De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



# Oscillatoria-meren, een eindfase van eutrofiëring: ontstaan, kenmerken en sanering

C. Berger

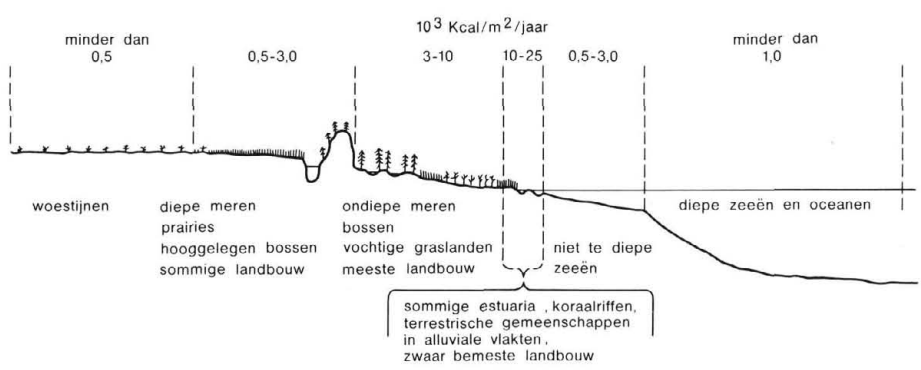
Onze voedselrijke meren vertonen iedere zomer bloei van blauwalgen. De twee belangrijkste soorten zijn *Oscillatoria agardhii* in de zeer ondiepe meren en *Microcystis aeruginosa* in de iets diepere meren. De laatste kan hinderlijke drijflagen vormen, de eerste niet. De periode dat een overmaat aan voedingsstoffen in eerste instantie de bloeien veroorzaken is voorbij. Nu zijn het vooral de ruimtelijke opbouw van het meer en de aard van de zomer die het type, de dichtheid en de duur van de bloeien bepalen. Sanering op de wat kortere termijn lijkt alleen mogelijk door, naast sterke reductie van de fosfaatbelasting, ook het visbestand te wijzigen.

Biologische systemen worden in hoge mate bepaald door de structuur van de vegetatie en de plantaardige produktie. Deze produktie, ook wel primaire produktie genoemd, kan zeer sterk uiteenlopen (fig. 1). Het voedselrijke oppervlaktewater in Nederland hoort thuis in de klasse 3 tot 10.000 Kcal per m² per jaar. Dit geldt dan voor al onze meren, ongeacht de samenstelling van de fytoplanktonsoorten. In de randmeren van Flevoland varieerde in de periode 1971-1982 de brutoproduktie per jaar van 5 tot 10.000 Kcal per m² (Berger, 1987). Het betreft hier dus bruto produkties. De netto produktie, dit is de bruto produktie verminderd met de ademhaling (incl. de mineralisatie van afgestorven plantaardig materiaal), in onze voedselrijke meren zal verschillend zijn en onder andere afhangen van de overheersende algensoorten. Nu is het fytoplankton niet de enige primaire producent. Waterplanten, zowel ondergedoken als staand in de oever, en algen gehecht aan de bodem en aan waterplanten zijn ook van de partij. Deze componenten kunnen elk dezelfde bruto produktie per m² bereiken. De onderlinge verdeling over het gehele meer echter is afhankelijk van de diepteverdeling, bodemsamenstelling, grootte en vorm van het meer.

De duidelijkste indeling van het fytoplankton is die in twee groepen: blauwalgen en andere soorten. Blauwalgen zijn namelijk 1 à 2 miljard jaar eerder tot leven gekomen dan andere fytoplanktonsoorten. Blauwalgen en bacteriën behoren tot de zg. prokaryoten, andere algensoorten en planten behoren tot de eukaryoten. Het verschil tussen deze twee groepen ligt voornamelijk in de organisatie binnen de cel: prokaryoten missen de aparte kern en andere lichaampjes zoals plasticiden waarbinnen het bladgroen zich bevindt. Het kernmateriaal en het bladgroen komen verspreid voor binnen de cel van de blauwalg. Eukaryoten zijn meer gedifferentieerd. Eukaryotische soorten hebben nauwere habitatsgrenzen, en bezetten een nauwere oecologische niche. Andere verschillen zijn genoemd in tabel 1.

Geur- en smaakstoffen die blauwalgen afscheiden bemoeilijken onder andere de drinkwaterwinning. Fosfaat en stikstof kunnen in minimale hoeveelheden reeds door blauwalgen opgenomen worden. In het water komt atmosferische stikstof voor. Deze kan door *Aphanizomenon flos-aquae* worden opgenomen. Mixotrofie, dit wil zeggen het benutten van organische moleculen als koolstofbron (in tegenstelling tot autotrofie: koolstof die als $CO_2$ opgenomen wordt met licht als energiebron en chlorofyl (bladgroen) als fabrikagemiddel, wat dus alle algen doen) komt bij blauwalgen in bescheiden mate voor. De omringende slijmschede beschermt blauwalgen tegen de werking van een aantal schadelijke stoffen en het voor de groei nadelige violette licht. De produktie van

Fig. 1. De verdeling van de primaire productie als de jaarlijkse brutoproduktie (in duizenden kilocaloriën per m²) van de belangrijkste ecosystemen van de wereld. Slechts een klein gedeelte van de biosfeer heeft een goede natuurlijke vruchtbaarheid (volgens E. P. Odum, 1963).
The world distribution of primary production in terms of annual gross production (in thousands of kilocalories per square meter) of major ecosystem types. Only a relatively small part of the biosphere is naturally fertile (After E. P. Odum, 1963).



De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



Tabel 1: Belangrijke verschillen tussen blauwalgen en andere soorten fytoplankton.

| | Blauwalgen | Overige soorten |
|---|---|---|
| Cel: bouw en organisatie | Prokaryoot | Eukaryoot |
| Produktie geur-, smaak-, en groeiremmende stoffen | Ja | Minder of niet |
| Affiniteit voor fosfaat en stikstof | Soms | Niet |
| Mixotroof | Ja | Onzeker, soort afhankelijk |
| Gevoeligheid UV-licht | Vrij gering | Hoger |
| Dagelijks benodigde lichtdosis en onderhoudsenergie | Klein | Groter |
| Lichtverzadigde produktie | Laag | Hoog |
| Verhouding ademhaling: brutoproduktie | Hoog | Lager |
| Predatie door zoöplankton | Gering | Matig tot hoog, soortafhankelijk |
| Sedimentatie | (Zeer) gering | Groter, soortafhankelijk |
| Drijfvermogen | Meestal aanwezig | Afwezig |

het fytoplankton, en vooral van *Oscillatoria*-soorten, wordt sterk bepaald door de lichtverzadigde zone. Daarboven treedt remming van de fotosynthese op door te veel licht en daaronder door te weinig licht. Blauwalgen worden nauwelijks gegeten door het zoöplankton, omdat ze, vanwege hun vorm en grootte en soms ook vanwege de smaak, als voedsel ongeschikt zijn. Omdat de meeste blauwalgsoorten met behulp van gasvacuolen in de cellen drijfvermogen kunnen ontwikkelen, is hun sedimentatie zeer gering.

De blauwalgen in het Nederlandse oppervlaktewater vallen vooral op door hun zeer trage groei, hun geringe energiebehoefte en de zeer geringe verliezen door sedimentatie.

Organismen die zo snel kunnen groeien als fytoplankton — met een generatieduur van één dag tot enkele dagen, soms enkele weken — reageren sterk op wisselende groeiomstandigheden. In het algemeen leidt dit tot een opeenvolging van soorten, die tot stand komt door periodiciteit, het verschijnsel van periodiek optredende fysische veranderingen, en door successie in het leven geroepen door biotische factoren. De periodiciteit wordt voornamelijk veroorzaakt door variaties in temperatuur, licht en opwerveling.

