

waterloopkundig laboratorium  
delft hydraulics laboratory

een hypothetisch model van de populatie dynamica  
van het blauwwier *Aphanizomenon flos-aquae*

verslag onderzoek

---

R870 - VI

oktober 1977

---

een hypothetisch model van de populatie dynamica  
van het blauwwier *Aphanizomenon flos-aquae*

verslag onderzoek

---

R870 - VI

oktober 1977

## INHOUD

### SYMBOLENLIJST

#### Doelstelling

	<u>blz.</u>
1 Inleiding . . . . .	1
2 De groeisnelheid van Aphanizomenon flos-aquae . . . . .	3
3 Hypothesen met betrekking tot de groeisnelheid. . . . .	5
4 De groeisnelheid van Aphanizomenon als functie van de diepte onder het wateroppervlak . . . . .	6
5 Het verticale bewegingsgedrag van Aphanizomenon . . . . .	10
6 De afbraaksnelheid van Aphanizomenon. . . . .	12
7 Het model van de Aphanizomenon populatie. . . . .	13
8 Rekenvoorbeeld. . . . .	15
9 Gevoeligheidsonderzoek. . . . .	18
10 Interpretatie veldwaarnemingen aan de hand van het modelgedrag . . . . .	23
11 Evaluatie van het onderzoek . . . . .	24
12 Samenvatting. . . . .	25
13 Konklusie . . . . .	27

### APPENDIX

#### LITERATUUR

#### FIGUREN

#### TABEL

SYMBOLENLIJST

$A(x,t)$	koncentratie Aphanizomenon cellen
$\bar{A}$	over de vertikaal gemiddelde waarde van A
$\Delta\bar{A}$	het verschil in concentratie Aph. cellen tussen oppervlak en bodem
$A^*$	die waarde van $\bar{A}$ waarbij het netto vertikaal algentransport nul is ("nulconcentratie")
D	vertikale diffusiecoëfficiënt
E	dikte euphotische laag
$F(I/I_s)$	efficiency in groei bij gegeven lichtintensiteit dus $= \frac{\mu(I)}{\mu_{\max}}$
H	waterdiepte
I	totale lichtstraling per dag; dimensie $(J/cm^2 \cdot dag)$
$I_s$	konstante, dimensie $(J/cm^2 \cdot dag)$
$I_o(t)$	lichtintensiteit aan wateroppervlak
K	de maximale waarde van $\bar{A}$ bij overmaat aan nutriënten
L	de dikte van de warme waterlaag in geval van thermische stratificatie
T	oscillatieperiode respektievelijk tijdschaal
$X^*(s)$	Fourier getransformeerde van $x^*(t)$
a	$= \mu_{\max} \frac{1 + \epsilon' \frac{E}{H}}{1 + \epsilon'}$
b	$= \frac{\mu_{\max}}{6} \frac{\epsilon' \frac{E-H}{H}}{1 + \epsilon'}$
c	$= \delta \frac{x}{x + \frac{1}{2}y}$
d	$= 4 \frac{v_o}{H}$
e	$= 4 \frac{D}{H^2}$
g	verdubbelingstijd
k	extinktiecoëfficiënt
q	konstante, dimensie $(dag/m^2)$
t	tijd
v	stijgsnelheid van Aph. populatie
$v_o$	gedefinieerd via $v_o = \frac{\bar{A} - A^*}{A}$

W	windsnelheid
x	$\bar{A}$
x*	A*
y	$\Delta\bar{A}$
z	diepte koördinaat
$\delta$	volgt uit definitie relatieve verdwijnsnelheid = $\delta \frac{\Delta\bar{A}}{A_{opp}}$
$\epsilon$	koëfficiënt in uitdrukking voor $\mu$ als funktie van z
$\epsilon'$	$= \epsilon \frac{\mu_{max} (H/2)^2}{D}$
$\mu(z,t)$	groeisnelheid van Aph.
$\bar{\mu}$	groeisnelheid gemiddeld over waterdiepte
$\mu_{max}$	maximale groeisnelheid van Aph. zonder licht- en nutriëntenbeperking
v	$1 - \frac{\bar{A}}{K}$
$\Delta\rho$	dichtheidssprong bij thermische stratifikatie
$\varphi$	fasehoek
$\omega$	hoekfrequentie

## Doelstelling

Hypothesen worden opgesteld met betrekking tot mechanismen in de populatie dynamika van *Aphanizomenon flos-aquae* en gekwantificeerd door middel van een model op basis van gegeven veldwaarnemingen.

Doel hiervan is te komen tot een dialoog met terzakekundige biologen, dat zou kunnen leiden tot wederzijdse inzichtsverhoging en het zonedig formuleren van alternatieve hypothesen.

## 1 Inleiding

Blauwwieren worden vaak beschouwd als indicatoren van eutrofie in zoete wateren. Een massaal voorkomen van blauwwieren kan een probleem vormen voor de waterbeheerder door bezwaren met betrekking tot esthetika, reuk, smaak, recreatie, enz.

Onderzoek naar de gevolgen van eutrofiëring dient zich speciaal op genoemde algensoorten te richten. De kennis omtrent het voorkomen en gedrag van deze organismen is echter uiterst onvolledig. Door dit tekort aan kennis is in de literatuur nog geen serieuze poging ondernomen een model van een blauwwierbloei op te stellen.

Door het Rijks Instituut voor Drinkwatervoorziening (drs. Kappers) in samenwerking met de Deltadienst afdeling Milieu-onderzoek is een veldonderzoek uitgevoerd naar de jaarcyclus van blauwwieren in het Brielse Meer (3).

Daarnaast werd in de zomer van 1974 door het R.I.D. een hoog frekwente bemonstering uitgevoerd en geanalyseerd in het punt B3 van het Brielse Meer gedurende een periode van 17 dagen op drie punten over de vertikaal. De dienstkring Rozenburg (ing. A. v.d. Nadort) stelde voor de technische uitvoering van deze bemonstering een boot met bemanning beschikbaar.

De resultaten van de laatste bemonsteringsanalyses vormen de basis van het in dit rapport opgestelde hypothetisch model. Het model richt zich op de beschrijving van de blauwwiersoort *Aphanizomenon flos-aquae*, omdat werd aangenomen dat voor deze soort de betrouwbaarheid van de tellingen van aantallen cellen het grootst was. De naar voren gebrachte hypothesen met betrekking tot de mechanismen van de populatie-dynamika (groei, afsterving, verticale migratie) zijn geïnspireerd door deze veldwaarnemingen.

Dit rapport is als volgt opgebouwd:

In paragraaf 1 wordt uiteengezet dat huidige algenmodellen niet in staat zijn de gemeten kenmerken van de *Aphanizomenon*-bloei kwalitatief en kwanti-

tatief te kunnen verklaren.

Vervolgens worden in de paragrafen 2 t/m 5 hypothesen opgesteld over groei, sterfte en vertikaal bewegingsgedrag die zoveel mogelijk zijn gebaseerd op literatuurgegevens.

Deze hypothesen worden in paragraaf 6 in een model samengevat. Simulatieberekningen werden uitgevoerd waarvan in paragraaf 7 ter illustratie een voorbeeld wordt gegeven.

De gevoeligheid van het model voor de verschillende invloedsgrootheden wordt nagegaan in paragraaf 8.

Aan de hand van het modelgedrag worden de veldwaarnemingen geïnterpreteerd in paragraaf 9 en tenslotte wordt in paragraaf 10 een evaluatie van de gevolgde onderzoekmethode gegeven.

De samenvatting van paragraaf 11 luidt in verkorte vorm:

De oscillatie in de tijd van het aantal Aphanizomenon cellen zowel als van de verdeling ervan over de vertikaal, wordt veroorzaakt door het vertikale bewegingsmechanisme van dit blauwwier dat gefinitieerd wordt door variaties in vertikale menging, dus in windsterkte. De cellen stijgen op bij afnemende wind en sterven af nabij het wateroppervlak.

Dit onderzoek werd gedaan door ir. J.H.G. Verhagen (W.L.) en drs. F.I. Kappers (R.I.D.). De bijdrage van het Waterloopkundig Laboratorium (W.L.) staat in het kader van de opdracht R 870, Ecologisch Modelonderzoek Deltawateren, van de Deltadienst aan het W.L.

## 2 De groeisnelheid van Aphanizomenon flos-aquae

Door Carr en Whitton (1973) worden de volgende verdubbelingstijden voor Aphanizomenon bij laboratoriumkultures onder optimale omstandigheden opgegeven.

verdubbelingstijd g in uren	kondities, temp. en licht
g = 13	20° C, 5000 Lux
g = 110	15° C, 20° C, 860 Lux

Reynolds en Walsby (1975) vermelden verdubbelingstijden voor Aphanizomenon verkregen uit veldwaarnemingen.

verdubbelingstijd	in dagen	temp. ° C	referentie
g = 2,1		15 - 20	Reynolds 1971
g = 2,0		19 - 20	Reynolds unpubl.
g = 1,1		23 - 26	Hammer 1964

Kappers berekende de verdubbelingstijd uit de concentratietoename van Aphanizomenon tussen twee naburige tijdstippen en gemiddeld over de vertikaal. Voor de wekelijkse veldwaarnemingen van 1973 werd voor de gehele periode (12/6 tot 3/7), waarin de waterbloei zich ontwikkelde, een verdubbelingstijd gevonden van 30 uur. Voor 1974 was dit in die periode (27/5 tot 17/6) 77 uur. Er traden tijdens de bloeiperiode nogal wat schommelingen op, waardoor nog kortere verdubbelingstijden gevonden werden, bijvoorbeeld g = 20 uur (26/6 tot 3/7 1973) en g = 14 uur (24/7 tot 25/7 1974).

Dit betekent dat de verdubbelingstijd van Aphanizomenon onder veldomstandigheden en gemiddeld over de vertikaal in grootte-orde korrespondeert met de verdubbelingstijd onder optimale laboratoriumomstandigheden bij voldoende lichtaanbod.

Omdat Aphanizomenon over de gehele waterkolom blijkt voor te komen, houdt bovenstaande konstatering in dat dit blauwwier over de gehele waterdiepte optimaal kan groeien in plaats van over een veel geringere euphotische laagdiepte.

De groeisnelheid gemiddeld over de waterdiepte van een vertikaal homogeen gemengde algenpopulatie zou volgens inzichten geformuleerd in bestaande algenmodellen ten hoogste gelijk kunnen zijn aan

$$\bar{\mu} = \frac{\text{euphotische laagdikte}}{\text{totale waterdiepte}} \cdot \mu_{\text{max}}$$

Gebruikelijk is de euphotische laagdikte gelijk te stellen aan 2 tot 2,5 maal het doorzicht gemeten met de Secchi schijf (Steemann - Nielsen 1975).



De zichtdiepte in B3 was circa 1,2 m. Met een totale waterdiepte in B3 van 14 m zou daarmee de verhouding  $\mu : \mu_{\max}$  gelijk worden aan circa 1/5.

Uit de veldwaarnemingen werd gevonden  $g \approx g_{\min}$ , hetgeen met gebruikmaking van de relatie

$$\mu = \frac{\ln 2}{g}$$

overeenkomt met

$$\bar{\mu} = \mu_{\max}.$$

De groeisnelheid gemiddeld over de vertikaal onder veldomstandigheden blijkt dus een veelvoud te bedragen van de meest optimale groeisnelheid onder laboratoriumcondities wanneer bestaande modelkonsepten gehanteerd worden. Wat kan hiervan de oorzaak zijn?

Mogelijke oorzaken:

1. Fout in monsternamen en/of analyse

Deze mogelijkheid wordt afgewezen, omdat de gegevens daarvoor te uitgesproken zijn.

2. Fout ten gevolge van horizontale concentratieverschillen tesamen met aanwezige horizontale stromingen

Het belang van deze foutenbron is zonder aanvullende gegevens over horizontale concentratieverschillen niet vast te stellen. In het hiernavolgende blijft ze arbitrair buiten beschouwing. Of dit gerechtvaardigd is, zal uit nader veldonderzoek moeten blijken.

3. Onvolledig inzicht met betrekking tot de fotosynthese lichtintensiteitsrelatie voor Aphanizomenon

Deze mogelijke oorzaak lijkt het meest waarschijnlijk en we zullen hier verder van uitgaan.

