water), dat in semi-terrestrische situaties tot in de toplaag doordringt (Ingram, 1983; Wheeler & Proctor, 2000). Hiermee worden bicarbonaat en de zuurbufferende kationen (met name calcium en magnesium) beschikbaar in de wortelzone van planten. Oppervlaktewateren in laagvenen bevatten matig tot sterk gebufferd water. Op grond van hun landschapshydrologie kunnen laagveenwateren onderverdeeld worden in:

1. Laagvenen voornamelijk gevoed door zoet oppervlaktewater;
2. Laagvenen voornamelijk gevoed door zoet grondwater;
3. Laagvenen gevoed door zowel zoet grond- als zoet oppervlaktewater;
4. Laagvenen gevoed door brak grond- of boezemwater.

Daarnaast vormt atmosferische depositie voor alle typen een belangrijke bron van water (gemiddeld voor Nederland ongeveer 800 mm jaar⁻¹), en een meer bescheiden bron van nutriënten en overige stoffen. Over de rol van kwel als bron van zuurbufferende water in verschillende laagvenen is nogal eens gediscussieerd (zie bijvoorbeeld Van Wirdum, 1991). Een deel van de verwarring is terug te voeren op het ruime gebruik van de term kwel, waarmee per definitie het uittreden van grondwater onder invloed van grotere stijghoogten buiten het gebied (een landschappelijk hoger gelegen gebied) aangeduid wordt. Meestal leidt dit tot een matige tot grote opwaartse verticale stroming. In veel (huidige) laagvenen kan echter sprake zijn van aanzienlijke oppervlakkige toestroom van grondwater, waardoor de stijghoogte geen goede maat is voor het doen van uitspraken over mogelijke grondwatervoeding. Grondwatervoeding in de vorm van kwel komt in Nederland vrijwel niet meer voor, behalve op beperkte schaal in de Weerribben, op de westflank van de Utrechtse heuvelrug en zeer lokaal ook op andere locaties in Nederland. Grondwatervoeding in de vorm van door het veen afstromend oppervlakkig grondwater kan echter wel een belangrijke bijdrage leveren.

Belangrijker is dat niet zozeer de richting, als wel de samenstelling van het water bepalend is voor de vegetatie is. In veel (huidige) laagvenen duiden de zogenaamde kwelindicatoren dan ook niet zozeer op kwel, maar op een verhoogde aanvoer van kalkrijk grond- of oppervlaktewater (Van Wirdum, 1991; Boeye & Verheyen, 1994). Aan de hand van de macro-ionensamenstelling, het EGV (elektrische-geleidingsvermogen) of de ionenratio is over het algemeen niet te zeggen of het tellurische water aangevoerd is via grond- of oppervlaktewater. Echter, ook wanneer er sprake is van dezelfde macro-ionensamenstelling, dan nog kan grondwater op belangrijke punten afwijken in chemische samenstelling. Anaëroob grondwater verschilt over het algemeen duidelijk van oppervlaktewater doordat het hoge concentraties aan opgelost ijzer (en andere metalen) bevat. Bij contact met de lucht oxideert ijzer en slaat het neer als ijzer(hydr)oxiden, waardoor oppervlaktewater (vrijwel) altijd arm aan ijzer is. Dit gegeven is belangrijk, aangezien ijzer een van de sleutelvariabelen is in het functioneren van laagvenen (zie 4.2). Bovendien ontwijkt kooldioxide naar de atmosfeer, waardoor de pH stijgt. Dit is een mooi voorbeeld van landschapshydrologische processen (grondwater- versus oppervlaktewateraanvoer) die op systeem- en standplaatsniveau een belangrijk effect hebben.

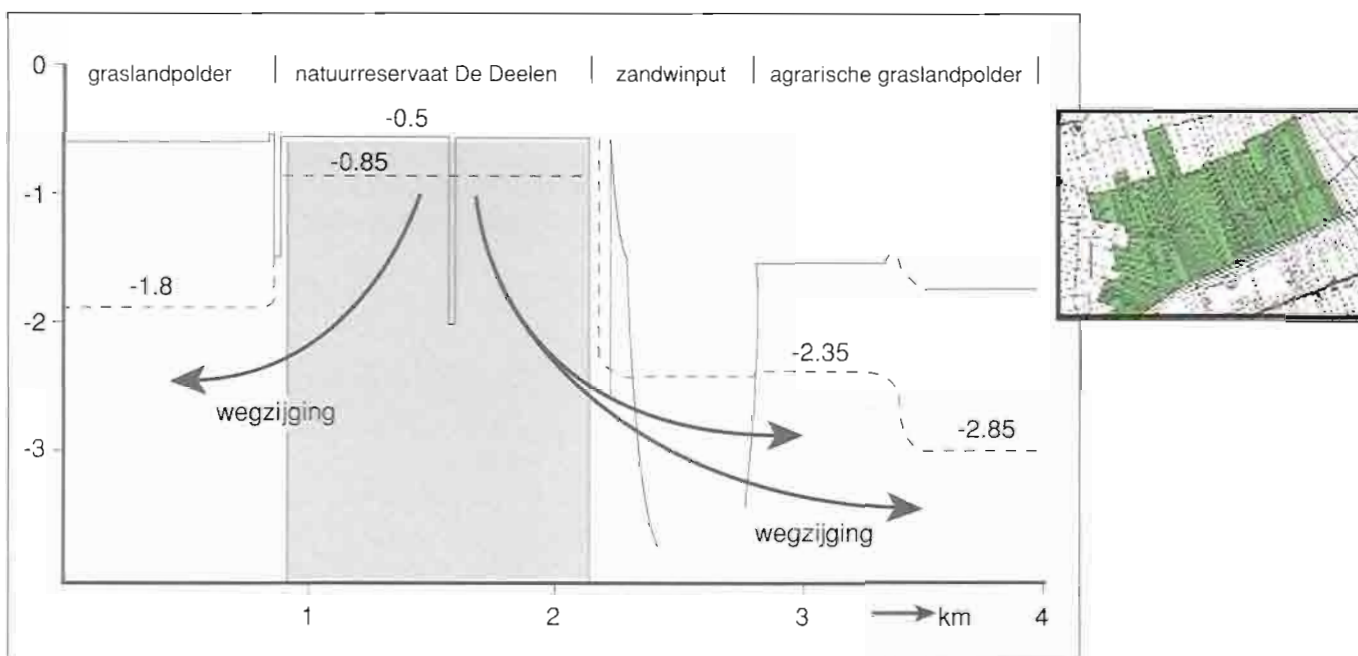
Er zijn echter ook fysische verschillen tussen grond- en oppervlaktewater. Bij grondwateraanvoer percoleert het water door het bodemveen, waardoor er in deze laagvenen meer contact is dan bij aanvoer van oppervlaktewater. Hiermee worden ook biogeochemische processen in het veen beïnvloed. Ten tweede bestaat er een temperatuurverschil; de temperatuur van grondwater is stabiel en ligt 's zomers lager, en 's winters hoger dan die van het oppervlaktewater. De snelheid van biogeochemische processen, met name van microbiële, is sterk afhankelijk van de temperatuur.

Ontwateringen ten gevolge van de landwinningen hebben de hydrologie van vrijwel alle laagvenen sterk veranderd. In De Weerribben daalde het grondwaterpeil in de zandondergrond op een aantal plaatsen met ongeveer een meter tussen 1935 en 1944 ten gevolge van het leegpompen van de Noordoostpolder, en vervolgens met nog eens een halve meter tot 1975 door het droogmalen van verschillende andere polders en de

* Achterin het rapport is een verklarende woordenlijst opgenomen, waarin ook deze term opgenomen is.

verlaging van het waterpeil (Van Wirdum, 1991). Er was in deze periode geen afname in de hoeveelheid regen die mee zou kunnen spelen. De gevolgen hiervan voor de grondwaterstand in het veen waren afhankelijk van de afstand tot de Zuiderzeedijk; hoe dichterbij, des te verder de daling.

Door de daling van het grondwater in de omgeving en de inklinking van landbouwgebieden is in de twintigste eeuw in laagveengebieden de wegzijging (sterk) toegenomen. Dit betekent dat in gebieden geleidelijk wegzijging ontstond of deze sterk toenam. In gebieden met grondwateraanvoer (o.a. kwel) werd de grondwaterstroming veelal omgekeerd. Dit had grote gevolgen voor de waterbalans en de waterkwaliteit. De Alde Feanen, met een waterpeil gelijk aan de Friese boezem (-0.52 m NAP), is een voorbeeld van zo'n laagveengebied dat inmiddels een wegzijgingsgebied geworden is (Schouwenaars, 2000). Het wordt omgeven door dieper liggende (kwel-)polders met waterpeilen tussen -1 en -2 m NAP. Gezien de ligging van dit veen aan de rand van het Drents plateau is het aannemelijk dat er vroeger wel sprake is geweest van grondwatervoeding. Figuur 3 geeft de sterke wegzijging weer die in het laagveengebied De Deelen optreedt, geschat op 0.1 tot 0.6 mm dag⁻¹ (gegevens Wetterskip Fryslân).



Figuur 3. Dwarsdoorsnede door De Deelen met maaiveldhoogten en (grond)waterpeilen. Deze raai (zie inzet) laat een sterke wegzijging zien vanuit het huidige natuurgebied naar de omliggende polders en de zandwinplas. Keileem komt in wisselende dikte voor en ontbreekt plaatselijk. Gegevens Wetterskip Fryslân.

In laagveenwateren die vroeger beïnvloed werden door brak grond- of oppervlaktewater, zoals in Nieuwkoop, IJperveld en in delen van De Weerribben, trad geleidelijk ontzilting op door de vorming van het zoete IJsselmeer (na afsluiting in 1930) en gewijzigd boezembeheer. In Nieuwkoop was de brakke component afkomstig uit de boezem, die op haar beurt brak uitslagwater uit de polder Groot Mijdrecht ontving. De Wieden en de Weerribben ontleenden hun brakke karakter aan inbraken vanuit de Zuiderzee.

Door de (toegenomen) wegzijging ging oppervlaktewater een steeds belangrijkere rol spelen in de watervoorziening van laagvenen. Met name de invloed van de belangrijkste (al dan niet indirecte) waterbron in het groeiseizoen, de Rijn, is erg groot in laagveen-Nederland. Op vrijwel alle locaties waar laagveenwateren voorkomen, wordt het waterpeil sterk gemanipuleerd. Hierdoor is de peilfluctuatie meestal zeer beperkt, en het zomerpeil vaak hoger dan het winterpeil (zie 5.2.5). De situatie in de Nederlands laagveenwateren verschilt hierdoor sterk van meer natuurlijke laagveenwateren in het buitenland, zoals laagveenwateren in de uiterwaarden van rivieren en kalkmoerassen.

Op systeemsschaal (laagveen) is voor de hydrologie met name de infiltratie van gebufferd grond- en/of oppervlaktewater in de bovenlaag van het veen (zoals in trilvenen) van belang. In venen waarin overstroming optreedt, vroeger een belangrijk fenomeen in veel Nederlandse laagvenen, is de mate van inzijging van het gebufferde oppervlaktewater bepalend voor de invloed van dit water. In combinatie met de bodem- en waterchemie bepaalt de lokale hydrologie het al dan niet voorkomen van de verschillende laagveengemeenschappen.

Op standplaatsniveau wordt de hydrologie bepaald door de watertoevoer naar de rhizosfeer, wegzijging en evapotranspiratie (verdamping via planten en bodem). Opvallend genoeg bleken drie totaal verschillende laagveenvegetatietypen bij lysimeteronderzoek een grote overeenkomst in evapotranspiratie te vertonen (Beltman & Koerselman, 1988). Het ging hierbij om een vegetatie gedomineerd door kleine zeggen als Ronde zegge (*Carex diandra*), een vegetatie met Moeraszegge (*Carex acutiformis*), Riet (*Phragmites australis*) en Veenmos (*Sphagnum sp.*), en een vegetatie van Grote lisdodde (*Typha latifolia*), Melkeppe (*Peucedanum palustre*) en Moerasvaren (*Thelypteris palustris*). De gewasfactor (verdamping ten opzichte van open water, Penman-verdamping) lag bij dit onderzoek op 0.75-0.8. Op grond van de literatuur lijkt een gewasfactor van 0.8 voor korte laagveenmoerasvegetaties (met name zeggevegetaties) voor Nederland in het groeiseizoen inderdaad een redelijke waarde (Spieksma, 1995; Spieksma *et al.* 1996). Het lijkt er echter op dat de verdamping afneemt wanneer open water dichtgroeit met een vegetatiedek. In het algemeen kan gesteld worden dat in homogene vegetaties straling de belangrijkste invloed heeft op de verdamping, terwijl in heterogene vegetaties de structuur het belangrijkste is vanwege de invloed op de wind (J. Schouwenaars, pers. comm.). In lintvormige moerassen, met name bij lagere vegetatie, stimuleert advection door windwerking de verdamping sterker dan in uitgestrekte moerassen. Er zijn echter ook verschillende literatuurbronnen die een gewasfactor hoger dan 1 melden (Spieksma, 1995). Een deel van de verschillen in resultaten kan verklaard worden door verschillen in meetmethoden.

2.3 Water- en bodemchemie

2.3.1 Indelingen

De waterkwaliteit in laagveenwateren kan, met het oog op het al dan niet voorkomen van verschillende laagveengemeenschappen, ingedeeld worden op grond van de trofiegraad, de saliniteit, het dominante anion en de alkaliniteit.

2.3.2 Trofiegraad

Voor de trofiegraad in laagveenwateren wordt de volgende indeling aangehouden (Roelofs & Bloemendaal, 1988):

Matig voedselrijk (mesotroof):

Fosfor (P) is limiterend; de gemiddelde concentratie van ortho-fosfaat in de waterlaag ligt tussen 0.6 en 2.0 $\mu\text{mol L}^{-1}$ ($0.02 < \text{PO}_4^{3-}\text{-P} < 0.06 \text{ mg L}^{-1}$)*, terwijl nitraat plus ammonium (anorganisch stikstof) niet limiterend is ($> 10 \mu\text{mol L}^{-1}$; $> 0.14 \text{ mg N L}^{-1}$) evenals anorganisch koolstof (C) ($> 100 \mu\text{mol L}^{-1}$). De soorten die in dit type water voorkomen, benutten de waterlaag optimaal. Voorbeeld: Ongelijkbladig fonteinkruid (*Potamogeton gramineus*).

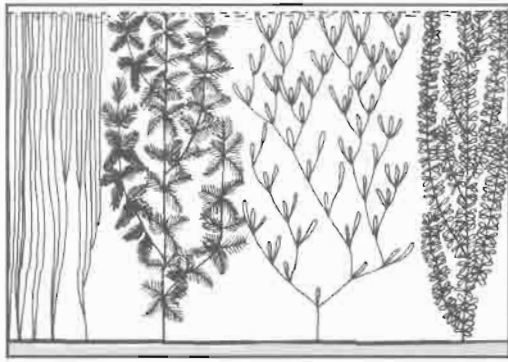
Matig voedselrijke systemen met voedselrijke bodem (mesotroof/eutroof):

P is limiterend; de waterlaag heeft dezelfde karakteristieken als bij voedselarm water. Het P-aanbod in de bodem is echter beduidend hoger ($> 20 \mu\text{mol P gDW}^{-1}$). Snelgroeiende soorten als Brede waterpest (*Elodea canadensis*) en Teer vederkruid (*Myriophyllum alterniflorum*), die met een verticale groei-strategie snel de gehele waterkolom vullen, gaan domineren (Fig. 4). Voorbeelden: Teer vederkruid, Spits fonteinkruid (*Potamogeton acutifolius*), Paarbladig fonteinkruid (*Groenlandia densa*), Brede waterpest.

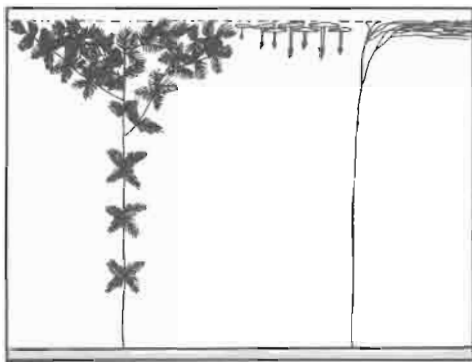
Voedselrijk (eutroof):

P en/of licht is (zijn) limiterend; de gemiddelde concentratie van fosfaat in de waterlaag ligt hoger dan 4.0 $\mu\text{mol L}^{-1}$ ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P} > 0.12 \text{ mg L}^{-1}$), terwijl anorganisch stikstof en anorganisch C niet limiterend zijn. Bij een toename van de fosfaatbeschikbaarheid in de waterlaag verschuift de groei-strategie naar horizontaal, waarmee de wortelende waterplanten meer licht kunnen invangen in het over het algemeen door plankton troebele water. Bovendien neemt het aandeel niet-wortelende waterplanten sterk toe (Fig. 5). Licht neemt de plaats van fosfaat over als belangrijkste groei-beperkende factor (Roelofs & Bloemendaal, 1988). Door deze processen speelt de fosfaatbeschikbaarheid in de bodem nog maar een marginale rol. Voorbeelden: Schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*), Groot hoornblad (*Ceratophyllum demersum*), Zannichellia (*Zannichellia palustris*), Veelwortelig kroos (*Spirodela polyrrhiza*), Groot nimfkruid (*Najas marina*).

* PO_4 : ortho-fosfaat waarvan de concentratie is uitgedrukt als mg P l^{-1} . Vaak wordt bij waterkwaliteitsgegevens nagelaten om aan te geven of er met P dan wel PO_4 gerekend is. Dit scheelt echter een factor drie en is derhalve erg relevant. Aangezien reeds begin jaren zeventig van de vorige eeuw internationaal afgesproken is om concentraties in $(\mu)\text{mol L}^{-1}$ uit te drukken (waarbij dit soort problemen zich niet voordoen en ion-concentraties direct met elkaar vergelijkbaar zijn), wordt deze methode hier aangehouden (als eerste waarde).



Figuur 4. Schematische weergave van de typische verticale groeistrategie van een aantal plantensoorten in matig voedselrijk water met een relatief voedselrijke bodem. Naaldwaterbies, Teer vederkruid, Ongelijkbladig fonteinkruid, Brede waterpest. Uit: Roelofs & Bloemendaal (1988).



Figuur 5. Schematische weergave van een typische horizontale groeistrategie van een aantal plantensoorten in voedselrijk water. Aarvederkruid, Kroos, Schedefonteinkruid. Uit: Roelofs & Bloemendaal (1988).

Zeer voedselrijk (hypertroof):

P is niet langer limiterend; de gemiddelde concentratie aan fosfaat in de waterlaag ligt hoger dan $10 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P} > 0.3 \text{ mg L}^{-1}$), terwijl koolstof niet limiterend is. Zeer weinig soorten; alleen Lemniden en algen (vaak cyanobacteriën); een soort als Grote kroosvaren (*Azolla filiculoides*) heeft competitief voordeel over andere hogere planten doordat deze in staat is om stikstof uit de lucht te fixeren onder de nu optredende stikstofbeperking. Voorbeelden: Bultkroos (*Lemna gibba*), Grote kroosvaren.

2.3.3 Saliniteit

De saliniteit wordt bepaald door de totale concentratie aan opgeloste stoffen (elektrolyten- of concentratie van opgeloste zouten) in het water. Een groot aantal plantensoorten is niet bestand tegen een hoge saliniteit; andere soorten komen juist wel voor in elektrolytrijk water (Bloemendaal et al., 1988; Tabel 2).

Tabel 2. Saliniteitsklassen voor oppervlaktewateren met enkele voorbeelden van plantensoorten per klasse (naar Bloemendaal et al., 1988).

Saliniteit			Voorbeelden van plantensoorten
<2	mmol l ⁻¹	zoet, zeer ionenarm	Veenmossen, Klein blaasjeskruid
2-4	mmol l ⁻¹	zoet, ionenarm	Haaaksterrenkroos, Kleinste egelskop, Duizendknoopfonteinkruid
4-9	mmol l ⁻¹	zoet, matig ionenrijk	Plat-, Spits-, Stomp fonteinkruid, gelboterbloem, Breekbaar kransblad, Brede waterpest, Watervorkje
9-15	mmol l ⁻¹	zoet, ionenrijk	Haarfonteinkruid, Veelwortelig kroos, Grof hoornblad, Gewoon kransblad
>15	mmol l ⁻¹	brak, zeer ionenrijk	Fijn hoornblad, Grote kroosvaren, Aarvederkruid, Zannichellia, Darmwieren

Tabel 3. Indeling van watertypen op basis van de chlorideconcentratie volgens het systeem internationale systeem overeengekomen in Venetië (Den Hartog, 1974).

type		mmol Cl ⁻ L ⁻¹	g Cl ⁻ L ⁻¹ (‰ Cl ⁻)
zoet	(limnisch)	< 8.5	< 0.3
zwak brak	(oligohalien)	8.5 - 85	0.3 - 3
brak	(mesohalien)	85 - 280	3 - 10
sterk brak	(polyhalien)	280 - 465	10 - 16.5
zout	(euhalien)	465 - 620	16.5 - 22
zeer zout	(Hyperhalien)	> 620	> 22

De saliniteitscategorieën geven aan waar de optima van bepaalde soorten liggen. Het is dus goed mogelijk dat een bepaalde soort bij een lagere of hogere saliniteit wordt aangetroffen.

Bij brak of zout water wordt meestal de chlorideconcentratie (chloriniteit) gebruikt, aangezien chloride hier veruit het meest dominante anion is, en eenvoudiger te meten dan de totale zoutconcentratie (Tabel 3). De grens tussen zoet- en brakwater ligt rond 0.3 g Cl⁻ L⁻¹; brakwateren bevinden zich in het zwak-brakke (oligohaliene) bereik (0.3-3 g Cl⁻ L⁻¹).

Tabel 4. EGV-klassen voor oppervlaktewateren (naar Olsen 1950ab).

< 100	µS cm ⁻¹	zoet, elektrolytarm	geen invloed van kalkrijk grond- en/of oppervlaktewater
100-250	µS cm ⁻¹	zoet, matig elektrolytrijk	lichte invloed van kalkrijk grond- en/of oppervlaktewater
250-1000	µS cm ⁻¹	zoet, elektrolytrijk	invloed van kalkrijk grond- en/of oppervlaktewater
> 1000	µS cm ⁻¹	(zwak) brak, zeer elektrolytrijk	invloed van (kalkrijk) brak grond- en/of oppervlaktewater

Als eenvoudig te bepalen maat voor de saliniteit wordt vaak het elektrische-geleidingsvermogen (EGV, in $\mu\text{S cm}^{-1}$) genomen. Aan de hand van deze variabele kan een viertal, voor waterplanten relevante, categorieën aangegeven worden (Olsen, 1950ab; Tabel 4), dat aangeeft of er al dan niet sprake is van invloed van tel-lurisch zoet of barak water.

Het EGV en de saliniteit geven echter alleen aan hoe hoog de totale concentratie is en zeggen niets over de concentraties van afzonderlijke elektrolyten. Dit geldt in het bijzonder voor ionen die in verhouding tot de macro-ionen slechts in lage concentraties voorkomen, zoals de belangrijke nutriënten fosfaat, ammonium en nitraat. Het EGV kan en mag dan ook *nooit* zonder meer gebruikt worden om uitspraken te doen over de trofiegraad in laagveenwateren (bijv. mesotroof versus eutroof) of andere systemen.

2.3.4 Dominante anion

Voor het voorkomen van waterplanten zijn niet alleen de absolute concentraties van de drie belangrijkste anionen belangrijk, maar ook de relatieve concentraties. Veel waterplanten vertonen een optimum in wateren waarin één of twee van de anionen (bi)carbonaat, sulfaat en chloride domineren. Zannichellia, Grof hoornblad en Aarvederkruid (*Myriophyllum spicatum*) gedijen bijvoorbeeld goed in chloride-gedomineerde wateren, terwijl Drijvende waterweegbree (*Luronium natans*), Egelboterbloem (*Ranunculus flammula*) en Mannagras (*Glyceria fluitans*) wateren prefereren die door sulfaat gedomineerd worden. Brede waterpest en Schedefonteinkruid komen bij voorkeur voor in wateren van het bicarbonaat-type.

(Bi)carbonaat

(Bi)carbonaat is de belangrijkste component van het zuurbufferend vermogen (alkaliniteit) van oppervlaktewater (zie 2.3.5). Daarnaast vormt dit ion een bron van anorganisch koolstof voor submerse planten in hard water, waar kooldioxide in het water schaars is. Door deze twee factoren is de (relatieve) concentratie van bicarbonaat een van de belangrijkste verklarende factoren voor de verspreiding van waterplanten (Bloemendaal et al., 1988). Aangezien de (bi)carbonaatconcentratie in oppervlaktewater sterk correleert met de calcium(Ca)concentratie en chloride (Cl) vrijwel inert is, wordt ook wel de ionenratio (IR) gebruikt als maat voor de bijdrage van (bi)carbonaat: $IR = 100 \times [\text{Ca}] / ([\text{Ca}] + 2 \times [\text{Cl}])$ (Van Wirdum, 1991). Dit vereist echter wel een hoge pH, een lage kaliumconcentratie en een constante waarde voor de magnesiumconcentratie. In combinatie met het EGV wordt de IR voor een basale classificatie van het watertype gebruikt. Een probleem hierbij is echter dat de relatieve bijdragen van de drie macro-anionen chloride, sulfaat en bicarbonaat buiten beschouwing worden gelaten. Wateren met eenzelfde IR en EGV kunnen hierdoor geheel verschillen van karakter, waardoor ook de levensgemeenschappen verschillen.

Sulfaat

Sulfaat is, met name bij lage concentraties aan nitraat en ijzer, een belangrijke elektronacceptor bij microbille afbraak (sulfaatreductie). Hierbij wordt sulfaat gereduceerd tot sulfide, dat al bij een geringe concentratieverhoging giftig kan zijn voor aquatische organismen. De zwavelkringloop is sterk gekoppeld aan de ijzer- en fosfaathuishouding in laagveenwateren (zie 5.2.1).

Chloride

Hoewel chloride als het meest inerte ion beschouwd wordt, kan het ion mogelijk toch bijdragen aan de mobilisatie van andere ionen (Beltman & Van der Krift, 1997; Beltman et al., 2000). Dit proces van anionverdringing treedt echter met name op bij een lagere pH (Scheffer & Schachtschabel, 1992). Bovendien bindt chloride veel slechter dan fosfaat in de bodem. Bij hoge chlorideconcentraties (in brakwateren) is chloride het belangrijkste anion dat zorgt voor hoge, voor veel organismen giftige, zoutconcentraties.

2.3.5 Alkaliniteit

De verspreiding van plantensoorten, inclusief algen, is sterk gerelateerd aan de pH (maat voor de zuurgraad) en de alkaliniteit (maat voor het zuurbufferend vermogen). De alkaliniteit (biologische hardheid) van laagveenwateren is (veel) hoger dan die van hoogveenwateren, en wordt voor het grootste deel bepaald door de concentratie aan (bi)carbonaat in het water. Bicarbonaat levert buffering doordat het zuur consumeert bij omzetting naar kooldioxide. De correlatie met het al dan niet voorkomen van soorten is veel duidelijker voor de alkaliniteit dan voor de pH (Tabel 5). Bij een lage alkaliniteit fluctueert de pH van het water juist sterk, aangezien er sprake is van slecht gebufferde omstandigheden. Met name tijdens mooi weer kan de pH in

* Vaak ook aangegeven in mS m^{-1} ; let op: $1 \text{ mS m}^{-1} = 10 \mu\text{S cm}^{-1}$.

dichtbegroeide laagveensloten, onder invloed van fotosynthese, sterk variëren gedurende de dag door de opname van kooldioxide. Bij bicarbonaatgebruik wordt bovendien hydroxide uitgestoten, waardoor de pH nog verder stijgt. Dit soort processen zorgt ervoor dat de pH weinig geschikt is om processen als verzuring te volgen, in tegenstelling tot de alkaliniteit.

Verder kunnen onderwaterplanten die alleen kooldioxide (CO₂) kunnen gebruiken voor hun fotosynthese niet gedijen in hard water, doordat dit nauwelijks of geen CO₂ bevat. In dit type wateren kunnen onder water alleen bicarbonaatgebruikers voorkomen. Drijfbladplanten en helofyten nemen CO₂ op uit de atmosfeer.

De hardheid van het water bepaalt binnen bepaalde grenzen ook de decompositiesnelheid. Onder relatief ongebufferde ('zure') omstandigheden wordt de decompositie geremd door de ophoping van organische zuren (McKinley & Vestal, 1982; Brock *et al.*, 1985; Kok & Van de Laar, 1991). Bij sterkere buffering wordt dit negatieve effect opgeheven en neemt de decompositie, en daarmee ook de mineralisatie, toe (zie ook 5.2.1 en 5.2.4). Hiermee is de alkaliniteit een belangrijke sturende factor voor de trofiegraad van laagveenwateren.

De alkaliniteit van het bodemvocht ligt veelal hoger dan de alkaliniteit van het oppervlaktewater; een 2-3 maal zo hoge waarde komt vaak voor (De Lyon & Roelofs, 1986). Dit wordt veroorzaakt door interne alkalinisering bij microbiële redoxprocessen en/of door grondwateraanvoer.

Tabel 5. Indeling van wateren met een (gewogen gemiddelde) hardheid van het oppervlaktewater hoger dan 0.5 meq L⁻¹, met enkele voorbeeldsoorten. Naar De Lyon en Roelofs, 1986.

Type	Alkaliniteit (meq L ⁻¹)	Voorbeelden soorten
zachte wateren	0.5 - 1.0	Haaksterrekroos, Teer vederkruid
zachte tot matig harde wateren	1.0 - 2.0	Egelboterbloem, Buigzaam glanswier, Plat fonteinkruid, Ongelijkbladig fonteinkruid
harde wateren	2.0 - 4.0	Spitsbladig fonteinkruid, Krabbescheer, Kikkerbeet, Stekelharig kransblad, Glanzig fonteinkruid, Veelwortelig kroos
zeer harde wateren	> 4.0	Dichtbladig fonteinkruid, Bultkroos, Schedefonteinkruid, Fijne waterranonkel, Ongedoornd hoornblad

2.4 Typologie en successie:

2.4.1 Typologie

Aangezien de waterkwaliteit grote invloed heeft op de samenstelling van de vegetatie en fauna, is het zinvol om laagveenwateren op grond van hun waterkwaliteit in verschillende typen in te delen. Hier wordt een hoofdingeling in vier typen voorgesteld, die goed correspondeert met die in deze wateren voorkomende plantengemeenschappen. De concentratie van nutriënten en macro-ionen, zoals hiervoor aangegeven, speelt hierbij een belangrijke rol.

a. Mesotrofe zoete veenwateren

Deze wateren worden gekarakteriseerd door helder, zeer licht humeus gekleurd water met lage concentraties aan fosfaat, ammonium en nitraat. Ondergedoken waterplanten, drijfbladplanten en oeverplanten kunnen alle tot ontwikkeling komen, waarbij de biomassa relatief laag is (Verhoeven & Bobbink, 2001). Wanneer de waterlaag voedselarm is, moet het belangrijkste deel van de voedingsstoffen opgenomen worden via de wortels. Niet-wortelende waterplanten komen dan weinig voor (Roelofs & Bloemendaal, 1988). Deze wateren komen met name voor in gebieden met toevoer van grondwater van het bicarbonaattype.

b. Eutrofe zoete laagveenwateren

Deze wateren worden gekenmerkt door helder, kleurloos water, waarin een weelderige begroeiing van ondergedoken waterplanten, drijfbladplanten en oeverplanten voorkomt. Productieve helofyten zijn prominent aanwezig. Bij toename van de voedingsstoffenconcentratie in het water neemt het aandeel ondergedo-

ken planten (met een verticale groeistrategie) af ten gunste van planten met een horizontale strategie (Roelofs & Bloemendaal, 1988). Deze groeien snel naar het wateroppervlak en beginnen vervolgens pas te vertakken, waarbij het slechte lichtklimaat door plankton en epifyten ontweken wordt (Fig. 5). Eutrofe laagveenwateren komen voor op locaties waar vooral oppervlaktewater van goede kwaliteit wordt aangevoerd. Ook kunnen mesotrofe wateren eutroof worden door instroom van nutriënten door agrarische activiteit in de onmiddellijke omgeving, of door verhoogde mobilisatie van nutriënten uit de bodem door water-kwaliteitsveranderingen (interne eutrofiëring; zie 5.2.1). Toename van de hoeveelheid nutriënten leidt over het algemeen tot een toename van de dichtheden aan algen. In grotere ondiepe meren is echter aangetoond dat er, binnen bepaalde grenzen, veelal sprake is van een zogenaamd hysteresis-effect. Dit houdt in dat een toename van de algenconcentratie via een negatieve terugkoppeling, in dit geval begrazing door water-vlooien, in toom wordt gehouden (Scheffer *et al.*, 1993; Houser 1997; Scheffer, 1998, 1999a). Hierbij speelt ook de competitie tussen waterplanten en algen een rol. Onder een mesotrofe tot eutrofe situatie zijn hierbij twee alternatieve 'stabiele' toestanden mogelijk: een troebele situatie gedomineerd door algen en een heldere situatie gekenmerkt door waterplanten (zie 4.4). Van bovenaf wordt het al dan niet optreden van algenbloei beïnvloed door de samenstelling van de visgemeenschap (zie 4.4). Wanneer de (aangevoerde of intern vrijgemaakte) nutriëntenlast te groot wordt, 'schiet het systeem door' naar een hypertrofe, troebele situatie.

c. *Hypertrofe zoete laagveenwateren*

Dit zijn troebele wateren met dominantie van fytoplankton. Ondergedoken waterplanten kunnen door het slechte lichtklimaat, veroorzaakt door de grote fytoplanktondichtheid, niet tot ontwikkeling komen. Het water bevat hoge concentraties aan fosfaat, ammonium en nitraat. Deze wateren kunnen overal voorkomen waar extra nutriënten, afkomstig uit landbouw gebieden, worden aangevoerd via gebiedsvreemd water. Daarnaast komt het veelvuldig voor dat de mobilisatie uit de bodem van met name fosfaat sterk toegenomen is door interne eutrofiëring veroorzaakt door waterkwaliteitsveranderingen of een te stabiel en hoog waterpeil (zie 5.2.1 en 5.2.5).

d. *Zwak-brakke laagveenwateren*

Deze wateren worden gekarakteriseerd door zwak-brak water (chlorideconcentratie 8.5-85 mmol L⁻¹; 0.3-3 g L⁻¹), waarbij chloride het belangrijkste anion is. In het verleden lag de chlorideconcentratie rond 70-85 mmol L⁻¹ (2.5-3 g L⁻¹), tegenwoordig meestal slechts rond 8.8-28 mmol L⁻¹ (0.3-1 g L⁻¹). Er zijn aanwijzingen dat de beste ontwikkelingen concentraties hoger dan 28 mmol L⁻¹ (1 g) Cl⁻ L⁻¹ vereisen (Van 't Veer & Giesen, 1997). Brakwatererven zijn van nature veelal eutroof, mogelijk vanwege de hogere mineralisatiesnelheid als gevolg van het (natuurlijk) hoge sulfaataanbod. Brakwatertolerante submerse waterplanten en helofyten komen hierin voor, maar drijfbladplanten ontbreken veelal. Dit type komt met name voor op plaatsen in contact met brak grondwater of met ingelaten brak boezemwater, bijvoorbeeld in een gordel direct rond het IJsselmeer en de Botshol.