Successie vindt plaats door veranderingen in concentraties van voedingsstoffen, ziekten, predatie door zoöplankton en de sedimentatie van de betreffende soorten. Een strenge scheiding tussen successie en periodiciteit is niet mogelijk, daar bijvoorbeeld ook de dichtheid van het fytoplankton de lichtintensiteit onder water bepaalt. Een bekende opeenvolging van soorten is die van kiezelalgen in het voorjaar, groenalgen in de rest van het jaar en kortstondig bloeien van blauwalgen in de nazomer en herfst. De kiezelalgen worden dominant in een wat koudere omgeving, met hoge turbulentie en voldoende Silicium. Uitputting van Silicium — de mineralisatie van het kiezelpantser van dode gesedimenteerde kiezelalgen gaat zeer langzaam — en stijgende temperaturen leiden tot een hogere groei van groenalgen. Deze worden zwaarder gepredeerd door zoöplankton dan de kiezelalgen met hun vele uitsteeksels. De sedimentatie van groenalgen is echter geringer. De groei van blauwalgen wordt in het algemeen bevorderd door hoge temperaturen.

De blauwalgensoorten die bloei veroorzaken in het Nederlandse oppervlaktewater boven de grote rivieren kunnen globaal ondergebracht worden in twee groepen: 1. *Microcystis aeruginosa* en *Aphanocapsa delicatissima* en 2. *Aphanizomenon flos-aquae, Oscillatoria limnetica, O. redekei* en *O. agardhii*. Het fytoplankton van de eerste groep bestaat uit kolonies van ééncelligen, binnen een gemeenschappelijk slijmomhulsel. De tweede groep bestaat uit draadalgen met een diameter variërend van 4 tot 10 micrometer en een lengte tussen 50 en 500 micrometer (dus tot 0,5 mm). *Aphanizomenon* komt soms ook voor in de *Microcystis* wateren.

Als nadelen van het frequent opbloeien van een blauwalgensoort kunnen worden genoemd: het geringe doorzicht, de dichte drijflaag in het geval van *Microcystis* en de achteruitgang in soortenrijkdom van alle andere aanwezige biologische componenten. Met name moeten het verdwijnen van de waterplanten en de verbraseming van het visbestand genoemd worden. Vissterfte door massale algenbloei komt zelden voor. Gebeurt dit echter wel dan kan de sterfte zowel veroorzaakt zijn door een tekort aan zuurstof door het vergaan van algenmateriaal, als door een teveel aan zuurstof door zeer grote fotosynthese.

## Het Oscillatoria-meer

*Oscillatoria*-algen komen van nature voor in zogenaamde gestratificeerde meren. Dit zijn meren waarvan het bovenste gedeelte goed gemengd is; wat dieper volgt er over kleine afstand een scherpe daling van de temperatuur in de zomer en het onderste gedeelte is stagnant. Een aantal van deze meestal kleine, diepe meren vertoont onderin het gemengde bovenste deel goede groeivoorwaarden voor *Oscillatoria*: een lage lichtintensiteit, een regelmatige lichtdonkercyclus, voldoende voedingsstoffen en een zo grote stabiliteit, dus een zo geringe turbulentie, dat *Oscillatoria* met zijn drijfvermogen de zone van het optimale licht kan opzoeken. Het nut van de blauwalgen hier is dat voedingsstoffen niet direct verloren gaan door sedimentatie maar opgezameld worden in de *Oscillatoria*-populatie. Zo af en toe zal een deel dan weer door turbulentie naar bovengaan, waar de algen afsterven en de voedingsstoffen ter beschikking komen van andere, meer lichtminnende fytoplanktonsoorten.

Kenmerkend voor onze *Oscillatoria*-meren zijn de grijsgroene kleur en wolkachtige patronen in het water, een modderachtige geur en een zeer geringe biologische diversiteit (Kappers et al., 1981; Berger & Bij de Vaate, 1983). Waterplanten ontbreken veelal, de bodemfauna bestaat uit muggelarven en kleine rode wormpjes, de zogenaamde tubificiden. De Driehoeksmosselen *(Dreissena polymorpha)* zijn verdwenen. In de Loosdrechtse Plassen, waar gemiddeld gedurende het jaar 95% van het fyto-

De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



plankton bestaat uit *Oscillatoria*- en *Lyngbya*-soorten, is de hoeveelheid zooplankton weliswaar met een factor 6 toegenomen, maar de verhouding zooplankton: seston (deeltjes < 150 um) is met een factor 4 afgenomen (Van Liere, 1986).

In de meeste meren ontstaat de bloei van *Oscillatoria agardhii* omstreeks juni, nadat eerst de groenalgen, vooral bestaande uit *Scenedesmus*-soorten, een hoge biomassa hebben bereikt. Deze bloei wordt soms voorafgegaan door bloeien van *Oscillatoria redekei* en/of *Oscillatoria limnetica* en/of *Aphanizomenon flos-aquae*. De bloei duurt lang, meestal tot in de winter. In enkele meren is ze min of meer permanent aanwezig zoals in de randmeren van Flevoland (tot 1985) en de Langeraarse Plassen.

Tabel 2: De belangrijkste verschillen in eigenschappen en groeivoorwaarden tussen *Oscillatoria agardhii* en *Microcystis aeruginosa*.

| | *Microcystis aeruginosa* | *Oscillatoria agardhii* |
|---|---|---|
| Kolonievorming | Ja | Nee |
| Overwintering | Op de bodem | Als plankton, met geringe hoeveelheid in de modder |
| Drijfvermogen | Groot | Klein |
| Lichtbehoefte | Matig | Zeer klein |
| Lichtgradiënt | Flauw | Steil |
| Licht-donker ritmiek | Onbekend | Waarschijnlijk regelmatig |
| Temperatuur | Zeer belangrijk | Belangrijk |
| Massaal afsterven | Soms | Nooit geconstateerd |
| Drijflaagvorming | Ja | Nee |
| Begrazing door zooplankton | Nog geringer | Zeer gering |

## Het Scenedesmus-Microcystis-meer

Het alleen door *Microcystis* gedomineerde meer bestaat niet. *Microcystis* is namelijk niet in staat, zoals *O. agardhii*, alle andere soorten te verdringen. Dit is dan direct het gunstige aspect van *Microcystis*-bloeien ten opzichte van *Oscillatoria*-bloeien: de diversiteit in meren met *Microcystis* is zowel ten aanzien van fytoplankton, bodemfauna, waterplanten, de visstapel als waarschijnlijk ook voor wat betreft het zooplankton groter dan in de *Oscillatoria*-meren. Er zijn in het meer gradiënten, zowel ten aanzien van de biomassa als de soortensamenstelling van het fytoplankton. *Microcystis* kan massaal en vaak ook frequent temidden van fytoplankton dat voornamelijk uit groenalgen bestaat voorkomen. Het IJsselmeer is een typisch *Microcystis*-meer. Het gehele jaar door komen er 40 tot 60 fytoplanktonsoorten voor. In het voorjaar zijn dit veelal kiezelalgen, in de zomer groenalgen waaronder 20 à 30 verschillende soorten *Scenedesmus*.

In de geschiedenis van de eutrofiëring van het Nederlandse oppervlaktewater komt de bloei van *Microcystis* eerder voor dan de continue bloei van *Oscillatoria*. De randmeren van Flevoland kenden in de zestiger jaren bloeien van *Microcystis aeruginosa* (Leentvaar, 1961). *Microcystis* zakt omstreeks november naar de bodem, overwintert daar met behulp van reservestoffen en kan omstreeks mei weer groei vertonen door terug te keren in de waterkolom (Reynolds, 1984; Kappers, 1984). De opdrijvende kracht van de gestroomlijnde *Microcystis*- kolonies kan hoger oplopen dan die van de afzonderlijke draadvormige *Oscillatoria*-individuen. In meren waarin de mengdiepte groter is dan de eufotische diepte (de diepte waarbinnen de fotosynthese plaats vindt) leidt dit tot (op)drijven naar boven van *Microcystis* indien de windsnelheid plotseling daalt (Reynolds, 1984; Kappers, 1984).

Een belangrijk verschil tussen *Microcystis* en *Oscillatoria* is dan ook dat de laatste meestal vrij homogeen, zowel in verticale als horizontale richting, in het water voorkomt, terwijl *Microcystis* soms (bij voldoende turbulentie) homogeen in de waterkolom voorkomt, en soms gelaagd (indien het drijfvermogen in staat is de turbulentie te overwinnen).

