

Herintroductie van zeegras in de Waddenzee

1. Mesocosmexperimenten met Groot zeegras (*Zostera marina* L.)

juli 1992

Drs. M.M. van Katwijk
Laboratorium voor Aquatische Oecologie
Katholieke Universiteit Nijmegen
Toernooiveld
Nijmegen

In opdracht van Dienst Getijdewateren, Rijkswaterstaat

© 1992

Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de auteur of het hoofd van het Laboratorium voor Aquatische Oecologie.

Dankwoord	2	6. Discussie	47
Summary	3	6.1. Ontwikkeling van Groot zee gras in het mesocosmbassin	47
Samenvatting en inkadering in het beleid	4	6.2. Genetische verschillen	48
1. Inleiding	6	6.3. Jaar-tot-jaar variaties en plantdatum;	49
2. Natuurlijke standplaatsen	8	6.4. Aanvangsdichtheid	49
3. Methode	10	6.5. Effect van beschaduwning op chlorofylgehalte en wasting disease	49
3.1. Inleiding	10	6.6. Maximale lichtreduktie	50
3.2. Mesocosm 1989	10	6.7. Effect van het getij op het onderwaterlichtklimaat	51
3.3. Mesocosm 1990	10	6.8. Implicaties van het mesocosmonderzoek voor herintroductie in de Waddenzee .	51
3.4. Mesocosm 1991	12	7. Literatuur	53
3.5. Verzamelen, transport en inzetten van Groot zee gras	12		
3.6. Bemonstering in het mesocosmexperiment	12		
3.7. Natuurlijke standplaats	13		
3.8. Gegevensverwerking en statistische analyse	13		
3.9. Licht	14		
3.10. Temperatuur	14		
3.11. Licht-getijmodel	15		
4. Biologische parameters	16		
4.1. Scheut- en biomassa- ontwikkeling van Groot zee gras .	16		
4.1.1. Inleiding	16		
4.1.2. Bedekking en aantal scheuten 1990	17		
4.1.3. Boven- en ondergrondse biomassa	19		
4.1.4. Overwintering en tweede groei seizoen	21		
4.2. Reproductie	22		
4.2.1. Bloei	22		
4.2.2. Zaadproductie	25		
4.2.3. Zaailingen	25		
4.3. Morfologie: lengte, breedte en biomassaverhoudingen.	26		
4.4. Bruine en wasting disease- achtige vlekken	30		
4.5. Chlorofylgehalte	33		
4.6. Jaar-tot-jaar variaties; effect van plantdatum	35		
4.7. Effect van macroalgen	36		
5. Licht	39		
5.1. Troebelheid en beschaduwing .	39		
5.2. Golf lengte	39		
5.3. Lichtverzadigingswaarde van Groot zee gras	39		
5.4. Effect van het getij - algemeen model	41		
5.5. Licht-getijmodel	43		

Dankwoord

Veel dank aan Drs. F. Schmitz voor zijn assistentie in 1990-1991, en aan Drs. L. Hanssen voor zijn assistentie in 1989. Zij, en ook M. Versteeg, J. Wijgergangs, S. Westerveld en D. Verschuren hebben met veel toewijding en inzicht aan dit project gewerkt. Ik ben veel dank verschuldigd aan Prof.dr. C. den Hartog die supervisie over dit project heeft. Met medewerkers van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek in Texel heb ik prettig samengewerkt, waarvoor ik hen wil danken. Dr. V. de Jonge, Drs. D. de Jong, Drs. F. van den Brink alsmede Drs. L. Hanssen wil ik hartelijk danken voor de inspirerende gesprekken. Dr. R. Asmus en

Dr. H. Asmus hebben ons in Sylt bijgestaan, herzich dank. Ook veel dank aan de medewerkers van Rijkswaterstaat en de vele vrijwilligers, meest studenten van de Katholieke Universiteit Nijmegen, die aan de veldtochten hebben meegewerkt. Medewerkers van de afdelingen Administratie en Illustratie van de B-Faculteiten van de Katholieke Universiteit Nijmegen wil ik bedanken voor hun ondersteunende werkzaamheden aan het project. Tot slot wil ik Prof.dr. C. den Hartog, Dr. V. de Jonge en Drs. D. de Jong bedanken voor het kritisch doornemen van de tekst.

Summary

Eelgrass (*Zostera marina*) has almost disappeared from the Wadden Sea after the epidemic of 'wasting disease' in the 1930's. It never recovered in the Dutch Wadden Sea. The University of Nijmegen investigates possibilities for reintroduction. The project is financed by Rijkswaterstaat (Ministry of Transport and Public Works) and carried out in cooperation with Rijkswaterstaat and the Institute for Forestry and Nature Research.

Questions to be answered are:

1. Can eelgrass maintain itself in the Wadden Sea environment, by hibernating rhizomes or viable seeds or both?
2. At what light intensity is growth still possible?
3. Which eelgrass population survives best and is most suitable for reintroduction?

A mesocosm study was set up in which five populations of *Zostera marina* were planted with two densities at four light intensities. The eelgrass plants were monitored during two years (1990 and 1991). In 1989 and 1991 (partly) duplicate experiments were carried out during one year. The plants originated from Roscoff (France), Grevelingen, Terschelling (The Netherlands), Sylt (Germany) and Yderfjorden (Denmark, Baltic Sea). Shading categories were 75%, 89%, 95% and 98% (light reduction at the bottom).

Populations from Grevelingen, Terschelling and Sylt grew very well in the mesocosm. Roscoff plants grew vigorously, but did not flower. Plants from Yderfjorden died away right after planting. Rhizomes of plants from Grevelingen, Terschelling and Sylt survived the winter of 1990/1991, which was moderately cold. Seed production and germination of the populations of Sylt and Terschelling were high. Seedlings were

removed, because they may be the product of unknown cross fertilizations. Plants that originated from Grevelingen, Terschelling and Sylt performed well in the second growing season also. The Grevelingen population even did so in the 89% shading category. The populations from Grevelingen and Sylt performed equally well in the mesocosm but appeared to have different properties regarding their reproduction strategy. The Grevelingen population invests more in rhizome material, while the Sylt population invests more in seed production.

The population of Sylt is preferred for reintroduction because of its high seed production and because part of its rhizomes survives in winter as well.

Minimal light require lies between 25% and 11% of the insolation at the water surface. A model was developed to calculate the amount of available light at the bottom (or in a seagrass meadow) in a tidal system. The model takes account of light saturation of eelgrass, mean height of the plants, turbidity, insolation and water level fluctuations according to the mean tidal cycle of West-Terschelling (Dutch Wadden Sea). Using this model it can be calculated that a light reduction of 75% in a system with constant water level (the mesocosm) corresponds with a depth of 0.80 m below NAP (Dutch Ordnance Level) in a West-Terschelling-like tidal system. To calculate this, a turbidity $k=1.5 \text{ m}^{-1}$ is assumed, which equals the mean Wadden Sea turbidity in the past few years. Marginal growth (perhaps only in the growing season) corresponding with 89% shading in the mesocosm, might be possible to a depth of 1.30 m. If the turbidity of the Wadden Sea increases to for example $k=2.0 \text{ m}^{-1}$, these levels would shift to 0.45 m and 0.85 m below NAP respectively.

Samenvatting en Inkadering in het beleid

Het Ministerie voor Verkeer en Waterstaat wil zeegras herintroduceren in de Waddenzee (Derde Nota Waterhuishouding 1989; Waddenactieplan 1990). Belangrijke vragen zijn: Tot welke diepte zou Groot zeegras kunnen voorkomen, waar zouden de planten vandaan gehaald moeten worden en met welke dichtheid moeten ze worden ingezet? Dit rapport beoogt hier een antwoord op te geven.

Een vraag die aan herintroductieplannen vooraf gaat is deze: "Zou men niet eerst het milieu moeten verbeteren en vervolgens wachten tot de plant vanzelf terugkomt?" Uit eerder onderzoek (Giesen et al. 1990a; 1990b) is gebleken dat lichtcondities en troebelheid van het water een cruciale rol spelen. De troebelheid van het water is inmiddels sterk verbeterd (de Jonge & de Jong 1992). Ook mossel- en kokkelvisserij is bijzonder schadelijk voor zeegrassen (de Jonge & de Jong 1992; zie foto 1).

herkomst zijn: Roscoff (Frankrijk), Grevelingen, Terschelling, Sylt (Duitsland) en Yderfjorden (Denemarken, Oostzee). In het experiment zijn lichtredukties bewerkstelligd van 75%, 89%, 95% en 97% op de bodem.

De planten zijn goed aangeslagen in het bassin met Waddenzee water. Hieruit volgt dat herintroductie kans van slagen heeft. Hieronder worden de resultaten schematisch weergegeven.

De zeegraspopulatie uit Sylt voldoet het best aan het belangrijkste criterium: een goede zaadproductie en kieming. Daarnaast is de populatie ook tot vegetatieve voortplanting in staat. Herintroductie kan het beste uitgevoerd worden met Groot zeegrasplanten uit Sylt, eventueel aangevuld met planten uit Grevelingen voor lager gelegen delen in de getijdenzone (en het sublittoraal). Een

	ontwikkeling eerste groei seizoen	overwintering	voortplanting middels zaden	eindscore
Sylt	goed	goed	zeer goed	geschikt
Grevelingen	goed	zeer goed	matig	geschikt
Terschelling	matig	matig	goed	geschikt
Roscoff	matig	slecht	slecht	niet geschikt
Yderfjorden	slecht	slecht	slecht	niet geschikt

Schelpdiervisserij wordt op enkele plaatsen verboden. Toch zal zeegras hoogstwaarschijnlijk niet vanzelf terugkomen, althans niet op korte termijn. Een natuurlijke terugkeer begint met vestiging van enkele individuen. Er zijn echter meerdere zeegrasplanten tegelijk nodig. Zeegrassen verbeteren hun eigen milieu. Ze creëren luwtes, vangen slib in, voorkomen uitdrogen bij laagwater doordat de bladeren over elkaar liggen, en mogelijk kunnen ze onder sommige omstandigheden woekering van macroalgen tegengaan door licht af te schermen. Als men zeegrassen terug wil in de Waddenzee is actief beheer - aanplant - noodzakelijk. Vanuit een aantal 'groei kernen' zal de plant zich dan verder uit moeten breiden.

In de periode 1989-1991 zijn experimenten uitgevoerd in een bassin van het IBN/DLO in Texel. Groot zeegraspopulaties van vijf verschillende plaatsen van herkomst zijn bij vier verschillende lichtintensiteiten en met twee dichtheden ingezet. Plaatsen van

dichtheid van 64 planten per vierkante meter is voldoende.

De maximale diepte waarop Groot zeegras zich in de Waddenzee nog zal kunnen ontwikkelen is afhankelijk van de troebelheid van het water. Hieronder wordt de maximale diepte bij twee mogelijke waarden voor troebelheid van de Waddenzee weergegeven.

Secchi diepte (m)	extinctie coëfficiënt (m ⁻¹)	voorspelde maximale diepte (m)
1.1	1.5	0.80-1.30
0.9	2.0	0.45-0.85

In de geulen is het water de laatste jaren helderder dan voorheen. Jaargemiddelden van de extinctiecoëfficiënt variëren van $k=1.0$

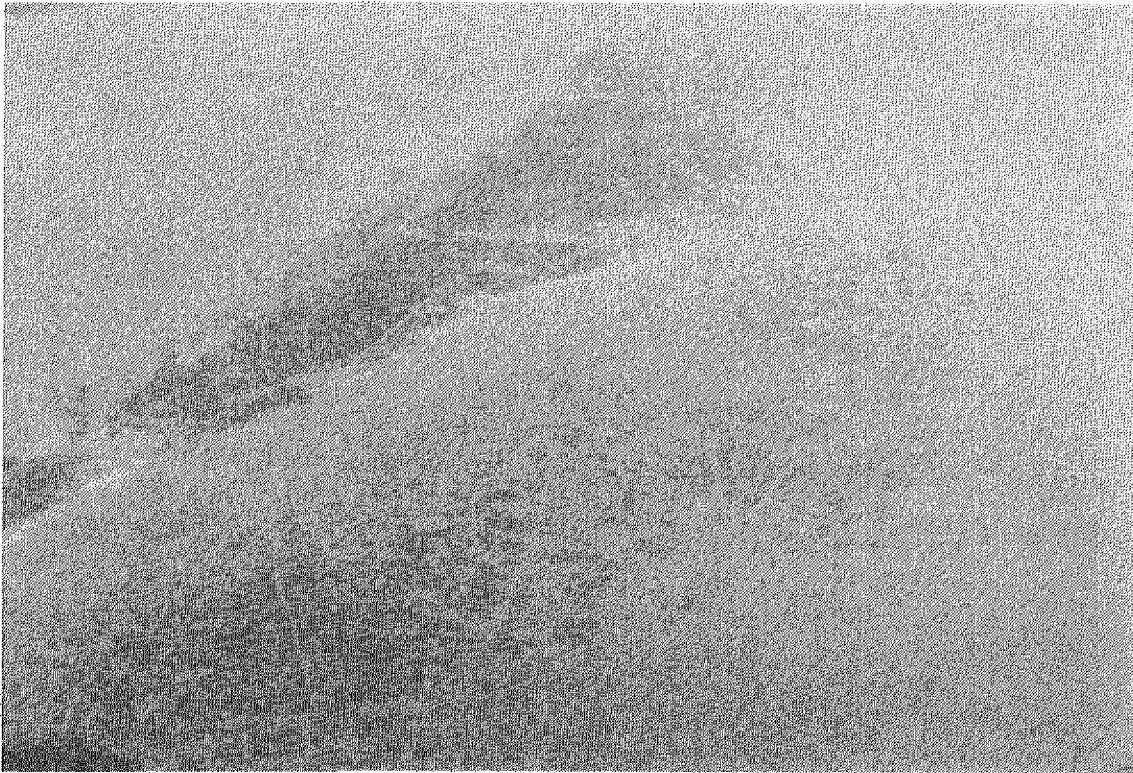


Foto 1. Sporen van kokkelvisserij in velden van Klein zeegras.

m^{-1} tot $k=1.6 m^{-1}$ (Vliestroom 1987-1990; de Jonge & de Jong 1992). Op platen is het water troebeler dan in de geulen. Aangenomen dat de troebelheid van het water boven de wadplaten de komende jaren

rond de $k=2.0 m^{-1}$ zal zijn, dan zal de maximale diepte waarop Groot zeegras zich kan handhaven naar verwachting tussen 0.45 en 0.85m onder NAP liggen.

1. Inleiding

Algemeen

Groot zeegras (*Zostera marina*) komt langs de kusten van het gehele noordelijk halfrond voor (den Hartog 1970). De plant kan uitgestrekte velden vormen die een leefplaats en toevluchtsoord zijn voor o.a. vissen, krabben en schelpdieren. Groot zeegras groeit zowel binnen de getijdenzone als in het nooit droogvallende sublittoraal. In vroeger tijden was alleen al in het sublittorale deel van de Nederlandse Waddenzee meer dan 150 km² bedekt met zeegras (van Goor 1921).

de Rijkswaterstaat (Ministerie van Verkeer en Waterstaat) een Waddenactieplan opgesteld om de Derde Nota Waterhuishouding nader uit te werken voor de Waddenzee. In het kader van dit plan is het project 'Herintroductie zeegras' gestart. In de periode 1987-1989 is door de Katholieke Universiteit Nijmegen in opdracht van Rijkswaterstaat een eerste studie verricht naar de oorzaak van het verdwijnen van Groot zeegras in de dertiger jaren, en het uitblijven van herstel. Hieruit bleek dat de lichtcondities en troebelheid van het water een cruciale rol



Foto 2. Sublittorale zeegraspopulatie (Oostzee)

In de dertiger jaren is de zeegraspopulatie sterk afgenomen als gevolg van 'wasting disease' (een zeegras-infectieziekte). In de Waddenzee zijn de sublittorale velden nooit teruggekomen. Littoraal komt de plant in de Nederlandse Waddenzee nog slechts voor op een plek bij Terschelling en bij Delfzijl. In totaal bedekt Groot zeegras in de Nederlandse Waddenzee momenteel een gebied van circa 1 km².

In de Derde Nota Waterhuishouding (1989) is het algemeen voorkomen van zeegrasvelden in de Waddenzee aangeduid als streefbeeld. In 1990 is door het Directoraat Generaal van

spelen bij het verdwijnen van de uitgestrekte Groot zeegrasvelden in de Nederlandse Waddenzee (Giesen 1990; Giesen et al. 1990a en 1990b). In de periode 1989-1991 zijn de mogelijkheden van Groot zeegras om zich te handhaven in een Waddenzee-omgeving onderzocht, met nadruk op de invloed van het lichtklimaat. In het onderhavige rapport wordt verslag gedaan van dit laatste onderzoek.

Doel van het onderzoek:

Nagaan of herintroductie van *Zostera marina* in de Waddenzee kans van slagen heeft. Dit behelst de volgende vragen:

- * Is Zostera marina in staat om zich te handhaven, rhizomen te vormen en zaad te zetten in het huidige Waddenzee-water?
- * Bij welke lichtintensiteit groeien de planten optimaal? Bij hoge lichtintensiteiten onder voedselrijke omstandigheden treedt mogelijk concurrentie met (macro-) algen op.
- * Welke Groot zeegraspopulatie is het meest geschikt om te gebruiken voor herintroductie?

Het onderzoek levert behalve antwoorden op de bovengestelde praktische vragen ook inzichten in de volgende zaken:

- * de relatie tussen zeegrasconditie en lichtintensiteit;
- * toets van de hypothese dat 'wasting disease' geïndiceerd wordt door ongunstige lichtomstandigheden (Giesen et al. 1990b);
- * de verschillen tussen de zeegrasklonen die afkomstig zijn van verschillende lokaties. Tevens wordt een goed inzicht in de typologie der zeegrassen over een langere termijn verkregen.

het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) op Texel een beschaduwings-experiment uitgevoerd met zeegraspopulaties van vijf verschillende plaatsen. Ook de natuurlijke standplaatsen van de vijf zeegraspopulaties zijn gevolgd. (figuur 1). In hoofdstuk 2 zullen de vijf natuurlijke standplaatsen worden beschreven. In hoofdstuk 3 worden de experimentele opzet, gemeten parameters en meetmethodes besproken. De resultaten worden gepresenteerd in hoofdstuk 4 en 5. In hoofdstuk 4 wordt de ontwikkeling van Groot zeegras besproken. Aan de orde komen: bedekking, scheut- en biomassaontwikkeling, reproductiestrategie, morfologische ontwikkeling, conditie, chlorofylgehalte, jaartot-jaar variaties, effect van plantingsdatum en woekering van macroalgen. Daarna (hoofdstuk 5) worden resultaten gepresenteerd met betrekking tot lichtomstandigheden en het effect van het getij op het lichtklimaat. In hoofdstuk 6 worden conclusies gegeven. Een samenvatting en inkadering van de bevindingen in het beleid worden vooraan in het rapport gegeven (p. 4).

In de periode 1989-1991 is in een bassin van

2. Natuurlijke standplaatsen

Roscoff

Roscoff is gelegen aan de Atlantische Oceaan (figuur 1). Het maximale getijdeverschil bedraagt daar 9.5 m. De saliniteit van het water is ca. 32‰. Zeegrasvelden zijn zowel in de getijdenzone als in het sublittoraal gelegen. De planten zijn voornamelijk verzameld op een plek, tevens monsterpunt, in het getijdengebied (eulittoraal). Op deze plaats vallen de zeegrassen echter nooit droog omdat drempels de volledige afstroming van het water tijdens laagwater beletten. Een ander

heeft zich ontwikkeld sinds die tijd. Het areaal fluctueerde (Apon 1990), doch nog nooit is de zeegraspopulatie zo gedecimeerd als in 1991 (Nienhuis mond. meded.). Het water is erg helder, de extinctiecoëfficiënt (k) ligt tussen 0.2 en 0.5 m^{-1} (Nienhuis 1989). De planten zijn verzameld en bemonsterd bij Battenoord, op 0.90-1.30 m diepte. De zeegrasplanten zijn overwegend meerjarig.

Terschelling

In Terschelling kwamen tamelijk uitgestrekte Groot zeegrasvelden voor. Tot in de

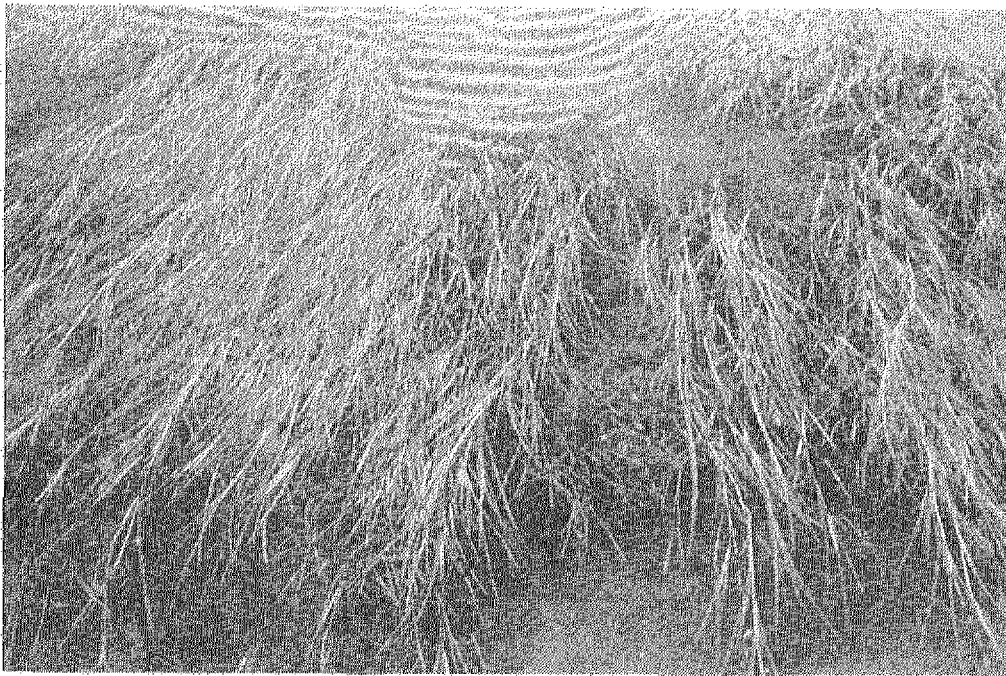


Foto 3. Groot zeegras in Terschelling (18 juli 1989).

deel van planten is verzameld op een dieper gelegen plek die alleen bij springtij in voor- en najaar droogvalt, dat is enkele malen per jaar. Deze plek is niet bij iedere monsterronde bemonsterd. De zeegrasplanten op beide plekken volgen een meerjarige reproductiestrategie en bloeien weinig.

Grevelingen

De Grevelingen is een zoutwatermeer met een saliniteit van gemiddeld ca. 30‰. In 1972 werd de Grevelingen afgesloten van de Noordzee. In 1978 werd een sluis aangebracht waardoor het meer zout bleef. Een florissante submerse zeegrasvegetatie

zeventiger jaren was de plant er talrijk in het eulittoraal (Polderman & den Hartog 1975). Momenteel komt Groot zeegras alleen nog voor in 'De Plaat' bij de haven van West-Terschelling. Buiten dit veld komen er langs de zuidkust van Terschelling hooguit geïsoleerde individuen voor. De getijamplitude is gemiddeld 1.8 m. De saliniteit van het water bedraagt ca. 30‰. De planten zijn overwegend eenjarig.

Sylt

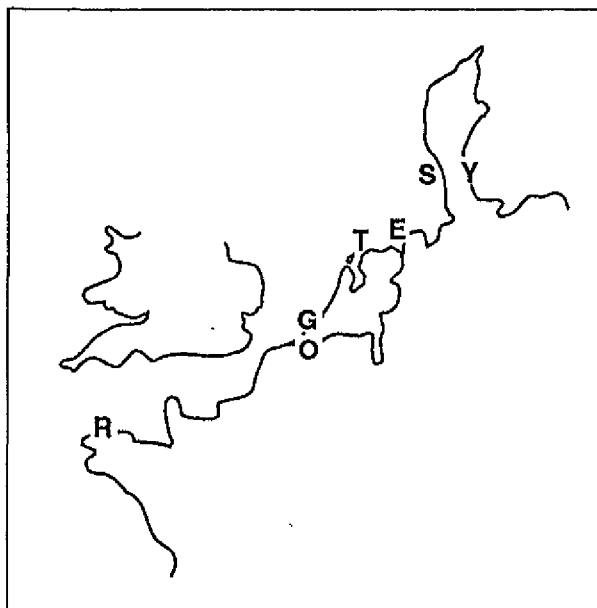
Sylt is het meest noordelijke waddeneiland van Duitsland. Het verzamel- en monsterpunt op Sylt ligt in Königshafen, een beschutte

Inham van het eiland Sylt. De planten komen alleen eulittoraal voor, evenals in de Nederlandse Waddenzee. De getijamplitude bedraagt 1.7 m. De saliniteit van het water is ca. 30‰ (Reise 1985). De planten zijn overwegend eenjarig.

Yderfjorden

Yderfjorden maakt deel uit van de Oostzee, het is de Deense benaming voor het Flensburger Fjord. In 1989 is verzameld en gemonsterd bij het dorp Skelde, in 1990 is dit gebeurd in de baai Vermmingbund. Beide plekken zijn gelegen nabij Sønderborg. De (submerse) zeegrassen zijn in 1989 verzameld op dieptes tussen de 1 en 2 meter. In 1990 tussen de 0.9 en 1.3 m. De saliniteit van het water ligt rond de 11‰. De planten zijn overwegend meerjarig.

R=Roscoff
O=Oosterschelde*
G=Grevelingen
T=Terschelling
E=Eems estuarium*
S=Sylt
Y=Yderfjorden



Figuur 1. Lokaties waar Groot zeegrass is verzameld voor het mesocosmexperiment en waar is bemonsterd in de periode 1989-1991. * Op deze lokaties is alleen bemonsterd, vanaf september 1990.

3. Methoden

3.1. Inleiding

In de periode 1989-1991 zijn mesocosmexperimenten in een bassin van het DLO/IBN in Texel uitgevoerd. Een mesocosm is een deels open, deels omsloten proefopzet. De mesocosm in dit onderzoek is open (ongecontroleerd) wat betreft zonneshijn, neerslag en kwaliteit van het water. Het is omsloten (onder controle) wat betreft waterbeweging, beschaduwing en waterstand. Zeegraspopulaties van vijf verschillende plaatsen van herkomst zijn bij vier verschillende lichtintensiteiten en met twee dichtheden ingezet. In 1989 zijn de planten op verschillende dieptes geplaatst zodat een gradient in lichtintensiteit werd verkregen. In 1990 en 1991 is gebruik gemaakt van beschaduwingsnetten. De natuurlijke standplaatsen van de vijf zeegraspopulaties zijn gevolgd in de periode 1989-1991. Daarnaast zijn in 1991 twee andere belangrijke zeegrasbestanden in Nederland gevolgd: de Zandkreek (Oosterschelde) en de Hond/Paap (Eems estuarium) (figuur 1).

