

flevobericht

I

rapporten inzake de inrichting en ontwikkeling van de ijsselmeerpolders
en andere landaanwinningswerken

een benadering van de habitat van *oscillatoria agardhii* gom

*resultaten uit een veldonderzoek van
1971 t/m 1981 in de randmeren van
flevoland en van 1973 t/m 1977
in het ijsselmeer*

door
ir. c. berger

nr. 205



postbus 600
8200 AP IJlstad
smedinghuis
zuiderwagenplein 2
tel. (03200) 99111
telex 40115

(1982)

Inhoud	blz.
ABSTRACT	5
1. INLEIDING	7
1.1. Bedoeling en inhoud van het rapport	7
1.2. Werkwijze en opbouw van het rapport	9
1.3. Enkele aspecten van het eutrofiëringsonderzoek tot heden	10
2. "OSCILLATORIA"-MEREN	13
2.1. Inleiding	13
2.2. Oscillatoria-meren	14
2.3. Conclusies	18
3. ENKELE KENMERKEN VAN DE MEREN IN HET IJSSELMEERGEBIED EN HET ONTSTAAN VAN OSCILLATORIA-DOMINANTIE	19
3.1. Over de diepte, het slibgehalte, de biomassa aan fyto- plankton en het doorzicht	19
3.2. Het Gooimeer en het Eemmeer	21
3.3. Het Veluwemeer en het Drontermeer	26
3.4. Het IJsselmeer en het Markermeer	28
3.5. Conclusies	33
4. EEN BENADERING VAN DE OSCILLATORIA HABITAT	37
4.1. Inleiding	37
4.2. De biomassa in de zomer en de winter in de zuidelijke randmeren	37
4.3. Voedingsstoffen	41
4.3.1. Affiniteit voor fosfaat en stikstof, en de groeibeper- kende factor	41
4.3.2. Een benadering van de jaarlijkse fosfaat- en stikstof- behoefte in de zuidelijke randmeren	44
4.3.3. De geschatte fosfaat- en stikstofbehoefte van een Oscillatoria-populatie in de westelijke randmeren	46
4.4. Licht	47
4.4.1. Onderzoeksresultaten	47
4.4.2. De methode	48
4.4.3. Het lichtklimaat in de zuidelijke randmeren	55
4.4.4. Het lichtklimaat in het IJsselmeer tijdens Scenedesmus-dominantie en tijdens Oscillatoria- dominantie	58
4.4.5. Het lichtklimaat in het Wolderwijd vergeleken met dat in het IJsselmeer	61
4.5. Temperatuur	64
4.6. Conclusies	65
5. SUCCESSIE	69
6. DISCUSSIE	75

7.	SAMENVATTING	85
	LITERATUUR	93
	VERKLARING DER GEBRUIKTE BEGRIPPEN EN DEFINITIES	101
	SYMBOLEN	105
	BIJLAGEN 1 T/M 3	

Abstract

In dit rapport zijn die onderzoeksresultaten gegeven die nodig zijn om de contouren van de oecologische nis van *Oscillatoria agardhii* te schetsen.

De metingen in het veld bestaan uit primaire produktie en respiratiemetingen, bepalingen van de soortensamenstelling van het fytoplankton, en analyses van de biomassa en de fosfaat- en stikstofconcentraties zowel buiten als in het fytoplankton.

Dominantie van *Oscillatoria agardhii* komt in de randmeren van Flevoland - het Drontermeer, het Veluwemeer, het Wolderwijd, het Eemmeer en het Gooimeer - sinds 1971 altijd voor. In het IJsselmeer was dit alleen zo in de zomers van 1974 en 1976. De gemiddelde lichtintensiteit onder water ($\bar{I}$) blijkt een goede parameter ter aanduiding van het "lichtklimaat".

Kenmerkend voor continu voorkomende *Oscillatoria*-populaties zijn: de lage $\bar{I}$, de hoge winterbiomassa, de langzame groei en de relatief geringe fosfaatbehoefte.

Alleen bij diepten liggend tussen 0,7 en 2,5 m blijkt het mogelijk met de hierbij passende bruto produktie-respiratieverhouding een biomassa te handhaven die het lichtklimaat via zelfbeschaduwning dusdanig reguleert, dat het gehele jaar door dominantie van de alg gewaarborgd is. De langzame groei van de alg maakt het noodzakelijk dat de verblijftijd van het water in *Oscillatoria*-meren minstens enige maanden is. Zelfregulatie via het lichtklimaat is o.a. mogelijk door de geringe predatiedruk van het zoöplankton.

Trefwoorden: dominantie, zelfregulatie, lichtklimaat, biomassa, diepte, fosfaatbehoefte, produktie, ademhaling

1. Inleiding

1.1. Bedoeling en inhoud van het rapport

Dit rapport is een eerste algemene typering van *Oscillatoria*-meren gebaseerd op resultaten van veldonderzoek.

Het verwerkte materiaal is verzameld van 1971 tot en met 1981 en is voor het grootste deel afkomstig van onderzoek in de randmeren van Flevoland, ook wel zuidelijke randmeren genoemd. Ook is van 1973 tot en met 1977 onderzoek verricht in het IJsselmeer en, na sluiting van de dijk Enkhuizen-Lelystad in september 1975, in het Markermeer. Genoemd onderzoek bestond uit het bepalen van stikstof-, fosfaat- en biomassaconcentraties, algendeterminaties en tellingen, het meten van de primaire produktie van de algen met de zuurstofmethode, het meten van slibgehalten, het doorzicht met de Secchischijf en de lichtintensiteit met een Licor-quantummeter onder en boven water (in 1976 en daarna) en het meten van de watertemperatuur. Onderzoek gedaan door derden met (continu) cultures van *Oscillatoria agardhii* en *Scenedesmus* spp. in het laboratorium is onmisbaar. Met dit onderzoek kan de analyse van de *Oscillatoria* habitat in het veld beter worden onderbouwd.

De zuidelijke randmeren worden continu beheerst door slechts één algensoort, de blauwalg *Oscillatoria agardhii*, die vaak meer dan 90% van de individuen uitmaakt. *Oscillatoria*-water heeft de volgende ongunstige eigenschappen: een gering doorzicht; de alg produceert geur- en smaakstoffen; als zwemwater voor mensen met bepaalde allergische gevoeligheden zijn *Oscillatoria*-meren niet geschikt (Kappers, 1973; Kappers e.a., 1981); het bodemleven is soortenarm; de driehoeksmosselen nemen af in *Oscillatoria*-meren zoals in de zuidelijke randmeren, wat tot verdwijnen van duikeenden leidt; waterplanten verdwijnen waardoor de biologische waarde van deze wateren nog verder terugloopt (de kleine zwaan foerageert op de wortelknolletjes van fonteinkruiden). Sedimentatie van veel organisch materiaal vindt plaats waardoor anaerobe bodemsituaties ontstaan op de diepere plaatsen. Dit leidt weer tot verhoogde fosfaatmobiliteit. De vrijkomende fosfaten op hun beurt garanderen de groei en de dichtheid van de *Oscillatoria*-populatie ook bij een lage externe belasting. Sanering houdt in dat deze cyclus wordt doorbroken, wat leidt tot water met een plankton- en waterplantengemeenschap van een hogere diversiteit en een grotere biologische rijkdom.

Het is dus belangrijk om *Oscillatoria*-wateren te saneren en de kans op sanering is beter te schatten indien men de ecologie van de overheersende algensoort kent.

Nadat in deze inleiding nog een kort overzicht wordt gegeven betreffende ontwikkelingen in het eutrofiëringsonderzoek gedurende de laatste 15 jaar, is dit rapport als volgt opgebouwd.

In hoofdstuk 2 volgt een beschrijving van de belangrijkste meren, waarin één of meerdere *Oscillatoria*-soorten zonder drijfvermogen dominant is. Hoofdstuk 3 geeft een beschrijving van de meren in het IJsselmeergebied, alsmede de belangrijkste fysische parameters. Voor een drietal verschillende meren wordt aangegeven hoe langs ruimtelijke weg de *Oscillatoria*-dominantie is ontstaan.

In hoofdstuk 4 wordt aandacht besteed aan voedingsstoffen als milieufactor. Meer aandacht echter krijgt het lichtklimaat omdat dit de belangrijkste regulator binnen de *Oscillatoria* habitat blijkt te zijn. Het hoofdstuk over successie is ingelast ter verklaring van de voortdurende dominantie van de desbetreffende algensoort in enkele meren. De *Oscillatoria*-soorten die in de Nederlandse ondiepe meren voorkomen beschikken niet over het drijfvermogen dat hen in staat stelt zich op een bepaalde diepte, binnen een bepaald lichtklimaat, te handhaven. De continue dominantie van *O. agardhii* Gom. komt alleen, voor zover nu bekend is, in een aantal Nederlandse meren voor. Toegegeven is, dat algensoorten zoals *Microcystis aeruginosa* - die bij rustig weer 's zomers in het IJsselmeer massaal naar boven kan komen - en *Aphanizomenon flos aquae*, soms een voorloper van *Oscillatoria agardhii*, en b.v. de betekenis van het zoöplankton er in dit rapport karig afkomen. Daarover ontbreken namelijk de gegevens.

