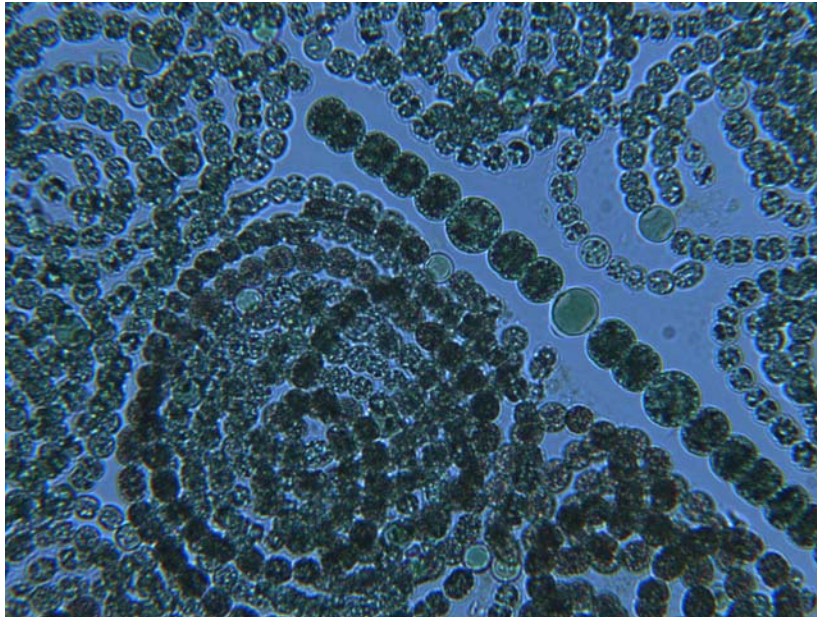


# Cyanobacteriën in Terra Nova

Literatuuronderzoek naar oorzaken van en maatregelen tegen de opkomst en dominantie van cyanobacteriën



Miguel Dionisio Pires  
Juni 2007





## Cyanobacteriën in Terra Nova

Literatuuronderzoek naar oorzaken van en maatregelen tegen de opkomst en dominantie van cyanobacteriën

Uitvoerder: Miguel Dionisio Pires<sup>1</sup>  
Begeleiding: Ellen van Donk<sup>1</sup>  
Bas W. Ibelings<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW),  
Centrum voor Limnologie,  
Werkgroep Voedselweb Onderzoek,  
Rijksstraatweg 6,  
3631 AC Nieuwersluis

<sup>2</sup> EAWAG,  
Swiss Federal Institute of Aquatic Sciences and Technology,  
Centre of Ecology, Evolution and Biogeochemistry,  
Seestrasse 7  
CH-6047 Kastanienbaum  
Switzerland

Opdrachtgever: Waternet

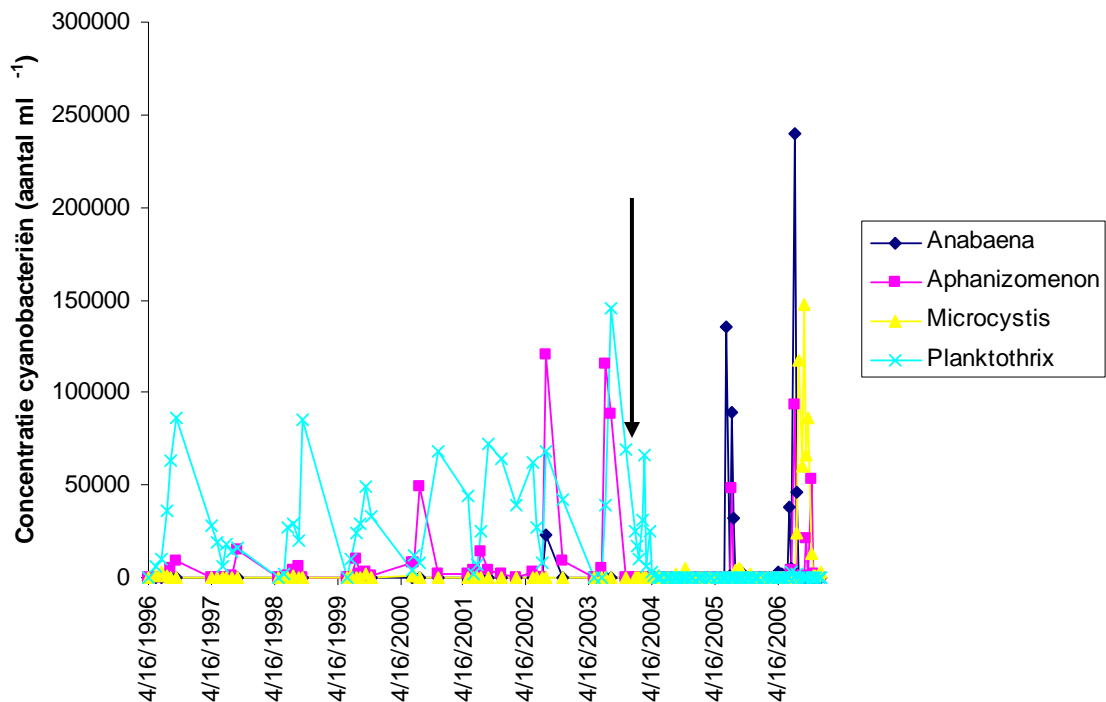
Foto omslag: *Anabaena* spp. (Miguel Dionisio Pires, zomer 2006)

## Inhoud

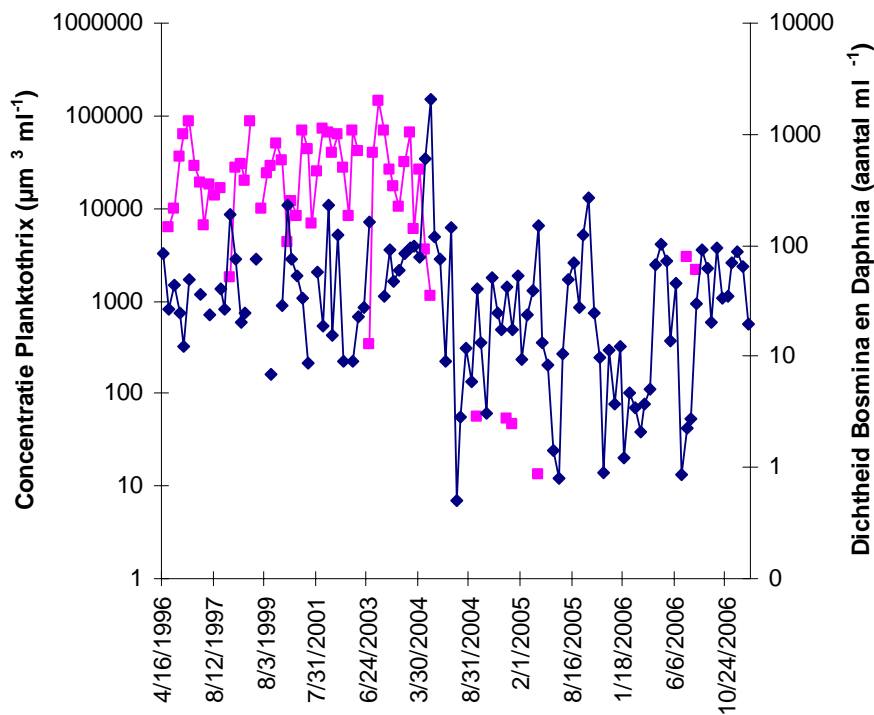
1. Inleiding	5
Doel van de studie	7
2. Vraagstellingen	7
2.1 Hoofdvraag van de literatuurstudie	7
2.2 Onderliggende vragen	7
Leeswijzer	8
3. Algemene eigenschappen cyanobacteriën	9
3.1 Groeisnelheid en verblijftijd	9
3.2 Temperatuur	10
3.3 Licht	11
3.4 Nutriënten (N en P)	12
3.5 Toxines	13
3.6 Graas	13
3.7 Conclusies algemene ecologie bloeivormende cyanobacteriën	13
4. Beschrijving specifieke genera	15
4.1 <i>Anabaena</i>	17
4.2 <i>Aphanizomenon</i>	17
4.3 <i>Planktothrix</i>	16
4.4 <i>Microcystis</i>	18
5. Synthese en mogelijke verklaringen cyanobacteriedominantie in Terra Nova	19
5.1 Systeem Reynolds	19
5.2 Systeem Schreurs	21
5.3 Andere factoren	25
6. Conclusies	28
7. Kennishiaten en aanbevelingen voor verder onderzoek	30
Literatuur	32
Bijlage	36

## 1. Inleiding

Net als veel meren en plassen in Nederland heeft de laagveenplas Terra Nova, als gevolg van eutrofiëring, te maken met waterkwaliteitsproblemen. Terra Nova is ongeveer 70 ha groot en heeft een gemiddelde diepte van 1.5 m. Het sediment is organisch, het water wordt geheel gemengd en is lange tijd van het jaar troebel (Bontes et al. 2006). Vanaf 1988 was de plas troebel en gekenmerkt door algenbloei. In de winter van 2003-2004 is daarom een biomanipulatie-experiment uitgevoerd waarbij onder anderen brasem en blankvoorn is verwijderd. Deze ingreep leek in eerste instantie succesvol. *Planktothrix*, tot dan toe de dominante cyanobacterie-groep, verdween vrijwel geheel (Figuur 1). Zooplankton kon zich uitbreiden als gevolg van de verminderde predatiedruk door vis. Deze (tijdelijke) opkomst van grote hoeveelheden zooplankton (vooral *Bosmina* en *Daphnia* soorten) ging samen met het totaal verdwijnen van *Planktothrix* (Figuur 2). Binnen het zooplankton vond tevens een verschuiving plaats van *Bosmina* naar *Daphnia*. *Daphnia* is groter dan *Bosmina* en de grotere *Daphnia*-soorten kunnen ook grotere deeltjes aan met meer efficiëntie (Geller & Müller 1981).

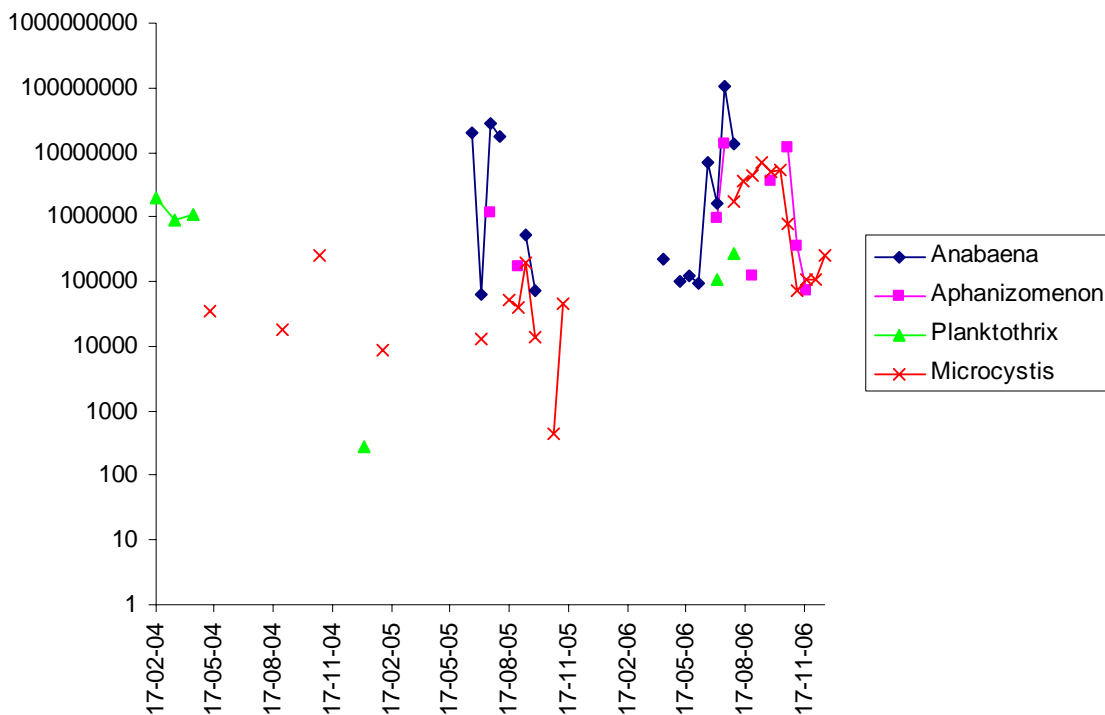


Figuur 1: Concentraties van verschillende groepen cyanobacteriën (aantal ml<sup>-1</sup>) van 1996 tot en met 2006 in Terra Nova. De pijl geeft het tijdstip van het biomanipulatie-experiment aan (winter 2003-2004).



Figuur 2: Concentratie *Planktothrix* ( $\mu\text{m}^3 \text{ml}^{-1}$ ) en de zooplankters *Bosmina* en *Daphnia* (aantal  $\text{ml}^{-1}$ ) van 1996 tot en met 2006 in Terra Nova.

Het water in 2004 was helder en er was een zeer gevarieerde waterplantenvegetatie. De voorjaars -en zomeralgenbloeien waren niet heftig en bestonden voornamelijk uit groenalgen, kiezelalgen etc (eerste Nieuwsbrief Natuurontwikkeling Loenderveen). In de zomers van 2005 en 2006 echter kwam er een bloei van *Anabaena* op (Figuur 3), die niet eerder in Terra Nova was waargenomen (zie Figuur 1).



Figuur 3: Dynamiek van verschillende genera cyanobacteriën (uitgedrukt in biovolume) in drie opeenvolgende jaren (2004–2006).

De *Anabaena*-bloei resulteerde in stinkende drijfvlagen (Gerard ter Heerdt, persoonlijke communicatie). De waterplantenvegetaties kwamen in die jaren niet goed meer tot ontwikkeling. In 2006 volgden er na de bloei van *Anabaena* (dus relatief laat in het seizoen) ook nog bloeien van *Aphanizomenon* en *Microcystis*.

### *Doel van de studie*

De plotselinge opkomst van *Anabaena* in Terra Nova (en in een later stadium *Aphanizomenon* en *Microcystis*) is de aanleiding voor deze literatuurstudie. Waternet spreekt de wens uit in staat te zijn bloeien van deze cyanobacteriën in Terra Nova in de toekomst zoveel mogelijk te voorkomen. Aan het NIOO-CL is gevraagd om de navolgende hoofdvraag en onderliggende nevenvragen voor zover mogelijk te beantwoorden en met deze kennis een basis te leggen voor aanpak van de algenbloei in Terra Nova.

## **2. Vraagstellingen**

### *2.1 Hoofdvraag van de literatuurstudie:*

Waarom trad er in Terra Nova in 2005 en 2006 een bloei van *Anabaena* op (terwijl dat in de voorgaande 28 jaar niet is voorgekomen)?

### *2.2 Onderliggende vragen:*

- Hoe groot is de kans dat een dergelijke bloei vaker op zal treden?

- Waarom blijven draadvormende cyanobacteriën uit de ‘*Planktothrix*-groep’ na de biomanipulatie afwezig?
- Waarom worden er geen groen- kiezel- goud- of andere algen gevonden?
- Wat is er tegen een *Anabaena*-bloei te doen?
- Wat is de relatie tussen de veranderingen in de cyanobacterie-gemeenschap en de uitgevoerde biomanipulatie?
- Wat betekent het al dan niet voorkomen van waterplanten voor de algenbloei?