3.2. Mesocosm 1989

Het mesocosmexperiment is in 1989 uitgevoerd in een bassin van 36.6 x 6 x 2.5 m, op het terrein van het DLO/IBN, Texel. In het bassin is ongefilterd waddenzeewater ingelaten. De zeegrasplanten zijn gepoot in bakken van 1x1x0.2 meter. Het sediment in de bakken bestaat uit ca. 100 liter zand, vermengd met ca. 5 liter fijn slib (nat). De bakken zijn dan ongeveer voor de helft gevuld. De planten zijn bij verschillende diepten geplaatst: 0.65m, 0.95m, 1.35 en 1.65. Dit komt overeen met een

beschaduwing van 84%, 93%, 98% en 99%.

In 1989 zijn alle planten vóór het einde van het seizoen verrot. Dit is waarschijnlijk het gevolg van een te lage zuurstofspanning vlak boven de bodem, wat weer te wijten is aan met name de uitbundige groei van macroalgen, die in juli/augustus naar de bodem zakken en vergaan. Daarbij zorgden de opstaande randen van de bakken ervoor dat er meer dan voldoende aanhechtingspunten voor de macroalgen aanwezig waren en de bakken tevens een soort bezinkbak vormden voor organisch materiaal.

3.3. Mesocosm 1990

In 1990 is het experiment verbeterd:

- er is een ander bassin gebruikt waarin (1) helderder water (na verblijf in een voorbezinkingsbassin) wordt ingelaten, en (2) de doorstromingssnelheid gewijzigd kan worden. In dit bassin kon geen grote waterdiepte worden gebruikt, dus is met beschaduwingsnetten gewerkt; dit heeft tevens het voordeel dat (1) de volgorde van de lichtintensiteiten random kan worden gemaakt (in 1989 waren de bakken noodzakelijkerwijs van hoog naar laag gerangschikt, waardoor de dieptegradient samenviel met een mogelijke gradient van in- naar uitlaat), en (2) de hoeveelheid zwevend en bezinkend materiaal bij iedere lichtcategorie even groot is,
- het sediment in de bakken is tot aan de rand opgehoogd,
- de macroalgen zijn geregeld handmatig verwijderd,

	1989		1990		1991	
	verz.	inzet	verz.	inzet	verz.	inzet
Roscoff	21-5	23-5	29-3	31-3	-	-
Grevelingen	8-5	9-5	4-4	6-4	21-5	23-5
Terschelling	1-5	2-5	21-5	23-5	14-5	16-5
Sylt	14-6	16-6	20-6	22-6	29-5	31-5
Yderfjorden	13-5	15-5	12-4	14-4	-	-

Tabel 1. Data waarop Groot zeegrasplanten verzameld werden op de verschillende lokaties (verz.), en de inzetdata in het bassin in Texel (inzet).

aantal netten	beschaduwning (%)		doorvallend licht (%)	
	eind (maart '92)	aanvang (mei '90)	wateropp.	bodem $k=2.0 \text{ m}^{-1}$
0	0	0	100	25
1	69	54	46	11
2	92	79	21	5
3	94	90	10	2

Tabel 2. Lichtcategorieleen mesocosmexperiment 1990 en 1991

- de populaties zijn vroeger in het voorjaar ingezet (tabel 1).

In 1990 is het mesocosmexperiment uitgevoerd in een bassin van 50 x 5 m (figuur 2). De waterhoogte is ingesteld op 70 cm. In

het bassin wordt ongefilterd waddenzeewater ingelaten (na verblijf in voorbezinkingsbassin), ca. $50 \text{ m}^3/\text{uur}$. Er zijn 2 replica's van iedere combinatie van lichtintensiteit, populatie en inzeldichtheid. Netten zorgen voor een beschaduwning van (0%), 54%, 79% en 90%.

Als gevolg van het invangen van allerlei materiaal in de netten wordt de beschaduwning in de loop van de tijd sterker (tabel 2). De uitdoving op de bodem is berekend m.b.v. de Wet van Lambert-Beer:

$$I = I_0 \times e^{-k \times d}$$

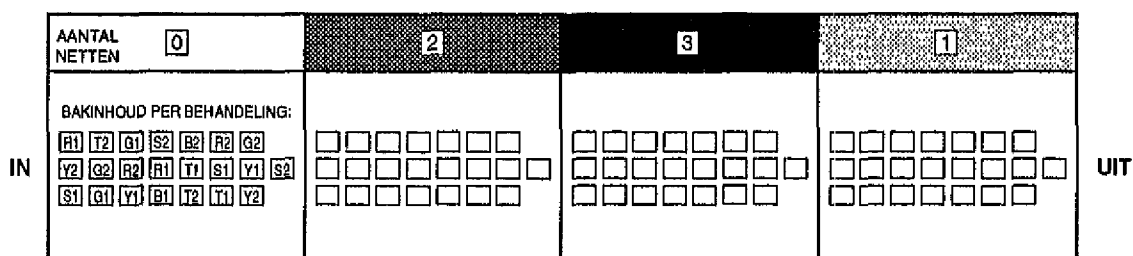
waarin:

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

Inzeldichtheden zijn 64 en 121 planten. m^{-2} . Het aantal planten is niet aldoor gelijk aan het aantal scheuten. Een plant bestaat meestal uit één scheut, echter indien een tweede scheut niet zonder beschadiging van de eerste scheut kon worden verwijderd is deze aan de plant gelaten. Dat deze methode een meer gelijke beginsituatie oplevert dan het strikt hanteren van de norm dat er slechts één scheut per plant aanwezig mag zijn, wordt geïllustreerd door het volgende. In Terschelling en Sylt is de zeegraspopulatie eenjarig. De ontwikkeling van de planten verloopt vrijwel synchroon omdat de meeste planten gelijktijdig kiemen (in een periode van



Foto 4. Proefopstelling in het mesocosmbassin



Figuur 2. Opstelling van het mesocosmexperiment

ongeveer twee weken; in Terschelling meestal in maart, in Sylt meestal in april). Ongeveer 6 weken na de kleming bestaat het merendeel van de klempflanzen nog uit één scheut, terwijl na ongeveer 8 weken het merendeel van de klempflanzen uit twee scheuten bestaat. In 1990 zijn zeegrasplanten uit Terschelling getransplanteerd terwijl ze grotendeels in het 'één-scheuts-stadium' verkeerden. De planten uit Sylt werden een maand later getransplanteerd en verkeerden voor een groot deel in het 'twee-scheuts-stadium'. De Terschellingse planten in de mesocosm bestonden inmiddels ook uit twee scheuten. De beginsituatie zou bijzonder ongelijk zijn geweest indien de tweede scheut van de zeegrasplanten uit Sylt zou zijn afgebroken.

Het sediment in de bakken bestaat uit ca. 200 liter fijn zand. Inzetdata zie tabel 1.

3.4. Mesocosm 1991

In 1991 is het experiment voortgezet met de bakken in de beschaduwingscategorieën 0% en 54%. De planten zijn tot in oktober gevolgd. Het experiment in de beschaduwingscategorieën 79% en 90% is gestopt in april, toen bleek dat de planten niet alleen bovengronds, maar ook ondergronds verdwenen waren. Deze bakken zijn ontruimd, de netten zijn verwijderd en er is een nieuw experiment in gestart, dat gedeeltelijk als replica voor de experimenten in 1989 en 1990 kan worden beschouwd. In dit experiment zijn o.a. populaties uit

Grevelingen, Terschelling en Sylt bij 0% beschaduwling ingezet.

3.5. Verzamelen, transport en inzetten van Groot zeegras

Op de natuurlijke standplaatsen op de lokaties die in figuur 1 zijn aangegeven werden steeds ongeveer 1500 planten uitgestoken. De wortels werden schoongespoeld in het zeewater. De planten zijn zoveel mogelijk getransporteerd bij 10°C.

3.6. Bemonstering in het mesocosmexperiment

Tijdens het groeiselzoen zijn iedere 2-3 weken zg. 'kleine bemonsteringen' uitgevoerd waarbij bedekking en aantal bloeiende planten werden geschat en macroalgen werden verwijderd (iedere 2-3 weken). In het bassin waren op 8 plaatsen sedimentvallen geplaatst. Deze werden tijdens iedere 'kleine bemonstering' verwisseld. De inhoud werd in Nijmegen gedroogd en gewogen. De sedimentatie blijkt over het algemeen in het gehele bassin gelijk te zijn.

Iedere 5-6 weken vond een 'grote bemonstering' plaats tijdens het groeiselzoen. Monsterdata staan aangegeven in tabel 3. Een monster van 0.2 x 0.2 x 0.2 m werd uitgestoken en gezeefd. Het achtergebleven gat werd opgevuld met zand. De zeegrasplanten werden verder geanalyseerd in het laboratorium van de Katholieke Universiteit

1989				4-7	8-8	20-9	
1990			6-6	16-7	14-8	18-9	27-11
1991	20-3	24-4	5-6	17-7	21-8	25-9	

Tabel 3. Monsterdata mesocosm

	bedekking van het blad met vlekken				
	<=1% (>0%)	2-5%	6-10%	11-30%	>30%
1 ^e blad*	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0
2 ^e blad	0.1	0.2	0.4	0.6	0.8
3 ^e blad	0	0.1	0.2	0.4	0.6
4 ^e etc. blad: 0					
* 1 ^e blad=jongste blad (groter dan 3 cm)					

Tabel 4. Berekening van de vlekkenfactor. De scores zoals vermeld in de tabel worden opgeteld en gedeeld door het totaal aantal bladeren. De maximaal haalbare score is 1: Indien alleen het jongste blad aanwezig is en dit voor meer dan 30% is aangetast. (Afgeleid van Glesen, 1990.)

Nijmegen. In de nazomer zijn zaadtellingen verricht. Hierbij is gedurende 2½ minuut door een geroutineerde persoon geteld, waardoor in sommige gevallen slechts 10% van de hoeveelheid planten is onderzocht. Telling van alle planten in alle bakken zou teveel tijd hebben gekost. De getallen hebben daarom alleen relatieve waarde. In 1991 zijn in het voorjaar iedere week zaailingen verwijderd. De zaailingen kunnen namelijk het produkt van onbekende kruisingen zijn. Bij twijfel over meer- of eenjarigheid werd het betreffende plantje uitgegraven. Als het een meerjarig exemplaar betrof werd het teruggeplaatst.

In het laboratorium werden gemeten: lengte, maximale breedte, fenologie, zwarte en bruine vlekken, onder- en bovengronds drooggewicht (na droging gedurende 48 uur bij 80°C) en chlorofylgehalte.

Als maat voor de hoeveelheid vlekken op het blad wordt de vlekkenfactor berekend (tabel 4). Aantasting van jonge bladeren telt zwaarder mee dan van oudere bladeren. Vlekken op vierde en oudere bladeren worden niet meegeteld. Op oude bladeren zijn vlekken immers een normaal verschijnsel en dus niet indicatief voor de toestand van de plant. Er is onderscheid gemaakt tussen bruine vlekken en wassing disease-achtige vlekken (wdl-vlekken).

Voor de chlorofylbepaling zijn steeds, indien mogelijk, van twee verschillende planten twee gawe stukjes blad genomen (niet aangetast met vlekken of bedekt met epifyten). Er werd altijd een eerste of tweede blad gebruikt. Hiervan werd een stukje van 3-4 cm genomen, meestal vanaf 3 cm onder de top. De stukjes zijn gewogen. Het bladmateriaal is geëxtraheerd in 80% ethanol, gecentrifugeerd (10', 5000 rpm) en van het supernatant werd

de extinctie bij 665 en 750 nm gemeten. Vervolgens is het aandeel van faeofytine vastgesteld door de extinctie nogmaals te meten na toevoeging van 1.3 N HCl (rokend zoutzuur (37%) 1:9 verdund).

3.7. Natuurlijke standplaats

De natuurlijke standplaatsen van de vijf populaties die in de mesocosm gebruikt werden (figuur 1) werden in het groeiseizoen om de 5-7 weken bemonsterd. Een aantal planten werd verzameld en in het laboratorium verder verwerkt. Vijftig planten werden gebruikt om lengte, maximale breedte, wdl-achtige en bruine vlekken, boven- en ondergronds drooggewicht te bepalen. Een ander aantal werd gebruikt om het chlorofylgehalte te bepalen. Voor de chlorofylbepaling werden (alle) bladeren van een aantal vegetatieve planten gebruikt. De bladeren zijn zoveel mogelijk ontdaan van epifyten. Een klein deel van het materiaal is gebruikt voor de chlorofylbepaling zelf (zoals in de vorige paragraaf beschreven), het merendeel is gebruikt om de ratio drooggewicht/natgewicht te bepalen. In de nazomer zijn zaadtellingen gedaan. In mei 1991 zijn in Terschelling en Sylt ca. 1500 planten uitgegraven (voor het mesocosm-experiment 1991), aan de hand waarvan de verhouding tussen zaailingen en meerjarige planten is vastgesteld. Bovengronds zijn de zaailingen en meerjarige planten meestal niet van elkaar te onderscheiden.

3.8. Gegevensverwerking en statistische analyse

De meeste parameters die in de mesocosm gemeten zijn, worden in dit rapport weergegeven per populatie en per beschaduwingscategorie. Gemiddelden,

percentages en ratio's zijn dan berekend aan de hand van scheuten die afkomstig zijn uit vier bakken: twee bakken met verschillende Inzeldichtheden, in tweevoud. Uit elke bak is één monster gestoken. Als er minder dan vijf scheuten per monster in minder dan twee monsters zijn waargenomen, dan is de waarneming weggelaten. Uitzonderingen hierop zijn gemaakt bij (1) wasting disease-achtige vlekken en overige bruine vlekken: hierbij is het criterium dat er vijf of meer scheuten in één van de monsters aanwezig moesten zijn; (2) aantal scheuten, bedekking, totale boven- en ondergrondse biomassa per monster: hierbij is geen minimum aantal scheuten vereist; (3) het chlorofylgehalte: de chlorofylbepaling moet in minimaal twee van de vier bakken zijn uitgevoerd, anders is de waarneming weggelaten (in iedere bak is een chlorofylbepaling uitgevoerd indien er genoeg planten aanwezig waren in het monster om deze bepaling uit te kunnen voeren).

Variante-analyses zijn uitgevoerd volgens een factorieel model met factoren: populatie, beschadwing en dichtheid en de interacties tussen populatie en beschadwing en tussen populatie en dichtheid. Hiermee kan worden bepaald of een van deze factoren binnen het model een significante invloed heeft op de afhankelijke variabele. De variante-analyses zijn uitgevoerd met als afhankelijke variabelen het aantal scheuten, de bedekking, de onder- en bovengrondse biomassa. Iedere factor bestaat uit een aantal categorieën: de factor populatie bestaat uit de categorieën Roscoff, Grevelingen, Terschelling en Sylt (de planten uit Yderfjorden zijn vrijwel direct na planten weggerot; in de statistische analyses is deze populatie buiten beschouwing gelaten). De factor dichtheid bestaat uit de categorieën 64 en 121 planten per m² en de factor beschadwing bestaat uit de categorieën 0%, 54%, 79% en 90%. Om de verschillen tussen de gemiddelden per categorie te toetsen is 'Tukey's studentized range test' uitgevoerd. (Sokal & Rohlf 1981.)

De waarden van bedekking, aantal scheuten en biomassa vertonen, zoals veel biologische gegevens, een lognormale verdeling en zijn daarom eerst loggetransformeerd (zie ook Slob 1987).

Gegevensverwerking en statistische bewerkingen zijn uitgevoerd met behulp van SAS 6.06 (procedures 'univariate' en 'glm').

3.9. Licht

De hoeveelheid licht bij verschillende golflengten is vastgesteld met een quantumspectrometer QSM-2500. De troebelheid van het water is geregeld gemeten door het IBN/DLO met behulp van een seatech-transmissometer.

Globale Instraling wordt door het KNMI (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut) gemeten in uursommen of dagsommen van het aantal Joules per oppervlakte-eenheid. Golflengten zijn tussen 30 en 3000 nm. Om de globale instraling om te rekenen naar PAR (Photosynthetically Active Radiation, golflengten tussen 400 en 700 nm) is vermenigvuldigd met een factor 0.45 (Lüning 1981 en Colijn 1982). Lichtverlies door reflectie aan het wateroppervlak wordt op 10% geschat (Birnbäum & Peeters in Pellikaan 1980). Omrekening van Joules naar micro-Einstein (Einstein=aantal mol quanta) geschiedt door het aantal Joules te vermenigvuldigen met 4.2 (Morel & Smith in Lüning 1981). Deze omrekeningsfactor geldt onder water. Lichtulldoving in het water wordt berekend met behulp van de Wet van Lambert-Beer (zie eerder in dit hoofdstuk).

De gemiddelde hoeveelheid licht per uur (toepassing in figuur 26 en 27) is berekend door de dagsommen, gemeten in De Kooy door het KNMI, te delen door het aantal uren tussen zonsopgang en zonsondergang op iedere 16e van de maand. In het lichtgetijmodel (par. 3.11) is gebruik gemaakt van uursommen die het dagritme volgen ('s ochtends weinig licht, toenemend tot 12.00u, daarna afnemend tot in de avond). Gegevens over deze uursommen zijn afkomstig van het KNMI en betreffen metingen in De Kooy in de periode 1961-1980. Mediane waarden per maand zijn gebruikt.

3.10. Temperatuur

De temperatuur in het mesocosmbassin is in de periode mei-november (1989-1991) een- tot tweewekelijks gemeten door het IBN/DLO (Hr. A. Meljboom). Deze gegevens zijn aangevuld met gegevens van het NIOZ (Nederlands instituut voor Onderzoek der Zee), beschikbaar gesteld door de heer H. van Aken. De metingen van het NIOZ zijn dagelijks uitgevoerd bij 't Horntje, Texel, nabij het inlaatpunt van de mesocosmbassins. Er is

jan.	feb.	mrt.	apr.	mei	jun.	jul.	aug.	sep.	okt.	nov.	dec.
15*	15*	15*	15*	20*	26	33	40	33	30*	26	20*
* Gebaseerd op schattingen											

Tabel 5. Gemiddelde lengte van de zee grasplanten (cm), gebaseerd op metingen en schattingen in het mesocosmbassin.

gebruik gemaakt van maandgemiddelden. Meerjarige maandgemiddelden betreffen de periode 1947-1991.

3.11. Licht-getijmodel

Een model is ontwikkeld waarmee de lichtsituatie in het mesocosmbassin (met constant waterniveau) kan worden omgerekend naar de lichtsituatie in een systeem met getijden. Er is rekening gehouden met de lichtverzadigingswaarde van Groot zee gras (dit is de hoeveelheid licht waarboven geen fotosynthese meer optreedt).

Er wordt voor beide situaties een dagsom berekend van de hoeveelheid licht die door de plant gebruikt kan worden (dit is de hoeveelheid licht die op de plant schijnt, en niet boven de verzadigingswaarde uitkomt). Deze hoeveelheid wordt per uur berekend en gesommeerd tot een dagsom. In de getij-situatie wordt de dagsom berekend voor ieder van de mogelijke combinaties tussen waterstand en uur van de dag, en vervolgens gemiddeld. Dit is voor een groot aantal diepten ten opzichte van NAP en voor een aantal mogelijke turbiditeiten gedaan. De berekeningen worden voor iedere maand afzonderlijk uitgevoerd.

Er worden uurwaarden voor instraling en waterniveau gebruikt. De uurwaarden van de lichtintensiteit zijn van dag tot dag verschillend, de mediane waarde per maand wordt aangehouden (par. 3.9). Ook de lichtverzadigingswaarde en de lengte van de zee grasplanten zijn als gemiddelde per maand in het model ingevoerd. De lichtverzadigingswaarde is afhankelijk van de temperatuur en is aan de hand van maandgemiddelden van de watertemperatuur (par. 3.10) berekend. De gegevens over de lengte van de zee grasplanten zijn gebaseerd op metingen en schattingen in het mesocosmbassin van planten afkomstig van Grevelingen, Terschelling en Sylt (tabel 5). Bij iedere diepte (ten opzichte van NAP) wordt de hoeveelheid licht berekend op de helft van de gemiddelde hoogte van de zee grasplanten.

Het model maakt voorts gebruik van de getijcurve van West-Terschelling: gemiddelde waterstandsgegevens per uur (gegevens afkomstig van Rijkswaterstaat). De lengte van de getijcyclus is afgerond op 25 uur. Het getijverschil bedraagt 1.75m.

Het licht-getijmodel is ontwikkeld in FORTRAN (op VM/CMS).

4. Biologische parameters

4.1. Scheut- en biomassaontwikkeling van Groot zeegras

4.1.1. Inleiding

Hoe goed slaat de plant aan? Men kan dat op verschillende manieren meten. In dit experiment zijn drie parameters bepaald:

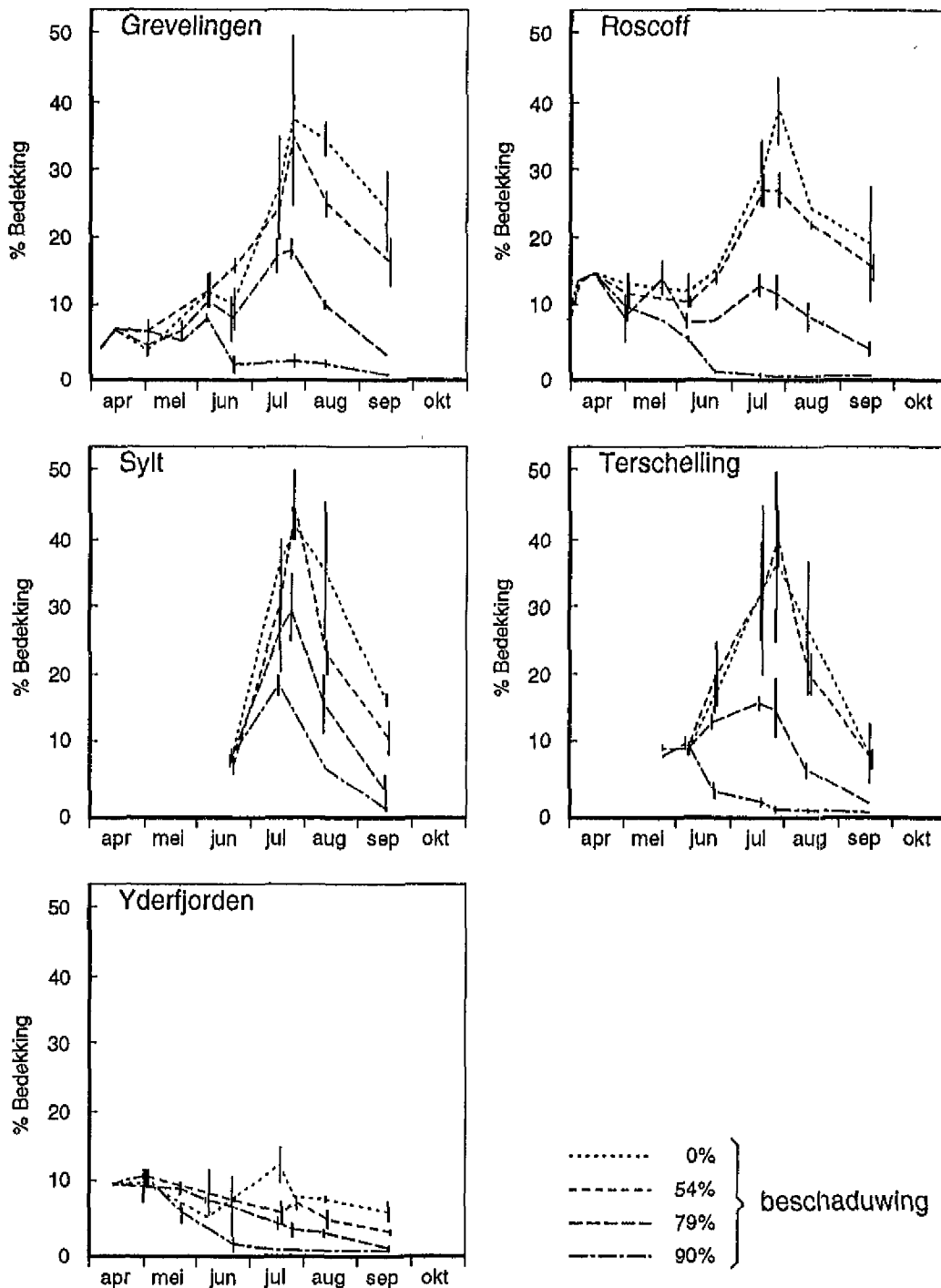
1. bedekking van de gehele bak (ledere 2-4

weken geschat),

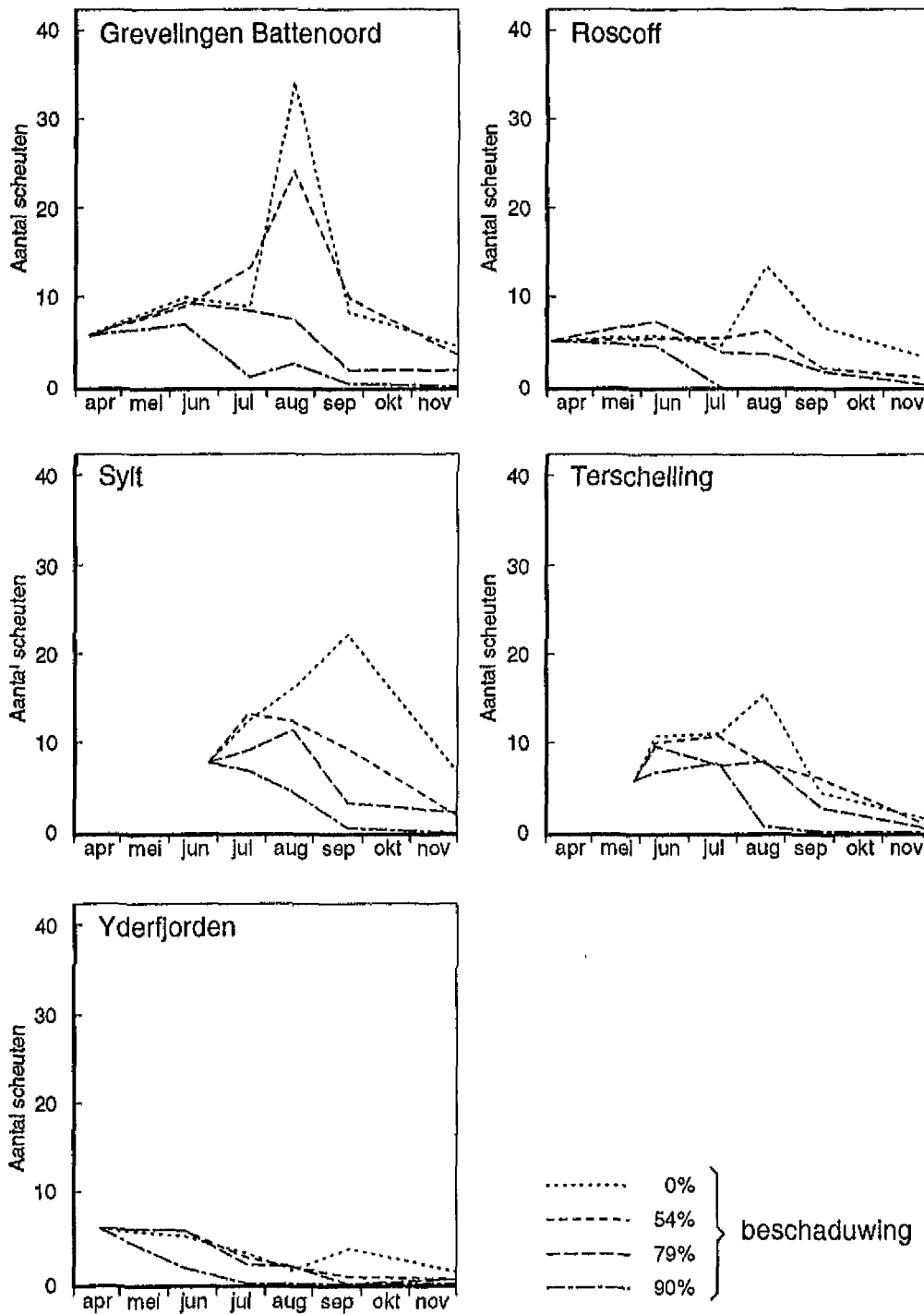
2. aantal scheuten (In een subsample ledere 6 weken geteld)

3. boven- en ondergrondse biomassa (In een subsample ledere 6 weken gemeten)

De boven- en ondergrondse biomassa zijn een minder goede maat voor het 'aanstaan'.



