

Nutriënten in stromende wateren

Effecten van verrijking op de fysische, chemische en ecologische processen

**Rebi Nijboer
Team Zoetwaterecosystemen
Afdeling Ecologie & Milieu**

Alterra-rapport 332

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2001

REFERAAT

Rebi Nijboer, 2001. *Nutriënten in stromende wateren; effecten van verrijking op de fysische, chemische en ecologische processen*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 332. 174 blz. 20 fig.; 8 tab.; 416 ref.

Dit rapport is het resultaat van een literatuuronderzoek naar effecten van eutrofiering op stromende wateren. De belangrijkste ecologische processen met betrekking tot nutriënten in beken en rivieren zijn primaire productie en de afbraak van detritus. Door het stromende water zijn daarnaast retentie, regeneratie en transport van nutriënten van belang. De hoeveelheid nutriënten die door de levensgemeenschap wordt opgenomen, bepaalt uiteindelijk de mate van de effecten op verschillende ecologische niveaus. Deze opname is sterk afhankelijk van de karakteristieken van de beek of rivier, zoals breedte, diepte en beschaduwing. In modellering en normering moet daarom enerzijds rekening gehouden worden met de hoeveelheid nutriënten die in het systeem terecht komt en anderzijds met de karakteristieken van de beek. Beide typen gegevens kunnen een beeld geven van de te verwachten effecten en de mate van het effect op de levensgemeenschap.

Trefwoorden: rivieren, beken, nutriënten, eutrofiëring, stikstof, fosfor, ecologische processen, modellering, normering

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door NLG 60,00 (€27) over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 332. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2001 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Alterra is de fusie tussen het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) en het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC). De fusie is ingegaan op 1 januari 2000.

Inhoud

Woord vooraf	9
Conclusies	11
Inleiding	15
DEEL I: ECOLOGISCHE PROCESSEN	19
1 Decompositie	21
1.1 Inleiding	21
1.2 Verschijningsvormen van organisch materiaal	22
1.2.1 Grof organisch materiaal	22
1.2.2 Fijn organisch materiaal	23
1.2.3 Opgelost organisch materiaal	24
1.3 Aanvoer van detritus	24
1.3.1 Aanvoer van grof organisch materiaal vanuit de overstromingsvlakte	24
1.3.2 Aanvoer van opgelost organisch materiaal vanuit de overstromingsvlakte	25
1.3.3 Seizoenspatronen	26
1.3.4 Aanvoer van detritus in grotere beken	26
1.3.5 Effect van veranderingen in oevervegetatie op de aanvoer van detritus	27
1.4 Organismen die betrokken zijn bij de afbraak van detritus	27
1.4.1 Micro-organismen	27
1.4.2 Detritivoren	28
1.4.3 Relaties tussen schimmels/bacteriën en macrofauna	29
1.5 Detritusretentie en -limitatie	31
1.6 Conclusies	32
1.7 Factoren voor modellering	32
2 Primaire productie	35
2.1 Inleiding	35
2.2 Vergelijking van primaire productie	36
2.3 Laterale begrenzing	37
2.4 Primaire producenten	38
2.5 Limitatie van de algenproductie	39
2.5.1 Licht	39
2.5.2 Nutriënten	40
2.5.3 Stroomsnelheid/verstoring	41
2.5.4 Biomassa gerelateerde limitatie	42
2.5.5 Begrazing	42
2.5.6 Interacties tussen limiterende factoren	44
2.6 Limitatie van de productie van bryofyten	46

2.7	Seizoensvariatie in productie door macrofyten en algen	47
2.8	Nutriëntenrecycling binnen primaire producenten	47
2.9	Vorming van detritus	49
2.10	Conclusies	49
2.11	Factoren voor modellering	50
3	Voedselwebben	51
3.1	Inleiding	51
3.2	Soortinteracties	52
3.2.1	Inleiding	52
3.2.2	Interacties met een positief/positief effect: mutualisme	52
3.2.3	Interacties met een positief/negatief effect: herbivorie, detritivorie en predatie	53
3.2.4	Interacties met een negatief/negatief effect: Concurrentie	54
3.3	Voedselwebtheorie	55
3.4	Voedselwebben in stromend water	56
3.4.1	Voedselketenlengte	57
3.4.2	De verhouding tussen top- intermediaire en basale soorten	58
3.4.3	'Connectance' en complexiteit	59
3.4.4	Omnivorie	60
3.4.5	Doorwerkende effecten	61
3.5	Volledigheid van voedselwebben	62
3.5.1	'Sink' en 'source' webben	62
3.5.2	Lagere taxonomische groepen	62
3.5.3	Temporele variatie in voedselwebben	63
3.5.4	Analysemethode	64
3.6	Conclusies	64
3.7	Factoren voor modellering	64
4	Dimensies	65
4.1	Inleiding	65
4.2	Longitudinale aspecten	66
4.2.1	Het 'river continuum concept'	66
4.2.2	Longitudinale variatie in primaire productie	68
4.2.3	Transport van nutriënten	70
4.3	Laterale aspecten	71
4.4	Temporele aspecten	72
4.5	Conclusies	73
4.6	Factoren voor modellering	74
DEEL II: NUTRIËNTENHUISHOUDING		75
5	Nutriëntencycli en -spiralen	77
5.1	Inleiding	77
5.2	Nutriëntencycli	78
5.3	Nutriëntenspiralen	79
5.3.1	Berekening van opnamelengte en turnover lengte	81
5.4	Conclusies	83

5.5	Factoren voor modellering	83
6	De stikstofcyclus	85
6.1	Inleiding	85
6.2	Stikstoffixatie	86
6.3	Nitrificatie	87
6.4	Denitrificatie	87
6.5	Biologische opname	89
6.6	Vorming van nitriet	90
6.7	Conclusies	91
6.8	Factoren voor modellering	92
7	De fosforcyclus	93
7.1	Inleiding	93
7.2	'Soluble reactive phosphor' (SRP)	94
7.3	Omzetting van opgeloste naar vaste vormen	94
7.4	Biologische opname	95
7.5	Invloed van andere stoffen op de oplosbaarheid van anorganisch fosfor	97
7.6	Adsorptie	98
7.7	Regeneratie en transport	99
7.8	De fosforspiraal in een bosbeek	100
7.9	Conclusies	102
7.10	Factoren voor modellering	102
8	De koolstofcyclus	103
8.1	Inleiding	103
8.2	Transport van organisch koolstof	103
8.3	Verschillende vormen organisch koolstof	105
8.4	Conclusies	106
8.5	Factoren voor modellering	107
9	Nutriëntenretentie	109
9.1	Inleiding	109
9.2	Retentie van organisch materiaal	109
9.2.1	Structuren in de beek	109
9.3	Retentie van nutriënten	110
9.3.1	Denitrificatie	110
9.3.2	Opslag in hyporheïsche zone	111
9.3.3	Retentie van fosfor	111
9.3.4	Effect van afvoerpatronen op opnamesnelheden	112
9.3.5	Opname door de biofilm	113
9.3.6	Opname door macrofyten	114
9.3.7	De rol van consumenten	115
9.4	Conclusies	117
9.5	Factoren voor modellering	117
10	Eutrofiëringseffecten	119
10.1	Inleiding	119
10.2	Verhoogde primaire productie	120

10.2.1	Massaproductie van Cladophora	120
10.3	Verhoogde productie in biofilms	122
10.4	Versnelde afbraak van organisch materiaal	122
10.5	Effecten op hogere trofische niveaus	123
10.6	Eutrofiëring versus saprobiëring	124
10.7	Afname van het zuurstofgehalte	126
10.7.1	Als effect van verhoogde algenproductie	126
10.7.2	Als effect van verhoogde heterotrofe productie	127
10.8	Neutralisering van eutrofiëringseffecten	128
10.9	Versterkende effecten	128
10.10	Conclusies	129
10.11	Factoren voor modellering	130
DEEL III: METHODIEKEN EN MODELLEN		131
11	Metten en beoordelen	133
11.1	Inleiding	133
11.2	Bemonsteringstechniek	133
11.3	Een geschikte maat voor bio-beschikbaar fosfor	134
11.4	Bepaling van de trofische staat	135
11.4.1	Met behulp van chlorofylgehalte, totaal stikstof en totaal fosfor	135
11.4.2	Met behulp van macrofyten	136
11.5	Conclusies	138
11.6	Factoren voor modellering	138
12	Modellen	139
12.1	Inleiding	139
12.2	Modellering van het SRP-gehalte	139
12.3	Modellering van fosfor in de verschillende compartimenten	140
12.4	Stochastische modellen	141
12.5	Modelleren van ruimtelijke en temporele variatie in nutriëntenfluxen en voorraden	141
12.6	Voorspelling van benthische activiteit	144
12.7	Waterkwaliteitsmodellen voor stromende wateren	145
12.8	Conclusies	147
12.9	Factoren voor modellering	147
Referenties		149

Woord vooraf

Het in dit rapport beschreven onderzoek is een onderdeel van het programma “Typegerichte normstelling en stroomgebiedbenadering. Doelen van het project zijn:

- Het afleiden van effectgerichte milieukwaliteitsnormen voor een aantal (belangrijke) typen oppervlaktewater (als eerste voor sloten, meren & plassen, stromende wateren, vennen en grote wateren (zowel zoet als zout).
- Het onderbouwen van de relatie tussen landgebruik en de resulterende belasting van het oppervlaktewater en de effecten erin via uit- en afspoeling.
- Middels proefprojecten volgens een gebiedsgerichte aanpak en op grond van de watersysteembenadering nagaan op welke wijze de voorgestelde waterkwaliteitsdoelstellingen voor de verschillende typen oppervlaktewater in een gebied samenhangen en randvoorwaarden stellen aan het gebruik van dit gebied.
- Het ontwikkelen van een modelinstrumentarium waarmee effecten van de totale belasting met nutriënten vanuit een regio op een rijkswater (zowel zoet als zout) kunnen worden beoordeeld.
- Het meewerken met CIW V aan het vaststellen van een ‘handvat toetsingskader nutriënten in regionale oppervlaktewateren’, waarmee provincies en waterbeheerders op een zinvolle wijze kunnen komen tot beoordeling en normstelling van nutriënten in regionale oppervlaktewateren.

Het project ressorteert onder het koepelproject “Gedifferentieerde normstelling voor nutriënten in oppervlaktewater. Een voorstel voor onderzoek en modellering”. Het gelijknamige projectplan werd in 1998 geaccepteerd door de stuurgroep “Nutriënten in Oppervlaktewater”, waarin de participerende instituten RIVM, RIZA, STOWA en Alterra, samen met de opdrachtgever het Ministerie voor VROM/DGM/BWL vertegenwoordigd waren. Het project is nauw gelieerd aan de CIW 5 subgroep “Gedifferentieerde normstelling in oppervlaktewater”, die zich met name richt op praktijkrelaties in gebieden.

Het in dit rapport beschreven onderzoek vormt een deel van het normstellingsonderzoek in beken. Het werd gefinancierd door het Ministerie voor VROM/DGM/BWL.

Leden van de stuurgroep:

- Jieles van Baalen (LNV/DWK)
- Ton Bresser (RIVM, voorzitter)
- Frans Claessen (RIZA)
- Miep van Gijsen (Alterra)
- Bert Higler (Alterra)
- Douwe Jonkers (DGM/BWL, opdrachtgever)
- Lowie van Liere (RIVM, project-secretaris)
- Oene Oenema (Alterra, agendalid)
- Bas van der Wal (STOWA)

Verder nemen deel aan de vergaderingen van de stuurgroep de projectleiders van de verschillende onderdelen:

Francisco Leus (RIZA, projectleider RISTORI)

Carla Bisseling (IKC-N, projectleider Aquatische Natuurdoeltypen)

Lowie van Liere (projectleider Typegerichte normstelling en stroomgebiedsbenadering)

Conclusies

Om gebiedsgericht normen te kunnen stellen voor nutriëntengehalten en -belastingen in beken is het noodzakelijk te weten welke processen beïnvloed worden door veranderingen in nutriëntengehalten en -toevoer en andersom. De processen in beken zijn duidelijk anders dan die in stilstaande wateren, doordat afvoer een grote rol speelt. Er vindt constant transport plaats van stoffen. Om een constant nutriëntengehalte te hebben moet de aanvoer en afvoer van nutriënten gelijk zijn. Afvoerpieken kunnen het hele systeem verstoren waarna het zich weer herstelt gedurende een periode met basisafvoer. Doordat het systeem dynamisch is, zijn fysische, chemische en ecologische processen en de relaties tussen deze processen complex.

De van nature belangrijkste ecologische processen in beken die een duidelijk verband hebben met het nutriëntengehalte zijn de input en afbraak van detritus en de primaire productie. Detritus is organisch materiaal dat vooral vanaf de oevers in de beek terecht komt en op de oever of in het water door organismen wordt afgebroken tot opgeloste organische verbindingen of anorganische nutriënten. Primaire productie door bijvoorbeeld algen en waterplanten zorgt voor opname van nutriënten en de vorming van organisch materiaal binnen het beekstelsel.

Normstelling moet gebiedsgericht zijn, omdat processen niet alleen tussen beken kunnen verschillen maar ook tussen trajecten in een beek. De processen zijn afhankelijk van het traject in de beek en de mate van beschaduwing. Bovenlopen van beken hebben van nature bos op de oevers, zodat er veel input van organisch materiaal is. Beschaduwing zorgt er eveneens voor dat de primaire productie laag is. Bij smalle bovenloopjes is de detritusinput relatief hoger doordat vallende bladeren en takken over het gehele oppervlak van de beek terecht kunnen komen.

Stroomafwaarts neemt de instraling van zonlicht toe. Ook al zijn de oevers bebost, dan kan het toch zo zijn dat het midden van de beek niet meer in de schaduw valt. Vaak liggen deze trajecten ook in meer open gebieden. Doordat er meer zonlicht is en minder detritusinput is de productie hier hoger maar de afbraak van detritus lager. Wel is het zo dat nutriënten die bovenstrooms zijn vrijgekomen door de afbraak van detritus naar de benedenstroomse delen getransporteerd worden.

Organische en anorganische nutriënten zowel afkomstig van detritus als van primaire productie, komen in het voedselweb terecht. Terwijl het nutriënt zich door het voedselweb verplaatst, bevindt het zich in organismen en wordt het niet door het water getransporteerd naar benedenstroomse delen. Op deze manier kunnen nutriënten in een bepaald traject worden vastgehouden. Uiteindelijk komen de nutriënten weer vrij in de waterkolom en worden ze getransporteerd. Dit proces vindt continu plaats waardoor telkens een hoeveelheid nutriënten getransporteerd wordt.

Behalve ecologische processen zijn er fysische en chemische processen die nutriëntengehalten beïnvloeden. Voorbeelden zijn de adsorptie van fosfor aan sedimentdeeltjes en denitrificatie. De hoeveelheid nutriënten in het aangevoerde water via oppervlakkige afstroming of ondiep afstromend grondwater hangt behalve van de belasting ook van dergelijke processen af.

Om een gebiedsgericht instrument te bouwen voor de voorspelling van het effect van nutriënten in een stroomgebied of beek is het noodzakelijk **gegevens van de beek** te verzamelen zoals:

- Beschaduwing;
- Dimensies;
- Frequentie en duur van inundatie;
- Stroomsnelheid;
- Afvoerdynamiek.

Vervolgens moet bekend zijn hoeveel nutriënten in de beek terechtkomen (**nutriënteninput**). Dit wordt bepaald door kenmerken van het stroomgebied en het landgebruik. De input kan gemeten worden aan de hand van de volgende factoren:

- De input van detritus en de mate en snelheid van detritusafbraak;
- De input van organische nutriënten van antropogene herkomst (organische belasting);
- De input van anorganische nutriënten;
- De mate en snelheid van primaire productie;
- De ratio productie:respiratie;
- De limiterende factor voor de productie.

De retentie van nutriënten in een beektraject bepaalt de hoeveelheid nutriënten ter plekke en stroomafwaarts. Het **transport van nutriënten** kan bepaald worden met behulp van de volgende factoren:

- De aanwezigheid van structuren in de beek;
- De opname van nutriënten gedurende het transport door biota of fysisch/chemisch;
- De retentie van nutriënten in het systeem (organisch of anorganisch);
- De afgifte van nutriënten naar de waterkolom;
- Het transport van organisch materiaal (grof, fijn en opgelost);
- Het transport van nutriënten en organisch materiaal (vracht);
- De spiraallengte (opnamelengte en afstand in biota).

Ten slotte speelt de **afvoer van nutriënten** vanuit het systeem naar land, lucht of andere wateren een rol:

- De hoeveelheid nutriënten die het systeem verlaat via bijvoorbeeld nitrificatie, denitrificatie of respiratie;
- De afvoer van nutriënten vanuit het traject.

Al deze factoren verschillen met het seizoen. Seizoensverschillen moeten in beeld gebracht worden door de gegevens per beek(traject) gedurende verschillende seizoenen te bepalen. Een belangrijke factor is, zoals hierboven al beschreven, de

afvoer. Deze factor fluctueert deels afhankelijk van het seizoen maar verschilt ook sterk tussen beken (veel-weinig, constant-fluctuerend) en zal zeker als belangrijke factor in een instrument opgenomen moeten worden.

De bouw van een geschikt gebiedsspecifiek instrument om nutriëntengehalten en hun effecten op biota te voorspellen vraagt om een uitgebreide verzameling van gegevens. In een aantal voorbeeldbeken, waarvan een deel met constante afvoer en een deel met onregelmatige afvoer en een deel beschaduwd, zou uitgeprobeerd moeten worden of de benodigde gegevens verzameld kunnen worden en of het mogelijk is met behulp van deze gegevens effecten te voorspellen.

In elk instrument zullen lacunes zitten, omdat omtrent veel ecologische processen nog niet genoeg bekend is. Voorbeelden van deze kennislacunes zijn:

- Microbiologische en chemische processen in de biofilm;
- De rol en sterkte van biotische interacties zoals in voedselwebben;
- De effecten van eutrofiëring en toxiciteit door voedselwebben heen;
- Het effect van Protozoa in een stromend water voedselweb;
- De land-waterinteracties en het effect van het verlies van overstromingsvlakten.

Inleiding

Veel Nederlandse beeksystemen staan onder invloed van een hoge nutriëntentoevoer als gevolg van intensieve landbouw in het stroomgebied. Overvloedige bemesting zorgt voor oppervlakkige afspoeling van nutriënten naar het water en voor een verhoging van nutriëntenconcentraties in oppervlakkig en uiteindelijk diep grondwater. Daarnaast verandert de aard van de nutriënten in een beek door verandering van vegetatie in het stroomgebied (landbouwgewassen in plaats van de natuurlijke vegetatie, meestal bos).

De toename van toevoer van nutriënten naar beken heeft effect op processen in de beek en op de levensgemeenschap. Het is van belang vast te stellen aan welke voorwaarden voldaan moet worden voor een duurzame ontwikkeling van het systeem. Hiervoor is kennis noodzakelijk omtrent processen met betrekking tot nutriënten in beken. Deze processen zijn sterk afhankelijk van de ligging van de beek, het beektraject en de lokale geomorfologische en hydrologische kenmerken van het gebied. Om gebiedsgericht normen te kunnen stellen is het nodig om te weten welke processen van belang zijn en hoe deze processen kunnen verschillen afhankelijk van het beektype.

Kernvraag:

Hoe hoog kunnen de concentraties van nutriënten in beken zijn zonder dat processen in de beek dusdanig veranderen dat een negatief effect op het beekstelsysteem optreedt?

Nutriënten in stromende wateren: een drieluik

Dit rapport is het eerste in een serie van drie rapporten. In dit rapport worden de resultaten beschreven van een uitgebreid **literatuuronderzoek naar processen** met betrekking tot nutriënten in beken. Op basis van literatuur is een overzicht gegeven van de ecologische processen en de nutriëntenhuishouding in beken. De studie richtte zich op de processen en de effecten in het beekstelsysteem alsmede de relaties naar het stroomgebied. Tevens zijn uit de literatuur methodieken voor modellering geëxtraheerd

Een beek kan niet als losstaand element worden beschouwd. Het is een onderdeel van het stroomgebied. Dit impliceert dat duurzame ontwikkeling van een beek vraagt om een stroomgebiedsbenadering. Kennis van de rol die nutriënten spelen in het beekstelsysteem zelf, maar ook kennis van de processen van input, transport (tijdelijke opslag) en output van nutriënten, is daarvoor vereist. Voor het bepalen van de input van nutriënten in een beek vanuit het stroomgebied zijn verschillende **hydrologische en hydraulische oppervlaktewatermodellen** beschikbaar. Een overzicht van deze modellen zal worden gegeven in het tweede rapport van deze serie 'Nutriënten in stromende wateren: Beekstelsysteem-simulatiemodellen.

Ten slotte zullen in een derde rapport: 'Nutriënten in stromende wateren: Overzicht van normen' voorlopige **nutriëtnormen** voor stromende wateren worden afgeleid op basis van literatuur, een bekentypologie en referenties. In het kader van het DLO-programma 324 (Aquatische Ecosystemen & Visserij) zijn de beken van Nederland op basis van gegevens van waterbeheerders getypeerd in termen van structuren en processen. Dit onderzoek heeft geresulteerd in een bekentypologie waarin beekorganismen en milieuv variabelen gekwantificeerd zijn opgenomen. Ten behoeve van de normstelling worden uit de beektypologie de huidige nutriëntengehalten afgeleid. Tevens wordt binnen het programma 324 onderzoek uitgevoerd naar referentie-laaglandbeken in Polen en wordt samengewerkt met de Universiteit van Essen voor een vergelijkbaar grootschalig typologisch onderzoek in het westelijk en oostelijk deel van Duitsland (eveneens laaglandbeken). Dit levert een gekwantificeerd beeld van nutriëntengehalten in referentiebeken. Daarnaast zijn de natuurlijke achtergrondgehalten van stoffen in de Nederlandse zandgebieden bestudeerd.

Koppeling stofstromen aan gehalten in beken; toetsing

De resultaten uit dit onderzoek dienen te worden getoetst in het laboratorium en in het veld, voordat de nutriëntengehalten als normen worden vastgesteld. Ten behoeve van modellering dienen eerst de belangrijke factoren, die in het model opgenomen moeten worden, te worden getoetst. Omdat het literatuuronderzoek vooral resultaten uit het buitenland betreft, zal het grootste deel van de processen en de effecten van veranderingen van verschillende factoren voor de Nederlandse situatie gemeten moeten worden.

De koppeling van de resultaten uit dit onderzoek (de procesfactoren) en het onderzoek naar transportmodellen levert een kader voor een stroomgebiedsgerichte benadering op ten behoeve van de afwentelingsproblematiek. Dit kader dient in een of meerdere proefgebieden te worden getoetst.

Een voorstel voor onderbouwend onderzoek naar nutriëtnormen wordt gedaan in het derde rapport: 'Nutriënten in stromende wateren: Overzicht van normen'.

Leeswijzer

Dit rapport is opgesplitst in drie delen:

Deel I: Ecologische processen

Deel II: Nutriëntenhuishouding

Deel III: Methodieken en modellen

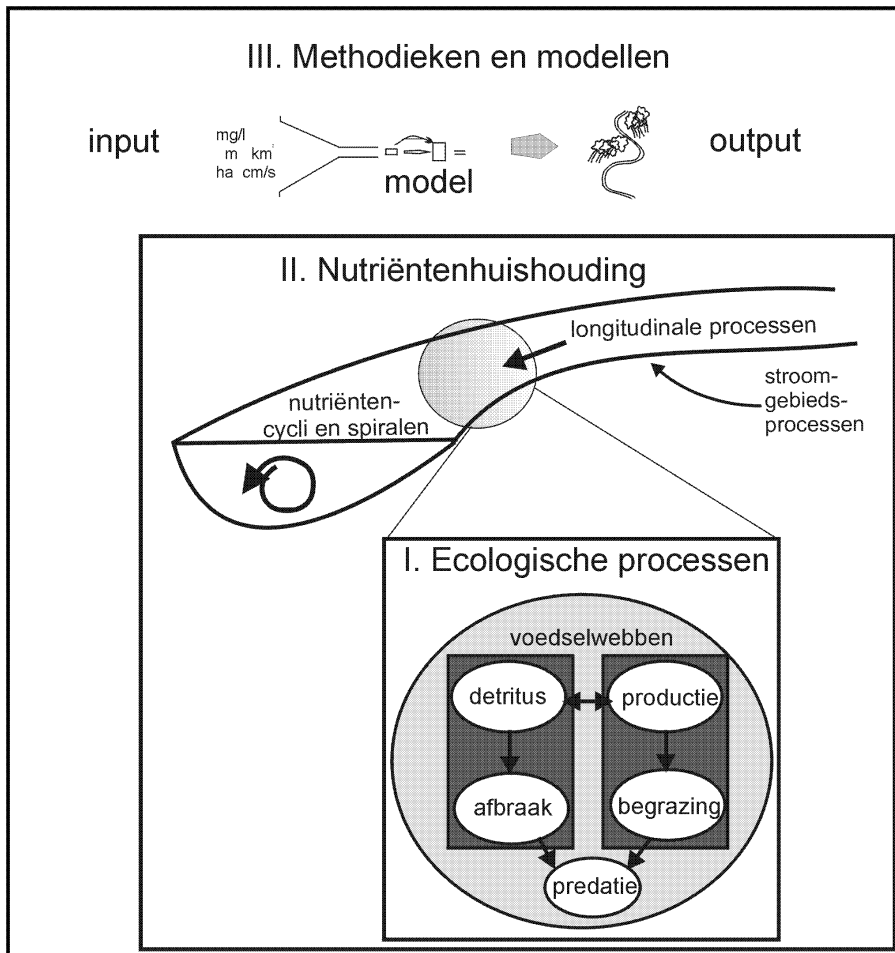
In deel I worden de belangrijkste biotische processen met betrekking tot nutriënten en organismen beschreven. Deze primaire processen zijn primaire productie en detritusafbraak, twee processen die aan de basis staan van voedselketens in stromende wateren. In de twee laatste hoofdstukken van deel 1 worden het voedselweb als geheel en de longitudinale effecten besproken. Deel I is het resultaat van literatuuronderzoek.

Deel II van het rapport beschrijft zowel abiotische als biotische processen in het licht van de nutriëntenhuishouding in een beek. In dit deel komen de cycli van de

belangrijkste nutriënten (koolstof, fosfor en stikstof) aan bod. Een belangrijk aspect in stromende wateren is het stroomafwaartse transport van nutriënten: 'spiralling'. Dit proces is beschreven in het eerste hoofdstuk van dit deel. Hierna volgen de cycli van de verschillende nutriënten en is een hoofdstuk gewijd aan de retentie van nutriënten door processen in stromende wateren. Het laatste hoofdstuk van dit deel behandelt de effecten van antropogene toevoer van nutriënten aan stromende wateren: eutrofiëring. Ook dit deel is het resultaat van literatuuronderzoek.

Deel III vormt het meest praktijkgerichte deel van het rapport. Het eerste hoofdstuk van dit deel beschrijft hoe nutriënten gemeten en de kwaliteit van beken beoordeeld kan worden. In het tweede hoofdstuk worden de belangrijkste waterkwaliteitsmodellen beschreven. De belangrijkste vraag in dit hoofdstuk is hoe effecten van nutriëntengehalten voorspeld kunnen worden.

Aan het einde van ieder hoofdstuk zijn in het kort de conclusies en de factoren die van belang zijn voor modellering weergegeven. Het lezen van deze onderdelen van ieder hoofdstuk levert een goede samenvatting van het gehele rapport.



Figuur 1 Overzicht van de verschillende delen van het rapport.

DEEL I: ECOLOGISCHE PROCESSEN

1 Decompositie

1.1 Inleiding

De afbraak (decompositie) van detritus speelt een grote rol in stromende wateren. Detritus is een mengsel van levend en dood materiaal, dat naast het substraat zelf, bestaat uit schimmels, bacteriën, micro-invertebraten en algen (Anderson & Cargill 1987). De meest gebruikte indeling van detritus is die naar grootte van de deeltjes. Er zijn drie hoofdklassen (Cummins 1974):

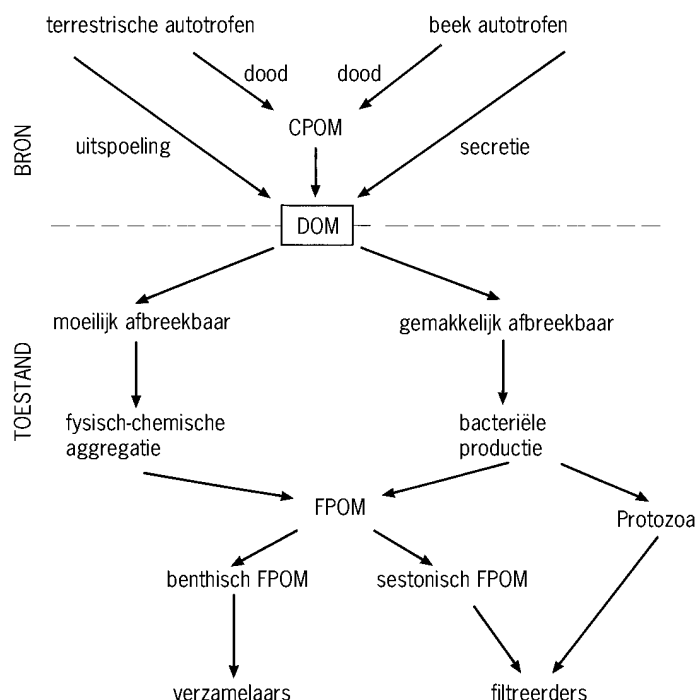
- Grof particulier (uit vaste deeltjes bestaand) organisch materiaal (CPOM > 1 mm);
- Fijn particulier organisch materiaal (FPOM > 0.45 μm < 1 mm);
- Opgelost organisch materiaal (DOM < 0.45 μm).

De verschillende vormen van organisch materiaal zijn in paragraaf 1.2 beschreven. Detritus in beken kan van allochtone ofwel van autochtone afkomst zijn (Maltby 1996). Allochtoon wil zeggen dat het materiaal afkomstig is vanuit de omgeving van de beek (oeverzone, beekdal). Het betreft meestal bladeren, twijgjes of takken. Autochtoon detritus wordt geproduceerd in de beek zelf, voorbeelden zijn afgestorven algen, waterplanten en dieren. De relatieve bijdragen van allochtoon en autochtoon materiaal zijn afhankelijk van het beektraject (de vegetatie langs de beek en de breedte van het wateroppervlak) en de periode in het jaar (de meeste bladinvall vindt in de herfst plaats, de meeste primaire productie in de zomer) (Webster & Benfield 1986). Paragraaf 1.3 gaat verder in op de aanvoer van detritus.

Detritus wordt afgebroken door micro-organismen, zoals schimmels en bacteriën. In het detritus leven detritivoren. Dit zijn dieren die leven van het detritus inclusief de daarop voorkomende micro-organismen leven. Paragraaf 1.4 bevat informatie omtrent deze organismen en de relaties tussen verschillende organismengroepen die in en van het detritus leven.

Ten slotte zal in paragraaf 1.5 kort worden ingegaan op retentie van detritus in het beekstelsel en de limitatie van groei van organismen door detritus.

Figuur 1.1 geeft een overzicht van de verschillende detritusvormen en de processen waardoor deze vormen in de beek terechtkomen en in elkaar omgezet kunnen worden.



Figuur 1.1 Verschillende detritusvormen in een beek met bijbehorende input-, omzettings- en outputprocessen.

1.2 Verschijningsvormen van organisch materiaal

1.2.1 Grof organisch materiaal

Grof organisch materiaal (afgekort als CPOM: coarse particulate organic matter) is afkomstig van vegetatie (veelal bladeren) of grotere dieren, die zijn afgestorven en op de bodem van de beek zijn terechtgekomen. Hieronder valt ook het 'large woody debris'; grotere takken en stammen van bomen. Niet al het grof organisch materiaal is even gemakkelijk afbreekbaar. De afbraaksnelheid is afhankelijk van:

- Het oppervlak en het volume van de deeltjes;
- De C/N ratio (vaak is materiaal met in verhouding veel stikstof gemakkelijker afbreekbaar);
- De concentratie van moeilijk afbreekbare stoffen, zoals lignine en cellulose (hoe meer van deze stoffen aanwezig is hoe moeilijker het materiaal afbreekbaar is) (o.a. Sedell *et al.* 1975);
- Het nutriëntengehalte (hoe hoger hoe gemakkelijker afbreekbaar (o.a. Sedell *et al.* 1975);
- De hoeveelheid vezels in het materiaal (houtige delen zijn moeilijker afbreekbaar);
- Dikte van de cuticula (waslaag op bladeren; deze is bij naalden dikker dan bij bladeren) (Bärlocher & Oertli 1978 a en b).

Binnen de niet houtige planten zijn bladeren van ondergedoken en drijvende macrofyten sneller afbreekbaar dan die van emergente macrofyten, terrestrische grassen of varens. Allochtone vegetatie is moeilijker afbreekbaar dan autochtone vegetatie (Webster & Benfield 1986, Royer & Minshall 1997). Anderson & Cummins (1979) hebben de verschillende voedingsbronnen van lage naar hoge kwaliteit gerangschikt: hout, terrestrische bladeren, fijn organisch materiaal, afbrekende hogere waterplanten, draadalgen, diatomeeën en dierlijk materiaal. Voedsel van hoge kwaliteit heeft een hoog nutriëntengehalte en weinig moeilijk afbreekbare materialen zoals cellulose en lignine. De verhouding tussen lignine en stikstof wordt ook wel gebruikt als kwaliteitsgraadmeter (Melillo *et al.* 1982). Echter, de enige echt geschikte parameters om de kwaliteit van het materiaal als voedingsbron te bepalen zijn groei, reproductie en overleving van het organisme dat van het voedsel moet leven.

Grof organisch materiaal van over het algemeen lage kwaliteit, zoals dikke takken of stammen, is wel van belang voor het vasthouden van ander organisch materiaal door het vormen van structuren (zoals organische dammen) in de beek. Het stabiliseert de stroomgeul en voorkomt wegspoeling van fijner organisch materiaal (Bilby en Ward 1989, Winkler 1991) (zie voor retentie van materiaal door organische dammen ook paragraaf 9.3).

1.2.2 Fijn organisch materiaal

FPOM (fine particulate organic matter) is een product van: de fysische afbraak van grof organisch materiaal, microbiële processen, voeding door macrofauna, lossaan van algen, bacteriën en sporen van schimmels, flocculatie van opgelost organisch materiaal of bodemerrosie. Het is een mengsel van in fragmenten geknipte macrofyten, faeces en andere afscheidingsproducten, algen en micro-organismen (o.a. Anderson & Sedell 1979). Fijn organisch materiaal heeft vaak al afbraakprocessen doorstaan. Doordat de partikelgrootte afneemt ontstaat een relatief groter oppervlak, zodat bacteriën en nutriënten meer mogelijkheden hebben met het materiaal in contact te komen. Hierdoor vindt afbraak sneller plaats. Het is echter ook mogelijk dat de afbraak op een gegeven moment juist langzamer verloopt doordat de moeilijk afbreekbare stoffen relatief in concentratie toenemen.

Fijn organisch materiaal is de belangrijkste voedselbron voor filtreerders en verzamelaars. Een deel van het fijne organische materiaal is afkomstig van opgelost materiaal dat door fysische of chemische processen of microbiële opname in FPOM wordt omgezet. Hierdoor is soms geen afname van FPOM benedenstrooms van de filtreerders te meten. Vaak is de hoeveelheid FPOM benedenstrooms zelfs groter, doordat de dieren opgelost organisch materiaal en FPOM afkomstig van DOM opnemen en FPOM uitscheiden (Hershey *et al.* 1996).

1.2.3 Opgelost organisch materiaal

Opgelost organisch materiaal (DOM: dissolved organic matter) wordt voor een deel gevormd door de afbraak van detritus waarbij stoffen in het water oplossen als gevolg van fragmentatie, uitspoeling en opname door organismen. DOM hoeft niet per se van detritus afkomstig te zijn. Het kan ook afkomstig zijn van levende planten die organische stoffen afscheiden, uit microbiële activiteit, door kwel (waarin organisch materiaal uit de bovenste bodemlaag kan oplossen), doorval door het bladerdek en oppervlakkige afstroming. Miller (1987) benadrukte het grote belang van opgelost organisch materiaal dat niet van detritus afkomstig is als energiebron voor heterotrofe micro-organismen. Deze leven van stoffen die afgescheiden worden door micro-algen die zich in detritus bevinden. Bacteriën en schimmels koloniseren dode bladeren waarop deze algen zitten. De hoeveelheid niet detritus-DOM is evenals detritus-DOM seizoensafhankelijk, het wordt geproduceerd gedurende het leven van aquatische algen en macrofyten (Wetzel 1975) en zal een hoge concentratie bereiken gedurende hoge productie van algen en macrofyten. Berman (1990) suggereerde dat minder dan 10 % van het gefixeerde koolstof wordt afgegeven als opgelost organisch koolstof.

De belangrijkste routes via welke DOM wordt afgebroken zijn:

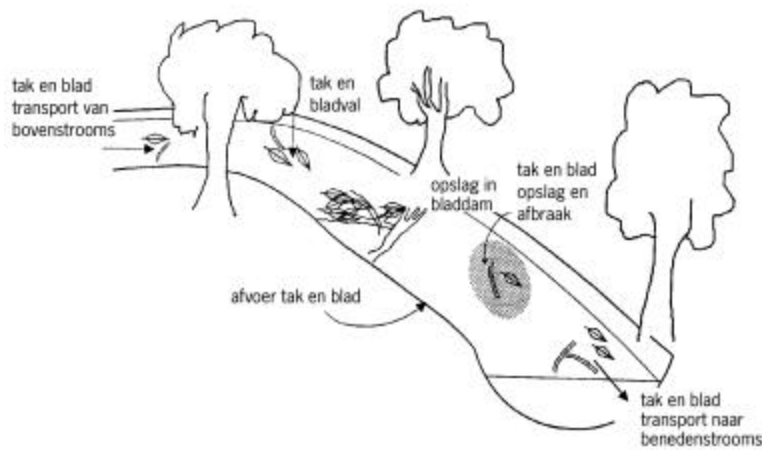
- Omzetting in een vaste vorm door fysische of chemische processen (McDowell 1985);
- Adsorptie aan een oppervlak (Armstrong & Barlocher 1989);
- Opname en omzetting door bacteriën (Mann 1988) of de biofilm (een laag van bacteriën, schimmels en algen op de beekbodem). Deze opname is procesmatig globaal bekend maar biofilms zijn niet taxonomisch beschreven als voedselweb. Voorlopig zal deze component van de beekgemeenschap als 'black box' blijven bestaan.

1.3 Aanvoer van detritus

1.3.1 Aanvoer van grof organisch materiaal vanuit de overstromingsvlakte

Figuur 1.2 laat de aanvoer, opslag en afvoer van grof organisch materiaal in beken zien. Detritus is voornamelijk afkomstig van oevervegetatie. Vooral in beschaduwde bovenlopen en kleinere beken is dit het geval. Het grootste gedeelte van de primaire productie afkomstig van oevervegetatie wordt direct opgenomen in microbiële afbraakprocessen. Exacte processen en mechanismen van omzetting zijn nog niet bekend evenals de uiteindelijke vorm van veel van het materiaal. Dit geldt vooral voor het opgeloste deel. Over het vast organisch materiaal dat direct in de stroomgeul valt in beken met een smal of geen natuurlijk beekdal (waarin materiaal eerst opgeslagen kan worden) is meer onderzoek gedaan (Ward *et al.* 1990).

In alle stromende wateren valt een deel van de oevervegetatie direct in de stroomgeul waar het zowel biotisch als abiotisch omgezet wordt of begraven wordt onder een laag sediment en daar opgeslagen. In beboste beekjes is de meeste detritus van allochtone afkomst. Door de beschaduwing is de primaire productie in de beek zelf laag. Grof organisch materiaal is de grootste energieleverancier. Het aandeel allochtoon grof organisch materiaal kan meer dan 95% van de totale aanvoer van organisch materiaal bedragen (Triska *et al.* 1982). Let wel dat bij deze benadering de begrenzing van het systeem de grens van de stroomgeul is. Door sommige onderzoekers wordt de oever- en beekdalvegetatie bij het systeem gerekend (zie hoofdstuk primaire productie) en wordt het materiaal dat in de oeverzone wordt geproduceerd beschouwd als primaire productie binnen het systeem, zodat het autochtoon organisch materiaal betreft.



Figuur 1.2 Aanvoer, opslag en transport van grof organisch materiaal in beken (naar Gregory *et al.* 1992).

1.3.2 Aanvoer van opgelost organisch materiaal vanuit de overstromingsvlakte

Het grootste deel van de beekbegeleidende vegetatie valt na afsterven op de grond naast de stroomgeul en wordt opgenomen in de bovenste bodemlaag (Wetzel & Ward 1996). Door zowel aërobe als anaërobe microbiële processen in de bovenste laag van de bodem wordt het detritus verder afgebroken. Een deel van het detritus wordt getransformeerd tot gasvormige eindproducten in de oeverzone. Een ander deel van dit opgeloste en vaste materiaal kan uiteindelijk weer in de stroomgeul terechtkomen waar het kan dienen als nutriënt voor gemeenschappen in de stroomgeul waaronder ook primaire producenten (o.a. Triska *et al.* 1989b, DeAngelis *et al.* 1990). Wetzel & Ward (1996) stellen zelfs dat opgeloste organische stoffen de primaire vorm zijn waarin detritus naar de stroomgeul wordt getransporteerd. Dit is gebaseerd op onderzoek in stroomgebieden van meren en wetlands maar waarschijnlijk ook geldig voor overstromingsvlakten van stromende wateren. Echter, dergelijke verhoudingen van input van grof organisch materiaal, fijn organisch materiaal en opgelost organisch materiaal is sterk locatie- en tijdafhankelijk.

Waarschijnlijk is de hoeveelheid opgelost organisch materiaal in verhouding groter als de overstromingsvlakte breder is.

Opgelost organisch materiaal afkomstig uit de oeverzone van een beek kan op twee manieren functioneren in het systeem:

- Het vormt een energiebron voor het systeem, doordat het als voedsel kan worden opgenomen door een grote variëteit aan organismen (Wetzel 1983, 1984). DOM vormt ook een energiebron voor hogere trofische niveaus als het door flocculatie of door omzetting door bacteriën beschikbaar komt voor macrofauna (Merrit *et al.* 1984).
- Moeilijk afbreekbare stoffen (bijvoorbeeld humeuze bestanddelen) kunnen biochemische processen in de beek beïnvloeden, doordat ze reageren met enzymen die door algen en bacteriën worden afgescheiden (Wetzel 1991, 1992).

Er is nog weinig onderzoek uitgevoerd naar de aanvoer van opgeloste organische stoffen. Het meeste onderzoek heeft zich gericht op de aanvoer van CPOM en dan met name de aanvoer en afbraak van bladmateriaal.

1.3.3 Seizoenspatronen

De samenstelling van de oevervegetatie bepaalt de kwaliteit en kwantiteit van organisch materiaal dat in de beek terechtkomt. De hoeveelheid organisch materiaal in de beek is op een bepaald moment het resultaat van een balans tussen aanvoer- en afvoerprocessen (Swanson *et al.* 1982).

De aanvoer van materiaal is afhankelijk van het seizoen; in de herfst bestaat het grotendeels uit bladeren, in winter en lente uit hout, in de zomer uit pollen, bloemen en afscheidingsproducten van insecten (Anderson & Sedell 1979). Maar ook in de lente worden nog bladeren naar de beek getransporteerd door overstroming van delen naast de beek waar nog bladeren van de herfst liggen. Overstromingsvlakten vormen zo een opslagplaats voor organisch materiaal (Cummins *et al.* 1983). Het is aangetoond dat levenscycli van detritivoren (vooral knippers; dieren die zich door het detritus heen eten en het zo in fragmenten knippen) synchroon verlopen met de seizoensvariatie in de aanvoer van materiaal. Cummins *et al.* (1989) hebben een model ontwikkeld dat voorspelt welke seizoensveranderingen in knipper-biomassa optreden op basis van de samenstelling en het bedekkingspercentage van de beekdalvegetatie.

1.3.4 Aanvoer van detritus in grotere beken

In hogere orde beken (vanaf orde 4-5) met een grotere breedte (>10m) en minder beschaduwing is de primaire productie hoger en is de aanvoer van grof organisch materiaal vanuit de oeverzone minder belangrijk (figuur 4.1). Het detritus in een beek is bovenstrooms in kleine beekjes voornamelijk afkomstig uit het beekdal, benedenstrooms in grotere beken is het voor een redelijk groot deel ook afkomstig van planten en dieren uit de beek zelf. Detritus in middelste en hogere orde beken

bestaat uit fijn organisch materiaal dat vanaf bovenstroomse delen stroomafwaarts getransporteerd wordt en uit algen en macrofyten die ter plaatse worden afgebroken (Anderson & Cargill 1987).

Kleine beboste beekjes houden veel grof organisch materiaal vast door dammetjes en andere structuren. Materiaal wordt vooral als fijn organisch materiaal geëxporteerd naar benedenstroomse delen. In grotere beken waar dergelijke dammetjes niet kunnen standhouden, wordt detritus, bijvoorbeeld bladmateriaal sneller getransporteerd (Triska *et al.* 1982) en komt behalve fijn ook grof organisch materiaal in benedenstroomse delen voor.

1.3.5 Effect van veranderingen in oevervegetatie op de aanvoer van detritus

De vegetatie op de oever en in de overstromingsvlakte beïnvloedt zowel de kwaliteit als de kwantiteit van het detritus dat uit dit gebied afkomstig is. Er is hoogstwaarschijnlijk een verband tussen de diversiteit en de abundantie van detritivoren in beken enerzijds en de beekdalvegetatie anderzijds. Daarom kunnen veranderingen in deze vegetatie grote effecten hebben op zowel de structuur als op het functioneren van de aquatische levensgemeenschap. De structuur en de samenstelling van de vegetatie kunnen door verschillende menselijke activiteiten veranderen. Verwijderen van bos langs een beek bijvoorbeeld, kan het aantal en de diversiteit aan knippers reduceren (Stout & Coburn 1989).

1.4 Organismen die betrokken zijn bij de afbraak van detritus

1.4.1 Micro-organismen

De vorm van detritus en het stadium van afbraak bepalen welke organismen van het detritus leven en dit verder afbreken. Als bladeren in het water terechtkomen, spoelen gemakkelijk oplosbare stoffen (zoals carbohydraten, aminozuren en fenolen) uit het materiaal. De niet-oplosbare stoffen blijven in het grof organisch materiaal achter. De opgeloste stoffen worden ofwel opgenomen door bacteriën of slaan neer door fysische of chemische processen. Het grof organisch materiaal wordt door dieren opgegeten of gekoloniseerd door micro-organismen (bacteriën en schimmels). De chemische samenstelling van het blad, waaronder het lignine- en stikstofgehalte, en de fysische omstandigheden in het water (bijvoorbeeld het zuurstofgehalte en de temperatuur) bepalen de activiteit van de micro-organismen en daarmee de afbraaksnelheid. Decompositie (microbiële afbraak van detritus) is een opeenvolging van uitspoeling, afbraak door organismen, opnieuw gevolgd door uitspoeling etc. (Wagener *et al.* 1988).

Twee groepen micro-organismen zijn van belang in de afbraak van detritus: schimmels en bacteriën. De micro-organismen die detritus afbreken zijn heterotroof. Dat wil zeggen dat ze koolstof gebruiken uit aanwezige organische stoffen (dit in

tegenstelling tot primaire producenten, die zelf koolstof kunnen vastleggen uit anorganisch koolstofdioxide). Bacteriën kunnen vrij in de waterkolom zweven, op de bodem leven of voorkomen in de biofilm (een laag van fijn organisch materiaal met daarin schimmels, algen en bacteriën die voorkomt op vast substraat of op de bodem van beken). De biofilm is een belangrijke plaats voor de afbraak van organisch materiaal (o.a. Lock *et al.* 1984). Waarschijnlijk zijn in beken en rivieren op de bodem of op substraat vastzittende (sessiele) bacteriën belangrijker dan in de waterkolom zwevende bacteriën (Edwards & Meyer 1986). Bacteriën in de waterlaag worden direct geconsumeerd door macrofauna of protozoa (Wallace *et al.* 1987).

Over het algemeen wordt aangenomen dat schimmels belangrijker zijn in de afbraak van grof organisch materiaal dan bacteriën (o.a. Triska 1970). De relatieve dichtheid van schimmels en bacteriën op organisch materiaal hangt af van het vegetatietype waarvan het materiaal afkomstig is en het stadium van de decompositie. Tijdens het eerste stadium van de decompositie wordt het detritus voornamelijk door schimmels gekoloniseerd. In latere stadia en bij moeilijk afbreekbaar materiaal zijn bacteriën belangrijker. Waarschijnlijk nemen bacteriën de overhand naarmate de deeltjes kleiner worden, omdat schimmels dan geen hyphen (draden) meer kunnen vormen (schimmels hebben hiervoor grotere deeltjes nodig).

Bacteriën kunnen ook een belangrijke rol spelen in de eerste afbraakstadia van moeilijk af te breken materiaal. Dit kan zeer soortspecifiek zijn. Bepaalde soorten planten kunnen door bacteriën goed afgebroken worden, bijvoorbeeld bladeren van onder andere de beuk (*Fagaceae*) (o.a. Iversen 1973). Bovendien kunnen bacteriën opgelost organisch materiaal opnemen, zodat dit beschikbaar komt als fijn organisch materiaal (in de vorm van de bacterie zelf) en zodoende weer door andere organismen kan worden opgenomen.

Schimmels die gevonden zijn op detritus zijn afkomstig van verschillende groepen: voornamelijk aquatische hyphomyceten maar ook oomyceten en terrestrische hyphomyceten komen voor. Het belang van verschillende schimmelsoorten in de decompositie is afhankelijk van de enzymatische (afbraakversnellende) capaciteiten van de schimmel (enzymen zijn vaak specifiek gericht op afbraak van een of enkele stoffen) en de interactie met bacteriën en detritivoren (Suberkropp & Klug 1974).

1.4.2 Detritivoren

Detritivoren zijn onder verschillende taxonomische groepen te vinden: bijvoorbeeld vissen, insecten, slakken en kreeftachtigen. Detritivoren voeden zich voornamelijk met detritus. Dit wil niet zeggen dat ze niet ook andere voedselbronnen kunnen gebruiken. Sommige soorten wisselen van voedseltype afhankelijk van de beschikbaarheid van bepaalde vormen van detritus (Roeding & Smock 1989) of afhankelijk van het stadium waarin ze verkeren. Een voorbeeld vormen de Hydropsychidae, dit zijn kokerjuffers die als larve in het water leven van fijn organisch materiaal. Een paar maanden voordat ze volwassen worden en uitvliegen

schakelen ze over van fijn organisch materiaal op dierlijke prooien (Ross & Wallace 1983).

Macrofauna (met het blote oog zichtbare ongewervelde dieren) kan worden ingedeeld naar functionele voedingsgroep (de manier waarop de soorten hun voedsel vergaren). Groepen die leven van detritus zijn knippers, filteraars, verzamelaars en boorders (Merritt & Cummins 1978, Anderson *et al.* 1984). Knippers leven van resten van planten (grof organisch materiaal) die ze afbreken door er zich al etende een weg doorheen te banen. Hun activiteit resulteert in fijn organisch materiaal in de vorm van uitgescheiden stoffen door de dieren zelf of door fragmentatie van het aanwezige grof organisch materiaal. Filteraars en verzamelaars leven van dit fijne organische materiaal dat ze uit het water zeven (bijvoorbeeld kriebelmuggen of net-spinnende kokerjuffers) respectievelijk van de beekbodem verzamelen (bijvoorbeeld eendagsvliegen en vedermuggen). Boorders leven van grote stukken hout, een voorbeeld zijn kevers van de familie Elmidae (bijvoorbeeld *Macronychus quadrituberculatus*, een soort die leeft op hout onder water in rivieren maar nu in Nederland waarschijnlijk uitgestorven is). Macrofaunasoorten die op de bodem leven dragen bij aan een versnelling van de afbraak van detritus (20-73% van het blad wordt door deze soorten verwerkt). Dit gebeurt niet alleen door het eten van het detritus dat als fijn organisch materiaal weer wordt uitgescheiden maar ook door het omwoelen van het materiaal (bioturbatie). Door beide activiteiten komen gebonden voedingsstoffen sneller vrij zodat deze door bacteriën, algen en schimmels omgezet kunnen worden in opgeloste nutriënten (Covich *et al.* 1999).

1.4.3 Relaties tussen schimmels/bacteriën en macrofauna

Lagen van organisch materiaal op de bodem van beken bieden een voedselbron voor detritivoren. Detritivoren voeden zich niet alleen met het detritus zelf maar ook met de organismen die in het detritus aanwezig zijn. De eendagsvlieg *Stenonema* bijvoorbeeld verkrijgt 47% van zijn dagelijkse koolstofbehoefte via de bacteriën die aanwezig zijn in deze detrituslagen (Edwards & Meyer 1990). Ook O'Hall & Meyer (1995) toonden aan dat het koolstof opgenomen door macrofauna deels (> 20%) afkomstig was van bacteriën. Zelfs in predatoren die weer leven van de detritivoren is koolstof gevonden dat oorspronkelijk afkomstig is van bacteriën.

In hoeverre micro-organismen van belang zijn voor de eetbaarheid van het organisch materiaal is nog niet duidelijk. Er kunnen 5 verschillende interacties zijn tussen micro-organismen en detritivoren in het detritus (Hildrew 1992):

1. Een predator-prooi relatie, waarbij detritivoren vooral de micro-organismen eten en nauwelijks het plantaardige materiaal. Dat dieren eten van de micro-organismen staat buiten discussie maar of het voldoende is om alleen van deze organismen te leven is niet duidelijk (Findlay *et al.* 1986, Arsuffi & Suberkropp 1988);
2. Concurrentie tussen detritivoren en micro-organismen om het plantaardige materiaal; micro-organismen nemen organisch materiaal op zodat dit niet meer beschikbaar is voor de detritivoren;

3. Een commensale interactie (interactie waarbij één van beide soorten in het voordeel is), waarbij de detritivoren voordeel hebben van de aanwezigheid van micro-organismen, doordat deze het organisch materiaal beter verteerbaar maken (Barlocher & Kendrick 1975);
4. Een combinatie tussen predatie en een commensale interactie. Dit kan het geval zijn als detritivoren zich voeden met de micro-organismen en daarbij tevens gebruik maken van de enzymen van deze organismen. Sommige enzymen kunnen in het darmstelsel van de detritivoren actief blijven en de vertering van het organisch materiaal bevorderen (Sinsabaugh *et al.* 1985);
5. Een mutualistische interactie (interactie waarbij beide soorten voordeel hebben), waarbij zowel de micro-organismen als de detritivoren voordeel ondervinden van de interactie. In dit geval hebben de detritivoren bijvoorbeeld voordeel bij een gedeeltelijke vertering van het organisch materiaal door de micro-organismen. De micro-organismen hebben voordeel door de fragmentatie van het detritus, doordat detritivoren zich hiermee voeden.

Deze interacties vormen de basis voor voedselwebben in stromende wateren. Er is echter zeer weinig bekend over het kwantitatieve belang van deze interacties in een web. Er zou bovendien meer kennis moeten zijn over de microbiële processen. Veel onderzoeken hebben bevestigd dat bladeren die gekoloniseerd zijn door micro-organismen eetbaarder zijn voor detritivoren dan zonder micro-organismen (o.a. Bueler 1984). De eetbaarheid blijkt af te hangen van: het type blad (o.a. Irons *et al.* 1988), de schimmelsoort (o.a. Rossi 1985) en de incubatietijd (o.a. Bueler 1984). Detritivoren zijn in staat selectief het voedsel te kiezen waarop micro-organismen aanwezig zijn maar ook zijn ze in staat onderscheid te maken tussen kolonisatie door verschillende soorten, ze kunnen zelfs precies die delen van een blad kiezen waarop een bepaalde soort voorkomt (Arsuffi & Suberkropp 1985). De combinatie van het type blad en het soort micro-organisme dat erop zit, bepaalt of het door een detritivoor al dan niet gegeten wordt. Het lijkt erop dat het blad welke het snelste afgebroken kan worden de voorkeur heeft.

