

# ECOLOGISCHE EFFECTEN VAN NUTRIËNTEN OP LAAGLANDBEKEN

▶▶ KIWK 2021-25



Kennisimpuls  
**WATERKWALITEIT**

## ▶▶ KIWK IN HET KORT

---

Deze notitie/memo is geschreven in het kader van het project **Systeemkennis en Ecologie** van de Kennisimpuls Waterkwaliteit. In de Kennisimpuls werken Rijk, provincies, waterschappen, drinkwaterbedrijven en kennisinstituten aan meer inzicht in de kwaliteit van het grond- en oppervlaktewater en de factoren die deze kwaliteit beïnvloeden. Daarmee kunnen waterbeheerders en andere partijen de juiste maatregelen nemen om de waterkwaliteit te verbeteren en de biodiversiteit te vergroten.

In het programma brengen partijen bestaande en nieuwe kennis bijeen, en maken ze deze kennis (beter) toepasbaar voor de praktijk. Hiermee verstevigen ze de basis onder het waterkwaliteitsbeleid. Het programma is gestart in 2018 en duurt vier jaar. Het wordt gefinancierd door het ministerie van Infrastructuur en Waterstaat, STOWA, waterschappen, provincies en drinkwaterbedrijven.

Kennisimpuls Waterkwaliteit. Beter weten wat er speelt en wat er kan.

## ►► COLOFON

---

© 2021	Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research
<b>Auteurs</b>	Gea van der Lee en Piet Verdonschot (correspondentie: <a href="mailto:gea.vanderlee@wur.nl">gea.vanderlee@wur.nl</a> )
<b>Opdrachtgever</b>	Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK)
<b>Projectgroep</b>	Gebruikerscommissie Kennisimpuls waterkwaliteit Systeemkennis ecologie en waterkwaliteit
<b>Gebruikerscommissie</b>	
Marjoke Muller	Rijkswaterstaat WVL
Gerard ter Heerdt	Waternet
Arnold Osté	Waterschap Rivierenland
Nikki Dijkstra	Hoogheemraadschap De Stichtse Rijnlanden, voorzitter
Hermen Klomp	Waterschap Hunze en Aa's
Dorien Roubos	Waterschap Vallei en Veluwe
Gertie Schmidt	Waterschap Vechtstromen
Bas van der Wal	STOWA
Ineke Barten	Waterschap De Dommel
Sandra Roodzand	Hoogheemraadschap Hollands Noorderkwartier
Peter van Puijenbroek	Planbureau voor de Leefomgeving
Esther de Jong	Waterschap Limburg
<b>Vormgeving</b>	Shapeshifter.nl   Utrecht
<b>Beeldmateriaal</b>	Piet Verdonschot
<b>STOWA-rapportnummer</b>	2021-25
<b>ISBN</b>	978.90.5773.862.3
<b>DOI</b>	<a href="https://doi.org/10.18174/544241">https://doi.org/10.18174/544241</a>
<b>Wijze van citeren</b>	van der Lee G.H. & Verdonschot P.F.M. (2021). Ecologische effecten van nutriënten op laaglandbeken. Kennisdocument Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK), Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 45 pp.
<b>Trefwoorden</b>	Zuurstofhuishouding, primaire productie, decompositie, habitat, voedselkwaliteit, voedselkwantiteit, fosfor, stikstof, grenswaarden
<b>Copyright</b>	De informatie uit dit rapport mag worden overgenomen, mits met bronvermelding. De in het rapport ontwikkelde, dan wel verzamelde kennis is om niet verkrijgbaar.
<b>Disclaimer</b>	Deze uitgave is met de grootst mogelijke zorg samengesteld. Niettemin aanvaarden de auteur(s) en de uitgever geen enkele aansprakelijkheid voor mogelijke onjuistheden of eventuele gevolgen door toepassing van de inhoud van dit rapport.

Dit project is uitgevoerd in opdracht van de Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK).

## ▶▶ VOORWOORD

---

Eutrofiëring is al decennia lang een probleem voor het leven in oppervlaktewateren in Nederland. Al sinds de jaren zeventig wordt er veel onderzoek gedaan naar eutrofiëringstoestand in de (semi-)stagnante zoete oppervlaktewateren in ons land. De meeste onderzoeken concentreerden zich op de relaties tussen nutriëntenbelasting, chlorofylconcentraties en algensamenstellingen. Door de ingezette maatregelen verminderde de eutrofiëring in de meren en plassen sterk, maar de concentraties van stikstof, fosfor en chlorofyl-a (gehalte aan algen) en het doorzicht bleven vaak boven de grenswaarden voor nutriënten conform de KRW-maatlatten. De rol van eutrofiëring in stromende wateren bleef echter vaak onderbelicht in onderzoek. Stromende wateren transporteren continu nutriënten stroomafwaarts naar de zee. Wellicht was de gedachte dat door dit transport én de minder zichtbare effecten van eutrofiëring in de vorm van algenbloei en/of kroosdominantie de nutriëntenbelasting van beken en riviertjes minder aandacht behoefde.

In dit literatuuronderzoek is onderzocht of die aanname wel gerechtvaardigd is. De gepresenteerde inzichten laten zien dat nutriënten wel degelijk een belangrijke sleutelfactor zijn in beken. Uit het onderzoek blijkt dat de huidige grenswaarden te hoog zijn voor een gezonde ecologie en dat zelfs bij een 'zeer goede' score voor stikstof en fosfor de Nederlandse beekecosystemen op dit moment niet beschermd zijn tegen de negatieve effecten van verrijking met nutriënten. Deze conclusie werpt nieuw licht op onze omgang met beken en vormt een belangrijke uitdaging om de waterkwaliteit in deze systemen op orde te krijgen.

**Dr. Nikki Dijkstra (Hoogheemraadschap De Stichtse Rijnlanden)**

*Voorzitter gebruikerscommissie "Systeemkennis en Ecologie" Kennisimpuls Waterkwaliteit*

## ▶▶ INHOUD

---

	<b>Voorwoord</b>	<b>4</b>
	<b>Samenvatting</b>	<b>6</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>9</b>
1.1	Aanleiding	9
1.2	Doel en kernvragen	11
1.3	Leeswijzer	11
<b>2</b>	<b>Nutriëntenhuishouding</b>	<b>12</b>
2.1	Biologische processen	12
2.2	Fysisch-chemische processen	15
<b>3</b>	<b>Ecologische effecten op het beekecosysteem</b>	<b>16</b>
3.1	Overzicht van effecten	16
3.2	Toxiciteit	17
3.3	Primaire productie	18
3.4	Decompositie	24
3.5	Zuurstofhuishouding	25
3.6	Habitat	27
3.7	Voedselkwaliteit	27
3.8	Voedselkwantiteit	29
<b>4</b>	<b>Range van N- en P-concentraties</b>	<b>30</b>
<b>5</b>	<b>Conclusies</b>	<b>37</b>
<b>6</b>	<b>Literatuur</b>	<b>38</b>

## ►► SAMENVATTING

### INLEIDING

Stikstof (N) en fosfor (P) zijn essentiële nutriënten voor alle organismen. Sinds de industrialisatie en intensivering van de landbouwproductie staan echter veel beeksystemen onder invloed van een hoge toevoer van nutriënten door menselijke activiteiten. Bekken transporteren continu nutriënten stroomafwaarts naar de zee. Hydrologische processen sturen hoeveel, wanneer en waar de nutriënten naartoe worden getransporteerd. Tijdens dit transport worden de nutriënten altijd in grotere of kleinere mate opgenomen, vastgehouden en getransformeerd door biologische en fysisch-chemische processen in de beek. Het doel van deze literatuurstudie was om de ecologische effecten van nutriënten op laaglandbeken te beschrijven en inzicht te geven bij welke stikstof (N) en fosfor (P) concentraties in de waterkolom deze veranderingen te verwachten zijn. De kernvragen die hierbij horen zijn:

- Welke ecologische effecten heeft de toevoer van nutriënten op het laaglandbeekecosysteem?
- Bij welke range van stikstof (N) en fosfor (P) concentraties zijn deze veranderingen te verwachten?

Een uitgebreid handelingsperspectief voor de waterschappen met maatregelen staan beschreven in de kennisdocumenten 'Terugdringen fosforbelasting' (Verdonschot & Verdonschot 2020a), 'Beekslib' (Verdonschot & Verdonschot 2020b) en 'Stroming en waterbeweging' (Verdonschot & Verdonschot 2020c).

### Ecologische effecten op het beekecosysteem

De ecologische effecten van verrijking met nutriënten op beekecosystemen zijn divers en complex. Nutriënten kunnen directe effecten hebben op verschillende organismen door toxiciteit, maar de meeste effecten van nutriënten op het beekstelsel zijn indirect. De indirecte effecten kunnen via twee paden verlopen, namelijk de "groene" route waarbij primaire producenten betrokken zijn en de "bruine" route waarbij heterotrofe micro-organismen betrokken zijn. De primaire productie in de groene route neemt over het algemeen toe bij voldoende licht en nutriënten. Terwijl de decompositie in de bruine route wordt gestuurd door nutriënten en organisch materiaal van buiten (bladinval) en in de beek (afstervende planten en algen). Beide processen beïnvloeden vervolgens de consumenten (macrofauna en vissen) door verandering in de zuurstofhuishouding, de habitat, de voedselkwaliteit en voedselkwantiteit. Veel van deze specifieke effecten zijn echter niet los van de andere eutrofiëringseffecten onderzocht. Samengevat betreffen de ecologische effecten op beekecosystemen:

- **Toxiciteit:** Hoge concentraties ammoniak, nitriet en nitraat kunnen negatieve effecten hebben op de overleving, groei en voortplanting van aquatische organismen, wat resulteert in directe (acute of chronische) toxiciteit door deze anorganische stikstofverbindingen. Bij hoge stikstofbelasting kan denitrificatie tevens tot verhoogde concentraties van bicarbonaat en sulfaat leiden en een verlaging van de ijzerconcentraties (voor een uitgebreide toelichting zie kennisdocument 'Stikstof' (Van Geest *et al.* 2021)). Fosfor kan ook giftig zijn voor planten als het in hoge concentraties wordt opgenomen. Directe toxische effecten komen in principe alleen voor bij extreem hoge nutriëntconcentraties, waarbij ook andere indirecte effecten een rol spelen, zoals zuurstofloosheid.
- **Primaire productie:** Primaire producenten hebben anorganische nutriënten en licht nodig om koolstofdioxide om te zetten in organisch koolstof. In langzaam stromende midden- en benedenlopen spelen waterplanten een belangrijke rol in opname en assimilatie van nutriënten, terwijl deze rol in sneller stromende beschaduwde bovenlopen voornamelijk wordt vervuld door benthische algen.
  - **Algen:** Zolang nutriënten limiterend zijn, leidt de verrijking met nutriënten in beeksystemen tot een toename in biomassa van benthische algen. Bij hoge nutriëntenconcentraties treedt waarschijnlijk verzadiging van de maximale biomassa op. Factoren zoals afvoerpieken, beschaduwing en begrazing kunnen de toename van benthische algenbiomassa door verrijking met nutriënten verminderen, maar niet te niet doen. Verschillende diatomeeënsoorten zijn abundant bij lage nutriëntenconcentraties en enkele draadvormige groenalgen nemen toe in abundantie als de nutriëntenconcentraties hoog zijn.
  - **Waterplanten:** De relatie tussen nutriëntenconcentraties en waterplanten wordt gecompliceerd doordat de meeste

waterplanten in beken geworteld zijn en zowel nutriënten uit het sediment en het water kunnen opnemen. Wortelende waterplanten kunnen daardoor niet alleen abundant voorkomen als de nutriëntenconcentraties in de waterkolom hoog zijn, maar ook als de concentraties in het sediment hoog zijn en in de waterkolom laag. Om het effect van nutriëntenverrijking op waterplanten beter te begrijpen, is het daarom van belang om zowel de bio-beschikbare nutriënten in het water als in het sediment te meten. Als waterplanten abundant zijn, kunnen ze een belangrijke rol in de nutriëntenhuishouding van beken spelen.

- **Decompositie:** Detritus, ofwel dood organisch materiaal, vormt een belangrijke bron van energie voor het voedselweb in beeksystemen. De afbraak van detritus vindt plaats door het uitspoelen van gemakkelijk oplosbare stoffen, microbiële decompositie en mechanische en dierlijke (macrofauna) fragmentatie. De verrijking met nutriënten in beken met lage achtergrondconcentraties zorgt voor een versnelde afbraak van detritus, doordat micro-organismen N en P uit het water kunnen opnemen om aan hun voedingsbehoeften te voldoen (vooral bij organisch materiaal van lage kwaliteit). Dit proces gaat samen met een toename in schimmel- en bacteriebiomassa, waarbij bepaalde soorten dominant kunnen worden. Waarschijnlijk treedt bij hogere nutriëntenconcentraties verzadiging op in de afbraak. Een versnelde afbraak van detritus heeft effect op de zuurstofhuishouding en de substraatsamenstelling en voedselkwantiteit voor consumenten.
- **Zuurstofhuishouding:** De zuurstofhuishouding in een beek wordt bepaald door de balans in productie/toevoer door 1) fotosynthese van primaire producenten en 2) diffusie met de atmosfeer en verbruik door 3) respiratie van alle organismen en de decompositie van detritus. In natuurlijke beken komt zuurstofloosheid in de waterkolom bijna nooit voor omdat de waterlichamen vrij ondiep zijn en er door turbulentie aanzienlijk veel uitwisseling van zuurstof met de atmosfeer is. Door de toevoer van nutriënten neemt overdag de primaire productie toe en gedurende de hele dag het verbruik door respiratie. Ook gebruiken micro-organismen meer zuurstof doordat de decompositie wordt versneld. De verrijking met nutriënten kan hierdoor resulteren in grotere fluctuaties in zuurstofconcentraties met extreem lage concentraties in de nacht. Deze effecten treden voornamelijk in onbeschaduwde beken bij hoge temperaturen en lage stroomsnelheden op (zomermaanden). Zuurstof is essentieel voor de meeste aquatische organismen en vormt daarom een sleutelfactor voor de macrofauna- en visgemeenschap. Doordat meerdere hiërarchische factoren het effect van nutriënten op de zuurstofconcentraties in beken sturen, is het lastig om te bepalen bij welke nutriëntconcentraties de zuurstofconcentraties sterk afnemen. De nutriëntenconcentraties zijn waarschijnlijk hoger dan de waarden waarop verandering in primaire productie en decompositie wordt verwacht. De zuurstofhuishouding beïnvloedt zelf ook de nutriëntenhuishouding in de beek. Onder zuurstofarme omstandigheden kan stikstof de beek verlaten als gas door denitrificatie (zie kennisdocument 'stikstof' (Van Geest 2021)) en kan fosfor uit het sediment in oplossing gaan waardoor de fosforconcentraties in het water omhoog gaan.
- **Habitat:** Bij hoge nutriëntenconcentraties kunnen bepaalde waterplanten en macroalgen massaal in beken groeien, waardoor een meer homogeen habitat ontstaat. Sommige soorten profiteren van deze substraten en structuren, terwijl andere soorten, die niet in staat zijn in dit habitat te overleven, echter zullen verdwijnen.
- **Voedselkwaliteit:** De verrijking met nutriënten leidt tot een verhoging van de kwaliteit van het basisvoedsel (d.w.z. primaire producenten en detritus). Er is initieel bewijs dat enkele soorten hierdoor een competitief voordeel hebben, toenemen in biomassa en hierdoor waarschijnlijk andere soorten kunnen verdringen, wat kan leiden tot een verlies aan biodiversiteit. Een competitief voordeel kan bijvoorbeeld komen doordat een snelgroeiende soort met een hoge nutriëntenbehoefte geen voedselrestrictie meer heeft of doordat een omnivore soort van dieet kan wisselen. Het effect op de predatoren is waarschijnlijk afhankelijk van de response van hun prooi.
- **Voedselkwantiteit:** De verrijking met nutriënten resulteert in een toename in primaire producenten biomassa en een toename in de decompositiesnelheid waardoor de hoeveelheid detritus in de zomer als voedselbron afneemt. De toename in primaire producenten gaat gepaard met een toename in voedselkwaliteit en kan zorgen voor een toename van bepaalde grazers in beeksystemen. Het zijn echter slakken, dansmuggen (chironomiden) en wormen (oligochaeten) die gaan domineren en de gemengde grazergemeenschap met haften en kokerjuffers kenmerkend voor natuurlijke beken kunnen verdringen. De afname van detritus in de zomer kan een negatief effect hebben op soorten die hun levenscyclus hebben aangepast aan de timing van deze voedselbron. Beide effecten kunnen verschuivingen in het voedselweb tot gevolg hebben.

## RANGE VAN N- EN P-CONCENTRATIES

Het selecteren van grenswaarden voor nutriënten is van belang om in het waterbeheer hierop te kunnen sturen en ervoor te zorgen dat beekecosystemen een goede ecologische kwaliteit bereiken. De huidige nutriëntengrenswaarden (Kaderrichtlijn Water maatlatten) zijn gebaseerd op basis van kennis van deskundigen. Voor effectief beheer van beekecosystemen zijn echter nutriëntengrenswaarden op basis van de causale verbanden tussen nutriënten en de ecologische effecten nodig. De wetenschappelijke studies die deze causale verbanden beschrijven, vermelden nutriëntenconcentraties echter meestal in de opgeloste anorganische vorm (zoals  $\text{NO}_3$  of SRP) terwijl waterbeheerders grenswaarden als totale N- of P-concentraties opstellen. Bij hoge nutriëntenconcentraties ( $> 5 \text{ mg TN/L}$  en  $> 2 \text{ mg TP/L}$ ) bestaan ongeveer 60% van de nutriënten uit opgeloste anorganische vormen, maar deze ratio is variabel bij lagere concentraties. Desondanks zijn verschillende bevindingen opgemaakt uit de ranges van N- en P-concentraties waarbij effecten werden waargenomen:

- De toxische effecten treden in natuurlijke beken alleen op onder extreem hoge nutriëntconcentraties. Wanneer de nutriëntengrenswaarden worden gebaseerd op concentraties waarbij geen indirecte effecten op het beekecosysteem optreden, worden daarmee ook geen toxische effecten verwacht.
- Er is een asymptotisch verband tussen de nutriëntenconcentraties en de benthische algenbiomassa. Bij voldoende licht leidt een toename in nutriënten tot een toename in primaire productie van benthische algen zolang de betreffende nutriënten limiterend zijn, waarna waarschijnlijk verzadiging optreedt bij concentraties rond  $0.03\text{-}0.06 \text{ mg TP/L}$  en  $0.5\text{-}1.0$  (tot  $2.0$ )  $\text{TN mg/L}$ .
- In tegenstelling tot de benthische algen zijn geen duidelijke relaties gevonden tussen de nutriëntenconcentraties en waterplanten omdat de meeste waterplanten in beken geworteld zijn en zowel nutriënten uit het sediment en het water kunnen opnemen. De toevoer van nutriëntenrijk slib naar beken door afspoeling compliceert deze relatie verder.
- De respons van decompositie op verrijking met nutriënten volgt waarschijnlijk, net als de benthische algen, een asymptotische curve met een maximale verzadiging. Er zijn te weinig studies om conclusies te trekken bij welke concentraties een maximale verzadiging in decompositie optreedt, maar het lijkt erop dat deze waarde in dezelfde range liggen als de nutriëntenconcentraties waarbij effecten op de primaire productie optreden. Meer onderzoek is nodig om deze grenswaarden te bevestigen.
- Twee studies laten bij een drempelwaarde van ongeveer  $0.04\text{-}0.09 \text{ mg TP/L}$  en  $0.5\text{-}2.0 \text{ mg TN/L}$  voor veranderingen in de macrofauna- en vissoortensamenstelling zien. Er is weinig bekend over de specifieke concentraties waarbij veranderingen in de zuurstofhuishouding, de habitat, de voedselkwaliteit en voedselkwantiteit optreden.

Op basis van deze gegevens blijkt dat vanaf  $0.03\text{-}0.06 \text{ mg TP/L}$  en  $0.5\text{-}1.0$  (tot  $2.0$ )  $\text{TN mg/L}$  al verzadiging optreedt in de ecologische effecten. Tussen deze waardes wordt waarschijnlijk al een 'matige' toestand bereikt. De ondergrens is waarschijnlijk vergelijkbaar met de grens voor een 'goede' toestand. Voor een 'zeer goede' toestand moeten de grenswaarden waarschijnlijk ruim onder de laagste waardes zitten. Waar de grenzen precies moeten liggen, bevat echter een mate van onzekerheid. Daarnaast moet bij het vaststellen van grenswaarden rekening worden gehouden met de accumulatie van nutriënten in het sediment, de continue recycling van nutriënten in een beek en de eventuele effecten benedenstrooms (afwenteling).