Het bemonsteren van het oppervlaktewater gebeurt meestal op één diepte. De hoeveelheid *Microcystis* die daar voorkomt is zelden representatief voor de hoeveelheid in de gehele waterkolom. Het bepalen van een biomassa is daarom voor *Microcystis aeruginosa* alleen mogelijk, indien op voldoende plaatsen in de waterkolom wordt bemonsterd, inclusief het bezonken fytoplankton op de bodem. Dit is tot nu toe echter niet uitgevoerd. Relaties tussen biomassa, temperatuur, fosfaatconcentraties en de gemiddelde lichtintensiteit onder water kunnen daarom voor *Microcystis aeruginosa* niet vastgesteld worden uit het door ons verrichte veldonderzoek.

## Voedingsstoffen en licht

Eutrofiëring van een biologisch systeem wil zeggen dat de stroom voedingsstoffen van buitenaf naar dat systeem groter wordt. In aquatische systemen leidt dit onder andere tot hogere fytoplanktondichtheden. De lichtuitdoving onder water wordt dan groter. De dagelijkse lichtdosis die beneden een m² water voor fotosynthese beschikbaar is wordt kleiner. Omdat de lichtbehoefte van blauwalgen ten opzichte van groenalgen gering is, ontstaat er 's zomers op die manier een verschuiving van groenalgen naar blauwalgen (Mur et al., 1977).

In de eerste fase van deze eutrofiëring bestaat er een bepaald verband tussen de dichtheid van het fytoplankton en de grootte van de externe stroom voedingsstoffen. Op een gegeven moment echter wordt het systeem verzadigd met voedingsstoffen. Verdere toename van voedingsstoffen heeft dan geen effect meer op de algenbiomassa en de soortensamenstelling. Deze situatie is in veel Nederlandse meren omstreeks 1970 bereikt.

Indien de groei van het fytoplankton niet beperkt is door voedingsstoffen, loopt de dichtheid zo hoog op dat lichtbeperking op gaat treden. Zelfbeschaduwing is er de oorzaak van dat de dichtheid van het fytoplankton aan een maximum gebonden is. De concentratie kan oplopen tot 300 à 400 mg chlorofyl-a per m² met tijdelijke pieken die daar bovenuit gaan. Alle meren in het gematigde

De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



klimaat vertonen, ongeacht de samenstelling van het fytoplankton, ongeveer hetzelfde chlorofyl-a maximum per m².

Omdat echter de relatie versgewicht: chlorofyl-a soortgebonden is zal genoemd maximum, afhankelijk van de soortensamenstelling, qua versgewicht, bij verschillende algendichtheden, worden bereikt. *Oscillatoria agardhii* is een soort met een extreem hoge verhouding versgewicht: chlorofyl-a, veel hoger dan die van *Scenedesmus*. Dit wil zeggen dat per eenheid biomassa, uitgedrukt als chlorofyl-a, de lichtuitdoving van *Oscillatoria spp.* groter is dan van *Scenedesmus spp.* Met andere woorden een 'volgroeide' *Oscillatoria*-populatie bevindt zich in een donkerder milieu dan een 'volgroeide' *Scenedesmus*-populatie. Onder optimale omstandigheden is de groei van *Scenedesmus* sneller dan van *Oscillatoria*. *Scenedesmus* onderscheidt zich ook van de *Oscillatoria* doordat tijdens de groei de verliezen door grazen en sedimentatie veel groter zijn. De generatieduur van *Scenedesmus* is dientengevolge korter.

Belangrijk is dat de hoeveelheid voedingsstoffen die nodig is voor de opbouw van een *Scenedesmus*-populatie door bovengenoemde verliezen groter is dan voor de opbouw van een *Oscillatoria*-populatie. Berekend is dat in het Wolderwijd 96 à 98% van het fosfaat in een *Oscillatoria*-generatie afkomstig is van de voorgaande generatie. De zeer langzaam groeiende *Oscillatoria agardhii* springt dus zeer zuinig met zijn voedingsstoffen om door een efficiënte recycling. Veruit de belangrijkste fosfaatvoorraad zit in het fytoplankton zelf (fig. 2).

Indien in de loop van het groeiseizoen een stijgende hoeveelheid groenalgen overgaat in bloeien van *Oscillatoria agardhii* dan kan dit dus tot stand komen met dalende aanvoer van fosfaat van buitenaf. Indien nu ook nog de overwinterende *Oscillatoria*-populatie van jaar tot jaar steeds groter wordt dan kan het maximum van 300 mg chlorofyl-a/m² met een steeds geringere aanvoer van fosfaat van buitenaf tot stand komen.

Toch ziet men wel dat de groei van de *Oscillatoria*-populatie geremd wordt omdat er een tekort aan stikstof of fosfaat is (Zevenboom et al., 1982). Deze groeibeperking heeft echter nauwelijks nog invloed op de grootte van de biomassa (Berger, 1987). De biomassa wordt in hogere mate bepaald door de grootte van de overwinterende hoeveelheid fytoplankton en door de aard van de zomer. Alvorens hierop in te gaan dient eerst het begrip groei nader te worden toegelicht.

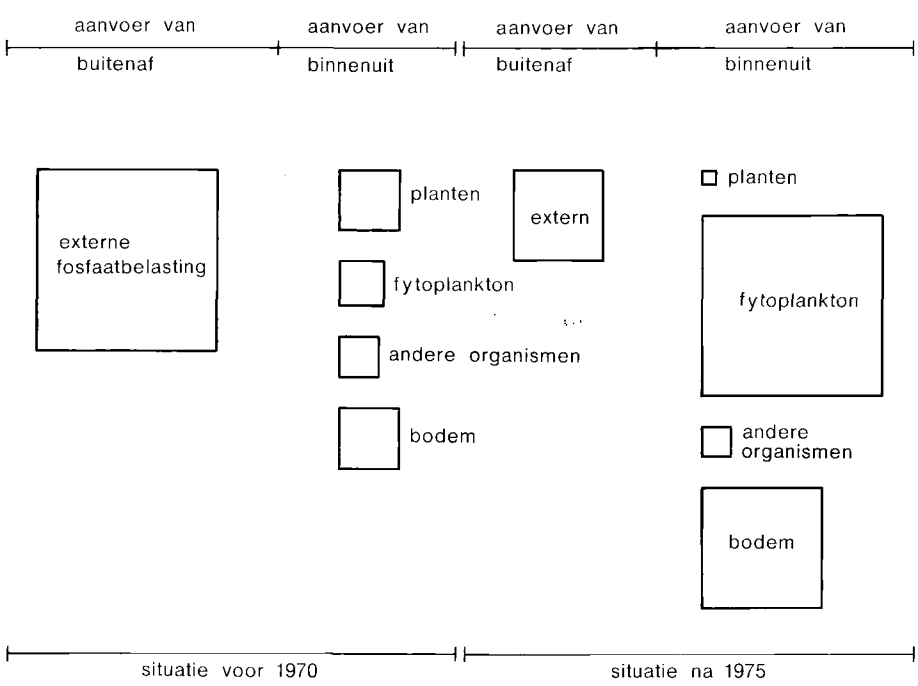



Fig. 2. Verschuivingen in de fosfaatleverantie ten gevolge van de bouw van zuiveringsinstallaties en veranderingen van chemische en biologische aard binnen het aquatische systeem.
Transition of external to internal phosphorus sources due to the construction of purification plants and changes in a chemical and biological way within the aquatic system.

