

EEN ECOLOGISCH PROFIEL VAN ZEEGRAS

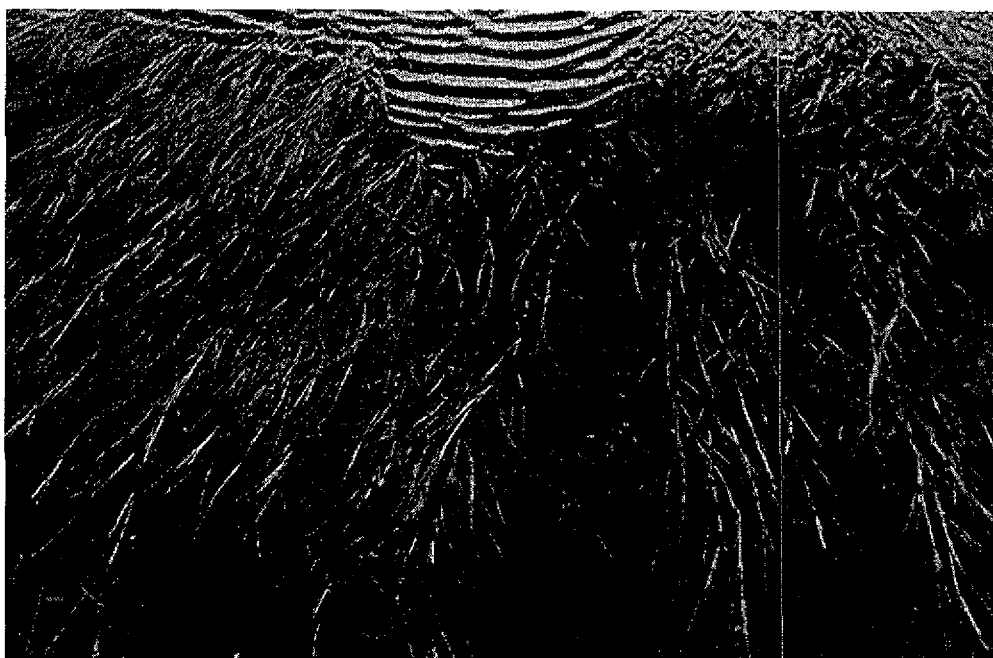
EN DE VERSPREIDING IN NEDERLAND

1999

L.J.M. Wijgangers
Werkgroep Aquatische Oecologie
Vakgroep Oecologie
Katholieke Universiteit Nijmegen

D.J. de Jong
RijksInstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Middelburg

In opdracht van
RijksInstituut voor Kust en Zee, Middelburg



"Geen der Phanerogame planten onzer flora is zoo aangepast aan het leven in zoutwater als het zeegras, Zostera marina L. Met het Dwerg Zeegras, Zostera nana Roth is het de eenige der z.g. hoogere planten, die in zout water voorkomt. Zostera deelt met de echte zeewierden, welke tot de Kryptogamen behooren, de opperheerschappij in het ondiepe, zoute water. Grootte oppervlakten in onze Waddenzee worden door het gewone Zeegras geheel ingenomen. Zeer dicht naast en door elkaar zenden de in den grond verborgen wortelstokken hun bladbundels omhoog, die het geheele veld tot een dicht bladerbosch maken. Trekt de stroom over de wiervlakten, dan wuiven de lange smalle bladeren in golvende beweging mede in de stroomrichting; in stil water hangt hun beweging van den golfslag en toevallige omstandigheden af. Is het water hoog en rustig, dan strekken zij zich omhoog zonder de oppervlakte te bereiken. Bij laag water ligt het wier op ondiepe plaatsen droog, in de minder ondiepe gedeelten vormen zich bij stil weer op de oppervlakte de parallel gelegen groene linten als het ware tot een bladerdak voor alles, wat er onder leeft."

van Goor (1919)

© 1999

Niets uit deze opgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de auteurs of het hoofd van de Werkgroep Aquatische Oecologie of van Rijkswaterstaat-RIKZ.

INHOUDSOPGAVE

DANKWOORD	1
SAMENVATTING	2
HOOFDSTUK 1: INLEIDING	
1.1 Inleiding	3
1.2 Globale beschrijving van de zeegrasontwikkeling in Nederland	3
1.3 Opbouw van het rapport	5
HOOFDSTUK 2: POPULATIEBIOLOGIE	
2.1 Systematiek	6
2.2 Overlevingsstrategie	7
2.3 Genetische variatie	9
2.4 Groot en Klein zeegras in Nederland	9
HOOFDSTUK 3: DE FUNCTIE EN BETEKENIS VAN ZEEGRASSEN	
3.1 Inleiding	10
3.2 Abiotische factoren	11
3.3 Biotische factoren binnen zeegrasvelden	11
3.4 Verschillen binnen/buiten zeegrasveld	16
3.5 Interacties met epifyten en grazers	17
HOOFDSTUK 4: ECOLOGIE VAN ZEEGRASSEN	
4.1 Licht	18
4.2 Troebelheid	18
4.3 Zoutgehalte	22
4.4 "Wasting disease"	22
4.5 Waterdynamiek	23
4.6 Voedingsstoffen	24
4.7 Interacties met dieren	25
4.8 Invloed van de mens	27
HOOFDSTUK 4: ZEEGRASDYNAMIEK PER BEKKEN	
5.1 De Nederlandse kustwateren	30
5.2 Geschiedenis en hypothesen omtrent zeegrasdynamiek in het Deltagebied	30
5.2.1 Het Grevelingenmeer	32
5.2.2 De Oosterschelde	39
5.2.3 Het Veerse Meer	47
5.2.4 De Westerschelde	49
5.3 Geschiedenis en hypothesen omtrent zeegrasdynamiek in de Waddenzee	50
5.3.1 De Waddenzee in het algemeen tot 1940	50
5.3.2 De Waddenzee na 1940 per gebied	53
5.4 Overige gebieden	58
5.4.1 Het Kanaal van Goes	58
5.4.2 De brakke wateren	58
HOOFDSTUK 6: HUIDIGE SITUATIE ZEEGRAS EN BEHEERSAANBEVELINGEN	
6.1 Huidige situatie zeegras	60
6.2 Beheersaanbevelingen	61
HOOFDSTUK 7: LITERATUUR	63

DANKWOORD

De wintermaanden doorbrengen achter je bureau, je computer en met je neus in de papieren is als bioloog zijnde goed vol te houden zolang je het vooruitzicht hebt dat je in de zomer weer naar buiten mag. Dit vooruitzicht heeft er zeker aan bijgedragen dat er voldoende motivatie was om op maandagochtend weer fris aan het werk te gaan. De medewerkers en studenten van de werkgroepen Milieubiologie en Aquatische Oecologie wisten daarbij een dusdanige prettige werksfeer te creëren dat de koffie-, thee- en lunchpauzes een aangename afleiding vormden om weer even het hoofd te doen ontladen. Met veel plezier heb ik dan ook mijn tijd in hun midden doorgebracht.

Op meer vakinhoudelijk gebied wil ik een aantal mensen bedanken die op verschillende manieren hun bijdrage hebben geleverd aan het voltooiën van dit rapport. Allereerst wil ik Gerard van der Velde en Marieke van Katwijk bedanken voor het feit dat zij als projectbegeleiders van de KUN wilden optreden. De vrijheid en zelfstandigheid die zij mij gegeven hebben bij het uitvoeren van dit project stel ik zeer op prijs. Verder wil ik M. Hemminga (N.I.O.O.-C.E.M.O.) bedanken voor de bijdrage die hij geleverd heeft aan bepaalde stukken van dit rapport. J. Peters van de Grafische Vormgeving K.U.N., dank ik voor het vervaardigen van een aantal illustraties. Karin Hermus en Fred Schmitz dank ik voor de bijdrage en ondersteuning die zij hebben geleverd als collegae en als mede-vakidioten. Prof. C. den Hartog dank ik voor het kritisch doornemen van eerdere versies.

Martijn Bellemakers wil ik bedanken voor de inzet en behulpzaamheid die hij geleverd heeft op de vele vlakken tijdens het vervaardigen van dit rapport. Op vele manieren, onder andere door middel van gegevens, kritische opmerkingen en discussies, heeft hij een zinvolle bijdrage geleverd aan het geheel.

Tot slot wil ik mijn laatste en grootste dank in de richting van Dick de Jong te sturen. Hij is degene die bij mij met dit project kwam aankloppen en die steeds weer nieuwe inspiratie wist mee te geven op punten waar ik op vastliep. Zijn enthousiasme en vooral kennis van de problematiek hebben steeds als een inspirerende bron gewerkt voor het totstand komen van dit rapport.

Tot slot wil ik de zeegrasjes zelf bedanken. Het fascinerende van deze zoutwaterplant is dat ongeacht het aantal onderzoekers dat zich gewijd heeft aan de vraagstellingen rondom deze planten, de zeegrassen zich niet laten doorgronden. Daar moeten wij, onderzoekers, deze planten dankbaar voor zijn aangezien ze op deze manier een voortdurende werkverschaffer zijn.

Janneke

SAMENVATTING

De zeegrassen in de Nederlandse kustwateren, eens grote oppervlakten bedekkend, vormen vandaag de dag hier en daar nog maar enkele kleine veldjes. Op bijna alle standplaatsen in Nederland zijn de planten sterk achteruitgegaan qua oppervlak en bedekking, zowel in de Waddenzee als in het Deltagebied.

Zeegrasvelden hebben belangrijke functies die uiteenlopen van het herbergen van een grote verscheidenheid aan organismen en het functioneren als voedselbron zowel direct (voor bijvoorbeeld herbivore vogels) als indirect (via de epifyten die op de planten leven en die weer door andere organismen, zoals bijvoorbeeld vissen, geconsumeerd worden) tot het stabiliseren van het fysische milieu in de kuststreken. De aanwezigheid van uitgestrekte zeegrasvelden is een ware verrijking voor het gehele kuststelsel en kan gezien worden als een indicator voor wateren met een goede waterkwaliteit.

In opdracht van het Rijks Instituut voor Kust en Zee (RIKZ) is een overzicht gegeven van de dynamiek van de verschillende zeegraspopulaties per bekken (in het Deltagebied: Grevelingenmeer, Oosterschelde, Veerse Meer, Westerschelde en in de Waddenzee: Terschelling, noord-Groningen, Eems en Balgzand), veelal beginnend bij de uitvoering van waterbouwkundige projecten in dat gebied. Hierbij is gekeken naar de effecten van de aanleg van de dammen op bijvoorbeeld de waterdynamiek en de samenstelling van de waterkolom en wat de invloed hiervan was op het voorkomen en de verspreiding van de zeegrassen.

Tot het begin van de jaren dertig groeide het zeegras rijkelijk op de sublitorale platen in het westelijke deel van de Waddenzee. Door een combinatie van factoren (zoals de aanleg van de Afsluitdijk en het uitbreken van de "wasting disease" epidemie) is het areaal in korte tijd drastisch gereduceerd en hebben de zeegrassen zich nooit meer in het sublitoraal kunnen vestigen. Vandaag de dag komen er slechts op een paar locaties nog zeegrassen voor in de Nederlandse Waddenzee. De grote waterdynamiek wordt gezien als belangrijkste factor die het herstel of de hervestiging van het zeegras in de Waddenzee belemmert.

In het Deltagebied zijn er grote veranderingen opgetreden in de zeearmen door de aanleg van de Deltawerken. De situaties in het Grevelingenmeer, de Oosterschelde, het Veerse Meer en de Westerschelde zijn geanalyseerd. Iedere zeearm is aan grote veranderingen onderhevig geweest behalve de Westerschelde. De aanleg van de dammen en sluizen hebben duidelijk hun stempel gedrukt op de waterdynamiek, de samenstelling van de waterkolom en daarmee dus ook op de verspreiding van het zeegras. De belangrijkste locaties voor zeegrasgroei waren de Oosterschelde en het Grevelingenmeer waar ooit uitgestrekte zeegrasvelden grote oppervlakten bedekten. De huidige situatie ziet er voor de beide systemen niet rooskleurig uit; het zeegrasareaal is in beide bekkens sterk gereduceerd tot een fractie van wat het ooit is geweest. In deze beide zeearmen is het permanent hoge zoutgehalte van de waterkolom problematisch voor het voortbestaan en/of het herstel van de zeegraspopulaties.

De belangrijkste conclusie die getrokken kan worden is dat er iets moet worden gedaan, als we in de nabije toekomst nog van zeegrassen in onze kustwateren willen genieten. Er zullen een aantal veranderingen in het beleid en beheer, zoals dat momenteel gevoerd wordt, moeten worden doorgevoerd. Wellicht vormt dit rapport een aanzet om de discussie in gang te zetten omtrent de toekomst van het zeegras in Nederland. Wordt het passief toezien hoe ook de laatste sprietjes uit onze kustwateren langzaam maar zeker verdwijnen of wordt het een actief inzetten voor het behoud en/of het herstel van deze intrigerende planten. De veranderingen die hiervoor gewenst zijn betreffen veelal aanpassingen van het sluisbeheer in zuidwest Nederland. Dit zijn ingrijpende maatregelen die nauwgezet afgewogen zullen moeten worden. In dit rapport is alleen het zeegras belicht en om uiteindelijk beslissingen te nemen omtrent ingrijpende veranderingen zullen verschillende belangen tegen elkaar afgewogen dienen te worden.

HOOFDSTUK 1: INLEIDING

1.1 Inleiding

Zeegrassen zijn de enige zaadplanten die volledig zijn aangepast aan een permanent overstromd zoutwater milieu. Hierdoor hebben zeegrassen een sterke concurrentiepositie. Zeegrasesystemen hebben hoge natuurwaarden. De velden vervullen een aantal functies die voor die specifieke systemen erg waardevol zijn. Zo stabiliseert een zeegrasveld het sediment. Doordat de velden vaak hoge dichtheden bereiken worden de processen van erosie sterk gereduceerd. Daarnaast worden de zeegrasvelden ook wel gezien als kraamkamer en schuilplaats voor vissen en andere mariene macrofauna. Ook de mens heeft gretig gebruik gemaakt van de hoge productiviteit van de zeegrasvelden. Vele mensen in het noorden van Nederland verdienden in het begin van deze eeuw hun kost met 'wier'visserij. Zij gingen met grote boten erop uit om enorme hoeveelheden zeegras binnen te halen. De planten werden gebruikt voor bijvoorbeeld dijkversterking, matrasvulling, isolatiemateriaal of bemesting.

In Nederland komen twee soorten zeegras voor: Klein zeegras (*Zostera noltii*) en Groot zeegras (*Zostera marina*). Klein zeegras komt alleen als meerjarige soort in het eulitoraal voor, vaak op wat hogere en drogere plekken dan Groot zeegras. Groot zeegras komt zowel als meerjarige en als éénjarige vorm voor in zowel het eulitoraal als in het sublitoraal, maar ook submers (in zoute of brakke meren). De éénjarige overlevingsstrategie wordt met name toegepast in het eulitoraal en de meerjarige met name in het sublitoraal en submers.

1.2 Globale beschrijving van de zeegrasonwikkeling in Nederland

Tot vóór de jaren dertig tierde het zeegras welig in de Waddenzee, met name in het westelijke deel, met Groot zeegras als dominante soort. Dit heeft geleid tot een bloeiende handel. Echter in het begin van de jaren dertig werd in korte tijd het zeegrasareaal aanzienlijk gereduceerd. Dit was niet alleen het geval voor de velden in de Waddenzee, maar de teloorgang van zeegrassen had zich over het gehele Noord-Atlantische kustgebied uitgebreid. Alle populaties gingen sterk achteruit met uitzondering van een aantal velden in de brakke wateren. De meeste van de aangetaste Noord-Atlantische zeegraspopulaties konden zich van de klap herstellen. Echter in de Nederlandse Waddenzee ging dat niet op. Net voordat de epidemie uitbrak werd ook de Afsluitdijk voltooid waardoor de omstandigheden in de Waddenzee minder gunstig waren geworden voor de zeegrassen. Het zeegrasareaal in de Waddenzee is na de jaren dertig nooit meer geworden wat het geweest is.

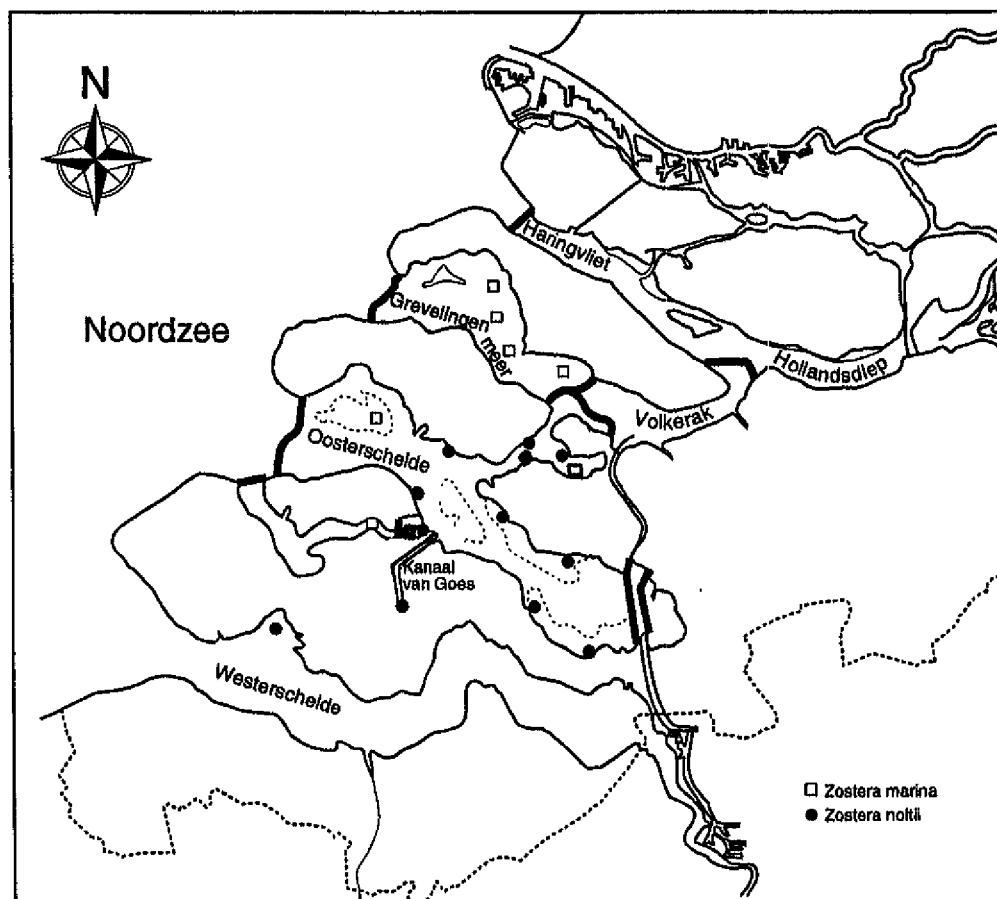
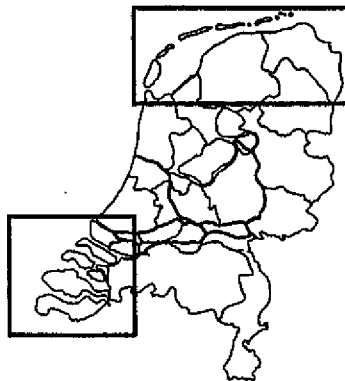
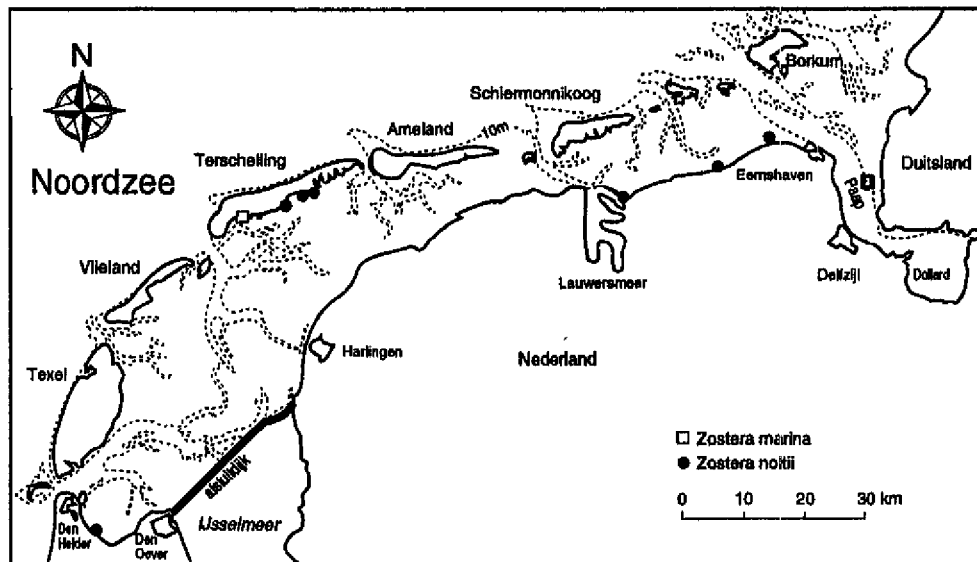
In het zuidwesten van Nederland ligt een groot estuariumgebied: het Deltagebied. Tot begin jaren zestig had de zee hier vrij spel op de landtongen van Zeeland. Waarschijnlijk kwamen beide soorten zeegras in de meeste estuaria voor, zij het in veel geringere mate dan in de Waddenzee voor de jaren '30. Naar aanleiding van de Watersnoodramp in 1953 is besloten om de veiligheid van het land sterk te verbeteren en de nukken van de zee in toom te houden. Grote plannen werden opgesteld voor de bouw van enorme waterbouwkundige werken die de invloeden van de zee op het land reduceerden en in een aantal gevallen zelfs helemaal weg zouden nemen. Hierdoor veranderden de natuurlijke estuaria voor een deel in kunstmatige bekkens. De aanleg van de waterbouwkundige werken heeft ingrijpende gevolgen gehad voor de voormalige estuaria. Onder andere de waterdynamiek, de samenstelling van het water en de soortensamenstelling zijn ingrijpend veranderd en hadden duidelijke effecten op de zeegraspopulaties in deze gebieden.

In 1995 kwamen nog zeegrassen voor in het zuidwesten van Nederland en op een paar plekken in de Waddenzee (Figuur 1.1). In de Waddenzee kwam zeegras voor in de haven van Terschelling ('de Plaat'), op het Terschellingse wad (de Keeg, de Ans, Hoornse Wad en Oosterendse Wad), in het Eems estuarium (op 'de Hond/de Paap') en aan de kust van Noord-Groningen bij de kwelderwerken en sporadisch op het wad van Balgzand (Hermus, 1995).

In het Nederlandse Deltagebied kwam nog zeegras voor in het Grevelingenmeer (met name op de Slikken van Flakkee), in de Oosterschelde (met name in de Zandkreek en de Krabbenkreek), in het Veerse Meer, in het Kanaal van Goes, en nog in een klein veldje in de Westerschelde.

Voor recentere gegevens over het voorkomen van zeegras in Nederland zie hoofdstuk 5.

Figuur 1.1: Verspreiding van zeegras in Nederland in 1994: Waddenzee en Deltagebied.



1.3 Opbouw van het rapport

In hoofdstuk 2 wordt de leefwijze van beide zeegrassoorten, zowel Groot als Klein zeegras, nader uitgewerkt: op welke manier overleven de planten de winter en hoe kunnen ze zich voortplanten. In hoofdstuk 3 wordt de natuurwaarde van zeegrasvelden aangegeven en wordt een eerste inzicht gegeven in de functie en betekenis van zeegras in een kuststelsel. In hoofdstuk 4 worden de verschillende factoren besproken die mogelijk van invloed zijn op het voorkomen van de zeegrassen in Nederland. In hoofdstuk 5 worden de veranderingen in de omvang van de zeegraspopulaties per watersysteem besproken aan de hand van historische en recente gegevens. Tevens wordt hier aangegeven hoe de veranderingen in zeegrasoppervlak en bedekking kunnen samenhangen met de veranderingen in de waterhuishouding als gevolg van de aanleg van vele waterbouwkundige werken. Tenslotte is in hoofdstuk 6 kort geschetst hoe de huidige toestand van het zeegras in de Nederlandse kustwateren is en hoe hierop met behulp van beheer en beleid kan worden ingesprongen.

De basis van het rapport is literatuur, aangevuld met rapporten en niet gepubliceerde veldervaringen. In hoofdstuk 5 zijn de ontwikkelingen per bekken in principe beschreven als hypothesen die, waar mogelijk, onderbouwd worden met informatie uit de literatuur.

In 1994/1995 is dit rapport geschreven. Het literatuuroverzicht en de situatiebeschrijvingen van de kustwateren gelden dan ook voor de periode tot 1995. In 1999 is dit rapport ge-update voor wat betreft het voorkomen van zeegras, en is het op enkele punten herzien.

HOOFDSTUK 2: POPULATIEBIOLOGIE

2.1 Systematiek

Zeegrasvelden langs de West-Europese kusten worden gekarakteriseerd door soorten die behoren tot het geslacht *Zostera*. Beeftink (1966) meldt dat het *Zosterion* verbond zich uitstrekt over de euhaliene en de polyhaliene zones van kustwateren. Toen nog werd het verbond onderverdeeld in drie associaties (Beeftink, 1965; Beeftink, 1966; Westhoff & den Held, 1975):

- *Zosteretum marinae*

kensoort *Zostera marina* var. *marina*; groeit in het sublitoraal en vormt een meerjarige populatie.

- *Zosteretum marinae stenophyllae*

kensoort *Zostera marina* var. *stenophylla*; groeit op slikkige bodem in de litorale zone. In de winter sterven de rhizomen grotendeels af door vorst. Als een gevolg hiervan is de populatie éénjarig.

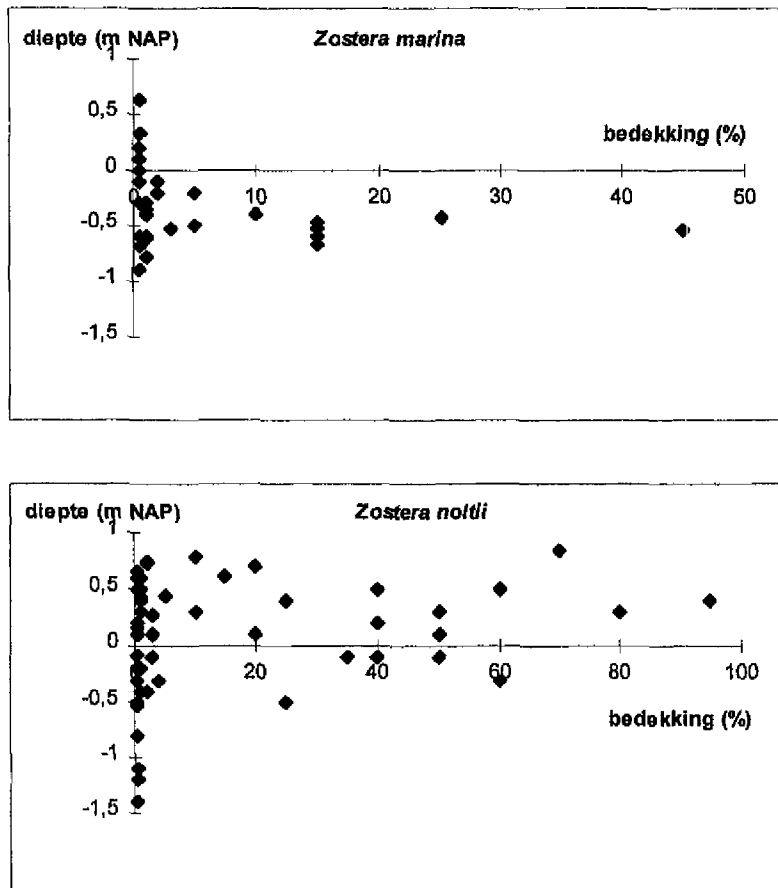
- *Zosteretum nanae*

kensoort *Zostera nana* (i.e. *Zostera noltii*); komt in het bovenste (hogergelegen) gedeelte van het litoraal voor, Figuur 2.1. Over het algemeen op stevigere en bij eb meer droogvallende delen van het wad.

Deze driedeling is later tenietgedaan; het *Zosterion* verbond werd opgedeeld in twee associaties. Twee kensoorten zijn hieraan verbonden: enerzijds het één- of meerjarige Groot zeegras, *Zostera marina*, anderzijds het meerjarige Klein zeegras, *Zostera noltii* (den Hartog, 1970a; den Hartog & van der Velde, 1970).

Figuur 2.1: Hoogteverspreiding van Groot en Klein zeegras in de Oosterschelde.

Uit de Jong & de Jonge (1989)



Den Hartog (1983) maakte een onderverdeling voor deze twee zeegrassoorten in 5 verschillende typen voor het gebied van het Kanaal en de zuidelijke Noordzee. Hierbij keek hij niet alleen naar de dominante zeegrasoort maar ook naar bijvoorbeeld de aanwezige epifyten, wieren, schimmels, bodemdieren, vissen, vogels, etc.

- 1) *Zostera noltii*-type op slikbodem
- 2) *Zostera noltii*-type op detritusrijk fijn zand
- 3) *Zostera noltii*-type op fijn zand
- 4) *Zostera marina*-type met meerjarig Groot zee gras in het lage litoraal en sublitoraal
- 5) *Zostera marina*-type met éénjarig Groot zee gras in brakke getijloze wateren

De Jong & de Jonge (1989) voegen hier nog twee typen aan toe:

- 6) *Zostera marina*-type met meerjarig en éénjarig Groot zee gras, submers groeiend in zoute meren
- 7) *Zostera marina*-type met éénjarig Groot zee gras in het middendeel van het (eu)litoraal groeiend.

Alle typen behalve 3 en 4 komen in Nederland voor. Type no. 4 kwam vroeger veel voor in de Waddenzee, voor de jaren '30.

2.2 Overlevingsstrategie

Welke overlevingsstrategie de planten volgen is afhankelijk van de omstandigheden waaraan ze zijn blootgesteld. Bepaalde zeegraspopulaties hebben zich aangepast aan een milieu dat gekenmerkt wordt door een grote variatie in uiteenlopende abiotische factoren zoals dat het geval is in de litorale zone van de kustgebieden. De populaties die hier voorkomen zijn met name aangepast aan stroombeweging, uitdroging, toevoer van nutriënten en een grote variatie in lichtinstraling, temperatuur en saliniteit. Andere populaties hebben zich kunnen aanpassen aan submerse omstandigheden; dit zijn de zeegrassen die voorkomen in het sublitoraal maar ook in niet rechtstreeks met de zee in verbinding staande meren, plassen en kanalen. De aanpassingen aan dergelijke uiteenlopende omstandigheden uiten zich in de overlevingsstrategie die kan variëren tussen enerzijds strikt éénjarig en anderzijds strikt meerjarig, of een combinatie van beiden.

De éénjarige overlevingsstrategie

Eénjarige planten vertonen een aantal karakteristieken die gericht zijn op een snelle voltooiing van de levenscyclus en de seizoensgebonden reproductie. Ze investeren in zaadproductie ten koste van ondergronds materiaal (van Lent, 1994). Overwintering geschiedt in de vorm van zaad. Na de kieming van het zaad in het voorjaar en de vroege zomer wordt bijna alle energie geïnvesteerd in de groei van bloeischeuten. Deze generatieve reproductie resulteert in een enorme hoeveelheid zaad. Het zaad kan in het oorspronkelijke zeegrasveld terechtkomen maar ook kunnen afgebroken bloeischeuten, die nog zaden bevatten, wegdrijven en op nieuwe nog te koloniseren locaties terechtkomen. Dit maakt een éénjarige populatie flexibel en dus relatief snel in staat zich aan te passen aan veranderende omstandigheden. Vegetatieve uitbreiding door middel van de vertakkingen van de rhizomen is vrijwel niet aanwezig bij éénjarige populaties. Wel ontstaan er allerlei vegetatieve uitlopers in de loop van het groeiseizoen. Echter dit resulteert in meer bovengrondse biomassa, waardoor er weer meer zaden gevormd worden. Slechts bij zachte winters kan een enkele wortelstok de winter doorstaan. In het voorjaar kunnen er dan weer nieuwe scheuten uit deze rhizomen voortkomen. In dit geval treedt er dus ook vegetatieve vermeerdering op bij éénjarige populaties. Echter de functie van de rhizomen van een éénjarige zeegraspopulatie lijkt in eerste instantie beperkt te zijn tot de verankering; dit resulteert in een relatief lage ondergrondse biomassa.

De meerjarige overlevingsstrategie

Zeegrassen die de meerjarige overlevingsstrategie toepassen worden vaak aangetroffen in de sublitorale zone van de kustgebieden of in stagnante wateren. Op deze plekken zijn de omstandigheden vrij stabiel; de variatie van de uiteenlopende abiotische factoren is beperkt in vergelijking met de variatie van deze factoren in de litorale zone.

De overjarige planten overwinteren voornamelijk door middel van rhizomen- en wortelstokken en hier en daar nog een bovengrondse vegetatieve scheut. De zaden zijn van minder belang voor het voortbestaan van de populatie. De vrij snelle toename van de biomassa in het voorjaar wordt veroorzaakt door de vegetatieve uitbreiding vanuit de snel groeiende rhizomen. De overjarige rhizomen produceren gedurende het hele jaar (met name vegetatieve) scheuten, met een maximum in het voorjaar en in de

zomer (Jacobs, 1979; van Lent, 1994). Tijdens de herfst en de winter zijn de meeste populaties sterk gereduceerd onder andere door begrazing (Jacobs & Pierson, 1981) en afsterven van de bovengrondse biomassa. Veelal resulteert dit in een bijna te verwaarlozen biomassa in het vroege voorjaar. Planten die de meerjarige overlevingsstrategie toepassen zijn met name afhankelijk van de vegetatieve reproductie. De populatie kan zich uitbreiden door nieuwe uitloop en vertakking van de wortelstokken in het voorjaar en in de zomer (Jacobs & Pierson, 1981). Hierdoor zijn populaties met een meerjarige overlevingsstrategie sterk gebonden aan hun standplaats. Indien de omstandigheden veranderen is het moeilijk voor deze populatie om zich daaraan aan te passen. Dit kan resulteren in een (soms tijdelijke) achteruitgang, of zelfs tot het verdwijnen van de populatie op de betreffende locatie.

Veranderingen in overlevingsstrategie

Om de overleving van populaties en soorten te begrijpen is inzicht in het mechanisme van de allocatie van energie naar verschillende plantedelen (i.e. bloeischeut of rhizoom) nodig (Madsen, 1991). Aanpassingen van zeegrassen aan veranderende omstandigheden kunnen van fysiologische of morfologische aard zijn. Echter er kan ook een verschuiving optreden in de overlevingsstrategie van de planten. Keddy (1987) vond bij toenemende diepte in het getijdengebied een verschuiving van de overlevingsstrategie van Groot zeegrass van éénjarig naar meerjarig. Ook Schmitz (1995) vond aanwijzingen voor een dergelijk verschijnsel. Na de incubatie van de oorspronkelijk in het litoraal voorkomende zeegrassen onder submerse omstandigheden werd er meer energie geïnvesteerd in overjarige plantedelen; de ratio bovengrondse/ondergrondse biomassa nam af (Tabel 2.1).

Tabel 2.1: Ratio's bovengrondse / ondergrondse biomassa van enkele éénjarige en meerjarige *Zostera marina* populaties.

In de gerasterde cellen gaat het volgens de vermelde (of andere) auteur(s) om populaties die een meerjarige strategie toepassen. In de cellen waarin de ratio's zijn onderstreept worden de ratio's vermeld waarvan de vermelde (of andere) auteur(s) aangeven dat de betreffende populatie een éénjarige strategie naleeft; (naar Schmitz, 1995).

RATIO		LOCATIE; JAAR	BRON
<4	>4		
2,4		Grevelingen; 1973-1975	Nienhuis & de Bree (1977)
3		Grevelingen; 1989	Apon (1990b)
1,3		Grevelingen; 1990-1991	van Katwijk (1992)
1		Grevelingen; 1994	Verschuure (1994)
	≥5	Veerse Meer; 1987-1988	van Lent & Verschuure (1994a)
	6	Veerse Meer; 1994	Verschuure (1994)
	≥5	Zandkreek; 1987-1988	van Lent & Verschuure (1994a)
	20-50	Oosterschelde; 1975	Nienhuis & de Bree (1977)
	4-13	Terschelling; 1990-1991	van Katwijk (1992)
	8,2	Terschelling; 1993	Schmitz (1995)
3,3-3,7		Terschelling; 1993	Schmitz (1995)
3,6		Eems; 1993	Schmitz (1995)
1,2-1,6		Eems; 1993	Schmitz (1995)
	4-11	Sylt; 1990-1991	van Katwijk (1992)
2,2		Nova Scotia	Robertson & Mann (1984)
	6,3	Nova Scotia	Robertson & Mann (1984)
1,5-2,4		Roscoff; 1976	Jacobs (1979)
1,2		Roscoff; 1990-1991	van Katwijk (1992)

*: na 8 weken incubatie in aquarium, onder submerse omstandigheden

Aangezien meerjarige populaties relatief veel energie in de ondergrondse delen investeren en éénjarige populaties in de bovengrondse delen is de ratio bovengrondse/ondergrondse biomassa een goede parameter om te bepalen of een zeegraspopulatie een overwegend meerjarige of éénjarige overlevingsstrategie toepast. Vaak worden door een populatie namelijk beide strategieën tegelijk angewend; het komt weinig voor dat een uitsluitend vegetatieve of generatieve reproductie wordt toegepast. In Tabel 2.1 zijn de ratio's van de bovengrondse/ondergrondse biomassa weergegeven van uiteenlopende Groot zeegraspopulaties. Er blijkt een grens te liggen bij een ratio van 4; indien de ratio minder dan 4 bedraagt dan wordt de populatie als overwegend meerjarig bestempeld, indien de ratio meer dan 4 bedraagt dan wordt de populatie als overwegend éénjarig bestempeld.

In hoofdstuk 5 worden de overlevingsstrategieën voor de Nederlandse zeegraspopulaties per bekken besproken.

2.3 Genetische variatie

Veel onderzoekers hebben zich bezig gehouden met de vraag of de verschillen in de overlevingsstrategie van planten, dus ook in de voortplantingsstrategie, genetisch bepaald zijn. De Heij & Nienhuis (1992) concludeerden dat 4 Groot zeegraspopulaties in zuidwest Nederland (Grevelingenmeer, Veerse Meer, Oosterschelde en Kanaal van Goes) die aan uiteenlopende omstandigheden zijn blootgesteld genetisch slechts een fractie verschilden. De verschillen in aanpassingen in de overlevingsstrategie tussen één- en meerjarige populaties worden waarschijnlijk grotendeels veroorzaakt door een fenotypische reactie op de habitat (Keddy & Patriquin, 1978; Gagnon *et al.*, 1980; de Heij & Nienhuis, 1992). De aanpassingen van de Groot zeegraspopulaties in het Grevelingenmeer en in het Veerse Meer aan de submerse omstandigheden (beiden waren vóór de uitvoering van de Deltawerken getijdegebieden) staven deze stelling. Dit stemt ook overeen met de bevindingen van van Lent & Verschuure (1994a,b), van Lent & Verschuure (1995) en Schmitz (1995). Aangezien de zeegrassen zich al binnen de duur van één levenscyclus kunnen aanpassen door een verschuiving in de biomassa-allocatie kan dit fenomeen nooit puur genetisch bepaald zijn. De omgevingsfactoren zijn de belangrijkste sturende factoren.

Van Lent & Verschuure (1994a) vonden bevestiging voor de theorie dat de strategie van Groot zeegras tussen twee extremen (éénjarig en meerjarig) varieert en een plaats inneemt tussen deze twee extremen, afhankelijk van de sturende milieufactoren binnen de grenzen van de genetische achtergrond. Groot zeegras zou alleen daar een éénjarige strategie toepassen waar een meerjarige strategie niet kan worden gehandhaafd. Van Lent en Verschuure (1994a) suggereren dan ook dat Groot zeegras in principe naar een meerjarige strategie streeft.

2.4 Groot en Klein zeegras in Nederland

Het Klein zeegras vormt in Nederland een meerjarige soort en komt voor in het eulitoraal. Deze soort komt vaak op hogere en drogere delen voor dan het Groot zeegras (Figuur 2.1). Groot zeegras komt zowel voor in het eulitoraal, in het sublitoraal en permanent onder water in meren (submers). Groot zeegras kan, afhankelijk van de omstandigheden, zowel de éénjarige als de meerjarige overlevingsstrategie toepassen. Over het algemeen hebben de submerse en sublitorale populaties een meerjarige voortplantingsstrategie, terwijl de eulitorale populaties meestal een éénjarige strategie volgen. Echter in Nederland komen Groot zeegraspopulaties voor die hier van afwijken. In het Veerse Meer groeit een submerse Groot zeegraspopulatie die een overwegend éénjarige voortplantingsstrategie toepast (van Lent & Verschuure, 1994a; Tabel 2.1). De Groot zeegraspopulaties in het litoraal in de Waddenzee (in de monding van de rivier de Eems, in het oostelijke deel van de Waddenzee en bij de haven van West-Terschelling) zijn niet strikt éénjarig. Schattingen van het percentage meerjarigen lopen uiteen van 10 tot 50 % (Eems 1991) en van 5 tot 10 % (Terschelling 1991), pers.comm. M. van Katwijk.

HOOFDSTUK 3: DE FUNCTIE EN BETEKENIS VAN ZEEGRAS

3.1 Inleiding

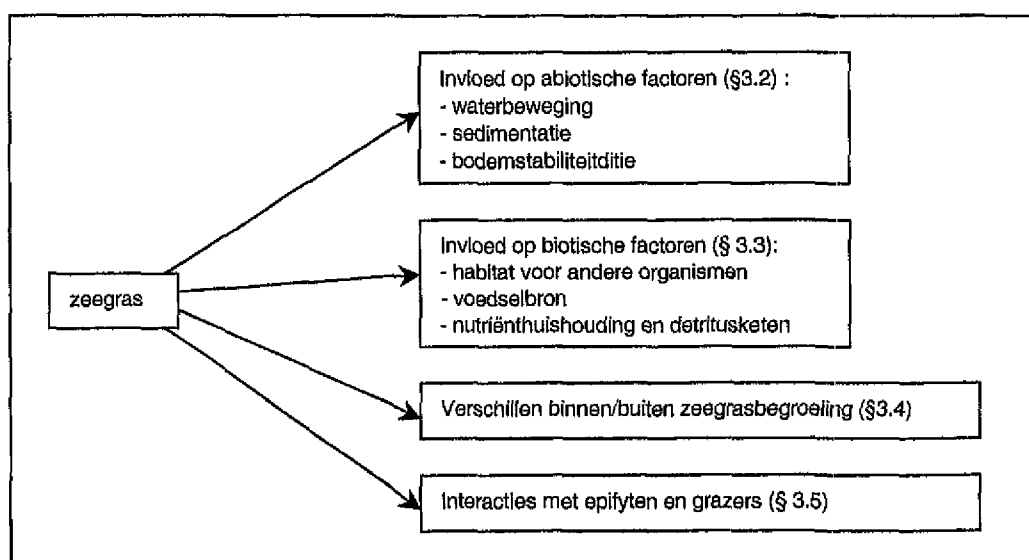
Er wordt vaak een hoge natuurwaarde aan zeegrassen toegeschreven. In de Derde Nota Waterhuishouding staat als streefbeeld voor de kustwateren de aanwezigheid van uitgestrekte zeegrasvelden. Maar wat is precies het belang en de natuurwaarde van zeegrasvelden in de kustwateren? In dit hoofdstuk wordt een beeld gegeven van de opbouw van een zeegrasecosysteem; wat voor processen zich afspelen binnen het systeem, welke organismen erbij betrokken zijn en wat de betekenis is van de aanwezigheid van zeegrassen voor verschillende organismen.

Er zijn duidelijke verschillen tussen locaties waar zeegrassen staan en waar geen zeegrassen staan. In deze verschillen liggen de betekenis en de functie van de aanwezigheid van zeegrasvelden in bepaalde gebieden. Zo beïnvloedt een zeegrasveld een aantal abiotische maar ook biotische factoren. Er zijn duidelijke verschillen in onder andere de waterstroom, de sedimentatie en de soortensamenstelling van allerlei uiteenlopende dier- en plantensoorten in en buiten een zeegrasveld. In de grote variëteit aan micro-habitats die de zeegrasvelden herbergen komen allerlei soorten organismen voor. Deze zijn in twee groepen te verdelen: organismen die direct en organismen die indirect met de zeegrassen zijn verbonden. De eerste groep organismen zijn voornamelijk epifyten die op het zeegras groeien en de herbivore organismen die het zeegras als voedselbron hebben. Onder de tweede groep organismen vallen de consumenten die leven van de epifyten en van de macrofauna tussen de zeegrassen.

Er is veel onderzoek gedaan naar de opbouw van het zeegrasecosysteem. Er zijn grote verschillen tussen de ecosystemen die gevormd worden door de verschillende zeegrassoorten, en mogelijk ook tussen de locaties waar de verschillende populaties van één soort groeien. Hoewel er tussen de Groot zeegrasvelden langs de Amerikaanse en de West Europese kust grote overeenkomsten zijn, zijn er ook grote verschillen. Deze worden met name veroorzaakt door de verschillen in abiotische factoren zoals bijvoorbeeld temperatuur en lichtinstraling. Hoewel er op het niveau van soortensamenstelling grote verschillen kunnen zijn tussen de diverse locaties zal op het niveau van algemeen functioneren de overeenkomst overheersen. Daarom wordt in dit deel niet alleen gekeken naar de specifieke Nederlandse omstandigheden (en het onderzoek wat hier is uitgevoerd) maar wordt ook gebruik gemaakt van onderzoek wat elders is uitgevoerd ten behoeve van de basisprocessen die zich in het systeem afspelen.

In Tabel 3.2 zijn de factoren weergegeven waar zeegrassen een invloed op hebben. Zeegrasvelden beïnvloeden zowel bepaalde fysische elementen van het abiotische milieu als het voorkomen van uiteenlopende soorten.

Tabel 3.1: Functies van zeegras



3.2 Abiotische factoren

Waterbeweging

Waterbeweging wordt in de milieus waar zeegrassen voorkomen veroorzaakt door stroming, golfslag en wind. De aanwezigheid van dichte zeegrasvegetaties kan de waterbeweging dempen. Hierdoor ontstaat er een rustiger waterklimaat in het zeegrasveld. De demping van de stroming kan onder optimale omstandigheden oplopen tot 40 % (Fonseca & Cahalan, 1992).

