

Woord vooraf

Buigen of barsten is het zevende en afsluitende deel van de reeks *Vegetatiekundige Monografieën*, die tot stand komt in nauwe samenwerking tussen de Radboud Universiteit Nijmegen en de Universiteit van Wageningen binnen de werkzaamheden van de zogeheten Westhoff-leerstoel. De boeken vormen de weerslag van een reeks werkcolleges, waarin een kleine groep studenten intensief wordt begeleid in het schrijven van een monografie over een actueel thema uit het vegetatieonderzoek. Iedere student is – met zijn eigen begeleider – verantwoordelijk voor één hoofdstuk. De ideeën worden tijdens tweewekelijkse werkcolleges gepresenteerd, uitvoerig bediscussieerd en vervolgens verder uitgewerkt.

Het initiatief om met een groep studenten en een groep begeleiders in gezamenlijkheid een boek te schrijven over een onderwerp dat nadere uitwerking verdient, is bedacht door de neerlandicus Frits van Oostrom, voormalig president van de Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen. Alweer enige tijd geleden verschenen Middel-eeuwenstudies als *Over bruggenbouwers en verraders*, over het spanningsveld tussen het Latijn en de volkstaal, en *Boeken voor de eeuwigheid*, over religieuze geschriften. In de reeks *Vegetatiekundige Monografieën* verschenen eerder *Grenzen in beweging*, *Natuur als nooit tevoren*, *Gewapende vrede*, *Geboeid door het verleden*, *Natuur in de uitverkoop?* en *Het oude continent*.

Vanuit de beide universiteiten werd ons door de leidinggevendenden van de betrokken vakgroepen – Hans de Kroon van *het Institute for Wetlands and Water Research* (IWWR) in Nijmegen, David Kleijn van *Plant Ecology and Nature Conservation* (PEN) in Wageningen – alle ruimte geboden om invulling aan dit experiment te geven. Een woord van dank geldt ook de uitgevers (Paul Kemmeren en Jack Folkers), die vanaf het begin volle steun hebben gegeven aan dit project, nieuwsgierig naar het proces en steeds overtuigd van de goede afloop. Een bijzonder woord van dank geldt de begeleiders voor hun belangeloze medewerking. Ondanks de vele verplichtingen waaraan zij gebonden zijn, hebben zij ruim tijd en energie vrijgemaakt om het project tot een succes te laten worden.

Joop Schaminée & John Janssen
Nijmegen-Wageningen, 5 april 2018

Inhoud

Woord vooraf	8
Inleiding: buigen of barsten	9
1 Een orchideetje meer of minder	17
<i>Quint Rusman, John Janssen & Albert Corporaal</i>	
1.1 Wat is een levensvatbare plantenpopulatie?	18
1.2 Het bepalen van de levensvatbaarheid van plantenpopulaties	20
1.3 Het bijzondere leven van orchideeën	22
1.4 Het lot van kleine populaties	29
1.5 Fluctuaties in populaties van Harlekijn en Groenknolorchis	32
1.6 Genetische variatie bij Harlekijn en Groenknolorchis	39
1.7 Conclusie	41
1.8 Literatuur	42
2 De toekomst van natte heide in ons land: uitwijkmogelijkheden voor de soorten	51
<i>Hanna van Krimpen, Rienk-Jan Bijlsma & Joop Schaminée</i>	
2.1 Voorkomen en verspreiding van heiden op de Hogere zandgronden	52
2.2 Veranderd landschap	53
2.3 Het huidige natte heidelandschap	55
2.4 Dataselectie en analyse	59
2.5 Casus Hoge Veluwe	62
2.6 Het toekomstige natte heidelandschap	64
2.7 Literatuur	65
3 Vasthouden of loslaten: duinbeheer onder veranderende klimaatomstandigheden	69
<i>Constant Swinkels & Nils van Rooijen</i>	
3.1 Functie, stabiliteit en dynamiek	70
3.2 Het belang van duingraslanden voor de mens	73
3.3 Dynamiek in de duinen	75
3.4 De geschiedenis van de mens in de duinen	80
3.5 Bedreigingen en beheer	81
3.6 Klimaatverandering en stabiliteit van het duinsysteem	84

