

Inleiding

Dankzij nutriëntbeperkende maatregelen in de afgelopen 10 jaar is de chlorofyl-a concentratie in een aantal meren en plassen in Nederland gedaald. De beperkende factor voor de algenbiomassa is in plaats van licht veelal fosfaat geworden. De soortensamenstelling in de zomer is vaak verschoven van cyanobacteriën naar groenalgen en diatomeeën.



D. T. VAN DER MOLEN
RIZA

T. H. HELMERHORST
Rijkswaterstaat,
Directie Flevoland

Het Veluwemeer (afb. 1) is een voorbeeld van een meer waarin deze ontwikkeling heeft plaatsgevonden [Hosper e.a., 1986]. Door de afname van de algenbiomassa kan het invallende licht dieper het water binnendringen, soms zelfs tot aan de bodem. Omdat er op de bodem vaak meer fosfaat beschikbaar is dan in de waterkolom, lijkt het voor de hand liggend dat juist daar algenproductie plaats kan vinden. Dit betekent dat er een hogere produktie in het meer plaatsvindt dan op grond van de in het water gemeten concentratie chlorofyl-a verwacht mag worden. Er zijn diverse aanwijzingen dat bodemalgen in de randmeren al enige jaren voorkomen en dat deze algen vooral in de laatste jaren een aanzienlijk deel van de totale produktie op zich nemen. Omdat bodemalgen zich niet in de waterkolom ophouden hebben zij geen directe invloed op het doorzicht. Hiermee lijkt het belang van bodemalgen voor het waterbeheer gering. Echter, om het effect van ingrepen te verklaren, c.q. voorspellen, is het nodig kennis te hebben van de kringlopen van het systeem. In dit artikel wordt ingegaan op het meten van bodemalgen en op de verklaring van het voorkomen van bodemalgen in de randmeren. Verder worden de consequenties van bodemalgen voor de kringloop van nutriënten in water en bodem besproken.

Bodemalgen

1. Indeling

Naast het fytoplankton, de vrij in het water aanwezige algen, bestaan er andere vormen van algengroei:

Samenvatting

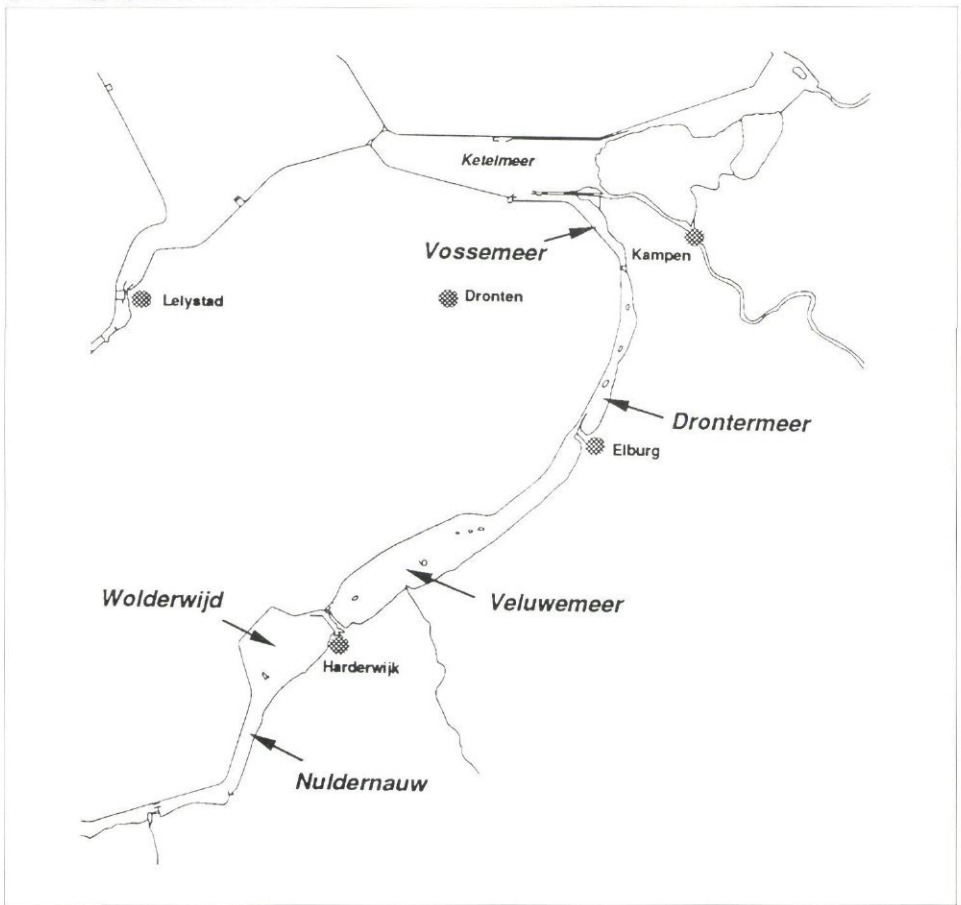
Dankzij nutriëntbeperkende maatregelen is de concentratie chlorofyl-a in de oostelijke randmeren gedaald en het doorzicht toegenomen. Het licht dringt dieper door in de waterkolom, regelmatig tot op de bodem. Een gevolg hiervan is dat algenproductie op de bodem mogelijk is.

De aanwezigheid van bodemalgen is vastgesteld door metingen. Het meten van bodemalgen kan op een drietal manieren: tellen met behulp van de microscoop, spectrofotometrische bepaling van chlorofyl-a en door HPLC-analyse. Bodemalgen bevatten vaak meer dan de helft van de totale hoeveelheid chlorofyl-a per vierkante meter. Diatomeeën vormen de meest voorkomende soort bodemalgen. Omdat de voor algen in het water beschikbare hoeveelheid stikstof en fosfaat in het groeiseizoen nagenoeg uitgeput is, worden deze waarschijnlijk onttrokken aan de bodem. De siliciumconcentratie neemt in het voorjaar veel meer af dan kan worden verklaard met de opname door fytoplankton. Bodemdiatomeeën gebruiken het silicium uit het bovenstaande water.