Figuur 3. Gemiddelde bedekking met 1x standaardfout per bak van 1x1 m; mesocosm 1990. Alleen bakken met aanvangsdichtheid van 121 scheuten.

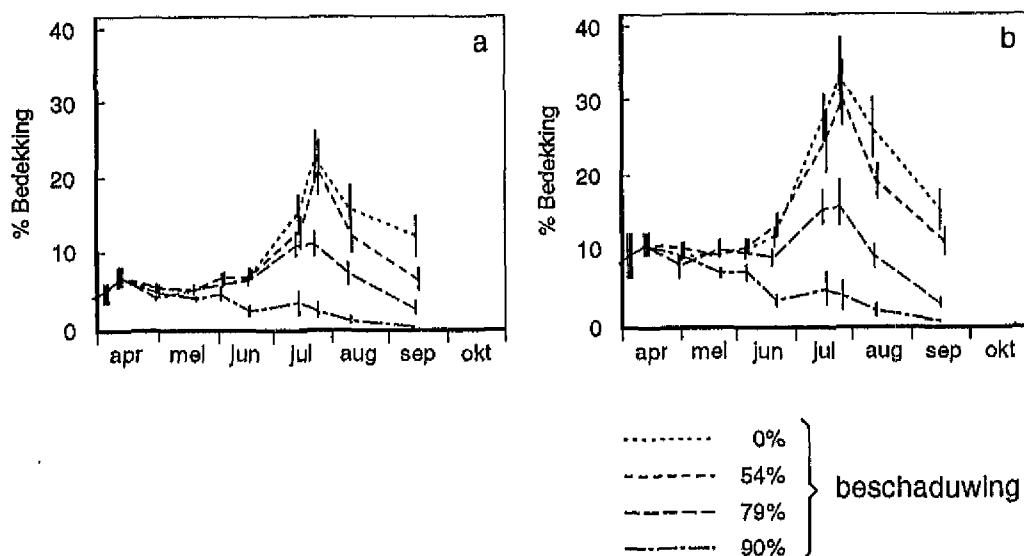


Figuur 4. Gemiddeld aantal scheuten per monster van 20x20x20 cm. Mesocosm 1990.

De biomassa wordt voor een belangrijk deel bepaald door de afmetingen van de plant. De planten uit Roscoff en Yderfjorden zijn gemiddeld bijna tweemaal zo lang en breed als de planten uit Sylt. Dit blijkt vooral een kenmerk van de populatie te zijn. In het mesocosmbassin blijken lengte, breedte en biomassa per plant in grote lijnen niet veel af

te wijken van die van de natuurlijke standplaats.

4.1.2. Bedekking en aantal scheuten 1990
De bedekking per bak van 1x1x0.2 m is regelmatig geschat (figuur 3). De bedekking wordt door zowel de afmetingen van de plant als door het aantal scheuten bepaald. Het



Figuur 5. Bedekkingspercentages gemiddeld over alle populaties; a: 64 planten Ingezet, b. 121 planten Ingezet. Standaardfout (1x) is weergegeven. Mesocosm 1990.

aantal scheuten is de beste maat voor het 'aanslaan' van de plant. In vakjes van 20x20x20 cm is het aantal scheuten geteld. Omdat het een subsample betreft sluipt er hier een extra onnauwkeurigheid in. Daarom zal als maat voor de ontwikkeling van het 1x1m-veldje zowel de bedekking (figuur 3) als het aantal scheuten in een subsample (figuur 4) in aanmerking worden genomen.

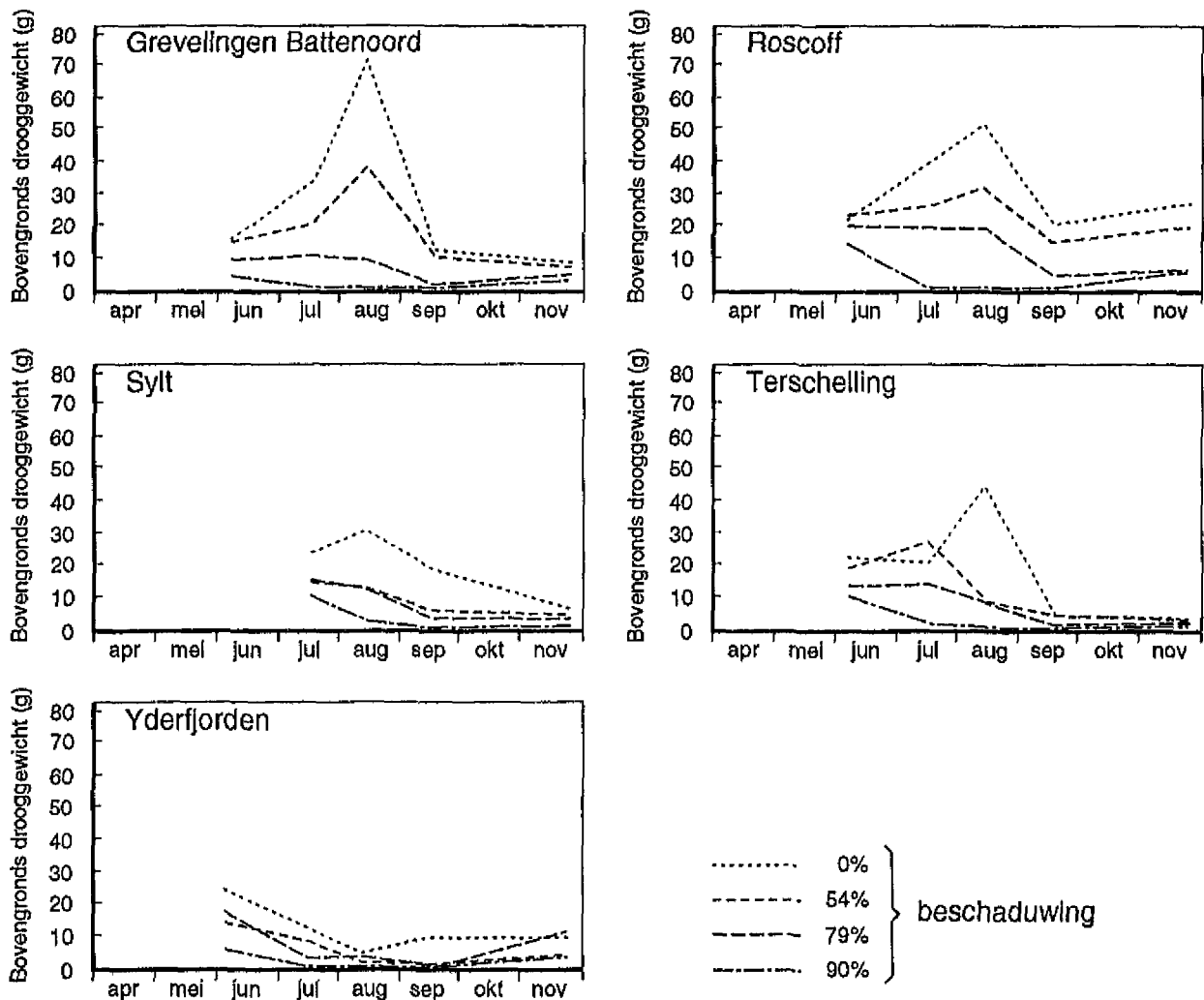
vergeleken met de populaties van Roscoff en Terschelling (figuur 3 en 4; tabel 6). De planten van Terschelling vormen grotere aantallen dan die van Roscoff, terwijl de laatste hogere bedekkingen behalen, dankzij hun forse afmetingen. De verschillen tussen de beschaduwingscategorieën 0 en 54% zijn niet groot, vaak zijn er geen significante verschillen in bedekking of aantal scheuten.

Over het algemeen hebben de populaties van Grevelingen en Sylt de hoogste bedekkingen en het hoogste aantal scheuten behaald

In juli en augustus behalen Syltse planten bij 79% en 90% beschaduwng vrij hoge bedekkingen. Dit kan mogelijk worden

		populatie				aanvangs-dichtheid scheuten.m ⁻¹		beschaduwng (%)			
		S	G	T	R	121	64	0	54	79	90
Bedeckking	17 juli	A	B	B	B	A	B	A	AB	B	C
	14 augustus	A	AB	C	BC	A	B	A	A	B	C
	18 september	AB	A	B	A	A	A	A	A	B	C
Aantal scheuten	17 juli	A	A	A	B	A	A	A	A	A	B
	14 augustus	A	A	B	B	A	B	A	AB	B	C
	18 september	A	AB	B	B	A	A	A	A	B	C

Tabel 6. Tukey's studentized range test per datum, zie hoofdstuk 3. Categorieën met dezelfde letter zijn niet significant verschillend ($\alpha=0.05$). A is hoger dan B is hoger dan C. Gegevens mesocosm 1990. G=Grevelingen, S=Sylt, T=Terschelling, R=Roscoff, Y=Yderfjorden.



Figuur 6. Bovengrondse biomassa (drooggewicht in grammen) in een monster van 20x20x20cm. Mesocosm 1990.

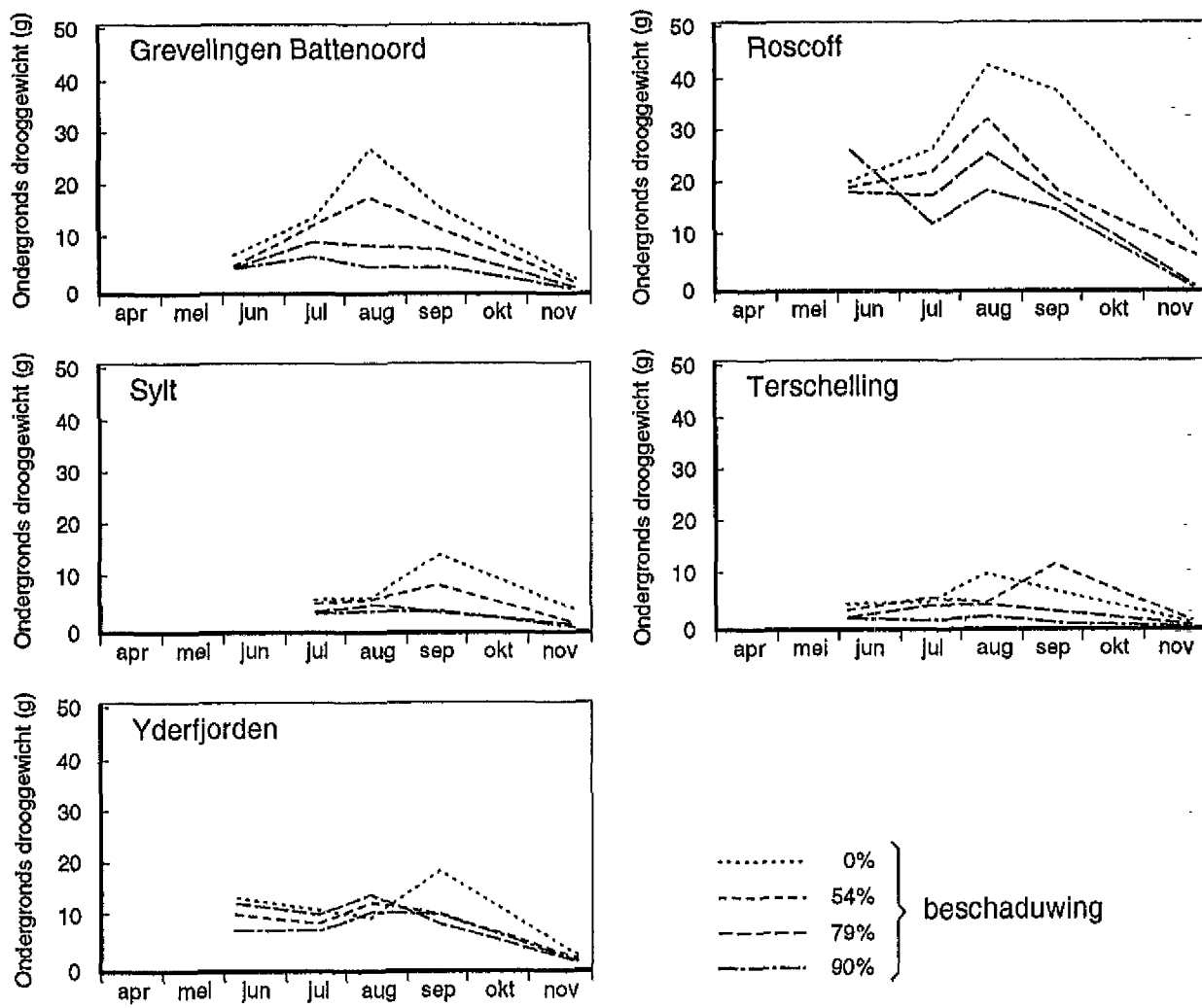
toegeschreven aan de late plantingsdatum (juni). De planten hebben bij het inzetten al relatief grote rhizomen waaruit ze nog gerulme tijd reservestoffen kunnen halen die nodig is voor hun groei. Daarnaast is de globale instraling in juni doorgaans hoger dan in april/mei, waardoor de invloed van sterke beschaduwing minder desastreus is. Dit effect is in 1990 echter minimaal omdat het weer met name in mei zeer zonnig was en eind juni tot half juli juist relatief lage lichtintensiteiten gemeten werden (figuur 24).

In figuur 5 zijn de gemiddelde bedekkingen van de vier populaties Grevelingen, Roscoff, Terschelling en Sylt weergegeven per plantingsdichtheid. Een hoge inzetdichtheid resulteert in een hogere bedekking en een groter aantal scheuten in juli en augustus. In september zijn de verschillen niet significant meer (tabel 6; figuur 5).

4.1.3. Boven- en ondergrondse biomassa

In een monster van 20x20x20 cm is de totale hoeveelheid boven- en ondergrondse biomassa (drooggewicht) gemeten (figuur 6 en 7). Beide zijn sterk gecorreleerd met de beschaduwingscategorie ($p < 0.001$, variantie-analyse, zie hoofdstuk 3). De populatie van herkomst heeft geen significant effect op de bovengrondse biomassa. Dit is wel het geval bij de ondergrondse biomassa: Roscoffse monsters hebben een beduidend hogere ondergrondse biomassa dan Grevelingse, terwijl Syltse en Terschellingse monsters beide een significant lagere ondergrondse biomassa hebben.

Het feit dat er geen verschillen in bovengrondse biomassa tussen de populaties worden gevonden wordt verklaard door het feit dat juist de grootste planten (uit Roscoff m.n.) relatief slecht aanslaan, terwijl de



Figuur 7. Ondergrondse biomassa (drooggewicht in grammen) in monster van 20x20x20cm. Mesocosm 1990.

kleinste planten (m.n. uit Sylt) grote aantallen scheuten vormen. Ondergronds blijft de biomassa langer aanwezig; als de planten niet goed aanslaan of in een slechte conditie

verkeren dan is dit pas in tweede instantie aan de ondergrondse biomassa te meten. Dit is ook af te leiden van het feit dat beschaduwing op ondergrondse biomassa

		G	S	T	R	Y
0%	geteld in mei 1991	75	75	31	7	9
	geteld in oktober 1991	173	167	84	13*	13*
	uitgestoken in periode mei-sep.	18	26	15	0	1
54%	geteld in mei 1991	57	32	9	1*	2**
	geteld in oktober 1991	38	11**	-	-	-
	uitgestoken in periode mei-sep.	32	3	1	0	0

Tabel 7. Aantal scheuten in het tweede groeiselsoen (mesocosmexperiment 1991). G=Grevelingen, S=Sylt, T=Terschelling, R=Roscoff, Y=Yderfjorden. * De getelde scheuten bevinden zich in één bak; ** de getelde scheuten bevinden zich in 2 bakken; geen aanduiding: de scheuten zijn aangetroffen in 3 of 4 bakken (geldt niet voor uitgestoken scheuten).

een minder groot effect heeft dan op bovengrondse biomassa, en aan het feit dat nog in 1991 ondergrondse delen van de populatie uit Yderfjorden worden aangetroffen.

N.B. In monsters van de Terschellingse populatie is in november nauwelijks meer ondergronds zeegrasmateriaal aanwezig.

4.1.4. Overwintering en tweede groeiseizoen
In het tweede groeiseizoen (1991) is het bemonsteren vervolgd. Hierbij wordt evenals in 1990 een vakje van 20x20x20 cm³ uitgestoken. Het aantal scheuten per vakje ("aantal uitgestoken scheuten", zie tabel 7) blijkt geen betrouwbare maat voor het aantal scheuten te zijn, niet alleen omdat het aantal te laag is, maar ook omdat een deel van de rhizomen in vorig jaar uitgestoken vakken groeit waardoor een soort 'uitdunningseffect' op het aantal scheuten optreedt. Daarom is ook het totaal aantal scheuten in de 1x1 m² bakken geteld ("aantal getelde scheuten", zie tabel 7). Bij vergelijken van dit aantal met de aantallen van het eerste groeiseizoen (figuur 4) dient men er rekening mee te houden dat er in de loop van 1990 en 1991 al een aantal vakjes leeggestoken zijn (data van de bemonsteringen zijn vermeld in tabel 3 op pagina 12). Hierdoor is het aantal scheuten in het tweede groeiseizoen lager dan wanneer de bakken ongemoeid waren gelaten.

Het aantal per 1x1m-bak getelde scheuten en het aantal uitgestoken scheuten zijn weergegeven in tabel 7. In de tabel zijn alleen gegevens van mei en oktober weergegeven omdat in deze maanden maxima behaald werden. Er zijn echter ook scheuten geteld in juni, juli en augustus.

De Grevelingse, Syltse en Terschellingse populaties zijn de winter goed doorgekomen bij 0% beschaduwning. De grootste aantallen scheuten worden aan het einde van het tweede groeiseizoen geteld, in oktober 1991, waarbij de Grevelingse en Syltse populaties beduidend grotere aantallen behalen dan de Terschellingse populatie.

Ook bij 54% beschaduwning komen in het voorjaar scheuten van Grevelingen, Sylt en Terschelling op. De hoogste aantallen worden echter in mei behaald; daarna lopen de aantallen terug. Bij de Grevelingse planten is de terugloop gering; als er geen planten waren uitgestoken in de tussenliggende periode was het aantal planten in oktober ongetwijfeld hoger geweest dan in mei. In totaal zijn er namelijk 32 scheuten uitgestoken (tabel 7) waarvan 23 in september.

De aanvangsdichtheid heeft in 1991 geen effect meer. In bakken met lage aanvangsdichtheid zijn in 1991 zelfs de meeste scheuten aangetroffen.

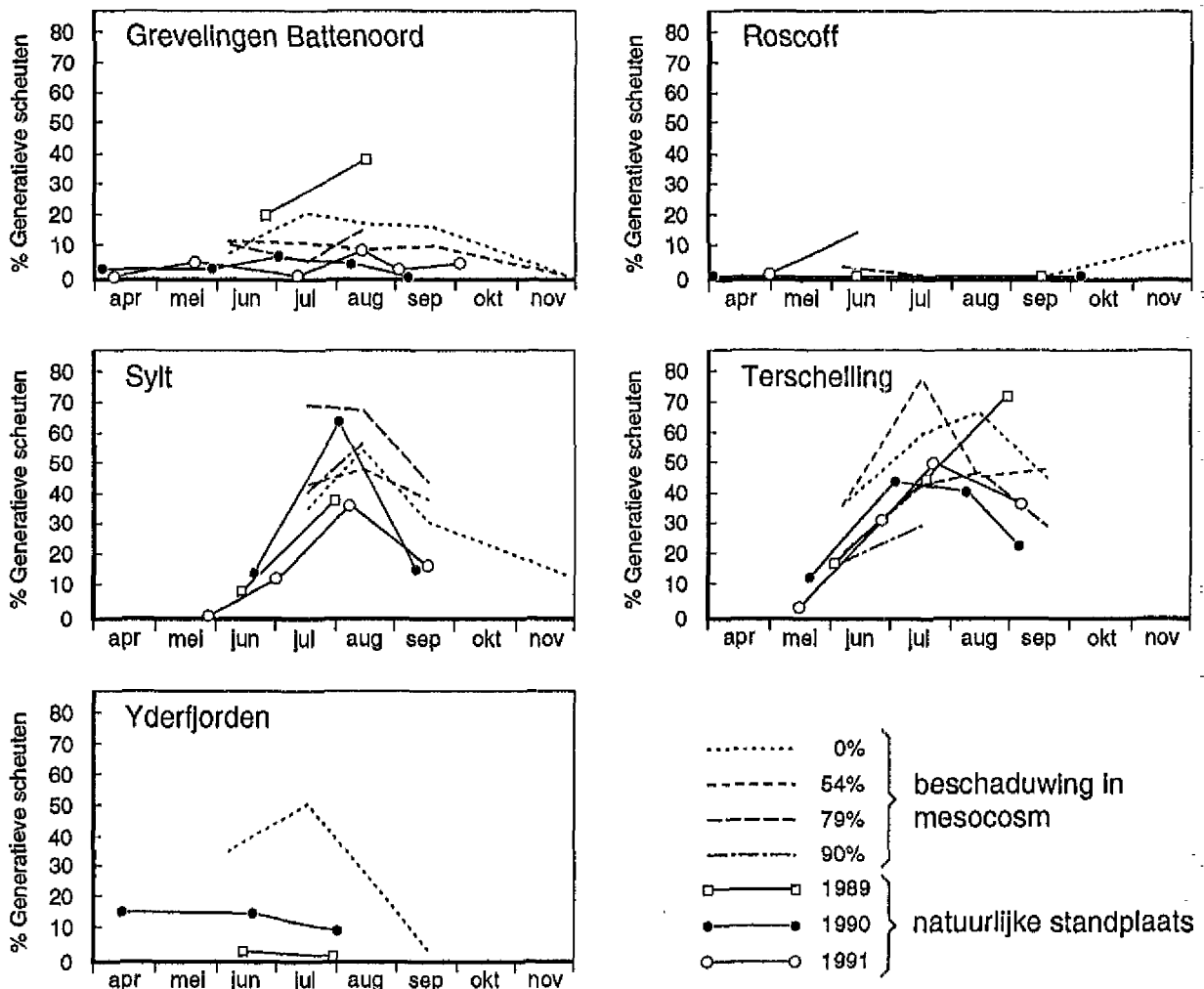
4.2. Reproductie

4.2.1. Bloei

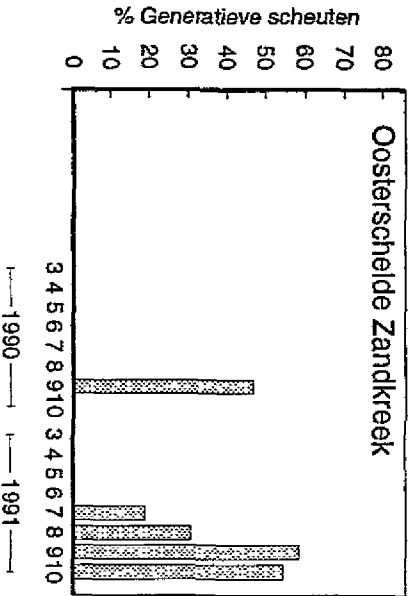
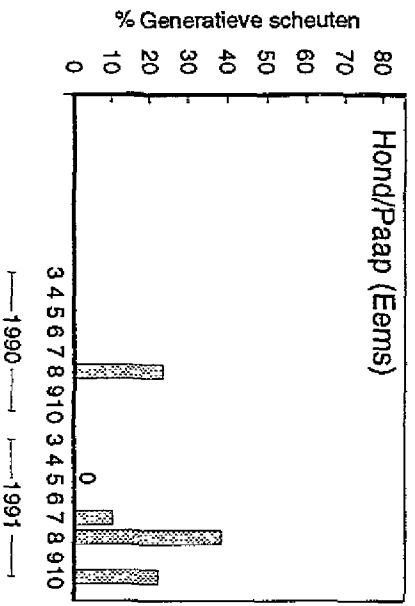
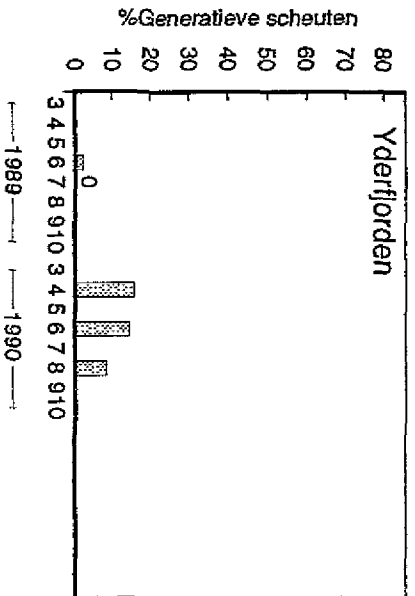
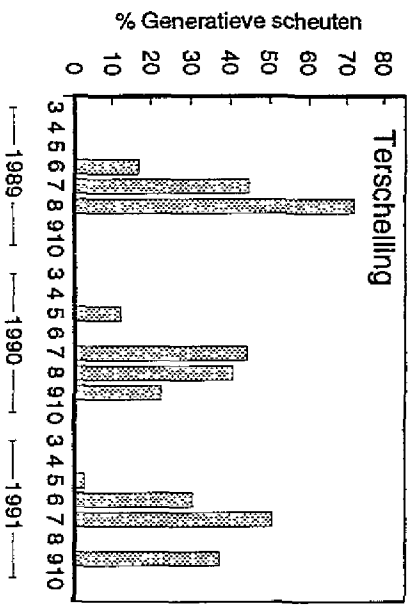
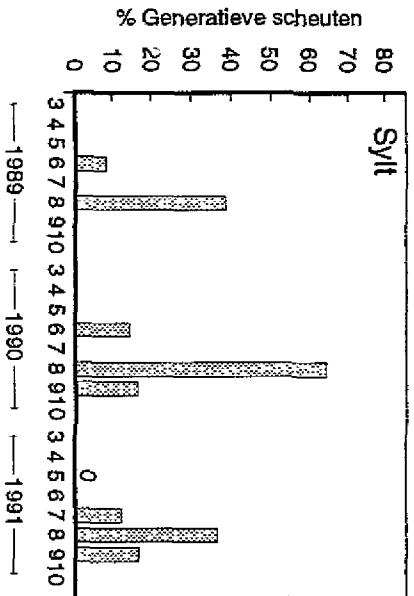
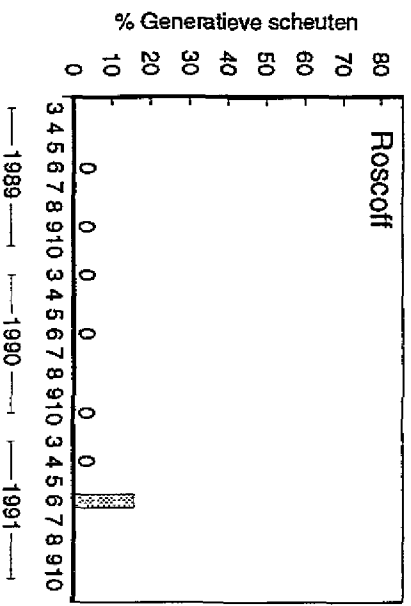
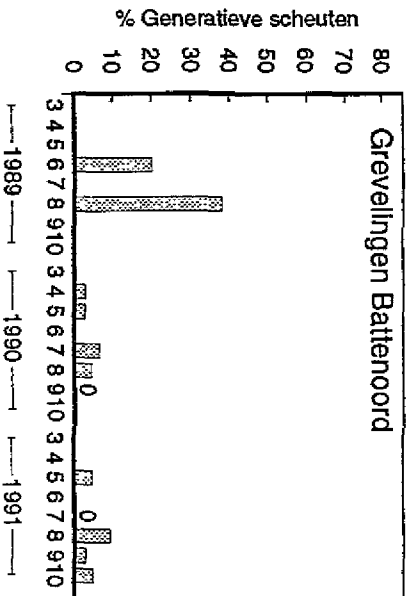
Zee grasplanten uit de Waddenzee behalen hoge bloeipercentages vergeleken met de Grevelingse en Roscoffse populatie, zowel in het mesocosmexperiment als op de natuurlijke standplaatsen (figuur 8). Hoogtepunt van de bloei wordt bereikt in juli/augustus. Het varieert iets per populatie en per jaar (figuur 8 en 9). In de nazomer treedt vegetatieve groei op, waardoor rhizomen van reservevoedsel worden voorzien. Bij planten met een strikt eenjarige strategie treedt de vegetatieve nagroei veel minder sterk op, in de Oosterschelde populatie bijvoorbeeld. Ook de Terschellingse populatie vertoont vrijwel geen vegetatieve

nagroei; deze planten verdwijnen echter doorgaans in september, terwijl de planten in de Oosterschelde pas in oktober/november afsterven. De andere onderzochte populaties in de Waddenzee, Eems en Sylt, die toch ook in een gelijdegebied groeien, hebben wel een duidelijke vegetatieve toename, m.n. de Syltse populatie. Dit vindt plaats in september/oktober (figuur 9).