### 3 Hypothesen met betrekking tot de groeisnelheid

De vraag doet zich nu voor hoe het verband dan is tussen groeien en lichtintensiteit voor Aphanizomenon (A).

a) Bekend is dat A aan weinig licht voldoende heeft om optimaal te groeien.

Dit aspect beschouwd binnen het kader van bestaande inzichten is echter totaal onvoldoende om de gemeten verschijnselen te verklaren. Immers om de euphotische laag tot de bodem van het meer ter plaatse B3 uit te laten strekken, zou de verzadigingswaarde van de lichtintensiteit een faktor  $10^{-8}$  kleiner moeten zijn dan gebruikelijk voor fytoplankton.

Dit is niet realistisch.

b) Bekend is dat A een vertikaal bewegingsmechanisme tot zijn beschikking heeft via gasvacuolen. Dit mechanisme kan aangewend worden bij het zoeken naar optimale lichtkondities (Fogg 1975). Wil dit facet een kwantitatief afdoende verklaring geven voor de gemeten waarde van de gemiddelde groeisnelheid over de vertikaal dan zou een uitgesproken dag- en nachtcyklus op moeten treden in de verticale migratie en daarmee in de verticale concentratieverdeling.

Dit is echter niet aantoonbaar uit de gegevens van de acht-uurlijkse bemonstering in de vertikaal B3 (Figuur 2).

c) De hypothetische verklaring die uiteindelijk aangehouden zal worden, is opgebouwd uit een combinatie van de volgende factoren:

c1. A heeft aan weinig licht voldoende om optimaal te groeien

c2. A is in staat een hoeveelheid lichtenergie op te slaan, waardoor optimale groei gedurende enige tijd, zeg de generatietijd, na een belichtingsperiode in het donker gekontinueerd kan worden.

c3. A stijgt op wanneer deze lichtenergie verbruikt is. Dit omhooggerichte transport door eigen beweging overheerst het eventueel naar beneden gericht dispersieve transport.

c4. A bezinkt wanneer voldoende lichtenergie is opgeslagen. Het omlaaggerichte transport door eigen beweging is gewoonlijk ondergeschikt aan het dispersieve naar beneden gerichte transport.

c5. A stijgt op bij een nutriënten tekort.

De genoemde factoren zijn in een wat andere vorm naar voren gebracht door Reynolds (1975).

4 De groeisnelheid van Aphanizomenon als functie van de diepte onder het wateroppervlak

Hoe zit het nu met de groeisnelheid van A als functie van de diepte onder het wateroppervlak?

Om hier enig inzicht in te krijgen voeren we het volgende gedachtenexperiment uit:

Beschouw de totale waterkolom met diepte H en de euphotische oppervlaktelaag ter dikte E.

Stel de verticale menging is onbegrensd groot. In dat geval krijgen alle A-cellen evenveel licht en wel de hoeveelheid

$$\frac{I_0}{H} \int_0^H e^{-kz} dz = \frac{I_0}{kH} (1 - e^{-kH}) \approx \frac{I_0}{kH}$$

waarin:

$I_0 = I_0(t)$  de lichtintensiteit aan het wateroppervlak

k de extinktie koëfficiënt die omgekeerd evenredig is met de zichtdiepte ( $kH \approx 22$ ).

De eerste hypothese is nu dat deze lichthoeveelheid  $\frac{I_0}{kH}$  voldoende is voor A om optimaal te groeien (hypothese c1). Alle A-cellen over de vertikaal zullen in dat geval optimaal groeien, wanneer althans tevens voldaan is aan de tweede hypothese (c2) dat A in staat is gedurende enige tijd optimaal te groeien in het donker met behulp van opgeslagen lichtenergie. Wanneer zoals in dit gedachtenexperiment uitgegaan wordt van een onbegrensd grote verticale menging wordt de tijdsduur waarin een cel in het donker verblijft tussen twee belichtingsperiodes in, willekeurig klein en behoeft niet nader te worden gekwantificeerd. In werkelijkheid hebben we te maken met een eindig grote verticale menging. In dat geval zijn de volgende vragen van belang:

- a) Hoeveel licht krijgt een A-cel gemiddeld over langere tijd (bijvoorbeeld over levensduur)?
- b) Is de tijdsduur tussen twee belichtingsperiodes van een afzonderlijke cel te overbruggen zonder daarmee gepaard gaande reductie in groeisnelheid?
- c) Zo niet, hoe verloopt dan de afname in de groeisnelheid met de lichtgeschiedenis?

Het antwoord op deze vragen is mede afhankelijk van de grootte van de verticale menging. We hebben het geval van onbegrensd grote verticale menging reeds bekeken. Beschouw nu het andere uiterste, namelijk onbegrensd kleine menging:

De hoeveelheid licht die een A-cel op diepte  $z$  ontvangt, is in dat geval gelijk aan

$$I = I_0(t) e^{-kz}.$$

Het antwoord op de vragen b) en c) is minder relevant wanneer cellen op grotere diepte worden beschouwd, waar het licht onvoldoende is voor groei. Stel op diepte  $z > E$  is licht onvoldoende voor groei. Dan is, wanneer wordt afgezien van effecten van verticale migratie, de groeisnelheid gemiddeld over de vertikaal, bij afwezigheid van verticale menging, bij benadering gelijk aan

$$\bar{\mu} \approx \mu_{\max} \cdot \frac{E}{H}$$

Het effect van de verticale menging op de verschillende processen, die ten grondslag liggen aan de vragen a), b) en c) komt gemiddeld genomen over de vertikaal tot uitdrukking via het volgende kental:

$$\frac{DT}{(H/2)^2}$$

waarin:

D de verticale diffusiecoëfficiënt

T een maat voor de duur van het vermogen de donkere periode te overbruggen.

Het lijkt redelijk T te relateren aan de generatietijd of wat hetzelfde is aan  $1/\mu_{\max}$ .

Dus van belang is het kental:

$$\frac{D}{\mu_{\max} (H/2)^2}$$

Is dit kental groot ten opzichte van één, dan is de gemiddelde groeisnelheid over de vertikaal gelijk aan  $\mu_{\max}$ . Is dit kental klein ten opzichte van één, dan is de gemiddelde groeisnelheid over de vertikaal

$$\mu_{\max} \cdot \frac{E}{H} \approx 0,20 \mu_{\max}$$

Bij normale windsnelheden geldt voor het Brielse Meer bij benadering

$D \approx 50 \text{ m}^2/\text{dag}$ , dat wil zeggen het genoemde kental bezit de orde één. Bekend

is dat D evenredig is met de windsnelheid. Tijdens stratifikatieperiodes neemt D aanzienlijk af.

Voor dit model gaan we uit van de volgende relatie voor de groeisnelheid gemiddeld over de waterdiepte als functie van D.

$$\bar{\mu} = \mu_{\max} \frac{1 + \epsilon \frac{E}{H} \frac{\mu_{\max} (H/2)^2}{D}}{1 + \epsilon \frac{\mu_{\max} (H/2)^2}{D}}$$

Deze uitdrukking bezit de gewenste kenmerken voor D is nul en oneindig en geeft voor tussenliggende waarden van D de gewenste tendens weer, indien  $\epsilon$  de ordegröte één bezit.

In dit model nemen we verder een lineair verlopende groeisnelheid van oppervlak naar bodem volgens

$$\mu = \mu_{\max} \left( 1 - \frac{z}{H/2} \frac{\epsilon \frac{H-E}{H} \frac{\mu_{\max} (H/2)^2}{D}}{1 + \epsilon \frac{\mu_{\max} (H/2)^2}{D}} \right)$$

Deze uitdrukking heeft het kenmerk dat  $\mu = \mu_{\max}$  aan het wateroppervlak ( $z = 0$ ) en dat de over de vertikaal gemiddelde waarde voldoet aan de daarvoor opgestelde uitdrukking. Het lineaire verloop is gekozen als het eenvoudigst denkbare verband en heeft verder geen achtergrond.

Voor de invloed van een nutriëntenbeperking op de groeisnelheid stellen we nog

$$\mu = \mu_{\max} \left( 1 - \frac{z}{H/2} \frac{\epsilon \frac{H-E}{H} \frac{\mu_{\max} H^2/4}{D}}{1 + \epsilon \frac{\mu_{\max} H^2/4}{D}} \right) \left( 1 - \frac{\bar{A}}{K} \right)$$

waarin:

$\bar{A}$  de over de vertikaal gemiddelde concentratie van cellen en

K de maximale concentratie  $\bar{A}$  voorstelt bij gegeven nutriëntenaanbod.

Merk op: In tegenstelling tot de klassieke modelopvatting is hier de groeisnelheid een direkte funktie van de verticale menging. Bestaande modellen brengen de invloed van de menging op de groei uitsluitend indirect in rekening via de relatie tussen menging en concentratieverdeling over de vertikaal.

In de opgestelde uitdrukking voor de groeisnelheid is het effect van het verticale migratiemechanisme van Aphanizomenon buiten beschouwing gebleven. De achtergrond hiervan is, dat enerzijds uit de meetgegevens blijkt dat geen simultaan verband tussen licht en bewegingsrichting aanwezig is, anderzijds dat wordt uitgegaan van hypothese c<sup>4</sup> en c<sup>3</sup> die stellen dat dispersief transport het transport door eigenbeweging overheerst in het geval van niet-opstijgende dus groeiende algen.

Voor niet-groeiende algen is het dan noodzakelijk de hypothese c<sup>3</sup> te introduceren, die stelt dat het opwaartse transport van deze algen door menging niet significant verhinderd wordt. Een stijgsnelheid van 20 m/dag is voldoende om aan deze hypothese bij normale intensiteit van menging te voldoen.

## 5 Het vertikale bewegingsgedrag van Aphanizomenon

Aangenomen wordt:

1. A stijgt op wanneer de omstandigheden minder gunstig zijn voor de groei door middel van ontwikkeling van gasvacuolen.
2. A bezinkt tijdens optimale groeikondities.

Over de grootte van stijg- respectievelijk bezinksnelheden valt op basis van literatuurgegevens weinig met zekerheid te zeggen. Vermoed wordt dat de stijgsnelheden tot circa 20 m/dag kunnen bedragen. De bezinksnelheden 1 à 2 m/dag (Reynolds (4)).

De vertikale snelheid moet nu een functie zijn van een of meer parameters, die de afwijking van optimale groeikondities kwantificeren. Gespekuleerd kan worden op

- a) minder gunstige groeikondities ten gevolge van voedselbeperking en
- b) minder gunstige groeikondities ten gevolge van lichtbeperking.

Omdat in de totale populatie Aphanizomenon zowel cellen zullen voorkomen, die optimaal groeien als cellen waarvoor de omstandigheden minder gunstig zijn, is het beter deze beschouwing van het vertikaal bewegingsgedrag niet aan een celketen vast te knopen, maar aan de populatie als geheel. Dit impliceert dat wanneer er sprake is van een vertikaal transport, bedoeld wordt het netto vertikale transport van de gehele populatie met concentratie  $A(z,t)$ . Omdat het netto vertikale transport is opgebouwd uit een naar beneden gericht transport van groeiende algen plus een naar boven gericht transport van algen in een minder optimale fysiologische toestand, is er een bepaalde concentratie  $A^*$  denkbaar, waarvoor het netto vertikaal transport ten gevolge van eigenbeweging nul is.

Hoe is nu het verband tussen vertikaal algentransport rondom deze "nulconcentratie" en de parameters die de afwijking van optimale groeikondities kwantificeren?

Op grond van de veldwaarnemingen van 1972 in het Brielse Meer lijkt voedselbeperking voor de groei van Aphanizomenon niet aantoonbaar. Aan de andere kant is het echter onwaarschijnlijk dat uitsluitend licht de groeibeperkende faktor zou zijn, omdat in dat geval de gemeten concentraties in het Brielse Meer van jaar tot jaar nagenoeg dezelfde zouden moeten zijn, hetgeen voor 1973 en 1974 niet het geval was. We nemen daarom aan dat er toch omstandigheden voorkomen waarin het voedselaanbod voor de groei beperkend kan zijn.

Dit zal eerder voorkomen naarmate de concentratie  $A(z,t)$  hoger is. Voor concentraties  $A$  in de direkte omgeving van  $A^{**}$  zal op basis van voedselbeperking dus gelden:

$$\text{vertikaal transport} = v_0 (A - A^{**})$$

waarin  $v_0$  omhoog gericht.

