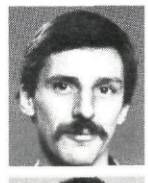
Planktondynamica (I): modelvorming naar aanleiding van het 'Grote Rug' project – een perspectief

DRS. T. ALDENBERG
RIVM

DRS. J. C. VAN DER VLUGT
RIVM



IR. J. M. KNOOP
RIVM

DRS. J. P. M. KOUWENHOVEN
TH Twente

Inleiding

Dit artikel vormt de proloog van een reeks artikelen waarin twee hoofdmotieven gezamenlijk de rode draad vormen:

a. de ontwikkeling van een theoretisch kader voor een algemene planktondynamica;

b. de illustratie van deze theorie in het licht van uitkomsten van het defosfateringsonderzoek in de 'Grote Rug'.

Het eutrofiëringsproject 'Grote Rug' vond plaats van 1975 tot en met 1981 in het spaarbekken 'Grote Rug' te Dordrecht [Van der Vlugt, 1976; Bannink en Van der Vlugt, 1978ab; Bannink et al., 1980; Van der Vlugt en Aldenberg, 1982]. Er waren twee doelstellingen, een hoofddoelstelling en een afgeleide doelstelling. De hoofddoelstelling was:

– te onderzoeken in welke mate fosfaatverlagende behandelingsmethoden de algengroei beïnvloeden, enerzijds gezien in het kader van de problematiek van de drinkwaterspaarbekkens, anderzijds in het kader van de te verwachten kwaliteit van de toekomstige zoete wateren in het Deltagebied.

De afgeleide doelstelling was:

– de gegevens te gebruiken bij het ontwikkelen van algemeen toepasbare waterkwaliteitsmodellen ten dienste van het beheer van Nederlandse wateren.

De resultaten van de hoofddoelstelling zijn, wat de periode 1975-1978 betreft, weergegeven en bediscussieerd door Van der Vlugt en Aldenberg [1982]. De resultaten over de periode 1979-1981 en een algemene evaluatie over de gehele periode zijn nog niet gepubliceerd, mede om hierna volgende redenen. Met verwijzing, betreffende de experimentele opzet, naar de genoemde artikelen, kan men de uitkomsten globaal als volgt samenvatten. Behandeling van het water met Fe^{2+} of Fe^{3+} was succesvol en leidde tot een goede waterkwaliteit, zowel wat betreft de samenstelling van de algenbloei als wat betreft de hoogte ervan. Behandeling van het water met het afvalwaterbehandelingsmiddel AVR (periode 1975-1978) was een mislukking en gaf een aanzienlijke verslechtering van de waterkwaliteit in beiderlei opzichten. Verwijdering van fosfaat uit het inlaatwater (periode 1979-1981) gaf ook redelijke resultaten (vergelijkbaar met behandeling van het bekkenwater met ijzerzouten). Echter het feit, dat het onbehandelde experimentele reservoir (de 'blanco') eveneens een redelijke tot goede waterkwaliteit had gedurende de hele periode (7 jaar) – met uitzondering van de tweede helft van 1976 – zette de resultaten van de behandelde reservoirs in een vreemd daglicht.

Met behulp van een algemeen bruikbaar en elders geverifieerd waterkwaliteitsmodel zou men kunnen testen in hoeverre de gevonden effecten verklaarbaar zijn en zou de vraag beantwoord kunnen worden, hoe representatief ze zijn voor dit type wateren (sterk geëutrofieerd, 5 m diep). Doordat een dergelijk model ontbrak, ontstond een vicieuze cirkel, want de afgeleide doelstelling was juist een dergelijk algemeen bruikbaar model te maken aan de hand van dezelfde gegevens.

Modellen voor de 'Grote Rug'

Een eerste aanzet tot een planktonmodel voor de 'Grote Rug' werd gegeven door Verhagen [1979]. Deze onderscheidde de volgende systeemcomponenten of toestandsvariabelen: diatomeeën, andere eveneens door zooplankton consumeerbare algen, niet-eetbare algen (blauwwieren), zooplankton, detritus, silicium, fosfaat, alsmede de factor licht. Het model is een uitbreiding van een model voor het Brielse Meer [Verhagen, 1974] dat gebaseerd was op een model van Di Toro et al. [1971].

Een aantal belangwekkende hypotheses werden gegenereerd met dit model, zoals de invloed van graas door zooplankton op de algenbiomassa in de zomer, de invloed van licht en nutriënten op de hoogte van de diatomeeënbloei in het voorjaar en idem van de blauwwieren bloei in de nazomer.