## CONCLUSIES

Op basis van de causale verbanden tussen nutriënten en de ecologische effecten kan worden geconcludeerd dat zelfs bij een 'zeer goede' score op de huidige Nederlandse KRW-maatlatten voor beken waarschijnlijk al maximale verzadiging in de primaire productie is opgetreden, waardoor er geen beperking op de benthische algengroei en mogelijk waterplantenontwikkeling is. Dit betekent dat de huidige grenswaarden voor nutriënten te hoog zijn voor een gezonde ecologie en dat de Nederlandse beekecosystemen op dit moment zelfs bij een 'zeer goede' score voor N en P niet beschermd zijn tegen de negatieve effecten van verrijking met nutriënten. De daarbij horende maatregelen zijn beschreven in het kennisdocument 'Terugdringen fosforbelasting' (Verdonschot & Verdonschot 2020a).



## ▶▶ 1 INLEIDING

### 1.1 AANLEIDING

Stikstof (N) en fosfor (P) zijn essentiële nutriënten voor alle organismen (Box 1). In beeksystemen is de toevoer van nutriënten uit natuurlijke bronnen, zoals geologische verwerking, neerslag, uitspoeling uit de bodem en  $N_2$  fixatie door cyanobacteriën, over het algemeen laag (Mulholland & Webster 2010, Weigelhofer *et al.* 2018). Sinds de industrialisatie en intensivering van de landbouwproductie staan echter veel beeksystemen onder invloed van een hoge toevoer van nutriënten door menselijke activiteiten (Dodds 2006). De verrijking van het oppervlaktewater met nutriënten wordt ook wel eutrofiering genoemd (Hutchinson 1973). De belangrijkste bron van nutriënten in Nederlandse beeksystemen is de uit- en afspoeling vanuit landbouwgronden (Groenendijk *et al.* 2016; Tabel 1). Overvloedige bemesting in de landbouw zorgt voor oppervlakkige afspoeling van nutriënten naar het water en voor een verhoging van nutriëntenconcentraties in het grondwater (Nijboer 2001). De uiteindelijke hoeveelheid nutriënten die de beek bereikt hangt af van de retentiemechanismen in de bufferzone en het stroomgebied. De retentie is het hoogst met een natuurlijk bos langs de oeverzone (Nijboer & Verdonchot 2004). Andere directe antropogene bronnen van nutriënten in beeksystemen zijn onder andere rioolwaterzuivering effluent, industrieel afvalwater, inlaatwater en atmosferische depositie (Groenendijk *et al.* 2016).

#### BOX 1: VORMEN VAN FOSFOR EN STIKSTOF IN AQUATISCHE ECOSYSTEMEN

In aquatische ecosystemen komt fosfor in vier vormen voor (Weigelhofer *et al.* 2018): 1) opgelost anorganische fosfor waaronder orthofosfaat ( $PO_4\text{-P}$ ), 2) opgelost organische fosfor (bijv. esters van fosforzuur), 3) vast organische fosfor (in detritus en levende biomassa), en 4) vast anorganische fosfor (bijv. ijzer- of aluminium gebonden fosfor). Opgelost anorganische fosfor is onmiddellijk biologisch beschikbaar voor primaire producenten en sommige heterotrofe bacteriën, terwijl vaste en opgeloste organische vormen eerst moet worden omgezet voordat ze biologisch beschikbaar zijn. Opgelost anorganische fosfor wordt vaak aangeduid als oplosbaar reactief fosfor (soluble reactive phosphor: SRP), omdat bij het bepalen van  $PO_4\text{-P}$  ook gemakkelijk oplosbare vormen van organisch fosfor en fosfor gebonden aan gesuspendeerde deeltjes vrijkomen (Nijboer 2001). De natuurlijke opgeloste anorganische fosforconcentraties in beken worden geschat op  $<10 \mu\text{g SRP/L}$  (Allan & Castillo 2007).

Stikstof komt in aquatische ecosystemen in drie vormen voor (Weigelhofer *et al.* 2018): 1) opgelost anorganische stikstof, waaronder ammonia ( $NH_4\text{-N}+NH_3\text{-N}$ ), nitraat ( $NO_3\text{-N}$ ) en nitriet ( $NO_2\text{-N}$ ), 2) opgelost organische stikstof (bijv. aminozuren), en 3) vast organische stikstof (in detritus en levende biomassa). Daarnaast komt stikstof als gas voor als distikstof ( $N_2$ ) en distikstofmonoxide ( $N_2O$ ). Opgelost anorganische stikstof is onmiddellijk biologisch beschikbaar voor primaire producenten en sommige heterotrofe bacteriën. Het is fysiologisch makkelijker voor waterplanten en algen om nitraat op te nemen dan ammonium. Hierdoor is nitraat onder natuurlijke concentraties de voornaamste bron van opgelost anorganische stikstof voor groei (Birgand *et al.* 2007). De natuurlijke opgeloste anorganische stikstofconcentraties in beken worden geschat op  $0.1 \text{ mg } NO_3\text{-N/L}$ ,  $0.015 \text{ mg } NH_4\text{-N/L}$ , en  $0.001 \text{ mg } NO_2\text{-N/L}$  (Allan & Castillo 2007).

TABEL 1

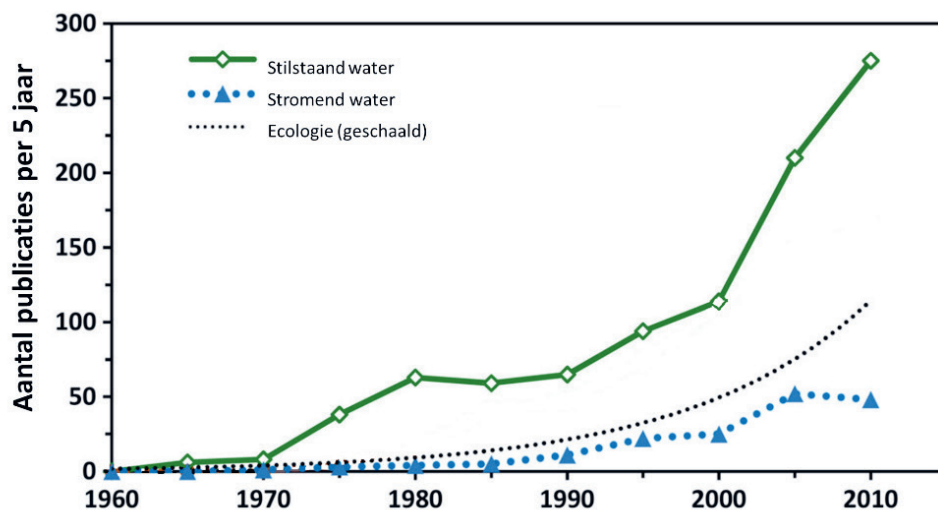
De fosfor- en stikstofbronnen van de regionale wateren in Nederland (Groenendijk *et al.* 2016)

Bronnen	Fosfor (P)	Stikstof (N)
Uit- en afspoeling landbouw	57%	54%
Uit- en afspoeling natuur	8%	7%
RWZI's	15%	9%
Overige landbouwactiviteiten	7%	3%
Industriële bronnen	2%	1%
Overige bronnen	1%	2%
Atmosferische depositie	0%	4%
Inlaat vanuit het buitenland	10%	20%

De effecten van verrijking met nutriënten op het ecosysteem, m.a.w. de levensgemeenschap en de ecologische processen, zijn van oudsher voornamelijk in stilstaande wateren onderzocht (Wurtsbaugh *et al.* 2019; [Figuur 1](#)). In meren en plassen werd fytoplankton oorspronkelijk als belangrijkste voedselbron voor consumenten in het voedselweb gezien. Hierdoor heeft het eutrofiëringsonderzoek zich voornamelijk gericht op de toename in de productiviteit van fytoplankton en de gevolgen daarvan op bijvoorbeeld de zuurstofhuishouding (Dodds & Smith 2016, Wurtsbaugh *et al.* 2019). De continue stroming en de grote invloed van de benthische zone in beken zorgt ervoor dat fytoplankton in de waterkolom slechts een klein aandeel van de totale algenbiomassa vormt in vergelijking met benthische algen (Wetzel & Ward 1992, Essington & Carpenter 2000, Dodds & Smith 2016). In beken is de toevoer van allochtoon dood organisch materiaal (detritus: bijv. bladeren, twijgjes of takken) de belangrijkste voedselbron (Dodds, 2006, Dodds & Smith 2016). Dit detritus is vaak rijk in aan koolstof en arm in nutriënten, waardoor primaire producenten in stromende wateren een veel kleinere rol spelen t.o.v. in stilstaande wateren. Bovendien zijn stromende wateren qua structuur en fysische eigenschappen zeer verschillend van stilstaande wateren. De stroming van water in één richting en de turbulentie die hierbij wordt gecreëerd zorgen ervoor dat eutrofiëring andere effecten op beeksystemen heeft dan op meren en plassen (Clarke 2000, Essington & Carpenter 2000). Het is daarom van belang om alle ecologische gevolgen van verrijking met nutriënten op beeksystemen apart in kaart te brengen. Voor waterbeheerders is het daarnaast belangrijk om vast te stellen bij welke N en P concentraties deze veranderingen te verwachten zijn.

### FIGUUR 1

Publicaties gereferereerd in web of science™ voor periodes van 5 jaar (aangepast van Wurtsbaugh *et al.* 2019). Zoektermen in combinatie met “eutrophication” waren: Stilstaand water – “pond\*, lake\*, reservoir\* of lentic”; Stromend water – “creek\*, stream\*, river\*, of lotic”. De zwarte stippellijn laat de geschaalde toename in publicaties zien met de term “ecolog\*”.



## 1.2 DOEL EN KERNVRAGEN

Het doel van deze literatuurstudie is om de ecologische effecten van nutriënten op laaglandbeken te omschrijven en inzicht te geven bij welke N en P concentraties deze veranderingen te verwachten zijn. De kernvragen die hierbij horen zijn:

- Welke ecologische effecten heeft de toevoer van nutriënten op het laaglandbeekecosysteem?
- Bij welke range van stikstof (N) en fosfor (P) concentraties zijn deze veranderingen te verwachten?

Een uitgebreid handelingsperspectief voor de waterschappen met maatregelen staan beschreven in de kennisdocumenten 'Terugdringen fosforbelasting' (Verdonschot & Verdonschot 2020a), 'Beekslib' (Verdonschot & Verdonschot 2020b) en 'Stroming en waterbeweging' (Verdonschot & Verdonschot 2020c).

## 1.3 LEESWIJZER

In [hoofdstuk 2](#) wordt eerst kort de theoretische achtergrond van de nutriëntenhuishouding in beken geschetst. Er wordt inzicht gegeven welke biologische en fysisch-chemische processen hierbij een belangrijke rol spelen. Het [derde hoofdstuk](#) beschrijft welke ecologische effecten de toevoer van N en P kunnen hebben op beekecosystemen. Vervolgens wordt in [hoofdstuk 4](#) een overzicht gegeven bij welke range van N en P concentraties deze veranderingen te verwachten zijn en in [hoofdstuk 5](#) worden hieruit conclusies getrokken.

## ▶▶ 2 NUTRIËNTENHUISHOUDING

Beken transporteren continu nutriënten stroomafwaarts naar de zee (Bouwman *et al.* 2013). Hydrologische processen sturen hoeveel, wanneer en waar de nutriënten naartoe worden getransporteerd (Harrison 2016). Tijdens dit transport worden de nutriënten altijd in grotere of kleinere mate opgenomen, vastgehouden en getransformeerd door biologische en fysisch-chemische processen in de beek (Allan & Castillo, 2007; Tabel 2). We spreken van een cyclus als anorganische nutriënten worden opgenomen door organismen en vervolgens weer worden afgegeven aan het water in de anorganische vorm, d.w.z. een nutriëntmolecuul is weer in de oude staat terug. De ‘nutriëntenspiraal’ theorie combineert deze cyclus met het stroomafwaarts transport van nutriënten (Webster 1975, Newbold *et al.* 1980, Box 2). Hieronder worden de belangrijkste biologische en fysisch-chemische processen beschreven, die de nutriëntenhuishouding in beken sturen (zie Nijboer 2001 voor een uitgebreide omschrijving).

### BOX 2: DE ‘NUTRIËNTENSPIRAAL’ THEORIE

Het belang van biologische processen in de nutriëntenhuishouding is uitgedrukt in de ‘nutriëntenspiraal’ theorie (Webster 1975, Newbold *et al.* 1980). Opgeloste anorganische nutriënten worden door primaire producenten en sommige heterotrofe microben opgenomen, vervolgens verplaatsen de nutriënten zich via verschillende consumenten door het voedselweb om uiteindelijk terug te keren in het water in de anorganische vorm door het afscheiden van levende primaire producenten en microben, de ontlasting van consumenten en de microbiële afbraak van dood organisch materiaal (Nijboer 2001, Mulholland & Webster 2010, Weigelhofer *et al.* 2018). Een nutriëntmolecuul vormt een cyclus als het weer in de oude staat terug is en kan daarna opnieuw gebruikt worden. Tijdens het voltooiën van een cyclus verplaatst een nutriëntmolecuul zich stroomafwaarts. Deze longitudinale cyclus wordt een ‘nutriëntenspiraal’ genoemd. De totale afstand die een nutriëntenmolecuul aflegt gedurende één cyclus hangt af van 1) de afstand dat een nutriëntmolecuul zich kan verplaatsen tot het wordt opgenomen (opnamelengte) en 2) de afstand die een nutriëntmolecuul aflegt binnen één of meer organismen tot het weer vrijkomt in de oorspronkelijke vorm (turnoverlengte). De spiraallengte combineert daarmee de snelheid waarmee een nutriëntencyclus wordt voltooid met de mate van nutriëntenretentie. De opnamelengte representeert de efficiëntie van een ecosysteem in nutriëntenretentie (d.w.z. opname en vasthouden van nutriënten). In een ecosysteem waar de retentie van nutriënten efficiënt is, wordt de snelheid van het nutriëntentransport ten opzichte van de stroomsnelheid van het water vertraagd en zullen de effecten van eutrofiering op het ecosysteem groter zijn (Nijboer 2001, Nijboer & Verdonschot 2004). De nutriëntenspiraal in het stromende water is altijd korter dan die via de overstromingsvlakten.

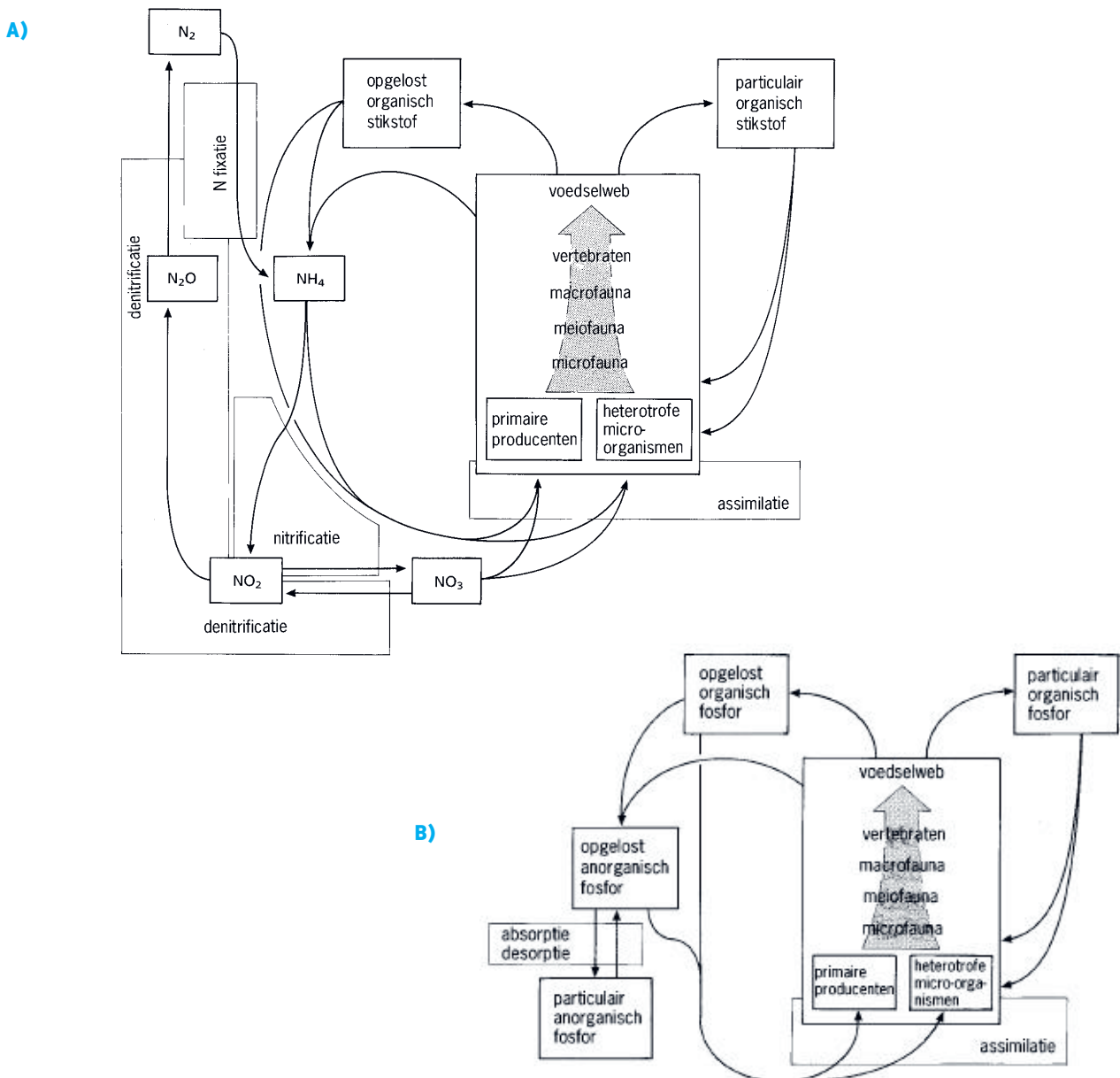
### 2.1 BIOLOGISCHE PROCESSEN

Primaire producenten en sommige heterotrofe microben nemen opgeloste anorganische nutriënten op vanuit de waterkolom en assimileren deze in hun biomassa (d.w.z. de nutriënten worden omgezet in organische vormen, Figuur 2). In langzaam stromende onbeschaduwde benedenlopen spelen waterplanten en algen een belangrijke rol in opname en assimilatie van nutriënten, terwijl deze rol voornamelijk wordt vervuld door benthische algen en micro-organismen in snelstromende beschaduwde midden- en bovenlopen (Wetzel & Ward 1992, Weigelhofer *et al.* 2018). De primaire producenten en microben kunnen vervolgens worden gegeten door consumenten. Hierdoor worden de nutriënten door het voedselweb verplaatst. De nutriënten komen uiteindelijk weer vrij uit de biotische componenten door het uitlekken van levende primaire producenten en microben, de ontlasting van consumenten en de microbiële afbraak van dood organisch materiaal, zoals dode organismen of delen daarvan zoals blad (Nijboer 2001, Mulholland & Webster 2010, Weigelhofer *et al.* 2018). Door microbiële afbraak (ofwel mineralisatie) wordt het organisch materiaal weer omgezet in opgeloste anorganische nutriënten, namelijk oplosbaar reactief fosfor (SRP) en ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) (Weigelhofer *et al.* 2018). Onder zuurstofrijke omstandigheden kan  $\text{NH}_4^+$  vervolgens via nitrificatie door nitrificerende bacteriën worden getransformeerd naar nitraat ( $\text{NO}_3^-$ ) (Brock & Madigan 1991). Nitrificatie kan een belangrijke rol spelen in het laag houden van de ammoniumconcentratie in beken (Nijboer 2001). Beide anorganische vormen,  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{NO}_3^-$ , kunnen weer worden opgenomen door primaire producenten en sommige heterotrofe microben (Weigelhofer *et al.* 2018). De stikstofcyclus wordt gecompliceerd doordat

deze niet gesloten is met betrekking tot het lucht-water raakvlak (Nijboer 2001). Stikstof kan door denitrificatie de beek verlaten wanneer denitrificerende bacteriën  $\text{NO}_3^-$  via stikstofdioxide ( $\text{NO}_2$ ) en distikstofmonoxide ( $\text{N}_2\text{O}$ ) transformeren naar gasvormig stikstof ( $\text{N}_2$ ) (Brock & Madigan 1991). Denitrificatie wordt bevorderd door zuurstofloze omstandigheden en hoge concentraties van  $\text{NO}_3^-$  (Weigelhofer *et al.* 2018). Denitrificatie ontleent zijn energie aan de oxidatie van organisch materiaal, tweewaardige ijzerverbindingen of pyriet (ijzersulfiden) (Van Geest *et al.* 2021). Verhoogde denitrificatie kan tot verhoogde concentraties van bicarbonaat en sulfaat leiden en een verlaging van de ijzerconcentraties, wat de beschikbaarheid van fosfaat vergroot (voor een uitgebreide toelichting zie kennisdocument 'Stikstof' (Van Geest *et al.* 2021)). Bacteriën en blauwalgen kunnen gasvormig stikstof ( $\text{N}_2$ ) fixeren tot ammoniak ( $\text{NH}_3$ ), dat vervolgens wordt omgezet in een organische vorm. Stikstoffixatie vereist veel energie en vindt daarom meestal plaats onder zuurstofloze omstandigheden en als er weinig ammonium in het systeem aanwezig is (Nijboer 2001).

