

dienst binnenwateren / riza

vestiging Lelystad, Maerlant 4-6
postbus 17, 8200 AA Lelystad
tel. 03200-70411, fax. 03200-49218

**VERSPREIDING EN DYNAMIEK VAN
ONDERGEDOKEN WATERPLANTEN
IN DE RANDMEREN**

D.B.W./RIZA NOTA nr. 90.036

auteur(s) : M.R. de Redelijkheid
M. Scheffer

datum : 15 juni 1990

INHOUD

	pagina
Lijst van tekstfiguren	ii
Lijst van tabellen	iii
SAMENVATTING	v
1. INLEIDING	1
2. ONDERZOEKSOPZET	5
3. GEBRUIKTE GEGEVENS	7
3.1 <i>Beschrijving van de geanalyseerde variabelen</i>	7
3.1.1 Typen variabelen	7
3.1.2 Waterplantkaarten	10
3.1.3 Verklarende variabelen	11
3.2 Combineren van variabelen in databestanden	14
3.3 Statistische en rekentechnische beperkingen van de dataset	15
3.3.1 Onderlinge afhankelijkheid van waarnemingen	15
3.3.2 Multi-colineariteit van variabelen	15
3.3.3 Rekentechnische beperkingen	16
4. MODELLERING	21
4.1 Logistische regressie	21
4.2 Ontwikkeling van de modellen	22
4.3 Evaluatie van de modellen	29
4.3.1 Analyse van de residuen	29
4.3.2 Analyse van de lokale 'turn over'	40
4.3.3 Verklaarde variatie in waterplantenareaal	43
5. DISKUSSIE	47
5.1 De causaliteit van de gemodelleerde relaties	47
5.1.1 Diepte- en doorzichtrelaties	47
5.1.2 Temperatuur	48
5.1.3 Strijklengte	48
5.1.4 Niet in de modellen opgenomen factoren	50
5.2 Onverklaarde patronen	51
5.3 De modellen als hulpmiddel bij ecosysteembeheer	52
LITERATUUR	59
APPENDICES	
A. Frequentiehistogrammen van de gebruikte verklarende variabelen	
B. Overzicht van de gebruikte ruimtelijk variërende verklarende variabelen	
C. Overzicht van de aan/afwezigheid van waterplanten in de geanalyseerde meren en jaren	

LIJST VAN TEKSTFIGUREN

	pagina
Figuur 1: De ligging van de onderzochte Randmeren	2
Figuur 2: Schematische weergave van de gevolgde onderzoeksstappen	5
Figuur 3: Conversie van polygonen naar gridcellen (uit: handleiding ARC/INFO-Gridconversion)	9
Figuur 4: Interpolatie over sterke gradiënten: A. zonder en B. met het gebruik van 'fault'-lijnen	11
Figuur 5: Schematische weergave van de strijklengte berekening (uit: Vlag, 1990)	12
Figuur 6: Eéntoppig optimummodel berekend met logistische regressie (uit: Barendregt, 1986)	21
Figuur 7: Frequentie-diepte histogrammen van <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i> uit alle geanalyseerde meren en jaren vergeleken met de logistische diepte-responsmodellen zonder dieptebeperking (doorgetrokken lijn)	22
Figuur 8: Frequentie-diepte histogrammen van <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i> uit alle geanalyseerde meren en jaren vergeleken met de logistische diepte-responsmodellen met dieptebeperking (doorgetrokken lijn). De pijlen geven de diepte-range aan waarover gemodelleerd is	23
Figuur 9: Stapsgewijze minimalisatie van $-2 \times \text{Log}(\text{likelikhoud})$ van de responsmodellen voor <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i> . De horizontale stippellijn geeft het arbitraire kritische niveau aan	25
Figuur 10: Weergave van de respons van <i>P. pectinatus</i> op diepte en doorzicht, op grond van het logistische model en op grond van 'weighted moving average'-interpolatie	26
Figuur 11: Weergave van de respons van <i>P. perfoliatus</i> op diepte en doorzicht, op grond van het logistische model en op grond van 'weighted moving average'-interpolatie	27
Figuur 12: 2-dimensionale weergave van de geïnterpoleerde respons van A. <i>P. pectinatus</i> en B. <i>P. perfoliatus</i> op diepte en doorzicht	28
Figuur 13: Respons van <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i> op diepte en doorzicht, op grond van de modellen 2 en 3 en op grond van de combinatie van beide modellen (model 4)	30
Figuur 14: Per jaar gemiddelde residuen van de responsmodellen voor <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i> (gk = geen kartering)	31
Figuur 15: Per meer gemiddelde residuen van de responsmodellen voor <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i>	32
Figuur 16: Vergelijking van de per meerjaar gemiddelde modelrespons-waarden met het werkelijke percentage meeroppervlak dat bedekt is met <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i>	33
Figuur 17: Weergave van het verband tussen residuen van de responsmodellen en de afstand tot oevers met emerse vegetatie c.q. de afstand tot oevers zonder emerse vegetatie voor <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i>	39
Figuur 18: Percentage van het oppervlak van het Wolderwijd-Nulderneau waar in opeenvolgende jaren in de periode 1971 t/m 1979 waterplanten verschijnen, verdwijnen of blijven	42
Figuur 19: Verspreiding van <i>P. pectinatus</i> in het Wolderwijd-Nulderneau in de periode 1970 t/m 1974	43
Figuur 20: Scatterplot van waargenomen percentages meeroppervlak met waterplanten tegen per meerjaar gemiddelde modelrespons-waarden (voorspelde oppervlakte-percentages) voor <i>P. pectinatus</i> en <i>P. perfoliatus</i>	46
Figuur 21: Het verband tussen doorzicht en D_{\max} berekend uit 27 Finse meren (uit: Wetzel, 1975 naar gegevens van Maristo, 1941)	48

	pagina
Figuur 22: Interactie-schema van doorzicht, watertemperatuur en waterplanten (—→ positief verband, —○ negatief verband)	49
Figuur 23: Interactie-schema met mogelijke verbanden tussen strijklengte en waterplanten (—→ positief verband, —○ negatief verband)	50
Figuur 24: Prognosekaarten voor de kans op <i>A. P. pectinatus</i> , <i>B. P. perfoliatus</i> en <i>C.</i> beide soorten in het Wolderwijd-Nuldernauw bij een doorzicht van 6 dm. en een watertemperatuur van 14.5 °C	55

LIJST VAN TABELLEN

	pagina
Tabel 1: Overzicht van de geanalyseerde variabelen. Aangegeven is of de variatie optreedt tussen jaren, tussen meren of binnen meren	8
Tabel 2: Onderlinge correlatie van de geanalyseerde niet binnen meren variërende verklarende variabelen, per berekening is gegeven: de correlatie-coëfficiënt, het aantal meerjaren waarop de berekening is gebaseerd en de significantie (P)	17
Tabel 3: Onderlinge correlatie van de ruimtelijk binnen meren variërende verklarende variabelen	19
Tabel 4: Per meer gemiddelde netto areaalverandering (D_{netto}), lokale turn-over (D_{lok}) en het quotiënt van beide, over de periode 1969 t/m 1979	41
Tabel 5: De variantie van de modelresiduen (gemiddeld per meerjaar) en van de werkelijk gekarteerde oppervlakte-percentages waterplanten en het quotiënt van beide	44

VOORWOORD

Het in dit rapport gepresenteerde onderzoek is uitgevoerd door M. de Redelijkheid (R.D.D. Aquatic Ecosystems) en M. Scheffer (D.B.W./RIZA, afdeling AOBÉ) en is een vervolg op onderzoek van M. Scheffer en F. Noppert in 1989 (D.B.W./RIZA werkdokument 89.0197 X).

De voor het onderzoek gebruikte waterplantkaarten zijn beschikbaar gesteld door H. Drost en B.Smit (Rijkswaterstaat, directie Flevoland) en R. Doef (Rijkswaterstaat, D.B.W./RIZA). Gegevens over waterstanden en waterkwaliteit zijn verzameld bij Rijkswaterstaat, directie Flevoland en D.B.W./RIZA, met medewerking van E. van de Goes en H. de Koning. Meteorologische gegevens zijn verkregen bij het K.N.M.I. in de Bilt. Zwanentellingen zijn verricht door N.M.F. (Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij). Visstandgegevens zijn afkomstig van onderzoek uitgevoerd door het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, bewerkt door de Landbouwniversiteit te Wageningen in opdracht van D.B.W./RIZA. Voor het toepassen van stapsgewijze logistische regressie is door SPSS International b.v. te Gorinchem een pre-release van SPSS (versie 3.0) ter beschikking gesteld.

SAMENVATTING

De relatie tussen waterplantvegetaties in de Randmeren en diverse relevante milieufactoren is met behulp van logistische regressie geanalyseerd aan de hand van oude vegetatiekaarten. Naast een zeventigtal vegetatiekaarten betrekking hebbend op de situatie in zes meren gedurende de laatste twintig jaar, zijn in de analyse onder meer dieptekaarten, bodemkaarten, strijklengtekaarten en een aantal meteorologische gegevens en waterkwaliteits-parameters gebruikt. De kans om op een bepaalde plek waterplanten aan te treffen wordt voor de twee belangrijkste soorten, schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus* L.) en doorgroeid fonteinkruid (*Potamogeton perfoliatus* L.), beschreven door de volgende regressiemodellen:

$$P_{\text{pect}} = \left(1 + e^{(4.76 - 0.29 D + 0.07 D^2 - 0.46 DZ - 0.20 T - 0.0003 S)} \right)^{-1} \quad (P. \text{pectinatus})$$

$$P_{\text{perf}} = \left(1 + e^{(7.00 - 0.64 D + 0.05 D^2 - 0.83 DZ)} \right)^{-1} \quad (P. \text{perfoliatus})$$

Waarin:

P = respons waterplanten

D = waterdiepte (dm.)

DZ = doorzicht (dm.)

T = watertemperatuur (°C)

s = strijklengte (m.)

Diepte en doorzicht blijken de belangrijkste bepalende factoren voor het voorkomen van deze soorten. Echter, het concept dat waterplanten voorkomen tot een doorzichtsafhankelijke maximum diepte blijkt hier nauwelijks bruikbaar. Ten eerste neemt de kans om waterplanten aan te treffen heel geleidelijk af bij toenemende diepte, zodat van een maximum diepte moeilijk gesproken kan worden. Ten tweede heeft bij *P. pectinatus* vermindering van het doorzicht slechts weinig invloed op de door deze soort bereikte diepte. Troebele omstandigheden leiden wel tot een reductie van het areaal, maar de teruggang is het gevolg van het verdwijnen van deze soort op zowel diepere als ondiepere delen.

Voor het voorkomen van *P. pectinatus* worden naast diepte en doorzicht, bij de multivariate analyse ook positieve verbanden gevonden met de strijklengte ten opzichte van de overheersende windrichting en met de voorjaarswatertemperatuur. De voorkeur van deze soort voor geëxponeerde plekken is opmerkelijk, aangezien meestal een voorkeur van waterplanten voor luwe groeiplaatsen wordt gevonden.

De dynamiek in de onderzochte vegetaties is groot. Gemiddeld bestaat er voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus* een verschil van respectievelijk 44 en 69% tussen het begroeiide areaal in een meer van twee opeenvolgende jaren. Lokaal gezien blijkt de dynamiek echter nog ongeveer twee maal zo sterk; van het ene op het andere jaar verdwijnen vaak hele waterplantvelden, terwijl elders in hetzelfde meer weer nieuwe velden verschijnen. Deze verschuivingen kunnen vanzelfsprekend slechts verklaard worden uit factoren die zowel van jaar tot jaar als van plek tot plek binnen een meer variëren, en zodoende per definitie niet alleen uit beschikbare parameters als diepte, bodemtype en waterkwaliteit.

Het ontwikkelde model voor *P. pectinatus* kan grofweg de helft van de variantie in waterplantareaal van meer tot meer en jaar tot jaar verklaren. Om tot een verdere verklaring van de waargenomen patronen te komen zullen ook lokaal en temporeel variërende factoren, zoals de invloed van foeragerende vogels, bij het onderzoek betrokken moeten worden.

In afwachting van verder onderzoek op dit vlak kunnen de ontwikkelde modellen goed gebruikt worden om de te verwachten effecten van veranderingen als toename van doorzicht, waterpeilverhoging/verlaging of ver(on)diepen van bepaalde meerdelen te voorspellen. Een groot voordeel van de gebruikte benadering is dat de onzekerheid van de voorspelling duidelijk zichtbaar blijft doordat de uitkomst in de vorm van een kans op waterplanten wordt gegeven. De modellen worden geïmplementeerd in een Geografisch Informatie Systeem dat prognosekaarten kan leveren aan de hand waarvan de effecten van bepaalde beheersingrepen in het gebied eenvoudig kunnen worden geëvalueerd.

1. INLEIDING

Bij het beheer van ondiepe eutrofe meren is de hoeveelheid waterplanten van groot belang. Vanuit ecologisch oogpunt zijn waterplanten een onmisbare schakel in zoetwater-ecosystemen, terwijl vanuit oogpunt van de recreatie de hoeveelheid waterplanten beperkt dient te blijven. In de Randmeren is in de jaren '70 het waterplantenareaal sterk afgenomen als gevolg van eutrofiëring. Inmiddels is enig herstel opgetreden en verwacht wordt dat de hoeveelheid waterplanten in de toekomst verder zal toenemen door verdergaande waterkwaliteitsverbetering en geplande maatregelen in het kader van actief biologisch beheer. Gezien de geringe, homogene diepte en de grote voedselrijkdom kunnen theoretisch gezien grote delen van de Randmeren bedekt raken met waterplanten, maar of de meren werkelijk kunnen dichtgroeien en onder welke omstandigheden dat zal gebeuren is nauwelijks bekend.

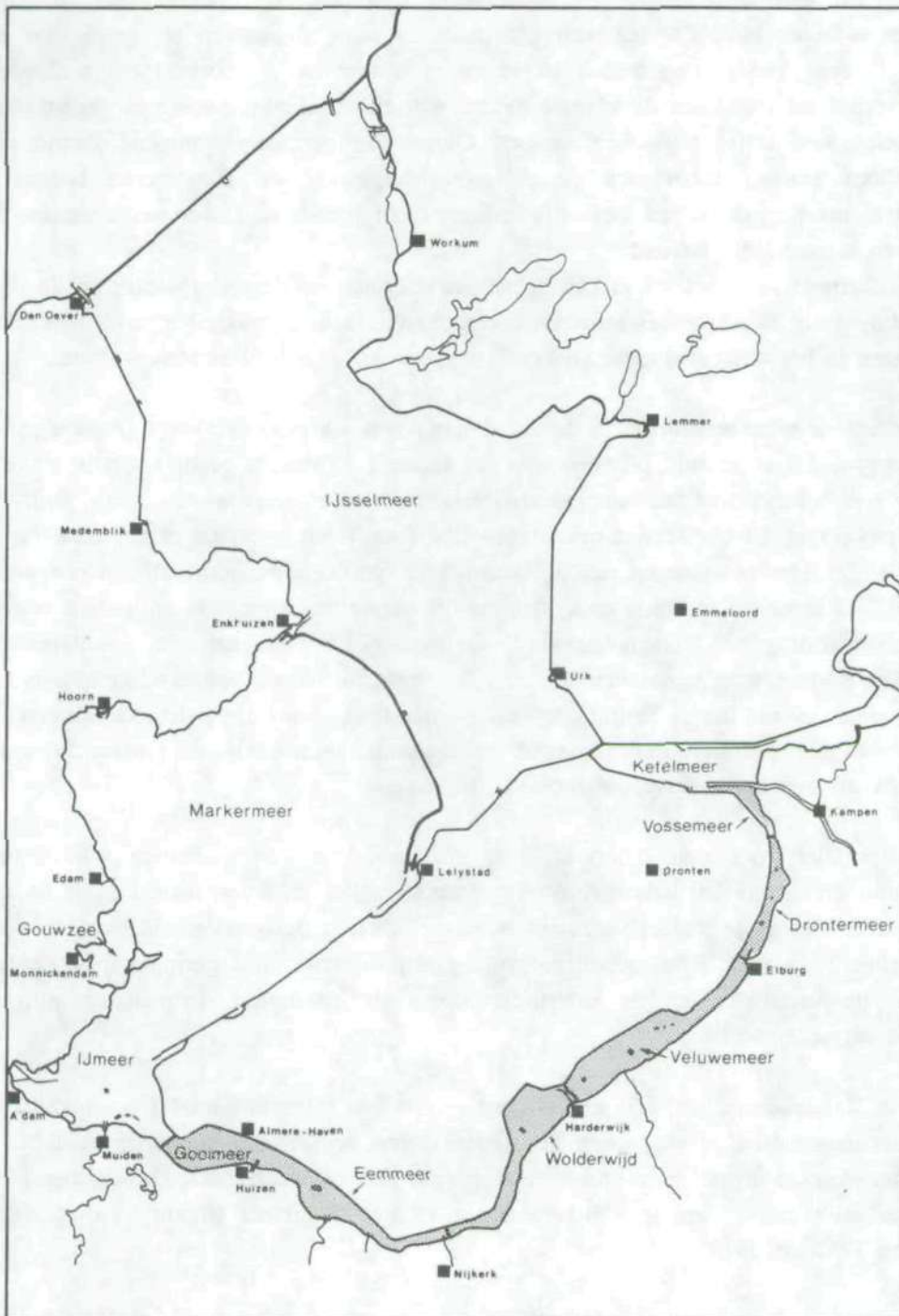
De onzekerheid rond het effect van beheersmaatregelen op de waterplanten in de Randmeren is de aanleiding voor het hier beschreven onderzoek. Getracht is modellen te ontwikkelen waarmee veranderingen in het waterplantenareaal beter begrepen en voorspeld kunnen worden.

De huidige dominante soorten in de Randmeren zijn schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus* L.) en doorgroeid fonteinkruid (*Potamogeton perfoliatus* L.). Van de eerste soort is uit experimenteel onderzoek veel bekend over het functioneren bij verschillende temperatuur-, licht-, zout- en nutriëntcondities, zowel onder laboratorium-omstandigheden (van Wijk, 1989) als in het veld (van Dijk, 1989; van Wijk, 1990). Het combineren van de beschikbare fysiologische informatie in een deterministisch groeimodel lijkt in eerste instantie de aangewezen methode om tot een kwantitatieve voorspelling van vegetatie-ontwikkeling te komen. Echter, voor het beschrijven van de populatiedynamiek van waterplanten is deze informatie onvoldoende. De vegetatie wordt bijvoorbeeld ook beïnvloed door golven, bodemsamenstelling, benthivore vis, watervogels en dispersiemechanismen. Door het ontbreken van veel essentiële informatie zal een deterministisch model naar verwachting niet in staat zijn betrouwbare resultaten op populatieniveau te leveren.

Het alternatief voor een deterministisch groeimodel is een statistisch model berekend uit relevante milieufactoren. Dit is veel eenvoudiger op te stellen en levert inzicht in de onzekerheid van de uitkomsten. Het grote nadeel van statistische modellen is de onzekerheid over de causaliteit van de gemodelleerde relaties. Door echter zorgvuldig de informatie uit experimenten te gebruiken bij de keuze van de variabelen en de interpretatie van de resultaten, kunnen onzinnige conclusies grotendeels vermeden worden.

Van het Randmerengebied is veel informatie voor een statistisch model beschikbaar in de vorm van kaarten en gemeten of waargenomen milieufactoren. In dit onderzoek zijn modellen ontwikkeld voor de *Potamogeton*-vegetatie op grond van gegevens van het Vossemeer, Drontermeer, Veluwemeer, Wolderwijd-Nuldernauw, Eemmeer-Nijkerkernauw en het Gooimeer (figuur 1) over de jaren: 1969 t/m 1983 en 1987 t/m 1989.

De modellen geven de kans op het voorkomen van een soort op een bepaalde lokatie als functie van de belangrijkste milieufactoren. Deze benadering is oorspronkelijk uitgewerkt door Whittaker onder de naam 'direct gradient analysis' en is nu door de ontwikkeling van de logistische regressie als statistische techniek eenvoudig toe te passen (Austin et al., 1984).

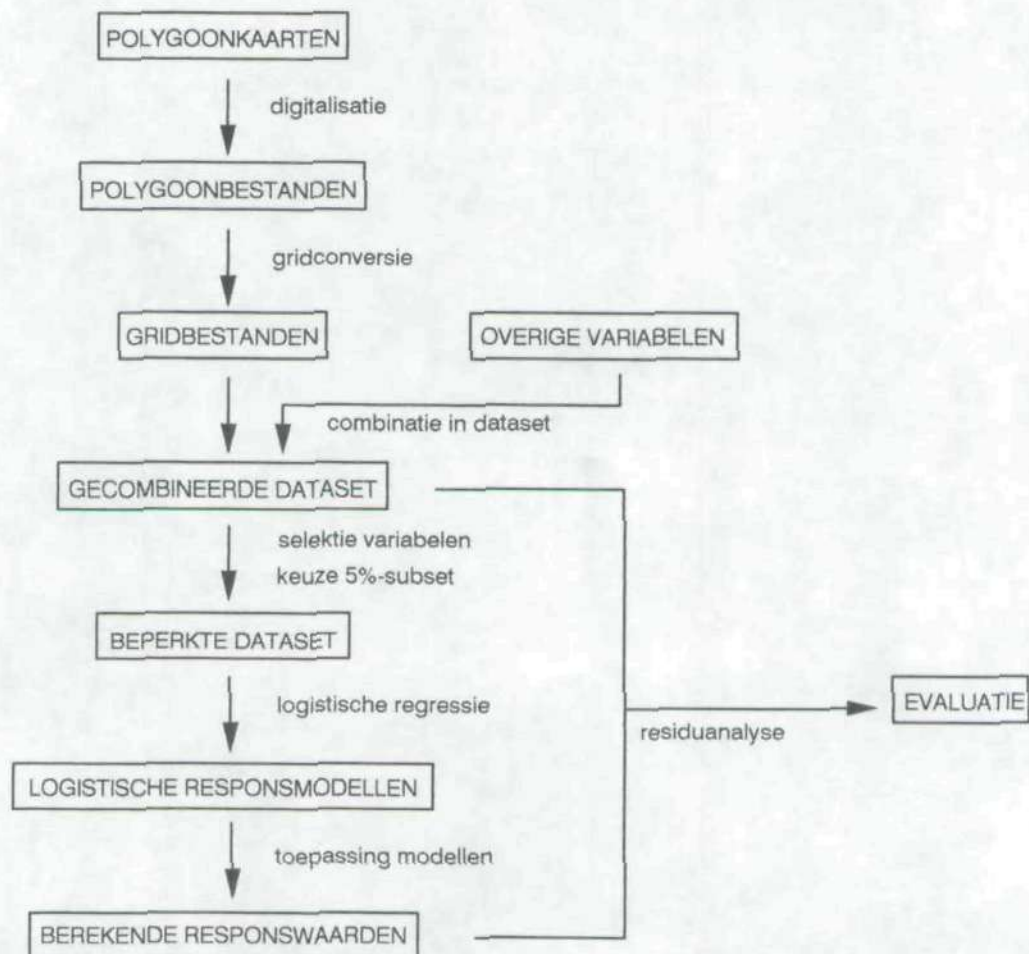


Figuur 1: De ligging van de onderzochte Randmeren

Uit de berekeningen blijkt dat ongeveer de helft van de variantie in waterplant-voorkomen kan worden verklaard uit de factoren waterdiepte, doorzicht, strijklengte en temperatuur. Nadere analyse toont aan dat er binnen de meren grote verschuivingen in de verspreiding in opeenvolgende jaren voorkomen, die suggereren dat ook andere factoren dan de hier onderzochte een belangrijke rol spelen in het bepalen van de waterplantdynamiek.

2. ONDERZOEKSOPZET

De bij het onderzoek gevolgde werkwijze is schematisch weergegeven in onderstaand diagram (figuur 2). In de eerste fase is een dataset opgebouwd. Hiertoe zijn waterplant-, bodem-, strijklengte-, en diepte kaarten omgezet in gridbestanden en aangevuld met meteorologische, biologische en waterkwaliteitsgegevens. Op grond van bestaande ecologische kennis en statistische tests zijn een aantal variabelen die de waterplanten waarschijnlijk niet causaal beïnvloeden geëlimineerd. Ook zijn variabelen met een groot aantal missing cases uit de dataset verwijderd. Om de omvang van de dataset te reduceren is een subset gekozen ter grootte van 5% van de totale dataset. Vervolgens is met behulp van logistische regressie een responsmodel voor de beide waterplantsoorten berekend dat de verspreiding en dynamiek zo goed mogelijk verklaart. Deze modellen zijn toegepast op de milieugegevens van jaren waarvan de waterplantenverspreiding bekend is, waarna de uitkomsten zijn vergeleken met de werkelijke waterplantenverspreiding. In de laatste fase van het onderzoek zijn de afwijkingen tussen de modellen en de werkelijkheid geanalyseerd.



Figuur 2: Schematische weergave van de gevolgde onderzoeksstappen

3. GEBRUIKTE GEGEVENS

3.1 Beschrijving van de geanalyseerde variabelen

3.1.1 Typen variabelen

De in het onderzoek geanalyseerde variabelen kunnen worden ingedeeld op grond van de dimensies waarin ze variëren. Er zijn variabelen die binnen een meer ruimtelijk variëren en ook in de tijd kunnen veranderen. Andere variabelen variëren ruimtelijk binnen een meer, maar zijn gedurende de geanalyseerde tijdperiode niet veranderd. Een derde type variabelen varieert in de tijd en tussen de meren, maar niet er binnen. Een laatste type varieert alleen in de tijd. In tabel 1 is deze informatie samengevat voor de in de dataset aanwezige variabelen. De appendices achter in het rapport geven, in de vorm van histogrammen en kaartjes, een overzicht van de belangrijkste variabelen.

Voor de waterkwaliteit en de waterstanden zijn de gemiddelden over het tweede kwartaal (april t/m juni) van elk jaar genomen. Dit is een kritieke periode voor waterplanten in deze meren. In het voorjaar groeien waterplanten op uit ondergrondse overwinteringsstructuren (knollen en wortelstokken). De snelheid waarmee de planten het wateroppervlak bereiken is afhankelijk van de netto-productie en daarmee van de hoeveelheid licht die de bladeren kan bereiken. De lichtbeschikbaarheid wordt bepaald door de dikte van de waterlaag in combinatie met de helderheid van het water. De waterstand en het doorzicht zijn zodoende belangrijk. Naarmate de planten dichter naar het wateroppervlak groeien neemt de hoeveelheid licht die de plant bereikt toe. Op het moment dat de bladeren het oppervlak bereikt hebben zijn waterstand en doorzicht waarschijnlijk nauwelijks meer van belang voor de netto-productie. Om deze reden zijn van de waterstand en het doorzicht slechts de gegevens van het tweede kwartaal gebruikt voor het onderzoek.

Gegevens over instraling en wind zijn gemiddeld voor zowel het tweede als het derde kwartaal, omdat deze gedurende de gehele groeiperiode van invloed kunnen zijn op de netto-productie resp. mechanische stress.

3.1.2 Waterplantkaarten

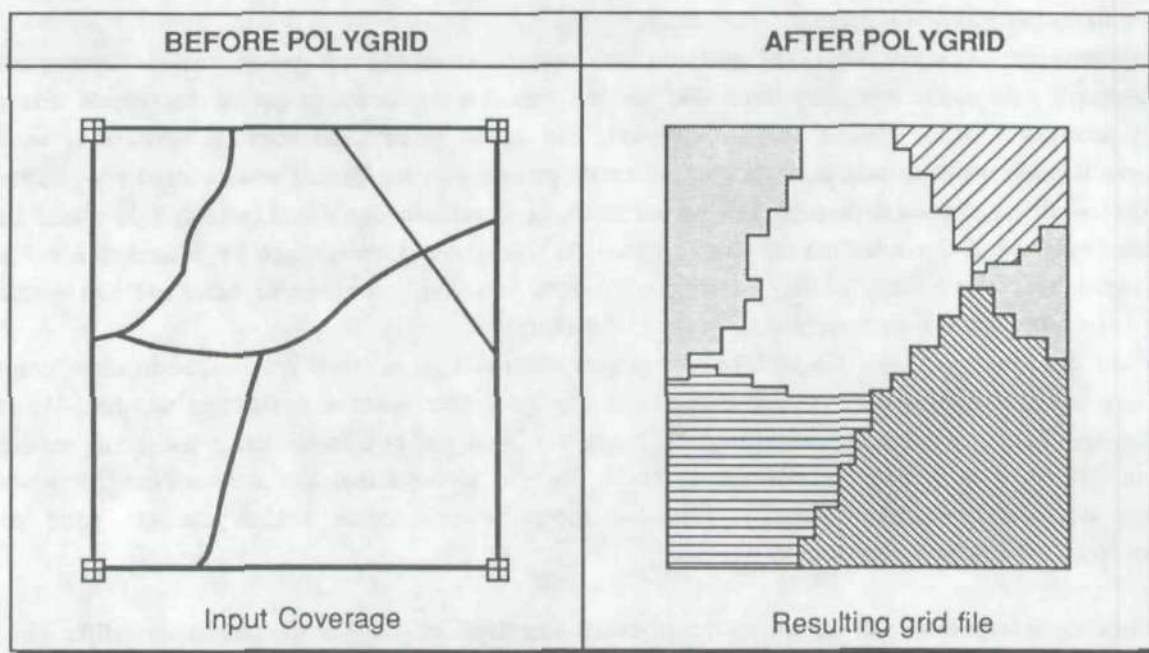
Van de jaren waarin de waterplantenverspreiding in de Randmeren is onderzocht, is de informatie meestal beschikbaar in de vorm van polygoonkaarten. Omdat statistische analyse met polygooninformatie complex en moeilijk interpreteerbaar is zijn deze kaarten omgezet in gridbestanden. Hiervoor zijn de polygoon eerst in digitale vorm opgeslagen met behulp van het G.I.S.-programma PC-ARC/INFO. Een uitgebreide beschrijving van de wijze waarop dit programma en alle andere programma's zijn gebruikt is gegeven in een apart rapport (de Redelijkheid, 1989).

Vervolgens zijn alle gedigitaliseerde kaarten geconverteerd naar gridkaarten (figuur 3). Hierbij krijgt een gridcel de waarde van de polygoon die het grootste deel van het gridceloppervlak beslaat. Bij de gridconversie van grote polygoon komt het oppervlak van alle gevormde gridcellen grotendeels overeen met het oppervlak van de oorspronkelijke polygoon. Bij heel kleine polygoon is het echter mogelijk dat in geen van de gridcellen meer dan de helft van het oppervlak door een

polygoon wordt ingenomen. Dergelijke polygoonen, die voorkomen bij een sterk versnipperd waterplantenpatroon, worden dan niet in het grid vertegenwoordigd. Kaarten met veel kleine waterplantvelden worden daardoor sterk in de dataset ondervertegenwoordigd ten opzichte van kaarten met grote aaneengesloten waterplantvelden. Om dit tegen te gaan is voor kaarten waarvan bij de gridconversie veel informatie verloren zou gaan een weging toegepast. Hierbij krijgen de polygoonen met waterplanten een groter gewicht dan de omgeving. Bij de gridconversie krijgen vervolgens alle gridcellen die op polygoongrenzen liggen de waarde van de polygoon met het grootste gewicht, ongeacht het aandeel in het gridceloppervlak.

Tabel 1: Overzicht van de geanalyseerde variabelen. Aangegeven is of de variantie optreedt tussen jaren, tussen meren of binnen de meren.

	TUSSEN JAREN	TUSSEN MEREN	BINNEN MEREN
AFHANKELIJKE VARIABELE			
Waterplanten	+	+	+
ONAFHANKELIJKE VARIABELEN			
<u>Ruimtelijke variabelen</u>			
Waterdiepte		+	+
Bodemsamenstelling		+	+
Strijklengte		+	+
Afstand tot emerse vegetatie		+	+
Afstand tot de oever		+	+
<u>Waterkwaliteit</u>			
Doorzicht	+	+	
Watertemperatuur	+		
Kjeldahl N	+	+	
Totaal fosfaat	+	+	
Ortho fosfaat	+	+	
Chlorophyl A	+	+	
Zwevende stof	+	+	
Gloeirest	+	+	
<u>Biologische variabelen</u>			
Brasemstand	+	+	
Aantal kleine zwanen	+	+	
<u>Meteorologische variabelen</u>			
Gemiddelde windsnelheid	+		
Stormen	+		
Instraling	+		
Luchttemperatuur	+		



Figuur 3: Conversie van polygonen naar gridcellen (uit: handleiding ARC/INFO-Gridconversion)

De grootte van de gridcellen (50 x 50 meter) is gekozen op grond van de nauwkeurigheid van de karteringen. In de periode tot 1987 is nog niet gekarteerd met behulp van een plaatsbepalingssysteem en werden afstanden in het veld geschat. De onnauwkeurigheid hiervan maakt het gebruik van een grid met kleinere gridcellen niet betrouwbaar.

