

PDF hosted at the Radboud Repository of the Radboud University Nijmegen

The following full text is a publisher's version.

For additional information about this publication click this link.

<http://hdl.handle.net/2066/19176>

Please be advised that this information was generated on 2018-02-21 and may be subject to change.



Netwerken in het water

Ellen van Donk

Netwerken in het water

Rede uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt
van bijzonder hoogleraar in de Limnologie
vanwege het Schure-Beijerinck-Popping Fonds
aan de Katholieke Universiteit Nijmegen
op donderdag 18 april 2002

door

Ellen van Donk



Katholieke *Universiteit* Nijmegen

ISBN 90-9015943-6

©2002 Ellen van Donk

E-mail: vandonk@cl.nioo.knaw.nl

Foto omslag: B.A. Faafeng

Ontwerp: Macx Reclamestudio, Nijmegen

*Mijnheer de Rector Magnificus,
Zeer geachte aanwezigen,*

Gefascineerd zijn door water, wat is dat eigenlijk? Reeds in de Griekse mythen komen we deze fascinatie tegen, bijvoorbeeld in het verhaal van Narcissus, die werd geboeid door het wateroppervlak vanwege zijn eigen spiegelbeeld. Ik ben echter vooral geïnteresseerd in wat zich er onder afspeelt. Het begon met belangstelling voor goudvissen (Afb. 1) en voor de vissen en kikkers in de tuinvijver. Op de lagere school werd mijn nieuwsgierigheid nog verder geprikkeld door de schoolplaat 'In Sloot en Plas', geschilderd door M.A. Koekkoek (Afb. 2).



Afb. 1. Goudvissen. Amsterdam, 1955



Afb. 2. Schoolplaat 'In Sloot en Plas'

Het was in de Zeventiende Eeuw dat Antonie van Leeuwenhoek (1632-1723), afkomstig uit Delft, als eerste een druppel slootwater onder een door hem ontworpen microscoop bekeek. Een wereld, niet met het blote oog zichtbaar, werd opengelegd. Hij ontdekte bacteriën en microscopisch kleine plantjes (fytoplankton of algen). Verder microscopisch kleine beestjes, die wanneer ze vrij rondzwemmen zoöplankton worden genoemd. Hij beschreef en tekende ook organismen die zich onderwater op planten of stenen kunnen vastzetten (perifyton).

De interesse van de mens voor water is niet zo verwonderlijk wanneer je bedenkt dat ca. 70% van het aardoppervlak met water is bedekt. Meer dan 97% van dit water is zout en bevindt zich in oceanen; slechts 3% is zoet. De hoeveelheid zoet oppervlaktewater is echter nog schaarser, dit bedraagt slechts 1% van al het zoete water. De rest is vastgelegd in ijs op de polen en in gletsjers, en als grondwater. Dat betekent dus dat maar driehonderdste procent van al het water op aarde zoet oppervlaktewater is. Dit wordt door de mens zeer intensief gebruikt. We lozen er onze afvalstoffen in, gebruiken het voor drinkwater, voor recreatie, als kweekvijver voor voedsel, voor bevoeiing van gewassen en voor opwekking van energie [1]. Door dit intensieve gebruik is er in veel landen een nijpend tekort aan schoon oppervlaktewater ontstaan. Het is dan ook geen luxe, maar bittere noodzaak, dat het jaar 2003 door de Verenigde Naties is uitgeroepen tot ‘het Jaar van het Zoete Water’.

100 jaar Limnologie

Limnologie is de wetenschap die zich bezighoudt met de studie van deze zoete en ook brakke oppervlaktewateren. Meren, rivieren, beken, vennen en sloten maken hier deel van uit. Het is een gebied van onderzoek waar al meer dan honderd jaar een geïntegreerde, multidisciplinaire aanpak centraal staat. Biologen, chemici, fysici, hydrologen en geologen werken samen en de nadruk ligt daarbij op een ecosysteem-benadering. De biologische discipline binnen de limnologie bestudeert de interacties tussen waterorganismen onderling en hun omgeving [2].

Limnologie is afgeleid van het Griekse woord ‘ΛΙΜΝΗ=LIMNE’, dat meer of moeras betekent. Het verroeste en aangeschoten uiterlijk van het bord dat ik op Kreta tegenkwam (Afb. 3) is overigens niet symbolisch voor de toestand waarin de limnologie zich op dit moment bevindt. Het is een bruisende wetenschap met veel nieuwe ontwikkelingen. Wel heeft de limnologie, net als het bord, de laatste jaren onder vuur gelegen. Er zijn universiteiten waar geprobeerd is deze studierichting op te heffen. Dit is tegengehouden door de grote belangstelling van



Afb. 3. Bord op Kreta

de studenten voor dit vak en de nieuwe ontwikkelingen binnen met name de biologische discipline. We zijn in de loop der jaren bijvoorbeeld steeds meer te weten gekomen over de complexe interacties tussen waterorganismen en hun milieu. In deze rede wil ik u dat laten zien aan de hand van de studie aan meren gedurende de afgelopen 100 jaar. Waterorganismen zijn niet alleen met elkaar verbonden via een *voedsel*netwerk, ook wel voedselweb genoemd, maar blijken ook in staat om met elkaar te communiceren via een *informatie*netwerk. Ik ga iets vertellen over de nieuwste inzichten binnen deze netwerkstudies en hoe we deze kennis kunnen toepassen bij het beheer van meren. Verder zal ik ingaan op hoe deze kennis de basis vormt voor het onderzoek van mijn werkgroep Voedselweb Onderzoek op het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek (NIOO-KNAW), en voor de samenwerking met de Universiteit van Oslo en de Katholieke Universiteit Nijmegen.

1900-1920

De naam limnologie is ruim een eeuw geleden geïntroduceerd door Alphonse Forel (1841-1912), hoogleraar aan de Universiteit van Lausanne (Afb. 4). Hij schreef een boek over dertig jaar onderzoek in het meer van Genève [3]. In het begin van de twintigste eeuw was het limnologisch onderzoek vooral een beschrijvende bezigheid en gericht op de studie van meren. De Amerikaan



Afb. 4. Alphonse Forel
(1841-1912)

Stephen Forbes schreef in die tijd een boek getiteld 'The lake as a microcosm' [4]. De titel verwijst naar een gesloten ecosysteem en op basis van deze visie waren meren geliefde limnologische studieobjecten. Het onderzoek was sterk beschrijvend van aard. Men onderscheidde waterplanten, perifyton, vissen, zoöplankton, fytoplankton, bacteriën en macrofauna. Tevens werden niet-levende aspecten beschreven zoals de morfologie en fysische en chemische eigenschappen van de meren. Deze karakteriseringingen waren veelal kwalitatief.