3.7	Dynamiek van soorten	87
3.8	Loslaten	91
3.9	Literatuur	92
4	Klimaatverandering en kwelders: verdrinken of verjongen?	97
	<i>Lotte Vader & Loek Kuiters</i>	
4.1	Klimaatverandering en zeespiegelstijging	98
4.2	Wereldwijde scenario's voor kwelders	100
4.3	Kwelders als dynamisch systeem	102
4.4	Veerkracht van kwelders	106
4.5	De kwelders van Ameland	110
4.6	Conclusies: veerkracht van kwelders	116
4.7	Literatuur	117
5	Mycorrhizaschimmels: veerkracht via symbiose	125
	<i>Luuk Leemans & Wim Ozinga</i>	
5.1	Bouw en voortplanting van schimmels	126
5.2	Indeling in functionele groepen	129
5.3	Typen mycorrhizaschimmels	131
5.4	Partnerkeuze, het verbinden van planten en de gevolgen voor evolutie	134
5.5	Arbusculaire mycorrhizaschimmels in de landbouw	138
5.6	Ectomycorrhizaschimmels in het bosbeheer	140
5.7	Koolstofopslag door mycorrhizaschimmels	142
5.8	Conclusie	143
5.9	Literatuur	144
6	Waterplanten onder druk: verdwijnen of aanpassen?	149
	<i>Tom van Heusden & Gertie Arts</i>	
6.1	Waterplanten, een buigzaam begrip	150
6.2	Waterplanten en waterkwaliteit	151
6.3	Waterplanten en stress	154
6.4	Kantelpunten	155
6.5	Kranswierwateren	159
6.6	Kantelpunten in de praktijk: casus Botshol	161
6.6	Conclusie	164
6.7	Literatuur	165

7	Referentiebeelden: ruimte voor dynamiek in planmatig natuurbeheer	169
	<i>Bouke ten Cate & Mariëlle van Riel</i>	
7.1	Wat is een referentiebeeld?	171
7.2	Het ontstaan van referentiedenken	171
7.3	Verschillende soorten referentiebeelden	176
7.4	Het gebruik van referentiebeelden in beheer en beleid	177
7.5	Referentiebeelden versus streefbeelden	182
7.6	De onvermijdelijkheid van verandering	185
7.7	Emerging landscapes	188
7.8	Conclusie	189
7.9	Literatuur	191

Hoofdstuk 6

Waterplanten onder druk: verdwijnen of aanpassen?

Tom van Heusden
Gertie H.P. Arts

WATERPLANTEN VERVULLEN EEN SLEUTELROL BIJ HET FUNCTIONEREN VAN ZOETWATERSYSTEMEN. ZE GEVEN EEN INDICATIE VAN DE WATERKWALITEIT, MAAR BEÏNVLOEDEN DEZE OOK VIA COMPLEXE MECHANISMEN. WATERPLANTEN SPELEN EEN GROTE ROL ALS HET GAAT OM WEERSTAND EN VEERKRACHT VAN ZOETWATERSYSTEMEN. ZIJ ZIJN ECHTER NIET ONVERSLAANBAAR. STRESSFACTOREN ALS EUTROFIËRING EN CHEMISCHE VERVUILING KUNNEN WATERPLANTEN LATEN VERDWIJNEN, WAARDOOR EEN HELDER WATER OMSLAAT IN EEN TROEBEL, DOOR ALGEN GEDOMINEERD WATER. DE KRITIEKE PUNTEN WAAROP WATERPLANTEN VERSCHIJNEN EN VERDWIJNEN, ZIJN HET ONDERWERP VAN DIT HOOFDSTUK. DIE OMSLAGPUNTEN ZIJN LASTIG TE BEPALEN, MAAR NIET GEHEEL ONVOORSPELBAAR.