De waterplantvelden werden voor het grootste deel in het veld ingetekend met schattingen van de bedekkingsgraad. Meestal zijn drie bedekkingsklassen onderscheiden, waaraan later, op grond van monsters, biomassa-gegevens zijn gekoppeld. Omdat de klasse-indeling gedurende de gehele periode niet uniform is geweest zijn bij de modellering in eerste instantie niet de bedekkings- of biomassa-gegevens gebruikt. In plaats daarvan is gebruik gemaakt van een presentie/absentie indeling. Hierbij staat in elke gridcel de waarde 1 voor aanwezigheid en de waarde 0 voor afwezigheid van waterplanten. In een latere fase van het onderzoek is bekeken in hoeverre het gebruik van biomassa-gegevens aanvullende informatie op had kunnen leveren (zie paragraaf 4.3.3).

In enkele jaren (1979, 1982 en 1987) is de kartering uitgevoerd aan de hand van luchtfoto's aangevuld met veldwaarnemingen. In 1979 en 1982 is hierbij geen onderscheid gemaakt tussen verschillende soorten. Voor een aantal meren zijn echter alternatieve karteringen aanwezig, waarbij wel soorten zijn onderscheiden.

In de jaren 1988 en 1989 is gekarteerd met een plaatsbepalingssysteem en een puntsgewijze opname van dichtheden per soort. Het resultaat is een databestand met voor elk punt een x- en y-

coördinaat en een getal voor de bedekkingsgraad van elke soort. Dit bestand is met behulp van ruimtelijke interpolatie omgezet in gridkaarten.

Bij interpolatie wordt voor elk gridpunt een waarde berekend op grond van de omringende onregelmatig verspreide opnamepunten. De invloed van een opnamepunt op de berekende waarde wordt gewogen naar de afstand tot het gridpunt. Het aantal punten dat voor de berekening wordt gebruikt is afhankelijk van de puntendichtheid en de grootte van het gebied waarin rond elk gridpunt gezocht wordt naar opnamepunten. Dit gebied heeft de vorm van een cirkel, waarvan de straal kan worden ingesteld. De grootte van de straal bepaalt de scherpte van overgangen en, afhankelijk van de puntendichtheid, het aantal 'missing values' (gridpunten waarvoor geen waarde berekend kan worden door het ontbreken van opnamepunten binnen de cirkel).

Voor een kaart met zeer geleidelijke overgangen dient een grote straal gekozen te worden, omdat dan ook verafgelegen punten bij de berekening van de gridcelwaarden betrokken worden. Waterplantvelden kunnen echter vrij abrupte overgangen vertonen die ook in de kaart tot uiting moeten komen. Hiervoor is een kleine cirkelstraal nodig. Een te kleine straal kan daarentegen tot gevolg hebben dat waterplantvelden uiteen vallen in meerdere geïsoleerde velden die elk rond een opnamepunt of een raai van punten liggen.

Voor de interpolatie van de waterplantgegevens van 1988 en 1989 is de kleinst mogelijke straal gekozen waarbij de waterplantvelden nog aaneengesloten blijven. Bij deze straal ontstaan in delen met een lage puntendichtheid echter wel gridcellen met 'missing values'. Aangenomen kan worden dat in deze delen met een lagere dichtheid is gekarteerd omdat door de karteerders geen waterplanten worden verwacht, bijvoorbeeld omdat het te diep is. Daarom zijn de 'missing values' naderhand veranderd in 0-waarden (geen waterplanten).

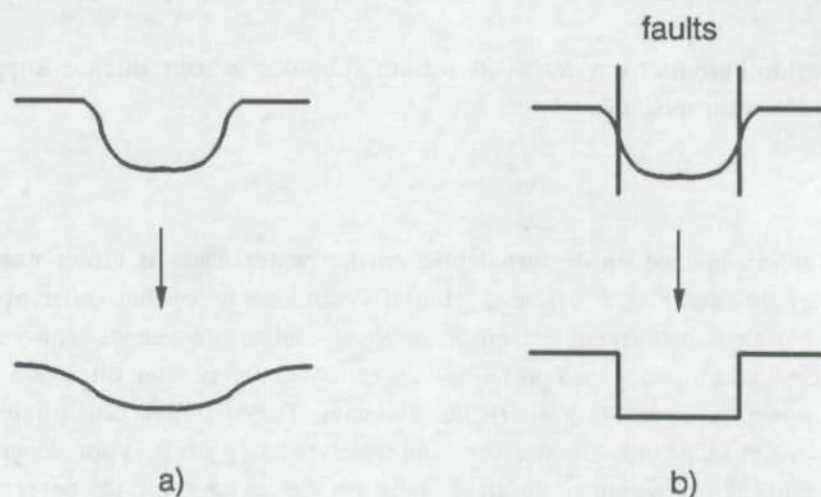
Gedurende de periode dat gekarteerd is komen slechts twee soorten waterplanten in noemenswaardige hoeveelheden voor: doorgroeid fonteinkruid (*Potamogeton perfoliatus*) en schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*). Overige fonteinkruiden (*P. crispus* L., *P. pusillus* L.), kranswieren (*Characeae*), aarvederkruid (*Myriophyllum spicatum* L.), waterpestsoorten (*Elodea* spp.), smalbladige waterweegbree (*Alisma gramineum* L.) en *Zanichellia* (*Zanichellia palustris* L.) komen slechts incidenteel op de waterplantkaarten voor. Daarom zijn slechts modellen ontwikkeld voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus*.

3.1.3 Verklarende variabelen

Dieptekaarten

De hierboven beschreven methode van kaart-interpolatie is ook toegepast op de dieptekaarten. Van lodingskaarten is circa 50% van de punten gedigitaliseerd en vervolgens geïnterpoleerd naar een gridbestand. Hierbij is de cirkelstraal zodanig gekozen dat in delen met een lage puntendichtheid geen gridcellen met 'missing values' ontstaan. Deze kunnen bij dieptekaarten immers niet zondermeer in nullen veranderd worden. De gekozen cirkelstraal komt zodoende overeen met de grootste afstand die voorkomt tussen naast elkaar gelegen lodingspunten.

Een neveneffect van interpolatie is dat sterke dieptegradiënten, zoals die voorkomen aan de randen van vaargeulen en zuigerputten, worden afgezwakt. Dit betekent dat de vaak met waterplanten begroeide zônes naast de vaargeulen hogere dieptewaarden krijgen dan in werkelijkheid, terwijl de



Figuur 4: Interpolatie over sterke gradiënten: A. zonder en B. met het gebruik van 'fault'-lijnen

diepe delen van de vaargeulen als minder diep worden ingedeeld. Om dit tegen te gaan is bij de interpolatie de techniek van 'faults' (breuken) toegepast (figuur 4). Hierbij wordt geïnterpoleerd tot een lijn, die op de rand van de vaargeulen ligt, zonder dat de punten aan de andere kant van de lijn worden gebruikt voor het berekenen van de gridcelwaarden. Deze 'fault'-lijn is gedigitaliseerd vanaf de lodingskaarten en tegelijk met de lodingspunten in het interpolatie-programma ingevoerd.

De dieptewaarden zijn in de lodingskaarten weergegeven ten opzichte van N.A.P. De waterstand varieert in de Randmeren echter jaarlijks en per seizoen met enkele decimeters. Omdat voor waterplanten de werkelijke waterdiepte van belang is zijn de dieptewaarden gecorrigeerd voor het waterpeil. De waterstandspeilingen (bron: Rijkswaterstaat, directie Flevoland) zijn gemiddeld over het tweede kwartaal van elk jaar. Voor enkele meren zijn maatgevende waterstanden beschikbaar die zijn gebaseerd op verschillende meetpunten en de afstand daarvan tot het zwaartepunt van het betreffende meer. Voor andere meren zijn de waterstanden van verschillende punten gemiddeld. In het Gooi- en Eemmeer zijn geen meetpunten aanwezig. De waterstanden in deze meren zijn berekend op grond van metingen bij de Nijkerkersluis en bij de Oranjesluizen. Hierbij is rekening gehouden met de afstand van de meetpunten tot het zwaartepunt van de meren.

Bodemkaarten

De gebruikte bodemkaarten (bron: Rijkswaterstaat, directie Flevoland) zijn in de vorm van polygoonkaarten getekend op grond van een wijdmazige bemonstering. De bodemsamenstelling is op grond van lutumgehalte ingedeeld in zand, lichte zavel, zware zavel en klei (respektievelijk 5, 8 15 en 25% lutum). Daarnaast zijn nog veen en bonte grond (een gemengd bodemtype) onderscheiden. Deze zijn later in de analyse als missing values beschouwd, omdat die moeilijk in een lutumgehalte zijn uit te drukken.

Er zijn bodemkaarten die betrekking hebben op de bovenste 5 respektievelijk 25 cm. van de bodem. Gezien de bewortelingsdiepte van de waterplanten is alleen de laatste (25 cm.) voor de modellering gebruikt. De polygoonkaarten zijn met PC-ARC/INFO gedigitaliseerd en omgezet in gridbe-

standen met een gridcel-grootte van 50 x 50 meter. Hierdoor is een directe koppeling met de waterplant- en dieptekaarten mogelijk.

Striijklengte

De striijklengte is van invloed op de turbulentie van het water. Deze is groter naarmate de wind een langere weg over het water heeft afgelegd. Hierbij wordt energie op het water overgedragen die tot uiting komt in golven. Dit betekent dat bij de in Nederland overheersende zuid-westenwinden de turbulentie het hoogst is aan de noord-oostzijde van de Randmeren. Om dit in de vorm van een gridkaart weer te geven is door D. Vlag (Rijkswaterstaat, DBW/RIZA) een computerprogramma ontwikkeld dat als invoer een gridkaart met een land-watervedeling heeft. Voor de gridcellen in het watergedeelte berekent het programma de striijklengte als de afstand tot de oever in de richting waaruit de wind komt (Holthuyzen, 1980). Daarbij wordt echter ook rekening gehouden met het effect van demping van golven door de oevers en het feit dat de wind niet alleen energie op het water overbrengt in de richting van de wind, maar ook in alle richtingen binnen een hoek van 45° ten opzichte van de windrichting (figuur 5; Vlag, 1990).

Deze effectieve striijklengte is voor alle Randmeren berekend (appendix B) voor een zuidwesten wind. De formule luidt als volgt, waarin voor α stappen van 6° genomen worden:

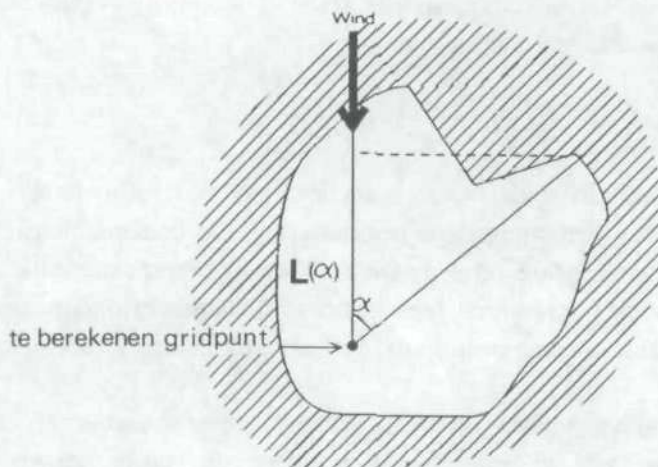
$$F_e = \frac{\sum_{\alpha=-45^{\circ}}^{45^{\circ}} \cos(\alpha) \times L(\alpha)}{\sum_{\alpha=-45^{\circ}}^{45^{\circ}} \cos(\alpha)}$$

waarin:

F_e : effectieve striijklengte

α : hoek ten opzichte van de windrichting

$L(\alpha)$: projectie van de striijklengte op de windrichting:



Figuur 5: Schematische weergave van de striijklengte berekening (uit: Vlag, 1990)

Afstand tot oever en afstand tot emerse vegetatie

Er zijn aanwijzingen dat de afstand tot de oever of de afstand tot riet- en biezenvelden een verklarende faktor kan zijn voor het al dan niet voorkomen van ondergedoken waterplanten. In de Randmeren komt op sommige plaatsen langs de oevers een zône voor zonder waterplanten. Om dit oevereffekt te kunnen kwantificeren zijn de variabelen 'afstand tot de oever' en 'afstand tot emerse vegetatie' berekend. Met behulp van een gridkaart met een land-watervedeling en een gridkaart met de ligging van emerse vegetatie zijn door het G.I.S.-programma MAP2 gridkaarten berekend, waarin voor elke gridcel is aangegeven op welke afstand zich een oever respectievelijk emerse vegetatie bevindt.

Waterkwaliteitsgegevens

Voor het kwantificeren van de waterkwaliteit zijn meetgegevens gebruikt van doorzicht, watertemperatuur, totaal fosfaat, ortho-fosfaat, Kjeldahl N, chlorophyl A, zwevende stof en gloeirest (bron: Rijkswaterstaat, directie Flevoland en D.B.W./RIZA). Voor de analyse zijn de gegevens gemiddeld over het tweede kwartaal (april t/m juni) en, indien beschikbaar, over meerdere meetpunten binnen een meer. Dit veronderstelt een homogene waterkwaliteit binnen een meer, wat in werkelijkheid niet opgaat. Daar de verschillen over het algemeen niet groot zijn is om praktische redenen per variabele gekozen voor één waarde per meer. De watertemperatuur bleek in alle Randmeren sterk overeen te komen, behalve in 1972 in het Eem- en Gooimeer. Daar het hier vermoedelijk meetfouten betreft is de temperatuur per jaar over alle meren gemiddeld. De temperatuur en doorzichtgegevens bestrijken de gehele periode 1969 t/m 1989, van de overige waterkwaliteitsparameters zijn er enkele jaren zonder metingen.

Kleine zwanen

Elk najaar verblijven in het Randmerengebied enkele duizenden kleine zwanen (*Cygnus bewickii*). Tijdens deze periode (oktober t/m december) oefenen de zwanen een grote graasdruk uit op de knollen van *Potamogeton pectinatus* (van Eerden, pers. comm.). Om de invloed van de zwanen op de verspreiding en dynamiek van waterplanten te kunnen onderzoeken zijn zwanentellingen (Oonk, 1988) geanalyseerd. Er zijn echter slechts cijfers beschikbaar over het maximum aantal waargenomen zwanen per meer. Informatie in de vorm van het aantal 'zwaandagen' per meer of zelfs per lokatie binnen een meer is helaas niet beschikbaar. Deze informatie zou de graasdruk van zwanen veel nauwkeuriger weergeven dan de nu gebruikte maximale aantallen.

Benthivore vis

Benthivore (bodemwoelende) vis zoals brasem kan een grote invloed hebben op ondergedoken waterplanten (ten Winkel en Meulemans, 1984). Daarom zijn schattingen van de brasemstand in het Veluwemeer en het Wolderwijd, op grond van proefbevissingen (Backx, 1989), in de analyse betrokken.

Meteorologische gegevens

In de dataset zijn opgenomen de gemiddelde instraling, luchttemperatuur en windsnelheid in het tweede en derde kwartaal in de Bilt en het voorkomen van stormen aan kuststations van het K.N.M.I. Deze kunnen mogelijk de jaar tot jaar dynamiek van de waterplanten verklaren.

Samen met het doorzicht bepaalt de hoeveelheid instraling de lichthoeveelheid in het water. Stormen kunnen grote gevolgen hebben voor de waterplanten door mechanische stress. Beschadiging van de bovengrondse delen kan zorgen voor een voortijdige stopzetting van de reservevorming in de vorm van knollen en wortelstokken. Dit kan gevolgen hebben voor de hoeveelheid waterplanten die het volgende voorjaar ontspruit. Door de middeling over een kwartaal bleken stormen niet terug te vinden in de gebruikte windsnelheidsgegevens, daarom is ook specifiek gekeken naar stormgegevens. In deze gegevens is sprake van een storm als aan een kuststation van het K.N.M.I. minstens één meting van een windsnelheid van meer dan 21 m/s voorgekomen is. Dit komt overeen met windkracht 9.

3.2 Combineren van variabelen in databestanden

Om een multivariate statistische analyse mogelijk te maken zijn de hierboven beschreven variabelen gecombineerd in een tweetal databestanden. Daaraan voorafgaand zijn de ruimtelijke variërende variabelen eerst per meer in een bestand geplaatst om correcties uit te voeren en afdrukken van de gridkaarten op papier te maken (appendices B en C). Er is voor gezorgd dat alle kaarten van een meer met elkaar overeenkomen qua water-landverdeling. Gridcellen met waterplanten in meer dan 3 meter diep water zijn veranderd in gridcellen zonder waterplanten, omdat deze in veel gevallen het gevolg zijn van 'overlay'-fouten. Doordat kaarten niet altijd precies over elkaar heen passen kunnen waterplantvelden bij het samenvoegen van bestanden net in vaargeulen of zuigerputten terecht komen. Veldwaarnemingen bevestigen dat de maximale diepte waarop in de Randmeren waterplanten voorkomen rond de 3 meter ligt.

Overlay-fouten kunnen een grote invloed hebben op de uiteindelijke resultaten van het onderzoek. Door kleine ruimtelijke verschuivingen kunnen, bij de overlay van verschillende kaarten, combinaties van variabelewaarden ontstaan die in werkelijkheid niet voorkomen en zodoende de modelberekeningen foutief beïnvloeden. In welke mate deze fouten voorkomen is moeilijk te bepalen en daardoor niet in de resultaten door te berekenen.

Daarnaast kunnen problemen ontstaan door de gebruikte karteringsmethoden en de consistentie daarvan over de jaren. Zo is bij de kartering van waterplanten de dichtheid waarboven een soort op een kaart wordt ingetekend vrij arbitrair. Zelfs als hiervoor bedekkingspercentages zijn afgesproken blijven schattings- of interpretatieverschillen bestaan tussen verschillende karteerders en jaren. Ook van deze factoren is de invloed op de uiteindelijke resultaten moeilijk te kwantificeren.

Van alle gridkaarten van alle meren zijn de gridcellen die in het water liggen in één groot bestand gecombineerd (de landgedeelten zijn niet interessant en kosten veel opslagruimte). Hiertoe zijn de gegevens in tabelvorm in het statistische pakket SPSS ingelezen, zodanig dat in de kolommen de variabelen staan en in de rijen de gridcellen van de gridkaarten. Het resulterende bestand bestaat in totaal uit 537822 'cases' (waarnemingen) beginnend met de oudste kaarten van het Vossemeer en eindigend met de recentste kaarten van het Gooimeer. Elke case bevat in verschillende kolommen (overeenkomend met verschillende variabelen) informatie over het meer waarin de gridcel ligt, het jaar, de presentie/absentie van waterplanten, de diepte, temperatuur, doorzicht, etc. Als voor een

variabele voor het betreffende jaar of meer niets bekend is wordt dit als een 'missing value' opgenomen. Dit bestand wordt hierna aangeduid met de term 'gridbestand'.

De niet ruimtelijk binnen een meer variërende variabelen (waterkwaliteit, meteorologie, zwanen en vis) zijn naderhand aan dit bestand toegevoegd. Variabelen die alleen in de tijd variëren hebben voor alle gridcellen binnen één jaar dezelfde waarde. Variabelen die in de tijd en tussen de meren variëren, maar niet binnen de meren hebben voor alle gridcellen binnen één 'meerjaar' dezelfde waarde. Met de term 'meerjaar' wordt de situatie van een bepaald meer in een bepaald jaar aangeduid. Een meerjaar is bijvoorbeeld het Veluwemeer in 1978 of het Eemmeer in 1982.

De niet ruimtelijk binnen een meer variërende variabelen zijn ook op een andere wijze in een bestand gecombineerd. In dit bestand, hierna aangeduid als 'meerjaar-bestand', bevatten de variabelen slechts één waarde per meerjaar, in plaats van een waarde voor elke gridcel. De waterplantgegevens zijn in dit bestand opgenomen als percentage van elk meeroppervlak dat in het betreffende jaar met waterplanten is bedekt.

Dit meerjaar-bestand is onder andere gebruikt om correlaties tussen variabelen te berekenen. Correlaties berekenen met het gridbestand is namelijk niet zinnig, omdat hierin elke gridcel een waarde heeft voor de variabelen, terwijl de waterkwaliteit feitelijk slechts per meerjaar varieert. De resultaten van berekeningen met het gridbestand worden zodoende sterk beïnvloed door de grootte van de meren.

3.3 Statistische en rekentechnische beperkingen

3.3.1 Onderlinge afhankelijkheid van de waarnemingen

In paragraaf 3.1.1 is reeds aangegeven dat geen van de verklarende variabelen zowel per jaar als binnen meren varieert zoals de vegetatie, daardoor zijn niet alle waarnemingen in de geconstrueerde dataset van elkaar onafhankelijk. Zo hebben de niet ruimtelijk variërende variabelen voor alle gridcellen binnen een meer in een bepaald jaar dezelfde waarde en zijn dus niet onafhankelijk, terwijl de niet in de tijd variërende variabelen in elk jaar hetzelfde zijn.

Naast deze duidelijke afhankelijkheidsproblemen is er nog sprake van meer verborgen vormen, zoals ruimtelijke afhankelijkheid. Het grote aantal gridcellen van 50 x 50 meter is tot stand gekomen door het opdelen van kaarten, een proces dat tot willekeurig grote waarnemingsaantallen kan worden doorgevoerd. Het aantal statistisch onafhankelijke waarnemingen is hierbij moeilijk vast te stellen. Door deze moeilijk te omzeilen afhankelijkheids-structuur kan over de uitgevoerde berekeningen weinig gezegd worden in termen van significantie.

3.3.2 Multi-colineariteit

Op de beide datasets is een correlatietest uitgevoerd (tabellen 2 en 3). Hieruit blijkt dat veel variabelen sterk correleren met de waterplantgegevens, maar ook met elkaar. Het gebruik van sterk met elkaar correlerende variabelen voor een multivariaat statistisch model leidt tot grote problemen.

Zo zal het stapsgewijs toevoegen van onderling sterk gecorreleerde variabelen aan een model de eerste al een groot deel van de variantie verklaren, die dan niet meer door de volgende variabele verklaard kan worden. Hierbij kan het voorkomen dat de opgenomen variabele vanuit autecologische kennis bekeken veel minder relevant is dan de uitgesloten variabele. Om dit te voorkomen is ervoor gekozen om van de variabelen die sterk onderling correleren de variabelen te elimineren waarvan de directe invloed op waterplanten het minst waarschijnlijk is.

Deze selectie heeft tot gevolg dat een aantal waterkwaliteitsparameters niet voor de modellering gebruikt zijn. Doorzicht correleert bijvoorbeeld sterk met Kjeldahl N, chlorophyl A en zwevende stof (tabel 2). Deze variabelen hebben allemaal een negatieve invloed op het doorzicht en beïnvloeden op die manier de lichtbeschikbaarheid voor de waterplanten. Een direct effect van deze variabelen op de waterplanten is niet waarschijnlijk. Nutriëntenbeperking speelt (behalve het voor statistische analyse te incidenteel gemeten HCO_3^-) in de Randmeren geen rol voor de waterplantengroei (van Wijk, 1989). Om deze reden is van dit cluster onderling correlerende variabelen slechts doorzicht gebruikt voor de modelberekening.

Opvallend is dat de luchttemperatuur slecht correleert met de watertemperatuur in het tweede kwartaal. Dit maakt een effect van de luchttemperatuur op de waterplanten in deze periode niet waarschijnlijk. Om deze reden is de luchttemperatuur verder niet in de analyse betrokken.

Van de ruimtelijk binnen een meer variërende variabelen blijken diepte, bodemsamenstelling, afstand tot de oever en afstand tot emerse vegetatie duidelijk met elkaar te correleren, evenals strijklengte met de afstand tot de oever (tabel 3). Op grond hiervan zijn de variabelen afstand tot de oever en afstand tot emerse vegetatie uitgesloten van de modelberekeningen. Diepte en bodemsamenstelling worden vaak genoemd als belangrijke factoren voor het verklaren van distributiepatronen van waterplanten (Spence, 1982; Pearsall, 1920; Chambers, 1987; Chambers & Kalff, 1987; Collins et al., 1987). Daarom zijn beide variabelen ondanks hun correlatie meegenomen in de multivariate analyses.

Naast de eliminaties op grond van colineariteit zijn enige variabelen uitgesloten van de multivariate analyses wegens een groot aantal 'missing values'. De meeste statistische analyses gebruiken alleen die 'cases' waarbij voor alle variabelen een waarde aanwezig is. Variabelen met veel 'missing values' zorgen ervoor dat het aantal cases dat in een analyse gebruikt wordt sterk vermindert, met als gevolg dat bepaalde meren of jaren in het geheel niet bij de analyse betrokken worden. Dit is het geval met de variabele gloeirest, de zwanenaantallen en de visstand-gegevens.

Na de multivariate basis-analyse is, als laatste fase van het onderzoek, voor alle aanvankelijk uitgesloten variabelen onderzocht of ze correleren met de residuen van de ontwikkelde modellen, teneinde eventueel daarin aanwezige verbanden op te sporen.

3.3.3 Rekentechnische beperkingen

Voor het berekenen van de modellen met logistische regressie is gekozen voor het computerprogramma SPSS. Met de VAX-versie van SPSS kan met de PROBIT-routine een logistisch model berekend worden, waarbij echter geen informatie gegeven wordt over significanties of betrouwbaarheidsintervallen. Ook is het niet mogelijk om de modellen stapsgewijs op te bouwen door één voor

Tabel 2: Onderlinge correlatie van de geanalyseerde niet binnen meren variërende verklarende variabelen, per berekening is gegeven: de correlatiecoëfficiënt, het aantal meerjaren waarop de berekening gebaseerd is en de significantie (P).

	Watertemp.	Doorzicht	Kjeldahl N	Tot.fosfaat	Chloroph. A	Zwevende stof
Doorzicht	-.3235 (126) P = .000					
Kjeldahl N	.3012 (115) P = .001	-.6386 (115) P = .000				
Tot.fosfaat	.1314 (116) P = .080	-.2907 (116) P = .001	.4907 (115) P = .000			
Chloroph. A	.2691 (85) P = .006	-.6462 (85) P = .000	.7658 (85) P = .000	.3413 (85) P = .001		
Zwevende stof	.3517 (102) P = .000	-.6392 (102) P = .000	.7689 (97) P = .000	.2086 (97) P = .020	.7173 (79) P = .000	
Gloeirest	-.2501 (102) P = .006	.0316 (102) P = .376	.1144 (97) P = .132	.3328 (97) P = .000	.1158 (79) P = .155	.3404 (102) P = .000
Ortho fosf.	.2229 (125) P = .006	-.0752 (125) P = .202	.2102 (115) P = .012	.9186 (116) P = .000	.1152 (85) P = .147	-.0737 (101) P = .232
Brasem	.1130 (37) P = .253	-.0811 (37) P = .317	-.0426 (36) P = .402	.1518 (36) P = .188	-.0822 (28) P = .339	-.0319 (32) P = .431
Luchttemp. 2 ^e kwartaal	.1341 (126) P = .067	.1611 (126) P = .036	-.2269 (115) P = .007	-.1166 (116) P = .106	-.1439 (85) P = .094	-.2242 (102) P = .012
Luchttemp. 3 ^e kwartaal	.0306 (126) P = .367	.1971 (126) P = .013	-.2048 (115) P = .014	-.0662 (116) P = .240	-.2476 (85) P = .011	-.3161 (102) P = .001
Wind 2 ^e kwartaal	.2384 (126) P = .004	.0507 (126) P = .287	.1221 (115) P = .097	.0677 (116) P = .235	-.0287 (85) P = .397	.2578 (102) P = .004
Wind 3 ^e kwartaal	.1303 (126) P = .073	.1508 (126) P = .046	.1736 (115) P = .032	-.0277 (116) P = .384	.0749 (85) P = .248	.0791 (102) P = .215
Instraling 2 ^e kwartaal	.0320 (126) P = .361	.1234 (126) P = .084	.0486 (115) P = .303	-.0257 (116) P = .392	.0616 (85) P = .288	-.1021 (102) P = .154
Instraling 3 ^e kwartaal	-.0973 (126) P = .139	.1709 (126) P = .028	-.0695 (115) P = .230	-.0463 (116) P = .311	-.0992 (85) P = .183	-.1944 (102) P = .025
Aant. zwanen vorige winter	-.0576 (95) P = .290	.2031 (95) P = .024	-.2879 (95) P = .002	-.3505 (95) P = .000	-.2613 (72) P = .013	-.1426 (79) P = .105

Vervolg tabel 2:

	Gloeirest	Ortho fosf.	Brasem	Luchttemp. 2 ^e kwartaal	Luchttemp. 3 ^e kwartaal	Wind 2 ^e kwartaal
Ortho fosf.	.2484 (101) P= .006					
Brasem	-.0168 (32) P= .464	.2816 (37) P= .046				
Luchttemp. 2 ^e kwartaal	.0741 (102) P= .230	-.0286 (125) P= .376	.0752 (37) P= .329			
Luchttemp. 3 ^e kwartaal	-.0751 (102) P= .227	.0031 (125) P= .486	.1543 (37) P= .181	.3376 (126) P= .000		
Wind 2 ^e kwartaal	.0938 (102) P= .174	.1462 (125) P= .052	-.0203 (37) P= .453	-.3246 (126) P= .000	-.1077 (126) P= .115	
Wind 3 ^e kwartaal	.2450 (102) P= .007	.0445 (125) P= .311	-.1182 (37) P= .243	.1038 (126) P= .124	-.1051 (126) P= .121	.3076 (126) P= .000
Instraling 2 ^e kwartaal	.0288 (102) P= .387	-.0650 (125) P= .236	-.0837 (37) P= .311	.6375 (126) P= .000	.3447 (126) P= .000	-.0841 (126) P= .175
Instraling 3 ^e kwartaal	-.0400 (102) P= .345	-.0757 (125) P= .201	-.0542 (37) P= .375	.3672 (126) P= .000	.7823 (126) P= .000	.0294 (126) P= .372
Aant. zwanen vorige winter	-.1655 (79) P= .072	-.2349 (95) P= .011	.3546 (36) P= .017	-.1209 (95) P= .122	-.0886 (95) P= .197	-.0080 (95) P= .469
	Wind 3 ^e kwartaal	Instraling 2 ^e kwartaal	Instraling 3 ^e kwartaal			
Instraling 2 ^e kwartaal	.3596 (126) P= .000					
Instraling 3 ^e kwartaal	-.0071 (126) P= .469	.5634 (126) P= .000				
Aant. zwanen vorige winter	-.0445 (95) P= .334	-.2055 (95) P= .023	-.1540 (95) P= .068			

Tabel 3: Onderlinge correlatie van de ruimtelijk binnen meren variërende verklarende variabelen.

	Waterdiepte	Bodem	Striijklengte	Afstand oever
Bodem	.204			
Striijklengte	.045	.009		
Afstand oever	.191	.020	.358	
Afstand emerse vegetatie	.209	.284	.059	.409

één de variabelen toe te voegen die de grootste verbetering opleveren. In plaats daarvan moet in één keer worden opgegeven welke variabelen in het model dienen te worden opgenomen. Als alternatief kon beschikt worden over een pre-release van de nieuwste PC-versie van SPSS (3.0). Daarin zijn de bezwaren van de VAX-versie opgegeven, maar worden de mogelijkheden beperkt door het geheugen van de PC. Het programma bleek bij het aangeboden aantal variabelen slechts ca. 5% van de cases van het gridbestand in één keer te kunnen verwerken. Om deze reden is ervoor gekozen de modellen te berekenen uit een subset van 5% (18628 cases) wat overeen komt met één gridcel (van een halve hectare) per 5 hectare.

Als gevolg van toeval kan een dergelijke subset sterk afwijken van de basisset qua gemiddelde en spreiding van de variabelewaarden. Om deze reden zijn meerdere random subsets geselecteerd, waaruit vervolgens de set gekozen is die, gezien het beoogde doel, het meest met de totale dataset overeen komt. Hiertoe is op alle subsets met SPSS op de VAX een eenvoudig logistische model gefit op de presentie/absentie van *Potamogeton pectinatus*, met diepte en doorzicht als verklarende variabelen. Eenzelfde model is ook gefit op een subset van 40%, de grootst mogelijke subset voor de PROBIT-routine van SPSS op de VAX. Vervolgens zijn de modellen uit de 5%-subsets vergeleken met het model uit de 40%-subset door een similariteitstest uit te voeren op de waarden van de modelparameters, volgens de 'euclidean distance' methode. De 5%-subset waarvan de modelparameters de grootste similariteit vertonen met die van de 40%-subset is voor de verdere berekeningen gebruikt.

4. MODELLERING

4.1 Logistische regressie

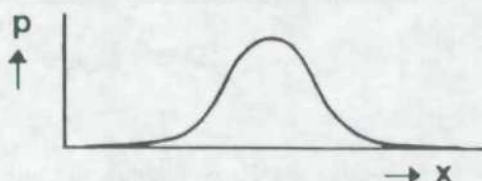
Met logistische regressie wordt de responscurve van een soort langs een gradiënt berekend op basis van een 'generalized linear model'. Hierbij worden met presentie/absentie gegevens responscurves opgesteld voor de kans $p(x)$ op het voorkomen van de betreffende soort, als een functie van de milieuvariabele x , waarbij $p(x)$ minimaal 0 en maximaal 1 is. Door van een milieuvariabele zowel de enkelvoudige als een kwadratische vorm in het model op te nemen ontstaat er een ééntoppige optimumcurve (figuur 6). Zo'n model heeft de volgende vorm:

$$P(x) = \left(1 + e^{(ax^2 + bx + c)} \right)^{-1}$$

Wanneer de respons van een soort voor een combinatie van meerdere variabelen berekend dient te worden kunnen aan de e -macht in de vergelijking nog enkelvoudige en/of kwadratische termen voor de andere variabelen toegevoegd worden (kwadratische termen alleen bij optimum verbanden met de betreffende variabele).

