

Zwemlust: mechanismen van helder worden en van overgang naar de troebele toestand zes jaar na biomanipulatie

Inleiding

Er zijn steeds meer aanwijzingen, dat in ondiepe meren bij een reeks van nutriëntconcentraties twee toestanden kunnen voorkomen: een troebele, gedomineerd door algen en een heldere, waarin waterplanten overheersen. Het voorkomen van deze twee toestanden heeft belangrijke implicaties voor de mogelijkheden om geëutrofeerde meren te herstellen [Scheffer *et al.*, 1993].

Elke toestand wordt gestabiliseerd door enkele buffermechanismen, waarmee



A. J. OTTE
Landbouw Universiteit
Wageningen

thans werkzaam bij AquaSense,
Wageningen



E. VAN DONK
Landbouw Universiteit
Wageningen



J. T. MEULEMANS
AquaSense, Amsterdam

rekening moet worden gehouden als men het meer van de ene in de andere toestand wil doen overgaan [Irvine *et al.*, 1989; Scheffer, 1990].

De troebele toestand wordt gebufferd door algengroei in het vroege voorjaar waardoor ontspruitende waterplanten worden beschaduwd, door afwezigheid van schuilmogelijkheden tegen predatoren voor zoöplankton, of door de dominantie van voor zoöplankton oneetbare algensoorten.

Waterplanten spelen een sleutelrol in verschillende mechanismen die het water in de heldere toestand houden, zelfs bij relatief hoge nutriëntbelastingen. Dit kunnen zij doen door bijvoorbeeld extra opname van nutriënten, het afscheiden van allelopathische (voor algen giftige) stoffen, het functioneren als schuilplaatsen voor zoöplankton, het vasthouden van bodemslib, waardoor dit minder gemakkelijk resuspendeert en het stimuleren van denitrificatie [Carpenter & Lodge, 1986]. Volgens Moss [1990] is de terugkeer van waterplanten van cruciaal belang voor een succesvolle restauratie van ondiepe meren met een relatief hoge nutriëntbelasting. Omdat de twee toestanden bij een reeks van nutriëntconcentraties stabiel zijn, is het van groot belang om te weten welke factoren

Samenvatting

Na toepassing van biomanipulatie in 1987 werd het plasje Zwemlust gedurende 5 jaar gekenmerkt door helder water met dominantie door waterplanten in de zomer. Het zesde jaar keerde Zwemlust in de nazomer terug naar een troebele fase waarin algen domineerden. Graas op waterplanten en groei van epifyten waren de hoofd oorzaken voor de omslag. Selectieve graas van meerkoeten (*Fulica atra*) en ruisvoorn (*Scardinius erythrophthalmus*) veroorzaakte een verandering in de soortensamenstelling van de waterplanten. In 1988 en 1989 domineerde Smalle waterpest (*Elodea nuttallii*), in 1990 en 1991 Gedoorn hoornblad (*Ceratophyllum demersum*) en in de laatste jaren Klein fonteinkruid (*Potamogeton berchtholdii*). Uit observaties bleek, dat waterpest en hoornblad niet door epifyten bedekt werden, terwijl dit bij fonteinkruid in toenemende mate het geval was, waardoor deze soort in de nazomer snel afstierf. Algenbloei, voornamelijk veroorzaakt door blauwwieren, trad weer op in de nazomers van 1992, 1993 en 1994, waarbij chlorofyl- α concentraties van 60 tot 240 g/l werden bereikt.

de plotselinge omslag van de ene naar de andere toestand kunnen veroorzaken. Bij een toegenomen belasting met N en P hoeft de waterplanten populatie niet altijd te verdwijnen en algenbloei te verschijnen [b.v. Howard-Williams, 1981; Balls *et al.*, 1989]. Volgens Timms en Moss [1984] kan bij een hoge nutriëntbelasting nog steeds een hoge biomassa van waterplanten in helder water voorkomen. De planten vormen een schuilplaats voor cladoceren die effectief op het fytoplankton grazen, zodat het water helder blijft.

Alleen verstoringen die groot genoeg zijn om de bufferende capaciteit van het systeem te doorbreken, kunnen de omslag van de ene naar de andere toestand bewerkstelligen [Moss, 1990; Blindow *et al.*, 1993]. De omslag in ondiepe meren naar de troebele toestand kan bijvoorbeeld in gang gezet worden door de vermindering van het aantal grote cladoceren dankzij toegenomen concentraties van pesticiden [Stansfield *et al.*, 1989], verhoging van het waterpeil waardoor de hoeveelheid licht voor de waterplanten afneemt [Wallsten en Forsgren, 1989] en afname van piscivore en toename van planktivore vis [b.v. Hall en Ehlinger, 1989].

De overgang van de troebele naar de heldere toestand is geconstateerd na natuurlijke sterfte van planktivore vis, waardoor de hoeveelheid cladoceren toenam en een grote helderheid voorkwam [Shapiro, 1990].

De laatste jaren is gebleken, dat het mogelijk is om in een aantal troebele, ondiepe meren de omslag naar helder water te forceren door in te grijpen in de vispopulatie (*biomanipulatie*) [b.v. Lauridsen *et al.*, 1994b; Meijer *et al.*, 1994; Hanson en Butler, 1994].

Een belangrijke vraag is of biomanipulatie als restauratietechniek bij verschillende nutriëntbelastingen ook op de lange termijn effectief is [Jeppesen *et al.*, 1990]. De meeste studies naar dit onderwerp hebben minder dan vijf jaar geduurd,

terwijl volgens Frost *et al.* [1988] dergelijke studies langer zouden moeten duren.