## FIGUUR 2

Schematisch overzicht van de A) stikstofcyclus en B) fosforcyclus in stromende wateren (naar Newbold 1996, Nijboer 2001).



## TABEL 2

Componenten van de nutriëntenhuishouding in beken (naar Mulholland & Webster 2010). De nutriëntenhuishouding beschrijft hoe de verschillende biologische en fysisch-chemische processen plaatsvinden over een bepaalde afstand en tijd.

---

### BRONNEN

Geologische verwerking

Neerslag (bijv. atmosferische depositie)

Diffuse bronnen (bijv. uit- en afspoeling landbouw en natuurgebieden, kwel)

Puntbronnen (bijv. RWZI, inlaat, industriële lozing)

Indirect

*Allochtoon dood organisch materiaal (detritus: bijv. bladeren, twijgjes of takken)*

*Sediment*

*Gas (bron voor N<sub>2</sub> fixatie door cyanobacteriën)*

---

### OPNAME VAN OPGELOSTE ANORGANISCHE NUTRIËNTEN UIT HET WATER

Naar het benthische substraat

*Chemische neerslag*

*Adsorptie*

Naar de hyporheïsche zone (speelt in Nederland waarschijnlijk geen rol; Nijboer 2001)

*Adsorptie*

*Microbiële immobilisatie*

Opname door planten

*Vasculaire planten*

*Perifyton*

*Plankton*

Heterotrofe microbiële immobilisatie

Complexvorming met opgelost organisch materiaal

Adsorptie met grof organisch materiaal

---

### PRODUCTIE VAN OPGELOSTE ANORGANISCHE NUTRIËNTEN

Uitlekken uit planten

*Vasculaire planten*

*Perifyton*

*Plankton*

Heterotrofe microbiële mineralisatie

Uitscheiding van consumenten

*Macrofauna*

*Vissen*

---

### VERLIES

Benedenstrooms transport

Denitrificatie

Uitvliegen van insecten

Benedenstroomse migratie van organismen

## 2.2 FYSISCH-CHEMISCHE PROCESSEN

De beschikbaarheid van fosfor in beken wordt ook bepaald door de adsorptie en desorptie van fosfor. Adsorptie omvat alle fysisch-chemische processen die fosfor aan het oppervlak van partikels bindt (Withers & Jarvie 2008, Weigelhofer *et al.* 2018). De meeste studies in beken hebben zich gericht op de fosforadsorptie aan sediment. Fosfor kan direct aan sedimentpartikels op de bodem binden, maar fosfor kan ook aan sedimentpartikels in suspensie binden, die vervolgens bezinken (Nijboer 2001). Gebonden fosfor kan vervolgens door middel van desorptie weer vrijkomen in de waterkolom. Desorptie is afhankelijk van de adsorptiecapaciteit van het sediment en het verschil in fosforconcentratie tussen het poriewater en de waterkolom (Weigelhofer *et al.* 2018). Klei heeft bijvoorbeeld een hoge adsorptiecapaciteit, omdat het veel aluminium en ijzer bevat waaraan fosfor kan binden (Nijboer 2001, Weigelhofer *et al.* 2018). Over het algemeen vindt adsorptie plaats als de SRP concentratie in de waterkolom hoog is en desorptie als de SRP concentratie in de waterkolom laag is (Weigelhofer *et al.* 2018). Hierdoor kan het sediment een interne fosfor bron vormen nadat de externe bronnen van eutrofiëring zijn verwijderd, doordat het fosfor weer in de waterkolom kan vrijkomen (Fillos & Swanson 1975). Naast adsorptie kan fosfor onder zuurstofrijke omstandigheden ook neerslaan als vaste stof met metaaloxiden, en hydroxiden van ijzer en aluminium (Withers & Jarvie 2008). Onder zuurstofarme omstandigheden ontbindt fosfor zich weer (Fillos & Swanson 1975). Fosfor kan ook samen met calstet (kalkspaat voornamelijk bestaande uit calciumcarbonaat) neerslaan wanneer er een hoog calciumgehalte en een hoge pH in de beek is (Withers & Jarvie 2008).

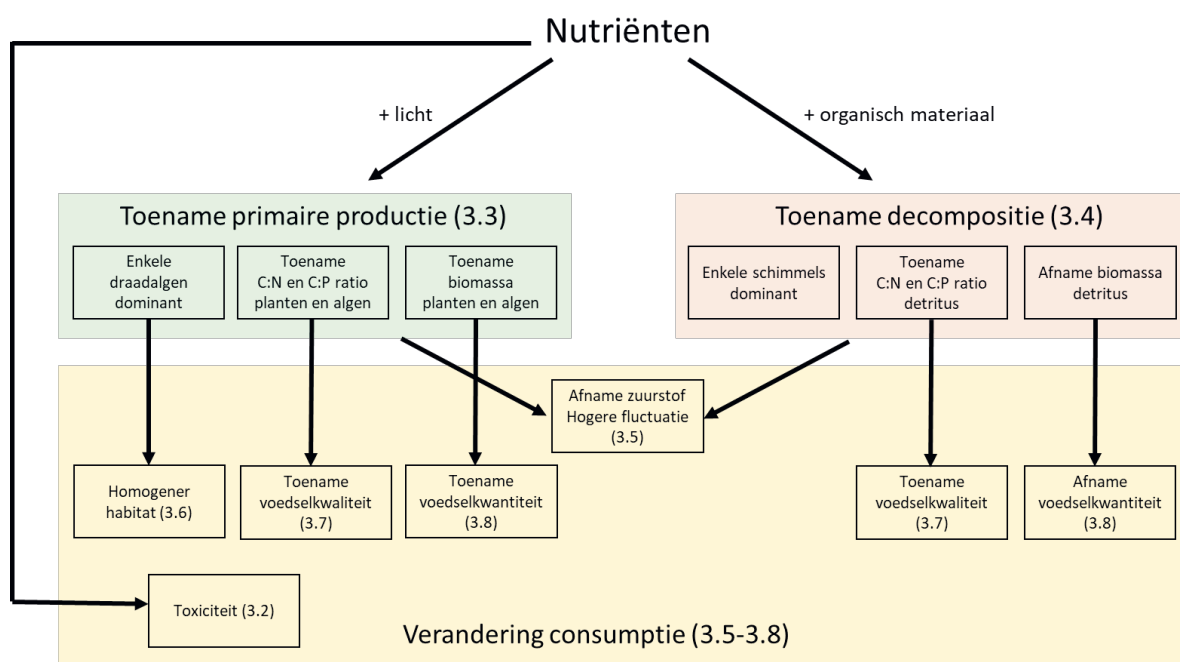
## ▶▶ 3 ECOLOGISCHE EFFECTEN OP HET BEEKECOSYSTEEM

### 3.1 OVERZICHT VAN EFFECTEN

De ecologische effecten van verrijking met nutriënten op beekecosystemen zijn divers en complex (Nijboer & Verdonschot 2004, [Figuur 3](#)). Er zijn verschillende factoren die de stressor-response relaties compliceren. Allereerst kunnen verschillende vormen van fosfor en stikstof stress veroorzaken en is ook de verhouding tussen de verschillende vormen van belang voor de ecologische effecten (Bennett *et al.* 2007; zie ook [hoofdstuk 1 box 1](#)). Daarnaast zijn er zowel directe als indirecte effecten. Nutriënten kunnen directe effecten hebben op verschillende organismen door toxiciteit ([hoofdstuk 3.2](#)), maar de meeste effecten van nutriënten op het beeksysteme zijn indirect. De indirecte effecten kunnen via twee paden verlopen, namelijk de “groene” route waarbij primaire producenten betrokken zijn en de “bruine” route waarbij heterotrofe micro-organismen betrokken zijn (Dodds 2007, Bennett *et al.* 2017). De primaire productie in de groene route neemt over het algemeen toe bij voldoende licht en nutriënten ([hoofdstuk 3.3](#)). Terwijl de decompositie in de bruine route wordt gestuurd door organisch materiaal (bladinval, afstervende planten en algen) van buiten en in de beek en nutriënten ([hoofdstuk 3.4](#)). Het belang van beide routes is afhankelijk van de oevervegetatie en de breedte van de beek, maar kan ook verschillen per seizoen (bijv. in beboste beken is er veel bladval in de herfst, waarna er een periode met meer licht is waardoor de primaire productie toe kan nemen) (Vannote *et al.* 1980, Dodds 2007). Beide processen beïnvloeden vervolgens de consumenten (macrofauna en vissen) door verandering in de zuurstofhuishouding ([hoofdstuk 3.5](#)), de habitat ([hoofdstuk 3.6](#)), de voedselkwaliteit ([hoofdstuk 3.7](#)) en voedselkwantiteit ([hoofdstuk 3.8](#)). Deze indirecte effecten op de organismen en functioneren van het beekecosysteem worden daarnaast ook door andere op elkaar inwerkende omgevingsfactoren beïnvloed. Ten slotte kan een hoge ruimtelijke en temporele variatie in de nutriëntenconcentraties, maar ook de hoge ruimtelijke en temporele variatie van beken in het algemeen, de stressor-response relaties in deze systemen compliceren (Mainstone & Parr 2002, Nijboer & Verdonschot 2004, Bennett *et al.* 2017). Veel van deze specifieke effecten zijn ook niet los van de andere eutrofiëringseffecten onderzocht.

### FIGUUR 3

Schematisch overzicht van de ecologische effecten van verrijking met nutriënten op het beekecosysteem. Met een verwijzing naar het hoofdstuk waarin de effecten worden besproken tussen haakjes.





### 3.2 TOXICITEIT

Hoge concentraties ammoniak ( $\text{NH}_3$ ), nitriet ( $\text{NO}_2$ ) en nitraat ( $\text{NO}_3$ ) kunnen negatieve effecten hebben op de overleving, groei en voortplanting van aquatische organismen, wat resulteert in directe (acute of chronische) toxiciteit door deze anorganische stikstofverbindingen (Camargo & Alonso 2006). Bij hoge stikstofbelasting kan denitrificatie tevens tot verhoogde concentraties van bicarbonaat en sulfaat leiden en een verlaging van de ijzerconcentraties (voor een uitgebreide toelichting zie kennisdocument 'Stikstof' (Van Geest *et al.* 2021)). Fosfor (P) kan ook giftig zijn voor planten als het in hoge concentraties wordt opgenomen. Directe toxische effecten komen in principe alleen voor bij extreem hoge nutriëntconcentraties, waarbij ook andere indirecte effecten een rol spelen, zoals zuurstofloosheid (Nijboer & Verdonshot 2004). Hieronder wordt de toxiciteit van N en P omschreven.

#### Ammoniak

De relatieve concentraties van  $\text{NH}_4$  en  $\text{NH}_3$  zijn afhankelijk van de zuurgraad (pH) en temperatuur van het water, d.w.z. als de pH en/of de temperatuur omhoog gaan, gaat de niet geïoniseerde  $\text{NH}_3$  concentratie omhoog en de geïoniseerde  $\text{NH}_4$  concentratie omlaag. In watermonsters worden meestal de totale ammonia concentraties gemeten (som van  $\text{NH}_4$  en  $\text{NH}_3$ ), waaruit de relatieve concentratie  $\text{NH}_4$  en  $\text{NH}_3$  kan worden berekend met formules (Camargo & Alonso 2006).  $\text{NH}_3$  kan zeer giftig zijn voor waterdieren, terwijl  $\text{NH}_4$  niet of aanzienlijk minder giftig is (Russo 1985). Het meest gevoelig zijn macrofauna (slakken en platwormen) en vissen (o.a. zalm), waarbij acute toxiciteit optreedt bij 0.6 mg  $\text{NH}_3\text{-N/L}$  ( $\text{LC}_{50}$  96-uur) en chronische toxiciteit bij 0.05 mg  $\text{NH}_3\text{-N/L}$  ( $\text{LC}_{50}$  72 dagen). Gevoelige zoetwaterdieren zijn beschermd bij maximale concentraties van 0.05–0.35 mg  $\text{NH}_3\text{-N/L}$  voor blootstelling op de korte termijn en 0.01–0.02 mg  $\text{NH}_3\text{-N/L}$  voor de lange termijn (review in Camargo & Alonso 2006).

#### Nitriet

Nitriet wordt gevormd bij de tussenstap in de nitrificatie van ammonium tot nitraat en bij de denitrificatie van nitraat tot  $\text{N}_2$  gas (Figuur 2A). In snelstromende zuurstofrijke beken wordt nitriet vooral gevormd via nitrificatie. In langzaam stromende zuurstofarme beken wordt nitriet vooral gevormd via denitrificatie (Phillips *et al.* 2002). Bij zuurstofconcentraties tussen 0.5 en 1.5 mg/L zijn verhoogde nitrietconcentraties te verwachten (Philipot & Patte 1982). Onderzoek heeft aangetoond dat bepaalde macrofauna (kreeften vlokreeften en haften) en vissen (zalm en karpers) gevoelig zijn voor nitriet, waarbij acute toxiciteit optreedt bij 3 mg  $\text{NO}_2\text{-N/L}$  ( $\text{LC}_{50}$  96-uur). Gevoelige zoetwaterdieren zijn beschermd bij maximale concentraties van 0.08–0.35 mg  $\text{NO}_2\text{-N/L}$  (review in Camargo & Alonso 2006).

#### Nitraat

Nitraat wordt traditioneel vaak niet als toxische stof meegenomen in aquatische ecosystemen (Camargo *et al.* 2005). Bij hoge concentraties kan nitraat bij waterdieren echter resulteren in de omzetting van zuurstofdragende pigmenten in vormen die geen zuurstof kunnen vervoeren (Camargo *et al.* 2005). Met name bepaalde macrofauna (kokerjuffers en vlokreeften) en vissen (zalm) zijn gevoelig voor nitraat-toxiciteit (Camargo & Alonso 2006). Gevoelige zoetwaterdieren zijn beschermd bij maximum concentraties van 2 mg  $\text{NO}_3\text{-N/L}$  (Camargo *et al.* 2005). Een combinatie van de stoffen kan overigens een sterker toxisch effect hebben op de aquatische organismen (Beketov 2004).

#### Fosfor

Ook al is fosfor een essentiële voedingsstof voor planten, het kan giftig worden wanneer het in hoge concentraties door planten wordt opgenomen. Fosforvergiftiging leidt tot tekenen van weefselafsterving. Een toename van fosforconcentraties in planten kunnen vaak ook symptomen induceren of accentueren die lijken op zink (Zn) tekort bij planten in bodems met een laag gehalte aan beschikbare Zn (Olsen 1972, Loneragan *et al.* 1977). Zn-tekort leidt tot bruinkleuring, chlorose van oude bladeren en weinig, kleine jong blad. Bij hoge Zn- en P-concentraties treden alleen afstervingsverschijnselen op, m.a.w. de toxische effecten van Zn worden weggebufferd. Bij lage Zn-concentraties en hoge P-concentraties treden zowel necrose en verschijnselen van Zn-tekort op. Zn-tekort versterkt de P toxiciteit bij matig tot hoge P concentraties doordat de plantengroei wordt beperkt en het beschikbare P in het weefsel wordt geconcentreerd. Deze verbanden komen niet alleen in landbouwgewassen voor maar ook in waterplanten. Ook in waterplanten kunnen hoge P-concentraties leiden tot vergiftigingsverschijnselen, maar ze kunnen de waterplanten ook beschermen tegen de toxiciteit en oxidatieve stress

veroorzaakt door hoge Cd en Zn concentraties (P kan een antagonistische respons veroorzaken). Wang *et al.* (2009) toonden aan dat Cd en Zn toxische effecten hebben op de groei van *Elodea nuttallii* en *Hydrilla verticillata*, door oxidatieve stress en remming van fotosynthese. Fosfor verminderde deze effecten.

### 3.3 PRIMAIRE PRODUCTIE

Primaire producenten hebben anorganische nutriënten en licht nodig om koolstofdioxide om te zetten in organisch koolstof. Stikstof en fosfor zijn de belangrijkste limiterende nutriënten voor primaire producenten (Dodds *et al.* 2002). Een verrijking met nutriënten zorgt in het algemeen voor een toename in primaire productie in beeksystemen (bijv. Dodds *et al.* 2002; Dodds *et al.* 2006). Organismen die kunnen bijdragen aan de primaire productie van stromende wateren zijn aquatische macrofyten (d.w.z. waterplanten), aquatische bryofyten (d.w.z. aquatische mossen), epifytische algen (d.w.z. algen die voorkomen op het oppervlak van hogere planten), benthische algen/perifyton (d.w.z. algen die voorkomen op detritus, sediment en harde substraten) en fytoplankton (d.w.z. algen die in het water zweven) (Nijboer & Verdonschot 2004). In langzaam stromende midden- en benedenlopen spelen waterplanten een belangrijke rol in opname en assimilatie van nutriënten, terwijl deze rol voornamelijk wordt vervuld door benthische algen in sneller stromende bovenlopen (Wetzel & Ward 1992, Weigelhofer *et al.* 2018). Fytoplankton komt alleen in grotere beken en rivieren voor waar de stroomsnelheid laag is, omdat veel soorten niet zijn aangepast aan stroming (Wetzel & Ward 1992, Nijboer & Verdonschot 2004). Aquatische mossen komen alleen voor in snelstromende beken met groot verhang, zeer hoge stroomsnelheden en stabiele substraten met grof grind en keien (Bowden *et al.* 2017). Hieronder worden daarom alleen de effecten van nutriënten op benthische algen en waterplanten beschreven.

#### Benthische algen

Benthische algen kunnen als afzonderlijke cellen op zandkorrels groeien maar kunnen zich ook ontwikkelen tot een soort van mat op het substraat, die vele cellen dik kan zijn (Borchardt 1996). Algen die veel voorkomen in beken zijn, in afnemende gevoeligheid voor nutriëntenverrijking, roodalgen (Rhodophyta), goudwieren (Chrysophyta), diatomeeën (Bacillariophyta), groenalgen (Chlorophyta) en blauwalgen (Cyanophyta of *Cyanobacteria*) (Wilzbach & Cummins 2019). Verschillende algengroepen hebben namelijk verschillende N en P concentraties nodig om te groeien. Zo wordt bijvoorbeeld aangenomen dat diatomeeën minder P (0.0003-0.0006 SRP mg/L; Bothwell 1988) nodig hebben voor de maximale groeicapaciteit dan draadvormige groenalgen (0.025-0.040 SRP mg/L; in Bothwell 1989). Over het algemeen zijn verschillende diatomeeënsoorten daardoor abundant bij lage nutriëntenconcentraties en nemen enkele draadvormige groenalgen, zoals *Cladophora*, toe in abundantie als de N- en P-concentraties hoog zijn en er voldoende licht is (Horner *et al.* 1990, Mundie *et al.* 1991, Borchardt 1996, Chételat *et al.* 1999). Sommige blauwalgen kunnen N uit de lucht fixeren waardoor ze bij hoge P en lage N concentraties kunnen toenemen in abundantie (Mundie *et al.* 1991, Dodds & Smith 2006). Het is echter onbekend in welke mate N-fixatie een rol speelt in de nutriëntenhuishouding van stromende wateren (Dodds & Smith 2006). Ook binnen algengroepen, zoals de diatomeeën, is bekend dat verschillende soorten en genera een preferentie hebben voor een bepaalde mate van verrijking met nutriënten (Tabel 3; Van Dam 1990). McCall *et al.* (2017) vonden een afname in nutriëntengevoelige diatomeeën vanaf 0.023 SRP mg/L. Hoewel er enkele algemene trends in de samenstelling van de algengemeenschap in beken zijn geobserveerd, is de respons van de samenstelling van de algengemeenschap op verrijking met nutriënten minder voorspelbaar in beken dan in meren, omdat andere factoren, zoals licht, temperatuur, type substraat, zwevende deeltjes, stroomsnelheid en begrazing, vaak een belangrijkere rol spelen (Horner *et al.* 1990, Borchardt 1996, Stelzer & Lamberti 2001, Hill *et al.* 2009, Bowes *et al.* 2012).

Verschillende studies hebben onderzocht wat het verband is tussen verrijking met nutriënten en de primaire productie van benthische algen (meestal gemeten als chlorofyl  $\alpha$ ). Hiervoor zijn twee verschillende methodes gebruikt. Ten eerste zijn in grootschalige veldonderzoeken de nutriëntenconcentraties en de biomassa op verschillende locaties vergeleken (Borchardt 1996). Dodds *et al.* (2002, 2006) vonden dat de gemiddelde en maximale chlorofyl  $\alpha$  aanzienlijk hoger was als de nutriëntenconcentraties boven 0.54-0.60 (totaal-N (TN) mg/L en 0.043-0.062 totaal-P (TP) mg/L) waren. Van Nieuwenhuysse & Jones (1996) vonden een kromlijngige toename in chlorofyl  $\alpha$  bij hogere TP-concentraties. Daarentegen kon Biggs (2000) met een model van anorganische nutriëntenconcentraties slechts 12-22% van de chlorofyl  $\alpha$  in beken verklaren. De modellen werden echter aanzienlijk beter als ook de frequentie van afvoerpieken werden meegenomen (43.7-48.8%). Dit laat

zien dat de accumulatie biomassa van benthische algen een gevolg is van groeiselheden (afhankelijk van nutriënten) en biomassaverlies (mede afhankelijk van afvoerpieken) (Biggs 2000). De effecten van verrijking met nutriënten op de benthische algen zullen hierdoor sterker zijn in beken met stabiele hydrologische condities of (continue) trage afvoeren, zoals vaak in gereguleerde beken.

