



## Biologische monitoring zoete rijkswateren

# IJsselmeer en Markermeer

Rapport 2000.050





Ministerie van Verkeer en Waterstaat

Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

RIZA Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling

Biologische monitoring zoete rijkswateren  
**Watersysteemrapportage**  
**IJsselmeer en Markermeer**

RIZA rapport 2000.050  
ISBN 9036953499

Redactie:  
R. Noordhuis

bij citaten vermelden:

Noordhuis, R. (red.), 2000. Biologische monitoring zoete rijkswateren:

Watersysteemrapportage IJsselmeer en Markermeer. RIZA rapport 2000.050.

# Inhoud

**Samenvatting** 5

**Summary** 7

**1. Inleiding** Ruurd Noordhuis (RIZA) 9

**2. Watersysteembeschrijving** Ruurd Noordhuis (RIZA) 11

**3. Plankton** Bas Ibelings & Ruurd Noordhuis (RIZA) 23

**4. Waterplanten** Ruurd Noordhuis (RIZA) 39

**5. Oeverplanten** Baudewijn Odé & Ruud Beringen (FLORON) 49

**6. Macrofauna** Ruurd Noordhuis & Esti Reinhold-Dudok van Heel (RIZA) 55

**7. Vissen** Elizabeth M. Hartgers & Willem Dekker (RIVO-DLO) 71

**8. Amfiëen** Raymond Creemers (RAVON) & René Krekels (Natuurbalans/Limes divergens) 79

**9. Watervogels** Maarten Platteeuw, Mennobart van Eerden (RIZA),  
Stef van Rijn (Bureau Waardenburg bv) &  
Berend Voslamber (SOVON Vogelonderzoek Nederland) 85

**10. Broedvogels** Henk Sierdsema & Rob Vogel (SOVON Vogelonderzoek Nederland) 95

**11. Zoogdieren** Dennis Wansink (VZZ) & Floor van der Vliet (Stichting Vleermuisbureau) 103

**12. Ecotoxicologie** Ruurd Noordhuis (RIZA) 111

**13. Integratie** Ruurd Noordhuis (RIZA) 121

**Literatuur** 129

**Verantwoording** 139

**Colofon** 141



# Samenvatting

Sinds de eerste MWTL watersysteemrapportage, die kort na de start van het programma biologische monitoring werd uitgebracht, is een schat aan nieuwe gegevens verzameld. Daardoor kon in dit tweede rapport een aanzienlijk uitgebreidere beschrijving van toestand en trends worden gegeven. Daarnaast worden voor het eerst de oevergebonden parametergroepen oeverplanten, amfibieën en reptielen, broedvogels en zoogdieren gepresenteerd. Bij deze en enkele andere parametergroepen ligt het accent op het tweede peiljaar, 1996, maar in het algemeen werden gegevens tot en met 1999 gebruikt. Dit rapport biedt daarom een zeer breed overzicht van de ecologische toestand van het gebied. Het analyseert vele trends en probeert te achterhalen welke processen aan deze trends ten grondslag liggen. Het geeft daarom de beheerder de mogelijkheid effecten van beheer en beleid te evalueren en te begrijpen.

## Watersysteembeschrijving

Het IJsselmeer is een gedeeltelijk kunstmatig systeem dat in zijn huidige vorm begon te ontstaan in 1932, met het voltooiën van de Afsluitdijk. In 1976 werden IJsselmeer en Markermeer van elkaar gescheiden door de sluiting van de Houtribdijk, waarna de verschillen tussen beide meren in bijv. bodemsamenstelling en diepteverdeling beide deelsystemen een eigen karakter gaven. Het IJsselmeer heeft een zandige bodem en wat helderder water en is door de aanvoer van nutriënten uit de IJssel productiever. In het Markermeer heeft het water een aanzienlijk langere verblijftijd, maar de productiviteit is lager sinds de aanvoer van nutriënten door de aanleg van de Houtribdijk sterk is verminderd. Het water is echter troebel door opwerveling van het bodemslib onder invloed van wind. De laatste jaren zijn de chlorofylgehalten hier toegenomen, terwijl de aanvoer van nutriënten in het IJsselmeer aanzienlijk is gedaald. De verschillen in waterkwaliteit tussen de beide meren zijn daarom tegenwoordig minder groot.

Vooraf door hun grootte hebben beide meren grote ecologische waarde, met name voor watervogels. De uitwisseling tussen het water en het

omliggende land is echter beperkt door de harde oevers en het beperkte areaal aan buitdijks land. Diverse natuurontwikkelingsprojecten proberen hierin enige verbetering aan te brengen.

## Plankton

De nutriënt- en chlorofylgehalten in het IJsselmeer vertoonden in de jaren tachtig en begin jaren negentig een dalende trend, maar de laatste jaren is deze trend gestagneerd. Het fytoplankton in het IJsselmeer wordt nog steeds gedomineerd door blauwalgen en de problemen met bloei van (toxische) blauwalgen behoren nog niet tot het verleden. Het zoöplankton werd gedomineerd door raderdiertjes, de dichtheden van cladoceren waren relatief laag.

In het Markermeer is het chlorofylhalte sinds het begin van de jaren negentig toegenomen, in combinatie met een dalend doorzicht, mogelijk in relatie met een afname van Driehoeksmosselen. De biomassa van het fytoplankton wordt hier gedomineerd door groenalgen, maar ook hier overschrijden de blauwalgen *Microcystis* en *Aphanizomenon* de ecologisch gewenste grenswaarde. Onder het zoöplankton waren cladoceren nog schaarser dan in het IJsselmeer.

## Waterplanten

Zowel in het IJsselmeer als in het Markermeer zijn areaal en dichtheid van waterplanten in de periode 1990-1997 belangrijk toegenomen. In het IJsselmeer hangt dat waarschijnlijk samen met een vergroot doorzicht in het voorjaar, in het Markermeer is de vegetatie waarschijnlijk gestimuleerd door een periode met extreem goed doorzicht in 1989 en 1990. Aanvankelijk betrof de toename vooral fonteinkruiden en andere hogere waterplanten, maar vanaf 1995 namen ook de kranswieren toe, met name bij Makkum, in de Gouwee en in het IJmeer. In 1998 en 1999 vond in combinatie met verslechterd doorzicht een sterke terugval plaats.

## Oeverplanten

Goed ontwikkelde oever- en moerasvegetaties zijn langs het IJsselmeer en Markermeer eigenlijk alleen aan te treffen in buitendijkse gebieden die als natuurreservaat worden beheerd, zoals die langs de Friese kust. In het algemeen is de oevervegetatie, door het grote aandeel harde oevers, slecht ontwikkeld en soortenarm. Natuurontwikkeling (vooroevers), vooral in combinatie met een natuurlijker peilverloop en gevarieerd beheer, kan verbetering brengen in deze situatie.

## Macrofauna

De samenstelling van de bodemfauna wordt sterk beïnvloed door de aan- of afwezigheid van Driehoeksmosselen; in mosselbanken bevindt zich een andere levensgemeenschap dan daarbuiten. Met name in het Markermeer lijken de Driehoeksmosselen te zijn afgenomen. Enkele "exoten", zoals de Tijgervlokreeft en meer recent de Kaspische Slijkgarnaal, zijn een belangrijke rol gaan spelen en hebben bepaalde inheemse soorten grotendeels verdrongen. Enkele van deze inheemse soorten zijn relictten uit de Zuiderzeetijd, die nu nog te vinden zijn op sommige plaatsen langs de Hollandse kust (Gouwee) en rond het Noordzeekanaal. Hun huidige verspreiding geeft nog weinig aansluiting op eventueel aan te leggen brakke overgangszones rond de afsluitdijk.

## Vissen

De visfauna in het IJsselmeergebied wordt bepaald door acht soorten; Baars, Snoekbaars, Pos, Spiering, Brasem, Blankvoorn, Aal en Bot. In het Markermeer ontbreekt Bot, en bereikt alleen de Pos vergelijkbare biomassa's als in het IJsselmeer. De totale biomassa in het Markermeer bedroeg in de jaren negentig gemiddeld weinig meer dan een derde van die in het IJsselmeer. Ook de biomassa van Brasem was in het Markermeer laag, in het IJsselmeer nam deze soort door sterke recruitering weer wat toe. Ook de intrek van

glasaal leek in de jaren negentig enig herstel te vertonen, maar in 1998 waren de aantallen weer teleurstellend.

## Amfibieën en reptielen

Geschikt biotoop voor amfibieën en reptielen komt slechts in beperkte mate voor langs de oevers van het IJsselmeer en Markermeer. Een aantal soorten komt achter de dijken algemeen voor en kan dus ook worden verwacht waar zich buitendijks gunstige omstandigheden voordoen of ontwikkelen. Bij Heikikker en Ringslang gaat het om meer geïsoleerde populaties. Vooral de Ringslang zou kunnen profiteren van inrichtingsmaatregelen die de kolonisatie van nieuwe gebieden vergemakkelijken.

## Watervogels

Enkele honderdduizenden watervogels maken, vooral in het winterhalfjaar, van het IJsselmeer en Markermeer gebruik. De drie belangrijkste voedselbronnen zijn vis, Driehoeksmosselen en waterplanten. Bij de mosseleeters en de planteneeters hebben zich in de jaren negentig veranderingen voorgedaan. Afname van de Driehoeksmossel in het Markermeer en toename van mosselen en waterplanten in de Veluwerandmeren hebben waarschijnlijk te maken met de afname van Kuif- en Tafeleenden in het IJsselmeer en vooral het Markermeer. Ruiconcentraties van de Knobbelzwaan hebben zich verplaatst van de Houtribdijk naar de Friese kust, onder invloed van de toename van waterplanten die daar heeft plaatsgevonden. De internationale betekenis van het gebied voor watervogels is echter nog altijd gestoeld op de grote aantallen vis- en bodemfauna-eters.

## Broedvogels

Het IJsselmeergebied is in landelijk opzicht vooral van belang voor broedvogels van moerasvegetaties (Bruine Kiekendief, Rietzanger, Baardmannetje) en voor viseters (Aalscholver, Fuut en Visdief). Voor beide categorieën blijkt vooral het noordelijke deel van het IJsselmeergebied van grote betekenis te zijn, met name de buitendijkse gronden voor de Friese kust. De aanleg van vooroevers en andere natuurontwikkelingsprojecten kunnen de broedvogelbevolking versterken. De eerste jaren doen zich daarbij grote verschuivingen in soortensamenstelling voor, omdat het aantalsverloop per soort sterk afhangt van de ontwikkeling en successie van de vegetatie.

## Zoogdieren

Tien oevergebonden soorten zoogdieren komen in het IJsselmeergebied voor. Een aantal, zoals de Waterspitsmuis en de Noordse Woelmuis, komen slechts lokaal voor. Rijkere gebieden zijn de Hollandse Markermeerkust en de Friese kust, maar de Noordse Woelmuis is ook in het laatstgenoemde gebied sterk afgenomen. Het vergroten van het areaal buitendijkse gebieden met vooral ruigte en rietland met dynamisch beheer, kan het voorkomen van zeldzamere soorten stimuleren.

## Ecotoxicologie

Het IJsselmeer en Markermeer behoren tot de schonere van de zoete rijkswateren. Toxicanten die in de loop der jaren met het IJsselwater werden aangevoerd bezonken grotendeels in het Ketelmeer. Concentraties van zware metalen in de bodem van het IJsselmeer zijn bovendien sinds de jaren zeventig sterk gedaald. Deze afname was in de weefsels van Aal echter minder sterk, en kwik in Aal overschrijdt nog steeds de MTR.

Ander toxicanten ( $\gamma$ -HCH, fluoranteen, PCB's) accumuleerden in de weefsels van uitgehangen mosselen maar bereikten niet de MTR. In bioassays met sediment en poriewater konden geen effecten op biota worden geconstateerd, in bioassays met oppervlaktewater waren er beperkte overschrijdingen van het aanvaardbaar risico.

## Integratie

Na een periode waarin dalende nutriëntgehalten sturend waren voor trends, is een periode aanbroken waarin deze afnames min of meer zijn gestagneerd. Andere factoren lijken nu belangrijk te zijn voor de ontwikkelingen in het IJsselmeer en Markermeer. Afname van de Driehoeksmossel in verband met verslibbing van de bodem lijkt grote effecten te hebben gehad op het ecosysteem van het Markermeer (toename algen, afname benthivore watervogels). Tijdelijke omstandigheden kunnen een grote rol spelen. Helder water in 1989 en 1990 in het westelijk Markermeer heeft mogelijk de toename van de waterplanten in gang gezet; een slechte spieringstand in combinatie met slechte vangbaarheid door helder water in 1994 heeft langdurig effect gehad op de aalscholverpopulatie. De complexiteit van de processen die zich afspeelen neemt toe en het begrip daarvan vraagt om meer gedetailleerde informatie.

Oevergebonden natuur komt op enige schaal hoofdzakelijk voor langs de Friese kust. Natuurontwikkeling kan deze aspecten enigszins versterken als projecten in onderlinge samenhang worden uitgevoerd, bij voorkeur in combinatie met een natuurlijker peilbeheer. Bij een verandering van het spuibeheer kan een verbetering van de trekmogelijkheden voor vis en crustaceeën iets van de voormalige dynamiek van het systeem terug doen keren. De kansen voor een permanent brakke gemeenschap zijn wat minder duidelijk.

# Summary

Since the first MWTL report on Lake IJsselmeer and Lake Markermeer, which was made shortly after the biological monitoring programme had started in 1992, a wealth of new data has been collected. Consequently, this second report presents a much broader and more detailed view of the ecological status quo and of developing trends. It also includes a first description of shore-based parameter groups, such as emergent plants, amphibians and reptiles, breeding birds and mammals. In these and a few other chapters the information focusses on 1996; the second year in the four-year cycle in which an extra detailed monitoring programme is carried out. Elsewhere in the report, information from up to and including 1999 has been used. Therefore, the report offers a wide view of the ecology of the area. It analyses trends and tries to explain them and helps in evaluating and understanding effects of policy and management actions.

## Description of the system

Lake IJsselmeer is a partly artificial system that in its present form started to emerge after closure of a brackish inland bay ("Zuiderzee") by the "Afsluitdijk" in 1932. Parts of the new freshwaterlake were reclaimed and in 1976 the remaining body of water was split into Lake IJsselmeer and Lake Markermeer by another dike; the Houtribdijk that runs from the city of Lelystad to Enkhuizen. After that, differences in sediment composition and depth distribution, among other things, started to shape into a distinguished character for each lake. Lake IJsselmeer has mostly sandy sediments and higher transparency and it is more productive as a result of nutrients brought into the lake by the River IJssel. In Lake Markermeer the water has a considerably longer retention time, but productivity is lower since the supply of nutrients dropped after closure of the Houtribdijk. The water is generally highly turbid as a result of resuspension of the silty sediment, influenced by wind. Recently chlorophyll concentration has increased however, while in Lake IJsselmeer nutrient levels have dropped. Differences in water quality between the lakes are getting smaller.

Especially as a result of their size, both lakes have great ecological value, in particular for waterbirds. On the other hand, there is little interaction between aquatic habitats and the ecosystems on the shores, because the latter largely consist of steep artificial dikes. Through several nature development projects the manager is trying to improve on this situation.

## Plankton

In Lake IJsselmeer, nutrient and chlorophyll concentrations decreased during the 1980s, but recently these trends have levelled off. Phytoplankton in Lake IJsselmeer is still dominated by bluegreen algae, and problems with potentially toxic scums of bluegreen algae still occur. Zooplankton is dominated by rotifers, while densities of cladocerans were low.

In Lake Markermeer chlorophyll levels have increased since the early 1990s and transparency has decreased somewhat, possibly linked to a decrease in Zebra Mussel density. Biomass of phytoplankton is dominated by green algae, but like in Lake IJsselmeer, densities of the bluegreens *Microcystis* en *Aphanizomenon* reach values beyond the ecologically desired maximum.

## Aquatic macrophytes

Both in Lake IJsselmeer and in Lake Markermeer the area covered in macrophytes and the densities have increased during the period 1990-1997. In Lake IJsselmeer this is probably linked to high transparency in spring during those years, while in Lake Markermeer a period with exceptionally high transparency in 1989 and 1990 probably had some impact. At first especially pondweeds and other vascular plants increased, but since 1995, so did stoneworts. In 1998 and 1999 transparency was poor and the vegetations strongly decreased again.

## Emergent plants

Outside the dikes, well developed bank vegeta-

tions and swamps of any size are only present in areas that are managed as nature reserves, like those along the Frisian coast. In general, as a result of the large proportion of steep, artificial banks, such vegetations are poorly developed and poor in species. Nature development, especially in combination with a more natural management of waterlevels, may result in improvements on this situation.

## Macroinvertebrates

The composition of benthic invertebrate fauna is strongly influenced by the presence of Zebra Mussels; musselbanks support a different community than bare sediments. Especially in Lake Markermeer, Zebra Mussels appear to have decreased. A few non-indigenous species, like *Gammarus tigrinus* and, more recently, *Corophium curvispinum*, colonized the lakes and gained an important role in the ecosystem, suppressing certain indigenous species. Several of these indigenous species are relics of the times when the water was brackish. They still occur in a few places along the southwest coast, at quite a distance from the northern area where plans for the return of a brackish transition zone are being made.

## Fish

The fish stock in the Lake IJsselmeer area is dominated by eight species; Perch, Pikeperch, Ruffe, Smelt, Bream, Roach, Eel and Flounder. Lake Markermeer lacks Flounder, and only Ruffe reaches the same biomass as in Lake IJsselmeer. During the 1990s, average total fish biomass in Lake Markermeer was only little more than a third of biomass in Lake IJsselmeer. Biomass of Bream was low as well, while in Lake IJsselmeer this species increased a bit due to strong recruitment. The influx of Eel larvae in Lake IJsselmeer showed promising signs of recovery as well, but in 1998 the numbers were disappointingly low.



## Amphibians and reptiles

Suitable habitats for amphibians and reptiles is present only in small amounts outside the dikes. Inside the dikes a few species are common and where the right circumstances arise, they are likely to appear. Other species like Moor Frog and Grass Snake have more isolated populations. Grass Snakes in particular may benefit from the construction of facilities that increase possibilities of colonization of new areas.

## Waterbirds

Several hundreds of thousands of waterbirds are usually present on the lakes during the winter season. The three main food sources are fish, Zebra Mussels and aquatic macrophytes. Numbers and distribution of especially benthivores and herbivores have changed during the last ten years. Decrease of Zebra Mussels in Lake Markermeer and increase of mussels as well as macrophytes in the nearby Borderlakes has probably resulted in decreasing numbers of Tufted Ducks and Pochards in Lake Markermeer. Moulting concentrations of Mute Swans have moved from the Houtribdijk to the Frisian coast after macrophytes had increased there. The great international value of the area however, is still due to the large numbers of piscivores and benthivores.

## Breeding birds

In national perspective, the Lake IJsselmeer area is especially valuable to breeding birds of swamps (Marsh Harrier, Sedge Warbler, Bearded Tit) and to piscivores (Cormorant, Great-crested Grebe, Common Tern). For both categories, the northern part of the area appears to be most

valuable, in particular the areas outside the dikes of the Frisian coast. The construction of islands and other structures outside the dikes may enhance the community of breeding birds. During the first few years after construction the composition of the community changes as a result of development and succession of vegetation.

## Mammals

Ten species of mammals with some connection to wet habitats occur in the area. A few, like Water Shrew and Root Vole, are found only locally. Richer areas are found in the southwest and along the Frisian coast, but in the latter area the Root Vole has strongly decreased as well. An increase of dry land outside the dikes with ruderal vegetations and reedbeds, dynamically managed, may stimulate the occurrence of less common species.

## Ecotoxicology

Lake IJsselmeer and Lake Markermeer are among the "cleaner" of the large freshwater bodies in The Netherlands. Toxins that have been carried down by the River IJssel over the years, largely accumulated in the sediments of Lake Ketelmeer, before the water entered Lake IJsselmeer. Concentrations of heavy metals that did accumulate in the sediments of Lake IJsselmeer itself have decreased a lot since the 1970s. However, this decrease was not as strong in the tissues of Eel, in which mercury still reaches unacceptable levels. Other substances ( $\gamma$ -HCH, fluorantene, PCB's) accumulated in the tissues of Zebra Mussels, but levels remained relatively low. In bioassays with sediment there were no effects on biota, and in bioassays with

surface water only mild violations of the acceptable risk level were found.

## Synthesis

After a period in which decreasing nutrient levels triggered certain changes in other water quality parameters, a time has arrived in which these decreases have levelled off. Other factors appear to be important now for the developments that take place in Lake IJsselmeer and Lake Markermeer. The decrease of Zebra Mussels in Lake Markermeer seems to have had large effects on the ecosystem (increase of algae, decrease of benthivorous waterbirds). Temporal or local circumstances may play a bigger role these days. Clear water in 1989 and 1990 in the western parts of Lake Markermeer probably stimulated the increase of submerged vegetation, while a poor stock of Smelt in combination with high transparency in 1994 had a long-term effect on the Cormorant population. The complexity of the processes taking place has increased and in order to understand these, more detailed information is needed.

Ecological values of dry land and swamps outside the dikes are largely concentrated along the Frisian coast. Nature development may enhance this situation, as long as projects are carried out as part of a larger scheme, preferably in combination with a more natural management of water-levels. Changes in the use of the sluices of the Afsluitdijk in the north may bring back some of the original dynamics of the system and result in better possibilities for migration of fish and crustaceans. Chances of the return of a permanent, more typical brackwater fauna are less clear.

# 1. Inleiding

## Ruurd Noordhuis (RIZA)

In dit rapport wordt een beschrijving gegeven van de ecologie van Het IJsselmeer en het Markermeer en van de ontwikkelingen die zich daarin recent hebben voorgedaan. Het is het tweede rapport uit de reeks watersysteemrapportages dat dit watersysteem beschrijft. Toch is het onderhavige rapport meer dan een update van het vorige (Prins *et al.* 1994). Bij de aquatische "parametergroepen" zijn niet alleen nieuwe gegevens toegevoegd, maar worden ook niet eerder gebruikte historische gegevens gepresenteerd. Daarnaast worden vier oevergebonden parametergroepen voor het eerst gepresenteerd: waterplanten, amfibieën en reptielen, broedvogels en zoogdieren vormen nieuwe, afzonderlijke hoofdstukken.

## MWTL

De ecologische gegevens die hier worden gepresenteerd zijn door het RIZA in samenwerking met diverse andere instantie binnen en buiten RWS verzameld in het kader van het programma biologische monitoring, een onderdeel van de zogenaamde Monitoring van de Waterstaatkundige Toestand des Lands (MWTL), dat ook fysische en chemische monitoringsprogramma's

omvat (van der Weijden *et al.* 1995). De programma's zijn gericht op het vastleggen van de actuele situatie en het signaleren van trends en ontwikkelingen. Ze dienen tevens als informatiebron voor formulering en evaluatie van het integraal waterbeleid (Vierde Nota Waterhouding, Watersysteemverkenningen). In het hoofdstuk Verantwoording vindt u meer over de wijze van gegevensinzameling.

De biologische monitoring wordt gerapporteerd in een serie publicaties die zowel beknopte, landelijke overzichten als meer diepgravende watersysteemrapportages omvat. Sinds het begin van het programma in 1992 is een vijftal jaarlijkse overzichten verschenen alsmede een volledige cyclus van alle grote watersystemen; IJsselmeer/Markermeer, Maas, Rijn, Randmeren, Volkerak-Zoommeer, Zoete Delta en Kanalen. Samen met een nieuw watersysteemrapport over de Maas, dat eveneens dit jaar verschijnt (Liefveld 2000) vormt dit rapport het begin van de tweede cyclus.

## Opbouw van dit rapport

Dit rapport is gericht op waterbeheerders en beleidsmedewerkers van diverse ministeries,

provincies en lagere overheden, maar ook op medewerkers van onderzoeksinstituten, die dit rapport kunnen gebruiken als een actueel ecologisch naslagwerk.

Het rapport begint met een hoofdstuk waarin vanuit een historisch perspectief wordt toegewerkt naar een globale fysisch-chemische beschrijving van het watersysteem en een eerste indruk van het ecosysteem. Daarna volgen negen hoofdstukken waarin telkens een plant- of diergroep aan bod komt. In hoofdstuk 12 wordt aandacht besteed aan de aanwezigheid van toxische stoffen en de beschikbaarheid daarvan voor de biota. In het afsluitende hoofdstuk wordt getracht ontwikkelingen die in de afzonderlijke, voorgaande hoofdstukken zijn gesignaleerd, aan elkaar te verbinden. Op deze manier wordt geprobeerd meer grip te krijgen op de processen die zich in dit gebied afspelen, zodat beter gefundeerde aanbevelingen kunnen worden gedaan voor het toekomstige beheer van het IJsselmeer en Markermeer.



Foto 1.1  
Uitzicht over het Markermeer vanaf het eiland Marken.  
View over Lake Markermeer from the island of Marken.



Foto 1.2  
Strakke lijnen zijn bepalend in het landschap van grote delen van het IJsselmeergebied.  
*Straight lines dominate the landscape in much of the Lake IJsselmeer area.*

## 2. Watersysteembeschrijving

### Ruurd Noordhuis (RIZA)

Het IJsselmeer heeft, alleen al vanwege de omvang, een karakter dat afwijkt van dat van de andere ondiepe meren in Nederland. De geschiedenis van het meer is sterk beïnvloed door natuurrampen, waarvan de laatste nog in 1916 plaatsvond. Zelfs nu het meer door dijken is beteugeld, eist het in zwaar weer nog bijna jaarlijks slachtoffers. Aan de andere kant heeft het meer door de eeuwen heen aan velen een bestaan geboden en nog steeds levert het het leeuwendeel van de opbrengst aan zoetwatervis in Nederland.

Met het meer zelf heeft ook het ecosysteem grote veranderingen ondergaan, misschien het meest drastisch na de aanleg van de Afsluitdijk

in 1932. Het systeem dat zich daarna heeft ontwikkeld lijkt op het eerste gezicht weinig complex in die zin dat het wordt gedomineerd door een beperkt aantal soorten met redelijk inzichtelijke onderlinge relaties. De laatste jaren treden er echter een aantal verschuivingen op die duidelijk maken dat nog lang niet alle processen die zich hier afspelen begrepen zijn. Om dit inzicht te vergroten is het van belang zoveel mogelijk ecologische kennis bijeen te brengen. Omdat een deel van het functioneren van het ecosysteem ligt geworteld in het verleden, is ook kennis van de historie van het gebied noodzakelijk. Dit hoofdstuk geeft een globale beschrijving van het huidige ecosysteem vanuit historisch

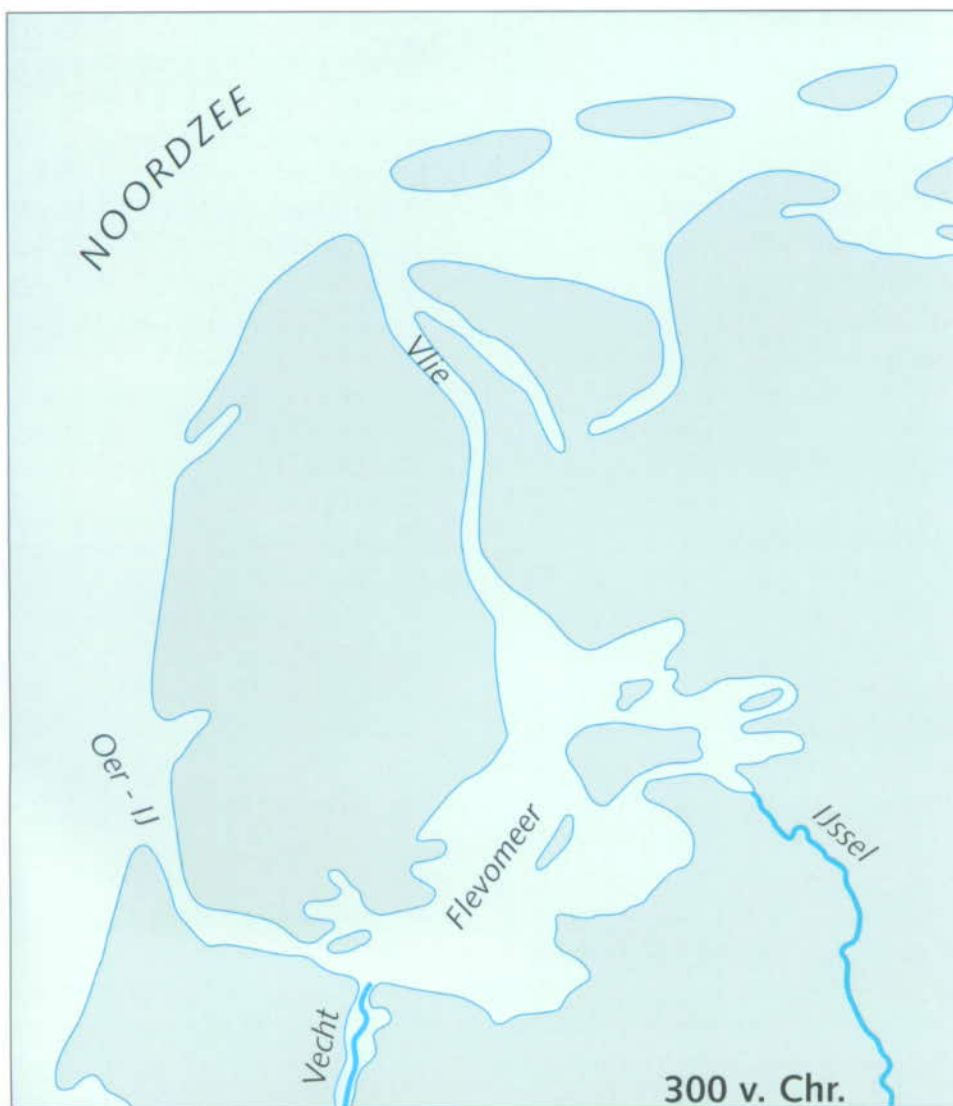
perspectief. Voor het historisch overzicht is met name het boekje van Van Duin en De Kaste (1995) gebruikt.

### Flevomeer, Almere, Zuiderzee

Rond het begin van de jaartelling lag in de delta van de Rijn een binnenmeer; het Flevomeer. Dit meer ontving zijn water vooral vanuit de Utrechtse Vecht en de IJssel, en stond door middel van twee armen in verbinding met de Noordzee; het Oer-IJ en het Vlie (figuur 2.1). In de vroege Middeleeuwen had het Oer-IJ zich gesloten en was het Flevomeer door landverlies en toenemende wateraanvoer uit de IJssel uitgegroeid tot het Almere (Aelmere, voor het eerst gebruikt in 753, betekent "zeer groot meer"). In de late middeleeuwen vond nog meer landverlies plaats en nadat grote delen van Holland onder het wateroppervlak verdwenen waren bereikte het meer zijn grootste oppervlakte. Mede door vermindering van de afvoer van de IJssel verzoutte het water en zo ontstond de Zuiderzee. In feite was sprake van een brakke binnensee; door menging van IJsselwater en zee-water bestond er een zoutgradiënt van 2.000 mg/l in het zuiden tot 15.000 mg/l in het noorden.

### Afsluiting Zuiderzee

Het eerste plan voor afsluiting en inpoldering van de Zuiderzee stamt uit 1667, toen de waterbouwkundig ingenieur Hendric Stevin voorstelde om van de kop van Noord-Holland via de Waddeneilanden naar de Groningse kust een dijk aan te leggen. Pas eind negentiende eeuw waren dergelijke plannen technisch en financieel haalbaar en in 1891 kwam Cornelis Lely met zijn eerste voorstel. Dit plan voorzag nog niet in de aanleg van randmeren, maar is verder in grote lijnen herkenbaar in de huidige inrichting van het gebied (zie ook Noordhuis 1997, figuur 2). Een belangrijke rol werd gespeeld door de Zuiderzee Vereeniging, die de plannen van Lely en zijn collega J. van der Toorn op haalbaarheid toetsten. De plannen raakten in een stroomversnelling door voedseltekorten die optraden aan het einde van de Eerste Wereldoorlog en vooral door een watersnoodramp in



**Figuur 2.1**  
Het Flevomeer, zoete voorloper van de Zuiderzee vlak voor het begin van de jaartelling. Uit van Duin & de Kaste 1990.

*Lake Flevomeer, a freshwater-filled predecessor of Lake IJsselmeer around 300 BC.*



**Foto 2.1**  
Het eiland Marken is één van de plaatsen waar het Zuiderzeeverleden nog tastbaar is.  
*On the island of Marken, memories of the days of the "Zuiderzee" are kept alive.*

1916, waarbij de Zuiderzee ver buiten zijn oevers trad. Op 14 juni 1918 werd de "Wet tot afsluiting en droogmaking van de Zuiderzee" (de Zuiderzeewet) aangenomen en op 1 mei 1919 werd de "Dienst der Zuiderzeewerken" opgericht. Een jaar later startten de werkzaamheden voor de dijk naar Wieringen; in 1925 was deze gereed. Bij Andijk werd ter voorbereiding van de inpolderingen een kleine proefpolder aangelegd (1927). Door de minder rooskleurige economische situatie in de jaren twintig liep het Zuiderzeeproject enige vertraging op, maar het kreeg weer hoge prioriteit met de aanneming van de "Wet ter bespoediging van de uitvoering der Zuiderzeewerken" in 1926. Dit was het startsein voor de werkzaamheden aan de Wieringermeerpolder, die gereedkwam in 1930, en aan de Afsluitdijk. Met de voltooiing van de Afsluitdijk werd op 28 mei 1932 het Zuiderzee-tijdperk afgesloten.

De sluiting van de dijk had natuurlijk verstrekkende gevolgen voor de waterhuishouding en de ecologie van het gebied. Het getij, dat voorheen tot in het zuiden merkbaar was (bij Urk bedroeg het tijverschil nog zo'n 25 cm), viel weg en het waterpeil werd gefixeerd op een niveau dat overeenkwam met de vroegere waterstanden bij eb. Hierdoor viel 1500 ha intergetijdegebied langs de Friese kust droog. Een deel hiervan werd bekaad (Makkumer Zuidwaard en Workumer

Binnenwaard) en in gebruik genomen als grasland, een ander deel is nog steeds onbekend en is nu begroeid met Riet, wilgen en elzen.

Een ander effect was de verzoeting van het water, die zich in nog geen twee jaar tijd heeft voltrokken. Sindsdien is de vroegere zoutgraad nagenoeg verdwenen en bedraagt het zoutgehalte in het hele IJssel- en Markermeer ongeveer 200 mg/l.

### Inpoldering IJsselmeer

Na de drooglegging van de Wieringermeer volgde de Noordoostpolder, waarin de voormalige eilanden Urk en Schokland werden opgenomen. De dijk rond de Noordoostpolder werd nog voor de oorlog, op 3 oktober 1939, gesloten. De drooglegging volgde in 1942, waarna de polder bekend werd als "Nederlands Onderduikers Paradijs".

Ondertussen was men in 1941 begonnen met de aanleg van de dijk rond de Markerwaard. De huidige polders Oostelijk en Zuidelijk Flevoland zouden toen nog als één grote polder worden drooggelegd en die werd vanwege zijn grootte voor het laatst bewaard. De Duitsers legden echter het werk stil en na de oorlog werd voorrang gegeven aan de aanleg van Flevoland, wat gemakkelijker was geworden door het langs

de Knardijk in tweeën te knippen. De werkzaamheden voor Oostelijk Flevoland konden, onder meer dankzij gelden uit het Marshall Plan, starten in 1950. In juni 1957 viel de polder droog. Ondertussen werden de werkzaamheden weer enigszins vertraagd, onder meer doordat een groot deel van de gelden van V&W nodig waren voor uitvoering van de Deltawerken. Zuidelijk Flevoland viel droog in mei 1968, met gebruik van de Oostvaardersdijk, die eigenlijk was bedoeld voor de Markerwaard.

In de jaren zestig werden ook de werkzaamheden aan de dijk Lelystad-Enkhuizen hervat, maar pas in 1976 kwam de wegverbinding daarop tot stand. Onder invloed van het rapport van de Club van Rome was er echter discussie ontstaan over de wenselijkheid van inpoldering van het Markermeer. De plannen voor de aanleg van de tweede Oostvaardersdijk, om de Oostvaardersplassen te sparen niet langs het oorspronkelijke traject maar in het water, werden in 1980 geschrapt. In 1985 verdween de inpoldering van het Markermeer van de politieke agenda. Recent staat (gedeeltelijke) inpoldering echter weer ter discussie, onder meer in verband met de uitbreiding van Schiphol.

Concreter zijn de plannen voor de aanleg van de Amsterdamse woonwijk IJburg in het IJmeer. De meerderheid van de tegenstanders bij het referendum van 19 maart 1997 was niet groot genoeg om het project te keren, zodat rond 2000 de eerste woningen kunnen worden opgeleverd. In totaal zullen 18.000 woningen worden gebouwd in een gebied dat 6 % van het IJmeer beslaat. Dit zal elders in het gebied worden "gecompenseerd".

### Huidige dimensies, hydrologie

#### Water

De huidige dimensies van IJsselmeer en Markermeer zijn weergegeven in tabel 2.1. De IJssel verzorgt met een gemiddeld debiet van ca. 300 m<sup>3</sup>/sec ongeveer 80 % van de wateraanvoer van het IJsselmeer. Sinds de kanalisatie van de Rijn in 1970 kan de aanvoer via de IJssel worden gestuurd, waarbij een minimum van 250 m<sup>3</sup>/sec. wordt aangehouden (in augustus/september kan het debiet echter verder dalen).

Parameter	IJsselmeer	Markermeer
Oppervlak	113.000 ha	70.000 ha
Randlengte	210 km	160 km
Max. Diepte	9 m	6 m
Gem. Diepte	4.5 m	3.9 m
Areaal 0-1 m	3408 ha (3 %)	0 ha (0 %)
Areaal 1-2 m	4544 ha (4 %)	2105 ha (3 %)
Slikken/platen	2500 ha	0 ha
Areaal zand	62 %	19 %
Areaal zavel	14 %	13 %
Areaal klei	24 %	68 %
Verblijftijd winter	3.5 maand	15.1 maand
Verblijftijd zomer	5.1 maand	11.8 maand
Winterstreefpeil	-40 cm NAP	-40 cm NAP
Zomerstreefpeil	-20 cm NAP	-20 cm NAP
Inlaat	IJssel	Gooimeer
Uitlaat	Afsluitdijk Houtribsluis Markermeer	Noordzeekanaal

**Tabel 2.1**

Dimensies van het IJsselmeer en Markermeer.  
Dimensions of Lake IJsselmeer and Lake Markermeer.

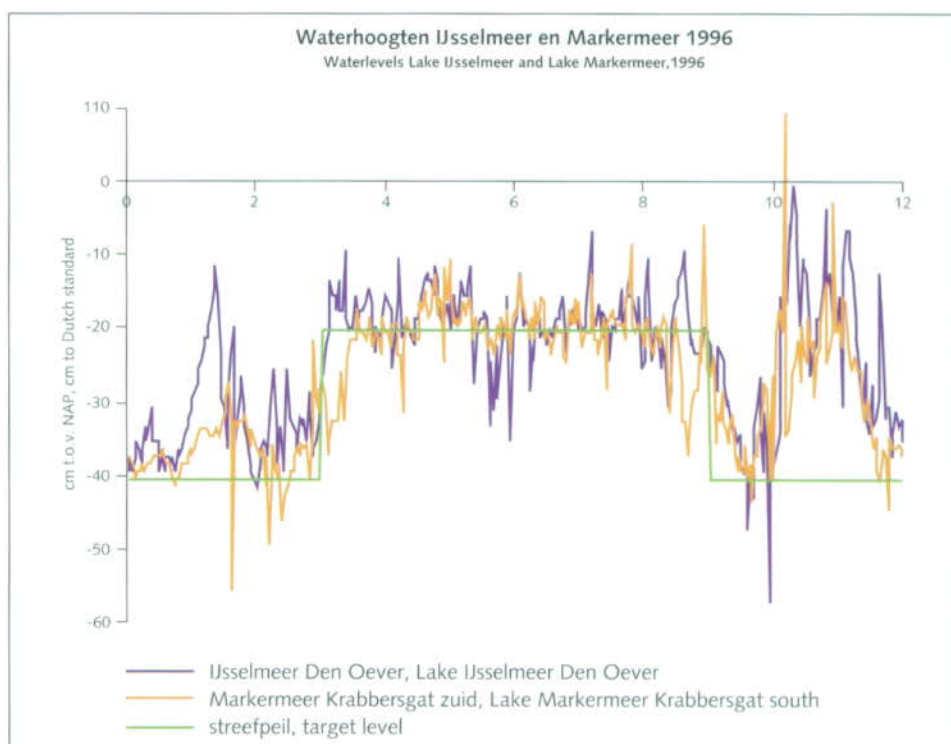
De afwatering naar de Waddenzee vindt plaats d.m.v. 25 uitwateringssluizen van 12 m breed, waarvan 15 in de Stevinssluisen bij Den Oever en 10 in de Lorenzsluisen bij Makkum. Hierdoor wordt gem. 600 m<sup>3</sup> water per seconde gespuid. In het winterhalfjaar (oktober t/m maart) wordt gestreefd naar een waterpeil van 40 cm beneden NAP. In de praktijk is het peil vaak hoger, omdat afvoer en spuicapaciteit het handhaven van het streefpeil vaak niet mogelijk maken (figuur 2.2). In het voorjaar wordt het spuien stopgezet tot het gemakkelijker te handhaven zomerstreefpeil van -20 cm is bereikt. Er bevindt zich dan ongeveer 2.4 miljard m<sup>3</sup> meer water in het IJsselmeer, dat o.a. kan worden gebruikt voor watervoorziening van de Friese boezem en de Schermer. Deze gebieden ontvangen jaarlijks gemiddeld 200 miljoen m<sup>3</sup> uit het IJsselmeer. Momenteel worden door RDIJ en RIZA de mogelijkheden voor een meer "natuurlijk" peilbeheer, met in de zomerperiode lagere waterstanden dan in de winter, bestudeerd in het kader van het project Waterhuishouding in het Natte Hart (WIN; o.a. Platteeuw *et al.* 1997, zie ook Van Deursen 1994). Een dergelijk peilbeheer geeft in principe betere mogelijkheden voor vestiging en uitbreiding van oeverplanten. In de Vierde Nota Waterhuishouding (NW4) is herziening van de peilbesluiten een aandachtspunt. Het Markermeer ontvangt een geringe hoeveelheid IJsselwater via de Houtribsluisen, maar de belangrijkste aanvoerbron wordt gevormd door de randmeren, die via het Gooimeer op het

IJmeer afwateren. In de Gouwzee, door de aanwezigheid van de dijk naar Marken in 1956 grotendeels geïsoleerd van de rest van het Markermeer, heeft de aanvoer van brak polderwater invloed op de zouthuishouding. Het zoutgehalte kan hier plaatselijk oplopen tot ca. 600 mg/l. De streefpeilen zijn in het Markermeer gelijk aan die in het IJsselmeer.

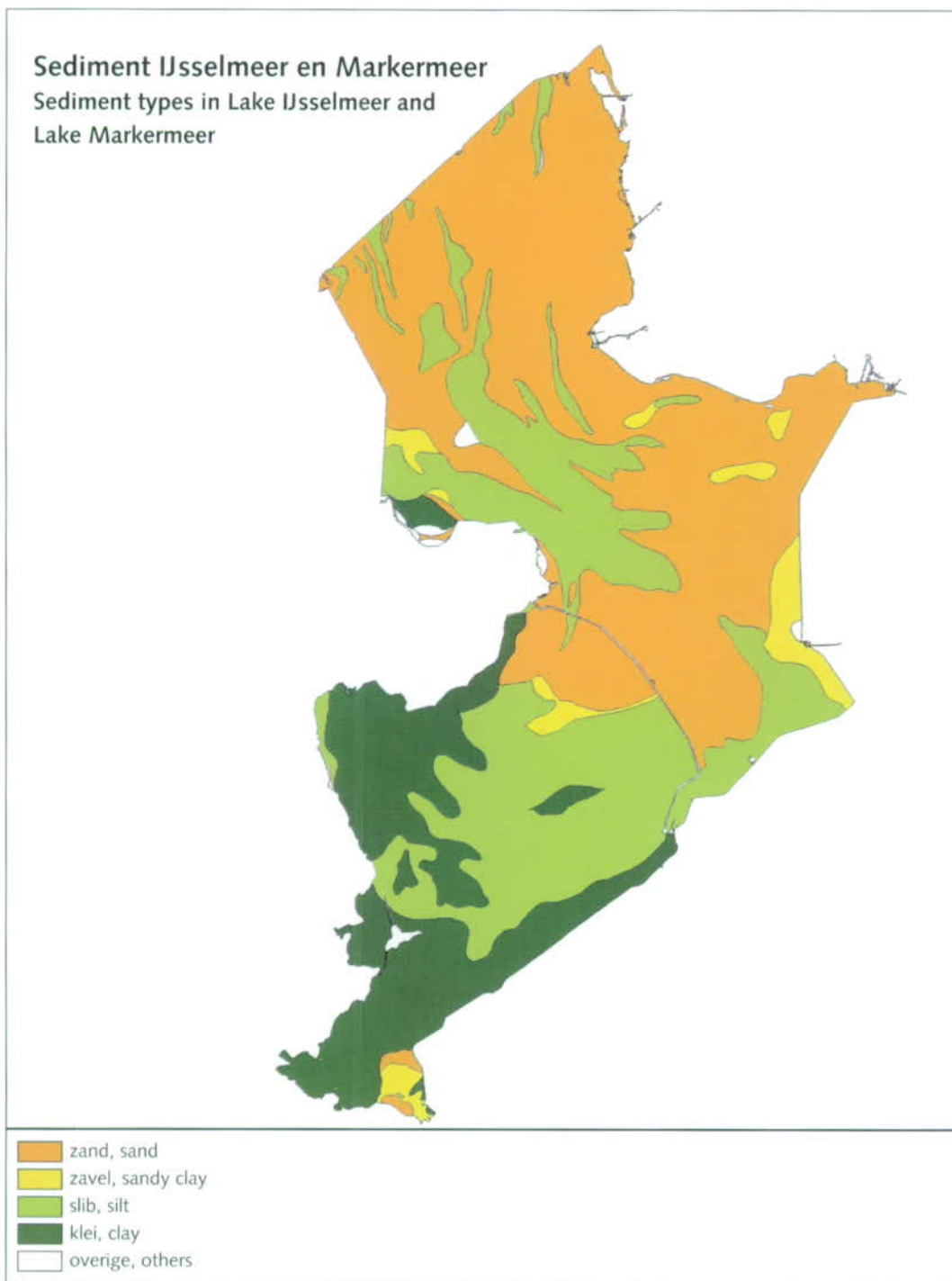
### Bodem

In het bodemprofiel en de sedimentsamenstelling is de dynamiek van de Zuiderzee nog duidelijk herkenbaar. Een groot deel van het bodemoppervlak wordt nog steeds gevormd door de Zuiderzee-afzetting van voor de voltooiing van de Afsluitdijk in 1932. In het huidige IJsselmeer bestaat die afzetting vrijwel overal uit zand (figuur 2.3). Het water dat dit zand heeft afgezet drong zich met een zodanige kracht door de engte tussen Enkhuizen en Stavoren dat daar een geul ontstond met een diepte van ongeveer 9 meter. Deze geul boog af in noordelijke richting en werd ondieper naarmate de breedte van het water weer toenam. Een kleinere aftakking liep in westelijke richting achter Wieringen langs naar het huidige Balgzand. Dit reliëf is nog grotendeels aanwezig (zie hfdst. 6, figuur 1). Na de afsluiting heeft zich in de geulen echter slib afgezet (IJsselmeerafzetting), waardoor de diepte inmiddels is afgenomen tot maximaal ca. 7 meter (Winkels 1997).