In hoofdstuk 6 worden enkele aspecten bediscussieerd zoals de betekenis van de gemeten productiecurven en respiratiekolommen in de randmeren, het lichtklimaat in andere *Oscillatoria*-meren en de mogelijkheden om met modellen voorspellingen te doen over de waterkwaliteit van een meer als bij voorbeeld de fosfaatbelasting afneemt.

Gepoogd is de samenvatting dusdanig te schrijven dat voldoende inzicht wordt verkregen in de habitat van *Oscillatoria agardhii* bij het alleen lezen hiervan.

Een verklarende woordenlijst is bijgevoegd om het geheel wat hanteerbaarder te maken.

1.2. Werkwijze en opbouw van het rapport

De *Oscillatoria*-habitat wordt in dit rapport vooral benaderd vanuit de meetresultaten in het veld. De verschillen tussen de *Oscillatoria*-meren en de niet *Oscillatoria*-meren, de bestudering van de tijdelijke dominantie van de alg in een aantal meren moeten te zamen met de resultaten van het veldonderzoek en van het onderzoek met cultures van de alg in het laboratorium de grenzen van de habitat aanduiden.

Deze grenzen worden dus vanuit verschillende invalshoeken benaderd.

Van de verschillende meren moet bekend zijn hoe hoog de concentraties aan voedingsstoffen in de loop van het jaar zijn, hoe het lichtregiem door factoren buiten het fytoplankton wordt beïnvloed, hoe de diepte varieert en hoe lang de verblijftijd is. Vooral de verblijftijd dient voor alle perioden van het jaar bekend te zijn omdat de meeste Nederlandse meren korte verblijftijden hebben die (in bepaalde perioden) maatgevend kunnen zijn voor het voorkomen van een langzaam groeiende algensoort als *Oscillatoria agardhii*.

Een ander belangrijk aspect is de bestudering van het lichtklimaat ten tijde van *Oscillatoria* dominantie en wanneer de alg in geringe mate aanwezig is. Waarom is dit optimale lichtklimaat door de alg zelf te creëren in bepaalde meren of in bepaalde perioden van het jaar?

Het laboratoriumonderzoek is noodzakelijk omdat hiermee het verschil in eigenschappen tussen de diverse algensoorten wordt bepaald. Vanaf 1970 is zowel veel aandacht besteed aan *Oscillatoria agardhii* als aan *Scenedesmus*-soorten die als voorganger van *O. agardhii* in de randmeren van Flevoland domineerden. Ook in het IJsselmeer is de competitie tussen *Scenedesmus* spp. en *Oscillatoria* in bepaalde perioden hevig. Tot nu toe is het redelijk gelukt om achteraf te verklaren waarom in de fytoplanktonsamenstelling *Oscillatoria* wel of niet een belangrijke plaats inneemt. Prognoses over de toekomstige waterkwaliteit van een bepaald meer zijn veel moeilijker te geven.

De zoöplanktonactiviteit en -ontwikkeling is meestal van grote invloed op het fytoplankton. Het zoöplankton heeft al menige modeluitkomst sterk doen afwijken van de realiteit. En wat te denken van stoffen die uitgescheiden worden door een algensoort en die de groei remmen van andere algensoorten? Zo heeft Keating (1978) gevonden dat blauwalgen, waaronder *Oscillatoria agardhii* en *O. redekei*, de groei van kiezelalgen duidelijk remmen.

Over de mogelijk daarbij uitgescheiden stoffen zelf, en dus ook over de persistentie, is niets bekend. Bij hoge persistentie kan zo een habitat van *Oscillatoria agardhii*, die "van nature" slechts tijdelijk wordt bezet, de daarop volgende jaren met behulp van genoemde stoffen gedurende langere perioden tot stand komen.

De opbouw van het rapport volgt niet de strakke klassieke lijn methoden - resultaten - discussie. De discussie en de bespreking van de onderzoeksresultaten zijn vaak met elkaar verweven. De discussie in hoofdstuk 6 gaat vooral over de produktie, groei en groei-omstandigheden van *O. agardhii*.

1.3. Enkele aspecten van het eutrofiëringsonderzoek tot heden

De eutrofiëringwetenschap van het aquatische milieu is jong. Aan het eind van de zestiger jaren is deze wetenschap door de snelle verslechtering van het oppervlaktewater, die gelijktijdig op veel plaatsen zichtbaar werd, in een versnelling gekomen. Het in 1968 verschenen rapport van Vollenweider "Scientific fundamentals of eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication" werkte als een startschot voor iedereen die maar iets te maken had met waterkwaliteitsonderzoek.

Belangrijke aspecten van onderzoek van 1968 tot heden waren en zijn bij voorbeeld:

1. het effect van de herfstomkering van gestratificeerde meren;
2. de groeibeperkende factor van het fytoplankton;
3. de produktie van het fytoplankton;
4. de biomassa van het fytoplankton in relatie tot het voedingsstoffen-aanbod, de dimensies van het meer en andere factoren;
5. de rol van de bodem in niet gestratificeerde meren en
6. het bestuderen van continu cultures van bepaalde algensoorten in het laboratorium om langs deze weg de eigenschappen van die soorten te vinden.

Ook is er gezocht naar formules en modellen met een mogelijke algemene geldigheid om de biomassa en de produktie van het fytoplankton te berekenen. Parameters waarvan men vermoedde dat ze maatgevend waren voor de eutrofiëring van het oppervlaktewater zijn in deze formules onder-

gebracht. Deze parameters moesten in eerste instantie gemakkelijk meetbaar zijn. En ze moesten het algemene beeld van de eutrofiëring in diverse meren, groot en klein, diep en ondiep kunnen weergeven. De belasting met fosfaat neemt in deze biomassamodellen een centrale plaats in. Belangrijk is dat de eutrofiëringwetenschap voor 1975 voornamelijk die van het gestratificeerde meer is. De betekenis van de bodem is later aan de orde gekomen. Biomassamodellen die ontwikkeld zijn gelden dan ook meestal voor meren waarin de bodem geen rol speelt. Bovendien is de algengroei in de meeste van deze meren door fosfaat beperkt.

De meest toegepaste formule voor de primaire produktie (Talling, 1957) is door middel van curve fitting ontstaan. Deze formule is alleen geschikt voor lichtminnende algensoorten. Hetzelfde kan opgemerkt worden van andere modellen die tot nu toe ontwikkeld zijn. Of het nu biomassa- of produktiemodellen zijn, zij hebben veelal een beperkte waarde voor het Nederlandse oppervlaktewater, omdat onze situatie te veel afwijkt van de wateren waaraan deze modellen ontleend zijn.

Een model dat in Nederland nog steeds gebruikt wordt is het Vollenweider model. Dit model is ontleend aan diepe, gestratificeerde meren waarin fosfaat de algengroei beperkt. Het model houdt geen rekening met interne fosfaatleveranties die door de algengroei zelf geactiveerd worden. Ondanks de vele calibraties die het model heeft ondergaan is het ongeschikt omdat de causaliteit ontbreekt. Curve fitting alleen levert in de oecologie nooit een model op waarmee men voorspellend kan optreden. Terugkoppelingsmechanismen en -processen komen in zo'n model niet voor. Ook zijn er tot heden in Nederland geen meren gesaneerd, zodat we niet weten hoe het Vollenweider model met dat soort gegevens gecalibreerd zou kunnen worden.

Een van de opvallendste hiaten in de eutrofiëringwetenschap van de ondiepe meren betreft de relatie tussen de ondergedoken hogere waterplanten en het lichtklimaat. De fonteinkruiden, het aarvederkruid en de kranswieren zijn omstreeks 1970 bijna geheel uit de randmeren van Flevoland verdwenen. Wat is er nu precies voor nodig om ze weer terug te laten komen en wat gebeurt er nu met de algenbiomassa en -samenstelling indien de waterplanten terug keren? In welke mate moet de lichtintensiteit toenemen opdat er sprake is van een eerste essentiële verbetering? Dat soort gegevens horen namelijk in een model thuis.

Het saneren van het Nederlandse oppervlaktewater gaat gepaard met een toename van de lichtintensiteit, omdat sanering een vermindering van de

fytoplankton-biomassa tot stand brengt. Onderzoek met continu cultures van schaduw minnende algensoorten door Mur c.s. heeft in een vroeg stadium de grote betekenis van het licht als regulerende factor in de eutrofiëring van het Nederlandse oppervlaktewater bevestigd.

2. "Oscillatoria"-meren

2.1. Inleiding

Een van de eerste *Oscillatoria*-bloeien die beschreven is vond plaats in de winter van 1825 in de Murtensee (Jaag, 1952; Adam und Birrer, 1943). Ook heden hebben nog veel alpenmeren last van *Oscillatoria*-bloeien, vooral in de zomer. Dit blijkt uit diverse krantenberichten. Het betreft hier het opbloeien van *Oscillatoria rubescens*, de zgn. Burgunderblut alg, zo genoemd naar zijn rode pigmenten. Ruttner (1938) beschrijft hoe deze alg in enkele meren in de Oostalpen in de winter een vrij hoge biomassa heeft en aan de oppervlakte voorkomt en zich 's zomers in de diepte terugtrekt. Soortgelijke beschrijvingen van het voorkomen van deze algensoort in vele andere alpenmeren volgen daarna (Thomas, 1950; Findenegg, 1971; Vollenweider, 1950; Stadelmann, 1971). *O. rubescens* komt in de alpenmeren 's zomers meestal voor tussen 15 en 25 m. diepte.