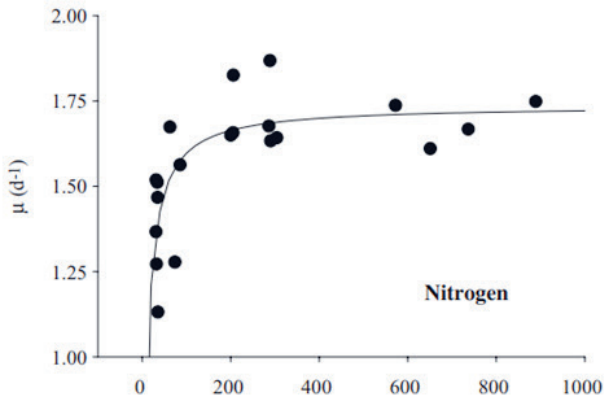
Een tweede methode die is gebruikt om het effect van verrijking op de primaire productie van benthische algen te onderzoeken, is het experimenteel toevoegen van N en/of P aan (een deel van) de beek (Borchardt 1996). In enkele studies waar de beek al verrijkt was, is daarnaast ook P experimenteel verwijderd door het toevoegen van een ijzer(II)sulfaatoplossing (Bowes *et al.* 2007, McCall *et al.* 2017). De experimentele studies laten zien dat de primaire productie van benthische algen in beken niet gerelateerd lijkt te zijn aan de N:P ratios maar aan de absolute nutriëntenconcentraties (Bothwell 1985, Stelzer & Lamberti 2001). In het algemeen is er een asymptotisch verband tussen de nutriëntenconcentraties en de benthische algenbiomassa, m.a.w. er treedt verzadiging in de biomassa op (Bothwell 1989, Rier & Stevenson 2006, Bowes *et al.* 2007, Hill *et al.* 2009, McCall *et al.* 2017). De nutriëntenconcentraties die tot een verzadiging in algengroei leiden zijn lager dan de concentraties die nodig zijn om de maximale biomassa te produceren, omdat de algenmat over tijd dikker wordt en het daardoor lastiger is voor nutriënten om diep in de mat door te dringen (Bothwell 1989, Rier & Stevenson 2006, vergelijk Figuur 4 A en B vs. C en D). De P-concentraties waarop de biomassa verzadigd is geschat op ongeveer 0.025 (Hill *et al.* 2009), 0.038 (Rier & Stevenson 2006), 0.030-0.050 (Bothwell 1989), 0.049 (McCall *et al.* 2017) en 0.090 SRP mg/L (Bowes *et al.* 2007). De relatie met N en biomassaverzadiging is door Rier & Stevenson (2006) geschat op 0.308 mg DIN/L. Zware beschaduwning, waardoor <2 mol fotonen/m<sup>2</sup>/dag de beek bereiken, kan de response van benthische algenbiomassa door verrijking met nutriënten sterk verminderen, maar niet volledig te niet doen (Greenwood & Rosemond 2005, Veraart *et al.* 2008, Hill *et al.* 2009). Ook de aanwezigheid van grazers kan de effecten van verrijking met nutriënten op de benthische algen biomassa verminderen (Rosemond *et al.* 1993, Feminella & Hawkins 1995).

Geconcludeerd kan worden dat de verrijking met nutriënten in beeksystemen leidt tot een toename in biomassa van benthische algen zolang de betreffende nutriënten limiterend zijn, waarna waarschijnlijk verzadiging optreedt. Factoren zoals afvoerpieken, beschaduwning en begrazing kunnen de toename van benthische algenbiomassa door verrijking met nutriënten verminderen. Over het algemeen zijn verschillende diatomeeënsoorten abundant bij lage nutriëntenconcentraties en nemen enkele draadvormige groenalgen toe in abundantie als de nutriëntenconcentraties hoog zijn.

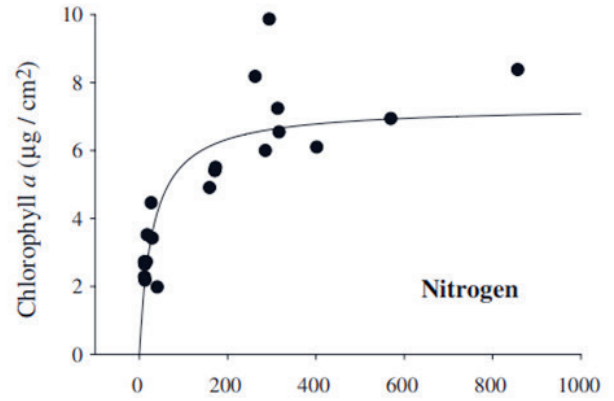
**FIGUUR 4**

Voorbeeld van algengroeisnelheid als functie van A) opgelost anorganisch stikstof (DIN) en B) en oplosbaar reactief fosfor (SRP), en de maximale algenbiomassa als functie van C) opgelost anorganisch stikstof (DIN) en D) en oplosbaar reactief fosfor (SRP) (naar Rier & Stevenson 2006)

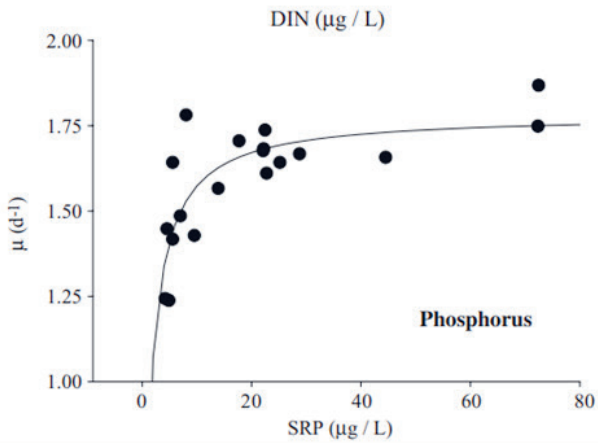
**A)**



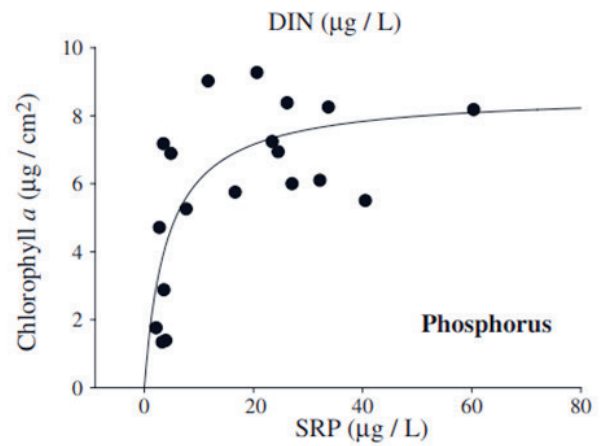
**C)**



**B)**



**D)**



**TABEL 3**

Gemiddelde (en standaarddeviatie) indicatorwaarde voor trofie van verschillende de diatomeeën (naar van Dam et al. 1994). De trofie is berekend voor genera met meer dan 10 soorten op basis van de data van de verschillende soorten (1 = oligotroof, 2 = oligo-mesotroof, 3 = mesotroof, 4 = meso-eutroof, 5 = eutroof, 6 = hypereutroof). Zie van Dam et al. (1994) voor de waarden van de specifieke soorten.

Genus	Gemiddelde trofie-indicatorwaarde	Standaarddeviatie
<i>Eunotia</i>	1.4	0.6
<i>Pinnularia</i>	1.8	1.2
<i>Achnanthes</i>	2.0	1.4
<i>Neidium</i>	2.1	1.4
<i>Cymbella</i>	2.2	1.4
<i>Stauroneis</i>	2.9	1.6
<i>Aulacoseira</i>	2.9	1.9
<i>Gomphonema</i>	3.0	1.6
<i>Diploneis</i>	3.0	0.0
<i>Caloneis</i>	3.3	1.2
<i>Fragilaria</i>	3.6	1.3
<i>Cyclotella</i>	3.7	1.9
<i>Navicula</i>	3.8	1.5
<i>Surirella</i>	3.9	1.6
<i>Diatoma</i>	4.1	0.6
<i>Amphora</i>	4.3	1.4
<i>Nitzschia</i>	4.5	1.2
<i>Cocconeis</i>	5.0	0.0

### Macrofyten

Macrofyten ofwel waterplanten zijn vaatplanten met interne structuren die water en nutriënten kunnen transporteren in het organisme (Bowden *et al.* 2017). De meeste waterplanten in beken zijn geworteld om de stress van stroming te weerstaan en kunnen hierdoor nutriënten van zowel het sediment als het water opnemen (Butcher 1933, Sand-Jensen & Borum 1991, Bowden *et al.* 2017). Gewortelde waterplanten hebben minder nutriënten nodig dan algen, omdat ze langzamer groeien, hogere C:N:P verhouding hebben en nutriënten beter kunnen vasthouden (Sand-Jensen & Borum 1991). Veel waterplanten kunnen hierdoor bij een brede range aan nutriëntenconcentraties in het water en sediment voorkomen (Clarke & Wharton 2001, Lacoul & Freedman 2006, Schneider & Melzer 2003). Schneider & Melzer (2003) hebben een overzicht gemaakt bij welke trofiegraad 49 waterplanten soorten voorkomen (Tabel 4; trofiegraad op basis van de SRP concentraties in het water en het porie water van het sediment). Verrijking met nutriënten resulteert in de uitsluiting van minder competitieve soorten en een toename in dichtheid van competitieve soorten, zoals rheofiele soorten ranonkels (*Ranunculus* spp.) (O'Hare *et al.* 2018).

De relatie tussen nutriënten en waterplantenbiomassa is ingewikkeld, omdat waterplanten nutriënten vanuit het sediment en de waterkolom op kunnen nemen (Dodds & Welch 2000, Poikane *et al.* 2020). Daarnaast is de groei van waterplanten in beken vaak sterker gelimiteerd door andere factoren, zoals beschaduwing en hoge stroomsnelheden (Canfield & Hoyer 1988, Franklin *et al.* 2008, Julian *et al.* 2011, Wilzbach & Cummins 2019). Waterplanten hebben meer licht nodig dan algen om te groeien (Sand-Jensen & Borum 1991). In bovenlopen kan weinig licht de beek bereiken door de bomen die langs de oever staan, waardoor de biomassa van waterplanten hier meestal laag is (Julian *et al.* 2011). Waterplanten hebben ook stabiele hydrologische omstandigheden nodig om zich te kunnen vestigen. Als de waterplanten zich eenmaal hebben gevestigd, kunnen hoge stroomsnelheden ervoor zorgen dat de waterplanten afbreken of losraken (Franklin *et al.* 2008).

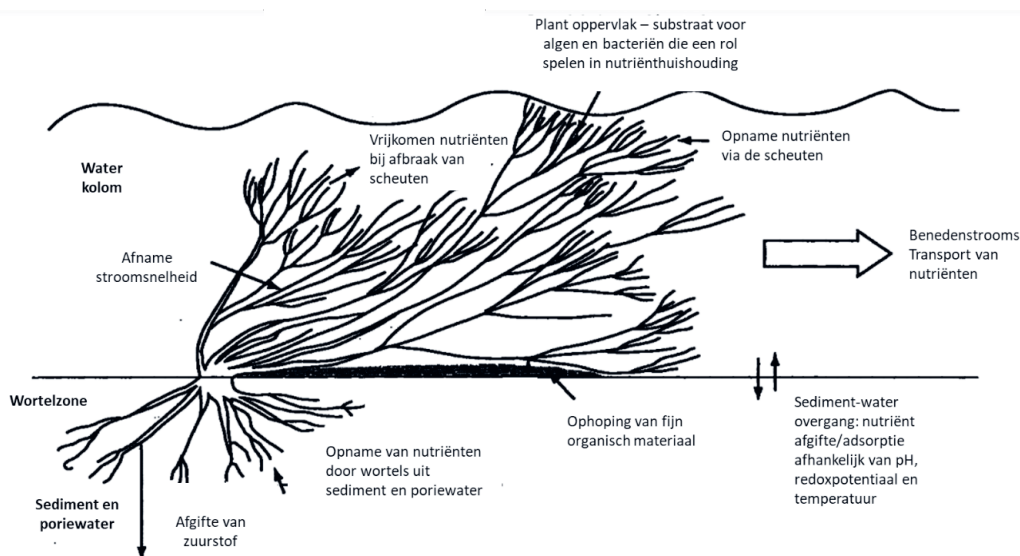
Over het algemeen is er een toename in biomassa en soortenrijkdom van waterplanten bij lage stroomsnelheden 0-10 cm/s, maar een afname boven 30-40 cm/s en kunnen ze niet voorkomen bij stroomsnelheden boven 100 cm/s (Chambers *et al.* 1991, Madsen *et al.* 2001, Riis & Biggs 2003). In de midden- en benedenlopen van laaglandbeken, waar stroomsnelheden lager zijn en er minder beschaduwing is, kunnen waterplanten abundant zijn (Julian *et al.* 2011). Canfield & Hoyer (1988) vonden geen relatie tussen de waterplantenbiomassa en nutriëntenconcentraties in het water. Carr & Chambers (1998) vonden een zwakke toename in biomassa van waterplanten in relatie tot de verhoogde bio-beschikbare P-concentratie in het sediment in meetpunten na een rioolwaterzuivering. In een experimentele studie was de biomassa echter sterk gecorreleerd aan de bio-beschikbare P-concentratie in het sediment (Carr & Chambers 1998). Dit duidt erop dat de effecten van nutriëntenverrijking op waterplantenbiomassa in beken moeilijk te voorspellen zijn (Dodds 2006).

Waterplanten spelen een belangrijke rol in de nutriëntenhuishouding (Clarke 2002; **Figuur 5**). Waterplanten assimileren niet alleen zelf nutriënten, maar vormen ook substraat voor epifytische algen om op te groeien (Levi *et al.* 2015). De complexiteit van de bladmorphologie speelt een belangrijke rol in hoeveel nutriënten uit de waterkolom worden opgenomen (Levi *et al.* 2015). Gewortelde waterplanten vormen tevens een belangrijke link tussen het sediment en de waterkolom, doordat ze nutriënten uit het sediment opnemen die weer vrijkomen in de waterkolom bij de afbraak van dode stengels en bladeren (Clarke 2002). Daarnaast hebben waterplanten ook indirect effect op de nutriëntenhuishouding. Door de aanwezigheid van waterplantpakketten neemt de stroomsnelheid af waardoor fijne organische en anorganische deeltjes worden afgezet en vastgelegd. Dit effect is groter voor soorten die dicht bij elkaar groeien en fijn verdeelde bladeren hebben (bijv. schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*)) dan bij soorten met lintbladeren die verder van elkaar groeien (bijv. egelskop (*Sparganium spp.*)) (Clarke 2002). Ook kunnen zuurstofloze condities ontstaan in dichte waterplantpakketten waardoor gebonden P vrij kan komen uit het sediment en denitrificatie kan optreden (Clarke 2002). De wortels van sommige planten kunnen ook zuurstof afgeven waardoor meer P gebonden wordt (Clarke, 2002).

Geconcludeerd kan worden dat verrijking met nutriënten alleen effect heeft op waterplanten in langzaam stromende beeksystemen met weinig beschaduwing. De relatie tussen nutriëntenconcentraties wordt gecompliceerd doordat in beken de meeste waterplanten geworteld zijn en zowel nutriënten uit het sediment en het water kunnen opnemen. Om het effect van nutriëntenverrijking op waterplanten beter te begrijpen, is het van belang om zowel de bio-beschikbare nutriënten in het water en in het sediment te meten. Als waterplanten abundant zijn, kunnen ze een belangrijke rol in de nutriëntenhuishouding van beken spelen.

## FIGUUR 5

Schematische weergave van de rol van waterplanten in de nutriëntenhuishouding (naar Clarke 2002).



**TABEL 4**

Indicatorwaarden van waterplanten voor nutriëntenverrijking volgens Schneider & Melzer (2003). De 20-puntenverdeling is gebaseerd op het voorkomen van waterplanten in 113 stromende wateren in Duitsland in relatie tot de trofie klasse op basis van de SRP-concentraties in het water en in het poriewater van het sediment (o = oligotroof, m = mesotroof, e = eutroof, p = polytroof).

Soort	Indicator-waarde	20-puntenverdeling						
		o	o-m	m	m-eu	eu	eu-p	p
<i>Chara contraria</i>	1.70	4	6	8	2			
<i>Chara delicatula</i>	1.58	5	8	6	1			
<i>Chara globularis</i>	2.03	2	4	7	5	2		
<i>Chara hispida</i>	1.05	18	2					
<i>Chara intermedia</i>	1.15	14	6					
<i>Chara vulgaris</i>	2.23	1	4	5	5	5		
<i>Acorus calamus</i>	3.20			2	3	5	5	5
<i>Berula erecta</i>	2.65		1	3	8	5	3	
<i>Butomus umbellatus</i>	2.98			1	4	10	5	
<i>Callitriche cophocarpa</i>	2.50		1	6	6	6	1	
<i>Callitriche hamulata</i>	1.80	5	5	5	3	2		
<i>Callitriche obtusangula</i>	2.50		2	5	6	5	2	
<i>Ceratophyllum demersum</i>	3.18				1	12	6	1
<i>Elodea canadensis</i>	2.55	1	2	3	6	5	2	1
<i>Elodea nuttallii</i>	2.75			3	7	7	3	
<i>Glyceria maxima</i>	3.00		1	3	3	5	4	4
<i>Groenlandia densa</i>	1.83	4	5	6	4	1		
<i>Hippuris vulgaris</i>	1.48	8	8	2	1	1		
<i>Juncus subnodulosus</i>	1.13	15	5					
<i>Mentha aquatica</i>	2.00	3	4	6	4	3		
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	1.55	8	6	3	2	1		
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2.83		1	2	5	8	3	1
<i>Nasturtium officinale</i>	2.25	1	3	5	7	4		
<i>Nuphar lutea</i>	3.15			1	2	8	8	1
<i>Potamogeton alpinus</i>	1.55	5	9	5	1			
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	2.40	1	2	4	7	5	1	
<i>Potamogeton coloratus</i>	1.05	18	2					
<i>Potamogeton crispus</i>	2.88		1	2	4	8	4	1
<i>Potamogeton filiformis</i>	1.70	6	6	4	2	2		
<i>Potamogeton friesii</i>	2.68			4	7	7	2	
<i>Potamogeton lucens</i>	2.65		1	3	6	9	1	
<i>Potamogeton natans</i>	2.00	2	4	8	4	2		
<i>Potamogeton nodosus</i>	3.10				3	10	7	
<i>Potamogeton pectinatus</i>	2.88		1	2	4	8	4	1
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2.38		3	5	7	4	1	
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	1.13	15	5					
<i>Potamogeton pusillus</i>	2.40		3	5	6	5	1	
<i>Ranunculus aquatilis</i>	2.53			6	7	7		
<i>Ranunculus circinatus</i>	2.25		3	7	7	3		

Soort	Indicator-waarde	20-puntenverdeling						
		o	o-m	m	m-eu	eu	eu-p	p
<i>Ranunculus fluitans</i>	3.00				4	12	4	
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	2.70	1	2	4	5	5	3	1
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	2.98			1	4	10	5	
<i>Sparganium emersum</i>	2.78		1	3	6	5	4	1
<i>Sparganium erectum</i>	3.00		1	2	2	8	5	2
<i>Sparganium minimum</i>	1.40	8	8	4				
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	2.58		2	4	6	5	3	
<i>Veronica beccabunga</i>	2.40	1	1	5	7	6		
<i>Zannichellia palustris</i>	2.93	1	2	3	4	8	3	1

### 3.4 DECOMPOSITIE

Detritus, ofwel dood organisch materiaal, vormt een belangrijke bron van energie in beeksystemen (Moore *et al.* 2014). Detritus is op basis van de grootte van het materiaal te verdelen in drie hoofdgroepen, die in elkaar omgezet kunnen worden: grof particulier (>1 mm), fijn particulier (0.45-1 mm), en opgelost organisch materiaal (<0.45 mm) (Cummins 1974). Detritus kan van allochtone (m.a.w. bladeren, twijgjes of takken vanuit de omgeving van de beek) en autochtone afkomst zijn (m.a.w. afgestorven algen, waterplanten en dieren uit de beek zelf) (Webster & Benfield 1986). Het aandeel van allochtone en autochtone detritus is afhankelijk van de oevervegetatie en de breedte van de beek. In smalle beboste bovenlopen vormt allochtoon detritus de voornaamste bron van energie (Vannote *et al.* 1980). De afbraak van detritus vindt plaats door het uitspoelen van gemakkelijk oplosbare stoffen, microbiële decompositie en mechanische en dierlijke (macrofauna) fragmentatie (Webster & Benfield 1986). De twee belangrijkste groepen micro-organismen die een rol spelen in de decompositie van detritus zijn bacteriën en schimmels (voornamelijk aquatische hyphomyceten). Schimmels zijn vaak dominant op grof organisch materiaal, omdat ze een brede afbraakcapaciteit hebben en grotere deeltjes nodig hebben om hyphen (draden) op te vormen. Bacteriën domineren op fijn organisch materiaal, omdat dit een relatief groot oppervlak biedt om op te koloniseren waardoor meer opgeloste stoffen kunnen worden opgenomen uit het water (Tant & Rosemond 2013, Findley *et al.* 2002). Er wordt aangenomen dat schimmels de voornaamste rol spelen in de decompositie van bladeren in beken, terwijl bacteriën belangrijker worden geacht als het bladmateriaal al gedeeltelijk is afgebroken (Gulis & Suberkopp 2003, Pascoal & Cássio 2004).