In het Markermeer was het water rustiger en er is geen uitgesproken reliëf, de bodem loopt geleidelijk iets op van oost naar west. Vooral in

**Figuur 2.2**

Waterpeil in IJsselmeer en Markermeer in 1996. Het winterstreefpeil van -40 cm NAP is vaak moeilijk te handhaven.  
Waterlevels of Lake IJsselmeer and Lake Markermeer in 1996. In winter, the target level is often hard to maintain.

**Figuur 2.3**

Samenstelling van de toplaag van het sediment in het IJsselmeer (1993) en Markermeer (1995). De bodem van het IJsselmeer bestaat grotendeels uit zand, maar in de voormalige geulen heeft zich na de afsluiting slib afgezet. De bodem van het Markermeer bestaat grotendeels uit slib en klei. Gegevens Dir. IJsselmeergebied.

*Sediments in Lake IJsselmeer are mainly sandy, but in the deeper parts silt has deposited in the period since closure in 1932. In Lake Markermeer sediments are generally finer.*

de ondiepere delen kreeg het fijnere materiaal de kans te bezinken en er ontstond een gradiënt van zand in het noordoosten naar slib in het zuidwesten. Dit patroon bestaat in grote lijnen nog steeds.

#### Oevers

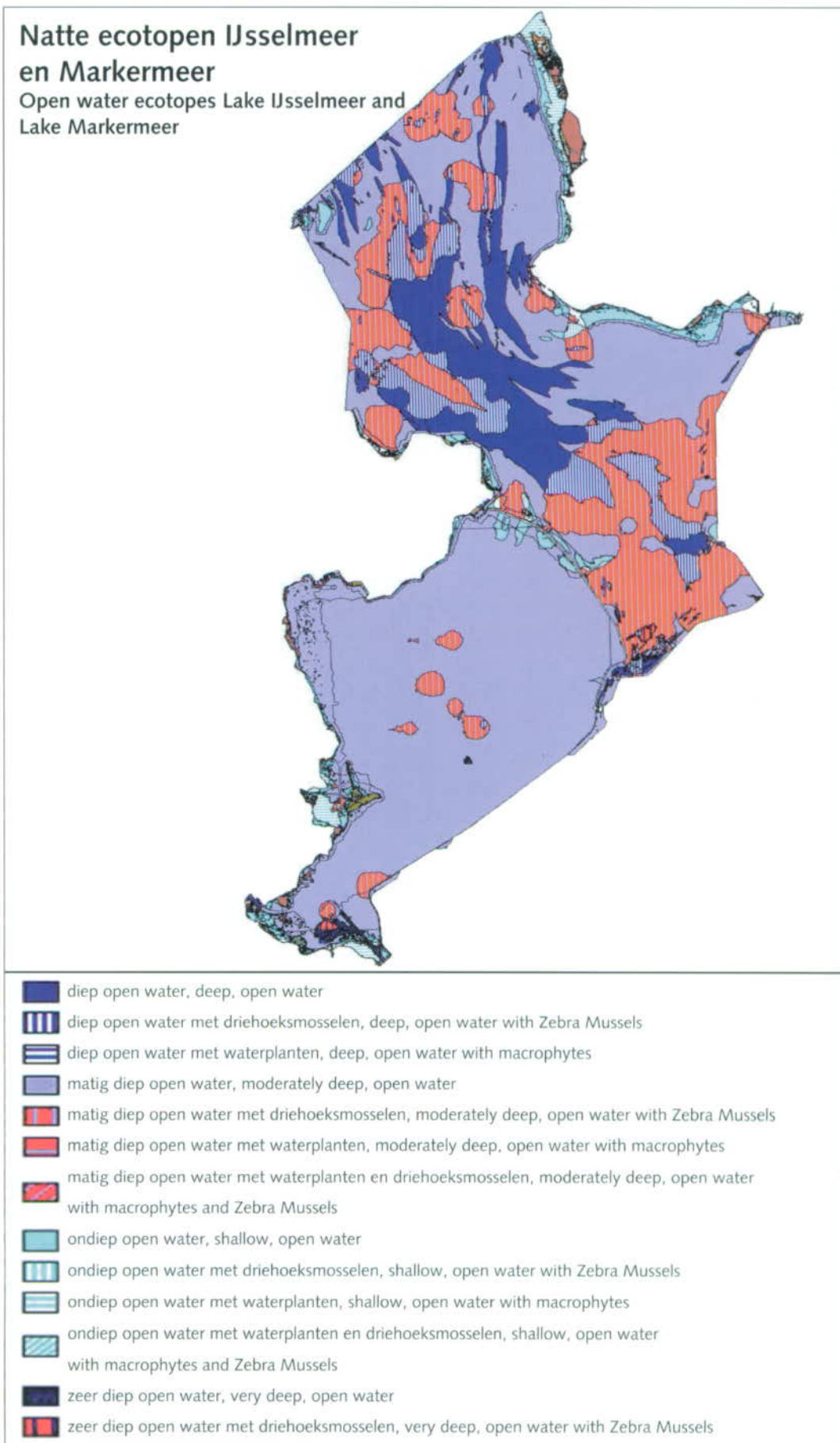
Het huidige IJsselmeer heeft een oeverlengte van ongeveer 210 km, waarvan tweederde wordt gevormd door polderdijken. Aansluitend op deze oevers bedraagt de waterdiepte meestal direct enkele meters. Alleen ter plaatse van de

oude droogvallende platen langs de Friese kust zijn gebieden te vinden met een zacht glooiend oeverprofiel en uitgestrekte ondiepten (tot 2 km brede zone met water ondieper dan 2 m). Hier zijn nog enkele buitendijkse gronden die rechtstreeks met het water in contact staan.

Rond het Markermeer bedraagt de totale oeverlengte ca. 160 km, met een wat lager percentage polderdijken (ca. 45 %). Uitgestrekte ondiepten zijn er echter nauwelijks, ook langs de westkust wordt hooguit enkele honderden meters uit de kust al een diepte van 2 meter bereikt.

#### Ecotopen

Tegenwoordig wordt, onder meer in de Vierde Nota Waterhuishouding, veel aandacht besteed aan ecotopen. Een ecotoop is een "ruimtelijk te begrenzen ecologische eenheid waarvan de samenstelling en ontwikkeling wordt bepaald door de abiotische en antropogene condities ter plaatse" (Rademakers & Wolfert 1994). Kartering van ecotopen geeft habitatinformatie die gebruikt kan worden om inzicht te krijgen in de mogelijkheden voor het voorkomen van soorten en de effecten van inrichtingsmaatregelen daarop.



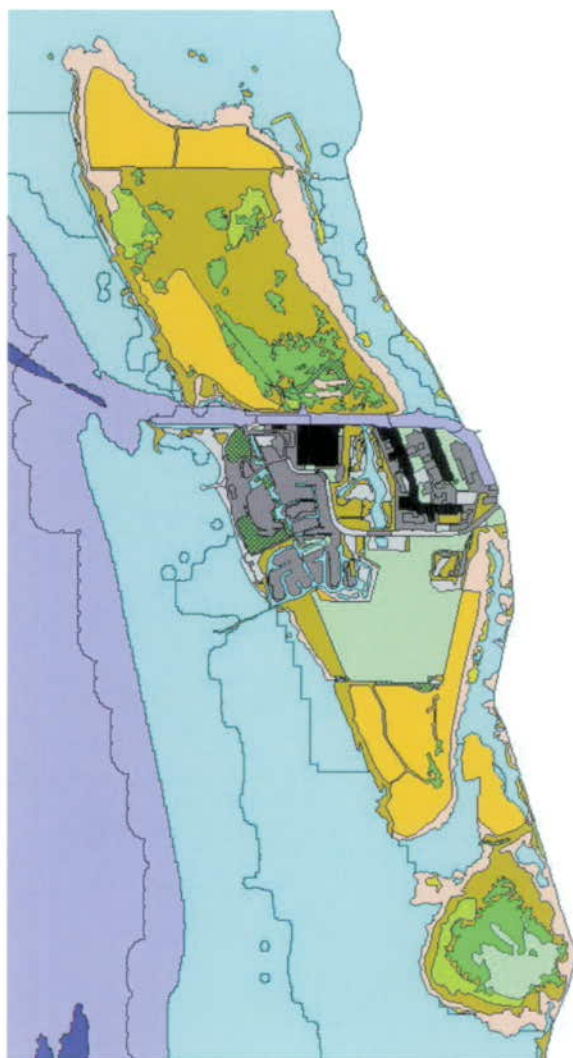
**Figuur 2.4**  
 Ecotopenkaart van IJsselmeer en Markermeer met verdeling van dieptes, mosselen en waterplanten. Opvallend is de eenvoudigheid van het grootste deel van het Markermeersysteem.  
 Ecotopes of Lake IJsselmeer and Lake Markermeer with depth zones, and occurrence of Zebra Mussels and aquatic macrophytes.



















In 1997 is de kartering van de “droge” ecotopen in het IJsselmeer en het Markermeer gered (Jansen & Horlings 1997). Deze kartering bestaat de buitendijkse gebieden, met uitzondering van de oevers van de nieuwe polders, de dijk Enkhuizen-Lelystad en de Afsluitdijk. De



## Ecotopen Makkumerwaard en Kooiwaard

Ecotopes Lake Makkumerwaard and Kooiwaard



 diep open water, deep, open water	 productiebos, commercial woodland
 haven, harbor	 productiegrasland, commercial grassland
 akker, arable land	 riet, reed beds
 bebouwing, buildings	 ruigte, ruderal vegetation
 biezen, rushes	 structureel grasland, natural grassland
 cultuurriet, commercial reed beds	 struweel, shrubs
 hooiland, hay fields	 verharding, artificial protection
 kale bodem, barren	 matig diep open water, moderately deep, open water
 natuurlijk bos, natural woodland	 ondiep open water, shallow, open water

**Figuur 2.5**

Voorbeeld van de verdeling van ecotopen op buitendijkse gronden; Makkumer noord- en zuidwaard en Kooiwaard.

*Example of ecotopes of dry land outside the dikes on the westcoast of Friesland.*

basis voor de kartering waren overlappende true colour luchtfoto's (1:10.000) uit 1996, die met een stereoscoop werden geïnterpreteerd. De legenda-eenheden zijn gebaseerd op het "Meren Ecotopen Stelsel" (MES; van der Meulen 1997). Naast de ruimtelijke eenheden zijn, eveneens met behulp van luchtfoto's, de oeverlijnen gekarteerd (naar Van Rooij *et al.* 1996) en meer recent zijn ook de natte ecotopen ingevuld. In

hoofdstuk 6 laat figuur 1 de dieptezones zien; figuur 2.4 toont ook iets van de onderverdeling daarvan met betrekking tot waterplanten en Driehoeksmosselbanken.

Figuur 2.5 geeft een voorbeeld van de verdeling van droge ecotopen. In het IJsselmeer is in totaal 2224 ha aan buitendijkse gronden gekarteerd. Ruim de helft daarvan bestaat uit grasland, grotendeels voor productie (o.a. Makkumer-

zuidwaard, maar ook taluds aan de buitenzijde van de dijken). Ongeveer 35 % is begroeid met ruigte, struweel en riet. De helft van de rietlanden (156 ha) wordt geregeld gemaaid. Zulke "cultuurrietlanden" bevinden zich vooral op de Makkumer noord- en zuidwaard en de daarop aansluitende Kooiwaard. Natuurlijk bos komt buiten de dijken van het IJsselmeer nauwelijks voor.

Ook in het Markermeer bestaat ruim de helft van de 1198 ha buitendijkse gronden uit grasland. Van de overgebleven gronden is een relatief groot deel (16 %) verhard of bebouwd. Ruigte, struweel en riet komen minder voor dan in het IJsselmeer, natuurlijk bos beduidend meer (12 %). Dit bos gaat vaak over in struweel, maar onderscheidt zich daarvan doordat het meer dan 5 meter hoog is. Het bestaat vooral uit wilgen, populieren en Zwarte Els. De verdeling van de oevertypen langs het Markermeer geeft een soortgelijk beeld als de ecotopen; een zeer groot deel (67 %) bestaat uit kribben, strekdammen en stenen, 6 % wordt gevormd door boomgroepen en slechts 4 % bestaat uit rietoevers.

Als in de toekomst eventueel veranderingen in het peilbeheer worden doorgevoerd (Natuur in het Natte Hart, NW4), zullen de oppervlakten van een deel van de ecotopen veranderen. In het kader van het eerder genoemde WIN-project is daarom op basis van de ecotopenkaart het expertmodel ECOMIJ gemaakt, waarin de effecten van verschillende peilscenario's kunnen worden gesimuleerd (Tosserams *et al.* 1998).

### Functies en doelstellingen

Het IJsselmeer en het Markermeer hebben een groot aantal functies. De beheerder werkt met een pakket doelstellingen om deze functies te waarborgen. Een belangrijke rol spelen de ecologische doelstellingen en de kwaliteitsdoelstellingen. Deze zijn geformuleerd in het werk van de Coördinatiecommissie Uitvoering Wet Verontreiniging Oppervlaktewateren (CUWVO) en in het derde Indicatief Meerjarenprogramma Water (IMP-W) en later verder uitgewerkt in de Derde Nota Waterhuishouding (NW3). Hierin werd de Kwaliteitsdoelstelling 2000 van de Algemene Milieukwaliteit (AMK, voorheen "basiskwaliteit") geformuleerd, die later werd omgezet in "grenswaarden" of "Maximaal Toelaatbaar Risico, MTR" (NW4), bedoeld voor de korte termijn en "streefwaarden" voor de lange termijn. Dit pakket biedt een minimum beschermingsniveau dat van toepassing is op zowel oppervlaktewater als waterbodems.

### Ecologische doelstellingen

Voor zowel IJsselmeer als Markermeer zijn ecologische doelstellingen van kracht die verder gaan dan die voor de "basiskwaliteit" en wel doelstellingen van het "middelste niveau" (NW3, Beheersplan Rijkswateren 1992-1996). Deze gelden voor wateren die naast de natuurfunctie tevens andere belangrijke functies hebben. De normen omvatten o.a. half-natuurlijke oevers, beperkte waterstandsfluctuaties, beperking lozingen en nutriëntentoevoer, geen uitzetting uitheemse vissoorten en planten, geen massale recreatie (CUWVO 1988). Voor de kwantitatieve invulling van de biologische parameters werd aanvankelijk vooral gebruik gemaakt van de Amoebes (Beheersplan Rijkswateren 1992-1996), tegenwoordig wordt daarbij een ecotopenbenadering gevolgd (Beheersplan Rijkswateren 1997-2000, NW4).

Op grond van de WVO kunnen vijf bijzondere functies aan wateren worden toegekend waaraan normdoelstellingen zijn verbonden die eveneens verder gaan dan die voor de basiskwaliteit. Voor het IJsselmeer en Markermeer zijn drie bijzondere functies van toepassing:

#### Drinkwater

Bij Andijk wordt door het Provinciaal Waterleidingbedrijf van Noord-Holland water aan het IJsselmeer onttrokken voor de bereiding van drinkwater. De waterkwaliteitsdoelstellingen die hieraan zijn verbonden omvatten normen voor onder meer zuurgraad, gesuspendeerde stoffen, temperatuur, geleiding, nutriënten, een groot aantal chemische verbindingen en bacteriën (Rijkswaterkwaliteitsplan). De drinkwaterfunctie wordt in de toekomst belangrijker (NW4), mogelijk wordt deze functie ook aan het Markermeer toegekend (Beheersplan Rijkswateren 1997-2000).

#### Water voor karperachtigen

Deze functie is toegekend aan bijna alle zoete rijkswateren. Met de bijbehorende normstelling wordt niet alleen bescherming van karperachtigen beoogd, maar ook die van Baars, Snoekbaars en Aal. Er wordt aandacht besteed aan de diversiteit, aanwezigheid paaigebieden, doortrek, belangen visserij etc., maar ook aan waterkwaliteit en er zijn restricties voor bijv. warmtelozingen.

### Zwemwater

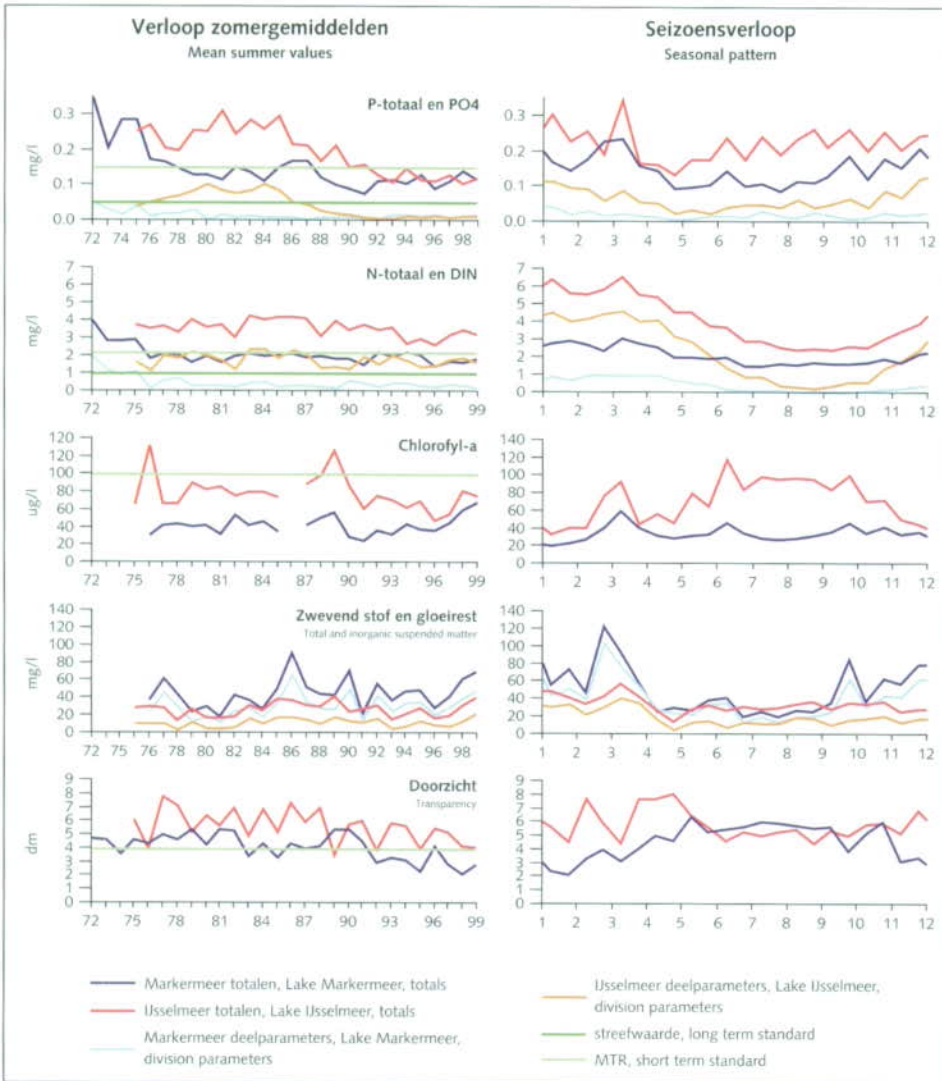
Langs de oevers van het IJsselmeer en Markermeer zijn enkele tientallen plaatsen waar 's zomers door grotere aantallen recreanten wordt gezwommen. Aan het toekennen van de functie "zwemwater" zijn een aantal waterkwaliteitsdoelstellingen verbonden, waaronder (ter plaatse) een pH van 6.5-9 en een doorzicht van ten minste een meter (Rijkswaterkwaliteitsplan).

Daarnaast hebben het IJsselmeer en het Markermeer een groot aantal andere, voor een deel overlappende functies, waarvan genoemd kunnen worden: Oeverrecreatie en sportvisserij, recreatievaart, beroepsvisserij, natuur en landschap, regionale watervoorziening, koelwater voor energiecentrales (IJsselmeer), hoofdvaarweg, afvoer water, ijs en sediment, oppervlakte delfstoffenwinning. In de Vierde Nota Waterhuishouding wordt een aanzet gegeven tot het opstellen van een Integrale Visie ten aanzien van de ontwikkeling van het IJsselmeergebied door RWS en de betrokken provincies.

### Waterkwaliteit

De waterkwaliteit in het IJsselmeer en Markermeer is over het algemeen redelijk. De gehalten van veel toxicanten zijn beperkt en wat dat betreft steken beide meren gunstig af bij de meeste andere zoete rijkswateren. In het Markermeer is de hoeveelheid sulfaat relatief hoog, in het IJsselmeer zijn kwik, koper en pentachloorfenol nog probleemstoffen. Ophoping van zware metalen heeft plaatsgevonden met de sedimentatie van slib in de diepe geulen uit de Zuiderzeeperiode (IJsselmeerafzetting). In beide meren is de hoeveelheid chloride aan de hoge kant (de MTR is 200 mg/l) door afgifte uit de bodem en uitslag van brak polderwater.

Met betrekking tot eutrofiëring is de situatie wat minder gunstig (figuur 2.6). In het IJsselmeer is het doorzicht met gemiddeld 50-60 cm redelijk, maar de hoeveelheid stikstof ligt ver boven de norm van 2.2 mg/l. In het Markermeer liggen stikstof en fosfor beide net onder de norm, maar wordt de norm voor het gemiddeld zomerdoorzicht (40 cm) vaak niet gehaald.



**Figuur 2.6**

Verloop van zomergemiddelden over de periode 1972-1999 en gemiddeld seizoensverloop van eutrofiëringsparameters in het IJsselmeer (rood) en Markermeer (blauw). Nutriëntgehalten zijn de laatste jaren nauwelijks meer veranderd. In het Markermeer lijkt het chlorofylgehalte toe te nemen, ten koste van het doorzicht. De seizoenspatronen worden in het IJsselmeer in hoge mate beïnvloed door de planktodynamiek (voorjaarspiek kiezelalgen en daaropvolgende clear water phase, zie hfdst 3). In het Markermeer zijn deze patronen minder duidelijk door de hogere slijbgehalten. DIN = opgelost anorganisch stikstof ( $\text{NO}_2/\text{NO}_3 + \text{NH}_4$ ).

*Changes in values of eutrophication parameters over the years (summer means 1972-1999) and over the season. In recent years, nutrient concentrations haven't changed much anymore. In Lake Markermeer (blue) chlorophyll seems to increase together with turbidity. Seasonal patterns in Lake IJsselmeer (red) are strongly influenced by plankton dynamics (see chapter 3). In Lake Markermeer this is less obvious as a result of higher concentrations of suspended silt. DIN - dissolved inorganic nitrogen ( $\text{NO}_2/\text{NO}_3 + \text{NH}_4$ ).*

#### Ontwikkelingen eutrofiëringsparameters

In het verloop van het fosfaatgehalte door de jaren heen is de invloed van de Rijn duidelijk merkbaar (figuur 2.7). Rond 1975 namen de gehalten in het IJsselmeer toe door de oppervlakteverkleining die het gevolg was van de aanleg van de dijk Enkhuizen-Lelystad. Daarna werd het IJsselmeer verder "opgeladen". Hoewel de fluctuaties van het zomergemiddelde voor een deel die van de rivieren volgden was de afname van de gehalten die vanaf 1976 in de rivieren plaatsvond - een gevolg van de aanleg van rioolwaterzuiveringsinstallaties in het Rijnstroomgebied -

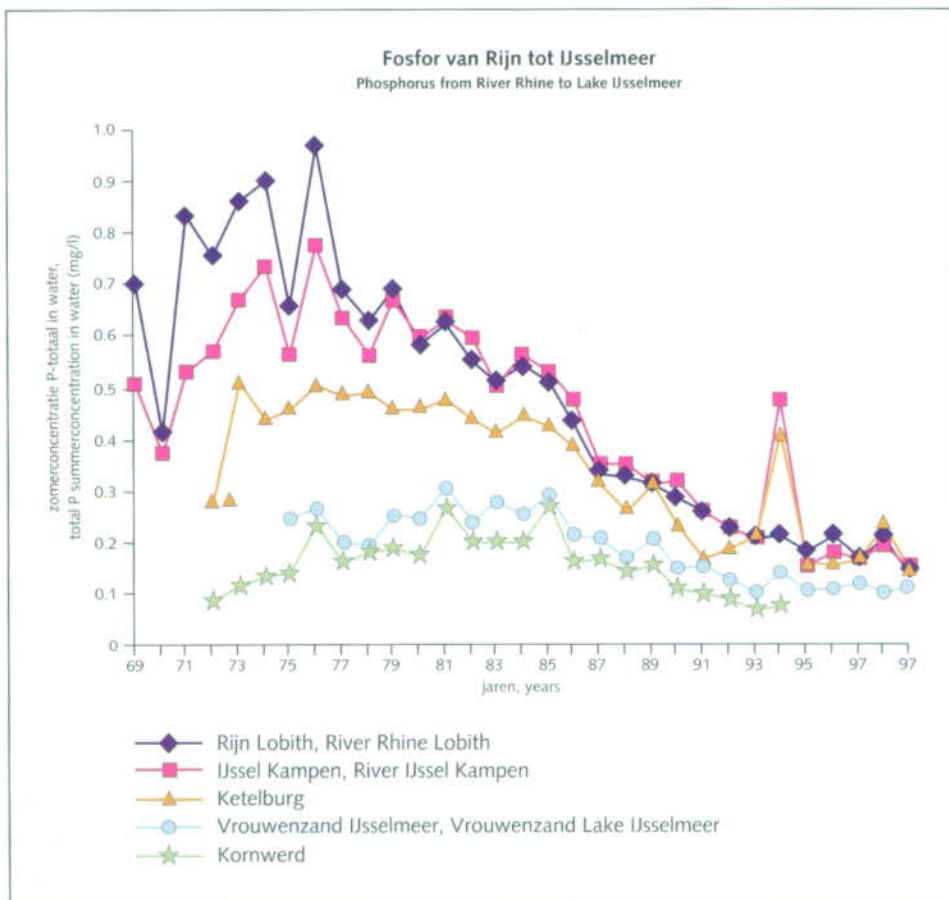
nauwelijks zichtbaar in het IJsselmeer. Dat veranderde toen vanaf 1985 een extra sterke afname in de rivieren plaatsvond door de invoering van de fosfaatvrije wasmiddelen. Deze verbetering vertaalde zich wel naar het IJsselmeer en sindsdien is het fosfaatgehalte hier gehalveerd. In het water op het MWTL meetpunt Vrouwezand ligt het fosforgehalte tegenwoordig op of onder de MTR van 0.15 mg/l.

Sinds 1990 is het gehalte van orthofosfaat in het IJsselmeer relatief laag geweest. Dat geldt ook voor ammonium, terwijl de hoeveelheid nitraat en nitriet sindsdien in augustus vrijwel tot nul

daalt. Het zijn juist deze drie verbindingen waarin de nutriënten rechtstreeks voor de algen beschikbaar zijn en de genoemde ontwikkelingen zijn dan ook enigszins terug te vinden in de chlorofylgehalten, die sinds 1990 wat lager zijn dan daarvoor (figuur 2.6). Hetzelfde geldt voor de gehalten organisch zwevend stof, die in de periode 1983-1989 relatief hoog zijn geweest.

Het doorzicht vertoont in het IJsselmeer over de jaren een opvallend zigzagpatroon waarin de afwisseling van natte en droge jaren min of meer herkenbaar is. In natte jaren (79, 83, 87, 92, 94; droge jaren waren 77, 82, 84, 86, 90 en 91) is er een verhoogde aanvoer van slib en nutriënten waardoor het doorzicht vaak slechter is. In het open water van het IJsselmeer is het doorzicht vreemd genoeg in de jaren negentig met ca. 50 cm lager dan voorheen (ca. 60 cm), ondanks de lagere fosfor- en chlorofylgehalten. Bij nutriëntbeperking kan het chlorofylgehalte per cel dalen, zodat een daling van het chlorofylgehalte in het water geen afname van de algenbiomassa hoeft te vertegenwoordigen (de correlatie tussen chlorofyl en organisch zwevend stof en doorzicht is in de jaren negentig veel geringer dan daarvoor). Ook veranderingen in de soortensamenstelling van het fytoplankton zouden een rol kunnen spelen.

Anders dan in het IJsselmeer is in het Markermeer het fosforgehalte - en ook het stikstofgehalte - in de jaren zeventig juist afgenomen als gevolg van de aanleg van de dijk Enkhuizen-Lelystad, doordat daarna geen water vanuit de IJssel meer werd aangevoerd (figuur 2.6). Sindsdien is het fosforgehalte steeds lager geweest dan in het IJsselmeer. Recent is het verschil door afname in het IJsselmeer verdwenen, hoewel ook in het Markermeer de gehalten sinds het midden van de jaren tachtig wat verder zijn afgenomen. Bij chlorofyl daarentegen is in het Markermeer geen sprake van een afnemende tendens. Wel heeft in 1982 een omslag in de soortensamenstelling van het fytoplankton plaatsgevonden, waarbij zomerbloeien van de blauwalg *Microcystis* werden vervangen door bloeien van *Aphanizomenon*. De laatste soort is in staat atmosferische stikstof om te zetten, en de soortomslag is daarom een aanwijzing voor het optreden van stikstoflimitatie (Bijkerk 1995). De hoeveelheid opgelost stikstof

**Figuur 2.7**

Verloop van het zomergemiddelde P-totaal gehalte op diverse punten langs de route Rijn - noordelijk IJsselmeer. Bij de Ketelbrug, waar het rivierwater het IJsselmeer binnenstroomt, is al enige verdunning opgetreden, en nog meer naar het noorden nemen de gehalten geleidelijk verder af.

Summer values of total phosphorus in waters along the route Rhine - northern Lake IJsselmeer. At Ketelbrug, where the riverwater enters the lake, some dilution has already taken place. Northwards in Lake IJsselmeer, values continue to decrease.

is (evenals de hoeveelheid orthofosfaat) sinds de aanleg van de dijk Lelystad-Enkhuizen veel lager dan in het IJsselmeer en zeer lage nazomerwaarden komen voor sinds 1979. Mogelijk is er ook verband met de ingebruikname van de rioolwaterzuiveringsinstallatie Amsterdam-Oost in 1982. Voordien werd het Amsterdamse afvalwater ongezuiverd op het IJmeer geloosd. Het stoppen van deze lozingen zorgde voor sterke verbetering in de waterkwaliteit rond Durgerdam, maar is in de zomergemiddelde nutriëntgehalten nauwelijks terug te vinden.

Door de geringe chlorofylgehalten en de grote invloed van de wind op het doorzicht is een reactie van het doorzicht op veranderingen in de nutriëntgehalten ook in het Markermeer niet zo snel te verwachten. Ook van enig effect van droge en natte jaren is nauwelijks sprake. Wel

ging het doorzicht, vooral in de meer beschutte delen van het meer, vooruit na aanleg van de dijk Enkhuizen-Lelystad. Halverwege de jaren tachtig was er een periode met relatief hoge slib- en fosforgehalten en relatief troebel water. Des te meer steken daarom de extreem heldere jaren 1989 en 1990 af. Op het meetpunt in de Hoornsche Hop werd in beide jaren gedurende drie maanden een doorzicht van 1.50 m of meer gemeten, in juni 1990 werd een waarde van 2.50 m bereikt (figuur 2.8). Hoewel dit verschijnsel ook optrad in andere delen van het Markermeer, was in het IJsselmeer geen sprake van een verhoogd doorzicht in deze twee jaren. Hier trad toen juist sterke algenbloei op, zichtbaar aan hoge chlorofylgehalten en lage gehalten van opgelost stikstof. Na 1990 was het doorzicht ook in het Markermeer relatief laag.

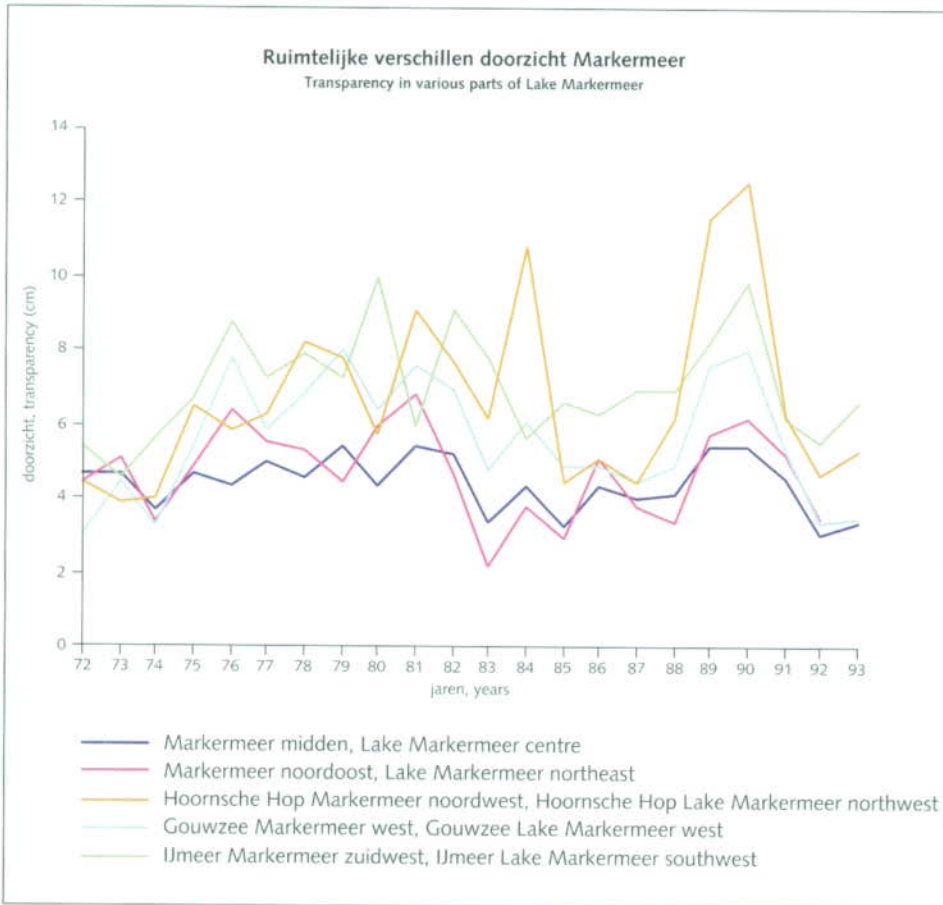
### Seizoensverloop

Een aantal waterkwaliteitsparameters vertonen een sterk seizoenspatroon (figuur 2.6). De hoeveelheid opgelost fosfor en vooral stikstof (nitraat) is in de zomermaanden beduidend lager dan in de winter. Dat heeft vooral te maken met een negatief verband tussen de watertemperatuur en de oplosbaarheid van stikstof. In augustus en september is de hoeveelheid opgelost stikstof extreem laag. In het IJsselmeer moet met name in de jaren 1989-1995 sprake zijn geweest van stikstoflimitatie van de groei van fytoplankton in de nazomer. Ondanks de afnemende hoeveelheden opgeloste nutriënten neemt het chlorofylgehalte in het IJsselmeer juist toe naarmate in het voorjaar de temperatuur stijgt.

Behalve de daardoor veroorzaakte zomer-winter oscillatie zijn er in het verloop van het chlorofylgehalte drie pieken te onderscheiden, die weerspiegeld worden in verhoogde waarden van de concentratie (anorganisch) zwevend stof, nutriënten en in verlaagd doorzicht. De eerste en meest prominente chlorofylpiek wordt veroorzaakt door de bloei van kiezelalgen in de tweede helft van maart. Als de hoeveelheid silicium, die noodzakelijk is voor de opbouw van de skeletjes van deze algen, uitgeput raakt en de graas door zoöplankton toeneemt, neemt de dichtheid van deze algen sterk af en volgt een "clear water phase" (zie verder hfdst. 3). In het verloop van het doorzicht in het IJsselmeer is dit effect in april en de eerste helft van mei duidelijk zichtbaar. Als het water warmer wordt zorgen daarna de groenalgen voor de tweede piek, die valt in de tweede helft van juni. Als na de zomer de dichtheid van groen- en blauwalgen bij dalende temperaturen beginnen af te nemen volgt ten slotte, nu het silicium geleidelijk weer is vrijgekomen, de najaarspiek van de kiezelalgen.

In het Markermeer is het seizoenspatroon bij de nutriënten (mede door de veel lagere gehalten) minder sterk en zijn de zomerwaarden van het chlorofylgehalte niet hoger dan die uit het winterhalfjaar. De drie hierboven genoemde pieken in het chlorofylverloop zijn wel duidelijk herkenbaar.

Aan de andere kant is in het Markermeer onder invloed van de wind de hoeveelheid anorganisch

**Figuur 2.8**

Verloop van het zomerdoorzicht op diverse locaties in het Markermeer. Op enkele meer beschut gelegen locaties in het westen (Hoornsche Hop, IJmeer, Gouwzee) is het water structureel helderder dan in het midden en oosten van het meer.

Summer transparency at several sites in Lake Markermeer. In the more sheltered waters in the western parts of the lake, transparency is usually much higher.

zwevend stof in de winter ten minste twee keer zo hoog als in de zomer. Het doorzicht is daardoor, anders dan in het IJsselmeer, in het winterhalfjaar beduidend slechter dan in de zomer. Een beperkte verslechtering van het doorzicht door de kiezelalgenpiek in maart is wel zichtbaar, maar van een clear water phase daarna, zoals die in het IJsselmeer optreedt, is nauwelijks sprake.

#### Ruimtelijk beeld

In het IJsselmeer is de IJssel de belangrijkste bron van fosfaatbelasting. De gehalten zijn het hoogst in de omgeving van de Ketelbrug, waar het IJsselwater binnenkomt, en nemen af in noordelijke richting (figuur 2.7). De chlorofylconcentratie neemt echter in dezelfde richting toe (mogelijk in verband met de hogere dichtheden van Driehoeksmosselen en een minder

hoge predatie op zoöplankton in het zuiden; Lammens 1999), waardoor het water in het noordelijke deel van het IJsselmeer vaak troebel is dan dat in het zuiden.

In het Markermeer liggen de fosforgehalten iets lager dan in het IJsselmeer, evenals de chlorofylgehalten. Het doorzicht in het open water van het meer is echter geringer (zomergem. 45 cm, range ca. 30-50), omdat dat veel sterker dan in het IJsselmeer door de anorganische component van het zwevend stof wordt bepaald; de gloeirest beslaat gemiddeld 69 % van het zwevend stof (Markermeer Midden) tegenover 44 % in het IJsselmeer (Vrouwezand). De oorzaak hiervan is het hogere slibgehalte van het sediment in combinatie met de geringere diepte, waardoor het doorzicht sterk afhankelijk is van de wind. Dat is ook de belangrijkste oorzaak van het feit dat het doorzicht in de periferie van het meer

gemiddeld beduidend groter is dan in het open water. In beschutte delen van het gebied, zoals het IJmeer, de Gouwzee en de Hoornsche Hop, bedraagt het doorzicht gemiddeld 60-75 cm (figuur 2.8). Ook de chlorofylgehalten zijn hier meestal beduidend lager dan in het open water en in de Hoornsche Hop en de Gouwzee geldt dit ook voor de fosforgehalten.

#### Ecosysteem

De flora en fauna van het gebied hebben onder invloed van de afsluiting en de inpolderingen grote veranderingen ondergaan. Toch bevat het huidige ecosysteem nog enkele elementen die als een erfenis van de oorspronkelijke situatie kunnen worden gezien.

#### Zuiderzee

Het ecosysteem van de Zuiderzee werd onder meer bepaald door de toenmalige zoutgradiënt. Die gradiënt was terug te vinden in de flora, met fonteinkruiden in het zuiden en zuidoosten en zeegras langs de kusten van Friesland en Noord-Holland. De fauna omvatte typische brakwatersoorten (Brakwaterkokkel *Cerastoderma glaucum*, Brakwaterpok *Balanus improvisus*, Slijkhorentje *Hydrobia stagnorum*) en soorten met een brede tolerantierange voor zout (Aasgarnaal *Neomysis integer*, Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia*). De Zuiderzee kende zelfs waarschijnlijk een echte endem: het brakwaterkwalletje *Eucheilota flevensis* (zie verder hfdst. 6). Voor vis had de Zuiderzee een belangrijke kraamkamerfunctie, bekend is de Zuiderzeeharing. Behalve op deze Haring werd in de Zuiderzee ook veelvuldig op Ansjovis gevist, maar ook op Bot en garnalen.

#### Afsluiting

Na de aanleg van de afsluitdijk veranderde de levensgemeenschap van het gebied volledig. De zoute en veel brakke soorten stierven uit, de Zuiderzeeharing en het endemische brakwaterkwalletje *Eucheilota flevensis* verdwenen daarbij van de aardbodem. Snelle kolonistoren als Driehoeksmosselen en Jenkin's Brakwaterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* vormden het begin van de nieuwe zoetwatergemeenschap (zie hfdst. 6). Slechts enkele oorspronkelijke soorten

met een brede zouttolerantie wisten zich te handhaven. Voorbeelden zijn de Aasgarnaal en de Brakwaterpoliep, maar ook de Bot en de Spiering, die nog steeds een belangrijke rol in het systeem spelen.

#### *Inpolderingen*

Voor het ecosysteem van het IJsselmeer hadden de inpolderingen grote consequenties. Grote oppervlakten open water verdwenen, met evenredige vermindering van de bestanden van bodemfauna en vis en de daarvan afhankelijke watervogels. In de nieuwe polders ontstonden echter met name voor vogels nieuwe mogelijkheden. Zaadeters zoals Wintertalingen konden bijvoorbeeld profiteren van de zaden van de pioniervegetatie. Op het IJsselmeer en Markermeer zelf heeft echter vooral het ontstaan van vestigingsmogelijkheden voor kolonies van viseters invloed gehad.

Na het droogvallen van Zuidelijk Flevoland mislukte de rietinzaai in het noordwestelijk deel van de polder, doordat er teveel water stond. De ontginning begon daarom in de hoger gelegen delen van de polder. In het noordwesten ontwikkelde zich onbedoeld (er was een industriegebied gepland) een natuurgebied, de Oostvaardersplassen, met een grote aantrekkingskracht op vogels en natuurliefhebbers. De bestemming van het gebied werd gewijzigd en het kon als natuurgebied worden behouden (van Dobben 1995). Op de hogere delen van het gebied ontstonden wilgenbosjes waarin zich omstreeks 1978 Aalscholvers vestigden. De kolonie groeide in de jaren tachtig uit tot de grootste van Nederland, met omstreeks 8000 paar in het begin van de jaren negentig. In 1985 ontstond ook een kolonie in de nabijgelegen Lepelaarplassen, die uitgroeide tot ca. 5000 paar. Deze vogels foerageren met name in het IJsselmeer en Markermeer, waar ze in conflict komen met de beroepsvisserij.

#### *Huidige ecosysteem*

Tegenwoordig heeft het IJsselmeer een ecosysteem dat in de eerste plaats gekenmerkt wordt door soorten van open water. Het areaal van waterplanten beslaat slechts ca. 2 % van het totale meeroppervlak (32 % van het oppervlak <2 m diep), en de oevervegetatie (Riet en biezengras) niet

meer dan 0,3 %. Wel is er een redelijk oppervlak aan slikken, platen en ondiepten, die bij een meer natuurlijk peilbeheer mogelijkheden bieden voor uitbreiding van de oevervegetatie.

In het Markermeer is een relatief groter deel van het oppervlak met waterplanten begroeid (bijna 4 %), waarbij de Gouwzee, met een ca. 500 ha groot veld van de schaarse kranswier-soort *Nitellopsis obtusa*, een bijzondere plaats inneemt. In het najaar foerageren hier grote aantallen herbivore, duikende watervogels, waaronder vooral veel Meerkoeten en Tafeleenden en een groot deel van de Nederlandse populatie Krooneenden. Voor zwanen is de Gouwzee te diep, zij verzamelen zich vanouds in de ruitijd (juli en augustus) langs de kusten van het Markermeer (Houtribdijk), waar ze foerageren op de algen die op de stenen van de dijkvoet groeien. De laatste jaren zijn de aantallen echter lager, doordat de zwanen zich gedeeltelijk hebben verplaatst naar met name de Friese kust, waar ze profiteren van de toegenomen fonteinkruid- en kranswierbestanden.

Het oppervlak aan oeverplanten langs het Markermeer (65 ha Riet) is bijna verwaarloosbaar, en gezien het nagenoeg ontbreken van ondiepten biedt een aangepast peilbeheer in dit geval nauwelijks mogelijkheden tot uitbreiding.

Door het grote oppervlak en de geringe diepte van de meren speelt de bodemfauna een relatief belangrijke rol in het ecosysteem. Dat geldt in het bijzonder voor de Driehoeksmosselen, die gemiddeld met enkele honderden per m<sup>2</sup> op de bodem voorkomen, maar plaatselijk in banken veel hogere dichtheden bereiken. Via actieve filtratie voeden ze zich met fytoplankton, waardoor ze invloed uitoefenen op de dichtheid en soortensamenstelling van de algen. Op hun beurt worden de mosselen gegeten door vissoorten als Aal en Blankvoorn, maar vooral door overwinterende duikeenden, met name Kuifeend, Tafeleend, Toppereend en Brilduiker. De grote internationale betekenis die het IJsselmeer en Markermeer zo voor deze vogels hebben is één van de belangrijkste waarden van het gebied.

Onder de visfauna bevinden zich twee soorten die als relict van de zuiderzee fauna kunnen

worden beschouwd: de Bot en de Spiering. Vooral de Spiering, die zich in het IJsselmeer relatief vroeg voortplant en veel kleiner blijft dan zijn soortgenoten in de Waddenzee, speelt een belangrijke rol in de voedselketen. Hij wordt niet alleen door roofvis (Baars en Snoekbaars) gegeten, ook voor visetende watervogels als Futen, zaagbekken, meeuwen en sterns is Spiering belangrijk. Aalscholvers, die met name in het broedseizoen vanuit de kolonies van de Oostvaarders- en Lepelaarplassen in de meren foerageren, voeden zich met een wat breder spectrum van vissoorten en kunnen ook grotere vis verwerken. Dit spectrum vertoont een beperkte overlap met dat van de beroepsvisserij, die zich vooral richt op Baars, Snoekbaars en Aal. Ook de visserij is een belangrijke, sturende factor in het eco-systeem van IJsselmeer en Markermeer.

#### **Visserij**

Na de afsluiting traden grote veranderingen op in de visserij in het gebied (Dorleijn 1982, Korringa *et al.* 1970, Oudelaar 1983). Haring en Ansjovis verdwenen. Bot kon nog tot 1934 worden bevestigd maar ondanks dat de soort zich kon handhaven werd hij daarna voor de visserij onbelangrijk. De visserij op garnalen verschoof naar Aal, die voorheen slechts als bijvangst voorkwam. In 1937-38 kwam de visserij op Baars en Snoekbaars op. Eerst gebeurde dat met sleepnetten, afgeleid van het haringslepen. De bijvangst, waaronder veel jonge Baars en Snoekbaars, werd als "nest" verkocht aan eendenfokkerijen.

