

waterloopkundig laboratorium  
delft hydraulics laboratory

een hypothetisch model van een  
mikro-ecosysteem

AFGEHANDELD

verslag onderzoek

---

R 1237

november 1978

---

een hypothetisch model van een  
mikro-ecosysteem

verslag onderzoek

---

R 1237

november 1978

## INHOUD

Blz.

<u>1. Inleiding</u>	1
<u>1.1 Algemeen</u>	1
<u>1.2 Doel van het onderzoek</u>	1
<u>1.3 Inhoudsverantwoording</u>	1
<u>2. Korte beschrijving van het mikro-ecosysteem</u>	3
<u>3. De basishypothese van het model</u>	4
<u>4. Het prototypemodel uit de literatuur</u>	6
<u>5. Toepassing en uitwerking voor het herbivoren subsysteem van MES</u>	8
<u>6. Formulering van het integrale MES-model</u>	12
<u>7. De resultaten van het MES-model</u>	18
<u>8. Aanbevelingen voor verder onderzoek</u>	20

## LITERATUUR

Bijlage : Kommentaar op " Een hypothetisch model van een mikro-ecosysteem" van Ir. J.H.G. Verhagen.

door : Drs. R. Lingeman, Drs. D. de Zwart, Dr. J. Ringelberg

# Een hypothetisch model van een mikro-ecosysteem

## 1 Inleiding

### 1.1 Algemeen

De voortgang in de ontwikkeling van modellen van aquatische ecosystemen ten behoeve van de waterbeheerder wordt in hoge mate bepaald door de kennistoename van biologische basisprocessen en van samenhangen in het ecosysteem (de systeem-structuur).

Om, enerzijds, de kennis aanwezig in laboratoria van aquatisch ecologisch onderzoek te vertalen in modelvorm, anderzijds de kennistoename van de systeem-structuur mogelijkerwijs te versnellen, is een begin gemaakt met een modelstudie van een aquatisch mikro-ecosysteem.

De gegevens van het beschouwde mikro-ecosysteem zijn afkomstig van dr. J. Ringelberg c.s. van het Limnologisch Laboratorium van de Universiteit van Amsterdam en werden voor dit onderzoek ter beschikking gesteld. Voor de verkregen stimulans en ondersteuning van dit modelonderzoek zijn wij hen zeer erkentelijk.

De oriënterende studie is uitgevoerd in opdracht van de Rijkswaterstaat Delta-dienst Afdeling Milieu-onderzoek.

De studie werd uitgevoerd en gerapporteerd door ir. J.H.G. Verhagen.

### 1.2 Doel van het onderzoek

Onderhavig oriënterend onderzoek heeft een tweeledig doel:

- a. Een aanzet te geven de informatie betreffende biologische deelprocessen uit het lopende onderzoek aan mikro-ecosystemen van Ringelberg c.s. te analyseren, met het oog op een mogelijke inpassing van de informatie in reeds ontwikkelde en nog te ontwikkelen beheersmodellen.
- b. De mogelijkheid te openen via modelbouw de kennistoename van het ecosysteem te bevorderen.

### 1.3 Inhoudsverantwoording

Voor een waarde-oordeel over hypothesen en samenhangen naar voren gebracht in dit rapport is het noodzakelijk te vermelden dat het kommentaar van dr. Ringelberg niet in het rapport is verwerkt maar expliciet is toegevoegd aan

het rapport (bijlage 1).

Dit houdt tevens in dat hiermee een eerste aanzet is gegeven tot de zo noodzakelijke discussie tussen onderzoeker en modelbouwer op het gebied van de biologie van het micro-ecosysteem.

## 2 Korte beschrijving van het mikro-ecosysteem

Het mikro-ecosysteem (MES) bestaat uit drie ruimtelijk gescheiden trofische niveaus opgenomen in een gesloten stromingscircuit.

De drie niveaus zijn: autotroof, herbivoor en mineralisatie (zie ook fig. 1). Het autotrofe subsysteem bevat meerdere soorten algen die elkaar afwisselen in de tijd.

Het herbivore subsysteem bevat de soort *Daphnia magna* en vertoont sterke oscillaties in aantallen.

De samenstelling van het mineraliserende subsysteem is onbekend.

Tijdens het onderzoek werd onder meer het verloop van de algenbiomassa over een periode van ca. 3 jaar gemeten.

De algenbiomassa blijkt te oscilleren in de tijd met een periode van 44 dagen. Een verandering in doorstromingsnelheid met een faktor drie heeft geen verandering van deze periode tot gevolg.

Om de oscillaties in het herbivore subsysteem te reduceren werd het wekelijks oogsten van 25 à 35% van de *Daphnia* populatie toegepast. De oogst werd na analyse weer toegevoegd aan het mineraliserende subsysteem.

Voor een uitgebreide beschrijving van MES wordt verwezen naar ref. [1] en [2].

### 3 De basishypothese van het model

De basishypothese die aan het model ten grondslag ligt is, dat de oscillatie in het mikro-ecosysteem niet door het totale kringloopsysteem wordt veroorzaakt, maar door autonome oscillaties van één bepaald subsysteem namelijk het kompartiment met *Daphnia*'s.

Het oscillerende gedrag van MES zou daarmee door biologische factoren worden bepaald.

De volgende overwegingen hebben bij het ontstaan van deze hypothese een rol gespeeld:

1. Wanneer de subsystemen van MES zich zouden gedragen als eerste orde reactoren kan het totale systeem slechts oscilleren dankzij de terugkoppeling via het gesloten circuit. De frekwentie van de oscillatie bevat dan de circulatiesnelheid of wel het rondpompdebiet. Dit debiet werd door Ringelberg c.s. in de loop van het experiment gevarieerd met een faktor drie. De gemeten oscillatieperiode bleef bij deze variatie echter konstant en wel ca. 44 dagen.  
Konklusie: een of meerdere subsystemen kunnen niet als eerste orde reactoren worden opgevat.
2. Ringelberg c.s. konstateren een sterk fluktuuerend gedrag in de dichtheid van de *Daphnia* populatie. Slechts door oogsten van een bepaald percentage van de *Daphnia* populatie per week (25 à 35%) kan de oscillatie-amplitude binnen redelijke perken worden gehouden.
3. Het handboek "A Treatise on Limnology" Vol. II van Hutchinson maakt melding van studies van Pratt (1943) aan *Daphnia magna* en van Slobodkin (1954) aan *Daphnia obtusa*. Letterlijk aangehaald: "Pratt found that *D. magna* cultivated in 50 cc of pond water at 25°C under conditions in which he believed the food, namely *Chlorella pyrenoidosa*, not to be limiting, exhibited striking oscillation in a period of about forty days".

Door genoemde studies is over de oorzaak van het verschijnsel van de oscillerende *D.* populatie enige opheldering gekomen, zij het dat hierover nog niet alles duidelijk is. Gevonden werd, dat, wanneer de *D.* populatie kunstmatig op een konstant niveau werd gehouden, de groeisnelheid sterk afneemt met toenemende populatiedichtheid, terwijl de sterftesnelheid juist toeneemt met toenemende populatiedichtheid.

Bij een oscillerende *D.* populatie neemt Pratt aan dat het effect van de populatiedichtheid op reproductie en sterfte werkt met een retardatietijd. Dus

de groei- en sterftesnelheden op een bepaald moment  $t$  korresponderen met de populatiedichtheid op een daaraan voorafgaand tijdstip  $t - \tau$ , waarin  $\tau$  de retardatietijd is.



#### 4 Het prototypemodel uit de literatuur

Het eenvoudigste theoretische model dat bovengenoemde oscillaties kan genereren werd naar voren gebracht door Hutchinson (1948).

Deze beschouwt de logistische groei van de soort  $x$  waarin  $r$  de groeisnelheid en  $K$  de maximum populatie, die door voedsel- en ruimteaanbod kan worden onderhouden, dus

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

De modifikatie die Hutchinson vervolgens in deze vergelijking aanbrengt is de introductie van een tijdsvertraging  $\tau$  in de werking van de terugkoppelings-term  $\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ , dus

$$\frac{dx(t)}{dt} = r x(t) \left(1 - \frac{x(t-\tau)}{K}\right) \quad (1)$$

De oplossing van deze vergelijking was ten tijde van Hutchinson minder exact bekend.

May (1974) geeft een overzicht van de uitgebreide mathematische literatuur gewijd aan de kenmerken van deze vergelijking. Het blijkt dat de oplossing een stabiele stationaire limietcyclus bezit voor  $r \tau > \frac{\pi}{2}$ , die onafhankelijk is van de beginkondities. De tijd, nodig om vanuit een gegeven begintoestand deze stationaire limietcyclus te bereiken is gelijk aan een aantal malen de oscillatieperiode, waarbij dit aantal sterk afhankelijk is van de keuze van de beginkonditie.

Tabel I toont de verhouding tussen populatiemaximum en -minimum in de stationaire limietcyclus alsmede de oscillatieperiode beide als functies van het produkt  $r \tau$ . De oscillatie-amplitude blijkt sterk toe te nemen naarmate  $r \tau$  groter wordt ten opzichte van  $\pi/2$ .