De berekening van de logistische regressie is voor dit onderzoek verricht met het statistische pakket SPSSPC (versie 3.0). De procedure werkt stapsgewijs. In de eerste stap wordt begonnen met een model dat alleen een constante bevat. In de volgende stap wordt op zijn beurt iedere milieuvariabele aan het model van de vorige stap toegevoegd, waarna getest wordt welke variabele het beste de aan- of afwezigheid van de soort beschrijft. De grootte die aangeeft hoe goed een generalized linear model de data beschrijft heet de deviantie, en wordt berekend als $-2 \times \text{Log(Likelihood)}$. Deze maat is analoog aan de restkwadraten-som (residual sum of squares) bij normale regressie. De variabele met de hoogste 'score' (een waarde berekend op grond van $-2 \times \text{Log(Likelihood)}$) wordt aan het model toegevoegd. Hierna wordt de volgende stap gezet in de procedure door iedere nog niet opgenomen variabele aan het bestaande model toe te voegen en vervolgens weer te testen welke variabele de berekende curve het meest verbetert. Ook kunnen eerder opgenomen variabelen weer uit het model verwijderd worden als hierdoor de deviantie afneemt.

In elke stap worden de modelparameters (a , b en c in onderstaande vergelijking) iteratief berekend waarbij de likelihood gemaximaliseerd wordt. De likelihood van een set parameterwaarden is gedefinieerd als de kans dat de in het veld gemeten responsen overeen komen met die gegeven door een model uit die set wanneer dat model de werkelijkheid zou weergeven (Jongman et al., 1987).

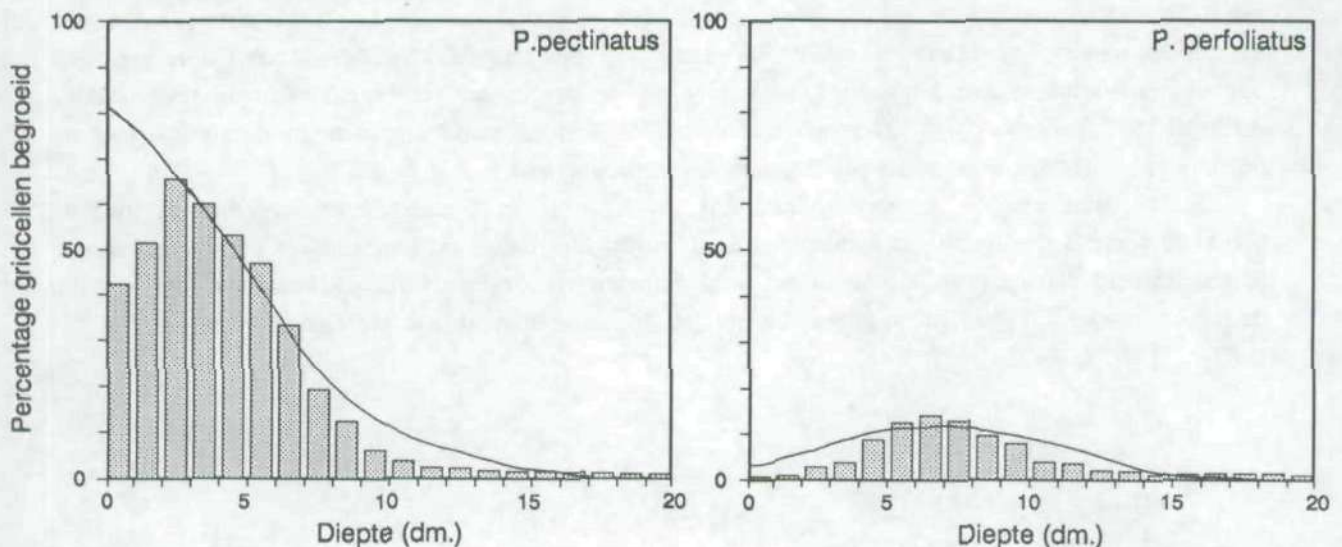


Figuur 6: Ééntoppig optimummodel berekend met logistische regressie (uit: Barendregt, 1986)

4.2 Ontwikkeling van de modellen

Om de vorm van de respons van de waterplanten op de milieuvariabelen (b.v. sigmoïde, gauss of anders) te bepalen zijn de data eerst in de vorm van histogrammen uitgezet. Hierbij is de waterdiepte als eerste variabele genomen, omdat wordt aangenomen dat deze het belangrijkste is voor de verspreiding van de waterplanten (Spence, 1982). In de histogrammen (figuur 7) komt de hoogte van de staven overeen met het percentage gridcellen in de betreffende diepteklasse, waarin waterplanten voorkomen. Beide histogrammen tonen een optimum verband, wat pleit voor het afleiden van gaussische modellen met betrekking tot diepte. Zodoende zijn, als eerste stap in de modelberekening, voor beide soorten logistische modellen gefit op de gekozen 5%-subset, met alleen de waterdiepte als verklarende variabele. Door een kwadratische diepteterm als verklarende variabele op te nemen kan een model met een optimumverband verkregen worden.

Uit figuur 7 blijkt dat de modellen qua vorm niet goed overeen komen met de frequentieverdeling. Dit is het gevolg van het feit dat bij logistische regressie grote afwijkingen (ca. 1) van het model ten opzichte van de werkelijke waarden zeer zwaar wegen. De aanwezigheid van waterplanten in relatief diepe delen heeft daardoor een grote invloed op de vorm van het model. Het gevolg is dat bij berekening van een gaussisch model over de gehele diepterange een model met een te lage top en een te brede basis ontstaat. Om dit probleem tegen te gaan is in eerste instantie getracht een logarit-

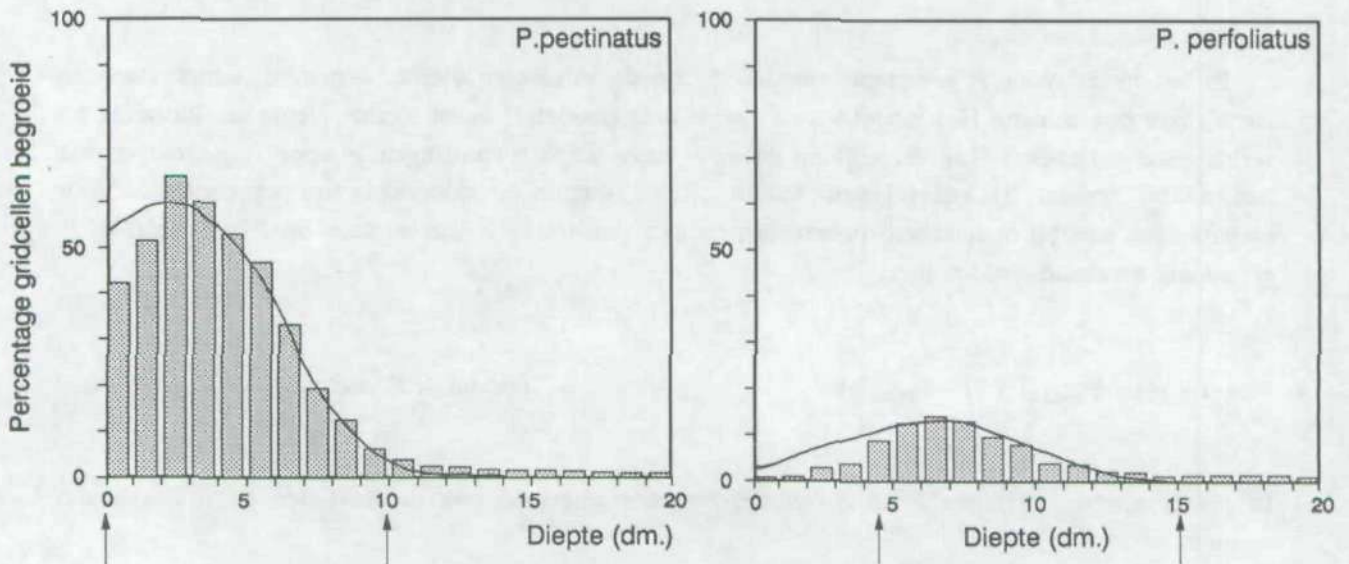


Figuur 7: Frequentie-diepte histogrammen van *P. pectinatus* en *P. perfoliatus* uit alle geanalyseerde meren en jaren vergeleken met de logistische diepte-responsmodellen zonder dieptebeperking (doorgetrokken lijn).

mische transformatie op de dieptewaarden toe te passen. Dit leverde geen verbetering op. Als alternatief is het dieptebereik van de data enigszins verkleind, zodat grote afwijkingen tussen model en werkelijke waarden minder zullen voorkomen. Hiertoe is uit het totale gridbestand een cumulatieve frequentieverdeling over de diepte berekend van gridcellen met waterplanten. Van de gridcellen met waterplanten is arbitrair de 5% met de geringste diepte en de 5% met de grootste diepte uitgesloten van de verdere berekeningen, zodat 90% overblijft. Deze 5%-grenzen liggen voor de beide *Potamogeton*-soorten bij verschillende dieptewaarden. Voor *P. pectinatus* liggen de grenzen bij 0 en 10 decimeter en voor *P. perfoliatus* bij 4.4 en 15 decimeter. Als de modellen berekend worden met deze beperking van het dieptebereik blijkt de vorm wel goed overeen komen met die van de frequentieverdeling (figuur 8). Hierbij moet natuurlijk wel bedacht worden dat het voorkomen van waterplanten door de modellen zal worden onderschat in de diepe delen en overschat in de ondiepe delen. Dit laatste leidt ertoe dat bij een diepte van 0 dm. en zelfs ook bij negatieve diepten (op het land) nog de aanwezigheid van waterplanten voorspeld wordt.

Als volgende stap zijn de residuen van de berekende diepte-modellen uitgezet tegen de overige variabelen. Uit visuele inspectie blijkt dat alle variabelen zich lineair of onregelmatig, maar niet volgens een optimum verhouden tot de residuen. Daarom zijn verder geen kwadratische termen aan de modellen toegevoegd.

Voor de uitbreiding van de modellen met andere variabelen is de 'stepwise'-routine van SPSS gebruikt. Naast enkelvoudige variabelen zijn ook interaktietermen onderzocht. Hiermee kan getest worden of de invloed van twee variabelen op de waterplanten door elkaar versterkt of juist afgezwakt wordt. Er zijn interaktietermen tussen waterdiepte, doorzicht, strijklengte en bodem aangeboden, maar dit leverde geen verbetering van de modellen op.



Figuur 8: Frequentie-diepte histogrammen van *P. pectinatus* en *P. perfoliatus* uit alle geanalyseerde meren en jaren vergeleken met de logistische diepte-responsmodellen met dieptebepanking (doorgetrokken lijn). De pijlen geven de diepte-range aan waarover gemodelleerd is.

De stapsgewijze minimalisatie van de likelihood is voor de beide modellen weergegeven in figuur 9. De verbetering van de modellen is bij elke stap minder groot. Dit betekent dat de laatst toegevoegde variabelen weinig extra verklaren. Gezien de statistische afhankelijkheid van de waarnemingen (zie paragraaf 3.3.1) kan niet worden vastgesteld welke modelverbetering nog significant is. Arbitrair is besloten om toegevoegde variabelen niet te gebruiken als de verandering van de likelihood minder is dan 200.

De gevolgde procedure levert onderstaande modellen op:

$$P_{\text{pect}} = \left(1 + e^{(4.76 - 0.29 D + 0.07 D^2 - 0.46 DZ - 0.20 T - 0.0003 S)} \right)^{-1} \quad (\text{model 1, } P. \textit{pectinatus})$$

$$P_{\text{perf}} = \left(1 + e^{(7.00 - 0.64 D + 0.05 D^2 - 0.83 DZ)} \right)^{-1} \quad (\text{model 2, } P. \textit{perfoliatus})$$

$$P_{\text{perf}} = \left(1 + e^{(1.48 - 0.39 D + 0.07 D^2 - 0.40 DZ)} \right)^{-1} \quad (\text{model 3, } P. \textit{pectinatus})$$

Waarin:

P = respons waterplanten

D = waterdiepte (dm.)

DZ = doorzicht (dm.)

T = watertemperatuur (°C)

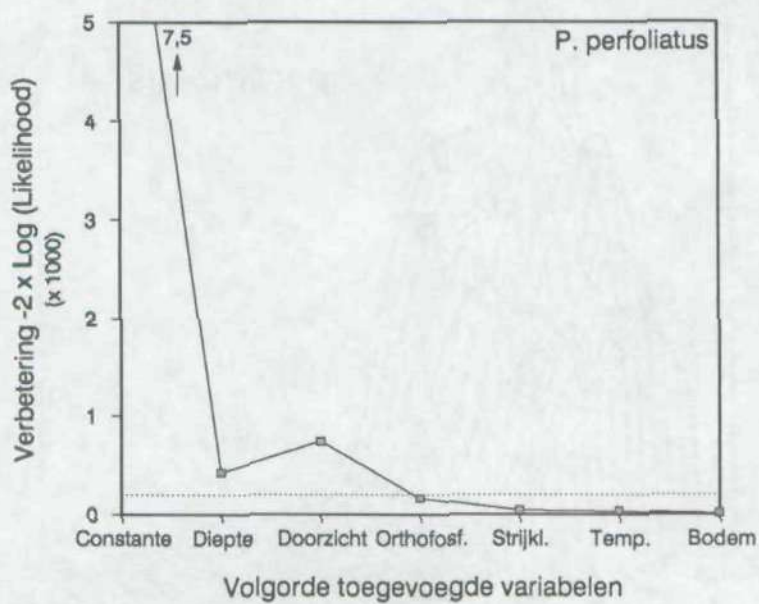
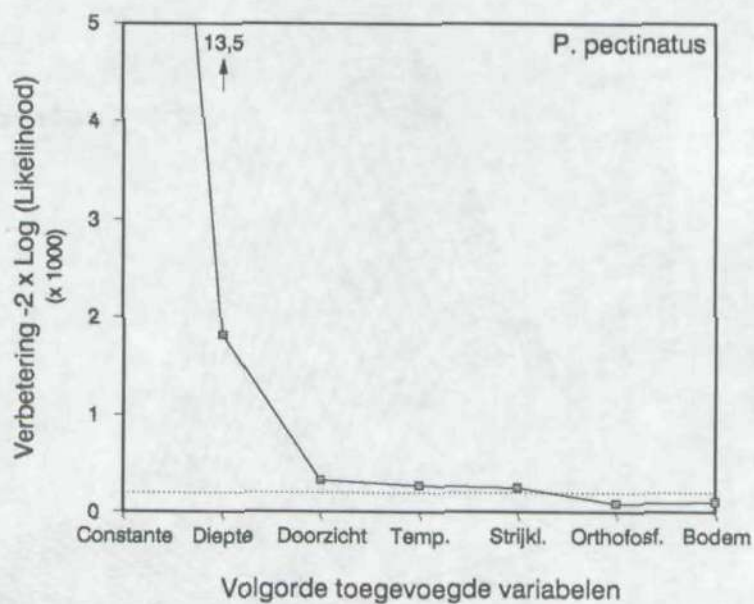
s = strijklengte (m.)

In het model voor *P. pectinatus* (model 1) zijn de variabelen diepte, doorzicht, temperatuur en strijklengte opgenomen. Het model voor *P. perfoliatus* (model 2) bevat slechts diepte en doorzicht als verklarende variabelen. Ter vergelijking en voor eenvoudige toepassingen is voor *P. pectinatus* ook een model (model 3) weergegeven waarin slechts diepte en doorzicht zijn opgenomen. Voor toepassingen waarbij onderscheid tussen soorten niet van belang is kan de kans op *P. pectinatus* óf *P. perfoliatus* berekend worden met:

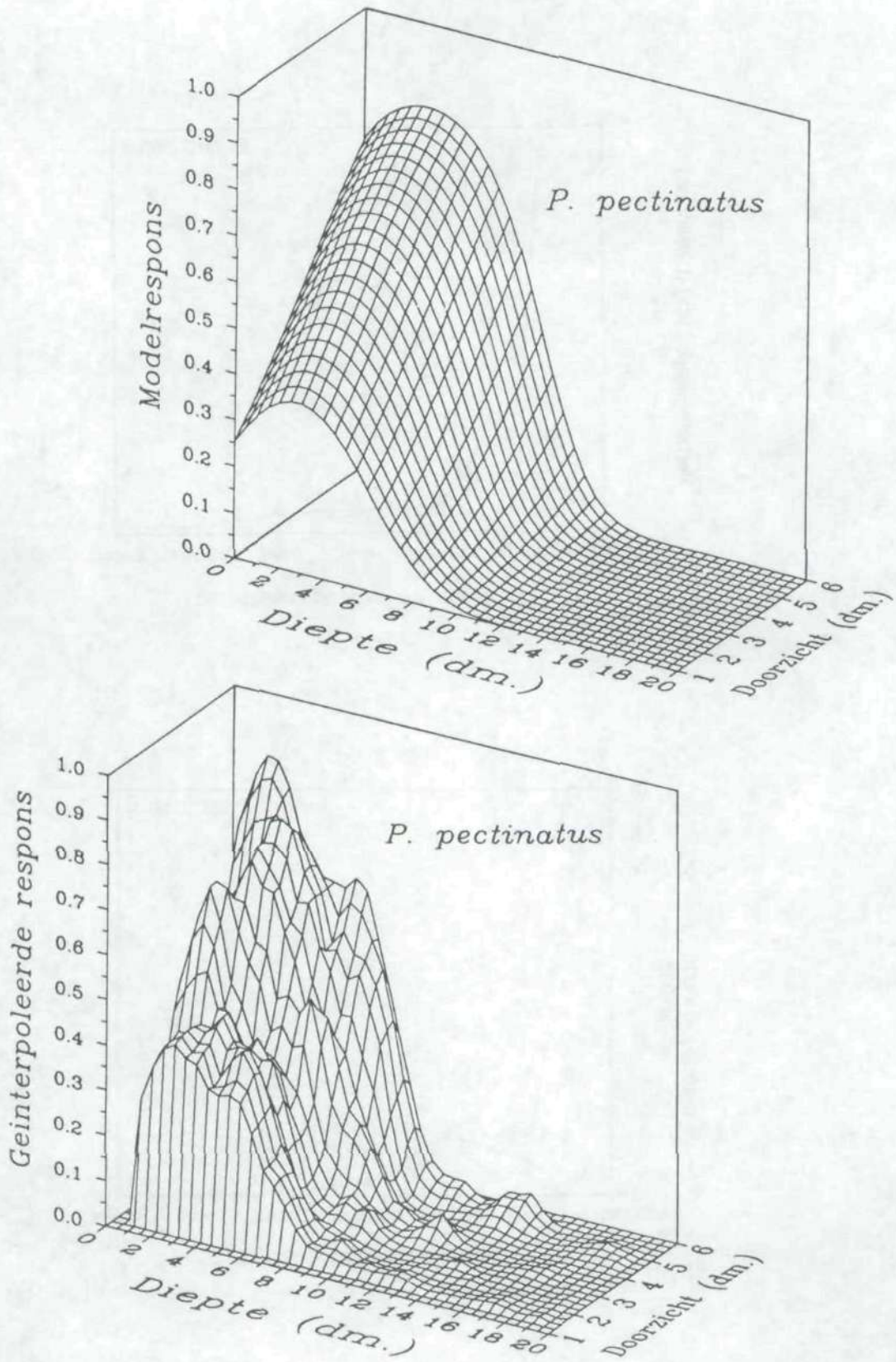
$$P = 1 - ((1 - P_{\text{model 2}}) \times (1 - P_{\text{model 3}})) \quad (\text{model 4: } P. \textit{pectinatus} \text{ of } P. \textit{perfoliatus})$$

In plaats van de modellen 2 en 3 kunnen hiervoor uiteraard ook de modellen 1 en 2 gebruikt worden.

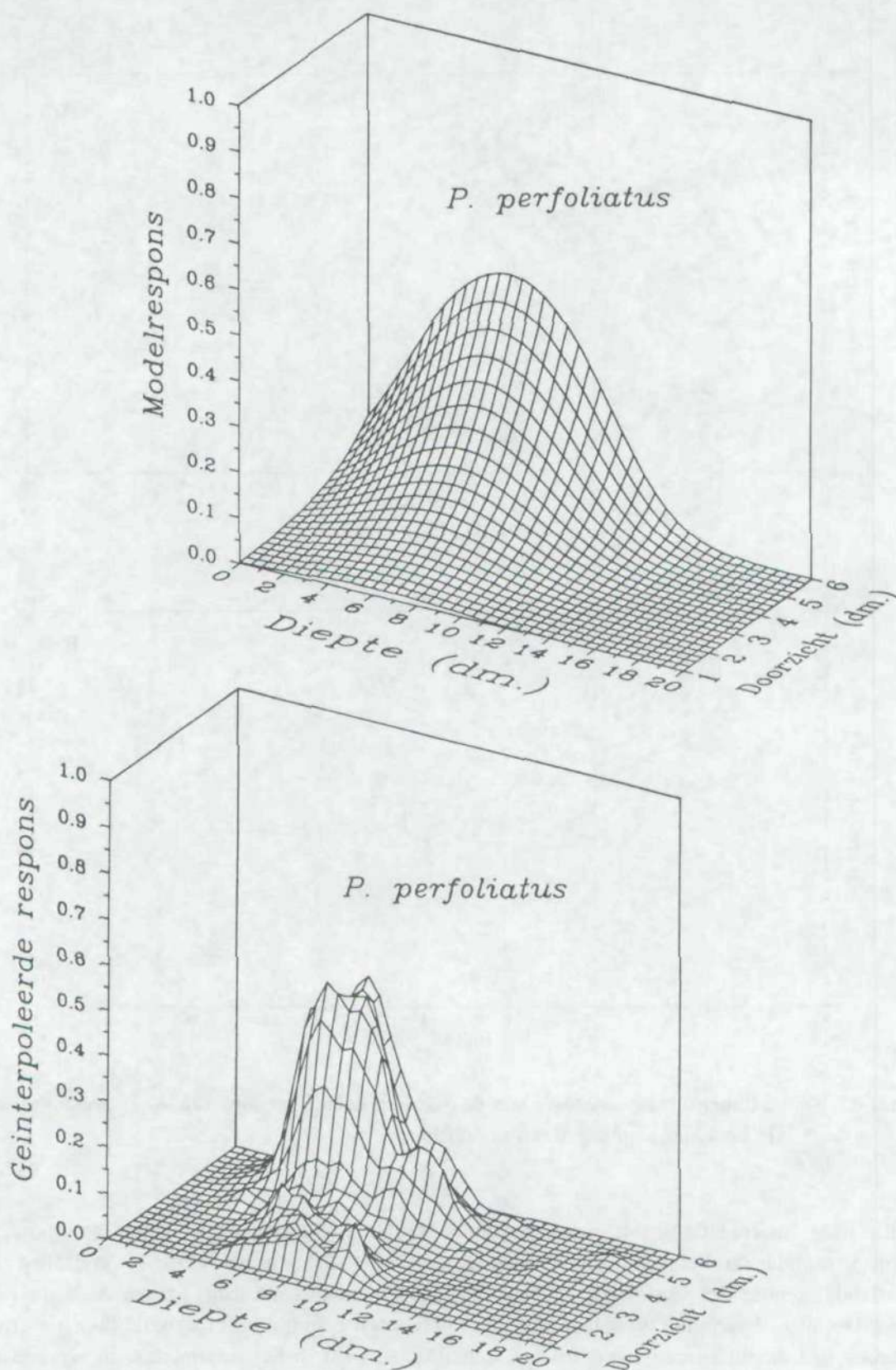
De responsmodellen met slechts diepte en doorzicht als verklarende variabelen (modellen 2, 3 en 4) kunnen worden weergegeven in 3-dimensionale figuren (figuren 10, 11 en 13). Ter vergelijking worden ook responsvlakken gegeven die zijn verkregen door het toepassen van 'weighted average' interpolatie op de originele presentie/absentie-data. Deze zijn zowel in 3-dimensionale vorm (figuren 10 en 11) als in 2-dimensionale vorm (figuur 12) weergegeven.



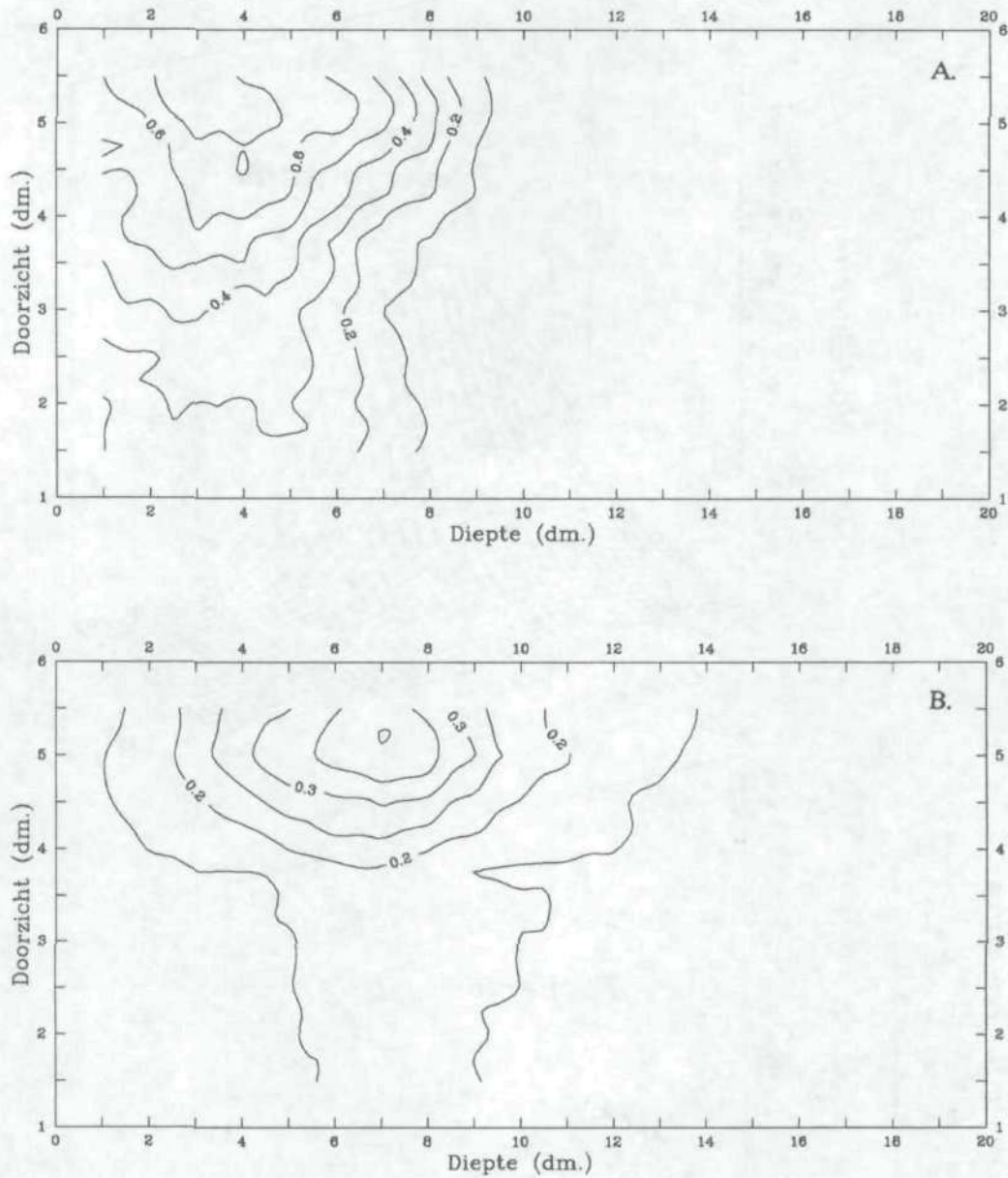
Figuur 9: Stapsgewijze minimalisatie van $-2x\text{Log}(\text{likel\ij}h\text{ood})$ van de responsmodellen voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus*. De horizontale stippellijn geeft het arbitraire kritische niveau aan.



Figuur 10: Weergave van de respons van *P. pectinatus* op diepte en doorzicht, op grond van het logistische model en op grond van 'weighted moving average'-interpolatie.



Figuur 11: Weergave van de respons van *P. perfoliatus* op diepte en doorzicht, op grond van het logistische model en op grond van 'weighted moving average'-interpolatie.



Figuur 12: 2-dimensionale weergave van de geïnterpoleerde respons van A. *P. pectinatus* en B. *P. perfoliatus* op diepte en doorzicht.

Bij deze interpolatie wordt voor een groot aantal combinaties van diepte en doorzicht een gewogen gemiddelde berekend uit de aan/afwezigheid (0/1) van de soort in gridcellen met de betreffende combinaties van diepte en doorzicht en combinaties die daar, binnen ca. 5 dm., omheen liggen. De invloed van elke 0/1-waarde op de te berekenen respons wordt bepaald door de afstand (in eenheden van diepte en doorzicht) tot het te berekenen punt in het responsvlak. In verband met het maximum aantal waarnemingen dat het interpolatieprogramma aan kan is voor deze interpolatie een willekeurige subset van 10.000 gridcellen gebruikt.

In figuur 13 zijn de modellen voor de beide *Potamogeton* soorten door elkaar afgebeeld. Ter vergelijking wordt het responsvlak van model 4 (de combinatie van modellen 2 en 3) weergegeven. Hieruit blijkt dat *P. perfoliatus* bij doorzichten boven de 2,5 decimeter overheerst in de diepere delen. In de overige delen van het onderzochte bereik overheerst *P. pectinatus*. Voor *P. pectinatus* ligt het diepte-optimum bij ca. 3 decimeter, voor *P. perfoliatus* bij ca. 7 decimeter. Beide modellen vertonen een toename van de respons met het doorzicht, zonder dat een optimum bereikt wordt.

