voor systeemgericht natuurherstel

Stichting Bargerveen

Systeemgerichte bestrijding van watercrassula

2017

H.H. van Kleef
E. Brouwer
J.M.M. van der Loop
M. Buiks
E.C.H.E.T. Lucassen

Colofon

COLOFON

Titel:	Systeemgerichte bestrijding van watercrassula
Auteurs:	H.H. van Kleef, E. Brouwer, J.M.M. van der Loop, M. Buiks & E.C.H.E.T. Lucassen
Foto voorkant:	Watercrassulabesmetting T' Akkerenven – J.M.M. van der Loop
Gefinancierd door:	Subsidie Biodiversiteit en leefgebieden, provincie Noord-Brabant Ontwikkeling + Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) Team invasieve exoten, NVWA

© Niets uit deze rapportage mag worden overgenomen, zonder toestemming van de Stichting Bargerveen.

Stichting Bargerveen | Nijmegen | 2017

www.stichtingbargerveen.nl | www.linkedin.com/company/stichting-bargerveen

Inhoud

Inhoud 6
Samenvatting 8
Summary 10
Dankwoord 12
1 Inleiding 14
1.1 Invasies van watercrassula 14
1.1.1 Snelle opmars in Nederland 14
1.1.2 Effecten van watercrassula-invasies 15
1.1.3 Eigenschappen van watercrassula 16
1.2 Ervaringen met watercrassulabestrijding 18
1.3 Ontwikkelen van een systeembenadering 19
1.3.1 Hypothesen voor watercrassula-invasies in de Nederlandse natuur 19
1.3.2 Van onderzoek naar beheer 19
2 Kennisontwikkeling 22
2.1 Aanpak 22
2.2 Onderzoek 1: Literatuurstudie naar fysiologie en standplaatscondities 22
2.2.1 Inleiding 22
2.2.2 Onderzoeksopzet 22
2.2.3 Resultaten 22
2.2.4 Samenvattend 25
2.3 Onderzoek 2: Veldstudie naar aanwijzingen voor sturende omgevingscondities op watercrassula-invasies 25
2.3.1 Inleiding 25
2.3.2 Experiment opzet 26
2.3.3 Resultaten 27
2.3.4 Conclusies 33
2.4 Onderzoek 3: Experimenteel onderzoek naar effecten van nutriëntenbeschikbaarheid en concurrentie op groei van watercrassula 36
2.4.1 Inleiding 36
2.4.2 Experimentopzet 37
2.4.3 Resultaten 41
2.4.4 Conclusies 60
2.5 Onderzoek 4: Experimenteel onderzoek naar effecten van ganzenbemesting en concurrentie op vestiging van watercrassula 63
2.5.1 Inleiding 63
2.5.2 Experimentopzet 64
2.5.3 Resultaten 66
2.5.4 Conclusies 67
3 Maatregelen voor systeemgerichte bestrijding van watercrassula 69
4 Literatuur 72
Bijlage 1. Gebieden, coördinaten van meetpunten, vegetatie en abiotiek 75
Bijlage 2. Methoden chemische analyses 87
Bijlage 3. Protocollen stockoplossingen 88
Bijlage 4. Protocol maken van de toe te dienen nutriënten 89

Samenvatting

Steeds vaker wordt de uit Australië afkomstige watercrassula (*Crassula helmsii*) aangetroffen in natuurterreinen. Daarbij kunnen inheems soorten worden overwoekerd, waaronder kenmerkende soorten uit het habitattype zwakgebufferde vennen (H3130). Uitroeien van deze exoot blijkt vrijwel onmogelijk en vormen van controle zijn niet voorhanden. In dit project is onderzocht of het mogelijk is om watercrassula onder controle te houden en daarmee ecologische schade te voorkomen. De onderzochte mechanismen hiervoor zijn nutriëntenlimitatie en concurrentie met inheemse soorten. De mogelijkheden voor een dergelijke systeemgerichte bestrijding zijn in vier studies onderzocht en worden in deze rapportage besproken.

Het eerste onderzoek bestaat uit een literatuurstudie gericht op informatie over de gunstige en ongunstige standplaatseigenschappen van watercrassula. De soort kan in vele watertypen voorkomen, ook in troebel water en op droogvallende plekken. De soort is aangepast aan een beperkte koolstofbeschikbaarheid. Daarnaast lijkt verrijking met nutriënten een rol te spelen in de invasiviteit van watercrassula: stijging van geleidingsvermogen en fosfaat lijken faciliterend te werken.

In een veldstudie zijn de groeiplaatsen van watercrassula in Nederland onderzocht. De soort vertoont zowel op het land als in het water een negatief verband met de ontwikkeling van andere planten. Knolrus en vlottende bies zijn in staat met watercrassula te concurreren om licht, ruimte en nutriënten in het water. Wanneer laagblijvende planten aanwezig zijn is er sprake van competitie in de wortelzone. Daar de veldstudie een momentopname betrof en besmettingen met watercrassula relatief nieuw zijn, is niet te beoordelen welke van de soorten de concurrentiestrijd op langere termijn gaan winnen. Naast concurrentie beperkt een lage koolstofdioxidebeschikbaarheid de groei van watercrassula. Dit proces speelt alleen onder water daar de koolstoflimitatie verloren gaat onder atmosferische omstandigheden. De veldstudie heeft geen aanwijzingen opgeleverd dat andere omgevingsfactoren dan concurrentie en koolstofbeschikbaarheid een rol spelen in het tot dominantie komen van watercrassula.

Veel problemen met watercrassula doen zich voor op droogvallende oevers op locaties waar vennen zijn hersteld op voormalige landbouwgronden. Dit leidt tot de vraag of watercrassula een kale bodem en/of enige vermesting nodig heeft om tot dominantie te komen op deze oevers. Deze vraag is beantwoord in een laboratoriumexperiment. Hierin is watercrassula opgekweekt bij verschillende nutriëntenconcentraties (stikstof en fosfaat). Op zeer voedselarme bodem vond vrijwel geen uitbreiding van watercrassula plaats. Echter, wanneer de bodem met stikstof verrijkt was, nam de groei van watercrassula sterk toe. Bij een verrijking met fosfaat was deze reactie minder sterk. Tevens is watercrassula opgekweekt in aanwezigheid van moerashertshooi en oeverkruid. Moerashertshooi bleek in een relatief lage bedekking in beperkte mate in staat om groei van watercrassula te onderdrukken. Oeverkruid, daarentegen, concurreerde sterk met watercrassula om voedingsstoffen en zorgde voor een sterke reductie in de groei van watercrassula. Uit het onderzoek blijkt dat watercrassula geen superieure concurrent is en in goed begroeide voedselarme ecosystemen waarschijnlijk niet tot moeilijk dominant kan worden. Echter, wanneer verstoring in een ecosysteem plaatsvindt, waarbij kale bodems ontstaan, kan watercrassula zijn slag slaan en tot dominantie komen. De veldwaarnemingen laten zien dat zo'n dominantiestadium zich bijna niet laat verdringen.

Tot slot is onderzocht of een goed ontwikkelde vegetatie de vestiging van watercrassula kan verhinderen en of ganzenmest vestiging en groei van watercrassula mogelijk maakt in een gesloten vegetatie. Een goed ontwikkelde vegetatie van oeverkruid en glaskroos bleken de vestigingskans en groei van watercrassula te verminderen. Ganzenmest zorgde vooral op een kale bodem naast een sterkere groei ook voor een betere vestiging van watercrassula. Maar in een gesloten vegetatie had ganzenmest geen effect op vestiging en groei. Dit experiment bevestigt dat watercrassula in intacte systemen minder kans heeft op vestiging. Bovendien blijkt mest van watervogels bij te dragen aan de sterke uitbreiding van watercrassula.

De uitkomsten van de onderzoeken zijn in het afsluitende deel van het rapport vertaald naar beheermaatregelen voor systeemgericht beheer tegen watercrassula. De komende jaren zullen in verschillende natuurgebieden deze maatregelen in veldexperimenten worden getest. Op basis van de bevindingen in onderhavige studie, is de combinatie van onderstaande maatregelen mogelijk geschikt om dominantie van watercrassula tegen te gaan:

1. Minimaliseer vermestingsbronnen. Aanvoer van nutriënten via bijvoorbeeld oppervlaktewater, bladval en watervogels moet zoveel mogelijk beperkt worden.
2. Doorbreek dominantie van watercrassula. Dat kan door crassulabegroeiingen af te dekken met folie of weg te plaggen. In het water kan bij niet al te dichte begroeiingen mogelijk gedurende langere tijd zeer koolstofarm worden gestuwd, waardoor de planten afnemen door koolstofgebrek.
3. Bestrijding van watercrassula moet worden opgevolgd door het stimuleren van inheemse soorten, die concurreren om voedingsstoffen. Door te zorgen dat kale bodem sneller begroeid raakt met soorten, die passen bij biotoop, zijn er minder voedingsstoffen beschikbaar voor de groei van watercrassula. Bij voorkeur wordt gebruik gemaakt van plantenmateriaal uit hetzelfde gebied en van soorten die ecologisch passen in het biotoop.
4. Werk schoon. Door laarzen en onderhoudsmateriaal te reinigen alvorens onbesmette gebieden te betreden wordt de kans op verdere verspreiding verkleind.

Summary

The invasive non-native Australian swamp stonecrop (*Crassula helmsii*) is expanding rapidly in the Netherlands. Dominance of stonecrop locally threatens species characteristic for soft waters. Eradication of stonecrop is almost impossible as it easily grows back from seeds and fragments. This report describes four studies that explore the possibilities for control of stonecrop invasions using nutrient limitation as well as competition with native species.

A literature survey was conducted identifying environmental factors determining the habitat suitability of the species. Australian swamp stonecrop can grow in a variety of water types, including turbid waters and emerging shores. The species is adapted to grow in water low in carbon dioxide. Nutrient enrichment appears to stimulate growth, as sites with stonecrop dominance have elevated phosphate concentrations as well as a higher conductivity.

A field study was performed in order to determine suboptimal conditions for stonecrop growth. On shores and in water bodies stonecrop abundance was negatively correlated with cover of native species. Native species appear to compete for light and nutrients. It is however not possible to predict who will win the competition. Submerged stonecrop may be limited by the availability of carbon dioxide. However when the plants become exposed to the atmosphere carbon is no longer limiting.

The effects of nitrogen and phosphorous addition on growth of Australian swamp stonecrop were tested experimentally. In the experiment we tested also whether native species (shoreweed *Littorella uniflora* and marsh St. John's wort *Hypericum elodes*) are able to compete with stonecrop under natural, nutrient poor conditions and enriched conditions. On nutrient poor soil, growth of stonecrop was minimal. Phosphorous additions had a minor positive effect on stonecrop growth. Under elevated nitrogen concentrations growth was greatly enhanced. Marsh St. John's wort was, in a low density, not able to stop growth of stonecrop. However, shoreweed was the stronger competitor and exhibited stronger growth than stonecrop.

A third experiment was conducted in order to determine whether a closed canopy of native species can prevent settlement of Australian swamp stonecrop. Small stonecrop fragments were introduced on bare soil and in three types of native vegetation: monoculture of shoreweed, monoculture of six-stamened waterwort (*Elatine hexandra*) and a mixed culture of peat moss (*Sphagnum spec.*), mars St. John's wort and many-stalked spine-rush (*Eleocharis multicaulis*). Goose dropping were added to simulate dispersal by geese and to determine if nutrient addition by Goose faeces is able to mitigate the strong competition by native species. The closed canopies of native species strongly reduced settlement of stonecrop as compared to bare soil. In particular on bare soil, goose faeces increased growth of stonecrop. On the other hand, growth in a closed canopy of native species was very slow even with the addition of faeces.

To summarize: it is unlikely that Australian swamp stonecrop can become invasive in well-vegetated nutrient poor ecosystems. However, when the ecosystem is disturbed and patches of bare soil are created, stonecrop will be able to rapidly spread, grow and become the dominant species.

Based on the results of these studies, preliminary management actions have been formulated to control invasions of Australian swamp stonecrop. The following years these measures will be tested in the field. The following measures have been identified as possibly effective for stonecrop control:

1. Reduce and minimize nutrients. Input of nutrients through surface water, leafs and waterfowl should be minimized.
2. Reduce dominance of stonecrop. This may be achieved by covering swards with heavy plastic foil or sod cutting. Prolonged inundation with carbon poor water may be effective in submerged, not to dense vegetation.
3. Facilitate native species. After reducing the dominance of stonecrop or after removal of vegetation, soil or sediment layers, native species can be introduced to provide competitors for nutrients. Preferable, local plant material is used for the introductions. Although care should be taken that no extensive bare patches of soil are created when harvesting the local material.
4. Prevent further contaminations. Boots and equipment should be cleaned, before other uncontaminated areas are visited.

Dankwoord

Een groot aantal mensen heeft bijgedragen aan de uitvoering van onderhavige onderzoek.

Het veldonderzoek is uitgevoerd met de medewerking en toestemming van de plaatselijke terreinbeheerders: Corine Geujen, Arjen Simons, Bart Portzgen, Theo Bakker, Hans Backs, Rob van den Burg, Willem Aarts, Donald van Hoek, Ron Rijken, Cecile Gulikers, Gijs Clement, Michel Hendrix, Gabi Bollen, Martin Mos, Robert Frantzen, Piet van den Munckhof en Jap Smits.

De experimenten zijn uitgevoerd in het kassencomplex van de Radboud Universiteit. Daaraan hebben de volgende mensen bijgedragen: Julian Brouwer, Gerard van de Weerden, Leon Lamers, Paul van der Ven, Rick Kuiperij en Jeroen Graafland.

Inhoudelijk werd het onderzoek ondersteund door het OBN-deskundigenteam Nat Zandlandschap, de Nederlandse Voedsel- en Warenautoriteit, in de persoon van Johan van Valkenburg en de Provincie Noord-Brabant, in de persoon van Wiel Poelmans.

Financiering werd verkregen vanuit de subsidieregeling Biodiversiteit en leefgebieden van de Provincie Noord-Brabant, het programma OBN (Ontwikkeling en beheer natuurkwaliteit) en de Nederlandse Voedsel- en Warenautoriteit.

Allemaal hartelijk dank!

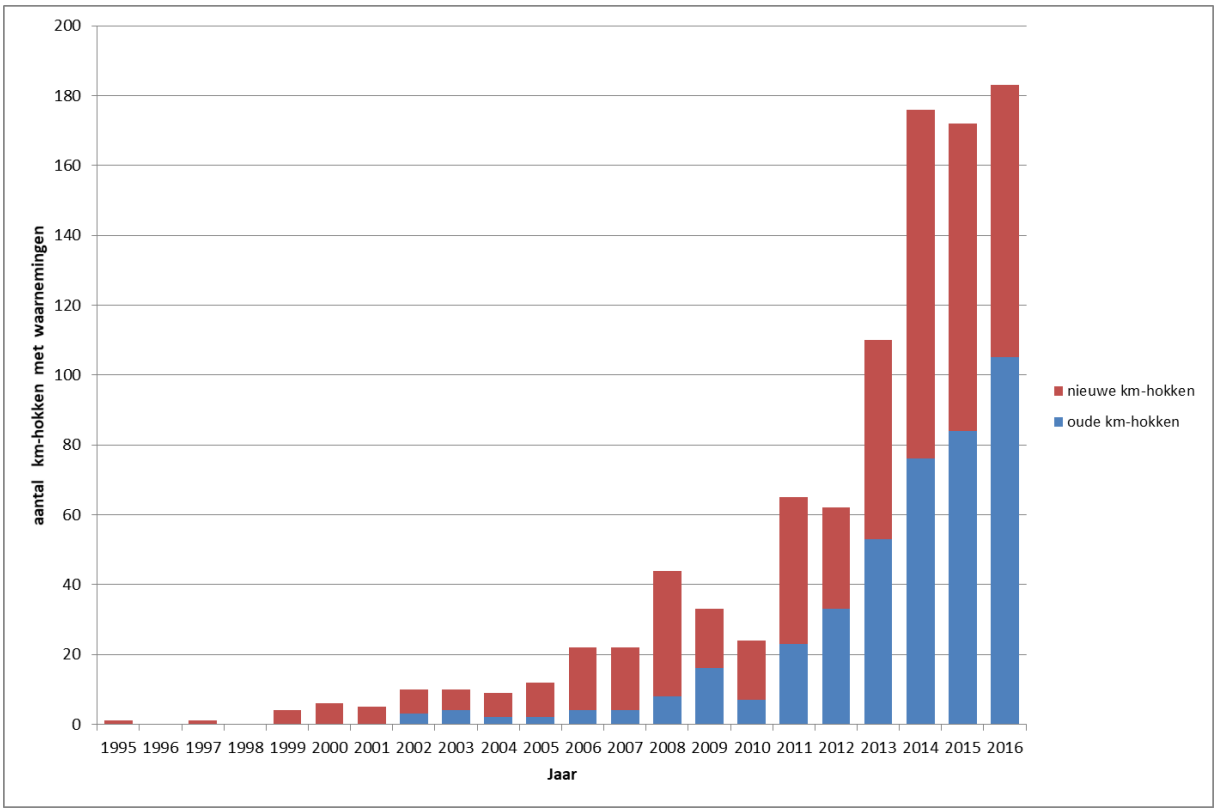
1 Inleiding

1.1 Invasies van watercrassula

1.1.1 Snelle opmars in Nederland

Op steeds meer plaatsen in Nederland is de uit Australië afkomstige plant watercrassula (*Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, figuur 1.1) aanwezig. Voor het eerst werd deze soort aangetroffen in het Padvindersven (West-Brabant) (Brouwer en Den Hartog 1996). Omstreeks de eeuwwisseling is de soort met een echte opmars begonnen en sindsdien neemt het aantal vindplaatsen snel toe (figuur 1.2). De soort bleef niet tot Noord-Brabant beperkt (figuur 1.3). Al snel verschenen de eerste groeiplaatsen in Zeeland en de duinen van Zuid-Holland. Daarna volgenden Overijssel, Drenthe, Gelderland en Limburg. Sinds 2013 zijn er waarnemingen uit alle provincie en zelfs op enkele Waddeneilanden is inmiddels watercrassula aangetroffen. Ook in België, Groot-Brittannië en Duitsland is de soort invasief (Minchin 2008).

Figuur 1.1. Dichte begroeiing van watercrassula.
Figure 1.1. Dense sward of Australian swamp stonecrop.

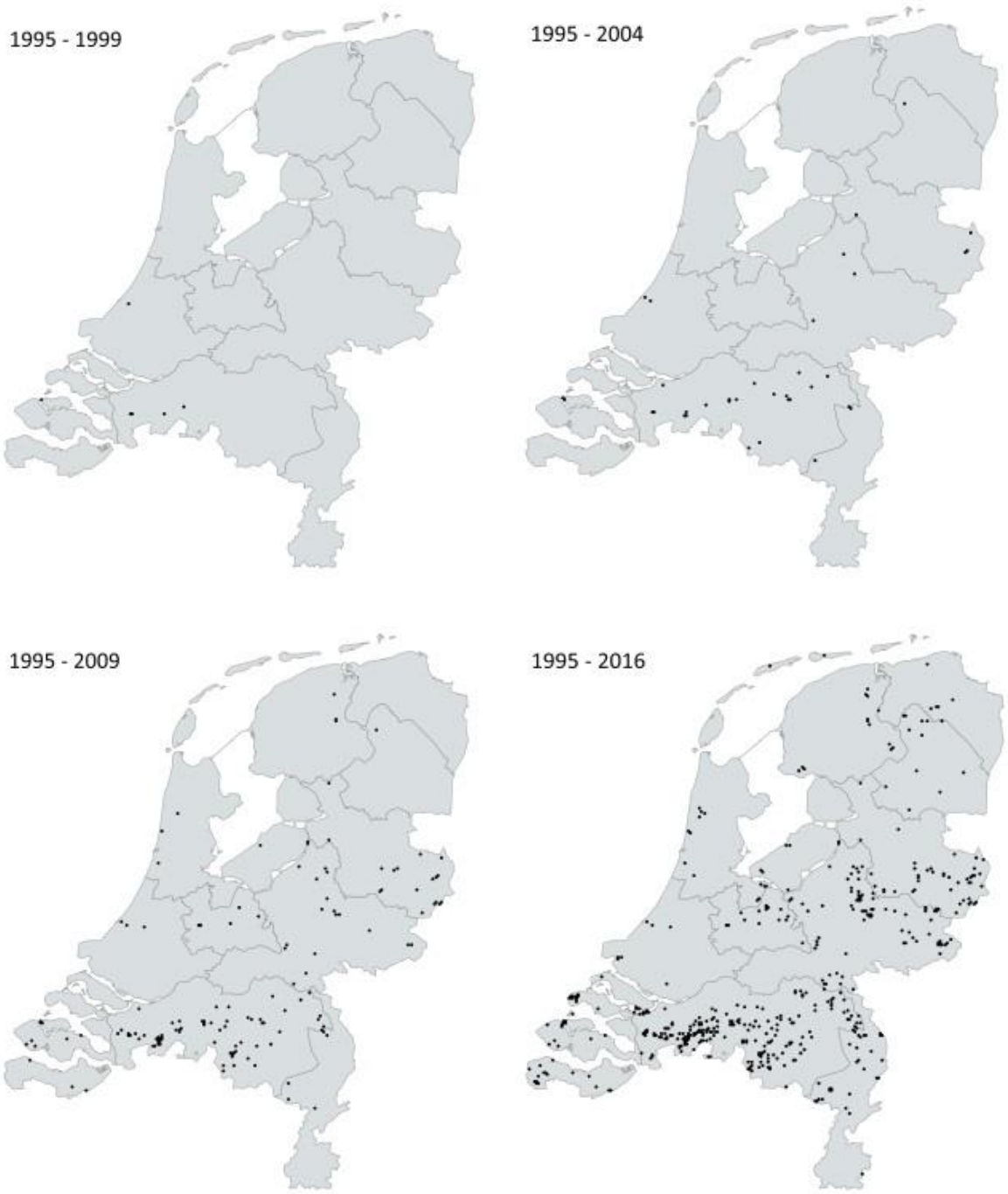


Figuur 1.2. Opmars van de watercrassula in Nederland. Bron: NDFF/ Floron (Van Kleef et al. 2016).
Figure 1.2. Expansion of Australian swamp stonecrop in the Netherlands.

De soort komt voor in een verscheidenheid aan zoete wateren. Deze kunnen langzaam stromend of stilstaand zijn. Het betreft onder andere poelen, meren, vennen, ijsbaantjes, kanalen, beken en sloten waar de soort groeit, zowel in het water als op de oeverzone. Volgens Keeley (1998) en Klavsen en Maberly (2009) is het invasieve karakter van de soort niet afhankelijk van voedselrijkdom, aangezien zowel in zowel oligotrofe zure systemen zoals vennen, als in eutrofe alkaline systemen zoals meren een hoge abundantie bereikt kan worden. De mate van invasiviteit is echter hoger in de meer eutrofe systemen (Brunet 2002, Hussner 2009, Klavsen et al. 2011, Ewald 2014). Echter, in Nederland ontstaan problemen vaak ook in wateren met een zwakgebufferd voedselarm karakter, zoals vennen, duinpoelen en ijsbaantjes.

1.1.2 Effecten van watercrassula-invasies

Watercrassula kan invasief gedrag vertonen (Dawson en Warman 1987, CABI 2016). Dat wil zeggen dat de soort in staat is om zich in korte tijd snel te vermenigvuldigen en in omvang toe te nemen. Hierdoor kan watercrassula snel in biomassa toenemen en gaan domineren in een ecosysteem. Woekering van de soort veroorzaakt diverse ongewenste effecten. Het belangrijkste effect dat ook in Nederland is waargenomen, is concurrentie met en overwoekeren van inheemse soorten (Dawson en Warman 1987, Leach en Dawson 1999). Bij zeer hoge bedekking en biomassa worden wateren mogelijk ook ongeschikt voor amfibieën en vissen. Verschillende Natura 2000-habitattypen worden lokaal bedreigd. De belangrijkste zijn zeer zwakgebufferde en zwakgebufferde vennen (H3110 en H3130) en hoger op de oever vochtige heide (H4010) en pioniervegetaties met snavelbiezen (H7150). Daarnaast zijn van locaties waar watercrassula dominant is negatieve effecten voor de waterhuishouding en –kwaliteit gerapporteerd, zoals zuurstofloosheid (Newman 2013).



Figuur 1.3. Verspreiding van de watercrassula in Nederland. Bron: NDFF.
Figure 1.3. Occurrence of Australian swamp stonecrop in the Netherlands.

1.1.3 Eigenschappen van watercrassula

Groeivorm

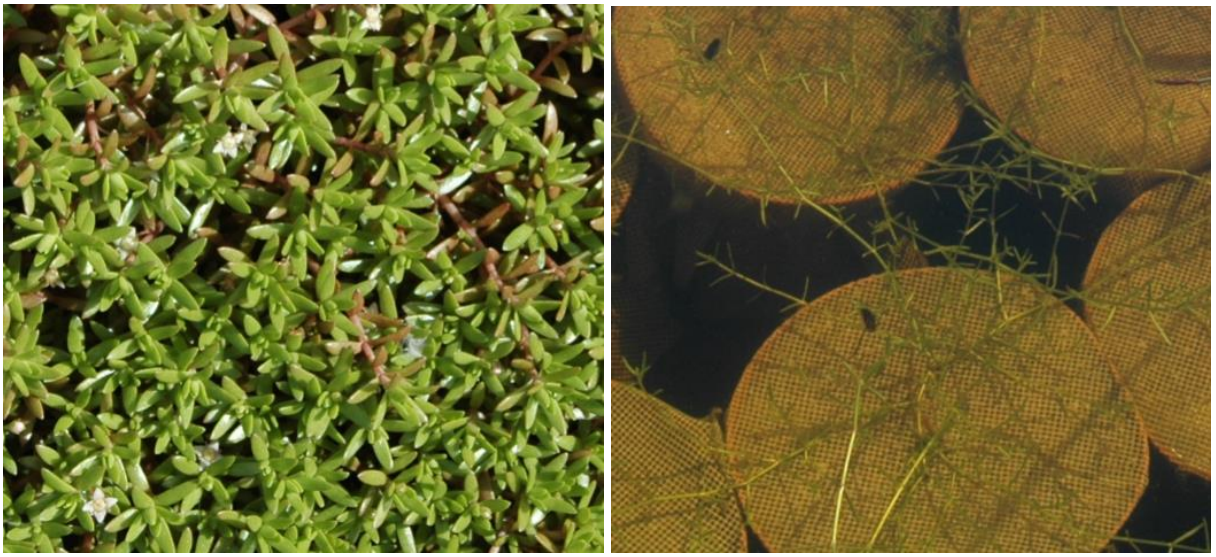
Watercrassula is een meerjarige vetplant. Buiten het water wordt de plant maximaal ca. 25 cm hoog. In het water worden de stengels langer en is de plant in staat een flink deel van de waterlaag te vullen (Horsthuis en Zonderwijk 2003). De bladeren staan in paren tegenover elkaar en groeien aan stengels welke over de grond kruipen of strekken. De stengels zijn in staat om wortels te vormen aan

elke knoop welke gemiddeld om de 8 mm op de stengel aanwezig zijn. De plant kan zowel onder- als boven water groeien (Dawson en Warman 1987). Er zijn drie groeivormen van watercrassula te onderscheiden (figuur 1.4.):

1. **Volledig ondergedoken planten:** Op een standplaats waar de waterdiepte > 0,5 m is, vormt de plant een goed wortelstelsel en wordt de plant maximaal 1,3 m lang. De bladeren zijn dun en lang en de vetplantkenmerken zijn nauwelijks aanwezig. De afstand tussen de knopen (20 – 25 mm) is lang in vergelijking met de andere groeivormen en deze wordt korter aan het uiteinde van de stengels
2. **Planten uit ondiep water** (< 0.5 m)**:** Deze planten vormen een dikke mat met meer aftakkingen. Vooral de gedeelten van de plant welke boven water reiken (het zij door het strekken van de plant of door een dalend waterniveau), vertonen duidelijk de vetplantachtige kenmerken
3. **Planten uit locaties met een wisselende waterstand (tijdelijke wateren, oevers):** Deze groeivorm heeft meer bladeren en is meer compact dan de andere groeivormen. Daarbij hebben deze planten de meeste aftakkingen en de kortste afstand (circa 4 mm) tussen de knopen. Deze groeivorm is de meest waargenomen vorm in het natuurlijke verspreidingsgebied van watercrassula, Australië (Brunet 2002)

De plant bloeit elk jaar met kleine witte tot rozige bloemetjes, waarbij 2 – 5 zaden van 0,5 mm lang worden geproduceerd (Dawson en Warman 1987, OEPP/EPPO 2007). Watercrassula plant zich niet alleen voort middels geslachtelijke voortplanting uit zaden, maar is in staat om zich vegetatief voort te planten vanuit kleine plantendelen (± 3 mm), propagules genaamd (Dawson en Warman 1987, Brunet 2002).

Watercrassula blijft in de winter groen en blijft gedurende deze periode ook doorgroeien (Hussner 2009). Hierdoor heeft watercrassula een voordeel op andere planten welke in het begin van het groeiseizoen hun volledige biomassa moet maken, zoals pilvaren (*Pilularia globulifera*), of gedurende de winterperiode minder actief zijn, zoals knolrus (*Juncus bulbosus*).



Figuur 1.4. Twee verschijningsvormen van watercrassula. Links de landvorm en rechts de onderwatervorm.
Figure 1.4. Australian swamp stonecrop has distinct growth forms for emerged (left) and submerged plants (right).

Koolstofassimilatie

Watercrassula bezit het zogenoemde CAM-metabolisme (Crassulacean Acid Metabolism). Dit mechanisme wordt niet alleen door terrestrische planten gebruikt om in zeer droge milieus te leven, maar is ook geschikt om door zowel terrestrische- als water-CAM-planten, 's nachts koolstof vast te leggen (zie ook paragraaf 2.2.3). Hierdoor is koolstof gedurende het hele etmaal voor de plant beschikbaar, waardoor fotosynthese niet gehinderd wordt door een tekort aan koolstof (Newman en Raven 1995, Keeley 1998). Dit stelt watercrassula in staat om bij relatief lage koolstofconcentraties te overleven.

Dispersie

Watercrassula is vermoedelijk in 1914 voor het eerst in Engeland ingevoerd als sier- en zuurstofplant voor de vijver. In 1927 werd deze soort via de reguliere handel verder verspreid (Horsthuis en Zonderwijk 2003). Watercrassula heeft Europa bereikt via de handel in waterplanten. De soort is lange tijd verkocht als sier- en zuurstofplant voor tuinvijvers en aquaria. In Nederland is de commerciële handel en verkoop van waterplanten sinds 2010 stilgelegd via het "CONVENANT WATERPLANTEN". Af en toe wordt watercrassula nog in dierenwinkels e.d. aangetroffen als verstekeling bij de verkoop van andere waterplanten. Daarnaast is het waarschijnlijk dat de soort in het informele circuit wel nog regelmatig van eigenaar wisselt.

Watercrassula kan uitgroeien uit plantenfragmenten van slechts enkele millimeters groot. Daarnaast produceren de planten zaad dat mimimaal twee jaar (maar allicht langer) kiemkrachtig blijft (D'hondt et al. 2016). Vermoedelijk vindt de meeste verspreiding plaats doordat deze plantendelen of zaden meeliften tussen de poten van watervogels, onder de schoenen van mensen, in maaiapparatuur of meespoelen met waterstroming. Ook is gebleken dat watercrassula gegeten wordt door ganzen. Het spijsverteringsstelsel van ganzen is dermate inefficiënt dat de kans bestaat dat fragmenten het darmstelsel van de ganzen levensvatbaar verlaten en uitgroeien tot een nieuwe plant (Denys et al. 2014a).

1.2 Ervaringen met watercrassulabestrijding

Zowel in binnen- als buitenland is er ervaring met bestrijding van watercrassula. In Nederland wordt de soort vooral aangepakt door besmette delen van het terrein te plaggen en door de watercrassula af te dekken met zwarte folie (Torensma 2017). In het buitenland worden ook regelmatig verschillende soorten herbiciden ingezet om de soort te elimineren (Van Kleef et al. 2016, Van der Loop et al. 2017). Daarnaast zijn er nog allerlei andere maatregelen uitgeprobeerd, zoals verbranden, bevriezen en verzilten. Na één groeiseizoen blijken de meeste van deze maatregelen niet in staat watercrassula te elimineren.

Eliminatie van watercrassula blijkt alleen kansrijk indien de besmette locatie nog klein is, er zeer schoon wordt gewerkt en een ruim voldoende groot oppervlak wordt aangepakt. Als niet aan deze voorwaarden kan worden voldaan, dan is de kans groot dat watercrassula zich vanuit achtergebleven fragmenten en zaden opnieuw zal vestigen. Ook blijft vaak de kans bestaan dat watercrassula zich opnieuw in het terrein vestigt. In veel gevallen is eliminatie dus niet te realiseren of niet duurzaam.

1.3 Ontwikkelen van een systeembenadering

Omdat reguliere eliminatie bij watercrassula moeilijk is, is in dit project gezocht naar een alternatieve methode om problemen met watercrassula te voorkomen. Daarvoor is de vraag gesteld “Wanneer worden uitheemse soorten invasief”. Een belangrijke sleutel voor invasiviteit wordt duidelijk uit twee patronen die regelmatig terugkeren bij invasies van uitheemse soorten. Ten eerste worden exoten vooral invasief in ecosystemen met een gering aantal inheemse soorten of waar de dichtheden van inheemse soorten laag zijn (Elton 1958). Ten tweede komen exoten vaak tot dominantie in ecosystemen die door menselijk handelen zijn aangetast of verstoord (Hobbs en Huenneke 1992). Beide patronen worden verklaard vanuit beschikbaarheid van leefruimte: elk ecosysteem heeft een bepaalde beschikbaarheid van middelen zoals voedingsstoffen, licht en water. Voor de Nederlandse watercrassula invasie zijn aanwijzingen dat de soort via dezelfde mechanismen tot dominantie komt.

1.3.1 Hypothesen voor watercrassula-invasies in de Nederlandse natuur

Facilitatie door overmaat aan voedingsstoffen

De waterlaag van een ecologisch goed functionerend zwak gebufferd ven bezit weinig plantenvoedingsstoffen. Kenmerkende soorten van vennen hebben specifieke aanpassingen om onder deze voedselarmoede te overleven. In vennen met een sterke nutriëntenlimitatie is geen enkele soort in staat om een hoge biomassa te produceren. Watercrassula blijkt echter regelmatig in staat om zowel een hoge bedekking, als een grote biomassa te ontwikkelen. Dit doet vermoeden dat er in gebieden, waar watercrassula alles-overwoekerend groeit, sprake is van een te hoge nutriëntenconcentratie.

Facilitatie door gebrek aan concurrentie

Een groot deel van de gebieden waar watercrassula dominant aanwezig is, zijn wateren die zijn ontstaan bij de omvorming van landbouwgrond naar natuur. Enerzijds kan dit duiden op een probleem in de nutriëntenhuishouding, maar het is ook mogelijk dat de natuurlijke vegetatieontwikkeling in deze gebieden nog niet ver genoeg is om de concurrentie met een invasieve nieuwkomer aan te gaan. Daarnaast zijn er verschillende vennen waar watercrassula niet woekerend optreedt, maar onderdeel is van de plantengemeenschap. Deze observaties doen vermoeden dat inheemse soorten in staat kunnen zijn door concurrentie dominantie van watercrassula te voorkomen.

1.3.2 Van onderzoek naar beheer

De hierboven beschreven observaties laten enerzijds zien dat watercrassula niet altijd een invasieve plantensoort is, waardoor grootschalige maatregelen ten behoeve van eliminatie niet altijd nodig zijn. Anderzijds ontstaat een beeld dat watercrassula-dominantie te voorkomen is door met het beheer te sturen op nutriëntenlimitatie en mogelijk concurrentie van inheemse soorten. In dit project worden deze hypothesen getoetst en uitgewerkt in beheermaatregelen.