## Groeimogelijkheden

Harris (1986) begint zijn boek Phytoplankton Ecology met een hoofdstuk waarin aandacht wordt besteed aan de evenwichtstheorie. Deze theorie, die in belangrijke mate door Darwin tot ontwikkeling is gebracht, zegt dat de wereld vol is met leven, de organismen staan schouder aan schouder, de ecologische nissen zijn gevuld, de grootte van de populatie is in evenwicht met zijn omgeving. Tegenstanders van deze theorie beweren in navolging van Wallace dat de veranderingen in de fysisch-chemische omgeving dermate groot zijn en zo snel plaatsvinden dat de biologische aanpassing altijd naijlt. Er is dan genoeg ruimte voor groei en de volte waarin Darwin op doelt wordt hoogst zelden bereikt. De

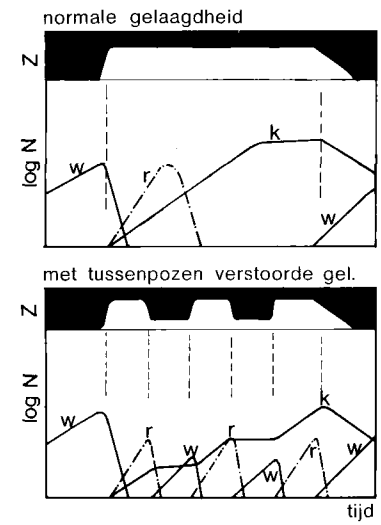



Fig. 3. Een gestroomlijnde weergave van de ontwikkeling van de biomassa (N) in het seizoen van drie soorten fytoplankton (W, r, k) in relatie tot stratifikatie en destratifikatie van de waterkolom (Z) in (a) een normale periodieke opeenvolging en (b) een bij tussenpozen verstoorde opeenvolging.
W is een kiezelalg, een kenmerkende vertegenwoordiger van herfst-winter-voorjaar gemeenschappen; r is een tamelijk snel groeiende (r-selected) zomerkolonist en K is een langzaam groeiende K-strateeg met weinig verliezen (Reynolds, Wiseman et al., 1983).
Stylized seasonal progression of change in the standing populations (N) of three species of phytoplankton (W, r, K) in relation to the cycle of stratification and destratification of the watercolumn (Z) in (a) a normal periodic sequence and (b) the intermittenly-perturbed experimental sequence. W is a representative diatom typical of autumn-winter-spring assemblages; r is a relatively fast-growing, (r-selected) summer colonist species and K is a slow-growing, loss-resisting K-strategist (Reynolds, Wiseman et al., 1983).

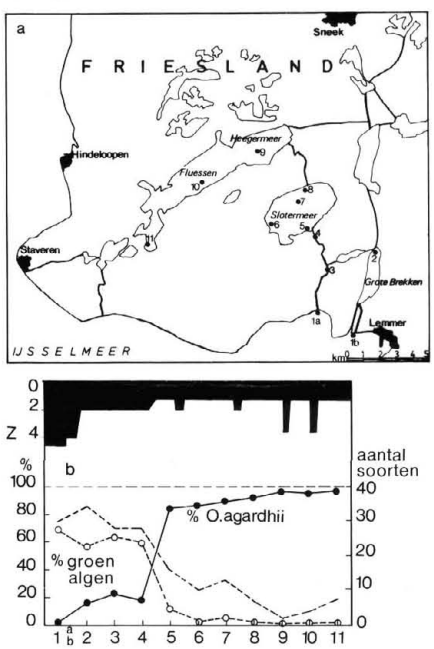
De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



niet-evenwicht theorie zal ongetwijfeld meer voorstanders hebben, vooral als het om fytoplankton gaat: de variatie in de lichtintensiteit is door de wisselende turbulentie zo groot dat evenwicht tussen groei en heersende lichtomstandigheden zelfs voor organismen met een zo korte levensduur, zelden zal worden bereikt. Ook hier bevestigt de uitzondering de regel. Reynolds et al. (1983) tonen aan dat in ondiep water de langzaam groeiende K-strateeg — in ons geval *Oscillatoria agardhii* — een evenwicht kan bereiken tussen biomassa en licht (fig. 3). De eigen biomassa zal op een gegeven moment de beschikbare dagelijkse lichtdosis dusdanig doen afnemen dat de groei gelijk is aan de verliezen door sterfte, begrazing en sedimentatie.

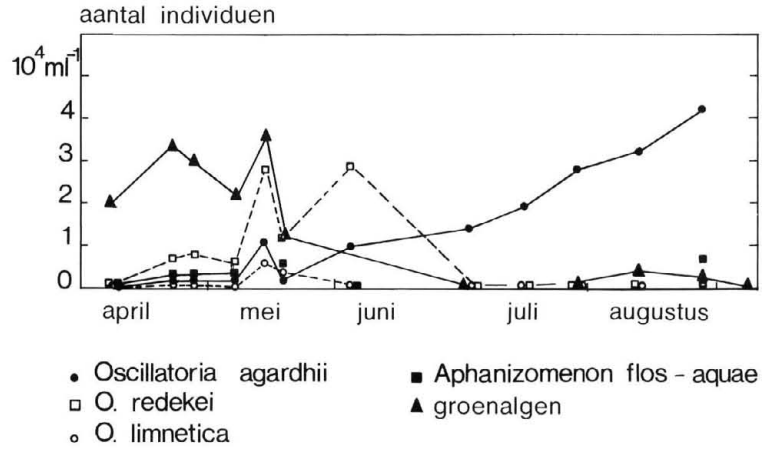
Ook in de Friese meren is een situatie ontstaan waarin *Oscillatoria agardhii* zijn omgeving dusdanig gevuld heeft dat toename van de biomassa niet meer mogelijk is. Water met dezelfde hoeveelheid voedingsstoffen in het IJsselmeer echter biedt nog mogelijkheden voor biomassatoename (fig. 4; Claassen en Hoogterp, 1984). Het achterwege blijven van groei van *Oscillatoria*-soorten in het IJsselmeer is te danken aan de ruimtelijke opbouw van dit water. Dit komt later aan de orde.

Fig. 4. De bemonsterde Friese meren (a) en de ontwikkeling van *Oscillatoria agardhii*, situatie juli 1983 (b) (Claassen & Hoogterp, 1984).
The sampled Frisian basin lakes (a) and the development of *Oscillatoria agardhii*, situation July 1983 (b) (Claassen en Hoogterp, 1984).




(Claassen en Hoogterp, 1984)

Fig. 5. Het ontstaan van de *Oscillatoria*-bloei in 1971 in het Veluwemeer.
The initiation of the *Oscillatoria* bloom in the Veluwemeer in 1971.




Groei bestaat uit fotosynthese — de koolstofassimilatie die met behulp van licht tot stand komt —, het opnemen van voedingsstoffen, het vormen van grotere, organische moleculen uit bovengenoemde stoffen, totdat celmateriaal ontstaat, en transportprocessen binnen de cel (soms tussen de cellen onderling) die hiermee samengaan. Het is een samenspel van licht- en donkerprocessen.

Groei van fytoplankton vindt zelden continu plaats maar veel meer stootsgewijs. De licht-donker ritmiek waaraan het fytoplankton onderhevig is en vooral de variatie in deze ritmiek is een zeer belangrijke groeifaktor. Iedere planktoncel en zijn inhoud zijn te vergelijken met een banksaldo waarop onregelmatig iets bijkomt en iets afgaat (Harris, 1986). De ecologische nis is dan niet zozeer een plaatsgebonden grootheid, maar meer een grootheid die in de loop van de tijd door verschillende soorten op verschillende momenten ingenomen wordt, met als een van de belangrijkste extern sturende factoren de licht-donkerritmiek.

Deze banksaldotheorie is goed van toepassing op de zeer langzame groei van *O. agardhii* in het Veluwemeer in 1971 (fig. 5). Onder laboratoriumomstandigheden, met een continu optimale groei, is het mogelijk om het maximum van de biomassa in enkele weken te bereiken. In het Veluwemeer duurt dit echter vijf maanden. Omdat de verliezen door sedimentatie en begrazing minimaal zijn blijft de biomassa gestaag toenemen.

Voor een langzaam groeiende planktonsoort is het van eminent belang met welke biomassa in het voorjaar wordt gestart: is deze hoog dan is er voldoende tijd om in de zomer door te groeien totdat een bijna monocultuur ontstaan is; is deze laag dan gebeurt dit niet. In de loop van de zestiger jaren moet deze overwinterende biomassa steeds groter geworden zijn. Het gelukt namelijk lang niet altijd de gehele populatie *O. agardhii* 's winters uit te spoelen. Ieder water heeft zijn dode hoeken. Ook kunnen blauwalgen goed overwinteren in bodemmodder (Kappers, 1984).