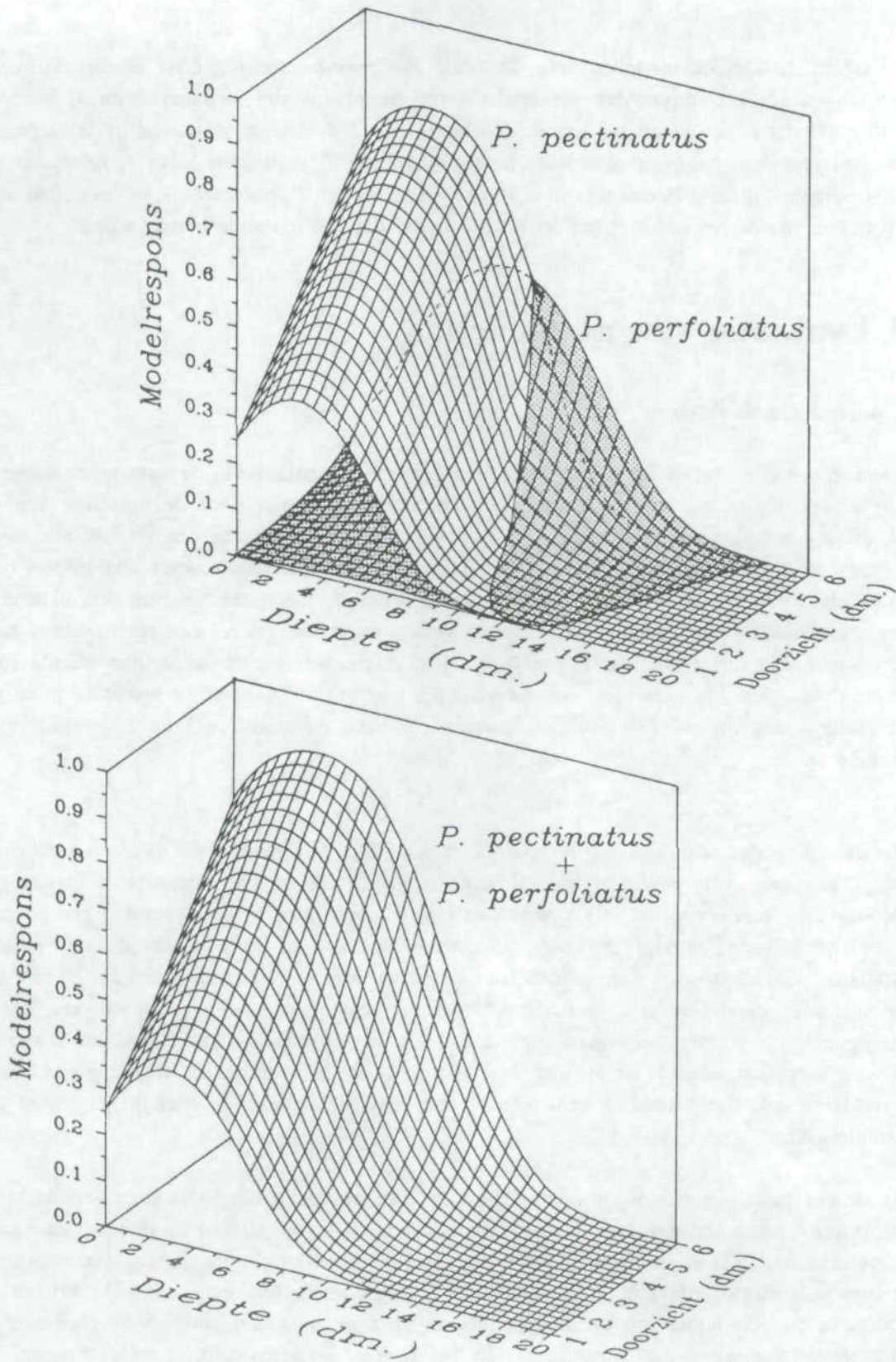
4.3 Evaluatie van de modellen

4.3.1 Analyse van de residuen

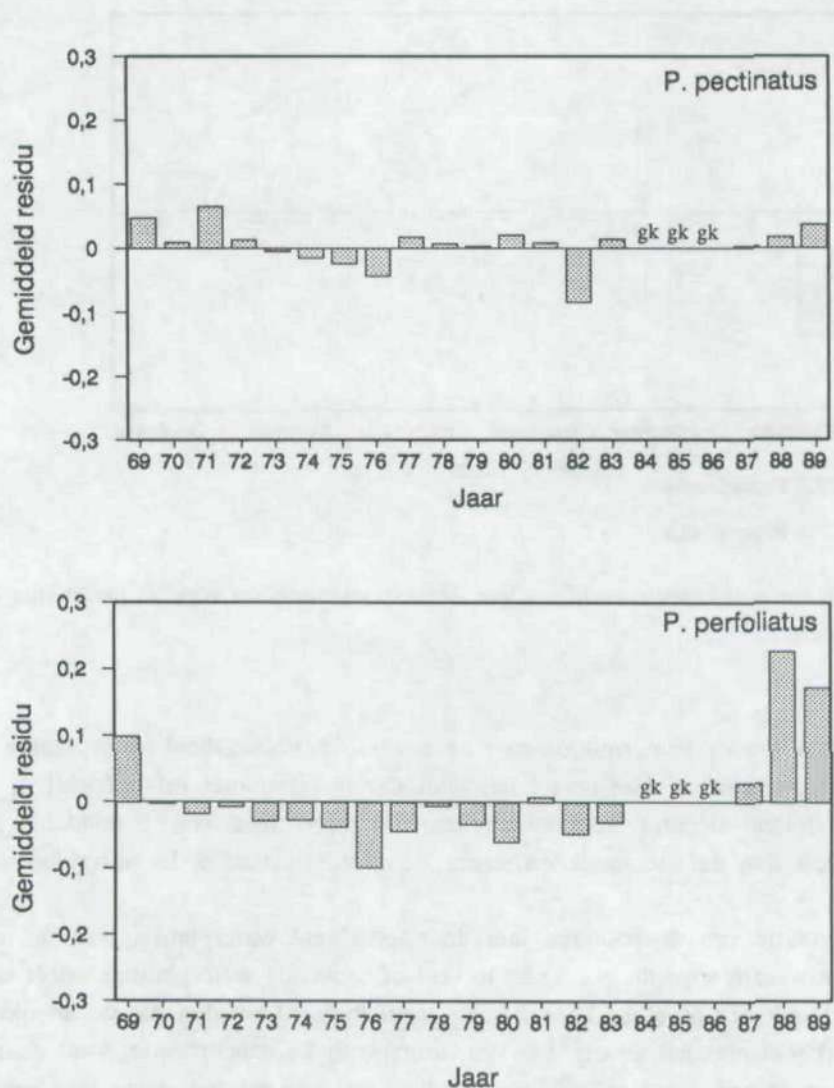
De berekende modellen verklaren slechts een deel van de variantie in de waterplantenverspreiding en -dynamiek. Om een beeld te krijgen van de variantie die niet door de modellen kan worden verklaard is een uitgebreide residuanalyse uitgevoerd. Voor de meerjaren waarvoor diepte, doorzicht, strijklengte en temperatuur bekend zijn is, door invulling in de modellen, voor elke gridcel een kans op waterplanten van de betreffende soort berekend. Voor de meerjaren waarvan ook bekend is hoe de betreffende soort in werkelijkheid verspreid was is voor elke gridcel een residuwaarde berekend door de modelrespons (variërend tussen 0 en 1) af te trekken van de werkelijke waarde (0 of 1). Deze residuwaarden zijn gemiddeld per meer en per jaar om te kijken of er meren of jaren zijn die meer afwijken dan andere. De resultaten hiervan zijn voor de modellen 1 en 2 weergegeven in de figuren 14 en 15.

De residu-gemiddelden van het model voor *P. perfoliatus* blijken in 1969, 1988 en 1989 opvallend groter te zijn dan in de overige jaren. Dit kan het gevolg zijn van de intensievere kartering in die jaren, waardoor deze soort, die in kleine velden groeit, mogelijk op meer plaatsen is gevonden dan in andere jaren. Bovendien zijn de waterplantkaarten in 1988 en 1989 berekend door middel van interpolatie, waarbij moeilijk kan worden voorkomen dat kleine waterplantvelden als grotere aaneengesloten velden worden weergegeven. Verschillen in areaal-grootte als gevolg van een afwijkende karteringsmethode kunnen uiteraard niet door een model met slechts diepte en doorzicht als variabelen verklaard worden. Ervan uitgaande dat dit effect niet de gehele afwijking van deze jaren kan verklaren moet ook rekening gehouden worden met een onbekende, niet in het model opgenomen milieufactor.

In de per meer gemiddelde residuen (figuur 15) valt op dat in het Vossemeer gemiddeld minder waterplanten voorkomen dan met de modellen berekend is op grond van de opgenomen variabelen. Dit betekent dat de waterplanten in het Vossemeer waarschijnlijk sterk negatief beïnvloed worden door een milieufactor die niet in de modellen is opgenomen. Om een indruk te krijgen van de invloed van dit verschijnsel op de modelberekening zijn de modellen opnieuw berekend, maar dan zonder de gridcellen in het Vossemeer. Dit bleek geen noemenswaardige veranderingen van de modelparameters op te leveren, waarschijnlijk doordat de gridcellen in het Vossemeer slechts een klein deel van de dataset uitmaken. Om deze reden is besloten de Vossemeer-gegevens in de modellen te handhaven.



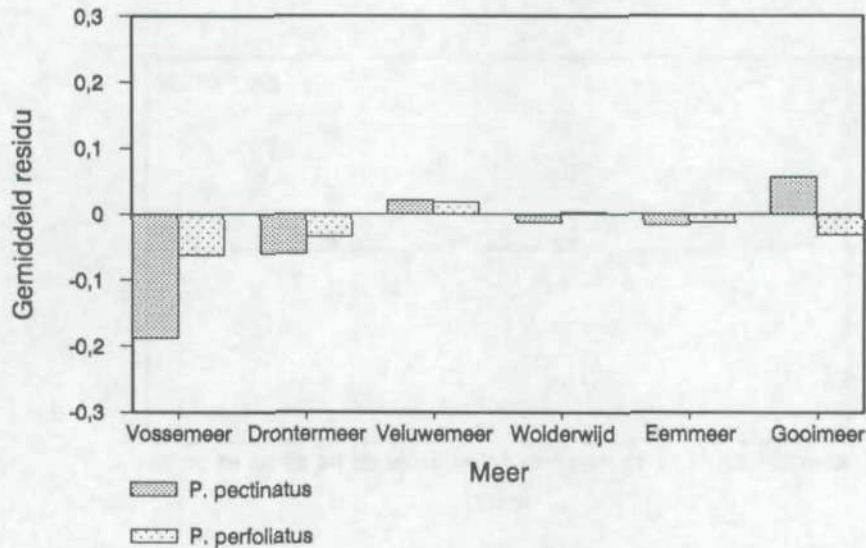
Figuur 13: Respons van *P. pectinatus* en *P. perfoliatus* op diepte en doorzicht, op grond van de modellen 2 en 3 en op grond van de combinatie van beide modellen (model 4).



Figuur 14: Per jaar gemiddelde residuen van de responsmodellen voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus* (gk = geen kartering).

De uit de modellen berekende responswaarden zijn gemiddeld per meerjaar om een waarde te krijgen voor het percentage van het meeroppervlak dat volgens de gemodelleerde verbanden met waterplanten bedekt zou moeten zijn. Deze waarden zijn in figuur 16 per meer uitgezet samen met de werkelijk voorgekomen bedekkingspercentages. Het blijkt dat er aanzienlijke verschillen bestaan tussen de modelresponsen en de werkelijke waarden en dat de werkelijke hoeveelheid waterplanten over het algemeen sterker fluctueert dan de modelvoorspellingen.

Om te bekijken of de niet in de modellen opgenomen factoren een verklaring kunnen leveren voor deze discrepantie zijn de per meerjaar gemiddelde residuwaarden en modelresponsen aan het meerjaarbestand toegevoegd en zijn correlaties berekend tussen de residuwaarden en alle biologische, meteorologische en waterkwaliteitsgegevens. Daarnaast is ook gekeken of de residuen correleren met de waarden van enkele variabelen in het voorgaande jaar.



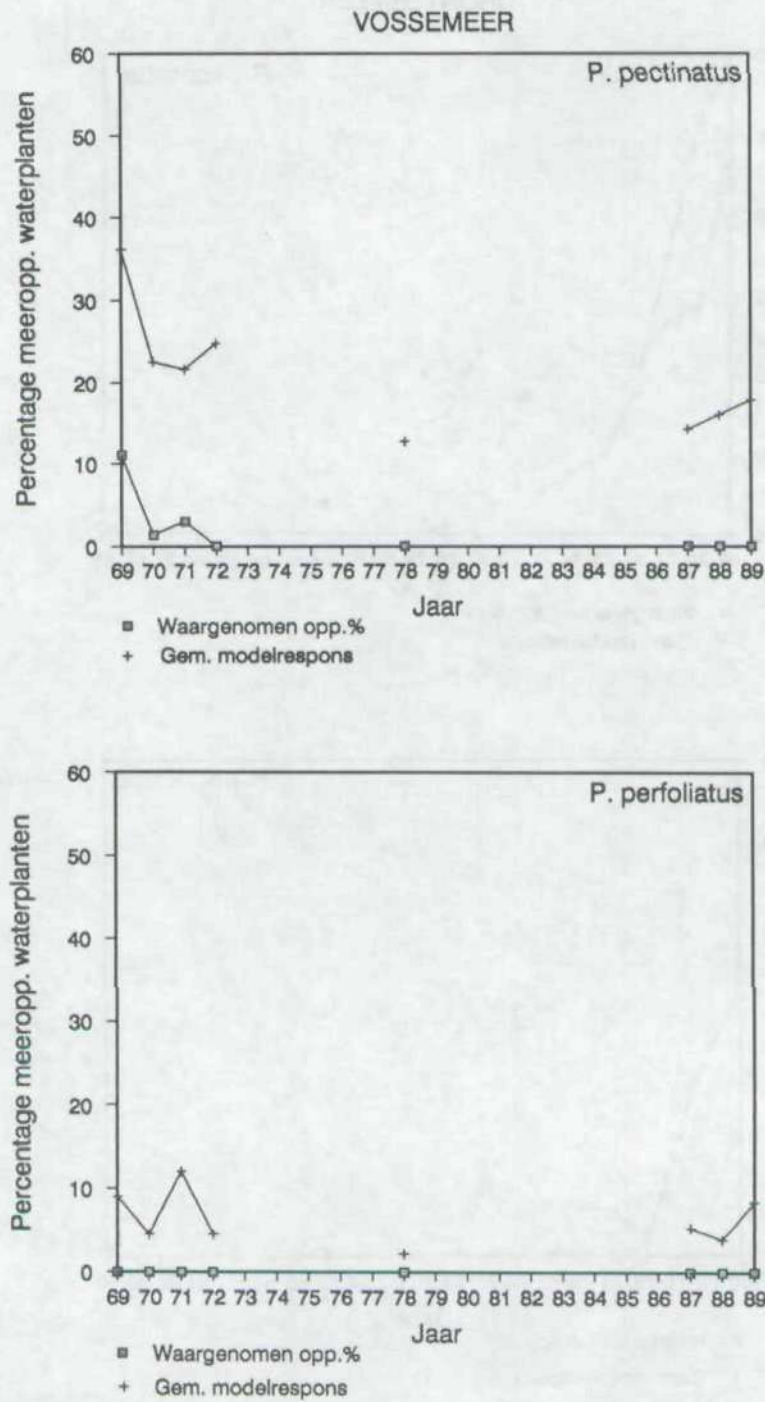
Figuur 15: Per meer gemiddelde residuen van de responsmodellen voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus*.

De residuen blijken slechts te correleren met de werkelijke hoeveelheid waterplanten en met die van de andere *Potamogeton*-soort. Het eerste betekent dat in jaren met relatief veel of juist weinig waterplanten de modellen slechter voorspellen dan in jaren met een gemiddelde hoeveelheid waterplanten. Dit geeft aan dat de modellen slecht de grote fluctuaties in waterplanthoeveelheden kunnen verklaren.

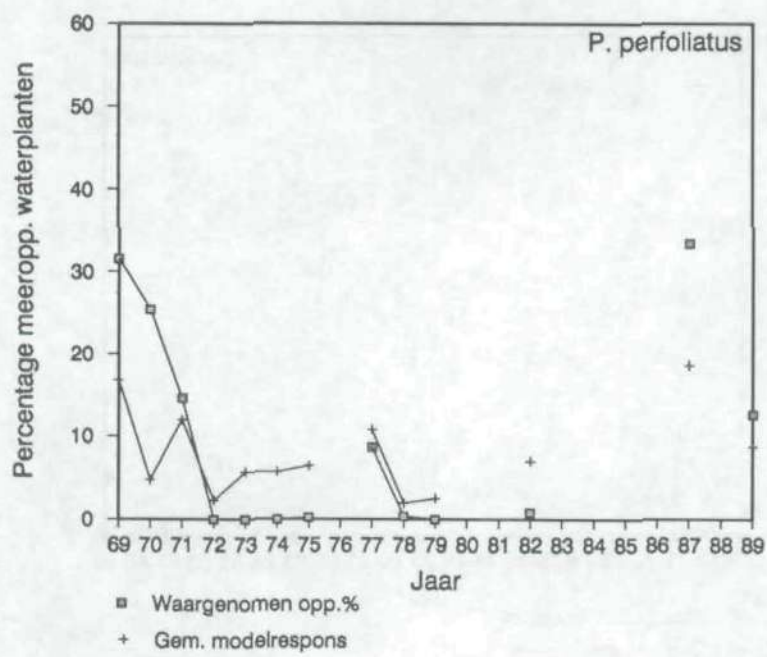
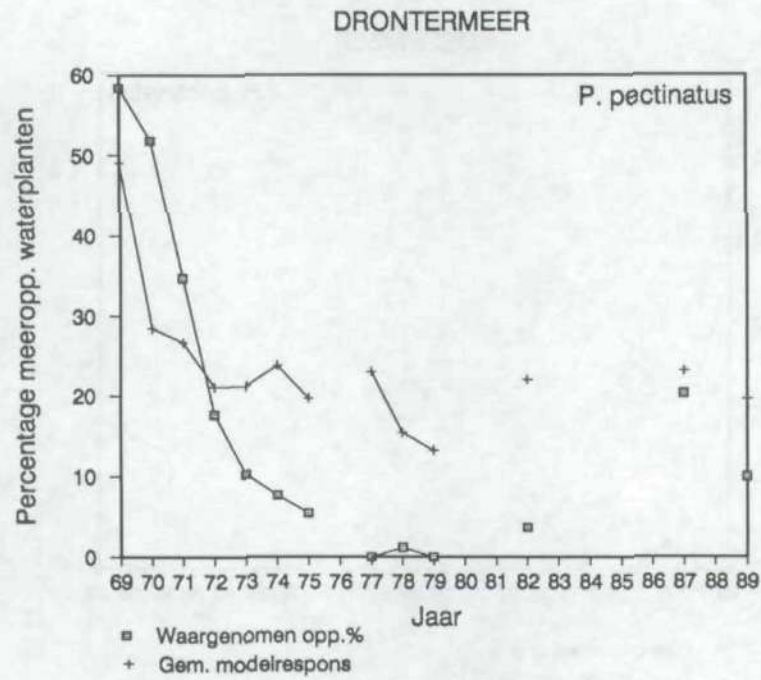
De positieve correlatie van de residuen met de hoeveelheid waterplanten van de andere soort geeft aan dat in jaren waarin voor de ene soort te veel of te weinig waterplanten wordt voorspeld dit voor de andere soort ook het geval is. Hieruit mag geconcludeerd worden dat de afwijkingen tussen modellen en werkelijkheid niet het gevolg zijn van interspecifieke concurrentie, want daarbij zou een relatief goed jaar voor de ene soort moeten samenvallen met een relatief slecht jaar voor de andere soort.

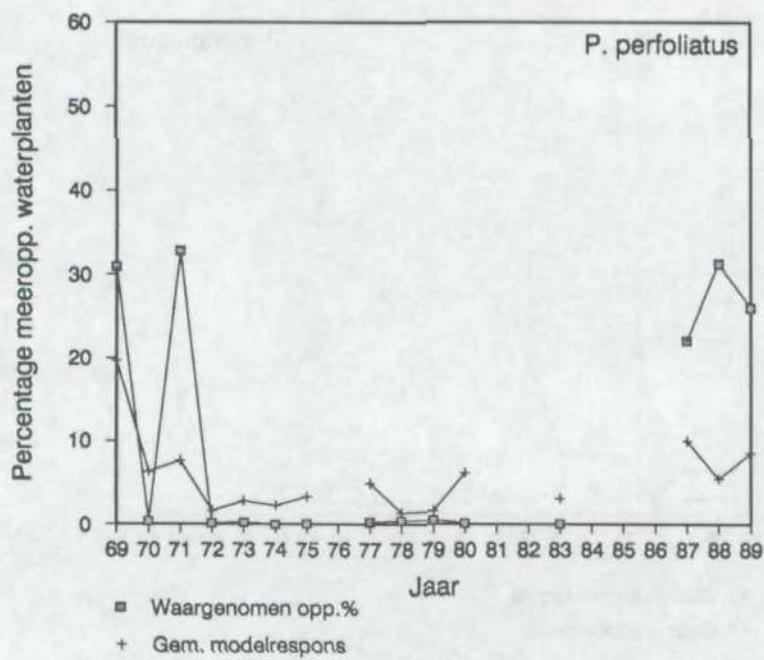
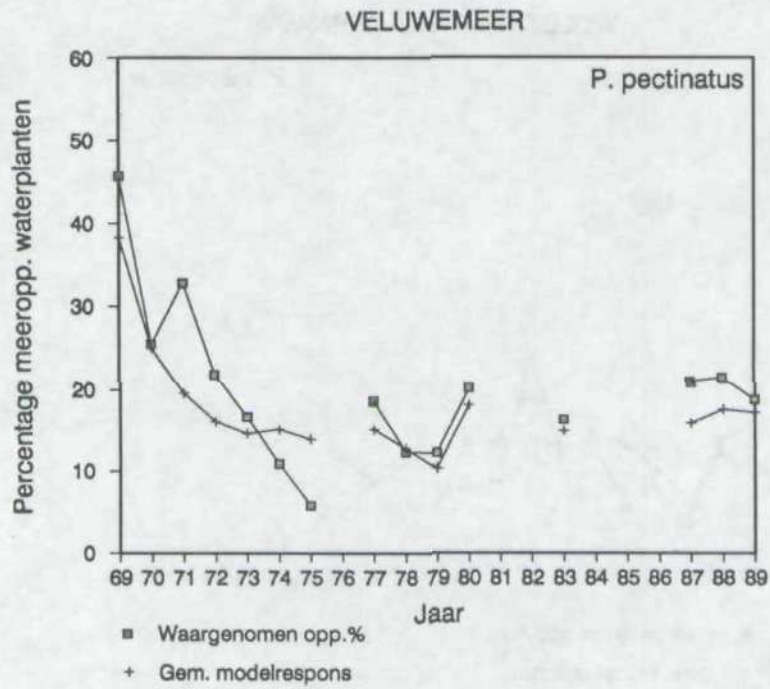
De slechte correlatie van de overige variabelen met de residuen betekent dat deze variabelen geen extra variantie in de waterplantendynamiek en -verspreiding kunnen verklaren. Of die variabelen ook werkelijk geen causale relatie met waterplantenontwikkeling hebben is niet duidelijk. Het is goed mogelijk dat de gebruikte meetgegevens niet nauwkeurig of volledig genoeg zijn om de verbanden te kunnen aantonen. Hierbij moet met name aan variabelen brasem en zwanen gedacht worden, waarvan uit experimenten bekend is dat de invloed op waterplanten wel degelijk groot kan zijn (van Eerden, pers. comm.; ten Winkel & Meulemans, 1984), maar waarvan gedetailleerde gegevens voor de Randmeren ontbreken.

In het gridbestand is het verband onderzocht tussen de modelresiduen en de niet in de modellen opgenomen ruimtelijk variërende variabelen. Voor de variabelen 'afstand tot oever' en 'afstand tot emerse vegetatie' zijn de verbanden weergegeven in figuur 17. Hierbij zijn de oeverzônes (tot 500 m. breed) van de Randmeren onderscheiden in oevers begroeid met en oevers zonder riet- en biezenvelden. De residuen zijn nooit groter dan ca. 0,08. Toch vallen er duidelijke patronen in te ontdekken.

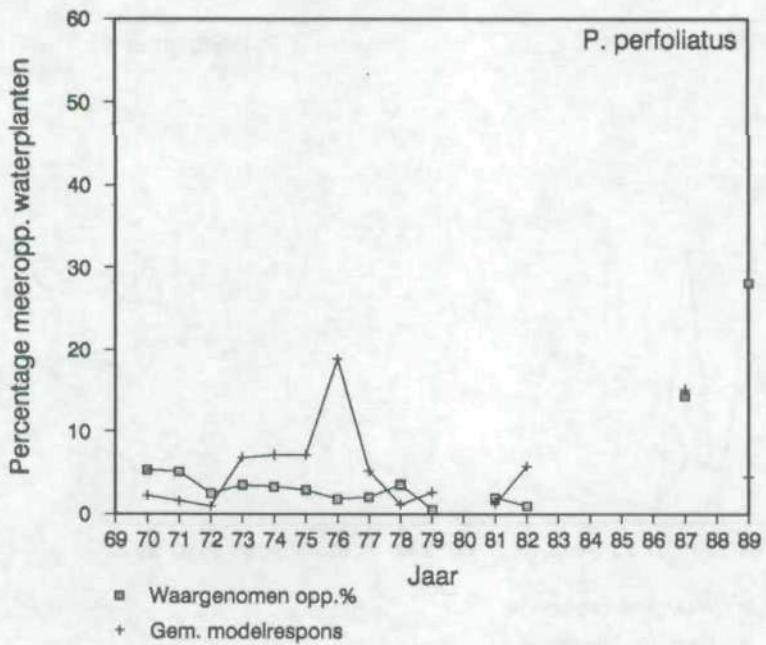
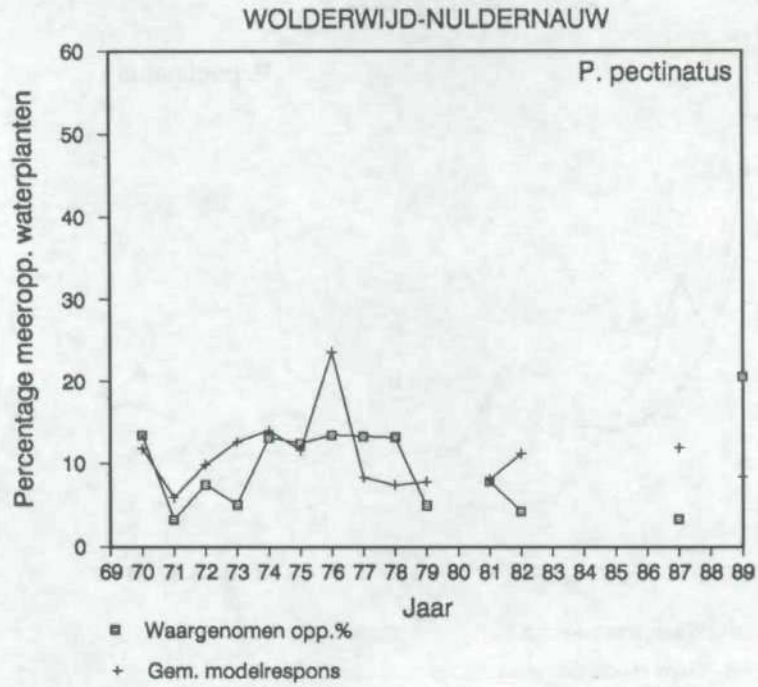


Figuur 16: Vergelijking van de per meerjaar gemiddelde modelrespons-waarden met het werkelijke percentage meeroppervlak dat bedekt is met *P. pectinatus* en *P. perfoliatus*.



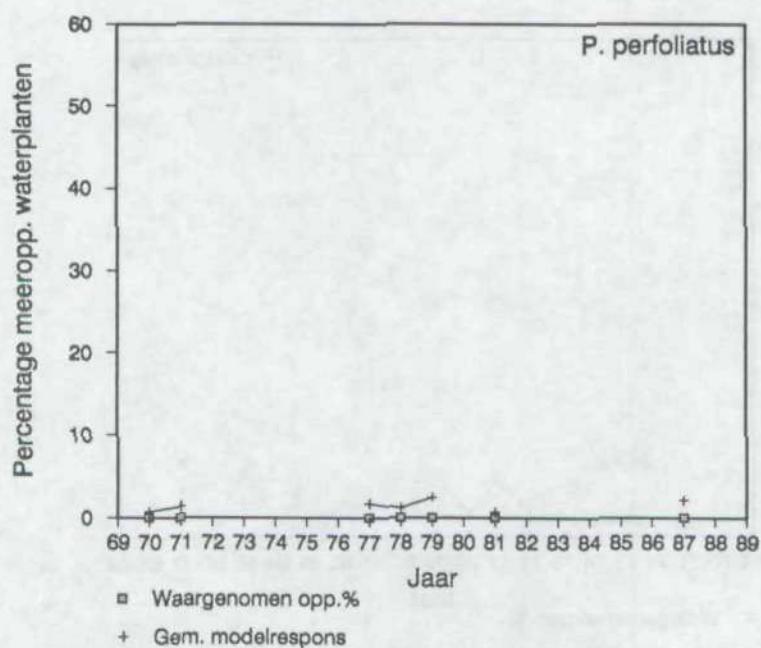
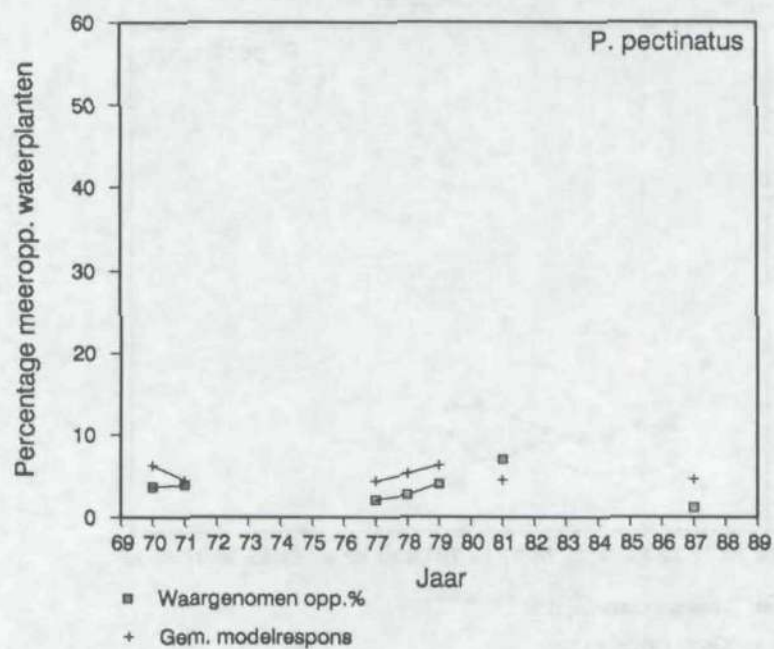


Vervolg figuur 16

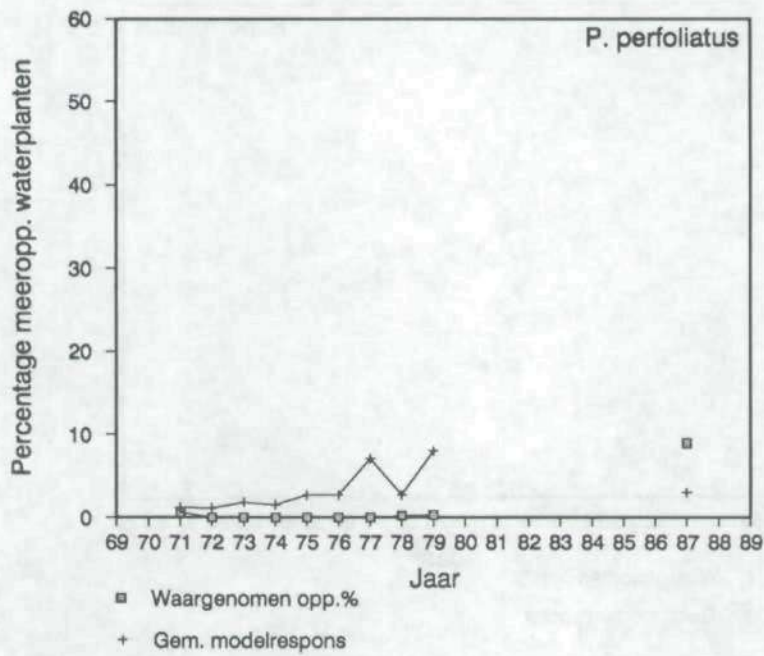
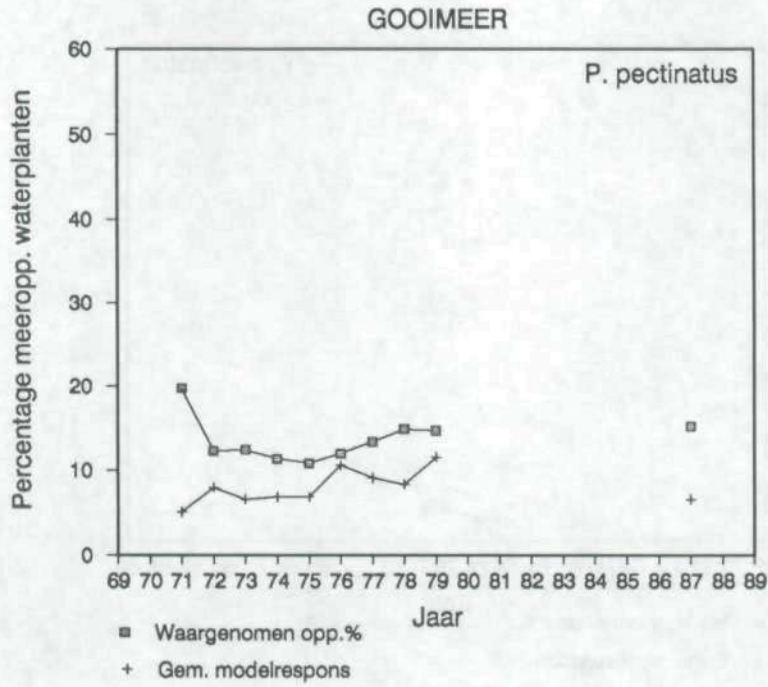


Vervolg figuur 16

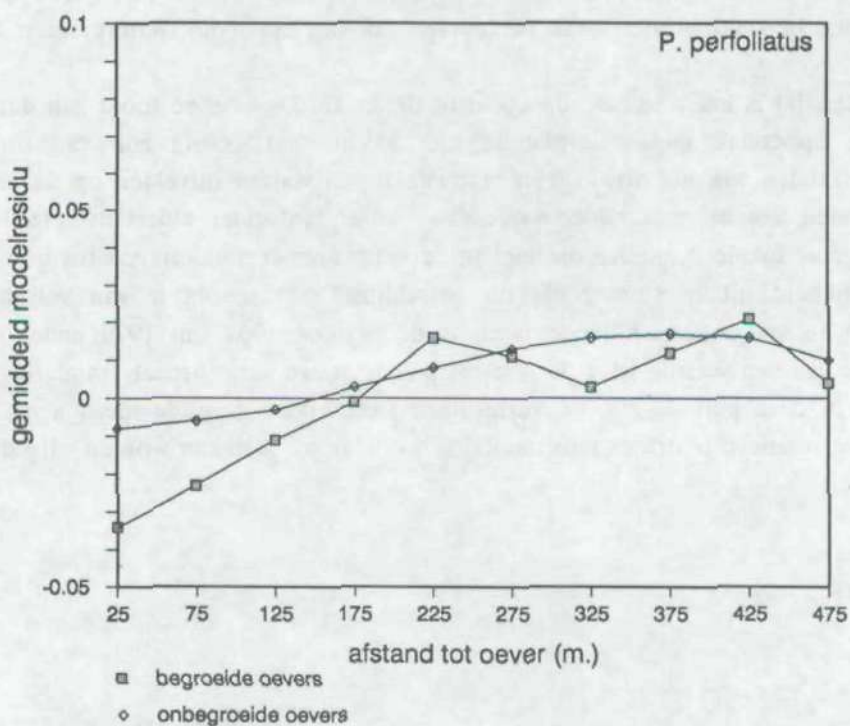
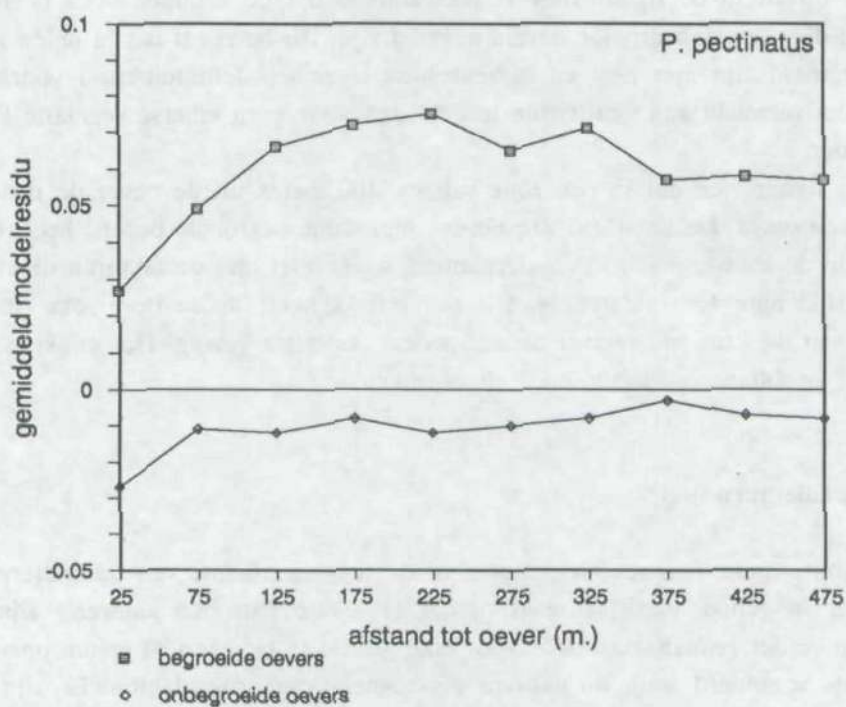
EEMMEER-NIJKERKERNAUW



Vervolg figuur 16



Vervolg figuur 16



Figuur 17: Weergave van het verband tussen residuen van de responsmodellen en de afstand tot oevers met emerse vegetatie c.q. de afstand tot oevers zonder emerse vegetatie voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus*.