2.4.2 Veenvorming en successie

De vier hiervoor genoemde typen laagveenwateren worden ieder gekarakteriseerd door hun eigen levensgemeenschappen. De successie in vegetatietypen is nauw verbonden met het proces van veenvorming. Door stagnatie van water en zuurstofconsumptie ontstaan zuurstofloze (anoxische) of zuurstofarme (anaërobe) omstandigheden, waarbij het afgestorven plantenmateriaal zich opstapelt als veen. Bij gebrek aan zuurstof moeten de micro-organismen aan het einde van de decompositieketen overstappen op energetisch minder gunstige elektronacceptoren als nitraat, ijzer, sulfaat en kooldioxide. De ophoping van organisch stof, die hiervan het gevolg is, leidt in laagveenwateren uiteindelijk tot drastische veranderingen in de structuur van het systeem. Hierdoor treden ingrijpende vegetatieveranderingen op, van ondergedoken waterplanten via drijftillen en oeverzomen naar drijvende kraggen met riet en trilveen en tenslotte moerasbos.

Hypertrofe laagveenwateren verkeren in een stabiele toestand waarin weinig ruimte is voor de groei van macrofyten. Zeer waarschijnlijk vindt hierdoor ook nauwelijks veenvorming plaats. Voor de overige drie typen kunnen uitgebreidere successiereeksen van plantengemeenschappen worden aangegeven, waarbij wordt uitgegaan van het schema van Van Wirdum *et al.* (1992), aangevuld met gegevens van Schaminée *et al.* (1995) en De Lyon & Roelofs (1986). In figuur 6 zijn successiereeksen opgenomen voor respectievelijk zwak-brakke, mesotrofe, eutrofe en hypertrofe laagveenwateren. Het schema geeft de hoofdlijnen van de successie aan en wijkt enigszins af van meer gedetailleerde schema's, zoals dat van Van 't Veer *et al.* (2000). Hierbij zijn telkens zes fasen onderscheiden: (1) de aquatische fase met ondergedoken- en drijfbladplanten, (2) de semi-aquatische fase met helofyten, (3) de 'bruinmos'-fase (*brownmoss phase*) met soortenrijke laagveenvegetaties, (4) de veenmosfase, waarin verschillende *Sphagnum*-soorten zich in de vegetatie gaan vestigen, (5) de (mogelijke) overgang naar hoogveen, waarin zich een dik veenmostapijt ontwikkelt en de successie naar één type con-

vergeert en (6) de broekbosfase, waarin een moerasbos ontstaat. Gedurende de ontwikkeling treedt een steeds verder voortschrijdende verlanding op.

Verlanding via submerse vegetatie

In open water met submerse planten treedt, wanneer de afbraak voldoende geremd is, langzaam stapeling van afgestorven organisch materiaal op. Als dit proces van veenvorming het wateroppervlak nadert, kunnen semi-terrestrische planten (waaronder helofyten) zich gaan vestigen. De snelheid van verlanding is zeer sterk afhankelijk van de productiviteit van de betreffende vegetatietypen en de decompositiesnelheid. Eutrofe wateren zullen daarbij eerder dichtgroeien dan mesotrofe wateren, en in harde wateren zal de veenvorming juist langzamer verlopen dan in zachtere wateren doordat de decompositiesnelheid hier hoger ligt. Hypertrofe wateren, daarentegen, worden gekarakteriseerd door grote dichtheden van algen, waardoor de ondergedoken vegetatie sterk onderdrukt wordt, en veelal afwezig is. In dit type wateren is een verlandingsuccessie via submerse waterplanten dan ook onwaarschijnlijk.

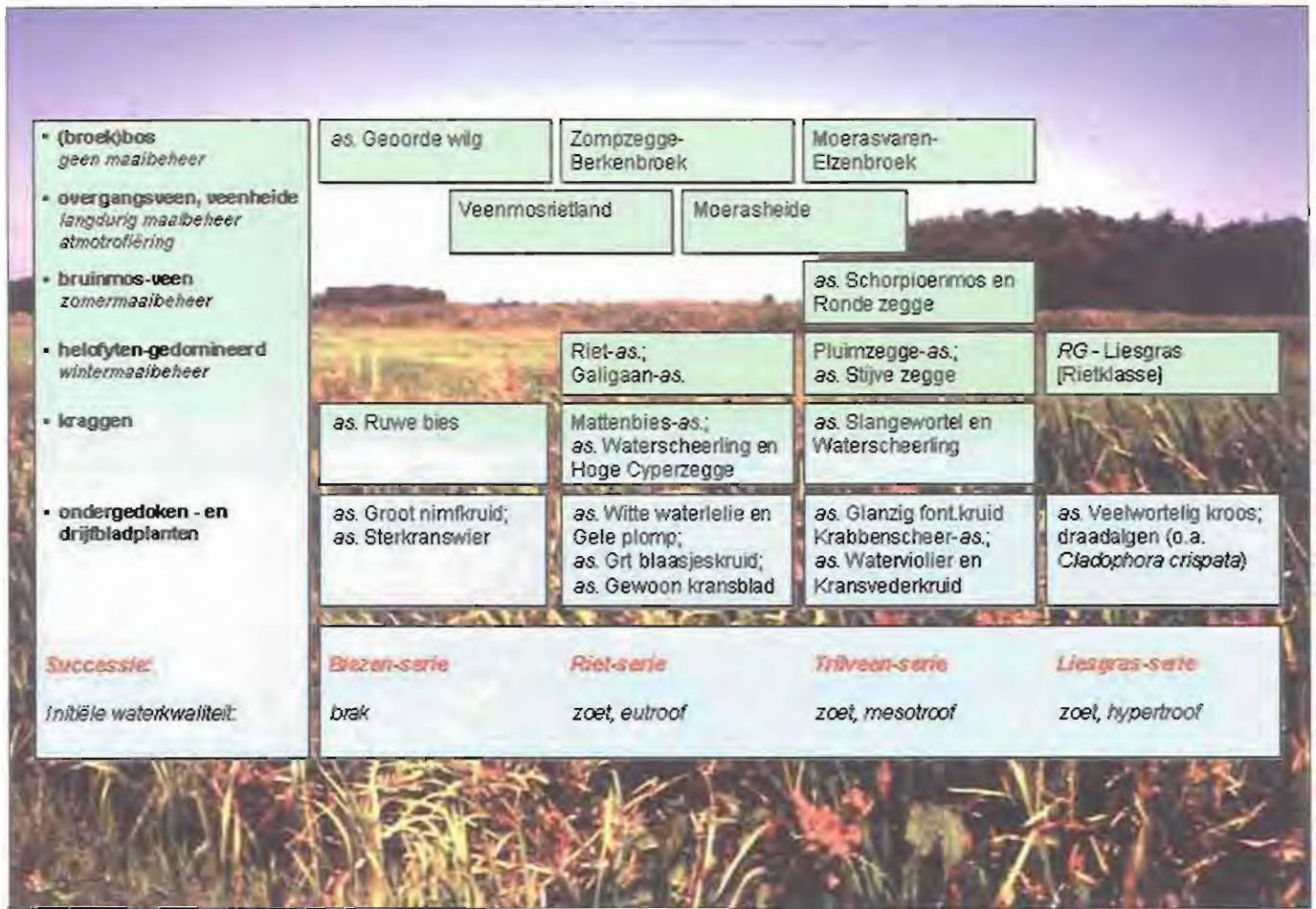
Verlanding door helofyten vanuit de oever en kraggevorming

Naast veenvorming door ondergedoken waterplanten vindt in laagveenwateren ook verlanding plaats door de vorming van drijftillen gecombineerd en de langzame uitbreiding van oevervegetaties. Van de processen die hierbij een rol spelen bestaat slechts een globaal beeld. De indruk bestaat dat de hier geschetste verlanding momenteel vrijwel niet meer voorkomt in Nederland, zonder dat duidelijk is wat de oorzaken hiervan zijn. Verlanding vanuit de oever, met name via Riet- (*Phragmites australis*) of andere helofytenvegetaties, treedt met name op bij wat meer geëxponeerde oevers. Riet vestigt zich hierbij door kieming of via wortelstokken (rhizomen) op drooggevalen oevers en breidt zich langzaam uit naar het midden van de plas. In ondiep water gebeurt dit doordat de planten zijdelings rhizomen ontwikkelen. Binnen deze verlandingsgemeenschappen gedomineerd door Mattenbies (*Scirpus lacustris*), Kleine lisdodde (*Typha angustifolia*) en/of Riet (Mattenbies-associatie, *Scirpetum lacustris*; Riet-associatie, *Typho-Phragmitetum*) zijn verder soorten als Waterzuring (*Rumex hydrolapathum*), Grote boterbloem (*Ranunculus lingua*), Grote egelskop (*Sparganium erectum erectum*), Grote waterweegbree (*Alisma plantago-aquatica*), Grote watereppe (*Sium latifolium*), Pijlkruid (*Sagittaria sagittifolia*), Watertorkruid (*Oenanthe aquatica*), Kalmoes (*Acorus calamus*), Liesgras en Holpijp (*Equisetum fluviatile*) karakteristiek.

In petgaten met een steil talud kan zich ook een drijvende kragge ontwikkelen vanuit een vast in de oever wortelende helofytenzoom. Een dergelijke kragge is veelal minstens 20 cm dik en heeft, met name bij maaibeheer, voldoende draagvermogen om betreding mogelijk te maken. Het lijkt hierbij belangrijk dat er in ieder geval een minimale randzone is van geringe diepte, waarin de vegetatie zich kan verankeren. De ophoping van veen uit afgestorven aquatische macrofyten kan hierbij faciliterend werken.

In open water en aan de rand van helofytenzomen kunnen drijftillen ontstaan. Dit zijn pioniersstadia in de verlanding, waarbij drijvende eilandjes gevormd worden die slechts een zeer gering draagvermogen hebben en gemakkelijk door de wind worden verplaatst. Drijftillen worden in grote(re) plassen hierdoor vrijwel uitsluitend aan de beschutte oevers gevormd (loefzijde), waarna het drijvende materiaal zich kan gaan verzamelen aan de geëxponeerde oevers (lijzijde). In kleinere wateren kan deze verlanding vanaf beide zijden optreden. Krabbescheer (*Stratiotes aloides*) is een soort die in het groeiseizoen opdrijft en dan drijvende velden kan vormen (Fig. 7). Wanneer zich hierin Waterscheerling (*Cicuta virosa*) en Hoge cyperzegge (*Carex pseudocyperus*) kunnen vestigen, ontstaan kleine drijftillen, die ook vanuit het midden van kleine plassen concentratiepunten voor verlanding kunnen zijn (Fig. 7). Hoewel er waarnemingen zijn van vestiging van helofyten en zelfs van boomzaailingen op dergelijke drijftillen, is de relatieve bijdrage van drijftilverlanding en verlanding vanuit de oever aan het uiteindelijke verlandingsproces niet bekend.

Voor de vorming van kraggen is gasvorming en -ophoping een belangrijk proces. Het drijfvermogen wordt sterk verhoogd wanneer de kragge zo dicht is en zoveel dood materiaal bevat, dat afbraak leidt tot de vorming van methaan (aardgas), dat in de vorm van gasbellen in de dichte veen- en wortelmassa gevangen raakt. De bellen ontstaan door de slechte oplosbaarheid van methaan. Waarschijnlijk dragen ook de sterk vertakte, holle rhizomen van grote helofyten als Riet sterk bij aan het drijfvermogen van kraggen.



Figuur 6. Schematische weergave van vegetatiesuccessie-reeksen in laagveenwateren, bij verschillende uitgangssituaties (onderaan weergegeven) en beheerstypen (links weergegeven). Uit: Verhoeven & Bobbink (2001).



Figuur 7. Plaats-tijd-substitutie: in deze gefaseerd verveende laagveenstoot bij Utrecht is fraai de successie zichtbaar van een Krabbescheervegetatie, via een vegetatie gedomineerd door grote zeggen, naar een broekbos.

3. Natuurwaarden van laagveenwateren

3.1 Internationale betekenis

Ondanks de sterke nivellering vertegenwoordigen de Nederlandse laagveenwateren nog steeds een belangrijke natuurwaarde, zowel nationaal als internationaal. Vanwege hun mondiaal unieke karakter (halfnatuurlijke laaglandvenen met een hoge biodiversiteit) zijn de overgebleven grote laagveengebieden op de *Ramsar List of Wetlands of International Importance* geplaatst (Frazier, 1999). Nationaal Park De Weerribben werd reeds in 1980 opgenomen in deze lijst (zie ook Nijkamp & Van Wetten, 1996). Dit benadrukt het belang van behoud en herstel van Nederlandse laagvenen vanuit internationaal perspectief, in verband met het speciale cultuurhistorische wetlandlandschap, de botanische en vegetatiekundige diversiteit, en de faunadiversiteit. In Nederland broedt bijvoorbeeld meer dan 90% van de Noordwest-Europese populatie van de Lepelaar (*Platalea leucorodia*) en Purperreiger (*Ardea purpurea*), en 25-49% van onder andere Zwarte stern (*Chlidonias niger*), Baardman (*Panurus biarmicus*) en Blauwborst (*Luscinia svecica cyaneola*) (Van Turnhout & Hagemeyer, 2001).

3.2 Nationale betekenis

Laagvenen behoren tot de soortenrijkste systemen van ons land, zowel met betrekking tot de flora als de fauna. Een aantal laagvenen hebben daarom in het kader van de Natuurbeschermingswet het predikaat Natuurreservaat gekregen. Vrijwel alle grote reservaten liggen in het laagveendistrict, in het holocene deel van Nederland (Fig. 8). Daarnaast is er een groot aantal kleine laagveentjes in zowel het holocene als het pleistocene deel van Nederland (zie ook 2.1). Naast hun natuurwaarde vertegenwoordigen de halfnatuurlijke laagvenen ook een belangrijke cultuurhistorische waarde en een aantal laagveengebieden zijn daarom erkend als zogenaamd Belvédère-gebied (naar de gelijknamige beleidsnota over de relatie tussen cultuurhistorie en ruimtelijke inrichting). Ze geven een kijk op een oer-Hollands landschapstype: een vervingenslandschap met petgaten, veenplassen, kanalen, legakkers, ververshuisjes en gemaalmolens. Veel laagveenwateren zijn bijzonder in trek bij de pleziervaart. Vanwege deze combinatie van natuurfunctie, cultuurhistorische functie en recreatieve functie wordt er op veel laagveenwateren een grote druk gelegd en is het vaak moeilijk of onmogelijk om alleen rekening te houden met de bescherming of het herstel van natuurwaarden.

3.3 Biodiversiteit en achteruitgang

In 1990 koos het Ministerie van LNV het behoud van biodiversiteit als speerpunt binnen het Nederlandse natuurbeleid (Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 1990). Een belangrijk deel van de Nederlandse biodiversiteit is te vinden in laagveenwateren. Hierbij bevinden zich ook vele bedreigde planten- en diersoorten. In deze paragraaf zal een beknopt overzicht gegeven worden van de verscheidenheid aan levensvormen in laagveenwateren, en hun onderlinge relaties. Het is immers, zowel vanuit het oogpunt van soortbescherming als van bescherming van laagveenwateren (systemen en landschappen), belangrijk om te weten om welke natuurwaarden het gaat bij de beschermings- en herstelmaatregelen binnen OBN-Laagveenwateren.

3.3.1 Hogere planten, mossen en kranswieren

In laagveenwateren komt een groot aantal plantengemeenschappen voor, waarvan de belangrijkste staan vermeld in tabel 6. De gemeenschappen zijn in 2.4.2 in een tijdreeks geplaatst, die de successie weergeeft van open water naar broekbossen en hoogveentjes. Zoals in 2.1 aangegeven wordt binnen dit deskundigenteam geen late successiestadia behandeld, aangezien deze reeds gedekt worden door drie andere OBN-Deskundigenteams. De vegetatietypen binnen OBN-laagveenwateren omvatten alle aquatische laagveenvegetaties en vroege verlandingsvegetaties aan oevers of op drijvende matten (kraggen) (Tabel 6). De samenstelling van de vegetatie tijdens het verlandingsproces is sterk afhankelijk van het type traditionele agrarische beheer of natuurbeheer (Van Wirdum, 1991; Den Held *et al.*, 1992; Van Wirdum *et al.*, 1992). Onder invloed van eutrofiëring, verdroging en verzuring is het aantal soorten op de meeste plaatsen sterk afgenomen, en komen veel karakteristieke soorten en vegetatietypen op steeds minder locaties voor (hoofdstuk 5).

Mesotrofe en (licht-)eutrofe laagveenwateren ($\text{PO}_4^{3-} < 4 \mu\text{mol L}^{-1}$; $< 0.12 \text{ mg PO}_4\text{-P L}^{-1}$) worden gekenmerkt door een rijke onderwaterflora van fonteinkruiden en kranswiersoorten. Hierbij zitten ook Rode-Lijst (RL) soorten als Stomp fonteinkruid (*Potamogeton obtusifolius*), Spits fonteinkruid, Plat fonteinkruid (*Potamogeton compressus*), Brede waterpest en zeldzamere kranswiersoorten als Kleinhoofdig glanswier (*Nitella capillaris*; Fig. 9) en Stekelharig kransblad (*Chara major*).



Figuur 8. Nederlandse laagveenreservaten groter dan 100 ha; het laagveendistrict (floradistrict; Van der Meijden, 1996) is geschaduwd. Naar Vermeer & Joosten (1992); nummers 1-13 verwijzen in hun publicatie naar hoogveenreservaten en zijn derhalve in bovenstaande figuur weggelaten. Verwijzingen (SBB = Staatsbosbeheer; PL = Provinciaal Landschap; NM = Natuurmonumenten):

14. Schildmeer (SBB) 300 ha; 15. De Ae's (SBB) 190 ha; 16. Hondshalstermeer (SBB) 160 ha; 17. Houtwiel (SBB) 160 ha; 18. Grote Wielen (PL) 300 ha; 19. Alde Feanen (PL) 1340 ha; 20. Sneekermeer (SBB) 490 ha; 21. Terkapelsterpoelen (SBB) 200 ha; 22. De Deelen (SBB) 450 ha; 23. Nannewijd (SBB) 110 ha; 24. Oosterschar (PL) 340 ha; 25. Brandemeer (SBB) 420 ha; 26. Rottige Meenthe (SBB) 650 ha; 27. Lindevallei (PL) 460 ha; 28. Leekstermeer (SBB) 280 ha; 29. Weerribben (SBB) 3070 ha; 30. De Wieden (NM) 4480 ha; 31. Oldematen Zwartewatersklooster (SBB) 170 ha; 32. Malenpolder (SBB) 190 ha; 33. Loosdrechtse en Tienhovense Plassen (NM) 430 ha; 34. Botshol (NM) 260 ha; 35. Kortenhoefse Plassen (NM) 500 ha; 36. Ankeveense Plassen (NM) 560 ha; 37. Naardermeer (NM) 910 ha; 38. Waterland-Oost (SBB) 520 ha; 39. Varkensland (SBB) 510 ha; 40. IJperveld (PL) 590 ha; 41. Oostzanerveld (NM) 180 ha; 42. Wormer- en IJperveld (NM) 520 ha; 43. Westwouderpolder (SBB) 120 ha; 44. Westelijke Eilandspolder (PL/SBB) 220 ha; 45. Eilandspolder (SBB) 660 ha; 46. Weelen (SBB) 240 ha; 47. Nieuwkoopse Plassen (NM) 1010 ha; 48. Veenzijdse Duivenvoordse Polder (SBB) 190 ha; 49. Donkse Laagten (SBB) 170 ha; 50. Moerputten (SBB) 120 ha.



Figuur 9. Kleinhoofdig glanswier (*Nitella capillaris*). A gedrongen groeivorm, B uitgestrekte groeivorm, C vrouwelijke fertiele kranstakken, D mannelijke fertiele kranstakken, E kranstakken met oögonia, F einddactyl, G oöspore. (Uit: Krause, 1997).

Tabel 6. Overzicht van aquatische en semi-aquatische plantengemeenschappen in Nederlandse laagvenen, gepresenteerd als verbonden (Schaminée et al., 1995; 1996; 1998; Stortelder et al., 1999; Lamers et al., 2001).

Type	VerbondEnkele	karacteristieke soorten
Open water en oevers in laagvenen (petgaten)	KIKKERBEET-VERBOND	<i>Kikkerbeet, Krabbescheer, Kroos spp.</i>
	VERBOND DER KLEINE FONTEINKRUIDEN	<i>Tenger fonteinkruid, Haarfonteinkruid, Puntig (plassen, sloten, fonteinkruid, Smalle waterpest</i>
	WATERLELIE-VERBOND	<i>Witte waterlelie, Kantige waterlelie, Gele plomp, Watergentiaan, Plat fonteinkruid, Glanzig fonteinkruid, Veenwortel</i>
	VERBOND VAN GESTEELDE ZANNICHELLIA	<i>Gesteelde zannichellia, Fijne waterranonkel, Ongedoornd hoornblad, Zilte waterranonkel, Groot nimfkruid</i>
	VERBOND VAN STEKELHARIG KRANSBLAD	<i>Brokkelig kransblad, Klein glanswier</i>
	VERBOND VAN GEWOON KRANSBLAD VERBOND VAN GROTE WATERRANONKEL	<i>Gewoon kransblad, Klein kroos, Smalle waterpest Fijne waterranonkel, Gewoon sterrekroos, Haaksterrekroos, Rossig fonteinkruid</i>
RUPPIA-VERBOND (alleen in brakwater venen)	<i>Snavelruppia</i>	
	PUNTKROOS-VERBOND	<i>Puntkroos, Watervorkje, Kroosmos, Klein kroos</i>
Veenmoerassen	VLOTGRAS-VERBOND	<i>Beekpunge, Witte waterkers, Lidsteng</i>
	WATERSCHEERLING-VERBOND	<i>Waterscheerling, Hoge cyperzegge, Pluimzegge, Slanewortel, Kroos spp.</i>
	RIET-VERBOND	<i>Riet, Heen, Kleine lisdodde, Mattenbies, Ruwe bies, Moerasvaren, Gele lis, Kalmoes, Liesgras</i>
Grote-zeggenvenen	VERBOND VAN SCHERPE ZEGGE	<i>Scherpe zegge, Hartbladig nerf-puntmos, Holpijp, Gele lis, Rietgras</i>
	VERBOND VAN STIJVE ZEGGE	<i>Stijve zegge, Pluimzegge, Moeraswederik, Melkeppe, Galigaan</i>
Kleine-zeggenvenen	KNOPBIES-VERBOND	<i>Dwergzegge, Ronde zegge, Parnassia, Moeraswespenorchis, Vleesklerige orchis, Armbloemige waterbies, Knopbies, Padderus, Vetblad, Vlozegge, Sterre-goudmos, Slank wolle gras, Gewoon goudmos, Rood schorpioenmos; o.h.a. zeer rijk aan mossen en levermossen</i>
	VERBOND VAN ZWARTE ZEGGE	<i>Zwarte zegge, Wateraardbei, Zompzegge, Moerasviooltje, Egelboterbloem, Gewoon haar mos, Moerasstruisgras, Koningsvaren, Kamvaren, Veenmosorchis, Ronde zonedauwGewoon veen mos, Gewimperd veenmos, Glanzend veenmos, Veen-knopjesmos</i>
Natte stooiselruigten	VERBOND VAN HARIG WILGENROOSJE	<i>Moerasmelkdistel, Harig wilgenroosje, Echte heemst, Echt lepelblad, Koninginnekruid</i>
	MOERASSPIRAEA-VERBOND	<i>Moerasspiraea, Echte valeriana, Poelruit, Zomerklokje, Moeraslathyrus</i>
Broekbossen	VERBOND DER WILGENBROEKSTRUWELN	<i>Grauwe wilg, Geoorde wilg, Sporkehout</i>
	ELZEN-VERBOND	<i>Zwarte els, Riet, Gele lis, Pluimzegge, Moeraszegge, Oeverzegge, Moerasvaren</i>
	VERBOND DER BERKENBROEKBOSSEN	<i>Grauwe wilg, Melkeppe, Moeraswederik, Zwarte bes, Dotterbloem, Bittere veldkers Zachte berk, Zompzegge, Haakveenmos, Hennegras, Riet, Zwarte els</i>
Hoog-veentjes in laagveen	HOOGVEENMOS-VERBOND	<i>Kleine veenbes, Lavendelhei, Eenarig wollegras, Wrattig veenmos, Hoogveen-veenmos, Rood veen mos, Dophei, Kraaihei, Struikhei, Rode bosbe</i>

Ondergedoken vaatplanten en kranswieren hebben sterk te lijden van eutrofiëring, vooral door concurrentie met snelgroeïende algen en drijfbladplanten als kroos. Daarbij treden drastische veranderingen op in de vegetatiesamenstelling en structuur, zoals beschreven in 2.3.2. In de open-waterfase van veenplassen en petgaten kunnen naast de eerder genoemde hogere planten ook kranswieren aspectbepalend zijn, waarbij gemeenschappen binnen het verbond van Stekelharig kransblad (*Charion fragilis*) en het verbond van Gewoon kransblad (*Charion vulgaris*) gevormd worden. Het voorkomen van kranswieren in de Nederlandse laagveenplassen is relatief uitgebreid in kaart gebracht (Tabel 7; Nat, 1994).

Tabel 7. Inventarisatie van kranswieren in Nederlandse laagveenplassen.

* = voor 1974; # = na 1974. Uit: Nat (1994).

	Vechtplassen en Reeuwijkse plassen	Botshol	NW Overijssel	Friese laagveengebied
Fijnstekelig kransblad (<i>Chara aculeolata</i>)	* #	#	*	
Ruw kransblad (<i>Chara aspera</i>)	* #	* #	*	* #
Brakwater kransblad (<i>Chara canescens</i>)			*	
Gebogen kransblad (<i>Chara connivens</i>)		#	*	
Brokkelig kransblad (<i>Chara contraria</i>)	* #	* #	* #	
Breekbaar kransblad (<i>Chara globularis</i>)	* #	*	* #	* #
Stekelharig kransblad (<i>Chara major</i>)	* #	* #	* #	*
Gewoon kransblad (<i>Chara vulgaris</i>)	* #		* #	#
Kleinhoofdig glanswier (<i>Nitella capillaris</i>)				*
Buigzaam glanswier (<i>Nitella flexilis</i>)	* #	* #	* #	* #
Klein glanswier (<i>Nitella hyalina</i>)	* #		*	*
Puntdragend glanswier (<i>Nitella mucronata</i>)	* #	#	*	#
Vruchtrijk glanswier (<i>Nitella syncarpa</i>)	*			
Doorschijnend glanswier (<i>Nitella translucens</i>)	* #			
Sterkranswier (<i>Nitellopsis obtusa</i>)	* #	* #	*	
Groot boomglanswier (<i>Tolypella prolifera</i>)	#		*	#

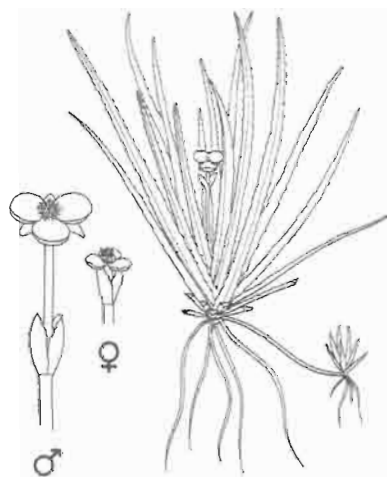
Een bekend voorbeeld van een kranswierijske laagveenplas is de Botshol. Ook van andere veenplassen is de (althans gedeeltelijke) dominantie door kranswieren bekend van de tijd vóór de sterke eutrofiëring in de zestiger/zeventiger jaren. In de veertiger jaren was bijna het hele open water- gebied van de Loosdrechtse en Breukeleveense plassen met kranswieren begroeïd (Leentvaar & Mörzer Bruijns, 1962), waarvan rond 1980 slechts een klein deel over was (Best *et al.*, 1984). Ook de kranswierijske begroeiingen van de diepe Maarsseveense plas zijn rond 1980 sterk achteruitgegaan. Hetzelfde patroon doet zich voor in de Nieuwkoopse plassen, waar de in de dertiger jaren aanwezige kranswierijske vegetatie vrijwel geheel verdween. In de Ankeveense plassen, de Reeuwijkse plassen en de Vinkeveense plassen is een sterke achteruitgang geconstateerd. Vaak worden zeldzame kranswieren als Brokkelig kransblad (*Chara contraria*) ten gevolge van eutrofiëring geheel verdrongen door algemenere soorten als Breekbaar kransblad (*C. globularis*) en verschillende fonteinkruiden. Bij sterkere verontreiniging worden Smalle waterpest (*Elodea nuttallii*) en Grof hoornblad (*Ceratophyllum demersum*) dominant (Bruïnsma *et al.*, 1998), en vervolgens kroossoorten en/of algen. De sterke achteruitgang van kranswieren is ook opgetreden in de Weerribben en de Wieden in NW Overijssel, alsook in de Friese laagveengebieden (m.n. de boezemwateren). In de Botshol en in de Vinkeveense Plassen zijn de kranswieren echter als resultaat van herstelmaatregelen weer dominant geworden. Ook in het Duinigermeer is na actief biologisch beheer (wegvangen van witvis) een sterke ontwikkeling van waterplanten waaronder kranswieren opgetreden.

Binnen het voedselweb vervullen ondergedoken waterplanten verschillende belangrijke functies (Ozimek *et al.*, 1990; Scheffer *et al.*, 1994; Moss, 1998a; Van Donk *et al.*, 1993; 1994; Van Donk & Van de Bund, *subm.*). Op

de eerste plaats concurreren ze om voedingsstoffen met fytoplankton en epifyten en zijn op deze wijze in staat om algengroei tegen te gaan. Dit blijkt echter alleen op te gaan voor lage nutriënteniveaus (Jeppesen *et al.*, 1999). Daarnaast zorgen ze voor structuur; ze worden bewoond door perifyton en allerlei evertebraten. Ten derde bieden ze aan zoöplankton een schuilplaats tegen predatoren. Bovendien dienen ze als voedsel voor onder andere vogels en vissen (Van Donk & Otte, 1996). Tenslotte kunnen waterplanten stoffen afscheiden die de groei van epifyten en fytoplankton remmen, zogenaamde allelopathische verbindingen. Van verschillende planten, waaronder Grof hoornblad, Aarvederkruid, Glanzig fonteinkruid, Krabbescheer en Stekelharig kransblad is bekend dat ze stoffen (o.a. polyfenolen) uitscheiden die de groei van cyanobacteriën remmen (Jasser, 1995). Groenalgen werden echter juist gestimuleerd in hun groei, hoewel van *Chara* ook bekend is dat de bloei van groenalgen geremd kan worden (W. van de Bund, pers. comm.). Mogelijk zijn een aantal allelopathische verbindingen ook giftig voor hogere organismen, zoals andere planten en zoöplankton.

Niet alleen submerse vegetaties, maar ook helofytenvegetaties in laagveenwateren zijn sterk achteruitgegaan (Graveland & Coops, 1997). Biezen- en waterrietvelden (gemeenschappen binnen het Riet-verbond (*Phragmites australis*) zijn in veel plassengebieden achteruitgegaan. De RL-soort Draadzegge (*Carex lasiocarpa*) is een zeldzame verschijning geworden in helofytenvegetaties. Voor de Reeuwijkse Plassen is op basis van luchtfoto's de verandering van het oppervlak aan rietland in kaart gebracht (Graveland & Coops, 1997). In de periode tussen 1930 en 1967 was er sprake van een afname van 52%. In de daarop volgende periode tot 1995 nam het areaal nog verder af (27%). Een vergelijkbare achteruitgang werd in het Weerslootgebied bij de Loosdrechtse Plassen geconstateerd (Barendregt *et al.*, 1990). Een van de oorzaken voor de achteruitgang van helofytenvegetaties lijkt stabilisatie van het waterpeil, waardoor rhizomen beschadigd worden door zuurstofgebrek en golfwerking en stroming meer geconcentreerd tot oeverafslag leiden (Clevering, 1995; Lenssen *et al.*, 2000).