In het ondiepe, eutrofe meer Zwemlust veroorzaakte toepassing van een herbicide (Diuron) in 1968 een bijna onmiddellijke omslag van de door waterplanten gedomineerde toestand naar de door algen gedomineerde toestand [Van Donk *et al.*, 1989]. Na 19 jaar met algenbloei en afwezigheid van ondergedoken waterplanten, is in maart 1987 biomanipulatie uitgevoerd om in Zwemlust het doorzicht te verbeteren. Reductie van de nutriëntbelasting is niet aan de orde geweest, omdat dit op korte termijn niet mogelijk bleek. Ondanks de hoge nutriëntbelasting (ca. 2 g P/m².j en 10 g N/m².j), traden grote veranderingen op in het oecosysteem van Zwemlust. Binnen twee maanden keerde de heldere toestand terug en na een jaar was ongeveer 70% van het bodemoppervlak bedekt door waterplanten [Van Donk *et al.*, 1990, 1993]. In de zomers van 1992, 1993 en 1994, dus meer dan 5 jaar na de biomanipulatie, nam de hoeveelheid waterplanten af en het meer werd troebel in de nazomer.

De mechanismen waardoor de omslag in Zwemlust plaatsvond, worden in dit artikel beschreven en geanalyseerd.

Studiegebied

Zwemlust is een sterk eutroof, klein (1,5 ha.), ondiep (gem. diepte 1,5 m) en beschut gelegen meer in de gemeente Nieuwersluis. Een uitgebreide beschrijving van de hydrologie en ecologie van Zwemlust wordt gegeven in Van Donk *et al.* [1990, 1993]. De biomanipulatiemaatregelen worden beschreven in Van Donk *et al.* [1989, 1990].

Methoden

De technieken waarmee de nutriëntconcentraties en -belasting, de Secchi-diepte, chlorofyl- α concentraties en voorkomen van zoöplankton- en fytoplanktonsoorten zijn gemeten, worden beschreven in Van Donk *et al.* [1989, 1993].

De biomassa en soortensamenstelling van de vispopulatie werden vroeg in oktober bepaald volgens de merk-terugvang methode [Ricker, 1975]. Biomassa's en soortensamenstelling van de ondergedoken waterplanten werden geschat volgens Ozimek et al. [1990] gedurende zeven opeenvolgende jaren vanaf augustus 1987. In 1994 is het percentage van het plantoppervlak dat bedekt was door epifyten geschat volgens de methode beschreven door Van Dijk [1991].

De hoeveelheid herbivore vogels nam toe toen de waterplanten terugkeerden. De consumptie van waterplanten door vogels (meerkoeten, *Fulica atra*), werd berekend uit het aantal 'vogel-dagen' (gemiddelde aantal vogels per dag vermenigvuldigd met het aantal dagen) en de dagelijkse consumptie per meerkoet. De gemiddelde dagelijkse opname van ongeveer 45 g DW plantenmateriaal per meerkoet, zoals gemeten door Hurter [1979], werd gebruikt om de totale consumptie te berekenen. Consumptie van waterplanten door de uitgezette ruisvoorns (*Scardinius erythrophthalmus*) werd geschat volgens Prejs [1984] en is gebaseerd op de gemiddelde dagelijkse opname van 8 tot 10 mg DW waterplant per dag per gram vis. Prejs [1984] beschouwt 0⁺ ruisvoorn als planktivoor en 1⁺ en >1⁺ als herbivoor. Alleen de perioden waarin de temperatuur hoger is dan 16°C worden beschouwd als graasdagen. Kooien, gemaakt van een ijzeren frame van 4 m lang, 1,5 m breed en 0,6 m hoog en bedekt met gaas met een maaswijdte van 1 bij 1 cm, werden gebruikt om het effect van graas door meerkoeten en ruisvoorn op de waterplanten te bestuderen. In mei 1992 werden 6 van zulke kooien op de bodem van het meer geplaatst op een diepte van 2 m. De kooien bevatten bij het begin van het experiment dezelfde waterplantensamenstelling, maar verschillende dichtheden van ruisvoorn. Graas door meerkoeten was uitgesloten [zie Van Donk & Otte, in press].

