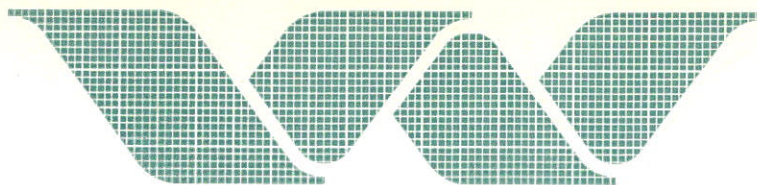


AFGEHANDELD



waterloopkundig laboratorium  
delft hydraulics laboratory

een planktonmodel voor de "Grote Rug"

verslag onderzoek

---

R1238

november 1977

---

een planktonmodel voor de "Grote Rug"

verslag onderzoek

---

R1238

november 1977

## INHOUD

	blz.
1 <u>Doelstelling</u> . . . . .	1
2 <u>Omvang van het modelonderzoek</u> . . . . .	1
3 <u>Samenvatting en conclusies</u> . . . . .	1
4 <u>Tijdschalen van hydrobiologische en nutriëntengegevens</u> <u>in de Grote Rug</u> . . . . .	3
5 <u>Systeemcomponenten die in het model worden onder-</u> <u>scheiden</u> . . . . .	6
6 <u>De vergelijkingen voor de systeemcomponenten</u> . . . . .	7
7 <u>Betekenis van geïntroduceerde snelheidsvariabelen</u> . . . . .	9
8 <u>De invloed van fosfaatbeperking op de primaire</u> <u>productie in het groeiseizoen</u> . . . . .	10
9 <u>Oplossing van de vergelijkingen</u>	
9.1 <u>In het groeiseizoen</u> . . . . .	13
9.2 <u>Buiten het groeiseizoen</u> . . . . .	17
9.2.1 <u>Wanneer begint de voorjaarsbloei?</u> . . . . .	18
9.2.2 <u>Hoe groot wordt de algenbiomassa tijdens het voorjaars-</u> <u>maximum?</u> . . . . .	19
A) <u>groeiremming door siliciumbeperking</u> . . . . .	20
B) <u>groeiremming door lichtbeperking</u> . . . . .	21
C) <u>begrazing door zoöplankton</u> . . . . .	22
10 <u>Schematische weergave van de oplossing van de vergelij-</u> <u>-ingen voor plankton, silicium en detritus</u> . . . . .	24
11 <u>Dankbetuiging</u> . . . . .	26

## SYMBOLENLIJST

## REFERENTIES

## 1 Doelstelling

Het doel van het in dit rapport beschreven onderzoek is: de constructie van een mathematisch model dat de belangrijkste kenmerken van eutrofiëring, gezien vanuit beheerdersstandpunt, in het spaarbekken de Grote Rug beschrijft. Het onderzoek is uitgevoerd door ir. J.H.G. Verhagen in het kader van het Ecologisch Modelonderzoek Deltawateren ten behoeve van Rijkswaterstaat Deltadienst afd. Milieu-onderzoek, opdracht R 1238.

## 2 Omvang van het modelonderzoek

Het mathematisch modelonderzoek heeft tot doel een rationele en wetenschappelijk verdedigbare basis te verschaffen waarop beslissingen kunnen worden genomen met betrekking tot de wijze en effectiviteit van beheersmaatregelen, die reductie in algengroei beogen.

De mate van detail waarin het onderzoek kan worden uitgevoerd, hangt af van de doelstelling, de meetgegevens in omvang en betrouwbaarheid en de kennis van het systeem.

Speciale aandacht wordt gegeven aan de keuze van die mate van detail die "past" bij afweging van genoemde invloedsfactoren. Daarnaast wordt aan het te ontwikkelen model de eis van doorzichtigheid opgelegd.

## 3 Samenvatting en conclusies

De fragmentarische kennis van het aquatische ecosysteem alsmede de beperkte omvang en betrouwbaarheid van ter beschikking staande veld- en laboratoriumgegevens legt een bovengrens op aan de mate van detail, die nog betrouwbaar in een model (met gegeven vraagstelling) kan worden ondergebracht.

In het beschreven model worden de volgende (verzamel)soorten geïntroduceerd: Fytoplankton onderverdeeld in

$F_z$  door zoöplankton eetbare soorten, gesplitst in

$F_d$  diatomeeën

$F_z - F_d$  overige soorten

$F_{nz}$  door zoöplankton niet eetbare soorten.

Zoöplankton

Verder de componenten:

Detritus in suspensie

Silicium

Fosfaat (ortho- en totaal fosfaat).

De mate van detail in het model wordt verder gereduceerd door een tijdschaal te kiezen waarbinnen snelle toestandsveranderingen worden uitgemiddeld. Deze tijdschaal dient, in verband met de mogelijkheid tot verificatie van het model, enige malen het bemonsteringsinterval te bedragen. Het bemonsteringsinterval is voor de Grote Rug 1 week. De gekozen tijdschaal  $\tau_{int} = 3$  maanden.

Het opgestelde model beschrijft de diatomeeënbloei in het voorjaar. Aange- toond wordt dat deze bloei wordt beperkt in de eerste plaats door silicium- gebrek en in de tweede plaats door lichttekort. Begrazing door zoöplankton speelt in het algemeen bij de voorjaarsbloei een ondergeschikte rol.

In het groeiseizoen wordt een dynamisch evenwicht bereikt tussen het fyto- planktondeel  $F_z$  en het zoöplankton. Het model beschrijft in dit seizoen uitsluitend de evenwichtstoestand, dus niet de amplitude van de schommelingen om de evenwichtstoestand. Het blijkt dat de evenwichtstoestand in de algen- biomassa kwantitatief laag ligt t.o.v. de algenbiomassa die overwegend gereguleerd wordt door licht- en/of nutriëntenbeperking. Dit lage niveau wordt tevens in de hand gewerkt doordat gesuspendeerd detritus als additio- nele voedingsbron voor het zoöplankton in ruime mate aanwezig is, waardoor een hoge standing crop aan zoöplankton in stand wordt gehouden.

De algenbiomassa  $F_z$  wordt dus in het groeiseizoen door het zoöplankton op een zeer laag niveau gehouden. Dit geldt uiteraard niet voor de algenbio- massa  $F_{nz}$  die niet door het zoöplankton wordt geconsumeerd. Deze soorten worden in de groei beperkt door licht- en/of nutriëntentekort, en bereiken een kwantitatief aanzienlijk hogere waarde dan  $F_z$ . Het blijkt dat licht- en totaal fosfaat beperking een rol van vergelijkbare sterkte spelen op het bereikbare maximum in  $F_{nz}$ .

Toekomstig modelonderzoek dient juist aan deze soorten, die in hinderlijke hoeveelheden voor kunnen komen en veelal uit blauwwieren bestaan, ruime aan- dacht te besteden. Ten aanzien van de relatie tussen de planktongroei in de Grote Rug en het beheer van het fosfaat, als groeibeperkende nutriënt, werd de opvatting overgenomen die leeft binnen de projectgroep en begeleidings- commissie Planktonbeheersing in Bekkens, luidend:

*"De algenbiomassa is niet positief gecorreleerd met de fosfaatconcentratie*

*in het water. De algenbiomassa is wellicht gerelateerd aan de totaal-fosfaat belasting afkomstig van het inlaatwater, en het vrijkomen van fosfaat uit de bodem. De mate van bereikbaarheid voor algen van het aan Fe of Al gebonden fosfaat speelt hierbij eveneens een rol."*

De kwantitatieve uitkomsten van dit onderzoek zijn samengevat in onderstaande tabel.

	F <sub>d</sub>	F <sub>z</sub>	F <sub>nz</sub>	Z	D
maximum algenbiomassa in gC/m <sup>3</sup>	2,7		10,5		
evenwichtswaarde van biomassa in gC/m <sup>3</sup>		0,14		0,24	0,26

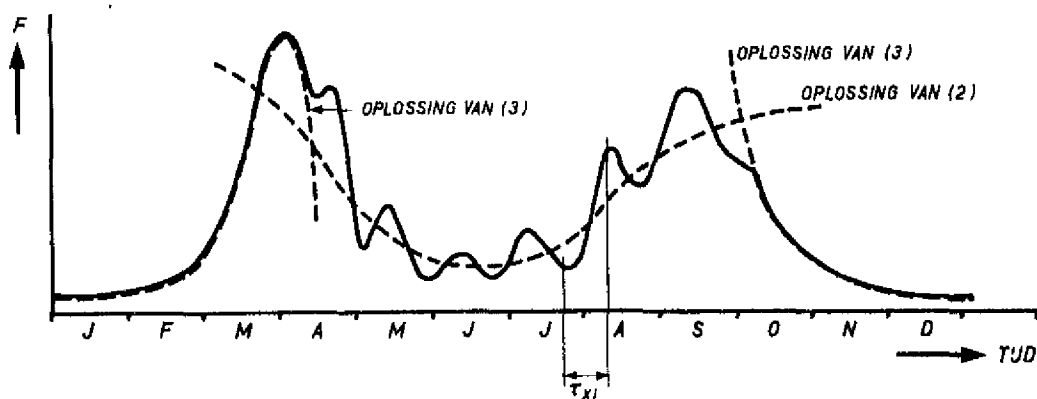
#### 4 Tijdschalen van hydrobiologische en nutriëntengegevens in de Grote Rug

Stel we schrijven voor het verloop van  $x_i$  met de tijd

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \cdot G_i(x_1, x_2, \dots, x_n, t) \quad (1)$$

waarin  $x_i$  voor  $i = 1$  t/m  $n$  is opgebouwd uit een aantal soorten fytoplankton, een aantal soorten zoöplankton en de nutriënten P, N en Si.