Het eerste wat opvalt in de figuur voor *P. pectinatus* is dat de residuen voor begroeide oevers positief zijn, terwijl die voor onbegroeide oevers negatief zijn. Dit betekent dat in delen van het meer waar de oevers begroeid zijn met riet- en biezenvelden meer schedefonteinkruid voorkomt dan op grond van het model verwacht kan worden en in gebieden waar geen emerse vegetatie langs de kant staat juist iets minder.

Verder laat het figuur zien dat in een zône van ca. 100 meter uit de oever de residuen kleiner zijn dan verder uit de oever. De nabijheid van oevers, met name begroeide oevers, heeft blijkbaar een negatieve invloed op de aanwezigheid van waterplanten, welke niet met de factoren diepte, doorzicht, temperatuur en strijklengte te verklaren is. Dit oevereffekt heeft in de oeverzône gemiddeld een reductie van 10% van de kans op waterplanten van deze soort tot gevolg. Het effect is ook te zien in de figuur voor *P. perfoliatus*, zij het minder uitgesproken.

4.3.2 Analyse van lokale 'turn over'

Het is uit de voorgaande analyses niet te zien of de toe- en afname van het waterplantenareaal over een heel meer in gelijke mate optreedt of dat er lokale patronen aanwezig zijn. De lokale dynamiek is daarom verder geanalyseerd door voor elke gridcel te bekijken of er ten opzichte van het voorgaande jaar iets veranderd is in de aan- of afwezigheid van waterplanten. Er zijn hierbij vier mogelijkheden: er waren planten en dat blijft zo, er waren geen planten en dat blijft zo, er verschijnen planten of er verdwijnen planten. Voor elk meer kan zo van de jaren met opeenvolgende waterplantkarteringen bepaald worden welk percentage van het oppervlak waterplanten houdt, krijgt of verliest.

Voor het Wolderwijd is het resultaat afgebeeld in figuur 18. De analyse toont aan dat veranderingen in het totale oppervlak met waterplanten niet slechts het gevolg zijn van uitbreiding en inkrumping van de randen van het areaal. Het verdwijnen van waterplantvelden op de ene plek gaat in veel gevallen samen met het verschijnen van nieuwe waterplantvelden elders in hetzelfde meer. Er is sprake van een grote lokale dynamiek die niet in de netto areaalveranderingen tot uiting komt.

Om de mogelijkheid uit te sluiten dat dit verschijnsel het gevolg is van verschillen tussen karteringsmethoden tussen de verschillende jaren is de periode 1969 t/m 1979 nader geanalyseerd door het berekenen van een waarde voor de jaar tot jaar relatieve netto areaalverandering en voor de lokale 'turn over'. In deze periode zijn de karteringen steeds door dezelfde mensen en op dezelfde wijze uitgevoerd. De relatieve netto areaalverandering van jaar tot jaar kan worden uitgedrukt als:

$$D_{\text{netto}} = \left| \frac{A_{t+1} - A_t}{A_t} \right|$$

Met :

D_{netto} = relatieve netto areaalverandering

A_t = aantal gridcellen met waterplanten in jaar t

A_{t+1} = aantal gridcellen met waterplanten in volgende jaar

De lokale 'turn over' van jaar tot jaar kan worden beschreven met:

$$D_{lok} = \frac{A_{verdw.} + A_{versch.}}{A_t}$$

Met:

D_{lok} = lokale turn over

$A_{verdw.}$ = aantal gridcellen waaruit waterplanten verdwenen

$A_{versch.}$ = aantal gridcellen waarin waterplanten verschenen

A_t = aantal gridcellen met waterplanten in jaar t

In tabel 4 zijn de gemiddelden van deze maten over de onderzochte periode weergegeven, alsmede het quotiënt van beide. Dit quotiënt geeft de verhouding tussen de netto areaalverandering en de lokale dynamiek weer. Hieruit blijkt dat voor de meeste meren de lokale dynamiek aanzienlijk groter is dan uit de netto areaalverandering blijkt. Voor het gehele Randmerengebied is het quotiënt ca. 1.8 voor *P. pectinatus* en ca. 1.7 voor *P. perfoliatus*. Met andere woorden: de turn over is respectievelijk 1.8 en 1.7 maal groter dan de netto areaalverandering. Ter illustratie van dit verschijnsel zijn in figuur 19 kaartjes afgebeeld van de verspreiding van *P. pectinatus* in het Wolderwijd-Nuldernauw in de periode 1970 t/m 1974.

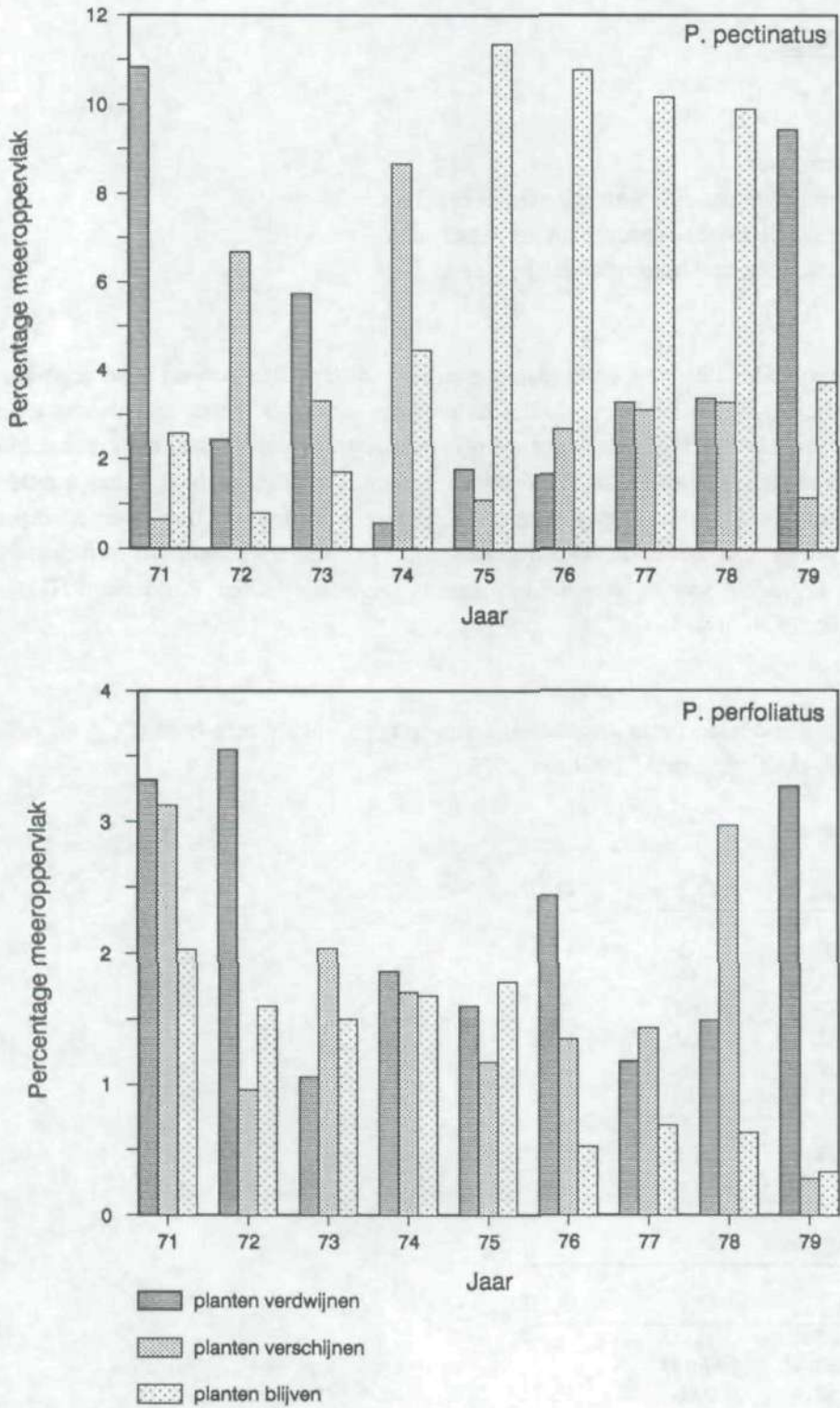
Tabel 4: Per meer gemiddelde netto-areaalverandering (D_{netto}), lokale turn-over (D_{lok}) en het quotiënt van beide, over de periode 1969 t/m 1979.

Potamogeton pectinatus

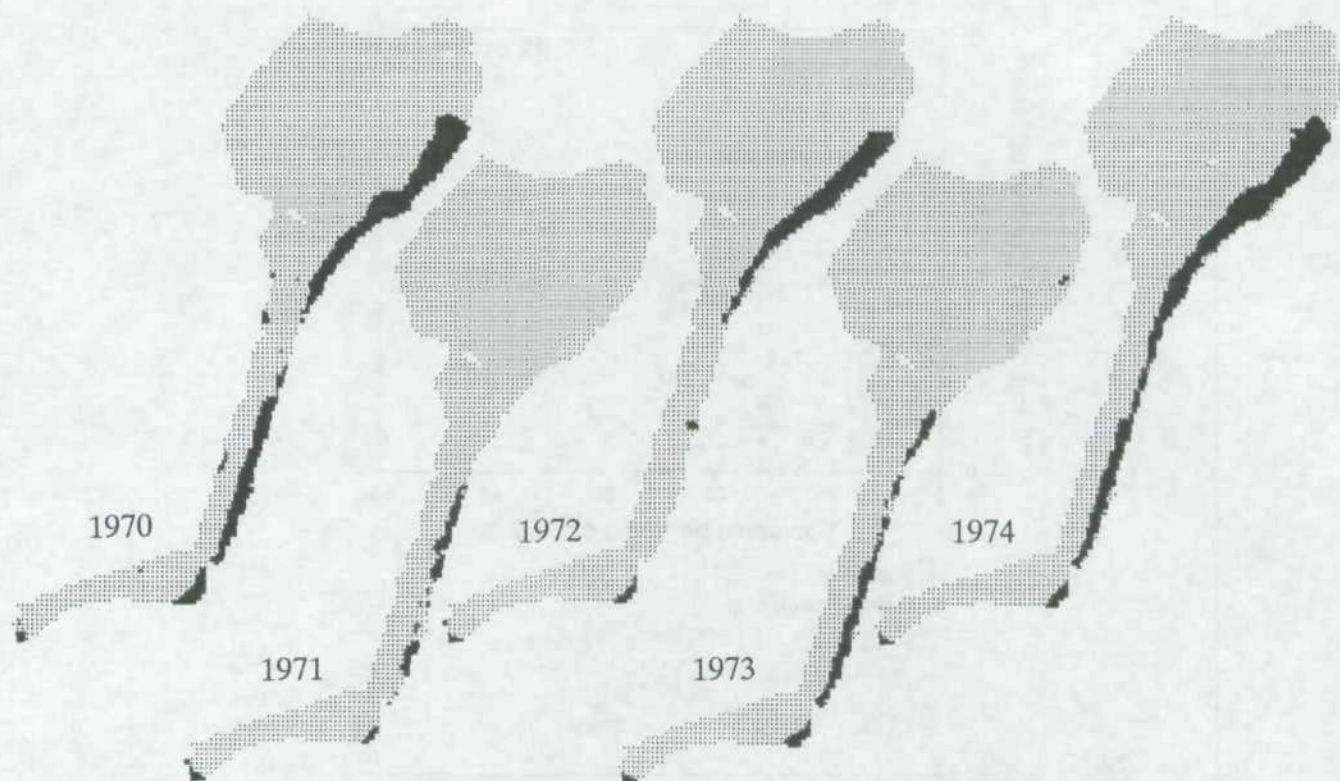
Meer	D_{netto}	D_{lok}	D_{lok}/D_{netto}
Vossemeer	1.03	1.19	1.16
Drontermeer	0.31	0.49	1.58
Veluwemeer	0.37	0.54	1.46
Wolderwijd	0.52	1.02	1.96
Eemmeer	0,28	1.30	4.64
Gooimeer	0.11	0.30	2.73
Totaal	0.44	0.81	1.84

Potamogeton perfoliatus

Meer	D_{netto}	D_{lok}	D_{lok}/D_{netto}
Vossemeer	geen <i>P. perfoliatus</i>		
Drontermeer	0.52	0.66	1.27
Veluwemeer	0.69	1.18	1.71
Wolderwijd	0.36	1.23	3.42
Eemmeer	1.00	1.00	1.00
Gooimeer	0.78	1.53	1.96
Totaal	0.69	1.16	1.68



Figuur 18: Percentage van het oppervlak van het Wolderwijd-Nuldernaauw waar in opeenvolgende jaren in de periode 1971 t/m 1979 waterplanten verschijnen, verdwijnen of blijven.

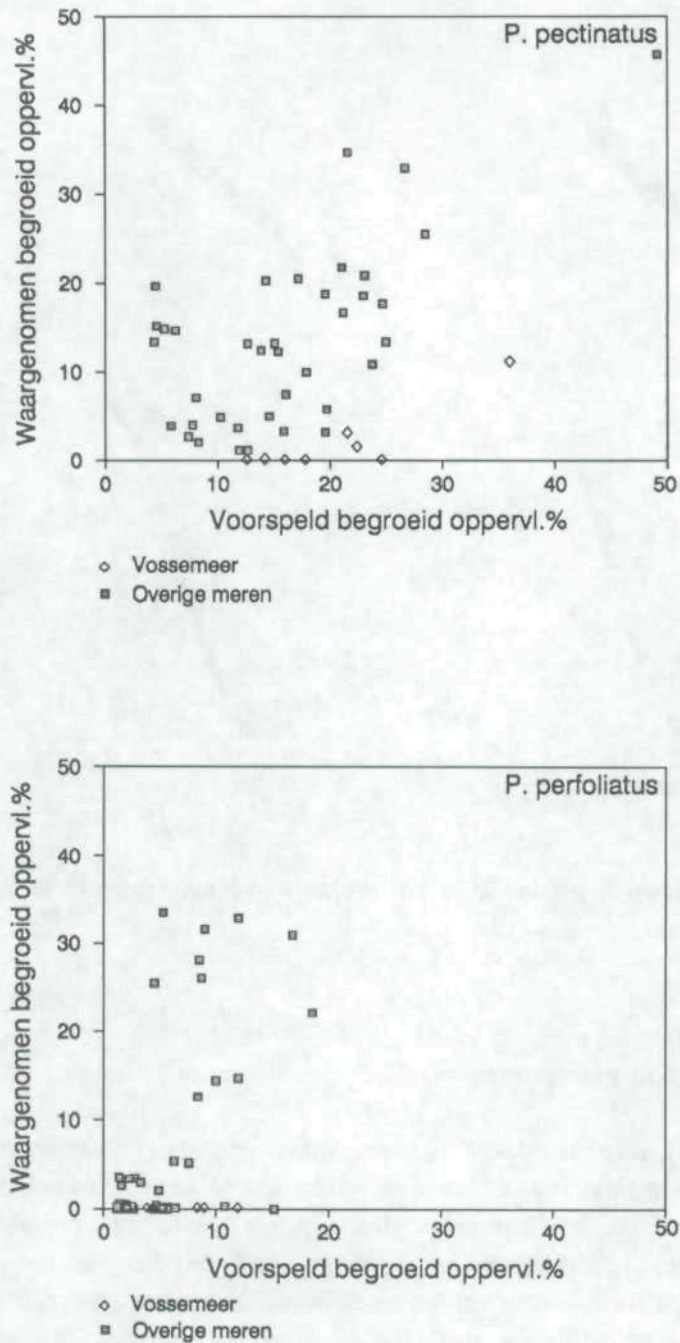


Figuur 19: Verspreiding van *P. pectinatus* in het Wolderwijd-Nuldernaau in de periode 1970 t/m 1974

4.3.3 Verklaarde variantie in waterplantenareaal

Ondanks het feit dat geen uitspraken te doen zijn over de significantie van de stappen in de stapsgewijze logistische regressie is het toch van belang iets te zeggen over de betrouwbaarheid van de uiteindelijke modellen. Bij least-squares regressie wordt bij de uitkomsten vaak het percentage verklaarde variantie gegeven, bij logistische regressie wordt de 'fit' van het model uitgedrukt in termen van likelihood. De likelihood is echter moeilijk te interpreteren als een waarde voor de mate waarin de waterplantenverspreiding en -dynamiek verklaart kan worden. Als alternatief zijn in het meerjaar-bestand de werkelijk gekarteerde meeroppervlakken die met waterplanten zijn bedekt vergeleken met de oppervlaktepercentages die met het model berekend kunnen worden door de modelrespons over alle gridcellen in een meer te middelen. Door deze waarden in een 'scatterplot' tegen elkaar uit te zetten ontstaat figuur 20. Hieruit blijkt duidelijk dat de voorspelde en waargenomen oppervlakken in het Vossemeer meer van elkaar verschillen dan in de overige meren.

Een benadering van het percentage verklaarde variantie kan verkregen worden door uit de data in het meerjaar-bestand de verhouding te berekenen tussen de variantie van de gekarteerde oppervlakte-



Figuur 20: Scatterplot van waargenomen percentages meeroppervlak met waterplanten tegen per meerjaar gemiddelde modelrespons-waarden (voorspelde oppervlakte-percentages) voor *P. pectinatus* en *P. perfoliatus*.

percentages en de variantie van de residuen. De residuen zijn hier gedefinieerd als het verschil tussen de gekarteerde oppervlaktepercentages waterplanten en de gemiddelde modelresponsen. De resultaten zijn per model weergegeven in tabel 5.

Tabel 5: De variantie van de modelresiduen (gemiddeld per meerjaar) en van de werkelijk gekarteerde oppervlakte-percentages waterplanten en het quotiënt van beide.

Met Vossemeer- gegevens	Variantie werkelijke opp%	Variantie modelresiduen	$\frac{\text{Var}_{\text{residu}}}{\text{Var}_{\text{werkelijk}}}$	Aantal meerjaren
Model 1, <i>P. pectinatus</i>	0.014	0.010	0.71	66
Model 2, <i>P. perfoliatus</i>	0.010	0.007	0.70	66
Zonder Vossemeer- gegevens				
Model 1, <i>P. pectinatus</i>	0.014	0.007	0.50	58
Model 2, <i>P. perfoliatus</i>	0.011	0.007	0.64	58

Uit de berekening blijkt dat voor beide soorten waterplanten de variantie van de werkelijke jaar-tot-jaar dynamiek slechts 1½ maal groter is dan de variantie van de modelresiduen. Dit betekent dat een groot deel van de variantie van waterplantendynamiek ook nog in de residuen aanwezig is en dat de modellen de variantie slechts tot 70% hebben kunnen reduceren. Met een F-toets is aangetoond dat dit geen significante reductie is, met andere woorden: de modellen leveren geen betere voorspelling van het oppervlakte-percentage waterplanten dan wanneer het gemiddelde van voorgekomen oppervlakte-percentages als voorspelling zou worden genomen.

Als echter het sterk afwijkende Vossemeer buiten de berekening wordt gehouden blijkt dat voor *P. pectinatus* de variantie al tot 50% van de oorspronkelijke gereduceerd kan worden en voor *P. perfoliatus* tot 64%. De F-toets geeft aan dat deze reducties wel significant zijn met P-waarden van respectievelijk 0.0025 en 0.0125. Buiten het Vossemeer geven de modellen dus wel degelijk een significant betere voorspelling van de oppervlakte-percentages met waterplanten dan een eenvoudige gemiddelde waarde zou doen.

Concluderend kan gesteld worden dat, wanneer we het afwijkende Vossemeer buiten beschouwing laten, ca 50% van de variantie in meeroppervlakken met *P. pectinatus* met de factoren diepte, doorzicht, temperatuur en strijklengte verklaard kan worden. Voor *P. perfoliatus* geldt dat ca. 36% kan worden verklaard met diepte en doorzicht als verklarende variabelen.

De hierboven genoemde resultaten zijn uitsluitend verkregen uit presentie/absentie-gegevens van de waterplanten. De vraag dient zich nu aan of van biomassa-gegevens een groter of kleiner deel van de variantie verklaard zou kunnen worden. Om dit te onderzoeken is in plaats van logistische regressie gebruik gemaakt van least-squares regressie, omdat hierbij automatisch het percentage verklaarde variantie berekend wordt. Op een subset van het gridbestand (ca. 0.5%) zijn modellen berekend uit presentie/absentie-gegevens en uit biomassa-gegevens. Daar in de biomassa-gegevens ook 0-waarden voorkomen is hier in feite echter ook sprake van een vorm van presentie/absentie. Daarom is ook een model berekend uit alleen de biomassa-waarden binnen waterplantvelden.

Het model uit de presentie/absentie-gegevens blijkt ca. 30% van de variantie te kunnen verklaren, wat goed overeen komt met de logistische modellen (zie tabel 5). Het model uit de biomassa-gegevens van de gehele subset kan maar 15% van de variantie verklaren en wanneer alleen naar biomassa-gegevens binnen de waterplantvelden gekeken wordt kan slechts 5% verklaard worden. Dit betekent dat met de aangeboden verklarende variabelen voor 30% de presentie/absentie van waterplanten in de Randmeren verklaard kan worden, maar dat de verschillen in biomassa binnen de waterplantvelden slechts voor 5% met deze variabelen verklaard kunnen worden. Blijkbaar zijn er andere, niet onderzochte, variabelen verantwoordelijk voor de verschillen in biomassa. Hieruit kan geconcludeerd worden dat deze analyse de keuze ondersteunt om voor de modelberekeningen slechts presentie/absentie-gegevens te gebruiken in plaats van biomassa-gegevens.

5. DISKUSSIE

5.1 De causaliteit van de gemodelleerde relaties

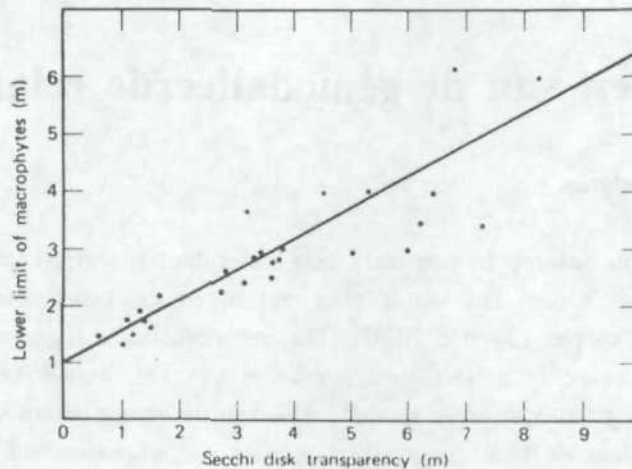
5.1.1 Diepte- en doorzichtrelaties

De maximale waterdiepte waarop in een meer nog waterplanten voorkomen (D_{\max}) is afhankelijk van de helderheid van het water. Dit wordt over het algemeen beschouwd als het gevolg van lichtbeperking op grotere diepte (Spence, 1982). De in hoofdstuk 3 beschreven resultaten tonen echter aan dat in de onderzochte meren geen sprake is van een duidelijke D_{\max} . De frequentie-histogrammen van figuur 7 geven weliswaar aan dat 90% van de waterplanten voorkomt in water met een diepte tot 1 meter, maar de kans om waterplanten in dieper water aan te treffen neemt zeer geleidelijk met de diepte af tot ca. 3 meter. Er is geen duidelijke dieptegrens waar te nemen. Uit veldwaarnemingen blijkt dat ook werkelijk waterplantvelden voorkomen tot op 3 meter diepte, zodat aangenomen kan worden dat het hier geen karterings- of 'overlay'-fouten betreft. Daarnaast is er weliswaar een duidelijk verband tussen het doorzicht en de verspreiding en dynamiek van de waterplanten in de Randmeren, maar lijkt dit doorzichts-effekt bij *P. pectinatus* nauwelijks gerelateerd te zijn aan de diepte. Troebele omstandigheden leiden wel tot een reductie van het waterplanten areaal, maar de teruggang is het gevolg van het verdwijnen van waterplantvelden op zowel diepere als ondiepere delen.

Bij onderzoek naar het verband van doorzicht met D_{\max} in verschillende meren wordt veelal een lineair verband gevonden, waarbij de regressielijn niet door de oorsprong gaat. Zo vindt Wetzal (1975) een lijn die de y-as snijdt bij een D_{\max} van 1 meter (figuur 21). Dit betekent dat zelfs bij extreme troebelheid de waterplanten nog tot op een diepte van 1 meter voor zouden kunnen komen. Meren met een doorzicht van minder dan een meter komen in zulke analyses doorgaans nauwelijks voor, maar de gegevens van de onderzochte troebele Randmeren lijken dit verband redelijk te ondersteunen, als men voor D_{\max} de diepte aanhoudt tot welke 90% van de planten voorkomt. Een mogelijke verklaring is het vermogen van jonge waterplanten om in het voorjaar op de reservevoorraad energie, die in knollen of wortelstokken is opgeslagen, hogere waterlagen te bereiken. Daar speelt troebelheid nog maar een beperkte rol, omdat de fotosynthese zich grotendeels aan de top van de planten afspeelt (Wetzal, 1975).

De kans om waterplanten aan te treffen in de Randmeren is voor *Potamogeton pectinatus* het grootst in water met een diepte van ca. 3 decimeter en voor *P. perfoliatus* is de optimale diepte ca. 7 decimeter (figuur 7). De geringere kans op waterplanten in ondieper water is ook geconstateerd door van Wijk (1989). Voor *P. pectinatus* noemt hij als mogelijke oorzaken golfstress en periodiek droogvallen. Ook andere auteurs (b.v. Spence, 1982) geven golfstress als verklaring voor waterplant-vrije ondiepe delen.

Voor de Randmeren zijn er aanwijzingen dat ook de intensieve foerageeractiviteit van watervogels en benthivore vis in de ondiepe delen van belang is. De analyse van het verband tussen de modelresiduen en de afstand tot begroeide cq. onbegroeide oevers (figuur 17) toont aan dat *P. pectinatus* in een zone van ca. 100 m. uit de oever minder voorkomt dan verder uit de oever. In het veld worden langs riet- en biezenvelden talrijke trappelkuilen van meerkoeten aangetroffen en grote aantallen klei-



Figuur 21: Het verband tussen doorzicht en D_{\max} berekend uit 27 Finse meren (uit: Wetzel, 1975 naar gegevens van Maristo, 1941)

ne putjes duiden op activiteit van benthivore vis. Het ontbreken van waterplanten rond riet- en biezenvelden is op luchtfoto's vaak duidelijk zichtbaar in de vorm van een waterplantvrije zône. Het negatieve effect van vis en vogels op de biomassa van waterplanten is onder andere beschreven door Crivelli (1983) en ten Winkel & Meulemans (1984). Op dit moment worden in het Wolderwijd enclosure-experimenten uitgevoerd om de mogelijke rol van vis en vogels nader te kwantificeren.

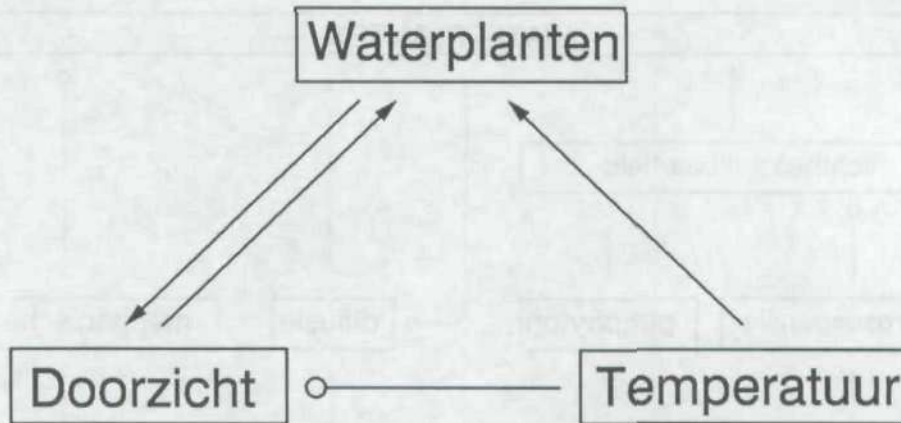
5.1.2 Temperatuur

Voor *Potamogeton pectinatus* is een positief verband geconstateerd tussen de watertemperatuur in het tweede kwartaal en de hoeveelheid waterplanten in de zomer. Daarnaast is temperatuur sterk negatief gecorreleerd met het doorzicht, terwijl een groot doorzicht gunstig is voor waterplanten (tabel 2). Zodoende heeft de watertemperatuur waarschijnlijk direct een positief effect op waterplanten, maar indirect een negatief effect (figuur 22).

De causaliteit van het positieve effect van watertemperatuur op waterplanten wordt ondersteund door experimenteel onderzoek. Zo is met laboratorium-experimenten aangetoond dat de groei van diverse soorten submerse waterplanten sterk temperatuursafhankelijk is (Barko & Smart, 1981; Barko et al, 1982). Spencer (1986) beschrijft dit effect voor de vroege groei van *P. pectinatus* bij een temperatuur-range die vergelijkbaar is met die in de Randmeren. Een gedetailleerde veldstudie van Best (1987) naar de groei van gedoornde hoornblad (*Ceratophyllum demersum* L.) suggereert dat een koud voorjaar de groeicyclus zo sterk kan ontregelen dat de groei het gehele seizoen slecht blijft.

5.1.3 Strijk lengte

In de Randmeren blijkt een grote strijk lengte gunstiger te zijn voor de hoeveelheid waterplanten dan een kleinere strijk lengte. Dit positieve strijk lengte-effect is nogal verrassend, omdat doorgaans



Figuur 22: Interactie-schema van doorzicht, watertemperatuur en waterplanten (—→ positief verband, —○ negatief verband)

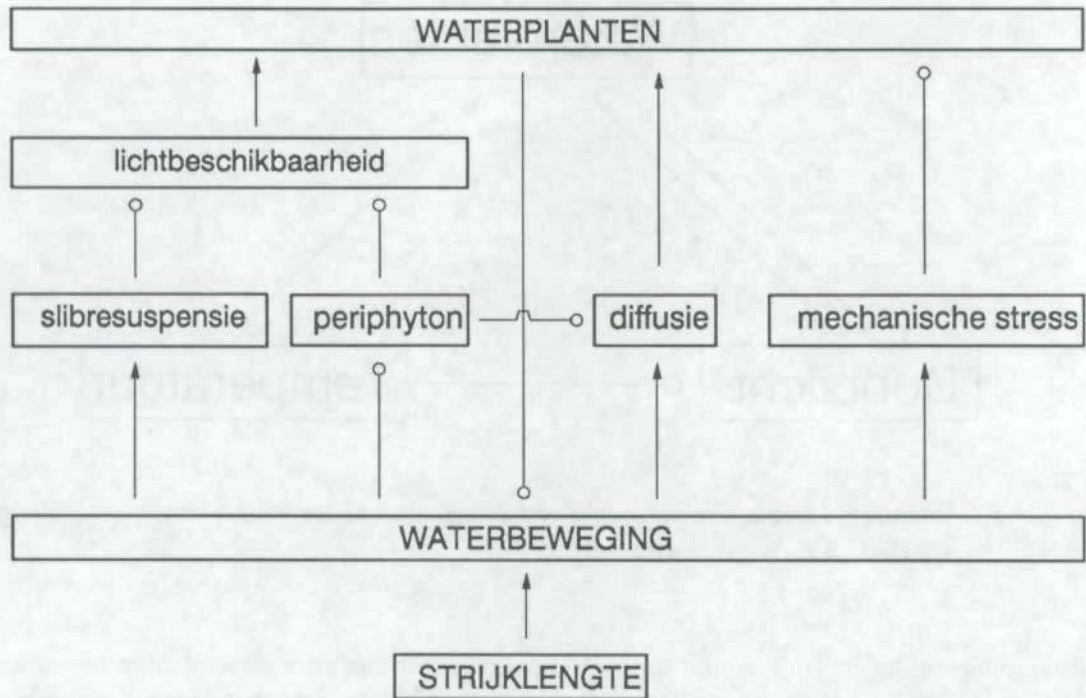
wordt aangenomen dat in grote meren luwe plekken gunstiger zijn voor waterplanten in verband met een geringere golfstress (Zaki, 1960; Bailey, 1988) en een geringere troebeling door resuspensie van bodemmateriaal. Blijkbaar overtreffen in de Randmeren positieve strijklengte-effecten de bovengenoemde negatieve effecten.