Ook werd de rol en hoge concentratie van het detritus (dood particulair organisch materiaal) benadrukt. Geen relatie werd gelegd tussen het model en de diverse behandelingsmethoden in de verschillende reservoirs.

Een veel uitgebreidere bewerking van de 'Grote Rug'-gegevens werd gepleegd met de modellen 'BLOOM II' en 'CHARON-BLOOM II' [Los, 1980ab; Los et al., 1982; Los et al., 1984; Smits et al., 1984; Los et al., 1986]. De systeemcomponenten van 'BLOOM II' zijn een tiental algensoorten, stikstof, fosfor, silicium, alsmede de factoren licht en temperatuur. 'CHARON' bevat modulen voor de beschrijving van de chemie der nutriënten. De structuur van 'BLOOM II' is gebaseerd op beperking van de algenbiomassa door beperkende factoren. Graas en zooplanktondynamica vormden geen essentieel onderdeel van de modellen.

Deze modellen werden in eerste instantie gecalibreerd op 'Grote Rug'-gegevens en vervolgens toegepast op een groot aantal meren in Nederland en daarbij verder ontwikkeld. Vooral in sterk geëutrofieerde grote meren worden meestal goede resultaten geboekt [Los et al., 1984]. Toegepast op de 'Grote Rug' vindt met name in het onbehandelde experimentele reservoir aanzienlijke overvoorspelling plaats [Smits et al., 1984] – een situatie vergelijkbaar met die in de Braassemermeer [Los et al., 1984]. Bij de evaluatie werd onder andere gesteld [Smits et al., 1984], dat de natuurlijke sterfte van algen, graas door zooplankton en bezinking – alle verliesfactoren in het algenbiomassa budget – in bepaalde situaties een belangrijke rol zouden kunnen spelen.

Begin 1985 calibreerden J. V. De Pinto [Clarkson College, Potsdam] en P. W. Rodgers in opdracht van het RIVM een sterk vereenvoudigde versie van een model van Di Toro en Matystik [1980] op 'Grote Rug'-gegevens. De systeemcomponenten waren: algen (één groep), zooplankton, detritus en fosfaat, alsmede de factoren licht en temperatuur. Zowel het gedefosfateerde als het onbehandelde reservoir werden, wat de concentratieniveaus betreft, nu vrij goed berekend, maar de dynamica gedurende het jaar liet nog veel te wensen over. In dit artikel worden de resultaten besproken en gebruikt als uitgangspunt voor een verdere discussie.

Modelvorming elders

Uit het bovenstaande komt naar voren dat men nog niet kan spreken van een eenduidige en algemeen gebruikelijke systeemdefinitie voor de waterkwaliteitsmodellering. Hiermee is de afgeleide doelstelling nog steeds actueel. Dit blijkt niet alleen uit de verschillen tussen de diverse modelformuleringen naar aanleiding van de 'Grote Rug', maar hetzelfde beeld komt naar voren als men de diversiteit in ogenschouw neemt tussen in de literatuur verschenen modellen.

Het Glumsø model, bijvoorbeeld, dat is ontwikkeld voor een Deens eutroof ondiep systeem [Jørgensen, 1984; Kamp-Nielsen, 1985] bevat slechts één algengroep, maar in contrast daarmee, zowel in koolstof als in

stikstof en fosfaat, een zeer gestructureerde nutriëntenkinetiek, volgens Lehmann et al. [1975], die in de hiervoor genoemde modellen afwezig is. Verder worden zowel zooplankton als vis meegenomen – de laatste als gegeven stuurvariabele – maar detritus speelt in de koolstofcyclus hier geen rol, wel in de nutriëntencycli. Het model bevat ook een bodemmodule, zodat de stofbalansen gesloten zijn.
Ook het model van Maiwald en Hoekstra [1982] voor de Andelse Maas bevat een dergelijke nutriëntenkinetiek, alsmede verschillende algengroepen, maar zooplankton is nu stuurvariabele en detritus lijkt geen belangrijke rol te spelen. Het is een aangepaste versie van het model van Bierman [1976] en Bierman et al. [1980].
Het model van Schöller et al. [1985] voor meren in de polder Wormer, Jisp en Neck, is weer eenvoudiger. Onderscheiden worden 'zomer'- en 'winteralgen', detritus, zooplankton, fosfaat, stikstof, maar geen zogenaamde interne nutriëntenkinetiek zoals in Bierman en Jørgensen. Zooplankton wordt als een stuurvariabele opgegeven. Dit gebeurt ook in Kouwenhoven en Aldenberg [1986] voor de Loosdrechtse plassen, een model met één algengroep, detritus en zooplankton. In het laatste model is ook totaal fosfaat stuurvariabele, op dezelfde manier als in BLOOM II de totaalnutriëntgehalten stuurvariabelen zijn.

