



ALTERRA

WAGENINGEN UR

Klimaatverandering en aquatische biodiversiteit

1. Literatuurstudie naar temperatuur

R.C.M. Verdonschot

H.J. de Lange

P.F.M. Verdonschot

A. Besse

Alterra-rapport 1451, ISSN 1566-7197



Klimaatverandering en aquatische biodiversiteit

Klimaatverandering en aquatische biodiversiteit

1. Literatuurstudie naar temperatuur

R.C.M. Verdonschot

H.J. de Lange

P.F.M. Verdonschot

A. Besse

Alterra-rapport 1451

Alterra, Wageningen, 2007

REFERAAT

Verdonschot R.C.M., de Lange H.J., Verdonschot P.F.M. & Besse A. 2005. *Klimaatverandering en aquatische biodiversiteit. 1. Literatuurstudie naar temperatuur*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1451. 127 blz.; 32 fig.; 9 tab.; 183 ref.

Het belang van het aquatisch klimaatonderzoek betreft zowel de implementatie de Europese Kaderrichtlijn Water (KRW) als de instandhoudingsdoelstellingen voor de Natura 2000 gebieden en de implementatie van de Ecologische hoofdstructuur van het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit (LNV). Het doel van deze literatuurstudie is het onderzoeken hoe temperatuursverandering de soortensamenstelling en het functioneren van aquatische ecosystemen beïnvloedt, op welke aspecten temperatuur ingrijpt in de keten 'atmosfeer-oppeervlaktewater-organismen' en wat daarvan de gevolgen zijn.

Het rapport geeft inzicht in de beschikbare kennis over de fysische processen die optreden in de atmosfeer en bij de interactie tussen atmosfeer en water. Broeikasgassen, aerosolen en wolken tezamen leiden tot een verwarming van de oppervlaktewateren, een verhoogde toevoer van organisch materiaal en een verhoogde biomassa productie.

De biologische effecten verschillen per watertype. In diepe stilstaande wateren leidt de combinatie van vervroeging van levenscycli en verhoging van de productie tot verandering van het ecosysteem. In ondiepe stilstaande wateren kan het bereiken van letale maximumtemperaturen en het optreden van anaërobe perioden veel fauna doen verdwijnen. Ook treedt snellere verlanding op. In stromende wateren leidt temperatuursverhoging tot een verschuiving van de fauna naar stroomopwaarts, kunnen koud-stenothermen verdwijnen en doet vervroeging van levenscycli de soortensamenstelling veranderen. Kennis van de effecten van koelwaterlozingen laten veranderingen zien, maar hoe deze in de loop van de tijd tot stand zijn gekomen is onduidelijk. Lange termijn effecten van een beperkte temperatuurstijging op aquatische ecosystemen zijn voorspellen.

Trefwoorden: klimaatverandering, aquatische biodiversiteit, temperatuur, macrofauna, macrofyten, algen, vissen

ISSN 1566-7197

Dit rapport is digitaal beschikbaar via www.alterra.wur.nl. Een gedrukte versie van dit rapport, evenals van alle andere Alterra-rapporten, kunt u verkrijgen bij Uitgeverij Cereales te Wageningen (0317 46 66 66). Voor informatie over voorwaarden, prijzen en snelste bestelwijze zie www.boomblad.nl/rapportenservice

© 2007 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veeveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	9
Samenvatting	11
1 Inleiding	15
1.1 Probleemstelling	15
1.2 Klimaatscenario's voor Nederland	15
1.3 Doel	19
1.4 Onderzoeksvragen	19
2 Klimaatverandering: atmosferische processen	21
2.1 Inleiding	21
2.2 Broeikasgassen	21
2.3 Aërosolen	22
2.4 Wolken	24
2.5 Interactie broeikaseffect met ultraviolette straling	25
2.6 Stralingsforcering en opwarming aarde	25
2.7 Samenvatting fysische processen	27
3 Klimaatverandering: effecten op watertemperatuur	29
3.1 Warmtebudget van het watersysteem	29
3.2 Verdeling van warmte in het watersysteem	31
3.3 Effecten van klimaatverandering op grondwatertemperatuur	32
3.4 Effecten van klimaatverandering op oppervlaktewater-temperatuur	32
3.5 Samenvatting effecten klimaatverandering op watertemperatuur	34
4 Klimaatverandering: wijzigingen in toevoer van organisch materiaal	37
4.1 Inleiding	37
4.2 Effecten van verhoogde CO ₂ en temperatuur op voedselkwaliteit van blad	37
4.3 Afvoer DOC vanuit veen naar ontvangend water	40
4.4 Samenvatting veranderde toevoer organisch materiaal	40
5 Klimaatverandering: effecten op primaire productie in aquatische ecosystemen	41
5.1 Effecten klimaatverandering op waterplanten	41
5.2 Effecten verhoogd CO ₂	41
5.3 Effecten verhoogde temperatuur	43
5.4 Andere effecten klimaatverandering op aquatische ecosystemen	43
5.5 Samenvatting effecten op aquatische ecosystemen	44
6 Temperatuur: seizoensverloop in oppervlaktewateren	47
6.1 Inleiding	47
6.2 Diepe stilstaande wateren	47
6.2.1 Seizoensverloop in watertemperatuur	47
6.2.2 De invloed van watertemperatuur op levensgemeenschappen	49

6.2.3	Effecten van een temperatuurstijging op het seizoenverloop in watertemperatuur	50
6.3	Ondiepe stilstaande wateren	51
6.3.1	Seizoenverloop in watertemperatuur	51
6.3.2	Effecten van een temperatuurstijging op het seizoenverloop in watertemperatuur	53
6.4	Stromende wateren	53
6.4.1	Seizoenverloop in watertemperatuur	53
6.4.2	De invloed van watertemperatuur op levensgemeenschappen	56
6.4.3	Effecten van een temperatuurstijging op het seizoenverloop in watertemperatuur	57
7	Temperatuur: invloed op aquatische organismegroepen	59
7.1	Inleiding	59
7.2	Algen	59
7.2.1	Inleiding	59
7.2.2	Fotosynthese	59
7.2.3	Groei en ontwikkeling	61
7.2.4	Soortensamenstelling en diversiteit	62
7.3	Macrofyten	64
7.3.1	Inleiding	64
7.3.2	Fotosynthese	64
7.3.3	Groei en ontwikkeling	65
7.3.4	Verspreiding en samenstelling macrofytengemeenschappen	67
7.4	Macrofauna	68
7.4.1	Inleiding	68
7.4.2	Groei en ontwikkeling	69
7.4.3	Levenscyclus	73
7.4.4	Emergentie en voortplanting	73
7.4.5	Diapauze	75
7.4.6	Soortensamenstelling en diversiteit	75
7.5	Vissen	78
7.5.1	Inleiding	78
7.5.2	Fysiologie	78
7.5.3	Groei en ontwikkeling	81
7.5.4	Soortensamenstelling en diversiteit	83
8	Temperatuurverandering: effecten op verspreiding van organismen	89
8.1	Inleiding	89
8.2	Geografische temperatuurgradiënten	89
8.3	Areaalverschuivingen van aquatische organismen	90
9	Temperatuurverandering: effecten op Nederlandse zoetwaterecosystemen	95
9.1	Inleiding	95
9.2	Stilstaande wateren	95
9.2.1	Algemeen	95
9.2.2	Specifieke effecten diepe stilstaande wateren	97
9.2.3	Specifieke effecten ondiepe stilstaande wateren	97
9.3	Stromende wateren	98

10	Onderzoeksmethoden naar de invloed van temperatuur op zoetwaterecosystemen	99
10.1	Inleiding	99
10.2	I. Preferentie-experimenten onder laboratoriumcondities	100
10.2.1	Inleiding	100
10.2.2	Temperatuurtolerantie: minimum- en maximumwaarde	100
10.2.3	Temperatuuroptimum voor groei	101
10.3	II. Bestuderen van interacties bij een verhoogde watertemperatuur onder laboratoriumomstandigheden	101
10.3.1	Inleiding	101
10.3.2	Experimenten in microcosms	101
10.4	III. Manipulatie-experimenten in het veld	102
10.4.1	Inleiding	102
10.4.2	Experimenten in mesocosms	102
10.4.3	Kasexperiment met kunstmatige poelen	103
10.4.4	Transplantatie-experiment	104
10.4.5	Manipulatie van natuurlijke wateren	105
10.5	IV. Directe bemonstering van opgewarmde wateren	106
10.5.1	Inleiding	106
10.5.2	Bemonsteren van koelwateruitlaten	106
11	Vervolg	109
	Referenties	113
	Begrippenlijst	124

Woord vooraf

Het belang van het aquatisch klimaatonderzoek betreft zowel de implementatie de Europese Kaderrichtlijn Water (KRW) als de instandhoudingsdoelstellingen voor de Natura 2000 gebieden en de implementatie van de Ecologische hoofdstructuur van het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit (LNV). Bij de implementatie van de KRW (via doelen en maatregelen), die meerdere decennia kan duren, dient bekend te zijn in hoeverre de klimaatontwikkeling, in dit onderzoek vooral de temperatuursverandering, de haalbaarheid van de KRW-doelen bepaalt en hoe met deze kennis ingespeeld kan worden op de klimaatverandering.

De Natuurbalans toonde aan dat de directe effecten van klimaatverandering op terrestrische natuur nu al meetbaar zijn en consequenties hebben voor inheemse flora en fauna. De verwachting is hierbij geuit dat de grootste effecten optreden in ecosystemen die sterk te leiden hebben van versnippering en verdroging. Oppervlaktewateren staan bloot aan beide stressoren. Ze vallen echter vaak buiten de aandacht van het soortenbeleid en het Vogel- en Habitatbeleid. Daarnaast heeft LNV het streven de condities voor duurzame instandhouding van alle in 1982 in Nederland voorkomende soorten en populaties (Natura 2000). Ook voor het laatste zijn de aquatische systemen vaak buiten beeld.

Dit project is een eerste stap om de aquatische leemten aan te vullen. Het tracht de inmiddels aanwezige kennis te bundelen als basis voor verdiepend onderzoek.

Deze studie is uitgevoerd met financiering van het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, cluster Ecologische hoofdstructuur, thema Ecologische doelen en maatlatten.

J. de Leeuw (IMARES) willen we bedanken voor zijn inbreng van de aan vissen gerelateerde aspecten.

Samenvatting

De gevolgen van klimaatverandering op oppervlaktewateren zijn van belang voor de formulering van beleidsdoelen voor natuur en water alsook voor te nemen maatregelen. De verwachting is dat de luchttemperatuur in Nederland met 1-4(6) °C zal stijgen dat de neerslag zal toenemen en de zeespiegel zal rijzen.

Deze studie richtte zich op de keten van atmosferische processen, effecten op de temperatuur in oppervlaktewateren en de doorwerking op aquatische organismen.

Het is gebleken dat de effecten van verschillende fysische processen in de atmosfeer vaak slechts kwalitatief bekend zijn. Broeikasgassen absorberen uitgaande straling in het infrarood gebied, dit resulteert in een hogere temperatuur in de atmosfeer. Aërosolen absorberen straling en reflecteren straling terug de ruimte in, beide leiden eveneens tot verwarming van de atmosfeer. Door aërosolen worden wolken gevormd, deze reflecteren straling en hierdoor komt er minder straling op het aardoppervlak wat een afkoelend effect heeft. De aërosol wolken hebben een lagere neerslag efficiëntie dan normaal gevormde wolken waardoor de hydrologische cyclus ook wordt verstoord.

De gevolgen van de klimaatverandering in het noordpoolgebied kunnen wereldwijd al op veel kortere termijn voelbaar zijn. Voor Nederland kan het betekenen dat we in plaats van naar een warmer klimaat, juist naar een nieuwe ijstijd toegaan, met temperatuurdalingen die al over 30 jaar kunnen inzetten.

Het opwarmen en afkoelen van oppervlaktewater gebeurt door uitwisseling van warmte met de omgeving, vooral via de lucht maar ook via het sediment en grondwater; en door opwarming door instralingsenergie. Klimaatverandering grijpt direct in op de warmte-uitwisseling tussen lucht en water en indirect doordat atmosferische condities veranderd zijn waardoor instraling op wateroppervlak veranderd kan zijn. Voor kleine stilstaande wateren is vooral het eerste, voor grote stilstaande systemen is vooral het tweede mechanisme belangrijk terwijl voor stromende wateren naast beide mechanismen ook het grondwater van invloed is.

Klimaatverandering heeft ook effecten op de balans van organisch materiaal omdat (i) de kwaliteit van het blad waarschijnlijk verminderd doordat de C:N verhouding gaat toenemen, (ii) de verminderde voedselkwaliteit van het blad de afbraak door macrofauna verminderd, (iii) de hogere watertemperatuur de microbiële afbraak processen stimuleert, en (iv) de DOC concentratie verandert, dit hangt sterk samen met de hydrologie en het aanvoergebied.

Een verhoging van het CO₂ leidt ertoe dat waterplanten, vooral emergente soorten, een toename in groei gaan vertonen. De aquatische primaire productie, vooral in eutrofe systemen, wordt hoger waarbij een extra stimulerend effect van een hogere temperatuur kan verwacht kan worden. Daarnaast zal klimaatverandering indirect

effecten hebben op de zuurstofconcentratie, de zuurgraad, de nutriënten cycli, de waterkwaliteit en de stressor – soort interacties.

Er is een analyse gemaakt van de mogelijke effecten van een temperatuurstijging op de ecosystemen in diepe stilstaande wateren, ondiepe stilstaande wateren en stromende wateren in Nederland. Enerzijds is veel bekend over de reactie van soorten op temperatuur, vooral uit laboratoriumtesten en in veel mindere mate uit veldstudies. Anderzijds echter is er aan effecten op levensgemeenschappen en concurrentieverhoudingen tussen soorten vrijwel geen onderzoek verricht. Onderzoek rondom koelwateruitlaten heeft uitgewezen dat de effecten van een thermische lozing verschillend zijn. In de rivieren en meren waarop koelwater wordt geloosd, zijn vooral veranderingen in abundanties waargenomen. Kleinschalige manipulatie-experimenten in het veld, zoals het met enkele graden verwarmen van een beek, laten grotere veranderingen zien. Het ontbreekt echter aan langjarige monitoringsreeksen waarin de verandering van de soortensamenstelling en abundantie over langere tijd gevolgd is. Er worden dus veranderingen waargenomen, maar hoe deze tot stand zijn gekomen in de loop van de tijd is onduidelijk.

In diepe stilstaande wateren blijkt temperatuurstijging te leiden tot een vervroegde fytoplanktonbloei (voedsel-mismatch), veranderingen in de soortensamenstelling van het fytoplankton in het voordeel van blauwalgen, veranderingen in het groeipatroon van macrofyten (eerdere start groeiseizoen, sommige soorten hele jaar door groei, eerdere bloei en zaadzetting, toename biomassa) en veranderingen in de concurrentieverhoudingen. Een toename in biomassa vegetatie verhoogt de gemiddelde watertemperatuur en leidt tot meer geschikt habitat voor de fauna. De eurytherme en warmteminnende macrofauna zal profiteren, maar er kunnen ook veranderingen optreden in concurrentieverhoudingen (sommige soorten groeien bijvoorbeeld sneller, maar volwassen grootte kleiner, gevolg hiervan is minder nakomelingen, terwijl andere soorten bijvoorbeeld groter worden en meer generaties voortbrengen) en dit zorgt voor een veranderende soortensamenstelling. Op het niveau van levensgemeenschappen is dit echter onvoldoende onderzocht. Duidelijk is wel dat de effecten sterk per systeem en per taxon verschillen.

Hoge wintertemperaturen kunnen tot gevolg hebben dat bepaalde habitats geschikt worden voor warmteminnende soorten. Dit kunnen exoten zijn, maar ook soorten met een meer zuidelijkere verspreiding, die hierdoor hun areaal kunnen uitbreiden. Eurytherme vissoorten profiteren van een temperatuurstijging: betere groei, meer reproductie, mits er voldoende voedsel aanwezig is. Verder neemt de kans op ziekten en parasieten bij vissen toe.

Het gevolg van een temperatuurstijging op het temperatuurverloop in diepe stilstaande wateren is seizoensafhankelijk. Vooral zijn er effecten in de zomer te verwachten, zoals een verarming van de hypolimnion fauna en een verschuiving van de bentische gemeenschappen over de verticale gradiënt.

Ondiepe stilstaande wateren volgen veel sterker de luchttemperatuur dan diepe stilstaande wateren. De temperatuurfluctuaties kunnen dan ook aanzienlijk zijn. Een

temperatuurstijging heeft tot gevolg dat de maximumtemperatuur in de zomer hoger komt te liggen. Voor sommige soorten kan in de zomer de letale maximumtemperatuur bereikt worden. Een toename van de biomassa van macrofyten kan leiden tot een snellere verlanding. De fauna kan verarmen omdat er een toename van anaërobe perioden met veel organisch materiaal op de bodem optreedt.

Een temperatuurstijging heeft effect op het temperatuurverloop in stromende wateren in longitudinale en verticale richting. De watertemperatuur volgt de luchttemperatuur, een stijging van de luchttemperatuur, heeft dus een stijging van de watertemperatuur over het gehele systeem tot gevolg. Echter wordt de watertemperatuur hoger stroomafwaarts, hier wordt dus ook de hoogste maximumtemperatuur verwacht. Ook kan een aan klimaatsverandering gerelateerde stijging van de grondwatertemperatuur aanzienlijke effecten hebben op het temperatuurverloop in de bovenstroomse delen. Dit kan leiden tot het verdwijnen van koud-stenotherme soorten uit bronnen en bronbeken omdat de letale maximumtemperatuur overschreden wordt. Koud-stenotherme fauna zal zich stroomopwaarts verplaatsen omdat het meer benedenstrooms te warm is geworden. Anderzijds kunnen ook bepaalde eurytherme soorten hun verspreidingsgebied in bovenstroomse richting uitbreiden. Ook in stromende wateren treden veranderingen op in concurrentieverhoudingen (sommige soorten groeien bijvoorbeeld sneller, maar uiteindelijke grootte kleiner -> minder nakomelingen, terwijl andere soorten meer generaties voortbrengen), treedt vervroegde emergentie en reproductie op en dit alles kan leiden tot veranderingen in soortensamenstelling.

1 Inleiding

1.1 Probleemstelling

Temperatuur is één van de belangrijkste sturende factoren in biologische systemen. Klimaatverandering leidt tot een directe verhoging van de temperatuur. Verschillende klimaatmodellen voorspellen een verhoging van de gemiddelde luchttemperatuur van 1 tot 4°C gevolgd door de verdubbeling van het CO₂ gehalte (Levine 1992, LKNMI 2003).

Een verschuiving van het temperatuurregime kan grote gevolgen hebben voor de levensgemeenschappen in oppervlaktewateren. De verspreiding van veel soorten is afhankelijk van het temperatuurregime. De temperatuur is direct van invloed op de groei, fysiologie, levenscyclus en het gedrag van soorten (Magnuson *et al.* 1997, Vannote & Sweeney 1980).

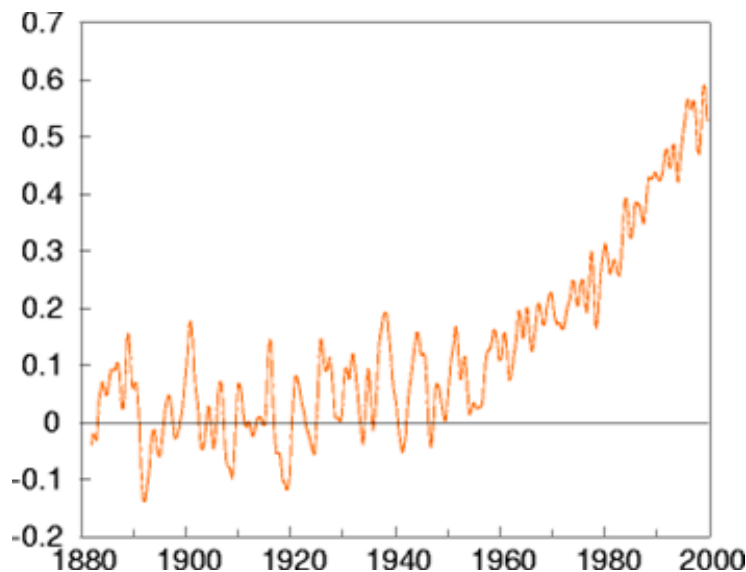
Toch is weinig bekend over de doorwerking van temperatuursverandering op aquatische ecosystemen. Onder andere is in het verleden veel discussie geweest over de effecten van koelwaterlozingen op oppervlaktewateren en zijn negatieve gevolgen onderzocht. Maar bij koelwater ging het om zeer locale gebeurtenissen terwijl de door klimaatverandering optredende temperatuursverandering zich overal zal doen gelden. De gevolgen voor de natuurwaarden in oppervlaktewateren of voor de kwaliteit en daarmee de gevolgen voor de samenleving zijn niet bekend. Om verantwoord beheer of herstel van oppervlaktewateren in de toekomst te waarborgen zal in ieder geval rekening gehouden moeten worden met de toekomstige gewijzigde temperatuur.

Dit literatuuronderzoek richt zich op de effecten van een temperatuurstijging op de soortensamenstelling en het functioneren van soorten en levensgemeenschappen in oppervlaktewateren. De nadruk ligt hierbij op algen, macrofyten, macrofauna en vissen.

1.2 Klimaatscenario's voor Nederland

Het wereldklimaat is in de loop van de 20e eeuw veranderd. De wereldgemiddelde luchttemperatuur aan het aardoppervlak is sinds 1860 met ongeveer 0,6°C toegenomen (Figuur 1). Zon sterke, snelle opwarming is de laatste duizend jaar waarschijnlijk niet eerder voorgekomen. Het is opmerkelijk dat vijf recente jaren (1995, 1997, 1998, 2001 en 2002) in ieder geval de warmste jaren waren sinds 1860 en waarschijnlijk zelfs in de afgelopen duizend jaar' (KNMI 2003). In de laatste 20 jaar van de 20^e eeuw was de gemiddelde wintertemperatuur in de Bilt 3.3 °C, hetgeen beduidend hoger is dan het langjarig gemiddelde van 2.5 °C over de periode 1881-2000. Door de temperatuurstijging is de bedekking van de aarde met sneeuw en ijs afgenomen. De hoeveelheid neerslag op gematigde en hogere breedten is

toegenomen. Uit waarnemingen van de vegetatie blijkt dat wereldwijd de lengte van het groeiseizoen is toegenomen. Al deze feiten wijzen op een opwarming van het wereldwijde klimaat.



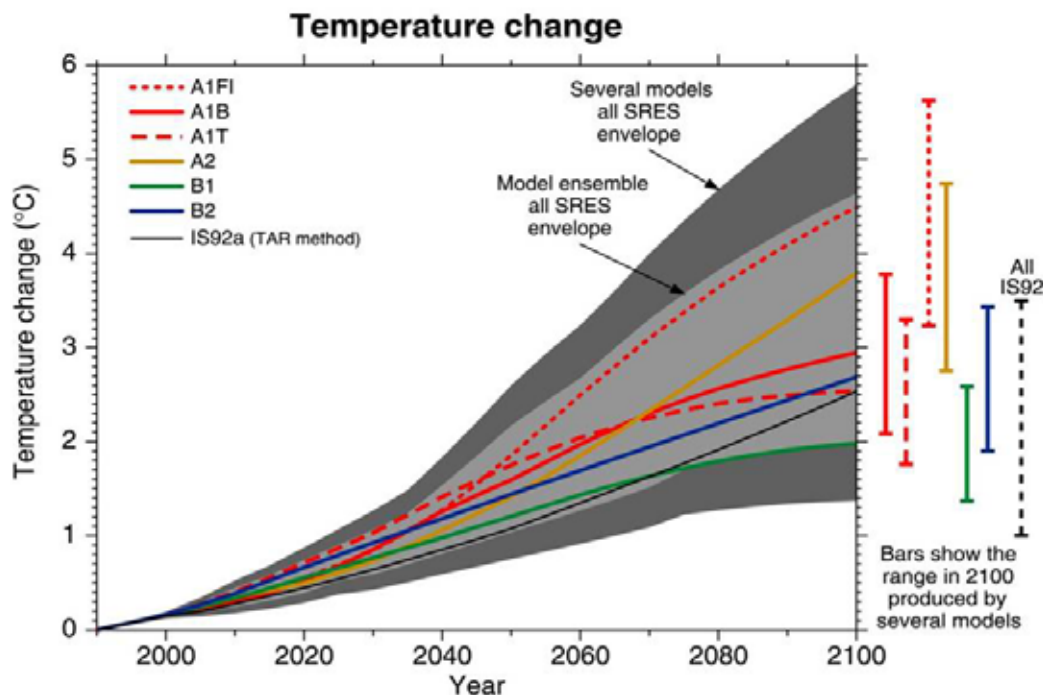
Figuur 1. Temperatuurveranderingen in de twintigste eeuw wanneer gecorrigeerd wordt voor variaties in zonnestraling, vulkaanuitbarstingen en El Niño. Er blijft dan een signaal over dat consistent is met de verwachte menselijke invloed (KNMI 1999).

Het Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), opererend onder de vlag van het United Nations Environment Program (UNEP) en van de Wereld Meteorologische Organisatie (WMO), stelt dat het zeer waarschijnlijk is dat een deel van de opwarming sinds de tweede helft van de twintigste eeuw door menselijk handelen is veroorzaakt. Sterker nog, waarschijnlijk komt het merendeel van de opwarming op rekening van de mens. De uitstoot van broeikasgassen, zoals CO₂, maar ook andere gassen zoals methaan en lachgas, versterken het natuurlijke broeikaseffect waardoor de aarde opwarmt.

Recent onderzoek van het KNMI geeft aan dat de opmerkelijk warme periode aan het eind van de twintigste eeuw in Nederland deels samenhangt met de wereldwijde opwarming. Ongeveer de helft van de opwarming sinds de jaren '60 kan hiermee verklaard worden, de andere helft hangt samen met de grilligheid van het Nederlandse klimaat.

Het IPCC geeft in haar derde rapport (2001) een redelijk betrouwbare voorspelling voor de temperatuur gemiddeld over de gehele aarde voor de komende eeuw. Zonder klimaatbeleidsmaatregelen verwacht het IPCC voor de komende eeuw:

- een stijging van de wereldtemperatuur met 1,4 tot 5,8 graden (Figuur 2);
- een toename van de hevigheid van regenbuien.



Figuur 2. Wereldgemiddelde temperatuurprojecties voor de 21^e eeuw volgens het IPCC (KNMI 2003).

Op basis van dit IPCC rapport heeft het KNMI drie klimaatscenario's opgesteld. De verwachte effecten op het weer zijn weergegeven in Tabel 1.

Tabel 1. KNMI klimaatscenario's voor Nederland in 2100 op basis van het derde IPCC rapport (KNMI 2003). Het jaarlijks maximum van de 10-daagse neerslagsom geeft een indruk van de hevigheid van de extreme neerslag. De herhalingsstijd van de 10-daagse winterneerslagsom geeft een indruk van de kans op extreme neerslag.

	lage schatting	centrale schatting	hoge schatting
temperatuur	+ 1 °C	+ 2 °C	+ 4 tot 6 °C
gemiddelde zomerneerslag	+ 1 %	+ 2 %	+ 4 %
zomerverdamping	+ 4 %	+ 8 %	+ 16 %
gemiddelde winterneerslag	+ 6 %	+ 12 %	+ 25 %
jaarlijks maximum 10-daagse winterneerslagsom	+ 10 %	+ 20 %	+ 40 %
herhalingsstijd van 10-daagse som die nu eens per eeuw voorkomt	47 jaar	25 jaar	9 jaar
zeespiegelstijging	+ 20 cm	+ 60 cm	+ 110 cm

Het KNMI stelt dat een stijging van de wereldgemiddelde temperatuur met 1,4 tot 5,8 graden in honderd jaar is waarschijnlijk de afgelopen tienduizend jaar niet eerder voorgekomen. De rekenmodellen van de atmosfeer zijn echter nog niet goed in staat om regionale klimaatvoorspellingen te doen, dus we kunnen daarover weinig met zekerheid zeggen. Een mogelijk scenario voor Nederland voor de rest van de 21e eeuw schetst het KNMI in zijn derde klimaatrapportage (1999):

- stijging van de temperatuur vergelijkbaar met die van het wereldgemiddelde,
- verkorting van de duur van strenge winters,
- meer neerslag in de winter (6% per graad Celcius)) met toename van enkele procenten per graad warmer,

- intensievere regen in situaties met langdurige hevige winterneerslag,
- zwaardere buien in de zomer.

In het klimaatrapport van 2003 stelt het KNMI (2003) verder:

- een toename van de kans op perioden met extreme neerslag;
- een vergroting van de kans op natte jaren;
- een kleine toename van de gemiddelde zomerneerslag (1% per graad Celcius) met tegelijk een sterkere toename van de verdamping in de zomer, met grotere kans op verdroging;
- een toename van de kans op lokale wateroverlast ook in de zomer als gevolg van de toename van de kans op hevige lokale buien.

Het Engelse Climate Impact Programme (UKCIP: Hulme et al. 2002) heeft in een gedetailleerde studie verschillende klimaatveranderingsscenario's gepubliceerd. Het rapport legt de nadruk op het feit dat veel van de veranderingen die de komende 30-40 jaar zullen plaatsvinden, het gevolg zijn van emissies die in het verleden hebben plaatsgehad. Het UKCIP presenteert vier scenario's. De belangrijkste gevolgen van het hoge emissie-scenario voor Groot-Brittannië zijn:

Jaarlijkse klimaatverandering:

- in 2080 zal het 5 °C warmer zijn dan nu;
- de neerslag zal met maximaal 15% toenemen, met grote regionale verschillen;
- de sneeuwval neemt sterk af, m.n. in het zuiden (30-90%);
- de golfstroom zal afzwakken en uiteindelijk tot een kouder klimaat leiden, maar niet tot het einde van de 21ste eeuw.

Seizoensveranderingen:

- in 2050 wordt het tot drie weken eerder lente en later winter;
- nattere winters, drogere zomers;
- bodemvochtigheid zal met 30% afnemen (2050).

Veranderingen in extremen:

- meer extreme zomers, minder vaak extreme winters;
- extreme winterneerslag meer frequent;
- Meer zon en straling in de zomer

De 'Arctic Climate Impact Assessment' (2004) komt tot de conclusie dat de gevolgen van de polaire klimaatverandering in het noordpoolgebied wereldwijd al op veel kortere termijn voelbaar kunnen zijn. Voor Nederland kan het betekenen dat we in plaats van naar een warmer klimaat, juist naar een nieuwe ijstijd toegaan. ACIA gaat uit van de mogelijkheid van abrupte veranderingen, met temperatuurdalingen die al over 30 jaar kunnen inzetten. De ACIA komt tot deze conclusies omdat de gevolgen van het broeikaseffect zich veel sterker aan de pool dan elders manifesteren (onder andere in verband met weerkaatsing van zonlicht door sneeuw). Dit leidt tot het sneller afsmelten van de polaire ijskap, waarbij het zoete smeltwater een barrière gaat vormen voor de warme Atlantische Golfstroom, die daardoor niet langer Noordwest-Europa kan bereiken.

Effecten op oppervlaktewater

Door thermische uitzetting en het smelten van gletsjers en ijskappen zal de zeespiegel gaan stijgen, de IPCC verwachting is tussen 9 en 88 cm. De relatieve bijdrage is ca. 75% thermische uitzetting, 35% afsmelten gletsjers, en 10% door smeltend ijs op Groenland (KNMI 2001). Doordat de oceanen maar heel langzaam in evenwicht komen met het veranderende klimaat, zal de zeespiegelstijging nog lang (eeuwen) naijlen, ook in de scenario's waarin de broeikasgasconcentraties zich stabiliseren.

De klimaatprojecties in het Rijnstroomgebied impliceren een toename van de gemiddelde afvoer van de Rijn in de winter, en een afname in de zomer. De grotere afvoer in de winter geeft kans op overstromingen. De afname in de zomer kan leiden tot een afname in waterkwaliteit, vooral in systemen waarop effluent van rioolwaterzuiveringsinstallaties geloosd wordt (Senhorst & Zwolsman 2005).

Door de zeespiegelstijging in combinatie met de afname in rivierafvoer in de zomer, zal het zoute zeewater verder de mondingsgebieden van de rivieren indringen. Dit zal nadelige gevolgen hebben voor drinkwaterinname en landbouw. De verwachting is dat vooral de frequentie van een zout of extreem zout jaar zal toenemen. De duur van de periode waarin het water niet kan worden gebruikt zal verdubbelen (MNP 2005). Door de zeespiegelstijging zal ook de zoute kweldruk toenemen, dit is vooral een probleem in diepe polders in het westen van het land.

1.3 Doel

Het doel van deze literatuurstudie is het onderzoeken hoe temperatuursverandering de soortensamenstelling en het functioneren van aquatische ecosystemen beïnvloedt, op welke aspecten temperatuur ingrijpt in de keten 'atmosfeer-oppervlaktewater-organismen' en wat daarvan de gevolgen zijn.

1.4 Onderzoeksvragen

Om het doel te bereiken zijn de volgende onderzoeksvragen geformuleerd die in dit rapport worden beantwoord:

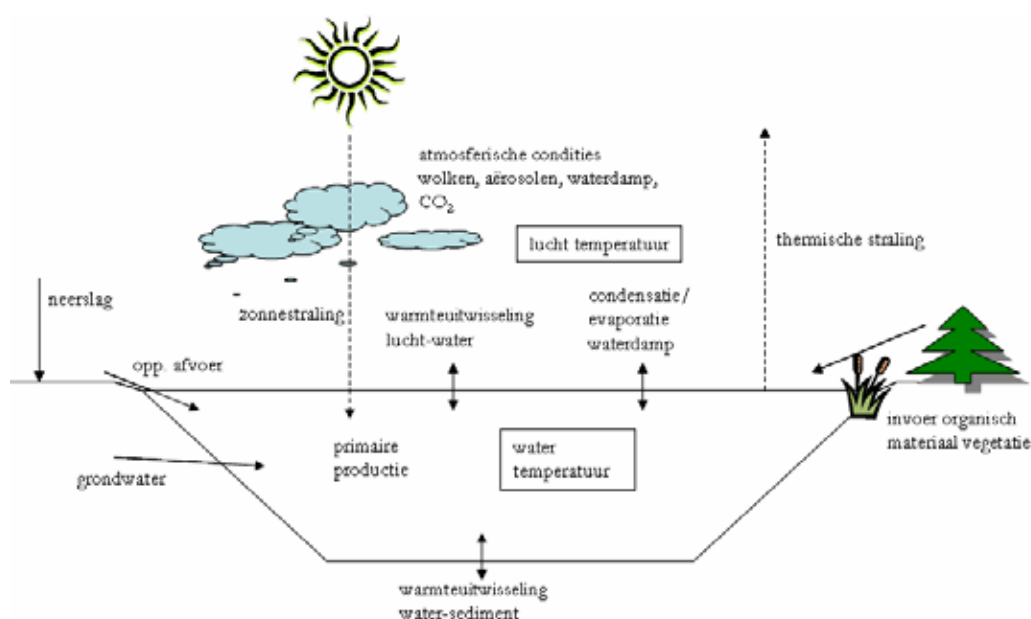
- Wat is de relatie tussen de lucht- en de watertemperatuur (hoe complex zitten processen in elkaar)?
 - Wat is hierbij de invloed van het (wijzigend) CO₂-gehalte?
 - Wat is hierbij de invloed van de (wijzigende) verdamping?
 - Is er invloed van het UV?
 - Andere factoren zoals kwaliteit van het blad?
- Welke effecten heeft een verandering in luchttemperatuur op het water t.a.v.:?
 - processen van opwarming en afkoeling
 - droogval
 - stilstaande wateren (groot versus klein)
 - stromende water en grondwaterinvloed

- Wat is het effect van de luchttemperatuur op de grondwatertemperatuur?
- Welke belangrijkste klimaatscenario's spelen op dit moment en wat betekent dat voor de Nederlandse situatie? Is de termijn van 50 of 100 jaar geschikt om te kijken naar wijzigingen in onder andere watertemperatuur, luchttemperatuur, CO₂, verdamping?
- Wat is de relatie tussen temperatuur en biologische/ecologische processen (levenscyclus, fysiologie)?
- Wat leren we van de effecten van een temperatuurstijging uit de studies rondom de koelwaterproblematiek?
- Wat is er bekend over het temperatuurbereik waarbinnen de Nederlandse algen, macrofyten, vissen en macrofauna kunnen voorkomen?
- Wat is er bekend over het verband tussen watermassa (kleine versus grote) en temperatuur (wisselend versus constant) in relatie tot de voorkomende soorten/ecosystemen?
- Wat is er bekend over het verband tussen grondwatertoevoer en temperatuurbeïnvloeding in stromende wateren in relatie tot de voorkomende soorten/ecosystemen?
- Welke methoden zijn in de onderzoeken naar temperatuurstijging gebruikt; dit ten behoeve van het verzamelen van alternatieve methoden voor de vervolgstudies?

2 Klimaatverandering: atmosferische processen

2.1 Inleiding

De toename van CO₂ in de atmosfeer en toename van luchtvervuiling door aërosolen, hebben effecten op het klimaat op aarde, vooral verhoogde temperatuur in de atmosfeer en veranderde instraling. Dit kan verstrekkende gevolgen hebben voor het functioneren van ecosystemen op aarde. Welke fysische processen ten grondslag liggen aan de effecten van klimaatverandering op aquatische ecosystemen is in Figuur 3 schematisch weergegeven en in de hierna volgende hoofdstukken uitgewerkt.



Figuur 3. Schematische weergave van processen en interacties in aquatische systemen die effect ondervinden van klimaatverandering.

2.2 Broeikasgassen

Door toename van broeikasgassen in de atmosfeer is de stralingshuishouding van de aarde veranderd, met als belangrijk gevolg een hogere temperatuur. Broeikasgassen absorberen straling die de aarde uitzendt in het infraroodgebied, hierdoor wordt de uitgaande straling aan de bovengrens van de atmosfeer (Top-Of-Atmosphere = TOA) gereduceerd. Dit heeft een opwarmend effect voor de atmosfeer. De voornaamste broeikasgassen zijn waterdamp, CO₂, CH₄, N₂O, troposferisch O₃ en chloorfluorkoolwaterstoffen (CFK's).

De toegenomen concentraties van deze broeikasgassen versterkt het natuurlijke broeikaseffect van de aarde. De concentratie CO₂ is sinds 1750 (pre-industriële periode) toegenomen van 280 ppm tot 368 ppm in 2000, de helft van deze toename vond plaats na 1970. De gemiddelde temperatuur in De Bilt ligt de laatste 20 jaar circa 1 °C hoger dan in de periode 1901-1920, wereldwijd is de temperatuursstijging in deze periode ongeveer 0.6 °C geweest (<http://www.mnp.nl/mnc/i-nl-0226.html>). Uit CO₂-metingen in ijskernen is gebleken dat de CO₂ concentratie nooit eerder boven de 300 ppm is geweest, en dat de toename in CO₂ concentratie nog nooit eerder zo snel is verlopen (Siegenthaler et al. 2005). De verwachte verdere toename tot 700 ppm in de komende eeuw zal de aarde nog verder opwarmen, met 1.4 tot 5.8 °C (IPCC 2001).

De verblijftijd van broeikasgassen in de atmosfeer is één tot tientallen jaren, in die periode vindt een uniforme verdeling plaats. Het emissiegebied van broeikasgassen is daardoor minder belangrijk, dit maakt het broeikaseffect een mondiaal probleem (Zwerver & Kok 1999).

2.3 Aërosolen

Aërosolen zijn kleine (0.1 tot 10 µm) zwevende deeltjes in de lucht en worden ook wel fijn stof genoemd. Aërosolen oefenen direct effect uit op het klimaat via veranderingen in albedo (weerkaatsing licht) en indirect via wolkenvorming. Voorbeelden van aërosolen zijn onder meer sulfaten, nitraten, organische aërosolen, zeezout, woestijnstof en roet. Ze kunnen een natuurlijke oorsprong hebben, zoals zeezout, woestijnstof en sulfaat dat ontstaat bij de oxidatie van dimethylsulfide, als een gevolg van de afbraak van algenbloeien in oceanen. Aërosolen kunnen ook afkomstig zijn van menselijke activiteiten, bijvoorbeeld sulfaten en nitraten die ontstaan na verbranding van fossiele brandstoffen, en organische componenten en roetdeeltjes afkomstig van de verbranding van diesel en andere brandstoffen.

De verblijftijd van aërosolen in de atmosfeer is enkele dagen tot een week. In zo'n korte periode vindt geen uniforme wereldwijde verdeling plaats, daardoor oefenen aërosolen vooral regionaal invloed uit op de stralingshuishouding. De concentratie van aërosolen kan substantiële spatiële en temporele variaties vertonen, met de hoogste concentraties dicht bij de bron (Ramanathan et al. 2001).

Welke antropogene aërosolen domineren is verschillend: boven de VS zijn er vooral sulfaataërosolen, boven Europa is ook nitraat een belangrijk bestanddeel. De schone lucht boven oceanen bevat bijna alleen aërosolen van natuurlijke herkomst, vooral sulfaat uit emissie van dimethylsulfide uit dood materiaal (Zwerver & Kok 1999).

Aërosolen hebben op een aantal manieren effect op de warmtehuishouding van de aarde.

Directe effecten van aerosolen zijn (Andreae et al. 2005; Kaufman et al. 2002):

- alle aerosolen reflecteren zonlicht, dit heeft een afkoelend effect;
- sommige aerosolen absorberen zonlicht, dit heeft een afkoelend effect op het aardoppervlak maar een verwarmend effect voor de atmosfeer. Absorptie gebeurt vooral door roetachtige deeltjes, die voorkomen in rook van bosbranden en "urban haze" (Kaufman et al. 2002).

Indirecte effecten verlopen via effecten op wolkvorming:

- meer aerosolen produceren meer maar kleinere druppels in een wolk, hierdoor krijgt de wolk een tot 25% groter albedo;
- kleinere druppels hebben een kleinere kans om regendruppels te worden, hierdoor wordt de levensduur van de wolk verlengd en wordt de albedo van de aarde vergroot;
- veranderingen in regenprocessen hebben een groot effect op de thermodynamische processen in wolken en daardoor in de dynamica van de "heat engine" in de atmosfeer dat weer en klimaat stuurt.