Vanwege de rustiger hydrodynamische omstandigheden in het zeegrasveld kunnen minerale en organische deeltjes die in de waterkolom zweven gemakkelijk naar de bodem zinken. Ook kunnen detritusdeeltjes of zeegraspartikels vrijwel direct naar de bodem zinken. Door de depositie van rotte zeegrasbladeren en sedimentatie van zwevend materiaal wordt een eutroof milieu voor benthische organismen gecreëerd. In dit rustige waterklimaat in een zeegrasveld zijn onder andere juveniele visjes te vinden (Kikuchi, 1980).

Stroming heeft ook een directe invloed op de zeegrassen zelf. Stroming kan, indien $< 0,5 \text{ m. s}^{-1}$, de nutriëntopname via het blad bevorderen doordat het water om het blad steeds ververs wordt (Fonseca & Kenworthy, 1987; Conover, 1968). Indien de stroming sterker is dan $0,5 \text{ m. s}^{-1}$ moet de plant teveel energie investeren om zich te kunnen handhaven om te kunnen profiteren van de extra nutriëntaanvoer (zie ook § 4.5 en Figuur 4.8).

Sedimentatie

Als gevolg van de dempende invloed van zeegrasplanten op de waterbeweging kan het zwevende materiaal dat zich in de waterkolom bevindt bezinken. Aan de rand van een zeegrasveld treedt meer sedimentatie op dan in het midden waardoor er aan de rand een verhoging ontstaat. Het grovere materiaal wat zich in de waterkolom bevindt wordt aan de buitenkant van het zeegrasveld afgezet, het fijnere materiaal in het midden (den Hartog, 1971). Depressies zonder vegetatie in het midden van een zeegrasveld kunnen ontstaan door predatie of door het afsterven van de planten doordat ze bedolven raken onder het sediment. Deze depressies beïnvloeden de stroomsnelheid en veroorzaken turbulentie, voornamelijk tijdens storm. Dit kan resulteren in een verdere uitdieping van de depressies en uiteindelijk tot vernieling van de omliggende vegetatie.

Bodemstabiliteit

Het rhizoomstelsel van zeegrassen kan zich, met name in gebieden waar een waterstroom staat, sterk ontwikkelen. Naast het feit dat de planten de waterbeweging dempen geeft de verankering van de wortels in de bodem een grotere stabiliteit aan het sediment. Voor wat betreft zeegrasvelden is dit het duidelijkst waargenomen in *Posidonia* velden (Kikuchi, 1980). Bij Groot zeegras treedt het alleen op in populaties die een overwegend meerjarige overlevingsstrategie volgen. Planten van deze populaties ontwikkelen een wat uitgebreider wortelstelsel in vergelijking met de éénjarige populaties. De rhizomen groeien uitsluitend horizontaal waardoor het sediment enigszins vastgehouden wordt. Waarschijnlijk treedt dit proces ook op in meerjarige Klein zeegraspopulaties.

Volgens Orth (1977) heeft de experimentele stabilisatie van het sediment een zelfde invloed op benthische soorten (dieren die in of op de bodem leven) als een zeegrasveld; als gevolg van een hogere stabiliteit van het sediment werden er meer benthische soorten en meer individuen per soort waargenomen. De diversiteit en de abundantie van benthische fauna blijken te worden bepaald door de fysische eigenschappen van het sediment waarin ze leven of door biologische interacties, i.e. concurrentie en predatie (Gray, 1974).

3.3 Biotische factoren binnen zeegrasvelden

Habitat voor andere organismen

Het verlenen van beschutting en substraat aan organismen horen tot de meest belangrijke functies van zeegrasvelden. Zeegras vergroot het beschikbare oppervlak waarop algen en fauna zich kunnen vestigen. Een bepaald oppervlak dicht begroeid met *Syringodium isoetifolium* verschaft ca. 27 keer zoveel substraat (oppervlak) voor epifyten als hetzelfde oppervlak zonder zeegrasbegroeiing (Pollard & Kogure, 1993a). Het bladoppervlak wordt vaak bedekt met macroalgen, epifyten, diatomeeën, sessiele epifauna en neergeslagen detritus. De differentiatie van de plant in wortel, rhizoom, blad en stengel verhoogt de variëteit in microhabitats, met als gevolg dat het een grote diversiteit herbergt aan dieren die

niet direct op de zeegrassen foerageren (Kikuchi, 1980). De bladeren van de zeegrassen reduceren overmatige verlichting gedurende de dag, beschermen de bodem tegen instraling en creëren beschaduwde micro-habitats aan de basis van de vegetatie. De beschaduwde omstandigheden blijken voordelig te zijn voor dieren die in de zeegrasvelden leven (Kikuchi, 1980). Vanwege deze eigenschappen van zeegrasvelden zijn het goede habitats voor juvenielen en klein nekton, die in de velden zowel beschutting als voedsel vinden. Bepaalde vissen en inktvissen (cephalopoden) die kleverige eieren leggen gebruiken de zeegrasvelden als locatie om kuit te schieten of eieren te leggen zodat de eieren aan de planten kleven (Kikuchi, 1980). Sogard & Olla (1993) toonden aan dat vissen de zeegrasvelden als toevluchtsoord voor beschutting tegen predatoren herkennen. De Driedoornige stekelbaars is een vis die veel in de Nederlandse zeegrasvelden voorkwam, met name in het Grevelingenmeer (Doornbos, 1985). De mannetjes bouwen hun nest in het voorjaar van wier en zeegras. De jongen groeien op in de zeegrasvegetatie. Pas in het najaar zoeken de vissen het open water op (inclusief de Noordzee) om in het voorjaar weer via de Brouwerssluis naar het Grevelingenmeer terug te keren. De vissen hebben zich sterk kunnen uitbreiden in de periode dat het zeegrasareaal toenam, evenals andere kleine vissoorten. De kenmerkende vissoorten voor de ondiepere delen in het Grevelingenmeer waar ook zeegrassen voorkomen, zijn Grondels, Driedoornige stekelbaarzen, Haringen en Koornaarvissen. Deze vissen vormen weer een voedselbron voor de visetende vogels (Holland, 1991).

Er is een grote verscheidenheid in de epifyten die op de zeegrassen leven. Den Hartog (1970a) schatte het aantal epifytische algen dat wereldwijd op Groot zeegras gevonden is tussen de 100 en 200. Harlin (1970) maakte een lijst van de epifytische macroalgen, microalgen en evertelbraten die op Groot zeegras voorkwamen en kwam tot circa 300 verschillende soorten. De micro- en macroalgen vormen een lichtminnende gemeenschap, vooral op de bovenste en middelste delen van de bladeren. Kolonisatie van de zeegrasbladeren door epifyten treedt op van de top van het blad naar beneden toe (Jacobs *et al.*, 1983). De totale begroeiing neemt ook af van de top van het blad naar beneden (Jeuken & Quax, 1978). Volgens Jacobs *et al.* (1983) treedt er een successie op in de kolonisatie en begroeiing van zeegrasbladeren met epifyten. De pioniersvegetatie bestaat uit een aantal diatomee soorten (Jacobs & Noten, 1980). De ontwikkeling van deze pioniersgemeenschap is afhankelijk van de competitie om licht en ruimte. Gedeeltelijk wordt de pioniersvegetatie verdrongen door andere algen. Hoewel deze vegetatie zich blijft ontwikkelen wordt er geen evenwichtssituatie bereikt. Het eindstadium wordt bepaald door de leeftijd van het blad. De samenstelling van deze zogenaamde eindstadium-vegetatie varieert afhankelijk van het seizoen en van de levensduur van een blad in dat seizoen (Jacobs & Noten, 1980; Jacobs *et al.*, 1983). Er blijkt dus een seizoensdynamiek voor te komen in de soortensamenstelling van de epifytische diatomeeën op de zeegrasbladeren (Jacobs & Noten, 1980) die voornamelijk wordt veroorzaakt door het substraat, oftewel het zeegrasblad. Zeegras produceert dagelijks nieuwe biomassa: nieuwe bladeren worden gevormd die eerst door de oudere bladeren beschermd worden. De jonge bladeren zijn over het algemeen minder begroeid met epifyten dan de oudere bladeren. Op een gegeven moment worden jonge bladeren gekoloniseerd door epifyten afkomstig van de oudere bladeren. Het voorkomen van diatomeeën en andere epifytische algen wordt indirect beïnvloedt door factoren die direct de groei van zeegras beïnvloeden, zoals lichtinstraling. Bij minder instraling is er een lagere productie dus ook een lagere turnover: de bladeren hebben een langere levensduur en dus kunnen er zich meer diatomeeën, maar ook andere epifyten als deze niet licht gelimiteerd zijn, op vestigen. Het lijkt erop dat de seizoensdynamiek in de bedekking van zeegrasbladeren met epifytische algen samenvalt met de variatie in de instraling en zeegrasproductie.

Hall & Bell (1993) vonden dat epifytische algen het voorkomen van meiofauna op de bladeren van tropische zeegrassen beïnvloeden. De dichtheden van de meeste meiofauna soorten waren positief geassocieerd met het bedekkingspercentage van de zeegrasbladeren met epifytische algen. Deze epifytische algen creëren omstandigheden waarin de meiofauna kan gedijen; ze fungeren als additionele voedselbron of leveren een habitat en/of beschutting tegen predatoren. Mogelijk is er een relatie tussen de morfologie van de algen en het voorkomen van bepaalde meiofauna soorten.

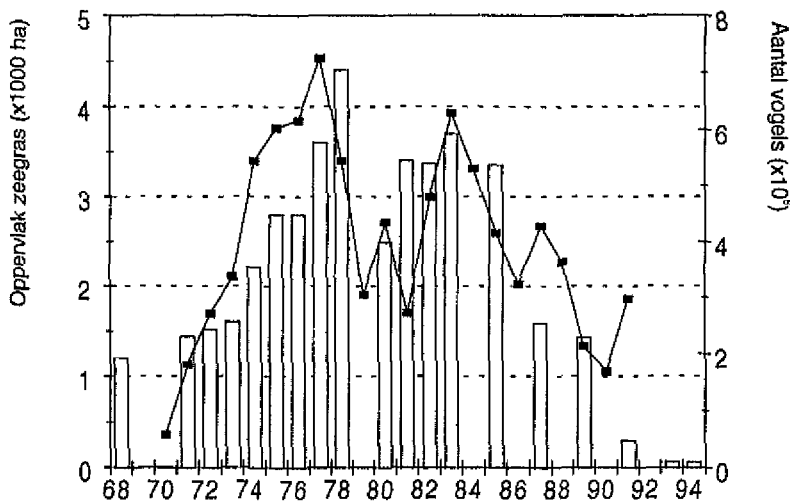
Naast de organismen die in de waterkolom in het zeegrasveld leven zijn er ook organismen die in of op de bodem in het zeegrasveld leven. Dit is met name het geval in de zeegraspopulaties die een meerjarige overlevingsstrategie volgen. De meerjarige planten planten zich vegetatief voort en overwinteren door middel van hun wortelstelsel. Het ondergrondse wortelstelsel is dan ook goed ontwikkeld. Tussen deze wortels en rhizomen kunnen bepaalde organismen een beschutting vinden (zie ook § 3.4).

Voedselbron

Er zijn maar weinig organismen die direct foerageren op de zeegrasvelden. In de gematigde streken is de directe trofische relatie tussen zeegras en de herbivore macrofauna dan ook relatief onbelangrijk voor de nutriëntencycli (Wolff, 1973). In het Grevelingenmeer wordt minder dan 10 % van de totale Groot zeegrasproductie door herbivoren geconsumeerd; de rest komt ten goede aan de detritusketen (Nienhuis & van Ierland, 1978).

De vogels vormen de grootste diergroep die direct van zeegrassen kunnen leven (Nienhuis, 1984). De aanwezigheid van plantenetende vogels in het Grevelingenmeer wordt vooral bepaald door het voorkomen van Groot zeegras. Andere wiersoorten spelen als voedsel voor vogels een ondergeschikte rol (Holland, 1991). Volgens de Kraker (1994) is er een duidelijk verband tussen de afname van het aantal plantenetende vogels (met name de Knobbelzwaan, *Cygnus olor*, de Smient, *Anas penelope*, de Wilde eend, *Anas platyrhynchos*, de Wintertaling, *Anas crecca* en de Meerkoet, *Fulica atra*) en de afname van het oppervlak bedekt met zeegras, Figuur 3.1. Ook de Rotgans, *Branta bernicla*, en de Tafelèend, *Aythya ferina*, foerageren op zeegras. Echter de veranderingen in populatieomvang van deze beide soorten hingen niet zo éénduidig samen met de zeegrasdynamiek aangezien zij gemakkelijker konden uitwijken naar alternatieve voedselbronnen. De zeegrasetende vogels in het Grevelingenmeer consumeren in het Grevelingenmeer minder dan 10 % van de zeegrasproductie. Echter de consumptie van zeegras door vogels kan veel grotere proporties aannemen. Zo vonden Baldwin & Lovvorn (1994) in Boundary Bay, Brits Colombia, dat ca. 50 % van de bovengrondse biomassa en ca. 43 % van de ondergrondse biomassa van *Zostera japonica* geconsumeerd werd door zeegrasetende vogels.

Figuur 3.1: Relatie tussen het verloop van het zeegrasareaal (staafjes) in het Grevelingenmeer en het aantal herbivore vogels (lijn). Oppervlak met > 5 % zeegrasbedekking; gegevens over vogelaantallen naar de Kraker (1994)



Nienhuis & van Ierland (1978) hebben onderzoek gedaan naar de consumptie van zeegras door macroconsumenten in het Grevelingenmeer in 1976. Er werd in het groeiseizoen 3,7 % van de zeegrasbiomassa geconsumeerd. Een maximum van 6,5 % werd bereikt in de maanden mei-augustus. Hiervan werd 23 % geconsumeerd door bovengenoemde zeegrasetende vogels. De rest (77 %) werd geconsumeerd door de Zeeuwse pissebed, *Idotea chelipes*. Ook begin jaren '80 nam de Zeeuwse pissebed ca. 5 % van de jaarproductie van Groot zeegras voor zijn rekening (Nienhuis, 1984).

Naast bovenstaande, vogels en macrofauna, zijn er relatief weinig diersoorten die direct op zeegras foerageren; de zee-egel is de belangrijkste onder de evertebraten. In de tropen komen meer diersoorten voor die van zeegras leven zoals zeekoeien (Erttemeyer et al., 1993), schildpadden en enkele vissoorten (Fenchel, 1977).

Doordat zeegrasvelden zoveel uiteenlopende organismen herbergen, leveren ze ook indirect een voedselbron voor allerlei organismen. Het indirecte gebruik van zeegras door organismen gebeurt via

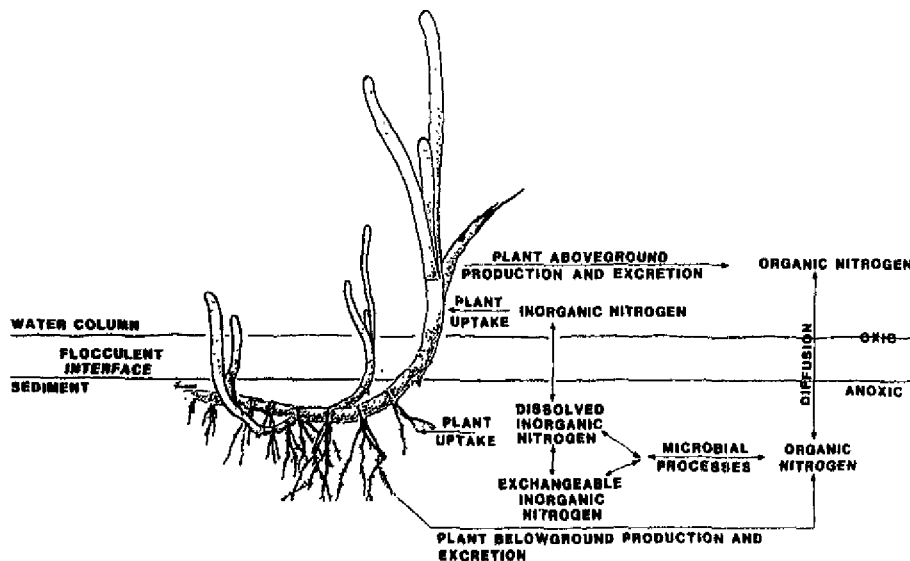
epifyten of via het detritus (zie § 3.3 Nutriëntenhuishouding en detritusketen). De productie van epifyten gehecht aan zeegrassen benadert 20 % van de totale zeegrasproductie (van Montfrans *et al.*, 1984). Grazers van diverse taxonomische groepen (zoals gastropoda, amphipoda, isopoda, decapoda, echinodermata en vissen) onttrekken het overgrote deel van hun voedingsstoffen aan de epifyten die op de zeegrassen groeien (van Montfrans *et al.*, 1984). In het Grevelingenmeer geldt dit voor organismen als de amfipode *Gammarus locusta*, de gewone alikruik, *Littorina littorea*, en het brakwaterhorentje oftewel wadslakje, *Hydrobia ulvae* (Nienhuis, 1984). In feite is ook de Zeeuwse zeepissebed op deze manier met het zeegras gerelateerd. Deze consumeert zeegrasbladeren met de aangehechte epifyten en bacteriën. De faeces bevatten voornamelijk onverteerde zeegrasdelen: de voedingsstoffen worden voornamelijk uit de epifyten gehaald. De Zeeuwse pissebed schijnt een voorkeur te hebben voor de oudere bladeren waarvan de celwanden al aangetast zijn (Nienhuis & van Ierland, 1978), en waar over het algemeen een hogere bedekking aan epifyten op aanwezig is. De uitwerpselen worden vermoedelijk direct na uitscheiden gekoloniseerd door allerlei bacteriën; dit blijkt weer een goede voedingsbron te zijn voor het detritusetende wadslakje.

Nutriëntenhuishouding en detritusketen

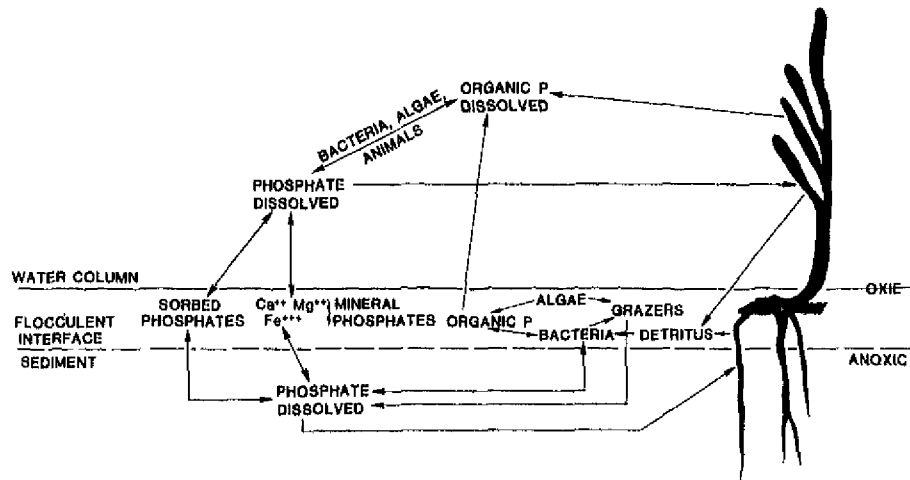
Zeegrassen vormen een van de rijkste en meest productieve ecosystemen (Zieman & Wetzel, 1980). In veel bekken waar het voorkomt is het de grootste primaire producent. De tropische zeegrassen bereiken een nog hogere productie dan de zeegrassen in de gematigde streken doordat ze blootgesteld zijn aan een verhoogde instraling en een langer groeiseizoen. Achter een hoge productiviteit moet een efficiënte nutriëntenhuishouding schuilgaan. Deze is dan ook erg complex binnen een zeegrasveld: de nutriënten die door de planten worden opgenomen en vastgelegd worden in de biomassa komen uiteindelijk weer in verschillende trofische niveaus terecht. Een kleine hoeveelheid van de zeegrasbiomassa wordt direct als voedselbron aangewend (§ 3.3 Voedselbron), echter het overgrote deel van het materiaal 80 tot 90 % (Nienhuis, 1976; Nienhuis, 1984) komt in de detritusketen terecht. Het detritus levert een voedselbron voor allerlei uiteenlopende soorten organismen. Veel mobiele organismen die direct dan wel indirect van de zeegrassen leven verdwijnen uit het zeegrasecosysteem doordat zich bijvoorbeeld maar een deel van de levenscyclus in het zeegrasveld voltrekt. Dit is een van de manieren waarop grote hoeveelheden voedingsstoffen en energie uit het systeem verdwijnen. Om het systeem in evenwicht te houden moet er een constante aanvoer van nutriënten zijn (Hemminga *et al.*, 1991). Input van nutriënten treedt op door de stikstoffixatie, sedimentatie en door de nutriëntopname via de bladeren uit de waterkolom of via de wortels uit het interstitiële bodemwater. De output, oftewel het verlies van voedingsstoffen uit het systeem, wordt veroorzaakt door de export van bladeren en bladfragmenten door de stroming, het weglekken van voedingsstoffen uit fotosynthetisch actieve bladeren en uit verouderd en dood plantmateriaal, nutriëntoverdracht door foeragerende organismen die buiten het zeegrasveld nutriëntrijke faeces uitscheiden en door denitrificatie en diffusie uit het sediment. In Figuur 3.2 en 3.3 zijn de stikstof- en fosforcyclus binnen een zeegrasveld weergegeven.

Figuur 3.2: Stikstofcyclus binnen een zeegrasveld.

Uit Thayer & Fonseca (1984).



Figuur 3.3: Fosforcyclus binnen een zeegrasveld.
 Uit Thayer & Fonseca (1984).



Oude plantedelen, zoals bladeren en wortelstokken, sterven af. Dit materiaal komt in de detritusketen terecht, waar het afgebroken en gefragmenteerd wordt. Decompositie is de afbraak van dood plantaardig materiaal in CO₂, H₂O en minerale componenten. Het proces is te verdelen in 3 fasen:

1. Het begint met een korte 'leach'fase waarin oplosbare componenten uit het materiaal weglekken. Door het afsterven van de zeegrasdelen worden de membranen van de plantencellen permeabel. Hierdoor komen de in het water oplosbare stoffen in de waterkolom terecht (autolyse). Harrison & Mann (1975) vonden een verlies van 20 tot 30 % van het organisch materiaal van zeegras als gevolg van 'leaching' en autolyse (binnen 100 dagen). Pellikaan (1982) daarentegen vond in het Grevelingenmeer in deze fase een verlies van ca. 60 % van het materiaal in ongeveer 2 maanden.
2. Na de 'leach'fase treedt een kolonisatie van micro-organismen op. Volgens Pellikaan (1982) wordt al het afbreekbare organische materiaal in deze fase afgebroken.
3. Tot slot blijft er een hoeveelheid zeegras materiaal (ca. 10 %) over dat bestaat uit moeilijke afbreekbare bestanddelen als lignine en cellulose. Door fragmentatie van het zeegras, dat zowel door fysische als door biologische activiteiten kan worden veroorzaakt, worden de partikels kleiner. Het totaal oppervlak van het detritus waar bacteriën en schimmels zich op kunnen aanhechten wordt vergroot.

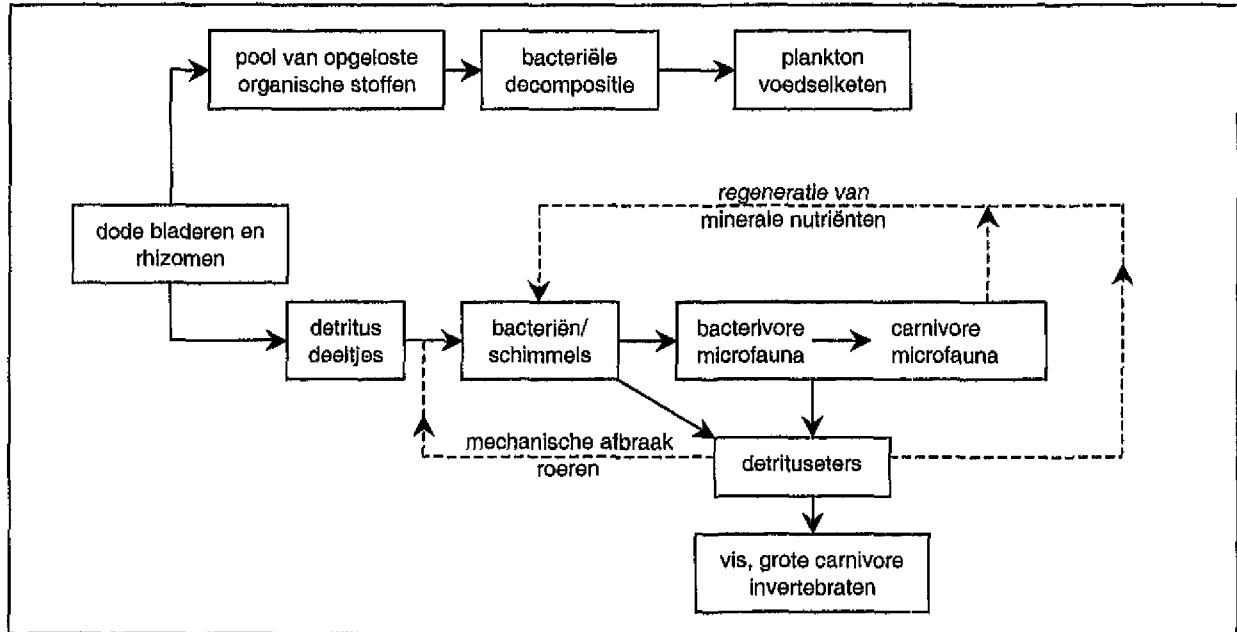
Dit proces treedt gedurende de gehele decompositie (i.e. gedurende de leachfase en de kolonisatie van micro-organismen) op. De Zeeuwse pissebed speelt in het Grevelingenmeer een belangrijke rol in het decompositieproces (Nienhuis & van Ierland, 1978). Het zeegras wordt met de aangehechte epifyten geconsumeerd (§ 3.3 Voedselbron). Het zeegras materiaal passeert het maagdkanaal vrijwel onveranderd maar wordt wel gefragmenteerd. Veel detrituseters leven van de bacteriën op en in de zeegraspartikels (Fencel, 1977; Godshalk & Wetzel, 1978). De consumptie en verdere fragmentatie van deze partikels activeren de bacteriënpopulaties, en verdere fragmentatie bevordert de toename van het oppervlak dat voor bacteriële bezetting beschikbaar is. Op deze wijze kan een detritusfeeder zonder zelf het basismateriaal te assimileren wel de afbraak hiervan versnellen. Volgens Groenendijk (1981) ligt het belang van de fragmentatie van zeegras door *Idotea* voornamelijk in de interactie met de microbiële afbraak.

Het is duidelijk dat micro-organismen een belangrijke rol spelen in de decompositie. Hoewel bacteriën procentueel gezien een kleine rol spelen in de overdracht van organisch koolstof tussen primaire producenten en hogere trofische groepen. Pollard & Kogure (1993b) onderzochten de bacteriële decompositie van *Syringodium isoetifolium*. De netto bacteriële productiviteit in de decompositie bedroeg 4 tot 6 % van de productiviteit van de microalgen en 6 % van die van zeegrassen. Volgens Groenendijk (1981) kunnen zowel de aërobe als de anaërobe microbiële afbraak als belangrijke decompositieprocessen beschouwd worden. In Tabel 3.2 zijn de mechanismen en de diergroepen die bij de aërobe decompositie betrokken zijn weergegeven.

Het detritus wordt slechts door een paar diersoorten geconsumeerd die de celwand kunnen afbreken en de cellulose of de celinhoud kunnen assimileren (Harrison, 1989). Saprotrofen, zoals bacteriën en schimmels, voeden zich met producten of resten van andere organismen. De saprotrofen dienen op hun

beurt weer als voedsel voor het meiobenthos (Bouwer, 1982). Het meiobenthos vormt weer een voedselbron voor het macrobenthos. Als consument van saprotrofen zal het meiobenthos vooral in het najaar, als het zeegras afsterft, een grote rol gaan spelen.

Tabel 3.2: Schematische weergave van de mechanismen, betrokken bij de aërobe decompositie.
Naar Fenchel (1977)



3.4 Verschillen binnen/buiten zeegrasveld

In § 3.3 is een beeld gegeven van de grote variëteit aan soorten organismen die in een zeegrasveld kunnen leven doordat het zeegrasecosysteem specifieke habitats levert waar deze organismen in kunnen voorkomen. Er zijn echter weinig organismen die specifiek aan zeegrassen gebonden zijn. Velen kunnen ook op andere plekken hun substraat, voedsel of bescherming vinden. Daarnaast zijn er op het kale sediment (zonder zeegrasbegroeiing) uiteraard ook een veelheid aan mogelijkheden voor organismen om op die plekken voor te komen. Organismen die hier leven kunnen soms ook in zeegrasvelden voorkomen. Om een idee te geven wat de invloed is van de aanwezigheid van zeegras wordt hier getracht een beeld te geven van de verschillen in organismen die binnen en buiten zeegrasvelden voorkomen.

Uit vergelijkende studies van locaties met en zonder zeegrasbegroeiing in het getijdengebied blijkt dat de zeegrasvelden een hogere dichtheid, soortrijkdom en biomassa van macrofauna herbergen dan de kale plekken (Curras *et al.*, 1994; Buys & Huisman, 1979; Kikuchi, 1980; Alkema, 1983). Ook de trofische structuur wordt door het zeegras beïnvloed: de deposit-feeders hebben de hoogste abundantie in het zeegrasveld terwijl de carnivoren en suspension-feeders meer op de kale plekken voorkomen. De ruimtelijke verspreiding van deze fauna wordt volgens Curras *et al.* (1994) bepaald door met name de samenstelling van het sediment: de variatie in het gehalte aan organisch materiaal, fijn zand, slib en klei dat zich in het sediment bevindt.

Edgar *et al.* (1994) vonden meer soorten micro-evertebraten in het zeegrasveld dan erbuiten; de jaarlijkse productie van de epifauna in het zeegrasveld is veel hoger. Hegger (1979) onderzocht de macrofauna in en aan de rand van een zeegrasveld (bestaande uit Groot maar voornamelijk uit Klein zeegras) in de Krabbenkreek, Oosterschelde. De soorten die op beide plekken voorkwamen kwamen met elkaar overeen, maar het aantal organismen en de biomassa waren in het zeegrasveld hoger dan aan de rand. In het zeegrasveld werd een hogere abundantie gevonden van met name *Pygospio elegans*, *Heteromastus filiformis*, *Tharyx marioni*, *H. ulvae*, *I. chelipes* en *Littorina littorea* (alijkruik) in vergelijking met aan de rand van het zeegrasveld. Ook Alkema (1983) vond in het Grevelingenmeer dat soorten als *L. littorea*, *Nassarius reticulans*, *I. chelipes*, *Corophium insidiosum*, *Gammarus locusta*,

Microprotopus maculata, *Microdeutopus gryllothalpa*, *Mytilus edulis* (mossel), *Balanus crenatus* (zeepok), significant meer in de zeegrasvelden voorkwamen dan erbuiten. Organismen als *Arenicola marina* (wadpier), *Capitella capitata*, *Crangon crangon*, *Corophium volutator*, *Gammarus crinicornis*, *Retusa obtusa* en *Macoma balthica* werden meer gevonden aan de rand van het zeegrasveld dan erin (Hegger, 1979).

De jaarlijkse productie van de bodemfauna verschilt weinig tussen plots met of zonder zeegrasbegroeiing (Edgar *et al.*, 1994) terwijl anderen een negatieve relatie vonden tussen de bodemfauna en de aanwezigheid van zeegras (Lambeck, 1985; Rasmussen, 1977; pers. obs. Wijgergangs). Volgens Lambeck (1985) is een veld bedekt met zeegras armer aan bodemdieren dan een veld zonder zeegrasbegroeiing. Met name bij meerjarige populaties kan een goed ontwikkeld wortelstelsel een belemmering vormen voor het voorkomen van bodemdieren. Organismen die veelal in de bodem voorkomen zijn met name schelpdieren (tweekleppigen en slakken), kreeftachtigen en borstelwormen. Door het relatief grote aandeel van de kreeftachtigen (zoals pissebedden) in de zeegrasvelden in het Grevelingenmeer heeft de bodem een eigen karakter maar een geringe verscheidenheid aan organismen.

3.5 Interacties met epifyten en grazers

Een afname in de zeegrasverspreiding of in het areaal bedekt met zeegras wordt vaak toegeschreven aan de aanwezigheid van epifyten en/of algenmatten (den Hartog, 1994a; Hermus, 1992; Sand-Jensen & Borum, 1983). Mogelijk wordt dit veroorzaakt doordat er een competitie ontstaat tussen zeegras en epifyten om ruimte en licht (Nienhuis, 1983) of om nutriënten en licht (van Montfrans *et al.*, 1984) waardoor uitgebreide epifytische groei een negatief effect heeft op de zeegrasgroei. Echter indien de epifytische groei niet de overhand krijgt kan deze het risico van uitdrogen bij het droogvallen van zeegras in de eulitorale zone beperken (Penhale & Smith, 1977). Dit is een belangrijke beschermende functie van de algen voor de zeegrassen. Daarnaast leveren de algen een habitat, voedselbron of beschutting tegen predatoren voor allerlei organismen (Hall & Bell, 1993). De organismen die op de epifyten foerageren kunnen de epifytische groei op een natuurlijke manier in stand houden (van Montfrans *et al.*, 1984; Orth & Montfrans, 1984). Hierdoor ontstaat een evenwichtssituatie die erg belangrijk is voor de groei en overleving van de mariene zaadplanten. Waarschijnlijk heeft de predatie een minimaal effect op het zeegras zelf, maar resulteert het in een betere lichtdoorval als de epifyten verwijderd of uitgedund worden van de toppen van de bladeren (van Montfrans *et al.*, 1984).

De impact van de graasactiviteiten op de perifyton- (microscopische algen op de bladeren) en epifyten-hoeveelheid bij Groot zeegras is ruimschoots onderzocht. Grazers reduceren de bedekking van de zeegrassen met epifyten. Philippart (1994) heeft dit onderzocht met de grazer *H. ulvae*; het wadslakje poetst als het ware het perifyton van de bladeren van de zeegrassen; zie ook § 4.7. Volgens Philippart bepalen de wadslakjes door middel van hun graasactiviteiten de hoeveelheid perifyton op de bladeren en daarmee dus ook het lichtklimaat van het zeegras. In de V.S. blijkt *Bithium varium* het perifyton op de zeegrasbladeren van Groot zeegras met ca. 63 % te reduceren (van Montfrans *et al.*, 1982). De slak *Littorina neglecta* blijkt hier ook een belangrijke invloed op de epifytenhoeveelheid te hebben bij Groot zeegras (Robertson & Mann, 1982). Klumpp *et al.* (1992) vonden in de tropen een consumptie van de grazende epifauna die 20 tot 62 % van de netto productie van het perifyton bedroeg. Dit is een belangrijke schakel in de trofische flux van zeegrasgemeenschappen.

HOOFDSTUK 4: ECOLOGIE VAN ZEEGRASSEN

In dit hoofdstuk worden de belangrijkste factoren besproken die een invloed kunnen hebben op de zeegraspopulaties in Nederland. Per factor wordt er met behulp van de literatuur aangegeven welke invloed het heeft op de planten of op de populatie. De volgende factoren zullen in dit hoofdstuk aan de orde komen: licht, troebelheid, zoutgehalte, wasting disease, waterdynamiek, voedingsstoffen, interacties met dieren en de invloed van de mens.

4.1 Licht

Licht is van primair levensbelang voor planten in verband met de fotosynthese. In veel gebieden wordt de achteruitgang van het zeegrasareaal toegeschreven aan de verslechterde lichtomstandigheden (Orth & Moore, 1983; Kemp *et al.*, 1983; Giesen *et al.*, 1990a).

Voor de groei van planten moet de assimilatie de respiratie overtreffen. Hiervoor hebben de planten gedurende het hele jaar een minimale hoeveelheid licht nodig (I_{comp}) gedurende een minimaal aantal uren per dag (H_{comp}), (Figuur 4.1). Bij een toenemende hoeveelheid licht treedt er op een gegeven moment verzadiging op; boven dit lichtverzadigingspunt, I_{sat} , treedt er geen extra groei meer op. De lichtverzadigingswaarde van Groot zeegras is afhankelijk van het deel van het blad, de ouderdom van het blad (Mazzella & Alberte, 1986) en van de temperatuur van het water (Marsh *et al.*, 1986), Figuur 4.2, en daarmee dus ook van het seizoen. Voor Groot zeegras aan de Amerikaanse zijde van de Atlantische Oceaan, met name uit Massachusetts, werden lichtverzadigingswaarden gevonden die varieerden tussen de 3 en 10 $J\ cm^{-2}\ uur^{-1}$ (Marsh *et al.*, 1986; Dennison, 1987; Dennison & Alberte, 1982; Dennison & Alberte, 1985; Mazzella & Alberte, 1986). Het aantal uur dat het lichtcompensatiepunt en het lichtverzadigingspunt per dag wordt overtroffen varieert gedurende het seizoen (Figuur 4.3). Jacobs (1979) en Wium-Andersen & Borum (1984) geven aan dat de hoeveelheid lichtinstraling de primaire factor is die het seizoensverloop van de productie van submers/sublitoraal Groot zeegras bepaalt (Figuur 4.4).

Het lichtklimaat loopt sterk uiteen in getijdegebieden; bij eb en vloed wisselen perioden van veel en weinig licht elkaar af. In meren en in de sublitorale zone daarentegen is het lichtklimaat vrij constant. In aquatische systemen wordt de hoeveelheid licht bepaald door de hoeveelheid zonlicht (gerelateerd aan de daglengte en het seizoen) en de troebelheid van het water; hoe troebeler het water (hogere extinctiecoëfficiënt) hoe minder licht er in de waterkolom kan doordringen. De hoeveelheid licht die tot op een bepaalde diepte in de waterkolom doordringt kan berekend worden met de wet van Lambert-Beer:

$$I = I_0 \cdot e^{-kd}$$

I : lichtintensiteit op diepte d
 I_0 : lichtintensiteit van het opvallend licht
 d : diepte
 k : extinctie- of uitdovingscoëfficiënt

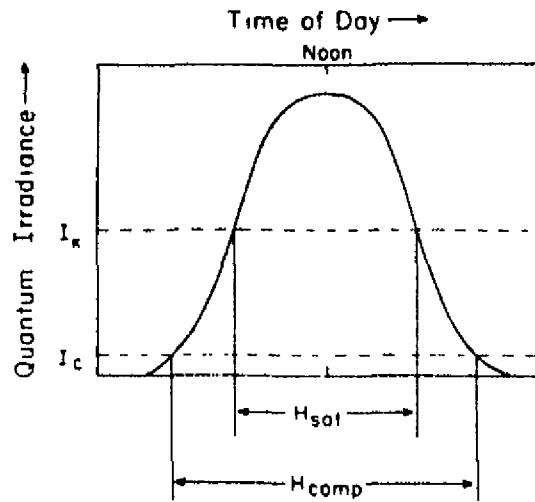
De troebelheid van de waterkolom is bepalend voor de ondergrens van de zeegrasverspreiding (Figuur 4.5).

4.2 Troebelheid

De troebelheid van de waterkolom heeft een indirecte invloed op de zeegrassen aangezien deze de hoeveelheid licht onder water sterk beïnvloedt. De troebelheid wordt bepaald door de hoeveelheid opgeloste deeltjes in de waterlaag, zoals zwevende stof, fytoplankton en slibdeeltjes. Factoren die een kortdurend effect hebben op het zwevende stofgehalte in de waterlaag zijn de hydrodynamische condities bepaald door golven (veroorzaakt door wind) en stromingen (veroorzaakt door getij). Deze factoren hebben een grotere invloed in de eulitorale zone dan in de sublitorale zone. In de eulitorale zone treden er dan ook grotere fluctuaties op. Golven en stromingen bepalen in hoge mate de sedimentatie op de bodem, resuspensie vanaf de bodem en accumulatie van slib (Waterloopkundig Laboratorium, 1993).

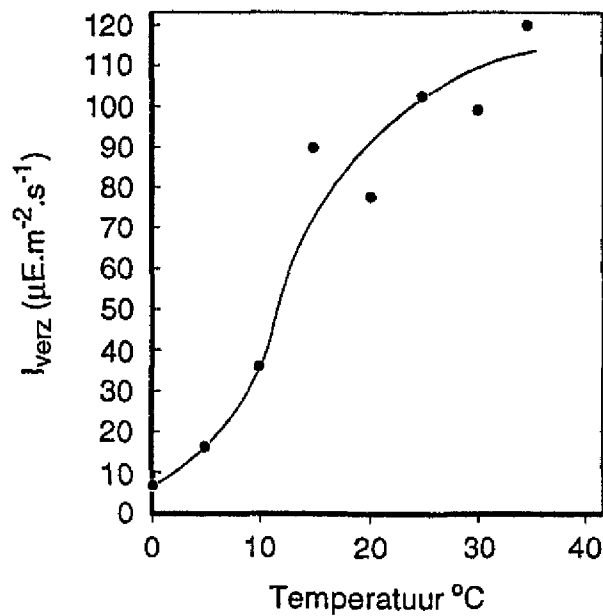
Figuur 4.1:

Algemene dagelijkse lichtcurve met daarin de theoretische ligging van het lichtverzadigingspunt en de -duur (I_s , H_{sab}), respectievelijk het lichtcompensatiepunt en de -duur (I_c , H_{comp}); op de Y-as is de lichtinstraling uitgezet. Uit Dennison (1987)

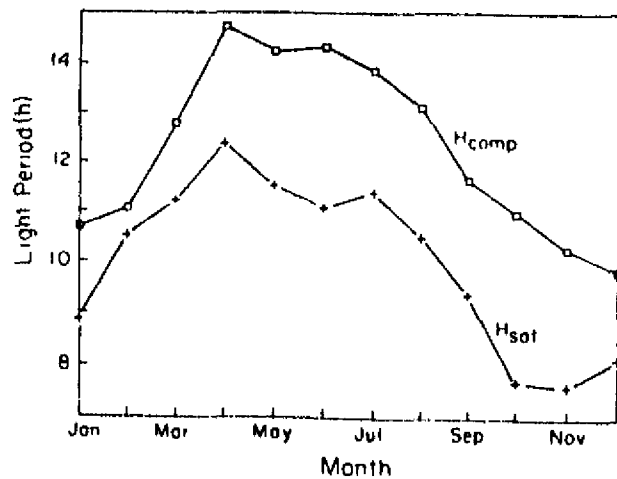


Figuur 4.2: Verband tussen de lichtverzadigingswaarde en de temperatuur

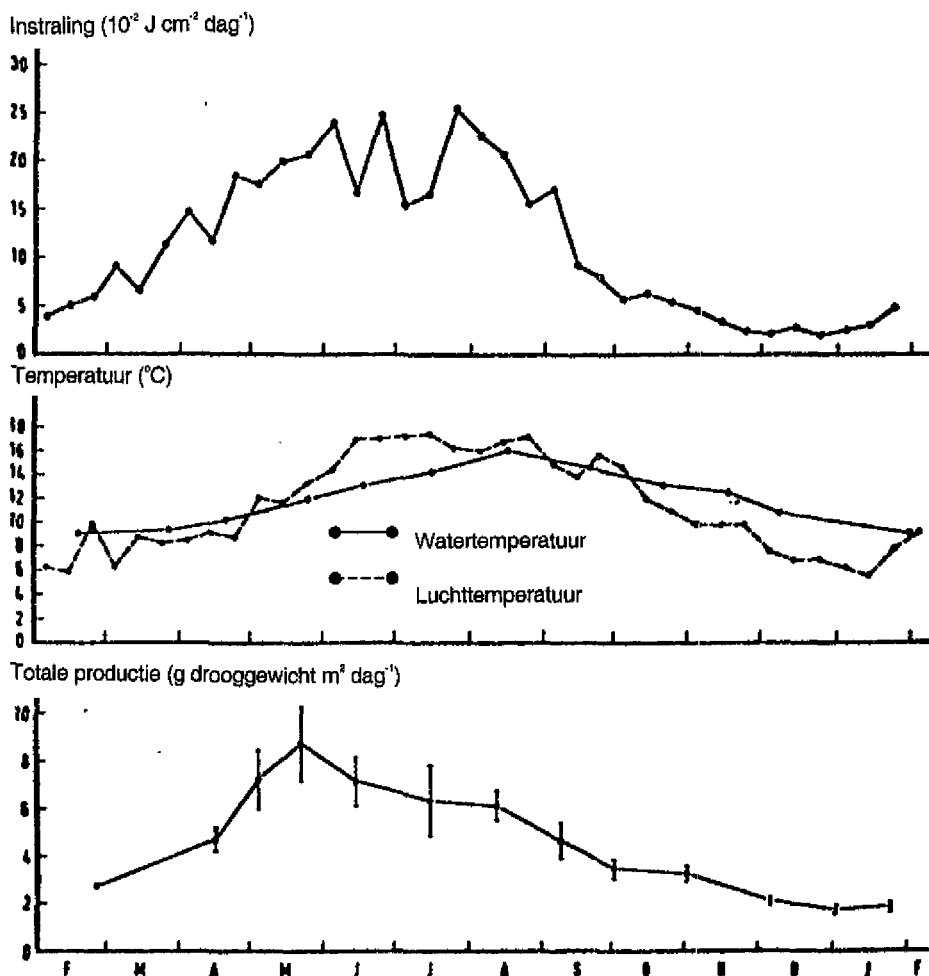
Uit van Katwijk (1992)



Figuur 4.3: Jaarverloop van de duur waarin het lichtcompensatiepunt (H_{comp}) en het lichtverzadigingspunt (H_{sab}) worden overschreden ten behoeve van de fotosynthese van *Zostera marina* (voor een bepaalde plaats en diepte, in de V.S.). Uit Dennison (1987)

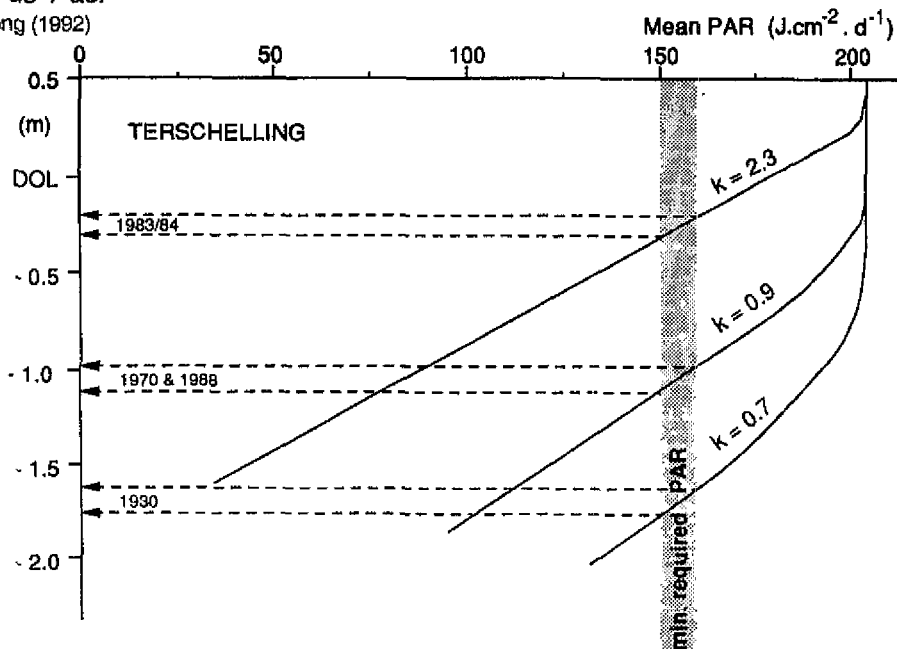


Figuur 4.4: Seizoensverloop van instraling en luchttemperatuur (gemiddelden per 10 dagen) en de totale productie van *Zostera marina* (in Roscoff, Frankrijk). gemiddelde en standaardfout voor 4 monsters per periode.
 Uit Jacobs (1979)

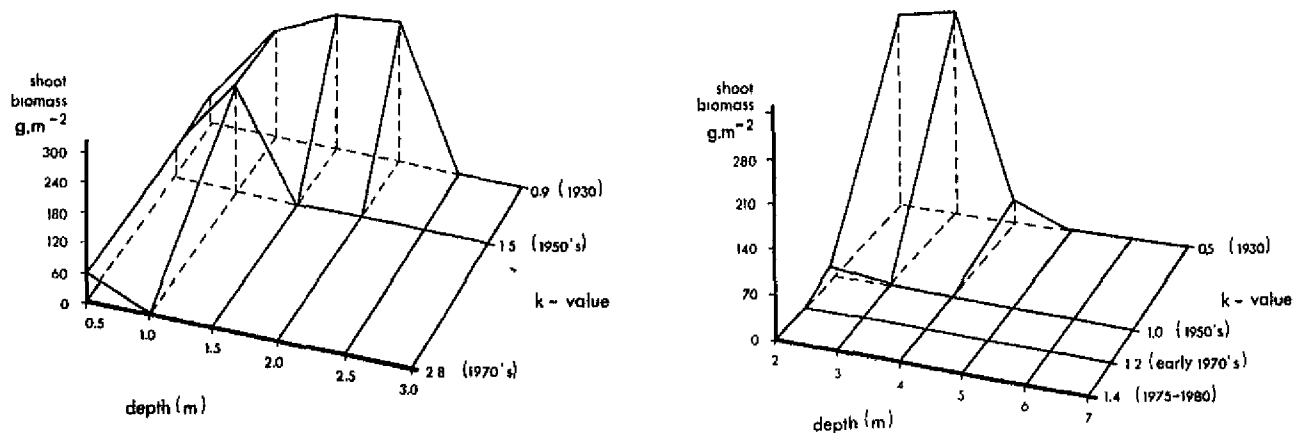


Figuur 4.5: Gemiddelde dagelijkse instraling (PAR) op verschillende diepten tijdens het groeiseizoen (mei-augustus) bij verschillende extinctiecoëfficiënten (k waarden) die de jaren 1930, 1970, 1988 en de periode 1983/1984 vertegenwoordigen. De maximale diepte van het voorkomen van *Zostera marina* is weergegeven op de Y-as.