Verschillen in systeemdefinitie

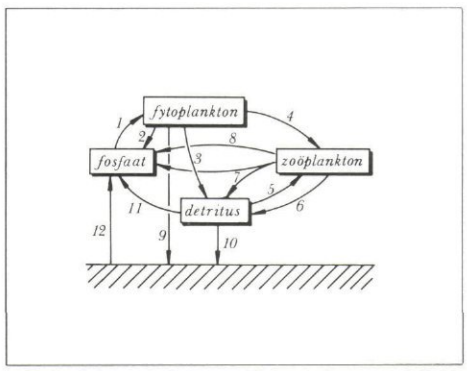
Gesteld kan worden dat de systeemdefinities in waterkwaliteitsmodellen voor ondiepe geëutrofieerde systemen op een groot aantal punten verschillen:
– Het aantal algengroepen varieert van 1 tot 10.
– Het aantal nutriënten verschilt, mede in relatie tot de algengroepen.
– Per algengroep heeft men de keuze uit vaste nutriëntgehalten per soort of variabele interne nutriëntkinetiek. Dit kan nog per nutriënt verschillen. Weliswaar bewees Di Toro [1980] dat het verschil de moeite niet loont, maar als men verschillende meren in één beschouwing wil betrekken, komt men in moeilijkheden [Kouwenhoven en Aldenberg, 1986].
– De nutriëntmodellering varieert van een eenvoudige sturing met behulp van het totaalgehalte in de waterfase tot en met de volledige nutriëntcyclus: belasting met inlaatwater, sedimentatie en de bijdrage van de bodem.
– Zooplankton wordt soms wel, soms niet meegenomen, dan weer als stuurvariabele. Ook tussen modelformuleringen voor zooplanktonkinetiek bestaan belangrijke verschillen [Scavia, 1979].
– Detritus (dood particulair organisch materiaal) is een probleemveld op zich. Het bevat niet-beschikbare nutriënthoeveelheden, vormt een alternatieve of misschien wel belangrijke voedselbron voor zooplankton, neemt deel aan de sedimentatie – en dus verwijdering van particulair materiaal – en neemt licht weg. De modelformuleringen lopen zeer uiteen. In de 'Grote Rug' lijkt detritus belangrijk en is het gecorreleerd met het levende plankton [Verhagen, 1979; Aldenberg en Van der Vlugt, 1983].
– Weinig is gezegd over de factoren licht c.q. extinctie, zichtdiepte en temperatuur. Ook hier lopen de formuleringen uiteen.
Het was niet de bedoeling in deze paragraaf een uitputtend overzicht te geven van de verschillende wijzen van aanpak in de planktonmodellering. De conclusie zal duidelijk zijn: er is geen eenduidigheid in de systeemdefinitie voor planktonmodellering.