Tabel I Eigenschappen van de limietcyclusoplossing van vergelijking (1)  
(uit [4])

$r \tau$	$x_{\max}/x_{\min}$	oscillatieperiode
1,57	1,00	-
1,6	2,56	4,03 $\tau$
1,7	5,76	4,09 $\tau$
1,8	11,6	4,18 $\tau$
1,9	22,2	4,29 $\tau$
2,0	42,3	4,40 $\tau$
2,1	84,1	4,54 $\tau$
2,2	178	4,71 $\tau$
2,3	408	4,90 $\tau$
2,4	1.040	5,11 $\tau$
2,5	2.930	5,36 $\tau$

## 5 Toepassing en uitwerking voor het herbivoren subsysteem van MES

Uitgaande van de basishypothese dat het oscillatiegedrag van MES wordt veroorzaakt door het herbivoren subsysteem dat in essentie beschreven zou kunnen worden door het bovenstaande Hutchinsonmodel (vergelijking (1)), zijn, met gebruikmaking van de informatie uit tabel I, een aantal gevolgtrekkingen te maken.

1. De retardatietijd  $\tau$  moet voor niet te extreme fluktuaties gelijk zijn aan  $\frac{T}{4 \text{ à } 4,4}$  waarin T de oscillatieperiode die gelijk is aan 44 dagen.  
Dus  $\tau = 10 \text{ à } 11$  dagen.
2. De groeisnelheid r in vergelijking (1) ligt voor het optreden van oscillaties, die niet al te extreem mogen zijn, binnen nauwe grenzen vast.  
Uit tabel I;  $\pi/r < r \tau < \sqrt{2}$   
of wel  $0,157 < r < 0,182 \text{ dag}^{-1}$
3. Het oogsten van Daphnia's leidt tot een reductie van de effectieve groeisnelheid  $r_{\text{eff}}$ .  
Omdat de oscillatie-amplitude sterk afneemt met afnemende r heeft oogsten een sterke reductie van de oscillatie-amplitude tot gevolg hetgeen ook door Ringelberg c.s. werd vastgesteld. Het is in principe mogelijk zoveel te oogsten dat de oscillatie geheel verdwijnt namelijk voor  $r_{\text{eff}} < \frac{\pi}{2\tau}$  of  $r_{\text{eff}} < 0,157 \text{ dag}^{-1}$ .  
Bij extreem veel oogsten kan  $r_{\text{eff}} < 0$  waardoor de D. populatie voorgoed verdwijnt.
4. De insteltijd van MES wordt alleen al door de insteltijd van het herbivoren subsysteem op zijn minst gelijk aan een aantal malen de oscillatieperiode. De insteltijd is sterk afhankelijk van de keuze van de beginvoorwaarde dus van de dichtheid en de voorgeschiedenis van de Daphnia populatie ten tijde van het starten van het experiment. In het praktische streven om de insteltijd van MES te verkorten verdient het dus aanbeveling aan deze relatie aandacht te besteden. Wanneer zoveel geoogst wordt dat de oscillatie geheel verdwijnt wordt de insteltijd van het herbivoren subsysteem aanzienlijk korter en wel een aantal malen (zeg 3x)  $r_{\text{eff}}^{-1}$  in dagen.

Het model voor het herbivoren subsysteem kan vervolgens nader uitgewerkt worden. Is  $x_B$  de concentratie van de Daphnia biomassa uitgedrukt in bijvoorbeeld mgN/l dan moet  $x_B$  voldoen aan:

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B (G_B - D_B) - x_B D_o \quad (2)$$

waarin  $G_B$  de groeisnelheid van de Daphnia populatie in dag<sup>-1</sup>

$D_B$  de sterftesnelheid van de D. populatie in dag<sup>-1</sup>

$D_0$  de oogstsnelheid in dag<sup>-1</sup>

Er wordt eens per week 25 à 35% geoogst.

Dit diskrete oogsten wordt gemakshalve in model vervangen door een kontinu oogstproces. Voor een stationaire Daphnia populatie geldt dan:

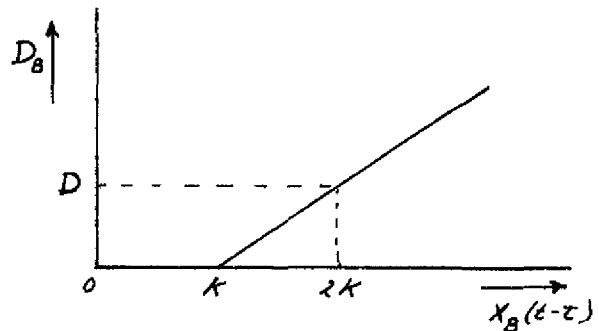
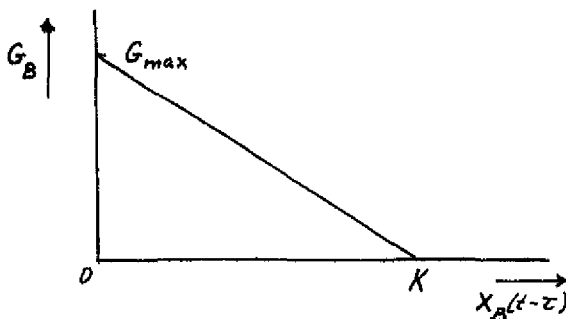
$$e^{7D_0} - 1 = 0,25 \text{ à } 0,35$$

of wel  $D_0 = \frac{1}{7} \ln(1,25 \text{ à } 1,35) = 0,032 \text{ à } 0,043 \text{ dag}^{-1}$ .

Groei- en sterftesnelheid worden afhankelijk gesteld van de populatiedichtheid op een tijdstip  $\tau$  terug en wel als volgt:

$$\left. \begin{aligned} G_B(t) &= G_{\max} \left(1 - \frac{x_B(t-\tau)}{K}\right) && \text{voor } x_B(t-\tau) \leq K \\ &= 0 && \text{voor } x_B(t-\tau) > K \\ D_B(t) &= D \left(\frac{x_B(t-\tau)}{K} - 1\right) && \text{voor } x_B(t-\tau) > K \\ &= 0 && \text{voor } x_B(t-\tau) \leq K \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

In grafische vorm:



Invullen van (3) in (2) geeft:

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B (G_{\max} - D_0) \left[1 - \frac{x_B(t-\tau)}{K_1}\right] \quad \text{voor } x_B(t-\tau) \leq K \text{ en } \frac{K_1}{K} = \frac{G_{\max} - D_0}{G_{\max}}$$

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B (D - D_0) \left[1 - \frac{x_B(t-\tau)}{K_2}\right] \quad \text{voor } x_B(t-\tau) > K \text{ en } \frac{K_2}{K} = \frac{D - D_0}{D}$$

De retardatie kan als volgt geïnterpreteerd worden: Dat de groeisnelheid reageert op de populatiedichtheid met een retardatietijd  $\tau = 10 \text{ à } 11$  dagen kan samenhangen met de duur van de reproductiefase.

Gesteld dat de volwassen Daphnia als reactie op de momentane populatiedichtheid de daaraan gekoppelde informatie "reproductieremming" doorgeeft aan het

embryo, dan wordt deze informatie pas een tijdsduur  $\tau =$  levensduur embryonale stadium + levensduur preadult stadium, later tot uiting gebracht.

Hutchinson geeft waarden van de duur van het embryonale stadium van 3 tot 5 dagen afhankelijk van de temperatuur en van de preadult fase ca. 7 dagen eveneens temperatuurafhankelijk.

De waarde  $\tau = 10 \text{ à } 12$  dagen lijkt op grond hiervan niet onrealistisch.

De retardatietijd in de sterftesnelheid is gemakshalve eveneens gelijk aan  $\tau$  genomen, maar zou echter zonder het gedrag van het model essentieel te veranderen (niet te veel) van  $\tau$  kunnen verschillen.

De betekenis van de retardatie in de sterfte is dat de informatie over de momentane populatiedichtheid pas na  $\tau$  dagen tot uitdrukking komt in sterfte.

Deze  $\tau$  is daarmee een maat voor de duur van het ziekbed. Informatie of een duur van  $10 \text{ à } 11$  dagen in dit verband realistisch is staat vooralsnog niet ter beschikking.

Met betrekking tot de grootte van de koëfficiënten  $G_{\max}$ ,  $D$  en  $K$  kan het volgende vermeld worden. Voor het optreden van oscillaties met aanvaardbare amplitude zou moeten gelden

$$0,157 < G_{\max} - D_0 < 0,182 \text{ dag}^{-1}$$

en

$$0,157 < D - D_0 < 0,182 \text{ dag}^{-1}$$

of wel

$$G_{\max} \approx D \approx 0,2 \text{ dag}^{-1}$$

Gegevens over  $G_{\max}$  uit de literatuur liggen in dezelfde grootte-orde. Over

$D_{\max}$  werden geen gegevens gevonden. De waarde van  $K$  de "carrying capacity" kan worden afgeleid uit de gemiddelde dichtheid van de Daphnia biomassa.