Over het algemeen hebben micro-organismen lagere koolstof:nutriënten ratio's dan detritus, waardoor de afbraak van organisch materiaal vaak door nutriënten wordt gelimiteerd (Ferreira *et al.* 2020). Micro-organismen kunnen N en P uit het water opnemen om aan hun voedingsbehoeften te voldoen (Gulis & Suberkopp 2003, Danger *et al.* 2016). Hierdoor kan de microbiële afbraak bij een verrijking van N en P toenemen als de achtergrondconcentraties van nutriënten laag zijn (meta-analyse Ferreira *et al.* 2015). Verschillende experimentele N-additie studies laten een asymptotische toename in afbraak zien met een 50% verzadiging bij 0.025-0.031 mg DIN/L (Kominoski *et al.* 2015), 0.016-0.052 mg NO<sub>3</sub>-N /L (Ferreira *et al.* 2006) en 0.162 mg NO<sub>3</sub>-N /L (Gulis *et al.* 2006). Kominoski *et al.* (2015) hadden ook P toegevoegd en vonden een 50% verzadiging bij 0.005-0.015 mg SRP/L. De hoogste nutriëntenconcentraties die Kominoski *et al.* (2015) hadden toegevoegd, lagen dicht bij de maximale verzadiging (0.541 mg DIN/L en 0.086 mg SRP/L). Het effect van de verrijking met nutriënten op de afbraaksnelheid is het sterkst voor organisch materiaal met een lage kwaliteit (hoge C:N ratio's), omdat de micro-organismen waarschijnlijk meer door nutriënten worden gelimiteerd dan op organisch materiaal met hoge kwaliteit in termen van N en P (Tant & Rosemond 2013, Ferreira *et al.* 2015). De versnelde afbraak bij verrijking met nutriënten gaat vaak samen met een toename in biomassa van de micro-organismen op het organisch materiaal en een significant hogere reproductiesnelheid van de schimmels (Gulis & Suberkopp 2003, Ferreira *et al.* 2006, Tant *et al.* 2013). In de studie van Gulis & Suberkopp (2003) werden bepaalde schimmelsoorten dominant, terwijl Ferreira *et al.* (2006) geen verschil in de soortensamenstelling van de schimmels vonden. Ferreira *et al.* (2020) suggereerden dat de stimulerende effecten van nutriënten mogelijk niet worden gevonden als de achtergrondconcentraties niet limiterend zijn, de verrijking van nutriënten toxisch niveaus bereikt, of



wanneer de verhoging van nutriëntenconcentraties gepaard gaan met andere stressoren, zoals lage zuurstofconcentraties of bedekking met sediment. Daarnaast wordt het afbraakproces ook versneld door de activiteit van macrofauna (Webster & Benfield 1986), die gevoelig kunnen zijn voor hoge nutriëntenconcentraties (Woodward *et al.* 2012).

Geconcludeerd kan worden dat de verrijking met nutriënten in beken met lage achtergrondconcentraties zorgt voor een versnelde afbraak van detritus (vooral bij organisch materiaal van lage kwaliteit). Dit proces gaat samen met een toename in schimmel- en bacteriebiomassa, waarbij bepaalde soorten dominant kunnen worden. Waarschijnlijk treedt bij hogere nutriëntenconcentraties verzadiging op in de afbraak. Een versnelde afbraak van detritus heeft effect op de zuurstofhuishouding en de substraatsamenstelling en voedselkwantiteit voor consumenten.

### 3.5 ZUURSTOFHUISHOUDING

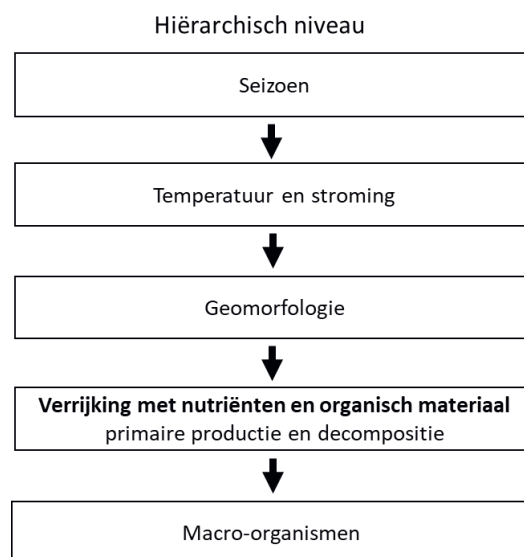
De zuurstofhuishouding in een beek wordt bepaald door de balans in productie/toevoer door 1) fotosynthese van primaire producenten en 2) diffusie met de atmosfeer en verbruik door 3) respiratie van alle organismen en de decompositie van organisch materiaal door micro-organismen (Odum 1956). De productie van zuurstof kan alleen plaatsvinden met daglicht, terwijl de diffusie en de respiratie van organismen en decompositie onafhankelijk zijn van licht en de gehele dag plaatsvinden. Hierdoor ontstaat een dag-nacht fluctuatie (Odum 1956). In natuurlijke beken komt zuurstofloosheid in de waterkolom bijna nooit voor omdat de waterlichamen vrij ondiep zijn en er door turbulentie aanzienlijk veel uitwisseling van zuurstof met de atmosfeer is (Dodds *et al.* 2006, Wurtsbaugh *et al.* 2019). Niet alleen directe organische belasting door bijvoorbeeld effluentlozing of afstervend plantenmateriaal, maar ook indirecte belasting door verrijking met nutriënten kan leiden tot zuurstofloosheid in beken (Mallin *et al.* 2006). Door de toevoer van nutriënten neemt de primaire productie toe (hoofdstuk 3.2) en een toename in productie is weer sterk gerelateerd aan een toename respiratie en dus ook aan zuurstofgebruik (Dodds 2006). Als de primaire producenten afsterven, komt er meer organisch materiaal in de beek. Hierdoor hebben de micro-organismen die het organisch materiaal afbreken meer zuurstof nodig voor aerobe respiratie. Daarnaast kan de verrijking met nutriënten leiden tot een hogere activiteit van de micro-organismen (hoofdstuk 3.4). Een toename in primaire productie en decompositie door verrijking met nutriënten kan hierdoor resulteren in extreem lage zuurstofconcentraties, in het bijzonder in de nacht omdat dan geen zuurstof wordt geproduceerd (Mallin *et al.* 2006, Nijboer & Verdonschot 2004).

Voor beken is weinig bekend over de ruimtelijke en temporele variatie in de zuurstofhuishouding en de effecten op de aquatische organismen (Garvey *et al.* 2007). Garvey *et al.* (2007) suggereerden op basis van onderzoek naar laaglandbeken dat de zuurstofhuishouding wordt gestuurd door hiërarchisch geordende factoren (Figuur 6). Elke factor in de hiërarchie beperkt de factor eronder. Het hoogste hiërarchische niveau is het seizoen, omdat dit de temperatuur stuurt en daarmee de oplosbaarheid van zuurstof in het water, m.a.w. bij toenemende temperatuur daalt de oplosbaarheid van zuurstof in het water. In warme zomermaanden is de primaire productie en microbiële activiteit hoog. Daarnaast neemt de stroomsnelheid in de zomermaanden vaak af, waardoor er minder turbulentie is en minder diffusie met de atmosfeer. De geomorfologie van de beek (bijv. het verhang en substraat) stuurt vervolgens, binnen de beperkingen van de temperatuur en stroming, de processen die de zuurstofconcentraties bepalen, zoals re-aeratie, retentie van zuurstof en decompositie. Daarnaast kunnen binnen deze milieuomstandigheden (bijv. lage stroomsnelheden) bepaalde waterplanten en algen groeien, die zuurstof produceren. De verrijking met nutriënten en/of organisch materiaal kan de primaire productie en decompositie vervolgens verhogen en daarmee de zuurstofdynamiek versterken. In zeldzame gevallen kunnen grote organismen in hoge dichtheden, zoals scholen vissen, vervolgens de zuurstofconcentratie door hun collectieve respiratie sterk verlagen (Garvey *et al.* 2007). Doordat de zuurstofhuishouding in een beek door meerdere hiërarchische factoren wordt gestuurd, is het lastig om te bepalen bij welke nutriëntenconcentraties de zuurstofconcentratie sterk afneemt (Wong *et al.* 1979). Zuurstofloosheid zal voornamelijk gedurende de zomer in onbeschaduwde langzaam stromende laaglandbeken onder invloed van menselijke activiteiten optreden (Franklin 2013, Dos Reis Oliveira *et al.* 2019). Dodds & Welch (2000) verwachtten dat de nutriëntenconcentraties waarbij deze effecten optreden hoger zijn dan de waarden waarop verandering in primaire productie (hoofdstuk 3.3) en decompositie (hoofdstuk 3.4) optreedt, omdat deze processen de zuurstofconcentraties sturen mits de temperatuur, stroming en geomorfologische factoren dit toelaten. Lage zuurstofconcentraties als gevolg van verrijking met nutriënten kunnen sturend zijn voor de macrofauna- en visgemeenschap in laaglandbeken (Friberg *et al.* 2010, Franklin 2014).

Zuurstof is essentieel voor de ademhaling en is daarom essentieel voor de meeste aquatische organismen. De gevoeligheid van organismen voor zuurstofdips is afhankelijk van het milieu waarop de soorten zich hebben aangepast (Davies 1975). Veel stromend watersoorten zijn zuurstofminnend (rheofiel). Bij lage zuurstofconcentraties moeten vissen tijdelijk meer ademen, waardoor ze minder energie aan andere activiteiten kunnen besteden. Ook kunnen ze tijdelijk naar een ander habitat emigreren. Indien dit niet mogelijk is en de zuurstofdip voor langere periodes aanhoudt, kan deze fataal zijn (Davis, 1975, Franklin 2014). Davies (1975) stelden dat de meeste vissoorten geen stress ondervinden bij zuurstofconcentraties boven de 7 mg/L, bij zuurstofconcentraties onder de 5 mg/L zullen verschillende soorten stress ondervinden en bij zuurstofconcentraties onder de 3 mg/L zal een groot aandeel van de soorten stress ondervinden. Franklin (2014) maakte onderscheid tussen de duur van de zuurstofdips. Negatieve effecten bij vissen worden verwacht in beken bij acute zuurstofconcentraties onder de 3 mg/L, 7 dagen minima onder de 6 mg/L en 7 dagen gemiddelde onder de 7 mg/L. Macrofaunasoorten zijn in verschillende mate aangepast aan lage zuurstofconcentraties in het water. Sommige soorten zijn niet aangepast aan lage zuurstofconcentraties en gaan direct dood. Andere soorten hebben beperkte aanpassingen en worden langzaam aangetast. Er zijn ook enkele soorten die gedurende langere periodes geen negatieve effecten ondervinden, zoals de dansmug *Chironomus* (Fox & Taylor 1955, Davies 1975, Friberg *et al.* 2010). Haften, kokerjuffers en steenvliegen zijn gevoelig voor lage zuurstofconcentraties (review in Chapman 1987, Friberg *et al.* 2010). Hoewel dodelijke minima zeer verschillend zijn tussen soorten, treedt in laboratoriumexperimenten 50% sterfte op bij zuurstofconcentraties rond 3-4 mg/L (review in Chapman 1987). De minimum zuurstofconcentraties moeten echter worden bepaald in de habitat waar de organismen voorkomen, omdat veel zuurstofgevoelige soorten in stromend water voorkomen wat de diffusie van zuurstof naar de kieuwen gunstig beïnvloed (Garvey *et al.* 2007). Ook kan habitatheterogeniteit in de beek en connectiviteit ervoor zorgen dat beekorganismen terug kunnen keren na perioden met lage zuurstofconcentraties (Garvey *et al.* 2007).

#### FIGUUR 6

*Hiërarchisch model van factoren die de zuurstofconcentraties in beken sturen (naar Garvey *et al.* 2007).*



De zuurstofconcentraties in een beek beïnvloeden de nutriëntenconcentraties. Bij zuurstofconcentraties onder 0.5 mg/L kan stikstof door denitrificatie de beek verlaten doordat gasvormig stikstof wordt gevormd (Philipot & Patte 1982, Philipot *et al.* 2002). Denitrificatie ontleent zijn energie aan de oxidatie van organisch materiaal, tweewaardige ijzerverbindingen of pyriet (ijzersulfiden) (Van Geest *et al.* 2021). Verhoogde denitrificatie kan tot verhoogde concentraties van bicarbonaat en sulfaat leiden en een verlaging van de ijzerconcentraties, wat de beschikbaarheid van fosfaat vergroot (voor een uitgebreide toelichting zie kennisdocument 'Stikstof' (Van Geest *et al.* 2021)). Bij zuurstofconcentraties tussen 0.5 en 1.5 mg/L zijn verhoogde nitrietconcentraties te verwachten (Philipot & Patte 1982). Fosfor kan onder zuurstofarme omstandigheden uit het sediment in oplossing gaan waardoor de fosforconcentraties in het water omhoog gaan (Fillos & Swanson 1975).

Geconcludeerd kan worden dat de verrijking met nutriënten kan resulteren in grotere fluctuaties in zuurstofconcentraties met extreem lage concentraties in de nacht. Deze effecten treden voornamelijk in onbeschaduwde beken bij hoge temperaturen en lage stroomsnelheden op. Zuurstof is essentieel voor de meeste aquatische organismen en vormt daarom een sleutelfactor voor de macrofauna- en visgemeenschap. Doordat meerdere hiërarchische factoren het effect van nutriënten op de zuurstofconcentraties in beken sturen, is het lastig om te bepalen bij welke nutriëntconcentraties de zuurstofconcentraties sterk afnemen. De nutriëntenconcentraties zijn waarschijnlijk hoger dan de waarden waarop verandering in primaire productie en decompositie wordt verwacht. De zuurstofhuishouding beïnvloedt zelf ook de nutriëntenhuishouding in de beek.

### 3.6 HABITAT

Habitat wordt door aquatische organismen gebruikt als schuil-, paai-, rust- of broedplaats, om eitjes op af te zetten of om zich te verplaatsen. In natuurlijke beken wordt habitat op lokale schaal gevormd door verschillende substraten, zoals bladpakketten, dood hout, takken en afzettingen van fijne en grove detritus en grindbedden (Tolkamp 1980). Bij voldoende licht vormen of wijzigen ook waterplanten en macroalgen de habitat (Dudley *et al.* 1986, Clarke 2002). Waterplanten en macroalgen vormen substraat voor organismen om aan te hechten, maar ze veranderen ook de microhabitat door stroming te vertragen of aan te passen, waardoor detritus wordt vastgelegd, en blokkeren lichtinval waardoor benthische algen niet kunnen groeien (Dudley *et al.* 1986, Nijboer & Verdonschot 2004). Bij hoge nutriëntenconcentraties kunnen bepaalde waterplanten en macroalgen, zoals draadvormige groenalg *Cladophora* massaal in beken groeien (zie hoofdstuk 3.3). Dit zorgt in het algemeen voor een meer homogeen habitat. Sommige soorten, zoals dansmuggen, profiteren van de structuur en het voedselaanbod die door massale groei van waterplanten en macroalgen ontstaat (Dudley *et al.* 1986, Dodds en Gudder 1992). Andere soorten, die niet in staat zijn in dit habitat te overleven, zullen echter verdwijnen (Dudley *et al.* 1986, Nijboer & Verdonschot 2004).

### 3.7 VOEDSELKwaliteit

Een toename van nutriënten in beeksystemen heeft een effect op de ecologische stoichiometrie (d.w.z. de verhouding tussen de elementen koolstof, stikstof en fosfor) van de primaire producenten (Sturner & Elser 2002, Stelzer & Lamberti 2001, Taylor *et al.* 2015) en het detritus (Rosemond *et al.* 2010, Scott *et al.* 2013, Manning *et al.* 2015). De koolstof (C):nutriënten verhouding van de primaire producenten en het detritus gaan omlaag als de opgeloste nutriëntenconcentraties in het water toenemen, waardoor de voedselkwaliteit voor de primaire consumenten omhoog gaat (Dodds & Smith 2017). Daarnaast kan verrijking met nutriënten de kwaliteit van het detritus verhogen door een toename aan detritus gerelateerde microben en een hogere productie van microbiële enzymen, die de verteerbaarheid van het detritus vergroten (Cross *et al.* 2007). De meeste consumenten hebben een constante C:nutriënten verhouding van het lichaam ongeacht de kwaliteit van het aanwezige voedsel in de beek (Sturner & Elser 2002, Frost *et al.* 2003, Evans-White *et al.* 2005). Daarnaast verschilt de C:nutriënten verhouding van het lichaam sterk tussen verschillende soorten (Evans-White *et al.* 2005). Volgens de ecologische stoichiometrie theorie zouden primaire consumenten met een hoge nutriëntenbehoefte (lage C:N en C:P verhouding van het lichaam) meer gelimiteerd zijn door voedsel van lage kwaliteit dan primaire consumenten met een lage nutriëntenbehoefte (Sturner & Elser 2002). Predatoren worden waarschijnlijk minder begrensd door nutriëntenbehoefte, omdat hun lichaam een vergelijkbare C:nutriënten verhouding heeft als hun voedsel, d.w.z. andere dieren (Frost *et al.* 2003).

Er zijn eerste aanwijzingen uit het veld dat snelgroeïende primaire consumenten met een hoge nutriëntenbehoefte de langzaam groeiende soorten met een lage nutriëntenbehoefte kunnen verdringen als de voedselkwaliteit bij verrijking van het beekstelsysteem toeneemt (Singer & Battin 2007, Evans-White *et al.* 2009). In het onderzoek van Evans-White *et al.* (2009) nam de macrofaunadiversiteit van de primaire consumenten sterk af bij verrijking van het beekstelsysteem (abrupte afname rond 1.1 mg N/L en 0.05 mg P/L). De gemiddelde C:P verhouding van knippers en verzamelaars nam ook af, wat indiceert dat de verandering in voedselkwaliteit mogelijk sturend was in de afname van de diversiteit van primaire consumenten. Langs dezelfde gradiënt nam de diversiteit van de predatoren niet significant af en was er geen relatie met de C:nutriënten verhouding van de predatoren (Evans-White *et al.*, 2009). Singer & Battin (2007) vonden een afname aan macrofaunasoorten met hoge C:P verhouding van het lichaam en een afname aan diversiteit van de gehele gemeenschap benedenstrooms van een RWZI (bovenstrooms vs. benedenstrooms: 1.11 vs. 1.68 mg DIN/L en 0.008 vs. 0.05 mg SRP/L).

Enkele studies hebben de effecten van de verandering in voedselkwaliteit van detritus onderzocht in verschillende experimenteel matig verrijkte bronbeken in het Coweeta stroomgebied in North Carolina, VS (van 0.031 naar 0.506 mg DIN/L en van 0.008 naar 0.080 mg SRP/L). In de eerste 2 jaar nam de primaire consumenten en predatoren biomassa toe (Cross *et al.* 2006, Demi *et al.* 2019). Demi *et al.* (2019) vonden geen relatie tussen de C:P verhouding van het lichaam van knippers noch in de relatieve respons in biomassa. In beide studies werd gesuggereerd dat de predatoren waren toe genomen doordat er meer prooidieren (d.w.z. primaire consumenten) aanwezig waren (Cross *et al.* 2006, Demi *et al.* 2019). Een verlenging van het experiment in een van de beken leverde onverwachte resultaten op (Davis *et al.* 2010a). In het vierde en vijfde jaar van het experiment bleef de biomassa van primaire consumenten toenemen, terwijl de biomassa van de predatoren weer daalde naar het niveau vóór de nutriënten toevoeging. Het bleek dat in het eerste en tweede jaar zowel kleine als grote primaire consumenten in biomassa waren toegenomen, terwijl er in het vierde en vijfde jaar alleen nog maar een toename was in de biomassa van grotere primaire consumenten (voornamelijk kokerjuffer soort *Pycnopsyche spp.*) (Davis *et al.* 2010a). Ook de gemiddelde lichaamsgrootte van individuen van *Pycnopsyche spp.* was sterk toegenomen in het vierde en vijfde jaar (Davis *et al.* 2010b). Doordat de predatoren in de beek alleen kleinere primaire consumenten kunnen eten, werd de productie van primaire consumenten en predator biomassa na drie jaar losgekoppeld (Davis *et al.* 2010a). De kokerjuffer soort *Pycnopsyche spp.* heeft waarschijnlijk een competitief voordeel op de andere primaire consumenten doordat deze soort een relatieve korte levenscyclus heeft met een piek in biomassa die eerder optreedt dan bij de andere detritivoren wanneer er nog geen schaarste van bladmateriaal is (hoofdstuk 3.8) en doordat de soort te groot is om te worden gegeten door de predatoren in het onderzochte beekstelsysteem (Cross *et al.* 2005, Davis *et al.* 2010a, Davis *et al.* 2010b).