Motivering ten aanzien van deze serie

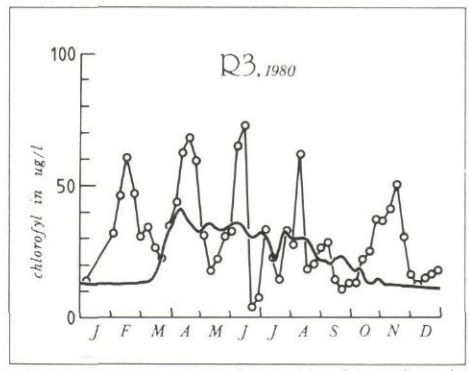
Eén gemeenschappelijke noemer in de drie genoemde modelstudies naar aanleiding van de 'Grote Rug' is dat zowel zooplankton als detritus een belangrijke rol zouden kunnen spelen bij de bepaling van de waterkwaliteit en dat de anomalie van het onbehandelde reservoir en mogelijk van sommige ondiepe Nederlandse meren ermee verklaard zou kunnen worden.
In CUWVO verband zijn een vijftigtal Nederlandse meren vergeleken en is met behulp van eenvoudige statistische modellen getracht aan te geven welke meren licht-, stikstof- of fosfaatbeperkt zijn [Hosper et al., 1980]. Van de Kamer en Van der Meulen [1985] stellen bij de vergelijking tussen waterkwaliteitsmodellen voor het eventueel in de toekomst zoete Grevelingenmeer, dat de CUWVO voorspellingen op basis van licht, fosfaat en stikstof in feite *pessimistische* schattingen zijn, waarbij impliciet is uitgegaan van een minimale invloed van zooplankton of van doorspoeling. Het zou gaan om 22 van de 50 onderzochte Nederlandse meren die niet door één van de drie factoren bepaald lijken te zijn.
Dat doorspoeling in het CUWVO model inderdaad niet biomassaverlagend werkt, blijkt uit afb. 7 in Van de Kamer en Van der Meulen [1985], waarin doorspoelen alleen een verhogend effect zou hebben op het zomergemiddelde chlorofylgehalte onder nutriëntenbeperking en geen effect onder lichtbeperking. Doorspoeling kan in de praktijk een verlagend effect op de algen hebben [Hosper, 1984].
Was de kwaliteit van het (toekomstige) Deltagebied een element in de hoofddoelstelling – uit de praktijk van de drinkwaterspaarbekkens, het tweede element in de hoofddoelstelling, komt een nog duidelijker aanwijzing dat er behoefte is aan meer begrip van het samenspel tussen groeibeperkende factoren en verliesfactoren, zoals graas, bezinking en doorspoeling.
Bij het ontwerp van spaarbekkens, onder andere toegepast in de Biesbosch, maakt men gebruik van het feit dat een grote mengdiepte leidt tot lichtbeperking en tot een acceptabele hoogst-bereikbare algenbiomassa onder overigens eutrofe omstandigheden [Oskam, 1973, 1978; Lorenzen en Mitchell, 1973; Verhagen, 1978; Steel, 1978]. Zowel de ervaring in het veld, als een relatief eenvoudig licht-fytoplankton model ondersteunen dit, maar de tijdreeksen bijv. in de Petrusplaat [Oskam, 1978, afb. 9] tonen een fraaie interactie tussen fytoplankton en zooplankton, sterk gelijkend op die in het onbehandelde reservoir in de 'Grote Rug' [Van der Vlugt en Aldenberg, 1982].
Gegeven deze constateringen kan de probleemstelling en motivering ten aanzien van deze artikelenserie als volgt verwoord worden: *hoe dient men algenbiomassabeperking ten gevolge van graas door zooplankton en ten gevolge van andere verliesfactoren (bezinking, mortaliteit en doorspoeling) te interpreteren in relatie tot de klassieke groeibeperkende factoren (temperatuur, licht en nutriënten).* In aanmerking genomen dat over groeibeperkende factoren het laatste woord ook nog niet is gezegd [vergelijk Bolier, 1985] is tevens de vraag relevant, *welke definitie men moet hanteren voor algenbiomassabeperking ten gevolge van groeibeperkende factoren om tot een consistente theorie te kunnen komen waarin plaats is voor algenbiomassabeperking ten gevolge van verliesfactoren.*

RIVM Workshop (1985)

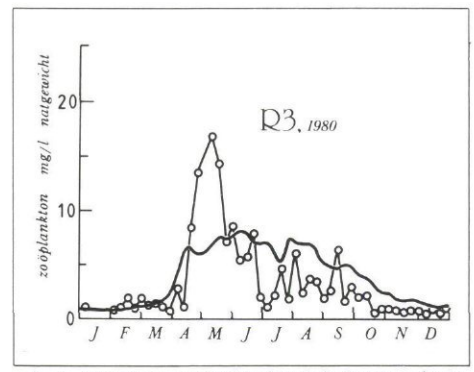
Met bovenstaande probleemstelling in het achterhoofd werd van 18 t/m 22 maart 1985 op het RIVM een workshop 'Modellering van aquatisch-ecologische processen' gehouden. Aan de workshop namen vertegenwoordigers van diverse academische c.q. drinkwaterinstellingen deel.
Doel van de workshop was inzicht te krijgen in de *interactie* tussen de diverse factoren die de hoogte van de algenbiomassa mede bepalen. Gekozen was voor een 'hands-on' benadering. Een achttal Apple IIe computers stond ter beschikking voorzien van gegevens over de periode 1979-1981 van het 'Grote Rug'-onderzoek. Voor de simulatie van dynamische modellen werd gebruik gemaakt van een op het RIVM ontwikkeld software pakket. Tevens stond het model geïmplementeerd door De Pinto en Rodgers ter beschikking.
In korte tijd wisten genoeg deelnemers zich de nodige computervaardigheden eigen te maken om zelfstandig modelsituaties uit te kunnen voeren en ontstonden er groepjes met verschillende thema's, zoals:
– de interactie tussen lichtbeperking van het