Een mogelijk positief effect van grotere strijklengten is dat de hiermee gepaard gaande waterbeweging het periphyton-complex van de bladeren spoelt. Dit periphyton-complex bestaat ondermeer uit algen, bacteriën en schimmels. Het kan tot 80% van het opvallende licht tegenhouden en belemmert daarnaast de diffusie van stoffen tussen plant en water (Sand-Jensen & Revsbech, 1987; Sand-Jensen & Borum, 1984). In situ experimenten in de Randmeren geven aan dat het wegvangen van licht door het periphyton-complex daar mogelijk nog sterker is dan de lichtuitdoving als gevolg van de troebelheid van het water (van Dijk, 1989).

Groeiexperimenten in laboratoria geven aan dat van de in de Randmeren voorkomende concentraties van nutriënten wellicht de bicarbonaat-concentratie (HCO_3^-) limiterend is voor de fotosynthese van waterplanten (van Wijk, 1989). Bij de aanwezigheid van een periphyton-laag zal de beperkte hoeveelheid bicarbonaat nog extra limiterend werken, doordat niet alleen diffusie beperkt wordt, maar het periphyton zelf ook bicarbonaat gebruikt, zodat concurrentie plaatsvindt.

Naast het effect van periphyton op de diffusie van stoffen is ook de mate van waterbeweging rond de bladeren van belang voor diffusiesnelheid. Experimenteel is aangetoond dat enige waterbeweging de fotosynthese bevordert (Wetzel, 1975). Aangezien er bij grotere strijklengten gemiddeld meer waterbeweging plaatsvindt kan dit wellicht een gunstig effect hebben op de waterplanten.

Als de hierboven geschetste causaliteitshypothese juist is zou geconcludeerd kunnen worden dat beheersmaatregelen gericht op het creëren van luwte ongunstig zijn voor waterplanten. Het periphyton-complex wordt moeilijker afgespoeld en als gevolg van de lagere stroomsnelheden kan meer slib op de bladeren neerslaan. Door de afgenomen waterstroming zal de stofuitwisseling vertragen en mogelijk een gebrek aan bicarbonaat ontstaan (figuur 22).



Figuur 23: Interactie-schema met mogelijke verbanden tussen strijklengte en waterplanten (—> positief verband, —○— negatief verband)

Deze theorie dient echter genuanceerd te worden, gezien de genoemde negatieve effecten van turbulent water. Het netto effect is waarschijnlijk afhankelijk van het stromingspatroon in het betreffende gedeelte van het meer. Wanneer water met elders geresuspendeerd bodemmateriaal door het stromingspatroon in een deel van het meer met weinig waterbeweging komt zal het slib neerslaan en is de kans groot dat het netto-effect ongunstig uitvalt voor de waterplanten. Wanneer echter luwe plekken gevrijwaard zijn van aanvoer van slibrijk water kunnen mogelijk de voordelen van een kleine strijklengte overheersen en kan een toename van de waterplanten het gevolg zijn.

5.1.4 Niet in de modellen opgenomen factoren

Van de geanalyseerde variabelen is een groot deel niet in de modellen opgenomen. Het feit dat deze variabelen weinig extra kunnen verklaren betekent niet zondermeer dat er geen causale effecten op de waterplanten zijn. De geringe bijdrage van de bodemsamenstelling aan de modellen wordt misschien veroorzaakt door de sterke correlatie met de waterdiepte: diepe delen hebben kleiiger bodems dan ondiepe delen. Het is echter mogelijk dat de voorkeur van *P. pectinatus* voor ondiepe delen deels het gevolg is van een voorkeur voor lutumarme bodems. Doordat beide factoren moeilijk statistisch van elkaar te scheiden zijn kan hierover weinig duidelijkheid verkregen worden.

Ook het ontbreken van een significant statistisch verband tussen waterplanten en de hoeveelheid instraling betekent waarschijnlijk niet dat instraling geen effect heeft, aangezien uit in situ experimen-

ten (van Dijk, in concept) blijkt dat de hoeveelheid licht beperkend is. Een plausibele verklaring voor het ontbreken van een aantoonbaar verband in de gebruikte dataset is niet gevonden.

Daarentegen wordt het feit dat nutriëntenconcentraties weinig extra verklaren wel ondersteund door experimenteel onderzoek. In de Randmeren is vermoedelijk alleen de bicarbonaat-concentratie beperkend voor waterplanten (van Wijk, 1989).

5.2 Onverklaarde patronen

De ruimtelijke verspreiding en dynamiek van de waterplanten in de Randmeren blijken maar voor een beperkt deel met de ontwikkelde modellen te verklaren. In het algemeen gesproken kan goed voorspeld worden waar geen planten zullen staan, maar niet zo goed waar wel planten staan, met name voor *P. perfoliatus*. Dit wordt duidelijk bij het bekijken van de vorm van de modellen (figuur 10) of van een prognosekaart (figuur 24). De berekende kans op waterplanten is 0 voor een groot aantal combinaties van variabele-waarden, terwijl de maximale kans op *P. perfoliatus* slechts ca. 50% is. Een kans van 1 wordt voor beide soorten bij geen enkele combinatie van milieuv variabelen binnen de onderzochte range voorspeld. Dit betekent dat van veel gebieden gezegd kan worden dat ze ongeschikt zijn voor waterplanten, maar dat van de overige gebieden slechts kan worden aangegeven hoe groot de kans is dat waterplanten zullen voorkomen. Van geen enkel gebied kan met 100% zekerheid gezegd worden dat er onder de gegeven omstandigheden waterplanten zullen staan.

De analyse van het verband van de residuen met diverse variabelen geeft enig inzicht in de oorzaken van de beperkte nauwkeurigheid van de modellen. Het verband tussen de modelresiduen en de afstand tot begroeide cq. onbegroeide oevers (figuur 17) toont aan dat *P. pectinatus* gemiddeld meer voorkomt nabij oevers begroeid met riet- en biezenvelden dan op grond van de modelberekeningen te verwachten is. Dit wijst er op dat vermoedelijk bepaalde delen van de Randmeren gunstiger zijn voor zowel schedefonteinkruid als voor emerse vegetatie en dat dit het gevolg is van milieufactoren die niet in het model voor *P. pectinatus* zijn opgenomen.

Daarentegen blijkt ook uit deze analyse dat *P. pectinatus* in een zône van ca. 100 m. uit de oever minder voorkomt dan verder uit de oever. Dit is met name duidelijk nabij riet- en biezenvelden. Zoals reeds beschreven in paragraaf 5.1.1 is het goed mogelijk dat vogels en benthivore vis hiervoor verantwoordelijk zijn. Grote aantallen trappelkuilen en brasemputjes wijzen op een hogere foerageer-activiteit nabij emerse vegetatie dan elders.

Een andere grote afwijking van modelberekeningen ten opzichte van de waargenomen waterplantenbedekking treedt op in het Vossemeer, waar in alle jaren minder waterplanten voorkomen dan op grond van de modellen te verwachten is. Een verschil tussen het Vossemeer en de overige Randmeren dat mogelijk deze afwijking kan verklaren is de nabijheid van de IJsselmonding. Hierdoor zal in het Vossemeer mogelijk meer sediment neerslaan, waaraan ook veel verontreinigingen zijn gehecht. Een mogelijk effect van IJsselwater op de waterkwaliteit van het Vossemeer is ondermeer afgeleid uit onderzoek naar vormafwijkingen van muggenlarven. Deze vervormingen komen in het Vossemeer aanzienlijk meer voor dan in de andere Randmeren (Rijkswaterstaat, 1989).

Hoewel er, gezien het voorgaande, in principe nog enige verbetering van de modellen mogelijk is door opname van variabelen die met de residuen correleren, blijkt uit de analyse van de lokale 'turn over' dat altijd veel variatie onverklaard zal blijven wanneer slechts variabelen bij de analyse betrokken worden die of alleen ruimtelijk of alleen in de tijd variëren. Het feit dat in een meer van het ene op het volgende jaar op grote schaal nieuwe waterplantvelden verschijnen terwijl er elders velden verdwijnen is per definitie niet te verklaren met ruimtelijk variërende variabelen als waterdiepte, bodemsamenstelling en strijklengte, omdat deze in elk jaar hetzelfde zijn, en ook niet met de meteorologische en waterkwaliteitsvariabelen aangezien die wel van jaar tot jaar verschillen, maar op alle lokaties binnen een meer hetzelfde zijn. De verschuivingen van waterplantvelden binnen een meer kunnen logischerwijs slechts verklaard worden met variabelen die zowel van jaar tot jaar als ruimtelijk binnen een meer variëren.

Op grond van veldwaarnemingen kunnen twee factoren worden genoemd als mogelijke verklaring voor het lokale karakter van de dynamiek in de waterplantenverspreiding. Een eerste mogelijkheid is dat herfststormen afhankelijk van de windrichting grote delen van de vegetatie wegvagen nog voordat de tuberbank voldoende is gevuld om een goede hergroei in het volgende jaar te waarborgen. Bij nadere analyse blijkt er echter geen verband te bestaan tussen de verschuivingen binnen een meer en de richting van stormen in het voorgaande jaar.

Een ander verschijnsel dat mogelijk het verschuiven van velden met *P. pectinatus* kan verklaren is het verblijf van enkele duizenden kleine zwanen (*Cygnus bewickii*) in het Randmerengebied, gedurende enkele maanden (oktober t/m december). Gedurende dit verblijf voeden de zwanen zich met knollen van waterplanten. Het sterke effect van foeragerende zwanen wordt bevestigd door 'exclosure' experimenten, waaruit blijkt dat de knollendichtheid lokaal door begrazing tot minder dan 5% gereduceerd kan worden (van Eerden, pers. comm.). Uitgaande van het idee dat de zwanen pas in een gevonden tuberbank beginnen met foerageren als de knollendichtheid boven een bepaald kritisch niveau uitkomt en eenmaal foeragerend de tuberbank uitputten tot een veel lager niveau, kan het verschuiven van waterplantvelden verklaard worden. Wanneer na begrazing de waterplantvelden zich op de bezochte plekken zo slecht ontwikkelen dat ze niet alleen door waterplantkarteerders over het hoofd worden gezien, maar ook in het daarop volgende najaar niet aan het dichtheids criterium voor zwaangraas voldoen, kunnen in het volgende seizoen weer relatief dichte waterplantvelden ontstaan, die vervolgens zowel door de karteerders als door de zwanen worden opgemerkt. Dit zou kunnen resulteren in ruimtelijk asynchrone cycli, waarop vele varianten denkbaar zijn.

5.3 De modellen als hulpmiddel bij ecosysteembeheer

De in dit onderzoek ontwikkelde statistische modellen kunnen als hulpmiddel dienen bij het inschatten van de effecten van maatregelen in het kader van ecosysteembeheer. Het is hierbij van belang de beperkingen van statistische modellen in het algemeen in het oog te houden. Zo moet rekening gehouden worden met het feit dat de gevonden relaties tussen de modelvariabelen niet causaal juist hoeven te zijn. De gevonden waarden voor de modelparameters zijn sterk afhankelijk van de structuur van onderlinge correlaties tussen de onderzochte, maar ook de niet onderzochte variabelen (Montgomery & Peck, 1982). Dit betekent dat de modelvoorspellingen niet zullen kloppen

wanneer de onderlinge samenhang van de milieufactoren verandert. Daarom zijn de modellen waarschijnlijk niet toe te passen op andere meren dan de onderzochte Randmeren, maar ook niet als door een beheersmaatregel de onderlinge correlatie van milieufactoren in de Randmeren verandert.

Een voorbeeld van een maatregel waarbij dit mogelijk op kan treden is het wegvangen van benthivore vis in het kader van actief biologisch beheer. Hierbij neemt naar verwachting het doorzicht toe als gevolg van verminderde slibopwoeling. De modellen zullen een uitbreiding van het waterplantenareaal voorspellen op grond van het verwachte doorzicht. Gesteld dat in de heldere situaties in het verleden, waarop de modellen gedeeltelijk zijn gebaseerd, meer vis voorkwam dan na het uitvoeren van de maatregel het geval is, bestaat de mogelijkheid dat de waterplanten zich nog verder uitbreiden dan berekend. In een heldere situatie met relatief veel vis zal het waterplantenareaal namelijk nog enigszins beperkt worden doordat de bodemwoelende vissen veel jonge waterplanten beschadigen. In de door de maatregel gecreëerde heldere situatie treedt geen beschadiging door vis meer op, een situatie die in het verleden mogelijk nooit voorgekomen is. In dit voorbeeld leidt de verandering van de correlaties tussen waterplanten, doorzicht en benthivore vis tot een onderschatting van het waterplantenareaal door de modellen.

Een andere belangrijke beperking van regressie-modellen is dat er bij de toepassing niet geëxtrapoleerd mag worden buiten de range van variabele-waarden die voor de berekening van de modellen gebruikt is. Zo varieert het doorzicht in de gebruikte dataset slechts van 2 tot 6 decimeter. Over deze range geven de modelvoorspellingen (figuur 13) aan dat bij toenemend doorzicht de kans om waterplanten aan te treffen groter wordt en dat daarin het aandeel van *Potamogeton perfoliatus* toeneemt. Bij extrapolatie van de modellen naar doorzichten groter dan 6 decimeter wordt voorspeld dat de ondiepe delen van de Randmeren sterk dichtgroeien met de beide *Potamogeton*-soorten. Echter op grond van veldwaarnemingen uit de heldere jaren '60 mag eerder verwacht worden dat bij een dergelijke helderheid de fonteinkruiden geleidelijk plaats maken voor een vegetatie gedomineerd door kranswieren (*Characea spp.*).

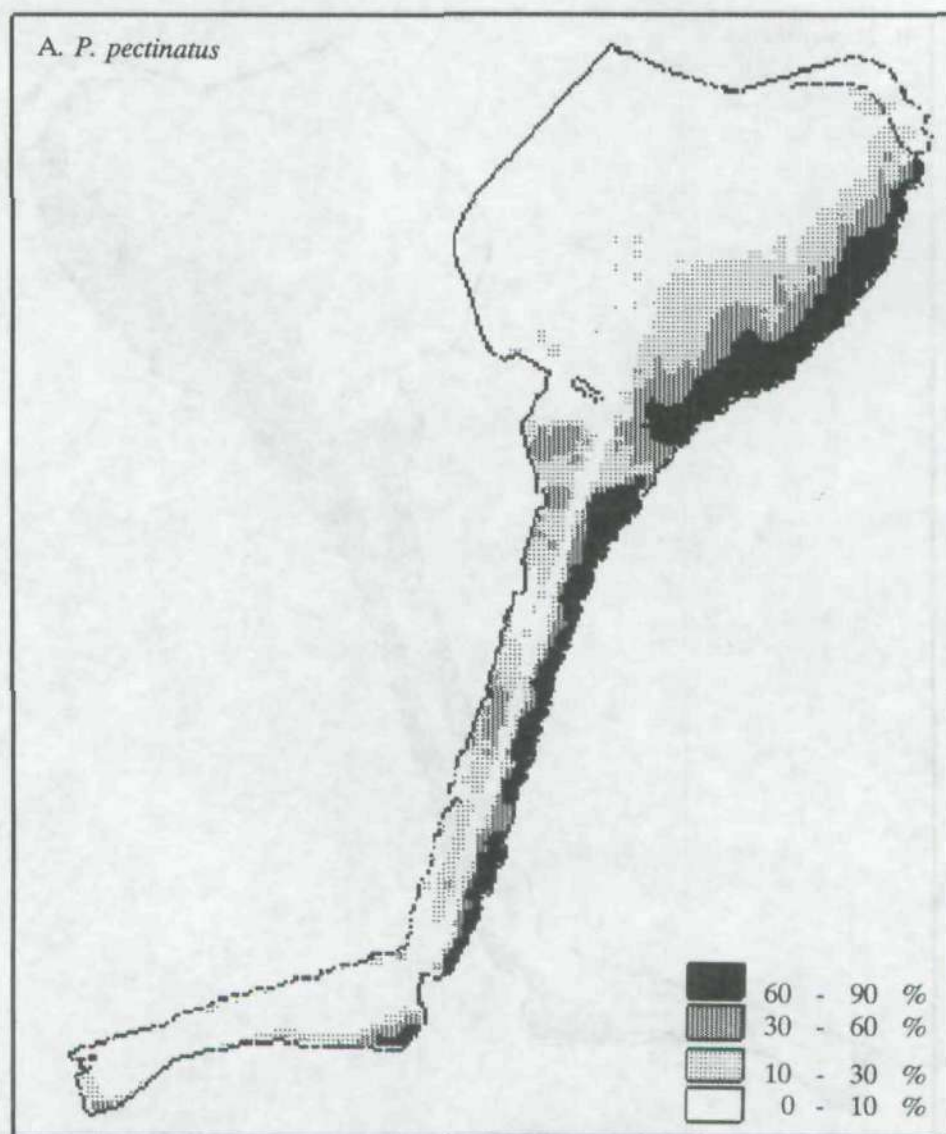
Ook mag in principe niet geëxtrapoleerd worden buiten de beperkte dieptearange die voor het berekenen van de modellen is gebruikt. Bij toepassing van de modellen op grotere dieptewaarden is de berekende respons altijd 0, terwijl uit het dieptefrequentie histogram van figuur 7 blijkt dat op deze diepten nog wel waterplanten voorkomen. Het verschil is echter zo gering dat extrapolatie in dit geval weinig problemen oplevert, hoewel er bij de interpretatie aan gedacht moet worden dat in diepere delen wel incidenteel planten kunnen voorkomen in tegenstelling tot wat het model voorspeld. In zeer ondiepe delen vindt er een overschatting door de modellen plaats wat duidelijk blijkt uit het feit dat bij een diepte 0 en zelfs bij negatieve diepten (op het land) nog een positieve kans op waterplanten gegeven wordt.

Het belangrijkste aandachtspunt bij de toepassing van de ontwikkelde modellen voor ecosysteem-beheer is de betrouwbaarheid van de resultaten. Uit de vergelijking van de variantie in waargenomen waterplantoppervlakken en de variantie in modelresiduen blijkt dat de onzekerheid van de modeluitkomsten helaas vrij groot is. Ongeveer de helft van de variatie in vegetatieareaal in de verschillende meren over de laatste 21 jaar kan verklaard worden uit waterdiepte, doorzicht, temperatuur en strijklengte, maar er blijft een groot onverklaard deel over. Een grote onzekerheid zit ook in het voorspellen in welke delen van een meer waterplanten zullen voorkomen. Er kan slechts een kans op waterplanten berekend worden. Daarentegen kan wel met redelijke zekerheid voorspeld worden waar

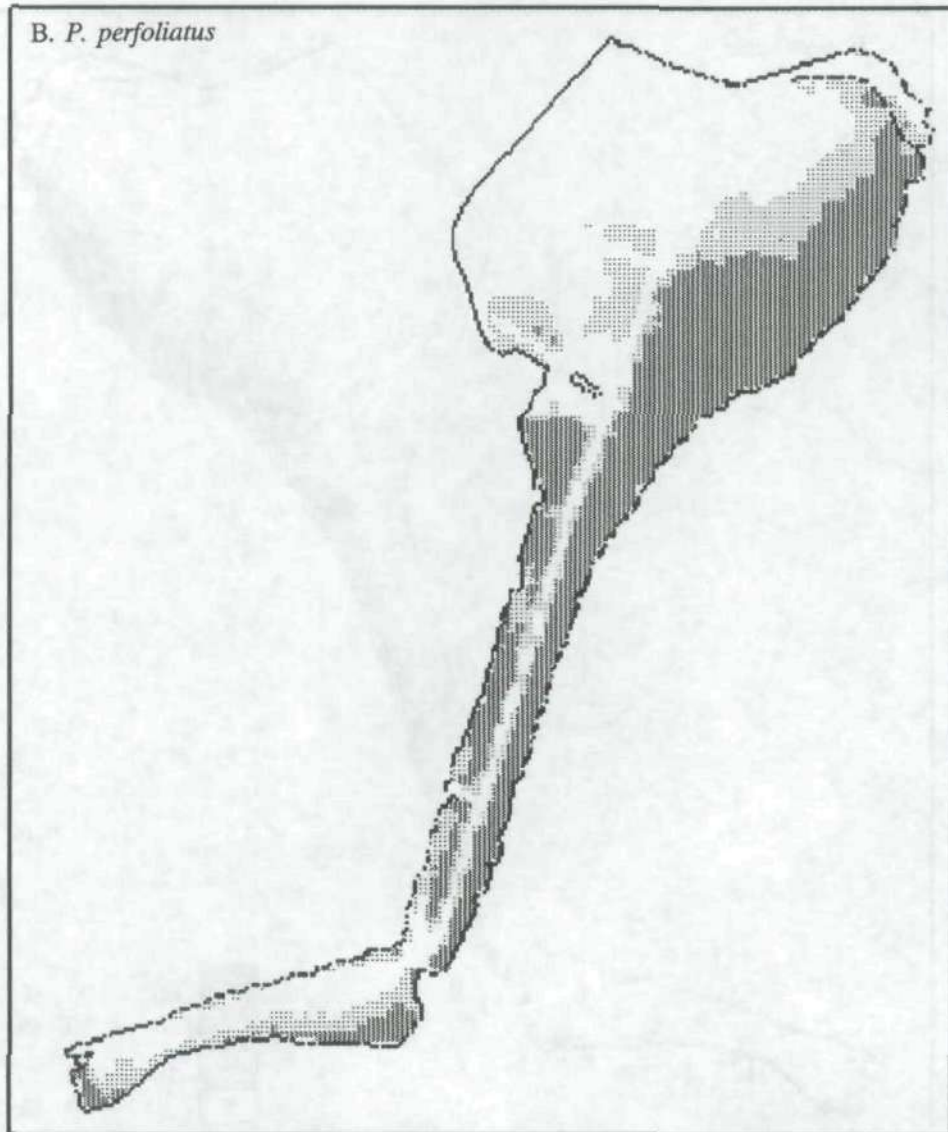
waterplanten zullen ontbreken. Dit laatste kan van groot nut zijn bij ecosysteembeheer. Zo kan bijvoorbeeld goed worden aangegeven hoe diep het water in een recreatiegebied moet zijn om de kans op waterplanten beneden de 10% te houden. Ook kan bijvoorbeeld met redelijke zekerheid gezegd worden in welke gebieden ondanks een ingreep die de helderheid vergroot geen waterplanten zullen gaan groeien.

Het berekenen van de kans op waterplanten kan dankzij de eenvoud van de statistische modellen met relatief weinig rekenwerk gerealiseerd worden. Hierdoor is het mogelijk in korte tijd een kaart te produceren met voor duizenden gridcellen een prognose van de kans om waterplanten aan te treffen, bij een bepaalde waarde voor het doorzicht en de watertemperatuur. In figuur 24 zijn voorbeelden van dergelijke kaarten afgebeeld voor het Wolderwijd-Nulderneauw. In de praktijk blijkt dat een kaart met kansen om waterplanten aan te treffen vaak geïnterpreteerd wordt als een werkelijke verspreidingskaart. Om dit probleem te ondervangen kan eventueel op arbitraire wijze een verspreidingskaart getekend worden met concrete waterplantvelden door van elke klasse in de kanskaart een deel, zo groot als het oppervlak van de klasse \times de kans, als waterplantvelden in te tekenen.

Voor het genereren van kanskaarten ten behoeve van beheersvraagstukken zullen de ontwikkelde modellen geïmplementeerd worden in een gebruiksvriendelijk Geografisch Informatie Systeem, waarmee op eenvoudige wijze het effect van verschillende beheersmaatregelen op de waterplantenverspreiding kan worden doorberekend. Dit systeem kan een praktisch hulpmiddel gaan vormen bij het ecologische en recreatief beheer van de Randmeren.

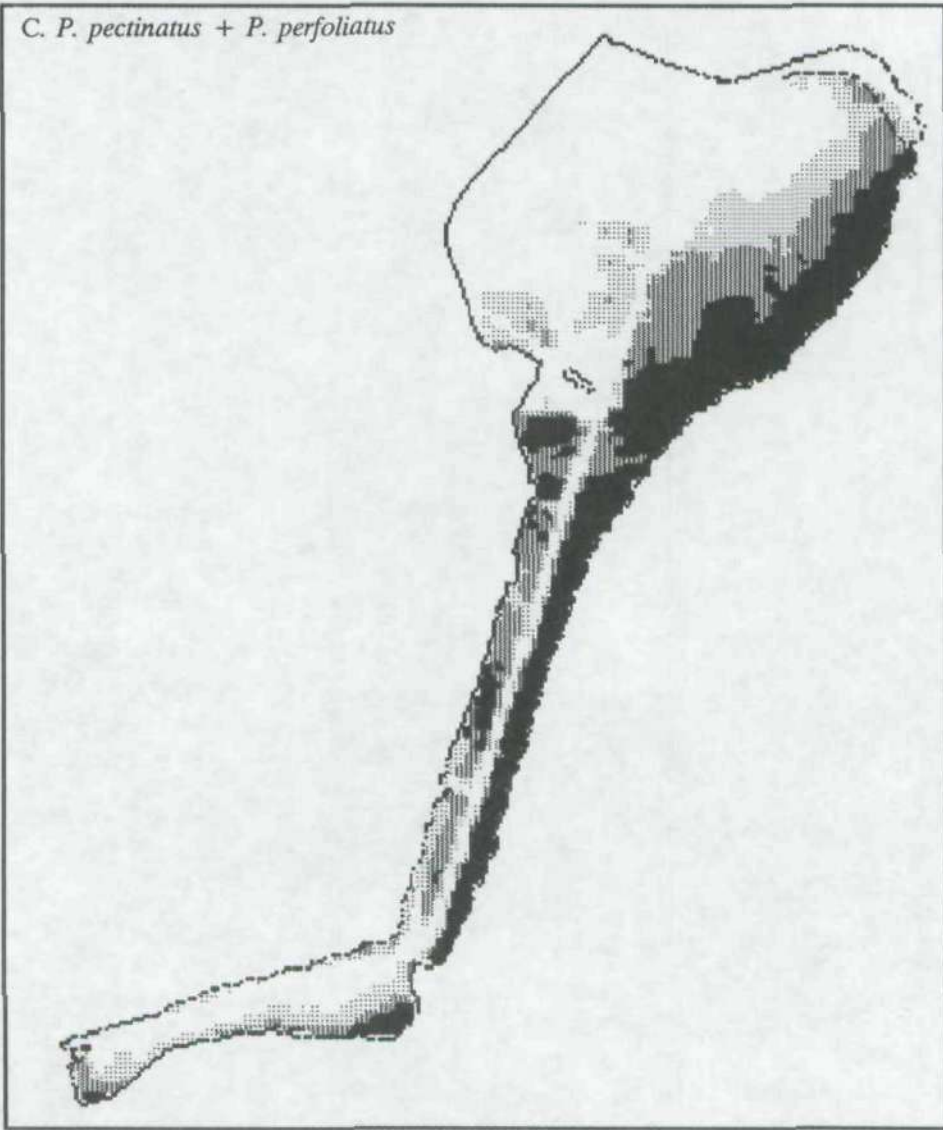


Figuur 24: Prognosekaarten voor de kans op A. *P. pectinatus*, B. *P. perfoliatus* en C. beide soorten in het Wolderwijd-Nuldernaau bij een doorzicht van 6 dm. en een watertemperatuur van 14.5 °C

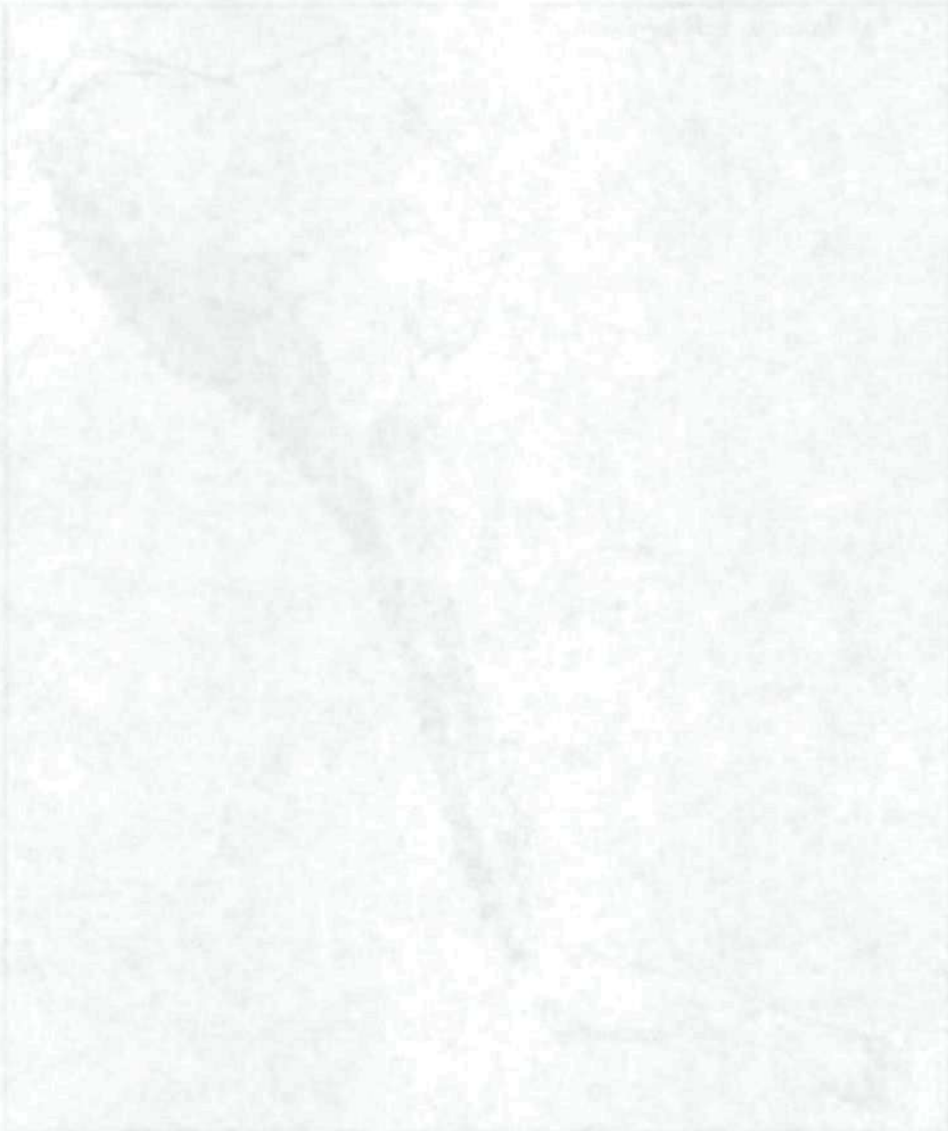


Vervolg figuur 24

C. P. pectinatus + P. perfoliatus



Vervolg figuur 24



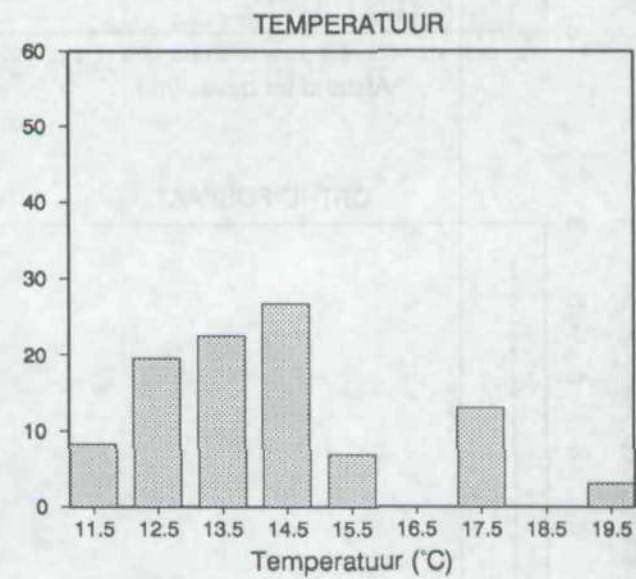
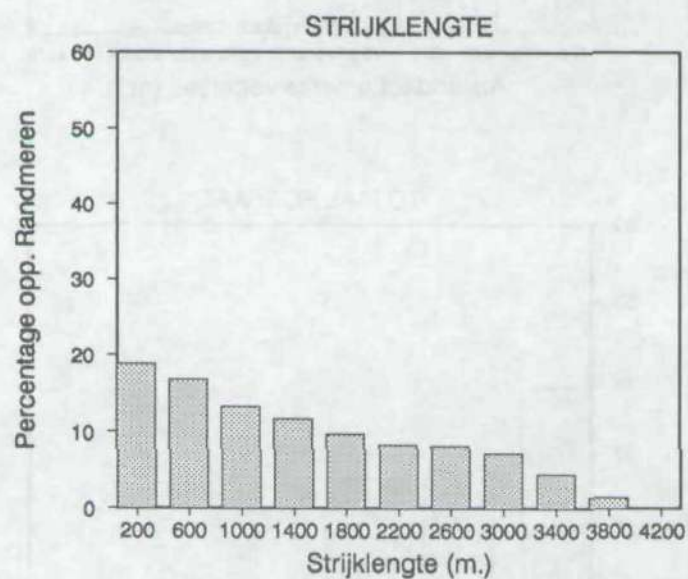
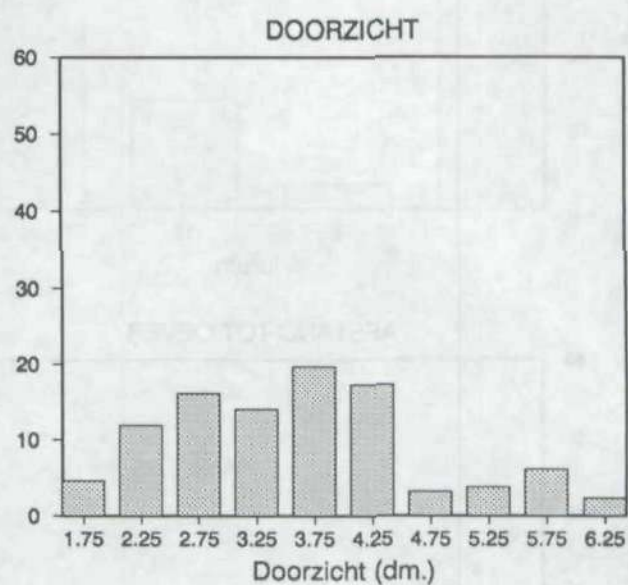
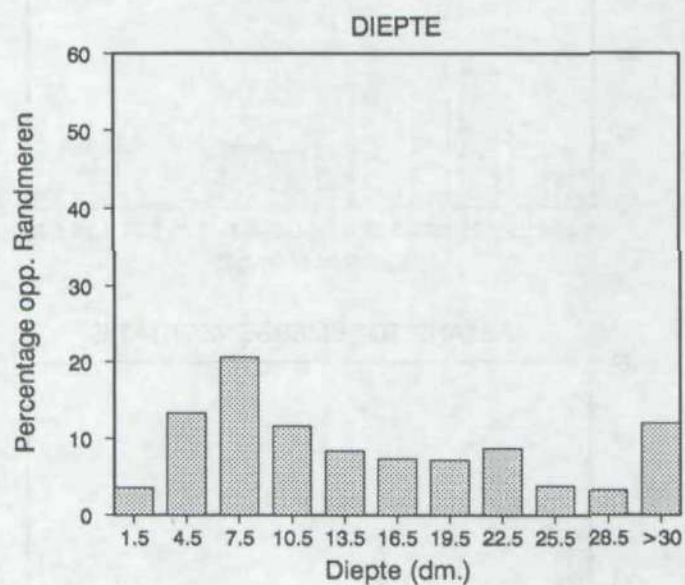
LITERATUUR