In mei 1991 is het percentage meerjarige Groot zee grasplanten in Terschelling 5-10% (plaatselijk 20%) en in Sylt 2-3% (plaatselijk 5%). In beide populaties is daarnaast een wintergroene zone waargenomen (foto 5), zeer hoog in het littoraal (in Sylt zelfs boven de *Zostera noltii*-zone) in grof substraat. In Terschelling zijn deze planten in de zomer



Figuur 8. Percentage bloeiende scheuten in mesocosm 1990 (monster van 20x20x20 cm; gestippelde lijnen) en op natuurlijke standplaatsen 1989-1991. Bloeipercentages in de mesocosm zijn gemiddeld over aanvangsdichtheid en replica's. Ze worden alleen weergegeven als er minimaal 2 monsters met ieder minimaal 5 scheuten gestoken zijn.



Figuur 13. Bloeipercentages van zeegrassen afkomstig van 7 verschillende lokaties in NW-Europa, waarvan er 5 gebruikt zijn in het mesocosmexperiment. Het bloeipercentage is niet ledere maand gemeten. 0% bloei is aangegeven met een 0.

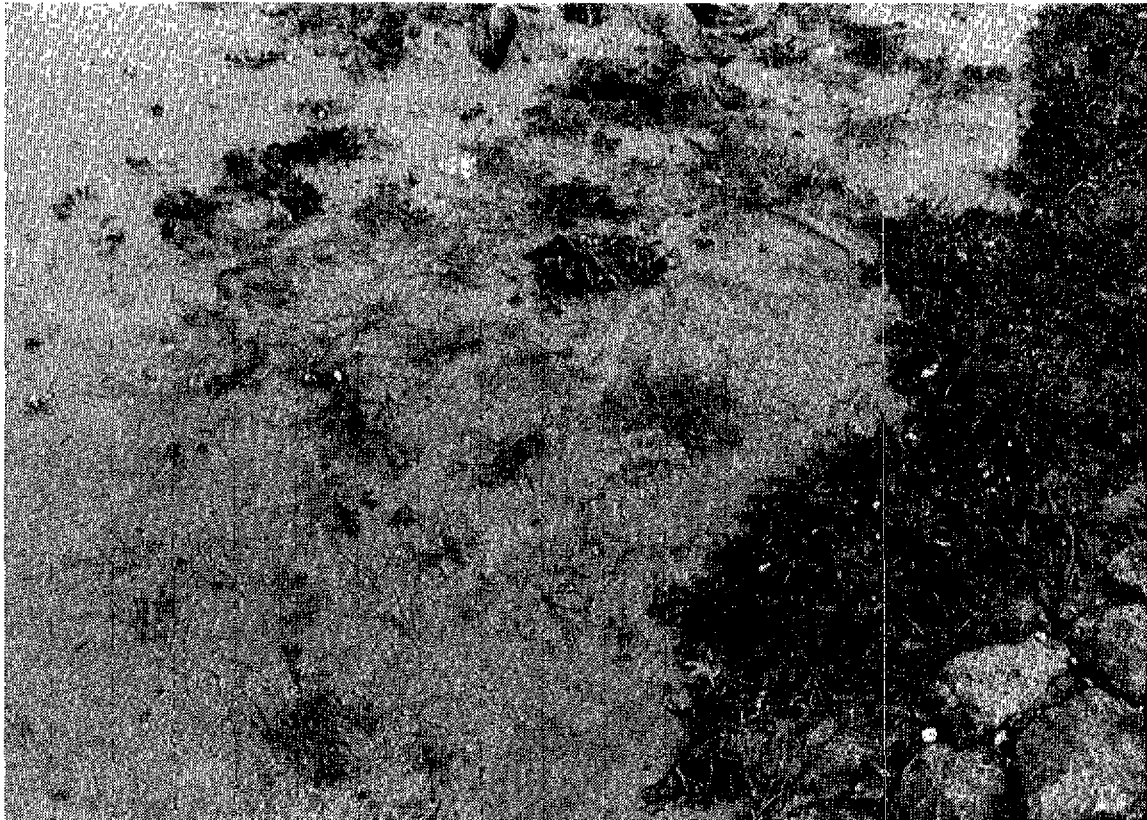


Foto 5. Wintergroene zone Terschelling 1 mei 1989.

klein en bruin, terwijl ze er in najaar, winter en voorjaar florissant bijstaan. Er zijn waarnemingen gedaan in de periode mei 1989 - mei 1992. Het grootste deel van de zone is in 1990, 1991 en 1992 niet teruggevonden, het grove substraat was bedekt met fijn slib. In Sylt (in Kampen, ca. 10 km ten zuiden van Königshafen) is een 'wintergroene' zone waargenomen in april 1992; er zijn nog geen zomer- en winterwaarnemingen gedaan.

In de Grevelingen (Battenoord) is het bloei-

percentage in 1990 en 1991 veel lager dan in 1989 en 1988. In 1988 wordt zelfs een bloei-percentage van 70% aangetroffen (begin augustus; Giesen ongepubl.).

In de mesocosm bloeien de planten van Grevelingen, Sylt en Terschelling over het algemeen meer en langer dan op de natuurlijke standplaats (figuur 8). Bij planten uit Grevelingen (0 en 54% beschaduwing), Sylt en Roscoff (beide bij 0% beschaduwing) treedt vegetatieve nagroei op de periode september-november. Van de overige

populaties en beschaduwings-categorieën worden in november nauwelijks planten of geen planten meer aangetroffen (figuur 4).

In het tweede groeiseizoen staan in de mesocosm alleen planten die uit rhizomen zijn opgekomen (de zaailingen zijn in het voorjaar verwijderd). Er treedt een opmerkelijk verschijnsel op: de Syltse en Terschellingse populaties

	eerste groeiseizoen		tweede groeiseizoen	
	maand	%	maand	%
Sylt	augustus	55	augustus	15
Terschelling	augustus	65	september	40
Grevelingen (0%)	juli-sept.	20	september	45
Grevelingen (54%)	juni-sept.	10	september	35

Tabel 8. Maximale bloeipercentages in de mesocosm bij 0% beschaduwing. Grevelingen ook bij 54% beschaduwing.

bloelen veel minder dan in het eerste groeiselzoen. Van de planten uit Sylt bloeit zelfs maar 15% (tabel 8). Grevelingse planten bloeien daarentegen meer dan tweemaal zoveel als in het vorige jaar. De planten bereiken over het algemeen op een later tijdstip het hoogtepunt van hun bloei dan in het vorige groeiselzoen (tabel 8).

4.2.2. Zaadproductie

In 1990 zijn op 26 juli zaden geteld in het mesocosmbassin (tabel 9). Er is per bak niet langer dan tweeëneenhalve minuut geteld, waardoor bakken met veel zaden sterk onderschat zijn. De getallen hebben daarom alleen relatieve waarde.

Aantal zaden (relatief)	beschaduwning			
	0%	54%	79%	90%
Sylt	>>50	>>50	>>50	5
Terschelling	>>35	>>25	>11	0
Grevelingen	>>25	>15	8	1
Roscoff	0	1	0	0

Tabel 9. Aantal zaden per m², in het mesocosmexperiment 26 juli 1990. Waarden zijn verkregen na 2½ minuut tellen.

In 1991 zijn nieuwe planten ingezet uit Grevelingen, Sylt en Terschelling. In juli, augustus en september zijn op dezelfde wijze zaadtellingen verricht (tabel 10). Het nieuwe experiment in 1991 vormt een replica van het experiment in 1990 inzake de populaties van Grevelingen, Terschelling en Sylt, bij 0% beschaduwning. Het hoogste aantal zaden wordt in 1991 aangetroffen in de maand juli. De populatie van Sylt produceert in 1991 minder zaden dan in 1990. Dit is gerelateerd aan het bloeipercantage. De zeegrassen afkomstig van Terschelling produceren in beide jaren ongeveer evenveel zaden. De Grevelingse populatie heeft zich in het nieuwe mesocosmexperiment van 1991 wat minder goed ontwikkeld dan in 1990, zowel wat betreft de zaadproductie als wat betreft de productie van nieuwe scheuten (tabel 9, 10 en 11 in par. 4.6).

4.2.3. Zaailingen

In 1991 zijn zaailingen opgekomen in de

Aantal zaden (relatief)	datum 1991		
	16-7	20-8	24-9
Sylt	>>20	>>15	oa.15
Terschelling	>>30	>20	>30
Grevelingen	>15	2	0

Tabel 10. Aantal zaden per m², in het mesocosmexperiment 1991 bij 0% beschaduwning (nieuw ingezet experiment). Waarden zijn verkregen na 2½ minuut tellen.

mesocosm. De zaailingen zijn verwijderd omdat ze het produkt van onbekende kruisingen kunnen zijn. De zaden zijn hoogstwaarschijnlijk wel afkomstig van planten uit dezelfde bak, omdat er zeer weinig waterdynamiek is en de zaden een hoog soortelijk gewicht hebben, dus direct naar de bodem zakken. Het feit dat in bakken met veel zaden in 1990 ook veel zaailingen worden aangetroffen ondersteunt dit. De zaailingen zijn dientengevolge 'van moederskant' afkomstig van de oorspronkelijke populatie. Een hoge opkomst van zaailingen vormt dus geen bewijs, maar wel een sterke aanwijzing voor goede generatieve voortplantingsmogelijkheden van de populatie die het jaar ervoor is ingezet.

De meeste zaailingen zijn aangetroffen in bakken met zeegrassen van Sylt. Ook in bakken met planten van Terschelling zijn veel zaailingen aangetroffen, in bakken met planten van de Grevelingen minder en in bakken met planten van Roscoff en Yderfjorden zijn geen zaailingen aangetroffen. Bij 54% beschaduwning is het aantal Terschellingse en Syltse zaailingen iets minder dan bij 0%. Bij Grevelingse zaailingen is het verschil tussen 0 en 54% beschaduwning groter: er worden er zeer weinig aangetroffen bij 54%. Bij 79% beschaduwning zijn enkele zaailingen gevonden in bakken met planten afkomstig van Sylt en Terschelling.

De meeste zaailingen zijn eind maart verwijderd. Eind april werden vrijwel geen zaailingen meer aangetroffen.

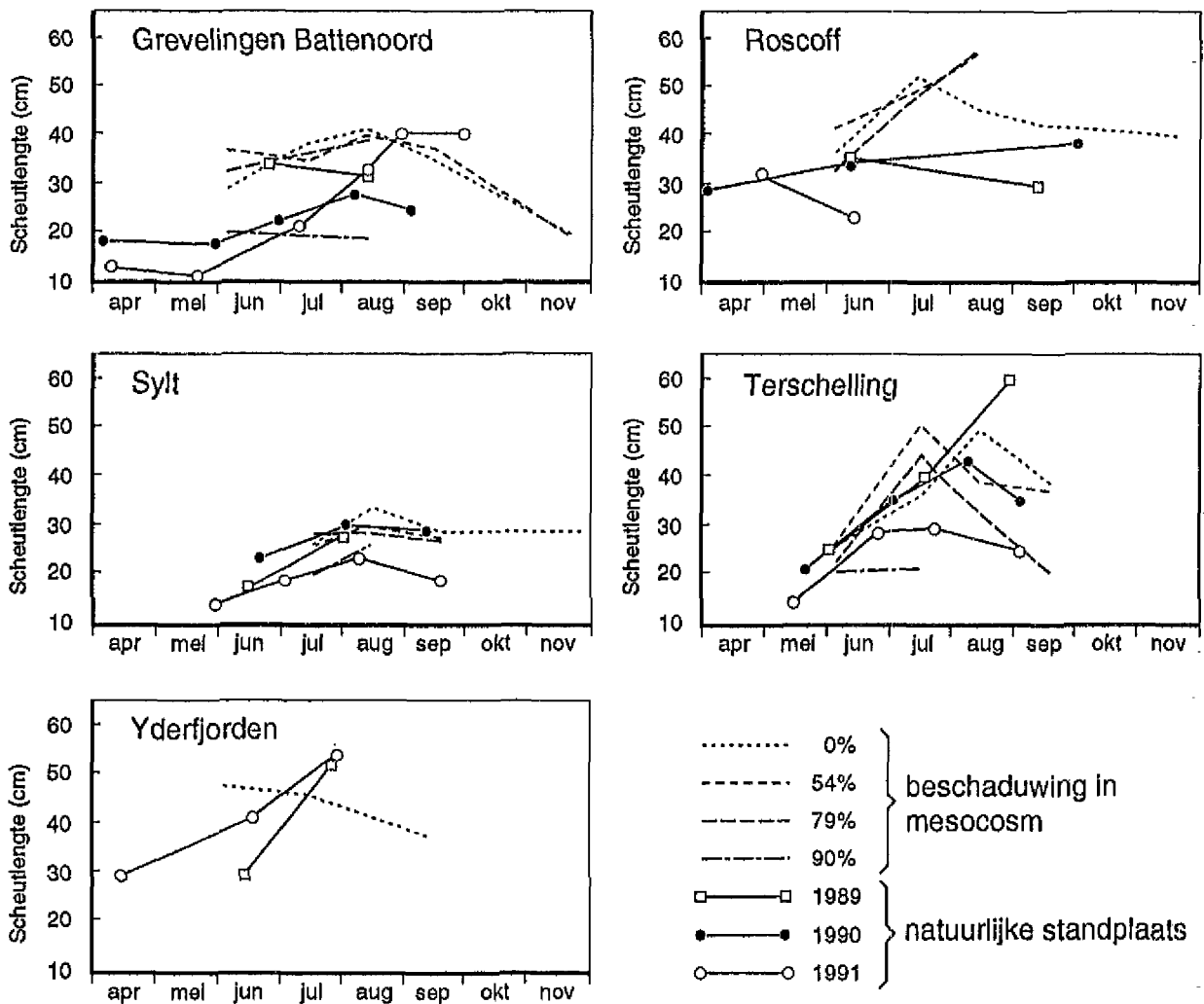
4.3. Morfologie: lengte, breedte en biomassaverhoudingen.

Seizoenontwikkeling in lengte, breedte en biomassa (figuur 10 t/m 12) zijn sterk aanwezig bij de Waddenzeepopulaties Terschelling en Sylt: In juni-juli zijn de planten het breedst, in juli-augustus behalen de planten hun grootste lengte. De afmetingen van planten uit Sylt zijn in het mesocosm-experiment gelijk aan de afmetingen op de plaats van herkomst. De bovengrondse biomassa per scheut is echter beduidend lager. In het mesocosmexperiment hebben de planten minder bladeren per scheut. De Terschellingse planten zijn aanmerkelijk smaller in het mesocosmexperiment (figuur 11). De lengtegroei treedt bij 54 en 79%

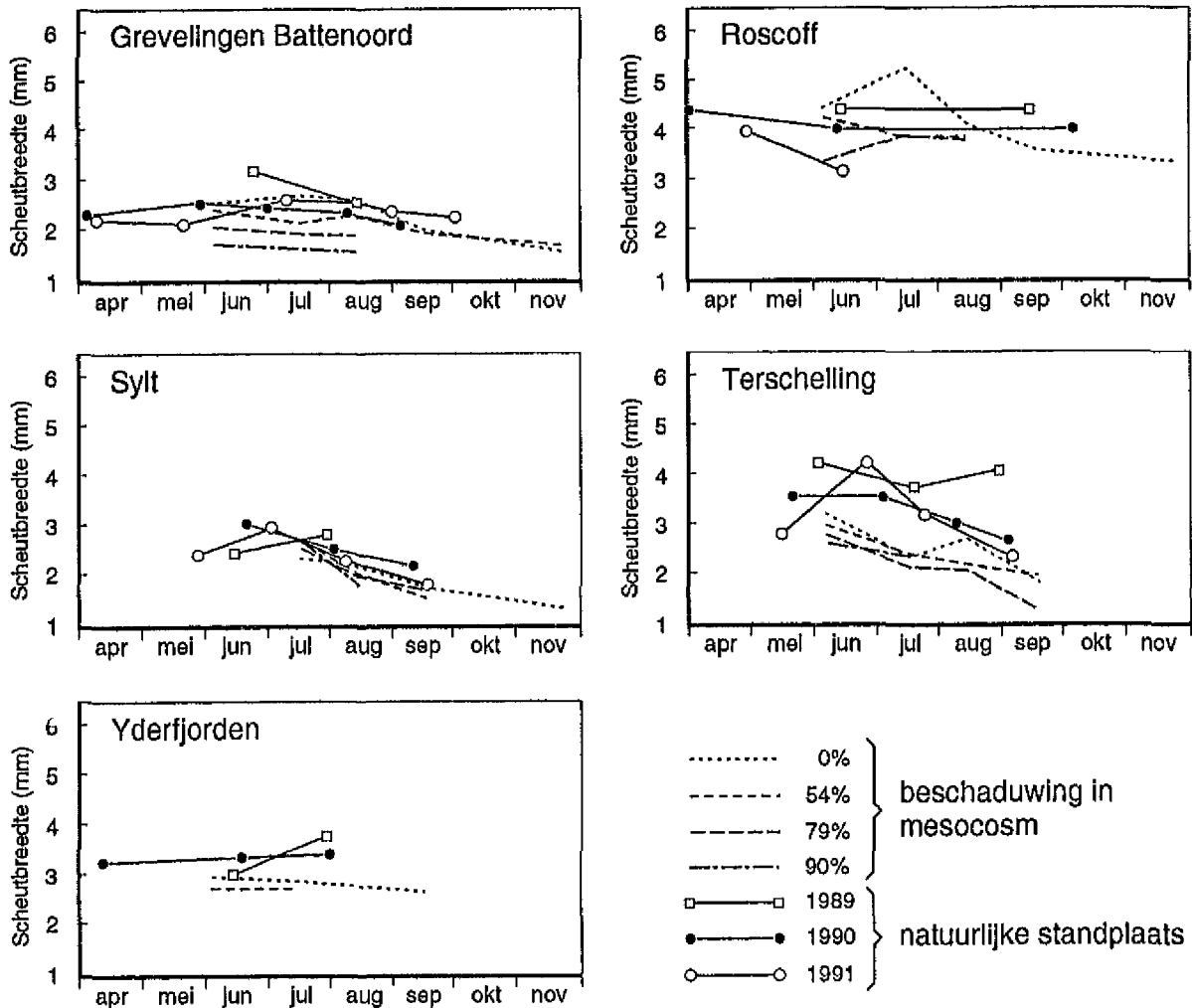
beschaduwing eerder in het seizoen op dan bij 0%. Bij 90% treedt geen lengtegroei op.

In de Grevelingen fluctueert de breedte nauwelijks, de lengte vertoont een optimum in augustus-september. In het mesocosm-experiment vertonen de planten na het inzetten sterke lengtegroei zodat ze in juni bij de hoogste 3 beschaduwingscategorieën bijna 2x zo lang zijn als in Grevelingen Battenoord in 1990 en in 1991. In 1989 was de lengte begin juli wel vergelijkbaar. Naarmate de beschaduwing sterker is zijn de Grevelingse planten smaller.

De zeegrassen uit Roscoff lijken geen duidelijke seizoenontwikkeling te vertonen. Het aantal waarnemingen is echter, evenals



Figuur 10. Gemiddelde lengte van de scheuten in de mesocosm 1990 (monster van 20x20x20 cm; gestippelde lijnen) en op natuurlijke standplaatsen 1989-1991 (getrokken lijnen). Lengte is gemiddeld over alle scheuten die in vier monsters (twee dichtheden, twee replica's) aanwezig waren. De gemiddelde waarde is alleen weergegeven indien in totaal minimaal 10 scheuten aanwezig waren.



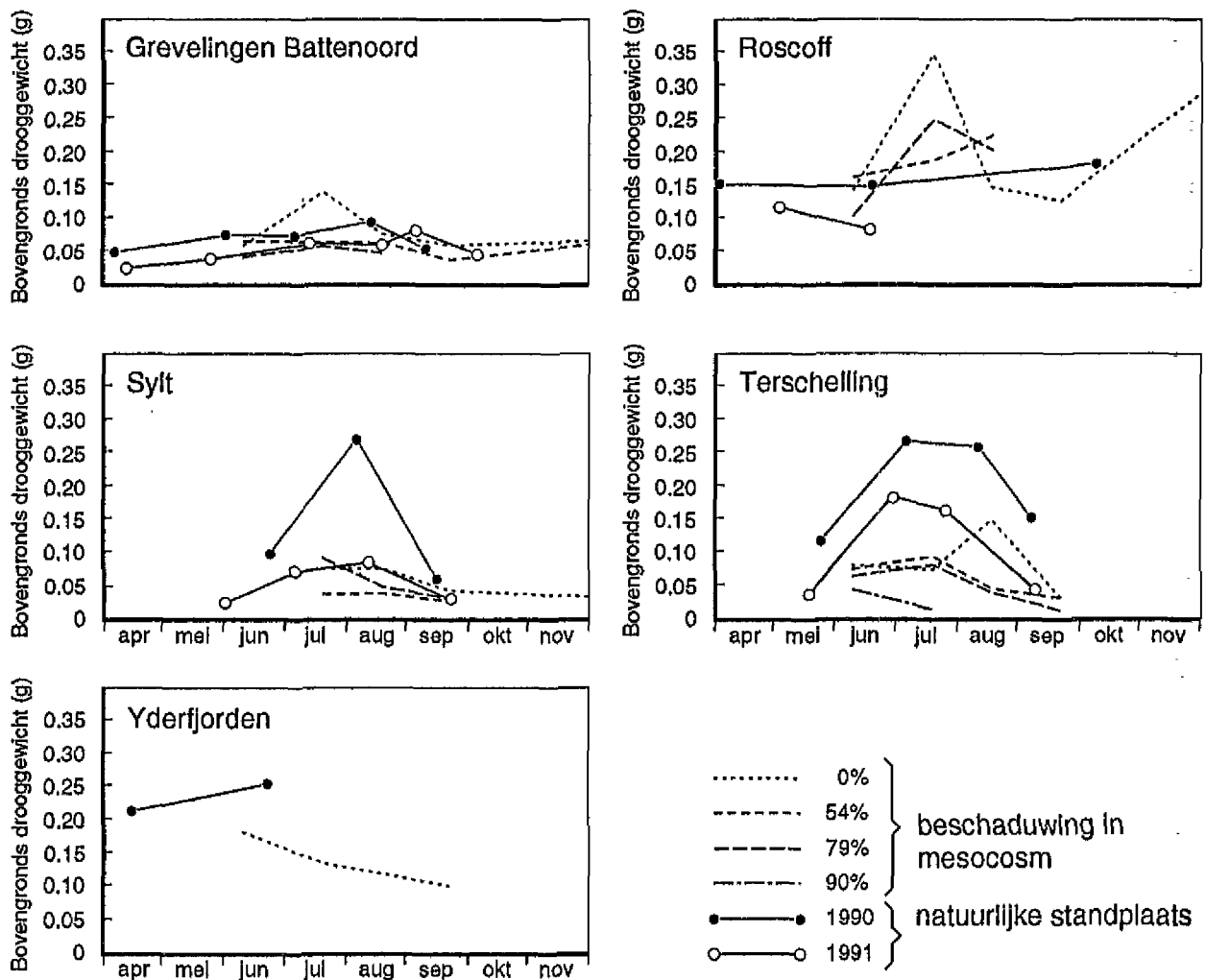
Figuur 11. Gemiddelde breedte van de scheuten in de mesocosm 1990 (monster van 20x20x20 cm; gestippelde lijnen) en op natuurlijke standplaatsen 1989-1991 (getrokken lijnen). De breedte is gemiddeld over alle scheuten die in vier monsters (twee dichtheden, twee replica's) aanwezig waren. De gemiddelde waarde is alleen weergegeven indien in totaal minimaal 10 scheuten aanwezig waren.

bij Yderfjorden, vrij gering. Jacobs (1979) heeft in Roscoff een biomassaverdrievoudiging tussen februari en september gemeten. In het mesocosmexperiment bij 0% beschaduwning nemen de Roscoffse planten zowel in lengte, breedte als in bovengrondse biomassa toe tot in juli. Bij 54 en 79% beschaduwning neemt de lengte toe tot in augustus, de bladeren blijven echter smal. Na augustus zijn er onvoldoende planten aanwezig om een betrouwbaar gemiddelde van lengte, breedte en biomassa te kunnen geven.