Deze bedraagt namelijk ca.  $0,8 K$  ( $0,8 \approx \frac{G_{\max} - D_0}{G_{\max}} \approx \frac{D - D_0}{D}$ ).

In de later te vermelden berekeningen werd  $K$  gesteld op  $5 \text{ mgN/l}$ .

Over de invloed van voedselbeperking op de groei- en sterftesnelheid van de Daphnia populatie kan het volgende gesteld worden. Naar de mening van Ringelberg c.s. speelt voedselbeperking voor de herbivoren in het hier beschouwde grote mikro-ecosysteem, indien al aanwezig, geen rol van betekenis.

In het model kunnen wij daarom volstaan met de volgende ruwe schematisatie.

$D_B$  onafhankelijk van het voedselaanbod:

$$G_{\max} = \tilde{C}_{\max} H(N_a) \tag{5}$$

$$\begin{aligned} \text{waarin } H(N_a) &= 1 \quad \text{voor } N_a \geq N_m \\ H(N_a) &= 0 \quad \text{voor } N_a < N_m \end{aligned}$$

$N_a$  = de concentratie algen plus excretieprodukten van de Daphnia populatie in het herbivoren kompartiment.

$N_m$  = de waarde van  $N_a$  waarbeneden voedselbeperking optreedt.

In de berekeningen werd  $N_m$  arbitrair gesteld op 0,01 mg/l stikstof.

## 6 Formulering van het integrale MES-model

Opgesteld wordt de balans van één nutriënt die beperkend wordt verondersteld voor de algengroei.

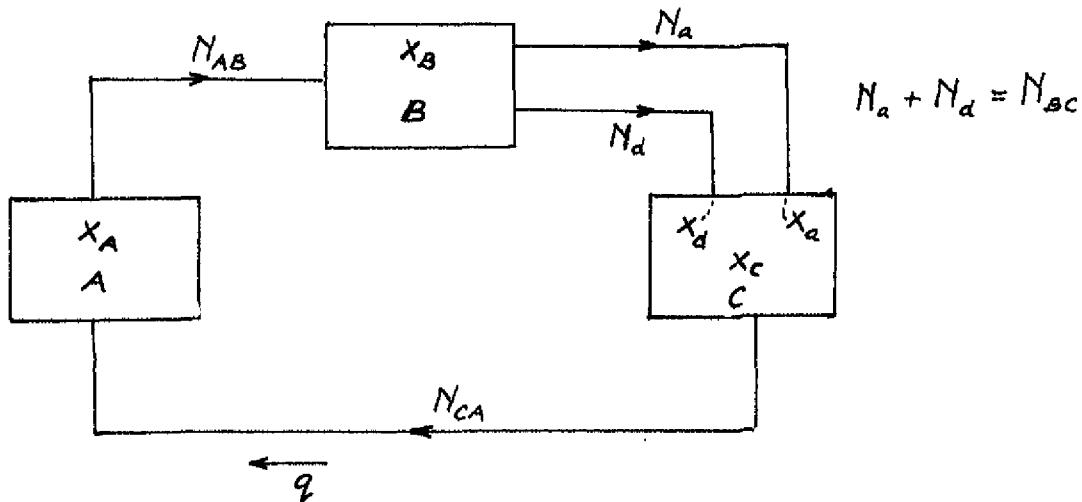
Hiervoor komen in aanmerking P, N of een onbekende stof.

Gekozen werd stikstof als groeibeperkende nutriënt.

Deze keuze is gebaseerd op

1. De mondeling gegeven informatie van Ringelberg, dat de gekonstateerde geelkleuring van algen zou kunnen wijzen op stikstofbeperking.
2. Het gegeven dat gemeten fosfaatconcentraties afkomstig van het mineraliserend subsysteem niet of nauwelijks bleken te oscilleren.
3. Een onbekende stof als groeibeperkende nutriënt, alhoewel door Ringelberg niet uitgesloten (mondellinge informatie), weinig houvast biedt bij verifi-  
katie.

Schema van de stikstofkringloop in het mikro-ecosysteem.



Figuur 1

Betekenis van symbolen uit het schema:

- A vat met autotrofen (algen), volume = Vol A in l
- B vat met herbivoren (Daphnia), volume = Vol B in l
- C vat met mineraliseerders, volume = Vol C in l
- $x_A$  concentratie algenbiomassa uitgedrukt in mgN/l
- $x_B$  concentratie Daphnia biomassa uitgedrukt in mgN/l
- $x_C$  concentratie organische stof + bacteriën in vat C uitgedrukt in mgN/l
- q debiet in het circuit uitgedrukt in l/dag

- $N_{AB}$     konzentratie N in leiding van A naar B in mgN/l  
 $N_{BC}$     konzentratie N in leiding van B naar C, vermeerderd met de hoeveelheid  
         geogste Daphnia per dag en per eenheid Vol B gedeeld door het debiet q,  
         alles uitgedrukt in mgN/l  
 $N_{CA}$     konzentratie N in leiding van C naar A in mgN/l.

$N_{BC}$  wordt opgebouwd gedacht uit twee bijdragen  $N_a$  en  $N_d$

$$N_{BC} = N_a + N_d$$

Hierin is:

$N_a$  de N konzentratie in de leiding van B naar C afkomstig van

- a. algen die niet door Daphnia werden gekonsumeerd
- b. uitscheidingsprodukten van Daphnia

$N_d$  de N konzentratie in het transport van B naar C afkomstig van

- c. dode Daphnia's
- d. geogste Daphnia's.

Verder is:

$x_a$  de N konzentratie in het decomposer vat afkomstig van niet gekonsumeerde algen plus uitscheidingsprodukten van Daphnia

$x_d$  de N konzentratie in het decomposer vat afkomstig van dode en geogste Daphnia's.

De totale hoeveelheid stikstof in het mikro-ecosysteem wordt konstant verondersteld en gelijk aan  $N_{tot}$  uitgedrukt in mgN.

$$N_{tot} = N_{AB} \text{ Vol A} + N_a \text{ Vol B} + x_B \text{ Vol B} + N_{CA} \text{ Vol C} + (x_a + x_d) \text{ Vol C} \quad (6)$$

A. De vergelijkingen voor het autotrofe subsysteem.

Aanname: 1) Groei- en mineralisatiesnelheid van algen in A zijn snel ten opzichte van de verdunningstijd van A. Dat wil zeggen een verandering in  $N_{AB}$  geeft een verandering in  $x_A$  die verwaarloosbaar nauwlijkt gezien op de tijdschaal van de verblijftijd van het water in vat A

2) De stikstofkonzentratie waarbij groeiremming van algen voor N-tekort van betekenis wordt is klein ten opzichte van  $N_{AB}$ .

Resultaat van beide aannamen:



$$x_A = N_{AB} \quad (7)$$

$$\text{Vol A } \frac{dN_{AB}}{dt} = q(N_{CA} - N_{AB}) \quad (8)$$

is behoudswet van N in vat A.

De vergelijkingen voor subsysteem A kunnen, indien nodig, gemakkelijk worden gemodificeerd, zonder dat de essentie van het modelgedrag wordt aangetast. Bij het opstellen van de behoudswet voor  $N_a$  in het herbivoren kompartiment wordt aangenomen dat dode Daphnia's direkt uit B verdwijnen via bezinken en afvoer. Kompartiment B bevat dus slechts de levende Daphnia biomassa,  $x_B$  plus het voedsel voor de Daphnia's  $N_a$ .

De behoudswet voor  $N_a$  luidt dan

$$\text{Vol B } \frac{dN_a}{dt} = q(N_{AB} - N_{BC}) - \text{Vol B } \frac{dx_B}{dt} \quad (9)$$

en de behoudswet voor  $N_d$

$$q N_d = D_o \text{ Vol B } x_B + D \text{ Vol B } x_B \left[ \frac{x_B(t-\tau)}{K} - 1 \right] \quad \text{voor } x_B(t-\tau) > K$$

$$= D_o \text{ Vol B } x_B \quad \text{voor } x_B(t-\tau) \leq K \quad (10)$$

C. De vergelijkingen voor het mineraliserend subsysteem kunnen als volgt worden omschreven.

De nog niet gemineraliseerde zoöplankton biomassakonzentratie in het decomposer vat is  $x_d$ .

$x_d$  voldoet aan

$$\text{Vol C } \frac{dx_d}{dt} = q N_d - K_d x_d \text{ Vol C} \quad (11)$$

waarin  $K_d$  de mineralisatiesnelheid van  $x_d$ .

De nog niet gemineraliseerde algen + excretieproduktenkonzentratie in het decomposer vat is  $x_a$ .

$x_a$  voldoet aan

$$\text{Vol C } \frac{dx_a}{dt} = q N_a - K_a x_a \text{ Vol C} \quad (12)$$

waarin  $K_a$  de mineralisatiesnelheid van  $x_a$ .

Verondersteld wordt in de simulatieberekening  $K_d \ll K_a$ .