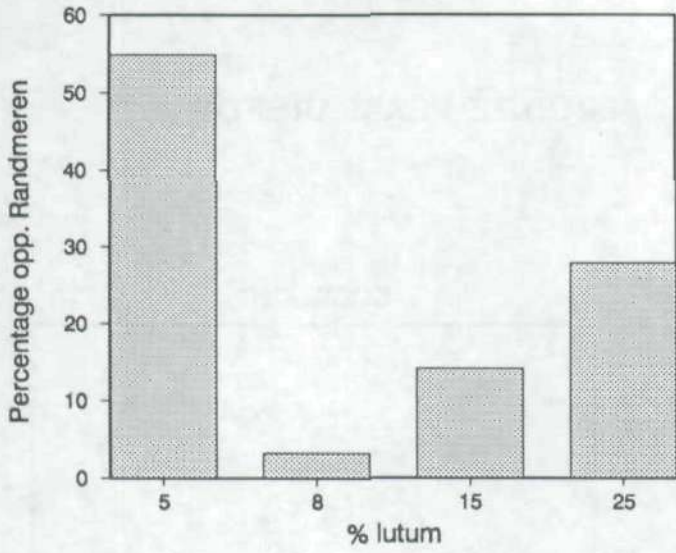
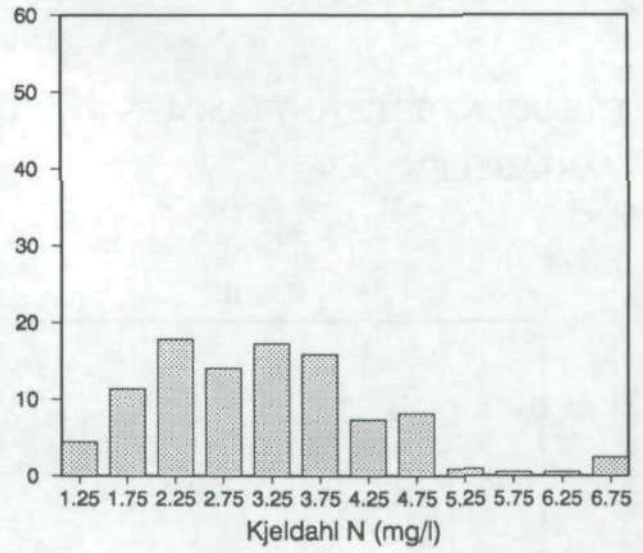
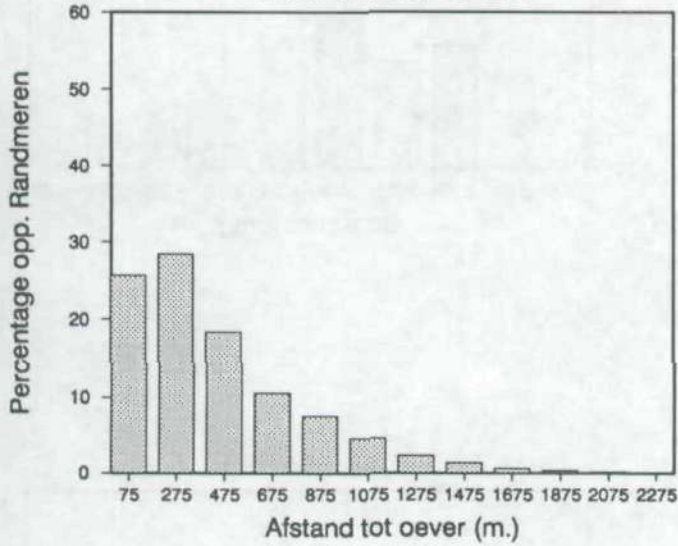
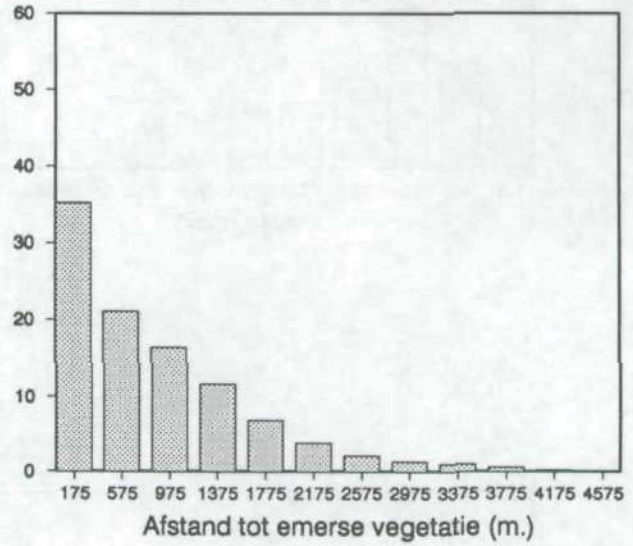
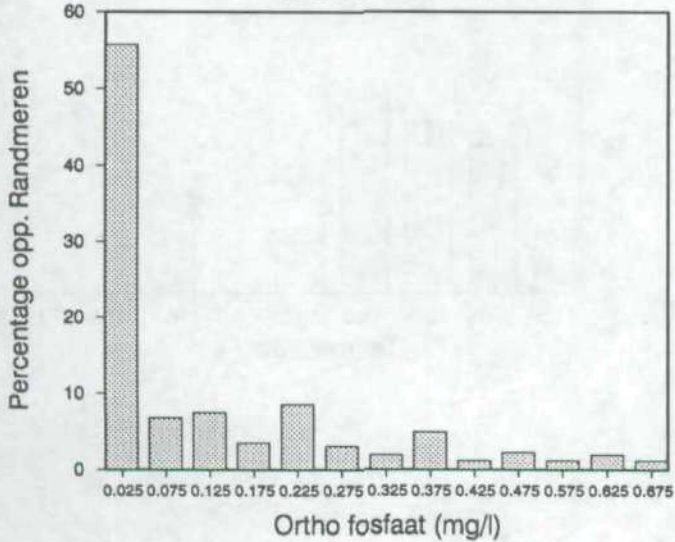
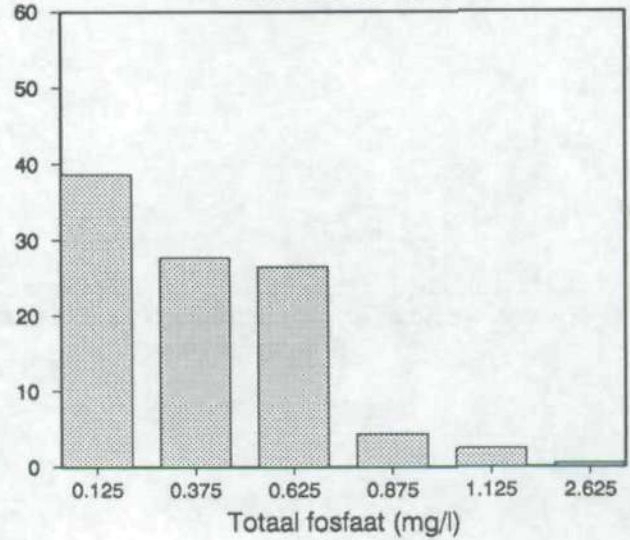
- AUSTIN, M.P., R.B. CUNNINGHAM & P.M. FLEMMING, 1984: New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* 55: 11-27
- BACKX, J.J.G.M., 1989: Waarnemingen aan de visstand in het Veluwemeer en Wolderwijd in de periode 1966-1987, L.U. Wageningen
- BAILEY, R.C., 1988: Correlations between species richness and exposure: freshwater molluscs and macrophytes. *Hydrobiologia* 162: 183 - 191
- BARENDREGT, A., M.J. WASSEN, J.T. SMIDT & E. LIPPE, 1986: Ingreep-effect voorspelling voor waterbeheer. *Landschap* 1: 41-55
- BARKO, J.W. & M. SMART, 1981: Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected freshwater macrophytes. *Ecological monographs* 51(2): 219-235
- BARKO, J.W., D.G. HARDIN & M.S. MATTHEWS, 1982: Growth and morphology of submerged freshwater macrophytes in relation to light and temperature. *Canadian Journal on Botany* 60: 877-887
- BEST, E.P.H., 1981: A preliminary model for growth of *Ceratophyllum demersum* L. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 1484-1491
- CHAMBERS, P.A., 1987: Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure II. In situ observations. *Journal of Ecology* 75: 621-628
- CHAMBERS, P.A. & J. KALFF, 1987: Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure I. in situ experiments. *Journal of Ecology* 75: 611-619
- COLLINS, C.D., R.B. SHELDON & C.W. BOYLEN, 1987: Littoral zone macrophyte community structure: distribution and association of species along physical gradients in Lake George, New York, U.S.A. *Aquatic Botany* 29: 177-194
- CRIVELLI, A.J., 1983: The destruction of aquatic vegetation by carp, *Hydrobiologia* 106: 37-41
- DIENDER, J., 1980: Werkdocument waterplantkartering. Intern rapport Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad (no. 1980-124 Abw.)
- DIJK, G.M. VAN, 1989: De invloed van het licht op de groei en ontwikkeling van *Potamogeton pectinatus* L. in het Veluwemeer. Concept rapport L.U. Wageningen/Rijkswaterstaat, D.B.W./RIZA
- HOLTHUYZEN, L.H., 1980: Methoden voor golfvoorspelling. Technische adviescommissie voor de waterkeringen: 64-65
- JONGMAN, R.H.G., C.J.F. TER BRAAK & O.F.R. VAN TONGEREN, 1987: Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen. pp. 299
- MARISTO, L., 1941: Die Seetypen Finnlands auf floristischer und vegetations-physiognomischer Grundlage. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Vanamo* 15, no.5, 314 pp.
- MONTGOMERY, D.C. & E.A. PECK, 1982: Introduction to lineair regression analysis. Wiley, New York. pp. 504
- OONK, C., 1988: Kleine zwaan en Tafeleend op de Randmeren (1964-1987). Min. van Landbouw, natuurbeheer en visserij, N.M.F.
- PEARSALL, W.H., 1920: The aquatic vegetation of the English Lakes. *Journal of Ecology* 8(3): 12-201
- REDELIJKHEID, M.R. DE, 1989: Handleiding voor het digitaliseren en analyseren van waterplantkaarten. R.D.D. Aquatic Ecosystems/Rijkswaterstaat, D.B.W./RIZA. Werkdocument nr. 89.062 X
- RIJKSWATERSTAAT, 1989: Water voor nu en later. Derde Nota Waterhuishouding, Tweede Kamer, vergaderjaar 1988-1989, 21 250, nrs. 1-2. SDU, 's Gravenhage. pp. 297

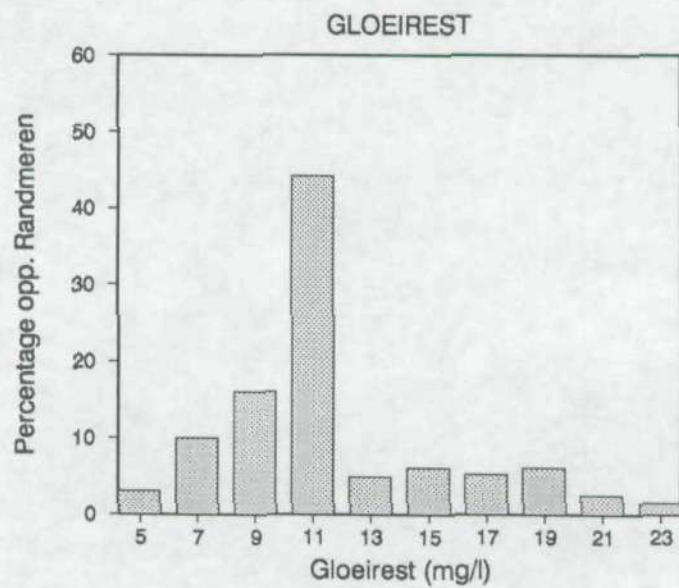
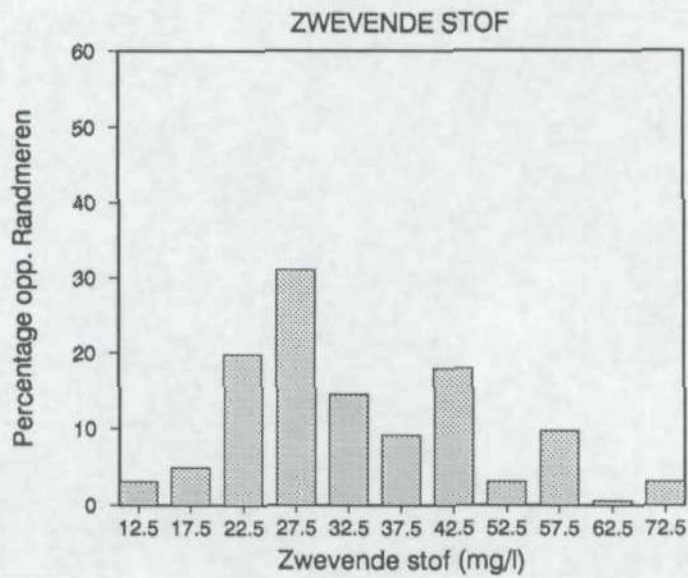
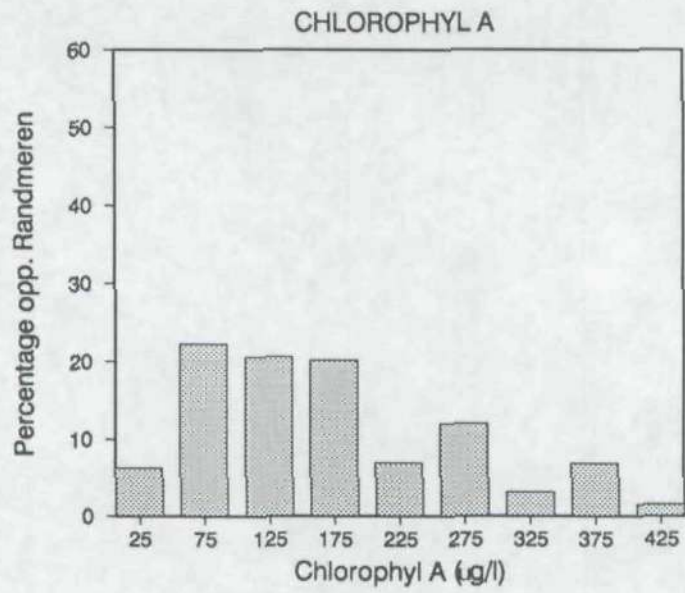
- SAND-JENSEN, K. & J. BORUM, 1984: Epiphyte shading and its effects on photosynthesis and diel metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the spring bloom in a Danish lake. *Aquatic Botany* 20: 109-119
- SAND-JENSEN, K. & N.P. REVSBECH, 1987: Photosynthesis and light adaptation in epiphyte-macrophyte associations measured by oxygen microelectrodes. *Limnol. Oceanogr.* 32(2): 452-457
- SPENCE, D.H.N., 1982: The zonation of plants in freshwater lakes. In: *Advances in ecological research*, (A. Macfayden & E.D. Ford eds.) Volume 12. Academic Press, London.
- SPENCER, D.F., 1986: Early growth of *Potamogeton pectinatus* L. in response to temperature and irradiance: morphology and pigment composition. *Aquatic botany* 26: 1-8
- VLAG, D.P., 1990: Modelling van golven door wind; Toepassing op het Markermeer. Concept nota Rijkswaterstaat, D.B.W./RIZA. Nota 90.012
- WETZEL, R.G., 1975: *Limnology*. Saunders, Philadelphia
- WINKEL, E.H. TEN & J.T. MEULEMANS, 1984: Effects of cyprinid fish on submerges vegetation. *Hydrobiological Bulletin* 18: 157-158
- WIJK, R.J. VAN, 1989: Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. Proefschrift Katholieke Universiteit Nijmegen.
- ZAKI, S., 1960: The effect of wind on the distribution and density of *Potamogeton pectinatus* in Nozha Hydrome. *Notes and memoirs*, no. 44

APPENDIX A

FREQUENTIEHISTOGRAMMEN VAN DE GEBRUIKTE VERKLARENDE VARIABELLEN



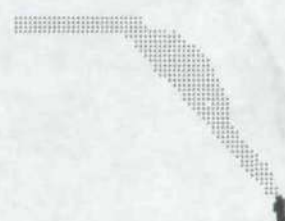
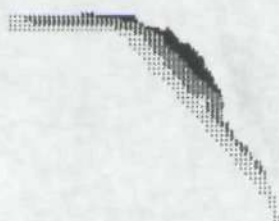
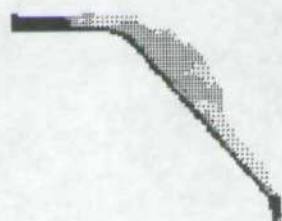
BODEM**KJELDAHL N****AFSTAND TOT OEVER****AFSTAND TOT EMERSE VEGETATIE****ORTHO FOSFAAT****TOTAAL FOSFAAT**



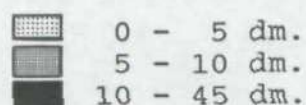
APPENDIX B

OVERZICHT VAN DE GEBRUIKTE RUIMTELIJK VARIERENDE VERKLA- RENDE VARIABELEN

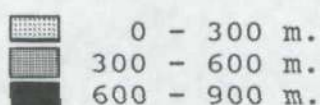
VOSSEMEER



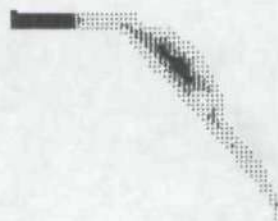
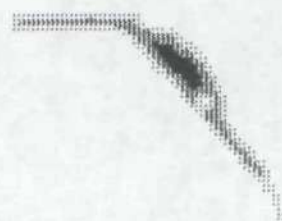
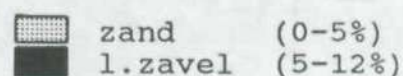
Diepte



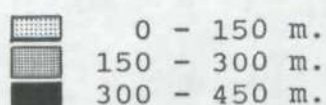
Strijk lengte



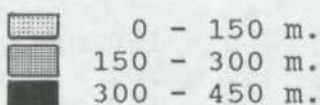
Lutumgehalte bodem



Afstand tot oever



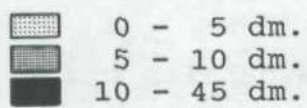
Afstand tot emerse vegetatie



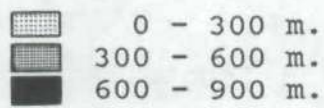
DRONTERMEER



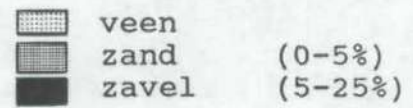
Diepte



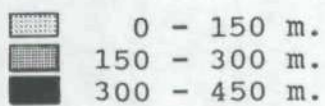
Strijk lengte



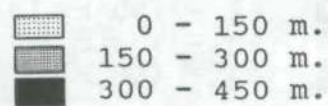
Lutumgehalte bodem



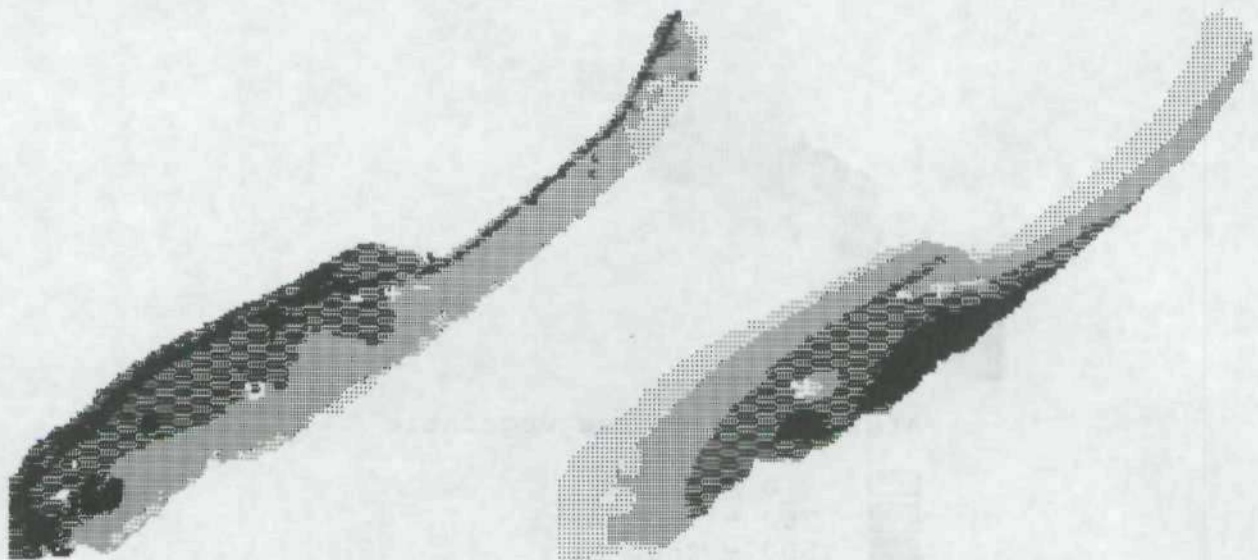
Afstand tot oever



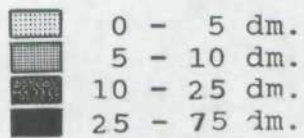
Afstand tot emerse vegetatie



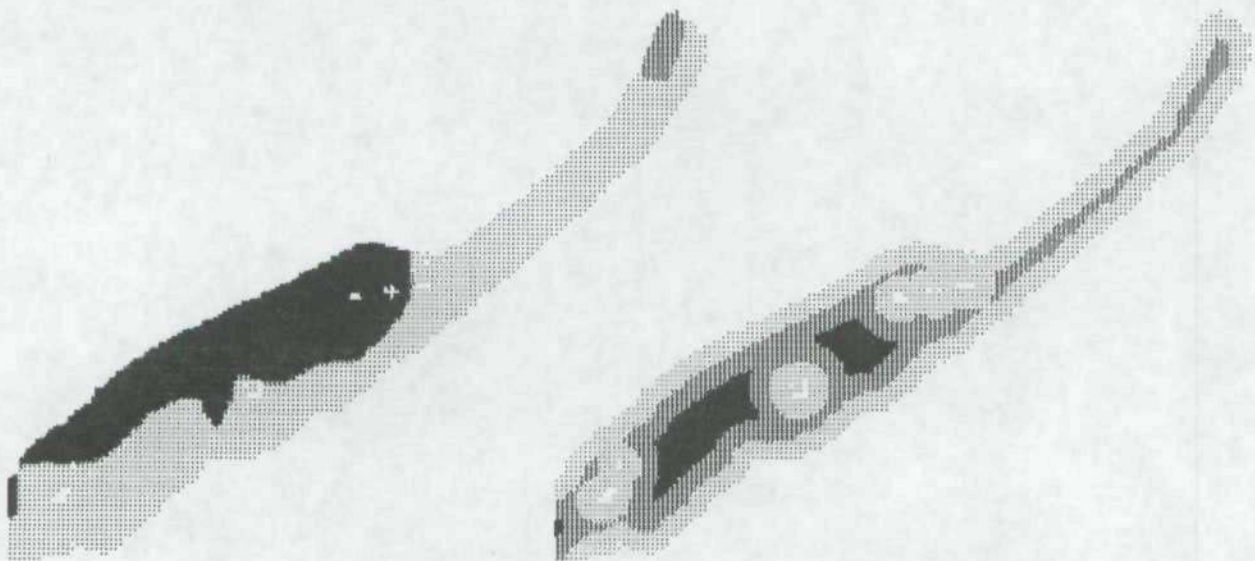
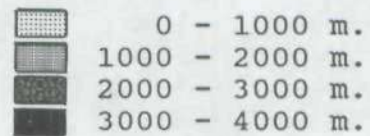
VELUWEMEER



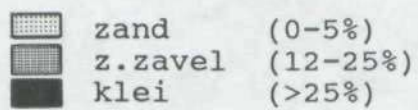
Diepte



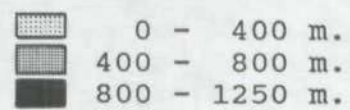
Strijk lengte

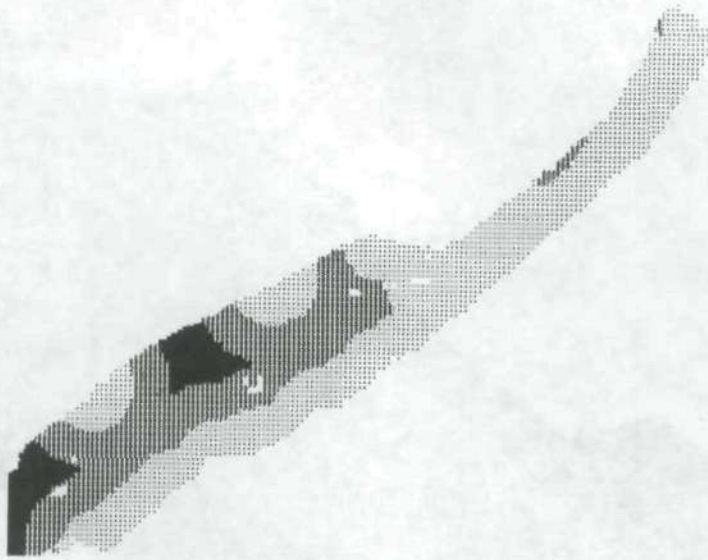


Lutumgehalte bodem

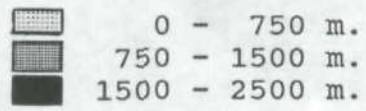


Afstand tot oever



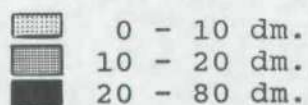


Afstand tot emerse vegetatie

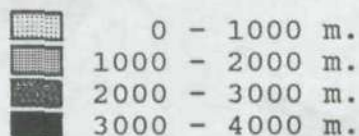




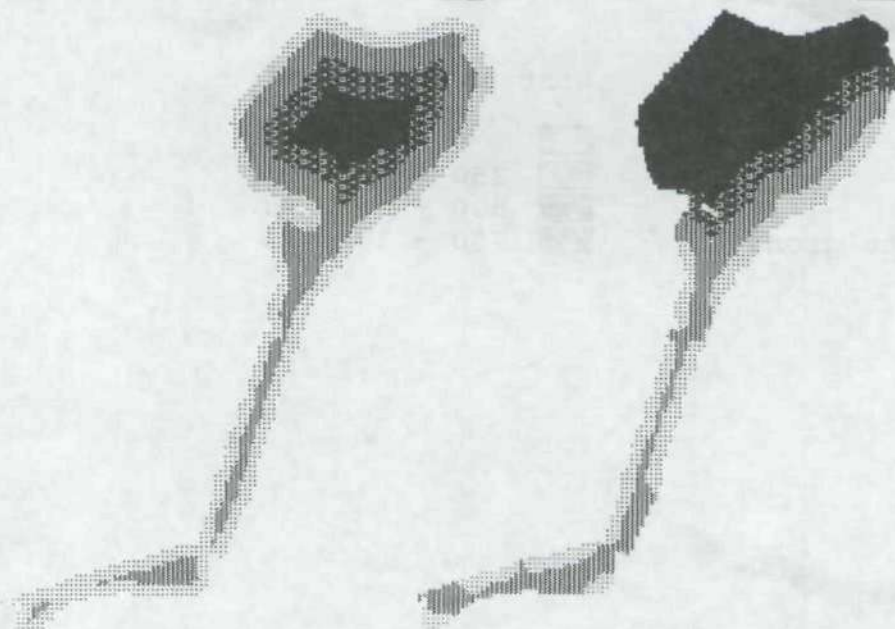
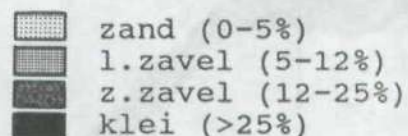
Diepte



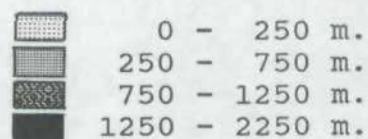
Strijk lengte



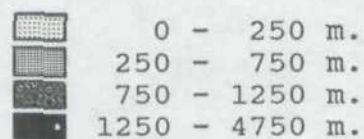
Lutumgehalte bodem



Afstand tot oever

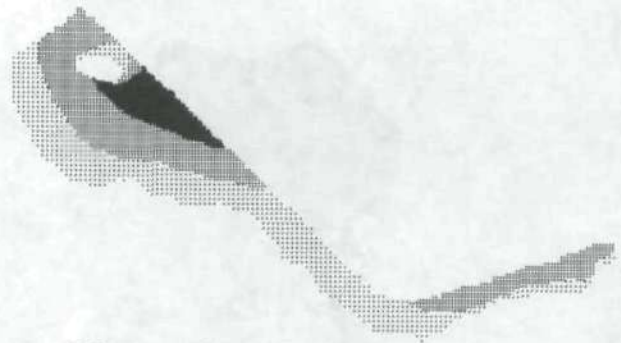
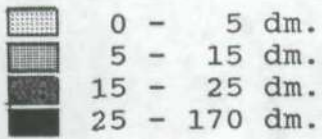


Afstand tot emerse vegetatie

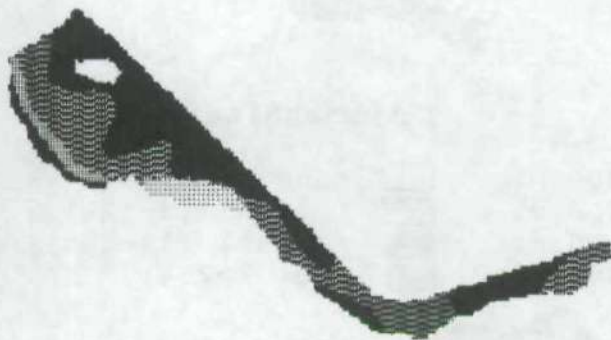
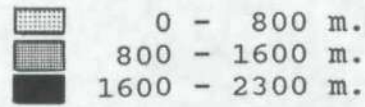




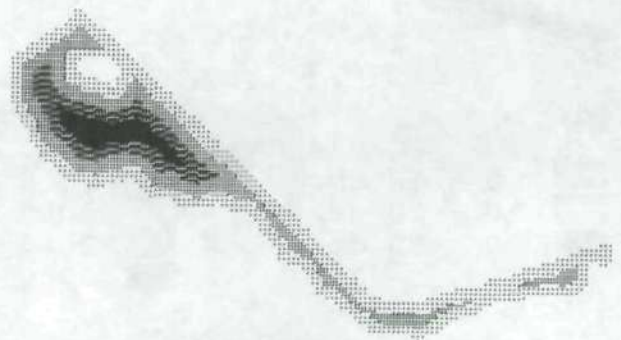
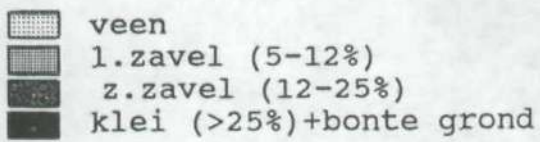
Diepte



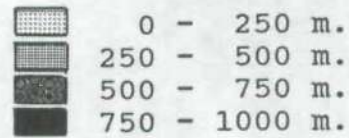
Strijklengte



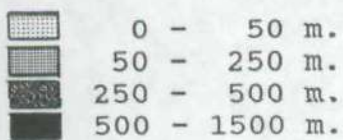
Lutumgehalte bodem



Afstand tot oever



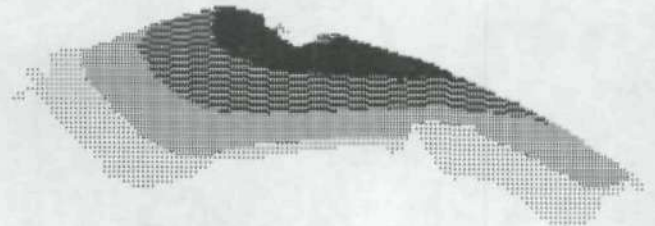
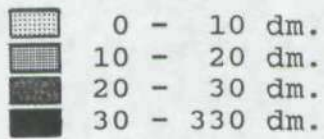
Afstand tot emerse vegetatie



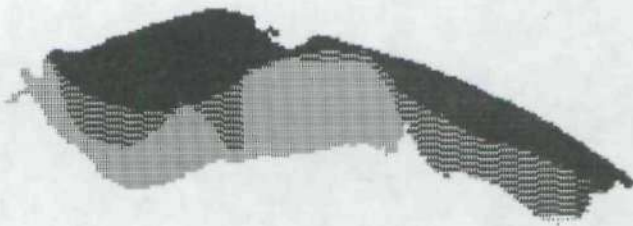
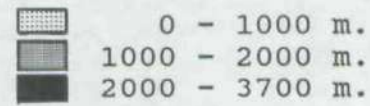
GOOIMEER



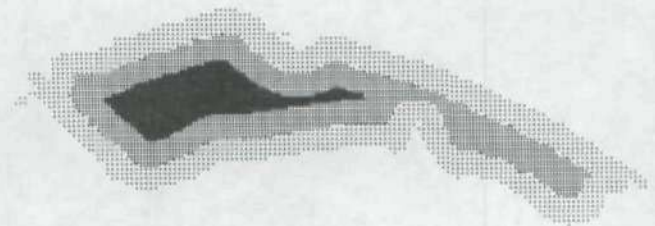
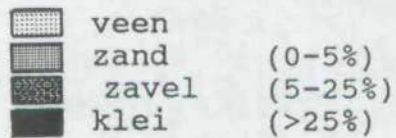
Diepte



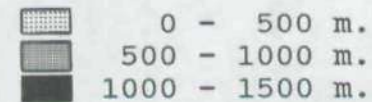
Strijk lengte



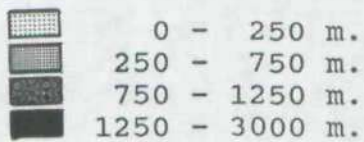
Lutumgehalte bodem



Afstand tot oever



Afstand tot emerse vegetatie

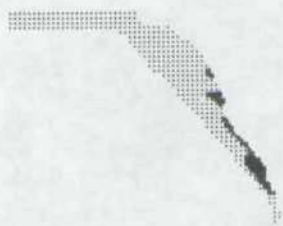


APPENDIX C

OVERZICHT VAN DE AAN/AFWEZIGHEID VAN WATERPLANTEN IN DE GEANALYSEERDE MEREN EN JAREN.