Het project bestaat uit drie onderdelen:

1. *Kennisontwikkeling*

Via literatuur-, veld- en experimenteel onderzoek is achterhaald wat de optimale standplaatscondities van watercrassula zijn en bovenal onder welke (a)biotische omstandigheden de soort *niet* tot dominantie kan komen.

2. *Vertaling naar beheer*

Kennis van groeiomstandigheden van watercrassula is vertaald naar praktisch toepasbare maatregelen, waarmee terreinen ongeschikt worden voor uitbundige groei van watercrassula zonder dat dit ten koste gaat van inheemse soorten.

3. *Uitvoering Beheer*

Tenslotte worden de ontwikkelde maatregelen in de praktijk gebracht in een drietal gebieden waar watercrassula voor problemen zorgt. Het betreft De Reten op de Oude Buisse heide, Vossenbergvennen bij Huis ter Heide en een aantal naamloze vennen op De Plateaux.

Deze rapportage doet verslag van de eerste twee onderdelen van het project. De maatregelen die in de drie natuurgebieden zullen worden genomen, worden in een afzonderlijke rapportage beschreven.

2 Kennisontwikkeling

2.1 Aanpak

Via een viertal studies is achterhaald wat voor watercrassula (on)gunstige standplaatscondities zijn:

1. **Literatuurstudie:** voor een overzicht van reeds bestaande publicaties over watercrassula-fysiologie en de reactie van de plant op omgevingscondities.
2. **Veldstudie:** voor een overzicht van de abiotische en biotische groeiomstandigheden van watercrassula en de relatie hiermee met watercrassula-bedekking en -biomassa.
3. **Kasexperiment (1):** om te bepalen of watercrassula profiteert van verhoogde nutriëntenconcentraties (stikstof en fosfaat) en een gebrek aan concurrenten.
4. **Kasexperiment (2):** om te bepalen of een goed ontwikkelde vegetatie de vestigingskans van watercrassula verkleint en of ganzenmest van invloed is op de vestigingskans.

2.2 Onderzoek 1: Literatuurstudie naar fysiologie en standplaatscondities

2.2.1 Inleiding

Zoals in hoofdstuk 1 beschreven, is weinig bekend over de gunstige en ongunstige standplaatscondities van watercrassula. Om de belangrijke abiotische factoren van watercrassula te bepalen, is het van belang om naar de fysiologische kenmerken van de plant te kijken. Naar beide aspecten is in het verleden, zij het beperkt, onderzoek verricht. Middels een literatuurstudie is gekeken welke gegevens over de 'eisen' van watercrassula aan het milieu ten tijde van schrijven bekend zijn.

2.2.2 Onderzoeksopzet

Met behulp van de zoekmachines Google, Google Scholar en Web of Science is informatie uit binnen- en buitenland verzameld met als onderwerp de morfo- en fysiologie van watercrassula. Tabel 2.1 toont de zoektermen die bij de literatuurstudie zijn gebruikt. Per zoekopdracht zijn de eerste 30 hits geëvalueerd om artikelen of rapporten te selecteren die rapporteerden over de morfo- en/of fysiologie van watercrassula. De gevonden relevante informatie is in paragraaf 2.2.3 weergegeven.

2.2.3 Resultaten

Watertype

Watercrassula is weinig selectief wat betreft het ecosysteem, de soort groeit in verschillende waterlichamen. In Nederland komt de soort onder andere voor in vennen, sloten, waterbergingen, kanalen, poelen, ijsbaantjes, vijvers en duinvalleien. In saline systemen (bijvoorbeeld in zee- of brakwatersystemen) is de soort afwezig (Dawson en Warman 1987).

Klimaat

Watercrassula prefereert locaties met neerslagwaarden tussen de 100 – 550 mm in de zomer (november – april in de natuurlijke regio van de plant) en 200 – 3000 m in de winter (mei – oktober). In de zomer zijn temperaturen in de range van 20 – 25 ˚C optimaal, in de winter 0 – 15 ˚C waarbij de soort langere perioden van vorst en onder sneeuw kan doorstaan (Kirby 1965, Brunet 2002).

Tabel 2.1. Overzicht van gebruikte zoekmachines en zoektermen.
Table 2.1. Index of terms used for literature search.

Zoekmachine	Zoekstrategie	Zoektermen
Google	'Met alle woorden:' & 'Met ten minste 1 van de woorden:'	*Crassula helmsii* Photosynthesis, CAM-metabolism, nutrients, carbon, nitrogen, phosphate
Google Scholar	'Met alle woorden:' & 'Met ten minste 1 van de woorden:'	*Crassula helmsii* Photosynthesis, CAM-metabolism, nutrients, carbon, nitrogen, phosphate
Web of Science	'Topic'	*Crassula helmsii* AND photosynthesis
	'Topic'	*Crassula helmsii* AND CAM-metabolism
	'Topic'	*Crassula helmsii* AND nutrients
	'Topic'	*Crassula helmsii* AND carbon
	'Topic'	*Crassula helmsii* AND nitrogen
	'Topic'	*Crassula helmsii* AND phosphate

Droogval en inundatie
Watercrassula heeft een ruime tolerantie voor droogval en kan ontspruiten uit plantmateriaal dat gedurende 4 maanden geen vocht heeft gehad (pers. observatie). Hiervan is de verwachting dat deze periode aanzienlijk langer kan zijn.

Saliniteit
De soort heeft een lage tolerantie voor langdurig (> 8 maanden) zout water (Charlton et al. 2010, Dean et al. 2013). Echter wanneer dit water, door bijvoorbeeld het inlaten van regen- of kwelwater, zoeter wordt, is er snel herkolonisatie door achtergebleven plantenresten (Van der Loop en Van Kleef 2017).

Licht
Watercrassula is in staat om bij zeer lage licht beschikbaarheid zijn maximale fotosynthese snelheid te behalen (Newman en Raven 1995, Hussner 2009). Hierdoor is het vrijwel onmogelijk om de soort via lichtlimitatie te elimineren, zoals is gebleken bij een experiment in Huis ter Heide (Tilburg). In dit gebied is getracht om een ven met kleurstoffen zo donker te kleuren dat de groei fotosynthese en daarmee de groei van watercrassula stopgezet zou worden (Denys et al. 2014c). Dit is niet gelukt. In plaats van stoppen met groeien, gingen de planten harder groeien om hoger in de waterkolom betere lichtcondities te vinden.

Koper
Koper is een belangrijk sporenelement voor planten, echter in vervuilde situaties kan koper in hoge concentraties voorkomen welke schadelijk of zelfs dodelijk zijn voor meeste planten (Gallagher et al. 2001). Watercrassula is, vooral in de zomer, zeer resistent voor hoge koperconcentraties (Küpper et al. 1996). Bij hoge temperaturen wordt door de plant meer gebruik gemaakt van het CAM-mechanisme (Klavsen en Maberly 2009). Door een hogere malaatconcentratie in de plantencel kan watercrassula koper beter binden. Watercrassula neemt actief koper op, transporteert dit en slaat het op, op een plek waar het metaal onschadelijk is. Doordat koper wordt opgeslagen in de bovengrondse delen van de plant wordt de plant ook wel een 'hyperaccumulator' genoemd (Brooks et al. 1977). Ondanks dat watercrassula, tot heden bekend, de hoogste concentratie koper kan accumuleren in vergelijking met andere planten heeft watercrassula, bijvoorbeeld voor zijn groei of fotosynthese, geen behoefte aan extra koper (Shen et al. 1997, Küpper et al. 2001, Küpper et al.

2009). Aanvullend is door koperstress getroffen watercrassula in staat om snel de pigmenten in bladeren te degraderen, waardoor het totale blad afsterft. Dit is een aanvullend verdedigingsmechanisme tegen koperstress daar het opofferen van bladeren leidt tot een verlaging van de interne koperconcentratie van de plant (Küpper et al. 2009).

Koolstof

Watercrassula is niet in staat om bicarbonaat (HCO_3-) op te nemen, waardoor de plant alleen kooldioxide (CO_2) uit de waterlaag kan opnemen. Dit houdt in dat wanneer het water een pH > 8 bereikt de concentratie van CO_2 nihil is en de plant geen CO_2 kan opnemen (Keeley 1998). Watercrassula kan zich daarom niet handhaven in watertypen met een pH welke gedurende langere tijd boven 8 blijft.

Opname van CO_2 gaat de plant echter veel beter af. De crassulafamilie heeft namelijk een fotosyntheseapparaat naar zich vernoemd, het 'Crassulacean Acid Metabolism', afgekort als CAM. Bij het CAM-mechanisme neemt de plant gedurende de nacht CO_2 op uit het water of vanuit restproducten van eerdere respiratie. Deze CO_2 wordt gedurende de nacht opgeslagen als malaat in de vacuolen van de plant (Newman en Raven 1995). Watercrassula start om middennacht met het vastleggen van CO_2, ongeveer 5 uur na zonsondergang en dit gaat door tot ongeveer 08:00 uur (Newman en Raven 1995). Gedurende de dag wordt het malaat weer afgebroken en middels het klassieke C3-fotosynthesemechanisme omgezet in suikers. Wanneer opgeslagen malaat volledig is gereduceerd, wordt overdag CO_2 opgenomen middels het C3-mechanisme (Keeley 1998).

Het CAM-mechanisme stelt de plant tevens in staat koolstof te hergebruiken die bij de respiratie vrijkomt. Tot wel 98% van de geproduceerde kooldioxide wordt op deze wijze hergebruikt (Madsen 1987, Keeley 1998). Het CAM-mechanisme van watercrassula is duidelijk een koolstofconserverend mechanisme. Het ecologische voordeel van fotosynthese via het CAM-mechanisme is mogelijk een concurrentievoordeel vanwege het nachtelijk opnemen van CO_2 in koolstof-gelimiteerde systemen (Keeley en Morton 1982, Madsen 1987). Hierdoor heeft watercrassula in de regel in mesotrofe en eutrofe systemen een voordeel ten opzichte van andere planten welke alleen het C3-mechanisme voor fotosynthese bezitten. Dit omdat de C3-planten alleen overdag CO_2 op kunnen nemen, terwijl aquatische CAM-planten de mogelijkheid hebben om een groter deel van het etmaal CO_2 in te vangen.

Kalium

Watercrassula is aanwezig in zowel wateren met een hoge- als lage kaliumconcentratie en er is geen duidelijke correlatie tussen beide (Brunet 2002). De beschikbaarheid van kalium lijkt daarmee niet van groot belang.

Fosfaat

Ondanks dat watercrassula voornamelijk aanwezig is in eutrofe watertypen met in de regel een hoge fosfaatconcentratie komt de plant wel degelijk voor op fosfaatarme bodems (Brunet 2002, Hussner 2009, Klavsen et al. 2011). Brunet (2002) merkte op dat op locaties met een lage fosfaatbeschikbaarheid de plant alleen op de oever aanwezig is. In dit geval maakt watercrassula vooral deel uit van het totale ecosysteem en is van een dominante opvulling van de waterlaag geen sprake. Wanneer fosfaat gelimiteerd in een systeem aanwezig is, is watercrassula eveneens in zijn groei gelimiteerd en kan de plant vermoedelijk niet tot dominantie komen. Echter wanneer fosfaat niet limiterend is voor de plant gaat de mate van invasiviteit van watercrassula omhoog (Brunet 2002, Klavsen et al. 2011).

Stikstof

Geassocieerd met het hebben van een CAM-mechanisme is de mogelijkheid om stikstof efficiënter te gebruiken (Richardson et al. 1984, Madsen 1987, Newman en Raven 1995). Het CAM-mechanisme zorgt ervoor dat CO_2 geconcentreerd in de cel aanwezig is, waardoor minder stikstofrijke enzymen nodig zijn voor de fotosynthese (Black et al. 1981, Osmond et al. 1982, Salvucci en Bowes 1982, Madsen 1987). Hierdoor heeft watercrassula mogelijk een klein voordeel in een stikstofarme omgeving ten opzichte van plantensoorten zonder CAM-mechanisme. Echter, onderzoeken naar relatie tussen stikstofbeschikbaarheid in het water en invasiviteit van watercrassula ontbreken.

Overige chemische parameters

Uit eerdere onderzoeken is gebleken dat watercrassula voornamelijk invasief aanwezig is in wateren met een relatief hoge pH (> 6 < 8), alkaliniteit en een hoog elektrisch geleidingsvermogen (Brunet 2002, Hussner 2009, Klavsen et al. 2011, Ewald 2014). Zoals eerder besproken, mag de pH ook niet te hoog worden, omdat de beschikbaarheid van kooldioxide dan sterk afneemt. Een hoog geleidingsvermogen wordt geassocieerd met verhoogde concentraties van ionen. Indien dit een agrarische oorsprong heeft, dan zijn dat o.a. chloride, natrium, nitraat, sulfaat en fosfaat.

2.2.4 Samenvattend

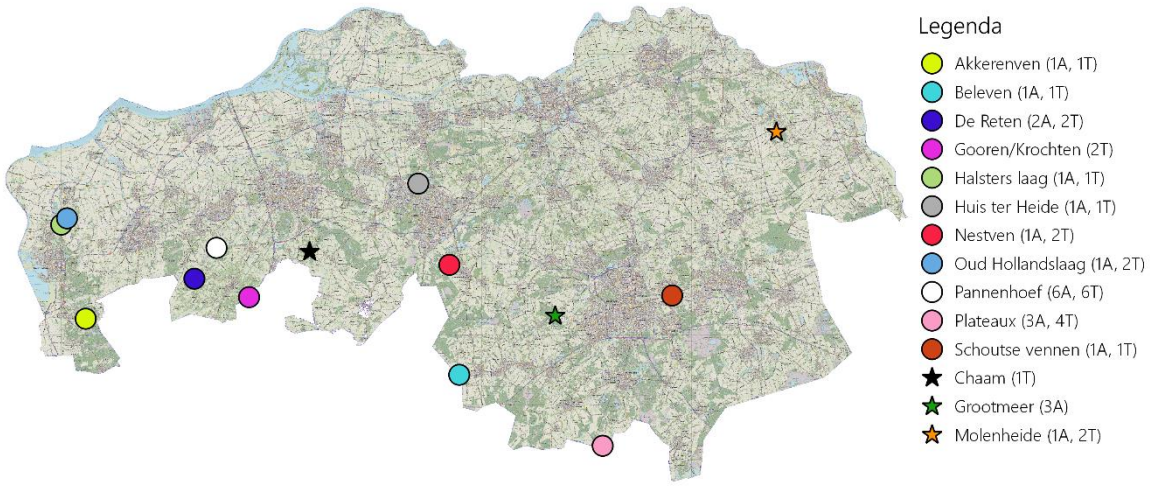
De geraadpleegde literatuur laat zien dat watercrassula in allerlei soorten zwak zure tot neutrale wateren voor kan komen en afkomstig is uit een klimaat dat lijkt op het Nederlandse. Licht en droogval zijn niet limiterend. Ook aan een beperkte koolstofbeschikbaarheid lijkt de soort goed te zijn aangepast. Resistentie tegen kopertoxiciteit zou watercrassula een competitief voordeel kunnen geven ten opzichte van andere planten.

Daarnaast lijkt verrijking met nutriënten een rol te spelen in de invasiviteit van watercrassula: stijging van geleidingsvermogen en fosfaat lijken faciliterend te werken. Het is niet duidelijk hoe de soort reageert op toename van stikstofbeschikbaarheid.

2.3 Onderzoek 2: Veldstudie naar aanwijzingen voor sturende omgevingscondities op watercrassula-invasies

2.3.1 Inleiding

De groeiplaatsen van watercrassula in Nederland wijken mogelijk af van die in andere landen. Om een beeld te krijgen van de Nederlandse groeiomstandigheden is een veldstudie uitgevoerd. Omdat het vermoeden bestaat dat nutriëntenlimitatie een rol kan spelen bij de controle van watercrassula (paragrafen 1.3.1 en 2.2.4), is bij de gebiedenselectie de focus gelegd bij natuurgebieden waar het beheer over het algemeen voedselarme, niet tot zwakgebufferde omstandigheden nastreeft.



Figuur 2.1. Ligging van de studiegebieden in Noord-Brabant. In de legenda is achter elke gebiedsnaam aangegeven hoeveel aquatische (A) en terrestrische (T) plots zijn bestudeerd. Natuurontwikkelingsgebieden zijn aangegeven met een cirkel en oorspronkelijke vennen met een ster. Precieze ligging van de plots is te vinden in bijlage 1.
Figure 2.2. Location of study sites in the province of North-Brabant. The legend gives the number of aquatic (A) and terrestrial (T) study plots. Circles represent nature development sites on former agricultural soil. Stars represent moorland pools. Co-ordinates of the study plots are presented in appendix 1.

2.3.2 Experiment opzet

Gebiedenselectie

Er is een selectie gemaakt van 14 natuurgebieden waar watercrassula reeds aanwezig was (figuur 2.1). Hiervoor werden de terreinbeherende organisaties geraadpleegd (Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, Brabants Landschap en Bosgroep Zuid-Nederland), evenals Waarneming.nl. Een groot deel van de wateren in het onderzoek zijn ontstaan in het kader van natuurontwikkeling en enkele zijn oorspronkelijke vennen.

De groeiomstandigheden voor planten kunnen sterk verschillen indien zij onder water of op de oever groeien. Daarom is gestreefd in elk gebied plekken te kiezen waar watercrassula op het droge groeit, dan wel onder water voorkomt. Indien er in het gebied grote verschillen voorkwamen in de dominantie van watercrassula, dan zijn extra onderzoeklocaties toegevoegd. In totaal zijn 22 aquatische en 26 terrestrische locaties onderzocht. De geselecteerde plekken hadden sterk wisselende dichtheden watercrassula, met ongeveer de helft van de locaties een schaarse begroeiing van de soort.

Monstername en analyses

Op elke locatie zijn monsters verzameld van vaste bodem en bodemvocht, beide in de wortelzone. Van de vaste bodem is per locatie een mengmonster van 5 – 10 submonsters gemaakt. Op de ondergedoken groeiplaatsen is ook een monster van het oppervlaktewater verzameld. Oppervlaktewater is verzameld in februari en september 2016. Bodemvocht en bodem zijn in september bemonsterd.

Vaste bodems zijn gedestrueerd. Van de watermonsters werden de pH, de alkaliniteit en het totaal anorganisch koolstof (TIC) bepaald. Tevens zijn concentraties van de volgende elementen bepaald: chloride, natrium, kalium, nitraat, ammonium, ortho-fosfaat, calcium, magnesium, ijzer, aluminium, totaal fosfor en totaal zwavel. Gebruikte analysemethoden staan beschreven in bijlage 2.

Vegetatieonderzoek en analyses

In september 2016 is van elke locatie een opname gemaakt van de vegetatie. Van een oppervlakte van 4 x 4 meter is de procentuele bedekking alle plantensoorten genoteerd. In deze opnameplot is met een RVS-raster at random een oppervlakte van 0,25 m^2 geselecteerd. Hierin zijn alle bovengrondse delen van watercrassula afgeknipt. Bij hele hoge bedekking is van de helft of een kwart van de oppervlakte watercrassula verzameld (figuur 2.2). Dit materiaal is gedurende 24 uur bij 70˚ C gedroogd en vervolgens gewogen. De chemische samenstelling van de planten is bepaald door deze te vermalen en net als de bodemmonsters te destrueren. De gebruikte analysemethode staat beschreven in bijlage 2.

Figuur 2.2. Veldwerk waarbij (links) via een keramische cup bodemvocht met een spuit wordt opgezogen en (rechts) watercrassula wordt verzameld.

Figure 2.3. Sampling during fieldwork. Left: collecting pore water. Right: collecting Australian swamp stonecrop biomass.

Statistiek

Voor toetsen op significantie van verschillen in de resultaten is middels het programma SPSS een Mann Whitney U-test uitgevoerd op zowel de aquatische- als terrestrische dataset. Waar significante verschillen aanwezig zijn, zijn box plots of grafieken opgesteld voor een optische weergave van de gevonden verschillen. Voor de abiotische metingen geldt dat alleen wanneer een significant verschil is waargenomen deze zijn opgenomen in de resultaten.

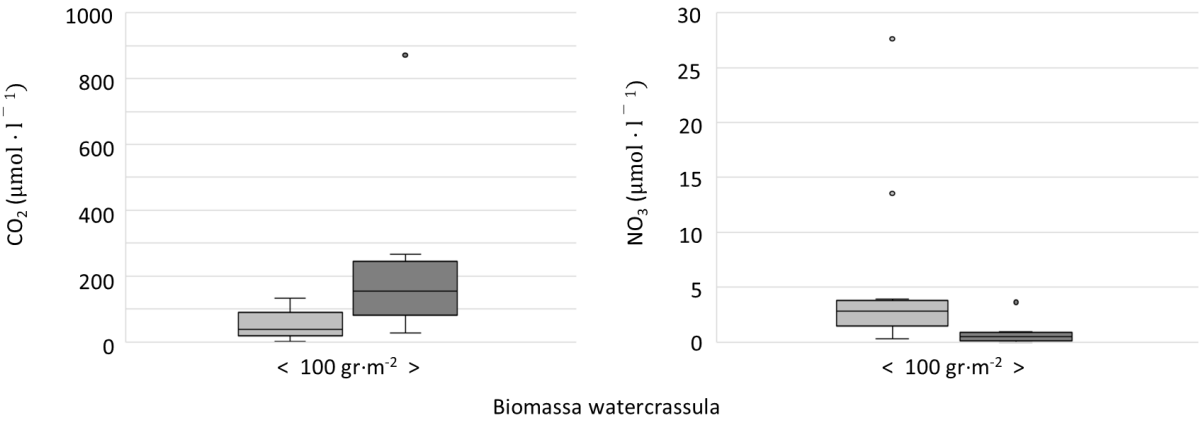
2.3.3 Resultaten

Sturende factoren en biotische relaties in de waterlaag

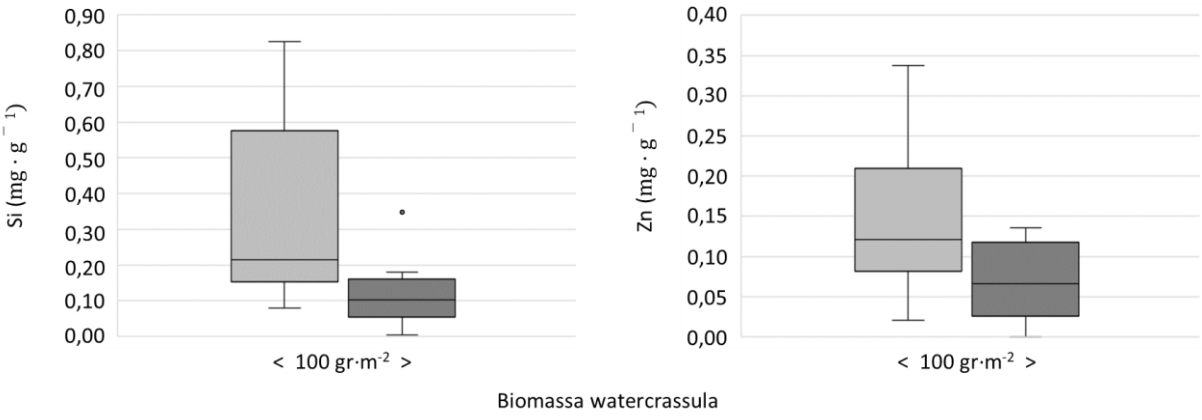
Voor een groot aantal parameters is gekeken of zij een mogelijke verklaring leveren voor de mate van bedekking en hoeveelheid biomassa van watercrassula in de waterlaag.

Een hoge bedekking en biomassa van watercrassula ging gepaard met lagere concentraties nitraat in het oppervlaktewater in de zomer. Hieruit blijkt dat de soort tijdens het groeiseizoen efficiënt nitraat uit het water kan halen (figuur 2.3). Eigenlijk waren in vrijwel alle wateren de nitraatconcentraties laag. Vermoedelijk is watercrassula ook goed in het onttrekken van andere elementen uit het water. Dat blijkt uit de verlaagde concentraties silicium, zink en aluminium die bij een hoge bedekking en biomassa in de crassulaplanten zijn gemeten (figuren 2.4 en 2.5).

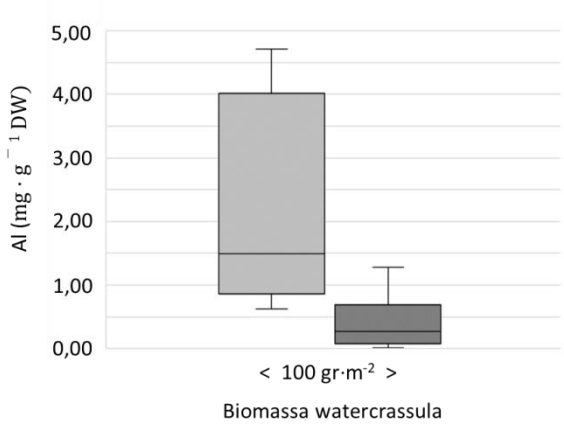
Er zijn parameters gemeten, waarbij een hogere beschikbaarheid samenvalt met een hogere bedekking en biomassa van watercrassula (figuur 2.6). De totale gemeten hoeveelheid fosfaat in de onderwaterbodem is het hoogste in wateren met een hoge watercrassulabedekking en -biomassa. Ondanks de verhoogde waarden classificeren deze bodems nog steeds als voedselarm. Het is daarom niet waarschijnlijk dat verhoogde fosfaatbeschikbaarheid een sleutelrol speelt in dominantie van watercrassula. Een plausibelere sleutelrol is weggelegd voor de beschikbaarheid van kooldioxide. In wateren met een uitbundige groei van watercrassula ligt de gemiddelde concentratie CO_2 in de zomer ruim boven de 200 micromol per liter (figuur 2.3). Van deze concentratie is ook voor andere waterplanten aangetoond dat zij niet meer gelimiteerd worden door koolstof (Bloemendaal en Roelofs 1988).



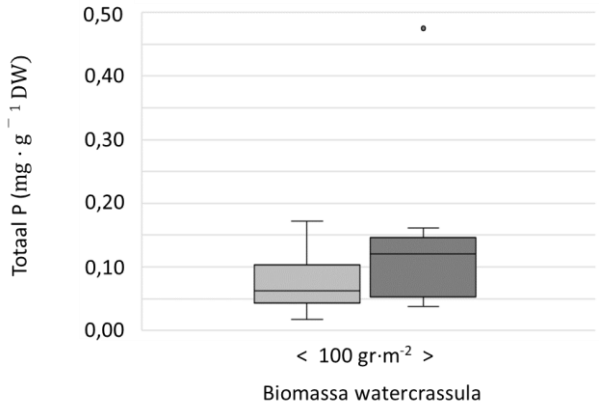
Figuur 2.3. Gemiddelde kooldioxide en nitraat-concentraties in waterlichamen met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.3. Mean carbon dioxide and nitrate concentrations in waterbodies with a low and high Australian swamp stonecrop biomass



Figuur 2.4. Gemiddelde silicium en zinkgehalten in watercrassulaweefsel in waterlichamen met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.4. Mean amount of silicium and zinc in tissue of Australian swamp stonecrop in waterbodies with a low and high biomass.



Figuur 2.5. Gemiddelde aluminiumgehalte in watercrassulaweefsel in waterlichamen met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.5. Mean amount of aluminium in tissue of Australian swamp stonecrop in waterbodies with a low and high biomass.

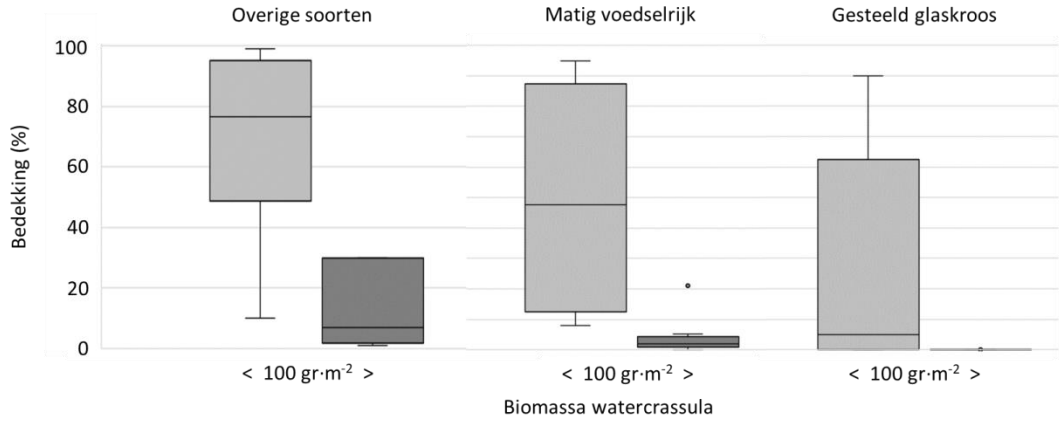


Figuur 2.6. Gemiddelde hoeveelheid fosfaat in de bodem van waterlichamen met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.6. Mean amount of phosphate in soils of waterbodies with a low and high biomass Australian swamp stonecrop.

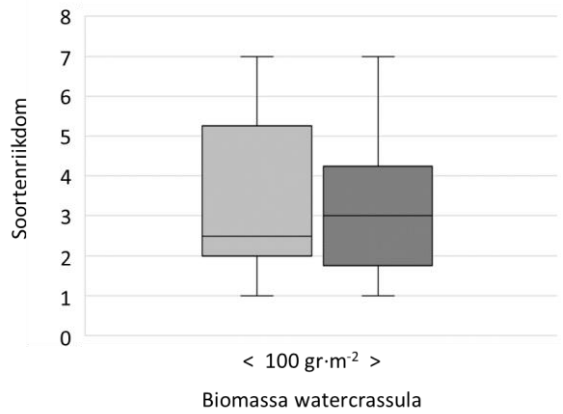
Chemische parameters van het bodemvocht en het oppervlaktewater in de winter vertoonden geen verschil tussen groeiplaatsen met veel of weinig watercrassula.

Groei van watercrassula vertoonde een negatief verband met de bedekking van andere plantensoorten (figuur 2.7). Er was echter geen relatie met soortenrijkdom (figuur 2.8). Soorten die een negatief verband vertoonden met watercrassula hadden een voorkeur voor een matig voedselrijk milieu, zoals knolrus, gewone waterbies, naaldwaterbies, kranswier, puntig fonteinkruid, riet, vensikkelmos en waterpostelein. Over het algemeen was dit patroon niet terug te voeren naar individuele soorten. Gesteeld glaskroos (*Elatine hexandra*) was de enige soort waar een significant verschil in bedekking werd gevonden tussen wateren met een lage en een hoge bedekking/ biomassa.

In driekwart van de wateren met een lage bedekking/ biomassa van watercrassula kwamen andere soorten goed tot ontwikkeling (tabel 2.1). Bedekkingen van 30% of meer werden gerealiseerd door de laagblijvende soorten gesteeld glaskroos, oeverkruid en pilvaren en de soorten met de potentie om de waterlaag te vullen zoals knolrus (*Juncus bulbosus*, figuur 2.9) en vensikkelmos (*Warnstorfia fluitans*).



Figuur 2.7. Bedekking van plantensoorten anders dan watercrassula, soorten met een voorkeur voor matig voedselrijke wateren en gesteeld glaskroos in waterlichamen met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.7. Mean cover (%) of species other Australian swamp stonecrop, species preferring mesotrophic waters and six-stamened waterwort in waterbodies with a low and high stonecrop biomass.



Figuur 2.8. Soortenrijkdom in waterlichamen met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.8. Mean species richness in waterbodies with a low and high Australian swamp stonecrop biomass.

*Figuur 2.9. Hoge bedekking van knolrus (*Juncus bulbosus*) in de waterlaag in een vennetje op de Molenheide. Hier is het lastig om de schaarse watercrassula te vinden.*
*Figure 2.9. High cover of bulbous rush (*Juncus bulbosus*) in a small moorland pool. Finding Australian swamp stonecrop in this dense sward is a challenge.*

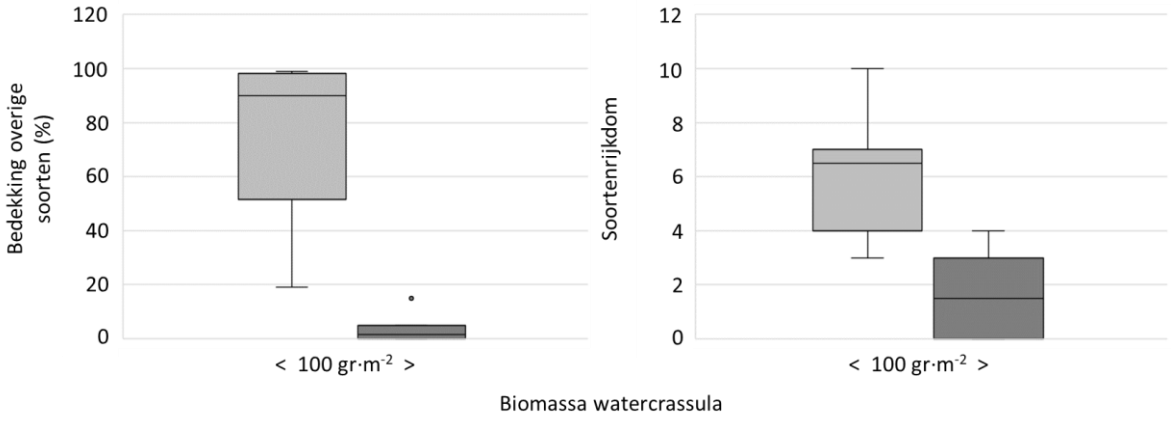
Tabel 2.1. Soorten met een hoge bedekking (≥ 30%) in wateren met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Table 2.1. Presence of species with a high cover (≥ 30%) in waterbodies with a low and high stonecrop biomass.

	Watercrassula biomassa	
	< 100 g·m^{-2}	> 100 g·m^{-2}
Gesteeld glaskroos	3	0
Pilvaren	1	0
Oeverkruid	2	0
Knolrus	2	0
Vensikkelmos	1	0
Aantal wateren	12	10

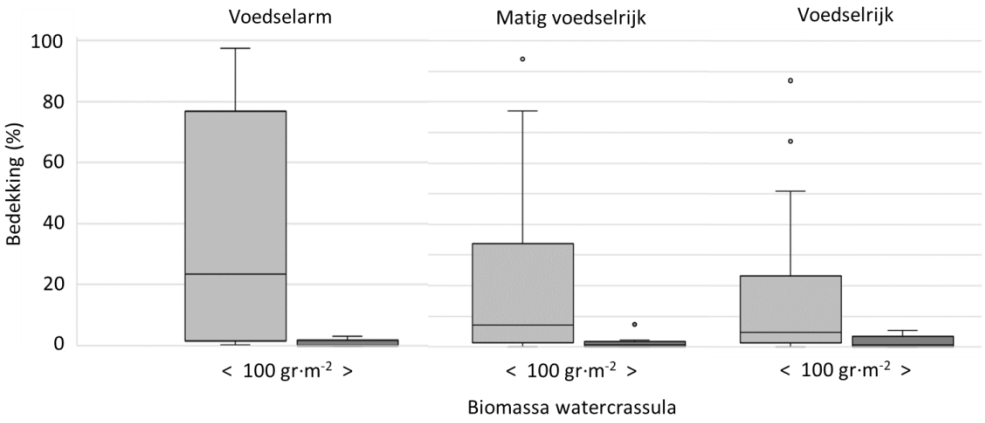
Sturende factoren en biotische relaties op het land

De bedekking en biomassa van watercrassula op de oevers van geïnfecteerde waterlichamen is vergeleken met de chemie van het oppervlaktewater in winter en zomer en de bodem- en bodemwaterchemie in de zomer. Daarbij zijn geen significante verschillen gevonden in water- en bodemchemie tussen groeiplaatsen met een lage en een hoge bedekking/biomassa van watercrassula.

Net als in het water vertoont groei van watercrassula op de oever een negatief verband met de bedekking van andere soorten (figuur 2.10). Daarbij maakt het niet uit onder welke omstandigheden deze soorten bij voorkeur groeien (figuur 2.11). Daarnaast is ook het aantal soorten lager op oevers met een hoge bedekking/ biomassa van watercrassula.