De behoudswet voor de gemineraliseerde stikstofconcentratie in vat C luidt

$$\text{Vol C} \frac{dN_{CA}}{dt} = -q N_{CA} + K_a x_a \text{ Vol C} + K_d x_d \text{ Vol C} \quad (13)$$

Kontrolle.

De totale hoeveelheid stikstof in het mikro-ecosysteem moet konstant zijn dus

$$\begin{aligned} \frac{dN_{\text{tot}}}{dt} = 0 &= \underbrace{(N_{CA} - N_{AB})}_{\text{Vol A} \frac{dN_{ab}}{dt}} q + q \underbrace{(N_d + N_a)}_{\text{Vol C} \frac{d}{dt}(x_d + x_a)} - \text{Vol C} (K_d \cdot x_d + K_a \cdot x_a) + \\ & -q N_{CA} + (K_a \cdot x_a + K_d \cdot x_d) \text{ Vol C} + q \underbrace{(N_{AB} - N_{BC})}_{\text{Vol B} \left( \frac{dN_a}{dt} + \frac{dx_B}{dt} \right)} = 0 \text{ klopt.} \end{aligned}$$

Het model kan als volgt worden samengevat.

Vergelijkingen:

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B \left[ \tilde{G}_{\max} H(N_a) - D_o \right] \left[ 1 - \frac{x_B(t-\tau)}{K_1} \right] \quad \text{voor } x_B(t-\tau) \leq K$$

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B \left[ D - D_o \right] \left[ 1 - \frac{x_B(t-\tau)}{K_2} \right] \quad \text{voor } x_B(t-\tau) > K$$

waarin  $\frac{K_1}{K} = \frac{G_{\max} - D_o}{G_{\max}}$

$$\frac{K_2}{K} = \frac{D - D_o}{D}$$

$$\begin{aligned} H(N_a) &= 1 \quad \text{voor } N_a \geq N_m \\ &= 0 \quad \text{voor } N_a < N_m \end{aligned}$$

$$N_d = \frac{D_o \text{ Vol B}}{q} x_B + \frac{D \text{ Vol B}}{q} x_B \left[ \frac{x_B(t-\tau)}{K} - 1 \right] \quad \text{voor } x_B(t-\tau) > K$$

$$= \frac{D_o \text{ Vol B}}{q} x_B \quad \text{voor } x_B(t-\tau) \leq K$$

$$\frac{dx_d}{dt} = \frac{q}{\text{Vol C}} N_d - K_d x_d$$

$$\frac{dx_a}{dt} = \frac{q}{\text{Vol C}} N_a - K_a x_a$$

$$\frac{dN_{CA}}{dt} = - \frac{q}{\text{Vol C}} N_{CA} + K_a x_a + K_a x_d$$

$$\frac{dN_{AB}}{dt} = \frac{q}{\text{Vol A}} (N_{CA} - N_{AB})$$

$$\frac{dN_a}{dt} = \frac{q}{\text{Vol B}} (N_{AB} - N_{BC}) - \frac{dx_B}{dt}$$

$$N_a + N_d = N_{BC}$$

$$N_{AB} = x_a$$

$$N_{\text{tot}} = N_{AB} \text{ Vol A} + (N_a + x_B) \text{ Vol B} + (N_{CA} + x_a + x_d) \text{ Vol C}$$

Beginvoorwaarden:

Voor  $t = 0$  Gegeven  $N_{AB}$ ,  $N_{CA}$ ,  $N_{\text{tot}}$  (waaruit  $N_a$  op  $t = 0$  volgt),  $x_d$ ,  $x_a$   
 Voor  $-\tau \leq t \leq 0$  Gegeven  $x_B$

Parameterwaarden:

Vaste waarden Vol A = 100 l

Vol B = 7,5 l

Vol C = 56 l

Debiet  $q$ ; twee waarden 7,2 l/dag respektievelijk 21,6 l/dag.

De berekeningen worden uitgevoerd voor de volgende gekozen parameterwaarden:

$$\begin{aligned} \tilde{G}_{\text{max}} &= 0,2 \text{ dag}^{-1} & D &= 0,2 \text{ dag}^{-1} & \tau &= 11 \text{ dagen} \\ K &= 5 \text{ mgN/l} & K_a &= 0,02 \text{ dag}^{-1} \\ K_d &= 0,02 \text{ respektievelijk } 0,04 \text{ dag}^{-1} \\ D_o &= 0,02 \text{ respektievelijk } 0,04 \text{ dag}^{-1} \\ N_m &= 0,01 \text{ mgN/l} \\ N_{\text{tot}} &= 234,7 \text{ mgN} \end{aligned}$$

Met als beginvoorwaarden:

$$N_{AB} = N_{CA} = 0,5 \text{ mgN/l}$$

$$N_a = 0,48 \text{ mgN/l (volgt uit overige gegevens)}$$

$$x_d = 2 \text{ mgN/l}$$

$$x_a = 0,6 \text{ mgN/l}$$

$$x_B = 1 \text{ mgN/l voor } -\tau \leq t \leq 0$$

De oplossing is na een insteltijd van 50 tot ca. 400 dagen in een stationaire limietcyclus die onafhankelijk is van de beginvoorwaarden met uitzondering van de waarde  $N_{tot}$  die via vergelijking (6) ook in de beginvoorwaarden naar binnen komt.

Zie figuren 2, 3 en 4 voor de rekenuitvoer.

## 7 De resultaten van het MES-model

Een aantal oplossingen van de uitgevoerde simulatieberekeningen is weergegeven in de figuren 2, 3 en 4 waarin  $q$  en  $D_0$  werden gevarieerd.

Uit de resultaten blijkt:

1. De demping van MES voor de opgedrongen oscillatie afkomstig van het herbivoren subsysteem is opvallend groot.  
De demping wordt veroorzaakt, enerzijds door de langzame mineralisatiesnelheid in het mineraliserend subsysteem, anderzijds door de grote berging van de kompartimenten A en C ten opzichte van B.
2. Meer oogsten heeft een reductie van de oscillatie-amplitude tot gevolg. Het verband volgt in grote lijnen uit tabel I door voor  $r$   $\tau$  te nemen  $(G_{\max} - D_0) \tau$  en de bijbehorende waarde van  $x_{B_{\max}}/x_{B_{\min}}$  af te lezen.
3. Een verhoging van het debiet met een faktor 3 heeft geen invloed op de oscillatieperiode. Deze blijft ca. 44 dagen.  
Dat het model een periode van  $\approx 44$  dagen berekent is geen opbrengst van het model maar een direkt gevolg van de hierop gebaseerde keuze van  $\tau$ .
4. Een verhoging van het debiet met een faktor 3 heeft een geringe reductie van het gemiddelde niveau van de algenbiomassa tot gevolg. De oscillatie-amplitude wordt hierbij nauwelijks aangetast.
5. De insteltijd van MES wordt bepaald door twee factoren:
  - a. de traagheid van de mineralisatie van dode Daphnia's  $K_d = 0,02 \text{ à } 0,04 \text{ dag}^{-1}$ .  
Hieruit volgt een insteltijd van het mineraliserend kompartiment van ca.  $3/0,02 \text{ à } 0,04 = \text{ca. } 100$  dagen.
  - b. de insteltijd van het herbivoren kompartiment, die op zich weer sterk afhankelijk is van de keuze van de beginkonditie in de dichtheid en voorgeschiedenis van de Daphnia populatie.  
De insteltijd kan vele malen de oscillatieperiode bedragen.
6. Een reductie van de mineralisatiesnelheid (niet in grafiek weergegeven) heeft een toename van de biomassa in het mineraliserend subsysteem tot gevolg en een geringe reductie in de oscillatie-amplitude van de algenbiomassa.
7. De groei van de Daphnia populatie wordt tijdens de stationaire cyclus niet door voedselgebrek beperkt. De voedselbeperking speelt eerder een rol bij een laag dan bij een hoog doorstroomdebiet.
8. De berekende relatieve oscillatie-amplitude van de biomassa-algen is veel lager dan de gemeten relatieve oscillatie-amplitude (onder relatief te

verstaan de verhouding momentane waarde/gemiddelde waarde).

Om de oscillatie-amplitude in de algenbiomassa in de berekening belangrijk te verhogen staan onvoldoende wegen open. Verhoging van het evenwichtsniveau in de Daphnia populatie (verhoging van K waarde) heeft weliswaar effect maar kan niet sterk worden opgevoerd in verband met de dan snel optredende voedselbeperking. Een verandering van de mineralisatiesnelheid heeft weinig invloed op de berekende oscillatie-amplitude.

Het model faalt dus in een kwantitatief juiste weergave van dit aspect. Wellicht is de oorzaak gelegen in het onjuist modeleren van de relatie nutriëntenconcentratie - algenbiomassa. Mogelijk heeft een kleine verschuiving in nutriëntensamenstelling van de invoer een veel grotere verschuiving in algenbiomassa tot gevolg. De studie van dit aspect zou buitengewoon interessant kunnen zijn en van groot belang voor de waterbeheerder. De gegevens uit het MES-onderzoek zijn hierbij essentieel.