Uit de Jonge & de Jong (1992)



Figuur 4.6: Simulatie van de produktie (g m^{-2}) van bovengrondse zeegrasbiomassa na twee groei-seizoenen met een 'gemiddelde' hoeveelheid zonneschijn in de litorale zone (links) en de sublitorale zone (rechts) voor verschillende extinctiewaarden (k -value). Diepte t.o.v. gemiddeld zeeniveau. Uit Giesen *et al.* (1990a)



Daarnaast heeft het zoutgehalte, met name de gradiënt in estuaria, een grote invloed op de troebelheid. Het effect is permanent doordat het zoutgehalte de vlokvorming en de sedimentatie rond het troebelheidsmaximum beïnvloedt.

Er blijkt een relatie te zijn tussen het zwevende stofgehalte en de getijfase (Essink & van den Wijngaard, 1985; Postma, 1961; Waterloopkundig Laboratorium, 1993). Het zwevende stofgehalte is ten tijde van de kentering circa 50 % lager dan het gemiddelde over het getij. Ten tijde van de hoogste stroomsnelheden tussen de kenteringen in is het zwevende stofgehalte circa 50 % hoger dan het gemiddelde. Bij benadering blijkt dat de hoogste piek zowel bij de vloedstroom als bij de ebstroom kan voorkomen (Waterloopkundig Laboratorium, 1993). Voor het doorzicht werd een fluctuatie van circa 20 % gevonden (20 % hoger dan het gemiddelde bij de kentering en 20 % lager bij de hoogste stroomsnelheden).

Indien de troebelheid hoger wordt (zoals dat in de Waddenzee het geval was na 1930) kan er minder licht in de waterkolom doordringen. Hierdoor is er minder licht voor de planten beschikbaar op een bepaalde diepte waardoor het mogelijke verspreidingsgebied van zeegras beperkt wordt tot de minder diepe plekken. De planten die dieper voorkomen zullen daar verdwijnen (indien het doordringende licht onder het compensatiepunt ligt; zie § 4.1); de maximale dieptegrens voor de verspreiding van zeegras neemt af met toenemende troebelheid. Het effect van de veranderingen in de troebelheid van het water op de diepteverspreiding van zeegras is weergegeven in Figuur 4.5.

De directe invloed van de waterlaag op de lichtdoordringing naar de planten is te kwantificeren met behulp van de groei of produktie van de zeegrassen. In Figuur 4.6 is de groei van een litorale en een sublitorale zeegraspopulatie gesimuleerd op verschillende diepten en bij verschillende waarden voor de troebelheid van de waterkolom (k -waarde). Naarmate het water helderder is (lagere k -waarde) komen de planten tot op grotere diepte voor en is de produktie groter.

4.3 Zoutgehalte

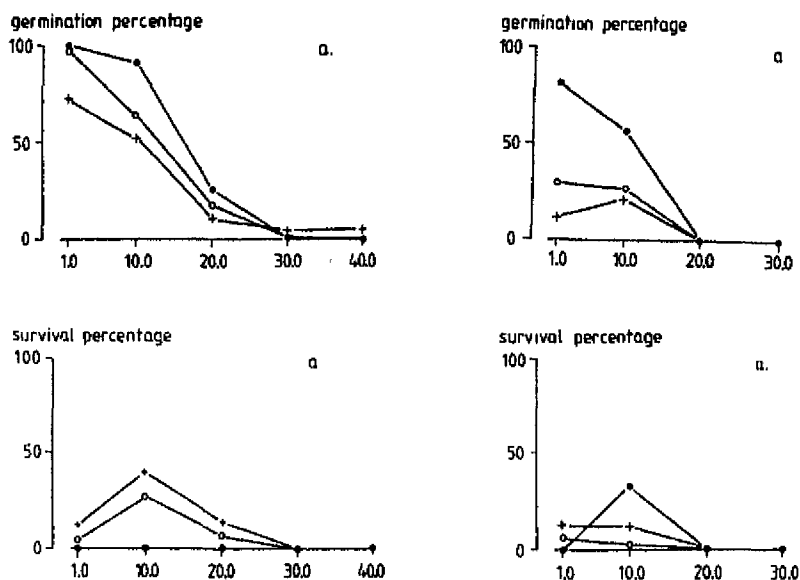
Zeegrassen groeien in een zout milieu. Ze komen voor binnen een relatief brede range. Het optimum zou liggen tussen de 10 en 30 ‰ (ca. 5,5 en 16,5 g Cl l^{-1}) (McRoy, 1966). De ondergrens ligt bij een saliniteit van 5 ‰ (ca. 3 g Cl l^{-1})¹, (Luther, 1951; den Hartog, 1970a). De bovengrens van de tolerantierange van *Zostera* is onbekend. Giesen *et al.* (1990b) suggereren dat deze tussen de 30 en 42 ‰ ligt (ca. 16,5 en 23 g Cl l^{-1}).

Het zoutgehalte heeft een invloed op de verschillende stadia van zeegras gedurende de levenscyclus. Zo heeft het een belangrijke invloed op onder andere de kieming van de zaden en de zaailingoverleving. Zowel Groot- als Klein zeegras blijken te kiemen bij een lage saliniteit (Hootsman *et al.*, 1987). Bij een saliniteit hoger dan 10‰ (5,5 g Cl l^{-1}) neemt de kieming af en bij een saliniteit hoger dan 20 ‰ (11 g Cl l^{-1})

¹Alle omrekeningen in dit rapport van saliniteit naar chloridgehalte en omgekeerd zijn uitgevoerd volgens Reid (1961).

treedt er vrijwel geen kieming meer op. Bij lagere zoutgehalten blijken de kiemplanten ook beter te overleven, de opgroei van kiemplanten uit zaden is beter onder deze omstandigheden. Het optimum van deze kiemplanten ligt tussen de 10 en 18 ‰ (5,5 en 10 g Cl⁻ l⁻¹); boven de 18 ‰ (10 g Cl⁻ l⁻¹) zijn de overlevingskansen voor kiemplanten beduidend minder (zie Figuur 4.7). Zeegrassen zijn dan ook sterk afhankelijk van periodiek verlaagde zoutgehalten in het voorjaar voor hun voortplanting door middel van zaden. In wateren met een permanent dan wel periodiek laag zoutgehalte komen dan ook overwegend eenjarige zeegrasspopulaties voor en in permanente zoute wateren overwegend meerjarige populaties.

Figuur 4.7: Kieming en overleving van zaden van *Zostera marina* (links) en *Zostera noltii* (rechts) bij verschillende temperaturen. Overleving ten opzichte van totaal aantal zaden (uit Hootsman et al 1987)



Uit een analyse van zeegrasdata uit Denemarken (Wijgengangs 1994) bleek dat Groot zeegras in brakke wateren (tot een saliniteit van 20 ‰) tot op een grotere diepte voorkwamen dan in zoute wateren (bij een saliniteit hoger dan 20 ‰). De planten zouden bij een hoge saliniteit een stress ondervinden waardoor ze zich niet kunnen handhaven bij minder optimale lichtcondities.

Wijgengangs (1994) suggereert dat zeegrassen binnen een grote tolerantierange kunnen voorkomen, maar bij een saliniteit van boven de 30 ‰ (ca 16,5 g Cl⁻ l⁻¹) zouden de planten een stress ondervinden. Hierdoor zijn de planten bij deze zoutgehalten gevoeliger voor andere niet-optimale factoren.

4.4 "Wasting disease"

De "wasting disease" kan een destructieve invloed hebben op zeegras, getuige de omvangrijke epidemie in de noord Atlantische zeegrasspopulaties in het begin van de jaren dertig. De ziekte wordt veroorzaakt door een schimmel die in het verleden werd geïdentificeerd als *Labyrinthula macrocystis* Cienk. (Renn, 1936; Renn, 1937; van der Werff, 1938; Young, 1943); recentelijk is deze herkend als een nieuwe soort *Labyrinthula zosterae* Porter & Muehlstein (Muehlstein et al., 1991). Echter deze schimmel is niet altijd pathogeen. In herbariummateriaal van vóór de jaren dertig zijn aanwijzingen gevonden dat er toen al zeegrassen geïnfecteerd waren met deze schimmel (den Hartog, 1989).

Labyrinthula heeft een saliniteitsoptimum tussen 22 (of 30) en 40 ‰ (ca. 12 (of 16,5) en 22 g Cl⁻ l⁻¹) (Young, 1943; Pokorny, 1967). Het saliniteitsoptimum van Groot zeegras ligt tussen de 10 en 30 ‰ (ca. 5,5 en 16,5 g Cl⁻ l⁻¹) (McRoy, 1966). Bij een saliniteit lager dan 12 ‰ (ca. 6,5 g Cl⁻ l⁻¹) is geen aantasting door wasting disease waargenomen (den Hartog, 1970a; den Hartog, 1987). Er zouden geen *Labyrinthula* soorten zijn die pathogeen zijn bij een saliniteit lager dan 12 - 15 ‰ (ca. 6,5 - 8,5 g Cl⁻ l⁻¹) (Muehlstein et al., 1988; Rasmussen, 1977; Short et al., 1988). Burdick et al. (1993) vonden dat de "wasting disease" zich snel uitbreidde bij een saliniteit boven 20 ‰ (ca. 11 g Cl⁻ l⁻¹); beneden deze drempelwaarde trad er zeegrasherstel op.

Ook in Klein zeegras is "wasting disease" waargenomen (Vergeer & den Hartog, 1991). Echter totnogtoe heeft *Labyrinthula* op deze soort nog niet een dergelijke destructieve invloed gehad als op Groot zeegras.

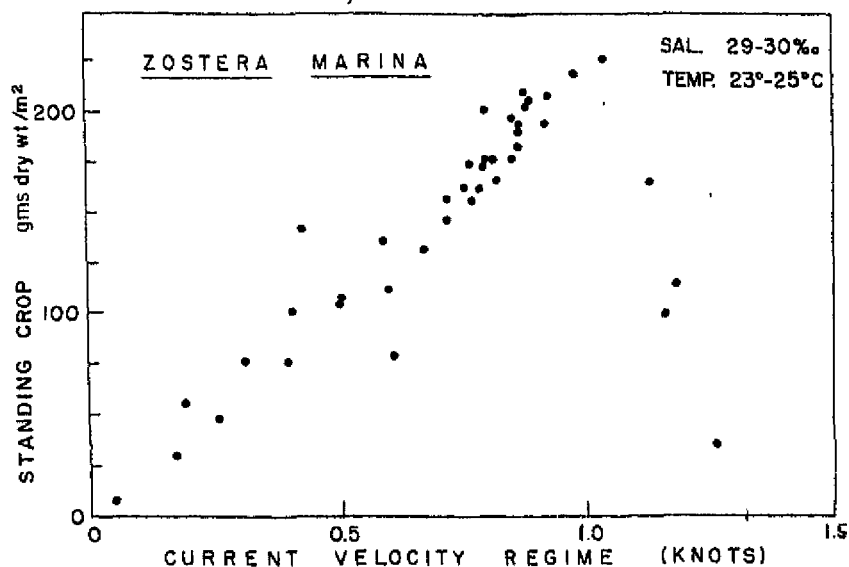
Mogelijk wordt dit veroorzaakt door het feit dat over het algemeen Klein zee gras op hogere delen van de litorale zone staat dan Groot zee gras waar *Labyrinthula* de planten moeilijker infecteert (Vergeer & den Hartog, 1991). In veel zee gras populaties is het verschijnsel van de "wasting disease" waargenomen, echter slechts eenmaal, in de jaren '30, heeft het zich tot een uitermate omvangrijke epidemie kunnen uitbreiden. Waarschijnlijk waren in het begin van de jaren '30 de populaties extra vatbaar voor de infectie met "wasting disease". Volgens Giesen *et al.* (1990b) was de Waddenzee populatie verzwakt door een aantal opeenvolgende jaren met verminderde hoeveelheid zonneschijn.

L. zosterae komt langs de gehele Atlantische kust van Europa voor en naar het schijnt zonder veel schade aan de zee gras populaties toe te brengen (Vergeer & den Hartog, 1993). Dit in tegenstelling tot de situatie aan de Noord-Amerikaanse kust. Hier is het recente verdwijnen van zee gras velden op sommige plaatsen geassocieerd met het voorkomen van *Labyrinthula* (Short *et al.*, 1987).

4.5 Waterdynamiek

De waterdynamiek wordt veroorzaakt door een samenspel van wind, golfslag en stroming. Fonseca *et al.* (1983), Fonseca & Kenworthy (1987) en Gambi *et al.* (1990) hebben uitgebreid onderzoek gedaan naar de rol van stroming in de productie en structuur van zee gras velden. Indien door de waterdynamiek de bladeren alle kanten op geslingerd worden kunnen de planten zich daar niet aan aanpassen. De bladeren scheuren aan de basis in en komen uiteindelijk los. Morfologische aanpassingen treden wel op als de planten blootgesteld zijn aan een stroming uit één richting. Zee gras planten zijn opgewassen tegen een sterke stroming die uit één richting komt, en bij verandering van getij 180 graden draait (Fonseca & Kenworthy, 1987). De populaties van 'de Paap' in de Eems en van 'de Plaat' op Terschelling zijn blootgesteld aan dergelijke omstandigheden. Zee grassen hebben zelfs een hogere biomassa productie in wateren waar een zekere stroming aanwezig is dan in stilstaande wateren (Conover, 1968; Harlin & Thorne-Miller, 1981; Fonseca & Kenworthy, 1987). Indien er enige stroming in de waterkolom aanwezig is heeft dit namelijk een positief effect op de nutriëntopname door de bladeren. De waterlaag om de bladeren waaruit het blad door middel van diffusie voedingsstoffen opneemt wordt door de stroming steeds verversd zodat er continue voedingsstoffen beschikbaar zijn om op te nemen. Conover (1968) vond een positieve correlatie tussen de biomassa productie van Groot zee gras en de stroomsnelheid van het water binnen een range van 0 tot 50 cm. s⁻¹, Figuur 4.8. Bij een stroomsnelheid van meer dan 50 cm. s⁻¹ neemt de biomassa per vierkante meter drastisch af. De nutriëntopname door het blad wordt dan sterk bemoeilijkt, waardoor de groei negatief beïnvloed wordt. Dit betekent dat de wortels belangrijker worden voor de opname van nutriënten maar ook voor de verankering van de plant in de bodem.

Figuur 4.8: Biomassa van *Zostera marina* uitgezet tegen de stroomsnelheid. Uit Conover (1968)
1 knot=51.44 cm s⁻¹



Uit transplantatie-experimenten in de Waddenzee, uitgevoerd door de Universiteit in Nijmegen in opdracht van Rijkswaterstaat, is gebleken dat de waterdynamiek een grote invloed kan hebben op de vestigingskansen van zeegras (Hermus, 1995). Bij deze experimenten werden zeegrasplanten uitgezet over een dieptegradiënt. Op de grotere diepten, N.A.P. -0,4 m., N.A.P. -0,6 m. en N.A.P. -1,05 m. konden de planten zich alleen handhaven als ze met behulp van kooien werden beschermd tegen golfslag en/of stroming. Zodra deze kooibeschermtng werd weggehaald verdwenen de planten alsnog. Naast het feit dat de stroming een invloed heeft op de productie, verspreiding en de vorm van zeegrasvelden is er ook omgekeerd een wisselwerking: zeegrasvelden kunnen de stroming dempen (Fonseca & Cahalan, 1992). Indien de lengte van de planten overeenkomt met de diepte van de waterkolom kunnen zeegrassen de stroming tot 40 % reduceren.

4.6 Voedingsstoffen

Onder nutriëntarme omstandigheden wordt de groei van zeegras beperkt door een tekort aan voedingsstoffen. Zo wordt stikstoflimitatie vaak gezien als de bepalende factor voor de groei van Groot zeegras in de noordelijke gematigde streken (Dennison *et al.*, 1987; Harlin & Thorne-Miller, 1981; van Lent *et al.*, 1995; Murray *et al.*, 1992; Short, 1987). Fosforlimitatie daarentegen komt hier vrijwel niet voor terwijl voor tropische zeegrassen fosfor vaak wel een beperkende factor is (Short *et al.*, 1985).

Uit de literatuur blijkt dat er heel veel experimenten zijn uitgevoerd maar veelal met verschillende populaties (Dennison *et al.*, 1987; Harlin & Thorne-Miller, 1981; Murray *et al.*, 1992; Orth, 1977; Short, 1987; Williams & Ruckelhaus, 1993). Uiteenlopende populaties zijn vaak gedurende lange tijd aan bepaalde omstandigheden blootgesteld. De planten hebben zich daaraan aangepast. Hierdoor zullen de planten van verschillende populaties in een bepaalde proefopzet uiteenlopend reageren op de experimentele behandeling. De verschillen in reactie tussen de verschillende populaties kunnen genetisch, dan wel fenotypisch van aard zijn.

Zeegrassen kunnen hun stikstof opnemen uit zowel de waterkolom als uit het sediment. Ze nemen dit grotendeels op in de vorm van ammonium; de affiniteit voor ammonium is in het blad hoger dan in de wortel (Thursby & Harlin, 1982; Iizumi & Hattori, 1982; Short & McRoy, 1984; Hemminga *et al.*, 1994). Uit recent onderzoek blijkt dat ammonium toxisch kan zijn bij al vrij lage concentraties in het water (van Katwijk *et al.*, 1997). Naast opname van stikstof uit de omgeving hebben de planten een mechanisme om stikstof zo efficiënt mogelijk te gebruiken: de interne stikstofhuishouding. Stikstof wordt uit de oudere plantdelen naar de groeiende delen getransporteerd (Iizumi & Hattori, 1982; Borum *et al.*, 1989; Hemminga *et al.*, 1991; Pedersen & Borum, 1992, 1993). De nutriëntenconcentratie in het zeegrasweefsel neemt af naarmate het weefsel ouder wordt (Patriquin, 1972; Thayer *et al.*, 1977; Walker, 1989; Pedersen & Borum, 1992, 1993).

Fosfor wordt doorgaans niet gezien als mogelijk limiterende factor voor *Zostera*, hoewel limitatie wel is waargenomen bij Groot zeegras (Roberts *et al.*, 1984; Murray *et al.*, 1992). Zeegrassen blijken ook in staat om het opgenomen fosfaat te translociseren binnen de plant. De plant kan fosfaat opnemen via zowel het blad als via de wortel, hoewel het overgrote deel via de wortels uit het interstitiële water in de bodem wordt opgenomen (McRoy & Barsdate, 1970). Echter de relatieve concentratie in de waterlaag en in het interstitiële bodemwater zullen uiteindelijk bepalen wat de belangrijkste fosfaatbron is voor de zeegrassen (McRoy & Barsdate, 1970; Penhale & Thayer, 1980).

Indien er van buiten het systeem extra nutriënten worden toegevoegd treedt er al snel eutrofiëring op. In dit geval zijn er veel meer voedingsstoffen in het systeem aanwezig dan er van nature voor zouden komen. Extra voedingsstoffen worden vaak aangevoerd door rivierwater (bijvoorbeeld in de Eems en voorheen ook in het Deltagebied) of door de afwatering van het omliggende oppervlaktewater (bijvoorbeeld in het Veerse Meer). Deze zogenaamde overmaat aan voedingsstoffen heeft effect op het hele ecosysteem. Bij verschillende nutriëntverrijkingsexperimenten werd een verhoogde productie van biomassa van zeegras waargenomen (Dennison *et al.*, 1987; Harlin & Thorne-Miller, 1981; van Lent *et al.*, 1995; Murray *et al.*, 1992; Orth, 1977; Williams & Ruckelhaus, 1993).

Naast het directe effect van eutrofiëring op de zeegrassen is er ook een indirect effect; dit wordt besproken in § 4.8.

4.7 Interacties met dieren

In zeegrasesystemen komt een breed scala aan dieren voor (zie ook § 3.3). Zeegrasvelden kunnen bescherming bieden aan verschillende soorten vis en macrofauna en vormen een voedselbron voor allerlei vogels zoals Rotgans (*Branta bernicla*) en Smient (*Anas penelope*). In zeegrasvelden kunnen zeer uiteenlopende organismen gevonden worden die op de een of andere manier hun voordeel daar uit halen. Ook zijn er organismen, die de zeegrassen kunnen 'beconcurreren'. In deze paragraaf wordt de interactie tussen deze organismen en zeegrassen of de invloed van een aantal uiteenlopende diersoorten op zeegras besproken, te weten van de vogels, de bodemdieren en de epibenthische fauna. Van de vogels wordt de Rotgans besproken, van de bodemdieren wordt de relatie tussen het voorkomen van de wadpier in de bodem en de zeegrasbedekking op diezelfde plek behandeld en tot slot wordt van de epibenthische fauna het wadslakje besproken.

Rotgans

In de herfst komen de Rotganzen naar de kusten van West-Europa. De pleisterplaatsen in Nederland liggen in het Wadden- en Deltagebied (Figuur 4.9). Deze verspreidingskaart dateert uit de jaren zestig, echter volgens Meininger *et al.* (1994) komt de huidige verspreiding van de Rotgans in het Deltagebied overeen met die van toen. De Rotganzen hebben (indien aanwezig) een zeer sterke voorkeur voor Groot zeegras (Wolff *et al.*, 1967). Bij het ontbreken van Groot zeegras fourageren de ganzen in september, oktober, november en soms nog in december op Klein zeegras. Daarna, maar soms ook al eerder, worden vooral de groenwieren *Enteromorpha* (verschillende soorten darmwieren) en *Ulva lactula* L. (zeesla) gegeten. Uiteindelijk gaan de ganzen hun voedsel landinwaarts zoeken op weilanden en akkers, vooral met wintergranen kort achter de dijk.

Figuur 4.9: Pleisterplaatsen van de Rotgans (*Branta bernicla*) in Nederland (1945-1966).
Uit Mörzer Bruijns & Timmerman (1968)



Tot begin jaren '30 waren de Rotganzen altijd in groten getale aanwezig op de toen nog uitgebreide zeegrasvelden langs de kusten van west Europa (Smit & Wolff, 1980). Mörzner Bruijns & Timmerman (1968) meldden dat de aantallen in de Nederlandse Waddenzee soms tot in de tienduizenden moeten zijn opgelopen. Toen begin jaren '30 de zeegraspopulatie in de Waddenzee drastisch gereduceerd werd, nam ook de Rotganspopulatie sterk af. In een paar jaar is 85-90 % van de vroeger aanwezige vogels verdwenen. De laatste decennia is de Rotganspopulatie weer sterk toegenomen door een tweetal oorzaken: enerzijds doordat de dieren alternatieve voedselbronnen gingen gebruiken (zoute graslanden, graszaad) en anderzijds door het stoppen van de jacht. In de '50-er en '60-er jaren was de wereldpopulatie ca. 20.000, vanaf begin '70-er jaren steeg deze naar 250.000, waarvan 's winters ca. 20.000 in het Waddengebied en ca. 20.000 in het Deltagebied (Meininger *et al.*, 1994). In het Deltagebied is het aantal Rotganzen wat overwinterd tussen 1975 en 1990 toegenomen (Meininger *et al.*, 1994). Het feit dat het zeegrasoppervlak in het Deltagebied in 1975 veel omvangrijker was dan in 1990 geeft aan dat de relatie tussen het voorkomen van de Rotgans en het zeegrasareaal niet zo strikt is. De vogels kunnen uitwijken naar andere voedselbronnen (Meininger *et al.*, 1994; de Kraker, 1994). De Kraker (1994) vond echter wel een duidelijke positieve relatie tussen het voorkomen van zeegras in het Grevelingenmeer en het aantal herbivore vogels wat zich in het gebied bevond.

Het effect van begrazing door Rotganzen op zeegras is divers. Ten eerste zorgen ze ervoor dat de bovengrondse biomassa in de winter nagenoeg geheel verdwijnt, terwijl zonder begrazing enige tientallen procenten van de oorspronkelijke biomassa over kan blijven (Tubbs & Tubbs, 1983; Braster & Carrière, 1974; Jacobs *et al.*, 1981). De vogels prefereren de meest homogene velden met het hoogste bedekkingspercentage. Behalve dat de bovengrondse plantedelen worden weggevreten, worden ook ondergrondse delen gegeten. Dit wordt vaak gedaan door in 'ontgrondingskuilen' langs de rand de wortelstokken los te trekken en op te eten. Mogelijk gebeurt dit 'wortelstok-eten' als er nog een dunne laag water op het zeegrasveld staat zodat de dieren de bodem kunnen verweken met behulp van de poten. Op deze wijze kunnen gaten van 0.5 tot enkele meters diameter in het zeegrasveld ontstaan, waardoor het veld gevoeliger wordt voor erosie door golfslag en stroming (pers. obs. de Jong).

De sterk toegenomen populatieomvang van de Rotgans gedurende de laatste decennia heeft de graasdruk, met name ook op de wortelstokken van de meerjarige planten, sterk verhoogd. Lokaal lijkt de zeegraspopulatie hiervan blijvende schade te ondervinden (onder andere in de Oosterschelde).

Er is een verschil in de gevolgen van predatie door vogels op zeegraspopulaties met verschillende overlevingsstrategieën. Het effect van de predatie zou op een éénjarige populatie minder gevolgen hebben dan op een meerjarige populatie (Hermus, 1995). Aangezien de vogels pas aan het einde van het groeiseizoen in Nederland komen (in oktober is de populatieomvang op winterniveau) is de zaadproductie al grotendeels voltooid. Indien de vogels de planten opeten, kan de populatie zich in het volgende voorjaar toch weer herstellen door middel van het zaad. De meerjarige populatie is wat dat betreft veel gevoeliger voor predatie. Indien scheuten of wortelstokken aangevreten worden, en lokaal kan de schade hiervan sterk oplopen, is dit direct een aanslag op de bron waaruit het volgende voorjaar nieuwe scheuten zouden moeten uitgroeien.

Wadpier

De velden van Klein zeegras op Terschelling worden begrensd door enerzijds een dijk en anderzijds een gebied met een hoge dichtheid aan wadpiëren (ca. 60 individuen m⁻²) waar geen zeegras in voorkomt (Philippart, 1994); het gaat hier om een scherpe begrenzing. Uit onderzoek is gebleken dat Klein zeegras zich kan vestigen op plekken in de litorale zone waar wadpiëren voorkwamen maar waaruit de piëren verwijderd zijn (Reijse, 1985; Philippart, 1994). Dit wijst erop dat wadpiëren de uitbreiding van zeegrasvelden kunnen beperken. Bij welke dichtheid wadpiëren nu precies problemen opleveren voor de zeegrassen is niet helemaal duidelijk. Verschillende onderzoekers vonden dat zeegras kon voorkomen op plekken waar veel wadpiëren in de bodem zaten. Jacobs *et al.* (1982) onderzochten de Krabbekreek in de Oosterschelde en vonden binnen zeegrasvelden gemiddelde dichtheden van wadpiëren over het jaar van 14-88 individuen m⁻². Hierbij vond hij een laag aantal in de lageregelegen zeegrasvelden (in dit geval *Zostera marina*) en in de hogeregelegen velden (in dit geval *Zostera noltii*) een hoger aantal. Echter volgens Jacobs *et al.* (1982) ligt deze verdeling niet aan de zeegrassoort maar aan het sedimenttype. Hegger (1979) vond tot 20 individuen m⁻² in een goed ontwikkeld zeegrasveld in vergelijking met 130 aan de rand van een zeegrasveld. Het moment waarop de aanwezigheid van wadpiëren problemen gaan opleveren voor de zeegrassen wordt waarschijnlijk bepaald door het aantal en de grootte van de wadpiëren. De problemen worden hoogstwaarschijnlijk veroorzaakt door het effect van het omwerken van het sediment door de wadpiëren tijdens het foerageren. Volwassen wadpiëren met een dichtheid van

85 individuen m^2 zetten een hoeveelheid sediment om dat overeenkomt met een laag van 33 cm. per jaar (Cadée, 1976). Een dergelijke turnover van het sediment heeft waarschijnlijk een effect op de groei en overleving van zeegras doordat de planten onder het sediment geraken als de pieren het zand weer uitscheiden. Daarnaast kan de aanwezigheid van wadpielen een negatief effect hebben op de overwintering van de zeegrassen door de ondergraving van rhizomen, zaden en zaailingen. Op Terschelling wordt het gebied waarin *Arenicola marina* voorkomt begrensd door de aanwezigheid van een oude veenlaag die ca. 10 cm onder het zandige substraat zit. Deze laag kan de bioturbatie door de volwassen wadpiper beperken en zo de zeegrasvelden beschermen; de compactheid van de kleilaag beperkt de mogelijkheid voor *Arenicola* om er gangen te graven. De meeste standplaatsen met een hoge bedekking Klein zeegras in de Waddenzee zijn gevestigd op een plek waar een kleilaag aanwezig is. Dit fenomeen is ook waargenomen in de Oosterschelde. De locaties waar in 1994 nog Klein zeegras in de Oosterschelde voorkwam was op plekken waar oude kleilagen aanwezig zijn. Vroeger kwam het zeegras ook volop in zandige gebieden voor waar ook veel wadpielen in de bodem zaten (Bellemakers & de Jong, 1995). Gezonde planten onder gezonde omstandigheden kunnen zonder problemen wadpielen verdragen tot dichtheden van maximaal ca. 40 à 50 individuen m^2 . Als de omstandigheden verslechteren, of als het aantal wadpielen toeneemt tot boven ca. 60-70 individuen m^2 (Philippart, 1994), dan kan het zeegras verdwijnen omdat het teveel energie moet stoppen in de verankering of omdat het wordt ondergraven door de activiteiten van de wadpielen.

Volgens Philippart (1994) speelde bij de afname van het areaal Klein zeegras in de Waddenzee in de afgelopen 20 tot 50 jaar de aanwezigheid van wadpielen een niet te onderschatten rol, naast de invloed van de eutrofiëring.

Wadslakje

Het wadslakje, *Hydrobia ulvae*, is een veelvoorkomend organisme op het wad, in de litorale zone. Het is een van de meest abundante soorten van de epibenthische fauna. De gemiddelde dichtheid in het Nederlandse deel van de Waddenzee is 866 dieren m^2 (Beukema, 1976). Het aantal wadslakjes op het wad van Terschelling bedraagt tussen de 50.000 en 100.000 m^2 (Philippart, 1994). Het wadslakje poetst de bladeren van zeegrassen schoon door het perifyton, de microscopische algen, op de bladeren te verwijderen. Ook de alikruik, *Littorina littorea*, is een belangrijke grazer van het perifyton. De hoeveelheid perifyton op de zeegrasbladeren wordt bepaald door de eutrofiëring en de graasactiviteiten van grazers. Bij een toenemende mate van eutrofiëring neemt namelijk de epifytenbegroeiing toe (den Hartog, 1987; Kemp *et al.*, 1983; Wium-Andersen & Borum, 1984). Bij onvoldoende begrazing ontstaat dan een directe beschaduwing van het zeegrasblad wat resulteert in een verminderde groei (van der Heijden & Meekes, 1986). Het perifyton kan ook negatieve effecten hebben op de fotosynthese en de groei van zeegras als gevolg van de competitie om koolstof en nutriënten (Sand-Jensen, 1977; Silberstein *et al.*, 1986).

In de Waddenzee is de eutrofiëring toegenomen. In het begin van de jaren zeventig is er een abnormale grote hoeveelheid 'vuil' op de bladeren van Klein zeegras in de litorale zone op het Balgzand en Terschelling waargenomen (Philippart, 1994). In deze periode was er ook een lage dichtheid van wadslakjes. Volgens Philippart (1994) is de teruggang van Klein zeegras in de Waddenzee mogelijk begonnen toen in het begin van de jaren zeventig de perifyton-grazende wadslakjes plots in aantallen afnamen.

4.8 Invloed van de mens

De mens kan op verschillende manieren invloed hebben op de zeegrasesystemen: bijvoorbeeld door middel van verontreiniging of eutrofiëring van het water, zandwinning, visserij of aanleg van waterbouwkundige werken.

Aanleg waterbouwkundige werken

De aanleg van waterbouwkundige werken kan grote gevolgen hebben op het karakter van het ecosysteem. Het systeem waarin een dergelijk omvangrijk project wordt uitgevoerd ondergaat vaak ingrijpende veranderingen. Factoren die vaak beïnvloed worden door de aanleg van waterbouwkundige constructies zijn: getijde, input van zoet en/of zout water, troebelheid, samenstelling van de waterkolom, stroompatroon en dus ook het geulenpatroon. In Nederland zijn vele grootschalige projecten uitgevoerd zoals de afsluiting van de Zuiderzee, de sluitingen van het Grevelingenmeer en het Veerse Meer en de aanleg van de Stormvloedkering in de Oosterschelde. Indien de dammen, dijken en sluizen aangelegd

zijn kunnen ze een systeem volledig veranderen. Echter voordat het zover is gaat er steeds een periode van werkzaamheden aan vooraf. Veelal gaat dit gepaard met een verhoging van de troebelheid van de waterkolom wat een negatief effect heeft op de zeegrassen door de verminderde lichtbeschikbaarheid (§ 4.1 en 4.2). Daarnaast zijn er ook vele kleinschalige projecten uitgevoerd, die meer lokaal invloed kunnen hebben, zoals de op vele plaatsen uitgevoerde sanering van kleine polderlozingen.

Visserij

De invloed van de visserij is zowel direct als indirect. Indirect heeft korvisserij invloed op de zeegrassen doordat het water troebel wordt door het opwoelen van sediment. Indien deze activiteit regelmatig wordt uitgeoefend zal dit een negatief effect op de planten kunnen hebben doordat er te weinig licht de waterkolom binnendringt (zie § 4.2).

Direct kan de visserij een invloed hebben doordat hele zee grasplanten, dan wel plantdelen uit de bodem worden gerukt. Het vissen van mosselzaad met behulp van een kor brengt grote schade toe aan de zeegrassen op alle plaatsen waar de kor over het sediment wordt getrokken (de Jonge, 1990). Hierbij worden bovengrondse plantdelen losgerukt van de wortels en worden delen van het wortelstelsel uit het sediment getrokken. Daarnaast kan het regelmatig wegvissen van mossels op banken en percelen de vestiging van zee gras belemmeren. In de Oosterschelde heeft zich bijvoorbeeld in 1986/1987 op vrij grote schaal Groot zee gras kunnen vestigen in tijdelijk niet gebruikte mosselpercelen, doordat de antropogene dynamiek verdwenen was (Bellemakers & de Jong, 1995; Wijgergangs, 1994).

De 'moderne' kokkelvisserij brengt nog veel grotere schade aan, aangezien alle planten in de sporen waar op kokkels wordt gevist verdwijnen (de Jonge, 1990; van Katwijk, 1993; pers. obs. de Jong). Dit hangt samen met de wijze van winning: de bovenste bodemlaag wordt opgewoeld en losgezogen waardoor het zee gras met wortel en al uit het sediment wordt verwijderd (de Jonge, 1990). Tot begin jaren '90 werden nog activiteiten van kokkelvissers in zee grasvelden waargenomen, zowel in de Waddenzee (de Jonge, 1990) als in de Oosterschelde en Westerschelde (pers. obs. de Jong). Hierdoor werd aanzienlijke schade aangericht. De planten hebben een aantal jaren nodig om van deze schade te herstellen. De laatste jaren wordt er echter niet meer op kokkels gevist in zee grasvelden.

Schelpdiervisserij is erg destructief voor zee grasvelden. Schelpdiervisserij heeft mogelijk bijgedragen tot de afname van het zee grasareaal. Uitbreiding van zee grasvelden of ontwikkeling van nieuwe zee grasvelden is mogelijk beperkt zolang er schelpdiervisserij-activiteiten aanwezig blijven op potentiële zee grasstandplaatsen (De Jonge & de Jong, 1992).

Pierspitterij heeft ook een destructieve invloed op de zee grasvelden. Met name in de Oosterschelde wordt deze activiteit nog toegepast: vóór 1990 bijna overal behalve in de mosselpercelen en sinds 1990 alleen in de hiertoe aangewezen gebieden. Door het omspitten van de bodem worden de planten ernstig aangetast. Zo is in de Oosterschelde gevonden dat plaatselijk zee grasvelden in twee decennia vrijwel geheel kunnen verdwijnen, waarschijnlijk als gevolg van pierspitterij (pers. obs. de Jong). Dit wordt geïllustreerd in Figuur 4.9². In het gebied bij de Noordbout in de Oosterschelde wordt de achteruitgang van Klein zee gras weergegeven ten gevolge van pierspitterij.

Eutrofiëring

Door het gebruik van (kunst)mest, wasmiddelen en andere organische verbindingen kunnen watersystemen een overvloed aan voedingsstoffen aangevoerd krijgen (voor de effecten van nutriëntverrijking op zeegrassen zie § 4.6). Deze stoffen komen via rivieren, rioolafwatering, polderwaterlozingen en uitspoeling van oppervlaktewater in de wateren terecht. Naast het effect van eutrofiëring op de groei en productie van zeegrassen beïnvloedt het ook de productie van epifyten die weer direct van invloed zijn op de zeegrassen (§ 3.5). Door de versterkte groei van epifyten en macroalgen onder geëutrofiëerde omstandigheden ontstaat er een concurrentie tussen deze en de zeegrassen om met name ruimte en licht. Meestal zijn de macroalgen in het begin van het groeiseizoen vastgehecht aan schelpen, zeegrassen en ander 'hard' materiaal. In een rustige omgeving (weinig waterdynamiek) zijn zee grasbladeren zeer geschikt als aanhechtingspunt. Later slaan de algen veelal los en vormen ze losdrijvende pakketten die het zee gras als een deken kunnen overdekken. Met name groenwieren als *Ulva* en *Enteromorpha* vormen vaak dit soort dekens waardoor de zeegrassen helemaal afgesloten worden van zuurstof en licht. Indien een dergelijke deken gedurende één getijde de zeegrassen bedekt zijn de planten er wel tegen bestand. Echter als deze matten gedurende langere tijd op eenzelfde plek blijven liggen sterven de zeegrassen eronder af (Hermus, 1992; pers. obs. de Jong).

² Figuur 4.9 is in dit rapport opgenomen als kleurenbijlage.

Jong). Den Hartog (1994a) maakte melding van een zeegrasveld bestaande uit zowel Groot als Klein zeegras dat plotseling grotendeels verwoest was en het jaar daarop compleet verdwenen door de aanwezigheid van een dikke deken *Enteromorpha radiata*. Een dergelijke algenbloei kan ineens de kop op steken en wordt bevorderd door een samenloop van omstandigheden als: extra nutriëntentoevoer, warme en droge zomer en rustig weer, i.e. zonder harde stormen die eventuele algenmatten kunnen verplaatsen.

Epifyten kunnen samen met bacteriën, anorganische (slib en klei) en organische deeltjes (dode algen, plantedelen, diertjes) een laag op de bladeren van de waterplanten vormen, het zogenaamde perifyton. Dit perifyton vangt niet alleen een deel van het licht voor de waterplanten weg, maar bemoeilijkt tevens de uitwisseling van opgeloste stoffen tussen planten en water. Hierdoor kan de plant minder snel groeien en zelfs afsterven. Volgens Orth & van Montfrans (1984) is het waarschijnlijk dat het perifyton en plankton het grootste voordeel hebben van antropogene eutrofiëring in estuaria, en niet de zeegrassen. De consequenties van dergelijke ontwikkelingen is (net als in zoete wateren) een uiteindelijke reductie van lichtbeschikbaarheid voor de macrofyten wat uiteindelijk leidt tot een afsterven. Een andere mogelijkheid is dat er een explosieve fytoplanktonbloei optreedt wat eveneens een verslechtering van de lichtcondities tot gevolg heeft.

HOOFDSTUK 5: ZEEGRASDYNAMIEK PER BEKKEN

5.1 De Nederlandse kustwateren

In Tabel 5.1 zijn een aantal karakteristieken van de Nederlandse kustwateren weergegeven. Het zijn zeer verschillende wateren met uiteenlopende karakteristieken. De in Tabel 5.1 vermelde gegevens zijn eind jaren tachtig verzameld. De karakteristieken van de verschillende wateren hadden er heel anders uit gezien als de gegevens in het begin van deze eeuw verzameld waren, voordat er allerlei waterbouwkundige werken werden aangelegd. Alle kustwateren in Nederland werden op de één of andere manier beïnvloed door de aanleg van deze waterbouwkundige werken. Grote veranderingen zijn er in sommige wateren opgetreden, zoals veranderingen in de waterdynamiek, in de samenstelling van het water, en hierdoor dus ook in de flora en de fauna van het water. In dit deel zal per bekken een analyse gegeven worden van de geschiedenis van het desbetreffende bekken (veelal beginnend bij de aanleg van een dam of dijk); welke veranderingen er zijn opgetreden en wat daarvan de invloed is of was op de zeegrasdynamiek. Daarbij zal gebruik gemaakt worden van bekende feiten. Waar nodig en mogelijk wordt dit aangevuld met hypothesen.

Tabel 5.1: Enkele karakteristieken van de Nederlandse kustwateren.