Verlanding door de RL-soort Krabbescheer (*Stratiotes aloides*), met de voor laagveensloten karakteristieke Krabbescheer-associatie (*Stratiotetum*) was eens erg algemeen in Nederland, maar wordt een steeds zeldzamere verschijning (Niemeijer *et al.* 2000). Vroeger werden de krabbescheermassa's bij het schonen van laagveensloten ter bemesting op het land verspreid. De drijvende krabbescheervegetaties vormen een belangrijk biotoop voor onder andere Zwarte stern en de zeldzame libel Groene glazenmaker (*Aeshna viridis*). Ook vegetaties van het Waterscheerling-verbond (*Cicution virosae*) vormen drijftillen in luwten van sloten en petgaten, waar planten als Slangewortel (*Calla palustris*), Waterscheerling (*Cicuta virosa*), Wateraardbei (RL; *Potentilla palustris*), Waterdriblad (RL, *Menyanthes trifoliata*) vanaf de kant over een dikke sapropeliumlaag groeien. Ze vestigen zich vaak op losgeslagen wortelstokken van Kleine lisdodde (*Typha angustifolia*), Mattenbies (*Scirpus lacustris*) en nymphaeïde soorten.



Figuur 10. Krabbescheer (*Stratiotes aloides*; IFAS) en Rood schorpioenmos (*Scorpidium scorpioides*; A. Hale, www.bryos.co.uk).

Verlandingsgemeenschappen gedomineerd door grote zeggen vallen voor laagveenwateren uiteen in het verbond van Scherpe zegge (*Caricion gracilis*) en het verbond van Stijve zegge (*Caricion elatae*). Het verbond van

Scherpe zegge (*Carex acuta* = *C. gracilis*) wordt behalve door de naamgever gekenmerkt door onder andere Gele lis (*Iris pseudacorus*), Rietgras (*Phalaris arundinacea*), Holpijp en Liesgras. Het verbond van Stijve zegge komt op minder voedselrijke plaatsen voor en kent daardoor lagere presenties van de eutrafente soorten (Schaminée *et al.*, 1995). Een opvallende gemeenschap binnen dit verbond is de Galigaan-associatie (*Cladietum marisci*), waarvan de naamgever (*Cladium mariscus*) op de Rode Lijst staat, een associatie die zowel op zoete als op zwak brakke locaties voorkomt.

Zonder menselijk ingrijpen (maaien en kappen) zullen de meeste vegetatietypen van de late successiestadia uiteindelijk overgaan in struweel of broekbos (zie 2.4.2). In het verleden werden veel van deze vegetaties in stand gehouden door eenmaal in de twee tot drie jaar in de herfst te maaien. Bij jaarlijks maaien in de nazomer of herfst kan er omvorming plaatsvinden naar hooilanden, zoals het Dotterverbond (*Calthion palustris*) en het Verbond van Zwarte zegge (*Caricion nigrae*) (Schaminée *et al.*, 1995). Veelal ontstaan hooilanden wanneer er geringe bemesting plaatsvindt met waterplanten of slootbagger. Zonder deze bemesting ontstaan kruidenrijke rietlanden van de associatie van Echte koekoeksbloem (*Lychnis flos-cuculi*) en Gevleugeld hertshooi (*Hypericum tetrapterum*), en vervolgens veenmosrietland. Door eutrofiëring kan het kruidenrijk-rietlandstadium echter overgeslagen worden.

Kleine zeggengemeenschappen in laagvenen behoren tot twee mosrijke verbonden, het verbond van Zwarte zegge (*Caricion nigrae*) en het Knobbies-verbond (*Caricion davallianae*). Het eerste verbond komt op minder gebufferde (zwak-zure) locaties voor en wordt gekenmerkt door onder andere Wateraardbei (*Potentilla palustris*), Moerasstruisgras (*Agrostis canina*) en Zwarte zegge (*Carex nigra*). Karakteristieke mossen zijn ondermeer Sliertig nerfpuntmos *Calliergon stramineum*, Gewimperd veenmos (*Sphagnum fimbriatum*), Veenknopjesmos (*Aulacomnium palustre*) en Gewoon veenmos (*S. palustre*). Het zeldzame Sparrig veenmos (*S. teres*) kan ook voorkomen binnen deze gemeenschap. De bekendste associatie binnen het verbond van Zwarte zegge is het Veenmosrietland (*Pallavicinio-Sphagnetum*), met Kamvaren (*Dryopteris cristata*), Ronde zonnedaauw (*Drosera rotundifolia*), Veenmosorchis (*Hammarbya paludosa*), Elzenmos (*Pallavicinia lyellii*) en Moerasgaffeltandmos (*Dicranum bonjeanii*). Dit type vegetatie ontstond op zoete en zwak-brakke locaties die jaarlijks in het najaar en de winter gemaaid werden en soms extensief beweid werden. Verder werd er plaatselijk veenmos en Zonnedaauw getrokken voor respectievelijk de bloemisterij en medicinale doeleinden.

Binnen het Knobbiesverbond is de associatie van Schorpioenmos en Ronde zegge (*Scorpidio - Caricetum dianthrae*) het belangrijkste vegetatietype in laagveen. Het komt alleen nog voor in de grote laagveengebieden in het Laagveendistrict in Noordwest-Overijssel en in het grensgebied van Holland en Utrecht. De associatie vormt kleine tot uitgestrekte kraggen als onderdeel van de verlandingsreeks (2.4.2) in plassen en petgaten (Westhoff *et al.*, 1971; Van Wirdum, 1991). De trilvenen worden ook wel aangeduid met de term 'kalkmoerassen', in verband met het basenrijke water in de top laag. De kragge volgt meestal het waterpeil, waardoor de hydrologische omstandigheden stabiel zijn. Wanneer het veenpakket verankerd ligt of de grond raakt, zal het verzuren en ontstaan veenmosrijke rietlanden. Bekende mossen binnen de associatie van Schorpioenmos en Ronde zegge zijn Rood schorpioenmos (*Scorpidium scorpioides*; Fig. 10), Groot veenvedermos (*Fissidens adianthoides*), Gewoon goudmos (*Campylium polygamum*), Sterre-goudmos (*C. stellatum*), en de levermossen *Pellia neesiana* en *Riccardia multifida*. Vanwege de overheersende bruine kleur de dominante mossen wordt dit vegetatietype de bruinmos-fase (naar de Engelse term brownmoss phase) genoemd in de successiereeks (2.4.2). Naast Ronde zegge (R.L., *Carex diandra*) komen hierin onder andere ook Plat blaasjeskruid (R.L., *Utricularia intermedia*), Wateraardbei, Groenknolorchis (R.L., *Liparis loeselii*) Moerasvaren (*Thelypteris palustris*) en het ernstig bedreigde Slank wollegras (R.L., *Eriophorum gracile*) voor.

Broekbosvegetaties, die zich ontwikkelen wanneer er geen maai-beheer (meer) gevoerd wordt (2.4.2), worden opgedeeld in Moerasvaren-Elzenbroek (*Thelypterido - Alnetum*), Zompzegge-Berkenbroek (*Carici curtae - Betuletum pubescentis*) en de associatie van Grauwe wilg (*Salicetum cinereae*). Hier voor wordt verwezen naar het OBN Preadvies Natte Bossen (Poels *et al.*, 2000).

In van grond- of oppervlaktewater geïsoleerde laagveenkraggen kan de vegetatie overgaan in een Moerasheide (*Sphagno palustris - Ericetum*). Kenmerkend is dat er niet alleen min of meer karakteristieke hoogveensoorten in voorkomen, zoals Lavendelheide (R.L., *Andromeda polifolia*), Eenarig wollegras (R.L., *Eriophorum vaginatum*), Hoogveen-veenmos (*S. magellanicum*), Ronde Zonnedaauw (R.L.) maar ook minerotrafente soorten zoals Riet, Veenreukgras (*Anthoxanthum odoratum*) en Moerasgaffeltandmos.

Aangezien de minerotrafente component zichtbaar blijft, wordt dit type veen bij voorkeur aangeduid als overgangsvveen. In een later stadium, wanneer de rhizosfeer van de gehele vegetatie boven het kalkrijke grond- of oppervlaktewater rijst, is de weg mogelijk vrij naar hoogveenvegetaties binnen het Hoogveenmos-verbond (*Oxycocco - Caricion*). Het al dan niet optreden van deze ontwikkeling is echter omstreden (Van 't Veer *et al.*, 2000).

Het scala aan successiestadia van open water naar semi-terrestrisch, elk stadium met een eigen vegetatiestructuur en soortenspectrum, zorgt voor een grote diversiteit aan soorten en aan habitats voor fauna.

Elk stadium kent een (groot) aantal Rode-Lijstsoorten, en veel van de in laagveenwateren voorkomende vegetietypen zijn in Nederland (sterk) bedreigd in hun voortbestaan.

3.3.2 Fytoplankton

In figuur 12 staan verschillende groepen algen uitgezet in een trofie-pH-diagram. In een oligotroof milieu domineren sialgalen (desmidiaceeën) onder zwakzure omstandigheden en oligotrafente kiezelwieren (diatomeeën) bij hoge pH. Bij toenemende productiviteit en pH worden achtereenvolgens chrysofyceeën, dinoflagellaten, eutrafente kiezelwieren en tenslotte cyanobacteriën (blauwwieren) dominant (Mur, 1980; Scheffer & Rinaldi, 1997; Brönmark & Hansson, 1998). De laatste groep, waarvan de meeste soorten kolonievormend zijn, omvat veel 'probleemsoorten', die hypertroof water bijvoorbeeld ongeschikt kunnen maken als drinkwater.

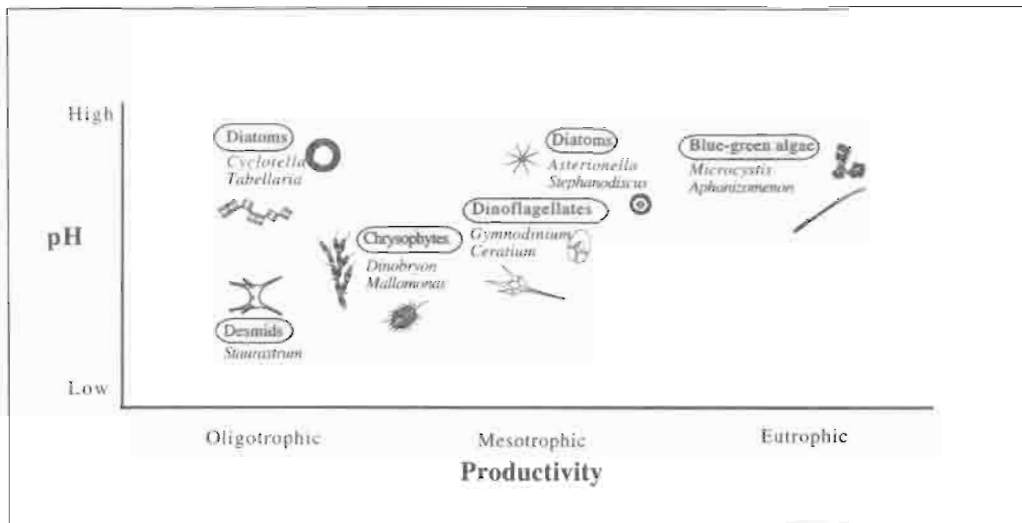
De meeste plassen en vaarten in Nederland zijn hypertroof en worden gedomineerd door vele groenwiersoorten die tot de Chlorococcales behoren. In een aantal wateren worden deze gedurende een kortere of langere periode verdrongen door cyanobacteriën. In nog maar een klein aantal veenwateren, waaronder het Botshol, komen nog mesotrafente algengemeenschappen voor met veel dinoflagellaten en chrysofyceeën. Dit beeld is echter schaars geworden (Mur, 1980).

De verdeling van sommige algengroepen kan, wanneer de werking van stroming en wind niet te groot is, gestratificeerd zijn. Dit treedt vooral op bij soorten die actief kunnen bewegen, doordat ze zweefpharen (flagellen) bezitten (chrysofyceeën, dinoflagellaten) of door het reguleren van hun dichtheid. Sommige cyanobacteriën kunnen hun dichtheid reguleren door middel van het volume van hun gasvacuole (Walsby, 1987). Bij lage fotosyntheseactiviteit (donker) worden er weinig fotosyntheseproducten in de cel opgeslagen, waardoor de turgordruk afneemt en daardoor de gasvacuole uitzet. Het gevolg is dat de alg stijgt naar een laag waarin het lichtklimaat gunstiger is. Door de toename van de fotosynthesesnelheid zal het omgekeerde proces plaatsvinden en zal het organisme weer zakken. Op deze manier blijven deze cyanobacteriën onder normale omstandigheden altijd in een laag met de optimale lichtintensiteit.

Door het jaar heen vindt er vaak een verschuiving plaats van de algengroepen. In hypertrofe wateren treedt in het voorjaar veelal een bloei van kiezelwieren op, die een laag temperatuuroptimum hebben en veel licht kunnen verdragen. Deze bloei wordt gevolgd door groenwieren (Fig. 11). In de loop van de zomer verdwijnt deze groep vaak weer en treedt er bloei van cyanobacteriën op. Deze groep blijft tot in het najaar dominant en sterft vervolgens massaal af. Door de wind bijeengedreven vormen zich lagen van enkele centimeters, die stinken en giftig kunnen zijn voor andere organismen. Het water is daarmee niet meer zonder meer te gebruiken als zwemwater en voor de bereiding van drinkwater (Mur, 1980). In zeer eutrofe laagveenplassen was *Planktothrix* (oude naam *Oscillatoria*) jarenlang dominant. De laatste jaren wordt dit patroon in steeds meer wateren doorbroken, waardoor er weer kiezelwierbloei optreedt in het voorjaar. *Microcystis* speelt in deze wateren een veel minder prominente rol en kan pas incidenteel voorkomen in jaren met wat helderder water (M.-L. Meijer, pers. comm.).



Figuur 11. *Scenedesmus protuberans*, een groenalg. (Foto: Protist Information Server.)

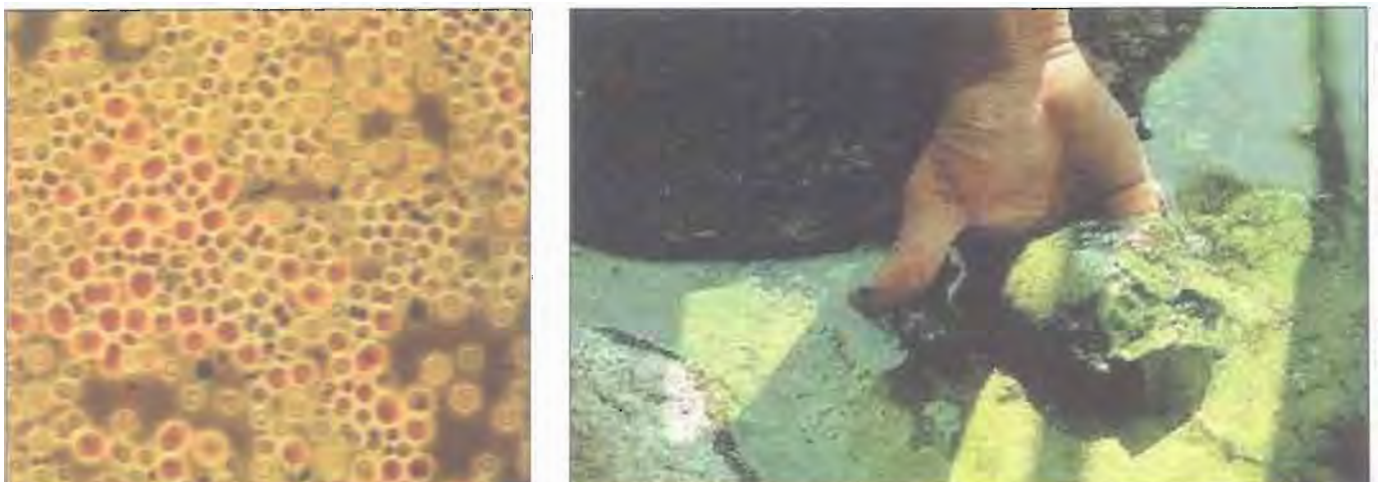


Figuur 12. Schematische weergave van de verschillende hoofdgroepen aan algen in een pH-trofie-diagram (Brönmark & Hansson, 1998).

De productie van algen wordt gelimiteerd door licht en/of nutriënten (koolstof, fosfor, stikstof, kiezel, etc.). Onder mesotrofe en eutrofe omstandigheden is over het algemeen fosfor, in het water met name aanwezig als fosfaat, het belangrijkste limiterende element. In eutrofe meren kan er een verandering optreden in het type limitatie. Voor de cyanobacterie *Planktothrix (Oscillatoria) agardhii* is aangetoond dat de groei van deze soort gedurende het jaar achtereenvolgens door fosfaat, licht en stikstof gelimiteerd was (Zevenboom, 1982; Zevenboom *et al.*, 1982). Deze groei-limitaties waren echter maar kortstondig en hadden geen invloed op de planktensamenstelling. In hypertrofe wateren wordt deze samenstelling voornamelijk bepaald door de beschikbaarheid van licht.

Een aantal cyanobacteriën is in staat om stikstof uit de lucht te fixeren, waardoor de organismen onder stikstofgelimiteerde omstandigheden een concurrentievoordeel kunnen hebben ten opzichte van andere soorten. Dit is inderdaad bekend van *Anabaena*- en *Aphanizomenon*-soorten, die zich massaal ontwikkelden tot fosfaat limiterend werd. Verwijdering van stikstof uit het water is hier dus zinloos.

Licht bepaalt in sterke mate de groei en samenstelling van het fytoplankton. De cyanobacterie *P. agardhii* blijkt bijvoorbeeld al bij veel lagere lichtintensiteit geremd te worden in zijn groei dan het groenwier *Scenedesmus protuberans*. Dit houdt dus in dat hoge lichtintensiteit in de bovenlaag van het water ongunstig is voor de cyanobacterie (Van Liere & Walsby, 1982). Cyanobacteriën in het algemeen kunnen als echte schaduwsoorten beschouwd worden. In ondiepe laagveenwateren zijn vooral *Planktothrix* en *Lyngbia* soorten dominant. Het lichtklimaat is hier door opwerveling van bodemdeeltjes zodanig dat alleen schaduwminnende soorten kunnen voorkomen. In diepere wateren kunnen deze organismen ook hoge lichtintensiteiten overleven door naar grotere diepte te zakken. Een voorbeeld hiervan is *Microcystis aeruginosa*. In hypertrofe wateren is dit, door de lagere lichtintensiteit, niet nodig en komen cyanobacteriën (zoals *P. agardhii*) homogeen verdeeld over de bovenlaag voor (Mur, 1980).



Figuur 13. De cyanobacterie *Microcystis aeruginosa* onder het microscoop (links) en een typisch voorbeeld van *Microcystis* sp. bloei. (J. Pritchett, cyanosite: www.cyanosite.bio.purdue.edu/)

Verschillende groepen algen bezitten aanpassingen om vraat door zoöplankton tegen te gaan, zoals een dikke celwand, filamenteuze groeivorm, stekels, slijmlaag en kolonievorming (Brönmark & Hansson, 1998; Fig. 13). Met name de kolonievorming van cyanobacteriën speelt een belangrijke rol bij de problemen die optreden bij actief biologisch beheer in laagveenwateren (zie 4.4 en 6.2.2).

Fytoplankton concurreert om voedingsstoffen met macrofyten en perifyton (zie 3.3.1). Daarnaast kan de groei van fytoplankton (met name van cyanobacteriën) geremd worden door allelopathische stoffen die door hogere planten geproduceerd worden, zoals in de vorige paragraaf beschreven. De effecten op het fytoplankton zullen vervolgens doorwerken op hogere trofische niveaus: zoöplankton en vissen (zie 4.4).

3.3.3 Macrofauna

Dagvlinders

De meeste dagvlinders maken op systeemniveau (laagveen) gebruik van het landschap. De ecologische verschillen tussen de soorten berusten op de verschillen in levenscyclus, hun relatie met planten en het gedrag van populaties in tijd en ruimte. Alle soorten hebben gemeenschappelijk dat in het larvale stadium relaties bestaan met bepaalde plantensoorten (waardplanten) en vaak ook met bijzondere standplaatscondities van de planten (variatie in voedingswaarde van de waardplant) of met hun abundantie of groeipatroon. In het adulte stadium bepaalt naast de aanwezigheid van de waard- en foerageerplanten vooral het vegetatiebeeld en de ruimtelijke configuratie van habitats de keuze van de plek waar de vlinders zich voortplanten.

Van de Grote vuurvlinder (*Lycaena dispar*) komt in Nederland de endemische ondersoort batava voor. Een voorwaarde die de soort aan zijn habitat stelt is het voorkomen van Waterzuring (*Rumex hydrolapathum*), die als waardplant wordt gebruikt. Het vrouwtje zet bij voorkeur eitjes af op zuringplanten in ijle veenmosrietlanden die onder voedselarme omstandigheden groeien, op plekken waar sprake is van een overgang van een hogere naar een lagere rietvegetatie. Hier is de temperatuur enkele graden hoger dan in de directe omgeving, wat nodig is voor een voldoende hoog activiteitsniveau van de vlinders. Daarnaast is de Grote vuurvlinders afhankelijk van grote leefgebieden met een sterke ruimtelijke afwisseling (veldzomen en mozaïeken) van schrale rietlanden voor de voortplanting en bloemrijke ruigtes voor de nectarvoorziening van adulten. De soort gaat de laatste decennia sterk in aantal achteruit en momenteel is er nog maar één grote populatie over, in De Weerribben. Door het te kleine en te versnipperde leefgebied heeft de populatie te weinig speelruimte om slechte omstandigheden te bufferen. Door het dichtgroeien met bos en het niet meer vergraven van veen vindt er niet genoeg verlanding meer plaats, wat betekent dat in de toekomst onvoldoende leefgebied zal ontstaan. Ook is de waterkwaliteit zodanig verslechterd dat verlanding van petgaten tot rietland en trilveen niet meer optreedt. De weinige nog bestaande rietlanden worden vaak niet optimaal beheerd: ze worden op het verkeerde tijdstip gemaaid, verzuren, veranderen in hooiland of zijn te dicht van structuur (Oostermeijer, 1996).

De Zilveren maan (*Clossiana selene*) is een soort van moerasjes langs waterlopen door heiden en hoogvenen, laagveenmoerassen (veenmosrietland) en blauwgraslanden. De soort is in staat om op kleine terreinen duurzame populaties in stand te houden, maar is wel afhankelijk van een vochtig en relatief koel microklimaat en van waardplanten die in de groeifase zijn. In laagveenmoerassen is dit vooral Moerasviooltje (*Viola palustris*) (Bink, 1992). De Zilveren Maan heeft zich vooral weten te handhaven in de laagveengebieden van Friesland, NW-Overijssel en het Utrechts-Hollandse plessengebied. De leefgebieden op de hogere zandgronden zijn daarentegen nagenoeg verlaten.

De Aardbeivlinder (*Pyrgus malvae*) komt voor in schrale graslanden die licht beweid of laat in het seizoen gemaaid worden en in moerassen met een laagblijvende begroeiing. In laagveengebieden is het voorkomen van de waardplant Tormentil (*Potentilla erecta*) belangrijk. De soort is in Nederland sterk achteruit gegaan. Belangrijke populaties bevinden zich nu nog in de Wieden en het Bargerveen.

Bovengenoemde moerasvlinders hebben gemeen dat ze een grote variatie in vegetatiediversiteit en -structuur vereisen, in de vorm van het naast elkaar voorkomen van verschillende (vooral jonge) verlandingsstadia. Deze successiestadia komen steeds minder voor, met name door een afname van de dynamiek. De afhankelijkheid van actief beheer (maaien) en de manier waarop dit wordt uitgevoerd, wordt daardoor erg groot.

Libellen

Libellen zeggen in natte systemen iets over de kwaliteit van het landschap op systeemniveau. Er is vaak een duidelijke relatie met de waterkwaliteit en de (structuur van die) aanwezige watervegetatie, vooral voor eiafzetting en de ontwikkeling van de larven. Imago's zijn vaak afhankelijk van de oeverzone voor schuilen, paren en forageren.

Zeven libellensoorten kunnen karakteristiek voor laagveenmoerassen worden genoemd: Variabele waterjuffer (*Coenagrion pulchellum*), Smaragdlibel (*Cordulia aenea*), Vroege glazenmaker (*Aeshna isosceles*), Glassnijder (*Brachytron pratense*), Bruine korenbout (*Libellula fulva*), Gevlekte witsnuitlibel (*Leucorrhinia pectoralis*) en de Groene glazenmaker (Fig. 14). Laatstgenoemde soort is het meest karakteristiek, omdat hij alleen voorkomt bij goed ontwikkelde jonge verlandingsvegetaties waarin Krabbescheer domineert. In 1997 is tenslotte onverwacht de ernstig bedreigde Noordse winterjuffer (*Sympecma paedisca*) teruggekeerd in de Weerribben (De Groot, 1999). In 1999 verscheen ook de Donkere waterjuffer (*Coenagrion armatum*) opnieuw (G.-J. van Duinen, pers. comm.; Fig. 14).

De Groene glazenmaker zet haar eieren af in planten van Krabbescheer, Egelskop of Lisdodde. De soort is de afgelopen eeuw sterk afgenomen en is nu vrijwel beperkt tot de laagveenmoerassen en veenweidegebieden van Utrecht en Holland en NW-Overijssel. Ook de Glassnijder gaat in aantal achteruit, maar komt behalve in de laagvenen van Utrecht, Holland en NW-Overijssel ook voor in andere waterrijke gebieden elders in Nederland. Voorwaarde is de aanwezigheid van een rijke oevervegetatie. De eieren worden afgezet op drijvende delen van grote waterplanten, zoals stengels van Lisdodde. De Bruine korenbout zet haar eieren af op stilstaande wateren met een goed ontwikkelde oevervegetatie. Belangrijke populaties bevinden zich nog in het Utrechts-Hollandse plassengebied en in NW-Overijssel. De in Nederland zeldzame Gevlekte witsnuitlibel is ook sterk in aantal afgenomen, vooral op de hogere zandgronden. Grote populaties zijn nu alleen nog in enkele laagveenmoerassen aanwezig (NW-Overijssel, Kortenhoeftse Plassen, Rottige Meenthe). Dit zijn mogelijk tevens de belangrijkste populaties in heel NW-Europa. Het wijfje zet de eitjes af in het water van meestal matig voedselrijke laagveenwateren of matig voedselarme vennen.



Figuur 14. Groene glazenmaker (*Aeshna viridis*) mannetje (links) en Donkere waterjuffer (*Coenagrion armatum*) mannetje. Foto's: A. van der Heijden.

Voor de aanwezigheid van uitgebreide Krabbescheervegetaties, rijk gestructureerde verlandingszones en gebiedseigen matig voedselrijk, helder water zijn zeer belangrijk voor bovengenoemde laagveenlibellen. Krabbescheervelden bieden aan tenminste twaalf soorten optimale omstandigheden voor de larven, doordat ze tussen de dicht op elkaar staande planten geen last hebben van vispredatie en zelf prooi in overvloed kunnen vergaren (De Groot, 1999).

Sprinkhanen

In verband met de warmteregulatie en de ontwikkeling van eieren en nymfen is het microklimaat van een terrein één van de belangrijkste factoren die de verspreiding en dichtheden van verschillende soorten sprinkhanen stuurt. Vooral de temperatuur en het vochtgehalte van de bodem, belangrijk voor de ontwikkeling van de eieren, spelen in deze specialisatie een belangrijke rol. Sommige soorten zijn afhankelijk van variatie in vegetatiestructuur, omdat fourageren, baltsen, paren en eileg in verschillende vegetatietypen plaatsvindt. Sprinkhanen maken van het landschap gebruik op microschaal ('standplaats').

Drie relatief zeldzame soorten kunnen als kenmerkend voor moerasgebieden worden beschouwd, hoewel ze zowel in laag- als in hoog-Nederland voorkomen. De Moerasssprinkhaan (*Stethophyma grossum*) komt in Nederland voor in verschillende vochtige biotopen, zoals vochtige heidevelden, hooilanden en blauwgraslanden. Meestal zijn deze vegetaties gecombineerd met een opgaande vegetatie, zodat een afwisselende vegetatiestructuur ontstaat. Een hoge bodemvochtigheid in het winterhalfjaar lijkt belangrijk. Moerasssprinkhanen zijn herbivoor en eten een grote variatie aan grassen en zeggen (Kleukers et al., 1997). De soort werd vroeger

verspreid op de zandgronden gevonden en lokaal in laagveengebieden van Friesland, NW-Overijssel en het Vechtplassengebied. Met name in laag-Nederland lijkt van een sterke achteruitgang sprake. Voor een goede ontwikkeling van de eieren is een passend waterpeilbeheer in zowel zomer als winter belangrijk.

De Gouden sprinkhaan (*Chrysochraon dispar*) is in Nederland beperkt tot vochtige terreinen met een halfhoge vegetatie van russen, grassen of zeggen. In NW-Overijssel en Utrecht komt de soort voor in veenmosrietland. Daarnaast zijn populaties aanwezig in het Wooldse Veen en in enkele gebieden in Limburg. De soort is herbivoor en eet een grote variatie aan grassen en zeggen (Kleukers *et al.*, 1997). Het is niet onwaarschijnlijk dat de soort landelijk is afgenomen. Vooral het in stand houden van extensief beheerde, structuurrijke vochtige graslanden is voor het voortbestaan van de Gouden sprinkhaan belangrijk.

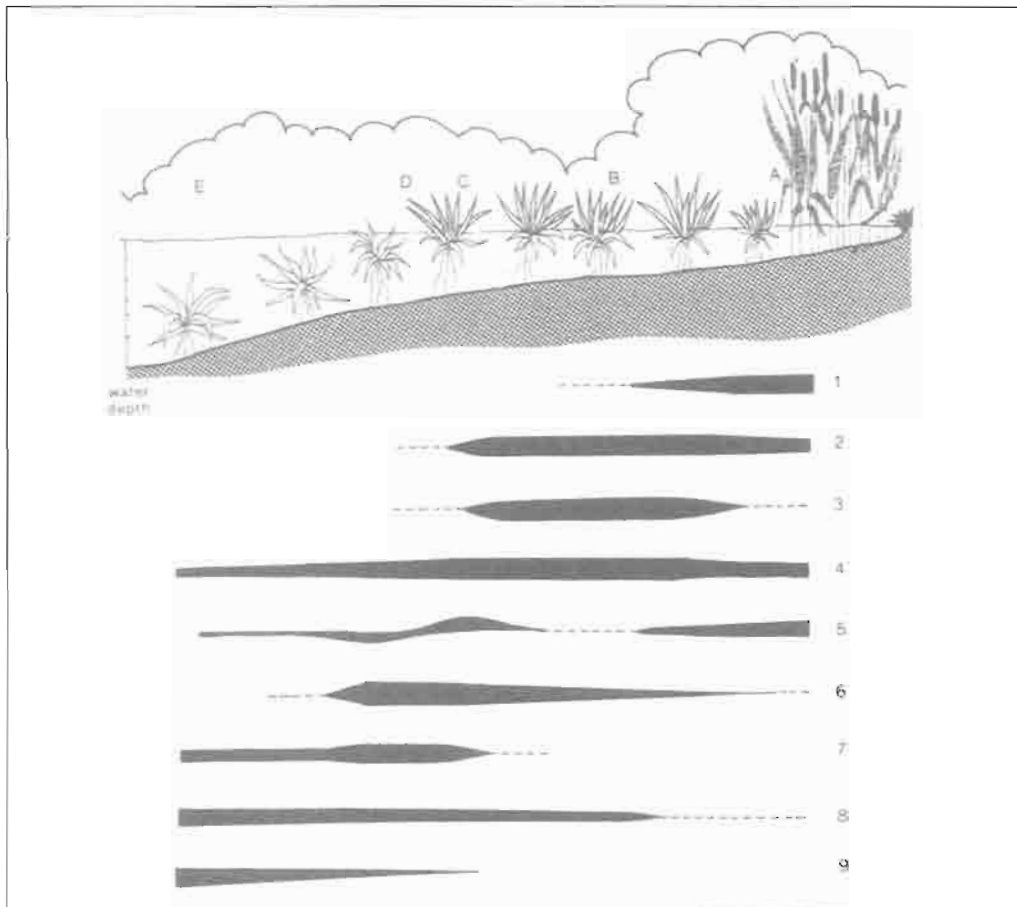
De Zompsprinkhaan (*Chorthippus montanus*) komt vrijwel uitsluitend voor in of in de buurt van vochtige biotopen, met name in gedegeneerd hoogveen (Peel), veenmosrietland (NW-Overijssel) en blauwgrasland (Twente, Achterhoek). De soort is herbivoor en leeft in laagveengebieden vooral van riet, russen en zeggen. Zompsprinkhanen zijn deze eeuw duidelijk in aantal en verspreiding achteruit gegaan (Kleukers *et al.*, 1997). Hoewel voor de ontwikkeling van de eieren een relatief hoge vochtigheid van de bodem is vereist, is er sprake van een geringe tolerantie voor langdurige inundatie. Vochtgradiënten binnen een terrein dienen dan ook zoveel mogelijk in stand gehouden of hersteld te worden.

Watermacrofauna

Laagveenwateren herbergen een zeer soortenrijke macrofauna. Higler & Semmekrot (1999) hebben een overzicht gemaakt van een groot aantal deelstudies naar watermacrofauna in het laagveengebied van vooral sloten, petgaten en enkele plassen. Dit leverde een lijst van bijna 500 soorten op die makkelijk kan worden uitgebreid, maar waarin de belangrijkste soorten wel zijn opgenomen. Alle soorten van min of meer gebufferde, stilstaande wateren kunnen in laagveenwateren worden aangetroffen. Voor het voorkomen in laagveenwateren zijn geen bijzondere specialisaties vereist, zoals dat wel het geval is in stromende, zure, brakke en zoute en diepe wateren. Bovendien zijn de wateren meestal niet erg diep, waardoor de watertemperatuur snel kan stijgen. Verder kan licht in veel wateren tot de bodem doordringen, wat gunstig is voor oogjagers en waardoor waterplanten in de hele waterkolom kunnen groeien (Higler & Semmekrot, 1999). Waterplanten bieden vestigingsmogelijkheden voor zowel fauna als voor algen, waarmee slakken zich voeden. Bovendien bieden ze schuilplaatsen, substraat voor eiafzet en voor een aantal soorten ook voedsel. Verder zorgen planten voor een verminderde turbiditeit en voor een meer stabiele bodem (Painter, 1999). Zuurstof is in relatief schone wateren geen beperkende factor. Door deze omstandigheden zijn veel soorten in staat hun levenscyclus in laagveenwateren te voltooien.

