

ZEEGRAS

Zostera marina L., Zostera noltii Horn.

**Een ecologisch profiel
en het voorkomen in Nederland**

D. J. de Jong & V. N. de Jonge

Nota GWA0-89.1003

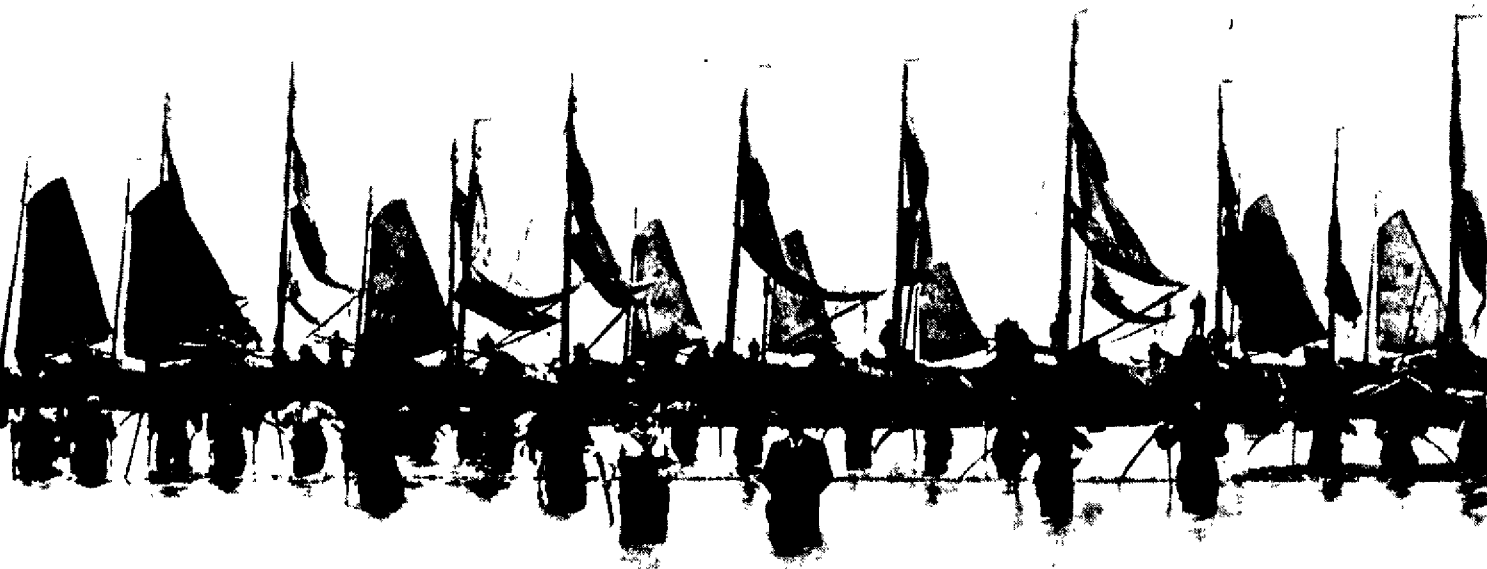
rijkswaterstaat

dienst getijdewateren

bibliotheek

grenadiersweg 31 -

4338 PG middelburg



INHOUD
(overzicht figuren en tabellen)

Samenvatting	i
Inleiding	1
1 Een eerste kennismaking	2
1.1 Karakterisering	2
1.2 Typologie	2
2 Verspreiding in Nederland	4
2.1 Waddengebied	4
A voor 1935	4
B periode 1935 - 1980	4
C huidige situatie (1988)	5
2.2 Deltagebied	5
A voor de afsluitingen	5
B na de afsluitingen	6
3 Ecologie	8
3.1 Abiotisch	8
A hoogte/diepte, licht	8
B bodem	10
C stroomsnelheid	10
D temperatuur	11
E zout	12
F nutriënten	12
G toxische stoffen	13
H stress	15
3.2 Biotisch	16
A populatiedynamiek	16
B voortplanting	17
C bodemdieren	18
D vogels	19
E epifyten	20
4 Effecten	21
4.1 Troebelheid	21
4.2 Eutrofiëring	24
4.3 Visserij	24
4.4 Verontreiniging	25
4.5 Baggeren, zandwinning, specieberging	25
4.6 Klimatologie	25

Lijst met enkele gebruikte termen en formules

Literatuur

OVERZICHT FIGUREN EN TABELLEN

PAG FIGUUR

- | | | |
|----|----|--|
| 4 | 1 | Verspreiding van <i>Zostera marina</i> in de Waddenzee in 1869 en 1930 |
| 4 | 2 | Verspreiding van <i>Zostera sp</i> in de Waddenzee in 1972/1973. |
| 5 | 3 | Verspreiding van <i>Zostera sp</i> in de Waddenzee in \pm 1988. |
| 5 | 4 | Verspreiding van <i>Zostera sp</i> in het deltagebied in \pm 1965. |
| 5 | 5 | Verspreiding van <i>Zostera marina</i> in het Veerse meer in 1987. |
| 6 | 6 | Verspreiding van <i>Zostera marina</i> in het Grevelingenmeer in 1968 en de ontwikkelingen sinds de afsluiting. |
| 7 | 7 | Verspreiding van <i>Zostera marina</i> en <i>Zostera noltii</i> in de Oosterschelde in 1977. |
| 7 | 8 | Verspreiding van <i>Zostera sp</i> in de Oosterschelde in 1984. |
| 8 | 9 | Hoogtespreiding van <i>Zostera marina</i> en <i>Zostera noltii</i> in de Oosterschelde. |
| 9 | 10 | Theoretische ligging lichtverzadigingspunt en -duur, resp lichtcompensatiepunt en -duur. |
| 9 | 11 | Jaarverloop van de duur waarin lichtcompensatie en lichtverzadiging worden overschreden (voor een plaats in de VS, en één diepte). |
| 9 | 12 | Seizoensverloop van de bruto en netto fotosynthese en de respiratie van <i>Zostera marina</i> (voor een plaats in de VS). |
| 10 | 13 | Seizoensverloop van instraling en luchttemperatuur en de totale produktie van <i>Zostera marina</i> (in Roscoff F.) |
| 10 | 14 | Relatie tussen de gemiddelde instraling/dag en de gem. relatieve groeisnelheid van <i>Zostera marina</i> (experimenteel). |
| 11 | 15 | Lichtabsorptie (%) door epifyten in relatie tot de epifytendichtheid. |
| 11 | 16 | Relatie biomassa fytoplankton, biomassa epifyten en biomassa <i>Zostera marina</i> (SAV) bij 4 nutriëntenconcentraties. |
| 12 | 17 | Relatie instraling - fotosynthese (voor drie opeenvolgende temperaturen). |
| 16 | 18 | Seizoensverloop in blad- en wortel/rhizoombiomassa voor <i>Zostera marina</i> (Denemarken). |
| 16 | 19 | Seizoensdynamiek van <i>Zostera marina</i> in de Grevelingen. |

- 16 20 Veranderingen in bladbedekking (in %) van *Zostera marina* in twee onbegraasde en twee begraasde (controls) plots (in Engeland).
- 17 21 Seizoensverloop van de gem. totale biomassa van *Zostera noltii* in 3 PQ's in de Zandkreek (Oosterschelde).
- 18 22 Ontwikkeling van de bovengrondse biomassa van *Zostera marina* en de detritusproduktie voor de Grevelingen.
- 19 23 De verwerking van de zeegrasproduktie in de Grevelingen in de loop van het jaar.
- 21 24 Verloop van de concentratie zwevende stof in het Marsdiep, de stortingen op Loswal Noord en de spui vanuit het IJsselmeer in de periode 1972 - 1988 (+ waarden 1950).
- 22 25 Verband tussen gemeten en berekende zwevende stof concentraties in het Marsdiep (theorie 1).
(invloed Loswal Noord en IJsselmeerspui onafhankelijk van elkaar)
- 22 26 Gemeten en berekende zwevende stof concentraties per jaar vanaf 1972 (theorie 1).
- 23 27 Verband tussen gemeten en berekende zwevende stof concentraties in het Marsdiep
(theorie 1a, invloed Loswal Noord en IJsselmeerspui afhankelijk van elkaar)
- 25 28 Verband tussen gemeten zwevende stof concentraties, na aftrek van de bijdrage van Loswal Noord, en de IJsselmeerspui (theorie 2).

TABEL

- 4 1 Globale schatting van oppervlak, biomassa en produktie van *Zostera* sp in de westelijke Waddenzee voor en na 1932.
- 6 2 Schatting van het oppervlak en de produktie van *Zostera marina* in het Grevelingenmeer voor en na de afsluiting.
- 8 3 Seizoensverloop van watertemperatuur, lichtverzadigingspunt lichtcompensatiepunt, lichtverzadigde fotosynthese en donkerrespiratie voor *Zostera marina*
- 9 4 Enkele waarden voor het lichtverzadigingspunt (H_{sat}) en het lichtcompensatiepunt (I_c) voor *Zostera marina* en *Zostera noltii*.
- 11 5 Relatie tussen *Zostera marina* en *Zostera noltii* en een aantal bodemfactoren (Oosterschelde 1985).
- 14 6 Zware metalen concentraties in *Zostera marina* en *Zostera noltii*, zoals gevonden door diverse auteurs.

- 17 7 Seizoensverloop (%-bedekking) van *Zostera* sp in twee zeegrasvelden in de Krabbenkreek.
- 17 8 Vergelijkingen bedekking en biomassa voor *Zostera marina* en *Zostera noltii*.
- 19 9 Aantallen bodemdieren in resp een dicht en een ijl zeegrasveld en op het kale wad (Terschelling 1974).
- 19 10 Karakteristieke soorten epifyten voor twee soorten zeegras.
- 23 11 Stortingen op Loswal Noord, spui van het IJsselmeer en de gemeten zwevende stof concentraties in het Marsdiep, alsmede de verhouding hiervan tov de waarden in 1950 (theorie 1).

SAMENVATTING

Dit ecoprofiel bestaat uit drie delen:

- het eerste deel geeft een overzicht van het voorkomen van Groot en Klein zeegras (*Zostera marina* en *Z. noltii*) in Nederland in verleden en heden; zie ook hieronder.

- het tweede deel betreft een literatuurstudie naar de ecologische randvoorwaarden van beide soorten zeegras; deze literatuurstudie is hier niet opnieuw samengevat.

- het derde deel geeft een overzicht van mogelijke oorzaken van de huidige ontwikkelingen en bedreigingen van zeegras in Nederland. In hoofdstuk 4 is dit per aspect aangegeven, maar in deze samenvatting wordt dit per gebied gedaan.

Deze drie hoofdstukken worden vooraf gegaan door een korte karakterisering van het zeegras en de zeegrasgemeenschappen.

Tot de jaren '30 groeide *Zostera marina* in grote hoeveelheden (ca 9000-15000 ha) in het sublitoraal in de Waddenzee en in kleinere hoeveelheden (100-en ha/gebied) in het litoraal in de Waddenzee en Zuidwest Nederland. *Zostera noltii* kwam in kleinere hoeveelheden (100-en ha/gebied) voor in het litoraal in zowel de Waddenzee als zuidwest Nederland. Enerzijds door de "zeegrasziekte" en anderzijds door de aanleg van de Afsluitdijk in de Zuiderzee en de deltadammen in zuidwest Nederland zijn er grote verschuivingen opgetreden in het voorkomen van *Zostera* sp.. In de Waddenzee is het sublitorale *Zostera marina*, na het verdwijnen ten gevolge van de "zeegrasziekte", nooit meer teruggekomen, terwijl de litorale voorkomens van zowel *Zostera marina* als *Zostera noltii* zijn afgenomen tot ± 200 ha. In zuidwest Nederland heeft zich in het Grevelingenmeer een grote submerse populatie van *Zostera marina* ontwikkeld (± 4000 ha) en in het Veerse meer een kleine populatie (± 65 ha). In de Oosterschelde komen beide soorten voor in het litoraal over ca 1100 ha, waarbij de verwachting is dat deze populaties zich in de komende jaren nog verder zullen kunnen uitbreiden. In de Westerschelde komt nog ± 5 ha *Zostera noltii* voor.

Mogelijke oorzaken van de sterke achteruitgang en het op een laag niveau blijven van het zeegras in de Waddenzee moeten waarschijnlijk gezocht worden in (een combinatie van) een aantal factoren:

- sterk toegenomen troebelheid van het water gedurende de laatste decennia;
- toename van het getijverschil; (door deze twee factoren wordt de diepterange waarin het zeegras kan voorkomen sterk beperkt tot een zone van slechts enige decimeters gelegen boven NAP, in plaats van enkele meters vroeger);
- eutrofiëring (waardoor de groeimogelijkheden voor epifyten sterk zijn toegenomen);
- vervuiling met toxische stoffen (waardoor de begrazers van de epifyten sterk zijn achteruitgegaan).

In welke mate iedere factor van invloed is, is nog niet geheel duidelijk. Indien er geen verbetering in de situatie optreedt, moet worden gevreesd dat op korte termijn zowel *Zostera marina* als *Zostera noltii* uit de Waddenzee zullen verdwijnen. Maatregelen om dit te voorkomen moeten gericht zijn op verbeteringen ten aanzien van de beïnvloedbare negatieve factoren: het

vergroten van de helderheid van het water en het verminderen van de eutrofiëring en de belasting met toxische stoffen. Met betrekking tot de mogelijke oorzaken van de toegenomen troebelheid worden 2 mogelijke theorieën aangegeven; in beide spelen de baggerspeciëstortingen op Loswal Noord en de zoetwaterspui vanuit het IJsselmeer een belangrijke rol.

De sterke toename van *Zostera marina* in het Grevelingenmeer is een gevolg van het wegvallen van het getij en de daardoor ontstane rustige condities en grote helderheid van het water. Indien het huidige beheer min of meer gehandhaafd wordt en gericht blijft op het handhaven van een goede waterkwaliteit zijn de perspectieven voor deze populatie gunstig.

De toename in de Oosterschelde is een gevolg van de bouw van de Oosterscheldekering, waardoor het getijverschil is afgenomen, het milieu op veel plaatsen rustiger werd en het water helderder is geworden. Indien het huidige beheer min of meer wordt gecontinueerd zullen deze populaties zich goed kunnen handhaven.

De populatie in het Veerse meer is erg klein als gevolg van waarschijnlijk een combinatie van eutrofiëring (waardoor het zeegras wordt weggeconcentreerd door de sterke groei van zeesla en de epifytenbegroeiing erg sterk is) en het peilbeheer (waardoor de potentiële begroeiingszone sterk versmald wordt). Maatregelen voor verbetering moeten gericht zijn op het handhaven van een vast peil en op het terugdringen van de eutrofiëring.

De populatie in de Westerschelde wordt ernstig bedreigd door de mogelijke inpoldering tbv een slibdepot. Ook zonder deze dreiging loopt de populatie echter een grote kans om te verdwijnen, nl als gevolg van de eutrofiëring en de grote troebelheid van het water. Maatregelen daar betreffen het tegengaan van de inpoldering van de huidige populatie en verbetering van de waterkwaliteit en vergroting van de helderheid van het water.

INLEIDING

In het kader van het opstellen van de "Derde Nota Waterhuishouding" worden onder andere voor een aantal aquatische plant- en diersoorten en soortengroepen zgn ecologische profielen opgesteld. Deze zgn "ecoprofielen" omvatten informatie over het voorkomen (verspreiding, hoeveelheid, kwaliteit) van de betreffende soort of groep in het verleden (\pm jaren 1930) en heden en over ecologische eisen die door de betreffende soort of groep aan zijn milieu worden gesteld.

Daarnaast wordt een analyse gemaakt van de menselijke invloeden die het voorkomen van de betreffende soort/groep in de huidige situatie mn bepalen. Met behulp van deze informatie kan worden aangegeven welke mogelijkheden er zijn om het voorkomen van een soort of groep in de huidige situatie te beïnvloeden.

Het ecoprofiel "zeegras" is met name gebaseerd op beschikbare literatuur, maar daarnaast is ook gebruik gemaakt van (nog) niet gepubliceerde gegevens van diverse personen, waarvoor wij deze zeer erkentelijk zijn. Tevens is dankbaar gebruik gemaakt van commentaar dat door een aantal deskundigen op het gebied van zeegrassen is gegeven op een eerdere concept-versie. Deze personen, prof dr C den Hartog, prof dr P H Nienhuis, dr N M J H Dankers en drs K S Dijkema, willen wij bij deze danken voor hun opbouwende commentaar.

De eindverantwoordelijkheid over de inhoud van het ecoprofiel berust bij de beide auteurs.

1 EEN EERSTE KENNISMAKING

1.1 KARAKTERISERING

Er worden in Nederland twee soorten zeegras aangetroffen: *Zostera noltii* Hornem. - Klein zeegras - en *Zostera marina* L. - Groot zeegras.

Zostera noltii Hornem. is een meerjarige soort, die in het litoraal voorkomt. De plant heeft een relatief groot rhizoomsysteem, waarmee hij overwintert; in voorjaar en zomerperiode ontwikkelt zich hierop een grasachtige plant met kleine smalle bladeren (lengte tot 25 cm, breedte 0.5 - 1.5 mm).

Zostera marina L. kan zowel eenjarig als meerjarig zijn. In het litoraal van west Europa is de soort over het algemeen eenjarig, terwijl hij sublitoraal en submers meerjarig is. Op een relatief kleiner wortelstelsel ontwikkelt zich in voorjaar en zomer een forse plant die in het litoraal tot ca 60 cm en sublitoraal en submers tot meer dan een meter lang kan worden met bladeren van ca 2 - 5 mm breed.

Vroeger werd bij *Zostera marina* nog onderscheid gemaakt in een breedbladige en een smalbladige ondersoort. Recentelijk wordt dit onderscheid in principe niet meer gemaakt, omdat de verschillen mogelijk fenotypisch worden bepaald. Lopend genetisch onderzoek zal hierin opheldering moeten brengen.

1.2 TYPOLOGIE

In de meeste literatuur wordt slechts onderscheid gemaakt tussen litorale en sublitorale/submerse populaties van *Zostera marina* en litorale populaties van *Zostera noltii*, zonder te letten op eventuele verschillen op grond van andere biotische (en abiotische) componenten. Den Hartog (1983) geeft echter aan dat er wel degelijk verschillende typen zijn aan te geven binnen de zeegrasvelden. Daarbij kijkt hij niet alleen naar de dominante soort zeegras, maar ook naar bv de aanwezige epifyten, wieren, schimmels, bodemdieren, vissen, vogels etc. Voor het gebied van het Kanaal en de zuidelijke Noordzee onderscheidt hij 5 typen:

- 1 *Zostera noltii*-type op slikbodem; vnl in Bretagne.
- 2 *Zostera noltii*-type op detritusrijk fijn zand; algemeen in Bretagne, zuid Engeland, Nederland en de Duitse en Deense Waddenzee.
- 3 *Zostera noltii*-type op fijn zand; alleen plaatselijk in Bretagne.
- 4 *Zostera marina*-type met meerjarig *Zostera marina* in het lage litoraal en sublitoraal; in Bretagne en zuid Engeland, vroeger in de Nederlandse Waddenzee.
- 5 *Zostera marina*-type met éénjarig *Zostera marina* in permanent brakke wateren zonder getij; in zuid Engeland en Nederland.

Niet expliciet in deze typologie opgenomen zijn de litorale zeegrasvelden van éénjarig *Zostera marina* in Nederland (Oosterschelde en Waddenzee). Den Hartog rekent deze litorale velden echter tot type 4, omdat hij, in west-Europees verband gezien, geen onderscheid ziet tussen de sublitorale en de litorale *Zostera marina* velden; elders in Europa ontbreekt nl de ruimtelijke scheiding tussen de twee "typen" (Polderman & den Hartog 1975). De submerse velden met meerjarig *Zostera marina* in het Grevelingenmeer en het overwegend eenjarig *Zostera marina* in het Veerse meer moeten volgens hem in principe eveneens gezien worden als een vorm van type 4. De omschrijving van type 4 moet in dat

geval dan ook in feite ruimer gezien worden, nl

- 4 *Zostera marina*-type met meer- en éénjarig *Zostera marina* in het sublitoraal en litoraal van getijde wateren en submers in stagnante zoute meren; in Bretagne en zuid Engeland, in zuidwest Nederland en in de Nederlandse, Duitse en Deense Waddenzee (in het midden litoraal als éénjarige vorm en in het sublitoraal, lage litoraal en submers als meerjarige vorm).

Een andere mogelijkheid is om de genoemde zeegrasvelden wel in aparte typen onder te brengen. In dat geval kunnen aan de genoemde vijf typen nog worden toegevoegd:

- 5 *Zostera marina*-type met meerjarig en éénjarig *Zostera marina*, submers groeiend in zoute meren; in Grevelingenmeer en Veerse meer

- 6 *Zostera marina*-type met éénjarig *Zostera marina* in het middendeel van het (eu)litoraal groeiend; in de Oosterschelde en de Nederladse, Duitse en Deense Waddenzee.