De nulconcentratie  $A^{**}$  zal een functie zijn van licht en verticale menging.

In het voorgaande is al gesteld dat het effect van de verticale menging tot uitdrukking komt via het kental

$$\frac{D}{(H/2)^2 \mu_{\max}}$$

Hoe groter de verticale menging hoe beter de groeikondities; dus  $A^{**}$  neemt toe bij toenemende

$$\frac{D}{(H/2)^2 \mu_{\max}}$$

Eveneens geldt dat bij gegeven menging  $A^{**}$  af zal nemen wanneer de lichtintensiteit afneemt.

Bij gebrek aan gegevens zal in het later uit te voeren rekenvoorbeeld de volgende hypothetische relatie worden aangenomen:

$$A^{**} = A_0^{**} \left( 1 + q D F (I/I_s) \right)$$

waarin:

$q$  een evenredigheidskonstante

$F (I/I_s) = 1 - e^{-I/I_s}$  een reductiefactor t.g.v. lichtbeperking

$I_s$  en  $A_0^{**}$  gegeven konstanten.



## 6 De afbraaksnelheid van Aphanizomenon

De 8-uurlijkse veldwaarnemingen van 1974 tonen een toename in het kiemgetal aan over alle waterdiepten wanneer de algenpopulatie gaat opdrijven. Verder is uit deze waarnemingen af te leiden dat de verdwijnsnelheid van de populatie in vele gevallen nog groter is dan de groeisnelheid. We zullen ten behoeve van het model aannemen dat de afbraaksnelheid van de gemiddelde populatie evenredig is met de mate van opdrijven ofwel de mate van inhomogeniteit over de vertikaal, dus

$$\text{relatieve verdwijnsnelheid} = \frac{\delta \Delta A}{A_{\text{opp}}}$$

waarin

$\delta$  een evenredigheidskonstante ( $\delta = 0$  voor  $\Delta A < 0$ ) en  
 $\frac{\Delta A}{A_{\text{opp}}}$  de relatieve concentratiegradiënt tussen wateroppervlak en bodem is.

7 Het model van de Aphanizomenon populatie

We onderscheiden in dit model:

- a) de gemiddelde concentratie  $\bar{A}(t)$  over de vertikaal
- b) de gemiddelde concentratiegradiënt  $\Delta\bar{A}(t)$  over de vertikaal.

Het verband tussen  $\bar{A}(t)$ ,  $\Delta\bar{A}(t)$  en de veldwaarnemingen op de diepten oppervlak, halve diepte en bodem is te zien in figuur 1.

$$\bar{A}(t) = 1/3 \left( A(t)_{\text{opp}} + A(t)_{\text{halve d.}} + A(t)_{\text{bodem}} \right)$$

$$\Delta\bar{A}(t) = A(t)_{\text{opp}} - A(t)_{\text{bodem}}$$

Op basis van de gegevens vermeld in de voorgaande tekst geldt dan voor de over de vertikaal gemiddelde concentratie  $\bar{A}(t)$  de volgende behoudswet:

$$\frac{d\bar{A}}{dt} = \int_0^H \mu(z) \cdot A(z) \cdot dz - \delta \frac{\Delta\bar{A}}{A_{\text{opp}}} \cdot \bar{A}$$

Uitwerking geeft:

$$\frac{d\bar{A}}{dt} = \mu_{\text{max}} \frac{1 + \epsilon' \frac{E}{H}}{1 + \epsilon'} \cdot \bar{A} \left(1 - \frac{\bar{A}}{K}\right) + \mu_{\text{max}} \frac{\epsilon' \frac{H-E}{H}}{1 + \epsilon'} \left(1 - \frac{\bar{A}}{K}\right) \frac{\Delta\bar{A}}{6} - \delta \frac{\Delta\bar{A}}{A_{\text{opp}}} \cdot \bar{A}$$

waarin

$$\epsilon' = \frac{\mu_{\text{max}} (H/2)^2}{D} \cdot \epsilon$$

De behoudswet voor de gemiddelde concentratiegradiënt over de vertikaal  $\Delta\bar{A}$  luidt dan:

$$\frac{d\Delta\bar{A}}{dt} = \mu_{\text{opp}} \left(1 - \frac{\bar{A}}{K}\right) A_{\text{opp}} - \mu_{\text{bod.}} \left(1 - \frac{\bar{A}}{K}\right) A_{\text{bod.}} - \delta \frac{\Delta\bar{A}}{A_{\text{opp}}} (A_{\text{opp}} - A_{\text{bod.}}) +$$

(vertikale gradiënt van vertikaal transport door eigen beweging en diffusie)<sub>opp</sub> - (idem)<sub>bod.</sub>

Nu is het vertikaal transport door eigenbeweging plus diffusie gelijk aan nul door wateroppervlak en bodem. Een over de vertikaal gemiddelde waarde van dit vertikaal transport is  $v\bar{A} - D \frac{\Delta\bar{A}}{H}$ .

De ordegraote van het verschil in vertikale gradiënt van deze transport-

term tussen oppervlak en bodem wordt daarmee ca.

$$\frac{4}{H} (v\bar{A} - D \frac{\Delta\bar{A}}{H}).$$

Met de reeds eerder geïntroduceerde aanname dat de omhooggerichte verticale snelheid  $v$  gelijk is aan

$$v = v_0 \frac{\bar{A} - A^*}{\bar{A}}$$

wordt de vergelijking voor  $\Delta\bar{A}$

$$\begin{aligned} \text{II)} \quad \frac{d\Delta\bar{A}}{dt} &= \mu_{\max} \bar{A} \frac{2\varepsilon' \frac{H-E}{H}}{1 + \varepsilon'} \left(1 - \frac{\bar{A}}{K}\right) + \mu_{\max} \Delta\bar{A} \left(\frac{1 + \varepsilon' \frac{E}{H}}{1 + \varepsilon'}\right) \left(1 - \frac{\bar{A}}{K}\right) + \\ &- \delta \frac{\Delta\bar{A}^2}{A_{\text{opp}}} + \frac{4v_0}{H} (\bar{A} - A^*) - 4D \frac{\Delta\bar{A}}{H} \end{aligned}$$

Voor het verkrijgen van een overzichtelijker notatie, introduceren we

$$a = \mu_{\max} \frac{1 + \varepsilon' \frac{E}{H}}{1 + \varepsilon'} \quad 4 \frac{v_0}{H} = d$$

$$b = \frac{\mu_{\max}}{6} \frac{\varepsilon' \frac{H-E}{H}}{1 + \varepsilon'} \quad 4 \frac{D}{H^2} = e$$

$$\bar{A} = x \quad A^* = x^*$$

$$\Delta\bar{A} = y$$

$$1 - \frac{\bar{A}}{K} = v$$

waarmee de vergelijkingen I en II worden

$$\frac{dx}{dt} = a \cdot x \cdot v + b \cdot y \cdot v - \delta \frac{y \cdot x}{x + \frac{1}{2}y}$$

$$\frac{dy}{dt} = 12b \cdot x \cdot v + a \cdot y \cdot v - \frac{\delta y^2}{x + \frac{1}{2}y} + d(x - x^*) - e \cdot y$$

### 8 Rekenvoorbeeld

Simulatie-berekeningen gebaseerd op bovenstaande vergelijkingen werden uitgevoerd.

Figuur 4 toont een dergelijk resultaat bij de volgende keuze van de geïntroduceerde parameters:

$$\begin{aligned} u_{\max} &= 1,2 && \text{dag}^{-1} \\ H &= 14 && \text{m} \\ E &= 2,4 && \text{m} \\ \delta &= \begin{cases} 2 & \text{dag}^{-1} \quad \text{voor } y \geq 0 \\ 0 & \text{dag}^{-1} \quad \text{voor } y < 0 \end{cases} \\ v_0 &= 10 && \text{m/dag} \\ \varepsilon &= 0,2 \\ K &= 100 \cdot 10^6 && \text{cellen/l} \\ x(0) &= 16 \cdot 10^6 && \text{cellen/l} \\ y(0) &= 12 \cdot 10^6 && \text{cellen/l} \end{aligned}$$

Het verloop in de daggemiddelde windsnelheid werd aangenomen overeenkomstig figuur 3. Dit is de windsnelheid als gemeten door het KNMI in het station Vlissingen gedurende de periode 23-7 t/m 8-8 1974.

De verticale diffusie-koëfficiënt werd als volgt gerelateerd aan windsnelheid en zoninstraling.

$$D = \frac{\beta W}{1 + \sqrt{\alpha \frac{I}{W^2}}} \quad (\text{zie figuur 3})$$

De keuze van deze relatie is enigszins arbitrair.

De volgende overwegingen hebben hierbij een rol gespeeld:

- De verticale diffusie-koëfficiënt is ongeveer evenredig met de windsnelheid  $W$  voor een vertikaal homogeen gemengd meer. Homogene menging is aanwezig voor  $\alpha \frac{I}{W^2} \ll 1$ .
- Bij hoge lichtintensiteit en lage windsnelheid is  $\alpha \frac{I}{W^2} \gg 1$  en kan kortstondige stratifikatie optreden. De verticale menging neemt dan aanzienlijk af. Een vaak gebruikte relatie is

$$D = \frac{D_{\text{Ri}=0}}{1 + \sqrt{\text{Ri}}}$$

waarin

Ri het Richardson-getal  $\frac{\Delta\rho g L}{\rho u^2}$  betrokken op de volledig gemengde bovenste waterlaag.

Op basis van de warmtebalans geldt voor kortstondige stratifikaties  $\Delta\rho L \cdot I$ . Tezamen met het gegeven dat de watersnelheid  $u$  proportioneel is met de windsnelheid leiden deze overwegingen dan tot de genoemde relatie tussen verticale diffusie-koëfficiënt en weersgegevens.

Voor de geïntroduceerde evenredigheidscoëfficiënten werd genomen:

$$\alpha = 0,02 \quad \text{wanneer } I \text{ in Joule/cm}^2\text{dag}$$
$$W \text{ in m/sec}$$

en

$$\beta = 10 \quad \text{wanneer } D \text{ in m}^2\text{/dag.}$$

De concentratie  $x^*$ , waarvoor het vertikaal netto transport door eigenbeweging nul is, moet zoals in het voorafgaande uiteengezet een stijgende functie van

$$\frac{D}{H^2 \mu_{\max}} \quad \text{en van } I/I_s \quad \text{zijn.}$$

Bij gebrek aan betere informatie is de volgende relatie aangenomen:

$$x^* = x_0^* \left( 1 + qD (1 - e^{-I/I_s}) \right)$$

waarin

$$x_0^* = 7,5 \cdot 10^6 \text{ cellen/l en}$$

$$q = 0,02 \quad \text{wanneer } D \text{ in m}^2\text{/dag terwijl}$$

$$I_s = 600 \text{ Joule/cm}^2\text{dag}$$

dus

$$x^* = \left( 7,5 + \frac{1,5 W (1 - e^{-I/I_s})}{1 + \sqrt{I/W^2} \cdot 0,02} \right) \cdot 10^6 \text{ cellen/liter.}$$

Uit het nog te bespreken gevoeligheidsonderzoek blijkt de keuze van deze relatie van grote invloed te zijn op het eindresultaat.

Voor het verloop van  $x^*(t)$  in de periode 23-7 t/m 8-8 1974 zie tabel 1.

Het resultaat van deze simulatie is weergegeven in figuur 4. De gemiddelde concentratie over de vertikaal zowel als de verticale concentratiegradiënt vertonen een oscillerend verloop in de tijd met een periode van enige dagen,

waarbij de verticale concentratiegradiënt in de tijd ca. driekwart dag voorloopt op de gemiddelde concentratie zelf.

Vergelijken we dit resultaat met de meetgegevens (fig. 2), dan zien we overeenkomst in het karakter van de oscillatie d.w.z. in de periode en de faseverschuiving, terwijl er van een kwantitatieve overeenkomst niet gesproken kan worden. Op basis van het verrichte gevoeligheidsonderzoek echter blijkt de kwantitatieve overeenkomst sterk af te hangen van de specifieke aanname over het vertikaal bewegingsgedrag alsmede over de afbraaksnelheid. Beide invloedsfactoren op het blauwwiergedrag zijn vanwege hun geringe bekendheid slechts elementair in model gebracht.