Een belangrijke oorzaak voor de rijkdom van de fauna van laagveenwateren is de grote variatie in waterkwaliteit en vegetatie. Met name de wateren die op de grens van het Pleistoceen en Holoceen liggen en gevoed worden door kwel zijn zeer waardevol. Binnen de provincie Noord-Holland zijn veel soorten uitsluitend in het Vechtplassengebied aangetroffen, vooral in de plassen zelf (Naardermeer, Ankeveense en Kortenhoeftse plassen, Wijde Blik en Spiegelplas) en in polders waarin petgaten voorkomen (Kortenhoeftse en Ankeveense polder). Het betreft hier in veel gevallen landelijk zeldzame soorten, wat duidt op de bijzondere milieu-omstandigheden (Van der Hammen, 1992). Dit geldt overigens voor het hele overgangsgebied tussen de hogere en lagere gronden, van Noord- tot Zuid-Nederland (H. van der Hammen, pers. comm.). Naast de variatie tussen wateren, is de variatie binnen afzonderlijke wateren in vegetatiesamenstelling en -structuur belangrijk voor de faunistische rijkdom. Hierbij gaat het om de vegetatiezoning van oever naar open water en om verlandingsreeksen. De meeste in laagveenwateren voorkomende faunasoorten kunnen in alle verschillende laagveenwatertypen voorkomen. Tussen de verschillende structuren binnen een waterlichaam bestaan echter duidelijke verschillen in het voorkomen van soorten.

Binnen de faunistisch gezien zeer rijke Krabbescheervegetaties heeft Higler (1977) vijf secties onderscheiden op basis van het drijven of ondergedoken zijn en de dichtheid van Krabbescheerplanten (Fig. 15). Binnen elk van deze secties is een aantal soorten sterker vertegenwoordigd dan in de andere secties. Sectie C, de overgang tussen drijvende en ondergedoken Krabbescheer, is de rijkste sectie wat aantal soorten en individuen betreft, doordat in deze overgang meer soorten voorkomen dan in elk van de twee aangrenzende secties. Dit neemt echter niet weg dat de andere secties voor andere soorten van belang zijn. De dichtheid van Krabbescheer is in sectie C het hoogste, wat meer schuilmogelijkheden en meer voedsel per oppervlakte-eenheid oplevert. Dichte Krabbescheervegetaties zijn niet of nauwelijks toegankelijk voor vissen. Belangrijke top-predatoren zijn libellenlarven. Gittenberger *et al.* (1998) noemen de bescherming tegen vissen als een van de oorzaken voor de zeer rijke zoetwaterslakkenfauna in Krabbescheervegetaties.



Figuur 15. Ruimtelijke verspreiding van macrofaunasoorten met verschillende niches in Krabbescheervevegetaties. (Uit: Higler, 1977).

Het spreekt voor zich dat het verdwijnen van Krabbescheervevegetaties een enorme verarming betekent voor de watermacrofauna. Eén van de soorten waarvoor dit in het bijzonder geldt is de Groene glazenmaker die gebonden is aan Krabbescheer (zie eerder). De eieren worden in de bladeren van Krabbescheer gelegd en zinken in de winter mee onder water. Met name in de zomer vereisen de larven een vrij hoog zuurstofgehalte in het water (Schorr, 1990). Paring en rusten vindt plaats in oevervegetaties (Sternberg, 2000).

Onderzoek van Higler en Verdonschot (1989) in veensloten liet zien dat de oevervegetatie het rijkste microhabitat is. De auteurs veronderstellen dat ongestoorde, rijk gestructureerde oevervegetaties een kraamkamerfunctie hebben voor het hele water. Overigens is boven water de oevervegetatie van belang voor het foerageren in luwte, voor eiafzet van bijvoorbeeld kokerjuffers, voor uitsluipmogelijkheden van ondermeer libellen en als rustplaats voor volwassen macrofauna. Als tweede in soortenrijkdom staan de delen met ondermeer Waterpest en Hoornblad, vervolgens Lisdoddevegetaties en tenslotte draadalgen, waarin de minste soorten voorkomen. Ook de bodemfaunasamenstelling verschilt tussen de vegetatietypen. Higler en Verdonschot (1989) noemen als oorzaken voor deze verschillen de zuurstofhuishouding onder de verschillende vegetatietypen en de toegankelijkheid voor vissen (vergelijk 'maaswijdte' van open Lisdodde- en van dichte Waterpestvegetatie of draadalgen). Daarnaast spelen verschillen in het aanbod en de samenstelling van detritus tussen de vegetatietypen wellicht een belangrijke rol.

Moller Pillot (pers. comm.) wijst op het belang van het aanbod en de samenstelling van detritus (eigenschappen organisch materiaal en de daarop voorkomende bacteriën en schimmels) voor de samenstelling van de detritivore fauna. Bij chironomiden zijn de soortspecifieke monddelen bepalend voor de mogelijkheden om detritus als voedsel te gebruiken en daarmee voor het voorkomen van soorten.

Higler & Semmekrot (1999) delen de laagveenwateren in op basis van het eerder genoemde overzicht van watermacrofauna naar gebruik en vorm en omvang van de wateren en maken vervolgens voor zover dat van toepassing is een verdere onderverdeling naar trofiegraad en chlorideconcentratie. Dit heeft geleid tot elf gemeenschappen binnen de laagveenwateren (tabel 1).

Met name doodlopende en/of verlandende sloten en geïsoleerde petgaten of plassen, die niet met boezemwater worden doorgespoeld kunnen zeer waardevol zijn, doordat bijzondere soorten zich hier nog lang kunnen handhaven. De kleine oligo-mesotrofe slootjes zijn waardevolle, zwak zure tot zure, kleinschalige wateren met kenmerken die meer op hoogveen (of overgangsvveen) duiden. Onder de macrofauna vinden we soorten die voorkomen in hoogveen, zoals de eendagsvlieg *Leptophlebia vespertina*, diverse acidobionte of tyrfhofiele keversoorten onder andere van het geslacht *Hydroporus*, de zeldzame, tyrfhofobionte kever *Helophorus tuberculatus* (Drost *et al.*, 1992) en ook de mosmug *Phalacrocer replicata*, die in hoogveenrestanten voorkomt op enigszins rijkere plaatsen (St. Bargerveen, ongepubl. geg.). Net als in hoogvenen ontbreken slakken, bloedzuigers, borstelwormen en platwormen vrijwel geheel in de zure, oligotrofe slootjes. In de meer gebufferde wateren zijn deze groepen wat talrijker en zij zijn zeer goed vertegenwoordigd in de (matig) voedselrijke sloten. De niet verontreinigde meso- tot eutrofe sloten met veel vegetatie vormen de rijkste waterbiotopen in Nederland, waarin 300 tot 400 macrofaunasoorten kunnen voorkomen. De macrofauna van petgaten komt overeen met die van deze vegetatiekundig en faunistisch rijke sloten, hoewel de meest typerende soorten van petgaten meer ruimte nodig lijken te hebben. In de grote wateren is een sterkere invloed van wind en komt aan de oostkant een golfslagzone voor. In deze zone worden soorten aangetroffen van zuurstofrijke, stromende wateren en soorten die zich kunnen vasthechten aan steen, onder andere aan het veel gebruikte stortsteen. Typisch voor oevers met helofyten zijn onder andere de kokerjuffers *Orthotrichia costalis* en *Agrypnia varia*. In de bodemfauna komen karakteristieke dansmugsoorten van diepere wateren of zandbodems voor. Kanalen en vaarten zijn door hun afwaterings- en scheepvaartfunctie voedselrijk en dynamisch, wat bepalend is voor het voorkomen van soorten (Higler & Semmekrot, 1999).

Bij toename van de voedselrijkdom zien we, uitgaande van voedselarme wateren, eerst een toename in soortenaantal, waarbij overigens karakteristieke soorten van voedselarme wateren zullen afnemen. Bij verdere toename van de voedselrijkdom verdwijnen eerst de meest karakteristieke soorten. Het aantal macrofaunasoorten daalt sterk in hypertrofe wateren, waarin algen domineren of die volledig met kroos zijn bedekt. Hier is het lichtklimaat slecht, waardoor waterplanten en het zuurstofgehalte sterk wisselt. Soorten die aan hogere zuurstofgehalten zijn gebonden, verdwijnen en een beperkt aantal soorten ubiquisten en saprofielen blijft over, meestal in hoge dichtheden. Voorbeelden hiervan zijn borstelwormen, de dansmug *Chironomus plumosus* en de slak *Valvata piscinalis* (Higler & Semmekrot, 1999). Higler (1977) trof de hoogste aantallen zoetwaterpoliepen (*Hydra* sp.) aan in zeer voedselrijke, vervuilde of troebele wateren. Waarschijnlijk profiteren zij van de talrijk aanwezige kleine kreeftachtigen in deze wateren. Mogelijk komen predatoren van poliepen in vervuilde of troebele wateren niet of minder voor. Wellicht is door toename van de voedselrijkdom en veranderingen en verdwijnen van waterplantenvegetaties ook de samenstelling en omzettingssnelheid van detritus veranderd, wat directe gevolgen heeft voor de detrivore fauna.

Watervlooiën spelen een sleutelrol bij het helder houden van laagveenwateren, door de begrazing van algen. Hiervoor wordt verwezen naar 4.4. Ook Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) kan als filtreerder een gunstige invloed hebben op de waterkwaliteit, vanwege het grote volume water dat deze soort per dag filtert (zie Scheffer, 1999b). Driehoeksmosselen vestigen zich op harde substraten en kunnen in zeer hoge aantallen voorkomen. Deze exotische mosselsoort wordt gegeten door Meerkoeten, duikeenden en sommige vissen. Tussen vijvermossels (Unionidae, waaronder de Schildersmossel *Unio pictorum* en de Zwanemossel *Anodonta cygnea*) en vissen bestaan bijzondere relaties. De tweekleppigen hebben een parasitair larvestadium in kieuwbladen van vissen, terwijl Bittervoorn de mossels nodig hebben omdat ze er hun eieren in leggen (Gittenberger *et al.*, 1998).

Verzoeting van brakke wateren heeft geleid tot een verschuiving van een door kreeftachtigen gedomineerde, relatief soortenarme fauna naar een soortenrijkere fauna die door insecten en slakken wordt gedomineerd (Van der Hammen, 1992). Tegelijk neemt ook een aantal typische brakwatersoorten af, zoals verschillende vlokreeften (*Gammarus* sp.), de waterkevers *Haliphus apicalis*, *Coelambus parallelogrammus* en *Ochthebius marinus*, de waterwantsen *Paracorixa concinna* en *Sigara stagnalis*, de oppervlaktewants *Gerris thoracicus* en de dansmug *Chironomus halophilus* (Higler & Semmekrot, 1999).

3.3.4 Visfauna

In Nederland komen 45 inheemse zoetwatervissoorten voor. Hiervan zijn 7 soorten praktisch uitgestorven en 17 soorten zijn gevoelig, kwetsbaar of bedreigd (RL; Fig. 16; De Née, 1998; De Née & Van Ommering, 1998). Naast de 45 inheemse soorten zijn er thans circa 10 ingevoerde (exotische) soorten. Er zijn enkele zoetwatervissoorten die het zwaartepunt van hun verspreiding in het laagveengebied hebben (bijvoorbeeld de van Schildersmossel en Zwanemossel afhankelijke Bittervoorn, *Rhodeus sericeus*, en de Kraeskarper, *Carassius carassius*), maar er zijn geert soorten die in hun verspreiding beperkt zijn tot laagveenwateren.



Figuur 16. Lijst van inheemse zoetwatervissoorten (De Nie, 1998; De Nie & Van Ommering 1998)

Tabel 8. Indeling van de Nederlandse zoetwatervissoorten in ecologische gilden; (ex) = exoot. Naar Quak (1994).

Ecologische gilden				
LIMNOFIEL	EURYTOOP	RHEOFIEL partieel	RHEOFIEL obligaat	RHEOFIEL zoet-zout
Bittervoorn Giebel	Aal Baars	Alver Amerikaanse dwergmeerval (ex)	Barbeel Beekforel	Bot Diklipharder
Graskarper (ex)	Blankvoorn	Kwabaal	Beekprik stekelbaars	Driedoornige
Gup (ex) Kroeskarper Grote modderkruiper Kleine modderkruiper Rietvoorn Pos Roofblei (ex) stekelbaars Vetje Zeelt	Brasem Goudvis (ex) Karper Kolblei Meerval Snoekbaars	Riviergrondel Winde Zonnebaars (ex) Regenboogforel (ex) Serpeling Sneep	Houting Rivierdonderpad Rivierprik Spiering Vlagzalm	Elft Fint Grote marene Kleine marene Tiendoomige Snoek Steur (ex) Zalm Zeeforel Zee-prik

In tabel 8 zijn de soorten ingedeeld in ecologische gilden. Hierbij worden de volgende gilden onderscheiden:

- eurytope vissoorten; dit zijn soorten die in principe in elk watertype kunnen voorkomen en geen speciale eisen aan het milieu stellen;
- limnofiele of plantminnende vissoorten; dit zijn vissen die in (een deel van) hun levenscyclus afhankelijk zijn van stilstaand, helder en plantenrijk water;
- rheofiele of stromingsminnende soorten; hierbij wordt onderscheid gemaakt in vissen die een deel (partieel) of hun gehele levenscyclus (obligaat) afhankelijk zijn van stromend water, dan wel migreren tussen zoet en zout water (zoet-zout rheofiel).

Voor laagveenwateren is de limnofiele groep het meest interessant, omdat deze bij uitstek hoort bij de verlanding die natuurlijke laagveenwateren kenmerkt. Op grond van de aanwezige bedekking met waterplanten, die een sterk sturende invloed op de samenstelling van de visstand heeft, is het mogelijk verschillende visgemeenschappen en bijbehorende watertypen te onderscheiden (tabel 9). Deze visgemeenschappen liggen op een gradiënt van mesotroof naar hypertroof water. Het moge duidelijk zijn dat voor laagveenwateren het Ruisvoorn-Snoek watertype (*Rutilus erythrophthalmus-Esox lucius*) en het Snoek-Blankvoorn watertype (*E. lucius-R. rutilus*) de gewenste types zijn. Deze typen komen thans in laagveenwateren niet of nauwelijks meer voor. Het overgrote deel van de laagveenwateren bevat een visstand van het Brasem-Snoekbaars type (*Abramis brama-Stizostedion lucioperca*). In sommige wateren is als gevolg van grote waterzuiveringsinspanningen een langzame verschuiving zichtbaar naar het Blankvoorn-Brasem type (bijvoorbeeld in De Wieden in Noordwest-Overijssel). Hysterese-effecten staan hier een verder herstel in de richting van de gewenste watertypen en visgemeenschappen echter in de weg (zie 4.4).

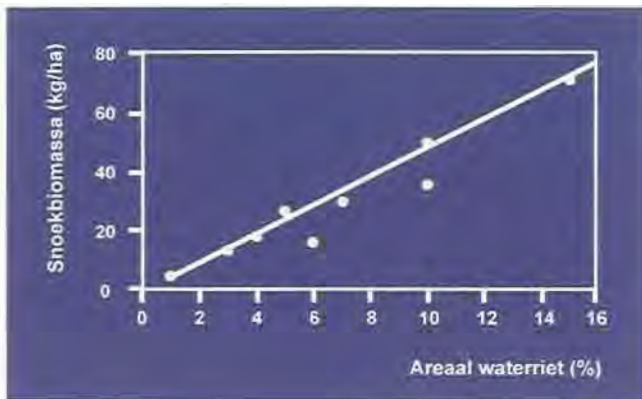
Tabel 9. Viswatertypes en visgemeenschappen (naar Spiegel & Walder, 1993).

Viswatertype:	Ruisvoorn-Snoek	Snoek-Blankvoorn	Blankvoorn-Brasem	Brasem-Snoekbaars
trofiegraad	mesotroof	eutroof	eutroof /hypertroof	hypertroof
vissoort <i>dominant</i>	snoek	blankvoorn	blankvoorn	brasem
<i>co-dominant</i>	ruisvoorn, zeelt baars blankvoorn, aal	snoek ruisvoorn, zeelt baars, karper	snoek, baars snoekbaars, pos aal, karper	blankvoorn, pos aal, karper
algen <i>groenalgen</i>	weinig	veel	bloei	bloei
<i>blauwalgen</i>	weinig	weinig	bloei (incidenteel)	bloei
waterplanten <i>submers</i>	60 - 100 %	20 - 60 %	10 - 20 %	0 - 10 %
<i>drijvend</i>	veel	weinig	geen	geen
<i>emers</i>	veel	matig-veel matig	weinig-matig matig	geen-weinig geen-weinig
doorzicht	> 100 cm (bodemzicht)	40 - 70 cm	40 - 60 cm	10 - 40 cm

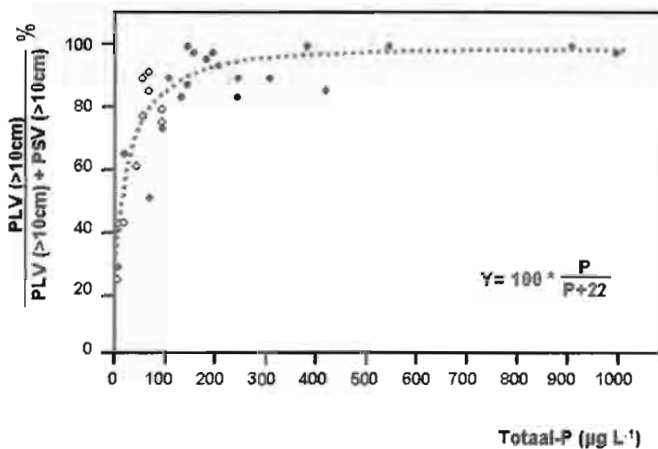
Binnen de (gewenste) visgemeenschappen spelen waterplanten een dominante rol. Hierbij dient onderscheid gemaakt te worden in submerse planten en helofyten. Submerse planten vormen structuren die meestal alleen in het groeiseizoen beschikbaar zijn voor vissen; in bijna alle gevallen sterft de ondergedoken watervegetatie in het najaar af. In de winter en het (vroeg) voorjaar is oevervegetatie (of ondergelopen terrestrische vegetatie, maar dit komt als gevolg van peilregulatie nergens in ons laagveengebied nog voor) dan de enige beschikbare vegetatie. Het voorkomen van soorten die voor hun overwintering of paai afhankelijk zijn van vegetatie is in die gevallen sterk gekoppeld aan het voorkomen van oevervegetatie. Een goed voorbeeld is de Snoek (Fig. 1.7). Hoewel deze soort graag voorkomt in ondergedoken watervegetatie is de biomassa sterk gecorreleerd aan de hoeveelheid oevervegetatie, omdat de hoeveelheid voor vissen beschikbare

oevervegetatie bepaalt hoeveel snoeken er overleven als de ondergedoken watervegetatie in het najaar afsterft (o.a. Grimm, 1994; Grimm & Klinge, 1996).

Naast het voorkomen van waterplanten is de predator-prooi verhouding van de visstand ook een belangrijke parameter die de visgemeenschappen typeert. In figuur 18 is deze verhouding weergegeven voor een groot aantal Deense en Zweedse meren, die langs een trofiegradiënt liggen.



Figuur 17. Relatie tussen de procentuele areaalbedekking van een water met helofyten (uitgedrukt als waterriet) en de biomassa snoek in kg ha⁻¹. Naar Grimm (1994).



Figuur 18. Verloop van de ratio tussen planktivore vissen (PLV, Ruisvoorn, Blankvoorn en Brasem) en planktivore en piscivore vis (PSV, Snoek, Baars *Perca fluviatilis*, Snoekbaars), alle groter dan 10 cm, bij een toenemend totaal-P gehalte (gemiddelde mei-september) in Deense (●) en Zuid-Zweedse (○) meren. Uit Jeppesen et al. (1990).

Hypertrofe wateren worden zonder uitzondering gekenmerkt door een sterke dominantie van prooivissen. De visgemeenschappen van het Brasem-Snoekbaars type en het Blankvoorn-Brasem type behoren hiertoe. Regulatie van de prooivisstand door roofvissen speelt hier geen rol van betekenis. Naarmate de productiviteit afneemt verandert dit. In mesotrofe wateren (die helder en plantenrijk zijn) is sprake van een veel groter aandeel roofvis. Regulatie van de prooivisproductie door roofvissen speelt hier wel een rol. Het voorkomen van een 'gebalanceerde' visstand (predator-prooi verhouding groter dan 0,5) kan gezien worden als een stabiliserende factor: omdat de prooivissen (die watervlooiën eten) gereguleerd worden is er geen sterke predatiedruk op het zooplankton, waardoor grote watervlooiën kunnen bijdragen aan het instandhouden van helder en plantenrijk water. In 4.4 wordt nader op dit gegeven in relatie tot het doorbréken van hystereseeffecten ingegaan.



Figuur 19. Snoekbaars (*Stizostedion lucioperca*)



Figuur 20. Grote karekiet (*Acrocephalus arundinaceus*). Foto: S. Ortmann (*Birds of Denmark*, http://hjem.get2net.dk/birds_of_denmark/).

3.3.5 Broedvogels

Karakteristieke soorten

Laagveenwateren vormen voor diverse vogels een belangrijk broedhabitat, vooral voor soorten karakteristiek voor zoetwatermoerassen. Betreffende soorten zijn gebonden aan één of meerdere successiestadia in de reeks van open water naar moerasbos (en overgangen naar (schraal)graslanden). Behalve in laagveenwateren kunnen deze vogels in principe voorkomen in het rivierengebied, het zeekleigebied, vennen in hoog-Nederland en natte duinvalleien.

Enkele zeldzame broedvogels zijn in hun huidige broedvoorkomen echter nagenoeg beperkt tot laagveenwateren (Ministerie van LNV 2000, Bijlsma et al., 2001): Purperreiger (*Ardea purpurea**), Krooneend (*Netta rufina**), Grote karekiet (*Acrocephalus arundinaceus**; Fig. 20) en Zwarte stern (*). Daarnaast zijn laagveenwateren erg belangrijk voor de populaties van Roerdomp (*Botaurus stellaris**), Woudaapje (*Ixobrychus minutus**), Snor (*Locustella luscinioides**), Rietzanger (*A. schoenobaenus**), Porseleinhoen (*Porzana porzana**) en Grauwe gans (*Anser anser*) en in mindere mate Lepelaar (*), Bruine kiekendief (*Circus aeruginosus*), Blauwborst (*Luscinia svecica*), Baardmannetje (*Panurus biarmicus**), Aalscholver (*Phalacrocorax carbo*), Kwak (*Nycticorax nycticorax**) en Buidelmees (*Remiz pendulinus*). Van bovengenoemde soorten staan er maar liefst 12 op de Rode Lijst (aangegeven met *; Osieck & Hustings, 1994).

Daarnaast komen in laagveenwateren broedvogels voor die weliswaar in meer of mindere mate karakteristiek zijn voor open water en verlandingsvegetaties, maar die in Nederland ook buiten laagveengebieden relatief algemeen en talrijk zijn. Volgens de indeling van Sierdsema (1995) gaat het om vogels uit de volgende ecologische vogelgroepen:

- Dodaars-groep, soorten van voedselarm tot matig voedselrijk open water;
- Slobeend-groep, soorten van kleinschalig ondiep (matig) voedselrijk open water;

- Kuifeend-groep, soorten van voedselrijk, open water;
- Roerdomp-groep, soorten van nat, voornamelijk overjarig rietland;
- Rietzanger-groep, soorten van zeggen- en rietvegetaties, nat tot verlandend;
- Porseleinhoen-groep, soorten van natte lage vegetaties (vooral zeggen), met ondiep water;
- Blauwborst-groep, soorten van verlandende rietvegetaties met struikopslag;
- Zomertaling-groep, soorten van drassig, structuurrijk grasland met plaatselijk open water;
- Rietgors-groep, soorten van ruigtes en lage struwelen, veelal nat tot vochtig;
- Buidelmees-groep, soorten van boomgroepen in rietland.

Habitat-eisen, voorkomen en populatie-ontwikkeling

De meeste aandacht gaat hier uit naar de meest kritische vertegenwoordigers uit de ecologische vogelgroepen van open water en de primaire verlandingsstadia. De informatie is ontleend aan Ministerie van LNV (2000), Bijlsma *et al.* (2001) en Van Turnhout & Hagemeyer (2001).

In het algemeen geldt dat voor vogels vooral het type en de structuur van de moerasvegetatie van belang is. Ook kan de ruimtelijke configuratie van vegetatietypen een rol spelen (mozaïekpatronen), bijvoorbeeld als nestelen en fourageren in verschillende habitats plaatsvindt. Belangrijkste problemen ondervinden vogels meestal ten aanzien van het aanbod aan geschikte nestgelegenheid, geschikte fourageerplekken of voldoende voedsel. Voor trekvogels kunnen deze problemen zich afspelen in zowel de Nederlandse broedgebieden, als in de doortrek- en overwinteringsgebieden in Europa en Afrika.

Waterdiepte is een belangrijke factor voor moerasvogels, vooral via het indirecte effect op voedselbronnen, voedselbeschikbaarheid en nestgelegenheid. De meeste kritische soorten geven de voorkeur aan ondiep water, minder dan twee meter diep en soms zelfs minder dan 20 cm diep, of aan de oeverzone van diepere wateren. Overigens is de samenhang met dieper water meestal wel een voorwaarde, bijvoorbeeld voor de overleving van prooidieren. Meestal worden relatief voedselarme omstandigheden geprefereerd, omdat dit de beste omstandigheden biedt voor een rijk en gedifferentieerd voedselaanbod en goede nestgelegenheid. Vegetatie is van belang voor nestbouw en om te rusten, te fourageren en dekking te zoeken. Oevervegetaties, met name rietvelden, zijn voor veel soorten van levensbelang. Voor herbivoren is vegetatie ook belangrijk als directe voedselbron. Veel moerasvogels zijn echter generalisten en leven van een grote variatie aan plantaardig en dierlijk voedsel (zowel gewervelden als ongewervelden, zowel terrestrische als aquatische dieren). Het voorkomen hiervan is op zijn beurt weer afhankelijk van fysisch-chemische karakteristieken van het waterlichaam, vegetatietype en -structuur en de aanwezigheid van andere diersoorten in het voedselweb. Tenslotte is ook de omvang van het beschikbare leefgebied van belang. Dit moet in eerste instantie groot genoeg zijn om een territorium te herbergen, maar in tweede instantie ook om een duurzame populatie van een soort te kunnen huisvesten.

Zwarte stern (Dodaars-groep)

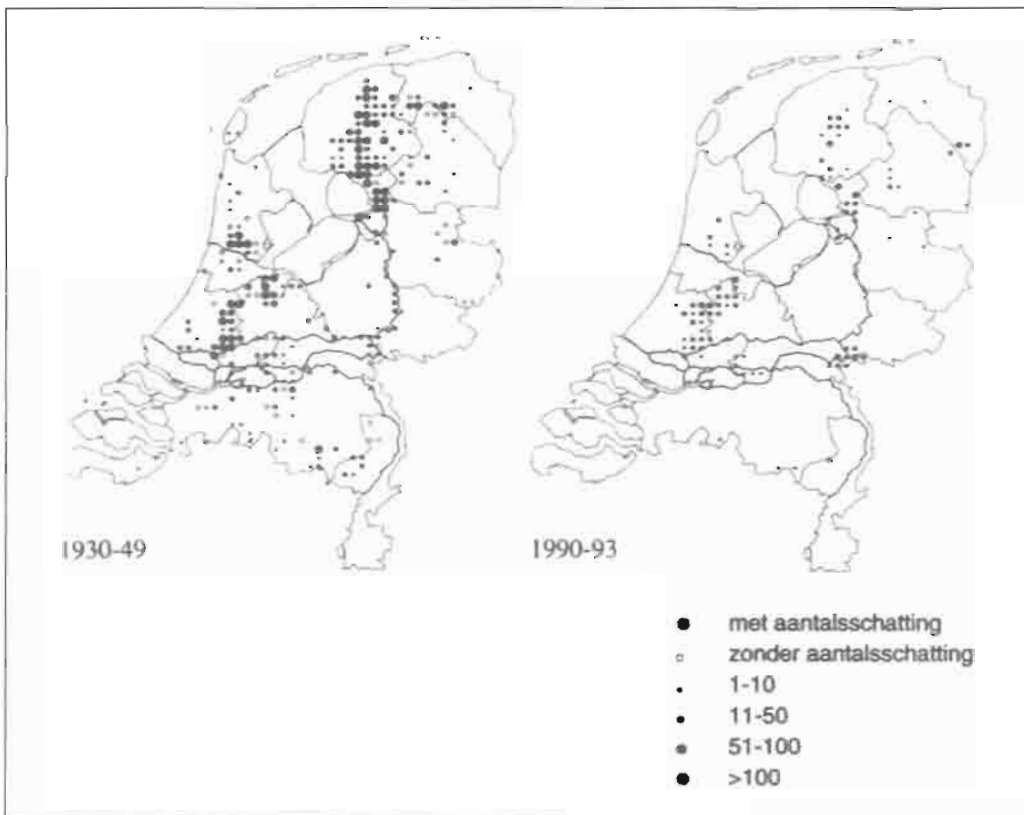
Om te nestelen is de Zwarte stern in sterke mate afhankelijk van krabbescheermatten vermengd met dood plantenmateriaal (Fig. 21). In mindere mate (met een beduidend lager succes) wordt ook in vegetaties van Gele plomp of Witte waterlelie met veel drijvende wortelstokken gebroed (veengebieden). Het voedsel bestaat met name uit vele soorten insecten (voor juvenielen vooral grote waterinsecten als libellen, libellenlarven en waterkeverlarven), kleine vissen en regenwormen. Het voedsel wordt bemachtigd boven open water, in oevervegetaties, ruigtevegetaties en graslanden.

De Nederlandse broedpopulatie daalde van 13,000-20,000 paar in 1930-50 naar 1100-1300 in 1992-96. Vanaf halverwege jaren tachtig lijkt er, althans in laagveenmoerassen, sprake van een stabilisatie op laag niveau. Het huidige broedareaal is nog maar een kwart van dat in de jaren dertig, en is geconcentreerd in laagveengebieden in Friesland, NW-Overijssel, Zuid-Holland en Utrecht en in het oostelijk rivierengebied (Fig. 22). Tegenwoordig broedt meer dan de helft van de vogels op kunstmatige nestvlotjes.

De neerwaartse trend is vooral te wijten aan een te laag broedsucces. Dit wordt enerzijds veroorzaakt door een te beperkt en ongeschikt nestplaatsaanbod (gebrek aan Krabbescheer-vegetaties) en anderzijds door voedselproblemen in de jongenfase. In veel laagveengebieden ontbreekt een groot en gevarieerd aanbod aan grote waterinsecten.



Figuur 21. Zwarte stern (*Chlidonias niger*) op nest van Krabbescheerresten. Foto: P. van Galen.



Figuur 22. Verspreiding van de Zwarte stern per atlasblok in 1930-49 en 1990-93 (Van der Winden et al., 1996).

Krooneend (Slobeend-groep)

Krooneenden nestelen op de oevers van eilandjes in laagveenwateren, verscholen in de vegetatie. De adulten zijn herbivoor en hebben een zeer sterke voorkeur voor kranswieren. Jonge vogels eten de eerste weken van hun leven insecten, daarna schakelen ze ook over op kranswieren.

De Krooneend vestigde zich pas in de veertiger jaren in Nederland. Volgend op een toename tot aan het begin van de jaren tachtig (30-65 paar), nam de soort sterk af tot maar 6-15 paar in 1989-90. Vervolgens groeide de populatie weer snel tot 40-60 paar halverwege jaren negentig. De huidige broedverspreiding is nagenoeg beperkt tot het Vechtplassengebied, in het bijzonder de Vinkeveense Plassen en de Botshol.

De afname in de jaren tachtig werd waarschijnlijk veroorzaakt door het beperkte aanbod van kranswieren,

waardoor het broedsucces te laag was (Ruiters *et al.*, 1994). Oorzaken voor de huidige fluctuaties in broedsucces zijn onbekend, maar betreffen mogelijk de voedselbeschikbaarheid voor jongen in kritieke perioden (insecten, kranswieren), predatie van jongen in samenhang met het relatief open gebied waar waterplanten groeien en een te steile beschoeiing van de meeste broedeilanden.

Grauwe gans (Slobeend-groep)

Grauwe ganzen broeden in gebieden waar een combinatie aanwezig is van moerasvegetaties (bij voorkeur Riet of andere helofyten), moerasbos of eilandjes in open water enerzijds (om te nestelen en te fourageren), en aangrenzend grasland (om te fourageren) en open water (om te rusten en ruïen) anderzijds.

In de eerste decennia van de twintigste eeuw was de Grauwe gans op veel plaatsen in de laagveenmoerassen en -meren van Friesland nog een uiterst schaarse broedvogel. Daarna verdween de soort bijna geheel van het toneel in Nederland, vermoedelijk omdat veel geschikt broedbiotoop in cultuur werd gebracht. Halverwege de twintigste eeuw keerde de Grauwe gans echter terug als broedvogel. Scandinavische vogels vestigden zich spontaan in de nieuw ontstane IJsselmeerpolders. Daarnaast werden op verschillende plekken in Nederland vogels uitgezet. In de vestigingsgebieden namen de aantallen snel toe en vanaf de jaren zeventig werden ook nieuwe gebieden gekoloniseerd. Momenteel liggen de belangrijkste kernen in Midden-Friesland, Oostvaardersplassen, Oostelijke Vechtplassen, Naardermeer, Waterland, Gelderse Poort en het noordelijk Deltagebied. De huidige populatie omvat naar schatting zo'n 5000 paar.