Produktie van bodemalgen resulteert in een verbeterde oxydatietoestand van het sediment. Hierdoor en door opname van nutriënten door bodemalgen wordt de nalevering van stikstof en vooral fosfaat verminderd.

1. De vrij over de waterbodem bewegende algen, epipelische algen genoemd. Een belangrijke voorwaarde voor deze algen om te kunnen overleven is de mogelijkheid om te bewegen. De algen op de waterbodem worden immers bedolven onder uit het water sedimenteerend materiaal en om hieraan te kunnen ontkomen is bewegen een levensvereiste.
2. De aan substraten gehechte algen. Deze algen kunnen zich niet bewegen. Ze hechten zich vast aan velerlei substraten, te weten zandkorrels, stenen, hout, hogere waterplanten en waterdieren. Er wordt wel gebruik gemaakt van een nomenclatuur die de algengroep een naam geeft afhankelijk van het substraat waarop zij groeien. Bijvoorbeeld algen op hogere waterplanten: epifytische algen, algen op

Afb. 1 - Ligging van de randmeren.



stenen: epilithische algen en algen agglomererend rond zandkorrels: epipsammische algen.

3. De mat-vormende algen. Waarschijnlijk zijn deze algen eerst epipelische of aan substraat gehechte algen geweest, maar tot een grote populatie uitgegroeid zodat de gevormde mat bestand is tegen de kracht van de waterbeweging en op die manier zelf een habitat vormt. Door de zuurstofproductie bij de fotosynthese kunnen de matten aan de oppervlakte komen waarbij vaak stukken bodemmateriaal worden meegenomen.

Door de verstorende beweging van het water is de dichtheid van een epipelische populatie veelal laag in vergelijking met de populatiedichtheid van gehechte algen of de bovengenoemde matten vormende algen.

De in dit artikel gebruikte term bodemalg heeft betrekking op alle in en op de bodem levende algen. Deze gemeenschap bestaat uit de epipelische algen, de epipsammische algen en de mat-vormende algen. De meest frequent voorkomende groep is die van de diatomeeën (*Diatoma*, *Navicula*, *Gomphonema*, *Synedra*), vervolgens in kleinere aantallen de cyanobacteriën (*Anabaena*, *Oscillatoria*) en de groenalgen (*Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Oocystis*) [Moss, 1968; Kowalczewski e.a., 1973].

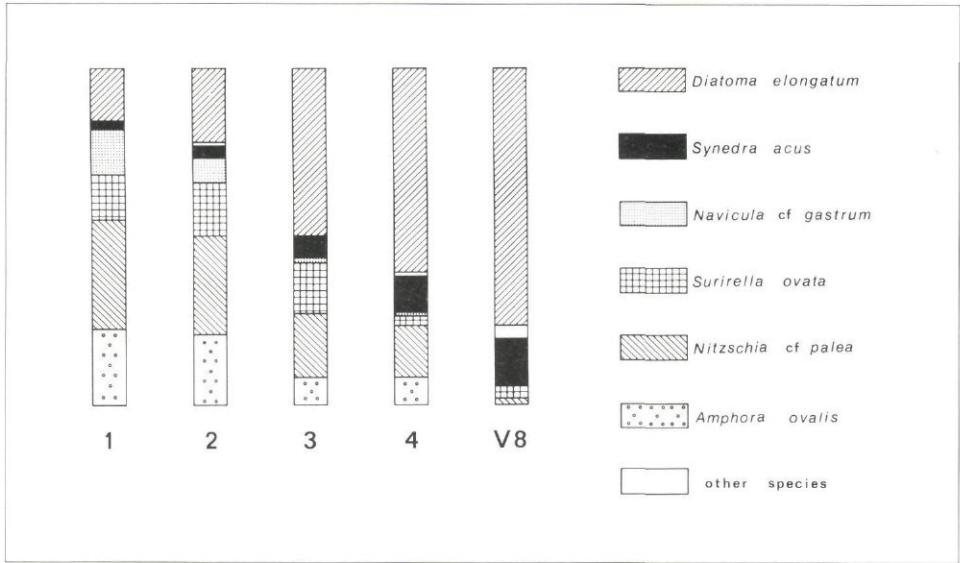
2. Het meten van algen op de bodem

Doordat het te analyseren materiaal zich in het sediment tussen allerlei ander particulier materiaal bevindt, is het kwantificeren van de hoeveelheid bodemalgen problematisch. Het kwantificeren van bodemalgen kan met een aantal methodieken worden uitgevoerd.

- 1. Microscopisch de algencellen tellen.
- 2. Spectrofotometrische bepaling van de concentratie chlorofyl-a.
- 3. HPLC-pigmentanalyse.

ad 1

In het sediment bevinden zich naast levende cellen ook vele dode cellen. Met behulp van luminescentie microscopie worden deze onderscheiden. Door aan het sediment water toe te voegen en vervolgens flink schudden, kunnen de vrij op het sediment levende algen van het sediment worden gescheiden en daarna geteld worden [Moss, 1968]. De aan zandkorrels gehechte algensoorten worden op deze wijze niet vrijgemaakt en worden daarna apart geteld. Het feit dat deze soorten in agglomeraties rond een zandkorrel voorkomen, maakt het aannemelijk dat deze tellingen geen betrouwbare maat



Afb. 2 – Resultaat algentellingen (uitgedrukt in percentage van het totale celvolume) in het sediment op verschillende dieptes (respectievelijk 0,4, 0,7, 1,7 en 2,9 meter) en in het water (V8). (Uit Van Urk e.a. (1991).

opleveren voor het aantal cellen in sediment.