Figuur 2.10. Bedekking en soortenrijkdom van plantensoorten anders dan watercrassula op oevers met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.10. Mean cover (%) and species richness of species other Australian swamp stonecrop on shores with a low and high stonecrop biomass.



Figuur 2.11. Bedekking van plantensoorten met een voorkeur voor voedselarme, matig voedselrijke en voedselrijke groeiplaatsen op oevers met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Figure 2.11. Mean cover (%) of species preferring nutrient poor, mesotrophic waters and nutrient rich conditions on shores with a low and high stonecrop biomass.

Op oevers waar de biomassa van watercrassula gering is, komen regelmatig andere soorten goed tot ontwikkeling (tabel 2.2). Op voedselrijke plekken is dat pitrus (*Juncus effusus*), vaak in combinatie met andere eutrafente soorten, zoals wilg (*Salix* spec.), blaartrekkende boterbloem (*Ranunculus sceleratus)* en wolfspoot (*Lycopus europaeus*). Op slikkige oevers kan pilvaren (*Pilularia globulifera*) optreden als soort die de vegetatie sluit. Op de droogvallende delen van wateren die relatief laat in het jaar droogvallen kan knolrus dominant optreden. Op oevers waar enige toestroom is van grondwater wordt watercrassula overgroeid door een combinatie van veelstengelige waterbies (*Eleocharis multicaulis*), veenmos (*Sphagnum* spec.) en moerashertshooi (*Hypericum elodes*, figuur 2.12).

Tabel 2.2. Soorten met een hoge bedekking (≥ 30%) op oevers met een lage en hoge biomassa watercrassula.
Table 2.2. Presence of species with a high cover (≥ 30%) on shires with a low and high stonecrop biomass.

	Watercrassula biomassa	
	< 100 g·m^{-2}	> 100 g·m^{-2}
Pitrus	2	0
Pilvaren	4	0
Knolrus	3	0
Veelstengelige waterbies	3	0
Veenmos	2	0
Aantal wateren	18	8

*Figuur 2.12. Watercrassula delft het onderspit in de concurrentiestrijd met veenmos (*Sphagnum *spec.), veelstengelige waterbies (*Eleocharis multicaulis*) en moerashertshooi (*Hypericum elodes*).*
*Figure 2.12. Australian swamp stonecrop is outcompeted by peatmoss (*Sphagnum *spec.), many-stalked spike-rush (*Eleocharis multicaulis*) and marsh St. John's wort (*Hypericum elodes*).*

2.3.4 Conclusies

In deze paragraaf worden de belangrijkste conclusies uit de veldstudie puntsgewijs opgesomd. Dit zijn de volgende:

Ontwikkeling van watercrassula wordt mogelijk beperkt door concurrentie

Bedekking en biomassa van watercrassula vertonen zowel op het land als in het water een negatief verband met de ontwikkeling van andere planten. Dit verband kan op twee manieren geïnterpreteerd worden; enerzijds kan uitbreiding van watercrassula ten koste gaan van de ruimte die er is voor de groei van andere soorten. In het geval dat watercrassula de dominante concurrent is, leidt elke 10% toename van watercrassula bij andere soorten tot een bedekkingsafname van 7% in het water en 9% op het land. Anderzijds is het mogelijk dat watercrassula niet de sterkste concurrent is, maar zijn het inheemse soorten die in sommige wateren de bedekking van watercrassula beperken. In het geval van de laagblijvende soorten vindt de concurrentie plaats in de wortelzone, aangezien deze planten niet in staat zijn efficiënt nutriënten uit het water te halen of de hoeveelheid licht te beperken. Een voorbeeld van een soort met een groot ondergronds concurrentievermogen is oeverkruid (figuur 2.13). Waterlaagvullende soorten zijn wel in staat te concurreren om licht en nutriënten in het water. Echter, in het water lijkt concurrentie vooral op te treden tussen watercrassula en laagblijvende soorten. Op de oever spelen naast de laagblijvende pilvaren, ook grotere soorten mogelijk een belangrijke rol in de concurrentie. Afhankelijk van de standplaats zijn dat soorten, die een voedselrijke standplaats prefereren, en soorten die gedijen van grondwateraanvoer.

Deze veldstudie is slechts een momentopname van de interacties tussen watercrassula en andere soorten. Hierdoor kunnen we niet beoordelen welke van de soorten, watercrassula of haar potentiële inheemse concurrenten, uiteindelijk de strijd zullen winnen. Om daar een beter beeld van te krijgen, zijn experimenten uitgevoerd waarbij de interacties tussen watercrassula en mogelijke concurrenten inzichtelijk zijn gemaakt. De resultaten hiervan worden in de volgende twee hoofdstukken besproken.

*Figuur 2.13. Co-existentie van watercrassula en oeverkruid (*Littorella uniflora*). Wie is de sterkste concurrent?*
*Figure 2.13. Coexistence of Australian swamp stonecrop and shoreweed (*Littorella uniflora*). Who will outcompete who?*

Kooldioxide stuurt de dominantie van watercrassula onder water

Concurrentie is niet de enige factor die limiterend werkt op de ontwikkeling van watercrassula. In wateren met weinig watercrassula heeft minder dan de helft van de studielocaties een gesloten vegetatiedek en een gemiddelde bedekking van 74%. Ter vergelijking, in wateren waar watercrassula dominant is, heeft slechts een van de tien studielocaties een onvolledige vegetatiebedekking. Op de oever lijkt concurrentie van groter belang dan in het water, aangezien op oevers met een lage watercrassulabedekking slechts in een derde van de studielocaties het vegetatiedek niet gesloten is.

De veldstudie laat zien dat een lage kooldioxidebeschikbaarheid onder water een limiterende factor is in de groei van watercrassula. Op veel plekken waar te weinig anorganisch koolstof is voor een goede ontwikkeling van crassula en andere ondergedoken waterplanten, is gesteeld glaskroos de enige soort die zich daar handhaaft. Deze zeer kleine soort is gespecialiseerd in het leven in koolstofarme aquatische milieus. De plant maakt kleine blaadjes, die tegen de bodem gedrukt zijn (figuur 2.14). Zodoende kan zij de kleine hoeveelheid kooldioxide die uit het sediment vrijkomt optimaal opvangen (Weeda et al. 1987).

*Figuur 2.14. Groeiwijze van gesteeld glaskroos (*Elatine hexandra*).*
*Figure 2.14. Growth of six-stamened waterwort (*Elatine hexandra*).*

De koolstoflimitatie gaat verloren zodra de waterspiegel daalt. Immers, zodra de planten boven water komen, kunnen zij onbeperkt koolstof uit de atmosfeer halen. Dit is terug te zien in sommige vennen, waar de watercrassulabedekking de terugtrekkende waterlijn volgt (figuur 2.15). De veldstudie heeft geen aanwijzingen opgeleverd dat andere omgevingsfactoren dan concurrentie en koolstofbeschikbaarheid een rol spelen in het tot dominantie komen van watercrassula. Dat wil niet zeggen dat er geen andere factoren een rol spelen. Het belang van andere plantenvoedingsstoffen dan koolstof is in het groeiseizoen moeilijk meetbaar. Planten zijn dan namelijk in staat om zo snel nutriënten op te nemen, dat deze niet altijd zijn terug te meten in het oppervlaktewater (zie ook paragraaf 2.4.3). De experimentele manipulaties van de groeiomstandigheden in de volgende hoofdstukken geven inzicht in het belang van andere plantenvoedingsstoffen.

Figuur 2.15. Watercrassula weet boven water alles te bedekken, maar wordt onder water beperkt door de geringe hoeveelheid kooldioxide (62 micromol per liter).
Figure 2.15. Abundant growth of emerged Australian swamp stonecrop. Underwater the species is limited by carbon dioxide availability of 62 micromol per liter.

2.4 Onderzoek 3: Experimenteel onderzoek naar effecten van nutriëntenbeschikbaarheid en concurrentie op groei van watercrassula

2.4.1 Inleiding

In zachte wateren kan watercrassula zowel op de oever als op permanent geïnundeerde plekken tot dominantie komen (Hussner 2007). Uit de veldstudie (vorige hoofdstuk) is gebleken dat in het water, groei van watercrassula gestuurd wordt door de beschikbaarheid van kooldioxide. Echter, veel problemen met watercrassula doen zich voor op droogvallende oevers. Tijdens de veldstudie was dit het geval in ongeveer een derde van de onderzoeksgebieden. Op deze oevers vindt ook een groot deel van de kenmerkende waterplanten van zachte wateren een optimale groeiplaats (Brouwer en Den Hartog 1996, Committee 2007, Robert et al. 2013). Het experiment dat in dit hoofdstuk beschreven is, richt zich uitdrukkelijk op deze situaties.

De Natura 2000-habitattypen ‘zwak gebufferde vennen’ en ‘vochtige heiden’ komen vooral voor op kalkarme zandgronden in het zuiden en oosten van Nederland. Deze gronden zijn tevens arm aan voedingsstoffen. Echter, watercrassula zorgt vaak voor problemen op locaties waar vennen zijn hersteld op voormalige landbouwgronden. Mogelijk zijn hier restanten van voedingsstoffen achtergebleven of faciliteert de kale uitgangssituatie de vestiging en uitbreiding van watercrassula.

Om de mogelijke oorzaken van dominantie van watercrassula in vennen te kunnen achterhalen, is een kweekexperiment uitgevoerd op natte, maar niet geïnundeerde bodem, zodat een venoever werd nagebootst. De vragen die dit experiment moet beantwoorden, waren de volgende:

Hoofdvraag
Heeft watercrassula een kale bodem en/of enige vermesting nodig om tot dominantie te komen op venoevers?

Deelvragen
1) Kan watercrassula zich alleen uitbreiden op (vrij) kale venoevers?
2) Is watercrassula onder normale, voedselarme condities een sterkere concurrent dan inheemse venplanten?
3) Neemt de concurrentiekracht van watercrassula toe onder voedselrijkere condities?
4) Zo ja, profiteert watercrassula vooral van meer stikstof of van meer fosfor?

Aangezien op droogvallende oevers geen competitie om kooldioxide plaatsvindt, zal de competitie zich naar verwachting vooral afspelen om licht en voedingsstoffen. Watercrassula vormt onder terrestrische condities lage zoden van maximaal ongeveer 10 centimeter hoog. Concurrentie om licht vindt vooral plaats met hogere gewassen, zoals riet (*Phragmites australis*) en pitrus (*Juncus effusus*). Echter, een kenmerk van soortenrijke venoevers is dat dergelijke hoge gewassen hooguit een bescheiden rol spelen. Mogelijk treedt wel lichtcompetitie op met soorten als gewone waternavel (*Hydrocotyle vulgaris*), veelstengelige waterbies (*Eleocharis multicaulis*) en moerashertshooi (*Hypericum elodes*). Voor dit experiment is gekozen voor moerashertshooi als lichtconcurrent, omdat deze tot enkele decimeters hoge en dichte zoden kan vormen en in principe dus in staat moet worden geacht om via lichtconcurrentie watercrassula de baas te blijven. Ook tijdens de veldstudie werd deze soort waargenomen op plekken waar watercrassula niet dominant aanwezig was.

De competitie om voedingsstoffen verloopt vooral via de wortels. De uitlopers van watercrassula hebben op elke knoop enkele draaddunne worteltjes, die vooral de bovenste paar centimeter van de bodem doorwortelen. Op venoevers worden vooral isoetide waterplanten gekenmerkt door een groot wortelstelsel. Dit zijn rozet-vormende waterplanten die hun wortelstelsel niet alleen gebruiken om voedingsstoffen op te nemen, maar ook om zuurstof in de bodem te pompen, hiermee de afbraak van organisch materiaal te stimuleren en het afbraakproduct kooldioxide weer op te nemen. De meeste isoetide waterplanten zijn tevens aangepast aan droogval. Voor het experiment is, naast moerashertshooi, gekozen voor de isoetide oeverkruid (*Littorella uniflora*), als nutriëntenconcurrent, omdat deze soort in alle typen zachte wateren kan voorkomen en zich ook in plas-dras situaties verder uitbreidt. Van oeverkruid wordt dus verwacht dat deze soort beter in staat is om voedingsstoffen uit een voedselarme bodem op te nemen dan watercrassula.

2.4.2 Experimentopzet

Verzamelen bodem en planten
De kweekproef is uitgevoerd in de periode november 2015 tot en met april 2016 in het kassencomplex van de Radboud Universiteit in Nijmegen. Er is sediment verzameld aan de oevers van het Staalbergven, ten zuiden van Oisterwijk (51°34’24’’N/5°13’32’’E). Dit sediment bevatte tamelijk veel organisch materiaal; de grove stukken (hout, dennenappels) zijn verwijderd. Tevens is er zand verzameld aan de kale oever van het Schaartven (Overloon, 51°34’28’’N/5°58’28’’E), een groeiplaats van watercrassula. Dit zand was zeer arm aan organisch materiaal.

Watercrassula werd verzameld in het Flesven, ten zuiden van Breda (51°30’31’’N/ 4°38’15’’E). Enkele dichte zoden zijn met de bodem uitgestoken en vervoerd naar de kas. Oeverkruid en moerashertshooi zijn verzameld in het Staalbergven, op de plek waar ook de bodem verzameld is. Van oeverkruid zijn hele planten verzameld, waarvan het grote wortelstelsel bij het uitgraven wel behoorlijk beschadigd raakte. Moerashertshooi was op het moment van verzamelen tamelijk bruin

en afgestorven. Er zijn nog levende scheuten verzameld met nog enkele groene bladeren, maar zonder wortels.

Opzet van de proef

De kweekproef is uitgevoerd in plastic kratjes van 36,5 bij 26,5 centimeter en een hoogte van 15 centimeter. Deze zijn geplaatst bij daglicht in het kassencomplex van de Radboud Universiteit in Nijmegen. Bij onvoldoende licht en in de ochtend- en avonduren is dit aangevuld met kunstlicht, zodat er per dag 16 uur licht was. De temperatuur was constant ongeveer 20 graden Celsius. Er zijn 18 verschillende behandelingen in 3-voud uitgevoerd, dus in totaal zijn 54 kratjes gevuld. Er zijn drie verschillende plantcombinaties gebruikt: alleen watercrassula, watercrassula met moerashertshooi en watercrassula met oeverkruid. Verder zijn 6 verschillende nutriëntenbehandelingen toegepast. Het medium dat hiervoor gebruikt werd, bestond uit gedemineraliseerd water met toegevoegde nutriënten: 0 of 100 micromol ammoniumnitraat en 0, 5 of 10 micromol orthofosfaat (tabel 2.3).

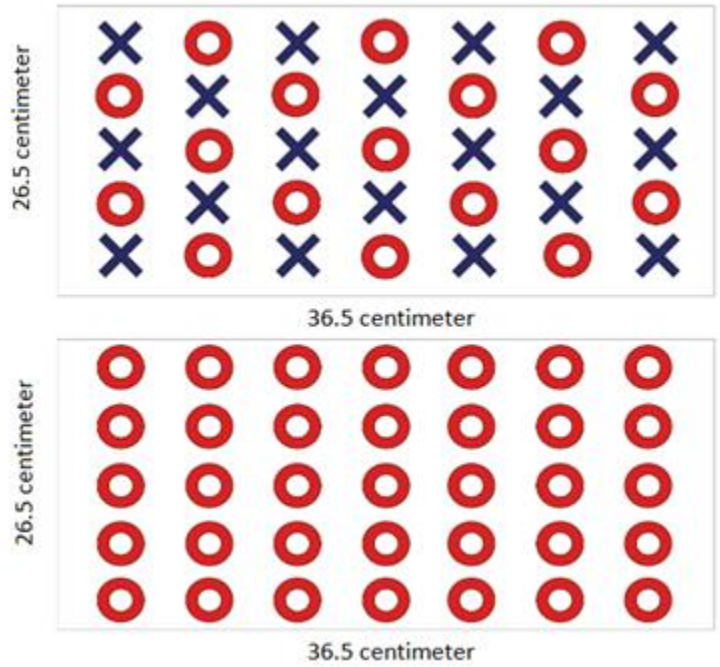
Tabel 2.3. Overzicht van de toegepaste behandelingen. In de linker kolom de aangeplante soorten, in de drie middelste kolommen de samenstelling van het toegediende medium (opgelost in demi-water).
Table 2.3. Overview of the experimental treatments. In the left column the plant species, in the three middle columns the concentrations of the added medium (dissolved in demi-water) and their coding, in the right column sample size.

	Code	Na_3PO_4	NH_4NO_3	Aantal
		(micromol/liter)		bakken
Alleen Watercrassula	np	0	0	3
	nP	5	0	3
	nPP	10	0	3
	Np	0	100	3
	NP	5	100	3
	NPP	10	100	3
Watercrassula & Oeverkruid	np	0	0	3
	nP	5	0	3
	nPP	10	0	3
	Np	0	100	3
	NP	5	100	3
	NPP	10	100	3
Watercrassula & Moerashertshooi	np	0	0	3
	nP	5	0	3
	nPP	10	0	3
	Np	0	100	3
	NP	5	100	3
	NPP	10	100	3

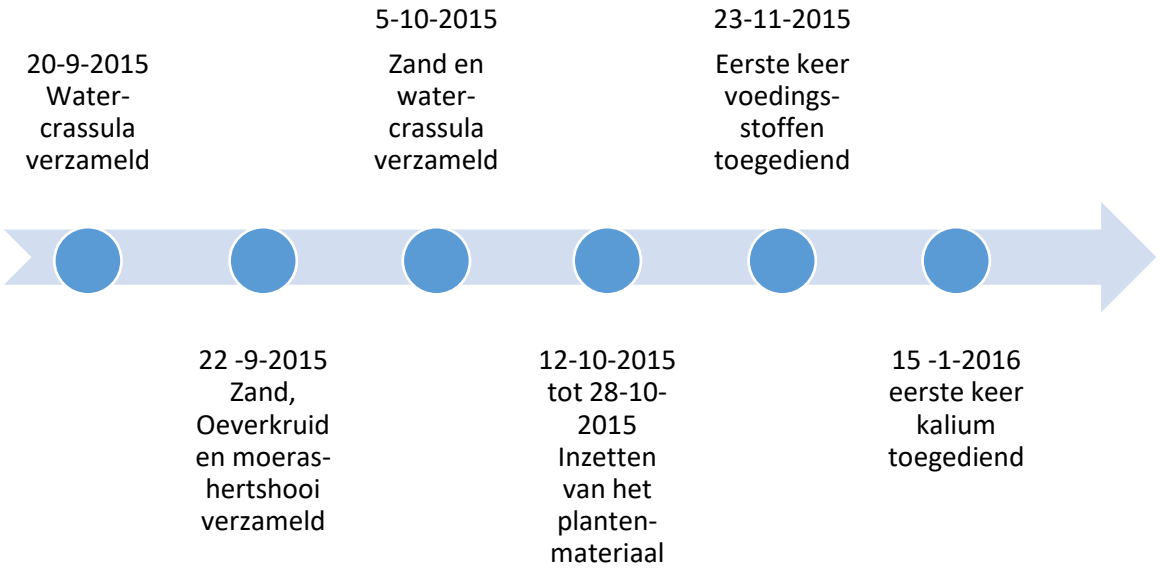
Inzetten van de proef

De verzamelde bodems zijn gemengd, waarbij ongeveer twee keer zo veel bodem van het Schaartven is gebruikt dan van het Staalbergven. Van deze gemengde bodem is een laag van 8 centimeter aangebracht in elk kratje. Na een rustperiode van een week is begonnen met het planten van de drie soorten. De soorten zijn om en om geplant in 5 rijen met 7 planten (figuur 2.16). Van oeverkruid is op elke plek één rozet geplant, met wortels van ongeveer 5 cm lang. Van moerashertshooi is op elke plek een scheut geplant met minstens 1 stengelknoop waaruit zich wortels konden ontwikkelen. Ook van watercrassula zijn scheuten geplant met minstens 1 stengelknoop, maar vanwege het zeer kleine formaat zijn op elke plek 3 scheutjes gebruikt. De plantdichtheid was 176 planten per vierkante

meter voor moerashertshooi en oeverkruid en voor watercrassula het drievoudige. In een periode van 2 weken is eerst het oeverkruid geplant en vervolgens beide andere soorten. In deze periode is in elke krat ook een teflon rhizon-bodemsampler geplaatst, waardoor bodemvocht uit de bodem kon worden gezogen.



Figuur 2.16. Plantpatroon van de gemengde cultures en de monocultures, in twee fictieve bakken (uit Buiks (2016)).
Figure 2.16. Fictional crates with a planting pattern of the mixed plant cultures and monocultures of Australian swamp stonecrop (after Buiks (2016)).



Figuur 2.17. Tijdslijn bij het inzetten van de kweekproef. De officiële start van de proef (t = 0) was 23 november 2015. Uit Buiks (2016).
Figure 2.17. Timeline of the culture experiment. De official start of the experiment (t = 0) was November 23th 2015. After Buiks (2016).

Onderhoud van de proef & tussentijdse metingen

De waterdichte kratjes verloren alleen water via verdamping. Deze waterverliezen zijn gecompenseerd door 2-3x per week medium toe te dienen. Per kratje is 600 milliliter medium per week toegediend; daarnaast is soms nog wat extra gedestilleerd water toegediend om een plas-dras situatie in stand te houden (zie bijlage 4). Het toedienen van het medium is gestart een week nadat de laatste planten zijn ingezet (figuur 2.17). Na enkele weken begon op te vallen dat de watercrassula-planten erg gelig werden. Vanaf dat moment is aan het medium 200 micromol kaliumchloride toegevoegd.

Vooral in het begin is een aantal keren de samenstelling van het bodemvocht doorgemeten. Dit bodemvocht werd verzameld door middel van de rhizon-bodemsamplers. Uit elke krat werd ongeveer 40 milliliter bodemvocht verzameld. Dit gebeurde de dag na het toedienen van medium.
Elke week is een schatting gemaakt van de percentuele bedekking van de soorten. Dit is gebeurd door twee personen. Van veel kratjes zijn ook foto's gemaakt op meerdere tijdstippen en de schattingen van beide personen kwamen zowel in de kas als vanaf de foto goed overeen.

Oogst van de proef

Op 7 april 2016 is de proef geoogst. Uit het midden van elke krat is de bovenste 3 centimeter van 10 scheutjes van watercrassula verzameld. Deze zijn gewassen en hiervan is het versgewicht bepaald. Vervolgens zijn de scheutjes een dag gedroogd in een droogstoof bij 70 graden en is het drooggewicht bepaald. Daarna zijn de scheutjes gemengd en gemalen en is van het gemalen product een extractie met salpeterzuur gemaakt. Aan dit extract zijn de gehalten aan fosfor bepaald. De gehalten koolstof en stikstof zijn aan het gemalen materiaal gemeten.

Vervolgens zijn van elke bak bodemmonsters verzameld door een mengmonster van 5 steken te maken. Daarna is elke bak omgekeerd op een rooster en is het zand van de planten gewassen. De planten zijn per soort verzameld, waarna voor elke bak het versgewicht voor elke soort kon worden vastgesteld. Van 5 planten per bak is tevens de lengte van de langste wortel opgemeten. Vooral voor oeverkruid heeft hierbij wel een onderschatting plaatsgevonden, omdat bij het omkeren en wassen vooral de langere wortels gemakkelijk afbraken. Na een dag drogen bij 70 graden is ook het drooggewicht gemeten. Het drooggewicht van watercrassula is soms overschat, omdat het zeer lastig en tijdrovend bleek om alle zandkorrels uit het fijne en dichte wortelstelsel van watercrassula te verwijderen.

Analyses

Aan de bodems werden de volgende analyses verricht: vochtgehalte, soortelijke massa van de bodem en fractie organisch stof. Van het bodemmateriaal werden een destructie, waterextractie, en zoutextractie uitgevoerd. Hieraan zijn calcium, magnesium, aluminium, ijzer, mangaan, fosfor, zwavel, silicium en zink gemeten, en aan de zoutextracten ook orthofosfaat, ammonium, nitraat en pH. De volgende metingen werden verricht aan bodemvocht: pH, alkaliniteit, hoeveelheid opgelost anorganisch koolstof, elektrisch geleidingsvermogen, turbiditeit, extinctie bij 450 nm, calcium, magnesium, aluminium, ijzer, mangaan, fosfor, zwavel (als maat voor sulfaat), silicium, zink, nitraat, ammonium, fosfaat, chloride, natrium en kalium. De gebruikte analysemethoden staan beschreven in bijlage 2.

Statistiek

De belangrijkste gegevens zijn statistisch getoetst met behulp van SPSS statistics, versie 2.1. Er is gebruikt gemaakt van een multivariate GLM (general linear model) procedure. Onafhankelijke variabelen waren stikstof (0/100 micromol), fosfor (0/5/10 micromol) en competitie (monocultuur/watercrassula + oeverkruid/watercrassula + moerashertshooi). Geteste

responsvariabelen waren per plantensoort bedekking, versgewicht, drooggewicht en gehalten aan nutriënten in de plant (N, P, K). De getallen voor de mengcultures zijn met 2 vermenigvuldigd, om te corrigeren voor het dubbele aantal planten in de monocultures. De resultaten zijn getest op een normale verdeling met behulp van een Shapiro-Wilk test. Verschillen tussen klassen zijn getest met een post-hoc Tukey-test.

2.4.3 Resultaten

Nutriëntenconcentraties bodem en bodemvocht

Voorafgaand aan en gedurende de proef is op 6 tijdstippen bodemvocht verzameld. Het bodemvocht is over het algemeen arm aan macro-ionen en nutriënten. De concentraties aluminium, calcium, magnesium, ijzer, sulfaat, natrium en chloride zijn ook voor voedselarme vennen aan de lage kant. Voor de nutriënten is een duidelijk verloop in de tijd zichtbaar (figuur 2.18). Op 11 november, na het planten, maar voor de start van de behandelingen, is gemiddeld het meeste orthofosfaat en nitraat aanwezig in het bodemvocht. Voor nitraat gaat het om gemiddeld slechts 5 micromol per liter, dus 20x lager dan de nitraatconcentratie in het medium met stikstof. Voor fosfaat echter, gaat het om gemiddeld 10 micromol per liter, even hoog als de hoogste fosfaatbehandeling.

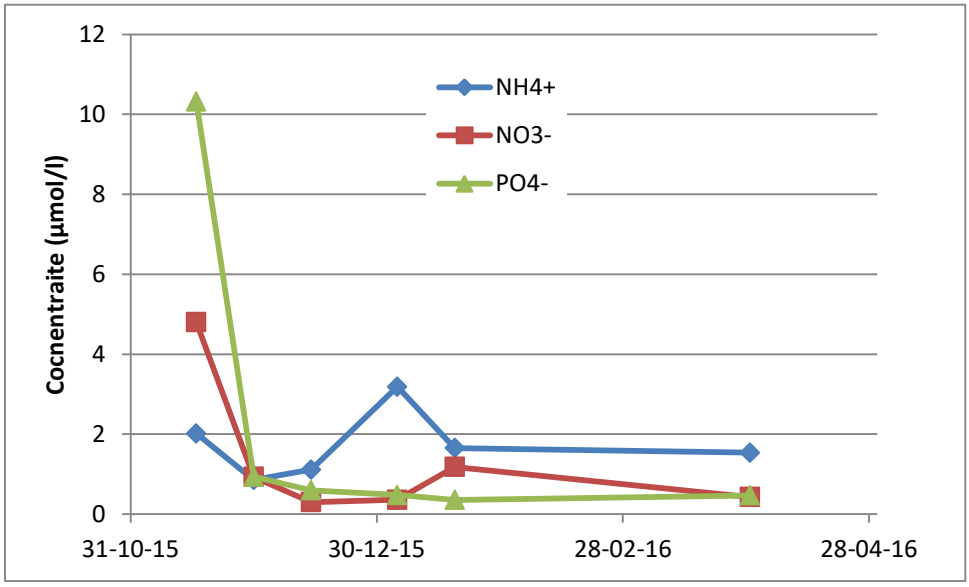
Een concentratie van 10 micromol fosfaat per liter is voor venoevers aan de hoge kant en het is onwaarschijnlijk dat deze in het Staalbergven aanwezig was; dit is een ven met een bijzonder goed ontwikkelde isoetidenvegetatie van voedselarme vennen. De oever van het Schaartven bestond ter plekke uit grof zand zonder enig organisch materiaal, ook daar zat waarschijnlijk zeer weinig fosfaat in. Waarschijnlijker is dat er bij het mengen en aanbrengen van de bodems fosfaat gemobiliseerd is. De mate waarin dit gebeurd is, is niet vast te stellen, omdat een eenmalige piek is opgetreden, waarvan de top hoogstwaarschijnlijk niet is samengevallen met het moment van verzamelen van bodemvocht.

Gemeten concentraties variëren sterk, ook binnen de behandelingen. Toch is er wel een patroon zichtbaar voor sommige stoffen, met name voor kalium. In de bakken met watercrassula is, gemiddeld per behandeling, 42-64 micromol kalium per liter gemeten in het bodemvocht op 11 november 2015. Voor de combinatie met moerashertshooi is dat 23-73 micromol per liter. Echter, de 6 behandelingen voor de mengcultuur met oeverkruid bevatte slechts 3-7 micromol per liter. Dit duidt op kalium-opname door de planten, waarbij de opname door oeverkruid kennelijk veel groter is dan door beide andere soorten. Ook kan het enkele dagen eerder inplanten van oeverkruid, en het feit dat de oeverkruidplanten al een vrij groot wortelstelsel bezaten hierop van invloed zijn geweest.

Een ander voorbeeld van de sterke wortelactiviteit van oeverkruid is af te leiden uit de bijzonder sterke correlatie tussen calcium en magnesium in het bodemvocht (figuur 2.19). Dit duidt op een gemeenschappelijke factor die leidt tot het oplossen van deze stoffen in het bodemvocht. Doorgaans is deze factor de mate van doorluchting van de bodem, waarbij pyriet (FeS_2) geoxideerd wordt tot ijzer en zwavelzuur en waarbij de zuur-component het oplossen van calcium en magnesium veroorzaakt. De hoogste concentraties calcium en magnesium worden waargenomen in de bakken met oeverkruid. Echter, daar worden niet de hoogste concentraties opgelost zwavel gemeten. Dit is hoogst waarschijnlijk in de vorm van sulfaat; de bodemtoestand was te aeroob voor de aanwezigheid van sulfiden. Kijken we alleen naar de bakken met oeverkruid, dan is er weer wel een goede, positieve correlatie tussen de hoeveelheid gemobiliseerd calcium en sulfaat. Het lijkt er sterk op dat het grote wortelstelsel van oeverkruid niet alleen leidt tot meer doorluchting en mobilisatie van zwavel in de vorm van sulfaat, maar ook tot een snellere opname van dit sulfaat.

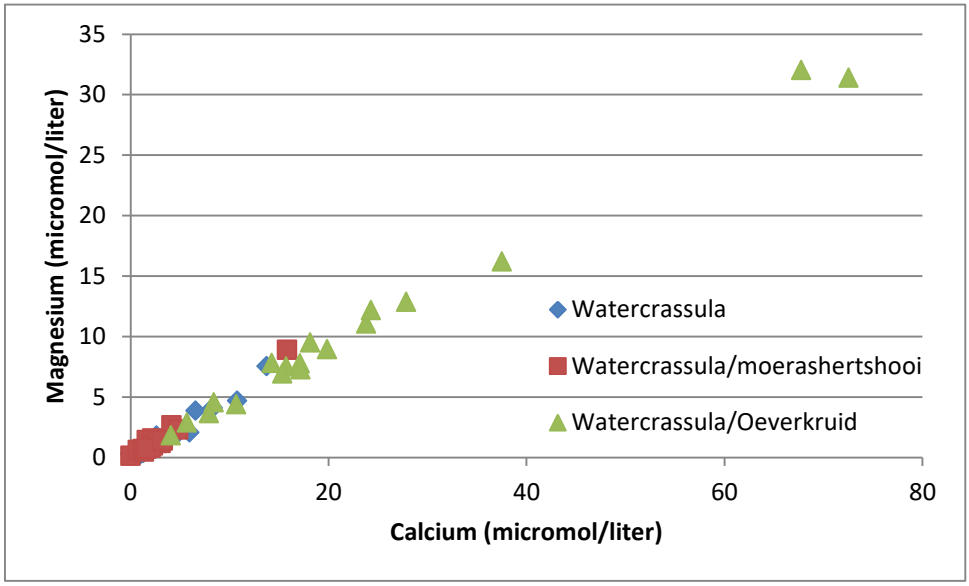
Op het tweede meetmoment, op 1 december 2015, zijn de gemeten concentraties nutriënten sterk gedaald tot waarden die rond de detectielimiet liggen, ondanks dat dan inmiddels enkele malen nutriënten zijn toegediend, omdat de experimentele behandelingen gestart zijn (figuur

2.18). De zeer lage gehalten aan kalium, ammonium, nitraat en orthofosfaat zijn opmerkelijk, aangezien de dag ervoor in veel behandelingen nog een aanzienlijke hoeveelheid medium is toegediend, waarin deze stoffen ruim voorhanden waren. Het totale volume aan poriewater is bij verzadiging ruim 2 liter per kratje en daaraan werd 300 milliliter medium toegediend. Het medium wordt hiermee ongeveer een factor 9 verdund. De gemeten waarden bevonden zich echter ruim onder de 9-voudige verdunningswaarde. Dit duidt er op dat voedingsstoffen zeer snel door de planten werden opgenomen, of door de bodem werden gebonden.



Figuur 2.18. Concentraties ammonium (NH_4^+), nitraat (NO_3^-) en orthofosfaat (PO_4^{3-}) in het bodemvocht van de zandbodem in de kweekbakken. De behandelingen zijn gestart tussen het eerste en tweede meetmoment. NB: de gepresenteerde waarden zijn vanaf december zeer laag en liggen rond de detectielimiet

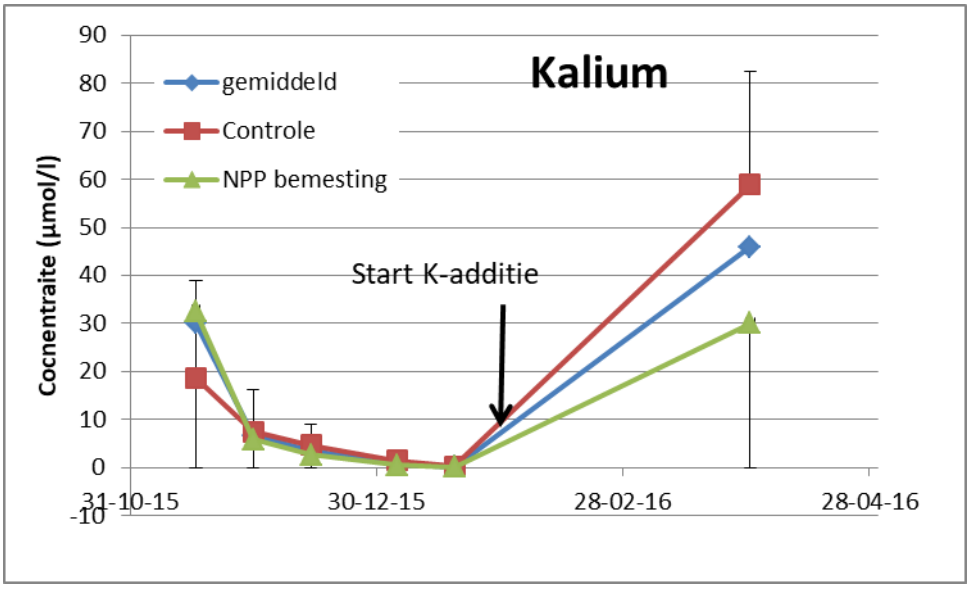
Figure 2.18. Concentrations ammonium (NH_4^+), nitrate (NO_3^-) and ortho phosphate (PO_4^{3-}) in soil water. Nutrient additions were started between the first and second sampling events. Note: from December onward, the presented concentrations are very low and around the detection limit



Figuur 2.19. Correlatie tussen de concentraties magnesium en calcium in het bodemvocht van de zandbodem in de kweekbakken, op 21 januari 2016.