Resultaten

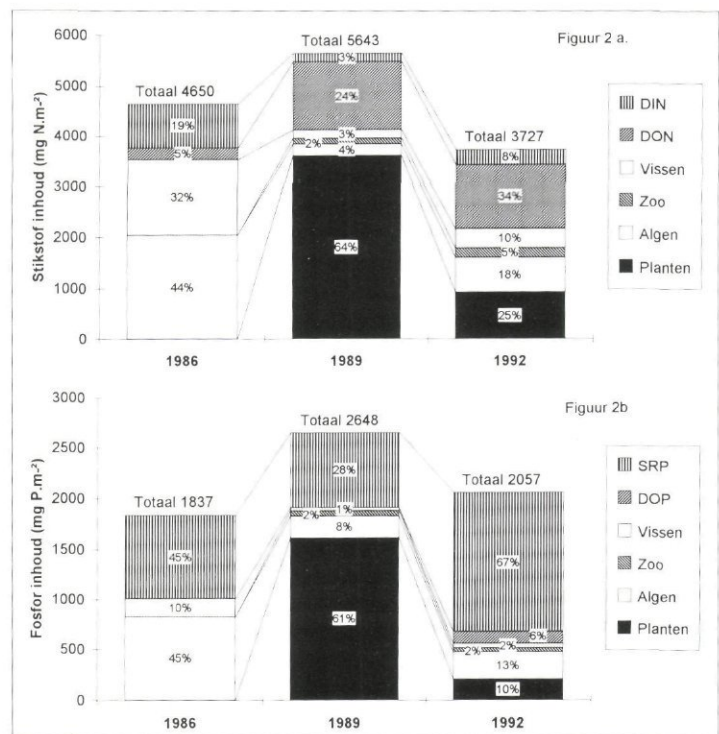
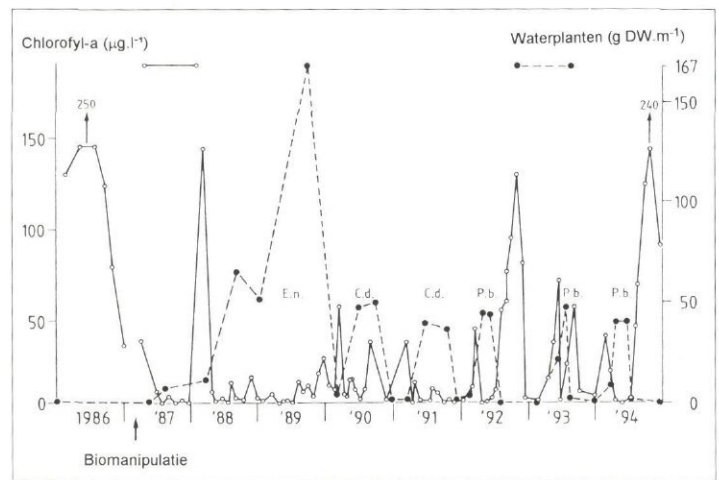
Veranderingen in het oecosysteem

Veranderingen in de structuur en het functioneren van het oecosysteem direct na de biomanipulatie ingreep zijn uitvoerig beschreven in onder andere Gulati [1989] en Van Donk et al. [1989, 1990 en 1993]. Ondanks de hoge nutriëntbelasting sloeg het systeem om van de troebele toestand, gedomineerd door algen (voornamelijk de blauwalg *Microcystis aeruginosa*) naar de heldere toestand, gedomineerd door ondergedoken waterplanten (tabel I, afb. 1). Het grootste deel van de aanwezige N en P was opgeslagen in kleine waterpest (*Elodea*

TABEL I - Enkele limnologische karakteristieken van Zweenlust voor (1986) en na (1987-1994) biomanipulatie. De getallen geven de gemiddelde waarden weer over de periode mei - september. E.n. = *Smalle waterpest*; C.d. = *Gedoornd hoornblad*; P.b. = *Klein fonteinkruid*. * = bodemzicht.

Jaar	Toestand	Chl.- α $\mu\text{g/l}$	Secchi diepte cm	$\text{PO}_4\text{-P}$ mg/l	$\text{NO}_3\text{-N}$ $\text{NH}_4\text{-N}$ mg/l	Waterplanten	
						Dom. soort	Biomassa g DW/m ²
1986	troebel	250	30	0,45	0,03	afwezig	-
1987	helder	8	220*	0,97	0,32	E.n.	5
1988	helder	4	220*	0,90	0,09	E.n.	100
1989	helder	4	220*	0,52	0,05	E.n.	167
1990	helder	13	190	0,95	0,10	C.d.	52
1991	helder	13	200	0,98	0,17	C.d.	44
1992	troebel	36	150	1,05	0,09	P.b.	28
1993	troebel	30	140	0,98	0,15	P.b.	22
1994	troebel	45	130	0,55	0,05	P.b.	24

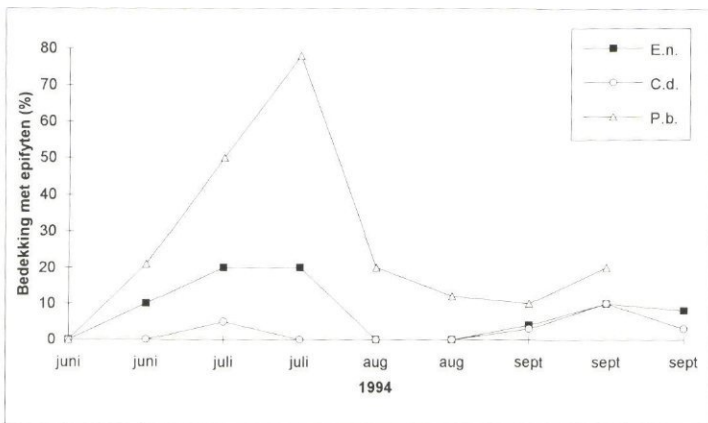
Afb. 1 - Chlorofyl- α concentraties en waterplantenbiomassa's in Zweenlust voor en na biomanipulatie. De dominante waterplantensoorten zijn aangegeven: E.n. = *Elodea nuttallii* (*Smalle waterpest*), C.d. = *Ceratophyllum demersum* (*Gedoornd hoornblad*), P.b. = *Potamogeton berchtholdii* (*Klein fonteinkruid*).