Naar Nienhuis (1993)

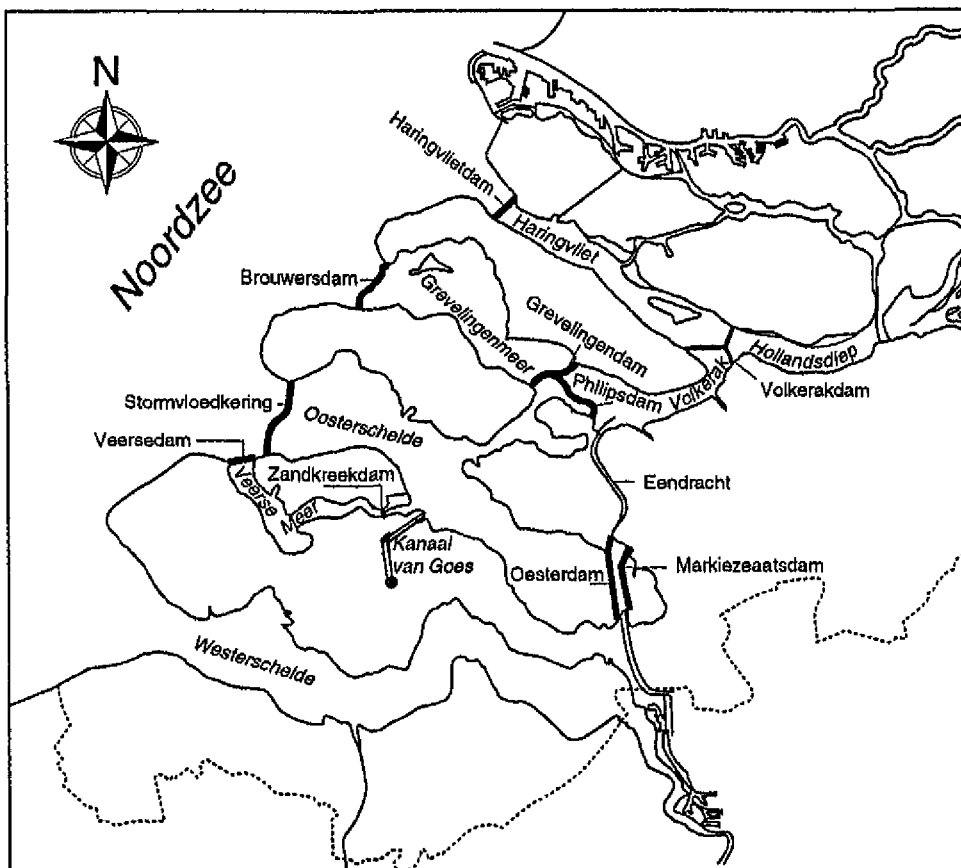
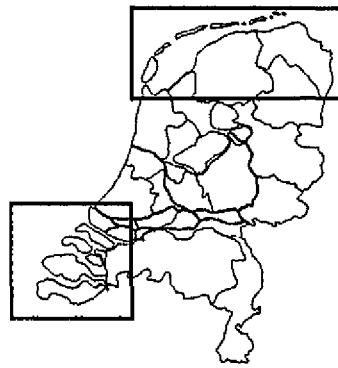
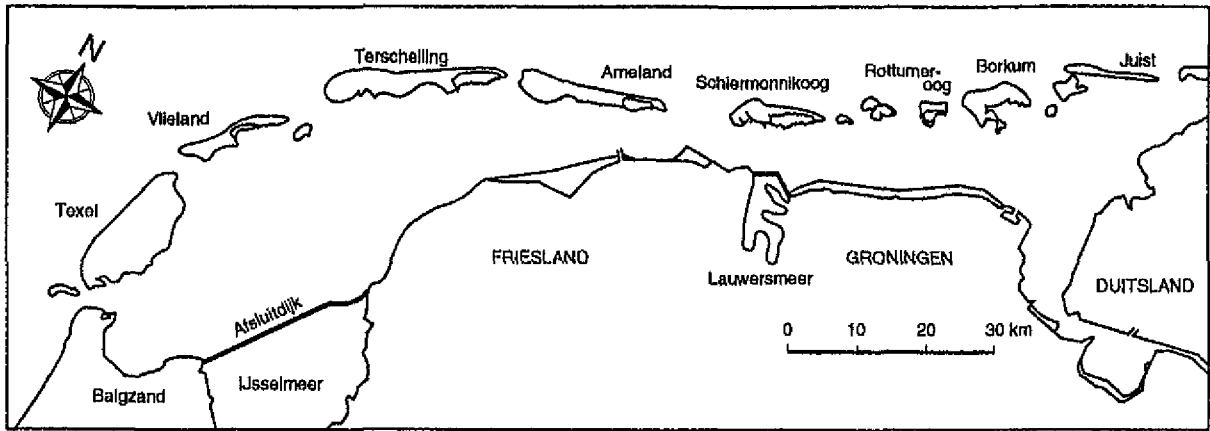
	Wester- schelde	Ooster- schelde	Greve- lingen	Veerse Meer	Eems- Dollard	Wadden- zee
Oppervlakte (km ²)	300	350	108	22	460	1200
Verblijftijd (d)	30-90	5-40	180-360	± 180	14-70	8-15
Zoetwateraanvoer (m ³ s ⁻¹)	100	20	5	3	150	400
N-belasting (g N m ⁻² jaar ⁻¹)	235	5	4	34	61	50
Getijde	+	+	-	-	+	+
Stratificatie	-	-	±	+	±	-
Extinctiecoëfficiënt (m ⁻¹)	0,5-7	0,4-1,5	0,2-0,5	0,3-1,4	1-7	0,5-3
Chloridegehalte (g Cl l ⁻¹)	0-17	15-18	14-18	8-12	0-17	10-17
Saliniteit (‰)*	0-31	27-31	25-29	14-22	0-32	18-32

*Omrekening vanuit chloridegehalte volgens Reid (1961)

5.2 Geschiedenis en hypothesen omtrent zeegrasdynamiek in het Deltagebied

Om te voorkomen dat de Watersnoodramp van 1953 in het zuidwesten van Nederland zich zou herhalen werd het Deltaplan opgesteld. Dit plan omvatte een aantal omvangrijke projecten. In Figuur 5.1 zijn de waterbouwkundige werken te zien die in het kader van het Deltaplan zijn aangelegd. De motivatie achter het Deltaplan was in eerste instantie het veilig stellen van het gebied tegen overstromingen. Daarnaast speelde het aspect mee dat de waterstanden controleerbaar werden. Het eerste idee was om de estuaria af te sluiten en er zoetwater meren van te maken door middel van de constructie van dammen. Tijdens de constructiefase realiseerde men zich dat het niet wenselijk was als alle estuaria ineens verdwenen. In de zeventiger jaren is daarom besloten om de Oosterschelde niet geheel af te sluiten zoals in eerste instantie het plan was, maar om hier het getij intact te laten; een door de mens controleerbare zeearm. Door de bouw van de Stormvloedkering kon de veiligheid van het land gegarandeerd worden en kon het unieke karakter van het estuarium min of meer behouden blijven. Toch brengt een dergelijke ingreep omvangrijke veranderingen met zich mee. Alle bekkens in zuidwest Nederland worden momenteel op de een of andere manier beïnvloed door de aanwezigheid van de waterbouwkundige werken, met als uitzondering de Westerschelde. In dit bekken zijn echter grote baggerwerken uitgevoerd ten behoeve van de scheepvaart, welke ook de nodige consequenties hebben gehad voor het systeem (Bakker *et al.*, 1991). De hoeveelheid zoetwater die momenteel direct via de rivieren de Maas en de Rijn in het Grevelingenmeer, het Veerse Meer en de Oosterschelde terechtkomt, is erg weinig en bedraagt minder dan 5 % van de totale waterafvoer van deze rivieren (Nienhuis, 1993).

Figuur 5.1: Overzicht van de waterbouwkundige werken in Nederland: het Waddengebied (met het IJsselmeer en het Lauwersmeer) en het Deltagebied.



Het rivierwater komt rechtstreeks via het Hollands Diep en Volkerak of indirect via de Noordzee in de zeearmen terecht. Vóór de uitvoering van de Deltawerken was deze hoeveelheid veel groter. In 1965 werd het Grevelingenmeer van de beide rivieren afgesloten door de sluiting van de Grevelingendam. Door de sluiting van de Volkerakdam in 1969 werd het hele zuidwestelijke gebied van Nederland afgesloten van de directe zoetwaterinvloeden van de Rijn en de Maas (Bijlsma & Kuijpers, 1989). Door de sluiting van de Philipsdam (1987) en de Oesterdam (1986) werd de zoetwaterinvloed op de Oosterschelde nog verder verminderd.

5.2.1 Het Grevelingenmeer

Periode voor 1971; een getijdengebied

Tot 1965 was de Grevelingen een estuarium. Het was een gebied waar de rivieren en de Noordzee vrij hun gang konden gaan. Er zijn weinig gegevens beschikbaar over de zeegraspopulatie in die tijd. Destijds was er een éénjarige, litorale Groot zeegraspopulatie; daarnaast kwam er ook nog meerjarig Klein zeegras voor (Beeftink, 1965; Nienhuis & de Bree, 1977; Wolff *et al.*, 1967). De populaties waren onderhevig aan de getijdendynamiek.

In 1965 is de Grevelingendam gesloten aan de oostzijde van het estuarium. Hierdoor werden de zoetwaterinvloeden van de Rijn en de Maas afgesloten maar bleef het getij gehandhaafd. In 1968, het eerste jaar met kwantitatieve gegevens, was er een gebied van ca. 1200 ha bedekt met zeegrasvelden (Nienhuis & de Bree, 1977; Verhagen & Nienhuis, 1983). Er kwam zowel Groot als Klein zeegras voor. De veldjes van toen waren vrij geconcentreerd in het noorden van de Geul van Herkingen (Figuur 5.4). Daarnaast kwamen ze nog voor ten zuidoosten van de Veermansplaat en ten noordoosten van de Hompelvoet (Nienhuis, 1983). Er zijn geen biomassa-gegevens bekend van de zeegrassen in deze tijd. Nienhuis & de Bree (1977) gaan ervan uit dat de zeegraspopulatie in de Grevelingen voor de afsluiting vergelijkbaar is met de populatie in de Oosterschelde in 1975 (de periode vóór de aanleg van de belangrijkste waterbouwkundige werken in de Oosterschelde). Op basis van biomassa-gegevens van de Oosterschelde-populatie komen zij tot een berekening van de biomassa van de zeegrassen in de Grevelingen van vóór de afsluiting.

Tabel 5.2: Oppervlak bedekt met Groot zeegras, *Zostera marina*, in het Grevelingenmeer sinds 1968. (zeegrasvelden met een bedekking > 5%); * het oppervlak is een totaal van zowel Groot als Klein zeegras.

jaar	oppervlak (ha)	bron
1968	1200*	Nienhuis & van Bree (1977)
1971	1440	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1972	1520	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1973	1600	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1974	2200	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1975	2800	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1976	2800	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1977	3600	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1978	4400	Pellikaan & Nienhuis (1988)
1980	2490	Apon 1990(b)
1981	3400	Apon (1990b)
1982	3370	Apon (1990b)

jaar	oppervlak (ha)	bron
1983	3700	Apon (1990b)
1985	3350	Apon (1990b)
1987	1585	Apon (1990b)
1989	1427	Apon (1990b)
1991	ca. 290	Verschuure (1994)
1993	ca. 60	Verschuure (1994)
1994	59	Verschuure (1994)
1995	57.5	Verschuure (1995)
1996	34.7	Verschuure (1996)
1997	26.7	Verschuure (1997)
1998	2.8	Verschuure (1998)

Periode 1971-1978: een afgesloten Grevelingenmeer

In 1971 werd de Brouwersdam gesloten. Hierdoor werd ook de getij-, en zoutwaterinvloed van de Noordzee op het Grevelingenbekken afgesloten; het voormalige estuarium veranderde in een stagnant meer. De aanleg van beide dammen binnen 7 jaar had ingrijpende gevolgen voor het systeem. De getijdendynamiek verdween en de invloed van de golfslag werd geconcentreerd op een veel beperktere hoogtezone. Het streefpeil van de waterstand in het meer is N.A.P. -0.2 m. Ten gevolge van de wind (en neerslag) kunnen hierin forse schommelingen optreden, die aan de noordwest-, en zuidoostkant van het meer enige decimeters kunnen bedragen. Doordat er geen zeeewater meer het Grevelingenmeer binnenkwam, verzoette het water. Er kwam alleen nog maar zoet water bij: polderwater van de

omliggende polders en regenwater wat in het meer terecht kwam. In Figuur 5.5 is het verloop van het zoutgehalte sinds de afsluiting weergegeven.

Na 1971 groeide de Groot zeegraspopulatie in het Grevelingenmeer uit van een kleine litorale standplaats tot een aantal enorme submerse velden (Nienhuis & de Bree, 1977; Apon, 1990b). Klein zeegras verdween geleidelijk na de afsluiting (Nienhuis & de Bree, 1977), waarschijnlijk omdat deze plant niet submers kan groeien. In 1973 bestond 95 % van het totale oppervlak aan zeegras uit Groot zeegras (Nienhuis & de Bree, 1977). De uitbreiding van het Groot zeegras uitte zich in een uitbreiding langs zowel de horizontale als de verticale gradiënt. Door een verbetering van de helderheid van het water in het Grevelingenmeer konden de zeegrassen na de afsluiting namelijk verticaal flink uitbreiden; in het estuarium was de Secchi diepte 0,5 tot 2,5 m., terwijl deze in het brakke meer 1 tot 7 m. bedroeg (Nienhuis, 1978). Zeegrassen kwamen na de afsluiting in 1971 voor tot op een diepte van 5 m. beneden het waterpeil van het meer (= N.A.P. -5,2 m.)³. Vóór de afsluiting kwam Groot zeegras voor in de getijzone van net beneden de laagwaterlijn tot het niveau van de gemiddelde waterstand tussen hoog en laagwater (Nienhuis & de Bree, 1977). In 1977 lag de ondergrens van de zeegrasvelden op 5 m., terwijl er toen nog planten waargenomen zijn tot op een maximale diepte van 7,5 m. (Pellikaan, 1980). In 1978 kwam de grootste zeegrasbedekking voor op een diepte van 0,5 tot 3 m. (Boelé, 1981). De verticale verspreiding van de zeegrassen is op ondiepere plekken vlakbij de kust of de oever gelimiteerd door gebrek aan ruimte en door golfslag. Op matige diepten is de verspreiding beperkt door de beschikbaarheid van ondergrondse biomassa en op grotere diepten door gebrek aan licht (Nienhuis & de Bree, 1977; Nienhuis, 1983; Verhagen & Nienhuis, 1983). De horizontale uitbreiding na 1971 bestond uit een toename van het oppervlak bedekt met zeegrassen (Tabel 5.2) én een toename in de dichtheid van de velden.

De Groot zeegraspopulatie heeft zich weten aan te passen aan de nieuwe omstandigheden die gecreëerd werden door de afsluiting van het estuarium. De populatie in het Grevelingen estuarium had een éénjarige voortplantingsstrategie (Beeftink, 1965). Na de afsluiting is dit verschoven naar een overwegend meerjarige strategie (Tabel 2.1), terwijl de planten aan de buitenkant van de velden overwegend éénjarig waren. De planten overwinteren over het algemeen met de rhizomen in de grond, terwijl een deel, met name op de ongunstige plekken, opkomt uit zaden (den Hartog, 1983; de Jong & de Jonge, 1989; van Lent, 1994a). De populatie Klein zeegras daarentegen bleek niet in staat zich generatief voort te planten. Klein zeegras vormde een meerjarige populatie en is in de jaren na de afsluiting van het Grevelingenmeer langzaam maar zeker verdwenen. In 1989 zijn er echter nog wel Klein zeegrasplanten waargenomen bij Battenoord (pers. comm. Drs. L. Vergeer en Prof. Dr. C. den Hartog). De planten werden waargenomen tussen de oever en de Groot zeegrasvelden in, op minder dan 1 m. diepte. Uit de literatuur zijn verder geen meldingen bekend van deze populatie.

In 1977 is onderzoek gedaan naar de zeegrasuitbreiding in het Grevelingenmeer (Pellikaan, 1980). Daaruit bleek dat ruimtelijke uitbreiding vooral plaats vond door middel van zaden; de uitbreiding van de wortelstokken bleek voor de zeegrassen alleen ter plaatse van betekenis te zijn. De zaden kunnen op nieuwe plekken terecht komen nadat ze meegevoerd zijn door losgeslagen bloeistengels of door sterke stromingen. In de periode na de afsluiting van het Grevelingenmeer is het bekken sterk verzoet, Figuur 5.5; het chloridegehalte in 1971 was ca. 16,5 g l⁻¹ en in 1978 ca. 12,5 g l⁻¹. Aangezien zaden een negatieve invloed blijken te ondervinden van een hoge saliniteit bij de kieming (Tutin, 1938; Arasaki, 1950; Phillips, 1971; Phillips, 1972; Phillips *et al.*, 1983; McMillan, 1983; Hootsmans *et al.*, 1987) is het mogelijk dat door de verzoeting van de waterkolom de generatieve reproductie⁴ toenam waardoor nieuwe locaties konden worden gekoloniseerd en het areaal zich uitbreidde.

In de periode 1971-1978 waarin het zeegrasareaal enorm is uitgebreid is het fosfaatgehalte in de waterkolom aanzienlijk gestegen, van ca. 0,1 mg l⁻¹ begin 1971 tot ca. 0,75 mg l⁻¹ eind 1978 (Bannink *et al.*, 1984; Figuur 5.2). Volgens Kelderman (1980) werd deze toename voor 45 % veroorzaakt door mobilisatie van fosfaat uit het sediment naar de stagnante waterkolom. Daarnaast was er een geringe

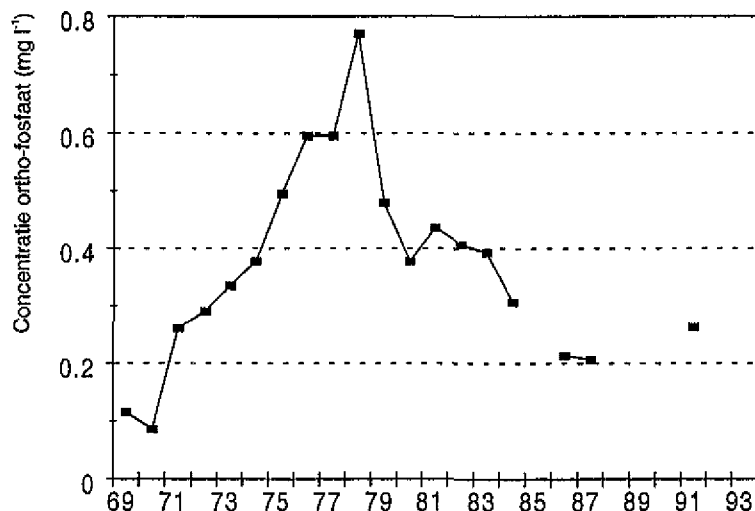
³Het waterpeil van het Grevelingenmeer ligt op N.A.P. -0,2 m. De diepteverspreiding van het zeegras wordt hier aangegeven in meters; dit is dan de diepte waarop de planten in het meer staan ten opzichte van de gemiddelde waterstand. Omgerekend naar N.A.P. moet hier dus 0,2 m bij opgeteld worden.

⁴Onder de toename van generatieve reproductie wordt hier verstaan: hoger kiemingspercentage van de zaden onder de heersende relatief zoete omstandigheden. Niet uitgesloten is echter dat door het lagere zoutgehalte de planten ook meer gaan bloeien en meer zaad gaan produceren.

doch continue input van fosfaat veroorzaakt door de polderwaterlozingen die via gemaaltjes in het meer terecht kwamen. Het is echter niet waarschijnlijk dat deze factor een belangrijke invloed heeft gehad op de zeegrassen en dat deze bijgedragen heeft in de uitbreiding van het zeegrassoppervlak (Wijgergangs & van Katwijk, 1993).

Figuur 5.2: Concentratie ortho-fosfaat in de waterkolom van het Grevelingenmeer.

Naar Bannink *et al.* (1984) en Wijgergangs & van Katwijk (1993)



Periode 1978 - ca. 1985

De uitbreiding van de zeegrassvelden leidde tot een hoogtepunt in 1978: in dat jaar bereikten de zeegrassen een bedekking van 4400 ha (Nienhuis, 1983). In datzelfde jaar werd in de Brouwersdam de Brouwerssluis aangelegd; met behulp van deze sluis kon de water in- en uitlaat gereguleerd worden van zowel het meer- als het Noordzeewater. In december 1978 werd de sluis in gebruik genomen. Het hele jaar 1979 heeft deze opengestaan om het chloridegehalte in het meer te verhogen (Figuur 5.5). Binnen een jaar is het chloridegehalte in de waterkolom toegenomen van ca. 13 g Cl⁻ l⁻¹ eind 1978 tot ca. 17 g Cl⁻ l⁻¹ eind 1979 (Bannink *et al.*, 1984). De concentratie ortho-fosfaat is binnen een jaar gedaald tot ca. 0,4 mg l⁻¹, Figuur 5.2. In deze tijd kreeg de zeegrasspopulatie een enorme klap. In twee jaar was het oppervlak met zeegrassen bijna gehalveerd tot 60 % van de bedekking in 1978: 2600 ha in 1980 (Nienhuis, 1983; Pellikaan & Nienhuis, 1988). Nienhuis (1983) zag de oorzaak hiervan in de verandering in de nutriëntensamenstelling van het meer. Door de extra import van stikstof via de Brouwerssluis zou de voorheen stikstof gelimiteerde fytoplanktongroei plots opgebloeid zijn. Dit zou geresulteerd hebben in een toename in organisch materiaal op de bodem waardoor een versnelde deoxygenatie en toxicatie van het sediment optrad. Hierdoor zouden rhizomen en wortels van de zeegrassen zijn afgestorven. Echter, op grond van het feit dat een toename in de fytoplanktongroei zou moeten zijn terug te vinden in gegevens over de helderheid van het water, kan deze theorie verworpen worden. Uit gegevens van Bannink *et al.* (1984), Holland (1991) en Wijgergangs & van Katwijk (1993) blijkt geen verslechtering in de helderheid van de waterkolom te zijn opgetreden na de afsluiting van het meer. Volgens Nienhuis (1983) kunnen ook de watertemperatuur en de saliniteit een rol gespeeld hebben. Ook Wijgergangs & van Katwijk (1993) en Wijgergangs (1994) pleiten voor de rol van saliniteit.

In het voorjaar van 1979 is er een hardnekkige stratificatie opgetreden door grote verschillen in chloridegehalte van het ingelaten zeewater en het Grevelingenmeerwater (Oorthuijsen & Iedema, 1992). Dit heeft in dat jaar geleid tot zuurstofloosheid over ca. 8 % van het bodemoppervlak. De stratificatie is in het najaar van 1980 weer opgeheven door sterke wind. Vanaf 1980 werd een interim beheer gevoerd, dat bestond uit het uitwisselen van Noordzeewater met Grevelingenwater in de periode van 1 oktober tot 1 maart via de Brouwerssluis. Doel hiervan was enerzijds het meer zout te houden, in afwachting van de

definitieve keuze zout of zoet, en anderzijds om stratificatie te beperken. In 1986 is besloten het Grevelingenmeer zout te houden en is het beheer van de Brouwerssluis als zodanig voortgezet.

In het begin van de jaren tachtig is herstel van het zeegras opgetreden waarbij het oppervlak opliep tot ca. 3700 hectare in 1983 (Tabel 5.2, Figuur 5.4 en 5.5). In de periode 1981-1985 bleef het zeegrasareaal ongeveer gelijk. In 1983 werd in de aan de oostzijde gelegen Grevelingendam een sluis aangebracht, bekend als de Flakkeese Spuisluis. In november 1984 is de sluis in gebruik genomen. In de winter van 1986/1987 bleek dat 30-40 % van de totale uitlaat van het Grevelingenmeer door de Flakkeese spuisluis gerealiseerd werd (Oorthuysen & Iedema, 1992). In de winter van 1987/1988 is 15 % met de hevel uitgelaten. Sindsdien is deze vrijwel niet meer gebruikt.

Na de eerste ingrijpende veranderingen in de waterchemie als gevolg van de openstelling van de Brouwerssluis is sinds 1980 het chloridegehalte gedurende dit decennium blijven schommelen rond de 16 g l^{-1} , Figuur 5.5 (tussen 1980 en 1988 lag het gemiddelde chloridegehalte tussen $15,3$ en $17,5 \text{ g Cl l}^{-1}$; Oorthuysen & Iedema, 1992). Het ortho-fosfaat gehalte in de waterkolom is langzaam verder afgenomen tot ca. $0,2 \text{ mg l}^{-1}$ eind jaren tachtig, Figuur 5.2. Het stikstofgehalte vertoont in deze periode een lichtelijk dalende trend, Figuur 5.3 (Oorthuysen & Iedema, 1992; Wijgengangs & van Katwijk, 1993).

Periode vanaf ca. 1985

In 1987 is het zeegrasareaal ca. 1600 ha; ruim 50 % reductie ten opzichte van het jaar 1985, Tabel 5.2. Gedurende de late zomermaanden van 1987 trad er sterfte op onder de zeegrassen in de delen dieper dan 3 m., terwijl ook de bedekking in ondiepere delen afnam. In 1989 was het oppervlak afgenomen tot 1427 hectare (Apon, 1990b). Groot zeegras kwam nauwelijks voor tussen 0 en 0,75 m. en beneden 1,50 m. Alleen tussen Herkingen en Battenoord werden zeegrasvelden op diepten tot 2.30 m. aangetroffen. Het ging hier om ijle zeegrasbegroeiingen met een bedekking tot 20 %. Hoge bedekkingen werden uitsluitend nog aangetroffen in waterdiepten tussen 0,75 en 1,25 m. Er werden allerlei speculaties geuit over de mogelijke oorzaken van de afname: zo zouden er veranderingen in de stromingen in het meer zijn opgetreden doordat het regime van de sluisopening gewijzigd was, stromingen zouden sterker geworden zijn (Giesen, 1990). Volgens Bakker *et al.* (1991) echter is de continue afname van zeegras een natuurlijk proces en kan dit niet worden toegeschreven aan veranderingen in het waterhuishoudkundig beheer.

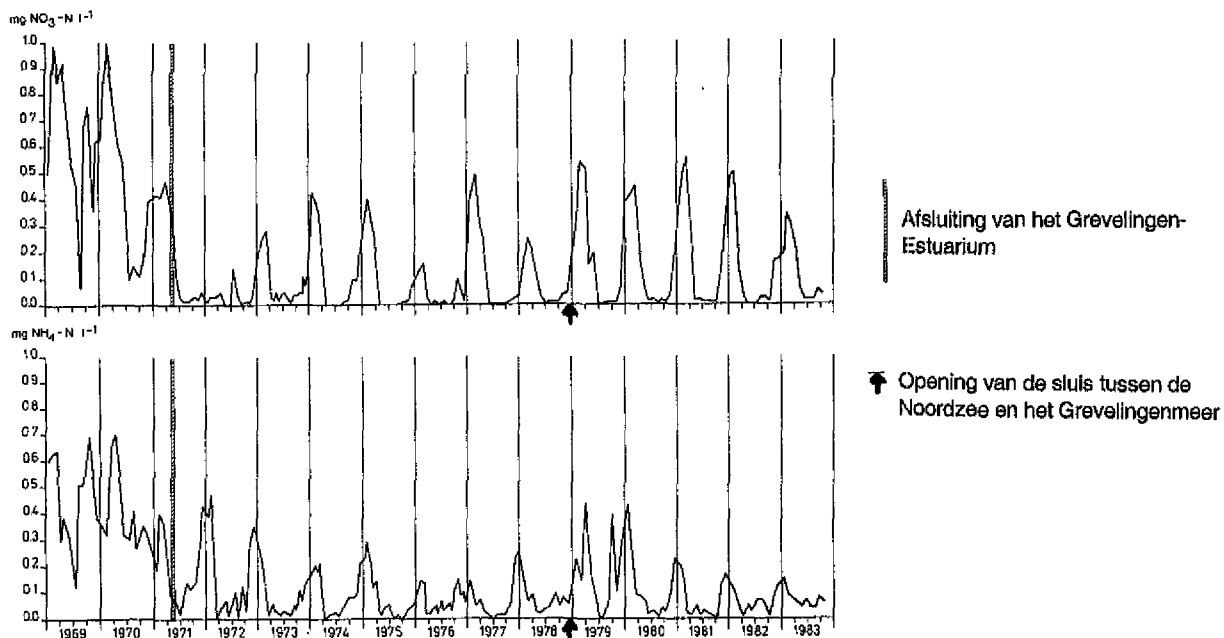
De laatste jaren is het beheer van de Brouwerssluis gewijzigd: de sluis werd in april gesloten in plaats van in maart (Oorthuysen & Iedema, 1992). Deze aanpassing is uitgevoerd ten behoeve van de visintrek. Oorthuysen & Iedema verwachtten als gevolg hiervan geen grote veranderingen in het nutriëntengehalte, chloridegehalte en de spronglaagdiepte. In de praktijk heeft de verlenging van het openstaan van de sluis geen merkbare veranderingen in de spronglaagdiepte veroorzaakt.

In de zomer van 1991 is een verdere drastische afname van het zeegras gesignaleerd tot een totale bedekking van ca. 290 ha in 1991 (Verschuure, 1994). In 1994 is het oppervlak wederom gekarteerd en vastgesteld op ca. 59 hectare (Verschuure, 1994). Het grootste veld wat in 1994 nog in het Grevelingenmeer voorkomt is gelegen op de Slikken van Flakkee (Figuur 5.4); hier stonden twee veldjes van totaal zo'n 57 ha groot (Verschuure, 1994). Verder zijn er nog 2 plekken met wat zeegrasspollen, met een totaal oppervlak van 2 ha: ten oosten en ten westen van Battenoord, en helemaal ten zuidoosten van de Slikken van Flakkee. Na vergelijking van 1994 met 1993 blijkt er weinig veranderd te zijn in deze periode: het veld op de Slikken van Flakkee lijkt van ongeveer dezelfde omvang gebleven, terwijl de andere veldjes iets zijn afgenomen. De diepte waarop het zeegras in 1994 nog voorkomt ligt tussen de 0,80 en 1,30 m. Dieper dan 1,50 m. zijn geen planten meer gevonden (Verschuure, 1994). De generatieve reproductie van de populatie stelt niet veel voor. Er zijn weinig bloeischeuten gevonden en de productie van zaad is erg laag omdat het zaad niet uitrijpt. In oktober 1994 waren er nog bloeischeuten aanwezig maar er werden geen rijpe zaden gevonden. De bloeischeuten waren nog in een vroeg stadium, de zaden waren erg groen en zaten nog in de aren (Verschuure, 1994; pers. obs. Wijgengangs). Volgens Verschuure is er in 1994 ook een verlaging in de ratio bovengronds/ondergrondse biomassa, Tabel 2.1; relatief minder bovengrondse biomassa is geproduceerd. Dit komt vermoedelijk door de afname in het aantal bloeiwijzen en omdat de planten kleiner zijn geworden (mogelijk mede doordat ze op minder diepe plekken voorkomen).

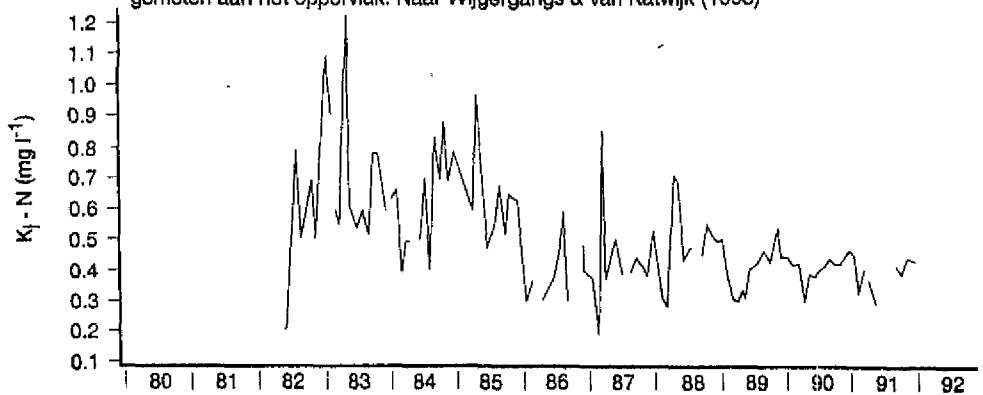
Bij de kartering in 1998 zijn door Verschuure (1998) nog maar twee kleine plekken Groot zeegras op de Slikken van Flakkee aangetroffen met een totaal oppervlak van ca 3ha.

Figuur 5.3: Concentratie stikstof in de waterkolom van het Grevelingenmeer.

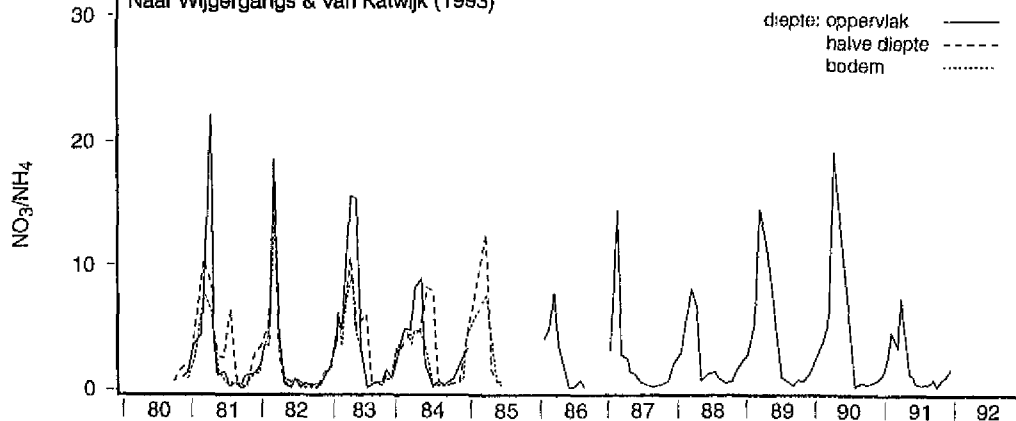
Nitraat- en ammoniumconcentratie in de waterkolom van het Grevelingenmeer, gemeten aan het oppervlak.
Naar Bannink *et al.* (1984)



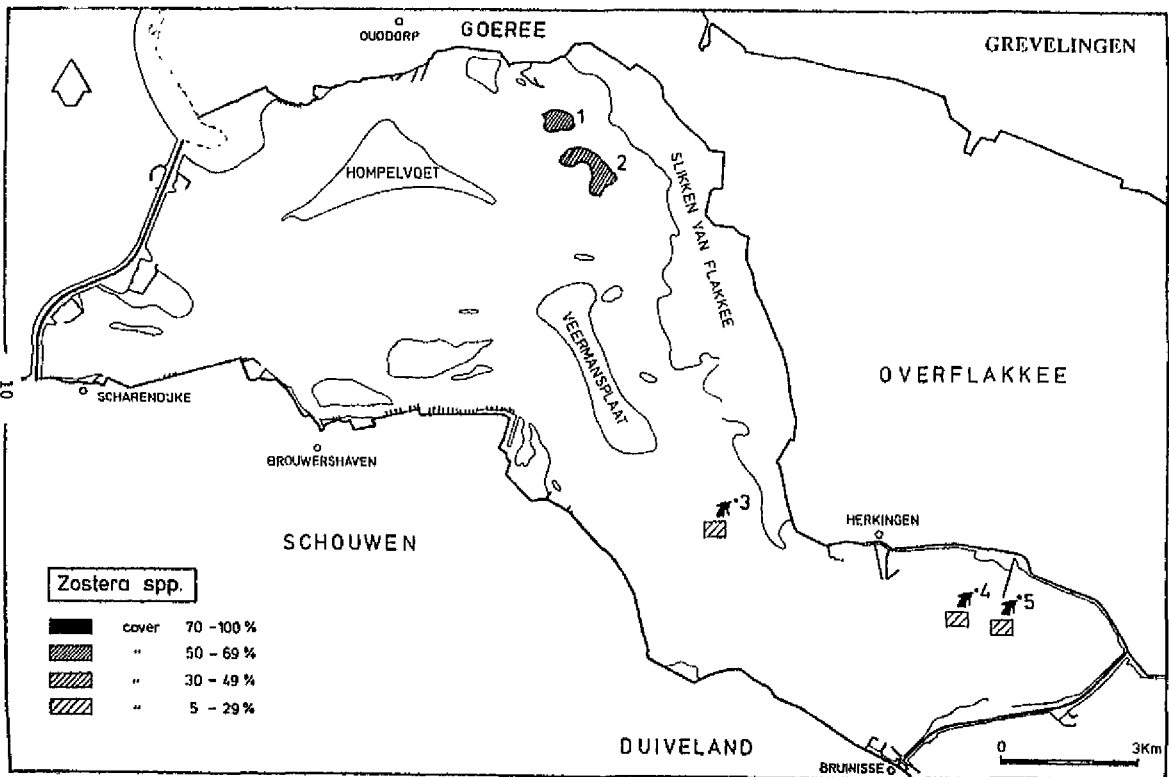
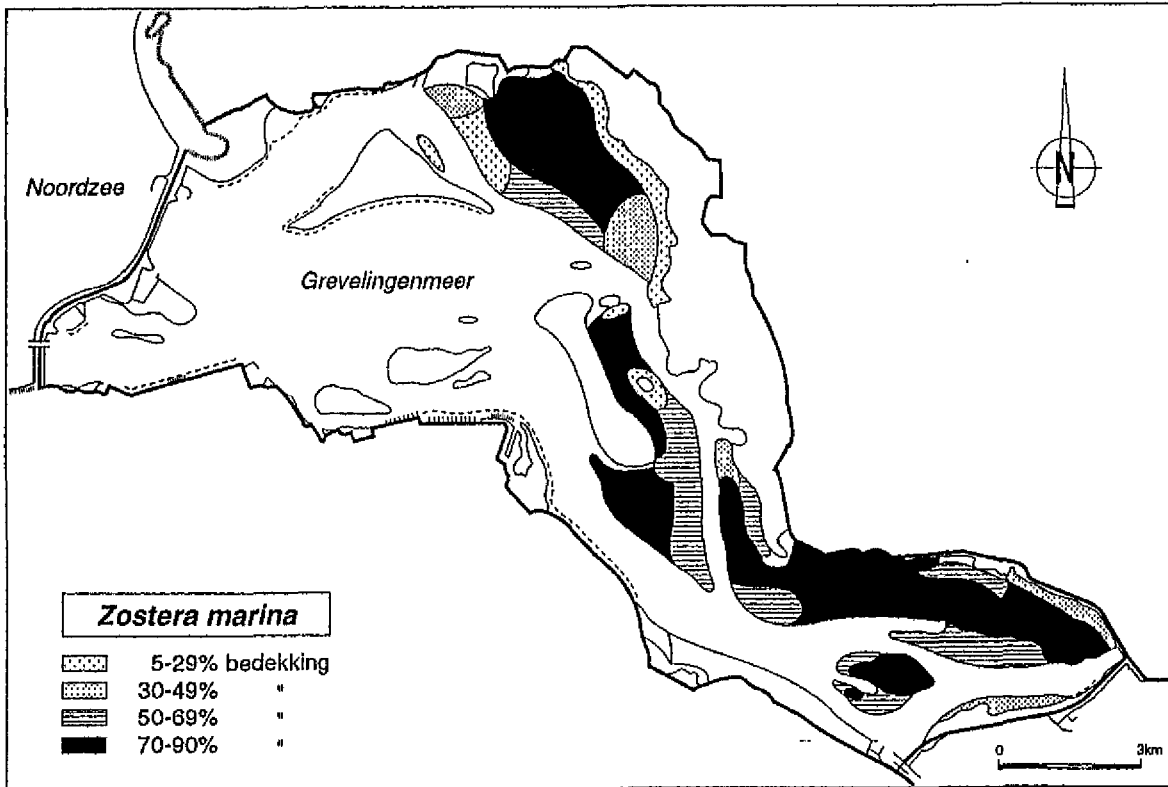
Het verloop van de totaal organische stikstofconcentratie van het water gedurende de jaren 1980-1991, gemeten aan het oppervlak. Naar Wijgengangs & van Katwijk (1993)



Het verloop van de nitraat/ammonium-ratio van het water gedurende de jaren 1980-1991. Naar Wijgengangs & van Katwijk (1993)



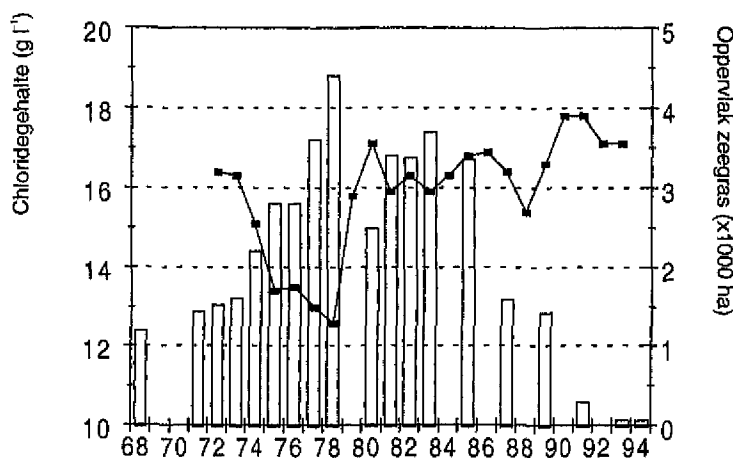
Figuur 5.4: Verspreiding van Groot zeegras in het Grevelingenmeer in 1983 (boven) en 1994 (onder).
 Naar Apon (1990b) en Verschuure (1994)



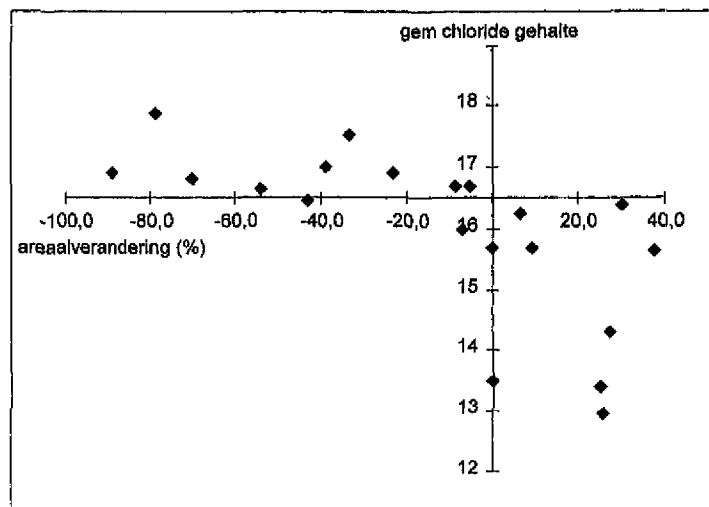
Mogelijke oorzaken van de afname van het zeegrasareaal in het Grevelingenmeer.

Sinds halverwege de jaren tachtig gaat het zeegrasbestand in het Grevelingenmeer met sprongen achteruit. Het hoge zoutgehalte van de afgelopen jaren, oplopend tot 18 g Cl l⁻¹, heeft daar waarschijnlijk een rol in gespeeld (Wijergangs & van Katwijk, 1993; Wijergangs, 1994). Een hoge saliniteit heeft mogelijk een negatief effect op de bloei en de zaadproductie. Hierdoor, en door het feit dat bij een hoog zoutgehalte het kiemingspercentage beduidend lager is, wordt herstel van een populatie waarschijnlijk bemoeilijkt door een hoge saliniteit. Opmerkelijk is de waarneming van Verschuure in mei 1993 dat er vrijwel geen kieming in het veld optrad terwijl de zaden in het sediment nog wel kiemkrachtig waren. Voor een goede zaadkieming en opgroei uit wortelstokken in het voorjaar enerzijds en zaadzetting in de zomer anderzijds lijkt een wat verlaagd chloridegehalte vereist (maximaal 16,5 g Cl l⁻¹; saliniteit 30 ‰); zie ook Figuur 5.6. Als het chloridegehalte beneden de 16,5 g Cl l⁻¹ blijft is er steeds een toename in het zeegrasareaal, echter als het chloridegehalte hierboven uit stijgt neemt het zeegrasareaal af. Juist in de jaren waarin het zoutgehalte van het water relatief laag was hadden de zaden een hoger kiemingspercentage zodat ze nieuwe plekken konden bezetten.

Figuur 5.5: Verloop van het chloridegehalte in de waterkolom (lijn) in het Grevelingenmeer en het oppervlak bedekt met zeegras (staafjes). (Oppervlak met meer dan 5 % zeegrasbedekking)
Chloridegehalte: naar Bannink *et al.* (1984), Wijergangs & van Katwijk (1993) en data WOSRO-RWS



Figuur 5.6: Relatieve verandering van het oppervlak Groot zeegras (X-as) in relatie tot het gemiddeld zoutgehalte (jaar T₀ + jaar T₁)



De negatieve correlatie tussen saliniteit en zeegrasareaal vertoont een trendbreuk tussen 1985 en 1988 (Figuur 5.5); in deze periode neemt de saliniteit af terwijl ook het zeegrasareaal afneemt. Om deze reden en omdat Groot zeegras elders bij hoge saliniteit floreert (langs Atlantische en Pacifische kusten) kan een hoge saliniteit niet alléén verantwoordelijk zijn voor de sterfte in het Grevelingenmeer. Volgens van Lent & Verschuure (1995) en van Lent *et al.* (1995) speelt stikstoflimitatie een niet te onderschatten rol in de afname van de zeegrassen in het Grevelingenmeer. Stikstofverrijking had bij meerjarige planten een toename in de bloei en de bovengrondse biomassa tot gevolg. En aangezien stikstoflimitatie in de noordelijke gematigde klimaten veel voorkomt (Dennison *et al.*, 1987; Harlin & Thorne-Miller, 1981; van Lent *et al.*, 1995; Murray *et al.*, 1992; Short, 1987) kan dit een rol hebben gespeeld. Fosforlimitatie daarentegen komt veel voor in tropische gebieden (Short *et al.*, 1985) maar bleek in het Grevelingenmeer geen belangrijke rol te spelen. Stikstoflimitatie hoeft dus geen belemmering te zijn voor de populatie om zich te handhaven dan wel uit te breiden. Het lijkt erop dat Groot zeegras zich enigszins heeft aangepast aan stikstofarme omstandigheden door middel van interne stikstofhuishouding (Borum *et al.*, 1989; Pedersen & Borum, 1992, 1993). Waarschijnlijk kan het zeegras zich in stikstofarme systemen handhaven zolang de verdere omstandigheden gunstig zijn. Een verhoogde saliniteit kan leiden tot verzwakking van de plant waardoor deze gevoeliger wordt voor andere factoren (Wijgergangs, 1994). Wijgergangs (1994) vond dat Groot zeegras in Denemarken in brakke wateren tot op grotere diepten voorkwam dan in de zoutere wateren. Op de dieptegrens van de zeegrasverspreiding in wateren met een hogere saliniteit (i.e. grofweg boven de 25 ‰, oftewel 13,8 g Cl l⁻¹) was nog geen sprake van lichtlimitatie. Hier lijkt een hoog zoutgehalte een stress te veroorzaken waardoor de planten gevoeliger zijn voor andere factoren. Een verminderde lichtbeschikbaarheid kan dan fataal zijn. Mogelijk heeft dit in het Grevelingenmeer ook meegespeeld; de planten ondervonden een stress van het hoge zoutgehalte waardoor ze niet konden overleven op grotere diepten, terwijl ze dat onder minder saliene omstandigheden wel konden.