De grote onbekende in de toename van blauwalghoeveelheden is in welke mate hierin groeiremmende stoffen, uitgescheiden door de dominante soorten zelf, een rol spelen. Dit verschijnsel, aangeduid als allelopathie, is hoogstwaarschijnlijk van belang. Moet het steeds eerder in het jaar massaal voorkomen van *O. agardhii* nu toegekend worden aan de steeds grotere overwinterende populatie of aan allelopathie?

## De ruimtelijke opbouw van het meer

Het verschijnsel van de allelopathie wordt in de hierna volgende verklaringen verwaarloosd. Gebleken is dat *O. agardhii* voornamelijk tot bloei komt in meren die gemiddeld ondieper zijn dan 2,5 m. Het uitzonderlijke doorgroeien van deze algensoort wordt verklaard met de volgende gegevens:

1. *O. agardhii* kan met een dagelijkse lichtdosis toe die kleiner is dan die van enige andere algensoort in Nederland. Dit is gebleken uit laboratoriumcultures (Van Liere, 1979) in combinatie met

De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



veldonderzoek, zowel in goed gemengd ondiep water (Berger en Bij de Vaate, 1983) als in gestratificeerde kleine wateren, waarin de alg zich op een bepaalde diepte kan vestigen dankzij de zeer geringe turbulentie en het ontwikkelde drijfvermogen (Baker and Brook, 1971).

2. Het eerder genoemde biomassamaximum bevindt zich in de *Oscillatoria*-meren meestal tussen 250 en 350 mg chlorofyl-a. / m². Gezien de hoge verhouding vers gewicht : chlorofyl-a bewerkstelligt deze biomassa een lichtuitdoving die groter is dan de topbiomassa van groenalgen.

3. In ons voedselrijke ondiepe water loopt de waterlaag waarin geproduceerd wordt, dit is de zogenaamde eufotische zone, door tot 0,8 à 1,1 maal de gemiddelde meerdiepte. Dit geldt zowel voor groenalgen als voor blauwalgen. Het verschil is echter dat de onderkant van de eufotische zone bij groenalgen zich bevindt bij een lichtintensiteit die 1% van de boven water ingestraalde lichtintensiteit bedraagt en bij blauwalgen tussen de 0,1 en 0,01% (fig. 6). Dit is dan in overeenstemming met de hogere affiniteit van blauwalgen voor licht. Bovendien is in het Wolderwijd in 1981 het volgende gebleken: indien bij een bepaalde, relatief geringe, biomassa de ondergrens van de eufotische zone bij 0,1% ligt, dan zal bij toenemende biomassa de ondergrens verschuiven naar 0,01%. Dus toenemende biomassa leidt tot toenemende lichtuitdoving, leidt tot toenemende affiniteit voor licht en tot een relatief dikkere eufotische zone.

Dit houdt in dat bij variabele biomassa's de onderkant van de eufotische zone toch min of meer op zijn plaats blijft liggen. Indien men nu onder licht-donker ritmiek de verhouding (volume eufotische zone) : (totaal meer volume) verstaat zal dus deze licht-donker ritmiek ongeveer gelijk blijven bij variabele fytoplanktondichtheden.

Vergelijkt men op jaarbasis de brutoproduktie met de ademhaling dan wordt 80 tot 90% van de brutoproduktie verademd. Dit is veel meer dan men aanneemt voor kiezel- en groenalgen.

4. Voorts is gevonden dat in het Lauwersmeer de lichtverzadigde produktie, dit is de produktie in de zone met een optimale lichtintensiteit, groter is dan in ondiepere *Oscillatoria*-meren en ook groter is dan in het IJsselmeer tijdens de *Oscillatoria*-bloei in 1976. Deze maximale lichtverzadigde produktie in het Lauwersmeer stemt overeen met de maximaal gevonden waarden van *O. agardhii* in laboratoriumcultures (Post et al., 1986).

5. De *Oscillatoria*-bloei in het IJsselmeer in 1976 ging gepaard met a. een biomassa ver uitgaand boven het in theorie mogelijke maximum van 300 mg chlorofyl-a/m², b. een produktiecurve die bovenin duidelijk geremd was door een teveel aan licht, c. een eufotische zone die relatief zeer gering was, nl. 0,4 tot 0,5 maal de gemiddelde meetdiepte in plaats van 0,8 tot 1,1 maal (fig. 6). Ook bleek dat in de periode 1974-1982 de mate waarin *O. agardhii* in het IJsselmeer aanwezig was gerelateerd was aan het aantal dagen met een temperatuur hoger dan 20°C (in de 14-daagse periodes voorafgaand aan de bemonsteringsdagen) en aan het aantal dagen met microstratificatie in dezelfde periode.

Deze gegevens zijn ontleend aan fytoplanktonbemonsteringen midden in het IJsselmeer en continu-metingen in de vertikaal van de temperatuur op een meetponton van de KEMA, eveneens midden in het meer (Berger and Sweers, in druk).

De gegevens in de eerste vier genoemde punten zijn verwerkt tot de volgende hypothese: *Oscillatoria*-meren zijn systemen waarin er evenwicht is tussen biomassa en licht en tussen brutoproduktie en ademhaling. De biomassa groeit naar een bepaald maximum en kan niet verder groeien door lichtgebrek. Bij deze biomassa wordt een zeer groot deel van de brutoproduktie verademd. Bij volledige menging is de juiste licht-donker ritmiek aanwezig in meren met een gemiddelde diepte tussen 1,0 en 2,5 m. Licht is gedefinieerd als dat deel van het meer waarin meer dan 1% Io (Instraling op het wateroppervlak) aanwezig is, terwijl de lichtperiode varieert van 10,5 uur in oktober tot 16,5 uur in juni) De lichtperiode per etmaal bedraagt 4 tot 8 uur. Gebleken is dat met deze licht-donker ritmiek (L : D = 4 tot 8 : 16 tot 20) het aanpassingsvermogen aan veranderende lichtintensiteiten door verschillen in dagelijkse instraling maximaal is (Post et al., 1986). Ook groeit *O. agardhii* dan iets sneller dan *O. redekei* (Foy and Smith, 1980). Deze laatste competitie wordt door *O. agardhii* gewonnen omdat zijn koolstofopname in zo'n korte lichtperiode groter is.

Het tegenstrijdige is nu dat de diepere meren niet of minder geschikt zijn voor de groei van *O. agardhii*. De veronderstelling ligt voor de hand dat deze meren, die een gemiddelde lagere lichtintensiteit hebben, juist geschikter zijn voor een algensoort die met zo weinig licht toe kan. Dit blijkt echter niet zo te zijn. De verklaringen hiervoor zijn de volgende:

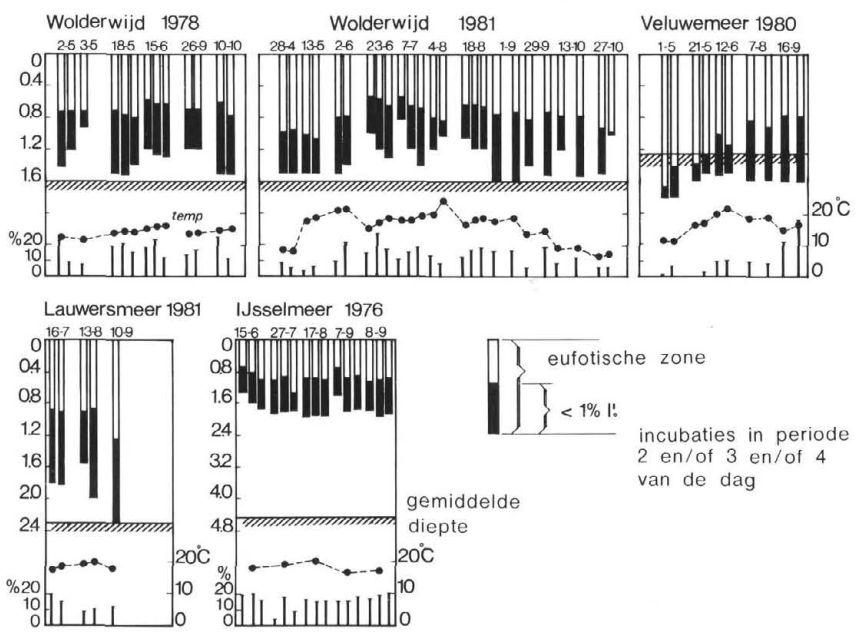



Fig. 6. De ondergrens van de eufotische zone, de gemiddelde diepte, de temperatuur en het aandeel (%) van de brutoproductie beneden de lichtgrens van 1%.
The lower limit of the euphotic zone in relation to the mean depth, together with the temperature and the proportion (%) of the gross production under the limit of 1%.