Figure 2.19. Correlation between soil water concentrations of magnesium and calcium, on January 21, 2016.

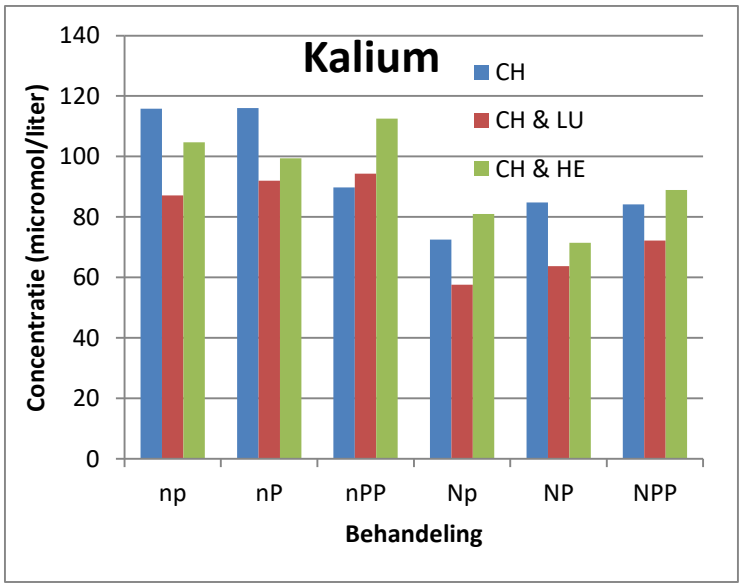
Na verloop van enkele weken kregen watercrassula en moerashertshooi een ongezond gele kleur. Omdat dit mogelijk door gebrek aan kalium werd veroorzaakt, is in alle behandelingen extra kalium toegediend. De gelige kleur verdween hierdoor slechts ten dele, in alle bakken bleven de planten gelig. Dat de mogelijke kaliumlimitatie werd opgeheven, bleek wel uit de toegenomen kaliumconcentraties in het bodemvocht (figuur 2.20). Toch werd de toegediende 200 micromol per liter nergens bereikt, wat erop duidt dat een zeer aanzienlijk deel van het kalium werd opgenomen door de planten of gebonden aan de bodem. Opvallend is dat de kaliumconcentraties gemiddeld het laagst waren in de behandelingen waar ook fosfaat en stikstof werd toegediend. Dit duidt op een grote rol van kaliumopname door planten, die in de behandelingen met stikstof en fosfaat de grootste biomassa vormden.



Figuur 2.20. Concentratie kalium in het bodemvocht van de zandbodem in de kweekbakken.
Figure 2.20. Concentration potassium in soil water.

Na afloop zijn van de bodem zoutextracten gemaakt, om te bepalen in hoeverre toegevoegde stoffen aan het kation-uitwisselings-complex zijn gaan hechten. De zuurgraad van deze extracten lag tussen pH 4,7 en pH 5,1 en zat daarmee in het beoogde, zwak zure bereik. Per liter bodem is ongeveer 100 micromol uitwisselbaar kalium gemeten (figuur 2.21). Per maand is minstens 200 micromol kalium toegediend, ongeveer 3 maanden lang. Hooguit een klein deel hiervan kan dus zijn gaan hechten aan de bodem. Zeker wanneer wordt meegenomen dat de venbodem bij het inzetten van de proef ook al enkele tientallen tot honderden micromolen uitwisselbaar kalium moet hebben bevat; dit is niet gemeten. Het verdwijnen van kalium uit het bodemvocht kan dus hooguit voor een klein deel worden verklaard door binding aan de bodem en zal vooral door planten zijn opgenomen.

In nog sterkere mate geldt dat voor fosfaat en stikstof. De gemeten hoeveelheid uitwisselbaar fosfaat is beneden de 0,5 micromol per liter, wat ook voor een venbodem laag is. Deels kan dat worden verklaard doordat een groot deel van de bodem is verzameld op de hoge oever van het Schaartven, die uit puur zand bestond. Het is eerder aannemelijk dat er extra fosfaat uit de bodem is losgeweekt, dan dat er fosfaat aan de bodem is gaan binden. Voor ammonium en nitraat is dit nog het meest duidelijk. Concentraties komen niet boven de 5 micromol per liter uit, wat net boven de detectielimiet is. Voor ammonium is de concentratie in een zandbodem van een ven doorgaans tussen de 10 en 200 micromol per liter. Zelfs in de stikstofbehandelingen lijkt er dus nog sprake van dat de planten extra ammonium en nitraat uit de bodem hebben vrijgemaakt.



*Figuur 2.21. Hoeveelheid uitwisselbaar kalium die aan het einde van het experiment middels een zoutextract uit de zandbodem is vrijgemaakt. CH = watercrassula (*Crassula helmsii*), LU = oeverkruid (*Littorella uniflora*), HE = moerashertshooi (*Hypericum elodes*). n = geen stikstof, N = 100 micromol ammoniumnitraat, p = geen fosfaat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.*

*Figure 2.21. Amount of soil bound potassium at the end of the experiment. Coding of treatments: CH = Australian swamp stonecrop (*Crassula helmsii*), LU = shoreweed (*Littorella uniflora*), HE = marsh St John's-wort (*Hypericum elodes*). n = no added nitrogen, N = 100 micromol ammonium nitrate, p = no added phosphate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.*

Verder valt op dat in alle behandelingen met stikstof de hoeveelheid uitwisselbaar kalium uiteindelijk lager is (figuur 2.21). Dit zijn ook de behandelingen met een hogere plantenbiomassa. Ook de bodem zelf is bijzonder voedselarm. De hoeveelheid plant beschikbaar fosfaat is met gemiddeld 184 micromol per liter bodem nog iets lager dan gebruikelijk is in een venbodem (tabel 2.4). Ook de totale hoeveelheid fosfor is met 0,7 millimol per liter iets lager dan de 1-3 millimol die doorgaans in heide- en venbodems aanwezig is. Dit geldt ook voor de overige elementen.

Tabel 2.4. Samenstelling van de bodem, op basis van een steekproef uit drie bakken met 3 verschillende plantcombinaties en met verschillende behandelingen. Plantenbehandelingen zijn afgekort met w (watercrassula), o (oeverkruid) en m (moerashertshooi).

Table 2.4. Chemical composition of the soil at the end of the experiment in three experimental units with different plant combinations and nutrient treatments. Plant treatments are abbreviated with w (Australian swamp stonecrop), o (shoreweed) and m (marsh St John's worth).

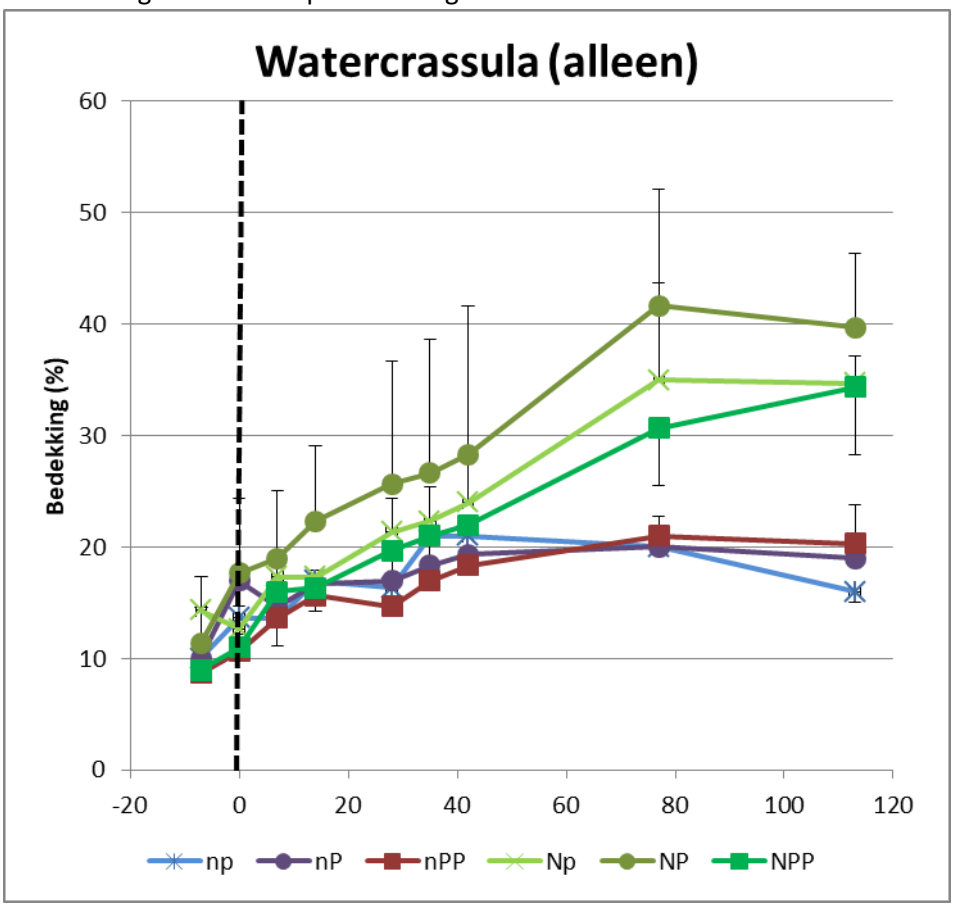
originele code	Vocht	Org. stof	Olsen-P	Al	Ca	Fe	K	Mg	P	S
	(%)	(%)	micromol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l
13 WI 1 w/o	7,24	0,56	177,5	34,0	4,1	12,9	4,8	7,2	0,7	1,4
28 GGR1 w/m	11,37	0,38	211,5	36,3	2,6	13,5	3,4	7,4	0,7	2,0
45 GR3 w	9,76	0,40	163,6	37,0	2,5	14,5	3,1	8,0	0,6	1,3
gemiddeld	9,45	0,45	184,2	35,8	3,1	13,6	3,8	7,5	0,7	1,6

Groei en bedekkingen

Door de piek aan voedingsstoffen in het begin is er sprake van twee verschillende groeifasen. In het begin is er sprake van een snelle groei in alle behandelingen. Daarna vertraagt de groei sterk en treden er subtiele verschillen op tussen de behandelingen. Het begin van de proef (t=0) is gesteld op het vermoedelijke moment waarop de fase met sterke limitatie door nutriënten is begonnen.

In de eerste fase, dus voor t=0, begint de bedekking van watercrassula bij ongeveer 10%, de bedekking bij aanplant. In de bakken waar alleen watercrassula groeit, neemt de bedekking tot t=0

toe tot ongeveer 15% (figuur 2.22). Na t=0 zwakt de groei geleidelijk af, maar tot ongeveer 40 dagen na de start van de proef blijven de verschillen die in het begin ontstaan zijn ongeveer hetzelfde. Daarna blijft watercrassula in de stikstofbehandelingen doorgroeien, terwijl de bedekking in de overige behandelingen gelijk blijft. Op het einde van de proef (tussen t=80 en 120), neemt de bedekking in de controlebehandeling zelfs af en vindt alleen nog een toename plaats in de behandeling met stikstof plus de hoogste fosfaatconcentratie.

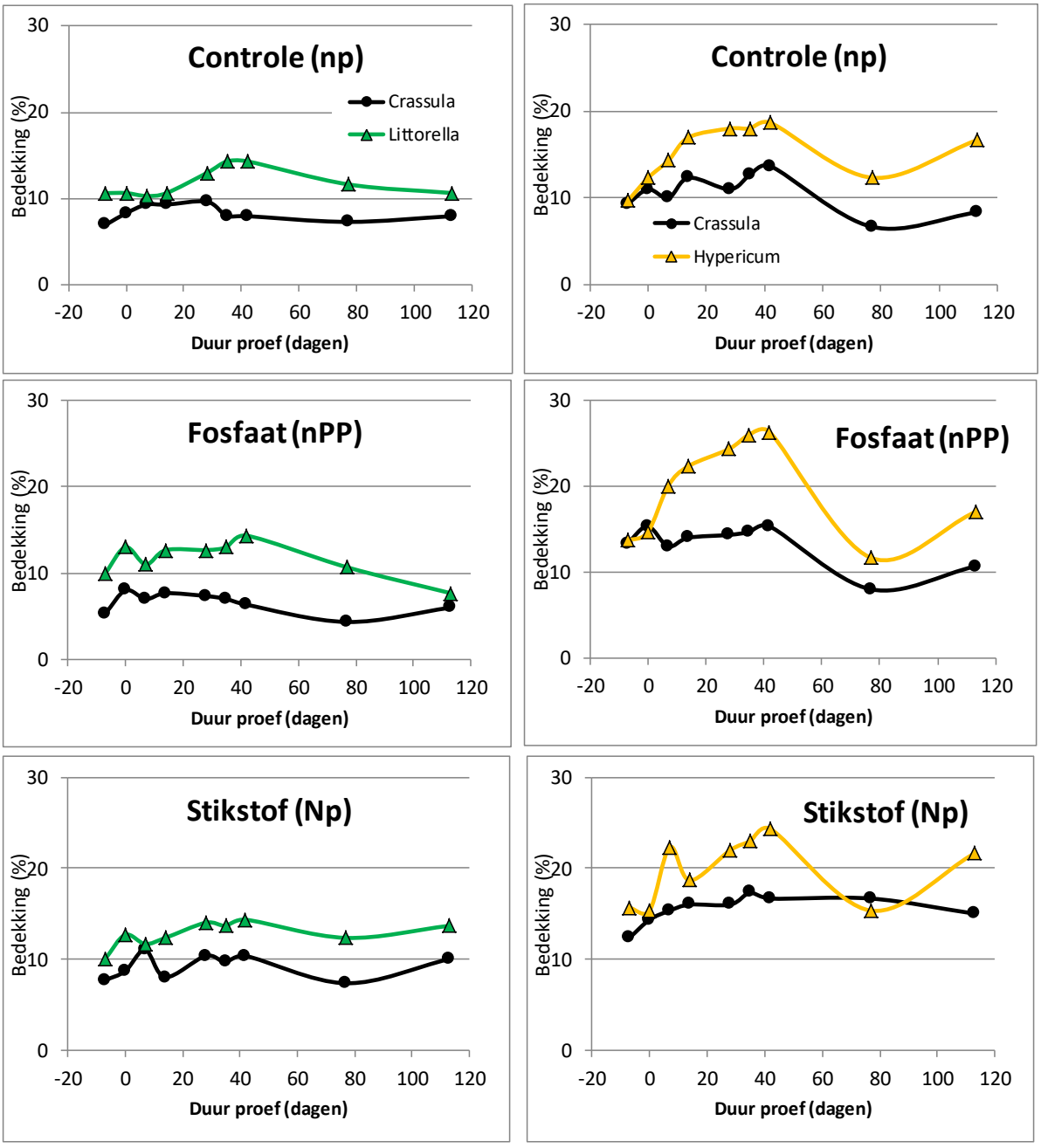


Figuur 2.22. Geschatte bedekking van watercrassula in de monocultures. De stippellijn is het begin van het experiment (t=0). n = geen stikstof, N = 100 micromol ammoniumnitraat, p = geen fosfaat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat. Weergegeven is het gemiddelde per behandeling.
Figure 2.22. Estimated cover of Australian swamp stonecrop in the monocultures. The experiment started at the dotted line (t=0). n = no added nitrogen, N = 100 micromol ammonium nitrate, p = no added phosphate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate. The figure gives average coverage per nutrient treatment.

In tegenstelling tot de monocultures, vindt in de mengcultures nauwelijks toename plaats van de bedekking van watercrassula (figuur 2.23). Bij de start is de bedekking 7-12%, terwijl in de monocultures (met 2x zo veel planten!) de bedekking 8-14% is (figuur 2.22). In de monocultures wordt uiteindelijk een gemiddelde bedekking bereikt van 16-40%, terwijl in de mengcultures de bedekking van watercrassula 8-15% bedraagt. Ook hier wijzigt de trend op ongeveer t=40. Daarvoor vindt veelal een lichte toename plaats in de bedekking, die echter weer teniet gedaan wordt door een lichte daling na t=40. De verschillen als gevolg van toediening van nutriënten zijn gering. Alleen bij toevoeging van stikstof bereiken alle soorten uiteindelijk een iets hogere bedekking. De standaarddeviaties zijn over het algemeen groter dan de gevonden verschillen; de verschillen zijn statistisch meest niet significant.

Moerashertshooi bereikt uiteindelijk overal een hogere gemiddelde bedekking per behandeling dan watercrassula. Opvallend is de dip in de bedekking t=80 dagen. Dit is het gevolg van het afsterven van de scheuten die bij het planten groen en bebladerd waren. Daarna is de groei

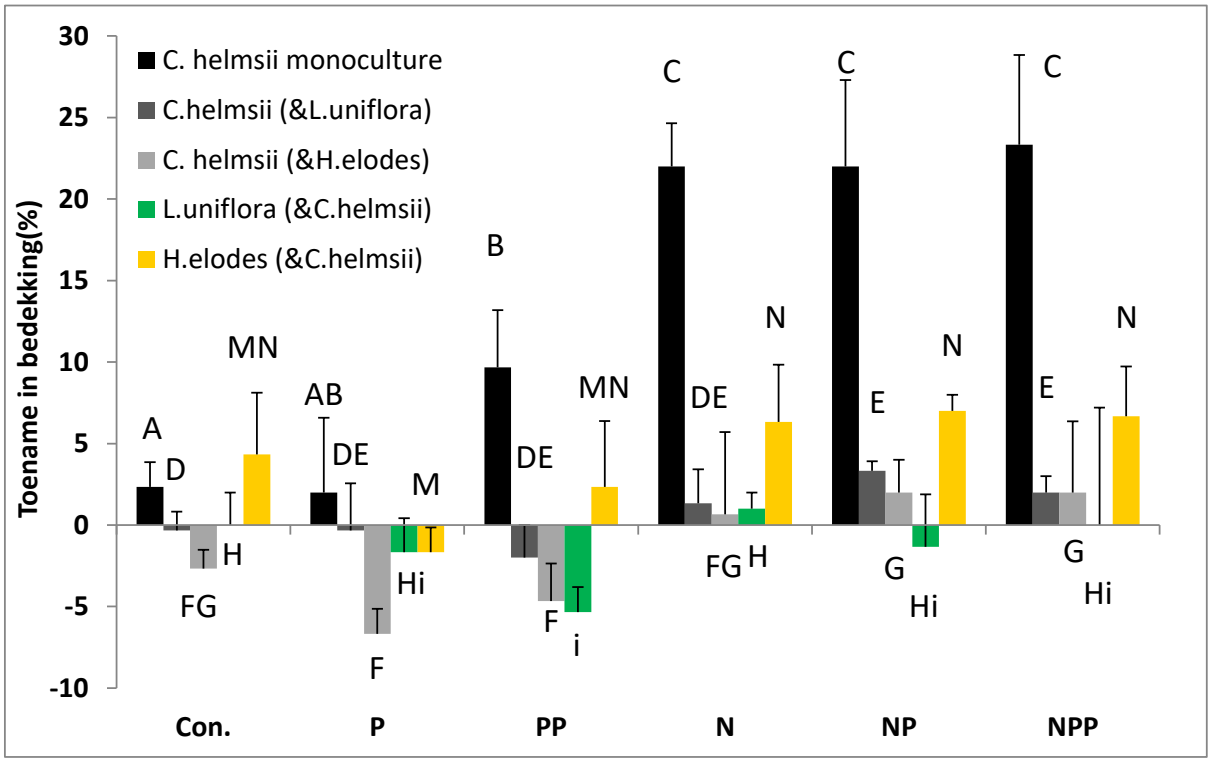
sneller dan die van watercrassula. Oeverkruid kent na t=40 een daling in bedekking, behalve in de bakken met extra stikstof. Tot aan t=40 vond uitbreiding van het aantal rozetten plaats middels uitlopers. Daarna stierven veel van de oude bladeren af en werden vervangen door nieuwe, kleinere bladeren.



Figuur 2.23. Geschatte bedekking van watercrassula (zwart), oeverkruid (groen) en moerashertshooi (geel) in de mengcultures. n = geen stikstof, N = 100 micromol ammoniumnitraat, p = geen fosfaat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat. Weergegeven is het gemiddelde per behandeling.
Figure 2.23. Estimated cover of Australian swamp stonecrop (zwart), shoreweed (groen) en marsh St. John's wort (geel) in the mixed cultures. n = no added nitrogen, N = 100 micromol ammonium nitrate, p = no added phosphate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate. The figure gives average coverage per nutrient treatment.

De toename in bedekking vanaf t=0 is weergegeven in figuur 2.24. In de monocultures neemt de bedekking van watercrassula nauwelijks toe bij het ontbreken van stikstof en fosfaat, of bij 5 micromol fosfaat. Bij 10 micromol fosfaat neemt het percentage bedekking gemiddeld met 10% toe.

Bij alle stikstofbehandelingen is dat met ruim 20% (zie ook figuur 2.28). In competitie met vensoorten vindt echter nauwelijks toename in bedekking plaats en bij ontbreken van stikstof zelfs vaak een afname. Dit geldt echter ook voor de beide vensoorten.



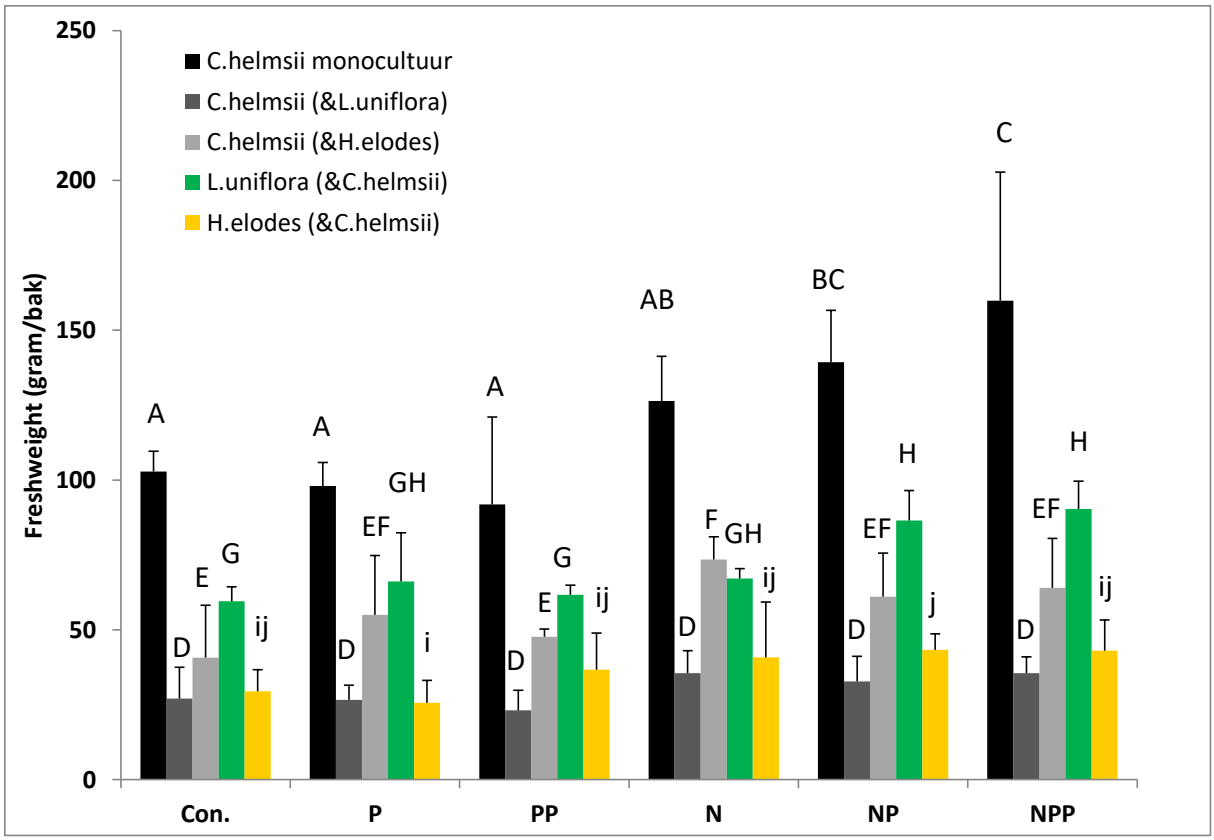
*Figuur 2.24. Toename in bedekking van watercrassula (*Crassula helmsii*), oeverkruid (*Littorella uniflora*) en moerashertshooi (*Hypericum elodes*) vanaf de start van de proef (t=0). Weergegeven zijn gemiddelden per behandeling (+ SD). Verschillende letters geven significante verschillen aan binnen een soort (p< 0,05). Con. = geen stikstof of fosfor, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.*

*Figure 2.24. Mean increase (+ SD) in cover (%) of Australian swamp stonecrop (*Crassula helmsii*), shoreweed (*Littorella uniflora*) and marsh St. John's wort (*Hypericum elodes*) since the start of the experiment (t=0). Different letters indicate significant difference within a species (p< 0,05). Con. = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.*

Vers- en drooggewicht

Voor de versgewichten kon geen toename vanaf t=0 worden bepaald. Wel komt het patroon bij de eindoogst grotendeels overeen met dat van de geschatte bedekking. Het versgewicht van watercrassula in de monocultuur is aan het eind hoger in de stikstofbehandelingen (figuur 2.25). In dit geval komt de stikstof + hoogste fosfaat behandeling ook significant het hoogste uit. Voor oeverkruid is dit beeld minder duidelijk, maar wel vergelijkbaar. Voor moerashertshooi zijn de verschillen in nutriëntenbehandelingen nog kleiner.

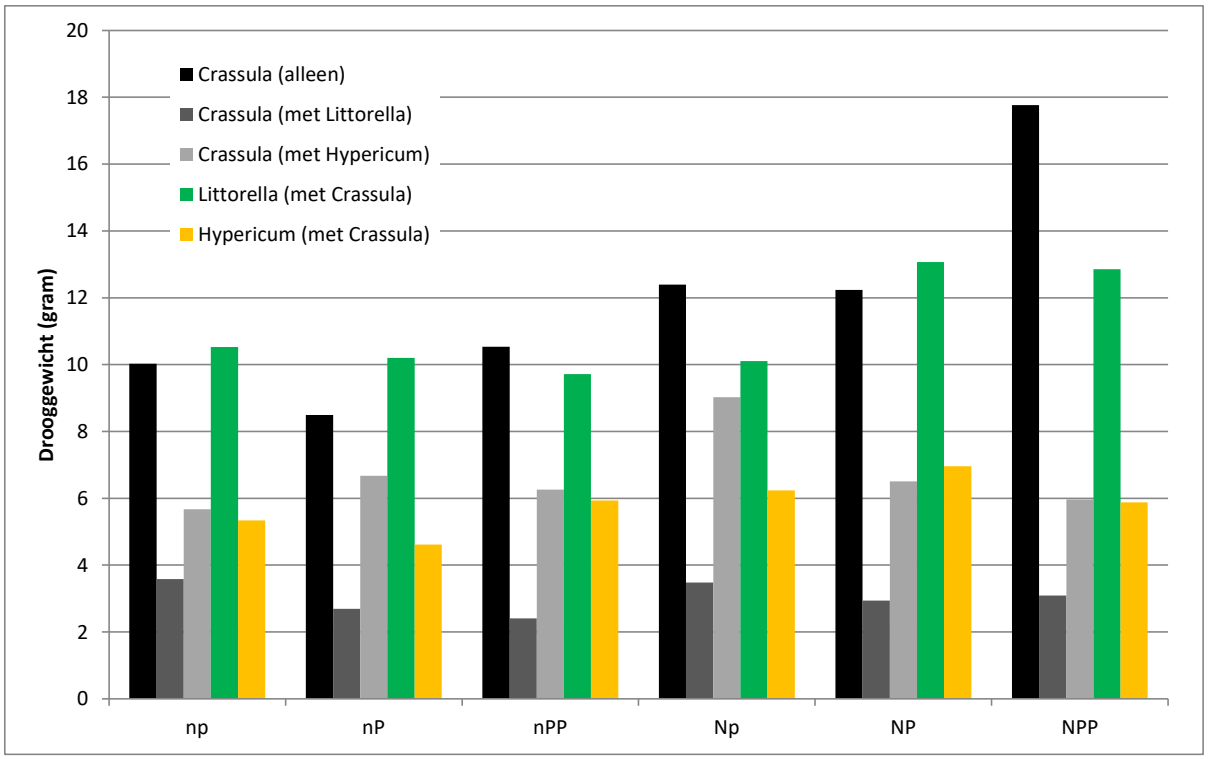
Verder opvallend is het verschil in versgewicht van de biomassa in de mengcultures. In combinatie met oeverkruid bereiken watercrassula en oeverkruid samen een bijna even hoge biomassa als in de monocultuur. Echter, deze biomassa bestaat voor twee derde uit oeverkruid en voor een derde uit watercrassula (groene en donkergrijze balken in figuur 2.25), onafhankelijk van de nutriëntenbehandeling. Qua biomassa is oeverkruid dus duidelijk de winnaar, terwijl dit niet blijkt uit de bovengrondse bedekking (figuur 2.24). Voor de mengcultuur met moerashertshooi is dit beeld weer duidelijk anders; watercrassula heeft hier een wat hoger versgewicht dan moerashertshooi (gele en lichtgrijze balken in figuur 2.25).



*Figuur 2.25. Versgewichten van watercrassula (*Crassula helmsii*), oeverkruid (*Littorella uniflora*) en moerashertshooi (*Hypericum elodes*) na oogst aan het einde van de proef. Weergegeven zijn gemiddelden per behandeling (+ SD). Verschillende letters geven significante verschillen aan binnen een soort (p< 0,05). Con. = geen stikstof of fosfor, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.*

*Figure 2.25. Mean Freshweight (+ SD) of Australian swamp stonecrop (*Crassula helmsii*), shoreweed (*Littorella uniflora*) and marsh St. John's wort (*Hypericum elodes*) at the end of the experiment. Different letters indicate significant difference within a species (p< 0,05). Con. = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.*

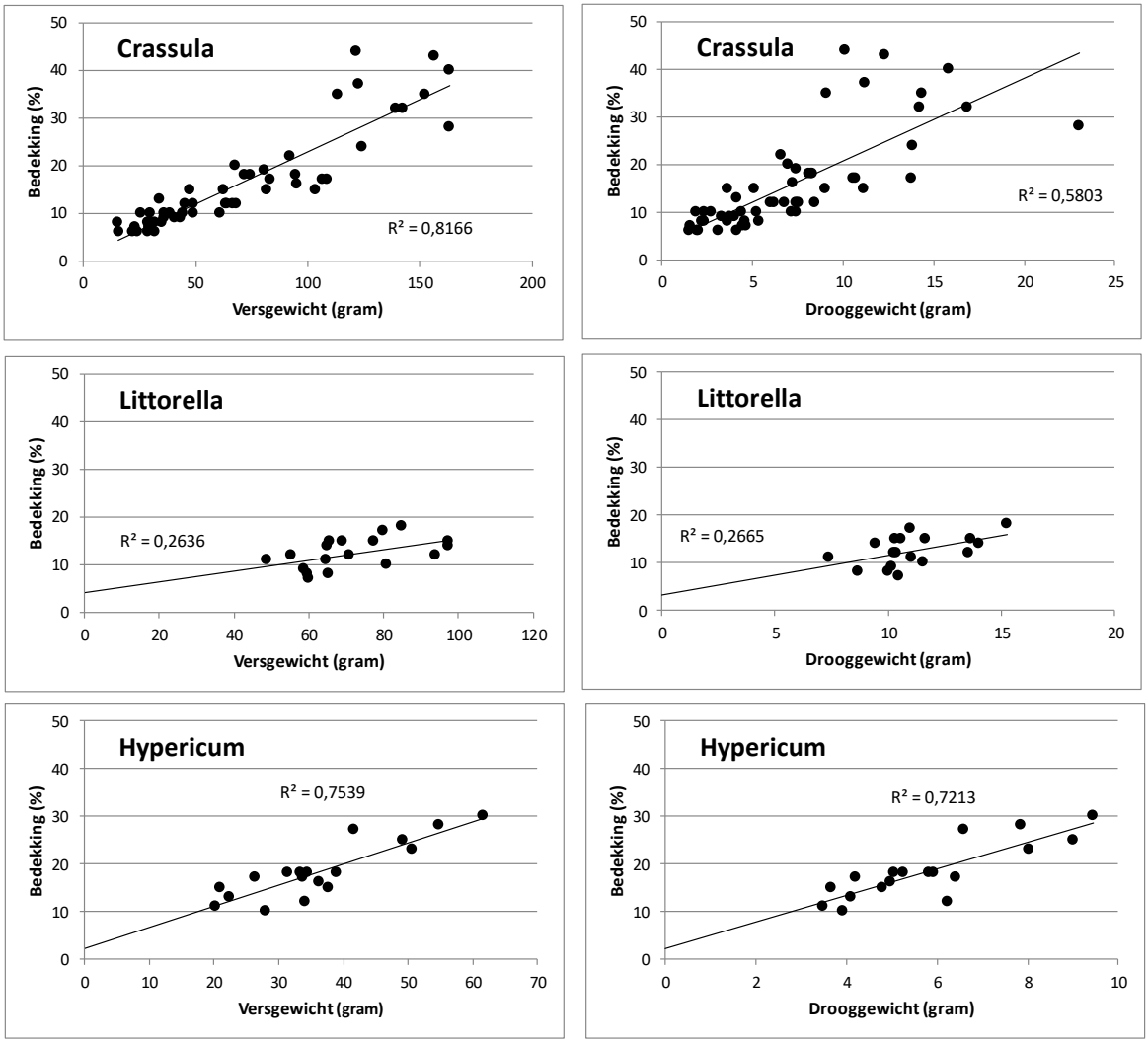
Uitgedrukt als drooggewicht van de biomassa blijft het beeld van de nutriëntenbehandelingen ongeveer gelijk (figuur 2.26). Wel valt op dat oeverkruid een relatief hoog drooggewicht heeft. Oeverkruid heeft in de mengcultures een vrijwel even hoog drooggewicht als watercrassula in de monocultures (groene en zwarte balken in figuur 2.26). Ook moerashertshooi heeft een relatief wat hoger drooggewicht. Hierbij moet nog worden bedacht dat er overschattingen zijn van het drooggewicht van watercrassula, omdat juist bij deze soort niet altijd alle zandkorrels uit het ragfijne wortelstelsel konden worden gewassen. Dit lijkt bijvoorbeeld het geval te zijn bij de grijze balk van de NP-behandeling. De toch relatief hoge versgewichten van watercrassula duiden op een hoger watergehalte. Dit is niet onlogisch voor een plant met succulente bladeren. Gemiddeld is het gemeten watergehalte in watercrassula ruim 90%, terwijl dat in oeverkruid rond de 85% was. Moerashertshooi zit hier tussenin.



*Figuur 2.26: Drooggewichten van watercrassula (*Crassula helmsii*), oeverkruid (*Littorella uniflora*) en moerashertshooi (*Hypericum elodes*) na oogst aan het einde van de proef. Weergegeven zijn gemiddelden per behandeling. n = geen stikstof, N = 100 micromol ammoniumnitraat, p = geen fosfaat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.*
*Figure 2.26: Mean dry weight of Australian swamp stonecrop (*Crassula helmsii*), shoreweed (*Littorella uniflora*) and marsh St. John's wort (*Hypericum elodes*) at the end of the experiment. n = no added nitrogen, N = 100 micromol ammonium nitrate, p = no added phosphate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.*

De meest nauwkeurige maat is dus het versgewicht; aangehechte zandkorreltjes tellen hier relatief weinig mee. Voor watercrassula en moerashertshooi is er aan het einde van de proef een goede correlatie aanwezig tussen de geschatte bedekkingsgraad en het versgewicht (figuur 2.27). Dit geeft aan dat de schattingen van de bedekkingen voldoende nauwkeurige resultaten opleveren. De correlaties met het drooggewicht zijn minder goed voor watercrassula, waarschijnlijk als gevolg van de incidentele overschattingen van het drooggewicht.