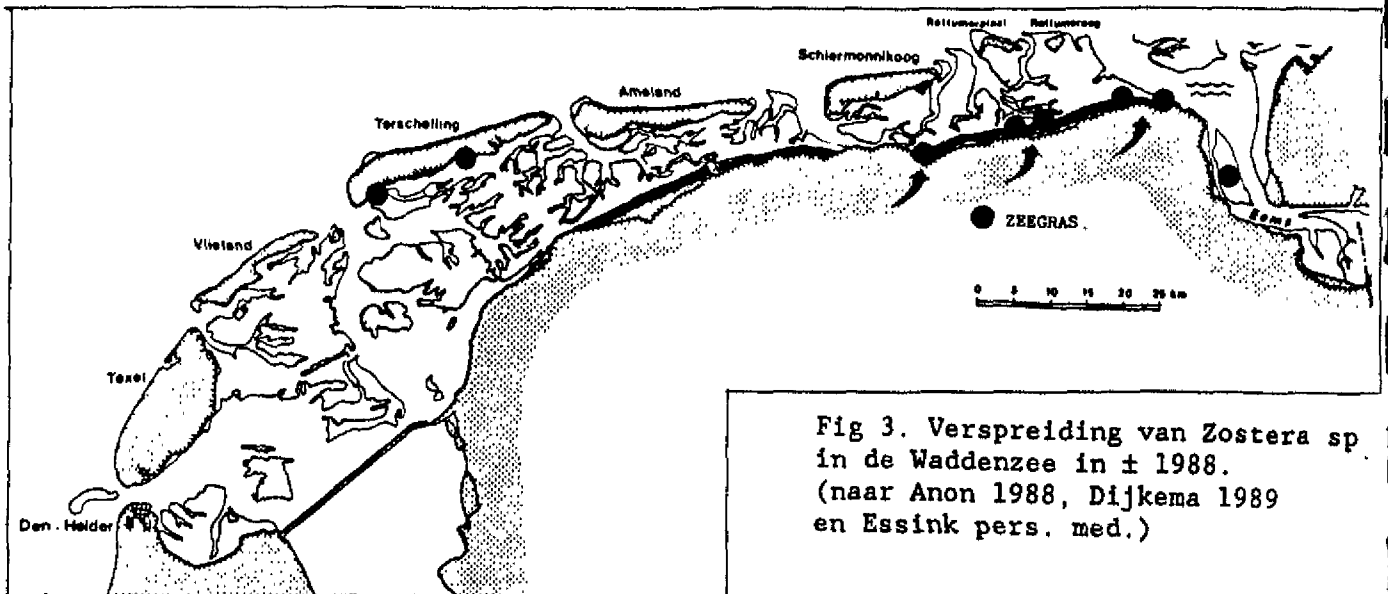
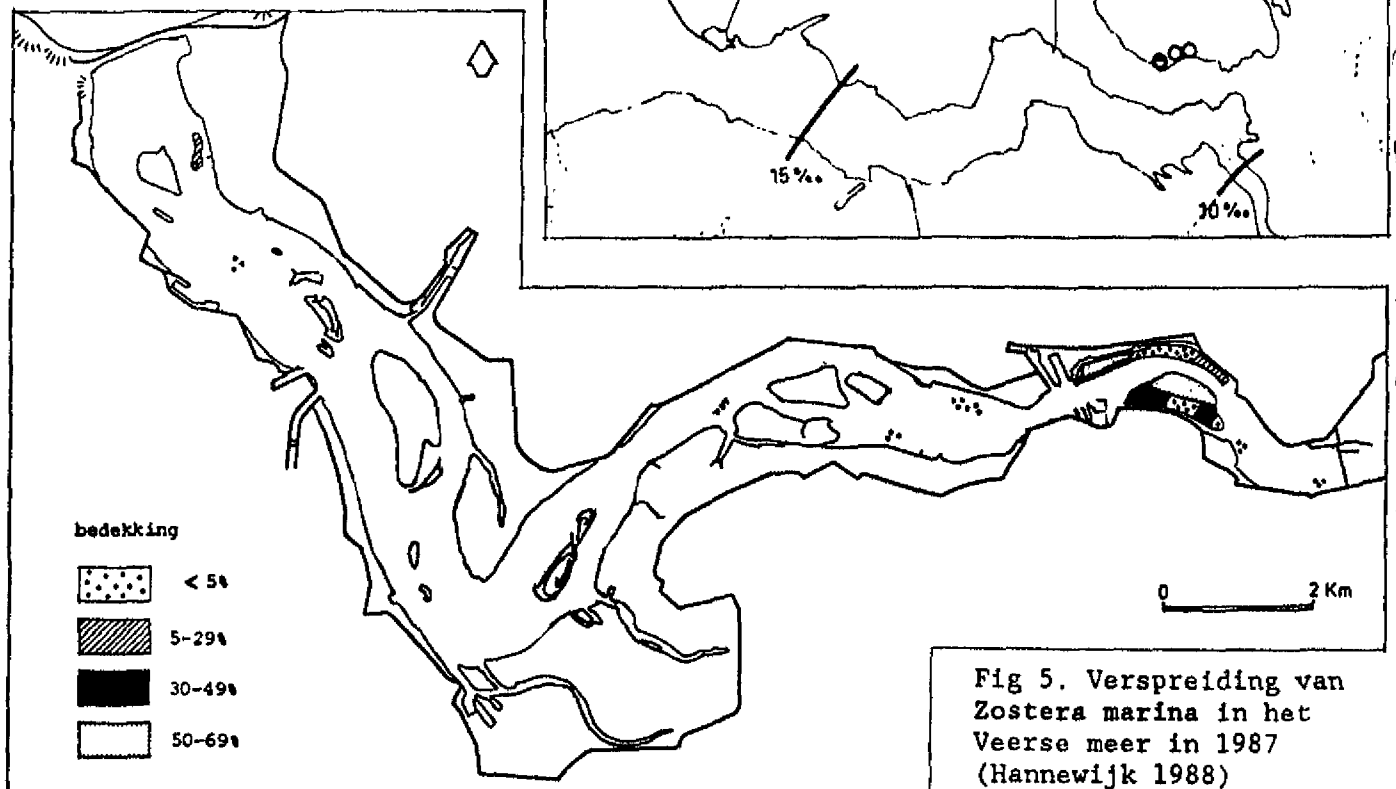
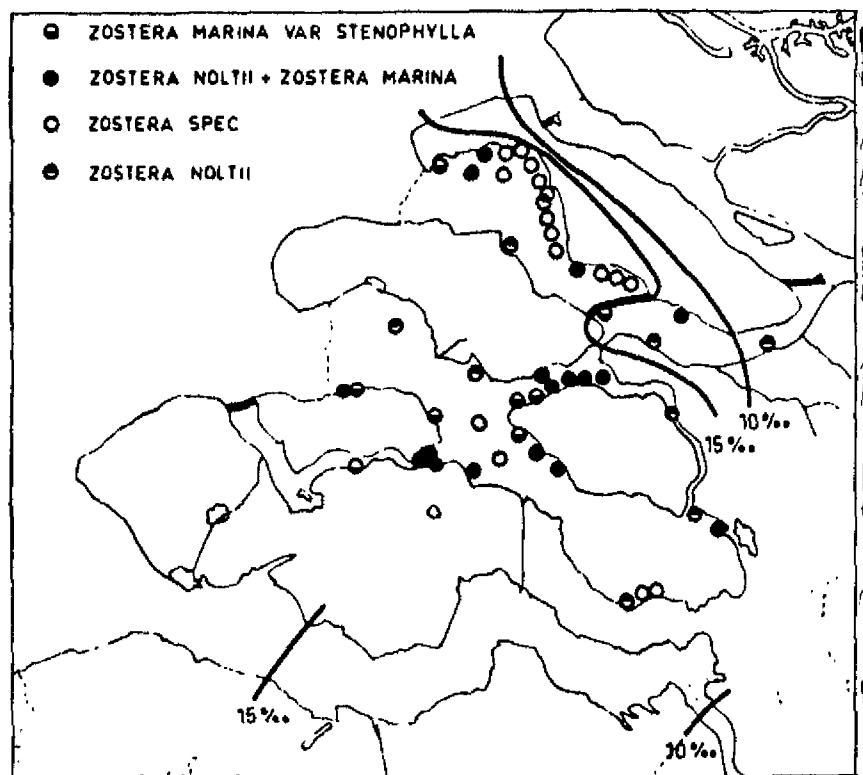


Fig 4. Verspreiding *Zostera* sp. in het deltagebied in \pm 1965. (Wolff et al 1967)



Polderman & den Hartog (1975) begroten het totaal oppervlak zeegras in de Waddenzee in 1972 op ca 500 ha, waarvan 300ha op het Terschellinger wad, 50 ha in de westelijke Waddenzee (Balgzand) en de rest op het wad bij Ameland, Schiermonnikoog en langs de Groningse kust (zie ook fig 2).

C HUIDIGE SITUATIE (1988)

In 1988 komt *Zostera* sp in de Waddenzee alleen nog in het litoraal voor en slechts op enkele plaatsen in grotere bedekkingen. Dit betreft dan vooral veldjes met *Zostera noltii* en meer incidenteel *Zostera marina*. In figuur 3 wordt de situatie voor 1988 aangegeven. *Zostera noltii* is alleen ten zuiden van Terschelling (ca 100 ha) en in de Groninger landaanwinningswerken (ca 100 ha) aangetroffen en *Zostera marina* in de kom van de haven van West Terschelling (enkele ha). Daarnaast is er op de Hond/Paap (Eems-estuarium) een veldje van ca 4 ha *Zostera marina* aangetroffen (Essink pers. med.). Op het Balgzand zou nog enige *Zostera noltii* voorkomen, maar onder Schiermonnikoog zijn beide soorten niet aangetroffen. De situatie bij Vlieland en Ameland is nog niet opnieuw geïnventariseerd.

Het *Zostera noltii*-veld bij Terschelling lijkt zich te kunnen handhaven (Giesen 1988) en de *Zostera noltii* in de Groninger landaanwinningswerken is daar (weer terug)gekomen na een verandering in het beheer van deze gebieden (Dijkema pers. med.). Op de Hond/Paap en Hoogwatum stonden halverwege de zeventiger jaren slechts enkele verspreide exemplaren *Zostera marina* (de Jonge pers. med.); hier zou dus sprake kunnen zijn van enig herstel.

Opvallend is dat er uitgebreide zeegrasbestanden voorkomen op het direct aan het Eems-estuarium grenzende Duitse wad en ook verderop op het Deense wad: in Nieder-Saksen grote velden *Zostera noltii* met daarin regelmatig *Zostera marina*, in de Duitse Bocht in de omgeving van de Wesermonding en Cuxhaven grote velden *Zostera marina* en in Nord Friesland vanaf Eiderstedt tot en met de Deense Waddenzee zeer veel *Zostera noltii* en *Zostera marina*. Zeer opvallend is wel, dat er rond de Elbemonding geen zeegras is aangetroffen (Dijkema 1989).

2.2 DELTAGEBIED

A VOOR DE AFSLUITINGEN

In het Deltagebied is een reconstructie van de vroegere situatie nauwelijks mogelijk, aangezien er uit de periode voor 1950 nauwelijks gegevens beschikbaar zijn. Alleen Massart (1907) maakt melding van *Zostera nana* (= *Zostera noltii*) in de beneden Schelde, terwijl den Hartog (pers. med.) melding maakt van een exemplaar van *Zostera nana* in het Rijksherbarium gevonden in 1865 en afkomstig van "sables maritimes de l'Escaut, Santvliet (Prov. d'Anvers)". Verder is zeker, dat er geen "zeegrasindustrie" in het zuidwesten was, zodat het aannemelijk is, dat er veel minder zeegras voorkwam dan in de Waddenzee in die tijd.

Over het voorkomen van zeegras in de 50-er en 60-er jaren is wel enige informatie beschikbaar. Beeftink (1965) noemt voorkomens van *Zostera noltii* in de Grevelingen (Hompelvoet), Oosterschelde (verspreid), Eendracht, Veerse Gat, Zandkreek (Middelplaten) en vroegere voorkomens in de Westerschelde (Sloe, Ossenissee). *Zostera marina* noemt hij voor Grevelingen (Hompelvoet), Oosterschelde (verspreid) en Zandkreek (Middelplaten). In figuur 4 is aangegeven waar in ± 1966 door Wolff et al (1967) zeegras is aangetroffen in het Deltagebied. Door Nienhuis (1983a/b) is een kaart (fig 6) gemaakt van het

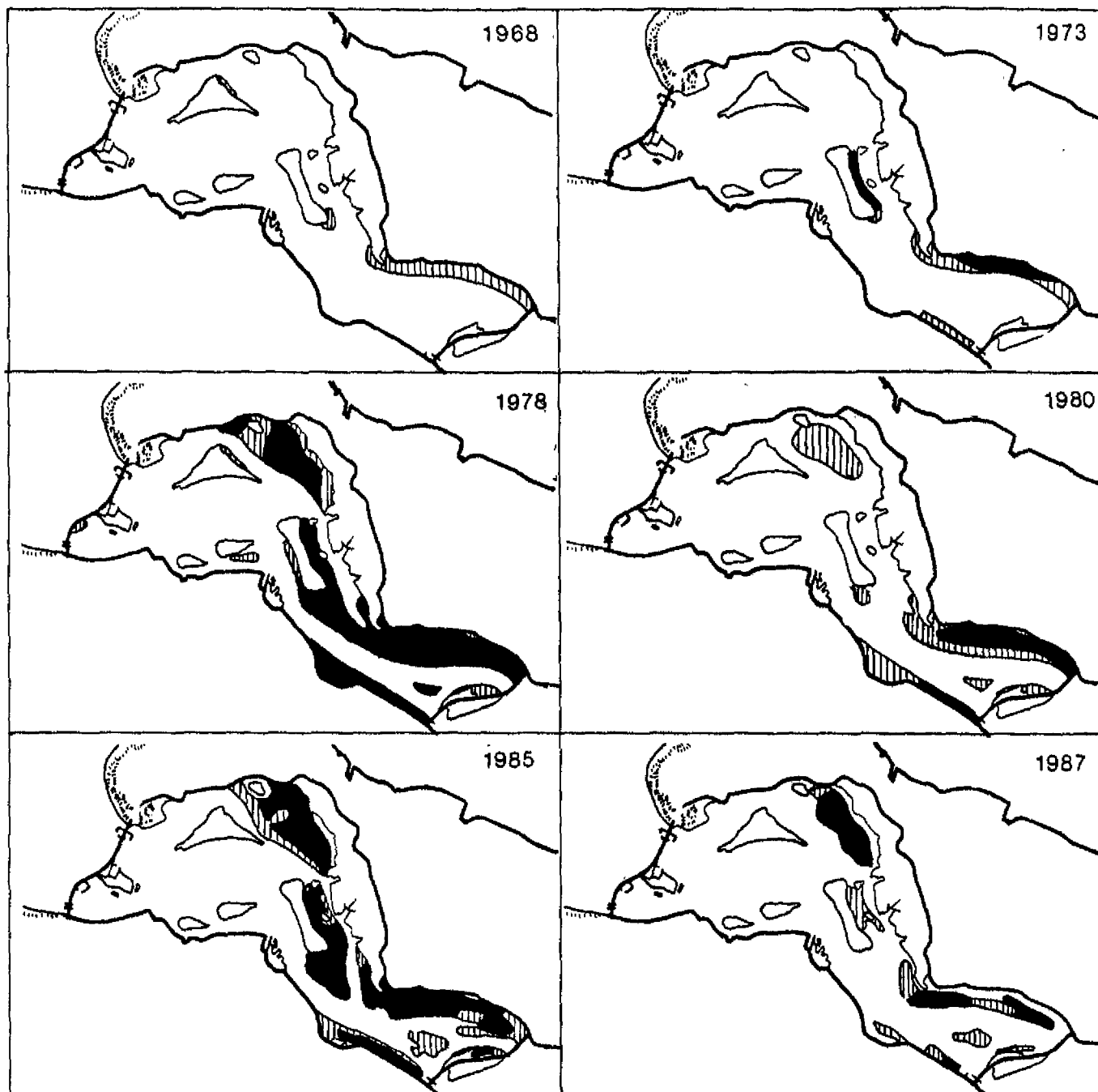


Fig 6. Verspreiding van *Zostera marina* in het Grevelingenmeer in 1968 en de ontwikkelingen sinds de afsluiting. (Nienhuis 1983a en pers. med.)

jaar	oppervlak (in ha)	produktie (g C/m ² /j)	
		m ² zeegras	m ² Grevelingen
1968	±1200	±50	±5
1971	1440	84	11
1978	4400	105	43
1980	2490	78	18
1985	3350	104	32
1987	1585	±98	±15

TABEL 2. Oppervlak en produktie van *Zostera marina* in het Grevelingenmeer voor en na de afsluiting. (produktie bepaald met de bladmarkeringsmethodiek en met modelberekeningen) (naar Nienhuis pers. med.)

voorkomen van *Zostera marina* in de Grevelingen in 1968; door Nienhuis & de Bree (1977) wordt een schatting gegeven van het oppervlak en de biomassa van *Zostera marina* (bovengronds) in de Grevelingen in 1968: 1200 ha met een standing crop van gem 25 g C/m² (~ 300 ton C totaal) en een gem produktie voor de velden met een bedekking >5% van 50 g C/m²/j. Voor de Oosterschelde en Zandkreek/Veerse gat liggen deze cijfers waarschijnlijk aanzienlijk lager, maar kwantitatieve informatie is niet voorhanden.

B NA DE AFSLUITINGEN

In het Veerse meer is *Zostera* sp na de afsluiting aanvankelijk waarschijnlijk geheel verdwenen. In de 70-er jaren wordt weer het voorkomen van *Zostera marina* gemeld, maar slechts in kleine hoeveelheden, submers, in vooral het oostelijk deel (Pellikaan 1980). Als mogelijke oorzaak voor het geringe voorkomen noemt Pellikaan de sterke eutrofiëring van het Veerse meer; dit zou enerzijds leiden tot verdringing (en lichtconcurrentie ?) door macrowieren (vooral *Ulva* sp en *Chaetomorpha* sp) en anderzijds tot een sterke epifytenbegroeiing waardoor lichtconcurrentie optreedt. Van Lent (pers. med.) noemt ook het algemene lichtklimaat van het Veerse meer als mogelijk beperkende factor; hiernaar wordt nog verder onderzoek gedaan.

Door Hannewijk (1988) wordt een kaart (fig 5) gegeven met de verspreiding van *Zostera marina* in het Veerse meer in 1987; hij komt tot een totaal oppervlak van 65 ha met een zeegrasbedekking >5%. Biomassa en produktiecijfers worden niet gegeven, maar de biomassa is ca 2 - 3 ton C.

Hoewel Pellikaan (1980) vermeldt dat het hier vermoedelijk meerjarige populaties van *Zostera marina* betreft, blijkt uit recent onderzoek dat de populatie waarschijnlijk overwegend éénjarig is, met vermoedelijk ook een klein aandeel meerjarige planten (van Lent pers. med.).

In het Grevelingenmeer heeft de afsluiting tot gevolg dat *Zostera* noltii geheel verdwijnt en de litorale, éénjarige populatie van *Zostera marina* wordt "omgevormd" tot een "verdronken" submerse, meerjarige populatie, die zich in hoog tempo uitbreidt over alle ondiepe gebieden. In 1978 is een grootste uitbreiding bereikt van ca 4400 ha, hetgeen waarschijnlijk ongeveer het maximaal mogelijke areaal is. In 1980 is de populatie sterk achteruitgegaan om zich daarna weer te herstellen tot een oppervlak van ca 3300 ha in 1985. In 1987 en 1988 is het zeegrasbestand opnieuw sterk verminderd (zie ook fig 6 en tabel 2) (Nienhuis 1983b, Nienhuis pers. med.).

De oorzaken van het teruglopen van de populaties zijn niet geheel duidelijk. Nienhuis (1983b) noemt als vermoedelijke oorzaak voor de eerste achteruitgang (ca 1980) een indirect effect van de opening van de Brouwersdamsluis. Door de openstelling van deze sluis werd er stikstof in het bekken geïmporteerd. Was voordien de fytoplanktongroei in het bekken N-gelimiteerd, nu kon een sterke opbloei van het fytoplankton optreden. Dit leidde tot het neerregeren van grote hoeveelheden organisch materiaal op de bodem, waardoor de zuurstofbehoefte van de bodem sterk toenam en de bodem in korte tijd geheel zuurstofloos werd. Normaal kan *Zostera marina* zich aanpassen aan bijna zuurstofloze bodems, maar een zeer snelle afname van het zuurstofgehalte is mogelijk fataal. Bewijs voor deze theorie werd gevonden in de aanwezigheid van dode en rottende wortels in geheel zuurstofloze bodems, die daarvoor zuurstofhoudend waren.

Voor de tweede achteruitgang is (nog) geen duidelijke verklaring gevonden (Nienhuis pers. med.). Opvallend feit in deze periode is dat *Zostera*

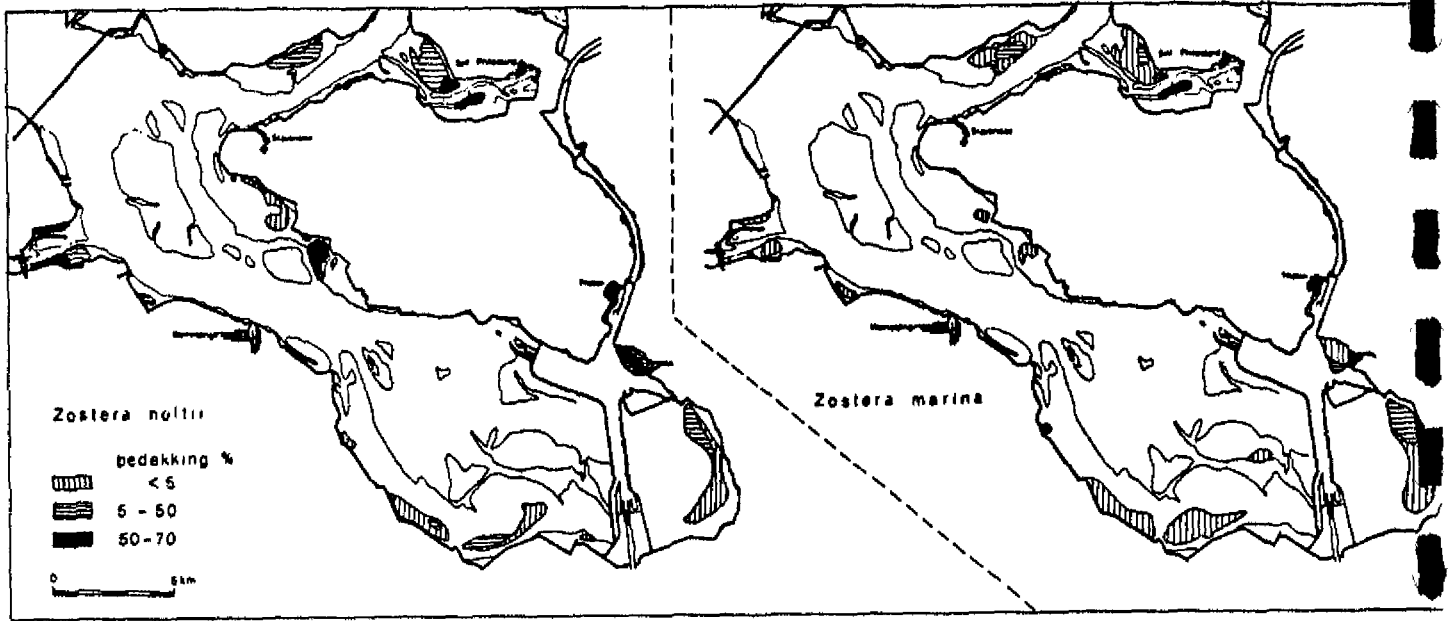


Fig 7. Verspreiding van *Zostera marina* en *Zostera noltii* in de Oosterschelde in 1977. (naar Daemen 1979)