1920 -1940

Later, tussen 1920 en 1940, werden de hoeveelheden van deze organismen en chemische verbindingen bepaald. Aan de hand hiervan maakte men vervolgens een typologie van meren. De Duitse limnoloog August Thienemann (1882-1960) vergeleek meren en beoordeelde hun kwaliteit aan de hand van de aanwezigheid van bepaalde muggenlarven [5]. De Zweed Einar Naumann (1891-1934) introduceerde de termen *eutroof* en *oligotroof* voor meren die respectievelijk voedselrijk en voedselarm zijn. Hij deed dit o.a. op basis van fytoplankton-biomassa en nutriëntensamenstelling [6].



1940 - 1960

De Amerikaanse limnoloog G. Evelyn Hutchinson (1903-1991) en zijn student Raymond Lindeman deden na de Tweede Wereldoorlog als eersten pogingen de voedselrelaties tussen de waterorganismen te analyseren en ook te kwantificeren [7, 8]. In het begin dacht men vooral in termen van voedselketens, bijvoorbeeld:

Afb. 5. G. Evelyn Hutchinson (1903-1991)

fytoplankton wordt gegeten door zoöplankton en zoöplankton weer door vissen. Later werd duidelijk dat we in de meeste wateren te maken hebben met veel ingewikkelder relaties, met een voedsel*netwerk*. De aandacht ging steeds meer uit naar processen en interacties tussen de organismen. Mathematische modellen werden ontwikkeld om de effecten van voedselweb-relaties op het functioneren van ecosystemen te kwantificeren en te voorspellen. Ook werd in die tijd de statistiek in de limnologie geïntroduceerd. Nog steeds beschouwden limnologen echter een meer als een vrijwel gesloten ecosysteem.

1960 - 1980

Pas rond 1960 kwam het besef dat de meeste meren in open verbinding staan met hun omgeving. Het werd duidelijk dat menselijke activiteiten sterke invloed kunnen hebben op deze systemen. De pioniers in deze periode waren de Canadees David Schindler en de Amerikaan Gene Likens. De nadruk lag destijds op het kwantificeren van de instroom van stoffen zoals nutriënten, en verzurende en toxische stoffen [9, 10]. Deze kunnen in het water terechtkomen via o.a. rivieren, depositie vanuit de lucht, afspoeling van het land en transport door bijvoorbeeld vogels. Ook de waterbodem werd vanaf die tijd als een belangrijke bron van verontreinigende stoffen gezien. De massale opkomst van grote hoeveelheden algen was toen al één van de grootste milieuproblemen. Het kan namelijk leiden tot zuurstofloos water en dominantie van giftige algen. De limnologen vatten het idee op dat vooral nutriënten de totale biomassa aan algen bepalen.

Fosfaat

Schindler was degene die als eerste complete meren gebruikte voor zijn experimenten [9]. Hij bracht per helikopter grote hoeveelheden nutriënten in verschillende combinaties in Canadese meren en bestudeerde de gevolgen. Ook deelde hij meren in tweeën m.b.v. een scherm en voegde aan de ene helft stikstof en koolstof toe en aan de andere helft fosfaat. Niet stikstof of koolstof deed de algenbiomassa toenemen, maar vooral fosfaat. De conclusie werd snel getrokken. De toegenomen fosfaattoevoer was de oorzaak van de optredende

algenbloei. De waterbeheerders maakten van deze nieuwe kennis gretig gebruik. Veel geld werd uitgetrokken voor het verbeteren van waterzuiveringsinstallaties, voor het defosfateren van inlaatwater en voor het invoeren van fosfaatvrije wasmiddelen. Ook de afspoeling vanuit de landbouw werd aangepakt. Het bleek echter al gauw dat dit in veel gevallen niet het gewenste resultaat opleverde. De meren bleven groen van de algen. Zelfs waar de fosfaatconcentratie gereduceerd werd tot waarden waarbij vroeger het water helder was, bleef het water nu gewoon troebel. Door de toename van algen is vaak de complete levensgemeenschap in een meer veranderd. Dit blokkeert dan de terugkeer naar een toestand met helder water. Zo zien we dat ten gevolge van een verhoogde fosfaattoevoer het fytoplankton toeneemt en daardoor het doorzicht van het water vermindert. Ondergedoken waterplanten krijgen dan te weinig licht en sterven af. Vervolgens is er een sterke afname van het aantal roofvissen, zoals snoeken, omdat zij onder andere waterplanten nodig hebben om te paaien. Door afgenomen predatie (vraat) door roofvissen zien we dan een toename in zoöplankton-etende vis. Deze toename verhoogt de predatie op het zoöplankton. De daaruit volgende afname in zoöplankton leidt uiteindelijk weer tot een verlaagde graasdruk op het fytoplankton en tot een nog hogere fytoplanktonbiomassa. Kortom, er is een heel andere toestand ontstaan met troebel water gedomineerd door algen. Deze toestand lijkt zichzelf in stand te houden, ook al wordt de fosfaatconcentratie, de oorspronkelijke boosdoener, omlaag gebracht [11].

1980 - 1985

De limnologen Brian Moss en Joseph Shapiro [11, 12] luidden begin jaren tachtig van de vorige eeuw een nieuwe periode in. Bij de restauratie van eutrofe meren werd naast het terugdringen van de nutriënten-toevoer ook aandacht besteed aan het herstellen van de levensgemeenschappen in het water. Shapiro constateerde dat door sterke reductie van de hoeveelheid planktonetende vissen, de hoeveelheid zoöplankton enorm kon toenemen. De daarop volgende zomer bleef dan de algenbiomassa laag door de toegenomen graasdruk van het zoöplankton, en het water bleef helder ondanks dezelfde toevoer van nutriënten.