Verdere verklaringen voor deze keuzen zijn nog niet duidelijk gevonden. Waarschijnlijk hangt de voedselkeuze samen met veel factoren zoals enzymactiviteit, ophoping van bepaalde stoffen, zoals vetten, en de afbraak van lignine. Niet alleen de groei van organismen is afhankelijk van de voeding maar ook het voltooien van de levenscyclus. Bij het bepalen van de kwaliteit van het voedsel moet dus niet alleen naar de groei maar ook naar reproductie van het organisme gekeken worden.

Naast het hebben van een voorkeur voor een bepaald type voedsel kunnen soorten ook een afkeer hebben van voedsel doordat er oneetbare micro-organismen op voorkomen of organismen die onsmakelijke of toxische stoffen afscheiden. De eetbaarheid kan ook gedurende de tijd afnemen (Arsuffi & Suberkropp 1984).

Voorkeuren voor bepaalde schimmelsoorten zijn soortafhankelijk (Arsuffi & Suberkropp 1989). Verschillen in voedselkeuze en de mate van selectiviteit kunnen afhangen van de spijsvertering en bewegingsmogelijkheden van de soort. Mobiele soorten kunnen selectiever zijn dan niet mobiele (Barlocher 1982). Andere factoren

zijn ook belangrijk, want zelfs binnen en tussen populaties van dezelfde soort komen verschillende voedselvoorkeuren voor (Christensen 1977 Rossi *et al.* 1983).

Schimmels in detritus kunnen enerzijds het plantaardige materiaal omzetten, anderzijds kunnen ze zelf als voedsel voor detritivoren dienen. Het relatieve belang van schimmels als voedselbron verschilt per soort en hangt ook af van de samenstelling van het detritus. Er is veel onderzoek gedaan naar de relatie tussen schimmels en detritivoren maar de resultaten zijn verschillend. De onderzoeken zijn onderling moeilijk vergelijkbaar door het gebruik van verschillende soorten schimmels en/of detritivoren en verschillende methoden. Ondanks het feit dat detritivoren er om bekend staan dat ze selectief bladeren eten met schimmels en sommige onderzoeken uitwijzen dat 20-30 % van bladafbraak aan activiteit van knippers te danken is (Petersen & Cummins 1974) ontbreken resultaten uit veldonderzoeken. Er kunnen daarom nog geen conclusies getrokken worden.

Concurrentie tussen detritivoren, zelfs binnen één soort, kan ook een rol spelen in de afbraak van organisch materiaal. Karlsson & Lowgren (1990) hebben onderzoek uitgevoerd naar de herkomst van vast organisch materiaal dat door *Gammarus fossarum* was gegeten. Gebleken is dat de koolstof:stikstof ratio van het materiaal lager was in magen van grote dan van kleine individuen. De verklaring wordt gezocht in concurrentie tussen kleine en grote dieren om materiaal met lage koolstof:stikstof ratio (gemakkelijker afbreekbaar en een hoge kwaliteit), dat veel bacteriën en schimmels bevat. Grote dieren zouden efficiënter zijn dan kleine in de selectie van dergelijk materiaal.

1.5 Detritusretentie en -limitatie

De meeste beken zijn heterotroof als naar de stroomgeul zelf gekeken wordt. Dit betekent dat de respiratie (de afbraak van organisch materiaal) de productie (de vorming van organisch materiaal uit anorganisch koolstof (CO₂)) overstijgt (Winterbourn 1986, Busch & Fisher 1981). Vanuit het stroomgebied komt een grote hoeveelheid organisch materiaal in de stroomgeul terecht, zowel in vaste als in opgeloste vorm. Primaire producenten in de beek zelf en dan met name macrofyten komen pas als ze dood zijn als detritus beschikbaar voor consumptie. Als levend materiaal worden ze nauwelijks gegeten. Detritus is dan ook de belangrijkste voedselbron in stromende wateren.

Detritus kan vastgehouden worden in de beek door structuren zoals organische dammen. Dieren die leven van bladeren zijn voedselgelimiteerd; dat wil zeggen dat hun groei of aantal beperkt wordt door de aanwezige hoeveelheid voedsel (o.a. Gee 1988). Experimenten van Smock *et al.* (1989) hebben uitgewezen dat het aantal organische dammen in beken het aantal knippers bepaalt. Hoe meer dammen, hoe meer grof organisch materiaal in de beek vastgehouden wordt, hoe hoger de dichtheid aan knippers.

Ook blijkt de dichtheid van detritivoren toe te nemen als extra detritus wordt toegevoegd (Richardson 1991). De dichtheid van detritivoren kan echter ook afhangen van de kwaliteit van het voedsel (Groom & Hildrew 1989). Concluderend blijkt er bottom-up regulatie van detritivore populaties te zijn door zowel de kwantiteit als de kwaliteit van het detritus.

Of de micro-organismen in het detritus gelimiteerd worden in groei of reproductie, doordat ze gegeten worden door detritivoren is nog niet bekend. Uiteindelijk hebben de stromend water dieren geen effect op de toevoer van organisch materiaal dat grotendeels afkomstig is van de oevers en overstromingsvlakten, maar ze kunnen wel mede bepalend zijn voor de snelheid waarmee het beschikbaar gemaakt wordt door micro-organismen.

1.6 Conclusies

Detritus is in beschaduwde beken de belangrijkste voedselbron. Detritus heeft drie hoofdvormen die in elkaar omgezet kunnen worden: grof particulier, fijn particulier en opgelost organisch materiaal. De hoeveelheid detritus in de beek is vooral afhankelijk van de vegetatie in de overstromingsvlakte. In beken met een beboste oever komt in de herfst de meeste detritus door bladval in de beek terecht.

De hoeveelheid nutriënten die vrijkomt uit detritus is moeilijk te bepalen. Deze hangt af van de afbraak van het organische materiaal door organismen. De afbraak is afhankelijk van de fysische structuur van het detritus, van de chemische samenstelling van het detritus en van de milieu-omstandigheden in het water. Detritus wordt afgebroken door schimmels, bacteriën en detritivoren (micro- en macrofauna die van detritus leeft). De interacties tussen deze organismengroepen zijn van groot belang voor een volledige afbraak van het detritus. Andersom is de aanwezigheid van detritus van belang voor deze organismen. Ze worden door detritus gelimiteerd.

De voedingsstoffen verplaatsen zich door het voedselweb voordat ze in het water terechtkomen. De retentiemogelijkheden in de beek bepalen in welke mate nutriënten op de plek zelf worden vastgehouden of juist worden getransporteerd. Detritus kan worden vastgehouden door dammen maar ook in het voedselweb.

In grotere beken is de input van detritus vooral afkomstig van het bovenstroomse traject. Detritus wordt stroomafwaarts getransporteerd, voornamelijk als fijn organisch materiaal of opgelost organisch materiaal.

1.7 Factoren voor modellering

Voor modellering zijn 3 aspecten van belang:

1. Detritusinput: het is van belang de input van detritus te modelleren aan de hand van de volgende variabelen: vegetatietype of -dichtheid langs de beek, de breedte

- van de vegetatiezone langs de beek en de breedte van de beek. Als maat voor detritusinput kan de hoeveelheid detritus per meter beektraject per dag worden gebruikt. Hierbij moet rekening gehouden worden met de verschillende vormen (CPOM, FPOM, DOM);
2. Opslag en retentie van detritus: hoeveel detritus wordt in het systeem gehouden en pas in een later stadium of andere vorm getransporteerd? Parameters die hiervoor van belang zijn zijn de standing stock (de gemiddelde hoeveelheid detritus die aanwezig is op een bepaald oppervlak), het aantal retentieve structuren zoals dammen en de hoeveelheid detritus die hier achter blijft liggen, de opname van detritus door organismen. Met behulp van deze variabelen kan de turnovertijd van nutriënten uit detritus bepaald worden. Met andere woorden: hoe lang duurt het voordat nutriënten uit het detritus of het detritus zelf wordt getransporteerd?
 3. Transport van detritus: dit is belangrijk om te kunnen bepalen hoeveel nutriënten in de vorm van detritus of als product van detritusafbraak naar benedenstroomse delen getransporteerd worden. Een maat hiervoor is de nutriëntenvracht die in een dag een bepaald punt in de beek passeert.
- Eerst zou een globale kwantificering van input, transport en output van detritus gemaakt moeten worden (wat is de bandbreedte). Vervolgens moet onderzocht worden welke factoren bepalen hoe hoog detritusinput, transport en output zijn. Vooral voor de input en output van detritus is de relatie met het stroomgebied van belang.

2 Primaire productie

2.1 Inleiding

Het belang van primaire productie (figuur 2.1) in stromende wateren werd altijd als zeer klein beschouwd (Hynes 1970, Fisher & Likens 1973). Later is men primaire productie in een ander licht gaan zien (Wetzel 1975, Minshall 1978, Bott *et al.* 1985). Meer verschillende stromende wateren werden onderzocht en er ontstond een conceptueel raamwerk waarin de longitudinale aspecten van stroomgebieden en de aanvoer van organisch materiaal werden beschreven (Vannote *et al.* 1980). Nog recenter is zelfs het belang van primaire producenten in sterk beschaduwde smalle bosbeken erkend (o.a. Mayer & Likens 1987, Stock & Ward 1989). Paragraaf 2.2 beschrijft de verschillen in primaire productie tussen beken.

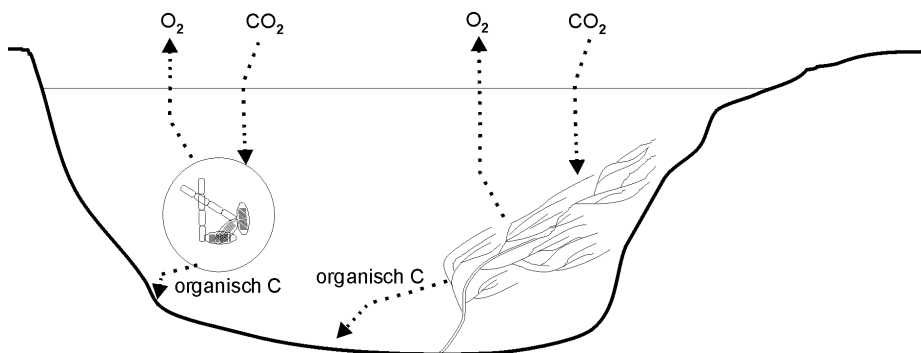
Een andere belangrijke verandering in de loop van de tijd is het verleggen van de grenzen van het stromend water ecosysteem (Hynes 1974). Er wordt steeds meer belang gehecht aan de wisselwerking tussen de beek en het beekdal (Sedell & Frogatt 1984, Meyer 1990) en tussen de beek en de bovenste laag van de beekbodem (Grimm & Fisher 1984, Triska *et al.* 1989 a en b). In paragraaf 2.3 wordt aandacht besteed aan de begrenzing van het beeksysteem.

Paragraaf 2.4 behandelt vervolgens de primaire producenten in beken. De mate van primaire productie hangt af van de limiterende factor. Welke factor limiterend is hangt af van het type producent, het beektype en de specifieke milieu-omstandigheden. Paragraaf 2.5 en 2.6 gaan hier nader op in.

De hoogte van de primaire productie varieert per seizoen. Deze patronen worden beschreven in paragraaf 2.7.

In een nutriëntenarme omgeving is het voor primaire producenten van belang zuinig met de benodigde voedingsstoffen om te gaan. Veel nutriënten worden dan ook binnen de gemeenschap van primaire producenten gerecycled (paragraaf 2.8). Deze processen zijn van belang voor de retentie van nutriënten binnen een beektraject.

Ten slotte is de omzetting van het geproduceerde organisch materiaal van belang. Een evaluatie van de factoren die de snelheid van de primaire productie beïnvloeden, kan niet los gezien worden van begrazing en afbraak. Deze processen zijn beschreven in paragraaf 2.9. Begrazing kan de primaire productie zowel stimuleren als afremmen. Ondanks het feit dat licht, stroomsnelheid, erosie en andere fysische factoren belangrijk zijn voor primaire productie, mag de invloed van interacties tussen microbiële en hogere organismen op zowel primaire productie als op de functionele rol van de producenten niet onderschat worden (Wetzel & Ward 1992).



Figuur 2.1 Schematisch overzicht van de primaire productie in stromende wateren.

2.2 Vergelijking van primaire productie

Het is moeilijk om de productiviteit van beken te vergelijken met die van andere ecosystemen, omdat de gebruikte technieken om de productie te meten vaak zodanig verschillen dat de resultaten niet zonder meer vergelijkbaar zijn (Dickerman *et al.* 1986). In vergelijking met terrestrische systemen is de productiviteit in wateren laag omdat er minder licht beschikbaar is, waardoor de algenproductie beperkt wordt.

Door Wetzel en Ward (1992) is een vergelijking gemaakt van de primaire productie in verschillende Noord-Amerikaanse stromende wateren onder verschillende klimatologische en geomorfologische omstandigheden (tabel 2.1). Hieruit blijkt dat in woestijnachtige regio's de productie het hoogste is.

Tabel 2.1 Jaarlijkse gemiddelde netto primaire productie van het systeem (Naar Wetzel & Ward 1992).

beektype	netto primaire productie (mg koolstof/m ² /dag)
beek in loofbos met een zeeklimaat (Pennsylvania)	127.4
beek in hardhout bos met continentaal klimaat (Michigan)	207.3
beek in koel, vochtig klimaat, veel neerslag als sneeuw met naaldbos op noordhellingen (Idaho)	415.2
koele woestijnbeek, geen beschaduwing (Idaho):	
autochtoon macrofyten	93.4
autochtoon perifyton	1004.0
allochtoon	7.0
beek in naaldbos met zeeklimaat (Oregon)	45.1

Binnen een beek is de mate van primaire productie verschillend afhankelijk van het traject. Er is een longitudinaal patroon in de verhouding tussen allochtoon (aanvoer vanuit het beekdal) organisch materiaal en autochtoon (in de beek geproduceerd) organisch materiaal. De productie door benthische (op de bodem vastzittende) algen in het systeem neemt stroomafwaarts af, door lagere lichtbeschikbaarheid (grotere diepte en troebeler water). Longitudinale patronen zijn verder beschreven in paragraaf 4.2.

Binnen een beektraject kan de primaire productie tussen de habitats verschillen. Rosenfeld & Hudson (1997) bijvoorbeeld, hebben in zes beken in Zuid-Ontario de algenproductie, de bacteriële productie en de macrofaunabiomassa gemeten in langzaamstromende delen met sediment (pools) en in snelstromende delen met hard substraat (riffles). De 'riffles' waren plekken met een hoge primaire productie (tabel 2.2) en een lage bacteriële productie, terwijl in de 'pools' de primaire productie laag was en de bacteriële productie hoog. De macrofaunabiomassa was hoger in 'riffles' dan in 'pools'. Het verschil tussen de habitats was het meest uitgesproken in open trajecten met een hoge productie van bodemorganismen.

Tabel 2.2 *Primaire productie, bacteriële productie en macrofaunabiomassa in verschillende habitats.*

productietype	open		beschaduwd	
	'pool'	'riffle'	'pool'	'riffle'
bruto primaire productie (mg c/m ² /uur)	70	350	15	35
bacteriële productie (mg c/m ² /uur)	92	29	71	4
macrofaunabiomassa (g/m ²)	4	10	0.8	1.5

2.3 Laterale begrenzing

Vergelijkingen van de jaarlijkse primaire productie in een beek samen met die in de verzadigde bodem of de overstromingsvlakte zijn niet uitgevoerd. Deze gegevens zijn wel belangrijk in verband met de interpretatie van de ecosysteemproductie en het gebruik van organisch materiaal dat de beek binnenkomt. Een belangrijke oorzaak van de onderschatting van primaire productie is gelegen in het feit dat de grenzen van watersystemen vaak te nauw genomen zijn. Veel onderzoekers hebben alleen gekeken naar de beek zelf. De interacties tussen de beek en de overstromingsvlakte en de bovenste bodemlaag werden meestal genegeerd. De laatste jaren hebben de grenzen zich verruimd en worden beek en overstromingsvlakte vaak als één geheel beschouwd. Dit concept heeft zijn wortels in veel ouder werk van Thienemann (1926) en Lindeman (1942). Aquatische systemen zijn een geheel van onderling afhankelijke componenten en processen. Zowel stilstaande als stromende wateren staan nauw in contact met het stroomgebied.

Het resultaat hiervan is dat bij bepaling van de primaire productie niet alleen de productie in de beek zelf maar ook die in de zones langs de beek bepaald zou moeten worden. Organisch materiaal afkomstig van langs de oever staande planten wordt dan niet langer gezien als allochtone aanvoer maar als primaire productie van het systeem zelf.

Het blijft echter moeilijk de grenzen van een aquatisch ecosysteem precies te bepalen. Theoretisch is dit duidelijk maar in de praktijk is het vaak moeilijk aan te geven waar het aquatische systeem ophoudt en het terrestrische begint. Vaak loopt dit vloeiend in elkaar over. Zowel kleine beekjes als grote rivieren kunnen langs de beek/rivier zelf in verbinding staan met waterverzadigde gronden langs de hoofdgeul. Vooral als

het verval klein is kan dit gebied wel 30 keer groter zijn dan het gebied van de hoofdstroomgeul. Open water en aanliggende verzadigde zones zijn met elkaar verbonden door interacties tussen het grondwater en het beekwater. In deze regio zijn biologische gradiënten te onderscheiden tussen de twee compartimenten (Triska *et al.* 1989b).

In Nederland zal het nog moeilijker zijn om deze grens te bepalen, omdat vele beekdalen niet natuurlijk meer zijn. Indien landbouw aanwezig is, wat veelal het geval is, wordt het water kunstmatig afgevoerd. Er zijn geen duidelijk begrensde overstromingsvlakten aanwezig. Het is dan ook het meest pragmatisch om de beek zelf (de stroomgeul) te onderscheiden van de rest van het stroomgebied. Dit betekent echter niet dat het stroomgebied buiten beschouwing gelaten kan worden, relaties tussen beek en stroomgebied zijn erg belangrijk voor de aanvoer en afvoer van nutriënten.

2.4 Primaire producenten

Behalve in de stroomgeul zelf, komt in de oeverzone en overstromingsvlakte vegetatie voor die bijdraagt aan de hoeveelheid organisch materiaal in de beek. Deze vegetatie is aangepast aan verzadigde bodems en draagt bij aan de primaire productie van het stromend watersysteem. Sommige planten, zoals emergente (in het water wortelende maar boven het water uitstekende planten) en wortelende waterplanten met drijfbladeren kunnen zich half onder water in de beek bevinden. Andere, meer houtachtige struiken en bomen zoals els en wilg kunnen geworteld zijn in de waterverzadigde bodem naast de beek maar vallen binnen het systeem omdat ze hiermee in verbinding staan via het grondwater. Het organische materiaal van deze vegetatie wordt voor een deel afgebroken op of naast de plaats van productie. Een deel van dit organische materiaal wordt getransporteerd naar de beek, zowel via land als via de bovenste bodemlaag. Vegetatie die dus zou moeten worden meegenomen in vergelijkend onderzoek naar primaire productie zijn alle aquatische en amfibische hogere en lagere planten:

- Emergente moerasplanten, bomen en struiken die in het water staan, drijvende waterplanten en submerse (geheel onder water groeiende) waterplanten;
- Aquatische mossen;
- Epifytische groen- en blauwalgen: algen die op het oppervlak van hogere planten leven);
- Benthische groen- en blauwalgen (perifyton): algen die voorkomen op detritus, sediment en harde substraten in de stroomgeul, overstromingsvlakte en oeverzone;
- Fytoplankton: alle in het water zwevende algen.

Al deze groepen organismen dragen bij aan de primaire productie van het systeem. Beekbegeleidende vegetatie draagt bij aan de aanvoer van organisch materiaal in de beek, zowel in vaste als in opgeloste vorm. Dit organisch materiaal is belangrijk, omdat het bijdraagt aan ecologische processen, zoals de nutriëntencyclus, in het systeem.

De variatie aan autotrofe organismen (organismen die in staat zijn uit anorganisch koolstof organisch koolstof te produceren) in stromende wateren is groot. Algen, waterplanten en enkele lagere plantengroepen, zoals mossen, dragen hun steentje bij aan de primaire productie. Door de grote variatie in milieu-omstandigheden bestaan er veel speciale aanpassingen aan de omstandigheden in stromende wateren.

In stromende wateren leveren de benthische en epifytische algen een grote bijdrage aan de primaire productie. Deze algen kunnen zich bij niet al te hoge stroomsnelheid goed aan het substraat hechten.

Veel soorten fytoplankton die in stilstaand water kunnen voorkomen, kunnen niet in stromend water leven. Het aantal soorten in stromend water is over het algemeen lager. Als de grootte van een beek toeneemt, neemt de relatieve bijdrage aan de primaire productie door perifyton af, doordat er minder licht tot de bodem doordringt. Hoe groter het water wordt hoe lager de stroomsnelheid en hoe hoger de fytoplanktonproductie. Deze productie wordt beïnvloed door turbiditeit en gelimiteerd door lichtinval. Als een rivier organisch belast is, domineert het fytoplankton de autotrofe productieprocessen. Perifyton en macrofyten zijn dan bijna geheel onderdrukt (Hynes 1960), doordat er te weinig licht tot op de bodem doordringt.

Er bestaat een relatie tussen bodemalgen, fytoplankton en fluctuaties in stroomsnelheid. Perifyton ontwikkelt zich massaal als de stroomsnelheid in een bepaald seizoen laag is. De algenpopulaties worden instabiel op het substraat als de stroomsnelheid weer toeneemt. Veel algen laten dan los en zweven in het water. Gedurende piekafvoeren treedt drift op van grote hoeveelheden algen.

2.5 Limitatie van de algenproductie

Algen vormen een belangrijke groep van primaire producenten in het water. Algen komen zwevend in het water voor (fytoplankton) maar ook op de bodem (benthische algen oftewel perifyton) waar ze matten kunnen vormen, of op macrofyten (epifyten) of andere structuren in het water. De groei van algen wordt gereguleerd door licht en de hoeveelheid anorganische nutriënten, terwijl de afbraak gereguleerd wordt door de frequentie en mate van overstromingen, sedimentstabiliteit, begrazing door macrofauna etc. Het relatieve belang van deze factoren varieert vaak op complexe wijze, zowel tussen beken en trajecten in een beek als in de tijd. Daarnaast lijken groei- en afbraakprocessen van algen ook nog eens substraatafhankelijk te zijn (Kjeldsen *et al.* 1996). De belangrijkste factoren die invloed uitoefenen op de algenproductie worden in deze paragraaf beschreven.

2.5.1 Licht

Licht is een primaire factor die nodig is voor de productie van algen. Limitatie door licht treedt vooral op in beschaduwde beken of in beken die troebel zijn

(bijvoorbeeld door slib, zand, zwevende deeltjes van natuurlijke of antropogene herkomst, of humeuze stoffen in veenbeken). Ook is limitatie door zelfbeschaduwning mogelijk als de algenmat op de bodem van beken zich ontwikkeld heeft tot een dikke laag. De onderste algen sterven dan af door gebrek aan licht.

2.5.2 Nutriënten

Algen hebben fosfor en stikstof nodig voor het vastleggen van koolstofdioxide in organisch koolstof. Als één van beide nutriënten in onvoldoende mate in het water aanwezig is, kan dit de algengroei beperken. Directe stikstof- en fosforadditie aan stromende wateren resulteerde in toename van de productie in veel beken en rivieren (o.a. Triska *et al.* 1983, Peterson *et al.* 1985). Kleine beken en riviertjes zijn echter in hoge mate retentief. Dat wil zeggen dat veel nutriënten in het systeem hergebruikt worden. Nutriëntenlimitatie wordt dan ook alleen verwacht gedurende perioden van snelle groei of als de hoeveelheid nutriënten die wordt aangevoerd vanuit de overstromingsvlakte extreem laag is. Limitatie kan zeer plaatselijk optreden, bijvoorbeeld in biofilms (Bothwell 1989).

In grotere rivieren, die minder nutriënten kunnen vasthouden en hergebruiken, wordt verwacht dat nutriëntenlimitatie meer voorkomt. In een rivier waarin de productie gedomineerd wordt door fytoplankton is de opname van opgeloste nutriënten uit het water hoog. Het fytoplankton in rivieren is bijvoorbeeld in staat om de hoeveelheid fosfor afkomstig van rioolwateroverstorten of effluent te reduceren tot limiterend niveau (Decamps *et al.* 1984). Echter, in sommige rivieren is gevonden dat fytoplankton juist niet door nutriënten gelimiteerd wordt (o.a. Wiley *et al.* 1990). In deze gevallen is de nutriëntenconcentratie extreem hoog of is een andere factor limiterend.

Veel onderzoekers hebben bestudeerd of algen door fosfor of stikstof gelimiteerd worden. Een groot deel van de resultaten wijst op fosforlimitatie. Een voorbeeld is het onderzoek van Ghosh & Gaur (1994). Fosforadditie deed de perifytonproductie toenemen, enkel stikstofadditie niet, zodat aangenomen wordt dat er sprake is van fosforlimitatie in de beek. Het achtergrondniveau in deze beek was laag ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 0.002 mg/l en totaal fosfor 0.006 mg/l, $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 1.2 mg/l en $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 0.03 mg/l).

Nutriëntenlimitatie van fytoplankton en perifyton is door verschillende onderzoekers vergeleken. Stanley *et al.* (1990) onderzochten de limitatie van perifyton in een rivier en van fytoplankton in reservoirs in dezelfde rivier. De perifyton bleken fosfor-gelimiteerd te zijn terwijl de fytoplanktongemeenschap stikstof-gelimiteerd bleek te zijn. De mate van limitatie door stikstof en fosfor bleek echter sterk seizoensafhankelijk te zijn. Veranderingen in soortensamenstelling, grootte of biomassa zouden het limiterende nutriënt en de mate waarin limitatie optreedt, kunnen beïnvloeden. Het is echter niet duidelijk of het verschil tussen beide soorten algen altijd aanwezig is. McCracken (1980) bijvoorbeeld, stelde dat er geen bewijs was om te suggereren dat perifyton anders zou reageren op nutriënten dan fytoplankton. Rhee (1980) vond dat de optimale N:P-ratio per soort verschilde. Een andere optie

is dat er een verschil zou kunnen zijn in nutriëntenbeschikbaarheid tussen de twee habitats: bodem en waterkolom. Er zijn duidelijke verschillen tussen fytoplankton (waarin cellen meestal onafhankelijk bestaan of als microscopische kolonies) en perifyton (die typische matten met meerdere soorten vormen van variërende dikte) met betrekking tot diffusie en de mogelijkheid om nutriënten uit het water op te nemen (Stanley *et al.* 1990).

Concluderend kan gesteld worden dat in stromende wateren fosfor vaker limiterend is dan stikstof maar dat dit afhankelijk is van de soortensamenstelling en structuur (bijvoorbeeld groeivorm van de organismen) van de levensgemeenschap. Voorbeelden zijn de aanwezigheid van veel of weinig nitrificeerders of de mate van aanpassingen van soorten om efficiënt fosfaat op te nemen en te hergebruiken. Naast de soortensamenstelling is de limitatie afhankelijk van het beektraject, het habitat en het seizoen.

2.5.3 Stroomsnelheid/verstoring

Stroomsnelheid is belangrijk voor algengroei omdat het immigratie en kolonisatie mogelijk maakt. Een hoge stroomsnelheid kan stimulerend werken op de fotosynthese, de respiratie en de nutriëntenopname (Stevenson 1984). De verklaring hiervoor is gelegen in een grotere mate van diffusie van nutriënten bij hogere stroomsnelheden. Desondanks zijn nutriënten, vooral fosfor en stikstof, vaak limiterend voor de groei van benthische algen in verscheidene beken (o.a. Winterbourn 1990). Anderzijds kan stroming een negatief effect hebben. Als de stroomsnelheid hoog is, kunnen vooral de niet stevig vastzittende algen loslaten en wegspoelen.

Stroming en hydrologische verstoring kunnen de effecten van andere limiterende factoren teniet doen. Biggs & Close (1989) vonden dat het hydrologische regime in negen grindige rivieren in Nieuw Zeeland in hogere mate de variatie in algenbiomassa verklaarde dan het nutriëntengehalte.

Ghosh & Gaur (1994) bestudeerden het effect van fosforverrijking op de kolonisatie van perifyton in een 'pool', bij lage (9-12 cm/s), matige (19-24 cm/s) en hoge (38-41 cm/s) stroomsnelheid in een niet beschaduwde beek in India. Substraten waaruit langzaam nutriënten diffunderen (kleipotten) werden gebruikt als substraat voor de algenkolonisatie. De toename in de algenbiomassa (voornamelijk bestaande uit diatomeeën en groenalgen) was maximaal bij lage stroomsnelheid en minimaal bij hoge stroomsnelheid. Ook de biomassa van draadalgen nam door fosforadditie vooral toe bij een lage stroomsnelheid. Het stimulerende effect van nutriëntenverrijking was omgekeerd evenredig met de stroomsnelheid.

In bergbeken en andere beken met een hoge stroomsnelheid of frequente overstromingen ontbreekt vaak een seizoenspatroon in de benthische algenbiomassa. De hoogste biomassa is beperkt tot perioden van basisafvoer, waarbij de hoeveelheid biomassa afhangt van het aantal dagen vanaf de laatste afvoerpiek. In beken met

langere perioden met een stabiele afvoer en lage tot gemiddelde stroomsnelheid is wel sprake van een seizoenspatroon (Kjeldsen *et al.* 1996) (zie ook paragraaf seizoenspatronen in algengroei).

Naast een direct effect van de stroomsnelheid op de algengroei kan ook een indirect effect optreden. Overstromingsfrequentie en -duur tezamen met verstoringen in de stroming kunnen namelijk bepalen in welke mate begrazingsinteracties belangrijk zijn. Begrazing vindt vooral plaats in perioden met een stabiele afvoer. In die perioden zal de afbraak van algen door begrazing daardoor hoger zijn.

2.5.4 Biomassa gerelateerde limitatie

Bothwell (1989) vond dat de relatie tussen de toename van de biomassa van perifyton en de nutriëntenconcentratie veranderde naarmate de biomassa op het substraat toenam. Als de aanwezige biomassa laag is, reageren algen snel op nutriëntenadditie. Later in de ontwikkeling van de gemeenschap neemt de snelheid van toename van biomassa af ten opzichte van de nutriëntenadditie en in een daarop volgende fase blijft de biomassa gelijk of neemt deze zelfs af bij verdere nutriëntenadditie. Bothwell suggereerde dat de nutriëntenopname in de eerste fase bepaald wordt door cellulaire processen (processen in de algen zelf). In een volgende fase worden gemeenschapskenmerken belangrijker en ten slotte treedt een fase op waarin nutriënten niet langer limiterend zijn voor de biomassatoename. Een limiterende factor zou in deze fase zelfbeschaduwning kunnen zijn, door de vorming van dikke algenmatten.

In combinatie met de aanwezige biomassa kan het achtergrondniveau van het nutriënt van belang zijn. Stanley *et al.* (1990) stellen dat bij een lage achtergrondconcentratie van fosfor (totaal fosfor <0.010 mg/l) de biomassa sneller toeneemt als gevolg van nutriëntenadditie dan bij een hoge achtergrondconcentratie. Dit geldt vooral als er al een dikke laag algen op de bodem aanwezig is. Een verklaring hiervoor is dat bij de ontwikkeling van perifyton een mat gevormd wordt waarin de diffusie van stikstof en fosfor langzamer gaat naarmate de mat dikker wordt. Na additie van nutriënten kan diffusie gemakkelijker optreden. Bij een lage biomassa is er nog geen sprake van matvorming en zijn nutriënten beter beschikbaar.

2.5.5 Begrazing

Begrazing van algen en hogere planten kan effect hebben op de productie van deze organismen. Macrofyten worden nauwelijks begraasd. Hiervoor worden verschillende oorzaken gegeven, zoals de afscheiding van allelopatische stoffen (voor begrazers toxische stoffen) door de plant (Ostrofsky & Zettler 1986) en evolutionaire oorzaken. Slechts 11 % van de aquatische faunasoorten leeft van levende macrofyten. Van deze 11% is 63 % evolutionair gezien van terrestrische afkomst (vlinders, kevers en sprinkhanen) (Newman 1991).

Het meeste onderzoek betreffende de afbraak van primaire producenten heeft zich gericht op de consumptie van dit materiaal in de beek zelf door macrofauna en vissen (voor reviews zie: Gregory 1983, Lamberti & Moore 1984; en enkele voorbeelden: Feminella *et al.* 1989, Lamberti *et al.* 1989, Power 1990). In veel van deze onderzoeken zijn laboratoriumexperimenten uitgevoerd om het effect van grazers op benthische algen te bepalen. Over het algemeen is uit deze onderzoeken gebleken dat grazers (Hildrew 1992):

- De perifytonbiomassa kunnen doen afnemen;
- De primaire productie per oppervlakte-eenheid kunnen doen afnemen;
- De primaire productie per aanwezige biomassa-eenheid kunnen doen toenemen;
- De soortensamenstelling van de algengemeenschap kunnen veranderen;
- De chemische samenstelling van het water kunnen veranderen.

Uit deze onderzoeken is naar voren gekomen dat er sterke interacties zijn tussen grazers en algen. Bergey (1995) bijvoorbeeld liet zien dat dichtheden van de macroalg *Cladophora* en diatomeeën afnamen binnen het begrazingsgebied van *Petrophila* (Pyrallidae) in een rivier in Californië. Deze grazer is niet selectief maar bleek alle diatomeeënsoorten te eten. Gawne (1995) toonde aan dat *Agapetus kimminsi* (een kokerjuffer) de dichtheid van algen op stenen in een beek kan reduceren. Dit bleek uit experimenten in een stroomgeul. Dikke matten van draadalgen kunnen daar ontstaan waar een gebrek is aan geschikt habitat voor grazende macrofauna (Welch *et al.* 1992). Dit impliceert een toename van groei bij afwezigheid van grazers. In onderzoek van Grimm (1988) gebruikten grazers die van algen leven 30-98 % van de hoeveelheid stikstof die door de algen is opgenomen en zo'n 80% van het door de algen opgenomen fosfor. Veel studies hebben aangetoond dat grazende micro-invertebraten en vissen de algenbiomassa op harde substraten laag houden (o.a. Hart & Robinson 1990). Indirect is zelfs controle van de algenbiomassa door predatoren van grazers aangetoond (o.a. Power 1990).

Soms is echter ook geen effect te zien. Exclosure experimenten waarbij de kokerjuffer *Agapetus monticolus* van het substraat werd verwijderd, resulteerden niet in een toename van de algenproductie. Andere variabelen zoals licht, nutriënten of stroomsnelheid kunnen invloed hebben op zowel de begrazingsactiviteit van verschillende *Agapetus*-soorten als op de dichtheid van de algenlaag op het substraat.

Uit onderzoek van Walton *et al.* (1995) bleek dat begrazing door de kokerjuffer *Dicosmoecus gilvipes*, niet alleen de perifytonbiomassa in laboratorium-stroomgoten drastisch reduceerde (chlorofyl-a en asvrij-drooggewicht (AFDW) namen met ongeveer 85% af) maar ook de soortensamenstelling deed veranderen. Door begrazing verschoof de algengemeenschap naar draadvormige blauwalgen onafhankelijk van de nutriëntenadditie. Het bedekkingspercentage van de diatomee *Gomphonema* bedroeg 4% in de begraasde gemeenschap maar 11 % in de onbegraasde. Dit geldt ook voor de diatomee *Scenedesmus*. Het bedekkingspercentage van de blauwe draadalg *Phormidium* bedroeg 35% in onbegraasde gemeenschappen en 61% in de begraasde gemeenschap.

Biomassa, fysische structuur, soortensamenstelling, productiviteit per eenheid biomassa en de totale primaire productie van de begraasde algen zijn factoren die vaak beïnvloed worden door begrazing. De sterkte van de interactie tussen algen en begrazers is afhankelijk van:

- De productiecapaciteit van de algen;
- Het type grazer dat is gebruikt (kokerjuffers en slakken zijn vaak effectief, eendagsvliegen niet);
- Het startmoment van de begrazing in relatie tot de ontwikkeling van de algengroei;
- Hydraulische verstoring in de beek, waardoor het effect van biotische interacties teniet gedaan wordt.

In beken worden de soortensamenstelling en de structuur van het perifyton duidelijk beïnvloed door begrazing. Het verlies aan loszittende, grote of anderszins kwetsbare soorten leidt tot een reductie in biomassa. Echter, de biomassaspecifieke primaire productie (productie per gram algen) neemt vaak toe door begrazing. Dit heeft te maken met het feit dat grazers zorgen voor een betere lichtinval of beschikbaarheid van nutriënten door het verwijderen van verouderde cellen, detritus of slib. Ook kan het zo zijn dat een grazer alleen de loszittende laag kan opeten en de goed vastzittende laag daaronder niet. De onderste laag krijgt dan meer licht en nutriënten (Hill & Harvey 1991).

2.5.6 Interacties tussen limiterende factoren

Weinig licht, gebrek aan nutriënten en begrazing zijn factoren die de productie en biomassa van primaire producenten in een beek reduceren. Echter, de interactie tussen verschillende factoren is waarschijnlijk belangrijker dan de factoren op zich. Algen kunnen door meer factoren tegelijkertijd gelimiteerd worden.

Rosemond (1993) heeft aangetoond dat begrazing de positieve effecten van nutriëntenadditie en licht teniet kan doen. In een begraasde gemeenschap waren de groenalg *Stigeoclonium* en de blauwalg *Chamaesiphon investiens* dominant, terwijl in de onbegraasde gemeenschap diatomeeën domineerden, onafhankelijk van nutriënten- en lichtbeschikbaarheid. Slakken hielden de algenbiomassa laag door de toename in productie te consumeren. Toename van licht en nutriënten had een positief effect op de productie bij de afwezigheid van slakken. Alleen bij manipulatie van deze factoren (toename van licht en nutriënten en geen begrazing) tegelijkertijd was een significante toename van de algenproductie zichtbaar.

Hill *et al.* (1992) laten ook zien dat algen door begrazing en nutriënten tegelijkertijd gelimiteerd worden. Begrazing door slakken zorgde ervoor dat de perifytonlaag dun bleef en gedomineerd werd door *Stigeoclonium* cellen, onafhankelijk van het nutriëntenregime. Nutriëntenadditie deed het chlorofyl-a-gehalte significant toenemen, vooral bij de afwezigheid van slakken. In experimentele stroomgeulen die met nutriënten waren verrijkt, was de dichtheid van slakken 89% hoger. De algenproductie per oppervlakte-eenheid werd gelimiteerd door begrazing en lage nutriëntengehalten.

In de herfst was de lage nutriëntenconcentratie limiterend voor zowel de primaire als de secundaire productie (groei van de slakken).

Andere onderzoekers hebben gevonden dat slakken indirect een positief effect kunnen hebben op de algengroei (biomassa specifieke productie) door afname van zelfbeschaduwning, het opeten van verouderde cellen, toename van snel delende algensoorten en toename van diffusie van nutriënten in de algenmat. Positieve indirecte effecten zouden wel eens kunnen opwegen tegen negatieve directe effecten zodat de productie ook kan toenemen door begrazing (o.a. Kesler 1981).

Walton *et al.* (1995) maten de begrazingssnelheid van een kokerjuffer op de perifytonbiomassa. Gemiddeld nam de begrazingssnelheid toe; in termen van het SRP gehalte (oplosbaar reactief fosfor) van 0.006 tot 0.01 mg/l. Met behulp van deze data is een model ontwikkeld om de perifytonbiomassa over een range van SRP-concentraties te voorspellen. Terwijl het model met constante begrazing een geleidelijke toename van de begraasde biomassa bij toename van SRP voorspelde, neemt de grazerproductie in natuurlijke beken waarschijnlijk toe als reactie op de toegenomen voedselproductie (Walton *et al.* 1995).

Kjeldsen (1996) heeft in haar onderzoek in een kleine laaglandbeek laten zien dat begrazing door invertebraten kan voorkomen dat de algenbiomassa op stenen significant toeneemt, ondanks het feit dat er een nutriëntenoverschot is. De napjesslak *Ancylus fluviatilis* voorkwam groei van de algenbiomassa in het voorjaar bij een dichtheid van 900 individuen per vierkante meter en reduceerde de algenbiomassa bij een dichtheid van 6000 individuen per vierkante meter. De algengroei nam niet toe na additie van fosfor. Licht bleek ook beperkend te zijn door overhangend bos. De lichtbeschikbaarheid bepaalt ook de periode waarin algenbloei optreedt. Als de algenbiomassa ontwikkeling niet gereguleerd wordt door begrazing of beschaduwning van bos op de oever geven de resultaten aan dat de algengemeenschap door zelfbeschaduwning zelfregulerend wordt.

In een aantal andere onderzoeken zijn de relaties tussen nutriënten, perifyton en productiviteit vergeleken tussen beboste en open beken. Winterbourn (1990) toonde aan dat de perifytonbiomassa en chironomidendichtheid toenamen na toevoeging van nutriënten. In een open rivier wordt het nutriënten-diffunderende substraat sneller gekoloniseerd door perifyton en grazers dan in een beschaduwde rivier. Het chlorofyl-a gehalte, de algenophoping en het biovolume zijn hoger in onbeschaduwde beken (Lowe *et al.* 1986).

Grazers worden beïnvloed door de beschikbaarheid van algen. Naar deze kant van de interactie is echter veel minder onderzoek gedaan. Stenen met veel algen blijken sterker gekoloniseerd te worden door grazers dan stenen met weinig algen. Als al een andere grazer op de stenen aanwezig is, dan treedt er minder kolonisatie op (Mc Auliffe 1984a). Ook andere onderzoekers bevestigen de limitatie door voedsel. Lamberti *et al.* (1987) toonden aan dat het gewicht van *Helicopsyche*-larven afnam als de dichtheid aan individuen in enclosures toenam. Als extra voedsel werd toegevoegd was het effect minder sterk.

Samengevat is er sprake van zowel top-down regulatie van de structuur van de algengemeenschap als bottom-up regulatie door voedsellimitatie van grazers. In dergelijke systemen leidt de additie van limiterende nutriënten misschien niet tot een verhoogde biomassa van algen maar tot een grotere biomassa van grazers of van beide. Tot nu toe zijn experimenten echter alleen op kleine ruimtelijke en temporele schaal uitgevoerd, zodat er nog voorzichtig moet worden omgegaan met het trekken van conclusies. Bovendien moeten de overige milieumomstandigheden niet vergeten worden.

2.6 Limitatie van de productie van bryofyten

Bryofyten (mossen) kunnen belangrijk zijn voor energie- en nutriëntenfluxen in beken. Ze beïnvloeden de hoeveelheid koolstoffixatie, de nutriëntenopname en de hoeveelheid beschikbaar habitat voor macrofauna. Daarom is het van belang te onderzoeken welke factoren hun groei en verspreiding limiteren. Mossen wortelen niet in het sediment en zijn voor hun nutriënten dus volledig afhankelijk van de waterkolom. Aan twee bosbeken is gedurende 5 weken fosfor toegevoegd. Het effect op de primaire productie, de nutriëntenconcentratie in het weefsel en de epifytenstructuur (algen op de mossen) is onderzocht (Steinman 1994).

Voorgaande studies hebben aangetoond dat stabiel substraat (Steinman & Boston 1993) en een hoge concentratie opgelost CO₂ (Allen & Spence 1981) een gunstige invloed hebben op de groei van bryofyten. Bryofyten worden negatief beïnvloed door hoge afvoeren (hydrologische verstoring).

In de twee onderzochte beken is de soort *Porella pinnata* (pelsmos) dominant. In beide beken nam de primaire productie van *Porella pinnata* niet toe na fosforverrijking. Wel nam in één van beide beken waarin de N:P ratio hoger was de opname van fosfor toe. Hieruit kan geconcludeerd worden dat fosfor niet de limiterende factor was in deze omstandigheden. Het is mogelijk dat stikstof de groei in deze beken limiteert omdat vóór het verrijkingsexperiment de N:C ratio's onder de Redfield ratio (C:N:P=6:6:1) (Redfield *et al.* 1963) lagen. Kelly & Whitton (1987) echter, lieten zien dat een aquatisch mos in Noord-Engeland sterker werd beïnvloed door temperatuur en licht dan door nutriënten. Wellicht was ook de periode waarover het experiment van Steinman (1994) liep te kort om effecten van nutriënten op de groei waar te nemen.

Als nutriënten niet groei limiterend zijn, is het interessant te onderzoeken welke mechanismen hieraan ten grondslag liggen. Mogelijke verklaringen zijn een overmatige consumptie van nutriënten als deze voldoende aanwezig zijn of een efficiënte nutriëntencyclus.

2.7 Seizoensvariatie in productie door macrofyten en algen

Het relatieve belang van de regulerende factoren verschilt in tijd en tussen beken, vaak op complexe wijze (o.a. Rosemond 1993). In beken met langere perioden van stabiele afvoer en lage tot gemiddelde stroomsnelheid is er sprake van een seizoenspatroon (Kjeldsen *et al.* 1996). De algenbiomassa op de bodem neemt toe in het voorjaar als de lichtinstraling toeneemt. Vooral draadalgen vereisen een hoge lichtintensiteit voor een snelle groei. De tijd waarin deze snelle groei optreedt, is vaak beperkt tot een korte periode omdat al snel beschaduwning optreedt door oevervegetatie of macrofyten. In beken zonder beschaduwning neemt de biomassa meestal ook af gedurende de zomer doordat hoge lichtintensiteit en daarmee geassocieerde toename van temperatuur een remmend effect op de algenproductie kunnen hebben. Soms ontstaat remming van de groei ook doordat algen bedekt raken met een laag organisch detritus of afstervende algen. Daarbij komt dat afname van hechting van de bovenste laag algen van de mat en vorming van gasbellen in de mat ervoor zorgen dat de algen gemakkelijk losraken bij verdere toename van de biomassa. In sommige beken is een tweede piek in de algenbiomassa waargenomen in de herfst na de afbraak van macrofyten, het vallen van bladeren, of meer geschikte licht- en temperatuurcondities. Er is echter nog weinig bekend over lentebloei van perifyton in tegenstelling tot de bloei van fytoplankton.

Kjeldsen *et al.* (1996) hebben gedurende drie jaar de seizoensontwikkeling van perifyton bestudeerd in een kleine nutriëntenrijke laaglandbeek in Denemarken. Grote verschillen tussen de jaren en substraatafhankelijke verschillen in piek-algenbiomassa werden waargenomen. Dit suggereert dat op verschillend substraat verschillende factoren de algenbiomassa reguleren. Op fijnkorrelig sediment was de algenbiomassa vooral gekoppeld aan lichtbeschikbaarheid, terwijl op stenig substraat de algensamenstelling en piekbiomassa werden beïnvloed door begrazing door macrofauna.

Ook is aangetoond dat in 4e tot 6e orde beken en onbeschaduwde bovenlopen waarin instraling en nutriëntenbeschikbaarheid optimaal zijn, de in situ primaire productie door perifyton en macrofyten de dominante energiebron is in bepaalde seizoenen (o.a. Hill & Gardner 1987). In onderzoek van Angradi (1991) was de macrofytenbiomassa het hoogst in september en oktober (5.2 kg nat gewicht /m²) en het laagst in februari (1.7 kg nat gewicht/m²). De mogelijkheid om uitspraken te doen over het belang van in situ productie in en tussen beken wordt beperkt door de beperkte kennis omtrent het transport van in de beek geproduceerd vast organisch materiaal.

2.8 Nutriëntenrecycling binnen primaire producenten

Als de omgeving meer beperkend wordt, zoals het geval is bij lage diffusiesnelheden van nutriënten en gassen in water, sediment en substraten, nemen morfologische en fysiologische aanpassingen voor retentie en hergebruik van essentiële nutriënten in planten toe. Een voorbeeld is retentie, opslag en hergebruik van anorganisch koolstof

uit respiratie en fotorespiratie in interne gasruimten voor recycling in de fotosynthese. Door deze recycling leidt opname van externe nutriëntenaanvoer direct tot netto productie.

Nutriënten en organisch koolstof, geproduceerd door macrofyten, worden snel opgenomen en verbruikt door micro-organismen die op het oppervlak van de macrofyten leven. Fotosynthetische productie van sessiele (epifytische) algen kan extreem hoog zijn. In wateren met submerse vegetatie is het substraatoppervlak voor epifytische algen groot en resulteert dit in een jaarlijkse productie die hoger is dan de productie door de macrofyten zelf. De snelle groei van de gemeenschap op planten (bestaande uit algen, bacteriën, schimmels, protozoa, vaste detritus en anorganische neerslag) wordt gestimuleerd door recycling van limiterende gassen, vooral zuurstof en koolstofdioxide, en opgeloste nutriënten (Wetzel 1990).

Recente onderzoeken toonden eveneens aan dat het perifyton (algen op de bodem) nutriënten intern hergebruikt. Perifyton neemt niet alleen nutriënten op uit nieuwe aanvoer maar haalt ook een substantieel deel uit interne recycling (o.a. Mulholland *et al.* 1994). Recycling van nutriënten in de algenmat en de grenslaag wordt gereguleerd door diffusieprocessen en zou moeten toenemen als de concentratiegradiënten sterk zijn tussen de algenmat en het water (Riber & Wetzel 1987). Nutriëntenopname door perifyton neemt af door afname van de stroomsnelheid. Dit suggereert dat diffusie de nutriëntenopname kan limiteren (o.a. Lock & John 1979). De rol van recycling in het voldoen aan de nutriëntenvraag wordt beïnvloed door factoren die de diffusie in en door de algenmat beïnvloeden zoals de dikte van de algenmat of de grenslaag en de hydraulische karakteristieken van het systeem (Mulholland *et al.* 1994).

In onderzoek van Steinman *et al.* (1995) is bekeken wat het effect is van biomassa, instraling en herbivorie op de fosforrecycling in algenmatten. De fosforturnover vanuit de algenmat was hoger (dus de interne recycling lager waardoor fosfor sneller weer in het water terechtkomt) bij lage dan bij hoge initiële biomassa. De fosforturnover was eveneens hoger bij de aanwezigheid van slakken in vergelijking tot de afwezigheid van slakken, door fysisch en consumptief verlies. In afwezigheid van slakken, had de initiële biomassa weinig effect op de fosforturnover. Dit werd waarschijnlijk veroorzaakt doordat de biomassa zeer snel toenam. Echter bij de aanwezigheid van slakken werd de groei van het perifyton geremd waardoor de fosfor turnoversnelheid significant lager was dan in gemeenschappen met hogere biomassa. Ondanks het feit dat lagere instraling resulteerde in lagere metabolische snelheid van het perifyton was er geen significant effect op de fosforturnover. Deze resultaten suggereren dat interne recycling een belangrijke bron vormt van nutriënten in perifytongemeenschappen met een hoge biomassa en dat begrazing de nutriëntenturnover in het perifyton stimuleert onafhankelijk van de biomassa.

Perifyton kan een belangrijke rol spelen in nutriëntenretentie, vooral in langzaam stromende beken, omdat het snel biomassa kan opbouwen en grote hoeveelheden nutriënten kan opnemen. De turnover van nutriënten vanuit perifytongemeenschappen kan nutriëntenratio's in de waterkolom veranderen, waardoor competitieve

interacties onder autotrofe organismen in het systeem veranderen (Sterner 1990). Hierdoor veranderen de taxonomische structuur en het ecosysteemfunctioneren.

2.9 Vorming van detritus

Consumptie door grazers is een eerste stap in de transfer van energie naar hogere trofische niveaus. Echter, dit betreft slechts een deel van het geproduceerde organische materiaal. Hoeveel deze bijdrage precies bedraagt, is niet duidelijk. De hoeveelheid begraasde algen in vergelijking met het deel dat niet wordt geconsumeerd en als detritus afbraakprocessen ingaat, is nooit onderzocht onder natuurlijke condities in beken of rivieren. Wel zijn in situ experimenten gedaan met perifyton, bacteriën en slakken. Hieruit bleek dat slechts één derde deel van de productie van het perifyton geconsumeerd werd (Stock & Ward 1989).

Er is nauwelijks onderzoek gedaan naar het effect van grazers op macrofyten in de beek, oevervegetatie en bijbehorende gemeenschappen. Macrofyten kunnen door hun structuur niet goed geconsumeerd worden. Zelfs in studies waarin is aangetoond dat een groot deel van de macrofaunaproductie afhankelijk is van waterlelies wordt nog steeds 80-90 % van het plantaardige materiaal als detritus afgebroken (Wallace & O'Hop 1985).

Waarschijnlijk zijn algengemeenschappen op de bodem van beken het meest onderhevig aan directe consumptie en transfer naar hogere trofische niveaus. Ook hiervan belandt het grootste deel echter in detritusafbraak (ofwel direct, ofwel in de vorm van niet geheel verteerde resten afkomstig van fauna).

Het grootste deel van het organisch materiaal, afkomstig van primaire productie in stromende wateren, komt dus terecht in afbraakprocessen (detritus) en wordt afgebroken door microbiële processen (zie voor deze processen hoofdstuk 1: detritusafbraak).

2.10 Conclusies

Primaire productie verschilt tussen beken, beektrajecten en habitats. Door sommige onderzoekers worden de grenzen van het aquatische systeem niet gelegd bij de begrenzing van de stroomgeul maar wordt de overstromingsvlakte bij het systeem gerekend. Voor Nederland is dit echter niet praktisch, omdat deze grenzen vaak niet duidelijk zijn. Bovendien is het in het kader van modelbouw gemakkelijker om te werken met de stroomgeul zelf, omdat het uiteindelijk gaat om nutriënten in de stroomgeul. Alle nutriënten die vanuit de overstromingsvlakte in de stroomgeul terechtkomen kunnen als input beschouwd worden.

Primaire producenten in beken zijn hogere water- en oeverplanten, mossen en algen. In kleinere beken zijn algenmatten op de bodem (op verschillende substraten) dominant, in grotere beken en rivieren gaat het fytoplankton een rol spelen.

Primaire producenten kunnen worden gelimiteerd door licht, nutriënten, verstoring, zelfregulatie en begrazing. Vaak zijn niet deze factoren op zich van belang maar treden interacties op waardoor limitatie versterkt of afgezwakt wordt. Welke factor limiterend is, is afhankelijk van de beek, het beektraject, het habitat, het seizoen en de soort producent. Wel blijkt het nutriënt fosfor vaker limiterend te zijn dan stikstof. Of dit ook geldt voor de Nederlandse beken is niet bekend.

Indien de productie door nutriënten gelimiteerd is, kan een nutriëntenoverschot in beken snel worden opgenomen. Vooral als er veel fytoplankton aanwezig is kan dit de nutriëntenconcentratie snel doen afnemen. Dit kan van belang zijn bij eutrofiëring of organische belasting.

Bij lage nutriëntenconcentraties in de waterlaag is het van belang dat nutriënten binnen het systeem zo lang mogelijk vastgehouden en hergebruikt worden. Hergebruik van nutriënten kan optreden binnen waterplanten of de algenmat. Dit resulteert in een lagere turnover snelheid van fosfor vanuit de algenmat of de waterplant richting de waterkolom.

Het geproduceerde organische materiaal wordt uiteindelijk als detritus afgebroken en komt via decompositieprocessen weer als nutriënten in het water terecht.

2.11 Factoren voor modellering

Voor modellering zijn de volgende punten van belang:

1. De productiesnelheid: de hoeveelheid geproduceerd organisch materiaal per dag.
Dit kan ook gemeten worden aan de hand van het geproduceerde zuurstof;
2. De nutriëntenopname vanuit het water door producenten;
3. Het hergebruik van nutriënten binnen de primaire producenten;
4. De limiterende factor voor primaire productie.