Afb. 2 - Verdeling van nutriënten (N en P) over de verschillende componenten in Zweenlust tijdens de zomers (mei-augustus) voor (1986) en na (1989, 1992) biomanipulatie. De nutriëntenpool in het sediment is niet aangegeven. DIN = opgelost anorganisch N, DON = opgelost organisch N, SRP = opgelost reactief P; DOP = opgelost organisch P.

nuttallii), die domineerde in 1988 en 1989 (afb. 2). In de zomer van 1989 werd 64% van de N en 61% van de P in de waterplanten gevonden en de algengroei was N-gelimiteerd [Van Donk, 1991]. Vanaf

1990 nam de totale waterplantenbiomassa geleidelijk af, maar de algencentraties bleven tamelijk laag (tabel 1, afb. 1). Gedoornd hoornblad (*Ceratophyllum demersum*), een niet-wortelende waterplant,



Afb. 3 - Bedekking van verschillende soorten waterplanten door epifytische algen in Zwemlust in 1994. E.n. = *Elodea nuttallii* (Smalle waterpest), C.d. = *Ceratophyllum demersum* (Gedoord hoornblad), P.b. = *Potamogeton berchtholdii* (Klein fonteinkruid).

werd de dominante soort in 1990 en 1991. In 1992, 1993 en 1994 was gedoord hoornblad echter nauwelijks aanwezig en werd alleen klein fonteinkruid (*Potamogeton berchtholdii*) gevonden. In 1992 was slechts 25% van de N en 10% van de P in de waterplanten opgeslagen (afb. 2).

Algenbloei trad weer op in de nazomers van 1992, 1993 en 1994, waarbij chlorofyl- α concentraties tussen 60 en 240 $\mu\text{g/l}$ werden bereikt (afb. 1).

Alleen klein fonteinkruid werd steeds meer bedekt met epifytische algen van het voorjaar tot de zomer (afb. 3). Geen bedekking van betekenis door epifyten werd vastgesteld bij de overige plantensoorten.

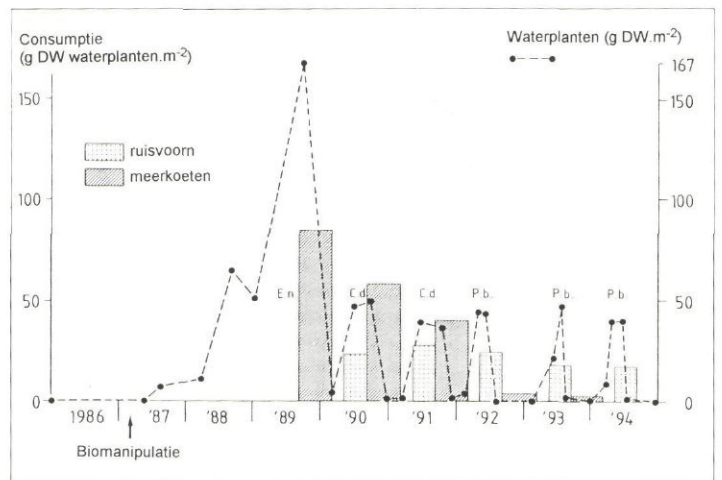
De vroege verdwijning van klein fonteinkruid in de zomers van 1992, 1993 en 1994 is vermoedelijk veroorzaakt door lichtlimitatie dankzij de groei van de epifyten. Dit heeft de vorming van turionen (overwinteringsknollen) bij het fonteinkruid tot gevolg, waardoor de bovengrondse plantendelen afsterven. De concentratie algen nam toe na de instorting van de waterplanten en de toename van de epifyten. Een dergelijk mechanisme is bevestigd door een modelstudie [Otte, 1993].

Consumptie van waterplanten door meerkoet en ruisvoorn

Vanaf 1989 werd Zwemlust in de herfst en winter intensief bezocht door meerkoeten. In de winter van 1989/1990 waren meerkoeten in grote aantallen aanwezig van september tot februari (ongeveer 100 per ha.), waarbij zij voornamelijk op waterpest graasden. Hun totale consumptie is geschat op 80 g DW/m². Dit is ongeveer 50% van de maximale waterplantenbiomassa in 1989 (afb. 4). De aanwezigheid van waterpest wordt nauwelijks beïnvloed door het koude water in de late herfst en winter en de soort produceert geen overwinteringsstadia zoals gedoord hoornblad en klein fonteinkruid doen. Na de graas op waterpest door meerkoeten in de herfst en de winter van 1989/1990, waren de overige plantensoorten in staat het vrijkomende

oppervlakte van het meer te bedekken (afb. 4). In 1990/1991 en 1991/1992 werden de maximale aantallen meerkoeten geteld in begin december, waarbij zij voornamelijk op de circa 10 cm lange knoppen van gedoord hoornblad graasden. Dit gedrag werd alleen gezien als bijna alle waterpest was weggegeten. Fonteinkruid vormt turionen, die zich in het sediment bevinden en daarom moeilijk vindbaar zijn voor meerkoeten. De hoeveelheid meerkoeten nam de volgende maanden af, toen de waterplanten schaars werden.