Op basis van dit gegeven lijkt het gerechtvaardigd meer waarde te hechten aan een kwalitatieve overeenkomst dan aan een kwantitatieve overeenkomst. De kwalitatieve overeenkomst is redelijk.

## 9 Gevoeligheidsonderzoek

De gevoeligheid van de resultaten voor variaties in de parameters werd nagegaan via simulatieberekeningen. Van de mogelijkheid deze resultaten te presenteren in de vorm van een groot aantal grafieken is afgezien. Er is gekozen voor de alternatieve presentatie gebaseerd op de analytische oplossing van een vereenvoudigd stelsel vergelijkingen. De vereenvoudiging is gebaseerd op het verwaarlozen van termen in de vergelijkingen, die het eindresultaat van het niet-vereenvoudigde stelsel niet significant wijzigen. Het voordeel van deze presentatie is dat het meer inzicht geeft. De analytische uitwerking is gegeven in de appendix.

De resultaten hiervan zijn als volgt:

Het vergelijkingstelsel I en II kan benaderd worden tot

$$\text{III) } \frac{dx}{dt} = a \cdot x \cdot v - c \cdot y$$

$$\text{IV) } \frac{dy}{dt} = 12b \cdot x \cdot v + d(x - x^*) - e \cdot y$$

Vergelijking III zegt, dat de toename in de vertikaal gemiddelde concentratie  $x$  gelijk is aan het verschil tussen groei- en sterftesnelheid. De groeisnelheid is evenredig met de gemiddelde concentratie  $x$ , de sterftesnelheid is evenredig met de verticale concentratiegradiënt  $y$ . De relatieve groeisnelheid is  $a \cdot v$  waarin  $v$  een maat is voor de voedselbeperking  $v = 1 - \frac{x}{K}$  en waarin  $a$  een functie is van verticale menging en de zichtdiepte/ waterdiepteverhouding.

Vergelijking IV zegt dat de toename in de verticale concentratiegradiënt  $y$  gelijk is aan het verschil tussen groeisnelheid van de cellen aan het oppervlak minus die aan de bodem plus het naar het oppervlak gerichte transport door eigenbeweging van de cellen en dat de toename van  $y$  wordt gereduceerd door het homogeniserende effect van de verticale menging.

Het verschil in groeisnelheid tussen oppervlak en bodem is uiteraard evenredig met de gemiddelde concentratie  $x$ . De relatieve verschillsnelheidsfactor  $12b \cdot v$  is lineair gerelateerd aan de relatieve groeisnelheid  $a \cdot v$  en is verder een functie van de zichtdiepte/ waterdiepteverhouding en van de verticale menging.

Het naar het oppervlak gerichte transport is evenredig gesteld met de gemiddelde concentratie  $x$  en gelijk aan nul voor  $x = x^*$ . De evenredigheidsfactor  $d = \frac{4v_0}{H}$  is dus omgekeerd evenredig met de tijd die een opstijgend alg nodig

heeft om van bodem naar oppervlak te komen.

Tenslotte geeft de laatste term het effect van de verticale menging die aanwezige verticale concentratiegradiënten tracht weg te werken en wel evenredig met  $y$  en met  $e = \frac{4D}{H^2}$ .

Voor konstante waarden van de coëfficiënten is de oplossing van III en IV

$$x = B \cdot e^{-\beta t} \sin(\omega t + \Psi) + \frac{d \cdot c \cdot x^*}{dc + \sqrt{(12b \cdot c - a \cdot e)}}$$

$$y = \frac{a \cdot v \cdot d \cdot x^*}{dc + \sqrt{(12b \cdot c - a \cdot e)}} + \frac{B}{c} e^{-\beta t} \{ \beta \sin(\omega t + \Psi) - \omega \cos(\omega t + \Psi) \}$$

waarin

$$\omega = \sqrt{dc + 12b \cdot c \cdot v - \frac{1}{4}(e + a \cdot v)^2}$$

$$\beta = \frac{e - a \cdot v}{2}$$

terwijl  $B$  en  $\Psi$  worden vastgelegd door de beginvoorwaarde.

De oplossing is een al of niet gedempte oscillatie met frequentie  $\omega$ . Op basis van de getalwaarden als gegeven in tabel I is te zien dat  $\omega \approx \sqrt{dc}$ , d.w.z.  $\omega$  is ongevoelig voor de groeisnelheid van de cellen, de mate van verticale menging en de mate van voedselbeperking.

De hoekfrequentie en daarmee de oscillatieperiode wordt dus vrijwel uitsluitend bepaald door het verticale bewegingsmechanisme en door de sterfte nabij het wateroppervlak.

De mate van demping of opslinging wordt bepaald door  $\beta = \frac{e - a \cdot v}{2}$ , d.w.z. door het verschil tussen verticale mengsnelheid en groeisnelheid.

Voor  $e = a \cdot v$  is de oscillatie neutraal. Voor grote waarden van de verticale menging  $e > a \cdot v$  is de oscillatie gedempt. Voor kleine waarden van de verticale menging  $e < a \cdot v$  krijgen we opslinging, dus instabiel gedrag. In het algemeen is  $e > a \cdot v$ , behoudens perioden van zonnig windstil weer.

Weer op basis van de getalwaarden als gegeven in de tabel is te zien dat

$$\frac{v}{dc} (12b \cdot c - a \cdot e) \ll 1$$

dus  $x \approx x^* + B \cdot e^{-\beta t} \sin(\omega t + \Psi)$



d.w.z.  $x$  oscilleert om de waarde  $x^*$ . M.a.w.  $x$  is zeer gevoelig voor de keuze van  $x^*$  en is behoudens het oscillerende gedeelte ongevoelig voor de grootte van andere coëfficiënten.

$$y \approx \frac{a \cdot v}{c} x^* - B \cdot e^{-\beta t} \left[ \sqrt{\frac{d}{c}} \cos(\omega t + \varphi) + \frac{e - a \cdot v}{2c} \sin(\omega t + \varphi) \right]$$

of 
$$y \approx \frac{a \cdot v}{c} x^* - B \cdot e^{-\beta t} \sqrt{\frac{d}{c}} \cos(\omega t + \varphi)$$

omdat 
$$\frac{e - a \cdot v}{2c} \ll \sqrt{\frac{d}{c}}$$

dus de oscillerende verticale concentratiegradiënt  $y$  loopt  $\frac{1}{4}$  periode voor op  $x$ . Deze konklusie is redelijk ongevoelig voor de waarde van de parameters. Verder oscilleert  $y$  om  $\frac{a \cdot v}{c} x^*$  eveneens nagenoeg onafhankelijk van de grootte van ander coëfficiënten.

Voor tijdsafhankelijke waarden van de coëfficiënten in de differentiaalvergelijkingen III en IV blijven bovenstaande konklusies wat gevoeligheid betreft gehandhaafd.

De oplossing benaderd op basis van het zwak veranderlijke verloop van verschillende coëfficiënten (zie tabel I) ziet er als volgt uit:

$$x(t) \approx x^*(t) + HW \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{d \cdot c \cdot X^*(s) \cdot e^{ist} \cdot ds}{d \cdot c - s^2 + i \cdot s(e - a \cdot v)}$$

waarin 
$$X^*(s) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} x^*(t) e^{-ist} dt \quad (\text{zie appendix})$$

Dus ook  $x(t)$  oscilleert hier om de nu tijdsafhankelijke waarde van  $x^*(t)$ , waardoor  $x(t)$  weer gevoelig blijkt te zijn voor de keuze van  $x^*(t)$ . Omdat de noemer van de integrand minimaal is voor  $s^2 = d \cdot c$  is de gevoeligheid van het oscillerende gedeelte van  $x(t)$  voor een variatie in de komponent met frekwentie  $\sqrt{d \cdot c}$  uit het frekwentiespektrum van  $x^*(t)$  zeer groot. In feite wordt het oscillerende gedeelte van  $x(t)$  beheerst door die variaties in  $x^*(t)$ , die in het frekwentiespektrum een bijdrage leveren in het frekwentiegebied rondom  $\omega = \sqrt{d \cdot c}$ .

De gevoeligheid van  $x(t)$  hiervoor is groter naarmate de demping  $(e - a \cdot v)$  kleiner wordt. Voor blijvend negatieve demping is de oplossing instabiel. Datgene wat voor  $x(t)$  is gesteld, geldt analoog voor  $y(t)$ , want

$$y(t) = \frac{a \cdot v}{c} x - \frac{1}{c} \cdot \frac{dx}{dt}$$

Omdat de demping  $e - a \cdot v$  bij normale weersomstandigheden significant groter is dan nul (bijv.  $0,2 \text{ dag}^{-1}$ ), sterft iedere verstoring na een aantal dagen uit. De oplossing is derhalve na verloop van tijd ongevoelig voor de specifieke keuze van de beginvoorwaarden.

Uit het oogpunt van modelbouw is dit een plezierig gegeven. Beginvoorwaarden behoeven dan niet of niet nauwkeurig bekend te zijn. Voor de praktijk betekent dit, dat de situatie in het heden slechts bepaald wordt door de weersomstandigheden in het heden en die in het zeer nabije (orde 1 week) verleden. Resumerend kan de volgende volgorde in gevoeligheid van bepaalde resultaten voor variaties in coëfficiënten worden vastgesteld.

Notatie: Z = zeer gevoelig,

N = gevoelig en

O = ongevoelig.

Onderscheid wordt gemaakt in gevoeligheid voor de volgende aspecten:

variatie in	niveau waaromheen $x(t)$ oscilleert	niveau waaromheen $y(t)$ oscilleert	oscillatie			
			amplitude	periode	fase van $x(t)$ t.o.v. $y(t)$	demping
$x^*(t)$	N	N	Z	O	O	O
$a(t)$	O	N	N	O	O	N
$b(t)$	O	O	O	O	O	O
$v(t)$	O	N	N	O	O	N
$e(t)$	O	O	N	O	O	N
$c(t)$	O	N	N	N	O	O
$d(t)$	O	O	N	N	O	O
beginvoorwaarden	O	O	O	O	O	O

We zien dat:

- a) de konklusie dat  $y$  een kwart periode voorloopt op  $x$ , ongevoelig is voor alle modelparameters. Dit model resultaat moet dus overeenstemmen met de

- veldwaarnemingen, anders zou de basis van het model niet goed zijn.
- b) het resultaat ongevoelig is voor de keuze van de beginvoorwaarden.
  - c) de grootte  $b(t)$  op geen van de genoemde aspecten een noemenswaardige invloed heeft. D.w.z. dat het verschil in groeisnelheid tussen wateroppervlak en bodem voor de beschouwde aspecten niet relevant is. De aannamen die in het model gemaakt werden over het verloop van de groeisnelheid met de diepte hadden dus evengoed achterwege kunnen blijven.
  - d) de amplitude van de oscillaties in  $x$  en  $y$  door vrijwel alle parameters in gevoelige mate worden beïnvloed. De grootste gevoeligheid treedt op voor die variatie in  $x^*(t)$  die een frequentie heeft van ca.  $\sqrt{d \cdot c}$ .
  - e)  $x^*(t)$  globaal gezien de belangrijkste invloeds-grootte is.

De belangrijkste modelresultaten zijn voor de volgende factoren in afnemende mate gevoelig:

- De verticale menging  $D$  met in tweede instantie de lichtintensiteit via de invloed ervan op het verticale bewegingsmechanisme
- De grootte van afbraaksnelheid en van stijgsnelheid
- De groeisnelheid en de invloed van beperkende nutriënten
- Overige factoren als de verdeling van de groeisnelheid over de vertikaal, de keuze van de beginvoorwaarden e.d.

Omdat voor het verband tussen  $x^*(t)$  en weersomstandigheden een bepaalde aanname is gemaakt, die wegens gebrek aan gegevens ook anders had kunnen zijn, en omdat het model resultaat het meest gevoelig is voor het gekozen verband, is het mogelijk  $x^*(t)$  aan de veldwaarnemingen aan te passen. Deze activiteit wordt gezien als zinloos en werd daarom niet uitgevoerd. Het feit dat de overeenkomst tussen modelresultaten en veldwaarnemingen alleen kwalitatief en niet kwantitatief is, kan om deze reden niet worden aangemerkt als een argument om het model als onjuist van de hand te wijzen.