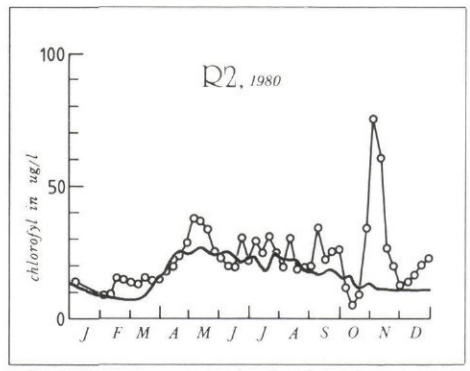
Afb. 1 - Schematische voorstelling van de systeemdefinitie van het waterkwaliteitsmodel van De Pinto en Rodgers voor de 'Grote Rug'. Verklaring van de cijfers in de tekst.



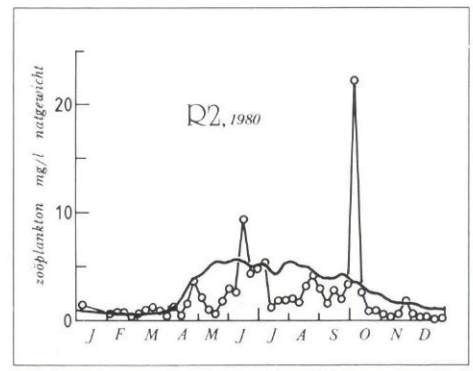
Afb. 2 - Gemeten en gesimuleerde chlorofylwaarden in het niet behandelde 'Grote Rug' reservoir R3 voor 1980.



Afb. 3 - Gemeten en gesimuleerde zooplanktonwaarden in het niet behandelde 'Grote Rug' reservoir R3 voor 1980.



Afb. 4 - Gemeten en gesimuleerde chlorofylwaarden in het gedefosfateerde 'Grote Rug' reservoir R2 voor 1980.



Afb. 5 - Gemeten en gesimuleerde zooplanktonwaarden in het gedefosfateerde 'Grote Rug' reservoir R2 voor 1980.

fytoplankton en begrazing van het zooplankton;
- de invloed van fosfaatbeperking daarop;
- de zelfbeschaduwing van het fytoplankton;
- het belang van detritus in de koolstofkringloop;
- de successie van fytoplanktonsoorten;
- aspecten als bezinking onder invloed van wind, respiratie in afhankelijkheid van de mate van limitering, enz.

In tegenstelling tot het oorspronkelijke model van Di Toro en Matystik [1980] werd de stikstofcyclus niet in de beschouwing betrokken en werd geen onderscheid gemaakt in epi- en hypolimnion. Het model in de versie van De Pinto en Rodgers kent vier zogenaamde toestandsvariabelen, die bij hypothese de waterkwaliteit in de reservoirs zouden kunnen beschrijven:

I. fytoplankton (mg chlorofyl per liter);
II. zooplankton (mg koolstof per liter);
III. opgelost anorganisch fosfaat (mg fosfor per liter);
IV. detritus (mg fosfor per liter).

In tegenstelling tot de meeste andere in het voorafgaande genoemde modellen is het zooplankton hier geen stuurvariabele, maar een dynamische systeemcomponent.

In afb. 1 staat het systeem schematisch weergegeven. De pijlen duiden de volgende processen aan:

1. opname van fosfaat ten gevolge van primaire produktie;
2. respiratie van het fytoplankton;
3. mortaliteit van het fytoplankton;
4. consumptie van fytoplankton door zooplankton;
5. consumptie van detritus door zooplankton;
6. mortaliteit van het zooplankton;
7. excretie van opgelost en particulair fosfaat door het zooplankton;
8. respiratie van het zooplankton;
9. bezinking van fytoplankton;
10. bezinking van detritus;
11. mineralisatie van particulair naar opgelost fosfaat;
12. mobilisatie van opgelost fosfaat vanuit de bodem.

Hier wordt niet verder op de precieze formulering van de processen ingegaan. De voor de procesbeschrijvingen gekozen mathematische functies zijn deels gebaseerd op reële proceskennis en deels op aannames. Behalve toestandsvariabelen spelen nog stuurfuncties (licht, inlaatconcentraties, temperatuur, waterdebiet) een rol en ongeveer dertig constante coëfficiënten (parameters).