De succesvolle terugkeer van de Grauwe gans leidt tot conflicten met de landbouw. Op veel plekken wordt getracht de populatiegroei aan banden te leggen door het rapen van eieren of afschot (Scheekerman *et al.*, 2001). De hervestiging van de Grauwe gans als broedvogel moet echter vooral gezien worden als een positieve ontwikkeling. De soort hoort immers van nature in onze moerasgebieden thuis en heeft daarin een belangrijke ecologische rol: door het begrazen van Riet en andere moerasvegetaties wordt verlandings tegengegaan.

Purperreiger (Roerdomp-groep)

Purperreigers (Fig. 23) broeden meestal koloniegewijs, bij voorkeur in zeer natte dichte verlandingsstadia van overjarig waterriet en Lisdodde. De laatste jaren wordt echter steeds meer overgeschakeld op struweel en moerasbos. Vis is de belangrijkste voedselbron (Blankvoorn, Rietvoorn, Baars en Snoek; lengte 6-20 cm). In aanvulling worden ook kleine zoogdieren en amfibieën gegeten. Gefourageerd wordt vanuit vegetatierijke oevers langs besloten wateren in moerassen, maar vooral langs slootkanten in veenweidegebieden. Een goed ontwikkelde oeverzone is belangrijk. Het water is ondiep, helder en vegetatierijk.

In de tweede helft van de twintigste eeuw groeide de populatie van de Purperreiger aanvankelijk, tot 900 paar in 1977. Daarna zette een stevige daling in, tot het dieptepunt in 1991 toen slechts 220 paren tot broeden kwamen. Sindsdien is sprake van een licht herstel (344 paren in 1998). Momenteel broeden de grootste aantallen in De Wieden en Weerribben, Zwarte Meer, Naardermeer, Breukeleveense Plassen, Nieuwkoop, Armeide, Kinderdijk en Leerclam.

De sterke jaarlijkse schommelingen in de aantallen van de Purperreiger worden veroorzaakt door variaties in de overleving van adulte vogels, welke gecorreleerd blijkt te zijn aan de hoeveelheid regen in West-Afrika. Omdat populatieherstel in de jaren negentig echter grotendeels uitbleef, ondanks hogere neerslagcijfers in de Sahel, zijn er waarschijnlijk ook limiterende factoren in Nederland. Deze zouden kunnen liggen in het onvoldoende aanbod van geschikt nesthabitat. Het afgenomen oppervlak van zeer natte waterrietzones, in combinatie met de toegenomen bereikbaarheid voor grondpredatoren, kan een beperkende factor voor vestiging en uitbreiding van kolonies zijn. Daarnaast biedt het omliggende cultuurland tegenwoordig veel minder fourageermogelijkheden, doordat oevervegetaties langs sloten gedegeneerd zijn.



Figuur 23. Purperreiger (*Ardea purpurea*). Uit: Naumann: *Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas*, 1897.

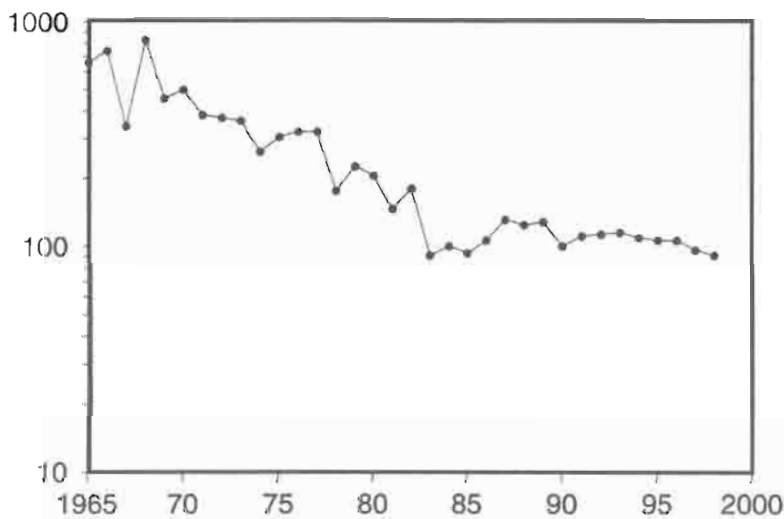
Roerdomp, Woudaapje, Grote karekiet, Snor (Roerdomp-groep)

Roerdompen nestelen in periodiek geïnundeerd of permanent onder water stand rietland, van minimaal enkele jaren oud (overjarig riet). Daarnaast moet ophoping van oude stengels hebben plaatsgevonden of een onderlaag van grote zeggen aanwezig zijn. De oppervlakte van een dergelijke rietkraag hoeft niet per se heel groot te zijn, maar moet wel minimaal 10 m breed zijn. Het voedsel van de Roerdomp bestaat vooral uit vis en amfibieën, maar ook andere gewervelden en ongewervelden worden gegeten. Het wordt bij voorkeur vergaard in ondiep water tussen, of grenzend aan, waterrietzones. Van dergelijke randzones is per territorium minimaal 0,5-1 km nodig.

Telde ons land halverwege de jaren zeventig nog 500-700 broedparen, begin jaren negentig waren er daar nog maar 150-275 van over. Vooral de strenge winter van 1978/79 leidde de afname in. Sindsdien bleef de stand op laag niveau steken, met 140-160 paar in 1996-97. De meeste dieren broeden rond de Friese meren en langs de Friese IJsselmeerkust, in de kop van Overijssel, Zaanstreek, Oostvaardersplassen, Harderbroek, Vechtplassengebied en langs de grote rivieren. Roerdompen zijn erg wintergevoelig en waarschijnlijk is de mortaliteit in strenge winters hoog. De laatste decennia blijft een herstel na een reeks van zachte winters echter uit, waar dat vroeger wel het geval was. Vooral het grootschalig verdwijnen van inundatie- en waterrietzones zal hiervoor verantwoordelijk zijn.

De nesten van het Woudaapje worden bij voorkeur gesitueerd in oevervegetaties van waterriet, lisdodde of ruigte. Op de locatie van het nest is de waterdiepte gemiddeld 40 cm. Het Woudaapje eet vooral vis, amfibieën en grote waterinsecten (waterwantsen, waterkevers, libellenlarven). Gefourageerd wordt in helder ondiep water, vanuit vegetatierijke oevers en vanaf primaire (drijvende) verlandingsvegetaties. Een grote grenslengte oever-water met veel beschutting is daarbij cruciaal. De soort heeft de afgelopen decennia de grootste achteruitgang laten zien van alle moerasvogels in Nederland. Van de 170-225 paar die halverwege de jaren zestig nog aanwezig waren, waren er halverwege de jaren negentig minder dan tien over, versnipperd over evenzoveel locaties. Enkele van deze plekken vallen samen met voormalige kerngebieden als de Vechtplassen en de Gelderse Poort. De reden van de achteruitgang is onduidelijk. Deels kan dit te maken hebben met verslechterende omstandigheden tijdens de trek of in de overwinteringsgebieden, maar ook veranderingen in de broedgebieden spelen waarschijnlijk een belangrijke rol. Afname van waterriet in combinatie met afgenomen diversiteit in watertypen en drijvende verlandingsvegetaties zijn hierbij vermoedelijk cruciaal. Deze factoren grijpen namelijk in op zowel de nestgelegenheid, de fourageergelegenheid als het voedselaanbod.

De Grote karekiet is voor de bouw van de nesten afhankelijk van stevig waterriet, met een relatief open structuur boven water. Het voedsel bestaat uit grote insecten, vooral larven van libellen en waterkevers, wat vergraasd wordt in waterrietzones. Daarnaast wordt op insecten gefourageerd in kruidige en struikachtige vegetaties grenzend aan de rietzone. Van de naar schatting 10.000 paar die in de vijftiger jaren in Nederland broedden, zijn er nu nog maar 250-350 over. Vooral in de jaren zestig, zeventig en begin jaren tachtig nam de populatie sterk in aantal af (Fig. 24) en verdween de soort uit veel regio's. Momenteel zijn nog concentraties aanwezig in de noordelijke Randmeren, Noordwest-Overijssel en het Utrechtse Vechtplassengebied. Onderzoek heeft aangetoond dat de achteruitgang is te wijten aan de sterke reductie van het oppervlak waterriet. Het meer versnipperde voorkomen van waterriet en het smaller worden van waterrietgordels heeft tevens de kans op predatie vergroot. Bovendien is het voedselaanbod waarschijnlijk verslechterd, vooral in het voetspoor van verdwijnend waterriet (in het bijzonder libellenlarven) maar ook in de aangrenzende graslanden.



Figuur 24. Broedvogelindex van de Grote karekiet (*Acrocephalus arundinaceus*) in Nederland in de periode 1965-98 (Bijlsma et al., 2001).

De Snor nestelt in periodiek geïnundeerd of permanent in het water staand rietland (Riet, Lisdodde, Galigaan) van minimaal enkele jaren oud, waar ophoping van oude stengels heeft plaatsgevonden of een onderlaag aanwezig is van grote zeggen. De moerasvegetatie moet minimaal 10 meter breed zijn. In deze vegetatie wordt ook gefourageerd op aquatische ongewervelden als vliegen, kokerjuffers, vlinders, spinnen, libellen en weekdieren. Sinds eind jaren zestig is de populatietrend overwegend negatief, met een afname van 50-70% in Noord- en Zuid-Holland. De meest recente landelijke schatting komt uit op 1350-2050 paar in 1989-91. Grote populaties zijn te vinden in de Oostvaardersplassen, Friesland, NW-Overijssel, de Zaanstreek en het Utrechts-Hollandse plassengebied. De waargenomen fluctuatie van de aantallen kan deels worden toegeschreven aan periodieke droogte in de Afrikaanse overwinteringsgebieden. De algehele achteruitgang heeft waarschijnlijk te maken met de afname van het oppervlak waterriet, waar de Snor broedt en fourageert.

Porseleinhoen (Porseleinhoen-groep)

Porseleinhoenen bouwen hun nest in dichte vegetaties met Riet, zeggen of grassen, met of nabij ondiep water (10-20 cm) op een zelfgebouwde verhoging iets boven het waterpeil. Specifiek voor laagveenmoerassen gaat het om structuurrijke, grazige of ruige vegetaties. In de Oostvaardersplassen komt het Porseleinhoen vooral voor in door Grauwe gans begraasde rietvelden. Op bovengenoemde plekken wordt ook gefourageerd, op zowel ongewervelden als groene plantendelen en zaden. Op grond van landschappelijke veranderingen is het aannemelijk dat het Porseleinhoen sinds de jaren zestig in aantal is afgenomen. Dit kan echter niet hard worden gemaakt, als gevolg van wisselende inventarisatie-inspanningen en scherpe aantalsfluctuaties. Schattingen van de landelijke broedpopulatie medio jaren tachtig lopen uiteen van 150-300 paar in ongunstige jaren tot 800-1100 paar in zeer gunstige jaren. Belangrijke broedgebieden liggen in Friesland, NW-Overijssel, Flevoland en de Zaanstreek. Eén van de belangrijkste beperkende factoren is waarschijnlijk het ontbreken van geschikt habitat, in laagveenmoerassen vooral jonge natte verlandingsstadia. Hierdoor worden nestel- en fourageermogelijkheden beperkt.

Rietzanger (Rietzanger-groep)

Rietzangers nestelen zowel in de kniklaag van overjarige rietlandvegetaties (Riet, Lisdodde, zeggen, russen etc.), als in de onderlaag van ruigtekruiden (Grote brandnetel *Urtica dioica*, Harig wilgenroosje *Epilobium hirsutum*, etc.) en lage struiken. Gegeten wordt een breed spectrum aan ongewervelden, waarbij kevers en vliesvleugeligen vooral voor adulte vogels belangrijk zijn. Het voedsel wordt vergaard in rietland, kruidenrijk grasland, ruigtezones en houtopslag.

In de periode 1965-85 nam de landelijke populatie met meer dan 80% af. Daarna heeft een herstel plaatsgevonden, dat echter tot West-Nederland beperkt bleef. De aantallen zouden hier plaatselijk weer op het niveau van eind jaren zestig zijn. Het geschatte aantal van 12,000-18,000 paar voor begin jaren negentig is te laag voor de huidige situatie. De hoogste aantallen Rietzangers worden aangetroffen in de Lauwersmeer, in laagveenmoerassen in Friesland, NW-Overijssel en de Vechtplassen, in Flevoland en in de Zaanstreek. Er is een duidelijk verband aangetoond tussen de landelijke afname van de Rietzanger en extreme droogteperiodes in hun overwinteringsgebieden in de Sahel. Echter, ook ontwikkelingen in de broedgebieden kunnen een rol hebben gespeeld in de aantalsafname. Het reproductiesucces blijkt hoger in overjarig rietland dan in gemaaid rietland en er zijn aanwijzingen dat er meer jongen worden geproduceerd in vochtig rietland met wilgenopslag dan in droge rietlanden. Het optimale habitat is de laatste decennia sterk afgenomen.

Op basis van de populatie-ontwikkelingen van 20 karakteristieke moerasvogels in de periode 1965-95 komen Van Turnhout & Hagemeyer (1999) tot de conclusie dat bijna alle soorten van waterriet en overjarig rietland sterk in aantal achteruit gaan. Soorten van drogere moerashabitats met opslag van struiken en bomen zijn daarentegen juist toegenomen. Vogels van relatief voedselarme wateren zijn afgenomen en soorten van relatief voedselrijke wateren juist toegenomen. Hieruit kan worden afgeleid dat vooral verdroging en verlanding, veranderingen in peilbeheer en eutrofiëring de meest bedreigende processen zijn voor moerasvogels in Nederland. Afhankelijk van de soort grijpen deze processen direct of indirect in op het voedselaanbod, de nestgelegenheid of de fourageermogelijkheden.

3.2.6 Overige fauna

Ook binnen andere diergroepen zijn er soorten die in meer of mindere mate karakteristiek zijn voor laagveenwateren. Het betreft soorten van zoetwatermoerassen die zijn gebonden aan één of meerdere successiestadia in de reeks van open water naar moerasbos en overgangen naar (schraal)graslanden. In deze paragraaf worden alleen de taxonomische groepen zoogdieren, reptielen en amfibieën behandeld. De aandacht gaat daarbij uit naar de soorten die het sterkst in hun voortbestaan in Nederland bedreigd worden en die daarom voorkomen op de verschillende Rode Lijsten. Het zijn over het algemeen de soorten die het meest kritisch zijn ten aanzien van de eisen die ze aan hun habitat stellen. De gepresenteerde informatie is grotendeels ontleend aan Ministerie van LNV (2000).

Zoogdieren

Net als vogels maken ook zoogdieren op landschapsschaal gebruik van hun omgeving. Ze zijn afhankelijk van meerdere aspecten in het landschap, vooral met betrekking tot voedselaanbod, fourageermogelijkheden en voortplantingsgelegenheid. Al naar gelang de soort en het levensstadium moeten al deze aspecten binnen een bepaald areaal aanwezig zijn. Veel soorten functioneren als toppredator en zijn daarmee afhankelijk van een complex voedselweb.

De Waterspitsmuis (*Neomys fodiens*) heeft een voorkeur voor mesotroof helder water van een goede kwaliteit en is met name in kwelgebieden en langs stromende wateren te vinden. Er moet een goed ontwikkelde oever- en watervegetatie zijn met bijvoorbeeld Riet of Moerasspirea (*Filipendula ulmaria*). Het voedsel bestaat uit insecten, slakken, vis (vooral op of dichtbij de bodem levende soorten), kikkers en aas. De verspreiding in Nederland hangt voor een groot deel samen met laagveenmoerassen (NW-Overijssel, Friesland, Vechtplassen) en beekdalen. Waterspitsmuizen zijn, in ieder geval plaatselijk, sterk afgenomen.

De Otter (*Lutra lutra*; Fig. 25) komt voor in verschillende habitats, die de aanwezigheid van niet te ondiep visrijk water en voldoende dekking langs de oevers gemeen hebben. Dit moet over een groot oppervlak aanwezig zijn en kan vaak vele kilometers oever beslaan (9-15 km²). De soort kwam vroeger voor in het zoekleigebied, het riviereengebied, langs kleinere rivier- en beeksystemen en in laagveengebieden met brede sloten, petgaten, plassen en meren. Vissen vormen het hoofdvoedsel (vooral de soorten die gebonden zijn aan onderwatervegetaties zoals Snoek, jonge Blankvoorn, Baars en Pos, *Gymnocephalus cernuus*), maar dit wordt aangevuld met andere gewervelden, krabben en mossels. De soort wordt sinds 1988 als uitgestorven in Nederland beschouwd, maar komt op enkele plaatsen in Limburg weer (nog?) voor. Herintroductie zal de komende jaren plaats gaan vinden in Friesland en Overijssel. Biotoopverniëting, versnippering van leefge-

bieden en watervervuiling (bio-accumulatie van pesticiden) worden beschouwd als belangrijkste oorzaken voor het verdwijnen van de Otter.



Figuur 25. Euraziatische otter (*Lutra lutra*). Foto Aqualutra.

De Noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*), waarvan in Nederland de endemische ondersoort *arenicola* voorkomt, leeft vooral in vochtige tot natte biotopen met een dichte gras- of struikvegetatie (moerassen en extensief gebruikte vochtige weilanden). Ook in gebieden met een wisselende waterstand kan de soort zich handhaven. Vooral in Friesland en Overijssel is het verspreidingsgebied sterk ingekrompen. Geïsoleerde deelpopulaties zijn aanwezig in het noordelijk Deltabebied, de laagveenpolders ten noorden van Amsterdam, Texel en laagveengebieden in Friesland. Vooral grondwaterstandverlaging, het verdwijnen van oevervegetaties en het opkomen van bos door het staken van het beheer zullen hun tol hebben geëist.

Reptielen en amfibieën

Reptielen en amfibieën maken op systeemniveau (veen) van het landschap gebruik. Bij een aantal soorten is er een duidelijke scheiding in voortplantings-, zomer- en in een aantal gevallen ook winterbiotoop. Voor de ei-afzetting van reptielen zijn relatief warme plekken nodig, voor amfibieën water. Om actief te kunnen zijn moet de lichaamstemperatuur van reptielen een bepaalde waarde hebben, die bereikt wordt door te zonnen op structuurrijke plekjes in de vegetatie. Afname van de variatie in vegetatiestructuur op systeemniveau, afname van het microreliëf, afname van kleinschalige mozaïekpatronen en indirect ook de toename van de snelheid van de vegetatiesuccessie hebben een negatief effect op de mogelijkheden voor thermoregulatie in de juveniele en adulte fase. Hetzelfde geldt voor de mogelijkheden voor vocht- en temperatuurregulatie bij amfibieën.

In Nederland komen geen herpetofauna-soorten voor die in hun verspreiding volledig beperkt zijn tot laagveenmoerassen. De meeste soorten komen zowel in laag- als hoog-Nederland voor. De Kamsalamander (*Triturus cristatus*) heeft in laag-Nederland, behalve in uiterwaarden van rivieren en langs beken, een belangrijk kerngebied in het Oostelijk Vechtplassengebied. De soort plant zich voort in visloze poelen met voldoende structuurvariatie en heeft verder schuilgelegenheid zowel in water als op het land nodig. De Kamsalamander is kwetsbaar en gaat in aantal achteruit. Het versneld verlanden van wateren en het verdwijnen van ondergedoken waterplanten speelt hierin een belangrijke rol. De Heikikker (*Rana arvalis*) heeft zijn belangrijkste verspreiding in heide- en hoogveenlandschappen in hoog-Nederland, maar komt ook voor in laagveengebieden van Utrecht, Noord- en Zuid-Holland, Overijssel en Friesland. De kerngebieden van de Ringslang (*Natrix natrix*) liggen bij Amsterdam, het Utrechts-Hollandse plassengebied, NW-Overijssel en Friesland. Het voedsel van deze soort bestaat vooral uit amfibieën en de soort komt dus voor in de buurt van voor amfibieën geschikte wateren. Daarnaast moeten ook dekkings- en voortplantingsmogelijkheden aanwezig zijn in de vorm van opgaande vegetaties als stuiken of bos. Tenslotte komen ook van de Rugstreeppad (*Bufo calamita*) belangrijke aantallen voor in laagveengebieden.

3.4 Indicator- en doelsoorten voor laagveenwateren

In het kader van het Handboek Natuurdoeltypen in Nederland (Bal *et al.*, 1995) zijn in een van de achtergronddocumenten (Higler, 2000) ook voor de verschillende typen laagveenwateren indicator- en doelsoorten aangegeven. Deze staan vermeld in Bijlage 3. Indicatorsoorten [Latijn *indicare* = aanwijzen] zijn karakteristiek voor het betreffende type veenwater en geven daarmee een sterke indicatie om welk milieutype het gaat en in welke toestand de laagveenwater zich bevindt (zie ook Jalink & Nooren, 1996). Het afwezig of aanwezig zijn van deze soorten geeft dus een belangrijke biologische indicatie voor achteruitgang danwel herstel van de betreffende laagveenwateren. Bovendien betreft het vaak soorten die een belangrijke rol binnen het systeem vervullen ('*ecosystem engineers*'), bijvoorbeeld doordat ze de verlandingsuccessie sterk beïnvloeden. Voorbeelden van indicatorsoorten bij macrofyten zijn Krabbescheer, verschillende soorten fonteinkruiden en verschillende kranswieren. Doelsoorten zijn geformuleerd binnen het natuurbeleid. De term geeft aan dat, voor zover mogelijk, gerichte maatregelen zullen worden genomen om de stand van deze soorten te beschermen en zo mogelijk te herstellen.

Voor de Rode-Lijstsoorten wordt verwezen de betreffende literatuur, aangezien de lijsten te uitgebreid zijn om in dit rapport op te nemen. Voor de volgende groepen organismen zijn Rode Lijsten beschikbaar: paddestoelelen (Arnolds & Kuyper, 1996; Arnolds & Van Ommering, 1996), mossen en korstmossen (Siebel *et al.*, 1992; Aptroot, 1998), vaatplanten (Weeda *et al.*, 1990; Van der Meijden, 2000; Bekkers & Lammerts, 2000), libellen (Wasscher *et al.*, 1998), dagvlinders (Wynhoff & Van Swaay, 1995; Van Ommering, 1995), reptielen & amfibieën (Creemers, 1996; Hom, 1996), zoetwatervissen (De Nie & Van Ommering, 1998), vogels (Osieck & Hustings, 1994; Osieck *et al.*, 1994; Van Ewijk & Glimmerveen, 1996) en zoogdieren (Hollander & Van der Reest, 1994; Lina & Van Ommering, 1994). Een Rode Lijst voor kranswieren is in de maak. Voor sprinkhanen en krekels is alleen een (voorlopige) Rode Lijst voor België beschikbaar (Decler, 2000).

3.5 Doelstellingen OBN laagveenwateren met betrekking tot biodiversiteit

Binnen het OBN-kader zal gestreefd worden naar het herstellen van laagveengebieden in landschappelijke context, met venen waarin veenvorming en verlanding optreedt. Hierbij dient de petgaten/legakkerstructuur zo goed mogelijk in stand gehouden te worden (dus geen erosie tot grote plassen toelaten). Het verdient veruit de voorkeur om tot een integraal waterbeheer voor het laagveengebied te komen, met een waterpeil- en waterkwaliteitsbeheer dat leidt tot optimale omstandigheden voor laagveenwateren. Onderzoek en maatregelen binnen OBN-laagveenwateren gaan in principe uit van ecologisch herstel op alle niveau's: landschap, (veen)systeem en standplaatscondities. In verband met het multifunctionele landschapsgebruik in ons kleine land zal volledig herstel op landschapsniveau echter veelal niet mogelijk zijn. Dit neemt echter niet weg, dat het noodzakelijk is om verschillende maatregelen, met name de hydrologische, op landschapsniveau te verwezenlijken. Alleen op deze manier kan een herstel op systeemniveau, met al zijn processen, verwezenlijkt worden. Het streven hierbij is om, in de lijn van het nationale natuurbeleid en de OBN-doelstelling, de biodiversiteit die karakteristiek is voor laagveenwateren met alle successiestadia, veilig te stellen. Hierbij zullen indicator- en doelsoorten als belangrijkste leidraad gezien worden bij de uitvoering en evaluatie van de herstelmaatregelen. Bovendien zullen de maatregelen erop gericht zijn om deze biodiversiteit te herstellen, en het behoud en de terugkeer van rode-lijstsoorten te bewerkstelligen, op locaties waar een nivellering heeft plaatsgevonden als gevolg van verdroging, vermessing en verzuring. Deze maatregelen moeten echter wel geplaatst worden binnen de mogelijkheden tot herstel van planten in verband met de diasporenbank of met dispersie van diasporen. Hetzelfde geldt met betrekking tot de dispersiemogelijkheden voor fauna.

4. Sleutelfactoren en -processen in laagveenwateren

4.1 Inleiding

Om te kunnen komen tot effectieve beheersmaatregelen binnen het OBN-kader is het essentieel om inzicht te verkrijgen in de sturende factoren en processen. Alleen wanneer we begrijpen waardoor laagveenwateren achteruitgegaan zijn en welke sleutelfactoren en -processen beïnvloed moeten worden voor herstel, kan er sprake zijn van een systematische, algemene aanpak van de VER-problematiek. Deze benadering biedt bovendien duidelijke aangrijpingspunten voor het laagveenbeheer. Hierdoor kunnen ook voorspellingen gedaan worden over de kansen op herstel voor verschillende laagveentypen. In het andere geval blijft de benadering er een van *trial and error*, waarbij onduidelijk is waardoor herstel in het ene geval wel en in het andere niet optreedt.

Als belangrijkste sturende factoren en processen in laagveenwateren worden hier biogeochemie, veenvorming en verlandingsuccessie, en trofische relaties behandeld.

4.2 Hydrologie en biogeochemie

De belangrijkste biogeochemische processen in laagveenwateren zijn de nutriëntenhuishouding, het zuurbufferend vermogen van bodem en water, redoxprocessen en de vorming van natuurlijke toxinen.

Doordat in laagvenen per definitie een grote hoeveelheid nutriënten in organisch gebonden vorm opgeslagen ligt, zijn de decompositiesnelheid en de (deels daaraan gekoppelde) mineralisatiesnelheid belangrijke procesvariabelen (Verhoeven *et al.*, 1988; 1990). De snelheid van deze processen kan onder invloed van veranderingen in de waterkwaliteit en -kwantiteit in meerdere of mindere mate beïnvloed worden, waardoor het trofieniveau van het systeem zal veranderen. In Nederland, met zijn grote overschot aan nutriënten, is het moeilijk om geen rekening te houden met de eventuele aanvoer van nutriënten in laagveenwateren, direct vanuit landbouwgebieden of via het aanvoerwater. Een toename van de fosfaatconcentratie in het water heeft directe gevolgen voor aquatische vegetaties (2.3.2). Ondergedoken macrofyten als Plat fonteinkruid (*Potamogeton compressus*) en Kranswieren (*Chara spp.* en *Nitella spp.*) verdwijnen geleidelijk bij fosfaatconcentraties hoger dan $5 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($0.16 \text{ mg PO}_4\text{-P L}^{-1}$; De Lyon & Roelofs, 1986). Bij hoge fosfaatconcentraties ($10\text{-}20 \mu\text{mol L}^{-1}$, $0.3\text{-}0.6 \text{ mg PO}_4\text{-P L}^{-1}$) gaan (macro)algen domineren, of het water wordt geheel bedekt door Kroosvaren (*Azolla filiculoides*). Het systeem verandert van fosfaat- naar stikstofgelimiteerd. Eutrofe helofytenzones worden gekenmerkt door monoculturen van Riet; in hypertrofe situaties is Liesgras veelal dominant. Anderzijds heeft het vegetatietype ook weer invloed op de mobilisatie van nutriënten, door de kwaliteit (afbreekbaarheid, nutriëntengehalten) van het geproduceerde strooisel (Aerts *et al.*, 1999) of door het verlies van zuurstof via de wortels.

Van semi-terrestrische vegetaties is bekend dat ze zowel door fosfor (P) als stikstof (N) (en soms ook kalium) gelimiteerd worden in hun groei (Pegtel, 1983; Vermeer, 1986; Koerselman & Verhoeven, 1992; Verhoeven *et al.*, 1996; Van Duren *et al.*, 1997). Bemestingsexperimenten lieten zien dat de biomassaproductie in relatief jonge laagveenvegetatie, die 15-20 jaar in maai-beheer waren, over het algemeen door N gelimiteerd was. Oudere laagvenen, met vegetaties die al meer dan 40 jaar jaarlijks gemaaid werden, bleken meestal P-gelimiteerd (Vermeer, 1986; Koerselman & Verhoeven, 1992; Verhoeven *et al.*, 1996). Aangezien de relatieve beschikbaarheid van beide nutriënten tot uitdrukking komt in hun concentraties in plantenweefsel, kan de N/P-ratio gebruikt worden als een relatief eenvoudig instrument om te bepalen welke voedingsstof limiterend is voor groei (Verhoeven *et al.*, 1994; 1996; Wassen *et al.*, 1996). Als deze informatie gebruikt wordt voor de evaluatie van een eventueel eutrofiëringseffect, moet er echter op gelet worden dat er mogelijk een of meer soorten dominant zijn geworden zonder enige verandering in de totale biomassa (Lamers *et al.*, 1999a).

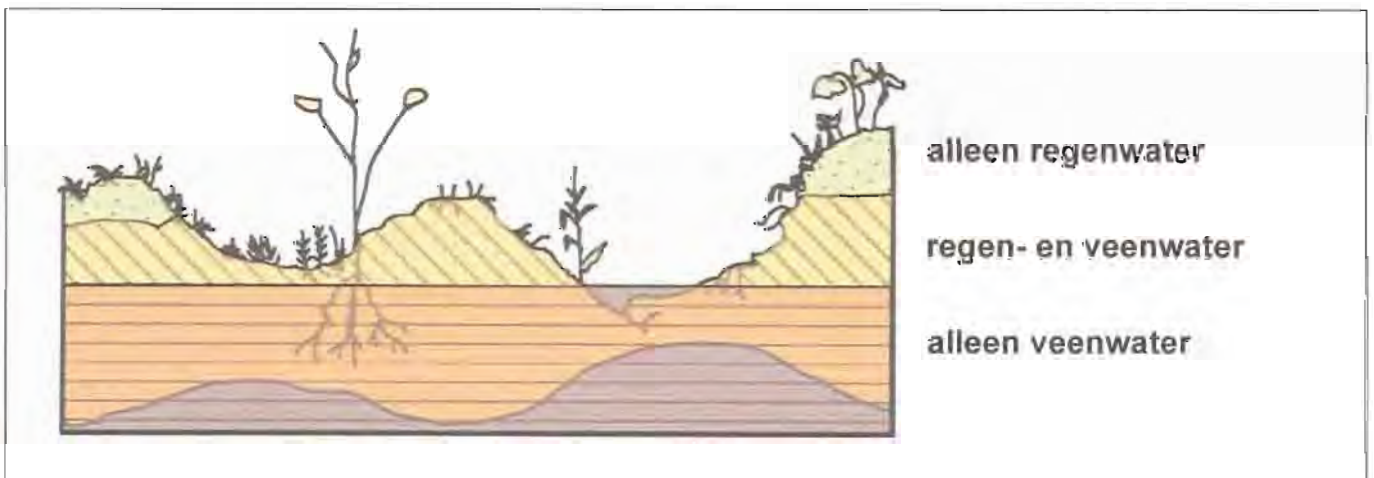
Een belangrijke antropogene bron voor stikstof is atmosferische depositie (zie 5.2.1). Hierdoor ontvangen Nederlandse laagvenen, ook zonder actieve bemesting of verontreiniging van grond- of oppervlaktewater, een hoge dosis stikstof. Hiermee is deze N-bron een belangrijke bron van deze voedingsstof in laagvenen (Koerselman *et al.*, 1988; 1990a). N-verlies door denitrificatie (ongeveer $2\text{-}2.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$) is relatief onbelangrijk voor het totale N-budget. Deze lage denitrificatiesnelheid wordt veroorzaakt door de lage nitraatbeschikbaarheid (Koerselman & Verhoeven, 1992). Onder de heersende anaerobe omstandigheden is ammonium de belangrijkste N-vorm. In laagvenen die direct hoge nitraatlasten ontvangen, bijvoorbeeld afstromend van maisakkers, zouden de denitrificatiesnelheden hoger kunnen liggen (Koops *et al.*, 1996).

Zonder maaien ontwikkelen de meeste laagveenvegetaties zich tot broekbossen (2.4.2; Wiegers, 1992). Volwassen broekbossen kunnen grote hoeveelheden stikstof fixeren, van $60 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$ tot zelfs $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$, door N-fixerende wortelknolletjes bij elzen gevormd door de schimmel *Frankia* (Akkermans, 1971). Dit zorgt voor een zeer belangrijke natuurlijke stikstofaanvoer in elzenbroekbossen. Jonge elzenbroekbossen,

die vaak in jonge of regelmatig gemaaide venen voorkomen, blijken echter nauwelijks bij te dragen aan het N-budget (Koerselman *et al.*, 1989).

Voor het gedijen van laagveenvegetaties is voldoende aanvoer van alkaliniteit nodig, geleverd door bicarbonaat (HCO_3^-) en bufferende kationen, met name calcium (Ca) en magnesium (Mg) in het tellurische water. Deze stoffen leveren het zuurneutraliserend vermogen (Engels: acid neutralizing capacity of ANC) van veenbodems. Bicarbonaat vormt hierbij de eerste buffer tegen verzuring door de omzetting naar kooldioxide waarbij zuur geconsumeerd wordt. Bij verdere verzuring, bijvoorbeeld door het (tijdelijk) droogvallen van laagvenen, worden de basische kationen aan het bodemcomplex uitgewisseld tegen zuur, waardoor de pH gebufferd wordt. Bij uitputting van deze zuurbufferingsmechanismen daalt de pH (door organische zuren en door oxidatieprocessen) en gaan minerotrafente vegetaties achteruit. Een natuurlijk voorbeeld hiervan is de ontwikkeling naar een overgangsveen, waarbij het veen boven de invloed van het tellurische water uitgroeit ('atmotrofiëring'; Fig. 26; Van Wirdum, 1991). De regenwaterlens die bovenin stagneert, levert geen buffering, waardoor het water snel zal verzuren. Dit wordt versterkt door de zuurafgifte door veenmossen. Het is echter een misvatting dat regenwater zuur is in Nederland. Door de grote ammoniakuitstoot vindt in de atmosfeer een neutralisatiereactie plaats, waarbij ammoniumsulfaat gevormd wordt. De regen heeft daardoor een pH van ongeveer 5.5 tot 6 en is zeer zwak zuur. Alleen aan de kust, waar de ammoniakconcentratie laag is, is de pH wat lager maar het zuur nog steeds zeer zwak. Het is dus het gebrek aan bufferstoffen dat voor verzuring zorgt, niet de 'zure regen'.