Het verloop van  $x_i$  is gedurende een aantal jaren in de Grote Rug en de modelbekkens gemeten met een bemonsteringsfrequentie van 1 à 2 weken. Bij wijze van voorbeeld wordt in onderstaande figuur de gemeten jaarcyclus van het totale fytoplanktonvolume schematisch weergegeven (1).



Voor alle  $x_i$  geldt dat de karakteristieke tijdschaal van het proces  $\tau_{x_i}$  in het groeiseizoen aanzienlijk korter is dan in de winter en het vroege voorjaar.

Dit hangt samen met het feit dat biologische reactiesnelheden min of meer evenredig zijn met de temperatuur  $T$  in  $^{\circ}\text{C}$ . De reactiesnelheid is nagenoeg nul voor  $T = 0^{\circ}\text{C}$ , dus

$$\tau_{x_i} \approx \therefore \frac{1}{T} .$$

Opmerking: Binnen het normale temperatuurbereik van oppervlaktewater worden biologische reactiesnelheden veelal evenredig gesteld met  $\exp.(\text{coëff. } xT)$ . Een dergelijk enigszins afwijkend verloop beïnvloedt de conclusie, getrokken in het hierna volgende echter niet.

Stel we zijn geïnteresseerd in het verloop van  $x_i$  per seizoen, dus

$$\tau_{\text{int}} \approx 3 \text{ maanden.}$$

In het groeiseizoen blijkt uit de meetgegevens

$$\tau_{x_i} \approx 10 \text{ dagen.}$$

In winter en vroege voorjaar

$\tau_{x_i} \approx 50$  dagen, omdat de temp. in dit jaargetijde ca. 5 maal lager is dan in de zomer.

Dus in het groeiseizoen is

$$\tau_{x_i} \ll \tau_{int}$$

en in de winter en het vroege voorjaar

$$\tau_{x_i} \approx \tau_{int}$$

Hiermee is de vergelijking (1) te benaderen tot

$$0 = G_i(x_1, x_2, \dots, x_n, t) \text{ in het groeiseizoen} \quad (2)$$

wanneer  $x_i \neq 0$

en

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \cdot G_i(x_1, x_2, \dots, x_n, t) \text{ in de winter en het vroege} \quad (3)$$

voorjaar.

De voordelen van deze benadering zijn:

- a) de oplossing van vergelijking (2) behoeft geen beginvoorwaarde;
- b) de functies  $G_i$  behoeven slechts bekend te zijn in de omgeving van de oplossing. Dus  $G_i$  kan worden gelineariseerd voor kleine uitwijkingen rond de oplossing, d.w.z.  $G_i$  kan geschreven worden als

$$a_0 + a_1 x_1 + \dots + a_i x_i + \dots + a_n x_n$$

waarbij alle  $a_i$ 's functies zijn van  $t$ ;

- c) in winter en vroege voorjaar is op grond van biologische informatie bekend dat bepaalde componenten  $x_i$  in de dynamica van het ecosysteem niet van belang zijn. Dit leidt tot een kleiner aantal vergelijkingen dus tot een geringere gegevensbehoefte bij een modelschematisatie.
- d) de verificatie tussen modelresultaat en veldgegevens berust nu op meerdere punten in het tijdsinterval  $\tau_{int}$  waarin men geïnteresseerd is, immers de meetfrequentie is veel kleiner (1 week) dan  $\tau_{int}$ .  
De betrouwbaarheid van de informatie wordt bij middeling groter.

De oplossingen van (2) en (3) kunnen de gedaante hebben als schematisch



weergegeven in voorgaande figuur (gestippelde krommen).

Als belangrijkste principieel nadeel van de gevolgde benadering wordt gezien dat de coëfficiënten  $a_0, \dots, a_n$  in feite slechts voor één bepaalde situatie gelden en verschuiven bij een belangrijke beheersingreep als bijvoorbeeld defosfateren. Aangenomen wordt dat deze verschuivingen zodanig klein zijn dat extrapoleren geoorloofd is.

De overgang tussen de seizoenen of beter gezegd de overgang tussen het geldigheidsgebied van vergelijking (2) naar vergelijking (3) dient nog te worden vastgesteld. Hierover later meer.

#### 5 Systeemcomponenten die in het model worden onderscheiden

Gezien de beperkingen in:

- a) de systeemkennis
- b) het gegevensbestand en
- c) de doelstelling

dient een keuze gemaakt te worden in aantal en aard van de componenten, die in de modelweergave van het aquatische ecosysteem expliciet worden onderscheiden.

Die keuze moet leiden tot een systeembeschrijving in een zodanige mate van detail, dat de betrouwbaarheid, waarmee de vraagstelling beantwoord wordt, niet toeneemt bij een verhoging van de mate van detail. Deze definitie betekent dus dat de mate van detail bepaald wordt door de betrouwbaarheid waarmee de invloedrijkste schakel in het ecosysteem kan worden beschreven. De invloedrijkste schakel is, gezien de vraagstelling, de invloed van nutriëntenbeperking op de primaire produktie. De afweging van het effect van alternatieve formuleringen voor deze relatie op het eindresultaat (= de biomassa van een specifieke algensoort op een bepaald tijdstip) speelt bij modelontwikkeling een belangrijke rol.

De uiteindelijke keuze van de te onderscheiden systeemcomponenten is dus het resultaat van een trial and errorprocedure, dat bij voortduring aan modificatie onderhevig is, zolang de modelontwikkeling voortduurt. Bij de huidige stand van modelontwikkeling worden de volgende componenten onderscheiden:

Diatomeeën  $F_d$

Totale algenbiomassa	F	
onderscheiden in	door zoöplankton eetbare algenbiomassa $F_z$	} $F = F_z + F_{nz}$
	door zoöplankton niet eetbare algenbiomassa $F_{nz}$	
Zoöplankton	Z	
Detritus in suspensie	D	
Orthofosfaat	$P_{ort}$	
Totaalfosfaat	$P_{tot}$	
Silicaat	Si	

De volgende aannamen worden gemaakt:

- In winter en vroege voorjaar bestaan de algen in hoofdzaak uit diatomeeën, dus  $F = F_d$ .
- Diatomeeën kunnen door Si in de groei worden beperkt, andere algen niet.
- Fosfaat is niet groeibeperkend in winter en vroege voorjaar.
- Stikstof is niet groeibeperkend. De gemeten nitraatconcentratie  $N-NO_3^-$  in het spaarbekken is daarvoor te hoog, nl. ca. 1 mg/l of meer. Literatuur waarden voor de Monod halfwaarde konstante  $k_N$  lopen sterk uiteen. De waarde 0,045 mg  $N-NO_3^-/l$  lijkt een redelijk gemiddelde (Di Toro (8)), dus  $k_N \ll N-NO_3^-$ .
- Preferentie voor  $F_z$  boven Detritus in het zoöplankton menu wordt niet in rekening gebracht.
- De balanstermen in de vergelijkingen geldig in winter en vroege voorjaar die de netto hydraulische doorvoer beschrijven, worden op een gesimplificeerde wijze in rekening gebracht (zie blz. 9).

## 6 De vergelijkingen voor de systeemcomponenten

In het groeiseizoen zijn op basis van de voorgaande aannamen de volgende systeemcomponenten van belang:  $F_z$ ,  $F_{nz}$ , Z, D en P.

In winter en vroege voorjaar zijn de belangrijkste componenten:  $F_d$ , Z, Si en D.

In het groeiseizoen geldt vergelijking (2), die meer specifiek voor de verschillende relevante componenten geschreven kan worden als:

komponent      verg.  $G_i = 0$

$$F_z \quad \mu_z - r_z - gZ = 0 \quad (4)$$

$$F_{nz} \quad \mu_{nz} - r_{nz} - d_{nz} = 0 \quad (5)$$

$$Z \quad \text{ag} (F_z + D) - c = 0 \quad (6)$$

$$D \quad \alpha F_z + \beta Z - \lambda D = 0 \quad (7)$$

P niet relevant zoals later uiteen te zetten voor  $F_z$ , wel voor  $F_{nz}$ .

Merk op: vergelijkingen  $G_i = 0$  zijn lineair in de systeemcomponenten. Voor de betekenis van de coëfficiënten zie symbolenlijst.

Buiten het groeiseizoen geldt vergelijking (3), die voor de verschillende relevante systeemcomponenten geschreven zou kunnen worden als:

$$\text{komponent} \quad \text{verg.} \quad \frac{dx_i}{dt} = x_i \cdot G_i$$

$$F_d \quad \frac{dF_d}{dt} = F_d \left[ \frac{\mu f(I)}{(k_o + \epsilon F_d) H} \cdot \frac{Si}{k_s + Si} - r - gZ \right] \quad (8)$$

$$Z \quad \frac{dZ}{dt} = Z (\text{ag} (F_d + D) - c) \quad (9)$$

$$D \quad \frac{dD}{dt} = \alpha F_d + \beta Z - \lambda D \quad (10)$$

$$Si \quad \frac{dSi}{dt} = -\delta \mu F_d + K_o \quad (11)$$

In bovenstaande balansvergelijkingen ontbreken de hydraulische netto transporttermen t.g.v. doorvoer.