Blommassaverhoudingen

Planten die een eenjarige voortplantingsstrategie hebben, investeren tijdens het groeiseizoen veel biomassa in de

bovengrondse delen (m.n. in voortplantingsorganen: bloemen en bloestengels). Planten die overwinteren investeren relatief meer biomassa in de ondergrondse delen. De ratio boven-:ondergrondse biomassa is dientengevolge hoger bij eenjarige planten dan bij meerjarige planten. Bij Groot zeegrass, dat beide voortplantingsstrategieën kan vertonen, blijkt de relatie tussen voortplantingsstrategie en ratio boven-:ondergrondse biomassa analoog te zijn. De meerjarige reproductiestrategie van de populaties uit Roscoff, Grevelingen en Yderfjorden wordt weerspiegeld in de lage ratio's boven-:ondergronds drooggewicht (figuur 13). De Waddenzee populaties van Terschelling en Sylt investeren een veel groter deel van de energie in de ontwikkeling van bovengrondse



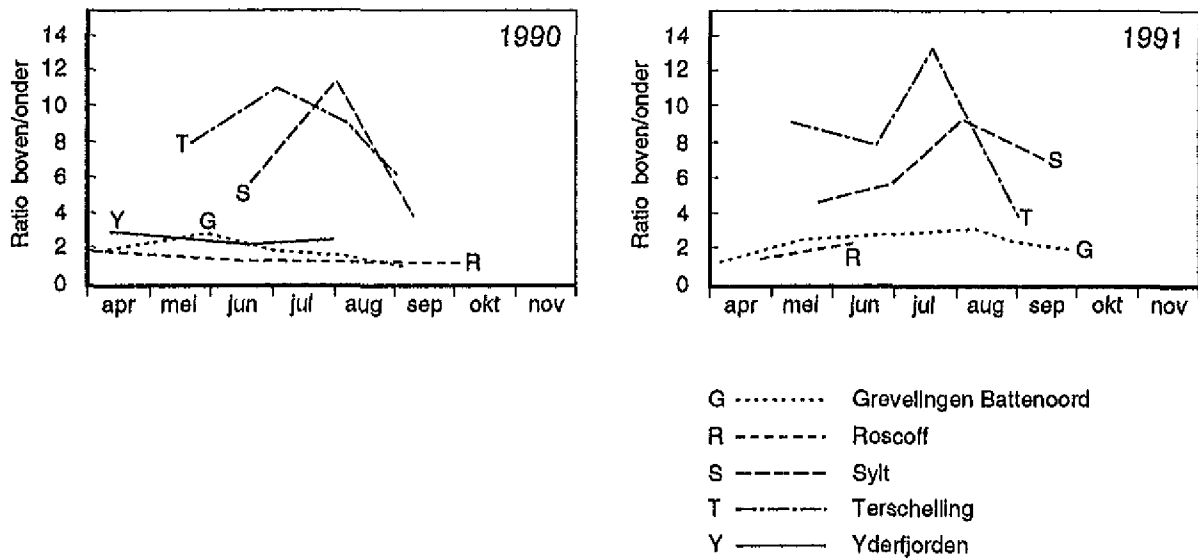
Figuur 12. Bovengronds drooggewicht (In grammen) per scheut in de mesocosm 1990 (monster van 20x20x20 cm) en op de natuurlijke standplaatsen. Het drooggewicht is gemiddeld over vier monsters (twee dichtheden, twee replica's). De gemiddelde waarde is alleen weergegeven als er minimaal 2 bakken met ieder minimaal 5 scheuten aanwezig waren.

biomassa (bloestengels) en minder in het rhizoomstelsel. De Grevelingse zeegrassen nemen eigenlijk een positie apart in: zowel de ondergrondse als de bovengrondse biomassa is laag (figuur 12-14).

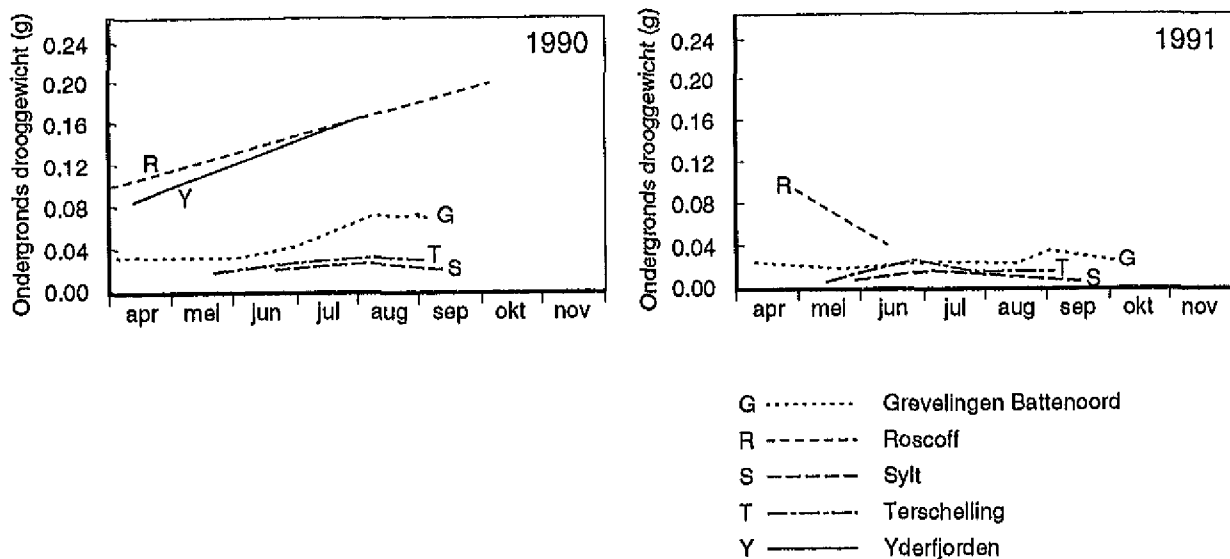
N.B.1. In het mesocosmexperiment is de ondergrondse biomassa van het gehele bemonsterde vakje bepaald, waardoor de ondergrondse biomassa per plant niet vast te stellen is (er zijn immers ook halfvergane rhizomen die bijdragen aan de ondergrondse biomassa). Op de natuurlijke standplaatsen is de ondergrondse biomassa per scheut bepaald. Hierdoor is ook de boven-:ondergrondse biomassa ratio in het

mesocosmexperiment niet vergelijkbaar met die van de natuurlijke standplaatsen.

N.B.2. De hier gepresenteerde waarden zijn gemiddeld over alle planten, vegetatief en generatief. Als men gemiddelde lengte en breedte van vegetatieve planten bekijkt, blijken deze bij de meeste populaties nauwelijks afwijkend te zijn van die van de generatieve planten. Alleen Terschellingse bloestengels worden beduidend langer dan de vegetatieve scheuten.



Figuur 13. Ratio boven:-ondergronds drooggewicht (per plant) natuurlijke standplaatsen 1990 en 1991.



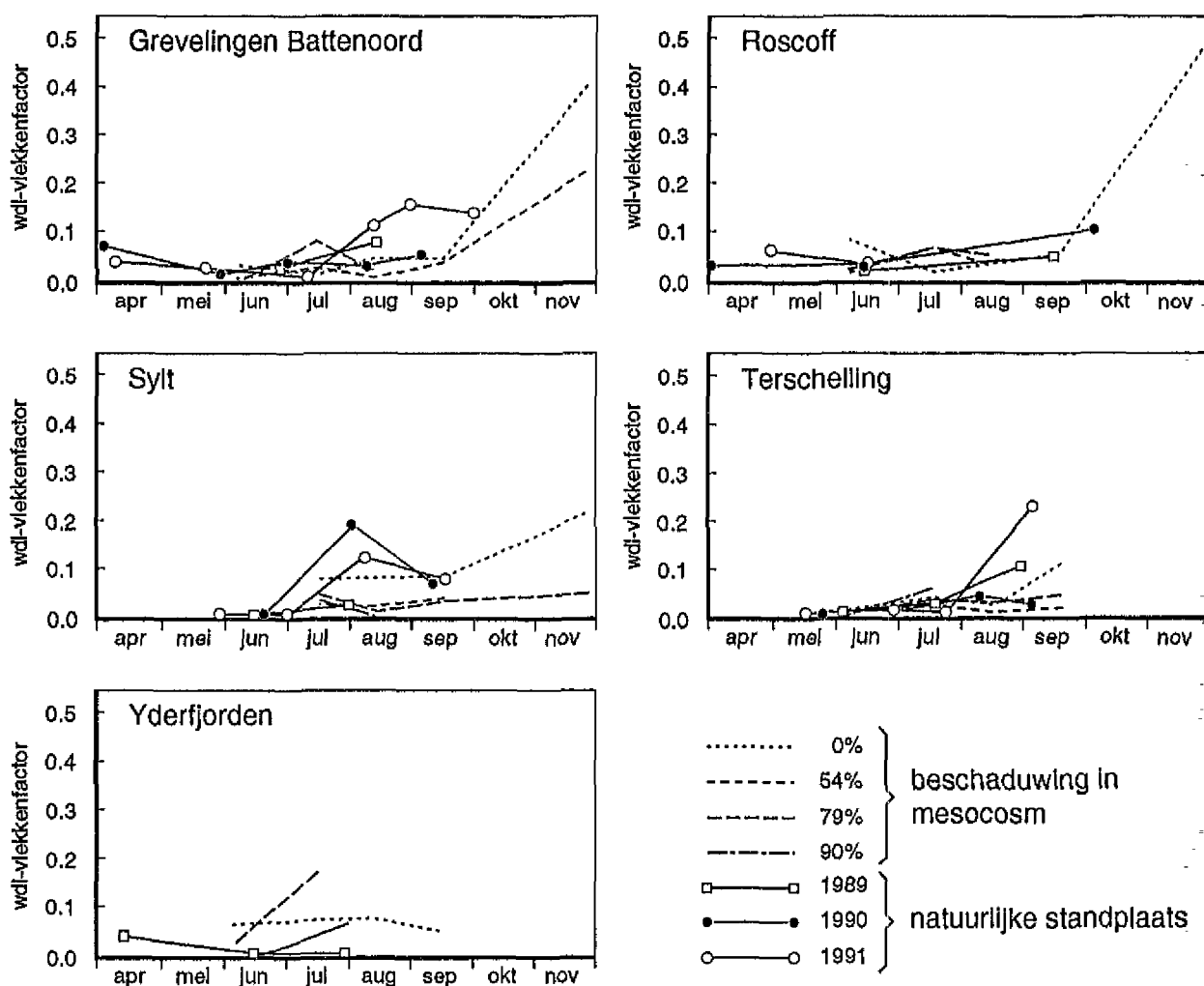
Figuur 14. Ondergronds drooggewicht (In grammen) per scheut, natuurlijke standplaatsen 1990 en 1991.

4.4. Bruine en wasting disease-achtige vlekken

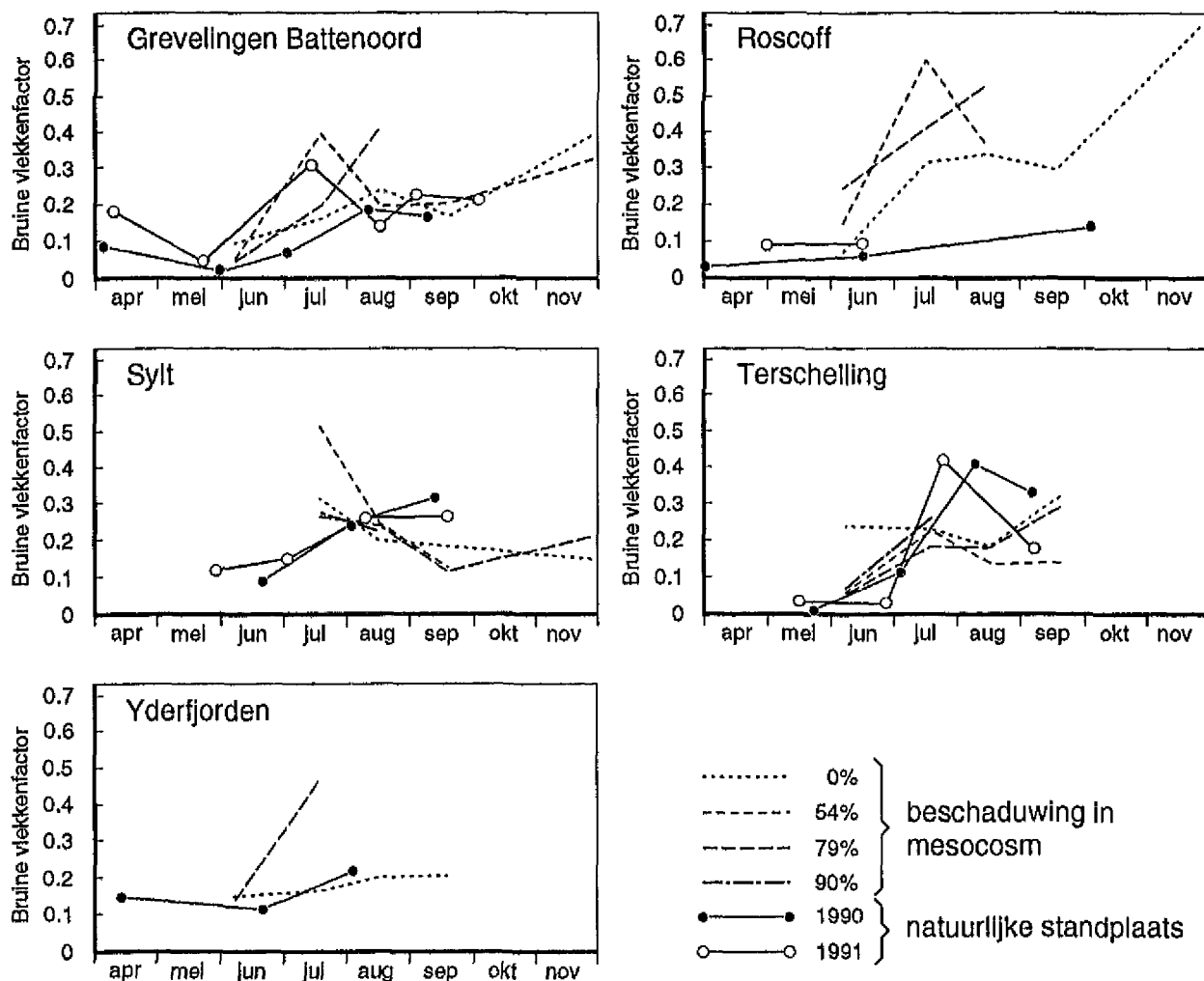
Zeegrassen kunnen verschillende typen vlekken op de bladeren vertonen. De meest voorkomende zijn de bruine vlekken, die ontstaan na inwendige of uitwendige beschadiging van het blad. Een speciale vorm van bruine vlekken zijn de wasting disease-achtige (wdl) vlekken. Wasting disease is de ziekte die gepaard ging met de grote sterfte van Groot zeegras in de dertiger jaren. De wdl-vlekken zijn door hun vorm en meestal bijna zwarte kleur goed te onderscheiden van andere vlekken (den Hartog 1989; Giesen 1990). *Labyrinthula zosterae*, het organisme dat wasting disease veroorzaakt, is geïsoleerd uit door mij

verzamelde bladeren van ieder van de populaties door Vergeer (ongepubl.).

Vanaf 1989 zijn wasting disease-achtige (wdl) vlekken op de bladeren geschat. Schattingen van overige bruine vlekken op de bladeren zijn vanaf 1990 gemaakt. Per blad wordt het aangetaste oppervlak geschat en geclassificeerd. Dit wordt vervolgens per monster omgerekend tot een 'vlekkenfactor', waarbij aantastingen van een jonger blad zwaarder worden meegerekend dan op een ouder blad, zie hoofdstuk 3. Als in het vervolg wordt gesproken van bruine vlekken, dan worden overige (niet wasting disease-achtige) bruine vlekken bedoeld. Een monster van de natuurlijke standplaats bestaat uit 50 planten en een monster uit het mesocosmbassin



Figuur 15. Wasting disease-achtige vlekkenfactor (berekening zie hoofdstuk 3). Weergegeven is de gemiddelde vlekkenfactor per populatie en beschaduwingscategorie in het mesocosmexperiment 1990 (gestippelde lijnen) en op de natuurlijke standplaats in 1989, 1990 en 1991 (getrokken lijnen). Indien de vlekkenfactor gebaseerd is op minder dan 5 scheuten wordt de waarneming weggelaten.



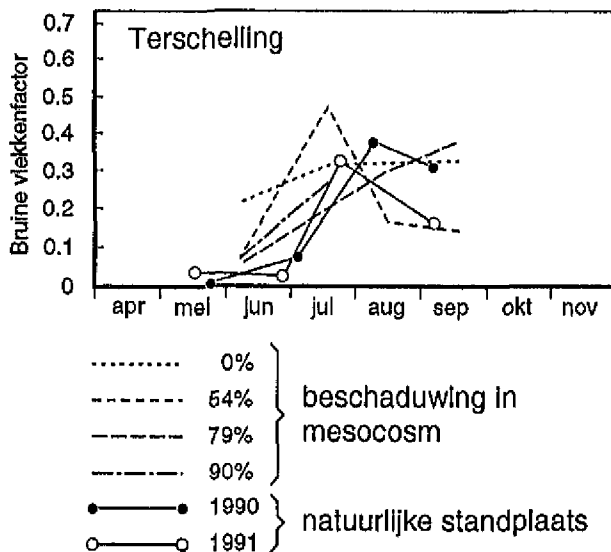
Figuur 16. Bruine vlekkenfactor (berekening zie hoofdstuk 3). Weergegeven is de gemiddelde vlekkenfactor per populatie en beschaduwingscategorie in het mesocosmexperiment 1990 (gestippelde lijnen) en op de natuurlijke standplaats in 1990 en 1991 (getrokken lijnen). Indien de vlekkenfactor gebaseerd is op minder dan 5 scheuten wordt deze weggelaten.

bestaat uit een variabel aantal planten doch minmaal vijf.

In de Grevelingen en op Terschelling vertonen de zeegrasplanten wdl-vlekken aan het einde van het seizoen (figuur 15). Bruinverkleuringen treden m.n. op in juli/augustus (figuur 16). In Sylt worden de meeste wdl-aantastingen gevonden op het hoogtepunt van de biomassa, in augustus, zowel in 1990 als in 1991. Voorzover uit de weinige gegevens valt op te maken zijn de zeegrassen in Roscoff en Yderfjorden gedurende het groeiseizoen weinig aangetast. Aan het eind van het groeiseizoen 1991 worden in de Grevelingen meer wdl-vlekken aangetroffen dan in de voorgaande jaren; dit komt overeen met de observatie van Nienhuis

(mond.meded.) dat de grootschalige sterfte van zeegras in de Grevelingen gepaard is gegaan met een toename van wasting disease. De hoeveelheid wdl-vlekken is echter niet zo hoog als in Sylt en Terschelling wordt gemeten.

Grevelingse planten hebben aanvankelijk meer bruine aantastingen in het mesocosmbassin dan op de natuurlijke standplaats in 1990, later is er geen verschil meer. Ook op de Waddenzeepopulaties in het bassin worden aanvankelijk méér bruine vlekken aangetroffen dan op de natuurlijke standplaats, later in het seizoen juist minder. Bij de Terschellingse populatie treedt dit effect vooral op bij de vegetatieve scheuten (figuur 17). Planten uit Roscoff vertonen



Figuur 17. Bruine vlekkenfactor van VEGETATIEVE planten in Terschelling (berekening zie hoofdstuk 3). Weergegeven is het gemiddelde per populatie en beschaduwingscategorie in het mesocosmexperiment 1990 (gestippelde lijnen) en per populatie op de natuurlijke standplaats in 1990 en 1991 (getrokken lijnen). Indien de vlekkenfactor gebaseerd is op minder dan 5 vegetatieve scheuten wordt deze weggeleten.

gedurende het gehele seizoen meer bruine vlekken in het mesocosmbassin dan op de natuurlijke standplaats.

De bruine vlekken in de vroege zomer zijn waarschijnlijk een transplantatie-effect. De Roscoffse planten blijven daarna bruiner dan op de plek van herkomst, waarschijnlijk omdat de omstandigheden in Roscoff zoveel gunstiger zijn (helder water met sterke waterversing). Daarnaast groeien de Roscoffse planten in de mesocosm langzaam (weinig verjonging), waardoor ze ook in vergelijking met de andere populaties in de

mesocosm meer bruine aantastingen vertonen.

De Grevelingse planten vertonen in vergelijking met de andere populaties weinig bruine vlekken in de mesocosm. Bij het Grevelingse zeegras verdwijnt het verschil tussen mesocosm en natuurlijke standplaats in de loop van het seizoen. Kennelijk hebben de verschillen tussen beide milieus (m.n. grotere troebelheid en voedingsstoffenrijkdom in de mesocosm) geen effect op de aantastingen.

De Waddenzee populaties vertonen op de natuurlijke standplaats zoveel bruine aantastingen dat de planten in het mesocosmbassin hier gunstig bij afsteken. Dit heeft waarschijnlijk te maken met de extreme omstandigheden waarmee het Waddenzee-gras tijdens laagwater, m.n. in de zomer te maken krijgen (droogvallen, sterke saliniteits- en temperatuurschommelingen).

Het is opmerkelijk dat de sterfte onder de beschaduwde planten (54, 79 en 90% beschaduwing) niet voorafgegaan wordt door een toename van wdl-vlekken. Lichtreduktie alléén is dus niet voldoende om wasting disease op te wekken. Wel is een toename van bruine vlekken te zien voorafgaand aan de sterfte. Vreemd genoeg is deze toename aanvankelijk (juli) bij 54% beschaduwing sterker dan bij 79% en 0% (figuur 16 en 17). Dit verschijnsel treedt bij alle populaties op (behalve bij Yderfjordense planten, die reeds waren afgestorven).

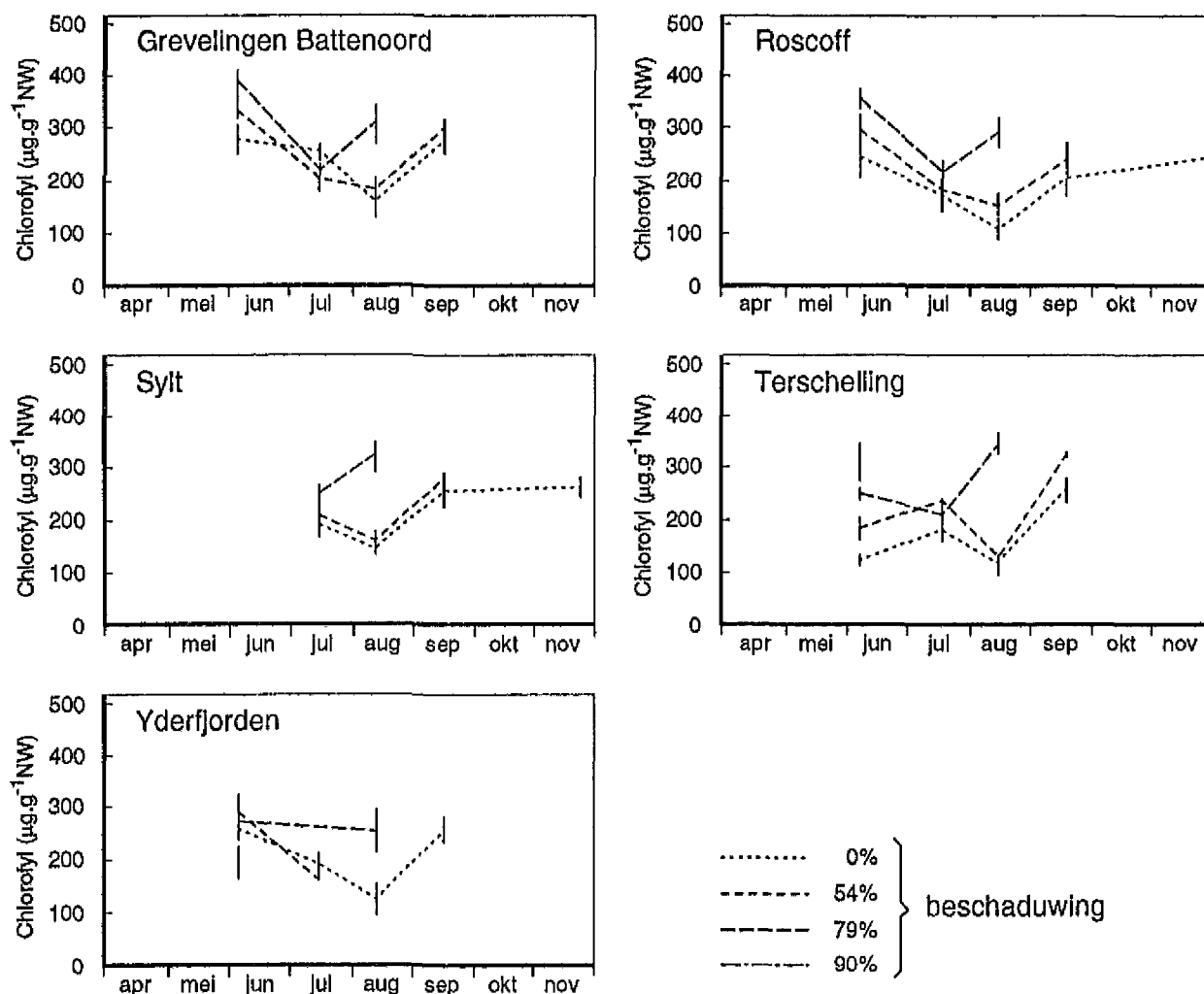
In de mesocosm is een zeer sterke toename in met name wdl-vlekken te zien in de periode oktober-november. Helaas zijn over deze periode geen gegevens van de natuurlijke standplaatsen bekend.