Naast een bufferende werking kan calciumbicarbonaat ook een rol spelen bij de binding van fosfaat. Binding als calciumfosfaat (CaHPO_4 , met een optimum bij pH 7-8) is hierbij minder belangrijk, maar de binding van fosfaat als apatiet ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) neemt sterk toe boven pH 6.5-7 (Stumm & Morgan, 1981).



Figuur 26. Laagveenkragge met bult-slenkpatroon. Van beneden naar boven gaat de invloed van het mineraalrijke veenwater steeds kleiner. In de slenken is de kragge erg dun. Naar Van Wirdum (1993).

Veel grondwatergevoede laagvenen ontvangen niet alleen belangrijke hoeveelheden Ca en Mg via het grondwater, maar ook ijzer (Fe). De (voornamelijk chemische) oxidatie van Fe aangevoerd met anaeroob grondwater zorgt hier voor roestkleurige plaatsen, met olie-achtige vlekken van ijzer-oxiderende bacteriën en hun producten. Het is goed mogelijk dat ijzer direct, via toxische werking, effecten heeft op bepaalde laagveenvegetaties. Mannagrass (*Glyceria fluitans*), een notoire 'natte vergrasser', blijkt bij ijzerconcentraties voorkomend in intacte systemen ernstig aangetast te worden, in tegenstelling tot de daar voorkomende karakteristieke soorten (Lucassen *et al.*, 2000a). Dit betekent dat niet de nutriëntenbeschikbaarheid, maar ijzertoxiciteit de eerste sturende factor is. Pas bij het wegvallen van ijzerkwel, door verdroging in combinatie met oppervlaktewateraanvoer, grijpt de snelgroeiende soort zijn kans. Door de grote (grond)waterstandsdalingen in heel Nederland zijn locaties met ijzerrijke kwel tegenwoordig steeds zeldzamer. Ijzer speelt een uiterst belangrijke biogeochemische rol in de regulatie van de fosfaathuishouding van laagvenen. Fosfaat wordt middels een aantal ijzer-fosfaatcomplexen vastgelegd in veenbodems, waaronder ijzer(hydr)oxiden. De afname van de ijzeraanvoer in veel venen, door verdroging op landschapsniveau, heeft onvermijdelijk gezorgd voor een afname van de fosfaatbindende capaciteit van deze systemen (Lamers *et al.*, 1999a). Daarnaast speelt ijzer een belangrijke rol bij de ontgiftiging van het natuurlijke toxine sulfide. Deze gereduceerde zwavelverbinding wordt sterk gebonden aan ijzer, waarbij ijzersulfiden zoals pyriet (FeS_2) gevormd worden.

In alle wetlands zijn redoxprocessen van groot belang. Laagveenbodems en -sedimenten worden tijdens waterverzadiging of overstroming sterk gekarakteriseerd door het feit dat ze anaeroob zijn, wat wil zeggen

dat zuurstof (vrijwel) afwezig is. Hierdoor treden alleen microbiële processen op die bij de oxidatie van organische verbindingen in plaats van zuurstof een andere electronacceptor gebruiken. De belangrijkste van deze processen zijn denitrificatie (waarbij nitraatverlies naar de atmosfeer optreedt), ijzerreductie, sulfaatreductie (waarbij sulfide gevormd wordt) en methaanproductie. Over het algemeen leveren deze processen minder energie op dan de aerobe processen. Bij het droogvallen verandert de bodem van anaeroob naar aeroob, waarbij zuurstof de bodem in kan dringen. Hierbij vindt een aantal oxidatieprocessen plaats, die zuur genereren. Het belangrijkste hierbij is de chemische oxidatie van ijzer en ijzersulfiden, een proces dat zeer snel verloopt (Lamers *et al.*, 1998a). Daarnaast kunnen nu ook microbiële processen starten die zuurstof nodig hebben, zoals de afbraak van organisch materiaal door aerobe organismen en de vorming van nitraat uit ammonium (nitrificatie). Doordat al deze processen zuur produceren, zal er bij verdroging altijd alkaliniteit geconsumeerd worden; dit is per definitie verzuring (zie Van Breemen *et al.*, 1983). Bij wisseling van aeroob naar anaeroob, en omgekeerd, zijn de redoxwisselingen verantwoordelijk voor grote biogeochemische veranderingen die doorwerken op vegetatie en fauna.

4.3 Veenvorming en verlandingsuccessie

De processen van verlanding en veenvorming gaan hand in hand in de tijd. Het al dan niet voorkomen van verschillende vegetatietypen en faunagemeenschappen is sterk afhankelijk van de verschillende successiestadia. Eerder werd ook al aangegeven dat het optreden van verlandingsuccessie in laagveenwateren en het opheffen van stagnaties hierin een hoge prioriteit heeft. Het ontbreken van verlanding vormt een belangrijk knelpunt. Veenvorming en verlandingsuccessie moeten dan ook als belangrijke, sturende processen gekarakteriseerd worden (Bakker *et al.*, 1997; Verhoeven & Bobbink, 2001). Het verlandingsproces in petgaten is door Bakker *et al.* (1994) via luchtfoto's bestudeerd. Van venen in de polder Westbroek en Molenpolder (Utrecht) zijn in de periode 1937-1989 luchtfoto's gemaakt. Vier successiestadia werden hierbij onderscheiden: open water, semi-aquatische gemeenschappen met grote helofyten, kruidenrijke laagveenvegetaties en broekbossen. Gevonden werd dat in 1937 45% van het petgatencomplex uit open water bestond tegen slechts 1% broekbos. In 1957, dus 20 jaar later, was een groot deel verland naar helofytenvegetatie (11%), laagveenvegetatie (37%) en broekbos (20%). In 1989 (nog 32 jaar later) was broekbos het dominante stadium geworden (42%) en was er nog maar 5% open water, 4% helofytenvegetatie en 20% laagveenvegetatie. Een groot deel van het gebied, ongeveer 35%, was in een relatief kort tijdsbestek van ongeveer 30 jaar verland. Uit GIS-interpretaties van de gegevens bleek dat open water en broekbossen relatief stabiele stadia waren ('verblijftijd' respectievelijk 23 en 31 jaar in deze studie). Het semi-aquatische en het laagveestadium bestonden echter slechts respectievelijk 12 en 11 jaar. Na 1975 zorgde jaarlijks maaien door Staatsbosbeheer ervoor dat deze twee stadia langer standhielden.

De accumulatiesnelheden van veen blijken sterk te verschillen tijdens de successiestadia (Bakker *et al.*, 1997). De aquatische fase had de laagste snelheid van ongeveer $0.25 \text{ kg droge massa m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$. De snelheid bij het semi-aquatische stadium lag maar liefst vier maal zo hoog ($1.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$), terwijl de accumulatiesnelheden in de kragge- en de broekbosvegetatie intermediair waren (resp. 0.5 en $0.6 \text{ kg m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$). De hoge accumulatiesnelheid in de semi-aquatische fase verklaart de korte levensduur van dit stadium (Verhoeven & Bobbink, 2001).

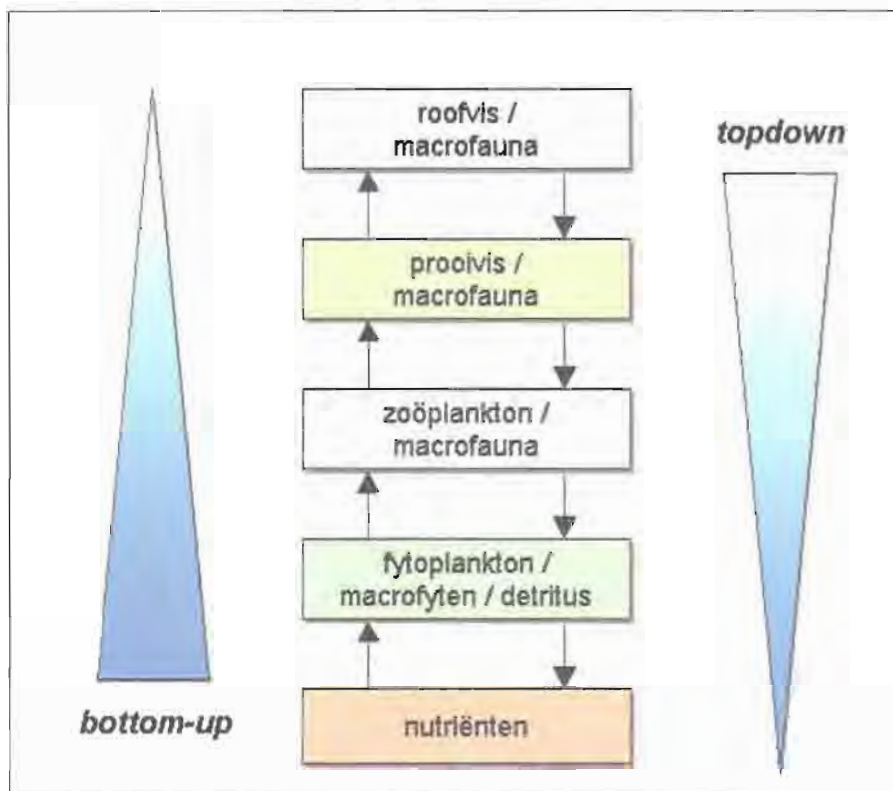
Maaien is momenteel de belangrijkste beheersmaatregel om de successie te reguleren en open, soortenrijke verlandingsvegetaties in stand te houden of te ontwikkelen (Wiegers, 1992; Van Diggelen *et al.*, 1996; Van 't Veer *et al.*, 2000). Het maai-beheer heeft een belangrijke invloed op de mate van beworteling in de kragge, wat vervolgens weer effect heeft op de waterhuishouding. Kennis hierover is echter nog onvoldoende voorhanden. Het is echter noodzakelijk om ook overige sturende factoren bij veenvorming en verlandingsuccessie te kennen. Bij verlanding via submerse vegetaties zal een groot deel bepaald worden door de waterkwaliteit, waarbij interacties tussen macrofyten, algen en fauna een belangrijke rol spelen. Bij de vorming van drijftillen (kraggen) speelt methaan, gevormd bij de decompositie van veen, een belangrijke rol bij het genereren van drijfvermogen (Lamers *et al.*, 1999b). De vorming en uitbreiding van helofyten-gordels zijn sterk afhankelijk van de trofiegraad, waterpeilfluctuaties en de eventuele accumulatie van fytotoxinen (Coops *et al.*, 1994; Coops & Van der Velde, 1995ab; Coops, 1996; Armstrong *et al.*, 1996ab; Graveland & Coops, 1997).

4.4 Trofische relaties

In een voedselweb kunnen meerdere trofische niveaus onderscheiden worden. In relatie tot productiviteit-helderheid-visstand, belangrijk in het kader van herstelbeheer in laagveenwateren, worden voor het aquatische voedselweb doorgaans 4 trofische niveaus onderscheiden:

- primaire producenten: algen en waterplanten;
- primaire consumenten: zoöplankton, macrofauna (waaronder detritivoren) en vogels;
- secundaire consumenten: zoöplankton, carnivore macrofauna, en planktivore en benthivore vissen en vogels;
- tertiaire consumenten: roofvissen en vogels.

In sommige gevallen wordt nog een vijfde trofisch niveau onderscheiden, waaronder visetende vogels en de menselijke visserij kunnen vallen. Deze gelden in veel gevallen echter ook als tertiaire consumenten, omdat ook planktivore en benthivore vissen gevangen worden. Naast deze 4 of 5 'klassieke' trofische niveaus bestaan er ook nog de zogenaamde reducenten, bacteriën die zorgen voor de afbraak van organisch materiaal. Deze laatste groep wordt hier buiten beschouwing gelaten.



Figuur 27. Schematische weergave van een aquatisch voedselweb. De topdown (consumptiegestuurde) krachten nemen van boven naar beneden af, de bottom-up (productiegestuurde) krachten nemen van beneden naar boven af.

Tussen de verschillende trofische niveaus is sprake van vele interacties. Deze interacties kunnen in twee groepen van 'krachten' worden verdeeld. Schematisch is dit weergegeven in figuur 27:

- Topdown of consumptiegestuurde krachten. Deze krachten zijn het grootst hoog in de voedselketen en nemen in kracht af naarmate het trofische niveau lager.

Voorbeelden van topdown krachten (van 'boven naar beneden') zijn:

- menselijke visserij en consumptie door visetende vogels;
- consumptie van planktivore en benthivore vissen door roofvissen;
- consumptie van zoöplankton door planktivore vissen;
- consumptie van macrofauna door benthivore vissen;
- consumptie van macrofauna door carnivore macrofauna;
- consumptie van algen door zoöplankton.

- Bottom-up of productiegestuurde krachten. Deze krachten zijn het grootst laag in de voedselketen en nemen af naarmate het trofische niveau hoger is. Bottom-up krachten zijn nutriëntengestuurd.

Voorbeelden hiervan zijn:

- productie van algen en zoöplankton;
- afbraak van detritus door micro-organismen en detritivoren;
- de draagkracht van een water voor vissen.

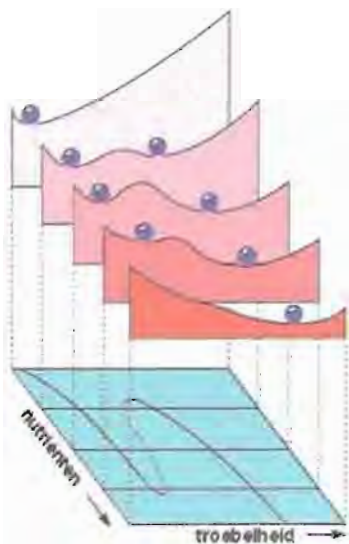
In een voedselweb spelen de bottom-up en topdown krachten voortdurend door elkaar heen. Topdown krachten worden geacht de *actuele biomassa en structuur* van het voedselweb in de verschillende trofische niveaus te bepalen, terwijl de bottom-up krachten de *potentiële biomassa en productie* in de verschillende

trofische niveaus bepalen (o.a. Carpenter, 1988). De uiteindelijke *verschijningsvorm* van een water (helder of troebel, plantloos of plantenrijk) is dus de resultante van productiegestuurde en consumptiegestuurde trofische interacties. Het aantal functionele trofische niveaus in een aquatisch voedselweb varieert langs een gradiënt van productiviteit (zie o.a. McQueen et al., 1986; Persson et al., 1988).

In *oligotrofe wateren* zijn slechts *drie* trofische niveaus (tot en met planktivore en benthivore vis) functioneel. Predatie van planktivore en benthivore vis door roofvis speelt in deze wateren een ondergeschikte rol; het water wordt gedomineerd door productiegestuurde (bottom-up) krachten. Het water is helder en strikt nutriëntengestuurd. De visbiomassa bedraagt minder dan 50 kg ha⁻¹. In Nederland komen dergelijke wateren vrijwel niet meer voor, zeker niet in laagvenen.

In *heldere mesotrofe tot eutrofe wateren* zijn vier trofische niveaus (tot en met roofvis) functioneel. De helderheid wordt niet zozeer gestuurd door nutriënten, maar door trofische interacties, waarbij roofvissen (sterke topdown kracht) een belangrijke rol spelen. Middels regulatie (door consumptie) van de planktivore en benthivore visstand zorgen zij er voor dat zoöplankton en eventueel ook filterende mosselen kunnen zorgen dat de algenbiomassa wordt gereduceerd tot lage niveaus, zodat het water helder is. In Duitsland zijn diverse (diepe) stuwmeren te vinden die via dit mechanisme helder zijn. In Nederland is het mechanisme waarschijnlijk in een aantal diepe zandwinplassen functioneel, hoewel betrouwbare informatie over de visstand veelal ontbreekt. Voorbeelden van ondiepe systemen waar regulatie van de planktivore visstand door roofvissen een rol speelt worden gevormd door diverse Deense en Zweedse meren (zie de meren met meer dan 25-50% roofvis in Fig. 18). In Nederland zijn dergelijke ondiepe systemen schaars, meestal als gevolg van het ontbreken van voldoende snoekhabitat in de vorm van waterriet (zie 3.2.4). Enkele voorbeelden van laagveenwateren zijn de plantenrijke petgaten in Terra Nova (Vechtplassengebied; Hensens, 2000) en enkele petgaten in de Wieden (Klinge, 1999). Het heldere water in veel andere ondiepe mesotrofe en eutrofe systemen in Nederland wordt vooral veroorzaakt door de sterke (bottom-up) invloed van ondergedoken waterplanten, bijvoorbeeld in de Veluwerandmeren. In deze systemen komen meestal slechts weinig roofvissen voor, zodat maar drie trofische niveaus functioneel zijn. Dit kan wijzen op verminderde stabiliteit: doordat de planktivore en benthivore visstand niet gereguleerd wordt kunnen watervlooien en/of filterende mosselen onderdrukt worden, waardoor de helderheid geheel van de waterplanten afhangt. In de Veluwerandmeren speelt de (exotische) Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) een belangrijke rol bij het helder houden van het water. Als watervlooien en mosselen een keer in hun ontwikkeling achterblijven (bijvoorbeeld door een ongunstig voorjaar of een ziekte), dan kan een omslag naar troebel water het gevolg zijn.

In *troebele eutrofe tot hypertrofe wateren* zijn weer slechts *drie* trofische niveaus functioneel. Er is sprake van een grote overmaat aan planktivore en benthivore vissen die niet door roofvissen gereguleerd kunnen worden. Dit resulteert in het verdwijnen van groot zoöplankton en een hoge predatiedruk op filterende mosselen. Hoge algendichtheden, die bottom-up gestuurd worden, zijn het gevolg. In Nederland bevinden bijna alle wateren zich in dit stadium.



Figuur 28. Schematische weergave van alternatieve stabiele toestanden in ondiepe oppervlaktewateren: de troebelheid wateren bij een toename van de beschikbaarheid van nutriënten. In het middendeel van deze gradiënt kunnen twee toestanden voorkomen (aan de linkerzijde een heldere, aan de rechterzijde een troebele), weergegeven als knickers met een drempel ertussen. Om in elkaar over te kunnen gaan moet eerst een bepaalde drempel overwonnen worden (hysterese). Aan de uiteinden is slechts één toestand mogelijk: helder (lichtroze) c.q. troebel (rood). Naar Scheffer et al. (1993), Scheffer (1999a).

De hypothese van het bestaan van *alternatieve stabiele toestanden* (o.a. Scheffer *et al.*, 1993; Fig. 28) is gebaseerd op bovenstaande watertypen. Oligotrofe (bottom-up gestuurde) wateren zijn altijd helder. Mesotrofe tot eutrofe wateren zijn helder of troebel, afhankelijk van de dominantie van roofvissen en/of, in ondiepe systemen, ondergedoken waterplanten. Hypertrofe wateren zijn altijd troebel.

Bezien vanuit het oogpunt van laagveenwateren is het traject van mesotrofe tot eutrofe wateren, waarin dus twee alternatieve stabiele toestanden mogelijk zijn, het meest interessant. Binnen het traject van mesotrofe en eutrofe laagveenwateren hebben we voornamelijk te maken met de troebele toestand. Enkele voorbeelden zijn de Loosdrechtse Plassen en de Nieuwkoopse Plassen. Enkele voorbeelden van heldere en plantenrijke mesotrofe en eutrofe systemen zijn het Naardermeer, het Duinigermeer en de Stichts-Ankeveense Plassen.

Verschillen tussen de heldere en troebele toestand zijn, bij gelijke water- en sedimentkwaliteit, voor een groot deel terug te voeren op verschillen in trofische interacties. Er is sprake van een andere samenstelling van het voedselweb, met andere nutriëntenstromen en een andere verdeling van de nutriënten over de verschillende compartimenten van het voedselweb en tussen de waterfase en de waterbodem. Plantenrijke wateren bevatten ten opzichte van de troebele toestand minder nutriënten (P en N) in de waterfase. Dit wordt veroorzaakt door opname van nutriënten door de vegetatie en een sterk vergrote sedimentatie van particulier materiaal in vergelijking met de troebele toestand. Op deze wijze spelen submerse macrofyten, waaronder kranswieren, een belangrijke rol in het helder houden van ondiepe plassen (Van Donk *et al.*, 1993; Scheffer *et al.*, 1994; Van den Berg *et al.*, 1997; 1998; Van Donk *et al.*, *subm.*). Ook grote watervlooien en filterende mosselen (die vaak een goed habitat in de waterplanten vinden) en een afname van de benthivore visstand kunnen aan de verbeterde sedimentatie bijdragen. Bovendien is er sprake van nutriëntenopname door de waterplanten en een sterk verbeterde denitrificatie ten opzichte van de troebele toestand (zie o.a. het plasje Zwemlust; Ozimek *et al.*, 1990). In het heldere en plantenrijke compartiment in het Zuidlaardermeer daalde, bij gelijkblijvende externe nutriëntenbelasting, het (zomergemiddelde) gehalte aan totaal-P van $8 \mu\text{mol L}^{-1}$ (0.25 mg L^{-1}) naar minder dan $3 \mu\text{mol L}^{-1}$ (0.1 mg L^{-1}) (Klinge, 2000). Deze 'verarming' van de waterfase resulteert in lagere potentiële dichtheden aan algen, watervlooien en planktivore vissen. Ook macrofauna die leeft van detritus van zwevende algen (bijvoorbeeld een aantal soorten muggenlarven en wormen) kan in dichtheid achteruit gaan (bijvoorbeeld in het Zuidlaardermeer; Klinge, 2000). Tegenover de verlaagde nutriëntengehaltes in de waterfase staat, bij een gelijke externe belasting, een versnelde oplading van de bodem met nutriënten (slibvorming). In het Zuidlaardermeer bedroeg de extra slibvorming als gevolg van toegenomen sedimentatie naar schatting 0.5 tot 1 cm per jaar (Klinge, 2000). Afhankelijk van de volledigheid waarmee de ondergedoken watervegetatie in het najaar afsterft en afbreekt, draagt de in de waterplanten 'opgeslagen' primaire productie eveneens bij aan de verlanding (veenvorming).

Beide processen kunnen echter gezien worden als een normaal verschijnsel dat hoort bij het verlandingsproces dat ondiepe plantenrijke systemen kenmerkt. In het kader van het beheer vormt het echter zeker een aandachtspunt.

De doorgifte van de primaire productie naar de hogere trofische niveaus verloopt in plantenrijk water minder efficiënt dan in troebel water, waardoor de totale productiviteit afneemt. Dit wordt goed geïllustreerd door de resultaten van actief biologisch beheer (ABB; o.a. Meijer *et al.*, 1999a). Na ABB stabiliseert de visbiomassa, als maat voor de totale productiviteit van het systeem, zich op circa 50% van de oorspronkelijke biomassa in de troebele toestand (zie ook 6.2.2).

Bovengenoemde verschillen tussen troebele-algenrijke en heldere-plantenrijke wateren in Nederland zijn vrijwel geheel ontdekt bij de uitvoering van actief biologisch beheer. Dit is een opvallend verschijnsel, omdat actief biologisch beheer aanvankelijk geheel gezien werd als een topdown verschijnsel: door het wegvangen van de planktivore en benthivore (prooi)visstand en/of het stimuleren van de roofvisstand wordt een topdown regulatie bewerkstelligd die leidt tot een situatie met veel watervlooien, weinig algen en helder water. Nu blijken naast deze topdown effecten dus een aantal belangrijke bottom-up effecten op te treden, welke resulteren in lagere nutriëntengehaltes in de waterfase en een lagere totale productiviteit. Deze 'onbedoelde' bottom-up effecten zijn eigenlijk interessanter dan de topdown effecten, omdat ze de haalbaarheid van ecologisch herstel bij hogere nutriëntengehaltes dichterbij halen (na herstel resulteren immers aanmerkelijk lagere gehalten) en omdat het actief biologisch beheer als een kosteneffectieve waterkwaliteitsmaatregel gezien kan worden.

De stabiliteit van de alternatieve stabiele toestanden (troebel en algenrijk versus helder en plantenrijk) wordt ontleend aan trofische interacties. De voedselwebben vertonen een weerstand tegen externe invloeden, zoals een verandering van de nutriëntenbelasting. Dit resulteert er in, dat de weg van troebel naar helder via een andere route loopt dan de weg van helder naar troebel: er is sprake van *hysteresis* (Fig. 28). Bezien vanuit

bijvoorbeeld de externe nutriëntenbelasting betekent dit dus dat deze veel verder teruggedrongen moet worden om een troebel systeem weer helder te krijgen dan het belastingsniveau waarbij in het verleden het systeem van helder naar troebel veranderde. Wordt er echter binnen bepaalde grenzen (in figuur 33 aangeduid) met voldoende energie een snelle verandering in het voedselweb aangebracht, dan kan het systeem plotseling van de ene naar de andere toestand overgaan (de knikker in Fig. 28 vliegt over de drempel heen). Dergelijke schoksgewijze veranderingen. Dergelijke schoksgewijze veranderingen zijn in natuurlijke systemen waargenomen. Ze gaan altijd gepaard met een calamiteit, zoals bijvoorbeeld een wintersterfte van de visstand (van troebel naar helder), ziekte van de ondergedoken waterplanten (van helder naar troebel) of een plotselinge daling van de waterstand (van troebel naar helder) of een stijging hiervan (van helder naar troebel) waardoor er wel of geen licht meer op de bodem komt (zie o.a. Blindow *et al.*, 1993; Verschoor, 1997). Actief biologisch beheer kan gezien worden als een bewust door mensen veroorzaakte calamiteit.

In 2.3.2 werd aangegeven wat de gevolgen zijn van een toename in de beschikbaarheid van voedingsstoffen voor macrofyten en fytoplankton. Wanneer een laagveenwater verandert van mesotroof naar eutroof kan de algendichtheid plotseling toenemen, doordat deze organismen snel gebruik kunnen maken van het verhoogde aanbod van met name fosfaat. Algenbloei, een ongewenst hoge concentratie aan algen in het water, is het resultaat van een hoge productie en lage verliezen. Naast het nutriëntenaanbod zijn hierbij ook het lichtklimaat en de temperatuur regulerend. Aan de verlieskant staan de consumptie door zoöplankton (met name watervlooien, *Daphnia*; Fig. 29), bezinking van algen en sterfte door voedselgebrek, parasieten, vergiftiging of ouderdom.

De dichtheid van de grazende watervlooien wordt, zoals hierboven vermeld, op haar beurt weer gereguleerd door de dichtheid van zoöplanktonetende (planktivore) vissoorten. De belangrijkste planktivore soorten in Nederland zijn Brasem (Fig. 30) en Blankvoorn. Grote exemplaren van Brasem eten ook macrofauna in het sediment (benthos), waarbij veel slib opwervelt. Dit leidt tot troebeling, fosfaatmobilisatie en verstoring van wortelende waterplanten. Bovendien neemt hierdoor de dichtheid aan filtreerders (*filter feeders*) zoals schelpdieren af, waardoor er minder algen uit het water gefilterd worden.



Figuur 29. Watervlo (*Daphnia pulex*); het maagdarmkanaal is duidelijk zichtbaar met groenalgen gevuld. Foto: J. Parmentier.

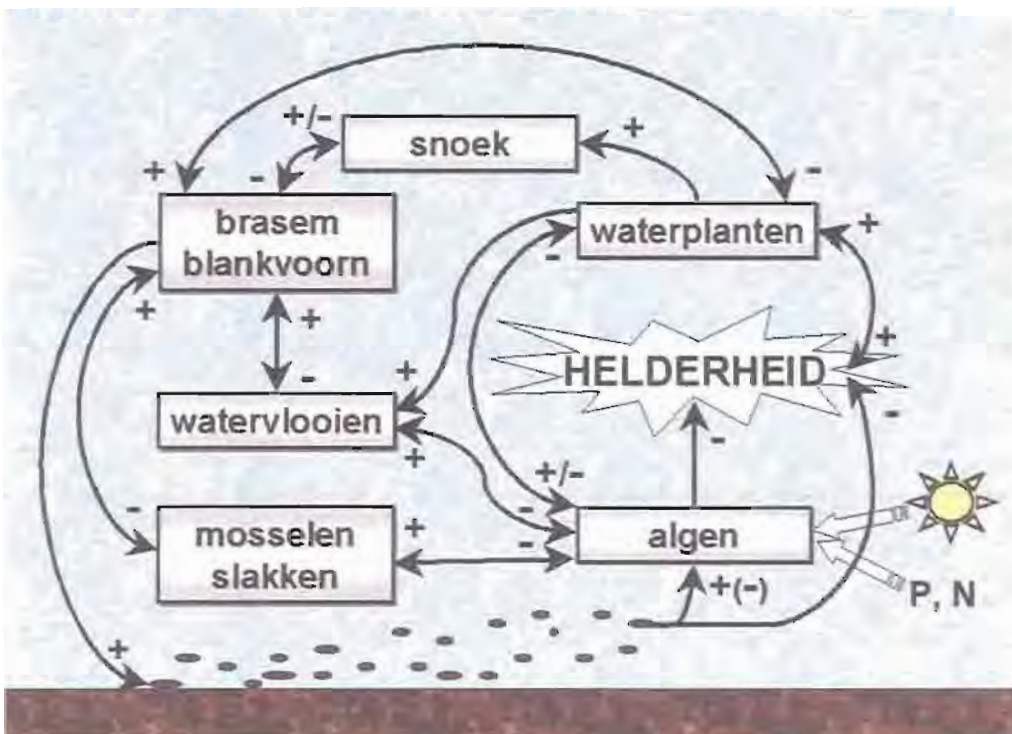


Figuur 30. Brasem (*Abramis brama*).

De genoemde trofische interacties, schematisch weergegeven in figuur 31, kunnen topdown gemanipuleerd worden door het dunnen van planktivore vis, waardoor de concentratie watervlooien en daarmee ook de begrazingsdruk zal toenemen. Bovendien kan de populatie benthivore vissen gedund worden, waardoor de negatieve effecten van sediment-omwoeling af zullen nemen. Bij visstandbeheer in het kader van ABB (internationaal *biomanipulation*) wordt eutrofiëring aangepakt via deze *topdown* systeembenadering, door manipulatie van de trofische interacties in het water (zie ook 6.2.2; Shapiro *et al.*, 1975; Jeppesen *et al.* 1990; Hosper *et al.*, 1992; Scheffer *et al.* 1993; Hosper, 1993; Klinge *et al.* 1995; Hosper, 1997; Moss, 1998ab; Scheffer 1998; 1999a; Scheffer *et al.*, 2000). Door een voldoende hoge begrazingsdruk blijft (wordt) het lichtklimaat onder water gunstig voor de ontwikkeling van ondergedoken waterplanten. Dit biedt een gunstig habitat voor roofvissen als Snoek, waardoor de populatie planktivore vis minder snel kan uitbreiden. De stabiliteit van de vegetatie kan ook door begrazing door vogels beïnvloed worden.

Bij hoge nutriëntenlasten, een lage bedekking aan ondergedoken planten en een lage begrazingsdruk ontstaat troebel water met een hoge dichtheid aan algen en vis. Deze troebele situatie blijkt erg stabiel te zijn; alleen een sterke reductie van de nutriëntenlasten lijkt dan veelal onvoldoende om de kwaliteit te verbeteren.

Een belangrijk fenomeen in ondiepe meren is de 'voorjaars-helderwaterfase'. In eutrofe wateren kan de begrazingsdruk door zoöplankton (met name *Daphnia*) snel toenemen in het voorjaar, waardoor de algenconcentraties (erg) laag blijven (Gulati 1983; Sommer *et al.*, 1986; Hosper, 1997). Deze 'voorjaars-helderwaterfase' in mei-juni kan een maand duren en is essentieel om nieuwe groei van ondergedoken waterplanten mogelijk te maken. In veel Nederlandse wateren treedt deze fase echter niet meer op. In de Loosdrechtse Plassen kwam dit bijvoorbeeld doordat er geen toename van de populatie grote watervlooien optrad in het voorjaar. In andere meren, zoals het Tjeukemeer, was er wel sprake van een toename maar was deze niet toereikend om de waterkwaliteit te verbeteren (Hosper, 1997). Actief biologisch beheer, waarbij grote aantallen planktivore vis worden weggevangen, kan in dit geval uitkomst bieden (zie 6.2.2).



Figuur 31. Schema van de belangrijkste trofische interacties in (laagveen)wateren die effecten hebben op de helderheid van het water; + = stimulerend effect op component bij pijluiteinde, - = remmend effect op component bij pijluiteinde; zie tekst voor verdere uitleg. Gewijzigd naar Meijer & De Boois (1998).