Een voorbeeld van resultaten van algentellingen in het sediment is te vinden in afb. 2 [Van Urk e.a., 1991]. Er werden op dieptes tot 2 meter in het Veluwemeer in het voorjaar 1984 veel bodemalgen, voornamelijk diatomeeën, gevonden. De samenstelling van de algen in de toplaag van het sediment vertoonde een opvallend patroon. Op de diepste lokaties was het percentage fytoplanktonsoorten hoog, op de ondiepere gedeelten overheerste de bodemdiatomeeën. Op de diepere lokaties heeft blijkbaar sedimentatie van fytoplankton plaatsgevonden. Verder bleek dat de bodemdiatomeeën aan het einde van het voorjaar sterk afnamen, tegelijk met de afname van diatomeeën en silicium in de waterkolom.

ad 2

De totale algenbiomassa wordt geschat met de concentratie chlorofyl-a. Dit pigment is essentieel voor de fotosynthese, komt daarom in alle algen voor en de concentratie kan als maat gelden voor de biomassa. In het voorjaar 1984 is in het Veluwemeer de totale algenbiomassa per vierkante meter bepaald met behulp van de concentratie chlorofyl-a [Van Urk e.a., 1991]. Gemiddeld werd 142 mg chlorofyl-a/m² gevonden in de bodemonsters. Voor ondiepere lokaties wordt de totale biomassa voor een belangrijk deel bepaald door de bodemalgen: bij een diepte van 0,4 m is 38 mg chlorofyl-a/m² gemeten in het water, bij dieptes van 0,7 en 1,7 m respectievelijk 65 en 142 mg chlorofyl-a/m². In sediment komen veel degradatieproducten van levende algencellen voor.

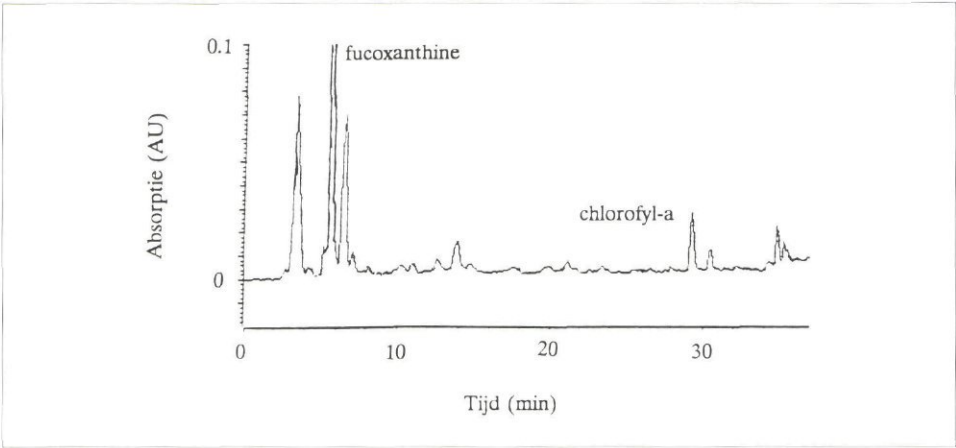
De spectrofotometrische bepaalde concentratie chlorofyl-a (NEN 6520) moet voor deze produkten gecorrigeerd worden. De correctieprocedure zoals voorgeschreven volgens NEN 6520 introduceert echter vele onzekerheden [Van Urk e.a., 1990], wat de betrouwbaarheid van de bepaalde concentratie chlorofyl-a niet ten goede komt.

ad 3

De HPLC pigmentanalyse is gebaseerd op het principe dat elke algengroep een specifiek pigment heeft wat noodzakelijk is voor de fotosynthese (tabel I). Met HPLC analyse kunnen deze specifieke pigmenten en ook de algemeen voorkomende pigmenten (bijvoorbeeld chlorofyl-a) van elkaar gescheiden worden. Ook de afbraakprodukten worden van elkaar en de andere pigmenten gescheiden [Van Urk e.a., 1990; Helmerhorst, 1991]. De methode is ontwikkeld voor kwantitatieve en kwalitatieve analyse van algen in het oppervlaktewater, maar is tevens geschikt voor het sediment. Het sediment wordt geheel verwerkt tot een pigmentextract, er is geen voorbewerking nodig, zoals het

TABEL I – De pigmentsamenstelling van de groenalgen, cyanobacteriën en diatomeeën.

Pigment	Groenalgen	Cyanobacteriën	Diatomeeën
Chlorofyl-a	X	X	X
Chlorofyl-b	X		
Chlorofyl-c			X
Fucoxanthine			X
Luteine	X		
Myxoxanthofyl		X	
Oscillaxanthine		X	
Zeaxanthine		X	



Afb. 3 – Het chromatogram bij 452 nm van een pigment-extract van de zandbodem (bovenste centimeter) in het Wolderwijd.

schudden met water bij het microscopisch tellen. Op deze wijze wordt met één meting een betrouwbare concentratie chlorofyl-a bepaald, als maat voor de totale biomassa bodemalgen, maar ook wordt de concentratie specifiek pigment bepaald zodat een maat voor de biomassa van de bijbehorende algengroep wordt verkregen. Ter illustratie is in afb. 3 het chromatogram weergegeven van een extract van sediment (zandbodem) uit het Wolderwijd. De concentratie fucoxanthine per vierkante meter is een maat voor de biomassa van diatomeeën (tabel I). In tabel II wordt de hoeveelheid chlorofyl-a per vierkante meter gegeven voor het sediment en oppervlaktewater van het Wolderwijd in november 1990. Het blijkt dat de bijdrage van bodemalgen aan de totale hoeveelheid chlorofyl-a aanzienlijk is, vooral voor het deel dat een zandbodem heeft (73%).

Verklaring voor de ontwikkeling van bodemalgen in de randmeren
Vanaf ongeveer 1970 kenmerken de randmeren Drontermeer, Veluwemeer, Wolderwijd en Nuldernauw zich door een zeer intensieve bloei van cyanobacteriën en een doorzicht van minder dan 30 centimeter. Hierdoor werden de meeste functies van het gebied ernstig geschaad, zodat maatregelen (vooral defosfatering op zuiveringsinstallaties en doorspoeling met relatief schoon polderwater) werden genomen om eutrofiëring in de randmeren terug te dringen. Het gevolg van de maatregelen was een geleidelijk herstel vanaf ongeveer 1980.