Moss vond dat niet alleen zoöplankton, maar ook de aanwezigheid van waterplanten belangrijk kan zijn voor het instandhouden van helder water. Vele mechanismen zijn hiervoor verantwoordelijk. De planten verhinderen opwerveling van bodemdeeltjes door wind en vissen, en ze nemen nutriënten op die anders voor algen beschikbaar zijn. Verder bieden ze een schuilplaats aan zoöplankton en een paaiplaats voor roofvissen. Eenmaal in deze helder-water fase beland blijkt ook deze toestand, net als de troebele, vrij stabiel te zijn. De stabiliteit neemt verder toe als tegelijkertijd ook de toevoer van nutriënten wordt gereduceerd [13].

Actief Biologisch Beheer

De waterbeheerders pikten deze kennis snel op en gingen het gebruiken bij de restauratie van geëutrofiëerde meren. Planktonetende vis werd weggevangen en roofvis uitgezet. De oeverzone breidden ze soms uit door het waterpeil te verlagen. Zo kon er meer licht op de bodem doordringen voor de groei van waterplanten. Deze maatregelen werden samengevat onder de naam *biomanipulatie* of *actief biologisch beheer*. Deze restauratieprojecten waren soms succesvol, met als resultaat helder water gedomineerd door waterplanten en watervlooien. Een voorbeeld hiervan is het Plasje Zwemlust, gelegen in Nieuwersluis, dat na actief biologisch beheer gedurende meer dan 10 jaar helder is gebleven [14, 15]. Echter, in andere gevallen was het resultaat minimaal of de maatregelen werkten in het geheel niet. Deze experimenten hebben ons meer inzicht gegeven in de voedselweb-relaties in meren. We weten nu dat er diverse oorzaken zijn aan te wijzen waarom actief biologisch beheer niet altijd succesvol is. Eén ervan zou kunnen zijn dat het voedselweb toch nog gecompliceerder in elkaar zit dan we dachten. Pieter Brueghel de Oude heeft in de 16^e eeuw in een gravure weergegeven hoe grote vissen kleine exemplaren kunnen opeten (Afb. 6). Het blijkt echter een te simpele veronderstelling dat met het uitzetten van roofvissen de bulk aan kleinere zoöplanktonetende vis wordt weggegeten.



Afb. 6. 'De grote vissen eten de kleine', gravure van Pieter Brueghel de Oude

Chemische communicatie

Sommige vissen kunnen zich tegen predatie door andere vissen verdedigen. Ook zoöplankton en algen zijn niet altijd hapklare brokken. Zelfs de kleinste organismen blijken in staat te zijn zich te verweren. Sommige organismen verdedigen zich permanent maar de meeste slechts in aanwezigheid van hun aanvallers. Aanvallers scheiden stoffen uit die door hun prooi worden waargenomen. De prooi reageert op deze stoffen met één of ander verdedigingsmechanisme. Dit verschijnsel noemt men geïnduceerde verdediging via chemische communicatie. Het transport van materie door het voedselweb wordt zo afgeremd.

De stoffen die door organismen worden uitgescheiden en vervolgens een reactie in een ander organisme veroorzaken worden infochemicaliën genoemd [16]. Feromonen zijn infochemicaliën die de communicatie binnen één soort sturen en allelochemicaliën tussen verschillende soorten. Met feromonen hebben we allemaal wel eens, bewust of onbewust, te maken gehad [17]. Feromonen spelen ook bij de communicatie tussen mensen een belangrijke rol. Zo blijkt onze partnerkeuze in sterke mate gestuurd te worden door onze lichaamsgeuren.

1985 - nu

Sinds de jaren tachtig is het steeds duidelijker geworden dat ook in het water, net als op het land, organismen via infochemicaliën kunnen communiceren. John Gilbert observeerde als eerste chemische communicatie tussen verschillende soorten zoöplankton [18] en Joop Ringelberg tussen vissen en zoöplankton [19]. Sinds hun ontdekkingen zijn er vele gevolgd.

Er is sprake van een *informatienetwerk* en we zien dat de interacties tussen organismen steeds complexer blijken te zijn. Er komt vanaf die tijd een toenemende belangstelling voor individuele variatie. Men gaat inzien dat de interactie tussen individuen sterk kan doorwerken op populatieniveau en hoger. Modellen die uitgaan van individuen worden dan ook in de limnologie steeds meer gebruikt. Met deze individu-gebaseerde modellen kan men het belang van variatie in het individuele gedrag voor populatie-dynamische processen bestuderen [20].

Het evolutionaire denken doet zijn intrede in de limnologie. Men gaat zich verdiepen in de zogenaamde ultimate vragen over ‘het waarom’ van processen en fenomenen. En verder wordt een start gemaakt met onderzoek naar de effecten van chemische communicatie op het functioneren van ecosystemen.

Fenotypische plasticiteit

Bij waterorganismen kunnen infochemicaliën, die door hun predator worden uitgescheiden, een scala aan veranderingen teweegbrengen. Het organisme kan onder andere van vorm veranderen (b.v. stekels krijgen), zijn gedrag veranderen (b.v. wegvluchten), minder smakelijk worden (b.v. giftige stoffen produceren) of minder zichtbaar worden (b.v. verkleuren, klein blijven). We noemen deze aanpassingen fenotypische veranderingen. We spreken over *fenotypische plasticiteit* wanneer organismen met dezelfde erfelijke eigenschappen (genotype) in verschillende milieus een ander gedrag of uiterlijk (fenotype) vertonen.

Wat is nu het voordeel van deze geïnduceerde verdediging boven permanente verdediging? In de eerste plaats kost verdediging vaak energie en het is daarom voordeliger zich alleen te verdedigen als de vijand aanwezig is. In de tweede plaats geeft inductie de prooi ook de mogelijkheid een scala aan verdedigings-

mechanismen te gebruiken tegen verschillende predatoren. Studie naar het wel of niet permanent zijn van verschillende verdedigingsmechanismen, en waarom dat zo is, is een belangrijk evolutionair-ecologisch onderzoeksgebied.

Voorbeelden van geïnduceerde verdediging

Een aantal voorbeelden van door infochemicaliën geïnduceerde verdediging in waterorganismen zullen worden besproken. De veranderingen zijn vaak goed beschreven, maar de structuur van de inducerende stoffen is veelal nog onbekend.