#### *Leeswijzer*

Om deze vragen zo goed mogelijk te kunnen beantwoorden zal eerst ingegaan worden op de relevante ecologie van cyanobacteriën in het algemeen (voor zover er sprake kan zijn van een algemene ecologie van een dermate heterogene groep). Vervolgens zal meer in het bijzonder worden ingegaan op karakteristieke eigenschappen van een aantal cyanobacterie-genera (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Planktothrix* en *Microcystis*). Daarna zal gekeken worden welke omgevingsfactoren bijdragen aan een bloei van voornoemde soorten. Uiteindelijk zullen kennishiaten geformuleerd worden en zal er aangegeven worden wat voor onderzoek noodzakelijk is om die hiaten in te vullen. In de bijlage tenslotte zullen de hierboven gestelde vragen specifiek beantwoord worden.

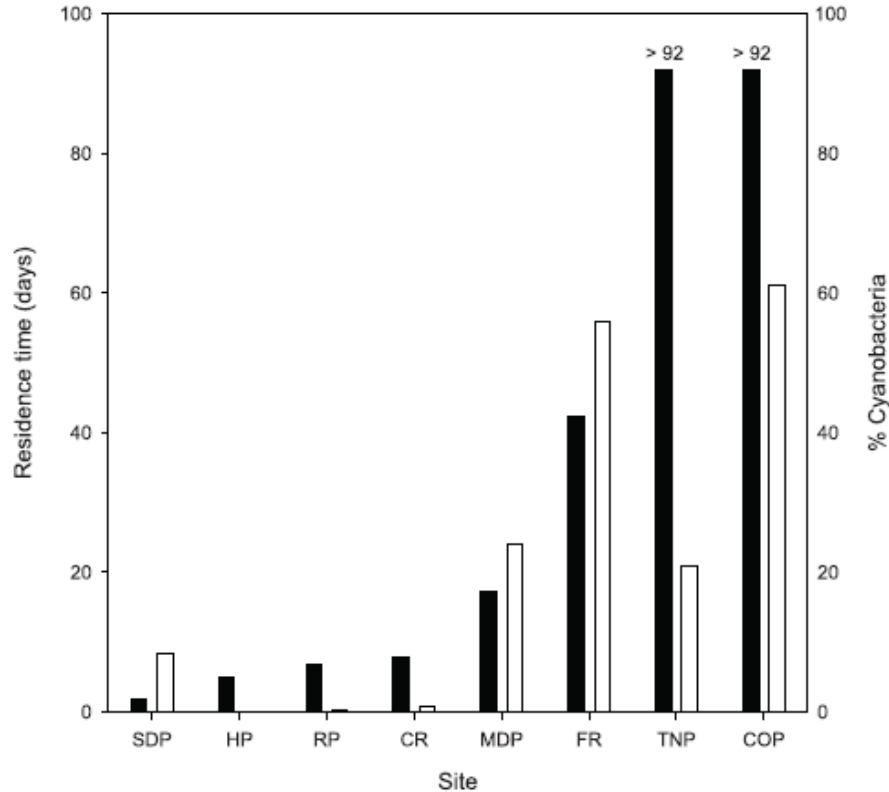


### **3. Algemene eigenschappen cyanobacteriën**

De meeste cyanobacteriën zijn aërobe, fotoautotrofe organismen. Dat wil zeggen dat ze fotosynthese gebruiken met licht als energiebron in de aanwezigheid van zuurstof (O<sub>2</sub>, dat tevens als produkt van fotosynthese ontstaat). Voor zover onderzocht (bijv. voor *Microcystis*) blijken veel cyanobacteriën overigens ook in staat onder anaërobe condities te groeien, o.a. door het uitvoeren van melkzuurgisting. Cyanobacteriën hebben normaliter slechts water, CO<sub>2</sub>, anorganische stoffen en licht nodig (Mur et al. 1999). Ze worden in alle habitats ter wereld gevonden, ook in terrestrische (bijv. als symbiont van korstmossen) maar vooral in zoet –en zoutwater milieu's. Het feit dat ze onder vrijwel alle omstandigheden kunnen voorkomen (zoet, brak –en zoutwater, warme en koude waterbronnen) laat zien dat ze zich hebben aangepast aan een veelvoud van omstandigheden en 'tegen een stootje kunnen'. Cyanobacteriën behoren tot de oudste levensvormen op aarde. Ook bloeien van deze organismen zijn allesbehalve een recent fenomeen. Verwijzingen naar het verkleuren van water o.i.v. algenbloei vindt men o.a. in het Oude Testament en het werk van Shakespeare. Bloeien van cyanobacteriën horen van nature thuis in ecosystemen als meren en plassen. Het is een illusie te denken dat het mogelijk is de groei van cyanobacteriën volledig te beheersen door manipulatie van externe condities. Evenmin is het wenselijk deze natuurlijke component van het fytoplankton volledig te doen verdwijnen. Wel is duidelijk dat door eutrofiëring de omvang van en overlast door cyanobacteriebloei zijn toegenomen. Tegen deze overmatige algenbloei zijn maatregelen denkbaar en deze zullen aan bod komen.

#### **3.1 Groeisnelheid en verblijftijd**

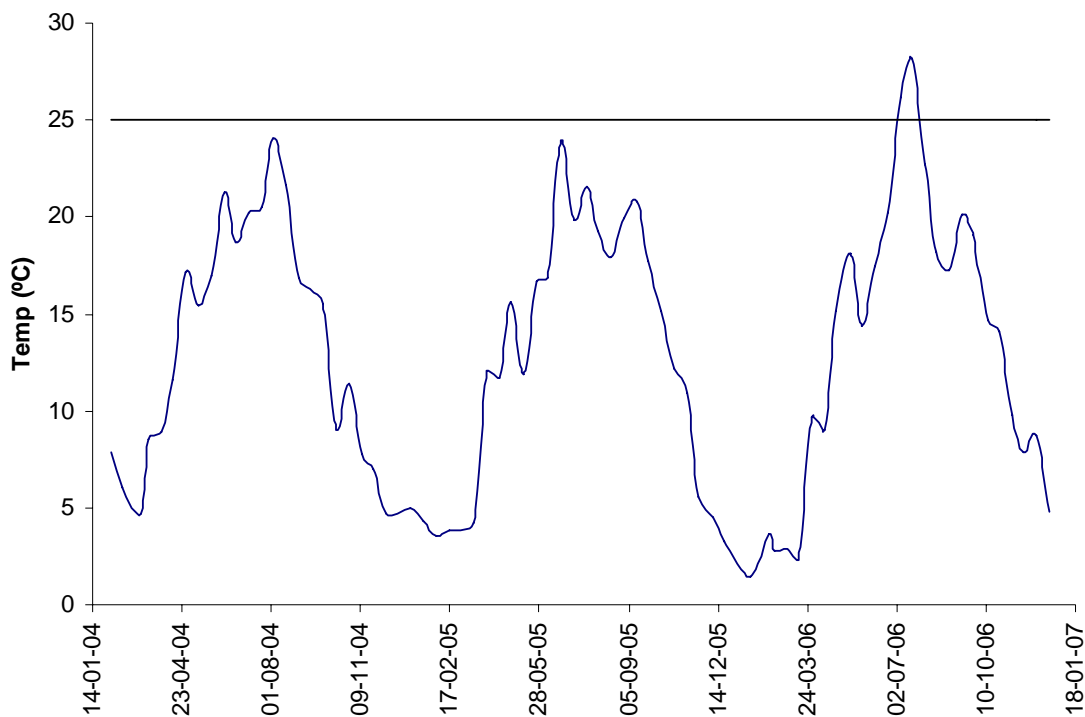
De groeisnelheid van cyanobacteriën is meestal lager dan die van andere fytoplanktongroepen. Deze lage groeisnelheid houdt in dat de verblijftijd van water in een meer of plas vrij lang moet zijn om bloei van cyanobacteriën mogelijk te maken. In wateren met een korte verblijftijd ontstaan geen bloeien van cyanobacteriën (Mur et al. 1999), de algen worden als het ware uitgespoeld. Verspagen et al. (2005) rekende uit dat cyanobacteriën (*Microcystis*) uit het Volkerak-Zoommeer verdwenen indien er een constant doorspoeldebiet werd gehanteerd van 75 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. In Terra Nova is de gemiddelde verblijftijd van het water 219 dagen. Dit is voldoende om bloeien van cyanobacteriën te laten ontstaan. In figuur 4 is een vergelijking gegeven tussen de verblijftijd van water en het percentage cyanobacteriën in het fytoplankton in Canadese wateren. Bij een verblijftijd van ruim 92 dagen kunnen cyanobacteriën al 60 % uit van het fytoplankton uitmaken.



Figuur 4: Vergelijking van de verblijftijd van water (zwarte kolommen) en het percentage cyanobacteriën in 8 ondiepe meren en/of vijvers in Toronto, Canada. De wateren zijn meso –tot hypertroof. Figuur afkomstig uit Olding et al. (2000).

### 3.2 *Temperatuur*

De maximale groeisnelheid van de meeste bloeivormende cyanobacteriën (zoals voorkomend in Nederlandse wateren) wordt bereikt boven de 25 °C (Robarts & Zohary 1987). Deze optimale temperatuur ligt hoger dan die voor groenalgen en diatomeeën. De temperatuur is daarom een belangrijke factor in het ontstaan van cyano-bloeiën in de zomer. In Terra Nova is de watertemperatuur in de periode 2004-2006 weliswaar slechts even (in 2006) boven de 25 °C geweest, maar heeft wel vaak tegen deze grens aangezetten waardoor cyanobacteriën toch vrijwel bij optimale temperatuur konden groeien (Figuur 5). Ervaring leert dat bij watertemperaturen boven de 20 °C het selectief voordeel verschuift naar cyanobacteriën. Klimaatscenario's voorspellen dat de temperatuur in Nederland zal blijven stijgen met geregeld zachte winters en warme zomers (KNMI Scientific Report WR 2006-01). Dit zal dus in het voordeel zijn van cyanobacteriën (zie Mooij et al. 2006 voor een beschrijving van de te verwachten effecten van klimaatverandering op Nederlandse, ondiepe meren).



Figuur 5: De watertemperatuur (°C) in Terra Nova in 2004-2006. De horizontale lijn (25 °C) is de temperatuur waarbij de maximale groeisnelheid van veel bloeivormende cyanobacteriën wordt bereikt.

### 3.3 Licht

Hoewel ze, net als alle fytoplanktongroepen, licht nodig hebben, zijn veel cyanobacteriën opnieuw net als ander fytoplankton, gevoelig voor langdurige blootstelling aan hoge lichtintensiteit (van Liere & Mur 1980). Cyanobacteriën zijn zeker in staat zich aan te passen aan hoge lichtomstandigheden, o.a. door het aanpassen van hun fotosystemen en cel-pigmentatie (minder lichtoogstende pigmenten en meer lichtbeschermende pigmenten, waaronder enkele caretenoïden). Aanpassing kost echter tijd. Plotselinge blootstelling aan veel licht kan schadelijk zijn voor de cellen (Ibelings et al. 1994). Waar (sommige) cyanobacteriën in uitblinker is het omgaan met weinig licht. Dit geldt vooral voor draadvormende cyanobacteriën uit de groep *Planktothrix/Limnothrix*. De morfologie van hun draden en de aard van de lichtoogstende pigmenten stelt deze cyanobacteriën in staat uiterst efficiënt licht in te vangen voor fotosynthese. Hun efficiënte groei bij laag licht heeft ook te maken met het feit dat cyanobacteriën weinig energie nodig hebben om celfuncties te laten doorgaan (Mur et al. 1999). Het resultaat hiervan is dat cyanobacteriën een competitief voordeel hebben in meren die troebel zijn. Troebelheid is het gevolg van lichtuitdoving door zowel anorganische deeltjes zoals slib, als door fytoplankton (in hoge dichtheden). Dit troebele water selecteert voor draadvormende cyanobacteriën en is in het nadeel van ander fytoplankton (Mur et al. 1999). Troebel water kan een gevolg zijn van ander fytoplankton, zoals groenalgen, maar ook van bloei van cyanobacteriën zelf. In wezen bevorderen cyanobacteriën zo de condities (troebel water) die leiden tot hun eigen success (“feedback” mechanisme). Dit soort feedbacks

kunnen aanleiding geven tot het optreden van alternatieve evenwichten (troebel waar eerst helder water was, zie later in de tekst).

Labexperimenten hebben gelijke conclusies getrokken (van Liere 1979): de groenalg *Scenedesmus* groeit in een chemostaat zo snel bij hoge lichtintensiteit dat *Planktothrix* weinig kans krijgt om zich te handhaven. Wanneer *Scenedesmus* een hoge biomassa bereikt krijg je schaduweffecten omdat licht niet goed meer in de chemostaat doordringt. Het gevolg is dat er een lichtklimaat ontstaat die toelaat dat *Planktothrix* dominant wordt (efficiënt celmetabolisme bij laag licht) en *Scenedesmus* laat verdwijnen. *Planktothrix* concurreert *Scenedesmus* eruit en deze situatie is stabiel in de tijd omdat een hoge biomassa van *Planktothrix* leidt tot permanente schaduwcondities, die in het voordeel van de cyanobacterie zijn (Van Liere 1979). Doordat de groeisnelheid van cyanobacteriën onder lage lichtomstandigheden relatief hoog en hun onderhoudsenergie minimaal is, zijn deze organismen in staat om in troebel water te domineren over andere fytoplanktonleden. Daardoor kunnen ze ook bloeien vormen in nutriëntenrijke plassen (Reynolds 1997). Onder bepaalde condities zijn de cyanobacteriën zo succesvol in het beconcurreren van ander fytoplankton dat min of meer permanente bloeien van cyanobacteriën ontstaan. Een voorbeeld hiervan zijn de algenbloeien in de Veluwerandmeren eind jaren 70, begin jaren 80 (Ibelings et al. 2007).

Essentieel is hier te benadrukken dat het algemene beeld van cyanobacteriën als ‘laag licht kampioenen’ niet correct is. Dit geldt uitsluitend voor draadvormende cyanobacteriën zoals *Planktothrix agardhii*. Kolonievormende cyanobacteriën zoals *Microcystis* spp. zijn veel minder goed in staat met weinig licht tot bloei te komen. Deze soorten zijn veeleer afhankelijk van hun drijfvermogen in de competitie met andere soorten (Ibelings et al. 1991). Veel cyanobacterie-soorten hebben gasvacuoles waarmee ze hun dichtheid en drijfvermogen kunnen aanpassen aan de omstandigheden en zo hoger of lager in de waterkolom kunnen drijven (Ibelings et al. 1991). Het bezit van drijfvermogen is een belangrijke competitieve eigenschap in watersystemen met onvolledige menging. Zie verder beschrijving *Microcystis*.

### 3.4 Nutriënten (N en P)

Cyanobacteriën zijn zeer goed in staat om essentiële nutriënten op te slaan, zoals fosfaat en stikstof. Stikstoffixeerders komen vooral voor onder de filamenteuze soorten die heterocysten vormen, cellen die gespecialiseerd zijn in N<sub>2</sub>-fixatie. Hiertoe behoren o.a. *Anabaena*-soorten (Schreurs 1992). Ondanks dat bloeien van cyanobacteriën vaak in eutrofe plassen voorkomen is het niet zo dat ze veel stikstof en fosfor nodig hebben. Op het moment waarop de bloeien zich voordoen is, zelfs in eutrofe systemen, de hoeveelheid direct opneembaar P en N vaak gering (vrijwel alle nutriënten zijn al opgenomen en opgeslagen in biomassa). Het blijkt dat cyanobacteriën ten opzichte van ander fytoplankton een hogere affiniteit hebben voor nutriënten als fosfor en stikstof (Collos et al. 2005, Tanaka et al. 2003). Dit betekent dat ze bij lage externe nutriëntenconcentraties beter nutriënten kunnen (blijven) opnemen dan andere organismen en daardoor onder limiterende nutriëntenconcentraties ander fytoplankton efficiënt kunnen beconcurreren. Verder kunnen cyanobacteriën fosfor opslaan tot concentraties die genoeg zijn om twee tot vier celdelingen uit te voeren (Mur et al. 1999).