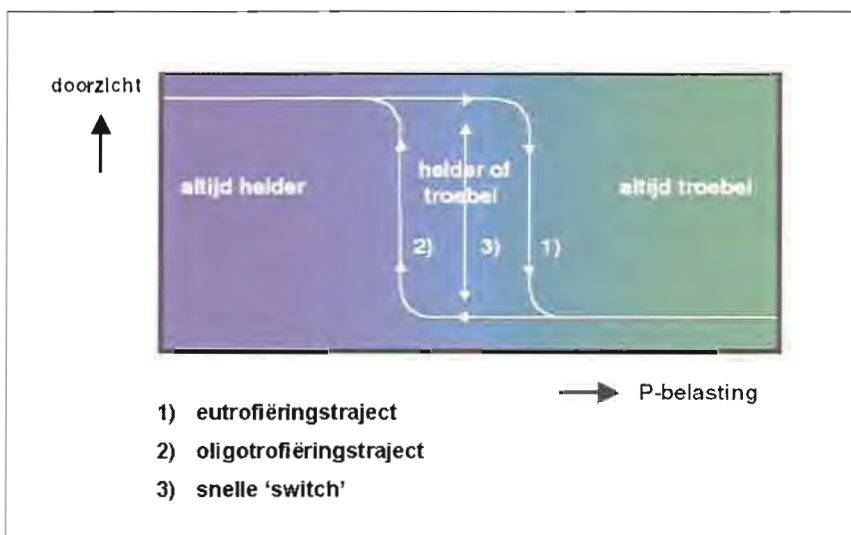
Een groot probleem in eutrofe en hypertrofe laagveenwateren wordt gevormd door de bloei van filamenteuze en kolonievormende cyanobacteriën (oude naam: blauwalgen), met name van het geslacht *Planktothrix* (Fig. 32). Door de kolonievorming kunnen deze soorten bij hoge dichtheden vrijwel niet gegeten worden door *Daphnia*, waardoor watervlooien afsterven (Gliwicz, 1990). Bovendien scheiden cyanobacteriën een scala aan toxinen, waaronder microcystinen, uit, die de groei van *Daphnia*-populaties kunnen remmen (Laurén-Määttä *et al.*, 1997). Aangezien actief biologisch beheer hier onvoldoende uitkomst lijkt te bieden, is

er ernstige reden tot zorgen. Alleen ingrijpen van onder af, via de nutriëntenstromen naar de cyanobacteriën, lijkt dan over te blijven. Dit dient echter nog verder onderzocht worden. In een vroeger stadium in het jaar, wanneer kolonievormende cyanobacteriën nog niet uitgegroeid zijn tot grote kolonies, kunnen ze echter wel gegeten worden. Actief Biologisch Beheer kan dan ook het beste vroeg in het voorjaar uitgevoerd worden.

Een extra bottleneck bij het herstel van troebele plassen kan de aanwezigheid van fijn (organisch) slib zijn. Vooral in grotere plassen met een wat grotere strijklengte (d.i. de afstand over open water waarover golven kunnen groeien) wordt dit fijne slib, inclusief gesedimenteerde algen, continu geresuspendeerd waardoor de troebele situatie niet doorbroken kan worden. Bovendien worden in fijn slib wortelende waterplanten door de golfwerking in wat grotere plassen gemakkelijk ontworteld (Schutten & Davy, 2000), waardoor de vestiging van waterplanten in deze plassen belemmerd wordt.



Figuur 32. *Planktothrix* spp. (65x vergroot.); de filamenteuze structuur is duidelijk zichtbaar. Foto: Silverside.



Figuur 33. Theoretisch voorbeeld van het optreden van hysteresis en het bestaan van langzame (1 en 2) en snelle (3) routes van troebel naar helder en omgekeerd.

Er zijn in het verleden verschillende onderzoeken gedaan en concepten bedacht om te bepalen waar een water zich bevindt op de 'lijn van troebel naar helder' (de horizontale as in Fig. 33) en waar de grenzen liggen waarbinnen een systeem van de ene naar de andere stabiele toestand kan veranderen.

Jeppesen *et al.* (1990) leidden uit een grote dataset voor Deense en Zweedse meren een kritische externe belasting af van 16-65 mmol P m⁻² jr⁻¹ (0.5-2.0 g P m⁻² jr⁻¹), overeenkomend met zomergemiddelde totaal-P concentraties van 2.6-6.5 µmol L⁻¹ (0.08-0.20 mg P L⁻¹). Boven deze grenzen waren de meren groter dan 10 ha altijd troebel. In meren kleiner dan 3 ha vonden ze echter helder water tot een (hoge) P-concentratie van 21 µmol L⁻¹ (0.65 mg P L⁻¹). De zeer dominante invloed van ondergedoken waterplanten in deze kleine meren werd als oorzaak hiervoor beschouwd; naast de eerder genoemde effecten op sedimentatie en de nutriëntenhuishouding kunnen ook allelopathische effecten (het uitscheiden van stoffen die met name algengroei remmen) hierbij een rol spelen.

Klinge *et al.* (1995) hebben kritische grenzen afgeleid via een conceptueel model dat regulatie van prooivissen door roofvissen centraal stelt. Zij leidden de volgende kritische grenzen af:

- P-gelimiteerde systemen met een gemiddelde totaal-P concentratie in de zomer van minder dan 0.6-1.3 µmol L⁻¹ (20-40 µg P L⁻¹) zijn altijd helder. Baars is de belangrijkste roofvis;
- P-gelimiteerde systemen met een gemiddelde totaal-P concentratie in de zomer tussen 1.3 en 6.5 µmol L⁻¹ (40-200 µg P L⁻¹) zijn troebel of helder, afhankelijk van de omvang van de snoekstand, welke weer afhankelijk is van de inrichting van het water met water- en vooral oeverplanten (zie 3.2.4);
- In water met een totaal-P-concentratie van meer dan 6.5 µmol L⁻¹ (200 µg P L⁻¹) verliest de roofvisstand de controle op de prooivisstand, ook al is er sprake van een maximale snoekbiomassa van gemiddeld 75 kg ha⁻¹. Deze wateren zijn dan ook altijd troebel, tenzij ondergedoken waterplanten het systeem in hun greep kunnen houden. Zoals eerder aangegeven is dit echter een risicovolle toestand die alleen duurzaam lijkt in hele kleine wateren.

De precieze grenzen zijn systeemspecifiek en ondermeer afhankelijk van de precieze samenstelling van het voedselweb. Hoe deze grenzen liggen voor laagveenwateren is onbekend. Iets dat hier ook in sterke mate doorheen speelt, is het optreden van fundamentele veranderingen van een watersysteem. In de periode waarin de meeste Nederlandse laagveenwateren eutrofeerden is een aantal van dergelijke veranderingen opgetreden, welke nu als erfenissen (zie 5.3.1) van deze periode het herstel in de weg staan. Enkele belangrijke voorbeelden zijn waterhuishoudkundige veranderingen (o.a. sterke reductie waterstandsfluctuaties, aantasting veen door het inlaten gebiedsvreemd water, wegzijging) en morfometrische veranderingen (o.a. geïrodeerde oevers, dikke sliedlagen die slecht begroeien en makkelijk opwervelen). We hebben dus niet alleen te maken met hysteresis-effecten als gevolg van trofische interacties in het voedselweb, maar ook met fysieke veranderingen van het systeem die ervoor zorgen dat de weg terug vanuit een heel andere uitgangspositie moet worden gestart. Het actief wegnemen of uitschakelen van deze erfenissen is in veel gevallen noodzakelijk.

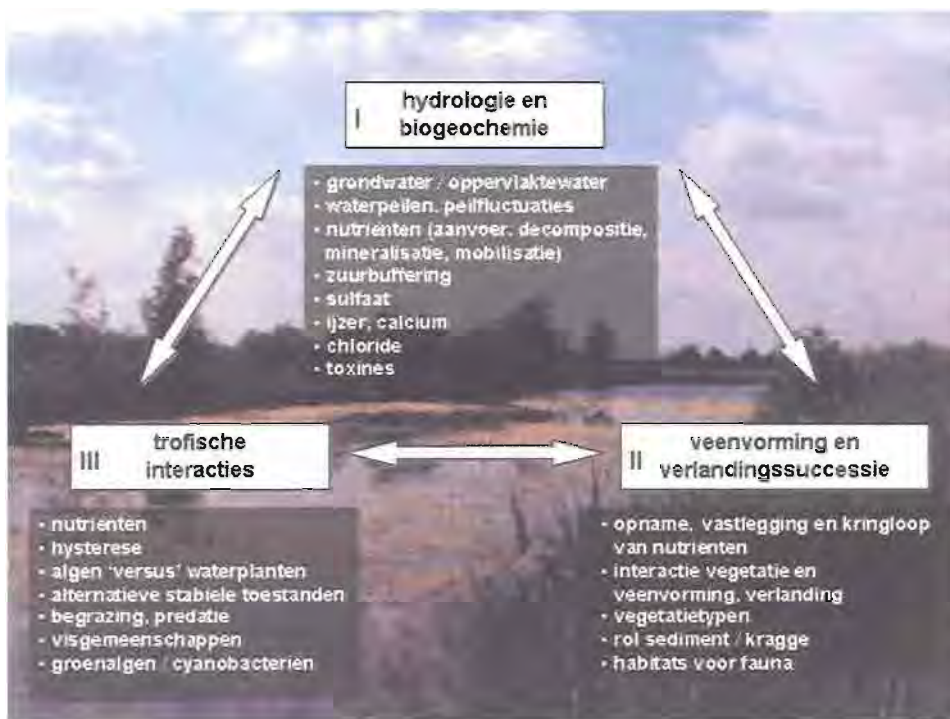
4.5 Synthese sleutelfactoren en -processen

In voorgaande paragrafen werden de drie clusters hydrologie-biogeochemie, veenvorming- verlandingsuccessie en trofische interacties als belangrijke procesgroepen in laagveenwateren genoemd. Hierbij werd al duidelijk dat deze drie clusters elkaar sterk beïnvloeden (Fig. 34). De waterkwaliteit (o.a. concentraties aan bufferende stoffen en nutriënten) wordt bepaald door de landschapshydrologische condities van een laagveen. Hydrologische en biogeochemische processen en factoren (cluster I) bepalen in zeer sterke mate de vegetatiesuccessie en veenvorming (cluster II). De snelheid van verlanding en veenvorming worden hierbij zowel direct, via sturing van microbiële processen, als indirect, via sturing van de veenproducerende vegetatie beïnvloed. Er is dus sprake van een belangrijke koppeling tussen de waterkwaliteit, veenvorming en de samenstelling van de vegetatie. Het al dan niet voorkomen van verschillende faunagemeenschappen en trofische interacties (cluster III) is voor een deel direct afhankelijk van de waterkwaliteit, maar wordt voor een groot deel bepaald door het vegetatietype, de vegetatiestructuur en de structuur van het veen. De samenstelling van de detritus is belangrijk in verband met de geschiktheid voor diverse gespecialiseerde detritivoren.

Nutriënten, aangevoerd via grondwater, oppervlaktewater en atmosfeer worden vastgelegd door primaire producenten (planten, waaronder algen). De hoeveelheid biomassa en de samenstelling hiervan wordt echter niet alleen via deze weg ('van onderaf') bepaald, maar ook door de activiteit van herbivore fauna. Voor ondiepe wateren, waaronder laagveenwateren, is aangetoond dat met name het voedselweb gevormd door algen, zoöplankton, planktivore vis en roofvis van groot belang is voor de waterkwaliteit en het lichtklimaat onder water (cluster III). Deze interacties werken direct door op biogeochemische processen (met name de nutriëntenhuishouding) en het al dan niet optreden van verlanding. In principe kan ook het door de mens uit-

gevoerde maaibeheer als een onderdeel van de trofische interacties opgevat worden. Dit beheer is een zeer belangrijke sturende factor voor de vegetatieontwikkelingen in laagveenwateren.

De drie clusters zijn onlosmakelijk met elkaar verbonden en overlappen elkaar gedeeltelijk. Om een goed inzicht te krijgen in het functioneren van laagveenwateren, de achteruitgang van deze systemen en de mogelijkheden tot herstel, is kennis over de in dit hoofdstuk genoemde sleutelfactoren en -mechanismen onontbeerlijk. Dit zal ook blijken in de volgende hoofdstukken, waarin knelpunten bij het beheer van laagveenwateren en beheersmaatregelen in het kader van de VER-thema's aan bod zullen komen.



Figuur 34. Schematische weergave van de drie in de tekst genoemde clusters van sturende mechanismen en factoren.

5. Knelpunten voor het behoud en herstel van laagveenwateren

5.1 Problemen in laagveenwateren

De problemen die de laatste decennia optreden in Nederlandse laagveenwateren kunnen als volgt samengevat worden:

- afname van het areaal aan laagveenvegetaties;
- dominantie van (eventueel toxische) algen en achteruitgang van waterplanten;
- afname aan biodiversiteit (flora & fauna) karakteristiek voor laagveenwateren;
- uitblijven / stagnatie van de verlandingsuccessie (incl. faunagemeenschappen);
- afwezigheid van nieuwe locaties voor verlandingsuccessie;
- optreden van ongewenste successie (flora & fauna).

Hiervoor zijn verschillende mogelijke oorzaken aan te wijzen. In het kader van OBN/EGM ligt de nadruk hierbij op de effecten van verzuring, vermessing (eutrofiëring) en verdroging.

5.2 'VER'-thema's

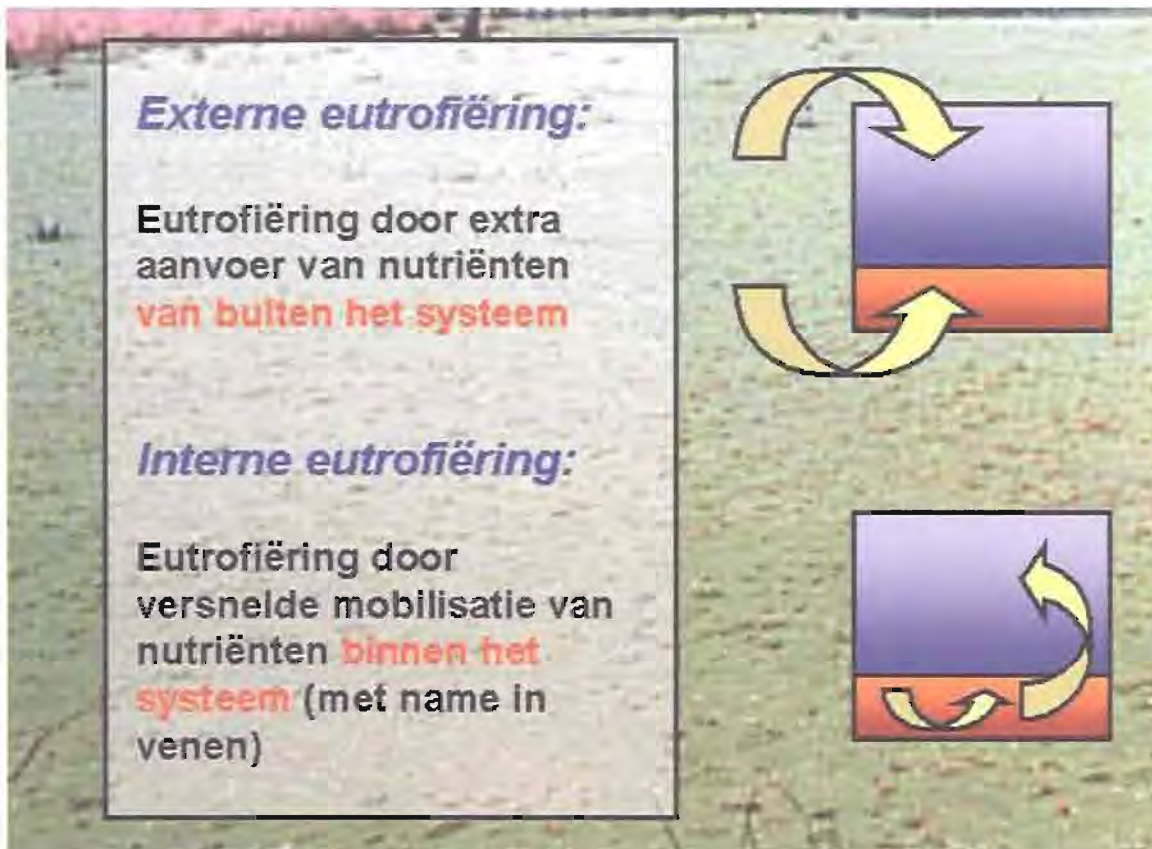
5.2.1 Vermesting (eutrofiëring)

Veel laagveenwateren zijn momenteel hypertroof en worden gekarakteriseerd als troebel, door fytoplankton of kroos gedomineerd water. Deze zorgen niet alleen voor een sterke verslechtering van het onderwaterlichtklimaat, maar ook voor een duidelijke verlaging van de potentiële plantenbiomassa. Hiermee wordt de veenvorming ook sterk geremd of is zelfs afwezig. Ook de uitbreiding van oevervegetaties blijft onder deze omstandigheden sterk achter, terwijl drijftilvorming niet voorkomt. De te grote troebelheid van het water onderdrukt wellicht ook de vorming van drijvende helofytenkraggen vanuit de oever.

Indirect heeft eutrofiëring ook effecten op vogelpopulaties (zie ook 3.2.5; Van Turnhout & Hagemeijer, 1999; Van Turnhout & Hagemeijer, 2001). De achteruitgang van rietlanden (Ostendorp, 1989; Graveland & Coops, 1997) onder andere door eutrofiëring, heeft zeer nadelige gevolgen voor rietvogels (Van Turnhout & Hagemeijer, 2001). Een bekend voorbeeld is de Grote karekiet (Graveland, 1996). De achteruitgang van de Krooneend (*Netta rufina*) in de jaren tachtig is in verband gebracht met de afname van kranswiervelden in die tijd door eutrofiëring van het water (Van der Winden *et al.*, 1994; Ruiters *et al.*, 1994). Kranswieren, en met name Sterkranswier (*Nitellopsis obtusa*), vormen het hoofdbestanddeel van het voedsel voor deze soort. Het verdwijnen van velden van Krabbescheer (Smolders 1995) heeft geleid tot een belangrijke achteruitgang van de broedplaatsgelegenheid van Zwarte stern (Van der Winden *et al.*, 1996) en een aanzienlijke afname van de rijke macrofaunasamenstelling (Higler, 1977). Eutrofiëring van de waterlaag en waterbodem leidt tot sterke veranderingen in de macrofauna-samenstelling. Dit wordt veroorzaakt door afname van het zuurstofaanbod, en door veranderingen in het voedselaanbod en de habitatbeschikbaarheid (bijvoorbeeld vegetatie).

Verhoging van het nutriëntenaanbod heeft voor sommige vogelsoorten juist ertoe geleid dat er een toename van de populatie optrad. Voorbeelden hiervan zijn de toename van de Aalscholver (*Phalacrocorax carbo*) door toegenomen visdichtheden in het binnenland (De Nie, 1995) en mogelijk ook van de Blauwborst door versnelde vorming van struweel en bosjes in laagveengebieden.

Bij eutrofiëring kan onderscheid gemaakt worden tussen zogenaamde externe eutrofiëring, waarbij verrijking optreedt door nutriënten die van buitenaf worden aangevoerd, en interne eutrofiëring, waarbij sprake is van versnelde mobilisatie van (in het veen) opgeslagen nutriënten (Fig. 35). Voorbeelden van externe eutrofiëring zijn de aanvoer van oppervlakte- of grondwater met hoge concentraties aan voedingsstoffen en de verhoogde atmosferische depositie van stikstof. De uitspoeling van fosfaat naar oppervlakte- en grondwater en de directe lozing van P vormen een grote bedreiging voor P-gelimiteerde laagveensystemen. Nitraat en ammonium, die gemakkelijker uitspoelen naar het grondwater doordat de ionen mobieler zijn, kunnen in stikstofgelimiteerde vegetatietypen een probleem opleveren. Op basis van systeemkenmerken en externe nutriëntenbelasting blijken de nutriëntentconcentraties in meren en plassen vrij goed voorspelbaar (De Boo *et al.*, 1996; Portielje & Van der Molen, 1997; 1998). Het is echter zeer de vraag of dit ook geldt voor kleinere laagveenwateren, waarbij de interne mobilisatie van nutriënten een veel prominentere rol speelt. Naast het veroorzaken van een eventueel eutrofiëringseffect (in wateren met een hoge fosfaatconcentratie), maakt nitraat in anaeroob grondwater sulfaat vrij door de koppeling van denitrificatie en pyrietoxidatie (Lamers *et al.*, 1999a; Lucassen *et al.* 2000b). Dit blijkt in Nederland een steeds groter probleem te gaan vormen.



Figuur 35. Schematische voorstelling van externe en interne eutrofiëring.

Een belangrijke bron voor stikstof in laagveenwateren is de sterk verhoogde atmosferische depositie van stikstof, voornamelijk veroorzaakt door ammoniakemissie vanuit de landbouw en de emissie van stikstofoxides bij verbranding (verkeer, elektriciteitscentrales). Door de intensieve veehouderij heeft ons land de hoogste ammoniakemissie per oppervlakte ter wereld. Dit heeft geresulteerd in een bulk-depositie (zoals gemeten in regenvangers) van 20-30 kg N ha⁻¹ jr⁻¹ (Erisman & Bobbink, 1997; Bobbink *et al.*, 1998), vele malen hoger dan de geschatte achtergrondwaarde van 0.5-5 kg N ha⁻¹ jr⁻¹ (Aber *et al.*, 1989). Dit houdt in dat de totale N-depositie, dus inclusief de door de vegetatie ingevangen droge depositie, voor de meeste laagveen-vegetatietypen op ongeveer 40-50 kg N ha⁻¹ jr⁻¹ zal liggen. Hierdoor ontvangen Nederlandse laagvenen, ook zonder actieve bemesting of verontreiniging van grond- of oppervlaktewater, hoge doses stikstof. De laatste tientallen jaren is de atmosferische aanvoer van N voor een aantal laagvenen zelfs de belangrijkste bron van deze voedingsstof in laagveenkraggen, zelfs voor vegetaties omgeven door zwaar bemest landbouwgebied (Koerselman *et al.*, 1988; 1990a). De relatieve bijdrage hangt echter sterk af van de hoeveelheid stikstof die via het oppervlakte- en/of grondwater wordt aangevoerd (afhankelijk van waterfluxen en concentraties). In de vegetatietypen gelimiteerd door N is het voor de hand liggend dat er veranderingen zijn opgetreden. Trilvenen in laagveengebied zijn met hun voor natte systemen relatief gesloten N-huishouding gevoelig voor verhoogde stikstofdepositie. Op grond van in de literatuur beschreven bemestingsonderzoek en gebaseerd op de gedetailleerde kwantificering van de nutriëntenhuishouding daarbij, is een kritische N-depositiewaarde van 25-30 kg N ha⁻¹ jr⁻¹ bepaald (Bobbink & Lamers, 1999). Voor Riet- en Lisdodde-moerassen, die vaak een (zeer) hoge denitrificatiesnelheid hebben en een hoge N-aanvoer via het water wordt echter verondersteld dat het opstellen van een kritieke waarde voor de atmosferische depositie van stikstof niet relevant is (Bobbink & Lamers, 1999).

Ook mossen reageren op verhoogde N-aanvoer. Rood schorpioenmos, een zeer karakteristieke laagveensoort, kan prima overleven en groeien onder mineraalarme omstandigheden. De beschikbaarheid van nutriënten is de belangrijkste bepalende factor in de competitie van deze soort met bijvoorbeeld Haakveenmos (*Sphagnum squarrosum*), die de voedingsstoffen veel efficiënter kan benutten en daardoor sneller kan groeien (Kooijman & Bakker, 1995).

In laagveenwateren, met hun 'tijdboom' aan nutriënten (Rienks, 2000), ligt het risico van interne eutrofiëring continu op de loer. De aanvoer van oppervlaktewater van buiten het laagveengebied (verdrogingsbestrijding), dat over het algemeen een hogere alkaliniteit en sulfaatconcentratie bevat, leidt in veel gevallen tot interne eutrofiëring in laagveenwateren. De afbraak van organisch materiaal (decompositie) wordt sterk geremd door zuren die hierbij gevormd worden (veenvorming). Versterkte interne buffering van de pH in organisch mate-

riaal, door aanvoer van extra bufferstof in de vorm van bicarbonaat, leidt hierbij tot een toename van de decompositie- en daarmee de mineralisatiesnelheid (McKinley & Vestal, 1982; Brock *et al.*, 1985; Kok & Van de Laar, 1991; Smolders, 1995; Brouwer *et al.*, 1999). Van hetzelfde proces wordt juist gebruik gemaakt bij het bekalken van landbouwgrond en composthoven. Reeds in de Middeleeuwen bekalkten Duitse monniken de kloostervijvers met als doel de productie te verhogen (door het versneld vrijkomen van voedingsstoffen) en zo een hogere visopbrengst te krijgen.

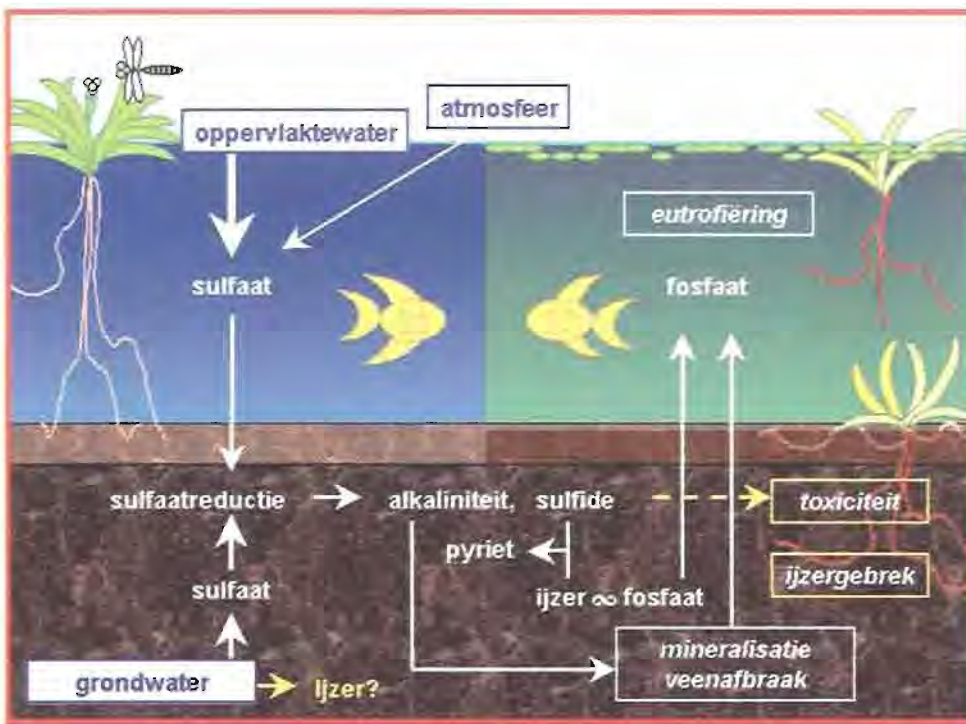
In zoetwatervenen zijn sulfaatconcentraties van nature laag, over het algemeen lager dan $150 \text{ (mol L}^{-1} \text{ (14 mg SO}_4\text{-L}^{-1}\text{))}$. Door aanvoer van met sulfaat vervuild oppervlaktewater (met name Rijn- en IJsselmeerwater) als anti-verdrogingsmaatregel, uitstroming van sulfaat via het grondwater vanuit landbouwgebieden en (in mindere mate) atmosferische depositie van zwavel is de sulfaataanvoer in laagveenplassen sterk toegenomen. Het aangevoerde water bevat $500 - 2000 \text{ (mol L}^{-1} \text{ sulfaat (50-190 mg SO}_4\text{-L}^{-1}\text{))}$, of nog hogere concentraties (Roelofs, 1991; Smolders & Roelofs, 1993; 1995; Lamers *et al.*, 1996; 1998b). Sulfaatconcentraties in het grondwater nemen de laatste decennia sterk toe, met name door de hoge concentraties aan nitraat afkomstig uit mest (Kölle *et al.*, 1985; Van Gaans *et al.*, 1992; Lamers *et al.*, 1999a). Bij de denitrificatie van nitraat wordt zwavel uit pyrietbanken in de grond geoxideerd tot sulfaat, dat vervolgens uitspoelt naar het grondwater. In het laagveengebied Koelbroek (een elzenbroekbos) veroorzaakt dit concentraties van $2000-4000 \text{ (mol L}^{-1} \text{ (190-385 mg L}^{-1}\text{))}$ in het opkwellende grondwater (Boxman, 2000). Sulfaatverrijking wordt verder veroorzaakt door de onttrekking van zoetwater in kustgebieden, waardoor de invloed van het brakke (en dus sulfaatrijke) grondwater toeneemt.

Sulfaatverrijking van zoetwater-laagveenwateren veroorzaakt verschillende problemen. Sulfaat wordt gebruikt door bodembacteriën (als electron-acceptor) bij de afbraak van organische moleculen, waarbij sulfide gevormd wordt (sulfaatreductie). Sulfide verstoort de binding van fosfaat in allerlei ijzer-fosfaatcomplexen in de (onderwater)bodem ernstig, en consumeert nieuw vrijgekomen ijzer voor het grootste deel. Het gevolg hiervan is ernstige interne eutrofiëring met fosfaat dat reeds intern opgeslagen lag (Fig. 36, 37; Boström *et al.*, 1982; Caraco *et al.*, 1989; Roelofs, 1991; Smolders & Roelofs, 1993; Lamers *et al.*, 1996; 1998b). Bovendien genereert sulfaatreductie alkaliniteit, waardoor de decompositie gestimuleerd kan worden (Fig. 36). Doordat sulfaat geconsumeerd wordt in de waterlaag is het moeilijk, zo niet onmogelijk, om het eventuele belang van toegenomen sulfaatreductie af te leiden aan de hand van de concentratie van dit ion. Hoge sulfaatreductiesnelheden gaan vaak juist gepaard met lage sulfaatconcentraties in de waterlaag door snelle consumptie. Sulfide-, ijzer- en fosfaatconcentraties in het (anaëroob verzamelde) bodemvocht kunnen echter wel een goede indicatie geven.

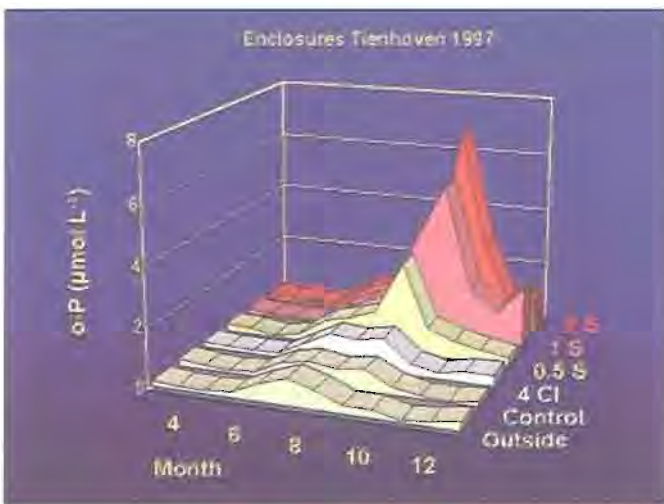
Door het inlaten van gebiedsvreemd water is ook de concentratie van chloride sterk gestegen in veel laagveenwateren. Experimenteel onderzoek liet zien dat dit een belangrijke bijdrage kan leveren aan interne eutrofiëring met fosfaat, mogelijk door directe verdringing van fosfaat van anionbindingsplaatsen door chloride (Beltman & Van der Krift, 1997; Beltman *et al.*, 2000). Dit was onverwacht, aangezien de binding van anionen in bodems erg laag is bij de vrijwel neutrale pH van laagveenbodems en fosfaat wordt vele malen sterker gebonden dan chloride (Scheffer & Schachtschabel, 1992).

Naast veranderingen in de waterkwaliteit kan ook een verandering van de visfauna een belangrijke rol spelen in de eutrofiëring van laagveenwateren. Grote populaties aan karperachtigen veroorzaken met name in kleinere wateren troebeling en versterkte mineralisatie door het veelvuldig omwoelen van het sediment (zie ook 4.4).

Vooraf die venen waarin een grote hoeveelheid makkelijk afbreekbaar organisch stof opgeslagen ligt, lijken theoretisch het meest gevoelig voor interne eutrofiëring (Kemmers, 1996). Recent onderzoek toonde echter aan dat in laagveenbodems vooral de C/P-ratio en de concentratie aan vrij ijzer sturende factoren zijn (Lamers *et al.*, in press. a). Het is vaak lastig om een goed inzicht te krijgen in de relatieve bijdragen van externe en interne eutrofiëeringsbronnen. Dit is echter bijzonder belangrijk, aangezien een sterke reductie van de aanvoer van nutriënten veelal onvoldoende gebleken is om eutrofiëring in laagveenplassen een halt toe te roepen. In veel gevallen is de toename van de fosfaatconcentratie door interne mobilisatie vele malen hoger dan de concentratie van dit nutriënt in het aanvoerwater (Lamers *et al.*, 2001).



Figuur 36. Interne eutrofiëring door sulfaat. Sulfaat (SO_4^{2-}) wordt aangevoerd via oppervlakte- en/of grondwater, waarna het in laagveenbodem gereduceerd wordt tot sulfide (HS^-). Via interactie met fosfaatbinding aan ijzer, en via extra alkalinisering, leidt verhoogde sulfaatreductie tot eutrofiëring van het laagveenwater (troebeling door algen). Bovendien is het gevormde sulfide toxisch voor planten en kan het ijzergebrek veroorzaken. De nadelige gevolgen (eutrofiëring en vergiftiging) worden verminderd door de aanvoer van voldoende ijzer via het grondwater (aangegeven als 'Fe?').



Figuur 37. Demonstratie van interne eutrofiëring door sulfaatverrijking ($0.5, 1$ en 2 mmol L^{-1} ; $48, 96$ en $192 \text{ mg SO}_4^{2-} \text{ L}^{-1}$) tijdens een cilinderexperiment in een laagveensloot bij Tienhoven (Utrecht). Aanvoer van extra sulfaat (door bijvoorbeeld rivier- of kanaalwater) doet de fosfaatconcentratie sterk stijgen en verandert het systeem van mesotroof naar eutroof (8 μmol L^{-1} komt overeen met $0.25 \text{ mg PO}_4^{3-} \text{ -P L}^{-1}$). Chloride-additie gaf geen afwijkend seizoenspatroon. Naar Lamers et al. (in press.b).