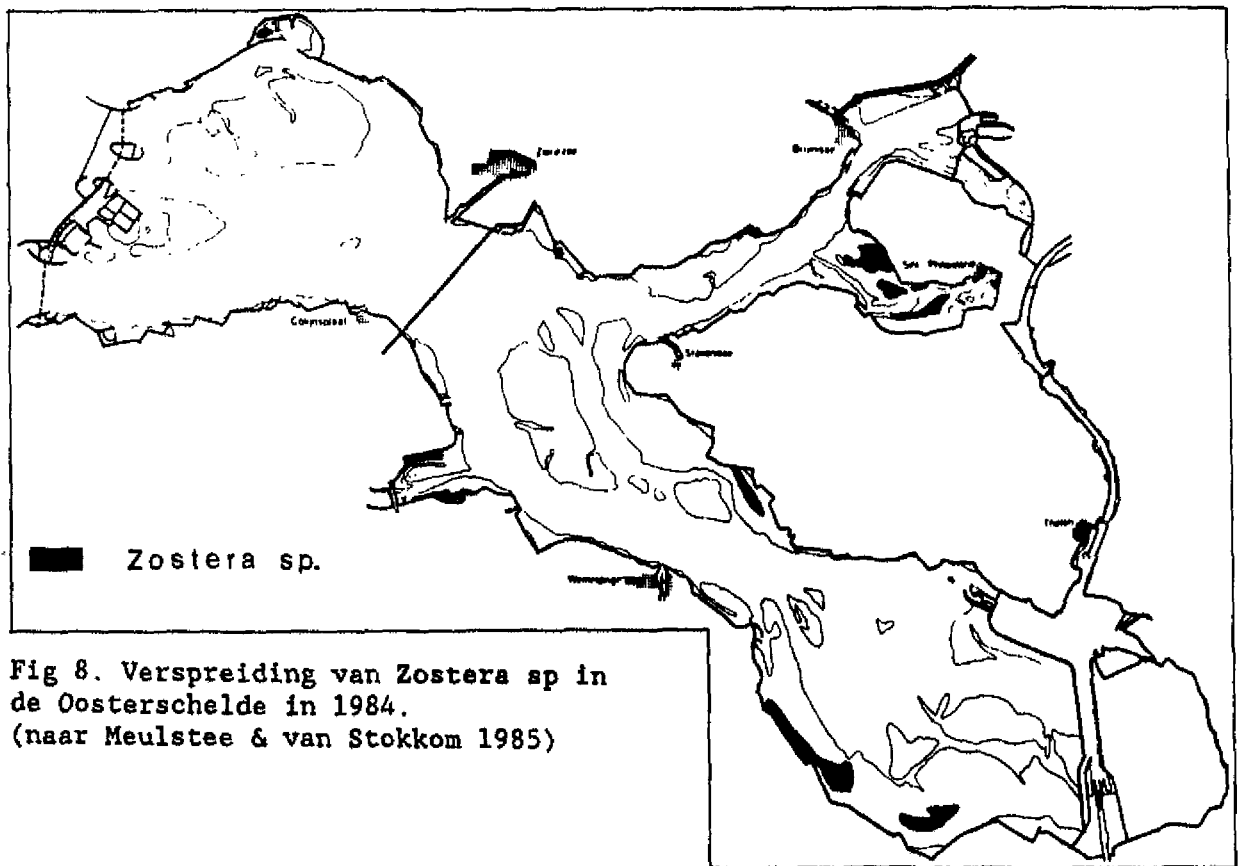


Fig 8. Verspreiding van *Zostera* sp in de Oosterschelde in 1984. (naar Meulstee & van Stokkom 1985)

marina zeer weinig zaad produceerde. Naar mogelijke oorzaken hiervoor wordt momenteel nader onderzoek verricht (van Lent pers. med.).

In de Oosterschelde komen *Zostera noltii* en *Zostera marina* beide uitsluitend litoraal voor. *Zostera marina* is hier éénjarig. Verder komt *Zostera marina* in een aantal schorkreken voor waarin ook tijdens laagwater water achterblijft, met name in het schor ten oosten van St Annaland.

Daemen (1979) heeft een kartering uitgevoerd van *Zostera sp* in het oostelijk en noordelijk deel van de Oosterschelde. In figuur 7 is de verspreiding van de twee soorten in 1977 aangegeven. Hij schat de totale biomassa op 37 ton C voor *Zostera marina* en 128 ton C voor *Zostera noltii* en de totale produktie op 75 ton C/j voor *Z marina* en 256 ton C/j voor *Z noltii*.

In 1984 is een kartering van de gehele Oosterschelde uitgevoerd mbv luchtfoto's (Meulstee & van Stokkom 1985, Meulstee 1986). Een samenvatting van deze kartering is te zien in figuur 8. Bij deze tweede kartering is geen onderscheid gemaakt tussen de twee soorten. Over het algemeen is er echter sprake van gemengde bestanden, waarin *Zostera noltii* de dominante soort is. *Zostera marina* groeit hier in veel geringere hoeveelheid tussen, vooral in kleine depressies en langs de ondergrens van het *Zostera noltii*-veld. De totale biomassa is in 1984 180 ton C. Uitgaande van een produktie/biomassa ratio van 2 (zie Daemen 1979) levert dit een jaarproduktie op van 360 ton C/j. De bestanden in de Oosterschelde zijn tussen 1977 en 1984 niet in belangrijkheid veranderd; wel zijn er twee opmerkelijke verschillen in de verspreiding te zien: een verschuiving en toename op het slik ten zuiden van Yerseke (afname stroomsnelheid door de afsluiting van het Markiezaat ?) en een sterke vermindering op de Slikken van Viane (toename stroomsnelheid in het Keeten - Zijpe ?).

In de periode na 1984/85 hebben zich in de Oosterschelde enkele belangrijke ontwikkelingen voorgedaan met betrekking tot het voorkomen van zeegras, als gevolg van de afbouwwerkzaamheden van de Oosterscheldekering en de nieuwe getijdesituatie (Meulstee 1988, de Jong pers. med.). De voornaamste zijn:

- in de Krabbenkreek zijn de zeegrasvelden in 1987 nagenoeg verdwenen als gevolg van waarschijnlijk een combinatie van sterk verlaagd hoogwater, kortdurende stagnantie en strenge vorst; in 1988 trad een licht herstel op;
- in de Zandkreek trad in 1986 en 1987 op de hoogste delen een vermindering van *Zostera noltii* op ten gevolge van vermoedelijk het sterk verlaagde hoogwater; deze achteruitgang heeft zich in 1988 weer nagenoeg hersteld;
- in de Kom heeft in 1988 enige uitbreiding van *Zostera sp* plaatsgevonden naar lagere zones, waarschijnlijk vooral ten gevolge van een toename van de helderheid van het water;
- op de Galgeplaat en in mindere mate op de Roggenplaat heeft uitbreiding plaatsgevonden van *Zostera marina* als gevolg van een combinatie van rustiger en helderder water en een verminderd gebruik van de mosselpercelen door de mosselkwekers.

Het lijkt aannemelijk dat deze ontwikkelingen (mn herstel in de Krabbenkreek en uitbreiding naar lagere delen) nog enige tijd zullen doorgaan. Daarbij moet zelfs niet uitgesloten worden dat zich een sublitorale populatie van *Zostera marina* kan gaan vestigen in beschutte ondiepe delen.

In de Westerschelde komt in de 80-er jaren alleen op het slik in de Sloehaven een klein oppervlak met *Zostera noltii* voor van totaal enkele ha (van Schaik & de Jong 1988).

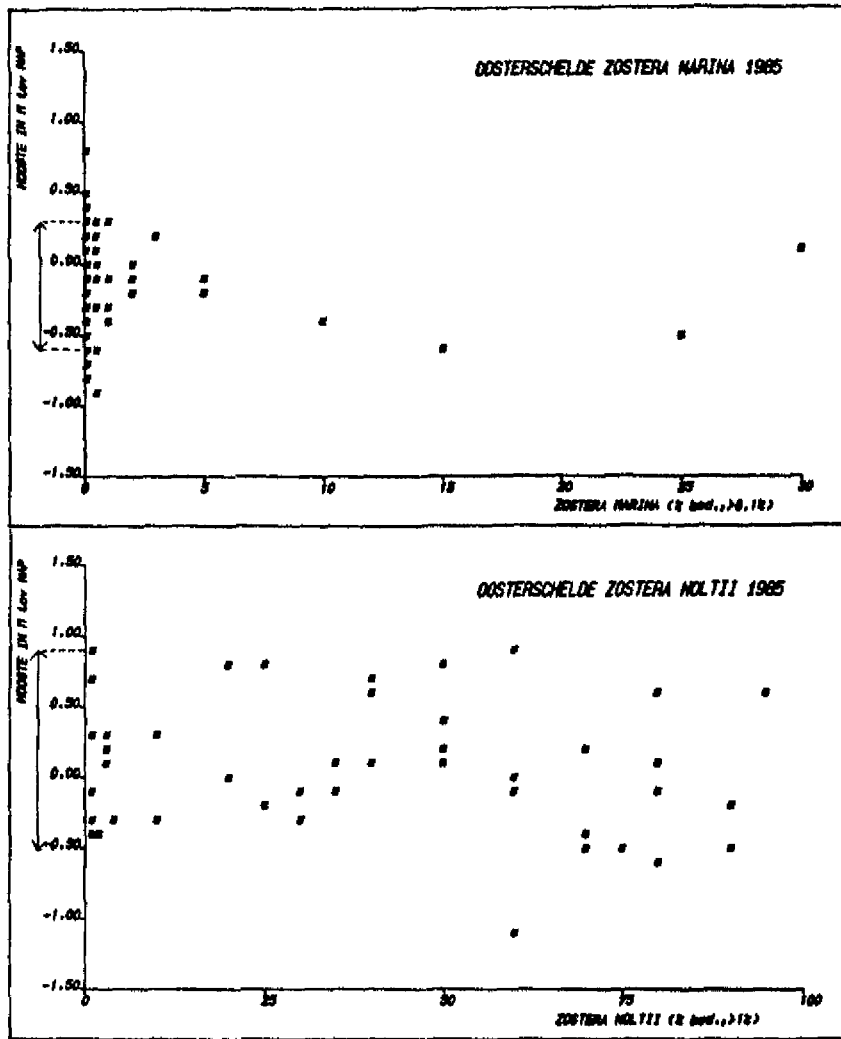


Fig 9.
Hoogtespreiding van
Zostera marina en
Zostera noltii in
de Oosterschelde.
(de Jong pers. med.)

Month	Average temp. ($^{\circ}\text{C}$)	I_{sgt} ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	I_{comp} ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	P_{max} ($\mu\text{mol O}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ min}^{-1}$)	Respiration ($\mu\text{mol O}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ min}^{-1}$)
January	1	9	1	0.18	0.03
February	0	7	1	0.18	0.03
March	2	11	1	0.18	0.03
April	5	16	1	0.18	0.03
May	11	49	5	0.37	0.04
June	17	88	11	0.70	0.14
July	20	78	17	0.70	0.23
August	20	78	17	0.70	0.23
September	19	82	15	0.70	0.22
October	16	88	10	0.70	0.10
November	11	49	5	0.37	0.04
December	6	21	1	0.18	0.03

Tabel 3. Seizoensverloop van de watertemperatuur, het lichtverzadigingspunt (I_{g}) en lichtcompensatiepunt (I_{c}), de lichtverzadigde fotosynthese (P_{max}) en de donkerrespiratie voor *Zostera marina* (in de VS). (Dennison 1987)

3 ECOLOGIE

3.1 ABIOTISCH MILIEU

A HOOGTE/DIEPTE, LICHT

Zostera noltii komt alleen voor in het litoraal. De soort wordt in de literatuur slechts sporadisch genoemd en gegevens over de standplaatshoogte tussen HW en LW ontbreken dan nog meestal. Voor het deltagebied is wel enige informatie beschikbaar. Beeftink (1965) geeft als hoogte "van ongeveer halftij tot 15 - 70 cm beneden GHW". De Jong (pers. med.) vond voor de Oosterschelde een range van ca NAP -0.65 tot +0.80 m (zie fig 9). Wanneer deze laatste range wordt vergeleken met de overspoelingsgegevens uit de Oosterschelde voor 1984 (oorspronkelijk getij), dan blijkt daaruit dat *Zostera noltii* hoogstwaarschijnlijk bij ieder hoogwater overspoeld (moet) worden. De ondergrens wordt waarschijnlijk bepaald door de minimaal benodigde hoeveelheid licht voor de groei; kwantitatieve informatie hierover is echter niet beschikbaar.

Zostera marina komt zowel in het litoraal voor als in het sublitoraal en submers. In de literatuur wordt voor veel plaatsen aangegeven tot hoe diep *Zostera marina* onder water voorkomt (sublitoraal en/of submers), maar slechts zelden wordt aangegeven wat de helderheid van het water ter plaatse is en/of wat het heersende getijverschil is; zonder deze informatie kan moeilijk een doorvertaling plaatsvinden naar andere gebieden.

Voor litorale *Zostera marina* velden is enige kwantitatieve informatie beschikbaar uit het deltagebied. Beeftink (1965) geeft als hoogte aan "van de laagwaterlijn tot 30 - 150 cm beneden GHW". De Jong (pers. med.) vond voor de Oosterschelde een range van NAP -0.75 tot +0.35 m (zie fig 9). Beide geven aan dat *Zostera marina* lager voorkomt dan *Zostera noltii* en dat in het grensgebied beide soorten een overgang kunnen vormen, waarbij *Zostera noltii* dan op de iets hogere, drogere delen voorkomt en *Zostera marina* op de lagere, nattere delen.

Verder geeft Keddy (1987) voor twee gebieden in de Verenigde Staten "droogval-waarden/getij" voor éénjarig *Zostera marina*, nl 3.6 - 4.8 uur, resp 1 - 6 uur, en voor meerjarig *Zostera marina*, nl 0 - 4.3 uur, resp 0 - 3.5 uur (bij een gem. getijverschil van ca 2.5 m, resp 3.0 m).

Voor de sublitorale *Zostera marina* bestanden in de Waddenzee is ruwweg bekend tot welke diepte ze voorkwamen; deze varieert van 1 - 2 m, soms dieper (Martinet 1782), "taille-diep" beneden GLW (Redeke 1916), 0.5 - 2 m beneden GLW met uitschieters tot 3 - 4 m (van Goor 1919), tot 2 - 3 m beneden gem zeeniveau (= ca 1.5 - 2.5 m beneden GLW) (Harmsen 1936).

Voor de submerse *Zostera marina* velden in het Grevelingenmeer vond Pellikaan (1980) een maximale diepte van gem. 5.2 m. Deze diepte komt overeen met een instraling (400-700nm) van 110 - 215 $\mu\text{E}/\text{cm}^2/\text{d}$, zijnde 3 - 7% van de oppervlakteinstraling. De grens van 5% zeegrasbedekking lag hoger, nl op ca 3.7 m, hetgeen ongeveer overeenkomt met de maximale zichtdiepte gemeten mbv de Secchischijf (=Secchidiepte) in voorjaar en zomer. In het Veerse meer vond hij een ondergrens van ca 2.3 m, zijnde ca 3 - 10% van de oppervlakteinstraling. Verder citeert Pellikaan Backman & Barilotti (1976) die aangeven dat in Denemarken (in 1905), als ook in Californië een ondergrens werd gevonden

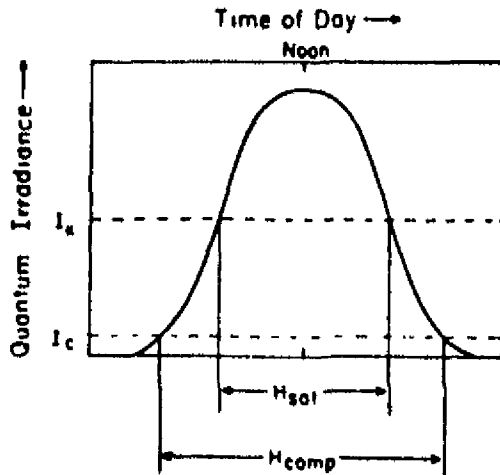


Fig 10. Algemene dagelijkse lichtcurve met daarin de theoretische ligging van lichtverzadigingspunt en -duur (I_s , H_{sat}) resp. lichtcompensatiepunt en -duur (I_c , H_{comp}). (Y-as: lichtinstraling) (Dennison 1987)

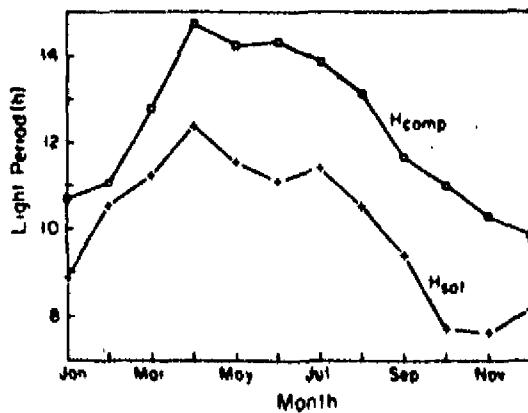


Fig 11. Jaarverloop van de duur waarin het lichtcompensatiepunt (H_{comp}) en het lichtverzadigingspunt (H_{sat}) worden overschreden tbv de fotosynthese van *Zostera marina* (voor een bepaalde plaats en diepte, in de VS). (Dennison 1987)

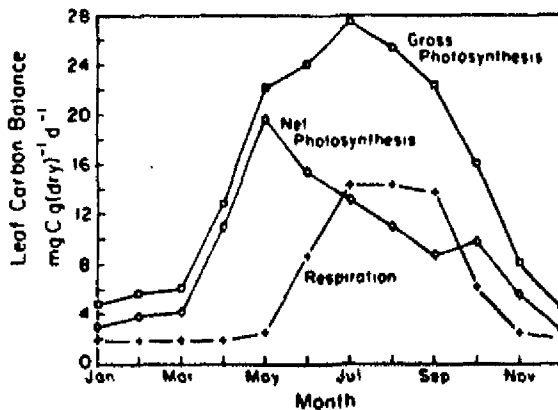


Fig 12. Seizoensverloop van de Bruto (gross) en Netto fotosynthese en de Respiratie van *Zostera marina* (voor een bepaalde plaats en diepte, in de VS). ($G - R = N$) (Dennison 1987)

Source	Light saturation point ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) I_{sat}	Light compensation point ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) I_{comp}	Maximum light intensity used ($\mu E m^{-2} s^{-1}$)
<i>Z. marina</i> Dennison and Alberte (1982)	100	10	800
<i>Z. marina</i> Mazella et al. (1980)	60-100	-	830
<i>Z. marina</i> Drew (1979)	230	28	1200
<i>Z. marina</i> This paper	800-1100	30-35	3600
<i>Z. noltii</i> This paper	3600	80-35	5900

Tabel 4. Enkele waarden voor het lichtverzadigingspunt (I_{sat}) en het lichtcompensatiepunt (I_{comp}) voor *Zostera marina* en *Zostera noltii*. (Jiménez et al 1987)

op ongeveer de Secchidiepte ($\sim 18-24\%$ van de oppervlakteinstraling).

Dennison (1987) heeft voor Maine (VS) een relatie bepaald tussen de helderheid van het water en de maximale diepte waarop *Zostera marina* (sublitoraal) het hele jaar kan leven:

$$Z_c = 1.62/K, \quad \text{of} \quad Z_c = 0.95*Z_{sd}$$

waarin Z_c = maximum diepte voor *Zostera marina*

K = extinctiecoëfficiënt gemiddeld over het jaar

Z_{sd} = zichtdiepte als Secchidiepte gemiddeld over het jaar

Deze relatie is er op gebaseerd dat *Zostera marina* gedurende het hele jaar minimaal de respiratie moet kunnen compenseren door de assimilatie. Daartoe heeft de plant gedurende het hele jaar een minimale hoeveelheid licht nodig (I_c in fig 10) gedurende een minimum tijd (H_{comp} in fig 10); I_c en H_{comp} zijn beide afhankelijk van de temperatuur van het water en variëren dus gedurende het jaar (fig 11). Dennison vond dat de jaargemiddelde minimale lichtcompensatieperiode (H_{comp}) 12.3 uur was. Daarnaast vond hij dat het goed mogelijk was om met behulp van de per maand bepaalde gemiddelde periode dat er lichtverzadiging optrad (H_{sat} in fig 10 en 11) de bruto en netto primaire produktie voor *Zostera marina* te berekenen (zie fig 12 en tabel 3).

De door Dennison gegeven diepterelatie komt goed overeen met wat in het Grevelingenmeer is gevonden, maar lijkt ook aardig op te gaan voor wat uit literatuur voor andere gebieden kan worden opgemaakt.

Jiménez et al (1987) vonden (in kortlopende experimenten van ca 1 uur) dat het lichtverzadigingspunt (I_{sat}) bij *Zostera noltii* veel hoger lag dan bij *Zostera marina*: bij 15°C $3600\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ voor *Zostera noltii* en $800-1100\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ voor (sublitoraal) *Zostera marina*. Zij schrijven dit toe aan het feit dat *Zostera noltii* regelmatig droogvalt en dan blootstaat aan grote lichtintensiteiten. Het lichtcompensatiepunt (I_{comp}) is voor beide soorten ongeveer gelijk: $30-35\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$. In tabel 4 worden de cijfers van Jiménez et al vergeleken met enkele andere auteurs; daaruit blijkt dat Jiménez et al zeer hoge waarden vinden voor het lichtverzadigingspunt. Enerzijds kan dit samenhangen met de korte duur van hun experimenten tov die van de andere geciteerde onderzoekers (een uur tov enkele weken) en anderzijds met de verschillende breedtegraden (met verschillende lichtregimes) vanwaar de gebruikte zeegrassen afkomstig zijn.

Uit een door Verhagen & Nienhuis (1983) geformuleerd groeimodel voor submerse *Zostera marina* in het Grevelingenmeer blijkt onder meer, dat de groei van *Zostera marina* achtereenvolgens beperkt wordt door

- de beschikbare ruimte (in de zone <2 m diep),
- de aanwezigheid (of beter afwezigheid) van ondergrondse biomassa (in de zone van 1 - 5 m) en
- door het licht (in de zone >3 m diep).

Tevens bleek uit het model dat *Zostera marina* in de diepere delen (volgens het model >2 m) in principe ieder jaar opnieuw uit zaad moet opkomen, omdat er te weinig ondergrondse biomassa wordt gevormd om te kunnen overwinteren. Alleen in de ondiepere delen overwintert het zeegras als wortelstok. Deze modeluitkomsten komen overeen met de veldsituatie, waar *Zostera marina* in de diepere delen een sterk verminderde ondergrondse biomassa heeft en waar veel zaailingen in de diepere delen worden aangetroffen.