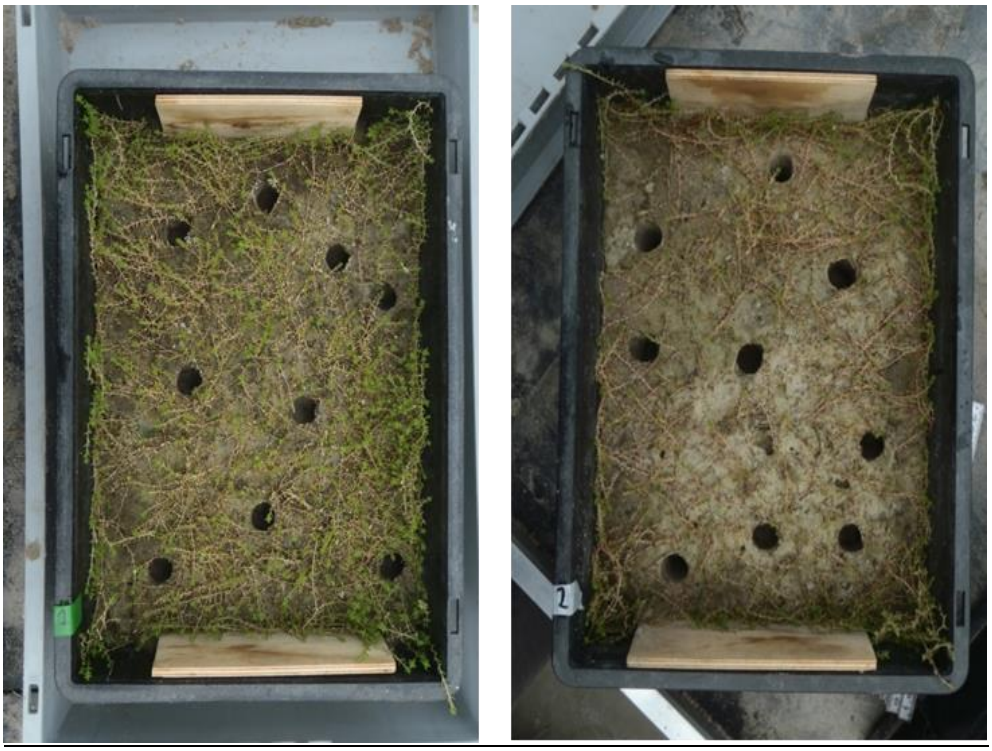
Voor oeverkruid is de correlatie erg zwak tussen de geschatte bedekking enerzijds en de droog- en versgewichten anderzijds (figuur 2.27). Er is wel een goede correlatie tussen versgewicht en drooggewicht. De oorzaak is de lage spruit:wortel verhouding. Gemiddeld is meer dan 3x zo veel wortel aanwezig als spruit. Kennelijk is de biomassa van de spruit geen goede indicator van de hoeveelheid wortelbiomassa. Gedurende de proef is de bovengrondse biomassa op het oog slechts marginaal toegenomen, terwijl bij de eindoogst kon worden geconstateerd dat de wortelbiomassa sterk was toegenomen.



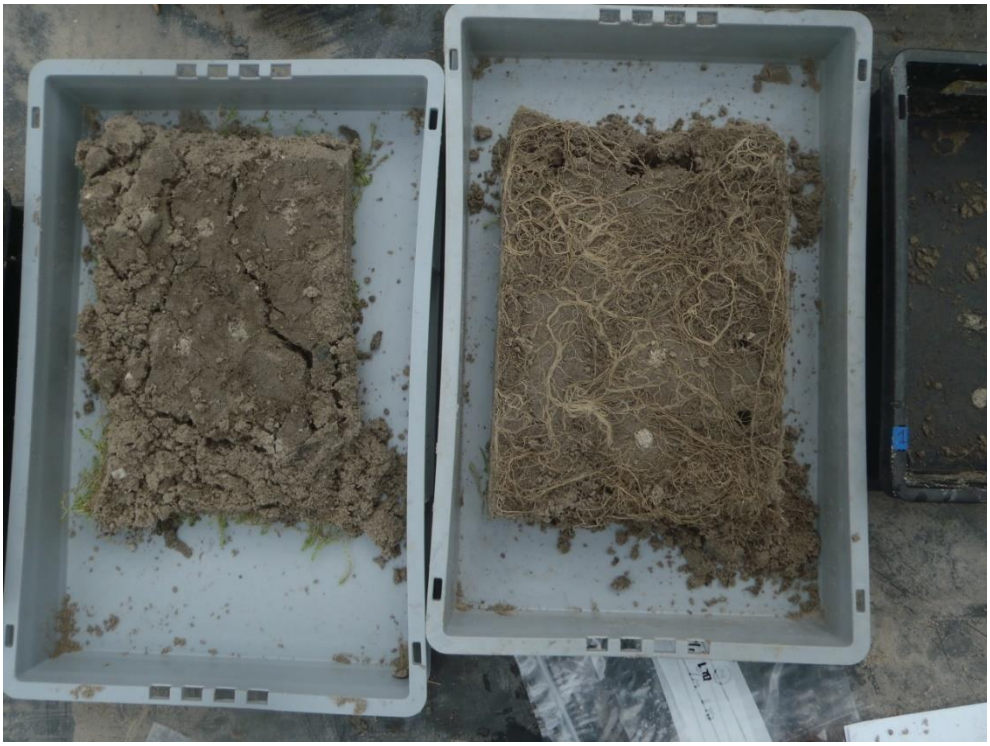
Figuur 2.27. Correlaties tussen de gemeten versgewichten, drooggewichten en geschatte bedekkingen aan het einde van de proef.

Figure 2.27. Correlations between measured fresh weights, dry weights and estimated cover at the end of the experiment.

Tijdens de oogst is in elke bak van enkele representatieve planten de lengte van de langste wortels gemeten. Deze was voor watercrassula meest tussen de 5 en 10 centimeter. De bulk van de wortels was niet meer dan 5 centimeter lang (figuur 2.29). Voor oeverkruid was dit beeld heel anders. De langere wortels zaten in een kluwen op de bodem van de kratten (figuur 2.29) en waren vrijwel niet uit elkaar te halen. Niettemin bleken deze meestal langer te zijn dan een halve meter, en in enkele gevallen meer dan een meter. Tijdens het planten waren de wortels hooguit 10 centimeter lang. Moerashertshooi neemt ook hier weer een intermediaire positie in, maar ook deze had wortels waarvan de langste enkele decimeters waren.



Figuur 2.28. Monocultures van watercrassula tijdens het oogsten van de proef. Links behandeling met 100 micromol ammoniumnitraat en 5 micromol fosfaat, rechts de controle behandeling. De gaten zijn ontstaan door de bodembemonstering.
Figure 2.28. Monocultures of Australian swamp stonecrop at the end of the experiment. Left: treatment with 100 micromol ammonium nitrate en 5 micromol phosphate added; right: control treatment without added nutrients. The holes are the result of soil sampling.

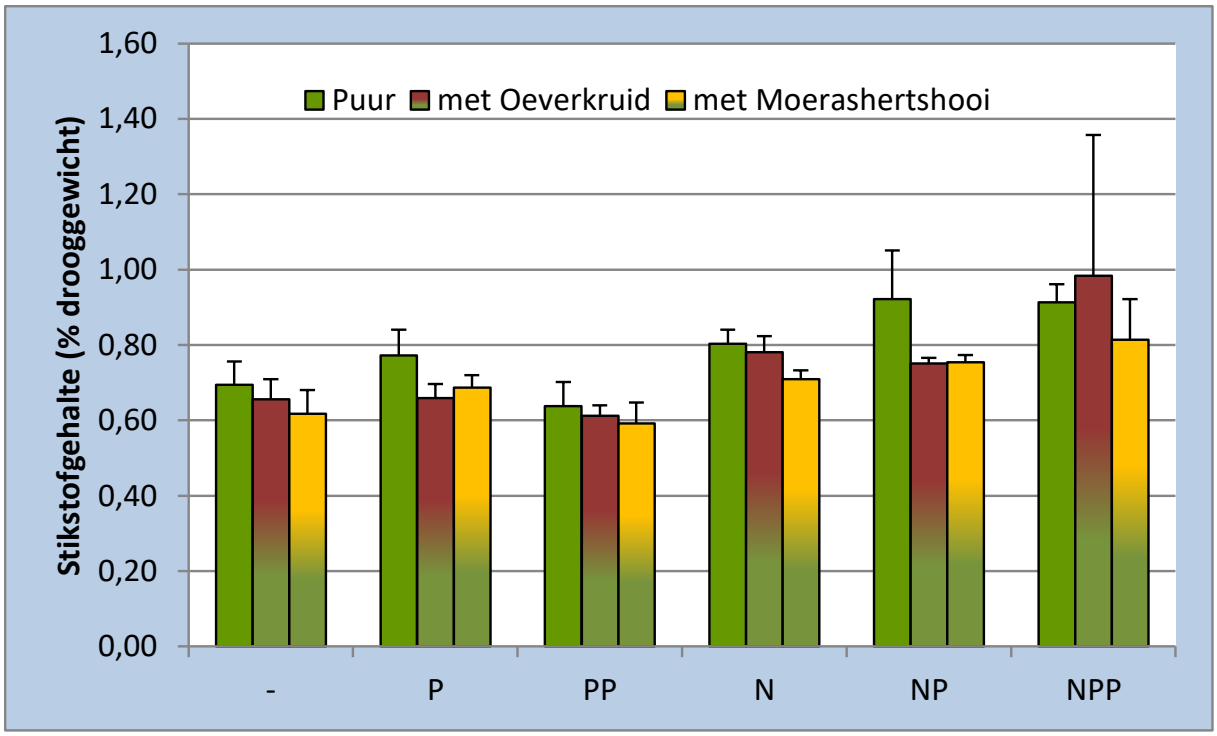


Figuur 2.29. Omgekeerde inhoud van een kweekbak met watercrassula (links) en een kweekbak met watercrassula en oeverkruid (rechts) tijdens de oogst van de proef. De zichtbare wortels rechts zijn van oeverkruid.
Figure 2.29. Bottom of a culture unit with Australian swam stonecrop (left) and a mixed culture of stonecrop and shoreweed (right) at the end of the experiment. The visible roots belong to shoreweed.

Figuur 2.30. Enkele geoogste planten van watercrassula (links) en oeverkruid (rechts). De rode peil geeft de dikte van de zandbodem in de kweekbakken aan (= 8 cm).
Figure 2.30. Harvested Australian swamp stonecrop (left) and shoreweed plants (right). The red arrow indicates the depth of the culture units (8 cm).

Nutriëntengehalten plantmateriaal

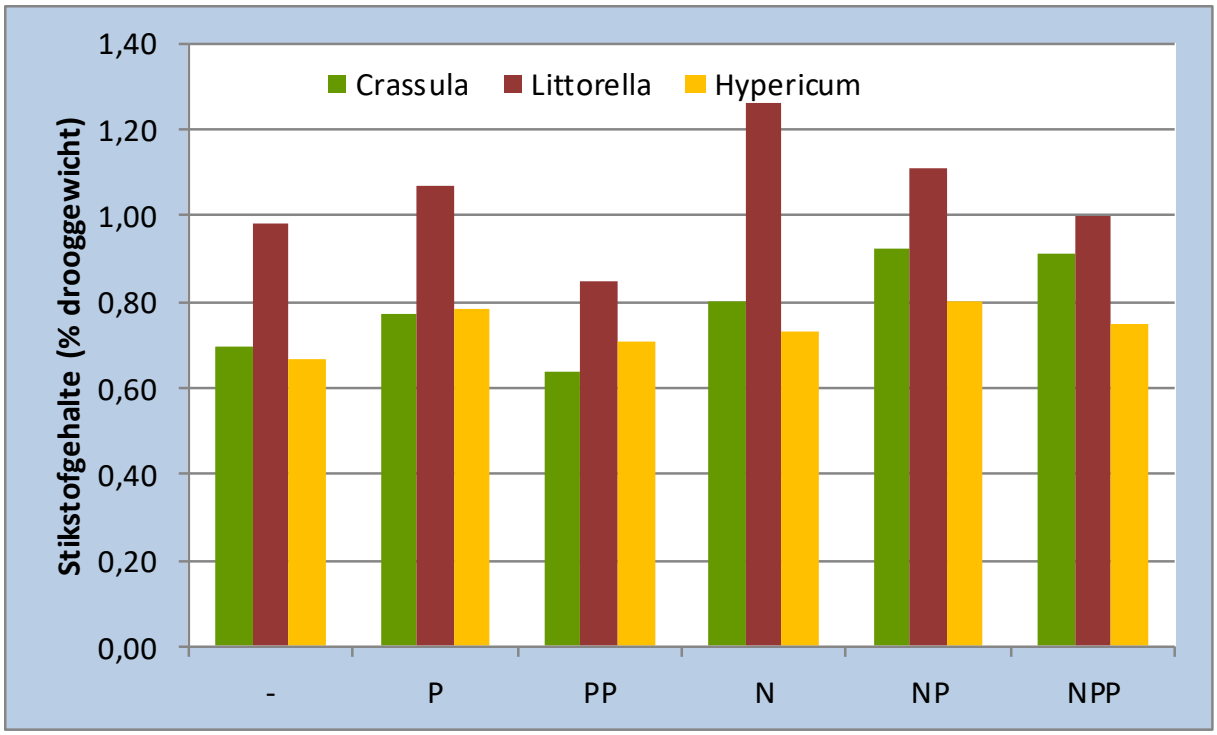
Van de drie plantensoorten zijn uit elke bak 10 bovengrondse delen verzameld uit het midden van de bak en deze zijn geanalyseerd op chemische samenstelling. Hieronder is het stikstofgehalte van watercrassula weergegeven (figuur 2.31). Dit varieert tussen de 0,6 en 1,0% van het drooggewicht. De laagste gehalten zijn gevonden in de behandelingen waar geen stikstof is toegevoegd; met gemiddelden tussen 0,59 en 0,77%. Dit loopt op naar gemiddeld 0,71-0,98% voor de stikstofbehandelingen. Dit verschil is zeer significant ($P < 0,01$). Ook is er een effect van competitie, zowel in aanwezigheid van oeverkruid ($P=<0,05$), als in aanwezigheid van moerashertshooi ($P<0,01$) is het stikstofgehalte van watercrassula significant lager.



Figuur 2.31. Gemiddeld (n=3) stikstofgehalte van watercrassula aan het eind van de proef. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.
Figure 2.31. Mean (n=3) nitrogen content of Australian swamp stonecrop at the end of the experiment. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.

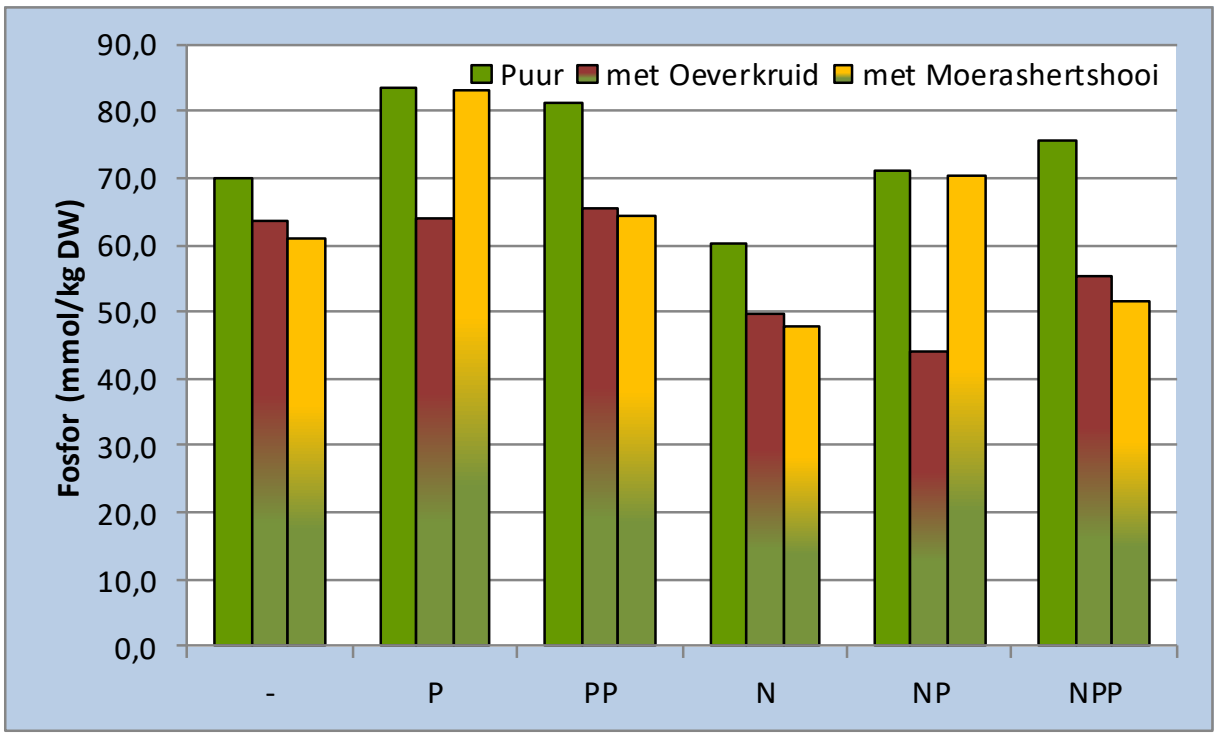
Het stikstofgehalte van watercrassula en moerashertshooi is ongeveer even hoog. In figuur 2.32 is voor watercrassula het gehalte in de monocultuur weergegeven, de gehalten in de mengcultuur met moerashertshooi zijn wat lager (figuur 2.31). Oeverkruid is duidelijk rijker aan stikstof, met gemiddelde gehalten van 0,85 tot 1,26% (figuur 2.32). Opvallend is dat zowel voor moerashertshooi als oeverkruid geen significante stijging van het stikstofgehalte plaatsvindt in de stikstofbehandelingen. Er is wel een trend aanwezig en bij oeverkruid valt het grote verschil op tussen de behandelingen waar maximaal fosfaat/geen stikstof en geen fosfaat/wel stikstof is toegediend: PP versus N in figuur 2.32. De nutriëntenbeschikbaarheid lijkt dus wel door te werken in de gehaltes in de plant, maar minder sterk dan bij watercrassula.

Ook voor fosfor is een stijging van het gehalte in de spruit van watercrassula zichtbaar bij toediening van fosfaat: van 70 naar 81 millimol per kilo drooggewicht als er geen stikstof wordt toegediend en van 60 naar 76 indien ook stikstof wordt toegediend (figuur 2.33). Toediening van stikstof leidt via de hardere groei dus tot een “verdunning” van fosfor in de plant. Ook het fosforgehalte in watercrassula is lager bij aanwezigheid van moerashertshooi, maar vooral oeverkruid. Alleen voor de combinatie met oeverkruid is dit ook significant ($P < 0,05$). Het fosforgehalte van de spruit van watercrassula is ongeveer even groot als dat van de spruit van moerashertshooi (figuur 2.34). Oeverkruid-rozetten hebben een duidelijk lager fosforgehalte. Ook voor fosfor geldt dat de gehalten in watercrassula duidelijker correleren met de nutriëntenbehandeling dan voor moerashertshooi. De fosforgehalten in oeverkruid vertonen zelfs geen enkele correlatie met de nutriëntenbehandelingen.



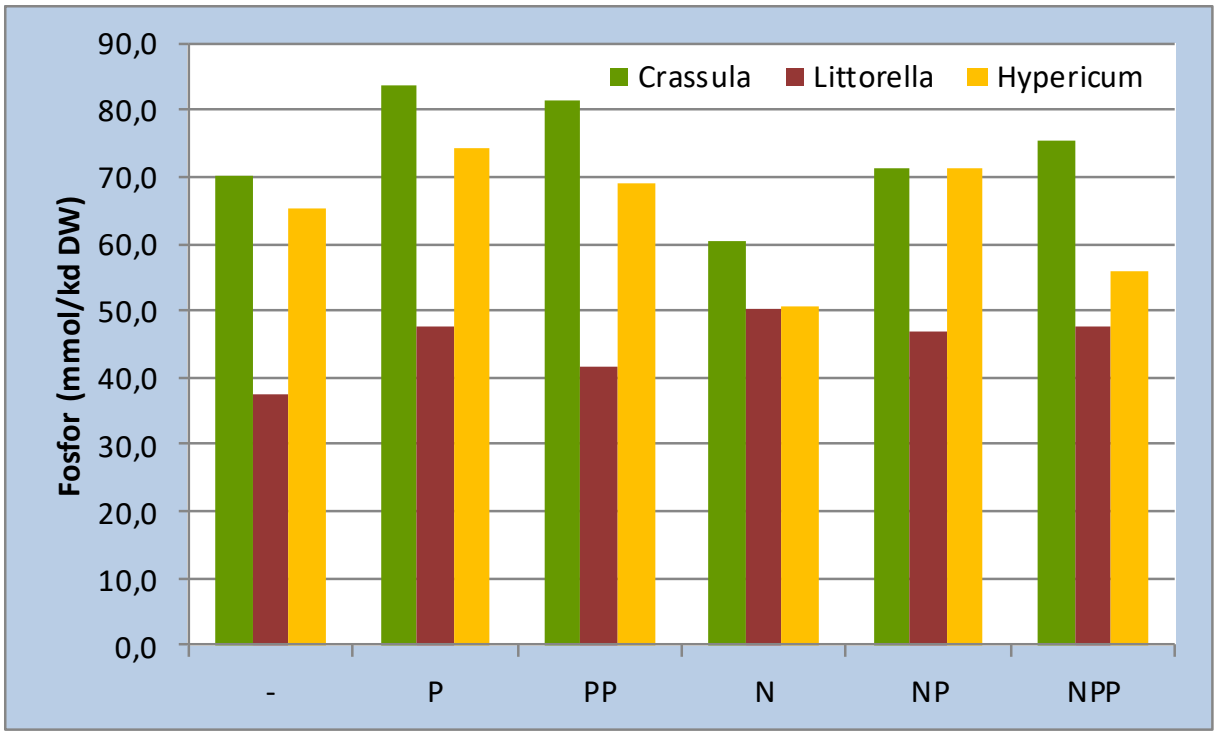
Figuur 2.32. Gemiddeld (n=3) stikstofgehalte van de drie plantensoorten aan het eind van de proef; voor watercrassula zijn de gehalten uit de monocultuur weergegeven. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

Figure 2.32. Mean nitrogen content of the three plant species at the end of the experiment (n=3); concentrations for Australian swamp stonecrop are derived from the monocultures. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.



Figuur 2.33. Gemiddeld (n=3) fosforgehalte van watercrassula aan het eind van de proef. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

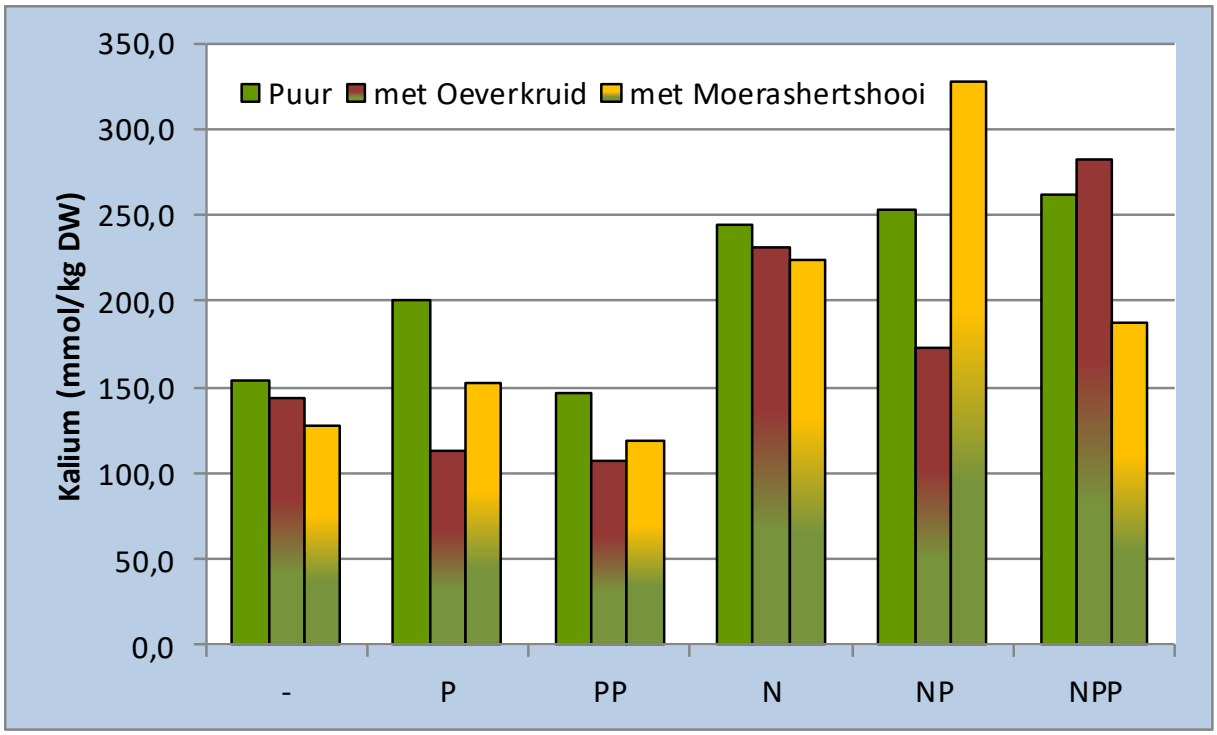
Figure 2.33. Mean phosphor content of Australian swamp stonecrop at the end of the experiment (n=3). - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.



Figuur 2.34. Gemiddeld (n=3) fosforgehalte van de drie plantensoorten aan het eind van de proef; voor watercrassula zijn de gehalten uit de monocultuur weergegeven. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

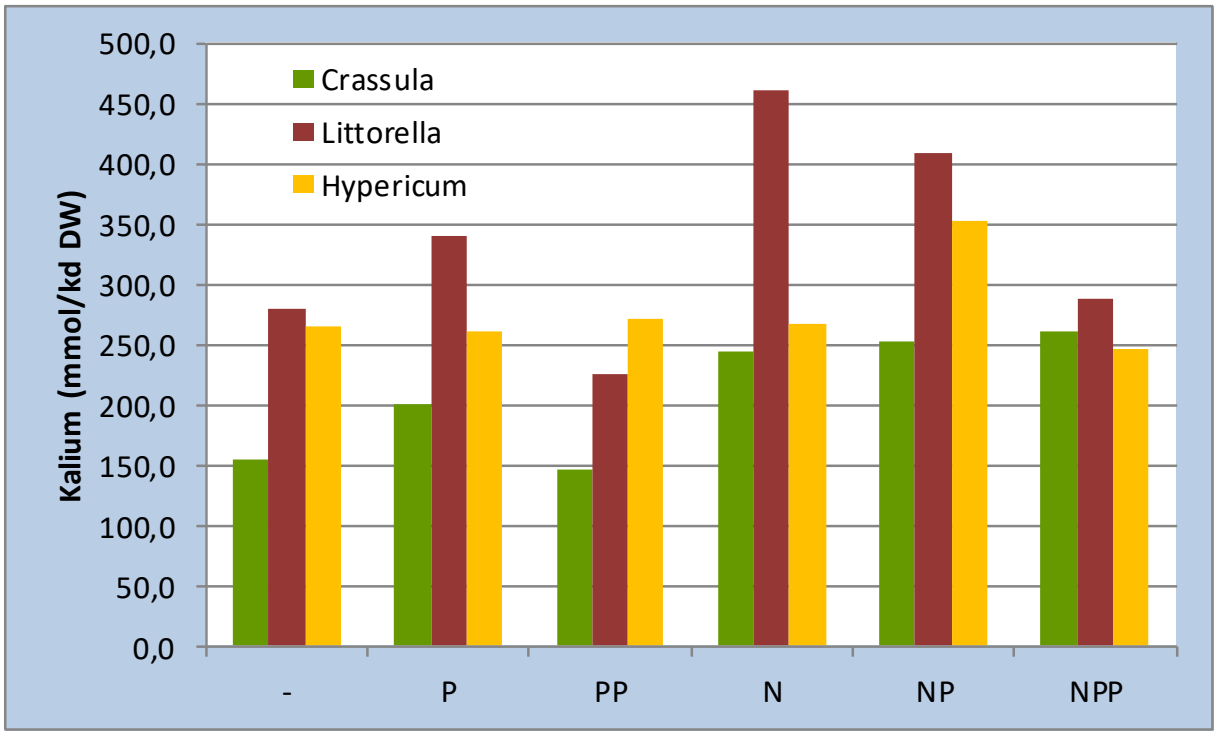
Figure 2.34. Mean phosphor content of the three plant species at the end of the experiment (n=3); concentrations for Australian swamp stonecrop are derived from the monocultures. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.

Kalium was in de proef, behalve in de eerste weken, in overmaat aanwezig. Toch is er duidelijk meer kalium in watercrassula aanwezig in de stikstofbehandelingen (figuur 2.35). Door de snellere groei zou een daling van het kaliumgehalte meer voor de hand liggen. In de stikstofbehandelingen is het kaliumgehalte van watercrassula ongeveer even groot als van moerashertshooi (figuur 2.36). Maar het kaliumgehalte van moerashertshooi is ook bij het niet toedienen van stikstof even hoog. Oeverkruid heeft in alle behandelingen een hoger kaliumgehalte dan watercrassula, maar de gehalten zijn net als bij watercrassula hoger in de stikstofbehandeling. De verklaring voor de respons van kalium op de nutriëntenbehandelingen ligt waarschijnlijk in de gecombineerde opname van nitraat en kalium, wat voor de plant electroneutraal is en dus de voorkeur heeft. Ook magnesium kan op deze manier samen met nitraat worden opgenomen en daarvan is ook voor watercrassula en oeverkruid het gehalte hoger in de stikstofbehandelingen. Stikstof is toegediend in de vorm van ammoniumnitraat en ammonium heeft vanwege zijn positieve lading juist een tegengesteld effect op de kaliumopname. Echter, een deel van het toegediende ammonium is voor opname wellicht al genitrificeerd door bacteriën en daardoor als nitraat door de plant opgenomen. Interessant is dat de kaliumgehaltes in de zoutextracten juist lager zijn in de stikstofbehandelingen (figuur 2.20). De versterkte opname door de plant is dus terug te vinden in een verlaagde beschikbaarheid in de bodem.



Figuur 2.35. Gemiddeld (n=3) kaliumgehalte van watercrassula aan het eind van de proef. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

Figure 2.35. Mean potassium content of Australian swamp stonecrop at the end of the experiment (n=3). - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.



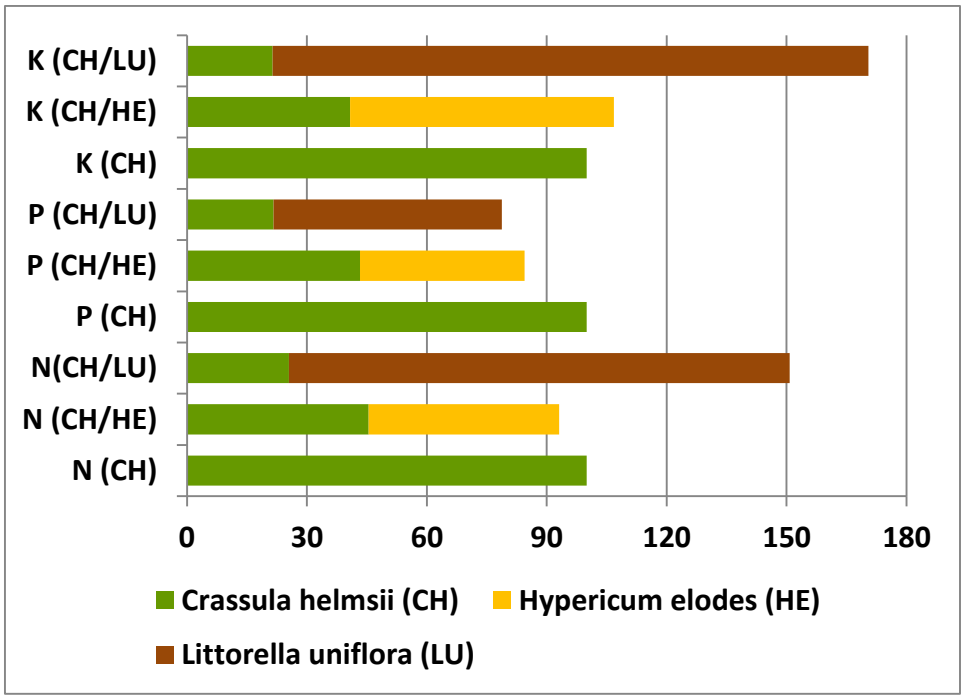
Figuur 2.36. Gemiddeld (n=3) kaliumgehalte van de drie plantensoorten aan het eind van de proef; voor watercrassula zijn de gehalten uit de monocultuur weergegeven. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

Figure 2.36. Mean potassium content of the three plant species at the end of the experiment (n=3); concentrations for Australian swamp stonecrop are derived from the monocultures. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.

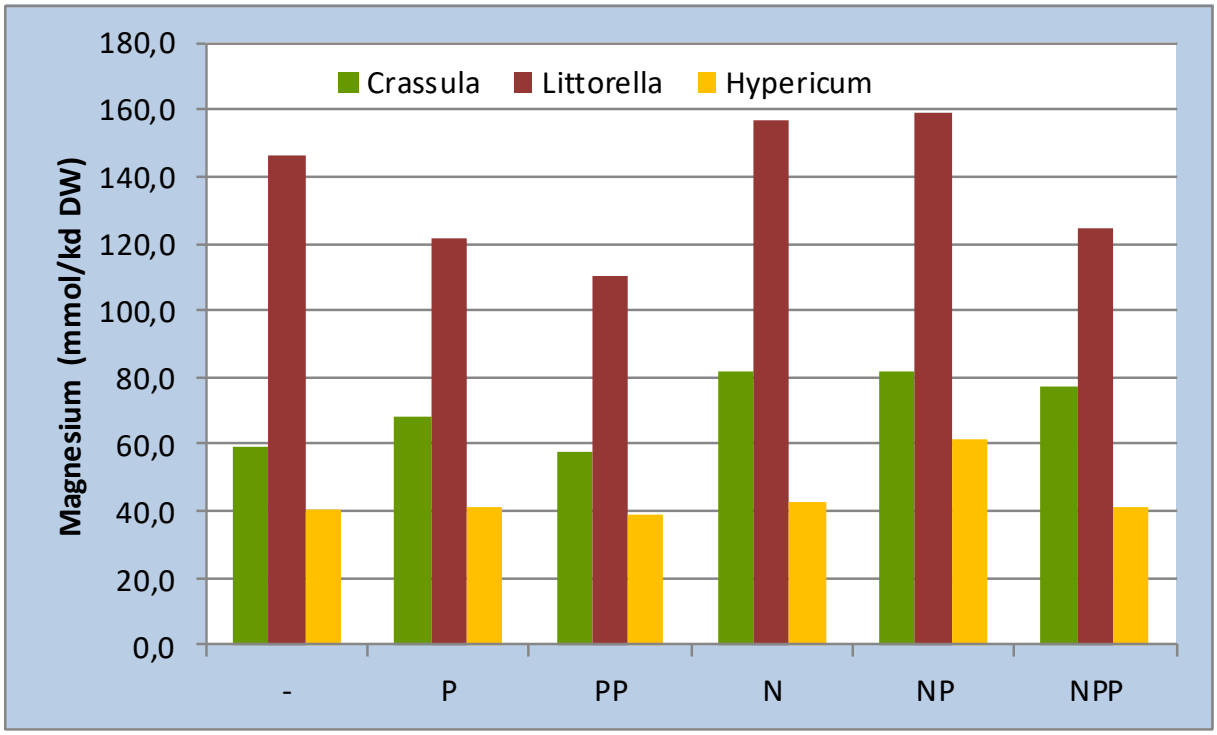
De competitie om voedingsstoffen kan het duidelijkst in beeld gebracht worden door weer te geven waar deze voedingsstoffen uiteindelijk zijn beland (figuur 2.37). Dit is gedaan door aan te nemen dat de nutriëntengehalten die in de spruit zijn gemeten representatief zijn voor de hele plant. Voor stikstof geldt dan dat de mengcultuur van watercrassula met moerashertshooi ongeveer even veel stikstof bevat als de monocultuur van watercrassula. De stikstof is ook 50/50 verdeeld tussen beide soorten. Voor de mengcultuur met oeverkruid komt een ander beeld naar voren: in totaal is anderhalf keer zo veel stikstof aanwezig in de biomassa, maar dit zit voor meer dan driekwart in oeverkruid. Voor kalium komt hetzelfde beeld naar voren. En ook fosfor is duidelijk meer aanwezig in oeverkruid dan in watercrassula, alleen is hier de totale hoeveelheid in de mengcultuur niet hoger dan in de monocultuur.