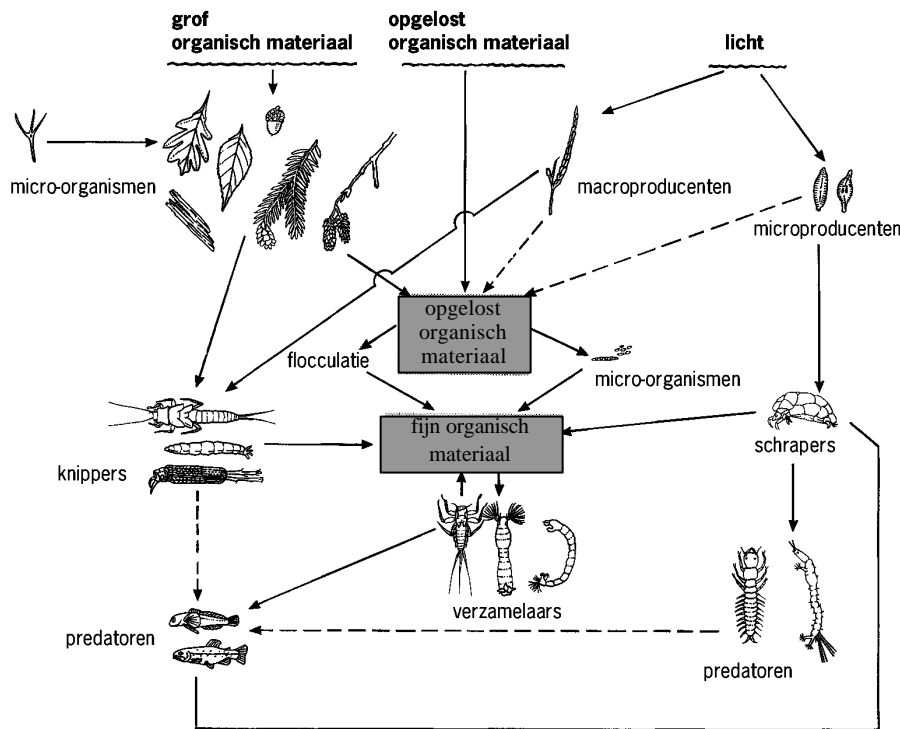
Deze factoren zullen in eerste instantie in verschillende beektypen gemeten moeten worden. Als bekend is welke factoren in de verschillende beektypen de mate van primaire productie en de opname van nutriënten bepalen, kunnen deze aspecten eenvoudig voor andere beken in beeld gebracht worden.

3 Voedselwebben

3.1 Inleiding

Eén van de basisconcepten van de ecologie is dat voeding van en door organismen deze samenbrengt in een netwerk van trofische interacties. Onderzoek naar voedselwebben behelst zowel de structuur als de functie. Structuuronderzoek houdt in het beschrijven van de soorten in een web en de relaties tussen de soorten. De functie betreft de processen die ten grondslag liggen aan het voedselweb. De basis van ieder voedselweb wordt gevormd door soortinteracties. De basale interacties tussen soorten met betrekking tot het voedselweb zijn beschreven in paragraaf 3.2. Dieren in het voedselweb kunnen de nutriëntencyclus beïnvloeden door:

- Directe invloed op prooipopulaties waardoor voedsel van het ene naar het andere trofische niveau wordt doorgegeven;
- Indirecte invloed door regeneratie van nutriënten;
- Indirecte invloed door fysische omzetting van nutriënten en verandering van het fysische habitat (Kitchell *et al.* 1979).



Figuur 3.1 De opname en omzetting van grof, fijn en opgelost organisch materiaal in een beekstelsel.

Er zijn drie belangrijke wegen van energietransport door voedselwebben in stromende wateren (Winterbourn 1986):

- Terrestrisch blad en detritus deels afgebroken door micro-organismen begraasd door macrofauna (knippers);

- Benthische algen begraasd door macrofauna (schrappers);
- Opgelost organisch materiaal opgenomen in biofilms en begraasd door macrofauna (schrappers).

Uit deze drie wegen komt fijn organisch materiaal vrij dat vervolgens door filtreerders opgenomen wordt uit het water. Figuur 3.1 laat deze belangrijkste processen zien.

In paragraaf 3.3 zijn de algemene patronen zoals die bekend zijn voor voedselwebben beschreven. In paragraaf 3.4 worden deze algemene patronen toegepast op voedselwebben in stromende wateren. Zijn ook in beken en rivieren deze patronen te herkennen? Vaak zijn voedselwebben niet volledig onderzocht. Het effect van incompleet onderzoek wordt beschreven in paragraaf 3.5. Ten slotte wordt het effect van verstoring op voedselwebben bediscussieerd in paragraaf 3.6.

3.2 Soortinteracties

3.2.1 Inleiding

De meest bekende relaties tussen soorten in stromende wateren hebben een positief/negatief effect op de betrokken twee soorten, een negatief effect op beide soorten of een positief effect op beide soorten (zie kader). De eerste categorie wordt vertegenwoordigd door herbivorie, consumptie van micro-organismen door detritivoren en predatie. Concurrentie komt ook voor in stromende wateren en veroorzaakt een negatief effect op beide soorten. Dit is geen directe trofische relatie maar concurrentie is wel belangrijk in de dynamiek van voedselwebben door indirecte effecten. Verder zijn er aanwijzingen dat mutualisme (hierbij ondervinden beide soorten voordeel van de interactie) algemeen verspreid voorkomt in zoetwatergemeenschappen.

Relaties tussen soorten (Smith 1986)

++	Beide soorten hebben voordeel van de interactie: mutualisme;
+0	De fitness van de ene soort neemt toe die van de ander blijft neutraal: commensalisme;
-+	De ene soort heeft voordeel van de interactie, de andere soort nadeel: predatie en parasitisme;
0-	De ene soort ondervindt nadeel van de interactie, op de andere soort heeft de interactie geen effect: amensalisme;
--	Beide soorten ondervinden nadeel van de interactie: competitie;
00	Soorten hebben geen invloed op elkaar: neutralisme.

3.2.2 Interacties met een positief/positief effect: mutualisme

De relatie tussen slakken en waterplanten is een voorbeeld van een mutualistische interactie. De planten hebben voordeel, doordat de slakken algen van de bladeren eten zodat de planten meer licht krijgen, de slakken krijgen voedsel, een schuilplaats en toegang tot opgeloste organische stoffen (Thomas 1987). Ook wordt gesuggereerd dat er een dergelijke relatie bestaat tussen slakken en epifytische algen

doordat algen in leven blijven, terwijl ze door slakken worden opgegeten. In de slak hebben de algen de mogelijkheid om minerale stoffen op te nemen. De slakken profiteren op hun beurt van de opgeloste organische stoffen die de algen afgeven in het darmstelsel van de slak (Underwood & Thomas 1990).

3.2.3 Interacties met een positief/negatief effect: herbivorie, detritivorie en predatie

Voor de onderdelen herbivorie en detritivorie wordt verwezen naar de paragraaf herbivorie in het hoofdstuk primaire productie respectievelijk de paragraaf detritivoren in het hoofdstuk detritusafbraak.

Predatoren zijn talrijk in beken en rivieren en omvatten een grote variëteit aan macrofaunasoorten, veel vissoorten, amfibieën zoals salamanderlarven, beekvogels en zoogdieren. Of predatie door vis en macrofauna een effect heeft op de populatiedynamica van hun prooi en op de structuur van gemeenschappen staat ter discussie (Cooper *et al.* 1990). Veel morfologische, fysiologische en gedragskenmerken van de prooidieren lijken gerelateerd te zijn aan verdediging tegen vis- en macrofaunapredatoren. Dit indiceert dat predatie een sterke selectieve kracht is in de evolutie van deze dieren (o.a. Peckarsky & Penton 1988, Soluk 1990).

Schattingen naar de hoeveelheid geconsumeerd voedsel door predatoren zijn meestal hoger dan de geschatte hoeveelheden voor de productie van de prooipopulaties (Allan 1983, Waters 1988). Dit impliceert een directe relatie tussen prooi en predator en een zware exploitatie van prooipopulaties. Veel onderzoekers hebben geprobeerd dit in het veld te testen maar de resultaten waren zelden spectaculair en meestal zelfs insignificant. De oorzaken hiervan kunnen zijn dat predatie beperkt is in stromende wateren of dat de experimenten de effecten niet aan kunnen tonen door ontwerp, schaal of mate van detail. Prooien kunnen pleksgewijs voorkomen, zodat experimenten in veelvoud uitgevoerd moeten worden om effecten aan te tonen. Een andere oorzaak kan zijn dat de prooipopulatie vanuit de omgeving zeer snel weer aangevuld wordt, doordat er via het stromende water een constant transport is. Predatie op de beekfauna kan een kwestie zijn van grote schaal maar niet herkenbaar op een kleine schaal, doordat prooien mobiel zijn en verspreid voorkomen. Over het hele gebied bezien kan het effect groot zijn maar op een klein stukje nauwelijks waarneembaar. In experimenten, bijvoorbeeld die van Lancaster (1991), zijn experimentele goten langs een beek gebruikt. In deze goten blijkt duidelijk het effect van predatie door een steenvlieg op de accumulatie van twee prooisoorten.

Concluderend kunnen predatoren top-down prooipopulaties reguleren. Hierbij moet echter met de volgende punten rekening gehouden worden:

- Fluctuaties in afvoer of andere verstoringen kunnen de macrofaunadichtheden opnieuw instellen en de effecten van predatie teniet doen (Lancaster *et al.* 1990, Lancaster 1990);
- De mate waarop predatie effect heeft kan beperkt worden, doordat bepaalde omstandigheden de prooidieren bevoordelen (Peckarsky *et al.* 1990). Stromings-

- preferenties tussen predator en prooi kunnen bijvoorbeeld verschillen, waardoor de verspreiding op kleine, microhabitatschaal verschilt (Hansen *et al.* 1991). Een heel scala aan omstandigheden, zoals stroomsnelheid, substraatheterogeniteit en temporele variatie zorgt voor verschillende niches (Hildrew & Townsend 1977). De aanwezigheid van schuilplaatsen stabiliseert predator-prooimodellen (Begon *et al.* 1990) en kan dus van belang zijn in voedselwebben. Voor microcrustaceën geldt bijvoorbeeld dat de ostracoden talrijk aanwezig zijn in het dieet van *Sialis fuliginosa* vergeleken met andere groepen. Dit is het resultaat van gebruik van hetzelfde microhabitat (bladpakketten in langzaamstromende delen van de beek) door *Ostracoda* en *Sialis* (Lancaster & Robertson 1995);
- Prooien verschillen in hun kwetsbaarheid door een groot aantal defensieve aanpassingen zoals schelpen en huisjes. De predatiedruk bepaalt hoe, waar en wanneer prooidieren eten en of ze bepaalde aanpassingen hebben. Hierdoor speelt predatie een belangrijke rol in de structuur van zoetwatergemeenschappen (Jeffries en Lawton 1984);
 - Predatoren verschillen in hun effectiviteit, sommige soorten prederen op één bepaalde soort, andere op meerdere soorten (o.a. Schofield *et al.* 1988). Lawton (1989) stelt dat veel predatoren niet afhankelijk zijn van de populatiedynamiek van één bepaalde soort. Ze eten prooi-soorten vaak in verhouding tot hun abundantie. In experimenten van Malmqvist (1993) echter liet de predator *Diura nanseni* een voorkeur zien voor *Nemouridae* en *Simuliidae*. Dit weerlegt de stelling dat predatoren geen voorkeur hebben voor bepaalde prooien in bladpakketten zoals gesuggereerd door Lawton (1989) en Feminella & Stewart (1986).

3.2.4 Interacties met een negatief/negatief effect: Concurrentie

Concurrentie is een factor die stabiliserend werkt in populatie- en voedselwebmodellen (Lawton 1989). In stromende wateren komt concurrentie voor, maar er zijn ook gemeenschappen die gevrijwaard zijn van structurering door concurrentie om tijd, ruimte of voedsel (Toheshi 1986). Concurrentie is wijd verspreid onder sessiele soorten op stenen. Er zijn zowel voorbeelden van concurrentie binnen een soort als tussen soorten om ruimte. Concurrentie is aangetoond onder filteraars, grazers en predatoren. Verschillende kokerjuffers bouwen semi-permanente onderkomens en verdedigen territoria (Edington & Hildrew 1982). Agressief, dominant en competitief gedrag komt voor bij verschillende families. De kokerjuffer *Plectrocnemia conspersa*, die in veel beken voorkomt, is gelimiteerd door concurrentie om ruimte (Lancaster *et al.* 1988). Territoriaal en competitief gedrag is niet beperkt tot kokerjuffers maar ook geconstateerd bij grazende buisjesbewonende *Chironomidae* en *Odonata* (Wiley & Kohler 1984, Johnson 1991). Dergelijke soorten bezetten ruimte en concurreren met andere sessiele of mobiele soorten (Dudley *et al.* 1990). Het samen voorkomen en de relatieve abundantie hangt dan af van verstoringen, waarbij gaten vallen in de bedekking van bepaalde soorten. Deze ruimten kunnen worden opgevuld met minder competitieve dieren, zoals gebeurde door *Hydropsyche* en de meer opportunistische *Simulium* in een onderzoek van Hemphill & Cooper (1983). Hildrew & Townsend (1987) speculeerden dat een dergelijke sessiele, territoriale levensstijl

alleen duurzaam is in beken waarin verstoring is gelimiteerd in hevigheid, bijvoorbeeld daar waar het substraat stabiel is en de fluctuatie in afvoer en waterpeil laag of voorspelbaar is. Sessiele soorten ontbreken in veel beken en zijn alleen daar talrijk waar stabiel substraat voorkomt in combinatie met een continue aanvoer van nieuw voedsel (o.a. Valett & Stanford 1987).

3.3 Voedselwebtheorie

Er blijken algemene patronen te zijn in de structuur van voedselwebben. De belangrijkste vraag is of deze patronen resulteren uit de intrinsieke natuur van de biologische interacties in het web, bijvoorbeeld predatie en competitie, of uit extrinsieke kenmerken uit het milieu. Daarom wordt de functie, bestaande uit de processen die ten grondslag liggen aan soortinteracties, in veel onderzoeken vergeleken met de structuur.

De meest algemeen bekende patronen in voedselwebben zijn (Lawton 1989):

1. Voedselketens zijn kort, ze bevatten meestal 5 soorten of minder;
2. De 'connectance' (de verhouding tussen het werkelijk gerealiseerde aantal relaties tussen soorten en het aantal mogelijke relaties tussen soorten) neemt af naarmate de diversiteit aan soorten in het web toeneemt;
3. De verhoudingen tussen top-, intermediaire en basale soorten zijn constant;
4. Omnivorie is zeldzaam (hier gedefinieerd als het zich voeden met soorten van meer dan 1 niveau in het web);
5. Voedselwebben in stabiele milieus hebben relatief meer omnivorie en een hogere 'connectance' dan die van instabiele milieus;
6. Voedselwebben variëren met de structuur van de omgeving en voedselketens zijn langer in drie- dan in tweedimensionale habitats.

Samengevat blijken sommige van deze patronen te kloppen, sommige artefacten te zijn en verscheidene ervan verklaarbaar door veel verschillende hypothesen.

Er zijn twee hoofdtheorieën waarop voedselwebconcepten zijn gebaseerd. De meeste voedselwebpatronen kunnen worden voorspeld door dynamische modellen gebaseerd op Lotka-Volterra interacties. Bovengrenzen aan soortenrijkdom en 'connectance' worden bepaald door stabiliteit. De voedselwebstructuur is hierbij gerelateerd aan milieu-omstandigheden, omdat complexe webben gevoelig zijn en niet kunnen standhouden in een variabele omgeving.

Het cascademodel daarentegen is een statische hypothese die een andere verklaring geeft (Cohen & Newman 1985). Deze theorie gaat er vanuit dat er een constant aantal van trofische verbindingen per soort bestaat en dat er een hiërarchie is, zodat soorten zich alleen voeden met soorten die onder hen in deze trofische cascade staan. Warren & Lawton (1987) voegen daar het idee aan toe dat de hiërarchie gebaseerd kan zijn op lichaamsgrootte, zodat predatoren zich allen zouden voeden met soorten die kleiner zijn dan ze zelf zijn.

'Connectance' (de verhouding tussen het aantal werkelijk gerealiseerde verbindingen tussen soorten en het aantal theoretisch mogelijke verbindingen tussen soorten) wordt vaak gebruikt in de karakterisering van voedselwebben. Deze parameter is relevant in zowel de statische als de dynamische theorieën (Warren 1990). Dynamische theorieën voorspellen dat 'connectance' afneemt bij toenemende soortenrijkdom, terwijl de statische theorieën aangeven dat het aantal voedselverbindingen per soort constant is. Toch kunnen patronen in 'connectance' verschillen, terwijl dezelfde soorten in een web aanwezig zijn. De laatste theorie vraagt dus om een onafhankelijke verklaring voor dergelijke patronen. Pimm (1982) stelde voor dat soorten beperkt zijn binnen de range van andere soorten waarmee ze zich kunnen voeden door limitaties in gedrag en morfologie (bijvoorbeeld mobiliteit en vorm van de monddelen). Warren (1990) daarentegen suggereerde dat als het totale aantal soorten toeneemt de prooien in toenemende mate opeengehoopt zitten in de niche van de predator en het aantal verbindingen per soort dus ook zal toenemen. Het zou echter ook zo kunnen zijn dat een predator selectief wordt indien het voedselaanbod divers is en daardoor minder verbindingen heeft. Warren liet zien dat het aantal verbindingen feitelijk toeneemt in verhouding tot de soortenrijkdom (S) in het kwadraat en dat in webben met generalisten de fractie van de totale niche die door predatoren wordt geëxploiteerd groter is dan de ruimte die wordt geëxploiteerd in webben met specialisten. Paine (1988) geeft bovendien aan dat patronen van 'connectance' in voedselwebben meestal artefacten zijn, omdat naarmate het aantal soorten toeneemt er meer verbindingen door de onderzoeker niet waargenomen worden. Dat het aantal verbindingen afneemt naarmate soortenrijkdom toeneemt, kan dus een methodisch probleem zijn.

Interacties tussen soorten zijn niet alleen aan- of afwezig, ze variëren ook in sterkte. Als sterke en zwakke verbindingen geïdentificeerd kunnen worden, geeft dit een beter inzicht in functioneren en structuur van voedselwebben (Menge & Sutherland 1987).

3.4 Voedselwebben in stromend water

Maar gelden deze theorieën ook voor voedselwebben in zoete stromende wateren? Maar 21 van de 113 webben die door Briand & Cohen in 1987 zijn opgesteld, zijn van zoete wateren en hiervan zijn er slechts negen van stromende wateren. Er blijken maar weinig studies te zijn uitgevoerd in stromende wateren die voldoende gedetailleerde beschrijvingen leveren van voedselwebben om ze met de algemeen gangbare patronen te vergelijken. De laatste tien jaar is steeds meer onderzoek uitgevoerd naar voedselwebben. Voedselwebben zijn beschreven aan de hand van voedselwebkarakteristieken (zoals de ketenlengte, het aantal soorten, de 'connectance' en de verhouding tussen top, intermediaire en basale soorten) en de theorieën uit paragraaf 3.3 zijn meerdere malen getoetst. De resultaten verschillen echter.

Tabel 3.1 Voedselwebkarakteristieken voor 'Broadstone Stream' (Hildrew *et al* 1985) en gemiddelden uit een compilatie van voedselwebben door Briand (1985). De karakteristieken zijn gebaseerd op trofische soorten (een trofische soort is een groep van taxonomische soorten die dezelfde prooi en predator hebben).

karakteristiek	Broadstone stream	Briand (1985)		
		Beken (n=1)	Rivieren (n=2)	Andere systemen (n=20)
aantal soorten (S)	17	11-19	?	?
minimum connectance (excl. concurrentie interacties) (C_{min})	0.29			
maximum 'connectance' (incl. concurrentie interacties) (C_{max})	0.62			
maximum complexiteit	10.54	9.28	5.86	6.38
maximum ketenlengte	5	4	5	5.25
gemiddelde ketenlengte	3.7	2.29	2.91	2.99
aandeel basale soorten	0.23	0.19	0.26	0.20
aandeel intermediaire soorten	0.59	0.47	0.61	0.57
aandeel top soorten	0.18	0.33	0.13	0.23

3.4.1 Voedselketenlengte

De voedselketenlengte geeft aan hoeveel soorten hiërarchisch met elkaar in verbinding staan. Briand (1985) vond de kortste voedselketens (4 soorten) in beken. Hildrew *et al.* (1985) vonden een maximum van 5 soorten in 'Broadstone stream'.

De verklaring dat voedselketens kort zijn door de lage efficiëntie waarmee energie van het ene naar het andere niveau wordt getransporteerd, staat ter discussie, omdat de voedselketenlengte niet blijkt te variëren langs gradiënten van hele hoge naar hele lage productiviteit (Briand & Cohen 1987).

In onderzoek van Jaarsma *et al* (1998) bleken de voedselketens in twee Nieuw Zeelandse beken kort te zijn, met een gemiddelde van 3 voor 'Healy Creek' en 4/5 soorten voor 'Dempsters Creek': een basale soort (alg of detritus), een ongewervelde consument, een ongewervelde predator en een vis. Er zijn ook vissen die direct van primaire producenten leven, zodat er ook voedselketens van slechts twee soorten zijn. De maximum ketenlengte is 5 voor 'Healy Creek' en 9 voor 'Dempsters Creek'. De grotere lengte van de voedselketen in 'Dempsters Creek' hangt samen met de grotere diversiteit (o.a. Hall & Raffaelli 1993). Langere voedselketens in 'Dempsters Creek' ten opzichte van 'Healy Creek' (Jaarsma *et al* 1998) kunnen deels een consequentie zijn van een bottom-up effect van hogere primaire productie (basale proces is begrazing van algen in tegenstelling tot detritivorie in de laag productieve 'Healy Creek') en deels een resultaat van een top-down effect van vissen. Vissen kunnen zorgen voor afname van graasactiviteit waardoor accumulatie van algen en organisch materiaal op stenen optreedt.

Voedselwebben in stromende wateren lijken vaak kort omdat de link naar predatie door vogels en zoogdieren die veel voorkomen bij stromende wateren vaak wordt genegeerd. Waterspreeuwen en grote gele kwikstaarten bijvoorbeeld, zijn speciaal aangepast aan stromende wateren en leven vrijwel alleen van kleine vissen en macrofauna.

Stromend-water-voedselwebben, die voornamelijk interacties in de stroomgeul representeren, zijn sterk verweven in de terrestrische webben in het stroomgebied. Als het stroomgebied als geheel wordt beschouwd zijn de voedselketens langer.

De voedselketens zullen ook langer worden naar mate meer organismegroepen in het onderzoek betrokken worden en er tot op soort wordt gedetermineerd. Vooral aan de basale kant van het voedselweb worden bepaalde groepen micro-organismen vaak niet meegenomen (paragraaf 3.5).

3.4.2 De verhouding tussen top- intermediaire en basale soorten

Topsoorten hebben geen predatoren, intermediaire soorten hebben prooien en predatoren en basale soorten hebben alleen predatoren. Vaak is de verhouding tussen deze drie groepen van soorten in andere ecosystemen constant gebleken.

Predatoren worden meestal in lage aantallen gevonden, doordat energieverlies optreedt in de voedselketen. Desondanks kunnen ze een grote rol spelen in de structuur en het functioneren van het systeem. Predatoren zijn intermediair of staan aan de top van de voedselketen (Lancaster & Robertson 1995).

Jeffries en Lawton (1985) lieten zien dat er een constante ratio is tussen predatoren en prooien in een grote range van zoete wateren, inclusief sommige stromende wateren. Deze constante ratio geldt voor een variatie aan habitats (Pimm *et al.* 1991).

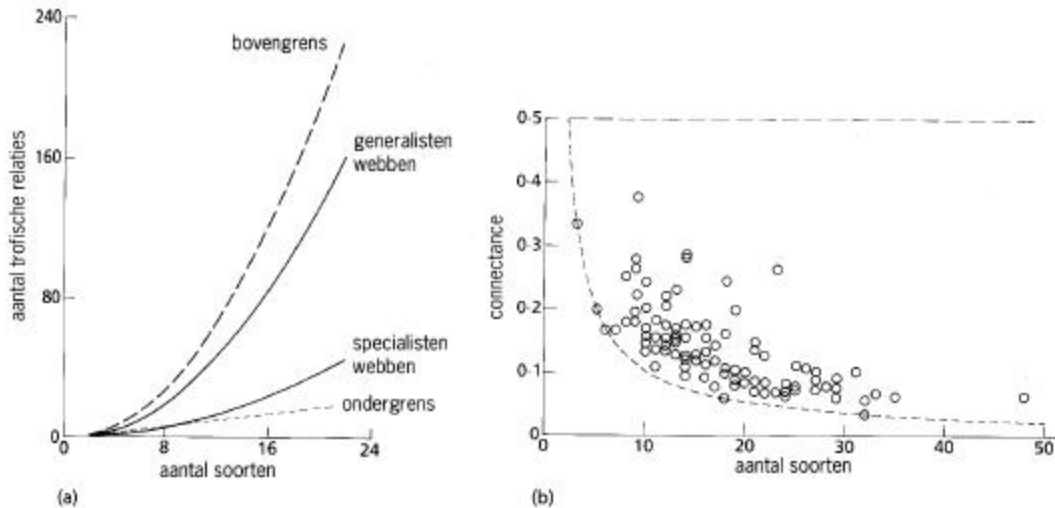
De verhoudingen van basale tot intermediaire en top-soorten in twee Nieuw Zeelandse beken Jaarsma *et al* (1998) benaderen de ratio's die in voorgaande studies (Briand & Cohen 1984) zijn gevonden. Echter, het aandeel basale soorten is hoger dan in andere onderzoeken (tabel 3.1), waarschijnlijk doordat de algen ook tot op soort gedetermineerd zijn. Hierdoor liggen de verhoudingen iets anders. Tussen de twee Nieuw Zeelandse beken bestaan grote verschillen in voedselwebkarakteristieken. 'Dempsters Creek' heeft meer soorten vissen dan 'Healy Creek'. Door de grotere abundantie en rijkheid aan vissen in 'Dempsters Creek' zijn er minder toppredatoren en is er een hogere prooi:predator verhouding. De aanwezigheid van vissen in een voedselketen verschuift veel predatorische macrofaunasoorten naar de intermediaire categorie.

Omdat de methoden van de verschillende onderzoeken sterk verschillen, is het niet goed mogelijk een algemeen geldende uitspraak te doen over de ratio tussen top-, intermediaire en basale soorten.

3.4.3 'Connectance' en complexiteit

De 'connectance' is de verhouding tussen het werkelijk gerealiseerde aantal relaties tussen soorten en het aantal mogelijke relaties tussen soorten. De totale complexiteit wordt berekend door het aantal soorten te vermenigvuldigen met de 'connectance'.

De webben die in beken onderzocht zijn, waren complex (hoge 'connectance' en breed, dat wil zeggen veel soorten per niveau) (tabel 3.1) in vergelijking met die van meren en rivieren. Echter, de gegevens van deze beken waren erg soortenarm, variërend van 11 tot 19 soorten. Dit geldt ook voor de gegevens van 'Broadstone stream' (Hildrew *et al.* 1985). In deze beek bleek de complexiteit hoog te zijn.



Figuur 3.2 (a) Boven en ondergrens (streepjeslijnen) van de relatie tussen het totale aantal trofische verbindingen in een voedselweb en de soortenrijkdom. Voedselwebben met generalisten en specialisten liggen dicht bij deze boven- respectievelijk ondergrens. (b) De 'connectance' neemt af bij toenemende soortenrijkdom in de compilatie van 113 voedselwebben van Briand & Cohen (1987). De gebroken lijnen geven de theoretische boven- en ondergrens aan gebaseerd op de grenzen voor trofische verbindingen zoals figuur a laat zien (naar Warren 1990 en Hildrew 1996).

Figuur 3.2 laat zien dat bij een toenemend aantal soorten het aantal mogelijke relaties toeneemt maar de 'connectance' (het werkelijke aantal relaties) afneemt. Voedselwebben met generalisten hebben veel potentiële relaties, webben met specialisten hebben weinig potentiële relaties.

Jaarsma *et al.* (1998) onderzochten de verschillen in 'connectance' tussen twee beken in Nieuw Zeeland. 'Dempsters Creek' heeft een hogere 'connectance' en een groter aantal relaties per soort dan 'Healy Creek' (Jaarsma *et al.* (1998). Dit indiceert een gemeenschap met meer generalistische consumenten. Een grotere mate van specialisatie kan verwacht worden in een meer productieve omgeving, echter het omgekeerde is hier gevonden. Een alternatieve verklaring is het verschil in 'connectance' te relateren aan temporele of spatiale variatie in de twee beken. Het gebied van 'Healy Creek' wordt vaker en intensiever verstoord door overstromingen en piekafvoeren dan dat van 'Dempsters Creek'. Het aantal relaties per soort zou omgekeerd gerelateerd kunnen zijn met de mate van verstoring (zie ook paragraaf 3.6). Deze hypothese vereist verdere studie. Een andere

mogelijkheid is dat een omgeving die gevarieerder is, consumenten heeft die zich in specifieke (micro)habitats voeden met verschillende prooien. Dit kan leiden tot voedselketens die sterker van elkaar verschillen. Op basis van korrelgrootte-analyse, wat slechts een deel van de heterogeniteit laat zien, bleek Healy Creek inderdaad heterogener te zijn dan Dempsters Creek.

Deze resultaten komen niet overeen met de generalisatie dat de 'connectance' afneemt met een toenemende webgrootte (Pimm 1982), want het grotere web in Dempsters Creek heeft een hogere waarde voor 'connectance'. Meer recent is gesteld dat het aantal relaties per soort lijkt toe te nemen met soortenrijkdom zodat iedere soort zich voedt met 10% van de soorten in het web ongeacht de grootte van het web (Martinez 1992, 1993). Dit gaat echter niet op voor vissen die een uitermate breed dieet hebben. Het zou kunnen dat patronen in ketenlengte en 'connectance' niet alleen afhangen van de soortenrijkdom maar ook van de mate van evenwichtigheid waarmee de individuen over de soorten zijn verspreid. Een meer evenwichtige verdeling vergroot de kans dat een predator op meerdere prooien predeert. Deze hypothese vereist echter nog nadere studie.

3.4.4 Omnivorie

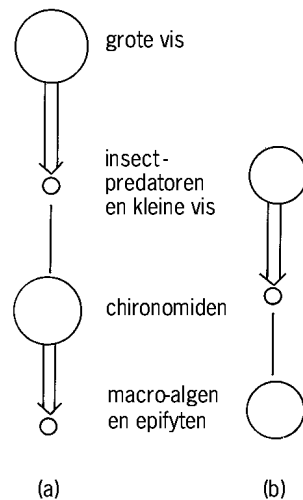
In 'Dempsters Creek' waren 21 van de 59 soorten omnivoor, in 'Healy Creek' waren dat 10 van de 52 soorten (Jaarsma *et al* 1998). Omnivorie is in deze voedselwebben niet zeldzaam zoals Pimm (1982) stelt. Dit is ook in andere recente studies gevonden (o.a. Hall & Raffaelli 1993, Warren 1994).

In 'Broadstone stream' is onderzocht waarmee twee predatoren zich voeden (Lancaster & Robertson 1995). De predatoren bleken omnivoor te zijn, ze leven behalve van microcrustaceën ook van primaire carnivoren. Omnivorie is beschouwd als zeldzaam behalve in insectenwebben en donorgecontroleerde webben (webben waarin voedsel continu aangevoerd wordt, zodat de consument geen invloed heeft op de prooipopulatie) (Lawton 1989), zoals de systemen waarin organisch detritus de primaire energiebron is. Omnivorie kan ook ontstaan, doordat organismen zich in verschillende stadia met verschillende trofische niveaus voeden. Veel soorten leven gedurende hun eerste levensstadia van detritus of algen en schakelen later over op prooidieren. In 'Broadstone stream' gaat deze verklaring niet op; de predatoren groeien maar de soorten die ze eten groeien mee. Ze veranderen hun dieet niet wat betreft soortensamenstelling.

Lussen (situaties waarin soorten elkaar eten) zijn zeldzaam (Pimm 1982). Omdat predatoren over het algemeen prooien eten die kleiner zijn dan zichzelf, zijn lussen beperkt tot situaties waarin verschillende grootte- of leeftijdsklassen van predatoren en prooien samen voorkomen.

3.4.5 Doorwerkende effecten

Veranderingen op een bepaald trofisch niveau kunnen leiden tot effecten op verschillende trofische niveaus binnen een voedselweb. Power (1990) vond bijvoorbeeld dat grote vissen de dichtheid van kleinere predatoren doen afnemen, hierdoor worden herbivore Chironomiden minder gepredeerd waardoor de alg *Cladophora* in een liggende vorm met weinig epifyten voorkomt (figuur 3.3a). Verwijdering van de vis doet kleine predatoren toenemen waardoor chironomiden afnemen en grote rechtopstaande 'bosjes' van *Cladophora* met veel epifyten ontstaan (figuur 3.3b). Deze experimenten ondersteunen het model van Hairston *et al.* (1960) en Fretwell (1977), waarin alternerende trofische niveaus (niveaus met om en om een positief en negatief effect) worden gereguleerd door predatie en competitie.



Figuur 3.3 (a) Voorbeeld van een voedselweb met alternerend een toename en afname in de relatieve abundantie van de betreffende soorten. Het web is gebaseerd op onderzoek in de Eel river (California) (Power 1990). Het tegenhouden van grote vissen door middel van exclusures leidde tot het web in figuur (b). De verhoudingen tussen de verschillende soortgroepen zijn nu omgekeerd.

De biologische oorzaak van het ontstaan van alternerende niveaus ligt in het feit dat herbivoren (in dit geval de chironomiden) niet kwetsbaar zijn voor de toppredator, in dit geval de grote vissen, die zelden de chironomiden eten. Power merkt hierbij wel op dat zulke interacties waarschijnlijk alleen voorkomen in stromende wateren waarin de frequentie van verstoring niet groter is dan de capaciteit van het systeem om zichzelf te herstellen.

Regulatie op alternerende niveaus treedt niet op als de toppredator ook de grazers eet. De kenmerken van een dergelijk voedselweb met een omnivore topsoort hangen af van de verhouding tussen de verschillende interacties (Hildrew 1996). Omnivorie van toppredatoren komt vaker voor in beken en rivieren.

3.5 Volledigheid van voedselwebben

3.5.1 'Sink' en 'source' webben

Het ideale voedselweb is een web waarin de gehele levensgemeenschap en alle relaties tussen de soorten beschreven worden. Omdat dit erg veel inspanning vergt, wordt soms alleen een 'sink' of 'source' web beschreven. Een 'sink' web bevat één of meer consumenten, de voedselbron van de consumenten en daar weer de voedselbron van; dus van consument naar het basale deel van het web. Een 'source' web begint eveneens bij de consument maar beschrijft het deel richting de top. Het beschrijven van een deelweb in plaats van het gehele web beperkt het aantal soorten en relaties. Met name 'source' webben worden veel gebruikt. Het gebruik hiervan heeft echter effect op de voedselwebkenmerken. Het aantal basale soorten wordt sterk onderschat. Ook het aantal relaties wordt sterk onderschat, vooral als de consumenten zich voeden met meer basale soorten. Het gebruik van 'source' webben om de voedselwebstructuur van een levensgemeenschap te bepalen, veroorzaakt een methodologisch probleem (Hawkins *et al.* 1997).

Hawkins *et al.* hebben 4 goed beschreven voedselwebben uiteengegafeld tot 'source' webben en bekeken in hoeverre de voedselwebkarakteristieken veranderden. Uit het onderzoek blijkt dat het aantal soorten dat wordt meegenomen in de beschrijving van het voedselweb van invloed is op de karakteristieken van het voedselweb. Het totaal aantal mogelijke relaties, de 'connectance' en de ratio tussen basale, intermediaire en topsoorten zijn gevoelig voor het aantal soorten. Het patroon voor de laatstgenoemde ratio is inconsistent en weafhankelijk. 'Source' webben zijn dus niet geschikt om deze eigenschappen te bepalen. Het totaal aantal mogelijke relaties neemt toe met het aantal soorten in de vier onderzochte webben. Dit betekent dat bij gebruik van 'source' webben dit aantal sterk onderschat wordt.

3.5.2 Lagere taxonomische groepen

Meiofauna is een voorbeeld van een organismengroep die vaak buiten beschouwing wordt gelaten bij beschrijvingen van levensgemeenschappen en voedselwebben. Lancaster & Robertson (1995) hebben onderzocht in hoeverre het meenemen van microcrustaceën effect heeft op de voedselwebkarakteristieken. Bij de beschrijving van voedselketens worden vaak de hogere niveaus completer gedetermineerd dan de lagere. Kleinere stadia van macrofauna, algen en andere micro-organismen zouden taxonomisch beter in beeld gebracht moeten worden. De trofische status van kleine stadia van macrofaunasoorten kan verschillen met die van latere stadia. De meiofauna zoals de microcrustaceën worden vaak genegeerd of als groep meegenomen (Hildrew 1992).

Doordat in het onderzoek van Lancaster & Robertson op lager taxonomisch niveau gedetermineerd is, zijn 'connectance' en predator:prooi ratio gedaald. De ketenlengte is gelijk gebleven en de relatiedichtheid is licht toegenomen. Het voedselweb zou gedetailleerder moeten worden beschreven maar het is moeilijk te bepalen hoeveel

van de variatie tussen voedselwebben veroorzaakt wordt door natuurlijke heterogeniteit. Ook het aantal benodigde monsters is hiervan afhankelijk. Door de *Microcrustacea* te determineren is het voedselweb voor 'Broadstone stream' uitgebreid. Er zijn 10 soorten gevonden. Alle tien worden ze door de twee predatoren (*Plectrocnemia conspersa* en *Sialis fuliginosa*) gegeten.

3.5.3 Temporele variatie in voedselwebben

Recent hebben Cohen *et al.* (1993) een lijst met aanbevelingen om voedselweb-analyses te standaardiseren opgesteld. Voedselwebben moeten meer gedetailleerd beschreven worden (laag taxonomisch niveau, directe bepaling van relaties tussen soorten etc.). Daarnaast heeft het tijdsaspect altijd weinig aandacht gekregen. Tot nu toe werden altijd 'summary webs' gebruikt. Alhoewel deze webben bruikbaar zijn, worden de temporele en spatiële aspecten van het dynamische systeem over het hoofd gezien. Temporele verschillen worden veroorzaakt door grootte, leeftijds- en ontogenetische verschillen (verandering van voedsel gedurende verschillende levensstadia) verschillen die zich uiten in het dieet van een soort. Deze verschuivingen in dieet zijn al sinds 1924 bekend (Hardy, 1924).

Tavares-Cromar & Williams (1996) hebben tijdspecifieke voedselwebben beschreven voor de macrofaunagemeenschap in een riffle in Duffin Creek, Ontario. Hierbij werd gebruik gemaakt van maaginhoudanalyses. De studie was zo gedetailleerd mogelijk uitgevoerd: determinatie van de voedselwebleden op soortniveau, precieze analyse van de maaginhoud en het in beeld brengen van ontogenetische variatie in de diëten van de dominante leden van de levensgemeenschap.

De voedselwebben waren gebaseerd op detritus, met een groot aandeel van top-basale en intermediaire-basale relaties. Deze relaties varieerden van tijd tot tijd. De 'connectance' varieerde van 0.009 tot 0.109 gedurende de tijd. Dit is consistent met de waarden die verwacht kunnen worden voor een voedselweb dat bestaat uit veel specialisten. De meeste relaties in het web waren zwak. Omnivorie was niet zeldzaam zoals in andere webben gevonden is. Omnivorie kan verklaard worden door ontogenetische variatie. Bij de vergelijking van een samenvattend web met temporele deelwebben blijkt dat het totale aantal relaties per web, het totale aantal soorten, het aantal top- en intermediaire soorten en de relatiedichtheid veel groter waren voor het samenvattend web. Hieruit blijkt het belang van temporele resolutie, webben moeten op verschillende tijdstippen beschreven worden.

Dit wordt niet bevestigd door Lancaster & Robertson (1995). De consumptie van *Microcrustacea* door twee predatoren, *Plectrocnemia conspersa* en *Sialis fuliginosa* is onderzocht. Gedurende dit onderzoek is er er weinig temporele variatie in de soortensamenstelling in de Broadstone beek gevonden. Predatoren en prooien groeiden tegelijkertijd. De predatoren kozen steeds grotere prooien naarmate ze groeiden maar schakelden niet over op andere soorten. De onderzochte soorten waren ook gedurende het gehele jaar aanwezig. Het beeld zou echter anders kunnen zijn als naar meer relaties gekeken wordt.

3.5.4 Analysemethode

Uit het onderzoek van Jaarsma *et al.* (1998) blijkt dat de maximale webben (webben waarin zowel soorten uit veldmonsters als soorten gevonden in magen van andere soorten betrokken werden) veel groter waren dan de minimum webben (waarin alleen soorten uit veldmonsters zijn meegenomen). Vooral veel soorten algen werden wel in de magen maar niet in het veld gevonden. Door de pleksgewijze verspreiding van algen in het veld is het moeilijk alle soorten te vangen. Het kan echter ook zo zijn dat andere algensoorten zijn gevonden in magen van individuen die door drift op de onderzoekslocatie zijn terechtgekomen maar elders de algen hebben genuttigd. Behalve het verschil in webgrootte waren de andere voedselwebkenmerken vrijwel gelijk voor minimum- en maximumwebben.

3.6 Conclusies

Voedselwebben zijn gebaseerd op soortinteracties, zoals predatie, herbivorie etc. Voedingsstoffen verplaatsen zich via het voedselweb in het systeem van producenten richting consumenten. Uiteindelijk komen alle voedingsstoffen vroeg of laat weer in het water terecht. Voedselwebben kunnen gekarakteriseerd worden met behulp van het aantal soorten, het aantal potentiële relaties, het aandeel werkelijk aanwezige relaties in verhouding tot het aantal potentiële relaties ('connectance'), de gemiddelde en maximum ketenlengte en de relatiedichtheid (aantal relaties in verhouding tot het aantal soorten).

Waarschijnlijk is het niet nuttig het gehele voedselweb in beeld te brengen bij modellering van nutriënten in stromende wateren. Er zijn nog maar weinig stromend water voedselwebben onderzocht en ze variëren sterk tussen beken, met het seizoen en afhankelijk van de onderzoeksmethodiek. Het is wellicht beter het voedselweb als black box te beschouwen en alleen te bepalen wat de input en output van nutriënten in en uit het biotische compartiment is en hoe lang de turnovertijd van de nutriënten is vanaf de opname door organismen, totdat deze weer in het water vrijkomen. Het type voedselweb zou wel van invloed kunnen zijn op de snelheid waarmee nutriënten weer in het water terechtkomen. Hier is echter nog zeer weinig over bekend.

3.7 Factoren voor modellering

Relaties in voedselwebben moeten eerst beter in beeld gebracht worden alvorens voedselwebben bruikbaar zijn in bijvoorbeeld het voorspellen van de mate van hergebruik van nutriënten en de tijd gedurende welke een nutriënt zich in het biotische compartiment bevindt.

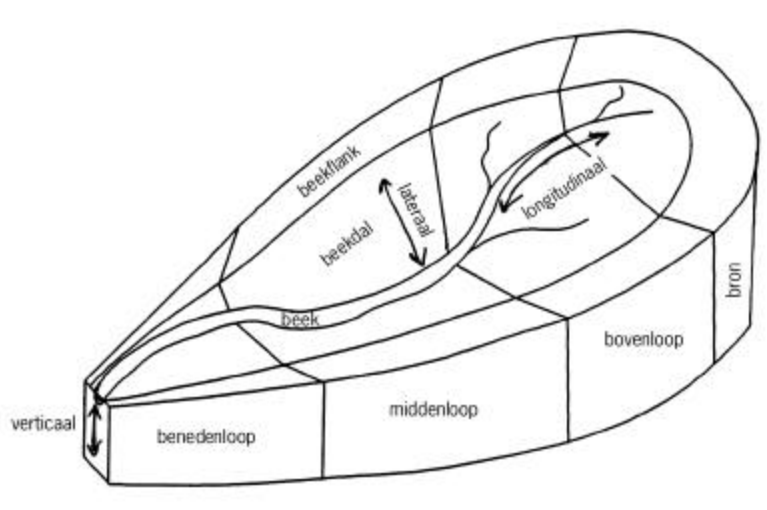
4 Dimensies

4.1 Inleiding

Ward (1989) introduceerde het concept van de vierdimensionale natuur van stromende wateren. Dergelijke ecosystemen bevatten een longitudinale, laterale, verticale en temporele gradiënt. Deze dimensies zijn van groot belang in het transport van nutriënten.

1. De longitudinale component is uitgewerkt in het 'river continuum concept', waarin een rangschikking is gegeven van processen en levensgemeenschappen langs de longitudinale gradiënt van beken en rivieren;
2. De laterale component behelst interacties tussen stroomgeul, oever en overstromingsvlakte. Uitwisseling van nutriënten tussen laterale componenten vindt veelvuldig plaats in beken en rivieren;
3. De verticale component betreft de interacties tussen water en bodem en tussen waterkolom en de atmosfeer. Ook langs de verticale gradiënt vindt transport en uitwisseling van nutriënten in verschillende vormen plaats;
4. De temporele component bevat de veranderingen gedurende de tijd. Dit kan op korte termijn (bijvoorbeeld seizoenspatronen) zijn maar ook op lange termijn (ontwikkeling van een systeem).

De longitudinale (paragraaf 4.2), laterale (paragraaf 4.3) en temporele aspecten (paragraaf 4.4) worden in dit hoofdstuk beschreven. De verticale component is niet opgenomen, omdat hier weinig over bekend is. Figuur 4.1 geeft de bovenstaande componenten weer.



Figuur 4.1 Ligging van een beek in het stroomgebied, met daarin de longitudinale, laterale, en verticale component (naar Verdonschot 1995).

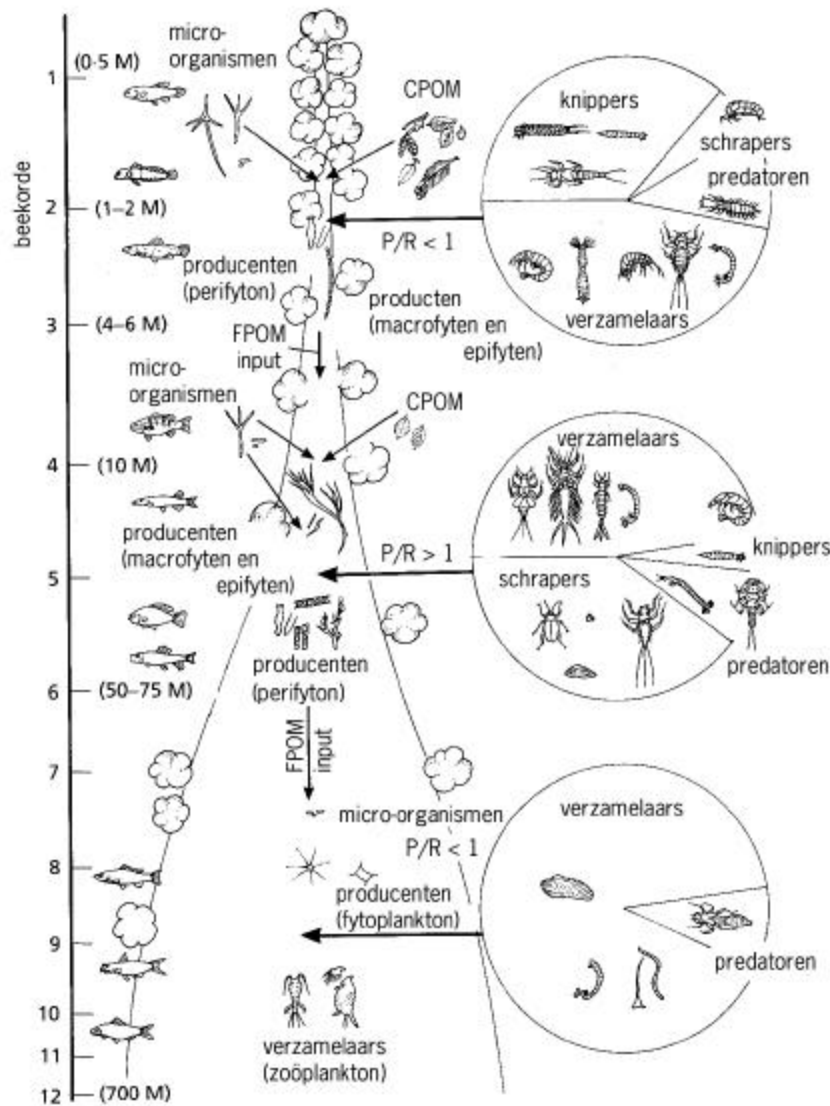
4.2 Longitudinale aspecten

4.2.1 Het 'river continuum concept'

Het 'river continuum concept' (Vannote *et al.* 1980) beschrijft de structuur en functie van levensgemeenschappen in een riviersysteem langs de longitudinale gradiënt. Biologische strategieën en de dynamiek van het riviersysteem zijn afgestemd op de gradiënt van fysische factoren die gevormd wordt door afwatering vanuit het stroomgebied. Dit impliceert dat input, transport en opslag van organisch materiaal, evenals het gebruik ervan door macrofauna van verschillende functionele voedingsgroepen (bijvoorbeeld filtreerders of knippers) voornamelijk gereguleerd wordt door geomorfologische en hydrologische processen.

Belangrijke fysische factoren die een continue gradiënt langs een rivier vormen zijn breedte, diepte, stroomsnelheid, afvoer en temperatuur. Een rivier kan grofweg verdeeld worden in bovenlopen, middenlopen tot riviertjes en grote rivieren. In de bovenlopen zorgen oevervegetatie en vegetatie in het overstromingsgebied ten eerste voor beschaduwing, waardoor de primaire productie in de beek zelf laag is en ten tweede voor aanvoer van grote hoeveelheden organisch materiaal. In de middenlopen tot riviertjes neemt het belang van terrestrisch organisch materiaal af en neemt de autochtone primaire productie (productie in de stroomgeul zelf) toe. Hierdoor neemt de productie:respiratie (P:R) ratio in stroomafwaartse richting toe ($P:R > 1$). Bovendien komt organisch materiaal van bovenstroomse delen in de middenlopen terecht. Grote rivieren ten slotte ontvangen fijn organisch materiaal van bovenstroomse processen. Het effect van oevervegetatie is in het benedenstroomse traject niet meer van belang. De primaire productie kan gelimiteerd worden door diepte en turbiditeit. De P:R-ratio is hier vaak weer kleiner dan 1.

Door deze verschuivingen in aanvoer van organisch materiaal en mogelijkheden voor primaire productie komen verschillende functionele groepen van organismen voor in de verschillende rivier/beektrajecten. Knippers en verzamelaars zijn samen dominant in de bovenstroomse trajecten. Knippers leven van grof organisch materiaal, verzamelaars van het fijne organische materiaal dat door de knippers geleverd wordt. Verzamelaars nemen verder stroomafwaarts toe, doordat het aandeel fijn organisch materiaal groter wordt. Predatoren binnen de macrofauna laten geen tendens zien langs een riviertraject. Visgemeenschappen bevatten in de bovenlopen weinig soorten, die vaak zijn aangepast aan een lage temperatuur. Verder stroomafwaarts worden meer diverse warmwatergemeenschappen gevonden (o.a. Huet 1954). Bovenstrooms leeft de vis vooral van macrofauna, meer benedenstrooms van kleinere vis. In grote rivieren komt ook planktivore vis voor (deze soorten leven van in het water zwevend zoö- en fytoplankton).



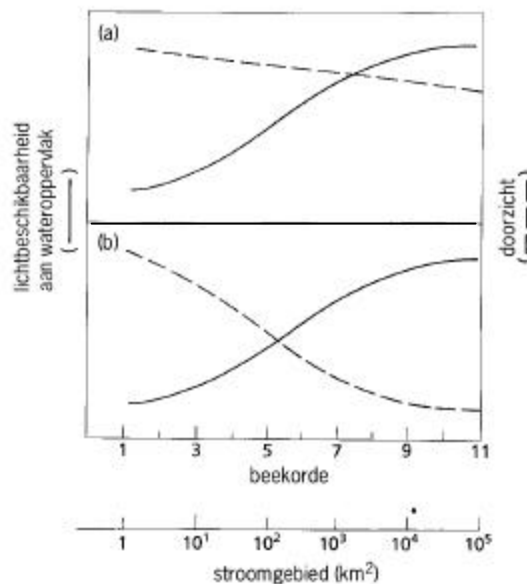
Figuur 4.2 De belangrijkste processen geordend naar beekorde uit het 'river continuum concept' (Vannote et al. 1980).

Figuur 4.2 laat de verschuiving langs de longitudinale gradiënt in stromende wateren zien voor een aantal fysische en biologische factoren. Bovenstroomse delen staan het meeste in contact met het terrestrische milieu en zorgen voor accumulatie, omzetting en transport van materiaal dat van terrestrische afkomst is. De biotische gemeenschap is gericht op het afbreken van grof organisch materiaal. Moeilijk afbreekbaar organisch materiaal wordt getransporteerd naar benedenstroomse delen. Een stromend watersysteem kan vanaf de bron tot de monding worden beschouwd als een gradiënt van condities van een sterk heterotroof systeem naar een seizoens- en in veel gevallen jaarlijks patroon van autotrofie in middenlopen en vervolgens een graduele terugkeer naar heterotrofe processen in benedenstroomse delen (Fisher 1977). Als een gevolg van fysische en biologische processen neemt de grootte van organische deeltjes stroomafwaarts af. De biotische gemeenschap is in benedenlopen afgestemd op het sneller verwerken van kleinere deeltjes.

Hoe algemeen en voorspelbaar de continua zijn in zowel functioneel en structureel opzicht in ruimte en tijd, is nog de vraag (Statzner & Higler 1986, Townsend 1989).

4.2.2 Longitudinale variatie in primaire productie

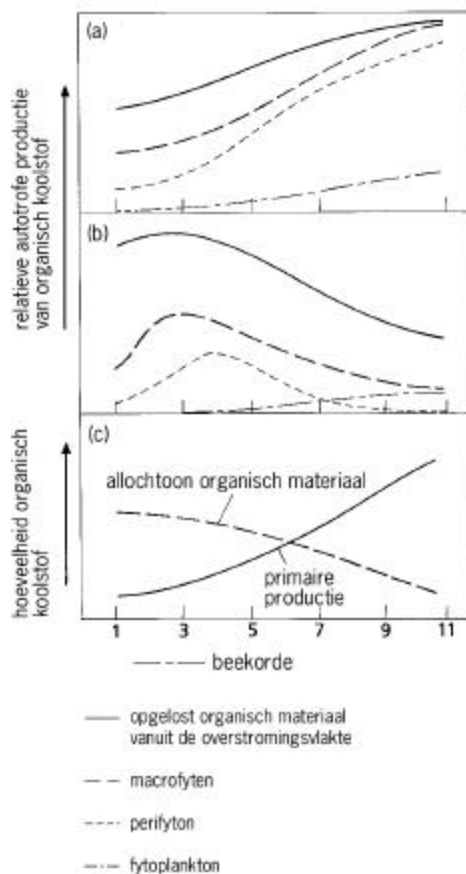
De primaire productie in een beek hangt af van de lichtinval op het wateroppervlak en de mate van doorzicht van het water (o.a. Wetzel 1975, Minshall 1978, Bott 1983). Evenals in stilstaande wateren geldt dat als er voldoende nutriënten aanwezig zijn (afkomstig van water en substraat) om maximale productiesnelheden mogelijk te maken, licht de limiterende factor is. De beschikbaarheid van licht en het doorzicht veranderen longitudinaal (figuur 4.3) Verschillende onderzoeken in Noord-Amerika wijzen op een patroon van toename van autotrofie naarmate de beekorde toeneemt (Minshall *et al.* 1983, Naiman 1983) (figuur 4.4 a en c). Vaak ook zijn echter uitzonderingen op deze regel gevonden. Dit kan voorkomen als gevolg van menselijke beïnvloeding (figuur 4.4 b), zoals kappen van bos langs de beek wat leidt tot verhoogde lichtinval of landbouw in het beekdal wat leidt tot hoge aanvoer van anorganische voedingsstoffen, hoge turbiditeit en reductie van lichtinval. Echter, er zijn ook natuurlijke beken onderzocht waarin deze theorie (een toename van primaire productie met toenemende beekorde) niet blijkt te kloppen.



Figuur 4.3 Patronen in lichtbeschikbaarheid op het wateroppervlak en doorzicht bij toenemende beekorde (a) in een natuurlijke situatie, (b) in een verstoorde situatie (naar Wetzel & Ward 1996).