6.1 Waterplanten, een buigzaam begrip

Waterplanten zijn planten die hun generatieve cyclus kunnen voltooien wanneer alle vegetatieve delen ondergedoken zijn, of door het water worden gedragen. Ook planten die gewoonlijk ondergedoken leven, maar slechts tot geslachtelijke voortplanting overgaan wanneer de vegetatieve delen door uitdroging af te dreigen sterven, horen bij de waterplanten.¹ Op basis van deze omschrijving hoort bijvoorbeeld Moeraskruiskruid (*Jacobaea paludosa*, een plant van overspoelde uiterwaarden) niet bij de waterplanten, maar Oeverkruid (*Littorella uniflora*, een soort van droogvallende vennen) wel. De bovenstaande definitie sluit ook een groep uit die soms tot de waterplanten wordt gerekend, te weten de helofyten.²

Er zijn diverse systemen ontwikkeld om waterplanten in te delen. De indeling gebeurt veelal op basis van twee kenmerken: groeivorm en levensvorm. Een indeling naar levensvorm is gebaseerd op morfologische aanpassingen van een waterplant aan een belangrijke omgevingsfactor, bijvoorbeeld een ongunstig jaargetijde. Een indeling naar groeivorm gebeurt op basis van de morfologie van waterplanten. Taxonomisch niet verwante soorten kunnen een overeenkomstige groeivorm hebben, doordat soorten in eenzelfde milieu gelijkende oplossingen hebben ontwikkeld om te overleven. Een veel gebruikte indeling op basis van groeivormen maakt onderscheid in 16 typen waterplanten.³ Eén type vormen de soorten kroos, die worden ingedeeld als *lemniden*, vrij op het water drijvende planten met een klein blad waarvan de bovenzijde is aangepast aan de lucht en de onderzijde aan het water. Voorbeelden zijn Grote kroosvaren (*Azolla filiculoides*) en Klein kroos (*Lemna minor*). Andere typen zijn bijvoorbeeld de *isoetiden* en de *stratiotiden*, waar respectievelijk Waterlobelia (*Lobelia dortmanna*) en Krabbenscheer (*Stratiotes aloides*) toe worden gerekend (Afbeelding 6.1).⁴

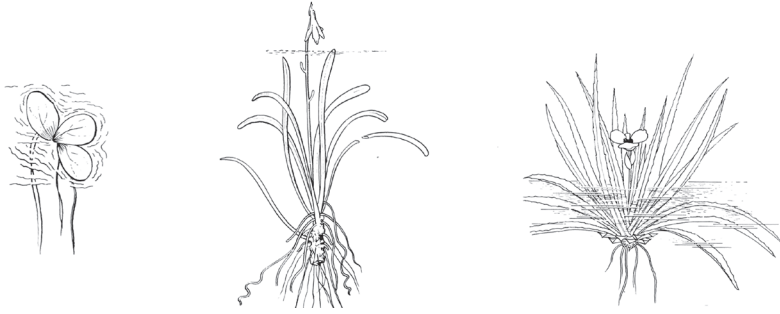
Vaak wordt de totale groep waterplanten die met het blote oog zichtbaar zijn (dus

1 Den Hartog & Segal 1964.

2 Helofyten zijn planten die wortelen in de bodem, maar waarvan de bladeren en bloemen boven het water uitsteken, bijvoorbeeld Grote lisdodde (*Typha latifolia*). Ze worden in drie groepen onderverdeeld (Bloemendaal & Roelofs 1988). Pleustohelofyten zijn drijvende planten met ondergedoken wortels, bijvoorbeeld Waterhyacint (*Eichhornia crassipes*). Reptohelofyten zijn planten die aan de oever of in drijvende plantenresten wortelen, maar die zich uitsluitend onder het wateroppervlak uitbreiden met uitlopers, bijvoorbeeld Waterscheerling (*Cicuta virosa*). Pseudohelofyten zijn planten die lange tijd ondergedoken kunnen overleven (en vegetatief vermeerderen), maar onder deze omstandigheden niet geslachtelijk kunnen voortplanten, zoals Pijlkruid (*Sagittaria sagittifolia*).