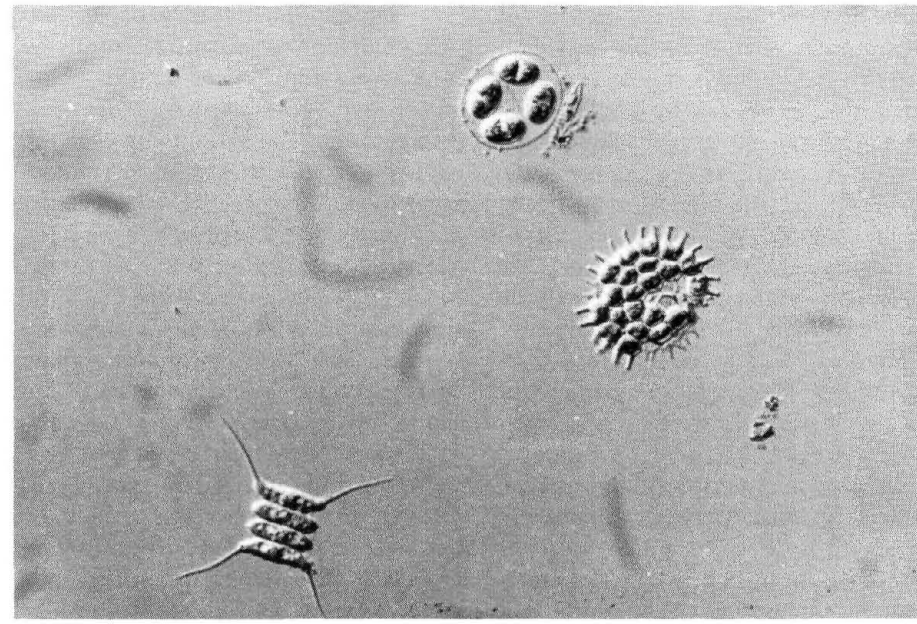
De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



1. Als de diepte toeneemt zal, bij gelijkblijvende maximale biomassa per m², de biomassa per m³ afnemen. De lichtuitdoving wordt geringer. Bovenin de waterkolom worden schaduwminnende algensoorten in hun groei geremd door teveel aan licht. *O. agardhii* kan wel tegen een vrij hoge lichtintensiteit mits deze van korte duur is (Loogman, 1982). Begeeft *O. agardhii* zich naar beneden vanuit een milieu met veel licht, zoals in het Veluwemeer in de zomer van 1980 is geconstateerd (1979-1980 was de eerste winter waarin geprobeerd is de populatie uit te spoelen), dan kan de fotosynthetische capaciteit beneden de 1% lichtgrens niet meer volledig worden ontwikkeld (Berger, 1987). Het verblijf van de alg in de zone met veel licht is te lang geweest.
2. Afwisselende windsnelheden veroorzaken in de diepere meren een grotere variatie in de licht-donker ritmiek dan in de ondiepere. En de aanpassing van *O. agardhii* aan deze variatie is niet groot, in tegenstelling tot de aanpassing aan variërende lichtintensiteit (Post et al., 1986).
3. Een bijkomende factor van het IJsselmeer is dat de ondiepe kustgebieden zijn ingepolderd, behalve langs de Friese kust; in deze ingepolderde ondiepe kustgebieden ontstaan 's zomers bijna altijd *Oscillatoria*-bloeien.

Kolonisatie van *O. agardhii* vanuit de kustgebieden naar het diepere water komt in het IJsselmeer dus weinig voor vergeleken met meren met een natuurlijker ruimtelijke opbouw.

De bloei van de alg in 1976 in het IJsselmeer moet tot stand gekomen zijn op dagen met een hoge instraling en zeer weinig wind. De turbulentie was toen minimaal. Algensoorten zonder drijfvermogen sedimenteerden. *O. agardhii* kon op deze windstille dagen zijn drijfvermogen benutten om daarmee de optimale lichtintensiteit op te zoeken. De hoge watertemperatuur wakkerde de groei aan. Schade door teveel licht bovenin werd grotendeels voorkomen door de hoge temperatuur (± 30°C in de bovenste 10 cm) en door het genoemde drijfvermogen, in dit geval het vermogen met de verzamelde koolhydraten om snel genoeg te dalen. Niet uitgesloten is dat een 48 uurs licht-donker ritme aanwezig was: tijdens de nachtelijke afkoeling die de stratificatie ophief kwam de populatie uit het onderste deel naar boven en die van het bovenste deel zakte naar beneden. Delen van de populatie ondergingen op die manier een licht-donker ritme van omstreeks L : D = 16 : 32 (Berger and Sweers, in druk).



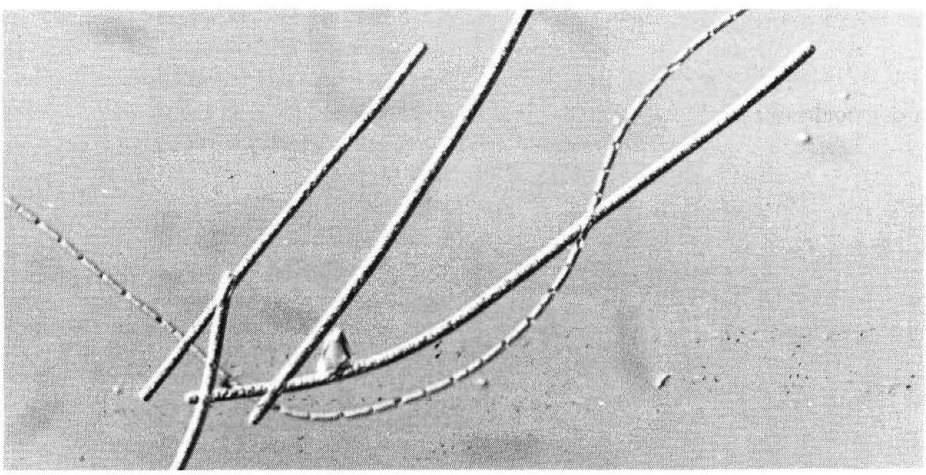
Groenwieren. Linksonder: *Scenedesmus* spec.; boven: *Oocystis borgei;* rechts: *Pediastrum boryanum.*

Met het fungerende drijfvermogen kon *O. agardhii* ontsnappen aan de zelfbeschaduwing die bij goede menging het biomassa-maximum niet verder doet oplopen dan 300 mg chlorofyl-a/m². Er ontstond nl. een biomassa van meer dan 1000 mg chlorofyl-a/m², met het gevolg dat alle andere algensoorten door lichtgebrek verdwenen. Zou de biomassa bij goede menging opgelopen zijn tot 500 mg chlorofyl-a/m², dan zou het fytoplankton bijvoorbeeld voor 10 tot 20% bestaan hebben uit *Oscillatoria*-individuen en voor de rest, in totaal met 40 à 50 soorten, uit groenalgen en andere fytoplanktongroepen. Dankzij de vrij hoge lichtintensiteit boven in de waterkolom kunnen deze soorten zich dan handhaven.

## Over de sanering

Saneren, het weer gezond maken van een meer of een stelsel van meren, houdt in een terugkeer naar de vroegere, betere situatie. Sanering van *Oscillatoria*-meren wil dan zeggen de terugkeer naar de kiezel-groenalgenwateren waarin af en toe een blauwalgenbloei optreedt. Deze meren worden gekenmerkt door een grotere zichtdiepte en een grotere biologische diversiteit.