Binnen het groeiseizoen is dit gerechtvaardigd waar het de planktonbalansen betreft. Immers de tijdschaal van de verblijftijd (150 dagen) is groot t.o.v. de tijdschaal van biologische reacties (10 dagen) en de biomassa van het inlaatwater is hooguit van dezelfde grootte-orde als die in het spaarbekken. Voor de fosfaat balans in het groeiseizoen is dit weglaten niet gerechtvaardigd, omdat de invoerconcentratie aan fosfaat een orde groter is dan de concentraties in het reservoir zelf. Bij het bespreken van het effect van de fosfaatbelasting op de algengroei  $F_{nz}$  wordt deze benadering dan ook niet gevolgd.

Buiten het groeiseizoen is het achterwege laten van de hydraulische doorvoertermen niet gerechtvaardigd, omdat verblijftijd en biologische reaktietijd hier dezelfde grootte-orde hebben. Echter vanwege het gemis aan planktongegevens van het ingelaten rivierwater zijn we genoodzaakt hiervoor bepaalde aannamen te doen. Deze aannamen zijn:

Voor de  $F_d$ -balans

De hydraulische term  $\frac{F_{dinv} - F_d}{T_v} = -\frac{F_d}{T_v}$ , d.w.z. de diatomeeënconcentratie  $F_{dinv}$  in het Wanty is klein t.o.v.  $F_d$ , en verder wordt de bijdrage  $\frac{1}{T_v}$  opgenomen gedacht in de grootte van de respiratiecoëfficiënt  $r$ .

Voor de  $Z$ -balans

Aanname  $\frac{Z_{inv} - Z}{T_v} = -\frac{Z}{T_v}$ , d.w.z.  $Z_{inv} \ll Z$  en de bijdrage  $\frac{1}{T_v}$  wordt opgenomen gedacht in de verdwijnsnelheid  $c$  van het zoöplankton.

Voor de  $D$ -balans

De detritus invoer vanuit het Wanty water splitst zich in een bezinkend deel en een deel dat in suspensie blijft.

De uitvoerconcentratie van detritus wordt bepaald door het turbulentieniveau in het reservoir en door de produktie van detritus. Het verschil tussen het ingevoerde in suspensie blijvende detritus aandeel uit het Wanty water en de detritus concentratie in het spaarbekken zelf, bepaalt de netto detritus doorvoer. Vanwege de onbekendheid van grootte en zelfs van teken van genoemd verschil laten we de expliciete beschrijving van de gesuspendeerde detritus achterwege.

Voor de  $Si$ -balans

Aanname  $\frac{Si_{inv} - Si}{T_v} = K$ , d.w.z. de netto siliciumvracht wordt constant verondersteld.

$K$  wordt opgenomen gedacht in  $K_0$  = totale siliciumvracht vanuit sediment + netto doorvoer.

7 Betekenis van geïntroduceerde snelheidsvariabelen

Beschouw bij wijze van voorbeeld de vergelijking

$$\frac{dF_z}{dt} = F_z (\mu_z - r_z - gZ)$$

waarin  $\mu_z$  de bruto groeisnelheid van de algenbiomassa, die geconsumeerd kan worden door zoöplankton

$r_z$  de respiratie- + sterftesnelheid

$g$  de graassnelheid.

Deze geïntroduceerde snelheidsvariabelen  $\mu_z$ ,  $r_z$  en  $g$  alsmede alle nog te introduceren snelheidsvariabelen zijn slechts in beperkte mate gekoppeld aan meetbare grootheden in algen cultures.

Voorbeeld:

De bruto groeisnelheid  $\mu_z$  is niet de groeisnelheid van een soort, maar de groeisnelheid van de verzameling soorten die op een bepaald moment in een bepaalde verdeling aanwezig zijn.

Als we nu praten over de temperatuurafhankelijkheid van  $\mu_z$  wordt daarmee bedoeld, niet de temperatuurafhankelijkheid van één soort of de temperatuurafhankelijkheid van een gegeven verzameling soorten, maar de afhankelijkheid van de bruto groeisnelheid met de tijd en via de temperatuur - tijd relatie, dus indirect met de temperatuur.

Dus bij lage temperatuur benadert  $\mu_z$  de groeisnelheid van diatomeeën; bij toenemende temperatuur die van achtereenvolgens flagellaten en groenwieren.

Een analoge redenering geldt voor de nutriënten afhankelijkheid zowel als voor de lichtafhankelijkheid van  $\mu_z$ .

#### 8 De invloed van fosfaatbeperking op de primaire produktie in het groeiseizoen

In het groeiseizoen onderscheiden we in het model algenbiomassa, die wel en niet geconsumeerd wordt door zoöplankton,  $F_z$  resp.  $F_{nz}$ .

Beschouw eerst de netto groeisnelheid van  $F_z$  dus  $\mu_z - r_z$ .

Als een eerste benadering lijkt het gerechtvaardigd te veronderstellen dat  $\mu_z - r_z$  gedurende het groeiseizoen constant is bij voldoende voedselaanbod. Weliswaar is deze netto groeisnelheid voor verschillende door zoöplankton consumeerbare algensoorten niet identiek, maar het aanbrengen van meer detail in de tijdsafhankelijkheid van  $\mu_z - r_z$  lijkt nauwelijks gerechtvaardigd.

Hoe zit het nu met de invloed van voedselbeperking op de netto groeisnelheid  $\mu_z - r_z$ ?

Deze invloed blijkt uiterst gecompliceerd.

In bepaalde modellen is het gebruikelijk de reductie in groeisnelheid t.g.v. beperking in een voedingsstof te beschrijven met een Monod-relatie bijv.

$\frac{P}{k_p + P}$  waarin P de concentratie orthofosfaat in het water en  $k_p$  een halfwaarde constante voor P.

Zo eenvoudig ligt het echter in werkelijkheid niet. Door leden van de projectgroep en de begeleidingscommissie Planktonbeheersing in Bekkens

worden de volgende mogelijkheden naar voren gebracht:

1. Algen groeien op het aan ijzerhydroxide gebonden fosfaat, dat als vlok in suspensie is in de met ijzer gedoseerde bekkens (zie ook Havelaar - Rook (2)).
2. Algen groeien mogelijk op het aan aluminium gebonden fosfaat in de met AVR gedoseerde ring.
3. De fosfaatmineralisatie van afstervende algen of van door zoöplankton uitgescheiden niet verteerde algen is dermate groot, evenals de opnamesnelheid door groeiende algen, dat het fosfaat niet in het vrije water terechtkomt. De groei is derhalve niet direkt gerelateerd aan de meetbare fosfaatconcentratie in het water.
4. De groeisnelheid van algen is gerelateerd aan het fosfaatgehalte in de algen zelf, dat weliswaar achtereenvolgens gerelateerd is aan de fosfaatconcentratie in het vrije water, maar deze laatste concentratie niet momentaan volgt. (v.d. Wetering (10))
5. De groeisnelheid is afhankelijk van de verouderingstoestand van de algenpopulatie, waarbij een verandering in fosfaatconcentratie één van de mogelijke oorzaken is. Dit houdt in een eventueel verband tussen  $\mu$  en de fosfaatconcentratieverandering  $\frac{dP}{dt}$  i.p.v. met uitsluitend de concentratie P zelf.

Na deze achtergrondinformatie terug naar de vraagstelling, het formuleren van het verband tussen de netto groeisnelheid van het fytoplankton tijdens evenwichtsomstandigheden en de fosfaatconcentratie dan wel fosfaatbelasting. Op basis van het genoemde onder punt 1 en 2 en de wetenschap dat in ondiepe bekkens als Grote Rug en ringen veel zwevende stof in suspensie is, is het aannemelijk dat fosfaatbeperking, indien dit al optreedt, gekoppeld is aan de  $P_{tot}$ -belasting en voorkomt tijdens maxima in de snel fluctuerende algenbiomassa in de loop van het groeiseizoen. In de beschouwde evenwichtstoestand is de algenbiomassa veelal aanzienlijk lager en lijkt het aannemelijk te veronderstellen dat hier geen fosfaatlimitatie optreedt. Dit is een vergaande conclusie daar het inhoudt dat fosfaatverwijdering door ijzer of AVR dosering geen invloed heeft op de hoogte van evenwichtsniveau van de fytoplanktonbiomassa.

Vanwege het praktische belang van deze uitspraak is het nuttig de beperkende voorwaarden nogmaals aan te voeren.

1. De uitspraak geldt slechts voor de evenwichtstoestand tussen zoö- en

fytoplankton, niet voor de maxima van de uitwijkingen om deze evenwichtstoestand.

2. De uitspraak geldt slechts wanneer de maxima van genoemde uitwijkingen significant groter zijn dan de evenwichtswaarde. Daar de maxima wel kunnen worden gereduceerd door fosfaatbeperking, is hieraan minder voldaan naarmate vergaander fosfaatredukties optreden.
3. De uitspraak geldt slechts voor die algensoorten waarbij genoemde evenwichtstoestand met het zoöplankton inderdaad wordt bereikt. Algensoorten die niet of nauwelijks door zoöplankton worden geconsumeerd vallen hier dus buiten.

Dus aanname:

$\mu_z - r_z$  is constant voor beschrijving evenwichtstoestand in groeiseizoen voor de algenbiomassa  $F_z$ .

Beschouw vervolgens de algenbiomassa  $F_{nz}$  van algensoorten die niet door zoöplankton worden geconsumeerd.