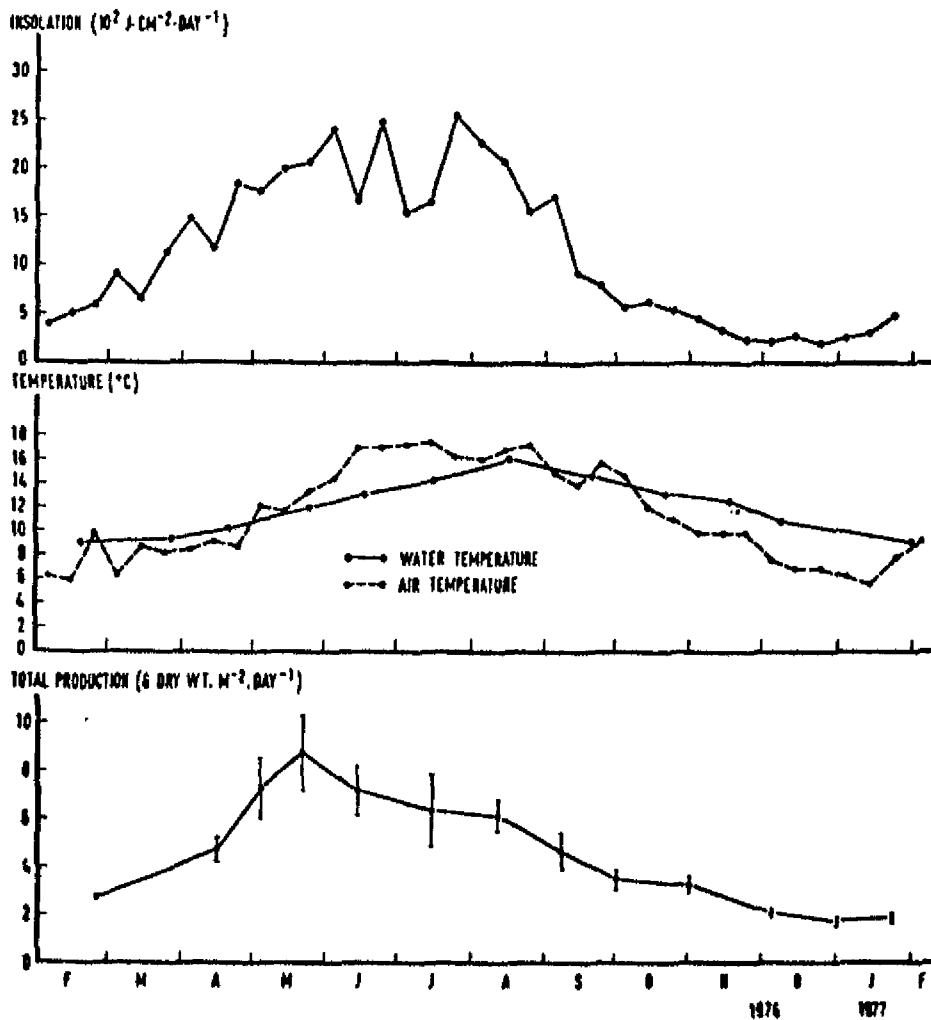


Fig 13. Seizoensverloop van instraling en luchttemperatuur (beide als decade-gemiddelde) en de totale productie van *Zostera marina* (in Roscoff F.). (gemiddelde + standaardfout voor 4 monsters per periode) (Jacobs 1979)

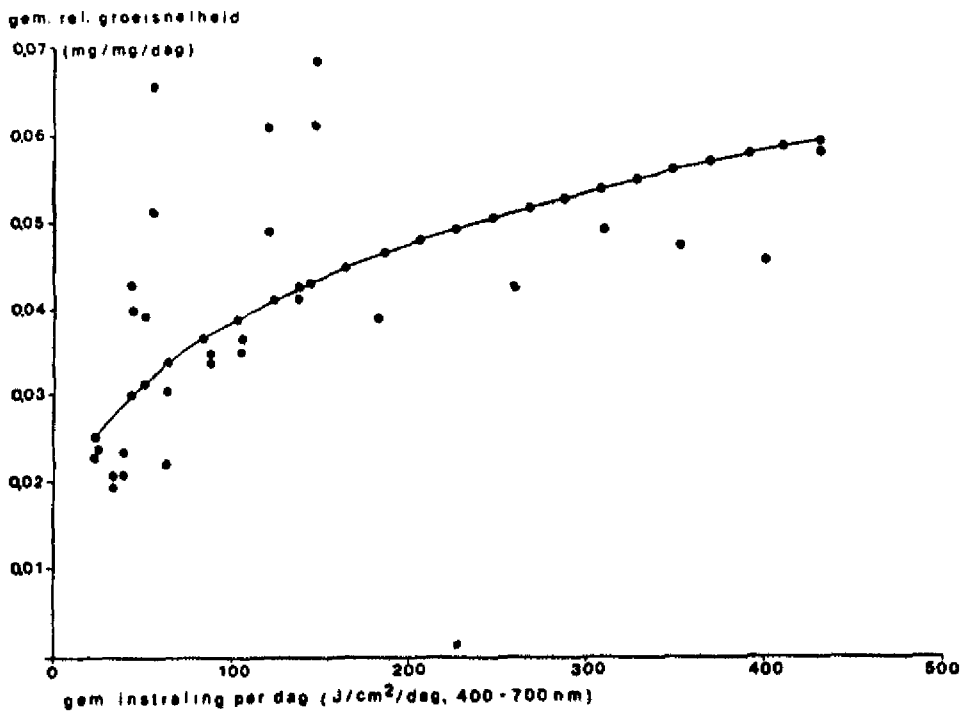


Fig 14. Relatie tussen de gemiddelde instraling/dag en de gem. relatieve groeisnelheid van *Zostera marina* (experimenteel). (Pellikaan 1980)

Ook Dennison (1987) geeft aan dat planten wel dieper kunnen voorkomen, maar dat dit door lichtgebrek in de winter slechts tijdelijke vestigingen uit zaad betreft, die jaarlijks opnieuw moeten plaatsvinden.

Onder meer Jacobs (1979) en Wium-Andersen & Borum (1984) geven aan dat de grootte van de lichtinstraling de primaire factor is die het seizoensverloop van de produktie van submers/sublitoraal *Zostera marina* bepaalt (fig 13).

Pellikaan (1980) vond in experimenten dat vermindering van de lichtinstraling leidt tot vermindering van de groei. Bij een instraling minder dan $<50 \mu\text{E}/\text{cm}^2/\text{dag}$ bleek dat de groei-reductie groot was (ca 50% van de groei bij $300 - 400 \mu\text{E}/\text{cm}^2/\text{dag}$). Zie ook fig 14.

Diverse auteurs (Kemp et al 1983, van der Heyden & Meekes 1986, Wium-Andersen & Borum 1984, Sand-Jensen & Borum 1983) geven aan dat fytoplankton in het water en epifyten op de planten een grote invloed hebben op de groeimogelijkheid van *Zostera marina*, omdat er beschaduwing (lichtvermindering) plaatsvindt in het voor de groei belangrijke gebied van 400 - 700nm. Er worden lichtreducties aan het bladoppervlak genoemd, die kunnen oplopen tot 80 à 90% van de potentieel op een bepaalde diepte beschikbare hoeveelheid licht, zie ook figuur 15 en 16.

B BODEM

In Nederland komen *Zostera noltii* en *Zostera marina* voor op wat fijnzandiger en slibhoudende bodems met een wat verhoogd organisch stofgehalte. Het is echter niet duidelijk of er sprake is van eerst een slibrijke, etc. bodem waarin zich *Zostera* sp vestigt of dat er eerst vestiging plaatsvindt waarna er sedimentatie van fijn materiaal plaatsvindt door het rustiger milieu. Short & Short (1984) vonden experimenteel dat in opstellingen met zeegrassen sneller zwevend slib uit het water verdween dan in opstelling zonder zeegras. Dit geeft aan, dat er in ieder geval sprake is van versterkte sedimentatie zodra er op een plaats zeegras aanwezig is.

Voor het Terschellinger wad (Waddenzee) geven Braster & Carrière (1976) voor *Zostera noltii* op dat in het veld met de hogere bedekking het lutumgehalte ($<2\mu$) 5.5% is en het kleigehalte (2 - 50 μ) 9.3%, tegen in de naaste omgeving 0.9 - 1.5% resp. 3.5 - 5.6%.

Daemen (1979) vindt in de Oosterschelde geen significante verschillen in lutumgehalten en korrelgrootte tussen bestanden van resp. *Zostera marina* en *Zostera noltii*, maar hij geeft geen waarden voor kale delen in de naaste omgeving. Hij vindt slibwaarden ($<16\mu$) van gem 6% (2 - 10%) en een mediane korrelgrootte van 125 μm (105 - 150).

In tabel 5 wordt een aantal cijfers gegeven over de sedimentsamenstelling in gebieden zonder en met *Zostera noltii* en *Zostera marina*, zoals deze door de Jong (pers. med.) zijn bepaald tijdens een onderzoek in de Oosterschelde in 1985. Uit deze cijfers blijkt een grotere bedekking te correleren met een toename van slib- en organische stofgehalte en met een afname van mediane korrelgrootte en bulkdensity.

C STROOMSNELHEID

In de literatuur is weinig informatie te vinden over stroomsnelheden in of in de directe omgeving van zeegrasvelden, behalve de globale aanduiding van een (al dan niet grote) golfdempende werking van zeegrasvelden. Alleen Fonseca et al (1983) en Fonseca & Kenworthy (1987) gaan in op de invloed van

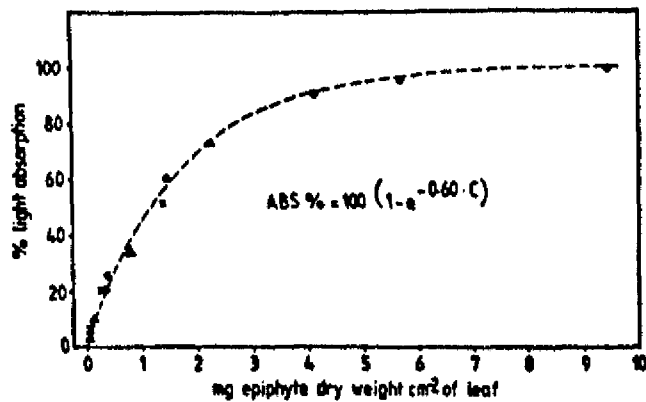


Fig 15. Lichtabsorptie (%) door epifyten in relatie tot de epifytendichtheid; epifytendichtheid en lichtabsorptie nemen toe naar de bladtop. (Sand-Jensen & Borum 1983)

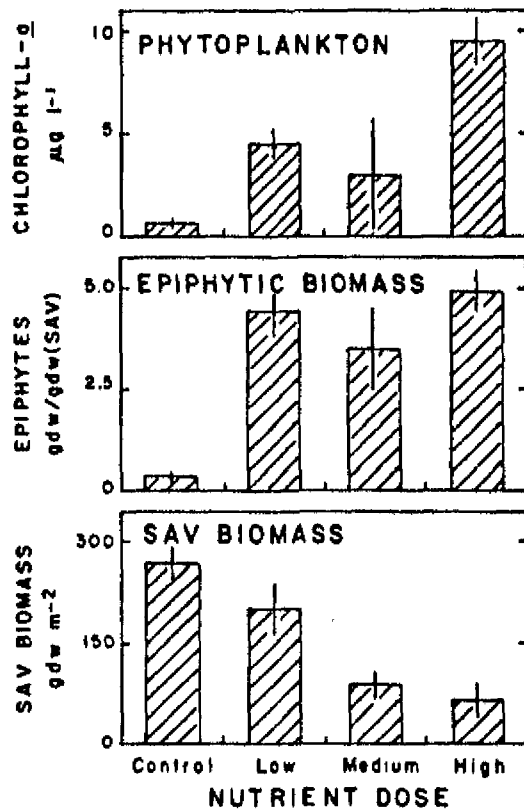


Fig 16. Relatie biomassa fytoplankton, biomassa epifyten en biomassa van *Zostera marina* (SAV) bij 4 nutriëntconcentraties. (Kemp et al 1983)

<i>Zostera noltii</i> bedekkingsklasse (%)	0	0 - 1 %	> 1 %
bulkdensity (g/cm ³)	1,5 ± 0,1	1,5 ± 0,0	1,4 ± 0,1
mediane korrelgrootte (µ)	180 ± 20	160 ± 20	140 ± 20
organisch stofgehalte (%)	1,3 ± 1,8	1,4 ± 0,4	2,2 ± 0,9
slibgehalte (%)	2,0 ± 3,1	3,3 ± 2,2	8,1 ± 5,3

<i>Zostera marina</i> bedekkingsklasse (%)	0	0 - 1 %	> 1 %
bulkdensity (g/cm ³)	1,5 ± 0,1	1,4 ± 0,2	1,3 ± 0,3
mediane korrelgrootte (µ)	170 ± 20	160 ± 20	140 ± 20
organisch stofgehalte (%)	1,2 ± 0,7	2,5 ± 3,9	2,3 ± 1,3
slibgehalte (%)	2,3 ± 3,1	4,1 ± 4,0	6,5 ± 5,8

TABEL 5. Gemiddelde waarden van een aantal abiotische factoren voor *Zostera marina* en *Zostera noltii* in de Oosterschelde (in 1985) (de Jong pers. med.)

de stroomsnelheid. Hoewel niet met zoveel woorden aangegeven gaat het in beide gevallen waarschijnlijk om submerse/sublitorale *Zostera marina*-velden. In Fonseca et al (1983) wordt aangegeven dat de stroomsnelheid de vorm van het zeegrasveld beïnvloedt; bij lagere snelheden kan zich een gesloten "grasmat" vormen, terwijl bij hogere snelheden zich een meer pluksgewijze begroeiing ontwikkelt, waarbij het zeegras zich bevindt op verhogingen van de bodem (zandribbels). De vorm van het zeegrasbed en de hoogte/lengte verhouding van de ribbels correleren met de stroomsnelheid ter plaatse. Zij stellen dat deze karakterisering aansluit bij aspecten als bodem, faunastructuur, detritusaan- en afvoer en relatieve climax. Zij geven een driedeling:

- lage snelheid - < 0.5 m/sec
- middelhoge snelheid - 0.5 - 0.9 m/sec
- hoge snelheid - > 0.9 m/sec

De maximumsnelheid die Fonseca et al (1983) hebben gevonden is 1.1 m/sec; zij stellen de echte maximum snelheid op 1.2 - 1.5 m/sec.

Bij lagere snelheden kan sedimentinvang optreden, waardoor het zeegrasbed wordt opgehoogd tot zodanige hoogte dat het zeegras afsterft, waarna het "bed" erodeert en weer opnieuw kan worden opgebouwd. Dit proces van opbouw en afbraak wordt door den Hartog (1987) beschreven voor sublitorale/litorale zeegrasvelden in Bretagne; hij schrijft dit proces toe aan het niet begrazen door vogels in de winter, waardoor het zeegrasbed ook in de winter grotendeels begroeid blijft en het ingevangen slib kan vasthouden.

Door Fonseca & Kenworthy (1987) wordt aangegeven dat hogere stroomsnelheden (> 0.5 m/sec) de opname van nutriënten door het blad sterk bemoeilijken, waardoor de groei negatief beïnvloed wordt. Dit betekent dat de wortels belangrijker worden voor de nutriëntenopname (naast ook voor het vasthouden van de plant). Bij snelheden <0.5 m/sec vonden zij aanwijzingen dat een afname van de stroomsnelheid kan leiden tot een verminderde aanvoer van nutriënten naar het blad: bij een snelheidstoename van 0.02 m/sec tot 0.34 m/sec vonden zij een lichte toename in de groei.

Daarnaast geven Fonseca & Kenworthy (1987) aan dat de stroomsnelheid van het water ook invloed heeft op de verspreiding van stuifmeel en zaden, zonder in kwantitatieve details te treden.

Uit Nederland zijn geen kwantitatieve gegevens bekend over dit onderwerp.

D TEMPERATUUR

Ten aanzien van de temperatuur blijkt dat *Zostera sp* een brede range heeft waarin hij kan groeien. De maximale temperatuurtolerantie van *Zostera marina* loopt volgens verschillende auteurs sterk uiteen, met een grote variatie in zowel de onder- als de boventemperatuur. Setchell (1929) rapporteert een tolerantie van 0 - +30°C, Biebl & McRoy (1971) van -6 - +44°C, Burrell & Schubel (1977) en Phillips (1974) van +5 - +27°C en Pokorny (1967) van -10 - +35°C. Rasmussen (1973) geeft aan dat +25 - +30°C lethaal is voor *Zostera marina*. Setchell (1929) en Rasmussen (1973) geven op dat de vegetatieve groei van *Zostera marina* plaatsvindt tussen +10 en +15°C, de generatieve fase tussen +15 en +20°C en dat boven 20°C de groei zou stoppen.

Deze brede range (grootte-orde -6 - +35°C) hangt waarschijnlijk voor een groot deel samen met het feit dat *Zostera sp* een grote geografische verspreiding heeft (den Hartog 1970, Bulthuis 1987). Wel geven veel auteurs aan dat litoraal *Zostera marina* in gematigde streken over het algemeen in de winter afsterft door de vorst, waardoor deze daar dus "eenjarig" wordt.

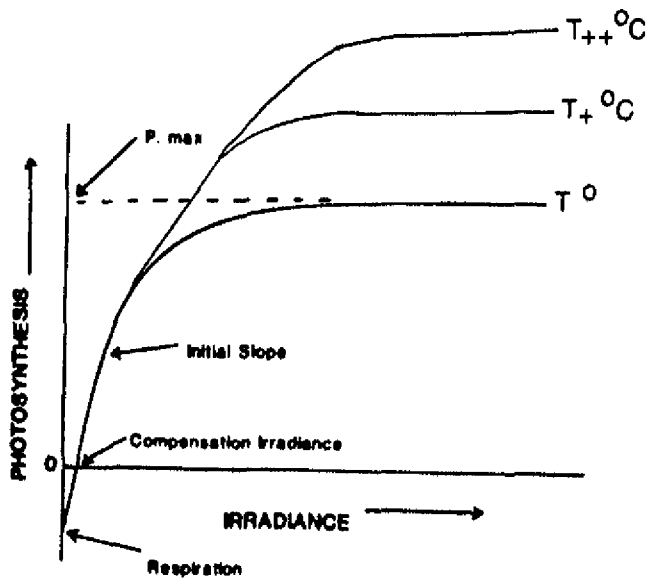


Fig 17. Relatie instraling - fotosynthese (voor drie, oplopende, temperaturen). (X-as: instraling) (naar Bulhuis 1987)

Tubbs & Tubbs (1983) concluderen op grond van eigen waarnemingen en literatuur dat er in west-Europa waarschijnlijk een gradiënt is van oost (Waddenzee) naar west (Bretagne) in de mate van zeegrasbedekking in de winter; zij schrijven deze van oost naar west toenemende midwinterbedekking toe aan toenemende wintertemperaturen. Den Hartog (1987) schrijft dit echter toe aan het ontbreken van begrazing door ganzen.

Bulthuis (1987) geeft aan dat de helling van de instralings - fotosynthese curve (P - I curve) niet temperatuurafhankelijk is, maar wel de maximum fotosynthese (zie ook fig 17). De optimum temperatuur voor *Zostera* sp kan variëren tussen de seizoenen en van plaats tot plaats, maar ook met de diepte en de hoeveelheid licht. Verder neemt met stijgende temperatuur de respiratie toe. Dus bij een hogere temperatuur is een hogere minimale instraling nodig om de plant te laten overleven en omgekeerd.

Volgens Sand-Jensen & Borum (1983) worden variaties in de groei van submers *Zostera marina* in Denemarken voor 75% verklaard door licht en slechts 6% door de temperatuur. Wiium-Andersen & Borum (1984) constateerden dat de groei van *Zostera marina* ook in de winter doorging, zij het langzaam: voorjaar 50 - 60 mm blad/stengel/dag en winter 1 - 2 mm blad/stengel/dag. Jacobs (1979) vond in Bretagne eveneens dat in de winter de groei van *Zostera marina* doorging; tevens bleek hem dat de jaarlijkse productiecurve slechts in geringe mate bepaald wordt door de temperatuur.

Voor Nederland wordt weinig kwantitatieve informatie gegeven over temperaturen. Pellikaan (1980) geeft aan dat hij in februari bij 6°C watertemperatuur kiemplanten heeft gevonden in het Veerse meer. Nienhuis (1983b) geeft voor de Grevelingen aan dat de vegetatieve groei begint vanaf 10°C en dat bloei en zaadzetting plaatsvinden in juli - september vanaf 15°C. Uit experimenten van Hootsmans et al (1987) blijkt dat temperatuur een positief effect heeft op de kieming van zaden van zowel *Zostera marina* als *Zostera noltii*. Voor de overleving van de kiemplanten blijkt echter dat juist een lagere temperatuur beter is (10°C).

E ZOUT

Uit de diverse rapporten en publikaties blijkt dat *Zostera marina* in een brede range van zoutgehaltes kan leven; orde grootte 5 - 32‰ Sal.. Voor *Zostera noltii* is hierover minder duidelijkheid.

In Nederland komt *Zostera* sp in de huidige situatie voor bij zoutgehaltes van 18 - 30‰ Sal. en zijn er oude meldingen van voorkomens bij nog lagere zoutgehaltes in bv de Zuiderzee (orde grootte 10‰ Sal). Het lijkt er dan ook op dat in de Nederlandse situatie het zoutgehalte niet direct een beperkende rol speelt in het voorkomen van *Zostera* sp.

F NUTRIËNTEN

Door diverse onderzoekers wordt aangegeven dat *Zostera* sp nutriënten kan opnemen zowel via de wortels als de bladeren. De mate waarin deze organen een rol spelen wordt bepaald door de concentraties en -verhouding in water en bodem. Pellikaan & Nienhuis (1988) concluderen, mede op basis van onderzoek door Brix & Lyngby (1984), dat *Zostera marina* in de Grevelingen P en NH₄ vnl via de wortels opneemt, omdat de concentratie van deze nutriënten in het interstitieel water veel groter is dan in het bovenstaande water. Oenema (1988) daarentegen concludeert voor een *Zostera noltii*-veld in de Zandkreek

dat in de zomer de opname van PO_4 en NH_4 via de bladeren moet plaatsvinden omdat in de bovenlaag van de bodem uitputting optreedt van deze nutriënten, wat hij toeschrijft aan opname door *Zostera noltii*.