Gemiddeld genomen hebben aerosolen een afkoelend effect, geschat wordt dat aerosolen het broeikaseffect met 25 tot 50% hebben verminderd (Kaufman et al. 2002). Het netto effect van aerosolen hangt af van welke aerosolen voorkomen. Op het aardoppervlak hebben alle aerosolen een afkoelend effect. Aan de bovengrens van de atmosfeer hebben roetdeeltjes een tegengesteld effect ten opzichte van sulfaataerosolen. Sulfaataerosolen reflecteren zonlicht en hebben daarmee een afkoelend effect op zowel atmosfeer als aardoppervlak. Roetachtige aerosolen absorberen en reflecteren zonlicht. Hierdoor neemt de instraling op het aardoppervlak af, dit heeft een afkoelend effect aan het oppervlak. Roet aerosolen absorberen ook de uitgaande straling (die gereflecteerd wordt van het aardoppervlak en wolken). Dit heeft een verwarmend effect in de atmosfeer. Uit veldobservaties boven de Indische Oceaan en het Amazonegebied is gebleken dat roetachtige aerosolen de laagste 2 tot 4 km van de atmosfeer kunnen verwarmen, terwijl de instraling aan het aardoppervlak met 15% wordt gereduceerd (Kaufman et al. 2002 en referenties hierin).

Roetachtige aerosolen zorgen zo dat de verticale temperatuursverschillen kleiner worden, dit zal leiden tot een vermindering van evaporatie en wolkenvorming (Kaufman et al. 2002).

Het netto effect van aerosolen is dat de afname van straling op het aardoppervlak veel groter is dan de veranderingen aan de bovengrens van de atmosfeer. Of het aardoppervlak zal opwarmen of afkoelen als gevolg van roetachtige aerosolen hangt af van subtiele evenwichten tussen aardoppervlak en atmosfeer. Dit kan per regio verschillen, zowel in grootte van het effect als in richting (Ramanathan et al. 2001).

Er zijn nog weinig kwantitatieve meetgegevens van aerosolen en de impact op de stralingshuishouding. Er wordt nu vooral gebruik gemaakt van modellen om de netto effecten van aerosolen op de stralingshuishouding te beschrijven. Schattingen van het aerosoleffect liggen in de range van -0.5 tot -3.0 W/m², wat betekent dat aerosolen

een afkoelend effect hebben (gehad) (zie ook § 2.5; Anderson et al. 2003). Geschat wordt dat aerosolen het broeikaseffect met 25 tot 50% hebben verminderd (Kaufman et al. 2002). Dit heeft effecten van broeikasgassen deels teniet gedaan, aerosolen kunnen daarom beschouwd worden als een bescherming tegen het broeikaseffect. Het grote nadeel daarvan is dat de werkelijke grootte van het broeikaseffect nu onbekend is.

Het vooruitzicht voor de komende decennia is dat door aangescherpte milieumaatregelen de aerosol concentraties zullen afnemen. Gezien de korte verblijftijd van aerosolen in de atmosfeer, is het afkoelende effect dan ook meteen verdwenen. Hoe het klimaat dan zal reageren is nog onbekend, maar sommige wetenschappers verwachten dat de klimaatverandering de bovenste extremen van de IPCC voorspellingen zal volgen (Andreae et al. 2005).

2.4 Wolken

Gemiddeld wordt ongeveer 60% van de aarde door wolken bedekt. Wolken spelen een belangrijke rol in het klimaat, d.m.v. de volgende processen/mechanismen:

- productie van neerslag, een essentieel onderdeel van de hydrologische cyclus;
- invloed op de stralingsbalans, doordat waterdamp een broeikasgas is. Hierbij is het type wolk van belang. Dunne ijswolken hebben een opwarmend effect, lage wolken hebben een duidelijk afkoelend effect;
- reflectie inkomende straling, hier is de albedo van de wolk belangrijk;
- verticale transporten van energie en sporengassen.

Gemiddeld hebben wolken een afkoelend effect op het klimaat (Quante 2004). Het ontstaan van wolken en de werking is complex. Dit is een grote wetenschappelijke onzekerheid in de kennis van het klimaatsysteem. Het proces is bijzonder gevoelig voor atmosferische circulatiepatronen, de hydrologische cyclus en aanwezigheid van condensatiekernen (bijvoorbeeld aerosolen) boven de oceaangebieden. De representatie van wolken in weer- en klimaatmodellen is rudimentair. Dat heeft twee oorzaken: 1) wolkenprocessen zijn erg gecompliceerd; en 2) het ontbreekt aan goede metingen waaraan modellen getoetst kunnen worden (Zwerver & Kok. 1999).

De albedo van het wolkendek is een belangrijke factor in de mondiale stralingsbalans. Albedo is de maat voor het terugkaatsingvermogen van licht. De albedo van de aarde wordt bepaald door het reflecterend vermogen van bijv. wolken of het aardoppervlak (sneeuwvlaktes, woestijnvlaktes).

Of wolken een opwarmend of afkoelend effect hebben hangt sterk af van het verloop van het proces van wolkenvorming. De albedo van wolken hangt af van de druppeldichtheid, wat wordt bepaald door de concentratie van condensatiekernen. Meer druppels betekent een grotere albedo en dus een afkoelend effect voor de atmosfeer.

2.5 Interactie broeikaseffect met ultraviolette straling

Zonlicht is straling (energie) met verschillende golflengtes; het zichtbare licht (400 tot 700 nm golflengte) is maar een deel van het totale stralingsspectrum van de zon (100 tot >3000 nm). In de atmosfeer wordt een deel van de straling uitgedoofd. Ultraviolette straling (golflengtes <400 nm) wordt vooral door ozon en zuurstof geabsorbeerd, infrarode straling (golflengtes >700 nm) wordt vooral door waterdamp, ozon en CO₂ geabsorbeerd (Wetzel 2001).

De energie van een lichtfoton is omgekeerd evenredig met de golflengte. Als het zonlichtspectrum wordt vermenigvuldigd met de energie per foton, blijkt dat de helft van de zonne-energie in het infrarode (warmtestraling) gebied ligt. Dit heeft een groot effect op het temperatuursbudget van aquatische systemen (Wetzel 2001); zie ook Hoofdstuk 3.

Het ultraviolette deel van het zonnenspectrum is schadelijk voor organismen. Het grootste deel van de ultraviolette straling wordt door ozon in de stratosfeer geabsorbeerd. Door luchtvervuiling in de stratosfeer, vooral chloorfluorkoolwaterstoffen, is de ozonconcentratie in de stratosfeer afgenomen. Dit leidt tot hogere intensiteit van ultraviolette straling op het aardoppervlak. Het broeikaseffect kan een interactie hebben met de afbraak van ozon. Door het broeikaseffect is er een hogere temperatuur in de troposfeer, maar een lagere temperatuur in de stratosfeer. Bij een lage temperatuur ontstaat in de stratosfeer een bepaalde wolkvorm ("polar stratospheric cloud"), die gunstig is voor productie en levensduur van reactief chloride, wat leidt tot een versnelde afbraak van ozon (De Lange 1999, Shindell 1998).

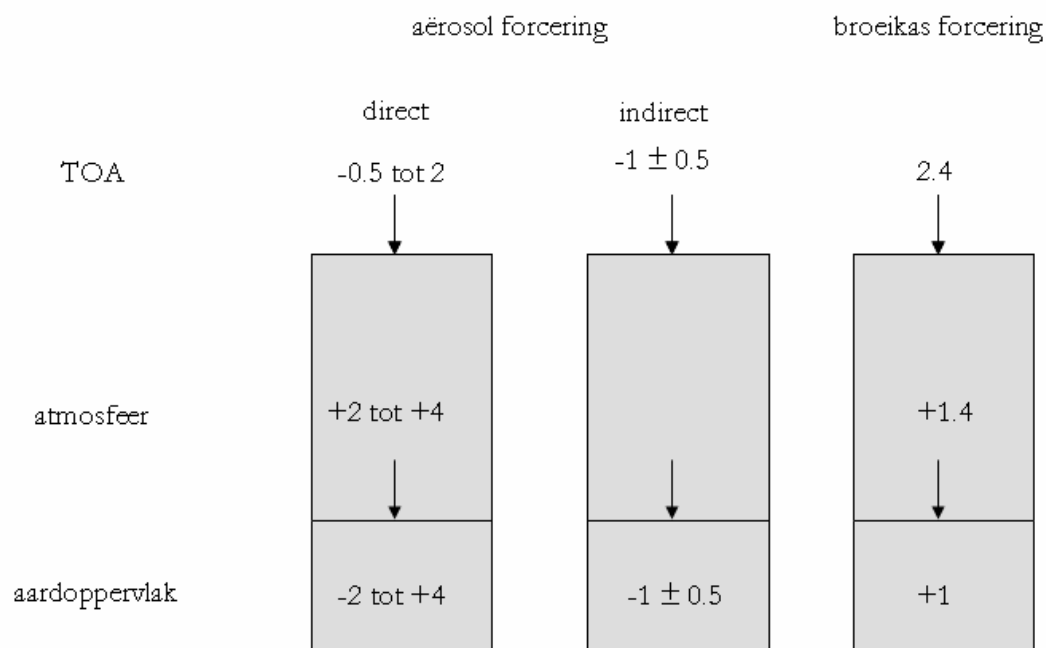
De mate van absorptie door gasen in de atmosfeer (zuurstof, ozon, CO₂ en waterdamp) bepaalt uiteindelijk het spectrum van straling dat het aardoppervlak bereikt. Lokale luchtverontreiniging met troposferisch ozon en door klimaatverandering toegenomen wolkenvorming en waterdamp in de atmosfeer absorberen ook ultraviolette straling. Deze absorptie kan de toegenomen intensiteit van ultraviolette straling als gevolg van afbraak van stratosferisch ozon (grotendeels) opheffen.

2.6 Stralingsforcering en opwarming aarde

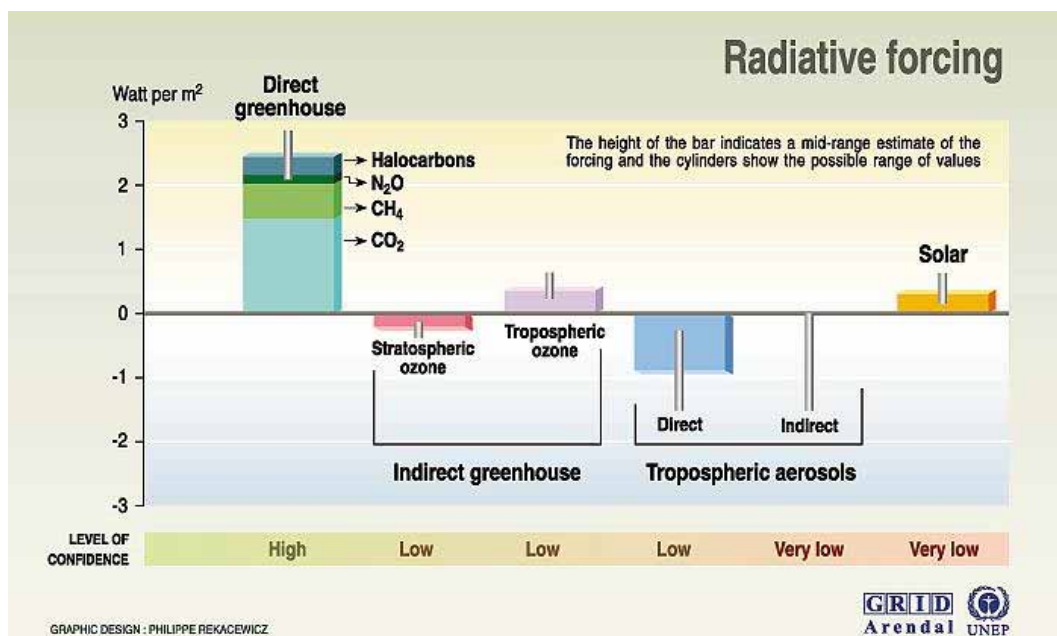
Stralingsbalans ("radiative forcing") is de verandering in evenwicht tussen straling die de atmosfeer inkomt en straling die de atmosfeer uitgaat (gemeten of geschat voor de bovengrens van atmosfeer). Een positieve balans zal de aarde verwarmen, een negatieve balans zal de aarde afkoelen. De gemiddelde wereldtemperatuur neemt met 0.5 tot 0.8 °C toe per 1 W/m² stralingsbalans (Ramanathan et al. 2001).

De uiteindelijke stralingsbalans is de resultante van verschillende atmosferische processen die in de voorgaande paragrafen beschreven zijn. Schattingen van kwantitatieve gegevens over de stralingsbalans worden gegeven in Figuur 4

(Ramanathan et al. 2001) en Figuur 5 (www.grida.no/climate/vital/04.htm). Uit deze figuren blijkt dat er vooral voor de effecten van aerosolen een grote range van onzekerheid bestaat.



Figuur 4. Vergelijk (kwantitatief) tussen aërosol forcing en broeikas forcing van de globale stralingsbalans, in W/m^2 (overgenomen uit Ramanathan et al. 2001). TOA = Top Of Atmosphere = bovengrens atmosfeer.



Source: Climate change 1995, The science of climate change, contribution of working group 1 to the second assessment report of the intergovernmental panel on climate change, UNEP and WMO, Cambridge university press, 1996.

Figuur 5. Grootte en richting van stralingsforeringscomponenten (overgenomen van www.grida.no/climate/vital/04.htm).

2.7 Samenvatting fysische processen

Samengevat hebben de verschillende fysische processen in de atmosfeer de volgende effecten. De meeste effecten zijn kwalitatief beschreven, kwantitatieve gegevens zijn nog schaars (zie ook Tabel 2):

Broeikasgassen absorberen uitgaande straling in het infrarood gebied, dit resulteert in een hogere temperatuur in de atmosfeer. De toename in CO₂ tot 368 ppm in de afgelopen eeuw heeft de aarde met ongeveer 0.6 °C opgewarmd. De verwachte verdere toename tot 700 ppm in de komende eeuw zal de aarde nog verder opwarmen, met 1.4 tot 5.8 °C (IPCC 2001).

Aërosolen absorberen straling en reflecteren straling terug de ruimte in. Het eerste proces verwarmt de atmosfeer. Het tweede proces resulteert in een afname van straling op aardoppervlak en eventueel een hogere temperatuur in de atmosfeer, afhankelijk van het soort aërosolen (Ramanathan et al. 2001). De reductie in straling op het aardoppervlak kan 15 % zijn (Kaufman et al. 2002). Kwantitatieve schattingen van het effect van aërosolen op de gemiddelde temperatuur op aarde hebben een grote marge van onzekerheid, de schattingen liggen tussen de -1.2 en + 2 °C (zie Figuur 5).

Door aërosolen worden wolken gevormd, deze reflecteren straling en hierdoor komt er minder straling op het aardoppervlak wat een afkoelend effect heeft. De aërosol wolken hebben een lagere neerslag efficiëntie dan normaal gevormde wolken. Hierdoor zal het droger worden en dit geeft een verstoring van de hydrologische cyclus. Voorts hebben aërosol wolken een langere levensduur, hetgeen leidt tot een toename van het aantal wolken omdat individuele wolken langer bestaan. Deze toename van wolken leidt weer tot minder straling op het aardoppervlak en een lagere temperatuur in de atmosfeer. De interactie tussen aërosolen en wolken is een complex, niet-lineair proces. De kwantitatieve beschrijving hiervan en incorporatie in klimaatmodellen is momenteel een toenemend onderzoeksgebied (Graf 2004).

Effecten van broeikasgassen werken door op een lange tijdschaal en ruimtelijke schaal. Aërosolen hebben meer regionaal en kortere tijdsduur effect, en wolken hebben regionaal/lokaal effect. De voorspelling van aard en voorkomen van wolken is nog een grote, wetenschappelijk blinde vlek. Zoals hierboven beschreven bestaan er tussen aërosolen en wolken verschillende interacties, tussen aërosolen en broeikasgassen zijn tot nu toe geen interacties beschreven.

Tabel 2. Kwalitatieve samenvatting atmosferische processen; 0 = geen effect, + = positief effect, - = negatief effect.

	broeikasgassen	aërosolen	wolken
reflectie inkomende straling	0	+	+
absorptie inkomende straling	0	+	+
absorptie uitgaande straling	+	0	+
neerslag	0	0	-
temperatuur atmosfeer	+	-/+	-
instraling op aardoppervlak	0	-	-

3 **Klimaatverandering: effecten op watertemperatuur**

3.1 **Warmtebudget van het watersysteem**

Temperatuur is een maat voor de intensiteit van warmte en niet van de hoeveelheid warmte die in een watersysteem is opgeslagen. Warmte is een vorm van energie. De hoeveelheid warmte opgeslagen in een systeem kan berekend worden uit de massa van het water (gram), temperatuur (°C) en specifieke warmtecapaciteit (J/g/°C) (Wetzel 2001).

Het warmtebudget van een systeem wordt door fysische mechanismen bepaald. Het opwarmen (en afkoelen) van oppervlaktewater gebeurt via twee mechanismen:

1. uitwisseling van warmte met de omgeving, vooral lucht maar ook sediment en grondwater;
2. opwarming door instralingsenergie.

Klimaatverandering grijpt in op de directe warmte-uitwisseling tussen lucht en water, en indirect doordat atmosferische condities veranderd zijn waardoor instraling op wateroppervlak veranderd kan zijn. Voor (kleine) stromende systemen is vooral het eerste mechanisme belangrijk. Voor (grotere) stilstaande systemen is vooral het tweede mechanisme belangrijk. Warmte-uitwisseling vindt vooral plaats aan het wateroppervlak. Menging door wind of stroming zorgt voor verdeling van de warmte over de gehele waterkolom.

Warmteaanvoer

Warmteaanvoer naar een systeem zijn (zie ook Figuur 2):

- directe absorptie van straling van de zon (100 – 3000 nm golflengte);
- directe absorptie van lange golf warmtestraling (> 700 nm golflengte) van de atmosfeer (atmosferische infrarode straling), en van de omgeving (vegetatie);
- convectie overdracht van warmte vanuit de lucht;
- condensatie van waterdamp aan het wateroppervlak;
- convectie overdracht van warmte vanuit het sediment;
- overdracht van warmte vanuit omgeving: neerslag, oppervlakkige afvoer, grondwater.

Bij de absorptie van straling door water komt warmte vrij. Dit gebeurt vooral in de bovenste 1 à 2 meter van de waterkolom. De mate van absorptie hangt af van de samenstelling van het water. Absorptie neemt sterk toe door opgelost organisch koolstof (dissolved organic carbon = DOC). Potentiële klimaatveranderingen die leiden tot veranderingen in de DOC aanvoer vanuit de terrestrische omgeving of vanuit bronnen in het water zelf, kunnen dus effect hebben op de warmteopname van het water. Door waterbewegingen wordt de warmte verdeeld over de gehele waterkolom.

Straling kan verdeeld worden in kortgolvig, dit is het zichtbaar deel van het spectrum, en langgolvig, het infrarood. Bronnen van straling zijn de zon, de atmosfeer en de omgeving. Infrarode straling vanuit de omgeving is verwaarloosbaar (Wetzel 2001). De instraling van de zon wordt bepaald door atmosferische condities zoals wolkendek, luchtvochtigheid en concentratie van aërosolen. De instraling van de atmosfeer is lange golf infrarode straling en wordt beschreven met de wet van Stefan-Boltzmann:

$$\text{Warmte flux} = \sigma (\text{luchttemperatuur} + 273)^4.$$

Hier is σ de constante van Stefan-Boltzmann ($5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W/m}^2/\text{K}$). De warmteflux moet nog gecorrigeerd worden met een term voor uitdoving in de atmosfeer. Deze term bevat de wortel van luchtvochtigheid. Luchttemperatuur in de 4^e macht en luchtvochtigheid in de halve macht zijn dus bepalend voor de infrarood instraling vanuit de atmosfeer.

Warmteopslag in het sediment

De warmte opgeslagen in het sediment kan een belangrijk deel zijn van het totale warmtebudget van een systeem, vooral voor stilstaand water. Gemiddeld over het jaar absorberen sedimenten warmte in de zomer en geven dit weer af aan het water in de winter. Van dag tot dag bezien is het een dynamisch proces, fluxes gaan beide kanten op en de richting kan van dag tot dag veranderen, vooral in ondiepe meren. De warmteopslag in het sediment heeft een nivellerend effect op watertemperatuur fluctuaties (Fang & Stefan 1996).

De hoeveelheid warmte opgeslagen in het sediment is proportioneel belangrijker in ondiepe systemen dan in diepe systemen, zoals blijkt uit de vergelijking van een diep meer (Lake Mendota, V.S., 12.1 m diep), waar het sediment 8% van de totale warmte van het systeem bevat, en een ondiep meer (Lake Hula, Israël, 1.7 m diep), waar het sediment 38% van de totale warmte bevat (Wetzel 2001).

Warmteverliezen

Afkoeling vindt plaats door:

- convectieoverdracht van warmte naar de lucht en in mindere mate naar het sediment;
- emissie van infrarode straling;
- evaporatie;
- uitstroom van water.

Verlies van warmte door thermische straling gebeurt alleen in de bovenste centimeters van het water en is voor de meeste systemen verwaarloosbaar. Andere verliesposten zijn overdracht van warmte naar de lucht of, in mindere mate, naar het sediment.

Evaporatie kan een belangrijke verliespost zijn. Snelheid van evaporatie neemt toe met toenemende temperatuur, lagere waterdampspanning, lagere luchtdruk, toenemende wind over het wateroppervlak. Evaporatie neemt af bij hogere saliniteit (Wetzel 2001).

3.2 Verdeling van warmte in het watersysteem

Stromende systemen

Veldwaarnemingen laten zien dat de temperatuur van water in stromend water een sterke lineaire relatie heeft met de luchttemperatuur. De relatie is vaak sterker als in plaats van gegevens per uur, gemiddelden per dag of week gebruikt worden. De watertemperatuur volgt met een bepaalde vertraging de luchttemperatuur. Deze vertraging is groter in grotere rivieren, met een groter debiet en een groter stroomgebied (Ward 1985; Webb et al. 2003).

Afwijkingen van de lineaire relatie komen vooral voor in extreme situaties, zo komt de temperatuur van water maar zelden onder het vriespunt, terwijl de luchttemperatuur ver onder het vriespunt kan liggen in extreme klimaten. In het voorjaar kan smeltende sneeuw de watertemperatuur laag houden terwijl de luchttemperatuur al veel hoger is.

Andere factoren die van invloed zijn betreffen (Wetzel 2001):

- mate van beschaduwing; veel schaduw dempt de dagelijkse cyclus in temperatuur;
- ondergedoken vegetatie; deze verhoogt de gemiddelde temperatuur en de amplitude van dagelijkse fluctuaties;
- locatie in de rivier; benedenstrooms is de maximale temperatuur hoger dan bovenstrooms;
- grondwater; grondwater heeft een vrij constante temperatuur en watersystemen die gevoed worden vanuit het grondwater worden gekenmerkt door een vrij stabiele temperatuur (in Nederland 10 °C), waarop weinig dag- of seizoensinvloeden merkbaar zijn.
- substraattype; mate van warmteabsorptie door het sediment hangt af van substraattype (Ward 1985).

Stilstaande systemen

De belangrijkste toevoer van warmte naar stilstaand water is de absorptie van straling door het water.

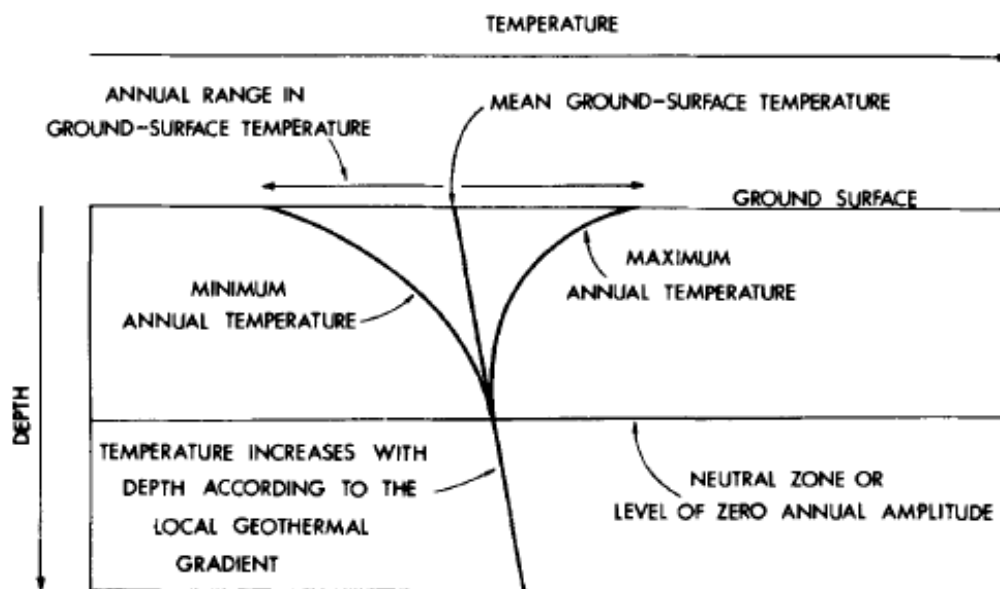
Uitzonderingen hierop zijn:

- ondiepe (heldere) systemen; hier kan het sediment ook straling absorberen en omzetten in warmte. Deze warmte kan weer overgebracht worden aan het water. Mate van reflectie/absorptie van het sediment is hierbij van belang: zandbodem reflecteert de straling en warmt nauwelijks op, donkere organisch rijke bodem absorbeert de straling en warmt hierdoor op;
- kleine of ondiepe reservoirs met een korte verblijftijd; hier kan warmte toevoer via oppervlakkige afstroming (surface runoff) belangrijk zijn;
- watersystemen met een grote toevoer van grondwater; hier is het grondwater een belangrijke factor in het warmtebudget.

3.3 Effecten van klimaatverandering op grondwatertemperatuur

De temperatuur van het grondwater kan ook stijgen als gevolg van klimaatverandering. Een vuistregel is dat de gemiddelde grondwatertemperatuur de jaargemiddelde luchttemperatuur $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$ is (Meisner et al. 1988). De temperatuur aan het bodemoppervlak volgt de seizoensfluctuaties in luchttemperatuur. De fluctuatie in temperatuur neemt af bij toenemende diepte, totdat bij een bepaalde diepte de temperatuur constant blijft. Dit wordt de neutrale zone genoemd (Figuur 6). De vuistregel (grondwatertemperatuur = gem. luchttemperatuur $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$) kan verfijnd worden door landgebruik, hoogte en mate van isolatie mee te nemen (Meisner et al. 1988).

Dat klimaatverandering de grondwatertemperatuur kan beïnvloeden blijkt ook uit modelberekeningen aan grondwatertemperatuur voor een locatie in Uden (op de Peel Boundary Fault Zone). De berekeningen laten zien dat de temperatuur van het grondwater op deze locatie met ongeveer 0.5 tot $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ gestegen is in de 20^e eeuw, als gevolg van hogere luchttemperatuur (Bense & Kooi 2004).



Figuur 6. Verandering in grondwatertemperatuur met toenemende diepte (Meisner et al. 1988).

3.4 Effecten van klimaatverandering op oppervlaktewater-temperatuur

In Hoofdstuk 2 zijn de verschillende klimaatsprocessen in de atmosfeer beschreven. Conclusie hieruit is dat luchttemperatuur gestegen is en nog verder zal stijgen als gevolg van het broeikaseffect. Verandering van instraling op het aardoppervlak door aërosolen en veranderd wolkendek is moeilijker te voorspellen, maar de aanwijzingen zijn sterk dat de instraling gemiddeld genomen lager is. Luchtvervuiling door

aërosolen is een lokaal/regionaal probleem. De verwachting is dat door verscherpte milieumaatregelen de concentratie van aërosolen in de komende decennia zal afnemen. Klimaatverandering heeft ook effect op de hydrologische cyclus en daarmee de luchtvochtigheid in de atmosfeer.

Klimaatverandering kan de volgende processen aan het lucht/watergrensvlak direct beïnvloeden:

- toename luchttemperatuur zal de atmosferische infrarode straling doen toenemen;
- toename luchttemperatuur zal de convectie overdracht van warmte tussen lucht en water doen toenemen;
- verandering in bewolking en/of aërosolen zal de instraling van langgolvlige en kortgolvlige straling veranderen;
- verandering in luchtvochtigheid zal de evaporatie/condensatie beïnvloeden;
- verandering in luchtvochtigheid zal de atmosferische infrarode straling beïnvloeden;
- verandering in windsnelheid zal zowel evaporatie/condensatie als uitwisseling door convectie beïnvloeden.

Deze processen aan het grensvlak zullen doorwerken in het verticale temperatuurprofiel, wat invloed heeft op de temperatuur aan het wateroppervlak. Dit heeft een indirect effect op de emissie van langgolvlige straling en evaporatie/condensatie en convectieprocessen (Livingstone 2003). In diepere meren kan het temperatuurprofiel thermale stratificatie vertonen, een gelaagdheid waarbij er een koude onderlaag (hypolimnion) is en een warme bovenlaag (epilimnion). De gelaagdheid ontstaat in het voorjaar en kan voortduren tot het najaar. Door klimaatverandering kunnen stratificatieprocessen anders gaan verlopen. Twee mechanismen spelen hierbij een rol:

- vervroeging van de start van de stratificatie door een warmer voorjaar hetgeen leidt tot een ondieper epilimnion;
- verandering in de DOC concentratie in het water door veranderingen in aanvoer, hetgeen zal leiden tot verandering in diepte epilimnion.

Als beide processen plaatsvinden, heeft de verandering van DOC het sterkste effect (Schindler et al. 1996b).

De verwachting dat door klimaatverandering de temperatuur van het oppervlaktewater zal stijgen wordt bevestigd uit de beperkt beschikbare meetgegevens:

Een dataset van 20 jaar (1970-1990) meetgegevens in Canadese meren laat zien dat de gemiddelde luchttemperatuur in deze periode met 1.6 °C is gestegen, neerslag met ca. 30% gedaald en evaporatie met ca. 50% toegenomen. De watertemperatuur is gestegen, variërend van meer tot meer, tussen 1.2 en 1.8 °C. De toename van watertemperatuur correleert met zonnestraling en luchttemperatuur (Schindler et al. 1996a).

Uit een dataset van ruim 50 jaar temperatuurmetingen in Lake Zurich, een groot (65 km²) en diep (max. diepte 136 m) meer aan de voet van de Zwitserse alpen, blijkt dat de gemiddelde watertemperatuur met 0.6 °C is gestegen, waarbij de verschillen tussen temperatuur aan het oppervlak (epilimnion) en in de diepere delen (hypolimnion) groter zijn geworden. De temperatuur in het epilimnion correleert met de dagelijkse minimum temperatuur, maar niet met de dagelijkse maximum temperatuur. Hieruit kan geconcludeerd worden dat de temperatuursverhoging in het water het gevolg is van processen die 's nachts spelen. Door de hogere nachtluchttemperatuur koelt het water 's nachts minder af door convectie en is de absorptie van atmosferische infrarode straling in de nacht toegenomen. De temperatuur in het hypolimnion is ook gestegen, hiervoor zijn vooral de warmere winters sinds de jaren '80 van de 20^e eeuw verantwoordelijk (Livingstone 2003).

Uit een dataset van de afgelopen 40 jaar van een Amerikaans meer blijkt dat de watertemperatuur in het voorjaar met 1.4 °C gestegen is en het begin van de stratificatie van het meer met 21 dagen vervroegd (Winder & Schindler 2004).

Er zijn meerdere modelstudies uitgevoerd naar effecten van klimaatverandering op watertemperatuur. Uit een modelstudie voor kleine meren in de VS blijkt dat zowel de minimum als de maximum temperatuur met ca. 5 °C zal stijgen bij een verdubbeld CO₂ scenario (Fang & Stefan 1999). Voor een rivier in de VS zijn verschillende klimaatscenario's berekend, ook hier bleek dat de temperatuur zal stijgen, met 1 tot 4 °C afhankelijk van het scenario. Deze studie voorspelt hiermee een negatief effect op de visstand omdat tolerantiegrenzen worden overschreden (Gooseff et al. 2005).

In deze modelstudies is alleen gerekend met effecten van broeikasgassen en daardoor verhoogde luchttemperatuur. Potentieel tegengestelde effecten van aerosolen op het klimaat zijn niet in het scenario meegenomen.

3.5 Samenvatting effecten klimaatverandering op watertemperatuur

Het opwarmen en afkoelen van oppervlaktewater gebeurt via twee mechanismen:

1. uitwisseling van warmte met de omgeving, vooral via de lucht maar ook via het sediment en grondwater;
2. opwarming door instralingsenergie.

Klimaatverandering grijpt direct in op de warmte-uitwisseling tussen lucht en water en indirect doordat atmosferische condities veranderd zijn waardoor instraling op wateroppervlak veranderd kan zijn. Voor (kleine) stromende systemen is vooral het eerste mechanisme belangrijk. Voor (grotere) stilstaande systemen is vooral het tweede mechanisme belangrijk.

Welk effect klimaatverandering zal hebben op een watersysteem hangt af van de eigenschappen van het watersysteem (Tabel 3). Tabel 4 geeft een samenvatting van hoe klimaatverandering de temperatuur van water kan beïnvloeden, afhankelijk van stroming en watermassa.

Tabel 3. Temperatuur en stratificatie kenmerken van rivieren en meren (Wetzel 2001).

eigenschap	rivieren en beken	meren
temperatuurvariaties	snel, groot (alleen in beken)	langzaam, stabiel
optreden stratificatie	zelden	vaak
spatiële verschillen (zomer)	koud bovenstrooms, warmer benedenstrooms (alleen in grote rivieren)	warmer bovenlaag (epilimnion) en kouder diepe laag (hypolimnion)
grondwaterinvloed	proportioneel veel grondwaterinvloed t.o.v. oppervlakkige afvoer; lagere temperaturen	alleen van belang in kwel-ontvangende meren, kan temperatuur iets doen afnemen
invloed zijtakken	aanzienlijk effect, als zijtakken verschillen van hoofdstroom	klein, beperkt tot waterontvangende zone
effect beschaduwning	aanzienlijk, meestal met een seizoenspatroon in bovenstroomse zones; kan een nivellerend effect hebben op thermische stabiliteit	meestal zeer klein of verwaarloosbaar
ijsvorming	tijdelijk	langdurig, vergemakkelijkt variaties
schuren van ijs	krachtig, uitgebreid	alleen benedenwindse oeverzone

Tabel 4. Effecten van klimaatverandering op het warmtebudget van verschillende watersystemen, - afkoelend effect, + opwarmend effect

	stilstaand		stromend	
	sloot	meer	beek	rivier
instraling zonlicht	0/-	-	0/-	0/-
lucht T	+	+	+	+
opmerkingen	in heldere sloten zal instraling ook het sediment opwarmen	in ondiepe meren zit een aanzienlijk deel van de warmte opgeslagen in het sediment	beschaduwde beken ondervinden vooral effect van lucht T	lucht T is belangrijk, maar instraling kan ook belangrijk zijn

4 Klimaatverandering: wijzigingen in toevoer van organisch materiaal

4.1 Inleiding

Oppervlaktewater kan niet losgezien worden van de terrestrische omgeving. Veranderingen in de omgeving zullen doorwerken in het aquatische systeem. Op grotere schaal bepaalt het gehele stroomgebied de waterkwaliteit van het water. Op kleinere schaal is de oeverzone een bron van organisch materiaal. De oeverzone is voor sommige stromende systemen de belangrijkste bron van energie.

Door klimaatverandering zal zowel de hydrologie van het stroomgebied veranderen als de toevoer van organisch materiaal vanuit de oeverzone. In dit hoofdstuk worden alleen veranderingen in de toevoer van organisch materiaal behandeld. De volgende aspecten zijn hiervoor belangrijk:

- aanvoer van blad (en groter organisch materiaal zoals twijgen, takken, boomstammen); hiervoor zijn vooral bomen en planten verantwoordelijk. Heeft klimaatverandering een effect op de kwaliteit van het blad?
- hoeveelheid opgelost organisch koolstof (dissolved organic C = DOC); moeras- en veengebieden zijn een belangrijke bron van DOC voor ontvangende systemen. Wat voor effect heeft klimaatverandering op de afvoer van DOC vanuit moeras- en veengebieden?

4.2 Effecten van verhoogde CO₂ en temperatuur op voedselkwaliteit van blad

Blad is een belangrijke bron van organisch materiaal voor vooral (kleinere) stromende systemen. In het water wordt het blad afgebroken door verschillende organismen. Bepaalde macrofauna soorten knippen het blad kleiner. Tegelijkertijd ontwikkelt zich op het blad een biofilm van bacteriën, schimmels en algen die het blad verder afbreken. Deze biofilm bepaalt grotendeels de voedselkwaliteit van het blad voor de macrofauna. De groei van de biofilm is sterk gereguleerd door fysische factoren als temperatuur, licht en zuurstof.

Experimenteel onderzoek laat zien dat het aandeel algen in de biofilm en de groei van twee macrofaunasoorten toeneemt bij toenemende lichtintensiteit (Franken et al. 2005). Als de instraling op blad door klimaatverandering toeneemt, kan dit een positief effect hebben op de voedselkwaliteit van het blad voor macrofauna organismen.

In verscheidene experimenten is het effect van temperatuur op afbraak van blad onderzocht. Een experiment in een meer in Alaska laat zien dat bij een temperatuurstoename van 10 °C de activiteit van de microbiële gemeenschap is

verdubbeld en de afbraak van *Carex* vegetatie met 50% is gestegen (Federle et al. 1982). Experimenten met de waterplant *Erianthus giganteus* (soort pluimglas) tonen aan dat de microbiële afbraakactiviteit exponentieel stijgt bij toenemende temperatuur. De Q_{10} van dit proces is 2,56, wat inhoudt dat een temperatuurstijging van 10 °C het afbraakproces 2,56 keer versnelt (Kuehn et al. 1999).

De voedselkwaliteit van het blad zelf zal waarschijnlijk veranderen als gevolg van klimaatverandering. In de fotosynthese wordt CO_2 gebruikt voor de opbouw van celmateriaal. De algemene hypothese die door de meeste onderzoekers wordt gehanteerd is dat een hogere atmosferische CO_2 concentratie een verhoogd C-gehalte in de terrestrische vegetatie zal geven. Voedselkwaliteit wordt vooral bepaald door gehalte aan N (nodig voor eiwit) en P (nodig voor ATP, energievoorziening van de cel). Een verhoogd gehalte aan C doet het relatieve aandeel aan N en P verminderen. Dit wordt gezien als een verslechtering van de voedselkwaliteit. Dit kan de afbraak door macrofauna organismen in het water belemmeren (Lake et al. 2000).

Het meeste terrestrische onderzoek richt zich op het gehalte N en de verhouding C:N. Er is een aantal hypothesen geformuleerd die het mechanisme verklaren waardoor het gehalte aan N lager is (Gifford et al. 2000):

- "verdunning" van N door accumulatie van niet-structurele koolstofverbindingen (suikers, zetmeel, de eerste producten van de fotosynthese);
- relatieve toename synthese van secundaire koolstof verbindingen die weinig N bevatten (lignine, tannine, polyfenolen);
- reflectie van natuurlijke afname in N concentratie als een plant groter groeit. De versnelde groei bij verhoogd CO_2 versnelt dit proces;
- gemiddeld over de gehele plant is er een verandering in verdeling van droge stof naar onderdelen met een laag N gehalte, zoals houtige onderdelen en wortels;
- in blad vindt er een metabolische regulatie plaats naar minder enzymen en dus minder N.

Het effect van verhoogd atmosferisch CO_2 op stikstof gehalte en C:N van blad is in een aantal studies onderzocht (Tabel 5).

Tabel 5. Overzicht effect verhoogd atmosferisch CO₂ op C:N ratio blad terrestrische vegetatie.

soort	behandeling	effect op C:N blad	opmerkingen	referentie
<i>Lepidium latifolium</i> (kruidkers)	2x ambient CO ₂	+ 38 tot 51 %	afhankelijk van bodemvruchtbaarheid	Blank & Derner 2004
<i>Danthonia richardsonii</i> (soort tandjesgras)	2x ambient CO ₂	+ 35 %	afhankelijk externe N input	Gifford et al. 2000
<i>Populus deltoides</i> (populier)	+ 200 ppm ambient CO ₂	geen effect		Wait et al. 1999
<i>Quercus robur</i> (zomereik)	+ 340 ppm ambient CO ₂	geen effect	wel een verlaagd N gehalte blad	Buse et al. 1998
<i>Betula pendula</i> (zilverbek)	2x ambient CO ₂	+ 17 %	afname N en toename zetmeel	Riikonen et al. 2005
review	2x ambient CO ₂	+ 20 tot 30%	zowel bij C3 als bij C4 planten	Ehleringer et al. 2002
<i>Castanea vesca</i> (tamme kastanje)	2x ambient CO ₂	+ 88 %	dikkere bladen, alleen in de eerste 12 weken een verlaagde decompositie van bladafval	Coûteaux et al. 1991

Tegen de algemene hypothese dat verhoogd CO₂ in de lucht zal resulteren in een verhoogde C:N ratio van het blad kan volgens Gifford et al. (2000) het volgende ingebracht worden. Het effect van verhoogd CO₂ hangt volgens deze auteurs af van de tijdschaal waarop gekeken wordt en welk deel van de plant bekeken wordt. Uit de studie van Gifford et al. (2000) bleek het volgende:

- een verhoogde C:N ratio in gras trad op in de eerste twee maanden, maar niet na 130 dagen;
- een duidelijk CO₂ effect was waarneembaar in eerste groeiseizoen, maar niet in tweede groeiseizoen van beuk en eik zaailingen;
- op lange termijn zal een vegetatie die gelimiteerd wordt door een andere nutriënt dan C, geen reactie vertonen op een verhoogde CO₂ concentratie.

C3 versus C4 planten:

Er zijn van het fotosyntheseprocess in planten twee mechanismen bekend waarmee celmateriaal wordt opgebouwd, C3 route en C4 route. In het algemeen hebben C4 planten een lager eiwit gehalte dan C3 planten, hierdoor is de C:N ratio veel hoger wat inhoudt dat C4 planten voedsel van mindere kwaliteit zou zijn. Door toenemende CO₂ concentraties wordt het C4 mechanisme onvoordeliger dan het C3 mechanisme. Dit zal een positief effect hebben op het aandeel C3 planten in de vegetatie en potentieel een positief effect hebben op de voedselkwaliteit van het blad (Ehleringer et al. 2002).

C3 planten hebben een fotosynthese route waarbij het enzym Rubisco zowel de carboxylase katalyseert (opbouw celmateriaal met 3-koolstof moleculen), als ook oxygenase (Fotorespiratie). Bij een hogere temperatuur en lagere CO₂ verloopt de oxygenase sneller en wordt er minder celmateriaal opgebouwd. Een evolutionaire oplossing is een andere route waarbij celmateriaal wordt opgebouwd met 4-koolstof moleculen. Zo kan ook bij hogere temperaturen efficiënt celmateriaal worden opgebouwd.