In 1970 werd een kuilverbod ingesteld om de druk op de vis en de verliezen van jonge Baars en Snoekbaars bij de bijvangst te verminderen. Het aantal staande netten nam daarna toe, evenals de visserij met aalkistjes en later die met schietfuiken. Tegenwoordig wordt het beeld 's zomers bepaald door enkele tienduizenden schietfuiken die van april tot oktober door het gehele meer staan opgesteld, 's winters door het staand want.

De Aalscholver wordt door de vissers gezien als geduchte concurrent en is in het verleden als zodanig bestreden. Nog in 1955 werd door de overheid bepaald dat het aantal broedparen

moest worden beperkt tot 1200, verdeeld over drie kolonies. In de jaren zestig begon echter ook de waterverontreiniging vat op de vogels te krijgen en het aantal paren daalde tot 800 en het aantal kolonies tot twee: het Naardermeer en Wanneperveen, beide beschermde gebieden. In 1965 kreeg de Aalscholver volledige bescherming en naarmate de aantallen verder toenamen laaide de discussie over controle van de populatie weer op. Modelstudies suggereren dat de Aalscholvers inderdaad enige invloed hebben op de vangsten van beroepsvissers (Lammens 1999). Een groot deel van de door de vogels gevangen vis betreft echter soorten die commercieel niet (Pos) of minder (witvis) interessant is. De vangst van de vogels is voor wat betreft zowel hoeveelheid als samenstelling min of meer vergelijkbaar met de bijvangst in de schietfuiken. Hoewel de bescherming van de Aalscholvers nog steeds van kracht is neemt de populatie in het IJsselmeergebied de laatste paar jaar niet meer toe. Anderzijds heeft een recent rapport de aandacht gevestigd op het grote aantal watervogels dat jaarlijks in de visnetten om het leven komt (van Eerden 1999).

### Natuurontwikkeling

Recent is langs de oevers van het IJsselmeer en Markermeer een aantal natuurontwikkelingsprojecten uitgevoerd, en een aantal andere is in studie of in voorbereiding. Uitgevoerd zijn:

#### IJsselmeer Onderdijk

Natuurgebied van 100 ha, een aantal (schier) eilandjes binnen een systeem van dammen en kaden met vier doorstroomopeningen. Ingericht

met riet, biezten, zandplaat en open water met waterplanten, 1991-1996.

#### Markermeer Houtribdijk

Versterking van de oeverbekleding van de Houtribdijk en aanleg van een beschermende vooroever in combinatie met natuurontwikkeling, nog in uitvoering.

#### Friesland Workumerbuitenwaard

Zandospuiting onder water in een strook van 2000 x 100 m voor de kust, aangebracht in 1992. Het zand moest naar de kust spoelen en kust-aangroei en uitbreiding van de oevervegetatie bevorderen en rustplaatsen voor vogels creëren. Het materiaal lijkt echter vooral in noordelijke en/of westelijke richting te bewegen (Lauwaars & Platteeuw 1999).

#### Friesland Bocht van Molkwerum

Uitbouw van aanwezige vooroever met drie zandplaten van totaal 9 ha, met uitgespaarde lagune. Voor uitbreiding oevervegetatie, kalegrondbroeders, pleisterende watervogels. Uitgevoerd 1994-1995.

#### Friesland It Soal

Strekdam van 750 m als vooroeververdediging in combinatie met een zandplaat, bedoeld voor zonering van recreatie en natuur (rustplaats voor watervogels). Aangelegd in 1995-1997.

#### Friesland Mirnserklif

Vier zandplaten van totaal 8 ha voor foeragerende, rustende en ruiende vogels. Opgeleverd in 1993.

Een evaluatie van deze projecten is gerapporteerd in Lauwaars & Platteeuw (1999). Naast de reeds uitgevoerde projecten zijn een aantal projecten voorgesteld of in voorbereiding, waaronder het Project Enkhuizerzand (Rijsdorp *et al.* 1997) en projecten ter compensatie van de aanleg van IJburg in het Markermeer. Veel projecten zijn gericht op uitbreiding van oevergebonden structuren en worden zo mogelijk gecombineerd met uitbreiding van recreatieve mogelijkheden en noodzakelijke onderhouds- of dijkversterkingswerkzaamheden.

De uitvoering van deze natuurontwikkelingsprojecten vloeit voort uit de wens tot uitbreiding van ecologisch waardevolle oeverzones, zoals die wordt uitgedrukt in de Vierde Nota Ruimtelijke Ordening, het Natuurbeleidsplan (NBP) en de Derde en Vierde Nota Waterhuishouding. Zo maken de ondieptes voor de Friese kust en de Houtribdijk en delen van de Hollandse IJsselmeer- en Markermeeroevers deel uit van de Ecologische Hoofdstructuur uit het NBP. In NW3 wordt belang gehecht aan de oevers als migratieroute. In de nota Natuur in het Natte Hart wordt daarom gezocht naar samenhang tussen de natuurontwikkelingsprojecten, die aanvankelijk vaak gericht waren op het tot stand brengen van meer lokale effecten.

Dit heeft geleid tot een meer integrale visie, waarin ook de overgang van rivier naar meer in de IJsseldelta en de zoet-zout overgang bij de afsluitdijk een rol spelen. Een barriere die veel aandacht verdient is die voor anadrome trekvis. Deze barriere bestaat enerzijds uit de beperkte ruimte en de sterke stroming die binnentrekkende vissen tijdens het spuien in de sluzen tegenkomen, anderzijds uit de abrupte zout-zoet overgang, die fysiologisch problematisch kan zijn. De wenselijkheid van onderzoek naar mogelijkheden voor het "wegnemen van ecologische barrieres" in combinatie met ontwikkeling van een brakke overgangszone wordt ondersteund in de Vierde Nota Waterhuishouding.



Foto 2.2

Deel van het natuurontwikkelingsproject Onderdijk in juni 1994, kort na de aanleg. Part of nature development project at Onderdijk.

## 3. Plankton

### Bas Ibelings & Ruurd Noordhuis (RIZA)

#### Inleiding

Ik walg van alg! Met deze slogan vierde BOVAR (Bestrijding Overmatige Algen groei Randmeren) in 1996 het 10-jarig jubileum (figuur 3.1). Een decennium strijd tegen de groene soep. Ook in het IJsselmeer (en in mindere mate het Markermeer) is er reeds lang een overmaat aan algen en in 1996-1999 was er weer jaarlijks sprake van een bloei van (toxische?) blauwalgen. De walging lijkt begrijpelijk. Waarom zou iemand derhalve geïnteresseerd zijn in het lezen van monitoring gegevens over fytoplankton? Waarschijnlijk is men geïnteresseerd te weten hoe het ervoor staat met de eutrofiëringsbestrijding - wordt de groene soep inderdaad teruggedrongen? Maar verder? Zolang het chlorofylgehalte maar daalt - meer hoeven we eigenlijk niet te weten, nietwaar? Toch zit er ook een andere kant aan deze zaak. Immers zonder algen minder Driehoeksmosselen die het voornaamste voedsel vormen voor duikeenden zoals de Kuifeend. Algen zijn wel degelijk meer dan groene soep. Ook is het een simplificatie fytoplankton als niet meer dan een chlorofyl getal te zien. De range aan afmetingen in het fytoplankton (0.2  $\mu\text{m}$  - 2 mm) is vergelijkbaar met die bij hogere planten: minuscule mosjes van slechts

10 mm tot de gigantische Sequoia's van 100 m (analogie uit Reynolds 1997). Algen leveren met ruim 4000 soorten de belangrijkste bijdrage aan de botanische biodiversiteit in Nederland, naast 1400 soorten hogere planten, 550 soorten varens en mossen, ruim 600 soorten korstmossen en 3500 soorten macrofungi. De diversiteit van grazers in het zoöplankton is in respons op de diversiteit aan prooi al even indrukwekkend.

In dit hoofdstuk hopen wij enerzijds aan te tonen dat het de goede kant opgaat met de eutrofiëringsbestrijding in het IJsselmeergebied (maar leg dat maar eens uit aan de recreant die het zwemstrand gesloten ziet vanwege de risico's van toxische blauwalgen). Anderzijds hopen wij aan de hand van een enkel aspect te illustreren dat ook micro-organismen inderdaad fascinerend kunnen zijn. We willen dat met name doen door de eenjarige successie van fyto- en zoöplankton in het Marker- en IJsselmeer in enige mate van detail te beschrijven.

## Resultaten

### Fytoplankton 1996

Het zomergemiddelde chlorofylgehalte in het IJsselmeer schommelt sinds 1990 rond de 70  $\mu\text{g/l}$ , en ligt daarmee onder de norm van 100  $\mu\text{g/l}$  (hfdst. 2, figuur 6). In de loop van de zomer wordt deze norm echter vaak wel overschreden. In sommige jaren komt in het IJsselmeer behalve de zomerpiek ook een voorjaarspiek voor, meestal in februari of maart (figuur 3.2). Dit was het geval in 1990, 1991, 1996 en 1998. In de overige jaren (1992 - 1995 en 1997) werd slechts een zomerpiek waargenomen.

In het Markermeer zijn de chlorofylgehalten in het algemeen aanzienlijk lager en wordt de AMK-norm meestal niet bereikt. Twee keer bedroeg het gehalte precies 100  $\mu\text{g/l}$  (juni 1994 en oktober 1998), maar vooral in het voorjaar van 1999 waren de gehalten uitzonderlijk hoog en werd de norm overschreden. Ook in de winter van 1995 werden relatief hoge gehalten gemeten. In het Markermeer is meestal geen sprake van een duidelijke zomerpiek zoals in het

IJsselmeer. De gehalten in het voorjaar zijn vaak hoger en in sommige jaren is er sprake van een kleine najaarspiek (figuur 3.2).

### Hoofdgroepen in het fytoplankton

Bij de bespreking van zowel de hoofdgroepen in het fytoplankton als de individuele soorten wordt de abundantie uitgedrukt op basis van celtaal en biovolume. Deze gegevens zijn vanuit MWTL voor 1996 beschikbaar, en worden hier voor het IJsselmeer aangevuld met projectgegevens uit 1997 en 1998. In 1996 bleken op basis van celtaallen zowel het IJsselmeer als het Markermeer door blauwalgen te worden gedomineerd (figuur 3.3). In het IJsselmeer varieerde het percentage blauwalgen tussen de 30 % in het vroege voorjaar en de 95 % in de zomer; in het Markermeer waren deze waarden respectievelijk 15 en 90 %. In beide gevallen was dat aanzienlijk meer dan in 1992 (Bijkerk 1995) en in het IJsselmeer was ook in 1997 het aandeel kleiner. In 1998 benaderde het beeld echter dat van 1996 (figuur 3.4). Het maximum aantal blauwalgen in het IJsselmeer overschreed in 1996 zowel als in 1997 en 1998 de 70.000 cellen per ml. Gevoelsmatig klopt deze constatering met ons beeld van het IJsselmeer: hier wordt een bloei van blauwalgen geregeld waargenomen. NOAA satelliet opnames tonen het optreden van drijfvlagen van blauwalgen op uitgebreide schaal. In het Markermeer lag het maximum aantal blauwalgencellen in 1996 ca 50 % lager dan in het IJsselmeer, net als in 1992 (Bijkerk 1995). Terwijl echter in 1992 de groenalgen overheersten waren in 1996 de blauwalgen dominant, zij het minder sterk dan in het IJsselmeer (figuur 3.3). Dit strookt niet helemaal met het feit dat het Markermeer bekend staat als een door groenwieren gedomineerd systeem.

Wanneer we het voorkomen van de hoofdgroepen in het fytoplankton uitzetten op basis van biovolume (figuur 3.3) komt de groenwieri dominantie in het Markermeer in 1996 wel tot uiting (maximaal aandeel 75 %). In het IJsselmeer blijven blauwalgen de dominante groep. Op basis van biovolume is het maximum aandeel blauwalgen 40 % in het Markermeer en 90 % in het IJsselmeer. De ontwikkeling van diatomeeën in

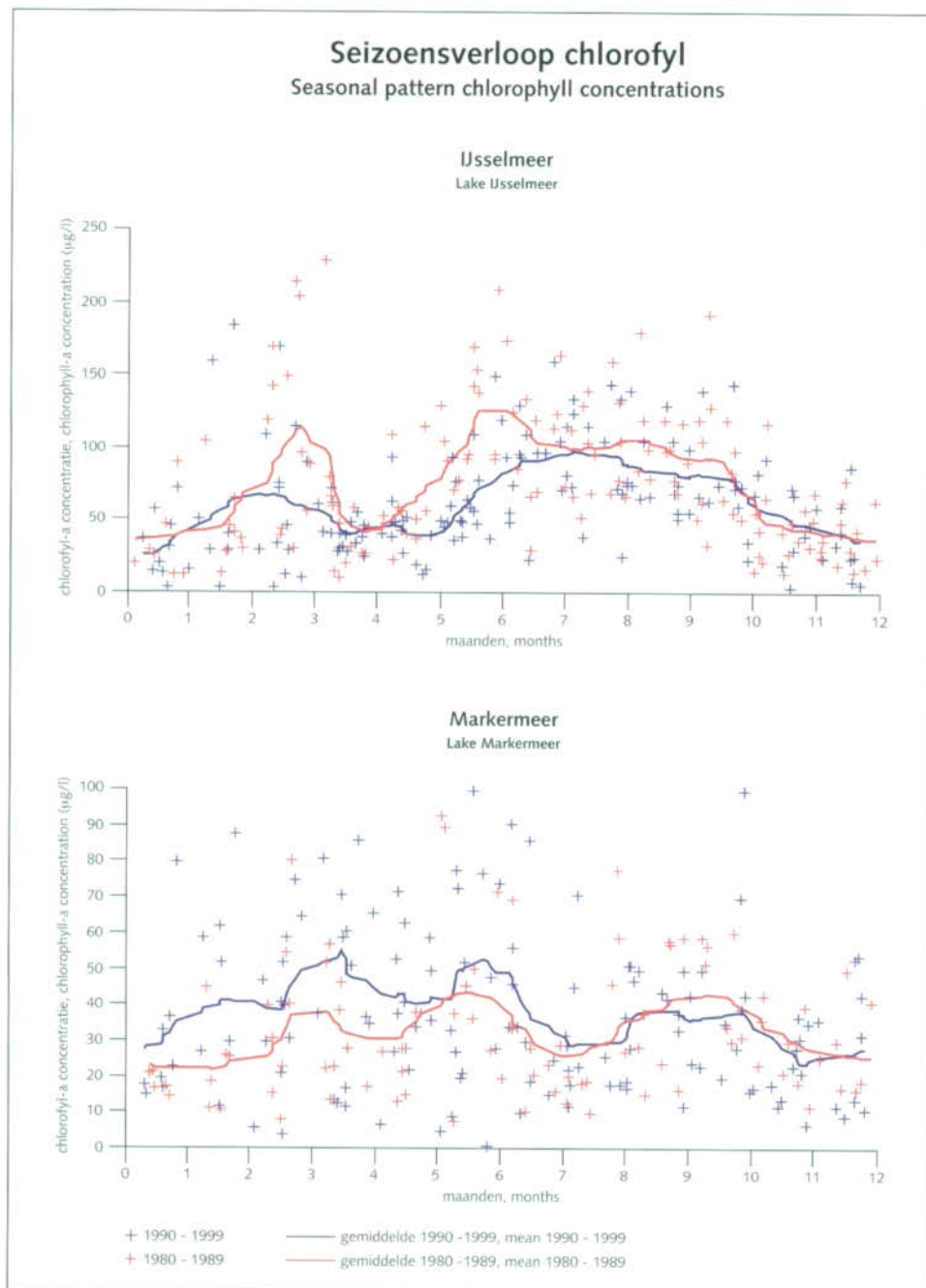


Figuur 3.1

Bestrijding van overmatige algenbloei is een belangrijk onderdeel van het beheer van de zoete rijkswateren. Vermindering van de hoeveelheid meststoffen kan algenbloei en de vorming van hinderlijke drijfvlagen en toxines beperken, maar heeft ook gevolgen voor andere schakels in het voedselweb.

"I detest algae". Fighting excessive algal growth is an important part of management of the national waterbodies in The Netherlands. Decrease of nutrient levels will help limit blooms, development of algal scums and formation of toxins, but will also have consequences for other links in the food web.



**Figuur 3.2**

Seizoensverloop van het chlorofylgehalte in het IJsselmeer (locatie Vrouwenzand; a) en het Markermeer (Markermeer-Midden; b) in de jaren tachtig en in de jaren negentig (exacte waarden en lopend gemiddelde over tien metingen). In het IJsselmeer kwam in de jaren negentig een uitgesproken voorjaarspiek minder vaak voor dan in de jaren tachtig. Een voorzomerpiek die in de jaren tachtig vaak voorkwam, bleef in de jaren negentig vrijwel geheel uit, waardoor de gemiddelde waarden in juni veel lager waren en de periode van helder water tussen voorjaar- en zomerpiek werd verlengd. In het Markermeer vertoont het verloop in beide perioden ongeveer hetzelfde beeld, maar de gehalten de eerste helft van het jaar waren in de jaren negentig belangrijk hoger.

Seasonal pattern of chlorophyll concentrations in Lake IJsselmeer (a) and Lake Markermeer (b) during the 1980s and the 1990s. In Lake IJsselmeer the spring peak of chlorophyll was seen less often during the 1990s and a peak that often occurred in June during the 1980s was all but absent since then. Concentrations in June were considerably lower in the 1990s and the clear water phase between spring and summer peaks was generally longer. In Lake Markermeer the pattern didn't change much, although concentrations in the first half of the years increased.

het Marker- en IJsselmeer geeft een bekend patroon weer (figuur 3.3): relatief hoge dichtheden in voor- en najaar, lage dichtheden ge-

durende de zomer. Opvallend is dat de najaarsbloei van diatomeeën in het IJsselmeer snel ten einde loopt. In het IJsselmeer is gedurende de

voorjaarspiek sprake van co-dominantie door diatomeeën en *Rhodomonas* sp. (ingedeeld bij "overige algen").

In het Markermeer zijn groenwieren gedurende het hele jaar abundant, met uitzondering van de periode augustus - september. Ook in het IJsselmeer zijn groenwieren een groot deel van het jaar in redelijk grote aantallen aanwezig; de hoogste celaantallen en het hoogste biovolume worden bereikt in juli - opvallend genoeg valt de bloei van groenwieren dus gedeeltelijk samen met die van blauwalgen.

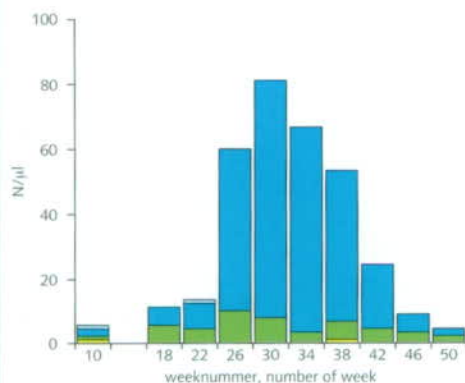
#### Individuele soorten

Vanwege het "blauwalg-karakter" van het IJsselmeer is het met name interessant deze groep nader te beschouwen. In figuur 3.5 wordt de ontwikkeling van enkele blauwalgen weergegeven voor 1996, uitgedrukt in zowel celaantallen als in biovolume. *Aphanocapsa* was verreweg de talrijkste blauwalg, op afstand gevolgd door *Cyanodictyon* en *Aphanizomenon*, terwijl *Microcystis* nauwelijks mee lijkt te tellen. Uit het biovolume komt een heel ander beeld naar voren: Het blijkt dat *Aphanizomenon flos-aquae* verreweg de hoogste biovolume waarde bereikte, *Aphanocapsa* valt weg en *Microcystis* komt op. De opeenvolging van blauwalgen gedurende het seizoen was als volgt: de kleine blauwalgen *Cyanodictyon* en *Aphanocapsa* bereikten hun maximale populatieomvang tegelijkertijd in de voorzomer, alhoewel de ontwikkeling van *Aphanocapsa* meer gespreid was over het groeiseizoen; *Aphanizomenon* kwam voor als één scherpe piek in augustus, terwijl *Microcystis* voldeed aan zijn reputatie als laatbloeiër en in september een maximale populatieomvang bereikte. De populatiemaxima overlappen nauwelijks, met uitzondering van *Cyanodictyon* en *Aphanocapsa*. De soorten lijken het estaffestokje van elkaar over te nemen. De meest talrijke groenwieren in het IJsselmeer zijn *Scenedesmus* spp. - hun relatief constante aanwezigheid wordt slechts onderbroken in augustus tijdens de *Aphanizomenon* bloei. De tot de diatomeeën behorende *Stephanodiscus* is abundant in maart en september.

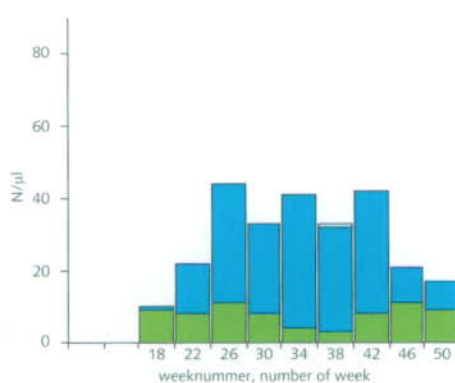
Blauwalgen vertonen in het Markermeer, evenals in het IJsselmeer, vaak een kortstondige

### Seizoensverloop fytoplankton 1996 Seasonal pattern phytoplankton abundance, 1996

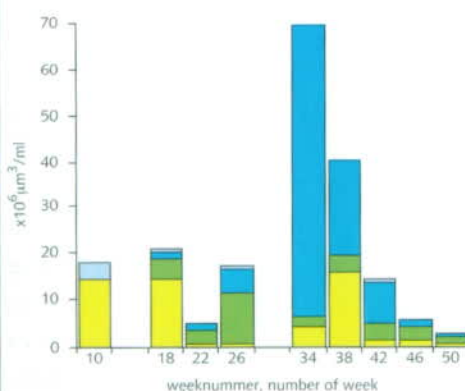
Aantal individuen IJsselmeer  
Number of individuals Lake IJsselmeer



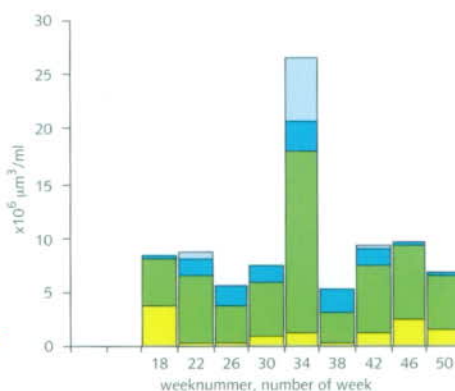
Aantal individuen Markermeer  
Number of individuals Lake Markermeer



Biovolumes IJsselmeer  
Biovolumes Lake IJsselmeer



Biovolumes Markermeer  
Biovolumes Lake Markermeer



overig, others  
blauwalgen, bluegreen algae  
groenalgen, green algae  
kiezelwieren, diatoms

**Figuur 3.3**

Seizoensverloop van het fytoplankton in het IJsselmeer en Markermeer in 1996, aantal cellen en biovolume van de hoofdgroepen. In het IJsselmeer waren blauwalgen dominant, in het Markermeer waren groenalgen relatief belangrijker. Seasonal pattern of phytoplankton abundance in Lake IJsselmeer and Lake Markermeer in 1996, number of cells and biovolume. In Lake IJsselmeer blue-green algae dominated, in Lake Markermeer green algae were relatively important.

maar intense bloei: 70 % van de gesommeerde *Microcystis* populatie werd in 1996 op één datum, nl. 31 juli, gemeten. *Aphanizomenon* vertoonde twee scherpe pieken, ieder verantwoordelijk voor ca. 50 % van de gesommeerde populatie (figuur 3.5). Net als in het IJsselmeer volgden de maxima van blauwalgen elkaar op in de tijd; er was wederom nauwelijks sprake van overlap. In het Markermeer kwam de volgende successie naar voren: *Aphanizomenon* in juni, *Microcystis* in juli, *Cyanodictyon* in augustus en opnieuw

*Aphanizomenon* in september.

Een analyse van de groenwieren in het Markermeer laat zien dat *Tetrastrum* en *Scenedesmus* spp. in 1996 het talrijkst waren. Op basis van biovolume valt *Tetrastrum* echter weg en zijn de niet nader gedetermineerde kleine bolvormige Chlorococcales het meest prominent aanwezig. Behalve *Scenedesmus* had in de nazomer *Closterium* een groot aandeel in het biovolume. Wat opvalt is het gelijkmatige voorkomen van de meeste groenwieren - in ieder geval in verge-

lijking met de blauwalgen. Van de groenwier populaties werd op één monstertag meestal slechts 10-20 % van de gesommeerde populatie aangetroffen. De algen *Closterium* sp. en *Coelastrum* sp. vormen hierop een uitzondering, maar niettemin lijken groenwieren elkaar minder uit te sluiten dan blauwalgen.

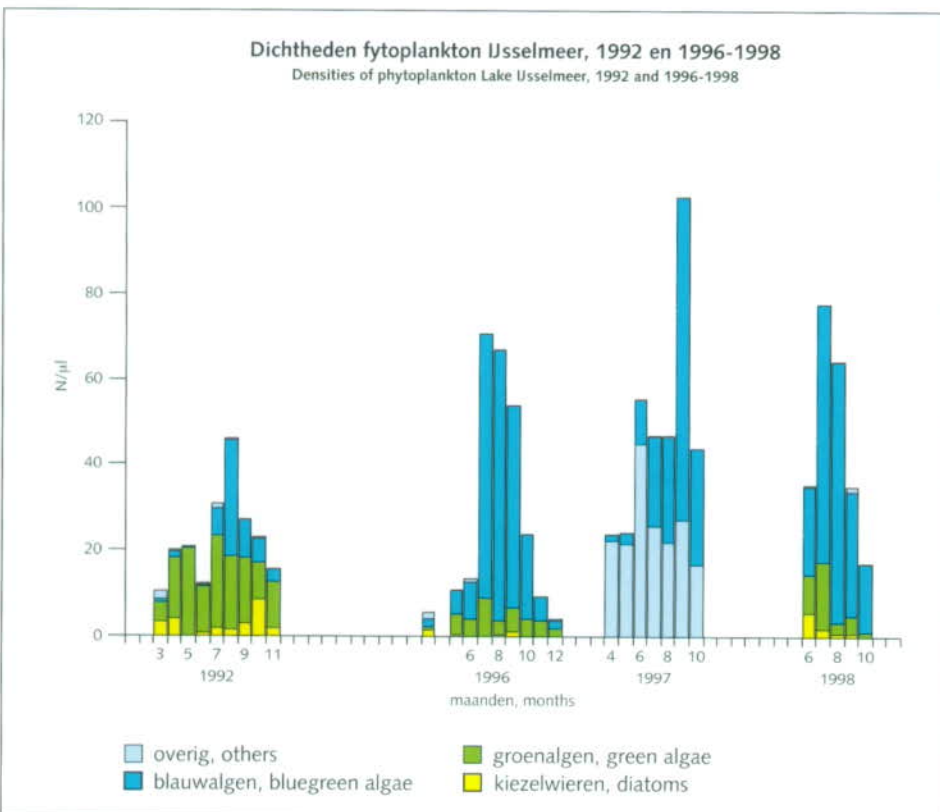
#### Vergelijking IJsselmeer / Markermeer

Een vergelijking tussen IJsselmeer en Markermeer laat zoals bekend grote verschillen zien. Met uitzondering van de groenwieren overtreft het biovolume van het fytoplankton in het IJsselmeer dat in het Markermeer (figuur 3.3). Met name voor de blauwalgen *Aphanizomenon* sp. en *Microcystis* sp. is het verschil groot. Naast de lagere nutriëntenbelasting van het Markermeer zal met name het verschil in onderwater lichtklimaat doorslaggevend zijn voor de verschillen tussen de twee meren. De bodem van het Markermeer bestaat voor een groot deel uit slib dat reeds bij matige windsnelheden in suspensie wordt opgenomen. Het slib verhoogt de extinctie en verlaagt de hoeveelheid licht die door het fytoplankton kan worden ingevangen. Volgens Lammens (1999) wordt in het IJsselmeer 15-30 % van de extinctie door algen bepaald en 15-25 % door gloeirest (= anorganisch slib). Voor het Markermeer bedragen deze waarden respectievelijk 4-18 % en 24-42 %. Het geringere - door hoge slibgehalten bepaalde - doorzicht kan de lagere chlorofyl-a gehalten verklaren maar niet het geringe aandeel blauwalgen in het Markermeer. Juist draadvormende blauwalgen als *Planktothrix agardhii* zijn uitstekend in staat om te gaan met laag licht condities (Scheffer *et al.* 1997a). Echter ook de lichtdynamiek van het Markermeer zal groter zijn dan in het IJsselmeer; immers de hoeveelheid slib - en daarmee de hoeveelheid licht - is sterk afhankelijk van de windsnelheid. Ibelings *et al.* (1994) vergeleken de aanpassing van het groenwier *Scenedesmus protuberans* met die van de blauwalg *Microcystis aeruginosa*. Het bleek dat blauwalgen moeite hebben om zich aan te passen aan wisselende lichtcondities, groenwieren zullen blauwalgen verdringen. Deze bevinding strookt met de waarnemingen van het biovolume in het Markermeer: juist blauwalgen zijn minder talrijk,



Foto 3.1

Drijflagen van *Microcystis* op het IJsselmeer bij Lelystad, augustus 1990. In dergelijke drijflagen kunnen toxische stoffen als microcystine voorkomen. Na 1991 kwamen drijflagen in de zomermaanden wat minder vaak voor (zie figuur 3.9). *Algal scum on Lake IJsselmeer near Lelystad, August 1990. In these scums, cyanotoxins like microcystine may be present. Situations like these have occurred less often since 1991 (see figure 3.9).*



Figuur 3.4

Verloop van fytoplanktonconcentraties in het IJsselmeer bij Vrouwenzand in 1992 (Bijkerk 1995) en 1996-1998. De concentraties in 1997 (alleen blauwalgen uit totaal onderscheiden) en 1998 zijn met behulp van een flowcytometer bepaald (locatie 10 uit Burger *et al.* 1998; 1999). Opvallend is een vrij grote concentratie van blauwalgen in de laatste drie jaren t.o.v. 1992 en een groot aandeel van overige algen in 1997 t.o.v. 1996 en 1998.

*Concentrations of phytoplankton in Lake IJsselmeer in 1992 and 1996-1998. Recent concentrations of blue-greens were somewhat higher than in 1992, while in 1997 the share of other algae (no detailed information) was bigger than in 1996 and 1998.*

groenwieren handhaven zich redelijk. Dit zal echter slechts een deel van de verklaring vormen.

### Zoöplankton 1996

Het zoöplankton in het IJssel- en Markermeer bestaat in hoofdzaak uit Cladocera (waterlooien), Copepoda (roei-pootkreeftjes), Rotifera (raderdiertjes) en de planktonische larven van Driehoeksmosselen. De laatste groep wordt hier niet besproken. Zoöplankton, althans de herbivore soorten, leeft van algen, detritus en bacteriën. Op hun beurt vormt het zoöplankton een belangrijke voedselbron voor jonge en planktivore vis.

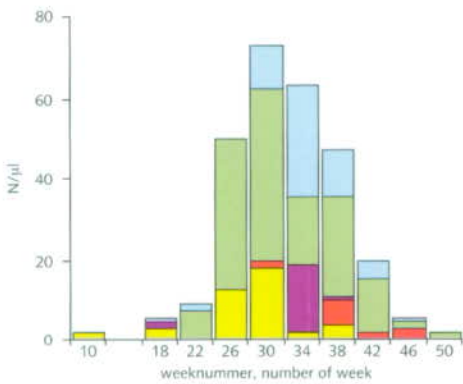
De eerste monsterdatum voor zoöplankton in het IJsselmeer in 1996 viel in mei. Op dat moment waren "naupliuslarven" van roei-pootkreeftjes en raderdiertjes relatief talrijk (figuur 3.6). In de loop van juni en juli kwamen de cladoceren sterk op, waardoor de abundantie van eerstgenoemde twee groepen werd teruggedrongen. Onder de watervlooien kwamen *Bosmina coregoni* en later *Bosmina longirostris* het meest voor, gevolgd door *Chydorus* spp.; *Daphnia*-soorten waren relatief zeldzaam. Met betrekking tot competitie tussen groepen in het zoöplankton is het overigens opvallend dat gedurende de voorjaarspiek *Bosmina* tussen 6 en 10 juni (in figuur 3.6 samengenomen) reeds instortte, terwijl de *Daphnia*-populatie zich verdubbelde. Op 30 juli was de cladoceren-gemeenschap als geheel echter ingestort; de aantallen waren gedecimeerd in vergelijking met de piek in juni. Waarschijnlijk was dit een gevolg van een stijging van de vispredatie.

De raderdiertjes profiteerden van het wegvallen van deze efficiënte grazers en werden opnieuw talrijk. Hierdoor nam de concentratie zoöplankton in juli toe tot de hoogste waarde die in het gehele groeiseizoen werd gemeten: 1381 individuen per liter, waarvan 1131 (niet nader gedetermineerde) raderdiertjes. Op monsterdata waarop Rotifera wel nader zijn gedetermineerd, zijn soorten behorend tot de geslachten *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella* en *Polyarthra* abundant.

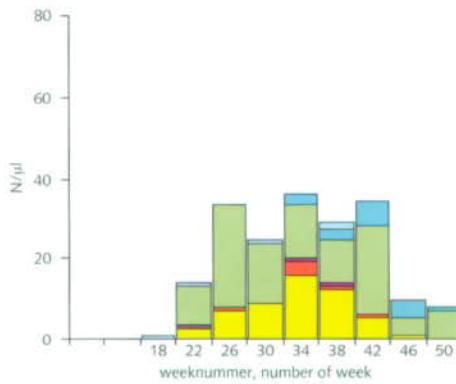
In augustus en september herstelden de cladoceren zich enigszins (de "nazomerpiek"), al

### Soortensamenstelling fytoplankton 1996 Species composition of phytoplankton, 1996

**Aantal blauwalgen IJsselmeer**  
Density blue-green algae Lake IJsselmeer

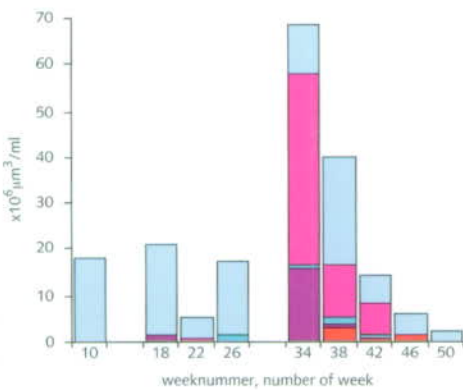


**Aantal blauwalgen Markermeer**  
Density blue-green algae Lake Markermeer

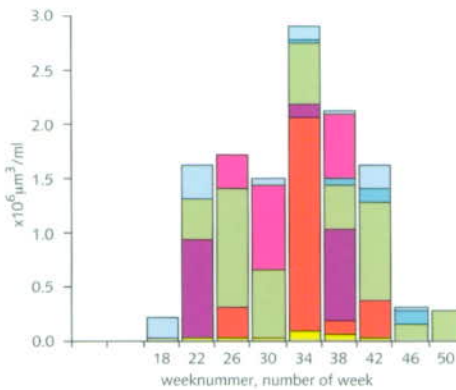


- overig, others
- Lyngbia
- Aphanocapsa
- Aphanizomenon
- Microcystis
- Cyanodiction

**Biovolume blauwalgen IJsselmeer**  
Biovolume blue-green algae Lake IJsselmeer

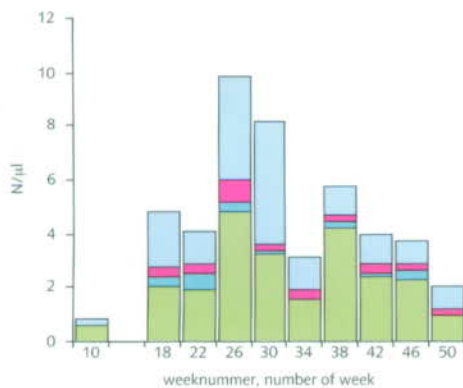


**Biovolume blauwalgen Markermeer**  
Biovolume blue-green algae Lake Markermeer

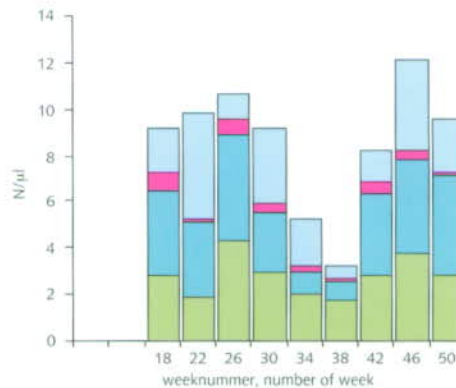


- overig, others
- bolvormige Chroococcales
- Lyngbia
- Aphanocapsa
- Aphanizomenon
- Microcystis
- Cyanodiction

**Aantal groenalgen IJsselmeer**  
Density green algae Lake IJsselmeer



**Aantal groenalgen Markermeer**  
Density green algae Lake Markermeer

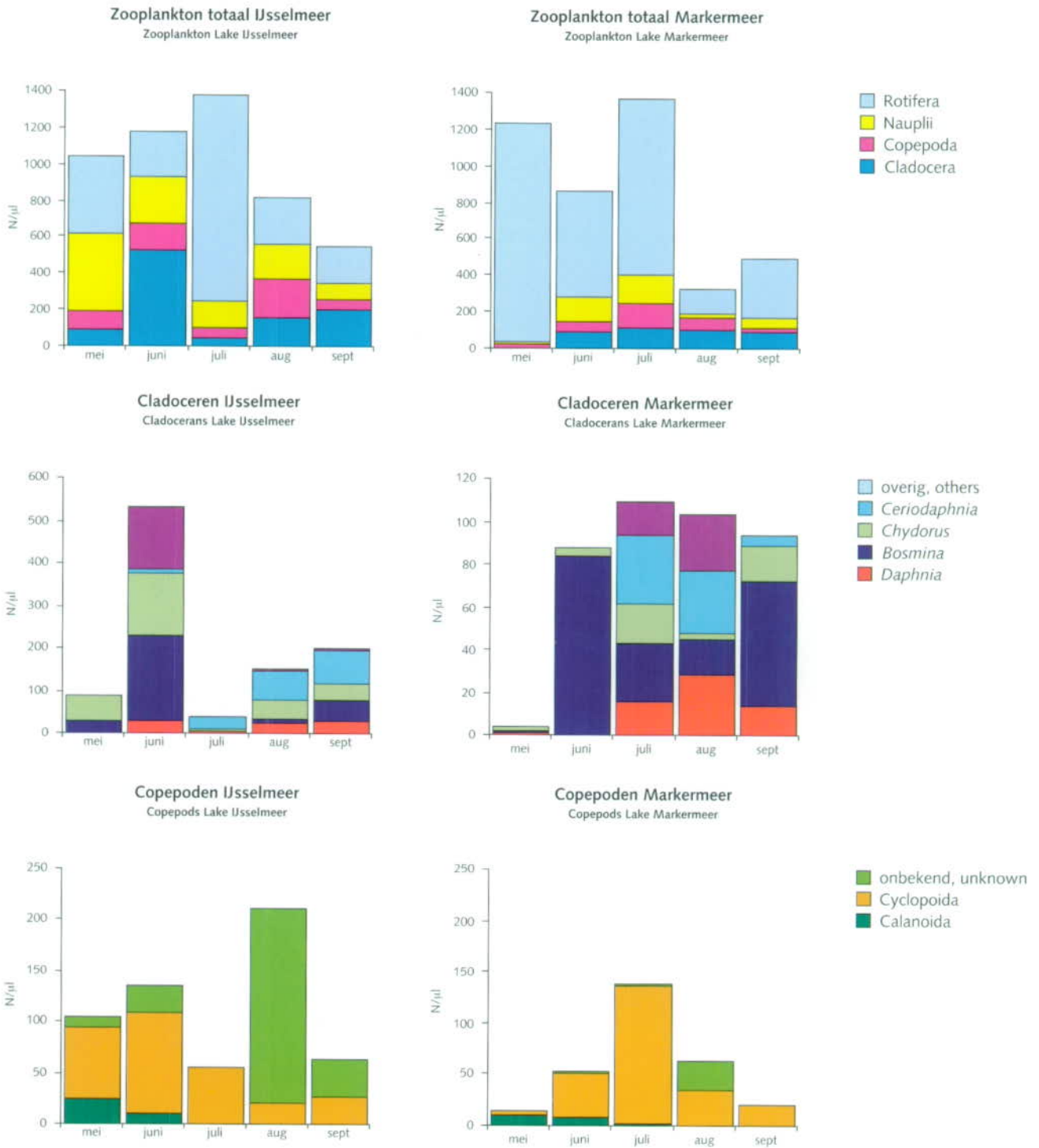


- overig, others
- bolvormige Chroococcales
- Lyngbia
- Aphanocapsa

**Figuur 3.5**  
Seizoensverloop van de soortensamenstelling van blauwalgen (aantallen en biovolume) en groenalgen in het IJsselmeer en Markermeer in 1996. Aantalsmatig was in beide meren de kleine blauwalg *Aphanocapsa* het gehele seizoen dominant, maar qua biovolume heeft deze groep weinig te betekenen. Onder de groenalgen is *Scenedesmus* belangrijk, in het Markermeer komen daarnaast soorten uit het geslacht *Tetrastrum* veel voor.  
*Species composition of blue-green and green algae in Lake IJsselmeer and Lake Markermeer in 1996. The small blue-green alga Aphanocapsa is dominant in both lakes, but has only a small share of total biovolume. Among green algae Scenedesmus was abundant, especially in Lake Markermeer accompanied by Tetrastrum species.*

## Seizoensverloop samenstelling zooplankton 1996

### Seasonal pattern and species composition zooplankton, 1996



**Figuur 3.6**

Samenstelling van het zooplankton in het IJsselmeer en Markermeer in 1996. Talrijk waren raderdiertjes als *Keratella cochlearis* en *Polyarthra* (m.n. in het Markermeer), *Bosmina* en cyclopöide copepoden. In het Markermeer kwamen in het algemeen wat meer raderdiertjes en wat minder cladoceren voor dan in het IJsselmeer.

Zooplankton composition in Lake IJsselmeer and Lake Markermeer in 1996. Abundant were rotifers like *Keratella cochlearis*, *Polyarthra* sp., the cladoceran *Bosmina* and cyclopoid copepods. In Lake Markermeer rotifers were a little more abundant than in Lake IJsselmeer, cladocerans a little less.

bleven de aantallen laag in vergelijking met juni. Er was nu sprake van een evenwichtige verdeling van aantallen *Daphnia*, *Bosmina* en *Chydorus* (allen ca. 40 ind./l), terwijl *Ceriodaphnia* in vergelijking met de voorjaarspiek sterk was opgekomen (ca. 80 ind./l).

Copepoden kwamen het hele groeiseizoen in relatief constante aantallen voor, waarbij de min of meer omnivore cyclopoïde copepoden meestal vele malen talrijker waren dan calanoïde; een groep van zwevende filterfeeders die vooral in mei en juni aanwezig waren. Bij de copepoden betreft het voornamelijk de juveniele "copepodiet" stadia; adulten zijn zeldzaam.

In het Markermeer was in 1996 sterker dan in het IJsselmeer sprake van een dominantie door raderdiertjes (figuur 3.6). Vooral *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis* en *Polyarthra* sp. kwamen veel voor. De hoogste abundantie (1195 individuen per liter) werd direct in mei gemeten, een tweede piek volgde op 31 juli. Cladoceren - alhoewel ondergeschikt aan de raderdiertjes - vertoonden een sterke toename in mei en juni; de aantallen bleven vervolgens tot en met de laatste monsterdatum op 25 september relatief constant. *Bosmina* spp. zijn net als in het IJsselmeer het meest talrijk. Cyclopoïde copepoden waren vooral in juli talrijk, calanoïden kwamen in kleine dichtheden voor, net als in het IJsselmeer vooral in mei en juni.

#### Grote *Daphnia*'s

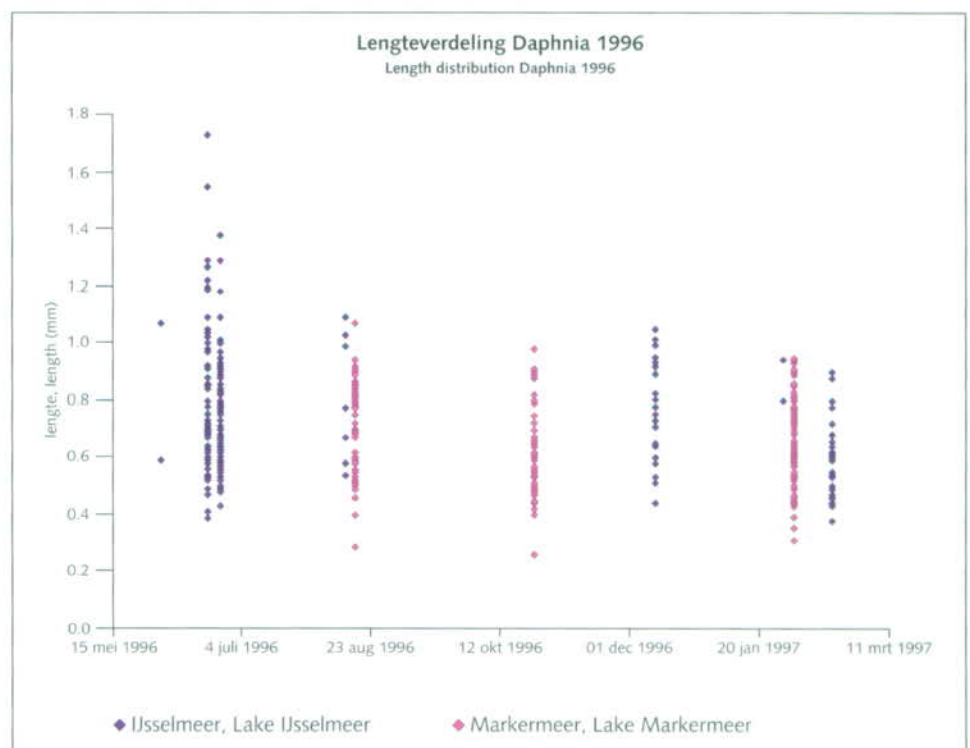
Bij Actief Biologisch Beheer wordt grote waarde gehecht aan het voorkomen van grote *Daphnia*-soorten als *D. hyalina* of *D. galeata*. Er wordt gesteld dat slechts grote *Daphnia*'s (> 1 mm) een dusdanig hoge graasdruk kunnen ontwikkelen dat biomassa van fytoplankton substantieel wordt gereduceerd. Het optreden van een "clear water phase", zowel in het Markermeer als in het IJsselmeer in juni/juli (totale biovolume fytoplankton daalt naar een minimum; zie ook figuur 3.2), lijkt erop te duiden dat *Daphnia*'s een beduidende rol spelen in deze meren. In juni 1996 bereikten de aantallen cladoceren per liter inderdaad een maximum, al waren de aantallen *Daphnia* in het IJsselmeer gering (20-40 per liter). In het Markermeer was *Daphnia* in

juni zelfs afwezig, terwijl in juli en augustus slechts ca 15-30 individuen per liter werden geteld. Bovendien is de lengte van *Daphnia* in Marker- en IJsselmeer gering, individuen met een lengte groter dan 1mm werden slechts bij uitzondering aangetroffen. Figuur 3.7 toont de seizoensvariatie in de mediane lengte in beide meren. Het lijkt derhalve onwaarschijnlijk dat *Daphnia* in het IJsselmeergebied een hoge graasdruk kan ontwikkelen (zie verder onder kopje "ruimtelijke patronen"). De eenzijdige nadruk op grote *Daphnia* als efficiënte grazer van fytoplankton lijkt niet altijd terecht. Rotiferen kunnen in hoge dichtheden voorkomen en een groeisnelheid bereiken die de groeisnelheid van hun prooi benadert; op deze wijze kunnen rotiferen bij tijd en wijle de belangrijkste grazers zijn.