In afb. 2 en 3 staan de gemeten en de door simulatie met het model verkregen chlorofylwaarden, respectievelijk zooplanktonwaarden, weergegeven voor het niet-gedefosfateerde reservoir aangeduid als R3. Hoewel de simulaties een soort gemiddeld verloop lijken te beschrijven, lukte het niet de fluctuaties te krijgen die waren gemeten. Zonder aanpassing van constanten of procesbeschrijvingen (!) geeft het model in het sterk gedefosfateerde reservoir, aangeduid als R2, een iets beter resultaat (afb. 4 en 5). Bij evaluatie van de simulaties bleek in het model voor R3 het zooplankton een belangrijke factor te zijn in de regulering van het fytoplankton, terwijl in R2 *tevens* fosfaatbeperking een belangrijke rol speelt. Tijdens de workshop werd ontdekt dat de geringe schommelingen in de simulaties die in afb. 2, 3, 4 en 5 zijn te zien, worden veroorzaakt door variaties in de lichtsterkte aan het wateroppervlak. Ze blijken ook inderdaad in de beide reservoirs synchroon te lopen (vergelijk respectievelijk afb. 2 met afb. 4 en afb. 3 met afb. 5). Blijkbaar is er sprake van lichtbeperking op basis van biomassa in de meest letterlijke zin des woords.

Een andere belangwekkende conclusie was dat chlorofyl en zooplankton – afgezien van deze schommelingen – in een dynamisch evenwicht verkeerden. Hiervoor waren de volgende aanwijzingen:

1. het in een simulatie op nul houden van het zooplankton leidde tot een enorme verhoging van het chlorofylgehalte;
2. het ten opzichte van de basissimulatie ver uit het evenwicht brengen van het chlorofyl leidde tot een snel herstel naar het oude niveau (1 à 2 weken);
3. als de gemeten zooplanktonconcentratie toch als gegeven stuurvariabele werd ingevoerd, dan verbeterde de dynamica van het chlorofyl aanzienlijk en gaf reëel ogende fluctuaties te zien;
4. theoretisch kon worden aangetoond dat het gekozen licht/fytoplankton/zooplankton systeem onder constante condities onafhankelijk van precieze parameterwaarden en procesbeschrijvingen een stabiel evenwicht heeft [vergelijk Verhagen, 1974].

Met andere woorden: gedurende het seizoen bevindt het model zich doorlopend in een met licht- en temperatuursveranderingen meeschommelend maar overigens stabiel evenwicht tussen het fytoplankton en de herbivoren.
Het gevolg hiervan is dat men in de calibratiefase van het model aan de parameters kan veranderen wat men wil: het model kan de gewenste oscillaties in R3 eenvoudigweg niet beschrijven voor geen enkele combinatie van de ongeveer dertig parameterwaarden zonder wijziging van de modelstructuur.

Het vervolg

Met opzet zijn de structuur en de resultaten van het model slechts globaal besproken. Daarvoor zijn twee redenen. De eerste is dat het model hier vooral dient als illustratie om het probleem duidelijker te kunnen stellen: *het simultaan optreden van lichtbeperking en reductie van de algenbiomassa door graas.*
De tweede reden is dat het als model voor de 'Grote Rug' en als algemeen bruikbaar waterkwaliteitsmodel te eenvoudig is en op een aantal punten wijziging behoeft, met name met betrekking tot de voor- en najaarsbloeien (afb. 2). Dit gebeurt mede in het kader van de nu actuele waterkwaliteitsonderzoeken Loosdrecht [vergelijk Kouwenhoven en Aldenberg, 1986] en Reeuwijk [Van der Vlugt en Klapwijk, 1987]. In volgende artikelen wordt het thema lichtbeperking in relatie tot graas verder uitgewerkt. Door middel van een precieze definiëring van het begrip beperkende factor in relatie tot de *biomassa*, is uitbreiding van algenbiomassabeperking naar verliesfactoren mogelijk. Daarbij zullen elementen uit de CUWVO-benadering, de Verhagen/Di Toro-stijl dynamische modellen en BLOOM II met elkaar in verband worden gebracht. Met de voor te stellen techniek is het in principe ook mogelijk de afhankelijkheid van bijvoorbeeld de zoöplanktonbiomassa of zelfs hogere trofische niveaus in relatie tot licht- en nutriëntenregimes te berekenen.
Het maken van een algemeen bruikbaar waterkwaliteitsmodel kan pas gerealiseerd worden als er een theoretische fundering is voor de evaluatie van interacties tussen de belangrijkste processen. Dan kunnen ook de gevonden resultaten van de in de inleiding genoemde hoofddoelstelling beter worden begrepen.