4.3 Afvoer DOC vanuit veen naar ontvangend water

Moeras- en veensystemen zijn een belangrijke bron van DOC voor ontvangend water. In het oppervlaktewater vervult DOC verschillende functies. Ten eerste is het een voedingsbron voor bacteriën. De herkomst van DOC is bepalend hoe goed bacteriën het kunnen benutten. Ten tweede absorbeert DOC het zonlicht, hierbij komt warmte vrij. De DOC concentratie bepaalt mede hoe diep het zonlicht doordringt in het water en dit bepaalt weer de diepte van de spronglaag in gestratificeerde systemen.

Klimaatverandering kan op verschillende manieren ingrijpen op het DOC budget van moeras- en veensystemen. Ten eerste zal de DOC concentratie in het poriewater toenemen doordat de microbiële productie toeneemt bij hogere temperatuur. Deze toename kan variëren tussen de 20 en 60% (Pastor et al. 2003; Freeman et al. 2004). Ten tweede zal de evapotranspiratie toenemen bij hogere temperatuur, dit werkt door in het waterniveau en afvoer uit het systeem. Of er een toename of een afname van de afvoer van DOC zal zijn hangt af van de balans tussen enerzijds toename in DOC concentratie en anderzijds een verandering in volume waterafvoer. Er zijn studies die een toename van DOC afvoer laten zien, door toename DOC concentratie bij gelijkblijvende waterafvoer (Freeman et al. 2001 2004). Een andere studie laat zien dat de DOC afvoer kan afnemen, doordat de waterafvoer uit het veensysteem afneemt (Pastor et al. 2003).

Een toename in DOC in het ontvangende water kan gunstige effecten hebben. Ten eerste is DOC voedselsubstraat voor micro-organismen, een toename in DOC kan de microbiële activiteit verhogen. Ten tweede zal een toename in DOC de ultraviolette straling meer uitdoven en beschermt zo organismen tegen de schadelijke effecten van UV-straling. Negatieve effecten van een toename van DOC kunnen optreden als het water gebruikt gaat worden als bron voor drinkwater (Freeman et al. 2004).

4.4 Samenvatting veranderde toevoer organisch materiaal

Klimaatverandering zal de volgende effecten kunnen hebben op de balans van organisch materiaal:

- de kwaliteit van het blad zal waarschijnlijk verminderen doordat de C:N verhouding gaat toenemen;
- door de verminderde voedselkwaliteit van het blad kan de afbraak door macrofauna verminderen;
- de hogere watertemperatuur zal de microbiële afbraak processen stimuleren;
- de DOC concentratie kan veranderen, dit hangt sterk samen met de hydrologie en het aanvoergebied.

5 Klimaatverandering: effecten op primaire productie in aquatische ecosystemen

5.1 Effecten klimaatverandering op waterplanten

Het is te verwachten dat waterplanten, vooral emergente soorten die CO₂ uit de lucht en nutriënten uit de voedselrijke waterbodem gebruiken, de grootste toename in groei zal vertonen als gevolg van klimaatverandering. Toch zijn er nog maar weinig experimenten gedaan naar het effect van toegenomen CO₂ en/of toegenomen temperatuur op de groei van waterplanten.

In een interactie-experiment is het gecombineerde effect van temperatuur (+ 2.5 °C) en CO₂ (verdubbeling) op Holpijp onderzocht. Temperatuur heeft een sterker effect dan CO₂, zonder een significante interactie tussen temperatuur en CO₂. De temperatuurstoename heeft geresulteerd in een grotere scheut dichtheid (toename 14%), scheut lengte (toename 7%) en scheut biomassa dichtheid (toename 90%). Holpijp zal door de verwachte klimaatverandering sneller groeien en een grotere scheut biomassa produceren (Ojala et al. 2002).

In een veldexperiment is gedurende 17 jaar het effect van een verdubbeling in CO₂ onderzocht op zeggenvegetatie in een zoutwatermoeras (*Scirpus olneyi*, een cypergrassoort). Dit onderzoek laat zien dat er duidelijke verschillen zijn tussen initiële respons (eerste 5 jaar) en lange-termijn adaptatie. In de eerste fase wordt de fotosynthese met 80% gestimuleerd door een verdubbeling in CO₂, en de scheut dichtheid wordt met 16% gestimuleerd. Op de lange termijn wordt de fotosynthese met 35% gestimuleerd en de stimulatie van scheut dichtheid neemt elk jaar toe, tot 128% na 17 jaar (Rasse et al. 2005).

Een laatste voorbeeld is het gecombineerde effect van CO₂ (toename in het water) en licht (high, medium en low) op Oeverkruid (*Littorella uniflora*), een kenmerkende oeverplant voor oligotrofe systemen met lage hardheid. Zowel licht als CO₂ heeft een positief effect op de groei van Oeverkruid, zonder een significante interactie. De biomassa van blad en wortels is toegenomen in de verhoogde CO₂ behandeling, met respectievelijk 75% en 90% (Andersen et al. 2005).

5.2 Effecten verhoogd CO₂

De toename van CO₂ in de atmosfeer zal ook invloed hebben op de koolstofhuishouding van een aquatisch ecosysteem. Hoe groot het effect zal zijn wordt vooral bepaald door de overdracht van CO₂ vanuit de lucht naar het water. Aangezien diffusie van gassen in water langzaam verloopt, wordt de flux van CO₂ vooral bepaald door de beweging van water. In turbulente wateren zou het effect van toename in lucht CO₂ dus sterker moeten doorwerken op CO₂ in water en zo op plantengroei.

In de fotosynthese wordt anorganisch koolstof (CO_2 en HCO_3^-) gebruikt voor de opbouw van celmateriaal. De beschikbaarheid van anorganisch koolstof in aquatische ecosystemen hangt af van de alkaliniteit van het water en de respiratie in het systeem. Systemen die een hoge alkaliniteit hebben en/of een hoog gemeenschapsmetabolisme zullen minder afhankelijk zijn van atmosferisch CO_2 en dus ook minder effecten ondervinden van verhoogd CO_2 .

Opgelost CO_2 in water vormt samen met een watermolecuul het zwakke zuur H_2CO_3 . Dit zuur kan afhankelijk van de pH 1 of 2 H^+ afsplitsen en vormt zo HCO_3^- of CO_3^{2-} . Dit staat bekend als het koolzuurevenwicht. De verdeling van de verschillende vormen van CO_2 wordt gereguleerd door de pH. Bij een pH lager dan 4.5 is alle C in de vorm van CO_2 of H_2CO_3 aanwezig. Bij een pH van 8.3 is alle C in de vorm van HCO_3^- aanwezig, bij een pH >12 is alle C in de vorm van CO_3^{2-} aanwezig. Omgekeerd, veranderingen in hoeveelheid CO_2 in een systeem, uit de lucht of door respiratie of fotosynthese processen, kan de pH veranderen. Fotosynthese (verbruik van CO_2) leidt tot een hogere pH, respiratie leidt tot een lagere pH.

Alkaliniteit, ook wel zuurbindend vermogen genoemd, wordt in de meeste wateren vooral bepaald door de concentratie HCO_3^- en CO_3^{2-} . Dit bepaalt in belangrijke mate hoe goed een systeem gebufferd is tegen pH-schommelingen.

Alle waterplanten en algen kunnen CO_2 gebruiken voor fotosynthese, sommige waterplanten en algen kunnen ook HCO_3^- gebruiken. De affiniteit voor CO_2 en HCO_3^- verschilt per waterplant/alg. Waterplanten die alleen CO_2 kunnen gebruiken hebben vaak een hogere affiniteit voor CO_2 dan waterplanten die zowel CO_2 als HCO_3^- kunnen gebruiken. In het algemeen hebben algen een hogere affiniteit voor CO_2 en HCO_3^- dan waterplanten. Soorten met een hoge affiniteit zullen minder snel C-gelimiteerd zijn, en daardoor ook minder gevoelig zijn voor veranderingen in C beschikbaarheid veroorzaakt door veranderingen in atmosferisch CO_2 .

Veldexperimenten met algen in de Atlantische Oceaan laten een toename in primaire productie zien bij een verhoogde CO_2 concentratie (Hein & Sand-Jensen 1997). Experimenten met waterplanten hebben aangetoond dat een toename van CO_2 concentratie in het water de groei van waterplanten stimuleerde, vooral de waterplanten die alleen CO_2 als koolstofbron kunnen gebruiken (Vadstrup & Madsen 1995; Madsen et al. 1998).

Modelsimulaties voor algen en waterplanten laten zien dat effecten van verhoogd CO_2 in de atmosfeer op de groei van waterplanten alleen optreden in eutrofe systemen die koolstofgelimiteerd zijn door een lage gemeenschapsrespiratie en lage lucht-water uitwisseling (Schippers et al. 2004a). Aansluitende modelsimulaties voor verschillende algensoorten, aangevuld met labexperimenten, laten zien dat bij een verdubbeling van atmosferisch CO_2 , primaire productie van mariene algensoorten met 40% kan toenemen en primaire productie van zoetwater algensoorten zelfs met 50% kan toenemen (Schippers et al. 2004b).

Het meeste onderzoek naar effecten van verhoogd CO_2 is tot nu toe gericht op mariene systemen (oceanen). De studies van Schippers en co-auteurs (2004a 2004b) laten zien dat effecten op zoetwateralgen mogelijk groter kunnen zijn dan effecten op

mariene soorten. Hun voorspelling is dat vooral in eutrofe systemen, waar N en P niet limiterend zijn, een toename in atmosferisch C kan leiden tot een versterking van al optredende blauwalgenbloei (Schippers et al. 2004b).

5.3 Effecten verhoogde temperatuur

In Engeland zijn microcosm experimenten uitgevoerd, waarbij de effecten van een temperatuurstijging van 3 °C, het toevoegen van nutriënten, en de aanwezigheid van vis zijn onderzocht op ondiepe, waterplanten gedomineerde systemen (McKee et al. 2002; Moss et al. 2003). Temperatuurstijging had nauwelijks effect op de systemen. De biomassa aan waterplanten was hoog en werd niet beïnvloed door de verhoogde temperatuur. De soortensamenstelling veranderde wel, in de verwarmde microcosms nam de groeisnelheid en het aandeel van de exoot Gekrulde waterpest (*Lagarosiphon major* synoniem *Elodea crista*) toe (McKee et al. 2002). De conclusie van deze studie is dat in ondiepe, niet gestratificeerde, waterplantgedomineerde systemen, toename van temperatuur geen grote effecten zal veroorzaken. Echter, nutriënten en aan- of afwezigheid van vis hebben wel een grote invloed op het ecosysteem. Volgens McKee en Moss zal het huidige beheer dat gericht is op helder, waterplantgedomineerde systemen waarschijnlijk ook een beschermend effect geven tegen klimaatverandering. In troebele, algengedomineerde systemen kan klimaatverandering wel een effect hebben, en is de kans groter op bloei van blauwalgen (Moss et al. 2003).

Er is een latitudinaal effect op de primaire productie in het water (door algen), namelijk een afnemende productie bij toenemende breedtegraad. De verwachting is dat door klimaatverandering dit patroon zal verschuiven, de toename in temperatuur en nutriënten zal resulteren in toename productiviteit in noordelijke systemen (Flanagan et al. 2003).

Samenvattend betekent het dat de toename in atmosferisch CO₂ een stimulerend effect kan hebben op de aquatische primaire productie, vooral in eutrofe systemen. Het effect van temperatuur kan in potentie ook een stimulerend effect hebben. Echter, Moss et al. (2003) laten zien dat de structuur van het ecosysteem van invloed is op de grootte van de temperatuurseffecten.

5.4 Andere effecten klimaatverandering op aquatische ecosystemen

Naast de hierboven beschreven effecten van klimaatverandering op watersystemen, kunnen er nog meer effecten optreden. Deze worden hier kort beschreven.

- Relatie hogere watertemperatuur en zuurstofconcentratie;

De oplosbaarheid van zuurstof in water is temperatuursafhankelijk. Bij een hogere watertemperatuur kan er minder zuurstof oplossen in het water. Dit is vooral voor vissen en andere zuurstofgevoelige soorten belangrijk.

- Stimulans nutriënten cycli;

De cycli van nutriënten en energie zullen gestimuleerd worden als gevolg van klimaatverandering. Twee processen zijn hierbij belangrijk: 1) de verlenging van het groeiseizoen en 2) het stimulerend effect van hogere watertemperatuur op primaire en secundaire productie.

- Waterkwaliteit;

De waterkwaliteit kan via meerdere mechanismen beïnvloed worden, in de meeste gevallen zal de kwaliteit achteruitgaan. Een hogere temperatuur en langer groeiseizoen bevorderen de bloei van blauwalgen. Een hogere temperatuur bevordert ook botulisme en daarmee kans op sterfte onder de watervogels. De waterkwaliteit wordt ook via veranderingen in hydrologie beïnvloed. De verwachting is dat de waterafvoer in de zomer lager zal zijn. Dit zal een negatief effect hebben op de waterkwaliteit, omdat er dan minder water is om vervuiling te verdunnen (Senhorst & Zwolsman 2005).

- Interactie met andere stressoren;

Veel ecosystemen staan al onder druk vanwege andere antropogene invloeden, zoals eutrofiëring, verzuring, belasting met bestrijdingsmiddelen, andere verontreinigingen, ingrepen in hydrologie.

- Relatie pH en temperatuur;

De pH kan stijgen als gevolg van klimaatverandering. De volgende processen liggen hieraan ten grondslag: toename primaire productie, verlenging groeiseizoen, toename verwerking en daardoor toename depositie base kationen (= verhoging alkaliniteit).

De effecten zullen het grootst zijn op systemen die nu een kort groeiseizoen hebben, lage alkaliniteit, en een klein stroomgebied t.o.v. wateroppervlakte hebben. Een verhoging van pH is al aangetoond voor alpine meren (Koinig et al. 1998) en meren in Canada (Schindler et al. 1996a). Voor Nederlandse wateren zal vooral de toename in primaire productiviteit een verhoging van de pH kunnen bewerkstelligen.

- Zoutindringing in het oppervlaktewater;

Als gevolg van de zeespiegelstijging en afnemende rivierafvoer in de zomer zal het zoute zeewater verder de mondingsgebieden van de rivieren indringen. Dit zal nadelige gevolgen hebben voor drinkwaterinname en landbouw. De verwachting is dat vooral de frequentie van een zout of extreem zout jaar zal toenemen. De duur van de periode waarin het water niet kan worden gebruikt door de landbouw zal verdubbelen (MNP 2005). Zoute kwel is vooral een probleem in diepe polders in het westen van het land. Dit zijn gebieden waar nog veel intensieve landbouw plaatsvindt, welke niet meer ingesteld is op wisselend zoutgehalte (Roos & Woudenberg 2004).

5.5 Samenvatting effecten op aquatische ecosystemen

Tabel 6 geeft een overzicht van potentiële effecten die klimaatverandering kan hebben op aquatische ecosystemen. Deze algemene effecten zijn omgezet naar effecten die bij specifiek Nederlandse systemen kunnen optreden (Tabel 7). Hieruit kan geconcludeerd worden dat in het algemeen systemen voedselrijker zullen worden, door enerzijds stimulering van nutriënten cycli, en anderzijds meer input van organisch materiaal vanuit de terrestrische omgeving. Voor stilstaande systemen zal

de kans op blauwalgenbloei en botulisme toenemen. In stromende systemen zal vooral de vispopulatie effect ondervinden.

In deze literatuurstudie is niet ingegaan op veranderingen in hydrologie, zoals extremen in rivierafvoer, veranderingen in waterpeil, veranderingen in oppervlakkige afvoer, verblijftijd in meren, etc. Echter, uit de bestudeerde literatuur komt duidelijk naar voren dat interacties tussen veranderingen in temperatuur en/of CO₂ en veranderingen in hydrologie vaak de sterkste effecten geven.

Tabel 6. Samenvatting effecten klimaatverandering op aquatische ecosystemen (Mulholland et al. 1997).

klimaat karakteristiek	effect op aquatisch ecosysteem	
	direct effect	indirect effect
jaar gemiddelde lucht T	groeiseizoen (vooral wetlands) afbraak organisch materiaal nutriënten cyclus	
zomer lucht T, warmtestraling	afwatering (via evapotranspiratie) habitat in oppervlaktewater	toename vraag naar electriciteit: meer koelwater zal water T doen stijgen
minimale winter lucht T		via veranderingen in landbouw: eutrofiëring en hydrologische veranderingen
zomer droogte	habitat (via opgelost zuurstof) waterkwaliteit (toename toxicanten en nutriënten)	vraag naar water: lagere afvoer
intensiteit/duur neerslag	erosie en sedimentatie stress (vis, mollusken, macrofauna) eutrofiëring (via afwatering landbouw/stedelijk gebied)	vergroot extremen
winter/voorjaar neerslag	hydroperiode (wetland) rivier productiviteit (via effecten op rivier-uiteerwaard interacties) reservoir en estuarium doorstroming (stratificatie, zuurstofloosheid)	

Tabel 7. Effecten van klimaatverandering op zoetwater ecosystemen (hydrologische effecten buiten beschouwing gelaten)

	stilstaand		stromend	
	sloot	meer	beek	rivier
nutriëntencyclus	stimulering	stimulering	stimulering	stimulering
effect meer CO ₂ op primaire productie	stimulering	stimulering	stimulering	stimulering
effect hogere T op primaire productie	beperkt effect	beperkt effect	beperkt effect	beperkt effect
aanvoer blad			grotere aanvoer blad, kwaliteit blad verandert	grotere aanvoer blad, kwaliteit blad verandert

6 Temperatuur: seizoensverloop in oppervlaktewateren

6.1 Inleiding

De watertemperatuur oefent direct en indirect grote invloed uit op aquatische systemen, zowel in hydrologische als biologische zin. Processen zoals het optreden van stratificatie zijn het directe gevolg van het ontstaan van temperatuurverschillen. Dit beïnvloedt indirect het zuurstofgehalte van het water, wat vervolgens weer gevolgen heeft voor de in het water aanwezige organismen.

De effecten van een temperatuurstijging als gevolg van klimaatverandering kunnen alleen goed begrepen worden als het huidige temperatuurverloop in de Nederlandse oppervlaktewateren bekend is. In dit hoofdstuk wordt een algemeen overzicht gegeven van het temperatuurverloop in stilstaande en stromende wateren. Hierbij wordt ook de relatie tussen het temperatuurverloop en het voorkomen van bepaalde soorten of ecosystemen belicht.

6.2 Diepe stilstaande wateren

6.2.1 Seizoensverloop in watertemperatuur

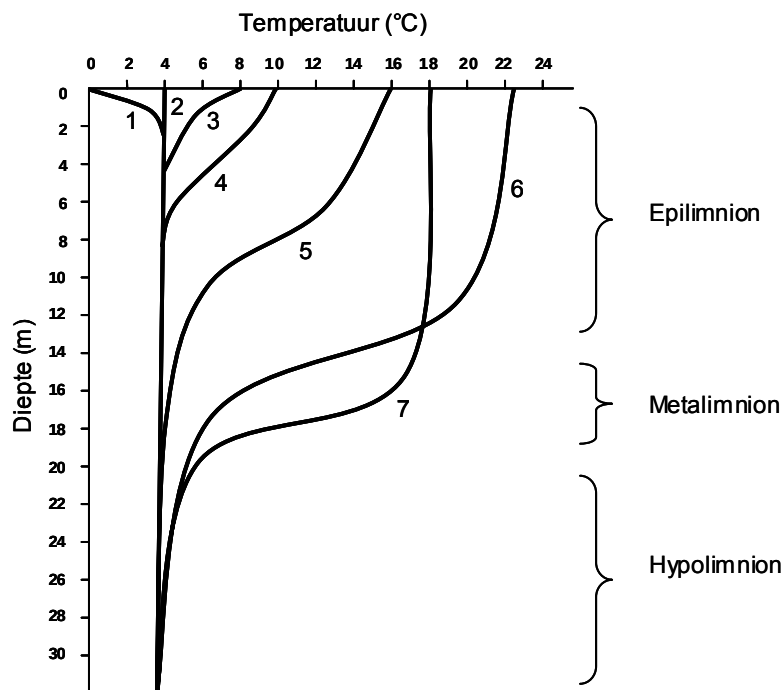
Het watertemperatuurverloop over de seizoenen in diepe meren wordt gekenmerkt door een jaarlijks terugkerend proces van stratificatie. Stratificatie heeft tot gevolg dat er een gelaagdheid in het water ontstaat. De bovenlaag wordt epilimnion genoemd. Dit is een laag van enkele meters dikte met een vrijwel constante temperatuur. Ook vormt zich een bodemlaag met een eveneens constante maar veel lagere temperatuur; het hypolimnion. Beide lagen worden gescheiden door het metalimnion, wat gekenmerkt wordt door een met de diepte zeer snel afnemende temperatuur. De gradiënt van temperatuurverandering in het metalimnion wordt thermocline genoemd.

Stratificatie is een jaarlijks terugkerend dynamisch proces. Het ontstaan van stratificatie is het gevolg van een combinatie van dichtheidsverschillen van het water, opwarming door de zon en menging door de wind. Ringelberg (1976) beschrijft het proces van stratificatie in meren aan de hand van 7 situaties die gedurende het jaar optreden (Figuur 7).

Wanneer er in de winter ijs ligt, stijgt de temperatuur van 0°C aan het wateroppervlak tot 4°C op grotere diepte (situatie 1). De watermassa is stabiel, want het soortelijke gewicht van het water neemt toe met de diepte en de wind kan het water niet mengen. Wanneer het ijs in het voorjaar smelt, worden de verschillen in dichtheid kleiner en kan de wind voor vermenging zorgen. Er ontstaat een homeotherme situatie; de hele waterkolom wordt 4°C (situatie 2). Stijgt de temperatuur aan de oppervlakte verder, dan heeft dit opnieuw dichtheidsverschillen tot gevolg. Het

soortelijke gewicht van de bovenste waterlaag neemt af, waardoor het warmere water aan de oppervlakte blijft. De wind mengt dit water, zodat de temperatuur van de waterkolom tot op grotere diepte stijgt (situatie 3 en 4).

In de loop van het voorjaar en de voorzomer neemt de kans op harde wind geleidelijk af. Daardoor vindt op dagen met weinig wind verdere opwarming snel plaats. De dichtheidsverschillen worden uiteindelijk zo groot dat de in kracht afgenomen wind niet meer in staat is om de gehele opgewarmde waterlaag te mengen. Er ontstaat een zone waar de temperatuur sneller dan op een andere diepte verandert; de thermocline (situatie 5). Deze wordt in de loop van de zomer steeds duidelijker.



Figuur 7. Het temperatuurverloop gedurende het ontstaan van stratificatie. Voor situatie 6 is de verdeling in epi-, meta- en hypolimnion aangegeven. Zie tekst voor verklaring van de cijfers (gewijzigd naar Ringelberg 1976).

Er is nu een duidelijke scheiding ontstaan in epilimnion, metalimnion en hypolimnion; de zomerstagnatie (situatie 6). Oppervlakte en diepte van het meer, in combinatie met de hoeveelheid invloed die de wind op het meer heeft (beschutting), bepalen de diepte waarop in de zomer het metalimnion optreedt. In een beschut liggende kleine doorbraakkolk ontwikkelt zich al een thermocline op enkele meters diepte, maar in een groot meer pas vanaf 15 m diepte.

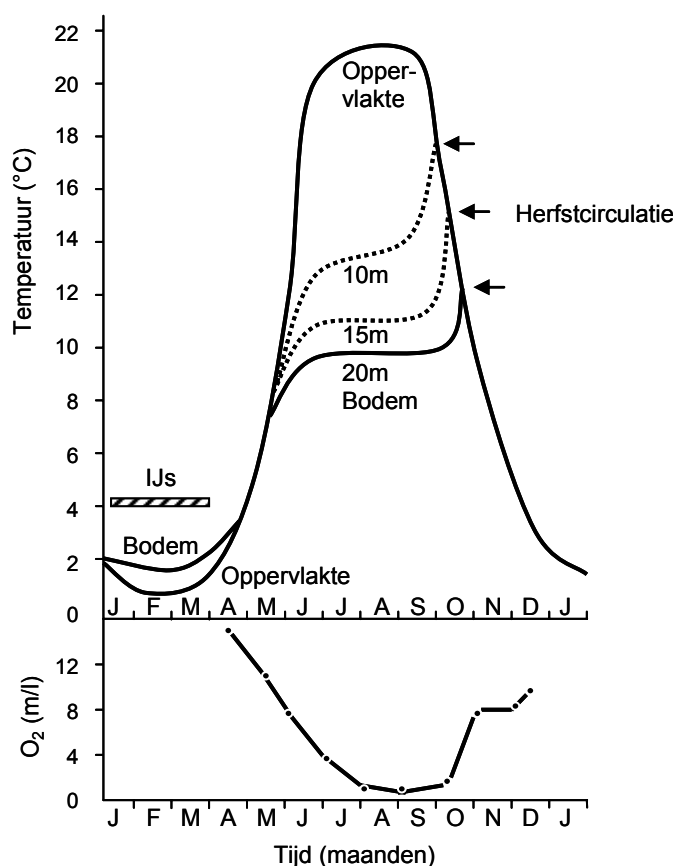
Afkoeling in het najaar heeft tot gevolg dat het epilimnion langzaam weer mengt met de rest van de waterkolom (situatie 7). Dit wordt de herfstcirculatie genoemd.

6.2.2 De invloed van watertemperatuur op levensgemeenschappen

In meren is een zonatie van levensgemeenschappen aan te treffen die verandert bij een toenemende diepte. Fotosynthese verloopt in algen en macrofyten alleen bij voldoende licht. Op grotere diepte is dit niet aanwezig; ze zijn dan ook beperkt tot de bovenste waterlaag of de ondiepe gedeelten van een meer. Fauna is in het hele meer aan te treffen. Op grotere diepte neemt de soortenrijkdom echter af. Stratificatie is hier één van de oorzaken van, zowel direct als indirect. Direct beïnvloedt de watertemperatuur het functioneren en de verspreiding van organismen. Indirect heeft stratificatie verschillen in de fysische eigenschappen van de verschillende waterlagen tot gevolg, zoals verschillen in zuurstofconcentratie en nutriënten (Jónasson 2004).

De zuurstofconcentratie op verschillende dieptes speelt een belangrijke rol (Figuur 8). De hoeveelheid zuurstof in het water is sterk gerelateerd aan de watertemperatuur (Kersting 1981). In een meer waar stratificatie optreedt, kunnen grote verschillen in zuurstofconcentratie ontstaan tussen de verschillende lagen, vooral in de zomer. Het epilimnion is zuurstofrijk. Dit heeft twee oorzaken: fytoplankton en macrofyten produceren zuurstof en er vindt zuurstofuitwisseling met de lucht aan het wateroppervlak plaats. Omdat een groot gedeelte van de beschikbare zuurstof afkomstig is van fotosynthese, speelt de helderheid van het water hierbij dus ook een belangrijke rol. In helder water is tot op grotere diepte fotosynthese mogelijk en daarmee dus zuurstofproductie (Kersting 1981).

Het hypolimnion daarentegen heeft tijdens de zomerstagnatie vaak een lagere zuurstofconcentratie. Consumptie van zuurstof door met name bacteriën en verbruik bij chemische oxidatie van organisch materiaal op de bodem zijn hier de oorzaak van. In de zomer kan het hypolimnion vrijwel anaëroob worden (Ringelberg 1976, Jónasson 2004).



Figuur 8. De bovenste grafiek geeft het temperatuurverloop in het Esrom meer, Denemarken, gedurende 1 jaar weer. In het voorjaar treedt bij 7,5-8°C stratificatie op. De watertemperatuur aan de oppervlakte blijft vervolgens stijgen, terwijl de temperatuur bij de bodem stabiliseert. Er ontstaat een aanzienlijk temperatuursverschil tussen het epi- en hypolimnion. De onderste grafiek geeft het zuurstofgehalte van nabij de bodem weer bij een primaire productie van $205 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (gewijzigd naar Jónasson 2004).

Het optreden van lange perioden met weinig zuurstof in het hypolimnion heeft tot gevolg dat de bodemfauna verarmt (Jónasson 2004). Slechts een gering aantal soorten kan onder deze omstandigheden overleven. Bepaalde Chironomidae en Oligochaeta zijn echter kenmerkend voor dit type habitat (Mol *et al.* 1982).

6.2.3 Effecten van een temperatuurstijging op het seizoensverloop in watertemperatuur

Het gevolg van een temperatuurstijging op het temperatuurverloop in diepe stilstaande wateren is seizoensafhankelijk (Ficke *et al.* 2005, De Stasio *et al.* 1996):

- Verdwijnen van winterstagnatie. Het uitblijven van bevrozing, door het optreden van milde winters, kan tot gevolg hebben dat de periode van herfstcirculatie zonder stabiele tussenfase overgaat in de voorjaarscirculatie.

- Versterking van de stratificatie. De opgewarmde hoeveelheid water wordt groter. Ook wordt vermenging moeilijker als gevolg van grotere temperatuur- en dichtheidsverschillen in het metalimnion.
- Verlenging van de periode van zomerstagnatie. Het stratificatieproces begint eerder in het jaar.

Wanneer er langere zomerstagnatie optreedt, wordt ook de zuurstofarme periode in het hypolimnion verlengd. Dit heeft twee redenen (Ficke *et al.* 2005):

- Het duurt langer voordat er circulatie optreedt en de lagen weer met elkaar vermengd worden, terwijl de hoeveelheid beschikbare zuurstof gelijk blijft.
- De hoeveelheid zuurstof in het hypolimnion daalt sneller. Als gevolg van een lichte temperatuurstijging stijgt onder andere het metabolisme van de bodemorganismen waardoor de beschikbare hoeveelheid zuurstof sneller verbruikt wordt.

6.3 Ondiepe stilstaande wateren

6.3.1 Seizoensverloop in watertemperatuur

In ondiepe wateren vindt in de meeste gevallen successie plaats. Dit heeft grote invloed op de morfologie van deze systemen. Sloten moeten bijvoorbeeld regelmatig geschoond worden om de constant plaatsvindende natuurlijke successie richting een terrestrische stadium te stoppen. Het temperatuurverloop en de effecten van een stijgende temperatuur zijn dan ook afhankelijk van het stadium waarin het systeem zich bevindt.

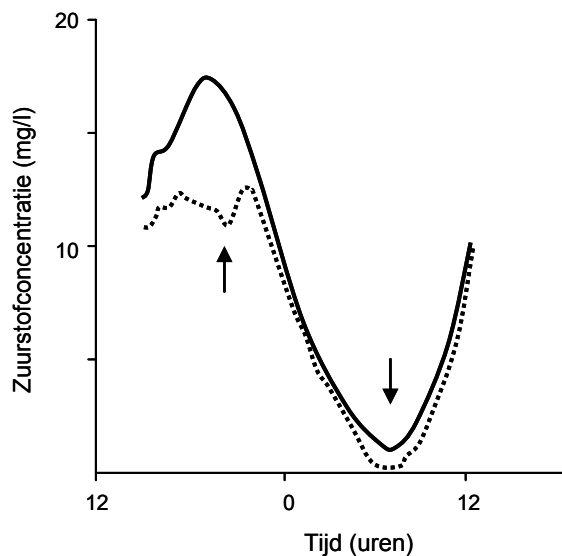
Het temperatuurverloop in poelen, sloten zonder stroming en ondiepe meren wordt gekenmerkt door grote temperatuurschommelingen. Ondiepe stilstaande wateren volgen veel sterker de luchttemperatuur dan diepe stilstaande wateren. Het water warmt zeer snel op, vaak tot op de bodem. Bepaalde factoren oefenen hier invloed op uit (Williams 1987):

- Troebelheid van het water. In troebel water wordt vooral de bovenste waterlaag zeer sterk opgewarmd, terwijl in helder water veel van de warmte geabsorbeerd wordt in het bodemslib, wat een meer gelijkmatige temperatuurverdeling tot gevolg heeft.
- Samenstelling en kleur van het bodemmateriaal. In helder water beïnvloedt dit de mate van warmteopname.

Net als in diepe stilstaande wateren treedt in ondiepe wateren stratificatie op, maar op een veel kleinere schaal. Alleen in zeer ondiepe wateren (< 20 cm) treedt geen stratificatie op. In dit watertype zijn de temperatuurschommelingen zeer groot, als gevolg van verwarming door de zon. In diepere poelen en meren ontstaat op warme, zonnige dagen stratificatie, maar dit wordt vrijwel altijd 's nachts weer doorbroken. De temperatuurschommelingen aan de oppervlakte zijn aanzienlijk, terwijl de schommelingen bij de bodem minder zijn. Van een thermocline is geen sprake

(Williams 1987). De grootte en diepte van het water speelt een grote rol bij het ontstaan van stratificatie. In kleine, beschut gelegen poelen treedt veel sneller stratificatie op dan in grote, ondiepe meren, omdat de invloed van wind (en dus turbulentie) hierop veel groter is (Scheffer 1998).

Het verloop van de temperatuur en zuurstofconcentratie in een 50 cm diepe sloot met een veenbodem is onderzocht door Kersting (1983). De temperatuur en het zuurstofgehalte zijn gemeten op 8 en 9 juni, op 10 cm onder het wateroppervlak en 10 cm boven de bodem (Figuur 9).



Figuur 9. Het verloop van de zuurstofconcentratie in een 50 cm diepe sloot gedurende 24 uur. De stippellijn geeft de zuurstofconcentratie 10 cm boven de bodem weer, de doorgetrokken lijn de zuurstofconcentratie 10 cm onder het wateroppervlak. Boven de bodem treden twee momenten met een verlaagde zuurstofconcentratie op (pijlen). Voor verdere verklaring van de figuur zie tekst (gewijzigd naar Kersting 1983).

Het bleek dat in de sloot in de loop van de dag stratificatie ontstond, met een maximaal temperatuurverschil van 3,6°C tussen beide meetpunten. Deze stratificatie bleek een bimodaal verloop van de zuurstofconcentratie bij de bodem te veroorzaken.

In de bovenlaag van de waterkolom was de zuurstofconcentratie overdag hoog, voornamelijk als gevolg van fotosynthese. De zuurstofconcentratie bij de bodem was lager en bleek overdag af te nemen, nog voordat de zuurstofconcentratie bij het wateroppervlak het maximum had bereikt. Als gevolg van de stratificatie was er overdag geen zuurstofuitwisseling mogelijk en ontstond er een steeds groter verschil in zuurstofconcentratie tussen de twee meetpunten. Aan het einde van de dag, wanneer het water begon af te koelen, zorgde menging van de onderste laag met de bovenste laag weer voor een gelijkmatige zuurstofverdeling. In de onderste laag zorgde dit weer voor een stijging van het zuurstofgehalte.

In sloten met een hoge bodemrespiratie, als gevolg van een dikke laag organisch materiaal op de bodem, kan stratificatie als gevolg van hoge watertemperaturen dus

leiden tot twee momenten met een lage zuurstofconcentratie: aan het einde van de dag en in de vroege ochtend. De lage zuurstofconcentratie aan het einde van de dag kan alleen worden opgeheven wanneer er voldoende afkoeling van het water plaatsvindt (Kersting 1983).

6.3.2 Effecten van een temperatuurstijging op het seizoensverloop in watertemperatuur

Ondiepe stilstaande wateren volgen veel sterker de luchttemperatuur dan diepe stilstaande wateren. Bij een temperatuurstijging zal het effect op het temperatuurverloop in ondiepe wateren dan ook meer uitgesproken zijn:

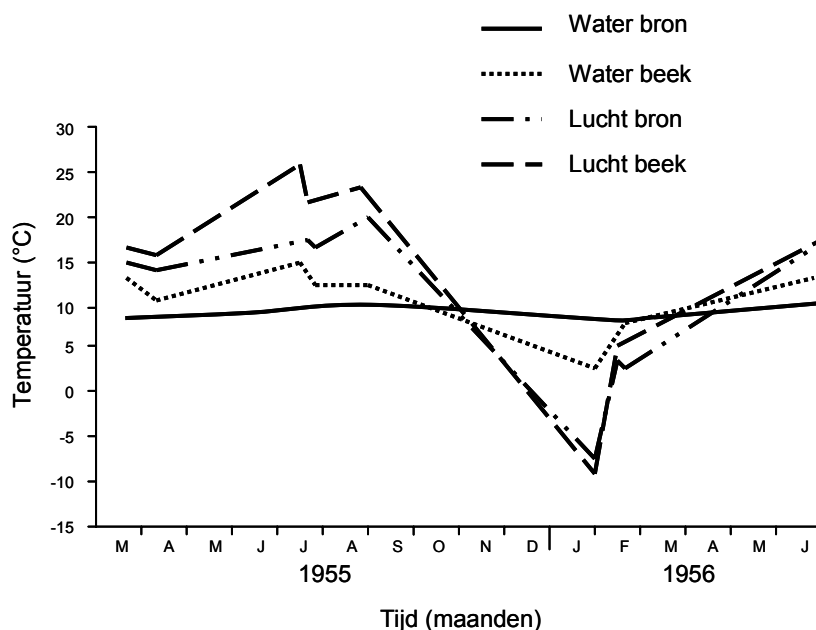
- Grotere temperatuurfluctuaties: gevolg van een verhoogde opwarming door een toename van de zoninstralingsenergie. Dit effect is het grootst in ondiepe, onbeschaduwde systemen. In beschaduwde systemen, zoals bospoelen, wordt de temperatuurfluctuatie enigszins gedempt.
- Versterkte stratificatie: toename periode met anaërobe zones in ondiepe wateren met veel organisch materiaal op de bodem (water met een hogere temperatuur kan minder zuurstof bevatten en heeft een hogere bodemrespiratie) en met weinig turbulentie.

6.4 Stromende wateren

6.4.1 Seizoensverloop in watertemperatuur

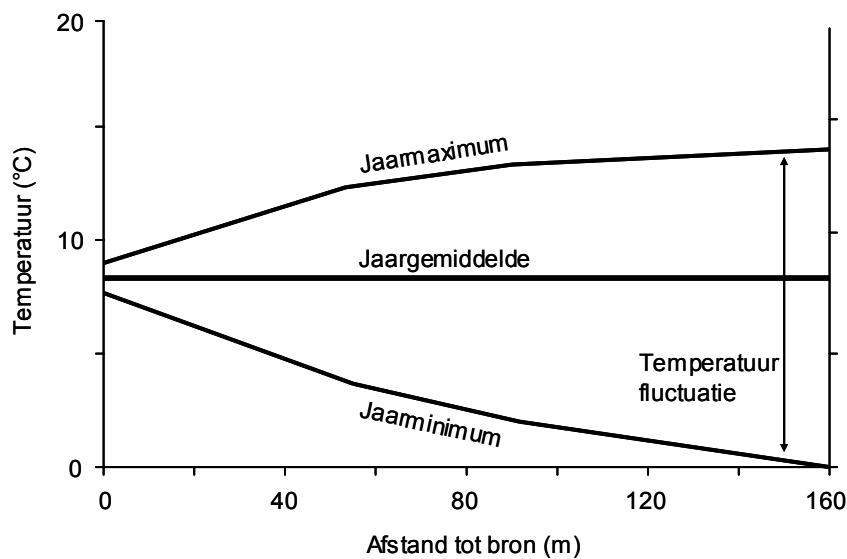
De watertemperatuur van stromende wateren varieert dagelijks, per seizoen en jaarlijks. De mate van temperatuurvariatie is afhankelijk van de beekorde. Stromende wateren zijn van bronbeek tot riviermonding ingedeeld aan de hand van een hiërarchisch systeem van beekorden (Hynes 1970). Tot de 1^e orde behoren beekjes zonder zijtakken, die vervolgens samenvloeien tot een 2^e orde beek. Samenvloeiende 2^e orde beken vormen samen een 3^e orde beek en zo gaat dit verder tot de rivier uiteindelijk uitmondt in zee. Het temperatuurverloop verandert langs deze longitudinale gradiënt.

De kleinste temperatuurschommelingen vinden plaats in bronnen (Figuur 10). Dagelijkse temperatuurschommelingen zijn hierin amper waarneembaar; de watertemperatuur ligt vrijwel constant rond de 10°C. Ook verschilt de temperatuur per seizoen nauwelijks. Dit is het gevolg van een continue aanvoer van uittredend grondwater met een vrijwel constante temperatuur (Brunke & Gonser 1997). In bronnen wordt de hoogste jaarlijkse temperatuur gemeten aan het begin van de herfst. De laagste jaartemperaturen in bronnen worden bereikt in het vroege voorjaar (Brehm & Meijering 1982, Maas 1959). Door het uittreden van één of meerdere bronnen ontstaat een bronbeek. Karakteristiek voor dit beektype is de geringe breedte en diepte.



Figuur 10. Jaarlijks temperatuurverloop van het bron- en beekwater in het brongebied van de Paasberg, Arnhem. De temperatuurschommelingen zijn kleiner in het water van de bron dan in dat van de beek. Ter vergelijking zijn ook de luchttemperaturen weergegeven. Het verschil tussen de luchttemperaturen en de watertemperaturen is groot (gewijzigd naar Maas 1959).

Stroomafwaarts kunnen de bronbeken in Nederland meerdere typen beken vormen, afhankelijk van onder andere het verhang en de stroomsnelheid. Heuvelandbeken hebben bijvoorbeeld een hoge stroomsnelheid en een groot verhang. De bedding bestaat uit grof grind en grof zand met plaatselijk stenen. Laaglandbeken daarentegen hebben een lagere stroomsnelheid en meanderen in een natuurlijke situatie. De bodem bestaat voornamelijk uit zand en varieert van grof zand in de buitenbochten tot slib in de binnenbochten. Beide beken hebben een ander temperatuurverloop; dit verschilt dan ook sterk per beekorde en beektype. Stroomafwaarts nemen de dagelijkse temperatuurschommelingen toe, tot en met beekorde 4 of 5 (Boon & Shires 1976, Ward 1985) (Figuur 11). Aanvoer van grondwater speelt hierbij een grote rol. Des te groter de aanvoer van grondwater, des te kleiner zijn de temperatuurschommelingen in de beek (Ward 1985). Bij het toenemen van de beekorde neemt de invloed van het grondwater op het totale watervolume af en stijgt de invloed van atmosferische condities, zoals luchttemperatuur en zoninstraling. Uiteindelijk wordt het watervolume van de hogere beekorden (de riviertjes en rivieren) zo groot, dat atmosferische condities steeds minder invloed uitoefenen op de watertemperatuur. De dagelijkse temperatuurschommelingen nemen dan weer af (Boon & Shires 1976, Ward 1985).