4.5. Chlorofylgehalte

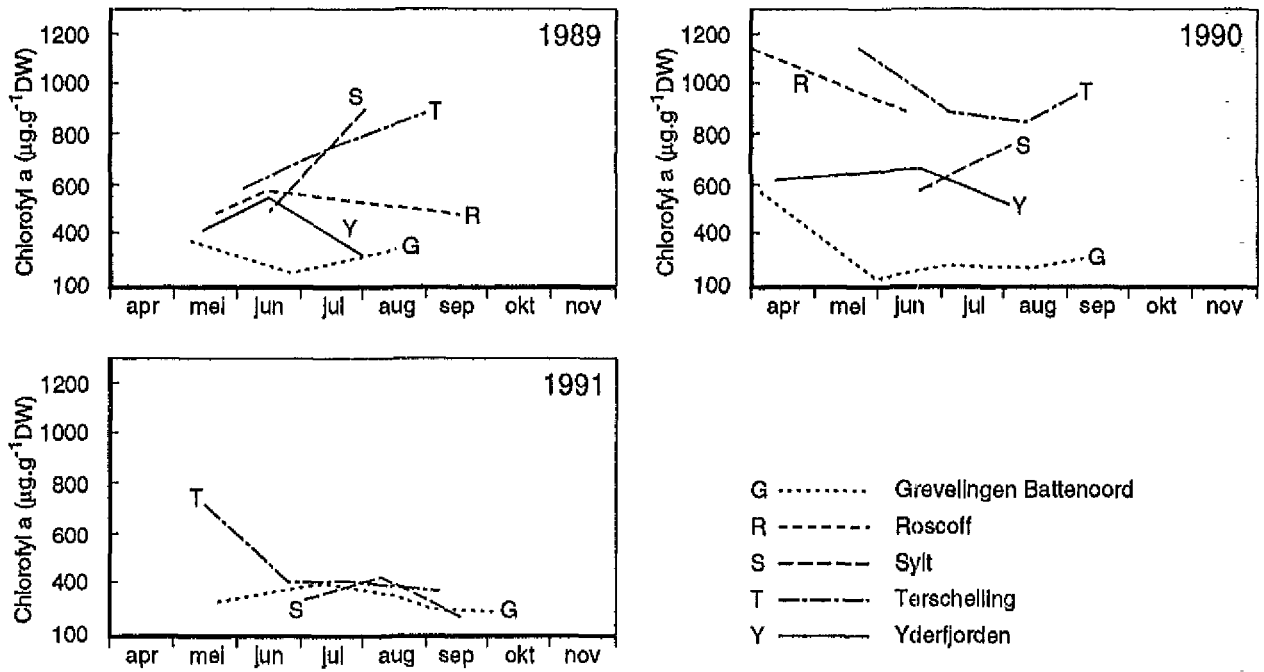
Van juni tot augustus neemt het chlorofylgehalte bij alle zwak-beschaduwde (0 en 54%) populaties in het mesocosmexperiment af. Vanaf augustus stijgt het chlorofylgehalte. In de sterk beschaduwde categorie van 79% (planten bij 90% zijn inmiddels grotendeels afgestorven: geen chlorofylmeting) treedt de stijging echter eerder op, namelijk vanaf juli. Dit gedrag komt bij alle populaties terug.

De chlorofylgehalten op de natuurlijke standplaatsen zijn niet vergelijkbaar met die in de mesocosm. Er zijn andere delen van de plant gebruikt (zie hoofdstuk 3), resp. de gehele plant en twee stukjes van een vrijwel volgroeid blad. Op de natuurlijke standplaats

worden de laagste chlorofylgehalten ook halverwege het groeiseizoen in de periode juni-augustus aangetroffen. In 1991 zijn de chlorofylgehalten van Sylt en Terschelling lager dan in 1989 en 1990. In Grevelingen zijn de chlorofylgehalten gedurende de gehele onderzoeksperiode zeer laag vergeleken met de overige populaties.



Figuur 18. Chlorofylgehalte per gram natgewicht van het jongste volgroeide volwassen blad in de mesocosm 1990 (monster van 20x20x20 cm). Het chlorofylgehalte is gemiddeld over aanvangsdichtheid en replica's. Het gemiddelde is alleen weergegeven als minimaal twee chlorofylmetingen zijn verricht. Waarden \pm 1xstandaardfout



Figuur 19. Chlorofylgehalte per gram drooggewicht van bladeren van de gehele plant op de onderzoeklokalities 1989-1991.

4.6. Jaar-tot-jaar variaties; effect van plantdatum

Omdat zowel in 1989, 1990 en 1991 opnieuw zøegrasplanten zijn ingezet kunnen jaar-tot-jaar variaties en mogelijke effecten van plantdatum worden opgespoord. Het experiment in 1989 is overigens anders van opzet, maar in een aantal opzichten vergelijkbaar (zie hoofdstuk 3). In 1989 zijn de planten voortijdig afgestorven als gevolg

de populatie uit Yderfjorden. In 1990 zijn de planten beduidend eerder ingezet dan in 1989, terwijl de planten in beide jaren weggekijnd zijn. Grote jaar-tot-jaar fluctuaties of effecten van plantdatum worden ook niet gevonden bij de populaties uit Grevelingen, Terschelling en Sylt. Alleen de populatie uit Roscoff verloont een sterk effect. In 1990 slaan de planten goed aan, terwijl ze in 1989 snel weggerot zijn. Dit laatste is mogelijk (deels) een gevolg van de late

	juli				augustus				september			
	1989 4-7	1990 16-7	1991 17-7	Gem. juli	1989 8-8	1990 14-8	1991 21-8	Gem. aug.	1989 20-9	1990 18-9	1991 25-9	Gem. sep.
Grevelingen	22	5	7	11	13	55	11	26	-	13	14	14
Sylt	13	12	17	14	18	22	15	18	-	27	29	28
Terschelling	21	12	9	14	10	18	13	14	-	3	8	8
Roscoff	9	5			5	20			-	3		
Yderfjorden	7	5			0	3			-	6		
Gemiddeld Grev., Sylt en Ters.	19	10	11	13	14	32	13	19	-	14	17	16

Tabel 11. Aantal scheuten in een monster van 20x20x20 cm, gemiddeld over twee monsters in 1989 en 1990, over drie monsters in 1991. Mesocosmexperimenten bij 0% beschaduwning (in 1989: 16% licht op de bodem; 1990-1991: 25% licht op de bodem). Plantdatum zie tabel 12. Aanvangsdichtheid: 121 planten per m², dit zijn ca. 7 scheuten per 20x20x20 cm.

van een woekering van darmwieren (*Enteromorpha* species). De ontwikkeling in de eerste maanden na planten kan men vergelijken met gegevens van 1990 en 1991 (tabel 11).

Het planttijdstip heeft geen effect gehad op

	1989	1990	1991
Grevelingen	21 ⁸⁻⁵	43 ⁴⁻⁴	18 ²¹⁻⁵
Sylt	26 ¹⁴⁻⁶	28 ²⁰⁻⁶	32 ²⁹⁻⁵
Terschelling	29 ¹⁻⁸	26 ²¹⁻⁵	22 ¹⁴⁻⁵
Roscoff	9 ²¹⁻⁵	18 ²⁹⁻³	
Yderfjorden	6 ¹³⁻⁵	5 ¹²⁻⁴	

Tabel 12. Aantal scheuten in 20x20x20 cm monster, totaal van juli en augustus in mesocosm bij 0% beschaduwning (in 1989: 16% licht op de bodem; 1990-1991: 25% licht op de bodem). Superschrift: Inzetdatum. In grijs: het hoogst behaalde aantal scheuten en tevens de vroegste inzetdatum.

plantdatum in 1989, maar heeft in ieder geval óók te maken met de darmwierwoekering in 1989, waar de Roscoffse planten slechter tegen bestand bleken dan de andere populaties (zie volgende paragraaf).

Er is een trend aanwezig die erop duidt dat een vroege planting een positief effect heeft (tabel 12).

4.7. Effect van macroalgen

Macroalgen hechten zich aan hard substraat. In een rustige omgeving (weinig waterdynamiek) zijn zeegrasbladeren zeer geschikt als aanhechtingspunt. In het mesocosm-experiment zijn ook de bakranden geschikt. Op een aantal natuurlijke standplaatsen (Terschelling, Oosterschelde, in mindere mate

ook Grevelingen en Sylt) zijn plaatselijke woekeringen van macroalgen waargenomen (N.B. Eems niet). Meestal zijn deze macroalgen in het begin van het groeiseizoen vastgehecht aan schelpen, zeegrassen en ander 'hard' materiaal. Later vormen ze losdrijvende pakketten, het zeegras als een deken overdekkend. In 1989 zijn darmwiermatten ontstaan in het mesocosm-

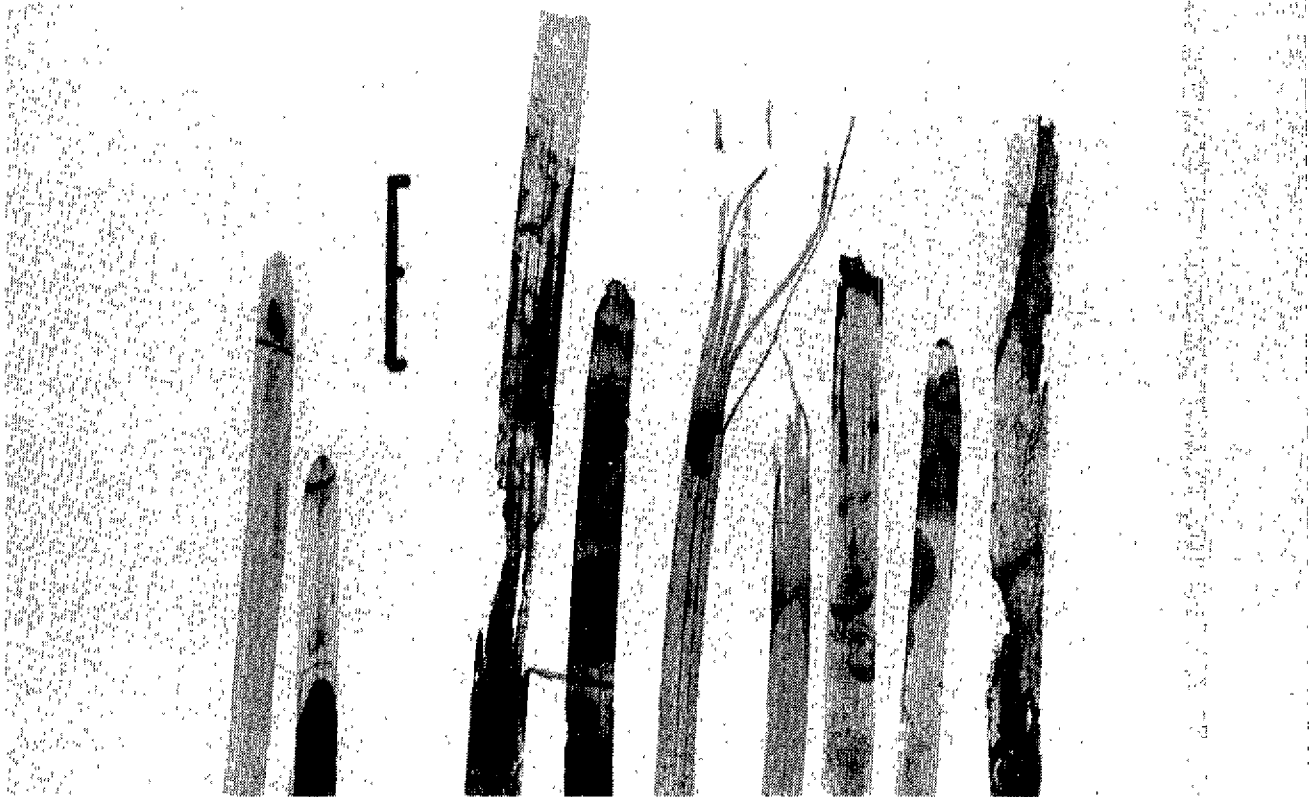


Foto 6. 'Rafelen' van zeegrasbladeren en karakteristieke vlekken bij contact met rottend Darmwiermateriaal.

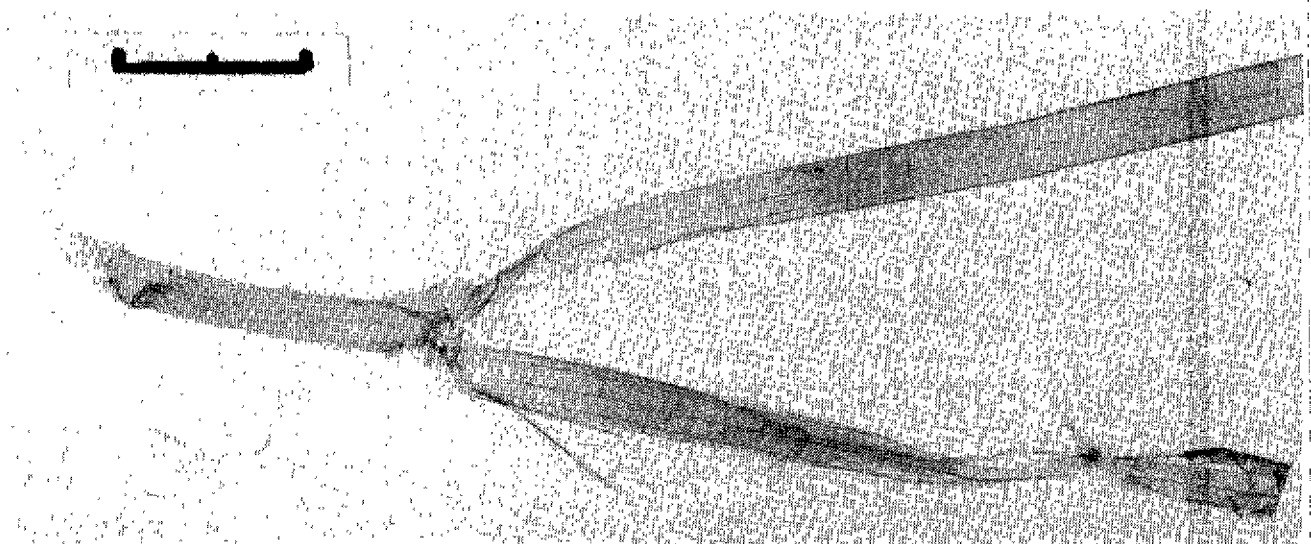


Foto 7. Basis van zeegrasplant na langdurig contact met rottend darmwier. Maatstreepje: 2cm.

experiment, welke niet zijn verwijderd. In 1990-1991 zijn macroalgen wel geregeld verwijderd.

In juni ontwikkelen de wieren (met name darmwier), zich sterk. Eind juni beginnen ze af te sterven en wordt de omgeving van het rottende materiaal anoxisch: dit wordt op de zeegrasplanten waargenomen als grijsverkleuring van het blad, soms gepaard gaand met een witte poeder- of typex-achtige aanslag. Dit is waarschijnlijk neerslag van zwavel. Het aangetaste deel breekt soms in stroken uiteen en wordt op den duur doorzichtig (foto 6 en 7). Naarmate er meer darmwier gaat rotten zakt de wiermat naar de bodem en veroorzaakt daar fatale aantasting van de basis van de zeegrasplanten (foto 7). De vaak nog gezond en groen uitzijende planten raken los van hun basis en sterven

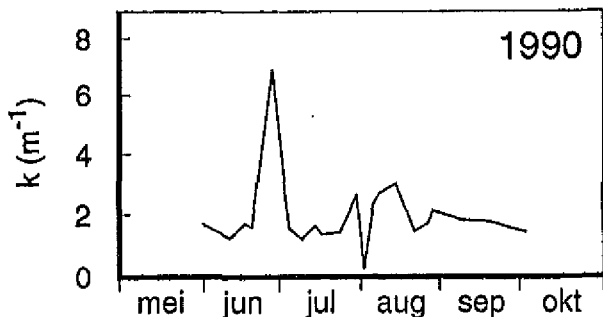
langzaam af.

In 1989 zijn alle planten in het mesocosm-experiment vroegtijdig verdwenen als gevolg van uitbundige darmwiergroei. In 1990 en 1991 zijn macroalgen regelmatig verwijderd. Hierdoor hebben vier van de vijf populaties zich goed kunnen ontwikkelen. Vooral de Roscoffse populatie lijkt zeer gevoelig voor algenwoekering. De karakteristieke aantasting van zeegras bij contact met rottende wieren (bovenbeschreven) wordt het meest bij planten met herkomst Roscoff aangetroffen. Het feit dat de planten het in 1990 zoveel beter doen dan in 1989 onderschrijft de gevoeligheid van deze populatie voor algenwoekering. Overigens zijn de planten in 1990 eerder ingezet, wat waarschijnlijk ook gunstiger is.

5. Licht

5.1. Troebelheid en beschaduwning

In het mesocosmbassin bedraagt de gemiddelde extinctiecoëfficiënt in 1989 $k=2.80 \text{ m}^{-1}$, in de periode mei-september. Tussen mei en oktober 1990 is de gemiddelde k -waarde 2.00



Figuur 20. Extinctiecoëfficiënt in het mesocosm-experiment 1990.

m^{-1} (gemeten door IBN/DLO; figuur 20). Het verschil in troebelheid tussen 1989 en 1990 is veroorzaakt door het feit dat in 1990 water is ingelaten vanuit een voorbezinkingsbassin, terwijl in 1989 gebruik werd gemaakt van een bassin waarin het Waddenzeewater direct werd ingelaten.

De lichtuitdoving door de waterlaag van 70 cm in de mesocosm bedraagt 75%, uitgaande van de bovengenoemde gemiddelde troebel-

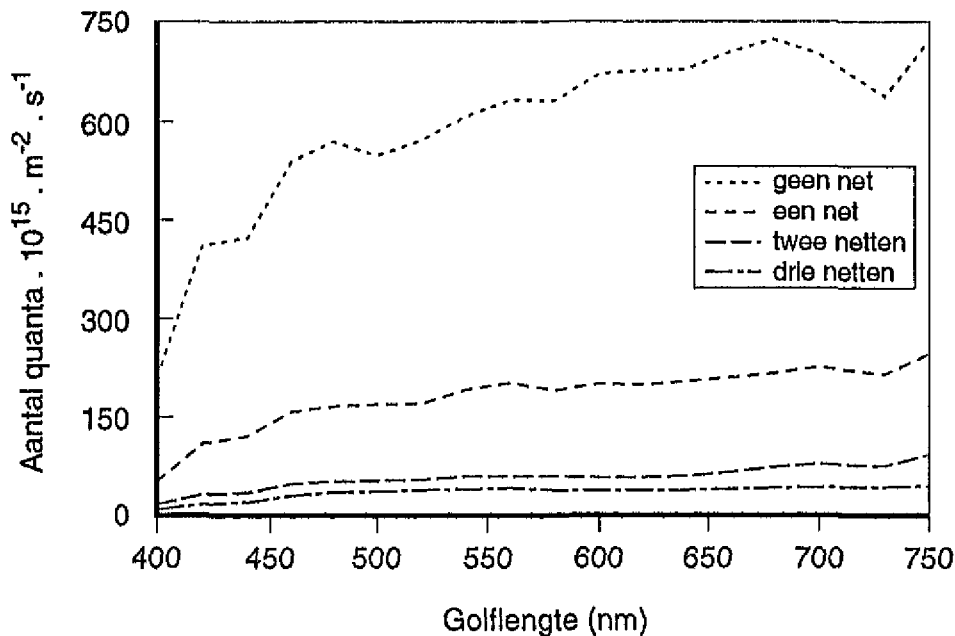
heid $k=2.0 \text{ m}^{-1}$. In combinatie met de beschaduwingsniveaus van 0%, 54%, 79% en 90% geeft dit een lichtreductie op de bodem van respectievelijk 75%, 89%, 95% en 98% (zie ook tabel 2 op pagina 11).

5.2. Golfengte

Wordt er door de beschaduwingsnetten licht van specifieke golf lengten weggenomen, of is de lichtreductie gelijk verdeeld over het daglichtspectrum? Indien er in het deel van het spectrum dat voor de fotosynthese van belang is méér of juist minder licht wordt weggevangen dan gemiddeld, zou het feitelijk onjuist zijn om te spreken over 54%, 79% en 90% beschaduwing door respectievelijk één, twee en drie netten. Om deze vraag te beantwoorden zijn metingen verricht bij verschillende golf lengten. Het resultaat is weergegeven in figuur 21. Het blijkt dat de uitdoving min of meer gelijk over het spectrum verdeeld is. De samenstelling van het licht onder de netten komt dus overeen met dat van daglicht.

5.3. Lichtverzadigingswaarde van Groot zeegras

Bij de meeste planten treedt bij toenemende hoeveelheid licht op een gegeven moment lichtverzadiging op. Bereikt méér licht de plant dan nemen de fotosynthese en



Figuur 21. Hoeveelheid licht (boven water) bij verschillende golf lengten; maart 1992

Intermezzo 1. Lichtverzadigingswaarden in de literatuur.

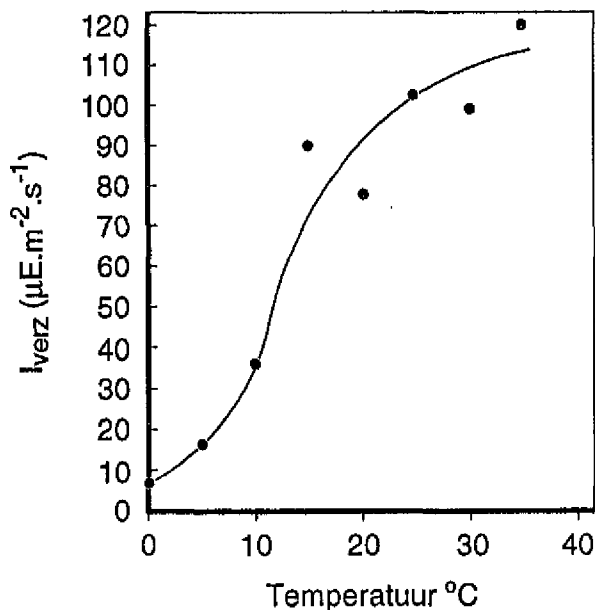
Marsh et al. (1986) geven lichtverzadigingswaarden bij verschillende temperaturen. Deze waarden zijn door Dennison (1987) omgerekend naar maandwaarden (analoog aan de omrekeningen in dit rapport). De waarden van Marsh et al. (1986) en Dennison (1987) liggen in dezelfde orde van grootte als waarden die door Dennison & Alberte (1982, 1985) en Mazzella & Alberte (1986) worden opgegeven ($3.1 - 9.6 \text{ J.cm}^{-2}.\text{uur}^{-1}$). De metingen van deze onderzoekers zijn alle verricht in Massachusetts, V.S. Zimmerman et al. (1991) geven een waarde van $3.3 \text{ J.cm}^{-2}.\text{uur}^{-1}$ voor Groot zee gras uit San Francisco Bay. De waarden van Drew (1979) liggen wat hoger: hij meet $11.5 \text{ J.cm}^{-2}.\text{uur}^{-1}$ bij smalbladig Groot zee gras in Schotland en $18 \text{ J.cm}^{-2}.\text{uur}^{-1}$ bij breedbladig Groot zee gras in California.

Jiménez et al. (1987) geven een verzadigingswaarde voor Groot zee gras in Zuid-Spanje die bij nadere bestudering van hun artikel niet juist berekend is. Zij geven het punt op waarbij de fotosynthesesnelheid de maximale waarde bereikt. De lichtverzadigingswaarde is echter het snijpunt van de maximale fotosynthesesnelheid (horizontale lijn) met de raaklijn aan het eerste deel van de grafiek (zie o.a. Drew 1979, Dring 1982 en Dennison & Alberte 1985). Om de verzadigingswaarde te meten is daarom alleen het eerste en laatste deel van het lichttraject van belang. Het eerste deel van het lichttraject

is door Jiménez schaars bemeten, waardoor het moeilijk vast te stellen is wat de juiste verzadigingswaarde is.

In de Nederlandse literatuur worden lichtverzadigingswaarden genoemd door Verhagen & Nienhuis (1983) en de Jonge & de Jong (1992). In beide artikelen is de waarde niet gebaseerd op eigen metingen. Door Pellikaan (1980) is een lichtverzadigingskromme samengesteld aan de hand van groei metingen. Hij onderzocht planten die afkomstig waren uit de Grevelingen. Het meten van groei in plaats van fotosynthesesnelheid geeft meer kans op effecten van andere factoren, bijvoorbeeld nutriëntengebrek en verlies door vraat, ziekte etc. De verzadigingskromme van Pellikaan heeft, waarschijnlijk om die reden, een gradueel verloop. De verzadigingswaarde ligt tussen 2.5 en $5 \text{ J.cm}^{-2}.\text{uur}^{-1}$.

Samenvattend kan men concluderen dat er geen degelijk onderbouwde informatie over lichtverzadigingswaarden van Groot zee gras in Europa bestaat. Dit in tegenstelling tot de informatie afkomstig van de andere zijde van de Atlantische Oceaan, m.n. uit Massachusetts, die niet alleen door replica's wordt ondersteund, maar waarin ook factoren als ouderdom van het blad, deel van het blad, beschaduwning, diepte en temperatuur zijn opgenomen.

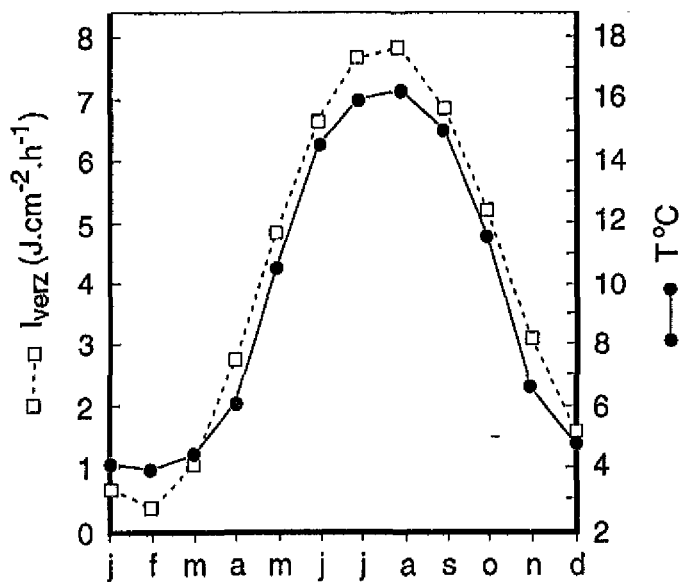


Figuur 22. Verband tussen de lichtverzadigingswaarde en de temperatuur (gegevens van Marsh et al. 1986).

productie niet verder toe. De lichtverzadigingswaarde van Groot zee gras is afhankelijk van temperatuur (Marsh et al. 1986), deel van het blad: onder, midden, boven; en ouderdom van het blad (Mazzella & Alberte 1986). Dennison & Alberte (1985) vinden een lagere verzadigingswaarde bij afnemende lichtintensiteit in juni, maar niet in augustus; later vinden ze juist een hogere verzadigingswaarde bij afnemende lichtintensiteit (Dennison & Alberte 1986).

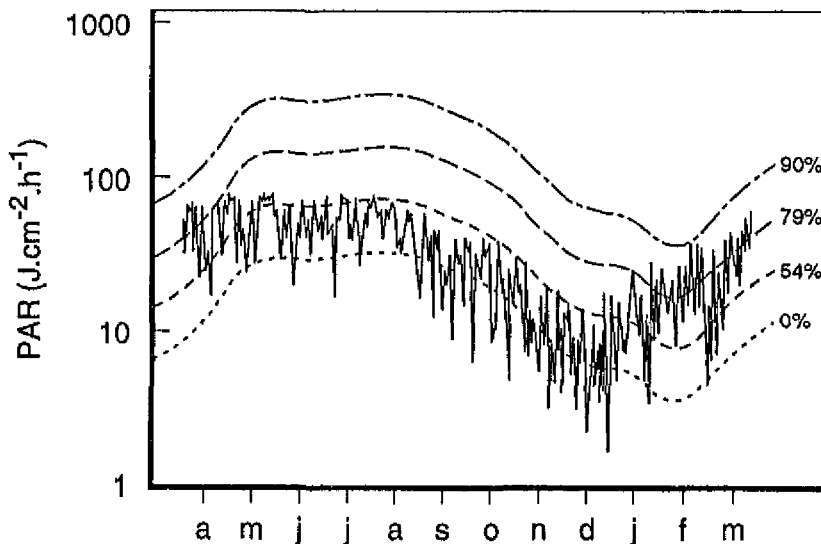
De samenhang tussen de lichtverzadigingswaarde (I_{verz}) en temperatuur is weergegeven in figuur 22. Met behulp van de gemiddelde watertemperatuur per maand (figuur 23) kan uit figuur 22 de lichtverzadigingswaarde per maand worden afgelezen. Het resultaat hiervan staat weergegeven in figuur 23.