Voor de maximaal bereikbare waarde geldt:

$$\mu_{nz} - r_{nz}^* - d_{nz} = 0$$

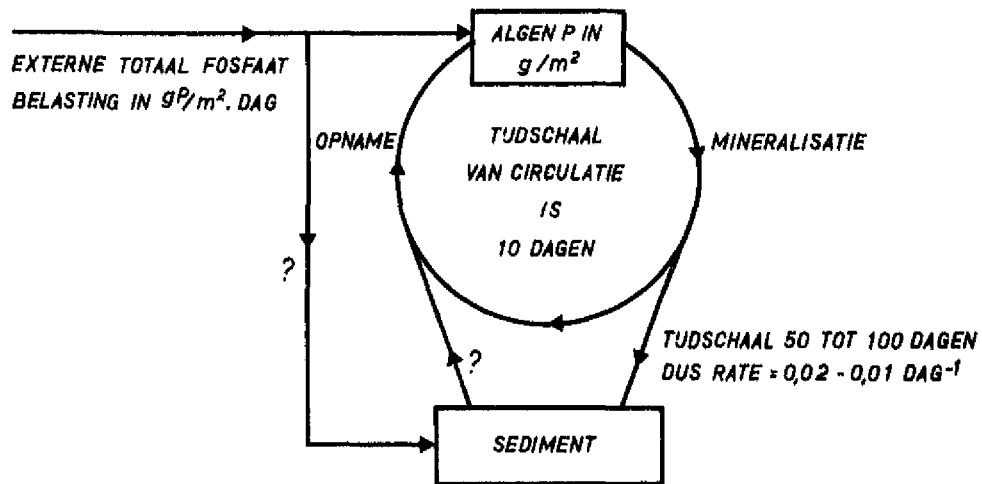
$F_{nz}$  wordt dus uitsluitend beperkt door licht- en/of nutriëntentekort.

Indien uitsluitend lichtbeperking optreedt kan het model van Vollenweider e.a. worden toegepast (5).

Dit model gaat ervan uit dat het onderwaterlicht en daarmee de groeisnelheid afneemt bij toenemende algenbiomassa. Het maximum in de algenbiomassa wordt dan volgens bovenstaande formule bereikt wanneer de bruto groeisnelheid door respiratie en sterftesnelheid wordt gecompenseerd.

Indien nutriëntenbeperking optreedt hangt de maximaal bereikbare algenbiomassa af van de belasting van de beperkende nutriënt, in dit geval totaal fosfaat, op het waterbekken. De gedachte dat dit maximum af zou hangen van de opgeloste fosfaatconcentratie in het water, schijnt minder juist te zijn vanwege de snelle mineralisatie- en opnamesnelheid van fosfaat door algen, d.w.z. de hoge "turnover rate".

Om toch enige indruk te krijgen van de grootte van het maximum in  $F_{nz}$  is de schematische voorstelling gegeven door Golterman (ref (7)) zeer geschikt.



De maximaal bereikbare standing crop aan  $F_{nz}$  volgt dan uit het evenwicht:

*fosfaattransport via algen naar bodem + netto fosfaatbinding aan bodem langs de directe fysisch-chemische route = externe fosfaatbelasting*

of

*Standing crop in  $g \cdot P / m^2 \times 0,01 \text{ à } 0,02 \text{ dag}^{-1} + \text{adsorptie} - \text{desorptiesnelheid}$   
 $= P_{tot}^{extern}$  in  $g \cdot P / m^2 \cdot \text{dag}^{-1}$ .*

## 9 Oplossing van de vergelijkingen:

### 9.1 In het groeiseizoen

In het groeiseizoen is de oplossing voor de geldende evenwichtsvergelijkingen:

$$F_z = \frac{\lambda}{\alpha + \lambda} \left( \frac{c}{ag} - \frac{\beta}{g\lambda} (\mu_z - r_z) \right)$$

$$Z = \frac{\mu_z - r_z}{g}$$



$$D = \frac{\alpha}{\lambda} F_z + \frac{\beta}{g\lambda} (\mu_z - r_z) = \frac{\lambda}{\alpha + \lambda} \left( \frac{\alpha c}{ag\lambda} + \frac{\beta}{g\lambda} (\mu_z - r_z) \right)$$

Merk op:

Door aanwezigheid van detritus in suspensie is  $F_z$  kleiner, want zonder detritus is  $F_z = \frac{c}{ag}$ .

Alle coëfficiënten zullen functies zijn van de tijd met een tijdschaal van ca. 100 dagen. Vanwege het arbitraire karakter van een gespecificeerde aanname over dit verloop in de tijd zullen we de meest elementaire veronderstelling maken, nl.

*alle coëfficiënten zijn tijdsafhankelijk.*

Getalwaarden:

$$\begin{aligned} \mu_z - r_z &= 0,24 \text{ dag}^{-1} \\ g &= 1 \text{ gC}^{-1} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{dag}^{-1} \\ a &= 0,5 \\ c &= 0,1 \text{ dag}^{-1} \\ \alpha = \lambda &= 0,02 \text{ dag}^{-1} \\ \beta &= 0,01 \text{ dag}^{-1} \end{aligned}$$

Hieruit volgt:

$$\begin{aligned} Z &= 0,24 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-3} \\ F_z &= 0,14 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-3} \\ D &= 0,26 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-3} \end{aligned}$$

Dus in het groeiseizoen is bijna 2x zoveel detritus in suspensie aanwezig als door zoöplankton consumeerbare algen. Deze detritus-hoeveelheid wordt geproduceerd door algen en wel rechtstreeks door afsterving en externe secretie en indirect via uitscheidingsprodukten en afsterving van zoöplankton. De gelijkvormigheid in het gemeten verloop van zwevende organische stof en het gemeten verloop van plankton maakt een directe relatie aannemelijk. De lage gehalten aan organisch zwevende stof in het winterseizoen betekent dat er geen netto effect is van opwerveling en bezinking van bodemdetritus, niet buiten dus ook niet in het groeiseizoen.

Het is nuttig enige toelichting te geven bij de keuze van bepaalde coëfficiënten in de zoöplanktonvergelijking.

De assimilatie efficiency  $a$  van het zoöplankton wordt gedefinieerd als het

percentage van de geconsumeerde hoeveelheid biomassa dat wordt gebruikt voor het verrichten van arbeid nodig voor uitwendige zowel als inwendige activiteiten en voor de opbouw van nieuwe biomassa.

In de literatuur wordt voor een gemengde zoöplanktonpopulatie bij een gering voedselaanbod een waarde genoemd van 65%, dus het verlies aan niet eetbare delen, faeces en excretieprodukten bedraagt ca. 35% van het geconsumeerde. De assimilatie efficiency is echter geen constante. Bij een hoge algenconcentratie wordt de efficiency lager omdat in dat geval een hoger percentage geconsumeerd voedsel onverteerd wordt uitgescheiden.

We nemen daarom in dit getallenvoorbeeld een assimilatie efficiency van 50% ofwel  $a = 0,5$ .

Bij deze definitie van  $a$  bestaat de coëfficiënt  $c$  in de zoöplanktonvergelijking uit twee bijdragen, hier genoemd  $c_1$  en  $c_2$ .

Het deel  $c_1$  is nodig voor het verrichten van arbeid zowel uitwendig (vangen van prooi, etc.) als inwendig (metabolisme). Dit deel bedraagt volgens verschillende literatuurbronnen ca. 70% van de opgenomen energie, d.w.z.

$$c_1 = 0,7 \cdot a \cdot g (F + D).$$

In dit getallenvoorbeeld dus  $c_1 = 0,14 \text{ dag}^{-1}$ . Het deel  $c_2$  dient voor biomassavermeerdering. Hiervoor resteert dan slechts 30% van de opgenomen energie ofwel vanwege  $a = 0,5$  slechts 15% van de geconsumeerde energie.

$$\text{Dus } c_2 = 0,3 \cdot a \cdot g (F + D) \text{ of in het getallenvoorbeeld } c_2 = 0,06 \text{ dag}^{-1}.$$

In de evenwichtstoestand wordt de geproduceerde zoöplanktonbiomassa  $c_2 Z$  per  $\text{m}^3$  en per dag geconsumeerd door een hogere voedseltrap.

Nemen we een groeiseizoen van 200 dagen en een waterdiepte van 5 meter, dan betekent dit in het getallenvoorbeeld een hoeveelheid zoöplanktonbiomassa van 144 kg C per hectare per jaar. Wanneer de biomassavermeerdering van de hogere voedseltrap 10% bedraagt van het geconsumeerde zoöplankton, dan zou de opbrengst van dit hogere trofieniveau 14,4 kg C per hectare per jaar bedragen.