Nog kenmerkender voor het gestratificeerde karakter van het voorkomen van *Oscillatoria*-soorten zijn een aantal Amerikaanse publikaties (Eberly, 1959, 1964; Baker, e.a., 1969; Saunders, 1972; Wohler, e.a., 1973; Reynolds and Walsby, 1975). Klemer (1976) komt tot een indeling in twee typen *Oscillatoria*-meren: meren waarin een *Oscillatoria*-soort binnen een duidelijke zone voorkomt, meestal de zone waar 1 tot 5% van het licht direct onder de oppervlakte (I_0) aanwezig is, en meren waarin de alg verdeeld over het gehele epilimnion voorkomt. Tot de *Oscillatoria*-soorten, die over het vermogen beschikken zich met behulp van hun gasvacuolen op een bepaalde diepte te handhaven behoren *Oscillatoria rubescens*, *Oscillatoria agardhii isothrix* en bij voorbeeld *Oscillatoria prolifika*. Tot de soorten die niet over dit regelmechanisme beschikken behoren de in veel ondiep Nederlands oppervlaktewater voorkomende soorten *Oscillatoria agardhii* en *Oscillatoria redekei*. In dit rapport gaat het dus over *Oscillatoria*-soorten zonder drijf- en regelvermogen waarmee een bepaald lichtregiem wordt "opgezocht".

E. Blok heeft voor het eerst de aandacht gevestigd op het voorkomen van bloeien van *Oscillatoria agardhii* in een aantal Nederlandse meren: van april tot september 1961 in de Langeraarse plassen, in maart 1966

in het Heegermeer, het Gaastmeer en het Slotermeer, en in de zomer van 1966 in 24 meren en vaarten vnl. behorend tot het Friese boezemwater (pers. meded.).

In paragraaf 2.2. wordt een overzicht gegeven van meren waarin Oscillatoriasoorten zonder drijfvermogen voorkomen. De volgorde waarin deze worden beschreven is die van diep naar ondieper water.

2.2. Oscillatoria-meren

Lough Neagh

Lough Neagh, gelegen in Noord-Ierland, (gem. diepte 8,6 m, max. diepte 31 m, verblijftijd 1,2 jaar, P-belasting in 1970 $1,1 \text{ g m}^{-2}$, max. chl. $a = 93 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$) is een meer waarin Oscillatoria redekei in het voorjaar en Oscillatoria agardhii alleen in de zomer dominant is (Jones, 1977; Jewson, 1976; Wood and Gibson, 1973). De oppervlakte van het meer is 383 km^2 .

Lake Norrviken

Lake Norrviken is 226 ha groot, heeft een gemiddelde diepte van 5,4 m en een maximale diepte van 12 m. In de zomer is de spronglaag aanwezig tussen 6 en 10 m. De verblijftijd is gemiddeld 1,2 jaar. De fosfaatbelasting in de zestiger jaren was $4 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ en deze is in 1976 gereduceerd tot $0,09 \text{ g P m}^{-2}$. Aan het begin van de zestiger jaren was het chlorofyl-a gehalte in de zomer nog $150 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$. Dit is teruggebracht tot $50 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ in 1976. Het meer staat bekend als een Oscillatoria-water. Oscillatoria agardhii wordt echter pas dominant omstreeks juli en verdwijnt in de herfst weer. Daarvoor is Aphanizomenon flos aquae een aantal weken de dominante soort (Ahlgren, I. 1967, 1978a; Ahlgren, G. 1970, 1978; Ulén, 1978).

Het IJsselmeer

Het IJsselmeer (gem. diepte 4,5 m, max. diepte $\pm 8 \text{ m}$, verblijftijd ongeveer 0,5 jaar, P-belasting $\pm 5 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$) toonde in 1974 een opbloei van Oscillatoria agardhii in het noordelijk deel en in 1976 in het gehele meer. Deze bloeien vonden plaats van juni tot december. Het

chlorofyl-a gehalte liep meestal op tot iets boven $100 \mu\text{g l}^{-1}$ met enkele pieken van ongeveer $200 \mu\text{g l}^{-1}$.

Loch Leven

Loch Leven, gelegen in Schotland, (1.330 ha, gem. diepte 3,9 m met twee troggen van 23 en 25 m, verblijftijd 0,5 jaar) is in veel geringere mate dan Lake Norrviken een *Oscillatoria*-meer. Alleen in juni 1969 was *Oscillatoria* redekei even dominant. Kiezelalgen en groenalgen vormden het fytoplankton buiten deze blauwalgpiek. In 1968 en 1969 was de stikstofbelasting ongeveer 20 en de fosfaatbelasting $0,56 \text{ g m}^{-2}$ (Morgan, 1970; Bindloss, e.a. 1970; Bindloss, 1974; Bailey-Watts, 1974).

Kinnego Bay

Kinnego Bay (gem. diepte 2,5 m, max. diepte 3,5 m, verblijftijd 3 jaar, oppervlakte 100 ha, P-belasting $32 \text{ g Pm}^{-2} \text{ jr}^{-1}$, chlorofyl-a soms oplopend tot $300 \mu\text{g l}^{-1}$) is een uitstulping van Lough Neagh en vertoont ongeveer dezelfde samenstelling betreffende fytoplanktonsoorten (Jones, 1977; Jewson, 1976; Wood and Gibson, 1973).

De Langeraaarse Plassen

De Langeraaarse Plassen (gem. diepte 2,0 m, max. diepte 2,2 m, verblijftijd in de zomer 13,8 jaar en in de winter 3,6 jaar, P-belasting $1,4 \text{ g Pm}^{-2} \text{ jr}^{-1}$, opp. 180 ha) tonen dominantie van *O. div. sp.* het gehele jaar door met *Oscillatoria agardhii* als meest voorkomende soort (Schmidt van Dorp, 1978; Hosper e.a., 1980; Klapwijk, 1981).

Het Wolderwijd

Het Wolderwijd (gem. diepte 1,6 m, max. diepte $\pm 6 \text{ m}$, verblijftijd $\pm 0,9$ jaar, opp. 2.700 ha, P-belasting $0,7 \text{ g Pm}^{-2} \text{ jr}^{-1}$, chl.a $80\text{--}250 \mu\text{g l}^{-1}$) toont het gehele jaar door een dominantie van *Oscillatoria agardhii*, meestal van meer dan 80% der getelde individuen, en alleen in bepaalde voorjaren een hogere dominantie van *Oscillatoria redekei* (Berger, 1975; Uunk, 1979; Berger en Bij de Vaate, in druk).

De Nieuwkoopse Plassen

De Nieuwkoopse Plassen (gem. diepte 1,5 m, max. diepte 4,8, verblijftijd 0,8 jaar, P-belasting $0,8 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$, chl.a. 50 tot $300 \mu\text{g l}^{-1}$, opp. 1.100 ha) tonen een algensamenstelling van meer dan 50% *Oscillatoria* div. sp. het gehele jaar door (Schmidt van Dorp, 1978; Hosper e.a., 1980; Klapwijk, pers. meded.).

Het Veluwemeer

Het Veluwemeer (gem. diepte 1,2 m, max. diepte 5 m, verblijftijd enige maanden, opp. 3.400 ha, P-belasting ongeveer $3,0 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$, chl.a. $100\text{--}400 \mu\text{g l}^{-1}$) vertoont dominantie van *Oscillatoria agardhii* het gehele jaar door. In het voorjaar komen bepaalde andere *Oscillatoria*-soorten, zoals *Oscillatoria redekei* en *Oscillatoria limnetica* en sommige kiezelalgen iets meer voor dan in het Wolderwijd (Berger, 1975).

De Bergse Achterplas

De Bergse Achterplas, bemonsterd achter Lommerrijk, (gem. diepte 1,0, max. diepte 2,0, P-belasting niet bekend maar waarschijnlijk hoog gezien de $\text{PO}_4\text{-P}$ concentraties van 0,5 tot $2,0 \text{ mg l}^{-1}$, chl.a. 50 tot $300 \mu\text{g l}^{-1}$, verblijftijd onbekend) toont alleen in het najaar dominantie van *Oscillatoria agardhii* (Klapwijk, pers. meded.).

Enkele overige Oscillatoria-meren

In bijna alle Friese meren is, evenals in de drie belangrijkste Groningse meren (Leekstermeer, Paterswoldermeer en Zuidlaardermeer) *Oscillatoria agardhii* alleen in het najaar dominant (Bij de Vaate, 1975; P.W.F. 1976). Bacillariophyceae (kiezelalgen) en Chrysophyceae (goudalgen) kwamen in de Friese meren veel voor.