Behalve een toename aan biomassa kan de verhoging van de voedselkwaliteit ook voor subtielere effecten zorgen, zoals een toename in de groeisnelheid (Rosemond *et al.* 2001, Cross *et al.* 2005, Ramirez & Pringle 2006) of betere fysiologische condities (bijv. meer vetopslag) van bepaalde soorten (Pearson & Connolly 2000). Een verandering in de voedselkwaliteit kan ook een effect hebben op de omnivore dieren in beken (Wootton 2017). Veel macrofaunasoorten hebben een omnivoor dieet, d.w.z. ze kunnen zowel plantaardig als dierlijk voedsel eten (Lancaster *et al.* 2005, Figueroa *et al.* 2019). Een laboratoriumstudie heeft laten zien dat een omnivoor relatief meer plant en minder dierlijk materiaal eet als het plantmateriaal voedselrijker is (Zhang *et al.* 2018). Enkele veldstudies wijzen erop dat omnivore macrofaunasoorten daadwerkelijk van dieet kunnen wisselen als het systeem verrijkt is met nutriënten, d.w.z. ze eten minder dierlijk materiaal en meer primaire producenten en/of detritus (Snyder *et al.* 2015, Van der Lee *et al.* 2020). Hierdoor kunnen ze waarschijnlijk bij een grote range aan nutriëntenconcentraties in het ecosysteem voorkomen.

Geconcludeerd kan worden dat verrijking van beeksystemen met nutriënten leidt tot een verhoging van de kwaliteit van het basisvoedsel (d.w.z. primaire producenten en detritus). Er is initieel bewijs dat enkele soorten hierdoor een competitief voordeel hebben, toenemen in biomassa en hierdoor waarschijnlijk andere soorten kunnen verdringen, wat kan leiden tot een verlies aan biodiversiteit. Een competitief voordeel kan bijvoorbeeld komen doordat een snelgroeïende soort met een hoge nutriëntenbehoefte geen voedselrestrictie meer heeft of doordat een omnivore soort van dieet kan wisselen. Het effect op de predatoren is waarschijnlijk afhankelijk van de response van hun prooi. Er is aanvullend onderzoek nodig om aan te tonen hoe de veranderingen in soorteninteracties door nutriëntenverrijking effect hebben op het gehele voedselweb.

### 3.8 VOEDSELKWANTITEIT

De verrijking met nutriënten heeft een verschillend effect op de voedselkwantiteit in de vorm van primaire producenten en detritus (Rosemond *et al.* 2001). De toevoer van detritus wordt doorgaans buiten het beekstelsysteem gestuurd (bladinval door bomen langs de oever), terwijl de primaire productie in het beekstelsysteem zelf wordt gestuurd (algen en waterplanten die in de beek groeien). De primaire producenten biomassa neemt over het algemeen toe bij een toename aan nutriënten (hoofdstuk 3.3). Er is initieel bewijs dat de verrijking met nutriënten een tegenovergesteld effect kan hebben op de kwantiteit van detritus in beken (Gullis & Suberkropp 2003, Suberkropp *et al.* 2010, Rosemond *et al.* 2015). Hieronder worden daarom de effecten op de voedselkwantiteit in de vorm van primaire producenten en detritus apart beschreven.

#### Primaire producenten

Experimentele verrijking met nutriënten is gerelateerd aan een toename in individueel gewicht, ontwikkelingssnelheid, overleving en populatiedichtheid van grazende macrofauna als respons op de toegenomen benthische algen biomassa (Hart & Robinson 1990, Mundie *et al.* 1991). Doordat nutriëntenverrijking tegelijkertijd de kwantiteit (hoofdstuk 3.3) en kwaliteit (hoofdstuk 3.7) van primaire producenten verhoogt, is het lastig te onderscheiden in hoeverre beide aspecten afzonderlijk bijdragen aan deze trend (Hart & Robinson 1990). Enkele studies hebben op kleine schaal benthische algen verwijderd, waardoor alleen het effect van afgenomen voedselkwantiteit op macrofauna grazers is onderzocht (review in Feminella & Hawkins 1995). Feminella & Hawkins (1995) stelden dat verwijdering van de benthische algenbiomassa meestal een significant negatief effect had op de dichtheid (52% van de studies negatief effect, 37% geen effect en 11% positief effect) en groeisnelheid van de macrofauna grazers (65% van de studies negatief effect, 30% geen effect en 5% positief effect). Deze studies wijzen erop dat een toename van voedselkwantiteit door verrijking met nutriënten kan zorgen voor een toename in de macrofauna grazer groeisnelheid en abundantie. Door de toename aan primaire producenten biomassa gaan echter slakken, dansmuggen (chironomiden) en wormen (oligochaeten) domineren, die de gemengde grazergemeenschap met haften en kokerjuffers kenmerkend voor natuurlijke beken kunnen verdringen (Biggs 2000).

#### Detritus

In beken met veel bomen langs de oever vormt bladinval in de herfst de belangrijkste koolstofbron. Door de verrijking met nutriënten gaat de decompositiesnelheid omhoog en wordt meer koolstof gebruikt voor respiratie van micro-organismen (hoofdstuk 3.4, Rosemond *et al.* 2015). Ook neemt de kwaliteit van het bladmateriaal toe, waardoor het sneller wordt gegeten door macrofauna-knippers en meer koolstof als fijn materiaal naar benedenstrooms wordt getransporteerd (hoofdstuk 3.7, Benstead *et al.* 2009, Suberkropp *et al.* 2010, Rosemond *et al.* 2015). Beide processen zorgen ervoor dat er minder retentie van koolstof in het beekstelsysteem is. Rosemond *et al.* (2015) verrijkten verschillende beken met N en P en zagen dat de verblijftijd van terrestrisch organisch koolstof (blad materiaal) ongeveer was gehalveerd in de verrijkte beken: van 167 dagen in de natuurlijke beken naar 75 dagen in de verrijkte beken (van 0.053 naar 0.347 mg DIN/L en van 0.006 naar 0.049 mg SRP/L). Op basis van de jaarlijkse input van bladmateriaal in de beek en de snelheid waarmee het blad weer uit de beek verdween, voorspelden ze dat de hoeveelheid bladmateriaal na 6 en 12 maanden respectievelijk 2.8 en 7.7 keer lager was in de verrijkte beken dan in de natuurlijke beken (Rosemond *et al.* 2015). Door de verrijking met nutriënten kan er schaarste van bladmateriaal in de zomer optreden. Dit kan negatieve effecten hebben op de consumenten die hiervan afhankelijk zijn en een levenscyclus hebben die is aangepast aan de timing van deze voedselbron (Cummins & Klug 1979, Suberkropp *et al.* 2010). Soorten met een biomassapiek vóór de andere detritivoren, zoals kokerjuffersoort *Pycnopsyche* spp., hebben mogelijk een competitief voordeel waardoor verschuivingen in het voedselweb kunnen optreden (Davis *et al.* 2010a; beschreven in hoofdstuk 3.7).

Geconcludeerd kan worden de verrijking met nutriënten resulteert in een toename in primaire producenten biomassa en een toename in de decompositiesnelheid waardoor de hoeveelheid detritus in de zomer als voedselbron afneemt. De toename in primaire producenten gaat gepaard met een toename in voedselkwaliteit en kan zorgen voor een toename van bepaalde grazers in beeksystemen. et zijn echter slakken, dansmuggen (chironomiden) en wormen (oligochaeten) die gaan domineren en de gemengde grazergemeenschap met haften en kokerjuffers kenmerkend voor natuurlijke beken kunnen verdringen. De afname van detritus in de zomer kan een negatief effect hebben op soorten die hun levenscyclus hebben aangepast aan de timing van deze voedselbron. Beide effecten kunnen verschuivingen in het voedselweb tot gevolg hebben.

## ►► 4 RANGE VAN N- EN P-CONCENTRATIES

Het selecteren van grenswaarden voor nutriënten is van belang om in het waterbeheer hierop te kunnen sturen en ervoor te zorgen dat beekecosystemen een goede ecologische kwaliteit bereiken. Nutriëntengrenswaarden kunnen op verschillende manieren worden bepaald (Poikane *et al.* 2019). De huidige nutriëntengrenswaarden (Kaderrichtlijn Water (KRW) maatlaten) zijn gebaseerd op basis van kennis van deskundigen (Tabel 5). Een alternatieve methode is om naar de frequentieverdeling van de nutriëntenconcentraties in alle stromende wateren te kijken en een percentiel van deze verdeling te nemen (Dodds & Welch 2000). Dodds *et al.* (1998) baseerden bijvoorbeeld drie nutriëntengrenswaarden, oligotroof (laagste 1/3), mesotroof (middelste 1/3) en eutroof (hoogste 1/3), op basis van data van 286 beken en rivieren in de VS (Tabel 6). Vergelijkbare grenswaarden werden verkregen door de nutriëntenconcentraties behorende bij de frequentieverdeling van biotische indexen te berekenen (Smith *et al.* 2007). De grenswaarden werden echter willekeurig gekozen en het is onduidelijk in welke mate de onderzochte wateren al door andere menselijke activiteiten beïnvloed waren (Dodds & Smith 2016, Poikane *et al.* 2019). Opvallend is dat een zeer goede score op basis van de Nederlandse maatlaten (Tabel 5) al in de eutrofe range voor stikstof en meso-eutrofe range voor fosfor valt (Tabel 6). Bij het opstellen van de Nederlandse natuurdoeltypen zijn voor beken grenswaarden afgeleid uit buitenlandse vergelijkbare beeksystemen (Tabel 7, Verdonschot 2000). Deze grenswaarden zijn voor P en N iets strenger dan die beschreven door Dodds *et al.* (1998) voor oligo- tot mesotrofe beken (Tabel 5). Omdat de waarden afgeleid zijn van natuurlijke beken lijken ze het meest in de buurt van ecologisch relevante grenzen te komen. Poikane *et al.* (2019) hebben verschillende methoden om nutriëntengrenswaarden vast te stellen vergeleken. Ze concludeerden dat zowel kennis van deskundigen als frequentieverdelingen grenswaarden gaven die te hoog bleken om de ecologische waterkwaliteit te beschermen. Voor effectief beheer van beekecosystemen zijn daarom nutriëntengrenswaarden op basis van de causale verbanden tussen nutriënten en de ecologische effecten nodig (Bennet & Lee 2019, Poikane *et al.* 2019).

**TABEL 5**

*KRW-maatlaten voor nutriënten in Nederlandse beken naar Altenburg *et al.* (2018). De waarden refereren naar een gemiddelde tussen 1 april tot en met 30 september. Twee verschillende waardes worden aangehouden voor totaal-P gelden voor de score 'zeer goed' voor bovenlopen (<0.05) en midden-en benedenlopen (<0.06).*

	Totaal P (mg/L)	Totaal N (mg/L)
Zeer goed	< 0.05/ < 0.06	< 2.0
Goed	0.05/0.06-0.11	2.0-2.3
Matig	0.11-0.22	2.3-4.6
Ontoereikend	0.22-0.33	4.6-6.9
Slecht	> 0.33	> 6.9

**TABEL 6**

*Voorgestelde trofische grenzen van beken en rivieren op basis van frequentieverdelingen (Dodds *et al.* 1998, Dodds & Smith 2016). De waarden refereren naar jaargemiddelden.*

Parameter	Oligotroof	Mesotroof	Eutroof
Gemiddelde benthische chlorofyl (mg/m <sup>2</sup> )	< 20	20-70	> 70
Maximum benthische chlorofyl (mg/m <sup>2</sup> )	< 60	60-200	> 200
Zwevende chlorofyl (µg/L)	< 10	10-30	> 30
Totaal N (mg/L)	< 0.7	0.7-1.5	> 1.5
Totaal P (mg/L)	< 0.025	0.025-0.075	> 0.075

**TABEL 7**

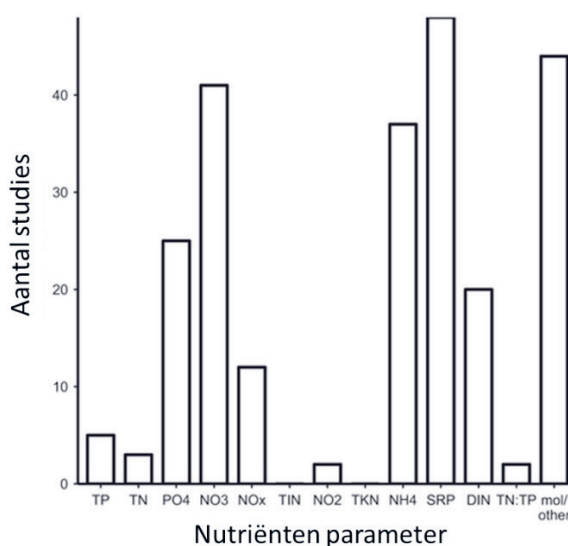
Nutriëntengrenswaarden voor de Nederlandse natuurdoeltypen beken (Verdonschot 2000). De waarden refereren naar jaargemiddelden. DIN\* = opgelost anorganisch stikstof ( $\text{NO}_2\text{-N} + \text{NO}_3\text{-N} + \text{NH}_4\text{-N}$ )

	Totaal P (mg/L)	DIN* (mg/L)
Droogvallende beken	<0.040	<0.86
(Zwak) zure bovenlopen	<0.015	<0.08
Snelstromende beken	<0.015	<0.08
Snel- en langzaam stromende beken	<0.040	<0.75
Riviertjes	<.04-0.10	<0.75-0.86

In tabel 8 staat een overzicht van nutriëntenconcentraties waarbij een ecologische effect op beekecosystemen is gemeten (effecten staan beschreven in hoofdstuk 3). De meeste studies vermelden nutriëntenconcentraties in termen van de opgeloste anorganische vorm (zoals DIN,  $\text{NO}_3$  of SRP). Dit komt overeen met de resultaten van een recente review van Bennet & Lee (2019) naar het rapporteren van parameters in studies die de ecologische effecten van verrijking met nutriënten. Meer dan 85% van de studies in hun review vermelden een waarde voor een opgeloste anorganische vorm en maar 8% van de studies rapporteerden de totale N- of P-concentratie (Bennet & Lee 2019; Figuur 7). Nutriëntengrenswaarden worden meestal opgesteld op basis van totale N- of P-concentraties (zie Tabel 5). Er is dus een mismatch tussen de manier waarop nutriënten worden gemeten in wetenschappelijke studies en de manier waarop ze worden opgesteld door waterbeheerders (Bennet & Lee 2019). Opgeloste anorganische nutriënten zijn bio-beschikbaar waardoor ze direct door veel micro-organismen en primaire producenten kunnen worden opgenomen. Daarnaast zijn opgeloste anorganische nutriënten ook makkelijker te meten dan totale N en P-concentraties, omdat er geen extra stap nodig is om de organische nutriënten om te zetten naar de anorganische vorm (Biggs 2000). Totale N- en P-concentraties geven echter een beeld van de totale potentiële toevoer van nutriënten in het beekstelsysteem (Biggs 2000). Een vergelijking van de twee vormen laat zien dat bij hoge nutriëntenconcentraties (> 5 mg TN/L en > 2 mg TP/L) ongeveer 60% van de nutriënten bestaan uit opgeloste anorganische vormen, maar dat de ratio tussen opgeloste anorganische en totale nutriënten bij lagere concentraties variabel is (Dodds 2003).

**FIGUUR 7**

Aantal studies over de ecologische effecten van eutrofiëring die een bepaalde nutriëntparameter rapporteerden (naar Bennet & Lee (2019)). Op basis van 46 mesocosm- en 54 veldstudies met toevoegingen van N of P die zijn gepubliceerd tussen 1987-2016. TN = totaal N, TP = totaal P,  $\text{NO}_x = \text{NO}_2 + \text{NO}_3$ , TIN = totaal anorganisch N, TKN = totaal Kjeldahl N, SRP = oplosbaar reactief fosfor, DIN = oplosbaar anorganisch N, Mol/other = molaire concentratie, molaire verhouding, en andere metingen.



Uit de ranges van N- en P-concentraties waarbij effecten werden waargenomen zijn verschillende bevindingen opgemaakt (Tabel 8):

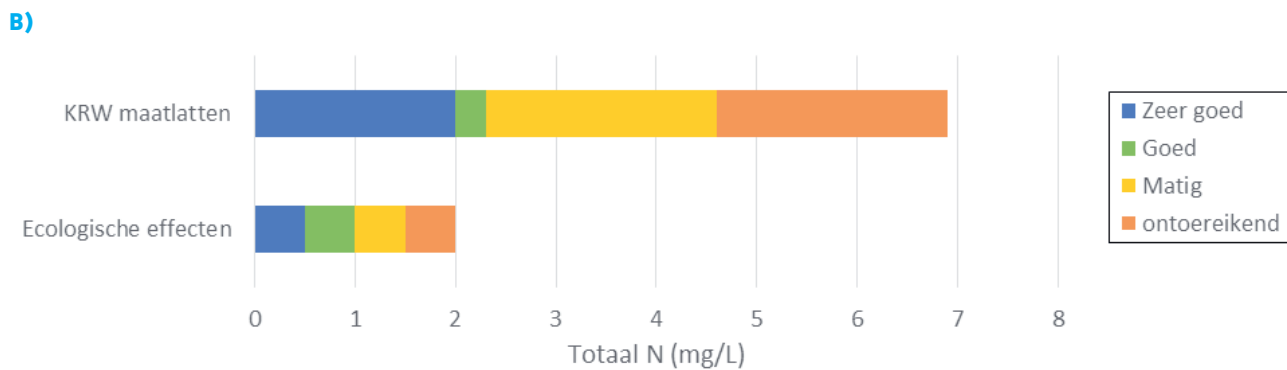
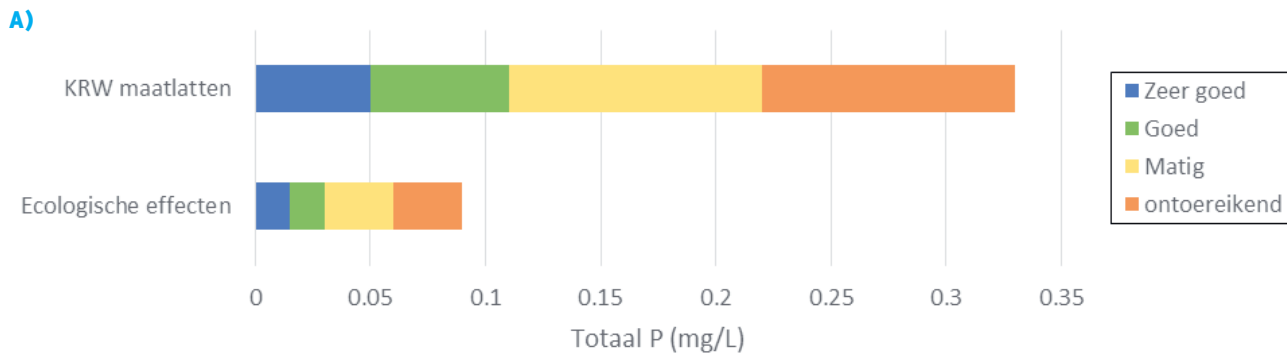
- De toxische effecten treden alleen op onder extreem hoge nutriëntconcentraties. Wanneer de nutriëntengrenswaarden worden gebaseerd op concentraties waarbij geen indirecte effecten op het beecosysteem optreden, worden daarmee ook geen toxische effecten verwacht.
- Verschillende studies vonden een asymptotisch verband tussen de nutriëntenconcentraties en de benthische algenbiomassa. Over het algemeen treedt er ~90-100% verzadiging op in de benthische algenbiomassa bij 0.025-0.050 mg SRP/L. Als we ervan uitgaan dat ongeveer 60% TP in de anorganische vorm beschikbaar is (maar zie notitie hierboven), dan komt dit neer op een TP-concentratie van 0.042-0.083 mg TP/L. Dit is vergelijkbaar met de studie van Dodds *et al.* (2002, 2006) die een maximale algenbiomassa observeerden bij 0.062 mg TP/L. Enkele studies laten zien dat de soortensamenstelling al significant is veranderd bij lagere P-concentraties (0.02-0.03 mg TP/L). Deze resultaten zijn vergelijkbaar met de conclusie van Poikane *et al.* (2020) dat de meeste studies wijzen op een TP-concentratie van 0.03 tot 0.06 mg TP/L waarbij de algenbiomassa hinderlijk wordt en soortensamenstelling aanzienlijk veranderd is. Er zijn weinig studies die een verband tussen stikstofconcentraties en benthische algen hebben onderzocht, maar de drempelwaarden liggen waarschijnlijk rond de 0.5-1.0 TN mg/L (tot 2.0) TN mg/L, zie ook Poikane *et al.* 2020).
- In tegenstelling tot de benthische algen zijn geen duidelijke relaties gevonden tussen de nutriëntenconcentraties en waterplanten omdat de meeste waterplanten in beken geworteld zijn en zowel nutriënten uit het sediment en het water kunnen opnemen.
- De respons van decompositie op verrijking met nutriënten volgt waarschijnlijk, net als de benthische algen, een asymptotische curve met een maximale verzadiging. In tegenstelling tot studies naar de response van benthische algen, die zich vooral hebben gericht op verrijking met P, zijn de meeste decompositiestudies gericht op een verrijking met N. Verder worden de nutriëntenconcentraties bij 50% verzadiging gerapporteerd in plaats van ~90-100% verzadiging. Op basis van enkele studies kan worden geconcludeerd dat 50% waarschijnlijk optreedt tussen 0.016-0.162 DIN mg/L. Als we ervan uitgaan dat ongeveer 60% TN in de anorganische vorm beschikbaar is (maar zie notitie hierboven) en de data van de maximale verzadiging in de studie van Kominoski *et al.* (2015), dan ligt de grenswaarde ongeveer bij 0.8 mg TN/L. Maar er is meer onderzoek nodig om deze waarde te bevestigen.
- Twee studies laten bij een drempelwaarde van ongeveer 0.04-0.09 mg TP/L en 0.5-2.0 mg TN/L voor veranderingen in de macrofauna- en vissoortensamenstelling zien. Er is weinig bekend over de specifieke concentraties waarbij veranderingen in de zuurstofhuishouding, de habitat, de voedselkwaliteit en voedselkwantiteit optreden.