In figuur 24 is de instraling per dag in 1990-1991 weergegeven (kartelgrafiek, gemiddelde uursom berekend uit dagsom gemeten in De Kooy door het KNMI) en de instraling die nodig is om de lichtverzadigingswaarde op de



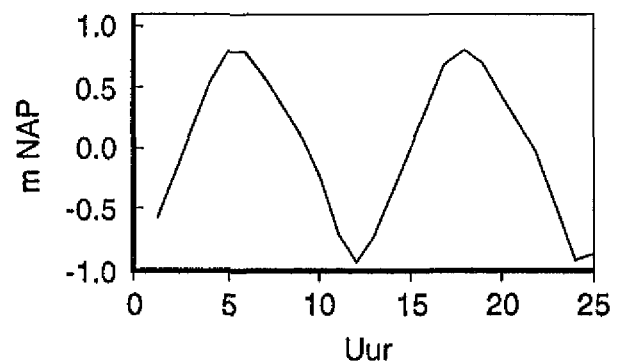
Figuur 23. Temperatuur (gemiddeld over 44 jaar bij 't Horntje, Texel) en lichtverzadigingswaarde (hier-van afgeleid) per maand.

bodem van de mesocosm te bereiken voor ieder van de beschaduwingscategorieën (4 gladde lijnen). De hoeveelheid ingestraald licht die nodig is om de verzadigingswaarde op de bodem te bereiken is voor iedere beschaduwingscategorie (0%, 54%, 79% en 90%) natuurlijk anders.



Figuur 24. Ingestraald licht vlak onder het wateroppervlak in het mesocosmexperiment (kartelgrafiek) en benodigde hoeveelheid ingestraald licht om op de bodem de lichtverzadigingswaarde te bereiken (gladde lijnen). N.B. Op de bodem is 4x zoveel licht nodig als aan het wateroppervlak (uitdoving door de waterkolom is 75%), dus 54% beschaduwing levert een lichtreductie op van 89%, etc. Alle waarden zijn gebaseerd op actuele waarden in 1990-1991.

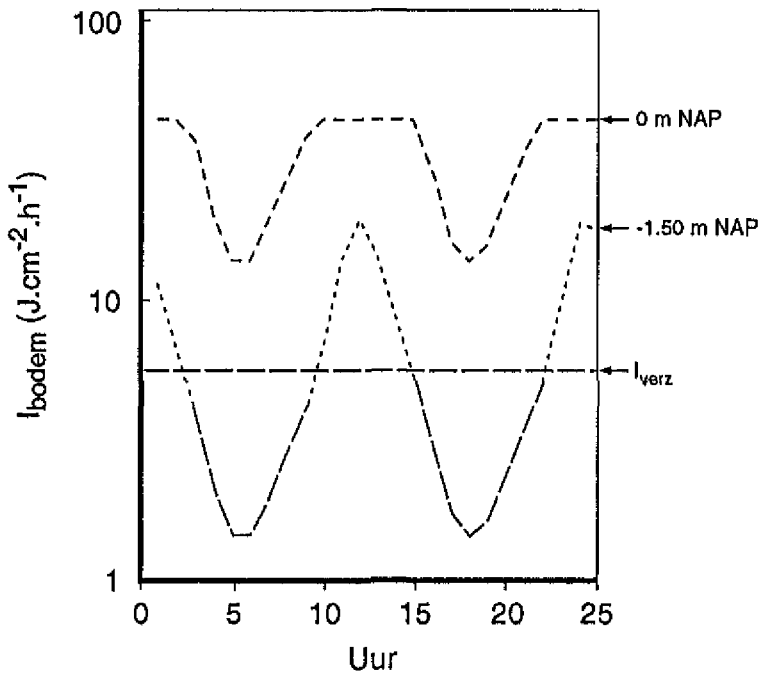
Het blijkt dat de hoeveelheid licht op de bodem bij 0% beschaduwing vrijwel steeds hoger is dan de verzadigingswaarde van Groot zeegras (figuur 24). Bij 54% beschaduwing is de hoeveelheid licht gemiddeld per dag niet toereikend om de verzadigingswaarde te bereiken in het zomer- en naseizoen. In het vroege voorjaar van 1990 en in de winter 1990/1991 wordt de lichtverzadigingswaarde daarentegen meestentijds overschreden. Bij de derde beschaduwingscategorie wordt de verzadigingswaarde alleen in de winter bereikt. De hoeveelheid licht op de bodem ligt ver onder de verzadigingswaarde bij 90% beschaduwing.



Figuur 25. Waterstanden West-Terschelling (gemiddeld tij).

5.4. Effect van het getij - algemeen model

In de mesocosm is het waterniveau constant. Een van de doelstellingen van het mesocosmexperiment is om vast te stellen tot welke diepte zeegrasontwikkeling in de Waddenzee mogelijk zou kunnen zijn. De Waddenzee is echter een getijsysteem. Het lichtklimaat op de bodem is afhankelijk van de hoogte van de waterkolom en van de troebelheid van het water. De hoogte van de waterkolom fluctueert sterk in een



Figuur 26. Hoeveelheid licht op de bodem gedurende een getijcyclus in West-Terschelling op twee verschillende diepten. Instraling vlak onder het wateroppervlak: $44 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$; lichtverzadigingswaarde: $5.6 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (gemiddelden van de periode april-september).

getijsysteem, in tegenstelling tot een systeem met constant waterniveau.

Wat is het effect van de fluctuerende waterkolom op het lichtklimaat? In figuur 25 worden de waterstanden bij de gemiddelde getijcyclus in West-Terschelling gegeven (In stappen van één uur). In figuur 26 is ter illustratie de daarbij behorende hoeveelheid licht op de bodem weergegeven voor twee diepten: op 0 m NAP en op 1.50 m beneden

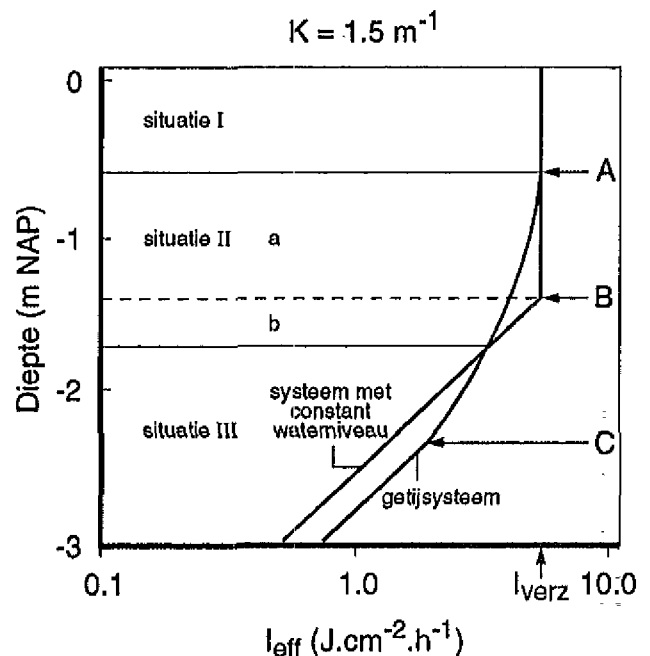
Intermezzo 2. Basis voor berekeningen figuur 26 en 27.

In figuur 26 en 27 is uitgegaan van een instraling (PAR) van $49 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ boven het wateroppervlak, dit is de hoeveelheid licht die gemiddeld per uur in De Kooy gemeten wordt in de periode april-september. (N.B. om de uursommen te berekenen zijn de dagsommen gemiddeld over het aantal uren tussen zonsopgang en zonsondergang.) Onder het wateroppervlak is de instraling lager, als gevolg van reflectie. Hiervoor wordt 10% gerekend (zie ook hoofdstuk 3.9.) waardoor de instraling aan het wateroppervlak gelijk is aan $44 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$. De lichtverzadigingswaarde is het gemiddelde van de verzadigingswaarden in de periode april-september, namelijk $5.6 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

NAP (stippellijnen). De lichtverzadigingswaarde (I_{verz}) is aangegeven. Indien er méér licht dan de verzadigingswaarde is wordt dit door de plant niet benut.

De effectieve hoeveelheid licht (I_{eff}) wordt hier gedefinieerd als de hoeveelheid licht die volledig door de plant benut kan worden. De effectieve hoeveelheid licht is dus altijd kleiner of gelijk aan de verzadigingswaarde (I_{verz}). In deze voorstelling is de verzadigingskromme vereenvoudigd tot een lineair verband. De effectieve hoeveelheid licht in een systeem met constant waterniveau ($I_{c,eff}$) is gelijk aan de verzadigingswaarde, of indien de hoeveelheid licht op de bodem (I_{bodem}) kleiner is dan de lichtverzadigingswaarde, gelijk aan I_{bodem} . I_{bodem} wordt berekend met behulp van de Wet van Lambert-Beer, zie hoofdstuk 3. Voor een getijsysteem wordt de effectieve hoeveelheid licht op

dezelfde wijze berekend voor iedere waterstand. $I_{t,eff}$ is de effectieve hoeveelheid licht



Figuur 27. Algemeen model: effectieve instraling op verschillende diepten t.o.v. NAP in een systeem met constant waterniveau en een getijsysteem. Er is uitgegaan van een instraling vlak onder het wateroppervlak van $44 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en lichtverzadigingswaarde van $5.6 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Uitleg en interpretatie, zie tekst.

gemiddeld over alle waterstanden. $I_{t,eff}$ en $I_{c,eff}$ zijn berekend voor een groot aantal diepten (NAP) bij een instraling (PAR) aan het wateroppervlak van $44 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$, een verzadigingswaarde van $5.6 \text{ J.cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en twee verschillende turbiditeiten: $k=1.5 \text{ m}^{-1}$ en $k=2.0 \text{ m}^{-1}$. Het resultaat is weergegeven in figuur 27.

Uitleg bij figuur 27 (A, B en C, en situatie I, II en III verwijzen naar aanduidingen in de figuur):

Diepte A. Bij deze diepte is de hoeveelheid licht op de bodem in het getijsysteem bij hoogwater gelijk aan de verzadigingswaarde.

Diepte B. In een systeem met constant waterniveau is de hoeveelheid licht op de bodem gelijk aan de verzadigingswaarde; in het getijsysteem lager.

Diepte C. In het getijsysteem is de hoeveelheid licht op de bodem bij laagwater gelijk aan de verzadigingswaarde. Het getijverschil (1.75m) is gelijk aan diepte C minus diepte A.

Situatie I In beide systemen is er te allen tijden meer licht dan de verzadigingswaarde.

Situatie II De effectieve hoeveelheid licht in een systeem met constant waterniveau is hoger dan in een getijsysteem.

- Lichttekort ($I_{bodem} < I_{verz}$) treedt in het getijsysteem op tijdens een gedeelte van de hoogwaterperiode.
- In beide systemen treedt lichttekort op.

Situatie III In het getijsysteem is de effectieve hoeveelheid licht aldoor hoger dan in een systeem met constant waterniveau. Dit heeft te maken met het logaritmische verband tussen diepte en lichtuitdoving (Wet van Lambert-Beer). In figuur 26 wordt dit geïllustreerd door de oppervlakte onder en boven de grafiek ten opzichte van het gemiddelde; deze zijn ongeveer gelijk. De lichtintensiteiten op de verticale as zijn echter logaritmisch uitgezet; uitgedrukt in een aritmetische schaal zijn er grote verschillen tussen de oppervlakten onder en boven de grafiek.

Ecologische interpretatie van figuur 27: Zeegrassen (en andere organismen met een verzadigingswaarde voor licht) kunnen de volgende getijeffecten verwachten (figuur 27): Bij zeer slechte lichtomstandigheden (situatie III) is er méér licht dan in een systeem met constant waterniveau. Er kan dan tenminste tijdens laagwater nog licht op de bodem doordringen. Een dergelijk slecht lichtklimaat komt alleen voor in de winter of op grotere diepte. In het groeiseizoen is dit het geval op een diepte waarbij meer dan circa 93% lichtuitdoving optreedt. (Een lichtuitdoving van 92.9% treedt op op het snijpunt van beide lijnen in figuur 27, uitgaande van een troebelheid van $k=2 \text{ m}^{-1}$; bij $k=1.5 \text{ m}^{-1}$ ligt het snijpunt bij 92.4%). Deze situatie is niet van belang voor de zeegrasontwikkeling in de Waddenzee, omdat Groot zeegras (1) in de Waddenzee overwegend eenjarig is waardoor de wintersituatie niet van belang is en (2) bij een lichtuitdoving van 93% doorgaans niet voorkomt (zie resultaten van dit onderzoek en literatuur samengevat in tabel 15).

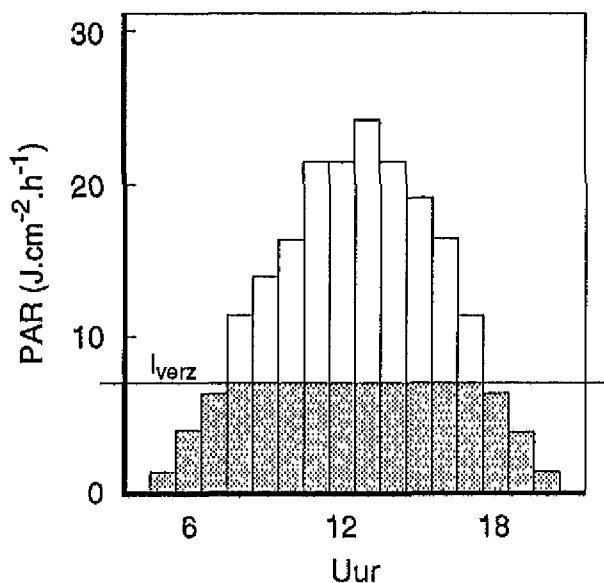
Bij minder slechte lichtomstandigheden is de effectieve hoeveelheid licht in een systeem met constant waterniveau hoger dan in een getijsysteem (situatie II). Het verschil is het grootst rond de verzadigingswaarde. In een systeem met constant waterniveau is er dan voortdurend voldoende licht, terwijl in het getijsysteem telkens tijdens hoogwater lichttekort optreedt en tijdens laagwater overmaat.

Bij hogere lichtintensiteiten (situatie I) hebben getijden geen effect meer op de lichtsituatie. In zeer troebel water is het effect nog waarneembaar bij zeer hoge lichtintensiteiten. Dit is begrijpelijk als men bedenkt dat bijvoorbeeld een kolom water van 1 meter met extinctiecoëfficiënt $k=3 \text{ m}^{-1}$ een uitdoving geeft van 95%. Een getijverschil van bijna 2 meter (Terschelling) geeft dus enorme fluctuaties in lichtintensiteit.

De getijeffecten op het lichtklimaat zijn groter naarmate de troebelheid van het water groter is, zie ook figuur 30.

5.5. Licht-getijmodel

In welke van de in het algemene model beschreven lichtsituaties bevindt het zeegras in de mesocosm zich? Met andere woorden: hoe kan de lichtsituatie in de mesocosm (constant waterniveau) concreet worden



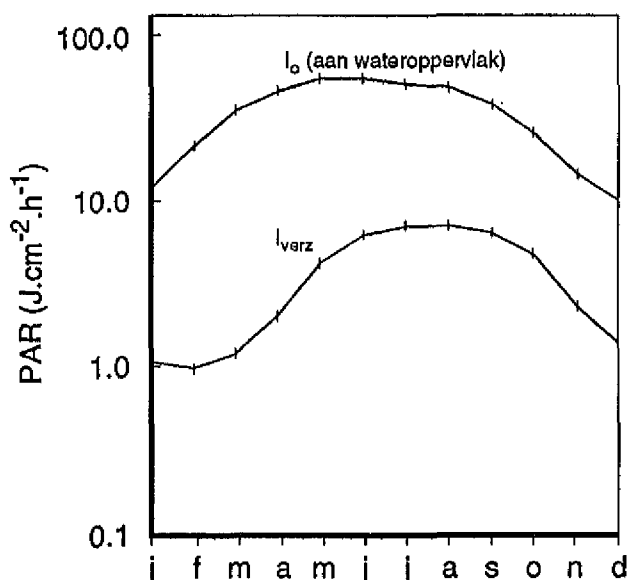
Figuur 28. Mediane waarde van de hoeveelheid licht vlak onder het wateroppervlak per uur in de maand juli. Het gearceerde oppervlak onder de lichtverzadigingswaarde is de dagsom van de effectieve hoeveelheid licht $I_{c,eff}$.

vertaald naar de lichtsituatie in een getijsysteem? Hiervoor is het nodig dat de lichtsituatie in ieder van de systemen zo goed mogelijk wordt beschreven. Met dit oogmerk is het bovenbeschreven algemene model nader uitgewerkt tot het 'licht-getijmodel'.

In het licht-getijmodel worden de berekeningen per maand uitgevoerd omdat zowel de instraling, als de lichtverzadigingswaarde (figuur 29), als de lengte van de zeegrassen (tabel 5 op pagina 15) sterk variëren in de seizoenen. De instraling wordt gevarieerd in stappen van één uur. Voor ieder uur wordt de mediane waarde per maand aangehouden. In figuur 28 wordt als voorbeeld het verloop van de lichtintensiteit over een etmaal weergegeven op een mediane dag in juli. De lichtverzadigingswaarde is weergegeven. De oppervlakte onder de lichtverzadigingswaarde (gearceerd) is de dagsom van de effectieve hoeveelheid licht in een systeem met constant waterniveau ($I_{c,eff}$). De gemiddelde dagsom van de effectieve hoeveelheid licht in een getijsysteem ($I_{t,eff}$) wordt berekend door voor iedere waterstand de dagsom van $I_{c,eff}$ te berekenen, en deze te middelen.

	$k=1,5$ m^{-1}	$k=2,0$ m^{-1}
0% beschaduwning in mesocosm	0.78	0.45
54% beschaduwning in mesocosm	1.30	0.86

Tabel 13. Diepte (m NAP) in de getijsituatie. Weergegeven is de mediane diepte over een jaar (zie figuur 30) waarop in een getijsysteem als dat van West-Terschelling evenveel effectief licht ter hoogte van het zeegrasveld schijnt als in de mesocosm.

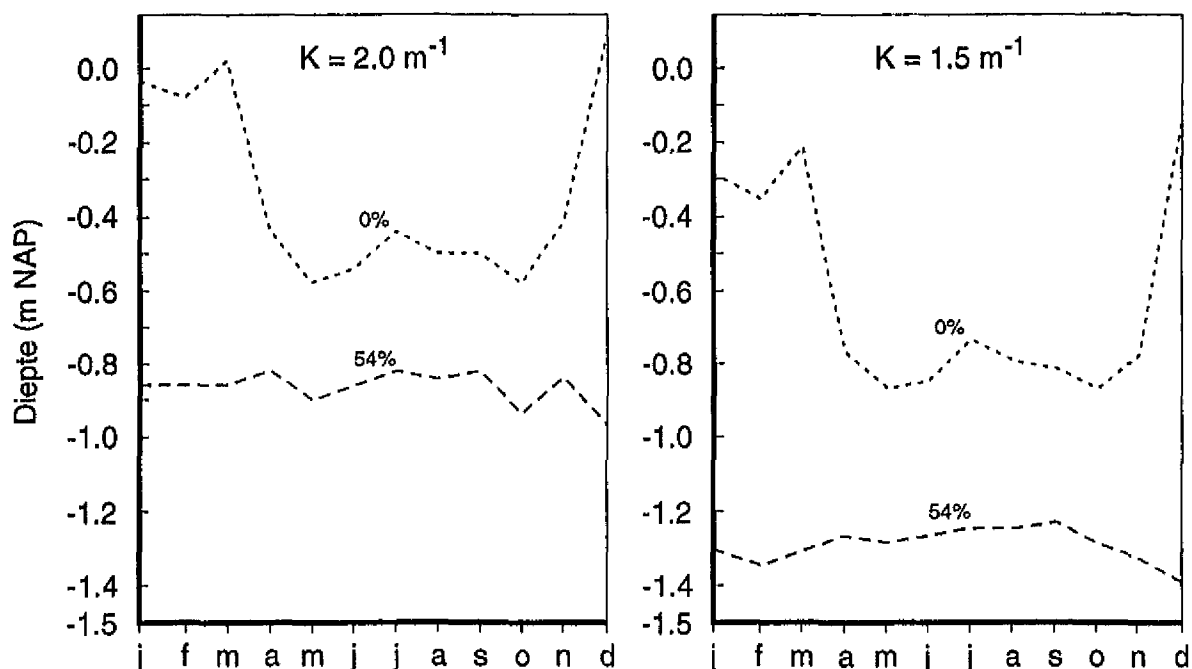


Figuur 29. Gemiddelde instraling vlak onder het wateroppervlak en gemiddelde lichtverzadigingswaarde per maand.

In het licht-getijmodel wordt, net als in het algemene model, uitgegaan van de gemiddelde getijcyclus van Terschelling (figuur 25). Er wordt rekening gehouden met de hoogte van het zeegrasveld: de hoeveelheid licht wordt berekend op de helft van de gemiddelde lengte van de planten.

De lichtsituatie in de mesocosm kan nu 'vertaald' worden naar een getijsysteem met behulp van het licht-getijmodel. Twee situaties zijn van belang:

- (1) 0% beschaduwning boven een waterkolom van 70 cm diepte ($k=2.0 m^{-1}$), waarbij de zeegrassen zich goed ontwikkelen, en
- (2) 54% beschaduwning boven dezelfde waterkolom, waarbij de planten zich matig tot



Figuur 30. Diepte t.o.v. NAP in een getijsysteem als dat van West-Terschelling waarop evenveel effectief licht terecht komt als in de mesocosm bij 0% (....) en bij 54% (---) beschaduwning.

slecht ontwikkelen (zie hoofdstuk 4).

Het lichtklimaat in de zee-grasveldjes in de mesocosm bij 0% beschaduwning (situatie 1) wordt in de getijsituatie aangetroffen bij diepten die per maand variëren van 0 tot -57 cm NAP (figuur 30, troebelheid $k=2.0 \text{ m}^{-1}$). De mediane waarde van deze diepten bedraagt -45 cm NAP. Analoog kan men in figuur 30 diepten aflezen voor de 54% beschaduwings-situatie en in de rechtergrafiek kan men hetzelfde doen voor beide situaties bij een troebelheid van $k=1.5 \text{ m}^{-1}$. De mediane waarden voor deze diepten over een jaar zijn weergegeven in tabel 13. De mediane waarden van het diepteverschil over het gehele jaar bedragen bij 0% beschaduwning 15 cm en 25 cm voor resp. $k=1.5 \text{ m}^{-1}$ en $k=2.0 \text{ m}^{-1}$; bij 54%

beschaduwning in de mesocosm bedragen de diepteverschillen (mediaan) resp. 15 en 22 cm.

Bij 0% beschaduwning in de mesocosm blijkt de corresponderende diepte ten opzichte van NAP in een getijsysteem in de winter veel hoger te liggen dan in het groeiseizoen (figuur 30). Dit is het gevolg van het feit dat de hoeveelheid licht ter hoogte van het zee-grasveld in de winter grote delen van de dag rond de lichtverzadigingswaarde ligt.

De effectieve hoeveelheid licht die de zee-grasveldjes in de mesocosm bij 0% beschaduwning bereikt, varieert van $9 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ in januari tot $98 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ in juli. Gemiddeld over april t/m september bedraagt de effectieve hoeveelheid licht $73 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$. Bij 54% beschaduwning is dit $64 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$.

6. Discussie

6.1. Ontwikkeling van Groot zeegras in het mesocosmbassin

Bij een waterlaag van 70 cm (ongeveer 25% van het invallend licht bereikt de bodem) ontwikkelen zeegrasplanten afkomstig van Grevelingen, Sylt, Terschelling en Roscoff zich goed. Rhizomen van planten uit de Grevelingen, Sylt en Terschelling overleven de winter en lopen in het voorjaar uit. Ook worden grote aantallen zaailingen gevonden van met name de Syltse en Terschellingse populatie. De zaailingen zijn verwijderd. De overgebleven meerjarige planten ontwikkelen zich ook in het tweede groeiseizoen. (Tabel 14.)

de opkomst uit rhizomen in het voorjaar is geringer in de mesocosm. De zaadproductie is wat lager dan bij de Syltse planten, wat men op grond van het hoge bloelpercentage niet zou verwachten. Dit gedrag komt overeen met het gedrag op de natuurlijke standplaats. In Terschelling bloeien de planten uitbundig en sterft de populatie vroeg af, in de loop van september. In Sylt is een hogere verhouding tussen zaailingen en meerjarige planten aangetroffen dan in Terschelling.

De planten uit Roscoff bloeien zowel op de verzamelplaats als in de mesocosm vrijwel niet (overigens worden plaatselijk in Roscoff

	ontw. 1e groeiseiz.	bloei	zaad- productie	veg.ontw. nazomer	kleming	overwinte- ring + 2e groeiseiz.	macroalg. resist.
Sylt	+++	++	+++	++ (0%) - (54%)	+++	+++ (0%) + (54%)	-
Grevelingen	+++	+	+	++ (0%) ++ (54%)	+	+++ (0%) ++ (54%)	-
Terschelling	++	+++	++	-	++	++ (0%) - (54%)	-
Roscoff	++	-	-	++ (0%) - (54%)	-	-	--
Yderfjorden	-						

+++ zeer goed/hoog ++ goed/hoog + matig - vrijwel niet -- niet

Tabel 14. Overzicht van resultaten van het onderzoek die van belang zijn voor herintroductie. 0% beschaduwning = 25% licht op de bodem; 54% beschaduwning; 11% licht op de bodem.

De zeegrassen uit Sylt en Grevelingen slaan beide zeer goed aan in het mesocosm-experiment, maar worden gekenmerkt door een verschillende groei- en voortplantingsstrategie in de mesocosm. De planten uit Grevelingen investeren meer in de rhizomen en minder in de bloei dan de Syltse zeegrassen. Dit blijkt uit het lagere bloei-percentage en zaadproductie, en uit de hogere vegetatieve toename in het najaar bij 54% beschaduwning. De Grevelingse planten overleven daarom beter bij 54% beschaduwning (10% licht op de bodem) dan de planten uit Sylt.