De ratio tussen stikstof en fosfor wordt vaak aangeduid als bepalend voor het succes van cyanobacteriën. Een TN:TP ratio van 29:1 of lager gaat vaak samen met dominantie van cyanobacteriën in meren en plassen (zie vele voorbeelden in Smith & Bennett 1999 en ook in Bulgakov & Levich 1999). Belangrijk is wel niet slechts naar de N:P ratio te kijken, maar ook naar de concentraties afzonderlijk (Reynolds 1999) omdat ratios informatie over de onderliggende nutriëntconcentraties kunnen verhullen.

### 3.5 Toxines

Cyanotoxines worden vaak verantwoordelijk gehouden voor massale sterfte van vissen en watervogels (Matsunaga et al. 1999, Rodger et al. 1994). Een direct bewijs wordt echter bijna nooit gevonden. Ten tijde van een bloei van cyanobacteriën kunnen andere factoren ook een rol spelen, zoals hoge temperatuur, zuurstoftekort of de opkomst van andere organismen die ook giftige stoffen produceren (denk bijvoorbeeld aan botulisme). Hierdoor is het precieze aandeel in de sterfte van vissen en vogels door cyanotoxines nog altijd onbekend (Ibelings et al. 2005). Cyanobacteriën produceren verschillende toxines: lipopolysaccharides, neurotoxines en hepatotoxines. De meest voorkomende en best bestudeerde vorm zijn de hepatotoxines (Sivonen & Jones 1999). In zoetwatersystemen is de belangrijkste groep hepatotoxines die van de microcystines. Dit zijn kleine cyclische peptides waarvan er inmiddels meer dan 60 vormen zijn beschreven (Codd et al. 1999). Waarom cyanobacteriën investeren in de productie van cyanotoxines is niet goed bekend, alhoewel studies wijzen op inzet van toxines als afweer tegen grazers (Jang et al. 2003), of als allelopatisch middel dat de groei van concurrenten remt. Voor een breed overzicht van de ecologische effecten van cyanotoxines zie Ibelings & Havens (in press).

### 3.6 Graas

Cyanobacteriën worden in het algemeen weinig of niet gegeten door zooplankton zoals watervlooien, rotiferen en copepoden. Dit komt doordat ze:

- 1) toxines bevatten (zie paragraaf 3.5, hoewel de toxines niet leiden tot een verminderde graasdruk gaat zooplankton wel snel dood indien ze de toxines opnemen en is hun reproductie laag (Reinikainen et al. 2002, Rohrlack et al. 1999a)),
- 2) kolonies vormen waarbij veel cellen bij elkaar zitten in een slijmlaag (bijvoorbeeld *Microcystis*) en daardoor te groot zijn of te taai (Rohrlack et al. 1999b) of
- 3) draden vormen en daardoor ook te groot zijn om uit het water gefiltreerd te worden (Dionisio Pires et al. 2007).

Deze verschillende afweermechanismen hebben ervoor gezorgd dat cyanobacteriën moeilijk door zooplankton worden gegeten en hebben in het verleden het succes van biomanipulatie in de weg gestaan (Gliwicz 1990).

### 3.7 Conclusies algemene ecologie bloeivormende cyanobacteriën

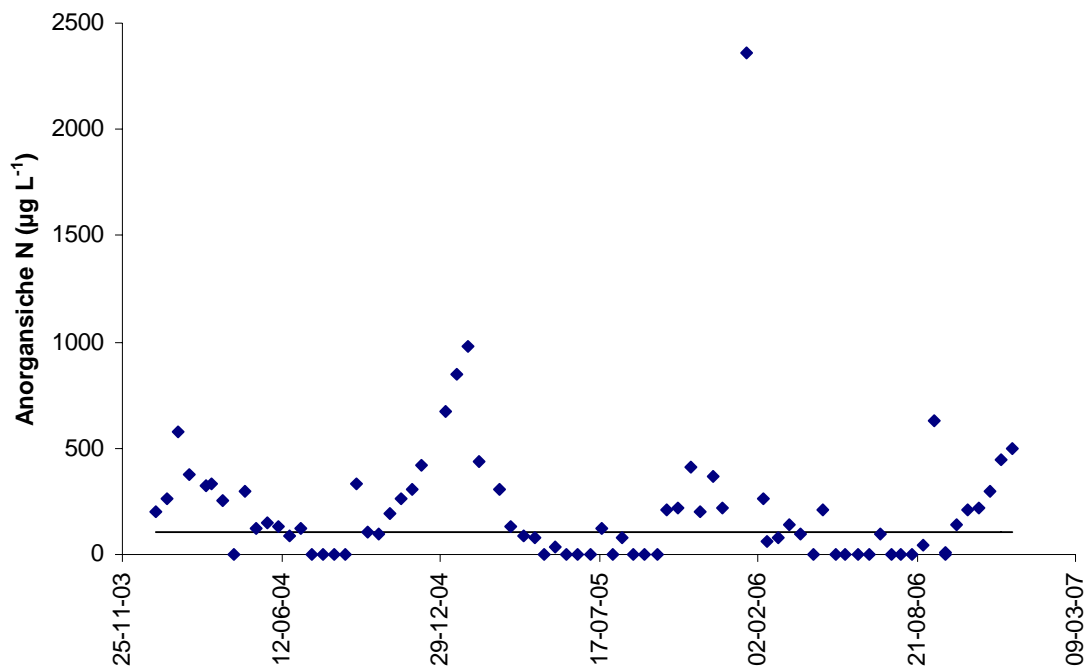
Cyanobacteriën zijn overduidelijk een evolutionair succesvolle groep. Ze zijn wijd verbreid, hebben vele habitats veroverd, waaronder die met extreme condities. Wat maakt cyanobacteriën zo succesvol? Welke eigenschappen? Het zijn niet de snelste groeiers, integendeel, alhoewel sommigen wel uitzonderlijk sterk reageren op een toename in

temperatuur. Cyanobacteriën zijn vooral zuinig op hun biomassa. Verliesposten zijn laag. Ze hebben een goede weerstand tegen graas. Sedimentatieverliezen zijn gering door het bezit van drijfvermogen. Ze handhaven hun populatie ook als de condities verslechteren, bijv. als direct opneembare nutriënten uitgeput raken (stikstoffixeerders schakelen over op atmosferische stikstof als N-bron) of als het water erg troebel wordt. Dit betekent ook dat cyanobacteriën bijzonder kwetsbaar zijn voor verliesfactoren, bijv. voor uitspoeling door het verkorten van de verblijftijd.

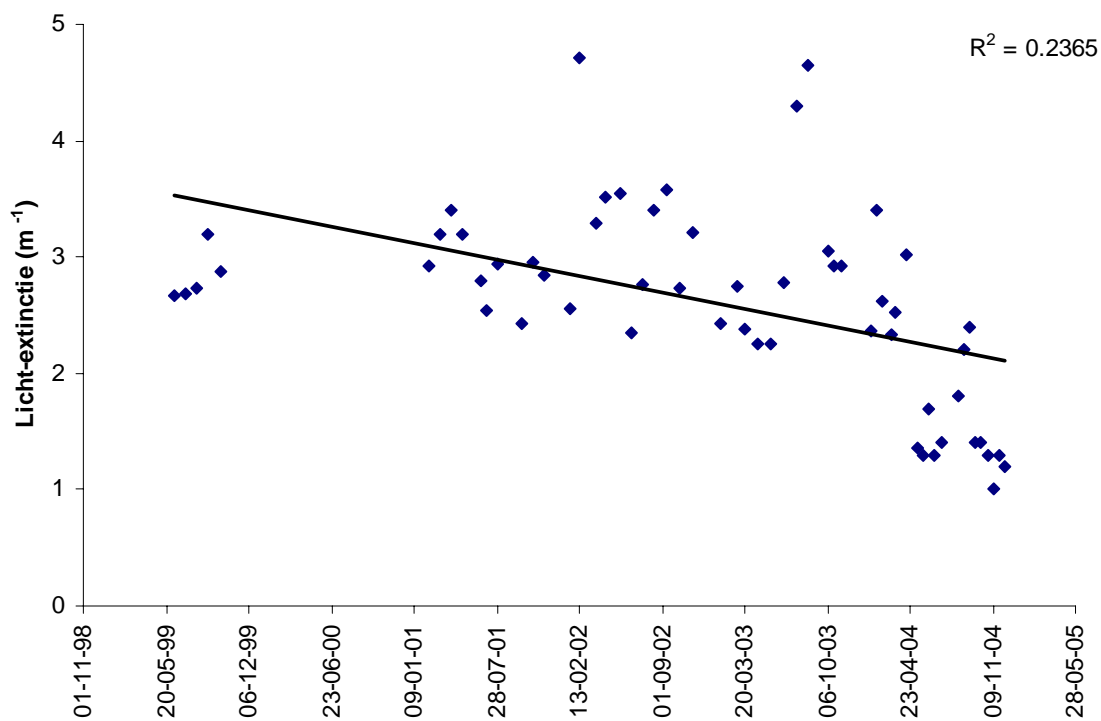
#### ***4. Beschrijving specifieke genera***

##### *4.1 Anabaena*

*Anabaena* behoort tot de Orde van de *Nostocales*, die gekenmerkt worden door het bezit van heterocysten. Deze heterocysten worden gebruikt om atmosferische stikstof ( $N_2$ ) te binden. Deze reactie wordt gekatalyseerd door het enzym nitrogenase. De werking van dit enzym wordt geremd door zuurstof, vandaar het uitvoeren van stikstoffixatie in gespecialiseerde cellen (heterocysten) waarin zuurstofproductie door fotosynthese afwezig is. Stikstoffixeerders zijn in staat om onder stikstofarme condities wel door te groeien, waar andere algensoorten het opgeven (Mur et al. 1999). Voorwaarde is wel dat andere voedingsstoffen, zoals fosfaat, niet limiterend zijn. *Anabaena*-soorten domineren vaak in systemen waar (periodiek) lage concentraties van opgelost anorganische stikstof optreden, een situatie die in Terra Nova inderdaad voorkomt (Figuur 6). Het is echter niet zo dat meren en plassen die stikstof-gelimiteerd zijn daarom ook per definitie een dominantie meemaken van *Anabaena* (of een andere  $N_2$ -fixeerder als *Aphanizomenon*). Een beperkende voorwaarde voor dominantie door stikstoffixeerders lijkt dat er voldoende licht beschikbaar is (Zevenboom & Mur 1980). In Terra Nova is er tot en met 2004 een trend van afnemende extinctie (toename helderheid) (Figuur 7, na 2004 onbekend) waarbij vooral de afname in 2004 (na biomanipulatie) sterk is. Licht dringt dieper door in de waterkolom en dus wordt waarschijnlijk aan de beperkende voorwaarde (voldoende licht) voor *Anabaena* voldaan. Het gevaar bestaat dat maatregelen, die tot doel hebben om stikstof te reduceren, juist zullen leiden tot grote populaties van stikstoffixeerders zoals *Anabaena*-soorten.



Figuur 6: Dynamiek anorganische stikstof ( $\text{NO}_2$  en  $\text{NO}_3$ , in  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) in Terra Nova in de periode 2004 – 2006. De horizontale lijn is een grenswaarde ( $108 \mu\text{g L}^{-1}$ ) zoals door Reynolds et al. (2002) gedefinieerd. Onder die grenswaarde zullen soorten als *Anabaena* (H-groep, zie “synthese”) positief reageren (groeien en uitbreiden).



Figuur 7: Extinctie van licht ( $\text{m}^{-1}$ ) van 1999 tot en met 2004 in Terra Nova.



#### 4.2 *Aphanizomenon*

Net als *Anabaena* behoren *Aphanizomenon*-soorten tot de Orde der *Nostocales*. Dit betekent dat ze ook heterocysten en akineten (vegetatieve cellen die overwinteren) bevatten. Net als voor *Anabaena* geldt dus dat *Aphanizomenon* juist in plassen kan gaan domineren die een lage concentratie opgeloste anorganische stikstof hebben. *Aphanizomenon* kenmerkt zich verder door de grote variatie aan toxines die ze kunnen produceren, zoals microcystine en anatoxine maar ook cylindrospermopsine (Garnett et al. 2003, Preußel et al. 2006). *Aphanizomenon* en *Anabaena* domineren in meren die ongeveer dezelfde totaal fosfaatconcentraties hebben (range 100-200  $\mu\text{g L}^{-1}$  voor *Anabaena* en 100-400  $\mu\text{g L}^{-1}$  voor *Aphanizomenon*), maar verschillen in totaal stikstof. *Anabaena* komt vooral voor in meren met een totale stikstofconcentratie van 1.5–2.5  $\text{mg L}^{-1}$ , terwijl *Aphanizomenon* een veel bredere range heeft (0-4.5  $\text{mg L}^{-1}$ ) (Schreurs 1992).

#### 4.3 *Planktothrix*

*Planktothrix* behoort tot de Orde *Oscillatoriales*. Net zoals de *Nostocales* zijn *Oscillatoriales* filamenteus, maar ze produceren geen heterocysten. Stikstof fixeren doen ze dus niet. De hoogste *Planktothrix* concentraties worden in het algemeen gevonden aan het eind van de zomer of in de herfst (van Liere 1979). In zeer eutrofe wateren echter, kan de piekdichtheid al eerder plaatsvinden of kan men zelfs het hele jaar door *Planktothrix* in de waterkolom aantreffen, zelfs in de wintermaanden (van Liere 1979). Hierdoor is er een grote ent aanwezig voor het jaar daarop. *Planktothrix* accumuleert in principe niet in drijfslagen aan het oppervlak, zoals *Microcystis*. Dit komt omdat *Planktothrix* als draadvormende blauwalg slechts een geringe diameter heeft. De kolonievormende *Microcystis* is veel groter, zodat die een grote stijgsnelheid kan ontwikkelen. Bij het wegvallen van de wind drijven *Microcystis* kolonies, in tegenstelling tot *Planktothrix* filamenten, snel naar het wateroppervlak, waar de biomassa zich concentreert in een drijfslag. Overigens kunnen ook *Aphanizomenon* (waar de filamenten vaak in bundels bijeen zitten en zo tezamen een groot deeltje vormen) en *Anabaena* (door de vaak wat opgekrulde vorm van de filamenten) relatief grote stijgsnelheden ontwikkelen en dus ook drijfslagen vormen.