De fosfaat- en chlorofyl-a concentraties namen af en vooral in het Veluwemeer werden andere algen dan cyanobacteriën steeds vaker dominant. Het doorzicht is toegenomen, zij het minder dan was verwacht.

TABEL II – Chlorofyl-a afkomstig van fytoplankton en bodemalgen, bepaald met HPLC-pigmentanalyse, voor twee bodemtypes (zand, diepte 1.2 m en slib, diepte 2.0 m) in het Wolderwijd, 1990.

		Zand	Slib
Fytoplankton	mg/m ²	51	88
Bodemalg	mg/m ²	137,3	51,7
Totaal	mg/m ²	188,3	139,6
Percentage bodemalgen		73%	37%

Het doorzicht is de diepte waarop een Secchi-schijf, een ronde schijf met een diameter van doorgaans 30 centimeter met een zwarte en een witte helft, nog net zichtbaar is. In het algemeen wordt aangenomen dat algen nog een netto-productie (productie minus respiratie) kunnen hebben wanneer er meer dan 1% over is van het licht dat vlak onder het wateroppervlak aanwezig is [Reynolds, 1984]. Deze diepte, ook wel compensatie-

diepte genoemd, is groter dan het doorzicht. In afb. 4 is de zomergemiddelde compensatie-diepte van het Veluwemeer weergegeven voor een aantal jaren. Bij de berekening is gebruik gemaakt van het model UITZICHT, waarmee de licht-uitdoving (of extinctie) in water als functie van de opgeloste en zwevende bestanddelen van het water kan worden berekend [Buiteveld, 1990].

$$Cd = - \ln(I/I_0) / Ext \tag{1}$$

en

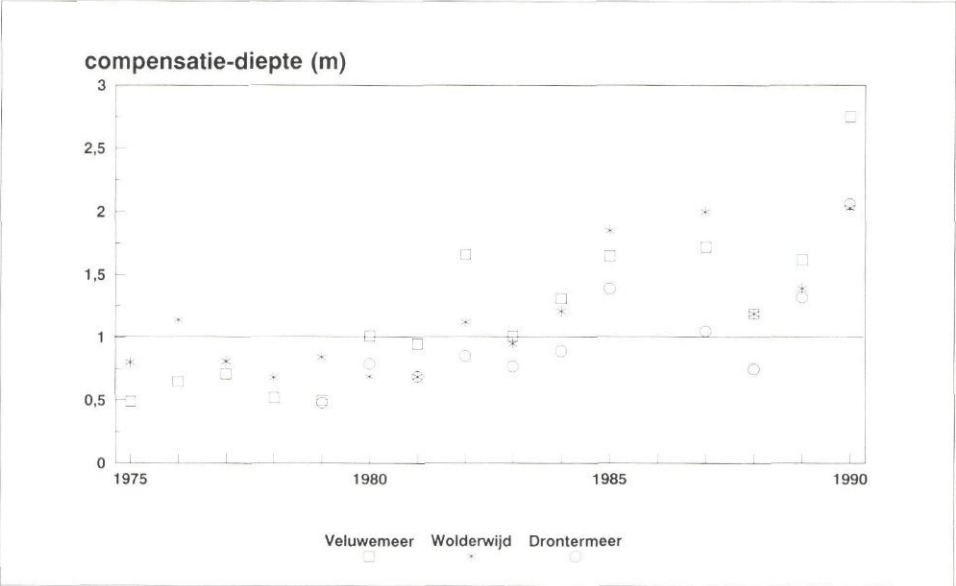
$$I/I_0 = 0,01 \tag{2}$$
$$Ext = 0,627 + 0,0498 \cdot a_h(380) + 0,0209 \cdot chl-a + 0,0253 \cdot glrst + 0,0490 \cdot detr \tag{3}$$

- met
- Cd = compensatiediepte in m
 - Ext = extinctie in 1/m
 - a_h(380) = bijdrage van humusdeeltjes (hiervoor is constant de waarde 4 aangenomen)
 - chl-a = chlorofyl-a in µg/l
 - glrst = gloeirest in mg/l
 - detr = detritus = zw.st – glrst – 0,07·chl-a in mg/l
 - zw.st = totaal zwevende stof in mg/l

Ongeveer de helft van het Veluwemeer heeft een diepte van 1 meter of minder.

Hieruit volgt dat vooral in de tweede helft van de jaren tachtig genoeg licht tot op de bodem doordringt om nettoproductie op de bodem mogelijk te maken. Omdat de chlorofyl-a concentratie in het voorjaar lager kan zijn dan in de zomer en delen van het meer een diepte hebben van minder dan een halve meter, mag ook van de jaren vóór 1980 en vlak na 1980

Afb. 4 – Compensatie-diepte gemiddeld over het zomer-halfjaar in het Veluwemeer, Wolderwijd en Drontermeer van 1975 tot en met 1990.



TABEL III – De gemeten afname van silicium en toename van chlorofyl-a, de berekende toename van chlorofyl-a en de potentiële hoeveelheid bodemalgen in het voorjaar; Veluwemeer.

	Afname Si (mg/l)	Toename chlorofyl-a		Potentiële hoeveelheid bodemalgen (mg/m ²)
		gemeten (µg/l)	berekend (µg/l)	
1975	4,5	227	264	54
1976	4,1	167	236	100
1977	3,5	126	196	102
1978	3,4	124	191	97
1979	4,3	21	250	332
1980	5,3	26	306	406
1981	4,9	105	286	262
1982	5,6	70	326	371
1983	5,2	121	309	273
1984	5,2	41	306	384
1985	7,0	25	415	566
1988	4,8	110	284	252

worden aangenomen dat produktie op de bodem kan hebben plaatsgevonden. Voor het Drontermeer ligt het percentage van het oppervlak met een diepte kleiner of gelijk dan 1 meter nog hoger dan voor het Veluwemeer, terwijl het bij het Wolderwijd wat minder is. In alle gevallen zijn de ondiepe delen de zandgronden aan de oude landzijde.