#### Verschillen binnen het IJsselmeergebied

Tenslotte is het wellicht aardig even de belangrijkste verschillen met de Randmeren aan te stippen (data uit Dekker & Noordhuis 1997).

De aantallen *Daphnia* lopen in april - juni in de Randmeren (met uitzondering van het Ketelmeer) op tot ca. 500/l en zijn dus duidelijk hoger. Ook de gemiddelde lengte is groter dan in het IJssel- en Markermeer. Eigenlijk kan in het algemeen worden gesteld dat de dichtheden van het zoöplankton voor zowel Cladocera, Copepoda als Rotifera in Wolderwijd, Veluwemeer en Eemmeer een factor 2 - 10 hoger zijn dan in het IJsselmeer, terwijl zoöplankton aantallen, met name cladoceren, in het IJsselmeer weer een factor 3 hoger zijn dan in het Markermeer. Wel dient te worden opgemerkt dat in 1992 in het IJsselmeer 100 - 200 *Daphnia*'s per liter werden geteld. Ook de ontwikkeling van bijv. *Bosmina* en raderdiertjes bleef in 1996 sterk achter ten opzichte van 1992. Er is blijkbaar een aanzienlijk variatie van jaar tot jaar. Mogelijk hangt dit samen met verschillen in de jaarklassterkte van de Spiering; eerstejaars Spiering is in het IJsselmeer de belangrijkste predator van zoöplankton. De dichtheid van juveniele Spiering



Figuur 3.7

Grootteverdeling van *Daphnia*'s in 1996. Behalve dat de aantallen lager waren dan in 1992 (zie Dekker 1995), waren de watervlooiën in 1996 ook aanzienlijk kleiner. *Daphnia*'s groter dan 1 mm kwamen in 1996 maar weinig voor. Net als in 1992 waren de watervlooiën in het Markermeer nog kleiner dan in het IJsselmeer.

Size distribution of *Daphnia*'s in 1996. Beside the fact that the numbers were lower than in 1992 (Dekker 1995), *Daphnia*'s were also smaller in 1996; individuals larger than 1 mm were rare. As in 1992 *Daphnia*'s in Lake Markermeer were smaller than those in Lake IJsselmeer.

was in 1992 erg laag, in 1996 inderdaad een factor twee hoger (maar nog steeds laag in vergelijking met topjaren als 1994 en vooral 1990 en 1991). De lage aantallen *Daphnia* in het Markermeer kunnen bovendien worden verklaard doordat het hoge gehalte aan zwevend slib verstoring werkt op de opname en vertering van fytoplankton. *Bosmina* is in staat selectief te grazen - op kleine fytoplanktoncellen - in tegenstelling tot filterfeeders als *Daphnia*. *Bosmina* zal hierdoor minder gevoelig zijn voor verstoring door slib of blauwalgen.

### Ruimtelijke patronen; filtratie en graas

Figuur 3.8 illustreert een welbekend fenomeen: het chlorofyl-a gehalte in het zuidelijk deel van het IJsselmeer is lager dan op de meer noordelijk gelegen locatie Vrouwenzand en locatie IJsselmeer Noord. Een vergelijkbare gradiënt doet zich overigens voor van oost naar west in het

Markermeer. De zuid-noord gradiënt in chlorofyl-a werd in het verleden wel verklaard uit het feit dat het rivierplankton dat binnenstroomt met de IJssel tijd nodig heeft om zich aan te passen aan de condities in het IJsselmeer. Met het toenemen van de verblijftijd gedurende netto watertransport van zuid naar noord krijgt een aan het IJsselmeer aangepaste populatie fytoplankton de kans zich te ontwikkelen. Uit berekeningen van het Waterloopkundig Laboratorium blijkt dat een dergelijke verklaring onwaarschijnlijk is omdat de verblijftijd in de zuidelijke segmenten van het meer lang is ten opzichte van de generatietijd van het plankton. De gradiënt in chlorofyl-a zou samenhangen met een (omgekeerde) gradiënt in dichtheid van Driehoeksmosselen (zie Lammens 1999): de verliezen door grazing in het zuidelijk deel zijn hoger dan in het noordelijk deel van het IJsselmeer.

Uitgaande van een individuele filtratiecapaciteit

van een liter per mossel per dag wordt via een simpele rekensom duidelijk hoe groot de impact van deze filterfeeders op het plankton kan zijn (naar analogie van Lammens 1999):

- aanname: 500 mosselen per m<sup>2</sup>;
- aanname: filtreersnelheid per mossel 1 liter per dag;
- oppervlak IJsselmeer 1300 km<sup>2</sup> - gemiddelde diepte 4.4 m - volume 5.7x10<sup>9</sup> m<sup>3</sup>.

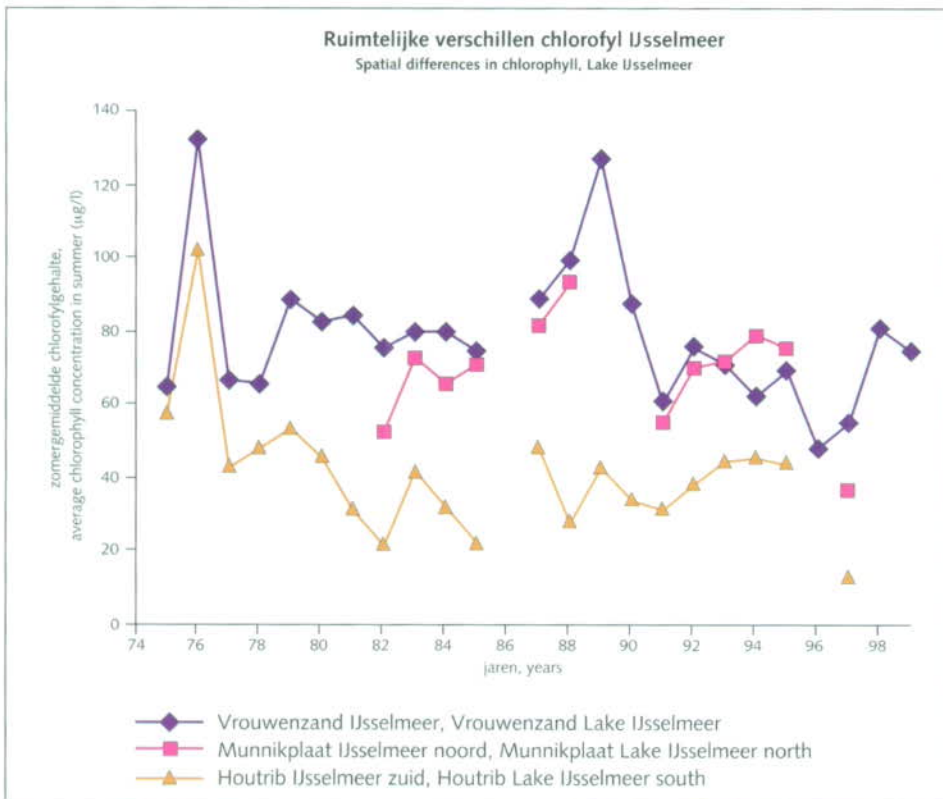
Hieruit volgt dat per etmaal 0.7 miljard m<sup>3</sup> IJsselmeerwater wordt gefiltreerd door *Dreissena* en dat het gehele meer eens per 8-9 dagen wordt schoongeveegd. De werkelijke dichtheid van driehoeksmosselen is sterk variabel en punt van discussie, waarschijnlijk is een gemiddelde waarde van 500/m<sup>2</sup> aan de hoge kant, maar lokaal en zeker in het zuidelijk deel van het IJsselmeer komen dichtheden van meer dan 2000/m<sup>2</sup> voor.

Hoe verhoudt zich deze rekensom tot de filtratiecapaciteit van *Daphnia* in het IJsselmeer, die, zoals eerder werd vastgesteld, gering lijkt door het ontbreken van grote *Daphnia* en relatief lage aantallen?

- aanname: *Daphnia* van 0.7 mm lengte filtreert bij 15 °C 2.5 ml per dag (Burns, 1969);
- aanname: gemiddeld 40 individuen per liter = 2.3x10<sup>14</sup> *Daphnia*'s in het IJsselmeer.

Hieruit volgt dat per etmaal 5.7x10<sup>8</sup> m<sup>3</sup> IJsselmeerwater wordt gefiltreerd door *Daphnia* en dat het gehele meer ca. eens per 10 dagen wordt gefiltreerd. Uit deze zeer grofstoffelijke berekening volgt dat de filtratiecapaciteit van *Daphnia* over het gehele IJsselmeer gezien in dezelfde orde van grootte ligt als die van *Dreissena*.

Uiteraard moet het verlies door grazing worden afgezet tegen de groeisnelheid van de algenpopulaties. De groeisnelheid varieert sterk per soort en wordt voornamelijk bepaald door de verhouding tussen het oppervlak en het volume van de fytoplanktoncel (SA/V ratio), dat onder andere bepalend is voor de snelheid waarmee nutriënten kunnen worden opgenomen uit het milieu. Kleine algen - bijv. *Chlorella*, *Ankistrodesmus*, *Ankyra* -



**Figuur 3.8**

Ruimtelijke verdeling van chlorofylgehalten in het IJsselmeer, zomergemiddelden 1975-1999. In het zuiden (Houtrib) zijn de gehalten over het algemeen aanzienlijk lager dan op meer noordelijk gelegen locaties als Vrouwenzand en Munnikplaat. Een van de oorzaken hiervan is mogelijk een hogere dichtheid van filterende Driehoeksmosselen in het zuiden.

In the southern part of Lake IJsselmeer chlorophyll concentrations are usually considerably lower than at locations more to the north. Higher densities of filtering Zebra Mussels might be a reason for this difference.

met een hoge SA/V (ca. 1-3/ $\mu\text{m}$ ) kunnen een groeisnelheid van meer dan 1 (d.w.z. verdubbeling) per dag bereiken. Kolonie- of draadvormende algen (bijv. *Microcystis*) met een SA/V <0.1/ $\mu\text{m}$  halen deze groeisnelheid lang niet. De hoogste fytoplankton groeisnelheden overtreffen de maximale "clearance rate" van zowel *Dreissena* als *Daphnia* in het IJsselmeer. Het is daarentegen wel voorstelbaar dat, gelet op de verhouding groeisnelheid / clearance rate, grote, traag groeiende algen effectief uit het systeem worden verwijderd door grazing. Daar staat echter tegenover dat *Daphnia* moeite heeft met grotere algen uit het water te verwijderen (bijv. Lampert 1987), terwijl Hwang *et al.* (1992) suggereren dat kolonies ook door *Dreissena* worden verworpen. Een gevorderde *Microcystis* bloei zal weinig hinder ondervinden van grazing door *Daphnia*, alhoewel in een vroeg stadium (kleinere kolonies) *Daphnia* er wellicht toe kan bijdragen dat de bloei niet tot ontwikkeling komt. De veronderstelling dat *Daphnia* in 1996 niet in hoge mate heeft bijgedragen aan de "clear water phase" in het IJsselmeer lijkt gerechtvaardigd. Deze stelling kan echter niet worden geëxtrapoleerd naar andere jaren, in 1992 waren de aantallen hoger en de individuen gemiddeld groter. *Dreissena* lijkt echter ten minste plaatselijk een grotere rol te spelen.

## Successie

### Theorie

Successie is een begrip dat in de ecologie veel aandacht heeft gekregen (bijv. Odum 1983). Er moet een onderscheid worden gemaakt tussen 'echte' successie en verstoringen. Successie is het gevolg van biologische interacties, waarbij een verandering altijd een respons is op een voorafgaande gebeurtenis. Verstoringen - bijv. een storm - zetten de successie als het ware terug, er wordt een nieuw kader geschapen waarbinnen de successie zich kan afspelen. Beide processen, successie en verstoringen, hebben een duidelijke invloed op de veranderingen in abundantie en soortensamenstelling van het plankton. In de (plankton)ecologie wordt een onderscheid gemaakt tussen r- en K-selectie. Soorten die hebben geïnvesteerd in een hoge groeisnelheid

(kleine afmetingen, hoge SA/V) noemt men r-geselecteerd. Grotere, traag groeiende soorten (lage SA/V) zijn juist gespecialiseerd in het omgaan met een laag aanbod van nutriënten en licht en bovendien aangepast om verliesprocessen (grazing, sedimentatie) te minimaliseren. Successie wordt verondersteld te verlopen van r-geselecteerde pioniers, bijv. *Chlorella*, *Ankyra*, *Synechococcus*, naar K-geselecteerde climax soorten, zoals *Microcystis* spp. of de grote dinoflagellaat *Ceratium hirundinella*.

Een deels vergelijkbare terminologie op basis van Grime (1979) onderscheidt C, S en R-soorten. Deze voor hogere planten ontwikkelde terminologie is door Reynolds (1997) aangepast aan fytoplankton. C-soorten zijn de pioniers (vgl. r-geselecteerde soorten), bijv. *Chlorella*, *Ankyra*, *Synechococcus*; S-soorten zijn vergelijkbaar met de K-geselecteerde soorten; typische voorbeelden zijn *Microcystis* spp. of de grote dinoflagellaat *Ceratium hirundinella*. R-soorten zijn aangepast aan voortdurende (diepe) menging en zijn derhalve uitstekend aangepast aan laag licht condities, *Planktothrix* (= *Oscillatoria*) *agardhii* of *Asterionella* zijn typische voorbeelden. Successie zou verantwoordelijk zijn voor overgang van C naar S, terwijl R-soorten zoals gesteld voornamelijk reageren op verstoringen zoals veranderingen in de stabiliteit van de waterkolom.

### Bottom-up vs. top-down

Op grond van een sterke correlatie tussen het chlorofyl-a gehalte en concentraties totaal-P en totaal-N voor het IJsselmeergebied wordt in de vierde eutrofiëringensquête geconcludeerd dat nutriënten vooral in de algenbiomassa zijn opgeslagen, hetgeen gepaard gaat met lage concentraties opgeloste nutriënten. Uitputting van de opgeloste nutriënten zou duiden op limitatie van de fytoplanktonontwikkeling door een gebrek aan voedingsstoffen. Controle door grazing zou in het IJsselmeergebied een minder belangrijke rol spelen. De vraag wat sturend is in de ontwikkeling van fytoplankton leidt al decennia lang tot verhitte discussies: top-down (predatie) of bottom-up (nutriëntlimitatie) sturing? Moss *et al.* (1997) vonden dat voor een dataset met Engelse meren de diepte doorslaggevend is voor

de mate waarin grazing door cladoceren dan wel beschikbaarheid van nutriënten correleert met het chlorofylgehalte. De overgang van top-down naar bottom-up controle lag bij een gemiddelde diepte van 3 meter. Markermeer en IJsselmeer liggen in het grensgebied. Wat is in deze meren sturend voor de ontwikkeling van het fytoplankton?

Een geslaagde poging om de planktonsuccessie in meren te beschrijven werd geleverd door de Plankton Ecology Group (tabel 3.1; Sommer *et al.* 1986). Het zogenaamde PEG model verwoordt in 24 stappen de jaarlijkse successie van fyto- en zoöplankton in een geïdealiseerd meer, alsmede de belangrijkste sturende factoren, waarbij zowel bottom-up (competitie om nutriënten) als top-down controle een rol spelen. De graasdruk van het zoöplankton bepaalt vooral welke afmetingen domineren in het fytoplankton (klein/etbaar of groot/oneetbaar), terwijl competitie selecteert voor lagere taxa - soorten.

## Het PEG-model voor plankton successie

### Samenvatting PEG-model

Globaal kan de jaarlijkse successie van het plankton volgens het PEG-model als volgt worden omschreven: Aan de start van het groeiseizoen is nutriënt en lichtlimitatie afwezig (stap 1 in tabel 3.1), fytoplankton populaties ontwikkelen zich met de bij de heersende watertemperatuur maximale groeisnelheden. De fytoplanktongemeenschap wordt gedomineerd door kleine, goed graasbare algen - er ontwikkelt zich een voorjaarsbloei, vaak bestaand uit diatomeeën (stap 2). Een sterke ontwikkeling van het herbivore zoöplankton in respons op het hoge voedselaanbod leidt uiteindelijk tot het ontstaan van een "clear water phase", waarin de fytoplankton biomassa tot een minimum wordt gereduceerd (stap 5). Zoöplankton aantallen nemen vervolgens af als gevolg van voedselgebrek; de opnieuw hoge opgeloste nutriëntconcentraties laten ontwikkeling van zomerpopulatie van het fytoplankton toe. Aanvankelijk domineren groenwieren (stap 9), maar fosfaat-limitatie onder hoge silicium concentraties leidt tot een verschuiving naar diatomeeën (stap 11). Op hun beurt worden



Stap/Step	Periode/Period	Omschrijving/Description
1	Maart	Hoge beschikbaarheid nutriënten en toename instraling leiden tot ongelimiteerde groei fytoplankton; start voorjaarsbloe klein snel-groeiende (r-geselecteerde) algen, o.a. centrale diatomeeën
2	April	Snelle opkomst herbivoor zoöplankton, uitkomen rust stadia, hoge fecunditeit als gevolg groot voedselaanbod (goed eetbare algen)
3	Mei	Ontwikkeling snelgroeiende zoöplankton soorten gevolgd door langzaam groeiende soorten
4		Exponentiële ontwikkeling zoöplankton; graasdruk van de gemeenschap overtreft groeisnelheid fytoplankton
5	Juni	Ontstaan "clear water phase" als gevolg van hoge graasdruk; toename beschikbaarheid nutriënten door snelle recycling
6		Voedsellimitatie herbivoor zoöplankton, afname gewicht per lengte eenheid en fecunditeit; populatie dichtheid en biomassa daalt
7		Zoöplankton populatie verder gereduceerd door stijging vispredatie; verschuiving binnen overlevende crustaceeën naar kleine soorten;
8		Lage graasdruk gecombineerd met hoge nutriëntengehalten leiden tot ontwikkeling "zomer-gemeenschap van het fytoplankton"; toename complexiteit van fytoplankton, meerdere functionele groepen, zowel kleine als grotere soorten
9		Co-dominantie eetbare Cryptophyceae en grote oneetbare kolonievormende groenwieren; opgeloste P-concentraties tot onder detectie-grens gereduceerd
10		Rem op ontwikkeling eetbare algen door evenwicht nutriënt gelimiteerde groei van fytoplankton en graasdruk door zoöplankton (dat weer door vispredatie wordt gecontroleerd)
11		Competitie om het schaarse fosfaat leidt tot verdringen groenwieren door slecht graasbare grote diatomeeën (sterke P-competitors)
12	Juli	Uitputting Si leidt tot verschuiving naar grote cyanobacteriën en/of dinoflagellaten
13	Augustus	Uitputting N leidt tot verschuiving naar N-fixerende draadvormende cyanobacteriën
14		Resterende grotere crustaceeën verdrongen door kleinere soorten en rotiferen die minder gevoelig zijn voor vis-predatie en minder gevoelig voor verstoring van het filter apparaat door oneetbare algen
15		Coëxistentie kleine herbivoren onder een voortdurende vis-predatie; specialisatie zoöplankton als respons op complexere fytoplankton-gemeenschap
16		Populatie dichtheid en soortensamenstelling zoöplankton varieert gedurende de zomer - soortensamenstelling reageert o.a. op temperatuur
17		Autogene = door biologische interacties gestuurde successie beëindigd door veranderingen in fysisch milieu, met name toename van de mengdiepte, hetgeen leidt tot een stijging van de beschikbare hoeveelheid nutriënten en een verslechtering van het onderwater lichtklimaat
18	September	Tijdelijke reductie fytoplankton gevolgd door aan menging aangepaste gemeenschap; grote unicellulaire en draadvormende algen; toename diatomeeën
19		Naast slecht eetbare algen (stap 18) ook groep kleine goed eetbare algen aanwezig
20		Herfst maximum zoöplankton in reactie op voedselaanbod en verlaagde vis-predatie
21	Oktober	Afname instraling leidt tot negatieve netto primaire productie; verliesprocessen overheersen en leiden tot sterke daling fytoplankton biomassa
22		Reductie biomassa herbivoor zoöplankton als gevolg daling fecunditeit in reactie op daling voedselaanbod en watertemperatuur
23		Overwinterings stadia zoöplankton gevormd
24		Opheffen diapause cycloïden -bijdrage aan wintergemeenschap zoöplankton

Tabel 3.1

Het PEG-model voor plankton successie (Sommer *et al.* 1986).

Model of the Plankton Ecology Group (Sommer *et al.* 1986), describing succession of plankton.

diatomeeën in de zomer verdrongen door blauwalgen / dinoflagellaten als gevolg van silicium uitputting (stap 12). Indien stikstof-limitatie optreedt komen N<sub>2</sub>-fixerende blauwalgen tot ontwikkeling (stap 13). Deze opeenvolging van biologische interacties wordt in de nazomer/herfst onderbroken. Fysische factoren - intensieve menging plus een dalende watertemperatuur en lagere instraling - (stap 17) bepalen de laatste stappen in de successie.

#### Toepassing op IJssel- en Markermeer

Laten we het IJssel- en Markermeer eens toetsen aan het PEG model. Uit de beschrijving van de resultaten blijkt dat een aantal veranderingen in soortensamenstelling van fyto- en zoöplankton goed verenigbaar zijn met het geïdealiseerde model: Kleine snelgroeiende diatomeeën - vooral *Stephanodiscus* spp. - domineren in maart (stap 1; zie de voorjaarspiek van chlorofyl in figuur 3.2); een tweede diatomeeën maximum ontwikkelt zich in september (figuur 3.3). Zoöplankton

gegevens vroeg in het groeiseizoen ontbreken helaas. Op de eerste monsterdatum zijn rotiferen en in het IJsselmeer tevens de herbivore naupliuslarven het meest talrijk, maar cladoceren ontwikkelen zich snel daarna - zij het in het Markermeer slechts in beperkte mate (stap 2-4; figuur 3.6). In juni daalt het totaal biovolume van het fytoplankton in het IJsselmeer naar een minimum waarde (stap 5; figuur 3.3) doordat diatomeeën afnemen en groenwieren (stap 9), later gevolgd door blauwalgen (stap 12) nog moeten opkomen. Het biovolume in het IJsselmeer in juni 1996 bedroeg slechts 18 % van de gemiddelde waarde. Scheffer *et al.* (1997b) spreken van een echte "clear water phase" indien deze waarde minder dan 25 % bedraagt. Opvallend is dat het chlorofylgehalte zoals gewoonlijk (figuur 3.2) al veel eerder, nl. in april, een minimum bereikte. Dat viel samen met een maximum in het doorzicht; het doorzicht in juni stijgt weliswaar ten opzichte van mei (biovolume 78 % van jaargemiddelde), maar slechts gering. Fytoplankton-

gegevens over april ontbreken helaas. De redenen voor het uit de pas lopen van algen biovolume en doorzicht zijn niet geheel duidelijk, al is bekend dat de mate waarin cellen het doorzicht beïnvloeden afhangt van hun morfologie. Niet alleen de biomassa, ook de soortensamenstelling beïnvloedt het doorzicht.

Het doorzicht in het Markermeer is in het algemeen lager dan in het IJsselmeer, maar volgde in 1996 met uitzondering van het najaar een vergelijkbaar patroon. Ook in het Markermeer was het doorzicht hoog in april, maar dit is hier minder gebruikelijk (zie hfdst. 2, figuur 6). Lage waarden in biovolume (als % van het jaargemiddelde) kwamen hier ook in 1996 niet voor (minimaal >50 %), zodat volgens de definitie van Scheffer *et al.* (1997b) een "clear water phase" niet optreedt in het Markermeer. Stap 11 - het in de voorzomer opnieuw tot ontwikkeling komen van diatomeeën die succesvol zijn in de competitie om het schaarse P - lijkt in 1996 in het IJssel- en Markermeer achterwege te zijn gebleven.

In hoeverre de in het PEG-model veronderstelde overgang van  $P \Rightarrow Si \Rightarrow N$  - limitatie bij de waargenomen successie in hoofdgroepen van het fytoplankton een doorslaggevende rol speelt is niet zonder meer aan te geven. Via moderne moleculair biologische technieken zijn er aanwijzingen dat een tekort aan P niet optreedt zolang er nog concentraties opgelost fosfaat (orthofosfaat) van 2-3  $\mu\text{g/l}$  meetbaar zijn (naar analogie voor opgelost stikstof  $\text{DIN} = 100 \mu\text{g/l}$ ). En zonder P-tekort is er geen competitie om de voedingsstof en geen selectie van meer of minder sterke "P-competitors" - competitie is niet onontkoombaar (Reynolds 1997). In het IJsselmeer werden geen concentraties orthofosfaat lager dan 8  $\mu\text{g/l}$  gemeten. Competitie om P speelt dus geen rol in het IJsselmeer!? Deze stelling gaat in tegen de conclusie van de vierde eutrofiëringsequete (zie par. "Trends"). Duidelijk is ook dat er parallel aan de teruglopende eutrofiëring verschuivingen in soortensamenstelling van het IJsselmeer optreden. Er is nog veel onduidelijkheid over de werkelijke rol van competitie om schaarse nutriënten in de dynamiek van het plankton. Wel is opvallend dat *Aphanizomenon* in het IJsselmeer sterk dominant is in augustus; deze soort is in staat tot  $\text{N}_2$ -fixatie (stap 13). De concentratie DIN bedraagt op dat moment slechts 70  $\mu\text{g/l}$ , onder de aangegeven kritische grens, zodat competitie om stikstof niet onwaarschijnlijk is.

Cladoceren worden in het IJsselmeer begin augustus verdrongen door rotiferen (stap 14). In de loop van augustus en september stelt zich een zoöplanktongemeenschap samen met zowel cladoceren, copepoden als rotiferen (stap 16). In het Markermeer daarentegen zijn rotiferen het gehele jaar dominant. Cladoceren komen in het

IJsselmeer met name in september weer terug; de piek in moeilijk graasbare blauwalgen (*Aphanizomenon*, *Microcystis*) is achter de rug en goed eetbare diatomeeën uit de orde Centrales bereiken hun tweede seizoensmaximum (stap 19).

Een belangrijke stap uit het PEG model is de overgang van autogene, door biologische interacties gecontroleerde successie naar de door fysische factoren gestuurde veranderingen. Het PEG-model is ontwikkeld voor meren waarin sprake is van seizoens-stratificatie. In een gestratificeerd systeem leidt het verzwakken van deze stratificatie (verdieping van de spronglaag) inderdaad tot grote veranderingen: hogere beschikbaarheid van nutriënten, verslechtering van het onderwater licht klimaat. Twee keer per jaar wordt er op reset gedrukt: bij het instellen en bij het afbreken van de stratificatie. Soorten die gunstig reageren op deze veranderingen zijn met name diatomeeën en draadvormende blauwalgen (de "R-soorten" volgens Reynolds 1997). Het IJssel- en Markermeer kennen geen seizoensstratificatie - wel frequent optredende microstratificatie, die de waterkolom stabiliteit verleent en die een grote rol speelt in het tot stand komen van bloei van *Microcystis* (Ibelings 1992). De intrede van de herfst - meer wind, minder instraling - heeft meer geleidelijke, minder extreme effecten op de planktongemeenschap dan in een gestratificeerd systeem. Variatie in het fysisch milieu, gestuurd door het weer, zal in het IJsselmeer met een veel hogere frequentie dan twee keer per jaar de successie beïnvloeden. Vergelijkbare waarnemingen werden gedaan in het Balatonmeer, waar de planktodynamiek weersveranderingen met een periode van 7-11 dagen volgde. Het PEG-model legt voor toepassing op het Marker- en IJsselmeer te eenzijdig

de nadruk op de biologische interacties; grazing en competitie.

Ook al is het PEG-model niet zonder meer toepasbaar op het IJsselmeergebied, de planktonontwikkeling in met name het IJsselmeer past redelijk goed in het geïdealiseerde model. Ook komt duidelijk naar voren dat een groot aantal fysische, chemische, maar vooral ook biologische factoren een rol spelen in de seizoenssuccessie van het plankton. Er is sprake van een afwisseling van top-down en bottom-up sturing en verstoring van de successie door fysische variabelen. Algemene uitspraken als "dit systeem is P-gelimiteerd" of "de ontwikkeling van het fytoplankton in dit systeem wordt gecontroleerd door een hoge graasdruk van grote *Daphnia*" zijn mijns inziens vrijwel altijd onterecht, in die zin dat deze uitspraken slechts gedurende een beperkte periode van het jaar geldig zijn en steeds slechts op een deel van de planktongemeenschap betrekking hebben

## Trends

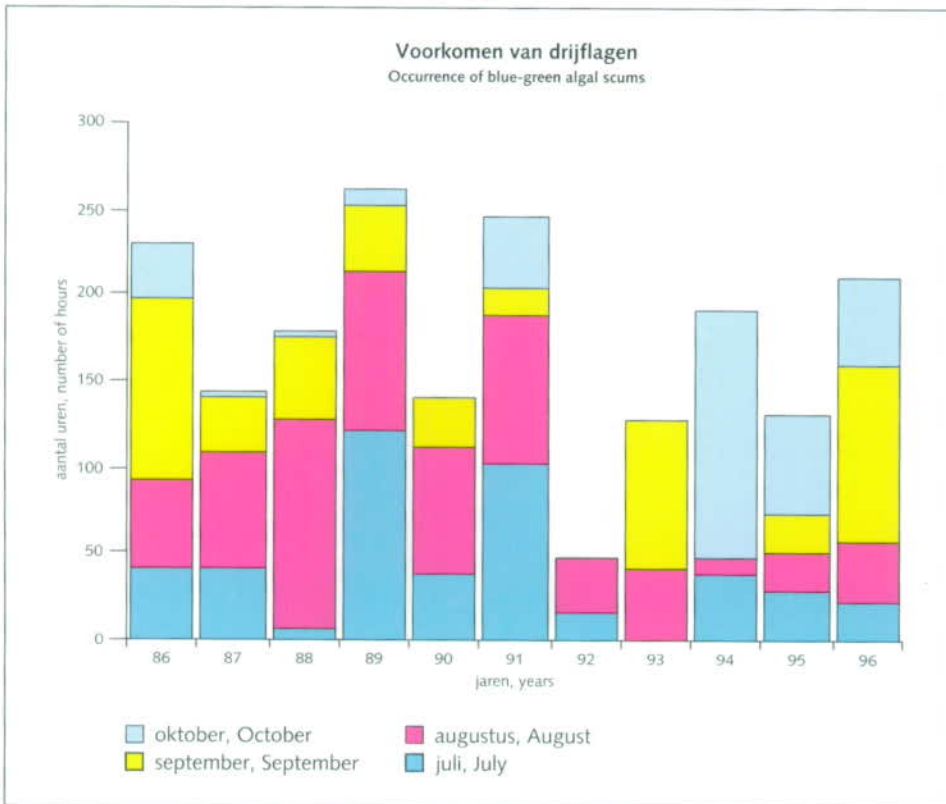
Voor de AMOEBE van het Volkerak Zoommeer is een doelvariabele opgesteld op basis van het biovolume van een tweetal blauwalgen: *Microcystis* groep *aeruginosa* en *Aphanizomenon* groep *flos-aquae* (Bijkerk & Joosten 1995). De referentiewaarde is onder meer gebaseerd op een raming van de dichtheid in het IJsselmeer rond 1938. De referentiewaarden en huidige zomergemiddelden en piekwaarden worden getoond in tabel 3.2. Het is duidelijk dat niet alleen in het IJsselmeer, maar ook in het Markermeer de referentiewaarde periodiek fors wordt overschreden. Bovendien zijn er grote verschillen van jaar tot jaar. In 1993-1994

	Referentiewaarde Reference IJsselmeer 1938	Zomergemiddelde Summer mean IJsselmeer 1996	Piekwaarde Maximum IJsselmeer 1996	Zomergemiddelde Summer mean Markermeer 1996	Piekwaarde Maximum Markermeer 1996
<i>Microcystis aeruginosa</i>	$5 \times 10^5$	$6.3 \times 10^5$	$3 \times 10^6$	$1.5 \times 10^5$	$2.72 \times 10^5$
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	$6 \times 10^5$	$3.6 \times 10^6$	$1.6 \times 10^7$	$3.7 \times 10^5$	$9.19 \times 10^5$

Tabel 3.2

Referentiewaarden (IJsselmeer omstreeks 1938) en waarden in 1996 voor biovolume ( $\text{mm}^3/\text{ml}$ ) van een tweetal blauwalgen in IJssel- en Markermeer. In beide meren werd in 1996 de referentiewaarde fors overschreden.

Reference (Lake IJsselmeer around 1938) and values of 1996 for biovolume of two species of blue-green algae in Lake IJsselmeer and Lake Markermeer. In both lakes the values of 1996 were many times higher than the reference value.



**Figuur 3.9**

Voorspellingen van het aantal uren met drijflagen van blauwalgen volgens het model Fuzzyscum (uit Vonk 1988), dat het optreden van deze drijflagen met behulp van weergegevens en gemodelleerde biomassa van blauwalgen in de meeste gevallen goed voorspelt. Na 1991 was de kans op drijflagen in de zomermaanden kleiner, maar in september en oktober waren de omstandigheden vaak minder gunstig. Predicted hours of occurrence of scum of blue-green algae, according to the model Fuzzyscum, which uses data on weather and biomass of algae and usually predicts the occurrence of the layers correctly. In the years 1992-1996 chances of floating layers were relatively small in July and August.

bedroeg het zomergemiddelde biovolume van *Microcystis* bijv.  $4.1 \times 10^6$  en van *Aphanizomenon*  $1.6 \times 10^6 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ . Het intermezzo gaat nader in op de mogelijke risico's van een bloei van blauwalgen - o.m. toxiciteit.

Andere historische fytoplanktongegevens van het IJsselmeer werden verwerkt door Bijkerk (1995). Hiernaar wordt de geïnteresseerde lezer verwezen. In de Vierde Eutrofiëringensquête wordt gemeld dat in het IJsselmeergebied sprake is van een significant negatieve trend in het zomergemiddelde totaal-P, totaal-N en chlorofyl-a gehalte en een significant positieve trend in het doorzicht. Hiermee sluiten het IJssel- en Markermeer aan bij ca. 70 % van de Nederlandse plassen en meren, waar een vermindering van de eutrofiëeringsgraad wordt waargenomen.

De afname van nutriënten en chlorofyl heeft zich echter vooral in de vorige rapportageperiode voorgedaan; sinds 1992 zijn de zomergemiddelden nauwelijks verder afgenomen (hfdst. 2, figuur 6). In het IJsselmeer heeft zich

een belangrijke verandering voorgedaan rond 1991. Vanaf dat jaar werden, na twee jaren met extreem hoge waarden, lagere chlorofylgehalten gemeten dan in de voorgaande periode. Dit volgde op een sterke daling van de hoeveelheid (ortho)fosfaat in de tweede helft van de jaren tachtig (hfdst. 2). Het sterkst was de afname van het chlorofylgehalte in de maand juni, wanneer de gehalten van orthofosfaat op hun laagst zijn. In de periode 1991-1997 waren de chlorofylgehalten in die maand consequent half zo hoog als in de jaren tachtig (zie ook hfdst. 13). Bij bestudering van de seizoenspatronen blijkt dan ook dat de voorzomerpiek die in de jaren tachtig in juni vaak uitgesproken aanwezig was, in de jaren negentig nagenoeg is verdwenen (figuur 3.2). Dit effect is in mindere mate ook terug te vinden in een verbeterd doorzicht in juni, in feite een verlenging van de "clear water phase". Op zijn beurt heeft dat mogelijk een rol gespeeld in de ontwikkelingen bij de waterplanten (zie hfdst. 13). In dezelfde periode lijkt er ook enige verandering te zijn opgetreden in de

frequentie waarmee drijflagen optreden. In 1991 waren er nog omvangrijke drijflagen maar in de jaren daarna was de kans daarop vooral in de zomermaanden kleiner (figuur 3.9). Overigens was de situatie in 1998 en 1999 weer wat minder gunstig.

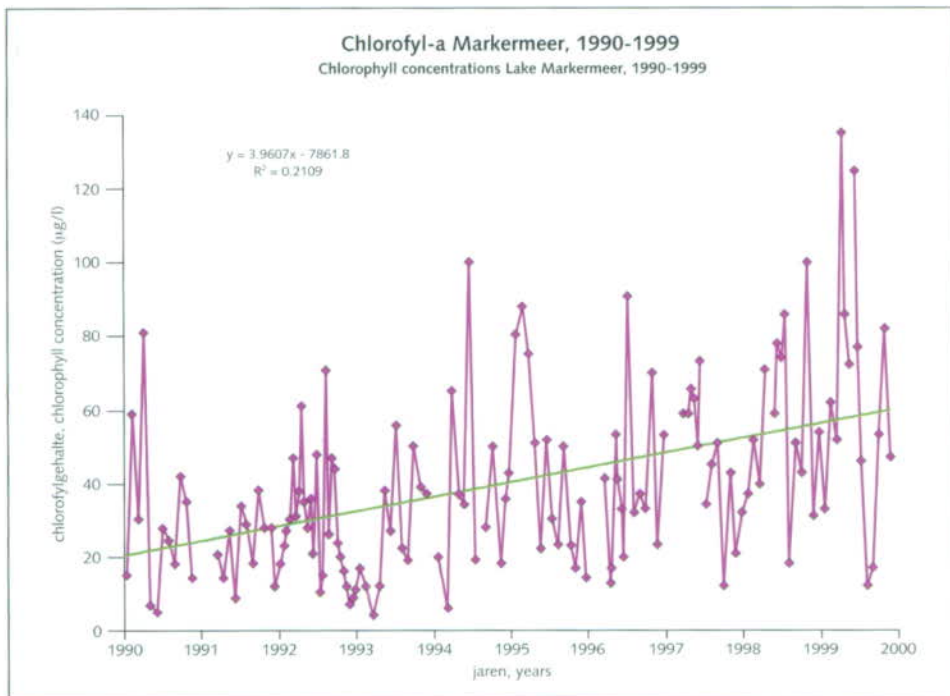
In het Markermeer vertoonde het chlorofylgehalte in 1991 aanvankelijk een soortgelijke afname als die in het IJsselmeer (hfdst. 2, figuur 6). Sinds dat jaar hebben de gehalten in dit meer echter een doorgaande toename laten zien (figuur 3.10) Deze toename is zo sterk dat recent gehalten zijn gemeten die nooit eerder in het Markermeer zijn vastgesteld, terwijl het zomergemiddelde zolangzamerhand dat van het IJsselmeer dicht nadert.

In het Markermeer komen de veranderingen niet tot uiting in het seizoenspatroon, zij het dat de toename lijkt te zijn geconcentreerd in de eerste zes of zeven maanden van het jaar (figuur 3.2). Er zijn geen duidelijke veranderingen in de nutriëntgehalten die aan de toename van chlorofyl ten grondslag zouden kunnen liggen, mogelijk speelt de afname van filtrerende Driehoeksmosselen een rol (zie hfdst. 13). In dat geval zou de toename van chlorofyl-a echter vooral in de zomermaanden moeten plaatsvinden, wanneer de filtratie activiteit van de mosselen het grootst is.

## Belangrijkste conclusies

Op basis van cel aantallen zijn zowel het Marker- als het IJsselmeer door blauwalgen gedomineerde systemen. Met name kleinere soorten als *Aphanocapsa* en *Cyanodiction* dragen bij aan hoge celdichtheden. Op basis van biovolume wordt het IJsselmeer nog steeds gedomineerd door blauwalgen; het Markermeer krijgt het meer vertrouwde karakter van een groenwiersysteem. In beide meren overschrijdt het biovolume van de blauwalgen *Microcystis* en *Aphanizomenon* de ecologisch gewenste grenswaarde.

Het zoöplankton in het IJsselmeer wordt op basis van aantallen gedomineerd door rotiferen. Cladoceren - en met name *Daphnia* - kwamen

**Figuur 3.10**

Chlorofylgehalten in het Markermeer, 1990-1999. Sinds 1991 zijn de gehalten hier consequent toegenomen, de maxima in 1999 zijn de hoogste waarden ooit gemeten in het Markermeer. De gemiddelde waarde benadert nu die van het IJsselmeer.

*Chlorophyll concentrations in Lake Markermeer, 1990-1999. Since 1991 concentrations have been increasing, the maximum values of 1999 are the highest ever measured in Lake Markermeer and the summer average is now almost as high as in Lake IJsselmeer.*

in 1996 slechts in geringe aantallen voor. Gering ten opzichte van de monitoring van het IJsselmeer in 1992, maar ook bijv. ten opzichte van de Randmeren. De aantallen jonge Spiering zullen een rol spelen in de jaar tot jaar variatie van vooral het grotere zoöplankton. Ook in het Markermeer domineren rotiferen en zijn - zelfs in nog sterkere mate dan in het IJsselmeer - cladoceren zeldzaam. De lengtegroei van *Daphnia* in Marker- en IJsselmeer is beperkt.

De jaarlijkse successie van fyto- en zoöplankton in het IJsselmeer - en in mindere mate ook het Markermeer - verloopt redelijk volgens de stappen van het geïdealiseerde PEG-model. Zowel

bottom-up (competitie om nutriënten) als top-down controle speelt een rol in de dynamiek van het fytoplankton. Op grond van concentraties opgeloste nutriënten is sturing door N-limitatie waarschijnlijker dan sturing door P-limitatie. Grazing door zoöplankton lijkt over het hele meer gezien ongeveer in dezelfde orde van grootte te liggen als grazing door Driehoeksmosselen, die echter met name in het zuidelijk deel van het IJsselmeer en het oostelijk deel van het Markermeer in grote dichtheden voorkomen.

In het IJsselmeer is sprake van een significant dalende trend in fosfaat, stikstof en chlorofyl-a, maar er is geen sprake van een positieve trend in

doorzicht. Wel is het doorzicht in juni verbeterd omdat een chlorofylpiek in de voorzomer in de jaren negentig nauwelijks meer optrad. De laatste jaren lijkt de afname van nutriënten enigszins te stagneren, terwijl de problemen met algengroei en met name met de bloei van (toxische) blauwalgen nog niet tot het verleden behoren.

In het Markermeer is zelfs sprake van een tendens tot toename van het chlorofylgehalte in combinatie met verslechterend doorzicht. Mogelijk hangt dit samen met afname van de dichtheid van Driehoeksmosselen.



# RIZA werkt aan het beheersen van blauwalgen

Bastiaan Ibelings

Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling RIZA  
afdeling WSE

## Algenoverlast Nieuwe Meer is verholpen

(Van een verslaggever)  
**AMSTERDAM** - De algenoverlast in de Nieuwe Meer is verholpen. Een installatie die het water weer schoon moet maken, werkt afdoende. Dit blijkt uit onderzoek van het Laboratorium Microbiologie van de Universiteit van Amsterdam. Al meer dan twintig jaar heeft de Nieuwe Meer te kampen van overmatige algengroei. Deze wordt veroorzaakt door overbesteding van afvalwater.

## Blauwalg zorgt ook deze zomer nog voor overlast

**HOOFDDORP** - Mensen die regelmatig een verrassende duik nemen in de rivier de Amstel, komen nu vaak met de blauwalg ook komende zomer weer rekening houden met de blauwalg. Het beheerraadschap Rijnland stuurt weliswaar op nog meer, maar voorlopig is daar nog geen sprake van. Het is mogelijk dat het jaar erin mogelijk tot het jaar erin is op dit moment. Het is nu te zien aan de rivier.

## Blauwalg leidt steeds vaker tot wemverbod in plas en meer

**HOOFDDORP** - De provincie Gelderland heeft een wemverbod in de Sloterplas en de Sloterplas. Mensen die willen zwemmen in de Sloterplas, moeten nu eerst een wemverbod afwachten. Mensen die willen zwemmen in de Sloterplas, moeten nu eerst een wemverbod afwachten.

## Onderzoeksgegevens Blauwalg zijn intern voor

**HOOFDDORP** - Het hoogheemraadschap van Rijnland heeft onderzoek gedaan naar de blauwalg in de Rijn. Het onderzoek is intern voor de provincie Gelderland.

## Giftige algensoort in Maaspl

**MAASTRICHT** - De provincie Limburg heeft een wemverbod in de Maas. Mensen die willen zwemmen in de Maas, moeten nu eerst een wemverbod afwachten.

# Eén slok al levensgevaarlijk Blauwalgen-alarmeren in binnenwateren

door Roy Klopper  
Het hoogheemraadschap van Rijnland heeft een wemverbod in de Rijn. Mensen die willen zwemmen in de Rijn, moeten nu eerst een wemverbod afwachten.

## Blauwwier in Gelderse plassen

**ROTTERDAM** - In Gelderland zijn verteplassen in de provincie Gelderland. Mensen die willen zwemmen in de provincie Gelderland, moeten nu eerst een wemverbod afwachten.

# Blauwalg in Bosplas aangepakt

**HAARLEMMEER** - Het hoogheemraadschap van Rijnland heeft een wemverbod in de Bosplas. Mensen die willen zwemmen in de Bosplas, moeten nu eerst een wemverbod afwachten.



De provincie Gelderland waarschuwt toeristen met borden voor blauwalgen. Het hoogheemraadschap van Rijnland heeft een wemverbod in de Bosplas.

## Rijnland wil oplossing voor Floriade Algenbloei blijft probleem in Haarlemmermeer

**HOOFDDORP** - Het hoogheemraadschap van Rijnland heeft een wemverbod in de Rijn. Mensen die willen zwemmen in de Rijn, moeten nu eerst een wemverbod afwachten.

## Ook dode eenden aangetroffen Blauwalgen in Wilhelm

**EINDHOVEN** - In het Wilhelmkanaal dat van Leshout naar Tilburg loopt, zijn blauwalgen waargenomen. Het Beatrixkanaal dat vanuit Eindhoven uitkomt in het Wilhelmkanaal, wordt ook onderzocht op blauwalgenbloei. Waterschap de Dommel heeft een wemverbod in de Rijn.

### Intermezzo: Blauwalgen alarm in de binnenwateren?

Een rondje langs de Nederlandse dagbladen in augustus 1997 levert de volgende verontrustende koppen: "Blauwalgen-alarm in binnenwateren - Eén slok al levensgevaarlijk", "Blauwalg leidt steeds vaker tot zwemverbod in plas en meer", "Blauwwier in Gelderse plassen", "Giftige algensoort in Maaspas", "Provincie Gelderland waarschuwt toeristen voor blauwwier". Ook in het IJsselmeer was in deze periode sprake van een fikse bloei, in augustus gedomineerd door *Aphanizomenon* sp., later ook door *Microcystis* sp. Gecombineerd met de wetenschap dat blauwalgen inderdaad een scala aan zeer potente toxines kunnen produceren - in sterkte vergelijkbaar met dat van een cobra - lijkt er inderdaad voldoende reden voor ongerustheid. Of deze ongerustheid terecht is vormt onderdeel van onderzoek, zowel met betrekking tot gezondheidsrisico's van recreanten als ecologische schade.