Een groot deel van de toename van primaire productie wordt toegeschreven aan toename van de bijdrage van perifyton. Naarmate het verval afneemt, vindt minder sedimenttransport plaats. De lichtbeschikbaarheid neemt enigszins toe door de lagere gehalten aan zwevende vaste deeltjes in de waterkolom. Er ontstaan veel ondiepe plaatsen met stabiel sediment waarop zich goed algen kunnen vestigen. Bovendien zijn bij een laag verval de overstromingsvlakte en de waterverzadigde zone langs de beek breed, waardoor zich veel submerse en emerse water- en oeverplanten kunnen

ontwikkelen. Kolonisatie van de oever, de moeras- en overstromingsvlakte door hogere planten resulteert in hoge primaire productie. Productiesnelheden van dergelijke wetlands behoren tot de hoogste van de biosfeer. Detritus afkomstig van deze vegetatie wordt snel gekoloniseerd door producerende bacteriën en decomposerende organismen. De nutriëntencyclus verloopt snel. Decompositie van veel van het vaste organische materiaal vindt plaats vlakbij de plaats van productie. Een groot deel van het geproduceerde organische materiaal wordt in opgeloste vorm getransporteerd naar de beek zelf.



Figuur 4.4 Veranderingen in patronen van primaire productie bij toenemende beekorde. (a) In een natuurlijke situatie en (b) in een verstoorde situatie. (c) De longitudinale gradiënt van de organisch koolstof lading van allochtone versus autochtone herkomst (naar Wetzel & Ward 1996).

Licht is dus een belangrijke regulerende factor voor productie in beeksystemen. De beschikbaarheid van licht voor productie in de beek zelf is afhankelijk van de beschaduwing en de turbiditeit van het water. Echter, door menselijke activiteiten zoals het kappen van beekbegeleitend bos en het bedrijven van landbouw langs beken zijn veel van nature beschaduwde beken open geworden (o.a. Sedell & Frogatt 1984). Kleine beekjes ontvangen van nature weinig licht, voornamelijk tijdens het groeiseizoen, door de dichte begroeiing langs de oevers van de beek. Natuurlijke beken hebben een lage turbiditeit en behouden helder water als de afmetingen naar benedenstrooms toenemen. Nutriëntenconcentraties nemen meestal toe als de grootte van het stroomgebied en de beekorde toenemen, vooral in gebieden waarin

landbouw plaatsvindt. Veel beken zijn echter verstoord; ze hebben een hogere turbiditeit door oppervlakkige afspoeling van nutriëntenrijk water vanuit het omringende landbouwgebied. In verstoorde situaties neemt de primaire productie af bij toenemende beekorde door lichtlimitatie (figuur 4.4b). Vooral de bijdragen van perifyton en submerse vegetatie nemen af bij toenemende grootte en turbiditeit (Wetzel & Ward 1996).

Heldere grote rivieren zijn nog zeer zeldzaam, maar enkele bestaan nog steeds in delen van Zuid-Amerika en Siberië. Over het algemeen neemt de anorganische turbiditeit toe naarmate het drainerende oppervlak en de beekorde toenemen (Slaymaker 1988).

4.2.3 Transport van nutriënten

Wagener *et al.* 1998 hebben het transport van nutriënten onderzocht. De grootte van de deeltjes neemt stroomafwaarts af. Tegelijkertijd neemt de koolstof:stikstof verhouding af door het gebruik van hoogwaardig koolstof (organische verbindingen met relatief veel koolstofatomen) door micro-organismen en door het vrijkomen van stikstof uit complexe verbindingen. Moeilijk afbreekbare stoffen in het materiaal blijven over. Stroomafwaarts wordt het materiaal zachter, dus gemakkelijker eetbaar voor macrofauna. Een klein deel van het koolstof wordt weer naar bovenstroomse delen getransporteerd door migratie van vissen, sommige macrofaunasoorten en stroomopwaartse vlucht van volwassen insecten.

Mulholland & Rosemond (1992) toonden aan dat nutriëntenopname bovenstrooms, een negatief effect kan hebben op de nutriëntenbeschikbaarheid benedenstrooms. In nutriënten-gelimiterde beken kunnen algen en heterotrofe micro-organismen een groot effect hebben op de nutriëntenconcentratie in het beekwater en op de hoeveelheid nutriënten die stroomafwaarts getransporteerd wordt. Dit geldt vooral voor bovenlopen waarin de diepte beperkt is. Als bovenstrooms een groot deel van de nutriënten wordt opgenomen door algen en heterotrofe organismen worden minder nutriënten in opgeloste vorm stroomafwaarts getransporteerd. Dit beïnvloedt de productiviteit en soortensamenstelling van algengemeenschappen benedenstrooms. Er is dus een sterk verband tussen opname van nutriënten bovenstrooms en de gemeenschap benedenstrooms. Successie in beekgemeenschappen kan gezien worden als een longitudinaal proces dat afhangt van bovenstrooms-benedenstroomse relaties zoals nutriëntenretentie en -transport en migratie (Fisher 1983). De sterkte van de longitudinale relaties is omgekeerd evenredig met het belang van aanvoer vanuit de overstromingsvlakte via het grondwater of oppervlakkige afspoeling. Fosfor is vaak limiterend; de afstand die dit nutriënt aflegt, voordat het wordt opgenomen in bovenloopjes is vaak kleiner dan 100 m.

In 'Walker Branch' (een 1^e orde beek) is onderzocht wat het effect is van nutriëntenopname bovenstrooms op algengemeenschappen benedenstrooms (Mulholland & Rosemond 1992). Uit het onderzoek blijkt dat de beschikbaarheid van nutriënten in het water weinig effect heeft op de perifytonbiomassa of –

productiviteit, doordat deze karakteristieken in eerste instantie gereguleerd worden door herbivorie. Wel bleek er effect te zijn op de soortensamenstelling en de nutriëntenrecycling in het benedenstroomse perifyton. Gebrek aan fosfor bleek in eerste instantie het resultaat te zijn van opname door heterotrofe organismen die blad afbreken en ten tweede van opname door perifyton. De opname overstijgt het vrijkomen van fosfor door remineralisatie gedurende de periode van november tot mei (winter). In deze periode heeft de longitudinale fosforgradiënt een sterk effect op de fosforrecycling. Een groot deel van het beschikbare fosfor wordt binnen het perifyton opgeslagen en hergebruikt, zodat instandhouding mogelijk is. (Dit effect is vooral zichtbaar in de toename van de fosfatase-activiteit). Er is ook effect op de soortensamenstelling. Volume en percentage van de blauwalg *Chamaesiphon investiens* namen toe en het percentage van de groenalg *Stigeoclonium* nam longitudinaal af als de nutriëntengehalten ook afnamen. De onderzoekers vermoeden dat toename van de fosforrecycling stroomafwaarts de aanvoer van fosfor naar het perifyton ter plekke doet toenemen. Hierdoor heeft de afname van fosfor in benedenstroomse richting door opname van fosfor bovenstrooms geen negatief effect op de productie benedenstrooms.

4.3 Laterale aspecten

Ondanks het feit dat de laterale ontwikkeling van stromende wateren (de vorming van overstromingsvlakten en wetlands) toeneemt naarmate de beekorde toeneemt, kunnen zowel in smalle beekjes als in relatief grote rivieren deze regio's langs de beek beperkt worden door geomorfologische kenmerken van het stroomgebied of door menselijke beïnvloedingen.

Als het beekdal niet breder is dan twee keer de breedte van de stroomgeul dan wordt een beek 'constrained' genoemd (Sedell *et al.* 1990). In dit geval is het beekdal smal en biedt het weinig mogelijkheden voor de vestiging van moerasvegetatie. In Nederland is dit meestal het geval, doordat beekdalen niet natuurlijk meer zijn. Aanvoer van vast en opgelost organisch materiaal van laterale bronnen is dan relatief laag. Beekdalen die breed zijn, bieden de beek de mogelijkheid zich dynamisch te ontwikkelen en meanders en overstromingsvlakten te vormen (Pinay *et al.* 1990). Afname van eroderende energie en het depositiekarakter leiden tot eilandjes en overstromingsvlakten met massale ontwikkeling van stromend-water- en wetlandvegetatie. De vierde dimensie (tijd) zorgt voor dynamiek gedurende de tijd die zorgt voor laterale uitbreiding van beek/rivierecosystemen (Ward 1989).

De productie in de semi-aquatische zone is hoog door het periodiek onder water staan. Als deze zone altijd droog of altijd nat zou zijn, zou de productie aanzienlijk lager zijn. Ook de hoge habitatdiversiteit in deze zone (wat een hoge biodiversiteit veroorzaakt) draagt bij aan een hoge productie. Primaire en secundaire productie in de overstromingsvlakten is essentieel voor fauna in de stroomgeul. Een belangrijke component in het energietransport tussen de overstromingsvlakten en de beek is het transport van nutriënten vanuit de overstromingsvlakten richting de stroomgeul en andersom. De vruchtbaarheid in de overstromingsvlakten hangt af van de nutriënten-

gehalten in het rivierwater en het sediment dat wordt afgezet in de vlakte tijdens overstroming. Primaire productie vindt plaats zolang de overstromingsvlakte droog is, secundaire productie gedurende overstroming. Tijdens kortdurende overstromingen kunnen veel nutriënten, zowel in organische als anorganische vorm naar de stroomgeul getransporteerd worden.

Maar ook de migratie van soorten is belangrijk. De rivier zelf dient als transportbaan tussen beneden en bovenstroomse overstromingsvlakten waarin soorten een habitat vinden voor voedsel en reproductie. Zowel sommige vis- als macrofaunasoorten kunnen stroomopwaarts migreren en verplaatsen zich tijdens overstromingen eveneens richting de overstromingsvlakten.

Als de overstromingsvlakten niet natuurlijk zijn en er landbouw aanwezig is, is er meestal sprake van oppervlakkige afspoeling van water naar de beek. Dit water is meestal nutriëntenrijk, waardoor de beek geëutrofeerd kan worden. Als er inderdaad sprake is van nutriëntenrijk water dat zijdelings in de beek terecht komt, kan dit de nutriëntengehalten die vanuit bovenstroomse delen stroomafwaarts getransporteerd worden sterk overschaduwen.

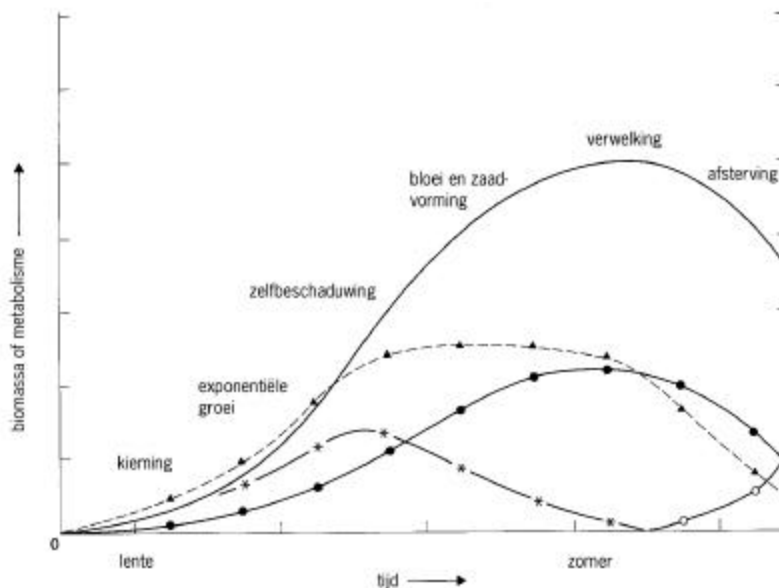
4.4 Temporele aspecten

Doordat stromende wateren dynamisch zijn wat betreft hun fysische structuur treedt er geen successie op. Er is geen ontwikkeling van pioniers- naar climaxstadium. Wel zijn er allerlei patronen in gemeenschappen gekoppeld aan afvoerpatronen of seizoenen.

De belangrijkste organische substraten variëren met het seizoen. In natuurlijke systemen worden zowel levend materiaal als detritus continu omgezet maar er is een seizoensverschuiving in het relatieve belang van autotrofe productie versus detritusafbraak. Detritus is van groot belang als basis voor voedselketens in de herfst en de winter en voorziet in fijn vast materiaal voor consumenten gedurende de overige seizoenen. Autotrofe gemeenschappen vormen de belangrijkste voedselbron in vooral het voorjaar en de zomer (Cummins 1974, Sedell *et al.* 1974, Minshall 1978).

Ook het transport van plantaardig materiaal is seizoensgebonden (Angradi 1991). In kleine smalle beekjes worden planten vaak vlakbij de plek van productie afgebroken. In grotere beken echter, kunnen ze door hun drijvend vermogen over grote afstanden getransporteerd worden, voordat ze vastgehouden en afgebroken worden.

De levenscyclus van de meest voorkomende waterplanten bepaalt het grootste deel van de seizoensvariatie in de hoeveelheid grof waterplantenmateriaal dat stroomafwaarts getransporteerd wordt. Deze seizoensvariatie is van belang voor lokale en stroomafwaartse beschikbaarheid van organisch materiaal. Figuur 4.5 laat een voorbeeld zien van groei en metabolisme van eenjarige planten gedurende een jaar.



Figuur 4.5 Hypothetische groei- en metabolismecurven voor een eenjarige plant: Biomassa (ononderbroken lijn), bruto productie (driehoekjes), netto productie (*), respiratiesnelheid (dichte rondjes) en verlies door afgestorven materiaal (open rondjes) (naar Fox 1996).

Onderzoek naar transport van zeer grof organisch materiaal afkomstig van macrofyten heeft uitgewezen dat in 4^e tot 6^e orde beken met veel macrofyten de samenstelling, de seizoensvariatie en de regulatie van het transport van grof organisch materiaal anders is dan in smallere beken. Zeer grof (>250 µm) organisch materiaal bleek in de grotere beken in deze studie een belangrijke component van het totale transport van organisch materiaal in alle seizoenen te zijn (behalve gedurende stormen). De piek van zeer grof organisch materiaal vond plaats in de winter (nadat in de herfst de waterplantenpopulatie is afgenomen) gevolgd door een piek in grof en fijn organisch materiaal. Transport van grof en fijn organisch materiaal neemt waarschijnlijk toe door afname van de waterplantenvegetatie zodat organisch materiaal niet meer in de vegetatie vastgehouden kan worden. Het jaarlijkse transport van vast organisch materiaal langs het monsterpunt bedroeg 45000 kg asvrij drooggewicht, bestaande uit 21000 kg zeer grof van macrofyten afkomstig materiaal, 8000 grof organisch materiaal en 16000 kg fijn organisch materiaal.

4.5 Conclusies

Dimensies zijn van groot belang bij de beschouwing van nutriëntengehalten in beken. Over de gehele lengte van een beek/rivier veranderen productie- en afbraakprocessen sterk. Parameters die hierbij een belangrijke rol spelen zijn breedte, diepte, beschaduwing en turbiditeit. Deze factoren verschillen van nature tussen boven- en benedenstroomse delen. Ook door menselijke beïnvloeding kunnen deze parameters sterk veranderen. Het kappen van beekbegeleidend bos bijvoorbeeld, kan grote invloed hebben op processen in de beek, doordat het de algenproductie doet toenemen. Longitudinaal vindt transport en daarmee interactie plaats tussen bovenstroomse en benedenstroomse delen. Als er bovenstrooms veel nutriënten vrijkomen, zullen deze stroomafwaarts ook invloed hebben. Anderzijds kunnen nutriëntengehalten stroomafwaarts afnemen door opname.

Er is echter ook een sterkere regeneratie van nutriënten benedenstrooms aangetoond gedurende perioden van lage nutriëntengehalten.

De laterale dimensie is eveneens van groot belang, omdat het bepaalt hoeveel nutriënten er ofwel in organische vorm ofwel in anorganische vorm in de beek terechtkomen. Dit hangt af van de breedte van de overstromingsvlakte en de vegetatie in deze zone. Als er sprake is van landbouw direct langs de beek, zal dit een nutriëntenverrijkend effect hebben op de beek door oppervlakkige afspoeling van nutriëntenrijk water.

De dimensie tijd moet niet vergeten worden. Processen zijn sterk afhankelijk van het seizoen. Vooral de verhouding tussen primaire productie en detritusafbraak varieert met het seizoen. Hierdoor zullen ook de nutriëntengehalten en de vorm waarin nutriënten beschikbaar zijn sterk wisselen met het seizoen. De productie in de stroomgeul zelf is het hoogste in de zomer, de detritusinput en afbraak zijn het hoogste in de herfst en de winter.

4.6 Factoren voor modellering

De dimensies (breedte en diepte van de beek en breedte van de overstromingsvlakte) en de afstand tot de bron van een beek moeten in een model worden opgenomen. De belangrijkste factoren die afhankelijk zijn van de dimensies en het traject zijn:

1. De ratio productie:respiratie;
2. De hoeveelheid fytoplankton en sessiele algen;
3. De turbiditeit;
4. De afname van nutriënten door opname tijdens transport;
5. De impact van laterale input van nutriënten;
6. Het effect van bovenstroomse input van nutriënten op benedenstroomse delen;

Alle genoemde factoren variëren met het seizoen. Deze factoren moeten daarom in alle seizoenen gemeten worden alvorens ze te modelleren. Het seizoen waarin het maximale effect optreedt is van belang voor normering van belang. Dit kan het seizoen zijn met de maximum hoeveelheid nutriënten in het water maar ook het seizoen waarin maximale groei van veel organismen optreedt.

DEEL II: NUTRIËNTENHUISHOUDING

5 Nutriëntencycli en -spiraalen

5.1 Inleiding

Beken en rivieren spelen een rol in de biogeochemische cyclus door het transport van elementen van terrestrische systemen naar de zee (Walling & Webb 1994). Veel van deze elementen zijn essentiële nutriënten en worden gebruikt door organismen in het water. Veel van de ionen die in het water worden gevonden zoals calcium, magnesium, kalium, natrium, silicium en chloride zijn vaak goed vertegenwoordigd en in grotere mate aanwezig dan de biologische vraag in de rivier. Hierdoor worden ze door het water vervoerd zonder sterk van concentratie of vorm te veranderen. Andere elementen echter, zoals koolstof, fosfor en stikstof of verbindingen van deze elementen, zijn vaak limiterend en ondergaan ge- en verbruik door organismen als ze van bovenstrooms naar benedenstrooms worden getransporteerd.

Organismen nemen nutriënten op uit het water maar geven ook nutriënten af aan het water. Deze cyclus zorgt ervoor dat de netto-effecten op de nutriëntengehalten in het water slechts klein zijn. De concentratie van een nutriënt dat niet uitwisselt met de atmosfeer, zoals fosfor, zal over de gehele lengte van de beek door biotische processen uiteindelijk niet veranderen. Het totale transport op lange termijn blijft hetzelfde. Wat wel door biotische processen sterk beïnvloed wordt, is de chemische en fysische vorm waarin de nutriënten voorkomen en de timing van het nutriëntentransport. Deze effecten hebben op hun beurt weer interacties met fysische transportprocessen. Organismen kunnen bijvoorbeeld stroomafwaarts transport stimuleren door vaste gebonden stoffen om te zetten in oplosbare stoffen of door detrituspartikels om te zetten in kleinere deeltjes die gemakkelijker getransporteerd kunnen worden. Koolstof, stikstof en in mindere mate zwavel wisselen uit met de atmosfeer. Voor deze elementen kunnen organismen het uiteindelijke totale transport sterk beïnvloeden, doordat ze nutriënten kunnen vasthouden (reviews Meyer *et al.* 1988, Stream Solute Workshop 1990).

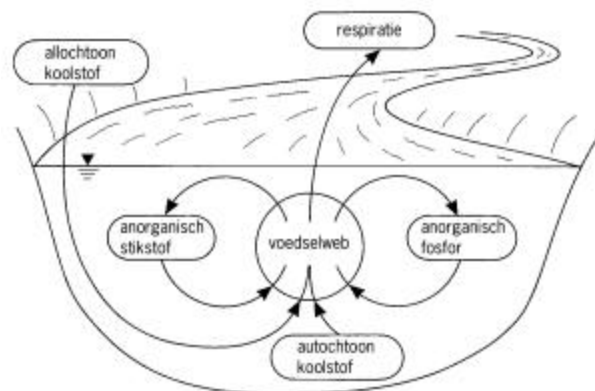
Nutriëntencycli zijn van belang, niet alleen omdat biotische processen de nutriëntenconcentraties en het transport beïnvloeden, maar ook omdat nutriënten de biotische processen beïnvloeden. Nutriëntencycli worden in algemene zin kort beschreven in paragraaf 5.2. In hoofdstuk 6, 7 en 8 worden de cycli verder uitgewerkt.

Nutriëntencycli vinden plaats tegen een achtergrond van continue stroomafwaarts transport, van respectievelijk stikstof, fosfor en koolstof, zodat biotische processen in bovenstroomse trajecten de processen in benedenstroomse trajecten kunnen beïnvloeden. Gedurende de tijd dat een nutriënt een serie van transformaties ondergaat, waarbij een cyclus wordt gevormd als het weer in de oude staat terug is, legt het eveneens een bepaalde afstand stroomafwaarts af. Deze open cyclus die longitudinaal is wordt 'spiraal' genoemd (Webster 1975, Wallace *et al.* 1977). Paragraaf 5.3 beschrijft dit proces. In het licht van deze theorie kan een nutriëntencyclus gezien

worden als een geheel van uitwisselingen en transformaties die kunnen worden gekwantificeerd per oppervlak of volume; stroomafwaarts transport hoort hier niet bij. 'Cycling' (het voltooiën van een cyclus) vindt plaats op ieder willekeurig punt in de beek, onafhankelijk van het feit dat de atomen in de cyclus een altijd veranderende populatie representeren en individuele atomen niet lang genoeg op dezelfde plaats blijven om een volledige cyclus te voltooiën. 'Spiralling' daarentegen, combineert 'cycling' met stroomafwaarts transport.

5.2 Nutriëntencycli

Figuur 5.1 geeft een overzicht van de cycli van de drie belangrijkste nutriënten: fosfor, stikstof en koolstof. Metabolische activiteit (het vastleggen van energie en voeding) in een beek hangt af van de koolstofinput, zowel afkomstig van primaire productie in de beek zelf als van de aanvoer van organisch materiaal vanuit de oeverzone en de overstromingsvlakte. Organisch koolstof verplaatst zich door het voedselweb, totdat het uiteindelijk weer afgebroken wordt tot anorganisch koolstof. Omdat opgelost anorganisch koolstof gemakkelijk uitwisselt met koolstofdioxide in de atmosfeer wordt meestal alleen het organische deel van de koolstofcyclus beschreven. De basis van het koolstofvoedselweb wordt gevormd door zowel primaire producenten (groen- en blauwalgen, waterplanten, mossen), als door micro-organismen die detritus afbreken (bacteriën en schimmels). Beide groepen gebruiken anorganisch fosfor en stikstof uit het beekwater. Als het koolstof verderop in de voedselketen weer wordt omgezet in opgelost anorganisch koolstof worden ook fosfor en stikstof weer omgezet in anorganische vormen, zodat ze weer beschikbaar zijn voor algen, waterplanten en micro-organismen.

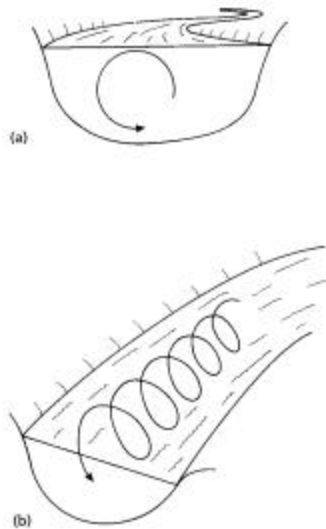


Figuur 5.1 De cycli van stikstof en fosfor zijn gekoppeld aan de koolstofcyclus (naar Newbold 1996).

In veel ecosystemen wordt ook een groot deel van het metabolisme gevoed met hergebruikte nutriënten (Pomeroy 1970). Het totale nutriëntengebruik overschrijdt dan ook de input van nieuwe nutriënten van buiten het systeem. Hoe langer een beek/rivier, des te belangrijker wordt de opname en recycling van nutriënten.

5.3 Nutriëntenspiralen

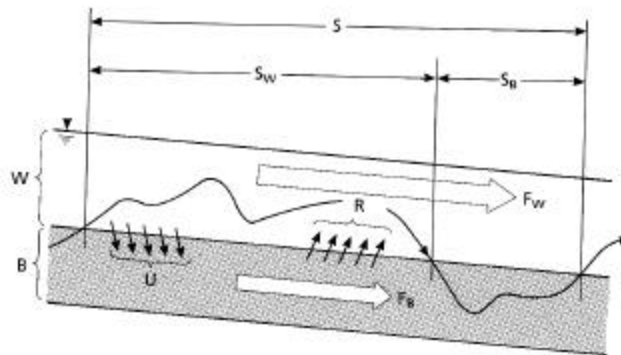
Een nutriëntenatoom wordt telkens opnieuw gebruikt terwijl het zich stroomafwaarts verplaatst (figuur 5.2). Het idee dat nutriënten tijdens het voltooiën van een cyclus longitudinaal transport ondergaan werd voor het eerst geopperd door Webster & Patten (1979).



Figuur 5.2 (a) De nutriëntencyclus beschouwd zonder stroomafwaarts transport. (b) De nutriëntencyclus vormt een spiraal doordat tijdens het voltooiën van een cyclus stroomafwaarts transport plaatsvindt (Newbold 1996)

De cyclus van een nutriënt, zoals fosfor of stikstof kan worden onderverdeeld in:

1. De biologische assimilatie; opname van opgeloste anorganische nutriënten vanuit de waterkolom en omzetting in een organische vorm door organismen;
2. Verplaatsing door het voedselweb via verschillende organismen, wat uiteindelijk kan leiden tot terugkeer in het water in de van de anorganische vorm.



Figuur 5.3 'Spiralling' in een vereenvoudigd rivier ecosysteem bestaande uit twee compartimenten: water (W) en biota (B). De spiraallengte (S) is de som van de opname lengte (S_W) en de turnover lengte (S_B) en kan worden berekend uit de stroomafwaartse nutriëntenfluxen (F_W en F_B) en de uitwisselingsfluxen (U en R) zoals beschreven in de tekst (Newbold 1996).

De spiraallengte (S) is de totale afstand die een nutriëntenatoom aflegt gedurende één cyclus. De spiraallengte (S) bestaat uit twee delen (figuur 5.3):

1. S_w : De gemiddelde afstand die een nutriëntenatoom aflegt vanaf het punt waarop het in het water terechtkomt in opgeloste, biologisch beschikbare vorm tot het punt waarop het opgenomen wordt door biota (ook wel de opnamelengte);
2. S_b : De stroomafwaartse afstand die het nutriënt aflegt binnen één of meer organismen tot het weer vrijkomt in de oorspronkelijke vorm (de turnover-lengte).

De spiraallengte combineert de snelheid waarmee een nutriëntencyclus wordt voltooid met de mate van nutriëntenretentie (opname en vasthouden van nutriënten). De opnamelengte (S_w) representeert de efficiëntie van een ecosysteem in nutriëntenretentie. Beken met een korte opnamelengte worden als efficiënter beschouwd (nutriënten worden snel opgenomen) in het vasthouden van nutriënten dan beken met langere opnamelengte (Elwood *et al.* 1983). Newbold *et al.* (1981) en Mulholland *et al.* (1985) beschouwden de opnamelengte (S_w) dan ook als de belangrijkste maat om het stroomafwaartse transport van nutriënten te beschrijven.

De mate waarin opname en gebruik plaatsvinden, hangt af van de dichtheid van de spiralen (Webster & Patten 1979) ofwel van de stroomafwaartse verplaatsing van de ene cyclus naar de volgende. Als de dichtheid van de spiralen hoog is betekent dit dat nutriënten snel weer worden opgenomen en de cycli zich snel voltooien. In een systeem waarin de retentie van nutriënten hoog is, (dat wil zeggen dat nutriënten snel worden opgenomen en lang in organismen verblijven) is de snelheid van het nutriëntentransport sterk vertraagd ten opzichte van de stroomsnelheid van het water zelf.

5.3.1 Berekening van opnamelengte en turnover lengte

Theoretisch zijn een tal van formules ontwikkeld om de opnamelengte en de turnover lengte te bepalen als gegevens uit het veld beschikbaar zijn. Deze formules zijn in onderstaand kader nader uitgewerkt en verklaard.

Opnamelengte & turnover lengte

Als t_c de gemiddelde tijd is waarin een gemiddeld nutriëntenatoom een cyclus heeft volbracht, terwijl het zich stroomafwaarts verplaatst met een gemiddelde snelheid v_t , is de cyclus volbracht over een stroomafwaartse afstand van

$$S = v_t t_c \quad (1)$$

S is de spiraallengte. De snelheid (v_t) ligt dicht bij die van water (v_w) in grote rivieren maar is veel lager in beken en rivieren waarin de nutriëntenretentie hoog is door structuren, opslag in het sediment en in biota (Elwood *et al.* 1983).

Om de relatie tussen de spiraallengte, de nutriëntflux (de hoeveelheid nutriënten dat een bepaald punt passeert) en de nutriëntenretentie te bepalen, wordt het rivierecosysteem hier verdeeld in twee compartimenten, namelijk water (W) hier bedoeld als het anorganische nutriënt opgelost in het water en biota (B), het nutriënt in organismen.

Stel: het biotische gebruik van nutriënten uit het water is U , uitgedrukt in massa (M) per oppervlakte-eenheid (L^2) per tijdseenheid ($M/L^2/T$) en de stroomafwaartse flux van een opgelost nutriënt is F_w als massa per breedte-eenheid van de rivier, per tijdseenheid ($M/L/T$). Dit laatste kan ook uitgedrukt worden als $F_w = C_w v_w d$, waarin C_w de opgeloste nutriëntenconcentratie is, v_w de stroomsnelheid van het water en d de diepte van de rivier. In iedere afstandseenheid (lengte) van de rivier (L), wordt een deel, k_L (L^{-1}) = U/F_w , van de stroomafwaartse flux opgenomen door biota. Afhankelijk van de mate van nutriëntenregeneratie en de toevoer van externe nutriënten, kan de nutriëntenflux (F_w) afnemen, gelijk blijven of toenemen in stroomafwaartse richting. Gegeven echter dat het deel dat wordt opgenomen U/F_w ($=k_L$) gelijk blijft, verdwijnen de atomen, die ieder willekeurig punt in de rivier passeren (F_w) exponentieel met de afstand (x):

$$F_w = F_{w0} \exp(-k_L x) \quad (2)$$

waarin $F_{w0} = F_w$ op het punt $x=0$ (de plaats waar het nutriënt in de beek terecht komt). De opnameratio k_L kan met deze formule geschat worden door een tracer zoals $^{32}PO_4^{3-}$ in een rivier te brengen en te meten hoe snel en over welke afstand de tracer wordt opgenomen (Newbold *et al.* 1981, Ball & Hooper 1963). De gemiddelde transportafstand of opnamelengte wordt gegeven door $S_w = 1/k_L$, wat kan worden geverifieerd door een integratie van vergelijking 2: $k_L = U/F_w$ dus:

$$S_w = F_w/U \quad (3)$$

Terwijl de nutriëntenatomen met de watersnelheid v_w zich stroomafwaarts verplaatsen, verdwijnen ze exponentieel met de tijd (en de afstand) met de snelheid $k_w = k_L v_w$. Vervangen we k_L daarin, dan kan geschreven worden $S_w = 1/k_L = v_w/k_w$. Een andere mogelijkheid is S_w uit te drukken in de verblijftijd van het nutriënt in het water: $t_w = 1/k_w$, $S_w = v_w T_w$. De voorraad van anorganische nutriënten op basis van oppervlakte-eenheid is $X_w = C_w d$, zodat de opname beschreven kan worden als $U = k_w X_w$.

De turnover lengte, of transportafstand binnen biota (S_b), is analoog aan de opnamelengte. Stel dat de voorraad aan nutriënten in biota X_b (M/L^2) is en dat een fractie k_b wordt geregenereerd per tijdseenheid, gegeven een verblijftijd voor een nutriëntenatoom in biota van $1/k_b$ en een regeneratief flux (de hoeveelheid nutriënten die weer aan het water wordt afgegeven) van R ($M/L^2/T$) = $k_b X_b$. Het biotische compartiment kan worden onderverdeeld in een deel in de waterkolom X_{sus} dat zich stroomafwaarts verplaatst en een deel in het sediment X_{sed} (met snelheid 0). Dit betekent dat de voorraad aan nutriënten in biota is $X_b = X_{sus} + X_{sed}$. De gewogen gemiddelde snelheid waarmee het biotische compartiment zich als geheel stroomafwaarts beweegt, is dan $v_B = (X_{sus}/X_b)v_w$. Daardoor legt een nutriënt gedurende zijn verblijftijd ($1/k_b$) in het biotische compartiment een gemiddelde afstand af van:

$$S_B = v_B/k_B \quad (4)$$

ook wel de turnover lengte genoemd.

De stroomafwaartse flux (per breedte-eenheid) van het biotische compartiment is F_B ($M/L/T$) = $v_w X_{sus} = v_B X_b$. Hieruit en uit de bovenstaande definitie van R blijkt dat de vergelijking (4) gelijk is aan:

$$S_B = F_B/R \quad (5)$$

De totale stroomafwaartse verplaatsing gedurende een cyclus ofwel de spiraallengte is dan:

$$S = S_w + S_B = v_w/k_w + v_B/k_B = F_w/U + F_B/R \quad (6)$$

In het ideale geval waarin de rivier zich in een evenwichtssituatie bevindt en over de hele lengte dezelfde spiraallengte heeft, is de regeneratief flux gelijk aan de opnameflux ($R=U$), zodat:

$$S = F_T/U \quad (7)$$

waarin F_t de totale stroomafwaartse nutriëntenflux is oftewel $F_w + F_B$. Dus de spiraallengte representeert de afstand van de rivier waarover het gebruik gelijk is aan de stroomafwaartse flux van nutriënten of waarover de stroomafwaartse flux een cyclus heeft afgelegd.

Vergelijking (7) kwantificeert het idee dat intensiever nutriëntengebruik leidt tot het voltooiën van een cyclus over een kortere afstand wat resulteert in een dichtere spiraal. De totale tijd voor het afronden van een cyclus is $t_c = 1/k_w + 1/k_b$, terwijl de gemiddelde stroomafwaartse snelheid voor de hele nutriëntenvoorraad gelijk is aan: $v_T = F_T/X_T$, waarin $X_t = X_w + X_b$. Worden deze definities gecombineerd met vergelijking (6) en wordt aangenomen dat de afgifte van nutriënten aan het water gelijk is aan de opname door biota ($R=U$), dan resulteert dit in vergelijking (1). Een dergelijke analyse behelst verschillende ecosysteemcompartimenten. Bij ieder compartiment hoort een turnoversnelheid en een stroomafwaartse snelheid en dus een turnover lengte. De totale spiraallengte kan worden bepaald uit de individuele turnover lengtes door iedere compartimentale turnover lengte te wegen naar het aandeel in de totale opnameflux die het compartiment passeert en deze waarden op te tellen (Newbold *et al.* 1983). Het biotische compartiment met bijbehorende turnover lengte kan worden beschouwd als een samenvoeging van het gehele deel van de cyclus waarin een nutriënt zich niet in opgeloste anorganische vorm bevindt, waardoor deze tijdelijk niet beschikbaar is voor opname door micro-organismen en planten. Voorbeelden zijn nutriënten in dood weefsel en nutriënten in minder beschikbare organische moleculen. Echter, aangezien het biotische compartiment feitelijk bestaat uit verschillende compartimenten met verschillende turnoversnelheden en transportsnelheden, is de vergelijking $S_b = F_b/R$ slechts een benadering, tenzij het ecosysteem zich in steady state bevindt en er geen longitudinale gradiënten zijn in de opgeslagen voorraad.

5.4 Conclusies

Nutriëntencycli en -spiraalen zijn van groot belang in het voorspellen van het effect van toevoeging van nutriënten aan een stromend-water-systeem. Met behulp van de theorieën omtrent nutriëntenspiralen kunnen de regeneratie- en opnamesnelheid van nutriënten in het systeem bepaald worden. De dichtheid van de spiralen geeft aan in welke mate een systeem nutriënten kan vasthouden. Tevens geeft het weer hoe lang nutriënten in biota verblijven en hoe lang ze in het water verblijven voordat ze worden opgenomen.

Om dergelijke gegevens te kunnen berekenen zullen bepaalde maten bekend moeten zijn. Het meten hiervan is echter erg moeilijk. De informatie over nutriëntenspiralen is theoretisch onderbouwd maar slechts eenmaal getoetst in de praktijk (paragraaf 7.8).

5.5 Factoren voor modellering

Dit hoofdstuk beschrijft hoe de spiraallengte (is opnamelengte en turnover lengte) van een nutriënt berekend kan worden. Hiervoor zijn echter gegevens over het

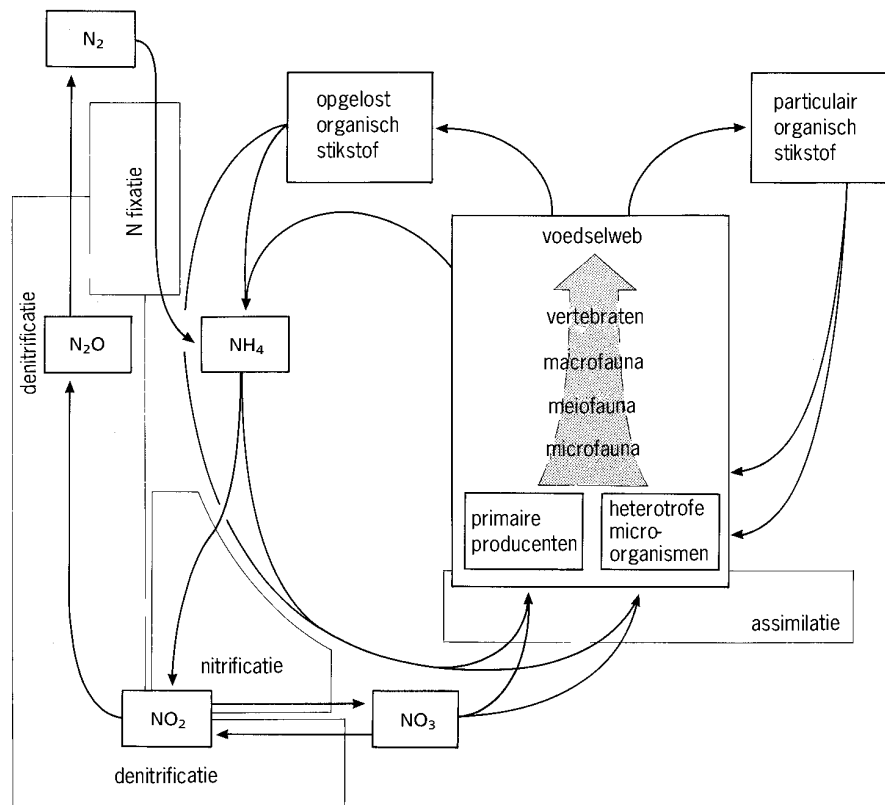
nutriënttransport in de beek nodig. Voor berekening van de spiraallengte zijn nodig (zie vergelijking 7):

1. De hoeveelheid nutriënten die door organismen of het sediment wordt opgenomen;
 2. De totale stroomafwaartse nutriëntenflux (zowel in het water als in organismen).
- De berekende spiraallengte blijft een benadering, omdat de verschillende compartimenten waarin een nutriënt zich in niet opgeloste vorm kan bevinden een verschillende turnovertijd hebben.

6 De stikstofcyclus

6.1 Inleiding

Stikstof is een fundamenteel bestanddeel van eiwitten en zoals dat ook voor fosfor geldt, kan de beschikbaarheid van dit element regelmatig limiterend zijn voor de productie van algen en bacteriën. Figuur 6.1 laat de transportbanen van stikstof in aquatische systemen zien. Niet al deze banen zijn specifiek in rivieren bestudeerd. Anorganische stikstofverbindingen kunnen worden opgenomen door primaire producenten en sommige heterotrofe bacteriën. Deze organismen zetten het stikstof om in organische stikstofvormen die zich vervolgens door het voedselweb verplaatsen. In opgeloste en vaste organische verbindingen komt stikstof weer vrij in het water. De vaste vormen kunnen wederom in het voedselweb worden opgenomen door bacteriën en microfauna. De opgeloste vormen worden omgezet in ammonium. Door nitrificatie kan ammonium worden omgezet in nitraat. Beide anorganische vormen, ammonium en nitraat, kunnen door primaire producenten weer worden opgenomen. Stikstof kan door denitrificatie de beek verlaten doordat gasvormig stikstof wordt gevormd.



Figuur 6.1 Schematisch overzicht van de stikstofcyclus in stromende wateren (Newbold 1996).

De stikstofcyclus in beken en rivieren is complexer dan de fosforcyclus. Dit komt ten eerste doordat processen zoals stikstoffixatie (paragraaf 6.2) en denitrificatie (paragraaf 6.4) uitwisseling met de atmosfeer omvatten, zodat de stikstofcyclus niet gesloten is met betrekking tot het lucht-water raakvlak. Ten tweede zijn nitrificatie (paragraaf 6.3) en denitrificatie onderdeel van biologische oxidatie-reductiereacties die van belang zijn voor de energievoorziening van organismen. Bij deze processen zijn vaak gespecialiseerde organismen betrokken. Bovendien zijn deze processen nauw betrokken bij de omzetting en bouw van koolstofverbindingen. De koppeling met de koolstofstroom is echter anders dan bij het gebruik van stikstof voor de opbouw van eiwitten. Een andere complicerende factor ten opzichte van de fosforcyclus is dat er twee belangrijke anorganische stikstofbronnen zijn, namelijk nitraat en ammonium, terwijl er maar één anorganische fosforbron (orthofosfaat, PO_4^{3-}) is. Behalve door de complexiteit is de kennis van de stikstofcyclus in rivieren beperkt, doordat er minder gemakkelijk met isotopen gewerkt kan worden dan in het onderzoek naar de fosforcyclus.

Meybeck (1982) heeft het wereldwijde gemiddelde voor de opgeloste stikstofconcentraties in niet vervuilde rivieren geschat (tabel 6.1)

Tabel 6.1 Geschatte wereldwijde gemiddelden voor concentraties van stikstofvormen voor niet vervuilde rivieren (Meybeck 1982).

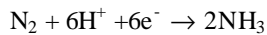
stikstofvorm	concentratie (mg/l)
opgelost organisch stikstof	0.26
nitraat	0.1
ammonium	0.015
nitriet	0.001

In rivieren die beïnvloed worden door landbouwgebied in Noord-Amerika bedragen deze concentraties 1 mg/l voor opgelost organisch stikstof en 0.5-0.7 mg/l voor opgelost anorganisch stikstof (Omernik 1977).

6.2 Stikstoffixatie

Stikstoffixatie is het vastleggen van gasvormig stikstof (N_2) in ammonia. Bacteriën en blauwalgen kunnen N_2 als stikstofbron gebruiken. Dit kunnen zowel aërobe als anaërobe bacteriën zijn (bacteriën die wel respectievelijk geen zuurstof nodig hebben) maar de omzetting vindt meestal plaats onder zuurstofloze omstandigheden. In het fixatieproces wordt stikstof gereduceerd tot ammoniak (NH_3) dat vervolgens door het organisme wordt omgezet in een organische vorm. Stikstoffixatie vereist veel energie en zes elektronen. De energie en elektronen om deze reactie te kunnen voltooien zijn afkomstig van de verbranding van organische verbindingen die tegelijkertijd plaatsvindt. Stikstoffixatie vindt alleen plaats als er weinig ammonium in het systeem aanwezig is. Is er wel voldoende ammonium dan wordt dat door het organisme gebruikt, omdat stikstoffixatie veel energie kost. Ammonium werkt remmend op de productie van het enzym nitrogenase dat voor stikstoffixatie nodig is (Brock & Madigan 1991).

Stikstoffixatie (Brock & Madigan 1991):

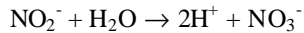
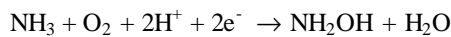


Blauwalgen en micro-organismen in beken en rivieren zijn in staat stikstof te fixeren maar er zijn weinig metingen gedaan. Horne en Carmiggelt (1975) vermeldden stikstoffixatie door de blauwalg *Nostoc* van 42-360 mg N/m²/jaar terwijl Francis *et al.* (1985) de stikstoffixatie in 'pool'-sedimenten schatten op 5.1 g N/m²/jaar. Zelfs deze hogere waarden zijn relatief laag in verhouding tot andere stikstoffluxen.

6.3 Nitrificatie

Nitrificatie is de biologische oxidatie van ammonium via nitriet tot nitraat.

Nitrificatie (Brock & Madigan 1991):



Nitrificatie komt voor in stromende wateren indien zowel ammonium als zuurstof aanwezig zijn. Dit proces is van belang in relatie tot de waterkwaliteit, omdat het potentieel schadelijke toxische niveaus van ammonium door lozing doet afnemen. Nitrificatie kost echter zuurstof waardoor een tekort aan zuurstof kan optreden indien sprake is van veel afbraak van organische afvalstoffen. Behalve ammonium wordt ook organisch stikstof uiteindelijk genitrificeerd, nadat het is omgezet in ammonium.

Nitrificatie kan ook in natuurlijke stromende wateren een belangrijke rol spelen in het laag houden van de ammoniumconcentratie. Triska *et al.* (1990) vonden dat nitrificatie plaatsvindt in het sediment, waardoor het relatief hoge ammoniumgehalte in het instromende grondwater wordt gereduceerd, zodat het gehalte in de beek zelf laag blijft. Nitrificatie lijkt in beken en kleine rivieren vooral in het sediment plaats te vinden (o.a. Cooper 1984), terwijl het in grote rivieren vooral plaatsvindt in suspensie (McCutcheon 1987). Geschatte snelheden van nitrificatie in het sediment in beken variëren van 29 mg/m²/dag (Chatarpaul *et al.* 1980) tot 2.5 g/m²/dag (Cooper 1984).

6.4 Denitrificatie

Denitrificatie, de reductie van nitraat tot nitriet en uiteindelijk N₂, wordt uitgevoerd door bacteriën in twee biologische processen (Brock & Madigan 1991):

1. Assimilatie: hiervan is sprake als een anorganische stof zoals nitraat wordt gereduceerd om het te gebruiken als nutriëntenbron. Het gevormde nitriet wordt dan omgezet in organisch stikstof. Assimilatieve denitrificatie vindt plaats in alle planten, een groot deel van de schimmels en in veel bacteriën;
2. Dissimilatie: hiervan is sprake als de anorganische stof wordt gebruikt in de respiratie, het vrijmaken van energie uit de verbranding van organische stoffen.

Bij respiratie komen elektronen vrij die gebonden moeten worden aan een elektronenacceptor. Normaliter worden de elektronen gebonden aan zuurstof maar in anaërobe (zuurstofloze) omstandigheden worden hiervoor andere stoffen gebruikt (in dit geval nitraat). Het nitraat wordt via nitriet uiteindelijk omgezet in N₂. Dissimilatieve denitrificatie vindt alleen plaats in bacteriën (veel verschillende soorten zijn hiertoe in staat).

Denitrificatie (Schlegel 1985):



Denitrificatie kan een belangrijk aandeel hebben in het verlies van stikstof over de longitudinale gradiënt van beken en rivieren. Verscheidene studies hebben dit gebruikt als verklaring voor stroomafwaartse afname van stikstofconcentraties (o.a. Cooper & Cooke 1984). De meeste schattingen van denitrificatie in beken vallen in de range van 10-200 mg/m²/dag. Deze range is gebaseerd op een groot aantal studies. Bijna al deze metingen zijn echter uitgevoerd in beken met een relatief hoog nitraatgehalte (0.5-10 mg/l). In beken die niet met nitraat zijn verrijkt kunnen snelheden van denitrificatie veel lager liggen (Duff *et al.* 1984b).

Als denitrificatie plaats vindt ten behoeve van de energievoorziening van het organisme (dissimilatie) wordt het proces geremd door de aanwezigheid van zuurstof. Dissimilatieve denitrificatie vindt dus plaats in anaërobe omstandigheden. Dit kan echter heel lokaal het geval zijn, bijvoorbeeld in microzones in het sediment en in biofilms. Zuurstof, geproduceerd door bodemalgen, zou deze vorm van denitrificatie kunnen remmen (Duff *et al.* 1984b), wat resulteert in dagelijkse variaties in denitrificatiesnelheden (Christensen *et al.* 1990). Als denitrificatie plaatsvindt ten behoeve van groei van het organisme en de opbouw van organische stikstofverbindingen wordt het proces geremd door ammonium, dat negatief werkt op de vorming van denitrificatie-enzymen (Brock & Madigan 1991).

Denitrificatie vereist een organische koolstofbron en gaat sneller als er meer koolstof aanwezig is in het water en het sediment (Hill & Sanmugadas 1985, Duff & Triska 1990). Snelheden van denitrificatie van 10-200 mg/m²/dag komen overeen met een respiratie (verbranding van koolstofbronnen met behulp van zuurstof) van 0.03-0.7 g O₂/m²/dag. Zuurstofverbruik in rivieren varieert over het algemeen van 200-10000 mg O₂/m²/dag (Bott *et al.* 1985). Dit betekent dat denitrificatie een belangrijk aandeel levert in dissimilatieve processen in beken waar de nitraatvoorziening hoog is en geschikt habitat en koolstofbronnen beschikbaar zijn.

Denitrificatie kan tegelijkertijd optreden met nitrificatie (Duff *et al.* 1984a, Cooke & White 1987). Nitrificatie treedt vaak op in de bovenste bodemlaag waar ammonium wordt omgezet in nitraat. In dezelfde zone kan ook denitrificatie plaatsvinden (Duff & Triska 1990). Chatarpaul *et al.* (1980) vonden dat Tubificidae (borstelarme wormen) zowel de nitrificatie als de denitrificatie doen toenemen.

Metingen aan denitrificatie worden voornamelijk uitgevoerd met de acetyleen-block-methode (o.a. Yoshinari *et al.* 1976) waarvan het nadeel is dat het interfereert met nitrificatie waardoor de methode een onderschatting kan opleveren van de denitrificatie. Andere methoden zijn het gebruik van een tracer (^{15}N) (o.a. Van Kessel 1977) en directe meting van de stikstofprocessen (Seitzinger 1988).

6.5 Biologische opname

Algen en andere micro-organismen nemen bij voorkeur ammonium op in plaats van nitraat, omdat nitraat eerst gereduceerd moet worden, voordat het gebruikt kan worden in het assimilatieproces (Sprent 1987). Ammonium voorziet waarschijnlijk het grootste deel van de stikstofassimilatie door algen en heterotrofe micro-organismen van stikstof. Veel van dit ammonium komt waarschijnlijk vrij door excretie van consumenten in het water en verplaatst zich snel en over korte afstand om vervolgens weer in de microbiële gemeenschap terecht te komen. Stanley en Hobbie (1981) vonden dat opname van ammonium door rivierplankton drie keer zo hoog was als die van nitraat terwijl de concentratie maar de helft was van de nitraatconcentratie. Dit betekent dat de turnoversnelheid van de ammoniumvoorraad zes keer zo hoog was dan die van nitraat.

De opname van nitraat en ammonium samen was gemiddeld ongeveer $5 \text{ mg/m}^2/\text{uur}$ maar kon een piek bereiken van bijna $70 \text{ mg/m}^2/\text{uur}$ in de zomer bij maximale fytoplanktonconcentratie. Op jaarbasis was het gebruik van opgelost anorganisch stikstof in een 60 kilometer lang studietraject drie keer zo groot dan de bovenstroomse input, wat correspondeert met een opnamelengte van 20 kilometer en een gemiddelde turnovertijd van de opgeloste anorganische stikstof voorraad van ongeveer 10 dagen. In de zomer bij hoge vraag en lage stroomsnelheden werd de turnovertijd 3 tot 10 uur, wat overeenkomt met een opnamelengte van minder dan 1 kilometer. Stanley en Hobbie concludeerden ook dat bacteriën een belangrijke rol hebben gespeeld, als aanvulling op het fytoplankton, door opname van het opgelost anorganisch stikstof en dat ongeveer een derde van het opgelost organisch stikstof dat in het traject kwam, door microbiële assimilatie en regeneratie werd omgezet in opgelost anorganisch stikstof.

Er is weinig bekend over het ammoniumgebruik door organismen die op en in de bodem leven. Verschillende onderzoeken hebben een snelle opname van ammonium door deze organismen aangetoond bij verhoogde gehalten (o.a. Hill & Warwick 1987). Ammonium heeft echter net als fosfor de eigenschap dat het fysisch gemakkelijk geadsorbeerd wordt en dat in cellen van organismen meer opgeslagen kan worden dan voor de groei vereist is (Epopley & Renger 1974, Conway & Harrison 1977). Hierdoor is het moeilijk conclusies te trekken over het gebruik van ammonium onder natuurlijke condities.

Ook wat betreft de opname van nitraat onder natuurlijke condities is het onderzoek van Stanley en Hobbie (1981) het enige dat dit proces heeft bestudeerd. Er zijn echter wel een aantal massa-balansstudies die de afname van nitraatgehalten koppelen

aan netto opname door perifyton en heterotrofe micro-organismen. Fisher *et al.* (1982) bijvoorbeeld, namen een longitudinale afname waar van de nitraatconcentratie in een woestijnbeek gekoppeld aan een snelle groei van het perifyton volgend op eroderende piekafvoeren. De maximum opnamesnelheid was 240 mg/m²/dag. Fisher *et al.* (1982) vermelden dat vergeleken met de netto primaire productie deze berekende opnamesnelheden een C:N-ratio van 4:1 gaven, lager dus dan de Redfield ratio (C:N:P) van 6:6:1 (Redfield *et al.* 1963). Dit suggereert dat een deel van het opgenomen nitraat voor andere doeleinden zoals denitrificatie wordt gebruikt. Experimenteel toegevoegd nitraat werd opgenomen indien de achtergrondconcentratie van opgelost anorganisch stikstof kleiner is dan 150 µg/l (o.a. Webster *et al.* 1991). In andere beken waarin de achtergrondconcentratie >100 µg/l was, werd geen netto opname waargenomen (o.a. Aumen *et al.*, 1990). De relatie tot het aanwezige opgelost anorganisch stikstof is echter niet consistent en vaak wordt het achtergrondgehalte aan ammonium niet meegenomen. Kim *et al.* (1990) analyseerden de opnamekinetiek van toegevoegd nitraat aan kunstbeken, waarin perifyton op plexiglasplaatjes groeide. Ze bepaalden dat de halfverzadigingsconstante voor de opname (K_s) in de range van 50-80 µg/l lag. Ze maakten een opnamemodel gebaseerd op de dynamiek van nitraat, toegevoegd aan de kunstbeken. Hiermee bepaalden ze dat de waarden voor de maximum opname door perifyton in de range van 0.15 tot 0.65 µg N/s/g asvrij drooggewicht lagen.

6.6 Vorming van nitriet

Recente onderzoeken hebben aangetoond dat nitriet voor macrofauna in en op het sediment toxisch kan zijn bij een concentratie vanaf 1.5 mg/l NO₂-N (in sommige gevallen zelfs al bij 0.5 mg/l NO₂-N) (Neumann *et al.* 1994). Macrofauna en vroege stadia van salmonide vissen worden blootgesteld aan het water in de bovenste lagen van het sediment. Voor deze organismen kan de vorming van nitriet door microbiële activiteit in biofilms schadelijk zijn.

De toename van nitraat door overmatige bemesting kan leiden tot een toename van nitriet. Nitriet wordt niet alleen gevormd tijdens nitrificatie maar kan ook gevormd worden gedurende denitrificatie. Als water, verrijkt met nitraat, in aanraking komt met zuurstofarme of zuurstofloze sedimentlagen ofwel vanuit de waterkolom (door diffusie, stromingsdruk of bioturbatie) ofwel vanuit het opwellende grondwater wordt denitrificatie bevorderd (o.a. Triska *et al.* 1993).