Gevolgen voor de chemie van het water
Diatomeeën zijn algen die snel groeien, maar veel silicium nodig hebben voor de opbouw van het kiezelskelet. Silicium maakt 20 tot 24% uit van het drooggewicht van diatomeeën [Bowie e.a., 1985; Los, 1985]; voor sommige soorten ligt het percentage nog veel hoger [Anonymus, 1978]. Veelal bloeien zij op in het voorjaar, om na het opraken van silicium weer te verdwijnen. Het normale verloop van de siliciumconcentratie in het oppervlaktewater is dan ook een snelle uitputting in maart of april, waarna het silicium weer geleidelijk terugkomt in het water. In het najaar is de concentratie vrijwel constant. In tabel III is de afname van silicium en de toename van chlorofyl-a in het Veluwemeer weergegeven (respectievelijk de gemiddelde siliciumconcentratie van week 1 tot en met 4 minus de laagste siliciumconcentratie en de hoogste chlorofyl-a concentratie tot week 20 minus de gemiddelde chlorofyl-a concentratie van week 1 tot en met 4). Daarnaast is berekend hoeveel chlorofyl-a er gevormd kan worden op basis van afname van silicium. Het verschil van de berekende en gemeten toename van chlorofyl-a is als maat genomen voor de hoeveelheid chlorofyl-a in bodemalgen. Uit tellingen blijkt dat de gemeten toename van chlorofyl-a in de waterkolom voor het grootste deel te wijten is aan bloei van diatomeeën. De berekende toename van chlorofyl-a komt tot stand onder de aanname dat 22% van het drooggewicht van deze algen uit silicium bestaat en dat

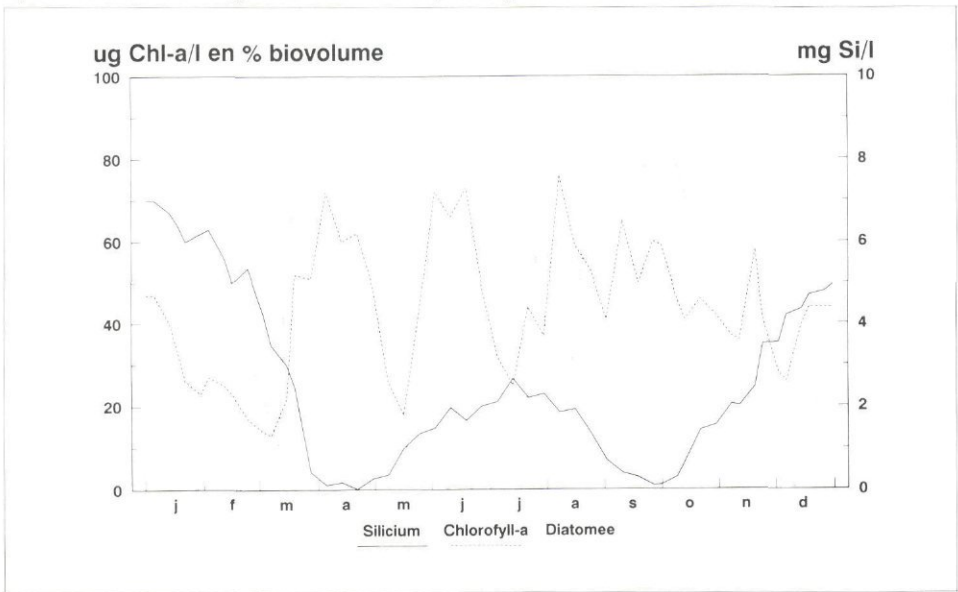
er 13 µg chlorofyl-a per mg drooggewicht aanwezig is [Bowie e.a., 1985; Los, 1985]:
extra chl-a =
afname Si•13/ 0,22 – gemeten chl-a (4)
Aangenomen is dat er geen silicium terugkomt door mineralisatie en er is geen rekening gehouden met de externe aanvoer van silicium in de periode dat produktie van bodemalgen plaatsvindt. Het blijkt dat er ook eind jaren zeventig, maar vooral vanaf 1979, veel meer silicium uit het water verdwijnt dan er uit de chlorofyl-a toename kan worden verklaard. Een mogelijke verklaring is dat de diatomeeën door graas snel uit het water verdwijnen. Dit is echter onwaarschijnlijk omdat zoöplankton niet dol is op de 'stenige' diatomeeën. De piek in zoöplanktonaantallen ligt ook meestal later dan de afname van de concentratie silicium. Veel aannemelijker is dat er een extra afnemer is voor het beschikbare silicium: bodemalgen.