## 10 Interpretatie veldwaarnemingen aan de hand van het modelgedrag

Onder voorwaarde dat het beschreven model een redelijke representatie is van de werkelijkheid kunnen de veldwaarnemingen in B3 in het Brielse Meer in de periode 23-7 t/m 9-8 1974 als volgt worden geïnterpreteerd:

- De mooi weer periode 2-8 t/m 7-8 werd voorafgegaan door een periode met harde wind (26-7 t/m 1-8).
- Sterke oppervlaktebloei van Aphanizomenon kan volgens dit model verwacht worden tijdens een windstille periode die voorafgegaan werd door een periode met harde wind.
- Het opdrijven van cellen naar de oppervlakte gaat gepaard met een verhoogde afsterving, dus de ogenschijnlijke bloei op 2-8 is in feite het begin van het einde.
- Het oscillerend verloop van de concentratie en de verticale gradiënt wordt in dit model toegeschreven aan de invloed van het verticale bewegingsmechanisme en van de afsterving. De oscillatieperiode  $T$  is bij benadering

$$T \approx \frac{2\pi}{\sqrt{\delta \cdot \frac{4v_o}{H}}} \approx 3 \text{ dagen}$$

De oscillatie in de verticale gradiënt loopt volgens het model ca. een kwart periode voor, dus driekwart dag op de vertikaal gemiddelde concentratie.

- De oscillatie amplitude is niet of zwak gedempt tijdens windstille periodes en sterker gedempt in periodes met harde wind.

- Opdrijven begint bij afname van de windsnelheid,

dus in de periode 23-7 t/m 24-7

periode 29-7 t/m 30-7

periode 2-8 t/m 3/8

periode 6-8

- De afsterving werd evenredig gesteld met  $\Delta A$ . Dit betekent dat er een verband moet bestaan tussen  $\Delta A$  en het kiemgetal. Dit wordt inderdaad gevonden.

## 11 Evaluatie van het onderzoek

Het onderzoek is gebaseerd op gegeven veldwaarnemingen. Hypothesen werden opgesteld met betrekking tot mechanismen in de populatie dynamika van Aphanizomenon en gekwantificeerd in een model. Hypothesen die voerden tot een modelgedrag dat niet in overeenstemming bleek met de veldwaarnemingen, werden op basis daarvan verworpen en zijn niet gerapporteerd. Hypothesen die voerden tot een modelgedrag dat in overeenstemming te brengen was met de veldwaarnemingen werden slechts dan geaccepteerd als de koëfficiënten verkregen door aanpassing een grootte bezitten die acceptabel leek (d.w.z. op grond van andere informatie aanvaardbaar).

Hieruit volgt dat de overeenstemming tussen modelresultaten en veldwaarnemingen is verkregen door aanpassing en trial and error-procedures. Deze overeenstemming alleen kan dan niet worden aangevoerd als een bewijs dat het model juist is. Hiervoor is tevens noodzakelijk dat de hypothesen die aan het model ten grondslag liggen op andere wijze werden getoetst en geaccepteerd. Het is niet uitgesloten dat andere hypothesen tot een vergelijkbaar resultaat zouden voeren.

De waarde van het modelonderzoek moet gezien worden als een mogelijke bijdrage tot inzichtsverhoging van een niet eenvoudig te doorzien proces.

Zwakke punten van het onderzoek beschreven in dit rapport:

1. De veldwaarnemingen werden geïnterpreteerd alsof de invloed van horizontale concentratieverschillen tezamen met aanwezige horizontale stromingen verwaarloosbaar was. Dit is niet geverifieerd door veldonderzoek. Mocht de invloed hiervan op het gemeten concentratieverloop significant blijken, dan vervalt de betekenis van dit onderzoek.
2. Het model blijkt gevoelig voor een grootheid die moeilijk is te kwantificeren. Deze grootheid is evenredig gesteld met  $v_0(\bar{A} - A^*)$  waarbij  $A^*$  gedefinieerd werd als die gemiddelde concentratie waarbij netto transport door eigenbeweging nul is.  $A^*$  is dan echter moeilijk te meten, terwijl ook de waarde van  $v_0$  experimenteel moeilijk is vast te stellen. Tenslotte is de lineaire relatie  $\bar{A} - A^*$  voor grote afwijkingen van  $A$  ten opzichte van  $A^*$  beslist arbitrair.

## 12 Samenvatting

Een dynamisch model werd opgesteld ter verklaring van het gemeten gedrag van het blauwwier *Aphanizomenon flos-aquae* in het Brielse Meer in de periode 23-7 t/m 9-8 1974 als functie van tijd en diepte onder het wateroppervlak.

De in het model gebrachte verklaring kan als volgt worden beschreven:

De gemeten oscillaties in de tijd van het totale aantal cellen zowel als van de verdeling over de vertikaal wordt veroorzaakt door variaties in de verticale menging ofwel variaties in de windsnelheid.

Het mechanisme werkt als volgt:

Onder stationaire omstandigheden, dat wil zeggen wanneer de wind gedurende lange tijd met dezelfde snelheid waait, stelt zich bij sterke wind een toestand in waarin de cellen min of meer homogeen groeien over de waterdiepte; bij zwakke wind daarentegen is de groeisnelheid nabij het wateroppervlak groter dan nabij de bodem, omdat de lichtintensiteit en daarmee de groeisnelheid afneemt met de diepte onder het wateroppervlak en de menging onvoldoende is om dit effect te compenseren.

Bij niet stationaire windomstandigheden, bijvoorbeeld bij afnemende wind, bevindt zich op grotere diepte een hoeveelheid algen die ten gevolge van de voorafgaande periode met sterkere menging groter is dan zou behoren bij een stationaire toestand van de op dat moment heersende windsnelheid. Dit teveel aan algen wordt in de groei geremd door lichttekort en stijgt op doordat gasvacuolen worden gevormd. De opstijgende algen veroorzaken een toename in de verticale concentratiegradiënt. De afsterving neemt toe, in het model tot uitdrukking gebracht door de afsterving van de gehele populatie evenredig te stellen met de verticale concentratiegradiënt.

Omdat afnemende wind een toename in de tijdsafgeleide van de verticale concentratiegradiënt tot gevolg heeft, terwijl de sterfte van de populatie evenredig is met de verticale concentratiegradiënt zelf, ijlt het afsterven na op het opstijgen, dus op de stuurvariabele (in dit geval de afnemende wind). Door dit najlen ontstaat de situatie dat er meer algen opstijgen, waarna meer algen afsterven dan behoort bij een stationaire situatie van de momentane windsterkte. Doordat de sterfte de groei overheerst, neemt het aantal cellen af, dus ook de hoeveelheid opstijgende algen. Ten gevolge van dit verminderde verticale algentransport naar het wateroppervlak tezamen met de verhoogde afsterving van de algen nabij het wateroppervlak gaat de verticale concentratiegradiënt weer afnemen. Ook hier is om dezelfde reden weer sprake van najlen, waardoor deze verticale concentratiegradiënt weer

meer afneemt dan behoort bij een stationaire situatie van de momentane windsnelheid. De groei gaat nu de sterfte weer overheersen en het aantal cellen neemt toe. Het teveel aan algen op grotere diepte gaat nu weer opstijgen en de cyclus herhaalt zich. De oscillatie amplitude wordt gereduceerd door de grootte van de verticale menging. Hoe sterker de menging, hoe kleiner de oscillatie amplitude, immers menging wil verticale concentratiegradiënten reduceren evenals de gemiddelde concentratie, doordat deze gekoppeld is aan de concentratiegradiënt.

### 13 Konklusie

De oscillaties in de tijd van het totaal aantal cellen zowel als van de verdeling ervan over de vertikaal worden veroorzaakt door het verticale bewegingsmechanisme van de Aphanizomenon-cellen, bestuurd door variaties in de verticale menging.

De oscillatie amplitude is maximaal bij een variatie in windsterkte van krachtig of normaal naar zwakke wind. Een variatie van matig tot hard of omgekeerd heeft daarbij minder betekenis.

Het kunstmatig op een hoog niveau houden van de verticale menging door middel van bellengordijnen zou waar het dit blauwwier betreft tot gevolg hebben dat het aantal cellen in het algemeen hoger is dan in de niet kunstmatig gemengde situatie maar dat oscillaties in de tijd (dus opdrijven) niet of nauwelijks meer zouden optreden.

Deze laatste uitspraak is uitsluitend gebaseerd op het modelresultaat.



APPENDIX

Analyse van de differentiaalvergelijkingen

$$I) \quad \frac{dx}{dt} = a \cdot x \left(1 - \frac{x}{x_m}\right) + b \cdot y \left(1 - \frac{x}{x_m}\right) - \delta \frac{x \cdot y}{x + \frac{1}{2}y}$$

$$II) \quad \frac{dy}{dt} = 12b \cdot x \left(1 - \frac{x}{x_m}\right) + a \cdot y \left(1 - \frac{x}{x_m}\right) - \delta \frac{y^2}{x + \frac{1}{2}y} + d(x - x^*) - e \cdot y$$

Vereenvoudigingen

1. Zoals blijkt uit de waarden in tabel I is  $b \ll c$ , dus ook

$$b \left(1 - \frac{x}{x_m}\right) \ll \delta \frac{x}{x + \frac{1}{2}y}$$

want  $x$  en  $y$  zijn in grootteorde niet verschillend.

De term  $b \cdot y \left(1 - \frac{x}{x_m}\right)$  uit vergelijking I is dan te verwaarlozen.

2. De invloed van de nutriëntenbeperking komt tot uiting via de term  $1 - \frac{x}{x_m}$ . We vereenvoudigen deze invloed binnen de beschouwde bemonsteringsperiode tot een functie  $v$  die zwak mag variëren in de tijd.
3. De sterfteterm in bovenstaande vergelijkingen berust op een aanname die binnen ruime marges gevarieerd zou kunnen worden.

We vereenvoudigen daarom

$$\delta \frac{x \cdot y}{x + \frac{1}{2}y} \quad \text{tot} \quad c \cdot y$$

$$\delta \frac{y^2}{x + \frac{1}{2}y} \quad \text{tot} \quad a \cdot v \cdot y$$

Het streven bij deze vereenvoudigingen is de niet lineaire vergelijkingen I en II terug te brengen tot een lineair stelsel.

De aanname is dat

$$\delta \frac{x}{x + \frac{1}{2}y} = c$$

slechts zwak met de tijd varieert en dat de termen  $a \cdot x \cdot v$  en  $c \cdot y$

elkaar grotendeels compenseren, dus groot zijn t.o.v.  $\frac{dx}{dt}$ .

De vereenvoudigde vergelijkingen worden

$$\text{III)} \quad \frac{dx}{dt} = a \cdot x \cdot v - c \cdot y$$

$$\text{IV)} \quad \frac{dy}{dt} = 12b \cdot x \cdot v + d(x - x^*) - e \cdot y$$

waarin  $a$ ,  $v$ ,  $c$ ,  $d$ ,  $b$ , en  $e$  zwak veranderlijke funkties zijn van de tijd d.w.z. zwak ten opzichte van  $x$  en  $y$ , dus:

$$\frac{1}{a} \frac{da}{dt} \ll \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} \quad \text{etc.}$$

De aangebrachte vereenvoudigingen verminken het gestelde probleem niet wezenlijk omdat, zoals straks maar ook uit de simulatiestudie van het volledig probleem blijkt, de belangrijkste term  $d(x - x^*)$  die het verticale bewegingsgedrag karakteriseert, bij gebrek aan meer gedetailleerde kennis lineair is verondersteld met  $x$ . Het is dan geoorloofd minder belangrijke termen met behoud van de waarde van het model eveneens te lineariseren.

De vergelijkingen III en IV kunnen worden samengevoegd tot:

$$\frac{d^2x}{dt^2} + (e - a \cdot v) \frac{dx}{dt} + v \cdot x (12b \cdot c - a \cdot e) + dc(x - x^*) +$$

de te verwaarlozen termen = 0

De oplossing van deze vergelijking is eenvoudig wanneer alle coëfficiënten inclusief  $x^*$  konstant zouden zijn.