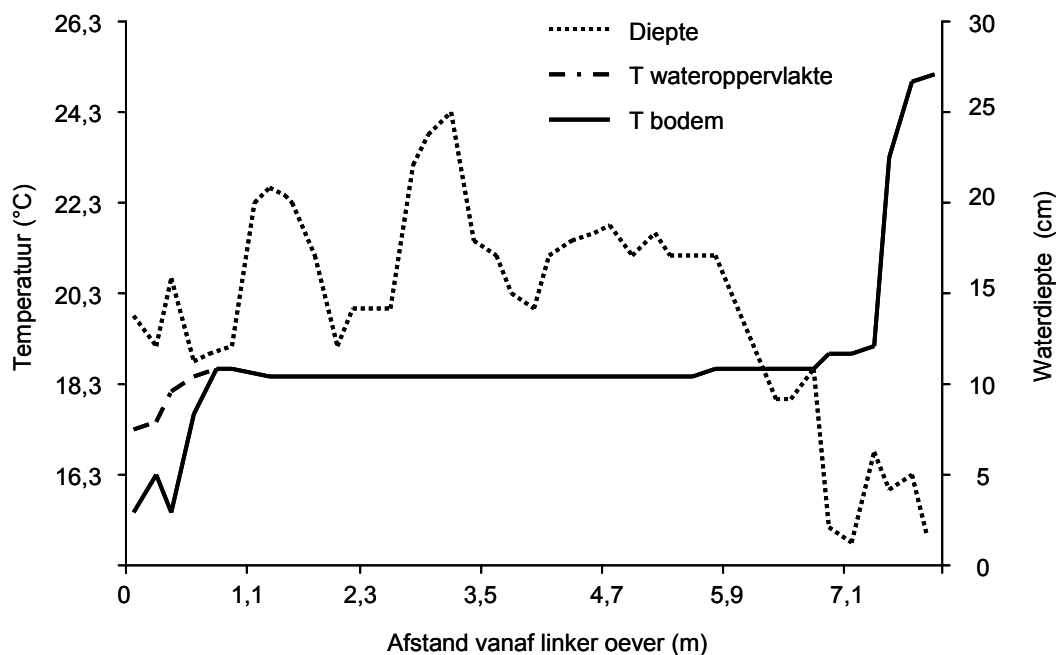


Figuur 11. Temperatuurfluctuaties en jaargemiddelde van een beek bij Schlitz, Duitsland. Naarmate de afstand tot de bron groter wordt, nemen de temperatuurfluctuaties toe (gewijzigd naar Brehm & Meijering 1982).

In beken en rivieren wordt in de zomer de hoogste jaarlijkse temperatuur gehaald. De laagste jaartemperaturen worden bereikt in de winter. Op dagelijkse schaal zijn de temperaturen in de stromende wateren in de namiddag het hoogst en in de vroege ochtend het laagst (Brehm & Meijering 1982).

De morfologie van de bedding van stromende wateren heeft invloed op de watertemperatuur. In het horizontale en verticale vlak binnen de waterkolom kunnen gedurende de dag temperatuurverschillen optreden tussen de diepere, snelstromende hoofdstroom en de relatief langzaam stromende, ondiepe gedeelten langs de oever. Dit patroon wordt goed geïllustreerd door het onderzoek van Clark *et al.* (1999) (Figuur 12). In de zomer is de temperatuur over de volledige doorsnede van de beek de Bere, Groot Britannië, gemeten. Overdag was de watertemperatuur van het ondiepe oevergedeelte aanzienlijk hoger dan de temperatuur van de hoofdstroom.

Uit dit onderzoek bleek ook dat de vegetatie invloed had op het temperatuurverloop. De aanwezigheid van macrofyten verhoogde de gemiddelde watertemperatuur en amplitude van de dagelijkse variaties. Op kleinere schaal kunnen dan ook aanzienlijke temperatuurverschillen voorkomen. Een beek bestaat bijvoorbeeld uit een mozaïek van microhabitats: zand- en grindbankjes, zones met slib, detritus, bladpakketten en dammetjes. De temperatuurverschillen tussen deze microhabitats kunnen groot zijn. Twee belangrijke oorzaken voor dit verschil in watertemperatuur binnen de bedding zijn de relatie tussen lichtinval en diepte/substraat en de temperatuuruitwisseling tussen water en lucht (Ward 1985).



Figuur 12. Watertemperatuur gemeten over het volledige dwarsprofiel van de bedding van de beek de Bere, Groot-Britannië om 16:00 uur op 9 augustus 1995. De temperatuur is zowel bij het wateroppervlak als bij de bodem gemeten. Het ondiepe gedeelte (7,5 m vanaf linkeroever) is aanzienlijk warmer dan de diepere hoofdstroom (gewijzigd naar Clark et al. 1999).

Ten eerste speelt zonlicht een belangrijke rol. De waterkolom wordt direct verwarmd door het geabsorbeerde licht en indirect door warmteopname via de bodem. In dieper water bereikt minder licht de bodem en is de opwarming kleiner. De kleur en samenstelling van het substraat heeft invloed op de hoeveelheid geabsorbeerde warmte. Beschaduwning van de beek heeft dan ook grote invloed op de temperatuur.

Natuurlijke Nederlandse beken zijn meestal beschaduwde, gereguleerde beken lopen daarentegen veel vaker door open gebied. In dit soort onbeschaduwde beken kan de invloed van de lichtinval dan ook zeer groot zijn, met als gevolg grote dagelijkse temperatuurfluctuaties. In een beschaduwde beek zijn deze fluctuaties veel kleiner (Ward 1985).

Ten tweede wordt water met een lage stroomsnelheid relatief sneller en tot een hogere temperatuur opgewarmd dan water met een hoge stroomsnelheid. Dit wordt veroorzaakt door een verminderde aanvoer van koeler water van bovenstrooms in langzaam stromend of stagnerend water en doordat de afgifte van warmte aan de lucht groter is bij een grotere stroomsnelheid (Boon & Shires 1976).

6.4.2 De invloed van watertemperatuur op levensgemeenschappen

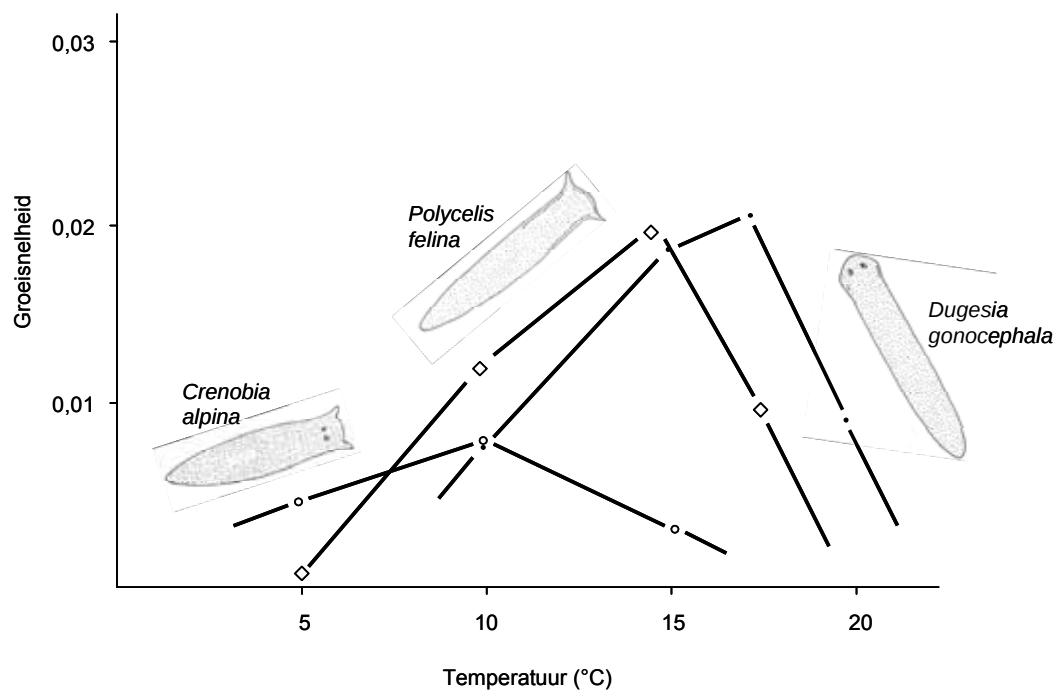
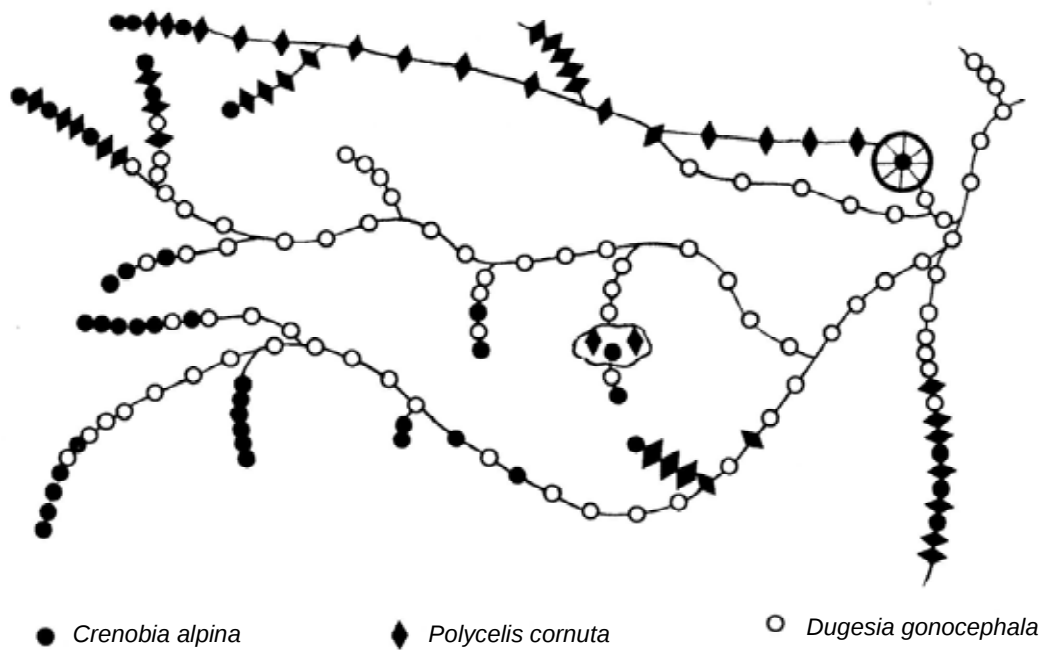
In de longitudinale richting, van de bron tot de riviermonding, zijn verschillende zones te onderscheiden met kenmerkende macrofaunagemeenschappen. Organismen van stromende wateren volgen dus als het ware deze longitudinale gradiënt (Brehm

& Meijering 1982). Temperatuur speelt een belangrijke rol in de verspreiding van veel soorten, al dan niet gerelateerd aan andere fysiologische omstandigheden, zoals het zuurstofgehalte (Hynes 1970). Een bekend voorbeeld hiervan is een onderzoek naar de verspreiding van enkele soorten platwormen in het Sauerland, Duitsland (Thienemann 1912) (Figuur 13). De platworm *Crenobia alpina* komt alleen voor in de bovenlopen van beken, waar de watertemperatuur de 13°C niet overschrijdt. Stroomafwaarts wordt deze soort vervangen door *Polycelis felina*, tot de temperatuur 15-16°C bereikt. Stijgt de watertemperatuur boven deze waarde, dan wordt deze soort vervolgens weer vervangen door *Dugesia gonocephala*. In de winter, wanneer de watertemperaturen lager zijn, migreren de eerste twee soorten stroomafwaarts.

6.4.3 Effecten van een temperatuurstijging op het seizoensverloop in watertemperatuur

Een temperatuurstijging heeft effect op het temperatuurverloop in stromende wateren in longitudinale richting (effect verschilt per beekorde) en in verticale richting (afhankelijk van het beekprofiel):

- Stijging van de grondwatertemperatuur heeft tot gevolg dat het in een bron uittredend grondwater warmer is. Dit heeft invloed op de watertemperatuur van de stroomafwaarts gelegen beekorden.
- De watertemperatuur volgt de luchttemperatuur; een stijging van de luchttemperatuur heeft dus een stijging van de watertemperatuur over het gehele systeem tot gevolg. Echter stijgt de watertemperatuur stroomafwaarts, dan worden hier ook de hoogste maximumtemperaturen verwacht. Ook binnen het beekprofiel verschilt het effect van een temperatuurstijging; deze heeft het grootste effect op de ondiepe langzaam stromende of stagnerende gedeelten van de beek of rivier.
- Verhoogde opwarming door toename zoninstralingsenergie heeft vooral veel effect op langzaam stromende, onbeschaduwde, beken (dit zijn echter wel vaak al sterk aangetaste gereguleerde systemen). In beschaduwde systemen wordt de temperatuurvariatie enigszins gedempt.



Figuur 13. Verspreiding van platwormen in een beekstelsel in het Sauerland, Duitsland. Er is een duidelijk verschil in verspreiding zichtbaar, *Crenobia alpina* is bijvoorbeeld alleen te vinden in de bovenlopen van de beek (bovenste figuur).

Ter vergelijking is in de grafiek de groeisnelheid bij verschillende temperaturen weergegeven. De optima van de verschillende soorten liggen bij verschillende temperaturen. Zoals op basis van de verspreiding te verwachten was, heeft *Crenobia alpina* de laagste optimumtemperatuur (gewijzigd naar Thienemann 1912, Pattee et al. 1973).

7 Temperatuur: invloed op aquatische organismegroepen

7.1 Inleiding

Temperatuur heeft een directe invloed op het functioneren van een organisme. Het bepaalt onder andere de snelheid waarmee bepaalde levensprocessen verlopen en daarmee de temperatuurtolerantie van soorten. Dit heeft gevolgen op populatieniveau en kan daarmee de verspreiding van een soort beïnvloeden.

In dit hoofdstuk wordt deze relatie tussen temperatuur en biologische processen, zoals levenscyclus en fysiologie, beschreven voor algen, macrofyten, macrofauna en vissen. Ook de ecologische aspecten komen aan bod. Hierbij is gebruik gemaakt van studies naar de effecten van temperatuurstijgingen als gevolg van koelwaterlozingen, maar ook laboratoriumexperimenten en meer recente onderzoeken waarbij aquatische systemen kunstmatige gemanipuleerd zijn. Wanneer er sprake is van een kunstmatige temperatuurstijging, dan wordt de grootte hiervan aangegeven met ΔT .

Op basis van deze gegevens zijn tabellen opgesteld met temperatuuroptima en preferenties voor Nederlandse algen, macrofyten, vissen en macrofauna (bijlage 1-4). Een overzicht van de methoden die in het onderzoek naar temperatuurstijging gebruikt zijn, is gegeven in hoofdstuk 5.

7.2 Algen

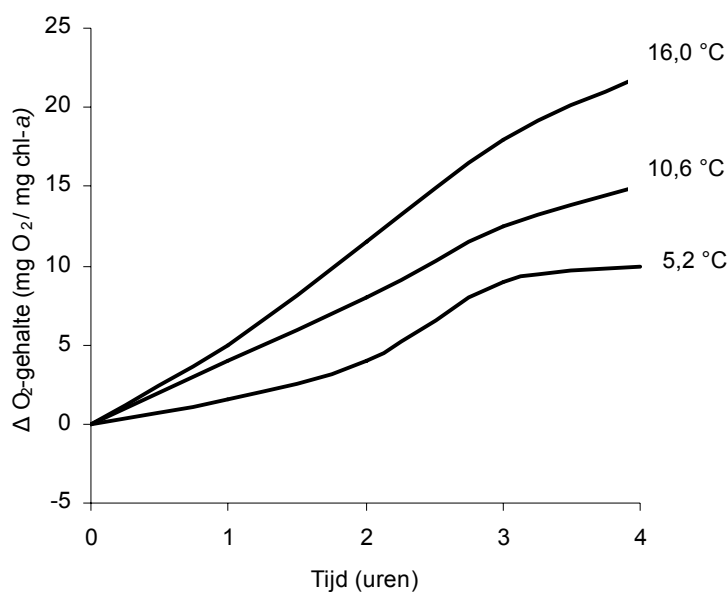
7.2.1 Inleiding

Algen zijn de primaire producenten in de voedselketen van aquatische milieus. Veranderingen in algengemeenschappen, bijvoorbeeld als gevolg van een temperatuurstijging, hebben daarom gevolgen voor de hogere niveaus in de voedselketen. Beïnvloeding van algengemeenschappen kan zich uiten in veranderingen in productiviteit en soortensamenstelling (De Zwart 1982). Een groot verschil met macrofauna en vissen is dat algen zeer korte generatietijden hebben. Tenzij de volledige populatie, inclusief de sporen, is vernietigd, kan herstel snel optreden nadat de oorzaak van de achteruitgang is weggenomen. In dit hoofdstuk wordt het effect van een temperatuurverhoging bekeken voor diatomeeën, groene algen en blauwalgen.

7.2.2 Fotosynthese

Drie processen spelen een belangrijke rol in de fotosynthese van algen: licht, beschikbaarheid van koolstof en temperatuur. Bepaalde processen van de fotosynthese zijn temperatuurafhankelijk. Dit heeft tot gevolg dat de efficiëntie waarmee licht gebruikt wordt, varieert met de temperatuur (Davison 1991). Uit

laboratoriumexperimenten met algen blijkt dan ook dat, onder optimale lichtomstandigheden, de fotosyntheseactiviteit toeneemt bij een stijgende temperatuur (Reynolds 1984) (Figuur 14). Deze stijging wordt uitgedrukt in een Q_{10} waarde; de factor waarmee de fotosyntheseactiviteit toeneemt per 10°C temperatuurstijging. Deze waarde is voor de meeste algen ongeveer 2,0-2,3, maar kan voor sommige soorten sterk afwijken van dit getal (Reynolds 1984). Bij een stijgende temperatuur neemt de fotosyntheseactiviteit eerst toe, tot een bepaald optimum bereikt wordt, waarna de fotosynthese weer snel afneemt (Davison 1991).



Figuur 14. Het verloop van de fotosynthese bij drie verschillende temperaturen in een door *Asterionella* gedomineerde planktongemeenschap. In het laboratorium werd onder constante belichting de zuurstofproductie gemeten ten opzichte van de hoeveelheid chlorofyl-a (gewijzigd naar Reynolds 1984).

Bij een temperatuurstijging van het oppervlaktewater is echter geen grote stijging in de netto fotosynthese opbrengst te verwachten. In een natuurlijke situatie is de fotosynthesesnelheid van algenpopulaties namelijk vrijwel onafhankelijk van de temperatuur. Dit is het gevolg van limitatie van twee essentiële componenten (Magnuson *et al.* 1997):

- Licht: In een natuurlijke situatie treden vaak suboptimale lichtomstandigheden op, bijvoorbeeld door troebelheid van het water of beschaduwning door macrofyten. Het effect van een temperatuurstijging op de fotosynthese onder suboptimale lichtomstandigheden verschilt van dat onder optimale lichtomstandigheden. Het blijkt dat bij hogere temperaturen de lichtintensiteit ook hoger moet zijn om hetzelfde punt van lichtverzadiging te bereiken (Davison 1991). Gevolg hiervan is dat de netto opbrengst van de fotosynthese onder suboptimale lichtomstandigheden afneemt of veel langzamer toeneemt bij een stijgende temperatuur. Sommige soorten algen zijn echter in staat zich hieraan aan te passen. Deze compensatie is het gevolg van fysiologische veranderingen in het systeem verantwoordelijk voor de fotosynthese, zoals een toename van het gehalte chlorofyl-a. Door deze vorm

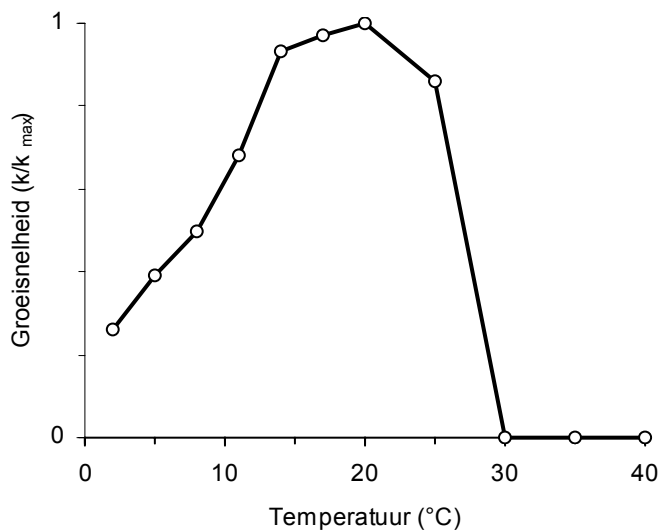
van acclimatisatie stijgt de netto opbrengst van de fotosynthese weer (Davison 1991).

- Nutriënten: De tweede oorzaak van een geringere stijging van de fotosynthese-opbrengst bij een stijgende temperatuur is nutriëntengebrek. In veel gevallen treedt namelijk een gebrek aan nutriënten (Fosfor, stikstof, silicaat) op voordat veel algen hun fysiologische temperatuurmaximum voor fotosynthese bereiken (Fee *et al.* 1987).

Het blijkt dan ook dat de optimale temperatuur voor fotosynthese vaak niet overeen komt met de optimale temperatuur voor groei (Reynolds 1984). Directe effecten van een temperatuurstijging op de fotosynthese (primaire productie) zijn dan waarschijnlijk ook minimaal (Magnuson *et al.* 1997).

7.2.3 Groei en ontwikkeling

Groeisnelheid reageert direct op temperatuur, mits nutriënten en licht in voldoende mate beschikbaar zijn. Elke algensoort heeft een bepaalde temperatuurtolerantie, waarbinnen de soort kan overleven (Patrick 1974) (Figuur 15). Over het algemeen neemt de groeisnelheid toe bij een hogere temperatuur, met een klein gebied waarin optimale groei plaatsvindt, meestal aan de bovenkant van het totale tolerantiegebied. Na dit optimum neemt de groeisnelheid af. Bij veel soorten ligt de optimale groeisnelheid tussen de 20-25°C, maar er zijn uitzonderingen, zoals thermofiele soorten, die optimale groeisnelheden bereiken bij veel hogere temperaturen (Reynolds 1984).



Figuur 15. De relatie tussen groeisnelheid en temperatuur bij *Asterionella formosa*. Groeisnelheid is uitgedrukt als het aantal celdelingen per dag (k) bij een bepaalde temperatuur ten opzichte van de temperatuur met het maximaal aantal celdelingen per dag (k_{max}) (Butterwick *et al.* 2005).

De tolerantiegrenzen van de meeste algensoorten zijn vrij breed (Patrick 1974); in het laboratorium kunnen de meeste soorten groeien binnen het temperatuurbereik van

10-25°C. Er zijn relatief weinig stenotherme algensoorten zijn bekend (Reynolds 1984). Uit onderzoek van Knöpp (1960) bleek dat de algenpopulaties in de Rijn zich pas begonnen te ontwikkelen bij temperaturen vanaf 12°C.

Hieruit valt af te leiden dat, mits er voldoende licht en nutriënten beschikbaar zijn, een temperatuurstijging binnen de tolerantiegrenzen van een soort een positief effect op de productie, zeker wanneer deze stijging niet te groot is en richting het biologische optimumgebied van de soort. Wordt dit optimum echter overschreden, dan heeft dit negatieve effecten (Patrick 1974). Dit wordt goed geïllustreerd aan de hand van het onderzoek van Patrick (1971). Ze onderzocht hoe de diatomeeën in White Clay Creek, V.S., reageerden op een temperatuurstijging van 2,8 naar 10°C in januari. In dit onderzoek liet men beekwater door boxen met hierin diatomeeëngemeenschappen stromen, die overeen kwamen met de gemeenschappen die in de natuurlijke situatie op die plek voorkomen. Het bleek dat het aantal soorten in de diatomeeëngemeenschap toenam, de totale biomassa steeg en dat de populatiegrootte ongeveer gelijk werd in elk van de boxen. Een stijging van 14°C zorgde niet voor een verdere toename en had zelfs tegenovergestelde effecten. De negatieve effecten waren het grootst bij 32°C: de diatomeeën hielden op met delen en een gedeelte werd gedood.

De Zwart (1982) concludeert, op basis van een literatuurstudie naar de effecten van het lozen van koelwater op algen, dat een kleine temperatuurverhoging van het oppervlaktewater zeer locale veranderingen in biomassa, soortensamenstelling en productiviteit kan veroorzaken. Uit een literatuuroverzicht gegeven door Dale & Swartzman (1984) komt naar voren dat een temperatuurstijging tot gevolg heeft dat de gemiddelde celgrootte van algen afneemt, terwijl de biomassa, primaire productie en het aantal celdelingen toeneemt.

7.2.4 Soortensamenstelling en diversiteit

De algensoortensamenstelling kan beïnvloed worden door de watertemperatuur. Bij bepaalde watertemperaturen kunnen er namelijk verschuivingen optreden in populatiedichtheden van bepaalde groepen soorten, met als gevolg dat enkele soorten gaan domineren. Over het algemeen domineren blauwalgen bij de hoogste temperaturen, gevolgd door groene algen en bij de laagste temperaturen diatomeeën (Magnuson *et al.* 1997). Een temperatuurstijging kan dus in het voordeel werken van blauwalgen, ten koste van de diatomeeën. Echter spelen de nutriëntenvoorziening en de beschikbare hoeveelheid licht een belangrijke rol in de dominantieverhoudingen tussen deze verschillende groepen.

Diatomeeën domineren bij temperaturen onder de 14°C, in water met veel silicaat en stikstof en weinig fosfor. Groene algen en blauwalgen domineren bij temperaturen van 20°C of meer, wanneer silicaat, stikstof of licht limiterend is (Tilman *et al.* 1986). Stratificatie zorgt voor een aanvoer van voedingsstoffen. In het epilimnion, waar zich vrijwel al het fytoplankton bevindt, is veel zuurstof en licht aanwezig, maar treedt snel een tekort aan voedingsstoffen op. Het hypolimnion bevat daarentegen veel

voedingsstoffen, maar het zuurstofgehalte is hier lager en er is weinig licht. Circulatie zorgt voor uitwisseling van voedingsstoffen tussen beide lagen. Wanneer de stratificatie verlengd wordt, bijvoorbeeld als gevolg van een temperatuurstijging, betekent dit dat de totale beschikbare hoeveelheid voedingsstoffen in het epilimnion afneemt (Magnuson *et al.* 1997). Dit kan tot gevolg hebben dat de soortensamenstelling van het fytoplankton verandert.

Een verandering in de soortensamenstelling van het fytoplankton heeft tot gevolg dat daarmee ook de voedingswaarde voor primaire consumenten (zooplankton) verandert (Sterner *et al.* 1993). Blauwalgen zijn bijvoorbeeld oneetbaar voor veel organismen. Dit kan vervolgens doorwerken in de rest van de voedselketen.

Een ander gevolg van het vroeger in het jaar optreden van stratificatie is een vervroegde fytoplanktonbloei. Normaal gesproken wordt deze piek gevolgd door een grote populatietoename van het zoöplankton, dat zich met algen voedt. Bij een fytoplanktonbloei eerder in het voorjaar blijkt deze reactie van het zoöplankton niet bij elke soort direct op te treden. Voor sommige soorten treedt een “mismatch” op, waarschijnlijk omdat deze soorten reageren op daglengte in plaats van op watertemperatuur (Winder & Schindler 2004).

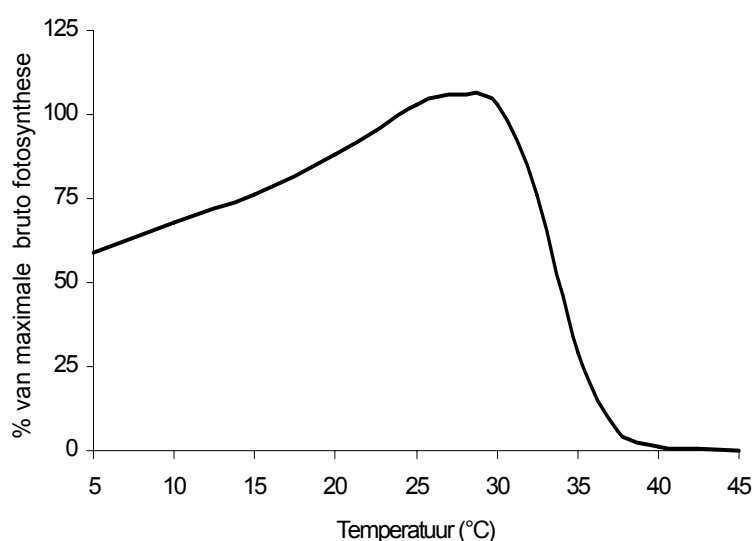
In de literatuur zijn verschillende voorbeelden te vinden van meren waarvan de algensoortensamenstelling is veranderd na een verhoging van de watertemperatuur (zie o.a. Dale & Swartzman (1984) voor een overzicht). Polttracka (1968) vergeleek het fytoplankton van de meren Lichenskie, Slesinskie, Mikorzynskie in Polen. Het Lichenskie meer (ΔT 5,9-9,6°C) en het Mikorzynskie meer (ΔT 0,2-2,2°C) ontvangen verwarmd water van de Konin energiecentrale. Het Slesinskie meer fungeerde als controle (0,8-20,7°C). Het grootste aantal algensoorten werd gevonden in het meer met de hoogste temperatuur (Lichenskie meer), het laagste aantal in het meer met normale temperaturen (Slesinskie meer). Het meer met de hoogste temperatuur had een relatief stabiel aantal soorten, terwijl in de andere meren het aantal soorten fluctueerde met de seizoenen. In beide opgewarmde meren domineerden de blauwalgen *Microcystis aeruginosa* en *M. wesenbergii*. In het Lichenskie meer waren ook *Melosira granulata* en verschillende soorten diatomeeën dominant.

Stangenberg & Pawlaczyk (1961) onderzochten het effect van warmwaterlozingen van de Hirschfelde energiecentrale op de Nysa Luzycka rivier, Polen. Het bleek dat wanneer de watertemperatuur hoger werd dan 30°C, dit een verandering veroorzaakte in de soortensamenstelling. Bepaalde diatomeeën (*Navicula cuspidata*, *N. ambigua* en *Tabellaria* sp.) en *Ulothrix subtilis* namen sterk toe, maar andere soorten, waaronder *Sphaerotilus natans*, *Leptothrix ochracea* en *Oscillatoria tenuis* verdwenen. Over het geheel gezien nam de totale diversiteit af. Blauwalgen waren niet talrijk bij deze hoge temperaturen.

7.3 Macrofyten

7.3.1 Inleiding

Temperatuur is een belangrijke factor voor de ontwikkeling en reproductie van hogere planten. De morfologie, onder andere de verhouding tussen de bovengrondse en ondergrondse delen, wordt sterk beïnvloed door temperatuur. Temperatuur is ook één van de factoren die effect heeft op de reproductie, waaronder het tijdstip van bloei en het uitkomen van zaden (Santamaría & Van Vierssen 1997).



Figuur 16. Effect van temperatuur op de licht-verzadigde fotosynthese van Schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*) uitgedrukt in het percentage van de maximale bruto opbrengst van de fotosynthese (gewijzigd naar Santamaría & Van Vierssen 1997).

7.3.2 Fotosynthese

De processen verantwoordelijk voor fotosynthese en respiratie worden sterk beïnvloed door de temperatuur (Raven *et al.* 1999). Santamaría & Van Vierssen (1997) onderzochten het effect van de temperatuur op de fotosynthese en respiratie op basis van literatuurgegevens van 10 verschillende plantensoorten. Bij lichtverzadiging kan de korte-termijn reactie van de fotosynthese op een stijgende temperatuur weergegeven worden met een optimumcurve. Bij een oplopende temperatuur stijgt de fotosynthese van de meeste plantensoorten exponentieel, bereikt een optimum en neemt vervolgens weer sterk af (Figuur 16). De ligging van het optimum verschilt van soort tot soort; Schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*) bereikt dit optimum bijvoorbeeld tussen de 31-35°C (bruto fotosynthese, bij lichtverzadiging) (Van den Berg *et al.* 1998). Bij *P. pectinatus* is ook de respiratie temperatuurafhankelijk en laat een vergelijkbaar optimum zien als dat van de fotosynthese.

Hieruit valt af te leiden dat wanneer de temperaturen voor fotosynthese suboptimaal zijn, een temperatuurverhoging een positief effect heeft op de fotosynthese. Blootstelling aan temperaturen boven het optimum voor fotosynthese is negatief. Dit heeft tot gevolg dat er schade optreedt aan het fotosynthesesysteem (Santamaría & Van Vierssen 1997). Een temperatuurverhoging heeft echter niet direct effect. De plant moet eerst acclimatiseren, in de vorm van fysiologische veranderingen in het systeem van de fotosynthese.

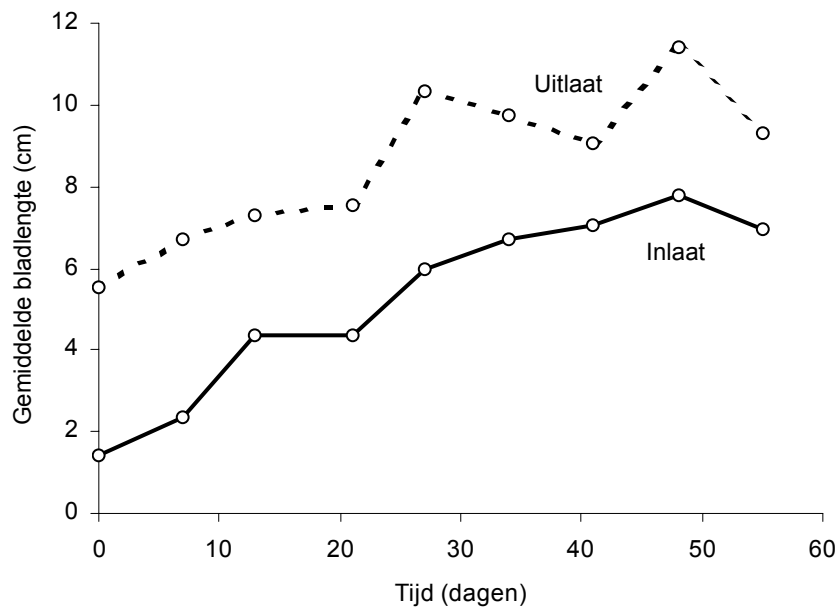
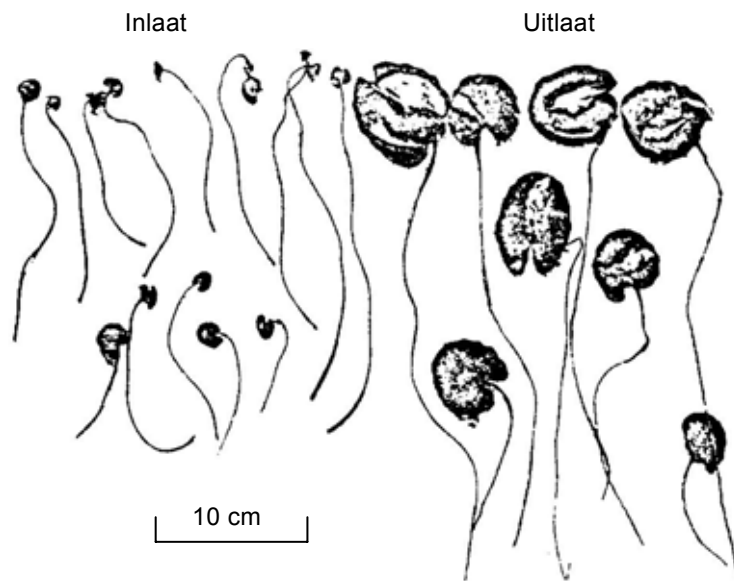
In veel aquatische habitats kunnen aanzienlijke temperatuurschommelingen optreden. Macrofyten met drijvende bladeren, die in de bodem van bijvoorbeeld een meer wortelen, worden zelfs beïnvloed door een temperatuurgradiënt over de lengte van de plant. Veel plantensoorten hebben daarom de mogelijkheid tot acclimatisatie aan wisselende temperaturen, echter verschilt de mate van acclimatisatie van soort tot soort (Pip 1989).

7.3.3 Groei en ontwikkeling

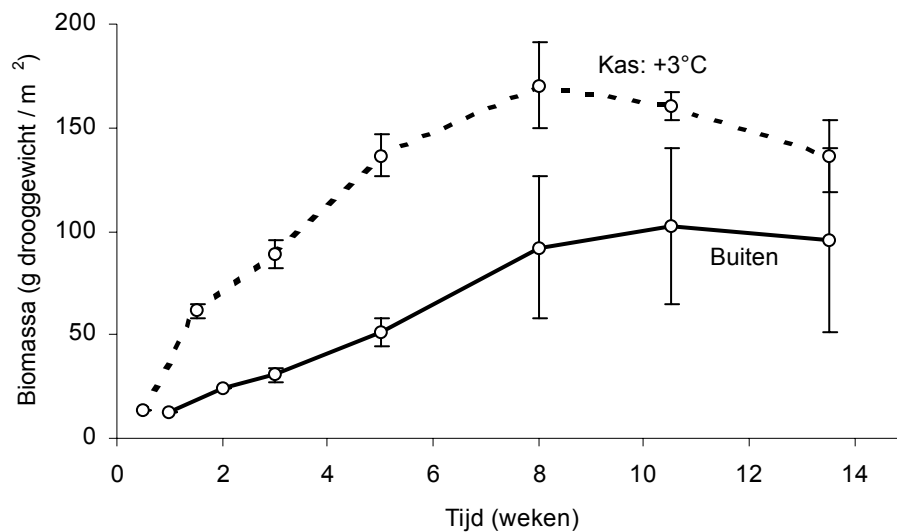
Uit verschillende onderzoeken blijkt dat temperatuur grote invloed kan hebben op de groei en ontwikkeling van macrofyten. Een voorbeeld van de invloed van opwarming van het water wordt gegeven door Wanders *et al.* (1980). Velden van Watergentiaan (*Nymphoides peltata*) werden zowel in de buurt van de inlaat als van de uitlaat van de Bergumermeercentrale (ΔT 4,5-5,3°C) aangetroffen. Drijvende bladeren van deze plant verschenen echter eerder bij de warmere uitlaat. Ook bleken deze bladeren significant groter dan bij de inlaat (Figuur 17). In het najaar waren de bladeren in het koudere water bij de inlaat ongeveer een maand eerder verdwenen. De eerste bloeiende planten werden 3 weken eerder aangetroffen bij de uitlaat, deze planten bloeiden ook aanzienlijk langer door (ca. 1 maand).

Uit onderzoek van Barko *et al.* (1982) bleek dat het aantal drijvende bladeren van Rivierfonteinkruid (*Potamogeton nodosus*) toe nam bij een stijgende temperatuur (binnen range 20-32°C), maar de vorm en grootte bleef hetzelfde. Mckee *et al.* (2002) onderzochten het effect van een temperatuurstijging van 3°C op enkele macrofyten. Er werd een kleine toename geconstateerd in aantal en grootte van drijvende bladeren van Drijvend fonteinkruid (*Potamogeton natans*). Ook bloeide *P. natans* eerder in het seizoen. De groeisnelheid van Smalle waterpest (*Elodea nuttallii*) werd niet beïnvloed door de temperatuurstijging.

Kankaala *et al.* (2000) onderzochten het effect van een temperatuurstijging van 3°C op de vegetatie in poelen. Hiervoor maakten ze gebruik van een kas. In de kas begon Holpijp (*Equisetum fluviatile*) eerder met groeien en ontwikkelde meer biomassa dan in de referentiepoel (Figuur 18). De ondergrondse biomassa was 2,5 keer hoger dan in de referentiepoel. Ook andere macrofyten reageerden op vergelijkbare wijze.



Figuur 17. Bladeren van de Watergentiaan (*Nymphoides peltata*) verzameld bij de in- en uitlaat van de Bergumermeercentrale op 5 mei 1976. De gemiddelde bladlengte is gemeten in de maanden mei en juni en laat een groot verschil zien tussen de bladeren bij de in- en uitlaat (gewijzigd naar Wanders et al. 1980).



Figuur 18. Groei van bovengrondse biomassa van *Holpipp* (*Equisetum fluviatile*) van 4 mei tot 12 augustus 1994 onder twee temperatuurregimes: normale buitentemperatuur en +3°C in een kas (gewijzigd naar Kankaala et al. 2000).

Een sterke toename van biomassa werd ook geconstateerd in een koelwatermeer bij de Sheerness energiecentrale, Alberta, Canada. In dit meer werd water geloosd dat 11°C warmer was dan het water in het inlaatkanaal. Dit had tot gevolg dat de gemiddelde watertemperatuur 2-3°C in de winter was en 27°C in de zomer. Het effect hiervan op de biomassa van de macrofyten was groot: het gedeelte van de oevervegetatie dat sterk onder invloed stond van het koelwater had een biomassa van 500-900 g/m², terwijl dit in de rest van het meer minder dan 100 g/m² was (Taylor & Helwig 1995).

Uit experimenteel onderzoek van Barko & Smart (1981) naar de invloed van temperatuur (binnen range 16-32°C) op de groei van Aarvederkruid (*Myriophyllum spicatum*) bleek dat een hogere temperatuur aan de ene kant de groei bevorderde, terwijl aan de andere kant veroudering van de weefsels ook sneller inzette. Ze constateerden dat het gevolg hiervan was dat de groeicyclus van *M. spicatum* verkort werd.

7.3.4 Verspreiding en samenstelling macrofytengemeenschappen

Een stijging van de watertemperatuur kan gevolgen hebben voor de samenstelling van macrofytengemeenschappen. Een hogere watertemperatuur in het voorjaar kan tot gevolg hebben dat plantensoorten met een temperatuurafhankelijk ruststadium, bijvoorbeeld in de vorm van zaden of wortelstokken, eerder beginnen met groeien. Wortelstokken van het Schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*) reageren bijvoorbeeld op temperatuur; ze beginnen uit te lopen wanneer de watertemperaturen 8°C of hoger zijn (Van den Berg et al. 1998). Bij een temperatuurstijging hebben deze soorten een competitief voordeel ten opzichte van

planten met een rustperiode die gereguleerd wordt door andere mechanismen, zoals daglengte (Brock & Van Vierssen 1992).