De berekening van de algenbiomassa  $F_{nz}$  bestaande uit niet door zoöplankton geconsumeerde soorten:

De maximale algenbiomassa  $F_{nz}$  bij overmaat aan nutriënten kan, zoals in het voorgaande vermeld, berekend worden met het model van Steel, Vollenweider e.a. (5). Dit leidt tot:

$$(F_z + F_{nz})_{\max} \cdot H = \frac{1}{\epsilon} \cdot \left[ 2 \cdot f \cdot \frac{\mu_{\max}}{r} - k_o H \right] \quad (\text{zie figuur op } (12) \text{ blz. } 22)$$

De uitkomst wordt in grote mate bepaald door de specifieke extinktiecoëfficiënt  $\epsilon$  per eenheid algenconcentratie. Nu is  $\epsilon$  een functie van de algensoort. De algensoorten die niet door zoöplankton worden geconsumeerd bestaan overwegend uit blauwwieren en grote pantserflagellaten, zoals bv. ceratium. Waarden van  $\epsilon$  genoemd door Bannister (6) variëren tussen 0,01 à 0,02 m<sup>2</sup>/mg chlor. met een gemiddelde van 0,016 m<sup>2</sup>/mg chlor. Het is aannemelijk dat grote algensoorten per eenheid chlorofyl minder bijdragen tot troebeling dan kleinere algensoorten. Anderzijds zijn er argumenten aan te voeren waardoor de term tussen haken in vergelijking (12) speciaal voor blauwwieren lager zou kunnen uitvallen dan gemiddelde waarden voor vele algensoorten. We nemen daarom gemiddelde waarden en wel  $\epsilon = 0,016 \text{ m}^2/\text{mg chlor.}$ , wat tesamen met een chlor. - koolstof verhouding van 1 : 40 leidt tot  $\epsilon = 0,4 \text{ m}^2/\text{gC}$ . Nemen we verder de relatieve daglichtduur 0,625,

de verhouding  $\mu_{\text{max}}/r = 20$

$$\text{de extinktiecoëff. } k_0 = \frac{1,9}{\text{zichtdiepte zonder algen}} = \frac{1,9}{2,4} = 0,8 \text{ m}^{-1}$$

en de waterdiepte  $H = 5 \text{ m}$ ,

dan wordt 
$$F_z + F_{nz} = \frac{2 \cdot 0,625 \cdot 20 - 5 \cdot 0,8}{0,4 \cdot 5} = 10,5 \text{ gC/m}^3.$$

In geval van nutriëntenbeperking door fosfaat wordt de maximaal bereikbare algenbiomassa  $F_{nz}$  berekend uit de totaal-fosfaatbalans.

Wanneer de directe fysisch-chemische netto binding van fosfaat aan het sediment wordt verwaarloosd, wordt dit maximum

$$F_z + F_{nz} = \frac{\text{externe } P_{\text{tot}}\text{-belasting}}{\text{algensedimentatie snelheid}} \cdot \frac{1}{\gamma}$$

Getalwaarden:

$$\gamma = \frac{\text{fosfaat}}{\text{koolstof}} \text{ verhouding} = 1 : 40$$

$$\text{externe } P_{\text{tot}}\text{-belasting} = 0,02 \text{ gP/m}^2 \cdot \text{dag}$$

$$\text{algensedimentatie snelheid} = 0,01 \text{ à } 0,02 \text{ dag}^{-1}$$

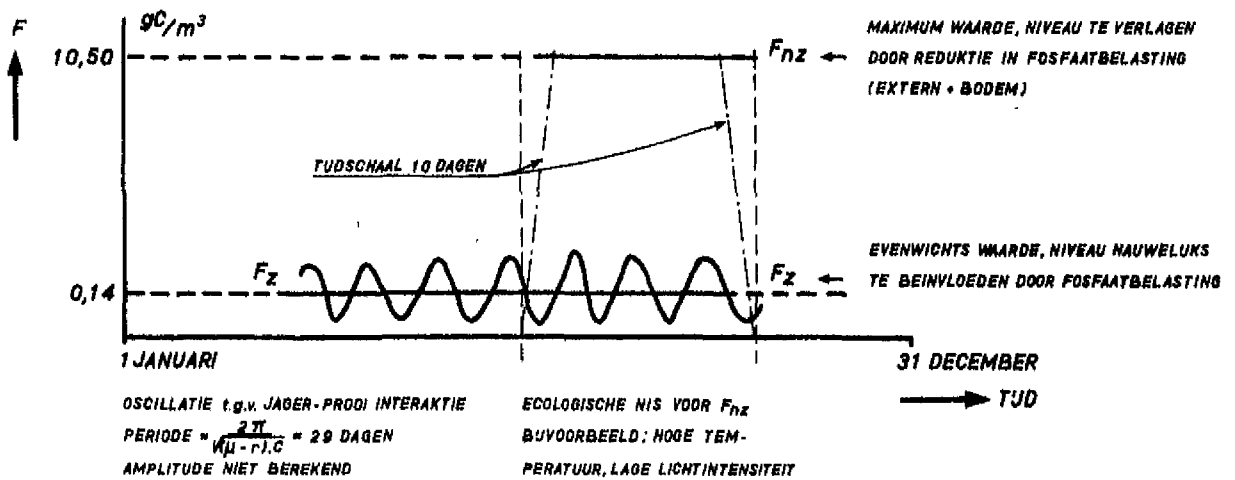
$$\rightarrow F_z + F_{nz} = 40 \text{ à } 80 \text{ gC/m}^2 = 8 \text{ à } 16 \text{ gC/m}^3.$$

Het is te verwachten dat een deel van de  $P_{\text{tot}}$ -belasting uit het Wanty water gebonden zal blijven aan het slib. De hierboven berekende algenbiomassa is dus een schatting aan de hoge kant.

Uit het resultaat van de berekening trekken we de conclusie dat de maximaal bereikbare algenbiomassa bij uitsluitend lichtbeperking van gelijke grootteorde is als de biomassa bij uitsluitend fosfaatbeperking. Fosfaat en licht

spelen dus een vergelijkbaar sterke rol bij de begrenzing van de biomassa  $F_{nz}$ . Wanneer wel netto fosfaatbinding aan de bodem langs de directe chemische route optreedt, wordt de uit de totaal-fosfaatbalans berekende maximale algenbiomassa uiteraard kleiner. Het maximum in  $F_{nz}$  treedt op in die periode van het groeiseizoen waarin de gunstigste omstandigheden voor de groei van de betreffende algensoorten voorkomen.

Het berekende planktonverloop in het groeiseizoen ziet er derhalve als volgt uit:



Conclusie:  $F_{nz}$  is vele malen groter dan  $F_z$ . Toekomstig onderzoek dient erop gericht te zijn de ecologische nis voor deze niet door zoöplankton geconsumeerde soorten te bepalen, evenals de groei- maar vooral ook de sterftemechanismen. Immers het maximum  $F_{nz}$  volgt uit het evenwicht tussen groei- en sterftesnelheid.

Verder is de fosfaatbinding aan of vrijkomen uit de bodem tijdens de bloei van  $F_{nz}$  van groot belang.

## 9.2 Buiten het groeiseizoen

In winter en vroege voorjaar gelden de diff. vergelijkingen vermeld op blz. 8 voor de componenten  $F_d$ ,  $Z$ ,  $D$  en  $Si$ . De coëfficiënten in deze verge-

lijkingen zijn alle temperatuur afhankelijk. Zoals in het begin van dit rapport gesteld, verloopt de tijdschaal van de relevante biologische processen vanuit het winterseizoen naar het vroege voorjaar van orde 50 naar orde 10 dagen.

We zijn geïnteresseerd in de volgende aspecten van de voorjaarsbloei van diatomeeën:

- 1) Wanneer begint de voorjaarsbloei? Van welke factoren is dit begin afhankelijk en hoe kan dit beïnvloed worden?
- 2) Hoe groot wordt de algenbiomassa tijdens het voorjaarsmaximum? Waarvan is dit maximum afhankelijk en hoe kan dit beïnvloed worden?

### 9.2.1 Wanneer begint de voorjaarsbloei?

Het antwoord op vraag 1) is betrekkelijk eenvoudig te geven. De algengroei begint op het tijdstip dat de bruto produktie de verliezen door ademhaling, sterfte en begrazing voor het eerst gezien vanuit het winterseizoen overwint.

Daar bruto produktie, zowel als verliezen in algenproduktie min of meer identieke funkties zijn van de temperatuur, is het begin van het verschil d.w.z. van de netto produktie min of meer onafhankelijk van de temperatuur. Wanneer het temperatuureffekt vervalst, blijft over:

$$\mu(I, S_i) - r - gZ(t) \geq 0$$

Daar verder voedselbeperking bij het begin van een voorjaarsbloei geen rol speelt, is

$$\mu(I, S_i) = \mu(I).$$

Vervolgens is in het algemeen de biomassa van het zoöplankton in het winterseizoen bijzonder klein, zodanig dat

$$gZ \ll \mu(I).$$

Blijft  $\mu(I) - r \geq 0$ .

Voor kleine waarden van  $I$  is  $\mu$  evenredig met  $I$  en daar  $I = I_0 e^{-kz}$  exponentieel afneemt met de waterdiepte, is  $\mu$  gemiddeld over de vertikaal evenredig met

$$\frac{\mu_{\max}}{kH} I_0(t) \quad (\text{opmerking: aangenomen is dat de algen over de waterdiepte homogeen gemengd zijn})$$

Daar de verhouding  $\frac{\mu_{\max}}{r}$  constant is (ca. 20) is aan de conditie

$\mu(I) - r \geq 0$  voldaan voor  $\frac{I_o(t)}{kH}$  groter dan een gegeven waarde.

Riley (1957) neemthervoor  $0,03 \text{ gcal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  (9)

Dus het antwoord op vraag 1) luidt:

De voorjaarsbloei in een over de diepte volledig gemengd bekken begint wanneer het produkt van totale straling maal de zichtdiepte - waterdiepte verhouding een bepaalde vooraf gegeven waarde overschrijdt.

Voorwaarde hierbij is dat de biomassa van algeneters in de wintermaanden verwaarloosbaar klein is t.o.v. die in het groeiseizoen.

#### Driehoeksmosselen

Onder algeneters vallen bijvoorbeeld ook driehoeksmosselen (*Dreissena*) die vooral in ring I op de butyl-rubberwand voorkomen. Het effect van deze driehoeksmosselen op de voorjaarsbloei is gezien het voorgaande dus niet te verwaarlozen wanneer de dichtheid van de wandbegroeiing aan driehoeksmosselen  $M$  in  $\text{gC/m}^2$  van vergelijkbare grootte-orde wordt als de zoöplanktonbiomassa in  $\text{gC/m}^3$  in het groeiseizoen, of

$$M = \text{Orde} \left( Z_{\text{groeiseiz.}} \cdot \frac{\text{volume water}}{\text{wandopp. ring}} \right) = \text{Orde} \left( 0,24 \cdot \frac{46}{4} \right) = \text{Orde} (2,8 \text{ gC/m}^2).$$

(opmerking: aangenomen werd homogene menging in het gehele watervolume).