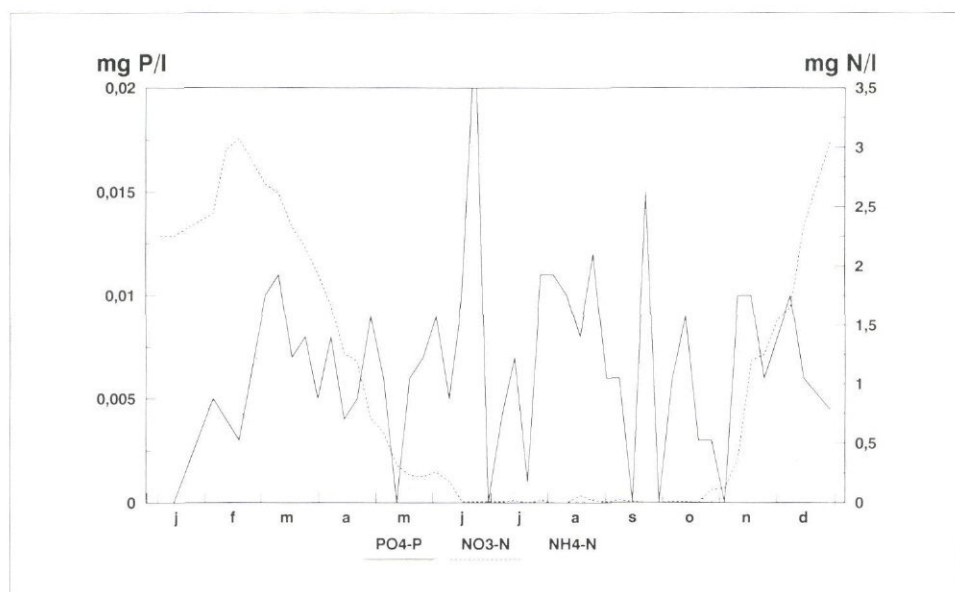
In afb. 5 is voor 1985 (Veluwemeer) het

verloop van silicium, chlorofyl-a en het aandeel van diatomeeën in de soorten-samenstelling weergegeven. In tegenstelling tot voorgaande jaren raakt silicium aan het einde van de zomer van 1985 nogmaals uitgeput. Deze afname van silicium is goed voor een potentiële chlorofyl-a toename van bijna 150 µg/l. In het water blijken diatomeeën dominant te worden, echter met een chlorofyl-a concentratie van een derde van de potentiële toename. Dit is een sterke aanwijzing voor het feit dat bodemalgen niet alleen in het voorjaar actief zijn, maar in de zomer ook een belangrijk deel van de produktie op zich gaan nemen. Na 1985 wordt hetzelfde verschijnsel regelmatig aangetroffen in het Veluwemeer.

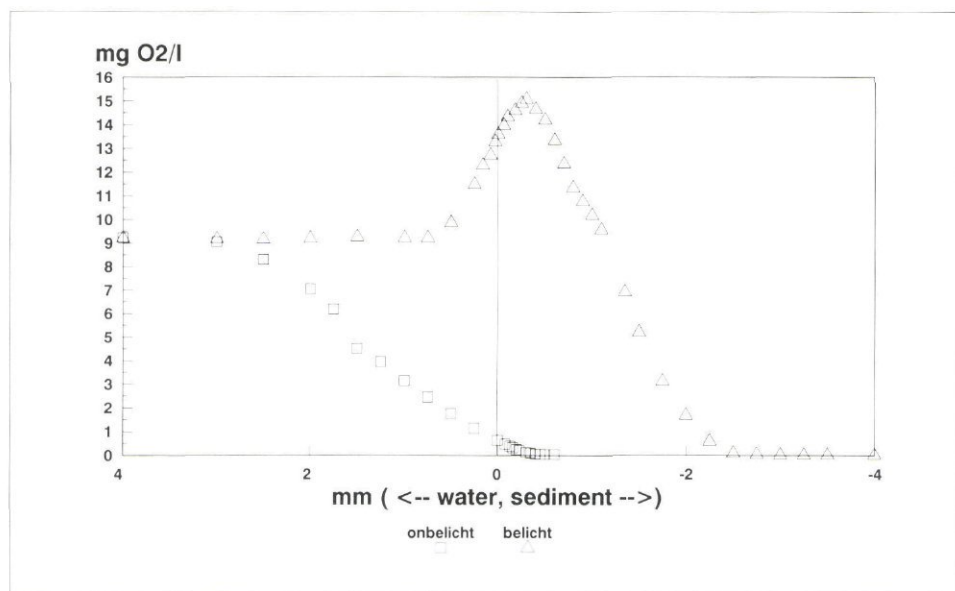
Silicium wordt dus waarschijnlijk door bodemalgen aan het bovenstaande water onttrokken. Voor fosfor en stikstof is dit veel minder duidelijk. De concentraties aan ortho-fosfaat, nitraat- en ammoniumstikstof in 1985 in het Veluwemeer zijn weergegeven in afb. 6. Nitraat en ortho-fosfaat dalen tijdens de voorjaarsbloei tot 0 en ammonium in de waterfase lijkt het hele jaar niet beschikbaar voor algengroei. Tijdens de nazomerbloei van diatomeeën lijken zowel de beschikbare stikstof- als de beschikbare fosforfractie uitgeput. Op basis hiervan kan aangenomen worden dat fosfor en stikstof aan de bodem worden onttrokken. Ten tijde van produktie zal de nalevering van fosfor en stikstof vanuit de bodem naar het bovenstaande water ook worden verminderd door opname in bodemalgen. In een oligotroof meer in Zweden, waar bodemalgen de belangrijkste autotrofe organismen bleken te zijn, is aangetoond

Afb. 5 – Silicium- en chlorofyl-a concentratie en het percentage diatomeeën in het Veluwemeer, 1985.





Afb. 6 - Ortho-fosfaat, nitraat- en ammoniumstikstof in het Veluwemeer, 1985.



Afb. 7 - Zuurstofconcentratie in water en sediment van een sedimentkolom (Veluwemeer, mei 1990) onder belichte en onbelichte condities.

dat algen ammoniumstikstof uit het poriewater gebruikten om in hun levensbehoefte te voorzien [Jansson, 1980]. Stikstof werd afgescheiden aan het bovenstaande water als opgelost organisch stikstof. Ook van Nederlandse oppervlaktewater is het bekend dat een deel van het stikstof, evenals fosfaat, voorkomt in hoogmoleculaire, organische verbindingen [CUWVO, 1987; Van der Molen e.a., 1989].

Gevolgen voor de chemie van de bodem
Evenals in het water zullen algen op de bodem nutriënten en koolzuur opnemen en organisch materiaal en zuurstof produceren. Verwacht mag worden dat door de productie van zuurstof de

oxydatietoestand van de bovenste millimeters van de bodem zal verbeteren. Dit wordt bevestigd door experimenten die in 1990 zijn uitgevoerd. In mei zijn bodemkolommen gestoken in het Veluwemeer. Met behulp van micro-elektroden is het verloop van zuurstof, ammonium- en nitraatstikstof gemeten [De Beer, 1990]. De experimenten zijn uitgevoerd onder belichte en onbelichte omstandigheden. In afb. 7 zijn de profielen van de zuurstofconcentratie in het poriewater weergegeven, bij lichtverzaadiging en onder onbelichte condities. Onder belichte condities vertonen bodemalgen activiteit. Dit resulteert in een zuurstofpiek in de eerste millimeter van de bodem, in plaats van een scherpe

concentratiedaling vlak boven en in de bodem. Door de hogere zuurstofconcentratie in de toplaag van de bodem wordt de vorming van ammoniumstikstof uit organisch materiaal gestimuleerd. Ammonium wordt ook onder invloed van zuurstof omgezet in nitraatstikstof, terwijl de denitrificatie (omzetting nitraat in stikstofgas) wordt geremd. Hierdoor dringt ook nitraat onder belichte toestand veel dieper in de bodem dan zonder belichting.