De totale graas door meerkoeten was ongeveer 53 g DW/m² in 1990/1991 en 40 g DW/m² in 1991/1992 (afb. 4). Na de ineenstorting van fonteinkruid in augustus 1992 bleef het maximale aantal meerkoeten steken op 20 per ha. in september 1992 tot februari 1993. Consumptie van waterplanten door 1⁺ en >1⁺ ruisvoorn vindt alleen plaats gedurende het groeiseizoen, als de watertemperatuur boven de 16 °C komt. Deze graas kan soms de productie van waterplanten stimuleren [Prejs, 1984] en kan een kleinere invloed op de waterplantenbiomassa hebben dan graas door meerkoeten (afb. 4). In laboratoriumexperimenten is gezien, dat 1⁺ en >1⁺ ruisvoorn voornamelijk waterpest en fonteinkruid eet en geen hoornblad. De laatste soort heeft een kalkachtige structuur en is slecht verteerbaar. In 1988 en 1989 was de biomassa van ruisvoorn >1⁺ vrij laag, maar deze nam toe tot 297 kg/ha. in 1991 en stabiliseerde in 1992 en 1993 op 200 kg/ha. De resultaten van de kooi-experimenten worden uitgebreid beschreven in Van Donk en Otte [in press]. In kooien zonder



Afb. 4 - Schattingen van waterplantenconsumptie door ruisvoorn (juni - september) en meerkoet (september - februari) en de ontwikkeling van de waterplanten na biomanipulatie in Zwemlust. De dominante waterplantsoorten zijn: E.n. = *Elodea nuttallii* (Smalle waterpest), C.d. = *Ceratophyllum demersum* (Gedoord hoornblad), P.b. = *Potamogeton berchtholdii* (Klein fonteinkruid).

vraat door ruisvoorns en meerkoeten bleef waterpest dominant met hoge biomassa's. In de kooien met vraat door ruisvoorns trad een soortverschuiving op. Waterpest kwam naast fonteinkruid en hoornblad in ongeveer gelijke hoeveelheden voor, maar de totale biomassa aan waterplanten was lager dan in de kooi zonder vraat. Buiten de kooien, waar naast ruisvoorns ook meerkoeten graasden, werd uiteindelijk fonteinkruid dominant.

Discussie

Stabilisatie van de heldere toestand

Verschiedene mechanismen hebben er waarschijnlijk toe bijgedragen dat het water in Zwemlust helder bleef gedurende enkele jaren na de biomanipulatie. Tijdens perioden met lage N-concentraties (<0,15 mg N/l) en lage chlorofyl- α concentraties (<30 $\mu\text{g/l}$) werd het meer gedomineerd door waterplanten. De meeste stikstof was opgeslagen in de waterplanten (afb. 2) en stikstoflimitatie van de algen was de hoofdoorzaak van de heldere toestand. De concentratie van opgelost fosfaat (SRP) bleef na de biomanipulatie hoog (>0,2 mg P/l) en veroorzaakte geen groei-limitatie bij algen of waterplanten. Lage chlorofylconcentraties (<30 $\mu\text{g/l}$) en tegelijkertijd hoge N- en P-concentraties werden gemeten in het voorjaar en de zomer van 1987 en de zomer van 1991. Het water was helder ondanks de hoge N- en P-concentraties. In 1987 werd dit vooral veroorzaakt door de hoge graas van *Daphnia magna* op de algen [Gulati, 1989]. In de volgende jaren nam de vraatdruk op *Daphnia* toe door de toegenomen visstand, waardoor de graas op algen verminderde [Gulati, in press]. In de zomer van 1991

was de biomassa van waterplanten laag vergeleken met de voorgaande jaren en de *Daphnia*'s werden gedomineerd door de kleine *Daphnia cucullata*. Gedoornrd hoornblad, die tijdens de zomer van 1991 groeide was hoogst waarschijnlijk in staat om de groei van zowel algen als epifyton te verhinderen [Van Donk & Gulati, 1995]. Wium-Andersen et al. [1983] isoleerden een zwavelverbinding uit hoornblad met allelopathische eigenschappen. In verscheidene Deense wateren waren zowel waterpest als hoornblad niet bedekt met epifyten en Wium-Andersen dacht dat de allelopathische stoffen de belangrijkste oorzaak hiervan moeten zijn. In 1987 was derhalve de graas door zoöplankton en in 1991 allelopathie het belangrijkste bufferende mechanisme waardoor het water helder bleef. Tijdens deze jaren bevond het meer zich in een overgangsfase tussen de heldere en de troebele toestand. Zwemlust keerde in de nazomers van 1992, 1993 en 1994 terug naar de troebele toestand. In tegenstelling tot de periode voor biomanipulatie bleef het water helder tijdens het voorjaar en de vroege zomer, wanneer waterplanten dominant aanwezig waren.

De mechanismen achter de omslag naar troebel water

Alleen in 1987 was de graas door zoöplankton groot genoeg om tijdens de zomer het water helder te houden bij een lage waterplantenbiomassa. In 1988 tot 1991 waren daarentegen de waterplanten van cruciaal belang voor de stabiliteit van de heldere toestand (N-limitatie en mogelijk allelopathie). Dit betekent, dat negatieve invloeden op de ontwikkeling van de waterplanten de omslag naar de troebele toestand kunnen veroorzaken, omdat de concurrentie om nutriënten met de algen vermindert.

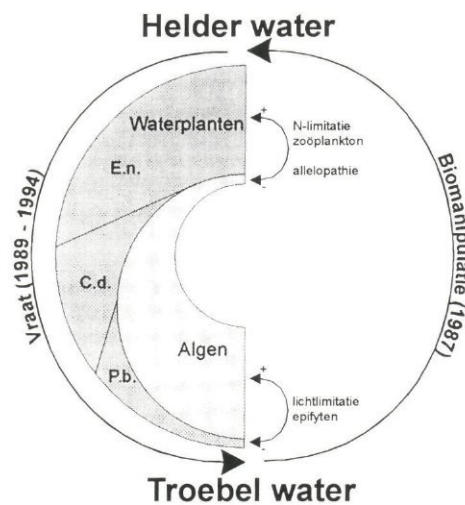
Lodge [1991] stelde dat top-down effecten, zoals graas door diverse vertebraten en invertebraten, belangrijk zijn voor de verlaging en samenstelling van de waterplantenbiomassa. De terugkeer van waterplanten in een meer wordt vaak gevolgd door een toename van herbivore vogels [Hanson & Butler, 1994; Hargeby et al., 1994; Lauridsen et al., 1994a; Schutten et al., 1994; Van Donk et al., 1994]. De kooi-experimenten in Zwemlust tonen aan, dat graas door meerkoeten en ruisvoorn een afname van de biomassa veroorzaakt en een verandering in de soortensamenstelling van waterpest in 1988/1989, via gedoornrd hoornblad in 1990/1991 naar klein fonteinkruid in 1992/1993/1994. Graas door ruisvoorns benadeelt vooral waterpest, omdat deze soort door ruisvoorns wordt geprefereerd. Meerkoeten