Dennison et al (1987) concluderen uit experimenteel onderzoek dat NH_4 limitatie pas optreedt bij waarden in het sediment lager dan $100\mu M/l$ interstitieel water. Zimmerman et al (1987) vinden in modelberekeningen pas NH_4 gebrek bij waarden lager dan ca $30\mu M/l$. Beiden melden dat deze waarden aanzienlijk lager zijn dan doorgaans in het veld wordt gevonden. Hierbij aansluitend geeft Short (1987 en daar geciteerde lit) voorbeelden van een positief effect van bemesting op de groei van zeegras bij zeer lage gehalten van NH_4 (20 - 40 μM). Tevens geeft hij aan dat N vooral als NH_4 wordt opgenomen.

Capone (1983) geeft aan dat *Zostera marina* een belangrijke rol kan spelen bij het vastleggen van N_2 in de rhizosfeer; daarbij spelen bacteriën in O_2 -loos milieu en blauwieren in O_2 -houdend milieu een belangrijke rol. Deze N_2 -fixatie in de wortelzone zou bij *Zostera marina* een bijdrage van 3 - 28% van de N-behoefte opleveren.

Pellikaan & Nienhuis (1988) geven aan dat de uitbundige *Zostera marina*-velden in de Grevelingen als een pomp kunnen werken wat betreft het doorgeven van P en N naar de waterfase, doordat ze nutriënten uit de bodem op nemen en deze via het detritus weer afgeven. Ook anderen (oa McRoy et al 1972) geven aan dat *Zostera marina* als een "nutriënt-pomp" kan werken door de via de wortels opgenomen nutriënten via de bladeren weer af te geven aan het omringende water.

Naast een directe invloed op het zeegras lijkt de nutriëntenconcentratie in het water ook belangrijk voor de mate van begroeiing met epifyten. Sand-Jensen & Borum (1983) geven aan dat in een gebied met hoge nutriëntenbelasting de begroeiing met epifyten het 100-voudige kan zijn vergeleken met gebieden waar de belasting laag is. Kemp et al (1983) hebben dit ook experimenteel aangetoond (zie fig 16). Pellikaan (1980) noemt epifytenbegroeiing tgv de nutriëntenrijkdom als mogelijke oorzaak voor een slechte groei en een geringe aanwezigheid van *Zostera marina* in het Veerse meer (naast concurrentie om ruimte door macrowieren). Neverauskaus (1987) rapporteert dat in Australië op diverse plaatsen een sterke eutrofiëring leidde tot een sterke epifytenbegroeiing van het zeegras, gevolgd door een afname en soms zelfs verdwijnen van het aanwezige zeegras.

G TOXISCHE STOFFEN

Hoewel door diverse auteurs gesuggereerd wordt dat toxische stoffen een rol kunnen spelen in het verminderen en/of verdwijnen van *Zostera sp* gaan slechts enkele artikelen concreet in op effecten van toxische stoffen op de groei van *Zostera sp*.

Sand-Jensen & Borum (1983) geven aan dat uit experimenteel onderzoek is gebleken dat 2,4 DP een groeiremmend effect heeft op *Zostera marina*. Verder bleek uit laboratoriumexperimenten dat ook Hg, Cu, Cr en Pb groeiremmend werken, waarbij Hg het meest giftig bleek: 50% groeiremming bij een (water?) concentratie van $5\mu M$. Verdere cijfers geven zij niet.

Kemp et al (1983) vonden experimenteel dat het onkruidbestrijdingsmiddel Atrazine de fotosynthese onderdrukt (bij 70 - 120 ppb was er sprake van ca 50% remming van de fotosynthese), maar tevens dat na verwijdering van de Atrazine de fotosynthese weer snel herstelde.

De meeste artikelen gaan in op de relatie bodem/water - plant en op de

Pl. dln	Cadmiem		Koper		Lood		Zink		
	Range	X	Range	X	Range	X	Range	X	
w	0,90 - 2,30	-	6,0 - 27,4	-	2,8 - 146,0	-	65 - 170	-	A 1
wa	0,20 - 0,80	-	3,0 - 12,0	-	0,5 - 12,0	-	60 - 80	-	
jb	0,40 - 1,80	-	6,0 - 15,0	-	0,5 - 12,0	-	50 - 190	-	
ob	0,50 - 2,80	-	5,0 - 10,5	-	1,2 - 36,0	-	50 - 200	-	
o	0,13 - 0,92	0,30	1,82 - 19,29	3,33	0,35 - 29,27	1,04	25 - 125	55	2
b	0,09 - 2,92	0,62	1,86 - 16,63	4,79	0,47 - 37,46	1,07	41 - 175	78	
yp	2,5 - 5,3	-	9 - 1350	-	6 - 1800	-	100 - 1480	-	3
w	0,21 - 1,44	0,81	3,3 - 69,8	20,03	11,6 - 104,2	30,09	51 - 206	90,72	4
wa	0,15 - 1,00	0,50	1,3 - 26,5	6,89	1,4 - 18,8	5,16	12 - 64	30,85	
jb	0,15 - 1,07	0,55	3,8 - 83,5	19,49	1,6 - 25,1	5,36	39 - 273	105,13	
ob	0,08 - 1,73	0,62	5,2 - 101,6	22,72	3,6 - 25,5	11,75	50 - 410	158,13	
det	0,23 - 2,08	1,04	5,9 - 27,4	15,55	9,4 - 49,3	23,46	69 - 406	165,66	
o	0,35 - 1,80	0,69	8,0 - 14,1	10,37	8,0 - 90,5	30,55	47 - 72	62,10	B4
b	0,47 - 2,00	0,90	7,8 - 11,6	9,55	4,9 - 13,2	9,42	88 - 154	120,70	
det	0,69 - 1,31	1,00	8,0 - 23,5	11,35	18,3 - 39,7	25,76	122 - 226	165,40	

Tabel 6. Zware metalen concentraties ($\mu\text{g/g DG}$) in *Zostera marina* en *Zostera noltii*, zoals gevonden door diverse auteurs.

1: Brix & Lyngby 1982; 2: Brix et al 1983; 3: Drifmeyer et al 1987; 4: Kiswara 1988. A: *Zostera marina*, B: *Zostera noltii* (naar Kiswara 1988)

verspreiding binnen de plant, al dan niet in relatie tot de bodem/waterconcentraties.

Voor zink vond Drifmeyer (1980) in een experimentele opstelling dat er sterke opname plaatsvindt door zowel de bovengrondse als de ondergrondse delen, maar dat er nauwelijks sprake is van transport binnen de plant. Lyngby et al (1982) vonden eveneens in een experimentele situatie dat zink vooral wordt opgenomen door de oudere bladeren en worteldelen. Transport naar de wortels resp de bladeren leidt tot accumulatie in vooral de jong gevormde worteldelen en bladeren en de stengel. Dit transport is echter zeer gering (0.2 - 0.3% van het geabsorbeerde zink), zodat zij tevens concluderen dat zeegras amper een rol speelt in de zink-uitwisseling tussen bodem en water.

Faraday & Churchill (1979) vonden experimenteel dat Cd zowel door het blad als het wortelsysteem wordt opgenomen, waarbij ze alleen duidelijk transport vonden van de bladeren naar de wortels. Brinkhuis et al (1980) vonden, eveneens experimenteel, Cd-transport in beide richtingen, zij het dat het benedenwaardse transport aanzienlijk groter was. Zij concluderen dat voor Cd de wortels als een "sink" fungeren. Voor Mn vonden zij geen transport van betekenis binnen de plant.

Brix & Lyngby (1982, 1983) vonden in het veld dat de concentraties van diverse zware metalen in de plant varieerden met de aard van het orgaan en de leeftijd ervan: Pd, Cd en Zn voornamelijk in de oudere bladeren en Cu vooral in de jonge bladeren en de stengel. Alle vier metalen komen meer voor in de worteldelen dan in de rhizomen.

Lyngby & Brix (1982), als ook Brix & Lyngby (1982) constateerden in het veld dat Cd waarschijnlijk via de bladeren wordt opgenomen uit het water, terwijl Cu, Pb en Zn vooral via de wortels uit de bodem worden opgenomen; daarmee vormen deze plantendelen resp. een maat voor de gehalten in het water en in de bodem. Verder vonden zij een seizoensvariatie in de metaalconcentraties die waarschijnlijk kan worden toegeschreven aan de groeidynamiek. Brix et al (1983) laten zien dat er in het veld een duidelijke relatie is tussen de metaalgehalten (Cd, Cu, Zn en Pb) in de ondergrondse delen en in de bovengrondse delen, waarbij de bovengrondse delen steeds hogere gehalten hebben.

Tevens geven Brix et al (1983) aan dat *Zostera marina* bruikbaar kan zijn als indicatorsoort voor het bepalen van de biobeschikbaarheid van sommige zware metalen. Zij achten het echter noodzakelijk dat er nog nader onderzoek plaatsvindt, mn naar de relatie te onderzoeken metaal - meest geschikte plantenorgaan. Uit Lyngby & Brix (1982) blijkt dat ook het seizoen hierbij een belangrijke rol speelt.

Voor de nederlandse situatie geven den Hartog & Polderman (1975) cijfers over gehalten van enige organochloor-verbindingen (oa lindaan, dieldrin, DDT) in zeegras in de Waddenzee in 1972. Zij vonden heel lage waarden, maar vonden tevens dat de gehalten in planten van het Balgzand hoger waren dan in planten van Terschelling (2.5 - 7 ppb, resp 0.2 - 0.8 ppb).

Kiswara (1988) heeft voor 4 lokaties in zuidwest Nederland gehalten aan Cd, Cu, Pb en Zn bepaald in *Zostera marina* en *Zostera noltii*. Ook hij vond dat de gehalten in de diverse plantendelen verschilden: wortels > wortelstokken, oude bladeren > jonge bladeren. In een aantal gevallen vond hij een positieve correlatie tussen de concentraties in het sediment en in de plantendelen, maar er was geen correlatie tussen de concentraties in het water en in de plant.

In tabel 6 wordt een overzicht gegeven van de concentraties gevonden door Brix & Lungby 1982, Brix et al 1983 en Kiswara 1988.

H STRESS

Phillips & Lewis III (1983) geven aan dat de bladbreedte is te gebruiken als indicator voor de mate waarin *Zostera marina* blootstaat aan milieustress (ongunstige milieufactoren): smaller blad wijst op een grotere stress; zij hebben deze methode o.m. gebruikt bij transplantatie-experimenten.

Kemp et al (1983) presenteren een model waarmee zij doorrekenen wat de effecten zijn van diverse stressfactoren op de groei van *Zostera marina*; zie aldaar voor details.

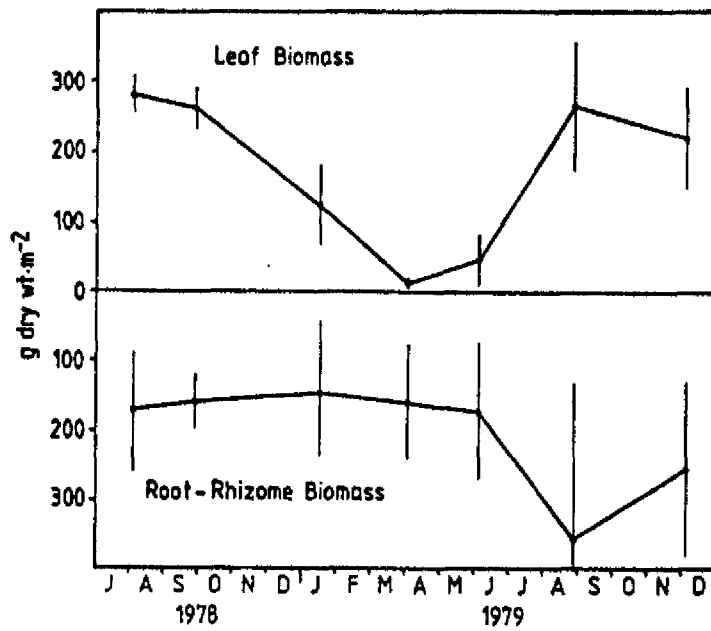


Fig 18. Seizoensverloop in blad- en wortel/rhizoombiomassa voor *Zostera marina* (Denemarken) (vert. lijnen: 95% betrouwbaarheidsinterval). (Wium-Andersen & Borum 1984)

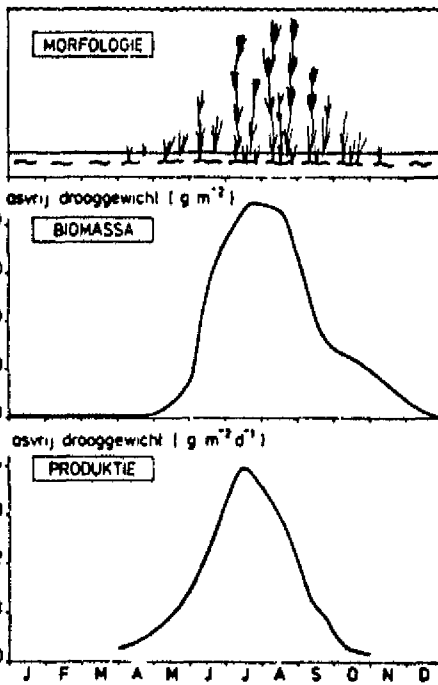


Fig 19. Seizoensdynamiek van *Zostera marina* in de Grevelingen. (in 1976, proefvlak 10x10m, 1m diepte). (Nienhuis 1983a)

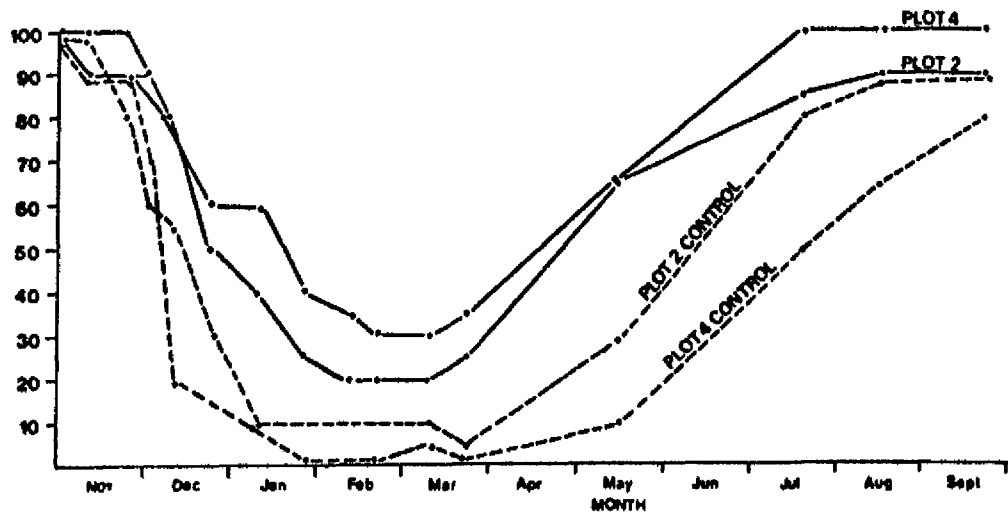


Fig 20. Veranderingen in bedekking (in %) van *Zostera marina* in twee onbegraasde en twee door vogels begraasde plots (controls) (Langstone Harbour, Engeland). (Tubbs & Tubbs 1983)

3 2 BIOTISCH MILIEU

A POPULATIEDYNAMIEK

Zostera sp kent in zijn levenscyclus een duidelijke seizoensdynamiek met in het voorjaar de opgroei uit rhizomen en/of zaad, in de voorzomer de snelste groei, in de nazomer de hoogste biomassa en in het najaar het (grotendeels) afsterven/verdwijnen van de bovengrondse delen, waarna er in de winter weinig tot geen bovengrondse delen overblijven, zie ook fig 12, 13, 18 en 19. De aard van deze cyclus is vrij constant, alleen de hoogte van biomassa en/of produktie varieert per gebied en per soort. Dit patroon wordt vnl bepaald door de grootte van de lichtinstraling en in geringere mate door de temperatuur (Wium-Andersen & Borum 1984, Wetzel & Penhale 1983). De voornaamste verschillen zijn te vinden in de wintersituatie, wanneer de bovengrondse biomassa kan variëren van afwezig tot bijna gelijk aan de zomerbiomassa, afhankelijk van de situatie: onder/boven water, wel/geen begrazing, warmer/kouder klimaat.

Zo geven Tubbs & Tubbs (1983) bijvoorbeeld aan dat er voor litoraal *Zostera marina* en *Zostera noltii* van de Waddenzee naar Bretagne een overgang is van geen naar wel bovengrondse biomassa in de winter. Zij schrijven dit toe aan een naar het westen oplopende wintertemperatuur. Den Hartog (1987) schrijft dit verschil in winterbiomassa toe aan het ontbreken van begrazing in Bretagne. Ook Tubbs & Tubbs tonen overigens aan dat de begrazing een duidelijk effect heeft op de winterbiomassa van litoraal *Zostera marina* en *Zostera noltii*, zie fig 20.

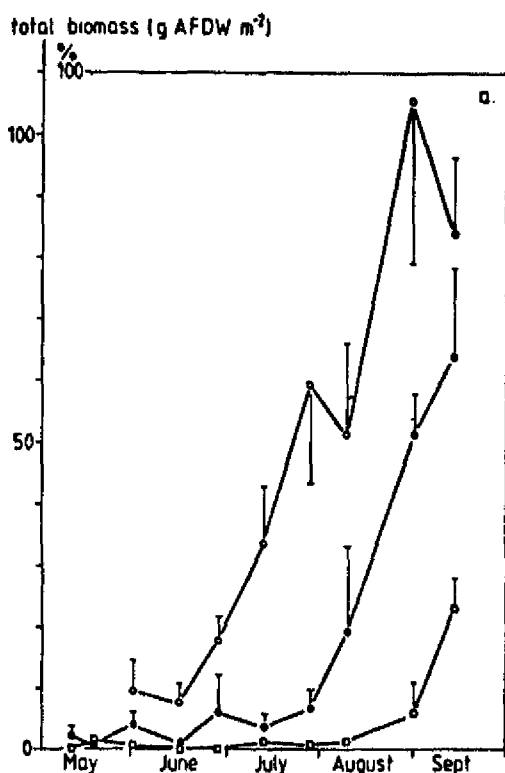
Voor sublitoraal/submers *Zostera marina* wordt voor de ene plaats aangegeven dat hij in de winter wel aanwezig is, bv Denemarken (fig 18) en Bretagne (fig 13) en voor de andere plaats dat hij nagenoeg ontbreekt, bv Grevelingenmeer (fig 19).

Voor de nederlandse situatie geven fig 19 en tabel 7 een goed beeld van de feitelijke jaarcyclus van *Zostera sp* in resp een submerse situatie (Grevelingen meer) en een litorale situatie (Oosterschelde). We gaan er vanuit dat de Waddenzee vergelijkbaar is met de Oosterschelde en het Veerse meer met het Grevelingen meer.

Uit onderzoek in de Oosterschelde blijkt dat de biomassatoename niet altijd op het zelfde moment begint, zie fig 21. Aangezien de abiotische factoren in de plots (bodem, hoogte) relatief weinig verschillen, wordt dit verschil door de onderzoekers (Vermaat et al 1987) toegeschreven aan een verschillende "aanvangsbedekking" in het voorjaar; PQ 1 ligt midden in een zeegrasbed met een dichte, homogene bedekking, PQ 2 ligt aan de rand van het bed met een pluksgewijze bedekking en PQ 3 ligt op een bijna kaal slik. Zij concluderen dat de biomassatoename pas echt begint boven een drempelwaarde van ca 4 g ADG/m² (= 1000 - 2000 scheuten/m²), omdat onder deze waarde de zeegrasplanten elkaar onvoldoende beschutting kunnen geven tegen blootspeling van de wortels/rhizomen door stroming. Pas boven deze drempelwaarde kan er een (toenemend) deel van de fotosynthese voor de groei worden gebruikt.

Diverse onderzoekers hebben voor *Zostera sp* de relatie bedekking-biomassa in het veld bepaald. Dit zijn Pellikaan (1980) voor de Grevelingen en Daemen (1979) en de Jong, in Meulstee (1988), voor de Oosterschelde. De door hen gegeven vergelijkingen staan in tabel 8.

Sampling date	High littoral <i>Zostera</i> bed		Low littoral <i>Zostera</i> bed	
	<i>Z. marina</i>	<i>Z. noltii</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Z. noltii</i>
May 1978	0	<1	<1	<1
June	0	<1	1-5	<1
July	<1	5	15-20	5-10
August	1	25-35	50-75	30-40
September	1-5	10-20	50-60	60-70
October	<1	10-15	10-15	10-15
November	<1	1-5	1-5	1-5
December 1978	0	1-5	0	1-5
January 1979	0	1-5	0	1-5
February	0	<1	0	<1
March	0	<1	0	<1
April 1979	0	<1	<1	<1



Tabel 7. Seizoensverloop (%-bedekking) van *Zostera* sp in twee zeegrasvelden in de Krabbenkreek (Oosterschelde). (Jacobs et al 1983)

Fig 21. Seizoensverloop van de gem. totale biomassa van *Zostera noltii* in 3 PQ's in de Zandkreek (Oosterschelde). (vert. lijn: 1x standaard afwijking) (Vermaat et al 1987)

Pellikaan (1980);	
Grevelingenmeer submers <i>Zostera marina</i> :	
	$\log\text{BIO} = 1,62\log\text{BED} - 1,04$
Daemen (1979);	
Oosterschelde litoraal <i>Zostera marina</i> en <i>Zostera noltii</i> :	
<i>Z noltii</i>	$\log\text{BIO} = 1,11\log\text{BED} - 0,45$ (r=0,84 n=42)
<i>Z marina</i>	$\log\text{BIO} = 0,99\log\text{BED} - 0,18$ (r=0,77 n=29)
De Jong in Meulstee (1988);	
Oosterschelde litoraal <i>Zostera marina</i> en <i>Zostera noltii</i> :	
<i>Z noltii</i>	$\log\text{BIO} = 0,81\log\text{BED} - 1,16$ (r=0,79 n=316)
<i>Z marina</i>	$\log\text{BIO} = 0,86\log\text{BED} - 1,22$ (r=0,85 n=226)
<i>Z nol+mar</i>	$\log\text{BIO} = 0,83\log\text{BED} - 1,20$ (r=0,91 n=556)
waarin BIO = biomassa in ADG	
BED = bedekking in %	

Tabel 8. Relatie biomassa - bedekking voor *Zostera marina* en *Zostera noltii*

Naast produktie en biomassa is een tweede belangrijk aspect van de populatiedynamiek van *Zostera sp* de detrituskringloop. Van het litorale zee-gras wordt een belangrijk deel geconsumeerd door vogels, maar een deel verdwijnt in de detrituskringloop; hoeveel dit is en hoe deze kringloop verloopt is niet bekend.