5.2.2 Verdroging

Aangezien verdroging vaak de eerste (zichtbare) oorzaak is voor de achteruitgang van laagvenen is het niet verwonderlijk dat herstelmaatregelen over het algemeen starten met de restauratie van het waterpeil. Verdroging kan leiden tot (ongewenste) versnelde late verlanding en tot verlies van gewenste laagveenvegetaties en faunagemeenschappen. Vegetatie en fauna die gebonden zijn aan een nat of drassig milieu zal direct last krijgen van een chronisch tekort aan water. Kraggevegetaties zullen, zolang ze het sediment niet raken, de waterstandsdaling kunnen volgen en daarmee minder gevoelig zijn dan vegetaties op 'vast' veen.

Doordat verdroging van veenbodems altijd leidt tot verzuring (verlies van de buffercapaciteit; 5.2.3), kan de pH dalen waardoor basenminnende planten in de problemen komen. Dit is echter sterk afhankelijk van de buffercapaciteit van de bodem, geleverd door basische kationen aan het bodemadsorptiecomplex (Roelofs, 1993). Problemen treden echter met name pas op wanneer er sprake is van chronische sterke verdroging. Bij kortdurende drogere perioden is de basenverzadiging van veenbodems veelal voldoende om te beschermen tegen negatieve effecten.

Chronische verdroging leidt tot een irreversibele (sterke) inklinking en veraarding van veen, zoals al genoemd werd in 2.1. Afhankelijk van de duur en intensiteit kan droogte stimulerend werken op de decompositie en daarmee ook op de mineralisatie. Grootjans et al. (1986) lieten bijvoorbeeld zien dat de N-beschikbaarheid in laagveenbodems toenam als gevolg van verdroging. De P-beschikbaarheid nam daarentegen af, doordat de capaciteit van bodems om P te binden sterk toeneemt door de oxidatie van ijzer. Deze tegengestelde effecten van verdroging op de beschikbaarheid van beide nutriënten leidt, in combinatie met directe droogte-effecten, tot drastische veranderingen in de vegetatiesamenstelling. Karakteristieke zeggen verdwijnen en snel-groeiende grassen als Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*) en Moerasstruisgras worden dominant (Grootjans et al., 1986). Door verzuring als gevolg van de oxidatie van ijzersulfiden kan deze stimulerende werking van verdroging op de decompositie en mineralisatie echter tenietgedaan worden (Lamers et al., niet gepubliceerde gegevens).

Met name in laagveenwateren met mesotrofe waterkwaliteit is soms nog sprake van grondwaterkwel of oppervlakkige toestroom van grondwater. Door de grote hydrologische ingrepen in het landschap van de afgelopen decennia is het aantal laagveenwateren met een dergelijke grondwateraanvoer sterk afgenomen. Het is nog zeer de vraag of compensatie met oppervlaktewater hier soelaas biedt. Grondwater bevat vaak hoge concentraties aan opgelost ijzer, waardoor het een de-eutrofiërende ('oligotrofiërende') en sulfide-ontgiftigende werking heeft (Fig. 36). Doordat oppervlaktewater over het algemeen zuurstof bevat, is de ijzerconcentratie vrijwel altijd erg laag. Daarmee mist dit water de genoemde positieve karakteristieken van grondwater (Lamers et al., 1997).

Ook met betrekking tot avifauna zijn er duidelijke effecten zichtbaar bij verdroging van laagveenvegetaties. Langdurige daling van het waterpeil in laagvenen leidt tot versnelde verlanding en verlies van de aquatische en semi-terrestrische vegetatietypen. Voor die vogelsoorten waarvoor deze typen een belangrijk habitat vormen (fourageren, nestelen) is verdroging daardoor mede de oorzaak voor achteruitgang (Van Turnhout & Hagemeyer 1999; Van Turnhout & Hagemeyer, 2001). Voorbeelden hiervan zijn Roerdomp, Purperreiger, Woudaapje, Grote karekiet, Zwarte stern en Bruine kiekendief.

Om verdroging te bestrijden zien laagveenbeheerders zich vaak genoodzaakt om ter compensatie water van buiten het gebied ('gebiedsvreemd water') in te laten. Een groot deel van Nederland wordt in droge tijden gevoed met water dat (indirect) afkomstig is van de Rijn. Het inlaten van gebiedsvreemd water leidt veelal tot eutrofiëring (Fig. 38; Roelofs, 1991; Roelofs & Smolders, 1993; Koerselman & Verhoeven, 1993; Smolders, 1995; Lamers et al., 1996), zoals uitgelegd in 5.2.1. Een belangrijke beheersvraag in laagveengebieden lijkt dan ook een keuze tussen twee kwaden: het gebied verdrogen of vermesten?



Figuur 38. Het inlaten van gebiedsvreemd water om verdroging te compenseren leidt vaak tot eutrofiëring, zoals in dit petgat in De Weerribben. Draadalg domineren, terwijl de laatste Krabbescheerplanten wegwijnen (inzet). Foto L. Lamers.

5.2.3 Verzuring

Zoals in 4.2 al gezegd, wordt verzuring gedefinieerd als een afname van de buffercapaciteit (Van Breemen *et al.*, 1983). Het zuurbufferend vermogen wordt in laagveenbodems in eerste instantie geleverd door bicarbonaat en vervolgens door basische kationen (Ca en Mg) aan het kation-bindingscomplex. De sterkte van het laatste buffermechanisme wordt bepaald door het totaal aantal bindingsplaatsen voor kationen per eenheid bodem (de kation-uitwisselingscapaciteit, CEC in het Engels) en de basenverzadiging (basenbezetting; de hoeveelheid bindingsplaatsen, in ladingseenheden, bezet door basische kationen). In zeer kalkrijke venen, bijvoorbeeld met een kalksediment, zal bovendien het oplossen van kalk voor zuurbuffering zorgen.

Verzuring van het oppervlaktewater, zoals in zwakgebufferde vennen, lijkt in laagveenwateren geen rol te spelen door de relatief hoge alkaliniteit, geleverd door bicarbonaat. De grootste problemen, die reeds onder leiding van het OBN-deskundigenteam Natte Schraallanden worden onderzocht, spelen in kraggevegetaties. Natuurlijke verzuring van kraggen treedt op door kooldioxide in de neerslag, oxidatieprocessen, ademhaling van bodemorganismen en zuurafgifte van planten zoals veenmossen. Een tijdelijke daling van de waterstand leidt in veenbodems met een hoge basenverzadiging tot geen, of slechts een lichte pH-daling. Van een aantal vegetatietypen, zoals blauwgraslanden, is bekend dat de lichte verdroging in de zomer juist noodzakelijk is, ondermeer doordat de planten een voorkeur hebben voor nitraat (aerobe bodem) in plaats van ammonium (anaerobe bodem). In de winter en het voorjaar wordt de bodem telkens opnieuw 'opgeladen' met basen (Roelofs, 1993; De Graaf *et al.*, 1994; Jansen & Schipper, 1997; Lamers *et al.*, 1997). Wanneer de basenverzadiging in laagvenen niet hersteld wordt, doordat de minerotrofe aanrijking met grond- en/of oppervlaktewater afgenomen of zelfs weggevallen is, verliest de bodem zijn bufferend vermogen en neemt de pH snel af. De toename van veenmossen die vaak daarmee gepaard gaat, versnelt dit proces sterk. Een belangrijk natuurlijk verzuringproces in laagvenen treedt op wanneer het gevormde veen steeds minder in contact staat met het tellurische water (Fig. 26). Hierbij vormt zich een laag regenwater boven het minerotrofe water, met daartussenin een mengwaterlaag. Dit proces, door Van Wirdum (1991) atmotrofiëring genoemd, leidt tot een langzaam verlies van minerotrafente planten en een toename van ombrotrafente (regenwatergevoede) planten. In deze overgangsvenen houden diepwortelende laagveensoorten, die de onderste laag kunnen bereiken, nog lange tijd stand.

Door de verhoogde atmosferische depositie van verzurende stoffen worden bovenstaande processen versneld. In de loop van de jaren tachtig is er een drastische verandering in de soortensamenstelling van veel trilvenen opgetreden, waarbij de kenmerkende mossen vrijwel volledig zijn vervangen door zuurtolerante veenmossen en Gewoon haarmos (*Polytrichum commune*). Dit is zeker ten dele te wijten aan de verzurende (en eutrofiërende) werking van de depositie in Nederland (Kooijman 1993). Waarschijnlijk was daarbij met name de depositie van ammonium, in deze terreinen destijds 25-40 kg N ha⁻¹ jr⁻¹, doorslaggevend (verzuring door nitrificatie).

Een pH-daling tot ongeveer 4.5 heeft vrijwel geen effect op de binding van fosfaat, maar verdere daling naar 4 en lager leidt onvermijdelijk tot het oplossen van ijzerfosfaten, waarbij de beschikbaarheid van fosfaat toeneemt (Stumm & Morgan, 1981). Tegelijkertijd neemt de concentratie aan (vrij) ammonium sterk toe, doordat het ion verdrongen wordt door zuur-ionen van het kation-adsorptiecomplex. De chemische binding van beide nutriënten verandert bij verzuring dus alleen significant bij een pH van ongeveer 4 of lager. Dit werd mooi geïllustreerd door onderzoek van Beltman *et al.* (1996a), die vonden dat zowel de N als de P-beschikbaarheid plotseling sterk toenamen beneden pH 4.1

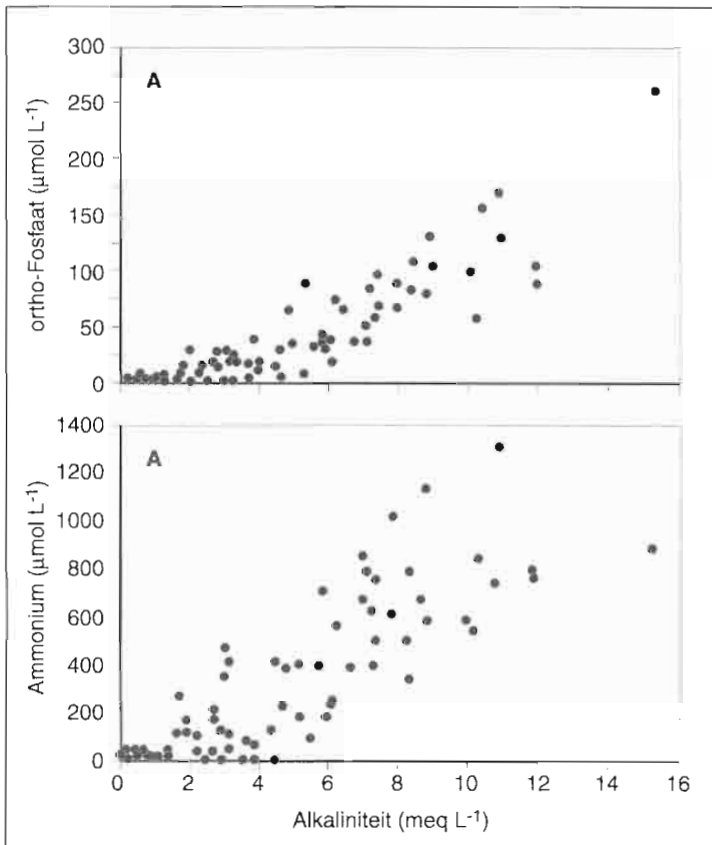
Een ander indirect effect van pH-daling door verzuring is het in oplossing gaan van metalen (zie 5.2.6). Bij verzuring treedt bovendien een verschuiving op in de verhouding waarin beide stikstofvormen, ammonium en nitraat, in de bodem voorkomen (zie 5.2.6).

Over effecten van verzuring op fauna in laagvenen zijn maar weinig gegevens. Van Zwarte stern op zandgronden (zwak of niet gebufferde wateren) is bekend dat gebrek aan vis, mogelijk door verzuring, kan lijden tot kalkgebrek en achteruitgang van lokale populaties (Beintema, 1997). Het is echter onwaarschijnlijk dat er in laagveenplassen een zodanige verzuring optreedt dat dit leidt tot visgebrek (Van Turnhout & Hagemeyer, 1999).

5.2.4 Verharding (alkalinisering)

Hoewel een groot deel van de laagveenliteratuur gefocust is op anti-verzuringsmaatregelen, moet ervoor gewaakt worden dat de balans niet de andere kant uitslaat. Laagveenwateren die van oorsprong gekarakteriseerd werden door matig gebufferd water, kunnen sterk aangetast worden door aanvoer van alkalisch water zoals rivier- en kanaalwater (Roelofs, 1991; Roelofs & Smolders, 1993; Lamers *et al.* 1996). Verharding

(alkalinisering) leidt in dit geval tot een toename van de decompositie- en mineralisatiesnelheid (zie 4.2), waarbij niet alleen meer nutriënten vrijkomen (Fig. 39), maar bovendien de troebelheid van het water toeneemt als gevolg van slibopwerveling door gasproductie in de bodem. Dit zal zeker ook gevolgen hebben op de samenstelling van de detritivore (macro)faunagemeenschap.



Figuur 39. Correlatie tussen fosfaat danwel ammonium, en alkaliniteit in het sedimentvocht voor een groot aantal Nederlandse laagveenwateren. Duidelijk te zien is dat een hogere alkaliniteit gepaard gaat met een hogere concentratie aan beide voedingsstoffen. Een concentratie van $300 \mu\text{mol PO}_4\text{-L}^{-1}$ komt overeen met $9.3 \text{ mg PO}_4\text{-P L}^{-1}$, $1400 \mu\text{mol NH}_4\text{-L}^{-1}$ met $19.6 \text{ mg NH}_4\text{-N L}^{-1}$. Uit: Smolders (1995).

5.2.5 Verstarring (van het waterpeil)

De waterhuishouding in Nederlandse venen is al sinds de Middeleeuwen gereguleerd door mensen, waardoor er al lange tijd sprake is van een 'onnatuurlijke' situatie. De laatste eeuw is echter door de extreme mate van regulatie van de Nederlandse polderpeilen in veel laagveengebieden een volstrekt onnatuurlijke situatie ontstaan, waarbij waterpeilen 's winters niet langer hoger zijn dan 's zomers. De peilen worden het hele jaar door op een vrijwel constant peil gehouden, of zelfs 's zomers hoger gehouden dan 's winters (Coops, 1992; Graveland & Coops, 1997; Graveland 1999; Wienk *et al.*, 2000). Dit heeft te maken met de gewenste versnelling van de afvoer van het neerslagoverschot in de winter, en een (deels daardoor veroorzaakt) watertekort in de zomer. Bovendien wordt in een groot aantal plassen en vaarten het water in de zomer hoog genoeg gehouden om pleziervaart mogelijk te maken. Dit leidt ertoe dat de waterdiepte in het groeiseizoen van de vegetatie relatief groot blijft, wat ongunstig is voor de vegetatieontwikkeling. Ondergedoken waterplanten en oeverstroken kunnen onvoldoende profiteren van goede lichtcondities. Veel helofytensoorten, waaronder Riet, hebben periodiek lage waterpeilen nodig (Coops, 1996; Armstrong, 1996ab; Graveland & Hosper, 1999). Het droogvallen van delen van de bodem is zeer gunstig voor de kieming en vestiging van een groot aantal soorten uit de laagveensuccessiereksen. Bij een vast waterpeil treedt bovendien het probleem op dat golfwerking zich concentreert op een kleine zone, waardoor de schade aanzienlijk toeneemt. Ongestoorde helofytenbegroeiingen van *Mattenbies (Schoenoplectus lacustris)*, Riet en Kleine Iisdodde langs groter open water en aan de loefzijde van kleinere plassen zijn schaars geworden, waardoor ook de verlanding geremd wordt. Door windwerking geeft aanspoelend drijfvuil en draadwier een mechanische belasting op de oevervegetaties, die daardoor snel in vitaliteit achteruit kunnen gaan. De losse beworteling in het veen maakt de vegetaties extra kwetsbaar. Bovendien is er langs veel oevers van bevaarbare laagveenwateren een voor helofytenbestanden desastreuze invloed van recreatie (golfslag, aanmeren). Aangezien helofytenvege-

taties in verlandingsreeksen een belangrijke rol spelen, zijn jaarlijkse peilfluctuaties met een maximum in de winter en een minimum in de zomer zeer waarschijnlijk essentieel. De laatste jaren is steeds meer vast komen te staan dat met name waterriet een continu hoge waterstand slechts een aantal jaar kan verdragen (Coops *et al.*, 1994; 1996). Continu anaërobe omstandigheden, leidend tot de vorming van sulfide en giftige organische zuren beschadigen de rhizoomweefsels en doen de planten uiteindelijk afsterven (Armstrong, 1996 ab; zie ook 5.2.6). Aan de andere kant lijken rietvelden voor rietteelt wel goed te gedijen onder een vast peilregime. Afname van rietvelden door peilverstarring leidt, net als bij eutrofiëring en verdroging, ook tot een afname van rietvogels (Van Turnhout & Hagemeijer, 1999). Voor de Lepelaar is bekend dat een te hoog of te laag waterpeil negatieve gevolgen kan hebben voor het fourageren (Van der Hut, 1992).

Verstarring van het waterpeil heeft nog een ander ongunstig gevolg. Onder permanent natte omstandigheden wordt fosfaat moeilijk gebonden in de bodem en blijft er zelfs continu fosfaat vrijkomen. Periodieke peildaling, zoals die in minder sterk gereguleerde laagveengebieden optreedt, zorgt ervoor dat een deel van het ijzer in de bodem geoxideerd wordt, waardoor fosfaat daarna aanmerkelijk beter gebonden wordt (Lamers *et al.* 1997, 1998a). Meer natuurlijke fluctuatie van het peil heeft dus een de-eutrofiërende werking, terwijl continu hoog peil, ook bij nutriëntenarm water, leidt tot eutrofiëring. Daar komt bij dat eventuele kwel door de grotere waterlaag afneemt, waardoor ook de ijzeraanvoer vermindert. In elzenbroekbossen is aangetoond dat een te hoog waterpeil, in het kader van vernattingsbeheer, leidt tot ernstige eutrofiëring en sterke achteruitgang van de karakteristieke vegetatie (Boxman & Stortelder, 2000; Lucassen *et al.*, 2000., Fig. 40). Doorstroming (met afvoer van nutriënten en toxines) wordt sterk bemoeilijkt, de kweldruk neemt sterk af, en het waterpeil is zelfs zo hoog dat zelfs de vitaliteit van de elzen sterk aangetast wordt.

Bij verdroging bestaat er risico voor toegenomen stikstofmineralisatie, fosfor wordt echter sterk gebonden (zie boven). Het lijkt er echter op dat alleen langdurige constante verdroging (jaren) kan leiden tot een verhoogde beschikbaarheid van stikstof (Grootjans *et al.* 1986; Berendse *et al.* 1994; Oomes *et al.* 1997). Bij kortdurende verlaging van de waterstand (maanden) lijkt dit niet op te treden (Lamers 2001). Oomes *et al.* (1997) vonden bijvoorbeeld pas na twee jaar peilverlaging tot 30 cm onder maaiveld een stimulering van de N-mineralisatie.



Figuur 40. Interne eutrofiëring door verstarring in een elzenbroekbos in Limburg; links voor uitvoering van vernattingsmaatregelen; rechts na peilverhoging. Door de ingreep vindt waterstagnatie plaats, wordt fosfaat gemobiliseerd (kroos- en algenontwikkeling) en wordt de kweldruk verlaagd. Bovendien accumuleert het giftige sulfide in de bodem (Uit Boxman & Stortelder, 2000).

5.2.6 Vergiftiging

Verscheidene processen die tot de vorming of het vrijmaken van toxines leiden, werden reeds behandeld. Sulfide wordt gevormd bij sulfaatreductie en is alleen toxisch in vrije vorm, dat wil zeggen als het niet (langer) gebonden kan worden door (vrij) ijzer of andere metalen. Bij hoge aanvoer van sulfaat wordt bovendien de vorming van methaan sterk geremd doordat methaanvormende bacteriën slecht kunnen concurreren om substraat met sulfaatreducteerders (Lovley & Klug, 1983; Fowler *et al.*, 1995). Voor hoogveenkraggen is bekend dat hierdoor ook het drijfvermogen van veenmateriaal sterk afneemt (Lamers *et al.*, 1999). Het is erg aannemelijk dat sulfaatverontreiniging ook in laagveenwateren de vorming van kraggen verstoort. Uit experimenten is verder gebleken dat sulfide giftig is voor de wortels van een aantal zeggen die in laagveen voorkomen (Koch *et al.*, 1990; Janssen, 1999; Antheunis, 2000). Onder continu waterverzadigde

omstandigheden zou naast sulfide ook de ophoping van bepaalde organische zuren kunnen leiden tot de aantasting van helofytenwortels (Armstrong *et al.*, 1996a).

Van macrofauna, waaronder watervlooien is bekend dat ze gevoelig zijn voor allerhande organische microverontreinigingen, waaronder landbouwvergiften (Koeman & Strik, 1975; Brink *et al.*, 1999). Hoewel de concentraties van deze toxinen in het oppervlaktewater (zoals in het voedende Rijnwater) gelukkig sterk afgenomen zijn gedurende de laatste decennia, zijn er nog steeds locaties met te hoge concentraties in het sediment. Toxische stoffen kunnen via drie wegen een negatief effect op fauna hebben: door directe effecten, door accumulatie in de voedselketen en door afname van het voedselaanbod. Van zowel anorganische als organische verontreinigingen (bijv. PCB's) is bekend dat ze zich ophopen in de voedselketen, waarbij met name top-predatoren vergiftigd worden (Koeman & Strik, 1975). Mogelijk speelt bij de achteruitgang van soorten als Lepelaar, Waterral (*Rallus aquaticus*) en Zwarte stern ook vergiftiging met zware metalen een rol. Voor de Grote karekiet is het aannemelijk dat verontreiniging van het water heeft geleid tot een afgenomen beschikbaarheid van evertrebrate prooien, waardoor karekietpopulaties kleiner geworden zijn (Graveland, 1996).

De bloei van cyanobacteriën in geëutrofiëerde laagveenwateren leidt ook tot een toename van de productie van giftige substanties, waaronder een aantal eiwitten, door deze organismen. Het is bekend dat dit problemen op kan leveren voor onder andere watervlooien.

Het toelaten van peilfluctuatie zal echter in sterke mate beperkt worden op locaties waar het waterpeil in de wateren belangrijk is in verband met andere functies: wonen (tuinen, huizen), infrastructuur (wegen, dijken) en recreatie (bevaarbaarheid).

Bij verzuring kan er naast protontoxiciteit (pH-daling), door verhoogde mobilisatie sprake zijn van metaaltoxiciteit (De Graaf *et al.*, 1997). Dit betreft zowel zware metalen, zoals cadmium en zink, als andere potentieel giftige metalen zoals (met name) aluminium. Uit experimenten met Spaanse ruiter (*Cirsium dissectum*) is gebleken dat niet alleen de concentratie van aluminium, maar ook die van calcium in de bodem bepalend is voor het al dan niet optreden van vergiftiging. Dit ion blijkt namelijk beschermend te werken tegen aluminiumvergiftiging (De Graaf *et al.*, 1997). De negatieve effecten van een afname van de calciumvoorraad en een toename van de concentratie opgelost aluminium lijken elkaar dus te versterken.

Minder bekend is het optreden van ammoniumvergiftiging bij laagveenplanten. Dit is voor een aantal terrestrische soorten aangetoond (De Graaf *et al.*, 1998). Bij verzuring wordt de nitrificatie geremd, waardoor ammonium gaat ophopen. Voor blauwgraslandvegetaties is bekend dat dit heeft geleid tot achteruitgang van karakteristieke soorten die afhankelijk zijn van nitraat (De Graaf *et al.*, 1994; Jansen & Roelofs, 1996; De Graaf *et al.*, 1998). Voor nattere laagveen-vegetaties lijkt dit een minder groot probleem, aangezien deze aangepast zijn aan ammonium als belangrijkste stikstofbron onder anaerobe omstandigheden. Van Krabbescheer is echter bekend dat deze soort wel degelijk ook gevoelig is voor hoge ammoniumconcentraties (Smolders & Roelofs, 1996).

5.2.7 Verzoeting

De afsluiting van de Zuiderzee en het wijzigen van het boezembeheer heeft geleid tot een steeds verdere daling van de chlorideconcentratie in brakwatervenen. Door deze verzoeting, gecombineerd met eutrofiëring, is een aantal brakwater-gemeenschappen, inclusief de brakwaterfauna, sterk achteruit gegaan of zelfs verdwenen. Waterplantenvegetaties met Snavelruppia (*Ruppia maritima*) en Brakwaterkransblad (*Chara canescens*) komen hierdoor vrijwel niet meer voor. Karakteristieke jonge verlandingsstadia met Ruwe bies (*Schoenoplectus tabernaemontani*) zijn wel nog aanwezig, zij het in kleine oppervlakten. Enigszins stabiel zijn de brakke ruigten met Echte heemst (*Althaea officinalis*) en Echt lepelblad (*Cochlearia officinalis* ssp. *officinalis*). Een chlorideconcentratie hoger dan 55 mmol L⁻¹ (2 g L⁻¹), nodig voor optimale ontwikkeling, is echter door het overwegend agrarische gebruik van brakwaterveengebieden moeilijk haalbaar. Als minimale waarde wordt een chlorideconcentratie van 28 mmol L⁻¹ (1 g L⁻¹) voorgesteld (Van 't Veer & Giesen, 1997).

5.2.8 Versnippering

Laagveenvlassen die in het verleden onderdeel uitmaakten van grote moerascomplexen, maar nu geïsoleerd zijn geraakt, herbergen in het algemeen niet meer de vele soorten planten en dieren die karakteristiek zijn voor het scala aan successiestadia in ongestoorde laagveenwateren. Wanneer deze gemeenschappen en soorten ook niet meer in kleine refugia in het gebied aanwezig zijn, kan hun terugkeer ook bij volledig herstel van de abiotische voorwaarden zeer lang op zich laten wachten. Dispersie van laagveenplanten geschiedt via waterstroming, wind of vogels. Uit literatuuronderzoek bleek voor soorten uit het Knopbiesverbond dat

60% van de soorten via het water verspreid kon worden en ongeveer 20% water per se nodig had als verspreidingsmedium (Sollie, 2000). Dit laatste betrof ongeveer 15% van de zeldzame soorten, wat aangeeft dat een aantal zeldzame soorten alleen terug zullen keren als ze ofwel in de zaadbank voorkomen, of een natte corridor hebben vanaf de donorpopulatie. Restpopulaties zijn echter veelal te ver weg voor rekolonisatie. Bij de dispersie van zaden van laagveensoorten via het water is gebleken dat de drijfduur, en daarmee de dispersieafstand, verlengd wordt door de aanwezigheid van vegetatie aan de oevers (T. van den Broek, pers. comm.). Hierdoor neemt de golfslag af en zinken de zaden minder snel. Dit betekent dus dat dispersie over een (groot) open en ondiep water, met veel golfwerking, bijzonder moeilijk is.

Over de vitaliteit van de diasporenbank in laagveenplassen is vrij weinig bekend (voor methodiek zie bijv. Delaunay, 1999). Over het algemeen lijkt te gelden dat laagveensoorten, en met name de karakteristieke soorten, een relatief kortlevende zaadbank hebben (T. van den Broek, pers. comm.). Dit kan daarmee een belangrijke bottleneck vormen bij herstelbeheer. Een uitzondering vormen de kranswieren, waarvan de sporen langlevend zijn. Ook russen en grassen hebben een langer-levende zaadbank, waardoor deze groepen vaak snel terugkeren na herstelmaatregelen.

Bij bemonstering van het sediment in een aantal laagveenplassen bleek de zaadbankbiomassa te variëren tussen 0.1 en 100 g m⁻², met een gemiddelde waarde van 5-10 g m⁻² (Van den Berg, ongepubliceerd). Opmerkelijk was het feit dat meren met een kleine zaadvoorraad een hoger kiemingspercentage vertoonden (60% versus 10-50%). Fonteinkruiden bleken het beste te kiemen.

Voor een aantal rietvogels is bekend dat habitatfragmentatie geleid heeft tot een snellere afname van de aantallen tijdens ongunstige omstandigheden. Het voortplantingssucces van de Rietzanger (*Acrocephalus schoenobaenus*) lijkt sterker af te nemen in gefragmenteerde moerassen tijdens droge perioden (Foppen *et al.*, *subm.*). Mogelijk gaat dit negatieve effect ook op voor andere rietvogels (Van Turnhout & Hagemeyer, 1999).

5.3 Overige knelpunten

5.3.1 Erfenissen uit het verleden

Zelfs indien de waterkwaliteit zich herstelt, kan het herstel van een laagveenwater als systeem worden tegengehouden door de aanwezigheid van 'erfenissen' uit vroegere situaties. Voorbeelden hiervan zijn de ophoping van bodemslib met ongunstige eigenschappen en de ophoping van nutriënten, zwavel of chloride in de bodem. Steile oevers door langdurig constant peilbeheer kunnen de ontwikkeling van een helofytenzoom bemoeilijken. Het opsporen en terugdringen of elimineren van dergelijke erfenissen kan dan ook een belangrijke voorwaarde voor herstel zijn.

5.3.2 Nauwelijks vorming van nieuw open veenwater

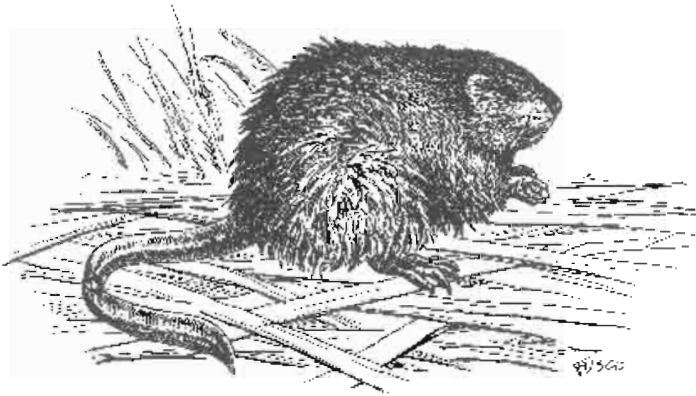
Het economisch vervenen van laagveen, waarbij nieuwe petgaten gevormd worden, komt nauwelijks meer voor. Een van de weinige uitzonderingen hierop is een deel van De Rottige Meenthe. Hierdoor ontstaan er nauwelijks meer nieuwe veenwateren, waardoor de mogelijkheden voor de initiatie van verlanding gering zijn. Binnen het kader van OBN worden echter op een aantal plaatsen verlande en geëutrofiëerde/verzuurde petgaten opnieuw uitgegraven (zie hoofdstuk 6). Daarnaast worden op steeds meer locaties nieuwe petgaten gegraven in het kader van natuurontwikkeling.

5.3.3 Formaat van de wateren

Windwerking kan in relatief ondiep water, zeker bij een lange strijklengte, de vorming van drijfzillen, kraggen en onderwatervegetaties belemmeren. In grote veenwateren, zoals in plassen, zal dit effect belangrijker zijn dan in kleine petgaten. Voor verlanding kan het daarom noodzakelijk zijn om plassen, waarin deze successie gewenst is, te compartimenteren. Een extra aanwijzing voor dit probleem is de observatie dat verlanding veel sneller optreedt in ongeschoonde veensloten dan in (grotere) petgaten.

5.3.4 Muskusratten

De Muskusrat (Fig. 41; *Ondatra zibethica*, ook wel Bisamrat of Waterkonijn genoemd) is bij grotere aantallen in staat om helofytenzones terug te zetten, door het aanvreten van de rhizomen en andere plantendelen. In De Deelen wordt de ontwikkeling van rietzomen hierdoor duidelijk gehinderd, waarbij de dieren het verlandingsfront op een aantal locaties tot enkele meters teruggezet hadden. Met behulp van vallen wordt getracht het aantal muskusratten terug te brengen.



Figuur 41. Muskusrat (*Ondatra zibethica*). Bron: Connecticut Dpt. Environ. Prot.

5.4 Samenvatting knelpunten

Erfenissen:	Karakter sterk veranderd: oeverafslag, slibafzetting, nutriënten	
Intern beheer:	(o.a. maaien) eenvormig, te weinig variatie, te veel bodemverdichting, te duur, tegenstrijdige beheersvisies	
Formaat:	te groot voor verlanding (wind, erosie, eutrofiëring); te diep voor verlanding (lichtklimaat vegetatie, losslaan veen);	
Waterbeweging:	stroming, golfslag (waterverkeer, recreatie, vee)	
Waterpeil:	te hoog en stabiel peilbeheer, omgekeerd peilbeheer, eutrofiëring, toxiciteit, geen kiemingsmogelijkheden (anaërobie)	
Dynamiek:	geen (nauwelijks) meer vorming van open (laagveen)water	
Trofiëgraad:	eutrofiëring:	extern/intern, algen, kroos, afbraak veen, structuur detritus, P-erfenis, atmosferische N-depositie, verandering hydrologie (P, N, Fe, S), hysteresis, rol visfauna (verbraseming), guano-trofiëring
Zuurbuffering:	alkalinisering:	aanvoer hard water; interne eutrofiëring, veenafbraak
	verzuring:	te weinig gebufferd water (natuurlijk/antropogeen)
Sulfaat:	verrijking:	interne eutrofiëring, afbraak veen, ijzerbinding, sulfide-ophoping, verstoring drijftilvorming
Chloride:	verrijking:	interne eutrofiëring, chloride-toxiciteit (?)
	verarming:	verzoeting brakwatervenen, verdwijnen brakwatergemeenschappen
Toxines:	verrijking:	effecten op bodemfauna, waterfauna, vegetatie
Trofische relaties:	Verstoring:	verschuiving tussen trofische groepen, hysteresis troebel water

Diasporen:

Diasporen:

diasporenbank slecht, isolatie gebieden/dispersieproblemen, rol fauna

Voortplanting/
dispersie fauna:

isolatie (kolonisatieproblemen): macrofauna, vis, herpetofauna, vogels

Muskusratten:

terugzetten helofytenzomen, aantasting legakkers

Rust:

verstoring:

recreatie-effecten op vogels, herpetofauna