5.2.2 De Oosterschelde

Periode tot 1970

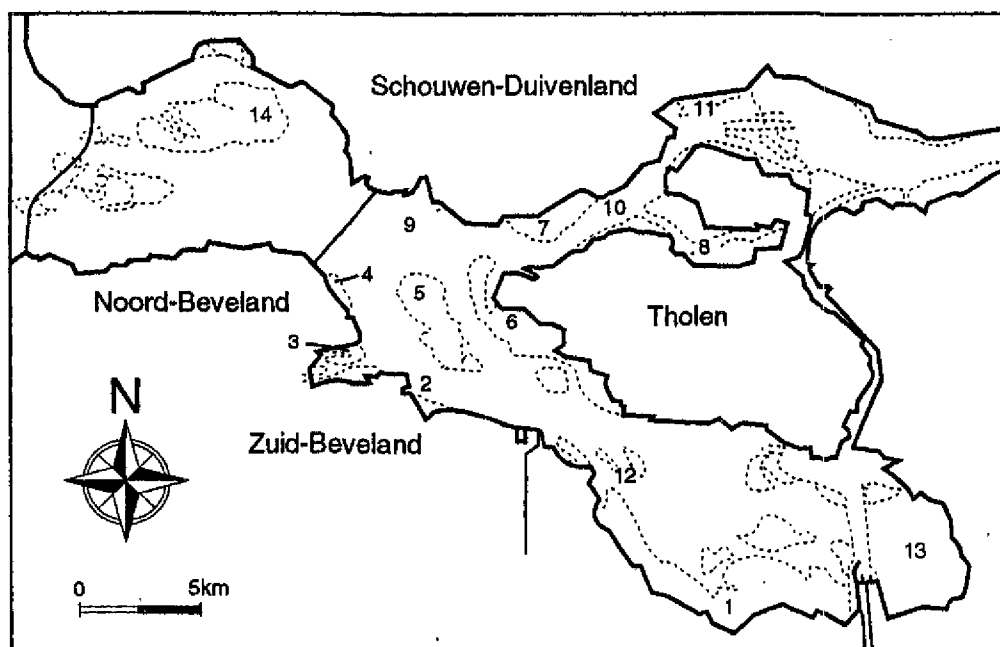
De Oosterschelde was voor de uitvoering van de Deltawerken een natuurlijk estuarium met getijdeninvloeden. In de 50-er en 60-er jaren zijn er verspreid waarnemingen gedaan van zowel Groot als Klein zeegras (Beeftink *et al.*, 1965). Beide kwamen verspreid voor in de Oosterschelde. Klein zeegras vormde een meerjarige populatie en Groot zeegras kwam uitsluitend voor als éénjarige populatie. Wolff (1973) vond Groot zeegras op slijkige en fijne zanderige plekken in de eulitorale zone. Klein zeegras groeide op vaster/steviger substraat en meestal op de hoger gelegen delen van het wad. Beide soorten groeiden op beschutte plekken en op sommige plekken kwamen ze door elkaar voor zonder enige structuur (Nienhuis, 1970). In het begin van de jaren zestig werden in het estuarium van de Oosterschelde de eerste dammen gebouwd.

Tabel 5.3: Overzicht van de werkzaamheden in de periode van de aanleg van de waterbouwkundige werken van het Deltaplan. Voor de ligging van de Waterbouwkundige werken zie Figuur 5.1.

jaar	Werkzaamheden
1960	Aanleg Zandkreekdam met sluis
1964	Aanleg Grevelingendam
1970	Aanleg Volkerakdam met scheepvaart- en inlaatsluizen
1972	Afsluiting Krabbenkreek aan de oostzijde
1977	Afvoer van zoetwater uit het Volkerak
1979	Start aanleg Stormvloedkering
1982	Sluiting Markiezaatskade
1985	Afbouwfase Stormvloedkering
1986	Aanleg Oesterdam met scheepvaartsluis
1987	Gereedkomen Philipsdam met scheepvaartsluizen
1987	Voltooiing Waterbouwkundige werken van het Deltaplan

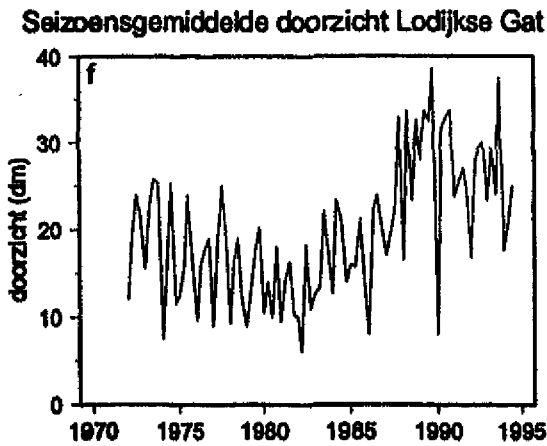
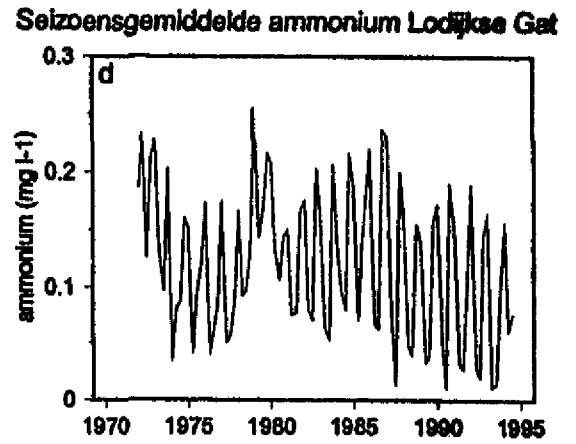
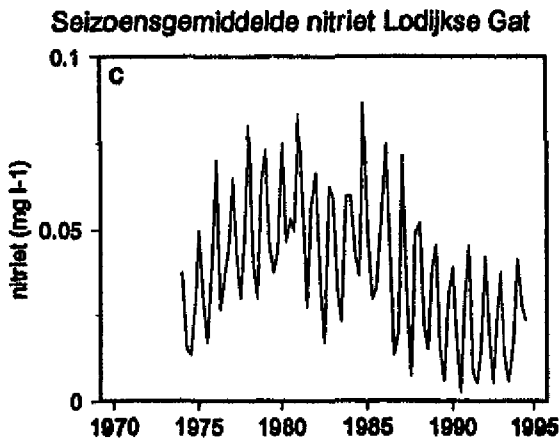
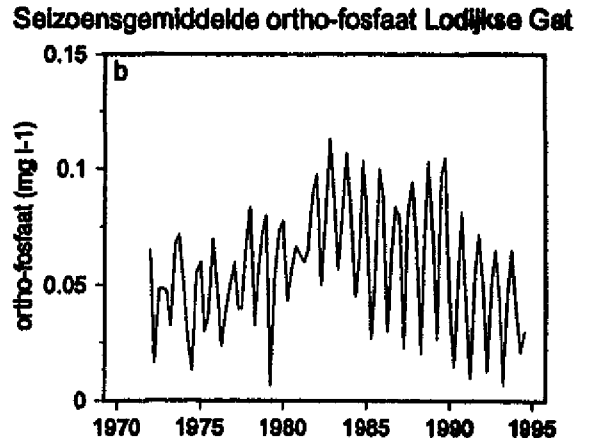
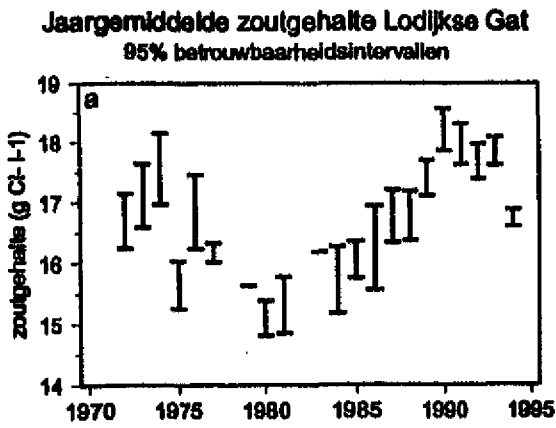
In 1960 werd de Zandkreekdam met sluis aangelegd waardoor het Veerse Meer afgesloten werd van de Oosterschelde. Deze dam had geen ingrijpende gevolgen voor de Oosterschelde aangezien de dam ongeveer op het wantijgebied was geplaatst. In 1964 werd de Grevelingendam aangelegd die aan de oostzijde het Grevelingenmeer afsloot van met name de rivierinvloed (Figuur 5.1). De hoeveelheid water die voorheen uit de Rijn en de Maas de Grevelingen instroomde, stroomde nu door naar de Oosterschelde. Dit veroorzaakte grotere schommelingen in het zoutgehalte in de Oosterschelde, met name in het voorjaar en in de winter. In de natte perioden neemt de hoeveelheid water die in de Oosterschelde terechtkomt via afvoer van rivier- en polderwater als gevolg van grote neerslaghoeveelheden toe. Dit kan een periodieke lokale verzoeting van de waterlaag veroorzaken. De concentratie voedingsstoffen in de waterkolom steeg door de toenemende aanvoer van rivierwater. Mogelijk hebben de zeegrassen zich in deze periode kunnen uitbreiden als gevolg van de lagere zoutgehalten die gunstigere kiemomstandigheden creëerden. Er zijn echter geen gegevens van zowel de waterchemie als van de zeegrassen uit deze vroege periode beschikbaar; continue metingen omtrent de waterchemie zijn pas uitgevoerd vanaf begin jaren '70, en de eerste opnames met betrekking tot zeegras dateren uit 1977.

Figuur 5.7: Ligging van de verschillende gebieden in de Oosterschelde.



- 1 Verdrongen land van Zuid-Beveland
- 2 Slikken van Kattendijke
- 3 Zandkreek
- 4 Slikken van Kats
- 5 Galgenplaat
- 6 Slikken van de Dortsman
- 7 Slikken van Viane
- 8 Krabbenkreek
- 9 Slikken Noordbout
- 10 Slikken Mastgat Oost
- 11 Plaat van Oude Tongen
- 12 Wad bij Yerseke
- 13 Markiezaat
- 14 Roggenplaat

Figuur 5.8: Verloop van waterchemische parameters in de waterkolom van de Oosterschelde (Lodijkse Gat) van 1972 tot 1994. Bron: MWTL-RIKZ
 a: chloridegehalte b: concentratie ortho-fosfaat c: concentratie nitriet d: concentratie ammonium
 e: doorzicht



Regulatie rivierinvloeden en eerste zeegraskartering

In 1970 werd de Oosterschelde grotendeels afgesloten van de rivierinvloeden van de Maas en de Rijn door de aanleg van de Volkerakdam met scheepvaart- en inlaatsluizen. De aanleg van deze dam heeft geleid tot een toename in het getijverschil en in de stand van het gemiddeld hoogwater met ca. 0.2 tot 0.3 m. in de noordelijke tak van de Oosterschelde (Volkerak, Zijpe, Krabbenkreek, Mastgat en Keeten; voor de ligging van deze locaties zie o.a. Figuur 5.7). Bovendien nam de stroomsnelheid in het Keeten-Zijpe gebied sterk toe, met name in de geul. De invloed van de rivieren op de Oosterschelde werd vanaf nu gereguleerd, waardoor het zoutgehalte geleidelijk steeg en de fluctuaties verminderden (Figuur 5.8.a). De zoutgradiënt in het noordelijke Oosterschelde gebied bleef bestaan. De grotere stroomsnelheid had mogelijk een negatief effect op de zeegrasvestiging en -verspreiding. Het grotere getijverschil zou geleid kunnen hebben tot een uitbreiding van het zeegras naar de hogere delen (de Jonge & de Jong, 1992).

De afsluiting van de Krabbenkreek aan de oostzijde in 1972 had geringe consequenties voor de omgeving. Oorspronkelijk lag het wantij verder naar het oosten in de noordelijke Eendracht. Door de afsluiting is de Krabbenkreek een kortere, doodlopende arm geworden; de stroomsnelheid van het water nam af waardoor verslibbing kon optreden. Mogelijk is hierdoor de Krabbenkreek een aantrekkelijker plek voor het zeegras geworden.

In 1976 werden de streefwaarden geformuleerd voor het zoutgehalte in de Oosterschelde; deze werd gesteld op $15,5 \text{ g Cl}^{-1}$ (saliniteit 28 ‰) voor de kom en $13,0 \text{ g Cl}^{-1}$ (saliniteit 23,5 ‰) voor de Krabbenkreek. Verwacht werd dat het zoutgehalte hier ruimschoots boven zou blijven (Smaal & Boeijs, 1991).

De concentratie voedingsstoffen in de waterkolom van de Oosterschelde is in de jaren zeventig toegenomen. Dit gold vooral voor het nitriet- en orthofosfaatgehalte: in 1980 waren de concentraties van deze voedingsstoffen ongeveer twee keer zo hoog geworden als in 1972 (Figuur 5.8.b en 5.8.c). Ondanks de toename van de voedingsstoffen bleef het doorzicht schommelen tussen de 1 en 2 m. (Figuur 5.8.d). Een verhoging van het voedingsstoffengehalte in de waterlaag kan een massale ontwikkeling van groenwieren zoals bijvoorbeeld zeesla (*Ulva spec.*) tot gevolg hebben (zie ook § 4.8 Eutrofiëring). Grote hoeveelheden groenwieren kunnen, indien ze gedurende een langere periode het zeegras bedekken, de planten verstikken (den Hartog, 1994a; Bellemakers & de Jong, 1995). Ook epifyten gedijen erg goed onder geëutrofiëerde omstandigheden en kunnen een concurrentiepositie innemen ten opzichte van zeegrassen voor bijvoorbeeld nutriënten of licht.

Daemen heeft in 1977 de eerste zeegraskartering uitgevoerd in de Oosterschelde voor zowel Groot als Klein zeegras (Daemen, 1979). Door de gehanteerde karteermethode (uitsluitend transecten lopen in verschillende raaien) zijn de grenzen van de zeegrasvelden niet exact bepaald. De uitgewerkte kaarten van deze kartering zijn gedigitaliseerd en ingevoerd in een Geografisch Informatie Systeem (G.I.S.) (Bellemakers & de Jong, 1995). De voornaamste standplaatsen van het Klein zeegras in 1977 waren (Figuur 5.9.a): de Krabbenkreek, Slikken van Viane, Slikken van de Dortsman, Markiezaat, Verdrongen land van Zuid-Beveland en de Zandkreek. Het Groot zeegras kwam over het algemeen in lagere bedekkingpercentages voor. De belangrijkste standplaatsen waren (Figuur 5.9.a): de Krabbenkreek, Slikken van Viane, de Markiezaat, Verdrongen land van Zuid-Beveland en de Zandkreek. Aangenomen wordt dat deze gegevens een goed beeld vormen van de verspreiding van zeegras in de Oosterschelde in de periode voorafgaand aan 1977.

Vanaf maart 1977 werd een constante afvoer van zoetwater via het Volkerak ingesteld op $50 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Hierdoor werd het zoutgehalte in het noordoostelijke deel van de Oosterschelde vrij constant en de gradiënt bleef gehandhaafd. De stroomsnelheid in het noordelijke Oosterschelde gebied, Zijpe, Mastgat, Keeten, is nog steeds hoog. De winter van 1979 was een relatief strenge winter: er waren 17 ijsdagen tegen een gemiddelde van 7,3 over de periode 1950-1980⁶. Aangezien zeegrassen gevoelig zijn voor vorst (den Hartog & van der Velde, 1970) kan een strenge winter een flinke aanslag op het zeegrasareaal betekenen. De planten kunnen in de hogere delen van het eulitoraal direct bevriezen en in de lagere delen kunnen deze aangetast worden door de ijsgang. Met name in het noordelijke deel van de Oosterschelde kan het herstel van de zeegraspopulaties problemen hebben opgeleverd. Een hoge stroomsnelheid van het water en een constant (hoger) zoutgehalte zijn niet bevorderlijk voor het herstel

⁶ De Figuren 5.9.a, b, c en d zijn opgenomen in dit rapport als kleurenbijlage.

⁶ Indien in deze reeks de winter van 1962/1963 met 46 ijsdagen niet wordt meegenomen ligt het gemiddelde aantal ijsdagen per jaar zelfs op 5,9.

of de hervestiging van de planten. Met het constant worden van het zoutgehalte verdwijnen de periodieke, voor de zeegraskieming zo belangrijke, lagere zoutgehalten (bijvoorbeeld in voor- en najaar als gevolg van grote hoeveelheden neerslag). Juist op de plekken rond de kleine inlaatpunten van zoet polderwater werden gunstige omstandigheden gecreëerd voor de vestiging of uitbreiding van zeegras. Door het wegsaneren van dergelijke kleine lozingspunten eind jaren zeventig als gevolg van de dijkverzwaringen verdwenen ook een aantal aantrekkelijke standplaatsen voor zeegras.

In 1982 werd de Markiezaatskade gesloten. De aanleg heeft waarschijnlijk geen duidelijke invloed gehad op de kom van de Oosterschelde. Echter voor de Markiezaat zelf had het wel duidelijke gevolgen. Door de aanleg van de kade werd de Markiezaat volledig afgesloten van de Oosterschelde en van het rivierwater wat voorheen via het Schelde-Rijnkanaal in de Markiezaat stroomde. Bij de kartering van 1977 werd er een totaal van ca. 245 ha zeegras, zowel Groot als Klein zeegras, in dit gebied aangetroffen (Daemen, 1979). Na de afsluiting is deze populatie geheel verdwenen.

Regelmatige zeegraskarteringen

Vanaf 1984 zijn verschillende gebieden in de Oosterschelde gekarteerd met behulp van luchtfoto-interpretaties (de Jong & Meulstee, 1989). De meeste gebieden werden minimaal twee keer gekarteerd in het kader van het INTERECOS programma, in 1984/1985 en 1989/1990 (Smaal & Boeije, 1991). Belangrijke zeegrasgebieden als de Galgeplaat, Krabbenkreek, Roggenplaat en de Zandkreek werden jaarlijks gekarteerd. Als gevolg van de gebruikte methode (luchtfoto's) is de bedekkingsklasse 0-5% minder betrouwbaar. Recentelijk zijn deze karteringen met behulp van een Geografisch Informatie Systeem gepresenteerd en kan aan de hand daarvan de verspreidingsdynamiek van het zeegras in de Oosterschelde worden beschreven (Bellemakers & de Jong, 1995).

Hoewel in 1977 niet alle gebieden in de Oosterschelde bezocht zijn om de zeegrasverspreiding in kaart te brengen kan geconcludeerd worden dat het totale areaal met Groot en Klein zeegras destijds beduidend omvangrijker was dan in de jaren erna (Tabel 5.4). Daemen kwam in 1977 tot een oppervlak van 980 ha dat voor meer dan 5 % met zeegras bedekt was waarvan 245 ha in de Markiezaat; de Roggenplaat en de Galgeplaat vielen toen buiten het gekarteerde gebied, maar vermoedelijk kwam hier geen zeegras van betekenis voor. In 1983/1984 bedroeg het totale oppervlak van zeegrasvelden met meer dan 5 % bedekking ca. 500 ha. (Tabel 5.4; Figuur 5.9.b). De zandplaten, Roggenplaat en Galgeplaat, zijn hierbij wel gekarteerd. Op beide platen zijn mosselpercelen aangelegd: op de Roggenplaat waren zeer verspreid wat zeegrassen aanwezig in zeer lage bedekkingen, op de Galgeplaat werd met name Groot zeegras waargenomen over een gebied van ca. 90 ha met een bedekking van minder dan 5 %. Dit geeft een beeld van de situatie van de zeegrassen op de zandplaten in de Oosterschelde in de periode vóór de werkzaamheden aan de grote waterbouwkundige werken.

Tabel 5.4: Oppervlakte bedekt met zeegras (*Zostera marina* en *Zostera noltii*) in de Oosterschelde sinds 1977.

jaar	Oppervlakte (ha) (>5% bedekking)	bron	kartering
1977	980	Daemen (1979)	Excl. Galge- en Roggenplaat
1984	672	De Jong & Meulstee (1989)	Volledig
1986	166	De Jong & Meulstee (1989)	Onvolledig
1987	222	De Jong & Meulstee (1989)	Onvolledig
1988	244	Smaal & Boeije (1991)	Onvolledig
1989	215	Smaal & Boeije (1991)	Onvolledig
1990	126	Smaal & Boeije (1991)	Onvolledig
1991	107	MWTL-karteringen RIKZ	Volledig
1992	79	MWTL-karteringen RIKZ	Onvolledig
1995/1996	69	MWTL-karteringen RIKZ	Volledig
1997/1998	55	MWTL-karteringen RIKZ	Volledig

Tabel 5.5: Oppervlakten bedekt met zeegras in de kerngebieden van de Oosterschelde; totaal oppervlak (ha) en oppervlak met meer dan 5 % beddekking (ha).

+ geen oppervlak, wel aanwezig; - geen meting.

Jaar oppervlak	Zandkreek		Krabbenkreek		Galgeplaat		Roggenplaat	
	> 5 %	totaal	> 5%	totaal	> 5 %	totaal	> 5 %	totaal
1977	115	120	250	270	?	?	?	?
1984	84	94	135	146	0	89	0	0
1986	98	124	68	71	0	0	0	0
1987	91	119	67	73	50	223	14	47
1988	102	151	50	66	67	126	26	41
1989	71	111	11	50	60	60	0	0
1990	48	112	20	34	0	1	0	ca. 2
1991	42	56	10	13	11	22	1	1
1992	29	35	8	10	0	0	-	-
1995	18	23	7	15	-	-	-	-
1996	18	30	5	9	0	0	5	8
1997	17	21	2	5	-	-	-	-
1998	16	21	-	-	-	-	+	+

De grootschalige waterbouwkundige projecten

Halverwege de jaren tachtig zijn er veel werkzaamheden verricht in de Oosterschelde. In het najaar van 1985 werd gestart met de afbouwfase van de Stormvloedkering (in 1979 was men hier al aan begonnen). In oktober 1986 kwam de Oesterdam met scheepvaartsluis gereed en in april 1987 werd de Philipsdam met scheepvaartsluizen geopend.

Vóór 1986 was het getijverschil ruim 3,5 m. Tijdens de afbouwfase van de Stormvloedkering is het getij gedurende de periode van het voorjaar in 1986 tot april 1987 tot 30-40 % gereduceerd geweest in verband met bouwactiviteiten, scheepvaartproblemen en de sluiting van de compartimenteringsdammen. Dit hield in dat de gemiddelde hoogwaterstand sterk gereduceerd was waardoor de hoger gelegen delen van het littoraal minder of soms vrijwel niet meer werden overspoeld. Door de verlaging van de gemiddelde hoogwaterstand werd de golfslag langer geconcentreerd binnen de zone waarin de zeegrassen groeien (Smaal & Boeije, 1991). Bovendien zijn er drie opeenvolgende strenge winters in deze periode geweest; de winters van 1984 tot en met 1987 met respectievelijk 23, 16 en 15 ijsdagen (de Jong & Meulstee, 1989). Al deze factoren bij elkaar, uitdroging, golfslag en vorst, hebben waarschijnlijk ertoe bijgedragen dat zeegrassen op veel plekken in de Oosterschelde, met name in de hogergelegen delen, verdwenen. Dit was vooral zichtbaar in de Krabbenkreek (Tabel 5.4). De zeegrassen in de Krabbenkreek komen over het algemeen hoog voor, grofweg tussen N.A.P. -0,2 en +0,9 m. (de Jong & Meulstee, 1989); planten in de Zandkreek daarentegen zijn veel lager gelegen. In de Zandkreek is dan ook geen duidelijke verandering in het zeegrasareaal opgetreden. In de Krabbenkreek is het oppervlak zeegras, met name Klein zeegras, sterk afgenomen als gevolg van de verminderde overspoelingsduur en -frequentie en de vorst. In 1984 was er nog een totaal oppervlak in de gehele Oosterschelde van ca. 500 ha voor meer dan 5 % bedekt met zeegras; de afname resulteerde in een dieptepunt van 166 ha zeegras in 1986 (Tabel 5.4). In de periode van de afbouwfase waren de mosselpercelen op de platen, Galgeplaat en Roggenplaat, niet in gebruik; door de te lage hoogwaterstand konden de vissersboten in deze periode de platen niet bereiken (de Jong & Meulstee, 1989). Hierdoor en door de verandering van de stroomsnelheden heeft het Groot zeegras zich op deze plekken kunnen vestigen en uitbreiden, met name op de Galgeplaat. Klein zeegras is op beide platen slechts sporadisch waargenomen. De uitbreiding van het Groot zeegras op de mosselpercelen is de belangrijkste locatie in de toename van het totale zeegrasareaal in de Oosterschelde tussen 1986 en 1987 (Tabel 5.4 en 5.5).

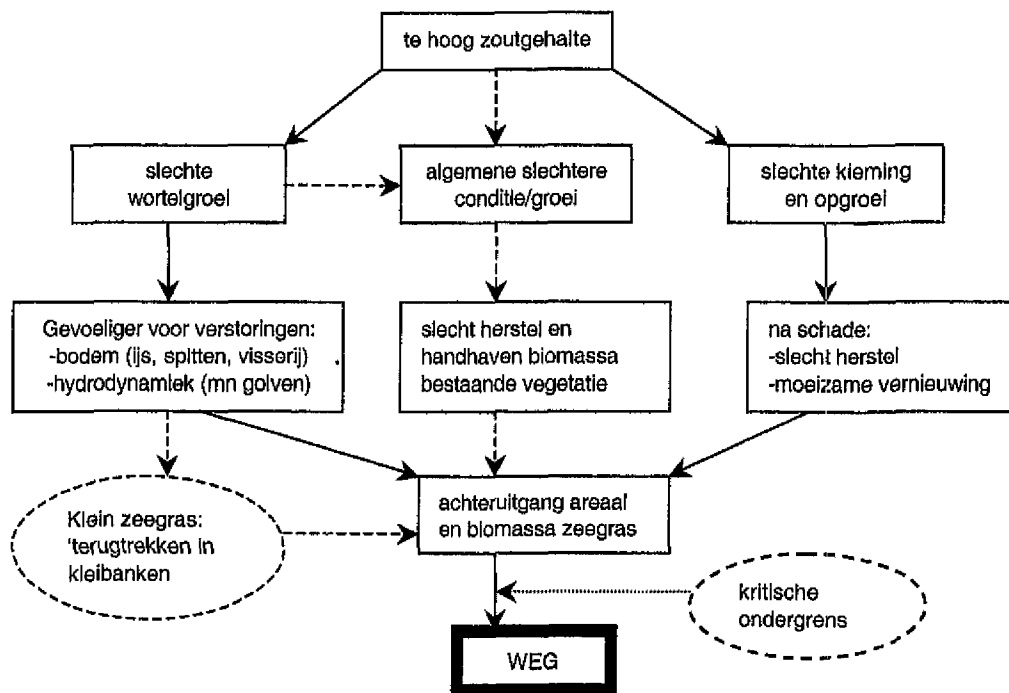
Sinds de aanleg van de Philipsdam is de zoetwaterinvloed van de rivieren op de Oosterschelde sterk gereduceerd. Werd er voorheen via de Volkerakdam ca. 50 m³ s⁻¹ ingelaten, in 1987 werd dat teruggebracht tot een zoetwaterinlaat van ca. 10 m³ s⁻¹ via de Krammersluizen in de Philipsdam (Smaal & Nienhuis, 1992). Het zoutgehalte in de waterkolom is tussen 1980 en 1990 sterk gestegen (Figuur 5.8.a). Sinds het begin van de jaren tachtig is ook het voedingsstoffengehalte in de waterlaag afgenomen (Figuur 5.8.b en c). Er trad een afname op in de stikstof-, fosfaat- en siliciumbelasting die het meest merkbaar was in het noordelijke deel van de Oosterschelde. Daar werd altijd de grootste hoeveelheid voedingsstoffen gemeten, omdat deze via het rivierwater binnenkwamen.

In 1987 is uiteindelijk de laatste hand gelegd aan de uitvoering en voltooiing van de waterbouwkundige werken van het Deltaplan. Na 1987 is de situatie in de Oosterschelde redelijk gestagneerd. Het getijdenverschil is afgenomen met zo'n 10 % tot ca. 3 m. (de Jong & Meulstee, 1989; Smaal & Boeije, 1991). De stroomsnelheid is weer iets toegenomen maar was uiteindelijk nog steeds gemiddeld 30 % lager dan in de periode voor de aanleg van de stormvloedkering (Smaal & Boeije, 1991); in het noordelijke gedeelte is de afname in stroomsnelheid sterker dan bijvoorbeeld in de kom (in vergelijking met de voorgaande jaren) en het water was helder met een doorzicht van ca. 2 tot 3 m. (Figuur 5.8.d). Dit in combinatie met de verlaging van het gemiddeld hoogwater zou een uitbreiding van het zeegras naar de diepere delen tot gevolg kunnen hebben. Op grond van het relatief rustige en heldere watermilieu wat ontstaan was door de verlaagde stroomsnelheden, een beter doorzicht en minder nutriënten in het water zou een uitbreiding dan wel herstel van het zeegrasareaal te verwachten zijn. Echter, het zeegrasareaal nam verder af in de Oosterschelde (Figuur 5.9.c). Op de Roggenplaat is het zeegras verdwenen in 1989. In 1990 echter werd er bij de monsterrondes in het veld voor de karteringen een nieuwe populatie Groot zeegras gevonden. Deze populatie bleek permanent onder water te staan tegen de laagwaterlijn aan (pers. obs. de Jong). De populatie bleek uit overwegend meerjarige planten te bestaan. De omvang van het veld bedroeg enkele hectares met een bedekking van minder dan 5 %. In 1987 floreerde het zeegras op de Galgeplaat, in 1990 kwam het slechts nog sporadisch voor. De stroomsnelheid van het water had na de voltooiing van de stormvloedkering een netto eroderende werking. In vergelijking met de stroomsnelheid in de afbouwfase is deze ietwat toegenomen. Mogelijk werden als gevolg hiervan samen met het toplaagje van het sediment worteldelen en zaden door de stroming mee de geulen ingesleurd. De Roggenplaat en de Galgeplaat zijn door hun ligging hier erg vatbaar voor. Daarnaast kan voor de Galgeplaat de zware storm die in de winter van 1990 heeft gewoed nog meegespeeld hebben in het verdwijnen van het zeegras aldaar. In de Krabbenkreek is na 1988 nog een drastische afname opgetreden (Tabel 5.5). Op alle drie de locaties is de afname waarschijnlijk aan de hoge ligging van de velden te wijten. In de Zandkreek was het zeegrasoppervlak altijd vrij stabiel. Echter na 1988 heeft zich een afname ingezet waardoor uiteindelijk het areaal was teruggedrongen van ca. 100 ha in 1988 tot beneden de 30 ha. in 1992 (bedekking meer dan 5 %), Tabel 5.5. Mogelijk speelde hier de eutrofiëring van de waterkolom een rol. Door de beschutte ligging kan het water wat uit het Veerse Meer via de Zandkreeddam in de Zandkreek terecht komt niet doorspoelen. Het water blijft als het ware in de Zandkreek hangen. Het water uit het Veerse Meer is brak en bevat vele voedingsstoffen. Dit kan leiden tot een sterke ontwikkeling van epifyten en groenwieren waardoor uiteindelijk de zeegrassen weggeconcurrerd of overwoekerd worden. Bij de slikken van Kats was de afname minder sterk. Op de Slikken van de Dortsman is het zeegras in het noordelijke deel nagenoeg verdwenen en in het Verdrongen land van Zuid-Beveland is het oppervlak sterk teruggedrongen. Op het wad bij Yerseke zijn de laatste veldjes gelegen, op de andere plekken is het inmiddels verdwenen (Figuur 5.9.c). Na het zeer natte voorjaar van 1994 werden op grote schaal kiemplanten van Klein zeegras gevonden, zoals op het slik bij Krabbendijke. De teruggang in areaal heeft zich ook na 1995 voortgezet; Figuur 5.9.d. De populatie op de Roggenplaat is nog steeds vitaal aanwezig (pers. obs. Wijgergangs), maar elders is als regel sprake van areaalvermindering en / of afname in dichtheid binnen de zeegrasvelden. Naast de karteringen zijn er nog losse waarnemingen van Groot zeegras in enkele schorren, met name in de Krabbenkreek, waar het vitaal aanwezig is (pers.comm. de Jong).

Verdere oorzaken van de zeegrasdynamiek

Tussen 1980 en 1990 is de saliniteit van de waterlaag in de Oosterschelde sterk gestegen. Het chloridegehalte steeg significant van ca. 15 g Cl l^{-1} (saliniteit 27 ‰) in 1980 tot een maximum tussen de 18 en 19 g Cl l^{-1} (saliniteit 32,5 en 34,3 ‰) in 1991 (Bellemakers & de Jong, 1995). Volgens Wijgergangs (1994) kan een chloridegehalte boven de $16,5 \text{ g Cl l}^{-1}$ (saliniteit 30 ‰) een stress voor de zeegrassen veroorzaken. De planten kunnen bij verder optimale omstandigheden hieronder wel gedijen maar zodra er andere limiterende factoren om de hoek komen kan dit een aanslag op het voortbestaan van het zeegras betekenen. Het constante en zeer hoge zoutgehalte in de Oosterschelde kan de (her)vestiging van het zeegras belemmeren (Figuur 5.10).

Figuur 5.10: Schematische weergave van de invloed van een hoog zoutgehalte op Groot zeegras.



Naast het zoutgehalte noemen Bellemakers & de Jong (1995) nog een aantal algemene factoren die de groei van de zeegrassen in de Oosterschelde kunnen beïnvloeden. Zo kan een laag stikstofgehalte, de troebelheid en de waterbeweging de zeegrasgroei beïnvloeden. Hoewel de stroomsnelheden in de Oosterschelde lager zijn dan voorheen treedt er toch op veel plekken een netto eroderende werking op. Dit kan tot gevolg hebben dat het voor zeegras geschikte sediment wegspoelt met de daarin verankerde wortelstelsels van zeegrasplanten en eventueel aanwezige zaden. Ook worden er lokale factoren genoemd die per gebied in de Oosterschelde de groei van het zeegras kunnen beïnvloeden. Zo is er in de Zandkreek een lokale verhoging van het nutriëntengehalte in de waterlaag. Hierdoor kan zeegras weggeconcentreerd of zelfs overwoekerd worden door macro-algen. In dit gebied is ook sprake van regelmatige wierophoppingen in de zeegrasvelden, waardoor zeegras lokaal afsterft (pers. obs. de Jong). Plekken met periodiek lage zoutgehalten door de polderwaterlozing zijn grotendeels verdwenen. Sinds 1980 zijn veel kleine inlaatpunten vervangen door grote centrale inlaatpunten. Met name de periodieke verzoeting van het water bij dit soort inlaatpunten kunnen een positief effect op de vestiging of uitbreiding van het zeegras hebben door de verbeterde kiemingsomstandigheden.

Een mechanische bedreiging voor de zeegrassen vormen de mossel- en kokkelvisserij en de pierenspitterij (de Jong & Meulstee, 1989). De pierenspitterij kan lokaal een ernstige verstoring voor de zeegrasvelden betekenen. De planten en de bodem worden omgewoeld. Volgens Bellemakers & de Jong (1995) zijn er in de Oosterschelde zeegrasvelden verdwenen als gevolg van de pierenspitterij. Tot slot kunnen extreme weersomstandigheden zoals vorst en storm een aanslag op het zeegrasareaal doen. Periodiek wordt de Stormvloedkering gesloten bij hoge waterstanden en gelijktijdige stormen. Dit kan een negatieve invloed op de zeegrassen hebben (wat gebleken is bij het Verdrongen Land van Zuid-Beveland en op de Galgeplaat) met name doordat de golfslag in de zeegraszone dan sterker wordt (de Jong & Meulstee, 1989).

Samenvattend

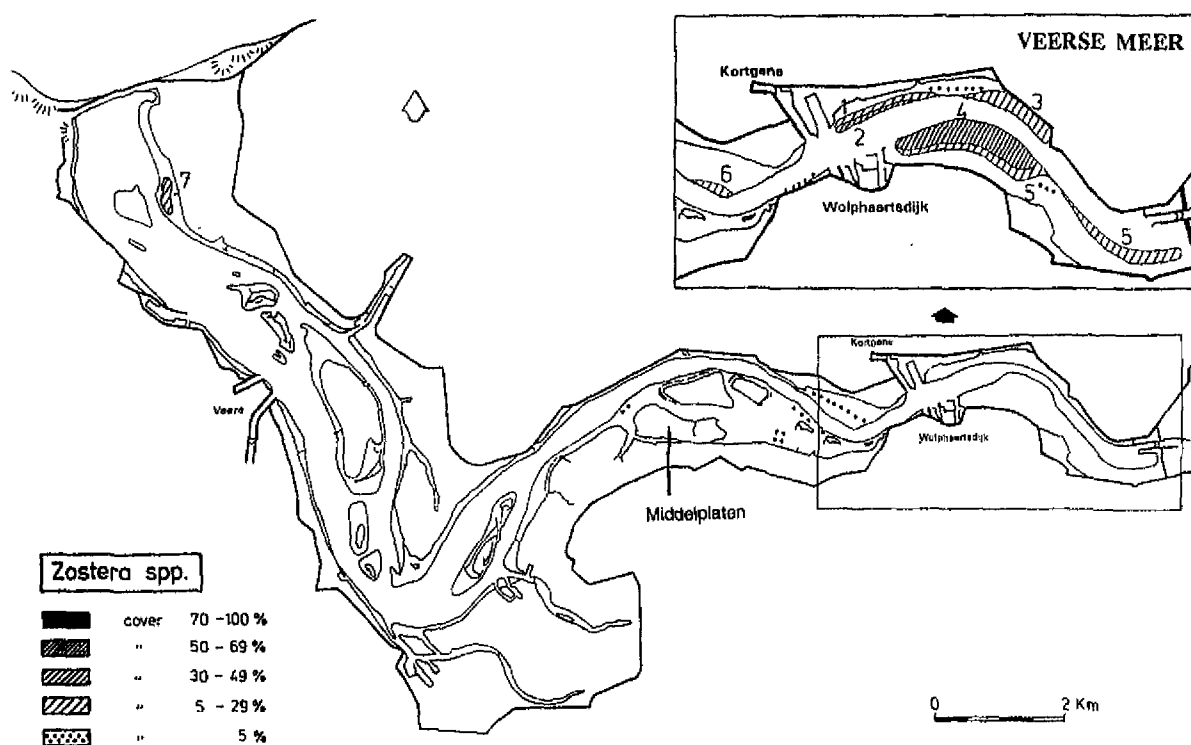
Sinds de uitvoering van de eerste zeegraskarteringen in de Oosterschelde in 1977 is het oppervlak bedekt met zeegras met ca. 90 % afgenomen. In de periode 1984-1986 is een scherpe afname opgetreden en ook na 1989 ging het bergafwaarts met het zeegrasbestand. Op de verschillende locaties in de Oosterschelde werd een achteruitgang van het areaal veelal door lokale factoren in gang gezet. Onder verder gunstige omstandigheden kunnen zeegrasvelden zich herstellen van bijvoorbeeld

mechanische beschadiging door mossel- of kokkelvisserij en pierenspitterij. Ook de schade die door een strenge winter wordt aangebracht wordt veelal tebovengekomen na een aantal jaren. Echter zoals de situatie in de Oosterschelde momenteel is, blijft het herstel van de populaties uit. De sturende factor hierin lijkt het zoutgehalte van de waterlaag te zijn (Wijgengangs, 1994; Bellemakers & de Jong, 1995). Na de afsluiting van de Oosterschelde (1986-1990) nam het chloridegehalte significant toe tot waarden boven de 18 g l^{-1} (saliniteit 32,5 ‰). Aangezien de Groot zeegraspopulaties in de Oosterschelde een overwegend éénjarige overlevingsstrategie toepassen, levert het hoge zoutgehalte in de waterlaag problemen op bij de uitbreiding, het herstel of de hervestiging doordat de zaden niet tot kieming komen. Andere oorzaken die mogelijk op zich dan wel in combinatie met een hoog zoutgehalte een belangrijke rol spelen in de achteruitgang van het zeegras, zijn de afname in voedingsstoffen (N-limitatie), en de veranderde overspoelingsfrequentie en overspoelingsduur van het intergetijdengebied.

5.2.3 Het Veerse Meer

Oorspronkelijk was het Veerse Meer een open estuarium, destijds bekend als de Zandkreek en het Veersche Gat. Er was een open verbinding met de Noordzee en de Oosterschelde. Beeftink (1965) maakt melding van de aanwezigheid van zowel Klein zeegras (destijds bekend als *Zostera nana*) als Groot zeegras in de Zandkreek, met name in de omgeving van de Middelplaten (Figuur 5.11). In mei 1960 werd door de aanleg van de Zandkreekdam met sluis, de verbinding van de Zandkreek met de Oosterschelde, afgesloten. Er was nog wel een open verbinding van het Veersche Gat met de Noordzee. Door de afsluiting ontstond er een gradiënt in het zoutgehalte van het water, dat varieerde tussen ca. 11 g Cl l^{-1} achter de dam bij Kats tot ca. 17 g Cl l^{-1} in het Veersche Gat (saliniteit tussen 20 en 31 ‰) (Vaas, 1963). In mei 1961 werd de Veerse dam gesloten en werd de gehele arm van de omliggende wateren afgesloten. Het bekken werd vanaf dat moment het Veerse Meer genoemd. Het getij en de directe zoutwaterinvloed waren verdwenen en daarmee ook het estuariumkarakter. De saliniteit in het meer werd voortaan bepaald door verdamping enerzijds en door de inlaat van polderwater, regenwater en water uit de Oosterschelde anderzijds.

Figuur 5.11: Verspreiding van *Zostera marina* in het Veerse Meer in 1994.
Uit Verschuure (1994)



Vanaf 1961 werd een interim beheer gevoerd met betrekking tot de waterhuishouding omdat het meer uiteindelijk zoet zou moeten worden. Een groot deel van de droogvallende gronden kreeg een landbouwkundige bestemming. Aangezien in deze nieuwe landbouwgronden en in de rond het meer gelegen polders met name in de wintermaanden problemen konden ontstaan bij de afwatering werd besloten om het peil van het meer in de wintermaanden 70 cm te verlagen tot N.A.P. -0,7 m. Zo kon in de winter het water uit de omliggende polders in het meer opgevangen worden. Ten behoeve van de recreatie lag het zomerpeil op N.A.P. Dit beheer is zo gevoerd tot 1974. Vanaf 1974 is ten behoeve van de recreatie in het voorjaar en in het najaar een tussenpeil ingevoerd van N.A.P. -0,3 m. Het peilbeheer ziet er sinds 1974 als volgt uit:

- vanaf 1 april wordt het zomerpeil (N.A.P.) ingesteld; dit wordt bewerkstelligd door de inlaat van water uit de Oosterschelde
- na het laatste weekend in augustus wordt begonnen met het afspuien tot het tussenpeil dat ligt op N.A.P. -0,3 m.
- na het eerste oktoberweekend wordt begonnen met het afspuien tot het winterpeil (N.A.P. -0,7 m.)
- eind februari/begin maart wordt het tussenpeil weer ingesteld op N.A.P. -0,3 m. door de inlaat van water uit de Oosterschelde.

Met het polderwater komen aanzienlijke hoeveelheden fosfaat, stikstof en silicaat in het meer terecht. Dit heeft ertoe geleid dat het meer al snel na de afsluiting een eutroof karakter kreeg. Dit ging gepaard met een verarming van zowel de flora als de fauna in het bekken. Flora- en faunasamenstelling in het beneden N.A.P. gelegen gebied werd bepaald door: peilbeheer, toegenomen eutrofiëring (als gevolg van hoge nutriënttoezingen) en sterke fluctuaties in het zoutgehalte (Daemen, 1985).

Als gevolg van het peilbeheer ontstaat er in april een duidelijke stratificatie die ertoe kan leiden dat in de diepere delen van het meer op uitgebreide schaal anaërobie optreedt (Stronkhorst, 1983). Dit wordt veroorzaakt doordat het ingelaten Oosterscheldewater een aanzienlijk hoger zoutgehalte heeft en bovendien vaak kouder is dan het water in het Veerse meer.

Er is niet veel bekend over de verspreiding van zeegrassen in het Veerse Meer. Pas de laatste jaren is er wat meer onderzoek naar verricht. Het totale oppervlak wat in 1977 door Groot zeegras werd bedekt bedroeg 10 tot 15 ha (Tabel 5.6). Het areaal is uitgebreid tot circa 65 ha eind jaren tachtig. Begin jaren negentig heeft het zeegras zich verder kunnen uitbreiden tot een areaal van bijna 80 ha in 1994, Figuur 5.11.

Tabel 5.6: Oppervlakte bedekt met Groot zeegras in het Veerse Meer

jaar	Oppervlak (>5% bedekking)	bron
1977	10-15	Pellikaan (1980)
1987	ca. 65	Hannewijk (1988)
1989	ca. 65	Apon (1990a)
1994	77.4	Verschuure (1994)
1996	50.6	Verschuure (1996)
1998	45.6	Verschuure (1998)

Het Klein zeegras wat in de zestiger jaren in dit gebied stond vormde een meerjarige populatie. Pellikaan (1980) vermoedt dat ook de Groot zeegraspopulatie in het Veerse Meer een meerjarige voortplantingsstrategie toepast. Van Lent & Verschuure (1994a) deden onderzoek naar de populatiedynamiek van deze planten. Zij vonden dat er inderdaad vegetatieve scheuten waren die soms de winter overleefden, maar in ieder ander opzicht met betrekking tot de voortplantingsstrategie (productie van boven- en ondergrondse biomassa, productie van generatieve delen en zaadproductie) gedroegen de planten zich éénjarig; Tabel 2.1. Van Lent & Verschuure beschouwen deze populatie dan ook als semi-éénjarig. Deze zeegraspopulatie is een unieke submerse populatie. Over het algemeen volgen zeegraspopulaties die permanent onder water staan de meerjarige overlevingsstrategie. De

omstandigheden zijn dan vaak dermate gunstig dat de planten via hun rhizomen en wortelstokken kunnen overwinteren. Mogelijk heeft het peilbeheer een belangrijke invloed op de voortplantingsstrategie. De diepteverspreiding van Groot zeegras wordt zowel aan de boven- als aan de ondergrens beperkt. Groot zeegras komt in het Veerse Meer voor op een diepte tussen de 0,9 en de 2,3 m. beneden N.A.P. (Pellikaan, 1980). Boven de N.A.P. -0,9 m. komt vrijwel geen zeegras voor; in de zomermaanden groeien er wel macrophyten, zoals *Ulva* en *Chaetomorpha*, in deze zone. Deze bovengrens van het voorkomen van zeegras in het Veerse Meer wordt bepaald door het winterpeil. Als semi-éénjarige populatie moeten de zeegrassen de wintermaanden doorkomen in de vorm van zaad en deels als rhizomen wat blijkbaar niet op een diepte boven N.A.P. -0,9 m. kan. Het gebied boven N.A.P. -0,70 m. staat in de wintermaanden droog. Het is mogelijk dat een deel van het zaad nooit tot kieming komt, omdat de delen boven N.A.P. -0,70 m. tijdens de kiemingsperiode nog droogliggen (Pellikaan, 1980). De wortelstokken zijn ook niet bestand tegen een dermate lange aaneengesloten periode van droogvallen. In 1994 lag de bovengrens van de verspreiding van het Groot zeegras bij N.A.P. -1,0 m. (Verschuure, 1994). Het belangrijkste deel was te vinden tussen N.A.P. -1,5 en -2,5 m. De planten produceren veel bloeiwijzen, met een hoge zaadproductie (Verschuure, 1994). De ondergrens van het voorkomen van zeegras in het Veerse Meer is heel scherp. Volgens Pellikaan (1980) kwam zeegras op enkele plaatsen voor maar ten oosten van de haven van Wolphaartsdijk werd de dieptegrens bepaald door de steile helling van een diepe vaargeul. Aan de kant van de vaargeul bleek de zeegrasbegroeiing vrij scherp begrensd te zijn. De bedekking nam af van 40 á 50 % tot 0 % op een diepte van N.A.P. -2,3 m.; de 5 % bedekkingsgrens en de maximale diepte vielen hier praktisch samen. Het zeegras was hier niet lichtgelimiteerd dus het had waarschijnlijk tot op grotere diepten kunnen doordringen als er geen vaargeul was geweest.