Op basis van deze gegevens blijkt dat vanaf 0.03-0.06 mg TP/L en 0.5-1.0 (tot 2.0) TN mg/L al verzadiging optreedt in de ecologische effecten. Tussen deze waardes wordt waarschijnlijk al een 'matige' toestand bereikt. De ondergrens is waarschijnlijk vergelijkbaar met de grens voor een 'goede' toestand. Voor een 'zeer goede' toestand moeten de grenswaardes waarschijnlijk ruim onder de laagste waardes zitten. Dit betekent dat de huidige grenswaardes voor nutriënten te hoog zijn voor een gezonde ecologie (Figuur 8). Waar de grenzen precies moeten liggen, bevat echter een mate van onzekerheid. Daarnaast moet bij het vaststellen van grenswaardes met enkele aspecten rekening worden gehouden. Ten eerste zijn deze waarden gebaseerd op nutriënten in de waterkolom. Bij langdurige verrijking kan fosfor in het sediment zijn geaccumuleerd wat de nutriëntentoestand van stromende wateren kan beïnvloeden (Mainstone & Parr 2002). Ten tweede zijn de waarden gegeven in eenheden van massa per volume (mg/L). Dit is niet direct vergelijkbaar met het aanbod van nutriënten voor de organismen (massa per volume per tijdseenheid of vracht), omdat nutriënten continu worden gerecycled (Dodds 2003; zie ook hoofdstuk 2 box 2). Ten derde hebben de nutriënten niet alleen effect op de beecosystemen, maar worden ze naar benedenstrooms getransporteerd, waar ze effect kunnen hebben op andere ecosystemen (afwenteling).



**FIGUUR 8**

Huidige grenswaarden volgens de KRW maatlatten in vergelijking tot de waarden waarbij ecologische effecten optreden voor A) totaal P en B) totaal N. Waar de grenzen precies moeten liggen, bevat echter een mate van onzekerheid.



**TABEL 8**

Nutriëntenconcentraties waarbij ecologische effecten op beeecosystemen zijn gemeten. Effecten zijn onderverdeeld in toxiciteit, primaire productie, decompositie en secundaire productie. N-concentraties zijn weergegeven als:  $\text{NO}_2^- \text{N}$ ,  $\text{NO}_3^- \text{N}$ ,  $\text{NH}_3 \text{N}$ , DIN = opgelost anorganisch stikstof ( $\text{NO}_2^- \text{N} + \text{NO}_3^- \text{N} + \text{NH}_4^+ \text{N}$ ), TON = totaal organisch stikstof, en TN = totaal stikstof. P-concentraties zijn weergegeven als: SRP = oplosbaar reactief fosfor, en TP = totaal fosfor. De waarden zijn gebaseerd op verschillende type studies: Gradiënt = gradiënt van N-, P-, of N- en P-concentraties (indien een van de twee constant was is dit tussen haakjes aangegeven), Verschil = een verschil tussen twee concentraties, Tijd = een tijdsreeks waarop effecten zijn gemeten. Eventuele breakpoints en saturatiepunten zijn aangegeven met een ">" anders is de gehele gradiënt weergegeven met een "<" of verschillen met "vs.". Specifieke effecten zijn beschreven in hoofdstuk 3.

Effect op beeeecosysteem	N-concentratie	P-concentratie	Type	Respons	Bron
Toxiciteit	> 0.05–0.35 mg $\text{NH}_3 \text{N}$ /L	-	Gradiënt	Effect op gevoelige soorten	Review Camargo & Alonso 2006
Toxiciteit	> 0.08–0.35 mg $\text{NO}_2^- \text{N}$ /L	-	Gradiënt	Effect op gevoelige soorten	Review Camargo & Alonso 2006
Toxiciteit	> 2 mg $\text{NO}_3^- \text{N}$ /L	-	Gradiënt	Effect op gevoelige soorten	Review Camargo et al. 2005
Soortensamenstelling perifyton	0.162 vs. 0.248 mg DIN/L	0.001 vs. 0.010 mg SRP/L	Verschil	Diatomeeën dominant, maar meer blauwalg	Mundie et al. 1991
Soortensamenstelling perifyton	onbekend	> 0.020 mg TP /L	Gradiënt	Cladophora en Melosira dominant	Chételat et al. 1999
Soortensamenstelling perifyton	6.0 mg TON/L (constant)	> 0.03 mg TP /L	Gradiënt	Verandering diatomeeën	Bowes et al. 2007
Soortensamenstelling perifyton	7.8 $\text{NO}_3^- \text{N}$ mg/L (constant)	> 0.023 SRP mg/L	Gradient	Afname nutriënt gevoelige diatomeeën	McCall et al. 2017
Soortensamenstelling perifyton	Geen effect 0.127–15.86 mg TN/L	> 0.021 mg TP/L	Gradiënt	Breakpoint, afname gevoelige soorten, toename dominante	Taylor et al. 2015
Groeisnelheid perifyton	0.086 mg DIN/L (>90% sat.)	0.016 mg SRP/L (>90% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Rier & Stevenson 2006
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	> 0.54 mg TN/L	> 0.04 mg TP/L	Gradiënt	Breakpoint	Dodds et al. 2006
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	> 0.435 ± 0.599 mg DIN /L	> 0.038 ± 0.085 mg TP/L.	Gradiënt	Breakpoint	Miltner 2010
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	0.006–0.332 mg DIN/L	0.001–0.031 mg SRP/L	Gradiënt	Lineaire toename	Biggs 2000
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	onbekend	0.005–1.030 mg TP/L	Gradiënt	Kromlijnige toename	Van Nieuwenhuysse & Jones 1996
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	6.0 mg TON/L (constant)	> 0.09 mg TP/L (~100% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Bowes et al. 2007
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	7.8 $\text{NO}_3^- \text{N}$ mg/L (constant)	> 0.049 SRP mg/L	Gradient	Asymptotische toename tot max.	McCall et al. 2017
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	0.035–0.080 DIN/L (constant)	> 0.03–0.05 mg SRP/L (~100% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Bothwell 1989

Effect op beekecosysteem	N-concentratie	P-concentratie	Type	Respons	Bron
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	0.150 mg DIN/L (constant)	> 0.025 mg SRP/L (~100% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Hill <i>et al.</i> 2009
Biomassa perifyton (chl $\alpha$ )	> 0.308 mg DIN/L (>90% sat.)	> 0.038 mg SRP/L (>90% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Rier & Stevenson 2006
Biomassa waterplanten	0.00–0.45 biologisch beschikbaar mg N /g sediment	0.05–0.35 biologisch beschikbaar mg P / g sediment	Gradiënt	Zwakke toename gerelateerd aan P	Carr & Chambers 1998
Biomassa waterplanten	0.20-2.60 mg TN/L	0.04-1.95 mg TP/L	Gradiënt	Geen effect	Canfield & Hoyer 1988
Soortensamenstelling schimmels	0.11 vs. 0.20 mg DIN/L	0.004 vs. 0.011 mg SRP/L	Verschil	Bepaalde soorten dominanter	Gulis & Suberkopp 2003
Soortensamenstelling schimmels	0.065-1.000 mg NO <sub>3</sub> -N /L	0.071-0.091 mg SRP/L (constant)	Gradiënt	Geen effect	Ferreira <i>et al.</i> 2006
Biomassa micro-organismen	0.11 vs. 0.20 mg DIN/L	0.004 vs. 0.011 mg SRP/L	Verschil	Toename (ook in reproductie)	Gulis & Suberkopp 2003
Biomassa micro-organismen	0.065-1.000 mg NO <sub>3</sub> -N /L	0.071-0.091 mg SRP/L (constant)	Gradiënt	Toename (ook in reproductie)	Ferreira <i>et al.</i> 2006
Biomassa micro-organismen	0.031-0.506 mg DIN/L	0.008-0.080 mg SRP/L	Gradiënt	Toename (meer op CPOM dan FPOM)	Tant & Rosemond 2013
Microbieel afbraak bladeren	0.11 vs. 0.20 mg DIN/L	0.004 vs. 0.011 mg SRP/L	Verschil	Toename	Gulis & Suberkopp 2003
Microbieel afbraak bladeren	> 0.025-0.031 mg DIN/L (50% sat.)	> 0.005-0.015 mg SRP/L (50% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Kominoski <i>et al.</i> 2015
Microbieel afbraak bladeren	> 0.541 mg DIN/L (~100% sat.)	> 0.086 mg SRP/L (~100% sat.)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Kominoski <i>et al.</i> 2015
Microbieel afbraak bladeren	0.016-0.052 mg NO <sub>3</sub> -N /L (50% sat.)	0.071-0.091 mg SRP/L (constant)	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Ferreira <i>et al.</i> 2006
Microbieel afbraak bladeren	0.162 mg NO <sub>3</sub> -N /L (50% sat.)	onbekend	Gradiënt	Asymptotische toename tot max.	Gulis <i>et al.</i> 2006
Soortensamenstelling macrofauna	> 1.04 mg TN/L [95% CI 0.65-2.01]	> 0.05 mg TP/L [95% CI 0.04–0.09]	Gradiënt	Breakpoint soortenrijkdom	Evans-White <i>et al.</i> 2009
Soortensamenstelling macrofauna	> 0.85-0.87 mg TN/L	> 0.04 mg TP/L	Gradiënt	Breakpoint soortenrijkdom	Wang <i>et al.</i> 2007
Biomassa primaire consumenten	0.031±0.003 vs. 0.506±0.036 mg DIN/L	0.008±0.001 vs. 0.080±0.005 mg SRP/L	Tijd	Toename	Davis <i>et al.</i> 2010a
Biomassa predatoren	0.031±0.003 vs. 0.506±0.036 mg DIN/L	0.008±0.001 vs. 0.080±0.005 mg SRP/L	Tijd	Toe- dan afname	Davis <i>et al.</i> 2010a
Gemiddeld C:P macrofauna	1.11±0.08 vs. 1.68±0.08 mg DIN/L	0.008±0.001 vs. 0.05±0.01 mg SRP/L	Verschil	Afname	Singer & Battin 2007

Effect op beekecosysteem	N-concentratie	P-concentratie	Type	Respons	Bron
Gemiddeld C:P knippers	0.018-0.472 mg DIN/L	0.0025-0.085 mg SRP/L	Gradiënt	Geen effect	Demi <i>et al.</i> 2009
Gemiddeld C:P knippers	Geen effect 0.04- 32.80 mg TN/L	> 0.05 mg TP/L [95% CI 0.04–0.12]	Gradiënt	Abrupte afname	Evans-White <i>et al.</i> 2009
Gemiddeld C:P verzamelaars	Geen effect 0.04- 32.80 mg TN/L	> 0.70 mg TP/L [95% CI 0.05–1.47]	Gradiënt	Abrupte afname	Evans-White <i>et al.</i> 2009
Biomassa grazers	1.26 mg DIN/L (constant)	0.015 vs. 0.085 mg SRP/L	Verschil	Toename	Hart <i>et al.</i> 1990
Biomassa grazers	0.162 vs. 0.248 mg DIN/L	0.001 vs. 0.010 mg SRP/L	Verschil	Toename	Mundie <i>et al.</i> 1991
Soortensamenstelling vis	> 0.61-1.68 mg TN/L	> 0.04-0.09 mg TP/L	Gradiënt	Breakpoint tolerante vissoorten	Wang <i>et al.</i> 2007
Soortensamenstelling vis	> 0.54-1.83 mg DIN/L	> 0.07-0.09 mg TP/L	Gradiënt	Afname gevoelige soorten (IBI index)	Miltner & Rankin 1998

## ►► 5 CONCLUSIES

---

Het effect van de verrijking met nutriënten op beekecosystemen is afhankelijk van de oevervegetatie en de breedte van de beek. Bij voldoende licht leidt een toename in nutriënten tot een toename in primaire productie van benthische algen zolang de betreffende nutriënten limiterend zijn, waarna waarschijnlijk verzadiging optreedt bij concentraties rond 0.03-0.06 mg TP/L en 0.5-1.0 (tot 2.0) TN mg/L (asymptotisch verloop). Waarschijnlijk hebben nutriënten een vergelijkbaar effect op de waterplanten, maar de studie naar dit effect wordt gecompliceerd doordat de meeste waterplanten in beken geworteld zijn en zowel nutriënten uit het sediment en het water kunnen opnemen. Bij veel organisch materiaal (bijv. bladval) in de beek leidt een toename in nutriënten tot een toename in decompositie. De respons van decompositie op verrijking met nutriënten volgt waarschijnlijk, net als bij de benthische algen, een asymptotische curve met een maximale verzadiging. Er zijn te weinig studies om conclusies te trekken bij welke concentraties een maximale verzadiging in decompositie optreedt, maar het lijkt erop dat deze waarde in dezelfde range liggen als de nutriëntenconcentraties waarbij effecten op de primaire productie optreden. Beide processen beïnvloeden vervolgens de soortensamenstelling en secundaire productie van fauna (macrofauna en vissen) door een afname in zuurstofgehalten, een homogener habitat en veranderingen in de voedselkwaliteit en voedselkwantiteit.

Dichte beschaduwing door bebossing langs de oever kan de response van benthische algen door verrijking met nutriënten sterk verminderen, maar niet volledig te niet doen. Er zullen dan ook nog steeds negatieve effecten op de decompositie optreden. Zo kan de toename van decompositie leiden tot een afname in detritus in de zomer, wat een negatief effect kan hebben op soorten die hun levenscyclus hebben aangepast aan de timing van deze voedselbron waardoor verschuivingen in het voedselweb kunnen optreden. Op basis van de causale verbanden tussen nutriënten en de ecologische effecten kan worden geconcludeerd dat zelfs bij een 'zeer goede' score op de huidige Nederlandse KRW-maatlatten voor beken waarschijnlijk al maximale verzadiging in de primaire productie is opgetreden, waardoor er geen beperking op de benthische algengroei is.

Dit betekent dat de huidige grenswaarden voor nutriënten te hoog zijn voor een gezonde ecologie en dat de Nederlandse beekecosystemen op dit moment zelfs bij een 'zeer goede' score voor N en P niet beschermd zijn tegen de negatieve effecten van verrijking met nutriënten. De daarbij horende maatregelen zijn beschreven in het kennisdocument 'Terugdringen fosforbelasting' (Verdonschot & Verdonschot 2020a).

## ▶▶ 6 LITERATUUR

- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer: Dordrecht.
- Altenburg, W., Arts, G., Baretta-Bekker, J. G., van den Berg, M. S., van den Broek, T., Buskens, R., ... & Walvoort, D. (2018). Referenties en maatlatten voor natuurlijke watertypen voor de Kaderrichtlijn Water 2021-2027 (No. 2018-49). Stowa.
- Beketov, M. (2004). Different sensitivity of mayflies (Insecta, Ephemeroptera) to ammonia, nitrite and nitrate: linkage between experimental and observational data. *Hydrobiologia*, 528, 209-216.
- Bennett, M. G., & Lee, S. S. (2019). Measuring Lotic Ecosystem Responses to Nutrients: A Mismatch that Limits the Synthesis and Application of Experimental Studies to Management. *Limnology and oceanography bulletin*, 28, 26.
- Bennett, M. G., Schofield, K. A., Lee, S. S., & Norton, S. B. (2017). Response of chlorophyll a to total nitrogen and total phosphorus concentrations in lotic ecosystems: a systematic review protocol. *Environmental evidence*, 6, 18.
- Benstead, J. P., Rosemond, A. D., Cross, W. F., Wallace, J. B., Eggert, S. L., Suberkropp, K., ... & Tant, C. J. (2009). Nutrient enrichment alters storage and fluxes of detritus in a headwater stream ecosystem. *Ecology*, 90, 2556-2566.
- Biggs, B. J. (2000). Eutrophication of streams and rivers: dissolved nutrient-chlorophyll relationships for benthic algae. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, 17-31.
- Birgand, F., Skaggs, R. W., Chescheir, G. M., & Gilliam, J. W. (2007). Nitrogen removal in streams of agricultural catchments – a literature review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 37, 381-487.
- Borchardt, M. A. (1996). Nutrients. In: Stevenson, R. J., Bothwell, M. L., Lowe, R. L., & Thorp, J. H. *Algal ecology: Freshwater benthic ecosystem*. Academic press: San Diego, CA, USA, pp. 183-227.
- Bothwell, M. L. (1988). Growth rate responses of lotic periphytic diatoms to experimental phosphorus enrichment: the influence of temperature and light. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 261-270.
- Bothwell, M. L. (1989). Phosphorus-limited growth dynamics of lotic periphytic diatom communities: areal biomass and cellular growth rate responses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1293-1301.
- Bouwman, A. F., Bierkens, M. F. P., Griffioen, J., Hefting, M. M., Middelburg, J. J., Middelkoop, H., & Slomp, C. P. (2013). Nutrient dynamics, transfer and retention along the aquatic continuum from land to ocean: towards integration of ecological and biogeochemical models. *Biogeosciences*, 10, 1-22.
- Bowden, W. B., Glime, J. M., & Riis, T. (2017). Macrophytes and bryophytes. In: Hauer, F. R., & Lamberti, G. (Eds.). *Methods in stream ecology*. Academic Press: London, UK. pp. 243-271.
- Bowes, M. J., Smith, J. T., Hilton, J., Sturt, M. M., & Armitage, P. D. (2007). Periphyton biomass response to changing phosphorus concentrations in a nutrient-impacted river: a new methodology for phosphorus target setting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 227-238.
- Brock, T. D., & Madigan, M. T. (1991). *Biology of Microorganisms*. Prentice-Hall: New Jersey.
- Butcher, R. W. (1933). Studies on the ecology of rivers: I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain. *The Journal of Ecology*, 58-91.
- Camargo, J. A., & Alonso, Á. (2006). Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: a global assessment. *Environment international*, 32, 831-849.
- Camargo, J. A., Alonso, A., & Salamanca, A. (2005). Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere*, 58, 1255-1267.
- Canfield Jr, D. E., & Hoyer, M. V. (1988). Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 1467-1472.
- Carr, G. M. & Chambers, P. A. (1998). Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in a Canadian prairie river. *Freshwater Biology*, 39, 525-536.
- Chambers, P. A., Prepas, E. E., Hamilton, H. R., & Bothwell, M. L. (1991). Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications*, 1, 249-257.
- Chapman, G. (1986). *Ambient water quality criteria for dissolved oxygen*. US environmental Protection Agency, Office of Water Regulations and Standards, Washington DC, EPA, 440/5-86-003.
- Chetelat, J., Pick, F. R., Morin, A., & Hamilton, P. B. (1999). Periphyton biomass and community composition in rivers of different nutrient status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 560-569.