Voor de submerse populatie in de Grevelingen is hierover meer bekend. Nienhuis & Groenendijk (1986) begroten dat ca 7.5% van de jaarlijkse produktie rechtstreeks wordt geconsumeerd, terwijl de rest terecht komt in de detrituskringloop. Pellikaan & Nienhuis (1988) hebben nagegaan hoe dit kwantitatief verloopt; zie fig 22 en 23. Hun voornaamste conclusie is dat veel van de in de zomer opgeslagen C, N en P in de winter weer vrijkomt via leaching, en dat ca 35% wordt opgeslagen in de geulen in de vorm van zeer fijn materiaal.

Diverse auteurs wijzen erop dat het zeegrasdetritus in sterke mate begroeid is met microorganismen die het detritus afbreken. Daardoor worden deze microorganismen sterk geconcentreerd en zijn ze in eetbare concentraties beschikbaar voor andere dieren. In dat opzicht vervult het zeegras dus tevens een meer indirecte rol in de totale C-kringloop.

Den Hartog (1987) geeft aan dat er naast de jaarcyclus in de zeegrasvel-den in west Europa in principe ook twee typen meerjarige cycli zijn aan te geven:

- bij aanwezigheid van een zware begrazingsdruk door vogels (en vorst) worden de zeegrasvelden in de winter nagenoeg geheel ontdaan van hun boven-grondse biomassa, met als resultaat dat sediment, dat er in de zomer is terechtgekomen, in de winter weer wordt afgevoerd. De consequentie hiervan is dat de bodem van het zeegrasbed niet of nauwelijks wordt verhoogd, zodat natuurlijke afbraak als gevolg van voortgaande sedimentatie en daardoor te hoog worden van de bodem achterwege blijft. Dit komt bv voor in de litorale zeegrasvelden in Nederland.

- in tegenstelling hiermee leidt het ontbreken van begrazing (en vorst) tot het ophogen van het veld door sedimentatie tot een zodanig niveau dat de milieumstandigheden minder gunstig worden en sterfte van het zeegras en afbraak van het bed plaatsvindt. Dit leidt tot een continu langjarig proces van opbouw en afbraak zoals hij dat beschrijft voor bv Bretagne.

B VOORTEPLANTING

Door diverse auteurs wordt aangegeven (maar verder niet uitgewerkt) dat het meerjarige *Zostera noltii* en de meerjarige vorm van *Zostera marina* voor hun overleving in veel geringere mate afhankelijk zijn van zaadproduktie en kieming dan de éénjarige vorm van *Zostera marina*. Verhagen & Nienhuis (1983) laten met behulp van hun model zien dat in de Grevelingen het submerse *Zostera marina* in de diepere delen (> 2 m) in hoge mate afhankelijk is van jaarlijkse vestiging uit zaad, terwijl in de ondiepere delen het zeegras als wortelstok overwintert.

Keddy (1987) vond in de USA dat éénjarig *Zostera marina* zeven maal zoveel zaad per oppervlakte produceert als meerjarig *Zostera marina* op dezelfde groeiplaats. Jacobs & Pierson (1981) vonden voor meerjarig *Zostera marina* dat bij toenemende diepte het aantal bloemen per bloeischeede afnam.

Pellikaan (1980) citeert Phillips (1974) die aangeeft dat een verlaagd zoutgehalte een positief effect heeft op de kieming van zaad van *Zostera sp*. Verder vond Pellikaan in het Veerse meer kiemplanten in februari bij een

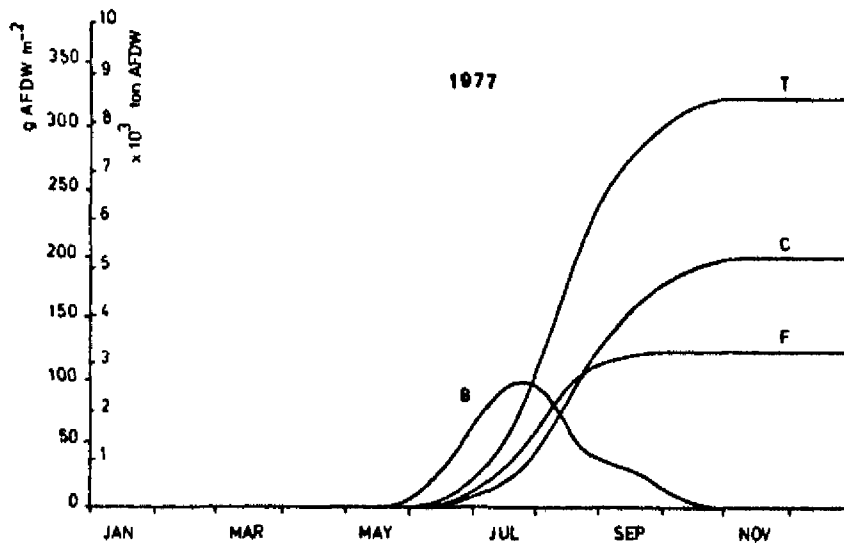


Fig 22. Ontwikkeling van de bovengrondse biomassa (B) van *Zostera marina* en de detritusproductie; op 0.75m diepte in g AFDW, voor de hele Grevelingen in ton AFDW. (T: totale detritus, C: grof detritus, F: fijn detritus) (Pellikaan & Nienhuis 1988)

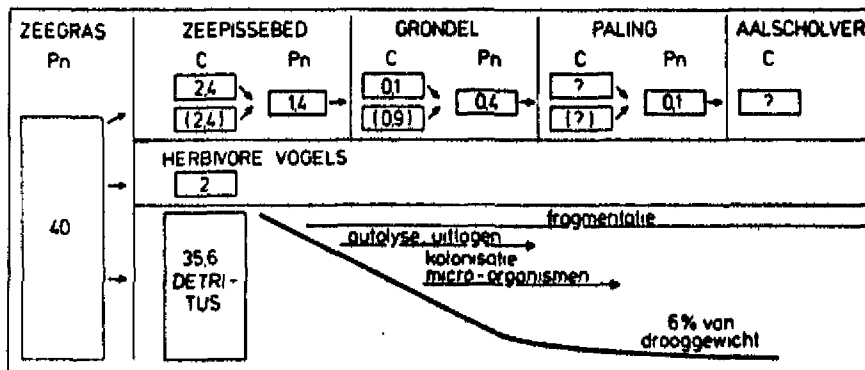


Fig 23. De verwerking van de zeegrasproductie in de Grevelingen in de loop van het jaar. De bovenste twee lijnen hebben betrekking op voedselketens, de onderste op de verwerking van detritus. Tijdas is horizontaal. (P_n = netto productie, C = consumptie, beide in g ADG/m²/j; getallen tussen haakjes slaan op organisch materiaal dat niet van zeegras afkomstig is. Bij het detritus geeft de schuine lijn het drooggewichtverlies in de tijd aan). (Nienhuis 1983a)

watertemperatuur van 6.1°C.

Hootsmans et al (1987) hebben experimenteel de invloed van zoutgehalte en temperatuur op de kieming en kiemplantontwikkeling onderzocht. Een hoge temperatuur (30°C) en een laag zoutgehalte (1‰ Sal) gaven de beste kiemingsresultaten, zowel voor *Zostera noltii* als *Zostera marina*. Lagere temperaturen en hogere zoutgehaltes verminderden de kiemingsresultaten drastisch. Voor de overleving van de kiemplanten was echter een zoutgehalte van 18 - 37 ‰ Sal veel gunstiger evenals een lagere temperatuur (10°C). Tevens vonden zij dat uitdroging en een periode met O₂-loosheid fataal waren voor de zaden, terwijl de mate van kieming toenam na een koude periode.

C BODEMDIEREN EN VISSEN

Hoewel vele auteurs aangeven dat velden met *Zostera* sp een specifiek milieu vormen voor vissen en bodemdieren worden er slechts zelden concrete voorbeelden gegeven. Wel geeft van Goor (1919) zeer gedetailleerde informatie over de samenstelling van de zeegrasgemeenschap. Zo wijst hij voor de Waddenzee op het bieden van schuilmogelijkheden en het functioneren als kraamkamer voor de Gewone Zeekat (*Sepia officinalis* L) en voor vissen, zoals vier soorten zeenaalden en de Zeestekelbaars (*Spinachia spinachia* L). Ook noemt hij het Vliezig Drijfhorentje (*Rissoa membranacea* J.Adams) als een specifieke soort voor zeegrasvelden. De meeste van deze soorten zijn inmiddels geheel of grotendeels uit de Waddenzee verdwenen. Den Hartog (1983) geeft aan dat er specifieke epifytische algen en diatomeeën op zeegrassen voorkomen, bv het roodwier *Melobesia lejolisi* (Rosan) en diatomeeën uit de genera *Cocconeis*, *Navicula*, *Melosira* en *Amphora*.

Enkele meer recente onderzoeken op dit terrein betreffende de Nederlandse situatie worden hier verder uitgewerkt.

Braster & Carrière (1976) vonden voor het Terschellinger wad, dat in een litoraal veld met *Zostera noltii* de soorten *Hydrobia ulvae*, *Abra tenuis*, *Cerastoderma edule*, *Scoloplos armiger*, *Carcinus maenas* (< 2cm) en *Littorina littorea* in grotere aantallen voorkwamen dan daarbuiten en de soorten *Pygospio elegans* en *Macoma balthica* in kleinere aantallen (zie tabel 9). Zij gaan niet verder in op oorzaken.

Jacobs et al (1983) onderzochten twee litorale zeegrasvelden van *Zostera noltii* in de Krabbenkreek, evenwel zonder een vergelijking te maken met punten buiten de velden. Zij vonden dat de meeste bodemdieren in de zeegrasbedden ook algemeen voorkomen in de "kale" slikken in de Oosterschelde. Daarnaast onderscheiden zij een kleine groep soorten die meer specifiek in de velden werden aangetroffen, bestaande uit vnl kleine kreeftachtigen en een enkele worm en slak. Deze tweede groep onderscheidt zich met name doordat de aanwezigheid ervan varieert met de aanwezigheid van het zeegras (seizoensgebonden). Verder vonden zij in de velden een grotere soortenrijkdom dan bij vroeger onderzoek door Wolff in het gebied werd aangetroffen.

Nienhuis (1983a) geeft aan dat de *Zostera marina*-velden in de Grevelingen een belangrijk leefmilieu vormen voor soorten als *Idotea chelipes*, *Hydrobia ulvae* en de vissen *Pomatoschistus minutus* en *P. microps*. Hij spreekt echter vooral van een gradueel verschil in voorkomen vergeleken met de gebieden buiten de zeegrasvelden.

Door Nienhuis & Groenendijk (1986) wordt berekend dat in de Grevelingen ca 3.8‰ van de zeegrasproductie rechtstreeks wordt geconsumeerd door *Idotea chelipes*, die daar het hele jaar voorkomt in dichtheden van 400 tot 600/m².

monster soort	no.	dicht zeegras								ijl zeegr.			kaal wad		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Cardium edule</i>		-	3	1	2	2	4	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Abra tenuis</i>		8	-	1	2	1	2	6	-	1	-	-	-	-	-
<i>Hydrobia ulvae</i>		27	14	10	59	80	19	8	11	8	4	4	-	-	-
<i>Littorina littorea</i>		-	1	3	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carcinas maenas</i>		2	1	2	-	-	3	1	3	1	-	1	-	-	-
<i>Macoma balthica</i>		4	2	2	2	2	-	1	2	9	2	5	9	14	6
<i>Pygospio elegans</i>		19	19	23	36	21	4	1	4	37	37	62	68	36	29
<i>Oligochaeta spec.</i>		3	2	1	-	8	1	-	-	-	3	1	19	14	2
<i>Scoloplos armiger</i>		18	12	11	16	6	-	3	-	7	9	5	2	1	5
<i>Eteone longa</i>		-	-	-	-	3	-	-	-	1	1	-	-	-	2

Tabel 9. Aantallen bodemdieren in resp een dicht zeegrasveld, een ijl zee-
grasveld en op het kale wad (Terschelling 1974). (Braster & Carrière 1976)

Host: <i>Zostera marina</i>	Host: <i>Posidonia oceanica</i>
Association: <i>Fosliello-Myriotricketum</i>	Association: <i>Ascocyclo-Giraudietum</i>
Location: French Atlantic	Location: French Mediterranean
Phaeophyta	
<i>Ascocycclus magnusii</i> (Sauv.) Lols.	<i>Ascocycclus orbicularis</i> (J. Ag.) Magnus
<i>Myriotrictia clavaeformis</i> Harv.	<i>Myriactula gracillii</i> v.d. Ben
	<i>Giraudia sphaclarioides</i> Derb. et Sol. in Castagne
<i>Cladosiphon zosterae</i> (J. Ag.) Kyllin	<i>Cladosiphon mediterraneus</i> Kütz.
	<i>C. irregularis</i> (Sauv.) Kyllin
	<i>C. cylindricus</i> (Sauv.) Kyllin
	<i>Liebmannia levelleii</i> J. Ag.
<i>Punctaria tenuissima</i> (C. Ag.) Grev.	
Rhodophyta	
<i>Fosliella lejollisii</i> (Rosan.) Howe	<i>Fosliella lejollisii</i> (Rosan.) Howe
<i>Erythrotrictia bertholdii</i> Batt.	<i>Chondria mairei</i> G. Feldm.
<i>E. boryana</i> (Mont.) Berth.	<i>Spermothamnion flabellatum</i> Bornet var. <i>dispersa</i> G. Feldm.
<i>Rhodophysema georgii</i> Batt.	

Tabel 10. Karakteristieke soorten epifyten voor twee soorten zeegras.
(hiervan komt *Posidonia* niet in Nederland voor) (Den Hartog 1983)

Van der Heijden & Meekes (1986) laten zien dat het zeegras in de Oosterschelde (Zandkreek) in sterke mate wordt begraasd door *Hydrobia ulvae* en *Littorina littorea*. Deze begrazing betreft vooral de epifytenbegroeiing op de bladeren. Uit hun (experimenteel) onderzoek bleek tevens dat deze epifytenbegrazing een positief effect heeft op de groei van het zeegras. Zij vonden in de Zandkreek dichtheden/m² van 2100 - 38000 *Hydrobia*'s en enige 100-en *Littorina*'s (ter vergelijking Braster & Carrière (1976) vonden ca 100 *Littorina*'s en 3650 *Hydrobia*'s/m² in het door hen onderzochte zeegrasveld). Uit onderzoek van Rijkswaterstaat in de Oosterschelde bleek dat in zeegrasvelden gemiddeld ca twee maal zoveel *Hydrobia ulvae* voorkwam als daarbuiten (van der Meer mond. med.).

Bell et al (1988) en Bell & Westoby (1986a,b) vonden voor 2 zeegrassoorten in Australië dat de vestiging van jonge vis wordt beïnvloed door de plaats van het zeegrasveld in het estuarium (afstand tot de zee), resp dat de dichtheid en de hoogte (lengte) van het zeegras voor veel diersoorten die er in leven van belang zijn.

D VOGELS

Zeegrassen vormen een belangrijke voedselbron voor diverse plantenetende vogels. Belangrijkste soorten voor de nederlandse situatie zijn Rotgans, Knobbelzwaan, Meerkoet, Pijlstaarteend, Wilde eend, Smient, Tafeleend en Wintertaling (Nienhuis & Groenendijk 1986, Rooth 1985, Braster & Carrière 1976, Jacobs et al 1983). Daarbij is het voor de Tafeleend niet duidelijk of deze specifiek zeegras eet of zich meer toelegt op de in de velden aanwezige fauna (Rooth 1985).

Door Nienhuis & Groenendijk (1986) is voor de Grevelingen gekwantificeerd hoe groot de consumptie van zeegras door deze vogels is. Zij komen op een totale consumptie van 1.3 g C/m²/j, zijnde ongeveer 3.7% van de totale bovengrondse produktie aan zeegras.

Voor de litorale zeegraspopulaties vormt mn de Rotgans een belangrijke grazer (oa Wolff et al 1967, Jacobs et al 1983). Verondersteld wordt wel dat deze in najaar en winter het overgrote deel van de bovengrondse biomassa en een flink deel van de ondergrondse biomassa consumeert.

Tubbs & Tubbs (1983) vonden in zuid Engeland dat de bedekking van *Zostera noltii* en *Zostera marina* in het litoraal in de winterperiode afnam tot bijna 0%. In delen die werden gevrijwaard van begrazing door Rotgans, Smient en Wintertaling bleef de winterbedekking veel hoger, nl ca 20 - 30%, zie fig 20. Wanneer de zeegrasbedekking onder de 10% kwam, gingen de ganzen en eenden over op groenwieren en daarna op wintergranen en weilanden. Zij constateerden ook dat hergroei in het voorjaar in de begraasde delen veel later zichtbaar op gang kwam, omdat de nieuw gevormde delen aanvankelijk werden weggegrasd. In sublitorale *Zostera marina* velden veranderde de bedekking in de winter slechts weinig. Verder vonden Tubbs & Tubbs dat een sterke toename van het litorale zeegras in de periode 1965 - 1980 gepaard ging met een sterke toename van de aantallen Rotgans, Smient en Wintertaling. Ook den Hartog (1987) geeft aan dat door een zware begrazingsdruk op litorale zeegrasvelden deze velden in de winter nagenoeg geheel kaal kunnen zijn.

E EPIFYTEN

Zeegrassen bieden goede mogelijkheden voor begroeiing met epifyten. Den Hartog (1983) geeft aan dat dit voor een deel specifieke wiersoorten betreft (zie ook tabel 10 en van Goor 1919). De begroeiing is met name geconcentreerd

op de oudere bladeren en bladtoppen (de oudste delen).

Door diverse auteurs wordt aangegeven dat een toenemende eutrofiëring leidt tot een toenemende epifytenbegroeiing, zie bv den Hartog 1987, Kemp et al 1983 (fig 16), Wium-Andersen & Borum 1984, Neverauskaus 1987. De laatste auteur meldt zelfs het plaatselijk grotendeels of geheel verdwijnen van zeegras tgv deze begroeiing.

Voor Nederland wijzen Braster & Carrière (1976) erop dat het Terschellingse zeegras sterk is begroeid met epifyten. Pellikaan (1980) constateert een sterke epifytenbegroeiing van zeegras in het eutrofe Veerse meer en het min of meer ontbreken ervan in het minder eutrofe Grevelingenmeer. Van der Heijden & Meekes (1986) vonden in de Zandkreek nagenoeg geen epifyten op het zeegras. Veldobservaties van de eerste auteur voor de overige Oosterschelde bevestigen dit beeld. In noordoost Schotland, waar de eutrofiëring nog een probleem is van beperkte omvang, blijkt *Zostera marina* in 1988 vrijwel uitsluitend begroeid te zijn met roodwieren. *Enteromorpha* sp en *Ulva* sp waren daar afwezig (de Jonge pers. med.).

Van der Heijden & Meekes (1986) hebben aangetoond dat een sterke epifytenbegroeiing, die niet door grazers wordt verwijderd, kan leiden tot een verminderde groei van het zeegras. Kemp et al (1983) constateerden dat bij een begroeiing van 4 g DW epifyt/g DW plant er een groeireductie van de plant was van 50% (fig 16). Wium-Andersen & Borum (1984) vonden dat bij een dichte aangroei met epifyten de lichtuitdoving aan het oppervlak van het zeegrasblad kon oplopen tot 90% (fig 15). Desondanks constateerden de laatsten geen groeireductie van de plant als geheel, wat zij toeschrijven aan het feit dat de begroeiing vooral op de oudere bladeren zit, terwijl de produktie vooral plaatsvindt mbv nieuwe, nog onbegroeide bladeren.

De epifytenbegroeiing kan een wezenlijk onderdeel uitmaken van de totale primaire produktie van een zeegrasveld. Wium-Andersen & Borum (1984) vonden voor de Øresund dat ca 8% van de primaire produktie (op jaarbasis) van een zeegrasbed voor rekening van epifyten kwam. Penhale (1977) vond dat 18% van de primaire produktie van een zeegrasveld voor rekening van de epifyten kwam.

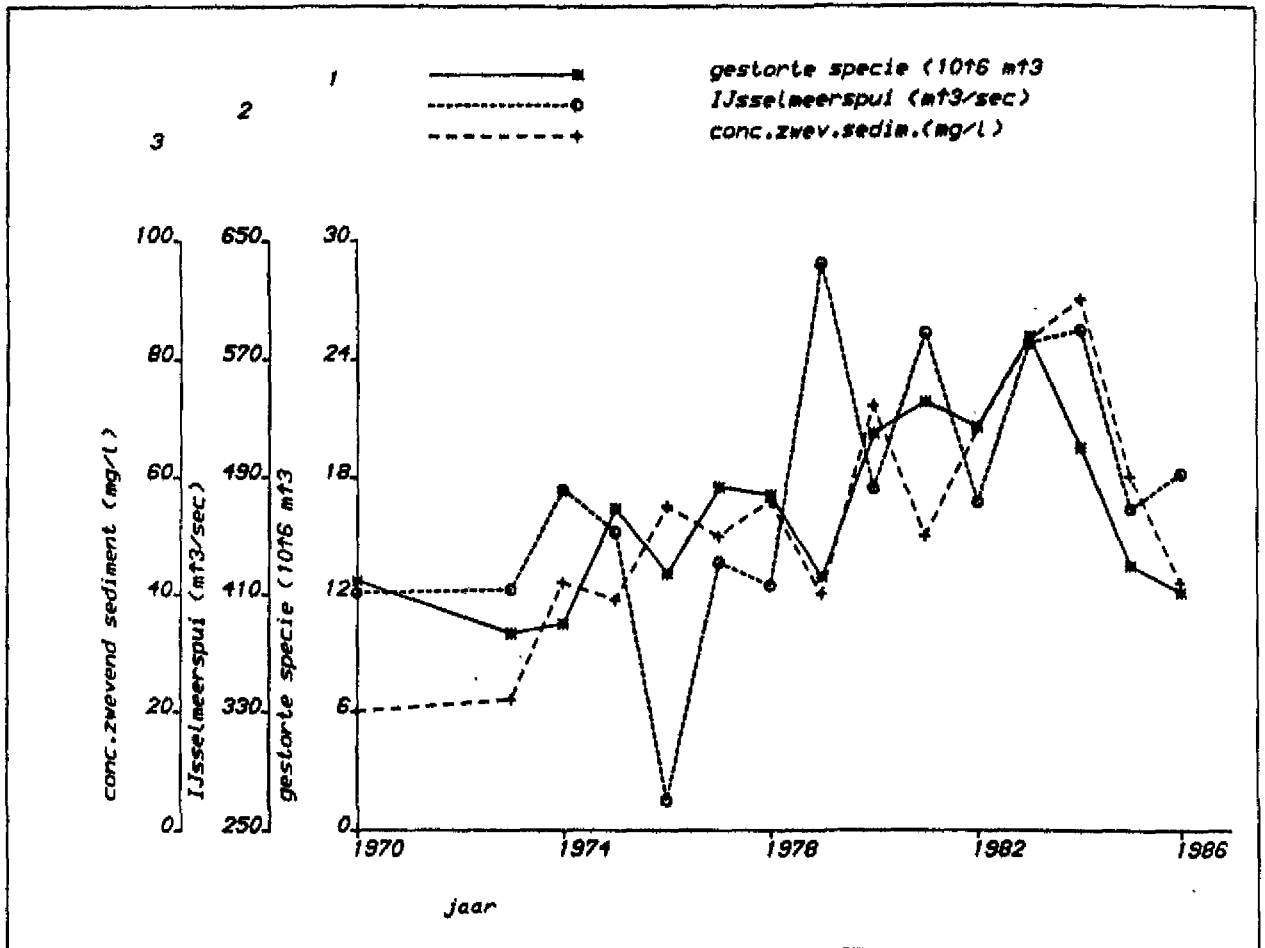


Fig 24. Verloop concentratie zwevende stof in het Marsdiep, stortingen op Loswal Noord en Spui vanuit het IJsselmeer in de periode 1972 - 1988. (> waarden 1950) (diverse bronnen)

4 EFFECTEN

In dit hoofdstuk wordt met de voorgaande informatie aangegeven wat de eventuele effecten zijn van een aantal menselijke ingrepen op het voorkomen van *Zostera* sp. Tevens wordt zo mogelijk een beeld geschetst van de actuele situatie in Nederland voor het betreffende aspect.