*Planktothrix agardhii* is een soort die veel voorkomt in eutrofe (veel nutriënten), ondiepe, goed gemengde meren. De soort is bij uitstek goed aangepast aan het handhaven van een hoge populatiedichtheid bij laag licht condities. Schaduw is in het voordeel van *P. agardhii*, ten opzichte van andere fytoplanktonleden. Veel van deze schaduw is het resultaat van de hoge biomassa van *Planktothrix* zelf. De soort creeërt en handhaaft de condities voor zijn eigen succes. Echter ook een hoge concentratie zwevend stof (bijv. als gevolg van veel slib dat door wind of bodemwoelende vis wordt opgewerveld) draagt bij aan het troebele water waar *Planktothrix* afhankelijk van is. *P. agardhii* is typisch een soort die voorkomt in twee alternatieve ecosysteemevenwichten (Scheffer et al. 1997). Of de soort is dominant in een troebel systeem, of de soort is vrijwel afwezig in een helder systeem. Maatregelen gericht op het vergroten van de helderheid (fosfaatbeheer, biomanipulatie) kunnen dus een (langjarige) bloei van *P. agardhii* doorbreken, al is vaak veel geduld nodig omdat terugkoppelingsmechanismen (bijv. een constante aanvoer van fosfaat vanuit het sediment naar de waterkolom) in het systeem het water ‘gevangen’ houden in de troebele toestand. Vaak is er sprake van langdurige hysteresis (trage reactie

van het ecosystem op maatregelen die genomen zijn om het in de gewenste staat te krijgen). Het Veluwemeer is een goed voorbeeld van deze processen (Ibelings et al. 2007). Is de doorbraak (helder water zonder *P. agardhii*) eenmaal bereikt dan is terugkeer van *P. agardhii* niet waarschijnlijk zolang er voldoende waterplanten aanwezig zijn. Waterplanten zorgen voor stabilisatie van het alternatieve evenwicht voor de troebele toestand, namelijk helder water. Wel kunnen ook in helder water (kortstondige) bloeien van andere cyanobacteriën, als bijv. *Microcystis* ontstaan.

In hetzelfde geslacht vinden we *P. rubescens*. De ecologie van deze soort is totaal anders. *P. rubescens* is een soort die specifiek is aangepast aan het leven op de spronglaag (laag waarin de temperatuur snel afneemt met de diepte, ook wel metalimnion genoemd) van diepe, gestratificeerde meren. Enerzijds bezit deze soort een type drijfvermogen dat het mogelijk maakt positie te kiezen, en te houden, op de spronglaag, zonder uit te zinken naar het onderliggende hypolimnion of op te stijgen naar het bovenliggende epilimnion. Anderzijds heeft deze soort een rode pigmentatie in de cellen, die het mogelijk maakt juist het groene licht, dat dieper doordringt in meren dan andere golflengtes (Stomp et al. 2007) op te nemen. De hoogste concentraties *P. rubescens* worden vaak gevonden in meren met diep, relatief helder water, in een positie op de spronglaag waar ander fytoplankton niet meer goed kan groeien of uitzinken (Walsby et al. 2004).

Het is dus mogelijk dat *Planktothrix* in Terra Nova niet meer voorkomt omdat de plas niet langer voedselrijk en troebel genoeg is voor *P. agardhii*. De lichtuitdoving is in de loop van de jaren afgenomen. De plas heeft veel waterplanten gehad (tweede Nieuwsbrief Natuurontwikkeling Loenderveen) een duidelijke aanwijzing dat het water niet sterk troebel was in die periode. Tegelijkertijd is Terra Nova niet diep, stabiel en helder genoeg voor vestiging van een populatie van *P. rubescens*.

#### 4.4 *Microcystis*

*Microcystis* is een van de meest algemeen voorkomende cyanobacteriën in zoetwater. Vooral in eutrofe meren en plassen kan deze cyanobacterie gaan domineren en een plaag worden doordat het dikke drijfslagen vormt. De cellen van *Microcystis* zijn rond en groeien in kolonies met een slijmlaag eromheen (Verspagen 2006). Deze cellen bevatten gasvacuoles waarmee ze hun drijfvermogen kunnen regelen (Ibelings et al. 1991). In stilstaand water accumuleren *Microcystis*-kolonies aan de oppervlakte en vormen zodoende drijfslagen. *Microcystis*, als kolonievormende soort benut zijn drijfvermogen op een meer dynamische wijze dan veel andere cyanobacteriën. Waar *P. rubescens* bijvoorbeeld gebaat is bij een permanente stabiliteit en gelaagdheid van de waterkolom is *Microcystis* goed aangepast aan wisselende stabiliteit. In periodes met minder wind (en voldoende sterke instraling) wordt de mengdiepte van de waterkolom beperkt tot een oppervlakkige laag als gevolg van het optreden van microstratificatie. De *Microcystis* populatie, met zijn hoge drijfvermogen en stijgsnelheid, reageert direct en concentreert zich in deze oppervlakkige laag. Het netto resultaat is dat *Microcystis* in vergelijking met concurrenten gemiddeld meer licht ontvangt als gevolg van zijn gemiddeld hogere positie in de waterkolom en dus in het voordeel is.

Net zoals de andere cyanobacteriënsoorten die hierboven zijn beschreven, produceert *Microcystis* toxines (Sivonen & Jones 1999). Het best beschreven voor deze soort zijn, net als voor veel andere soorten, de microcystines. Het succes van *Microcystis* in eutrofe (en stilstaande) wateren komt niet alleen door hun drijfvermogen maar ook doordat ze niet of nauwelijks door zooplankton worden gegeten (Rohrlack et al. 1999a). *Microcystis* kolonies zijn of te groot of te toxisch om aantrekkelijk te zijn voor zooplankton (hetzelfde geldt overigens voor meer cyanobacteriesoorten, waaronder draadvormende, zoals *Planktothrix* (Dionisio Pires et al. 2007)).

Verdere karakteristieken van *Microcystis* hebben te maken met de levenscyclus. *Microcystis* kolonies overwinteren in grote aantallen in en op het sediment waardoor er een grote potentiële ent aanwezig is (Verspagen 2006). Soorten die, op het moment dat condities gunstig zijn, een grote entpopulatie kunnen mobiliseren zijn in het voordeel. Voor *Microcystis* hebben gunstige condities enerzijds te maken met stabiliteit van de waterkolom en anderzijds met hoge watertemperaturen. Deze soort laat namelijk een sterke toename in groeisnelheid met een stijgende watertemperatuur zien. De toename in groeisnelheid is groter dan voor andere fytoplanktonsoorten (Coles & Jones 2000). Hierdoor versterkt *Microcystis* zijn concurrentiepositie met toenemende temperatuur van het water. Bovendien wordt wel geopperd dat juist stijgende watertemperatuur *Microcystis* mobiliseert en vrij maakt van het sediment en dus zorgt voor een extra grote entpopulatie op het moment dat de condities gunstig zijn voor groei. Tenslotte heeft *Microcystis* een voordeel ten opzichte van groenalgen onder hoge pH en lage CO<sub>2</sub> concentraties omdat *Microcystis*, net zoals andere cyanobacteriën als *Anabaena* en *Aphanizomenon*, bicarbonaat kan opnemen (Talling 1976). Een hoge temperatuur, hoge pH en lage CO<sub>2</sub> concentraties zijn normale verschijnselen in eutrofe systemen, juist in de zomermaanden wanneer de cyanobacteriën tot bloei komen. Het is duidelijk dat *Microcystis* vele wapens heeft om zich succesvol te vermenigvuldigen in eutrofe plassen.

## **5. Synthese en mogelijke verklaringen cyanobacteriedominantie in Terra Nova**

### **5.1 Systeem Reynolds**

Reynolds et al. (2002) hebben voor zoveel mogelijk algengroepen de omgevingscondities gedefinieerd die leiden tot een positieve of negatieve respons van algen. Voor de cyanobacteriën wordt hieronder (Tabel 1) schematisch weergegeven wat hun reactie is op bepaalde drempelwaarden van een aantal variabelen. De cyanobacteriën worden door Reynolds et al. ingedeeld in 3 categorieën: **H**, **M** en **S**. In de **H**-groep (soorten die zich 'goed voelen' in P-rijk water met weinig stikstof) zitten o.a. *Aphanizomenon flos-aquae* en *Anabaena flos-aquae*. In de **M**-groep zitten cyano-soorten die zijn aangepast aan wisselende menging van de waterkolom in eutrofe ondiepe (en diepere) meren. *Microcystis*-soorten zijn een dominante groep binnen **M**. In de **S**-groep tenslotte zitten cyanobacteriesoorten die tot bloei komen onder permanent goed gemengde, troebele omstandigheden. Bekendste soort uit de **M**-groep is *Planktothrix agardhii*.

Uit de tabel valt af te lezen dat voor de parameters (zie tabel voor uitleg van de afkortingen), waar alle drie de groepen gelijk op reageren ( $h_m$ ,  $[P]$ ,  $[Si]$ ,  $[CO_2]$  en  $f$ ), twee condities in Terra Nova aan de voorwaarden voldoen voor een positieve respons (diepte

( $h_m$ ) en graasdruk ( $f$ ), groen gearceerd) en drie niet ( $[P]$ ,  $[Si]$  en  $[CO_2]$ , rood gearceerd). De laatste drie echter schommelen dicht bij hun grenswaarde en het is dus maar de vraag of deze parameters in Terra Nova bij deze concentraties echt onderscheidend zijn. Wel is het zo dat  $[Si]$  in deze laatste drie jaar gestegen is ( $9.3 \cdot 10^{-6} \text{ mol L}^{-1}$  in 2004,  $2.15 \cdot 10^{-5} \text{ mol L}^{-1}$  in 2005 en  $5.23 \cdot 10^{-5} \text{ mol L}^{-1}$  in 2006). Indien deze trend zich doorzet dan zal dat in het nadeel gaan werken van de cyanobacteriën en in het voordeel van de diatomeeën. De stikstofconcentratie in Terra Nova lijkt in het voordeel te zijn voor genera uit de **H**-groep (*Anabaena* en *Aphanizomenon* soorten). Indien voor 2005 en 2006 later in het groeiseizoen (nazomer en herfst) naar de stikstofconcentratie wordt gekeken (periodes die volgen op de dominantie door *Anabaena*), dan wordt in beide jaren het fytoplankton gekenmerkt door een *Microcystis*-bloei. De stikstofconcentratie is dan opgelopen tot  $2.7 \times 10^{-6}$  en  $3.2 \times 10^{-6} \text{ mol L}^{-1}$  voor 2005 en 2006, respectievelijk. Deze concentraties liggen boven de door Reynolds et al. gegeven grenswaarde en zijn in het voordeel van niet-stikstof fixerende cyanobacteriën zoals - inderdaad - *Microcystis*. Zodoende lijkt ook de dynamiek in stikstofconcentraties bij te dragen tot verschillen in successie van cyanobacteriën.

De temperatuur ( $\sigma$ ) in Terra Nova is in de periode 2004-2006 (van Mei tot en met Oktober) gemiddeld  $18.3 \text{ }^\circ\text{C}$  geweest. Dat lijkt in het voordeel van de **H**- en de **M**-groep en soorten uit deze groepen domineren inderdaad in bepaalde periodes in het seizoen (Figuur 3). In de periode van Mei tot en met Oktober voor de jaren 2004-2006 is de temperatuur nooit lager geweest dan  $9 \text{ }^\circ\text{C}$  (minima  $9.1$ ,  $11.9$  en  $14.1 \text{ }^\circ\text{C}$  voor 2004, 2005 en 2006, respectievelijk). Dit is in het nadeel van *Planktothrix* en zou mede kunnen verklaren waarom die bijna niet wordt waargenomen in Terra Nova. Uitzondering hierop is de zomer van 2006 (Figuur 3), waarin *Planktothrix* wel wordt waargenomen, maar niet als dominante soort.

De gemiddelde dagelijkse lichtdosis ( $I^*$ ) in Terra Nova gedurende Mei – Oktober voor 2004 – 2006 is veel hoger dan de waarde van  $1.5 \text{ mol photons m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ , zoals door Reynolds et al. (2002) gegeven wordt. Dit is in het nadeel van *Planktothrix*, die goed kan gedijen in troebel water (zie paragraaf 3.3), maar onder omstandigheden met veel licht de concurrentie met andere cyanobacteriën zal verliezen.

De graasdruk ( $f$ ) in Terra Nova blijkt hoger te zijn dan  $0.4$  (dagelijkse proportie water die door grazers wordt gefiltreerd) en dat is volgens Reynolds et al. (2002) in het voordeel van alle cyanobacterie-groepen. Waarschijnlijk eet het zooplankton de kleinere algen en ontwijkt het de niet-eetbare cyanobacteriën (Gliwicz 1990, Dionisio Pires et al. 2007), waardoor deze laatste kunnen gaan domineren. Er kan geconcludeerd worden dat een aantal condities in Terra Nova gunstig zijn voor de ontwikkeling/dominantie van cyanobacteriën uit zowel de **S**-, **H**- en **M**-groep.

Tabel 1: Responsen van functionele groepen fytoplankton op habitat kenmerken (ingekorte tabel op basis van Reynolds et al. 2002). Voor betekenis van de groepen **S**, **H**, en **M** zie tekst. Afkortingen variabelen habitat kenmerken:  $h_m$  is de diepte van de gemengde zone (in meters, gemeten vanaf het wateroppervlak),  $I^*$  is de lichtdosis ( $\text{mol photons m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ ),  $\sigma$  is de watertemperatuur ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $[P]$  is de concentratie van soluble reactive phosphorus (SRP,  $\text{mol L}^{-1}$ ),  $[N]$  is de concentratie opgelost anorganisch stikstof ( $\text{mol L}^{-1}$ ),  $[Si]$  is de concentratie soluble reactive silicon ( $\text{mol L}^{-1}$ ),  $[CO_2]$  is de concentratie opgelost koolzuur ( $\text{mol L}^{-1}$ ), en  $f$  tenslotte is de proportie water die dagelijks door rotiferen en cladoceren wordt gefiltreerd. De getallen onder genoemde symbolen (bijv. bij  $h_m < 3\text{m}$ ) geeft de voor deze tabel gehanteerde grenswaarden aan voor de periode Mei t/m Oktober. Een “+” bij **S**, **H** en **M** toont dat deze groep fytoplanktonsoorten positief zal reageren op een dergelijke grenswaarde (hier dus een geringe mengdiepte). Een “-” betekent een negatieve respons op de grenswaarde. De rij genaamd Terra Nova laat karakteristieke waarden zien voor de verschillende parameters in Terra Nova. Groen gearceerde waarden zijn waarden die gunstig zijn voor een positieve reactie van de cyanobacteriën uit de drie groepen. Rood gearceerde waarden zijn waarden waar de cyanobacteriën negatief op zullen reageren.