Cyanotoxineproductie wordt gevonden bij een groot aantal geslachten, waaronder *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc* en *Planktothrix*. Echter niet alle stammen van één soort zijn (onder alle omstandigheden) toxisch. De mate van toxineproductie is genetisch vastgelegd maar wordt beïnvloed door omgevingsfactoren zoals nutriënten, licht en temperatuur. Gemiddeld genomen is 50 % van blauwalgenbloeiën toxisch. Een enquête onder Nederlandse waterbeheerders in augustus en september 1998 leverde 82 recreatiewateren op, waar blauwalgen in belangrijke mate voorkwamen. Op bijna alle lokaties werd bovendien het cyanotoxine microcystine gevonden, in concentraties variërend van minder dan 1 mg/l tot meer dan 140 mg/l (AquaSense 1999). Volgens richtlijnen van de World Health Organisation (WHO) moeten concentraties van meer dan 10-20 µg/l in zwemwater aanleiding zijn tot maatregelen als waarschuwingborden, een negatief zwemadvies of een zwemverbod. Een stroomschema met richtlijnen voor het omgaan met toxische blauwalgen door waterbeheerders en provincies wordt momenteel opgesteld.

Bij de toxines kan op basis van hun werking bij zoogdieren onderscheid worden gemaakt in neurotoxines, die de signaaloverdracht in het zenuwstelsel verstoren, en hepatotoxines, die leiden tot leverbloedingen (tabel 3.3). Hepatotoxines - in de regel microcystines - zijn veel algemener dan neurotoxines. Dit komt ook tot uiting in het wetenschappelijk onderzoek dat zich sterk concentreert op de microcystines.

Tabel 3.3

Overzicht van cyanotoxines en de blauwalgen waarbij productie van deze toxines is aangetoond (uit AquaSense 1996).

Neurotoxines	Hepatotoxines	Blauwalgen
Anatoxine-a		<i>Anabaena</i> spp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Homoanatoxine-a		<i>Oscillatoria</i> spp.
Anatoxine-a(s)		<i>Anabaena</i> sp.
Saxitoxine		<i>Aphanizomenon flos aquae</i>
Neosaxitoxine		<i>Aphanizomenon flos aquae</i>
	Microcystine (ca. 60 varianten bekend)	<i>Anabaena</i> spp; <i>Microcystis aeruginosa</i> ; <i>Oscillatoria</i> spp., <i>Nostoc</i> sp.
	Nodularine	<i>Nodularia</i> sp.
	Onbekende toxines	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Coelosphaerium</i> sp., <i>Cylindrospermopsis</i> sp., <i>Gloeotrichia</i>

Bij het RIZA wordt in opdracht van het Hoofdkantoor van Waterstaat en Directie IJsselmeergebied sinds enkele jaren onderzoek verricht naar de risico's van een bloei van toxische blauwalgen voor het aquatische ecosysteem (zoöplankton, mosselen, vis, watervogels). Een literatuurstudie door AquaSense (1996) leerde dat cyanotoxines schadelijke effecten kunnen hebben op een groot aantal aquatische gemeenschappen. Interessant zijn vooral de effecten op consumenten van het fytoplankton en het trofische niveau daarboven: zoöplankton, driehoeksmosselen, vis en watervogels. Cyanotoxines bevinden zich in de algencel en komen slechts vrij indien de cel openbarst (lyseert). Er moet in de effecten van cyanotoxines dan ook een onderscheid worden gemaakt tussen extracellulaire, dus vrij in het water aanwezige toxines (bijv. na lysis van een drijfslag) en intracellulaire toxines. Laatstgenoemde groep vormt uitsluitend een risico voor aquatische organismen na consumptie van de blauwalgen.

Nadelige effecten van cyanotoxines op zoöplankton zijn overduidelijk aangetoond, echter vooral in laboratorium experimenten. Reeds bij relatief lage concentraties toxische blauwalgen worden gedrag, groei en voortplanting gestoord; ook tredt bij relatief lage doses sterfte op. Voorwaarde is wel dat de toxische blauwalgen inderdaad worden opgenomen, omdat het zoöplankton weinig gevoelig lijkt voor extracellulaire toxine. Uit proeven die door het NIOO in opdracht van het RIZA werden uitgevoerd (NIOO-CL 1996) naar sublethale effecten van microcystine blijkt duidelijk het schadelijke effect van toxische *Microcystis* op de fitness van *Daphnia galeata*, afkomstig uit het IJsselmeer. In het algemeen nam de duur van de juveniele periode toe en nam de lengte en de gemiddelde eiproductie van de eerste drie adulte stadia af met een toename van de concentratie toxische *Microcystis*-cellen.

Over het effect van blauwalgen op mollusken is weinig bekend. In Nederland wordt in warme zomers regelmatig massale sterfte van zwanenmosselen waargenomen, die niet kan worden toegeschreven aan een lage zuurstofconcentratie. Mogelijk spelen blauwalgen een rol in deze sterfte. Uit onderzoek in het IJsselmeer is nu voor het eerst goed bekend hoeveel microcystine zich kan ophopen in een Driehoeksmossel (zie onder). Duidelijk is dat er via mosselen, net als bij *Daphnia*, doorvergiftiging kan optreden van bijv. Blankvoorn of duikeenden. Door excretie van toxines in de pseudofaeces kunnen de toxines zich verspreiden naar de bentische gemeenschap, hetgeen is aangetoond in het Eriemeer. Driehoeksmosselen krijgen in het RIZA onderzoek om deze reden veel aandacht.

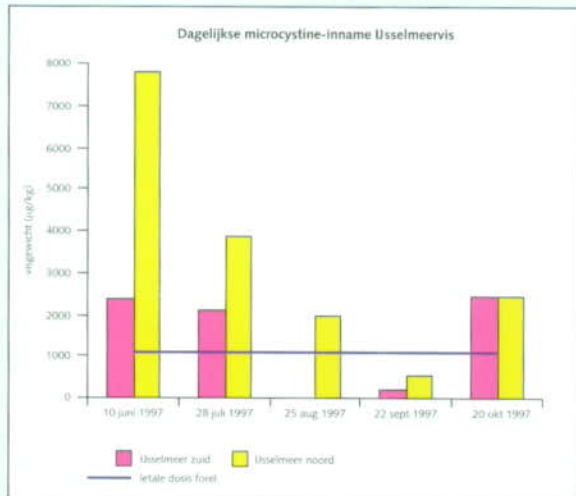
Vissen zijn waarschijnlijk minder gevoelig voor microcystines dan warmbloedigen. Toch kunnen cyanotoxines duidelijke vergiftigingsverschijnselen induceren, hetgeen zich ondermeer uit in aantasting van lever, nieren en kieuwen. Opgeloste microcystines - in relatief hoge maar realistische doses - hebben in proeven met Regenboogforel geleid tot leverschade. Ook doorvergiftiging via zoöplankton of mosselen is een potentiële bedreiging van vispopulaties. Mogelijk hebben cyanotoxines een rol gespeeld in de massale sterfte van Pos in 1995.

Nadelige effecten op watervogels zijn - gelet op de werkingsmechanismen - te verwachten. Ook zijn er meerdere malen correlatieve verbanden gelegd tussen een bloei van toxische blauwalgen en massale sterfte van watervogels. Kwantitatieve gegevens zijn echter niet bekend.

#### IJsselmeer

Het onderzoek bij het RIZA richt zich op het onderbouwen van deze scenario's en het aantonen van de effecten in het veld. In 1997, 1998 en 1999 werd de concentratie microcystine gemonitord op vier tot zes locaties in het IJsselmeer; twee of drie locaties in het zuidelijk deel waar weinig blauwalgen voorkomen en twee of drie in het noordelijk deel waar blauwalgenbloei regelmatig optreedt. Microcystine werd gemeten in vier compartimenten: opgelost in het water, intracellulair - d.w.z. in de blauwalgen, in het zoöplankton en in Driehoeksmosselen. In 1999 werd in aanvulling hierop ook microcystine in de levers van een drietal vissoorten gemonitord: Spiering, Pos en (jonge) Baars. Door het direct meten van microcystine in onderdelen van de voedselketen tracht het RIZA inzicht te krijgen in het risico op doorvergiftiging. De concentraties microcystine in het fytoplankton van het IJsselmeer overschrijden een groot deel van de zomer waarden waarbij negatieve effecten op zoöplankton te verwachten zijn. Tevens zijn de gehalten microcystine in zoöplankton (tot 800 µg microcystine per gram drooggewicht en mosselen (tot 40 µg microcystine per gram drooggewicht)

als gevolg van consumptie van toxische blauwalgen dusdanig hoog dat op basis van literatuur gegevens massale sterfte van planktivore vis als Spiering of mosseletende vis als Blankvoorn te verwachten is (zie figuur 3.11). De doorgetrokken lijn in figuur 3.11 geeft aan dat bij een inname van  $1100 \mu\text{g}$  microcystine / kg visgewicht, 50 % van de geteste vis dood ging. Het betrof hier echter proeven met Regenboogforel. Aangezien massale sterfte van vis in het IJsselmeer weliswaar voorkomt, maar niet op een schaal als gesuggereerd door figuur 3.11, is te verwachten dat vis uit het IJsselmeer minder gevoelig is voor cyanotoxines dan Regenboogforel. De laatste soort komt van nature niet in aanraking met toxische cyanobacteriën, in tegenstelling tot de vissoorten uit het IJsselmeer. Deze vissen hebben mogelijk een afweermecanisme ontwikkeld tegen de toxines. Het huidige onderzoek probeert hierover meer helderheid te krijgen.



**Figuur 3.11**

Berekende dagelijkse inname van microcystine door volwassen vis in het IJsselmeer, uitgaande van een dagelijkse zoöplankton inname van 1 % van het lichaamsgewicht. De horizontale lijn geeft de inname aan waarbij in een experiment met Regenboogforel 50 % van de vissen stierf. Waarschijnlijk zijn de vissen in het IJsselmeer minder gevoelig; momenteel worden soortgelijke proeven met IJsselmeervis voorbereid.



**Foto 3.2**

Via opname door filteraars als de Driehoeksmossel *Dreissena polymorpha* (hier op een Vijvermossel *Anodonta anatina*, die weliswaar ook filtert maar minder van belang is in de voedselketen) kan in principe doorvergiftiging met cyanotoxines plaatsvinden naar mosseleters zoals Blankvoorn en Kuifeend.

## 4. Waterplanten

Ruurd Noordhuis (RIZA)

### Inleiding

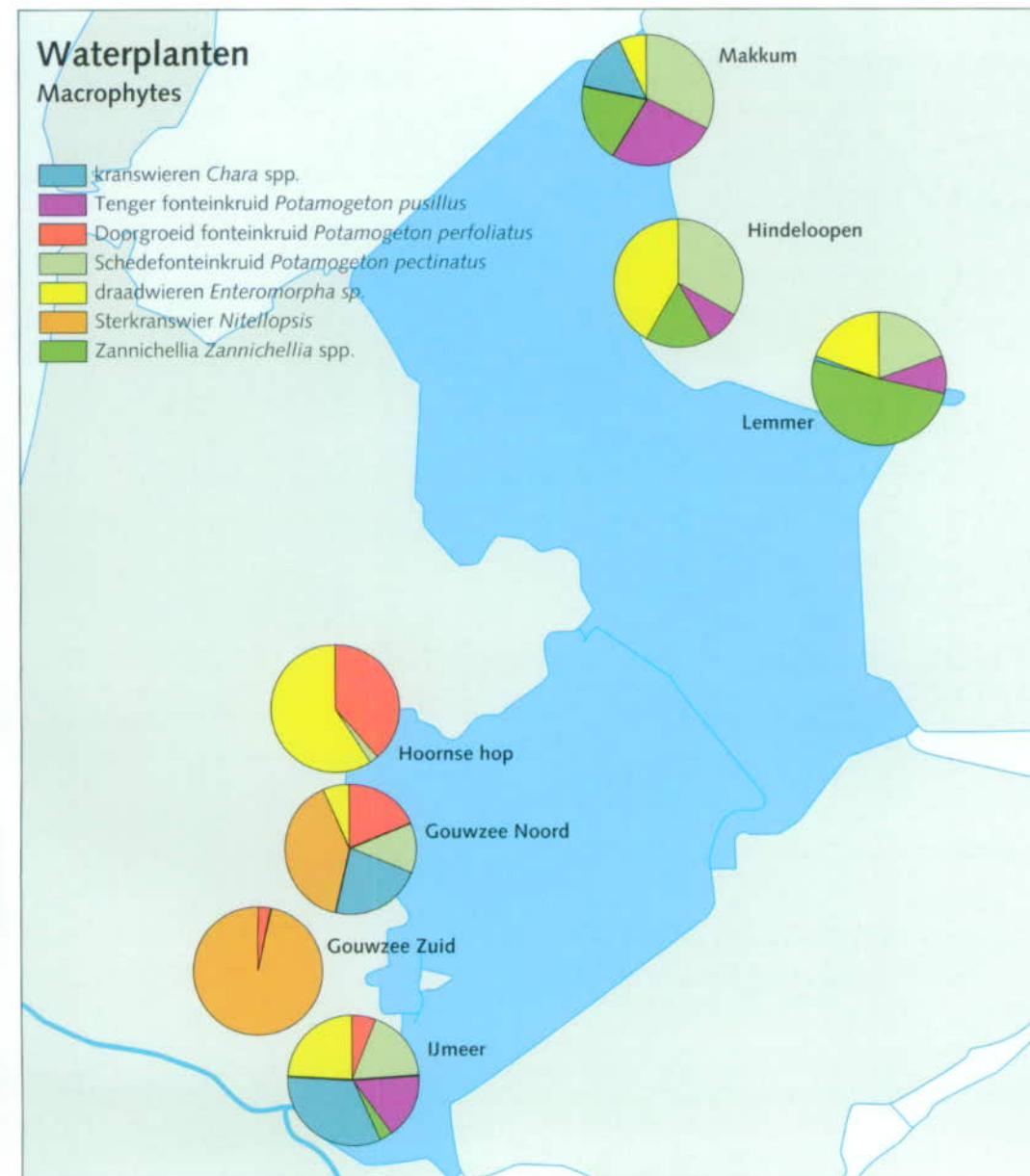
Slechts een klein percentage van het bodemoppervlak van het IJsselmeer en Markermeer is bezet met waterplanten. Dat heeft enerzijds te maken met de diepteverdeling van de meren, anderzijds met het doorzicht. Toch heeft het areaal van de waterplanten zich recent sterk uitgebreid en komen plaatselijk planten voor op diepten van meer dan drie meter. Op sommige plaatsen langs de oevers van de meren maken de waterplanten een zeer belangrijk deel uit van het systeem. Zo komen bijvoorbeeld langs de Friese kust en in de Gouwee grote aantallen

plantenetende watervogels zich aan de planten te goed doen.

Waterplanten worden binnen het programma Biologische Monitoring op twee manieren gevolgd: via jaarlijkse opname van raaien en via vierjaarlijks genomen luchtfoto's. Door RWS Directie IJsselmeergebied wordt daarnaast elk jaar in een deel van het IJsselmeergebied de watervegetatie nauwkeurig gekarteerd (o.a. De Witte *et al.* 1995, 1997a en 1997b). De combinatie van deze karteringen en de jaarlijkse MWTL-raaien geven een zeer nauwkeurig beeld van de situatie en de ontwikkelingen van de waterplanten in

het IJsselmeergebied.

De MWTL-raaien bestaan uit drie parallelle deelraaien, waarop om de 100 meter vegetatieopnamen worden gemaakt. De vegetatie wordt bemonsterd met een werphark, waarna de dichtheid van elke soort wordt geschat in bedekkingsklassen. In het hier besproken gebied liggen acht raaien (figuur 4.1), die vanaf 1992 zijn opgenomen (langs de Friese kust onvolledig in 1993). Deze raaien vormen de basis voor dit hoofdstuk. Daarbij wordt extra aandacht geschonken aan de macro-algen, die in 1996 nader onder de loep zijn genomen. De luchtfoto's, die genomen zijn in 1993 en 1997, worden hier niet besproken.



**Figuur 4.1**

Verdeling van de meest voorkomende waterplanten op de raaien in 1996 naar gemiddelde bedekkingspercentages. De raai van Andijk, waar geen waterplanten staan, is niet weergegeven.

*Species composition at the transect sites in 1996, according to mean coverage percentage.*



## Resultaten

Van de acht raaien in het IJsselmeer en Markermeer is er nog slechts één waarop waterplanten nagenoeg ontbreken, en wel de raai in het IJsselmeer bij Andijk. Dat heeft waarschijnlijk te maken met de diepte; het grootste deel van de raai heeft een diepte van drie meter of meer. De enige melding betreft Puntkroos *Lemna trisulca*, die op de andere raaien nog niet gevonden is. Deze soort komt in het algemeen zwevend in de waterkolom voor en is mogelijk met polderwater aangevoerd.

De overige drie raaien in het IJsselmeer, die alle drie langs de Friese kust liggen (Makkum, Hindeloopen en Lemmer), zijn ondieper. Vooral tot op een diepte van ca. 1.5 meter komt hierop een gemeenschap van waterplanten voor die vooral wordt gevormd door Schedefonteinkruid, Tenger Fonteinkruid, Zannichellia en draadwier. Op de raai bij Makkum, sinds 1992 de meest soortenrijke raai, komt bovendien veel kranswier voor (figuur 4.1, tabel 4.1).

De bezetting van de raaien langs de westkust van het Markermeer (Gouwee noord en zuid en Hoornsche Hop) vertoont duidelijke verschillen

Foto 4.1

Drie soorten darmwieren *Enteromorpha* spp. werden gevonden langs de Friese kust en in het IJmeer. Bij Lemmer groeit de soort *E. intestinalis*, die ook vóór de afsluiting in de Zuiderzee al aanwezig was. Three species of *Enteromorpha* were found on the transects. One of these, *E. intestinalis*, was also present before the lake was dammed and turned fresh.



met die langs de Friese kust. Tenger Fonteinkruid, Zannichellia en draadwier komen op deze raaien nauwelijks voor (Tenger Fonteinkruid is buiten de raaien o.a. voor de noordoostkust van Marken

en voor de kust van Uitdam gevonden, zie de Witte *et al.* 1995). Doorgroeid Fonteinkruid, dat langs de Friese kust alleen op de raai van Makkum spaarzaam voorkomt, is daarentegen

raai / transect	Makkum	Hindeloopen	Lemmer	Andijk	Hoorn	Gouwee N	Gouwee Z	IJmeer
Gekroesd Fonteinkruid <i>Potamogeton crispus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1 <sup>1</sup>
Doorgroeid Fonteinkruid <i>Potamogeton perfoliatus</i>	4	1 <sup>1</sup>	0	0	20	31	74	12
Schedefonteinkruid <i>Potamogeton pectinatus</i>	77	13	100	0	12	17	4	32
Tenger Fonteinkruid <i>Potamogeton pusillus</i>	76	3	34	0	0	0	0	32
Zannichellia <i>Zannichellia palustris</i>	63	7	84	0	1 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>	0	16
Ruppia <i>Ruppia maritima</i>	1 <sup>1</sup>	0	0	0	0	0	0	0
Aarvederkruid <i>Myriophyllum spicatum</i>	0	0	0	0	0	1 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>	0
Smalle Waterpest <i>Elodea nuttallii</i>	0	0	2 <sup>1</sup>	0	0	1 <sup>1</sup>	0	0
Gedoornd Hoornblad <i>Ceratophyllum demersum</i>	0	0	0	0	5 <sup>1</sup>	0	0	0
Puntkroos <i>Lemna trisulca</i>	0	0	0	1 <sup>1</sup>	0	0	0	0
kranswier <i>Chara</i> spp.	49	0	8	0	0	5	2	26
Sterkranswier <i>Nitellopsis obtusa</i>	0	0	0	0	0	16	82	0 <sup>3</sup>
Watermetje <i>Hydrodictyon reticulatum</i>	4 <sup>1</sup>	0	0	0	0	0	0	1 <sup>1</sup>
darmwier <i>Enteromorpha</i> spp.	6	0	4	0	0	0	0	13
draadwier filamentous macro-algae	55	8	64	0	6 <sup>2</sup>	4 <sup>2</sup>	3	21 <sup>2</sup>
Bronmos <i>Fontinalis antipyretica</i>	2 <sup>1</sup>	0	0	0	0	0	0	2 <sup>1</sup>
Totaal waterplanten Total occupied	84	19	119	1	42	49	88	56
Totaal aantal punten Nr. of locations in transect	86	38	148	27	89	78	91	100

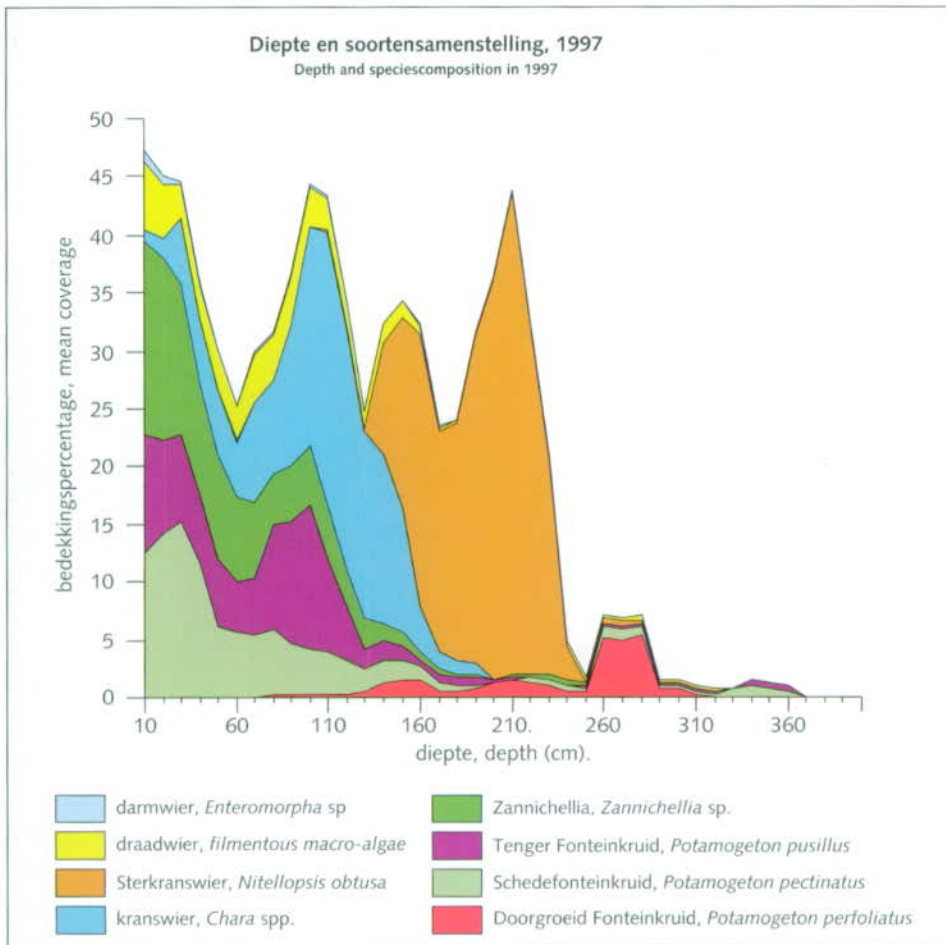
<sup>1</sup>Slechts in één jaar vastgesteld. Found only in one year.

<sup>2</sup>Uitzonderlijk hoge waarden uit 1996 niet meegerekend. Exceptionally high values of 1996 excluded.

<sup>3</sup>*Nitellopsis*-veld aanwezig buiten de raai. Present outside transect.

Tabel 4.1

Maximum bezetting (aantal punten) van alle soorten/groepen waterplanten op de acht raaien in de periode 1992-1998. Maximum nr. of locations in which macrophytes were present along the eight transects during the period 1992-1998.

**Figuur 4.2**

Verloop van gemiddelde bedekking door waterplanten langs de dieptegradiënt (voortschrijdend gemiddelde per 10 cm over 30 cm), met de verdeling over de soorten. Berekend over de dichtheden (klassenmiddelen) per punt op alle raaien (uitgezonderd Andijk), gegevens 1997.

Mean coverage of macrophytes and species composition in relation to waterdepth, Lakes IJsselmeer and Markermeer, 1997.

in het Markermeer relatief goed vertegenwoordigd (figuur 4.1, tabel 4.1). Het ontbreken van *Zannichellia* kan opnieuw met de diepteverdeling van de raaien te maken hebben. In het IJsselmeer is *Zannichellia* sterk geconcentreerd in water met een diepte van minder dan een meter. Op de raaien van het Markermeer is deze dieptेरange slecht vertegenwoordigd.

De bezetting van de raai in het IJmeer wijkt af van de andere Markermeerraaien door de relatief hoge dichtheden van Tenger Fonteinkruid, *Zannichellia* en draadwier en lagere dichtheden van Doorgroeid Fonteinkruid. De soortensamenstelling hier lijkt meer op die van de raaien langs de Friese kust (figuur 4.1). Recent zijn tien verschillende soorten/soortgroepen op de raai in het IJmeer vastgesteld, even veel als op die bij Makkum (tabel 4.1).

Over het gehele gebied genomen blijkt er een zekere zonering van soorten over de diepte gradiënt te bestaan (figuur 4.2). Op de meest ondiepe delen (tot 1.5 meter) van de raaien komen vooral Schedefonteinkruid, *Zannichellia* en draadwier voor. Kranswier bereikt de hoogste dichtheden op wat grotere diepte, met name het Sterkransier, waarvan in de Gouwzee een veld voorkomt op een diepte van 1.3-2.5 meter. Op nog grotere diepte zijn het echter weer fonteinkruiden die de dienst uitmaken. De meest uitgesproken voorkeur voor dieper water heeft het hoog opgaande Doorgroeid Fonteinkruid; de hoogste dichtheden werden gevonden op meer dan 2.5 meter. Verassenderwijs zijn op diepten groter dan 3 meter echter, zij het met lage absolute bedekking, de smalbladige soorten

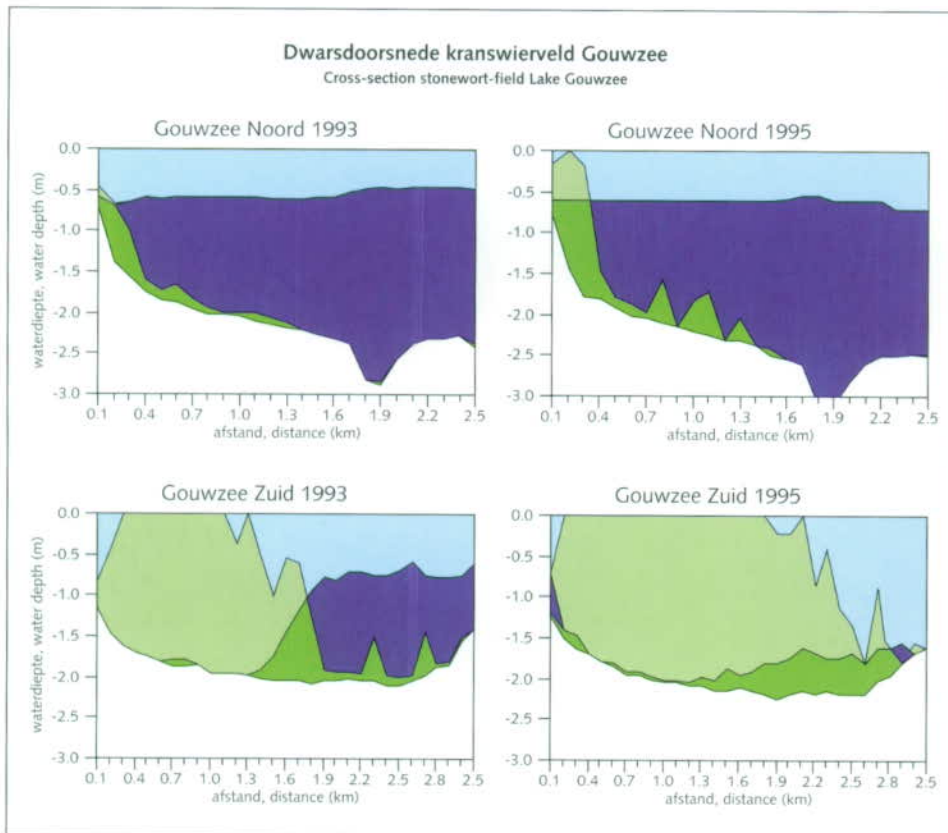
(Schedefonteinkruid, Tenger Fonteinkruid en ook *Zannichellia*) bij ontbreken van kranswier weer relatief belangrijk.

### Macro-algen

Onder "waterplanten" worden niet alleen hogere plantensoorten als fonteinkruiden gerekend, maar ook de grotere vertegenwoordigers van de lagere planten; de macro-algen. Deze categorie bestaat uit vier groepen: kranswieren, darmwieren, draadwieren en Waternetje. Deze indeling heeft geen taxonomische betekenis maar is van praktische aard; het is het nivo waarop in het veld onderscheid kan worden gemaakt. De groepen worden bij de bemonsteringen dan ook apart verzameld en genoteerd, maar voor het onderscheid van afzonderlijke soorten is meestal nader onderzoek noodzakelijk.

Het meest opvallend zijn de kranswieren. Dit zijn algen met een groeivorm die veel lijkt op die van hogere waterplanten. Een belangrijk verschil is dat kranswieren hun stevigheid ontleen aan een laagje kalk dat als bijproduct van de koolstofhuishouding op de stengels wordt afgezet. Het gehalte aan vezelige bestanddelen is veel lager dan bijvoorbeeld bij fonteinkruiden, die juist hieraan hun stevigheid ontleen. Dit maakt kranswieren relatief licht verteerbaar voor watervogels, die bovendien worden aangetrokken door het reservevoedsel dat in het najaar door de kranswieren wordt opgeslagen in speciale orgaantjes; de bulbillen.

Op diverse plaatsen in het onderzoeksgebied komen kranswievelden voor, behorend tot diverse soorten. Op de raaien zijn ze vooral vertegenwoordigd bij Makkum, in het IJmeer en vooral in de Gouwzee. Hier bevindt zich een uitgestrekt veld van het Sterkranswier (*Nitellopsis obtusa*), dat tegenwoordig nagenoeg de gehele zuidelijke helft van de Gouwzee bedekt. Het bodemmateriaal wordt hierdoor grotendeels vastgelegd en boven het veld is het water meestal uitzonderlijk helder (figuur 4.3). Grote aantallen vogels verzamelen zich in het najaar boven het veld om zich aan de kranswieren te goed te doen. In verband met de relatief grote diepte waarop *Nitellopsis* groeit (1.5-2.5 meter; figuur



**Figuur 4.3**

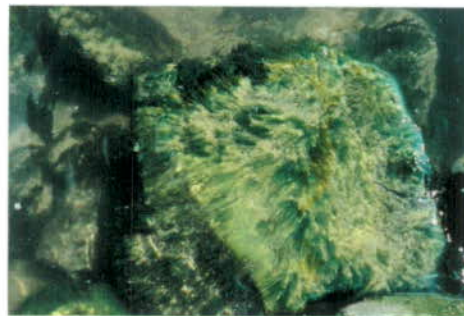
Diepteprofielen van de raaien Gouwee Noord en Gouwee Zuid in 1993 en 1995 (dwarsdoorsnede van west naar oost, diepte 0 = wateroppervlak). In groen is de bedekking met waterplanten weergegeven als percentage van de waterdiepte. De lijn tussen de licht- en donkergekleurde delen van de profielen geeft het doorzicht weer, negatief uitgezet vanaf het wateroppervlak. Bij rustig weer is het doorzicht in het kranswielveld van Gouwee Zuid gelijk aan de waterdiepte ("bodemzicht").

West-to-east cross section of the northern and southern part of Lake Gouwee with coverage of macrophytes, shown in green as percentage of water depth. Dividing line between light and dark colours is transparency, subtracted from the surface. The water is often clearest over the densest vegetation in the south. In the northern part of the lake vegetation is too sparse to be able to affect transparency.

4.2) zijn dit in de Gouwee uitsluitend duikende watervogels. Het meest talrijk zijn Meerkoeten en Tafelenden, maar ook Krooneenden zijn vaak in voor ons land belangrijke aantallen aanwezig (Zomerdijk 1994, Noordhuis & Ruiters 1994, Ruiters *et al.* 1994).

Elders in het gebied, met name bij Makkum en in het IJmeer, zijn recent eveneens kranswielvelden ontstaan, die met name bestaan uit soorten van het geslacht *Chara* (vooral *C. globularia*, maar in mindere mate ook *C. contraria* en bij Makkum bovendien *C. aspera*; Doef *et al.* 1996, van den Berg & Doef 1996). In het IJmeer heeft zich echter inmiddels ook een aanzienlijk veld *Nitellopsis* ontwikkeld (de Witte *et al.* 1997b). De *Chara*-soorten komen vaak op geringere diepte voor dan *Nitellopsis*, waardoor op deze plaatsen ook niet-duikende watervogels kunnen foerageren.

Knobbelzwanen en Kleine Zwanen, maar op de meest ondiepe plaatsen ook grondeleenden zoals Pijlstaarten, profiteren in het najaar van deze voedselbron (zie ook Noordhuis 1997, hfdst. 9).



Bij Lemmer is de kranswielvegetatie tot nu toe minder sterk ontwikkeld. Toch is dit één van de meest soortenrijke locaties; behalve de eerdergenoemde *Chara*-soorten werd hier ook *C. vulgaris* en, voor het eerst sinds de jaren vijftig, de zeldzame *Tolypella glomerata* gevonden (Doef *et al.* 1996).

Waternetje, *Hydrodictyon reticulatum*, kan worden opgevat als een netvormig vertakt draadwier, maar is taxonomisch gezien nauwer verwant aan de planktonische groenalgen uit het geslacht *Pediastrum*. *Hydrodictyon* kent een planktonisch geslachtelijk voortplantingsstadium, het "schijfnetje", dat inderdaad enigszins aan *Pediastrum* doet denken. Meestal vindt de voortplanting echter ongeslachtelijk plaats. Daarbij ontwikkelt zich binnen in een moedercel een volledig miniatuur netje dat tenslotte losbreekt en groeit door celstrekking. Het waternetje kan zich op die manier zeer snel uitbreiden en er kunnen zich uitgestrekte velden vormen, zoals dat bijvoorbeeld gebeurt in het Vossemeer. In het IJsselmeer en Markermeer zijn echter alleen beperkte hoeveelheden gevonden.

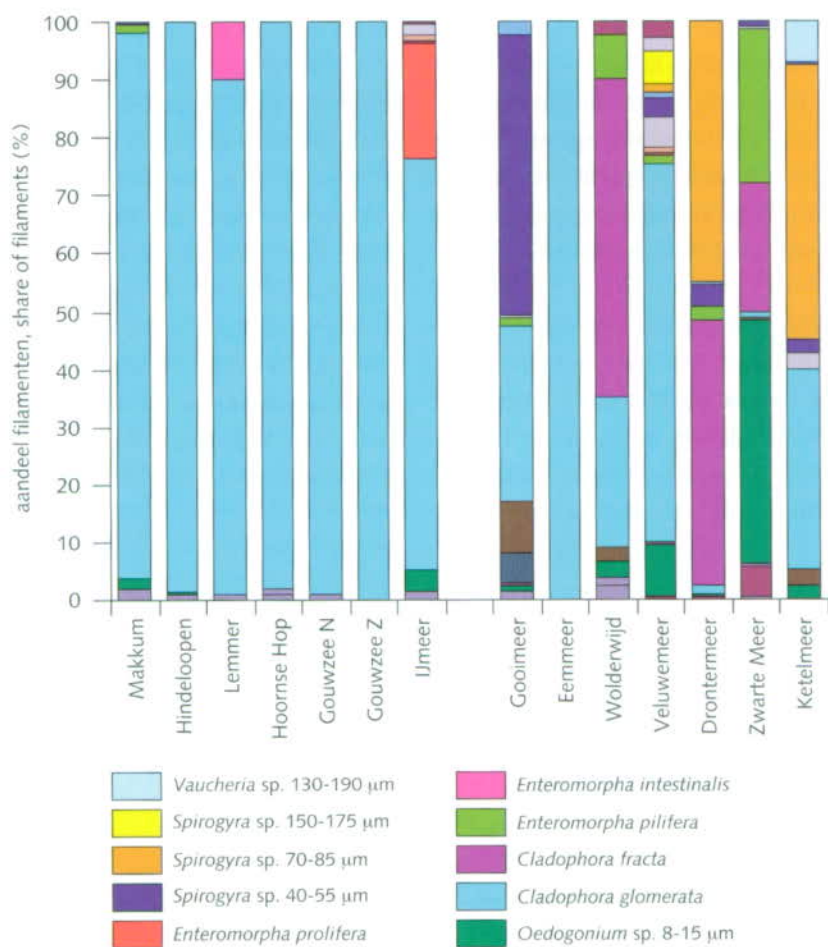
De overige twee categorieën, de draadwieren en de darmwieren, bestaan weer uit meerdere soorten, die meestal alleen met behulp van een microscoop kunnen worden onderscheiden. Zulk onderzoek is uitgevoerd op het materiaal dat in 1996 langs de raaien werd verzameld (Koeman 1997). Bij de draadwieren bleek het in het IJsselmeer en Markermeer uitsluitend dan wel hoofdzakelijk de soort *Cladophora glomerata*



**Foto 4.2 en 4.3**

Het groenwier *Cladophora glomerata* groeit massaal op de basalten beschoeiingen van het IJsselmeer en Markermeer. Het vormt een belangrijke voedselbron voor watervogels. *Cladophora glomerata* is abundant on stones along the edges of Lake IJsselmeer and Lake Markermeer. It is an important source of food for waterbirds.

Soortensamenstelling draadalgen 1996  
Species composition filamentous macro-algae, 1996



Figuur 4.4

Soortensamenstelling van de draadalgen in de monsters van de MWTL-raaien in IJsselmeer, Markermeer en randmeren in 1996, abundantie in procenten (in de legenda zijn alleen taxa opgenomen die met meer dan 10 % vertegenwoordigd waren; naar Koeman 1997). Waternetje *Hydrodictyon reticulatum* en darmwieren *Enteromorpha* spp. zijn ondervertegenwoordigd omdat die in het veld kunnen worden herkend en geregistreerd (zie tabel 1) en daarom niet altijd worden verzameld. Het roodwier *Bangia atropurpurea* is eveneens sterk ondervertegenwoordigd omdat de groeiplaats (de spatzone op de basaltblokken van de oeverbeschoeiing) niet in de raaien is opgenomen. Opvallend is de lage diversiteit in het IJsselmeer en Markermeer ten opzichte van de randmeren.

*Species composition of macro-algae (charophytes excluded, Enteromorpha, Hydrodictyon and Bangia underrepresented) at the transect sites in Lakes IJsselmeer and Markermeer compared to those in the borderlakes. In Lake IJsselmeer and Lake Markermeer (left part of graph) Cladophora glomerata strongly dominates, while in the borderlakes diversity is much higher.*

te betreffen. Deze struikvormig vertakte alg groeit oeverloos op de stenen van de oeverbeschoeiing, maar kan ook op de bodem voorkomen en op den duur loslaten en drijvend doorgroeien in de vorm van "flab" (Floating Algae Beds). *Cladophora* is net als de kranswieren van enig belang als voedsel voor watervogels. Knobbelzwanen, die zich in de nazomer langs o.a. de Houtribdijk verzamelen om te ruien, doen zich in die periode te goed aan *Cladophora*. Recent lijken deze vogels zich echter te verplaat-

sen naar de in omvang sterk toegenomen kranswier- en fonteinkruidevelden langs de Friese kust (zie hfdst. 9).

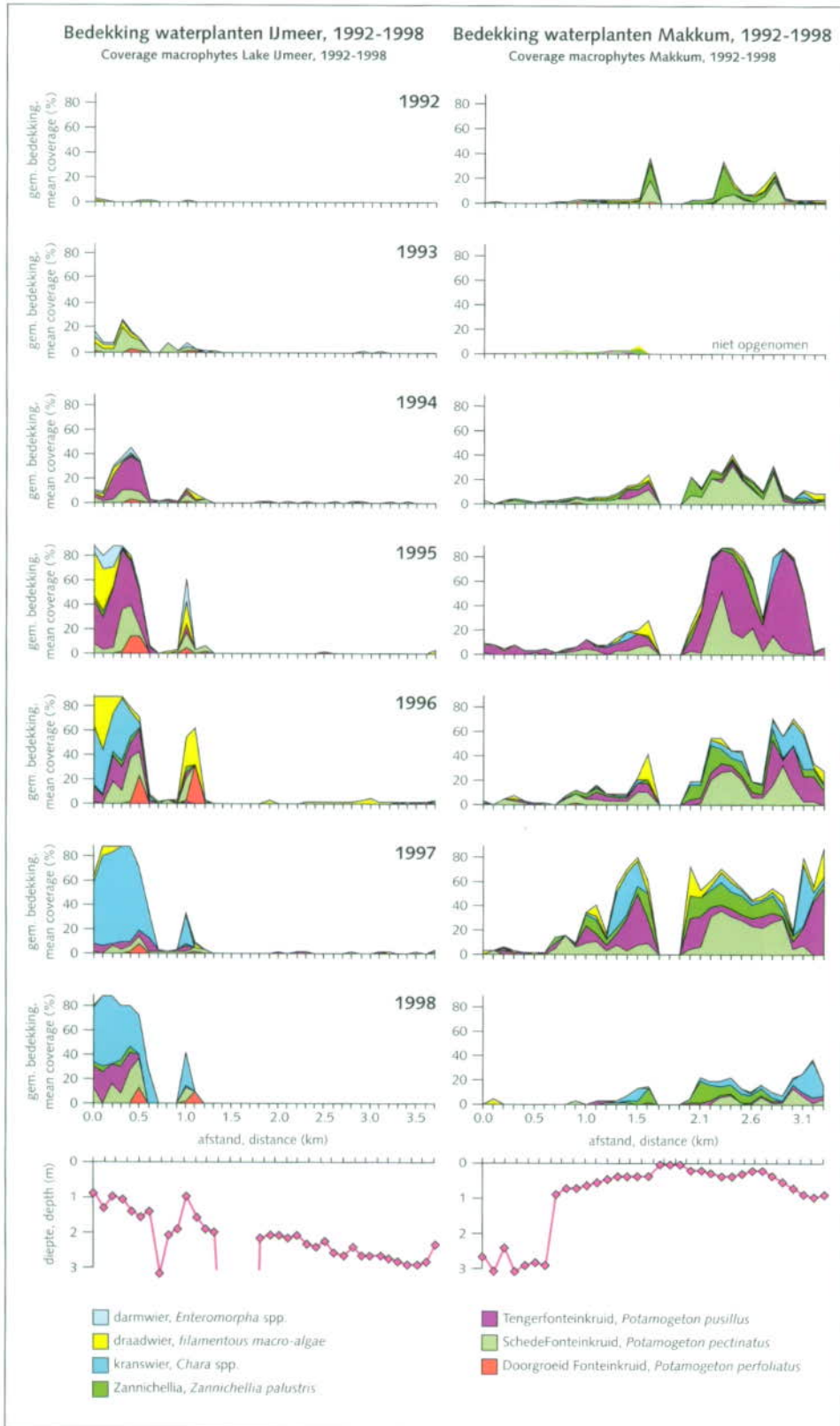
Nummer twee onder de draadalgen in het IJsselmeer en Markermeer is *Bangia atropurpurea*. Dit is een roodalg die vooral in de spatzone op de beschoeiing voorkomt en daar vaak een paarsrode band vormt boven de groene band van *Cladophora*. Omdat deze groeiplaats meestal niet in de bemonsteringen is opgenomen is *Bangia* nauwelijks vertegenwoordigd in de monsters.

Ook andere soorten draadalgen waren echter in de monster slechts spaarzaam vertegenwoordigd. De weinige soorten die aanwezig waren behoorden tot de geslachten *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Planctonema* en *Ulotrix*. Mogelijk zijn deze soorten eerder in het seizoen (de monsters zijn genomen in juli) algemener. Opvallend is het verschil met de randmeren, waar - met uitzondering van het hypertrofe Eemmeer - de diversiteit veel groter was (figuur 4.4). *Cladophora glomerata* is een soort die in eutrofe omstandigheden vaak sterk domineert. Naarmate de voedselrijkdom van het water afneemt wordt het aantal soorten groter en verschijnen vertegenwoordigers uit geslachten als *Spirogyra*. De grote diversiteit in de randmeren zou dus een gevolg kunnen zijn van de verbeterde waterkwaliteit. De beschutting tegen golfslag kan echter ook een rol spelen bij het verschil met het IJsselmeer en Markermeer.

Ook darmwieren gedijen goed in eutrofe omstandigheden. Er werden op drie raaien darmwieren gevonden, opvallend genoeg telkens van een andere soort: *Enteromorpha pilifera* bij Makkum, *E. intestinalis* bij Lemmer en *E. prolifera* in het IJmeer. In de randmeren werd daarentegen alleen *E. pilifera* aangetroffen (figuur 4.4). Gedurende de onderzoeksperiode kwamen darmwieren alleen in het IJmeer in dichtheden van betekenis voor.

## Ontwikkelingen

De ondergedoken vegetatie in het IJsselmeer is door de afsluiting natuurlijk drastisch veranderd. De begroeiing van de Zuiderzee bestond, in verband met de zoutgradiënt, uit een combinatie van zoutwatersoorten als het bruinwier *Fucus intermedius* (een mengvorm van Blaaswier *F. vesiculosus* en Kleine Zee-eik *F. spiralis*), Groot Zee gras *Zostera maritima*, typische brakwatersoorten als Snavelruppia, soorten met een brede zouttoleratie als het darmwier *Enteromorpha intestinalis* en het draadwier *Cladophora fracta* en relatief zouttolerante zoetwatersoorten als Zannichellia en Schedefonteinkruid. De laatste soort groeide in de wateren



**Figuur 4.7**

Gemiddelde bedekking van waterplanten per jaar en diepteprofiel langs de raaien bij Makkum en in het IJmeer, 1992-1998. Totale bedekking (gemiddelde van klassemidden op drie deelpunten) onderverdeeld volgens de verhouding in de bedekkingssom van de soorten. Opvallend is vooral de sterke toename van de dichtheid van kranswier (*Chara*) in 1996 en 1997, waarbij de fonteinkruiden lijken te zijn teruggedrongen. In 1998 was de bedekking wat lager, maar het areaal nam verder toe (zie figuur 5). Het enigszins afwijkende beeld van de opname bij Makkum in 1995 kan te maken hebben met de late monsterdatum (30 augustus, ongeveer 6 weken later dan in de andere jaren). Mean coverage of macrophytes along the transect at Makkum and in Lake IJmeer, 1992-1998. In 1996 and 1997 coverage of stoneworts increased to the expense of *Potamogeton*. In 1998 the number of locations with stoneworts increased further, although their coverage was somewhat lower (see Fig. 5).

de raai in het IJmeer nam toe van 0.2 % in 1992 tot ca. 15 % vanaf 1995. Ook in dit geval waren het aanvankelijk de fonteinkruiden die hiervoor zorgden (figuur 4.7). In 1995 verschenen echter ook hier kranswieren op het toneel en naarmate deze in de jaren daarna verder toenamen bleef de bedekking van de fonteinkruiden beduidend lager. De kranswieren die in het IJmeer verschenen waren aanvankelijk alleen soorten uit het geslacht *Chara*, maar in 1997 werd tijdens de kartering van Dir. IJsselmeergebied ook een aanzienlijke hoeveelheid *Nitellopsis* ontdekt (de Witte *et al.* 1997b).