3 Den Hartog & Van der Velde 1988; deze indeling is het resultaat van meerdere herzieningen van eerdere classificaties door onder anderen Du Rietz (1921), Luther (1949) en Den Hartog & Segal (1964).

4 Voor een volledig overzicht verwijzen we naar Den Hartog & Van der Velde (1988) en het meer beknopte overzicht in Bloemendaal & Roelofs (1988).



Afbeelding 6.1 Drie soorten met verschillende groeivormen, volgens de indeling van Den Hartog & Van der Velde (1988). Van links naar rechts: Klein kroos (*Lemna minor*) met een *lemnide* groeivorm, Waterlobelia (*Lobelia dormanna*) met een *isoetide* groeivorm en Krabbenscheer (*Stratiotes aloides*) met een *stratiotide* groeivorm (Uit: Bloemendaal & Roelofs 1988).

ook mossen, varens en wieren), aangeduid met de term ‘aquatische macrofyten’.⁵ Deze worden onderscheiden van het fytoplankton, de eencellige algen. Binnen het beheer van aquatische systemen wordt veelal gewerkt met een simpele classificatie aan de hand van groeivormen, waarbij bijvoorbeeld drijvende, ondergedoken en door kroos gedomineerde begroeiingen worden onderscheiden naast oevervegetatie en specifiek door helofyten gedomineerde vegetatie.⁶

6.2 Waterplanten en waterkwaliteit

Waterplanten, en zeker de zeldzamere fijnproevers, zijn vaak kritisch als het gaat om abiotische condities in het water en het sediment. Het is dan ook niet gek dat zij zijn opgenomen als kwaliteitsindicatoren in zowel het Subsidiestelsel Natuur en Landschap (SNL) als in de Kaderrichtlijn Water (KRW). In een boerensloot zal doorgaans geen Moerashertshooi (*Hypericum elodes*) groeien, terwijl Bultkroos (*Lemna gibba*) kenmerkend is voor dit soort eutrofe wateren.⁷ De kwaliteit van zowel water als sediment zijn van belang voor het voorkomen van soorten en gemeenschappen. Over het algemeen hebben drijfplanten, zoals eendenkroos (*Lemna*-soorten), een groter concurrentievermogen in zeer eutrofe wateren dan planten die in het sediment wortelen. Dit komt doordat diffusie van stoffen in water veel langzamer is dan in lucht. Drijfplanten nemen dus pas veel nutriënten op als daarvan een grote hoeveelheid aanwezig is. Vegetatie gedomineerd door kroossoorten indiceert dan ook een zogenaamd hypertroof (zeer



5 Bloemendaal & Roelofs 1988.

6 STOWA 2014.

7 Weeda 2011.

eutroof) milieu. Eutroof water is, in tegenstelling tot wat vaak gedacht wordt, niet perse een indicatie van 'slecht', door de mens vervuuld water. Nederland is een delta, wat betekent dat het water dat via de rivieren door ons land stroomt van nature relatief voedselrijk is, door de lange weg die het water heeft afgelegd. Echter, wateren die overgroeid zijn met algen en kroos zijn in de meeste situaties het resultaat van antropogene invloeden, bijvoorbeeld bemesting.

Tussen 1979 en 1983 is vanuit de Radboud Universiteit Nijmegen uitgebreid onderzoek verricht naar abiotische randvoorwaarden van wortelende waterplanten.⁸ Hierbij zijn 628 wateren door heel Nederland geselecteerd en voor iedere soort, indien mogelijk, minstens 20 groeiplaatsen bemonsterd. Het resultaat van dit onderzoek is een lijst van waterplanten en hun indicatie voor bepaalde omstandigheden. Zo is de zuurgraad van water ingedeeld in vijf klassen (van zuur water tot alkalisch water) en zijn er voor iedere klasse kenmerkende soorten toegekend.⁹ Klein blaasjeskruid (*Utricularia minor*) geldt bijvoorbeeld als kenmerkende soort voor zure wateren en Rode waterereprijs (*Veronica catenata*) als kenmerkend voor alkalische wateren.