- Clarke, S. J. (2002). Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Progress in Physical Geography*, 26, 159-172.
- Clarke, S. J. (2002). Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Progress in Physical Geography*, 26, 159-172.
- Clarke, S. J., & Wharton, G. (2001). Sediment nutrient characteristics and aquatic macrophytes in lowland English rivers. *Science of the Total Environment*, 266, 103-112.
- Cross, W. F., Johnson, B. R., Wallace, J. B., & Rosemond, A. D. (2005). Contrasting response of stream detritivores to long-term nutrient enrichment. *Limnology and Oceanography*, 50, 1730-1739.
- Cross, W. F., Wallace, J. B., & Rosemond, A. D. (2007). Nutrient enrichment reduces constraints on material flows in a detritus-based food web. *Ecology*, 88, 2563-2575.
- Cross, W. F., Wallace, J. B., Rosemond, A. D., & Eggert, S. L. (2006). Whole-system nutrient enrichment increases secondary production in a detritus-based ecosystem. *Ecology*, 87, 1556-1565.
- Cummins, K. W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24, 631-641.
- Cummins, K. W., & Klug, M. J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual review of ecology and systematics*, 10, 147-172.
- Danger, M., Gessner, M. O., & Bärlocher, F. (2016). Ecological stoichiometry of aquatic fungi: current knowledge and perspectives. *Fungal Ecology*, 19, 100-111.
- Davis, J. C. (1975). Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32, 2295-2332.
- Davis, J. M., Rosemond, A. D., Eggert, S. L., Cross, W. F., & Wallace, J. B. (2010b). Nutrient enrichment differentially affects body sizes of primary consumers and predators in a detritus-based stream. *Limnology and Oceanography*, 55, 2305-2316.
- Davis, J. M., Rosemond, A. D., Eggert, S. L., Cross, W. F., & Wallace, J. B. (2010a). Long-term nutrient enrichment decouples predator and prey production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 121-126.
- Demi, L. M., Benstead, J. P., Rosemond, A. D., & Maerz, J. C. (2019). Experimental N and P additions alter stream macroinvertebrate community composition via taxon-level responses to shifts in detrital resource stoichiometry. *Functional Ecology*, 33, 855-867.
- Dodds, W. K. (2003). Misuse of inorganic N and soluble reactive P concentrations to indicate nutrient status of surface waters. *Journal of the North American Benthological Society*, 22, 171-181.
- Dodds, W. K. (2006). Eutrophication and trophic state in rivers and streams. *Limnology and Oceanography*, 51, 671-680.
- Dodds, W. K. (2007). Trophic state, eutrophication and nutrient criteria in streams. *Trends in ecology & evolution*, 22, 669-676.
- Dodds, W. K., & Gudder, D. A. (1992). The ecology of *Cladophora*. *Journal of Phycology*, 28, 415-427.
- Dodds, W. K., & Smith, V. H. (2016). Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in streams. *Inland Waters*, 6, 155-164.
- Dodds, W. K., & Welch, E. B. (2000). Establishing nutrient criteria in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, 186-196.
- Dodds, W. K., Jones, J. R., & Welch, E. B. (1998). Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research*, 32, 1455-1462.
- Dodds, W. K., Smith, V. H., & Lohman, K. (2002). Nitrogen and phosphorus relationships to benthic algal biomass in temperate streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 865-874.
- Dodds, W. K., Smith, V. H., & Lohman, K. (2006). Erratum: Nitrogen and phosphorus relationships to benthic algal biomass in temperate streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 1190-1191.
- Dos Reis Oliveira, P. C., van der Geest, H. G., Kraak, M. H., & Verdonschot, P. F. (2019). Land use affects lowland stream ecosystems through dissolved oxygen regimes. *Scientific reports*, 9, 1-10.
- Dudley, T. L., Cooper, S. D., & Hemphill, N. (1986). Effects of macroalgae on a stream invertebrate community. *Journal of the North American Benthological Society*, 5, 93-106.
- Essington, T. E., & Carpenter, S. R. (2000). Nutrient cycling in lakes and streams: Insights from a comparative analysis. *Ecosystems* 3, 412-412.

- Evans-White, M. A., Dodds, W. K., Huggins, D. G., & Baker, D. S. (2009). Thresholds in macroinvertebrate biodiversity and stoichiometry across water-quality gradients in Central Plains (USA) streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 28, 855-868.
- Evans-White, M. A., R. S. Stelzer, & Lamberti, G. A. (2005). Taxonomic and regional patterns in benthic macroinvertebrate elemental composition in streams. *Freshwater Biology* 50,1786-1799.
- Feminella, J. W., & Hawkins, C. P. (1995). Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 465-509.
- Ferreira, V., Castagnyrol, B., Koricheva, J., Gulis, V., Chauvet, E., & Graça, M. A. (2015). A meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in streams. *Biological Reviews*, 90, 669-688.
- Ferreira, V., Castagnyrol, B., Koricheva, J., Gulis, V., Chauvet, E., & Graça, M. A. (2015). A meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in streams. *Biological Reviews*, 90, 669-688.
- Ferreira, V., Elozegi, A., Tiegs, S. D. Von Schiller, D., Young, R. (2020). Organic Matter Decomposition and Ecosystem Metabolism as Tools to Assess the Functional Integrity of Streams and Rivers—A Systematic Review. *Water*, 12, 3523.
- Figueroa, J. M. T., M. J. López-Rodríguez, & Villar-Argaiz, M. (2019). Spatial and seasonal variability in the trophic role of aquatic insects: an assessment of functional feeding group applicability. *Freshwater Biology*, 64, 954-966.
- Fillos, J., & Swanson, W. R. (1975). The release rate of nutrients from river and lake sediments. *Journal Water Pollution Control Federation* 47: 1032-1042.
- Findlay, S., Tank, J., Dye, S., Valett, H. M., Mulholland, P. J., McDowell, W. H., ... & Bowden, W. B. (2002). A cross-system comparison of bacterial and fungal biomass in detritus pools of headwater streams. *Microbial Ecology*, 43, 55-66.
- Fox, H. M., & Taylor, A. E. (1955). The tolerance of oxygen by aquatic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 143, 214-225.
- Franklin, P. A. (2014). Dissolved oxygen criteria for freshwater fish in New Zealand: a revised approach. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48, 112-126.
- Franklin, P., Dunbar, M., & Whitehead, P. (2008). Flow controls on lowland river macrophytes: a review. *Science of the Total Environment*, 400, 369-378.
- Friberg, N., Skriver, J., Larsen, S. E., Pedersen, M. L., & Buffagni, A. (2010). Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication. *Freshwater Biology*, 55, 1405-1419.
- Frost, P. C., S. E. Tank, M. A. Turner, & Elser, J. J. (2003). Elemental composition of littoral invertebrates from oligotrophic and eutrophic Canadian lakes. *Journal of the North American Benthological Society* 22, 51-62.
- Garvey, J. E., Whiles, M. R., & Streicher, D. (2007). A hierarchical model for oxygen dynamics in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 1816-1827.
- Greenwood, J. L., & Rosemond, A. D. (2005). Periphyton response to long-term nutrient enrichment in a shaded headwater stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 2033-2045.
- Groenendijk, P., van Boekel, E., Renaud, L., Greijdanus, A., Michels, R., & de Koeijer, T. (2016). Landbouw en de KRW-opgave voor nutriënten in regionale wateren: het aandeel van landbouw in de KRW-opgave, de kosten van enkele maatregelen en de effecten ervan op de uit-en afspoeling uit landbouwgronden (No. 2749). Wageningen Environmental Research.
- Gulis, V., & Suberkropp, K. (2003). Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshwater biology*, 48, 123-134.
- Gulis, V., K. A. Kuehn, and K. Suberkropp. (2006). The role of fungi in carbon and nitrogen cycles in freshwater ecosystems. In: G. M. Gadd (eds). *Fungi in biogeochemical cycles*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 404-434
- Harrison M.D. (2016) Nutrient Dynamics. In: Kennish M.J. (eds) *Encyclopedia of Estuaries*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer: Dordrecht.
- Hart, D. D., & Robinson, C. T. (1990). Resource limitation in a stream community: phosphorus enrichment effects on periphyton and grazers. *Ecology*, 71, 1494-1502.
- Hill, W. R., Fanta, S. E., & Roberts, B. J. (2009). Quantifying phosphorus and light effects in stream algae. *Limnology and oceanography*, 54, 368-380.



- Horner, R. R., Welch, E. B., Seeley, M. R., & Jacoby, J. M. (1990). Responses of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration. *Freshwater biology*, 24, 215-232.
- Hutchinson, G. E. (1973). Marginalia: Eutrophication: The scientific background of a contemporary practical problem. *American Scientist*, 61, 269-279.
- Julian, J. P., Seegert, S. Z., Powers, S. M., Stanley, E. H., & Doyle, M. W. (2011). Light as a first-order control on ecosystem structure in a temperate stream. *Ecohydrology*, 4, 422-432.
- Kominoski, J. S., Rosemond, A. D., Benstead, J. P., Gulis, V., Maerz, J. C., & Manning, D. W. (2015). Low-to-moderate nitrogen and phosphorus concentrations accelerate microbially driven litter breakdown rates. *Ecological Applications*, 25, 856-865.
- Lacoul, P., & Freedman, B. (2006). Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, 14, 89-136.
- Lancaster, J., D. C. Bradley, A. Hogan, & Waldron, S. (2005). Intraguild omnivory in predatory stream insects. *Journal of Animal Ecology*, 74, 619-629.
- Levi, P. S., Riis, T., Alnøe, A. B., Peipoch, M., Maetzke, K., Bruus, C., & Baatrup-Pedersen, A. (2015). Macrophyte complexity controls nutrient uptake in lowland streams. *Ecosystems*, 18, 914-931.
- Loneragan, J. F., Grove, T. S., Robson, A. D., & Snowball, K. (1979). Phosphorus toxicity as a factor in zinc-phosphorus interactions in plants. *Soil Science Society of America Journal*, 43, 966-972.
- Madsen, J. D., Chambers, P. A., James, W. F., Koch, E. W., & Westlake, D. F. (2001). The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444, 71-84.
- Mainstone, C. P., & Parr, W. (2002). Phosphorus in rivers—ecology and management. *Science of the Total Environment*, 282, 25-47.
- Mallin, M. A., Johnson, V. L., Ensign, S. H., & MacPherson, T. A. (2006). Factors contributing to hypoxia in rivers, lakes, and streams. *Limnology and Oceanography*, 51, 690-701.
- Manning, D. W., Rosemond, A. D., Kominoski, J. S., Gulis, V., Benstead, J. P., & Maerz, J. C. (2015). Detrital stoichiometry as a critical nexus for the effects of streamwater nutrients on leaf litter breakdown rates. *Ecology*, 96, 2214-2224.
- Miltner, R. J. (2010). A method and rationale for deriving nutrient criteria for small rivers and streams in Ohio. *Environmental management*, 45, 842-855.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., ... & Nadelhoffer, K. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology letters*, 7, 584-600.
- Mulholland, P. J., & Webster, J. R. (2010). Nutrient dynamics in streams and the role of JNABS. *Journal of the North American Benthological Society* 29, 100-117.
- Mundie, J. H., Simpson, K. S., & Perrin, C. J. (1991). Responses of stream periphyton and benthic insects to increases in dissolved inorganic phosphorus in a mesocosm. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 2061-2072.
- Newbold, J. D., Elwood, J. W., O'Neill, R. V., & Winkle, W. V. (1981). Measuring nutrient spiralling in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 860-863.
- Nijboer, R. C. (2001). Nutriënten in stromende wateren; effecten van verrijking op de fysische, chemische en ecologische processen (No. 332). Alterra.
- Nijboer, R. C., & Verdonschot, P. F. (2004). Variable selection for modelling effects of eutrophication on stream and river ecosystems. *Ecological Modelling*, 177, 17-39.
- O'Hare, M. T., Baatrup-Pedersen, A., Baumgarte, I., Freeman, A., Gunn, I. D., Lázár, A. N., ... & Bowes, M. J. (2018). Responses of aquatic plants to eutrophication in rivers: a revised conceptual model. *Frontiers in plant science*, 9, 451.
- Odum, H. T. (1956). Primary production in flowing waters 1. *Limnology and oceanography*, 1, 102-117.
- Olsen, S. R. (1972). Micronutrient interactions. *Micronutrients in agriculture*, 243-264.
- Pascoal, C., & Cássio, F. (2004). Contribution of fungi and bacteria to leaf litter decomposition in a polluted river. *Applied and environmental microbiology*, 70, 5266-5273.
- Pearson, R. G., & Connolly, N. M. (2000). Nutrient enhancement, food quality and community dynamics in a tropical rainforest stream. *Freshwater Biology*, 43, 31-42.

- Philipot, J. M., & Patte, A. (1982). Water denitrification by a biological process. *Techniques et Sciences Municipales-L'Eau*, 77, 165-172.
- Phillips, S., Laanbroek, H. J., & Verstraete, W. (2002). Origin, causes and effects of increased nitrite concentrations in aquatic environments. *Reviews in environmental science and biotechnology*, 1, 115-141.
- Poikane, S., Kelly, M. G., Herrero, F. S., Pitt, J. A., Jarvie, H. P., Claussen, U., ... & Phillips, G. (2019). Nutrient criteria for surface waters under the European Water Framework Directive: Current state-of-the-art, challenges and future outlook. *Science of the Total Environment*, 695, 133888.
- Poikane, S., Várбірó, G., Kelly, M. G., Birk, S., & Phillips, G. (2020). Estimating river nutrient concentrations consistent with good ecological condition: More stringent nutrient thresholds needed. *Ecological Indicators*, 121, 107017.
- Ramírez, A., & Pringle, C. M. (2006). Fast growth and turnover of chironomid assemblages in response to stream phosphorus levels in a tropical lowland landscape. *Limnology and Oceanography*, 51, 189-196.
- Rier, S. T., & Stevenson, R. J. (2006). Response of periphytic algae to gradients in nitrogen and phosphorus in streamside mesocosms. *Hydrobiologia*, 561, 131-147.
- Riis, T., & Biggs, B. J. (2003). Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and oceanography*, 48, 1488-1497.
- Rosemond, A. D., Benstead, J. P., Bumpers, P. M., Gulis, V., Kominoski, J. S., Manning, D. W., ... & Wallace, J. B. (2015). Experimental nutrient additions accelerate terrestrial carbon loss from stream ecosystems. *Science*, 347, 1142-1145.
- Rosemond, A. D., Mulholland, P. J., & Elwood, J. W. (1993). Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrients and herbivores. *Ecology*, 74, 1264-1280.
- Rosemond, A. D., Pringle, C. M., Ramírez, A., & Paul, M. J. (2001). A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology*, 82, 2279-2293.
- Rosemond, A. D., Swan, C. M., Kominoski, J. S., & Dye, S. E. (2010). Non-additive effects of litter mixing are suppressed in a nutrient-enriched stream. *Oikos*, 119, 326-336.
- Russo, R. C. (1985). Ammonia, nitrite and nitrate. In: Rand, G. M., & Petrocelli, S. R. *Fundamentals of aquatic toxicology: methods and applications*. Hemisphere Publishing Corporation: Washington DC, pp. 455-471.
- Sand-Jensen, K., & Borum, J. (1991). Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 41, 137-175.
- Schneider, S., & Melzer, A. (2003). The Trophic Index of Macrophytes (TIM)—a new tool for indicating the trophic state of running waters. *International Review of Hydrobiology*, 88, 49-67.
- Scott, E. E., Prater, C., Norman, E., Baker, B. C., Evans-White, M., & Scott, J. T. (2013). Leaf-litter stoichiometry is affected by streamwater phosphorus concentrations and litter type. *Freshwater Science*, 32, 753-761.
- Singer, G. A., & Battin, T. J. (2007). Anthropogenic subsidies alter stream consumer–resource stoichiometry, biodiversity, and food chains. *Ecological Applications*, 17, 376-389.
- Smith, A. J., Bode, R. W., & Kleppel, G. S. (2007). A nutrient biotic index (NBI) for use with benthic macroinvertebrate communities. *Ecological Indicators*, 7, 371-386.
- Snyder, M. N., G. E. Small, & Pringle, C. M. (2015). Diet-switching by omnivorous freshwater shrimp diminishes differences in nutrient recycling rates and body stoichiometry across a food quality gradient. *Freshwater Biology*, 60, 526-536.
- Stelzer, R. S., & Lamberti, G. A. (2001). Effects of N:P ratio and total nutrient concentration on stream periphyton community structure, biomass, and elemental composition. *Limnology and Oceanography*, 46, 356-367.
- Stelzer, R. S., & Lamberti, G. A. (2001). Effects of N:P ratio and total nutrient concentration on stream periphyton community structure, biomass, and elemental composition. *Limnology and Oceanography*, 46, 356-367.
- Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2002). *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press: Princeton, NJ.
- Suberkropp, K., Gulis, V., Rosemond, A. D., & Benstead, J. P. (2010). Ecosystem and physiological scales of microbial responses to nutrients in a detritus-based stream: Results of a 5-year continuous enrichment. *Limnology and Oceanography*, 55, 149-160.
- Tant, C. J., Rosemond, A. D., & First, M. R. (2013). Stream nutrient enrichment has a greater effect on coarse than on fine benthic organic matter. *Freshwater Science*, 32, 1111-1121.

- Taylor, J. M., King, R. S., Pease, A. A., & Winemiller, K. O. (2014). Nonlinear response of stream ecosystem structure to low-level phosphorus enrichment. *Freshwater Biology*, 59, 969-984.
- Tolkamp, H. H. (1980). Organism-substrate relationships in lowland streams. PhD Thesis, Agricultural University Wageningen, Wageningen, The Netherlands.
- Van Dam, H., Mertens, A., & Sinkeldam, J. (1994). A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28, 117-133.
- Van der Lee, G. H., Vonk, J. A., Verdonschot, R. C. M., Kraak, M. H. S., Verdonschot, P. F. M., & Huisman, J. (2020). Eutrophication induces shifts in the trophic position of invertebrates in aquatic food webs. *Ecology* (online early), e03275.
- Van Geest, G., Verdonschot, P. F. M., Schippers, P., Veraart, A. J., Roelofs, J., & Tomassen, H. (2021). Ecologische effecten van stikstof op Nederlandse oppervlaktewateren.
- Van Nieuwenhuysse, E. E., & Jones, J. R. (1996). Phosphorus chlorophyll relationship in temperate streams and its variation with stream catchment area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 99-105.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 37, 130-137.
- Veraart, A. J., Romaní, A. M., Tornés, E., & Sabater, S. (2008). Algal response to nutrient enrichment in forested oligotrophic stream. *Journal of Phycology*, 44, 564-572.
- Verdonschot, P. F. M. (2000). Natuurlijke levensgemeenschappen van de Nederlandse binnenwateren deel 2, beken; achtergronddocument bij het 'Handboek Natuurdoeltypen in Nederland'. Rapport No. AS-02. EC-LNV. Alterra: Wageningen.
- Verdonschot, P. F. M., & Verdonschot, R. C. M. (2020a). Terugdringen fosforbelasting. (Notitie Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK), Zoetwatersystemen, Wageningen Environmental Research). Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research.
- Verdonschot P.F.M. & Verdonschot R.C.M. (2020b). Beekslib. Kennisimpuls Waterkwaliteit. Notitie Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK), Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 17 pp.
- Verdonschot P.F.M. & Verdonschot R.C.M. (2020c). Factsheet: Stroming en waterbeweging. Kennisimpuls Waterkwaliteit. Notitie Kennisimpuls waterkwaliteit (KIWK), Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 13 pp.
- Wang, H., Wang, P. F., & Zhang, H. (2009). Use of phosphorus to alleviate stress induced by cadmium and zinc in two submerged macrophytes. *African Journal of Biotechnology*, 8, 2176-2183.
- Wang, L., Robertson, D. M., & Garrison, P. J. (2007). Linkages between nutrients and assemblages of macroinvertebrates and fish in wadeable streams: implication to nutrient criteria development. *Environmental management*, 39, 194-212.
- Webster, J. (1975). Analysis of potassium and calcium dynamics in stream ecosystems on three Southern Appalachian watersheds of contrasting vegetation. Ph.D dissertation, University of Georgia, Athens, GA.
- Weigelhofer G., Hein T., Bondar-Kunze E. (2018) Phosphorus and Nitrogen Dynamics in Riverine Systems: Human Impacts and Management Options. In: Schmutz S., Sendzimir J. (eds) Riverine Ecosystem Management. Aquatic Ecology Series, 8. Springer: Cham.
- Wetzel, R.G., Ward, A.K., 1992. Primary production. In: Calow, P, Petts, G.E. (Eds.), *The Rivers Handbook*, vol. 1. Blackwell Scientific Publications: Oxford, UK, pp. 354-369.
- Wilzbach, M. A., & Cummins, K. W. (2019). Rivers and streams: physical setting and adapted biota. In Fath, B. D. *Encyclopedia of ecology*, 2nd edition. Elsevier: Amsterdam, pp. 594-606.
- Withers, P. J. A., & Jarvie, H. P. (2008). Delivery and cycling of phosphorus in rivers: a review. *Science of the Total Environment*, 400, 379-395.
- Wong, S. L., Clark, B., & Kosciuw, R. F. (1979). An examination of the effects of nutrients on the water quality of shallow rivers. *Hydrobiologia*, 63, 231-239.
- Woodward, G., Gessner, M. O., Giller, P. S., Gulis, V., Hladyz, S., Lecerf, A., ... & Dobson, M. (2012). Continental-scale effects of nutrient pollution on stream ecosystem functioning. *Science*, 336, 1438-1440.

- Wootton, K. L. (2017). Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshwater Biology*, 62, 821-832.
- Wurtsbaugh, W. A., Paerl, H. W., & Dodds, W. K. (2019). Nutrients, eutrophication and harmful algal blooms along the freshwater to marine continuum. *Water*, 6, e1373.
- Zhang, P., R. F. van den Berg, C. H. A. van Leeuwen, B. A. Blonk, & Bakker, E. S. (2018). Aquatic omnivores shift their trophic position towards increased plant consumption as plant stoichiometry becomes more similar to their body stoichiometry. *PloS One*, 13, e0204116.



Kennisimpuls  
**WATERKWALITEIT**