Erkentelijkheid

Wij danken prof. dr. O. Diekmann, dr. E. van Donk, prof. dr. M. Donze, ing. J. R. Eulen, dr. H. J. Gons, ir. P. S. Griffioen, ir. S. Hosper, drs. Sj. Klapwijk, ir. G. J. G. Kok, dr. H. W. Kroes, dr. E. v. Liere, drs. G. Oskam, drs. P. Ruardij, dr. ir. G. van Straten, drs. S. Vermeij en ir. H. Waals voor hun bijdragen aan de workshop.

Referenties

Aldenberg, T. en Vlugt, J. C. van der (1983). *Limnologisch onderzoek 'Grote Rug' (1978). Deelstudie plankton-dynamica.* RID-mededeling, 83-9, RIVM, Bilthoven.
Bannink, B. A. en Vlugt, J. C. van der (1978a). *Erfahrungen mit dem Zusatz von Fällmitteln im 'Grote Rug' Speicherbecken und vergleichende Untersuchungen in 3 Modellreservoiren nach Lund.* In: Verminderung der Algenentwicklung in Speicherbecken und Talsperren (G. Oskam, H. Bernhardt, eds.). DVGW-Schriftenreihe, Wasser Nr. 16, DVGW, Eschborn, pp. 216-243.
Bannink, B. A. en Vlugt, J. C. van der (1978b). *Biological and chemical response to the addition of iron and aluminium salts studied in three Lund-type butylrubber reservoirs.* Verh. Internat. Verein. Limnol., 20, 1816-1821.
Bannink, B. A., Meulen, J. H. M. van der, Peeters, J. C. H. and Vlugt, J. C. van der (1980). *Hydrobiological consequences of the addition of phosphate precipitants to inletwater of lakes.* Hydrobiol. Bull., 14, 73-89.
Bierman, V. J. (1976). *Mathematical model of the selective enhancement of blue-green algae by nutrient enrichment.* In: Modeling biochemical processes in aquatic ecosystems (R. P. Canale, ed.). Ann Arbor, pp. 1-32.
Bierman, V. J., Dolan, D. M., Stoermer, E. F., Gannon, J. E. and Smith, V. E. (1980). *The development and calibration of a spatially simplified multi-class phytoplankton model for Saginaw Bay, Lake Huron.* Great Lakes Environmental Planning Study, *33*.
Bolier, G. (1985). *Limiterende factoren voor algengroei.* Cursus Limnologie, PATO, Intersectie Gezondheidstechniek, Delft.
Di Toro, D. M. (1980). *Applicability of cellular equilibrium and Monod theory to phytoplankton growth kinetics.* Ecol. Modell., 8, 201-218.
Di Toro, D. M. and Matystik, W. F. (1980). *Mathematical models of water quality in large lakes.* Part I: Lake Huron & Saginaw Bay. EPA 600/3-80-056, July 1980.
Di Toro, D. M., O'Connor, D. J. and Thomann, R. V. (1971). *A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento-San Joaquin Delta.* In: Non equilibrium systems in natural water chemistry. Adv. Chem. Ser., 106, 131-180, Am. Chem. Soc.
Hosper, S. H. (1984). *Restoration of Lake Veluwe, the Netherlands, by reduction of phosphorus loading and flushing.* Wat. Sci. Techn., 17, 757-768.
Hosper, S. H., Eulen, J. R. en Kloosterhuis, S. J. (1980). *Ontwikkeling van grenswaarden voor doorzicht, chlorofyl, fosfaat en stikstof. Resultaten van de 2e eutrofiërings-enquête.* CUWVO werkgroep VI, RIZA, Lelystad.
Jørgensen, S. E. (1984). *Modelling the eutrophication of shallow lakes.* Water Qual. Bull., 9, 48-59, 71-72.
Kamer, J. P. G. van de en Meulen, J. H. M. Van der (1985). *De toepassing van waterkwaliteitsmodellen voor het beleid en beheer van het Grevelingenmeer.* H_2O (18), 78-84.
Kamp-Nielsen, L. (1985). *Modelling of eutrophication.* In: Lakes Pollution and recovery, EWPCA Proceed. Int. Congress, ANDIS, Roma, pp. 5-16.
Kouwenhoven, P. and Aldenberg, T. (1986). *A first step in modelling plankton growth in the Loosdrecht lakes.* Hydrobiol. Bull., 20, 135-145.
Lehman, J. T., Botkin, D. B. and Likens, C. E. (1975). *The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics.* Limn. Ocean., 20, 343-364.