Een van de belangrijkste criteria voor het al dan niet voorkomen van ondergedoken waterplanten is de lichtinval, die nodig is voor de fotosynthese. De lichtinval hangt sterk af van de helderheid van het water. Een hoge concentratie eencellige algen in het water zorgt voor een vergrote troebelheid, waardoor de lichtinval sterk vermindert en waterplanten dus afnemen. Waterplanten beïnvloeden de waterkwaliteit echter ook zelf, direct en indirect. Dit doen zij door een schuilplaats te bieden aan zoöplankton, die op hun beurt grazen op de eencellige algen. Ook scheiden sommige waterplanten stoffen af die de groei van algen vermindert. Daarnaast houden zij met hun wortelstelsel sediment vast waardoor re-suspensie sterk wordt vermindert en sedimentatie van deeltjes wordt bevorderd.¹⁰ Ook zijn waterplanten in staat om CO₂ om te zetten in O₂, waardoor oxidatie van de rhizosfeer (waterbodem) wordt bevorderd. Dit stimuleert de groei van bacteriën in deze zone, die op hun beurt bijdragen aan helder water door de afbraak van organisch materiaal.¹¹ Helder water is dus belangrijk voor waterplanten en waterplanten zijn op hun beurt belangrijk voor de helderheid.

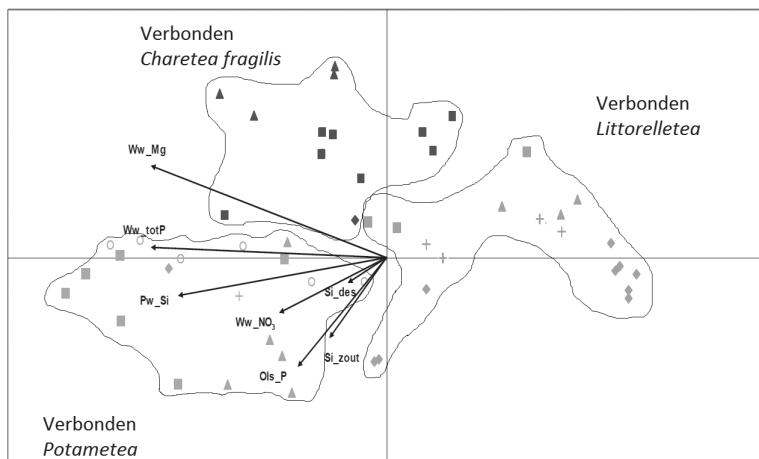
Bij aquatische plantengemeenschappen is niet alleen de concentratie van stoffen in de

8 De Lyon & Roelofs 1986. Een beknopt overzicht van enkele soorten in relatie tot nutriënten wordt gegeven door Bloemendaal & Roelofs (1988).

9 Naast omstandigheden in het water (als saliniteit, nutriënten aanbod en waterhardheid) zijn ook klassen opgesteld voor omstandigheden in de waterbodem, zoals granulaire samenstelling van het sediment, organische stofgehalte en het redoxpotential van de waterbodem.

10 Scheffer 1998. Voor een uitgebreid overzicht van de relaties tussen waterplanten en andere organismen verwijzen we naar Van Beersum et al. (2011).

11 Bloemendaal & Roelofs 1988. Door de afbraak van organisch materiaal komen echter ook weer nutriënten vrij, waardoor het in sommige systemen weer tot algenbloei kan leiden.