Dit kan tot gevolg hebben dat de concurrentieverhoudingen tussen de verschillende soorten macrofyten kunnen verschuiven. Haag & Gorham (1977) onderzochten het effect van koelwater op de macrofyten in het Wabamun meer, Canada. In de winter werd het ijsvrije water bij de koelwateruitlaat gedomineerd door Brede waterpest (*Elodea canadensis*). Deze soort heeft geen rustperiode nodig en groeide dan ook het hele jaar door. Dit in tegenstelling tot de andere macrofyten in het meer, die wel een rustperiode nodig hadden. Uit het onderzoek bleek dat *E. canadensis* in het voorjaar een competitieve voorsprong had, wat betreft licht en nutriënten, op de andere macrofyten.

Rooney & Kalff (2000) vergeleken de ondergedoken waterplantengemeenschappen van vijf meren in Quebec, Canada, in een warm en een koel jaar. Ze concludeerden dat hogere temperaturen in gematigde gebieden zorgen voor eerdere start van het groeiseizoen, met als gevolg dat macrofyten meren tot op grotere diepte kunnen koloniseren en dat de totaal geproduceerde biomassa stijgt. Ze geven als mogelijke verklaring dat dit wordt veroorzaakt doordat bij planten, die geacclimatiseerd zijn aan hogere temperaturen, de fotosynthesecapaciteit stijgt en het beschikbare licht efficiënter gebruikt wordt. Dit heeft tot gevolg dat planten die in warmer water groeien dieper kunnen groeien. Vooral in ondiepe meren kan dit effect groot zijn, omdat hier sprake is van vlak aflopende oevers, waardoor over een grote afstand het water maar weinig dieper wordt.

Uit onderzoek van Svensson & Wigren-Svensson (1992) bleek dat de watertemperatuur de ontwikkeling van de oevervegetatie kan beïnvloeden. Een verhoogde temperatuur (ΔT 5-10°C) in het Forsmark koelwaterbassin, Zweden, had tot gevolg dat er in de winter minder erosie van de oevers door ijs plaatsvond. In combinatie met een verlengd groeiseizoen, had dit tot gevolg dat de oevervegetatie van Riet (*Phragmites australis*) en Ruwe bies (*Scirpus lacustris glaucus*) zich beter en sneller ontwikkelde dan in het niet verwarmde gedeelte van het bassin.

7.4 Macrofauna

7.4.1 Inleiding

Watertemperatuur heeft invloed op groei, metabolisme, reproductie, emergentie en de verspreiding van macrofauna (Vannote & Sweeney 1980). Het effect van een temperatuurstijging op soortensamenstelling en diversiteit van macrofauna is verschillend. Zowel negatieve beïnvloeding als neutrale en positieve effecten komen voor (Vulto 1979, Wellborn & Robinson 1996, Kititsina 1973). Van groot belang is hierbij het watertype, de natuurlijke watertemperatuur, de maximale temperatuurstijging en de geografische ligging en oppervlakte van het beïnvloedde gebied (Langford 1972, Wellborn & Robinson 1996).

7.4.2 Groei en ontwikkeling

Aquatische organismen zijn poikilotherme organismen, wat betekent dat hun lichaamstemperatuur gelijk is aan de omgevingstemperatuur. Fysiologische processen in het organisme, zoals enzymactiviteit en zuurstofopname, zijn temperatuurafhankelijk. Dit heeft gevolgen voor het metabolisme. Door fysiologische aanpassingen kunnen aquatische organismen een daling of stijging van de temperatuur compenseren. De mate waarin er voor hogere of lagere temperaturen dan de optimumtemperatuur gecompenseerd kan worden, verschilt per soort (Bullock 1955, Vannote & Sweeney 1980).

Markarian (1980) toonde aan dat het groeipatroon van aquatische insecten gecorreleerd is met de tijd (seizoen) en de temperatuur. In zijn onderzoek vertoonden alle soorten een gereduceerde reactie bij lagere temperaturen, maar bleven wel tot bij het nulpunt duidelijke groei vertonen, met uitzondering van sommige soorten eendagsvliegen. Over het algemeen bestaat er dan ook een duidelijk exponentieel verband tussen de groeisnelheid en de temperatuur (Atkinson 1994, Hynes 1970). Echter hebben ook andere factoren, zoals voeding en competitie, invloed op de groei en ontwikkeling (Corbet 1980, Fahy 1973, Hauer & Benke 1991, Ulfstrand 1969). Hoge groeisnelheid wil echter niet zeggen dat deze individuen grote afmetingen, hogere vruchtbaarheid of een groter competitievermogen hebben (Vannote & Sweeney 1980, Rempel & Carter 1987). In veel gevallen vertonen organismen zelfs een gereduceerde groei bij een toenemende temperatuur (Atkinson 1994, Vannote & Sweeney 1980). Het blijkt moeilijk te zijn om een algemene hypothese te vinden die de basis vormt voor deze temperatuur-lichaamsgrootte relatie, maar veel auteurs leggen een relatie met de energiebalans.

Voor het voltooien van een levenscyclus heeft een organisme een bepaald energiebudget nodig (Cummins 1975). Dit energiebudget speelt een grote rol in de reactie van een organisme op een temperatuurstijging:

Een temperatuurverhoging gaat gepaard met snellere groei, maar brengt wel hogere energiekosten met zich mee.

Bepaalde soorten zijn afhankelijk van langzame groei of hebben hun levenscyclus aangepast aan de seizoenscyclus. Een verhoogde groeisnelheid bij hogere temperaturen kan voor deze organismen stress opleveren, aangezien er een nieuw energetisch evenwicht gezocht moet worden (Atkinson 1994, Sibly *et al.* 1985).

Vannote & Sweeney (1980) verklaren de grootte-afname doordat respiratie van een organisme gewichtsafhankelijk is. Een verhoging van de temperatuur leidt tot een toename van de respiratie. Hierdoor stijgt het energieverbruik, wat ten koste gaat van de grootte van het organisme. Nadelig aan een grootte-reductie is dat dit ten koste gaat van de reproductie; kleinere individuen produceren minder nakomelingen (Vannote & Sweeney 1980). Experimenten van Humpesch (1978) aan sommige eendagsvliegen (Ephemeroptera) ondersteunen deze conclusie. Het bleek dat het aantal gelegde eieren afhankelijk is van het gewicht van het vrouwelijke individu.

De fysiologische reactie van macrofauna op een temperatuurverandering is door Vannote & Sweeney (1980) weergegeven in een model (Figuur 19). Hierin wordt een relatie gelegd tussen watertemperatuur, individuele groei, metabolisme, reproductie en generatieduur van subpopulaties binnen een bepaalde geografische range.

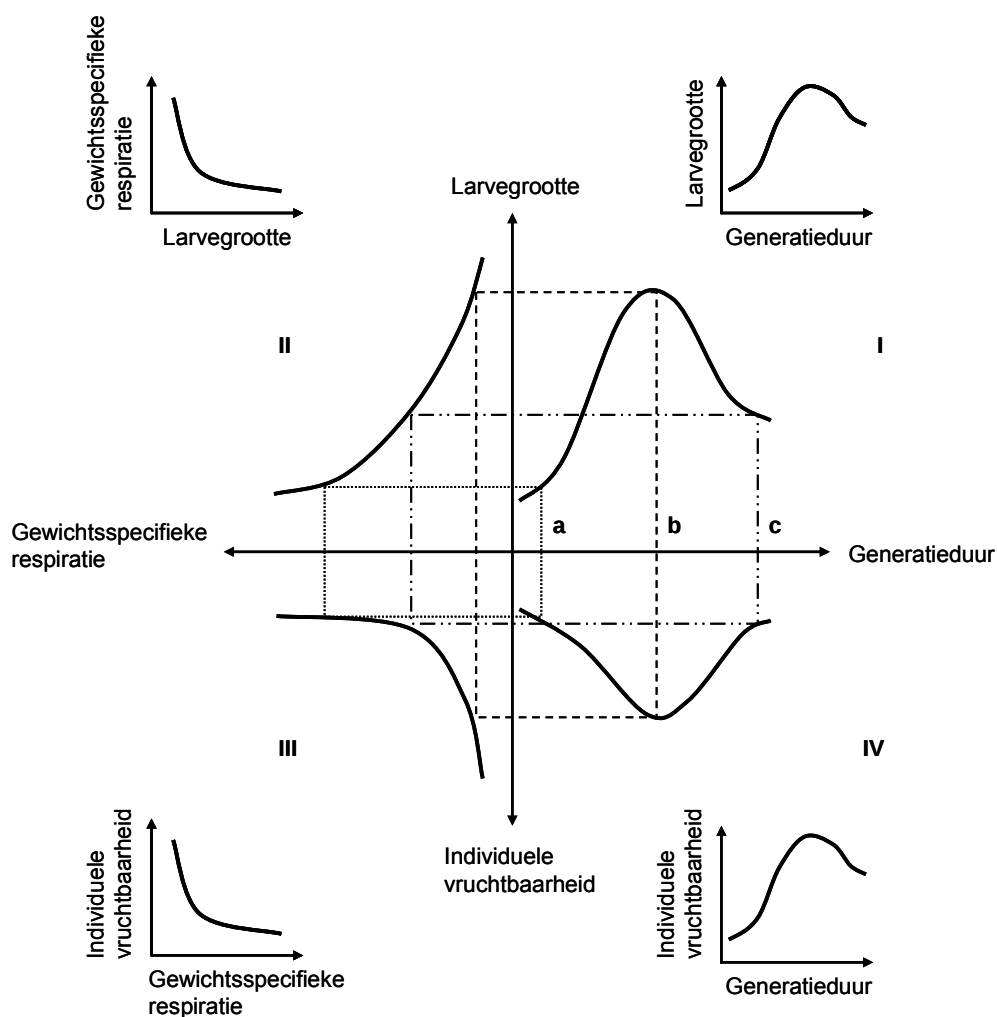
Volgens dit model is de stabiliteit van een subpopulatie optimaal en de populatiebiomassa het hoogst wanneer het lichaamsgewicht en de vruchtbaarheid maximaal zijn en de gewichtsspecifieke respiratie minimaal. Dit punt wordt bereikt bij een bepaalde temperatuur (optimaal thermisch regime, lijn b). Regio's die verwijderd zijn van dit optimum (lijn a en c) zijn geassocieerd met temperatuurgebonden veranderingen in de efficiëntie waarmee de energie wordt gebruikt en ontwikkelingsprocessen verlopen. Deze subpopulaties worden gekenmerkt door populaties met een lage dichtheid, die bestaat uit kleine individuen met een gereduceerde vruchtbaarheid.

In een optimaal thermisch verloop (lijn b) is de larvale lichaamsgrootte gemaximaliseerd en geassocieerd met een relatief lage gewichtsspecifieke respiratie, hoge vruchtbaarheid en intermediaire generatieduur.

In niet optimale gebieden met een lagere temperatuur (lijn c) is de generatieduur gemaximaliseerd, maar zijn lichaamsgrootte, gewichtsspecifieke respiratie en vruchtbaarheid intermediair. In niet optimale gebieden met een hogere temperatuur (lijn a) is de gewichtsspecifieke respiratie hoog, wat resulteert in korte generatieduur en juist kleinere individuen en lagere vruchtbaarheid.

Experimenten van Elliot (1978) ondersteunen dit model. Het bleek dat de levenscyclus van de steenvlieg *Leuctra nigra* van semivoltien naar univoltien kan veranderen bij een verhoogde temperatuur. Dit ging echter wel ten koste van de overlevingskans en de eiproduktie. Bij een temperatuurstijging van 12,1°C naar 15,8°C nam deze duidelijk af. Bij een temperatuur tussen 23-27°C voltooide slechts 7-10% van de larven de levenscyclus. Hogg & Williams (1996) vonden bij een temperatuurstijging van 2,0-3,5°C dat de groeisnelheid van de steenvlieg *Nemoura trispinosa* toenam, terwijl de uiteindelijke afmetingen van de volwassen exemplaren geringer waren. Fahy (1973) onderzocht larven van een bivoltiene populatie van de eendagsvlieg *Baetis rhodani*. Het bleek dat de generatie larven die zich in de zomer ontwikkelde, kleinere afmetingen had in vergelijking met de generatie die zich in de winter ontwikkelde.

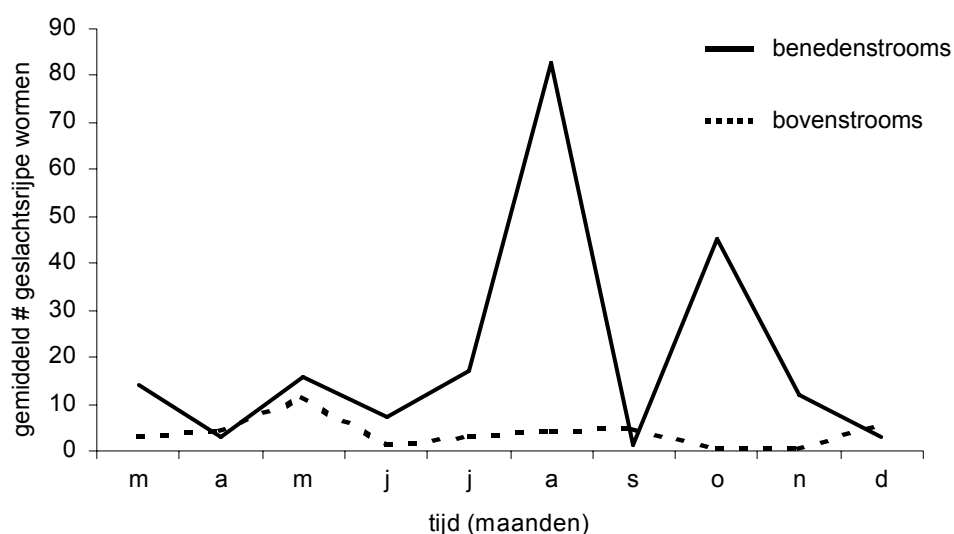
In de door koelwater verwarmde Konin meren, Polen (ΔT 8-11°C) bleek dat het aantal generaties van de waterwants *Mesovelia furcata* toenam van 2 naar 3-4 ten opzichte van meren met een normaal temperatuurverloop. Een versnelde ontwikkeling en verkorting van de verschijningperiode werd waargenomen bij de waterwantsen *Sigara falleni*, *Notonecta glauca*, *Ilyocoris cimicoides*, *Nepa cinerea* en *Ranatra linearis* (Wroblewski 1977).



Figuur 19. Modelweergave van de fysiologische reacties van macrofauna op een temperatuurverandering. Het model is opgedeeld in 4 parameters, namelijk de relatie tussen larvegrootte en generatieduur (I), larvegrootte en gewichtsspecifieke respiratie (II), gewichtsspecifieke respiratie en individuele vruchtbaarheid (III) en individuele vruchtbaarheid en generatieduur (IV). Deze parameters zijn gecombineerd voor drie temperatuurregimes: temperatuur boven optimum (a), optimumtemperatuur (b), temperatuur onder het optimum (c). Voor verdere verklaring zie tekst (gewijzigd naar Vannote & Sweeney 1980).

Ook bij aasgarnalen (Mysidacea) is een vergelijkbare reactie op een verhoging van de watertemperatuur waargenomen (Kititsina 1973). Bij een verhoogde watertemperatuur bleken *Mesomysis kowalevsi* en *Lymnomyis benedeni* kleiner en werd verminderde voortplanting geconstateerd in vergelijking met individuen in meren met een normale watertemperatuur. De groeisnelheid was in verwarmd water hoger en ook de ontwikkeling tot adult bleek sneller te verlopen. Ook werden er meer generaties voortgebracht, 5-6 in tegenstelling tot 4-5 bij een normale temperatuur. *L. benedeni* produceerde het hele jaar nakomelingen in het verwarmde water. Dit in tegenstelling tot de individuen bij normale watertemperaturen, die zich alleen in de zomer voortplantten.

Iedere soort heeft een specifiek temperatuurtraject waarbinnen de groei en ontwikkeling optimaal zijn en het vrij besteedbaar energiebudget maximaal is (Gallepp 1977, Vannote & Sweeney 1980). De breedte van dit traject verschilt per soort. De grootte van de veranderingen hangen dan ook af van de mate van temperatuurverhoging. Soorten die hun levenscyclus voltooien binnen een geringe temperatuurvariatie zijn minder in staat een verhoging te compenseren. Soorten die kunnen overleven in een ruime temperatuurvariatie kunnen zich veel beter aanpassen of zelfs profiteren van een stijging van de temperatuur (Van den Hoek & Verdonschot 2001).



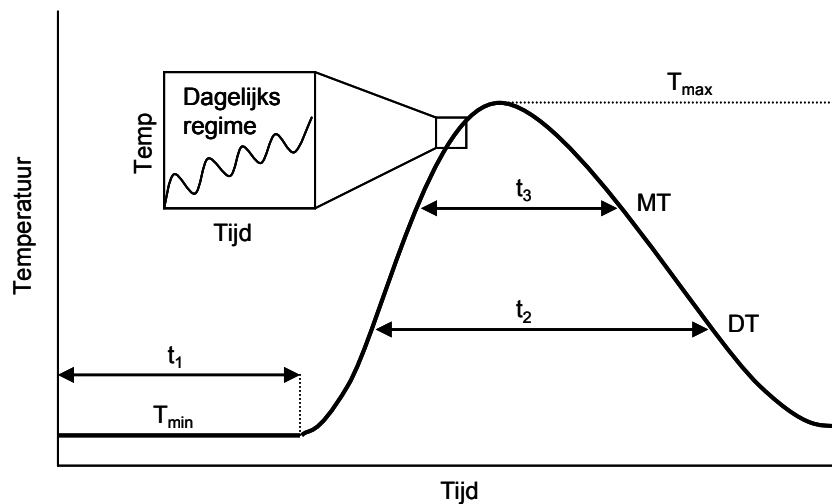
Figuur 20. Het gemiddeld aantal geslachtsrijpe *Limnodrilus hoffmeisteri* in bodemmonsters uit de Trent boven- en benedenstrooms de koelwateruitlaat van de Drakelow energiecentrale (gewijzigd naar Langford 1972).

Bij een aantal soorten is na een temperatuurstijging dan ook een duidelijke verlenging geconstateerd van de reproductieperiode. In het koelreservoir van de Kurakhov centrale (Donbass, Rusland) (5-30°C t.o.v. 1-25°C) vond in het opgewarmde deel het gehele jaar reproductie plaats van de vlokreeft *Pontogammarus robustoides*, tegenover 7 maanden in het niet opgewarmde deel. Het gemiddeld aantal eieren per vrouwtje steeg in het opgewarmde deel tot 32, ten opzichte van 27 in het niet opgewarmde deel. Ook bleek dat de exemplaren in het warmere gedeelte groter waren. De levenscyclus werd in het water met een hogere temperatuur echter verkort tot 10 maanden, tegenover 1 jaar bij normale watertemperaturen (Kititsina 1970 1973).

In de koelwateruitlaat van het Drakelow Power station, rivier de Trent, Groot-Britannië (ΔT gemiddeld 9,4°C) was het gemiddeld aantal geslachtsrijpe exemplaren van de borstelworm *Limnodrilus hoffmeisteri* het hele jaar veel hoger dan rondom de inlaat (Figuur 20). Experimenten wezen uit dat dit veroorzaakt werd door een hogere watertemperatuur (Aston 1973).

7.4.3 Levenscyclus

Binnen de levenscyclus van waterinsecten worden veel processen door de watertemperatuur beïnvloed. Zo stuurt de temperatuur bijvoorbeeld het moment waarop de emergentie van een soort begint en hoeveel generaties er per jaar geproduceerd worden (Hynes 1970). Veel van deze processen worden in gang gezet op het moment dat de temperatuur een zekere drempelwaarde overschijdt (Ward & Stanford 1982).



Figuur 21. De invloed van het temperatuurverloop binnen een jaar op de levenscyclus van aquatische insecten. Behalve dit jaarlijkse verloop is er ook sprake van een dagelijks verloop (inzet). Zie tekst voor verklaring van de codes (gewijzigd naar Ward & Stanford 1982).

Ward & Stanford hebben een schematische weergave van de invloed van het temperatuurverloop op de levenscyclus van aquatische insecten opgesteld (Figuur 21). De winter wordt gekenmerkt door een periode van inactiviteit (t_1), deze ligt voor veel aquatische insecten in gematigde streken bij 0°C ($T_{\min}$). In het voorjaar overschrijdt de temperatuur de drempelwaarde vanaf waar groei en ontwikkeling kan plaatsvinden (DT). Dit is het begin van het groeiseizoen (t_2). Binnen het groeiseizoen ligt een tweede drempelwaarde, vanaf waar de ontwikkeling tot adult plaatsvindt (MT). Dit kan de temperatuur zijn waarbij verpopping of emergentie plaatsvindt, of de temperatuur moet gedurende een langere tijd boven deze drempelwaarde liggen voor verdere ontwikkeling (t_3). In de zomer kan de temperatuur zover stijgen dat de maximale temperatuur voor de desbetreffende soort wordt bereikt, waarboven groei en ontwikkeling stop en eventueel mortaliteit optreedt ($T_{\max}$).

7.4.4 Emergentie en voortplanting

Zowel het moment als de snelheid waarmee insecten uitvliegen wordt door de temperatuur bepaald (Hynes 1970). Op basis van experimentele data en veldwaarnemingen voorspellen verschillende auteurs dat de uitvliegperiode van aquatische insecten kan veranderen door het stijgen van de watertemperatuur in

rivieren stroomafwaarts van een koelwateruitlaat (Hawkes 1969, Nebeker 1971a,b, Macan 1958, Langford 1975):

- eliminatie van insecten door uitvliegen in lethaal koudere lucht,
- verandering in uitvliegperioden waardoor een verschuiving optreedt in de voedselketens van vissen,
- verkorte uitvliegperioden door het doodgaan van nymfen door te hoge watertemperaturen in de zomer,
- verstoord paringsgedrag door een vergroot verschil in uitvliegperiode tussen mannetjes en vrouwtjes.

Het blijkt dat het effect van een temperatuurstijging op de emergentie van aquatische insecten verschilt van soort tot soort. Langford (1975) heeft in 1970-71 de emergentie van verschillende kokerjuffers (Trichoptera) en eendagsvliegen (Ephemeroptera) onderzocht in de Severn, Groot-Britannië. In deze rivier liep in de temperatuur benedenstrooms een koelwateruitlaat ongeveer 4 weken voor ten opzichte van de normale watertemperatuur (ΔT 8°C), maar dit werd niet weerspiegeld in de levenscycli van de daar aanwezige Trichoptera en Ephemeroptera. De emergentieperioden varieerden van jaar tot jaar (alle soorten vertoonden in meer of mindere mate flexibiliteit), maar niet tussen de populaties bovenstrooms en benedenstrooms de uitlaat. Er was dus geen sprake van eerdere emergentie. Ook werden er geen aanwijzingen gevonden dat mannetjes en vrouwtjes boven of benedenstrooms op een ander tijdstip emergeerden. Hij concludeert dat watertemperatuur slechts een van de vele factoren is die verantwoordelijk zijn voor emergentie; ook factoren zoals stroomsnelheid en daglengte kunnen een rol spelen.

Cereghino *et al.* (1997) vonden echter dat kleine temperatuurveranderingen in de rivier de Oriega, Pyreneeën, Frankrijk, resulteerden in kleine veranderingen in het groeipatroon, vervroegde eiafzetting en een vervroegde uitvliegperiode van de kokerjuffers *Hydropsyche instabilis*, *Rhyacophyla occidentalis* en *Rhyacophyla meridionalis*.

Uit onderzoek van Mann (1965) naar de bodemfauna van de Thames, benedenstrooms van de uitlaat van het Earley power station (Groot-Britannië), bleek dat de mossel *Anodonta anatina* zich vervroegd voortplantte in het opgewarmde water. Ook bij de waterpissebed *Asellus aquaticus* werd vervroegde voortplantingsactiviteit geconstateerd; tenminste 1 maand eerder ten opzichte van het niet opgewarmde gedeelte.

In een experiment van Hogg & Williams (1996) werd een 1^e orde beek in Ontario, Canada, in de lengterichting opgedeeld in twee secties en werd één sectie gedurende 2 jaar kunstmatig 2,0-3,5°C opgewarmd om de effecten van een temperatuurverhoging op de levenscyclus van macrofauna te bestuderen. Het bleek dat de vlokreeft *Hyalella azteca* vervroegd eieren afzette en dat de geslachtsratio van de kokerjuffer *Lepidostoma vernale* veranderde.

7.4.5 Diapauze

Bepaalde insecten overleven een ongunstige periode door inactief te worden, de zogenoemde diapauze. Libellen (Odonata) gebruiken bijvoorbeeld onder slechte voedselomstandigheden, lage temperatuur of een te korte groeiperiode een extra jaar om hun levenscyclus te voltooien (Corbet 1980). In de winter treedt bij deze larven een periode van diapauze op. Een temperatuurstijging heeft tot gevolg dat een periode van diapauze bij libellen niet optreedt, mits natuurlijk de andere factoren gunstig zijn. Echter het ontbreken van een diapauze kan ook negatieve effecten hebben. In de door koelwater opgewarmde Konin meren, Polen (ΔT 8-11°C) ontwikkelen bepaalde waterwantsen (*Micronecta*) zich in het voorjaar vroeger tot adult (eerste generatie 2-6 weken eerder ten opzichte van normale watertemperatuur). De tweede generatie bestaat echter uit veel minder adulten. Het blijkt namelijk dat deze soorten tijdens de larvale ontwikkeling een diapauze nodig hebben. Deze kan alleen plaatsvinden wanneer de watertemperatuur daalt onder een bepaalde waarde. Door verwarming van het water is dit echter in de zomer niet mogelijk. In voorjaar gelegde eieren, die anders binnen 6-7 weken tot adult konden ontwikkelen, ontwikkelen niet verder tot het water in de winter weer afkoelt (Wroblewski 1977).

7.4.6 Soortensamenstelling en diversiteit

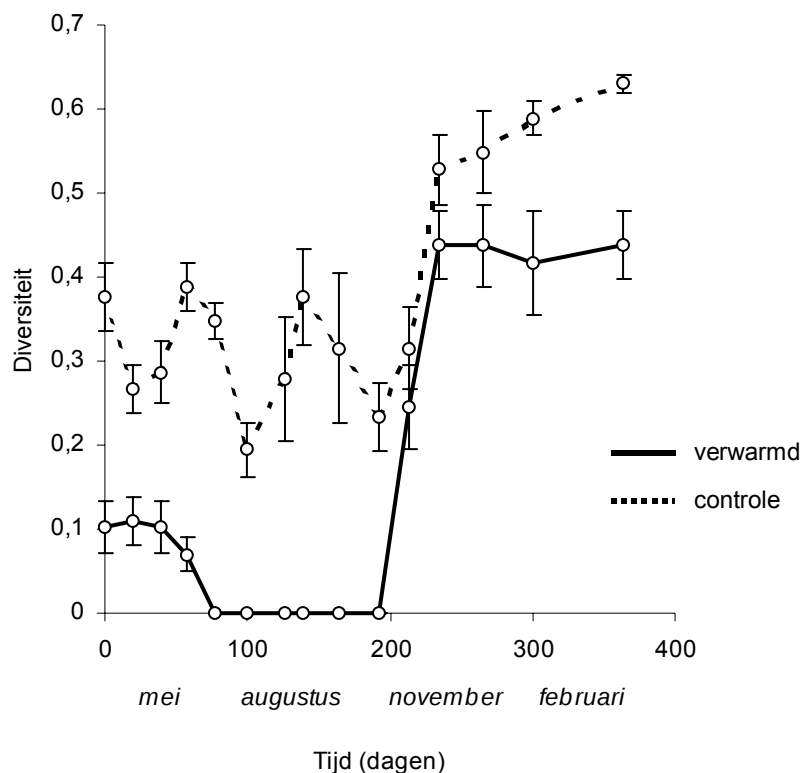
Temperatuureffecten op verspreiding en soortensamenstelling

Een temperatuurverhoging van het oppervlaktewater kan kleine veranderingen in soortensamenstelling tot gevolg hebben. In de jaren 70 van de vorige eeuw zijn de koelwateruitlaten in twee Nederlandse meren bemonsterd. In de periode 1972 tot 1977 is de bodemfauna van het Bergumermeer bestudeerd (De Kruik 1983). Hierop wordt sinds 1974 koelwater geloosd, met als gevolg een opwarming van 5-6°C. Er zijn geen aantalsveranderingen waargenomen voor mosselen (*Bivalvia*), borstelwormen (*Oligochaeta*), vlokreeften (*Gammaridae*) en muggenlarven (*Chironomidae*), die in verband konden worden gebracht met verhoogde watertemperaturen. Wel is er een toename geconstateerd van slakken (*Gastropoda*), met als dominante soorten *Potamopyrgus jenkinsi* en *Valvata piscinalis*.

Uit macrofaunaonderzoek naar de verschillen tussen de in- en uitlaat van de Flevocentrale in 1972-1975 (ΔT 2-5°C, gedurende kortere tijd kunnen pieken optreden van 8-10°C) bleek dat er verschillen waren in de dichtheden en de verspreiding van bepaalde soorten (Hadderingh 1977a,b). De soortensamenstelling van de bodemfauna van de uitlaat vertoont grote overeenkomst met de inlaat. Deze bestaat voornamelijk uit *Tubificidae*, *Gammaridae*, *Diptera*, *Gastropoda* en *Lamellibranchiata*. *Tubificidae* en *Gastropoda* bereiken hogere dichtheden bij de uitlaat. De macrofauna op de oeverbeschoeiingen wordt gedomineerd door *Tricladidea*, *Hirundinea*, *Crustacea*, *Diptera* en *Gastropoda*. Hier zijn wel verschillen in verspreiding waargenomen: de slakken *Physa acuta* en *Potamopyrgus jenkinsi* werden vooral aan de uitlaatzijde gevonden, terwijl de platworm *Polycelis tenuis* en de slak *Physa fontinalis* vooral aan de inlaatzijde zijn aangetroffen. De slak *Bithynia tentaculata*

bleek algemeen aan de inlaatzijde, maar kwam in veel grotere aantallen aan de uitlaatzijde voor.

Enkele studies van de macrofauna van rivieren in Groot-Brittannië laten weinig tot geen verschillen zien tussen de soortensamenstelling boven- en benedenstrooms van koelwateruitlaten van energiecentrales. Mann (1965) onderzocht de benthische fauna van de Thames boven- en benedenstrooms de koelwateruitlaat van het Earley power station, Reading (ΔT 1-12°C). Hij vond weinig verschillen in soortensamenstelling. De verschillen in abundantie waren echter aanzienlijk. Slakken (Gastropoda) en tweekleppigen (Bivalva) waren talrijker, terwijl bloedzuigers (Hirundinea), vedermuggen (Chironomidae) en garnalen (Decapoda) minder talrijk waren. Onderzoek aan steenvliegen (Plecoptera) en eendagsvliegen (Ephemeroptera) (*Taeniopteryx nebulosa*, *Ephemerella ignita*, *Heptagenia sulphurea*, *Baetis pumilis*, *Baetis bioculatus*, *Baetis rhodani*, *Baetis vernus*, *Baetis buceratus*) in de Severn in de periode 1965-1969 (ΔT : 0,5-7,2°C) laten geen verschillen in soortensamenstelling boven- en benedenstrooms het koelwaterinlaatpunt van het Ironbridge power station zien (Langford 1971). Ook rondom het River Thames Power Station (ΔT : <1,25°C) werden geen temperatuur gerelateerde verschillen gevonden in soortensamenstelling bovenstrooms en benedenstrooms de uitlaat (Wright *et al.* 2000).



Figuur 22. Patroon van soortdiversiteit (Simpson diversiteitsindex) voor taxa in het Fairfield Reservoir, Texas, waarop verwarmd koelwater wordt geloosd (dT 7,2°C) en bij normale watertemperaturen (controle) (gewijzigd naar Wellborn & Robinson 1996).

Seizoenseffecten van temperatuurverhoging op de soortensamenstelling

Volgens Gibbons (1976) kan een temperatuurverhoging in de winter, wanneer de productie van aquatische systemen gelimiteerd wordt door lage temperaturen, een positief effect hebben. Een temperatuurverhoging zorgt dan voor gunstigere omstandigheden voor groei en ontwikkeling. In de zomer heeft een temperatuurstijging juist een negatief effect, omdat de temperatuur zo ver kan stijgen dat de fysiologische grenzen van de soort overschreden worden.

Een extreem voorbeeld van thermische stress in de zomer wordt gegeven door Wellborn & Robinson (1996). Ze vergeleken gedurende 1 jaar de macrofauna van twee meren (Fairfield Reservoir, Texas) met elkaar, waarvan het ene gemiddeld 7,2°C warmer was als gevolg van koelwaterlozingen. Het aantal soorten en het aantal individuen was duidelijk lager in het opgewarmde meer (Figuur 22). Tijdens extreme warmte in de zomer werd de watertemperatuur zo hoog (38-42°C), dat dit lethaal was voor het grootste gedeelte van de macrofauna. Na de zomer trad rekolonisatie op, waarbij sommige soorten, zoals bepaalde Chironomidae tijdelijk hoge dichtheden bereikten. De dichtheid van de meeste andere soorten bleef lager en bepaalde soorten werden niet opnieuw aangetroffen. Het bereiken van letale watertemperaturen had een verarmend effect op de macrofauna van het meer.

Dahlberg & Conyers (1974) onderzochten het effect van de lozing van verwarmd koelwater op de bentische fauna in de James River, Virginia (V.S.). Het bleek dat verhoogde watertemperaturen in de winter leidden tot een stijging van het totaal aantal aangetroffen soorten alsmede het aantal individuen (Tabel 8).

Tabel 8. Macrobenthos in januari in de James River, Virginia (V.S.) boven- en benedenstrooms een koelwateruitlaat (Dahlberg & Conyers 1974).

meet-station	locatie	T (°C)	aantal soorten	aantal individuen
A	0.8 km boven uitlaat	5	20	62
B	0,4 km vanaf uitlaat (in koelwaterpluim)	13-17	25	139
C	1,6 km vanaf uitlaat	9,5-10	24	116
D	8,0 km vanaf uitlaat	7-8	16	60

Wanneer de watertemperatuur stijgt, worden bepaalde wateren geschikt voor warmteminnende soorten, die daar van nature niet voorkwamen maar zich gevestigd hebben door bewust of onbewust menselijk handelen. Vooral in de wintermaanden speelt een hogere watertemperatuur een belangrijke rol, omdat de natuurlijke watertemperatuur voor deze soorten in de winter vaak te laag ligt (Kerkum *et al.* 2004).

7.5 Vissen

7.5.1 Inleiding

Vissen zijn ectotherme organismen; hun lichaamstemperatuur is vrijwel gelijk aan de temperatuur van de omgeving. Aangezien de meeste biochemische reacties afhankelijk zijn van de lichaamstemperatuur, die op hun beurt weer de fysiologische processen als groei en reproductie beïnvloeden, kunnen temperatuurveranderingen grote effecten hebben op vissen. Biochemische processen zijn ook afhankelijk van de zuurstofvoorziening. Aangezien in warmer water minder zuurstof opgelost kan worden, heeft watertemperatuur ook via de zuurstofbehoefte effect op vissen.

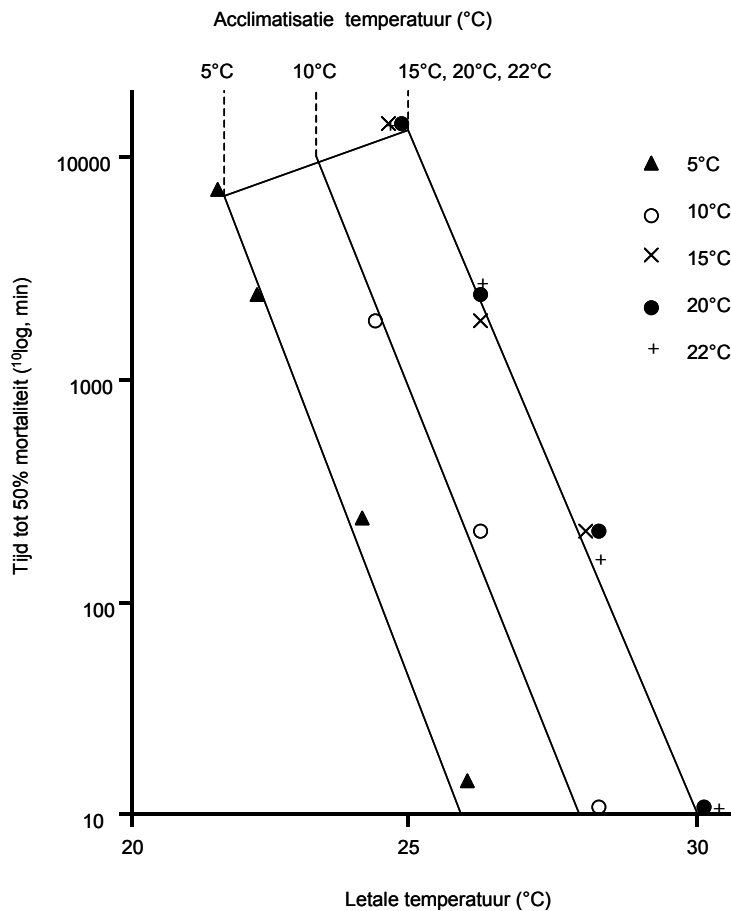
7.5.2 Fysiologie

De temperatuurrange waarbinnen een vis kan overleven, wordt aan de bovenzijde begrensd door een kritiek maximum en aan de ondergrens door een kritiek minimum (Fry 1971). Worden deze grenzen overschreden, dan sterft de vis binnen korte tijd.

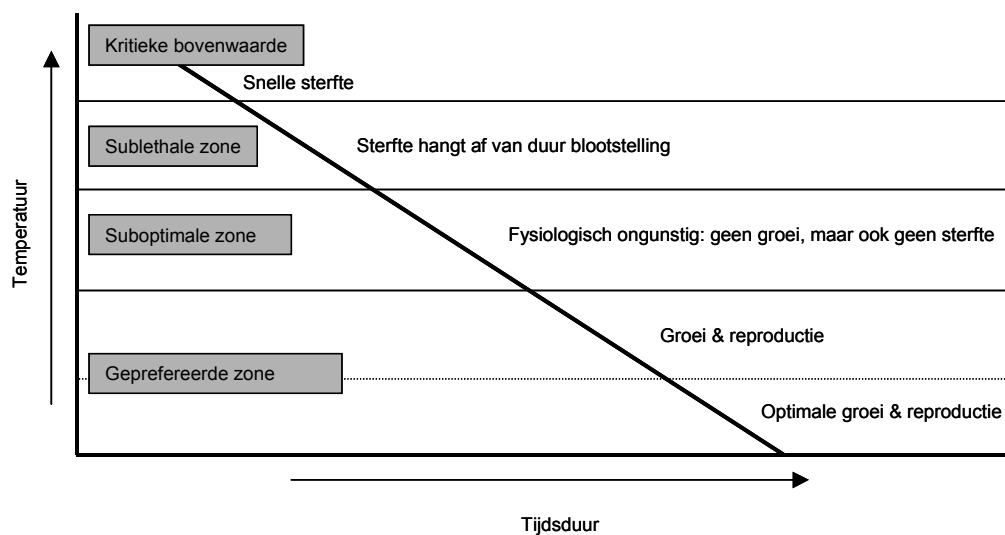
Echter liggen deze letale minimum- en maximumtemperatuur niet volledig vast. De kritieke grenzen kunnen met een paar graden verhoogd of verlaagd worden (Ficke *et al.* 2005). Veel soorten vissen zijn namelijk in staat te acclimatiseren bij een nieuw temperatuurregime (Figuur 23). Er treden bepaalde fysiologische veranderingen op, waardoor het metabolisme wordt aangepast aan de nieuwe temperatuur (Kelsch & Neill 1990).

De thermische range van vissen is onder te verdelen in verschillende zones (Figuur 24). Onder de direct letale temperatuurgrens ligt een subleetaal gebied. De temperatuur is hier te hoog voor langdurige blootstelling, maar de vissen kunnen bij deze temperaturen wel gedurende een korte tijd overleven. Bij nog lagere temperaturen ligt een suboptimaal gebied. De omstandigheden zijn voor de vis fysiologisch niet optimaal, waardoor er bijvoorbeeld geen groei en reproductie plaatsvindt, maar ook niet lethaal. Wanneer de temperatuur nog lager wordt, is groei en reproductie wel mogelijk. Dit is de geprefereerde zone. Binnen dit gebied ligt een smalle zone waarin fysiologisch gezien alles optimaal functioneert, het optimumgebied (Ficke *et al.* 2005).

Echter moet er wel rekening mee gehouden worden dat er hier sprake is van een optimale situatie, waarin voldoende voedsel aanwezig is en geen concurrentie of predatie optreedt. Ook zijn alle milieuomstandigheden geschikt; een verhoging van de watertemperatuur kan bijvoorbeeld ook invloed hebben op het zuurstofgehalte van het water, de zuurgraad, nutriëntenconcentraties en de toxiciteit van bepaalde stoffen (Ficke *et al.* 2005). De in een natuurlijke situatie gerealiseerde optimale temperatuurrange kan dan ook afwijken (Magnuson *et al.* 1997).



Figuur 23. Letale temperatuur voor 50% van de individuen van de Beekforel (*Salmo trutta*) bij verschillende acclimatisatietemperaturen (Elliot 1981).



Figuur 24. De temperatuurrange van vissen is aan de hand van fysiologische effecten onder te verdelen in verschillende gebieden. In dit figuur wordt de bovenrange weergegeven: van optimale temperatuur tot letale maximumtemperatuur. Zie tekst voor verklaring van de zones (Sullivan et al. 2000, Ficke et al. 2005).