Oorzaken zeegrasdynamiek

Het areaal zeegras in het Veerse Meer is relatief klein, maximaal ca. 80 ha. in een meer van ca. 2200 ha. Allerlei factoren kunnen de uitbreiding van het zeegras in het Veerse Meer beperken, maar waarschijnlijk speelt het sterk eutrofe, brakke karakter een hoofdrol. Het meer is sterk eutroof doordat met name in de winter een grote hoeveelheid polderwater, waarin vele voedingsstoffen zijn opgelost, in het meer terecht komt. De grote hoeveelheid voedingsstoffen in de waterlaag kan het voorkomen van zeegras sterk beperken (Pellikaan, 1980). Hoge stikstofbelasting van het meer leidt tot een relatief hoge fytoplanktonproductie en tot intensieve groei van macrofyten. Ook van Lent & Verschuure (1994b) noemen het lichtklimaat als mogelijk beperkende factor voor de groei van zeegras in het Veerse Meer. De waterkolom heeft een gemiddelde extinctiecoëfficiënt van $k=1,3 \text{ m}^{-1}$. Er zijn echter grote schommelingen in de k -waarde in verband met de fytoplanktonbloei in de zomer en de bedekking van zeegrassen met macro-algen (van Lent & Verschuure, 1994a). Licht is dan ook met name een beperkende factor in het groeiseizoen van de zeegrassen. Volgens van Lent & Verschuure (1994b) kwam het in hun bemonsteringsperiode regelmatig voor dat de lichtintensiteit die tot op de zeegrassen op de bodem van het Veerse Meer doordrong beneden het verzadigingspunt voor fotosynthese van Groot zeegras bleef, ca. $5 \text{ E m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ (Dennison & Alberte, 1985; Dennison, 1987).

Op sommige plaatsen in het Veerse Meer werden de zeegrassen verdrongen door de massale ontwikkeling van macrofyten. De planten in het belangrijkste zeegrasveld, oostelijk van Wolphaartsdijk, bleken in 1984 in geringe dichtheden aanwezig te zijn en in slechte conditie te verkeren; de meeste planten waren bedekt met zeepokken (Daemen, 1985). Verschuure (1994) heeft de zeegrasverspreiding in het Veerse Meer in kaart gebracht en meldt dat het water op sommige tijden dermate vertroebeld was door fytoplanktonbloei dat de zeegrassen niet gezien konden worden.

5.2.4 De Westerschelde

De Westerschelde is het enige water in zuidwest Nederland dat nog rechtstreeks in verbinding staat met de Noordzee. Het heeft nog steeds het oorspronkelijke estuariumkarakter. Zoet water wordt aangevoerd vanuit de Schelde die vanuit België in de Westerschelde uitmondt. Daarnaast komt er zoet water afkomstig van Zuid-Beveland en Zeeuws-Vlaanderen in het estuarium terecht via de afwatering van de poldergemalen en de schut- en of uitwateringssluizen. Hier ligt de belangrijkste scheepvaartroute in de Deltawateren. De Westerschelde is de toegangspoort tot de havens van Vlissingen, Terneuzen, Gent en de op één na grootste haven van West-Europa: Antwerpen. Er wordt veel gebaggerd in de Westerschelde (Bakker *et al.*, 1991) en de baggerspecie wordt weer op andere plekken in het estuarium gestort. De baggerintensiteit in het oostelijke deel (ca. 9 miljoen $\text{m}^3 \text{ jaar}^{-1}$) is veel groter dan in het

westelijke deel (ca. 2 miljoen m³ jaar⁻¹). Mede door deze baggerwerkzaamheden, maar vooral door de turbulentie ten gevolge van de getijstroom is het water zeer troebel; extinctiecoëfficiënt van 0,5 - 7 m⁻¹ (Tabel 5.1). De troebelheid beïnvloedt de beschikbaarheid van licht voor het fytoplankton. Golven en getij zorgen ervoor dat in de grote delen van de intergetijdengebieden de bodem te dynamisch is om zeegrasvestiging mogelijk te maken. Daarnaast speelt verontreiniging mogelijk een rol.

Massart (1907) maakt melding van *Zostera nana* (Klein zeegras) in de beneden Schelde. Den Hartog (1970a) meldt een exemplaar van *Zostera nana* uit 1865 in het Rijksherbarium, afkomstig uit Santvliet in de Belgische Schelde. In de Westerschelde hebben nooit veel zeegrassen gestaan. Voorheen kwam het voor ten oosten van Terneuzen, op de Platen van Hulst (Beeftink, 1965). Momenteel komt het nog voor in de haven ten oosten van Vlissingen, de Sloehaven. Halverwege de jaren tachtig werd dit veldje geschat op ca. 5 hectare en bestond het alleen uit (meerjarig) Klein zeegras (van Schaik & de Jong, 1988). In 1994 is de omvang van dit zeegrasveldje ongeveer 3 ha.

5.3 Geschiedenis en hypothesen omtrent zeegrasdynamiek in de Waddenzee

5.3.1 De Waddenzee in het algemeen tot 1940

De oudst beschreven vindplaatsen van zeegras in de Waddenzee zijn gelocaliseerd bij o.a. de Breehorn, de Wieringerwaard en de wadden bij Kolhorn en Aartswoud (Martinet, 1782). Het gaat hier alleen om Groot zeegras. De eerste meldingen van Klein zeegras zijn afkomstig van Vuyk en dateren uit 1916 (in Polderman & den Hartog, 1975) waarin o.a. Wieringen (1856) genoemd wordt. In Figuur 5.12 is de verspreiding weergegeven van zeegras in het westelijk, economisch meest belangrijke deel van de Waddenzee in 1930. Verder zijn er van de gebieden in het Nederlandse Waddengebied gegevens van beide soorten van Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog, Rottum en het Noorderleegs Buitenveld aan de kust van Friesland (Polderman & den Hartog, 1975). Verder wordt voor 1932 nog Groot zeegras gemeld op de wadden bij Usquert en bij Zoutkamp aan de kust van Groningen en Klein zeegras op Vlieland (Posthuiswad) en voor de Noord-Hollandse kust (Balgzand), (Polderman & den Hartog, 1975).

De uitgestrekte velden Groot zeegras kwamen in de vroege 20^{ste} eeuw voor in het sublitoraal tot op een diepte van 0,5 tot 2 m. beneden gemiddeld laagwater, met maxima tot 3-4 m. (van Goor, 1919). Het totale oppervlak in de westelijke Nederlandse Waddenzee en de Zuiderzee dat voor 1930 bedekt was met zeegras werd geschat tussen de 6.500 ha (Oudemans, 1870 in den Hartog & Polderman, 1975) en 15.000 ha (van Goor, 1921), Tabel 5.6.

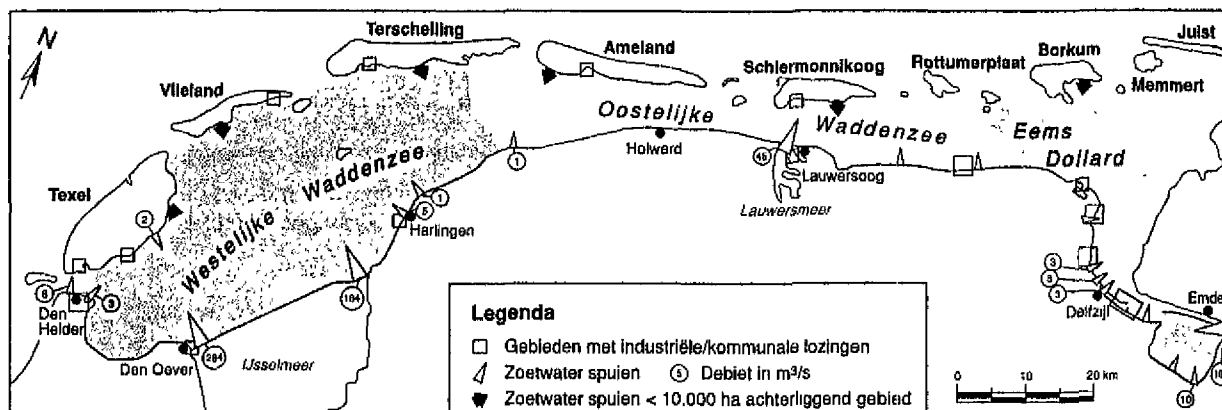
Tabel 5.6: Globale schatting van het oppervlak, de biomassa en de productie van *Zostera* in de westelijke Waddenzee (t/m 1972/1973) en de gehele Waddenzee (vanaf 1989). (naar van den Hoek *et al.* (1979)¹; Dijkema (1989), de Jong & de Jonge (1989)²; Philippart (1994); RWS, zeegraskartering³); - hier zijn geen gegevens van bekend; * naar gegevens D.J. de Jong.

	1920-1932 ¹	1950-1960 ¹	1972-1973 ¹	1989 ²	1991 ³	1994	1995*	1998*
Oppervlakte (ha)	15.000	400-450	160	ca.275	ca. 60	ca. 70	54.8	78.9
Biomassa (g C m ⁻²)	85-350	10	4.5	-	-	-	-	-
Totale biomassa (ton C)	12700-52500	40-45	7	-	-	-	-	-
Productie (g C m ⁻² j ⁻¹)	100-500	14	6	-	-	-	-	-

In het westelijk deel van de Nederlandse Waddenzee bestond een omvangrijke zeegrasindustrie. Grote hoeveelheden zeegrassen werden binnengehaald en gebruikt voor onder andere matrassulling en dijk aanleg. In het oostelijk Nederlandse en het Duitse deel van de Waddenzee was dit niet het geval door het ontbreken van omvangrijke sublitorale zeegrasvelden. Van den Hoek *et al.* (1979) suggereren dat het relatief heldere water en de aanwezigheid van sublitorale platen de zo omvangrijke sublitorale zeegraspopulatie in de westelijke Waddenzee in die tijd mogelijk hebben gemaakt.

De bouw van de Afsluitdijk is in 1932 voltooid. De werkzaamheden die hieraan vooraf gingen hebben geleid tot een verhoogde troebelheid van het water. Door de afsluiting ontstonden er verhoogde fluctuaties in getijbewegingen (aanvankelijke stijging van het hoogwaterniveau van 50 cm, later 20 cm; den Hartog, 1987) en een toename in de stroomsnelheden. De Zuiderzee werd van de Waddenzee afgesloten en veranderde in een stagnant meer (het IJsselmeer) wat steeds zoeter werd. In de Afsluitdijk zijn twee spuisluizen aangelegd (Figuur 5.13), via welke zoet water uit het IJsselmeer in de Waddenzee geloosd wordt. De westelijke Waddenzee is iets zoeter dan de oostelijke Waddenzee, met name door deze zoetwaterbron. De gemiddelde saliniteit van het water is echter niet significant veranderd door de aanleg van de Afsluitdijk (Giesen, 1990).

Figuur 5.13: Locaties van de directe lozingen in de Waddenzee.
Uit Bakker et al. (1991)



In 1932 is nog Groot zeegras gemeld voor de kust van Medemblik (Føekes, 1933). Daarna wordt het geslacht *Zostera* voor het IJsselmeer niet meer genoemd (van der Werff, 1954) zodat mag worden aangenomen, dat eind 1932 de gehele zeegrasflora zowel het Groot als het Klein zeegras, die volgens opgaaf van van Goor (1922) in de Zuiderzee voorkwamen, verdwenen waren. De zeegrassen waren waarschijnlijk niet bestand tegen het steeds zoeter worden van het IJsselmeer; de zoute invloeden in het meer waren totaal verdwenen. De ondergrens van de tolerantierange voor het zoutgehalte van Groot zeegras ligt bij een saliniteit van 5 ‰ (ca. 3 g Cl l⁻¹), (Luther, 1951; den Hartog, 1970a).

In deze periode, begin jaren '30, werden vele Noord-Atlantische zeegraspopulaties door de "wasting disease" aangetast. Ook de Nederlandse populaties werden geïnfecteerd (den Hartog & Polderman, 1975). Bijna alle sublitorale velden met Groot zeegras werden vernietigd. Slechts verspreide standplaatsen van het litorale Groot zeegras bleven over na de aanslag van de "wasting disease", inclusief de submerse populaties in de brakke binnendijkse wateren. Ook de Klein zeegras-populaties werden door *Labyrinthula* geïnfecteerd (Vergeer & den Hartog, 1991), maar deze planten hebben er geen nadelige gevolgen van ondervonden.

Een combinatie van de twee factoren (aanleg van de Afsluitdijk en de "wasting disease") wordt gezien als de oorzaak van de enorme achteruitgang van het zeegrasareaal in de Waddenzee begin jaren dertig. De zeegrassen op de sublitorale en de litorale standplaatsen in de Waddenzee waren volgens Giesen *et al.* (1990a) in het begin van de jaren dertig (1931-1932) verzwakt. Als oorzaak hiervoor zien zij de verhoogde troebelheid van de waterkolom (zware regenval, harde wind, veel wateraanvoer uit rivieren) en een verminderde hoeveelheid beschikbaar zonlicht (sombere weer). Deze algehele verzwakking van de planten had tot gevolg dat de "wasting disease" zich zo snel heeft kunnen uitbreiden; de zeegrassen konden er geen weerstand tegen bieden. Het feit dat alleen de sublitorale velden van Groot zeegras schade ondervonden van de infectie komt volgens Vergeer & den Hartog (1991) doordat *Labyrinthula zosterae* moeilijker op de hoger gelegen plekken infecteert. Hierdoor zouden de planten die droogvallen de epidemie overleefd hebben.

In de dertiger jaren kwam zeegras voor tot 2-3 m. beneden gemiddeld zeeniveau; dit komt overeen met ca. 1.5-2.5 m. beneden gemiddeld laag water (Harmsen, 1936). Ten zuiden van Wieringen, in de

Zuiderzee, kwam zeegras voor tot op een diepte van N.A.P. -1.5 m. (FEEKES, 1936). Van Goor (1919) vond zeegrassen in het sublitoraal die voor de "wasting disease" voorkwamen tot op maximale diepten van 3 tot 4 m. beneden gemiddeld zeeniveau.

De zeegrassen hebben zich in de eerste jaren na de epidemie niet kunnen herstellen. Hiervoor worden allerlei verklaringen aangedragen. Waarschijnlijk is uiteindelijk het samenspel van verschillende factoren de oorzaak geweest. Zo wordt genoemd dat door de verhoogde turbiditeit van de waterlaag de hoeveelheid zonlicht die tot op de bodem kon doordringen verminderd werd zodat deze tot onder het compensatiepunt kwam (Giesen *et al.*, 1989). Voorts is door de verhoogde stroomsnelheid erosie ontstaan van het slikkig substraat waarop zeegras groeide en mogelijk werd hierdoor het zaad weggespoeld. Daarnaast speelde volgens den Hartog & Polderman (1975) hierin mee de vervulling van het water dat vanuit de rivieren via de Noordzee de Waddenzee in komt.

5.3.2 De Waddenzee na 1940 per gebied

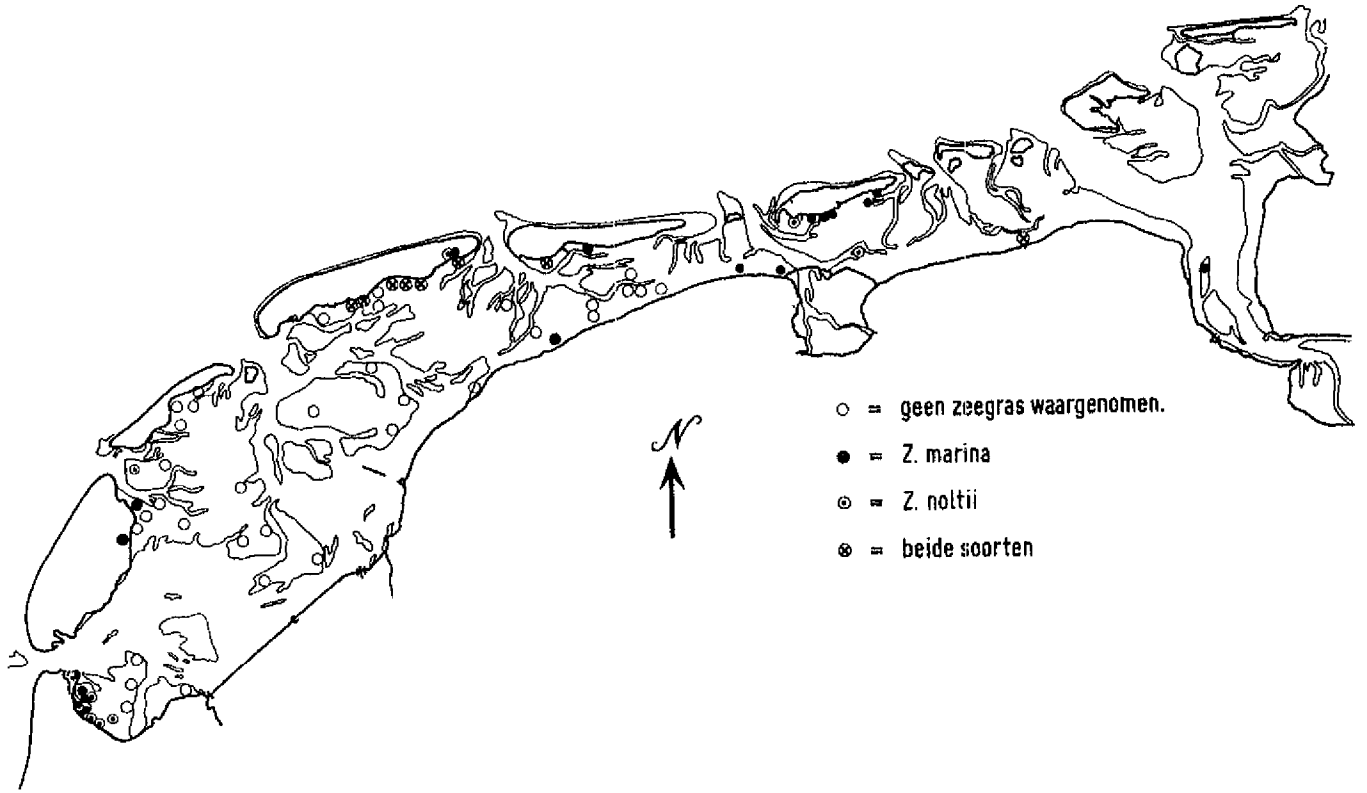
Vanaf rond 1940 hebben de door de "wasting disease" gedecimeerde Noord-Atlantische zeegraspopulaties zich weer aardig kunnen herstellen. De populaties begonnen zich toen weer uit te breiden en de sublitorale standplaatsen weer te koloniseren. Echter in de Waddenzee hebben de sublitorale populaties zich nooit meer hersteld tot wat het was voor 1930. De opbloei van de litorale populaties daarentegen ging ongeveer gelijk op met die van de andere Noord-Atlantische populaties. Omdat de verdere ontwikkelingen per gebied in de Waddenzee kunnen verschillen worden deze vanaf hier per gebied beschreven.

Balgzand

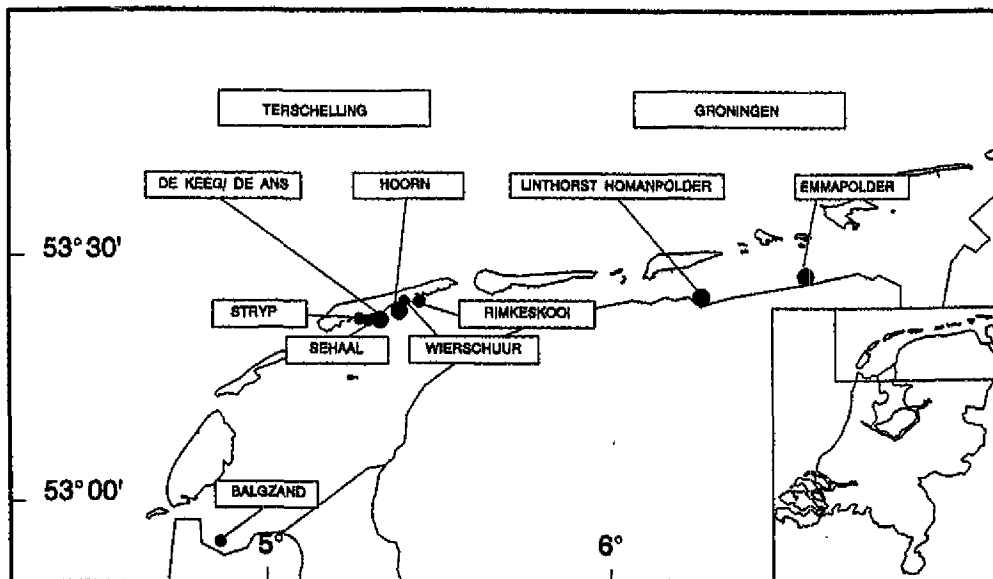
In de zestiger jaren bestond de litorale zeegraspopulatie voornamelijk uit (meerjarig) Klein zeegras. Fluctuaties traden op tussen 1936 en 1965. Voor 1936 was er nog een Groot zeegraspopulatie op het Balgzand (den Hartog & van der Velde, 1970). In de periode 1936 tot 1947 is deze echter weer gereduceerd, mogelijk door de ijsgang in de strenge winters van 1940, 1941, 1942, 1947 (den Hartog & Polderman, 1975). In 1953 werd de nieuwe haven van Den Helder aangelegd (den Hartog & Polderman, 1975) waardoor het Balgzand meer beschermt kwam te liggen. Na de aanleg is het zeegrasoppervlak uitgebreid, waarschijnlijk door de verminderde golfslag en waterdynamiek (den Hartog & Polderman, 1975). In de zomer van 1965 hadden de litorale Groot en Klein zeegrasvelden op het Balgzand de grootste dichtheid (den Hartog, 1970b; den Hartog & van der Velde, 1970). Groot zeegras was toen nog talrijk. Een gebied van 100 tot 150 ha werd door de zeegrassen bedekt (van den Hoek *et al.*, 1979). De uitbreiding voltrok zich met name in de richting van de kust (den Hartog & van der Velde, 1970). In de periode 1947/1954 begon de groei van zeegras op ca. 700 m. van het schor, en in 1965 was de afstand tussen de zeegrassen en het schor slechts 25 tot 50 m.

In de periode tussen 1965 en 1973 trad er een duidelijke afname op in het oppervlak en de dichtheid van de zeegrassen in de hele Waddenzee en ook in het Balgzand. In 1970 bedroeg het zeegrasareaal op het Balgzand zo'n 90 ha (Mulder, 1970). De afname van het areaal werd volgens Polderman & den Hartog (1975) veroorzaakt door de toenemende eutrofiëring. De belangrijkste zeegrasveldjes op Balgzand bestonden begin jaren '70 voornamelijk uit Klein zeegras; Groot zeegras was nog maar sporadisch te vinden (Figuur 5.14). In het groeiseizoen van 1971 heeft Klein zeegras zich nog flink uitgebreid, en haalde bedekkingen van 75 tot 100 % in juli. In 1972 werd het oppervlak van het grootste zeegrasveld op het Balgzand geschat op 15 ha (Polderman & den Hartog, 1975; den Hartog & Polderman, 1975). In januari 1973 was ook dit veld verdwenen. Volgens van den Hoek *et al.* (1979) was er in 1972/1973 in totaal nog ca. 10 ha.

Figuur 5.14: Verspreiding van zeegras in de Waddenzee 1972/1973.
 Uit Polderman & den Hartog (1975)



Figuur 5.15: Overzicht van verschillende locaties in de Waddenzee.
 Uit Philippart (1994)



Het zeegras heeft zich niet weten te herstellen op het Balgzand. Bij recente transplantatie-experimenten waarbij ook allerlei verankeringsmethodieken werden gebruikt heeft het zeegras zich hier niet opnieuw kunnen vestigen (Hermus, 1995). Waarschijnlijk speelden de extreme weersomstandigheden hierbij een rol. Het kruisende ijs dat over het wad schoof heeft waarschijnlijk een desastreus effect gehad op de planten. In 1994/1995 kwam er nog sporadisch Klein zeegras voor (Hermus, 1995).

Terschelling

In de jaren dertig was er op Terschelling zeegras bij Stryp, Sehaal, De Keeg-De Ans en Hoorn, Figuur 5.15 (Mörzer Bruijns & Tanis, 1955). In 1972 is het bij Stryp en Sehaal verdwenen en deze populaties zijn niet meer hersteld (Philippart, 1994). Volgens Polderman & den Hartog (1975) was er in 1972 op Terschelling nog zowel Groot als Klein zeegras op het wad tussen Sehaal en de Keeg, het wad tussen de Keeg en de Ans en op het wad ten zuiden van de Wierschuur. Schellekens (1975) onderzocht dezelfde locaties in 1975 ter vergelijking; zowel het Groot als het Klein zeegras bleken in areaal te zijn afgenomen. De Klein zeegraspopulaties van De Keeg-De Ans en Hoorn bedekten slechts een klein oppervlak in de periode eind jaren '70, begin jaren '80; een totaal oppervlak van 41 ha in 1985 (Tabel 5.7). Hierna is het zeegrasareaal sterk uitgebreid op deze locaties; in 1987/1988 bedekte Klein zeegras 107 ha met een maximale bedekking van ca. 75 %. Hier stonden ook een aantal verspreide planten Groot zeegras met een dichtheid van minder dan 1 plant per 10 m² (Philippart, 1994). Na 1987/1988 is het oppervlak bedekt met Klein zeegras ten zuiden van Terschelling sterk achteruitgegaan. In 1991 bedekten de zeegrassen op het wad bij De Keeg-De Ans en Hoorn samen nog geen 10 ha.

Eind jaren tachtig kwam bij West-Terschelling op 'de Plaat', gelegen in een beschutte kom bij de haven, een paar ha Groot zeegras voor (de Jong & de Jonge, 1989). In 1990 is er nog schade toegebracht aan delen van deze Groot zeegras populatie door de kokkelvisserij (de Jonge, 1990). Deze populatie heeft zich enkele jaren gehandhaafd en behield ongeveer dezelfde omvang. De laatste paar jaar is het areaal echter geleidelijk sterk verminderd. Deze populatie volgt een overwegend éénjarige overlevingsstrategie (Tabel 2.1). De planten overwinteren voornamelijk via zaad en voor een klein deel via wortelstokken. In 1994 zijn er twee plekken met Klein zeegras gevonden op 'de Plaat' die samen ca. 9 m² bedekken (pers. obs. Wijgergangs; pers. comm. M.J.S. Bellemakers; Hermus, 1995).

Tabel 5.7: Oppervlak van de litorale zeegrasvelden van *Zostera* in de Nederlandse Waddenzee vanaf 1972/1973. (Mulder 1970¹; Philippart, 1994²; RWS zeegraskartering³; de Jong & de Jonge 1989⁴; de Jonge 1990⁵; pers. obs.⁶; MWTL-karteringen⁷ bedekking >5%; de Jonge & de Jonge, 1999⁸). - hiervan zijn geen gegevens bekend, + zeegras is wel aanwezig maar er is geen oppervlak bekend. Voor de locaties zie Figuur 5.15. Enkele recente verspreidingskaarten zijn opgenomen in Figuur 5.16 als kleurbijslage.

	Oppervlakte (ha)						
	'70 ¹	'72/'73 ²	'75/'76 ²	1981 ²	1983 ²	1985 ²	'87/'88 ²
Terschelling:							
De Keeg-De Ans		15	-	-	-	8	23
Hoorn		115	30	-	-	33	84
de Plaat							
Noord-Groningen:							
Linthorst Homanpolder		0	5	18	35	-	75
Emmapolder		± 0	-	-	20	-	77
Balgzand	±90	12	-	-	-		1
Eems							4 ³

	1990	1991 ²	1994	1995	1996	1997	1998
Terschelling:							
De Keeg-De Ans		[20	[±				
Hoorn		[[10	12.3 ⁷	-	12.8 ⁷	16.9 ⁷
de Plaat		23	± 25	10.4	10.4 ⁷	3.0	0.6 ⁷
Noord-Groningen:							
Linthorst Homanpolder		± 2	± 0		± 0 ^{7**}		± 0 ^{6.7}
Emmapolder		7	± 0		± 0 ^{7**}		± 0 ^{6.7}
Balgzand		1 ²	± 0				
Eems	18 ⁵	9.7	26.7	32.1 ⁷	95 ⁷	63.1 ⁷	±60 ⁷

*: inclusief planten op het Oosterendse Wad
 **: veel losse planten en pollen van Klein zee gras⁸

Noord-Groningen

In het gebied bij de kwelderwerken in Noord-Groningen is het zee gras tussen eind jaren zeventig en eind jaren tachtig flink uitgebreid, Tabel 5.7, (Philippart, 1994). In het begin van de jaren zeventig was het Klein zee gras veld bij het wad van Usquert mede een van de belangrijkste zee gras velden in Nederland (Polderman & den Hartog, 1975). De kwelderwerken zijn aangelegd tussen 1950 en 1953 en daarna is men tot 1966/1969 jaarlijks bezig geweest met allerlei werkzaamheden als afgraven en draineren (Dijkema, 1989). Het feit dat er hier in deze periode geen zee grassen voorkwamen is waarschijnlijk te wijten aan de werkzaamheden die werden uitgevoerd waardoor delen van de eventueel aanwezige planten bedolven werden onder het sediment. Enige jaren na de laatste werkzaamheden is het zee gras zich gaan vestigen in dit gebied.

De zee gras populatie langs de kust van Noord-Groningen bestaat dan voornamelijk uit Klein zee gras. Volgens Philippart (1994) is Groot zee gras rond 1987/1988 slechts weinig waargenomen in de Emmapolder. Het Klein zee gras heeft zich uitgebreid in deze regio van bijna niets in het begin van de jaren '70 tot een maximale bedekking eind jaren '80 (Tabel 5.7). De bedekking van de planten lag tussen de 10 en 25 % bij Linthorst Homanpolder en de Emmapolder; de planten bedekten een totaal oppervlak van 152 ha (Philippart, 1994). Hierna zijn de planten vrijwel verdwenen. In 1991 is nog een paar hectare met planten bij de Emmapolder gevonden, en in 1994 waren ook deze zo goed als verdwenen (pers. med. F. Koomen, Meetkundige Dienst, Delft). Mogelijk kan de oorzaak gezocht worden in het feit dat het onderhoud van de dammetjes enige jaren geleden is gestopt, waardoor deze nu in de lagere delen grotendeels verdwenen zijn (pers. med. J. van den Berg, R.W.S.-R.I.K.Z.). Hierdoor is de golf- en getijdynamiek toegenomen wat mogelijk heeft geleid tot het verdwijnen van het zee gras.

In de periode 1997-1998 (en 1999) heeft zich weer op enige schaal met name Klein zee gras gevestigd in en vlak voor de kwelderwerken, zij het met name in de vorm van losse planten en pollen. Alleen in het oosten, nabij de Eemshaven, komen kleine veldjes voor.

Eems

In de Eems-Dollard is het water erg troebel, de extinctiecoëfficiënt varieert tussen de 1 en 7 m⁻¹, Tabel 5.1. De fluctuaties in het zwevende stofgehalte in dit estuarium worden veroorzaakt door de wind, het getij, de riviertoevoer (Essink & van den Wijngaard, 1985) en de baggeractiviteiten (de Jonge, 1983). Dit gebied vormt één van de twee huidige standplaatsen van Groot zee gras in de Waddenzee. In 1973 werd voor het eerst melding gemaakt van de aanwezigheid van een Groot zee gras veld in het Eems estuarium. Polderman & den Hartog (1975) publiceerden deze melding van V.N. de Jonge die de planten verzamelde op de plaat 'de Hond/de Paap' net ten zuiden van de Eemshaven. Rond 1976/1978 is er ook Groot zee gras waargenomen in Hoogwatum-Noord, gelegen ter hoogte van 'de Hond/de Paap' maar dan aan de landkant (pers. med. V.N. de Jonge, R.W.S.-R.I.K.Z.). Het veld op 'de Hond/de Paap' werd in 1987/1988 geschat op ca. 4 ha groot en bestond uit Groot zee gras (de Jong & de Jonge, 1989). In 1990 is de omvang van dit zee gras veld vastgesteld door de Jonge (1990); het veld bleek enorm toegenomen

activiteiten plaatsgehad in dit zeegrasveld waarbij ook planten zijn verwijderd. Een aanwijzing hiervoor was het feit dat de bedekking zeegras in 1988 nog 40 % bedroeg terwijl deze teruggelopen was tot slechts 15 % in 1990. Na 1990 heeft het zeegras zich nog verder uitgebreid tot een totaal oppervlak van ca. 43 ha in 1994 (naar gegevens van J. Briek, R.W.S., Directie Noord-Nederland). Dit oppervlak was duidelijk een uitbreiding in vergelijking met het areaal in 1991 (pers. med. J. Briek & F. Koomen).

De planten van de Eemspopulatie groeien in het eulitoraal. De drooggewichtsratio bovengrondse-/ondergrondse plantedelen bedraagt 3,6 (Schmitz, 1995; Tabel 2.1). Volgens de indeling van zeegraspopulaties naar overlevingsstrategie passen de Eems-zeegrassen op basis van deze ratio een overwegend meerjarige strategie toe. Een bezoek aan de standplaats van deze zeegrassen in maart 1995 bevestigde dat een deel van de populatie inderdaad meerjarig is. Echter de zaadproductie van deze Groot zeegraspopulatie ligt erg hoog (Hermus, 1995); 300 zaden m^2 wat het drievoudige is van de zaadproductie van een éénjarige Groot zeegraspopulatie op Terschelling. In maart 1995 werden al grote hoeveelheden kiemplanten waargenomen (pers. med. K. Hermus, KUN). Mogelijk speelt hierin het natte voorjaar een rol; de zoete omstandigheden als gevolg van de grote hoeveelheden neerslag hebben een positieve invloed op het kiemingspercentage en op de vestigings- en overlevingskansen van de kiemplanten.

Waddenzee totaal

De bedekking van Klein zeegrasvelden in de Waddenzee in 1989, gelegen aan de zuidkust van Terschelling en bij de kwelderwerken van Noord-Groningen, bedroeg totaal ca. 260 ha. Groot zeegras bedekte 88 ha verspreid over twee locaties: 'de Hond/de Paap' in de Eems en 'de Plaat' op Terschelling. Uit de kartering van de Waddenzee die in 1991 is uitgevoerd blijkt dat in 1991 Klein zeegras een totaal oppervlak besloeg van 16 ha voornamelijk verspreid over de standplaatsen bij de Emmapolder, De Keeg-De Ans en Hoorn. Voor Groot zeegras bedroeg het oppervlak om en nabij de 40 ha; uitgaande van ca. 20 ha in de Eems en een even groot oppervlak in de havenkom van West-Terschelling.

In 1994 is het areaal echter op de meeste locaties nog verder teruggedrongen (Figuur 1.1). De locaties voor Klein zeegras zijn: het Terschellingse wad (De Keeg-De Ans, Hoornse Wad), sporadisch op het wad van Balgzand en sporadisch bij de kwelderwerken ten noorden van Groningen. Groot zeegras is in 1994 nog waargenomen op 'de Plaat' in de havenkom van Terschelling, en op 'de Hond/ de Paap' in het Eems-estuarium. Het Groot zeegrasveld op 'de Hond/ de Paap' is in vergelijking met 1991 flink uitgebreid. Dit is de enige standplaats van zeegras waar de populatie zich de laatste jaren heeft weten uit te breiden.

In 1998 heeft het Klein zeegras bij Terschelling zich min of meer gehandhaafd en komen er bij de Groningse kwelderwerken weer talloze planten voor. Het Groot zeegras bij 'de Plaat' is bijna verdwenen, maar op 'de Paap' heeft het zich globaal gehandhaafd.

Oorzaken ontwikkelingen

Vanaf 1970 tot halverwege de jaren tachtig is de troebelheid in de Waddenzee gestegen: de extinctiecoëfficiënt steeg van ca. 1 tot 4 m^{-1} in de Marsdiep en van ca. 1,5 tot 3 m^{-1} in de Vliestroom (de Jonge & de Jonge, 1992)⁷. Daarna is het water weer helderder geworden en bereikte de extinctiecoëfficiënt weer een waarde van ca. 1 m^{-1} op beide plekken (de Jonge & de Jonge, 1989). Volgens van Katwijk (1992) zal, als de troebelheid van het water boven de wadplaten rond de $k=2,0 m^{-1}$ is, de maximale diepte waarop Groot zeegras zich kan handhaven in een getijsysteem als dat van West-Terschelling naar verwachting tussen 0,45 en 0,85 m. beneden N.A.P. liggen. Volgens het model van de Jonge & de Jonge (1989) kon Groot zeegras in de periode voor 1932 tot op een diepte van ongeveer N.A.P. -1,75 m. voorkomen (zie ook Figuur 2.1). Na de sluiting van de Zuiderzee werd deze diepte gereduceerd tot N.A.P. -1,0 m. De situatie berekend voor 1983/1984 geeft een diepteverspreiding tot beneden N.A.P. (bij een k -waarde van 2,3 m^{-1}), hetgeen overeen kwam met de situatie zoals die er in 1990 feitelijk voorstond; er was alleen nog maar Groot zeegras in het middendeel van de litorale zone. De grotere troebelheid kan dus waarschijnlijk als belangrijkste oorzaak gezien worden voor de afname

⁷ Er zijn studies uitgevoerd naar eventuele trends in het verloop van de troebelheid van het water in de Waddenzee; de rode lijn in het verloop van de troebelheid is eerst een stijging tot eind jaren tachtig en vervolgens weer een lichte daling. In het begin van de jaren tachtig werd een verhoging in het zwevend stof gehalte waargenomen; waarschijnlijk was deze te wijten aan de veranderingen in meetstrategie. De getij-invoed op het zwevende stof gehalte in de waterlaag kan groot zijn, echter de trends in de troebelheid in de periode 1973-1990 konden niet worden verklaard met de veranderingen in meettijdspit binnen het getij (Waterloorkundig Laboratorium, 1993).

van het zeegras en het opschuiven van de planten naar de hogere delen. Zodra het water weer helderder werd konden de planten in principe weer tot op diepere plekken voorkomen.

Bij aanplantexperimenten met zeegrassen bleek dat zonder hulpmiddelen deze experimenten alleen slaagden tussen N.A.P. +0,15 en -0,20 m. (Hermus, 1995). Eind jaren '80 en in de jaren '90 was het water weer helderder waardoor het zeegras weer dieper, tot ongeveer de laagwaterlijn, kon voorkomen (de Jong en de Jonge, 1989). Bij de aanplantexperimenten bleek de waterdynamiek de beperkende factor. Door de planten te beschermen tegen de waterdynamiek bleken de zeegrassen zich ook te kunnen handhaven op N.A.P. -0,40 m., N.A.P. -0,60 m. en N.A.P. -1,05 m.; echter zodra de bescherming weggenomen werd verdwenen de planten alsnog. Dat waterdynamiek een belangrijke factor is blijkt ook in Noord-Groningen; door de aanleg van de kwelderwerken is een groot gebied aanmerkelijk rustiger geworden qua waterdynamiek. Er heeft sedimentatie plaatsgevonden waardoor een gunstig vestigingsklimaat voor de zeegrassen werd geschapen. Het Klein zeegras heeft zich hier dan ook gedurende een aantal jaren flink kunnen uitbreiden. Hermus (1995) heeft aanplantexperimenten uitgevoerd aan de kust van Noord-Friesland, bij Noorderleeg, waar ook kwelderwerken zijn uitgevoerd. Het verdwijnen van deze transplantaties werd waarschijnlijk veroorzaakt door de extreme weersomstandigheden, waarbij mogelijk ook hier, evenals aan de kust van Noord-Groningen, door de slechte staat van de dammetjes de grotere golfdynamiek een negatieve rol speelde.

Concluderend

Er zijn een aantal beperkende factoren die ervoor zorgen dat het verspreidingsgebied van de zeegrassen in de Waddenzee uiteindelijk steeds verder gereduceerd wordt. De waterdynamiek is de meest bepalende factor die de uitbreiding of herintroductie van zeegrassen in de Nederlandse Waddenzee belemmert (Hermus, 1995). De troebelheid was een bepalende factor tot halverwege de jaren tachtig, maar de laatste jaren is de helderheid van het water verbeterd (de Jonge & de Jong, 1992). Tot slot is er nog de mosselzaad- en de kokkelvisserij die op zich geen bedreiging zouden moeten vormen aangezien het verboden is in de zeegrasvelden te vissen (de Jonge, 1990; Philippart, 1993).

5.4 Overige gebieden

5.4.1 Het Kanaal van Goes

Het havenkanaal van Goes vormt een 3,5 km lange verbinding tussen de haven van Goes en de Oosterschelde. Het kanaal staat in verbinding met de Oosterschelde via een sluis. Het kanaal is een stagnant zout water, het chloridegehalte fluctueert tussen 15 en 16 g Cl l⁻¹ en de waterstandfluctuaties liggen binnen de 10-30 cm (Nienhuis, 1982). In het kanaal groeide Groot zeegras vanaf dicht achter de sluis tot ver in het kanaal. Het zeegras groeit net langs de oever waar een vlakke strook is van ca. 1 m. diep. Het kanaal zelf is in het midden ca 3-3,5 m. diep. Den Hartog (1961) meldt dat het Groot zeegras hier in grote hoeveelheden voorkwam. Volgens Beeftink (1966) was het kanaal van Goes de enige vindplaats van Groot zeegras in het zuidwesten van Nederland. Het totale oppervlak van deze populatie in 1980 was 0,6 ha (Nienhuis, 1982). Als gevolg van de verbetering van de kanaaloevers (in 1995/1996) is het zeegras in het kanaal nagenoeg verdwenen. Er zijn transplantaties verricht met planten uit het kanaal van Goes, die overgezet zijn naar een stuk kanaal vlakbij het Goese Sas, echter deze zijn helaas mislukt. De reden hiervoor is waarschijnlijk dat in dat jaar het Japans Bessenwier, *Sargassum muticum*, zeer talrijk was en zo door lichtconcurrentie de vestiging van het zeegras verhinderde.

5.4.2 De brakke wateren

Voor 1932 was er een binnendijkse populatie Groot zeegras op Texel bij De Cocksdorp, Oost en Nieuweschild (Polderman & den Hartog, 1975).

'De Bol' is een binnendijks gelegen plassengebied op Texel ten noorden van Oosterend. A. van der Werff heeft een nauwkeurige beschrijving gegeven van het afsterven van de zeegrasvelden in de Waddenzee in 1932/1933 (den Hartog, 1994b). In juli 1933 bezocht hij een binnendijkse populatie op Texel volgens den Hartog bij 'de Bol' moet zijn geweest. Dit gebied betrof een drietal ondiepe plassen (tot 1,5 meter diep) naast elkaar, elk afzonderlijk door een sluisoker in verbinding met de Waddenzee en aan de andere kant in verbinding met sloten en plassen landinwaarts (Swennen, 1955). Met eb stroomde er water vanuit de plassen naar de Waddenzee en met vloed kwam er water in de meertjes (wat tot op

zekere hoogte beperkt werd door een aangebrachte kleppenstructuur): dit resulteerde in een gering eb- en vloedverschil. Er was een zoutgradiënt in het waterstelsel van de Waddenzee naar de landinwaarts gelegen wateren.

De populatie die van der Werff beschreef stond er vitaal bij en er was geen spoor van infectie door "wasting disease" bij deze planten te bespeuren. Later meldt Swennen (1955) de aanwezigheid van Groot zeegrasvelden in de diepere delen van 'de Bol' vanaf de dijken.

In 1975/1976 groeide bij 'de Bol' op Texel nog een Groot zeegrasveld met een bedekking van 12,5-25 % (Verhoeven & van Vierssen, 1978). De populatie groeide submers; de planten hadden echter een éénjarige voortplantingsstrategie. Volgens den Hartog (1994b) kwam het Groot zeegras hier tot eind jaren zeventig voor. Door eutrofiëring en de dijkverzwaring werden de locatie en de habitat voor het zeegras vernietigd.

In de slenken van de Oosterkwelder op Schiermonnikoog heeft Mulder (1958) Groot zeegras gevonden. Maar ook recent zijn er nog waarnemingen van Groot zeegras in de slenken van Schiermonnikoog bekend, pers. comm. de Jong. Samen met 'de Bol' op Texel en mogelijk ook op Terschelling in de slenken van de Boschplaat zijn dit de populaties in de Nederlandse Waddenzee die voor de "wasting disease" gespaard zijn gebleven.

HOOFDSTUK 6: HUIDIGE SITUATIE ZEEGRAS EN BEHEERSAANBEVELINGEN

6.1 Huidige situatie zeegras

Het zeegras in Nederland is enorm in omvang en betekenis afgenomen waardoor de oorspronkelijke functies zoals die in hoofdstuk 3 beschreven zijn niet meer vervuld kunnen worden. De betekenis van het zeegras in Nederland voor allerlei dier- en plantensoorten is aanzienlijk geslonken. Dieren die voor hun leefgebied, zoals bepaalde vissoorten, of voor hun voedselbron, zoals uiteenlopende vogels, afhankelijk waren van het zeegras zijn vertrokken naar andere locaties waar nog wel zeegrassen zijn of zijn overgestapt op andere voedselbronnen. In zowel de Waddenzee als in het Deltagebied is het zeegrasareaal sterk afgenomen. Het totale oppervlak bedekt met zeegras is momenteel slechts een fractie van wat het ooit is geweest.

De Waddenzee

In de Waddenzee zijn nog twee locaties waar Groot zeegras voorkomt, namelijk in de havenkom van West-Terschelling op 'de Plaat' en in het Eems/Dollard estuarium op de 'de Hond/de Paap' (Figuur 1.1). De populatie bij West-Terschelling komt ieder jaar op uit zaden. 'De Plaat' ligt beschut achter een dijkje waardoor de waterdynamiek gedempt wordt. De populatie is de afgelopen jaren echter sterk achteruitgegaan en bedekt in 1999 een oppervlak van nog geen ha.