## 8 Aanbevelingen voor verder onderzoek

Een eerste stap op het vervolg van deze oriënterende studiefase is in feite gedaan door dit rapport voor te leggen aan Ringelberg c.s. met de vraag om commentaar over de inhoud (zie bijlage).

Het vervolg van het onderzoek wordt in grote mate door het resultaat van deze beoordeling bepaald.

In geval de uitgangshypothese en verwerking in grote lijnen aanvaardbaar worden geacht kunnen onzerzijds de volgende mogelijkheden voor verder onderzoek in overweging worden gegeven.

1. Modeleren van de Daphnia populatiedynamiek in grotere mate van detail, waarbij introductie van verschillende levensstadia.  
Wanneer naar de mening van biologen dit oscilleren tengevolge van ruimtegebrek slechts betekenis heeft voor deze specifieke laboratoriumsituatie en niet onder veldomstandigheden heeft voortzetting van het onderzoek in deze richting voor de waterbeheerder weinig betekenis.
2. Modeleren van de mineralisatie in grotere mate van detail, ter verkrijging van informatie over mineralisatiesnelheden van verschillende stoffen.  
Het belang hiervan lijkt mede gezien in het licht van WABASIM groot.
3. Mogelijk de belangrijkste voortzetting voorzover door ons op dit moment kan worden overzien is de beschrijving van de relatie algendynamiek - nutriëntendynamiek. Door Ringelberg c.s. wordt gekonstateerd dat maxima en ook minima in algenbiomassa gepaard gaan met het dominant voorkomen van zeer bepaalde algensoorten.

De relatie algensuccessie - nutriëntentoevoer is voor de waterbeheerder van het grootste belang, temeer wanneer zou blijken dat een geringe verschuiving in de nutriëntensamenstelling van het water een veel grotere verschuiving in algenbiomassa en algensoorten tot gevolg heeft.

Opgemerkt kan worden dat ook hier een relatie kan worden gelegd met het hydrobiologisch model, dat in het kader van WASABIM ontwikkeld werd.

Het autotrofe subsysteem van MES zou in principe verifikatiemateriaal kunnen leveren voor bovengenoemd model. Een modelstudie langs de weg van aftasten van hypothesen zoals in dit rapport gestart zou tot meer procesinzicht kunnen leiden waardoor beheersmodellen meer wetenschappelijk kunnen worden onderbouwd en verbeterd.

In geval de basis van het model mede gezien de modelresultaten als niet acceptabel wordt verworpen, kan onzerzijds worden voorgesteld in onderling

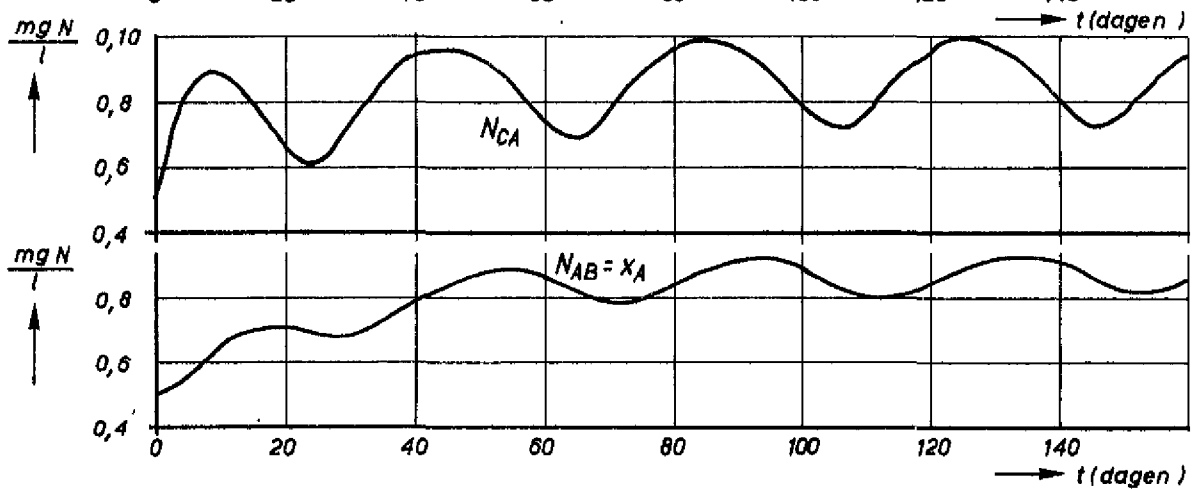
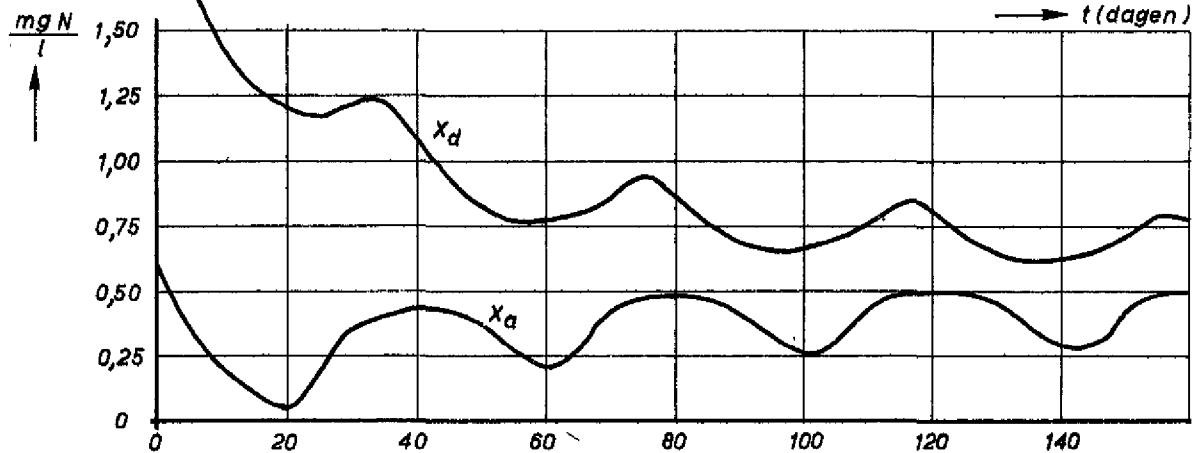
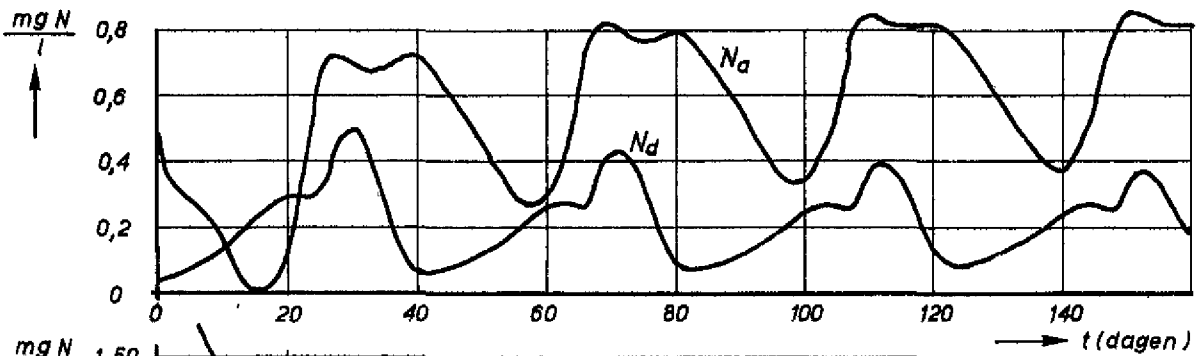
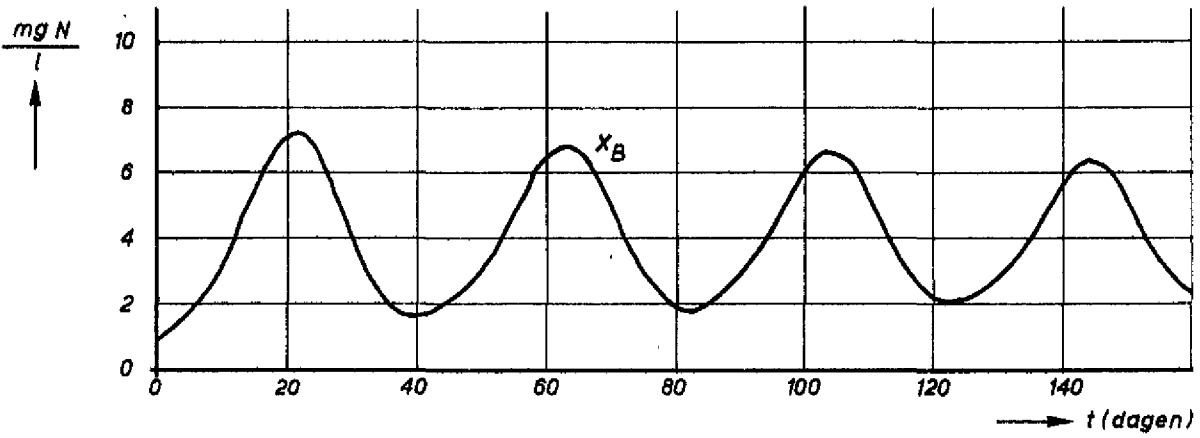
overleg met Ringelberg c.s. te komen tot nieuwe hypothesen ter verklaring van gemeten verschijnselen waarvan de uitwerking in een model kan worden afgetaast.