De oplossing is in dat geval:

$$x = \alpha \cdot x^* + x_0 e^{-\beta t} \sin(\omega t + \varphi)$$

waarin

$$\text{de demping} \quad \beta = \frac{1}{2} (e - a \cdot v)$$

$$\text{de hoekfrequentie} \quad \omega = \left( c \cdot d + 12b \cdot c \cdot v - a \cdot e \cdot v - \frac{1}{4} (e - a \cdot v)^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

en

$$\alpha = \frac{d \cdot c}{d \cdot c + 12b \cdot c \cdot v - a \cdot e \cdot v}$$

De amplitude  $x_0$  en fase  $\varphi$  volgen uit de te geven beginvoorwaarden.

Uit de waarden van tabel I is af te leiden dat in het algemeen geldt:

$$(12b \cdot c - a \cdot e) v \ll d \cdot c$$

en  $(e - a \cdot v) \ll 2 \sqrt{d \cdot c}$

dus bij benadering geldt:

$$x = x^* + x_0 e^{-\beta t} \sin(\sqrt{d \cdot c} \cdot t + \varphi)$$

d.w.z. een oscillatie met periode  $\frac{2\pi}{\sqrt{d \cdot c}} \approx 3$  dagen om de waarde  $x^*$  die gedempt is indien  $e - a \cdot v > 0$

neutraal indien  $e - a \cdot v = 0$

opslingerend indien  $e - a \cdot v < 0$  hetgeen optreedt bij geringe verticale menging.

Wanneer alle coëfficiënten inclusief  $x^*$  zwak met de tijd variëren, dan is de oplossing van het stelsel III en IV bij benadering gelijk aan de voorgaande oplossing met dien verstande dat nu de in de oplossing voorkomende coëfficiënten zwak met de tijd mogen variëren.

Is, zoals in het meer algemene geval

$$(12b \cdot c - a \cdot e) v \ll d \cdot c,$$

$$\frac{1}{4} (e - a \cdot v)^2 \ll d \cdot c$$

en  $\frac{1}{c \cdot d} \frac{d(c \cdot d)}{dt} \ll \frac{1}{x^*} \frac{dx^*}{dt}$

dan is de oplossing bij benadering

$$x(t) \approx x^*(t) + \text{HW} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{d \cdot c \cdot X^*(s) \cdot e^{ist} \cdot ds}{d \cdot c - s^2 + i \cdot s (e - a \cdot v)}$$

waarin

$$X^*(s) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} x^*(t) \cdot e^{-ist} \cdot dt$$

de Fourier getransformeerde van  $x(t)$  is.

Konklusie:  $x(t)$  oscilleert om  $x^*(t)$ .

De amplitude wordt bepaald door de Fourier getransformeerde  $X^*(s)$  van  $x^*(t)$ .

De grootste bijdrage tot de waarde van de integrand is afkomstig van het integratie-interval, waarin  $d \cdot c - s^2 + i \cdot s (e - a \cdot v)$  het kleinst is.

Omdat  $e - a \cdot v \ll \sqrt{d \cdot c}$  is dit het geval voor  $s^2 \approx d \cdot c$ .

Dus de grootste bijdrage in de amplitude van de oscillatie wordt veroorzaakt door die variaties in  $x^*(t)$ , die in het frekwentiespektrum een waarde rondom  $\omega = \sqrt{d \cdot c}$  hebben.

Die bijdrage is groter naarmate de demping  $e - a \cdot v$  kleiner is.

## LITERATUUR

- 1 CARR, N.G., WHITTON. The biology of blue-green algae.  
676 p., Oxford, 1973.
- 2 FOGG, G.E. Algal cultures and phytoplankton ecology.  
175 p., Wisconsin, 1975
- 3 STEEMANN NIELSEN, E. Marine photosynthesis.  
141 p., Amsterdam, 1975.
- 4 REYNOLDS, C.S. Interrelations of photosynthetic behaviour and  
buoyancy regulation in a natural population of a blue-green algae.  
p. 323 - 338, Freshwat. Biol., 1975, Vol. 5.
- 5 REYNOLDS, C.S., WALSBY. Water blooms.  
Biol. Review, 1975.
- 6 KAPPERS, F.I. Blauwwieren in het Brielse Meer (1973 - 1974).  
1976, R.I.D. rapport nr. 76 (moet nog uitkomen).

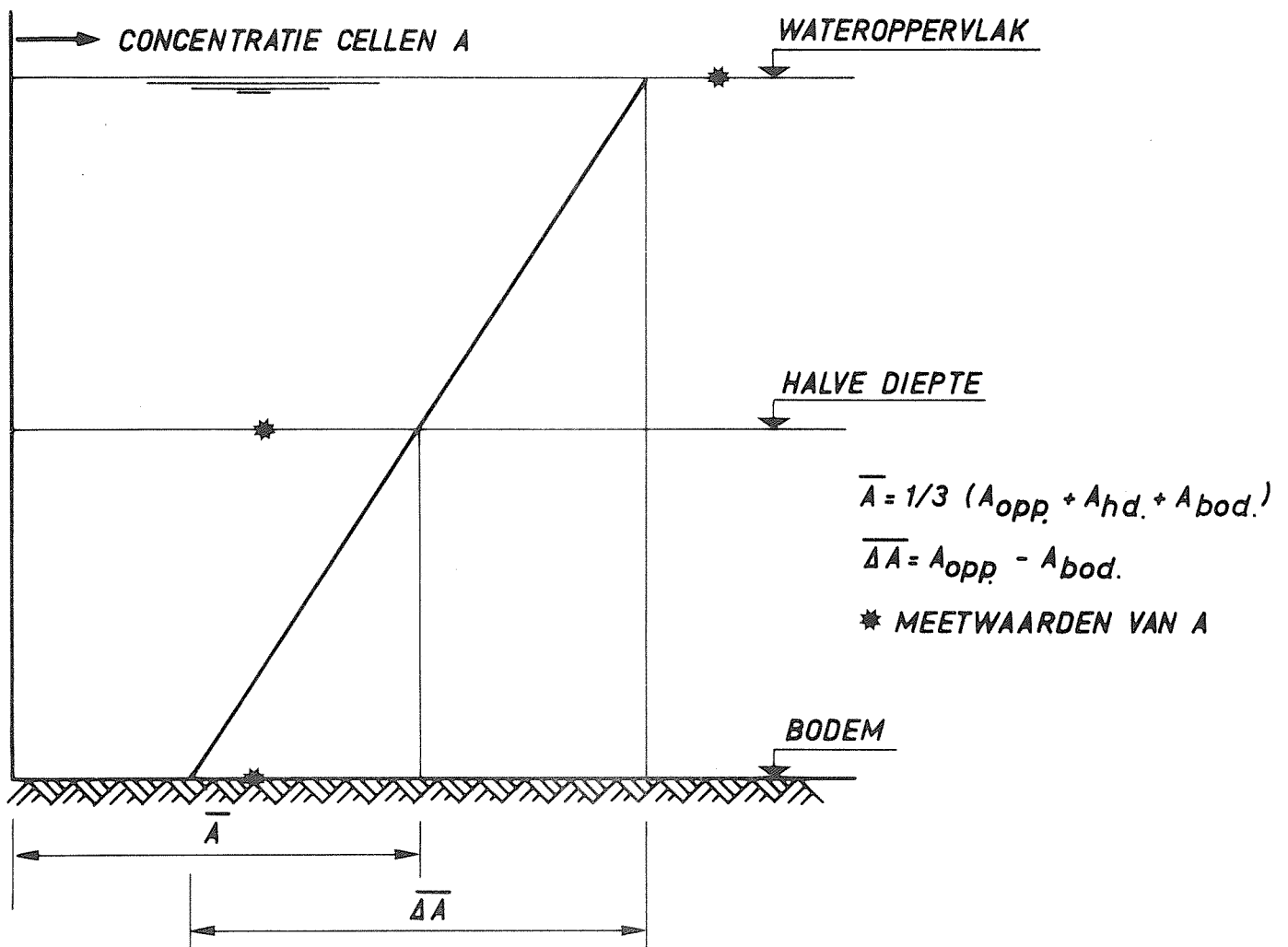
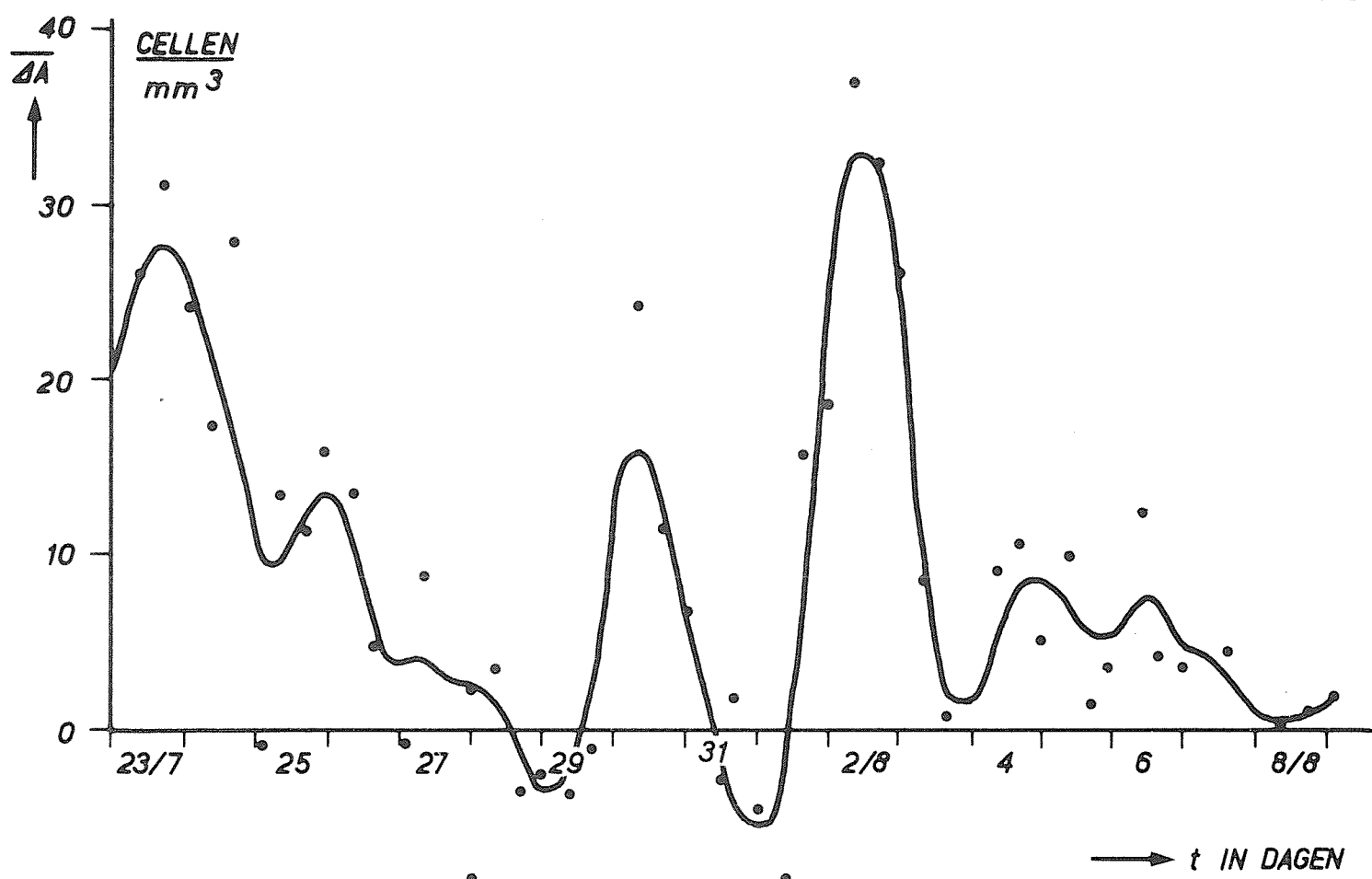
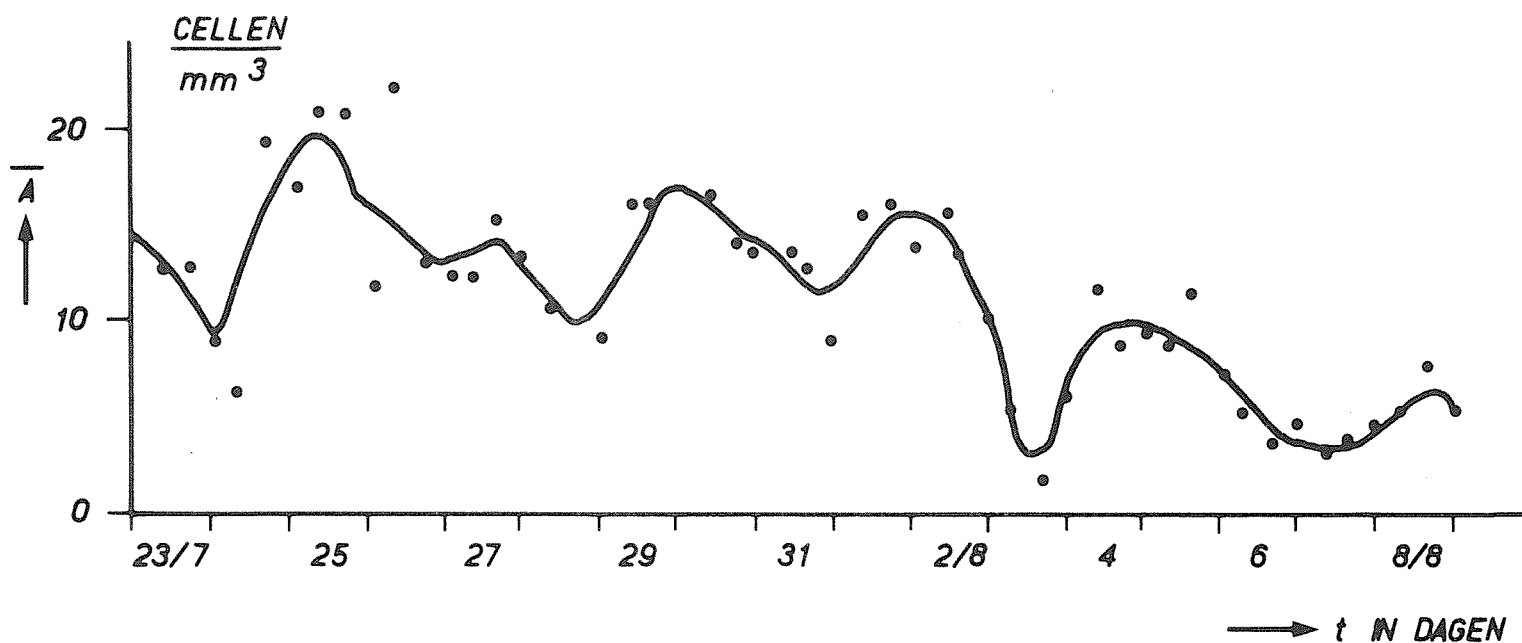