VOSSEMEER

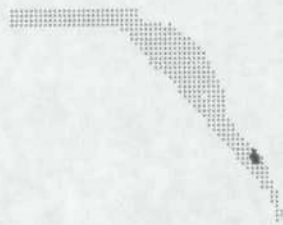
Potamogeton pectinatus



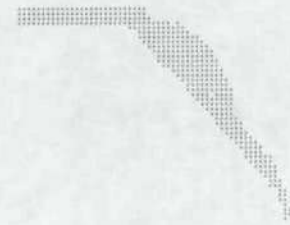
1969



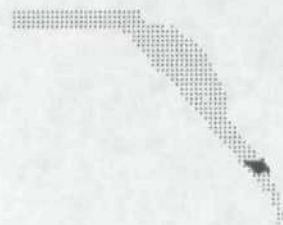
1978



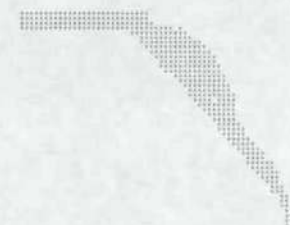
1970



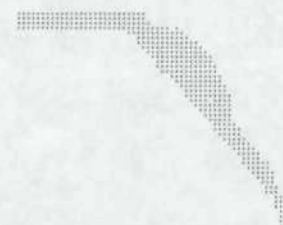
1987



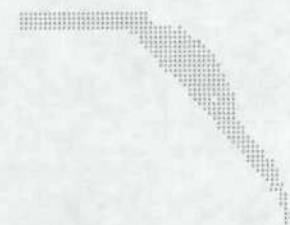
1971



1988



1972



1989

DRONTERMEER

Potamogeton pectinatus



1969 1970 1971 1972 1973 1974 1975 1977 1978 1979 1982 1987 1989

Potamogeton perfoliatus

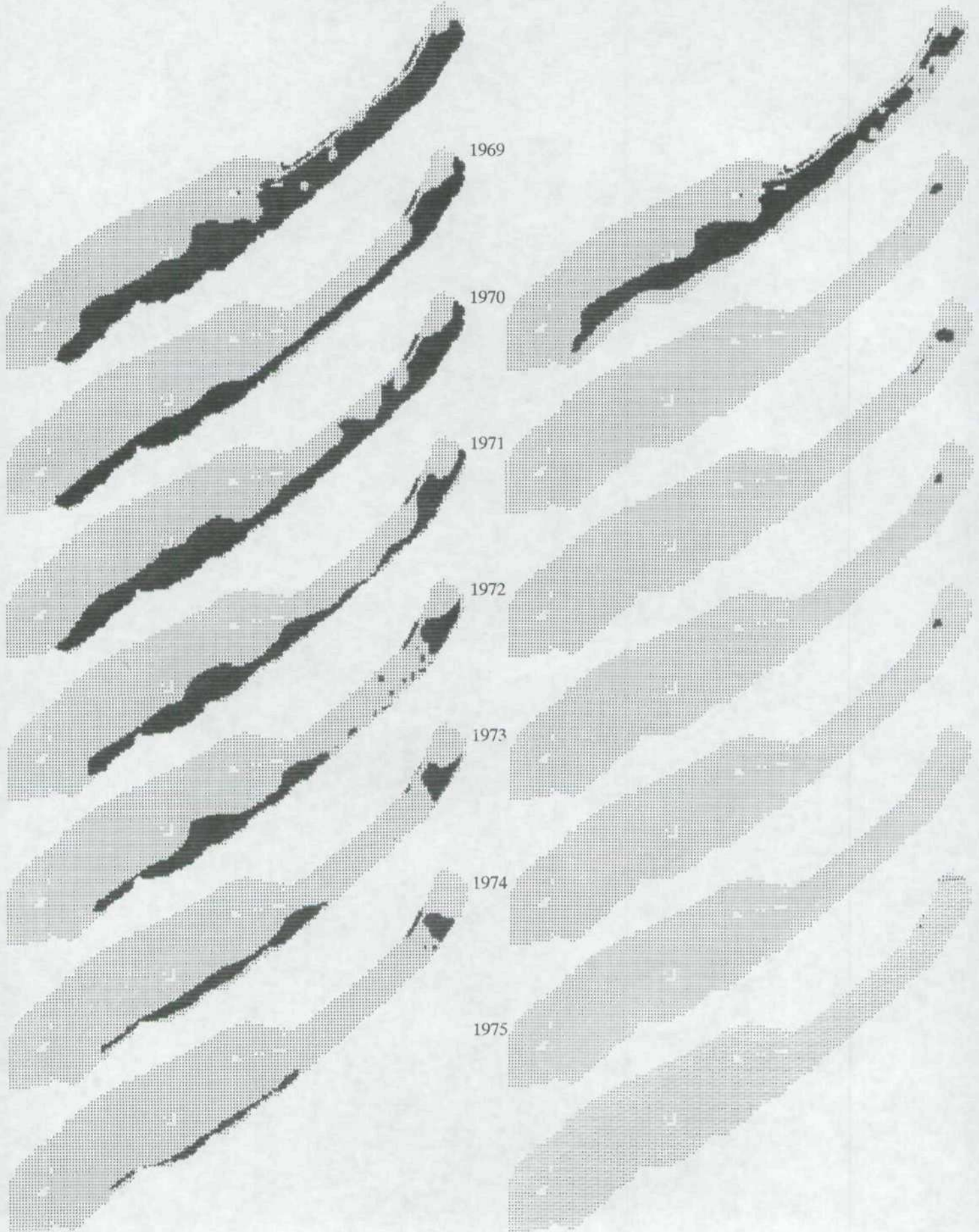


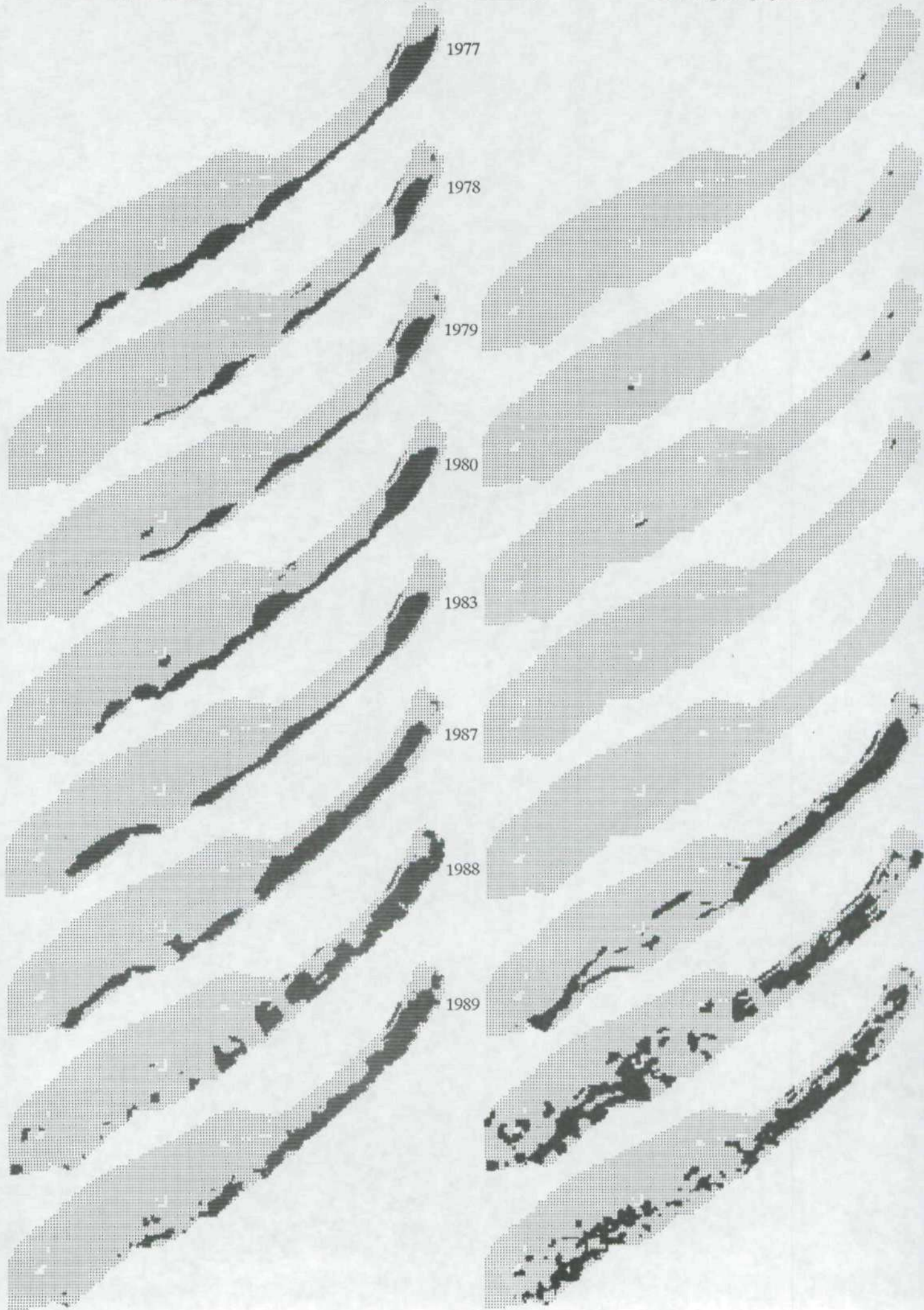
1969 1970 1971 1972 1973 1974 1975 1977 1978 1979 1982 1987 1989

Potamogeton pectinatus

VELUWEMEER

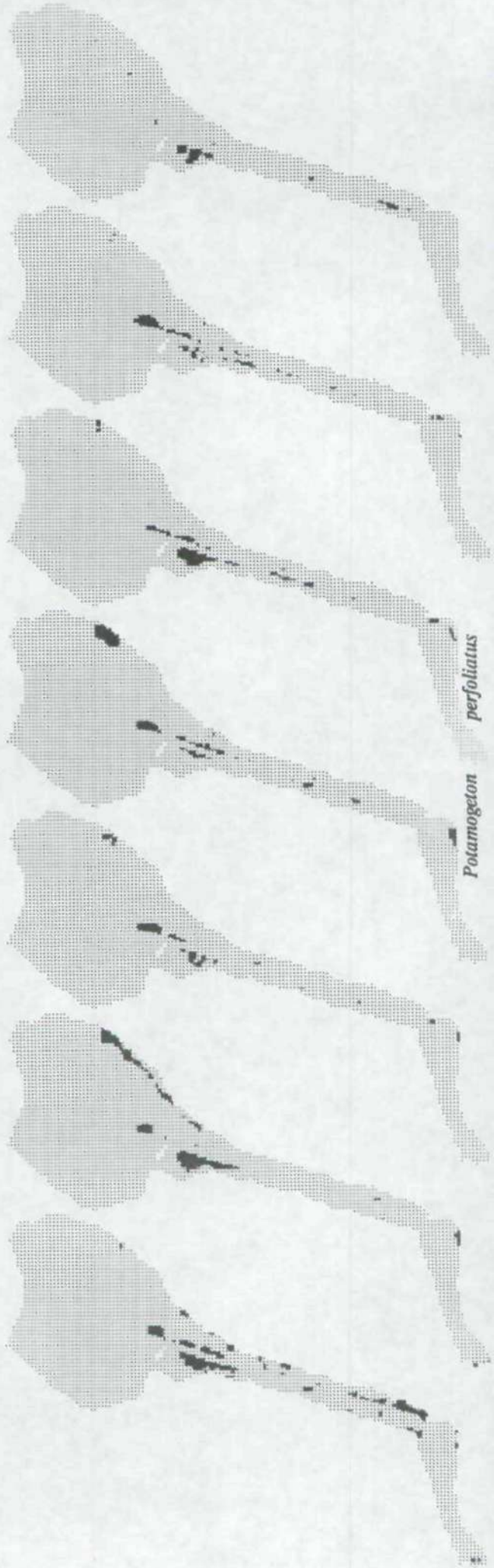
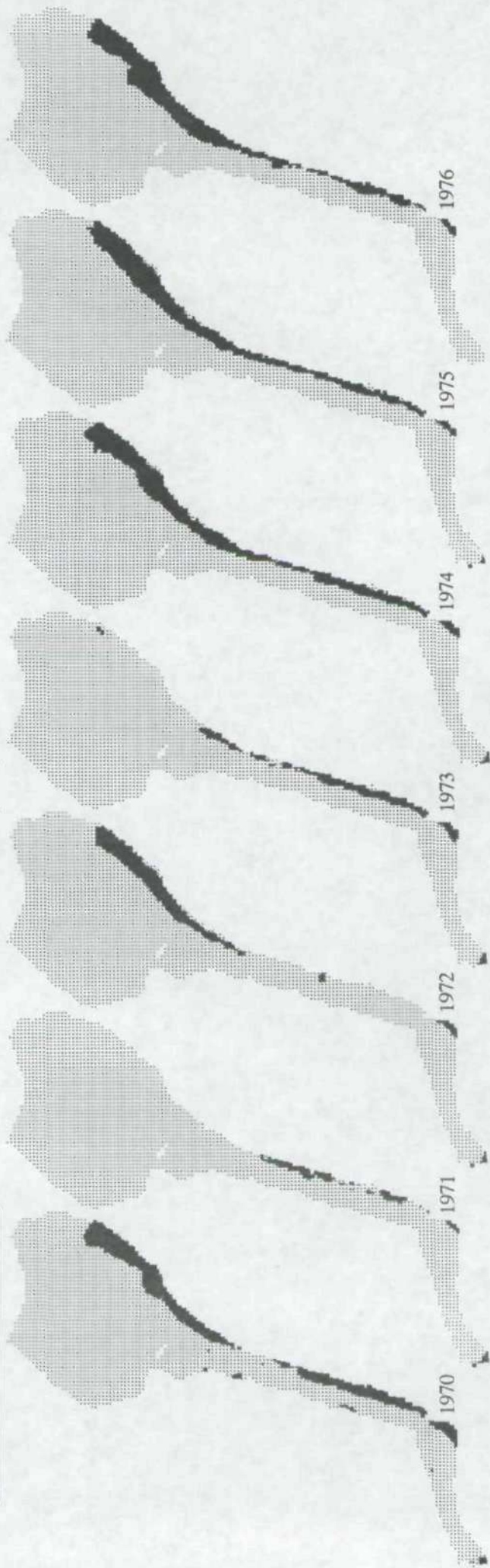
Potamogeton perfoliatus





WOLDERWIJD/NULDERNAUW

Potamogeton pectinatus

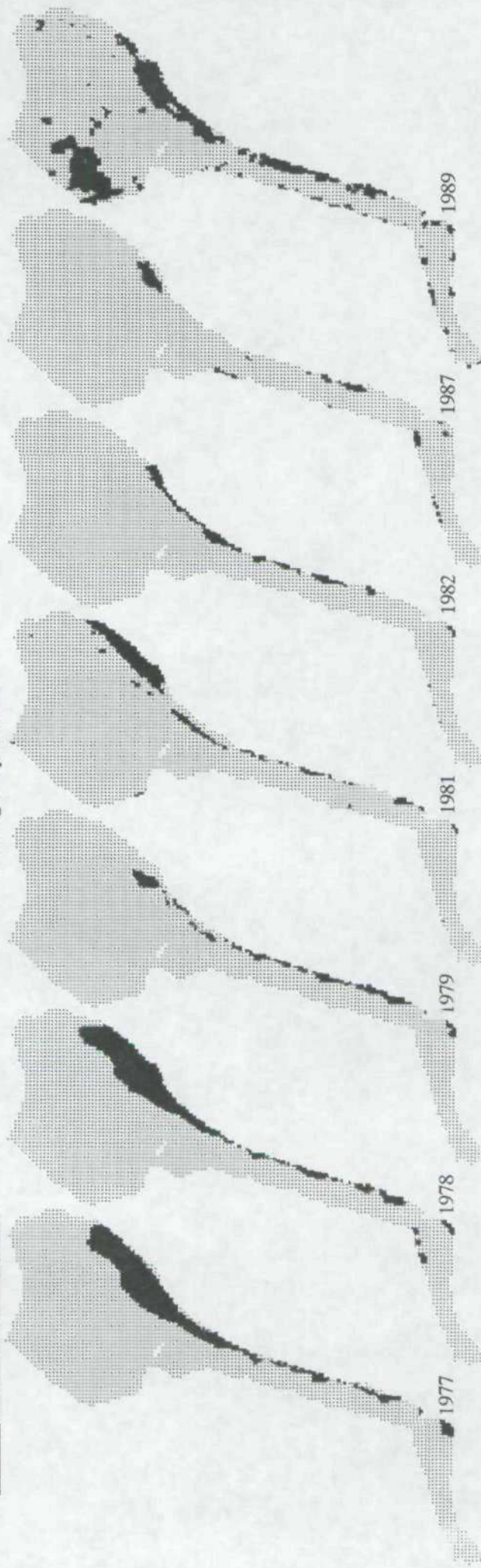


Potamogeton

perfoliatus

(vervolg Wolderwijd/Nuldernauw)

Potamogeton pectinatus



1989

1987

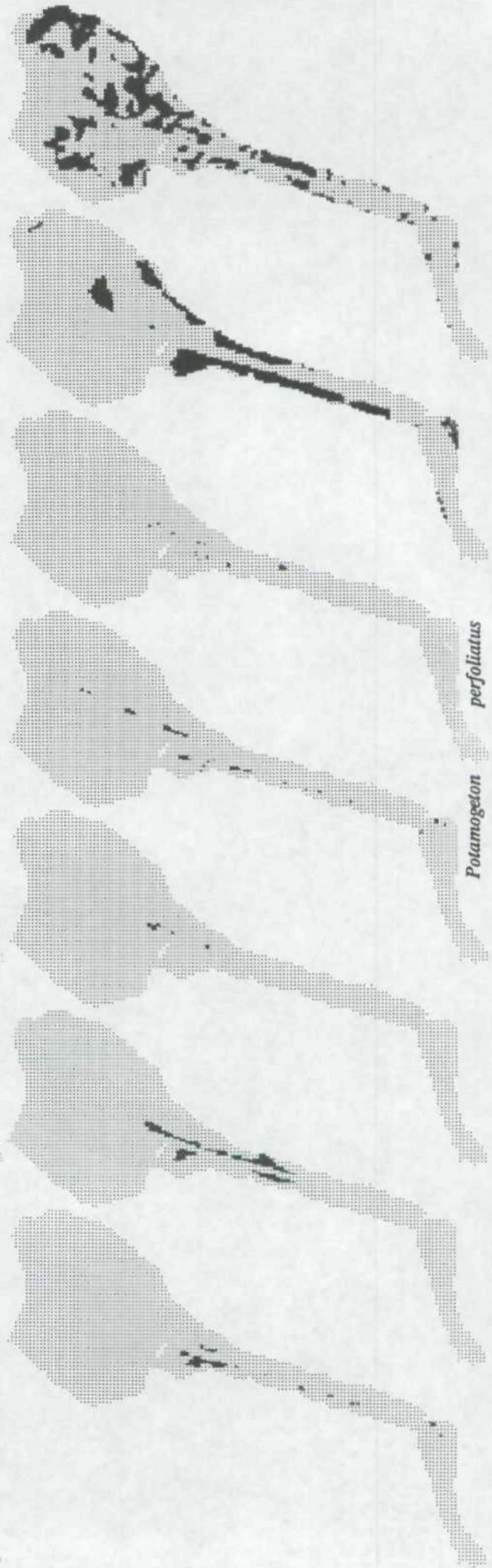
1982

1981

1979

1978

1977

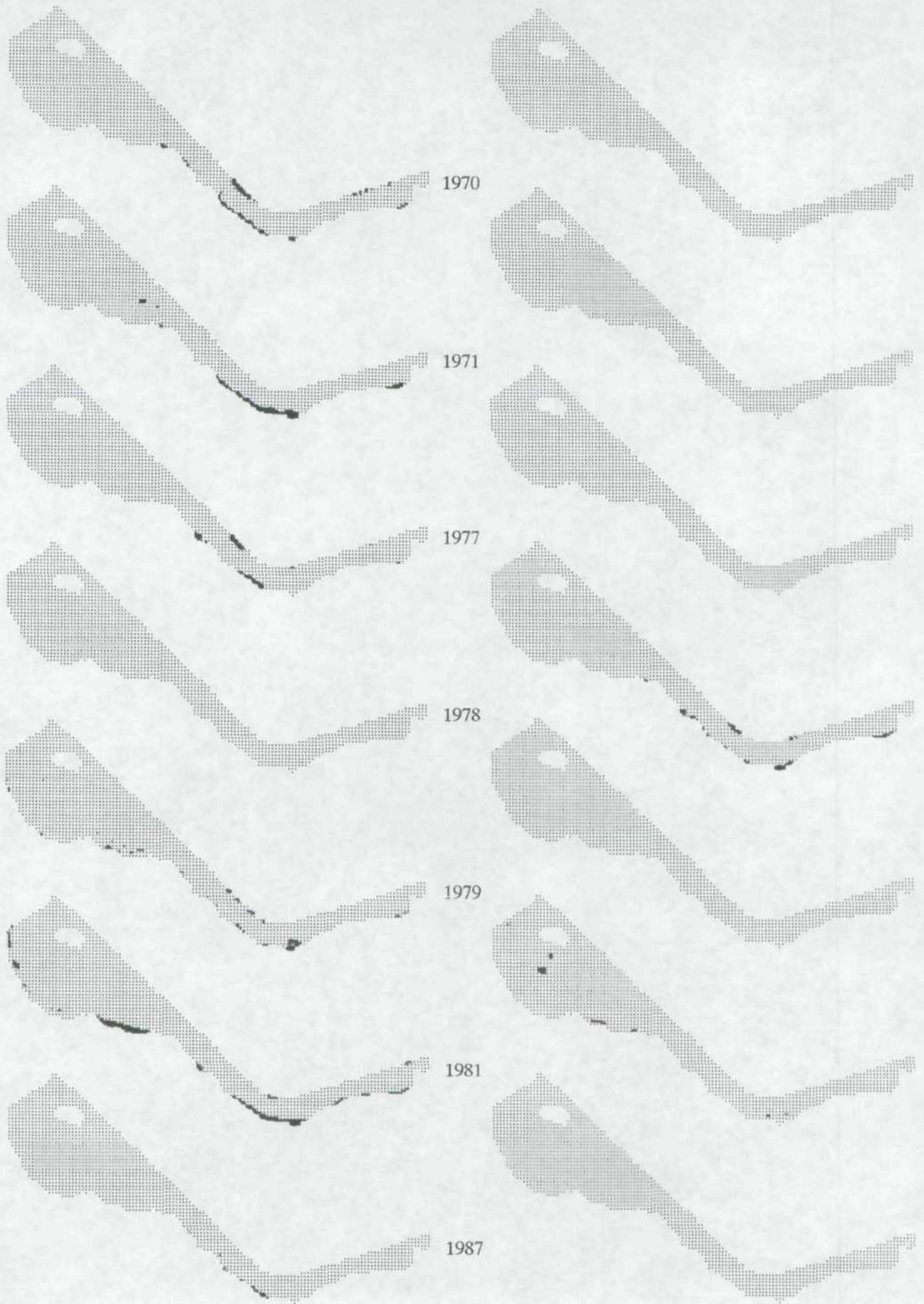


Potamogeton perfoliatus

Potamogeton pectinatus

EEMMEER/NIJKERKERNAUW

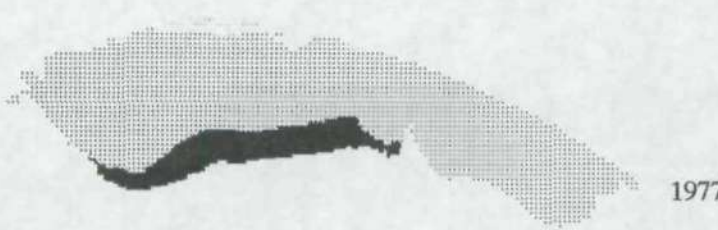
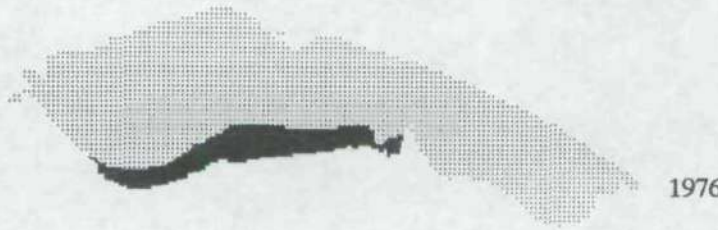
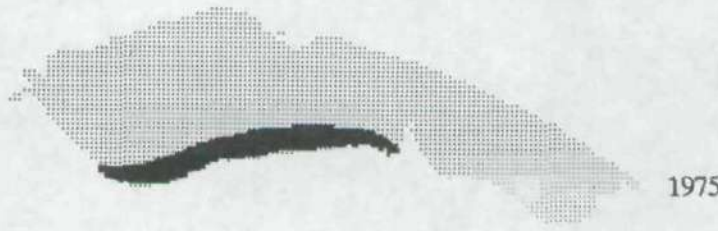
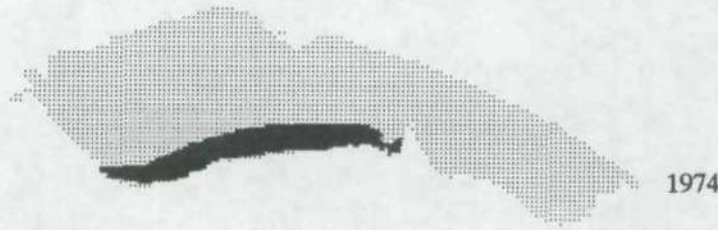
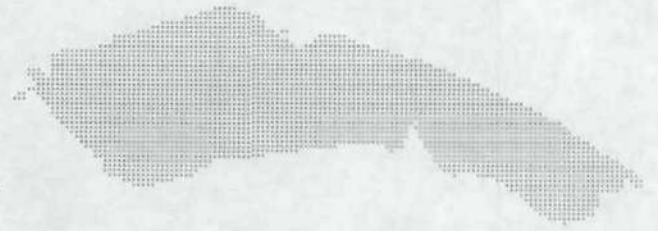
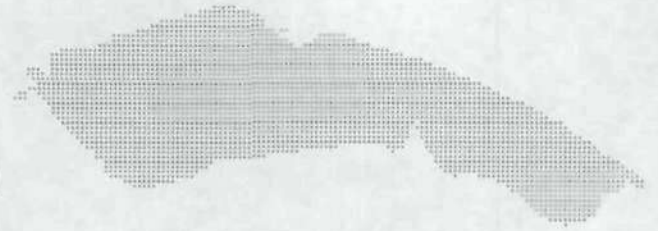
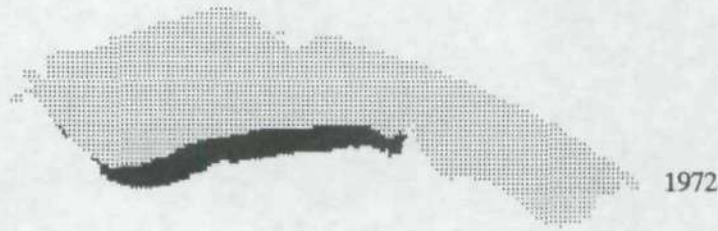
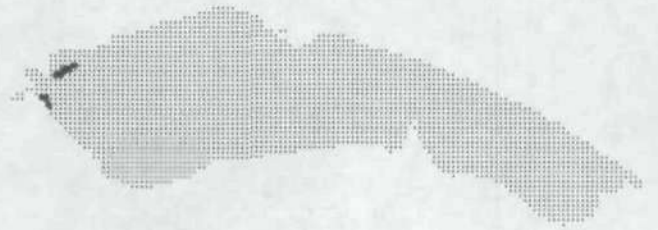
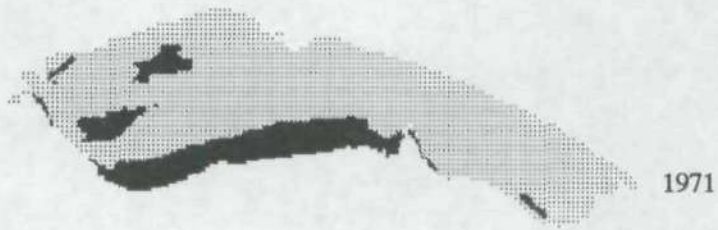
Potamogeton perfoliatus



Potamogeton pectinatus

GOOIMEER

Potamogeton perfoliatus



Potamogeton pectinatus

(vervolg Gooimeer)

Potamogeton perfoliatus