Alhoewel geen harde gegevens omtrent  $M$  ter beschikking staan, lijkt het aannemelijk te veronderstellen dat de voorjaarsbloei in ring I achterwege kan blijven t.g.v. de wandbegroeiing met *Dreissena*.

Het antwoordt op het tweede deel van vraag 1) luidt:

Het moment van aanvang in de voorjaarsbloei in een bekken met gegeven waterdiepte kan naar een later tijdstip verschuiven wanneer de natuurlijke troebelheid van het water in het winterseizoen toeneemt.

#### 9.2.2 Hoe groot wordt de algenbiomassa tijdens het voorjaarsmaximum?

Vraag 2) is minder eenvoudig te beantwoorden, omdat hier meerdere aspecten een rol spelen.

Algemeen geldt dat het voorjaarsmaximum in de diatomeeënbloei wordt beïnvloed door:

- A) Groeiremming door siliciumgebrek
- B) Groeiremming door zelfoverschaduwing

C) Begrazing door zoöplankton.

We zullen achtereenvolgens semi-kwantitatief nagaan in welke mate genoemde invloedsfactoren een rol spelen op de grootte van het voorjaarsmaximum.

A) *Groeiremming door silicium*

Beschouw de siliciumbalans.

$$\frac{dSi}{dt} = -\delta \mu F_d + K_o$$

De groeisnelheid  $\mu$  is een functie van de Si-concentratie b.v.

$$\mu = \bar{\mu} \frac{Si}{k_s + Si}$$

Nu is  $k_s$  verwaarloosbaar klein t.o.v. bijvoorbeeld het winterniveau in de Si-concentratie. We zouden derhalve de benadering kunnen maken

$$\mu = \bar{\mu} \text{ voor } Si > 0 ; \mu = 0 \text{ voor } Si = 0.$$

Het maximum in de diatomeeënpopulatie wordt dus bereikt wanneer het Si-gehalte in het water is uitgeput. Veldgegevens van een voorjaarsbloei laten veelal een in de tijd symmetrische bloeipiek zien. Wanneer de sterftesnelheid van de algenpopulatie constant is, betekent symmetrie dat in de groeifase de bruto produktie gelijk is aan tweemaal de netto produktie en in de afbraakfase dat de bruto produktie gelijk is aan nul. Dus in de groeifase is  $\mu F = 2 \frac{dF}{dt}$ .

Dit is een zêér grove schematisering. Een wat nadere beschouwing leert dat  $\mu F \approx 1,3 \cdot \frac{dF}{dt}$  afhankelijk van verschillende factoren is.

Integratie van bovenstaande siliciumbalans tussen beginpunt  $t_o$  en tijdstip van de maximumbloei  $t_1$  levert

$$Si_{t_o} + K_o (t_1 - t_o) = 1,3 \cdot \delta \cdot F_{dmax}$$

waarbij gebruik gemaakt werd van de benadering

$$Si_{t_1} \ll Si_{t_o} \quad \text{en} \quad F_{dmax} = F_{d_{t_1}} \gg F_{d_{t_o}}$$

$$\text{dus } F_{dmax} = \frac{Si_{t_o} + K_o (t_1 - t_o)}{1,3 \cdot \delta}$$

Nu is  $Si_{t_0} + K_0(t_1 - t_0)$  de siliciumconcentratie in het water op het tijdstip  $t_0$ , waarop de voorjaarsbloei zijn maximum bereikt, wanneer er geen voorjaarsbloei zou zijn geweest.

Bovenstaande vergelijking zegt dus niet anders dan dat tijdens het voorjaarsmaximum alle Si, die op dat tijdstip aanwezig geweest zou zijn in het vrije water, nu opgeslagen is enerzijds in de levende algenbiomassa  $F_d$  en anderzijds in de op dat moment gesedimenteerde en geconsumeerde hoeveelheid algen en uitscheidingsprodukten, die getaxeerd wordt op 0,3 maal  $F_d$ .

Getallen voorbeeld:

$$Si_{t_0} = 1,5 \text{ mg/l}$$

$$K_0 = 0,02 \text{ mg/l} \cdot \text{dag}^{-1}$$

$$t_1 - t_0 = 30 \text{ dagen}$$

$$\delta = \frac{Si}{C} \text{ verhouding diatomeeën} = 0,6$$

Dan is

$$F_{dmax} = \frac{1,5 + 0,02 \cdot 30}{1,3 \cdot 0,6} = 2,7 \text{ mg C/l} = 2,7 \text{ gC/m}^3$$

Uit dit getallen voorbeeld is te zien dat indien Si-beperving optreedt, de grootte van de voorjaarspiek in algenbiomassa min of meer lineair met het Si-gehalte in het water gedurende het winterseizoen toeneemt.

#### B) *Groeiremming door lichtbeperving*

Beschouw de groeisnelheid  $\mu$  als funktie van de gemiddelde onderwaterlichtintensiteit, dus

$$\mu = \frac{\mu}{kH} f(I)$$

waarin  $k = k_0 + \epsilon F$ .

Bij verwaarlozing van groeiemming door nutriëntengebrek en bij verwaarlozing van graas door zoöplankton, verkrijgen we weer het model van Steel e.a. ofwel

$$H F_{dmax} = \frac{1}{\epsilon} \left( 2 \cdot f \cdot \frac{\mu_{max}}{r} - k_0 H \right) \quad (14)$$



Oskam (10) vindt voor de hoofdzakelijk uit diatomeeën bestaande algenpopulatie in het spaarbekken "de Honderd en Dertig" de waarde  $\epsilon = 0,013 \text{ m}^2/\text{mg chlor.}$ , hetgeen bij een chlorofyl - koolstof verhouding van 1 : 25 overeenkomt met  $\epsilon = 0,52 \text{ m}^2/\text{gC.}$

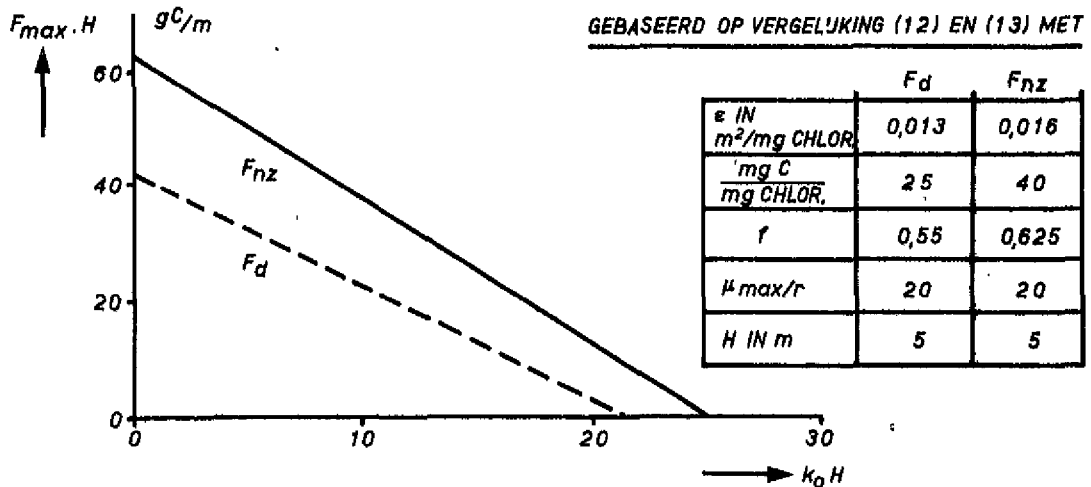
Nemen we

$$f = 0,55 \quad (\text{vroegje voorjaar})$$

$$\frac{\mu_{\text{max}}}{r} = 20$$

$$k_0 H = 4 \quad H = 5 \text{ m.}$$

$$\text{dan wordt } F_{\text{dmax}} = 7 \text{ gC/m}^3$$



De maximale algenbiomassa in een verticale waterkolom per eenheid van wateroppervlak als functie van  $k_0 H$  bij overmaat aan voedingsstoffen.

Uitsluitend lichtbeperking leidt dus tot een wat hogere voorjaarspiek dan bij siliciumbeperking alleen. De veldwaarnemingen laten zien dat  $F_{\text{dmax}}$  dichter in de buurt ligt van  $F_{\text{dmax}}$  berekend bij siliciumbeperking. Conclusie: De grootte van de voorjaarsbloei van diatomeeën wordt in de Grote Rug in de eerste plaats bepaald door Si-gebrek en in de tweede plaats door lichtbeperking.

### C) *Begrazing door zoöplankton*

Deze invloedsfactor op de hoogte van de voorjaarspiek van diatomeeën is het lastigst te kwantificeren, omdat hier vele aspecten een rol spelen.

Het zal duidelijk zijn dat het voorjaarsmaximum  $F_{dmax}$  lager ligt naarmate de begrazing groter is. Vergeleken moet worden de netto algenproductie zonder zoöplankton met de algenconsumptie door zoöplankton. Het gaat dus om de grootte van  $gZ$  t.o.v.  $\mu - r$ .