In 1973 werd op de gehele Friese boezem 1.139 ton P geloosd (P.W.F. 1976). Dit komt overeen met 4 g P m^{-2} . Het Slotermeer (1,2 m gem. diepte) had chlorofyl-a maxima in de zomer variërend van 100 tot $130 \mu\text{g l}^{-1}$. Het Rietmeer (gem. diepte 1,0 m) toonde een zomerpiek van $390 \mu\text{g l}^{-1}$. De meren in de kop van Overijssel kunnen ook als wateren worden gezien waarin *Oscillatoria* div. sp. over een groot deel van het jaar dominant zijn. De diversiteit in de fytoplanktonsamenstelling is groter dan in

de zuidelijke randmeren. In 1979 bevatten de Beulaker- en Belterwijde 49 tot 91% blauwalgen met *Oscillatoria redekei* als dominante soort. De Bovenwijde met Secchischijf diepten van 20 tot 30 cm bevatte 72 tot 90% blauwalgen met *Oscillatoria agardhii*, *Oscillatoria redekei* en *Aphanizomenon flos aquae* als belangrijkste soorten (P.W.O. 1980). In 1978 overheerste hier *Oscillatoria redekei* (P.W.O. 1979). Het aantal getelde individuen geeft een indruk van de biomassa:

Beulaker- en Belterwijde	4 tot 15 x 10 ⁴ ml ⁻¹
Giethoornse meer	1,5 tot 5 x 10 ⁴ ml ⁻¹
Bovenwijde	8 tot 10 x 10 ⁴ ml ⁻¹ .

Deze aantallen stemmen overeen met die in de zuidelijke randmeren (Berger, 1975).

Enige bijkomende verschijnselen

Het Eemmeer (gem. diepte 1,9 m, max. diepte 5 m, verblijftijd enige maanden, P-belasting 25 g Pm⁻² jr⁻¹, chl.a. 100-300 µ l⁻¹) is bijna continu een *Oscillatoria*-water. Frappant is, dat de populatie geheel verdween in de zomer van 1972 toen in het Gooimeer begonnen is met zandwinning.

Het IJsselmeer toonde de eerste jaren na het gereedkomen van de afsluitdijk dominantie van *Oscillatoria agardhii* (Wibaut Isebree Moens, 1954). In 1975 is de Houtribdijk tussen Enkhuizen en Lelystad gesloten en zowel in 1974, toen de opening in de dijk ongeveer 1 km breed was, als in 1976 kwam *Oscillatoria*-dominantie voor. Zowel het verdwijnen van de *Oscillatoria*-populatie in het Eemmeer als het opkomen van de dominantie in het IJsselmeer zou uit het slibgehalte verklaard kunnen worden. Een laag slibgehalte schijnt gunstig te zijn voor de groei van de alg. Ook echter in andere perioden na de dijksluiting in 1975 kwamen lage slibgehalten in het IJsselmeer voor zonder dat de alg dominant werd.

Het is opvallend, dat van de zes meren in Rijnland die worden beschreven door Schmidt van Dorp (1978) alleen de meren met een langere verblijftijd tot de *Oscillatoria*-meren behoren. Het Braasemermeer (gem. diepte 3,0 m, verblijftijd enige weken), de Kager Plassen (gem. diepte 2,2 m, verblijftijd enige weken), de Mooie Nel (gem. diepte 4,2 m, verblijftijd enige weken) en de Westeinder Plassen (gem. diepte 2,5 m, verblijftijd 5 maanden) tonen geen dominantie van een *Oscillatoria*-soort.

Uitscheiding van toxische stoffen, die remmend zijn voor de ontwikkeling van andere algensoorten wordt ook voor *Oscillatoria agardhii* wel genoemd (Kappers, e.a., 1980). Maar nooit is aangetoond dat de dominantie van de alg daaraan te danken is.

2.3. Concluesies

1. De fosfaatbelasting van *Oscillatoria*-meren loopt uiteen van $0,7 \text{ g Pm}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ (Wolderwijd) tot $20 \text{ of } 30 \text{ g Pm}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ (Eemmeer, Kinnego Bay).
2. De diepere *Oscillatoria*-meren vertonen slechts tijdelijk dominantie van de alg. De alg komt dan ieder jaar meestal in de (na)zomer terug (Lough Neagh, Lake Norrviken), of is er alleen in de zomer van bepaalde jaren (IJsselmeer).
3. Ook een aantal ondiepere meren (Friese meren, Beulaker- en Belterwilde, Bergse Achterplas) tonen de zgn. zomer- en herfstdominantie van de alg.
4. De continu *Oscillatoria*-meren, in dit rapport stabiele *Oscillatoria*-meren genoemd, zijn ondieper dan 2,5 m en de verblijftijd is minimaal enige maanden.

3. Enkele kenmerken van de meren in het IJsselmeergebied en het ontstaan van Oscillatoria-dominantie

3.1. Over de diepte, het slibgehalte, de biomassa aan fytoplankton en het doorzicht

In tabel 1 is naast de diepte en de oppervlakte de verblijftijd genoemd omdat deze ook een rol speelt bij het al of niet dominant worden van Oscillatoria spp. zoals in 2.2. reeds is aangegeven. Een verblijftijd van slechts 0,2 jaar behoeft continue Oscillatoria-dominantie (Drontermeer en Veluwemeer) dus niet uit te sluiten.

Tabel 1. De oppervlakte (ha), gemiddelde diepte (m), en verblijftijd (jaren) van de meren in het IJsselmeergebied

	Oppervlakte	Diepte t.a.v. N.A.P.	Verblijftijd
Drontermeer	600	1,25	+ 0,2
Veluwemeer	3.400	1,35	+ 0,2
Wolderwijd	2.700	1,7	- 0,9
Eemmeer	1.900	1,9	+ 0,2
Gooimeer	2.400	3,6*	+ 0,2
IJmeer	6.000	3,4*	- 1,0
Markermeer	61.000	3,3	1,0
Westelijke randmeren	20.000	3,0	0,3-0,5
IJsselmeer	123.000	4,5	0,5

* situatie december 1980, incl. zandwinputten waarvan alleen de bovenste 15 m in rekening gebracht is, voorheen Gooimeer 2,0 m en IJmeer 2,5 m diep.

Omdat gebleken is, dat Oscillatoria spp. in het zeer slibrijke Markermeer nauwelijks tot ontwikkeling kunnen komen, in tegenstelling tot het wel voorkomen van deze algensoorten in het IJsselmeer, is in tabel 2 het slibgehalte der diverse meren gegeven.

Na het Markermeer is het Gooi-, Eemmeer het meest slibrijk. Dit meer is, meestal op een korte periode in het voorjaar na met kiezelalgendominantie een continu Oscillatoria-water.

Tabel 2. Het gemiddelde slibgehalte in mg l^{-1} (X), de standaardafwijking en het aantal monsters (N) (1976 t/m 1979, RIZA-gegevens)

	X	St.dev.	N
Veluwemeer	13,1	8,9	93
Wolderwijd	4,5	2,8	87
Eemmeer	24,7	20,7	85
Gooimeer	6,6	3,9	75
IJmeer	16,1	18,2	59
Markermeer	35,8	41,0	36
IJsselmeer-zuid	16,5	11,3	26
IJsselmeer-noord	9,5	7,5	35

In tabel 3 is het doorzicht gegeven als parameter voor het lichtklimaat naast de doorzicht-diepteverhouding en zijn die parameters genoemd die het doorzicht beïnvloeden (slib, detritus en fytoplankton). Tot de zwevende stof moet gerekend worden het slib, de detritus en het fytoplankton.

Tabel 3. Slib, zwevende stof, chlorofyl-a, doorzicht en doorzicht-diepteverhoudingen van 1976 t/m 1979 (RIZA-gegevens) (de doorzichtdiepteverhouding is berekend met een peil van 0,10 m-N.A.P.)

	Slib (mg l^{-1})	Zw. stof (mg l^{-1})	Chl.a. ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Door- zicht (dm)	Doorzicht diepte- verhouding
Veluwemeer	13,1	45,4	246	2,5	0,20
Wolderwijd	4,5	28,2	177	3,3	0,21
Eemmeer	24,7	38,7	167	2,8	0,16
Gooimeer	6,6	15,8	104	4,9	0,14
IJmeer	16,1	17,1	34	7,2	0,22
Markermeer	35,8	45,0	65	4,9	0,15
IJsselmeer-zuid	16,5	22,6	104	7,6	0,17
IJsselmeer-noord	9,5	22,5	162	7,0	0,16

Opvallend is, dat het IJsselmeer-noord meer fytoplankton bevat dan het IJsselmeer-zuid. Het gehalte aan zwevende stof is echter gelijk. Het hogere slibgehalte in het zuidelijke IJsselmeer is mogelijk remmend

voor de fytoplanktonontwikkeling. Daarnaast is in het zuidelijk deel de concentratie aan toxische stoffen groter (Rijkswaterstaat 1973-heden), en is de doorstroomsnelheid binnen de trechter Urk-Ketelbrug-Houtribhaven ongetwijfeld groter dan ten noorden daarvan.