De biomassa in het begin van de proef is niet gemeten, maar was op zijn minst enkele malen kleiner dan aan het einde. Het is dus waarschijnlijk dat de gemeten hoeveelheden in de planten aan het eind van de proef vooral het resultaat zijn van opname door de planten en niet al vanaf aanplant aanwezig waren. De competitie om voedingsstoffen tussen moerashertshooi en watercrassula lijkt dus tamelijk evenwichtig te zijn verlopen. Maar oeverkruid is duidelijk in staat gebleken om meer voedingsstoffen te bemachtigen dan watercrassula, waarbij de totale hoeveelheid voedingsstoffen in watercrassula minder is dan de 50% die op grond van het 2x zo lage aantal geplante planten zou mogen worden verwacht. De gemiddelde waarden zijn respectievelijk 25% voor stikstof, 22% voor fosfor en 41% voor kalium. De werkelijke waarden zullen hiervan iets afwijken, omdat de gehalten in de wortelbiomassa niet zijn gemeten en ook niet bekend zijn.

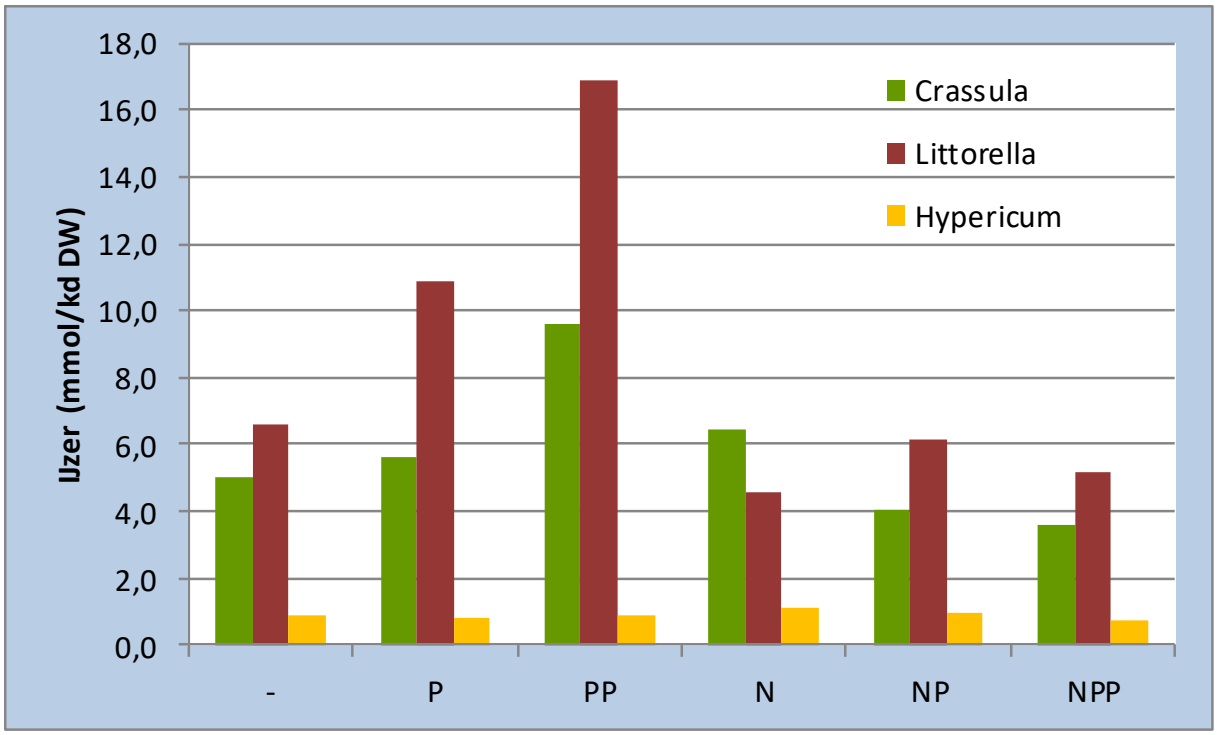
Naast de opname en verdeling van nutriënten, zijn er ook enkele vermeldenswaardige verschillen in gehalten gevonden voor andere stoffen. Opvallend is het lage gehalte aan magnesium, ijzer en aluminium in moerashertshooi (figuren 2.38, 2.39 en 2.40). Vooral ijzer en aluminium worden door watercrassula en oeverkruid veel meer opgenomen. Ook vertoont de correlatie met de nutriëntenbehandelingen voor beide soorten eenzelfde patroon met de hoogste gehalten in de dubbel fosfaat/geen stikstof behandeling. Kennelijk zijn er grote verschillen tussen de soorten, in de wijze waarop stoffen uit de bodem worden opgenomen. Een bekend mechanisme is de uitscheiding van zuren om ijzer- en aluminiumfosfaten af te breken om zodoende aan voldoende fosfor te komen. Dit lijkt ook hier te spelen, want de gehalten aan ijzer en aluminium zijn het hoogste in de fosfaatbehandelingen. Mogelijk wordt extra zuur uitgescheiden, omdat er fosfaat aanwezig is. Doorgaans worden deze zuren vooral door de mycorrhiza-partner van de plant uitgescheiden. Van oeverkruid is bekend dat deze mycorrhiza heeft (Andersen en Andersen 2006). De verwante, inheemse crassula soort uit Europa, *Crassula aquatica*, heeft geen mycorrhiza, terwijl dat van watercrassula onbekend is (http://tinyurl.com/y9wxo9kh). Moerashertshooi lijkt in ieder geval niet over een dergelijke strategie voor fosfaatacquisitie te beschikken en is daarmee minder goed aangepast aan voedselarme, minerale bodems.



Figuur 2.37. Hoeveelheid nutriënten per soort, uitgedrukt als percentage van de hoeveelheid in de monocultuur van watercrassula (groene balk = 100%). Weergegeven zijn gemiddelden over alle nutriëntenbehandelingen.
Figure 2.37. Nutrient content per species, expressed as the percentage of the content found in a monoculture of Australian swamp stonecrop (green bar = 100%). The average value for all nutrient treatments are shown.

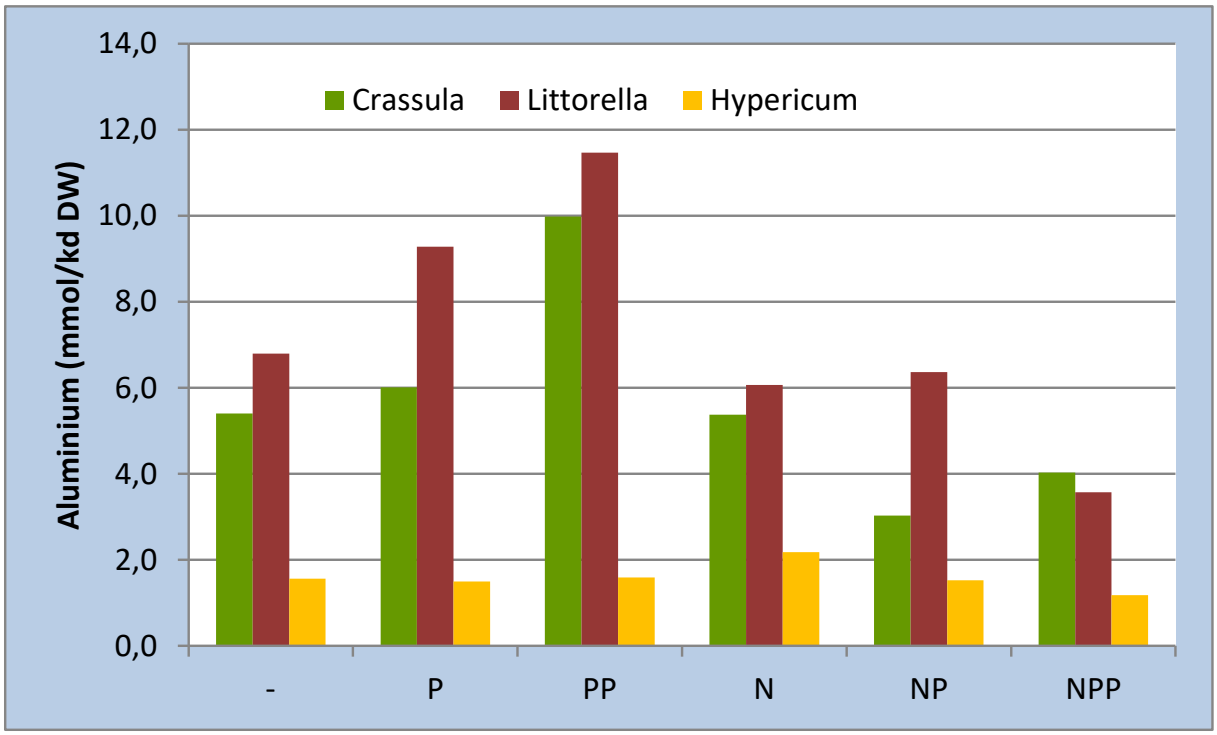


Figuur 2.38. Gemiddeld (n=3) magnesiumgehalte van de drie plantensoorten aan het eind van de proef; voor watercrassula zijn de gehalten uit de monocultuur weergegeven. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.
Figure 2.38. Mean magnesium content of the three plant species at the end of the experiment (n=3); concentrations for Australian swamp stonecrop are derived from the monocultures. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.



Figuur 2.39. Gemiddeld (n=3) ijzergehalte van de drie plantensoorten aan het eind van de proef; voor watercrassula zijn de gehalten uit de monocultuur weergegeven. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

Figure 2.39. Mean iron content of the three plant species at the end of the experiment (n=3); concentrations for Australian swamp stonecrop are derived from the monocultures. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.



Figuur 2.40. Gemiddeld (n=3) aluminiumgehalte van de drie plantensoorten aan het eind van de proef; voor watercrassula zijn de gehalten uit de monocultuur weergegeven. - = geen stikstof en fosfaat, N = 100 micromol ammoniumnitraat, P = 5 micromol fosfaat, PP = 10 micromol fosfaat.

Figure 2.40. Mean aluminium content of the three plant species at the end of the experiment (n=3); concentrations for Australian swamp stonecrop are derived from the monocultures. - = no added nitrogen and phosphate, N = 100 micromol ammonium nitrate, P = 5 micromol phosphate, PP = 10 micromol phosphate.

Resultaten van een soortgelijke proef van het INBO

Enkele maanden na het beëindigen van de proef bleek tot de grote verrassing van de auteurs dat een soortgelijk experiment al 2 jaar eerder was uitgevoerd bij het INBO te Brussel (Denys et al. 2014b). Kennelijk was dezelfde gedachtenlijn gevolgd, want ook daar was uitgegaan van het probleem van watercrassula in vennen en is een kweekproef uitgevoerd met watercrassula, oeverkruid en moerashertshooi. Vanwege de grote gelijkenis wordt deze proef in dit hoofdstuk apart beschreven. De resultaten van onze proef en de proef van het INBO worden in een gezamenlijk wetenschappelijk artikel beschreven (Brouwer et al. In press). Hiernaar wordt verwezen voor een uitgebreidere beschrijving van de proefopzet en de resultaten.

De drie soorten zijn in vergelijkbare combinaties en dichtheden geplant in bakken gevuld met 11 cm bodem van Huis ter Heide, bij Tilburg. In deze proef zijn tevens monocultures van oeverkruid en moerashertshooi gevolgd. Dit betreft voormalige landbouwgrond, waarvan de bouwvoor is verwijderd. De bakken waren aan de onderkant geperforeerd, waardoor de waterverliezen wat groter waren en er meer moest worden aangevuld. Hiervoor werd medium gebruikt met onder andere 6 of 63 micromol ammoniumnitraat, en met 27 micromol kaliumchloride; fosfaat werd niet toegediend.

Bij het inzetten was de totale bedekking van de planten 1,6-2,5%. In dertig weken tijd nam de bedekking van watercrassula met een factor 2 tot 3 toe, waarbij na 20 weken een duidelijke afvlakking optrad. Toediening van extra stikstof leidde tot een gemiddeld hogere groei, maar deze was niet significant. De bedekking van watercrassula nam iets harder toe in de mengcultures met oeverkruid of moerashertshooi, maar ook dit was niet altijd significant. Omgekeerd nam de groei van oeverkruid en moerashertshooi significant meer toe in combinatie met watercrassula vergeleken met de monocultures: met een factor 3 voor oeverkruid en een factor 6-7 voor moerashertshooi. In een mengcultuur lijkt er dus sprake van “resource partitioning”, waardoor vooral de inheemse venplanten harder kunnen groeien.

In het experiment zijn geen metingen gedaan aan voedingsstoffen of nutriëntengehalten in de plant. Ook zijn er geen gewichten gemeten, omdat het ook bij deze proef vrijwel onmogelijk bleek om alle zandkorrels uit het wortelsysteem van watercrassula te wassen. Wel is bij de oogst gelet op de wortelverdeling en ook hier was duidelijk te zien dat oeverkruid-wortels ook helemaal door de onderste helft van de bodem groeiden, terwijl watercrassula-wortels vooral voorkwamen in de bovenste helft en helemaal niet in de onderste 3,7 centimeter. Ook hier nam moerashertshooi een intermediaire positie in. Ondanks de gelijke duur van het experiment waren de totale bedekkingen aan het einde van de proef met 5-15% gemiddeld lager dan in onze kweekproef.

2.4.4 Conclusies

In deze paragraaf worden de belangrijkste conclusies uit de kweekproef puntsgewijs opgesomd. Dit zijn de volgende:

In de eerste 40 dagen van de proef werd de plantengroei nog mede bepaald door een kortstondige piek in nutriëntenbeschikbaarheid net voor aanvang van de proef, terwijl in de daarop volgende 80 dagen de voedingstoestand zeer voedselarm was.

Bij het inzetten van de proef is de bodem sterk verstoord door het mengen van twee bodems, het aanbrengen van de bodems in de bakken en het planten. Hierdoor is fosfaat, kalium en in mindere mate nitraat en ammonium vrijgekomen. Dit is snel opgenomen door de planten, die hier vervolgens in de eerste 40 dagen van het experiment op hebben kunnen teren. Verdere groei was daarna alleen nog mogelijk door een verdere doorworteling van het substraat en vooral door gebruik te maken van de toegediende voedingsstoffen.

Op zeer voedselarme bodem vindt geen uitbreiding van watercrassula plaats.
In de monocultures vindt geen toename van de bedekking meer plaats in de controlebehandeling en de fosfaatbehandelingen, na 40 dagen. Het drooggewicht en het versgewicht van de controlebehandeling en de fosfaatbehandelingen verschilt niet significant van elkaar. Zelfs bij toediening van extra kalium, fosfor en stikstof zijn de planten gelig en zijn de gehalten aan nutriënten in de plant erg laag. De bodem is dan nog steeds zeer voedselarm; al een dag na toediening van voedingsstoffen zijn de gehalten in het bodemvocht nauwelijks meer meetbaar en lager dan in het veld. In het experiment dat door het INBO is uitgevoerd, groeit watercrassula ook slecht op een voedselarme zandbodem.

Watercrassula reageert veel beter op extra stikstof dan op extra fosfaat
In de monocultures vindt vanaf t=40 dagen alleen een toename in bedekking plaats bij de stikstofbehandelingen. Er is geen groei bij alleen 5 of 10 micromol fosfaat in het medium. Wel groeien de planten in de laatste weken van de proef het best bij een combinatie van stikstof en fosfaat. De versgewichten en drooggewichten bij de eindoogst zijn duidelijk het hoogst in alle stikstofbehandelingen. De hoogste biomassa wordt bereikt bij de dubbele fosfaatgift. Veel invasieve waterplanten regenereren makkelijker uit fragmenten als er nitraat aanwezig is; fosfaat heeft dit effect niet (Kuntz et al. 2014). Watercrassula lijkt net als oeverkruid over een mechanisme te beschikken om fosfaat vrij te kunnen maken uit ijzer- en aluminiumfosfaten in minerale zandbodems; de accumulatie van ijzer en fosfaat in de plant vertoont dezelfde respons op de nutriëntenbehandelingen als die van oeverkruid. Hier zou een mycorrhiza-partner bij betrokken kunnen zijn.

Op open bodem is er weinig concurrentie met moerashertshooi
Watercrassula groeit in de mengcultuur met moerashertshooi ongeveer even goed als in de monocultuur. Aan het eind van de proef hebben beide soorten een ongeveer gelijke bedekking en hebben beiden ongeveer de helft van de aanwezige voedingsstoffen opgenomen. De fase waarin moerashertshooi over watercrassula heen kan groeien is in de proef echter niet bereikt. Er zijn wel enkele aanwijzingen dat dit op het punt stond te gebeuren. De toename in bedekking was voor moerashertshooi groter, in ieder geval in de stikstofbehandelingen. Deze toename in bedekking vond vooral plaats in de laatste paar weken en was groter dan de toename in bedekking van watercrassula in deze periode. Ook in het experiment van het INBO vindt bij lage bedekkingen geen concurrentie plaats tussen watercrassula en moerashertshooi.

Op een voedselarme bodem wordt de strijd om voedingsstoffen gewonnen door oeverkruid
In alle mengcultures met oeverkruid wordt de groei van watercrassula sterk geremd. De bedekking neemt niet toe en de planten zijn erg geel. De hoeveelheid biomassa die door oeverkruid gevormd wordt is groter, wat vrijwel geheel veroorzaakt wordt door het verschil in wortelontwikkeling. Watercrassula maakt wortels van ongeveer 5 centimeter lang, terwijl de wortels van oeverkruid gedurende de kweekproef uitgroeien tot soms meer dan een meter lang. In aanwezigheid van oeverkruid zijn de gehalten aan stikstof, fosfor en kalium in watercrassula duidelijk lager. Van de totale hoeveelheid opgeslagen stikstof en fosfor eindigt in de mengcultuur ongeveer drie kwart in oeverkruid. Oeverkruid vormt mycorrhiza (Andersen en Andersen 2006), waardoor het wortelstelsel nog effectiever nutriënten uit de bodem kan halen (Callaway et al. 2008).

Ook bij lichte vermesting kan oeverkruid watercrassula onder controle houden
In de mengcultures met extra stikstof en/of fosfaat heeft oeverkruid nog steeds een hogere biomassa en bedekking en bevat het de meeste voedingsstoffen. Ook hier is watercrassula geel en zijn de fosforgehalten lager. Het versgewicht en de bedekking zijn in de mengcultures met extra voedingsstoffen niet significant hoger dan in de mengcultures zonder extra voedingsstoffen.

De vragen uit de inleiding zijn hiermee als volgt te beantwoorden:

1) Kan watercrassula zich alleen vestigen en uitbreiden op (vrij) kale venoevers?
   Antwoord: Ja, daar lijkt het wel op. Niet onderzocht zijn permanent geïnundeerde of sterk vermeste situaties.
2) Is watercrassula onder normale, voedselarme condities een sterkere concurrent dan inheemse venplanten?
   Antwoord: Watercrassula is niet concurrentie-krachtiger dan moerashertshooi en verliest de (wortel-)concurrentie van oeverkruid. Het lijkt er dus op dat watercrassula geen sterkere concurrent is dan andere, overblijvende, zodevormende planten van venoevers.
3) Neemt de concurrentiekracht van watercrassula toe onder voedselrijkere condities?
   Antwoord: Dat blijkt niet uit de proef. Wel reageert watercrassula bij het uitblijven van concurrentie sterk positief op stikstof.
4) Zo ja, profiteert watercrassula vooral van meer stikstof of van meer fosfor?
   Antwoord: Watercrassula profiteert meer van stikstof, maar kan dat niet als er te veel concurrentie is.

Wat betekent dit voor beheer?
De kweekproef is uitgevoerd in een plas-dras situatie, waarmee min of meer de situatie op droogvallende venoevers is nagebootst. Er kunnen dus alleen uitspraken worden gedaan over de omgang met watercrassula in droogvallende delen van vennen.

Allereerst is er de tamelijk geruststellende conclusie dat watercrassula in onverstoorde vennen weinig kans heeft. Op een voedselarme venbodem die met karakteristieke soorten begroeid is, zijn de kansen op uitbreiding van watercrassula klein. Nu hebben veel venbodems bij droogval vaak een groot aandeel open bodem, waar de kansen voor vestiging van watercrassula groter zijn. Als deze bodem voedselarm is, zal vestiging en uitbreiding heel langzaam verlopen en tot stilstand komen als ook andere soorten zich vestigen. Het grootste risico lopen de plekken die van nature wat voedselrijker zijn, zoals putjes met ophoping van organisch materiaal of aanspoelselgordels. Omdat deze slechts beperkt voorkomen, blijft de omvang van plekken met dominantie van watercrassula beperkt.

De resultaten ondersteunen heel duidelijk de constatering dat watercrassula-problemen vaak optreden in nieuw gegraven poelen of vennen die hersteld of gemaakt zijn op voormalige landbouwbodem. In afwezigheid van concurrenten groeit watercrassula beduidend beter. Pas gegraven vennen en poelen raken meestal pas na enkele jaren goed begroeid. Na aanleg of opschonen van een ven is er dus een risicoperiode van enkele jaren met een sterk verhoogd risico op vestiging en uitbreiding van watercrassula, op zijn minst op de droogvallende delen.

De kweekproef laat duidelijk zien dat watercrassula positief reageert op voedingsstoffen, vooral op stikstof. Dit geldt ook voor venplanten, althans binnen het geteste bereik van een zeer voedselarme venbodem zonder of met enige verrijking met stikstof en/of fosfaat. Lichte vermesting hoeft dus in goed begroeide vennen niet tot een sterk verhoogd risico van watercrassula-dominantie te leiden. De gevolgen van een sterkere vermesting zijn in de kweekproef niet getest, maar daarvan

is wel duidelijk dat dit sowieso leidt tot het verdwijnen van de karakteristieke levensgemeenschappen van vennen.

De combinatie van een kale bodem en een licht tot matig verhoogd aanbod van stikstof is ideaal voor de ontwikkeling van watercrassula. De huidige stikstofdepositie levert waarschijnlijk een belangrijke bijdrage aan de uitbreiding van watercrassula op kale bodem. Maar in de meeste gevallen zijn er ook andere eutrofiëringsbronnen aanwezig, zoals grote aantallen rustende ganzen of de inlaat van met voedingsstoffen belast water. Voor wateren op voormalige landbouwbodems geldt bovendien dat zich in de venbodem nog restanten voedingsstoffen kunnen bevinden, of dat er met stikstof belast grond- of oppervlaktewater uit de niet vergraven delen rond het ven kan toestromen.

Wanneer er door vergraving of opschoning kale bodems ontstaan en er tevens sprake is van enige eutrofiëring, kunnen de kansen op vestiging van watercrassula worden verkleind door direct na de ingreep op de kale bodem doelsoorten uit te planten of zaaien, of venbodem uit een goed ontwikkeld ven aan te brengen. De kolonisatie kan hiermee zeer aanzienlijk versneld worden, waardoor de vestigingskansen voor watercrassula sterk afnemen. Ook wordt aanbevolen om geen nieuwe wateren aan te leggen die waarschijnlijk aan de voedselrijke kant worden, zeker niet in delen van het land waar al veel watercrassula aanwezig is.

2.5 Onderzoek 4: Experimenteel onderzoek naar effecten van ganzenbemesting en concurrentie op vestiging van watercrassula

2.5.1 Inleiding

In het voorgaande hoofdstuk staat beschreven hoe de beschikbaarheid van een kaal vestigingsmilieu en een matige verrijking met voedingsstoffen, met name stikstof, optimale groeiomstandigheden bieden voor watercrassula om in te groeien. Tevens is aangetoond dat venplanten en met name oeverkruid in staat zijn onder voedselarme tot matig voedselrijke condities de concurrentie met watercrassula aan te kunnen. Een vraag die nog niet beantwoord is, is of een goed ontwikkelde vegetatie van venplanten in staat is om vestiging van watercrassula geheel te verhinderen of dat slechts de groei van de soort sterk geremd wordt.

Er is weinig met zekerheid bekend over de mechanismen waarmee watercrassula zich verspreidt. Opzettelijke introducties door mensen en verspreiding van zaden en plantenfragmenten door stromend water, onderhoudsmaterieel, recreanten en watervogels zijn allemaal mogelijke verspreidingsmechanismen. De constatering dat watercrassula vaak opduikt in weinig toegankelijke natuurgebieden maakt watervogels, en in het bijzonder de sterk toegenomen ganzen, tot hoofdverdachten. Dit wordt ondersteund door onderzoek van Denys et al. (2014a). Zij hebben aangetoond dat watercrassula wordt gegeten door Canadese ganzen (*Branta canadensis*), Brandgans (*Branta leucopsis*) en Nijlgans (*Alopochen aegyptiaca*). Een klein fragment van de verorberde watercrassula passeerde het maagdarmstelsel van de ganzen intact en kon uitgroeien tot nieuwe planten. Het is dus waarschijnlijk dat ganzen een belangrijke verspreider zijn van watercrassula. Daarnaast wordt de soort afgeleverd met een aanzienlijke hoeveelheid voedingsstoffen in de vorm van een ganzenkeutel. Hieruit rijst de vraag of de extra ganzenmestgift voldoende is om de kleine watercrassulafragmenten van voldoende nutriënten te voorzien om een concurrentiebarrière te doorbreken en vestiging mogelijk te maken.

Om de sturende factoren in de vestiging van watercrassula in vennen te kunnen achterhalen, is een kweekexperiment opgezet. Dit is uitgevoerd op natte, maar niet geïnundeerde bodem, zodat een venoever werd nagebootst. De vragen die dit experiment moet beantwoorden waren de volgende:

Onderzoekvragen

1) Kan watercrassula zich alleen vestigen op kale venoevers?
2) Kunnen nutriënten uit ganzenmest de concurrentiekracht van venplanten doorbreken en vestiging van watercrassula mogelijk maken?

2.5.2 Experimentopzet

Opzet van de proef

De kweekproef is uitgevoerd in dezelfde kratten en onder dezelfde lichtomstandigheden als de voorgaande proef (zie paragraaf 2.4.2). Alleen de temperatuur was hoger aangezien het experiment later in het jaar werd uitgevoerd. De kratten zijn gevuld met plaggen (circa 7 cm dik). Deze zijn op 16 augustus 2016 verzameld in het Leikeven uit het natuurgebied Huis ter Heide in Noord-Brabant. In dit ven heeft watercrassula zich nog niet gevestigd, waardoor er geen kans is op vervuiling van de plaggen met watercrassulazaad of -fragmenten. Plaggen zijn verzameld van vier typen bodem:

1. Onbegroeid
2. Volledig bedekt met oeverkruid
3. Volledig bedekt met gesteeld glaskroos
4. Volledig bedekt met veenmos, moerashertshooi en veelstengelige waterbies

Na het overbrengen van de plaggen naar het kassencomplex zijn deze gedurende 2 weken naar behoefte eenmaal daags bewaterd met regenwater. Op 26 augustus is elk krat voorzien van een bodemwaterfilter (Rhizosphere, Rhizon SMS, 5 cm). De plaggen zijn ’s nachts afgedekt met wit plasticfolie om uitdroging van de bakken te voorkomen. Verder zijn de bakken deze periode ongemoeid gelaten voor acclimatisatie aan de omstandigheden in de kas. De behandelingen zijn willekeurig geplaatst en voedingsstoffen anders dan ganzenmest, temperatuur en lichtbeschikbaarheid zijn gedurende het experiment voor alle kratten gelijk gehouden (figuur 2.41).

Ganzenmest

Op 26 augustus 2016 is in het Sonsbeekpark, Arnhem, mest van de grauwe gans (*Anser anser*) en de nijlgans (*Alopochen aegyptiaca*) verzameld. De mest is gemengd en verdeeld in porties van 6 gram, aangezien dat het gemiddelde gewicht van een ganzenkeutel is (Frazao 2009). Uit één ganzenkeutel kan ongeveer 3000 micromol ammonium en 60 micromol fosfor vrijkomen (Frazao 2009, Brouwer en Van den Broek 2010).

Aanbrengen van watercrassula-fragmenten en ganzenmest

Op 28 augustus 2016 zijn in elke krat 15 fragmenten van watercrassula aangebracht. De fragmenten hadden een lengte van 3 mm. De plantenfragmenten zijn op een raster geplaatst, waardoor ze gelijk verspreid zijn. De plantenstukjes zijn op het maaiveld geplaatst. Vervolgens is in de helft van de bakken 36 g ganzenmest (6 doseringen van 6 gram) aangebracht (zie figuur 2.41). Dit is een keuteldichtheid die ook in het veld waargenomen kan worden. De gehele proefopzet bestond uit 8 behandelingen (4 typen begroeiing en wel/geen mest). Elke behandeling is in zesvoud uitgevoerd (tabel 2.5).

Metingen en analyses

Watercrassula heeft 18 weken de tijd gehad om zich te vestigen en te groeien in de bakken. Na 18 weken is het aantal succesvol gevestigde watercrassulaplanten in de bakken geteld. De watercrassulaplanten zijn per bak verzameld en hiervan is de totale stengellengte (mm) bepaald. Verschillen in vestigingskans en groei zijn getoetst met Student T-toetsen.

Aan het einde van het experiment op 20 december 2017 is een monster genomen van bodemvocht. Hieraan zijn de concentraties nitraat, ammonium, fosfaat en kalium bepaald. De chemische analysemethoden staan beschreven in bijlage 2. Verschillen in chemische samenstelling van het bodemvocht zijn geanalyseerd met een Student T-toets.

Figuur 2.41. Experimentele opzet. Plaggen van kale bodem en verschillende vegetatietypen met en zonder ganzenmest staan door elkaar.

Figure 2.41. Experimental design. Sods of bare ground and with complete cover of different plant species (i.e. (I) shoreweed, (II) six-stamened waterwort and (III) a mix of peat moss, mars St. John's wort and many-stalked spine-rush) with and without goose manure are placed in a random pattern.

Tabel 2.5. Experimentele opzet: vier typen begroeiing, twee mestbehandelingen, ieder 15 plantenfragmenten en zes replica's.
Table 2.5. Experimental design: four types of sod, two manure treatments, each 15 Australian swamp stonecrop fragments and six replicas.

Vegetatie	Mest additie	Planten-fragmenten	Replica's
Geen	Nee	15	6
	Ja	15	6
Oeverkruid	Nee	15	6
	Ja	15	6
Gesteeld glaskroos	Nee	15	6
	Ja	15	6
Veenmos, moerashertshooi, veelstengelige waterbies e.a.	Nee	15	6
	Ja	15	6

2.5.3 Resultaten

Twee maanden na de start van het experiment werden in het bodemvocht geen effecten meer gemeten van de mestbehandeling op stikstof- en fosfaatwaarden. Het enige significante verschil in bodemwaterchemie tussen de verschillende begroeiingen was de hoeveelheid kalium. Deze was in de onbegroeide kratten met gemiddeld 306 micromol per liter hoger dan in de begroeide kratten.

De vestiging van watercrassula was laag. In minder dan een derde van de kratten zijn fragmenten van watercrassula tot planten uitgegroeid. In de kratten met een hoog opgaande begroeiing van veenmos en andere soorten is zelfs geen enkele watercrassulaplant teruggevonden. De gemiddelde vestigingskans van fragmenten was bijzonder laag, slechts 4%. Hierdoor was het niet goed mogelijk om statistische verschillen tussen de behandelingen aan te tonen. Vestiging van watercrassula was hoger op kale bodems dan op begroeide bodems (tabel 2.6). Op kale bodems werd de vestiging van watercrassula verder gestimuleerd door het toedienen van ganzenmest. Op de begroeide bodem leidde mestgift niet tot een hogere vestiging. Ganzenmest zorgde ook voor een sterk gestimuleerde lengtegroei van de watercrassulaplanten op de kale bodem en in de begroeiing van gesteeld glaskroos. In de kratten met overkruid probeerden zowel in de onbemeste als bemeste behandeling twee watercrassulaplantjes uit te groeien. Deze bleven echter klein en werden niet langer dan maximaal 4 mm.

Tabel 2.6. Gemiddelde vestigingskans en lengtegroei van gevestigde watercrassula op plaggen met verschillende typen begroeiing en mestbehandelingen.
Table 2.6. Mean chance of settlement and growth of Australian swamp stonecrop fragments on soils with different vegetation types and manure additions.

Vegetatie	Mestbehandeling	Gemiddelde vestigingskans	Gemiddelde lengtegroei (mm)
Gemengd	- mest	0%	-
	+ mest	0%	-
Glaskroos	- mest	0%	-
	+ mest	2%	50
Oeverkruid	- mest	2%	2
	+ mest	2%	3
Kale bodem	- mest	7%	46
	+ mest	19%	123

2.5.4 Conclusies

In deze paragraaf worden de belangrijkste conclusies uit de kweekproef puntsgewijs opgesomd. Dit zijn de volgende:

Een goede bedekking van inheemse concurrenten remt de groei van watercrassula

De lengtegroei van watercrassula werd in de bemeste behandelingen geremd in aanwezigheid van zowel gesteeld glaskroos, als oeverkruid. In overeenstemming met de resultaten van het voorgaande kweekexperiment blijkt oeverkruid de concurrentiestrijd met watercrassula te winnen. De enkele watercrassulafragmenten die zich wisten te vestigen, waren niet in staat om uit te groeien. Ze bleven weken aan een stuk klein, zelfs in de mestbehandeling. Het is waarschijnlijk dat zij op termijn alsnog zouden zijn gestorven.

Een goede bedekking van inheemse concurrenten verlaagt de vestigingskans van watercrassula

Concurrenten zorgen voor een afname in vestigingskans van maar liefst 90%. Op een kale bodem heeft een plantenfragment, met bijna 7%, nog een redelijke kans om zich te vestigen. In een goed ontwikkelde vegetatie van venplanten is die kans minder dan 1%. Aangezien de gevestigde fragmenten in een vegetatie van venplanten ook nog problemen hebben om voldoende nutriënten te bemachtigen om uit te groeien, zijn ongestoorde vennen met een goede nutriëntenhouding en vegetatieontwikkeling vrijwel immuun voor watercrassula-invasies.

Ganzen vergroten de kans op watercrassula-invasies

De afgelopen jaren zijn verschillende soorten ganzen sterk in aantal toegenomen (Van der Jeugd et al. 2006). Op de zandgronden, waar watercrassula zich sterk heeft uitgebreid, zijn dat vooral Canadese gans, grauwe gans, nijlgans en kolgans (*Anser albifrons*). Denys et al. (2014a) hebben laten zien dat ongeveer 4% van de ganzen die watercrassula eten een levenskrachtig fragment in de ontlasting hebben.

Behalve een potentieel belangrijke verspreidingsvector, draagt de ganzenmest ook op andere wijze bij aan watercrassula-invasies. In een gesloten vegetatie van venplanten leidt de nutriëntengift uit de mest tot een verdubbeling van het aantal gevestigde fragmenten. Echter de vestigingskans blijft met 1,5% nog steeds gering. Op een onbegroeide bodem leidt een mestgift tot vergelijkbare stijging van de vestigingskans tot een respectabele 19%.