De zeegrassen uit Terschelling investeren nog meer in de bloei dan Syltse planten, en

wel hoge percentages generatieve planten aangetroffen). De planten investeren veel in rhizoomontwikkeling. Toch heeft de populatie in de mesocosm niet voldoende ondergronds materiaal kunnen opslaan om de winter te overleven en in het voorjaar weer uit te lopen (met uitzondering van één of twee planten). Mogelijk is het milieu rond de wortels in de mesocosm te anoxisch als gevolg van de geringe waterdynamiek. In Roscoff zijn de planten overigens wintergroen, waardoor de rhizomen gedurende de winter van zuurstof voorzien blijven, terwijl ze in de mesocosm bovengronds afsterven. Dit laatste is wellicht het gevolg een combinatie van de slechte lichtomstandigheden in de winter en het zeer anoxische milieu. *Zostera marina* transporteert zuurstof van de bladeren naar

de rhizomen (Smith et al. 1984). Hoe reducerender de bodem, hoe meer fotosynthese nodig is om de wortels geaëreerd te houden, en dus hoe meer licht nodig is. Penhale & Wetzel (1983) vinden dat *Zostera marina* planten die blootgesteld worden aan een lagere redoxpotentiaal zich zowel in anatomie als in stofwisseling hieraan aanpassen. Het aanpassingsvermogen aan lage redoxpotentialen van de Roscoffse populatie is kennelijk niet groot. De gevoeligheid van Roscoffse planten voor anoxie blijkt ook uit het feit dat het vergaan van afgestorven darmwieren in de mesocosm in 1989 méér aantastingen en neerslag van zwavel veroorzaakte bij de Roscoffse populatie dan bij andere populaties (paragraaf 5.7.).

De planten uit Yderfjorden zijn vrijwel direct na planten weggerot. Dit was in 1989 ook het geval. Aangezien de planten in 1990 reeds begin april zijn getransplanteerd (temperatuur in Yderfjorden en Texelbassin beide 9 °C) is de slechte groei niet te wijten aan temperatuurverschillen en/of te late transplantatie. Mogelijk is het verschil in salinititeit te groot (salinititeit Yderfjorden ca. 12‰; mesocosm ca. 30‰).

6.2. Genetische verschillen

De populaties hebben hun groei- en voortplantingsstrategie in het mesocosmbassin behouden gedurende één volledig groei-seizoen (zie boven). In het tweede groei-seizoen treden verschillen met de natuurlijke standplaats aan het licht:

- De Grevelingse planten gaan meer dan tweemaal zoveel bloeien als het jaar ervoor. Het hogere bloeipercentage is niet uitzonderlijk voor Grevelingse planten: in 1988 en 1989 werden in de Grevelingen vergelijkbare percentages gevonden.
- De populaties uit Sylt en Terschelling bloeien minder dan in het jaar ervoor. Het bloeipercentage van de Syltse populatie is zelfs niet hoger dan 15%. De lage bloeipercentages kunnen te maken hebben met het feit dat alle planten zijn opgekomen uit rhizomen en dus meerjarig zijn (zaailingen zijn verwijderd). Het is goed mogelijk dat meerjarige planten zich vaker tot vegetatieve planten ontwikkelen, terwijl zaailingen zich

meestal tot bloeiende, in het najaar afstervende planten ontwikkelen. Keddy & Patriquin (1978) vinden in Nova Scotia iets dergelijks: slechts 10% van de zaden van eenjarige planten produceert een meerjarige plant, slechts 7% van de meerjarige planten produceert een eenjarige plant. De populatie is mogelijk genetisch herogeen.

Verschillen tussen populaties komen vaak naar voren in verschillen in bladbreedte. Al in de vorige eeuw en begin deze eeuw wordt over genetische verscheidenheid met name op basis van bladbreedte gespeculeerd en zijn variëteiten onderscheiden met namen als *Zostera marina* var. *typica*, var. *latifolia* (de breedbladige variëteit), var. *angustifolia* of var. *stenophylla* (de smalbladige variëteit). Ostenfeld (1905) spreekt van een 'sand-*Zostera*' (smalbladig) en een 'mud-*Zostera*' (breedbladig). Backman (1991) vermoedt genetische verschillen tussen populaties op verschillende breedtegraden langs de Amerikaanse westkust, op basis van bladbreedte en reproductiestrategie. Phillips (1983) heeft een wat kleiner gebied onderzocht en vindt geen genetische verschillen.

In deze studie wordt in het mesocosmbassin een groot verschil gevonden in bladbreedte tussen de Roscoffse populatie en de overige vler. Dit verschil blijft gedurende een groei-seizoen gehandhaafd. In het tweede jaar zijn er vrijwel geen Roscoffse planten meer. De Terschellingse planten zijn op de natuurlijke standplaats breder dan de Syltse en Grevelingse planten, maar worden in het mesocosmbassin niet zo smal. In 1991 (nieuw mesocosmexperiment, dus niet tweede groei-seizoen) wordt hetzelfde gevonden (ongepubl. result.). Phillips & Lewis (1983) vinden dat de bladeren van Groot zee gras smaller kunnen worden als gevolg van stress, maar dat deze flexibiliteit varieert. In deze studie zien we de flexibiliteit in bladbreedte optreden bij de populatie uit Terschelling. De populatie uit Grevelingen vertoont overigens ook flexibiliteit in bladbreedte, de bladeren worden smaller bij toenemende lichtreductie.

Concluderend kan men stellen dat de Roscoffse populatie waarschijnlijk genetisch verschillend is van de overige populaties vanwege het verschil in reproductiestrategie, morfologie en adaptieve mogelijkheden (de populatie heeft het beduidend slechter gedaan in de mesocosm dan de planten uit

de Grevelingen, Terschelling en Sylt). Voor de Yderfjordense populatie geldt met name dit laatste - de planten zijn niet aangeslagen in de mesocosm. Ook deze populatie is mogelijk genetisch verschillend van de overige populaties.

De zeegrassen in de Grevelingen bloeien minder dan de zeegrassen in Terschelling en Sylt. Dit verschil blijft in de mesocosm gehandhaafd gedurende een groeiseizoen. In het tweede groeiseizoen verviakt het verschil. De verschillen in bladbreedte tussen de populatie uit Terschelling enerzijds en Sylt en Grevelingen anderzijds verdwijnen in de mesocosm reeds in het eerste groeiseizoen. Het is niet waarschijnlijk dat de populaties uit Grevelingen, Terschelling en Sylt genetisch zeer verschillend zijn, hoewel het gedrag van de drie populaties met name wat betreft de overwinteringsstrategie duidelijke verschillen vertoont. Bij herintroductie moet hiermee rekening gehouden worden.

6.3. Jaar-tot-jaar variaties en plantdatum;

De gevonden verschillen tussen de populaties hangen niet samen met plantdatum en/of jaar-tot-jaar verschillen. Het experiment is zowel in 1989, 1990 en (gedeeltelijk) in 1991 uitgevoerd. De plantdata waren verschillend. De resultaten zijn echter in alle jaren in grote lijnen gelijklopend. Er is wel een trend die erop duidt dat een vroege plantdatum gunstig is.

6.4. Aanvangsdichtheid

De dichtheid waarmee de zeegrasplanten zijn ingezet heeft aanvankelijk effect op de bedekking en het aantal scheuten. Een hoge aanvangsdichtheid is gunstig. Later in het seizoen zijn er geen verschillen meer. In het tweede groeiseizoen worden juist significant meer scheuten aangetroffen bij lage aanvangsdichtheid. Misschien is er sprake geweest van uitputting van de voedingsstoffen in de bodem. Op een natuurlijke standplaats zal dit minder snel het geval zijn, omdat voedingsstoffen uit diepere lagen door de activiteiten van diverse bodemorganismen in het wortelbereik van zeegras kunnen komen. Gezien de resultaten in het eerste groeiseizoen (zie boven) is een hoge aanvangsdichtheid van 120 planten per m² gunstiger voor herintroductie, hoewel een aanvangsdichtheid van 64 planten per m² waarschijnlijk voldoende is, omdat gebleken is

dat er in het tweede groeiseizoen nog een groot aantal scheuten in deze bakken wordt aangetroffen.

6.5. Effect van beschaduwing op chlorofylgehalte en wasting disease

Het chlorofylgehalte van de planten in de mesocosm wordt beïnvloed door het onderwaterlichtklimaat. Het chlorofylgehalte varieert over het seizoen. In juni-juli daalt het chlorofylgehalte, in augustus stijgt het weer. (In oktober kunnen de chlorofylgehalten verachtvoudigd zijn, ongepubl.result.). Het effect van beschaduwing blijkt zeer sterk te zijn: bij 79% beschaduwing treedt de stijging al vanaf juli op. Dit gedrag wordt bij alle populaties gevonden. Blijkbaar kan de aanmaak van chlorofyl gestuurd worden door alleen de factor licht te variëren. Dennison en Alberte (1985, 1986) vinden dat langs een diepte-gradient getransplanteerde Groot zeegrasplanten in juni aanpassing vertonen aan het veranderde lichtklimaat: er is bijvoorbeeld een hoger chlorofylgehalte op grotere diepte en bij beschaduwing (dit komt overeen met onze resultaten). In augustus vinden Dennison en Alberte deze aanpassing niet. Het chlorofylgehalte is gecorreleerd met de bruto fotosynthese (Drew 1979), hoewel de fotosynthese per mg chlorofyl wel varieert (Dennison & Alberte, 1985, 1986; Marsh et al. 1986). Als we deze correlatie mogen extrapoleren betekent dit dat de bruto fotosynthese in het mesocosmexperiment ook laag in de zomer en hoger in voor- en najaar is. Dit komt overeen met de bevindingen van Drew (1979) en Caffrey & Kemp (1991). Dennison (1987) vindt dit niet; hij vindt alleen een lagere netto fotosynthese in de zomer, als gevolg van verhoogde respiratie.

In de mesocosm zijn de bladaantastingen met bruine en wasting disease-achtige vlekken gemeten. Het is opmerkelijk dat de sterfte onder de beschaduwde planten (54, 79 en 90% beschaduwing) niet vooraf gegaan wordt door een toename van wasting disease-achtige vlekken. Deze vlekken worden alleen aan het einde van het groeiseizoen in verhoogde mate aangetroffen. Door Giesen et al. (1990b) wordt het woekeren van wasting disease in de dertiger jaren toegeschreven aan een combinatie van somber weer in de vroege zomer en de verhoogde troebelheid als gevolg van de werkzaamheden aan de afsluitdijk. Uit bovenstaande blijkt dat lichtgebrek alléén niet voldoende is om

wasting disease op te wekken. In de dertiger jaren werden in de zomer tevens relatief hoge watertemperaturen gemeten (Giesen et al. 1990b). Mogelijk is de combinatie van slechte lichtomstandigheden met verhoogde watertemperatuur doorslaggevend.

6.6. Maximale lichtreduktie

Een reductie van de instraling van 89% (categorie 54% beschaduwning) wordt waarschijnlijk overleefd door zeegraspopulaties uit Sylt, Terschelling en Grevelingen, maar gezien de verminderde vegetatieve voortplanting is het niet zeker of dit op de lange termijn zo zal zijn. De maximale lichtreduktie die deze populaties kunnen verdragen is in ieder geval meer dan 75%, aangezien de populaties zich in het mesocosmbassin bij 75% lichtreduktie (categorie 0% beschaduwning) ook een tweede groeiseizoen goed ontwikkelen. Alle planten in het tweede seizoen zijn uit het rhizoommateriaal voortgekomen, omdat de

zaailingen verwijderd zijn.

Met behulp van de maximale lichtreduktie, de extinctiecoëfficiënt (k) en de Wet van Lambert-Beer kan men de maximale diepte berekenen waarop de planten zich nog kunnen ontwikkelen. In tabel 15 zijn een aantal waarden uit de literatuur gegeven. Diepten in getijsystemen zijn uitgedrukt ten opzichte van gemiddeld laag water. De waterkolom is dus meestal hoger dan de aangegeven diepte, waardoor het minimale getolereerde lichtpercentage op de bodem nog wat lager ligt dan in de vierde kolom is aangegeven. In de Oosterschelde komt zeegras sublittoraal niet voor. De diepte is daarom ten opzichte van gemiddeld waterniveau gegeven. (Ten opzichte van gemiddeld laag water zou de maximaal getolereerde lichtreduktie 0% bedragen.)

Opmerkelijk is de afwijkende waarde van de maximale lichtreduktie in de Oosterschelde.

k (m^{-1})	d_{max} (m)	$k \cdot d_{max}$	%licht op bodem	Lokatie	diepte t.o.v.	MW - ML(L)W (m)	
0.40 ¹	3.0 ²	1.20	30	Grevelingen	MW	0	Systemen met min of meer constant waterniveau
0.50 ³	5.2 ⁴	2.60	7*	"	MW	0	
0.54 ³	2.3 ⁴	1.24	29**	Veerse Meer	MW	0	
			18 ⁵	Denemarken	MW	ca. 0	
			11-25	Deze studie	MW	0	
0.28 ⁶	5.5 ⁷	1.54	21	Massachusetts	MLW	0.25	Getijsystemen
0.57 ⁸	2.75 ⁹	1.55	21	California	MLLW	0.85	
3.1 ⁹	0.5 ⁹	1.55	21	San Francisco	MLLW	0.90	
2.2 ⁹	1.0 ⁹	2.20	11	"	"	"	
1.9 ⁹	1.5 ⁹	2.85	6	"	"	"	
1.6 ⁹	2.0 ⁹	3.20	4	"	"	"	
1.5 ⁹	2.0 ⁹	3.00	5	"	"	"	
0.9 ¹⁰	0.8 ¹⁰	0.72	49***	Oosterschelde	MW	1.60	
1 Berekend uit gegevens Rijkswaterstaat 1980-1990 2 Apon 1990 3 Berekend uit gegevens Rijkswaterstaat 1972-1975 in Pellikaan 1980 4 Pellikaan 1980			5 Ostenfeld 1905 6 Dennison 1987 7 Dennison & Alberte 1988 8 Backman & Barlotti 1976 9 Zimmerman et al. 1991 10 De Jonge & de Jong 1992		M(L)W = gemiddeld (lager) laag water MW = gemiddeld waterniveau * Meer dan 5% bedekking ** Dieptegrens waarschijnlijk niet door lichtlimitatie, maar aanwezigheid geulen *** De diepte is t.o.v. MW uitgedrukt; de populatie komt sublittoraal niet voor.		

Tabel 15. Enkele waarden uit de literatuur betreffende de extinctiecoëfficiënt (k), maximale diepte (d_{max}) waarop Groot zeegras is aangetroffen en de maximale lichtreduktie die door Groot zeegras wordt getolereerd.

Het getijverschil in de Oosterschelde is erg hoog, in vergelijking met de andere systemen die in de tabel zijn opgenomen. Dit verklaart de afwijkende waarde echter slechts ten dele. Een andere verklaring wordt wellicht gevonden in het feit dat de Groot zee gras-populatie in de Oosterschelde volstrekt eenjarig is, waardoor voor het werkelijk instandhouden van de populatie (niet slechts enkele individuen) mogelijk méér licht benodigd is dan voor de instandhouding van een meerjarige populatie. Bij een meerjarige populatie stellen de reservestoffen in de rhizomen de plant in staat om in het voorjaar uit te lopen. De bladeren kunnen dan naar het licht groeien. Het is echter ook mogelijk dat andere factoren dan licht beperkend zijn op grotere diepten in de Oosterschelde.

Het substraattype kan van invloed zijn op de maximale diepte waarop zee gras voor kan komen. Om twee redenen zal de dieptegrens van Groot zee gras in een modderig substraat hoger liggen dan in een zandig substraat. (1) Bij een modderige bodem vindt sterkere opwerveling van bodemdeeltjes plaats en duurt bezinking langer. De troebelheid van het water is dus plaatselijk en temporeel groter. (2) De maximale diepte wordt waarschijnlijk beïnvloed door de periode van anoxia in de wortels, die gerelateerd is aan het onderwaterlichtklimaat (fotosynthese levert zuurstof voor aerering van de wortels, Smith et al. 1984). Een modderig substraat is doorgaans reducerender, waardoor de plant méér zuurstof nodig zal hebben om de wortels geaëreerd te houden. Hiervoor is ook meer licht nodig.

6.7. Effect van het getij op het onderwaterlichtklimaat

In deze studie is een model ontwikkeld waarmee het effect van het getij op de voor de zee grasplant bruikbare hoeveelheid licht dat de bodem bereikt kan worden berekend. Omdat zee gras een verzadigingswaarde voor licht heeft, wordt de hoeveelheid licht die op de bodem valt niet steeds benut door de plant. Het getij heeft een negatief effect op de bruikbare hoeveelheid licht op de bodem, met name als deze rond de verzadigingswaarde ligt. In een systeem met constant waterniveau is er dan immers voortdurend voldoende licht, terwijl in het getijsysteem telkens tijdens hoogwater lichttekort optreedt en tijdens laagwater overmaat. Dit betekent dat zee grassen in een getijdengebied minder

diep kunnen voorkomen dan in een systeem met constant waterniveau. Uitgaande van de getijcyclus van Terschelling, een lichtuitdoving van 75-89% en een troebelheid $k=1.5 \text{ m}^{-1}$ bedraagt het diepteverschil 15 cm (mediaan van de resultaten per maand). Bij een hogere troebelheid wordt dit verschil groter (bij $k=2.0 \text{ m}^{-1}$ bijvoorbeeld bijna 25 cm).

6.8. Implicaties van het mesocosmonderzoek voor herintroductie in de Waddenzee

Om gecontroleerde lichtomstandigheden te creëren en de invloed van allerlei onbekende factoren uit te sluiten is gebruik van een mesocosm noodzakelijk. In hoeverre zijn de resultaten uit het mesocosmbassin te gebruiken om voorspellingen over aanslaan in de Waddenzee te doen? Er zijn een aantal verschillen tussen het mesocosm-milieu en het wadmilieu. In de mesocosm is minder waterdynamiek, daardoor minder aanvoer van zuurstof en koolzuur, en meer mogelijkheden voor macroalgenontwikkeling. Anderszijds is er in de mesocosm een constante doorstroming en zijn macroalgen geregeld handmatig verwijderd. Er is geen getij, dus de planten vallen niet droog en hebben niet te maken met temperatuur- en saliniteitsverschillen die 's zomers vaak met droogvallen gepaard gaan. De schommelingen in het onderwaterlichtklimaat zijn minder groot dan in de natuurlijke situatie. Deze factoren brengen een onzekerheid aan in voorspellingen omtrent het aanslaan. Bij planten die afkomstig zijn van een gebied met constant waterniveau (Grevelling en Yderfjorden) bestaat het risico dat ze zich in een getijsysteem minder goed zullen ontwikkelen dan in de mesocosmsituatie. Ook bij planten uit Roscoff loopt men dit risico; de planten zijn weliswaar uit een getijzone afkomstig, maar vallen niet droog omdat drempels de volledige afstroming van het water tijdens laagwater beletten. Alleen van de planten uit Sylt en Terschelling is bekend dat ze zich in een getijsituatie als in de Waddenzee kunnen handhaven.

Waarom moet een populatie voldoen om voor herintroductie in aanmerking te komen? Goede zaadproductie en kiemkracht zijn een eerste vereiste, omdat de planten in de getijdzone worden uitgezet; hier hebben Groot zee grasplanten doorgaans een eenjarige voortplantingsstrategie. Er dienen echter ook mogelijkheden voor een meerjarige strategie aanwezig te zijn, (1) omdat er

In geval van een mislukte zaadproductie tenminste een deel van de populatie overleeft (zulk 'twee-sporenbeleid' wordt overigens ook bij de natuurlijke populaties in Terschelling, Eems en Sylt aangetroffen) en (2) omdat het de bedoeling is dat de plant zich op den duur naar het sublittoraal uitbreidt; in het sublittoraal waren de zeegrassen in de Waddenzee, vóór 1932, overwegend meerjarig.

De populatie uit Sylt voldoet het best aan het belangrijkste criterium: een goede zaadproductie en kieming. Daarnaast is de populatie ook tot vegetatieve voortplanting in staat. De overleving van de rhizomen in de winter is bij 11% licht op de bodem echter minder goed dan bij Grevelingse planten. Herintroductie zou het beste uitgevoerd kunnen worden met planten uit Sylt. Eventueel zouden planten uit Grevelingen ter aanvulling gebruikt kunnen worden voor lager gelegen delen in de getijzone (en het

sublittoraal).

De maximale lichtreductie waarbij nog zeegrasonwikkeling mogelijk is ligt tussen 75% en 89% (categorieën 0% en 54% beschaduwning). De troebelheid van het Waddenzeeewater is de laatste jaren sterk afgenomen. In de geulen variëren de k -waarden tussen 1.0 en 1.6 m^{-1} (de Jonge & de Jong 1992). Op platen is de troebelheid in de westelijke Waddenzee hoger dan in de geulen (Postma 1961). Als de troebelheid van het water boven de wadplaten de komende jaren rond de $k=1.5 m^{-1}$ zal zijn, dan zal de maximale diepte waarop Groot zeegras zich kan handhaven naar verwachting tussen 0.80 en 1.30 m onder NAP liggen in een getijsysteem zoals dat van West-Terschelling. Als de troebelheid rond de $k=2.0 m^{-1}$ zal zijn, zal deze diepte tussen 0.45 en 0.85 m onder NAP liggen.

7. Literatuur

- Apon, L.P. (1990) Verspreiding en biomassa van het macrofytobenthos in het Grevelingenmeer in 1989, Yerseke, The Netherlands: Report 1990-03 Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek.
- Backman, T.W.H. (1991) Genotypic and phenotypic variability of Zostera marina on the west coast of North America. *Can. J. Bot.* 69, 1361-1371.
- Backman, T.W.H. and Barilotti, D.C. (1976) Irradiance reduction effects on standing crops of the eelgrass Zostera marina in a coastal lagoon. *Mar. Biol.* 34, 33-40.
- Caffrey, J.M. and Kemp, W.M. (1991) Seasonal and spatial patterns of oxygen production, respiration and root-rhizome release in Potamogeton perfoliatus L. and Zostera marina L. *Aquat. Bot.* 40, 109-128.
- Colljn, F. (1982) Light absorption in the waters of the Ems-Dollard estuary and its consequences for the growth of phytoplankton and microplankton. *Neth. J. Sea Res.* 15, 196-216.
- Dennison, W.C. (1987) Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.* 27, 15-26.
- Dennison, W.C. and Alberte, R.S. (1982) Photosynthetic responses of Zostera marina L. (eelgrass) to in situ manipulation of light intensity. *Oecologia (Berl.)* 55, 137-144.
- Dennison, W.C. and Alberte, R.S. (1985) Role of daily light period in the depth distribution of Zostera marina (eelgrass). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25, 51-61.
- Dennison, W.C. and Alberte, R.S. (1986) Photoadaptation and growth of Zostera marina L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98, 285-282.
- Derde Nota Waterhuishouding, (1989) Water voor nu en later, Den Haag: Ministerie van verkeer en waterstaat.
- Drew, E.A. (1979) Physiological aspects of primary production in seagrasses. *Aquat. Bot.* 7, 139-150.
- Dring, M.J. (1982) The biology of marine plants. Edward Arnold, London.
- Giesen, W.B.J.T. (1990) Wasting disease and present eelgrass condition, University of Nijmegen: Laboratory of Aquatic Ecology.
- Giesen, W.B.J.T., Katwijk, M.M., van and Hartog, C., den (1990) Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (Zostera marina L.) in the Dutch Wadden Sea in the 1930's. *Neth. J. Sea Res.* 25, 395-404.
- Giesen, W.B.J.T., Katwijk, M.M., van and Hartog, C., den (1990) Eelgrass condition and turbidity in the Dutch Wadden Sea. *Aquat. Bot.* 37, 71-85.
- Goor, A.C.J., van (1921) Die Zostera-Assoziation des hollaendischen Wattenmeeres. *Trav. Bot. Neerl.* 18, 103-123.
- Hartog, C., den (1970) The sea-grasses of the world. *Verh. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.* 2, 59, 1.
- Hartog, C., den (1989) Early records of wasting-disease-like damage patterns in eelgrass Zostera marina. *Dis. aquat. Org.* 7, 223-226.
- 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.
- Jonge, V.N., de and Jong, D.J., de (1992) Role of tide, light and fisheries in the decline of Zostera marina L. in the Dutch Wadden Sea. *Neth. Inst. Sea Res. Publ. Ser.* 20, 161-176.
- Keddy, C.J. and Patriquin, D.G. (1978) An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquat. Bot.* 5, 163-170.
- Lüning, K. (1981) Light. Chapter 9. In: Lobban, C.S. and Wynne, M.J., (Eds.) The biology of seaweeds. *Bot. Monographs*, Blackwell Publ., 17, 326-364.
- Marsh, J.A., Dennison, W.C. and Alberte, R.S. (1986) Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (Zostera marina L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101, 257-267.

- Mazzella, L. and Alberte, R.S. (1986) Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass, Zostera marina L.. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 100, 165-180.
- Nienhuis, P.H. (1983) Temporal and spatial patterns of eelgrass (Zostera marina L.) in a former estuary in The Netherlands, dominated by human activities. Mar. Tech. Soc. J. 17(2), 69-77.
- Nienhuis, P.H. (1989) Eutrophication of estuaries and brackish lagoons in the South-west Netherlands. In: Hooghart, J.C. and Posthumus, C.W.S., (Eds.) Hydro-ecological relations in the Delta-Waters of the South-west Netherlands. Den Haag: Technical Meeting 46 Rotterdam. TNO Committee on Hydrological Research, 49-70.
- Ostenfeld, C.H. (1905) Preliminary remarks on the distribution and biology of the Zostera of the Danish seas. Botanisk Tidsskrift 27, 123-125.
- Pellikaan, G.C. (1980) De verspreiding en de groei van zeegras, Zostera marina L., in relatie tot de instraling. Rapport D8-1980 Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek.
- Penhale, P.A. and Wetzel, R.G. (1983) Structural and functional adaptations of eelgrass (Zostera marina L.) to the anaerobic sediment environment. Can. J. Bot. 61, 1421-1428.
- Phillips, R.C. and Lewis, R.L., III (1983) Influence of environmental gradients on variations in leaf width and transplant success in North American seagrasses. Mar. Tech. Soc. J. 17(2), 59-68.
- Polderman, P.J.G. and Hartog, C., den (1975) De zeegrassen in de Waddenzee. K. N. N. V. Wet. Meded. 107, 1-32.
- Postma, H. (1961) Suspended matter and secchi disc visibility in coastal waters. Neth. J. Sea. Res. 1, 359-390.
- Reise, K. (1985) Tidal flat ecology, Berlin: Ecological Studies 54. Springer-Verlag.
- Slob, W. (1987) Strategies in applying statistics in ecological research. Diss. Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Smith, R.D., Dennison, W.C. and Alberte, R.S. (1984) Role of seagrass photosynthesis in root aerobic processes. Plant Physiol. 74, 1055-1058.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1981) Biometry. Second edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Verhagen, J.H.G. and 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.
- Zimmerman, R.C., Reguzzoni, J.L., Wylle-Echeverria, S., Josselyn, M. and Alberte, R.S. (1991) Assessment of environmental suitability for growth of Zostera marina L. (eelgrass) in San Francisco Bay. Aquat. Bot. 39, 353-366.