Hoewel het IJmeer en het Markermeer één geheel vormen is het doorzicht in het IJmeer groter ten gevolge van de zandwinputten die als een slibvang werken (Claessen, e.a., 1981) en het feit dat een deel van het IJmeer een zandbodem heeft. Het Markermeer heeft voor 90% een bodem bestaande uit klei en lichte zavel (Ente, 1976). Het grotere doorzicht in het Gooimeer t.o.v. het Eemmeer is ook veroorzaakt door de zandwinning in het Gooimeer waardoor het slibgehalte gedaald is. Het lagere chlorofyl-a gehalte moet vnl. door de grotere diepte veroorzaakt zijn. Probeert men de doorzicht-diepteverhouding te verklaren dan zijn speculatieve verklaringen bijna onvermijdelijk. De minste risico is aanwezig als de uitersten - het Gooimeer en het IJmeer - worden besproken. Het Gooimeer heeft voor 80% zijn oorspronkelijke bodem behouden, en bestaat voor 20% uit zandwinputten tot 25 m diepte. Met het achterliggende Eemmeer bestaat de oppervlakte voor 90% uit een meer met een gemiddelde diepte van 1,9 m. Hierin groeit de blauwalg *Oscillatoria agardhii* goed. Dit veroorzaakt een hoge biomassa. Het gevolg is dat de doorzicht-diepteverhouding van het Gooimeer uitzonderlijk klein is.

De doorzicht-diepteverhouding in het IJmeer is juist groot omdat het grote weinig planktonrijke Markermeer volledig gemengd is met het IJmeer waarin dan dus ook weinig plankton aanwezig is (Rijkswaterstaat, 1976). Bovendien bezinkt het (Markermeer) slib in de zandwinputten van het IJmeer, en dit alles resulteert in een hoge doorzicht-diepteverhouding.

Uit bovenstaande gegevens en interpretatie blijkt dat factoren zoals het slibgehalte en de wijze waarop het water van het ene naar het andere meer stroomt (van het Eemmeer naar het Gooimeer, en van het Markermeer naar het IJmeer door het uitmalen met het gemaal te IJmuiden via het Noordzeekanaal) het lichtklimaat bepalen naast andere factoren: de biomassa van het fytoplankton, de diepte en de ingestraalde hoeveelheid licht.

3.2. *Het Gooimeer en het Eemmeer*

Het Eemmeer kan als een bijna continu *Oscillatoria*-meer beschouwd wor-

den, ondanks een hoge gemiddelde asrest van 20 tot 25 mg l⁻¹ per jaar (figuur 2). De asrest, vnl. bestaande uit kleideeltjes, moet als een externe licht bepalende factor gezien worden, afhankelijk van de bodemsamenstelling, diepte en turbulentie. Voor het Gooimeer geldt hetzelfde als het Eemmeer, hoewel van het begin af aan het chlorofyl-a gehalte en de asrest wat lager zijn dan in het Eemmeer.

Het Gooimeer is vanaf 1976 niet meer door de R.IJ.P. bemonsterd. Wel kan het Gooimeer van 1976 t/m 1979 met het Eemmeer en het IJmeer vergeleken worden qua biomassa (tabel 3). Dan blijkt de biomassa aanzienlijk kleiner te zijn dan in het Eemmeer.

Vergelijken we Eemmeer en Gooimeer met elkaar met behulp van de jaarlijkse gemiddelden voor het asvrij drooggewicht, het chlorofyl-a gehalte, de as- of gloeirest en het doorzicht (1971 t/m 1975 gegevens R.IJ.P., 1976 t/m 1980 gegevens RIZA) dan blijkt in de loop van de zeventiger jaren de biomassa en de asrest in het Gooimeer duidelijk afgenomen te zijn en dientengevolge het doorzicht toegenomen te zijn (tabel 4). Een en ander is het gevolg van de zandwinning in het Gooimeer. Bezien we de fytoplanktonsamenstelling in het Eemmeer en het Gooimeer aan de hand van de percentages van diverse *Oscillatoria*-soorten (tabel 5) dan blijkt het volgende: 1. In juli 1972 is de *Oscillatoria*-populatie ingestort, in oktober 1973 is de situatie hersteld. 2. In het voorjaar is *Oscillatoria* het geringst aanwezig (de kiezelalgen zijn dan in de meerderheid). 3. Er is een verrassende homogeniteit met kleine verschillen. Meetpunt 66 in het smalle oostelijke deel van het Eemmeer lijkt de meest geschikte *Oscillatoria* habitat. Meetpunt 68 geeft soms lagere percentages *Oscillatoria* spp. dan meetpunt 69.

Tabel 4. Het chlorofyl-a gehalte ($\mu\text{g l}^{-1}$), het asvrij drooggewicht (mg l^{-1}), de asrest (mg l^{-1}) en het doorzicht (dm) van het Femmeer en het Gooimeer en de gemiddelde diepte van het Gooimeer in de loop van de zeventiger jaren. Tussen () het aantal bemonsteringen

	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Femmeer door- Gooimeer zicht	3,1 (23) 3,4 (10)	3,9 (18) 4,1 (5)	4,8 (8)	3,3 (10) 3,9 (10)	3,1 (7) 4,4 (7)	2,8 (24) 4,8 (24)	2,9 (25) 5,1 (24)	2,4 (19) 4,2 (18)	2,9 (21) 5,3 (21)	- -
Femmeer as- Gooimeer rest	- -	- -	19,2 (8)	23,6 (2) 13,9 (5)	18,9 (8) 11,7 (8)	28 (25) 10 (25)	15 (17) 5 (20)	30 (23) 6 (19)	27 (17) 6 (14)	- -
Femmeer chl.a Gooimeer	313 (20) 253 (10)	177 (19) 115 (5)	157 (8)	174 (5) 101 (6)	178 (7) 110 (7)	136 (25) 78 (25)	186 (22) 132 (22)	182 (24) 122 (24)	165 (21) 85 (21)	- -
Femmeer asvrij Gooimeer dr.gew.	- -	- -	11,0 (8)	25,1 (2) 13,9 (5)	21,2 (8) 14,8 (8)	15,7 7,5	14,9 13,3	15,1 10,7	12,2 5,6-	-
Gooimeer *gem. d.	2,00	2,19	2,19	2,37	2,47	2,89	2,94	3,22	3,43	3,56

* de jaarlijkse gewonnen m³'s zand zijn lineair verdisconteerd in een gem. diepte: 6 m in 1971 was deze 2.0 m en in december 1980 3,56 m, terwijl in deze periode 31.10 m gewonnen is. De zandwinputten zijn tot een diepte van 15 m (het gemengde deel of het "producerend" epilimnion) meegerekend tot de gem. diepte. Beneden deze 15 m grens bevindt zich nog 15 vol. % van de totale meerinhoud (meded. RIZA en Z.Z.W.).

Tabel 5. Het percentage *Oscillatoria agardhii*, *O. redekei* en *O. div. sp.* (resp. 1e, 2e en 3e getal) van stations in het Eem- en Gooimeer, gemeten op dezelfde dag of met één dag verschil

	1971			1972			1973		
	68	69		68	69		66	68	69
14/4	7-10-3	4-11-0	24/2	15-7-3	3-3-6	27/6	0-0-0	0-0-0	1-0-0
9/6	94-5-0	97-3-0	16/5	9-20-17	8-30-13	21/8	39-2-2	4-0-0	13-0-1
8/7	99-0-0	96-0-0	18/7	9-0-0	1-0-0	22/10	84-4-2	81-2-2	83-0-0
19/8	98-0-0	98-0-0	5/10	11-0-0	4-0-0	22/11	82-1-3	77-0-0	71-0-2
3/9	100-0-0	97-0-0				19/12	84-1-4	65-0-1	63-0-2
30/9	99-0-0	85-0-1							
	1974			1975					
	66	67	68	69	67	68	69		
30/1	64-1-1	-	45-1-1	36-1-1	30/1	88-5-2	66-4-2		
12/2	-	-	21-2-6	23-0-2	14/3	0-6-0	0-4-3		
7/3	-	10-2-2	13-0-0	7-0-0	18/4	6-20-1	11-3-0		
25/3	-	5-1-1	9-1-1	4-1-2	29/5	32-46-1	17-60-0		
18/4	34-15-11	20-8-9	15-14-22	23-10-13	10/7	99-0-1	97-1-2		
3/5	35-15-25	29-13-24	31-18-21	30-16-30	14/8	98-0-0	100-0-0		
16/5	53-19-21	60-15-15	52-18-18	66-10-13	24/9	100-0-0	97-0-0		
4/6	93-0-2	97-0-2	99-0-0	94-0-3	19/11	95-0-0	100-0-0		
21/6	100-0-0	100-0-0	98-2-0	100-0-0					
25/6			99-0-0	100-0-0					
8/7	97-0-0	96-0-0	62-0-0	93-0-0					
22/7	99-1-0	98-0-0	95-0-0	95-0-0					
9/8	97-0-0	97-0-0	95-0-0	90-0-0					
16/9	98-0-0	95-0-0	93-0-0	86-0-1					
3/10	98-0-0	97-0-0	96-1-0	96-0-1					
6/11	97-0-0	95-1-1	90-2-0	92-2-0					
9/12	77-2-1	57-2-1	58-2-2	46-6-2					

Op een aantal dagen is ook het aantal individuen van het fytoplankton bepaald (tabel 6).