Vissen en kikkervisjes

Christer Brönmark [21] observeerde dat de kroeskarper in twee fenotypen kan voorkomen: slanke karpers en karpers met een hoge rug (Afb. 7). Alleen in wateren waar roofvissen zoals de snoek aanwezig zijn, hebben de kroeskarpers een hoge rug. Deze verandering kon Brönmark in het laboratorium induceren met water waarin een snoek had gezwommen. De karpers met hoge rug zijn voor de snoeken moeilijker grijpbaar. De hoge rug zorgt echter wel voor een verhoogd energieverbruik bij het zwemmen en is daarom als permanente verdediging nadelig voor de karper.



Afb. 7. Kroeskarpers met geïnduceerde hoge rug (bovenste vis) en normale vorm (onderste vis) [Foto: C. Brönmark]

Een tweede voorbeeld van geïnduceerde verdediging bij gewervelde dieren is de fenotypische verandering bij de in het water levende kikkervisjes van de boomkikker *Hyla arborea* [22]. Onder invloed van stoffen die door libellenlarven worden uitgescheiden krijgen deze kikkervisjes een lichtere kop en een bredere

staart, die bovendien sterker gepigmenteerd is. De libellenlarven pakken dan in plaats van de kop de staart. Dit heeft voor de kikker verder geen desastreuze gevolgen, want de staart kan daarna gewoon weer aangroeien.

Watervlooien

Ook bij zoöplankton zien we fenotypische plasticiteit onder invloed van infochemicaliën [23]. Zo krijgt de watervlo *Daphnia pulex* een nektand wanneer uitscheidingsproducten afkomstig van muggenlarven aan het water worden toegevoegd. Deze nektand zorgt ervoor dat de muggenlarve moeite heeft om de watervlo te hanteren en naar binnen te werken. Bij een andere soort watervlo, *Daphnia cucullata*, induceren deze muggenlarven puntvormige uitgroeisels, zogenaamde helmen, waardoor ze minder worden gegeten (Afb. 8).



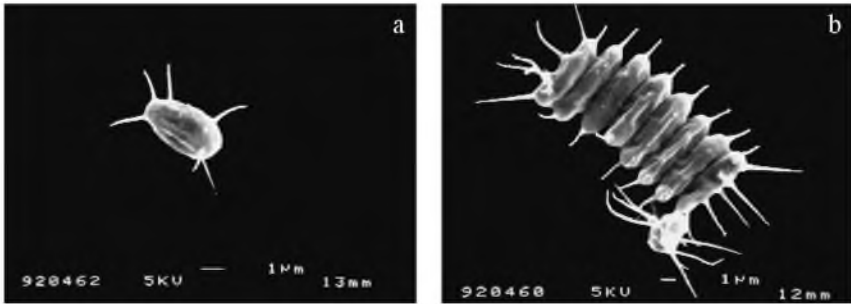
Afb. 8. *Daphnia cucullata*. Links het gewone fenotype, rechts het fenotype met geïnduceerd helmvormig uitgroeisel (Foto: R. Tollrian)

Ook predatoren als het bootsmannetje (een waterwants) en het vetje (een vis) kunnen bij watervlooien helm-vormige uitgroeisels induceren, waardoor de predatie op de watervlooien vermindert. Ook bij ééncellige protozoa vinden we morfologische veranderingen als verdediging tegen predatie. De ciliaat *Euplotes* wordt ronder en dikker onder invloed van een andere ciliaat, de predator *Lembadion* [24], en wordt daardoor minder gegeten.

Dit waren allemaal voorbeelden van geïnduceerde morfologische veranderingen om predatie te voorkomen. Er zijn echter nog andere verdedigingsmechanismen. Joop Ringelberg en zijn groep aan de Universiteit van Amsterdam hebben in de Maarsseveense plas jarenlang onderzoek gedaan aan de planktongemeenschap. Zij hebben gevonden dat watervlooien, die normaal overdag op een diepte van ongeveer vier meter zitten, vanaf eind mei tot begin juli overdag naar een grotere diepte gaan en pas 's nachts naar boven komen. Dit gebeurt echter alleen als er veel jonge vis aanwezig is. Het leefgebied van de jonge vis gaat niet dieper dan 7 meter en we zien dat de vlooien daaronder blijven. Erik van Gool en Joop Ringelberg [25] hebben in het laboratorium het gedragsmechanisme onderzocht dat aan de basis ligt van deze dagelijkse verticale migratie. Deze door lichtveranderingen gestuurde zwembewegingen worden in aanwezigheid van infochemicaliën van jonge vis sterk bevorderd. De vlooien zwemmen dan al voor zonsopgang omlaag en voorkomen zo predatie door de visueel jagende vissen. Drie jaar geleden verscheen in *Nature* een artikel [26] waarin werd beweerd dat TMA (trimethylamine) de stof is die door vissen wordt uitgescheiden en de verhuizing van vlooien op gang brengt. Later is de inducerende werking van TMA toch weer in twijfel getrokken [27]. Er wordt nu nog steeds naarstig naar de chemische structuur van de stof, of eventueel stoffen, gezocht.

Algen

Niet alleen dieren maar ook algen kunnen zich via inductie tegen predatie verdedigen. Predatie op planten en algen wordt ook wel *graaas* genoemd. Sommige algen, zoals hier de groenalg *Scenedesmus subspicatus*, zijn meestal 1-cellig (Afb. 9a). Zij vormen echter grote kolonies tot wel 8 cellen wanneer ze in aanraking komen met water waarin watervlooien hebben gezwommen (Afb. 9b) [28, 29]. De kolonies worden dan zo groot dat ze niet meer door het kleine zoöplankton kunnen worden gegeten. Het is een heel efficiënt verdedigingsmechanisme, maar het is nog niet duidelijk hoe algemeen dit fenomeen is. Tot nu toe is het slechts gevonden bij groenalgen. In 1999 beschreven Wiltshire en Lampert [30] hoe ureum deze kolonievorming in *Scenedesmus* teweeg zou kunnen brengen. Ureum wordt o.a. uitgescheiden door zoöplankton. Lürling en Von

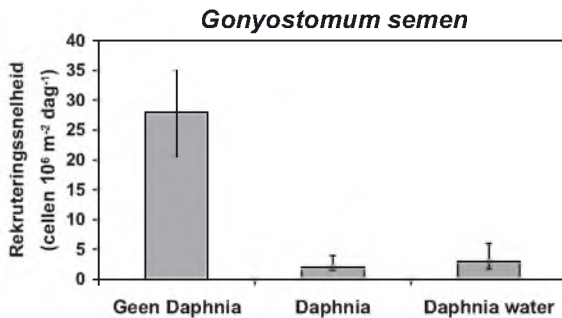


Afb. 9a en 9b. De groenalg *Scenedesmus subspicatus* als 1-cellige (a) en als 8-cellige kolonies (b) die worden geïnduceerd door *Daphnia*-water [Foto's: E. van Donk]

Elert [31] toonden later echter aan dat deze stof niet verantwoordelijk kan zijn voor de 8-cellige kolonievorm. In samenwerking met de Universiteit van Wageningen zijn we bezig de inducerende stof te identificeren en te isoleren. Identificatie van infochemicaliën is belangrijk om meer te weten te komen over de betekenis van deze stoffen in de natuur. Isolatie zou ons verder in staat stellen gerichte experimenten uit te voeren.