In de Eemsmonding groeit het Groot zeegras op een zandplaat. De invloed van de getijstroom is hier groot. De planten van deze populatie volgen deels een meerjarige, en deels een éénjarige overlevingsstrategie, en hebben een erg hoge zaadproductie (Hermus, 1995). Deze planten produceren meer zaad dan de overwegend éénjarige populatie van 'de Plaat'. Het Groot zeegrasveld op 'de Hond/de Paap' is de laatste jaren uitgebreid tot een oppervlak van ca 95 ha in 1996. In 1997 is het areaal weer afgenomen tot ca 60 ha. Waarna het oppervlak ongeveer gelijk blijft (Tabel 5.7).

Met het Klein zeegras gaat het slechter in de Waddenzee. In 1994 is eigenlijk alleen aan de zuidkant van Terschelling nog wat zeegras van betekenis waargenomen. In totaal omvat het Klein zeegras hier bij de Keeg/de Ans en Hoorn ca. 17 ha in 1998. Verder zijn er nog sporadisch wat verspreide planten waargenomen aan de noordkust van Groningen bij de kwelderwerken (Emmapolder en de Linthorst Homanpolder). In noord-Groningen leek het er rond 1990 gedurende een aantal jaren op dat zich hier weer een grotere populatie zou ontwikkelen. Echter waarschijnlijk doordat het onderhoud van de dammetjes is gestopt zijn de ideale omstandigheden weer verdwenen. In 1998 was er weer sprake van een groot aantal verspreide pollen in en langs de kwelderwerken.

Opvallend is dat er in de tachtiger jaren uitgebreide zeegrasvelden voorkomen op het direct aan het Eems estuarium grenzende Duitse wad, bij het waddeneiland Sylt, en ook verderop op het Deense wad (Dijkema & Veld, 1988; Dijkema, 1989). Recente informatie geeft echter aan dat ook in Duitsland de laatste jaren veel zeegrasvelden sterk achteruitgaan (Kastler & Michaelis, 1997).

Transplantaties in de Waddenzee

Begin jaren negentig zijn er onderzoeken uitgevoerd naar de mogelijkheden van het transplanteren van zeegras in de Waddenzee. Hierbij is in eerste instantie de geschiktheid van mogelijke donorpopulaties onderzocht (Van Katwijk, 1992; Wijgangers, 1991). Vervolgens heeft Hermus (1995) experimenten uitgevoerd met behulp van allerlei stabilisatietechnieken om te onderzoeken op welke manier zeegrassen zich konden vestigen in de Waddenzee.

Transplantaties die de afgelopen jaren zijn uitgevoerd zijn op sommige locaties mede verdwenen door extreme hitte maar meer nog door ijsgang op bijvoorbeeld het Balgzand (Hermus, 1995). Handhaving van de getransplanteerde zeegrassen leverde problemen op. Met name in de eerste periode na de transplantaties en als het om kleine veldjes gaat die getransplanteerd zijn, hebben zeegrassen moeite zich te handhaven. Kleine velden zijn gevoelig voor stroming en golven. Maar naarmate de omvang van de velden toeneemt worden de omstandigheden gunstiger.

Naar aanleiding van het rapport van de Jonge *et al.* (1997) is er als vervolg op het onderzoek van Hermus en van Katwijk een nieuw project gestart. Momenteel loopt een onderzoek wat als uiteindelijk doel heeft de aanleg van nieuwe zeegrasvelden op twee locaties in de westelijke Waddenzee. Hiervoor worden kunstmatig locaties gecreëerd om de eerste cruciale jaren de vestiging en de uitbreiding van het Groot zeegras te 'helpen'.

Het Deltagebied

Het relaas over de zeegrasverspreiding in het Deltagebied is niet veel optimistischer dan dat van het Waddengebied. Het zeegras in het zuidwesten van Nederland is verspreid over het Grevelingenmeer, de Oosterschelde, het Veerse Meer, de Westerschelde en het Kanaal van Goes.

In het Grevelingenmeer is in 1998 het totale oppervlak van Groot zeegras gekarteerd en vastgesteld op 2.8 ha. Waarschijnlijk is deze gestage achteruitgang niet meer te stoppen, zodat binnenkort het zeegras verdwenen zal zijn uit het Grevelingenmeer.

In de Oosterschelde komt zowel Groot als Klein zeegras voor verspreid over slikken en platen door de gehele zeearm. Figuur 5.9.d geeft een beeld van de locaties waar nog zeegrassen voorkomen. Het algemene beeld van al deze populaties is een achteruitgang in het oppervlak. Groot zeegras komt nog op een beperkt aantal locaties voor: op de Roggenplaat, aan de noordkant van de Zandkreek en op de Slikken van de Dortsman. Het Groot zeegras in de Oosterschelde is overwegend éénjarig met uitzondering van de populatie bij de Roggenplaat. Hier is in 1990 een populatie Groot zeegras gevonden die overwegend meerjarig bleek te zijn. In 1998 zijn wederom een aantal ha gevonden. De planten kwamen voor tot een bedekking van 100 % en waren heel vitaal.

Van het zeegasareaal wat momenteel nog in de Oosterschelde voorkomt bestaat het grootste deel uit Klein zeegras: aan de noordzijde van de Krabbenkreek komen nog enkele kleine gebiedjes voor, aan de noord- en zuidkant van de Zandkreek, in het Verdrongen Land van Zuid-Beveland, op de Slikken van Kats, op de Slikken van de Dortsman, in het Mastgat noordoost en op het Slik bij Kattendijke. Op vele plekken komt Klein zeegras nog maar sporadisch voor waar het voorheen veel talrijker aanwezig was, zoals aan de zuidkant van de Krabbenkreek, op de Slikken van Viane en op de Slikken van Noordbout.

In het Veerse Meer groeit een Groot zeegraspopulatie die langzaam aan kleiner werd in de afgelopen jaren. De populatie groeit submers en volgt een overwegend éénjarige overlevingsstrategie.

In de Westerschelde komen zeegrassen voor op één locatie: ten oosten van Vlissingen beslaat het meerjarig Klein zeegras een oppervlak van ca. 3 hectare in de Sloehaven.

In het Havenkanaal van Goes is het Groot zeegras ten gevolge van verbeteringswerken nagenoeg verdwenen.

6.2 Beheersaanbevelingen

De Waddenzee

Om het zeegras wat er nog is in de Waddenzee te beschermen en te behouden kan een aantal maatregelen genomen worden. Aangezien het nog vrij recentelijk is voorgekomen dat er schade is toegebracht aan zeegrasvelden door de kokkelvisserij (de Jonge, 1990) zullen dergelijke visserijactiviteiten beperkt moeten worden tot gebieden buiten potentiële zeegrasstandplaatsen. Vele plekken waar het zeegras nog voorkomt zijn min of meer beschermd gelegen door de aanwezigheid van dammetjes, dijken of bijvoorbeeld golfbrekers. Aan de noordkust van Groningen heeft Klein zeegras zich gedurende een aantal jaren sterk uitgebreid. Door de kwelderwerken werden hier ook kunstmatig hydrodynamisch rustige omstandigheden gecreëerd. Op het moment dat het onderhoud van de dammetjes ophoudt hebben de zeegrassen het uiteindelijk ook begeven. Het zou dus mogelijk moeten zijn om kunstmatig locaties te creëren waar zeegrassen kunnen groeien. De waterkwaliteit in de Waddenzee is de laatste decennia verbeterd. Het water is minder rijk aan voedingsstoffen en minder troebel dan een aantal jaren geleden. Extreme weersomstandigheden vormen nog een probleem, maar deze factor is niet te sturen.

Transplantaties lijken op dit moment de beste manier waarop het aantal groeiplaatsen van zeegras substantieel kan toenemen. Op natuurlijke wijze breiden de planten zich al jaren niet meer uit, met uitzondering van de wisselende hoeveelheden pollen en kleine veldjes langs de Noord-Groninger kwelderwerken. Er zullen zogenaamde 'rustige' plekken gecreëerd moeten worden willen transplantaties een kans van slagen hebben. Momenteel loopt een dergelijk onderzoek aan de Universiteit van Nijmegen met als doelstelling om uiteindelijk op twee locaties in het westelijk deel van de Waddenzee nieuwe zeegrasvelden te creëren.

Hoewel nog onduidelijk is in hoeverre hoge zoutgehalten van het water een negatieve invloed hebben op de ontwikkeling van zeegras, zou het opnieuw creëren van een groter aantal kleine zoetwater lozingspunten mogelijk een gunstig effect kunnen hebben op de aanwezigheid van beide soorten.

Het Deltagebied

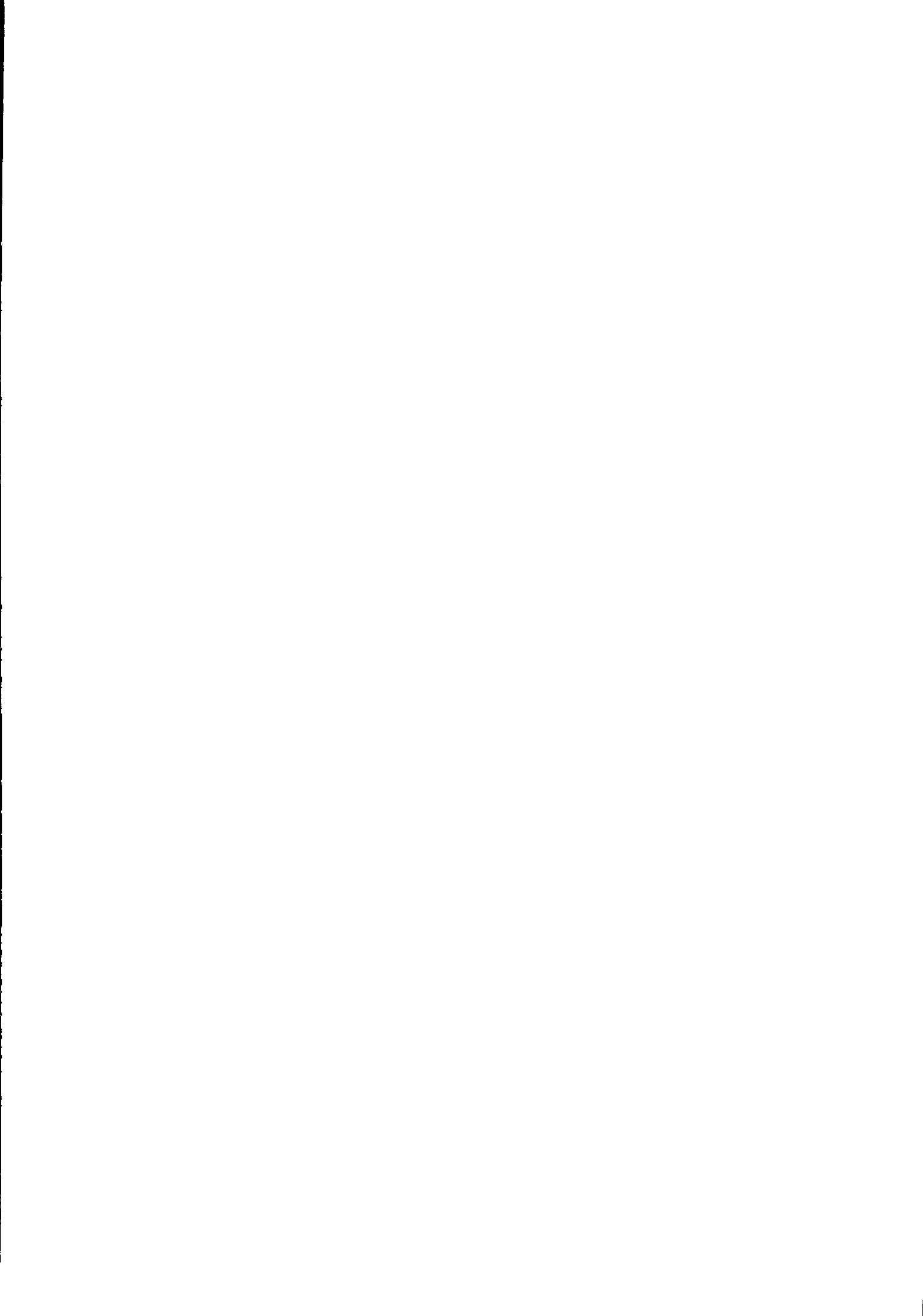
De problematiek in het Grevelingenmeer lijkt in vele opzichten op die van de Oosterschelde. Daarom kan op een paar punten de beheersaanbevelingen voor beide systemen samengenomen worden. Het zoutgehalte is waarschijnlijk het meest nijpende probleem dat hier speelt en dat het zeegrasareaal drastisch doet afnemen in beide kustwateren. Echter er zijn nog steeds geen harde bewijzen voor de theorieën die geformuleerd zijn door van Lent (1994) en Wijgergangs (1994) en Bellemakers & de Jong (1995). Er zijn vele aanwijzingen voor de theorie dat zeegras bij hoge saliniteit stress ondervindt maar uitsluitend experimenten kunnen de juistheid ervan toetsen.

Zowel het zout- als het nutriëntengehalte kan gereguleerd worden door manipulatie in het sluisbeheer in beide systemen. Omwille van het zeegras zou een lager zoutgehalte de eerste prioriteit hebben. Dit kan gerealiseerd worden door de inlaat van extra rivierwater in zowel het Grevelingenmeer als in de Oosterschelde. Tevens brengt dit een extra input van voedingsstoffen met zich mee. In het Grevelingenmeer kan dit gerealiseerd worden door de inlaat van rivierwater via de Grevelingendam. In de Oosterschelde kan dit via de sluisen in de Oesterdam en in de Philipsdam. De voorkeur gaat uit naar inlaat van zoetwater vanuit het Volkerak via de Philipsdam, aangezien dit het meest de 'oorspronkelijke' situatie benadert. Daarnaast kunnen er veranderingen op kleinere schaal uitgevoerd worden, namelijk door de aanleg of het weer in gebruik nemen van de kleine lozingspunten van polderwater in de Oosterschelde of de Grevelingen. Hiermee worden nieuwe potentiële standplaatsen gecreëerd doordat er periodieke verlaagde zoutgehalten kunnen optreden.

Zowel voor het Grevelingenmeer als voor de Oosterschelde zijn er nog andere factoren die lokaal problemen veroorzaken. Het is aan te bevelen om de zeegrassvelden in het Grevelingenmeer te gaan beschermen. Met name de velden op de Slikken van Flakkee, waar tevens de belangrijkste veldjes groeien, lopen gevaar aangezien daar momenteel op ondiepe plekken (tot een diepte van 30 tot 40 cm) op oesters wordt gevestigd (Verschuure, 1994). In de Oosterschelde zouden alle lokale activiteiten (pierenspitterij, mossel- en kokkelvisserij) zoveel mogelijk verplaatst moeten worden tot buiten de potentiële zeegrassstandplaatsen.

Voor het Veerse Meer zou een aanpassing van het peilbeheer een gunstige uitwerking op het zeegras hebben. Momenteel komen geen zeegrassen voor boven N.A.P. -1,0 m. De planten kunnen hier niet groeien aangezien dat gebied in de winter regelmatig droogvalt (winterpeil is N.A.P. -0,7 m.). Indien de waterstand in het Veerse Meer gedurende het gehele jaar constant zou zijn zouden de zeegrassen zich kunnen uitbreiden tot in het gebied boven N.A.P. -1,0 m.

Aangezien in de Westerschelde van oorsprong al bijna geen zeegras voorkomt heeft het ook geen zin om omstandigheden optimaal te maken om een ideaalbeeld na te streven. De waterdynamiek is te groot en het water is te troebel. Ook andere macrofyten hebben er nooit veel gestaan in de Westerschelde.



HOOFDSTUK 7: LITERATUUR

- Alkema, E.G. (1983)
De invloed van zeegras op de bodemfauna van het Grevelingenmeer. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Studentenverslag D1-1983, pp. 70.
- Apon, L.P. (1990a)
Verspreiding en biomassa van het macrophytobenthos in het Veerse meer in 1989. Rapporten en Verslagen 1990-02, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, pp. 28.
- Apon, L.P. (1990b)
Verspreiding en biomassa van het macrophytobenthos in het Grevelingenmeer in 1989. Rapporten en Verslagen 1990-03, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek.
- Arasaki, M. (1950)
Studies on the ecology of *Zostera marina* and *Zostera nana*. *Bull. Jpn. Soc. Fish.*, **16**: 21-29.
- Bakker, J.F., K.C.J. van den Ende, J. Honknoop, J.H. van Meerendonk, F.H.I.M. Steyaert, J. Stronkhorst & E. Stutterheim (1991)
Trends en toestand zoute wateren 1980-1990. Een goede start voor beheer en verkenning. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Nota nr. GWWS 91.004, pp. 240.
- Baldwin, J.R. & J.R. Lovvorn (1994)
Expansion of seagrass habitat by the exotic *Zostera japonica*, and its use by dabbling ducks and brant in Boundary Bay, British Columbia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **103**: 119-127.
- Bannink, B.A., J.H.M. van der Meulen & P.H. Nienhuis (1984)
Lake Grevelingen: from an estuary to a saline lake. An Introduction. *Neth. J. Sea Res.*, **18**: 179-190.
- Beeftink, W.G. (1965)
De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Mededelingen Landbouw Hogeschool Wageningen, Nederland, 65-1, pp. 82-85.
- Beeftink, W.G. (1966)
Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the south-western part of the Netherlands. *Wentia*, **15**: 83-108.
- Bellemakers, M.J.S. & D.J. de Jong (1995)
De verspreiding van zeegras in de Oosterschelde: in de periode 1977-1997. NIOO-CEMO Yerseke, RWS-RIKZ Middelburg, *in voorbereiding*.
- Beukema, J.J. (1976)
Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **10**: 236-261.
- Bijlsma, L. & J.W.M. Kuipers (1989)
River water and the quality of the Delta waters. In: J.C. Hooghart, C.W.S. Posthumus (eds). Hydroecological relations in the Delta waters of the south-west Netherlands. Rijkswaterstaat, Directoraat Zeeland, Den Haag, pp. 3-8.
- Boelé, F.F. (1981)
Verspreiding, biomassa en produktie van het macrofytenbenthos in het Grevelingenmeer. Studentensverslagen D4-1981, DIHO, Yerseke.
- Borum, J., L. Murray & W.M. Kemp (1989)
Aspects of nitrogen acquisition and conservation in eelgrass plants. *Aquat. Bot.*, **35**: 289-300.
- Bouwer, S.Th. (1982)
Ontwikkeling van het meiobenthos in het voorjaar op en om zeegrasplanten (*Zostera marina* L.) in het Grevelingenmeer. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Studentensverslagen D2-1982, pp. 33.
- Braster, B. & C. Carrière (1974)
Een ecologische studie van het zeegras van het Terschellinger wad in 1974. Rapport no. 30, Lab. voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 134.
- Burdick, D.M., F.T. Short & J. Wolf (1993)
An index to assess and monitor the progression of wasting disease in eelgrass, *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **94**: 83-90.

- Buys, W. & W. Huisman (1979)
Een kwalitatieve en kwantitatieve inventarisatie van de macrofauna van enkele zeegrasvelden te Roscoff. No. 96, Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 116.
- Cadée, G.C. (1976)
Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.*, **10**: 440-460.
- Conover, T. (1968)
The importance of natural diffusion gradients and transport of substance related to benthic marine plant metabolism. *Bot. Mar.*, **11**: 1-9.
- Curras, A., A. Sanchez-Mata & J. Mora (1994)
Comparative study of benthic macrofauna from a seagrass bed *Zostera marina* and from a bare sandy sea floor. *Cah. Biol. Mar.*, **35**: 91-112.
- Daemen, E.A.M.J. (1979)
Verspreiding van biomassa van *Zostera marina* L. en *Zostera noltii* Hornem. in de Oosterschelde. Studentenverslagen nr. D6-1979, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek en Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 44.
- Daemen, E.A.M.J. (1985)
Literatuuronderzoek met betrekking tot de oecologie van het Veerse Meer. B.V. Delta Consult, Kapell, pp. 116.
- Dennison, W.C. & R.S. Alberte (1982)
Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (eelgrass) to *In situ* manipulation of light intensity. *Oecologia*, **55**: 137-144.
- Dennison, W.C. & R.S. Alberte (1985)
Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera* (*Zostera marina*) growth. *Mar. Biol.*, **94**: 469-477.
- Dennison, W.C. (1987)
Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.*, **27**: 15-26.
- Dennison, W.C., R.C. Aller & R.S. Alberte (1987)
Sediment ammonium availability and eelgrass (*Zostera marina*) growth. *Mar. Biol.*, **94**: 469-477.
- Derde Nota Waterhuishouding (1989)
Water voor nu en later. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Den Haag.
- Dijkema, K.S. & C. Veld (1988)
Ecologische basiskaarten van de Waddenzee t.b.v. oliebestrijding. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Afdeling Estuariene Ecologie en Rijkswaterstaat, directies Noord-Holland, Friesland en Groningen.
- Dijkema, K.S. (1989)
Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea. Research Institute for Nature Management, Texel.
- Doornbos, G. (1985)
Vissen in de Grevelingen. *Natuur en Techniek*, **5**: 330-345.
- Edgar, G.J., C. Shaw, G.F. Watson & L.S. Hammond (1994)
Comparisons of species richness, size structure and production of benthos in vegetated and unvegetated habitats in Western Port, Victoria. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **176**(2):201-226.
- Erfte-meijer, P.L.A., Djunarlin & W. Moka (1993)
Stomach content analysis of a Dugong (*Dugong dugong*) from south Sulawesi, Indonesia. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, **44**: 229-233.
- Essink, K. & A.J. van den Wijngaard (1985)
Het zwevend stof gehalte in het Eems-Dollard estuarium en de oostelijke Waddenzee. Problemen bij de interpretatie van gegevens uit het "Waterkwaliteitsonderzoek in de Rijkswateren". RWS-RIZA Rapport nr. BI-MV 8503.
- Feekes, W. (1933)
Corresp. Blad *Ned. Bot. Ver.* III, p 108.
- Feekes, W. (1936)
De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. *Ned. Kruidk. Arch.*, **46**: 295.

- Fenchel, T. (1977)
Aspects of decomposition of seagrasses. In: McRoy, C.P. & C. Helfferich (Eds.), *Seagrass Ecosystems, a scientific perspective*. Marcel Dekker, New York: pp. 123-147.
- Fonseca, M.S., J.C. Zieman, G.W. Thayer & J.S. Fisher (1983)
The role of current velocity in structuring eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **17**: 367-380.
- Fonseca, M.S. & W.J. Kenworthy (1987)
Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrass. *Aquat. Bot.*, **27**: 59-78.
- Fonseca, M.S. & J.A. Cahalan (1992)
A preliminary evaluation of wave attenuation by four species of seagrass. *Est., Coast. Shelf Sci.*, **35**: 565-576.
- Gambi, M.C., A.R.M. Nowell & P.A. Jumars (1990)
Flume observations on flow dynamics in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **61**: 159-169.
- Gagnon, P.S., R.L. Vadas, D.B. Burdick & B. May (1980)
Genetic identity of annual and perennial forms of *Zostera marina* L. *Aquat. Bot.*, **8**: 157-162.
- Giesen, W.B.J.T., M.M. van Katwijk & C. den Hartog (1989)
Eelgrass condition and turbidity in the Dutch Wadden Sea. *Aquat. Bot.*, **37**: 71-85.
- Giesen, W.B.J.T. (1990)
Wasting disease and present eelgrass distribution. Laboratory of Aquatic Ecology, Catholic University Nijmegen, The Netherlands. pp. 138.
- Giesen, W.B.J.T., M.M. van Katwijk & C. den Hartog (1990a)
Eelgrass condition and turbidity in the Dutch Wadden Sea. *Aquat. Bot.*, **37**: 71-85.
- Giesen, W.B.J.T., M.M. van Katwijk & C. den Hartog (1990b)
Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea in the 1930's. *Neth. J. Sea. Res.*, **25**: 395-404.
- Godshalk, G.L. & R.G. Wetzel (1978)
Decomposition of aquatic angiosperms. III. *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. *Aquat. Bot.*, **5**: 329-354.
- van Goor, A.C.J. (1919)
Het zeegras (*Zostera marina* L.) en zijn beteekenis voor het leven der visschen. *Rapp. Verh. Rijksinst. Visscherij*, **1**: 415-498.
- van Goor, A.C.J. (1921)
Die *Zostera*-Assoziation der holländischen Wattenmeeres. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, **18**: 103-123.
- van Goor, A.C.J. (1922)
De halophyten en submerse phanerogamen. In: Flora en Fauna der Zuiderzee. Edited by van Goor, A.C.J., p. 48-53.
- Gray, J.S. (1974)
Animal-sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **12**: 223-261.
- Groenendijk, A.M. (1981)
De rol van invertebraten bij de afbraak van zeegras, buiten het groeiseizoen. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Rapporten en Verslagen 1981-2, pp. 38.
- Hall, M.O. & S.S. Bell (1993)
Meiofauna on the seagrass *Thalassia testudinum*: Population characteristics of harpacticoid copepods and associations with algal epiphytes. *Mar. Biol.*, **116**: 137-146.
- Hannewijk, A. (1988)
De verspreiding en biomassa van macrofyten in het Veerse Meer, 1987. Rapporten en Verslagen 1988-2, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke, pp.25.
- Harlin, M.M. (1970)
Seagrass Epiphytes. In: Handbook of seagrass biology; an ecosystem perspective. (eds. R.C. Phillips & C.P. McRoy), Garland STPM Press, New York & London, pp. 117-1512.
- Harlin, M.M. & B. Thorne-Miller (1981)
Nutrient enrichment of seagrass beds in a Rhode Island coastal lagoon. *Mar. Biol.*, **65**: 221-229.
- Harmsen, G.W. (1936)
Systematische Beobachtungen der Nordwest-Europäischen Seegrassenformen. *Ned. Kruidk. Archief*, **46**: 852-877.

- Harrison, P.G. & K.H. Mann (1975)
Chemical changes during the seasonal cycle of growth and decay in eelgrass (*Zostera marina*) on the atlantic coast of Canada. *J. Fish. Res. Board. Can.*, **32**: 615-621.
- Harrison, P.G. (1989)
Detrital processing in seagrass ecosystems: a review of factors affecting decay rates, remineralisation and detritivory. *Aquat. Bot.*, **23**: 263-288.
- den Hartog, C. (1961)
Zuid-Bevelandse Sterrenshow. *Het Zeepaard*, **21**: 28-30.
- den Hartog, C. (1970a)
The seagrasses of the world. *Verh. K. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurk.*, Reeks 2, **59**: 1-275.
- den Hartog, C. (1970b)
Over de functie van zeegrassen in het oecosysteem van de zeekust en de plotselinge achteruitgang van het zeegras op het Balgzand. *Het Zeepaard*, **30**: 88-90.
- den Hartog, C. & G. van der Velde (1970)
De flora en de vegetatie van het Balgzand. *Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V.*, **86**: 20-36.
- den Hartog, C. (1971)
The dynamic aspect in the ecology of seagrass communities. *Thalassia Jugoslavica*, **7**: 101-112.
- den Hartog, C. & P.J.G. Polderman (1975)
Changes in the seagrass populations of the Dutch Wadden Sea. *Aquat. Bot.*, **1**: 141-147.
- den Hartog, C. (1983)
Structural uniformity and diversity in *Zostera* dominated communities in western Europe. *Mar. Techn. Soc. J.*, **17**: 6-14.
- den Hartog, C. (1987)
"Wasting disease" and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquat. Bot.*, **27**: 3-14.
- den Hartog, C. (1989)
Early records of wasting-disease-like damage patterns in eelgrass, *Zostera marina*. *Dis. Aquatic. Org.*, **7**: 223-336.
- den Hartog, C. (1994a)
Suffocation of a littoral *Zostera* bed by *Enteromorpha radiata*. *Aquat. Bot.*, **47**: 21-28.
- den Hartog, C. (1994b)
The dieback of *Zostera marina* in the 1930's in the Wadden Sea: an eye-witness account by A. van der Werff. *Neth. J. Aqu. Ecol.*, **28**: 51-54.
- Hegger, H.H. (1979)
Een kwalitatief en kwantitatief onderzoek van de macrofauna van de zeegrassgemeenschap in de Krabbenkreek (Zeeland). No. 77, Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, : pp. 72.
- Hemminga, M.A., P.G. Harrison & F. van Lent (1991)
The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Review. Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **71**: 85-96.
- Hemminga, M.A., B.P. Koutstaal, J. van Soelen & A.G.A. Merks (1994)
The nitrogen supply to intertidal eelgrass (*Zostera marina*). *Mar. Biol.*, **118**: 223-227.
- Hermus, K. (1992)
Production and morphology of Thalassia testudinum König, in relation with several environmental parameters in the northern part of Nichupté lagoon system, Mexico. NIOO, CEMO, Yerseke, Studenterverslagen D5-1992.; Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen nr. 347. pp. 68.
- Hermus, D.C.R. (1995)
Herintroductie van zeegras in de Waddenzee; Het verloop van de beplantingen in 1992-1994. Conceptrapportage. Werkgroep Aquatische Oecologie, Vakgroep Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen. pp. 94.
- de Heij, H. & P.H. Nienhuis (1992)
Intraspecific variation in isozyme patterns of phenotypically separated populations of *Zostera marina* L. in the SW Netherlands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **161**: 1-14.
- van der Heijden, A.M.F. & A.H.M. Meekes (1986)
Een onderzoek naar de invloed van begrazing door *Hydrobia ulvae* (Pennant) op *Zostera marina* L. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Studenterverslag D5-1986, pp. 76.

- van den Hoek, C., W. Admiraal, F. Colijn & V.N. de Jonge (1979)
The role of algae and seagrasses in the ecosystem of the Wadden Sea: a review. In: Wolff, W.J. (ed.), Flora and vegetation of the Wadden Sea. Leiden. pp. 9-118.
- Holland, A.M.B. (1991)
Waterbeheer Grevelingenmeer, 1980-1990. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Nota GWWS-91.086, pp. 76.
- Hootsmans, M.J.M., J.M. Vermaat & W. van Vierssen (1987)
Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from the Netherlands: *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem. *Aquat. Bot.*, **12**: 275-285.
- Iizumi, H. & A. Hattori (1982)
Nitrate and nitrite in interstitial waters of eelgrass beds in relation to the rhizosphere. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **47**: 191-201.
- Jacobs, R.P.W.M. (1979)
Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, **7**: 151-172.
- Jacobs, R.P.W.M. & T.M.P.A. Noten (1980)
The annual pattern of the diatoms in the epiphyton of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, **8**: 355-370.
- Jacobs, R.P.W.M. & E.S. Pierson (1981)
Phenology of reproductive shoots of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff (France). *Aquat. Bot.*, **10**: 45-60.
- Jacobs, R.P.W.M., C. den Hartog, B.F. Braster & F.C. Carriere (1981)
Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). *Aquat. Bot.*, **10**: 241-259.
- Jacobs, R.P.W.M., H.H. Hegger & A. Ras-Willems (1982)
Seasonal variation in the structure of a *Zostera* community on tidal flats in the SW Netherlands, with special emphasis to the benthic fauna. In: Jacobs, R.P.W.M., Component studies in seagrass ecosystems along west European coasts. Thesis Catholic University Nijmegen: pp. 119-152.
- Jacobs, R.P.W.M., P.M. Hermelink & G. van Geel (1983)
Epiphytic algae on eelgrass at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, **15**: 157-173.
- Jeuken, Y. & W. Quax (1978)
Een studie van epifyten en gastropoda-epifauna in zeegrasvelden in Roscoff en een onderzoek naar hun oecologische relatie. No. 95, Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 111.
- de Jonge, V.N. (1983)
Relations between annual dredging activities, suspended matter concentrations, and the development of the tidal regime in the Ems estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40**: 289-300.
- de Jong, D.J. & V.N. de Jonge (1989)
Zeegras, *Zostera marina* L., *Zostera noltii* Horn. Een ecologisch profiel en het voorkomen in Nederland. Nota GWAO - 89.1003, pp. 34.
- de Jong, D.J. & C. Meulstee (1989)
Wieren en weiden in de Oosterschelde; de verspreiding van zeegrassen en wieren in de Oosterschelde en de gevolgen van de bouw van de Oosterscheldedekering hierop. Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Middelburg; Meetkundige Dienst Delft, pp. 40.
- de Jonge, V.N. (1990)
Schade door kokkelvisserij en mosselzaadvisserij aan restanten van zeegrasvoorkomens in Waddenzee en Eems estuarium. Notitie GWWS-90.12062, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, pp. 11.
- de Jonge, V.N. & D.J. de Jong (1992)
Role of tide, light and fisheries in the decline of *Zostera marina* L. in the Dutch Wadden Sea. *Neth. Inst. Sea. Res. Publ. Ser.*, **20**: 161-176.
- de Jonge, V.N., J. van den Bergs, J. & D.J. de Jong (1997)
Zeegras in de Waddenzee, een toekomstperspectief. Beheersaanbevelingen voor het herstel van Groot en Klein zeegras (*Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem.). RIKZ 97.016; pp. 37.

- de Jonge, V.N. & D.J. de Jong (1999)
Zeegras in de Nederlandse Waddenzee. RIKZ, werkdocument RIKZ/OS-99.808x.
- van Katwijk, M.M. (1992)
Herintroductie van zeegras in de Waddenzee. 1. Mesocosm experimenten met Groot zeegras (*Zostera marina* L.). Vakgroep Oecologie, Werkgroep Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 54.
- van Katwijk, M.M. (1993)
Reintroduction of Seagrass (*Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem.) in the Dutch Wadden Sea. *Wadden Sea News Letter*, 1993-1: 22-25.
- Van Katwijk, M.M., L.H.T. Vergeer, G.H.W. Schmitz & J.G.M. Roelofs (1997)
Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina* L. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 157: 159-173.
- Kastler, T. & H. Michaelis (1997)
Der Rückgang der Seegrasbestände im Niedersächsischen Wattenmeer. *Dienstber. Forschungsstelle Küste 2 Norderney*.
- Keddy, C.J. & D.G. Patriquin (1978)
An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquat. Bot.*, 5: 163-170.
- Keddy, C.J. (1987)
Reproduction of an annual eelgrass: variation among habitats and comparison with perennial eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.*, 27: 243-256.
- Kelderman, P. (1980)
Phosphate budget and sediment-water exchange in Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Neth. J. Sea Res.*, 14: 229-236.
- Kemp, W.M., W.R. Boynton, R.R. Twilley, J.C. Stevenson & J.C. Means (1983)
The decline of submerged vascular plants in Upper Chesapeake Bay: Summary of results concerning possible causes. *Mar. Technol. Soc. J.*, 17(2): 78-89.
- Kikuchi, T. (1980)
Faunal Relationships in Temperate Seagrass Beds. In: Handbook of Seagrass Biology: an ecosystem perspective (eds. R.C. Phillips & C.P. McRoy), Garland STPM Press, New York & London, pp. 153-172.
- Klumpp, D.W., J.S. Salita-Espinosa & M.D. Fortes (1992)
The role of epiphytic periphyton and macroinvertebrate grazers in the trophic flux of a tropical seagrass community. *Aquat. Bot.*, 43: 327-349.
- de Kraker, K. (1994)
De Grevelingen geteld; watervogeltellingen en broedvogelinventarisatie 1986-1993. Staatsbosbeheer regio Deltagebied 1994, pp. 100.
- Lambeck, R.H.D. (1985)
Leven zonder getij; bodemdieren in het Grevelingenmeer. *Natuur & Techniek*, 12: 917-931.
- van Lent, F. (1994)
Intraspecific variability of *Zostera marina* L. in the southwestern Netherlands. Thesis Nijmegen, CEMO/NIOO Communication nr. 755: pp. 218.
- van Lent, F. & J.M. Verschuure (1994a)
Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. *Aquat. Bot.*, 48: 31-58.
- van Lent, F. & J.M. Verschuure (1994b)
Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. II. Relation with environmental factors. *Aquat. Bot.*, 48: 59-75.
- van Lent, F. & J.M. Verschuure (1995)
Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass): experimental germination and growth. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 185: 55-76.
- van Lent, F., J.M. Verschuure & M.L.J. van Veghel (1995)
Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass): *in situ* nitrogen enrichment and light manipulation. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 185: 77-92.
- Luther, H. (1951)
Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. *Act. Bot. Fenn.*, 50: 1-72.
- Madsen, J.D. (1991)
Resource allocation at the individual plant level. *Aquat. Bot.*, 4: 67-86.

- Marsh, J.A., W.C. Dennison & R.S. Alberte (1986)
Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **101**: 257-267.
- Martinet, J.F. (1782)
Verhandeling over het wier der Zuiderzee. *Verhandelingen Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen*, **20**: 54-129.
- Massart, J. (1907)
Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Henri Lamertin éditeur-libraire, Bruxelles: 428-429.
- Mazzella, L. & R.S. Alberte (1986)
Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass, *Zostera marina* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **100**: 165-180.
- McMillan, C. (1983)
Seed germination for an annual form of *Zostera marina* from the Sea of Cortez, Mexico. *Aquat. Bot.*, **16**: 105-110.
- McRoy, C.P. (1966)
The standing stock and ecology of eelgrass, *Zostera marina*, Izembek Lagoon, Alaska. MSc. Thesis, University of Washington, Seattle, pp. 138.
- McRoy, C.P. & R.J. Barsdate (1970)
Phosphate absorption in eelgrass. *Limnol. Oceanogr.*, **15**: 6-13.
- Meininger, P.L., C.M. Berrevoets & R.C.W. Strucker (1994)
Watervogeltellingen in het zuidelijk Deltagebied 1987-1991. RIKZ, NIOO-CEMO, Rapport RIKZ-94.005, pp. 381.
- van Montfrans, J., R.J. Orth & S.A. Vay (1982)
Preliminary studies of grazing by *Bithium varium* on eelgrass periphyton. *Aquat. Bot.*, **14**: 75-89.
- van Montfrans, J., R.L. Wetzel & R.J. Orth (1984)
Epiphyte-Grazer relationship in seagrass meadows: consequences for seagrass growth and production. *Estuaries*, **7** (4a): 289-309.
- Mörzer Bruijns, M.F. & J. Tanis (1955)
De rotganzen, *Branta bernicla* (L.) op Terschelling. *Ardea*, **43**: 261-271.
- Mörzer Bruijns, M.F. & A. Timmerman (1968)
Over het voorkomen van de Rotgans (*Branta bernicla bernicla*) in Nederland. *Limosa*, **41**: 90-106.
- Muehlstein, L.K., D. Porter & F.T. Short (1988)
Labyrinthula sp., a marine slime mold producing the symptoms of wasting disease in eelgrass, *Zostera marina*. *Mar. Biol.*, **99**: 465-472.
- Muehlstein, L.K., D. Porter & F.T. Short (1991)
Labyrinthula zosterae sp. nov., the causative agent of wasting disease of eelgrass, *Zostera marina*. *Mycologia*, **83**: 180-1991.
- Mulder, A.F. (1958)
Verkenningstochten in een randgebied. *Het Zeepaard*, **18**: 51-75.
- Mulder, T. (1970)
Rotgans. In: Het Balgzand, bedreigd gebied. *Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V.*, **86**: 69-70.
- Murray, L., W.C. Dennison & W.M. Kemp (1992)
Nitrogen versus phosphorus limitation for growth of an estuarine population of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.*, **44**: 83-100.
- Nienhuis, P.H. (1970)
The benthic algal communities of flats and salt marshes in the Grevelingen, a sea arm in the south-western Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* **5**: 20-49
- Nienhuis, P.H. (1976)
De koolstofkringloop in de Grevelingen, met speciale aandacht voor de primaire produktie door zeegrassen. DHO, Yerseke. Rapporten en Verslagen, nr. 1976-3, pp.26.
- Nienhuis, P.H. & B.H.H.de Bree (1977)
Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Grevelingen estuary, the Netherlands, before and after the closure. *Hydrobiologia*, **52**: 55-56.

- Nienhuis, P.H. (1978)
An ecosystem study in Lake Grevelingen, a former estuary in the S.W. Netherlands. *Kiel. Meeresforsch. Sonderheft*, **4**: 247-255.
- Nienhuis, P.H. & E.T. van Ierland (1978)
Consumption of eelgrass, *Zostera marina*, by birds and invertebrates during the growing season in Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Neth. J. Sea Res.*, **12**: 180-194.
- Nienhuis, P.H. (1982)
Attached *Sargassum muticum* found in the south-west Netherlands. *Aquat. Bot.*, **12**: 189-195.
- Nienhuis, P.H. (1983)
Temporal and spatial patterns of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a former estuary in the Netherlands, dominated by human activities. *Mar. Tech. Soc. J.*, **17**: 69-77.
- Nienhuis, P.H. (1984)
Zeegras; mysterieuze opkomst en ondergang van een waterplant. *Natuur & Techniek*, **52**: 414-433.
- Nienhuis, P.H. (1993)
Nutrient cycling and foodwebs in Dutch estuaries. *Hydrobiologia*, **15**: 15-44.
- Oorthuysen, W. & C.W. Iedema (1992)
Waterbeheer Grevelingenmeer. Onderbouwing voor het waterhuishoudkundig beheer Grevelingenmeer. Nota Rijkswaterstaat Directie Zeeland, AX 92.036, pp. 68.
- Orth, R.J. (1977)
The importance of sediment stability in seagrass communities. In: Ecology of Marine Benthos, Coull, B.C. (ed.), University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina, U.S., pp. 281-300.
- Orth, R.J. & K.A. Moore (1983)
Chesapeake Bay: An unprecedented decline in submerged aquatic vegetation. *Science*, **222**: 51-53.
- Orth, R.J. & J. van Montfrans (1984)
Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquat. Bot.*, **18**: 43-69.
- Patriquin, D.G. (1972)
The origin of nitrogen and phosphorus for growth of the marine angiosperm *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.*, **15**: 35-46.
- Pedersen, M.F. & J. Borum (1992)
Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **80**: 65-73.
- Pedersen, M.F. & J. Borum (1993)
An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **101**: 169-177.
- Pellikaan, G.C. (1980)
De verspreiding en de groei van zeegras, *Zostera marina* L., in relatie tot de instraling. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek - Studentenverslagen D8-1980; pp. 1-103.
- Pellikaan, G.C. (1982)
Decomposition processes of eelgrass, *Zostera marina* L. *Hydrobiol. Bull.*, **16**: 83-92.
- Pellikaan, G.C. & Nienhuis, P.H. (1988)
Nutrient uptake and release during growth and decomposition of eelgrass, *Zostera marina* L., and its effects on the nutrient dynamics of lake Grevelingen. *Aquat. Bot.*, **30**: 189-214.
- Penhale, P.A. & W.O. Smith (1977)
Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. *Limnol. Oceanogr.*, **22**: 400-407.
- Penhale, P.A. & G.W. Thayer (1980)
Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **42**: 1421-1428.
- Phillipart, C.J.M. (1993)
Of shellfish, birds and men; restrictions for fisheries in the Dutch Wadden Sea. *Wadden Sea Newsletter* **3**: 18-19.

- Philippart, C.J.M. (1994)
Eutrophication as a possible cause of decline in the seagrass *Zostera noltii* of the Dutch Wadden Sea. Thesis Wageningen, pp. 157.
- Phillips, R.C. (1971)
Seed germination in *Zostera marina* L., *Am. J. Bot.*, **58**:459
- Phillips, R.C. (1972)
Ecological life history of *Zostera marina* L. (eelgrass) in Puget Sound, Washington. Ph.D. Dissertation, University of Washington, Seattle, pp. 154.
- Phillips, R.C., W.S. Grant & C.P. McRoy (1983)
Reproductive strategies of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.*, **16**: 1-20.
- Pokorny, K.S. (1967)
Labyrinthula. *J. Protozool.*, **14**: 697-708.
- Polderman, P.J.G. & C. den Hartog (1975)
De zeegrassen in de Waddenzee. *Wetenschappelijke Mededelingen. K.N.N.V.*, **107**: pp.32.
- Pollard, P.C. & K. Kogure (1993a)
The role of epiphytic and epibenthic algal productivity in a tropical seagrass, *Syringodium isoetifolium* (Aschers.) Dandy, community. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, **44**: 155-172.
- Pollard, P.C. & K. Kogure (1993b)
Bacterial decomposition of detritus in a tropical seagrass (*Syringodium isoetifolium*) ecosystem, measured with (methyl-tritiated) thymidine. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, **44**: 141-154.
- Postma, H. (1961)
Transport and accumulation of suspended matter in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **1**: 148-190.
- Rasmussen, E. (1977)
The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effect on environmental factors and fauna. In: *Seagrass Ecosystems. A Scientific Perspective* (eds. C.P. McRoy and C. Helfferrich). M. Dekker, New York, pp. 1-52.
- Reid, G.K. (1961)
Ecology of inland waters and estuaries. Reinhold Books in the Biological Sciences. Pittsburgh, Pennsylvania: pp. 375.
- Reise, K. (1985)
Tidal Flat Ecology; an experimental approach to species interactions. Springer Verlag, Berlin.
- Renn, C.E. (1936)
The wasting disease of *Zostera marina* L.. A phytological investigation of the diseased plant. *Biol. Bull.*, **70**: 148-158.
- Renn, C.E. (1937)
The eelgrass situation along the middle Atlantic coast. *Ecology*, **18**: 323-325.
- Roberts, M.H., R.J. Orth & K.A. Moore (1984)
Growth of *Zostera marina* L. seedlings under laboratory conditions of nutrient enrichment. *Aquat. Bot.*, **20**: 321-328.
- Robertson, A.I. & K.H. Mann (1982)
Population dynamics and life history adaptations of *Littorina neglecta* Bean in an eelgrass meadow (*Zostera marina* L.) in Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **63**: 151-171.
- Robertson, A.I. & K.H. Mann (1984)
Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina*. *Mar. Biol.*, **80**: 131-141.
- Sand-Jensen, K. (1977)
Effects of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquat. Bot.*, **3**: 55-63.
- Sand-Jensen, K. & J. Borum (1983)
Regulation of growth of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Danish coastal waters. *Mar. Tech. Soc. J.*, **17**: 15-21.
- van Schaik, A.W.J. & D.J. de Jong (1988)
Vegetatie buitendijkse gebieden Westerschelde, Rijkswaterstaat-Dienst Getijdewateren, Nota 88-103.
- Schellekens, A.W.H.J. (1975)
Zeegrasonderzoek Terschelling. Doctoraalverslag, Afdeling Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp.35.