De pogingen om het Veluwemeer te saneren hebben duidelijk gemaakt dat *Oscillatoria*-water niet verdwijnt indien bijvoorbeeld de fosfaatbelasting gereduceerd wordt tot het gunstiger niveau zoals het aanwezig was vóór 1960.

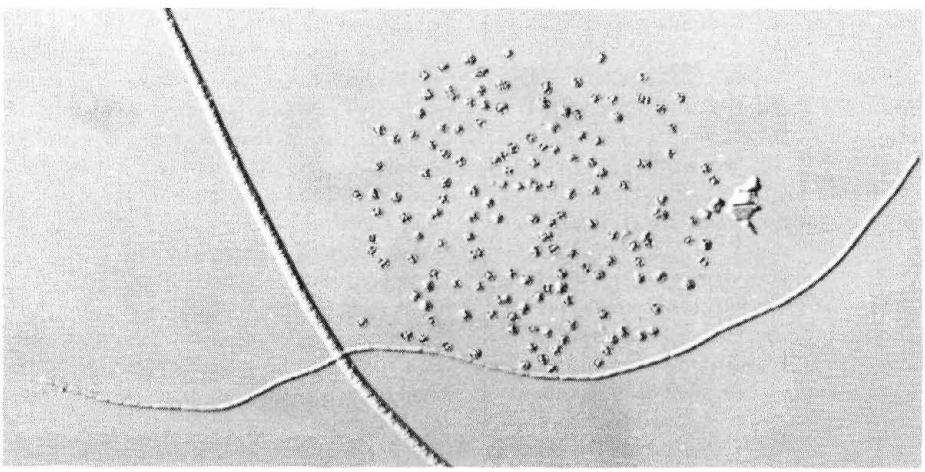


Draadvormige blauwwieren. Vier draden van *Oscillatoria agardhii* en een draad van *O. redekei.*

De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)



De weg terug is door tal van verschuivingen, die veroorzaakt zijn door de ongunstige fytoplanktonsamenstelling, moeilijk te realiseren. Deze verschuivingen hebben geleid tot het *Oscillatoria*-systeem, dat met een bol te vergelijken is: volgroeid, evenwicht tussen biomassa, lichtaanbod en groei, allerlei interessante en mooie biologische subsystemen zijn verdwenen, oorzaak gaat over in gevolg en gevolg in oorzaak. Het systeem bestaat uit kringlopen (cirkels), die doorbroken moeten worden om het vereiste herstel in te luiden. Deze kringlopen worden deels direct door de activiteit van de algen opgewekt en in stand gehouden, deels door andere biologische componenten die ontstaan zijn tijdens de *Oscillatoria*-bloeien.



Drie soorten Blauwwieren: *Oscillatoria agardhii* (dikke draad), *O. redekei* (dunne draad) en *Microcystis aeruginosa* (bolletjes) kolonie in slijmomhulsel.

De algen zelf veroorzaken een hoge pH en een sterke ontkalking. Het gevolg is dat het bodemfosfaat mobieler, dus beter toegankelijk voor de groei wordt (Brinkman & Raaphorst, 1986). Probeert men de algen uit te hongeren door de externe fosfaattoevoer sterk terug te brengen dan zal blijken, zoals in het Veluwemeer van 1980 tot 1985, dat de verhouding vers gewicht : droog gewicht toeneemt (Hosper, 1984). Hierdoor wordt per gewichtseenheid fosfaat een groter volume, dus een grotere zelfbeschaduwing bereikt, zodat lichtminnende soorten toch nog beconcurreerd kunnen worden.

Omdat de hogere waterplanten verdwenen zijn komen de voedingsstoffen vooral ter beschikking van de blauwalgen. De toename van de Brasem *(Abramis brama)* heeft de druk op de grote zooplanktonsoorten verhoogd. Tegen de verwachting in blijken namelijk ook de grote Brasems zich in eerste instantie te voeden met het grotere zooplankton (Lammens, 1986). De levensduur van de Brasem is 10 à 20 jaar. Als men er in zou slagen een bepaald meer chemisch te saneren, dan zal de Brasemstand volledige sanering afremmen, aangezien door deze vissoort niet alleen het genoemde zooplankton vermindert maar, ook door zijn zoeken naar voedsel in de bodem fosfaten vrijkomen en het doorzicht afneemt. Het is daarom zinvol de chemische sanering gepaard te doen gaan met ingrepen in de opbouw van de visstand (Hosper et al., 1986).

Al met al komen de maatregelen ter bevordering van de sanering van *Oscillatoria*-meren op het volgende neer:

1. Spoel de *Oscillatoria*-populatie 's winters uit met kalkrijk, fosfaatarm water.
2. Vermijd 's zomers het inlaten van water waarin *Oscillatoria*-soorten en/of *Aphanizomenon-flos aquae* voorkomen.
3. Verminder de hoeveelheid Brasem.
4. Reduceer de belasting met fosfaat en stikstof.

Elk van deze maatregelen heeft zijn beperkingen, afhankelijk van de ligging van het meer in het hydrologische stelsel van aan- en afvoerwegen, de beschikbaarheid van kwalitatief goed doorspoelwater, de grootte en de mate van eutrofiëring van het meer, de afhankelijkheid van zijn nutriëntenbelasting ten aanzien van grensoverschrijdende vrachten en het kostenaspect. Ook moeten de belangen van de sport- en beroepsvisserij bij het actieve biologische beheer niet uit het oog worden verloren.

De verwachting is dat de *Microcystis-/Scenedesmus*-meren gemakkelijker en geleidelijker te saneren zijn en dat de sanering meer lineair zal verlopen met de fosfaatreductie. De eutrofiëring in deze meren is namelijk geleidelijker tot stand gekomen. De biomassa in het IJsselmeer is sinds de dertiger jaren met een factor 5 à 10 toegenomen. Bloeien van *Microcystis* zijn frequenter waargenomen. De soortenrijkdom aan fytoplankton is echter min of meer dezelfde gebleven (Wibaut Isebree Moens, 1954; Berger, 1987). Indien nu de biomassa van het fytoplankton geringer wordt, komen er eveneens minder voedingsstoffen ter beschikking van *Microcystis*, ook tijdens de periode van overwintering op de bodem. Bij welke fosfaatbelasting dit het geval zal zijn is niet te voorspellen.

Het is niet uitgesloten dat de sanering van het *Microcystis-Scenedesmus*-meer in het begin gepaard gaat met gunstiger groeiomstandigheden voor *Microcystis*. Dit is dan het geval voor die meren waarin nu het lichtaanbod de meest voorkomende groeibeperkende factor is voor deze blauwalg. Het saneren van *Oscillatoria*-meren kan eveneens het opbloeien van *Microcystis aeruqinosa* bevorderen. In welke mate dit gebeurt hangt onder andere af van het voorkomen van diepere gedeelten, waarin, naar verwachting, het grootste deel van de populatie overwintert en van waaruit de bloeien in de vroege zomer worden geïnitieerd. De waterplantengroei zal tijdens de sanering, vooral indien het *Oscillatoria*-meren betreft, eveneens toenemen. In welke mate en voor welke periode dit het geval zal zijn is evenmin te voorspellen.

Bij voortschrijdende sanering zullen beide negatieve effecten — de waterplantengroei is dan alleen negatief vanuit het oogpunt van recreatievaart — weer opgeheven worden. Biologisch gezien is het tijdelijk intens voorkomen van waterplanten een voordeel: als concurrent ten aanzien van voedingsstoffen voor het fytoplankton, als habitat van zooplankton, als faktor die het verbeteren van de helderheid van het water bespoedigt en als faktor die de groei van diverse andere vissoorten dan de Brasem zal bevorderen. Bij het al of niet maaien van waterplantenvelden ten behoeve van de recreatie dient men hier rekening mee te houden.