Fytoplankton kan zich ook verdedigen door toxisch (giftig) te worden. Toxische algen komen vaak in het nieuws omdat een opbloei vissterfte tot gevolg kan hebben. Verder kunnen ze ook gevaarlijk zijn voor de mens. In het zoete water zijn het met name cyanobacteriën, ook wel blauwalgen genoemd, die in de zomermaanden massaal kunnen opkomen en toxische stoffen kunnen produceren. Ze zijn giftig voor watervlooien en andere waterorganismen die op ze grazen, zoals de larven van driehoeksmosselen [32]. Of deze aanvallers ook gifstoffen in de algen kunnen induceren is niet bekend. Parasieten op deze algen, zoals schimmels, spelen mogelijk een rol bij de inductie van gifstoffen. Zo weten we dat sommige kiezelalgen, die ook door parasitaire schimmels worden belaagd, een schimmeldodende stof kunnen aanmaken [33]. Verder onderzoek moet duidelijk maken of hier sprake is van een verdediging tegen infectie. Het spreekt voor zich dat kennis over de inductie van giftige stoffen in algen van groot belang kan zijn voor het beheer van voedselrijke meren.

Tenslotte wil ik nog een voorbeeld geven van fenotypisch plastisch *gedrag* bij een fytoplanktonsoort. *Gonyostomum semen* is een alg met flagellen, die als rustspore op de bodem van een meer overwintert. In het voorjaar worden de rustsporen actief en komen weer naar de bovenste waterlaag. Deze alg kan zich stevig vasthechten aan de menselijke huid, voelt dan slijmerig aan en veroorzaakt jeuk. Kortom, in zwemwater kan deze alg een ware plaag vormen. De Zweedse limnoloog Lars-Anders Hansson heeft gevonden dat deze algen niet van de bodem omhoog komen bij aanwezigheid van watervlooien of stoffen die door watervlooien worden uitgescheiden [34]. Zo voorkomen ze dat ze worden opgegeten en kunnen ze een tijdstip afwachten waarop de vijand er niet meer is. In Afb. 10 zien we de snelheid waarmee de algen vanaf de bodem naar de bovenste waterlaag migreren (rekruteringsnelheid) onder drie verschillende condities. Een hoge snelheid zonder watervlooien, vrijwel geen opwaartse beweging met watervlooien en ook geen beweging wanneer water waarin watervlooien hebben gezwommen wordt toegevoegd. De kennis over het gedrag van deze alg kan weer gebruikt worden door waterbeheerders. Zo is in Drenthe in een pas gegraven recreatieplas *Gonyostomum semen* gedurende de zomer massaal aanwezig. We onderzoeken nu hoe een combinatie van maatregelen de plas weer geschikt kan maken voor recreatie. Stimulatie van de watervlooien, bijvoorbeeld door het wegvangen van planktonetende vis, is een mogelijke maatregel. Ik hoop u met al deze voorbeelden duidelijk te hebben gemaakt dat de interacties tussen waterorganismen zeer complex zijn en dat voedselnetwerken mede



Afb. 10. Rekruteringsnelheid van de alg *Gonyostomum semen* vanaf de bodem naar de bovenste waterlaag onder drie verschillende condities [34]

gestuurd worden door een netwerk van infochemicaliën. Bij de restauratie van meren zou men met deze netwerken meer rekening moeten houden. Onze kennis is echter nog onvoldoende en de volgende onderzoeksvragen komen naar voren.

Onderzoek

Wat zijn de effecten van chemische communicatie op het functioneren van een heel ecosysteem? En hoe werken milieuverstoreningen hier weer op in?

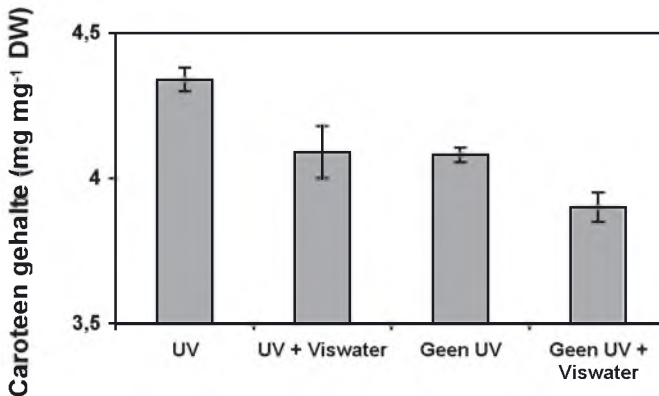
Op deze vragen probeer ik met mijn onderzoeksgroep antwoorden te vinden. Omdat het informatienetwerk zo complex is, bestuderen we als eerste aanzet het effect van chemische communicatie binnen eenvoudige voedselketens, zoals de keten alg-zoöplankton-vis. Naast laboratoriumexperimenten doen we ook onderzoek in het veld en ontwikkelen we individu-gebaseerde modellen die met verdedigingsmechanismen rekening houden. Deze combinatie van onderzoeksactiviteiten maakt het mogelijk de effecten van zowel geïnduceerde als permanente verdediging te kwantificeren en te voorspellen. In het laboratorium worden onder andere experimenten gedaan in grote vaten, limnotrons genoemd, die een inhoud hebben van ca. 1000 liter [35]. Door dit grote volume is het mogelijk een aantal trofische niveaus bij elkaar te brengen. In deze systemen kunnen we het abiotisch milieu (zoals licht, temperatuur en nutriënten) variëren en kunnen we op verschillende dieptes monsters nemen.