De plantenfragmenten die zich vestigen op een kale bodem kunnen in afwezigheid van concurrenten flink uitgroeien. De voedingsstoffen uit ganzenmest veroorzaken een meer dan twee leer zo snelle groei. In het uitzonderlijke geval dat een watercrassula-fragment zich vanuit ganzenontlasting weet te vestigen in een gesloten venvegetatie, blijkt oeverkruid in staat verdere uitbreiding van de soort te voorkomen. Echter, in een begroeiing van gesteeld glaskroos lijkt de mestgift de concurrentiepositie van glaskroos te doorbreken en kan watercrassula een sterke groei doormaken. Het is niet duidelijk of die groei ook op langere termijn voortgezet kan worden.

Wat betekent dit voor beheer?

De bevindingen van dit experiment onderschrijven de conclusies van de voorgaande kweekproef. Watercrassula-vestiging en uitbreiding bemoeilijkt in ongestoorde vennen met een goed ontwikkelde begroeiing van venplanten. In natuurontwikkelingsgebieden waar de bodem is verstoord heeft de soort betere kansen voor vestiging en uitbreiding.

De kans op vestiging van watercrassula kan verkleind worden door op kale bodem, ontstaan bij beheer- en herstelmaatregelen, doelsoorten uit te planten of te zaaien, of venbodem vanuit een goed ontwikkeld ven te transplanteren.

Ganzen zijn mogelijk een belangrijke verspreider van watercrassula en faciliteren de vestiging en uitbreiding van de soort. In gebieden waar (nieuwe) vennen of venachtige laagten worden gecreëerd of hersteld, dienen maatregelen te worden genomen om het gebied minder aantrekkelijk te maken voor ganzen. Hiervoor zijn verschillende methoden beschikbaar, zoals verjaging in combinatie met het aanwijzen van elders gelegen rustgebieden, afschot en het onaantrekkelijk maken van nabijgelegen foerageergebieden.

3 Maatregelen voor systeemgerichte bestrijding van watercrassula

De ontwikkeling van watercrassula blijkt door een aantal factoren te worden gestimuleerd:
- Gebrek aan concurrerende soorten
- Veel kooldioxide in het oppervlaktewater
- Stikstof
- Uitwerpselen van ganzen

Deze sturende factoren vertalen zich naar beheersmaatregelen, die hieronder zijn beschreven.

Conventionele bestrijding
Alhoewel watercrassula zich meestal niet volledig laat uitroeien, zal conventionele bestrijding toch vaak noodzakelijk zijn om de dominantie van de soort te doorbreken. Bij een lage biomassa is het afdekken van de besmette delen van het terrein met zwarte folie een optie. De folie dient minimaal anderhalf jaar te blijven liggen om voldoende sterfte van watercrassula te induceren. Een eventueel aanwezig dik plantendek met een hoge biomassa moet vooraf machinaal worden verwijderd, omdat het afdekken van een dikke laag vegetatie leidt tot een dikke laag afgestorven plantenresten en een ongeschikt kiembed voor herstel bij het verwijderen van de folie.

Vaak zijn grote oppervlakten dominant bedekt met watercrassula. Dit kan een belemmering vormen om in het gehele gebied in één keer alle benodigde maatregelen uit te voeren. Zo is voor het inbrengen van concurrenten vaak de hoeveelheid plantenmateriaal beperkt en kan dientengevolge maar een relatief kleine oppervlakte behandeld worden. Daarom kan het noodzakelijk zijn om bestrijdingsmaatregelen in de tijd te faseren. In dat geval is het verstandig om rekening te houden met stroomrichting van water en windrichting om zodoende de aanvoer van losse watercrassula-fragmenten te beperken. Tevens zijn mogelijk aanvullende maatregelen nodig zijn om te voorkomen dat veel fragmenten in de recent bestreden gebiedsdelen aanspoelen die nog onvoldoende begroeid zijn geraakt. Op kleine oppervlakten kan aanspoelsel handmatig bij elkaar geharkt en verwijderd worden. Op grotere oppervlakten is het aanleggen van barrières die de fragmenten tegenhouden gewenst. Hiertoe kan bijvoorbeeld tijdelijk gaas worden gespannen.

Minimaliseren van vermestingsbronnen
De grote hoeveelheden stikstof in de bodem van natuurgebieden zijn waarschijnlijk voor een belangrijk deel het gevolg van de huidige belasting vanuit atmosferische stikstofdepositie. Echter, ook andere vermestingsbronnen zijn mogelijk, zoals grote aantallen rustende ganzen of oppervlakkige of ondergrondse aanvoer van met voedingsstoffen belast water. Voor nieuwe wateren op voormalige landbouwbodems geldt dat zich in de bodem nog restanten meststoffen kunnen bevinden, of dat er met stikstof belast grond- of oppervlaktewater uit de niet vergraven delen rond het ven kan toestromen. Ook kooldioxide kan via grond- en oppervlaktewater worden aangevoerd. Bronnen van stikstof en koolstof, die leiden tot onnatuurlijk hoge concentraties, moeten worden geïdentificeerd en waar mogelijk worden weggenomen.

Reguleren van aantallen ganzen

In gebieden waar nieuwe vennen of venachtige laagten worden gecreëerd, of vennen worden opgeschoond, moeten maatregelen worden genomen om het gebied minder aantrekkelijk te maken voor ganzen. Hiervoor zijn verschillende methoden beschikbaar, zoals verjaging in combinatie met het aanwijzen van elders gelegen rustgebieden, afschot en het onaantrekkelijk maken van nabijgelegen foerageergebieden.

Stimuleren van inheemse doelsoorten

Wanneer door vergraving of opschoning kale bodems ontstaan en er tevens sprake is van enige eutrofiëring, zijn de kansen op vestiging van watercrassula te verkleinen door direct na de ingreep op de kale bodem doelsoorten uit te planten of te zaaien (figuur 3.1), of venbodem uit een goed ontwikkeld ven aan te brengen. De kolonisatie kan hiermee zeer aanzienlijk versneld worden, waardoor de vestigingskansen voor watercrassula sterk afnemen. Het inbrengen van concurrerende soorten is ook een geschikte maatregel om uit te voeren nadat watercrassula is bestreden door biomassa te verwijderen. Inmiddels is uit ervaring gebleken dat het uitstrooien van heideplagsel geen geschikte maatregel is. Deze maatregel is op kleine schaal uitgeprobeerd op Huis Ter Heide. Daarbij bleek het plagsel een prima vestigingsmilieu te bieden voor watercrassula, vermoedelijk door verrijking van de bodem vanuit het plagsel.

Aanbevolen wordt om terughoudend te zijn in de aanleg van nieuwe wateren die waarschijnlijk voedselrijk worden, zeker in delen van het land waar al veel watercrassula aanwezig is (zie figuur 1.3). Tevens geldt dat vergravingen nabij watercrassula-besmettingen risicovol zijn, omdat watercrassula gemakkelijk verspreid wordt naar deze gebieden.

Figuur 3.1. Proefondervindelijk proberen vrijwilligers van Natuurmonumenten verschillende methoden voor het inbrengen van oeverkruid uit.

Figure 3.1. Volunteers are experimenting with different methods for stimulating the settlement of shoreweed, which is a strong competitor for Australian swam stonecrop.

Voorkom nieuwe besmettingen

Watercrassula kan vanuit kleine fragmenten uitgroeien tot een volledige plant. Onderhoudsmateriaal is daardoor in potentie een belangrijke bron van nieuwe besmettingen. Zorg er bij alle werkzaamheden voor dat machines die in gebieden met watercrassula werkzaam zijn geweest niet worden ingezet in gebieden of terreindelen waar de soort niet voorkomt. De machines en ander materiaal, zoals laarzen, harken en kruiwagens, dienen voorafgaand aan het volgende gebruik grondig te worden gereinigd op een locatie die ver verwijderd is van potentiele groeiplaatsen.

4 Literatuur

Andersen, F. O., en T. Andersen. 2006. Effects of arbuscular mycorrhizae on biomass and nutrients in the aquatic plant Littorella uniflora. Freshwater Biology **51**:1623-1633.

Black, M., S. Maberly, en D. Spence. 1981. Resistances to carbon dioxide fixation in four submerged freshwater macrophytes. New Phytologist **89**:557-568.

Bloemendaal, F. H. J. L., en J. G. M. Roelofs. 1988. Waterplanten en waterkwaliteit.

Brooks, R., J. Lee, R. D. Reeves, en T. Jaffré. 1977. Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium specimens of indicator plants. Journal of Geochemical Exploration **7**:49-57.

Brouwer, E., en C. Den Hartog. 1996. Crassula helmsii (Kirk) Cockayne, an adventive species on temporarily exposed sandy banks. Gorteria **22**:149-152.

Brouwer, E., L. Denys, E. C. H. E. T. Lucassen, M. Buiks, en T. Onkelinx. In press. Competitive strength of Australian swamp stonecrop (Crassula helmsii) invading moorland pools. Aquatic Invasions.

Brouwer, E., en T. G. Y. Van den Broek. 2010. Ganzen brengen de landbouw naar het ven. De Levende Natuur **111**:60-63.

Brunet, J. 2002. Effect of chemical and physical environment on Crassula helmsii spread.

Buiks, M. 2016. Watercrassula, onderzoek naar de concurrentiekracht van watercrassula met oeverkruid en moerashertshooi in vennen. Stageverslag HAS Hogeschool s'Hertogenbosch.

CABI. 2016. Datasheet report for Crassula helmsii (Australian swamp stonecrop). Invasive Species Compendium.

Callaway, R. M., D. Cipollini, K. Barto, C. G. Thelen, S. G. Hallett, D. Prati, K. Stinson, en J. Klironomos. 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. Ecology **89**:1043-1055.

Charlton, P. E., M. Gurney, en G. Graeme Lyons. 2010. Largescale eradication of New Zealand pygmyweed *Crassula helmsii* from grazing marsh by inundation with seawater, Old Hall Marshes RSPB reserve, Essex, England. Conserv. Evidence **7**:130-133.

Committee, J.-J. N. C. 2007. Second report by the UK under Article 17 on the implementation of the Habitats Directive from January 2001 to December 2006. Peterborough.

D'hondt, B., L. Denys, W. Jambon, R. De Wilde, T. Adriaens, J. Packet, en J. Van Valkenburg. 2016. Reproduction of Crassula helmsii by seed in western Europe. Aquatic Invasions **11**:125-130.

Dawson, F., en E. Warman. 1987. Crassula helmsii (T. Kirk) Cockayne: is it an aggressive alien aquatic plant in Britain? Biological Conservation **42**:247-272.

Dean, C., J. Day, R. E. Gozlan, I. Green, B. Yates, en A. Diaz. 2013. Estimating the minimum salinity level for the control of New Zealand Pygmyweed *Crassula helmsii* in brackish water habitats. Conserv Evidence **10**:89-92.

Denys, L., J. Packet, W. Jambon, en K. Scheers. 2014a. Dispersal of the non-native invasive species Crassula helmsii (Crassulaceae) may involve seeds and endozoochorous transport by birds. New Journal of Botany **4**:104-106.

Denys, L., J. Packet, W. Jambon, en F. Vanderhaeghe. 2014b. RINSE progress report 2013-2014: wok on Crassula helmsii at INBO.

Denys, L., J. Van Valkenburg, J. Packet, K. Scheers, E. De Hoop, en T. Adriaens. 2014c. Attempts to control aquatic Crassula helmsii at Huis ter Heide (Tilburg, The Netherlands), with special reference to dye treatment. Page 51 *in* P. Boets, editor. Science for the new regulation. Abstract book BENELUX conference on invasive species, Gent.

Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants.

Ewald, N. 2014. Crassula helmsii in the New Forest: final report on the status, spread and impact of this non-native invasive plant, and the efficacy of control techniques following a 3 year trial. Prepared on behalf of the New Forest Non-Native Plants Project. Freshwater Habitats Trust, Oxford.

Frazao, J. 2009. Eutrophication of softwater lakes by waterfowl. Studentenverslag Onderzoekcentrum B-WARE.
Gallagher, D. L., K. M. Johnston, en A. M. Dietrich. 2001. Fate and transport of copper-based crop protectants in plasticulture runoff and the impact of sedimentation as a best management practice. Water Research **35**:2984-2994.
Hobbs, R. J., en L. F. Huenneke. 1992. DISTURBANCE, DIVERSITY, AND INVASION - IMPLICATIONS FOR CONSERVATIONS. Conservation Biology **6**:324-337.
Horsthuis, M. A. P., en M. Zonderwijk. 2003. Extra aandacht voor Watercrassula (Crassula helmsii (Kirk) Cockayne). Gorteria **29**:1-6.
Hussner, A. 2007. Zur Biologie von Crassula helmsii (Crassulaceae) in Nordrhein-Westfalen. Acta Biologica Benrodis **14**:77-88.
Hussner, A. 2009. Growth and photosynthesis of four invasive aquatic plant species in Europe. Weed research **49**:506-515.
Keeley, J., en B. Morton. 1982. Distribution of diurnal acid metabolism in submerged aquatic plants outside the genus Isoetes. Photosynthetica **16**:546-553.
Keeley, J. E. 1998. CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. The Botanical Review **64**:121-175.
Kirby, J. 1965. Notes on Crassula helmsii. The Cactus and Succulent Journal of Great Britain:9-10.
Klavsen, S. K., en S. C. Maberly. 2009. Crassulacean acid metabolism contributes significantly to the in situ carbon budget in a population of the invasive aquatic macrophyte Crassula helmsii. Freshwater Biology **54**:105-118.
Klavsen, S. K., T. V. Madsen, en S. C. Maberly. 2011. Crassulacean acid metabolism in the context of other carbon-concentrating mechanisms in freshwater plants: a review. Photosynthesis research **109**:269-279.
Kuntz, K., P. Heidbuchel, en A. Hussner. 2014. Effects of water nutrients on regeneration capacity of submerged aquatic plant fragments. Annales de Limnologie – International Journal of Limnology **50**:155-162.
Küpper, H., B. Götz, A. Mijovilovich, F. C. Küpper, en W. Meyer-Klaucke. 2009. Complexation and toxicity of copper in higher plants. I. Characterization of copper accumulation, speciation, and toxicity in Crassula helmsii as a new copper accumulator. Plant Physiology **151**:702-714.
Küpper, H., F. Küpper, en M. Spiller. 1996. Environmental relevance of heavy metal-substituted chlorophylls using the example of water plants. Journal of Experimental Botany **47**:259-266.
Küpper, H., E. Lombi, F. J. Zhao, G. Wieshammer, en S. P. McGrath. 2001. Cellular compartmentation of nickel in the hyperaccumulators Alyssum lesbiacum, Alyssum bertolonii and Thlaspi goesingense. Journal of Experimental Botany **52**:2291-2300.
Leach, J., en H. Dawson. 1999. Crassula helmsii in the British Isles-an unwelcome invader. British Wildlife **10**:234-239.
Madsen, T. V. 1987. Interactions between Internal and External CO2 Pools in the Photosynthesis of the Aquatic Cam Plants Littorella uniflora (L.) Aschers and Isoetes lacustris L. New Phytologist **106**:35-50.
Minchin, D. 2008. Species factsheet *Crassula helmsii*. Delivering Alien Invasive Species Inventories Europe (DAISIE).
Newman, J. R. 2013. CEH Information Sheet 12: Crassula helmsii, Australian Swamp Stonecrop. Centre for Ecology & Hydrology, CAPM, CEH Wallingford, Crowmarsh Gifford, Wallingford, Oxon, OX10 8BB.
Newman, J. R., en J. A. Raven. 1995. Photosynthetic carbon assimilation by Crassula helmsii. Oecologia **101**:494-499.
OEPP/EPPO. 2007. Data sheets on quarantine pests. Fiches informatives sur les organismes de quarantaine Crassula helmsii. . EPPO European and mediterranean Plant Protection Organization **Bulletin OEPP/EPPO 37: 225229**.
Osmond, C., K. Winter, en H. Ziegler. 1982. Functional significance of different pathways of CO2 fixation in photosynthesis. Pages 479-547 Physiological plant ecology II. Springer.

Richardson, K., H. Griffiths, M. Reed, J. Raven, en N. Griffiths. 1984. Inorganic carbon assimilation in the Isoetids, Isoetes lacustris L. and Lobelia dortmanna L. Oecologia **61**:115-121.

Robert, H., R. M. Lafontaine, R. C. Beudels, en T. Delsinne. 2013. Risk analysis report of non-native organisms in Belgium. Risk analysis of Crassula helmsii. Brussels.

Salvucci, M. E., en G. Bowes. 1982. Photosynthetic and photorespiratory responses of the aerial and submerged leaves of Myriophyllum brasiliense. Aquatic Botany **13**:147-164.

Shen, Z., F. Zhao, en S. McGrath. 1997. Uptake and transport of zinc in the hyperaccumulator Thlaspi caerulescens and the non-hyperaccumulator Thlaspi ochroleucum. Plant, Cell & Environment **20**:898-906.

Torensma, N. 2017. Bestrijding van watercrassula: een strijd voor beheerders. Vakblad natuur bos landschap **135**:12-15.

Van der Jeugd, H., B. Voslamber, C. Van Turnhout, H. Sierdsema, N. Feige, J. Nienhuis, en K. Koffieberg. 2006. Overzomerende ganzen in Nederland: grenzen aan groei? Rapport SOVON-vogelonderzoek.

Van der Loop, J., H. Van Kleef, J. Van Valkenburg, L. De Hoop, B. Odé, en R. Leuven. 2017. Watercrassula: van pogingen tot elimineren naar beheersen. De Levende Natuur **118**:150-153.

Van der Loop, J. M. M., en H. H. Van Kleef. 2017. Plan van aanpak watercrassula Terschelling Wetenschappelijk advies bestrijding. Stichting Bargerveen Nijmegen.

Van Kleef, H., L. De Hoop, B. Odé, J. Van Zuidam, en R. S. E. W. Leuven. 2016. Verkenning bestrijdingsmaatregelen watercrassula (Crassula helmsii) in Wijchen. Nederlands Expertise Centrum Exoten (NEC-E).

Weeda, E. J., R. Westra, C. Westra, en T. Westra. 1987. Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties. Deel 2. KNNV, Zeist.

Bijlage 1. Gebieden, coördinaten van meetpunten, vegetatie en abiotiek

Locatie	**A**quatisch of **T**errestrisch	Coordinaten X	Y	Datum monstername	Watercrassula Biomassa (g/m^2)	Bedekking (%)
Akkerenven	A	83522	382284	7-9-2016	546,08	99
Akkerenven	T	83456	382287	7-9-2016	112,32	85
Beleven	A	136847	374291	13-9-2016	5,472	5
Beleven	T	136847	374291	13-9-2016	172,704	94
Chaam	T	115492	391847	21-9-2016	30,104	2
Gooren/Krochten	T	106850	385359	20-9-2016	56,976	40
Gooren/Krochten	T	106816	385340	20-9-2016	10,1952	10
Grootmeer Boezem	A	150117	382739	13-9-2016	111,456	70
Grootmeer	A	150553	382698	13-9-2016	1,948	40
Grootmeer	A	150529	382748	13-9-2016	0,0908	1
Halsters laag	A	80040	395710	7-9-2016	0,9952	2
Halsters laag	T	80040	395710	7-9-2016	4,3336	5
Huis ter Heide - Moordgat	T	130996	401550	6-9-2016	9,48	10
Huis ter Heide - Argelozenven	A	131395	401512	6-9-2016	307,976	70
Molenheide	A	182136	408903	21-9-2016	0,04	x
Molenheide	T	182139	408907	21-9-2016	1,2384	1
Molenheide	T	182126	408912	21-9-2016	167,792	96
Nestven	A	135448	389971	21-9-2016	0,2096	1
Nestven	T	135443	389940	21-9-2016	127,872	100
Nestven	T	135477	389928	21-9-2016	9,184	20
Oud Hollandslaag	T	80855	396606	7-9-2016	4,864	5
Oud Hollandslaag	T	80855	396606	7-9-2016	86,08	80
Oud Hollandslaag	A	80855	396606	7-9-2016	2,6848	5
Pannenhoef PA14H12	A	102197	392392	30-8-2016	1037,008	93
Pannenhoef PA14H12	T	102197	392392	30-8-2016	10,812	10
Pannenhoef PA14H12/13	T	102223	392367	30-8-2016	2,6152	1
Pannenhoef PA14H13	A	102249	392374	30-8-2016	387,904	98
Pannenhoef PA14H13	T	102249	392374	30-8-2016	3,52	1
Pannenhoef PA15E2	A	101851	391443	30-8-2016	1070,992	93
Pannenhoef PA15E2	T	101851	391443	30-8-2016	0,6816	1
Pannenhoef PA02B4	A	101816	390241	30-8-2016	534,528	85
Pannenhoef PA06D02	A	102840	391370	30-8-2016	4,44	2
Pannenhoef PA06D02	T	102840	391370	30-8-2016	5,36	5
Pannenhoef	A	103971	391835	30-8-2016	143,36	70
Pannenhoef	T	103971	391835	30-8-2016	2,6792	2
Plateaux	A	157330	364164	19-9-2016	2,3296	5
Plateaux	T	157299	364146	19-9-2016	221,472	90
Plateaux	A	157377	364195	19-9-2016	176,288	99
Plateaux	T	157282	364279	19-9-2016	755,184	99
Plateaux	T	157213	364436	19-9-2016	0,5576	1
Plateaux	A	157370	364400	19-9-2016	4,7776	2
Plateaux	T	157346	364428	19-9-2016	0,5072	1
De Reten	A	99041	387991	20-9-2016		5
De Reten	T	99039	387999	20-9-2016	181,488	95
De Reten	A	99369	387970	20-9-2016	4,5956	5
De Reten	T	99336	387980	20-9-2016	310,128	100
Schoutse vennen	A	167252	385601	21-9-2016	164,192	78
Schoutse vennen	T	167256	385611	21-9-2016	37,4224	55

Bijlage 1 vervolg – Geschatte procentuele bedekking van plantensoorten

Code	Watercrassula	Bastaardwederik	Blaartrekkende boterbloem	Blauwe knoop	Blauwe zegge	Cf. Klein fonteinkruid	Dopheide	Drijvend fonteinkruid	Drijvende waterweegbree	Duizendknoopfonteinkruid	Dwergkroos	Dwergzegge	Egelboterbloem	Flab	Gesteeld glaskroos	Gewone waterbies	Gewone waterweegbree	Grote wederik	Hennegras	Hertshoornweegbree	Kleefkruid	Kleine leeuwentand	Kleine lisdodde
AV022A	99									1													
AV022B	85																	x		x		x	
BV026A	5														90								
BV026B	94																	2					
CH26B	2		1																x				
GK10A	40															2	1						
GK10B	10														1	5	1	1					x
GM025A	70															x		x					
GM025B	40															1							
GM025C	1															3		x					
HL023A	2									1					25		2						
HL023B	5	1													x				1				
HTH019B	10															7							
HTH019A	70														x								
MILL-A	x																						
MILL-B	1																						
MILL-C	96																						
NV28A	1														80								
NV28B	100														x								
NV28C	20														14								
OL024A	5													50			1						
OL024B	80												1				x	x					
OL024C	5														40	x	x						
PH001A	93												x										
PH001B	10											x	3										
PH002	1												6					1					
PH003A	98												x										
PH003B	1			x	1		x					1	x					x					
PH004A	93																	x	x				
PH004B	1																	1					
PH005	85										1			1									
PH007A	2								10						x								
PH007B	5																	5			1		x
PH008A	70							2															
PH008B	2																						
PLAT1A	5					5									5								
PLAT1B	90																						
PLAT1C	99					x																	
PLAT1D	99																						
PLAT2A	1									1					2								
PLAT3A	2														1								
PLAT3B	1													20	x			x					
RE09A	5														5								
RE09B	95																	x					
RE09C	5														70								
RE09D	100																						
SV11B	55																						
SV11A	78														1	1							

Bijlage 1 vervolg – Geschatte procentuele bedekking van plantensoorten

Code	Knolrus	Lidrus	Liggend vetmuur	Mannagras	Moerasdroogbloem	Moershertshooi	Moerasrolklaver	Moerasstruisgras	Moerasvergeetmeniet	Moeraswalstro	Moeraswolfsklauw	Mos spec.	Naaldwaterbies	Niltella/Chara	Oeverkruid	Perzikkruid	Pijpenstrootje	Pilvaren	Pitrus	Puntig fonteinkruid	Riet	Rietgras	Schijngenaderkruid
AV022A																							
AV022B						x	x	x															
BV026A													5										
BV026B												1							x				
CH26B		x					5		1	1		10							61			1	
GK10A																		51			3		1
GK10B	x																	10					1
GM025A	5								x						20								
GM025B	1												5	2	40					2			
GM025C															88					5			
HL023A																		40					
HL023B	10		x		x	x	1	8		x						x		x					
HTH019B						7		x	x	1								64	5		x	x	
HTH019A	21					1									2			5					
MILL-A	90																						
MILL-B	65										1												
MILL-C	1																						
NV28A																		19					
NV28B	x																	x					x
NV28C	1																	3					x
OL024A	90					x								3							x		
OL024B								5															
OL024C	x			x										5									
PH001A				2		x													x				
PH001B						X				1													
PH002	64					20		4									x						
PH003A				1		x																	
PH003B						5	x	1		x							x		x		x		
PH004A						1													x		2		
PH004B						9				1									2		1		
PH005																					3		
PH007A	50																						
PH007B						x				x									45		1		
PH008A						5																	
PH008B						1		1		x									x			x	
PLAT1A																							
PLAT1B																							
PLAT1C	x																		1				
PLAT1D																			x				
PLAT2A																		33		2			
PLAT3A	8																	1					
PLAT3B																		78					
RE09A	1																						
RE09B						2						2											
RE09C														x									
RE09D																							
SV11B	1																		15				
SV11A															20								

Bijlage 1 vervolg – Geschatte procentuele bedekking van plantensoorten

Code	Slijkgroen	Snavelzegge	Sterrekroos	Stijve moerasweegbree	Struikheide	Tormentil	Trekrus	Veelstengelige waterbies	Veenmos	Veenwortel	Veldkers spec.	Veldrus	Vensikkelmos	Vlottende bies	Watermunt	Waternavel	Waterpeper	Waterpostelein	Wilg spec.	Wilgenroosje spec.	Wolfspoot	Zachte berk	Zomprus	Zwart tandzaad
AV022A																								
AV022B								3					7		x	2			3		x	x		x
BV026A																								
BV026B																x			2		x			
CH26B								x				x				15		x	1	x	2			
GK10A	1			x											1				x					x
GK10B	20			1														15						
GM025A																x			5					
GM025B										x			9			x								
GM025C										2						1								
HL023A			10															5						
HL023B						x															1			30
HTH019B		5									x					1		x			x			x
HTH019A			x					1																
MILL-A																								
MILL-B									3							1								
MILL-C																1								
NV28A																								
NV28B																								
NV28C																		1						
OL024A												x		1										
OL024B								x				x			x			x						14
OL024C																								
PH001A								5																
PH001B								86					1			X			X		X			
PH002																1		3						
PH003A								1																
PH003B					x			15	75							1			x		x	x	x	
PH004A		1						x	x			x				x					x			3
PH004B								50			x		30			5					x			x
PH005																								
PH007A																								
PH007B												27					x		15		1			
PH008A								15	8							x								
PH008B						x		40	56							x					x			
PLAT1A				1																				
PLAT1B							x																	
PLAT1C																								
PLAT1D				x				1													x			
PLAT2A				5				7													x			
PLAT3A				x																				
PLAT3B				1															x					
RE09A													89											
RE09B																1		x			x			
RE09C																								
RE09D																								
SV11B					x		1					1						x	1		1	x		
SV11A																								

Bijlage 1 vervolg

Bodemwater september 2016									
Code	pH(lab)	Alkaliniteit (meq/l)	CO2 (µmol/l)	HCO3 (µmol/l)	Na (µmol/l)	K (µmol/l)	Cl (µmol/l)	o-PO4 (µmol/l)	NO3 (µmol/l)
AV022A	6,56	1,141	383,41	579,05	619,10	199,57	517,86	0,154	0,00
AV022B					603,04	216,09	1322,11	0,222	10,88
BV026A	6,81	0,393	70,34	188,05	155,15	43,65	162,65	0,343	22,31
BV026B	5,97	0,720	1346,83	520,43	137,15	57,92	84,37	1,165	0,66
CH26B	5,61	0,455	1356,76	231,50	151,55	71,37	145,84	1,287	2,60
GK10A									
GK10B	6,71	2,633	910,32	1941,97	346,08	63,40	176,77	0,090	1,02
GM025A	6,78	4,146	1615,97	4003,88	792,77	37,04	847,77	0,100	1,05
GM025B					697,51	144,76	874,62	0,519	41,89
GM025C	6,58	1,154	545,86	851,39	636,21	190,78	798,88	0,299	1,58
HL023A	5,89	0,784	1222,47	392,00	659,81	112,93	1052,36	0,456	8,49
HL023B	5,46	0,353	1937,34	232,41	448,84	42,02	512,94	0,163	0,00
HTH019B	6,22	1,00	604,01	418,88	53,13	12,16	38,14	0,055	1,37
HTH019A	6,73	1,407	430,62	955,31	575,57	282,48	550,01	2,092	0,00
MILL-A	4,83	0,142	775,12	21,85	88,04	55,73	87,49	0,032	0,00
MILL-B	6,05	0,787	592,13	274,45	128,56	53,07	318,86	0,411	1,99
MILL-C	5,65	0,452	902,00	165,29	199,57	45,94	164,37	0,019	0,00
NV28A	6,73	0,683	89,81	201,09	325,28	88,07	201,37	0,036	92,14
NV28B	5,49	0,239	791,50	102,45	376,12	130,91	49,51	0,064	2,76
NV28C	6,06	0,543	550,84	260,06	406,32	143,43	272,55	0,063	0,45
OL024A	6,32	2,891	2931,16	2512,39	503,32	32,38	382,22	0,058	2,81
OL024B	5,70	0,825	2336,67	490,51	484,58	40,31	512,15	0,602	1,93
OL024C	6,19	0,781	717,18	456,75	579,79	114,03	456,76	0,543	2,56
PH001A	6,97	1,601	200,21	768,29	792,22	168,06	607,55	2,335	0,00
PH001B	6,25	1,907	1066,88	780,12	396,00	140,51	215,74	0,205	10,21
PH002	6,66	1,907	570,09	1083,91	944,95	177,18	1329,34	0,522	170,58
PH003A	7,24	2,053	163,97	1169,03	2953,72	207,29	2530,43	4,588	14,75
PH003B	5,82	0,827	1119,70	306,30	453,62	165,55	507,31	0,174	8,38
PH004A	6,23	1,112	814,69	579,48	325,87	111,75	275,23	0,159	12,81
PH004B	6,38	1,088	555,01	549,99	489,86	201,46	538,75	0,346	28,45
PH005	6,34	2,575	1578,54	1446,46	1439,83	169,39	1511,75	0,090	21,32
PH007A	6,77	1,533	373,23	905,77	547,71	143,13	571,37	1,155	10,31
PH007B	5,68	1,291	1753,48	351,52	875,78	137,77	1039,51	1,702	22,93
PH008A	6,32	1,290	673,80	580,20	48,44	20,75	67,12	1,054	5,42
PH008B	5,99	0,610	490,31	200,69	464,00	147,90	861,86	0,249	28,39
PLAT1A	6,62	1,742	634,22	1102,27	504,10	117,87	580,86	1,215	4,45
PLAT1B	6,58	1,402	557,66	888,01	460,73	91,49	420,84	0,147	2,26
PLAT1C	6,14	0,628	682,56	394,63	496,12	69,12	571,57	0,134	5,44
PLAT1D	6,23	1,339	1256,08	881,18	529,43	174,34	277,50	0,099	0,15
PLAT2A	6,64	0,800	251,13	453,89	384,41	111,54	403,95	0,138	5,23
PLAT3A	6,70	1,773	628,00	1294,22	42,94	20,52	39,99	0,018	0,00
PLAT3B	6,50	1,356	712,10	925,96	366,98	257,14	208,08	0,282	2,02
RE09A	6,18	0,087	974,38	614,86	275,59	107,62	319,65	0,018	2,88
RE09B	5,59	0,836	1908,63	306,74	351,55	98,04	436,37	0,244	7,16
RE09C									
RE09D					47,86	25,32	50,74		2,38
SV11B	5,38	0,459	1627,86	160,94	164,21	143,11	106,73	0,135	0,80
SV11A	6,19	0,392	253,33	160,97	93,30	106,71	62,77	0,157	0,00

Bijlage 1 vervolg

Bodemwater september 2016										
Code	NH4 (µmol/l)	Ca (µmol/l)	Mg (µmol/l)	Mn (µmol/ml)	Fe (µmol/l)	Si (µmol/l)	Zn (µmol/l)	t-P (µmol/l)	t-S (µmol/l)	Al (µmol/l)
AV022A	1,95	510,98	156,54	20,88	3,20	96,90	11,39	2,13	173,74	9,62
AV022B	44,26	492,76	151,44	2,30	71,07	440,01	5,23	1,71	179,86	94,22
BV026A	41,95	228,09	39,33	1,10	3,94	23,59	3,56	3,00	56,84	12,58
BV026B	101,37	299,15	71,52	2,38	22,51	41,08	1,20	2,44	26,97	39,07
CH26B	99,88	175,90	88,23	5,16	14,56	44,78	8,85	2,71	55,32	36,23
GK10A										
GK10B	8,74	1018,71	268,60	1,35	22,99	362,05	3,34	0,00	52,42	3,25
GM025A	54,96	1757,73	381,69	8,41	18,64	340,01	0,64	0,21	62,61	4,94
GM025B	452,40	823,35	185,72	6,72	8,21	65,15	1,35	5,05	366,39	23,83
GM025C	73,64	784,18	186,63	1,72	10,27	68,81	0,48	2,59	421,89	30,94
HL023A	152,05	474,55	221,73	6,13	75,34	243,75	7,43	2,16	183,66	41,48
HL023B	1,28	122,78	76,42	0,98	48,81	127,41	1,50	1,60	8,99	28,95
HTH019B	3,81	397,95	145,76	5,22	7,63	99,79	19,31	1,40	196,20	10,92
HTH019A	2,23	656,19	227,37	11,87	3,68	68,71	15,00	8,23	335,20	6,99
MILL-A	3,93	84,73	10,28	0,72	9,25	82,48	1,79	0,00	48,30	3,47
MILL-B	12,32	214,97	53,00	0,18	1,72	63,55	55,67	0,35	17,46	9,13
MILL-C	1,57	101,67	47,16	3,83	3,82	16,30	7,32	0,00	45,28	3,49
NV28A	31,14	271,71	90,16	2,00	1,18	43,89	6,14	0,10	244,43	3,74
NV28B	8,23	128,22	70,25	5,35	24,28	47,49	1,78	0,00	284,91	18,03
NV28C	2,86	242,76	121,93	10,90	18,84	53,22	3,42	0,19	164,76	37,36
OL024A	7,75	901,70	395,51	9,73	183,53	139,44	13,84	0,00	22,33	2,58
OL024B	45,02	288,92	196,46	2,49	86,73	147,42	2,61	1,84	74,21	39,62
OL024C	3,34	380,74	154,86	13,42	9,69	85,08	5,52	2,62	196,54	27,05
PH001A	35,61	1300,40	541,98	4,21	8,82	50,27	0,53	8,44	1233,86	9,76
PH001B	111,11	544,66	247,33	3,36	14,97	33,35	4,97	1,58	76,08	18,72
PH002	138,85	988,77	336,83	1,98	9,36	102,63	1,07	2,31	203,31	9,22
PH003A	36,48	851,30	793,83	9,39	55,22	92,35	7,83	14,42	876,83	13,41
PH003B	97,88	460,08	139,67	3,06	27,52	53,15	7,05	1,36	347,99	46,66
PH004A	255,12	404,69	170,21	1,54	6,16	113,42	10,08	0,68	51,79	14,17
PH004B	42,02	478,79	131,23	6,05	31,01	178,43	2,80	3,25	133,80	62,86
PH005	105,25	1042,91	442,80	28,98	292,75	184,76	4,96	1,50	221,98	8,30
PH007A	59,65	849,05	229,38	21,75	21,81	105,66	4,76	3,20	367,95	6,03
PH007B	52,79	865,27	242,22	8,84	350,76	260,91	5,85	8,01	359,53	174,28
PH008A	7,28	787,43	167,08	5,13	15,28	190,00	4,98	12,30	175,55	48,52
PH008B	50,89	483,03	146,54	2,04	15,52	85,76	5,42	0,97	245,09	29,68
PLAT1A	85,08	844,81	224,94	2,28	15,14	36,88	2,00	2,15	143,25	46,26
PLAT1B	32,17	648,95	180,49	11,43	9,20	46,28	0,32	0,55	168,60	11,15
PLAT1C	14,07	436,88	154,53	0,94	5,31	16,91	3,59	0,00	260,12	15,21
PLAT1D	9,32	554,64	173,58	4,22	8,74	86,69	0,89	0,00	170,63	32,38
PLAT2A	27,06	431,14	218,77	4,96	3,53	46,32	2,10	1,23	262,92	14,98
PLAT3A	0,41	739,77	256,67	1,85	6,53	84,69	1,26	0,00	111,07	18,38
PLAT3B	9,47	656,94	241,28	1,03	5,27	42,26	2,13	0,26	355,78	37,95
RE09A	139,22	251,75	97,45	2,74	4,74	103,63	2,84	2,76	46,37	19,73
RE09B	79,29	651,95	283,83	5,11	32,03	266,04	6,77	1,19	490,80	81,21
RE09C										
RE09D	11,22	666,42	255,39	2,22	3,34	170,77	16,64	0,35	291,11	7,95
SV11B	12,91	140,99	56,09	9,58	20,07	54,43	4,60	0,51	26,77	61,53
SV11A	1,01	118,86	49,84	1,51	2,92	35,88	1,51	1,98	14,75	33,01