Tabel 6. Het aantal individuen ($\times 10^4 \text{ ml}^{-1}$) in het Eemmeer (66 en 68) en het Gooimeer (69) gemeten binnen 48 uur per datum

1971				1972			1973				1975		
66	68	69		68	69		66	68	69		68	69	
14/4	6,1	9,0	2,5	24/2	2,6	3,2	27/6	0,7	0,4	0,2	30/1	0,6	0,4
9/6	1,5	2,1	2,1	16/5	13,0	7,7	21/8	1,8	0,7	0,4	14/3	4,0	2,1
8/7	-	7,1	2,3	18/7	0,02	0,44	22/10	1,9	0,8	0,5	18/4	1,1	2,2
19/8	-	3,8	1,9	5/10	1,0	1,1	20/11	1,0	1,3	0,9	29/5	5,1	2,2
3/9	-	1,6	2,1				19/12	0,3	0,2	0,3	10/4	2,1	1,6
30/10	-	3,2	1,8								14/8	2,9	1,9

Het oostelijke ondiepere deel heeft de grootste dichtheid.

Aan tabel 6 moet men vooral niet de conclusie verbinden dat het oostelijk deel van het Eemmeer de bron is van waaruit het gehele Eem- en Gooimeer van *Oscillatoria*-individuen voorzien worden. Enting met fytoplankton vanuit andere meerdelen waar de groeivoorwaarden gunstiger zijn wordt als een factor van geringe betekenis gezien bij het vermeerderen van de biomassa. Waarschijnlijk ontstaan de gunstige groeivoorwaarden in het grotere water slechts iets later dan in de meer beschutte delen. Verondersteld wordt dan dat de groeisnelheid ter plaatse veel belangrijker is dan passieve migratie (diffusie) en de daardoor verkregen lagere lichtintensiteit rondom de blauwalgenwolk.

Hoewel er nog een redelijk grote uitwisseling is tussen het IJmeer en het Gooimeer (Rijkswaterstaat, 1976) is de menging van het IJmeer met het Markermeer zo intens dat IJ- en Markermeer nagenoeg dezelfde waterkwaliteit hebben. Dit houdt in, dat het IJmeer een kiezel-groenalgenwater is. Soms echter komt in het IJmeer een begin van *Oscillatoria*-bloei voor. De percentages *Oscillatoria* die in de diverse jaren maximaal voorkomen zijn als volgt: 10-8-1971 - 55; 31-8-1971 - 76; 16-11-1971 - 38 op het station 72; station 75: 11-12-1972 - 9; 12-2-1973 - 11; 28-11-1973 - 22; 16-10-1974 - 33; 10-6-1975 - 28; 29-9-1976 - 9; 1977 geen, en 1978 5-12 - 24. Alle overige bemonsteringen toonden geen of zeer geringe percentages *Oscillatoria* div. sp.

3.3. Het Veluwemeer en het Drontermeer

In het voorjaar van 1971 zijn in het Veluwemeer en Drontermeer de groenalgen nog dominant en daarvoor in februari en maart de kiezelalgen (tabel 7, figuur 3).

Hoewel 1971 het eerste jaar was dat de soorten van het fytoplankton gedetermineerd zijn, moet in de zomer van 1969 de dominantie van de blauwalgen nog niet aanwezig geweest zijn gezien de andere kleur van het water en het grotere doorzicht. In het Drontermeer varieerden de Secchischijfwaarden in de zomer van 1969 van 40 tot 55 cm. Eind september (23/9) liep het doorzicht terug tot 20 cm en op 7 oktober was het slechts 35 cm. In de zomer van 1970 is het doorzicht ook al laag: 25 tot 40 cm. Van november 1970 tot en met februari 1971 varieerde het doorzicht echter van 40 tot 75 cm, en in het Veluwemeer van 40 tot 80 cm. In de zomer van 1969 liep het doorzicht in het Veluwemeer uiteen van 30 tot 55 cm. In het najaar van 1969 bleef het boven de 40 cm, en in de zomer van 1970 varieerde het van 25 tot 45 cm, en in het najaar van 25 tot 35 cm.

Hieruit is af te leiden, dat in de zomer van 1969 hoogstwaarschijnlijk de groenalgen, zowel in het Drontermeer als het Veluwemeer, dominant waren. En dat in het najaar van 1969, in het Drontermeer in ieder geval, dominantie van *Oscillatoria* spp. opgetreden is. Over de zomer van 1970 valt in dit opzicht niets te zeggen. Zo goed als zeker is in de winter 1970/'71, zowel in het Drontermeer als het Veluwemeer, *Oscillatoria* niet dominant geweest (zie ook figuur 3).

In de maanden juni en juli in 1971 is de vervanging van groenalgen door blauwalgen tot heden toe een definitieve verandering geweest. *Oscillatoria agardhii* is vanaf juli 1971 in deze meren continu de dominante soort (figuren 3 en 4).

Uit figuur 4 zou men kunnen afleiden dat *Oscillatoria agardhii* vanuit het Veluwemeer dominant geworden is: in mei en juni waren reeds 10^4 individuen per ml aanwezig in het Veluwemeer en nog zeer weinig in het Drontermeer. De dominantie in het Drontermeer is waarschijnlijk echter niet veroorzaakt door waterverplaatsing van het Veluwemeer naar het Drontermeer, maar is van autochtone oorsprong. Het doorzicht in het Drontermeer was door de grote groenalgendichtheid op 22 juli tot 31 cm

teruggelopen, en het lichtklimaat werd geschikt voor groei van *Oscillatoria agardhii*.

Tabel 7. De overgang van groen- naar blauwalgen in het Dronter- en Veluwemeer

Datum	Meet-punt	Aantal indiv. $\times 10^4 \text{ ml}^{-1}$	% groen-algen	% Osc. div.sp.	Doorz. (cm)	$\text{PO}_4\text{-P}$ (mg l^{-1})	Tot P (mg l^{-1})	Kj.N. (mg l^{-1})	Chl.a ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Temp. ($^{\circ}\text{C}$)
6/5	32	19,0	63	23	45	0,02	0,30	3,1	152	14,5
25/5	32	14,0	57	20	40	0,02	0,39	3,2	390	15,0
22/6	32	3,1	91	5	31	0,12	0,41	3,1	266	14,5
29/7	32	3,4	23	73	34	0,41	0,67	3,4	170	17,0
29/7	32	4,2	42	49	34	0,38	0,74	3,6	212	19,0
10/8	32	3,9	12	83	-	-	-	-	224	-
13/8	32	2,8	9	78	30	0,19	0,52	3,9	246	17,0
9/9	32	8,4	5	91	-	0,24	0,64	5,0	364	18,0
2/5	45	2,4	82	14	50	0,01	0,15	1,9	106	7,5
7/5	46	2,4	64	27	40	0,01*	0,19*	2,2*	88*	12,5*
4/6	46	4,4	6	90	25	0,01	0,26	3,6	306	14,0
30/6	45	2,4	8	91	31	0,06	0,28	3,6	138	17,0
15/7	45	2,0	3	96	-	-	-	-	-	-
12/8	45	3,9	13	87	-	-	-	-	200	-
7/5	47	3,7	60	20	40	0,01	0,22	2,5	152	14,5
14/5	47	9,3	39	48	35	0,01	0,32	3,1	270	17,5
18/5	47	3,8	31	51	43	0,00	0,17	2,5	194	18,0
17/6	47	-	-	-	25	0,06	0,34	4,0	258	14,0
2/7	47	1,5	3	95	31	0,06	0,25	3,5	290	18,0
15/7	47	-	-	-	34	0,13	0,38	3,7	160	20,0
28/7	47	2,9	2	98	33	0,12	0,24	4,0	182	20,5
12/8	47	3,8	11	87	28	0,06	0,33	3,8	240	17,0

De stijging van het totaalfosfaatgehalte in het Veluwemeer op korte termijn, b.v. op plek 47 van 7 tot 14 mei, is niet te realiseren met de toenmalige fosfaatbelasting van $3 \text{ g Pm}^{-2}\text{jr}^{-1}$, gesteld dat deze over het gehele meer homogeen verdeeld zou zijn. Het vrijkomen van bodemfosfaten moet hiertoe bijgedragen hebben, zoals ook in het Wolderwijd in het voorjaar gebeurt (Uunk, 1979).

Ook de lage $\text{NH}_4\text{-N}$ en NO_3N concentraties voor de opbloei van *Oscillatoria agardhii*, meestal is $0,0 \text{ mg l}^{-1}$ ($< 50 \mu\text{g l}^{-1}$) gemeten, hebben de stijging van Kjeldahl stikstof niet in de weg gestaan. De hogere dichtheid van *Oscillatoria agardhii* die blijkt uit de doorzichtcijfers komt niet duidelijk tot uiting in het chlorofyl-a gehalte.

3.4. Het IJsselmeer en het Markermeer

IJsselmeer en Markermeer zijn meren met kiezelalgendominantie in het voorjaar, en groenalgendominantie in de rest van het jaar. Scenedesmus div. sp. maken een belangrijk deel uit van de groenalgensamenstelling. In de zomer bij rustig zonnig weer komt de blauwalg Microcystis aeruginosa soms massaal naar boven toe. Deze situatie is sinds 1936 normaal voor het IJsselmeer (Wibaut Isebree Moens, 1954). In 1974 echter, toen de dijk Enkhuizen-Lelystad op één kilometer na gesloten was, kwam er voor het eerst verandering in deze situatie. Oscillatoria agardhii was dominant in het noordelijke deel van het IJsselmeer van juli tot en met oktober. De situatie in het Markermeer bleef ongewijzigd (tabel 8). Aphanizomenon flos aquae, een stikstof fixerende blauwalg die niet kan domineren in de randmeren door lichttekort (Zevenboom and Mur, 1980), maar die in het Wolderwijd in het voorjaar soms 20 tot 30% van de aantallen individuen uitmaakt, gaat met een aantalspercentage van + 5% zeer bescheiden aan de bloei vooraf.