Ook de draadwieren leken het uiteindelijk tegen de kranswieren af te leggen, maar daarbij zijn waarschijnlijk ook andere factoren in het spel. Draadwieren kunnen in sommige jaren in bepaalde wateren een omvangrijke, soms relatief kortstondige bloei vertonen, terwijl ze in het volgende jaar nagenoeg ontbreken. In 1996 werd op de raaien in het Markermeer (uitgezonderd die door het *Nitellopsis*-veld) veel meer draadwier aangetroffen dan in de jaren daarvoor, terwijl op de IJsselmeer-raaien geen sprake was van verhoogde dichtheden (figuur 4.5). In 1997 was de hoeveelheid draadwier weer net zo klein als vóór 1996, ook op de raai in het Hoornsche Hop, waar nog geen kranswieren zijn gevonden. De factoren die de ontwikkeling van draadwieren en "flab" bepalen, zijn grotendeels onbekend.

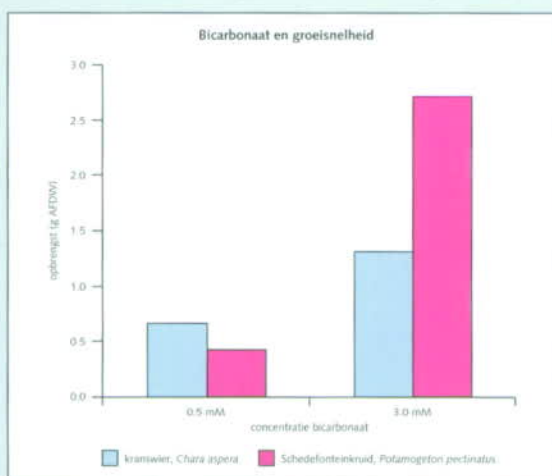
Het ligt voor de hand te veronderstellen dat de ontwikkeling van de watervegetatie in de tweede helft van deze eeuw, parallel aan die in andere meren, vooral het gevolg zijn geweest van eutrofiëring. In het IJsselmeer nam het fosforgehalte vooral toe na de aanleg van de dijk Enkhuizen-Lelystad in de jaren zeventig, doordat de vanuit de IJssel aangevoerde nutriënten daarna in een veel kleiner watervolume werden geconcentreerd. Het verloop van de fosforconcentratie volgde daarna, zij het op een veel lager niveau, dat van de Rijn en IJssel en vanaf het midden van de jaren tachtig vondt een geleidelijke afname plaats, waardoor het zomergemiddelde in tien jaar tijd halveerde. Er is echter geen simpele koppeling tussen fosfaat en doorzicht aan te geven. Terwijl de fosforgehalten in het IJsselmeer van zuid naar noord afnemen, is bij de

### Intermezzo: Competitie om koolstof

Planten hebben voor de fotosynthese niet alleen licht nodig, maar ook koolstof. Bij voorkeur wordt dat opgenomen in de vorm van kooldioxide,  $\text{CO}_2$ . Het door de planten verbruikte kooldioxide wordt aangevuld via diffusie vanuit de omgeving (o.a. vanuit de lucht), maar als de vegetatie dicht is kan die diffusie het verbruik niet bijhouden. De planten moeten dan om de tekorten aan te vullen een andere koolstofverbinding die in het water aanwezig is, het bicarbonaat  $\text{HCO}_3^-$ , omzetten in kooldioxide (van den Berg & Coops 1998). Niet alle soorten waterplanten zijn daarin even efficiënt. Daarbij komt nog dat het verbruik van bicarbonaat resulteert in een hogere pH van het water en dat heeft weer het gevolg dat een groter deel van het bicarbonaat neerslaat als kalk en daarmee voor de planten onbruikbaar wordt. Als het kalk op de bladeren neerslaat wordt wellicht ook de toevoer van licht belemmerd.

Toch blijken bepaalde waterplanten wel te varen bij condities met lage bicarbonaatgehalten. Zo blijken kranswieren efficiënter te zijn in het omzetten van bicarbonaat dan bijvoorbeeld fonteinkruiden. Als de omstandigheden voor de groei van waterplanten verbeteren door een vergroting van het doorzicht zijn fonteinkruiden vaak de pioniers die het eerst reageren. Maar als de vegetatie dichter wordt moet de slinkende voorraad kooldioxide worden aangevuld door het omzetten van bicarbonaat. Als ook de voorraad bicarbonaat slinkt, wordt verdere groei geremd. Op dat moment zijn de efficiëntere bicarbonaatgebruikers, zoals de kranswieren, in het voordeel.

Zowel in de randmeren als in het IJsselmeer en Markermeer is het herstel van de vegetatie begonnen met een toename van de hoeveelheid fonteinkruiden. Op veel plaatsen volgde na enkele jaren echter een sterke uitbreiding van kranswier, die ten koste ging van een deel van de fonteinkruidbestanden. Waarschijnlijk zijn de verschillen in efficiëntie van bicarbonaatgebruik de kern van dit proces.



**Figuur 4.8**

Schedefonteinkruid en het kranswier *Chara aspera* die bij verschillende bicarbonaatgehalten werden opgekweekt groeiden beide sneller bij hoge gehalten. Het verschil in groeisnelheid was echter bij het kranswier kleiner dan bij het fonteinkruid. Bij hoge gehalten (het niveau dat buiten de kranswievelden gebruikelijk is) is daardoor Schedefonteinkruid de snellere groeier van de twee, terwijl bij lage gehalten (het niveau dat 's zomers boven de kranswievelden gemeten wordt) het kranswier in het voordeel is (uit Van den Berg & Coops 1998).

chlorofylgehalten eerder het omgekeerde het geval en het doorzicht is in het algemeen in het zuiden het grootst. Ook laat het gemiddelde zomerdoorzicht geen verbetering zien als gevolg van het dalend fosforgehalte, er is zelfs eerder sprake van een afname. Die afname is echter geconcentreerd in de zomermaanden. Bij analyse van trends in doorzicht per maand blijkt dat de "clear-water-phase" sinds het midden van de jaren tachtig is verschoven van april naar eind mei, waardoor het doorzicht in mei en juni is toegenomen (zie verder hfdst. 13). Omdat juist in die periode de kieming en de initiële groei van de planten plaatsvindt, kan dit het herstel hebben gestimuleerd. Lokaal kunnen de omstandigheden daarnaast nog iets beter zijn dan de metingen uit het open water aangeven, ook al omdat de planten door het vastleggen van bodemmateriaal e.d. hun eigen milieu verbeteren.

In het Markermeer is sprake van een geheel andere gang van zaken. Hier nam het fosforgehalte

juist af in de periode waarin de dijk Enkhuizen-Lelystad werd aangelegd. In de beschut gelegen wateren aan de westkant van het systeem, zoals de Gouwee en het Hoornsche Hop, nam het doorzicht daarbij aanzienlijk toe. Op deze locaties is het doorzicht sindsdien veel groter dan in het open water van het Markermeer. Sinds het einde van de jaren zeventig is geen sprake meer van een duidelijke toenemende tendens, maar kennelijk waren de omstandigheden zodanig dat een geleidelijke toename van de vegetatie, zoals die blijkt uit jaarlijkse vliegtuigwaarnemingen (Hartog *et al.* 1994, figuur 4.5), mogelijk was. Waarschijnlijk is ook een bijzonder heldere periode in het najaar van 1989 en het voorjaar van 1990 van invloed geweest (zie hfdst. 13). Het aantal kilometerhokken met fonteinkruiden in het Markermeer verdubbelde in die periode (in de Gouwee nam het aantal hokken juist af, maar dat is waarschijnlijk een gevolg van uitbreiding van het kranswieveld, dat toen vanuit de lucht nog niet zichtbaar was). Hoewel in de

jaren daarna het doorzicht weer veel beperkter was, zette de opmars van de planten door. Ook in de randmeren is gebleken dat een enkel gunstig jaar een dergelijk proces in gang kan zetten. Als de vegetatie een zekere omvang heeft bereikt weten de planten hun milieu zodanig te beïnvloeden dat een verslechtering van het doorzicht geen evenredige afname van de hoeveelheid planten hoeft te betekenen. Dan moet die verslechtering echter niet te lang duren: in het Markermeer is het doorzicht in het voorjaar sinds 1992 niet meer dan gemiddeld geweest en in 1997 was het uitgesproken slecht. De geringe bedekking door waterplanten in 1997 kan echter ook te maken hebben met de (te) vroege bemonsteringsdatum, maar in 1998 vond geen "herstel" plaats, terwijl in dat jaar ook in het IJsselmeer de situatie verslechterde, in combinatie met een gering doorzicht in het voorjaar.

## Conclusies

Langs de Friese kust en in het IJmeer bevindt zich op plaatsen met een waterdiepte tot 1.5 meter een watervegetatie die bestaat uit een combinatie van met name Schedefonteinkruid, Tenger Fonteinkruid, Zannichellia, kranswieren uit het geslacht *Chara* en het draadwier *Cladophora glomerata*.

Langs de westkust van het Markermeer, waar de waterdiepte groter is dan langs de Friese kust, komt vooral Doorgroeid Fonteinkruid voor, in combinatie met relatief beperkte bestanden van

Schedefonteinkruid en draadwier. Het zuidelijke deel van de Gouwzee wordt gedomineerd door een omvangrijk veld van het kranswier *Nitellopsis obtusa*.

Zowel in het IJsselmeer als in het Markermeer zijn areaal en dichtheid van waterplanten sinds 1992 fors toegenomen. In het IJsselmeer hangt dat waarschijnlijk samen met een verbetering van het doorzicht in mei en juni, in het Markermeer is de ontwikkeling waarschijnlijk gestimuleerd door een periode met extreem goed doorzicht in 1989 en 1990.

Aanvankelijk namen vooral de hogere waterplanten toe. Sinds 1995 zijn met name bij Makkum, in de Gouwzee en in het IJmeer ook de kranswieren sterk toegenomen. Op de laatste twee locaties zijn daarbij de fonteinkruiden weer enigszins teruggedrongen.

In 1997 vond in het Markermeer een terugval plaats, in 1998 in het IJsselmeer, in beide gevallen in combinatie met verslechterd doorzicht.



Foto 4.4

Watervogels als de Knobbelzwaan weten snel te profiteren van uitbreiding van waterplanten, vooral als het kranswier betreft. Waterbirds like Mute Swans quickly respond to an increase of macrophytes, in particular if stoneworks are concerned.

## 5. Oeverplanten

### Baudewijn Odé & Ruud Beringen (FLORON)

In de watersysteemrapportage van 1992 (Hartog *et al.* 1995) wordt een globale beschrijving gegeven van de oevervegetatie van IJsselmeer en Markermeer, met het accent op de belangrijkste vegetatiestructuren direct aan de waterlijn (riet, biezen, ruigten en struwelen) en hun verspreiding. Met de start van het Floristisch Meetnet Oevers Zoete Rijkswateren in 1996 is nu een uitgebreider bespreking mogelijk.

Het Floristisch Meetnet Oevers Zoete Rijkswateren (kortweg: Floristisch Meetnet) is in 1996 gestart. De Stichting FLORON voert het uit in het kader van het programma Biologische Monitoring (Tamis & Groen, 1996; Odé *et al.*, 1997; Odé *et al.*, 1998). Het Floristisch Meetnet heeft tot doel het signaleren van veranderingen in de oevervegetatie van de zoete rijkswateren en het evalueren van ecologische doelstellingen in het waterbeleid op basis van de toestand van de oevervegetatie.

Een meetlocatie van het Floristisch meetnet bestaat uit het buitendijks gebied binnen een vierkante kilometer (kilometerhok, 1x1 km). Het Floristisch meetnet bestaat uit een representatieve selectie van kilometerhokken langs de grote zoete rijkswateren. Binnen deze kilometerhokken wordt vierjaarlijks de totale soorten-samenstelling van de flora tussen de waterlijn en de kruin van de dijk vastgelegd. Van een deel

van de soorten wordt bovendien de abundantie opgenomen. Het betreft de 541 soorten van de Rode Lijst voor vaatplanten (Weeda *et al.* 1990), aangevuld met ruim 200 soorten die kenmerkend zijn voor karakteristieke ecosystemen van de oevers van zoete rijkswateren. Waterplanten worden wel in sloten en poelen in buitendijks gebied geïnventariseerd, maar niet in de rijkswateren zelf. De waterplanten van het open water van IJsselmeer en Markermeer worden besproken in hoofdstuk 4.

Analyse van de gegevens uit het Floristisch meetnet vindt vooral plaats op basis van de Floristische Kwaliteit van 12 groepen van ecologisch verwante soorten (zie intermezzo Floristische kwaliteit). De Floristische kwaliteit geeft inzicht in de mate van ontwikkeling van de flora van de belangrijkste ecosystemen van de oevers van zoete rijkswateren. Het vormt een aanvulling op de ecotoopgegevens die vooral inzicht verschaffen in de vegetatiestructuur in combinatie met de geomorfologie. Niet alle soortgroepen komen langs het IJsselmeer en Markermeer voor, een deel is beperkt tot het riviereengebied.

In 1996 zijn langs IJsselmeer en Markermeer voor het eerst 84 kilometerhokken geïnventariseerd. Het aantal en de spreiding van de kilometerhokken zijn zo gekozen dat er op termijn statistisch onderbouwde trends kunnen worden vastgesteld. De verzamelde informatie kan al wel

worden gebruikt om een beschrijving te geven van de oeverflora van het watersysteem en de deelsystemen.

## Resultaten

### Soortenrijkdom

Op de 84 meetlocaties langs de oevers van het IJsselmeer en Markermeer zijn in totaal 496 soorten gevonden. Toch zijn de oevers op veel plaatsen soortenarm. Dat is niet verwonderlijk gezien het grote aandeel van harde oevers. Op dijkhellingen worden vaak niet meer dan 50 soorten aangetroffen binnen een kilometerhok. De soortenrijkdom is hoger als er buitendijks land aanwezig is en kan oplopen tot meer dan 150 soorten binnen kilometerhokken aan de Friese IJsselmeerkust.

Er zijn 22 soorten van de Rode Lijst gevonden, waarvan het overgrote deel alleen langs het IJsselmeer voorkomt. Dit verschil tussen IJsselmeer en Markermeer is waarschijnlijk terug te voeren op de aanwezigheid van uitgestrekte buitendijkse graslanden en moerassen (met veel Rode-Lijstsoorten) langs het IJsselmeer. Het voorkomen van deze bijzondere soorten in buitendijks gebied is mede mogelijk dankzij het natuurbeheer in een groot deel van deze gebieden.

### Intermezzo: Floristische Kwaliteit

Binnen het Floristisch Meetnet wordt vierjaarlijks per meetlocatie (kilometerhok) een lijst van voorkomende soorten opgesteld, deels met abundantiegegevens. Er is voor gekozen de gegevens niet per soort, maar per soortgroep te analyseren. Hiervoor zijn drie redenen aan te geven:

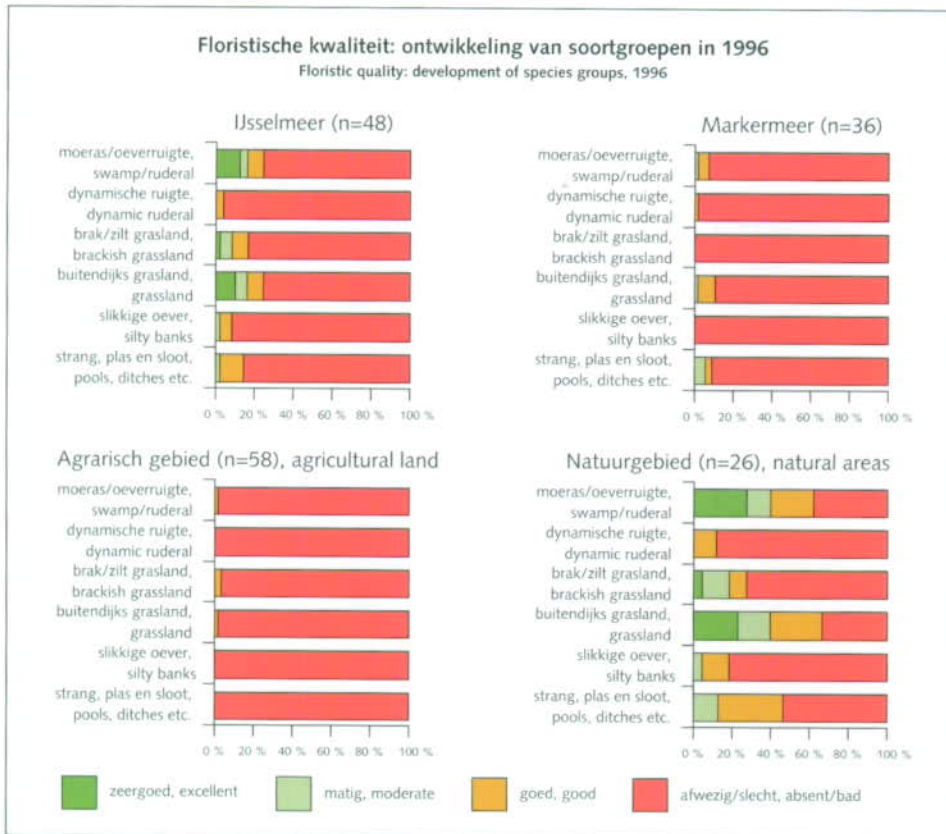
- soortgroepen zijn zodanig samen te stellen dat er aansluiting is met de voorkomende ecotopen, waardoor de mate van ontwikkeling van een soortgroep een indicatie kan geven voor de kwaliteit van de flora van een ecotoop. Hiermee krijgen beleid en beheer op eenvoudige wijze inzicht in de kwaliteit van karakteristieke ecosystemen.
- onvoorspelbare effecten, bijvoorbeeld van het weer (koud voorjaar), het inventarisatietijdstip (voor of na het maaien) of de waarnemer (missen van een soort) hebben minder gevolgen voor een soortgroep dan voor een individuele soort.
- statistisch verantwoorde uitspraken over afzonderlijke soorten vragen een veel intensiever meetnet.

Er zijn 12 soortgroepen onderscheiden, die aansluiten bij de hoofdindeling van ecotopen. Elk van deze 12 soortgroepen wordt gekarakteriseerd door een groep van ecologisch verwante soorten, de karakteristieke soorten. De mate van ontwikkeling van een soortgroep wordt per meetlocatie bepaald met behulp van een index: Floristische Kwaliteit. Deze index wordt bepaald op basis van het aantal voorkomende karakteristieke soorten, hun abundantie en hun natuurwaarde (zeldzaamheid, mate van bedreiging).

Ten behoeve van de presentatie van de gegevens is de Floristische Kwaliteit van iedere soortgroep in vier klassen onderverdeeld: afwezig/slecht, matig, goed en zeer goed ontwikkeld. De klassegrenzen zijn daarbij zo objectief mogelijk vastgesteld, waardoor het mogelijk is om de mate van ontwikkeling van verschillende soortgroepen met elkaar te kunnen vergelijken. Als de Floristische Kwaliteit van een soortgroep 'afwezig/slecht' is, zijn de soorten in te geringe mate aanwezig (of zelfs afwezig) om het betreffende ecosysteem aanwezig te achten.

Voor iedere soortgroep kan het aandeel worden berekend waarmee de verschillende klassen in de steekproef vertegenwoordigd zijn. Zo kan een floristische karakterisering van een watersysteem worden verkregen (Figuur 5.1). Door onderverdeling van de steekproef naar deelsystemen (IJsselmeer en Markermeer) of gebruikscategorieën (natuur en agrarisch) is het mogelijk nader aan te geven waar de belangrijkste kwaliteiten zich bevinden. Tevens kan de ruimtelijke verspreiding van een soortgroep en zijn Floristische Kwaliteit worden weergegeven (Figuur 5.2).





**Figuur 5.1**

Floristische Kwaliteit van het IJsselmeer en Markermeer in 1996. Van alle 84 meetlocaties (kilometerhokken) binnen het Floristisch Meetnet langs het IJsselmeer en Markermeer is de Floristische Kwaliteit berekend voor 12 soortgroepen. De Floristische Kwaliteit is in vier klassen onderverdeeld, waarvan het aandeel binnen de steekproef is aangegeven. Zes soortgroepen die binnen de steekproef alleen met de laagste kwaliteit (niet/slecht ontwikkeld) voorkomen, nl. zand- en grindstrand, stroomdalgrasland, rivierduingrasland, getijderuigte, zachthoutoebos en hardhoutoebos, zijn niet in de figuur opgenomen. De meest hiervan zijn niet te verwachten langs het IJsselmeer en Markermeer, maar zijn vooral gebonden aan riviersystemen. De steekproef voor het hele watersysteem is op twee manieren onderverdeeld: naar deelsysteem en naar gebruikscategorie. *Development of 6 out of 12 species groups recognized along the banks of Lake IJsselmeer and Lake Markermeer, based on the situation in 84 sampling areas. Six other groups which were only present in the poorest development class are not included: sand and gravel beaches; alluvia grassland, river dune grassland, tidal ruderal lands, softwood floodplainforest and hardwood floodplainforest. These are more typical to riverine environments.*

## Flora

Het aantal plantensoorten langs het IJsselmeer en Markermeer is veel te groot voor een individuele bespreking. De soortgroepen en de Floristische Kwaliteit maken het mogelijk de resultaten per ecosysteem te bespreken (zie intermezzo Floristische Kwaliteit). Een overzicht van de Floristische Kwaliteit van de soortgroepen binnen de steekproef langs het IJsselmeer en Markermeer is weergegeven in figuur 5.1. Met name Moeras/oeverruigte en Buitendijks grasland zijn goed ontwikkeld; ze komen ieder in bijna 20 % van de steekproef voor.

Er is een opvallend verschil tussen het IJsselmeer en het Markermeer; langs het Markermeer zijn alle soortgroepen minder goed ontwikkeld aanwezig. Dit verschil is terug te voeren op de aanwezigheid van uitgestrekte buitendijkse moerassen en graslanden langs het IJsselmeer.

Figuur 5.1 laat ook duidelijke verschillen tussen gebieden in de gebruikscategorieën natuur en agrarisch zien. Dit is vooral een gevolg van het verschil in inrichting. Natuurterreinen zijn vrijwel beperkt tot de buitendijks gronden. Buiten de natuurterreinen overheersen harde oevers, waar geen van de soortgroepen zich goed kan ontwikkelen.

De soortgroepen binnen het Floristisch Meetnet zijn in principe zo samengesteld dat de berekende Floristische Kwaliteit een indicatie geeft van de kwaliteit van de flora van (groepen van) ecotopen (zie intermezzo Floristische Kwaliteit). Verschillen in schaalniveau en methode van gegevensverzameling maken een directe koppeling tussen ecotopen en hun kwaliteit nog niet eenvoudig. Er kan slechts in globale zin worden ingegaan op de Floristische Kwaliteit van (groepen) ecotopen. Ter ondersteuning van deze bespreking wordt in tabel 5.1 de oppervlakte van de ecotopen op de oever (buiten het open water) vergeleken met het aandeel van de soortgroepen binnen de steekproef.

De zes langs het IJsselmeer en Markermeer te verwachten soortgroepen worden nu achtereenvolgens, in relatie tot de desbetreffende ecotopen, besproken.

### Water-ecotopen

Het gaat zowel om kleine wateren binnen buitendijkse gebieden (poelen en sloten) als om het water van de meren zelf. In de Floristische Kwaliteit van de gerelateerde soortgroep (*Strang, plas en sloot*) komt alleen het voorkomen van soorten in kleine wateren tot uiting. Omgekeerd komt

de aanwezigheid van kleine wateren - door de geringe oppervlakte die ze beslaan - niet altijd tot uiting in de ecotopenkartering.

#### *Strang, plas en sloot*

De soorten van *Strang, plas en sloot* worden aangetroffen in allerlei kleine buitendijkse wateren, zoals sloten en poelen, en binnen verlandingszones langs zachte oevers. In veel gevallen komen alleen algemene soorten voor, zoals Schedefonteinkruid *Potamogeton pectinatus*, Zwanebloem *Butomus umbellatus*, Puntkroos *Lemna trisulca*, Zannichellia *Zannichellia palustris* en Tenger Fonteynkruid *Potamogeton pusillus*. Langs de Friese westkust zijn ook meer bijzondere soorten gevonden: Lidsteng *Hippuris vulgaris*, Smalle Waterweegbree *Alisma gramineum* en Gewoon Blaasjeskruid *Utricularia vulgaris*.

### Pionier-ecotopen

De kwaliteit van het ecotoop Kaal/pionierruigte is af te lezen aan de Floristische Kwaliteit van de soortgroep *Slikkige oever*. Zowel de soortgroep als het ecotoop zijn zeldzaam langs de oever van het IJsselmeer en Markermeer. Op diverse plaatsen waar slikkige oevers matig tot goed zijn ontwikkeld is het ecotoop Kaal/pionierruigte ook

aanwezig, bijvoorbeeld langs de Friese IJsselmeerkust en bij Onderdijk (Noord-Holland). Dit betekent niet dat de soortgroepen en het ecotoop ook altijd samen voorkomen.

#### *Slikkige oever*

Deze soortgroep omvat pioniervegetaties op natte bodem. De belangrijkste soorten van *Slikkige oever* langs het IJsselmeer en Markermeer zijn Moeraszuring *Rumex palustris*, Goudzuring *Rumex maritimus*, Moerasandijvie *Tephrosia palustris*, Rode Waterereprijs *Veronica catenata* en Blaartrekkende Boterbloem *Ranunculus sceleratus*. Slikkige oever is niet erg goed ontwikkeld. De rijkste situaties zijn gevonden in beweid natuurrreservaten langs de Friese IJsselmeerkust en binnen het natuurontwikkelingsproject Onderdijk.

#### **Grasland-ecotopen**

De kwaliteit van de ecotopen Structuurrijk grasland en Hooiland is af te leiden uit de Floristische Kwaliteit van de soortgroepen *Buitendijks grasland* en *Brak/zilt grasland*. Deze soortgroepen komen voor bij een minder intensief, meer natuurgericht graslandbeheer. De grootste oppervlakte van deze ecotopen en de hoogste Floristische kwaliteit van deze soortgroepen worden aangetroffen langs de Friese westkust.

In de ecotopenkartering wordt aangegeven dat het oppervlakteaandeel van Productiegrasland (44 %) mogelijk is overschat ten opzichte van de andere grasland-ecotopen. Dit strookt met de waarneming dat binnen een deel van het als Productiegrasland gekarteerde gebied kortgrazige graslanden met een waardevolle flora voorkomen. Soms zijn alleen minder intensief beheerde delen van graslandpercelen waardevol.

#### *Buitendijks grasland*

Deze vochtige graslanden zijn weinig bemest en meestal gemaaid of beweid. Enkele algemene soorten van het *Buitendijks grasland* zijn Gewone Dotterbloem *Caltha palustris* ssp. *palustris*, Tweerijige Zegge *Carex disticha*, Zwarte Zegge *C. nigra*, Valse Voszegge *C. otrubae*, Kleine Leeuwentand *Leontodon saxatilis* en Moeras-

zout-gras *Triglochin palustris*. Meer bijzonder is het voorkomen van Rode-lijstsoorten als Trosdravik *Bromus racemosus*, Rode Ogentroost *Odontites vernus*, Vleeskleurige Orchis *Dactylorhiza incarnata* en Fraai Duizendguldenkruid *Centaureum pulchellum*. Met uitzondering van de Trosdravik zijn deze soorten in buitendijkse gebieden van de Friese westkust aangetroffen, waar ook de best ontwikkelde situaties voorkomen (figuur 5.2).

#### *Brak/zilt grasland*

Deze soortgroep is verwant aan het Buitendijks grasland, maar er komen een aantal soorten van brakke of zilte standplaatsen voor. Brak/zilt grasland van enige kwaliteit is beperkt tot de buitendijkse graslanden en moerassen van het IJsselmeer (figuur 5.2). De voorkomende soorten zijn relictten uit de Zuiderzeetijd, zoals Zilt Torkruid *Oenanthe lachenalii*, Zilte Zegge *Carex distans*, Melkkruid *Glauca maritima*, Slanke Waterbies *Eleocharis uniglumis*, Schorrenzoutgras *Trichogon maritima*, Zilte Rus *Juncus gerardi* en Zilte Schijnspurrie *Spergularia marina*. Langs het Markermeer komen alleen sterk verarmde situaties voor, met als bijzondere soort Heemst *Althaea officinalis*.

Gezien de hoge mate van ontzilting van oppervlaktewater en grondwater is het merendeel van deze soorten gedoemd te verdwijnen. Alleen door het instellen van een (terrestrische) brakwaterzone kunnen ze worden behouden. Slechts een enkele soort (bijvoorbeeld Heemst) kan zich ook bij volledige ontzilting nog lang handhaven.

#### **Moeras-ecotopen**

Er zijn een aantal ecotopen waarvan de ontwikkeling tot uiting kan komen in de soortgroepen Moeras/oeverruigte en Dynamische ruigte (tabel 5.1). Deze ecotopen zijn in het algemeen beperkt tot natte omstandigheden met een lage beheersintensiteit. Op veel plaatsen met Moeras-ecotopen is de soortgroep Moeras/oeverruigte matig tot zeer goed ontwikkeld, bijvoorbeeld rond het IJmeer en langs de Friese westkust.

#### *Moeras/oeverruigte*

Deze soortgroep omvat natte en vochtige situaties met weinig dynamiek en kan zowel langs de oeverlijn als meer uitgestrekt in buitendijkse gebieden voorkomen. Door de natte omstandigheden is het beheer veelal extensief, waardoor een hoge vegetatie is ontwikkeld, waarin Riet veelal een belangrijke plaats inneemt. *Moeras/oeverruigte* is een grote soortgroep, waarvan Grote Waterweegbree *Alisma plantago-aquatica*, Grote en Kleine Lisodde *Typha latifolia* en *T. angustifolia*, Grote Watereppe *Sium latifolium* en Gele Lis *Iris pseudacorus* veel zijn aangetroffen. Bijzonder zijn de soortenrijke situaties binnen minder voedselrijke (mesotrofe) moerassen, met soorten als Grote Boterbloem *Ranunculus lingua*, Moeraskartelblad *Pedicularis palustris*, Vleeskleurige Orchis *Dactylorhiza incarnata*, Waterscheerling *Cicuta virosa*, Veenpluis *Eriophorum angustifolium*, Moerasbasterdwederik *Epilobium palustre*, Padderus *Juncus subnodulosus* en Moeraswederik *Lysimachia thyrsoiflora*. Dergelijke situaties komen het best ontwikkeld voor in de buitendijkse moerassen langs de westkust van Friesland (figuur 5.2).

#### *Dynamische ruigte*

Op geëxponeerde oevers, waar bijvoorbeeld golfslag en strooiselophoping een rol spelen, kunnen voedselrijke ruigten van dit type tot ontwikkeling komen. Dynamische ruigte is langs het IJsselmeer en Markermeer weinig soortenrijk ontwikkeld. Dit houdt verband met de geringe (hydro- en morfo-)dynamiek langs dit watersysteem. Veel voorkomende soorten zijn Koninginnenkruid *Eupatorium cannabinum*, Moerasmelkdistel *Sonchus palustris*, Echte Valeriaan *Valeriana officinalis*, Moerasandoorn *Stachys palustris*, Gespleten Hennepnetel *Galeopsis bifida*, Gewone en Grote Engelwortel *Angelica sylvestris* en *A. archangelica*.

#### **Bos-ecotopen**

Hoewel bos-ecotopen lokaal aanwezig zijn, komt dit niet tot uiting in de Floristische kwaliteit van de twee onderscheiden soortgroepen voor bos (Zachthoutoobos en Hardhoutoobos). Hiervoor zijn twee oorzaken. De flora van de

## Verspreiding en kwaliteit van soortgroepen in 1996 Distribution and quality of species groups, 1996



**Figuur 5.2**

Verspreiding en mate van ontwikkeling van Moeras/oeverruigte, Buitendijks grasland en Brak/zilt grasland langs het IJsselmeer en Markermeer. De Floristische Kwaliteit van alle 84 meetlocaties (kilometerhokken) binnen het Floristisch Meetnet is aangegeven, onderverdeeld in 4 klassen. De drie soortgroepen zijn vrijwel beperkt tot gebieden met zachte oevers. De best ontwikkelde situaties komen voor langs de Friese westkust.

*Distribution and development of Swamps/ruderal bank vegetation, Grasslands outside the dikes and Brackish/silty grasslands along the banks of Lake IJsselmeer and Lake Markermeer. These three species groups are almost restricted to areas with shallow, unprotected banks and are developed best along the westcoast of Friesland.*

bossen langs IJsselmeer en Markermeer is enerzijds nogal soortenarm en omvat anderzijds weinig karakteristieke bossoorten.

### Flora van harde oevers

Langs harde oevers zijn de onderscheiden soortgroepen vrijwel altijd slecht ontwikkeld. Het gaat ook vaak om zeer soortenarme situaties van deels verhard substraat. In het algemeen is het bovenste deel van de dijk begroeid met een soortenarme graslandvegetatie. Hier is - onder andere afhankelijk van het beheer - lokaal ruimte voor een meer bloemrijke vegetatie met bijvoorbeeld Glad Walstro *Galium mollugo*, Wilde Kruidstiel

*Eryngium campestre*, Gele Morgenster *Tragopogon pratensis* en Veldgerst *Hordeum secalinum*. Op de drogere delen van beweide dijken van het IJsselmeer en Markermeer zijn op diverse plaatsen twee bijzondere Rode-lijstsoorten gevonden: Blauw Walstro *Sherardia arvensis* en Knopig Doornzaad *Torilis nodosa*. Tussen de verharding van de onderzijde van de dijk is soms ruimte voor een eveneens karakteristieke flora. Hier kunnen in de spleten tussen de stenen Muurleeuwenbek *Cymbalaria muralis*, Plat Beemdgras *Poa compressa*, Robertskruid *Geranium robertianum*, Strandkweek *Elytrigia atherica* en Mannetjesvaren *Dryopteris filix-mas* groeien. Een apart fenomeen op dijken is de spontane

opslag van diverse besdragende struiken, welke kennelijk opgeschieten uit door vogels aangevoerd zaad. Het gaat om soorten als Gewone Vlier *Sambucus nigra*, Wilde Lijsterbes *Sorbus aucuparia*, Rode Kornoelje *Cornus sanguinea*, Zwarte Bes *Ribes nigrum*, Aalbes *R. rubrum* en Kruisbes *R. uva-crispi*. Overigens hebben deze struiken als gevolg van reguliere beheersmaatregelen nauwelijks kans om uit te groeien.

In tabel 5.1 is het oppervlakteaandeel van de ecotopen op de oever (in %) berekend op basis van het EcotopenGIS voor het IJsselmeer en Markermeer. Ecotopen met open water zijn bij deze berekening buiten beschouwing gelaten, omdat het niet eenvoudig was om kleine wateren



**Foto 5.1**  
Een harde oever langs de Houtribdijk bij de Trintelhaven  
*Dike with narrow band of bank vegetation along Lake IJsselmeer.*



**Foto 5.2**  
Knopig Doornzaad is een van de bijzondere soorten van beweide dijken langs het IJsselmeer en Markermeer. De stekelige zaden worden met name verspreid door grazers.  
*Knotted Hedgeparsly Torilis nodosa is one of the less common species that was found on grass-covered dikes, grazed by cattle.*

in buitendijkse gebieden te scheiden van het open water van van IJsselmeer en Markermeer.

Het aandeel van een soortgroep is gedefinieerd als percentage kilometerhokken binnen het Floristisch Meetnet waar de soortgroep ten minste matig ontwikkeld voorkomt.

Kunstmatige ecotopen (Productiegrasland, Bebouwing, Verharding en Akker) zijn niet in de tabel opgenomen; ze beslaan 56 % van de oppervlakte. Er zijn geen aan deze kunstmatige ecotopen gerelateerde soortgroepen onderscheiden.

## Ontwikkelingen

Er zijn in verband met de recente start van het Floristisch Meetnet geen uitspraken te doen over ontwikkelingen op basis van de gegevens uit het meetnet. Toch zijn er een aantal deels historische, deels recente ontwikkelingen waarvan de invloed op de oevervegetatie doorwerkt.

### Historische ontwikkelingen

De belangrijkste historische ontwikkeling sinds de

afsluiting van de Zuiderzee is de ontzilting en de voortschrijdende successie in de oevervegetatie. De zilte en brakke soorten zijn net als bij de waterplanten afgenomen, maar zijn in de oevervegetatie nog niet verdwenen. Lokaal zijn nog steeds relict-soorten van brakke standplaatsen aanwezig. Gezien het zoete karakter van zowel oppervlaktewater als buitendijks grondwater zullen deze relicten verdwijnen. Natuurlijk zijn de soorten van zoet grond- en oppervlaktewater sterk toegenomen. Lokaal is zelfs invloed van regenwater merkbaar en hebben soorten van mesotrofe moerassen zich kunnen vestigen, zoals Moeraskartelblad en Waternavel. Er is met name regenwaterinvloed binnen grotere oppervlakken buitendijks land met een (zandige) bodem, die gevoelig is voor verzuring (ontkalking). Successie van de vegetatie sinds de afsluiting heeft langs de oevers geleid tot meer hogere vegetaties. Op veel plaatsen hebben zich bij een lage beheersdruk biezenvelden en later rietvelden ontwikkeld (Coops 1992). Hier en daar zijn bossen ontstaan. Deze bossen verkeren in een pionierfase, waarin wilgen overheersen.

### Eutrofiëring

De recente verbetering in de kwaliteit van het oppervlaktewater, die tot uiting lijkt te komen in de ontwikkeling van de waterplanten, heeft

Ecotoop	Totaal aandeel ecotopen (%)	Totaal aandeel soortgroepen (%)	Soortgroep
<b>Pionier-ecotopen:</b>			
Kaal/pionierruigte (k1)	4	5	Slikkige oever
<b>Grasland-ecotopen:</b>			
Structuurrijk grasland (g1)	10	20	Buitendijks grasland
Hooiland (g2)			Brak/zilt grasland
<b>Ruigte-ecotopen:</b>			
Cultuurriet (r1)			Moeras/oeverruigte
Riet (r2)	21	17	Dynamische ruigte
Biezenvegetatie (r8)			
Ruigte (r9)			
<b>Bos-ecotopen:</b>			
Natuurlijk bos (b1)			Zachthoutoibos
Productiebos (b4)	9	0	Hardhoutoibos
Struweel (b5)			

**Tabel 5.1**  
Relatie tussen oeverecotopen en soortgroepen. Eén of enkele ecotopen corresponderen steeds met één of enkele soortgroepen.

*Relationship between ecotopes and species groups.*

vermoedelijk weinig effect op de oevervegetatie. De voedselrijkdom van het oppervlaktewater is immers slechts ten dele verantwoordelijk voor de voedselrijkdom van het grondwater en de oeverbodem. Door het stagnante karakter zijn binnen grotere buitendijkse gebieden lokale hydrologische systemen ontstaan. Illustratief hiervoor is de ontwikkeling van mesotrofe moerassen door toename van de regenwaterinvoer. Lokaal treedt zelfs veenmosgroei op. Als deze ontwikkeling zich voortzet zijn er nog diverse veranderingen te verwachten die doorwerken in de flora, zoals veengroei. Invloed van kwel op de oevervegetatie is vermoedelijk afwezig. Alleen bij een hoog gelegen achterland (bijvoorbeeld Gaasterland) is kwel in de oeverzone niet uit te sluiten.

### Inrichting

Inrichting en beheer zijn van groot belang voor de flora. Beiden bepalen mede de ecologische variatie die tot uiting komt in de soortenrijkdom van de oever.

In de huidige inrichting is een onderscheid te maken tussen harde en zachte oevers. Langs harde oevers is de variatie gering en de overgang van nat naar droog abrupt. Bovendien is het beheer over het algemeen erg intensief. De flora komt, zoals al eerder aangegeven, slecht tot ontwikkeling. Het feit dat een aantal bijzondere soorten karakteristiek te noemen is voor harde oevers geeft aan dat er wel potenties zijn.

Beter tot zeer goed is het gesteld met de zachte oevers langs de grotere buitendijkse gebieden. Hier zijn de oevers flauw en is er sprake van variatie in bodemsoort en hoogteligging. Ze worden grotendeels door natuurbeherende instanties beheerd. Met name de soortgroepen *Buitendijks grasland* en *Moeras/oeverruigte* zijn hier goed ontwikkeld.

In de huidige inrichting zijn een aantal veranderingen te verwachten met gevolgen voor de oeverplanten.

Door natuurontwikkeling zal op diverse plaatsen het buitendijkse gebied worden uitgebreid, waardoor de oevervegetatie zich verder kan ontwikkelen. Er zijn al diverse natuurontwikkelingsprojecten in uitvoering of afgerond, deels met het doel de oevervegetatie te ontwikkelen. Een voorbeeld van een gerealiseerd natuurontwikkelingsgebied is Onderdijk. Hier is in korte tijd een gevarieerde vegetatie ontstaan. Door het nagenoeg ontbreken van beheer en de geringe dynamiek moet echter rekening worden gehouden met een verarming van de flora doordat de variatie in ecotopen zal afnemen. Riet en opslag van bomen (wilgen) zullen waarschijnlijk steeds meer gaan domineren.

In de toekomst wordt mogelijk het peilbeheer van het IJsselmeer en Markermeer op een meer 'natuurlijke' manier gevoerd. Dit is alleen van belang voor de flora van zachte oevers, langs harde oevers zijn geen effecten te verwachten. Bij een laag zomerpeil nemen op de overgang tussen land en water de vestigingskansen voor veel soorten toe. In de grotere buitendijkse moerassen, zoals de Makkumerwaard aan de Friese westkust, verandert vermoedelijk de invloed van regenwater. Enkele bijzondere soorten die sterk reageren op de zuurgraad en het nutriëntengehalte van het grondwater, bijvoorbeeld Moeraskartelblad en Groenknolorchis, kunnen negatieve gevolgen ondervinden van een verandering in de waterhuishouding. Bij het onderzoek naar alternatieven voor het huidige peilbeheer moeten deze mogelijke gevolgen in de afweging worden betrokken.

### Conclusies

Door het grote aandeel harde oevers is de oevervegetatie van het IJsselmeer en Markermeer op veel plaatsen soortenarm. Goed ontwikkelde ecosystemen zijn aan te treffen in de buitendijkse moerassen die als natuurreservaat

worden beheerd. Ten behoeve van de verdere ontwikkeling van de oeverflora zijn een aantal maatregelen gewenst.

Om te beginnen kan het areaal zachte oevers worden uitgebreid door natuurontwikkeling of het aanleggen van vooroevers. Een natuurlijker peilbeheer kan bijdragen aan een beter vestigingsklimaat voor oeverplanten, met name in recent aangelegde natuurontwikkelingsgebieden.

Binnen de grotere buitendijkse gebieden is het handhaven of instellen van een gevarieerd beheer van groot belang voor het in stand houden van een gevarieerde vegetatie, zeker als - zoals langs het IJsselmeer en Markermeer - milieuvariatie en milieudynamiek niet zo groot zijn. Dit is mogelijk door extensieve begrazing of partieel hooibeheer (rietlanden). Natuurlijk kan lokale, spontane bos- of ruigteontwikkeling door het achterwege laten van beheer ook variatie toevoegen.

Daarnaast is het van belang het beheer van de harde oevers aan te passen. Intensieve vormen van beheer (intensieve begrazing, chemische onkruidbestrijding, bemesting) moeten worden beperkt. Dan kunnen gevarieerde, bloemrijke en meer soortenrijke vegetaties ontstaan. Meer extensieve vormen van begrazing en extensief hooibeheer zijn ook hier de aangewezen beheersvormen.

Hoewel er altijd mogelijkheden zullen zijn om de oeverflora van het IJsselmeer en Markermeer verder te ontwikkelen, is het niet eenvoudig om te bepalen welk streefbeeld daarbij moet worden gehanteerd. Dit houdt vooral verband met het ontbreken van een ecologische referentie. Het is immers een betrekkelijk jong en vrij kunstmatig watersysteem. De zilte Zuiderzeetijd heeft als referentie geen betekenis meer, terwijl er nauwelijks gegevens uit vergelijkbare verzoete gebieden voorhanden zijn.

## 6. Macrofauna

### Ruurd Noordhuis & Esti Reinhold-Dudok van Heel (RIZA)

#### Inleiding

Macrofauna is een term die alle met het blote oog zichtbare, ongewervelde dieren in en op het water en de waterbodem omvat, met uitzondering van het zoöplankton. Macrofauna kan boven water gehaald worden met behulp van een schepnet of bodemhapper. Ook een steen, een stuk dood hout of een plant kan uit het water gehaald worden om te zien welke dieren er op leven. De variatie aan macrofaunasoorten is enorm. In de zoete Nederlandse wateren komen meer dan 5000 soorten voor en de dichtheden kunnen oplopen tot vele duizenden individuen per vierkante meter.

Macrofauna speelt een belangrijke rol in het voedselweb. Veel macrofaunasoorten voeden zich met algen of bacteriën en schimmels. De algen zweven in het water of groeien op de bodem. Bacteriën en schimmels groeien veelal op dood organisch materiaal (detritus) dat in het water zweeft of dat zich op de bodem heeft opgehoopt. Dergelijke macrofaunasoorten, waaronder muggenlarven, wormen en mosselen, bereiken in de waterbodem vaak hoge dichtheden en dienen op hun beurt als stapelvoedsel voor o.a. vogels en vissen. Enerzijds speelt de macrofauna dus een rol in het opruimen van dood materiaal, anderzijds vormen ze het voedsel voor soorten uit hogere trofische niveaus.

De macrofaunasoorten verschillen sterk in de mate waarin eisen gesteld worden aan de omgeving. De precieze soortensamenstelling, dichtheden en parameters als diversiteit kunnen daarom een indicatie geven van de water- en/of bodemkwaliteit ter plaatse. Bij de macrofauna van de meren zijn dergelijke relaties in veel mindere mate ontrafeld dan in de rivieren. De bewerking van de gegevens uit het peiljaar 1996, zoals gepresenteerd in dit hoofdstuk is daarom meer gericht op het vergroten van de kennis van de huidige gemeenschappen dan op een beoordeling daarvan.

#### Methoden

Binnen het programma Biologische Monitoring vinden drie typen macrofaunabemonsteringen

plaats: 1) jaarlijkse trendmonitoring, 2) vierjaarlijkse toestandmonitoring ("biotoopbemonsteringen") en 3) achtjaarlijkse Driehoeksmosselmonitoring (de la Haye 1996). De trendmonitoring bestaat uit bemonstering van kunstmatig substraat en de jaarlijkse stenenbemonstering in de IJssel. In het IJsselmeer en Markermeer vindt dit type monitoring niet plaats. De achtjaarlijkse driehoeksmosselbemonstering, die gebiedsdekkend m.b.v. een Van-Veen-happer wordt uitgevoerd, heeft in het IJsselmeer voor het eerst plaatsgevonden in 1992 en in het Markermeer in 1993. De resultaten daarvan zijn besproken in de vorige watersysteemrapportage (Bij de Vaate & Greijdanus-Klaas 1995). De volgende opname (afgezien van een tussentijdse opname in het zuidelijke deel van het Markermeer in opdracht van RWS Dir. IJsselmeergebied, oktober 1997; zie Huynen & Koenjer 1998) vindt plaats in het jaar 2000, zodat in dit rapport alleen de biotoopbemonsteringen van 1996 worden behandeld.

De locaties van de macrofaunamonsters zijn na de eerste opname in 1992 grotendeels gewijzigd, terwijl groepen als oligochaeten en Pisididae in dat jaar niet zijn bewerkt. Een vergelijking van de beide peiljaren is daardoor slechts in zeer beperkte mate mogelijk.