FIG.1 DEFINITIE SCHETS VAN DE OVER DE VERTIKAAL GEMIDDELTE  
CONCENTRATIE EN CONCENTRATIE-GRADIËNT



DE GETROKKEN LIJNEN DOOR DE MEETPUNTEN ZIJN ZOGENAAMDE  
VEREFFENDE SPLINE FUNKTIES

FIG. 2 DE, OVER DE VERTIKAAL GEMIDDELTE, WAARDE VAN CONCENTRATIE  $\bar{A}$  EN  
CONCENTRATIE-GRADIËNT  $\bar{\Delta A}$  ALS FUNKTIE VAN DE TIJD

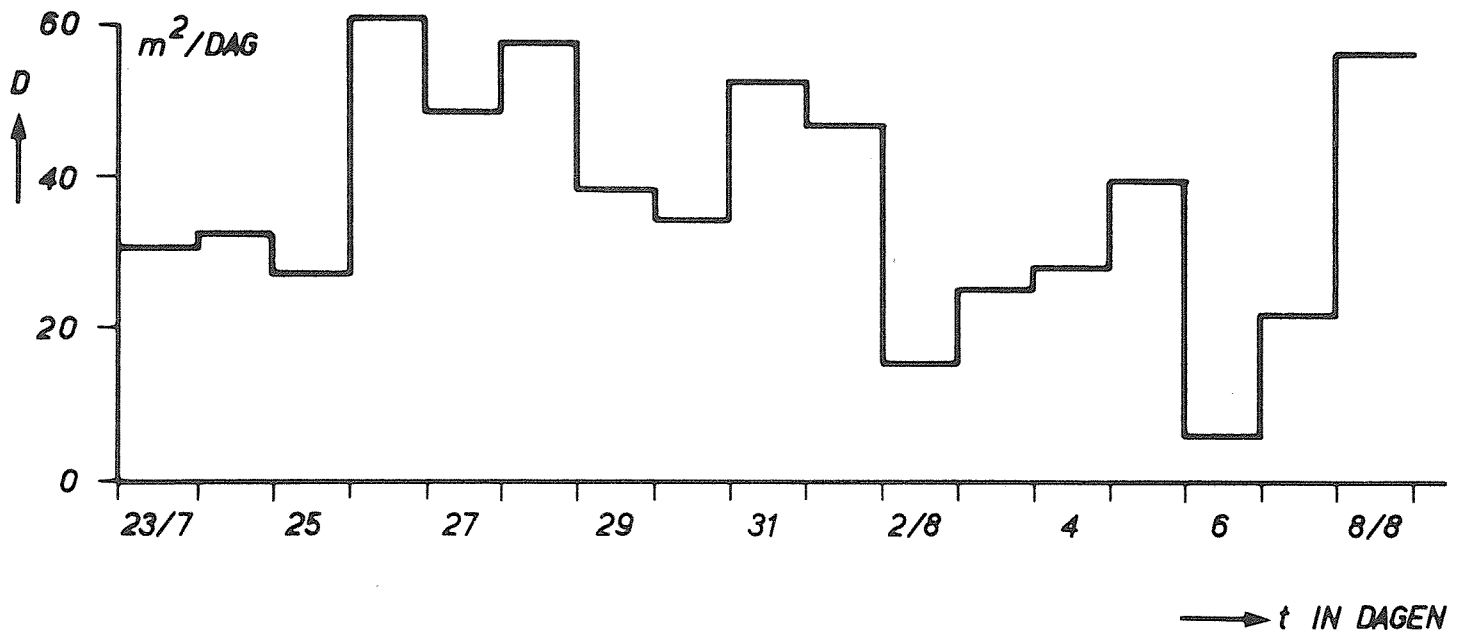
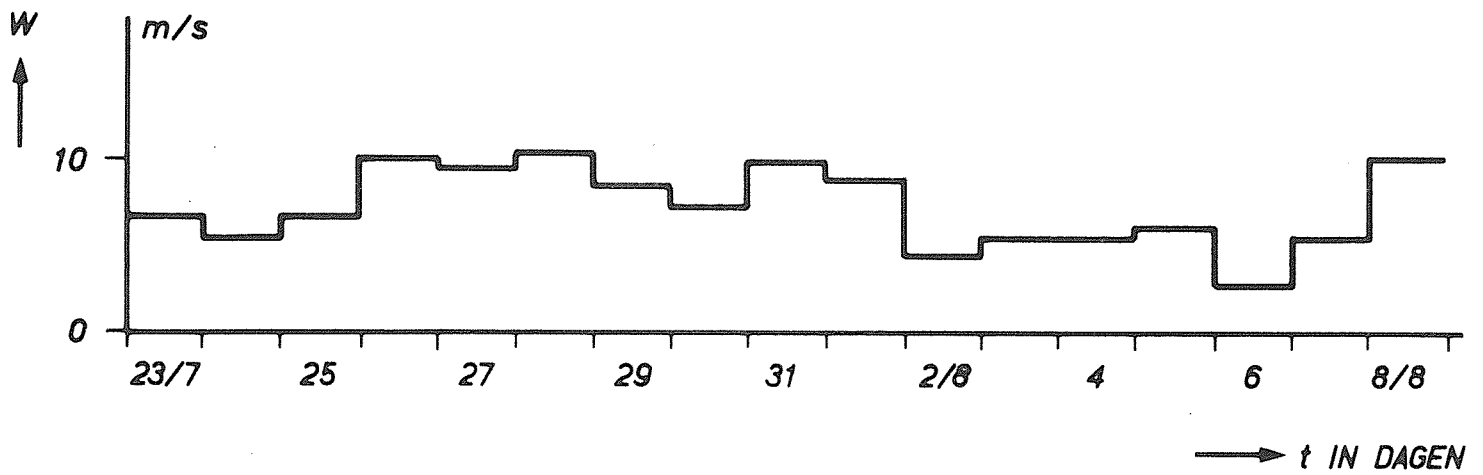