4.1 TROEBELHEID

De troebelheid van het water, ofwel de hoeveelheid zwevende stof, is van directe invloed op de hoeveelheid licht die op een bepaalde diepte kan doordringen. In principe geldt dat hoe helderder het water is hoe dieper zeegras kan voorkomen en vice versa, zowel met als zonder getij. Immers zoals uiteengezet heeft zeegras voortdurend een zekere minimale hoeveelheid licht nodig, zowel qua intensiteit als qua tijdsduur (ca 12 uur jaargem., zie ook fig 10). In zeer troebele watersystemen wordt deze kritische hoeveelheid licht op grotere diepte niet gehaald, waardoor de soort op die diepte niet meer kan overleven. In de praktijk blijkt die diepte ongeveer overeen te komen met de zichtdiepte gemeten met een Secchischijf.

Een afname van de troebelheid betekent dan ook dat zeegras zich kan uitbreiden naar diepere delen, danwel dat er zodanige vestigingsvoorwaarden ontstaan dat er zeegras kan leven. Een ondergrens hierbij wordt gevormd door de natuurlijke achtergrondextinctie van het water. Een in de tijd toenemende troebelheid daarentegen, zoals de laatste decennia in de Waddenzee is waargenomen, betekent dat het zeegras zich moet "terugtrekken" tot in de ondiepere delen en eventueel zelfs geheel zal verdwijnen.

Voor de Nederlandse situatie komt het erop neer, dat in de Oosterschelde anno 1988 en het Grevelingenmeer de helderheid in de zomer is toegenomen tot ongeveer de achtergrondextinctie; hier zal de troebelheid nauwelijks beperkend zijn. Voor het Veerse meer lijkt dit ook op te gaan. In de Waddenzee en de Westerschelde echter is de grote troebelheid van het water wel een (van de) beperkende factor(en) (geworden) in het voorkomen van zeegras (zie ook hieronder). Een Secchidiepte van 0.5 - 1m in de Waddenzee betekent nl dat de ondergrens van het zeegras beperkt wordt tot een diepte van ±NAP (GHWD - de Secchidiepte). De bovengrens van *Zostera* sp wordt bepaald door het niveau waarop bij ieder getij overspoeling plaatsvindt; voor de westelijke Waddenzee met een gemiddeld getijverschil van 1.5 - 2m zal deze grens van "altijd overspoeling" rond NAP+0.5m liggen. Deze twee grenzen samen beperken de feitelijke zone waarin *Zostera* sp kan groeien tot een zone van slechts enkele decimeters (ca NAP - NAP+0.5m).

In het hierna volgende worden de ontwikkelingen in de troebelheid in de westelijke Waddenzee gedurende de laatste decennia nader bekeken; daarbij wordt er tevens een analyse gemaakt van de mogelijke oorzaken van deze ontwikkelingen.

Uit fig 24 blijkt dat in de periode 1973 - 1984 de concentratie zwevende stof in het Marsdiep geleidelijk toeneemt en dus de Secchidiepte afneemt. In dezelfde periode nemen ook de hoeveelheden op Loswal Noord gestorte baggerspecie toe, als ook de gespuide hoeveelheden IJsselmeerwater. Deze toenames lopen min of meer parallel aan elkaar. Vanaf 1984 nemen deze cijfers allemaal weer min of meer parallel af, hetgeen een zeker verband suggereert tussen deze cijfers. Dit is niet onwaarschijnlijk, aangezien enerzijds door de

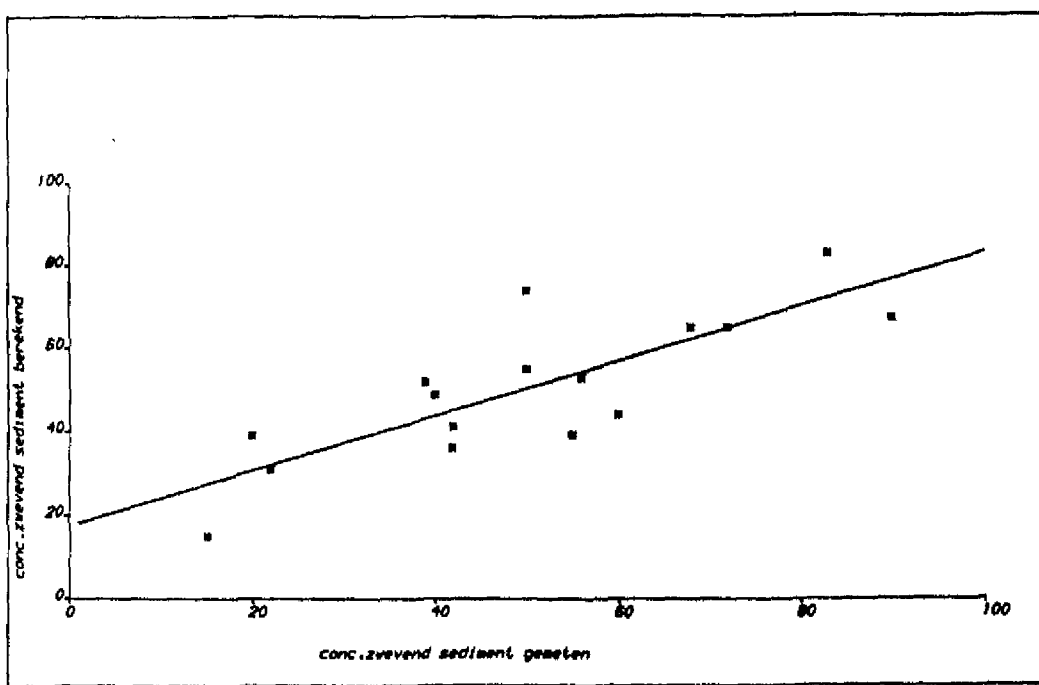


Fig 25. Verband tussen de gemeten en berekende zwevende stof concentraties in het Marsdiep. (theorie 1, invloed Loswal Noord en IJsselmeerspui onafhankelijk van elkaar)

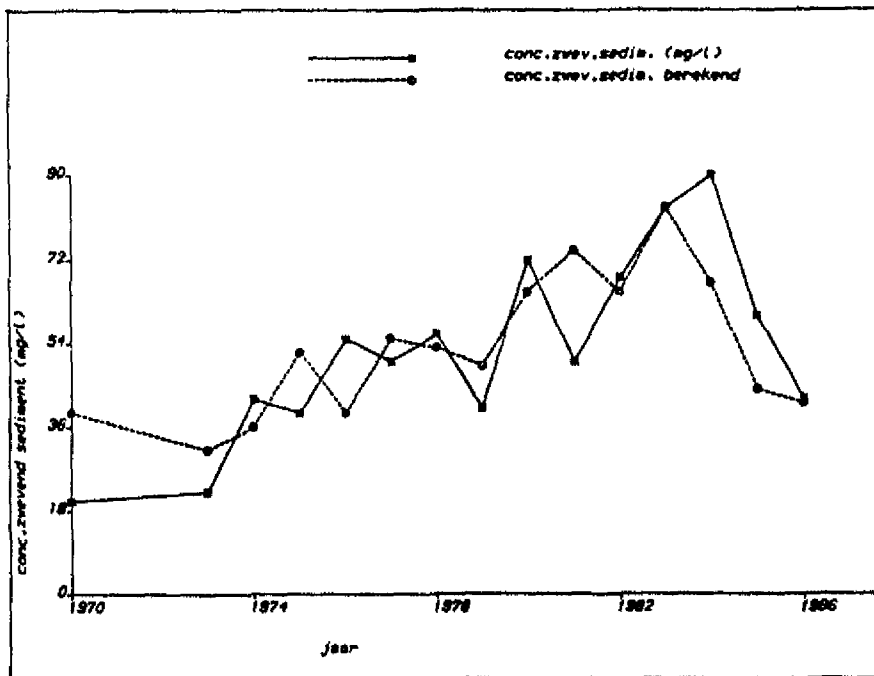


Fig 26. Gemeten en berekende zwevende stof concentraties per jaar vanaf 1972. (theorie 1).

stortingen op Loswal Noord (veel ?) zwevend materiaal in het Noordzeewater komt, dat met de overheersende noordwaardse stroming langs de kust in de richting van de Waddenzee wordt getransporteerd. Anderzijds ontstaan door de spulactiviteiten vanuit het IJsselmeer dichtheidsstromingen in de westelijke Waddenzee (Dronkers, 1984), die eveneens kunnen leiden tot een verhoging van de concentraties zwevende stof.

Op grond hiervan wordt aangenomen, dat de concentratie zwevende stof in de westelijke Waddenzee in hoofdzaak is opgebouwd uit drie componenten:

- de natuurlijke achtergrondconcentratie;
- een zekere hoeveelheid is (proportioneel) afkomstig van Loswal Noord;
- een zekere hoeveelheid is (proportioneel) het gevolg van dichtheidsstromingen als gevolg van de IJsselspuil.

Hierbij is geen rekening gehouden met variaties als gevolg van wind, geulverleggingen, ed., noch met eventueel verhoogde slibaanvoer naar de Rotterdamse havens als gevolg van verhoogde rivierafvoer (oa ten gevolge van daardoor vergrootte dichtheidsstromingen daar ter plaatse).

De natuurlijke achtergrondconcentratie kan in principe min of meer worden gebaseerd op de situatie in 1950. In dat jaar werd er nog weinig gestort op Loswal Noord (ca $5 \cdot 10^6$ m³, zijnde een kwart van de huidige hoeveelheden) en was de IJsselmeerafvoer relatief laag (ca 375 m³/sec). Het zwevend stof gehalte was toen 15 mg/l.

Gebaseerd op deze basisgegevens en aannamen kunnen drie theorieën worden uitgewerkt over de toename van het zwevende stof gehalte in het Marsdiep. Deze theorieën zijn op de volgende uitgangspunten gebaseerd:

- het aandeel van Loswal Noord in de zwevende stofconcentraties voor de Hollandse kust is ca 80% (van Alfen pers. med.);
- de bijdrage van Loswal Noord aan de zwevende stofconcentraties in het Marsdiep is ca 8 - 10mg/l (MANS 1988).

Hoewel deze twee uitgangspunten strijdig lijken, hoeft dat niet persé, mits er in het tweede geval vanuit gegaan wordt, dat er in de omgeving van het Marsdiep een derde, onbekende, bron is, die een grote bijdrage levert aan de zwevende stofconcentraties ter plaatse. In de eerste twee theorieën wordt er van uitgegaan, dat deze onbekende bron er niet is, zodat beide uitgangspunten tot verschillende conclusies leiden. De derde theorie gaat kort in op de consequenties van zo'n onbekende bron van troebelheid.

Theorie 1. de theorie van de gelijke bijdragen

Aanname hierbij is dat Loswal Noord en IJsselmeerspuil in dezelfde mate, en onafhankelijk van elkaar, inwerken op de zwevende stof gehalten in het Marsdiep. Dit komt, omdat Loswal Noord de hoeveelheid van buiten aangevoerd slib beïnvloedt en de IJsselmeerafvoer de mate van troebeling als gevolg van dichtheidsstromingen. Wel kan er sprake zijn van een zekere verzadiging van de zwevende stof concentratie als gevolg van de maximale transportcapaciteit van het water.

Volgens van Alfen (pers. med.) is het aandeel van Loswal Noord in de zwevende stof gehalten voor de Hollandse kust ca 80 %, hetgeen betekent dat er een grote invloed is van de stortingen daar op de gehalten in het Marsdiep. Dit houdt in dat door een zekere toename van de stort op Loswal Noord (tov 1950) het stof gehalte met een vergelijkbare factor toeneemt.

Hetzelfde geldt voor een toename van de IJsselmeerspuil. Een toename van de spuil boven een zekere minimumwaarde leidt tot een vergelijkbare toename van de troebelheid door dichtheidsstromingen.

jaar	gestorte specie (m ³ /jaar)	IJsselmeerspui (m ³ /sec)	zwevend sediment gemeten (mg/l)	zwevend sediment berekend (mg/l)*
1950	5	376	15	-
1970	12.7	411	20	39
1973	10.0	413	22	31
1974	10.5	481	42	36
1975	16.4	453	39	52
1976	13.1	270	55	35
1977	17.5	432	50	55
1978	17.1	416	56	53
1979	12.9	634	40	49
1980	20.2	482	72	65
1981	21.8	587	50	74
1982	20.5	473	68	65
1983	25.1	580	83	83
1984	19.5	589	90	67
1985	13.5	468	60	44
1986	12.1	492	42	41

Tabel 11. De gestorte hoeveelheid baggerspecie op Loswal Noord (per jaar), IJsselmeerafvoer (jaargemiddeld) en concentratie zwevend sediment in het Marsdiep (jaargemiddeld) alsmede de berekende concentratie zwevend sediment.

*: berekend volgens

$$\frac{(\text{stort } 19.. + \text{afvoer } 19..)}{\text{stort } 1950 + \text{afvoer } 1950} \cdot 15 - 1) \times \text{zwev.stof } 1950 = \text{zwev.stof } 19..$$

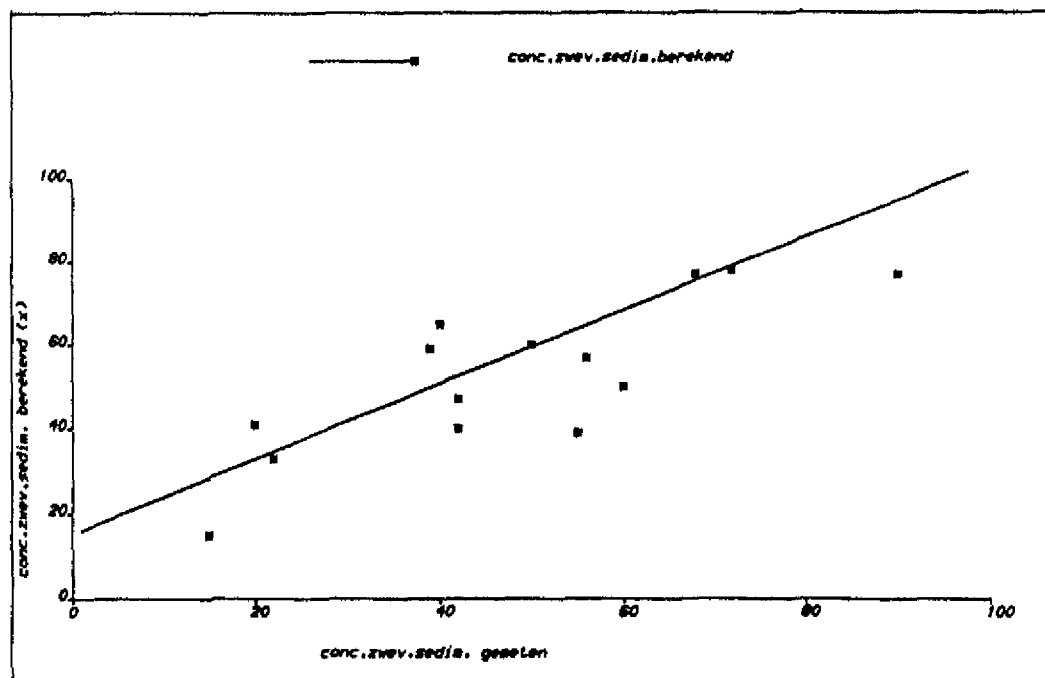


Fig 27. Verband tussen de gemeten en berekende zwevende stof concentraties in het Marsdiep.
(theorie 1a, invloed Loswal Noord en IJsselmeerspui afhankelijk van elkaar)

Wanneer we de stortcijfers relateren aan het stortcijfer uit 1950, zijnde $5.000.000 \text{ m}^3$, en de spuicijfers aan de spui in 1950, zijnde $375 \text{ m}^3/\text{s}$, en de zo verkregen "vergrotingsfactoren" bij elkaar optellen, en die weer met het achtergrondsslibgehalte van 15 mg/l vermenigvuldigen krijgen we een serie "berekende" - "op grond van deze theorie verwachte" concentraties zwevende stof:

$$\left(\frac{\text{stort } 19\dots}{\text{stort } 1950} + \frac{\text{spui } 19\dots}{\text{spui } 1950} - 1 \right) \times \text{zwev. stof } 1950 = \text{zwev. stof } 19\dots \text{ berekend}$$

NB (hierin is de aftrek van 1 nodig omdat anders er twee maal een factor 1 = "geen afwijking" wordt ingebracht in de vergelijking; immers voor 1950 zou de formule leiden tot het volgende:

$$\left(\frac{5}{5} + \frac{375}{375} \right) \times 15 = (1 + 1) \times 15 = 30 \text{ mg/l}$$

De resultaten staan in tabel 11 en figuur 25. De gemeten en berekende waarden correleren goed met elkaar (0.80) en de lijnvergelijking in fig 25 luidt $y = 0.65x + 17.6$. Daarin is de 17.6 ongeveer gelijk aan de achtergrondswaarde van het zwevend slib. Tevens zijn in fig 26 de gemeten, resp berekende concentraties zwevende stof uitgezet per jaar.

NB. 1. Indien wordt uitgegaan van de veronderstelling dat de invloed van de dichtheidsstroming mede bepaald wordt door de grootte van de geïmporteerde hoeveelheid slib vanaf Loswal Noord, dus dat de "stortfactor" en de "spuifactor" met elkaar moeten worden vermenigvuldigd, dan blijkt er eveneens een goed verband te bestaan ($0.73, y = 0.89x + 15.2$; fig 27).

2. Indien rekening wordt gehouden met een naif effect van de loswalstortingen, dus dat de grootte van de stort van het voorgaande jaar nog doorwerkt in het daaropvolgende jaar, is er ook een goed verband tussen de gemeten en berekende waarden ($0.76, y = 0.72x + 13.0$).

Theorie 2. de theorie van de afvoerdominantie

Volgens modelberekeningen zou de bijdrage van Loswal Noord aan de zwevende stof concentraties in het Marsdiep in de orde grootte van ca 8 - 10 mg/l zijn (MANS 1988). Dit betekent dat de grootste bijdrage in de verhoogde stofgehalten door de dichtheidsstromingen tgv de spui van het IJsselmeer worden veroorzaakt.

Indien de op deze wijze geschatte bijdrage van Loswal Noord (= 10mg/l) wordt afgetrokken van de gemeten gehalten, dan blijft er een duidelijk verband over tussen de IJsselmeerspui en de zwevende stofgehalten, zie fig 28.

Theorie 3. de theorie van de onbekende zwevende stofbron

Bij een onbekende bron kan bv worden gedacht aan het vrijkomen van slib door het aansnijden van een laag slibhoudend materiaal (bv een oude mosselbank, of een kleilaag) door een stroomgeul die zich verplaatst. Het gevolg is een tijdelijke toename van de sedimentgehalten in het water. Bedacht moet worden dat dit aspect in een gebied als de Waddenzee van oudsher meespeelt. Duidelijke aanwijzingen voor het optreden van dit verschijnsel zijn er niet.

Het zal duidelijk zijn, dat de vraag, welke theorie de werkelijkheid het best benadert, van groot belang is in verband met eventueel te nemen maatregelen. Vooralsnog lijkt de eerste theorie het meest realistisch. Hiervoor kunnen twee argumenten worden gegeven:

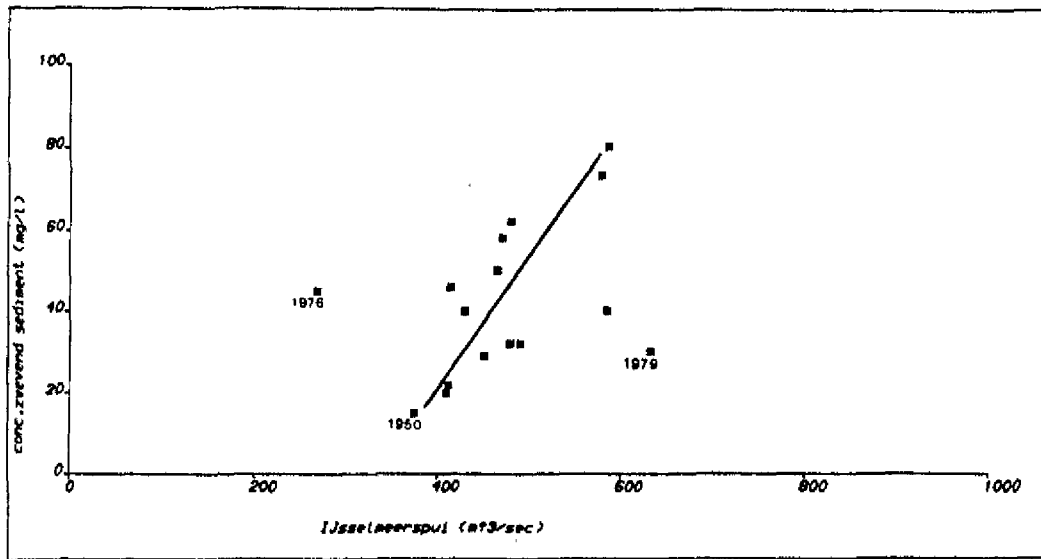


Fig 28. Verband tussen gemeten zwevende stof concentraties, na aftrek van de bijdrage van Loswal Noord, en de IJsselmeerspij (theorie 2).