## LITERATUUR

- 1 Ringelberg, J., 1977. Properties of an aquatic micro-ecosystem.  
II Steady-state phenomena in the autotrophic subsystem.  
Helgoländer wiss. Meeresunters., 30, 134-143.
2. Ringelberg, J. and Kersting, K., Properties of an aquatic micro-ecosystem.  
I General introduction to the prototypes. In press. Arch. Hydrobiol.
3. Bruning, K., Lingeman, R. and Ringelberg, J., Properties of an aquatic micro-ecosystem.  
III Development of the decomposer subsystem and the phosphorus output stability.
4. May, R.M., Stability and Complexity in Model Ecosystems, 1974.  
Princeton Univ. Press.
5. Hutchinson, G.E., 1967, A treatise on Limnology, Vol. II,  
New York, Wiley.

$q = 7,2 \text{ l.dag}^{-1}$   
 $D_0 = 0,04 \text{ dag}^{-1}$   
 $K_d = 0,04 \text{ dag}^{-1}$



HET VERLOOP VAN BIOMASSA EN NUTRIËNTEN IN DE  
VERSCHILLENDE KOMPARTIMENTEN

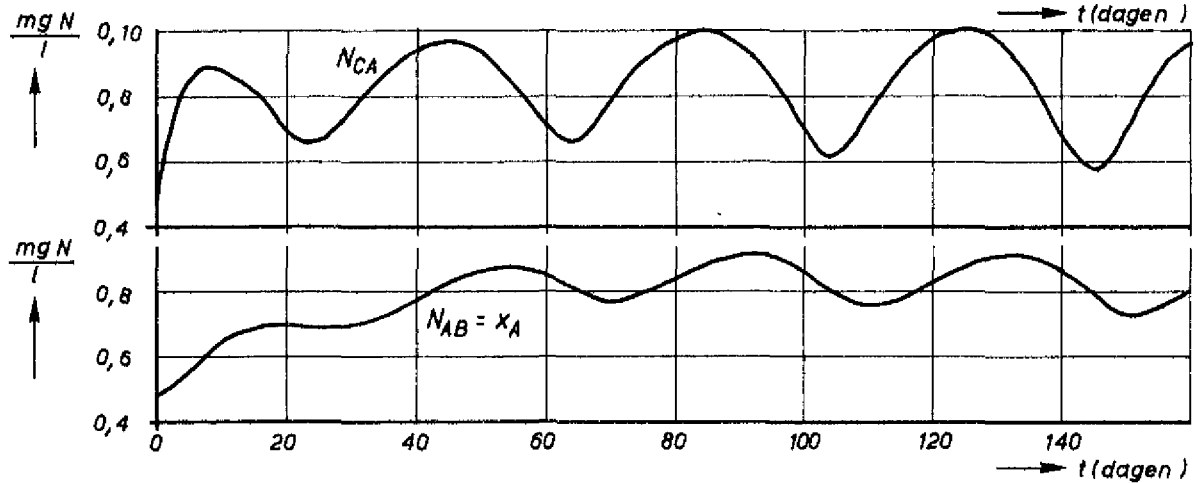
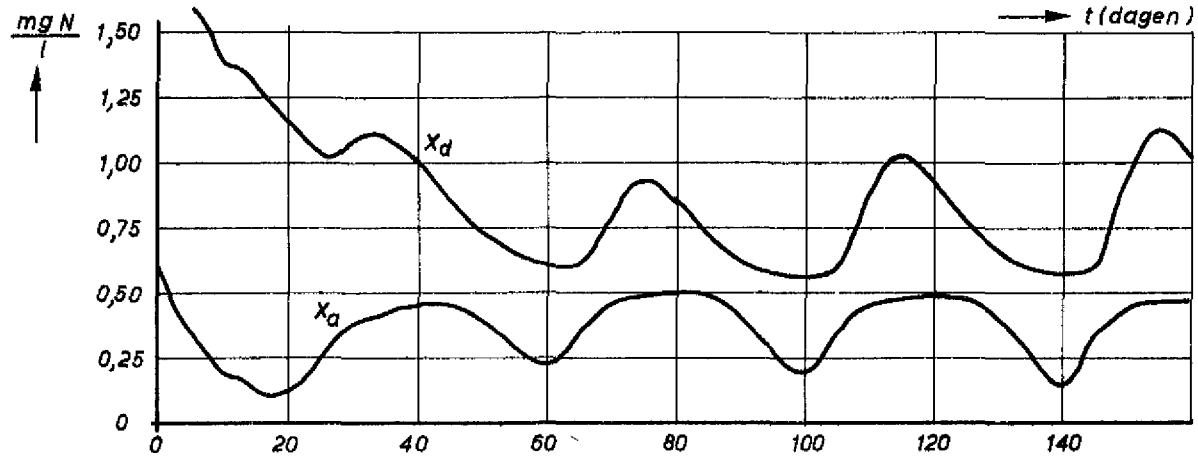
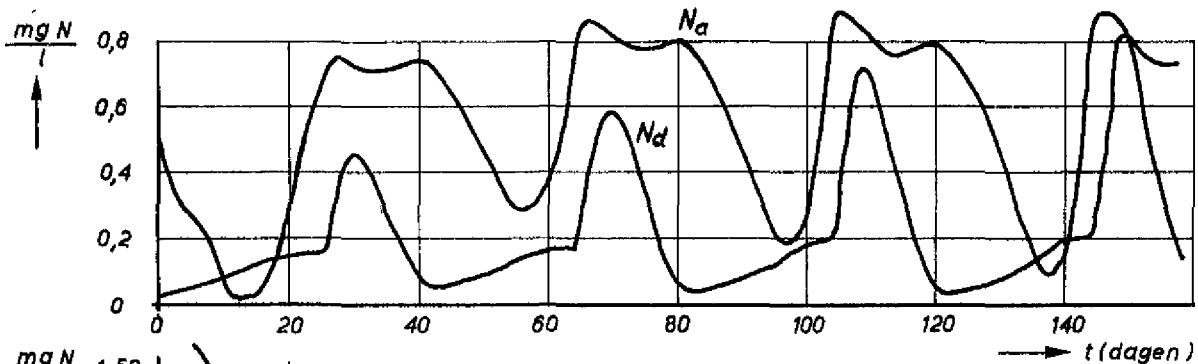
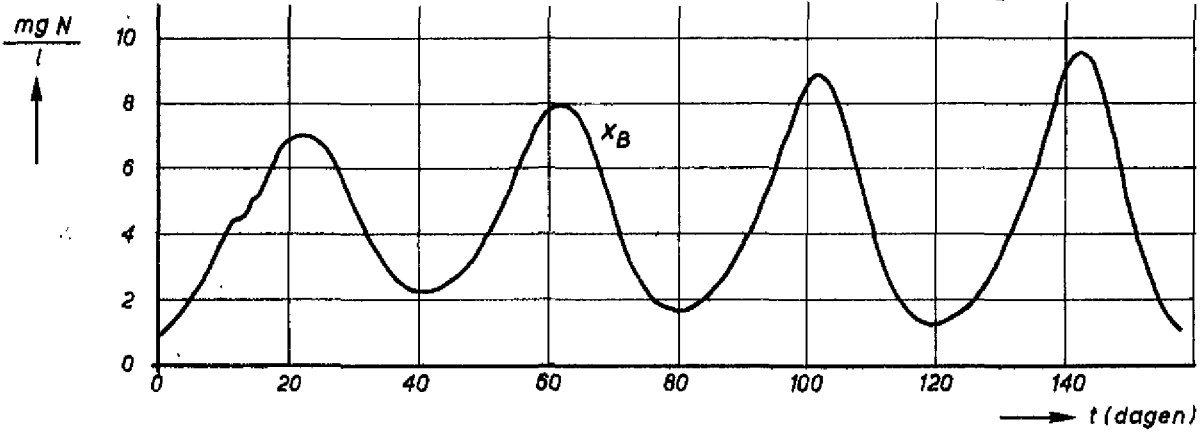
ϕ