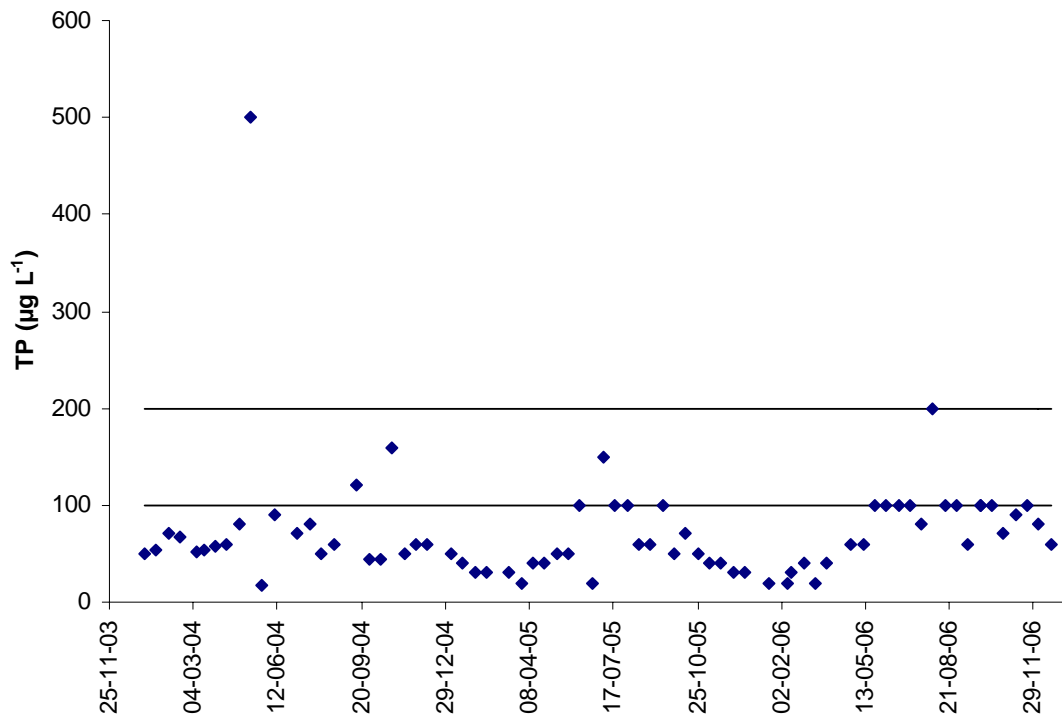
Groep	$h_m$ < 3	$I^*$ < 1.5	$\sigma$ < 8	$[P]$ < $10^{-7}$	$[N]$ < $10^{-6}$	$[Si]$ < $10^{-5}$	$[CO_2]$ < $10^{-5}$	$f$ > 0.4
<b>S</b>	+	+	+	-	-	+	+	+
<b>H</b>	+	-	-	-	+	+	+	+
<b>M</b>	+	-	-	-	-	+	+	+
<b>TerraNova</b>	1.5	72	18.3	$1.6 \cdot 10^{-7}$	$1.8 \cdot 10^{-7}$	$2.8 \cdot 10^{-5}$	$4.6 \cdot 10^{-5}$	11.5

Data Terra Nova:  $h_m$  uit Witteveen en Bos (2005).  $\sigma$ ,  $[P]$ ,  $[N]$ ,  $[Si]$ : gemiddelde waarden Mei-Oktober 2004-2006 (gegevens Waternet).  $[CO_2]$ : uit Bontes et al. 2006 (voor 2003).  $f$  is berekend voor piekdichtheden alle daphniasoorten en rotiferen tezamen ( $f$  *Daphnia* is 1.9, rotiferen is 9.6). Voor  $I^*$  is gebruik gemaakt van data die elke maand in de MOW bulletins van het KNMI (Maandoverzicht van het weer in Nederland) worden gepubliceerd (meetstation De Bilt).

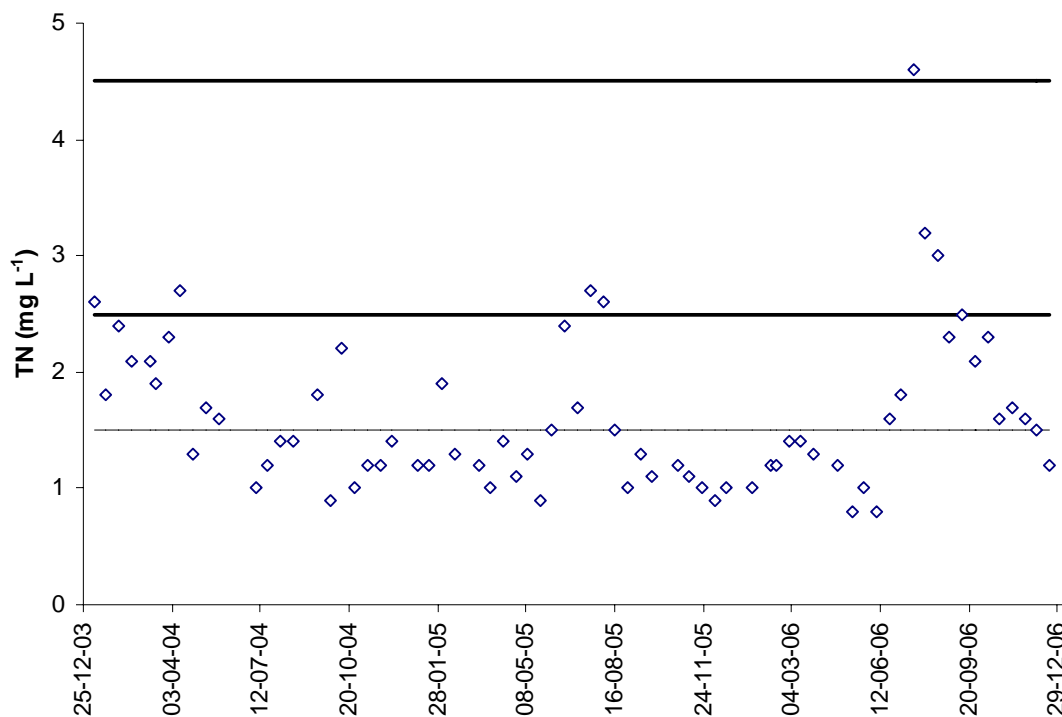
## 5.2 Systeem Schreurs

Schreurs (1992) definieerde concentraties (grenswaarden) in totaal stikstof en fosfaat voor (eutrofe) meren waarbij verschillende cyanobacteriën het fytoplankton domineren. Het blijkt dat voor zowel stikstof als fosfaat, *Anabaena* andere optimale concentraties heeft dan andere cyanobacterie-groepen. Voor fosfaat ligt het optimum voor *Anabaena* tussen de 100 en 200  $\mu\text{g L}^{-1}$  terwijl dat voor de andere cyanobacteriën boven de 200  $\mu\text{g L}^{-1}$  is. Voor stikstof ligt het optimum voor *Anabaena* tussen 1.5 en 2.5  $\text{mg L}^{-1}$ , terwijl andere cyanobacteriën stikstof concentraties prefereren tussen 2.5 en 4.5  $\text{mg L}^{-1}$ . Indien de concentraties in Terra Nova in de periode 2004-2006 voor totaal fosfaat (TP), totaal stikstof (TN) en de TN:TP ratio worden uitgezet dan is het volgende te zien (figuren 8-10). In de perioden dat het totaal fosfaat optimaal is voor *Anabaena* (nazomer 2004, zomer 2005 en 2006, figuur 8) dan is vaak ook het totaal stikstof optimaal (of dicht in de buurt van de optimale concentraties, figuur 9). De TN:TP ratio is dan vaak kleiner dan 29 (figuur 10, zie ook paragraaf 3.4) De stikstof en fosfaat concentraties in Terra Nova zijn dus, volgens de normen van Schreurs (1992) een aantal keren optimaal geweest voor een dominantie van *Anabaena*. Indien TP in Terra Nova verder gereduceerd zou worden dan de huidige waarde van 70  $\mu\text{g L}^{-1}$  (tot 40 of 50  $\mu\text{g L}^{-1}$ , meer is in Nederland realistisch niet haalbaar) dan zouden de TN:TP ratios bij de gemeten stikstofconcentraties (uit figuur 9) vaker boven 29:1 uitkomen dan dat ze tot nu hebben gedaan (figuur 11). Het is dus aan te raden om de TP concentratie iets lager te krijgen dan de huidige concentratie. TN reduceren zou in het voordeel kunnen werken van stikstoffixerende cyanobacteriën zoals

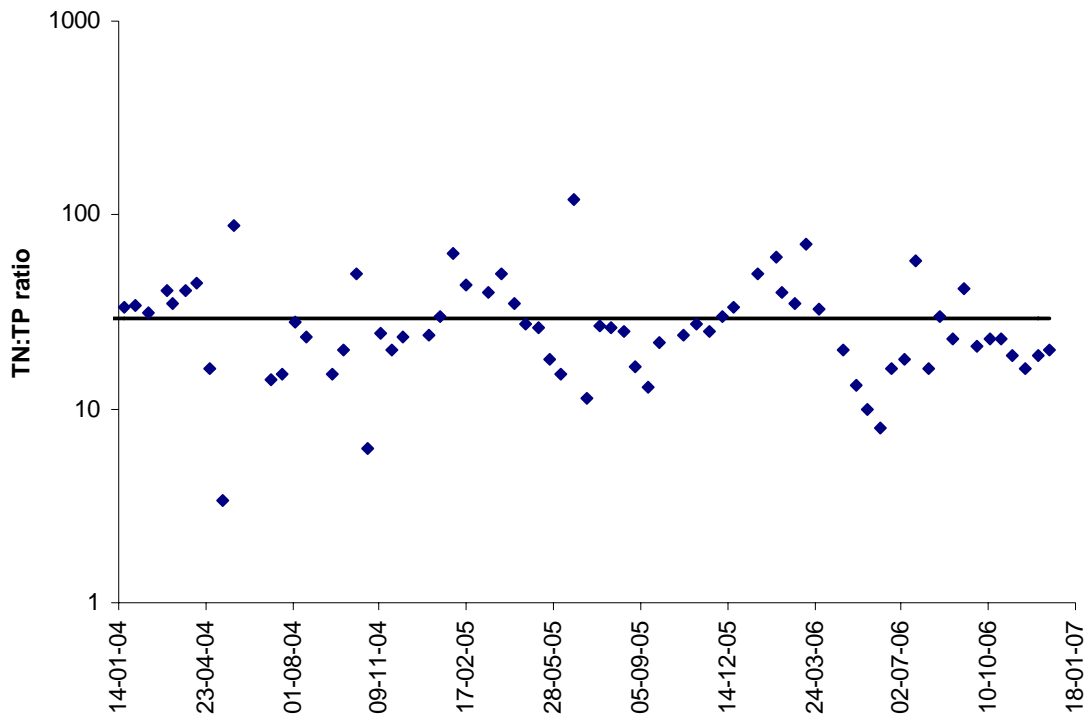
*Anabaena* (zie paragraaf 4.1) en is daarom niet aan te raden om verder gereduceerd te worden.



Figuur 8: totale fosfaatconcentratie ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) in Terra Nova (lokatie LP01) van 2004 tot en met 2006. De horizontale lijnen bij 100 en 200  $\mu\text{g L}^{-1}$  geven de boven- en ondergrens aan waar in het verleden meren en plassen zijn gevonden die gedomineerd werden door *Anabaena* (Schreurs 1992). Voor de overige cyanobacteriën ligt het optimum boven de 200  $\mu\text{g L}^{-1}$ .

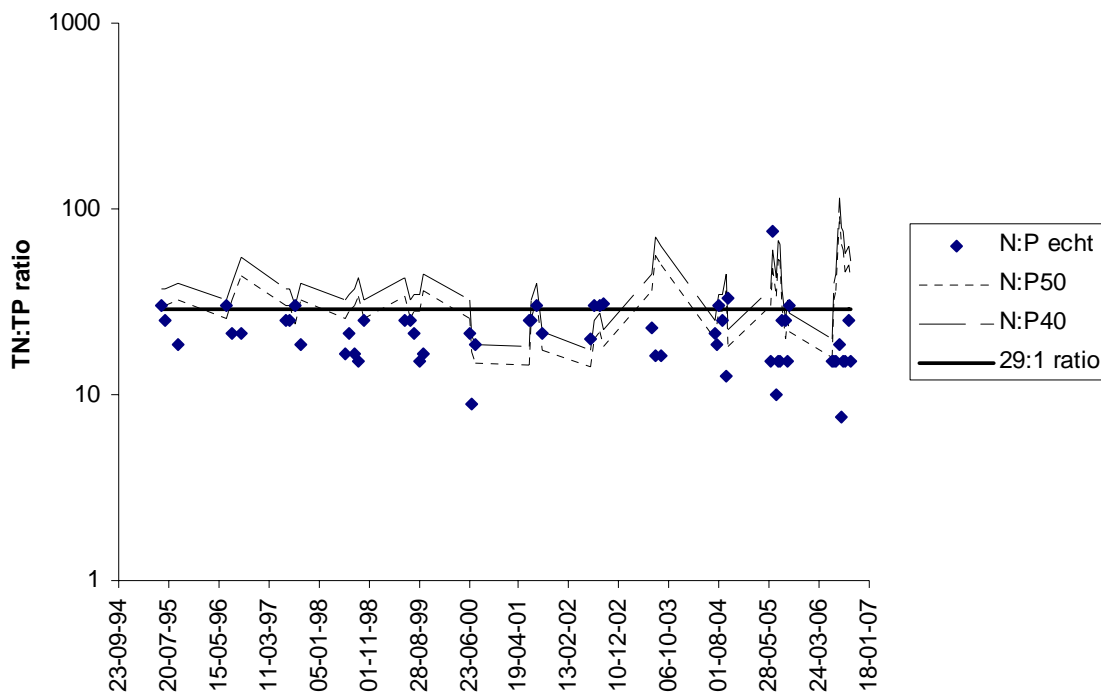


Figuur 9: de totale stikstofconcentratie ( $\text{mg L}^{-1}$ ) in Terra Nova voor de jaren 2004 tot en met 2006. De horizontale lijnen bij  $2.5$  en  $4.5 \text{ mg L}^{-1}$  geven de boven- en ondergrens aan waar in het verleden meren en plassen zijn gevonden die gedomineerd werden door cyanobacteriën (Schreurs 1992). De gestippelde horizontale lijn ( $1.5 \text{ mg L}^{-1}$ ) geeft de ondergrens voor meren en plassen die door *Anabaena* werden gedomineerd (optimum tussen  $1.5$  en  $2.5 \text{ mg L}^{-1}$ ). Alle andere cyanobacteriën hebben hun optimum boven de  $2.5 \text{ mg L}^{-1}$ , behalve *Microcystis* (tussen  $1.5$  en  $3.5 \text{ mg L}^{-1}$ ).



Figuur 10: TN:TP ratio (log-geschaald) van Terra Nova in 2004 tot en met 2006. Voor TN is de Kjeldahl-N genomen. De horizontale lijn is de TN:TP ratio van 29:1. In de literatuur wordt vermeld dat dominantie van cyanobacteriën optreedt bij TN:TP ratio's die onder deze waarde liggen.



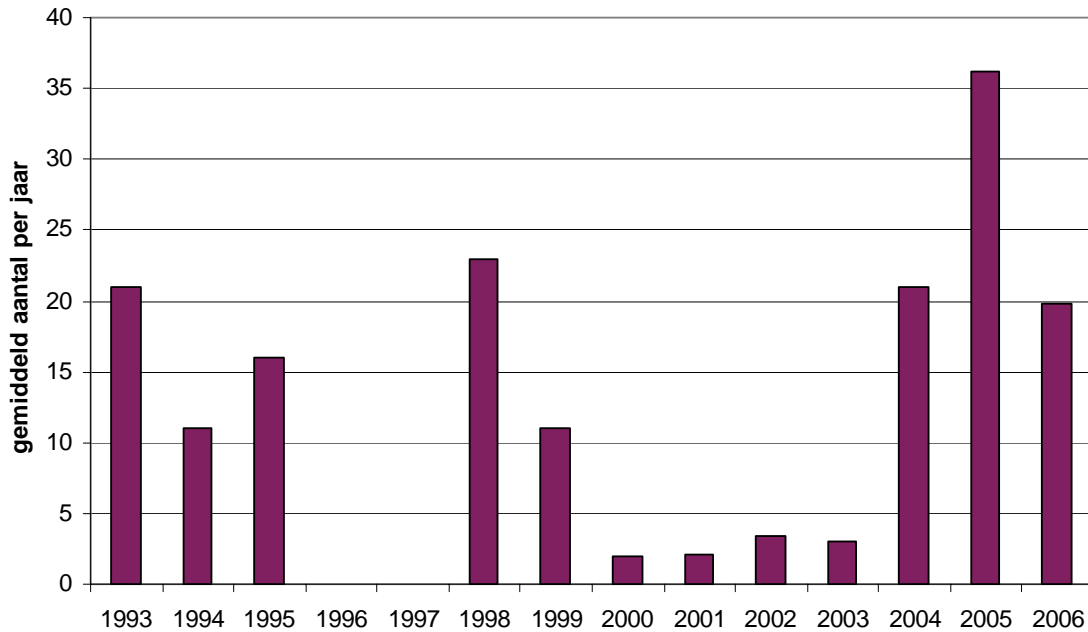


Figuur 11: De huidige TN:TP ratio (log-geschaald), de grenswaarde van 29:1 (beide zoals beschreven in figuur 10), en twee scenario's bij reductie van TP naar 50 en 40  $\mu\text{g L}^{-1}$ . De licht gestippelde lijn geeft de TN:TP ratio weer indien de TP concentratie verlaagd zou worden naar 50  $\mu\text{g L}^{-1}$ . De zwaar gestippelde lijn geeft de TN:TP ratio weer indien de TP concentratie verlaagd zou worden naar 40  $\mu\text{g L}^{-1}$ .