Is de karakteristieke waarde van  $gZ$  tijdens de voorjaarsbloei groter of gelijk aan de karakteristieke waarde van  $\mu - r$  in dezelfde periode, dan treedt geen bloei op. Is echter  $gZ$  verwaarloosbaar klein t.o.v.  $\mu - r$ , dan is de invloed van begrazing op de voorjaarspiek te verwaarlozen.

Nu zijn  $g$  zowel als  $\mu - r$  functies van de temperatuur, waarbij de laatste tevens een functie is van het licht en het nutriëntenaanbod. De gevoeligheid van  $\mu - r$  voor licht is aanzienlijk groter dan voor temperatuur, terwijl  $g$  betrekkelijk gevoelig is voor een temperatuurverandering in het temperatuurbereik van het water in winter en vroege voorjaar. Nu is de watertemperatuur weliswaar gekoppeld aan de lichtintensiteit, maar deze koppeling wordt regelmatig gestoord door andere klimatologische invloeds-grootheden. De karakteristieke waarde van de filtreersnelheid  $g$  kan dientengevolge van jaar tot jaar sterk verschillen.

We schatten hem op  $0,6 \pm 0,4 \text{ m}^3/\text{dag gC}$ .

De karakteristieke waarde van  $\mu - r$  in de groeifase van de voorjaarsbloei schatten we op  $0,15 \pm 0,05 \text{ dag}^{-1}$ .

Tenslotte de karakteristieke waarde van het zoöplankton tijdens de voorjaarsbloei. Onder zoöplankton dient tevens te worden verstaan andere algenconsumenten, dus b.v. ook Dreissena.

We hebben in het voorgaande aan de invloed van Dreissena reeds aandacht besteed en laten dit verder als zijnde te specifiek (situatie ring I) buiten beschouwing.

De karakteristieke waarde van  $Z$  tijdens de voorjaarsbloei hangt af van het voedselaanbod in het vroege voorjaar en de karakteristieke waarde van  $Z$  voor de groei begint, dus in de wintermaanden. De laatste waarde hangt weer af van het voedselaanbod voor het zoöplankton tijdens het najaar van het voorgaande groeiseizoen.

Is de algengroei in het najaar lang doorgedaan, dan zal de karakteristieke winterwaarde van  $Z$  hoger liggen. Een schatting van de karakteristieke winterwaarde voor Grote Rug en ringen, gebaseerd op de gegevens, is  $0,002 \text{ gC/m}^3$ .

Wanneer overmaat aan voedsel aanwezig is voor het zoöplankton in het vroege voorjaar, schatten we de netto groeisnelheid op  $0,1 \text{ dag}^{-1}$ .

$$Z = Z_w \cdot e^{0,1 t}$$

Het tijdsinterval tussen begin en maximum van de voorjaarsbloei is ca. 30 dagen, dus de karakteristieke schaal voor Z is

$$Z = \frac{Z_w}{30 \cdot 0,1} e^3 = 0,0135 \text{ gC/m}^3.$$

Dus de karakteristieke schaal voor gZ is, bij overmaat aan voedsel voor Z aanwezig in het vroege voorjaar, gelijk aan  $0,008 \pm 0,005 \text{ dag}^{-1}$ , hetgeen veel kleiner is dan de netto groeischaal  $0,15 \text{ dag}^{-1}$ .

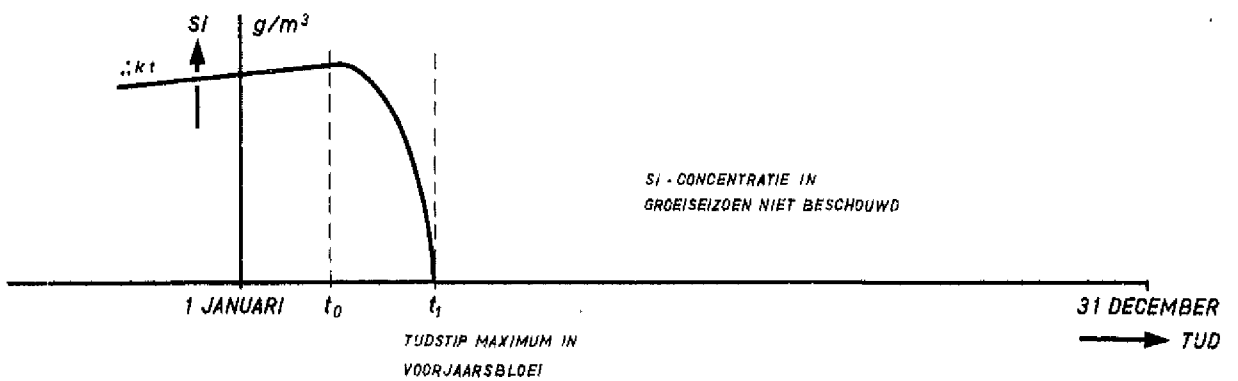
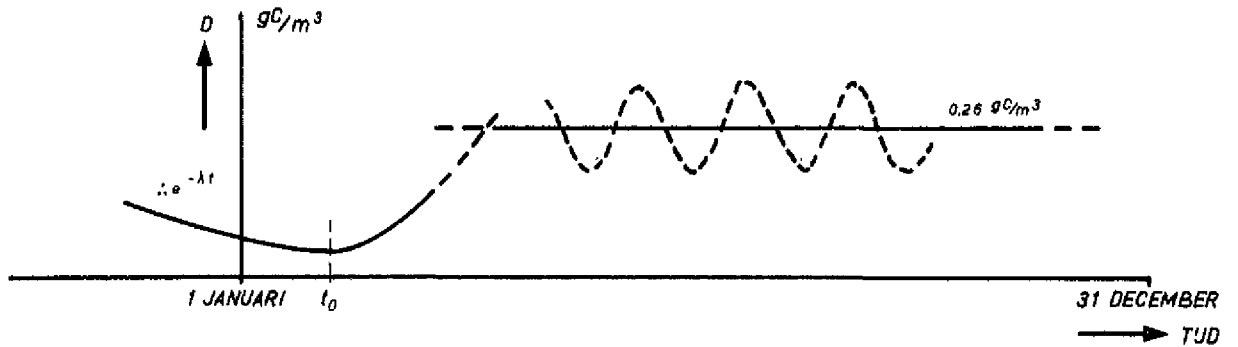
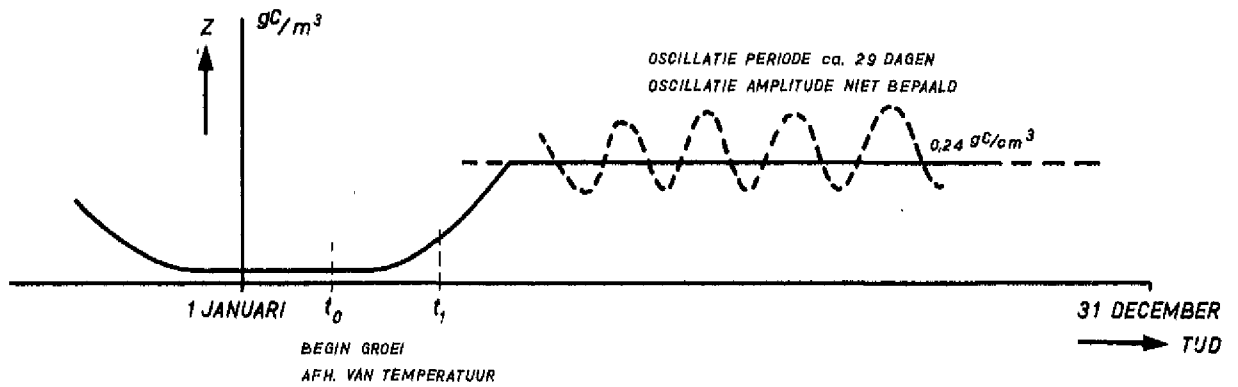
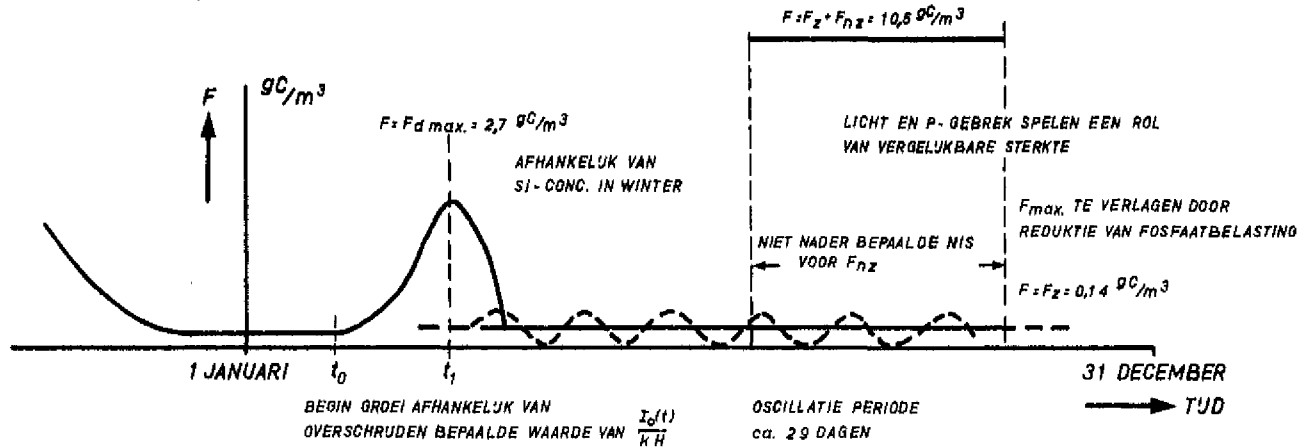
Conclusie: De begrazing door zoöplankton heeft in het algemeen weinig invloed op de hoogte van algenbloei in het voorjaar.