A4

$$q = 7,2 \text{ l.dag}^{-1}$$

$$D_o = 0,02 \text{ dag}^{-1}$$

$$K_d = 0,04 \text{ dag}^{-1}$$

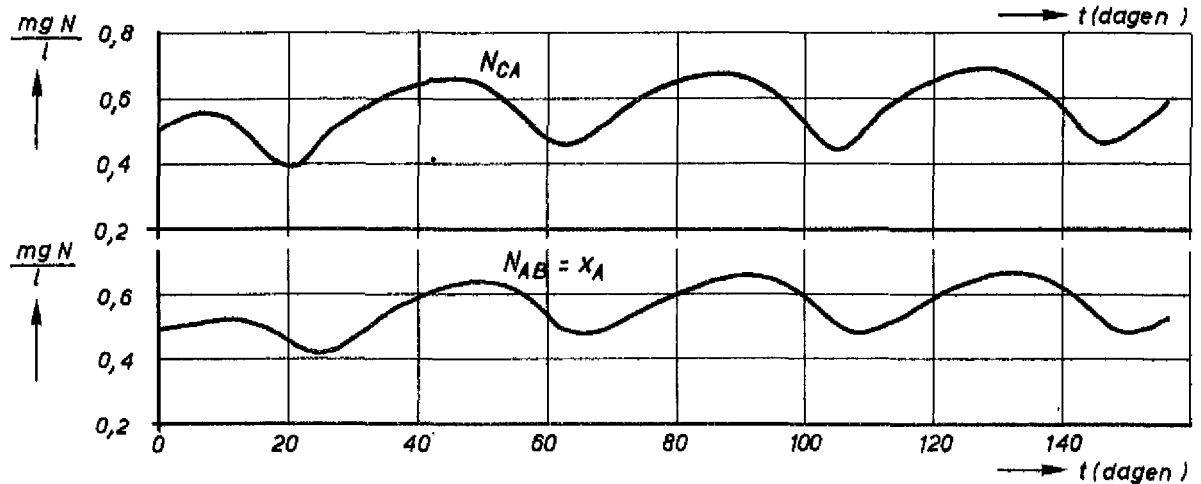
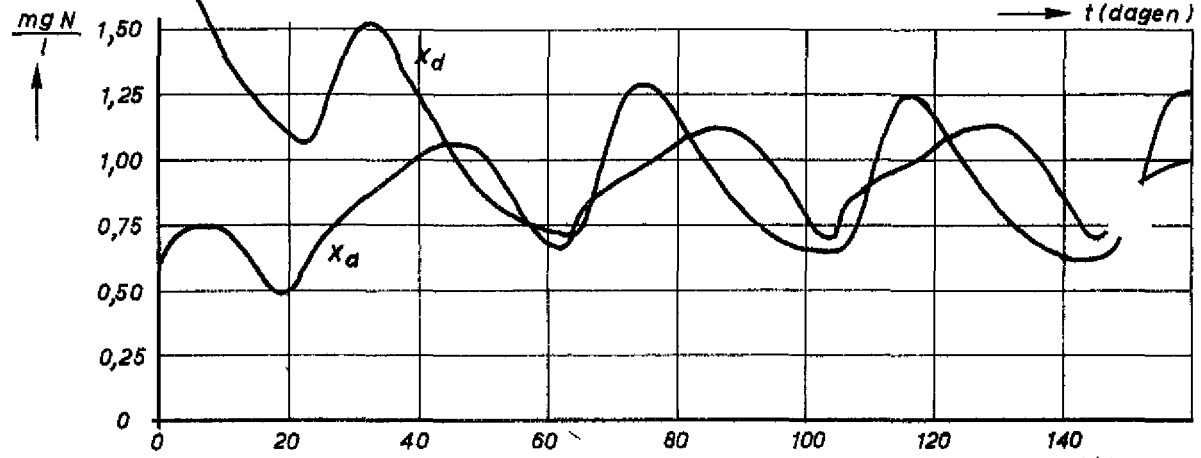
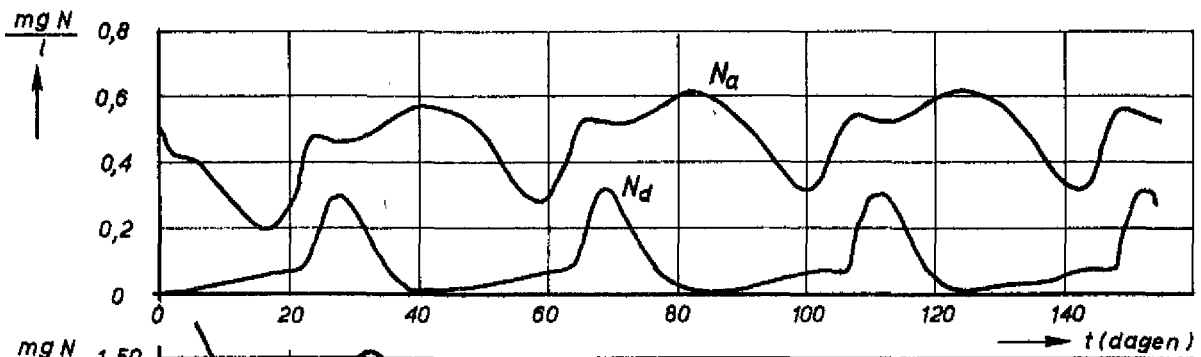
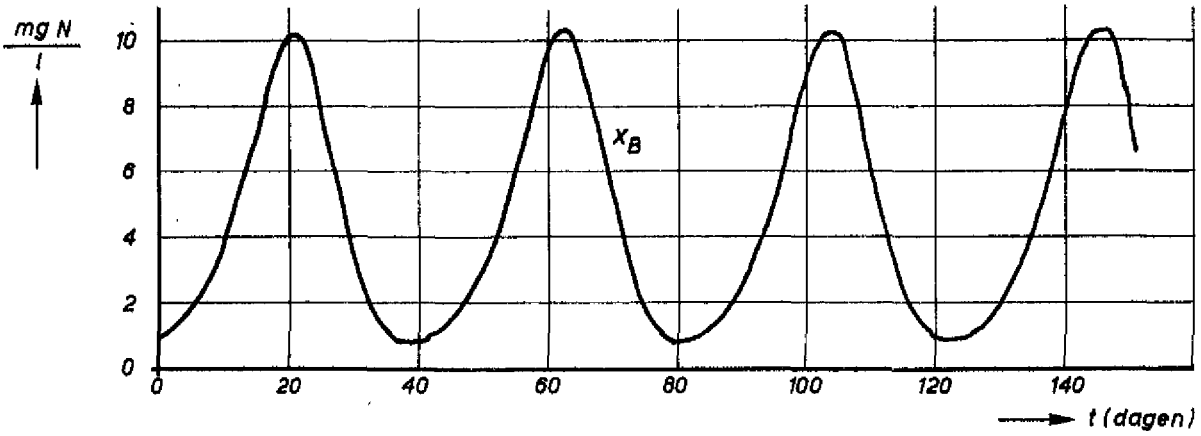


HET VERLOOP VAN BIOMASSA EN NUTRIËNTEN IN DE  
VERSCHILLENDE KOMPARTIMENTEN

cb

A4

$q = 21,6 \text{ l.dag}^{-1}$   
 $D_0 = 0,02 \text{ dag}^{-1}$   
 $K_d = 0,04 \text{ dag}^{-1}$



HET VERLOOP VAN BIOMASSA EN NUTRIËNTEN IN DE  
VERSCHILLENDE KOMPARTIMENTEN

cb

A4

## BIJLAGE I

### Kommentaar op "Een hypothetisch model van een mikro-ecosysteem" van Ir. J.H.G. Verhagen.

door : Drs. R. Lingeman, Drs. D. de Zwart, Dr. J. Ringelberg

Aan de mogelijkheid, dat de geconstateerde oscillaties in de algenbiomassa opgewekt zou kunnen worden door oscillaties in de herbivorenpopulatie (*Daphnia magna*) is door ons nooit gedacht. De hypothese is aantrekkelijk omdat zij een nieuwe, mogelijke rol van het zooplankton in de gemeenschap van de open waterzone vertolkt, die het onderzoek richten kan. Er zullen echter aan een paar voorwaarden voldaan moeten worden om de biologische plausibiliteit te waarborgen. Hierop wordt nader ingegaan onder "Aanbevelingen voor verder onderzoek".

Op pagina 3 onder 1 wordt vermeld dat de oscillatieperiode van ca. 44 dagen in de algenbiomassa konstant bleef ook na verhogen van de doorstroomsnelheid. Dit is niet juist. Weliswaar staat in Ringelberg 1977 een hinderlijke drukfout die oorzaak kan zijn van deze uitspraak maar uit tekst en figuren blijkt dat verhogen van de doorstroomsnelheid de frequentie doet veranderen. Het komt ons voor, dat dit de uitwerking van de basishypothese in het model niet essentieel aantast.

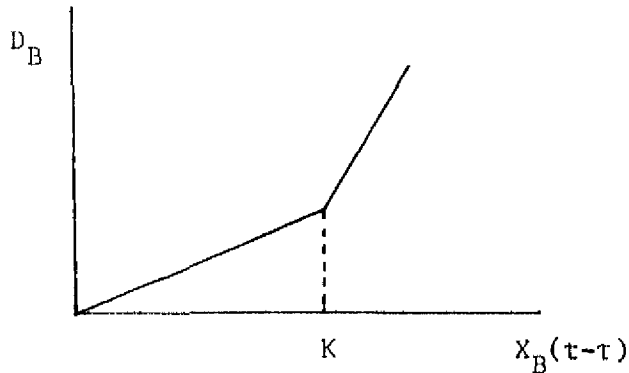
Ter vergelijking met de waarden in Tabel I (p. 7) worden hier enkele schattingen gegeven gebaseerd op een serie kweken van *Daphnia magna* (Rinsema 1955, doctoraalverslag, Limnologisch Laboratorium) Periodetijd: 55-60 dagen;  $r \approx 0.13 \text{ dag}^{-1}$ ;  $x_{\text{max}}/x_{\text{min}} \approx 9$ . Hieruit volgt een  $\tau \approx 13$  dagen als tijdsvertraging hetgeen als generatietijd niet onwaarschijnlijk is.