De bemonsterde biotopen worden onderverdeeld in profundale (diepe) en litorale biotopen (figuur 6.1, tabel 6.1). Profundale biotopen die in het IJsselmeer en Markermeer zijn bemonsterd zijn zand (in het IJsselmeer grof zand en fijn zand) en slib. Deze biotopen werden bemonsterd met een box-corer. In het litoraal zijn eveneens drie biotopen bemonsterd: zandbodem, stenen in de oever en waterplanten (alleen in de Gouwee). Deze biotopen werden bemonsterd met een handnet (vijf trekken van een meter per locatie) of handmatig (stenen). Het materiaal, verzameld per locatie, werd gezeefd over een zeef met maaswijdte van 500 µm. Alle ongewervelde dieren uit de monsters zijn, bij talrijk

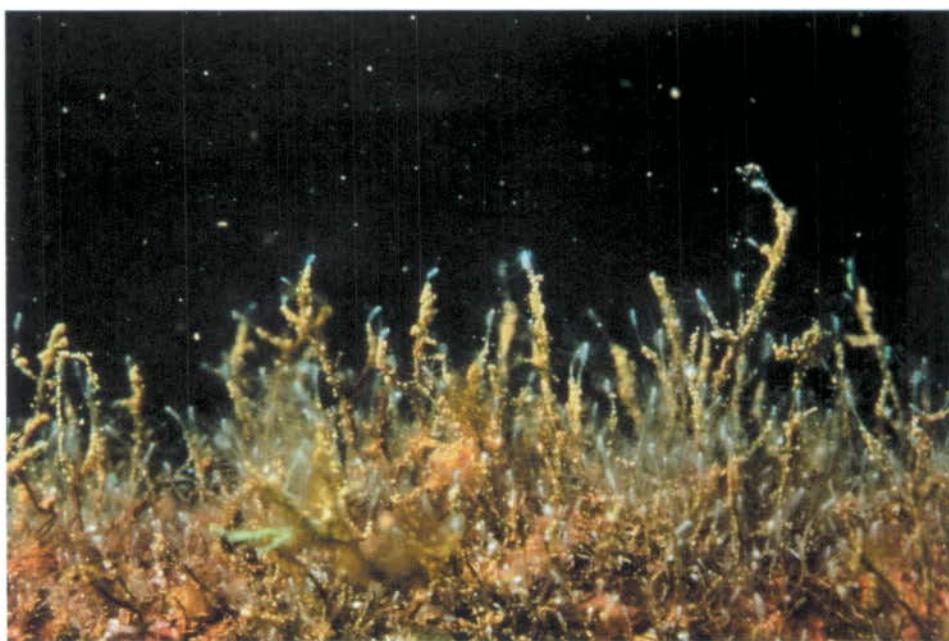


Foto 6.1

Op veel plaatsen langs de oevers van het IJsselmeer en Markermeer zijn de stenen beschoeiingen begroeid met een draderige massa, die aan de bovenzijde van de stenen vaak uit algen bestaat (m.n. het groenwier *Cladophora* en het roodwier *Bangia*), maar aan de onderzijde is opgebouwd uit dierlijke organismen. Om praktische redenen valt deze gemeenschap buiten het MWTL bemonsteringsprogramma. Naast sponzen en diverse soorten mosdiertjes is vooral de hier afgebeelde Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia* overvloedig aanwezig. Deze van oorsprong uit het gebied rond de Kaspische Zee afkomstige poliep was al voor de afsluiting in de Zuiderzee aanwezig en is met de Aasgarnaal *Neomysis integer* één van de weinige soorten die de verzoeting heeft overleefd.

*Stones in the banks of Lake IJsselmeer and Lake Wolderwijd are often overgrown with algae and colonies of sessile animals like sponges, bryozoa and this hydrozoan Cordylophora caspia. This community is not included in the monitoring programme. Although it originates from the area of the Caspian Sea it was already present in Lake IJsselmeer before it turned fresh after damming in 1932, and was one of the few species to survive.*

biotoop / biotope clusters	planten / macrophytes	stenen / stones	mosselbank / mussel beds	kale bodem / bare bottom
Markermeer (M) / IJsselmeer (Y)	M M M	Y Y Y M M M	Y Y Y Y Y M M M M M M M M M	Y Y Y Y M M M
locatienr. / number of location	1 1 1	1 1 1 1 1 1	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0	0 0 0 0 0 0
	6 7 8	4 3 5 3 4 5	5 4 1 2 3 7 8 9 5 4 0 2 1 3	9 7 8 6 1 2 6
<b>a</b> <i>Gammarus tigrinus</i> (vlokreeft)	4 4 1	6 6 6 6 6 5	6 5 5 4 3 2 4 4 5 5 4 4 4 3 4	2 2 2 5 4 4 2
<i>Dreissena polymorpha</i> (mossel)	1	6 6 6 6 5 5	6 6 6 6 1 5 4 5 5 6 4 5 3 3	2 4 2
Tubificiden zonder haar (borstelworm)	1	1 2	4 4 4 4 4 3 5 6 3 2 1 4 2	6 6 6 6 4 4 6
<i>Piona pusilla</i> (watermijt)	1 1	1 3	2 2 4 1 4 2 2 2 2 1 1 1	4 3 4 2 2
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (kieuwslak)	3 1	3 2	2 3 1 1 2 4 1 2	3 2 1 4 2 3 1
<i>Valvata piscinalis</i> (kieuwslak)	3		4 2 1 1 2 2 4 1	2 4 2 2 3 4 4
<b>b</b> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (borstelworm)			2 2 3 2 1 4 2 3 4 2 1 1 1	5 3 4 4 4 1 4
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> (borstelworm)			2 2 2 4 1 4 4 2 1 1	4 4 4 4 5
<i>Pisidium casertanum</i> (erwtmossel)			4 4 2 1 2 4 1 3 1	5 4 4 3 2 4 2
<i>Pisidium nitidum</i> (erwtmossel)			1 2 2 1 3 1 1	4 2 4 2 2 2
<i>Potamothenix moldaviensis</i> (borstelworm)	1		2 2 1 1 4 3 3 3 1 1 1 2	4 2 5 4
<i>Psammoryctes barbatus</i> (borstelworm)			4 2 3 2 4 2 3 1 1	4 4 4 2
<i>Chironomus plumosus</i> (vedermug)			2 1 2 4	2 2 4 2 2 2
<b>c</b> <i>Pisidium henslowianum</i> (erwtmossel)				1 1 4 3 2 1
<i>Pisidium subtruncatum</i> (erwtmossel)				4 4 4 2
<i>Pisidium moitessierianum</i> (erwtmossel)	1			2 2 2 1 1 1
<i>Tubifex tubifex</i> (borstelworm)				2 4 1
<i>Quistadrilus multisetosus</i> (borstelworm)				5 6 1
<b>d</b> <i>Glossiphonia heteroclita</i> (bloedzuiger)			2 1 2 1 1 1	
<i>Polypedilum nuberculosum</i> (vedermug)			1 1 4 2 1 2 1	
<i>Cryptochironomus spec.</i> (vedermug)			2 1 1 2 2 2 4 2 1 1 1 3	
<i>Procladius spec.</i> (vedermug)	1		2 3 4 5 4 1 2	
<i>Cladotanytarsus spec.</i> (vedermug)	2		1 2 1 2 2 1	
<i>Chironomus muratensis</i> (vedermug)			1 2 2 4	4
<i>Cyathura carinata</i> (pissebed)			2 3 1	1
<i>Polypedilum spec.</i> (vedermug)			1 2 4 2 3 1	
<i>Limnesia maculata</i> (watermijt)			3 1 2 2 2	2
<i>Stictochironomus spec.</i> (vedermug)			2 2 2 2 6	6
<i>Hygrobatas nigromaculatus</i> (watermijt)	1		4 1 1 1 2 1 1	
<b>e</b> <i>Corophium curvispinum</i> (slijkgarmaal)	1 4 1	6 5 4 6 6 6	4 3 2 1 4 4 5 4 1 2 1	
<i>Erpobdella octoculata</i> (bloedzuiger)		3 1 1 2	3 2 1 3 2 1	
<i>Helobdella stagnalis</i> (bloedzuiger)	1	1 1 2	1 2 3 2 1 1 2 2 1 1	
<i>Glossiphonia complanata</i> (bloedzuiger)		2	1 1 2 4 1	
<i>Ecnomus tenellus</i> (kokerjuffer)		1 4	1 2 1 1 1	
<i>Bithynia tentaculata</i> (kieuwslak)	1	2 3 1	5 1 2 2 1 2	
<i>Glyptotendipes paripes</i> (vedermug)	1 1 1	2 2 1 2 1	2 2 2 4 2 2 4 2	
<b>f</b> <i>Glyptotendipes pallens</i> (vedermug)	1	1 3 3 2 2 2		
<i>Cricotopus bicinctus</i> (vedermug)		4 4 4 2 2 1		
<i>Cricotopus intersectus</i> (vedermug)		4 4 4 3		
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (kieuwslak)		5 6 4 4 2		
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (vedermug)		2 3 4 2 2 2		
<i>Limnophyes spec.</i> (vedermug)		1 1		
<i>Endochironomus albipennis</i> (vedermug)	1 1	2 2		
<i>Proasellus meridianus</i> (pissebed)		1 1 1		
<i>Ancylus fluviatilis</i> (longslak)		2 2		
<i>Armiger crista</i> (longslak)		1 2		
<i>Asellus aquaticus</i> (pissebed)		1		
<i>Dugesia spec.</i> (platworm)		2 2		
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (kieuwslak)		6		
<i>Radix ovata</i> (longslak)		2 4 4		
<b>g</b> <i>Psectrocladius gr. sordidellus</i> (vedermug)	2 1 2			
<i>Leptoceridae</i> (kokerjuffer)	1			
<i>Limnesia undulata</i> (watermijt)	1			
<i>Lymnaea stagnorum</i> (longslak)	1			
<i>Piona coccinea</i> (watermijt)	1			
<i>Hamischia spec.</i> (vedermug)	1 1			
<i>Lepidoptera</i> (watervlinder)	1			
<i>Glyptotendipes mancurianus</i> (vedermug)	1			
<i>Oecetis ochracea</i> (kokerjuffer)	1			
<i>Parachironomus gr. arcuatus</i> (vedermug)	1			
<i>Stylaria lacustris</i> (borstelworm)	2 1			
<i>Tanytarsus spec.</i> (vedermug)	1 2			
<i>Cricotopus gr. sylvestris</i> (vedermug)	2			
<i>Elophila nymphaeata</i> (langpootmug)	1			
<i>Nais barbata</i> (borstelworm)	1			
<i>Nais pardalis</i> (borstelworm)	3			

**Tabel 6.2**  
 De levensgemeenschappen van ongewervelde dieren in de diverse biotopen. Na clustering komen soortgroepen te voorschijn die achtereenvolgens zouden kunnen worden gekarakteriseerd als (a) indifferente soorten, (b) bodemgeneralisten, (c) kale bodem specialisten, (d) mosselbank specialisten, (e) vast substraat generalisten, (f) steen specialisten en (g) planten specialisten. De biotopen planten, stenen, mosselbank en kale bodem zijn onderscheiden op grond van clusteranalyse (TWINSpan) van de inhoud van de monsters. De monsters van de ondiepe zandbodem voor de Friese kust zijn niet meegenomen, soorten waarvan slechts één keer een individu is gevonden zijn eveneens uitgesloten. *The assemblages of macroinvertebrates in the biotopes macrophytes, stone bank zones, Zebra mussel beds and bare lakebottom (according to cluster analysis; TWINSpan).* De cijfers geven de dichtheidsklassen weer numbers indicate the abundance: - = 0; 1 = 1 - 10 m<sup>-2</sup>; 2 = 11 - 50 m<sup>-2</sup>; 3 = 51 - 100 m<sup>-2</sup>; 4 = 101 - 500 m<sup>-2</sup>; 5 = 501 - 1000 m<sup>-2</sup>; 6 = > 1000 m<sup>-2</sup>.

## Waterplanten

Het biotoop waterplanten werd alleen bemonsterd in de Gouwzee. Uit de waterplanten-kartering in de Gouwzee (De Witte *et al.*, 1997) blijkt dat de macrofaunamonsters genomen zijn op de overgang van velden met Sterkranswier *Nitellopsis obtusa*, Schedefonteinkruid *Potamogeton pectinatus* en Doorgroeid Fonteinkruid *Potamogeton perfoliatus* naar kale bodem.

De macrofaunalevensgemeenschap kenmerkt zich door relatief hoge dichtheden (ca. 500 ind./m<sup>2</sup>) van de Tijgervlokreeft *Gammarus tigrinus* en de Kaspische Slijkgarnaal *Corophium curvispinum*, twee generalisten die zowel op planten als op stenen en mosselbanken voorkomen (*Gammarus* zelfs op de kale bodem). In iets lagere dichtheden (ca. 50 ind./m<sup>2</sup>) werden ook specialisten gevonden, zoals de vedermuglarven *Psectrocladius* gr. *sordidellus*, *Endochironomus albipennis* en *Glyptotendipes paripes* en de borstelworm *Stylaria lacustris*. In totaal zestien soorten werden nergens anders aangetroffen dan tussen de planten in de Gouwzee (tabel 6.2). Een soort die (nog) niet op de lijsten voorkomt

maar gezien de uitbreiding van de waterplanten wel te verwachten valt is *Atyaephyra desmarestii*. Dit is een zoetwatergarnaal die bij voorkeur tussen waterplanten in grote wateren leeft (van Haaren 1996). Hij verscheen kort na de aanleg van de Afsluitdijk in het IJsselmeer en tegenwoordig komt hij in diverse Noord-Hollandse wateren voor, onder meer in de omgeving van de Gouwzee (Steenbergen 1993). Mogelijk zijn de gebruikte bemonsteringstechnieken voor deze soort minder geschikt.

## Stenen in de oever

Stenen worden, nadat ze enige tijd onder water hebben gelegen, door ongewervelde dieren gebruikt als aanhechtingsplaats, graasplaats en schuilplaats.

Een aantal soorten is vastgehecht aan dit substraat. Deze sessiele soorten zijn voor hun voedsel afhankelijk van de stroming of moeten, als die stroming ontbreekt, zelf waterbeweging opwekking. Het zijn vaak filteraars die het zwevende materiaal uit het langskomende water halen en daaraan hun voedsel onttrekken. Meestal zijn ze

in hoge dichtheden (> 1000 ind./m<sup>2</sup>) aanwezig. Enkele vertegenwoordigers van deze fauna worden niet in de analyses betrokken; niettemin zijn zoetwatersponzen, mosdiertjes en de Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia* aanwezig op bijna elke steen. Een belangrijke filteraar die wel in de lijsten voorkomt is de Driehoeksmossel *Dreissena polymorpha*, die niet alleen in banken op de bodem voorkomt, maar ook op de stenen in de oever. Ook de semi-sessiele Kaspische Slijkgarnaal *Corophium curvispinum* hoort tot deze groep. Deze soort vangt slib in en met behulp van speeksel maakt hij daarmee kokertjes waarin hij zich kan terugtrekken. *Dreissena* en *Corophium* zijn op de stenen vaak in hoge dichtheden aanwezig. Filteraars die meestal iets minder talrijk (50 - 500 ind./m<sup>2</sup>) aanwezig zijn maar niettemin specifiek op dit substraat voorkomen, zijn de vedermuglarven *Dicotendipes nervosus*, *Cricotopus* sp. (*C. intersectus* agg. en *C. bicinctus*) en *Glyptotendipes pallens*. De laatst genoemde vedermuglarve filtert de algen uit het langskomende water door een vangnetje van speeksel op te hangen.

De tweede categorie is die van de grazers. Ze begrazen de algen die vastzitten op de stenen en benutten die als voedsel. Grazers die het meest talrijk aanwezig zijn (> 1000 ind./m<sup>2</sup>) zijn de generalistische Tijgervlokreeft *Gammarus tigrinus* en de Zoetwaterneriet *Theodoxus fluviatilis*, een slakkensoort die alleen op de stenen in de oever voorkomt, vaak samen met de slak *Ancylus fluviatilis*.

De derde categorie omvat de predatoren onder de macrofauna, die hier voornamelijk zijn vertegenwoordigd door platwormen en bloedzuigers. Ze leven o.a. van slakken en kreeftachtigen, met een zekere mate van specialisatie per soort. De bloedzuigers waren vertegenwoordigd door *Erpobdella* (eet vooral muggenlarven en wormen), *Helobdella* en *Glossiphonia* (breed voedselspectrum, maar meest slakken), die alle drie ook op de mosselbanken voorkwamen. De platwormen werden vertegenwoordigd door *Dugesia* sp., die zich op slakken specialiseert. Zoals van predatoren mag worden verwacht bereiken ze beduidend lagere dichtheden dan hun prooi-soorten.



**Foto 6.2**  
Een driehoeksmosselbank is te beschouwen als afzonderlijk habitat waarvan een groot aantal organismen gebruik maakt, zeker als de mosselen zoals hier gedeeltelijk zijn overdekt met sediment en detritus. In dat geval is de gemeenschap die hier voorkomt een combinatie van soorten van hard substraat en soorten van de kale bodem. Daarnaast lijkt echter een vrij groot aantal soorten hoofdzakelijk of zelfs uitsluitend op de mosselbanken voor te komen (zie tabel 6.2).

*Zebra mussel beds are to be regarded as a habitat in itself. Apart from Zebra Mussels both species of solid substrates and species of soft sediments can be found here, especially when the mussels are partly covered with sediment and detritus. In addition, a fair number of species were found mainly or exclusively in mussel beds (Table 6.2).*



Alhoewel het om slechts zes locaties gaat kan toch gezegd worden dat er weinig verschillen bestaan tussen de levensgemeenschappen op de stenen in de oevers van het IJsselmeer, het Markermeer en de Gouwe. Overal worden de stenen gedomineerd door de Driehoeksmossel, de Kaspische Slijkgarnaal, de Tjigervlokreef en de Zoetwaterneriet. Toch lijkt er een verschil te zijn in de soortenrijkdom. Stenen in de oever in het IJsselmeer (Houtribdijk en de afsluitdijk ter hoogte van de Vlieter) kenmerken zich tevens door de aanwezigheid van slakken zoals Grote Diepslak *Bithynia tentaculata*, Ronde Beekmuts *Ancylus fluviatilis*, Traktorwieltje *Armiger crista*, Gewone Eeltslak *Lithoglyphus naticoides* en Ovale Poelslak *Radix ovata* (tabel 6.2). Op de stenen uit het Markermeer waren de slakken nauwelijks aanwezig, terwijl ook een aantal slakken-etende predatoren (*Glossiphonia* en *Dugesia*) en de pissebedden *Asellus* en *Proasellus* in deze monsters ontbraken (tabel 6.2). Wellicht speelt de precieze ligging van de locaties een rol. Van de Ronde Beekmuts is bekend dat dit dier geen long bezit en daardoor aangewezen is op zuurstofrijk water. Dit betekent dat er enige golfslag aanwezig moet zijn. Verder is bekend dat dit dier vaak samenleeft met de Zoetwaterneriet, maar minder diep voorkomt. Mogelijk is de mate van expositie van de stenen in de dijken van het IJsselmeer voor deze soorten gunstiger dan die in het Markermeer. Voor een aantal longslakken kan de nabijheid van oevervegetatie een rol spelen.

### Ondiepe zandbodem IJsselmeer

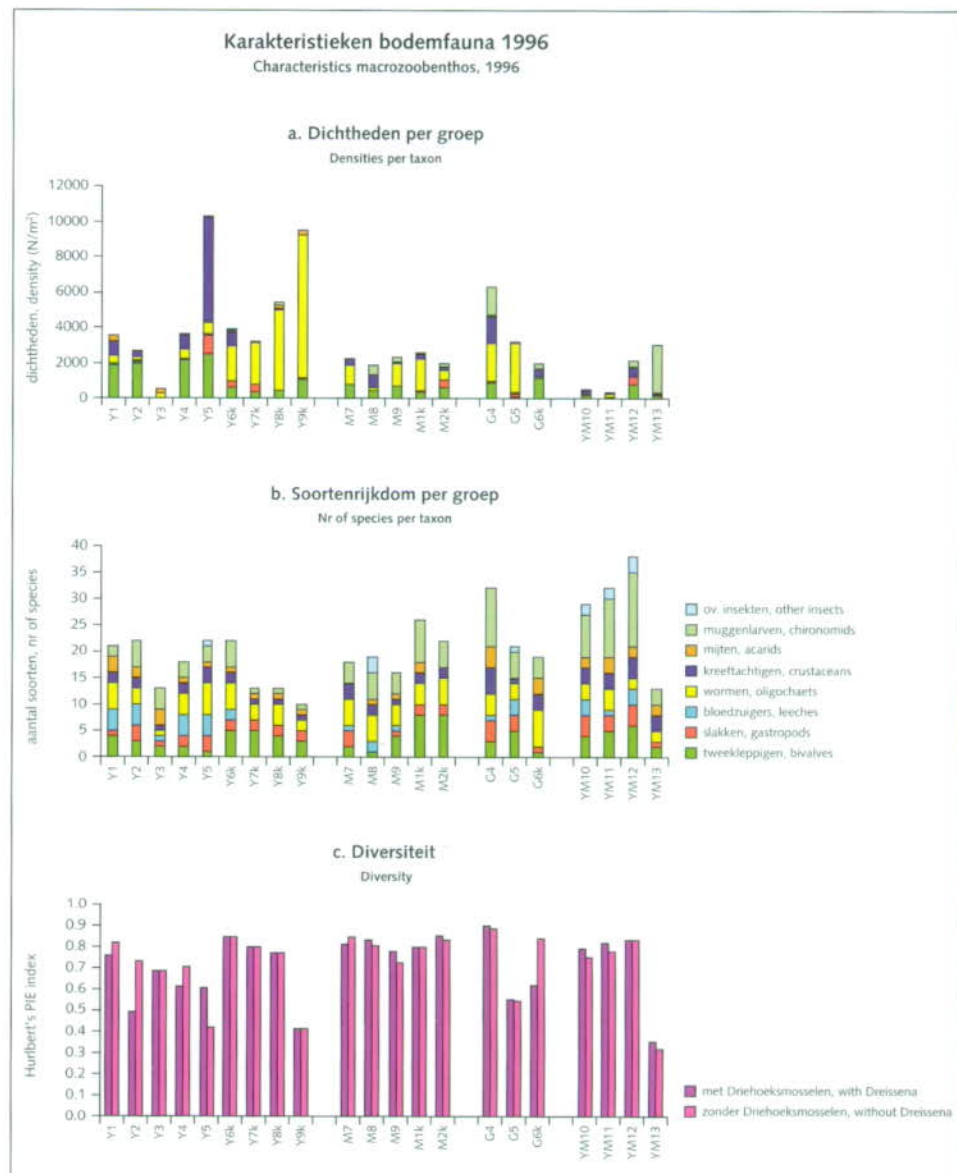
Het biotoop "litorale zandbodem" is bemonsterd op drie locaties voor de Friese kust in het IJsselmeer drie in het IJmeer. In het IJmeer werd de macrofauna echter meer bepaald door de aanwezigheid van Driehoeksmosselen dan door de sedimentsamenstelling. Deze monsters worden daarom samen met de profunde bodemmonsters behandeld (zie verder). Op de locaties voor de Friese kust ontbraken de mosselen en bestond de ondiepe bodem uit fijn zand (tabel 6.1). Op dergelijke locaties mag worden verwacht dat de macrofauna vooral bestaat uit zandminnende bodembewoners,

eventueel in combinatie met soorten uit de waterkolom. De monsters werden echter gekenmerkt door de dominante aanwezigheid (100 - 500 ind./m<sup>2</sup>) van de Aasgarnaal *Neomysis integer*, die vooral in de waterkolom leeft. Dit suggereert dat het handnet op dergelijke zandlocaties niet altijd even goed in de bodem doordringt.

### Overige bodemmonsters

In totaal zijn - afgezien van de locaties voor de

Friese kust - 21 bodemlocaties bemonsterd, waarvan er 14 vallen onder het cluster "mosselbank" en 7 onder "kale bodem". Uit de bodemmonsters zijn in totaal 73 macrofaunasoorten gedetermineerd, die samen dichtheden bereikten die varieerden van ca. 400 tot ca. 10.000 ind./m<sup>2</sup>, met een gemiddelde waarde van 3400 (zonder ostracoden). Bij een algemene beschouwing van alle locaties valt op dat de Markermeerlocaties - en meer in het bijzonder die in het IJmeer - een lage totale dichtheid, maar een hoge soortenrijk-



**Figuur 6.2**

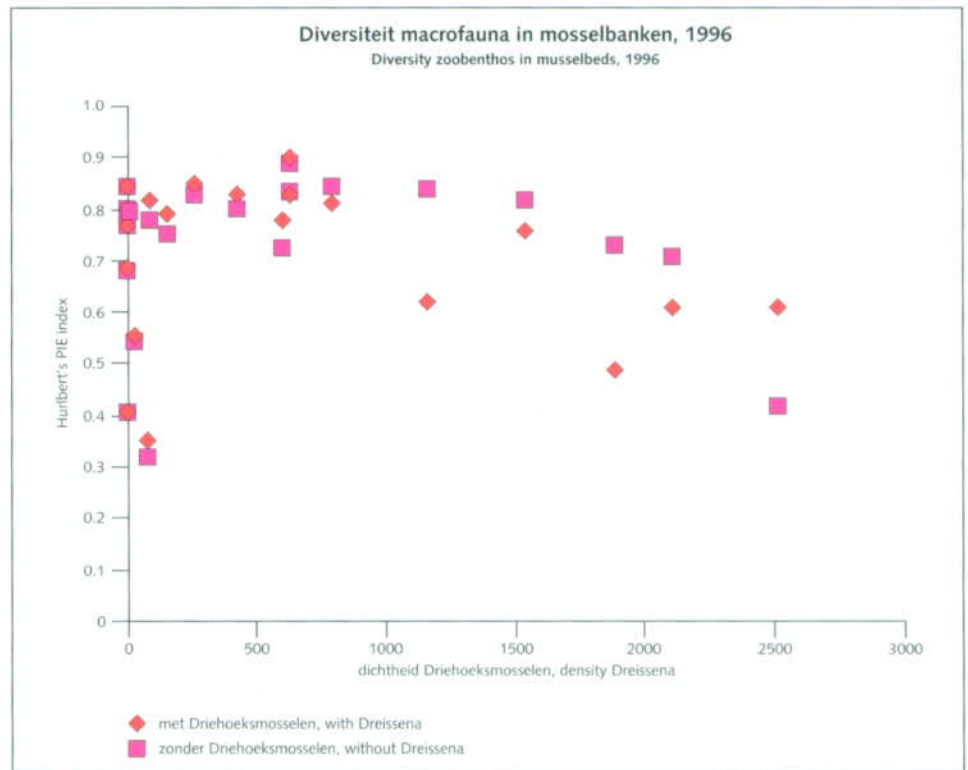
a) Dichtheid, b) soortenrijkdom en c) diversiteitsindex in 1996, verdeeld over de belangrijkste groepen, per bodemlocatie. De locaties in het Markermeer-systeem hebben in het algemeen een lagere dichtheid en een grotere soortenrijkdom dan die in het IJsselmeer. Dit staat echter niet los van verschillen in diepte en mosseldichtheid (zie tekst).  
a) Density, b) number of species and c) diversity index on the lake bottom in 1996. Samples from Lake Markermeer held lower numbers of animals, but were richer in species than those from Lake IJsselmeer, partly as a result of smaller water depth and Zebra mussel densities.

dom hebben in vergelijking met het IJsselmeer (figuur 6.2a, 6.2b). Ook in de diversiteitsindexen per locatie komt dit enigszins naar voren (figuur 6.2c). Het hogere aantal soorten in de verschillende delen van het Markermeersysteem komt vooral voor rekening van de muggenlarven, die op een aantal locaties ook veel hogere dichtheden bereikten dan op de IJsselmeerlocaties. Ook bij een uitvoerige kartering van beide meren in 1981 werden vooral in het zuiden van het Markermeer en in het IJmeer hoge dichtheden gevonden (van Eerden & bij de Vaate 1984). Die verschillen zijn zeker voor een deel terug te voeren op verschillen in bodemsamenstelling, diepte (in het IJsselmeer alleen diepe locaties, in het Markermeer en IJmeer juist veel ondiepe; tabel 6.1), bemonsteringsdatum (in relatie tot het uitvliegen van muggenlarven) en de dichtheid van de Driehoeksmosselen.

#### Kale bodems

Er lijkt een duidelijk verband te zijn tussen de mosseldichtheid en de diversiteitsindex (figuur 6.3). Op locaties met weinig of geen mosselen is de index vaak laag. Drie van deze locaties (Y7, 8 en 9) liggen op grotere diepte (ca. 6 m) in de centrale geul van het IJsselmeer. Het sediment bestaat hier uit slib dat voor IJsselmeer-begrippen een hoge verontreinigingsgraad heeft (zie hfdst. 12). Hoewel het niet altijd in de diversiteitsindex tot uitting komt is de soortenrijkdom hier laag. Aantalsmatig wordt de fauna van de kale bodems sterk overheerst door wormen. Dat geldt zeker voor de drie locaties in de geul, waar vooral de soort *Limnodrilus hoffmeisteri* zeer talrijk is. Hij geldt als de soort die het meest tolerant is ten opzichte van verontreiniging. Ook *Gammarus tigrinus*, de enige kreeftachtige op deze drie locaties, geldt als tolerant (van Haaren 1996), evenals de enige muggenlarf die er gevonden werd, *Chironomus plumosus*, die ook op de verontreinigde sliblocaties op de bodem van het Ketelmeer vaak de enige soort was (Noordhuis 1997). Ook de diepte en de afstand tot de kust kunnen echter in dit geval een rol spelen (zie verder).

De andere vier "kale bodem" locaties zijn beduidend soortenrijker en herbergen enkele specialisten. De borstelwormen *Tubifex tubifex*



**Figuur 6.3**

Diversiteitsindex van alle bodemlocaties in 1996, uitgezet tegen de dichtheid van Driehoeksmosselen. Ook als de mosselen als substraat worden gezien en niet worden meegenomen in de berekening, neemt de index bij hogere dichtheden af. Dit is met name een gevolg van toename van de Tiggervlokreeft *Gammarus tigrinus*. Een aantal locaties met weinig of geen mosselen hebben een lage index door sterke dominantie van wormen.

The diversity index of bottom samples decreases with Zebra mussel density even when the Zebra mussel is not included in the calculation. This is largely the result of an increase of the density of the amphipod *Gammarus tigrinus*. In a number of sites with low Zebra mussel densities the index is low as a result of strong dominance of oligochaets.

en *Quistadrilus multisetosus* werden bijvoorbeeld nagenoeg alleen in de kale bodem gevonden. Hetzelfde geldt voor enkele *Pisidium*-soorten. Deze erwtenmosselen voeden zich vooral met bacteriën die zich in de tussenruimten van het substraat bevinden.

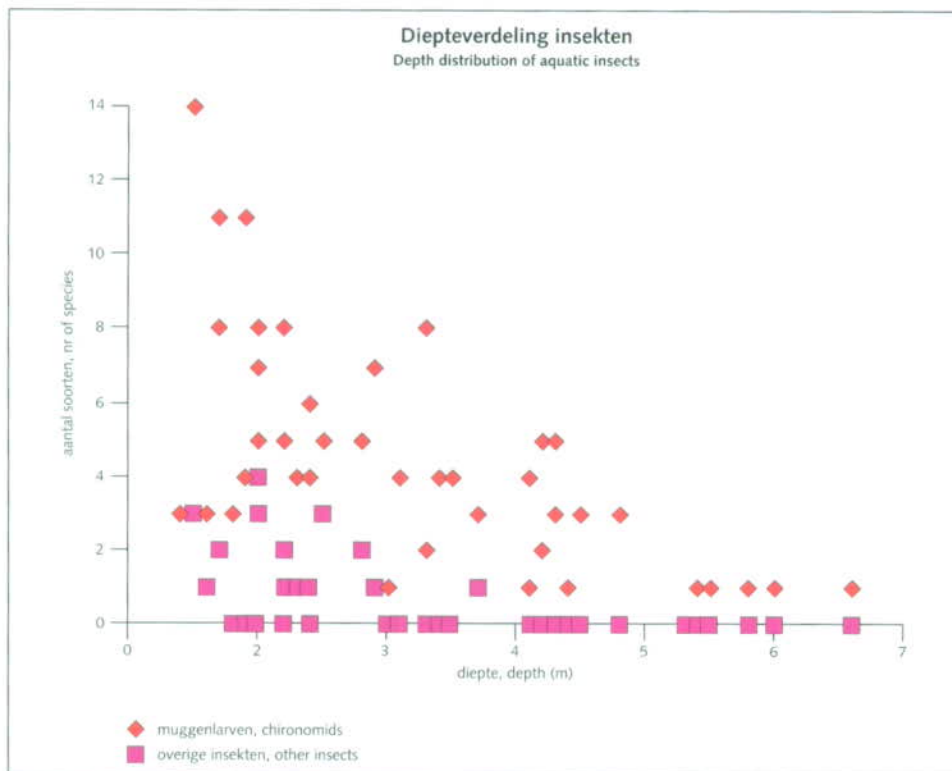
In tegenstelling tot de hiervoor genoemde soorten komen soorten van hard substraat als de Kaspische Slijkgarnaal *Corophium curvispinum* in de kale bodems niet voor, evenals de daarbij behorende predatoren zoals bloedzuigers. Ook de Tiggervlokreeft *Gammarus tigrinus* werd in de kale bodems slechts in lage dichtheden gevonden, met uitzondering van de enige zandlocatie Y6, die zich ook onderscheidde door relatief hoge dichtheden van de erwtenmosseltjes *Pisidium henslowanum* en *P. subtruncatum* en het Brakwaterhorentje *Potamopyrgus antipodarum*.

#### Mosselbanken

Op locaties waarop Driehoeksmosselen in beperkte dichtheden voorkomen (tot ruwweg 800 ind./m²) is de diversiteit van de overige

macrofauna het hoogst (figuur 6.3). Veel van die locaties liggen in het IJmeer en andere delen van het Markermeersysteem. Hier is de diepte geringer dan op de IJsselmeerlocaties en dat is waarschijnlijk één van de redenen waarom de muggenlarven het goed doen op deze locaties. Het aantal soorten muggenlarven neemt sterk af met de diepte (figuur 6.4). Op de dieptste locaties, in de slibbodem van het centrale deel van het IJsselmeer, is tenslotte nog maar één soort over; namelijk *Chironomus plumosus*. De andere waterinsekten (kokerjuffers) zijn nog sterker aan de ondiepe locaties gebonden, beneden de 3 meter zijn ze nauwelijks meer te vinden (figuur 6.4). De invloed van de diepte op de diversiteitsindex lijkt desondanks geringer dan die van de mosseldichtheid.

Behalve muggenlarven doen ook kreeftachtigen zoals de slijkgarnalen *Corophium* spp. het goed op de locaties met beperkte mosseldichtheden. De hoogste dichtheden werden gevonden bij mosseldichtheden van ca. 500 ind./m² (figuur 6.5a). Opvallend is daarbij dat *Corophium lacustre*, die



**Figuur 6.4**

Naarmate de waterdiepte toeneemt, neemt het aantal soorten muggenlarven af. Ander insectenlarven (haftenlarven, waterripsen en vooral kokerjuffers) zijn op locaties dieper dan 3 m zelfs nagenoeg afwezig. As waterdepth increases the number of insect species gets lower. At depths larger than 3 m only a few chironomids remain.

in 1992 het meest talrijk was, hetzelfde optimum vertoonde als *C. curvispinum*, die in 1996 de dienst uitmaakte.

Drie kieuwslakken komen wijd verbreid op de mosselbanken voor: de Diepslak *Bithynia tentaculata*, het Jenkin's Brakwaterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* en de Vijverpluimdrager *Valvata piscinalis*. Vooral de laatste twee hebben een voorkeur voor lage mosseldichtheden of zelfs voor de kale bodem. Veel opmerkelijker is de aanwezigheid van de longslak *Radix auricularia* (Oorpoelslak) op de mosselbanken. Andere soorten longslakken worden alleen in de oeverzone gevonden, waar ze zondig het oppervlak kunnen bereiken om de lucht in hun mantelholte te verversen. De Oorpoelslakken die op de meerbodem leven vullen hun mantelholte niet met lucht maar met water en nemen hun zuurstof rechtstreek daaruit op (Maitland 1978). De oorvormige schelp ondersteunt een naar verhouding groot huidoppervlak, wat de zuurstofopname vergemakkelijkt.

Als de mosseldichtheid hoger wordt dan ca.

1000 ind./m<sup>2</sup> gaat de diversiteitsindex omlaag. Als de Driehoeksmossel zelf in de berekening wordt betrokken is dat niet verwonderlijk, maar ook als dat niet gebeurt neemt de index af (figuur 6.3). Dat blijkt vrijwel uitsluitend een gevolg te zijn van toename van de dichtheid van de Tijgervlokreeft *Gammarus tigrinus*, die een sterke positieve relatie vertoont met de mosseldichtheid (figuur 6.5b).

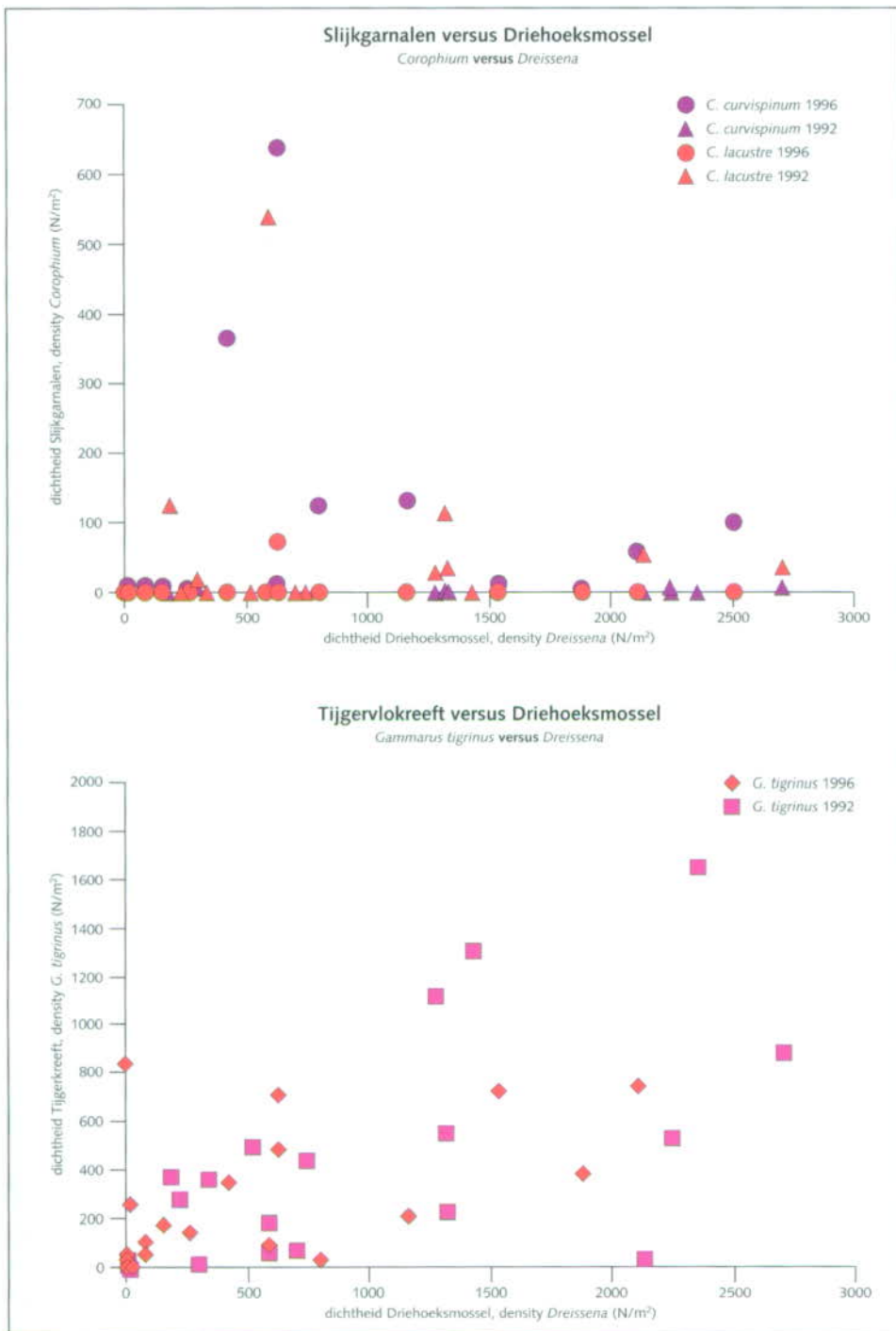
Andere dieren die het goed doen bij hoge mosseldichtheden zijn de bloedzuigers. Bloedzuigers zoals de Tweeogige Bloedzuiger *Helobdella stagnalis*, de Brede Bloedzuiger *Glossiphonia complanata*, de Doorschijnende Bloedegel *Glossiphonia heteroclita* en de Achtogige Bloedegel *Erpobdella octoculata* zijn allen predatoren. Tussen de mosselen vinden ze een rijk gedekte tafel met borstelwormen, muggenlarven, vlokreeften, mosseltjes en watervlooien.

Binnen het biotoop driehoeksmosselbank is toch nog enig onderscheid te maken naar gelang het bodemtype waarop de mosselbank gevestigd is.

Zo zijn vooral de zandminnende muggenlarven (*Stictochironomus* sp., *Cryptochironomus* sp., *Polypedilum nuberculosum* en *Cladotanytarsus* sp.) aanwezig in de zandbodems, terwijl de wormen (*Potamothrix moldaviensis* en *Psammoryctes barbatus*), muggenlarven (*Procladius* sp. en *Glyptotendipes paripes*) en erwtmosselen (*Pisidium* spp.) aanwezig zijn in gemengde sedimenten (slib met zand en/of oude schelpen).

## Ecotopen

In het IJsselmeer en Markermeer worden in het water vier ecotoopklassen onderscheiden; ondiep, matig diep, diep en zeer diep open water. Het grootste deel van de meren behoort tot de ecotoopklassen diep of matig diep open water (figuur 6.1). Een klein deel valt in de klasse ondiep open water, terwijl het zeer diep open water is beperkt tot de diepste delen van enkele geulen in het IJsselmeer en een aantal zandwinputten. In de ecotoopklasse zeer diep open water zijn geen macrofaunamonsters genomen. De profundale macrofaunamonsters, hier uitgewerkt in de biotopen "kale bodem" en "driehoeksmosselbank", zijn vrijwel allemaal afkomstig uit de klassen "matig diep" en "diep open water". De litorale monsterlocaties liggen voor een deel in "ondiep open water", maar voor een ander deel ook in "matig diep open water". In de meest recente versie van het ecotopenstelsel van het IJsselmeer en Markermeer is de verdere opsplitsing van de klassen in de werkelijke ecotopen nog niet gerealiseerd. Via de uiteindelijke hiërarchie zal per klasse onderscheid worden gemaakt op grond van de aan- of afwezigheid van waterplanten (ondergedoken en drijfbladplanten) en Driehoeksmosselen. Ook diverse oevertypen zijn in het stelsel onderscheiden (a is nog geen onderscheid mogelijk tussen harde oevers boven en onder water). Zoals uit het voorgaande blijkt zijn dit voor de samenstelling van de macrofauna de meest relevante factoren zodat het uiteindelijk mogelijk moet zijn de kwaliteit van deze ecotopen met behulp van het huidige programma van habitatbemonsteringen te karakteriseren.



**Figuur 6.5**

a) Slijkgarnalen *Corophium* spp. werden in de hoogste dichtheden gevonden op niet te dichte mosselbanken. In 1992 was de soort *C. lacustre* het meest algemeen, in 1996 de Kaspische Slijkgarnaal *C. curvispinum*. De twee soorten vertoonden hetzelfde optimum.

b) Anders dan de slijkgarnalen lijkt de Tijgervlokkeeft bijna lineair toe te nemen met de dichtheid van de Driehoeksmosselen. In dichte mosselbanken overheerst hij zodanig dat de diversiteitsindex er aanzienlijk door daalt (figuur 6.3).  
*Amphipods of the genus Corophium were found most in Zebra mussel banks of intermediate densities. In 1992 the species *C. lacustre* was most common, in 1996 *C. curvispinum*. The two species showed about the same optimum.*

c) *Unlike the Corophium-species, the density of Gammarus tigrinus strongly increases with Zebra mussel density, causing the diversity index to decrease (Figure 6.3).*

## Ontwikkelingen

Net als de andere onderdelen van de flora en fauna heeft de macrofauna de grootste verandering ondergaan ten tijde van de afsluiting. Verschuivingen die later zijn opgetreden heb-

ben te maken met kolonisatie door "exoten", met veranderingen in de sedimentsamenstelling en recent met een toename van het areaal van waterplanten. De twee laatstgenoemde typen veranderingen zijn slecht of niet (waterplanten) gedocumenteerd. De veranderingen na de

afsluiting in 1932 zijn daarentegen uitvoerig vastgelegd (de Beaufort 1954). In de vorige rapportage is deze periode nauwelijks besproken, reden om hieronder aan deze veranderingen wat meer aandacht te besteden.

In het huidige IJsselmeer en Markermeer zijn er nauwelijks ruimtelijke verschillen in de samenstelling van de macrofauna. In de Zuiderzee was dat wel het geval, vooral als gevolg van verschillen in zoutgehalte, getij en stromingspatronen. Tegenwoordig is er weer wat meer aandacht voor brakke overgangssystemen en wordt onderzocht in hoeverre het mogelijk is iets van dergelijke overgangen terug te brengen. Kennis van de processen die zich hebben afgespeeld tijdens de verzoeting kan daarbij van dienst zijn.

### Zoute en brakke fauna in de Zuiderzee

Voor de afsluiting van de Zuiderzee (1932) bestond er een gradiënt in het zoutgehalte van het water die liep van ca. 10.000 mg/l in het noorden tot ca. 2000 mg/l in het zuiden. Plaatselijk moet het zoutgehalte daarbij hebben gevarieerd door getijwerking en door variatie in de afvoer van de IJssel, die in de winter meer zoet water aanvoert dan 's zomers.

De fauna van het systeem vertoonde vooral in het noordelijke deel de kenmerken van een dynamisch, estuarien systeem, met in essentie mariene soorten die een hoge tolerantie voor lage zoutgehalten en voor grote fluctuaties in zoutgehalte bezitten. Dezelfde soorten zijn nu nog steeds te vinden in de Waddenzee. Talrijke soorten waren bijvoorbeeld de Zeeduizendpoot *Nereis* sp., Strandgaper *Mya arenaria*, Nonnetje *Macoma balthica*, Mossel *Mytilus edulis*, Kokkel *Cerastoderma edule*, Wadslakje *Hydrobia ulvae*, Strandkrab *Carcinus maenas* en Garnaal *Crangon crangon* (de Beaufort 1954). De twee laatstgenoemde soorten leefden alleen 's zomers in de brakke delen van de Zuiderzee en trokken voor de winter naar de Waddenzee, waar de ontwikkeling van de larven en jonge dieren plaatsvond (Holthuis 1954).