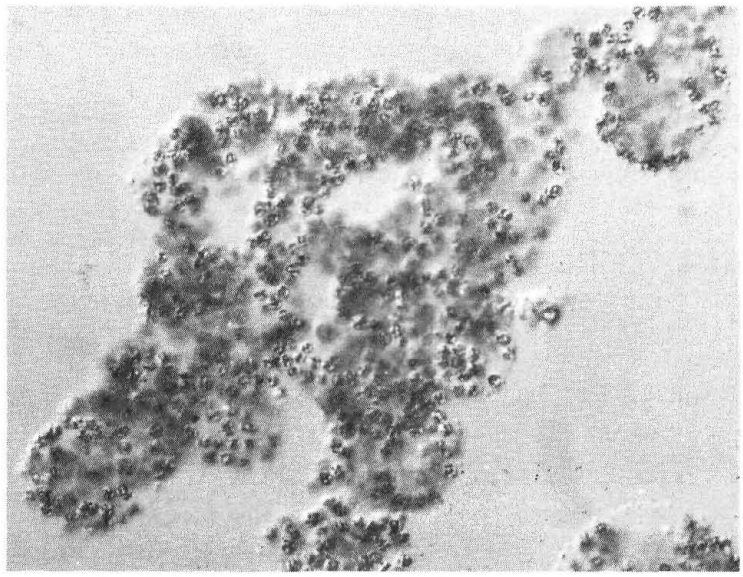
## Literatuur

**Baker, A. L. & A. J. Brook, 1971.** Optical density profiles as an aid to the study of microstratified phytoplankton populations in

De Levende Natuur 89 (4):112-120 (1988)

De Levende Natuur

1988 nummer 4



Het Blauwwier *Microcystis aeruginosa,* kolonievormende bolletjes in gemeenschappelijk omhulsel.

lakes, Archiv für Hydrobiologie 69 (2), 214-233.

**Berger, C. 1987.** Habitat en ecologie van *Oscillatoria agardhii* Gomont, een limnologische studie van ondiepe hypertrofe meren (Drontermeer, Veluwemeer, Wolderwijd en Eemmeer; IJsselmeer; Lauwersmeer) van 1971-1981, Van Zee tot Land 55, 1-233, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

**Berger, C. & A. bij de Vaate, 1983.** Limnological studies on the eutrophication of Lake Wolderwijd, a shallow hypertrophic *Oscillatoria* dominated lake in The Netherlands, Schweizerische Zeitschrift für Hydrobiologie 45/2, 458-479.

**Berger, C. & H. E. Sweers,** (in press.) Lake IJsselmeer and its phytoplankton, with special attention to the suitability of the lake as a habitat for *Oscillatoria agardhii* Gom. Journal of Plankton Reserach.

**Brinkman, A. G. & W. van Raaphorst, 1986.** De fosfaathuishouding in het Veluwemeer, 1-481, thesis, Technische Hogeschool Twente.

**Claassen, T. H. L. & D. Hoogterp, 1984.** Waterkwaliteitsonderzoek Slotermeer 1976-1983, intern rapport, Provinciale Waterstaat Friesland, Leeuwarden.

**Foy, R. H. & R. V. Smith, 1980.** The role of carbohydrate accumulation in the growth of planktonic *Oscillatoria* species, Br. phycol. J. 15, 139,150.

**Harris, G. P. 1986.** Phytoplankton Ecology; structure, function and fluctuation, 1-834, ed. Chapman and Hall, London-New York.

**Hosper, S. H. 1984.** Restoration of Lake Veluwe by reduction of phosphorus loading and flushing, Proc. int. Ass. Wat. Pol. Contr. 12, Amsterdam.

**Hosper, S. H., J. R. Eulen & S. J. Kloosterhuis, 1980.** Ontwikkeling van grenswaarden voor doorzicht, chlorophyl, fosfaat en stikstof, CUWVO, 2e eutrofiëringsenquête, Rijksinstituut voor de Zuivering van Afvalwater, Lelystad.

**Hosper, S. H., M. L. Meijer & J. R. Eulen, 1986.** Herstel van het Veluwemeer, $H_2O$, 19, 416-420.

**Kappers, F. I. 1984.** On population dynamics of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*, thesis. Universiteit van Amsterdam.

**Kappers, F. I., P. Leeuwangh, M. Dekker & W. Koerselman, 1981.** Investigation on the presence of toxins produced by cyanobacteria (blue-green algae) in The Netherlands, Science of total Environment 18. 359-361.

**Lammens, E. 1986.** Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow eutrophic lakes, 1-100, thesis, Landbouw Universiteit te Wageningen.

**Leentvaar, P. 1961.** Hydrobiologische waarnemingen in het Veluwemeer, De Levende Natuur, 64, 273-279.

**Liere, L. van, 1986.** Loosdrecht lakes, origin, eutrophication, restoration and research programme, Hydrobiological Bulletin 20 (1/2), 9-15.

**Mur, L. R., H. J. Gons & L. van Liere, 1977.** Some experiments on the competition between green algae and blue-green bacteria in light-limited environments, FEMA Microbiological Letters, 335-338.

**Odum, E. P. 1963.** Ecology, Modern Biology Series; Holt, Rinehart and Winston, 1-152, New York.

**Post, A. F., J. G. Loogman & L. H. Mur, 1986.** Photosynthesis, carbon flows and growth of *Oscillatoria agardhii* Gomont in environments with a periodic supply of light, Journal of General microbiology 132, 2129-2136.

**Reynolds, C. S. 1984.** The Ecology of Freshwater Phytoplankton, Cambridge studies in ecology. Cambr. Univ. Press. ed. E. Beck, H. J. Dirks, E. F. Connor, 1-384, Cambridge.

**Reynolds, C. S., G. H. M. Jaworski, H. A. Cmiech & G. F. Leedale, 1981.** On the annual cycle of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* Kütz, Emend. Elenkin. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B 293: 419-477.

**Wibaut Isebree Moens, N. L., 1954.** Plankton, In: Flora en Fauna van de Zuiderzee, 90-155, Zuiderzee Cie der Nederlandse Dierkundige Vereniging Red. prof. dr. G. F. de Beaufort.

**Zevenboom, W., A. bij de Vaate & L. R. Mur, 1982.** Assessment of growth limiting factors for *Oscillatoria agardhii* by the use of physiological indicators, Limnology and Oceanography 27, 39-52.

## Summary

***Oscillatoria*-lakes, the final phase of eutrophication: origin, characteristics and restoration.**

In general the shallow hypertrophic lakes in The Netherlands can be classified into *Oscillatoria*-lakes and *Microcystis-Scenedesmus*-lakes. Requirements concerning average daily light dosis and light-dark rhythm are main factors: lakes shallower than 2.5 m on average are a suitable *Oscillatoria*-habitat and the deeper lakes are a suitable *Microcystis*-habitat. In addition *Microcystis* needs the deeper parts of the lake for a quiet overwintering on the bottom. *Oscillatoria agardhii* is a very slowly growing K-strategist. Not before 1970 the overwintering population in numerous lakes was large enough to generate a bloom each summer.

Compared to its predecessors *Oscillatoria* needs a small amount of nutrients, due to its slow growth, very efficient recycling of nutrients, within the phytoplankton pool and small losses by sedimentation and zooplankton grazing.

The development of a monoculture of *O. agardhii* in the deeper lakes is not possible because selfshading, resulting in light shortage, prevents the last two needed doublings of the population. However, blooming of the alga still occurs sometimes in these deeper lakes. Enough days with microstratification and high temperature and colonisation from shallow shore regions to the open lake are then required.

Stabilisation of *Oscillatoria*-lakes occurs amongst others by a very high stock of Bream *(Abramis brama)*. Bream, also the large individuals, consumes namely at first the larger zooplankton individuals. When zooplankton is scarce this fish species sucks chironomid larvae from the bottom causing more turbid water and release of nutrients by bioturbation. Therefore it is expected that restoration will succeed not only by a very strong reduction of nutrients but also by a reduction of the stock of Bream.

dr. ir. C. Berger
Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders
Wetenschappelijke Afdeling
Subafdeling Biologie en Milieuhygiëne
Postbus 600
8200 AP Lelystad