Op pagina 9 worden de groei en sterftesnelheden afhankelijk van de populatiedichtheid gesteld. O.a. voor *D. magna* is bekend dat de ei-productie afneemt met de toename in populatiedichtheid. Ook een verhoging van de sterftesnelheid is onder deze omstandigheden geconstateerd. Het is echter niet realistisch om  $D_B = 0$  te stellen

voor  $X_B(t-\tau) < K$ . Waarschijnlijker is voor

$$X_B(t-\tau) < K \text{ dan } D_B(t) = D \cdot X_B(t-\tau)$$

$$X_B(t-\tau) \geq K \text{ dan } D_B(t) = D \cdot X_B(t-\tau) + D \left( \frac{X_B(t-\tau)}{K} - 1 \right)$$



De "reproduktieremming" op p. 9-10 moet gezien worden als een vermindering van de ei-aanleg in het ovarium. Het woord embryo daarom door ovarium vervangen. De waarden van  $\tau = 10$  à  $12$  vgl. Hutchinson komen overeen met onze ervaringen.

De retardatietijd in sterftesnelheid kan biologische inhoud gegeven worden bijvoorbeeld met incubatietijd voor ziekten. Wij hebben geobserveerd dat bij hoge populatiedichtheden o.a. schimmelinfecties optreden. Over de duur van het "ziekbed" zouden we slechts de uitspraak durven doen dat een vervelling van het dier een kwetsbaar moment is. In een normaal groeiend dier vindt een vervelling om de 10-12 dagen plaats. Na een vervelling worden nl. eieren uit het oviduct in de broedruimte gestoten waar de embryonale ontwikkeling vervolgens begint.

De waarde van  $K = 5$  mg N/l is niet onrealistisch. Volgens Schmidt cit. Kersting 1973 (Het energieverloop in een *Daphnia magna* populatie, dissertatie U.v.A., Limnologisch Laboratorium) is 8% N per mg drooggewicht *D. magna*. Stel gemiddeld drooggewicht 0.15 mg, geeft 0.012 mg N per *D. magna*.  $K = 5$  mg N per liter is equivalent aan 417 dieren. In MES73 werd een carrying capacity van 500 *Daphnia*'s per liter aangehouden.

Op pagina 13 openbaart zich de moeilijkheid van een homogeen beschouwd decomposer- subsysteem terwijl dit subsysteem niet homogeen

is. De termen  $N_{CA}$  Vol C en  $(x_a + x_d)$  Vol C in vergelijking (6) zouden, zo de vergelijking toegepast zou worden op MES73, te groot geschat worden. De oplossing die door ons in berekeningen van de fosfaathuishouding werd gehanteerd (Bruning 1977, doctoraalverslag Limnologisch Laboratorium) hield een opsplitsing in twee delen in van dit subsysteem.

### Aanbevelingen voor verder onderzoek

Uitgangspunt voor de modelstudie is geweest dat oscillaties in de *Daphnia magna* populatie van voldoende invloed zijn op het micro-ecosysteem om ook in het autotrofe subsysteem periodiek fluctuatie in biomassa algen op te wekken met een frequentie om en nabij die van de herbivoren. Op grond van biologische argumenten lijkt deze hypothese niet a priori verworpen te hoeven worden. Er zullen echter wel een paar voorwaarden gerealiseerd moeten zijn om de biologische plausibiliteit te waarborgen:

1. De omvang van de herbivoren populatie (*Daphnia magna*) moet voldoende groot zijn.

2. Er moeten elementen (of een element) aanwezig zijn die de fytoplankton populaties sturen en die door de herbivoren in voldoende mate worden ingebouwd.

3. Deze elementen moeten in een vorm ingebouwd worden die betrekkelijk moeilijk gemineraliseerd kan worden.

4. Het decomposer subsysteem mag voor deze elementen geen mechanisme bevatten dat de outputconcentratie regelt.

Aan voorwaarde 1 was in MES73 (waarvan hier sprake is) op de momenten van maximale populatiedichtheid waarschijnlijk wel voldaan.

De meest voor de hand liggende keuze uit elementen die aan voorwaarde 2 voldoen is fosfor en stikstof. Fosfor moet verworpen worden omdat voor dit element zich een outputconcentratie regulerend mechanisme ontwikkelt in het decomposer subsysteem. Stikstof wordt in de chitineuse pantsertjes van de herbivoren ingebouwd die relatief langzaam mineraliseren (voorwaarde 3).

In tegenstelling tot een uitgebreide fosforbudgetstudie hebben we

in MES73 geen stikstof bepalingen op voldoende schaal uitgevoerd. De gegevens uit een oriënterende studie komen binnenkort beschikbaar.

Op dit moment lijkt ons voortgaan met modeleren van de Daphnia populatiedynamiek in grote mate van detail niet gewenst. Het lijkt ons zinvoller om nu te starten met een gerichte analyse van een micro-oecosysteem om biologisch te toetsen of aan voorwaarden 1 t/m 4 is voldaan.

Op de gestelde vragen (pagina 20) of het oscilleren van een Daphnia populatie een specifiek laboratorium gebeuren is (vraag 5), zoniet betekenis heeft onder veldomstandigheden (vraag 6) kan als volgt geantwoord worden.

Vraag 5: verschillende onderzoekers (Slobodkin 1954, Ecol. Monogr. 24, 69-88; Frank, P.W. 1960, American Naturalist, 94, 357-372; Rinsema & Ringelberg 1955, manuscript) hebben in laboratoriumkweken fluctuaties in populatiedichtheid geconstateerd die de suggestie van een oscillatie wekken met een priodetijd van  $50 \pm 10$  dagen. Hoewel de omstandigheden in die kweken onderling verschillend waren zijn zij allen uitgevoerd in kweekvaten met een "laboratorium dimensie". Het is dus moeilijk te beoordelen of deze oscillaties betekenis hebben voor de populatiedynamiek in het veld. Nader onderzoek o.a. op seminatuurlijke schaal, bijvoorbeeld met de proefvijvers bij ons laboratorium zou hierover informatie kunnen verschaffen. Om een antwoord te geven op de vraag of de in het laboratorium gevonden oscillaties van betekenis zijn voor de gang van zaken in de natuur dient men allereerst na te gaan of ooit aan voorwaarden 1 en 2 is voldaan. In de literatuur moeten voldoende indicaties aanwezig zijn. Voorts kan bestudering van zooplanktongegevens uit de Grote Rug, Maarsseveense Plassen e.a. wateren waarin jaarcyclus onderzoek is gedaan informatie verschaffen over het voorkomen van oscillaties in de natuur. Men moet hiervan weinig verwachten omdat een eventueel intrinsieke oscillatie door veranderingen in abiotische omstandigheden dusdanig verstoord wordt dat van een redelijke regel-



maat weinig overblijft. Overigens dient men bij een dergelijk bureau-onderzoek de gehele zooplankton gemeenschap te betrekken.

Afgezien van periodiciteiten is het uitbouwen van model- en experimenteel onderzoek naar mineralisatiesnelheden en mechanismen van grote betekenis voor het waterbeheer. Mineralisatie heeft directe repercussies op de fytoplanktonontwikkeling. O.i. lenen micro-oecosystemen, zoals door ons ontworpen zich uitstekend voor beide typen van onderzoek. De ontwikkeling van het fosfaatbufferend vermogen en het fosfaat-output regulerend mechanisme in een decomposer substeem werd door ons aan een uitgebreid oriënterend onderzoek onderworpen. In een korte publicatie werd hierover gerapporteerd (Bruning, Lingeman & Ringelberg, Verh. Intern. Ver. Limnol., in druk). De bestudering van de verschijnselen voltrekt zich op een niveau liggend tussen de natuurlijke situatie (waar het onderzoek zich vrijwel moet beperken tot beschrijving) en dat der afzonderlijke fysiologische mechanismen (zoals in de chemostaat). De opzet van de microsystemen kan (en dient) aan de vraagstelling aangepast te worden en staat een experimentele systeembenadering toe. Het belang van de door ir. Verhagen onder punt 3 (pagina 20) genoemde richting van onderzoek kan geheel onderschreven worden. Onze lange series van fosfaat-analyses en algenbiomassa's uit MES73 kunnen in eerste instantie uitgangspunt voor modellering zijn. Daarna zou door het model opgeworpen en specifiek voor de waterbeheerder belangrijke vraagstukken in een aangepast MES bestudeerd kunnen worden. De driehoek mathematicus-bioloog-waterbeheerder zal dan nauwer opgezet moeten worden.

p.o. box 177

delft

the netherlands