- de wadbodems rond het Marsdiep zijn vrij ernstig vervuild en benaderen tot op zekere hoogte de kwaliteit van het Rotterdams havenslib (N Dankers, pers. med.); dit duidt op een vrij grote import van zwevend materiaal uit de omgeving van Loswal Noord;
- de sedimentstroom langs de Hollandse kust wordt langs het noordelijk deel van de Noord Hollandse kust tegen de kust aan versmald en buigt bij het Marsdiep grotendeels af naar de Waddenzee (H Baptist, pers. med.).

4.2 EUTROFIERING

Eutrofiëring heeft enerzijds een direct effect op de groei van *Zostera* sp, omdat de voedingsstoffengehaltes toenemen. Daar staat tegenover dat door eutrofiëring ook de groei van epifyten sterk kan toenemen. In situaties dat deze epifyten niet of onvoldoende worden weggegraasd kan dit leiden tot groeivermindering, en plaatselijk zelfs verdwijnen, van het zeegras als gevolg van beschaduwing van de bladeren in het voor de fotosynthese belangrijke lichtgebied.

Daarnaast kan eutrofiëring er ook toe leiden dat andere wieren (bv *Ulva* sp en *Enteromorpha* sp) zich sterk kunnen uitbreiden en zo het zeegras kunnen wegconcurreren qua licht en ruimte.

Hoewel bemestingsproeven uitwijzen dat een N en/of P gift in sommige gevallen een positief effect kan hebben op de groei en biomassa van zeegras lijkt het voor de Nederlandse situatie niet erg waarschijnlijk dat de groei van *Zostera* sp nutriënten beperkt is. Dit betekent dat een verhoogd nutriëntengehalte veeleer de groei van epifyten, fytoplankton en/of macrowieren ten goede zal komen dan de zeegrasgroei. In situaties waar de aanwezigheid van natuurlijke begrazers om bepaalde redenen beperkt is, betekent dit, dat de groei van het zeegras negatief wordt beïnvloed.

In de Oosterschelde en het Grevelingenmeer lijkt de eutrofiëring geen wezenlijke problemen op te leveren en in de Westerschelde is dit onduidelijk. In het Veerse meer lijkt de eutrofiëring wel problemen op te leveren voor het zeegras, wat blijkt uit zowel de ruimteconcurrentie met *Ulva* sp als de sterke epifytenbegroeiing. Ook in de Waddenzee zou eutrofiëring een negatieve rol kunnen spelen, gezien de constatering dat het Terschellinger zeegras dicht met epifyten is begroeid en er een sterke toename lijkt te zijn in de hoeveelheden groenwieren.

4.3 VISSERIJ

Het effect van visserij is zowel indirect als direct.

Indirecte invloed is er door het opwoelen van de bodem door korvisserij waardoor de troebelheid toeneemt. Wanneer dit slechts incidenteel plaatsvindt in een gebied zal dit het eventueel aanwezige zeegras amper beïnvloeden. Alleen bij zeer frequente visactiviteiten zal enige invloed merkbaar zijn. Het lijkt niet waarschijnlijk dat dit in zuid-west Nederland een rol van betekenis speelt. Voor de Waddenzee, waar door de garnalenvissers veel op de randen van de ondiepe delen wordt gevist, dus dicht bij de plaatsen waar eventueel zeegras zou kunnen groeien, zou dit mogelijk wel een rol kunnen spelen.

Directe invloed is er doordat bij korvisserij de zeegrasplanten uit de bodem worden getrokken, danwel dat grote plantendelen worden losgerukt. Aangezien zeegras in de ondiepere delen groeit zal dit slechts zelden een probleem vormen, wellicht met uitzondering van het Grevelingenmeer (hoewel er

dienaangaande geen meldingen bekend zijn). Dit kan anders worden als, door maatregelen, het zeegrasbestand in de Waddenzee zich weer heeft uitgebreid naar lagere delen.

Anders ligt dit op mosselpercelen. Indien die enige tijd niet worden gebruikt, kan zich hier een vrij dicht zeegrasveld ontwikkelen; wanneer een dergelijk perceel vervolgens weer wordt bevist, zal het aanwezige zeegras daar ernstig van te lijden hebben. Het is echter de vraag of dit als een negatief feit mag worden aangemerkt, aangezien het zeegras in zo'n geval min of meer profiteert van het tijdelijk "braakliggen" van het mosselperceel.

4.4 VERONTREINIGING

Verontreiniging van het water met bestrijdingsmiddelen, zware metalen, pcb's en dergelijke kunnen een effect hebben op de groei van zeegras. Voor sommige stoffen is dit aangetoond, bv Hg en Atrazine, maar voor de meeste is nog geen informatie voorhanden. Wel is uit de Deense Waddenzee bekend dat op plaatsen waar grote effluentlozingen plaatsvinden het zeegras in verminderde mate aanwezig is of zelfs ontbreekt. Harde causale relaties tussen een en ander zijn evenwel niet gelegd.

Een belangrijk neveneffect van verhoogde toxische stoffen niveau's kan echter zijn dat bepaalde bodemdieren, en dan mn begrazers van epifyten er een negatieve invloed van ondervinden. Dit werkt dan indirect negatief door naar de groeiomogelijkheden van zeegras, vooral in situaties waar toxicantenlozingen gepaard gaan met verhoogde nutriëntengehalten.

Voor Nederland lijkt het erop dat er in het Grevelingenmeer en de Oosterschelde wat dit betreft geen problemen zijn, in de Westerschelde, het Veerse meer en de Waddenzee zou dit wel een rol kunnen spelen (verg bv de aantallen wadslakjes op het Terschellinger wad en in de Zandkreek die een factor 6 - 10 in aantal verschillen).

4.5 BAGGEREN, ZANDWINNING, SPECIEBERGING

Deze activiteiten leiden tot een aantal effecten voor het zeegras.

Directe effecten betreffen het gebruikmaken van zeegrasvelden voor winning of berging van materiaal. Het gevolg hiervan is dat het zeegras verdwijnt en daarna afhankelijk van de nieuwe diepte van de bodem en de nieuwe hydrodynamische condities eventueel weer kan terugkomen. Dit zal per geval beoordeeld moeten worden.

Indirecte effecten betreffen enerzijds het opwoelen van sediment in de waterkolom en daarmee het troebeler worden van het water en anderzijds het min of meer blijvend veranderen van de hydraulische condities in een groter gebied met als gevolg een blijvend veranderde (grotere) troebelheid van het water. Voor de effecten hiervan zie 4.1. Indien deze vertroebeling slechts gedurende een korte tijd (weken) plaatsvindt zal het effect gering zijn. Wanneer er echter sprake is van grootschalige baggerwerken gedurende een lange reeks van jaren kan er sprake zijn van een min of meer "permanente" toename van de troebelheid en kan de zeegrasvegetatie ernstig te lijden hebben. De Jonge (1983) constateerde bijvoorbeeld dat langdurige zandwinning en baggerwerkzaamheden in het Eemsestuarium leidden tot hydraulische veranderingen, waardoor de troebelheid gemiddeld over een heel jaar veranderde (werd verhoogd).

4.6 KLIMAAT

Over de gevolgen van klimaatsveranderingen is weinig te zeggen zonder

eerst de aard van die veranderingen nauwkeuriger te kennen. Een algemene lijn kan zijn dat bij hogere watertemperaturen (boven de 20°C) en gelijkblijvende instraling de maximale diepte waarop zeegras nog kan voorkomen zal afnemen. De effecten van een stijgende waterspiegel zijn nauwelijks aan te geven, aangezien deze onder andere afhangen van wat de morfologie en de hydrodynamische condities in een bepaalde situatie gaan doen (zie ook Giesen 1988).

Lijst met enkele gebruikte termen en formules

TERMEN

Litoraal	gebied tussen gem. hoogwater en gem. laagwater (= eulitoraal).
Sublitoraal	gebied onder gem. laagwater.
submers	gebied permanent onder water in een stagnant meer.

GEBRUIKTE FORMULES

Formules gebruikt tbv berekening concentraties zwevende stof en Secchidiepte

$$K_d = E = E_0 + 0.04S_m$$

waarin $K_d = E =$ Extinctie in m^{-1}

$E_0 =$ natuurlijke achtergrondextinctie in m^{-1}

$S_m =$ conc. zwevende stof in mg/l

$$S_d = 1.6/E$$

waarin $S_d =$ Secchidiepte in m

E_0 varieert per gebied en is in de Oosterschelde 0.5 en in Eems-Dollard 0.4

Omrekeningen:

Licht: $1W = 1J/sec = 4,6\mu E/sec,$

waarin W = Watt

J = Joule

E = Einstein

Biomassa zeegras: $C = \frac{DW}{2,7}$; $C = \frac{ADG}{2,15}$; $ADG = \frac{DW}{1,25}$

waarin C = gram koolstof

DW = gram drooggewicht

ADG = gram asvrij drooggewicht

LITERATUUR

Anon. (1988)

Ecologische basiskaarten vande Waddenzee tbv oliebestrijding. Rijksinst. voor Natuurbeheer & Rijkswaterstaat dir Noord Holland/Friesland/Groningen (samenstelling K S Dijkema & C Veld).

Backman, T.W. & Barilotti, D.C. (1976)

Irradiance reduction effects on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Mar. Biol.* 34:33-40.

Beeftink, W.G. (1965)

De zoutvegetaties van zw-Nederland beschouwd in europees verband. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 65-1, H4:83-85.

Bell, J.D. & Westoby, M. (1986a)

Importance of local changes in leaf height and density to fish and decapods associated with seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104:249-274.

Bell, J.D. & Westoby, M. (1986b)

Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: effects on common fish and decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104:275-295.

Bell, J.D., Steffe, A.S. & Westoby, M. (1988)

Location of seagrass beds in estuaries: effects on associated fish and decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 122:127-146.

Biebl, R. & McRoy, C.P. (1971)

Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures. *Mar. Biol.* 8:48-56.

Braster, B. & Carrière, C. (1976)

Een oecologische studie van het Zeegrass van het Terschellinger wad in 1974. Lab. voor Aquatische Oecologie, KU Nijmegen.

Brinkhuis, B.H., Penello, W.F. & Churchill, A.C. (1980)

Cadmium and manganese flux in Eelgrass *Zostera marina* II. Metal uptake by leaf and root-rhizome tissues. *Mar. Biol.* 58:187-196.

Brix, H. & Lyngby, J.E. (1982)

The distribution of Cadmium, Copper, Lead, and Zinc in Eelgrass (*Zostera marina* L.). *The Science of the Total Environ.* 24:51-63.

Brix, H. & Lyngby, J.E. (1983)

The distribution of some metallic elements in Eelgrass (*Zostera marina* L.) and sediment in the Limfjord, Denmark. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 16:455-467.

Brix, H. & Lyngby, J.E. (1984)

A survey of the metallic composition of *Zostera marina* in the Limfjord, Denmark. *Arch. Hydrobiol.* 99:347-359.

- Brix, H., Lyngby, J.E. & Schierup, H. (1983)
Eelgrass (*Zostera marina* L.) as an indicator organism of trace metals in the Limfjord, Denmark. *Mar. Environ. Research* 8:165-181.
- Bulthuis, D.A. (1987)
Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquat. Bot.* 27:27-40.
- Burrell, D.C. & Schubel, J.R. (1977)
Seagrass ecosystem oceanography. In: *Seagrass ecosystems, a scientific perspective*. Marine Science, vol.4, ed.'s C.P. McRoy and C. Helffferich. Dekker Publ., N.Y., 314 pp., p195-232.
- Capone, D.G. (1983)
N₂ fixation in seagrass communities. *M.T.S. Journal* 17:32-37.
- Daemen, E.A.M.J. (1979)
Verspreiding en biomassa van *Zostera marina* L. en *Zostera noltii* Hornem. in de Oosterschelde. Delta Instituut voor Hydrobiol. Onderz.-Studentenverslagen D6-1979.
- Dennison, W.C. (1987)
Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.* 27:15-26.
- Dennison, W.C., Aller, R.C. & Alberte, R.S. (1987)
Sediment ammonium availability and eelgrass (*Zostera marina*) growth. *Mar. Biol.* 94:469-477.
- Dijkema, K.S. (1989)
Habitats of the Netherlands, German and Danish Waddensea, kaart 1:100.000. RIN in prep.
- Drifmeyer, J.E. (1980)
Uptake of ⁶⁵Zn by eelgrass, *Zostera marina*, L. *The Science of the Total Environ.* 16:263-266.
- Dronkers, J. (1984)
Import of fine marine sediment in tidal basins. *Proc. of the fourth Int. Wadden Sea Symp., Neth. Inst. for Sea Research Publ. Series 10-1984:83-106.*
- Faraday, W.E. & Churchill, A.C. (1979)
Uptake of Cadmium by the Eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Biol.* 53:293-298.
- Fonseca, M.S. et al. (1983)
The role of current velocity in structuring Eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Scie* 17:367-380.
- Fonseca, M.S. & Kenworthy, W.J. (1987)
Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquat. Bot.* 27:59-78.
- Giesen, W. (1988)
Wasting disease and present eelgrass condition. *Lab. of Aquatic Ecology,*

Catholic Univ. of Nijmegen/Rijkswaterstaat-DGW., Min of Transport and Public Works.

Goor, A.C.J. van (1919)

Het zeegras (*Zostera marina* L.) en zijn beteekenis voor het leven der vischen. Rapp. Verh. Rijksinst. Viss onderz. I:415-498.

Hannewijk, A. (1988)

De verspreiding en biomassa van macrofyten in het Veerse Meer, 1987. Delta Instituut voor Hydrobiol. Onderz.-Rapporten en Verslagen 1988-2.

Harmsen, G.W. (1936)

Systematische Beobachtungen der Nordwest-Europaeischen Seegrasformen. Ned. Kruidk. Archief 46:852-877.

Hartog, C. den (1970)

The seagrasses of the world. Verh. Kon. Akad. v. Wetenschappen afd. Natuurkunde, 2nd series, 59-1, 275p. North Holland Publ. Amsterdam/Londen.

Hartog, C. den (1983)

Structural uniformity and diversity in *Zostera*-dominated communities in Western Europe. Mar. Techn. Soc. J. 17:6-14.

Hartog, C. den (1987)

"Wasting disease" and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. Aquat. Bot. 27:3-14.

Hartog, C. den & Polderman, P.J.G. (1975)

Changes in the seagrass populations of the Dutch Waddenzee. Aquat. Bot. 1:141-147.

Heijden, A.M.F. van der & Meekes, A.H.M. (1986)

Een onderzoek naar de invloed van begrazing door *Hydrobia ulvae* (Pennant) op *Zostera marina* L.. Delta Instituut voor Hydrobiol. Onderz.-Studentenverslagen D5-1986.

Hoek, C. van den, Admiraal, W., Colijn, F. & Jonge, V.N. de (1979)

The role of algae and seagrasses in the ecosystem of the Wadden Sea: a review. In: Flora and vegetation of the Wadden Sea (W.J.W. Wolff ed.), final report of the section "Marine Botany" of the Wadden Sea Working Group, report no 3:9-118.

Hootsmans, M.J.M., Vermaat, J.E. & Vierssen, W. van (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. 28:275-285.

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. & Pierson, E.S. (1981)

Phenology of reproductive shoots of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff (France). Aquat. Bot. 10:45-60.

- Jacobs R.P.W.M., Hegger, H.H. & Ras-Willems, A. (1983)
Seasonal variations in the structure of a *Zostera* community on tidal flats in the SW Netherlands, with special reference to the benthic fauna. *Proceedings Kon. Ned. Akad. Wet.* C86(3):347-375.
- Jiménez, C., Niell, F.X. & Algarra, P. (1987)
Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* Hornem. *Aquat. Bot.* 29:217-226.
- Jonge, V.N.de (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(suppl.1):289-300.
- Keddy, G.J. (1987)
Reproduction of annual Eelgrass: variation among habitats and comparison with perennial Eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.* 27:243-256.
- Kemp, W.M., Boynton, W.R., Twilley, R.R., Stevenson, J.C. & Means, J.C. (1983)
The decline of submerged vascular plants in Upper Chesapeake Bay: summary of results concerning possible causes. *Mar. Tech. Soc. J.* 17:78-89.
- Kiswara, W. (1988)
Zware metalen (Cd, Cu, Pb en Zn) in zeegrassen (*Zostera marina* L. en *Z. noltii* Hornem.) en hun omgeving in het deltagebied. Delta Instituut voor Hydrob. Onderz.-Studentenverslagen D3-1988.
- Lyngby, J.E. & Brix, H. (1982)
Seasonal and environmental variation in Cadmium, Copper, Lead and Zinc concentrations in Eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Limfjord, Denmark. *Aquat. Bot.* 14:59-74.
- Lyngby, J.E., Brix, H., & Schierup, H. (1982)
Absorption and translocation of Zinc in Eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 58:259-270.
- MANS (1988)
Management Analysis North Sea; Verslag van voorbeeldanalyse, Case 2. Toxische stoffen. Rijkswaterstaat Den Haag.
- Martinet, J.F. (1782)
Verhandeling over het wier der Zuiderzee. *Verh. Hollandsche Mij. der Wetenschappen (Haarlem)*, 20(2):54-119.
- Massart J. (1907)
Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Henri Lamertin éditeur-libraire Bruxelles, p428-429.
- McRoy, C.P., Barsdate, R.J. & Nebert, M. (1972)
Phosphorus cycling in an eelgrass (*Zostera marina*) ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 17(1):58-67.
- Meulstee, C. (1986)
Biomassaschatting macrofyten Slikken van Viane en Krabbenkreek uit de false colour luchtfotografie 1983. Rijkswaterstaat-Meetk.Dienst, MDLK-R-8607.

- Meulstee, C. (1988)
Biomassaschatting Oosterschelde 1986; een nadere analyse van de methodiek. Rijkswaterstaat-Meetek.Dienst, MDLK-RS-R-8828.
- Meulstee, C. & Stokkom, H.T.C. van (1985)
Biomassaschatting van het macrofytobenthos in de Oosterchelde. Rijkswaterstaat-Meetek.Dienst, MDLK-R-8551.
- Meulstee, C., Nienhuis, P.H. & Stokkom, H.T.C. van (1986)
Biomass assessment of estuarine macrophytobenthos using aerial photography. Mar. Biol. 91:331-335.
- Neverauskaus, V.P. (1987)
Monitoring Seagrass Beds around a Sewage Sludge Outfall in South Australia. Mar. Poll. Bull. 18:158-164.
- Nienhuis, P.H. (1983a)
Zeegrasgemeenschap in het Grevelingenmeer. In: Oecologie van meren en plassen (S.Parma e.a.), Biologische Raad Reeks:36-56.
- Nienhuis, P.H. (1983b)
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. & Bree, B.H.H.de (1977)
Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Grevelingen estuary, the Netherlands, before and after the closure. Hydrobiologia 52:55-66.
- Nienhuis, P.H. & Groenendijk, A.M. (1986)
Consumption of Eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. Mar. Ecol. Prog. Ser. 29:29-35.
- Oenema, O. (1988)
Early diagenesis in recent fine-grained sediments in the Eastern Scheldt. Dissertatie Univ. Utrecht, H4.
- Pellikaan, G.C. (1980)
De verspreiding en de groei van Zeegras, *Zostera marina* L., in relatie tot de instraling. Delta Instituut voor Hydrob. Onderz.-Studentenverslagen D8-1980.
- 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. (1977)
Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 26:211-224.
- Phillips, R.C. (1974)
Temperate grass flats. In: H.T.Odum, B.J.Copeland, E.A. Mc Mahan (eds)-Coastal ecological systems of the United States II. Chapter C-7a. Conserv.

Found. Washington:p244-299.

Phillips,R.C. & Lewis III,R.L. (1983)

Influence of environmental gradients on variations in leaf widths and transplant success in North American seagrasses. Mar. Tech. Soc. J. 17:59-68.

Pokorny,K.S. (1967)

Labyrinthula. J. Protozool. 14:697-708.

Polderman,P.J.G. & Hartog,C.den (1975)

De zeegrassen in de Waddenzee. Wet. Med. Kon. Ned. Nat. Ver. 107:1-32.

Rasmussen,E. (1973)

Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia 11:1-430.

Redeke,H.C. (1916)

Over het wier en de wiervisscherij. Meded. Visccherij 22:77-81.

Rooth,J. (1985)

Foerageren de Tafeleenden Aytha ferina van het Haringvliet in de Grevelingen? Limosa 58:163-165.

Sand-Jensen,K. & Borum,J. (1983)

Regulation of growth of Eelgrass (*Zostera marina* L.) in Danish coastal waters. Mar. Tech. Soc. J. 17:15-21.

Schalk,A.W.J.van & Jong,D.J.de (1988)

Vegetatie buitendijkse gebieden Westerschelde. Rijkswaterstaat-Dienst Getijdewateren, nota 88-1003.

Setchell,W.A. (1929)

Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L.. Univ. Calif. Publ. Bot. 14:389-452.

Short,F.T. (1987)

Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. Aquat. Bot. 27:41-57.

Short,F.T.,Ibelings B.W. & Hartog C.den (1988)

Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. Aquat. Bot. 30:295-304.

Short,F.T. & Short,C.A. (1984)

The seagrass filter: purification of estuarine and coastal waters. In: The estuary as a filter, edit. by V S Kennedy, Academic Press, Orlando, p395-413.

Tubbs,C.R. & Tubbs,J.M. (1983)

The distribution of *Zostera* and its exploitation by wildfowl in the Solent, Southern England. Aquat. Bot. 15:223-239.

Verhagen,J.H.G. & Nienhuis,P.H. (1983)

A simulation model of production, seasonal changes in biomass and distribution of Eelgrass (*Zostera marina*) in Lake Grevelingen. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:187-195.

Vermaat, J.E., Hootsmans, M.J.M. & Nienhuis, P.H. (1987)
Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial
intertidal seagrass. *Aquat. Bot.* 28:287-299.

Wetzel, R.L. & Penhale, P.A. (1983)
Production ecology of Seagrass communities in the Lower Chesapeake Bay. *Mar.
Tech. Soc. J.* 17:22-31.

Wium-Andersen, S. & Borum, J. (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., Koeyer, P.de, Sandee, A.J.J. & Wolf, L.de. (1967)
De verspeiding van rotganzen in het Deltagebied in relatie tot de verpreiding
van hun voedsel. *Limosa* 40:163-174.

Zimmerman, R.C., Smith, R.D. & Alberte R.S. (1987)
Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects
of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina*. *Mar. Ecol.
Prog. Ser.* 41:167-176.