Tabel 8. Het doorzicht in cm (SD), het percentage groenalgen en Oscillatoria div. sp. en het aantal individuen $\times 10^4$ per ml in het Markermeer en het IJsselmeer in 1974

meetpunt	6-2-'74				4-4-'74				28-5-'74				2-7-'74			
	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹
Marker- 11	95	71	0	-	60	37	0	1,2	40	90	1	1,9	35	75	0	3,5
76	12	-	-	-	35	48	0	1,2	40	89	0	1,2	30	75	2	1,1
meer 77	8	-	-	-	40	49	2	1,6	55	85	2	2,5	45	72	3	0,9
IJssel- 12	120	69	6	-	75	43	0	0,9	55	90	1	2,4	35	79	35	1,3
15	-	-	-	-	85	62	0	0,9	65	79	8	2,3	45	54	37	3,4
meer 17	-	-	-	-	85	57	1	2,0	65	76	14	2,2	50	50	41	2,6
meetpunt	26-7-'74				19-8-'74				15-10-'74				13-12-'74			
	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹
Marker- 11	-	-	-	-	75	-	-	-	90	80	2	1,0	45	91	0	0,7
76	-	-	-	-	30	70	1	1,9	45	32	0	1,1	22	85	0	0,4
meer 77	-	-	-	-	40	88	0	1,3	115	47	0	0,6	35	94	0	1,2
IJssel- 12	-	47	35	1,3	75	-	-	-	105	69	1	0,3	50	33	14	0,04
15	-	50	33	1,6	55	43	35	0,6	110	41	44	0,5	60	84	6	0,5
17	-	35	50	1,3	50	16	66	1,0	80	22	58	0,7n.t.m.	85	7	1,1	
meer V9	-	34	51	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
KR6	-	41	42	1,5	-	-	-	-	-	30	53	-	-	88	3	-
FZ17	-	71	5	1,4	-	-	-	-	-	67	1	-	-	80	6	-
VF15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	81	-	-	-	-	-
EZ 7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	72	1	-	-	80	-	-

Op 16-10-'74 komt deze alg met 32%, een maximum, op meetpunt 77 voor. 1975 was weer een normaal jaar, maar in 1976 kwam de Oscillatoria van juni tot en met oktober terug in het gehele IJsselmeer in hoge percentages, en bleef ook het Markermeer niet onberoerd (tabel 9). De grote hoeveelheden IJsselmeerwater die in deze droge zomer ingelaten zijn moeten een aandeel in de Oscillatoriabezetting van het Markermeer gehad hebben. Het IJmeer bleef vrij van Oscillatoria. De dichtheid, tot uitdrukking komend in de aantallen, is in mei en juli 1974 op veel meetpunten groter dan in 1976.

Tabel 9. Het doorzicht* in cm (SD), het percentage groenalgen en Oscillatoria div.sp. en het aantal individuen $\times 10^4$ per ml in het IJmeer, het Markermeer en het IJsselmeer in 1976

meetpunt	11-3-'76				14-4-'76				20-5-'76				6-7-'76			
	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹
IJmeer 75	60	43	1	0,8	10	91	0	0,3	115	97	0	0,4	85	91	1	0,8
Marker- 11	60	69	0	0,7	90	77	0	0,3	60	97	0	1,9	60	55	38	1,7
meer 77	35	70	0	0,6	80	82	0	0,4	65	98	0	1,4	40	36	62	1,5
IJssel- 12	95	27	4	0,5	110	28	4	0,2	105	58	2	0,6	58	5	89	0,9
15	45	58	9	0,9	135	68	2	0,3	75	67	3	1,5	32	2	97	2,8
meer 17	75	44	8	0,8	145	69	2	0,3	85	64	11	2,6	38	1	98	1,9
meetpunt	17-8-'76				28-9-'76				30-11-'76							
	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹	SD	% groen	% Osc.	aant. $\times 10^4$ ml ⁻¹				
IJmeer 75	80	52	4	0,8	168	61	9	0,08	65	93	2	1,1				
Marker- 11	60	52	27	1,3	100	69	5	0,6	60	90	1	1,3				
meer 77	90	40	45	0,6	110	41	27	0,5	n.t.m.	92	0	0,9				
IJssel- 12	87	10	79	0,5	100	14	73	0,5	120	67	24	0,1				
15	48	6	83	1,3	70	5	91	0,6	n.t.m.	36	54	0,4				
meer 17	56	2	94	1,3	55	3	90	1,1	-	-	-	-				

* bemonsteringsdata meetpunt 75, 11 en 77 identiek, meetpunten 12, 15 en 17 identiek (excl. 27/9 voor 12 en 30/9 voor 15 en 17) maar 1, 2 of 3 dagen verschil met eerste groep.

Op de meetpunten 15 en 17 is ze echter in 1976 bijna gelijk aan die in 1974. *Aphanizomenon flos aquae* kwam in 1976 slechts drie maal boven de 10% uit: op 18/8 op meetpunt 75 (12%), en op 29/9 op de meetpunten 11 (16%) en 77 (17%). Probeert men de bloeien van 19/4 en 19/6 te verklaren uit de weersomstandigheden (weinig slib) dan geven de (te spaarzame) gegevens aan dat op de bemonsteringsdata het slibgehalte laag was (tabel 10). Hoe het tussen deze data is, is niet bekend. Ook in 1975 komen aaneenschakelingen van data met weinig slib voor. Ook de maandelijkse gegevens van het RIZA, zoals is nagegaan voor de meetpunten Y6, Y9 en Y10, geven in mei en juni 1974 en juli, augustus en september 1976, vooral in deze laatste periode, een zeer geringe slibgehalte.

Tabel 10. De asrest in het IJmeer (meetpunt 75), het Markermeer (meetpunten 11, 76 en 77) en in het IJsselmeer (meetpunten 12, 15 en 17) in mg l^{-1} , bemonsterd binnen 50 uur per ronde, in 1977 op de ongenoemde datum.

1974 meetpunt	11	76	77	12	15	17	1975	11	76	77	12	15	17	
6/2	9	108	-	5			4/2	88	132	147	7	39	26	
4/4	26	41	24	15	10	11	18/3	141	195	193	14	41	-	
27/5	30	35	16	10	11	5	22/4	18	12	12	4	4	4	
21/8	7	33	23	4	5	5	10/6	44	41	10	14	7	6	
14/10	7	18	1	2	1	1	5/8	19	47	32	6	4	3	
19/12	41	78	35	15	12	13	30/9	23	27	37	7	17	21	
							25/11	65	71	57	7	30	24	
1976 meetpunt	11	75	77	12	15	17	1977	11	75	77		12	15	17
11/3	27	14	33	7	21	13	25/1	184	80	22	24/1	3	5	4
14/4	7	6	12	4	3	3	18/3	39	16	46	14/3	4	18	19
20/5	24	5	44	4	4	7	29/4	67	48	50	25/4	13	10	9
6/7	13	19	21	4	4	3	9/6	29	11	16	6/6	7	11	9
17/8	8	8	4	10	5	4	22/7	30	9	8	18/7	25	30	21
28/9	4	3	3	4	2	2	2/9	13	42	19	29/8	6	2	1
30/11	22	19	49	13	8	-	18/10	16	7	21	17/10	4	5	7
							6/12	165	38	239	5/12	5	18	17

Toen in 1972 door de overgang van het Veluwemeer en daarna van het Drontermeer in blauwalgwateren de gedachte aan infectieuze voortschrijding van de alg zich voordeed, is besloten om met een aantal bemonsteringen rondom het IJsselmeer, vooral op besloten plaatsen, na te gaan

hoe de algensamenstelling daar afweek van die van het open water.

Het resultaat is vermeld in tabel 11.

De eerste 2 bemonsteringen op 17 april en 19 juli 1973 leveren weinig op: een kleine opbloei van *Oscillatoria* binnen de luwte van de stuwdam bij het gemaal De Blocq van Kuffeler tijdens de 2e tocht. De derde bemonstering levert meer op: opbloei van *Oscillatoria* in het Zwarte Meer tot aan Lemmer en Staveren toe. Het Zwarte Meer en de luwe plaatsen langs de dijk van de Noordoostpolder vormen geschikte milieu's waar de alg tot ontwikkeling komt. Ook het ondiepe deel ten noorden en oosten van de IJsseldam in het Ketelmeer moet als een geschikt milieu gezien worden (Berger, 1977).

In februari 1974 is de toestand van november 1973 nog aanwezig. Maart is de maand van de kiezelalgen en in april en mei is er meestal een heftige competitie tussen kiezel- en groenalgen, soms echter direct al met blauwalgen. Op 15 mei 1974 is de situatie dan ook fors gewijzigd. Op de luwe plaatsen in het Noordelijke IJsselmeer is reeds een lichte bloei van *Oscillatoria* div.sp. aan de gang. Op 23 juli en 24 september is deze bloei vrij hevig met dominanties variërend van 20 tot 85% *Oscillatoria* div.sp. Ook is in juli en september de alg pleksgewijs, beginnend in het Zwarte Meer langs de dijk van de Noordoostpolder, aanwezig. Dit is eveneens het geval bij Ketelhaven.