Carlton & Wetzel [1988] vonden bij een onderzoek, waar ook gebruik werd gemaakt van micro-elektroden dezelfde resultaten. In de toplaag van de bodem werden met name diatomeeën (*Navicula* en *Nitzschia*) aangetroffen. De chlorofyl-a concentratie werd geschat op 30,2 mg/m². Behalve zuurstof werd een simultane verhoging van de pH onder belichte omstandigheden in de bovenste millimeter waargenomen. Daarnaast werd bij intermitterende belichting een verhoging van de fosfaatafgifte van de bodem gevonden tijdens onbelichte perioden. Dit effect kan mogelijk ook worden toegeschreven aan bacteriën [Levin & Shapiro, 1965; Fleischer, 1986]. Van sommige soorten is het bekend dat onder gunstige omstandigheden overmatig fosfaat kan worden opgenomen voor de opbouw van een reserve energievoorraad ('luxury uptake'). Wanneer deze voorraad wordt aangesproken, wordt het fosfaat weer afgegeven.

Discussie

Vanuit verschillende invalshoeken is een schatting gemaakt van de hoeveelheid algen die zich op of aan de waterbodem bevindt. Op basis van de waargenomen afname van silicium en toename van chlorofyl-a in de waterkolom is de potentiële toename van chlorofyl-a in het water uitgerekend (tabel III).

Omgerekend naar m² was er vóór en na 1980 in het voorjaar gemiddeld respectievelijk 135 en 355 mg chlorofyl-a/m² op de bodem van het Veluwemeer aanwezig. Deze berekening bevat echter een aantal onzekerheden. Met behulp van metingen worden iets lagere waarden gevonden. Zowel in het Veluwemeer (spectrofotometrische chlorofyl-a bepaling, voorjaar van 1984) als in het Wolderwijd (HPLC-analyse, najaar 1990) bevatten bodemalgen de helft of meer van het totaal aanwezige chlorofyl-a.

Jagtman & Van Urk [1988] concluderen na onderzoek van de slibdynamiek in het Markermeer dat veranderingen van de algenconcentraties in de waterkolom niet zozeer worden veroorzaakt door groei, maar door opwerveling van op de bodem

aanwezige algen. Dit betekent dat een deel van het in het water gemeten chlorofyl-a afkomstig is van bodemalgen. De randmeren zijn minder aan wind blootgesteld dan het Markermeer. Door de toename van de hoeveelheid bodemalgen is het goed mogelijk dat opwerveling belangrijk wordt voor de hoeveelheid chlorofyl-a die in het oppervlaktewater wordt gemeten. Onder sterk eutrofe omstandigheden zullen bodemalgen nagenoeg afwezig zijn, omdat er onvoldoende licht de bodem bereikt. Ook bij het verbeterde doorzicht in de randmeren zal er op de diepe plekken (2,5 meter) weinig productie plaatsvinden. Waar wel voldoende licht is, lijkt de groei van bodemdiatomeeën beperkt te worden door de hoeveelheid silicium in het bovenstaande water. In het water van het Veluwemeer zijn fosfor en stikstof de laatste jaren nauwelijks beschikbaar, zodat deze nutriënten aan de bodem moeten worden onttrokken.

Het voorkomen van productie in de toplaag van de bodem wordt bevestigd door metingen met micro-elektroden van het zuurstofprofiel in het poriewater van een bodemkolom onder belichte en onbelichte omstandigheden. Het maximum van de zuurstofconcentratie ligt op minder dan een halve millimeter, wat er op duidt dat de laag actieve bodemalgen zeer dun is. Daarnaast resulteert belichting van de bodemkolom in toename van de nitraatconcentratie en de pH in de toplaag van de bodem. De verbeterde oxydatietoestand van de bodem heeft allerlei gevolgen. IJzer zal in grotere mate als Fe(III) aanwezig zijn en daarom zal de bindingscapaciteit voor fosfaat toenemen. De waargenomen pH-stijging werkt de fosfaatadsorptie echter tegen in verband met een toename van de competitie tussen hydroxide(OH⁻)- en fosfaationen [Lijklema, 1979]. In calciumrijke bodems zal de vorming van calciumfosfaten daarentegen weer toenemen. Naast de chemische fosfaatbinding vindt er fosfaatconsumptie plaats door bodemalgen. Bodemalgen werken daarmee als een soort filter voor fosfaat dat uit de bodem vrijkomt. Bodemalgen kunnen ertoe hebben bijgedragen dat de fosfaatnalevering van de bodem van het Veluwemeer na de maatregelen meer dan evenredig met de externe belasting is afgenomen [Los e.a., 1988]. Ook voor stikstof geldt dat een deel van de bodemnalevering wordt afgevangen en ingebouwd in organisch materiaal. Wanneer de bodemalgen afsterven zal een deel van het organisch materiaal

mineraliseren en zullen de nutriënten deels vrijkomen. Dit zal een zeer fluctuerend verloop van de nalevering te zien kunnen geven, wat in overeenstemming is met het 'springerige' verloop van de concentratie ortho-fosfaat in het water (afb. 6). Een ander deel van de in bodemalgen gebonden nutriënten wordt in moeilijk afbreekbaar organisch materiaal vastgelegd en zo aan de kringloop onttrokken.