FIG. 3 HET VERLOOP VAN DE DAGGEMIDDELTE WINDSNELHEID EN DE VERTIKALE DIFFUSIE-COËFFICIËNT IN DE BEMONSTERINGSPERIODE



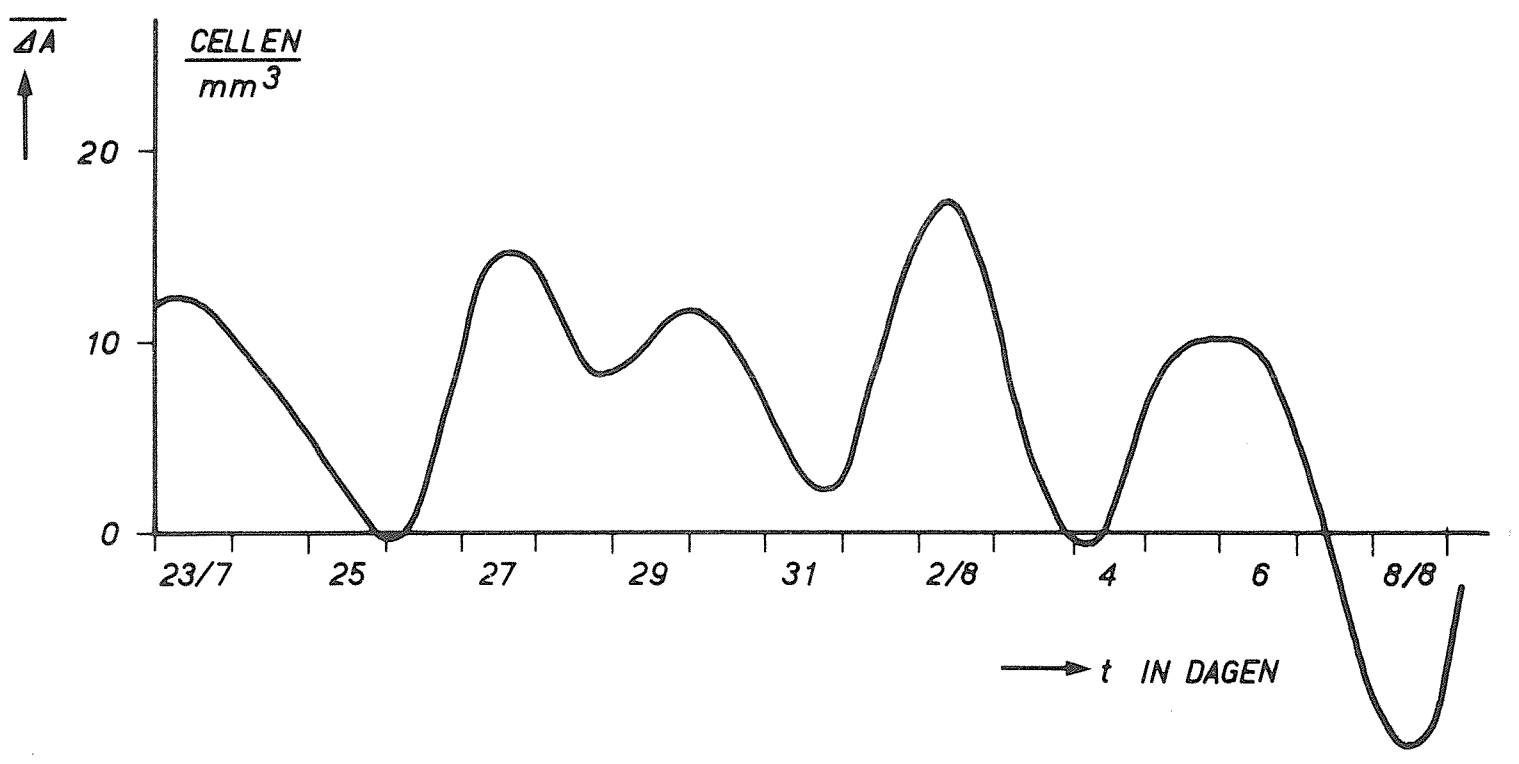
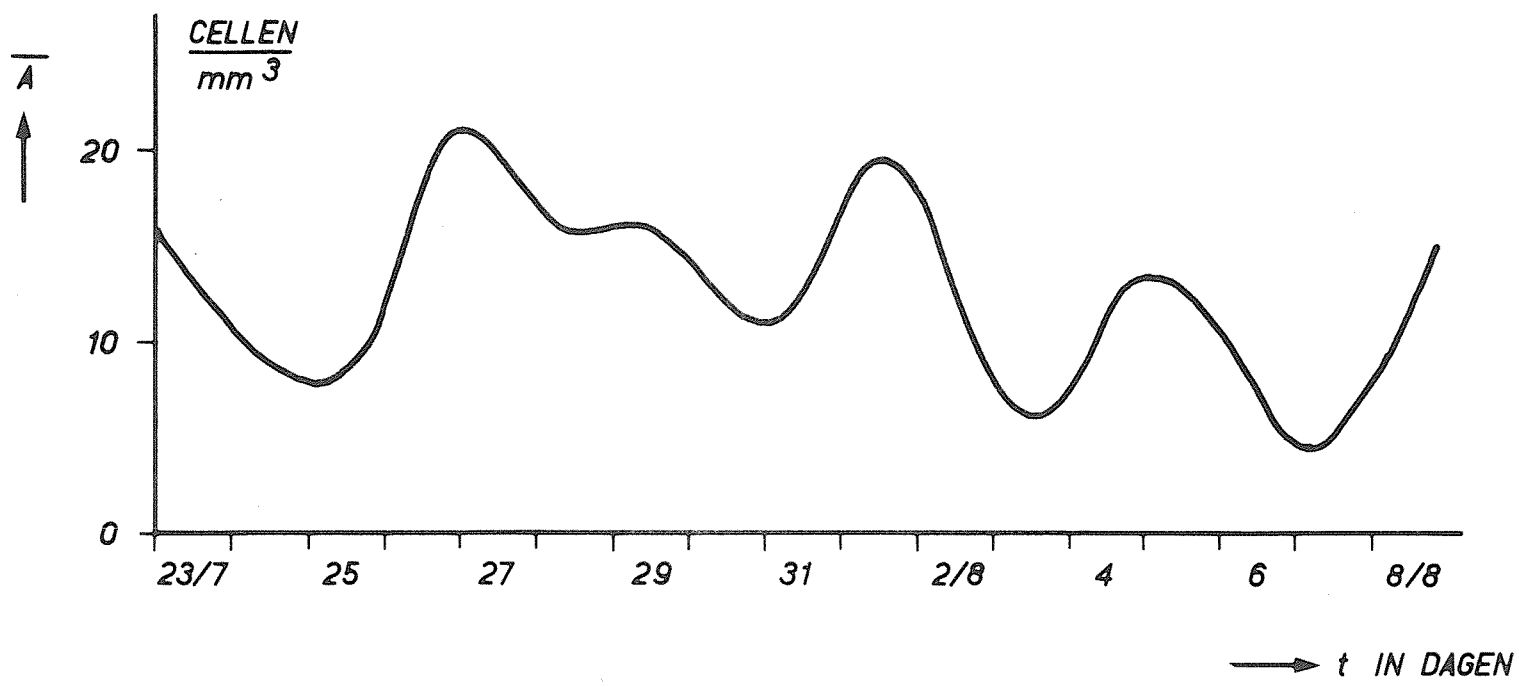
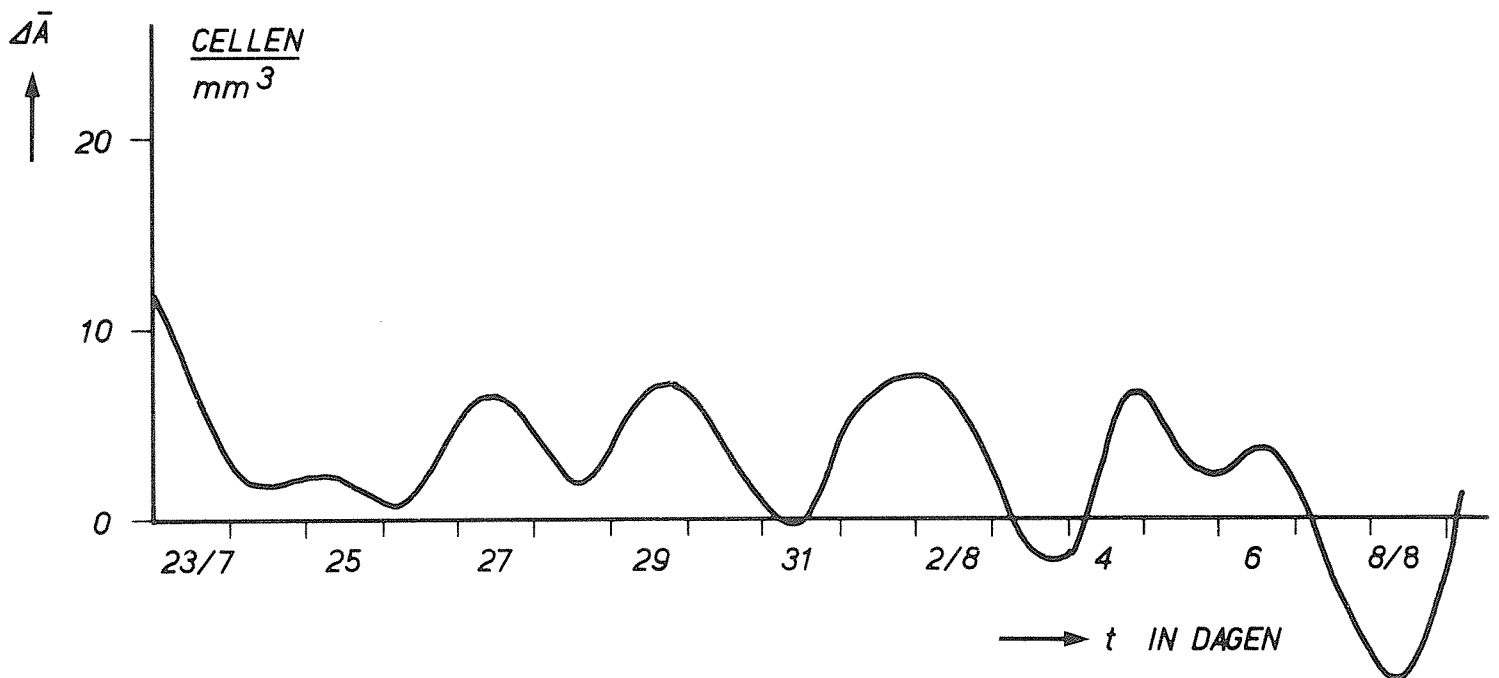
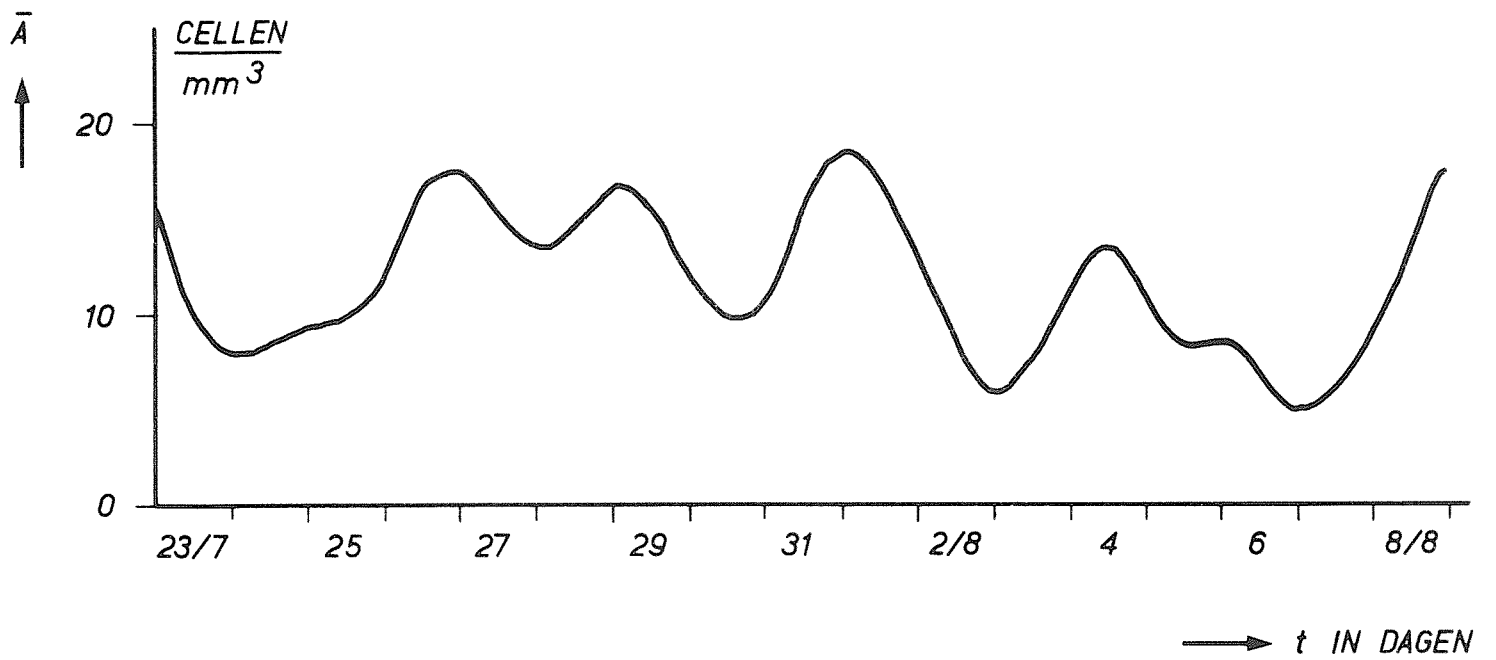


FIG. 4 SIMULATIE VAN  $A(t)$  EN  $\overline{\Delta A}(t)$  VOOR WAARDEN VAN INVOERGEGEVENS ALS VERMELD IN TABEL I EN IN PAR. 7



COEFFICIENTEN :  $\delta = 3 \text{ DAG}^{-1}$  VOOR  $y \geq 0$   
 $\delta = 0 \text{ DAG}^{-1}$  VOOR  $y < 0$   
 $K = 50 \cdot 10^6 \text{ CELLEN/LITER}$

OVERIGE INVOERGEGEVENS ALS OVEREENKOMSTIG FIG. 4

FIG. 5 SIMULATIE VAN  $\bar{A}(t)$  EN  $\Delta \bar{A}(t)$

Tabel I

datum	W m/sec	I J/cm <sup>2</sup> dag	D m <sup>2</sup> /dag	x <sup>#</sup> cellen/mm <sup>3</sup>	a dag <sup>-1</sup>	b dag <sup>-1</sup>	e dag <sup>-1</sup>
23/7	6	1626	30,8	11,80	0,925	0,0460	0,629
24	5	358	32,6	9,70	0,936	0,0441	0,665
25	6	2631	27,2	11,52	0,900	0,0505	0,555
26	9	942	60,7	14,70	1,040	0,0270	1,239
27	8,5	2074	48,3	14,52	1,005	0,0326	0,986
28	9,5	1870	57,8	15,80	1,030	0,0281	1,180
29	7,5	2563	38,4	13,17	0,969	0,0389	0,784
30	6,5	1723	34,2	12,33	0,945	0,0425	0,698
31/7	9	2000	52,8	15,15	1,017	0,0302	1,078
1/8	8	1608	46,8	14,05	1,000	0,0334	0,995
2	4	2137	15,2	9,81	0,766	0,0725	0,310
3	5	1182	25,3	10,79	0,884	0,0527	0,516
4	5	754	28,2	10,52	0,908	0,0489	0,576
5	5,5	1124	29,5	11,24	0,915	0,0474	0,602
6	2,5	2274	6,75	8,50	0,568	0,1053	0,138
7	5	2160	21,6	10,65	0,880	0,0585	0,441
8/8	9	1472	56,1	15,22	1,027	0,0288	1,145

p.o. box 177

delft

the netherlands