kunnen moeilijk de turionen van fonteinkruid vinden en graas door de vogels bevoordeelt derhalve deze plantensoort. Na de instorting van fonteinkruid verscheen algenbloei in 1992, 1993 en 1994 (afb. 1). Fonteinkruid staat erom bekend, dat het vroeg in de zomer turionen vormt [Sastroutomo, 1981]. Verminderde lichtinstraling, bijvoorbeeld door epifytengroei kan dit proces versnellen [Van Vierssen et al., 1994]. Phillips et al. [1978] en Sand-Jensen en Sondergaard [1981] merkten al op dat de belangrijkste oorzaak voor het verdwijnen van ondergedoken waterplanten niet de toename van algen is, maar de toename van epifytische algen. Naast lichtlimitatie kunnen epifyten de opname van nutriënten en koolstof door de waardplant belemmeren.

Slotopmerkingen

Tijdens het eerste jaar na de biomanipulatie zorgde intensieve begrazing van grote *Daphnia*'s op algen ervoor dat het water helder bleef. In de volgende vijf jaar voorkwamen de waterplanten dat de algen-dominantie terugkeerde door competitie om nutriënten en waarschijnlijk allelopathie. Op langere termijn veroorzaakten graas door vogels en vissen en de groei van epifytische algen op de waterplanten voor verstoring van de interne balans in het systeem door de biomassa waterplanten te verlagen en de soortensamenstelling te veranderen. De concurrentie om nutriënten tussen de algen en de waterplanten viel hierdoor in het voordeel van de algen uit, zodat deze uiteindelijk het systeem in de zomer weer konden domineren (afb. 5). Het al dan niet helder blijven van Zwemlust in de nazomer zal voornamelijk

Afb. 5 - Schematisch overzicht van de bufferende mechanismen (kleine pijlen) en de mechanismen die een omslag kunnen veroorzaken (grote pijlen) in Zwemlust. E.n. = *Elodea nuttallii* (Smalle waterpest), C.d. = *Ceratophyllum demersum* (Gedoornrd hoornblad), P.b. = *Potamogeton berchtholdii* (Klein fonteinkruid).



bepaald worden door de hoeveelheid waterpest in verhouding tot de hoeveelheid fonteinkruid. Lukt het de eerste groep om te domineren, bijvoorbeeld door een vermindering van de graas, dan zal het water in de nazomer helder blijven. Blijft fonteinkruid de dominante waterplantensoort, dan moet verwacht worden dat in de nazomer algenbloei zal optreden.

Literatuur

- Balls, H., Moss, B. and Irvine, K. (1989). *The loss of submerged plants with eutrophication*. I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in Norfolk Broadland. *Freshwat. Biol.* 22: 71-87.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A. and Johansson, S. (1993). *Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes*. *Freshwat. Biol.* 30: 159-167.
- Carpenter, S. H. and Lodge, D. M. (1986). *Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes*. *Aquat. Bot.* 26: 341-370.
- Donk, E. van, (1991). *Changes in community structure and growth limitation of phytoplankton due to top-down food-web manipulation*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 773-778.
- Donk, E. van, and Otte, A. J., in press. *Effects of grazing by fish and waterfowl on biomass and species composition of submerged macrophytes*. *Hydrobiologia*.
- Donk, E. van, Gulati, R. D. and Grimm, M. P. (1989). *Food-web manipulation in Lake Zwemlust: positive and negative effects during the first two years*. *Hydrobiol. Bull.* 23: 19-34.
- Donk, E. van, Grimm, M. P., Gulati, R. D. and Klein Breteler, J. P. G. (1990). *Whole-lake food-web manipulation as a mean to study community interactions in a small ecosystem*. *Hydrobiologia* 200/201: 275-291.
- Donk, E. van, Gulati, R. D., Iedema, A. and Meulemans, J. T. (1993). *Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake*. *Hydrobiologia* 251: 19-26.
- Donk, E. van, Deckere, E. de, Klein Breteler, J. P. G. and Meulemans, J. T. (1994). *Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake: effects on long term recovery*. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 25: 2139-2143.
- Donk, E. van, and Gulati, R. D. (1995). *Transition of a lake to turbid state six years after biomanipulation: mechanisms and pathways*. *Water Science & Technology*. 32: 197-206.
- Dijk, G. M. van (1991). *Light climate and its impact on Potamogeton pectinatus L. in a shallow eutrophic lake*. Thesis Agricultural University Wageningen, 125 pp.
- Frost, T. M., DeAngelis, D. L., Bartell, S. M., Hall, D. J. and Hulbert, S. H. (1988). *Scale in the design and interpretation of aquatic community research*. In: *Complex interactions in lake communities*. S. R. Carpenter (Ed.), Springer Verlag, New York, pp. 229-258.
- Gulati, R. D. (1989). *Structure and feeding activity of zooplankton community in Lake Zwemlust, in the two years after biomanipulation*. *Hydrobiol. Bull.* 23: 35-49.
- Gulati, R. D. in press. *Food chain manipulation as a tool in the management of small lakes in the Netherlands: the Zwemlust example*. In: *Monograph on lakes and reservoirs management by food chain manipulation*. R. Bernardi and Guisani, G. (Eds.). International Lake Environmental Committee (ILEC).
- Hall, D. J. and Ehlinger, T. J. (1989). *Perturbation, planktivory and pelagic community structure: the consequence of winterkill in a small lake*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 2203-2209.
- Hanson, M. A. and Butler, M. G. (1994). *Responses to food web manipulation in a shallow waterfowl lake*. *Hydrobiologia* 279/280: 457-466.
- Hargeby, A., Andersson, G., Blindow, I. and