Stief & Neumann (1998) hebben bodemprofielen doorspoeld met zuurstofloos water en verrijkt met nitraat om te bepalen tot welke hoogte de nitrietconcentratie kan oplopen in het poriewater (het water dat zich tussen sedimentdeeltjes bevindt). Ten tweede hebben ze de invloed gemeten van de volgende factoren: zuurstofverzadiging, temperatuur, nitraatadditie, stroomsnelheid en de ammoniumconcentratie in het poriewater op de gevormde nitrietconcentratie. Hieruit bleek dat in zuurstofloze sedimentlagen waarin nitraat aanwezig was, nitrietconcentraties van een paar mg/l NO₂-N werden bereikt. Verrijking met ammonium leidde weer tot een afname of zelfs het verdwijnen van het nitriet. Hieruit kan geconcludeerd worden dat

het gebruik van nitraat in dissimilatieprocessen meer dan nitrificatie de accumulatie van nitriet in het poriewater veroorzaakt. Als in het sediment ammonium aanwezig is, voorkomt dit de vorming van nitriet. In tegenstelling tot nitraat dat kan dienen als een elektronenacceptor kan ammonium worden omgezet in organische bestanddelen zonder dat dit het organisme veel energie kost (Schlegel 1985). Waarschijnlijk heeft ammonium ervoor gezorgd dat het eiwitgehalte in de microbiële levensgemeenschap is toegenomen. Een hoger eiwitgehalte ten opzichte van het polysaccharidegehalte (zetmeelgehalte afhankelijk van vastlegging van koolstof) is gecorreleerd met een lager nitrietgehalte (Lazarova *et al.* 1994).

Het zuurstofgehalte heeft eveneens invloed op de vorming van nitriet. Bij een zuurstofconcentratie tussen 0.5 en 1.5 mg/l O₂ is een verhoogde nitrietconcentratie gevonden. Onder 0.5 mg/l O₂ wordt waarschijnlijk N₂ gevormd. Boven 1.5 mg/l O₂ wordt de denitrificatie geblokkeerd (Philipot & Patte 1982).

De temperatuur beïnvloedt denitrificatie, doordat enzymen bij bepaalde temperaturen optimaal werken. Het effect hiervan op nitrietvorming is de som van het effect van temperatuur op alle soorten denitrificeerders (die ieder verschillend op temperatuur reageren).

Herbert & Nedwell (1990) hebben aangetoond dat de stroomsnelheid omgekeerd evenredig is met de nitrietconcentratie. Bij een hoge stroomsnelheid wordt minder nitriet gevormd, waarschijnlijk doordat de opname van nitraat dan minder is.

In de literatuur zijn weinig veldgegevens over nitriet in het bodemwater vermeld. Nitriet wordt vaak in combinatie met nitraat gemeten en als afzonderlijke factor over het hoofd gezien. Het onderzoek van Stief & Neumann is belangrijk, omdat het aantoont dat bij verhoogde nitraatconcentraties (10 keer het natuurlijke achtergrondniveau) nitriet gevormd wordt in het sediment. Nitrietconcentraties van enkele mg/l kunnen verwacht worden in het sediment van beken die door bemeste landbouwgrond lopen of onder invloed staan van effluent.

6.7 Conclusies

Stikstof vormt een belangrijke voedselbron voor alle organismen in beken en rivieren. Stikstof kan aangevoerd worden via de atmosfeer door fixatie van gasvormig N₂, via afspoeling van oppervlaktewater of opwelling van grondwater als ammonium of nitraat. Drie processen zijn van belang: fixatie van gasvormig stikstof, nitrificatie (omzetting van ammonium in nitraat) en denitrificatie (omzetting van nitraat in N₂). Bij verhoogde aanvoer van ammonium door bijvoorbeeld lozingen wordt de nitrificatie verhoogd. Doordat dit proces zuurstof kost, kan zuurstofgebrek optreden. Bij overmatige aanvoer van nitraat, bijvoorbeeld door gebruik van kunstmest kan een toename in denitrificatie optreden. Het gevaar van sterke toename van denitrificatie en nitrificatie is de vorming van het tussenproduct nitriet dat toxisch is voor organismen. Vooral bij een gebrek aan zuurstof blijft de omzetting van nitriet naar nitraat uit.

6.8 Factoren voor modellering

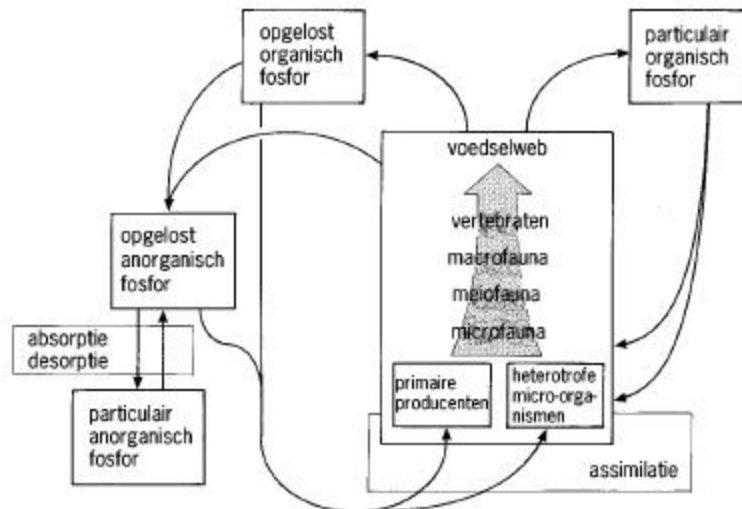
De effecten van verhoogde nutriëntenconcentraties in beken hangen mede af van de stikstofcyclus. Belangrijke processen zoals nitrificatie, denitrificatie en stikstoffixatie spelen hierin een rol. Voor modellering zijn van belang:

1. De hoogte van de input van ammonium en nitraat (als opgeloste vorm of door nitrificatie);
2. De snelheid van denitrificatie en nitrificatie, om te kunnen voorspellen hoe snel stikstofverbindingen worden omgezet en of zuurstofgebrek al dan niet zal optreden;
3. De hoeveelheid stikstof die wordt opgenomen en weer vrijkomt in het systeem;
4. De hoeveelheid stikstof die getransporteerd wordt door het systeem.

7 De fosforcyclus

7.1 Inleiding

Fosfor is als nutriënt essentieel voor het vrijmaken en vastleggen van energie in organismen. Ongeveer 0.1-1% van het organisch materiaal bestaat uit fosfor. Figuur 7.1 laat de belangrijkste aspecten van de fosforcyclus in stromende wateren zien. Opgelost anorganisch fosfor (PO_4^{3-}) kan worden opgenomen door primaire producenten en sommige heterotrofe bacteriën. Deze organismen zetten het fosfor om in een organische vorm. Organisch fosfor verplaatst zich vervolgens door het voedselweb en komt uiteindelijk weer in het water terecht in vaste of opgeloste vorm. Vast organisch fosfor kan weer in het voedselweb worden opgenomen door heterotrofe bacteriën of door microfauna. Het opgeloste organische fosfor wordt in het water afgebroken tot anorganisch fosfor. Een deel hiervan blijft in oplossing en kan weer worden opgenomen door primaire producenten en heterotrofe bacteriën. Een ander deel adsorbeert aan gesuspendeerde of sedimentdeeltjes. Op een ander tijdstip kan dit fosfor weer resorberen en weer beschikbaar komen in de waterkolom.



Figuur 7.1 Schematisch overzicht van de fosforcyclus in stromende wateren (naar Newbold 1996).

Het is moeilijk orthofosfaat (PO_4^{3-}) afzonderlijk te meten. Daarom wordt vaak het SRP-gehalte bepaald (paragraaf 7.2 beschrijft dit). De omzetting van opgelost naar vast fosfor is een belangrijk proces in stromende wateren. Paragraaf 7.3 gaat hier verder op in. In paragraaf 7.4, 7.5 en 7.6 worden respectievelijk de biotische opname, het effect van andere stoffen op de opname van fosfor en de adsorptie van fosfor behandeld. Ten slotte is een paragraaf (7.7) gewijd aan transport en regeneratie van fosfor in het systeem. Dit is vooral van belang in fosforarme wateren.

7.2 'Soluble reactive phosphor' (SRP)

Fosfor in het water is ofwel in opgeloste of in vaste vorm aanwezig. Opgelost fosfor is vaak gebonden aan gesuspendeerde deeltjes. In de opgeloste fractie bestaat het anorganische fosfor uit orthofosfaat (PO_4^{3-}) waarvan de concentratie bepaald kan worden met behulp van de molybdeen-blauw-methode (Strickland & Parsons 1972). Omdat bij deze methode ook gemakkelijk oplosbare vormen van organisch fosfor en fosfor gebonden aan gesuspendeerde deeltjes vrijkomt, wordt het resultaat omschreven als oplosbaar reactief fosfor (soluble reactive phosphor: SRP). Bij de bepaling van het totaal opgelost fosforgehalte vindt voorafgaand aan het molybdeen-blauw-essay destructie van het materiaal plaats met behulp van salpeterzuur en zwavelzuur, zodat al het organische fosfor oplost.

In niet vervuilde rivieren is het SRP-gehalte gemiddeld 0.01 mg/l. De concentratie opgelost fosfor kan toenemen bij toenemende afvoer maar zelden met een factor groter dan 2 tot 4 gedurende piekafvoeren (o.a. Saunders & Lewis 1988). Landbouw kan het opgelost fosforgehalte verhogen tot een range van 0.05-0.1 mg/l (o.a. Omernik 1977, Smart *et al.* 1985, Mason *et al.* 1990) en tot > 0.5 mg/l gedurende perioden waarin smeltende sneeuw in het water terechtkomt (Rekolainen 1989). Effluentlozingen echter, kunnen concentraties doen toenemen tot een range van 1 mg/l (Meybeck 1982).

Vast fosfor bestaat uit fosfor gebonden aan minerale structuren, geadsorbeerd aan oppervlakken (vooral aan klei) en ingekapseld in organisch materiaal. Wereldwijd is het gemiddelde gehalte vast fosfor in rivieren ongeveer 0.5 mg/l (Meybeck 1982). De concentratie van vast fosfor in suspensie varieert sterk met het landgebruik en het erosiekarakter van het stroomgebied (Cosser 1989, Karlsson & Lowgren 1990). De concentratie neemt sterk toe bij piekafvoeren (o.a. Paririe & Kalff 1988).

7.3 Omzetting van opgeloste naar vaste vormen

Verplaatsing van opgelost anorganisch fosfor naar andere compartimenten is onder andere onderzocht in 'Walker Branch', een bovenloopje van een bosbeek in Tennessee (basisafvoer 3-8 l/s). De opnamelengten van een tracer (^{32}P) varieerden van 21 tot 165 m. De opnamelengte was omgekeerd evenredig met de hoeveelheid bladdetritus op de beekbodem (Mulholland *et al.* 1985b). Corresponderende opnamesnelheden van fosfor waren 1.8-22 mg/m²/dag. In de 'Sturgeon River' (Michigan), met een afvoer stroomafwaarts toenemend van 1100 naar 1400 l/s, schatten Ball & Hooper (1963) de opnamelengten op 1100-1700 m. Daaruit bleek na berekening de opname per oppervlak gemiddeld 10 mg/m²/dag te bedragen.

Experimenten in microkosmosen met ^{32}P zijn veelbelovend om fosforopname te onderzoeken maar zijn nog weinig uitgevoerd. Een dergelijk onderzoek met stenen uit Canadese beken en rivieren in microkosmosen liet in het begin een afname van ^{32}P in het water zien. Na verloop van tijd, als regeneratie toeneemt, stopt dit verlies

(Corning *et al.* 1989). Opnamesnelheden van het epilithon (de organismen op de stenen) waren hierbij 0.5-4.3 mg/m²/dag.

Schattingen van fosforopname gebaseerd op een tracer kunnen te hoog zijn als het feitelijke PO₄³⁻-gehalte lager is dan de waarde geschat als SRP. Jordan en Dinsmore (1985) toonden aan dat het beschikbare fosfor (waarschijnlijk PO₄³⁻) 76% van het SRP bedroeg. Ander onderzoek wees uit dat de PO₄³⁻-concentratie in 'Walker Branch' minstens 70% van het SRP uitmaakte (Newbold *et al.* 1983).

Verschillende onderzoeken zijn uitgevoerd naar de opname van stabiel fosfor (³¹P), experimenteel toegevoegd aan kleine beken (o.a. Mulholland *et al.* 1990, D'Angelo *et al.* 1991). In een paar gevallen was de opname zeer laag. Waarschijnlijk waren deze systemen al fosforverzadigd bij het natuurlijke achtergrondgehalte. In de meeste gevallen echter, vond opname van het toegevoegde fosfor plaats met een opnamelengte in de range van 5 tot 200 m. Een opnamelengte gemeten door additie van stabiel fosfor is gelijk aan die gemeten met behulp van ³²P in het geval waarin de opname (U) recht evenredig toeneemt met de fosforflux (F) (U/F blijft dan constant). Mulholland *et al.* (1990) vonden dat een additie van fosfor die de PO₄³⁻ concentratie deed toenemen van 0.0029 mg/l achtergrondniveau tot 0.0074 mg/l, leidde tot een opnamelengte die 55% langer was dan die gemeten door ³³P toe te voegen bij een achtergrondconcentratie van 0.0029 mg/l. Schattingen die met deze methode verricht zijn, geven dus alleen een bovengrens aan van de opnamelengte.

Als fosfor een vaste vorm aanneemt in de waterkolom wordt het ofwel naar het sediment getransporteerd of naar een vorm in suspensie (seston) in de waterkolom. Opname door seston is in kleine beken te verwaarlozen; deze bedraagt 1.3 % van de totale opname (Newbold *et al.* 1983) maar neemt toe met toenemende dimensies (Ball & Hooper 1963, Paul *et al.* 1989) en kan in grote rivieren het grootste deel van de opname bepalen, doordat daar sprake is van echte fytoplanktonpopulaties (Decamps *et al.* 1984). Fosfor opgenomen in het seston kan vervolgens bezinken en in het sediment terechtkomen. Simmons en Cheng (1985) concludeerden dat dit de belangrijkste weg is waarlangs fosfor afkomstig van effluent in een rivier wordt verwijderd.

Fosfor kan op verschillende manieren in vaste vorm worden omgezet of gebonden worden aan deeltjes. Belangrijke processen zijn biologische opname en adsorptie aan deeltjes. De oplosbaarheid van fosfor wordt mede bepaald door aanwezigheid van andere stoffen in het water zoals calcium.

7.4 Biologische opname

Fosfor wordt uit het water opgenomen door algen (inclusief blauwalgen), heterotrofe micro-organismen, water- en oeverplanten en mossen. Opname door planktonische algen heeft weinig aandacht gehad (Cembella *et al.* 1984a en b) en de ontwikkelde theorieën zijn dan ook vooral van toepassing op perifyton. Opname volgt over het algemeen de Michaëlis-Menten kinetiek (zie kader).

Michaelis-Menten kinetiek

Met behulp van de Michaelis-Menten kinetiek kan de opname van een nutriënt berekend worden:

$$U = X_b V_{\max} (C_{ex} / K_s + C_{ex})$$

Waarin U de opname is, X_b de voorraad van het nutriënt in de biota, V_{\max} de maximum opnamesnelheid, C_{ex} de concentratie van het nutriënt in de uitwisselingszone, en K_s de halfverzadigingsconstante (de concentratie van het nutriënt waarbij de opnamesnelheid de helft is van de maximum opnamesnelheid).

Bothwell (1985) vond dat K_s voor epifytische diatomeeën in rivieren varieerde van 0.5 tot 7.2 $\mu\text{g/l}$ of minder voor de meeste fytoplanktonpopulaties. Algen en bacteriën kunnen fosfor veel sneller opnemen dan ze het kunnen gebruiken voor groei, zodat de maximum opnamesnelheid sterk kan variëren, afnemend als fosfor in cellen wordt opgeslagen (Rhee 1974). Dit resulteert in verzadiging met fosfor bij groei in de evenwichtssituatie bij een veel lagere concentratie dan K_s (Droop 1973, Rhee 1974). Opname van fosfor door perifyton wordt daarnaast beïnvloed door transport van fosfor naar en in de biofilm. Er zijn weinig gegevens beschikbaar over het relatieve aandeel van de verschillende ecosysteemcompartimenten in de opname van fosfor uit de waterkolom. In 'Walker Branch', een goed beschaduwde beek, werd 60% opgenomen door grof detritus (>1 mm), 35 % door fijne partikels (<1 mm) en 5% door epilithon (algen op stenen), dat vooral bestond uit diatomeeën (Newbold *et al.* 1983). Het fosforgehalte in bladdetritus neemt toe gedurende decompositie (Kaushik & Hynes 1968, Meyer 1980) en de snelheid van fosforopname correleert met de mate van metabolische activiteit (o.a. Elwood *et al.* 1988). In minder beschaduwde beken en rivieren bevindt het meeste fosfor zich waarschijnlijk in het epilithon (Ball & Hooper 1963, Peterson *et al.* 1985).

De opname van fosfor per gewichtseenheid door waterplanten (*Chara*, *Fontinalis*, *Potamogeton*) bleek veel lager te zijn dan de opname door perifyton (Ball & Hooper 1963). Ook aquatische mossen kunnen een substantiële bijdrage leveren aan de opname van fosfor. Aquatische mossen kunnen hierdoor als opslagplaats dienen voor fosfor. Christmas & Whitton (1998) hebben onderzoek uitgevoerd naar de relatie tussen de fosforconcentratie in het water en de activiteit van een enzym dat door het organisme wordt afgegeven: fosfo-mono-esterase (PME-ase) aan het oppervlak van twee aquatische mossen, *Fontinalis antipyretica* en *Rhynchostegium riparioides*, in relatie tot de waterchemie van de 'Swale-Ouse river' (Noordoost Engeland). De PME-ase activiteit zorgt ervoor dat bij lage concentraties anorganisch fosfor, organisch fosfor gehydrolyseerd kan worden (hierbij wordt organisch fosfor omgezet in anorganisch fosfor). Mossen zijn gedurende 1 jaar maandelijks bemonsterd. De gehalten totaal anorganisch stikstof en opgelost fosfaat namen stroomafwaarts toe. De mossen in de bovenloop bevatten de laagste concentraties fosfor en stikstof, terwijl beide elementen in de mossen stroomafwaarts toenamen. Er was een opmerkelijke verschuiving in N:P ratio, die in massa afnam van 14.9 naar

6.8 voor *F. antipyretica* en van 12.5 naar 5.5 voor *R. riparioides*. De PME-ase activiteit was het grootste in de bovenloop, alhoewel er duidelijke seizoensverschillen waren, met de hoogste activiteit in de late zomer. De activiteit nam stroomafwaarts af. Als de concentratie fosfor in het weefsel lager dan 0.3% was, nam de PME-ase activiteit sterk toe. Dit gold ook bij een N:P ratio van meer dan 9:1. De PME-ase activiteit kan ook worden beïnvloed door de temperatuur, het elektrisch geleidingsvermogen en de zuurgraad. Het meten van de PME-ase activiteit in combinatie met een chemische analyse bleek een goede methode te zijn om de hoeveelheid fosfor in een beek te bepalen. Als de activiteit hoog is, is er sprake van zeer lage concentraties van beschikbaar fosfor.

7.5 Invloed van andere stoffen op de oplosbaarheid van anorganisch fosfor

Diaz *et al.* (1994) hebben onderzoek uitgevoerd naar de oplosbaarheid van anorganisch fosfor in beekwater onder invloed van de pH en de calciumconcentratie. De oplosbaarheid van anorganisch fosfor in aquatische systemen wordt gereguleerd door fysische en chemische karakteristieken van de waterkolom. In het laboratorium is onderzoek uitgevoerd naar de invloed van pH en calcium op de neerslag van anorganisch fosfor en de oplosbaarheidrelaties in de waterkolom (opgelost fosfor kan neerslaan als vaste stof samen met positieve ionen zoals calcium).

In Florida zijn een drainagekanaal in een landbouwgebied en een beek met elkaar vergeleken. In de beek was de initiële calciumconcentratie laag (20 mg Ca/l) en was ook de neerslagsnelheid van fosfor het laagste. De neerslag van anorganisch fosfor nam toe bij calciumconcentraties boven 100 mg/l en bij een pH > 8. Effectieve fosforverwijdering uit beekwater door stimulatie van de vorming van calciumfosfaat vereist dus een hoog calciumgehalte en een hoge pH. Toename van de calciumconcentratie en de pH als een resultaat van fotosynthese en algenactiviteit in beken kan effectief opgelost fosfor uit het systeem verwijderen. Echter, het neergeslagen calciumfosfaatmineraal kan weer in oplossing gaan als de pH weer daalt (dit gebeurt vaak 's nachts). 90% van het neergeslagen calciumfosfaat kwam weer in oplossing bij verlaging van de pH. Een hogere pH (>9) en een langere reactieperiode zijn nodig om een meer stabiel calciumfosfaatmineraal te vormen. Het zou zo kunnen zijn dat ook magnesium in het water hierbij een rol speelt door ervoor te zorgen dat een meer stabiel fosfaatmineraal ontstaat. Dit moet echter nog getest worden.

Opgeloste organische stoffen afkomstig van bijvoorbeeld veendrainage kunnen eveneens de fosforbeschikbaarheid beïnvloeden. Humus waarin aluminium of ijzer voorkomt, kan fosfaationen binden, waardoor fosfaat in de bodem vastgehouden wordt en minder beschikbaar is voor primaire producenten (o.a. Jackson & Schindler 1975). Fosfaat kan uit de bodem resorberen door ultraviolette fotoreductie (o.a. Cotner & Heath 1990). IJzercomplexen kunnen ook vrij ijzer en andere micronutriënten doen afnemen en daarmee wellicht de primaire productie verlagen (Jackson & Hecky 1980). Opgeloste humuscomponenten kunnen ook de neerslag

van fosfaat met andere stoffen zoals calciumcarbonaat beïnvloeden (Devol *et al.* 1984). Humuscomponenten kunnen inwerken op de enzymactiviteit van organismen. Als de anorganische nutriëntenbeschikbaarheid relatief hoog is, is dit effect van humuscomponenten minimaal. Vooral bij lage beschikbaarheid van anorganische nutriënten moeten organische nutriënten worden vrijgemaakt met extracellulaire enzymen (enzymen die buiten het organisme hun werk doen) waarvan de activiteit negatief beïnvloed wordt door humuscomponenten (Wetzel & Ward 1992).

7.6 Adsorptie

Adsorptie- en desorptieprocessen spelen een grote rol in de fosforcyclus. Adsorptie en desorptie van fosfor aan organische en anorganische oppervlakken zijn continue fysische processen. Dit betekent dat sommige delen van de fosforcyclus geheel abiotisch zijn. Er is weinig bekend over het aandeel van deze processen in de fosforcyclus. Een paar studies (Gregory 1978, Elwood *et al.* 1981a, Paul *et al.* 1989) wezen uit dat opname door epilithon en vast organisch materiaal klein of verwaarloosbaar is. In deze studies was echter de fosforconcentratie laag en waren er weinig anorganische fijne partikels aanwezig. De meeste onderzoeken naar fosforadsorptie in rivieren hebben zich gericht op de rol van het sediment in de bufferende werking op de concentratie opgelost fosfor. Adsorptie van fosfor aan natuurlijke riviersedimenten en deeltjes in suspensie correspondeert met een Langmuir isotherm (o.a. Furumai *et al.* 1989) (zie kader).

De Langmuir isotherm

$$X = bk_C / (1 + k_C) \quad (1)$$

In deze vergelijking is X de hoeveelheid geadsorbeerd fosfor per massa sediment, C de opgeloste fosforconcentratie, b het adsorptie maximum in eenheden X, en k de adsorptie energie in eenheden 1/C. Bij fosforconcentraties onder 0.1-1.0 mg/l zijn deze isothermen vrijwel lineair (i.e. $k_C \ll 1$). Voor fijne partikels (<0.1 mm) die bijna alle adsorptiecapaciteit voor hun rekening nemen, varieert de helling (bk) van de isothermen tussen 0.1 en 1.0 µg P/g sediment per µg P/l water.

Sedimentpartikels worden vaak gekarakteriseerd in termen van hun evenwichts-fosforconcentratie (EPC) waarbij fosfor niet geadsorbeerd noch gedesorbeerd wordt (White & Beckett 1964, Klotz 1988). De EPC reflecteert de hoeveelheid geadsorbeerd fosfor (X) en in termen van de Langmuir isotherm representeert C dan de verzadigingswaarde.

Sediment dat een rivier binnenkomt kan zowel fosfor afgeven aan het water als fosfor adsorberen vanuit het water, afhankelijk van het feit of de initiële EPC groter of kleiner is dan de fosforconcentratie in het water (Viner 1988, Kunishi *et al.* 1972). De EPC van beeksedimenten ligt vaak vlakbij de concentratie van fosfor in het water (o.a. Meyer 1990). Dit impliceert een snelle evenwichtssituatie. Dit evenwicht wordt vaak geïnterpreteerd als bewijs dat het sediment een bufferende rol speelt in concentraties in het water van de beek. Dergelijke buffering echter, impliceert een netto opname of

afgifte van fosfor door het sediment die onder stabiele condities zal verdwijnen als de sediment-EPC zich aanpast aan de concentratie in het water. Het is dus voorbarig om te concluderen dat de sediment-EPC de concentratie van fosfor in het water controleert (in plaats van andersom) zonder additionele informatie over de oorspronkelijke concentratie in het water, de feitelijke hoeveelheid sediment in de stroomgeul of beide.

Over het algemeen heeft het sediment waarschijnlijk meer invloed op de fosforconcentratie als er een veel fijne anorganische partikels zijn (in de orde van honderden kg/m²) of als er een grote discrepantie is tussen de EPC van het sediment dat de rivier binnenkomt en de concentratie van het fosfor dat de rivier binnenkomt. Deze condities zouden de verlengde perioden van hoge netto fosforverwijdering stroomafwaarts van vervuilende bronnen kunnen verklaren. In beken en rivieren met weinig fijn anorganisch sediment en lage opgeloste fosfor input echter, is de rol van adsorptie in controle van de fosforconcentratie minimaal en wordt deze wellicht overschaduwed door de invloed van biologische processen. Mulholland *et al.* (1990) namen een verschuiving waar van opname gedomineerd door biota naar opname gedomineerd door adsorptieprocessen bij 5 µg/l, een concentratie waarbij de biologische opnamecapaciteit waarschijnlijk verzadigd was.

7.7 Regeneratie en transport

Uit experimenten waarin de afname van de concentratie van een tracer (³²P) in beken is vergeleken met de afname van de concentratie stabiel fosfor, is gebleken dat de regeneratie van fosfor ongeveer gelijk is aan de bruto opname (Ball & Hooper 1963, Newbold *et al.* 1983, Mulholland *et al.* 1985b). Ander bewijs voor regeneratie komt van directe observatie van ³²P in beekwater gedurende enkele weken volgend op een ³²P additie (Elwood & Nelson 1972) en van ³²P-ophoping in detritus en perifyton geplaatst in een beek na de toediening van ³²P (Ball & Hooper 1963, Elwood & Nelson 1972). Onderzoeken met ³²P hebben aangetoond dat fosfor, opgenomen of geadsorbeerd aan epilithon en detritus, terugkeert in het water met een turnovertijd van een week of minder, terwijl de turnovertijd in fijn sediment tien keer hoger is (Ball & Hooper 1963, Elwood & Nelson 1972, Newbold *et al.* 1983).

Regeneratie van fosfor via de biotische component kan plaatsvinden via:

- Uitscheiding van fosfor (als opgelost anorganisch of opgelost organisch fosfor) door levende algen en bacteriën;
- Afgifte van fosfor door sterfte en afbraak van cellen;
- Opname en afgifte en vervolgens sterfte van consumenten.

Ofschoon de eerste twee routes in sommige gevallen van groot belang kunnen zijn (Barsdate *et al.* 1974, Lean & Nalewajko 1976, DePinto 1979) is er groeiende consensus vanuit marien en estuarien onderzoek dat consumenten, vooral *Protozoa* en andere microscopische dieren de belangrijkste route representeren.

Een deel van het fosfor dat afgegeven wordt door organismen kan in de vorm zijn van opgelost organisch fosfor. Veel hiervan wordt direct na vrijkomen gehydrolyseerd (omgezet van organische in anorganische stof) tot opgelost anorganisch fosfor door

activiteit van een enzym (alkaline fosfatase) of onder invloed van ultraviolette straling (Francko 1986). Alkaline fosfatase is een stof die verschillende organische fosforverbindingen kan afbreken. Deze stof is gevonden in het sediment van sommige beken (Saylor *et al.* 1979, Klotz 1985). Echter, het grootste deel van het opgelost organisch fosfor dat is gevonden in natuurlijke wateren wordt niet gehydrolyseerd door alkaline fosfatase (o.a. Hino 1989). Mulholland *et al.* (1988) vonden dat ongeveer 12 % van ^{32}P , vrijgekomen uit de afbraak van detritus, organisch was en bestond uit grote moleculen. Deze organische fractie bleek veel minder beschikbaar te zijn voor gebruik dan PO_4^{3-} ; slechts 10% werd gebruikt binnen 24 uur incubatietijd. Organisch fosfor met een hoog moleculair gewicht wordt in veel wateren gevonden (o.a. White *et al.* 1981). Het is biologisch beschikbaar maar in mindere mate dan PO_4^{3-} (Pearl & Downes 1978, Petters 1981). Het blijft onduidelijk of gebruik van opgelost organisch fosfor direct kan plaatsvinden (Smith *et al.* 1985) door enzymatische activiteit op celoppervlakken (Ammerman & Azam 1985), of dat het eerst wordt gehydrolyseerd in het water. Ongeacht het ecologische belang speelt dit zeker een rol in de interpretatie van processen die een rol spelen in de opname en regeneratie van ^{32}P . De potentiële rol van opgelost organisch fosfor in de fosforcyclus is speciaal van belang voor rivieren, omdat deze vorm van fosfor gemakkelijk te transporteren is en niet beschikbaar is voor snelle opname en dus sterk bijdraagt aan de spiraallengte.

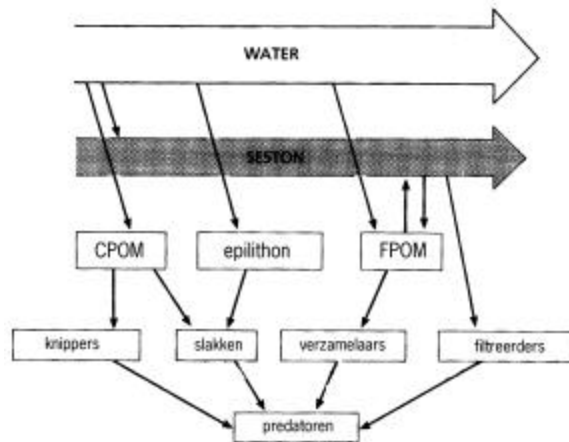
Een groot aantal massa-balansonderzoeken heeft stroomafwaartse opname van fosfor aangetoond bij lozingen en diffuse bronnen van fosfor (o.a. Harms *et al.* 1978, Hill 1982). In deze onderzoeken nam de opgeloste anorganische fosforconcentratie longitudinaal af van pieken die soms meer dan 1 mg/l waren (Harms *et al.* 1978). De netto opnamesnelheid lag hierbij in de range van 10 tot 100 mg/m²/dag. Deze snelheden zijn geschat, omdat in weinig onderzoeken de netto opname direct is gemeten. Fosfor hoopt zich waarschijnlijk op in het sediment door fysische adsorptie gedurende perioden van basisafvoer en wordt dan stroomafwaarts getransporteerd in vaste vorm gedurende piekafvoeren (o.a. Harms *et al.* 1978, Verhoff *et al.* 1979).

7.8 De fosforspiraal in een bosbeek

Slechts in één onderzoek is daadwerkelijk de 'fosfor spiralling' gekwantificeerd, namelijk in het onderzoek in de 'Walker Branch', Tennessee (Newbold *et al.* 1983). Hierbij is gebruik gemaakt van een 'multicompartmentaal' model (figuur 7.2). Met behulp van het model zijn per compartiment drie parameters beschreven: de verblijftijd in het compartiment, de fractie van de cyclus en de fosforflux die het compartiment passeert en de stroomafwaartse transportsnelheid in het compartiment.

De totale spiraallengte was 190 m, bestaande uit 165 m transport door het water en 25 m in vaste compartimenten (grof en fijn organisch materiaal en epilithon). Fosfor dat opgenomen werd door consumenten had een stroomafwaarts gerichte transportafstand van 2 m, maar omdat slechts 2.8% van de flux door dit compartiment passeerde is de totale bijdrage aan de spiraallengte maar 0.06 m. Alhoewel opgelost fosfor het grootste deel van de spiraallengte bepaalde, was de

turnovertijd van 75 minuten voor deze vorm slechts een fractie van de totale turnovertijd (18 dagen voor de gehele cyclus) (tabel 7.1).



Figuur 7.2 Ecosysteem compartimenten en stromen die zijn opgenomen in het 'phosphor spiralling model'. De fosforfluxen zijn aangegeven met pijlen in het diagram. Ieder compartiment geeft ook fosfor af aan het water maar dit is niet in het diagram weergegeven (Newbold 1983).

Tabel 7.1 Berekeningen van de verschillende indices per compartiment om uiteindelijk te komen tot de totale spiraallengte (t_i is de turnover lengte in compartiment i , v_i de stroomsnelheid in het compartiment i , s_i de spiraallengte in het compartiment i , b_i de kans dat fosfor in het betreffende compartiment terechtkomt en S de spiraallengte s_i vermenigvuldigd met de kans b_i . De totalen zijn gewogen gemiddelden (Newbold 1983).

compartiment	t_i (dagen)	v_i (m/dag)	s_i (m)	b_i	S_i (m)
water	0.052	3200	165	1	165
particulair materiaal:					
CPOM	6.9	0.06	0.4	0.6	0.24
FPOM (snel)	6.9	7.4	51	0.27	13
FPOM (langzaam)	99	1.4	141	0.08	11
epilithon	5.6	0	0	0.054	0
totaal particulier materiaal	14	1.8	25	1	25
consumenten:					
slakken	150	0.005	0.77	0.024	0.019
knippers	76	0.13	9.8	0.0002	0.003
verzamelaars	105	0.12	13	0.003	0.03
filteraars	220	0	0	0.007	0
predatoren	14	0.007	0.1	0.008	0.0008
totaal consumenten	150	0.013	2	0.028	0.056
totaal	18	10	190	1	190

'Walker Branch' is sterk retentief voor fosfor. De biotische fase remt de gemiddelde verplaatsing van fosfor stroomafwaarts met een factor 300 in relatie tot de stroomsnelheid. De fosforvoorraad is dus 300 keer zo groot dan hij zou zijn zonder retentievermogen. De slak *Elimia claeiformis* speelt een grote rol in deze retentie, doordat deze soort 23 % van de voorraad uitwisselbaar fosfor bevat en een stroomafwaartse drift vertoont met een snelheid van minder dan 1 cm per dag.

7.9 Conclusies

Fosfor kan in een beek terecht komen in anorganische of organische vorm. De anorganische vorm is orthofosfaat (PO_4^{3-}). Deze vorm is beschikbaar voor organismen, die het als voedsel gebruiken. In organismen is fosfaat van groot belang bij het vastleggen en vrijmaken van energie, zowel in primaire producenten als in consumenten.

Organisch fosfor moet eerst worden afgebroken voordat het beschikbaar is voor organismen. Dit gebeurt door fysische en chemische processen in het water maar ook doordat organismen enzymen afscheiden die organisch fosfor hydrolyseren op het celoppervlak.

Opgelost fosfor in het water kan gemakkelijk overgaan in een vaste vorm door adsorptie aan sedimentpartikels op de bodem of zwevend in het water of door neerslag met positieve ionen, zoals calcium. In vaste vorm kan het bezinken tijdens basisafvoeren. Bij piekafvoeren, waarbij veel sedimenttransport plaatsvindt wordt veel fosfor dat is geadsorbeerd aan sedimentdeeltjes stroomafwaarts getransporteerd.

De aanwezigheid van stoffen die fosfor binden zoals sediment met een lage fosforconcentratie en calcium of magnesium kunnen ervoor zorgen dat fosfor effectief uit het water opgenomen wordt.

Ook organismen kunnen effectief fosfor opnemen en regenereren.

7.10 Factoren voor modellering

Uit dit hoofdstuk volgt een aantal belangrijke factoren voor modellering:

1. De hoogte van de fosfaatinput;
2. De hoeveelheid fosfaat die wordt opgenomen in organismen en weer vrijkomt;
3. De hoeveelheid fosfaat die in het sediment is opgeslagen en weer vrijkomt door adsorptie en desorptieprocessen;
4. De snelheid van fosforregeneratie;
5. De hoeveelheid fosfaat die getransporteerd wordt.

8 De koolstofcyclus

8.1 Inleiding

De koolstofcyclus in rivieren verschilt van die van fosfor en stikstof omdat de anorganische vormen van koolstof (CO_2 , HCO_3^- , en CO_3^{2-}) vrij uitwisselbaar zijn met atmosferisch CO_2 en een variabel maar soms groot deel van de opname van koolstof niet begint met de opname van anorganisch koolstof maar met de opname van organisch koolstof afkomstig van terrestrische of aquatische primaire productie (figuur 3.1). Primaire productie en afbraak van detritus zijn al uitgebreid besproken in de hoofdstukken 1 en 2. In dit hoofdstuk wordt dan ook de nadruk gelegd op het deel van de cyclus waarin organisch koolstof wordt getransporteerd (paragraaf 8.2) en omgezet. Het transport van organisch materiaal hangt sterk samen met de vorm waarin het verkeert. In paragraaf 8.3 wordt hierop ingegaan. Deze cyclus begint met de aanvoer van organisch koolstof ofwel vanuit terrestrische vegetatie ofwel geproduceerd in de beek zelf. De cyclus eindigt in de afbraak van organisch koolstof tot koolstofdioxide.

8.2 Transport van organisch koolstof

Het organische deel van de koolstofcyclus beschrijft de input van organisch materiaal, het transport stroomafwaarts en de afbraak van het materiaal tot koolstofdioxide. Organisch koolstof komt als detritus in de bovenlopen van beken terecht. Het is afkomstig van terrestrische vegetatie of primaire producenten in de beek. Koolstof kan ook van het aangevoerde grondwater afkomstig zijn (Fiebig & Lock 1991).

Veel van dit materiaal wordt stroomafwaarts getransporteerd. De snelheid van dit transport, de mate van verbruik door organismen en het regeneratievermogen van de beek zijn belangrijke aspecten van dit transport. De turnover lengte van organisch materiaal (S_c) is de verwachte stroomafwaartse transportafstand behorend bij deze halve cyclus (Newbold *et al.* 1982a). In het kader wordt beschreven hoe de turnover lengte kan worden berekend.

Turnoverlengte

Er vanuit gaande dat al het organische koolstof in de rivier van dezelfde kwaliteit is en dit materiaal afgebroken wordt met de snelheid k_c en stroomafwaarts migreert met de snelheid v_c is de turnover lengte $S_c = v_c / k_c$. Als X_c de voorraad aan organisch koolstof per oppervlakte-eenheid is, dan is de snelheid van koolstofverlies aan respiratie per oppervlakte-eenheid $R = K_c X_c$ en de stroomafwaartse flux van koolstof per breedte-eenheid $F_t = V_c X_c$. Vervanging leidt tot de volgende vergelijking:

$$S_c = F_t / R_x$$

(1)

De turnoverlengte (de lengte die een koolstofaatom aflegt tussen opname door een organisme en het weer vrijkomen in de waterkolom) kan geschat worden uit metingen van stroomafwaarts transport en de respiratie (afbraak tot koolstofdioxide) per oppervlakte-eenheid in de rivier. De turnoverlengte zegt iets over de gecombineerde effecten van het retentievermogen (hoe lager de stroomafwaartse snelheid van het atoom (v_c) hoe hoger het retentievermogen is) en de snelheid van biologische omzetting (k_c) door te bepalen hoe effectief een deel van het oppervlak van de beekbodem nutriënten, die worden aangevoerd van bovenstroomse trajecten, kan omzetten. De turnoverlengte beschrijft hoe koolstof dat de rivier op een bepaalde locatie binnenkomt het metabolisme benedenstrooms beïnvloedt, want afhankelijk van afbraak en regeneratie en de snelheid van het transport komt een beperkt deel van het koolstof benedenstrooms aan. Onderstaand kader geeft hiervan een voorbeeld.

Stroomafwaartse effecten van bovenstroomse input van koolstof

Bijvoorbeeld: Als I^* een stabiele input (per oppervlakte-eenheid) in een lengte-eenheid van een rivier op locatie $x=0$ is, dan is de respiratie $R^*(x)$ op benedenstroomse afstand x toe te schrijven aan I^* , gegeven door $R^*=(I^*/S_c)\exp(-x/S_c)$. Dit is hetzelfde model dat Streeter en Phelps (1925) gebruikten om de benedenstroomse effecten van organisch materiaal in effluent te beschrijven. Streeter en Phelps namen aan dat al het organisch materiaal in suspensie bleef ($v_c=v_w$), ze drukten R uit in termen van zuurstofgebruik en koppelden dit model aan een model dat zuurstoftekort en re-aëratie beschreef. Deze benadering is nog steeds de basis voor veel recent gebruikte water kwaliteitsmodellen (Gromiec *et al.* 1983) (zie paragraaf 12.7).

Schattingen van de turnoverlengte van organisch koolstof gebaseerd op vergelijking 1 (zie kader 'Turnoverlengte') zijn gemaakt voor verschillende beken en rivieren. Waarden variëren van 2.9 km voor een kleine beboste beek in New Hampshire (USA) (data van Fisher & Likens 1973) tot 4000 km voor de Amazone (Richey *et al.* 1990). Minshall *et al.* (1983) bepaalden de turnoverlengte van alleen vast koolstof. Hun schattingen liepen uiteen van 1 tot 10 km in bovenloopjes van Noord-Amerikaanse beken tot 250 km in de 'MacKenzie River' (Oregon) met een gemiddelde afvoer van 55 m³/s. De grootte van de beek bepaalt in belangrijke mate de turnoverlengte. Respiratie, berekend per oppervlakte-eenheid, neemt meestal toe in stroomafwaartse richting en de variatie blijft meestal beperkt tot een factor 10 (o.a. Meyer & Edwards 1990). De concentratie aan organisch materiaal in de waterkolom neemt iets toe met de grootte van de beek maar blijft over het geheel gezien opmerkelijk constant (o.a. Mulholland & Watts 1982). Daarom bepaalt vooral de variatie in diepte en stroomsnelheid het grootste deel van het dimensie-effect op de turnoverlengte (want $F_t=v_w d C_c$, waarin F_t de stroomafwaartse flux is, v_w de stroomsnelheid van het water en C_c de totale organische koolstofconcentratie).

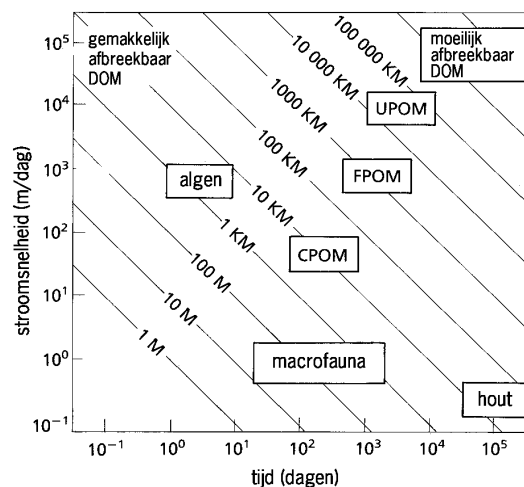
De turnoverlengte van anorganische koolstofvormen is meestal langer dan de beek of rivier waarin deze is bepaald, doordat het materiaal getransporteerd wordt naar een benedenstroomse grotere rivier of de zee. Veel van het koolstof dat uiteindelijk

de zee bereikt is moeilijk afbreekbaar en heeft weinig afbraak ondergaan in beken en rivieren. Organismen in een rivier gebruiken vooral de gemakkelijk afbreekbare organische stoffen, zoals algen en verse bladeren die daardoor weinig bijdragen aan het transport. Deze diversiteit aan vormen beïnvloedt de schatting van de turnoverlengte. Vergelijking 1 (zie kader) levert een gemiddelde van de individuele turnoverlengtes van de verschillende koolstofvormen gewogen door hun relatieve bijdrage aan de gemeten respiratie. Respiratie van vormen waarvan de turnoverlengte kort is ten opzichte van de rivierlengte worden verwacht ongeveer gelijk te zijn aan de snelheid van laterale input op jaarbasis, terwijl respiratie van vormen met lange turnoverlengte veel lager moet zijn dan laterale input.

Dus een turnoverlengte gewogen door koolstofinput in plaats van door respiratie zou veel langer zijn dan bepaald door vergelijking 1.

8.3 Verschillende vormen organisch koolstof

De 'spiralling' benadering geeft een maat voor de afhankelijkheid tussen bovenstroomse en benedenstroomse delen van een beek of rivier. Een dergelijke maat kan bruikbaar zijn vanuit praktisch oogpunt, bijvoorbeeld voor het evalueren van het effect van organische belasting bovenstrooms op de trajecten benedenstrooms. Het geeft eveneens een basis voor het beschrijven van longitudinale variatie in ecosysteemstructuur zoals door Vannote *et al.* (1980) is gedaan. In het geval van organische vervuiling kan er sprake zijn van één vorm van organisch koolstof. Dan voldoet één turnoverlengte. Zijn er meerdere vormen met zeer uiteenlopende turnoverlengtes dan zegt dit weinig over de longitudinale interafhankelijkheid van trajecten. Het is nodig om koolstof- 'spiralling' te beschrijven in termen van specifieke koolstofvormen, niet alleen rekening houdend met de individuele turnoverlengtes van deze vormen maar ook met de transformatie van de ene vorm in de andere. Een dergelijke analyse is nog niet uitgevoerd maar er is voldoende informatie om de waarde hiervan te illustreren.



Figuur 8.1 Veronderstelde turnoverlengtes (diagonale isoclines) voor verschillende organische koolstofvormen in een middelgrote rivier (afvoer 3-30 m³/s) (naar Newbold 1996).

Figuur 8.1 laat turnovertijden ($1/k$) en stroomafwaartse transportsnelheden (v) zien voor een kleine rivier (basisafvoer: 3-30 m³/s) uit een groot aantal onderzoeken. De turnover lengtes van de individuele vormen variëren van 100 m voor macrofauna tot 10⁶ km of meer voor moeilijk afbreekbaar opgelost organisch materiaal. Opvallend is dat gemakkelijk afbreekbaar opgelost organisch materiaal en houtig materiaal, die tegenovergestelde extreme waarden aannemen voor turnovertijd en transportsnelheid, beide een intermediaire turnover lengte hebben in de range van 100-10000 m. Het benedenstroomse effect van koolstof van een bepaalde vorm hangt niet alleen af van de turnover lengte maar ook van de omzetting naar andere vormen. Bijvoorbeeld: organisch koolstof in algen en grof vast organisch materiaal blijft ter plekke als het wordt opgenomen door macrofauna, maar wordt stroomafwaarts getransporteerd als het vrijkomt als afbreekbaar opgelost organisch materiaal of wordt omgezet in fijnere partikels. In grotere of kleinere rivieren zoals in figuur 8.1 blijven turnovertijden ongeveer gelijk maar de transportsnelheden zullen sterk veranderen. Transportsnelheden van grof en fijn organisch materiaal in eerste orde beken bijvoorbeeld, liggen respectievelijk in de orde van 0.1 en 10 m/dag.

Figuur 8.1 suggereert dat benedenstroomse effecten van bovenstroomse ecosystemen vooral worden veroorzaakt door gemakkelijk afbreekbaar opgelost organisch materiaal, algen, grof en fijn organisch materiaal en hout, omdat deze vormen een turnover lengte hebben die binnen de rivierlengte valt. Daarentegen vindt het merendeel van het stroomafwaarts transport van koolstof in niet vervuilde beken en rivieren plaats als moeilijk afbreekbaar opgelost organisch materiaal en partikels kleiner dan 50 µm (zeer fijn organisch materiaal) (Wallace *et al.* 1982, Minshall *et al.* 1983), wat vormen zijn met extreem lange turnover lengtes. Om een dergelijke analyse compleet te maken is een koppeling nodig tussen enerzijds turnover lengte en budgettaire studies van individuele trajecten (o.a. Richey *et al.* 1990) en anderzijds geomorfologische benaderingen die de rol van alle trajecten binnen een stroomgebied beschouwen (o.a. Meyer & Edwards 1990).

8.4 Conclusies

De koolstofinput vindt plaats via primaire productie van vegetatie naast de beek of primaire producenten zoals algen en macrofyten in de beek zelf. Het geproduceerde materiaal komt als detritus in de beek terecht. Een klein deel van het koolstof in een beek is waarschijnlijk afkomstig uit het aangevoerde grondwater. Omdat de koolstofcyclus complex is en er sprake is van uitwisseling met de atmosfeer via koolstofdioxide wordt meestal de halve cyclus bestudeerd. Deze cyclus beschrijft alleen het organische deel van de cyclus vanaf de input tot de afbraak tot anorganisch koolstof.

Het organische materiaal wordt stroomafwaarts getransporteerd. De snelheid waarmee dit transport plaatsvindt, hangt af van de opname en afbraak (respiratie) door organismen, het regeneratievermogen van het systeem en de stroomsnelheid. De turnover lengte geeft aan over welke afstand een koolstofatoom weer in opgeloste afbreekbare vorm in het water terechtkomt.

De turnover lengte en -tijd hangen af van de vorm van het organische materiaal. Moeilijk afbreekbaar materiaal wordt weinig opgenomen en afgebroken en zal zich snel stroomafwaarts verplaatsen. Vormen die veel door organismen worden opgenomen en zich door het voedselweb verplaatsen hebben een lagere transportsnelheid.

8.5 Factoren voor modellering

In de koostofcyclus is de turnover lengte van het koolstof van belang. Dit is de afstand die een atoom aflegt tussen opname door een organisme en het weer vrijkomen in de waterkolom. De turnover lengte kan berekend worden met behulp van :

1. De voorraad koolstof per oppervlakte-eenheid van de beek of rivier;
2. De respiratie per oppervlakte-eenheid van de beek of rivier;
3. De totale stroomafwaartse flux van koolstof per breedte-eenheid.

Met behulp van de turnover lengte kan het retentievermogen en het effect van bovenstroomse koolstofinput op benedenstroomse delen gemodelleerd worden.

9 Nutriëntenretentie

9.1 Inleiding

Veel beken en kleine rivieren hebben een hoog retentievermogen, zij kunnen nutriënten lang vasthouden (de snelheid van een nutriënt in het biotische compartiment (v_b) is dan kleiner dan de snelheid van het nutriënt in opgeloste vorm (v_w)), waardoor een hoge biomassa mogelijk is in combinatie met weinig nutriëntenopname (Newbold 1987). Beken behouden op jaarbasis slechts een klein deel van de in het water opgeloste nutriënten of nutriënten die zijn geassocieerd met vast organisch materiaal. Desalniettemin ontwikkelen beken een diverse en productieve gemeenschap door tijdelijke retentie en recycling van nutriënten door een grote variëteit aan fysische, chemische en biologische mechanismen, vooral gedurende perioden met een lage afvoer. De retentie van organisch materiaal wordt beschreven in paragraaf 9.2. Paragraaf 9.3 gaat over de retentie van opgeloste nutriënten. Organische dammen bijvoorbeeld, houden organisch materiaal vast, terwijl de opslag van water in poelen, nevengeulen en de waterverzadigde zone langs de beek opgeloste nutriënten vasthoudt. Ook door directe adsorptie aan sedimentdeeltjes kunnen nutriënten vastgehouden worden. Veel van de retentiemechanismen worden gereguleerd door o.a. de afvoer, de stroomsnelheid, de temperatuur, de concentratie van de stoffen, de lichtintensiteit, de sedimentsamenstelling en de soortensamenstelling van de aangrenzende terrestrische vegetatie. De mate van retentie is afhankelijk van het seizoen.

9.2 Retentie van organisch materiaal

9.2.1 Structuren in de beek

Brede oeverzones en complexe habitats naast de stroomgeul zijn door antropogene invloed sterk gereduceerd of vereenvoudigd. Veel beken zijn afgekoppeld van het oorspronkelijke stroomgebied. Het verwijderen van dood hout uit beken, het kappen van bossen langs de beek, drainage in het omliggende gebied, kanalisatie, overbegrazing door vee en het verdwijnen van de bever hebben allemaal bijgedragen aan de verandering van beken en rivieren. Een belangrijk effect van al deze aspecten is de verlaagde capaciteit van beken en rivieren om organisch materiaal en sediment vast te houden. De vraag is of deze morfologische veranderingen effect hebben op de retentie en afbraak van organisch materiaal en zo effect hebben op de nutriëntenbeschikbaarheid en de groei van algen.

Twee beken in de Verenigde Staten zijn met elkaar vergeleken (Coleman & Dahm (1990)). In de eerste beek zijn bevers al gedurende 2 decennia actief, zodat de retentiecapaciteit van de beek hoog is (organische dammen gevormd door de bevers houden organisch materiaal vast). In deze beek is de oeverzone ook breed. De tweede beek heeft weinig retentieve structuren. Het resultaat laat zien dat de beek

met complexe morfologie, hoge retentie en grotere interne omzetting van organisch materiaal, duidelijk de grootste algenbiomassa had. Een belangrijk deel van nutriëntenrecycling vond plaats in de bovenste laag van de beekbodem. (Het is de vraag of dit in Nederland ook het geval is. In onze situatie is de bodem vaak zandig en bestaat niet uit een laag grind of stenen waartussen zich veel water bevindt). Het perifyton werd gereguleerd door stikstofbeschikbaarheid, dat afhankelijk was van de beekmorfologie, de retentie van organisch materiaal en de zuurstofbeschikbaarheid in het sediment.

Bretschko (1990) heeft het effect van organische dammen in beken onderzocht. De kwaliteit en de kwantiteit van geïmporteerd organisch materiaal zijn belangrijke parameters die de dichtheid en samenstelling van de beekgemeenschap bepalen. De duur van het verblijf van organisch materiaal in een bepaald gebied van de stroomgeul is eveneens van belang. Dit geldt vooral voor zeer grof organisch materiaal (>16 mm), zoals hele bladeren. De retentie in een bepaald traject hangt af van de hydrologie van de beek en de grootte en frequentie van obstakels, zoals organische dammen. Een afname in het aantal dammen doet de export van organisch materiaal toenemen, zodat de beschikbaarheid van grof organisch materiaal ter plekke drastisch afneemt. Een afname van macrofaunasoorten behorende tot de knippers, ten opzichte van verzamelaars en schrapers, kan dan verwacht worden.

De hoeveelheden bladmateriaal op het sediment waren in het onderzoek (Bretschko 1990) hoog gedurende bladval in de herfst en kort daarna. In nat gebied bedroeg de hoeveelheid 6.64 g/m² gedurende 110 dagen en in droog gebied 29.42 g/m² DW gedurende 133 dagen. Gedurende de rest van het jaar waren de hoeveelheden 0.98 en 3.94 g/m² voor respectievelijk natte en droge gebieden. Droge delen in de stroomgeul, die van tijd tot tijd op bepaalde plekken optreden, bevatten gedurende het hele jaar 4 keer zoveel bladmateriaal als de natte plekken en doen dus de retentiecapaciteit toenemen. Bij overstroming van deze plekken neemt de retentie af en wordt materiaal meegevoerd. Dit wordt op volgende droge plekken weer afgezet. Houtig materiaal was te schaars om de retentiecapaciteit te verhogen. De depositie van bladmateriaal hangt af van de interactie tussen input (winddrift en afspoeling), afvoerregiem en de verhouding tussen droge en natte stroomgeulgebieden. Periodiek overstromde gebieden doen de retentiecapaciteit van de stroomgeul toenemen en zijn vergelijkbaar met de relatie tussen beek en overstromingsvlakte. Omdat na de herfst weinig afvoerpieken meer optreden hoopt blad zich op in drogere delen.