Afbeelding 6.2 Ordinatiediagram van verschillende verbonden binnen drie aquatische vegetatieklassen, uitgezet tegen de concentratie van een aantal nutriënten, bepaald uit wintermonsters. De lengte van de pijl geeft aan hoe belangrijk de betreffende parameter is. De richting van de pijl geeft aan in welke richting de betreffende parameter werkt. Zo is te zien dat wanneer de fosfaatwaarde in het sediment (Ols_P) toeneemt, verbonden uit de *Littorelletea* vervangen worden door verbonden uit de *Potametea*. De overige parameters zijn: Ww_Mg = mangaan in de waterlaag; Ww_totP = totaal fosfaat in de waterlaag, Pw_Si = silicium in het poriewater; Ww_NO₃ = nitraat in de waterlaag; Ols_P = fosfaatgehalte in het sediment; Si_des en Si_zout = totale siliciumgehalte volgens twee verschillende methoden bepaald (Naar: Arts et al. 2007).

waterlaag belangrijk, maar ook het aanbod in het sediment. Zo blijkt de fosfaatwaarde in de bodem de belangrijkste verklarende variabele voor het voorkomen van enkele aquatische vegetatiekundige verbonden (Afbeelding 6.2).¹² Begroeiingen uit de Oeverkruid-klasse (*Littorelletea*) zullen naarmate de fosfaatwaarde in de bodem toeneemt, vervangen worden door begroeiingen uit de Fonteinkruiden-klasse (*Potametea*). Het voorkomen van verbonden uit de Kranswieren-klasse (*Charetea fragilis*) wordt in mindere mate bepaald door het fosfaat in het sediment. Plantensoorten geven een indicatie van hun standplaats, maar plantengemeenschappen zeggen doorgaans meer.¹³ Bij aquatische gemeenschappen is het echter zo dat de kensoorten sterke overeenkomsten in ecologische amplitudo's vertonen met de gemeenschappen waarin zij voorkomen.¹⁴

12 Arts et al. 2007.

13 In *De Vegetatie van Nederland Deel 2* wordt dit geïllustreerd aan de hand van de ecologische amplitudo's van plantengemeenschappen en een kenmerkende plantensoort (Schaminée et al. 1995, pg. 226).

14 Hommel et al. 2007.



6.3 Waterplanten en stress

Of waterplanten ergens wel of niet voorkomen, hangt nauw samen met de wijze waarop zij omgaan met stressfactoren. Grime heeft een indeling van planten gemaakt gebaseerd op de wijze waarin zij omgaan met de belangrijkste omgevingsfactoren (met name water, licht en nutriënten) en de mate van beschikbaarheid daarvan.¹⁵ Hij onderscheidt onder meer *stress-tolerators* en *competitors*. *Stress-tolerators* zijn planten die gespecialiseerd zijn in situaties waar het milieu extreem is, bijvoorbeeld met een laag nutriëntenaanbod; in Nederland betreft het over het algemeen de zeldzamere plantensoorten. Door de specialisatie hoeven zij de strijd met de *competitors* (de planten aangepast aan een hoog aanbod van nutriënten) niet aan te gaan. Door de toenemende (door de mens in gang gezette) eutrofiëring van watersystemen dreigen veel *stress-tolerators* vervangen te worden door *competitors*. Hierdoor vindt bijvoorbeeld een versnelde successie plaats van begroeiingen met kranswieren naar begroeiingen met fonteinkruiden. In gevallen van hypertrofe situaties kan het zo ver gaan dat begroeiingen uit de Eendenkroos-klasse (*Lemmetea minoris*), die voornamelijk uit drijfplanten bestaan, het aspect gaan bepalen.

In de ecologie kan stress worden omschreven als een langdurige belasting of verstoring van een ecosysteem.¹⁶ In het geval van aquatische ecosystemen kan stress bijvoorbeeld veroorzaakt worden door chemische verontreiniging of periodieke droogval. Veel aquatische systemen hebben natuurlijke stressfactoren, zoals een duinmeer dat 's winters onder water staat, maar tijdens een extreem droge zomer compleet droogvalt. Er zijn waterplanten en aquatische gemeenschappen die perfect zijn aangepast aan een dergelijke natuurlijke dynamiek.¹⁷ Feitelijk is de convergente evolutie van waterplanten een kenmerk van het omgaan met water als stressfactor. Waterplanten die in stromend water leven, hebben vrijwel allemaal lange, smalle bladeren ontwikkeld, om zo min mogelijk weerstand aan het water te bieden. Ook het ontbreken van houtige delen en van een cuticula¹⁸ zijn eigenschappen die vrijwel iedere aquatische macrofyte bezit.¹⁹