Johansson, S. (1994). *Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes*. *Hydrobiologia* 279/280: 83-90.

Howard-Williams, C. (1981). *Studies of the ability of a Potamogeton pectinatus community to remove dissolved nitrogen and phosphorus compounds from lake water*. *J. appl. Ecol.* 18: 619-637.

Hurter, H. (1979). *Nahrungsökologie des Bläshuhn (Fulica atra) an den Überwinterungsgewässern in nördlichen Alpenvorland*. *Der Ornithologische Beobachter* 76: 257-288.

Irvine, K., Moss, B. and Balls, H. (1989). *The loss of submerged plants with eutrophication. II. Relationships between fish and zooplankton in a set of experimental ponds, and conclusions*. *Freshwat. Biol.* 22: 89-107.

Jeppesen, E., Jensen, J. P., Kristensen, P., Søndergaard, M., Mortensen, E., Sørtkjaer, O. and Olrik, K. (1990). *Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions*. *Hydrobiologia* 200/201: 219-227.

Lauridsen, T. L., Jeppesen, E. and Østergaard Andersen, F. (1994 a). *Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow fish manipulated Lake Vaeng: impact of sediment composition and waterfowl grazing*. *Aquat. Bot.* 46: 1-15.

Lauridsen, T. L., Jeppesen, E. and Østergaard Andersen, F. (1994 b). *Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow Lake Vaeng during the first five years following fish manipulation*. *Hydrobiologia* 275/276: 233-242.

Lodge, D. M. (1991). *Herbivory on freshwater macrophytes*. *Aquat. Bot.* 41: 195-224.

Meijer, M.-L., Jeppesen, E., Donk, E. van, Moss, B., Scheffer, M., Lammens, E., Nes, E. van, Faafeng, B. A. and Jensen, J. P. (1994). *Long-term responses to fish stock reduction in small shallow lakes: Interpretation of five year results of four biomanipulation cases in the Netherlands and Denmark*. *Hydrobiologia* 275/276: 457-467.

Moss, B. (1990). *Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components*. *Hydrobiologia* 200/201: 367-379.

Otte, A. J. (1993). *Studie naar de achteruitgang van de macrofyten in het gebiomanipuleerde plasje Zveemlust*. Landbouwniversiteit Wageningen, Vakgroep Natuurbeheer, Sectie Aquatische Ecologie. Rapportnummer 3092.

Ozimek, T., Donk, E. van and Gulati, R. D. (1990). *Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The lake Zveemlust example*. *Hydrobiologia* 200/201: 399-409.

Phillips, G. L., Eminson, D. and Moss, B. (1978). *A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters*. *Aquat. Bot.* 4: 103-126.

Prejs, A. (1984). *Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences*. *Environmental Biology of Fishes* 10: 281-296.

Ricker, W. E. (1975). *Computation and interpretation of biological statistics of fish populations*. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191: 282 pp.

Sand-Jensen, K. and Søndergaard, M. (1981). *Phytoplankton and epiphyte development and their shading effect on submerged macrophytes in lakes of different nutrient status*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 66: 529-552.

Sastroutoma, S. S. (1981). *Turion formation, dormancy and germination of curly pondweed, Potamogeton crispus L.* *Aquat. Bot.* 10: 161-173.

Scheffer, M. (1990). *Multiplicity of stable states in freshwater systems*. *Hydrobiologia* 200/201: 475-487.

Scheffer, M., Houser, S. H., Meijer, M.-L., Moss, B. and Jeppesen, E. (1993). *Alternative equilibria in shallow lakes*. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.

Schutten, J., Velden, A. van der and Smit, H. (1994). *Submerged macrophytes in the recently freshened lake system Volkerak-Zoom (The Netherlands), 1987-1991*.

Hydrobiologia 275/276: 207-218.

Shapiro, J. (1990). *Biomanipulation: the next phase - making it stable*. *Hydrobiologia* 200/201: 13-27.

Stansfield, J., Moss, B. and Irvine, K. (1989). *The loss of submerged plants with eutrophication. III. Potential role of organochlorine pesticides: a paleoecological study*. *Freshwat. Biol.* 22: 109-132.

Timms, R. M. and Moss, B. (1984). *Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish in a shallow wetland ecosystem*. *Limnol. Oceanogr.* 29: 472-486.

Vierssen, W. van, Hootsmans, M. J. M. and Vermaat, J. E. (1994). *Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress*. *Geobotany* 21. Kluwer Academic Publishers, 373 pp.