Het brakker, zuidelijke deel van de Zuiderzee was minder dynamisch en dat had duidelijk zijn weerslag op de levensgemeenschap. Een deel van

### Intermezzo: Kan de brakwaterfauna zich herstellen?

Door de aanleg van de Afsluitdijk is de overgang tussen zoet en zout zeer abrupt geworden. Diersoorten die van nature heen en weer trekken tussen zoete en zoute milieus, zoals anadrome en katadrome vissoorten en een aantal crustaceeën, worden in hun trekgedrag op zijn minst sterk belemmerd. Van een fauna die karakteristiek is voor een brakke overgangszone, waarin macro-evertebraten een grote rol spelen, is hoegenaamd geen sprake meer. Tegenwoordig wordt echter nagedacht over de mogelijkheden om weer een dergelijke overgangszone terug te brengen. De gedachtenvorming concentreert zich in eerste instantie op het gebied rond de Stevinssluisen bij Den Oever. Kennis van de nog in de omgeving aanwezige brakwatersoorten en van hun gedrag na de aanleg van de Afsluitdijk kan bijdragen aan de ideeënvorming rond dit onderwerp.

Bij herstel van een brak overgangssysteem kan enerzijds gedacht worden een gewijzigd sluisbeheer, anderzijds aan het aanleggen van min of meer permanent brakke zones. In het eerste geval komt er iets terug van het estuariene karakter dat het systeem ter plaatse (d.w.z. het noordelijke deel van de Zuiderzee) vóór de afsluiting heeft gehad. Het beperkt inlaten van zout water en het toestaan van een beperkte (periodieke) verhoging van de zoutgehalten in het noord(west)elijke deel van het meer verbetert niet alleen de trekmogelijkheden voor anadrome en katadrome vis, maar ook die van bijvoorbeeld estuariene crustaceeën. Sommigen daarvan zijn nog steeds present. Zo kwam de steurgarnaal *Palaemon longirostris*, hoewel hij in de Zuiderzee niet zo vaak werd opgemerkt, na de afsluiting aan beide zijden van de Afsluitdijk bij Den Oever voor. Holthuis (1954) suggereerde dat de deelpopulatie aan de noordzijde via het spuien vanuit het IJsselmeer werd onderhouden. Volgens Barnes (1994) zijn de larven marien en trekken de volwassen dieren dus naar zout water om zich voort te planten, net als dat in de Zuiderzee gebeurde bij de Gewone Garnaal *Crangon crangon* en de Strandkrab *Carcinus maenas*. De vangst van enkele "steurgarnalen" in het zuiden van het IJsselmeer in fuiken in 1995 (Wiegerinck *et al.* 1996) en die van wat grotere aantallen Gewone Garnalen in het noorden van het IJsselmeer in zowel 1995 als 1996 (Wiegerinck *et al.* 1996, 1997) doet vermoeden dat een beperkt aantal garnalen tijdens het spuien vanuit de Waddenzee het IJsselmeer weet binnen te dringen. Ook in het westelijke deel van het Haringvliet, waar eveneens wordt nagedacht over een brakke overgangszone, blijken zowel *Palaemon longirostris* als *Crangon crangon* aan de binnenzijde van de sluisen voor te komen (Reinhold-Dudok van Heel 1995). Deze soorten zullen dus naar verwachting snel reageren op een gewijzigd sluisbeheer.



Foto 6.3

Vrijzwemmende kreeftachtigen komen onder de macrofauna het eerst in aanmerking om te reageren op een verandering in het spui-beheer. De aasgarnaal *Neomysis integer* heeft na de afsluiting van de Zuiderzee bewezen een zeer breed tolerantiebereik voor zoutgehalten te hebben. Hij zal wellicht positief reageren op een verhoging van het zoutgehalte.

De aanleg van brakke overgangssystemen in de vorm van bijvoorbeeld brakke moerassen en/of poelen aan één of beide zijden van de afsluitdijk voegt in eerste instantie weinig toe aan de dynamiek van het systeem, terwijl er evenmin werkelijk sprake is van herstel van de lokaal oorspronkelijke situatie. De wateren in zo'n min of meer stabiel brak systeem zouden in principe plaats bieden aan het type levensgemeenschap dat vóór de afsluiting in de binnendijkse poelen en in de zuidelijke kom van de Zuiderzee voorkwam. Van een aantal soorten uit die gemeenschap zijn hier en daar nog relictten te vinden, maar die zijn vaak geïsoleerd in de nog aanwezige brakke wateren zoals enkele Noord-Hollandse kolken en het Noordzeekanaal. Twee soorten die na de afsluiting hebben laten zien effectief te kunnen profiteren op een (tijdelijke) toename van het aanbod aan brak leefgebied, het Zuiderzeekrabbetje *Rithropanopeus harrissii* en de brakwaterpissebed *Cyathura carinata*, leven nu bijvoorbeeld geïsoleerd in het Noordzeekanaal en (bij *Cyathura*) de aangrenzende delen van het Markermeersysteem. Deze soorten zullen dus niet (op korte termijn) reageren op brakke natuurontwikkeling langs de afsluitdijk.

Soorten die wel reageren zijn waarschijnlijk in eerste instantie de euryhaline soorten die ook nu al in het hele gebied voorkomen, zoals de Aasgarnaal *Neomysis integer* en de Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia*. Een andere kandidaat is de vlokreeft *Gammarus duebeni*, die eveneens een breed tolerantiebereik voor zoutgehalten heeft en zich in zoet water kan handhaven, maar die achtereenvolgens door "zoetere" *G. pulex* en *G. tigrinus* is teruggedrongen tot het bovenste deel van het littoraal van het IJsselmeer (Pinkster & Platvoet 1986, eigen waarneming Gouwzee 1994). Op iets langere termijn zou, afhankelijk van de locatiekeuze van de eventuele projecten, kolonisatie kunnen plaatsvinden vanuit wateren in de Wieringermeerpolder, die de hoogste zoutgehalten hebben van de Noord-Hollandse binnenwateren. Hier handhaven zich naast *G. duebeni* bijvoorbeeld de typische brakwatervlokreeft *G. zadachi* en de brakwatersteurgarnaal *Palaemonetes varians* (van der Hammen 1992; Steenberg 1993). Deze soorten verdragen grote schommelingen van het zoutgehalte en zouden daarom ook kunnen reageren op het instellen van een meer natuurlijk sluisbeheer, al of niet in combinatie met aanvullende natuurontwikkeling. De toegevoegde waarde van stabiel brakke natuurontwikkeling zonder aangepast sluisbeheer lijkt voor de macrofauna van het IJsselmeergebied echter beperkt.

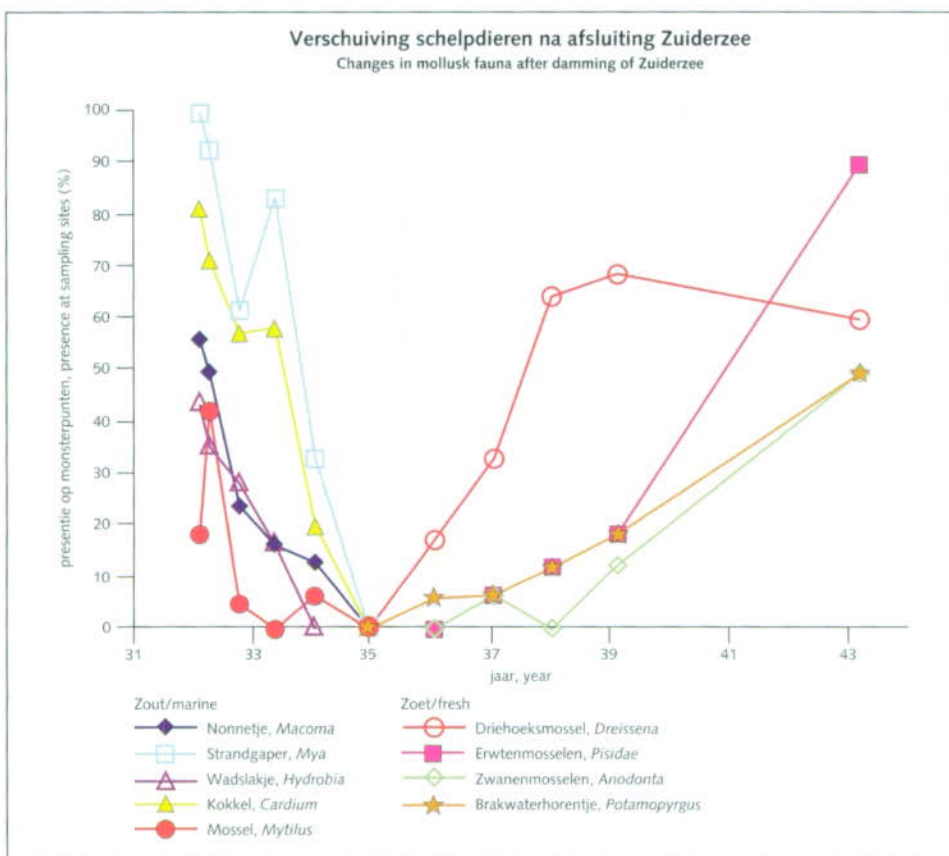
de estuariene soorten (*Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*) kwam hier niet of nauwelijks meer voor. In plaats daarvan waren er soorten die kenmerkend zijn voor minder dynamische systemen, zoals brakke lagunes. Naast Gewone Garnalen en Strandkrabben, die hier veel minder talrijk waren dan in het noorden, leefden hier bijvoorbeeld Aasgarnalen zoals *Neomysis integer* en Zuiderzeekrabbetjes *Rithropanopeus harrissii*. Vertegenwoordigers van de schelpdieren waren het Brakwaterhorentje *Hydrobia ventrosa* en de Brakwaterkokkel *Cerastoderma glaucum*. Deze soort werd destijds nog niet van de gewone Kokkel onderscheiden,

maar schelpmateriaal dat van de Gouwzee tot de Veluwerandmeren op de bodem kan worden verzameld, bewijst dat het in het zuiden uitsluitend deze soort betrof. Verder werd op deze schelpen de Brakwaterpok *Balanus improvisus* aangetroffen en op de dijken langs de oevers kwam de Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia* algemeen voor met daartussen in het zuiden en oosten de brakwaterpissebed *Cyathura carinata* (Holthuis 1954).

Drie soorten macro-evertebraten zijn vorige of begin deze eeuw beschreven als endemisch voor de Zuiderzee: het vergeten brakwaterkwalletje *Eucheilota flevensis*, het al bijna even onbekende

naaktslakje *Doridella (Corambe) batava* en het Zuiderzeekrabbetje. De eerste soort is alleen bekend van drie exemplaren die in 1913 bij Enkhuizen zijn verzameld en twee bij Medemblik in 1920 (van Kampen 1922). *Doridella batava* is bekend van diverse plekken, verdeeld over de gehele Zuiderzee (van Benthem Jutting 1922). Net als *Eucheilota* werd hij na 1932 niet meer gevonden (van Benthem Jutting 1954).

Het ontstaan van nieuwe brakwatersoorten in de Zuiderzee is in feite zeer onwaarschijnlijk. De gehele fauna moet zich hebben gevormd sinds de laatste ijstijd, terwijl van een brakke binnenzee of lagune eigenlijk pas sinds de late Middeleeuwen



Figuur 6.6

Verdwijning van zoute en brakke schelpdieren uit het IJsselmeer na de afsluiting (28 mei 1932) en kolonisatie door zoetwatersoorten volgens Van Benthem Jutting (1954). Er was geen sprake van geleidelijke vervanging; zoetwatermollusken kwamen pas nadat alle zoutwatersoorten waren uitgestorven. De eerste soorten waren de Driehoeksmossel en het Jenkin's brakwaterhorentje, die resp. dankzij het bezit van vrijzwemmende larven en door een ongeslachtelijke voortplanting het gebied sneller konden koloniseren dan andere soorten.

*Decrease of salt- and brackish water mollusks and appearance of freshwater species in Lake IJsselmeer as the water turned fresh after damming in 1932. Saltwater mollusks were last found alive in 1934. In 1935 no mollusks were found at all. The next year, the first to appear were the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*, which increased very rapidly thanks to its planktonic larvae, and the snail *Potamopyrgus antipodarum*, which has the advantage over other snails of being able to reproduce parthenogenetically.*

sprake is, veel te kort voor soortvorming. Endemien kunnen dus waarschijnlijk alleen voorkomen als het relict betreft van soorten met een van oorsprong groter verspreidingsgebied. In het geval van het Zuiderzeekrabbetje bleek het uiteindelijk te gaan om een immigrant uit brakke wateren langs de oostkust van Noord-Amerika. Nog later rees het vermoeden dat ook het Zuiderzeeslakje *Doridella batava* een exoot is, afkomstig uit hetzelfde gebied (Barnes 1994). Er zijn meer estuariene en brakke soorten onder onze exoten (Wolhandkrab *Eriocheir sinensis*, Brakwatersteurgarnaal *Palaemon longirostris*, de vlokreeft *Gammarus zaddachi*, Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia*) en dat is niet toevallig: scheepvaart vindt vaak plaats vanuit deltagebieden en ballastwater is meestal min of meer brak.

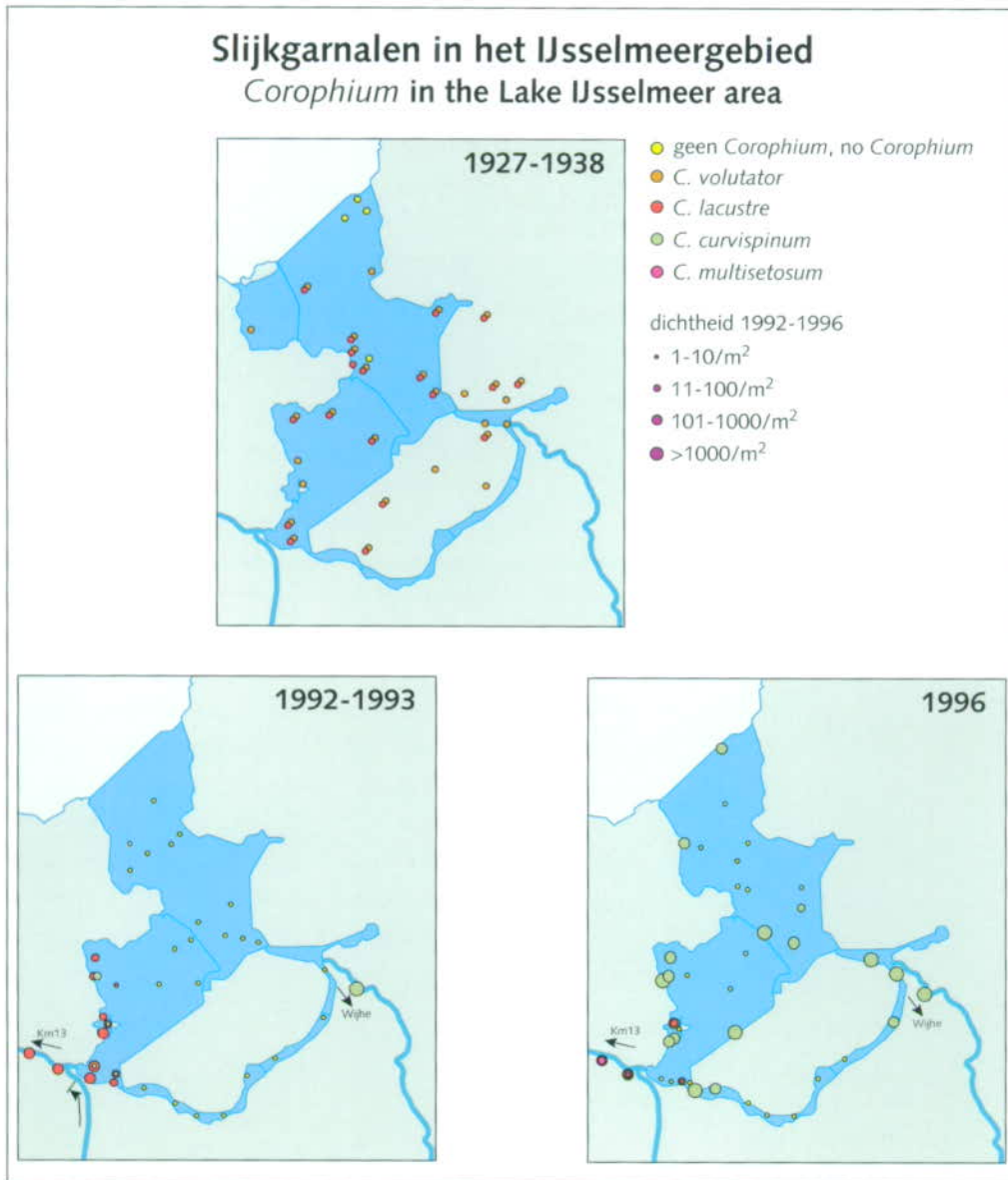
#### Achteruitgang van de zoute en brakke fauna na aanleg van de Afsluitdijk

Door het verdwijnen van de zoutgradiënt verdwenen ook de meeste zoutminnende soorten (figuur 6.6). Onder de eerste soorten die verdwenen behoorden de Strandkrab *Carcinus maenas* en de Gewone Garnaal *Crangon crangon*. Door de aanleg van de dijk werd hun trek vanuit de Waddenzee verhinderd en ze werden dan ook al in het eerste seizoen na de afsluiting, in 1933, niet meer gevonden (Holthuis 1954). Veel soorten die permanent in de Zuiderzee leefden hielden het wat langer uit; de tweekleppige schelpdieren Strandgaper, Nonnetje, Mossel en Kokkel konden bijvoorbeeld tot in 1934 levend in het IJsselmeer worden aangetroffen (van Benthem-Jutting 1954). Eind jaren dertig was

de zoute gemeenschap echter totaal verdwenen. Wel spelen de resten van deze dieren in de bodem, met name in de vorm van schelpenbanken, nog steeds een rol in het systeem. De grote schelpen van Strandgapers zijn nog overal te vinden en vormen tegenwoordig een belangrijk substraat voor Driehoeksmosselen *Dreissena polymorpha*.

De reactie van de brakwatersoorten op de verzoeting liep sterk uiteen. Een aantal soorten verdween. Andere soorten profiteerden van de overgangperiode, namen explosief toe en verspreidden zich over het hele IJsselmeer, om na een paar jaar alsnog te verdwijnen. Tot die categorie behoort het Zuiderzeekrabbetje. Deze soort breidde zich vanuit de zuidelijke kom uit over het hele IJsselmeer en koloniseerde aansluitend het Noordzeekanaal (1935) en een reeks binnenwateren in Noord-Holland, Friesland, Groningen en Sleeswijk-Holstein. Rond 1936 kwam hij, waarschijnlijk met Nederlandse baggerschepen, terecht in de delta van de Dnjepr en de Bug in Zuid-Rusland, van waaruit hij zich later verder heeft uitgebreid (Adema 1991). Mogelijk koloniseerde hij ook toen al het Deltagebied, waar hij tegenwoordig nog steeds voorkomt, nu vooral in het Veerse Meer, maar in lagere dichtheden ook in het Haringvliet, de Oude Maas en de Nieuwe Merwede (Wiegerinck *et al.* 1996, 1997). In het IJsselmeer nam hij echter weer af naarmate het water verder verzoette. Hij werd nog geregeld gemeld tot in 1938, maar daarna trok hij zich terug in het Noordzeekanaal. In dit kanaal bestaat m.n. door schutverliezen bij de Noordzeesluizen een zoutgradiënt van ca. 500 mg/l bij Amsterdam tot ca. 6000 mg/l bij IJmuiden. In het brakke deel van deze gradiënt leven nog steeds enkele Zuiderzee-relicten, waaronder behalve het Zuiderzeekrabbetje ook de polychaete borstelworm *Streblospio shrubsolei* en twee nematoden (van Haren & van Wieringen 1997).

Ook de brakwaterpissebed *Cyathura carinata* vertoonde na de afsluiting een kortstondige opleving (Holthuis 1954), maar deze soort heeft zich behalve in het Noordzeekanaal ook binnen het gebied zelf kunnen handhaven, en wel op de mosselbanken in de Gouwzee. Het ecosysteem wordt hier beïnvloed door het uitslaan van zwak brak polderwater (ter plaatse 300-500 mg/l) bij



**Figuur 6.7**

In de Zuiderzee leefden op de bodem twee soorten slijkgarnalen; *Corophium volutator* en *C. lacustre*. De eerste is een soort van sterk brak en zout water en na de afsluiting verdween deze soort dan ook geheel. *C. lacustre* leek ook te verdwijnen, maar bij de bodembemonstering in 1992 bleek hij (nog steeds?) talrijk voor te komen in de westelijke helft van het Markermeersysteem. Op een aantal van deze locaties werden ook geringe aantallen gevonden van de Kaspische slijkgarnaal *C. curvispinum*. Op deze locaties waren de dichtheden van *C. lacustre* relatief laag. In 1996 kwam *C. lacustre* nog maar op één locatie talrijk voor. Het lijkt erop dat *C. curvispinum* het Markermeer vanuit het zuidwesten heeft gekoloniseerd en daarbij de inheemse soort grotendeels heeft weggedrukt. Ondertussen werd vanuit de IJssel het ook het IJsselmeer gekoloniseerd.

In the Zuiderzee the amphipods *Corophium volutator* and *C. lacustre* were common. After the Zuiderzee was dammed and turned fresh both species seemed to disappear. However, in 1992 *C. lacustre* appeared to occur in a restricted area in the western part of Lake Markermeer. In 1996 the Ponto-Caspian immigrant *C. curvispinum* seemed to have all but taken over Lake Markermeer, while Lake IJsselmeer was invaded from the River IJssel.

Monnickendam. Er lijkt echter geen sprake te zijn van een aansluitende populatie in de wateren binnen de dijken van Noord-Holland, zoals dat bijv. bij *Gammarus duebeni* het geval is (Steenbergen 1993). Vergelijking van de gegevens van 1992 met die van 1996 doen vermoeden dat de Gouwzee-populatie redelijk stabiel is; in het noorden van de Gouwzee waren de dichtheden resp. 29 en 30/m<sup>2</sup>, in het zuiden 118 en 77/m<sup>2</sup>. In 1996 werd bovendien een exemplaar in het IJmeer gevonden (tabel 6.2). Het is nog onduidelijk of de vindplaatsen van *Cyathura* in de Gouwzee en het Noordzeekanaal geïsoleerde restpopulaties vertegenwoordigen of - en daarvoor zou de vondst in het IJsselmeer een aanwijzing kunnen zijn - onderdelen van een aan-

engesloten verspreidingsgebied dat lijkt op dat van de slijkgarnaal *Corophium lacustre* (figuur 6.7).

Ook het laatstgenoemde diertje kwam in de Zuiderzee voor, samen met de marien-brakke *C. volutator*, die na de afsluiting geheel is verdwenen. Hoewel *C. lacustre* zoet water kan verdragen leek hij na de afsluiting eveneens te verdwijnen (Schijsma 1954), maar zoals Schijsma destijds al vermoedde heeft de populatie zich tot voor kort in het zuidwesten kunnen handhaven. In aansluiting daarop komt hij talrijk voor over de gehele zoutgradiënt in het Noordzeekanaal (van Haren & van Wieringen 1997; Vallenduik 1997). Opmerkelijk is dat hij daar samen voorkomt met weer een andere soort, *C. multisetosum*,

die ondanks dat hij wordt geacht nog beter dan *C. lacustre* te floreren in zoet water, niet in het IJmeer of elders in het Markermeersysteem gevonden is.

De echte volhouders onder de Zuiderzee-soorten zijn de "euryhalie" Aasgarnaal *Neomysis integer* en de Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia*, die beiden een zeer breed tolerantiebereik voor zoutgehalten hebben. De Brakwaterpoliep kent een aparte zoetwatervorm, waarvan het ontstaan door omstandigheden kan worden geïnduceerd, getuige het feit dat vlak na de afsluiting beide vormen in één kolonie konden worden aangetroffen (Wagenaar Hummelinck 1954). De Brakwaterpoliep en de Aasgarnaal zijn

tegenwoordig nog steeds zeer talrijk in het gebied.

### Komst van zoetwatersoorten na aanleg van de Afsluitdijk (kolonisatiefase)

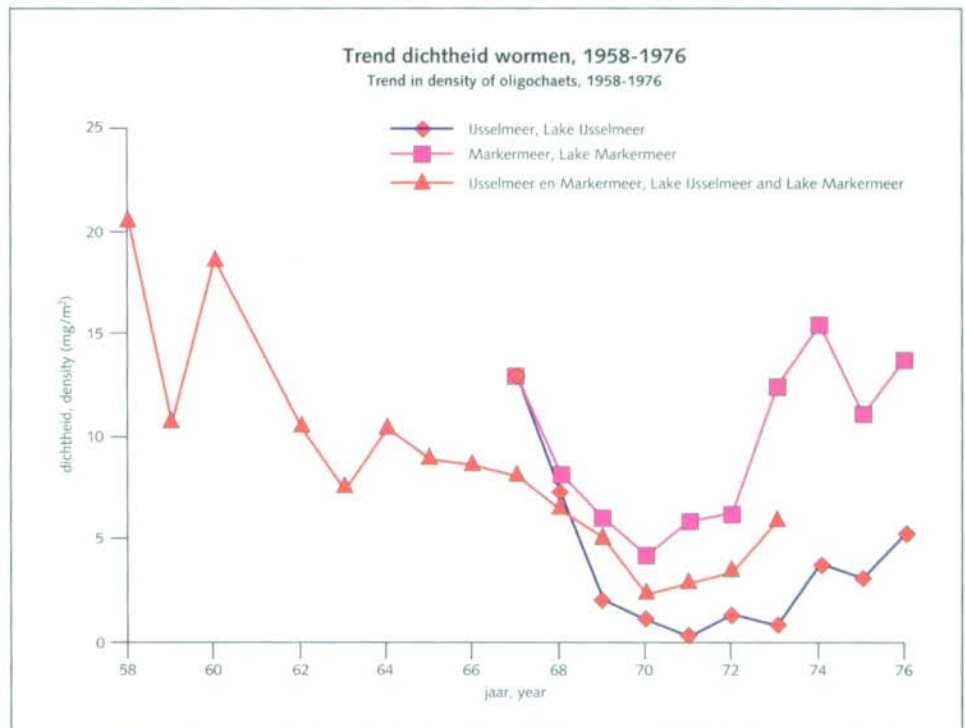
Met het verdwijnen van de meeste zoutminnende soorten kwam een aantal niches in het nieuwe IJsselmeer beschikbaar voor zoetwatersoorten, waaronder vele zoetwaterschelpdieren (figuur 6.6). Dat die niches in dat geval werkelijk leeg waren blijkt uit het feit dat in 1935 tijdens de bemonsteringen geen levende zoutwaterschelpdieren meer werden aangetroffen, terwijl de zoetwatersoorten nog niet waren gearriveerd ("schelpdiervacuüm"). Het jaar daarna verschenen als eerste schelpdieren de Driehoeksmossel *Dreissena polymorpha* en het Jenkin's Brakwaterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* in de monsters (van Benthem-Jutting 1954). Beide soorten hebben in het kolonisatieproces wat voor op de andere zoetwatermollusken. De Driehoeksmossel bezit net als zijn zoute tegenhanger, maar in tegenstelling tot de zoete erwtenmosseltjes en zwanenmosselen, een planktonisch larvestadium. Hij kon daardoor in korte tijd het hele meer koloniseren en in afwezigheid van concurrenten en vispredatoren (Blankvoorn) zeer snel in dichtheid toenemen. Het Brakwaterhorentje, dat de plaats innam van de twee *Hydrobia*-soorten, plant zich parthenogenetisch (ongeslachtelijk) voort en is levendbarend. Hij heeft daarom noch een partner, noch substraat voor de eieren nodig en is daardoor als kolonisator wat sneller dan andere slakken zoals de Grote Diepslak *Bithynia tentaculata* en de Vijverpluimdrager *Valvata piscinalis*.

Nieuwe kreeftachtigen die verschenen waren de zoetwaterpissebedden *Asellus aquaticus* en *Proacellus meridianus* en de vlokreeft *Gammarus pulex*, die de twee brakke soorten *G. duebeni* en *G. zaddachi* verving (een relictpopulatie van *G. duebeni* is overigens nog aanwezig in de meest extreme milieus, zie intermezzo). De polychaete wormen (waaronder de Zeeduizendpoot *Nereis diversicolor*) werden vervangen door de oligochaeten en de bloedzuigers.

Helemaal nieuw waren de insecten, waaronder de muggenlarven de meest prominente rol gingen spelen. Behalve dat ze een zeer belangrijk aandeel van de bodemfauna gingen vormen, hadden ze soms een grote impact op het dagelijks leven van de bewoners van de kustgebieden via het optreden van plagen. Hierin hebben de vedermuggen (Chironomidae) een zeer grote rol gespeeld. Anders dan steekmuggen, die alleen in slootjes en moerasgebieden voorkomen, zijn de larven van vedermuggen te vinden in de meerbodem. De volwassen dieren steken niet, maar kunnen soms voor problemen zorgen door hun massaal optreden. Het IJsselmeer hebben ze relatief vroeg gekoloniseerd, want in 1934, twee jaar voordat de zoetwaterschelpdieren voor het eerst verschenen, was er al sprake van concentraties uitgevlogen dieren, o.a. bij Kornwerderzand. In 1935 en 1936 was er opnieuw sprake van omvangrijke overlast, met name veroorzaakt door de soort *Chironomus plumosus* (Kruseman 1935; Parma 1972). Het verkeer op de Afsluitdijk

ondervond ernstige hinder; soms was sprake van een zichtbeperking tot 50 meter als gevolg van de muggenwolken. Plaatselijk werden landbouwgewassen en gras voor het vee oneetbaar doordat ze overdekt raakten met levende en dode muggen.

De overlast van vedermuggen heeft te maken met het zeer geconcentreerd uitvliegen van de *Chironomus*-soorten in korte perioden in mei en juli, vooral als in die perioden rustig weer optreedt. In de loop der jaren namen ook muggenlarven uit andere geslachten toe en werden de *Chironomus*-dichtheden lager, waardoor de muggen meer gespreid over het seizoen uitvlogen en de overlast wat afnam. Toch bleven de plagen rond het IJsselmeer optreden tot omstreeks 1954 (Parma 1972) en heden ten dagen kunnen zich in mei langs de dijken nog steeds "rookpluimen" van vedermuggen vormen. De periode van uitvliegen is een kwetsbare periode voor de muggen, waarin onder water de vispredatie extra sterk is. Op en boven het water wordt



Figuur 6.8

Verloop van de dichtheid van wormen (oligochaeten) in de bodem van het IJsselmeer en Markermeer, 1958-1976. Bewerking van gegevens uit Heermans 1975 (1958-1972, gemiddelde van waarden van "zacht" en "vrij zacht" sediment) en Heermans 1978 (1967-1976). De waarden voor het IJsselmeer hebben betrekking op drie monsterpunten in de buurt van locatie 8 in figuur 6.1. De afname van de dichtheid verliep hier sneller dan in het Markermeer en er werden veel lagere waarden bereikt (zie ook grafiek 2 in Heermans 1975, met een andere selectie van gegevens). *Changes in density of oligochaetes in Lake IJsselmeer and Lake Markermeer, 1958-1976 (after Heermans 1975, 1978). Densities were low in the early 1970s, especially in Lake IJsselmeer.*



op de uitkomende muggen vaak massaal gefoerageerd door Kokmeeuwen, Dwergmeeuwen, Vindieven en Zwarte Sterns en in de zomer ook door bijv. Gierzwaluwen. Het fenomeen van het uitvliegen van *Chironomus* is zo een indrukwekkend schouwspel dat hoort bij de ecologie van de grote ondiepe en eutrofe meren.

### Veranderingen na de koloniseringsfase

In de jaren veertig had het grootste deel van de soorten uit de huidige macrofaunagemeenschap zich gevestigd. Over eventuele verschuivingen die daarna hebben plaatsgevonden zijn bijzonder weinig gegevens beschikbaar. Alleen door het RIVO zijn, met als doel het voedselaanbod voor vissen te onderzoeken, min of meer systematisch gegevens verzameld. Uit bewerkingen van dit materiaal door Heermans (periode 1958-1976) blijkt dat in de zachtere bodems de dichtheden van wormen in de jaren zestig gestaag afnamen totdat die omstreeks 1970 een fractie van de oorspronkelijke dichtheden bedroeg (figuur 6.8; Heermans 1975). In de vijf jaren daarna trad een zeker herstel op. Ook bij de muggenlarven leek sprake te zijn van een minimum in het begin van de jaren zeventig en een sterke toename in de jaren 1973-1976 (Heermans 1978). Deze gang van zaken doet denken aan het herstel dat vanaf het midden van de jaren zeventig bij de macrofauna op stenen in de IJssel plaatsvond in verband met afname van de concentraties toxicanten (zie o.a. Bij de Vaate & Greijdanus-Klaas 1996; Noordhuis 1997). Eutrofiëring lijkt niet aan het verloop ten grondslag te liggen, want de hoogste concentraties nutriënten werden pas in de eerste helft van de jaren tachtig bereikt. Ook uit gegevens van De Jong *et al.* (1982) blijkt onder meer een toename van de dichtheden van muggenlarven in de jaren zeventig, die werd verbonden aan een toename van de hoeveelheid organisch stof in de bodem (Postma 1981). Met name in het huidige Markermeer heeft zich in de loop der jaren een verslibbing afgespeeld die tevens effect lijkt te hebben gehad op de dichtheden en verspreiding van de Driehoeksmossel (Bij de Vaate & Greijdanus-Klaas, 1995).

### Verschuivingen door kolonisatie van exoten

Bijna jaarlijks worden soorten van buitenlandse herkomst door menselijk toedoen aan de Nederlandse macrofauna toegevoegd. Dat kan gebeuren door middel van opzettelijke introducties, maar ook via aangroei van schepen en het schutten van ballastwater. Recent zijn veel soorten uit het stroomgebied van de Donau in onze wateren gearriveerd als gevolg van het openen van het Main-Donaukanaal in 1992, waarmee de systemen van Donau en Rijn werden verbonden. In 1995 moest al 15 % van de macrofaunasoorten in de Rijn tot de "exoten" worden gerekend (bij de Vaate *et al.* 1998). Een aantal van deze soorten hebben een zeer sterke aantalsstijging laten zien en hebben daarbij inheemse soorten verdrongen. De 32 exoten in de Rijn waren in 1995 samen goed voor 90 % van het totaal aantal dieren. In het IJsselmeer is het niet veel anders. Zelfs onder de brakwaterfauna van de Zuiderzee schuilden al enkele exoten. Eén daarvan, de Brakwaterpoliep *Cordylophora caspia*, afkomstig uit de Kaspische zee en omgeving, komt nog steeds algemeen voor. De Driehoeksmossel, die uit hetzelfde gebied afkomstig is, was nog aan zijn opmars bezig toen de verzoeking plaatsvond. Daarna hebben de meest opvallende introducties plaatsgevonden bij de kreeftachtigen.

Allereerst bracht de Tiggervlokreeft *Gammarus tigrinus* grote veranderingen te weeg. Deze Noord-Amerikaanse soort kwam in de jaren dertig in Engeland terecht. De Nederlandse populatie stamt waarschijnlijk af van een aantal Engelse dieren dat op 29 juli 1960 in het IJsselmeer zelf is uitgezet (Pinkster *et al.* 1992). In 1965 werden tijdens de bemonsteringen door het RIVO plotseling zeer grote aantallen van deze soort gevonden (Heermans 1972). De Tiggervlokreeft is beter dan de inheemse soorten bestand tegen wisselingen in het zoutgehalte en produceert bovendien maar liefst 15 of 16 generaties per jaar, tegenover maximaal 4 bij de inheemse soorten (Pinkster & Platvoet 1986). De inheemse zoetwatersoort *G. pulex* werd op deze manier uit het IJsselmeer verdrongen. In de jaren zeventig leken de dichtheden weer wat af te nemen (Heermans 1978).

Inmiddels is waarschijnlijk menging opgetreden met een Duitse stam (eveneens afkomstig van een uitzetting van Engelse dieren, in 1957 in de rivier de Werra), die het leven in zoet water nog beter verdraagt. Deze stam verscheen in 1983 in de Nederlandse Rijn en heeft inmiddels via de IJssel waarschijnlijk contact gemaakt met de Nederlandse stam (Pinkster & Platvoet 1986). De Tiggervlokreeft is bij zijn substraatkeuze weinig kieskeurig, in alle bemonsterde biotooptypen (afgezien van de waterfase) was het in 1996 nog steeds één van de meest algemene macrofaunasoorten (tabel 6.2).

Vrij recent is de opmars van de Kaspische Slijkgarnaal *Corophium curvispinum*. Dit kreeftje is een filteraar die leeft in een huisje van slijm dat op een harde ondergrond is bevestigd. Hij verscheen in het Nederlandse deel van de Rijn in 1987 en bereikte daar vanaf 1990 enorme dichtheden. In de meren was de Kaspische slijkgarnaal aanvankelijk niet zo talrijk en algemeen werd aangenomen dat hij vanwege zijn filterend bestaan een sterke voorkeur had voor stromend water. Tijdens de eerste MWTL bemonstering van macrofauna in het IJsselmeer en Markermeer, in 1992, werd deze soort op 5 van de 23 locaties gevonden in een dichtheid van slechts 2-17 ind./m<sup>2</sup>. Vier van deze locaties lagen in de westelijke helft van het Markermeer-systeem. *Corophium curvispinum* was daarmee nog beduidend minder talrijk dan de verwante inheemse soort *C. lacustre*, die op alle 10 locaties in dit gebied werd gevonden en daar een gemiddelde dichtheid had van 107 ind./m<sup>2</sup> (figuur 6.7).

De bemonstering van 1996 geeft een ander beeld. *Corophium lacustre* werd nog op slechts 2 locaties gevonden, terwijl alleen een locatie in de Gouwee nog redelijke dichtheden opleverde (73 ind./m<sup>2</sup>). De Kaspische Slijkgarnaal *C. curvispinum* werd nu echter in hetzelfde gebied in hoge dichtheden gevonden. In wat lagere dichtheden kwam hij nu bovendien ook buiten dit gebied voor, verspreid over het hele Markermeer en IJsselmeer. Ook op de stenen in de oevers en tussen de waterplanten in de Gouwee was hij in 1996 dominant aanwezig (tabel 6.2). Uit de verspreiding in beide jaren en enige aanvullende informatie kan worden geconcludeerd dat de

Kaspische Slijkgarnaal van twee kant het gebied in binnengedrongen. Het Markermeer werd rond 1992 gekoloniseerd vanuit het zuidwesten, waarschijnlijk vanuit de Vecht en/of het Amsterdam-Rijnkanaal, waarin de soort rond die tijd was opgerukt tot aan Diemen (van den Brink & van der Velde 1992). Het IJsselmeer werd gekoloniseerd vanuit de IJssel, waar de expansiegolf in 1992 het monsterpunt bij Wijhe had bereikt. In 1994 waren de dichtheden ook in het Ketelmeer (geen gegevens uit 1993) zeer hoog en werd het Vossemeer en waarschijnlijk ook het IJsselmeer gekoloniseerd.

Figuur 6.5a suggereert dat *C. curvispinum* een voorkeur heeft voor hetzelfde type locaties als *C. lacustre*. Het lijkt er dus op dat in het IJsselmeer na de inheemse vlokreeft *Gammarus pulex* ook de inheemse slijkgarnaal door een exoot wordt verdrongen. Ook in het oostelijke deel van het Noordzeekanaal is de Kaspische slijkgarnaal inmiddels doorgedrongen (Vallenduik 1997).

De laatste paar jaar zijn alweer diverse nieuwe crustaceën en andere exoten in de rivieren verschenen. *Dikerogammarus villosus* en *D. haemobaphes* is een tweetal vlokreeften uit de Kaspische Zee en omgeving dat in 1995 in de Nederlandse Rijntakken werd opgemerkt. Ze lijken in eerste instantie snel terrein te winnen op hun veel kleinere verwant *G. tigrinus*. Al in 1996 werd *Dikerogammarus* in het Ketelmeer gevonden en in 1997 had hij zich over alle Randmeren verspreid. Uit 1997 zijn van het IJsselmeer geen gegevens beschikbaar, maar het lijkt zeer waarschijnlijk dat de soort ook daar inmiddels vanuit het Ketelmeer is gearriveerd. Nog recenter zijn o.a. de zoetwaterpissebed *Jaera istri* en de twee nieuwe aasgarnalen *Limnomysis benedini* en *Hemimysis anomala* in Nederland gearriveerd.

Vooraf de laatstgenoemde soort mag in het IJsselmeer worden verwacht, mogelijk komt hij er al voor (door de nachtelijke en pelagische levenswijze zijn de MWTL bemonsteringsmethoden voor deze soort minder geschikt). Hij werd in 1997 voor het eerst gevangen in de Noorder IJ-plas in Amsterdam (Faasse 1998), in 1998 volgden vondsten in het spaarbekken bij Andijk en op diverse locaties in het rivierengebied. In de spaarbekken van de Biesbosch werden na kolonisatie grote veranderingen in de samenstelling van het zoöplankton geconstateerd (Ketelaars *et al.* 1999).

## Conclusies

Na clusteranalyse vallen de monsters uiteen in de biotopen waterplanten, stenen in de oever, driehoeksmosselbank en kale bodem. Naast een aantal generalisten (bijv. de Tijgervlokreeft en het Jenkin's brakwaterslakje) kent elk van deze biotopen een aantal specifieke bewoners:

Het biotoop 'waterplanten' is alleen bemonsterd in de Gouwee en wordt daar gekarakteriseerd door muggenlarven als *Psectrocladius* gr. *sordidellus*, *Endochironomus albipennis* en *Glyptotendipes paripes* en de borstelworm *Stylaria lacustris*.

Het biotoop 'stenen in de oever' wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van slakken, zoals de Zoetwaterneriet en enkele muggenlarven, waaronder *Cricotopus* spp., *Glyptotendipes pallens* en *Dicrotendipes nervosus*.

Het biotoop 'driehoeksmosselbank' vertoont de grootste verscheidenheid aan soorten en wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van een aantal

muggenlarven (met name *Cryptochironomus* spec.) en watermijten en de bloedzuiger *Glossiphonia heteroclita* (drie andere bloedzuigers worden gedeeld met het vorige biotoop).

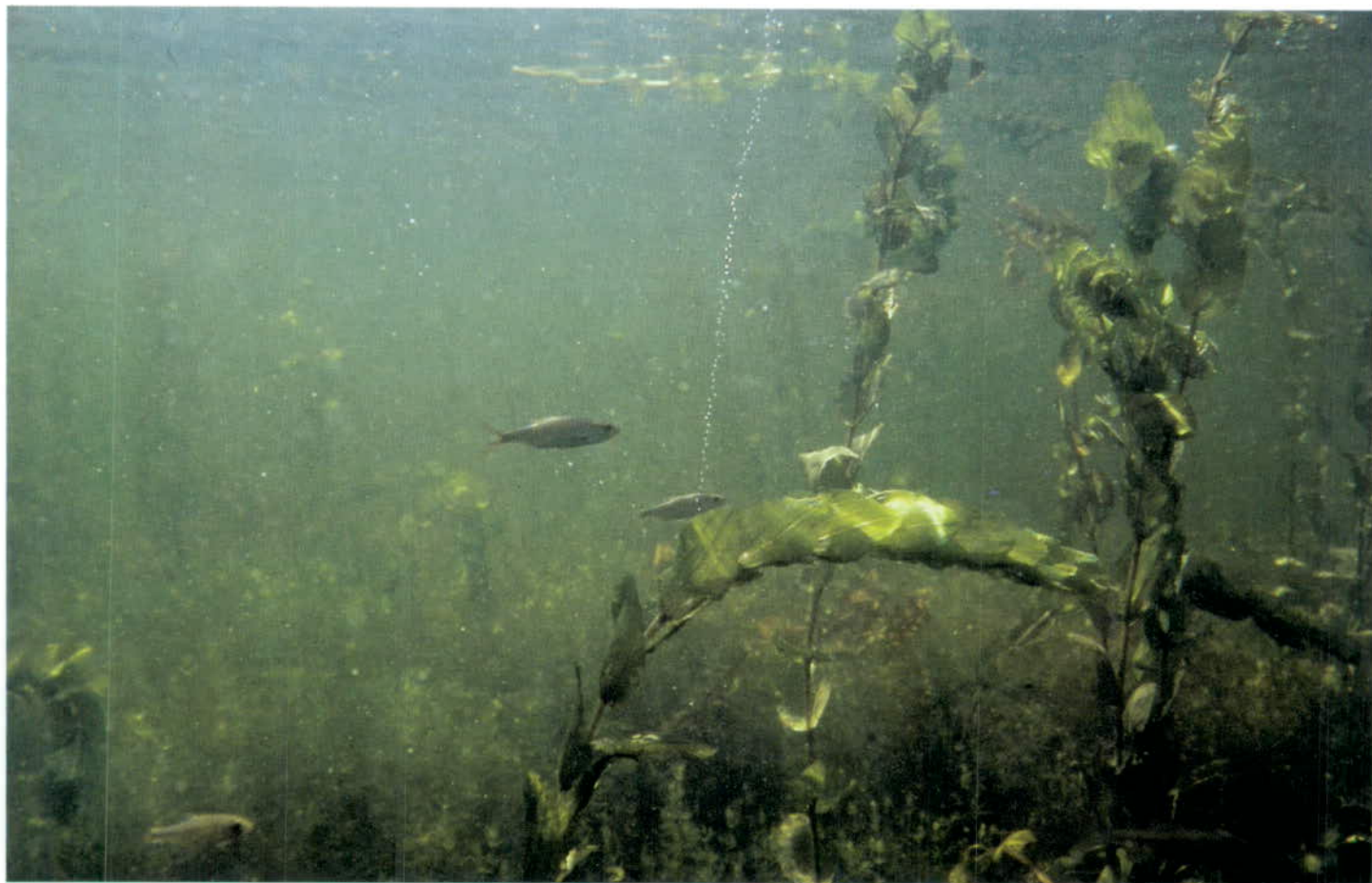
De locaties in het Markermeer vertonen een lagere dichtheid, maar een hogere soortenrijkdom en diversiteit dan die in het IJsselmeer, maar deze verschillen staan niet los van verschillen in waterdiepte en mosseldichtheid.

Het biotoop "kale bodem" wordt gekarakteriseerd door hoge dichtheden van wormen en de specifieke aanwezigheid van enkele soorten erwtenmosselen *Pisidium* spp.

De huidige macrofauna bestaat uit een mengsel van tolerante brakwatersoorten uit het Zuiderzeetijdperk, zoetwatersoorten die het gebied na de afsluiting hebben gekoloniseerd en exoten die in latere perioden zijn gearriveerd. Van de laatste categorie zijn vooral de Tijgervlokreeft en de Kaspische Slijkgarnaal aspectbepalend.

De dichtheden van muggenlarven en wormen lijken op grond van gegevens van het RIVO in de jaren zeventig een minimum te hebben door-gemaakt dat samenvalt met sterk verlaagde dichtheden in de Rijntakken.

Sinds 1992 is het gebied gekoloniseerd door de Kaspische slijkgarnaal *Corophium curvispinum*, waarbij de inheemse verwant *C. lacustre* uit zijn voormalige verspreidingsgebied in de westelijke helft van het Markermeer lijkt te worden verdreven.



**Foto 6.4**  
Door uitbreiding van waterplanten ontstaan nieuwe habitat, resulterend in een rijker gestructureerd ecosysteem en een grotere diversiteit van o.a. macrofauna.  
*Increase of macrophytes results in new habitats and a more richly structured ecosystem with a greater diversity of macro-invertebrates.*