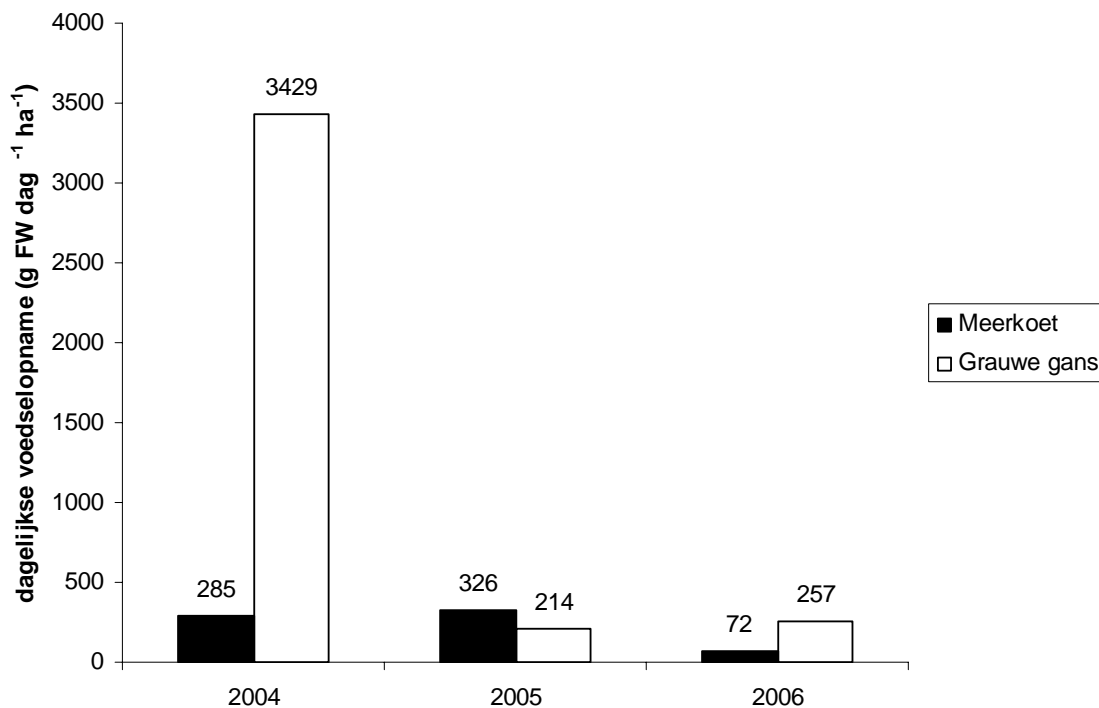
### 5.3 Andere factoren

Er zijn uiteraard nog andere factoren die mogelijk een rol hebben gespeeld bij de terugkeer van cyanobacteriën. In de tweede nieuwsbrief over natuurontwikkeling in Loenderveen (van 25-11-2003) werd gesproken over grote hoeveelheden ganzen. Deze vogels grazen veel op waterplanten. Zo blijkt o.a Glanzig fonteinkruid (*Potamogeton lucens*) onderdrukt te worden door de predatie van ganzen. Verder groeide waterpest (*Elodea nuttallii*) niet door tot aan het oppervlak. In het verleden hebben vogels het succes van biomanipulatie bemoeilijkt. In Zwemlust bijvoorbeeld ontdekten meerkoeten twee jaar na de biomanipulatie-ingrepen de ondergedoken planten (vooral waterpest) met als resultaat dat de graasdruk door de vogels op de planten zo hoog was dat de plantenbiomassa geleidelijk afnam (van de Bund & van Donk 2002). Hierdoor kregen cyanobacteriën langzaam aan weer de kans op te komen en te gaan domineren (Gulati & van Donk 2002). In Loenderveen (Plassen Noord) zijn de meerkoeten na 2003 duidelijk toegenomen (Figuur 12, t.o.v. de periode 2000 – 2003, daarvoor is slechts in Januari geteld waardoor de gegevens in de jaren negentig niet helemaal te vergelijken zijn met die in de 21ste eeuw). De graasdruk van de meerkoeten lijkt echter mee te vallen en is in 2004 zelfs erg laag vergeleken met die van de grauwe ganzen (Figuur 13)

### Meerkoeten Loenderveen, Plassen Noord



Figuur 12: gemiddeld aantal meerkoeten per jaar in Loenderveen, Plassen Noord. In 1993 t/m 1999 is alleen in Januari geteld. In 2000 is in Januari, November en December geteld. In 2001 is geteld in de perioden Januari – April en Oktober – December en in de jaren erna in de perioden Januari – April en September – December. Bron: SOVON.



Figuur 13: Dagelijkse voedselopname (gram versgewicht per hectare) aan waterplanten in Terra Nova door meerkoeten en grauwe ganzen in 2004 - 2006, aan de hand van de aanwezige populatie vogels in Terra Nova (data Piet Spoorenberg, SOVON). Er is aangenomen dat een meerkoet een dagelijkse voedselopname heeft van 45 g drooggewicht per dag (Sandsten et al. 2005) en dat de grauwe gans 830 mg drooggewicht per minuut inneemt (Durant et al. 2003). Verder is aangenomen dat het drooggewicht 10% van het versgewicht is (persoonlijke communicatie met drs. Bert Hidding van het NIOO-CL) en dat het oppervlakte van Terra Nova 70 hectare is. De getallen boven de kolommen zijn de berekende waarden.

Vooral ganzen hebben een hoge graasdruk op de waterplanten in 2004 uitgeoefend die in 2005 niet meer goed tot ontwikkeling kwamen (Gerard ter Heerdt, persoonlijke communicatie). Hoewel meerkoeten niet al teveel lijken te eten, zou het kunnen dat selectief fourageren toch ook een hoge impact had. Gerard ter Heerdt bracht hierbij nog de interessante hypothese naar voren dat de meerkoeten wellicht juist op de jonge plantenscheuten prederen, waardoor het voor de waterplanten extra moeilijk wordt om goed tot ontwikkeling te komen.

## 6. Conclusies

Uit deze literatuurstudie kunnen de volgende conclusies worden getrokken:

1. De relatief lange verblijftijd van het water in Terra Nova (tussen de 30 en 140 dagen) werkt in het voordeel van de verschillende cyanobacterie-groepen (beter gezegd niet in hun nadeel, zoals dat het geval zou zijn indien de verblijftijd duidelijk korter zou worden), omdat hun groeisnelheid langzamer is dan die van ander fytoplankton.
2. De TN:TP ratio in Terra Nova is vaak kleiner dan 29:1, vooral in de zomer. Dit kan in het voordeel van cyanobacteriën zijn. Echter de rol van N:P ratio's in selectie van cyanobacteriën is niet onomstreden (Reynolds 1999). Wat wel vast lijkt te staan is dat een lage N:P ratio selectief bevorderlijk is voor N-fixerende cyanobacteriën als *Anabaena*. Omdat stikstof vaak al minder dan  $2.5 \text{ mg L}^{-1}$  is (onder het optimum voor cyanobacteriën) en verdere limitatie juist zou kunnen leiden tot dominantie van stikstof-fixeerders, zoals *Anabaena*, is het raadzaam om de TN:TP ratio te verhogen door TP verder te reduceren (momenteel  $70 \mu\text{g L}^{-1}$ ).
3. Watertemperaturen boven de  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$  kunnen sterk in het voordeel van bloeivormende cyanobacteriën werken. Vooral voor *Microcystis* is bekend dat de overlast toeneemt als de watertemperatuur stijgt. Weliswaar wordt de optimale temperatuur voor de groei van dit soort cyanobacteriën nog niet vaak bereikt ( $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), maar dat wil niet zeggen dat hogere watertemperaturen niet nu al bevorderend werken. Omdat klimaatscenario's voorspellen dat de temperatuur in de toekomst verder zal stijgen (meer zachte winters en warme zomers) is het echter goed denkbaar dat de temperatuur nog vaker in het voordeel van cyanobacteriën zal uitvallen.
4. In Terra Nova is de totaal fosfaatconcentratie rond de zomermaanden, in de perioden 2004-2006, optimaal geweest voor *Anabaena*. De totaal stikstofconcentratie zat toen ook rond het optimum en de TN:TP ratio was kleiner of gelijk aan 29. De nutriëntenconcentraties kunnen het succes van *Anabaena* in Terra Nova verklaren. Maatregelen om *Anabaena*-bloeien te voorkomen moeten zich dan ook richten op het reduceren van TP (zie ook conclusie 2).
5. Diepte en de graasdruk in Terra Nova zijn, volgens Reynolds et al. (2002) gunstig voor dominantie van verschillende cyanobacteriën (**S**-, **H**- en **M**-groepen, zie tekst voor uitleg). Anorganische stikstof is op verschillende tijdstippen in de zomerperiode (Mei - Oktober) gunstig voor dominantie van verschillende cyanobacterie-genera. De temperatuur en lichtdosis lijken in het voordeel van soorten uit de **H**- en **M**-groep.

### *Samenvatting van het mogelijke scenario van dominantie cyanobacteriën in Terra Nova en aanbevelingen voor herstel*

Terra Nova was ooit een eutrofe troebele, ondiepe plas. De omstandigheden waren ideaal voor bloeien van *P. agardhii*, die dan ook het fytoplankton domineerde. Geleidelijk zijn de fosfaatconcentratie en de troebelheid afgenomen. Dit ging in het nadeel van *P.*

*agardhii* werken. Afvissing zorgde voor een verdere verbetering van het doorzicht (minder zwevend stof als gevolg van minder bodemwoelende vis). Licht bereikte het sediment. Waterplanten kwamen op en zorgden tijdelijk voor werkelijk helder water. Voor de schaduwminnende *P. agardhii* was het helder water een nadeel omdat de concurrenten (andere algen en waterplanten) van het vele licht profiteerden. *P. agardhii* verdween zodoende als dominante groep. Dit zou het begin van een mooie tijd moeten worden, ware het niet dat de waterplanten niet zo dominant konden worden vanwege vogelvraat. Het evenwicht van het ecosysteem verschuift opnieuw naar kansen voor het fytoplankton, inclusief de cyanobacteriën. Het water is echter niet troebel en voedselrijk genoeg voor *P. agardhii*. Op basis van totaal fosfaat en TP:TN (figuren 8 en 10) is af te leiden dat condities gunstig zijn voor *Anabaena*. Deze komt inderdaad tot bloei en zorgt voor overlast (drijfslagen). *Anabaena* wordt gevolgd door *Aphanizomenon* en zelfs *Microcystis*. Mogelijk binden de eerste twee soorten zoveel atmosferische N<sub>2</sub> dat er gunstige nutriënt-condities voor *Microcystis* ontstaan. De successie met *Microcystis* als cyano-climax is een uitkomst van de activiteit van de cyano-gemeenschap zelf.

Toekomstig, stabiel ecosysteemherstel zou zich moeten richten op rekolonisatie en permanente vestiging van de waterplanten. De opkomst van waterplanten in 2004 was bemoedigend. Nu moet het beheer zorgen voor omstandigheden die permanent kansen bieden aan waterplanten die het ecosysteem handhaven in een stabiele heldere toestand (zie ook de bijlage bij het antwoord op de vraag “wat is er tegen een *Anabaena*-bloei te doen?”).

## 7. Kennishiaten en aanbevelingen voor verder onderzoek

Uit deze literatuurstudie blijkt dat er nog veel vragen onbeantwoord blijven en dat onderzoek nodig is om die vragen te beantwoorden. Het onderzoek moet zich richten op die vragen die direct van belang kunnen zijn bij het preventief tegengaan van *Anabaena*-bloeien en die van andere cyanobacteriën in Terra Nova. Daarvoor moet rekening gehouden worden met de condities in Terra Nova die kunnen leiden tot dominantie van de cyanobacteriën. Deze zijn: 1) de verblijftijd van het water, 2) de nutriëntenconcentraties, 3) klimaatverandering, 4) graas door zooplankton en 5) achteruitgang waterplanten. Bij deze condities kunnen de volgende hypotheses geformuleerd worden:

- 1) Cyanobacteriën zullen vaker en sterker gaan domineren indien de verblijftijd van het water langer wordt.
- 2) Als TP verder gereduceerd wordt dan zal dat uiteindelijk leiden tot water waarin cyanobacteriën niet meer (permanent) dominant aanwezig zijn. Kortdurende bloeien blijven mogelijk, ook bij lage TP gehalten.
- 3) Als de temperatuur vaker boven de 20-25 °C uitkomt, dan zal dat in het voordeel werken voor de groei van cyanobacteriën. De overlast zal toenemen.
- 4) De aanwezigheid van veel zooplankton (o.a. door afvissing brasem) zal ertoe leiden dat oneetbare algen, zoals *Anabaena* en *Aphanizomenon*, selectief worden bevoordeeld ten opzichte van eetbare algen (groenalgen en kiezelwieren bijvoorbeeld) en uiteindelijk zullen gaan domineren.
- 5) Afname van de waterplantenbiomassa zal leiden tot minder doorzicht en een achteruitgang van de waterkwaliteit

Bovenstaande hypothesen suggereren verschillende causale relaties tussen de condities en het succes van cyanobacteriën. Onderzoek hieraan vereist dat de relaties toetsbaar zijn. Toetsing van de hypothesen maakt duidelijk dat er nog een aantal hiaten zijn. Deze zijn:

- Ad 1) Om te bepalen wat de maximale verblijftijd van het water in Terra Nova moet zijn om de opkomst van cyanobacteriën tegen te gaan is het noodzakelijk om de groeisnelheid van verschillende cyanobacteriesoorten in Terra Nova te kennen.
- Ad 2) Deze hypothese vereist dat er bekend moet zijn wat de maximale TP concentratie in Terra Nova mag zijn waarbij geen dominantie optreedt van cyanobacteriën, of waarbij de overlast door algenbloei tot een aanvaardbaar niveau is teruggebracht.
- Ad 3) Omdat er niks bekend is over de groeisnelheid van cyanobacteriën in Terra Nova, is er dus ook niks bekend over de effecten van toenemende temperatuur op de groei.
- Ad 4) Graas op filamenteuze cyanobacteriën door verschillende *Daphnia*-soorten is al vaak beschreven, behalve op *Anabaena*. Relevant is om te weten hoe zooplankton uit Terra Nova omgaat met de verschillende cyanobacteriën ook afkomstig uit Terra Nova, vooral met *Anabaena*. Vindt er selectief predatie plaats door het zooplankton op ander (eetbaar) fytoplankton waardoor *Anabaena* tot bloei kan komen?