9.3 Retentie van nutriënten

9.3.1 Denitrificatie

Een hoge mate van stikstoftransport, vooral in de vorm van nitraat, is typisch voor beken en rivieren in gebieden met intensieve landbouw in geïndustrialiseerde landen, omdat er veel kunstmest gebruikt wordt. Concentraties tot 10 mg/l nitraat-N zijn gewoon in dergelijke beken en het transport wordt vaak vergroot door kanalisatie en het verwijderen van vegetatie. Een consequentie van deze hoge nitraatflux is

verrijking van de beek/rivier en van de kustzone. Retentie van stikstof in beken zou het transport kunnen beperken. Denitrificatie is hierbij een belangrijk proces. Dit is de bacteriële transformatie van nitraat in stikstofgas, het enige proces dat stikstof uit het aquatische systeem verwijdert. Denitrificatie is belangrijk voor de afbraak van organisch materiaal. Optimale condities voor denitrificatie zijn een hoog nitraatgehalte, voldoende afbreekbaar organisch substraat, een lage zuurstofconcentratie en een hoge temperatuur. Gebrek aan nitraat komt in beken in landbouwgebied niet voor. Maar gereduceerd sediment (wat gepaard gaat met een laag zuurstofgehalte) met organisch materiaal is minder frequent aanwezig omdat er zuurstoftoevoer is door turbulentie van het water. De depositie van organisch materiaal kan sterk verschillen afhankelijk van afspoelingscondities en de vorm van de stroomgeul. Denitrificatie-condities in een beek kunnen dus veranderlijk zijn van bijna optimaal tot zeer ongeschikt binnen korte afstanden in ruimte en tijd. Jansson *et al.* (1994) hebben in een beek in Zuid-Zweden onderzocht hoeveel seizoensvariatie in stikstofretentie er is in de beektrajecten en hoe groot de rol van denitrificatie hierin is. Daarnaast hebben ze onderzocht wat de limiterende factoren voor denitrificatie zijn. Uit dit onderzoek bleek dat de stikstof-retentiecapaciteit van beken in landbouwgebied laag is, vooral door het feit dat de retentietijd van het water te kort is om veel stikstof te laten opnemen door biologische processen. De totale jaarlijkse stikstofretentie bedroeg minder dan 3 % van het totale stikstoftransport in de beek. De afvoer was de meest kritische factor die stikstofretentie in de beek bepaalde. In de zomer was de retentie van stikstof het hoogst, door de hoge temperatuur en de lage afvoer.

9.3.2 Opslag in hyporheïsche zone

Aan een derde orde beschaduwde beek in California zijn nutriënten toegevoegd (Triska *et al.* 1989). Deze beek vormt bij lage afvoer een bron van opgelost nitraat voor levensgemeenschappen benedenstrooms ondanks de opname door primaire producenten. Resultaten geven aan dat een groot deel van de nutriënten wordt opgeslagen in de hyporheïsche zone. Hydrologische opslag besloeg 29% van de nitraatadditie, biotische opname 13%. Deze tijdelijke opslag verhoogt de beschikbaarheid voor organismen. In Nederland speelt opslag in de hyporheïsche zone waarschijnlijk geen rol.

9.3.3 Retentie van fosfor

D'Angelo *et al.* (1991) hebben onderzoek uitgevoerd naar de retentie van fosfor. Van de factoren die fosforretentie beïnvloedden bleken temperatuur en stroomsnelheid de meest belangrijke te zijn. Chen (1974) demonstreerde dat microbiële opname van fosfor temperatuursafhankelijk was. Ook in dit onderzoek was de retentie het grootst in het voorjaar en de zomer. Dat bij hogere temperatuur opname sneller plaatsvindt, is ook door andere onderzoekers bevestigd. Gedurende de afbraak van blad neemt de stroomsnelheid toe, doordat het water steeds minder door bladophoping gestuwd wordt. Bij kornoelje (*Cornus*) nam de stroomsnelheid sneller toe dan bij

eikenbladeren. Toename van stroomsnelheid resulteerde in verlies van retentievermogen. De snelheid waarmee fosfor wordt opgenomen, neemt af doordat er bij hogere stroomsnelheid minder contact is tussen water en sediment. Alhoewel de structuur van bladophoping in de beek indirect de retentie beïnvloedde door verandering van de stroomsnelheid, hadden bladbiomassa en microbiële biomassa en -activiteit geen correlatie met de fosforretentie. Andere onderzoekers ontkennen dit echter (o.a. Elwood *et al.* 1988). Dit suggereert dat verschillen in retentievermogen alleen tot uiting komen als er een groot verschil is in het vermogen van organisch materiaal om de groei van micro-organismen te stimuleren.

Wel was er een correlatie tussen de hoeveelheid fijn organisch materiaal op en in de bodem en de retentie van fosfor. De microbiële activiteit op het fijn organisch materiaal was echter gelijk met die op grof organisch materiaal. Een mogelijke verklaring is de grotere oppervlak:volume ratio voor fijn materiaal. Verschillende onderzoeken geven ook verschillende resultaten met betrekking tot de retentie in relatie tot de hoeveelheid fijn organisch materiaal. Waarschijnlijk speelt hierbij de kwaliteit van het materiaal een rol.

In het onderzoek van D'Angelo *et al.* (1991) kwam naar voren dat niet één enkele factor de fosforretentie bepaalde maar dat dit afhankelijk was van een interactie van factoren waarvan temperatuur en stroomsnelheid de belangrijkste leken te zijn. In natuurlijke beken komt daarbij nog dat de afvoer fluctueert en er seizoensverschillen zijn. Verwacht wordt dat beken het meest retentief zijn in de herfst als er veel grof organisch materiaal aanwezig is en de afvoer laag is. In natuurlijke beken zou de afvoer de belangrijkste factor kunnen zijn die bepalend is voor de fosforretentie. Verwijderen van bos resulteert in meer licht dus een hogere temperatuur en meer algen in de beek. Dit resulteert, gegeven een constante afvoer, in een toename van fosforretentie. Echter, het verlies van vegetatie resulteert ook in minder verdamping en in een toename van de afvoer, waardoor de retentie zou kunnen afnemen. De afname van allochtoon bladmateriaal en de afname in opslag van bentisch organisch materiaal zou ook kunnen leiden tot afname in retentie. Als dergelijke mechanismen beter bekend zijn en hun relatieve belang over een range van omstandigheden bekend is, is het beter mogelijk de effecten van veranderd landgebruik te voorspellen.

9.3.4 Effect van afvoerpatronen op opnamesnelheden

Biotische en abiotische factoren beïnvloeden de retentievermogen en nutriëntenaufname in beken. Onderzoeken naar de regulatie van opnamesnelheden zijn veelal uitgevoerd in permanente beken. In deze beken bleken temperatuur, afvoer en stroomsnelheid de belangrijkste factoren te zijn die de nutriëntenretentie beïnvloeden. Stroomsnelheid, afvoer, temperatuur en organisch materiaal zijn de factoren die het meest zijn onderzocht op hun relatie met nutriëntenretentie. De resultaten van de verschillende onderzoeken geven echter aan dat niet altijd dezelfde factoren het meest belangrijk zijn. Waarschijnlijk zijn de verschillen toe te wijzen aan de verschillende karakteristieken van de onderzochte beken. Meyer (1979) benadrukt dat in 'Bear Brook' (Oregon, USA) de abiotische retentie door het sediment de

dominante factor is in nutriëntenretentie. Gregory (1978) en Elwood *et al.* (1981b) vonden daarentegen dat 60% van de opname gerelateerd is aan microbiële activiteit.

In onderzoek van McDiffett *et al.* (1989) is de relatie tussen afvoer en nutriëntengehalten in een bovenloop onderzocht. Concentraties van nitraat, fosfaat, calcium en magnesium werden bepaald gedurende een onweersbui en erna. Nitraat- en fosfaatconcentraties namen over het algemeen toe gedurende de vroege stadia van toenemende afvoer, later namen ze weer af door verdunning. Al waren de correlaties tussen nutriënten en afvoer niet sterk, de concentraties van zowel nitraat als fosfaat werden zeker beïnvloed door input van oppervlakkige afspoeling, aanvoer vanuit de bovenste grondwaterlagen, doorval (verhoging van de concentratie, doordat water tussen bladeren van bomen doorsijpelt waarbij water verdampt en wordt opgenomen) en metabolische activiteit in de beek en de oeverzone. Andere onderzoeken hebben echter uitgewezen dat de nitraat- en fosfaatconcentratie niet van afvoer afhankelijk zijn (o.a. Meyer & Likens 1979).

Calcium en magnesium namen af in concentratie gedurende toenemende afvoer (Doffet *et al.* 1989). Deze correlaties waren sterker dan de correlaties tussen nitraat en fosfor en de afvoer. Dit kan worden verklaard doordat calcium en magnesium voornamelijk uit het grondwater afkomstig zijn en niet direct beïnvloed worden door gebeurtenissen aan het oppervlak. Deze elementen werden verdund bij hoge afvoer.

Het patroon van concentraties uitgezet tegen toenemende en weer afnemende afvoer geeft aan wat de bron is van nutriënten. Kloksgewijze patronen (toe- en afname van nutriënten) en een positieve correlatie duiden op afspoeling. Onderzoek gedurende andere omstandigheden, bijvoorbeeld gedurende langere regenperioden, is echter nodig om gedetailleerder uitspraken te kunnen doen.

In 1996 hebben Maltchik *et al.* onderzocht of de opnamesnelheid van calcium, kalium, nitraat en fosfor in een mediterrane temporaire beek gedurende de periode van continue afvoer (zonder piekafvoer of droogte) afhangt van stroomsnelheid, afvoer, licht, temperatuur en waterdiepte. Elwood *et al.* (1981) vonden dat nutriëntenopname lager is bij een lagere temperatuur en Bencala (1983) vond dat de opname hoger is bij een lagere stroomsnelheid. Maltchik *et al.* (1994) vonden echter gedurende hoge afvoer in een temporaire beek dat de opnamesnelheid hoog was ondanks de lage watertemperatuur, de hoge afvoer en de hoge stroomsnelheid. In de periode met constante afvoer vonden zij dat inderdaad de opnamesnelheid toenam bij hogere temperatuur, meer licht en lagere stroomsnelheid en afvoer. Dit gold echter niet voor kalium. Temporaire beken lijken hetzelfde te functioneren als permanente beken in perioden zonder hydrologische verstoringen.

9.3.5 Opname door de biofilm

Een belangrijke levensgemeenschap die voorkomt op de bodem van beken en rivieren is de biofilm. Biofilms zijn een complex geheel van bacteriën, schimmels en algen ingebed in een polysacharide matrix (een slijmvormige substantie bestaande uit

zetmeel). Ze zijn op ieder nat oppervlak in aquatische systemen te vinden waar ze fungeren als een link tussen opgeloste nutriënten in de waterkolom en de hogere planten en dieren van het ecosysteem (Hynes 1970). Via de biofilm worden nutriënten vastgelegd en doorgegeven aan andere organismen. De biofilm vormt de basis van het voedselweb. De polysacharide matrix geeft de micro-organismen voordelen boven hun vrijlevende soortgenoten. Het belangrijkste voordeel is de mogelijkheid tot retentie van nutriënten. Nutriënten worden als het ware ingevangen. Dit gebeurt waarschijnlijk door ionuitwisselingsprocessen (o.a. Costerton *et al.* 1987). Dit is echter nog nooit aangetoond in natuurlijke biofilms. Ook Freeman *et al.* (1995) toetsten deze hypothese maar verkregen geen positief resultaat. Het bestaan van een ion-uitwisselingsmechanisme zou voordelig zijn voor biofilms als nutriënten niet continue maar in sommige perioden in het water terechtkomen, zoals tijdens bladval in de herfst. Nutriënten kunnen in de biofilm opgeslagen worden, zodat ze langer beschikbaar blijven. Anderzijds bleek dat veranderingen van ionen in het water ervoor kunnen zorgen dat de biofilm juist nutriënten afgeeft.

Opslag van nutriënten is tevens aangetoond door Wagener *et al.* (1998). Zij vonden dat biofilms opgeloste nutriënten absorberen. Het oppervlak van biofilms is echter klein in verhouding tot het volume water dat voorbij stroomt en een groot deel van de nutriënten wordt dan ook stroomafwaarts getransporteerd. De biofilm meteen bij een nutriënten-afgiftepunt kan echter belangrijk zijn in lokale nutriëntenretentie en -controle van productiviteit (Pringle *et al.* 1988).

De rol van terrestrische en aquatische processen in de controle van stikstof en fosfor in beekwater is gedurende twee jaar bestudeerd in een beek in een loofbos in Oost-Tennessee (Mulholland 1992). De oeverzone was een potentiële bron van ammonium en fosfor naar de beek als de opgeloste zuurstofconcentratie in het oevergrondwater laag was, maar een opslagplaats voor fosfor als het opgelost zuurstofgehalte hoog was. Snelle immobilisatie (vastleggen van stoffen) van vrijgekomen anorganisch stikstof en fosfor in de beek werden waargenomen van laat in de herfst tot in de lente, vooral als resultaat van opname door micro-organismen op afbrekende bladeren, maak ook door algen. Immobilisatie van anorganisch stikstof en fosfor resulteerde in longitudinale afname in concentraties met de stroomafwaartse afstand tot de bron, waardoor het belang van organische vormen van deze nutriënten in het beekwater in stroomafwaartse trajecten toenam. Het seizoenspatroon van winterminima en zomermaxima van stikstof- en fosforconcentraties zoals hier waargenomen, is tegengesteld aan het patroon dat is waargenomen in noordelijke beken, suggererend dat het belang van nutriënten-recyclingprocessen in de winter in bodem en beken van belang is in warmere klimaten.

9.3.6 Opname door macrofyten

De rol van macrofyten in de fosfordynamiek in beken is van potentieel belang in verband met eutrofiëring. Waterplanten kunnen fosfor zowel uit het water als uit het sediment opnemen. Als opname uit het water domineert, kan hierdoor de

concentratie in de waterlaag afnemen. Als opname uit het sediment plaatsvindt, transporteren wortels opgeslagen fosfor naar het oppervlak waar het vrijkomt in het water door uitspoeling uit de plant, recycling door grazers of afbraak. Het is belangrijk om de relatieve opname uit water en sediment te kwantificeren om de fosforcyclus te kunnen begrijpen. De verhouding waarmee fosfor uit water en sediment wordt opgenomen is afhankelijk van de concentratie beschikbaar fosfor. Carignan (1982) ontwikkelde een model voor meren om opname van fosfor door planten uit water of sediment te voorspellen aan de hand van de verhouding tussen beschikbaar fosfor (SRP zie paragraaf 7.1) in het sediment poriewater en de concentratie in het water van het meer. In tegenstelling tot meren wordt in beken waarschijnlijk meer fosfor uit het water opgenomen, omdat de concentratie veelal hoger is, het sediment aëroob is en er een dunnere grenslaag is waardoor diffusie kan plaatsvinden rondom wortels van macrofyten.

Pelton *et al.* (1998) hebben onderzocht hoe de verhouding is voor macrofyten in stromend water met behulp van gelabeld $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ in stromende microkosmosen en modellering van fosforopname. Materiaal was afkomstig uit een beek. Zowel macrofyten als epifyten (algen die op macrofyten groeien) namen fosfor op uit het water maar de opname door epifyten was sneller. Fosfaatverrijking stimuleerde de fosforopname door zowel macrofyten als epifyten. Macrofyten namen ook fosfor op uit het sediment. De relatieve bijdrage van fosfor aan macrofyten uit het water versus de bijdrage vanuit het sediment bleek te variëren met de SRP-concentratie in de waterkolom. Nauwkeurige schattingen voor opname uit het sediment waren moeilijk te maken.

SRP-concentraties waren groter in de waterkolom dan in het bodemwater in de microkosmosen. Veel onderzoeken hebben gesuggereerd dat dit opname door stengels en bladeren sterker stimuleert dan opname door wortels. Fosfaatopname uit het water door macrofyten in ondiepe beken is gebruikelijker dan voor macrofyten in meren.

9.3.7 De rol van consumenten

Als algen begraasd worden, stijgt normaliter de primaire productie per gewichtseenheid (o.a. Lamberti *et al.* 1987, 1989, Hill & Harvey 1991). Eenzelfde effect is waargenomen voor de fosforturnoversnelheid (Mulholland *et al.* 1983). Bij begrazing van algen neemt de productie toe en wordt fosfor sneller opgenomen (per gewichtseenheid) door de aanwezige algen. Echter, het netto-effect van de afbraak van algenbiomassa leidt tot een afname van de productie en de nutriëntenopname per oppervlakte-eenheid. De mogelijkheid dat een gemiddeld niveau van begrazing de productie per oppervlakte-eenheid zou kunnen doen toenemen is aanwezig. Dit is waargenomen in systemen met stilstaand water en microkosmosen (o.a. Elser & Goldman 1991). De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in het feit dat consumenten nutriënten regenereren (Lane & Levins 1977, Carpenter & Kitchell 1984). Deze regeneratie is in stromende wateren onopgemerkt gebleven, doordat over een te klein traject is gekeken. Hierdoor konden geen recycling effecten worden waargenomen

omdat de lengte van het traject korter is dan de 'spiralling' lengte. Echter, analyse van het 'spiralling' model (paragraaf 5.3) (Newbold *et al.* 1982b) indiceerde dat een stimulerend effect (dat een kortere spiraal oplevert) mogelijk is in stromende wateren maar niet voorkomt doordat:

1. In stromende wateren geen tekort aan limiterende nutriënten optreedt op de wijze zoals dat in meren of gesloten systemen gebeurt;
2. Een gelijktijdig effect van grazers die deeltjes losmaken en in suspensie brengen de voordelen van regeneratie opheft.

Ook voor detritivoren (organismen die detritus afbreken) geldt dat van de nutriëntenopname door micro-organismen slechts een klein deel gebruikt en weer aan het water afgegeven wordt. Dit geldt niet alleen voor fosfor (waarvan bijvoorbeeld in Walker Branch, Tennessee minder dan 3% van het uit de waterlaag opgenomen fosfor werd gebruikt door micro-invertebraten) maar ook voor koolstof, waarvan het grootste gedeelte verloren gaat door respiratie door micro-organismen (o.a. Petersen *et al.* 1989).

In een mariene of estuariene omgeving blijken protozoa en andere microscopische dieren (meiofauna) veel van de microbiële productie te assimileren en spelen zij een grote rol in de nutriëntenregeneratie (o.a. Caron & Goldman 1990). Het onderzoek hiernaar in stromende wateren is nog steeds beperkt maar het suggereert eenzelfde grote rol voor meiofauna (o.a. Crosby *et al.* 1990). In beken en rivieren bestaat de meiofauna zowel uit insectenlarven in vroege stadia als protozoa en dieren die gedurende hun hele levenscyclus microscopisch klein blijven. Of energie en nutriënten van deze meiofauna wordt doorgegeven naar hogere trofische niveaus is nog niet onderzocht.

Macrofaunaconsumenten hebben een veel groter effect op de nutriëntencyclus dan hun energieverbruik zou suggereren. Ze vergroten bijvoorbeeld de snelheid waarmee grote detrituspartikels worden omgezet in kleine partikels (o.a. Wallace *et al.* 1982). Macrofauna heeft hiermee een groot effect op het transport van in het water zwevende organische deeltjes. Cuffney *et al.* (1990) vonden dat het verwijderen van macrofaunapopulaties in een kleine beek het jaarlijkse transport van het seston met 40% deed afnemen. Vanuit het oogpunt van fosfor- en stikstoftransport zijn deze effecten niet belangrijk omdat de turnover lengtes in bovenlopen kort zijn. Door het transport neemt de turnover lengte van organisch koolstof toe waardoor de koolstofbeschikbaarheid in bovenlooptrajecten afneemt en het beschikbare substraat voor energie- en nutriëntengebruik afneemt.

Newbold *et al.* (1982b) stelden dat door toename van de verhouding oppervlak:volume van de detrituspartikels de microbiële activiteit en de nutriëntenopname zouden toenemen; experimenten konden dit echter niet bevestigen. In plaats daarvan doen knippers het fosforgebruik afnemen door direct gebruik van het detritus en door toename van stroomafwaarts verlies van vaste deeltjes (Mulholland *et al.* 1985a).

Filtreerders, zoals netspinnende kokerjuffers en kriebelmuggen, zorgen voor een afname van het stroomafwaartse transport van deeltjes. Dit is echter meestal een klein deel, zodat het effect klein of niet van belang is in relatie tot het totale partikeltransport (o.a. Newbold *et al.* 1983). Echter, ze kunnen transport van partikels in specifieke hoog kwalitatieve voedselklassen aanzienlijk doen afnemen (Georgina & Thorp 1992).

9.4 Conclusies

De retentiecapaciteit van een beek is van groot belang met het oog op eutrofiëring. Het systeem kan op verschillende manieren nutriënten opnemen, afbreken en/of vasthouden:

- Organisch materiaal kan worden vastgehouden achter dammen;
- Nutriënten kunnen worden opgenomen door organismen (biofilm, macrofyten, fytoplankton, consumenten);
- Nitraat kan worden afgebroken door denitrificatie;
- Nutriënten kunnen worden opgeslagen in het sediment of het poriewater.

De mate waarin nutriënten worden opgenomen, afgebroken of vastgehouden is mede afhankelijk van het seizoen, de afvoer en de stroomsnelheid.

Als de retentiecapaciteit van een beek laag is zal bij eutrofiëring een groot deel van de nutriënten snel worden getransporteerd naar benedenstroomse delen en zullen de nutriëntenconcentraties ter plekke relatief snel weer afnemen.

Als de retentiecapaciteit hoog is worden minder nutriënten getransporteerd maar worden deze opgenomen in het systeem en komen ze vertraagd weer vrij. Het vrijkomen vindt afhankelijk van het compartiment waarin ze zich bevinden plaats op een bepaalde afstand van de plek van opname (turnoverlengte).

9.5 Factoren voor modellering

De retentiecapaciteit speelt een grote rol in de reactie van een systeem op eutrofiëring. De retentiecapaciteit kan worden uitgedrukt in de volgende factoren:

1. De opnamelengte: de afstand die een nutriënt aflegt voor opname;
2. De turnoverlengte en -tijd: de afstand die een nutriënt aflegt en de tijd die hiermee gepaard gaat, terwijl het niet in het water beschikbaar is;
3. De snelheid waarmee afbraakprocessen zoals denitrificatie en respiratie plaatsvinden;
4. De mate waarin opslag van een nutriënt plaatsvindt (bijvoorbeeld adsorptie van fosfaat aan sedimentdeeltjes);
5. De aanwezigheid van structuren in de beek.

10 Eutrofiëringseffecten

10.1 Inleiding

Eutrofiëring kan in beken en rivieren verschillende effecten hebben. Deze effecten hangen af van:

- De aard van de voedingsstoffen (organisch, anorganisch, fosfor of stikstof);
- De mate van eutrofiëring;
- De limiterende factor in het ecosysteem;
- Neveneffecten (zoals vervanging van bos door landbouwgebied);
- Het natuurlijke achtergrondniveau in het betreffende water;
- Interacties tussen organismengroepen;
- Retentie- en transportmechanismen;
- Het beek-/riviertraject.

Verhoogde nutriëntenconcentraties kunnen toxiciteit veroorzaken. Toxiciteit heeft direct invloed op het functioneren van organismen het ecosysteem. Stoffen die ontstaan als gevolg van eutrofiëring zijn ammoniak, nitriet en sulfide. Deze stoffen zijn bij bepaalde concentraties toxisch voor organismen. Omdat de directe effecten duidelijk zijn en direct vertaald kunnen worden in normen voor de toxische stoffen (die kunnen worden doorvertaald naar normen voor nutriënten) wordt op deze processen verder niet ingegaan. Bovendien spelen indirecte, secundaire effecten meestal een grotere rol.

Een secundair effect is dat anorganisch fosfor en stikstof de primaire productie (paragraaf 10.2 en 10.3) en de decompositiesnelheid van organisch materiaal (paragraaf 10.4) kunnen doen toenemen. Als er geen regulerende mechanismen zijn zoals een toename van secundaire productie (bijvoorbeeld toename van het aantal grazers) kan een massale groei optreden zoals dat voor de draadalg *Cladophora* is waargenomen.

Een direct effect van een verhoogde primaire productie is een toename van andere organismengroepen doordat meer voedsel beschikbaar is. Een ander indirect effect is het verschuiven van de soortensamenstelling binnen organismengroepen. Dit komt voor bij algen waarbij overmatige nutriënteninput blauwalgen bevoordeelt boven de normaal in grote hoeveelheden aanwezige diatomeeën. De toename van blauwalgen is een indirect effect; door hogere nutriëntengehalten zullen alle algen zich sneller ontwikkelen totdat het water troebeler wordt. Wanneer minder licht beschikbaar is, zijn blauwalgen in het voordeel omdat ze beter aangepast zijn aan slechtere lichtcondities. Ook bij hogere trofische niveaus kunnen verschuivingen waargenomen worden (paragraaf 10.5). Een voorbeeld is een afname van het aantal knippers gecombineerd met een toename van het aantal filtreerders bij eutrofiëring van bovenlopen.

Naast eutrofiëring (de voedselverrijking met anorganische nutriënten) kan ook saprobiëring (voedselverrijking met organische nutriënten) optreden. Beide processen hebben een wisselwerking met elkaar en kunnen daardoor samen al bovenstaande effecten teweegbrengen (paragraaf 10.6).

Eén van de belangrijkste negatieve effecten van eutrofiëring of saprobiëring is de afname van het zuurstofgehalte in het water. Dit is schadelijk voor allerlei soorten binnen het systeem. (paragraaf 10.7).

In sommige gevallen heeft de toename van nutriëntengehalten geen effect doordat een andere factor limiterend is. Ook is het mogelijk dat effecten van eutrofiëring teniet worden gedaan door veranderingen in het systeem. Er treedt dan regulatie op door bijvoorbeeld een verandering in de soortensamenstelling van de levensgemeenschap. In paragraaf 10.8 zijn deze effecten beschreven.

In paragraaf 10.9 is het effect beschreven van het verwijderen van bos langs de oevers van beken en rivieren. Hierdoor zijn deze wateren niet meer beschaduwde en reageert het systeem sterker op eutrofiëring.

10.2 Verhoogde primaire productie

De behoefte aan onderzoek naar de respons van algengemeenschappen op hoge nutriëntengehalten in beken en rivieren neemt toe, omdat steeds meer van deze wateren aan verhoogde gehalten aan voedingsstoffen blootstaan (Stanley *et al.* 1990). Een extreem hoge algenbiomassa geeft ecologische en beheersproblemen in zowel snel als langzaam stromende delen van beken en rivieren. Hierbij moet de aandacht gericht worden op die algengemeenschappen die de grootste potentiële problemen veroorzaken, dus de gemeenschap die domineert in een systeem. In stromend water is dit het perifyton (Wetzel & Ward 1992).

Vaak blijken algen in biomassa toe te nemen als gevolg van verhoogde nutriëntengehalten. Uit experimenten is gebleken dat fosfor vaker limiterend is dan stikstof. Niet altijd zijn duidelijke effecten van het toevoegen van nutriënten gevonden. In sommige gevallen waren ook andere factoren, zoals licht, limiterend. Voor verdere informatie omtrent de relatie tussen primaire productie en nutriënten wordt verwezen naar hoofdstuk 2. In paragraaf 10.2.1 wordt verder ingegaan op het effect van een hoge productie van *Cladophora*, omdat dit een groot effect op het ecosysteem heeft.

10.2.1 Massaproductie van *Cladophora*

Cladophora is een groenalg die in vele beken voorkomt. Verscheidene onderzoeken zijn uitgevoerd naar het effect van eutrofiëring op de groei van deze alg. De soort heeft een belangrijke functie in het ecosysteem. *Cladophora* groeit erg snel bij een hoog nutriëntengehalte en vormt dan een habitat voor diatomeeën en bepaalde

groepen dieren. Door de vorming van een nieuwe structuur verandert het hele systeem. *Cladophora*-massaproductie kan al bij lage nutriëntengehalten optreden. Schonborn (1996) heeft de soort onderzocht in een beek in Duitsland, de 'Ilm'. Deze beek wordt gedomineerd door de draadalg *Cladophora*. Bij lichte vervuiling van 2 mg NO_3^- -N/l, een gunstige P/N ratio en een optimale lichtintensiteit kan *Cladophora* tot massaproductie komen. *Cladophora* groeit in onbeschaduwde zones en kan zich over het hele bed uitbreiden. De stroomsnelheid speelt echter ook een rol. Optimale groei vindt plaats bij een stroomsnelheid van 0.5-0.8 m/s. Bij een stroomsnelheid van meer dan 1m per seconde laten de draden los.

Cladophora vervangt bij massale groei het oorspronkelijke perifyton. De oorspronkelijke algenmatten zijn belangrijke habitats voor een rijke micro- en meiofaunagemeenschap. *Cladophora* kan ook de ruimte van stroomminnende macrofaunagroepen zoals Ephemeroptera, Plecoptera en Trichoptera bezetten, alhoewel deze soorten wellicht ook door de vervuiling op zich al verdwijnen. Deze groepen worden vervangen door chironomiden en bloedzuigers. Power (1990) vond naast chironomiden- ook *Diptera*-larven en anneliden in de *Cladophora*. Veel van deze soorten breken detritus af dat door de *Cladophora* draden uit de waterkolom gefilterd wordt. *Erpobdella* reguleert als predator vrijwel de gehele meio- en macrozoöbenthosgemeenschap in de *Cladophora* gemeenschap. Deze bloedzuigers zijn in de *Cladophora* in hoge dichtheden aanwezig.

De massale groei van *Cladophora* kan worden opgevat als een mechanisme ter bescherming van het ecosysteem tegen additionele nutriënten, dat al bij lage niveaus begint. *Cladophora* neemt snel nutriënten op en accumuleert ze in de biomassa. Als *Cladophora* loslaat en door de stroming wordt meegenomen, verdwijnen nutriënten uit het beektraject. De alg produceert veel zuurstof waardoor de afbraak van organisch materiaal versneld wordt. Het nadeel hiervan is de hoeveelheid nutriënten die in het traject blijft als *Cladophora* op de plek zelf wordt afgebroken. Ook gaat de massaproductie van *Cladophora* ten koste van vele soorten.

De massale groei is vooral te wijten aan antropogene invloeden. Vroeger werd de massale groei waarschijnlijk tegengegaan door de rivierkreeft *Astacus astacus*. Deze soort is echter sterk achteruitgegaan. Ook larven van *Leucotrichia* of *Agapetus celatus* (beide kokerjuffers) kunnen vroege stadia van *Cladophora* reduceren. Ze kunnen echter niet een extreme groei voorkomen. Ook Hicks (1997) geeft aan dat kreeften *Cladophora* eten. Daarnaast hebben ze consumptie van deze draadalg door de slak *Potamopyrgus* waargenomen. Er zijn twee mogelijkheden om massale groei van *Cladophora* tegen te gaan, namelijk herintroductie van kreeften of bebossing van de oevers. Het is echter de vraag wat er met de grote hoeveelheid nutriënten gebeurt als deze niet door de draadalg worden opgenomen of als deze zich door het voedselweb verplaatst.

10.3 Verhoogde productie in biofilms

Bacteriële productie in de biofilm wordt gestimuleerd door antropogene nutriënteninput in stromende wateren. Deze input heeft invloed op de microbiële nutriëntencyclus en op de beek/rivier als geheel. In onderzoek van Freeman *et al.* (1995) is uitgezocht welk nutriënt de bacteriële groei van de biofilm in de 'Fraser River' bepaalt. Nutriënten komen in het systeem via papierfabriekeffluent. Effecten worden gemeten aan de hand van het aantal cellen, de biofilmdikte en de extracellulaire polymeersubstantie.

De bacteriële groei in de biofilm bleek fosfor-gelimiteerd te zijn. Andere onderzoeken wijzen op een relatie tussen algen en bacteriën in de biofilm; hierbij wordt geproduceerd organisch koolstof van de algen door de bacteriën gebruikt. Ook is gevonden dat fosfor weliswaar limiterend is in het licht, maar niet in het donker. Dit impliceert dat biofilmbacteriën zonder productie door algen, koolstof gelimiteerd zijn. Bacteriën die door nutriënten gelimiteerd worden, scheiden meer EPS (externe polymeersubstantie) af. Deze stoffen binden nutriënten uit de waterkolom, zodat deze voor de bacteriën beschikbaar komen. Het aantal protisten nam toe in de biofilm behandeld met extra fosfor. Protisten zijn belangrijk in biofilms en vormen een groot deel van het bentische voedselweb. Ze regenereren nutriënten in de biofilm zodat de bacteriële productie verder toe kan nemen.

10.4 Versnelde afbraak van organisch materiaal

Afbraak van plantaardig materiaal in aquatische systemen wordt beïnvloed door verscheidene biotische en abiotische factoren. Verhoogde concentraties van stikstof en fosfor kunnen de afbraaksnelheid van terrestrisch blad in beken doen toenemen. Over het algemeen wordt verwacht dat de decompositie sneller verloopt in eutrofe wateren dan in oligotrofe wateren (o.a. Webster & Benfield 1986). Echter, als stikstof- en fosforconcentraties de microbiële behoefte overstijgen kan de beschikbaarheid van organisch koolstof limiterend worden voor de afbraakactiviteit (Gessner & Chauvet 1994).

C:N ratio's en afbraaksnelheid van *Populus tremuloides*, *Ceratophyllum demersum* en *Potamogeton pectinatus* zijn onderzocht in een eutrofe rivier in Idaho ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 0.06 mg/l, $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 0.77 mg/l) (Royer & Minshall 1997). De afbraaksnelheden, gemeten voor de drie soorten, waren in deze rivier hoger dan voor dezelfde soorten in meer oligotrofe systemen. De snelle afbraak van het plantenmateriaal en de eutrofe conditie van de rivier suggereren dat de microbiële gemeenschap die detritus afbreekt, gelimiteerd zou kunnen zijn, althans gedeeltelijk door de beschikbaarheid van organisch koolstof in plaats van door alleen opgeloste nutriënten. In deze gevallen zal organische belasting van het systeem leiden tot een verhoogde afbraak.

10.5 Effecten op hogere trofische niveaus

Onderzoek naar interacties met betrekking tot nutriënten die complex of indirect zijn, zijn van belang in het voorspellen van indirecte effecten van eutrofiëring op stromende wateren. In stromende wateren is hieraan echter nog weinig aandacht besteed.

Sommige onderzoekers hebben geprobeerd een gehele rivier te beïnvloeden en daarvan de resultaten weer te geven. Een voorbeeld is de Kuparek River in Alaska. Deze is verrijkt met fosfaat dat leidde tot een toename in algenbiomassa en -productiviteit, een toename in bacteriële activiteit in biofilms en een toename in de groei van Simuliidae (Peterson *et al.* 1985). Hershey en Hiltner (1988) vonden dat de dichtheid van de filtrerende kokerjuffer *Brachycentrus* toenam in een bemest traject terwijl die van Simuliidae afnam, wellicht als gevolg van concurrentie met de kokerjuffer. Deze resultaten laten zien dat er effecten zijn van bemesting op verschillende niveaus in het voedselweb en dat er indirecte interacties zijn tussen de dieren. Verder zijn er veel experimenten gedaan op kleinere schaal in poelen, enclosures, kunstbeken etc. Hoe meer de condities op die van stagnant water leken des te sterker zowel de top-down als de bottom-up voedselwebrelaties uit het onderzoek naar voren kwamen. Dit betekent dat deze relaties in stromende wateren zwakker zijn.

Mundie & Simpson (1991) lieten zien dat insecten reageren op een toename van productie in de biofilm. Het aantal emergerende insecten over een periode van 7 weken blijkt met een factor 2.2 te zijn vermenigvuldigd en de dichtheid van het benthos is 1.75 keer zo hoog geworden. De groepen die de grootste respons laten zien zijn Chironomidae en Ephemeroptera. Van de chironomiden is de grootste respons zichtbaar bij de kleinste soorten. Deze hebben een korte levenscyclus: Mackey (1977) vond een larvale ontwikkelingsstijd van 5 dagen voor *Corynoneura coronata*. Kleine chironomiden zijn van groot belang in het voedselweb. Jonge salmoniden voeden zich hier bijvoorbeeld mee. In feite vormen de kleine organismen vaste deeltjes met een hoge turnoversnelheid.

De toevoeging van voedsel leidt waarschijnlijk tot minder larvale sterfte onder de insecten. Het effect is terug te vinden in een groter aantal emergerende insecten. Dit is een goede maat om productie te meten omdat het de overleving van insecten tot aan het adulte stadium weergeeft.

Een ander aspect dat indirecte effecten kan veroorzaken is verandering van de soortensamenstelling van de algengemeenschap. Mundie & Simpson (1991) lieten zien dat na toevoeging van fosfaat (fosfaatgehalte in de behandelde stroomgeulen was 0.01 mg/l, deze concentratie was 8 keer hoger dan in de blanco's) de algenbiomassa (perifyton) toenam. De blauwalgen namen relatief meer toe dan de diatomeeën maar diatomeeën bleven de dominante groep. Dit duidt op een sterkere reactie van blauwalgen in relatie tot diatomeeën op toename van het fosfaatgehalte. Dit hoeft echter geen direct effect te zijn, de lichtcondities zouden hierbij ook een rol kunnen spelen.

In het algemeen wordt aangenomen dat draadalgen en blauwalgen weinig worden gegeten door macrofauna, dit in tegenstelling tot diatomeeën. De reden hiervoor is niet duidelijk. Draadalgen hebben waarschijnlijk een moeilijk verteerbare structuur. Er zijn echter soorten die gespecialiseerd zijn in het eten van deze algen zoals *Agraylea* (Nielsen 1948), een kokerjuffer die de algen leegzuigt. Een verschuiving van dominante algensoorten heeft invloed op de beschikbaarheid van voedsel voor consumenten.

Toevoeging van fosfor leidt tot hogere productie van diatomeeën, die een voedselbron vormen voor insecten maar ook tot hogere heterotrofe productie waarvan insecten kunnen profiteren. *Orthocladus rivulorum* bijvoorbeeld, voedt zich met de diatomee *Hannaea* die blijft kleven aan het buisje van zijde waarin *Orthocladus* leeft. Op deze diatomee zitten bacteriën die reageren op fosforadditie. Ook bladafbraak door microbiële activiteit wordt gestimuleerd door fosforadditie, zodat de secundaire productie toeneemt.

Ook Johnston *et al.* (1990) demonstreerden een 3- tot 5-voudige toename in de aanwezige macrofaunabiomassa in onderzoeken waarbij de gehele rivier werd bemest. Naast een toename in biomassa is in sommige onderzoeken een verschuiving aangetoond van een groot aantal knippers naar een groot aantal filtreerders in verontreinigde bovenlopen.

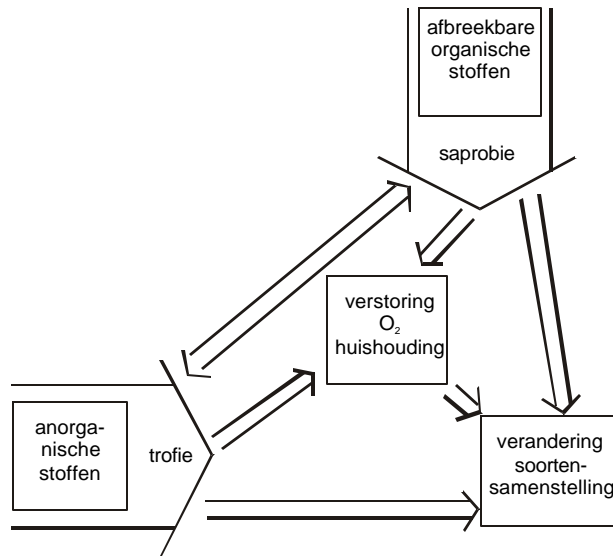
10.6 Eutrofiëring versus saprobiëring

Saprobie is de toestand met betrekking tot de concentraties van organische voedingsstoffen; met andere woorden de organische belasting van het beekwater. Saprobiëring is de verhoging van de organische belasting van het beekecosysteem door toevoer van buitenaf. Trofie is de toestand met betrekking tot de concentraties van anorganische stoffen oftewel de voedselrijkdom van het water. Eutrofiëring is de verhoging van de voedselrijkdom in het beekecosysteem door externe toevoer. Trofie en saprobie zijn structuurkenmerken die functioneel gezien samenhangen in de processen van productie en decompositie. De relatie tussen saprobie en trofie wordt in figuur 10.1 weergegeven.

Een geringe toevoer zal een gering effect hebben op de zuurstofhuishouding, soortensamenstelling en het trofie- respectievelijk saprobie-niveau. Neemt de toevoer van anorganische stoffen toe dan neemt de productie van organisch materiaal toe. Wanneer dit materiaal afsterft neemt de saprobiegraad toe (secundaire saprobiëring). Neemt de toevoer van organische stoffen toe dan neemt de decompositie van organisch materiaal toe. Als gevolg van decompositie komen anorganische voedingsstoffen vrij en neemt de trofiegraad toe (secundaire eutrofiëring).

In stromende wateren treedt van nature eutrofiëring en saprobiëring op gaande van de bron naar de benedenloop. Dood organisch materiaal is van groot belang als voedsel voor veel macrofauna-organismen. Het is nog de vraag of de macrofauna onderscheid kan maken tussen organisch materiaal afkomstig van natuurlijke bronnen (detritus) of

van menselijke bronnen (effluentlozing en dergelijke). Echter, te grote hoeveelheden organisch materiaal leiden tot sterke zuurstofdalingen als gevolg van een grote microbiële activiteit. Een daling van het zuurstofgehalte leidt tot het verdwijnen van zuurstofminnende soorten. Veel stromend water soorten zijn zuurstofminnend.



Figuur 10.1 De relatie tussen trofie en saprobie en het effect op de zuurstofhuishouding en de soortensamenstelling van het beekstelsel.

De belasting van het oppervlaktewater met organisch materiaal van menselijke oorsprong is al lange tijd een probleem. In het begin van deze eeuw stelden Kolkwitz & Marsson (1908, 1909) de relatie vast tussen aquatische planten en dieren en organische belasting of saprobiteit. De lijst met soorten die een indicatieve waarde hebben voor de saprobiteit, is in de loop van de eeuw sterk gegroeid en aangepast door onder andere Sladeczek (1973), Mauch (1976), Tolkamp (1984) en DIN (1992). De onderscheiden saprobiteitsklassen staan in tabel 10.1.

Tabel 10.1 Indeling naar saprobiteitsklasse.

naam	saprobiteitsklasse
oligosaproob	1
β-mesosaproob	2
α-mesosaproob	3
polysaproob	4

Meestal wordt de saprobiteitsscore van een beek bepaald op basis van een saprobiteitsklasse voor ieder aangetroffen taxon waarbij ook de indicatieve waarde van deze klasse wordt gewogen in termen van een indicatief gewicht.

Berekening saprobiteitsklasse

De saprobiteitsscore komt volgens de volgende berekening tot stand (DIN 1987):

$$S = \text{som}_i [s_i * A_i * G_i] / \text{som}_i [A_i * G_i]$$

S = saprobiteitsindex

s_i = saprobiteitsklasse van taxon i (i=1...n)

A_i = aantal individuen van taxon i

G_i = indicatiegewicht van taxon i

n = aantal taxa

10.7 Afname van het zuurstofgehalte

10.7.1 Als effect van verhoogde algenproductie

Eutrofiëring in stromende wateren leidt tot een toename van productie en groei van autotrofe organismen zoals algen. Dit heeft invloed op de waterkwaliteit, doordat autotrofe organismen de balans in opgelost zuurstof beïnvloeden. Primaire productie vormt daardoor een belangrijke link tussen nutriëntenvrachten en de achteruitgang van de waterkwaliteit in stromende wateren (Novotny & Zheng 1988). Opslag van zuurstof in cellen van de producenten zelf en zuurstofverbruikende processen zoals de respiratie van organismen en heterotrofe afbraakprocessen zijn onafhankelijk van licht en vinden plaats gedurende de gehele dag. Deze processen zorgen voor een afname van het zuurstofgehalte in het water. De productie van zuurstof (in de fotosynthese) daarentegen is afhankelijk van licht. Hierdoor kan het zuurstofgehalte gedurende de dag sterke schommelingen vertonen (Thomann & Mueller 1987). Door een toename van de primaire productie wordt overdag meer zuurstof geproduceerd maar wordt 's nachts ook meer zuurstof verbruikt. Dit kan leiden tot zeer lage zuurstofgehalten. Organismen die hiervoor gevoelig zijn, zullen dan verdwijnen.

Een lage afvoer lijkt het probleem van zuurstoftekort gedurende bepaalde perioden op de dag te verergeren. Oorzaken hiervan zijn de beperkte nutriëntenverduunning, de afgenomen turbiditeit waardoor de lichtintensiteit groter is en de langere verblijftijd van het water. Daarnaast gaat een groot aandeel van het overdag geproduceerde zuurstof verloren door oververzadiging.

Een ander belangrijk effect van verhoogde primaire productie op de waterkwaliteit in stromende wateren is gerelateerd aan het stroomafwaartse transport van niet vastzittende primaire producenten. De zuurstofconcentratie wordt daardoor op verschillende locaties beïnvloed. Plaatselijk zuurstofgebrek is het meest problematisch in rivieren met ondiepe productieve bovenstroomse trajecten gevolgd door diepere respiratiezones. In de diepere delen kunnen alleen algen in de toplaag zuurstof produceren, terwijl algen over de gehele diepte zuurstof gebruiken voor

respiratie. Vast materiaal (inclusief fytoplankton) slaat neer in de langzamer stromende benedenstroomse delen en verbruikt op de bodem zuurstof terwijl het wordt afgebroken (Hajda & Novotny 1996).

10.7.2 Als effect van verhoogde heterotrofe productie

Belasting met organische stoffen kan leiden tot verhoogde afbraakprocessen in beken en rivieren. Bij deze processen wordt zuurstof verbruikt. Door verhoogde afbraakprocessen kan zuurstoftekort optreden.

De invloed van een rioolwateroverstort (maximaal 20% van de afvoer van de rivier) op de Seine is onderzocht door Seidl *et al.* (1998). Dit water is vervuild met organisch koolstof en stikstof, fosfor, heterotrofe bacteriën en pathogene micro-organismen. Afbraakprocessen die als gevolg van de belasting toenemen, zorgen voor verhoogde opname van zuurstof uit het systeem.

Nitrificatie is hierbij ook van belang in relatie tot de waterkwaliteit omdat het potentieel schadelijke toxische niveaus van ammonium door lozing kan doen afnemen. Nitrificatie kost echter zuurstof, waardoor een tekort kan optreden indien sprake is van veel afbraak van organische afvalstoffen. Ook organisch stikstof wordt uiteindelijk genitrificeerd, nadat het is afgebroken tot ammonium.

Zuurstoftekorten kunnen na een overstort snel oplopen wat leidt tot sterfte van vissen en andere organismen. Het zuurstofgehalte in een rivier is afhankelijk van zoveel complexe processen dat geen enkel model gebruikt kan worden zonder een nauwkeurige analyse van de lokale karakteristieken. Het vaak gebruikte model van Streeter & Phelps (1925) is niet gedetailleerd genoeg (zie voor parameters in dit model paragraaf 12.11). Zuurstoftekort kan ook pas na verloop van tijd optreden door adsorptie van het geloosde organisch materiaal of door sedimentatie. Recente pogingen om zuurstofmodellen beter te beschrijven aan de hand van afbraakprocessen (o.a. Billen *et al.* 1988) hebben benadrukt dat niet alleen de afbreekbaarheid van de organische stoffen van belang is maar ook de biomassa aan bacteriën (zowel bacteriën afkomstig van de belasting als bacteriën in de beek of rivier zelf) en de potentie van het ecosysteem (bijvoorbeeld bepaalde hydrologische condities) voor bacteriële ontwikkeling. Zuurstofconsumptie in de vervuilde watermassa werd in het onderzoek van Seidl *et al.* (1998) geheel veroorzaakt door de activiteit van grote heterotrofe bacteriën die tegelijk met het overstortwater in de rivier terechtkwamen. De activiteit van de kleinere autochtone bacteriën in de rivier nam niet significant toe na overstort. Daarnaast speelt het fytoplankton dat vaak niet goed meer functioneert na een overstort, een rol. Dit afgestorven fytoplankton bezinkt en vormt zo een extra koolstofbron die afbraakprocessen stimuleert.

10.8 Neutralisering van eutrofiëringseffecten

In sommige gevallen kunnen effecten van eutrofiëring niet worden waargenomen. In deze gevallen is sprake van limitatie door een andere factor. Dit kan bijvoorbeeld een tekort aan licht of een andere stof dan het betreffende nutriënt zijn. Limitatie kan echter ook veroorzaakt worden doordat een bepaalde organismengroep, die effect heeft op de productie van algen aanwezig is, zoals het geval is in het onderzoek van Pan & Lowe (1995). *Hydropsyche*-larven (kokerjuffers) bouwen netten om nutriënten mee uit het water te vangen. Bij hoge dichtheden kunnen deze netten licht- en stromingscondities over het substraat veranderen en op die manier algenkolonisatie en -groei beïnvloeden (o.a. deNicola & McIntire 1990 a en b). Tevens kunnen ze grazers een schuilplaats tegen predatoren bieden en zorgen ze voor een afname van substraat dat beschikbaar is voor kolonisatie.

Bij toevoeging van fosfor en aanwezigheid van *Hydropsyche* was er geen effect op het chlorofyl-a-gehalte, bij afwezigheid van *Hydropsyche* steeg de chlorofyl-a concentratie met een factor 11. Dergelijke interactieve effecten werden niet gevonden als biovolume of koolstoffixatie gemeten werd (deze maten namen toe bij toevoeging van fosfaat en zijn dan ook beter geschikt om te gebruiken om het effect van eutrofiëring te meten). Pan & Lowe geven aan dat dit resultaat moeilijk verklaarbaar is, temeer de verwachting was dat juist slechte lichtcondities leiden tot een toename in chlorofyl-a concentratie als compensatie. Ook de soortensamenstelling van de algen veranderde. Bij verwijdering van *Hydropsyche* nam de relatieve abundantie van blauwalgen toe in relatie tot de controle. Een mogelijke verklaring hiervoor is een verbetering van de lichtcondities. Duncan & Blinn (1989) hebben aangetoond dat sommige blauwalgen beter groeien bij meer licht.

Een andere manier waarop de input van nutriënten teniet gedaan kan worden, is de adsorptie van nutriënten aan deeltjes in het sediment of in de waterlaag. Dit geldt vooral voor fosforverbindingen. De mate van adsorptie hangt af van de grootte van de sedimentdeeltjes en het type sediment (zie paragraaf 7.5).

10.9 Versterkende effecten

Behalve een hogere input van anorganische nutriënten in beken en rivieren heeft het bedrijven van landbouw langs beken en rivieren een afname van de aanvoer van organisch materiaal tot gevolg door het verwijderen van bos langs de waterloop. Deze veranderingen leiden tot een verschuiving van heterotrofe naar autotrofe processen. Met de introductie van het 'river continuum concept' hebben veel onderzoekers geprobeerd de input, opslag, transport en decompositie van vast organisch materiaal langs de longitudinale gradiënt van onverstoorde beken te kwantificeren (o.a. Cummins *et al.* 1983, Naiman *et al.* 1987). Echter, landbouwkundig gebruik in een stroomgebied heeft invloed op de beek of rivier en beïnvloedt de ecosysteemprocessen.

Delong & Brunsven (1993) hebben gedurende twee jaar ecosysteemprocessen in een beek in Noord-Idaho bestudeerd. Deze beek wordt door landbouw beïnvloed. De oorspronkelijke vegetatie langs de beek is niet meer aanwezig. Het doel van het onderzoek was het in kaart brengen van de longitudinale en seizoenspatronen in de opslag en de afbraak van vast organisch materiaal en van de effecten op de heterotrofe processen.

De biomassa van het organisch materiaal op de bodem was veel lager dan de biomassa in vergelijkbare onverstoorde beken. De biomassa van het opgeslagen organisch materiaal bleek sterker afhankelijk te zijn van lokale karakteristieken (zoals de hoeveelheid bladinvall) dan van de beekgrootte. Een lage biomassa van opgeslagen organisch materiaal is een respons op een lage aanvoer van terrestrisch organisch materiaal. Dit wordt meestal veroorzaakt door de verwijdering van de climaxvegetatie langs de beek.

Er is geen verschil gevonden in de afbraaksnelheid van bladeren, afkomstig van elzen, die op verschillende plaatsen in de beek gelegd waren. De afwezigheid van verschillen in de afbraaksnelheid langs de longitudinale gradiënt is wellicht een respons op de over het algemeen lage biomassa van opgeslagen bentisch organisch materiaal in de betreffende beek.

Knippers (organismen die leven van detritus) waren zeldzaam door de hele beek. Deze dieren bepaalden nergens meer dan 5% van de gemeenschap (Delong 1991). In twee bovenstroomse takken die niet door landbouw waren beïnvloed en een dichte oevervegetatie hadden, waren knippers veel abundanter. Verzamelaars en filteraars (organismen die leven van in het water zwevend fijn organisch materiaal, zoals algen) waren wel aanwezig over het hele traject. Echter hun abundantie bleef hetzelfde over de hele gradiënt.

Veel onderzoeken hebben gedemonstreerd dat de decompositiesnelheden toenemen in beken met hoge nutriëntenconcentratie (o.a. Webster & Benfield 1986). In beken waarlangs de beekbegeleidende vegetatie is verwijderd, is het waarschijnlijk dat organisch materiaal limiterend is voor heterotrofe processen waardoor deze toename in afbraaksnelheid niet plaatsvindt. Het gevolg is dat nutriënten minder opgenomen worden in heterotrofe processen maar dat de verhoging van de productie in deze wateren beperkt blijft tot de autotrofe processen. Autotrofe organismen worden nog eens extra bevoordeeld doordat er geen beschaduwning meer is.

Het verwijderen van beekbegeleidende vegetatie beïnvloedt dus niet alleen de waterkwaliteit maar ook de ecosysteemprocessen. Autotrofe processen nemen toe, heterotrofe processen nemen af.

10.10 Conclusies

Eutrofiëring in beken en rivieren kan leiden tot:

- Verhoogde primaire productie, bijvoorbeeld overmatige algenbloei;

- Verhoogde afbraaksnelheid van organisch materiaal;
- Zuurstoftekort;
- Verandering in samenstelling van de algengemeenschap;
- Verandering in de soortensamenstelling van overige groepen zoals een toename van het aantal filtreerders.

De mate van het effect hangt af van:

- De hydrologische situatie in de beek;
- De aanwezigheid van vegetatie langs de beek;
- De dimensies en afvoer van de beek;
- De sterkte van de interacties tussen organismengroepen in de beek;
- Fysische kenmerken van de beek, zoals de lichtintensiteit en de korrelgrootte van het sediment;
- Chemische kenmerken van de beek, bijvoorbeeld de aanwezigheid van stoffen die nutriënten kunnen binden, zoals ijzer.
- De hoeveelheid organisch materiaal in de beek

10.11 Factoren voor modellering

Voor modellering van de effecten van eutrofiëring op het beekstelsel zijn alle factoren die in de voorgaande hoofdstukken zijn genoemd van belang. De meeste van die factoren zijn afhankelijk van de lokale kenmerken van een beek. Belangrijke lokale factoren in een model (naast de reeds genoemde factoren in de vorige hoofdstukken) zijn:

- De lichtintensiteit in de beek;
- De hoeveelheid organisch materiaal;
- De achtergrondgehalten van de nutriënten;
- De stroomsnelheid en afvoerdynamiek;
- De afstand tot de bron;
- Het landgebruik in de omgeving
- De dimensies.

DEEL III: METHODIEKEN EN MODELLEN

11 Meten en beoordelen

11.1 Inleiding

Om de trofiestaat van een beek of rivier te bepalen, is het in eerste instantie van belang goed te meten. Goed meten betekent op de juiste tijdstippen meten, de juiste stoffen (of vormen van stoffen) meten en de gehalten met de juiste analysetechniek bepalen. In paragraaf 11.2 zijn verschillende bemonsteringstechnieken met elkaar vergeleken. Paragraaf 11.3 beschrijft de mogelijkheden voor het meten van bio-beschikbaar fosfor, een belangrijk nutriënt. Na gehalten gemeten te hebben moet bepaald worden in welke trofische staat een water zich bevindt. Verschillende methodieken hiervoor zijn opgenomen in paragraaf 11.4.