- Schmitz, G.H.W. (1995)
De invloed van zoutgehalte in combinatie met stikstof/fosfor-ratio's op twee Groot zeegraspopulaties. Aquariumexperimenten met *Zostera marina* L. Werkgroep Aquatische Oecologie, Vakgroep Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, *in prep.*
- Short, F.T. & C.P. McRoy (1984)
Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Bot. Mar.*, **27**: 547-555.
- Short, F.T., M.W. Davis, R.A. Gibson & C.F. Zimmerman (1985)
Evidence for phosphorus limitation in carbonate sediments of the seagrass *Syringodium filiforme*. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **20**: 419-430.
- Short, F.T. (1987)
Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquat. Bot.*, **27**: 41-57.
- Short, F.T., L.K. Muehlstein & D. Porter (1987)
Eelgrass wasting disease: cause and recurrence of a marine epidemic. *Biol. Bull.*, **173**: 557-562.
- Short, F.T., B.W. Ibelings & C. den Hartog (1988)
Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930's. *Aquat. Bot.*, **30**: 295-304.
- Silberstein, K., A.W. Chiffings & A.J. McComb (1986)
The loss of seagrass in Cockburn Sound. III. The effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook f. *Aquat. Bot.*, **24**: 355-515.
- Smaal, A.C. & R.C. Boeije (1991)
Veilig Getij; de effecten van de waterbouwkundige werken op het getijdemilieu van de Oosterschelde. Nota GWWS 91.088, DGW / Directie Zeeland, Middelburg: pp. 132.
- Smaal, A.C. & P.H. Nienhuis (1992)
The Eastern Scheldt (The Netherlands), from an estuary to a tidal bay: a review of responses at the ecosystem level. *Neth. J. Sea Res.*, **30**: 161-173.
- Smit, C.J. & W.J. Wolff (1980)
Birds of the Wadden Sea. Report 6. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden, pp. 308.
- Sogard, S.M. & B.L. Olla (1993)
The influence of predator presence on utilization of artificial seagrass habitats by juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Envir. Biol. Fishes*, **37**: 57-65.
- Stronkhorst, J. (1983)
Stratificatie-onderzoek in het Veerse Meer: verslag over de periode 1980-1982. Middelburg, Rijkswaterstaat, Deltadienst, Nota DDMI-83-08.
- Swennen, C. (1955)
Het brakwatergebied "De Bol". *Het Zeepaard*, **15**: 19-24.
- Thayer, G.W., D.W. Engel & M.M. LaCroix (1977)
Seasonal distribution and changes in the nutritive quality of living, dead and detrital fractions of *Zostera marina* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **30**: 109-127.
- Thayer, G.W. & M.S. Fonseca (1984)
The ecology of eelgrass meadows of the atlantic coasts: a community profile. U.S. Fish Wildl. Serv. FWS/OBS-84/02, pp. 147.
- Thursby, G.B. & M.M. Harlin (1982)
Leaf-root interaction in the uptake of ammonia by *Zostera marina*. *Mar. Biol.*, **72**: 109-112.
- Tubbs, C.R. & J.M. Tubbs (1983)
The distribution of *Zostera* and its exploitation by wildfowl in the Solent, southern England. *Aquat. Bot.*, **15**: 223-239.
- Tutin, T.G. (1938)
The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease. *New Phytol.*, **37**: 50-71.
- Vaas, K.F. (1963)
Annual report of the Delta Division of the Hydrobiological Institute of the Royal Netherlands' Academy of Sciences for the years 1960 and 1961. *Neth. J. Sea Res.*, **2**: 68-76.
- Verhoeven, J.T.A. & W. van Vierssen (1978)
Distribution and Structure of Communities Dominated by *Ruppia*, *Zostera* and *Potamogeton* Species in the Inland Waters of 'De Bol', Texel, The Netherlands. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **6**: 417-428.

- Vergeer, L.H.T. & C. den Hartog (1991)
Occurrence of wasting disease in *Zostera noltii*. *Aquat. Bot.*, **40**: 155-163.
- Vergeer, L.H.T. & C. den Hartog (1993)
Omnipresence of *Labyrinthula* in seagrasses. *Aquat. Bot.*, **48**: 1-20.
- Verhagen, J.H.G. & P.H. Nienhuis (1983)
Simulation model of production, seasonal changes in biomass and distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Lake Grevelingen. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**: 187-195.
- Verschuure, J.M. (1994)
Verspreiding en biomassa van Groot zee gras (*Zostera marina* L.) in het Grevelingenmeer en het Veerse Meer in 1994. NIOO-CEMO, Yerseke, pp.13.
- Verschuure, J.M. (1995)
Verspreiding en biomassa van Groot zee gras (*Zostera marina* L.) in 1995. NIOO-CEMO, Yerseke, pp. 7.
- Verschuure, J.M. (1996)
Verspreiding en biomassa van Groot zee gras (*Zostera marina* L.) in het Grevelingenmeer en het Veerse Meer in 1996. NIOO-CEMO, Yerseke, pp.14.
- Verschuure, J.M. (1997)
Verspreiding en biomassa van Groot zee gras (*Zostera marina* L.) in het Grevelingenmeer in 1997. NIOO-CEMO, Yerseke, pp.9.
- Verschuure, J.M. (1998)
Verspreiding en biomassa van Groot zee gras (*Zostera marina* L.) in het Grevelingenmeer en het Veerse Meer in 1998. NIOO-CEMO, Yerseke, pp.14.
- Walker, D.I. (1989)
Regional studies seagrass in Shark Bay, the foundations of an ecosystem. In: Larkum, A.W.D., A.J. McComb, S.A. Shepherd (eds.). *Biology of seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Elsevier, Amsterdam, p. 182-210.
- Waterloopkundig Laboratorium (1993)
Troebelheid Nederlandse zoute wateren, fase II. Getij-invloed, modelmatige benaderingen en trendanalyse 1930-1990. Rapport nr. T1003.
- van der Werff, A. (1938)
A new parasitic organism in *Zostera marina*. *Chronica Bot.*, **4**: 498-499.
- van der Werff, A. (1954)
Submerse Phanerogamen. In: *Veranderingen in de Flora en Fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932*. L.F. de Beaufort (ed.), De Boer Publ., Den Helder, p. 25-31.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1975)
Plantengemeenschappen in Nederland. B.V. W.J. Thieme & Cie-Zuthpen, pp. 46-47.
- Williams, S.L. and M.H. Ruckelhaus (1993)
Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. *Ecology*, **74**: 904-918
- Wium-Andersen, S. & J. Borum (1984)
Biomass variation and autotrophic production of an epiphyte-macrophyte community in a coastal danish area: I. Eelgrass (*Zostera marina* L.) biomass and net production, *Ophelia*, **23**: 33-46.
- Wolff, W.J., P. de Koeijer, A.J.J. Sandee & L. de Wolf (1967)
De verspreiding van Rotganzen in het Deltagebied in relatie tot de verspreiding van hun voedsel. *Limosa*, **40**: 163-174.
- Wolff, W.J. (1973)
The estuary as a habitat. An analysis of data of the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zool. Verh. Rijksmuseum Nat. Hist., Leiden*. nr. **126**: 1-242.
- Wijergangs, L.J.M (1991)
Onderzoek naar groeivoorwaarden en conditie van Groot zee gras (*Zostera marina* L.) i.v.m. herintroductie in de Waddenzee. Nijmegen, K.U. Nijmegen, Vakgroep Oecologie, Werkgroep Aquatische Oecologie, Studentenverslag no 323.
- Wijergangs, L.J.M. & M.M. van Katwijk (1993)
Zeegrassterfte in het Grevelingenmeer. Een studie naar de mogelijke oorzaken van de afname van het Groot zee gras, *Zostera marina* L., sinds eind jaren tachtig. Vakgroep Oecologie, Werkgroep Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 60.

- Wijgergangs, L.J.M. (1994)
Zeegras in het Grevelingenmeer en de Oosterschelde, relatie met voedingsstoffen en zoutgehalte. Vakgroep Oecologie, Werkgroep Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, pp. 42.
- Young, E.L. (1943)
Studies on *Labyrinthula*, the etiologic agent of the wasting disease of eelgrass. *Am. J. Bot.*, **30**: 586-593.
- Zieman, J.C. & R.G. Wetzel (1980)
Productivity in seagrasses: methods and rates. In: Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective. (eds. R.C. Phillips & C.P. McRoy), Garland STPM Press, New York & London, pp. 87-116.

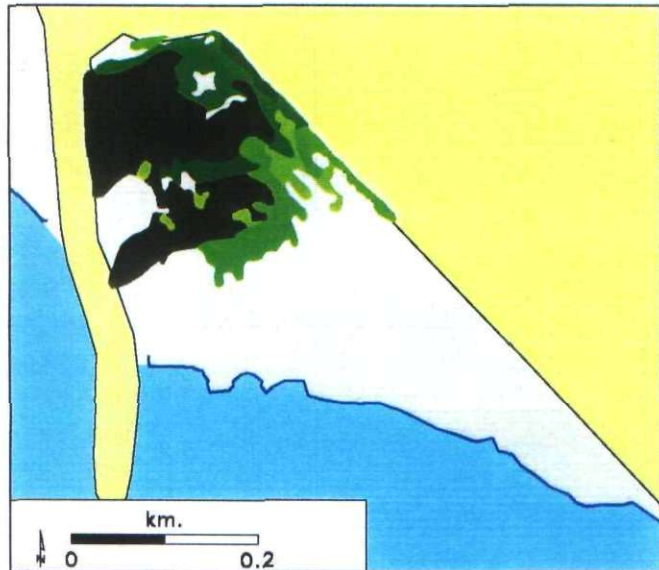
Kaartbijlagen

- Figuur 4.10 Effect pierenspitten op Klein zeegras
Figuur 5.9 Areaal Groot en Klein zeegras in de Oosterschelde
- a 1977
 - b 1983/84
 - c 1989/90
 - d 1996/98
- Figuur 5.16 Areaal Groot en Klein zeegras in de Waddenzee
- a Terschelling
 - b Eems
 - c Noord Groningen

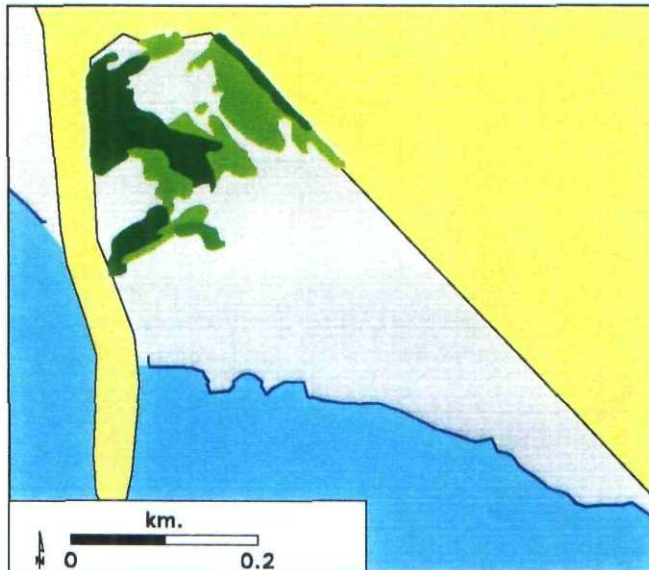
Oosterschelde - Noordbout; areaal Klein zeegras

achteruitgang tgv. pierenspitten (1998 vrijwel geheel verdwenen)

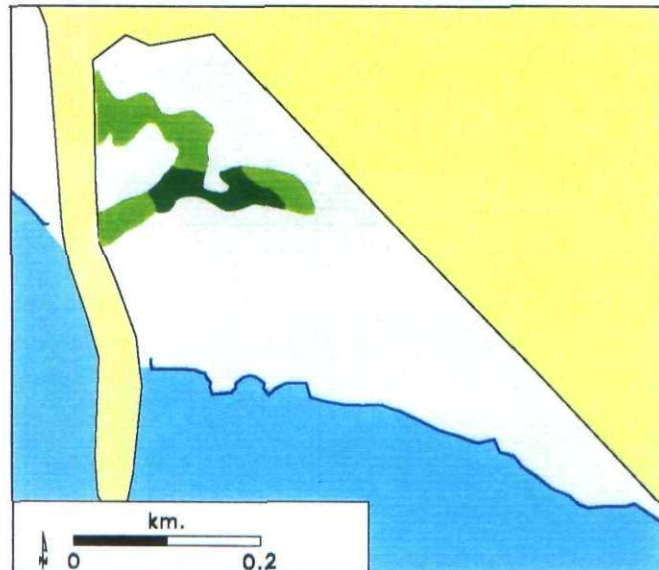
1974



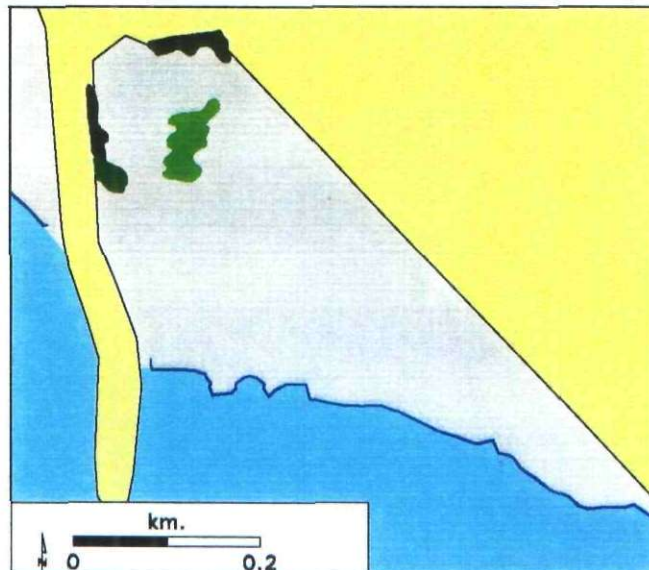
1979



1989



1996



Legenda

Zeegras bedekking (ha).

	1974	1979	1989	1996
5 - 20%	0.3	1.3	1.3	0
20 - 40%	0.8	0.1	0	0.3
40 - 60%	0.6	1.2	0.4	0
60 - 80%	0.3	0	0	0.1
80 - 100%	2.6	0	0	0.3
Totaaloppervlak	4.6	2.6	1.7	0.6

Lijnen.

GLW.

Topografie

Land

Getijdewateren

Binnenwateren

Platen (> glw)

Kwelder / schor

Stad / dorp

Spoorlijn

Kartering: Meetkundige Dienst (MWTM)

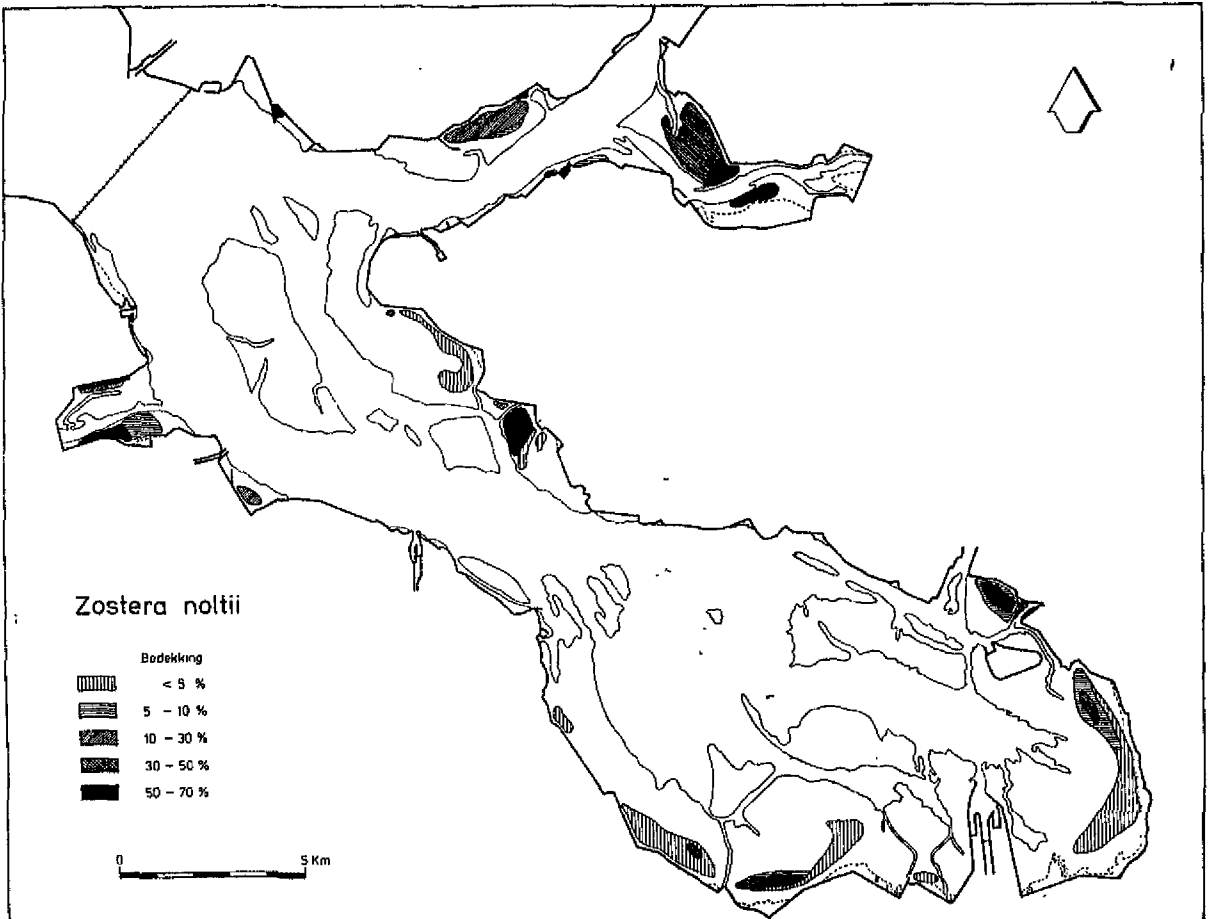
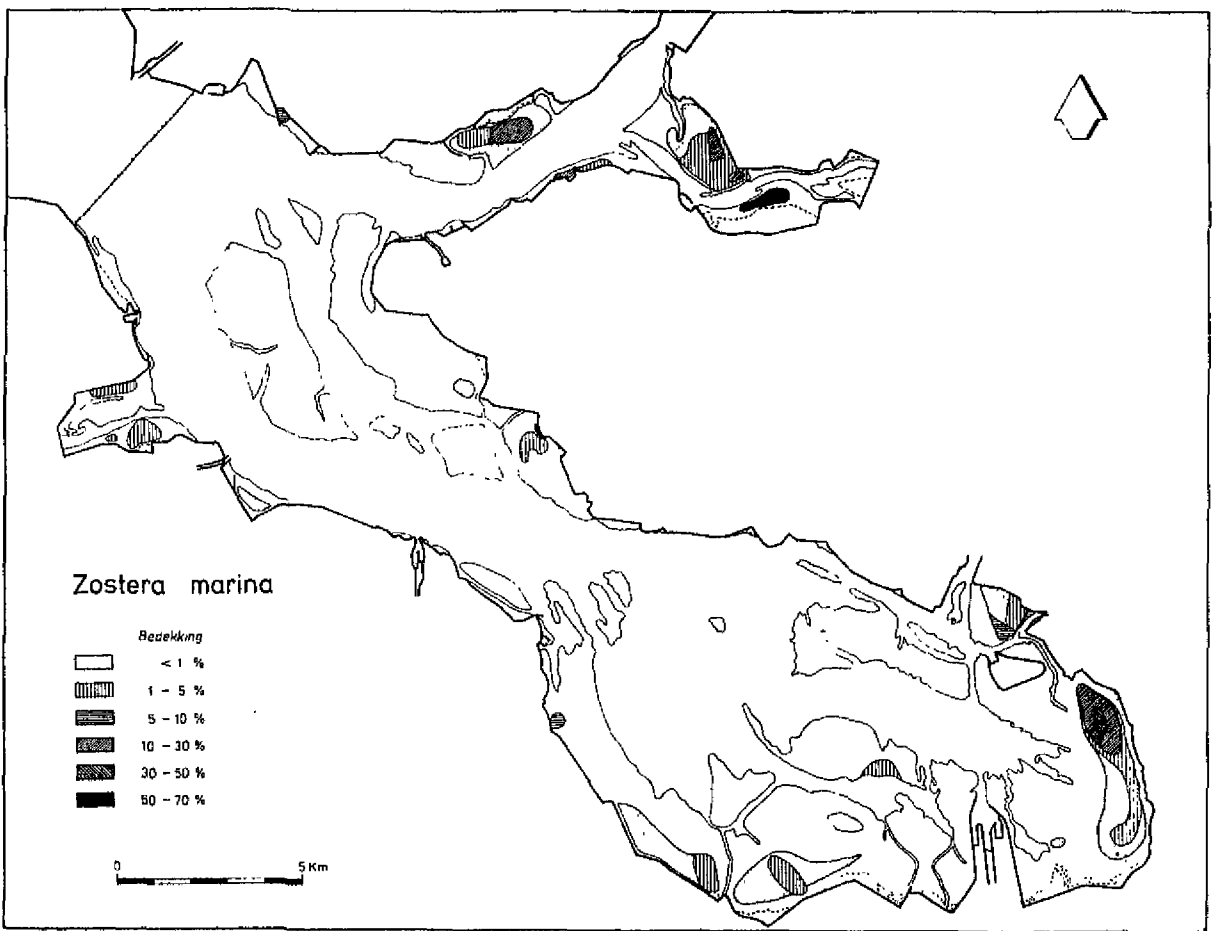
Applicatie: Zeegras

Rijkswaterstaat

Rijksinstituut voor Kust en Zee

Figuur 4.10

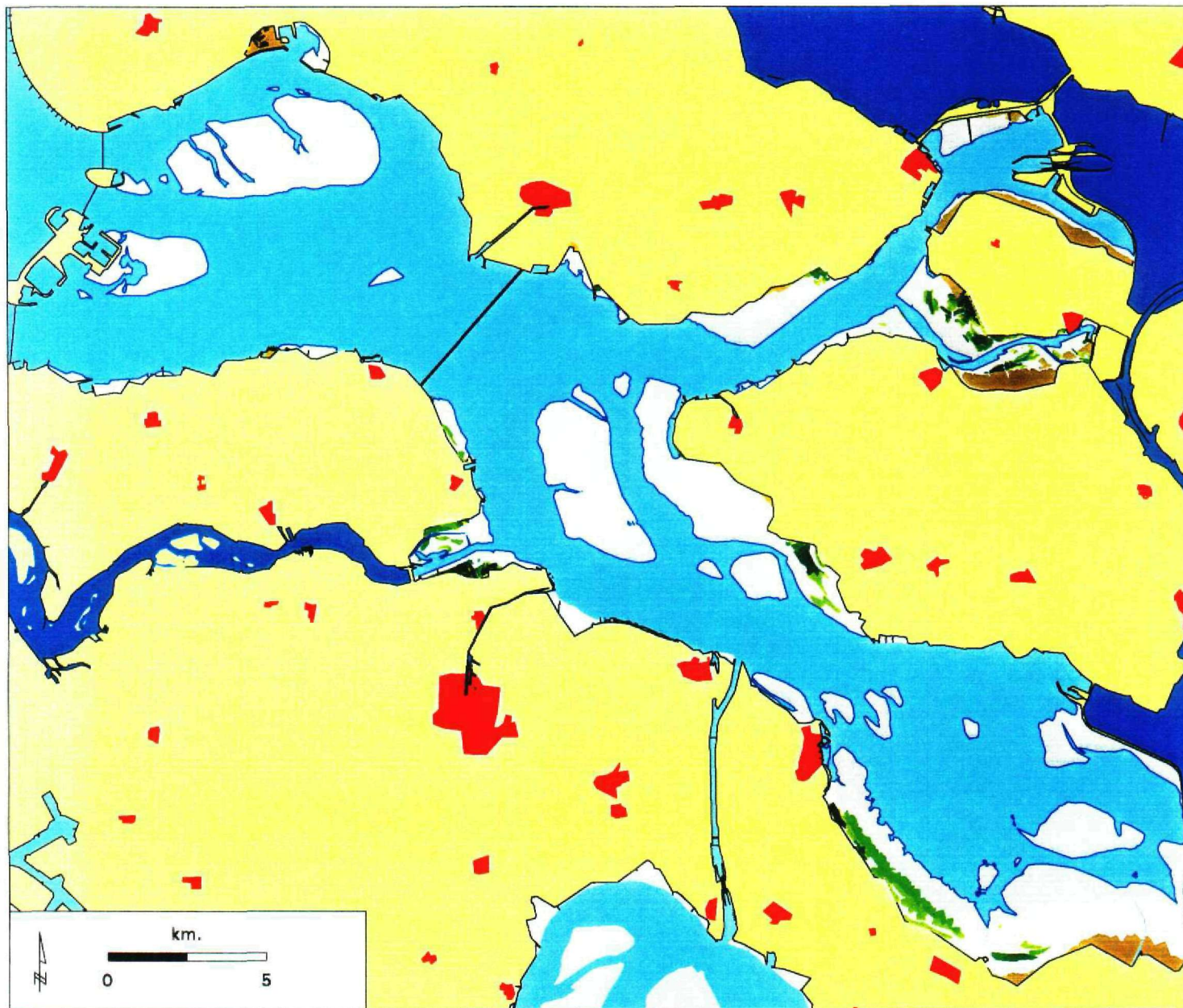
Oosterschelde; areaal Groot (boven) en Klein (onder) zeegras in 1977 Uit Daemen (1977)



Figuur 5.9.a

Oosterschelde; areaal Groot en Klein zeegras in 1983/84






(bedekking > 5 o/o)



Legenda

Zeegras bedekking (ha).

1984

	5 - 20%	185
	20 - 40%	208
	40 - 60%	79
	60 - 80%	114
	80 - 100%	87
Totaaloppervlak		672

Lijnen.

 GLW.

Topografie

 Land

 Getijdewateren

 Binnenwateren

Platen (> glw)

 Kwelder / schor

 Stad / dorp

 Spoorlijn

Kartering: Meetkundige Dienst (MWTL)

Applicatie: Zeegras



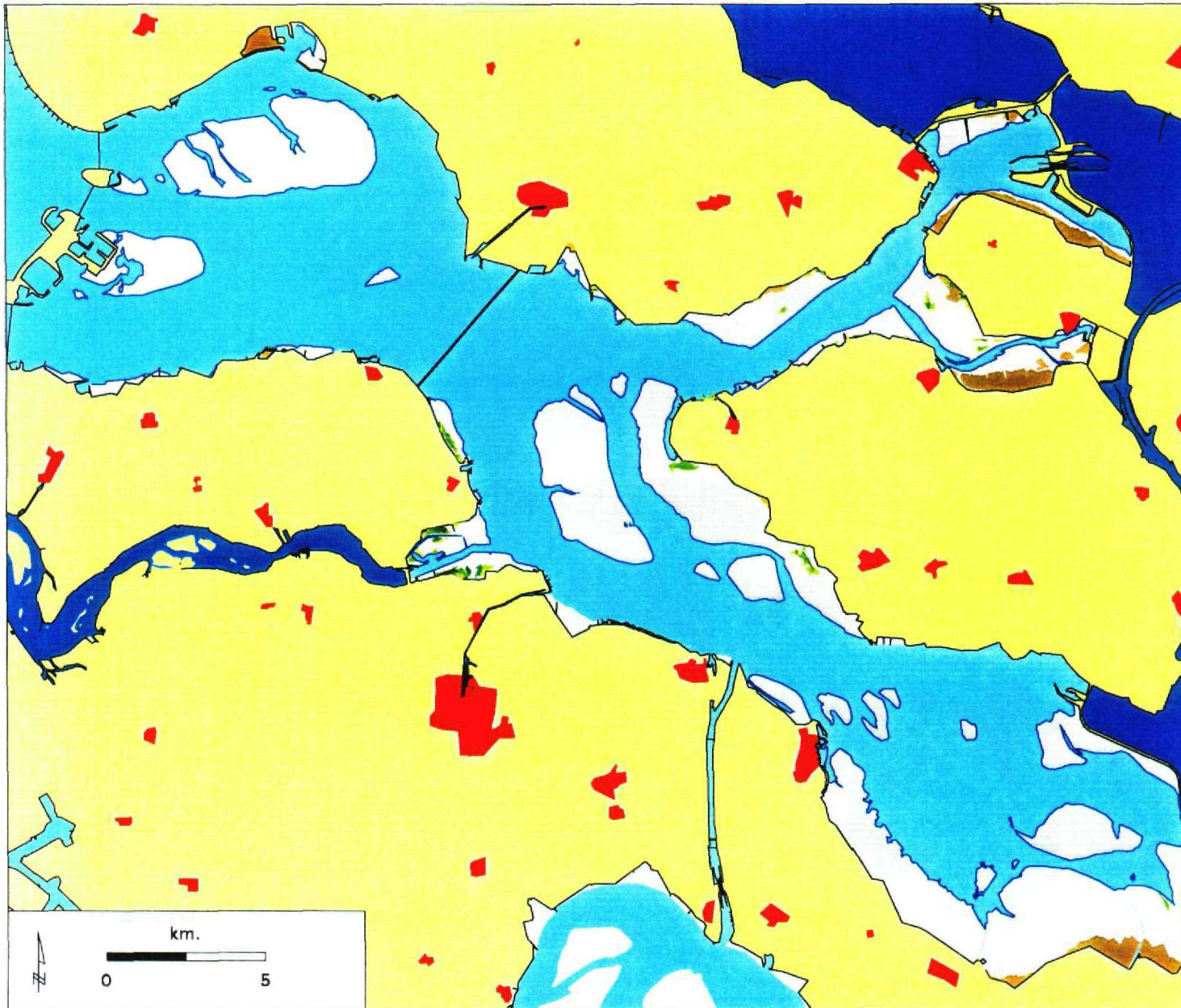
Rijkswaterstaat

Rijkinstituut voor Kust en Zee

Figuur 5.9.b

Oosterschelde; areaal Groot en Klein zeegras in 1989/90






(bedekking > 5 o/o)



Legenda

Zeegras bedekking (ha).

1990

	5 - 20%	54
	20 - 40%	36
	40 - 60%	20
	60 - 80%	7
	80 - 100%	7
Totaaloppervlak		125

Lijnen.

 GLW.

Topografie

 Land

 Getijdewateren

 Binnenwateren

Platen (> glw)

 Kwelder / schor

 Stad / dorp

 Spoorlijn

Kartering: Meetkundige Dienst (MWTL)

Applicatie: Zeegras



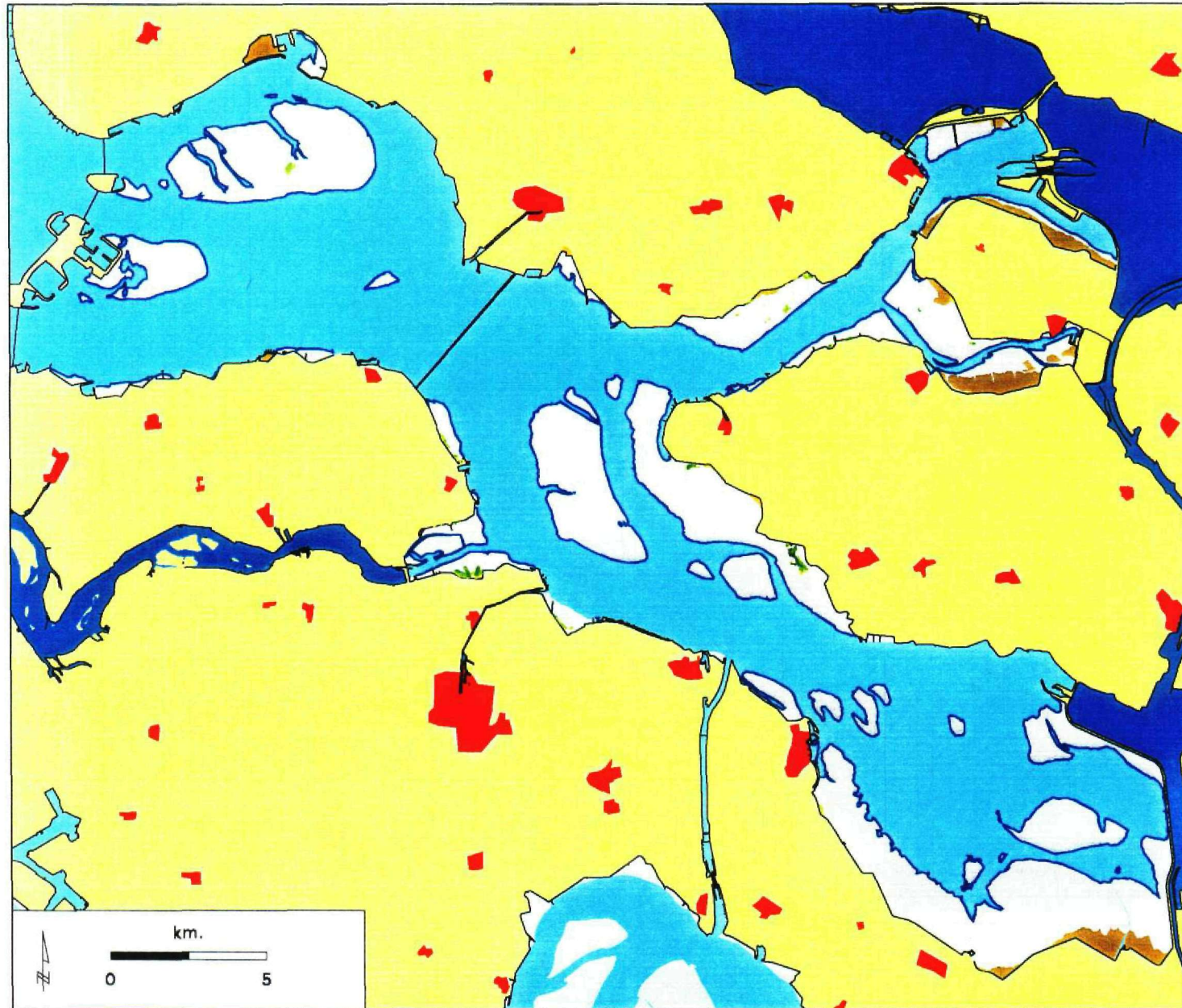
Rijkswaterstaat

Rijkinstituut voor Kust en Zee

Figuur 5.9.c

Oosterschelde; areaal Groot en Klein zeegras in 1996/98






(bedekking > 5 o/o)



Legenda

Zeegras bedekking (ha).

1998

	5 - 20%	23
	20 - 40%	14
	40 - 60%	9
	60 - 80%	7
	80 - 100%	2
Totaaloppervlak		55

Lijnen.

 GLW.

Topografie

 Land

 Getijdewateren

 Binnenwateren

Platen (> glw)

 Kwelder / schor

 Stad / dorp

 Spoorlijn

Kartering: Meetkundige Dienst (MWTL)

Applicatie: Zeegras



Rijkswaterstaat

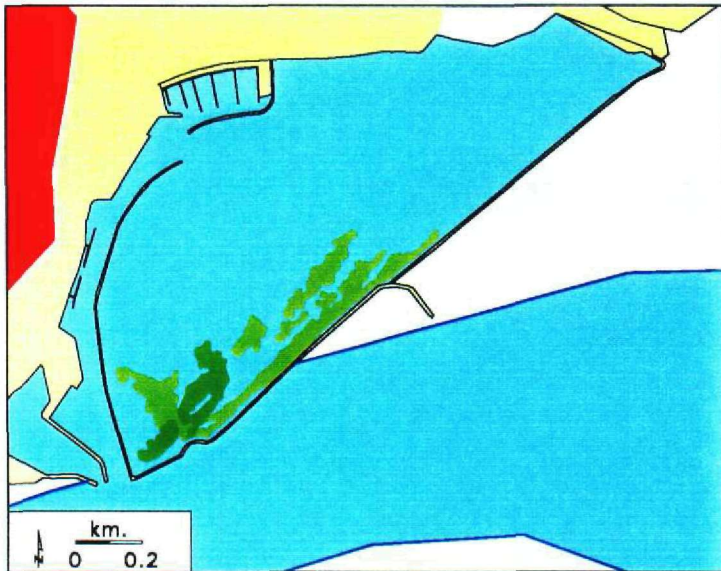
Rijkinstituut voor Kust en Zee

Figuur 5.9.d

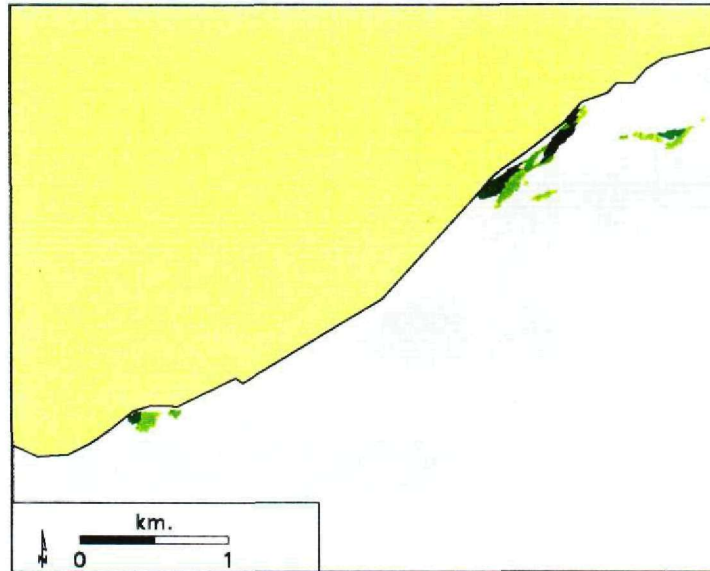
Terschelling, areaal zeegras

Haven: Groot zeegras; Hoorn: Klein zeegras

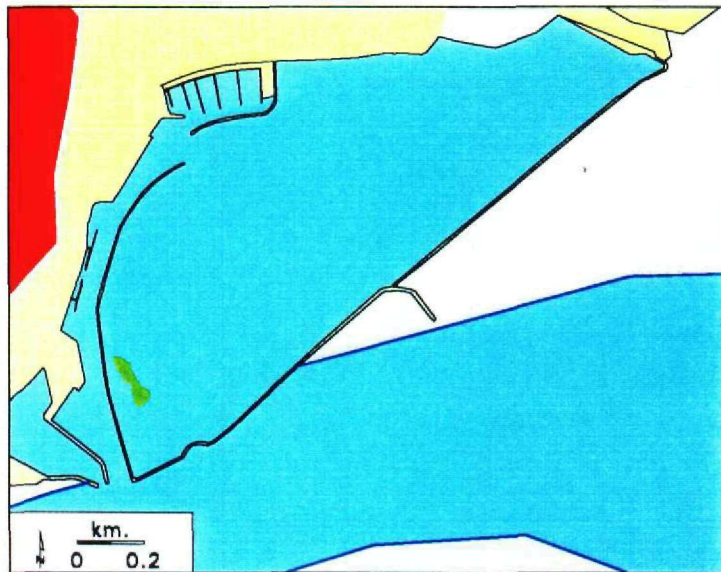
Haven 1995



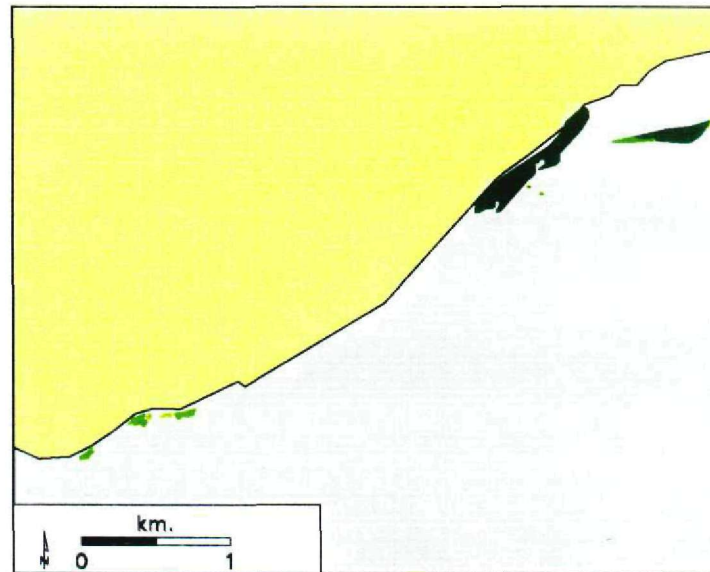
Hoorn 1995



Haven 1998

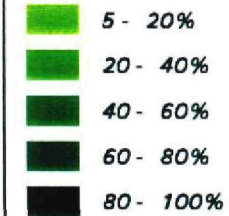


Hoorn 1998



Legenda

Zeegras bedekking



Lijnen.



Topografie



Kartering: Meetkundige Dienst (MWTL)

Applicatie: Zeegras



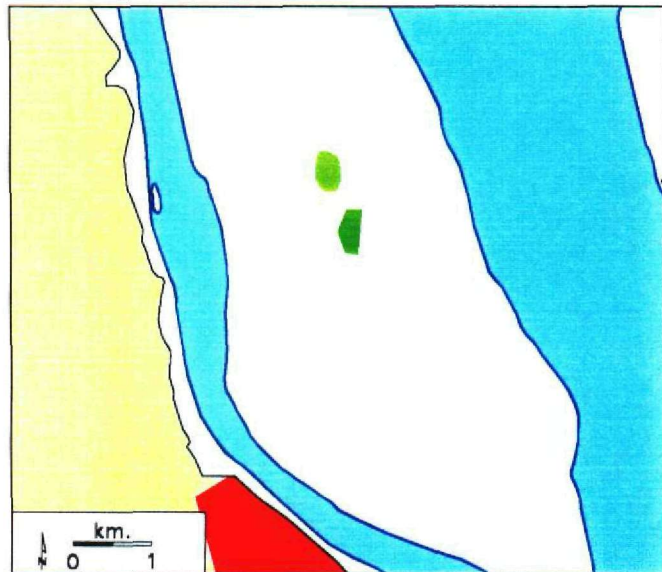
Rijkswaterstaat

Rijksinstituut voor Kust en Zee

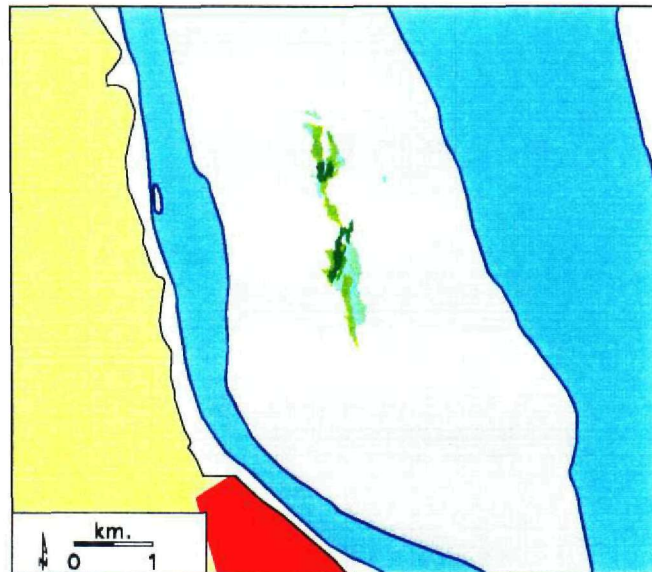
Figuur 5.16.a

Groot zeegras op de Hond/Paap, Eems

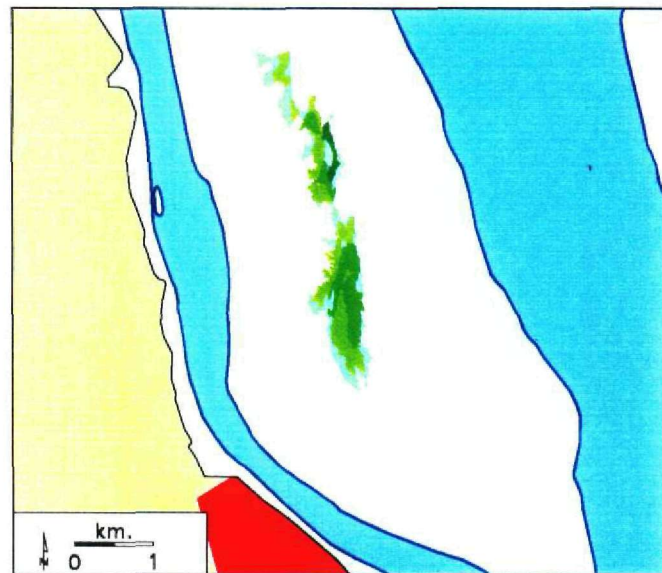
1994 (globaal gekarteerd)



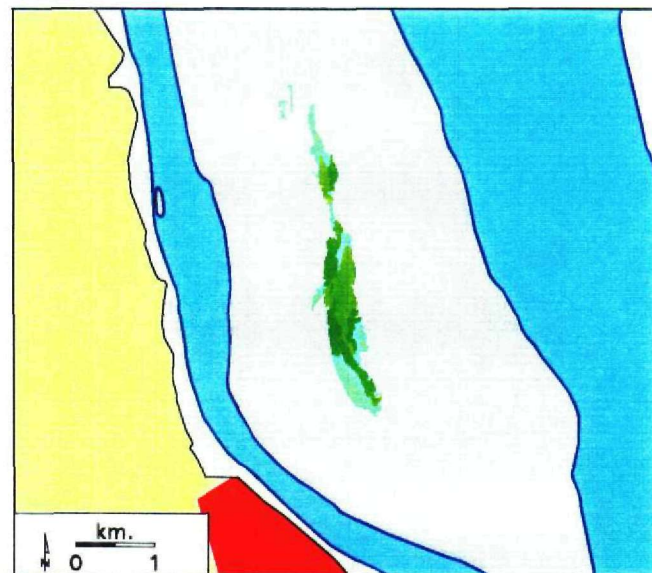
1995



1996



1997



Legenda

Zeegras bedekking (ha).

	1994	1995	1996	1997
0 - 5%	0	31.5	64.4	50.8
5 - 20%	13.6	21.3	54.4	30.6
20 - 40%	13.1	1.5	35.3	32.5
40 - 60%	0	9.3	5.3	0
60 - 80%	0	0	0	0
80 - 100%	0	0	0	0
Totaaloppervlak	26.7	63.6	159.4	113.9

Lijnen.

 GLW.

Topografie

 Land

 Getijdewateren

 Binnenwateren

Platen (> glw)

 Kwelder / schor

 Stad / dorp

 Spoorlijn

Kartering: Meetkundige Dienst (MWTL)

Applicatie: Zeegras



Rijkswaterstaat

Rijksinstituut voor Kust en Zee

Figuur 5.16.b

Groninger kwelderwerken, pollen zeegras

1996



1998



Legenda

Zeegrass pollen.

- Klein zeegras
- Groot zeegras.

Lijnen.

~ GLW.

Topografie

- | | |
|----------------|-----------------|
| Land | Platen (> glw) |
| Getijdewateren | Kwelder / schor |
| Binnenwateren | Stad / dorp |
| | Spoorlijn |

Kartering: Meetkundige Dienst (MWTM)

Applicatie: Zeegras



Rijkswaterstaat

Rijkinstituut voor Kust en Zee

Figuur 5.16.c