Deze conclusie is weliswaar sterk afhankelijk van een aantal factoren, en wel heeft het zoöplankton een groter reducerend effect op de voorjaarsbloei, wanneer in achtereenvolgende mate van belang

- a) de temperatuurstijging van het water minder lang najlt bij het licht in het vroege voorjaar,
- b) het voorgaande groeiseizoen zich heeft uitgestrekt tot laat in het najaar, en
- c) een hoger winterniveau van door zoöplankton consumeerbaar detritus in suspensie aanwezig is. Dit punt is synoniem met het voorgaande (zie vergelijking detritus-balans).

Samenvatting: De voorjaarsbloei van diatomeeën wordt in de eerste plaats beëindigd en bepaald door Si-tekort en in de tweede plaats beïnvloed door lichtremming t.g.v. zelfoverschaduwing. Het zoöplankton speelt hierbij in het algemeen een ondergeschikte rol. In ring I kan de wandbegroeiing van *Dreissena* naar vermoeden in staat worden geacht de voorjaarsbloei van diatomeeën te onderdrukken.

10 Schematische weergave van de oplossing van de vergelijkingen voor plankton, silicium en detritus



Aangenomen werd dat de fosfaatconcentratie in het water van geen invloed was op de rekenresultaten. Wel is de fosfaatbelasting van belang op de grootte van  $F_{nz}$ . Aangenomen werd een tijdsonafhankelijke belasting van externe en interne oorsprong groot  $0,02 \text{ g P}_{tot}/\text{m}^2 \cdot \text{dag}^{-1}$ .

De aansluiting tussen groeiseizoen en vroege voorjaar is gezien de uitkomsten minder interessant. De aansluiting tussen groeiseizoen en najaar bepaalt het winterniveau in detritus, zoöplankton en diatomeeën. Dit aspect werd nog niet aan een nadere analyse onderworpen.

### 11 Dankbetuiging

De dank van de auteur gaat uit naar drs. G. Oskam van de N.V. Waterwinningbedrijf Brabantse Biesbosch voor het kritisch doornemen van het manuscript en zijn bijdrage bij de keuze van coëfficiënten.

Eveneens is dank verschuldigd aan ir. R. Klomp die, in zijn toenmalige functies bij Deltadienst en R.I.D., dit onderzoek heeft gestimuleerd.

SYMBOLENLIJST

a	assimilatie rendement = $\frac{\text{consumptie} - \text{excretie hoeveelheid}}{\text{eenheid geconsumeerd substraat}}$	(-)
c	verdwijnsnelheid zoöplankton bij afwezigheid van substraat	(dag <sup>-1</sup> )
d <sub>nz</sub>	verdwijnsnelheid van F <sub>nz</sub>	(dag <sup>-1</sup> )
D	detritus	(gC.m <sup>-3</sup> )
f	relatieve daglichtduur	(-)
F	biomassa fytoplankton	(gC.m <sup>-3</sup> )
F <sub>d</sub>	biomassa diatomeeën	(gC.m <sup>-3</sup> )
F <sub>dinv</sub>	biomassa diatomeeën in Wanty water	(gC.m <sup>-3</sup> )
F <sub>z</sub>	door zoöplankton eetbare algenbiomassa	(gC.m <sup>-3</sup> )
F <sub>nz</sub>	door zoöplankton niet eetbare algenbiomassa	(gC.m <sup>-3</sup> )
g	graassnelheid	(C <sup>-1</sup> .m <sup>3</sup> .dag <sup>-1</sup> )
H	waterdiepte	(m)
I	lichtintensiteit	(J.m <sup>-2</sup> .dag <sup>-1</sup> )
I <sub>o</sub>	lichtintensiteit aan wateroppervlak	(J.m <sup>-2</sup> .dag <sup>-1</sup> )
k	extinctiecoëfficiënt	(m <sup>-1</sup> )
k <sub>o</sub>	extinctiecoëfficiënt in afwezigheid van algen	(m <sup>-1</sup> )
k <sub>N</sub>	Monod halfwaarde voor N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	(gN.m <sup>-3</sup> )
k <sub>P</sub>	Monod halfwaarde voor P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	(gP.m <sup>-3</sup> )
k <sub>si</sub>	Monod halfwaarde voor Si	(gSi.m <sup>-3</sup> )
K	netto siliciumvrucht in Grote Rug	(gSi.m <sup>-3</sup> .dag <sup>-1</sup> )
K <sub>o</sub>	siliciumvrucht vanuit sediment + doorvoer	(gSi.m <sup>-3</sup> .dag <sup>-1</sup> )
M	biomassa driehoeksmosselen per opp.-eenheid	(gC.m <sup>-2</sup> )
N	stikstof concentratie in nitraatvorm	(gN.m <sup>-3</sup> )
P <sub>ort</sub>	ortho-fosfaat concentratie	(gP.m <sup>-3</sup> )
P <sub>tot</sub>	totaal-fosfaat concentratie	(gP.m <sup>-3</sup> )
r	verdwijs- (respiratie)snelheid van F <sub>d</sub>	(dag <sup>-1</sup> )
r <sub>z</sub>	verdwijs- (respiratie)snelheid van F <sub>z</sub>	(dag <sup>-1</sup> )
Si	concentratie van silicium	(gSi.m <sup>-3</sup> )
Si <sub>inv</sub>	concentratie Si in Wanty water	(gSi.m <sup>-3</sup> )
t	tijd	(dag)
t <sub>o</sub>	tijdstip van begin in voorjaarsbloei	(dag)
t <sub>1</sub>	tijdstip van maximum in voorjaarsbloei	(dag)
T	temperatuur	(°C)

$T_v$	verblijftijd	(dagen)
$x_i$	systeemcomponent	(-)
$z$	dieptecoördinaat	(m)
$Z$	biomassa zoöplankton	(gC.m <sup>-3</sup> )
$Z_{inv}$	biomassa zoöplankton in Wanty water	(gC.m <sup>-3</sup> )
$Z_w$	winterniveau zoöplankton biomassa	(gC.m <sup>-3</sup> )
$\alpha$	sterfte snelheid fytoplankton	(dag <sup>-1</sup> )
$\beta$	sterfte snelheid zoöplankton	(dag <sup>-1</sup> )
$\gamma$	fosfaat - koolstof verhouding algen	(gP - gC <sup>-1</sup> )
$\delta$	silicium - koolstof verhouding algen	(gSi - gC <sup>-1</sup> )
$\epsilon$	specifieke extinktie coëfficiënt per eenheid F	(gC <sup>-1</sup> .m <sup>2</sup> )
$\lambda$	mineralisatie snelheid van detritus	(dag <sup>-1</sup> )
$\mu$	bruto groeisnelheid van $F_d$	(dag <sup>-1</sup> )
$\mu_z$	bruto groeisnelheid van $F_z$	(dag <sup>-1</sup> )
$\mu_{nz}$	bruto groeisnelheid van $F_{nz}$	(dag <sup>-1</sup> )
$\bar{\mu}$	= $\mu \cdot kH \cdot f^{-1}(I)$	(dag <sup>-1</sup> )
$\mu_{max}$	maximale bruto groeisnelheid van F	(dag <sup>-1</sup> )
$\tau_{x_i}$	tijdschaal van variatie in systeemcomponent $x_i$	(dag)
$\tau_{int}$	tijdschaal van systeembeschrijving	(dag)

## REFERENTIES

- 1    Projekt Planktonbeheersing in Spaarbekkens en Meren + Bijlagen.  
Limnologisch onderzoek 1975, nota MO 76-37/RID 76-3.
- 2    HAVELAAR, A.H., ROOK, J.J.  
Algenbekämpfung in Berenplaat Speicherbecken durch Zusatz von  
Eisen-II-sulfat.  
Symposium des DVGW-Fachausschuses, april 1977.
- 3    OSKAM, G. Die Vorausberechnung der Algenbiomasse in den Biesbosch  
Speicherbecken, Theorie und Praxis.  
Symposium des DVGW-Fachausschuses, april 1977.
- 4    VOLLENWEIDER, R.A. Calculation Models of Photosynthesis-Depth Curves  
and some Implications regarding Day Rate Estimates in Primary  
Production Measurements.  
Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 (suppl.), 1965, pp. 425 - 457.
- 5    VOLLENWEIDER, R.A. Models for calculating Integral Photosynthesis  
and some Implications regarding Structural Properties of the Community  
Metabolism of Aquatic Systems.  
In "Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity,  
IBP Meeting, Trebon, 1970, pp. 455 - 472.
- 6    BANNISTER, T.T. A general theory of steady state phytoplankton growth  
in a nutriënt saturated mixed layer.  
Limnol. Oceanogr., Vol. 19, no. 1, 1974.
- 7    GOLTERMAN, H.L. Physiological Limnology.  
Elsevier, 1975, Chapter 5.
- 8    DI TORO, D.M., O'CONNOR, D.J., THOMANN, R.V.  
A dynamic model of the phytoplankton population in the  
Sacramento - San Joaquin Delta.  
Adv. Chem. Ser. 106, 1971, pp. 132 - 180.



- 9 RILEY, G.A. Phytoplankton of the North Central Sargasso Sea.  
Limnol. Oceanogr., Vol. 2, 1957, pp. 252 - 270.
- 10 WETERING, B.G.M. v.d. De ontwikkeling van een fytoplanktonmodel  
t.b.v. het spaarbekken beheer.  
Discussienota RID, juni 1977.

p.o. box 177

delft

the netherlands