Bijlage 1 vervolg

Bodemchemie september 2016												
	Olsen P	Destructie										
Code	t-P µ mol/g DW	Na (µmol/g DW)	K (µmol/g DW)	Ca (µmol/g DW)	Mg (µmol/g DW)	Mn (µmol/g DW)	Fe (µmol/g DW)	Si (µmol/g DW)	Zn (µmol/g DW)	t-P (µmol/g DW)	t-S (µmol/g DW)	Al (µmol/g DW)
AV022A	0,13	0,00	3,57	7,49	9,44	0,15	15,84	5,17	0,16	1,67	0,37	71,25
AV022B		7,29	12,10	83,76	15,73	0,28	8,82	6,99	1,06	2,23	5,44	90,99
BV026A	0,8	0,00	5,78	7,34	16,40	0,19	23,92	12,90	0,13	3,16	2,65	112,93
BV026B	0,62	0,00	3,60	7,17	4,03	0,14	7,80	7,15	0,16	2,64	1,48	49,03
CH26B	1,4	4,52	15,42	13,77	35,28	0,55	57,10	23,54	0,40	5,34	4,38	186,72
GK10A	0,19											
GK10B	0,11	5,77	9,30	32,10	14,50	0,72	36,66	86,35	0,42	12,30	30,52	148,30
GM025A	0,39	0,77	11,41	85,65	15,63	0,69	27,01	24,87	0,21	5,20	9,83	250,23
GM025B	1,12	0,00	4,35	23,66	11,45	0,14	19,83	12,15	0,14	5,54	3,01	137,28
GM025C	0,25	0,00	0,69	55,11	4,39	0,06	5,48	7,88	0,13	3,38	6,24	73,74
HL023A	0,31	0,00	4,13	25,92	15,28	0,28	30,96	14,35	0,19	3,70	11,01	167,50
HL023B	0,18	1,88	1,49	1,69	0,34	0,01	0,37	0,45	0,04	0,64	1,21	0,02
HTH019B	0,37	-2,26	2,03	5,89	6,30	0,13	9,91	6,83	0,11	2,22	2,99	63,17
HTH019A	0,25	2,20	3,30	8,75	6,92	0,21	10,88	7,64	0,15	2,97	3,66	64,66
MILL-A	0,26	1,87	1,06	0,37	0,23	0,00	0,22	0,17	0,08	0,57	0,08	0,50
MILL-B	0,15	2,58	3,44	2,35	7,02	0,11	14,21	9,04	0,14	1,58	1,53	51,11
MILL-C	0,11	4,77	7,13	5,77	3,04	0,25	10,10	11,78	0,15	2,50	6,30	39,90
NV28A	0,23	3,62	5,97	9,29	6,61	0,17	16,29	22,77	0,31	2,00	2,19	41,50
NV28B	0,22	0,74	3,57	5,11	7,35	0,15	12,50	10,20	0,15	1,77	0,57	59,68
NV28C	0,27	4,13	3,34	4,15	2,06	0,08	4,45	6,34	0,18	1,93	2,31	19,17
OL024A		11,17	8,39	357,48	70,92	3,30	283,17	9,31	0,55	12,14	230,14	135,10
OL024B	1,09	3,59	11,25	42,60	25,47	0,34	54,88	13,86	0,22	8,30	80,28	120,96
OL024C	0,08	1,31	2,99	5,31	7,26	0,24	11,94	22,73	0,16	1,94	1,53	66,39
PH001A	0,47	0,00	0,97	6,27	2,59	0,16	6,16	4,20	0,10	1,22	3,59	18,05
PH001B	0,07	0,00	0,00	5,99	2,36	0,12	4,59	6,56	0,05	0,89	1,17	18,85
PH002	0,52	0,03	2,25	10,29	2,82	0,08	10,74	6,17	0,16	1,71	5,44	23,62
PH003A	0,48	0,00	6,05	14,01	5,28	1,39	27,08	6,81	0,19	4,21	12,38	69,37
PH003B	0,17											
PH004A	0,74	0,00	1,19	6,04	1,97	0,39	21,35	6,74	0,09	3,88	9,38	14,76
PH004B	0,17	0,00	2,32	5,62	4,90	0,07	8,88	10,39	0,16	1,42	1,33	59,28
PH005	0,92	0,91	5,99	7,54	7,88	0,16	21,84	14,04	0,44	15,34	20,88	204,25
PH007A	0,64	0,48	5,47	2,50	9,87	0,14	18,65	10,85	0,12	1,51	2,47	64,64
PH007B	1,54	32,27	6,62	16,02	5,59	1,26	13,31	11,80	0,20	9,35	7,96	81,29
PH008A	0,32											
PH008B	0,26	0,69	0,61	12,65	3,64	0,26	11,30	7,68	0,10	1,55	4,41	36,68
PLAT1A	0,1	0,00	6,22	9,35	11,13	0,12	16,76	4,66	0,32	2,05	5,46	66,54
PLAT1B	0,27	0,00	5,31	6,35	8,17	0,09	15,44	6,05	0,15	1,72	1,02	65,12
PLAT1C		0,00	6,43	10,47	8,64	0,19	16,92	7,23	0,28	1,71	3,14	65,29
PLAT1D	0,12	0,00	3,76	6,28	8,02	0,11	16,06	6,88	0,36	1,34	0,84	72,25
PLAT2A	0,15											
PLAT3A	0,09	0,00	3,46	5,78	8,39	0,14	13,92	5,02	0,17	1,35	0,65	62,18
PLAT3B	0,07	0,00	4,27	6,46	8,77	0,10	15,81	5,52	0,12	1,42	0,60	70,32
RE09A	2,67	4,58	4,93	9,87	7,34	0,20	13,42	9,86	0,17	2,06	3,85	33,77
RE09B	2,41	0,00	2,28	6,54	6,99	0,24	15,31	8,23	0,08	0,93	0,40	63,29
RE09C	0,23	1,70	3,25	4,25	2,95	0,11	5,18	6,06	0,05	1,27	1,68	14,46
RE09D	0,04	1,60	6,18	33,33	11,09	1,58	33,31	11,13	0,66	18,90	22,87	104,67
SV11B	0,63	1,78	5,17	8,90	7,85	0,22	29,62	12,19	0,26	5,04	9,50	78,06
SV11A	0,49	0,00	4,35	6,85	16,74	0,28	24,68	14,69	0,13	4,12	0,06	106,34

Bijlage 1 vervolg

Destructie planten (DW) september 2016											
Code	Na (mg/g)	K (mg/g)	Ca (mg/g)	Mg (mg/g)	Mn (mg/g)	Fe (mg/g)	Si (mg/g)	Zn (mg/g)	t-P (mg/g)	t-S (mg/g)	Al (mg/g)
AV022A	3,09	22,11	19,44	1,54	1,22	5,66	0,15	0,14	1,45	4,71	0,29
AV022B	1,32	8,20	24,17	1,39	0,21	0,16	0,19	0,12	0,88	3,45	0,10
BV026A	4,39	26,34	26,64	4,58	0,69	0,55	0,17	0,31	3,01	2,66	1,30
BV026B	0,88	5,20	6,25	1,15	0,18	0,52	0,13	0,03	0,67	1,43	0,95
CH26B	1,84	15,44	6,79	1,63	0,86	0,26	0,09	0,05	2,28	1,55	0,13
GK10A	1,87	7,74	18,25	1,85	0,18	0,30	0,10	0,07	1,21	2,49	0,13
GK10B	0,62	6,71	11,11	0,81	0,48	0,66	0,09	0,05	0,32	1,42	0,12
GM025A	2,10	8,76	19,40	0,74	0,27	3,31	0,09	0,03	0,99	4,28	0,39
GM025B	3,70	10,20	9,98	1,71	0,52	4,87	0,16	0,09	2,30	3,01	4,15
GM025C	4,63	23,99	44,95	2,25	0,41	0,51	0,51	0,18	1,85	4,18	0,62
HL023A	0,58	5,53	3,02	0,39	0,11	0,44	0,12	0,02	0,45	0,31	0,87
HL023B	0,92	5,38	5,00	0,97	0,27	1,11	0,10	0,02	1,75	1,54	0,15
HTH019B	3,07	26,13	6,38	2,51	0,84	1,57	0,13	0,18	2,51	1,72	3,36
HTH019A	2,11	26,81	35,06	2,78	1,29	0,62	0,35	0,11	2,88	4,22	0,24
MILL-A											
MILL-B	1,86	15,41	11,19	1,25	0,34	2,59	0,12	0,12	1,22	3,93	2,50
MILL-C	1,45	15,68	6,25	1,49	0,48	0,52	0,10	0,07	0,94	0,97	1,67
NV28A	9,03	50,94	82,01	12,32	1,60	2,06	0,76	0,34	5,49	17,11	4,71
NV28B	1,81	13,07	16,35	1,26	1,62	2,59	0,11	0,06	0,95	2,06	0,45
NV28C	3,68	31,89	28,46	2,11	7,52	11,20	0,14	0,07	6,34	4,26	0,11
OL024A	0,35	1,34	4,45	0,52	0,34	3,51	0,03	0,01	0,15	0,48	0,05
OL024B											
OL024C	3,52	7,29	12,08	2,51	0,52	1,40	0,21	0,09	1,12	1,59	0,82
PH001A	2,20	25,39	30,19	1,93	0,90	0,75	0,09	0,08	1,01	2,79	0,09
PH001B	0,03	0,21	0,23	0,03	0,02	0,09	0,00	0,00	0,04	0,05	0,03
PH002	1,41	23,63	17,92	1,76	1,32	7,16	0,25	0,11	2,06	3,83	1,16
PH003A	0,02	0,30	0,31	0,03	0,02	0,06	0,00	0,01	0,04	0,03	0,01
PH003B	1,44	11,29	6,06	1,24	0,63	1,93	0,12	0,09	0,76	1,92	1,52
PH004A	1,52	13,49	9,66	1,71	0,47	0,68	0,12	0,05	3,45	1,85	0,10
PH004B	4,30	22,31	26,47	2,18	1,50	8,67	0,22	0,19	1,34	8,35	3,67
PH005	2,68	9,66	21,88	1,73	0,72	0,64	0,15	0,13	1,44	2,63	1,28
PH007A	1,83	17,21	5,21	1,12	0,51	14,50	0,22	0,08	2,18	1,79	3,97
PH007B	3,08	27,61	13,29	1,82	2,12	5,67	0,19	0,16	6,83	5,81	0,84
PH008A	0,77	1,13	7,85	0,88	0,10	0,05	0,05	0,00	0,48	0,97	0,02
PH008B	1,10	9,54	25,30	1,56	0,76	1,07	0,12	0,07	1,13	3,05	0,24
PLAT1A	2,48	20,54	15,08	1,67	0,45	3,44	0,83	0,15	1,66	5,26	3,39
PLAT1B											
PLAT1C	1,62	6,99	15,07	0,81	0,27	0,38	0,06	0,06	0,58	2,12	0,55
PLAT1D											
PLAT2A	1,59	13,47	18,34	1,94	1,35	2,93	0,42	0,17	1,06	2,78	2,58
PLAT3A	2,43	10,12	13,53	2,48	0,85	0,66	0,23	0,15	1,49	2,14	1,15
PLAT3B	1,60	15,49	12,94	1,42	0,26	1,30	0,30	0,10	1,05	2,25	1,56
RE09A											
RE09B											
RE09C	1,36	10,15	5,49	0,99	1,05	2,79	0,08	0,08	1,39	1,23	1,69
RE09D	1,43	11,01	11,31	1,52	0,52	0,25	0,07	0,05	0,70	1,48	0,08
SV11B	0,75	9,46	6,02	1,43	0,79	1,30	0,17	0,10	1,01	1,29	2,59
SV11A	0,82	8,64	17,01	2,37	0,18	1,50	0,18	0,08	1,22	2,80	1,11

Bijlage 1 vervolg

Oppervlaktewater februari 2016									
Code	pH(lab)	Alkaliniteit (eq/l)	CO2 (µmol/l)	HCO3 (µmol/l)	Na (µmol/l)	K (µmol/l)	Cl (µmol/l)	o-PO4 (µmol/l)	NO3 (µmol/l)
AV022A	7,30	0,002267	105,6	874,5	318,97	136,30	473,06	0,81	103,73
AV022B	7,30	0,002267	105,6	874,5	318,97	136,30	473,06	0,81	103,73
BV026A	6,20	0,000137	76,11	50,06	55,14	10,51	61,72	0,16	0,28
BV026B	6,20	0,000137	76,11	50,06	55,14	10,51	61,72	0,16	0,28
CH26B	6,30	0,0002632	19,7	16,3	89,42	10,69	126,69	0,10	31,19
GK10A	7,20	0,000738	112,92	742,69	162,28	30,16	156,51	0,66	9,46
GK10B	7,20	0,000738	112,92	742,69	162,28	30,16	156,51	0,66	9,46
GM025A									
GM025B									
GM025C									
HL023A	6,30	0,000419	97,2	80,5	246,39	44,60	295,05	0,75	1,36
HL023B	6,30	0,000419	97,2	80,5	246,39	44,60	295,05	0,75	1,36
HTH019B									
HTH019A	6,20	0,0003106	83,2	54,7	139,17	53,95	210,89	0,24	0,56
MILL-A	5,90	0,000758	66,29	21,85	57,61	37,65	74,42	0,13	22,83
MILL-B	5,90	0,000758	66,29	21,85	57,61	37,65	74,42	0,13	22,83
MILL-C	5,90	0,000758	66,29	21,85	57,61	37,65	74,42	0,13	22,83
NV28A	6,50	0,0002014	66,1	86,7	111,98	23,67	182,03	0,54	0,74
NV28B	6,50	0,0002014	66,1	86,7	111,98	23,67	182,03	0,54	0,74
NV28C	6,50	0,0002014	66,1	86,7	111,98	23,67	182,03	0,54	0,74
OL024A	6,60	0,001104	273,1	451,2	230,22	7,66	253,59	0,07	0,37
OL024B	6,80	0,0008455	83,7	219,1	207,03	16,38	295,32	0,24	2,66
OL024C	6,80	0,0008455	83,7	219,1	207,03	16,38	295,32	0,24	2,66
PH001A	6,40	0,000291	134,68	140,39	160,67	49,32	175,90	0,11	0,19
PH001B	6,40	0,000291	134,68	140,39	160,67	49,32	175,90	0,11	0,19
PH002	5,60	0,000097	79,24	13,09	147,23	27,83	142,61	0,59	0,12
PH003A	5,60	0,000102	72,14	11,92	141,79	36,89	157,22	0,07	3,69
PH003B	5,60	0,000102	72,14	11,92	141,79	36,89	157,22	0,07	3,69
PH004A	5,80	0,000168	66,62	17,44	122,65	30,71	155,83	3,35	0,23
PH004B	5,80	0,000168	66,62	17,44	122,65	30,71	155,83	3,35	0,23
PH005	6,10	0,000224			368,08	110,59	439,10	1,56	0,44
PH007A	5,80	0,000076	40,75	10,67	288,85	53,80	385,20	0,12	5,07
PH007B	5,80	0,000076	40,75	10,67	288,85	53,80	385,20	0,12	5,07
PH008A	5,80	0,000213	294,02	76,99	157,90	11,83	170,91	0,36	6,15
PH008B	5,80	0,000213	294,02	76,99	157,90	11,83	170,91	0,36	6,15
PLAT1A	7,30	0,000620	73,08	605,11	209,89	35,84	260,42	0,21	0,14
PLAT1B	7,30	0,000620	73,08	605,11	209,89	35,84	260,42	0,21	0,14
PLAT1C									
PLAT1D	7,30	0,000620	73,08	605,11	209,89	35,84	260,42	0,21	0,14
PLAT2A									
PLAT3A									
PLAT3B									
RE09A	5,80	0,000097	73,92	19,36	126,83	43,61	182,00	0,46	17,48
RE09B	5,80	0,000097	73,92	19,36	126,83	43,61	182,00	0,46	17,48
RE09C									
RE09D									
SV11B	6,10	0,000099	69,58	36,35	54,38	48,94	81,79	0,18	0,30
SV11A	6,10	0,000099	69,58	36,35	54,38	48,94	81,79	0,18	0,30

Bijlage 1 vervolg

Oppervlaktewater februari 2016										
Code	NH4 (µmol/l)	Ca (µmol/l)	Mg (µmol/l)	Mn (µmol/ml)	Fe (µmol/l)	Si (µmol/l)	Zn (µmol/l)	t-P (µmol/l)	t-S (µmol/l)	Al (µmol/l)
AV022A	2,68	487,03	160,91	0,36	3,92	17,63	0,87	2,20	150,73	11,24
AV022B	2,68	487,03	160,91	0,36	3,92	17,63	0,87	2,20	150,73	11,24
BV026A	3,87	89,70	46,67	0,09	1,17	6,49	0,11	1,50	38,73	33,31
BV026B	3,87	89,70	46,67	0,09	1,17	6,49	0,11	1,50	38,73	33,31
CH26B	4,09	58,93	52,43	0,45	1,52	1,50	0,78	1,25	49,92	9,17
GK10A	18,06	360,28	118,64	0,09	12,95	12,45	0,10	5,06	52,04	28,22
GK10B	18,06	360,28	118,64	0,09	12,95	12,45	0,10	5,06	52,04	28,22
GM025A										
GM025B										
GM025C										
HL023A	3,47	101,20	58,56	0,31	4,78	8,62	0,76	1,68	77,27	5,75
HL023B	3,47	101,20	58,56	0,31	4,78	8,62	0,76	1,68	77,27	5,75
HTH019B										
HTH019A	6,28	33,33	30,23	0,10	0,79	1,94	1,07	0,65	31,96	5,99
MILL-A	31,35	49,48	17,40	0,15	1,03	41,65	0,02	0,59	69,78	15,60
MILL-B	31,35	49,48	17,40	0,15	1,03	41,65	0,02	0,59	69,78	15,60
MILL-C	31,35	49,48	17,40	0,15	1,03	41,65	0,02	0,59	69,78	15,60
NV28A	6,70	120,33	86,01	0,21	3,58	4,08	0,05	1,61	140,16	11,04
NV28B	6,70	120,33	86,01	0,21	3,58	4,08	0,05	1,61	140,16	11,04
NV28C	6,70	120,33	86,01	0,21	3,58	4,08	0,05	1,61	140,16	11,04
OL024A	2,19	162,77	118,19	0,07	3,76	6,73	0,69	0,45	32,37	3,20
OL024B	3,42	140,24	107,61	0,11	11,54	2,00	0,55	0,79	42,31	5,41
OL024C	3,42	140,24	107,61	0,11	11,54	2,00	0,55	0,79	42,31	5,41
PH001A	3,31	159,61	62,47	0,34	5,44	19,52	0,08	0,57	58,34	14,51
PH001B	3,31	159,61	62,47	0,34	5,44	19,52	0,08	0,57	58,34	14,51
PH002	1,84	79,99	32,96	0,72	3,24	9,65	0,08	0,56	28,44	17,48
PH003A	3,42	113,82	43,29	1,00	11,88	14,87	0,11	0,40	74,68	19,46
PH003B	3,42	113,82	43,29	1,00	11,88	14,87	0,11	0,40	74,68	19,46
PH004A	2,02	134,63	72,92	0,47	3,72	15,78	0,25	5,60	56,31	21,07
PH004B	2,02	134,63	72,92	0,47	3,72	15,78	0,25	5,60	56,31	21,07
PH005	4,19	394,71	177,04	0,67	69,29	81,81	0,20	8,44	452,76	18,00
PH007A	3,58	227,74	103,54	0,88	6,77	6,16	0,39	0,71	272,00	23,84
PH007B	3,58	227,74	103,54	0,88	6,77	6,16	0,39	0,71	272,00	23,84
PH008A	8,00	195,76	62,59	1,70	13,41	49,84	0,28	1,64	102,99	40,36
PH008B	8,00	195,76	62,59	1,70	13,41	49,84	0,28	1,64	102,99	40,36
PLAT1A	2,80	382,73	119,38	0,20	1,75	4,61	0,04	0,73	185,28	4,04
PLAT1B	2,80	382,73	119,38	0,20	1,75	4,61	0,04	0,73	185,28	4,04
PLAT1C										
PLAT1D	2,80	382,73	119,38	0,20	1,75	4,61	0,04	0,73	185,28	4,04
PLAT2A										
PLAT3A										
PLAT3B										
RE09A	56,12	71,83	49,09	0,83	4,13	2,66	0,19	1,94	54,85	30,15
RE09B	56,12	71,83	49,09	0,83	4,13	2,66	0,19	1,94	54,85	30,15
RE09C										
RE09D										
SV11B	2,34	81,91	15,95	0,06	2,26	10,28	0,05	1,80	19,37	62,49
SV11A	2,34	81,91	15,95	0,06	2,26	10,28	0,05	1,80	19,37	62,49

Bijlage 1 vervolg

Oppervlaktewater sept 2016									
Code	pH(lab)	Alkaliniteit (meq/l)	CO2 (µmol/l)	HCO3 (µmol/l)	Na (µmol/l) AA	K (µmol/l) AA	Cl (µmol/l)	o-PO4 (µmol/l)	NO3 (µmol/l)
AV022A	7,25	0,9014	87,49	648,67	635,70	176,41	404,56	0,02	0,67
BV026A	6,21	0,1577	18,70	12,67	157,33	9,62	95,02	0,01	2,86
GM025A	7,28	2,282	265,19	2101,85	1299,15	72,64	1293,51	0,01	0,26
GM025B	7,30	1,257	132,46	1096,79	918,00	37,08	1077,06	0,03	3,01
GM025C	7,32	1,214	133,27	1144,89	735,37	24,19	875,24	0,01	3,89
HL023A	5,59	0,1163	96,99	15,77	635,20	29,88	873,84	0,02	1,31
HTH019A	6,35	0,1558	27,75	25,72	257,78	105,22	239,47	0,04	0,95
MILL-A	5,36	0,07143	32,70	3,09	198,98	41,61	167,81	0,06	0,31
NV28A	6,08	0,1932	70,69	35,11	512,70	80,95	405,94	0,13	27,65
OL024C	8,51	0,5599	1,68	226,07	498,67	13,35	339,81	0,03	3,35
PH001A	5,93	0,3622	236,53	82,97	264,17	146,36	284,38	0,04	0,78
PH003A	5,65	0,1875	132,54	24,46	209,74	44,09	217,69	0,06	0,10
PH004A	5,45	0,3301	870,81	100,69	227,76	44,67	188,75	0,03	0,00
PH005	6,55	0,7186	215,35	315,65	777,24	284,07	1131,99	1,42	0,00
PH007A	6,65	0,3221	21,49	40,01	593,25	146,10	713,65	0,11	2,71
PH008A	5,77	0,2419	110,24	26,76	361,11	45,52	421,28	0,14	0,89
PLAT1A	8,05	0,8979	13,00	611,09	632,32	105,26	691,73	0,05	2,24
PLAT1C	6,92	0,9391	175,03	605,56	825,49	146,82	868,16	0,05	3,62
PLAT3A	7,44	0,6657	35,35	407,74	639,19	124,99	682,98	0,05	1,91
RE09A	5,59	0,1038	62,29	10,01	403,06	70,99	436,76	0,05	0,39
RE09C	6,57	0,2163	40,95	63,42	376,82	62,07	339,92	0,07	13,56
SV11A	5,89	0,1142	59,49	19,12	127,53	61,89	106,86	0,06	0,26

Bijlage 1 vervolg

Oppervlaktewater sept 2016										
Code	NH4 (µmol/l)	Ca (µmol/l)	Mg (µmol/l)	Mn (µmol/ml)	Fe (µmol/l)	Si (µmol/l)	Zn (µmol/l)	t-P (µmol/l)	t-S (µmol/l)	Al (µmol/l)
AV022A	10,24	330,34	135,47	0,05	1,20	5,63	3,75	0,00	122,83	3,52
BV026A	8,29	71,66	47,24	0,00	0,40	3,43	3,50	0,00	34,08	3,75
GM025A	3,05	1301,90	259,71	0,03	1,97	25,30	0,50	0,00	465,23	0,40
GM025B	10,51	894,46	171,07	0,00	0,54	0,87	0,87	0,00	448,08	1,25
GM025C	6,28	899,70	171,19	0,00	0,31	2,19	0,98	0,00	458,06	1,22
HL023A	1,21	271,21	172,06	1,47	5,34	8,21	2,60	0,00	268,19	4,18
HTH019A	1,41	37,40	38,91	0,23	4,08	3,95	1,99	0,00	11,35	10,67
MILL-A	7,69	29,04	16,37	0,07	4,04	5,17	1,23	0,00	38,70	4,93
NV28A	19,32	170,91	119,38	0,35	11,05	118,23	3,21	7,06	236,30	58,82
OL024C	4,71	270,46	206,75	0,07	1,38	3,26	3,34	0,00	168,69	5,30
PH001A	66,53	121,53	68,15	1,37	8,81	4,65	0,93	0,00	51,54	2,25
PH003A	3,04	105,14	48,81	3,72	12,54	1,24	1,78	0,00	57,97	3,32
PH004A	3,84	108,58	86,01	2,25	4,42	12,74	2,40	0,10	12,40	2,74
PH005	5,22	405,44	208,02	1,39	51,55	34,32	2,05	3,60	200,19	0,60
PH007A	9,93	191,02	131,81	0,78	38,26	3,00	16,04	1,24	174,34	5,65
PH008A	23,89	154,44	66,42	1,43	8,05	3,63	29,42	0,42	89,18	7,61
PLAT1A	26,98	509,73	160,82	0,05	0,64	0,00	1,60	0,01	253,29	7,06
PLAT1C	92,02	522,46	160,58	0,06	0,51	0,00	1,48	1,54	257,62	3,88
PLAT3A	21,81	401,95	139,88	0,04	1,68	1,01	2,32	0,53	222,67	5,77
RE09A	14,42	39,10	42,22	0,45	2,50	1,40	2,05	0,78	28,45	10,04
RE09C	13,39	168,26	127,57	0,11	8,74	2,88	1,30	0,29	230,22	4,88
SV11A	3,84	15,39	9,84	0,00	0,78	1,70	1,00	0,00	1,12	8,85

Bijlage 2. Methoden chemische analyses

Drooggewicht bodem en organisch stofgehalte

Om het vochtgehalte van het verse bodemmateriaal te bepalen werd het vochtverlies gemeten door bodemmateriaal in duplo af te wegen in aluminiumbakjes. De bakjes werden precies tot aan de rand afgevuld (volume = 40,5 ml), zodat de soortelijke massa van de bodem kan worden bepaald. De bodems werden gedurende minimaal 48 uur gedroogd in een stoof bij 60°C. Vervolgens werd het bakje met bodemmateriaal opnieuw gewogen en werd het vochtverlies berekend. De fractie organisch stof in de bodem werd berekend door via het gloeiverlies bepaald. Hiertoe werd gedroogd bodemmateriaal gedurende 4 uur verast in een oven bij 550°C. Na het uitgloeien werd het bakje met bodemmateriaal weer gewogen en werd het gloeiverlies berekend. Het gloeiverlies komt bij benadering overeen met het gehalte aan organisch materiaal in de bodem.

Bodemdestructie

Door de vaste bodem te destrueren (ontsluiten) is het mogelijk de totale concentratie van bepaalde elementen/nutriënten in het bodemmateriaal te bepalen. Hiervoor werd 200 mg fijngemalen gedroogde bodem afgewogen in teflon destructievaatjes. Aan het bodemmateriaal werd 4 ml geconcentreerd salpeterzuur (HNO_3, 65%) en 1 ml waterstofperoxide (H_2O_2, 30%) toegevoegd en geplaatst in een destructiemagnetron (Milestone microwave type mls 1200 mega). De monsters werden vervolgens gedestrueerd in gesloten teflon vaatjes en na afkoelen werd het destruaat nauwkeurig overgebracht en aangevuld tot 100 ml met demiwater. De monsters werden in polyethyleenpotjes bij 4°C bewaard voor verdere analyse.

Zoutextractie

Met een water- en zoutextractie kunnen de vrij in de bodem aanwezige ionen of de zoutuitwisselbare ionen bepaald worden. Hiervoor werd 17,5 gram verse bodem met 50 ml zoutextract (0,2 mol l-1 NaCl) of 50 ml demiwater gedurende 2 uur geschud op een schudmachine bij 105 rpm. De pH werd gemeten met een HQD pH-electrode. De extracten werden gefilterd met behulp van rhizons. Voor analyse op de ICP-OES werd een deel van het filtraat aangezuurd met salpeterzuur (eindconcentratie 1%) en bewaard bij 4 °C tot verdere analyse. Voor analyse op de auto-analyzers werd niet-aangezuurd filtraat bewaard bij -18 °C tot verdere analyse.

Chemische bepalingen aan water en bodem

Van de watermonsters werden de pH, de alkaliniteit en het totaal anorganisch koolstof (TIC) bepaald. De pH werd gemeten met een standaard Ag/$AgCl_2$ elektrode verbonden met een radiometer Copenhagen type PHM 82. De alkaliniteit werd bepaald door een volume monster met een 0,01 M zoutzuuroplossing te titreren tot pH 4,2. Totaal anorganisch koolstof (bicarbonaat en kooldioxide) werd met behulp van een infrarood gasanalysator (IRGA; ABB Advance Optima) gemeten. De EGV werd bepaald met een HACH EGV-probe verbonden met een HQD-meter. De turbiditeit van de oppervlaktewatermonsters werd bepaald met een Dentan Turbidimeter (model FN-5). De extinctie (450 nm) van de oppervlaktewatermonsters werd bepaald met een Biotek plaatreader. De monsters voor de auto-analyzer werden bewaard bij een temperatuur van –20 ºC tot aan de analyse. De monsters voor de ICP-OES werden aangezuurd voor analyse en bewaard bij 4 ºC.

De volgende elementen werden colorimetrisch bepaald met behulp van een Bran+Luebbe AutoAnalyser 3 of Seal auto-analyser III: chloride, nitraat, ammonium en ortho-fosfaat. De analyses van calcium, magnesium, ijzer, aluminium, totaal fosfor en totaal zwavel werden uitgevoerd met behulp van Inductief Gekoppeld Plasma - Optische Emissie Spectrometrie (ICP-OES; Techno Electron Cooperation of ICAP 6300, Thermo Fisher Scientific). Ook werden hier aan vlamfotometrisch (Technicon Flame Photometer IV Control of een Sherwood Model 420Ddd) natrium en kalium bepaald.

Bijlage 3. Protocollen stockoplossingen

Protocol maken van de stikstof stockoplossing met Ammoniumnitraat 0,5 Molair
Er is een stockoplossing van 200 mL gemaakt met ammoniumnitraat

1. Weeg 8,004 gram ammoniumnitraat af op een weegpapier
2. Breng het ammoniumnitraat in een kolf van 300 mL
3. Vul een maatcilinder met 200 mL demiwater
4. Giet het demiwater uit de maatcilinder in de kolf
5. Zet de kolf op de magneetroerder en wacht totdat het ammoniumnitraat is opgelost
6. Als alles is opgelost wordt de stockoplossing in een fles gedaan
7. Dek de fles af met aluminiumfolie ter voorkoming van algengroei en zet het daarna in de koeling

Protocol maken van de fosfaat stockoplossing met Natriumfosfaat 10mM
Er is een stockoplossing van 1000 mL gemaakt met natriumfosfaat

1. Weeg 1,4196 gram natriumfosfaat af op een weegpapier
2. Breng het natriumfosfaat in een kolf van 200 mL
3. Vul een maatcilinder met 1000 mL demiwater
4. Giet 100 mL demiwater uit de maatcilinder in de kolf
5. Zet de kolf op de magneetroerder en wacht totdat het natriumfosfaat is opgelost
6. Als alles is opgelost wordt de stockoplossing in een fles gedaan
7. Vul de fles aan met het overgebleven demiwater uit de maatcilinder
8. Dek de fles af met aluminiumfolie ter voorkoming van algengroei en zet het daarna in de koeling

Protocol maken van de kalium stockoplossing met Kaliumchloride 0,5 mM
Er is een stockoplossing van 100 mL gemaakt met kaliumchloride

1. Weeg 3,728 gram kaliumchloride af op een weegpapier
2. Breng het kaliumchloride in een kolf van 200 mL
3. Vul een maatcilinder met 100 mL demiwater
4. Giet het demiwater uit de maatcilinder in de kolf
5. Zet de kolf op de magneetroerder en wacht totdat het kaliumchloride is opgelost
6. Als alles is opgelost wordt de stockoplossing in een fles gedaan
7. Dek de fles af met aluminiumfolie ter voorkoming van algengroei en zet het daarna in de koeling

Bijlage 4. Protocol maken van de toe te dienen nutriënten

Voor het toedienen van de nutriënten worden twee basismediums gemaakt.

Basismedium 1: Gedemineraliseerd water zonder stikstof met 200 µmol/L kalium
1. In een vat wordt 9 liter gedemineraliseerd water gedaan
2. Hieraan wordt 3,6 mL Kaliumchloride stockoplossing toegevoegd
3. Dit vat wordt gemengd zodat de kaliumchloride evenredig is verdeeld

Basismedium 2: Gedemineraliseerd water met 100 µmol/L stikstof en 200 µmol/L kalium
1. In een vat wordt 9 liter gedemineraliseerd water gedaan
2. Hieraan wordt 1,8 mL ammoniumnitraat stockoplossing en 3,6 mL kaliumchloride stockoplossing toegevoegd
3. Dit vat wordt gemengd zodat de kaliumchloride evenredig is verdeeld

Een basismedium wordt opgesplitst in drie delen van drie liter. Per deel wordt een andere hoeveelheid natriumfosfaat uit de stockoplossing toegevoegd.

Basismedium 1	Behandeling	
3 liter basismedium	0 mL natriumfosfaat stockoplossing	np
	5 mL natriumfosfaat stockoplossing	nP
	10 mL natriumfosfaat stockoplossing	nPP
Basismedium 2	Behandeling	
3 liter basismedium	0 mL natriumfosfaat stockoplossing	Np
	5 mL natriumfosfaat stockoplossing	NP
	10 mL natriumfosfaat stockoplossing	NPP

Iedere bak met planten krijgt van één van de behandelingen 300 mL toegediend. Dit gebeurt drie keer per week, op maandag, woensdag en vrijdag.