Lorenzen, M. and Mitchell, R. (1973). *Theoretical effects of artificial destratification on algal production in impoundments.* Env. Sci. Technol., 7, 939-944.
Los, F. J. (1980a). *Application of an algal bloom model (Bloom II) to combat eutrophication.* Hydrobiol. Bull., 14, 116-124.
Los, F. J. (1980b). *An algal bloom model as a tool to simulate management measures.* In: Hypertrophic ecosystems (J. Barica, L. R. Mur, eds.). Junk, pp. 171-178.
Los, F. J., Rooij, N. M. de, Smits, J. G. C. and Bigelow, J. H. (1982). *Policy analysis of Water Management for the Netherlands.* Vol. VI: Design of Eutrophication Control Strategies. Rand Corporation, N-1500/6-NETH, Santa Monica, CA (USA).
Los, F. J., Rooij, N. M. de and Smits, J. G. C. (1984). *Modelling eutrophication in shallow dutch lakes.* Verh. Internat. Verein. Limnol., 22, 917-923.
Los, F. J., Rooij, N. M. de en Kamer, J. P G. van de (1986). *Toepassing van zoetwater eutrofiëringsmodellen in beleid en beheer.* In: Ecosysteemmodellen, mogelijkheden en beperkingen (F. J. A. Saris, T. Aldenberg, eds.), Pudoc, Wageningen, pp. 35-48.
Maiwald, K. D. en Hoekstra, A. C. (1982). *Een eutrofiëringsmodel voor de Andelse Maas.* H_2O (15), 550-558.
Oskam, G. (1973). *A kinetic model of phytoplankton growth and its use in algal control by reservoir mixing.* In: Man-made lakes: their problems and environmental effects (W. C. Ackermann, G. F. White, E. B. Worthington, J. L. Ivens, eds.). Am. Geophys. Union, Washington D.C., pp. 629-631.
Oskam, G. (1978). *Die Vorausberechnung der Algenbiomasse in den Biesbosch Speicherbecken. Theorie und Praxis.* In: Verminderung der Algenentwicklung in Speicherbecken und Talsperren. (G. Oskam, H. Bernhardt, eds.). DVGW-Schriftenreihe, Wasser Nr. 16, DVGW, Eschborn, pp. 90-107.
Scavia, D. (1979). *The use of ecological models of lakes in synthesizing available information and identifying research needs.* In: Perspectives on lake ecosystem modeling (D. Scavia, A. Robertson, eds.). Ann Arbor, pp. 109-168.
Schöller, M., Straten, G. van en Fieggen, W. (1985). *Eutrofiëringsmodel ten behoeve van het waterkwaliteitsbeheer in de meren van de polder Wormer, Jisp en Neck.* H_2O (18), 548-554.
Smits, J. G. C., Los, F. J., Rooij, N. M. de, Kamer, J. P. G. van de, Eck, G. Th. M. van en Meulen, J. H. M. van der (1984). *Evaluatie van de modellen CHARON, BLOOM II en CHARON-BLOOM II door toepassing op de modelreservoirs in de 'Grote Rug'.* S 594, WL, Delft.
Steel, J. A. (1978). *The use of simple plankton models in the management of Thames Valley Reservoirs.* In: Verminderung der Algenentwicklung in Speicherbecken und Talsperren (G. Oskam, H. Bernhardt, eds.). DVGW-Schriftenreihe, Wasser Nr. 16, DVGW, Eschborn, pp. 42-59.
Verhagen, J. H. G. (1974). *Een planktonproduktie model toegepast op het Brielse Meer.* R 870, WL, Delft.
Verhagen, J. H. G. (1978). *Planktonproduktionsmodelle für die Beschreibung von Planktonzyklen in künstlicher Seen.* In: Verminderung der Algenentwicklung in Speicherbecken und Talsperren (G. Oskam, H. Bernhardt, eds.). DVGW-Schriftenreihe, Wasser Nr. 16, DVGW, Eschborn, pp. 29-41.
Verhagen, J. H. G. (1979). *Een planktonmodel voor de 'Grote Rug'.* H_2O (12), 537-540, 556-557.
Vlugt, J. C. van der (1976). *Comparative limnological research in the 'Grote Rug' and modelreservoirs.* Hydrobiol. Bull., 10, 136-144.
Vlugt, J. C. van der en Aldenberg, T. (1982). *Optreden en beperking van algengroei.* H_2O (15), 73-79.
Vlugt, J. C. van der en Klapwijk, Sj. P. (1987). *Waterkwaliteitsonderzoek in de Reeuwijkse plassen 1983-1985.* H_2O (20) 1987, nr. 4, blz. 86-91.

• • •