Spitsbergen

We voeren een deel van het veldwerk uit in het Noordpoolgebied. We kozen voor het eiland Spitsbergen, gelegen op 79° NB. In arctische wateren zijn de voedselnetwerken vaak eenvoudig. Zo zijn er zowel meren met als zonder vissen en is de diversiteit aan organismen gering. Dit gegeven maakt het gemakkelijker om het effect van chemische communicatie op voedselketens te bestuderen. We zijn geïnteresseerd in de vraag of geïnduceerde verdediging tegen predatie minder voorkomt in arctische dan in gematigde ecosystemen. Arctische

organismen moeten namelijk al ‘kosten’ maken om zich te wapenen tegen de daar heersende extreme abiotische milieuomstandigheden [36]. Gedurende de zomer is bijvoorbeeld de belasting met ultraviolette (UV) straling erg hoog. Dit komt niet alleen omdat er bij de polen een gat in de ozonlaag is, maar ook omdat het gedurende de zomermaanden 24 uur licht is. Verder zijn de meren vaak ondiep zodat de organismen niet naar de diepte kunnen migreren om schadelijke straling of hun predatoren te ontvluchten. We onderzoeken in deze wateren de gevolgen van meervoudige stress, door predatie en UV-straling, op het voedselweb.

Zoöplankton in ondiepe arctische meren waar weinig of geen vis aanwezig is, is vaak sterk gepigmenteerd [37]. Zo hebben sommige watervlooien een zwarte pigmentering, veroorzaakt door aanmaak van melanine. Roeipootkreeftjes zijn vaak rood gekleurd door de opslag van caroteen. Net als bij melanine beschermt deze oranje-rode kleurstof de beestjes tegen UV-straling. De kleuring maakt ze echter wel veel beter zichtbaar voor vissen en doet de vispredatie dus toenemen. Hansson [38] constateerde dat deze pigmentering minder werd wanneer hij kreeftjes, die aan UV-straling waren blootgesteld, in contact bracht met



Afb. 11. Caroteengehalte van roeipootkreeftjes die wel of niet gelijktijdig blootgesteld zijn aan UV-straling en viswater [38]

viswater (Afb. 11). De kleuring werd gelijk aan die van dieren die niet aan UV en viswater waren blootgesteld. De pigmentering was het geringst wanneer geen UV-straling maar wel viswater werd toegediend. Hij vond dat met afname van caroteen de sterfte door UV-straling toenam, maar de predatie door vis verminderte. Het is duidelijk dat de verdediging tegen predatie en de bescherming tegen UV-straling elkaar tegenwerken.

Ook fytoplankton ondergaat fenotypische veranderingen onder invloed van zowel infochemicaliën als UV. Eencellige algen vormen onder invloed van UV vaak een dikkere celwand waardoor ze slechter verteerbaar zijn geworden en levend de darmen van de watervlooien kunnen passeren [39]. Verder blijken kolonievormende algen minder gevoelig te zijn voor UV-stress dan eencellige algen [40]. Bij fytoplankton werken verdediging tegen vraat en UV elkaar dus niet tegen zoals bij de zoöplankton-vis interactie. Ze versterken elkaar juist. Dit onderzoek in arctische meren staat nog in de kinderschoenen en wordt de komende jaren in samenwerking met de Universiteit van Oslo voortgezet.

Centrum voor Wetland Ecologie

Over de rol van waterplanten binnen het informatienetwerk is nog heel weinig bekend. Om het onderzoek aan door waterplanten gedomineerde systemen een extra stimulans te geven hebben de Katholieke Universiteit Nijmegen en het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek in 1998 een samenwerkingsovereenkomst gesloten. Zo is het Centrum voor Wetland Ecologie (CWE) opgericht. In het internationale Verdrag van Ramsar [41] zijn wetlands gedefinieerd als wateren met een diepte van minder dan zes meter. Het zijn wateren die in niet-verstoorde toestand gedomineerd worden door waterplanten. Wetlands lenen zich daarom bij uitstek voor de bestudering van chemische communicatie tussen waterplanten en andere waterorganismen.

Geïnduceerde verdediging tegen vraat is tot nu toe alleen gevonden bij *landplanten* en *zoutwaterplanten*. Zo worden sommige landplanten giftig wanneer herbivoren ervan eten [42]. Dit wordt wel directe verdediging genoemd. Ook

blijken sommige planten in staat te zijn na beschadiging door herbivoren stoffen uit te scheiden die er voor zorgen dat predatoren van deze herbivoren worden aangetrokken [43]. Planten sluiten dan als het ware een pact met de vijanden van hun vijanden. Dit wordt wel indirecte verdediging genoemd. Er is dus sprake van chemische communicatie tussen de plant en de vijand van de planteneter. Zoetwaterplanten zijn soms in staat toxische stoffen te produceren. Ze zijn dan minder of niet eetbaar voor bijvoorbeeld zoetwaterkreeften (*Procambarus clarkii*) [44]. Het is echter nog niet duidelijk of hier sprake is van geïnduceerde verdediging. Er zijn ook zoetwaterplanten die in staat zijn hun directe concurrenten, zoals algen, uit te schakelen. Rond sommige waterplanten, zoals krabbescheer en kranswieren, is het water vaak opmerkelijk helder en vrij van algen. Stoffen die door de waterplanten worden uitgescheiden zijn hoogstwaarschijnlijk verantwoordelijk voor deze rem op de algengroei. Dit verschijnsel noemt men wel allelopathie [45]. Het is voor planten een manier om zich te verdedigen tegen algen die met hen concurreren om licht en nutriënten. In hoeverre hierbij sprake is van inductie en welke stoffen precies hiervoor verantwoordelijk zijn is echter nog niet duidelijk. Ook dit onderzoek staat nog in de kinderschoenen. Mijn werkgroep en de Katholieke Universiteit Nijmegen proberen via een gezamenlijk project meer inzicht in dit verschijnsel te krijgen. De uitkomst van dit onderzoek kan van groot belang zijn voor de restauratie van door algen gedomineerde ondiepe meren.