Conclusies

Door de toename van bodemalgen is de som van de hoeveelheid chlorofyl-a in het water en op de bodem van het Veluwemeer gelijk gebleven of zelfs iets toegenomen na de saneringsmaatregelen. Voor de andere randmeren geldt dit ook of zal deze ontwikkeling nog komen. Naast de bodemalgen kunnen ook de epifytische (en epilithische) algen een belangrijke bijdrage aan de primaire productie leveren, zeker als de biomassa van de ondergedoken waterplanten toeneemt, waarmee de beschikbare hoeveelheid substraat voor deze algen sterk wordt uitgebreid. HPLC-pigmentanalyse is een geschikte methode om de hoeveelheid en de samenstelling van bodemalgen te bepalen. De overige methoden werken slechts indirect of geven geen representatieve resultaten. Algen op de bodem hebben geen invloed op het doorzicht en lijken daarom vanuit het beheer gezien niet direct van belang. Door opwerveling is het echter mogelijk dat bodemalgen worden gemeten bij de bepaling van chlorofyl-a in het oppervlaktewater. Met het toenemen van bodemalgen wordt het bodemleven gestimuleerd, wat een positieve invloed heeft op de ontwikkeling van het ecosysteem. De groei van bodemdiatomeeën lijkt beperkt te worden door licht en daarna door silicium. Bodemalgen verminderen de nalevering van de nutriënten fosfor en stikstof en zijn in staat een deel van de nutriënten aan de kringloop te onttrekken. Op deze wijze hebben bodemalgen indirect gevolgen voor de productie en het doorzicht in de waterkolom. Het is daarom gewenst meer onderzoek te doen naar het voorkomen van bodemalgen en naar de gevolgen van de aanwezigheid van deze groep voor het ecosysteem.

Literatuur

Anonymus (1978). *Phytoplankton cells, their nutrient contents, mineralisation and sinking rates*. Amsterdam university limnological laboratory. R1310. Delft Hydraulics laboratory.
Beer, D. de (1990). *Micro-elektrode metingen aan*

Veluwemeer sediment. Laboratorium voor Chemische Technologie Amsterdam.
Bowie, G. L., Mills, W. B., Porcella, D. B., Campbell, C. L., Pagenkopf, J. R., Rupp, G. L., Johnson, K. M., Chan, P. W. H. and Gherini, S. A. (1985). *Rates, constants, and kinetics formulations in surface water quality modeling; second edition*. Environmental research laboratory, Office of research and development, U.S. Environmental Protection Agency, Athens, Georgia, U.S.
Buiteveld, H. (1990). *UITZICHT; model voor berekening van doorzicht en extinktie*. Nota 90.058 DBW/RIZA Lelystad.
Carlton, R. G. and Wetzel, R. G. (1988). *Phosphorus flux from lake sediments: effect of epipellic algal oxygen production*. Limnol. Oceanogr. 33, 562-570.
CUWVO (1987). *Vergelijkend onderzoek naar de eutrofiëring in Nederlandse meren en plassen; resultaten van de derde eutrofiëringensquête*. Coördinatiecommissie Uitvoering Wet Verontreiniging Oppervlaktewater, werkgroep VI.
Fleischer, S. (1986). *Aerobic uptake of Fe(III)-precipitated phosphorus by micro-organisms*. Arch. Hydrobiol. 107: 269-277.
Helmerhorst, T. H. (1991). *Fytoplankton determinatie met HPLC pigmentanalyse*. Werkdocument 91.029X RIZA, Lelystad.
Hosper, S. H., Meijer, M. L. en Eulen, J. R. (1986). *Herstel van het Veluwemeer, recente ontwikkelingen*. H₂O (19) 1986, nr. 18, p. 416-420.
Jagtman, E. en Urk, G. van (1988). *Algen in het Markermeer: groei of opwerveling?* H₂O (21) 1988, nr. 21, p. 606-610.
Jansson, M. (1980). *Role of benthic algae in transport of nitrogen from sediment to lake water in a shallow clearwater lake*. Arch. Hydrobiol. 89, 101-109.
Kowalczewski, A., Prejs, K. and Spodniowska, I. (1973). *Seasonal changes of biomass of benthic algae in the littoral of Mikolajskie Lake*. Ekol. Polska 21: 209-217.
Levin, G. V. and Shapiro, J. (1965). *Metabolic uptake of phosphorus by wastewater organisms*. J. Water Pollution Control Fed. 37: 800-821.
Lijklema, L. (1979). *Binding van O-fosfaat door ijzer(III)- en aluminium-hydroxiden; theorie en praktische betekenis*. H₂O 12, 511-513.
Los, F. J. (1985). *Bloom II: a mathematical model to compute phytoplankton blooms; user's manual release 2*. WABASIM project R1310. Waterloopkundig Laboratorium Delft.
Los, F. J., Stans, J. C. en Rooij, N. M. de (1988). *Eutrofiëringmodellering van de randmeren*. Waterloopkundig Laboratorium Delft en Rijks-waterstaat DBW/RIZA, Lelystad.
Molen, D. T. van der, Boers, P. C. M. en Lijklema, L. (1989). *Gegevens-analyse nutriënten en zwevend materiaal Veluwemeer*. H₂O (22), 1989, nr. 24, p. 760-762.
Moss, B. (1968). *The chlorophyll a content of some benthic algal communities*. Arch. Hydrobiol. 65: 51-62.
Reynolds, C. S. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge studies in ecology. Cambr. Univ. Press. ed. E. Beck, H. J. B. Dirks, E. F. Connor, 1-384, Cambridge.
Urk, G. van, Helmerhorst, T. H. en Ruiter, H. (1990). *De spectrofotometrische bepaling van chlorofyl-a in oppervlaktewater (NEN 6520) kritisch bekeken*. H₂O (23), 1990, nr. 20, p. 554-559.
Urk, G. van, Hout, J. van der en Westerink, W. (1991). *Benthic diatoms in Lake Veluwe, The Netherlands*. Werkdocument 91.060X RIZA, Lelystad.