Ad 5) Wat was nou werkelijk de oorzaak van de achteruitgang van de waterplanten in Terra Nova? Vraat door vogels, concurrentie met cyanobacteriën (zie ook bijlage bij de vraag “*Wat is de relatie met het al dan niet voorkomen van waterplanten?*”) of zijn de fosfaatconcentraties nog steeds te hoog?

Bovenstaande hiaten en vragen staan het nemen van gerichte maatregelen in de weg. Een aantal vraagstukken zijn ook aan elkaar gekoppeld. Zo is bijvoorbeeld het meten van de groeisnelheid van *Anabaena* relevant voor bepaling van de maximale verblijftijd van het water (Hiaat 1), maar staat het ook onder invloed van de temperatuur (Hiaat 2). Onderzoek moet dan ook uitgevoerd worden met een programmering die rekening houdt met de koppelingen tussen de verschillende vraagstellingen.

## Literatuur

- Bontes B.M., R. Pel, B.W. Ibelings, H.T.S. Boschker, J.J. Middelburg & E. van Donk (2006) The effects of biomanipulation on the biogeochemistry, carbon isotopic composition and pelagic food web relations of a shallow lake. *Biogeosciences* **3**: 69-83.
- Bulgakov N.G. & A.P. Levich (1999) The nitrogen : phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure. *Archiv für Hydrobiologie* **146**: 3-22.
- Chorus I. & L.R. Mur (1999) Preventative measures. Pages 235-273 in I. Chorus and J. Bartram, eds. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. E & FN Spon, London.
- Codd G.A., S.G. Bell, K. Kaya, C.J. Ward, K.A. Beattie & J.S. Metcalf (1999) Cyanobacterial toxins, exposure routes and human health. *European Journal of Phycology* **34**: 405-415.
- Coles J.F. & R.C. Jones (2000) Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river. *Journal of Phycology* **36**: 7-16.
- Collos Y., A. Vaquer & P. Souchu (2005) Acclimation of nitrate uptake by phytoplankton to high substrate levels. *Journal of Phycology* **41**: 466-478.
- Dionisio Pires L.M., B.M. Bontes, L. Samchyshyna, J. Jong, E. van Donk & B.W. Ibelings (2007) Grazing on microcystin-producing and microcystin-free phytoplankters by different filter-feeders: implications for lake restoration. *Aquatic Sciences*, in press.
- Durant D., H. Fritz, S. Blais & P. Duncan (2003) The functional response in three species of herbivorous *Anatidae*: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology* **72**: 220-231.
- Erhard D. & E.M. Gross (2006) Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany* **85**: 203-211.
- Garnett C., G. Shaw, D. Moore, P. Florian & M. Moore (2003) impact of climate change on toxic cyanobacterial (blue-green algal) blooms and algal toxin production in Queensland. Final report of the National Research Centre for Environmental Toxicology, Brisbane, Australia.
- Geller W. & H. Müller (1981) The filtration apparatus of cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* **49**: 316-321.
- Gliwicz Z.M. (1990) Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia* **200/201**: 83-97.
- Gulati R.D. & E. van Donk, 2002. Lakes in the Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: state-of-the-art review. *Hydrobiologia* **478**: 73-106.
- Hilt S., M.G.N. Ghobrial & E.M. Gross (2006) *In situ* allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Haloragaceae) against selected phytoplankton species. *Journal of Phycology* **42**: 1189-1198.
- Huisman J., J. Sharples, J.M. Stroom, P.M. Visser, W. E.A. Kardinaal, J.M.H. Verspagen & B. Sommeijer (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* **85**: 2960-2970.
- Ibelings, B.W. & K.E. Havens. Cyanobacterial toxins: a qualitative meta-analysis of concentrations, dosage and effects in freshwater, estuarine and marine biota. In:



- Proceedings of the Interagency, International Symposium on Cyanobacterial Harmful Algal Blooms. Edited by H.K Hudnell. In press.
- Ibelings B.W., L.R. Mur, & A.E. Walsby (1991) Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Microcystis* in two shallow lakes. *Journal of Plankton Research* **13**: 419-436.
- Ibelings B.W., B.M.A. Kroon & L.R. Mur (1994) Acclimation of photosystem II in a cyanobacterium and a eukaryotic green alga to high and fluctuating photosynthetic photon flux densities, simulating light regimes induced by mixing in lakes. *New Phytologist* **128**: 407-424.
- Ibelings B.W., K. Bruning, J. de Jonge, K. Wolfstein, L.M. Dionisio Pires, J. Postma & T. Burger (2005) Distribution of microcystins in a lake foodweb: no evidence for biomagnification. *Microbial Ecology* **49**: 487-500.
- Ibelings B.W., R. Portielje, E.H.R.R. Lammens, R. Noordhuis, M.S. van den Berg, W. Joosse & M.L. Meijer (2007) Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study. *Ecosystems*, in press.
- Jang M., Ha K., Joo G. & Takamura N. (2003) Toxin production by cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology*, **48**, 1540-1550.
- KNMI Climate Change Scenarios 2006 for the Netherlands. KNMI Scientific Report WR 2006-01.
- Lewis D.M., J.D. Brookes & M.F. Lambert (2004) Numerical models for management of *Anabaena circinalis*. *Journal of Applied Phycology* **16**: 457-468.
- Matsunaga H., K.I. Harada, M. Senma, Y. Ito, N. Yasuda, S. Ushida, Y. Kimura (1999) Possible cause of unnatural mass death of wild birds in a pond in Nishinomiya, Japan: sudden appearance of toxic cyanobacteria. *Natural Toxins* **7**: 81-84.
- Mischke U. (2003) Cyanobacteria associations in shallow polytrophic lakes: influence of environmental factors. *Acta Oecologica* **24**: S11-S23.
- Mooij W.M., S. Hülsmann, L.N. De Senerpont Domis, B.A. Nolet, P.L.E. Bodelier, P.C.M. Boers, L. M. Dionisio Pires, H.J. Gons, B.W. Ibelings, R. Noordhuis, R. Portielje, K. Wolfstein & E.H.R.R. Lammens (2005) The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquatic Ecology* **39**: 381-400.
- Mulderij G., A.J.P. Smolders & E. van Donk (2006) Allelopathic effect of the aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton. *Freshwater Biology* **51**: 554-561.
- Mur L.R., O.M. Skulberg & H. Utkilen (1999) Cyanobacteria in the environment. Pages 15-40 in I. Chorus and J. Bartram, eds. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. E & FN Spon, London.
- Nakai S., Y. Inoue, M. Hosomi & A. Murakami (1999) Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes. *Water, Science and Technology* **39**: 47-53.
- Nieuwsbrief Natuurontwikkeling Loenderveen no.1, 10-06-2003. Waternet, Amsterdam.
- Nieuwsbrief Natuurontwikkeling Loenderveen no. 2, 25-11-2003. Waternet, Amsterdam.
- Olding D.D., J.A. Hellebust & M.S.V. Douglas (2000) Phytoplankton community composition in relation to water quality and water-body morphometry in urban

- lakes, reservoirs, and ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 2163-2174.
- Preußel K., A. Stüken, C. Wiedner, I. Chorus & J. Fastner (2006) First report on cylindrospermopsin producing *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria) isolated from two German lakes. *Toxicon* **47**: 156-162.
- Reinikainen M., F. Lindvall, J.A.O. Meriluoto, S. Repka, K. Sivonen, L. Spoof & M. Wahlsten (2002) Effects of dissolved cyanobacterial toxins on the survival and egg hatching of estuarine calanoid copepods. *Marine Biology* **140**: 577-583.
- Reynolds C.S. (1997) Vegetation processes in the pelagic. A model for ecosystem theory. Ecology Institute Nordbunte 23, D-21385 Oldendorf/Luhe, Germany.
- Reynolds C.S. (1999) Non-determinism to Probability, or N:P in the community ecology of phytoplankton. *Archiv für Hydrobiologie* **146**: 23-35.
- Reynolds C.S., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores and S. Melo (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* **24**: 417-428.
- Robarts R.D. & T. Zohary (1987) Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **21**: 391-399.
- Rodger H.D., T. Turnbull, C. Edwards, G.A. Codd (1994) Cyanobacterial (blue-green-algal) bloom associated pathology in brown trout, *Salmo-trutta* L, in Loch Leven, Scotland. *Journal of Fish Disease* **17**: 177-181.
- Rohrlack T., E. Dittmann, M. Henning, T. Börner & J.-G. Kohl (1999a) Role of microcystins in poisoning and food ingestion inhibition of *Daphnia galeata* caused by the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology* **65**: 737-739.
- Rohrlack T., M. Henning & J.-G. Kohl (1999b) Mechanisms of the inhibitory effect of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia galeata*'s ingestion rate. *Journal of Plankton Research* **21**: 1489-1500.
- Romo S., M.R. Miracle, M-J. Villena, J. Rueda, C. Ferriol & E. Vicente (2004) Mesocosm experiments on nutrient and fish effects on shallow lake food webs in a Mediterranean climate. *Freshwater Biology* **49**: 1593-1607.
- Sandsten H., H. Beklioglu & Ö Ince (2005) Effects of waterfowl, large fish and periphyton on the spring growth of *Potamogeton pectinatus* L. in Lake Mogan, Turkey. *Hydrobiologia* **537**: 239-248.
- Scheffer M., S. Rinaldi, A. Gragnani, L.R. Mur, & E. van Nes (1997) On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* **78**: 272-282.
- Schreurs H. (1992) Cyanobacterial dominance: relations to eutrophication and lake morphology. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, 198 blz.
- Sivonen K. & G. Jones (1999) Cyanobacterial toxins. Pages 41-111 in I. Chorus and J. Bartram, eds. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. E & FN Spon, London.
- Smith V.H. & S.J. Bennett (1999) Nitrogen : phosphorus supply ratios and phytoplankton community structure in lakes. *Archiv für Hydrobiologie* **146**: 37-53.
- Stomp M., J. Huisman, L. Vörös, F.R. Pick, M. Laamanen, T. Haverkamp & L.J. Stal (2007) Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. *Ecology Letters* **10**: 290-298.

- Talling J.F. (1976) The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. *Journal of Ecology* **64**: 79-121.
- Tanaka T., F. Rassoulzadegan & T.F. Thingstad (2003) Measurements of phosphate affinity constants and phosphorus release rates from the microbial food web in Villefranche Bay, northwestern Mediterranean. *Limnology and Oceanography* **48**: 1150-1160.
- Van de Bund W.J. & E. van Donk (2002) Short-term and long-term effects of zooplanktivorous fish removal in a shallow lake: a synthesis of 15 years of data from Lake Zwemlust. *Freshwater Biology* **47**: 2380-2387.
- Van Donk E. & W.J. van de Bund (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* **72**: 261-274.
- Van Liere L. (1979) On *Oscillatoria agardhii gomont*, experimental ecology and physiology of a nuisance bloom-forming cyanobacterium. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, 100 blz.
- Van Liere L. & L.R. Mur (1980) Occurrence of *Oscillatoria agardhii* and some related species, a survey. *Developments in Hydrobiology* **2**: 67-77.
- Van Vierssen W. & T.C. Prins (1985) On the relationship between the growth of algae and aquatic macrophytes in brackish waters. *Aquatic Botany* **21**: 165-179.
- Verspagen J.M.H. (2006) Benthic-pelagic coupling in the population dynamics of the cyanobacterium *Microcystis*. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, 145 blz.
- Verspagen J.M.H., P. Boers, H.J.Laanbroek & J. Huisman (2005) Doorspoelen of opzouten? Bestrijding van blauwalgen in het Volkerak-Zoommeer. RIZA rapport Maart 2005.
- Walsby A.E., G. Ng, C. Dunn & P.A. Davis (2004) Comparison of the depth where *Planktothrix rubescens* stratifies and the depth where the daily insolation supports its neutral buoyancy. *New Phytologist* **162**: 133-145.
- Witteveen en Bos (2005) Ecologische modellering Loenderveense Plas en Terra Nova. Deel 1: water en nutriëntenbalans. Projectcode LN4-1.
- Witteveen en Bos (2007) Notitie bij project "Ecologische modellering Loenderveense Plas en Terra Nova", code Ln4-1-1.
- Yallop M.L. & M. O'Connell (2000) Wetland creation: early stages in colonization of phytoplankton and submerged macrophytes in hypereutrophic freshwater lagoons. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems* **10**: 305-309.
- Zevenboom W. & L.R. Mur (1980) N<sub>2</sub> fixing cyanobacteria, why they do not become dominant in dutch hypertrophic lakes. *Developments in Hydrobiology* **2**: 123-131.

## Bijlage

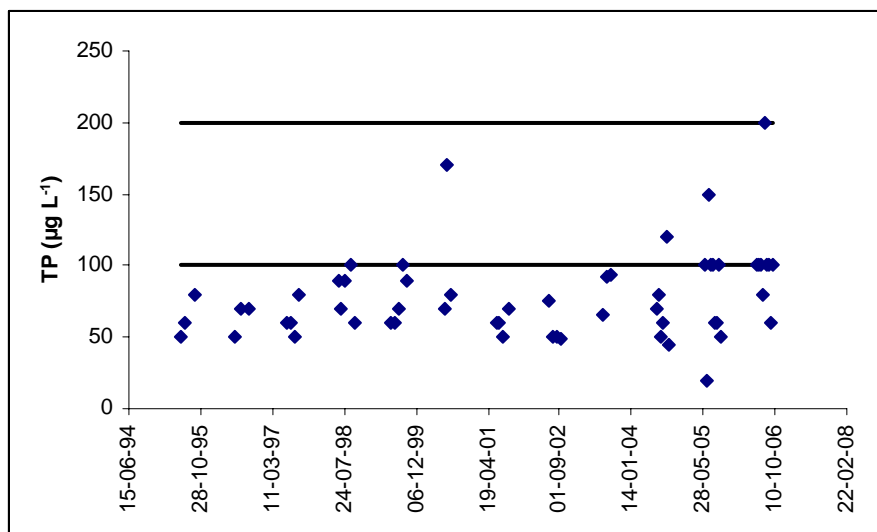
Beantwoording specifieke vragen vanuit Waternet

Centrale vraag:

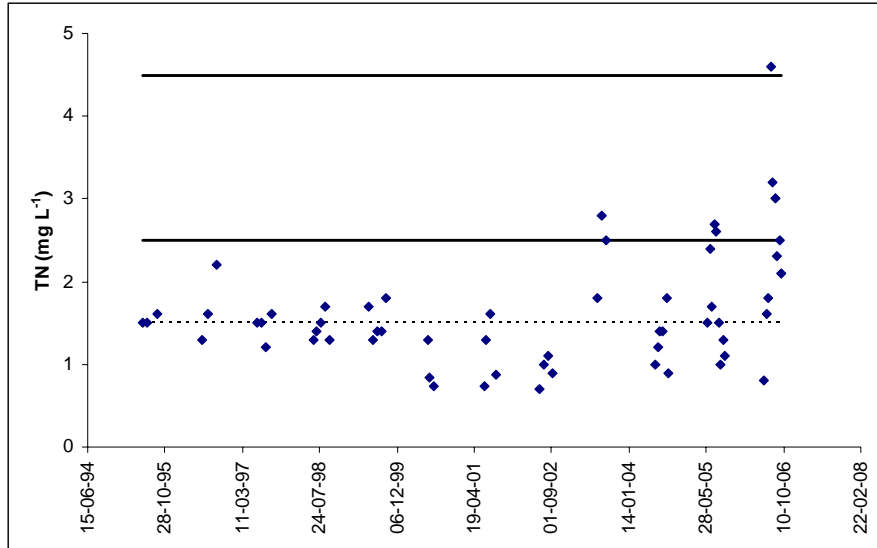
**Waarom trad er in Terra Nova in 2005 en 2006 een bloei van *Anabaena* op, terwijl dat in de voorgaande 28 jaar niet voorkwam?**

Een eenduidig antwoord op deze vraag is niet mogelijk. Wat opvalt is dat totaal fosfaat en stikstof-concentraties in de zomermaanden (Juni - September) zich vaker in het gebied bevinden die door Schreurs (1992) worden omschreven als optimaal voor *Anabaena* ( $100 - 200 \mu\text{g L}^{-1}$  voor P en  $1.5 - 2.5 \text{ mg L}^{-1}$  voor N), en in het geval van stikstof ook voor andere cyanobacteriën ( $2.5 - 4.5 \text{ mg L}^{-1}$ ) (Figuren 14 en 15, deze verschillen van figuren 8 en 9 omdat ze beginnen bij 1995 en alleen de maanden Juni t/m September bevatten). Verder kunnen factoren als graasdruk, SRP en anorganische stikstof (zie “Conclusies”) ook een rol hebben gespeeld.