11.2 Bemonsteringstechniek

Niet alleen de concentraties van de nutriënten stikstof en fosfor zijn van belang, ook de transportsnelheid en de flux van de nutriënten bepalen het effect van eutrofiëring. Kronvang & Bruhn (1996) hebben verschillende meetmethodieken voor de bepaling van stikstof- en fosforconcentraties en -transport onderzocht. De bepaling van de concentraties en het transport van stikstof en fosfor is een integraal onderdeel van veel monitoringsprogramma's. Het selecteren van één monstertechniek is nodig om metingen te kunnen vergelijken. Metingen van stikstof en fosfor in beken worden vaak uitgevoerd door te bemonsteren op één punt in intervallen, continue (debietsproportionele) metingen zijn zelden mogelijk. Bemonstering kan op vaste intervallen plaatsvinden, bijvoorbeeld maandelijks, of gestratificeerd zijn met de nadruk op perioden met een hoge afvoer. Stikstof- en fosfortransport worden dan geschat op basis van concentratie- en afvoergegevens (de laatste factor wordt vaak continu gemeten).

Verschillende bemonsteringsmethoden en schattingsmethodieken zijn geëvalueerd en gebruikt voor de berekening van gesuspendeerd sedimenttransport (o.a. Walling & Webb 1981, 1988), nitraattransport (o.a. Stevens & Smith 1978) en totaal fosfortransport (o.a. Rekolainet *et al.* 1991).

Kronvang & Bruhn (1996) hebben verschillende methoden met elkaar vergeleken in twee beken waarvan het transport van stikstof en fosfor gedurende twee hydrologische jaren bekend was. De vergelijking is uitgevoerd op basis van de standaard fout van bemonsterings- en schattingsmethodieken om de meest betrouwbare schattingsmethode te bepalen, in combinatie met de meest effectieve bemonsteringsstrategie. Het onderzoek wijst uit dat reguliere bemonstering een beter resultaat oplevert dan gestratificeerde bemonstering waarbij de nadruk ligt op perioden met een hoge afvoer. Dit komt waarschijnlijk doordat in kleine beken, in tegenstelling tot in grote beken, de toename van de bemonsteringsfrequentie gedurende het seizoen waarin de afvoer hoog is, de mogelijkheid dat een monster

met een hoge concentratie alleen representatief is voor een kort tijdsinterval doet toenemen. Van de reguliere bemonsteringsmethoden was tweewekelijkse bemonstering het meeste kosteneffectief (26 monsters per jaar). Ook uit andere onderzoeken blijkt dit goede resultaten te geven voor nitraat en totaal fosfaat.

Een eenvoudige interpolatietechniek bleek het meest geschikt te zijn om het jaarlijkse stikstof- en fosfortransport te schatten, waarbij rekening wordt gehouden met variatie tussen beken en jaren. Schattingen van het jaarlijks stikstoftransport waren over het algemeen nauwkeuriger dan die voor het jaarlijks fosfortransport. Dit is te verwachten gegeven de lagere variatie in de stikstofconcentratie dan in de fosforconcentratie als een resultaat van de hogere vaste component van totaal fosfor. Transport van totaal fosfor wordt bijna altijd onderschat en dan met name de vaste fractie. Voor stikstof gold dat zowel over- als onderschatting optrad afhankelijk van de gebruikte methodiek. Tweewekelijkse bemonstering gecombineerd met de lineaire interpolatiemethode resulteerde altijd in een onderschatting van het jaarlijkse totale stikstoftransport van 1-4%.

11.3 Een geschikte maat voor bio-beschikbaar fosfor

Fosfor is een belangrijk nutriënt. Het kan echter in vele vormen voorkomen. Hiervan zijn slechts bepaalde vormen beschikbaar voor opname door organismen, het biobeschikbaar fosfor. Het is echter moeilijk dit exact te meten, omdat biota meerdere vormen van fosfor in verschillende mate kunnen gebruiken. Fabre *et al.* (1996) hebben onderzocht welke maat voor fosfaat het beste het voor algen beschikbare fosfaat voorspelt. Dit blijkt fosfaat geëxtraheerd met behulp van Ca-NTA te zijn. Alle vormen van fosfor bleken echter gecorreleerd te zijn met de concentratie beschikbaar fosfor.

Nolan *et al.* (1995) hebben gedurende 5 maanden fosforconcentraties in verschillende fracties (totaal, opgelost, biobeschikbaar en oplosbaar reactief fosfor (SRP)) bepaald voor de 'Williams River' in Australië. Een sterke correlatie tussen totaal fosfor en beschikbaar fosfor suggereerde dat alleen totaal fosfor een goede indicator kan zijn voor de potentiële algengroei evenals biobeschikbaar fosfor dat is. Biobeschikbaar fosfor is een constant klein deel van het totaal fosfor. Dit resultaat werd bevestigd door de resultaten van algen-bioassays. Langduriger en uitgebreider onderzoek is nog nodig om de resultaten te bevestigen.

Anderen stellen juist dat metingen van totaal fosfor geen geschikte schatting geven van biobeschikbaar fosfor omdat een deel van het fosfor niet beschikbaar komt, doordat het is geassocieerd met partikels in suspensie (o.a. Smith 1982). Golterman *et al.* (1969) beweren daarentegen dat gesuspendeerde partikels fosfor adsorberen en resorberen uit de oplossing en dat een variërend deel van het geadsorbeerde fosfor beschikbaar kan komen voor algengroei.

In het onderzoek van Dodds *et al.* (1997) is eveneens bestudeerd welke factoren het beste de algenbiomassa voorspellen. Dit is uitgevoerd voor de Clork River (Montana) met behulp van stapsgewijze multipele regressie. Uit het onderzoek blijkt dat de factoren totaal stikstof en totaal fosfor de algenbiomassa beter voorspellen dan de opgeloste

vormen van deze stoffen (oplosbaar reactief fosfor (SRP) en opgelost anorganisch stikstof (DIN)). Dit wordt verklaard door het feit dat biotische processen de concentraties van DIN en SRP beïnvloeden. De gehalten van deze opgeloste stoffen worden bepaald door de balans tussen opname door organismen en regeneratie. Deze gehalten zijn daardoor meer resistent tegen verstoringen, waardoor die minder goed meetbaar zijn. Totaal fosfor en totaal stikstof geven een beter beeld van de hoeveelheid nutriënten in een systeem. Ook in meren wordt totaal fosfor vaker gebruikt dan SRP om normen te stellen (o.a. OECD 1982). Het gebruik van SRP is volgens Dodds et al (1997) alleen zinvol als er expliciete beekspecifieke modellen beschikbaar zijn voor nutriëntopname en remineralisatie van deze stof (voor een voorbeeld van een dergelijk model wordt verwezen naar paragraaf 12.2). Het is moeilijk om te schatten hoe veranderingen in nutriëntenlading de opgeloste stikstof- en opgeloste fosforgehalten in een beek beïnvloeden. De hoge variatie in responsen maakt het moeilijk om veranderingen in DIN of SRP te koppelen aan veranderingen in de perifyton-biomassa. Tussen totaal stikstof en totaal fosfor en algenbiomassa is een sterkere relatie gevonden. De verklaring hiervoor is dat totaal stikstof en totaal fosfor in de beek indicatiever zijn voor de hoeveelheid nutriënten die uiteindelijk biologisch beschikbaar komt voor de groei van perifyton. Normen gebaseerd op totaal stikstof en totaal fosfor bieden waarschijnlijk de beste optie voor beheerders die algengroei in stromende wateren willen beheersen.

Andere onderzoekers hebben deze factoren gebruikt in modellen, bijvoorbeeld in Missouri (Lohman *et al.* 1992) en Nieuw Zeeland (Biggs & Close 1989). Voor fytoplankton is gebleken dat het positief gecorreleerd is met totaal fosfor (Van Nieuwenhuysse & Jones 1996) in beken maar dit model kan niet voor perifyton gebruikt worden.

11.4 Bepaling van de trofische staat

11.4.1 Met behulp van chlorofylgehalte, totaal stikstof en totaal fosfor

Dodds *et al.* (1998) hebben een classificatie van de trofische staat van stromende wateren voorgesteld, gebaseerd op chlorofylgehalte, totaal stikstof en totaal fosfor.

Tabel 11.1 *Grenzen voor trofieklassen van beken (naar Dodds et al. 1998).*

variabele	grens tussen oligo- en mesotroof	grens tussen meso- en eutroof
gemiddeld benthisch chlorofyl (mg/m ²)	20	70
maximum benthisch chlorofyl (mg/m ²)	60	200
sestonisch chlorofyl (mg/l)	0.01	0.03
totaal N (mg/l)	0.7	1.5
totaal P (mg/l)	0.025	0.075

Tabel 11.1 geeft een overzicht van de grenzen tussen voedselarme, matig voedselrijke en voedselrijke beken. De typologie lijkt op die van Biggs (1996), die hetzelfde heeft uitgevoerd voor Nieuw Zeelandse beken.

De relatie tussen fosfor, stikstof en chlorofyl is in beken zwakker dan in meren en plassen. Dit wordt veroorzaakt door de hoge turbiditeit. Hydrologische verstoringen

zorgen voor een grotere variatie in nutriëntengehalten. Ook de biomassa van primaire producenten wordt hierdoor beïnvloed. De ratio maximum:gemiddeld chlorofylgehalte op de beekbodem is voor beken in de dataset van Dodds *et al.* 4.52 terwijl deze in meren vaak twee keer zo klein is.

De indeling in trofische klassen is gebaseerd op de distributie over totaal stikstof, totaal fosfor en chlorofyl (zowel op de bodem als zwevend in de waterkolom). Omdat in de dataset die gebruikt is weinig natuurlijke wateren zaten kan een indeling er anders uitzien als natuurlijke wateren worden gebruikt. De indeling is relatief; een water wordt als oligotroof beschouwd als de meeste andere wateren hogere waarden hebben voor nutriënten en chlorofyl. Dit maakt de indeling niet erg bruikbaar als naar andere typen stromende wateren gekeken wordt. De indeling kan dan ook slechts als indicatie dienen. Als natuurlijke wateren opgenomen zouden zijn, zou de trofische staat naar voedselrijker verschuiven.

11.4.2 Met behulp van macrofyten

Robach *et al.* (1996) hebben twee beektypen met elkaar vergeleken wat betreft de macrofytensamenstelling. Het eerste type betreft zure wateren in een zandsteengebied (pH 5.5-7), het tweede neutrale tot basische wateren die gevoed worden met hard grondwater (pH 7.5-8). De zuurgraad is de belangrijkste factor die verschillen tussen vegetatie in deze beken veroorzaakt. Binnen één beektype zijn vegetatietypen gerangschikt naar een trofische gradiënt (figuur 11.1).

De soortenrijkdom en het aantal gemeenschappen gerelateerd aan de trofische gradiënt zijn enigszins hoger in de basische beken dan in de zure beken. In zure wateren is er sprake van een interactie tussen de trofische stroomafwaartse gradiënt en de gradiënt van pH-neutralisatie. Het is vaak moeilijk onderscheid te maken tussen beide gradiënten.

In zure wateren zijn 4 vegetatietypen gevonden; A t/m D van oligotroof naar eutroof. In basische wateren zijn 6 vegetatietypen gevonden; A t/m F. De nutriëtniveaus in de trofische gradiënten verschillen tussen de twee watertypen. De basische oligotrofe gemeenschap A is gerelateerd aan concentraties van ammonium en fosfaat gelijk aan of lager dan 10 mg/l terwijl de zure oligotrofe gemeenschap A correspondeert met een gemiddelde concentratie van 50 µg/l NH_4^+ -N en 23 µg/l PO_4^{3-} -P.

Soorten uit zure beken lijken minder gevoelig voor eutrofiëring dan de soorten uit basische beken. Het is bekend dat ammonia meer toxisch is in basische wateren dan in zure wateren waar het aanwezig is in de niet toxische geïoniseerde vorm (o.a. Dendene *et al.* 1993). Voor het verschil in reactie op hoge fosforgehalten geven de auteurs twee hypothesen: ten eerste kunnen planten in basische wateren ook fosfor uit het sediment opnemen. Dit betekent dat de opname vanuit de waterlaag lager is waardoor eutrofiëring sneller optreedt. De concentratie in het sediment is hoog door binding aan sedimentdeeltjes en aan calcium. Een tweede verklaring kan een efficiëntere opname van fosfor zijn door de plant in alkaline wateren. Voldoende

calcium in het water zorgt voor actief calcium en fosfor transport over het membraan van de plantencellen.

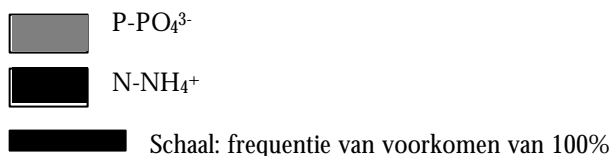
Potamogeton coloratus en *Potamogeton polygonifolius* zijn karakteristieke soorten van oligotrofe wateren, de eerste voor alkaline wateren en de tweede voor kalkarme wateren. *Potamogeton coloratus* is meer strikt oligotroof want het komt voor in wateren met een fosfaatconcentratie van 10 µg/l jaarlijks gemiddelde en tolereert een gehalte tot 30 µg/l N-NH₄⁺. *Potamogeton polygonifolius* groeit in water met een gemiddelde concentratie van N-NH₄⁺ van 50 µg/l en van P-PO₄³⁻ van 25 µg/l.

Berula erecta kan zowel in oligotrofe als mesotrofe wateren voorkomen.

Klassen van P-PO₄³⁻ en N-NH₄⁺ conc. Grenzen (mg.l⁻¹)	I (0-10)	II (11-20)	III (21-30)	IV (31-50)	V (51-100)	VI (101-200)	VII (>200)
Potamogeton coloratus	■						
Potamogeton polygonifolius		■	■	■	■		
Berula erecta	■	■	■	■	■	■	■
Callitriche obtusangula	■	■	■	■	■	■	■

Geleidbaarheid Klassen Grenzen (mS.cm⁻¹)	I (0-50)	II (50-100)	III (100-200)	IV (200-400)	V (400-500)	VI (600-800)	VII (>800)
Potamogeton coloratus					■	■	
Potamogeton polygonifolius	■	■					
Berula erecta	■	■	■		■	■	■
Callitriche obtusangula				■	■	■	■

Nitraat Klassen N-NO₃ conc. Grenzen (mg.l⁻¹)	I (0-0.5)	II (0.5-1)	III (1-2)	IV (2-3)	V (3-5)	VI (5-7)	VII (>7)
Potamogeton coloratus				■	■	■	■
Potamogeton polygonifolius	■	■					
Berula erecta	■	■	■	■	■	■	■
Callitriche obtusangula	■	■	■	■	■	■	■



Figuur 11.1 Voorkomen van macrofyten in verschillende nutriëntenklassen (naar Robach et al. 1996).

11.5 Conclusies

Om de hoeveelheid nutriënten in een beek te kunnen bepalen moet regelmatig gemeten worden. De concentraties zijn mede afhankelijk van de afvoer. Reguliere metingen (tweewekelijks) van stikstof en fosfaat blijken de beste resultaten te geven. Het jaarlijkse transport kan geschat worden met een lineaire interpolatietechniek.

Totaal fosfaat geeft het beste beeld van de hoeveelheid beschikbaar fosfor in een beek. Uiteindelijk kan al het fosfaat dat ergens in de beek gebonden is vrijkomen en door organismen worden opgenomen. Bij bepaling van opgeloste fosfaten (SRP) alleen wordt de hoeveelheid beschikbaar fosfaat onderschat.

De trofiestaat van een beek kan bepaald worden door de nutriënten (totaal stikstof en totaal fosfor) te meten en te vergelijken met een trofie-indeling. Een andere methodiek is het gebruik van indicatoren voor verschillende trofiestadia, zoals in paragraaf 11.4 is beschreven voor macrofyten.

11.6 Factoren voor modellering

Uit dit hoofdstuk blijkt dat voor de bepaling van de trofische staat van een beek de volgende factoren gemeten zouden moeten worden:

1. De afvoer van de beek;
2. Het totaal-fosfaatgehalte;
3. Het totaal-stikstofgehalte;
4. Het chlorofylgehalte.

Voor al deze factoren geldt dat ze door het jaar heen verschillen, het is daarom van belang regelmatig gespreid over het jaar te meten.

12 Modellen

12.1 Inleiding

Modellen worden veel gebruikt om effecten van verhoogde nutriëntengehalten te voorspellen. Er zijn modellen voor de voorspelling van het fosfaatgehalte (paragraaf 12.2 en 12.3), het nitraatgehalte (paragraaf 12.4) maar ook voor de voorspelling van nutriëntentransport (paragraaf 12.5). Biologische modellen voorspellen de effecten op een soort of een levensgemeenschap. Een voorbeeld is het model voor de voorspelling van de activiteit van de bodemfauna (paragraaf 12.6). In de laatste paragraaf (12.7) zijn een aantal waterkwaliteitsmodellen beschreven. Deze modellen voorspellen voornamelijk het effect van organische belasting op het zuurstofgehalte in de beek of rivier.

12.2 Modellerings van het SRP-gehalte

Het transport van fosfor in beken en rivieren vanuit diffuse en puntbronnen naar de monding is steeds meer van belang omdat extra fosfor effect heeft op zowel zoete als op mariene algen. Fosfor komt voor in vele opgeloste vormen en kan ook voorkomen gebonden aan vaste deeltjes. De meest verspreide en gemeten vorm is oplosbaar reactief fosfor (SRP). Als er geen gesuspendeerd materiaal aanwezig is geeft SRP een goed beeld van het bio-beschikbare opgeloste fosfor en wordt SRP vaak gebruikt om deze maat te schatten. In tegenstelling tot stikstofverbindingen kan anorganisch fosfor zich gemakkelijk binden aan vaste deeltjes of neerslaan met bijvoorbeeld calcium. Ook organismen dragen bij aan transport van fosfor omdat het als nutriënt wordt gebruikt. In beken en rivieren bepaalt de interactie van fosfor met gesuspendeerde deeltjes en bodemsediment grotendeels de concentratie van SRP in het water. Om SRP te gebruiken als een maat voor het biobeschikbare fosfor moeten de interacties van deze stof met het sediment, de biota en andere stoffen in een beek bekend zijn.

House *et al.* (1995) beschrijven de influx van SRP in het beeksediment in een experimentele stroomgeul in het veld, een stroomgeul in het lab en in goed gemixte suspensies. De opnamekinetiek van fosfor is gemodelleerd, gebruik makend van vergelijkingen zoals de Elovich-, Bangham-, diffusie- en de first-order-vergelijking. De Elovich-vergelijking beschreef het beste de SRP-opname in zowel de bodem als in het gesuspendeerde sediment. De relatieve bijdragen van abiotische en biotische processen in de stroomgeul in het veld zijn beschouwd in combinatie met de schattingen van de flux naar het bodemsediment voorspeld uit de resultaten van de labexperimenten. Gesuspendeerd sediment bleek van groot belang voor een snelle SRP-opname. Bodemsediment in beken waarin weinig gesuspendeerd sediment aanwezig is, neemt langzaam SRP op, doordat de diffusie van SRP vanuit de waterlaag naar het sediment de snelheid beperkt.

Het mechanisme waarmee SRP wordt opgenomen in het bodemsediment is erg complex, doordat vele biologische en minerale componenten een rol spelen. Wel is het mechanisme duidelijk anders dan voor gesuspendeerd sediment, omdat opname in het bodemsediment duidelijker trager verloopt.

Vervolgens hebben House & Denison in 1998 onderzocht hoe het sediment reageert op toegenomen concentraties van fosfor in het water als gevolg van puntbronnen en of interacties resulteren in korte of lange termijn opslag van fosfor. Uit dit onderzoek is gebleken dat seizoensveranderingen het transport van fosfor in het systeem beïnvloeden. Er was sprake van opslag van fosfor in het sediment in perioden met lage afvoer in de lente en de zomer en afgifte van fosfor uit het sediment gedurende hoge afvoer in de herfst en de winter, zodat de hoeveelheid fijn materiaal en totaal fosfor in het sediment afnam.

De SRP-concentratie in een traject van de rivier (boven- en benedenstrooms van een effluentlozing) is gemodelleerd door het netto verlies van SRP te simuleren, gebruik makend van de Elovich-vergelijking en een parabolische vergelijking. De rol van het sediment in de opname van SRP kan geschat worden uit een vergelijking tussen de kinetische parameters die gemeten zijn gedurende experimenten in een kunstbeek met de waarnemingen van het SRP- profiel in een beektraject. Alhoewel de locatie bovenstrooms van de effluentlozing een lagere totaal fosforconcentratie had dan de locatie benedenstrooms was er geen systematische verandering in het fosforgehalte langs de rest van het traject.

12.3 Modelling van fosfor in de verschillende compartimenten

Over het algemeen is de hoeveelheid aangevoerd fosfor minder dan de vraag vanuit het ecosysteem. Het tekort wordt gecompenseerd door fosfor-recycling zodat het behouden blijft binnen het systeem. In een beek is dit proces gecompliceerd, doordat ook nog stroomafwaarts transport optreedt: fosfor 'spiralling' (paragraaf 7.8).

Kim (1994) heeft de profielen van de fosforconcentratie in verschillende compartimenten (bijvoorbeeld sediment, algen, water) berekend. Hieruit ontstaan verschillende hoeveelheden die de fosfordynamiek van een beek kunnen karakteriseren. De fosforconcentratieprofielen van twaalf compartimenten zijn uitgedrukt als een functie van de stroomafwaartse afstand.

De fosfordynamiek is door Kim in een eendimensionaal evenwichtsmodel beschreven. De belangrijkste vergelijkingen zijn gebaseerd op de massabalans. Oplossingsschema's zijn geïmplementeerd om hoog gekoppelde differentieële vergelijkingen (ODE's) op te lossen, zodat de ruimtelijke verspreiding van de hoeveelheid fosfor in de compartimenten berekend kon worden. Het gebruik van oplossingschema's reduceert gekoppelde vergelijkingen tot een één variabele hogere orde ODE door substitutie- en eliminatiestappen.

Twaalf compartimenten, 3 transport- en 9 stationaire compartimenten zijn geïntroduceerd in de schema's. De hoeveelheden fosfor in de stationaire compartimenten zijn lineair gerelateerd aan die van de transportcompartimenten. De transportcompartimenten spelen een belangrijke rol in de fosforverspreiding in een bekecosysteem.

De ruimtelijke variatie in de fosforconcentratie in elk compartiment is zo duidelijk dat de aanname dat de fosforconcentratie in een beek met één waarde kan worden aangeduid het complexe systeem teveel vereenvoudigt. Omdat de stroomafwaartse flux, de opnamesnelheid en de afgiftesnelheid van fosfor zijn uitgedrukt als een functie van de concentratie in de beek, variëren ze ook met de longitudinale afstand. Eén representatieve waarde van de spiraallengte is daarom soms ongeschikt om de karakteristieken van de fosfordynamiek in een beek weer te geven.

12.4 Stochastische modellen

In de meeste modellen die tot nu toe gebruikt zijn om concentraties van stoffen in ecosystemen te voorspellen is het stochastische (toevals-) aspect genegeerd (o.a. Gore & Olson 1967, Finn 1977). De verspreiding van deeltjes of moleculen in een aquatische omgeving is echter een willekeurig proces. Daarom is dit proces onderhevig aan natuurlijke fenomenen die een waarschijnlijkheidsmodellering en -interpretatie vereisen. Stochastische modellen geven vaak een adequate beschrijving van dergelijke processen gedurende de tijd.

In beken is stikstof een belangrijk element voor de groei van biota. De nitraatbeschikbaarheid in beekwater heeft een directe invloed op de hoeveelheid en het type algen dat gevonden wordt. De nitraatconcentratie in een bekecosysteem is door Nassar *et al.* (1991) gemodelleerd met behulp van een stochastische analyse. Het model voorspelt de verspreiding, het gemiddelde en de variantie van de nitraatconcentratie gedurende de tijd op ieder punt in de beek. Het fitten van het model met data gaf een nauwkeurige beschrijving van de waargenomen nitraatconcentratie gedurende de tijd.

12.5 Modelleren van ruimtelijke en temporele variatie in nutriëntenfluxen en voorraden

Het 'spiralling' concept dat uitgebreid is beschreven in paragraaf 5.3 houdt geen rekening met de variatie in ruimte en tijd in nutriëntenfluxen en -voorraden. Wiskundige simulaties worden veel gebruikt om dergelijke variatie te beschrijven. Veel riviermodellen drukken het gedrag van een concentratie (C) van een vaste of in de waterkolom gesuspendeerde stof uit als een ééndimensionale advection-dispersievergelijking zoals weergegeven in onderstaand kader (Newbold 1996).

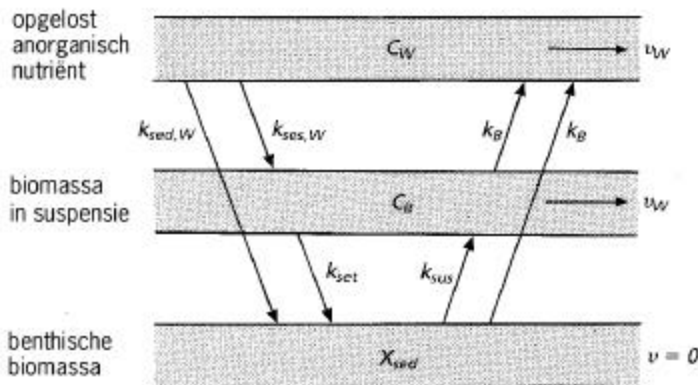
Eendimensionale advectie-dispersievergelijking

In deze vergelijking is x de stroomafwaartse afstand, Q de afvoer, A het oppervlak van de natte dwarsdoorsnede, D de coëfficiënt van de longitudinale dispersie (L^2T^{-1}), C_L de concentratie van instromend water en N ($M L^{-3}T^{-1}$) het netto verlies naar andere ecosystemen, de atmosfeer of terrestrische systemen.

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \underbrace{\frac{-Q}{A} \frac{\partial C}{\partial x}}_{\text{advectie}} + \underbrace{\frac{1}{A} \frac{\partial}{\partial x} \left[AD \frac{\partial C}{\partial x} \right]}_{\text{dispersie}} + \underbrace{\frac{\partial Q}{\partial x} (C_L - C)}_{\text{instroom en verdunning}} + \underbrace{N}_{\text{netto verlies}}$$

Verschillen tussen modellen kunnen gelegen zijn in bron- en opslagtermen, variatie in stroomgeul- en stromingskarakteristieken in ruimte en tijd, het aantal stoffen zowel vast als in suspensie dat tegelijkertijd wordt gemodelleerd en het aantal additionele niet transporterende compartimenten dat gekoppeld is aan de bron- en opslagtermen. De meeste van dergelijke modellen vereisen een computer.

Lineair, donorgecontroleerd model voor een longitudinaal uniform beek-ecosysteem met twee compartimenten



$$\frac{\partial C_W}{\partial t} = -v_W \frac{\partial C_W}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} D \frac{\partial C_W}{\partial x} - k_{WV} C_W + \frac{1}{d} k_B X_B$$

$$\frac{\partial C_B}{\partial t} = -v_B \frac{\partial C_B}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} D \frac{\partial C_B}{\partial x} - (k_B + k_{set}) C_B + \frac{1}{d} k_{sus} X_{sed} + k_{ses, W} C_W$$

$$\frac{\partial X_{sed}}{\partial t} = - (k_B + k_{sus}) X_{sed} + d k_{set} C_B + d k_{sed, W} C_W$$

waarin:

$$X_B = X_{sed} + d C_B$$

$$k_{WV} = k_{ses, W} + k_{sed, W}$$

$$\text{opname lengte, } S_W = v_W/k_{WV}$$

$$\text{biomassa transportsnelheid, } v_B = k_{sus}/(k_{set} + k_{sus})$$

$$\text{turnover lengte, } S_B = v_B/k_B$$

Het tweede kader laat een model zien voor een ecosysteem bestaande uit twee compartimenten. Het biotische compartiment is verdeeld in een deel in suspensie en een deel in het sediment. De diffusievergelijkingen zijn vereenvoudigd in relatie tot de vergelijking in het eerste kader door aan te nemen dat de stroming en de dwarsdoorsnede van de rivier constant zijn. De vergelijking voor het sedimentcompartiment bevat geen transporttermen en is uitgedrukt in termen van massa per oppervlakte-eenheid. De spiraallengte kan met behulp van dit model worden berekend. Een belangrijk aspect van dit model is dat alle transfers tussen de compartimenten lineair variëren met de nutriënteninhoud van het donorcompartiment. Een lineair donorgecontroleerd model kan niet veel mechanismen bevatten die uitwisseling tussen compartimenten controleren. Het bevat bijvoorbeeld niet de invloed van biomassa op nutriëntenopname of verzadigingsaspecten bij opname bij hoge nutriëntenconcentraties. Een dergelijk model is echter wel geschikt om de dynamiek van een tracer, toegevoegd aan een beek of rivier, waarin andere aspecten van het ecosysteem inclusief de cyclus van het natuurlijk voorkomende nutriënt relatief constant zijn, te simuleren (O'Neill 1979).

Als het doel is het beschrijven of onderzoeken van de dynamiek van de nutriëntenconcentratie binnen een range van concentraties zoals geproduceerd wordt bij experimentele nutriëntenadditie, kunnen niet-lineaire functies worden gebruikt. Bijvoorbeeld, om opname door vastzittend perifyton van nitraat, toegevoegd aan experimentele goten te modelleren gebruikten Kim *et al.* (1990) een additioneel watercompartiment zonder stroomafwaartse snelheid, waarmee ze een uitwisselingszone representeerden dichtbij de beekbodem. Nutriënttransfer vanuit de waterkolom naar de uitwisselingszone werd beschreven met eerste orde kinetiek, terwijl nutriëntenopname vanuit de uitwisselingszone beschreven werd door de Michaelis-Menten kinetiek (kader).

De Michaelis-Menten kinetiek

C_{ex} is de NO_3-N concentratie in de uitwisselingszone, K_s de halfverzadigingsconstante waarbij opname met de helft van de maximale snelheid (V_{max}) ($M T^{-1}$ per massa van X_b) is.

$$U = X_B V_{max} \left(\frac{C_{ex}}{K_s + C_{ex}} \right)$$

Deze vergelijking voorspelt dat de opnamelengte toeneemt met toenemende concentraties, zoals experimenteel waargenomen is door Mulholland *et al.* (1990). In niet biologische toepassingen worden andere typen van uitwisseling, zoals sorptie-isothermen (Bencala 1984) en chemische submodellen (Chapman 1982) gekoppeld aan een vergelijking zoals in het kader 'Eendimensionale advection-dispersie-vergelijking'. Functies die zijn gebruikt in het modelleren van het gedrag van een tracer zijn gereviewed door Thomann (1984), Kuwabara en Helliker (1988) en O'Connor (1988 a, b, en c).

In de dynamiek van een toegevoegd nutriënt, in tegenstelling tot die van een tracer, kunnen reacties optreden met andere aspecten van het ecosysteem. Bijvoorbeeld, als de Michaelis-Menten kinetiek gebruikt wordt om een toename in de opname als gevolg van toegevoegde nutriënten te bepalen, rijst de vraag of dit resulteert in een toegenomen biomassa. Dit kan afhangen van de vraag of er een secundair effect is op consumentenpopulaties die de biomassatoename remmen. Overwegingen als deze leiden tot toenemende complexe ecosysteemmodellen waarin de dynamiek van een nutriënt slechts een klein onderdeel vormt.

Dergelijke complexiteit komt in verschillende mate naar voren in waterkwaliteitssimulatiemodellen, ontworpen om effecten te voorspellen van potentiële afvalwaterlozingen (Chapra & Reckhow 1983, Orlob 1983, Bowie *et al.* 1985, Thomann & Mueller 1987 en McCutcheon 1989). Verscheidene waterkwaliteitmodellen simuleren de fosfor- en stikstofdynamiek, inclusief het vrijkomen van nutriënten uit geloosd organisch materiaal, opname door en invloed op de groei van algen, het vrijkomen van nutriënten uit afbrekende algen en uitwisselingen met het sediment.

Vaak zijn modellen echter gericht op de netto effecten op concentraties in de waterkolom, meer dan op de cyclus op zich en in sommige modellen wordt het sediment beschouwd als een potentieel oneindige bron of opslagplaats zonder massabalans beperkingen. Waterkwaliteitssimulatiemodellen zijn geconstrueerd door gebruik te maken van functionele relaties en parameterwaarden beschikbaar in de wetenschappelijke literatuur (Bowie *et al.* 1985) en vervolgens aangepast om modelsimulaties overeen te laten stemmen met data van een specifieke rivier. Deze data zijn vaak beperkt, ofwel in kwantiteit ofwel in de range van de dynamiek, zodat ondubbelzinnige parameterschattingen en testen van het model nauwelijks haalbaar zijn. Desondanks zijn de modellen effectief in het simuleren van de belangrijkste waterkwaliteitsparameters en dienen ze om gebieden te identificeren waarin het wetenschappelijk begrip van ecosysteemprocessen beperkt is.

12.6 Voorspelling van benthische activiteit

In ondiepe beken kan de activiteit van organismen op de bodem een grote invloed hebben op de waterkwaliteit van de beek. Vooral zuurstofgebruik in het sediment kan leiden tot lage zuurstofgehalten in het water.

De activiteit van de levensgemeenschap op de beekbodem kan snel berekend worden met het model van Rauch & Vanrolleghem 1998. Het model is gebaseerd op de voorspelling van de uitwisseling van omgezet materiaal tussen het water en de biofilm, wat bekend staat als het 'half-order kinetic biofilm model' (Harremoes 1978) en uitgebreid voor gebruik in een systeem met meervoudig substraat (bijvoorbeeld afbreekbaar organisch materiaal, ammonium, nitraat en opgelost zuurstof) en meerdere bacteriesoorten (bijvoorbeeld nitrificerende bacteriën, denitrificerende bacteriën, heterotrofe bacteriën). De omzetting van organisch koolstof onder aërobe en anaërobe omstandigheden en nitrificatie zijn in het model opgenomen. De

dynamiek van de biofilmdikte wordt voorspeld op grond van groei, afbraak, vasthechting en loslaten en gaat uit van een gemiddelde constante biofilmdichtheid. Het model is gebruikt voor een casestudie, waaruit bleek dat de activiteit van de biofilm sterk beïnvloed wordt door het trofieniveau waarin de rivier verkeert (presentie of absentie van algen).

De case-studie is uitgevoerd in een kleine Deense rivier. Op de rivier zit een effluentlozing. De aan- of afwezigheid van autotrofe organismen leidt tot dagelijkse schommelingen in de zuurstofconcentratie. Vlakbij de vervuilingsbron bezinkt het organisch materiaal. Dit wordt omgezet in bio-afbreekbaar materiaal door hydrolyse. Meteen stroomafwaarts van het lozingspunt is meer substraat voor nitrificeerders (ammonium) dan voor heterotrofe bacteriën die daar niet voldoende zuurstof tot hun beschikking hebben. Daarom is er op dat punt meer nitrificatie. Verder stroomafwaarts is meer substraat beschikbaar voor de groei van heterotrofe bacteriën. Hoe sterker de eutrofiëring des te langer is het traject waarin nitrificatie plaatsvindt en het zuurstofgehalte laag is. De concurrentie tussen bacteriesoorten is de oorzaak van de grote verschillen die gevonden worden in de systeemprocessen tussen een eutrofe en een niet eutrofe situatie: de heterotrofe bacteriën kunnen zich veel sneller aanpassen aan veranderde condities waardoor ze een voordeel hebben in de competitie voor substraat en ruimte onder natuurlijke zuurstoffluctuaties. Bij lage zuurstofconcentraties krijgen nitrificerende bacteriën de overhand.

12.7 Waterkwaliteitsmodellen voor stromende wateren

Rivierwaterkwaliteitsmodellen proberen de ruimtelijke en temporele veranderingen van bepaalde stoffen in beeld te brengen. Het eerste model was het eenvoudige Streeter-Phelps model (Streeter & Phelps 1925), waarin twee variabelen waren opgenomen. Het model voorspelt het verloop van het zuurstofgehalte stroomafwaarts van een bron van organisch materiaal. Het model QUAL2E is hierop gebaseerd maar beschrijft de zuurstof-, stikstof- en fosforcyclus met ongeveer 10 variabelen (Brown & Barnwell 1987). QUAL2E is momenteel het meest gebruikte model voor rivierwaterkwaliteit. Het model is adequaat voor de reguliere situatie waarvoor het was ontwikkeld (het 'US wasteload allocation process') de bepaling van de maximum toelaatbare effluent lading bij een normale lage afvoer. Echter, piekafvoeren, diffuse vervuilingsbronnen, en wisselende afvoer zijn niet in het model opgenomen. Limitaties in de modelformulering beperken de mogelijkheid om massabalansen kloppend te krijgen, sessiele bacteriën en andere benthische processen te representeren en een robuuste modelcalibratie uit te voeren (Shanahan *et al.* 1998).

QUAL2E is verschillend van het 'activated sludge model' (ASM), een tweede veel gebruikt model (Somlyódy *et al.* 1998) Het eerste (QUAL2E) is gebaseerd op Streeter-Phelps en uitgebouwd met biochemische processen en ecologie (algen). Door de lange ontwikkeling en uitbouw ontbreekt in het model echter een onderliggend concept. De submodellen zijn inconsistent. Hierdoor kloppen massabalansen niet. BOD bijvoorbeeld, een maat van totaal biobeschikbaar organisch koolstof bevat niet het organisch materiaal in algenbiomassa. ASM1 is in

één keer gebouwd, zodat de balansen kloppen. Daarnaast zijn alle variabelen goed gedefinieerd. ASM1 bevat meer variabelen, anaërobe condities worden bijvoorbeeld meegenomen. Dat ASM1 meer processen en variabelen bevat, leidt echter tot moeilijkheden bij de calibratie. Een ander nadeel is dat beide modellen zijn gebouwd voor rioolwaterzuiveringsituaties en aangepast zullen moeten worden aan natuurlijke condities in een rivier, met een diffuse toevoer van belastende stoffen. In rivieren worden de systeemdynamieken gereguleerd door de concentratie van vast organisch materiaal en elektronenacceptoren zoals opgelost zuurstof of nitraat. De andere variabelen zijn snel in evenwicht zodat het ASM1 vereenvoudigd zou kunnen worden.

Er zijn modellen die vergelijkbaar zijn, zoals MIKE11 (DHI 1992). Het verschil is dat MIKE11 onderscheid maakt in opgeloste, gesuspendeerde en sedimentaire fracties, zodat de compartimenten beter op elkaar zijn afgestemd. Geen van beide modellen echter houdt rekening met bacteriën die verantwoordelijk zijn voor afbraak en nitrificatie of met perifyton. Recent worden deze modellen uitgebreid met de beschrijving van de siliciumcyclus en het sediment.

Daarnaast zijn er ecosysteemmodellen waarbij gesuspendeerde vaste deeltjes, verschillende klassen van algen, zoöplankton, invertebraten, planten of vissen worden meegenomen (Boling *et al.* 1975, Wlosinski & Minshall 1983). De keuze van een model hangt af van het doel van de analyse en de beschikbare tijd en gegevens.

Tabel 12.1 geeft een overzicht van softwareproducten van waterkwaliteitsmodellen en variabelen die daarin zijn opgenomen, zoals vermeld in Rauch *et al.* 1998).

Tabel 12.1 Belangrijke waterkwaliteitsmodellen en daarin opgenomen variabelen (Rauch *et al.* 1998). 1=QUAL2E, 2=WASP5, 3=CE-QUAL-ICM, 4=HEC5Q, 5=MIKE11, 6=ATV Model, 7=Salmon-Q, 8=DUFLOW, 9=AQUASIM, 10=DESERT.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Hydrodynamiek	externe input	j	j	n	n	y	n	n	n	n	j
	gesimuleerd	n	j	j	j	j	j	j	j	j	j
	controle structuur	n	n	j	j	j	j	j	j	j	j
transport	advectie	j	j	j	j	j	j	j	j	j	j
	dispersie	j	j	j	j	j	j	j	j	j	j
sediment	kwaliteitsmodellen	n	j	j	n	j	j	n	n		j
waterkwaliteit	temperatuur	j	n	j	j	j	j	j	open structuur	open structuur	n
	bacteriën	n	n	j	j	j	j	j			n
	DO/BOD	j	j	j	j	j	j	j			j
	stikstof	j	j	j	j	j	j	j			j
	fosfor	j	j	j	j	j	j	j			j
	silicium	n	n	j	n	j	j	j			n
	fytoplankton	j	j	j	j	j	j	j			j
zooplankton	n	n	j	n	j	j	n	n			
	benthische algen	n	n	n	n	j	j	j	n		
systeem analyse	parameter schatting	n								j	j
	gevoeligheids-/betrouwbaarheids-analyse	j								j	j

12.8 Conclusies

Door de grote complexiteit aan chemische, fysische en ecologische processen in stromende wateren is het erg moeilijk processen met betrekking tot nutriënten in een model te vangen. In dit hoofdstuk zijn verschillende modellen besproken die voor verschillende doelen bruikbaar zijn. De meeste modellen richten zich op het voorspellen van gehalten van nutriënten of op het voorspellen van het zuurstofgehalte in geval van organische belasting. Modellen waarin effecten op de levensgemeenschap voorspeld worden zijn nog nauwelijks ontwikkeld. In dit hoofdstuk is één model beschreven waarin de activiteit in de biofilm wordt voorspeld. Effecten op hoger ecologisch niveau kunnen nog niet worden voorspeld, doordat veel indirecte effecten nog niet bekend zijn en er veel biotische interacties zijn waarvan de reactie op een overvloed aan nutriënten nog niet is onderzocht.

12.9 Factoren voor modellering

Om de bestaande modellen toepasbaar te maken voor de Nederlandse situatie zullen eerst een aantal basisgegevens in verschillende Nederlandse beken moeten worden gemeten (hierbij moet gedacht worden aan de dimensies, de beschaduwing, het natuurlijke achtergrondniveau, het nutriëntentransport in de beek, de opname van nutriënten in de verschillende compartimenten). Ook de interacties tussen deze factoren onder natuurlijke en geëutrofiëerde omstandigheden moeten worden onderzocht in verschillende beektypen. De gegevens kunnen vervolgens worden vergeleken met de gegevens waarop de modellen zijn gebaseerd. De modellen kunnen op basis van deze vergelijking worden aangepast voor de Nederlandse situatie.

Om echter de vraag op te lossen wat het effect van verhoogde nutriëntenconcentraties is op de levensgemeenschap in een beek zal een nieuw model gebouwd moeten worden. In de concluderende paragrafen bij de voorgaande hoofdstukken zijn belangrijke aspecten genoemd die in een dergelijk model opgenomen zouden moeten worden (zie hiervoor ook de algemene conclusies op pagina 8 en 9).

Referenties

- Allan J.D. 1983. Predator-prey relationships in streams. In: Barnes J.R., Minshall G.W. (eds.). *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory*, pp 191-229. Plenum Press, New York.
- Allen E.D. & Spence D.H.N. 1981. The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in fresh waters. *New Phytologist* 87: 269-283.
- Ammerman J.W. & Azam F. 1985. Bacterial 5'-nucleotidase in aquatic ecosystems: a novel mechanism of phosphorus regeneration. *Science* 227: 1338-40.
- Anderson N.H. & Cummins K.W. 1979. Influences of diet on the life-histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 335-42.
- Anderson N.H. & Sedell J.R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology* 24: 351-77.
- Anderson N.H., Steedman R.J. & Dudley T. 1984. Patterns of exploitation by stream invertebrates of wood debris. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 1847-52.
- Anderson N.H. & Cargill A.S. 1987. Nutritional ecology of aquatic detritivorous insects. In: Slansky F. & Rodriguez J.R. (eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*, pp 903 – 25. John Wiley & Sons, New York.
- Angradi T.R. 1991. Transport of coarse particulate organic matter in an Idaho river, USA. *Hydrobiologia* 211: 171-183.
- Armstrong S.M. & Bärlocher F. 1989. Adsorption and release of amino acids from epilithic biofilms in streams. *Freshwater Biology* 22: 153-9.
- Arsuffi T.L. & Suberkropp K. 1984. Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. *Oikos* 42: 144-54.
- Arsuffi T.L. & Suberkropp K. 1985. Selective feeding by stream caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal-colonized patches. *Oikos* 45: 50-8.
- Arsuffi T.L. & Suberkropp K. 1988. Effects of fungal mycelia and enzymatically degraded leaves on feeding and performance of caddisfly (Trichoptera) larvae. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 205-11.
- Arsuffi T.L. & Suberkropp K. 1989. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* 79: 30-7.
- Aumen N.G., Hawkins C.P. & Gregory S.V. 1990. Influence of woody debris on nutrient retention in catastrophically disturbed streams. *Hydrobiologia* 190: 183-92.
- Ball R.C. & Hooper F.F. 1963. Translocation of phosphorus in a trout stream ecosystem. In: Schultz V., Klement A.W. Jr (eds.). *Radioecology*, pp 217-28. Reinhold Publishing, New York.
- Bärlocher F. 1982. The contribution of fungal enzymes to the digestion of leaves by *Gammarus fossarum* Koch (Amphipoda). *Oecologia* 52: 1-4.

- Bärlocher F. & Kendrick B. 1975. Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oikos* 26: 55-9.
- Bärlocher F. & Oertli J.J. 1978a. Colonization of conifer needles by aquatic hyphomycetes. *Canadian Journal of Botany* 56: 57-62.
- Bärlocher F. & Oertli J.J. 1978b. Inhibitors of aquatic hyphomycetes in dead conifer needles. *Mycologia* 70: 964-74.
- Barsdate R.J., Prentki R.T. & Fenchel T. 1974. Phosphorus cycle of model ecosystems: significance for decomposer food chains and effect of bacterial grazers. *Oikos* 25: 239-51.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bencala K. 1984. Interactions of solutes and streambed sediment. 3. A dynamic analysis of coupled hydrologic and chemical processes that determine solute transport. *Water Resources Research* 20: 1804-14.
- Bencala K.E. 1983. Simulation of solute transport in a mountain pool-and-riffle stream with a kinetic mass transfer model for sorption. *Wat. Resour. Res.* 19: 732-738.
- Bergey E.A. 1995. Local effects of a sedentary grazer on stream algae. *Freshwater Biology* 33(3): 401-409.
- Berman T. 1990. Microbial food-webs and nutrient cycling in lakes: changing perspectives. In: Tilzer M.M., Serruya C. (eds.). *Large Lakes, Ecological Structure and Function*, pp 511-25. Springer-Verlag, Berlin.
- Biggs B.J.F. 1996. Patterns in benthic algae in streams. In: Stevenson R.J., Bothwell M.L. & Lowe R.L. (eds.). *Algal Ecology*. Academic Press, San Diego. pp 31-56.
- Biggs B.J.F. & Close M.E. 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology* 22: 209-31.
- Bilby R.E. & Ward J.W. 1989. Changes in characteristics and function of woody debris with increasing size of streams in Western Washington. *Transactions of the American Fisheries Society* 118: 368-78.
- Billen G., Servais P. & Fontigny A. 1988. Growth and mortality in bacterial population dynamics of aquatic environments. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 31, 173-183.
- Boling R.H. Jr., Petersen R.C., Cummins K.W. 1975. Ecosystem Modeling for Small Woodland Streams. In: Patten BH (ed.) *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vol. 3, pp. 183-204. Academic Press, New York.
- Bothwell M.L. 1985. Phosphorus limitation of lotic periphyton growth rates: an intersite comparison using continuous-flow troughs (Thompson River system, British Columbia). *Limnology and Oceanography* 30: 527-42.
- Bothwell M.L. 1989. Phosphorus limited growth dynamics of lotic periphytic diatom communities: areal biomass and cellular growth rate responses. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1293-1301.
- Bott T.L. 1983. Primary productivity in streams. In: Barnes J.R., Minshall G.W. (eds.). *Stream Ecology. Application and Testing of General Ecological Theory*, pp. 29-53. Plenum Press, New York.
- Bott T.L., Brock J.T., Dunn C.S., Naiman R.J., Ovink R.W. & Petersen R.C. 1985. Benthic community metabolism in four temperate stream systems: an inter-

- biome comparison and evaluation of the river continuum concept. *Hydrobiologia* 123: 3-45.
- Bowie G.L., Mills .B., Porcella D.P., Campbell C.L., Pagenkopf J.R., Rupp G.L. 1985. Rates, constants and kinetics formulations in surface water quality modeling 2nd edn. EPA 600/3-85/040. EPA Environmental Research Laboratory, Athens, Georgia.
- Bretschko G. 1990. The dynamic aspect of coarse particulate organic matter (CPOM) on the sediment surface of a second order stream free of debris dams (RITRODAT-LUNZ study area). *Hydrobiologia* 203: 15-28.
- Briand F. 1985. Structural singularities of freshwater food webs. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 3356-64.
- Briand F. & Cohen J.E. 1984. Community food-webs have scale-invariant structure. *Nature* 307:264-267.
- Briand F. & Cohen J.E. 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* 238: 956-60.
- Brock T.D. & Madigan M.T. 1991. *Biology of microorganisms*. Sixth edition. Prentice-Hall International editions, Englewood Cliffs, USA. ISBN: 0-13-086604-0.
- Brown L.C. & Barnwell T.O. 1987. The enhanced stream water quality models QUAL2E and QUAL2E-UNCAS: Documentation and User Manual, Report EOA/600/3-87/007, U.S. EPA, Athens, GA, USA.
- Bueler C.M. 1984. Feeding preferences of *Pteronarcys pictetii* (Plecoptera: Insecta) from a small, acidic woodland stream. *Florida Entomologist* 67: 393-401.
- Busch D.E. & Fisher S.G. 1981. Metabolism of a desert stream. *Freshwater Biology* 11: 301-7.
- Carignan R. 1982. An empirical model to estimate the relative importance of roots in phosphorus uptake by aquatic macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 243-247.
- Carpenter S.R. & Kitchell J.F. 1984. Plankton community structure and limnetic primary production. *American Naturalist* 124: 159-72.
- Cembella A.D., Antia N.J. & Harrison P.J. 1984a. The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective. Part 1. *Critical Reviews in Microbiology* 10: 317-91.
- Cembella A.D., Antia N.J. & Harrison P.J. 1984b. The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective. Part 2. *Critical Reviews in Microbiology* 11: 13-81.
- Chapman B.M. 1982. Numerical simulation of the transport and speciation of nonconservative chemical reactants in rivers. *Water Resources Research* 18: 155-67.
- Chapra S.C. & Reckhow K.H. 1983. *Engineering Approaches for Lake Management*. Vol. 2: Mechanistic Modeling. Butterworth Publishers, Boston.
- Chatarpaul L., Robinson J.B. & Kaushik N.K. 1980. Effects of tubificid worms on denitrification and nitrification in stream sediment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 656-63.

- Chen M. 1974. Kinetics of phosphorus absorption by *Corynebacterium bovis*. *Microbial Ecology* 1:164-175.
- Christensen B. 1977. Habitat preference among amylase genotypes in *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea). *Hereditas* 87: 21-6.
- Christensen P.B., Nielsen L.P., Sørensen J. & Revsbech N.P. 1990. Denitrification in nitrate-rich streams: Diurnal and seasonal variation related to benthic oxygen metabolism. *Limnology and Oceanography* 35: 640-51.
- Christmas M. & Whitton B.A. 1998. Phosphorus and aquatic bryophytes in the Swale-Ouse river system, north-east England. 1. Relationship between ambient phosphate, internal N:P ratio and surface phosphatase activity. *The Science of the Total Environment* 210/211: 389-399.
- Cohen J.E. & Newman C.M. 1985. A stochastic theory of community food webs. 1. Models and aggregated data. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 224: 421-48.
- Cohen J.E., Beaver R.A., Cousins S.H., DeAngelis D.L., Goldwasser L., Heong K.L., Holt R.D., Kohn A.J., Lawton J.H., Martinez J., O'Malley R., Page I.M., Patten B.C., Pimm S.L., Polis G.A., Rejmanek M., Schoener T.W., Schoenly K., Sprules W.G., Teal J.M., Ulanowicz R.E., Warren P.H., Wilbur H.M. & Yodzis P. 1993. Improving food-webs. *Ecology* 74: 252-258.
- Coleman R.L. & Dahm C.N. 1990. Stream geomorphology: effects on periphyton standing crop and primary production. *Journal of the North American Benthological Society* 9(4): 293-302.
- Conway H.L. & Harrison P.J. 1977. Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. IV> Transient response of *Chaetoceros debilis*, *Skeletonoma costatum*, and *Thalassiosira gravida* to a single addition of the limiting nutrient. *Marine Biology* 43: 33-43.
- Cooke J.G. & White R.E. 1987. The effect of nitrate in stream water on the relationship between denitrification and nitrification in a stream-sediment microcosm. *Freshwater Biology* 18: 213-26.
- Cooper A.B. 1984. Activities of benthic nitrifiers in streams and their role in oxygen consumption. *Microbial Ecology* 10: 317-34.
- Cooper A.B. & Cooke J.G. 1984. Nitrate loss and transformation in 2 vegetated headwater streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 18: 441-50.
- Cooper S.D., Walde S.J. & Peckarsky B.L. 1990. Prey exchange rates and the impact of predators on prey populations in streams. *Ecology* 71: 1503-14.
- Corning K.E., Duthie H.C. & Paul B.J. 1989. Phosphorus and glucose uptake by seston and epilithon in boreal forest streams. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 123-33.
- Cosser P.R. 1989. Nutrient concentration – flow relationships and loads in the South Pine River, south-eastern Queensland. I. Phosphorus loads. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 40: 613-30.
- Costerton J.W., Cheng K.J., Geesey G.G., Ladd T.I., Nickel J.C., Dasgupta M. & Marrie T. 1987. Bacterial biofilms in nature and disease. *Ann. Rev. Microbiol.* 41: 435-464.

- Cotner J.B. Jr. & Heath R.T. 1990. Iron redox effects on photosensitive phosphorus release from dissolved humic materials. *Limnology and Oceanography* 35: 1175-81.
- Covich A.P., Palmer M.A. & Crowl T.A. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* Vol. 49, no.2, pp 119-127.
- Crosby M.P., Newell R.I.E. & Langdon C.J. 1990. Bacterial mediation in the utilization of carbon and nitrogen from detrital complexes by *Crassostrea virginica*. *Limnology and Oceanography* 35: 625-39.
- Cuffney T.F., Wallace J.B. & Lugthart G.J. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* 23: 281-99.
- Cummins K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631-41.
- Cummins K.W., Sedell J.R., Swanson F.J., Minshall G.W., Fisher S.G., Cushing C.E. 1983. Organic matter budgets for stream ecosystems: problems in their evaluation. In: Barnes J.R., Minshall G.W. (eds.). *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory*, pp 299-353. Plenum Press, New York.
- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B. & Taliaferro W.B. 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience* 39: 24-30.
- DeAngelis D.L., Mulholland P.J., Elwood J.W., Palumbo A.V. & Steinman A.D. 1990. Biogeochemical cycling constraints on stream ecosystem recovery. *Environmental Management* 14: 685-97.
- D'Angelo D.J., Webster J.R. & Benfield E.F. 1991. Mechanisms of stream phosphorus retention: an experimental study. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 225-37.
- Decamps H., Capblanc J. & Tourenq J.N. 1984. In: Whitton B.A. (ed.) *Ecology of European Rivers*. Blackwell Scientific Publications. pp 207-35.
- Delong M.D. 1991. Ecosystem processes and community structure in an agriculturally impacted stream. Ph. D. dissertation, University of Idaho, Moscow, 201p
- Delong M.D. & Brunsven M.A. 1993. Storage and decomposition of particulate organic matter along the longitudinal gradient of an agriculturally-impacted stream. *Hydrobiologia* 262: 77-88.
- Dendene M.A., Rolland T., Trémolières & Carbiener R. 1993. Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of Elodea. *Aquat. Bot.* 46: 301-315.
- DeNicola D.M. & McIntire C.D. 1990a. Effects of substrate relief on the distribution of periphyton in laboratory streams. I. Hydrology. *Journal of Phycology*, 26: 624-633.
- DeNicola D.M. & McIntire C.D. 1990b. Effects of substrate relief on the distribution of periphyton in laboratory streams. II. Interactions with irradiance. *Journal of Phycology*, 26: 634-641.
- DePinto J.V. 1979. Water column death and decomposition of phytoplankton: an experimental and modeling review. In: Scavia D., Robertson A. (eds.). *Perspectives on Lake Ecosystem Modeling*, pp 25-52. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan.