Ook de andere projecten die vanuit mijn groep binnen het Centrum voor Wetland Ecologie worden uitgevoerd zijn fundamenteel danwel strategisch van karakter. Het strategisch onderzoek wordt mede gefinancierd door het RIZA (Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling), het OBN (Overlevingsplan Bos en Natuur), en de EU (Europese Unie). Het onderzoek aan chemische communicatie tussen waterplanten en andere waterorganismen heb ik al genoemd. Verder zullen de mogelijkheden voor de bestrijding van cyanobacteriën en andere plaagalgen worden bestudeerd. Zijn misschien driehoeksmosselen of parasieten in staat een opbloei van deze algen te voorkomen? En wat zijn de gevolgen van restauratie-maatregelen zoals baggeren, afvissen

en waterpeilverlaging op de aanwezigheid van deze algen? Ook bij dit soort onderzoek is het belangrijk dat er een geïntegreerde aanpak is tussen laboratoriumexperimenten, veldwerk en het gebruik van mathematische modellen.

Samenwerking

Essentieel is verder een nauwe samenwerking tussen de instanties die het onderzoek doen en de beheerders van de oppervlaktewateren. Het Centrum voor Wetland Ecologie heeft zowel goede contacten met diverse universiteiten, als ook met de meer toegepaste onderzoeksinstituten en waterbeheerders. Er bestaat binnen Nederland een echt *zoetwaternetwerk*. Samenwerkingsverbanden met andere Europese landen komen vaak tot stand binnen projecten die worden gefinancierd door de EU. Buiten Europa is mijn groep o.a. actief betrokken bij het onderzoek en het beheer van de Everglades in Florida, één van de grootste wetlands ter wereld.

Ik ben nu bijna aan het einde van mijn rede. Ik heb het gehad over verschillende netwerken in het water. Over *voedselnetwerken*, *informatienetwerken* en *samenwerkingsnetwerken*. Tenslotte vertel ik nog wat over *mijn eigen netwerk*. Ik wil een aantal mensen bedanken zonder wiens hulp en steun ik deze leerstoel nooit zou hebben gekregen.

Dankwoord

In de eerste plaats mijn leermeesters.

Prof. Joop Ringelberg heeft mij 25 jaar geleden met zijn stimulerende manier van lesgeven enthousiast gemaakt voor planktononderzoek. Dit resulteerde in mijn promotie onder zijn begeleiding. Prof. Luuc Mur en Prof. Susan Kilham hebben mij veel geleerd over de fysiologie van algen. Dr. Ramesh Gulati is altijd bereid geweest mijn publicaties te lezen en kritisch commentaar te leveren. Ir. Marien de Ruiter, tenslotte, is degene geweest die mij wegwijs heeft gemaakt in de wereld van waterbeheerders.

De Leerstoel Limnologie zou er nooit zijn gekomen als Mw. G. Beijerinck-Popping en Mw. Dr. P.S.J. Schure niet hun nalatenschap hadden geschonken aan een fonds. Dit Schure-Beijerinck-Popping Fonds heeft als doel het ecologisch onderzoek te bevorderen in zowel het zoete als het zoute water. Dr. Willem Beijerinck, de echtgenoot van mw. Beijerinck-Popping, was docent limnologie aan de Universiteit van Groningen. Dr. Nel Schure was als wetenschappelijk hoofdmedewerker verbonden aan de Rijksuniversiteit Leiden. Zij was gespecialiseerd in plantenziektes en had vooral belangstelling voor schimmelonderzoek. Vanuit de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW) hebben Prof. J. Joosse en later ook Prof. D. Bootsma zich ingezet om de leerstoel opgericht te krijgen. Prof. Wim van Vierssen en Prof. Riks Laanbroek hebben vanuit het NIOO-KNAW met de universiteit onderhandeld over de samenwerking en de instelling van de leerstoel. En tenslotte wil ik Prof. Cees Blom, Prof. Sjoerd Wendelaar-Bonga en Prof. Jan van Groenendaal bedanken voor hun bijdragen vanuit de Katholieke Universiteit Nijmegen.

En last but not least het netwerk van collega's, vrienden en familie. Ik doe mijn werk met veel plezier en dat komt voor een belangrijk deel door de prettige werksfeer, zowel in Nieuwersluis als in Nijmegen. Ik word in mijn werk omringd door enthousiaste en gedreven mensen. Het is prachtig om te zien hoe bij studenten en promovendi de interesse voor de wetenschap ontluikt. Mijn

vrienden zijn voor mij erg belangrijk omdat ze me de nodige afleiding geven. Ze laten me zien dat er nog meer is dan wetenschap. En dan natuurlijk mijn ouders, die mij altijd hebben gesteund en gestimuleerd en ik ben blij dat mijn vader vandaag aanwezig kan zijn. Dank je wel Pa, voor alles.

Ik ben begonnen met een schoolplaat en ik wil er ook mee eindigen (Afb. 12). Deze plaat geeft goed aan hoe ik mij voel in mijn werk, namelijk als een vis in het water. Na 25 jaar limnologie ben ik nog steeds nieuwsgierig naar al dat gekrioel onder het wateroppervlak. Ik hoop dat ik met mijn colleges op de universiteit iets van dit enthousiasme op de studenten kan overbrengen, want het is echt een fantastisch vak.

Dank u wel voor uw aandacht.



Afb. 12. Schoolplaat 'Zoetwatervisschen' geschilderd door M.A. Koekkoek

Referenties

1. Van Everdingen, J.J.E. & Goudsmit, J., 2001. Gevaar van water, water in gevaar. Uitgeverij Belvédère/Medidact, Overveen/Alphen aan de Rijn.
2. Wetzel, R.G., 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. Third edition Academic press, New York.
3. Forel, F.-A., 1892. Le Léman: Monographie Limnologique. Tome I, II, III. Reprinted Genève, Slatkine Reprints, 1969.
4. Forbes, S.A., 1887. The lake as a microcosm. Bull. Peoria Sci. Assoc. 1887. Reprinted in Bull. Ill. Nat. Hist. Surv. 15: 537-550 (1925).
5. Thienemann, A., 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. Die Binnengewässer, 1.
6. Naumann, E., 1932. Grundzüge der regionalen Limnologie. Die Binnengewässer 11.
7. Hutchinson, G.E., 1967. A treatise on Limnology, Vol. II: Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. New York: John Wiley and Sons.
8. Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
9. Schindler, D.W., Kling, H., Schmidt, R.V., Prokopowich, J., Frost, V.E., Reid, R.A. & Capel, M., 1973. Eutrophication in Lake 227 by addition of phosphate and nitrate: The second, third and fourth years of enrichment, 1970, 1971, and 1972. *Can. J. Fish. Res. Bd.* 30: 1415-1440.
10. Likens, G.E., Bormann, F.H. & Johnson, N.M., 1972. Acid rain. *Environment* 14: 33-40.
11. Moss, B., 1980. Ecology of fresh waters. Blackwell, Oxford.
12. Shapiro, J., 1990. Biomanipulation: The next phase - making it stable. *Hydrobiologia* 200/201: 13-17.
13. Scheffer, M., 1998. Ecology of Shallow Lakes. Chapman and Hall, London.
14. Van Donk, E., 1998. Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986-1996): the role of herbivory on macrophytes. In: The structuring role of submerged macrophytes in lakes (Jeppesen et al., eds.), Springer: pp. 290-297.
15. Van de Bund, W. & Van Donk, E., 2002. Short- and long-term effects of zooplanktivorous fish removal in Lake Zwemlust: 15 years of data. *Freshwater Biology* (in press).
16. Dicke, M. & Sabelis, M.W., 1988. Infochemical terminology: Based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Funct. Ecol.* 2: 131-139.
17. Agosta, W.C., 1992. Chemical Communication: the language of pheromones. Scientific American Library, New York.
18. Gilbert, J.J. & Stemberger, R.S., 1984. *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Limnol. Oceanogr.* 29: 1309-1316.