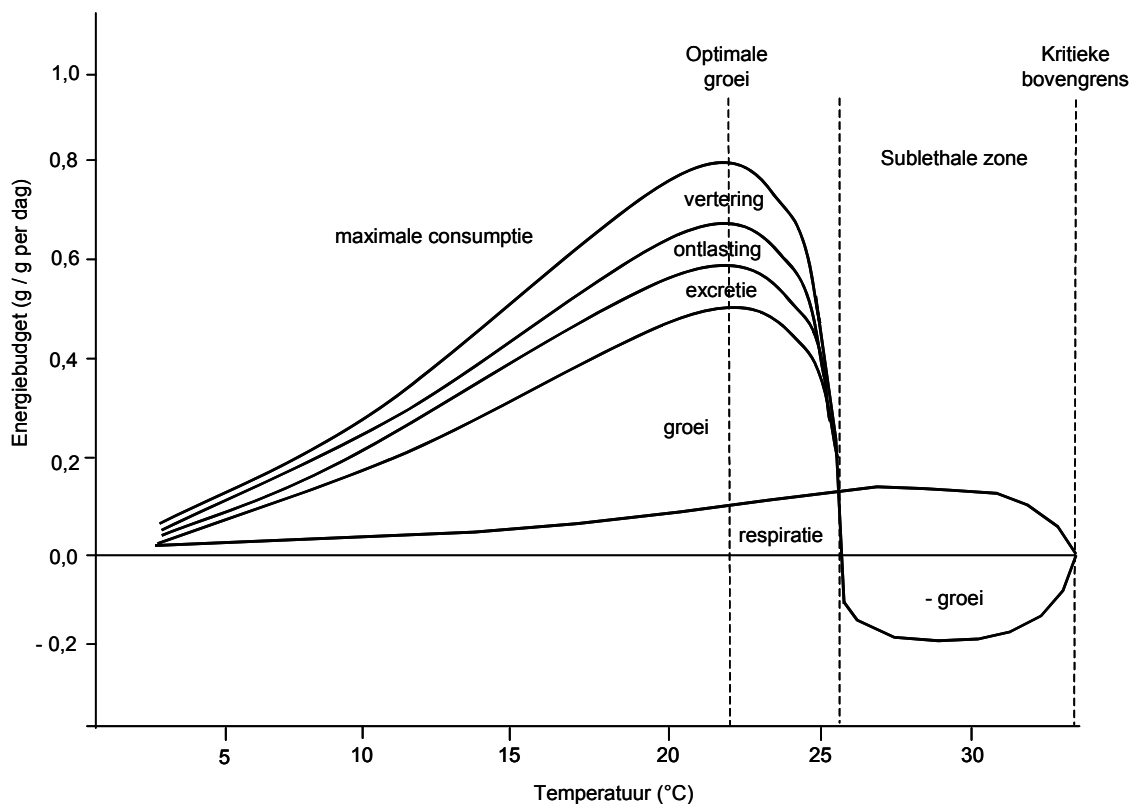
Het metabolisme van vissen wordt sterk beïnvloed door de watertemperatuur. Een vis moet de energie uit het voedsel verdelen over drie verschillende onderdelen (Ficke *et al.* 2005, Elliot 1976):

- Energie nodig voor metabolisme. Dit is onder te verdelen in standaard metabolisme (minimaal benodigd metabolisme wanneer vis in rust is), metabolisme voor activiteit (bijvoorbeeld zwemmen) en metabolisme voor het verwerken en verteren van voedsel.
- Energie die verloren gaat bij uitscheidingsproducten en feces.
- Energie die gebruikt wordt voor groei en ontwikkeling.

De energie uit het voedsel wordt niet gelijk verdeeld over deze onderdelen. Eerst gaat er energie naar het metabolisme en daarna naar de uitscheidingsproducten. De hoeveelheid energie die overblijft wordt gebruikt voor groei en reproductie. Temperatuur heeft grote invloed op de verdeling van energie. Een stijging van de temperatuur veroorzaakt een stijging van de hoeveelheid energie die nodig is voor het metabolisme. Ook de energie die verloren gaat bij uitscheidingsproducten en feces stijgt bij een toenemende temperatuur. Wanneer de hoeveelheid voedsel gelijk blijft, neemt de hoeveelheid energie die vrij te gebruiken is voor groei en reproductie dus af (Ficke *et al.* 2005).

Kitchell *et al.* (1977) hebben het energiebudget van de Yellow perch (*Perca flavescens*) onderzocht (Figuur 25). Bij een stijgende watertemperatuur neemt het energieverbruik toe, via een hoger metabolisme en een stijging van de hoeveelheid energie die verloren gaat via uitscheidingsproducten. Wanneer er voldoende voedsel aanwezig is, neemt ook de groei toe. De hogere energiebehoefte wordt namelijk gecompenseerd door een toenemende foerageeractiviteit. Op een bepaald punt wordt een optimale verhouding bereikt. De hoeveelheid vrij te gebruiken energie is hier maximaal, met als gevolg de hoogste groeisnelheden. Dit punt komt overeen met de geprefereerde optimumtemperatuur van de desbetreffende soort (Ficke *et al.* 2005, Elliot 1976, Fry 1971).

Deze optimumrange wordt de thermische functionele niche genoemd, hierbinnen verlopen de meeste fysiologische functies optimaal. Over het algemeen ligt deze $\pm 2^{\circ}\text{C}$ rond de optimumtemperatuur voor de soort. Dit is de temperatuurrange waarbinnen een vis onder laboratoriumomstandigheden 2/3 van de tijd doorbrengt (Shuter & Meisner 1992). Voorbij dit optimum, bij het naderen van de kritieke temperatuurbovengrens, neemt de groei zeer snel af. De hoeveelheid energie nodig voor het metabolisme wordt zeer hoog, terwijl de foerageeractiviteit afneemt als gevolg van fysiologische beperkingen (Ficke *et al.* 2005, Elliot 1976, Fry 1971).



Figuur 25. Een bio-energetisch model van het energiebudget van de Yellow perch (*Perca flavescens*) van 10 g bij een stijgende temperatuur (gewijzigd naar Kitchell et al. 1977). Bij 23°C zijn de verhoudingen in het energiebudget optimaal voor maximale groei. Stijgt de temperatuur verder, dan neemt de groei steeds sneller af; het metabolisme (respiratie) is hier echter maximaal. Dit is de grens van de sublethale zone. Bij verdere temperatuurstijging richting het kritieke temperatuurmaximum verliest de vis gewicht en sterft uiteindelijk. Zie tekst voor verdere uitleg.

7.5.3 Groei en ontwikkeling

Uit het voorgaande blijkt dat temperatuur een grote invloed heeft op de groei en dat groei alleen plaatsvindt wanneer de watertemperatuur binnen een bepaalde range valt. De meeste vissoorten in gematigde streken groeien dan ook niet of amper in de winter, omdat de temperaturen te laag zijn voor groei en ontwikkeling (Shuter & Meisner 1992).

Er zijn diverse veldstudies verricht naar de invloed van temperatuur op de groei van vissen. In de door koelwater verwarmde Konin meren (ΔT 8-11°C), Polen, bleken Brasem (*Abramis brama*) en Blankvoorn (*Rutilus rutilus*) sneller te groeien dan in meren met een normale watertemperatuur. Dit effect was het sterkst voor *Rutilus rutilus* (Ciepielewski 1994). Kjellman & Eloranta (2002) onderzochten de groei van juveniele Kwabaal (*Lota lota*). De groei van 0°-jaars vissen bleek temperatuurafhankelijk en nam toe bij een temperatuurstijging van 4-18°C. Deze relatie was niet aanwezig bij 1°- en 2°-jaars exemplaren, waarschijnlijk omdat de vis op die leeftijd migreert naar dieper en koeler water en een andere temperatuurrange gaat prefereren. Fox & Crivelli (2001) vergeleken populaties Zonnebaars (*Lepomis gibbosus*) in warme wateren in de

Camargue, Frankrijk, met die in enkele relatief koele meren in Ontario, Canada. Het bleek dat de exemplaren in Zuid-Frankrijk eerder volwassen waren, maar een kleinere volwassen lengte bereikten.

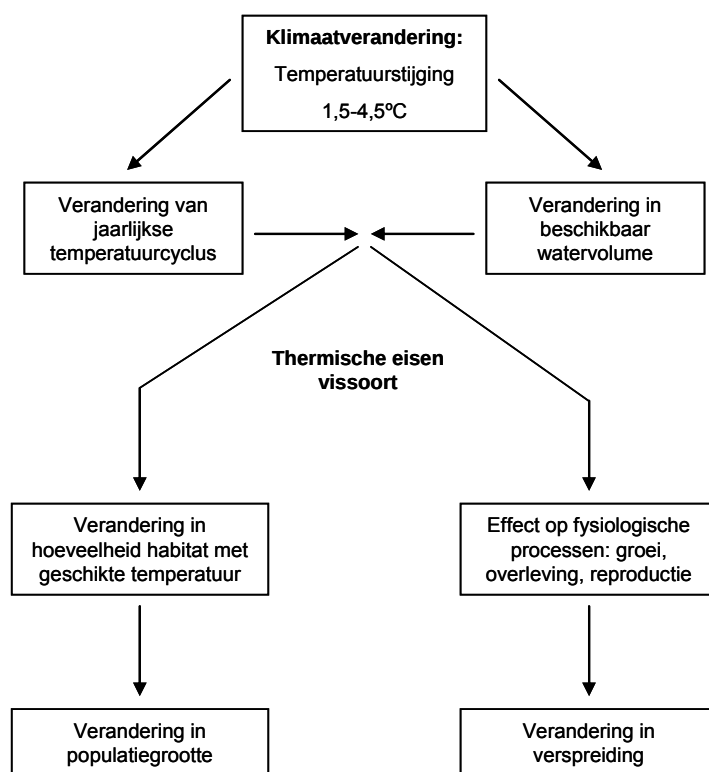
Een temperatuurstijging kan een verlenging van de voortplantingsperiode tot gevolg hebben. In de koelwaterpluim van de Flevocentrale, IJsselmeer, begon de paaitijd van Snoekbaars (*Stizostedion lucioperca*) 2-3 weken eerder, maar eindigde tegelijkertijd met de populatie in de rest van het IJsselmeergebied (De Kruik 1983).

In de winter heeft een lage watertemperatuur voor veel vissoorten verminderde groei, activiteit en voedselbeschikbaarheid tot gevolg. Een lichte stijging van de watertemperatuur kan voor deze soorten gunstig zijn, mits er voldoende voedsel aanwezig is om de verhoogde energiebehoefte te compenseren en er geen sprake is van veranderingen in biologische interacties (Shuter & Meisner 1992). Echter, wanneer de watertemperatuur stijgt, wordt de energiebehoefte van de vissen ook hoger. Er moet dus een grotere hoeveelheid voedsel of voedsel met een hogere voedingswaarde geconsumeerd worden. Bij Brasem (*Abramis brama*) en Kolblei (*Abramis bjoerkna*) neemt bijvoorbeeld bij een stijgende watertemperatuur de hoeveelheid geconsumeerde Chironomidae toe, met een optimum bij 21°C (Wielgosz & Tadaiewska 1988). In habitats waar weinig voedsel aanwezig is, kan dit voor beperkingen zorgen (Ficke *et al.* 2005).

Een stijgende watertemperatuur in de winter kan ook andere negatieve effecten hebben. Bepaalde vissoorten hebben namelijk een periode met lage watertemperaturen nodig om zich te kunnen voortplanten. Wordt de temperatuur in de winter niet laag genoeg, dan vindt er geen of een afname van de reproductie plaats. Verhoging van de temperatuur in perioden wanneer deze lager is dan 10°C heeft vooral effect op vissen die in het vroege voorjaar paaïen, zoals de Kwabaal (*Lota lota*), Spiering (*Osmerus eperlanus*), Winde (*Leuciscus idus*), Seperling (*L. leuciscus*) en Pos (*Gymnocephalus cernua*) (Kerkum *et al.* 2004). Andere vissoorten planten zich juist voort wanneer de watertemperatuur in het voorjaar hoger wordt. In de rivier de Ourthe, België, begint de Barbeel (*Barbus barbus*) met kuitschieten wanneer de dagelijkse minimale watertemperatuur 13,5°C of hoger is. Wanneer de temperatuur later in de periode weer onder deze temperatuur zakt, stopt het kuitschieten tijdelijk (Baras & Philippart 1999).

De aanwas van jonge vissen kan worden beïnvloed door een stijging van de watertemperatuur. Uit onderzoek van Craig *et al.* (1979) en Craig & Kipling (1983) naar Baars (*Perca fluviatilis*) in Lake Windermere, Groot-Britannië, bleek dat in relatief warme jaren juveniele *P. fluviatilis* sneller groeide en een lage mortaliteit had in vergelijking met de andere jaren. Echter, de snelgroeiende exemplaren bleken korter te leven en een verlaagde reproductie te hebben ten opzichte van de langzaam groeiende exemplaren. Metamorfose in juveniele Zee-prik (*Petromyzon marinus*) wordt bepaald door temperatuur. De ontwikkelingssnelheid van het larvale stadium blijkt het hoogst bij 21°C, terwijl de mortaliteit bij deze temperatuur het laagst is. Larven die groeien bij een hoge temperatuur blijven echter kleiner dan individuen gehouden bij een lagere temperatuur.

Het begin van de metamorfose in het voorjaar wordt bepaald door de watertemperatuur. Is deze een maand voordat de metamorfose plaatsvindt te laag (9-13°C), dan wordt deze uitgesteld (Holmes & Youson 1998).



Figuur 26. Schematisch overzicht van het effect van een temperatuurstijging op de verspreiding en populatiegrootte van vissen in oppervlaktewateren (gewijzigd naar Shuter & Meisner 1992).

7.5.4 Soortensamenstelling en diversiteit

Omdat vissen ectotherme organismen zijn, vindt thermoregulatie plaats door zich te verplaatsen naar de locatie met de op dat moment meest optimale temperatuur (Magnuson *et al.* 1997). Plekken met een optimale temperatuur, die dus vallen binnen de fundamentele thermische niche van een vissoort, zijn echter niet altijd aanwezig. De keuze is dan ook beperkt tot de in het watertype aanwezige range van temperatuurvariatie (Shuter & Meisner 1992: Figuur 26).

De effecten hangen af van de mate van temperatuurstijging en de thermische eisen die de verschillende vissoorten aan hun milieu stellen. Op vissoorten met een relatief laag temperatuuroptimum zal een temperatuurverhoging negatieve effecten hebben, terwijl vissoorten met een hoog temperatuuroptimum profiteren van een stijging van de watertemperatuur. Hier komt nog bij dat per watertype het effect van een temperatuurstijging verschillend is en dat de diverse wateren verschillen in mogelijkheden voor vissen om zich te verplaatsen, om zo de zone met de meest

geschikte temperatuur binnen de beschikbare thermische range van watertemperaturen op te zoeken.

Bij een temperatuurverhoging kan de verspreiding van vissen met een relatief laag temperatuuroptimum, zoals de beekprik (*Lampetra planeri*) veranderen. Deze soort komt voor in beken en de bovenlopen van kleine rivieren (Crombaghs *et al.* 2000). Over het algemeen neemt in deze systemen de gemiddelde zomertemperatuur stroomsafwaarts vanaf de bron toe. In de zomer zijn bovenlopen van beken dan ook relatief koel, onder andere als gevolg van voeding door grondwater (Hynes 1970). Wanneer een relatief groot aandeel grondwater een beek voedt, neemt de temperatuurconstantie toe (Verdonschot 1995). Bij een temperatuurstijging neemt de watertemperatuur benedenstrooms dus het sterkst toe. Gevolg is dat de (zomer)verspreiding van vissen zoals de Beekprik afneemt, omdat de soort verdwijnt uit het relatief warme benedenstroomse gedeelte van de beek (Shuter & Meisner 1992).

Als de fundamentele thermische niche van een vissoort hoger ligt dan de gerealiseerde niche, dan kan een lichte stijging van de oppervlaktewatertemperatuur er voor zorgen dat de optimale temperatuur voor deze vissoort dichterbij benaderd wordt. Deze vissen concentreren zich dan in het gebied met de meest optimale temperatuur. De Kruik (1983) geeft een overzicht van de invloed van koelwaterlozingen op de visstand in de jaren 70 van de vorige eeuw. Het bleek dat in de het lozingsgebied van de Flevocentrale de visstand ruim 200 maal zo groot was als in de rest van het IJsselmeer. Voor snoekbaars (*Stizostedion lucioperca*) lag deze factor zelfs in de buurt van 2000 maal. Onderzoek met zenders aan *Stizostedion lucioperca* en baars (*Perca fluviatilis*) toonde aan dat het verblijf in het warme water van beperkte duur was. Deze soorten concentreren zich wel in het lozingsgebied maar zijn hier niet aan gebonden. Echter bleek wel dat de conditie van deze soorten slechter was dan in de rest van het IJsselmeer: het gemiddelde gewicht was 5-10% lager en uitzonderlijk veel van de gevangen vissen hadden lege magen. Ook kwamen in het lozingsgebied veel meer bacteriële infecties aan huid en vinnen voor. Een gedeelte van de brasem (*Abramis brama*) was geïnfecteerd met de parasitaire wormen *Ligula intestinalis* en *Philometra abdominalis*, terwijl deze parasieten in de rest van het IJsselmeer vrijwel ontbreken.

Vissen variëren sterk in hun temperatuuroptima en zuurstofbehoefte. Uit een vergelijking van temperatuur- en zuurstofkarakteristieken van Nederlandse zoetwatervissen (Tabel 9) kan een eerste indruk worden verkregen welke soorten kunnen profiteren van temperatuurstijgingen en welke soorten gevoelig zijn. Koudwatersoorten die paaïen in de winter bij lage temperaturen (bijvoorbeeld, zalm, zeeforel, houting, kwabaal) zijn het meest gevoelig. Ook soorten als beekprik, spiering, elrits, winde, serpeling, en rivierdonderpad prefereren niet al te hoge watertemperaturen en zijn gevoelig voor hoge zomertemperaturen. Soorten met daarnaast ook een hoge zuurstofbehoefte (spiering, serpeling, houting, elrits) zijn waarschijnlijk het meest kritisch. Er is echter weinig bekend over de mate waarin deze soorten zich fysiologisch kunnen aanpassen aan klimaatveranderingen.

Tabel 9. Temperatuur- en zuurstofbehoeftekenmerken van Nederlandse zoetwatervissen (gegevens uit Van Emmerik & de Nie 2006; Gerstmeier & Romig 1998).

soort	paaitijd (maand)	temperatuur (°C)				zuurstofconcentratie (mg/l)		
		paaï	optimaal	max.	preferentie	optimaal	min.	drempel
zeeprik	5-6							
rivierprik	4-5	8.5-12	11-12		matig			
beekprik	4-5	10-15	10-17	20	koud	10-12	2	
aal			25	>30			2.5	
fint	4-5							
elft	5-6					>10		
forel	12	<5	<20		koud		5	
zalm	12	<5	<20		koud			
houting	11-12	5-7 (2)			koud		6	hoog
vlagzalm	3-6	6-14		25	matig		>4	
spiering	2-4	4-12	10-20		koud		8	hoog
snoek	3-4	6-14	19-24	29			1	laag
blankvoorn	5	8-19	20-25	30		6-10	1	
vetje	4-6	19-22	20-22	33	warm			
serpeling	2-5	7-10	12-22	28	matig	>7	7	hoog
kopvoorn	4-6	18-20	19-25	30-34	warm	>6		
winde	3-4	(5) 7-10	17	>30	matig	>5	2.5	
elrits	4-7	7-10	15-22	26	koud	10-16	8	hoog
ruisvoorn	5-7	18-24	8-28	>30		>4		
sneep	4-6	>8	8-29		warm		6	
alver	4-6	15	15-26	26		>5	2	
gestippelde alver	5-7	12	10-18		matig			
kolblei	5-6	14-15		29			5	
brasem	4-6	16-18	8-28	30		>6	2	
riviergrondel	4-6	12	15-20	28		10-11	2	
barbeel	5-6	14-18	12-20	28	warm		6	
zeelt	5-8	>19	20-26	38	warm			laag
kroeskarper	5-7	17-20	27	38	warm		<<1	laag
giebel	4-8							
karper	5-6	18-22	23-28		warm	>6	2	
bittervoorn	4-6	14-20	14-20		warm			
bermpje	4-6	14	19-22	25	warm	>6	2	
grote modderkruiper	4-6	13-14					<3	laag
kleine modderkruiper	4-7		11-15				<2	laag
meerval	5-6	18-20	>20		warm	5-12	4	
kwabaal	1-2	<8	<15	20	koud		6	
3d-stekelbaars	4-6	5-20	16	26		9-12	7	hoog
10d-stekelbaars	4-6		16	26			<7	
baars	4-6	7-16						
pos	4-7	6-18					5	
snoekbaars	4-6	12-15	18-28	32	warm	>9	4.5	
rivierdonderpad	2-7		14-16	20	matig	8-11	8	hoog
bot	2-5							
Exoten:								
zonnebaars	5-6	>16			warm			
graskarper	uitzet	22-29			warm			

Soorten die goed zijn aangepast aan hogere (zomer)temperaturen (bijvoorbeeld karper, zeelt meerval) en soorten met een zuidelijker verspreidingsgebied (bijvoorbeeld kopvoorn, vetje) kunnen vermoedelijk profiteren van klimaatveranderingen. Ook soorten met een hoge tolerantie voor lage zuurstofconcentraties (modderkruipers, zeelt, kroeskarper) kunnen mogelijk gunstige concurrentieposities verwerven.

Een bijzondere groep vormen de exoten. Vaak gaat het om soorten die uit het gebied rond de Zwarte Zee komen, het soortenrijkste gebied in Europa met soorten die goed zijn aangepast aan hoge zomertemperaturen (Griffiths 2006, Bij de Vaate 2002, Mooij et al. 2005). De invasie van deze soorten is versterkt door de aanleg van het Main-Donaukanaal waardoor de stroomgebieden van Donau en Rijn met elkaar verbonden zijn. Soorten als Donaubrasem, roofblei en diverse soorten grondels hebben hun intrede in de Nederlandse fauna al gemaakt.

Exoten als zonnebaars (uit Amerika) en graskarper (Azië) zijn ook warmteminnend. Graskarpers planten zich niet op natuurlijke wijze voort in Nederland omdat hoge watertemperaturen zijn vereist (in Nederland worden graskarpers uitgezet omdat het een van de weinige herbivore vissen is).

Veranderingen in soortsamstelling hangen ook af van andere effecten van klimaatverandering dan temperatuur. Door de verwachte toename in neerslag, met name in winter en voorjaar, zal de afvoer van rivieren vergroten en tijdelijk hogere waterstanden opleveren. Daardoor kunnen oeverzones onderwater komen te staan. Uiterwaarden of natuurlijke oevers met vegetatie zijn belangrijke paaihabitats van een groot aantal soorten vissen (onder andere Mooij et al. 2005). Veel Nederlandse meren met harde, onnatuurlijke oevers vertonen echter een geringere veerkracht voor klimaatveranderingen (Scheffer et al. 2001).

Toename van de waterafvoer betekent ook dat hogere concentraties nutriënten (P, N, S) via landbouwgebieden en de verhoging van het grondwaterpeil (hoge concentraties P in topbodemplaat) in het oppervlaktewater komen. In combinatie met hogere temperaturen kan dat leiden tot troebeler water in ondiepe meren (gedomineerd door algen in plaats van waterplanten). Effect van toename fosfaat door rivierafvoer kan mogelijk de effecten van de recent gerealiseerde afname van eutrofiering gedeeltelijk compenseren (Mooij et al. 2005).

De combinatie van temperatuur en nutriënten heeft consequenties voor de algenontwikkeling (filamenteuze of toxische blauwalgen) die minder geschikt zijn voor zooplankton (eetbaarheid, voedselkwaliteit: geringe hoeveelheid vetzuren). Dat betekent dat er aanzienlijke veranderingen in het voedselweb (predator - prooi relaties) op kunnen treden en daarmee in de soortsamstelling van visgemeenschappen. Mehner (2000) toonde aan dat bij hogere temperaturen de predatie van jonge vis op zooplankton toeneemt en dat vooral later in de zomer zooplankton beperkend kan worden voor de groei en overleving van planktivore vis. Doordat voedselrelaties sterk seizoensafhankelijk zijn, kan de timing van de beschikbaarheid van voedselorganismen en de behoefte aan voedsel veranderen door

temperatuurveranderingen. Afhankelijk van het adaptatievermogen van soorten kan die afstemming meer of minder goed verlopen (zogenaamde match – mismatch fenomenen).

In de zomer en het najaar kan een vermindering van de rivierafvoer (omdat het verdampingseffect het effect van toename neerslag overstijgt) kan echter een negatief effect hebben op de mogelijkheden voor rivieropwaartse migratie bij zalmachtigen. In ZW-Engeland werd waargenomen dat zalmen nauwelijks of sterk verlaat de rivier optrekken na droge zomers (Solomon & Sambrook 2004).

8 **Temperatuurverandering: effecten op verspreiding van organismen**

8.1 **Inleiding**

Veel aquatische organismen zijn aan te treffen over een brede geografische range. Binnen deze range zijn deze soorten vaak aan te treffen in wateren met verschillende temperatuurregimes. Bepaalde mechanismen stellen subpopulaties van een soort dan ook in staat om te overleven en reproduceren onder verschillende milieu-omstandigheden (Sweeney *et al.* 1992). Deze mechanismen zijn in het vorige hoofdstuk besproken. Dit hoofdstuk richt zich op het biogeografische aspect van een temperatuurstijging. In welke mate een temperatuurstijging invloed heeft op de verspreiding van soorten hangt af van (Sweeney *et al.* 1992):

- mate van temperatuurverhoging,
- genetische structuur die aan de basis ligt van de biologische compensatiemechanismen die een soort in de huidige situatie in staat stellen te overleven en reproduceren binnen een geografische range, zoals flexibiliteit in energiebudget, voortplanting en groei.

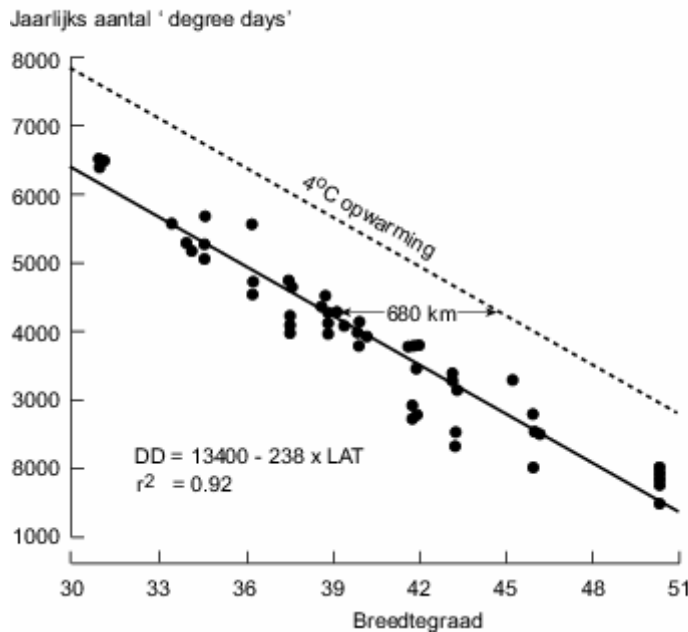
8.2 **Geografische temperatuurgradiënten**

De dagelijkse, seizoens- en jaarlijkse wisseling in de watertemperatuur in gematigde regio's zijn groot (Ward 1985). De mate hiervan is afhankelijk van het watertype. Zo fluctueert de temperatuur van een bron nauwelijks, terwijl de watertemperatuur van een zon-geëxponeerde ondiepe poel grote schommelingen kent. Dit temperatuurverloop kan op verschillende manieren gerelateerd worden aan de flora en fauna, namelijk in de vorm van:

- optreden en duur van extremen (maximumtemperatuur) (Jacobsen *et al.* 1997),
- gemiddelde jaarlijkse temperatuur (Hynes 1970),
- het aantal dagen per jaar dat een organisme groeit: het aantal “degree-days” (Vannote & Sweeney 1980, Markarian 1980).

Het temperatuurverloop wordt beïnvloed door de geografische ligging en verandert bij een toenemende geografische breedte (Ward 1985). De verspreiding van aquatische organismen volgt dit patroon, aangezien veel biologische processen temperatuurgerelateerd zijn. Op een hogere breedtegraad is bijvoorbeeld het aantal “degree-days” lager dan op lagere geografische breedte. In het oosten van Noord Amerika varieert het aantal “degree-days” van 1° tot 5° orde stromende wateren van ongeveer 6500 degree days (ten opzichte van 0°C) op 31°N tot 1500 degree days op 50°N per jaar. Dit neemt lineair af bij toenemende breedte (Sweeney *et al.* 1992). Stijgt de temperatuur als gevolg van een klimaatsverandering met 4°C, dan verandert het aantal “degree days”, met als gevolg dat het thermisch verloop van de wateren op de

desbetreffende breedtegraad vergelijkbaar wordt met een beek of rivier 680 km zuidelijker (Figuur 27).



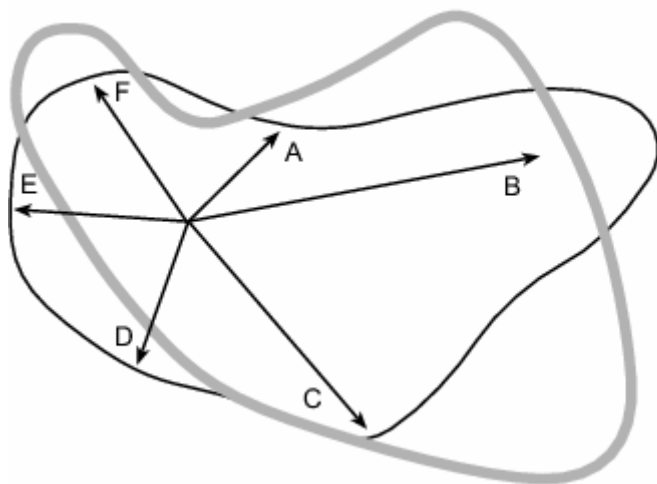
Figuur 27. Lineaire regressie ($p < 0,001$) tussen geografische breedte van verschillende stromende wateren in het oosten van Noord-Amerika en hun jaarlijkse aantal "degree days" onder huidige klimaatomstandigheden (doorgetrokken lijn) en na een 4°C temperatuurverhoging (onderbroken lijn). Het opschuiven van de regressielijn bij 4°C opwarming komt overeen een verschuiving van ongeveer 680 km in noordelijke richting (Sweeney et al. 1992).

8.3 Areaalverschuivingen van aquatische organismen

Sweeney et al. (1992) hebben een model gemaakt waarin de reactie van aquatische organismen wordt weergegeven op een veranderend thermisch verloop (Figuur 28). Een populatie van een soort kan alleen blijven bestaan wanneer de leefomgeving aan bepaalde eisen voldoet. De omgevingstemperatuur moet bijvoorbeeld een patroon volgen waarbinnen alle biologische processen in een organisme kunnen verlopen. In hoeverre aan deze eisen voldaan wordt, bepaalt de fitness van een organisme.

Deze eisen, oftewel milieuomstandigheden, kunnen worden uitgedrukt in vectoren. Voorbeelden hiervan zijn bijvoorbeeld lethale maximumtemperatuur, optimale temperatuur voor reproductie en optimale temperatuur voor groei. Elke milieufactor die invloed uitoefent op de fitness van een populatie wordt weergegeven met een vector (A-F). De lengte van deze vectoren geeft het gemiddelde van de populatie weer. Binnen een populatie is namelijk een bepaalde genetische variatie aanwezig. Dit heeft tot gevolg dat het ene individu van een soort bijvoorbeeld een net een iets hogere temperatuurtolerantie heeft dan een ander individu binnen dezelfde populatie.

Het huidige thermische verloop op een bepaalde locatie wordt weergegeven als een omvattende, doorgetrokken lijn rondom deze vectoren. De relatie tussen deze lijn en een vector geeft de invloed van het thermisch regime op de fitness weer. Valt een vector binnen de doorgetrokken lijn, dan wordt aan de thermische eisen van de soort voldaan en wordt de fitness niet beïnvloed (B, E, F). In een natuurlijke situatie zijn echter meestal niet alle factoren optimaal. Bepaalde vectoren naderen dan ook het tolerantielimiet voor temperatuur (A, C, D). Wordt dit overschreden, dan heeft dit een negatief effect op de fitness.



Figuur 28. Diagram met hypothetische relaties tussen benodigde omgevingsvectoren (A-F) en het huidige temperatuurverloop (doorgetrokken lijn) en het temperatuurverloop na een temperatuurstijging (gearceerde lijn). Zie tekst voor verdere verklaring (Sweeney et al. 1992).

Bij een temperatuurverhoging verandert het thermisch verloop en dus de vorm van de doorgetrokken lijn, met als gevolg dat de invloed op bepaalde vectoren afneemt (A, F). De mate van limitatie is bij deze factoren kleiner geworden. Een voorbeeld hiervan is dat een hogere temperatuur de groeisnelheid toeneemt. Andere vectoren komen dicht bij het tolerantielimiet te liggen of overschrijden dit zelfs (D). Dit heeft tot gevolg dat de totale fitness afneemt. Een voorbeeld hiervan is het vaker optreden van lethale maximumtemperaturen.

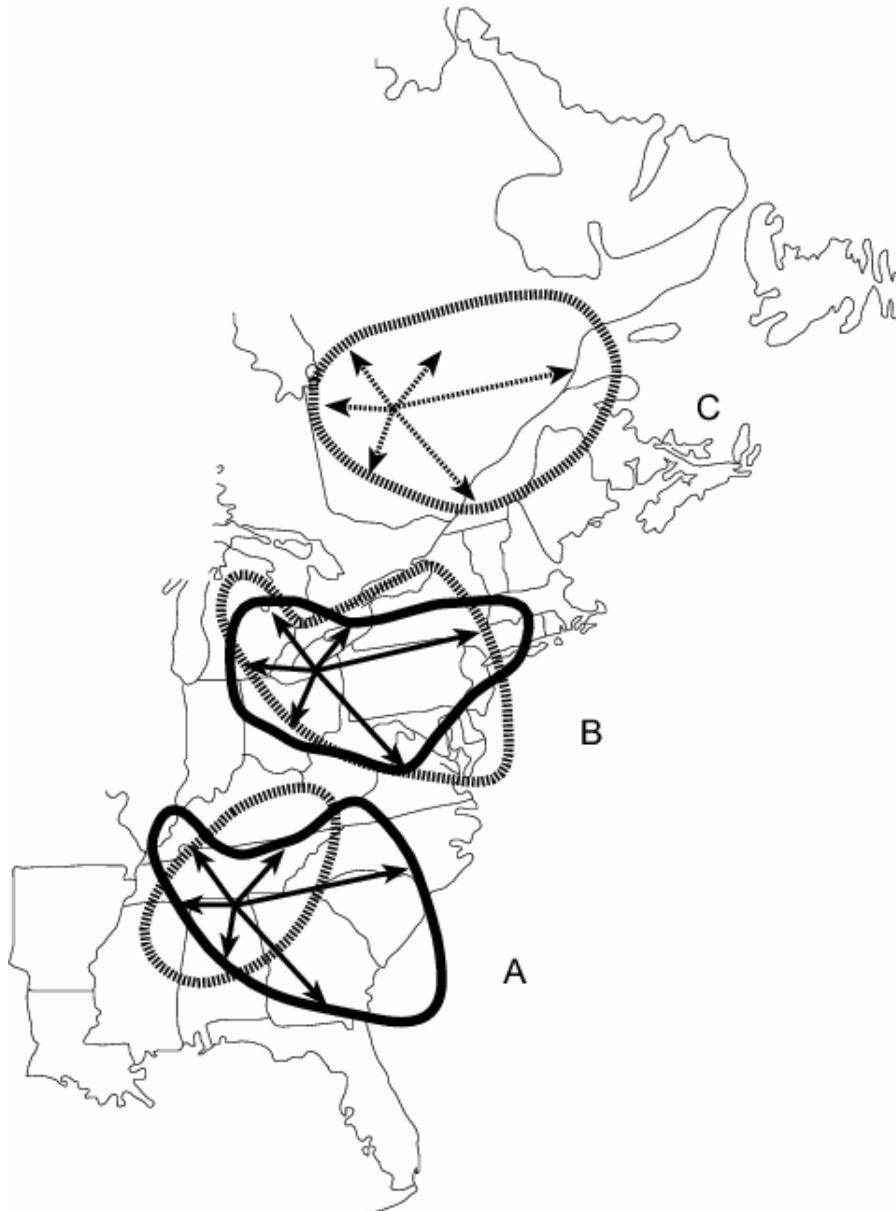
Op deze veranderingen kan op twee manieren gereageerd worden:

- aanpassing: genetische veranderingen in de populatie (natuurlijke selectie, organismen die net iets beter bestand zijn tegen hoge temperaturen overleven, gevolg is dat de lengte van vector verandert),
- migratie/dispersie: areaalveranderingen.

Geografische toepassing van dit model laat bij een temperatuurstijging drie mogelijkheden zien voor een populatie van een bepaalde soort (Figuur 29):

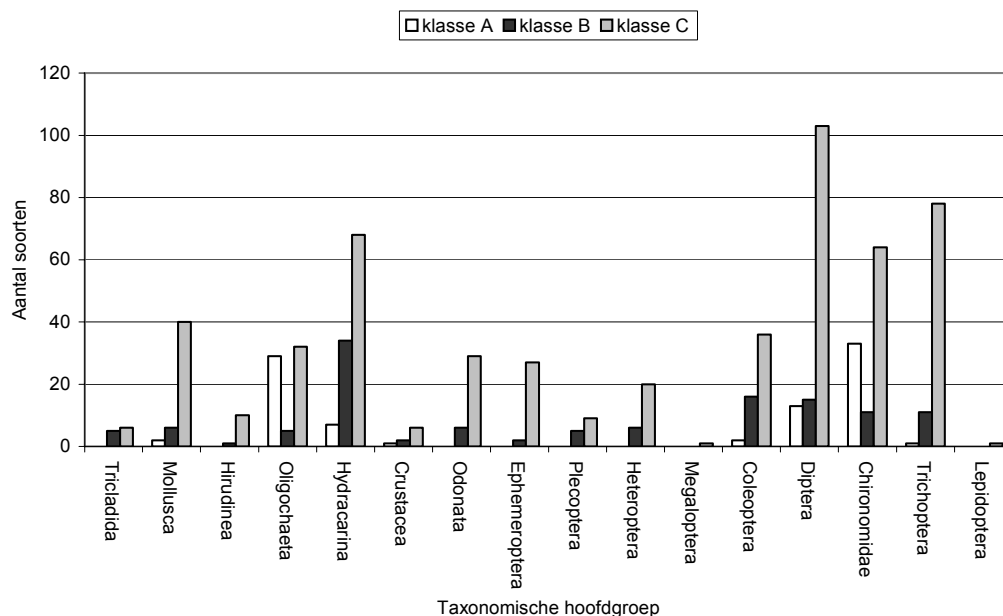
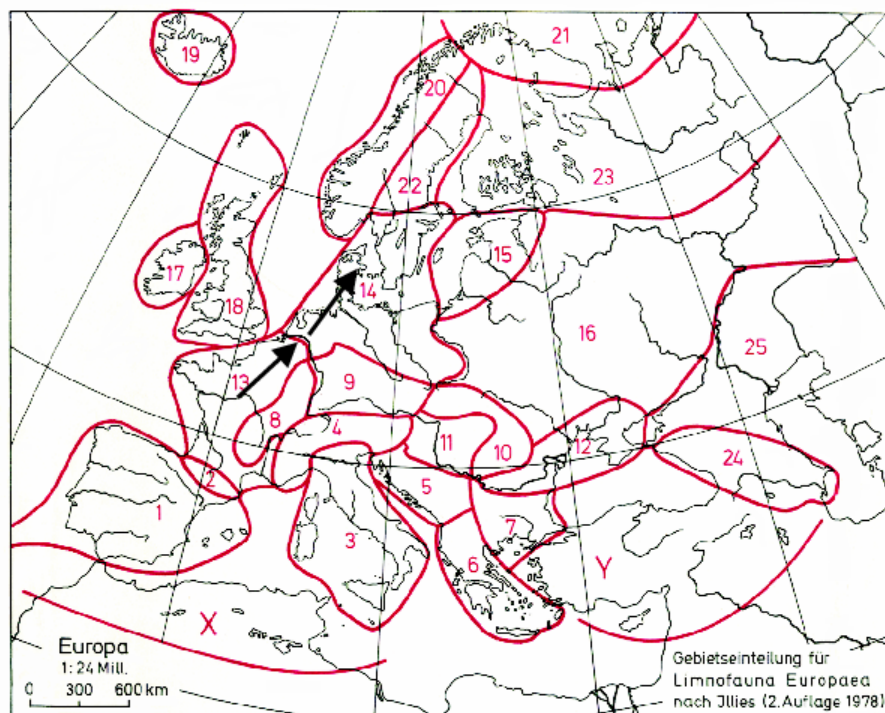
- ecoregio A: het thermisch verloop zal in ecoregio A sterk wijzigen, met als gevolg dat de tolerantiegrenzen van de soort overschreden worden. De soort kan slechts overleven op een klein aantal locaties,

- ecoregio B: meer noordwaarts zullen er weinig wijzigingen plaatsvinden in de populatie, omdat het nieuwe thermische verloop binnen de tolerantiegrenzen van de soort blijft,
- ecoregio C: in ecoregio C zal een nieuw gebied geschikt worden voor de soort, wat eerder ongeschikt was door bijvoorbeeld een te laag aantal “degree-days”. Door migratie of dispersie kan hier een nieuwe populatie van de soort ontstaan.



Figuur 29. Hypothetisch effecten van een temperatuurstijging op de relatie tussen de thermische eisen die een soort aan de omgeving stelt (pijlen) en het temperatuurverloop in de huidige situatie (doorgetrokken lijn) en na een klimaatsverandering (gearceerde lijn) in drie verschillende ecoregio's. Zie tekst voor verdere verklaring (Sweeney et al. 1992).

Voor Nederland wordt bij een temperatuurverhoging van 1 tot 4°C verwacht dat er areaalverschuivingen optreden in noordelijke richting (Figuur 30). Van den Hoek & Verdonschot (2001) onderzochten met behulp van de verspreidingsgegevens van soorten van de ecoregio's naar Illies (1978) naar de verschillen in macrofauna van stromende wateren tussen de ecoregio's 13 en 14.



Figuur 30. Het effect van een noordwaartse verschuiving van de ecoregio's naar Illies (1978) Westelijk Laagland (13) en Centraal Laagland (14) (bovenste figuur) zou tot gevolg kunnen hebben dat het areaal van macrofauna in stromende wateren per taxonomische hoofdgroep verandert (Van den Hoek & Verdonschot 2001) (staafdiagram):

- klasse A: afneemt of verdwijnt,
- klasse B: toeneemt (uitbreiding of verschijnen nieuwe soorten),
- klasse C: er geen verandering optreedt.

Ecoregio 13 (Westelijk Laagland) beslaat het westelijk deel van Frankrijk en België met als noordgrens de rivieren Maas, Waal en Rijn. Binnen deze regio valt de te verwachten (Zuid-Atlantische) fauna bij een temperatuurverhoging. Ecoregio 14 (Centraal Laagland) omvat Nederland, Noord-Duitsland, Denemarken en Zuid-Scandinavië. Deze ecoregio zal bij een temperatuurstijging noordwaarts verschuiven en naar verwachting uit Nederland verdwijnen. Door de soortensamenstelling van de overgangen tussen beide ecoregio's te vergelijken, kan een globaal beeld gevormd worden van de toe- of afname op orde-niveau (Figuur 30). De grootste uitbreiding van de macrofauna van stromende wateren is te verwachten bij de Tricladida (platwormen), Hydracarina (watermijten), Plecoptera (steenvliegen), Odonata (libellen), Coleoptera (waterkevers) en Heteroptera (wantsen). Ongewijzigd blijven de Mollusca (weekdieren), Hirudina (bloedzuigers) en Ephemeroptera (eendagsvliegen). Het voorkomen van Chironomidae (vedermuggen) (voornamelijk Orthoclaadiinae) in Nederland zou afnemen. Een veronderstelde afname van Oligochaeta bleek niet vanuit de literatuur te kunnen worden ondersteund.