- Devol A.H., Santos A.D., Forsberg B.R., Zaret T.M. 1984. Nutrient addition experiments in Lago Jacaretinga, Central Amazon, Brazil: 2. The effect of humic and fulvic acids. *Hydrobiologia* 109: 97-103.
- Diaz O.A., Reddy K.R. & Moore Jr. P.A. 1994. Solubility of inorganic phosphorus in stream water as influenced by pH and calcium concentration. *Wat. Res.* Vol. 28, No. 8, pp 1755-1763.
- Dickerman J.A., Stewart A.J. & Wetzel R.G. 1986. Estimates of net annual aboveground production: sensitivity to sampling frequency. *Ecology* 67: 650-9.
- DIN (Deutsches Institut für Normung e.V.) 1992: Biologisch-ökologische Gewässergüteuntersuchung: Bestimmung des Saprobienindex (M2). In: Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung. - VCH Verlagsgesellschaft mbH, Weinheim: 1-13.
- Dodds W.K., Smith V.H. & Zander B. 1997. Developing nutrient targets to control benthic chlorophyll levels in streams: a case study of the Clark Fork River. *Wat. Res.* Vol. 31, no. 7, pp. 1738-1750.
- Dodds W.K., Jones J.R. & Welch E.B. 1998. Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Wat. Res.* Vol. 32, No. 5, pp 1455-1462.
- Droop M.R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology* 9: 264-72.
- Dudley T.L., D'Antonio C.M. & Cooper S.C. 1990. Mechanisms and consequences of interspecific competition between two stream insects. *Journal of Animal Ecology* 59: 849-66.
- Duff J.H., Stanley K.C., Triska F.J. & Avanzino R.J. 1984a. The use of photosynthesis-respiration chambers to measure nitrogen flux in epilithic algal communities. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 1436-43.
- Duff J.H., Triska F.J. & Oremland R.S. 1984b. Denitrification associated with stream periphyton: chamber estimates from undisturbed communities. *Journal of Environmental Quality* 13: 514-18.
- Duff J.H. & Triska F.J. 1990. Denitrification in sediments from the hyporheic zone adjacent to a small forested stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1140-7.
- Duncan S.W. & Blinn D.W. 1989. Importance of physical variables on the seasonal dynamics of epilithic algae in a highly shaded canyon stream. *Journal of Phycology*, 25: 455-461.
- Edington J.M. & Hildrew A.G. 1982. Caseless Caddis Larvae of the British Isles. Scientific Publications of the Freshwater Biological Association, Ambleside.
- Edwards R.T. & Meyer J.L. 1986. Production and turnover of planktonic bacteria in two southeastern blackwater rivers. *Applied and Environmental Microbiology* 52: 1317-23.
- Edwards R.T. & Meyer J.L. 1990. Bactivory by depositfeeding mayfly larvae (*Stenonema* spp.). *Freshwater Biology* 24: 453-62.
- Elser J.J. & Goldman C.R. 1991. Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnology and Oceanography* 36: 64-90.
- Elwood J.W. & Nelson D.J. 1972. Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a ³²P material balance method. *Oikos* 23: 295-303.

- Elwood J.W., Newbold J.D., O'Neill R.V., Stark R.W. & Singley P.T. 1981a. The role of microbes associated with organic and inorganic substrates in phosphorus spiralling in a woodland stream. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 21: 850-6.
- Elwood J.W., Newbold J.D., Trimble A.F. & Stark R.W. 1981b. The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* 62: 146-58.
- Elwood J.W., Newbold J.D., O'Neill R.V. & Van Winkle W. 1983. Resource spiralling: an operational paradigm for analyzing lotic ecosystems. In: Fontaine T.D. III, Bartell S.M. (eds.). *The Dynamics of Lotic Ecosystems*, pp 3-27. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan.
- Elwood J.W., Mulholland P.J. & Newbold J.D. 1988. Microbial activity and phosphorus uptake on decomposing leaf detritus in a heterotrophic stream. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 23: 1198-208.
- Eppley R.W. & Renger E.H. 1974. Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in nitrogen-limited continuous culture. *Journal of Phycology* 10: 15-23.
- Fabre A., Qotbi A., Duata A. & Baldy V. 1996. Relation between algal available phosphate in the sediments of the River Garonne and chemically-determined phosphate fractions. *Hydrobiologia* 335: 43-48.
- Feminella J.W. & Stewart K.W. 1986. Diet and predation by three leaf-associated stoneflies (Plecoptera) in an Arkansas mountain stream. *Freshwater Biology* 16: 521-538.
- Feminella J.W., Power M.E., Resh V.H. 1989. Periphyton responses to invertebrate grazing and riparian canopy in three northern California coastal streams. *Freshwater Biology* 22: 445-57.
- Fiebig D.M. & Lock M. 1991. Immobilization of dissolved organic matter from groundwater discharging through the stream bed. *Freshwater Biology* 26: 45-55.
- Findlay S., Meyer J.L. & Smith P.J. 1986. Incorporation of microbial biomass by *Peltoperla* sp. (Plecoptera) and *Tipula* sp. (Diptera). *Journal of the North American Benthological Society* 5: 306-10.
- Finn J.T. 1977. Flow analysis, a method for analyzing flows in ecosystems. Ph.D. dissertation, University of Georgia, Athens, GA.
- Fisher S.G. 1977. Organic matter processing by a stream segment ecosystem: Fort River, Massachusetts, U.S.A. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* 62: 701-727.
- Fisher S.G. 1983. Succession in streams. Pages 7-27 in J.R. Barnes and G.W. Minshall (editors). *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*. Plenum Press, New York.
- Fisher S.G. & Likens G.E. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43: 421-39.
- Fisher S.G., Gray L.H., Grimm N.B. & Busch D.E. 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecological Monographs* 52: 93-110.
- Fox A.M. 1996. Macrophytes. In Petts G.E. & Calow P. (eds.). *River biota. Diversity and dynamics*. Blackwell Science, Oxford, UK.

- Francis M.M., Naiman R.J. & Melillo J.M. 1985. Nitrogen fixation in subarctic streams influenced by beaver (*Castor canadensis*). *Hydrobiologia* 121: 193-202.
- Francko D.A. 1986. Epilimnetic phosphorus cycling: influence of humic materials and iron on coexisting major mechanisms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 302-10.
- Freeman C., Chapman P.J., Gilman K., Lock M.A., Reynolds B. & Wheeler H.S. 1995. Ion exchange mechanisms and the entrapment of nutrients by river biofilms. *Hydrobiologia* 297: 61-65.
- Fretwell S.D. 1977. The regulation of plant communities by food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20: 169-85.
- Furumai H., Kondo T. & Ohgaki S. 1989. Phosphorus exchange kinetics and exchangeable phosphorus forms in sediments. *Water Research* 23: 685-91.
- Gawne B. 1995. Effects of feeding by *Agapetus* Species (Trichoptera) on the Density of *Epilithon* in an Australian Upland Stream. *Mar. Freshwater Res.* 46:991-997.
- Gee J.R.D. 1988. Population dynamics and morphometrics of *Gammarus pulex* L.: evidence of seasonal food limitation in a freshwater detritivore. *Freshwater Biology* 19: 333-43.
- Georgian T. & Thorp J.H. 1992. Effects of microhabitat selection on feeding rates of net-spinning caddisfly larvae. *Ecology* 73: 229-40.
- Gessner M.O. & Chauvet E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* 75: 1807-1817.
- Ghosh M. & Gaur J.P. 1994. Algal periphyton of an unshaded stream in relation to in situ nutrient enrichment and current velocity. *Aquatic Botany* 47: 185-189.
- Caron D.A., Goldman J.C. 1990. Protozoan nutrient regeneration. In: Capriuto G.M. (ed.). *Ecology of marine Protozoa*. Oxford University Press, New York. pp 283-306.
- Golterman H.L., Bakels C.C. & Jakobs-Mogelin J. 1969. Availability of mud phosphates for the growth of algae. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 17, 467-79.
- Gore A.J.P. & Olson J.S. 1967. Preliminary models for the accumulation of organic matter in an eriothorium/calluna ecosystem. *Aquilo Ser. Bot.*, 6: 297-313.
- Gregory S.V. 1978. Phosphorus dynamics on organic and inorganic substrates in streams. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 20: 1340-46.
- Gregory S.V. 1983. Plant-herbivore interactions in stream systems. In: Barnes J.R., Minshall G.W. (eds.). *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory*, pp 157-189. Plenum Press, New York.
- Grimm N.B. 1988. Role of macroinvertebrates in nitrogen dynamics of a desert stream. *Ecology* 69: 1884-93.
- Grimm N.B. & Fisher S.G. 1984. Exchange between surface and interstitial water: Implications for stream metabolism and nutrient cycling. *Hydrobiologia* 111: 219-228.
- Gromiec M.J., Loucks D.P. & Orlob G.T. 1983. Stream quality modeling. In: Orlob GT (ed.) *Mathematical Modeling of Water Quality: Streams, Lakes, and Reservoirs*, pp 176-226. John Wiley and Sons, New York.
- Groom A.P. & Hildrew A.G. 1989. Food quality for detritivores in streams of contrasting pH. *Journal of Animal Ecology* 58: 863-81.

- Hairston N.G., Smith F.E. & Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-5.
- Hajda P. & Novotny V. 1996. Modelling impact of Urban and upstream nonpoint sources on eutrophication of the Milwaukee river. *Wat. Sci. Techn.* Vol. 33, No. 4-5: 153-158.
- Hall S.J. & Raffaelli D.G. 1993. Food webs: theory and reality. *Advance in ecological research* 24: 187-239.
- Hamm A. 1991. Studie ueber Wirkungen und Qualitaetsziele von Naehrstoffen in Fliessgewaessern. Sankt Augustin : Academia Verlag, ISBN: 3-88345-380-3.
- Hansen R.A., Hart D.D. & Merz R.A. 1991. Flow mediates predator-prey interactions between triclad flatworms and larval blackflies. *Oikos* 60: 187-96.
- Hardy A.C. 1924. The herring in relation to its animate environment. Part 1. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. Ministry of Agriculture and Fisheries, Fisheries Investigations, Series II 7: 1-45.
- Harms L.L., Vidal P.H. & McDermott T.E. 1978. Phosphorus interactions with stream-bed sediments. *Journal of the Environmental engineering Division of the American Society of Civil Engineers* 104: 271-88.
- Harremoes P. 1978. Biofilm kinetics. In: Mitchell (ed.). *Water Pollution Microbiology* 2. , Wiley. New York. pp71-109.
- Hawkins B.A., Marinez N.D. & Gilbert F. 1997. Source food webs as estimators of community web structure. *Acta Ecologica*, vol. 18, no 5, pp 575-586.
- Hemphill N. & Cooper S.D. 1983. The effect of physical disturbance on the relative abundance of two filterfeeding insects in a small stream. *Oecologia* 58: 378-82.
- Herbert R.A. & Nedwell D.B. 1990. Role of environmental factors in regulating nitrate respiration in intertidal sediments. In: Revsbech N.P. & Sorensen I. (eds.). *Denitrification in soil and sediments*. Plenum Press, New York, pp 77-90.
- Hershey A.E. & Hiltner A.L. 1988. Effect of a caddisfly on blackfly density: interspecific interactions limit blackflies in an arctic river. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 188-196.
- Hershey A.E., Merritt R.W., Miller M.C. & McCrea J.S. 1996. Organic matter processing by larval black flies in a temperate woodland stream. *Oikos* 75: 524-532.
- Hicks B.J. 1997. Food webs in forest and pasture streams in the Waikato region, New Zealand: a study based on analyses of stable isotopes of carbon and nitrogen, and fish gut contents. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, Vol. 31: 651-664.
- Hildrew A.G. 1992. Food webs and species interactions. In: P. Calow and G.E. Petts (eds.). *The rivers handbook*, Vol. 1, pp 309-330. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hildrew A.G. 1996. Food webs and species interactions. In Petts G.E. & Calow P. (eds.). *River biota. Diversity and dynamics*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Hildrew A.G. & Townsend C.R. 1977. The influence of substrate on the functional response of *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) larvae (Trichoptera: Polycentropodidae). *Oecologia* 31: 21-6.

- Hildrew A.G., Townsend C.R. & Hasham A. 1985. The predatory Chironomidae of an iron-rich stream: feeding ecology and food web structure. *Ecological Entomology* 10: 403-13.
- Hildrew A.G. & Townsend C.R. 1987. Organization in freshwater benthic communities. In: Gee J.H.R., Giller P.S. (eds.). *Organization of Communities: Past and Present*, pp 347-71. Symposia of the British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hill A.R. 1982. Phosphorus and major cation mass balances for two rivers during low summer flows. *Freshwater Biology* 12: 293-304.
- Hill A.R. & Sanmugadas K. 1985. Denitrification rates in relation to stream sediment characteristics. *Water Research* 19: 1579-86.
- Hill B.H. & Gardner T.J. 1987. Seston dynamics in two Texas prairie streams. *Am. Midl. Nat.* 118: 85-93.
- Hill A.R. & Warwick J. 1987. Ammonium transformations in springwater within the riparian zone of a small woodland stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1948-56.
- Hill W.R. & Harvey B.C. 1991. Periphyton responses to higher trophic levels and light in a shaded stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 2307-14.
- Hill W.R., Boston H.L. & Steinman A.D. 1992. Grazers and Nutrients simultaneously limit lotic primary productivity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol. 49: 504-512.
- Hino S. 1989. Characterization of orthophosphate release from dissolved organic phosphorus by gel filtration and several hydrolytic enzymes. *Hydrobiologia* 174: 49-55.
- Horne A.J. & Carmiggelt C.J.W. 1975. Algal nitrogen fixation in California streams: seasonal cycles. *Freshwater Biology* 5: 461-70.
- House W.A., Denison F.H. & Armitage P.D. 1995. Comparison of the uptake of inorganic phosphorus to a suspended and stream bed-sediment. *Wat. Res.* Vol. 29, No. 3, pp 767-779.
- House W.A. & Denison F.H. 1998. Phosphorus dynamics in a lowland river. *Wat. Res.* Vol. 32, no. 6, pp 1819-1830.
- Huet M. 1954. Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bull. Fr. Piscic.* 175: 41-53.
- Hynes H.B.N. 1960. *The Biology of Polluted Waters*. Liverpool University Press, Liverpool.
- Hynes H.B.N. 1970. *The Ecology of Running Waters*. Liverpool University Press, Liverpool.
- Hynes H.B.N. 1974. The stream and its valley. *Verh Internat Verein Limnol* 19: 1-15.
- Hynes H.B.N. 1983. Groundwater and stream ecology. *Hydrobiologia* 100: 93-109.
- Irons J.G., Oswald M.W. & Bryant J.P. 1988. Consumption of leaf detritus by a stream shredder: influence of tree species and nutrient status. *Hydrobiologia* 160: 53-61.
- Iversen T.M. 1973. Decomposition of autumn-shed beech leaves in a springbrook and its significance for the fauna. *Archiv für Hydrobiologie* 72: 305-12.

- Jaarsma N.G., Boer S.M. de, Townsend C.R., Thompson R.M. & Edwards E.D. 1998. Characterising food-webs in two New Zealand streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, Vol. 32: 271-286.
- Jackson T.A. & Schindler D.W. 1975. The biogeochemistry of phosphorus in an experimental lake environment: evidence for the formation of humic-metalphosphate complexes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19: 211-21.
- Jackson T.A. & Hecky R.E. 1980. Depression of primary productivity by humic matter in lake and reservoir waters of the boreal forest zone. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 2300-17.
- Jansson M., Leonardson L. & Fejes J. 1994. Denitrification and Nitrogen Retention in a Farmland Stream in Southern Sweden. *Ambio* Vol, 23, No. 6, pp 327-331.
- Jeffries M.J. & Lawton J.H. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 269-86.
- Jeffries M.J. & Lawton J.H. 1985. Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space. *Freshwater Biology* 15: 105-12.
- Johnson D.M. 1991. Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends in Ecology and Evolution* 6(1): 8-13.
- Johnston N.T., Perrin C.J., Slaney P.A. & Ward B.R. 1990. Increased juvenile salmonid growth by whole-river fertilization. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 862-872.
- Jordan C. & Dinsmore P. 1985. Determination of biologically available phosphorus using a radiobioassay technique. *Freshwater Biology* 15: 597-603.
- Karlsson G. & Löwgren M. 1990. River transport of phosphorus as controlled by large scale land use changes. *Acta Agriculturae Scandinavica* 40: 149-62.
- Kaushik N.K. & Hynes H.B.N. 1968. Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments. *Journal of Ecology* 56: 229-43.
- Kelly M.G. & Whitton B.A. 1987. Growth rate of the aquatic moss *Rhynchostegium riparioides* in Northern England. *Freshwater Biol.* 18: 461-468.
- Kesler D.H. 1981. Periphyton grazing by *Ammocetes limnosa*: an enclosure-exclosure experiment. *J. Freshwat. Ecol.* 1: 51-59.
- Kessel van J.F. 1977. Factors affecting the denitrification rate in two water-sediment systems. *Water Research* 11: 259-67.
- Kim B.K., Jackman A.P. & Triska F.J. 1990. Modeling transient storage and nitrate uptake kinetics in a flume containing a natural periphyton community. *Water Resources Research* 26: 505-15.
- Kim S. 1994. Analytical solution schemes for phosphorus transport equations of a steady state in a stream. *Ecological modelling*, 71: 221-243.
- Kitchell J.F., O'Neill R.V., Webb D., Gallepp G.W., Bartell S.M., Koonce J.F. & Ausmus B.S. 1979. Consumer regulation of nutrient cycling. *BioScience* 29: 28-34.
- Kjeldsen K. 1996. Regulation of algal biomass in a small lowland stream: field experiments on the role of invertebrate grazing, phosphorus and irradiance. *Freshwater Biology* 36: 535-546.
- Kjeldsen K., Iversen T.M., Thorup J. & Lund-Thomsen P. 1996. Three-year study of benthic algal spring bloom development in a small, Danish lowland stream. *Hydrobiologia* 335: 183-192.

- Klotz R.L. 1985. Factors controlling phosphorus limitation in stream sediments. *Limnology and Oceanography* 30: 543-53.
- Klotz R.L. 1988. Sediment control of soluble reactive phosphorus in Hoxie Gorge Creek, New York. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 2026-34.
- Kolkwitz R. & Marsson M. 1908. Ökologie der pflanzlichen Saprobien. *Ber. dtshen. bot. Ges.* 26: 505-519.
- Kolkwitz R. & Marsson M. 1909. Ökologie der tierischen Saprobien. *Int. Rev. Hydrobiol.* 2: 126-519.
- Kronvang B. & Bruhn A.J. 1996. Choice of sampling strategy and estimation method for calculating nitrogen and phosphorus transport in small lowland streams. *Hydrological processes*, vol. 10: 1483-1501.
- Kunishi H.M., Taylor A.W., Heald W.R. Gburek W.J. & Weaver R.N. 1972. Phosphate movement from an agricultural watershed during two rainfall periods. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 20: 900-5.
- Kuwabara J.S. & Helliker P. 1988. Trace contaminants in streams. In: Cheremisinoff P.N., Cheremisinoff N.P., Cheng S.L. (eds.). *Civil Engineering Practice*, Vol. 5, pp 739-65. Technomic Publishing, Lancaster, Pennsylvania.
- Lamberti G.A. & Moore J.W. 1984. Aquatic insects as primary consumers. In: Resh V.H., Rosenberg D.M. (eds.). *The Ecology of Aquatic Insects*, pp 164-95 Praeger, New York.
- Lamberti G.A., Ashkenas L.R., Gregory S.V. & Steinman A.D. 1987. Effects of three herbivores on periphyton communities in laboratory streams. *Journal of the North American Benthological Society* 6: 92-104.
- Lamberti G.A., Gregory S.V., Ashkenas L.R., Steinman A.D. & McIntire C.D. 1989. Productive capacity of periphyton as a determinant of plant herbivore interactions in streams. *Ecology* 70: 1840-56.
- Lancaster J. 1990. Predation and drift of lotic macroinvertebrates during colonization. *Oecologia* 85: 457-63.
- Lancaster J., Hildrew A.G. & Townsend C.R. 1988. Competition for space by predators in streams: field experiments in a net-spinning caddisfly. *Freshwater Biology* 20: 185-93.
- Lancaster J., Hildrew A.G. & Townsend C.R. 1990. Stream flow and predation effects on the spatial dynamics of benthic invertebrates. *Hydrobiologia* 203: 177-90.
- Lancaster J., Hildrew A.G. & Townsend C.R. 1991. Invertebrate predation on patchy and mobile prey in streams. *Journal of Animal Ecology* 60: 625-41.
- Lancaster J. & Robertson A.L. 1995. Microcrustacean prey and macroinvertebrate predators in a stream food web. *Freshwater Biology* 34: 123-134.
- Lane P. & Levins R. 1977. The dynamics of aquatic systems. 2. The effects of nutrient enrichment on model plankton communities. *Limnology and Oceanography* 22: 454-471.
- Lawton J.H. 1989. Food webs In: Cherrett J.M. (ed.). *Ecological Concepts*, pp 43-78. Symposia of the British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Lazarova V., Capdeville B. & Nikolov L. 1994. Influence of seeding conditions on nitrite accumulation in a denitrifying fluidized bed reactor. *Water Research* 28: 1189-1197.
- Lean D.R.S. & Nalewajko C. 1976. Phosphate exchange and organic phosphorus excretion by freshwater algae. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 1312-23.
- Lindeman R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Lock M.A. & John P.H. 1979. The effect of flow patterns on uptake of phosphorus by river periphyton. *Limnology and Oceanography* 24: 343-346.
- Lock M.A., Wallace R.R., Costerton J.W., Ventullo R.M. & Charlton S.E. 1984. River epilithon: towards a structural-functional model. *Oikos* 42: 10-22.
- Lohman K., Jones J.R. & Perkins B.D. 1992. Effects of nutrient enrichment and flood frequency on periphyton biomass in Northern Ozark streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1198-1205.
- Lowe R.L., Golladay S.W. & Webster J.B. 1986. Periphyton response to nutrient manipulation in streams draining clearcut and forested watersheds. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 29-36.
- Mauch E. 1976. Leitformen der Saprobital für die biologische Gewässeranalyse. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 21, Bd 1-5, Frankfurt/Main.
- McAuliffe J.R. 1984. Resource depression by a stream herbivore: effects on distribution and abundances of other grazers. *Oikos* 42: 321-33.
- McCracken M.D. 1980. Periphyton. In LeCren E.D. & Lowe-McConnell R.H. (eds.). *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 212-213.
- McCutcheon S.C. 1987. Laboratory and instream nitrification rates for selected streams. *Journal of Environmental Engineering* 113: 628-46.
- McCutcheon S.C. 1989. *Water Quality Modeling*. Vol. 1. Transport and Surface Exchange in Rivers CRC Press, Boca Raton, Florida.
- McDiffett W.F., Beidler A.W., Dominick T.F. & McCrea K.D. 1989. Nutrient concentration-stream discharge relationships during storm events in a first-order stream. *Hydrobiologia* 179: 97-102.
- McDowell W.H. 1985. Kinetics and mechanisms of dissolved organic carbon retention in a headwater stream. *Biogeochemistry* : 329-53.
- Mackey A.P. 1977. Growth and development of larval Chironomidae. *OIKOS* 28: 270-275.
- Malmqvist B. 1993. Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. *Oikos* 66: 454-462.
- Maltby L. 1996. Detritus processing. In Petts G.E. & Calow P. (eds.). *River biota. Diversity and dynamics*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Maltchik L., Molla S., Casado C. & Montes C. 1994. Nutrient spiralling study: comparison of two extreme hydrological phases. *Arch. Hydrobiol.* 130: 215-227.
- Maltchik L., Mollá S., Montes C. & Casado C. 1996. Measurement of nutrient spiralling during a period of continuous surface flow in a Mediterranean temporary stream (Arroyo de La Montesina, Spain). *Hydrobiologia* 335: 133-139.
- Mann K.H. 1988. Production and use of detritus in various freshwater, marine and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33: 910-39.

- Martinez N.D. 1992. Constant connectance in community food-webs. *American naturalist* 139: 1208-1218.
- Martinez N.D. 1993. Scale and food-web structure. *Science* 260: 242-243.
- Mayer M.S. & Likens G.E. 1987. The importance of algae in a shaded headwater stream as food for an abundant caddisfly (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society* 6: 262-9.
- Mason J.W., Wegner G.D., Quinn G.I. & Lange E.L. 1990. Nutrient loss via groundwater discharge from small watersheds in southwestern and south central Wisconsin. *Journal of Soil and Water Conservation* 45: 327-31.
- Meinardi C.R. 1978. Schets van de natuurlijke samenstelling van het zoete grondwater in Nederland. Rijksinstituut voor Drinkwatervoorziening, Leidschendam.
- Melillo J.M., Aber J.D. & Mutatore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-6.
- Menge B.A. & Sutherland J.P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130: 730-57.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. 1978. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing, Iowa.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. 1984. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing, Iowa.
- Meybeck M. 1979. Concentrations des eaux fluviales en elements majeurs et apports en solution aux oceans. *Revue de Geologie Dynamique et de Geographie Physique* 21: 215-246.
- Meybeck M. 1982. Carbon, nitrogen and phosphorus transport by world rivers. *Am. J. Sci.* 282: 401-450.
- Meyer J.L. 1979. The role of sediments and bryophytes in phosphorus dynamics in a headwater stream ecosystem. *Limnology and Oceanography* 24: 365-75.
- Meyer J.L. 1980. Dynamics of phosphorus and organic matter during leaf decomposition in a forest stream. *Oikos* 34: 44-53.
- Meyer J.L. 1990. A blackwater perspective on riverine ecosystems. *BioScience* 40: 643-51.
- Meyer J.L. & Likens G.E. 1979. Transport and transformation of phosphorus in a forest stream ecosystem. *Ecology* 60: 1255-69.
- Meyer J.L., Mc Dowell W.H., Bott T.L., Elwood J.W., Ishizaki C., Melack J.M. 1988. Elemental dynamics in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 410-32.
- Meyer J.L. & Edwards R.T. 1990. Ecosystem metabolism and turnover of organic carbon along a blackwater river continuum. *Ecology* 71: 668-77.
- Miller J.C. 1987. Evidence for the use of non-detrital dissolved organic matter by microheterotrophs on plant detritus in a woodland stream. *Freshwater Biology* 18: 483-94.
- Minshall G.W. 1978. Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience* 28: 767-771.
- Minshall G.W., Petersen, R.C., Cummins, K.W., Bott T.L., Sedell J.R., Cushing C.E. & Vannote R.L. 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological Monographs* 53: 1-25.

- Mulholland P.J. 1992. Regulation of nutrient concentrations in a temperate forest stream: Roles of upland, riparian, and instream processes. *Limnol. Oceanogr.* 37(7): 1512-1526.
- Mulholland P.J. & Watts J.A. 1982. Transport of organic carbon to the oceans by rivers of North America: a synthesis of existing data. *Tellus* 34: 176-86.
- Mulholland P.J., Newbold J.D., Elwood J.W. and Holm C.L. 1983. The effect of grazing intensity on phosphorus spiralling in autotrophic streams. *Oecologia (Berlin)* 58: 358-66.
- Mulholland P.J., Elwood J.W., Newbold J.D. & Ferren L.A. 1985a. Effect of a leaf-shredding invertebrate on organic matter dynamics and phosphorus spiralling in heterotrophic laboratory streams. *Oecologia* 66: 199-206.
- Mulholland P.J., Elwood J.W., Newbold J.D., Ferren L.A. & Webster J.R. 1985b. Phosphorus spiralling in a woodland stream: seasonal variations. *Ecology* 66: 1012-23.
- Mulholland P.J., Minear R.A. & Elwood J.W. 1988. Production of soluble, high molecular weight phosphorus and its subsequent uptake by stream detritus. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 23: 1190-7.
- Mulholland P.J., Steinman A.D. & Elwood J.W. 1990. Measurement of phosphorus uptake length in streams: comparison of radiotracer and stable PO_4 releases. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 2351-7.
- Mulholland P.J. & Rosemond A.D. 1992. Periphyton response to longitudinal nutrient depletion in a woodland stream: evidence of upstream-downstream linkage. *J.N. Am. Benthol. Sci.* Vol 11(4): 405-419.
- Mulholland P.J., Steinman A.D., Marzolf E.R., Hart D.R. & DeAngelis D.L. 1994. Effect of periphyton biomass on hydraulic characteristics and nutrient cycling in streams. *Oecologia* 98: 40-47.
- Mundie J.H. & Simpson K.S. 1991. Responses of Stream Periphyton and Benthic Insects to Increases in Dissolved Inorganic Phosphorus in a Mesocosm. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol. 48:2061-2073.
- Naiman R.J. 1983. The annual pattern and spatial distribution of aquatic oxygen metabolism in boreal forest watersheds. *Ecological Monographs* 53: 73-94.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Lock M.A., Ford T.E. & Reice S.R. 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* 68: 1139-56.
- Nassar R., Stewart R. & Tate C. 1991. Stochastic analysis of the dynamics of nitrogen concentration in a stream ecosystem. *Ecological Modelling*, 56: 33-45.
- Neumann D., Volpers M., Reaschke I., Grauel U. & Cichos F. 1994. What is known on natural limiting factors for macrozoobenthos species in freshwater? In: *Freshwater field tests for hazard assessment of chemicals*. Lewis Publishers, Boca Raton, pp. 525-531.
- Newbold J.D. 1986. Cycles and spirals of nutrients. In Petts G.E. & Calow P. (eds.). *River biota. Diversity and dynamics*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Newbold J.D. 1987. Phosphorus spiralling in rivers and river-reservoir systems: implications of a model. In: Craig J.F., Kemper J.B. (eds.). *Regulated Streams: Advances in Ecology*, pp 303-27. Plenum Press, New York.

- Newbold J.D. 1996. Cycles and spirals of nutrients. In Petts G.E. & Calow P. (eds.). River flows and channel forms. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Newbold J.D., Elwood J.W., O'Neill R.V. & Van Winkle W. 1981. Measuring nutrient spiralling in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 860-3.
- Newbold J.D., Mulholland P.J., Elwood J.W. & O'Neill R.V. 1982a. Organic carbon spiralling in stream ecosystems. *Oikos* 38: 266-72.
- Newbold J.D., O'Neill R.V., Elwood J.W. & Van Winkle W. 1982b. Nutrient spiralling in streams: implications for nutrient limitation and invertebrate activity. *American Naturalist* 120: 628-52.
- Newbold J.D., Elwood J.W., O'Neill R.V. & Sheldon A.L. 1983. Phosphorus dynamics in a woodland stream ecosystem: a study of nutrient spiralling. *Ecology* 64: 1249-65.
- Newman R.M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater vascular macrophytes by aquatic invertebrates: a review. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 89-114.
- Nielsen A. 1948. Postembryonic development and biology of the Hydroptilidae. *K. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* 5: 200p
- Nieuwenhuysen van E.E. & Jones J.R. 1996. Phosphorus-chlorophyll relationship in temperate streams and its variation with stream catchment area. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 99-105.
- Nolan A.L., Lawrance G.A. & Meader M. 1995. Phosphorus Speciation in the Williams River; New South Wales: Eutrophication and a Chemometric Analysis of Relationships with Other Water Quality Parameters. *Mar. Freshwater Res.*, 46: 1055-64.
- Novotny V. & Zheng S. 1988. Impact of nonpoint pollution on a Great Lakes freshwater harbor estuary. In: Proceedings, Spec. Group Seminar, Water Quality Impact of Storm Sewage Overflows on Receiving Waters, J.B. Ellis, ed., 14th Biennial Conf., IAWPRC, Brighton, England, pp. 27-36.
- O'Connor D.J. 1988a. Models of sorptive toxic substances in freshwater systems. I. Basic equations. *Journal of Environmental Engineering* 114: 507-32.
- O'Connor D.J. 1988b. Models of sorptive toxic substances in freshwater systems. II. Lakes and reservoirs. *Journal of Environmental Engineering* 114: 533-51.
- O'Connor D.J. 1988c. Models of sorptive toxic substances in freshwater systems III. Streams and rivers. *Journal of Environmental Engineering* 114: 552-74.
- OECD (Organization for Economic Cooperation and Development) 1982. Eutrophication of waters. Monitoring assessment and control. Final report. OECD Cooperative Programme on monitoring of Inland Waters (Eutrophication Control), Environment Directorate, OECD, Paris, 154 p.
- O'Hall Jr. R. & Meyer J.L. 1995. The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. *Ecology* 79(6), 1998, pp. 1995-2012.
- Omernik J.M. 1977. Nonpoint source-stream nutrient level relationships: a nationwide survey. EPA-600/3-77-105, Ecological Research Series, United States Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- O'Neill R.V. 1979. A review of linear compartmental analysis in ecosystem science. In: Matis J.H., Patten B.C., White G.C. (eds.). *Compartmental Analysis of*

- Ecosystem Models, pp 3-28. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.
- Orlob G.T.(ed.). 1983. Mathematical Modeling of Water Quality: Streams, Lakes, and Reservoirs. John Wiley and Sons, New York.
- Ostrofsky M.L. & Zettler E.R. 1986. Chemical defenses in aquatic plants. *Journal of Ecology* 74: 279-87.
- Paine R.T. 1988. On food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology* 69: 1648-54.
- Pan Y. & Lowe R.L. 1995. The effects of hydropsychid colonization on algal response to nutrient enrichment in a small Michigan stream, USA. *Freshwater Biology* 33: 385-392.
- Paul B.J., Corning K.E. & Duthie H.C. 1989. An evaluation of the metabolism of sestonic and epilithic communities in running waters using an improved chamber technique. *Freshwater Biology* 21: 207-17.
- Pearl H.W. & Downes M.T. 1978. Biological availability of low versus high molecular weight reactive phosphorus. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 1639-43.
- Peckarsky B.L. & Penton M.A. 1988. Why do Ephemerella nymphs scorpion posture: a 'ghost of predation past'? *Oikos* 53: 185-93.
- Peckarsky B.L., Horn, S.C. & Statzner B. 1990. Stonefly predation along a hydraulic gradient: a field test of the harsh-benign hypothesis. *Freshwater Biology* 24: 181-91.
- Pelton D.K., Levine S.N. & Braner M. 1998. Measurements of phosphorus uptake by macrophytes and epiphytes from the LaPlatte River (VT) using ³²P in stream microcosms. *Freshwater Biology* 39: 285-299.
- Peters R.H. 1981. Phosphorus availability in Lake Memphraemagog and its tributaries. *Limnology and Oceanography* 26: 1150-61.
- Petersen R.C., Cummins K.W. & Ward G.M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecological Monographs* 59: 21-39.
- Petersen R.C. & Cummins K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4: 343-68.
- Peterson B.J., Hobbie J.E., Hershey A.E., Lock M.A., Ford T.E., Vestal J.R., McKinley V.L., Hullar M.A.J., Miller M.C., Vettullo R.M. & Volk G.S. 1985. Transformation of a tundra river from heterotrophy to autotrophy by addition of phosphorus. *Science* 229: 1383-1386.
- Philipot J.M. & Patte A. 1982. La dénitrification des eaux par voie biologique (Biological denitrification in water). *Techniques et sciences municipales. L' eau* 77: 165-172.
- Pimm S.L. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Pimm S.L., Lawton J.H. & Cohen J.E. 1991. Food web patterns, their causes and their consequences. *Nature* 350: 669-74.
- Pinay G., Décamps H., Chauvet E., Fustec E. 1990. Functions of ecotones in fluvial systems. In: Naiman R.J., Décamps H. (eds.). *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*, pp. 141-69. Parthenon Publishing Group, Carnforth, UK.
- Pomeroy L.R. 1970. The strategy of mineral cycling. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 171-90.

- Power M.E. 1990. Benthic tufts versus floating mats of algae in river food webs. *OIKOS* 58: 67-79.
- Power M.E. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science* 250: 811-14.
- Power M.E. 1990. Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. *Ecology* 71: 897-904.
- Prairie Y.T. & Kalff J. 1988. Particulate phosphorus dynamics in headwater streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 210-15.
- Pringle C.M., Naiman R.J., Bretschko G. K., Karr J.R., Oswood M.W., Welcomme R.L. & Winterbourn M.J. 1988. Patch dynamics in lotic systems. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 503-524.
- Rauch W. & Vanrolleghem P.A. 1998. Modelling benthic activity in shallow eutrophic rivers. *Wat. Sci. Tech.*, Vol. 37, No. 3, pp 129-137.
- Rauch W., Henze M., Koncsos L., Reichert P., Shanahan P., Somlyódi L. & Vanrolleghem P. 1998. River water quality modelling: I. State of the art. *Wat. Sci. Tech.* Vol. 38, no 11: 237-244.
- Redfield A.C., Ketchum B.H. & Richards F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill M.N. (ed.) *The sea*, Vol. 2, pp 26-77. Interscience, New York.
- Rekolainen S. 1989. Effect of snow and soil frost melting on the concentrations of suspended solids and phosphorus in two rural watersheds in western Finland. *Aquatic Sciences* 51: 211-23.
- Rekolainen S., Maximilian P., Kämäri J. & Ekholm P. 1991. Evaluation of the accuracy and precision of annual phosphorus load estimates from two agricultural basins in Finland. *J. Hydrol.*, 128: 237-255.
- Rhee G.Y. 1974. Phosphate uptake under nitrate limitation by *Scenedesmus* sp. and its ecological implications. *Journal of Phycology* 10: 470-5.
- Rhee G.Y. 1980. Optimal N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.* 16: 486-489.
- Riber H.H. & Wetzel R.G. 1987. Boundary layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton. *Limnology and Oceanography* 32: 1181-94.
- Richardson J.S. 1991. Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. *Ecology* 72: 873-87.
- Richey J.S., Hedges J.I., Devol A.H., Quay P.D., Victoria R., Martinelli L. & Forsberg B.R. 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnology and Oceanography* 35: 352-71.
- Robach F., Thiébaud G., Trémolières M. & Muller S. 1996. A reference system for continental running waters: plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in north-east France. *Hydrobiologia* 340: 67-76.
- Roeding C.E. & Smock L.A. 1989. Ecology of macroinvertebrate shredders in a low-gradient sandy-bottomed stream. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 149-61.
- Rosemond A.D. 1993. Interactions among irradiance, nutrients, and herbivores constrain a stream algal community. *Oecologia* 94: 585-594.

- Rosenfeld J.S. & Hudson J.J. 1997. Primary production, bacterial production, and invertebrate biomass in pools and riffles in southern Ontario streams. *Arch. Hydrobiol.* 139, no. 3: 301-316.
- Ross D.H. & Wallace J.B. 1983. Longitudinal patterns of production, food consumption and seston utilization by net-spinning caddisflies (Trichoptera) in a south Appalachian stream (USA). *Holarctic Ecology* 6: 270-84.
- Rossi L. 1985. Interactions between invertebrates and microfungi in freshwater ecosystems. *Oikos* 44: 175-84.
- Rossi L., Basset A. & Nobile L. 1983. A coadapted trophic niche in two species of crustacea (Isopoda): *Asellus aquaticus* and *Proasellus coxalis*. *Evolution* 37: 810-20.
- Royer T.V. & Minshall G.W. 1997. Rapid breakdown of allochthonous and autochthonous plant material in a eutrophic river. *Hydrobiologia* 344: 81-86.
- Saunders J.F. III & Lewis W.M. Jr. 1988. Transport of phosphorus, nitrogen, and carbon by the Apure River, Venezuela. *Biogeochemistry* 5: 323-42.
- Sayler G.S., Puziss M. & Silver M. 1979. Alkaline phosphatase assay for freshwater sediments: application to perturbed sediment systems. *Applied and Environmental Microbiology* 38: 922-7.
- Schlegel H.G. 1985. *Allgemeine Mikrobiologie*, 6. überarbeitete Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Schofield K., Townsend C.R. & Hildrew A.G. 1988. Predation and the prey community of a headwater stream. *Freshwater Biology* 20: 85-95.
- Schönborn W. 1996. Algal Aufwuchs on Stones, with Particular Reference to the Cladophora-Dynamics in a Small Stream (Ilm, Thuringia, Germany): Production, Decomposition and Ecosystem reorganizer. *Limnologica* 26(4): 375-383.
- Sedell J.R., Triska F.J., Hall J.D., Anderson N.H. & Lyford Jr. 1974. Sources and fate of organic inputs in coniferous forest streams. In: Waring R.H. & Edmonds R.L. (eds.). *Integrated research in the coniferous forest biome*. Bull. Coniferous Forest Biome Ecosystem Analysis Studies. University of Washington, Seattle, Washington. p. 57-69.
- Sedell J.R., Triska F.J. & Triska N.S. 1975. The processing of conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams I: weight loss and associated invertebrates. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19: 1617-27.
- Sedell J.R. & Frogatt J.L. 1984. Importance of streamside forests to large rivers: the isolation of the Willamette River, Oregon, USA from its floodplain by snagging and streamside forest removal. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 1828-34.
- Sedell J.R., Reeves G.H., Hauer F.R., Stanford J.A., Haukins C.P. 1990. Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management* 14: 711-24.
- Seidl M., Servais P. & Mouchel J.M. 1998. Organic matter transport and degradation in the river Seine (France) after a combined sewer overflow. *Wat. Res.* Vol. 32, No. 12, pp 3569-3580.
- Seitzinger S.P. 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: ecological and geochemical significance. *Limnology and Oceanography* 33: 702-24.

- Shanahan P., Henze M., Koncsos L., Rauch W., Reichert P., Somlyódy & Vanrolleghem P. 1998. River water quality modelling: II. Problems of the art. *Wat. Sci. tech.* Vol. 38, No. 11, pp 245-252.
- Simmons B.L. & Cheng D.M.H. 1985. Rate and pathways of phosphorus assimilation in the Nepean River at Camden, New South Wales. *Water Research* 19: 1089-96.
- Sinsabaugh R.L., Linkins A.E. & Benfield E.F. 1985. Cellulose digestion and assimilation by three leaf-shredding aquatic insects. *Ecology* 66: 1464-71.
- Sladeczek V. 1973. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 7: 1-218.
- Slaymaker O. 1988. Slope erosion and mass movement in relation to weathering in geochemical cycles. In: Lerman A., Meybeck M. (eds.). *Physical and Chemical Weathering in Geochemical Cycles*, pp. 83-111.
- Smart M.M., Jones J.R. & Sebaugh J.L. 1985. Streamwatershed relations in the Missouri Ozark Plateau Province. *Journal of Environmental Quality* 14: 77-82.
- Smith R.E.H., Harrison W.G. & Harris L. 1985. Phosphorus exchange in marine microplankton communities near Hawaii. *Marine Biology* 86: 75-84.
- Smith R.L. 1986. *Elements of ecology*. Second edition. Harper & Row Publishers, New York.
- Smith V.H. 1982. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis. *Limnology and Oceanography* 27: 1101-12.
- Smock L.A., Metzler G.M. & Gladden J.E. 1989. Role of debris dams in the structure and functioning of low-gradient headwater streams. *Ecology* 70: 764-75.
- Soluk D.A. 1990. Postmolt susceptibility of *Ephemerella* larvae to predatory stoneflies: constraints on defensive armour. *Oikos*.
- Somlyódy L. & van Straten G. (eds.). 1986. *Modeling and managing shallow lake eutrophication, with application to lake Balaton*. Springer Verlag, Berlin, Germany, pp. 386.
- Somlyódy L., Henze M., Koncsos L., Rauch W., Reichert P., Shanahan P. & Vanrolleghem P. 1998. River water quality modelling: III. Future of the art. *Wat. Sci. tech.* Vol. 38, no. 11, pp 253-260.
- Sprent J.I. 1987. *The Ecology of the Nitrogen Cycle*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stanley D.W. & Hobbie J.E. 1981. Nitrogen recycling in a North Carolina coastal river. *Limnology and Oceanography* 26: 30-42.
- Stanley E.H., Short R.A., Harrison J.W., Hall R. & Wiedefeld R.C. 1990. Variation in nutrient limitation of lotic and lentic algal communities in a Texas (USA) river. *Hydrobiologia* 206: 61-71.
- Statzner B. & Higli B. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16: 127-39.
- Steinman A.D. & Boston H.L. 1993. The ecological role of aquatic bryophytes in a heterotrophic woodland stream. *Journal of the North American Benthological Society* 12: 17-26.
- Steinman A.D. 1994. The influence of phosphorus enrichment on lotic bryophytes. *Freshwater Biology* 31: 53-63.

- Steinman A.D., Mulholland P.J. & Beauchamp J.J. 1995. Effects of biomass, light, and grazing on phosphorus cycling in stream periphyton communities. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 14(3): 371-381.
- Sterner R.W. 1990. N:P resupply by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *American Naturalist* 136: 209-229.
- Stevens R.J. & Smith V. 1978. A comparison of discrete and intensive sampling for measuring the loads of nitrogen and phosphorus in the river Main, County Antrim, *Wat. Res.*, 12: 823-830.
- Stevenson R.J. 1984. How current on different sides of substrates in streams affects mechanisms of benthic algal accumulation. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 69: 241-262.
- Stief P. & Neumann E. 1998. Nitrite formation in sediment cores from nitrate-enriched running waters. *Arch. Hydrobiol.* 142 2: 153-169.
- Stock M.S. & Ward A.K. 1989. Establishment of a bedrock epilithic community in a small stream: microbial (algal and bacterial) metabolism and physical structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1874-83.
- Stout B.M. III & Coburn C.B. Jr. 1989. Impact of highway construction on leaf processing in aquatic habitats of eastern Tennessee. *Hydrobiologia* 178: 233-42.
- Stream Solute Workshop 1990. Concepts and methods for assessing solute dynamics in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 9: 95-119.
- Streeter H.W. & Phelps E.B. 1925. A study of the pollution and natural purification of the Ohio River. III. Factors concerned in the phenomena of oxidation and reaeration. Bulletin 146, US Public Health Service, Washington DC. Pp 1-75.
- Strickland J.D.H. & Parsons T.R. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis. Bulletin 167, 2nd edn. Fisheries Research Board of Canada. Ottawa.
- Suberkropp K. & Klug M.J. 1974. Decomposition of deciduous leaf litter in a woodland stream. I. A scanning electron microscopic study. *Microbial Ecology* 1: 96-103.
- Sutcliffe D.W. & Hildrew A.G. 1989. Invertebrate communities in acid streams. In: Moris R. Brown D.J.A., Brown J.A. (eds.). *Acid Toxicity and Aquatic Animals*, pp 13-29. Seminar Series of The Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
- Swanson F.J., Gregory S.V. Sedell J.R. & Campbell G.A. 1982. Land-water interaction: the riparian zone. In: Edmonds R.L. (ed.) *Analysis of Coniferous Forest Ecosystems in the Western United States*, pp 267-91. Hutchinson Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Tavares-Cromar A.F. & Williams D.D. 1996. The importance of temporal resolution in food web analysis: evidence from a detritus-based stream. *Ecological Monographs*, Vol. 66, No. 1, pp 91-113.
- Thienemann A. 1926. Der Nahrungskreislauf im Wasser. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 31: 29-79.
- Thomann R.V. 1984. Physico-chemical and ecological modelling the fate of toxic substances in natural water systems. *Ecological Modelling* 22: 145-70.
- Thomann R.V. & Mueller J.A. 1987. *Principles of Surface Water Quality Modelling and Control*. Harper and Row Publishers, New York.

- Thomas J.D. 1987. An evaluation of the interactions between freshwater pulmonate snail hosts of human schistosomes and macrophytes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 315: 75-125.
- Tokeshi M.W. 1986. Resource utilization overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology* 55: 491-506.
- Tolkamp H.H. 1984. Biological assessment of water quality in running waters using macroinvertebrates: a case study for Limburg, The Netherlands. *Wat. Sci. Techn.* 17: 867-878.
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 36-50.
- Triska F.J. 1970. Seasonal distribution of aquatic hyphomycetes in relation to the disappearance of leaf litter from a woodland stream. Unpublished PhD thesis, University of Pittsburg, Pittsburg.
- Triska F.J., Sedell J.R. & Gregory S.V. 1982. Coniferous forest streams. In: Edmonds RL (ed.) *Analysis of Coniferous Forest Ecosystems in the Western United States*, pp 292-332. Hutchinson Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Triska F.J., Kennedy V.C., Avanzino R.J. & Reilly B.N. 1983. Effects of simulated canopy cover on regulation of nitrate uptake and primary production by natural periphyton assemblages. In T.D. Fontaine and S.M. Bartell (eds.). *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan, pp. 129-160.
- Triska F.J., Kennedy V.C., Avanzino R.J. 1989a. Retention and transport of nutrients in a third-order stream: channel processes. *Ecology* 70: 1877-92.
- Triska F.J., Kennedy V.C., Avanzino R.J., Zellweger G.W. & Bencala K.E. 1989b. Retention and transport of nutrients in a third-order stream in northwestern California: hyporheic processes. *Ecology* 70: 1893-905.
- Triska F.J., Duff J.H. & Avanzino R.J. 1990. Influence of exchange flow between the channel and hyporheic zone on nitrate production in a small mountain stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 2099-2111.
- Triska F.J., Duff J.H. & Avanzino, R.J. 1993. Patterns of hydrological exchange and nutrient transformation in the hyporheic zone of a gravel-bottom stream: examining terrestrial-aquatic linkages. *Freshwater Biology* 29: 259-274.
- Underwood G.J.C. & Thomas J.D. 1990. Grazing interactions between pulmonate snails and epiphytic algae and bacteria. *Freshwater Biology* 23: 505-22.
- Valett H.M. & Stanford J.A. 1987. Food quality and hydropsychid caddisfly density in a lake outlet stream in Glacier National Park, Montana, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 77-82.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-7.
- Verdonschot P.F.M. (red) 1995. *Beken stromen; Leidraad voor ecologisch beekherstel*. Handleiding opgesteld door WEW in opdracht van de STOWA. STOWA-rapport 95-03, WEW-06. 236 pp.
- Verhoff F.H., Melfi D.A. & Yaksich S.M. 1979. Storm travel distance calculations for total phosphorus and suspended materials in rivers. *Water Resources Research* 15: 1354-60.

- Viner A.B. 1988. Phosphorus on suspensoids from the Tongariro River (North Island, New Zealand) and its potential availability for algal growth. *Archiv für Hydrobiologie* 111: 481-89.
- Wagener S.M., Oswood M.W. & Schimel J.P. 1998. Rivers and Soils: Parallels in Carbon and Nutrient Processing. *BioScience* Vol. 48, No.2: 104-108.
- Wallace J.B., Webster J.R. & Woodall W.R. 1977. The role of filter feeders in flowing waters. *Archives in Hydrobiologie* 79: 506-32.
- Wallace J.B., Webster J.R. & Cuffney R.F. 1982. Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. *Oecologia* 53: 197-200.
- Wallace J.B. & O'Hop J. 1985. Life on a fast pad: waterlily leaf beetle impact on water lilies. *Ecology* 66: 1534-44.
- Wallace J.B., Benke A.C., Lingle A.H. & Parsons K. 1987. Trophic pathways of macroinvertebrate primary consumers in subtropical blackwater streams. *Archiv für Hydrobiologie* 74 (Suppl.): 423-51.
- Walling D.E. & Webb B.W. 1981. The reliability of suspended sediment load data, *IAHS Publ.*, 133: 177-194.
- Walling D.E. & Webb B.W. 1988. The reliability of rating curve estimates of suspended sediment yield: some further comments in Bordas, M.P. and Walling D.E. (eds.), *Sediment Budgets IAHS Publ.*, 174: 337-350.
- Walling D.E. & Webb B.W. 1994. Waterquality I. Physical characteristics. In: Calow F., Petts G.E. (eds.). *The Rivers Handbook*, vol. 1, pp 48-72. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Walton S.P., Welch E.B. & Horner R.R. 1995. Stream periphyton response to grazing and changes in phosphorus concentration. *Hydrobiologia* 302: 31-46.
- Ward J.V. 1989. The four-dimensional nature of river ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 2-9.
- Ward G.M., Ward A.K. Dahm C.N. & Aumen N.G. 1990. Origin and formation of organic and inorganic particles in aquatic systems. In: Wotton R.S. (ed.). *The Biology of Particles in Aquatic Systems*, pp 27-56. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Warren P.H. 1990. Variation in food web structure: the determinants of connectance. *American Naturalist* 136: 689-700.
- Warren P.H. 1994. Making connections in food-webs. *Trends in ecology and evolution* 9: 136-141.
- Warren P.H. & Lawton J.H. 1987. Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? *Oecologia* 74: 231-5.
- Waters T.F. 1988. Fish production-benthos production relationships in trout streams. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 35: 545-61.
- Webster J.R. 1975. Analysis of potassium and calcium dynamics in stream ecosystems on three southern Appalachian watersheds of contrasting vegetation. PhD thesis, University of Georgia, Athens.
- Webster J.R. & Patten B.C. 1979. Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics. *Ecological Monographs* 49: 51-72.
- Webster J.R. & Benfield E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567-94.

- Webster J.R., D'Angelo D.J. & Peters G.T. 1991. Nitrate and phosphate uptake in streams at Coweeta Hydrologic Laboratory. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 24: 1681-6.
- Welch E.B., Quinn J.M. & Hickey C.W. 1992. Periphyton biomass related to point-source enrichment in seven New Zealand streams. *Wat. Res.* 26: 669-675.
- Wetzel R.G. 1975. *Limnology*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Wetzel R.G. 1975. Primary production. In: Whitton BA (ed.) *River Ecology*, pp 230-47. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wetzel R.G. 1983. *Limnology*, 2nd edn. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Wetzel R.G. 1984. Detrital dissolved and particulate organic carbon functions in aquatic ecosystems. *Bulletin of Marine Sciences* 35: 503-509.
- Wetzel R.G. 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological indicators. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 24: 6-24.
- Wetzel R.G. 1991. Extracellular enzymatic interactions in aquatic ecosystems: storage, redistribution, and interspecific communication. In: Chróst R.J. (ed.). *Microbial Enzymes in Aquatic Environments*, pp 6-28. Springer-Verlag, New York.
- Wetzel R.G. 1992. Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. In: Kairesalo T., Jones R.I. (eds.). *Dissolved Organic Matter in Lacustrine Ecosystems: Energy Source and System Regulator*. *Hydrobiologia* 229: 181-98.
- Wetzel R.G. & Ward A.K. 1992. Primary production. In Calow P & Petts G.E. (eds.). *The rivers handbook*. Volume one. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Wetzel R.G. & Ward A.K. 1996. Primary production. In Petts G.E. & Calow P. (eds.). *River biota. Diversity and dynamics*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- White R.E. & Beckett P.H.T. 1964. Studies on the phosphate potentials of soils. Part I. The measurement of phosphate potential. *Plant and Soil* 20: 1-16.
- White E., Payne G., Pickmere S. & Pick F.R. 1981. Orthophosphate and its flux in lake waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 1215-19.
- Wiley M.J. & Kohler S.L. 1984. Behavioral adaptations of aquatic insects. In: Resh V.H., Rosenberg D.M. (eds.). *The Ecology of Aquatic Insects*, pp 101-33. Praeger, New York.
- Wiley M.J., Osborne L.L. & Larimore R.W. 1990. Longitudinal structure of an agricultural prairie river system and its relationship to current stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 373-384.
- Winkler G. 1991. Debris dams and retention in a low order stream (a backwater of Oberer Seebach – Ritrodat-Lunz study area, Austria). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 24: 1917-1920.
- Winterbourn M.J. 1986. Recent advances in our understanding of stream ecosystems. In: Polunin N. (ed.). *Ecosystem Theory and Application*, John Wiley & Sons, New York, pp 240-68.
- Winterbourn M.J., Rounick J.S. & Hildrew A.G. 1986. Patterns of carbon resource utilization by benthic invertebrates in two British river systems: a stable isotope study. *Archiv für Hydrobiologie* 3: 349-61.

- Winterbourn M.J. 1990. Interactions among nutrients, algae and invertebrates in a New Zealand mountain stream. *Freshwater Biology* 23: 463-474.
- Wlosinski J.H. & Minshall G.W. 1983. Predictability of stream ecosystem models of various levels of resolution. In: Fontaine T.D. & Bartell S.M. (eds.). *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Chelsea MI, USA pp 69-86.
- Yoshinari T., Hynes R. & Knowles R. 1976. Acetylene inhibition of nitrous oxide reduction and measurement of denitrification and nitrogen fixation in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 9: 177-83.