Andere factoren, zoals vervuiling met bestrijdingsmiddelen of nutriënten, zijn voorbeelden van door de mens geïnduceerde stressfactoren. Het probleem met veel bestrijdingsmiddelen is dat zij via drift (verwaaiing door wind), afspoeling of inzijging in het grondwater uiteindelijk bijna altijd in het oppervlaktewater terechtkomen.²⁰ Hier

15 Grime 1979.

16 Knaapen et al. 1999.

17 De oeverkruidklasse (*Littoreletea*) heeft veel amfibische soorten en associaties die kenmerkend zijn voor dit soort natuurlijke stress (Schaminée et al. 1995).

18 Een vetlaagje op het blad als bescherming tegen de zon.

19 Moss 2014.

20 De Snoo & Vijver 2012.

kunnen zij allerlei effecten hebben op de aquatische macrofyten. Vooral herbiciden en fungiciden zijn schadelijk: herbiciden omdat zij relatief slecht afbreekbaar zijn, en fungiciden omdat zij een breed werkingsmechanisme hebben en inwerken op meer groepen organismen.²¹ Herbiciden hebben vaak een remmende werking op de fotosynthese, waardoor waterplanten niet optimaal kunnen functioneren. De effecten zijn sub-lethaal, maar voldoende om de competitieve kracht van een plant te verminderen, waardoor deze de strijd met meer competitieve soorten kan verliezen.²² Bestrijdingsmiddelen kunnen op twee manieren inwerken op het aquatische ecosysteem: *top-down* of *bottom-up*. Bij een *bottom-up* werking worden de primaire producenten direct aangepakt door het bestrijdingsmiddel, door bijvoorbeeld de fotosynthese te remmen. Bij een *top-down* interactie werken bestrijdingsmiddelen indirect in op de organismen die normaliter op algen grazen. Doordat de graasdruk op de algen wegvalt, kan algenbloei optreden. Door de ontstane troebelheid van het water zullen vervolgens de aquatische macrofyten verdwijnen. Het resultaat lijkt op dat van eutrofiëring, maar er liggen andere mechanismen aan ten grondslag.

6.4 Kantelpunten

Zoals in het voorgaande duidelijk is geworden, hangt het voorkomen van waterplanten en hun gemeenschappen af van bepaalde abiotische condities in water en sediment. Deze randvoorwaarden geven de ecologische amplitudo aan waar de soort of gemeenschap zich kan handhaven. Wordt een kritisch punt bereikt, dan verdwijnen de soorten en zal een nieuwe ecologische toestand plaatsvinden.²³

Een bekend voorbeeld van een kritisch punt in aquatische gemeenschappen wordt geïllustreerd aan de hand van een toenemende nutriëntenbelasting. Indien een voedingsstof als fosfaat toeneemt, wordt deze in eerste instantie opgenomen in de waterplanten.²⁴ Een te grote hoeveelheid van nutriënten zorgt echter voor overschrijding van de kritische belasting. Het systeem is niet meer in staat de surplus aan voedingsstoffen op te nemen en hiervan profiteren eencellige algen (fytoplankton). De resulterende algenbloei zorgt voor een troebel water, waardoor onvoldoende zonlicht de ondergedoken waterplanten kan bereiken en deze verdwijnen.²⁵ Het systeem is omgeslagen van een helder water met waterplanten, naar een troebel water met algenbloei (Afbeelding 6.3). Het

21 Koelmans et al. 1997; Arts & De Lange 2008.

22 Lahr et al. 1998; Arts & De Lange 2008.

23 Jansen et al. 2015.

24 Zij kunnen zelfs veel meer opnemen dan zij nodig hebben en dit opslaan als biomassa. Dit proces wordt *luxury consumption* genoemd.

25 Scheffer et al. 1993.