Wanneer organismen niet in staat zijn de temperatuurverhoging te compenseren met genetische aanpassingen, is de enige manier om te overleven zich te verplaatsen naar een gebied met een temperatuurverloop dat wel geschikt is. Of dit ook daadwerkelijk mogelijk is hangt af van (Sweeney *et al.* 1992):

- snelheid en mate van temperatuurstijging: er zowel voldoende tijd zijn om nieuwe habitats te koloniseren als voldoende tijd voor het ontstaan van nieuwe geschikte habitats (bijvoorbeeld op een hogere breedtegraad),
- dispersiecapaciteit organisme: mobiliteit, levensduur,
- aanwezigheid natuurlijke barrières: zee,
- aanwezigheid van barrières als gevolg van menselijk handelen: degradatie natuurlijke habitats: kanalisatie, blokkades (stuwen), vervuiling, verstedelijking, landbouw.

9 Temperatuurverandering: effecten op Nederlandse zoetwaterecosystemen

9.1 Inleiding

Op basis van de voorgaande hoofdstukken kan een analyse gemaakt worden van de mogelijke effecten van een temperatuurstijging op de ecosystemen in diepe stilstaande wateren, ondiepe stilstaande wateren en stromende wateren in Nederland. Hierin zijn de waargenomen en verwachte effecten van een temperatuurstijging op organismen gekoppeld aan het huidige temperatuurverloop in de beschreven wateren.

Er zijn echter nog veel onduidelijkheden. Aan de ene kant is er veel bekend over de reactie van soorten op temperatuur, met name uit laboratoriumtesten en in veel mindere mate uit veldstudies. Aan de andere kant is er aan de effecten op levensgemeenschappen en concurrentieverhoudingen tussen soorten vrijwel geen onderzoek verricht. Onderzoek rondom koelwateruitlaten heeft uitgewezen dat de effecten van een thermische lozing verschillend zijn. In de rivieren en meren waarop koelwater wordt geloosd, zijn met name veranderingen in abundanties waargenomen. Kleinschalige manipulatie-experimenten in het veld, zoals het met enkele graden verwarmen van een beek, laten grotere veranderingen zien. Het ontbreekt echter aan langjarige monitoringsreeksen waarin de verandering van de soortensamenstelling en abundantie over langere tijd gevolgd is. Er worden dus veranderingen waargenomen, maar hoe deze tot stand zijn gekomen in de loop van de tijd is onduidelijk. Schematisch kunnen de effecten van een temperatuurstijging als volgt worden weergegeven (Figuur 31).

De lange-termijn-effecten van een beperkte temperatuurstijging zijn dus moeilijk te voorspellen, maar aan de hand van deze literatuurstudie kunnen wel uitspraken gedaan worden over de mogelijke effecten op verschillende zoetwaterecosystemen.

9.2 Stilstaande wateren

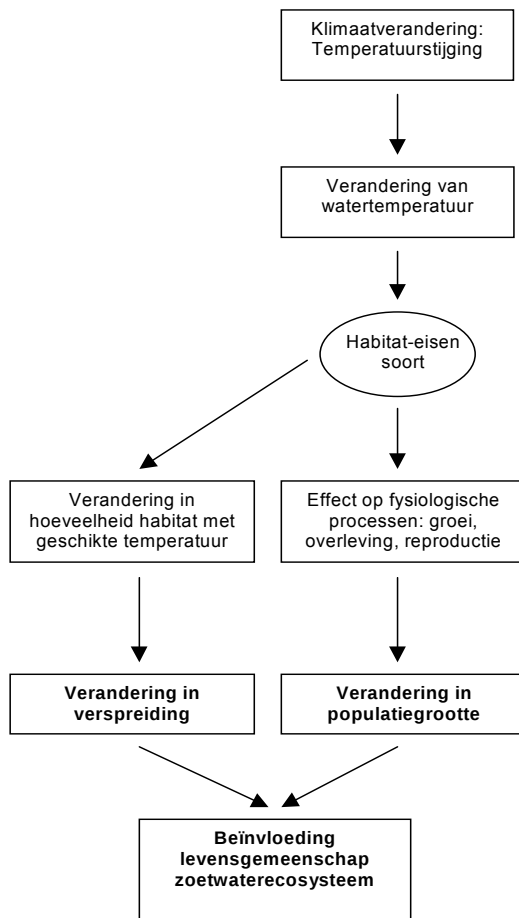
9.2.1 Algemeen

Een stijging van de temperatuur is met name het gevolg van een verhoogde opwarming door een toename van de zoninstralingsenergie. Uit de geraadpleegde literatuur blijkt dat er enkele algemene effecten op de flora en fauna van stilstaande wateren te verwachten zijn:

Vervroegde fytoplanktonbloei, wat kan leiden tot een “voedsel-mismatch” met bepaalde soorten primaire consumenten (zoöplankton). Dit kan vervolgens doorwerken in de rest van de voedselketen.

- Veranderingen in de soortensamenstelling van het fytoplankton, in het voordeel van groepen soorten met een hoog temperatuuroptimum en een

grote concurrentiekracht, zoals blauwalgen. Dit heeft ook veranderingen in de voedingswaarde voor de primaire consumenten (zoöplankton) tot gevolg, blauwalgen zijn bijvoorbeeld oneetbaar voor veel organismen.



Figuur 31. Schematische weergave van de effecten van een temperatuurstijging op organismen.

- Verandering in het groeipatroon van macrofyten: eerdere start groeiseizoen, sommige soorten hele jaar door groei, eerdere bloei en zaadzetting, toename biomassa. Dit kan veranderingen veroorzaken in de concurrentieverhoudingen tussen plantensoorten. Soorten die reageren op daglengte zijn bijvoorbeeld in het nadeel ten opzichte van soorten die reageren op watertemperatuur.
- Toename biomassa vegetatie verhoogt gemiddelde watertemperatuur en amplitude van de dagelijkse variaties.
- Meer biomassa macrofyten heeft tot gevolg dat er meer geschikt habitat ontstaat voor de fauna die hiervan afhankelijk is.
- Sommige eurytherme en warmteminnende macrofauna profiteert, maar er kunnen veranderingen optreden in concurrentieverhoudingen (sommige soorten groeien bijvoorbeeld sneller, maar volwassen grootte kleiner, gevolg hiervan is minder nakomelingen, terwijl andere soorten bijvoorbeeld groter

worden en meer generaties voortbrengen) zorgen voor veranderende soortensamenstelling. Op het niveau van levensgemeenschappen is dit echter onvoldoende onderzocht. Duidelijk is dat de effecten sterk per systeem en per soort/genus verschillen.

- Hoge wintertemperaturen kunnen tot gevolg hebben dat bepaalde habitats geschikt worden voor warmteminnende soorten. Dit kunnen exoten zijn, maar ook soorten met een meer zuidelijkere verspreiding, die hierdoor hun areaal kunnen uitbreiden.
- Eurytherme vissoorten profiteren van een temperatuurstijging: betere groei, meer reproductie, mits er voldoende voedsel aanwezig is.
- De kans op ziekten en parasieten bij vissen neemt toe.

9.2.2 Specifieke effecten diepe stilstaande wateren

Het gevolg van een temperatuurstijging op het temperatuurverloop in diepe stilstaande wateren is seizoensafhankelijk. Met name zijn er effecten in de zomer te verwachten:

- Verarming fauna hypolimnion door een verlenging van de zuurstofarme periode in het hypolimnion.
- Verschuiving bentische gemeenschappen over de verticale gradiënt bij het veranderen van het stratificatiepatroon. Er is weinig bekend over de verspreiding van benthische gemeenschappen over verticale gradiënt in relatie tot fysische factoren, zoals temperatuur en zuurstofgehalte. Van soorten die vrij in de waterkolom leven is bekend dat bepaalde vissoorten de temperatuurgradiënt in het water volgen.
- Veranderende nutriëntenvoorziening fytoplankton bij langere stratificatie: verschuivingen in soortensamenstelling, bijvoorbeeld het optreden van blauwalgen.

9.2.3 Specifieke effecten ondiepe stilstaande wateren

Ondiepe stilstaande wateren volgen veel sterker de luchttemperatuur dan diepe stilstaande wateren. De temperatuurfluctuaties kunnen dan ook aanzienlijk zijn. Een temperatuurstijging heeft tot gevolg dat de maximumtemperatuur in de zomer hoger komt te liggen. Dit kan de volgende effecten hebben op de flora en fauna van ondiepe wateren:

- Grote temperatuurfluctuaties hebben effect op de soortensamenstelling van de macrofauna. Voor sommige soorten kan in de zomer de letale maximumtemperatuur bereikt worden. Uitwijkmogelijkheden, zoals het koelere hypolimnion in diepe meren, zijn in ondiepe wateren veel minder voorhanden. Om hier voorspellingen over te doen is kennis van de letale maximumtemperatuur voor de Nederlandse macrofauna noodzakelijk.
- Versnelde verlanding. In ondiepe wateren kan een toename van de biomassa van macrofyten leiden tot een snellere verlanding.

- Verarming van de fauna door toename anaërobe perioden in ondiepe wateren met veel organisch materiaal op de bodem.

9.3 Stromende wateren

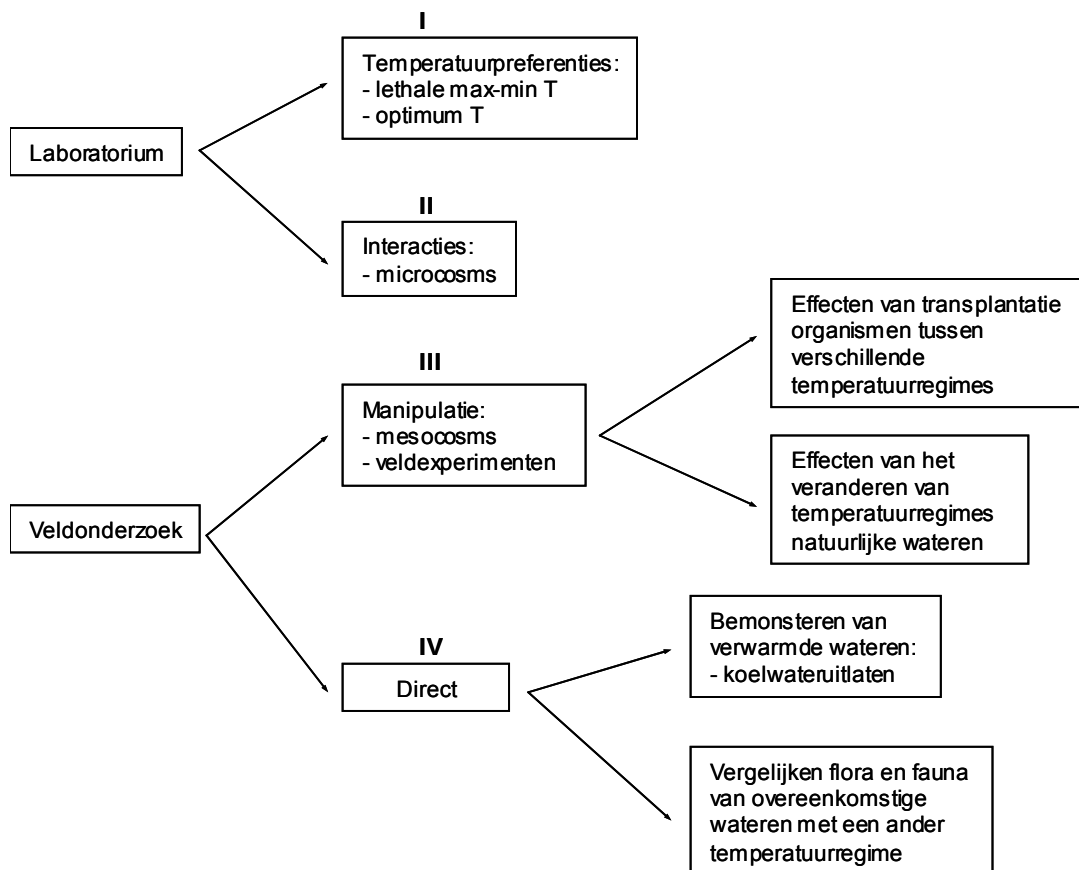
Een temperatuurstijging heeft effect op het temperatuurverloop in stromende wateren in longitudinale richting (effect verschilt per beekorde) en in verticale richting (afhankelijk van het beekprofiel). De watertemperatuur volgt de luchttemperatuur, een stijging van de luchttemperatuur, heeft dus een stijging van de watertemperatuur over het gehele systeem tot gevolg. Echter wordt de watertemperatuur hoger stroomafwaarts, hier wordt dus ook de hoogste maximumtemperatuur verwacht. Ook kan een aan klimaatsverandering gerelateerde stijging van de grondwatertemperatuur aanzienlijke effecten hebben op het temperatuurverloop in de bovenstroomse delen. Dit kan de volgende effecten hebben op de flora en fauna van stromende wateren:

- Verdwijnen van koud-stenotherme soorten uit bronnen en bronbeken. In Nederlandse bronnen komen soorten voor, die in het buitenland in koudere streken of in sneller stromende wateren zoals bergbeken, veel algemener zijn en over een groter gedeelte van het beeksysteem verspreid zijn. Deze soorten kunnen alleen in Nederland overleven omdat in bronnen en bronbeken de juiste fysische condities aanwezig zijn. Stijgt de watertemperatuur van de bron, dan bestaat de kans dat deze soorten verdwijnen, omdat de letale maximumtemperatuur overschreden wordt.
- Stroomopwaartse verplaatsing van het verspreidingspatroon van koud-stenotherme fauna. Over het algemeen is de watertemperatuur van bronbeken (eerste beekorden) in de zomer lager dan die van hogere beekorden. Wanneer de watertemperatuur stijgt, komt het verspreidingsgebied van deze soorten hoger stroomopwaarts te liggen, omdat de rest van het stroomgebied te warm is geworden. Aan de andere kant kunnen bepaalde eurytherme soorten (afhankelijk van hun mobiliteit en tolerantie voor bijvoorbeeld hogere stroomsnelheid) hun verspreidingsgebied in bovenstroomse richting uitbreiden.
- Veranderende concurrentieverhoudingen (sommige soorten groeien bijvoorbeeld sneller, maar uiteindelijke grootte kleiner -> minder nakomelingen, terwijl andere soorten meer generaties voortbrengen) kunnen zorgen voor veranderende soortensamenstelling. Ook het optreden van vervroegde emergentie en reproductie kan invloed hebben. Op het niveau van levensgemeenschappen is dit echter onvoldoende onderzocht. Duidelijk is dat de effecten sterk per systeem en per soort/genus verschillen.
- Toename biomassa macrofyten verhoogt de gemiddelde watertemperatuur en amplitude van de dagelijkse variaties.

10 Onderzoeksmethoden naar de invloed van temperatuur op zoetwaterecosystemen

10.1 Inleiding

De resultaten van deze literatuurstudie zijn gebaseerd op allerlei verschillende onderzoeken, die wat betreft gebruikte onderzoeksmethoden vaak sterk van elkaar verschillen. In dit hoofdstuk zijn enkele vormen van onderzoeksmethoden aan de effecten van een temperatuurstijging op de flora en fauna van oppervlaktewateren toegelicht. De twee hoofdrichtingen worden gevormd door laboratorium-experimenten en veldonderzoek. Binnen deze twee groepen vallen verschillende methoden, afhankelijk van het doel van het onderzoek (Figuur 32).



Figuur 32. Een overzicht van de methoden die zijn aangetroffen in de geraadpleegde literatuur over de effecten van een temperatuurstijging op zoetwaterecosystemen. De met romeinse cijfers aangegeven onderzoeksmethoden worden in de tekst besproken.

10.2 I. Preferentie-experimenten onder laboratoriumcondities

10.2.1 Inleiding

In het laboratorium zijn veelvuldig experimenten uitgevoerd om de temperatuurgrenzen van soorten te bepalen. Hierbij is gekeken naar de letale minimum- en maximumtemperatuur, de minimum- en maximumtemperatuur voor groei, embryonale ontwikkeling, ei-productie. Ook zijn voor veel soorten de optimale temperaturen voor deze factoren bepaald.

Belangrijk is wel dat deze experimenten een vertekend beeld kunnen geven van de natuurlijke situatie:

- de invloed van acclimatisatie: exemplaren die opgegroeid zijn bij een relatief lage temperatuur hebben een lagere letale maximumtemperatuur dan exemplaren die zijn opgegroeid bij een relatief hoge temperatuur (zie hoofdstuk 3);
- grenzen en optima in het laboratorium hoeven niet overeen te komen met de grenzen en optima in de natuur, aangezien daar veel meer factoren meespelen.

Hieronder worden twee voorbeelden gegeven van temperatuurpreferentie-experimenten in het laboratorium. Er zijn veel temperatuurpreferentie-experimenten uitgevoerd; zie de referenties van bijlage 1-4 voor een uitgebreid overzicht.

10.2.2 Temperatuurtolerantie: minimum- en maximumwaarde

Wijnhoven *et al.* (2003) onderzochten de temperatuurtolerantie van verschillende vlokreeften (Gammaridae), zowel inheemse soorten als exoten. Bij vlokreeften is het effect van bepaalde omgevingscondities, waaronder temperatuur, af te leiden aan de bewegingsfrequentie van de pleopoden, waarmee de vlokreeft een waterstroom langs de kieuwen opwekt.

Om de temperatuurtolerantie te bepalen werden volwassen vlokreeften van gelijke grootte geselecteerd. Deze werden geplaatst in een buis (diameter 1,8 cm, hoogte 3,3 cm) waardoor water van de vanglocatie gepompt werd. De temperatuur van dit water kon aangepast worden. Na 30 minuten acclimatisatie, waarin de watertemperatuur langzaam verlaagd werd naar 1°C, werd het experiment gestart. De frequentie van de pleopoden werd geteld met behulp van een stereomicroscoop gedurende 1 minuut tussen 1°C en 37°C. Er werd alleen geteld wanneer de vlokreeft in rust was. De temperatuur werd telkens na 10 keer tellen verhoogd met 2°C, startend bij 1°C en eindigend bij 37°. De vlokreeften kregen bij elke temperatuurverhoging 10 minuten de tijd om te acclimatiseren aan de nieuwe temperatuur.

Op basis van deze gegevens kon worden vastgesteld hoe de vlokreeften reageerden op een temperatuurverhoging; de minimum- en de maximum temperatuur kon voor

elke soort worden vastgesteld. Hierbij lag de nadruk op het verschil in tolerantie tussen de inheemse soorten en de exoten.

10.2.3 Temperatuuroptimum voor groei

Holopainen (1980) onderzocht de groei van twee soorten erwtenmossels (*Pisidium*) bij verschillende temperaturen.

Potten (720 ml, 14 cm hoog) werden gevuld met water uit een nabijgelegen meer en een laag van 3-5 cm gezeefd bodemmateriaal. Deze potten werden in baden met een constante temperatuur geplaatst (2, 6, 12 en 20°C (+/- 0,1°C)). Het water in de potten werd continue verversd door belucht water in de potten te laten lopen (30 ml/h/pot).

In het veld werden erwtenmossels verzameld en vervolgens gemeten. In elke pot werden 5-10 erwtenmossels geplaatst, overeenkomstig met 1-2 keer de natuurlijke dichtheid. Na 30-40 dagen werden de exemplaren uit het bodemmateriaal gezeefd en opnieuw gemeten.

Op basis van deze metingen kon de temperatuur bepaald worden waarbij maximale groei plaatsvond.

10.3 II. Bestuderen van interacties bij een verhoogde watertemperatuur onder laboratoriumomstandigheden

10.3.1 Inleiding

In microcosms kunnen in het laboratorium de interacties tussen groepen organismen bestudeerd worden onder gecontroleerde omstandigheden. Hieronder wordt een voorbeeld geven om waarin het effect van een temperatuurverhoging op de interactie tussen producent (phytoplankton) en consument (zoöplankton) bestudeerd is.

10.3.2 Experimenten in microcosms

Grover *et al.* (2000) onderzochten het effect van een temperatuurverhoging op de ontwikkeling van *Daphnia*-populaties in microcosms. Gedurende 2 jaar werd de populatieontwikkeling gevolgd. In drie microcosms werd de temperatuur verhoogd, drie andere microcosms dienden als controle.

De microcosms bestonden uit cilinders met een watervolume van 12 l. De rest van het volume van de cilinder was gevuld met lucht. Deze lucht stond in contact met de buitenwereld, maar werd gefilterd voordat in de microcosm kwam, om besmetting te voorkomen. Verlichting bestond uit een halogeenlamp (15:9 h licht-donker) en volgde een natuurlijk patroon met behulp van computergestuurde dimmers. De buitenkant van de cilinders werd afgeplakt, zodat het licht alleen van boven kon

komen. De watertemperatuur fluctueerde tussen 15-17°C. De verwarmde microcosms werden overdag met behulp van een verwarmingselement verwarmd tot 21°C. 's Nachts was de temperatuur in de verwarmde microcosms weer 15°C, gelijk aan de temperatuur van de controle microcosms. In de zijkant van elke microcosm was een videocamera geïnstalleerd. Op de bodem van de microcosms was een magnetisch roerstaafje geplaatst, waarmee het water gemengd kon worden. Elke 8 dagen werd een gedeelte van het water ververs.

Alle microcosms werden geënt met drie soorten groene algen (3 ml algencultuur van *Scenedesmus acutus*, *S. quadricauda* en *Chlorella* sp.) en met de watervlo *Daphnia magna* (10-50 exemplaren van uiteenlopende grootte en leeftijd).

Om de 2 dagen werd het water gemengd met het roerstaafje en werd er een watermonster genomen om de samenstelling van de algenpopulaties te bestuderen:

- soortensamenstelling
- nat gewicht (aantal cellen per ml * celvolume)

Elke 4 dagen werd het aantal *Daphnia* geteld met behulp van de videocamera. Het aantal exemplaren in 7 l was duidelijk in beeld en kon geteld worden.

10.4 III. Manipulatie-experimenten in het veld

10.4.1 Inleiding

Door manipulatie kan het effect van een temperatuurverhoging op hele ecosystemen in het veld worden nagebootst door:

- een bestaand natuurlijk systeem te verwarmen en te bekijken wat de effecten op de flora en fauna zijn,
- bestaande systemen in het veld na te bouwen en vervolgens te manipuleren (mesocosms, kassen),
- organismen te verplaatsen naar een locatie met een ander temperatuurregime en de reactie daarop te bestuderen (transplantatie).

10.4.2 Experimenten in mesocosms

In de onderzoeken van Moss *et al.* (2003) en McKee *et al.* (2003) wordt in mesocosms het effect van een verwarming van 3°C boven de normale temperatuur op de levensgemeenschap in een experimenteel, door planten gedomineerd ecosysteem onderzocht in combinatie met:

- toevoeging van nutriënten,
- aan- en afwezigheid van vis.

De mesocosms bestaan uit in de bodem ingegraven cilinders: diepte 1 m, diameter 2 m (3200 l). De cilinders zijn niet afgedekt en staan dus in contact met hun omgeving.

In totaal werden er 48 microcosms gebruikt. Een gedeelte van de cilinders werd verwarmd met een boiler. Dit water werd door een verwarmingselement in de bodem van de cilinder gepompt, met als gevolg een verwarming van 3°C boven de normale temperatuur. Eventueel verdampt water werd aangevuld. De bodem van elke cilinder was bedekt met 5 cm sediment, in een verhouding 7:1 zand:leem. De flora en fauna in de cilinders bestond uit:

Algen: in gelijke concentratie voor elke mesocosm. Algen werden regelmatig uitgewisseld tussen de mesocosms voordat het experiment begon.

Planten (3 soorten, 1 recente exoot (*Lagarosiphon major*), 1 inheemse soort (*Potamogeton natans*) en een ingeburgerde exoot (*Elodea nuttallii*): van elke soort werden 400 g nat gewicht verdeeld over 3 bosjes en random op de bodem geplaatst.

Macrofauna: deel kwam mee met de planten, anderen koloniseerden de cilinders vanuit de lucht. Macrofauna werd regelmatig uitgewisseld tussen de mesocosms voordat het experiment begon.

Het experiment bestond uit combinaties van:

- Temperatuurmanipulatie:

- geen temperatuurstijging (controle),
- ΔT 3°C gedurende het gehele jaar,
- ΔT 3°C alleen gedurende de maanden april-september.

- Nutriëntentoevoeging:

- geen nutriënten toegevoegd (controle),
- NaNO_3 en NaPO_4 om de 3 weken (winter: toevoeging van 500 mg l⁻¹ N en 50 mg l⁻¹ P) om de 2 weken (zomer: toevoeging van 170 mg l⁻¹ N en 17 mg l⁻¹ P).

- Vis:

- geen vis (controle),
- uitzetten van 21 adulte Driedoornige stekelbaarzen (*Gasterosteus aculeatus*) van beide sexen. Deze vissen konden zich vrij voortplanten.

Gedurende 2 jaar werd de ontwikkeling gevolgd:

1. Fytoplankton: soortensamenstelling, chlorofyl-a-gehalte, biovolume.
2. Zooplankton: soortensamenstelling, aantal individuen.
3. Macrofauna: soortensamenstelling, aantal individuen.
4. Macrofyten: bedekking en volume.
5. Waterchemie.

10.4.3 Kasexperiment met kunstmatige poelen

Kanaala *et al.* (2000) onderzochten het effect van een temperatuurstijging op de macrofyten in de litorale zone van een meer. Dit onderzoek werd uitgevoerd in twee kunstmatige poelen (10m breed, 27m lang), waarvan er één overdekt was met een plastic kas (16x32m), waarin de luchttemperatuur gewijzigd kon worden. De andere poel was niet overdekt en diende als controle.

De luchttemperatuur werd in de maanden april-november constant 3°C boven de buitentemperatuur gehouden. Dit werd bereikt met een computergestuurd ventilatiesysteem, die de temperatuur constant hield door het openen en sluiten van luiken in het dak van de kas en het openen van de deuren. Om zeker te zijn van een constante temperatuurverdeling werd de kas geventileerd met ventilatoren en zaten er op 0,7 m hoogte ventilatiespleten (5 cm hoog) in de kas. Via deze openingen kwamen ook vliegende aquatische insecten binnen.

Beide poelen waren identiek, met een ondiep gedeelte (0,5-1,0 m, litorale zone) en een dieper gedeelte (1,3-2,0 m, open water zone). Water werd vanuit een nabijgelegen meer door de poelen gepompt (retentietijd 9-12 dagen). De inlaat lag aan de rand van de litorale zone, de uitlaat aan het einde van de open water zone. De referentiepoel werd omgeven door 2 m hoog hek (0,2 mm mazen) om het effect van de wind op turbulentie in het water te minimaliseren. Boven de poelen werden bewegende bruggen geïnstalleerd om zo min mogelijk verstoring te veroorzaken tijdens bemonsteringen.

Een gelijke oppervlakte in beide poelen werden beplant met Holpijp (*Equisetum fluviatile*). Andere soorten kwamen mee met de wortels van deze plant en door aanvoer van het water: Grote waterweegbree (*Alisma plantago-aquatica*), Grote egelskop (*Sparganium erectum* spp. *microcarpum*), Drijvend fonteinkruid (*Potamogeton natans*), Klein fonteinkruid (*P. berchtoldii*), Brede waterpest (*Elodea canadensis*).

Gedurende 3 groeiseizoenen werd de vegetatieontwikkeling gevolgd:

1. soortensamenstelling
2. dichtheid
3. lengte
4. bedekking
5. boven- en ondergrondse biomassa

10.4.4 Transplantatie-experiment

Clevering *et al.* (2001) onderzochten de geografische variatie in de groei van Riet (*Phragmites australis*) en de effecten van temperatuurveranderingen op planten van verschillende breedtegraden.

Wortelstokken en zaden van *P. australis* werden verzameld op verschillende breedtegraden, van Noord-Zweden tot Spanje. De planten van al deze verschillende breedtegraden werden vervolgens op drie verschillende locaties geplant: Denemarken, Nederland en Tsjechië. De wortelstokken werden geplant in 65l containers gevuld met rivierzand en veen (2:1). Dit substraat werd continu verzadigd met water en bemest. De containers werden geplaatst volgens een random block design met 6 klonen per populatie als replica's.

Om de reactie van de verschillende populaties op een ander groeiklimaat onderling te vergelijken werd het volgende onderzocht:

1. aantal levende bladeren
2. aantal scheuten
3. lengte, diameter en aantal knopen van de 5 langste scheuten
4. moment van verschijnen bloeipluim

10.4.5 Manipulatie van natuurlijke wateren

Hogg & Williams (1996) onderzochten het effect van een kunstmatige temperatuurverhoging op de macrofauna van een 1^e orde beek

Een kleine 1^e orde beek (1 m breed, 60 m lang, 3,5 cm diep, afvoer: 1800-2300 l/h) werd opgedeeld in twee waterstromen door een gegalvaniseerde metalen plaat in de beek te plaatsen (15 cm in substraat, tot 6 cm boven wateroppervlak). Een verwarming op basis van propaan werd gebruikt om één waterstroom te verwarmen met 2°C in het voorjaar, zomer en herfst en 3,5°C in de winter. Bovenstrooms het gemanipuleerde gedeelte werden twee 60 l tanks geplaatst. De waterstroom werd verwarmd door water uit de 60 l tank te pompen, dit te verwarmen en het vervolgens weer terug te pompen in de tank. Vanuit deze tank stroomde het vervolgens de beek in. Er was geen verschil in diepte, stroomsnelheid en substraat tussen beide delen. Uitwisseling van macrofauna werd onwaarschijnlijk geacht, omdat de plaat in een kleilaag was bevestigd en het water in geen enkel geval over de plaat heen stroomde.

Een traject van 8-20 meter stroomafwaarts werd gedurende 2 jaar bemonsterd op macrofauna. Deze data werd vergeleken met de data van het onverwarmde gedeelte (controle) en die van voor de beekmanipulatie. Elke 2 maanden werden 20 monsters verzameld in beide gedeelten van de beek. Hiervoor werd een 'Surber sampler' (bemonsterde oppervlakte 0,01 m², maaswijdte 53 µm) gebruikt. Adulten van *Nemoura trispinosa* (Plecoptera) en *Lepidostoma vernale* (Trichoptera) werden elke 2-10 d verzameld met 'pyramid emergence traps'. Volwassen individuen van *Hyaella azteca* (Amphipoda) werden verzameld in maart en mei van elk jaar. Op basis van deze monsters werd bepaald:

1. Soortensamenstelling
2. Diversiteit
3. Biomassa: totaal drooggewicht
4. Groeipatroon larven:
 - a. kopbreedte: *Nemoura trispinosa* en *Lepidostoma vernale*
 - b. lengte: *Hyaella azteca*
5. Grootte, vruchtbaarheid en emergentie adulten:
 - a. aantal,
 - b. geslacht,
 - c. drooggewicht per individu,
 - d. totaal aantal eieren.

Patrick (1968 1971) onderzocht het effect van een kunstmatige temperatuurverhoging op diatomeeëngemeenschappen.

In experimentele studies aan natuurlijke diatomeeëngemeenschappen is het noodzakelijk dat de diversiteit gelijk blijft aan die in de natuurlijke situatie. Om dit te bereiken werd een gedeelte van het water van de White Clay Creek, Pennsylvania (V.S.) omgeleid naar een kleine ondiepe poel van waaruit het water in een bak gepompt werd. Hierin werd het water verwarmd tot de gewenste temperatuur en voortdurend gecirculeerd. Dit water werd vervolgens door experimentele boxen gepompt (300 l/h, 2,5 cm diep, 5,1 cm hoog, 45,7 cm lang). In elk van deze boxen werden 4 glazen plaatjes geplaatst (2,5 cm bij 7,6 cm) parallel aan de stroomrichting van het water. Dit bleek de meest geschikte positie voor diatomeeëngroei. Waterchemie werd 2-4 keer per week gecontroleerd en de temperatuur en pH continu gemeten. Evertebraten werden elke dag verwijderd van de plaatjes om predatie te voorkomen. Enkele protozoa, rotiferen en microscopische wormen konden niet verwijderd worden, maar bleken geen effect te hebben op de diatomeeëngemeenschappen.

Om de samenstelling van de diatomeeëngemeenschap bij een bepaalde temperatuur te bestuderen, werden de plaatjes aan het einde van elk experiment verwijderd en werd gekeken naar:

1. soortensamenstelling
2. aantal individuen per soort
3. totale biomassa:
 - a. droog gewicht,
 - b. 'volatile' gewicht,
 - c. residu.

10.5 IV. Directe bemonstering van opgewarmde wateren

10.5.1 Inleiding

Het effect van een temperatuurverhoging kan ook bestudeerd worden door identieke wateren met een verschillend temperatuurverloop te bemonsteren en vervolgens op basis van de soortensamenstelling de effecten te interpreteren. Koelwateruitlaten van elektriciteitscentrales bieden ook de mogelijkheid om de effecten van een hogere watertemperatuur te bestuderen.

10.5.2 Bemonsteren van koelwateruitlaten

Koelwateruitlaten zijn geschikt om het verschil in soortensamenstelling, levencyclus of biomassa tussen organismen te vergelijken in water met een normale temperatuur en water met een verhoogde temperatuur. Aangezien koelwaterlozingen vaak maar zeer lokale effecten tot gevolg hebben, is het vaak eenvoudig vergelijkingen te maken tussen de normale situatie en het verwarmde gedeelte. Belangrijk hierbij is wel dat het

fysische habitat van de organismen boven- en benedenstrooms niet sterk van elkaar verschilt. Het is namelijk mogelijk dat door het lozen van koelwater er verschillen ontstaan in bijvoorbeeld bodemsubstraat en stroomsnelheid.

Er kan in rivieren en kanalen bemonsterd worden bovenstrooms en benedenstrooms een koelwateruitlaat (Wright *et al.* 2000). In grote meren is dit ook mogelijk, aangezien maar een klein gedeelte van het meer beïnvloed wordt door het verwarmde water (Hadderingh 1977a). Wanneer het gehele meer door de lozing verwarmd wordt, kan dit vergeleken worden met een nabijgelegen onverwarmd meer (Wellborn & Robinson 1996). Belangrijk is in dat geval wel dat de waterchemie en het fysische habitat van beide meren gelijk is.

11 Vervolg

Het voorgaande literatuuronderzoek heeft geleid tot de volgende conclusies:

De te verwachten klimaatverandering leidt tot een beperkte temperatuurstijging (ca. 2 graden), een verhoging van de CO₂ concentraties en meer temperatuurextremen.

De effecten voor zoetwaterecosystemen zijn:

algemene effecten:

- ✓ vervroeging levenscycli
- ✓ verhoging primaire productie
- ✓ afhankelijk van de grondwatermassa
- ✓ belangrijke gevolgen voor alle systemen

effecten in diepe wateren:

- ✓ langere periode met weinig zuurstof in hypolimnion

effecten in ondiepe wateren:

- ✓ letale maximumtemperaturen
- ✓ meer anaërobe perioden
- ✓ versnelde verlanding

effecten in stromende wateren:

- ✓ verschuiving naar stroomopwaarts
- ✓ verdwijnen koud-stenothermen.

Daarnaast is een overzicht van onderzoeksmethoden temperatuuronderzoek gegeven.

In het algemeen blijkt dat het functioneren van ecosystemen in belangrijke mate gestuurd wordt door dominante soorten. Verschuivingen in dominantie kunnen systemen volledig doen veranderen. Dit is voor het waterbeheer (KRW) van belang. Voor het natuur (bijvoorbeeld Natura 2000) geldt dat natuurwaardering sterk leunt op soortenrijkdom en de aanwezigheid van kenmerkende soorten. Hierbij spelen indicatorsoorten een belangrijke rol. Een belangrijke algemene vraag is:

Zijn dominante en indicatieve taxa temperatuurgevoelig (2 graden stijging)?

Het literatuuronderzoek geeft vooral inzicht in de processen die optreden bij temperatuursverhoging. Soorten functioneren in oppervlaktewateren in relatie tot andere soorten en bezetten daarbij de voor hun meest optimale habitats. Temperatuur is een systeemrandvoorwaarde voor het habitat.

De literatuurstudie liet zien dat in stilstaande wateren temperatuursverhoging leidt tot sterkere wisselingen in zuurstofgehalte en optreden van letale temperaturen in de ondiepe oeverzone en tot een verlengde periode van stratificatie in diepe delen.

Uit de literatuurstudie bleek verder dat in stromende wateren een verschuiving van soorten naar bovenstrooms optreedt omdat soorten daar een vergelijkbaar habitat vinden. Dit is wel afhankelijk van de hoeveelheid toegevoerd grondwater. Koud-stenotherme soorten van bronnen en bovenloopjes kunnen verdwijnen.

Dit leidt tot drie belangrijke te toetsen hypothesen:

- I. Indien dominante soorten gevoelig zijn voor kleine temperatuurveranderingen zal het ecosysteem sterk veranderen en indien indicatoren gevoelig zijn voor kleine temperatuurveranderingen zal de waarde van het ecosysteem achteruitgaan.
- II. Voor stilstaande wateren is de hypothese dat soorten zich zullen verplaatsen naar matig diepe zones om de verlengde stratificatie te vermijden en soorten van de ondiepe oeverzone zullen verminderen in aantal of verdwijnen door optredende extremen.
- III. Voor stromende wateren is de hypothese dat soorten zich zullen verplaatsen naar meer bovenstrooms en dat koud-stenotherme zullen verdwijnen uit bronnen.

Om hypothese I te toetsen zijn allereerst lijsten met temperatuuroptima en – toleranties (= temperatuurprofielen) nodig. Vervolgens kunnen voor belangrijke dominante en indicatieve soorten uit bijvoorbeeld laagveensloten en beekboven- en middenlopen experimenteel temperatuurprofielen worden opgesteld. Uit deze kennis kunne de gevolgen van een beperkte temperatuurstijging voor beide voorbeeld waterecosystemen worden afgeleid.

Om hypothese II te toetsen dient begonnen te worden met veldonderzoek. Drie locaties, een smallere, ondiepe laagveensloot, een bredere, diepere laagveensloot en een kleine laagveenplas in NW Overijssel bieden een gradiënt van ondiep (een kleine watermassa onderhevig aan grote temperatuursfluctuaties), via matig diep (een grotere watermassa onderhevig aan enigszins gedempte temperatuursfluctuaties) naar diep (een grote watermassa onderhevig aan zeer gedempte temperatuursfluctuaties) kunnen worden geselecteerd. Vervolgens dienen continu temperatuurloggers te worden geplaatst op verschillende diepten. De temperatuur wordt over een periode van 14 maanden geregistreerd. Tevens worden er bemonsteringen uitgevoerd op verschillende diepten (2 tot 3 per sloot/plas) van diatomeeën en macrofauna. Deze biologische bemonstering dient in de late lente plaats te vinden, op een moment waarop de grootste verschillen in temperatuur tussen de verschillende delen van de watermassa worden verwacht. De continu metingen moeten deze verschillen registreren/aantonen. Uit de veldresultaten kan dan worden afgeleid of er verschillen in soortensamenstelling bestaan en zo ja, welke dominante en indicatieve soorten voorkomen.

Van alle dominante en indicatieve soorten worden vervolgens in het laboratorium temperatuurprofielen bepaald. Met een selectie van dominante en indicatieve soorten worden daarna experimenten uitgevoerd naar de effecten van beperkte temperatuursverhogingen op groei en concurrentieverhoudingen.

Om hypothese III te toetsen dient eveneens begonnen te worden met veldonderzoek. Vijf locaties, twee bronnen, twee bovenloopjes, en een bovenloop in het stroomgebied van de Springendalse beek bieden een gradiënt in temperatuur met een verschil in grondwaterinvloed. Op deze locaties kunnen continu temperatuurloggers worden geplaatst. De temperatuur wordt dan over een periode van 14 maanden geregistreerd. Tevens worden er bemonsteringen uitgevoerd op van

diatomeeën (epifytisch op Kleine watereppe) en macrofauna. De biologische bemonstering wordt meermaal uitgevoerd. Uit de veldresultaten kan worden afgeleid of er verschillen in soortensamenstelling bestaan en zo ja, welke dominante en indicatieve soorten voorkomen.

Van alle dominante en indicatieve soorten worden vervolgens in het laboratorium temperatuurprofielen bepaald. Met een selectie van dominante en indicatieve soorten worden daarna experimenten uitgevoerd naar de effecten van beperkte temperatuursverhogingen op groei en concurrentieverhoudingen.

Referenties

- Andersen T., Pedersen O. & Andersen F.O. (2005) Nutrient concentrations in a *Littorella uniflora* community at higher CO₂ concentrations and reduced light intensities. *Freshwater Biology*, **50**, 1178-1189.
- Anderson T.L., Charlson R.J., Schwartz S.E., Knutti R., Boucher O., Rodhe H. & Heintzenberg J. (2003) Climate forcing by aerosols - a hazy picture. *Science*, **300**, 1103-1104.
- Andreae M.O., Jones C.D. & Cox P.M. (2005) Strong present-day aerosol cooling implies a hot future. *Nature*, **435**, 1187-1190.
- Arctic Climate Assessment Study Group, Arctic Climate Impact Change Assessment, Cambridge, 2004
- Aston, R.J. (1973). Field and experimental studies on the effects of a power station effluent on Tubificidae (Oligochaeta, Annelida). *Hydrobiologia* 42: 225-242.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Baras, E., Philippart, J.C. (1999). Adaptive and evolutionary significance of a reproductive thermal threshold in *Barbus barbus*. *Journal of Fish Biology* 55(2): 354-375.
- Barko, J.W., Hardin, D.G., Matthews, M.S. (1982). Growth and morphology of submerged freshwater macrophytes to light and temperature. *Canadian Journal of Botany* 60(6): 877-887.
- Barko, J.W., Smart, R.M. (1981). Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs* 51(2): 219-236.
- Bense, V.F. & Kooi, H. (2004) Temporal and spatial variations of shallow subsurface temperature as a record of lateral variations in groundwater flow. *Journal of Geophysical Research*, 109, B04103, doi:10.1029/2003JB002782.
- Berg, M.S. van den, Coops, H., Simons, J., Keizer, A. de (1998). Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light. *Aquatic Botany* 60: 241-250.
- Blank R.R. & Derner J.D. (2004) Effects of CO₂ enrichment on plant-soil relationships of *Lepidium latifolium*. *Plant and Soil*, **262**, 159-167.
- Boon, P.J., Shires, S.W. (1976). Temperature studies on a river system in north-east England. *Freshwater Biology* 6: 23-32.
- Brehm, J., Meijering, M.P.D. (1982). Fließgewässerkunde. Einführung in die Limnologie der Quellen, Bäche und Flüsse. *Biologische Arbeitsbücher* 36. Quelle & Meyer, Heidelberg.
- Brock, T.C.M., Vierssen, W. van (1992). Climatic change and hydrophyte-dominated communities in inland wetland ecosystems. *Wetlands Ecology and Management* 2(1-2): 37-49.
- Brunke, M., Gonser, T. (1997). The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology* 37: 1-33.