Wallsten, M. and Forsgren, P.-O. (1989). *The effects of increased water level on aquatic macrophytes*. *J. Aquatic Plant Management* 27: 32-37.

Wium-Andersen, S. (1987). *Allelopathic effects among aquatic plants*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 27: 167-172.

Wium-Andersen, Anthoni, S. U. and Houen, G. (1983). *Elemental sulphur, a possible allelopathic compound from Ceratophyllum demersum*. *Phytochemistry* 22: 2613.

• • •

Landbouw en waterkwaliteit

• Slot van pagina 606.

Clausman, J. (1994). *Intentieverklaring Zuid-Holland Oost. Veenweide*, 7 (4): 11.

Golterman, H. L., Clymo R. S. en Ohnstad, M. A. M. (1978). *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. J. B. P. Handbook no. 8. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.

Groot, W. T. de, Jong F. M. W. de en Berg, M. M. H. E. van den (1987). *Population dynamics of duckweed cover in polder ditches*. *Arch. Hydrobiol.* 109, 4: 601-618.

Hendriks, R. F. A. (1993). *Nutriëntenbelasting van oppervlaktewater in veenweidegebieden*. Rapport 251, DLO-Staring Centrum, Wageningen.

Hendriks, R. F. A., Kolk J. W. H. van der en Oosterom, H. P. (1994). *Effecten van beheersmaatregelen op de nutriëntenconcentraties in het oppervlaktewater van peilgebied Bergambacht*. Een modelstudie. Rapport 272, DLO-Staring Centrum, Wageningen.

Katwijk, M. M. van en Roelofs, J. G. M. (1988). *Vegetaties van waterplanten in relatie tot het milieu*. Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen.

Norušis, M. J. (1992). *SPSS/PC + TMBase System User's Guide, Version 5.0*. SPSS Inc., Chicago, USA.

Oude Voshaar, J. H. (1994). *Statistiek voor onderzoekers, met voorbeelden uit de landbouw- en milieuvetenschappen*. Wageningen Pers, Wageningen.

Pankow, J., Toorn, A. v. d., Toussaint C. G. en Steenvoorden, J. H. A. M. (1985). *De gevolgen van verschillen in open waterpeilen op de stoffenbelasting van het water op het regionaal onderzoek centrum te Zegveld*. Instituut voor cultuurtechniek en waterhuishouding, Wageningen.

Tamis, W., Haes H. A. Udo de en Keurs, W. J. ter (1991). *Milieubiologie*. In: Basisboek Milieukunde, J. J. Boersema, J. W. Copius Peereboom & W.T. de Groot (red.). Boom, Meppel.

Twisk, W. en Kruk, M. (1994). *Natuur in eigen (boeren)hand*. *Veenweide* 7 (3): 2-3.

Twisk, W., Vos P. en Keurs, W. J. ter, in voorbereiding. *Factors affecting conservation values in ditches in peat areas in the Netherlands. A review of current knowledge*. *Milieubiologie*, Rijksuniversiteit Leiden.

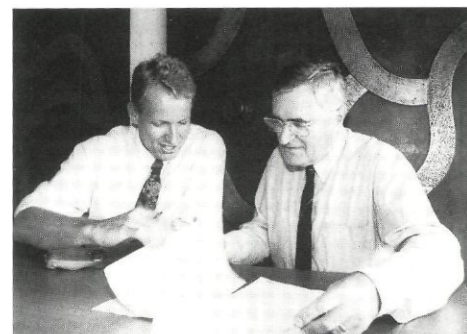
Veeningen, R., 1985. *Zuurstofhuishouding in polder-sloten*. Eindrapport: bijlagen. Limnologisch instituut, Nieuwersluis.

Vos, P. en Keurs, W. J. ter (1992). *Herstel van natuurwaarden in veenweidesloten*. Projectvoorstel P30. Milieubiologie, Rijksuniversiteit Leiden.

• • •

Gemeentewaterleidingen gaat naar Beira

Gemeentewaterleidingen Amsterdam en het waterleidingbedrijf Aguas da Beira in Mozambique nemen deel aan een uitwisselingsprogramma in het kader van de vriendschapsband Amsterdam/Beira. Het programma wordt met ruim zes ton financieel ondersteund door de Vereniging van Nederlandse Gemeenten (VNG). Eind augustus is het contract ondertekend door Ele-Jan Saaf van de VNG en adjunct-directeur GW Bert Roebert. Een paar dagen later vertrokken de eerste GW-medewerkers naar Mozambique. Verschillende mensen gaan daar een zusterstad bijstaan op praktisch niveau, praktijkgericht en doelmatig.



E. J. Schaaf (VNG) en B. Roebert (GW) ondertekenen contract Beira.

Aguas da Beira voorziet de havenstad Beira en naaste omgeving van drinkwater. Althans, dat doet het bedrijf zes uur per dag. De rest van de tijd is er geen druk en komt er dus geen druppel water uit de kranen. De komende drie jaar gaan verschillende medewerkers van GW tweemaal per jaar een maand naar Mozambique. Zij gaan daar helpen met het instandhouden of verbeteren van de bestaande installaties. De ondersteuning richt zich ook op procedures en technieken van waterproductie, kwaliteitsbewaking en het opzetten van informatiesystemen. Heel belangrijk is ook een opleidingsplan; Mozambikanen gaan hun landgenoten lesgeven in onder andere waterleidingstechniek, lassen, typen en boekhouden. Er wordt een eenvoudig laboratorium ingericht en een lekkend waterreservoir gedicht. (Persbericht GW)