Ook lijkt het aannemelijk dat in het verleden *Anabaena* bloei werd verhinderd door aanwezigheid van *Planktothrix agardhii* (vroeger *Planktothrix* genoemd) als dominante cyanobacterie. In jaren waarin *P. agardhii* domineert zal het lichtklimaat beperkend zijn geweest voor het opkomen van *Anabaena*. Mogelijk heeft de afvissing gezorgd voor een verbetering van het lichtklimaat (minder vis die de bodem opwerfelt, lagere achtergrond extinctie, beter lichtklimaat). Dit verbeterd lichtklimaat zal het selectief voordeel van een schaduwminnende soort als *P. agardhii* hebben verschoven naar meer ‘zon’-minnende soort als *Anabaena*.



Figuur 14: totale fosfaatconcentratie ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) in Terra Nova (lokatie LP01) van 1995 tot en met 2006 (enkel de maanden Juni - September). De horizontale lijnen bij  $100$  en  $200 \mu\text{g L}^{-1}$  geven de boven –en ondergrens aan waar in het verleden meren en plassen zijn gevonden die gedomineerd werden door *Anabaena* (Schreurs 1992). Voor de overige cyanobacteriën ligt het optimum boven de  $200 \mu\text{g L}^{-1}$ .



Figuur 15: de totale stikstofconcentratie ( $\text{mg L}^{-1}$ ) in Terra Nova voor de jaren 1995 tot en met 2006 (enkel de maanden Juni - September). De horizontale lijnen (bij  $2.5$  en  $4.5 \text{ mg L}^{-1}$ ) geven de boven- en ondergrens aan waar in het verleden meren en plassen zijn gevonden die gedomineerd werden door cyanobacteriën (Schreurs 1992). De gestippelde horizontale lijn ( $1.5 \text{ mg L}^{-1}$ ) geeft de ondergrens voor meren en plassen die door *Anabaena* werd gedomineerd (optimum tussen  $1.5$  en  $2.5 \text{ mg L}^{-1}$ ). Alle andere cyanobacteriën hebben hun optimum boven de  $2.5 \text{ mg L}^{-1}$ , behalve *Microcystis* (tussen  $1.5$  en  $3.5 \text{ mg L}^{-1}$ ).

Onderliggende vragen:

*Hoe groot is de kans dat dit vaker gebeurt?*

De kans hierop is zeer groot omdat er nog geen maatregelen getroffen zijn om *Anabaena* tegen te gaan. Verder voorspellen klimaatscenario's meer zachte winters en warme zomers wat in het voordeel is van cyanobacteriën in het algemeen. Tevens vormt *Anabaena* akineten (zie paragraaf 4.1) die in het sediment overwinteren. Indien er in een bepaald jaar een bloei van *Anabaena* is geweest is er daarom voor het jaar daarop een omvangrijke ent gevormd, zodat de kans op terugkeer van *Anabaena* toeneemt.

*Waarom blijft de Planktothrix-groep afwezig?*

De *Planktothrix*-groep is niet altijd afwezig. Indien *Planktothrix* inderdaad als representant van een groep draadvormende cyanobacteriën wordt aangemerkt dan is in figuur 3 te zien dat draadvormende cyanobacteriën in mei 2006 nog aanwezig waren. *Planktothrix* is echter niet meer dominant aanwezig en vormt geen bloeien zoals te zien is voor *Anabaena*, *Microcystis* en zelfs *Aphanizomenon*. Een reden voor het uitblijven van *Planktothrix* zou kunnen zijn dat het water niet troebel genoeg meer is. *Planktothrix* gedijt goed in troebel water en *Nostocales* wat minder. Hoewel lichtextinctie niet in 2005 en 2006 gemeten is, is er van 1986 tot en met 2004 wel sprake van een daling van de extinctie wat inhoudt dat het water minder troebel is geworden. Indien dit zich in 2005 en 2006 heeft doorgezet zou dit wellicht kunnen verklaren waarom *Planktothrix* niet in hoge concentraties aanwezig is.

### *Waarom geen groen-, kiezel-, goud- of andere algen?*

Deze groepen worden zeer waarschijnlijk goed gegeten door watervlooien en rotiferen. De aantallen van deze filter-feeders in Terra Nova zijn hoog (piekdichtheden van 160 per liter voor watervlooien en 8000 per liter voor rotiferen).

### *Wat is er tegen een Anabaena-bloei te doen?*

Een methode die specifiek gericht is tegen *Anabaena*-bloeien bestaat niet. Wel zijn er talloze methoden bekend om bloeien van cyanobacteriën tegen te gaan. Ik zal me hier beperken tot methoden die gericht zijn tegen het voorkomen van een bloei omdat methoden, die zich richten op het verwijderen van een al aanwezige bloei, niet geschikt zijn om toe te passen in natuurgebieden. Zo is bijvoorbeeld het laten neerslaan van fosfaat met bijvoorbeeld ijzerchloride controversieel omdat er dan ophoping plaatsvindt in het systeem.

Preventieve maatregelen richten zich op de aanpak van eutrofiëring en op de lichtomstandigheden. Bij eutrofiëring is meestal P de oorzaak van een bloei. Het is dus belangrijk om de P-concentratie aan te pakken. In Terra Nova is de totale fosfaatconcentratie (TP) eigenlijk niet gedaald sinds 1986 (gemiddeld ruim  $70 \mu\text{g TP L}^{-1}$ ).  $1 \mu\text{g TP}$  is voldoende om ongeveer  $1 \mu\text{g Chl-a}$  te produceren (en kan dan zelfs  $1 \mu\text{g microcystine}$  bevatten) (Chorus & Mur 1999). Veel TP leidt dus tot veel algenbiomassa, wat vaak cyanobacteriën zijn. Maatregelen die in het verleden zijn toegepast zijn:

- P laten neerslaan. Dit is niet altijd succesvol geweest. Bovendien krijg je ophoping in het sediment.
- Sediment baggeren. Dure methode en ook niet altijd succesvol. Nadeel is verder dat ook veel van de zaadbank verdwijnt en dus komen er weinig waterplanten op.
- Doorspoelen. Het debiet moet dan hoger zijn dan de groeisnelheid van cyanobacteriën. Verder is het maar de vraag of het inlaten van gebiedsvreemd water wel wenselijk is.

Uit het bovenstaande volgt dat eigenlijk geen van de genoemde maatregelen 100% bevredigend werkt. Voor minder eutrofe (mesotrofe) systemen, zoals Terra Nova, wordt er ook vaak gekeken naar het aanpakken van het lichtregime in de waterkolom en het toepassen van biomanipulatie. Het lichtregime is vooral van toepassing op diepe meren waar stratificatie van de waterkolom optreedt. Artificieel mengen van de waterkolom zorgt ervoor dat de stratificatie wordt opgeheven zodat cyanobacteriën niet de kans krijgen voordeel te behalen uit hun drijfvermogen (Huisman et al. 2004). In het Nieuwe Meer bij Amsterdam leidde intensief mengen van het water ertoe dat *Microcystis* vervangen werd door een mix van diatomeeën (vooral *Cyclotella* en *Stephanodiscus*) en groenalgen (vooral *Scenedesmus*). Ook *Anabaena* blijkt niet goed tegen mengen te kunnen. Lewis et al. (2004) vonden dat de biomassa van *A. circinalis* in een drinkwater reservoir bij het mengen van de kolom afnam tot minder dan  $1 \mu\text{g L}^{-1}$ . Mischke (2003) echter, vond dat mengen ertoe leidde dat Nostocales (waartoe *Anabaena* behoort) vervangen werden door *Planktothrixles* (o.a. *Planktothrix*). Dit laatste geschiedde in ondiepe meren, terwijl de lokaties in de studies van Huisman et al. (2004) en Lewis et al. (2004) plaatsvonden in (relatief) diepere meren. Kunstmatige menging werkt uitsluitend

bij voldoende diepte van het meer. Goed gemengde eutrofe, ondiepe systemen zijn ideaal voor *P. agardhii*. Ondiepe systemen zijn afhankelijk van waterplanten voor helderheid. Kunstmatige, *diepe* menging (zoals in de Nieuwe Meer) reduceert de lichtdosis voldoende om groei van fytoplankton, inclusief cyanobacteriën te remmen. Een éénduidige grens voor de minimaal benodigde mengdiepte is niet aan te geven.

In Terra Nova is al geëxperimenteerd met biomanipulatie. De resultaten waren in eerste instantie goed, maar het effect op de lange duur was niet overtuigend.

Andere maatregelen zijn peilbeheer en het storten van zand. Bij peilbeheer wordt getracht om in de zomer het water op een zodanig laag peil te krijgen dat het licht tot op de bodem komt. Dit stimuleert de groei van waterplanten die vervolgens het fytoplankton (met name de cyanobacteriën) zoveel mogelijk onderdrukken (Yallop & O'Connell 2000). Romo et al. (2004) vond dat een verlaging van het waterpeil (van 80 naar 58 cm in 1998 en van 70 naar 26 cm in 1999) ertoe leidde dat waterplanten langer bleven staan. Soorten als *Chara* konden algen wegconcurreren, zelfs bij fosfaat –en nitraatconcentraties van respectievelijk 60 en 600  $\mu\text{g L}^{-1}$ . Wellicht kan in Terra Nova (gemiddelde diepte 1.5 m (Witteveen en Bos 2005)) het peil ook omlaag gebracht worden zodat licht langer tot de bodem blijft doordringen om zodoende de waterplanten en de zaden langer van licht te voorzien.

De achterliggende gedachte bij het storten van zand is dat P niet meer vanuit het sediment in de waterkolom terecht komt omdat het sediment afgedekt is met een laag zand. Ook de in het sediment rustende cellen van cyanobacteriën krijgen nu niet de kans om in het voorjaar naar de waterkolom te migreren. Een nadeel kan zijn dat ook propagulen van waterplanten worden bedolven. De opkomst van waterplanten in 2004 was hoopvol. Blijkbaar is het mogelijk een uitgebreide waterplantengemeenschap op te laten komen. Het probleem is veeleer de waterplanten over langere termijn te behouden (zie vraag over vogelvraat).

Concluderend is de beste aanpak waarschijnlijk een combinatie van twee maatregelen. Deze zijn: 1) verdere reductie TP die het systeem binnenkomt (indien haalbaar, maar 40 tot 50  $\mu\text{g L}^{-1}$  moet kunnen, zie figuur 11), 2) opnieuw ingrijpen in het voedselweb (biomanipulatie). De eerste maatregel zal altijd moeten plaatsvinden want dit zal er uiteindelijk toe leiden dat (één van de) nutriënten niet meer optimaal zullen zijn voor cyanobacterie-groei. Na biomanipulatie kwamen in Terra Nova de waterplanten spontaan weer op. Dat betekent dat er een zaadbank aanwezig is. Het lijkt daarom, met de nadelen van de hierboven besproken andere maatregelen in het achterhoofd, dat het waarschijnlijk de moeite waard is (en de goedkoopste manier) om maatregelen te treffen die waterplanten bevorderen en stabiliseren. Wellicht zou er weer (en herhaaldelijk) afgevist moeten worden.

*Wat is de relatie met het uitgevoerde biomanipulatie-experiment?*

Nav een telefonisch onderhoud (d.d. 23-05-2007) werd de hypothese opgesteld dat het wegvangen van brasem ertoe geleid zal hebben dat de zooplanktonbiomassa is toegenomen. Het zooplankton heeft wellicht vooral eetbare algen opgegeten en niet

eetbare algen, zoals *Anabaena*, kunnen hiervan hebben geprofiteerd en uiteindelijk bloeien hebben veroorzaakt. Dit lijkt redelijk plausibel en is ook door andere onderzoekers gesuggereerd (Gliwicz 1990). Wat hiermee niet verklaard kan worden is waarom *Anabaena* opkwam en daarvoor nooit. Wellicht heeft het verbeterd lichtklimaat er voor gezorgd dat *Planktothrix* werd vervangen door *Anabaena* (zie ook beantwoording vraag “waarom blijft de *Planktothrix*-groep afwezig?”)

*Wat is de relatie met het al dan niet voorkomen van waterplanten?*

Waterplanten kunnen afnemen door de graasdruk van de vogels (van de Bund & van Donk 2002). Hierdoor krijgen de cyanobacteriën weer kansen om op te komen omdat er minder concurrentie is voor licht en nutriënten. In Figuur 13 is te zien dat het in Terra Nova aanwezige aantal grauwe ganzen in 2004 een hoge graasdruk hebben uitgeoefend. Het blijft echter de vraag of de ganzen daadwerkelijk veel waterplanten aten of dat ze vooral het land opgingen om te foerageren. Mocht dat wel zo zijn dan zou vraat door watervogels een bijdrage aan het hernieuwde succes van cyanobacteriën, ten koste van waterplanten, hebben geleverd. In 2005 en 2006, echter, is vraat door ganzen beduidend lager dan in 2004 en toch komen de waterplanten niet op. Wellicht is vraat door vogels niet altijd een belangrijke factor. Vraat is wel een factor om rekening mee te houden bij toekomstig beheer van Terra Nova.

Veel werk aan interacties tussen waterplanten en algen richt zich op allelopathie (direct of indirect negatief effect van een plantensoort op een andere soort via het uitscheiden van chemische stoffen). Een aantal studies hebben laten zien dat waterplanten zoals waterpest en vederkruid vooral op cyanobacteriën een negatief effect hebben via allelopathie (Nakai et al. 1999, Hilt et al. 2006, Erhard & Gross 2006, van Donk & van de Bund 2002). Er zijn echter ook studies die geen effect vonden (Mulderij et al. 2006). In dit laatste geval werd krabbescheer als waterplant bestudeerd, dus het lijkt erop dat allelopathische effecten afhangen van de plantensoort. Er is echter ook wel eens aangetoond dat cyanobacteriën (en dan met name *Anabaena*) stoffen uitscheiden die allelopathische effecten kunnen hebben op waterplanten. Van Vierssen & Prins (1985) lieten zien dat *Zannichellia* minder zuurstof produceerde indien een filtraat van *Anabaena* bij de waterplanten werd toegevoegd. Het is dus mogelijk dat *Anabaena* negatieve effecten heeft op verschillende waterplantensoorten door middel van allelopathie.