- Bullock, T.H. (1955). Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 30: 311-42.
- Buse A., Good J.E.G., Dury S. & Perrins C.M. (1998) Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the Winter Moth (*Operophtera brumata* L.). *Functional Ecology*, **12**, 742-749.
- Butterwick, C., Heaney, S.I., Talling, J.F. (2005). Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance.
- Cereghino, R., Boutet, T., Lavandier, P. (1997). Abundance, biomass, life history and growth in six Trichoptera species under natural and hydropeaking conditions with hypolimnetic releases in a Pyrenean stream. *Archiv für Hydrobiologie* 138(3): 307-328.
- Ciepielewski, W. (1994). Changes in the growth rate of bream and roach in heated Konin Lakes. *Archives of Polish fisheries* 2(2): 333-344.
- Clark, E., Webb, B.W., Ladle, M. (1999). Microthermal gradients and ecological implications in Dorset rivers. *Hydrological processes* 13: 423-438.
- Clevering, O.A., Brix, H., Lukavská, J. (2001). Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 69: 89-108.
- Corbet, P.S. (1980). Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* 25: 189-217.
- Coûteaux M.-M., Mousseau M., Celerier M.-L. & Bottner P. (1991) Increased atmospheric CO₂ and litter quality: decomposition of sweet chestnut leaf litter with animal food webs of different complexities. *Oikos*, **61**, 54-64.
- Craig, J.F., Kipling, C. (1983). Reproduction effort versus the environment; Case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* L., and pike, *Esox lucius* L. *Journal of Fish Biology* 22(6): 713-727.
- Craig, J.F., Kipling, C., Le Cren, E.D., McCormack, J.C. (1979). Estimates of the numbers, biomass and year-class strengths of perch (*Perca fluviatilis* L.) in Windermere from 1967 to 1977 and some comparisons with earlier years. *Journal of Animal Ecology* 48(1): 315-325.
- Cummins, K.W. (1975). Macroinvertebrates. In: *River Ecology*. Whitton B.A. (ed.). University of California Press, Los Angeles.
- Dahlberg, M.D., Conyers, J.C. (1974). Winter fauna in a thermal discharge with observations on a macrobenthos sampler. p. 414-422. In: Gibbons, J.W., Sharitz, R.R. (eds.) (1976). *Thermal Ecology*. Technical Information Centre, Energy Research and Development Administration, Springfield, Virginia
- Dale, V.H., Swartzman, G.L. (1984). Simulating the effects of increased temperature in a plankton ecosystem: A case study. p. 395-427. In: Shubert, L.E. (ed.) (1984). *Algae as Ecological Indicators*. Academic Press, London.
- Davison, I.R. (1991). Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. *Journal of Phycology* 27: 2-8.
- De Lange, H.J. (1999) Effects of ultraviolet-B radiation on phytoplankton-zooplankton interactions. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen. 187 pp.
- Donk, E. van, Tilham, S.S. (1990). Temperature effects on silicon- and phosphorus-limited growth and competitive interactions among three diatoms. *Journal of Phycology* 26: 40-50.

- Ehleringer J.R., Cerling T.E. & Dearing M.D. (2002) Atmospheric CO₂ as a global change driver influencing plant-animal interactions. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 424-430.
- Elliot, J.M. (1976). The energetics of feeding, metabolism and growth of Brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, watertemperature and ration size. The Journal of Animal Ecology 45(3): 923-948.
- Elliot, J.M. (1987). Temperature-induced changes in the life cycle of *Leuctra nigra* (Plecoptera: Leuctridae) from a Lake District stream. *Freshwater Biology* 18: 177-184.
- Elliott, J.M. (1981). Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. P. 209-245 In: Pickering, A.D. (ed.). *Stress and Fish*. Academic Press, London.
- Fahy, E. (1973). Observations on the growth of Ephemeroptera in fluctuating and constant temperature conditions. *Proceedings of the Royal Irish Academy, B* 73:133-49.
- Fang X. & Stefan H.G. (1996) Dynamics in heat exchange between sediment and water in a lake. *Water Resources Research*, **32**, 1719-1727.
- Fang X. & Stefan H.G. (1999) Projections of climatic change effects on water temperature characteristics of small lakes in the contiguous U.S. *Climatic Change*, **42**, 377-412.
- Federle T.W., McKinley V.L. & Vestal R.J. (1982) Physical determinants of microbial colonization and decomposition of plant litter in an arctic lake. *Microbial Ecology*, **8**, 127-138.
- Fee, E.J., Hecky, R.E., Welch, H.A. (1987). Phytoplankton photosynthesis parameters in central Canadian lakes. *Journal of Plankton Research* 9(2): 305-316.
- Ficke, A.A., Myrick, C.A., Hansen, L.J. (2005). Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. World Wide Fund for Nature, Gland, Zwitterland.
- Flanagan K.M., McCauley E., Wrona F.J. & Prowse T. (2003) Climate change: the potential for latitudinal effects on algal biomass in aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 635-639.
- Fox, M.G., Crivelli, A.J. (2001). Life history traits of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations introduced into warm thermal environments. *Archiv fur Hydrobiologie* 150(4): 561-580.
- Franken R.J.M., Waluto B., Peeters E.T.H.M., Gardeniers J.J.P., Beijer J.A.J. & Scheffer M. (2005) Growth of shredders on leaf litter biofilms: the effect of light intensity. *Freshwater Biology*, **50**, 459-466.
- Freeman C., Evans C.D., Monteith D.T., Reynolds B. & Fenner N. (2001) Export of organic carbon from peat soils. *Nature*, **412**, 785.
- Freeman C., Fenner N., Ostle N.J., Kang H., Dowrick D.J., Reynolds B., Lock M.A., Sleep D., Hughes S. & Hudson J. (2004) Export of dissolved organic carbon from peatlands under elevated carbon dioxide levels. *Nature*, **430** 195-198.
- Freshwater biology* 50(2): 291-300.
- Fry, F.E.J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. p. 1-98. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (eds.). *Fish Physiology*. Volume VI: Environmental relations and behavior. Academic Press, New York/London.
- Gallepp, G.W. (1977). Responses of caddisfly larvae (*Brachycentrus* spp.) to temperature, food availability and current velocity. *American Midland Naturalist* 98: 59-84.

- Gerstmeier, R. & T. Romig, 1998. Die Süßwasserfische Europas: für Naturfreunde und Angler.. Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart, Germany. 368 p
- Gibbons, J.W. (1976). Thermal alteration and the enhancement of species populations. p. 27-31. In: Esch, G.W., McFarlane, R.W. (eds.) (1976). Thermal Ecology II. Technical Information Centre, Energy Research and Development Administration, Springfield, Virginia.
- Gifford R.M., Barrett D.J. & Lutze J.L. (2000) The effects of elevated [CO₂] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues. *Plant and Soil*, **224**, 1-14.
- Gooseff M.N., Strzepek K. & Chapra S.C. (2005) Modeling the potential effects of climate change on water temperature downstream of a shallow reservoir, Lower Madison River, Mt. *Climatic Change*, **68**, 331-353.
- Graf H.-F. (2004) The complex interaction of aerosols and clouds. *Science*, **303**, 1309-1311.
- Griffiths, D. 2006. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 75: 734-751
- Grover, J.P., McKee, D., Young, S., Godfray, H.C.J., Turchin, P. (2000). Periodic dynamics in *Daphnia* populations: biological interactions and external forcing. *Ecology* 81(10): 2781-2798.
- Haag, R.W., Gorham, P.R. (1977). Effects of thermal effluent on standing crop and net production of *Elodea canadensis* and other submerged macrophytes in lake Wabamun, Canada. *Journal of Applied Ecology* 14(3): 835-851.
- Haddingh, R.H. (1977a). Resultaten van vier jaar onderzoek (1972-1975) naar de bodemfauna van het inlaat- en uitlaatgebied van de Flevocentrale. KEMA rapport IV, 10051-76.
- Haddingh, R.H. (1977b). Vergelijkend onderzoek naar macrofauna op de beschoeiing van het inlaat- en uitlaatgebied van de Flevocentrale (september 1972-december 1974). KEMA rapport IV, 6535-77.
- Hauer, F.R., Benke, A.C. (1991). Rapid growth of snag-dwelling chironomids in a blackwater river: the influence of temperature and discharge. *Journal of the North American Benthological Society* 10(2): 154-164.
- Hawkes, H.A. (1969) Ecological changes of applied significance induced by discharge of heated waters. In: Parker, E.L., Krenkel, P.A. (eds.). Engineering aspects of thermal pollution. Vanderbilt Press. Nashville, Tennessee.
- Hein M. & Sand-Jensen K. (1997) CO₂ increases oceanic primary production. *Nature*, **388**, 526-527.
- Hoek T.H. & Verdonschot P.F.M. (2002) De invloed van veranderingen in temperatuur op beekmacrofauna. Alterra rapport 228, Wageningen, 86 pp.
- Hoek, T.H. van den, Verdonschot, P.F.M. (2001). De invloed van veranderingen in temperatuur op beekmacrofauna. Alterra-rapport 228. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen.
- Hogg, I.D., Williams, D.D. (1996). Response of stream invertebrates to a global-warming thermal regime: an ecosystem-level manipulation. *Ecology* 77(2): 395-407.
- Holmes, J.A., Youson, J.H. (1998). Extreme and optimal temperatures for metamorphosis in Sea lampreys. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 206-211.

- Holopainen, I.J. (1980). Growth of two *Pisidium* (Bivalvia, Sphaeriidae) species in the laboratory. *Oecologia* 45(1): 104-108.
- Hulme, M., Jenkins, G.J., Lu, X., Turnpenny, J.R., Mitchell, T.D., Jones, R.G., Lowe, J., Murphy, J.M., Hassell, D., Boorman, P., McDonald, R. and Hill, S. 2002. Climate Change Scenarios for the United Kingdom: The UKCIP02 Scientific Report. Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, UK. 120pp
- Humpesch, U.H. (1978). Preliminary notes on the effect of temperature and light conditions on the time of hatching in some Heptageniidae (Ephemeroptera). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 20: 2605-2611.
- Hynes, H.B.N. (1970). The ecology of running waters. Liverpool University Press, Liverpool.
- Illies, J. (1978). *Limnofauna europaea*. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie. Gustav Fischer, Stuttgart
- IPCC (2001) Climate Change 2001. Summary for policymakers: A report of working group I of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: IPCC Third Assessment Report: Climate Change 2001. Beschikbaar op <http://www.ipcc.ch/pub/un/syeng/spm.pdf>
- Jacobsen, D., Schultz, R., Encalada, A. (1997). Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38: 247-261.
- Jónasson, P.M. (2004). Benthic invertebrates. p. 341-416. In: O'Sullivan, P.E., Reynolds, C.S. (eds.). *The lakes handbook*. Volume 1: Limnology and limnetic ecology. Blackwell Publishing.
- Kanaala, P., Ojala, A., Tulonen, T., Haapamäki, J., Arvola, L. (2000). Response of littoral vegetation on climate warming in the boreal zone; an experimental simulation. *Aquatic Ecology* 34: 433-444.
- Kankaala P., Ojala A., Tulonen T., Haapamäki J. & Arvola L. (2000) Response of littoral vegetation on climate warming in the boreal zone; an experimental simulation. *Aquatic Ecology*, **34**, 433-444.
- Kaufman Y.J., Tanré D. & Boucher O. (2002) A satellite view of aerosols in the climate system. *Nature*, **419**, 215-223.
- Kelsch, S.W., Neill, W.H. (1990). Temperature preference versus acclimation in fishes: Selection for changing metabolic optima. *Transactions of the American Fisheries Society* 119(4): 601-610.
- Kerkum, L.C.M., Vaate, A. bij de, Bijstra, D., Jong, S.P. de, Jenner, H.A. (2004). Effecten van koelwater op het zoete aquatische milieu. RIZA rapport 2004.033. RIZA, Lelystad.
- Kersting, K. (1981). Annual and diel oxygen and temperature regime of the lakes Maarsseveen. *Hydrobiological bulletin* 15(1-2): 10-28.
- Kersting, K. (1983). Bimodal diel dissolved oxygen curves and thermal stratification in polder ditches. *Hydrobiologia* 107: 165-168.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J., Weininger, D. (1977). Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34(10): 1922-1935.

- Kititsina, L.A. (1970). Reproduction and fertility of *Pontogammarus robustoides* (Grimm) in the reservoir-cooler of Kurakhovo State District Power Station. *Hydrobiological Journal* 6: 72-80.
- Kititsina, L.A. (1973). Effect of hot effluent from thermal and nuclear power plants on invertebrates in cooling ponds. *Hydrobiological Journal* 9: 67-79.
- Kjellman, J., Eloranta, A. (2002). Field estimations of temperature-dependent processes: case growth of young burbot. *Hydrobiologia* 481: 187-192.
- KNMI (1999). De toestand van het klimaat in Nederland 1999. KNMI, De Bilt. 66 pp.
- KNMI (2001) Weer en water in de 21e eeuw. KNMI, De Bilt. 8 pp.
- KNMI (2003) De toestand van het klimaat in Nederland 2003. KNMI, De Bilt. 32 pp.
- Knöpp, H. (1960). Untersuchungen über das Sauerstoff-Produktions-Potential von Flussplankton. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 22: 152-166.
- Koinig K.A., Schmidt R., Sommaruga-Wograt S., Tessadri R. & Psenner R. (1998) Climate change as the primary cause for pH shifts in a high alpine lake. *Water Air and Soil Pollution*, **104**, 167-180.
- Kruik, de, H.J. (1983). Overzicht van hydrologisch koelwateronderzoek in Nederland. Stand van zaken 30 juni 1983. Commissie Koelwater Normen, Den Haag.
- Kuehn K.A., Gessner M.O., Wetzel R.G. & Suberkropp K. (1999) Decomposition and CO₂ evolution from standing litter of the emergent macrophyte *Erianthus giganteus*. *Microbial Ecology*, 38, 50-57.
- Lake P.S., Palmer M.A., Biro P., Cole J., Covich A.P., Dahm C., Gibert J., Goedkoop W., Martens K. & Verhoeven J. (2000) Global change and the biodiversity of freshwater ecosystems: Impacts of linkages between above-sediment and sediment biota. *BioScience*, **50**, 1099-1107.
- Langford, T.E. (1971). The distribution, abundance and life-histories of Stoneflies (Plecoptera) and Mayflies (Ephemeroptera) in a British River, warmed by cooling-water from a power station. *Hydrobiologia* 38: 339-377.
- Langford, T.E. (1972) A comparative assessment of thermal effects in some British and North American Rivers. p. 319-351. In: Oglesby, R.T., Carlson, C.A., McCann, J.A. (eds.) (1972) *River ecology and man*. Academic Press, New York and London.
- Langford, T.E. (1975). The emergence of insects from a British river, warmed by power station cooling-water. Part II. The emergence patterns of some species of Ephemeroptera, Trichoptera and Megaloptera in relation to water temperature and river flow, upstream and downstream of cooling water outfalls. *Hydrobiologia* 47(1): 91-133.
- Levine, J.S. (1992). Global climate change. In: *Globale climate change and freshwater ecosystems*. Firth, P.G., Fischer, S.G. (eds.). Springer-Verlag, New York.
- Livingstone D.M. (2003) Impact of secular climatic change on the thermal structure of a large temperate central European lake. *Climatic Change*, **57** 205-225.
- Maas, F.M. (1959). Bronnen, bronbeken en bronbossen van Nederland, in het bijzonder die van de Veluwezoom. Een plantensociologische en oecologische studie. H. Veenman & Zonen, Wageningen.

- Macan, T.T. (1958). Causes and effects of short emergence periods in insects. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 13: 845-849.
- Madsen T.V., Hahn P. & Johansen J. (1998) Effects of inorganic carbon supply on the nitrogen requirement of two submerged macrophytes, *Elodea canadensis* and *Callitriche cophocarpa*. *Aquatic Botany*, **62**, 95-106.
- Madsen, J.D., Adams, M.S. (1989). The light and temperature dependence of photosynthesis and respiration in *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Botany* 36: 23-31.
- Magnuson, J.J., Webster, K.E., Assel, R.A., Bowser, C.J., Dillon, P.J., Eaton, J.G., Evans, H.E., Fee, E.J., Hall, R.I., Mortsch, L.R., Schindler, D.W., Quinn, F.H. (1997). Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrological Processes* 11: 825-871.
- Mann, K.H. (1965). Heated effluents and their effects on the invertebrate fauna of rivers. *Proceedings of the Society of Water Treatment Examination* 14: 45-55.
- Markarian, R.K. (1980). A study of the relationship between aquatic insect growth and water temperature in a small stream. *Hydrobiologia* 75: 81-95.
- McKee D., Hatton K., Eaton J.W., Atkinson D., Atherton A., Harvey I. & Moss B. (2002) Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquatic Botany*, **74**, 71-83.
- McKee, D., Atkinson, D., Collings, S.E., Eaton, J.W., Gill, A.B., Harvey, I., Hatton, K., Heyes, T., Wilson, D., Moss, B. (2003). Response of freshwater microcosm communities to nutrient, fish, and elevated temperature during winter and summer. *Limnology and Oceanography* 48(2): 707-722.
- McKee, D., Hatton, K., Eaton, J.W., Atkinson, D., Atherton, A., Harvey, I., Moss, B. (2002). Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquatic Botany* 74: 71-83.
- Mehner, T. 2000. Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* - a deterministic simulation approach. *Freshwat. Biol.* 45: 253-264.
- Meisner J.D., Rosenfeld J.S. & Regier H.A. (1988) The role of groundwater in the impact of climate warming on stream salmonines. *Fisheries*, **13**, 2-8.
- MNP (2005) Effecten van klimaatverandering in Nederland. MNP rapportnummer 773001034. Bilthoven. 111 pp.
- Mol, A.W.M., Schreijer, M., Vertegaal, P. (1982). De makrofauna van de Maarsseveense Plassen. De makrofauna van de Grote Maarsseveense Plas. Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Mooij, W.M., S. Hülsmann, L.N. De Senerpont Domis, B.A. Nolet, P.L.E. Bodelier, P.C.M. Boers, L.M. Dionisio Pires, H.J. Gons, B.W. Ibelings, R. Noordhuis, R. Portielje, K. Wolfstein & E.H.R.R. Lammens 2005 The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Journal Aquatic Ecology* 39: 381-400
- Moss B., McKee D., Atkinson D., Collings S.E., Eaton J.W., Gill A.B., Harvey I., Hatton K., Heyes T. & Wilson D. (2003) How important is climate? Effects of warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 782-792.
- Moss, B., McKee, D., Atkinson, D., Collings, S.E., Eaton, J.W., Gill, A.B., Harvey, I., Hatton, K., Heyes, T., Wilson, D. (2003). How important is climate? Effects of

- warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. *Journal of Applied Ecology* 40: 782-792.
- Mulholland P.J., Best G.R., Coutant C.C., Hornberger G.M., Meyer J.L., Robinson P.J., Stenberg J.R., Turner R.E., Vera-Herrera F. & Wetzel R.G. (1997) Effects of climate change on freshwater ecosystems of the south-eastern United States and the gulf coast of Mexico. *Hydrological Processes*, **11**, 949-970.
- Nebeker, A.V. (1971a). Effects of temperature at different altitudes on the emergence of aquatic insects from a single stream. *Journal of the Kansas Entomological Society* 44(1): 26-35.
- Nebeker, A.V. (1971b). Effect of high winter water temperatures on adult emergence of aquatic insects. *Water Research* 5: 777-784.
- Ojala A., Kankaala P. & Tulonen T. (2002) Growth responses of *Equisetum fluviatile* to elevated CO₂ and temperature. *Environmental and Experimental Botany*, **47**, 157-171.
- Pastor J., Solin J., Bridgham S.D., Updegraff K., Harth C., Weishampel P. & Dewey B. (2003) Global warming and the export of dissolved organic carbon from boreal peat lakes. *Oikos*, 100, 380-386.
- Patrick, R. (1968). The structure of diatom communities in similar ecological conditions. *The American Naturalist* 102(924): 173-183.
- Patrick, R. (1971). The effects of increasing light and temperature on the structure of diatom communities. *Limnology and Oceanography* 16(2): 405-421.
- Patrick, R. (1974). Effects of abnormal temperatures on algal communities. p. 335-349. In: Gibbons, J.W., Sharitz, R.R. (eds.) (1976). *Thermal Ecology*. Technical Information Centre, Energy Research and Development Administration, Springfield, Virginia.
- Pattee, E., Lascombe, C., Delolme, R. (1973). Effects of temperature on the distribution of Turbellarian Triclad. p. 201-207. In: Wieser, W. (ed.). *Effects of temperature on ectothermic organisms: ecological implications and mechanisms of compensation*. Springer-Verlag, Berlin.
- Pilon, J., Santamaría, L. (2001). Seasonal acclimation in the photosynthetic and respiratory temperature responses of three submerged freshwater macrophyte species. *New Phytologist* 151: 659-670.
- Pip, E. (1989). Water temperature and freshwater macrophyte distribution. *Aquatic Botany* 34: 367-373.
- Poltoracka, J. (1968). Specific composition of phytoplankton in a lake warmed by waste water from a thermo-electric plant and lakes with a normal temperature. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 37(2): 297-325.
- Quante M. (2004) The role of clouds in the climate system. *Journal de Physique IV*, 121, 61-68.
- Ramanathan V., Crutzen P.J., Kiehl J.T. & Rosenfeld D. (2001) Aerosols, climate, and the hydrological cycle. *Science*, **294**, 2119-2124.
- Rasse D.P., Peresta G. & Drake B.G. (2005) Seventeen years of elevated CO₂ exposure in a Chesapeake Bay Wetland: sustained but contrasting responses of plant growth and CO₂ uptake. *Global Change Biology*, **11**, 369-377.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (1999). *Biology of plants*. Sixth edition. W.H. Freeman & Company/Worth Publishers, New York.

- Rempel, R.S., Carter, J.C.H. (1987). Temperature influences on adult size, development and reproductive potential of aquatic Diptera. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1743-1752.
- Reynolds, C.S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press. Cambridge, Great Britain.
- Riikonen J., Holopainen T., Oksanen E. & Vapaavuori E. (2005) Leaf photosynthetic characteristics of silver birch during three years of exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃ in the field. *Tree Physiology*, **25**, 621-632.
- Ringelberg, J. (1976). Inleiding tot de aquatische oecologie. In het bijzonder van het zoete water. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- Roos, R. & Woudenberg, S. (2004) Opgewarmd Nederland. Stichting Natuurmedia. 224 pp.
- Santamaría, L., Vierssen, W. van (1997). Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes: a review. *Aquatic Botany* 58: 135-150.
- Scheffer, M. (1998). Ecology of shallow lakes. Population and community biology series. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Scheffer, M., D. Straille, E.H. van Nes & H. Hosper 2001. Climatic warming causes regime shifts in lake food webs. *Limnol. Oceanogr.* 46: 1780-1783.
- Schindler D.W., Bayley S.E., Parker B.R., Beaty K.G., Cruikshank D.R., Fee E.J., Schindler E.U. & Stainton M.P. (1996a) The effects of climate warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1004-1017.
- Schindler D.W., Curtis P.J., Parker B.R. & Stainton M.P. (1996b) Consequences of climate warming and lake acidification for UV-B penetration in North American boreal lakes. *Nature*, **379**, 705-708.
- Schippers P., Lüring M. & Scheffer M. (2004b) Increase of atmospheric CO₂ promotes phytoplankton productivity. *Ecology Letters*, **7**, 446-451.
- Schippers P., Vermaat J.E., De Klein J. & Mooij W.M. (2004a) The effect of atmospheric carbon dioxide elevation on plant growth in freshwater ecosystems. *Ecosystems*, **7**, 63-74.
- Senhorst H.A.J. & Zwolsman J.J.G. (2005) Climate change and effects on water quality: a first impression. *Water Science and Technology*, **51**, 53-59.
- Shindell D.T., Rind D. & Lonergan P. (1998) Increased polar stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse-gas concentrations. *Nature*, **392**, 589-592.
- Shuter, B.J., Meisner, J.D. (1992). Tools for assessing the impact of climate change on freshwater fish populations. *Geojournal* 28: 7-20.
- Sibly, R.M., Calow, P., Nichols, N. (1985). Are patterns of growth adaptive. *Journal of theoretical biology* 112: 553-574.
- Siegenthaler U., Stocker T.F., Monnin E., Lüthi D., Schwander J., Stauffer B., Raynaud D., Barnola J.-M., Fischer H., Masson-Delmotte V. & Jouzel J. (2005) Stable carbon cycle-climate relationship during the late Pleistocene. *Science*, **310**, 1313-1317.
- Simpson, P.S., Eaton, J.W. (1986). Comparative studies on the photosynthesis of the submerged macrophyte *Elodea canadensis* and the filamentous algae *Cladophora glomerata* and *Spirogyra* sp. *Aquatic Botany* 24: 1-12.

- Solomon D.J. & H.T. Sambrook 2004. Effects of hot dry summers on the loss of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from estuaries in South West England. *Fisheries Management and Ecology* 11: 353-363.
- Stangenberg, M., Pawlaczyk, M. (1961). The influence of a warm-water influx from a power station upon the formation of biocenotic communities in a river. *Nauk. Pot. Wr. Wroclaw. Inzyn. sanit. I.* 40: 67-106.
- Stasio, B.T. De, Hill, D.K., Kleinhans, J.M., Nibbelink, N.P., Magnuson, J.J. (1996). Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnology and Oceanography* 41(5): 1136-1149.
- Sterner, R.W., Hagemeyer, D.D., Smith, W.L., Smith, R.F. (1993). Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 38(4): 857-871.
- Sullivan, K., Martin, D.J., Cardwell, R.D., Toll, J.E., Duke, S. (2000). An analysis of the effects of temperature on Salmonids of the Pacific Northwest with implications for selecting temperature criteria. Sustainable Ecosystem Institute. Portland, Oregon.
- Svensson, R., Wigren-Svensson, M. (1992). Effects of cooling water discharge on the vegetation in the Forsmark Biotest Basin, Sweden. *Aquatic Botany* 42: 121-141.
- Sweeney, B.W., Jackson, J.K., Newbold, J.D., Funk, D.H. (1992). Climate change and the life histories and biogeography of aquatic insects in Eastern North America. p. 143-176. In: Firth, P., Fisher, S.G. (eds.). *Global climate change and freshwater ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- Taylor, B.R., Helwig, J. (1995). Submergent macrophytes in a cooling pond in Alberta, Canada. *Aquatic Botany* 51: 243-257.
- Thienemann, A. (1912). Der Bergbach des Sauerland. *Internationale Revue des gesamten Hydrobiologie Supplement* 4(2): 1-125.
- Tilman, D., Kiesling, R., Sterner, R., Kilham, S.S., Johnson, F.A. (1986). Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Archiv für Hydrobiologie* 106(4): 473-485.
- Ulfstrand, S. (1969). Ephemeroptera and Plecoptera from River Vindelälven in Swedish Lapland. With a discussion of the significance of nutritional and competitive factors for the life cycles. *Entomologisk Tidskrift* 90(3-4):145-165.
- Vadstrup M. & Madsen T.V. (1995) Growth limitation of submerged aquatic macrophytes by inorganic carbon. *Freshwater Biology*, **34**, 411-419.
- Van Emmerik, W.A.M. & H.W. de Nie 2006. De zoetwatervissen van Nederland. Ecologisch bekeken. Vereniging Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Vannote, R.L., Sweeney, B.W. (1980). Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regime on aquatic insects. *American Naturalist* 115: 667-695.
- Verdonschot, P.F.M. (ed.) (1995). Beken stromen. Leidraad voor ecologisch beekherstel. STOWA/Werkgroep Ecologisch Waterbeheer, subgroep beekherstel 95-03/WEW-06.
- Vulto, T.J.A. (1979). Literatuurstudie naar de biologische effecten van temperatuurverhogingen in lozingsgebieden van centrales. Ministerie van Volksgezondheid en Milieuhygiëne.

- Wait D.A., Jones C.G., Wynn J. & Woodward F.I. (1999) The fraction of expanding to expanded leaves determines the biomass response of *Populus* to elevated CO₂. *Oecologia*, **121** 193-200.
- Wanders, J.B.W., Nie, H.W. de, Richter, A.F., Frank-Landman, A.G., Swart, J.S. (1980). Gevolgen van koelwaterlozing op groei en voorkomen van plankton in het Bergumermeer. Limnologisch instituut Nieuwersluis/Oosterzee. Intern Verslag nr. 1980-2.
- Ward J.V. (1985) Thermal characteristics of running water. *Hydrobiologia*, **125**, 31-46.
- Ward, J.V. (1985). Thermal characteristics of running waters. *Hydrobiologia* 25: 31-46.
- Ward, J.V., Stanford, J.A. (1982). Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 27: 97-117.
- Webb B.W., Clack P.D. & Walling D.E. (2003) Water-air temperature relationships in a Devon river system and the role of flow. *Hydrological Processes*, 17, 3069-3084.
- Wellborn, G.A., Robinson, J.V. (1996). Effects of a thermal effluent on macroinvertebrates in a Central Texas reservoir. *American Midland Naturalist* 136: 110-120.
- Wetzel R.G. (2001) *Limnology. Lake and River Ecosystems*. San Diego, Academic Press, 1006 pp.
- Wielgosz, S., Tadajewska, M. (1988). Factors determining diet composition and food availability for bream, *Abramis brama* (L.), and white bream, *Blicca bjoerkna* (L.), in Wloclawek Dam Reservoir. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 18(1): 79-100.
- Wijnhoven, S., Van Riel, M.C., Van der Velde, G. (2003). Exotic and indigenous freshwater gammarid species: physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water. *Aquatic Ecology* 37(2): 151-158.
- Williams, D.D. (1987). The ecology of temporary waters. Timber Press, Portland.
- Winder M. & Schindler D.E. (2004) Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, **85**, 2100-2106.
- Winder, M., Schindler, D.E. (2004). Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* 85(8): 2100-2106.
- Wright, J.F., Winder, J.M., Gunn, R.J.M., Blackburn, J.H., Symes, K.L., Clarke, R.T. (2000). Minor local effects of a River Thames power station on the macroinvertebrate fauna. *Regulated Rivers: Research & Management* 16: 159-174.
- Wroblewski, A. (1977). Bottom fauna of the heated Konin Lakes. *Fauna denna podgrzanych Jezior Koninski*. Monografie fauny Polski 7. Warszawa.
- Zwart, D. de (1982). De biologische effecten van doorstroomkoeling. Een literatuurstudie. Rijksinstituut voor drinkwatervoorziening. Rid-mededeling 82-2.
- Zwerver, S. & Kok, M.T.J. (1999) Klimaatonderzoek. Eindrapportage eerste fase Nationaal Onderzoek Programma Mondiale Luchtverontreiniging en Klimaatverandering (NOP-I) 1989-1995. Programmabureau NOP Bilthoven. 354 pp.

Begrippenlijst

- aërosol = zwevende deeltjes in de lucht, met een grootte tussen 0.1 tot 10 μm .
Aërosolen kunnen een natuurlijke bron hebben of een antropogene bron.
Aërosolen oefenen direct effect uit op het klimaat via veranderingen in albedo, en indirect via wolkenvorming.
- albedo = weerkaatsing van licht.
- anaëroob = zuurstofloos.
- atmosfeer = dampkring rond de aarde met een dikte van ongeveer 1000 km. De atmosfeer is opgebouwd in vier lagen: de troposfeer, de stratosfeer, de mesosfeer en de ionosfeer. Het weer vindt plaats in de laag die het dichtst bij de aarde ligt, de troposfeer. Deze luchtlaag is ongeveer 13 km hoog en is de warmste en vochtigste laag van de dampkring.
- benthos = bodembewonende macrofauna.
- bivoltien = twee generaties per jaar producerend.
- bodemrespiratie = gezamenlijk metabolisme van bodemorganismen, zoals bacteriën.
- broeikaseneffect = De mens is op grote schaal bezig om de samenstelling van de atmosfeer te veranderen. Daardoor komen er meer gassen, waaronder koolzuur, in de atmosfeer. Dat versterkt het broeikaseneffect en leidt op den duur tot een warmer klimaat. Ook de hoeveelheden neerslag, wind en bewolking kunnen dan veranderen. De hele aarde zal hiervan de gevolgen merken. In Europa zijn het zuidelijk en noordelijk deel het meest kwetsbaar.
- broeikasgassen = gassen die bijdragen aan de opwarming van de dampkring. De belangrijkste zijn kooldioxide (CO_2), methaan (CH_4), lachgas (N_2O), waterdamp en fluorverbindingen.
- chlorofyl-*a* = lichtabsorberend pigment dat gebruikt wordt voor de fotosynthese.
- diapauze = periode van inactiviteit, vaak als gevolg van een ongunstige periode, zoals de winter.
- dispersie = actief of niet-actief gerichte verplaatsing van organismen buiten het natuurlijke habitat.
- ecoregio = regio die in ecologisch opzicht. min of meer homogeen is.
- emergentie = uitvliegen van insecten.
- epilimnion = de bovenste laag van een gestratificeerd meer. Meestal goed gemengd door de wind, met vrijelijke uitwisseling van gassen (O_2 en CO_2) met de atmosfeer.
- epilimnion = laag onder de wateroppervlakte met een relatief hoge temperatuur ten opzichte van de rest van de waterkolom, ontstaat door stratificatie.
- eurytherm = soort voorkomend binnen een groot temperatuurbereik.
- fitness = het totaal aan mogelijkheden om zich als soort tijdens de evolutie te handhaven.
- fotosynthese = opbouw van organische stoffen uit water en koolzuur met behulp van zonlichtenergie.
- fysiologie = het functioneren van organen en hun functies van levende organismen.
- fytoplankton = vrij in het water levende algen.
- habitat = soortspecifieke levensruimte van een organisme.

homeotherm = met een gelijke temperatuur.

hypolimnion = de onderste laag in een gestratificeerd meer, met de hoogste dichtheid. In de zomer de koudste laag, in de winter de warmste laag. Het hypolimnion is geïsoleerd van windmenging, en meestal te donker voor fotosynthese.

hypolimnion = laag boven de bodem met een relatief lage temperatuur ten opzichte van de rest van de waterkolom, ontstaat door stratificatie.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) = een intergouvernementele organisatie van de Verenigde Naties, met als doel beleidsmakers te voorzien van beschikbare objectieve natuurwetenschappelijke, technische en sociaal-economische informatie over klimaatverandering. Daarnaast geeft het IPCC aan wat de gevolgen van klimaatverandering zijn op het milieu en de maatschappij. Daarbij komen ook de "ins en outs" van maatregelen tegen klimaatverandering aan bod. Met klimaatverandering worden hier zowel natuurlijke als door mensen veroorzaakte klimaatveranderingen bedoeld.

klimaat = het klimaat van een bepaald gebied is het gemiddelde weer, dus het gemiddelde over langere tijd, van meteorologische grootheden zoals temperatuur, neerslag, vochtigheid, zonneschijn en wind. Ook de extremen van dergelijke verschijnselen vallen onder het klimaat.

klimaatverandering = statistisch significante variatie in het gemiddelde toestand van het klimaat of in de variabiliteit, de extremen, die een langere tijd aanhoudt, gedurende decennia of langer. Klimaatveranderingen kunnen veroorzaakt worden door een wisselwerking van natuurlijke processen of externe verstoringen veroorzaakt door zowel natuurlijke als menselijke invloed.

luchtvervuiling = luchtverontreiniging; ontstaat bij aanwezigheid van "vreemde" stoffen die schadelijk zijn voor mens, plant, dier of goederen. Luchtvervuilende stoffen worden door de mens vooral geproduceerd door verbranding, ontbossing en verkeer. Ook natuurlijke bronnen, zoals vulkanen, kunnen de lucht verontreinigen met vulkanische assen en gassen. Vulkanen met zeer krachtige uitbarstingen kunnen een wolk fijn stof en gassen tot zeer grote hoogte in de atmosfeer brengen, soms tot boven de 15 kilometer. Een dergelijke wolk, die voornamelijk bestaat uit zwavelzuur en zwavelverbindingen kan daar enkele jaren blijven bestaan en gedurende die periode van invloed zijn op het weer en het klimaat in de hele wereld. Op basis van windgegevens worden de trajectoriën berekend, trajecten in de atmosfeer, waarlangs lucht en verontreiniging zich verplaatst.

macrofauna = met het oog waarneembare fauna.

macrofyten = hogere planten.

menselijke invloed = bijvoorbeeld uitstoot van broeikasgassen en ontbossing, zijn in belangrijke mate de oorzaak van de warmer wordende wereld, met name vanaf het midden van de 20e eeuw. De hoeveelheid kooldioxide in de atmosfeer is sinds 1750 onder invloed van de mens met een derde toegenomen. De concentraties zijn de grootste sinds 420.000 jaar en waarschijnlijk zelfs van de laatste 20 miljoen jaar. Aan het eind van de 21e eeuw wordt een kooldioxide concentratie verwacht van 1,5 tot 2,6 maal de huidige waarde. Ook de concentraties van andere broeikasgassen blijven toenemen. De opwarming in de

tweede helft van de 20e eeuw kan alleen goed begrepen worden als rekening wordt gehouden met menselijke invloed.

metabolisme = stofwisseling.

metalimnion = de overgangslaag in een gestratificeerd meer, wordt ook wel de spronglaag genoemd.

metalimnion = laag in de waterkolom die het relatief warme epilimnion van het relatief koele hypolimnion scheidt. de temperatuur neemt binnen deze laag snel af. ontstaat door stratificatie.

migratie = gerichte verplaatsing van organismen.

morfologie = vorm van bijvoorbeeld de bedding van een rivier.

niche = plaats van een soort in een ecosysteem

poikilotherm = met een lichaamstemperatuur gelijk aan de omgevingstemperatuur.

primaire producent = organismen die voedsel kunnen maken uit anorganische stoffen. het eerste trofische (energie) niveau van de voedselketen.

respiratie = het omzetten van voedselmoleculen in energie.

semivoltien = met één generatie per twee jaar.

stenotherm = soort voorkomend binnen een klein temperatuurbereik = koud- (lage temperatuur).

stralingsforcering = radiative forcing = de verandering in de balans tussen inkomende straling in de atmosfeer en uitgaande straling. Een positieve stralingsforcering zal het aardoppervlak verwarmen, een negatieve forcering zal het aardoppervlak afkoelen.

stratificatie = gelaagdheid in een meer van waterlagen met verschillende temperatuur. Sturende kracht achter stratificatie zijn verschillen in dichtheid. De bovenste laag is het epilimnion, dit is een goed gemengde laag. De diepste laag is het hypolimnion. De middelste laag is het metalimnion, dit is de overgangszone.

stratificatie = gelaagdheid in het water als gevolg van temperatuurverschillen.

stratosfeer = de laag in de dampkring die zich bevindt tussen de troposfeer en de mesosfeer. De lagen worden gescheiden door respectievelijk de tropopause en de stratopause. Bij de evenaar begint de stratosfeer op ongeveer 17 kilometer boven het aardoppervlak (zeeniveau) en bij de polen op ongeveer 10 kilometer. Op een hoogte van 50 kilometer gaat de stratosfeer over in de mesosfeer. Er is een aanzienlijk verschil in samenstelling tussen de troposfeer en de stratosfeer. Zo bevat de stratosfeer meer ozon en minder waterdamp en koolstofdioxide dan de troposfeer. Boven in de stratosfeer bevindt zich een hogere concentratie ozon. Dit gebied wordt dan ook de ozonlaag genoemd.

terrestrisch = land.

thermocline = de gradiënt van temperatuurverandering in het metalimnion. ontstaat door stratificatie.

TOA = Top Of Atmosphere = bovengrens atmosfeer

troposfeer = de onderste laag van de atmosfeer waar vrijwel alle weersverschijnselen optreden. Boven de poolgebieden reikt de troposfeer tot ongeveer 8 kilometer hoogte, in Nederland tot zo'n 10 kilometer hoogte en bij de evenaar tot 18 kilometer hoogte. In de troposfeer neemt de temperatuur af met de hoogte, gemiddeld tussen ongeveer 0,6 en 1,0 graden per 100 meter stijging. De troposfeer bevat ongeveer 80% van de totale luchtmassa van de hele atmosfeer.

Aan de bovenzijde wordt de troposfeer begrensd door de dunne tropopauze die overgaat in de stratosfeer.

ultraviolet zonlicht (UV) = ultraviolette straling. De straling die de zon uitzendt bestaat uit verschillende componenten. De meeste energie wordt uitgestraald als "zichtbaar licht". De zon zendt ook veel warmtestraling uit. Een klein deel van de energie wordt uitgestraald als ultraviolette straling. Het meeste daarvan wordt door de zuurstof en de ozon in de stratosfeer tegen gehouden. Een klein gedeelte komt op het aardoppervlak aan.

univoltien = één generatie per jaar producerend.

warmtestraling = de zon levert dankzij zijn straling de energie om luchtstromingen (wind) op aarde op gang te brengen. Ongeveer de helft van de zonnestraling wordt opgenomen door het aardoppervlak en omgezet in warmte. Een ander deel wordt opgenomen door wolken en de atmosfeer zelf of gereflecteerd. De aarde zelf straalt de warmte ook uit. De inkomende zonnestraling en de uitgaande straling vanaf de aarde zijn min of meer in balans. Toevoer van gassen, zoals CO₂ en andere verontreiniging door menselijke invloeden kan het evenwicht ernstig verstoren en leiden tot versterking van het broeikaseffect en opwarming.

winterstagnatie = een in de winter door stratificatie veroorzaakte scheiding van de waterkolom in epilimnion, de thermocline en het hypolimnion.

zomerstagnatie = een in de zomer door stratificatie veroorzaakte scheiding van de waterkolom in epilimnion, de thermocline en het hypolimnion.

zoöplankton = vrij in het water levende microscopisch kleine diertjes of de larven van grotere organismen.