19. Ringelberg, J., 1991. A mechanism of predator-mediated induction of diel vertical migration in *Daphnia hyalina*. *J. Plankton Res.* 13: 83-89.
20. Mooij, W.M. & DeAngelis, D.L., 1999. Individual based modeling as an integrative approach in theoretical and applied population dynamics and food web studies. In: Herbivores between plants and predators. 38th Symposium of the British Ecological Society. (Olf, Brown and Drent, eds.): Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K. pp. 551-575.
21. Brönmark, C., Pettersson, L.B. & Nilsson, P.A., 1999. Predator-induced defense in crucian carp. In: Consequences of inducible defences for population biology (Harvell and Tollrian, eds.), Princeton University Press. pp. 203-218.
22. Smith, D.C. & Van Buskirk, J., 1995. Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species. *Am. Nat.* 145: 211-233.
23. Tollrian, R. & Dodson, S.I., 1999. Inducible defences in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environments. In: Consequences of inducible defences for population biology (Harvell and Tollrian, eds.), Princeton University Press. pp. 177-203.
24. Kuhlman, W.-A., Kusch, J. & Heckmann, K., 1999. Predator-induced morphological defenses in ciliated protozoa. In: Consequences of inducible defences for population biology (Harvell and Tollrian, eds.), Princeton University Press. pp 142-160.
25. Van Gool, E. & Ringelberg, J., 1998. Light-induced migration behaviour of *Daphnia* modified by food and predator kairomones. *Animal Behaviour* 56: 741-747.
26. Boriss, H., Boersma, M. & Wiltshire, K.H., 1999. Trimethylamine induces migration in waterfleas. *Nature* 398: 382.
27. Pohnert, G. & Von Elert, E., 2000. No ecological relevance of trimethylamine in fish-Daphnia interactions. *Limnol. Oceanogr.* 45 (5): 1153-1156.
28. Hessen, D.O. & Van Donk, E., 1993. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 127: 129-140.
29. Van Donk, E., Lürling, M. & Lampert, W., 1999. Consumer induced changes in phytoplankton: inducibility, costs, benefits and the impact on grazers. In: Consequences of inducible defences for population biology (Harvell and Tollrian, eds.), Princeton University Press. pp 89-103.
30. Wiltshire, K.H. & Lampert, W., 1999. Urea excretion by *Daphnia*: A colony-inducing factor in *Scenedesmus*? *Limnol. Oceanogr.* 44: 1894-1903.
31. Lürling, M. & Von Elert, E., 2001. Colony formation in *Scenedesmus*: No contribution of urea in induction by a lipophilic *Daphnia* exudate. *Limnol. Oceanogr.* 46: 1809-1813.
32. Dionisio-Pires, M., Kusserow, R. & Van Donk, E., 2002. Influence of toxic and non-toxic phytoplankton on feeding and survival of *Dreissena polymorpha* (Pallas) larvae. *Hydrobiologia* (in press).
33. Pohnert, G., 2000. Wound-activated chemical defense in unicellular planktonic algae. *Angew. Chem. Int. Ed.* 39: 4352-4354.

34. Hansson, L.-A., 2000a. Synergistic effects of food chain dynamics and induced behavioural responses in aquatic ecosystems. *Ecology* 81: 842-851.
35. Verschoor, A.M., Takken, J., Massieux, B. & Vijverberg, J., 2002. The limnotrons: a research facility for experimental community and food web research. *Hydrobiologia* (in press).
36. Chase, J.M., 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 408-412.
37. Hessen, D.O., Dahl-Hansen, G.A. & Van Donk, E., 2002. UV-radiation and the pelagic food web of Arctic freshwaters. In: *UV radiation and Arctic Ecosystems* (D.O. Hessen, ed.), Springer Verlag: pp. 185-195.
38. Hansson, L.-A., 2000b. Induced pigmentation in zooplankton: a trade-off between threats from predation and ultraviolet radiation. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 2327-2331.
39. Van Donk, E. & Hessen, D.O., 1995. Reduced digestibility of UV-B stressed and nutrient-limited algae by *Daphnia magna*. *Hydrobiologia* 307: 147-151.
40. Van Donk, E., Faafeng, B.A., De Lange, H.J. & Hessen, D.O., 2001. Differential sensitivity to natural ultraviolet radiation among phytoplankton species in Arctic lakes (Spitsbergen, Norway). *Plant Ecology* 154: 213-223.
41. The Ramsar Convention on Wetlands. About the Convention on Wetlands (Ramsar, Iran, 1971) http://www.ramsar.org/index_about_ramsar.htm.
42. Agrawal, A.A. & Karban, R., 1999. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. In: *Consequences of inducible defences for population biology* (Harvell and Tollrian, eds.), Princeton University Press. pp. 45-62.
43. Vet, L.E.M. & Dicke, M., 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 141-172.
44. Bolser R.C., Hay, M.E., Lindquist, N., Fenical, W. & Wilson, D., 1998. Chemical defenses of fresh-water macrophytes against crayfish herbivory. *Journal of Chemical Ecology* 24: 1639-1658.
45. Van Donk, E. & Van de Bund, W., 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72: 261-274.