Op 19 december is de blauwalg, uitgezonderd te Urk, grotendeels weer verdwenen. In het jaar 1975 komen de *Oscillatoria*-soorten ook op de luwere plaatsen niet van de grond.

De grote afwezigheid in de bovengenoemde *Oscillatoria*-bloeien is het Markermeer. De meetpunten te Durgerdam, Gouwzee-Marken en Hoorn tonen geen *Oscillatoria*-dominantie. Het hoogste percentage is 29% op 23 juli 1974 te Hoorn.

De grootste betekenis van tabel 11 ontstaat bij vergelijken met de situatie midden in het IJsselmeer zoals in tabel 8 weergegeven is. Veel (luwe)plaatsen langs de kust liggen op 15-5-1974 al ver voor op de situatie van 28-5-1974 op de meetpunten 15 en 17. Meetpunt 17 heeft op 26-7-1974 50% *Oscillatoria* div.sp., wat goed overeenstemt met de plaatsen langs de kust van Enkhuizen over het noorden tot Makkum: 55%, 40%, 30%, 39%, 63% en 59%. Ook de situatie van de noordelijke kuststations op 24-9-1971 past in die van 19-8 en 15-10-1974 op de meetpunten 15 en 17. De conclusie is dat *Oscillatoria*-dominantie midden op het IJsselmeer later ontstaat dan langs de kust.

32

Tabel 11. Het doorzicht in cm (SD), het percentage groenalgen en Oscillatoria div.sp., en het asvrj droog gewicht in mg l-1 (DW) van een aantal stations rondom IJsselmeer en Markermeer

[illegible]

vervolg tabel 11

station	22-4-1975				22-7-1975				21-10-1975			
	SD	% groen	% Osc.	DW	% groen	% Osc.	DW		% groen	% Osc.	DW	
Oostv.d. kmp 5,5	100	69	0	2	85	0	37		78	3	5	
Oostv.d. kmp 14,7	75	51	1	5	60	0	11		60	1	5	
Marken	100	56	0	3	63	0	35		60	2	2	
Scharwoude	60	65	3	3	83	0	11		39	0	27	
Wevershoof	100	56	0	3	97	0	38		91	0	20	
Wieringer	100	66	0	2	96	0	10		87	0	10	
Breezanddijk	100	76	0	2	91	0	17		79	2	7	
Gaast	100	50	0	4	89	0	12		82	0	4	
Molkwerum	100	74	1	5	98	0	30		78	1	6	
Tacozijsl	60	51	3	6	95	0	46		58	2	4	

Bezien we de aanwezigheid van een andere blauwalg, *Aphanizomenon flos aquae*, die meer licht nodig heeft dan *Oscillatoria agardhii* en die nooit langdurig continu dominant is, maar die wel als voorganger optreedt van langdurige *Oscillatoria*-bloeien, dan is de situatie als volgt: op 15-5-1974 kwam deze alg veel voor van Medemblik t/m Staveren in het noordelijk IJsselmeer; op 23-7-1974 in mindere mate op dezelfde plaatsen; op 22-7-1975 kwam de grootste dominantie (14%) voor te Marken (Gouwzee) en op 21-10-1975 te Scharwoude met 44%. Op alle andere bemonsteringstochten was de alg niet of minimaal aanwezig. Genoemde toppen van voorkomen van *Aphanizomenon flos aquae* komen in het algemeen voor bij hogere stikstofconcentraties op de dichtst bijzijnde meetpunten -waar de meting nooit gelijktijdig plaatsvindt met de soorten determinaties- dan aangegeven is door Zevenboom en Mur (1980) als zijnde de concentraties waarbij de alg dominant is t.o.v. *Oscillatoria agardhii* en *Scenedesmus protuberans*. Het feit dat de alg niet echt dominant wordt kan aan deze hoge stikstofconcentraties liggen.

3.5. Conclusies

1. De diverse meren onderscheiden zich van elkaar niet alleen door verschillen in grootte en diepte maar ook door het slibgehalte.
Slibarm: Gooimeer en Wolderwijd $< 8 \text{ mg l}^{-1}$; matig slibrijk:

Drontermeer, Veluwemeer en Noordelijk IJsselmeer $< 15 \text{ mg l}^{-1}$;
 vrij slibrijk: IJmeer, Eemmeer en Zuidelijk IJsselmeer: $< 25 \text{ mg l}^{-1}$;
 zeer slibrijk: Markermeer $> 25 \text{ mg l}^{-1}$. Deze indeling is gebaseerd
 op jaargemiddelden. Er zijn jaren dat het Eemmeer tot de categorie
 "zeer slibrijk" behoort en niet tot "vrij slibrijk".

2. Het dominant worden van *Oscillatoria agardhii*, welke dominantie
 soms voorafgegaan wordt door die van *Oscillatoria redekei*, vangt
 aan op de meest geschikte plaatsen. De dominantie van de alg in het
 Gooi- en Eemmeer is in het oostelijke Eemmeer begonnen. Die van het
 Veluwemeer en het Drontermeer in het zuiden, dus in het Veluwemeer.
 Het noordelijke IJsselmeer is in de zomer van 1974 een *Oscillatoria*-
 water geworden met een bloei die begon op een aantal plaatsen langs
 de kust.
3. Het zich meester maken van een water door *Oscillatoria agardhii*
 komt tot stand doordat bijna gelijktijdig het gehele meer gunstige
 groeivoorwaarden biedt. Enting van de alg vanuit gunstiger groei-
 plaatsen langs de kust geeft waarschijnlijk een zeer geringe bij-
 drage aan de massale bloei. (Indien in een groot meer als het
 IJsselmeer eilanden van *Oscillatoria agardhii* ontstaan op gunstige
 groeiplaatsen langs de kust treedt er vanuit deze eilanden passieve
 migratie naar buiten op. Zo krijgt de omgeving van het eiland een
 wat hogere biomassa (= lagere lichtintensiteit) en ontstaat daar
 dus een gunstiger milieu voor de migrerende alg. De tekst van hoofd-
 stuk 3 is geschreven vanuit het gezichtspunt dat habitatsverbete-
 ring door uitvloeien van *Oscillatoria*-eilanden een geringe bijdra-
 ge levert aan het dominant worden van de alg in het totale meer).
4. Het Markermeer is geen geschikt *Oscillatoria*-milieu. *Aphanizomenon*
flos aquae, soms opgetreden als voorganger bij langdurige *Oscilla*-
toria-bloeien, kwam soms tot bloei langs de kust van Noord-Holland.
5. De dominantie van *Oscillatoria agardhii* in de jaren 1974 (noorde-
 lijke IJsselmeer) en 1976 (geheel IJsselmeer) is tot stand gekomen
 in een periode met meetdagen waarop weinig tot zeer weinig
 ($< \text{mg l}^{-1}$ in 1976) slib voorkwam. Ook in 1975 is er in bepaalde
 perioden, geschikt voor het tot bloei komen van de alg, weinig slib
 gemeten. Het is natuurlijk mogelijk dat bij frequenter meten het
 slibgehalte in 1975 niet zo egaal laag geweest zou zijn als op de
 meetdagen. Hier tegenover staat dat dit in 1976 ook het geval zou
 kunnen zijn. Er is in 1975 echter op de luwere plaatsen langs de

kust geen enkele opbloei van *Oscillatoria* geconstateerd.

6. Door het winnen van zand is het Gooimeer van een 2.0 m diep een 3.55 m diep meer geworden (incl. epilimnion tot 15 m diepte, excl. hypolimnion). Het slibgehalte is echter gedaald. Deze daling van het slibgehalte, het feit dat alleen het epilimnion boven de zandwinputten meedoet - dit epilimnion heeft een diepte van 15 m - en het onaangetast blijven van 80% van de bodem van het Gooimeer moeten er de oorzaak van zijn dat dit meer een *Oscillatoria*-meer gebleven is. De gemiddelde diepte moet hier niet als maatgevende factor gezien worden maar de oppervlakteverhouding diep : ondiep.

4. Een benadering van de *Oscillatoria* habitat

4.1. Inleiding

In het algemeen wordt verondersteld, dat meren met de hoogste fytoplanktondichtheden ook de hoogste belasting hebben met voedingsstoffen. Uit het voorgaande is echter reeds gebleken, dat *Oscillatoria*-meren zowel laag belast zijn met voedingsstoffen zoals het Wolderwijd ($0,7 \text{ g Pm}^{-2}$ per jaar) als hoog belast zoals het Eemmeer (20 tot 30 g Pm^{-2} per jaar). De algemene theorie dat de mate van eutrofiëring samenhangt met de grootte van de belasting met voedingsstoffen, die meestal opgaat voor diepere meren in het buitenland, heeft voor *Oscillatoria*-meren slechts een beperkte geldigheid, zoals hierna wordt uiteengezet. In dit hoofdstuk wordt aan drie factoren aandacht geschonken: aan voedingsstoffen, en dan voornamelijk aan fosfaat, aan licht en aan de temperatuur. Omdat de biomassa van het fytoplankton sterk afhankelijk is van deze factoren worden eerst de gegevens over de biomassa in de zuidelijke randmeren besproken. Vervolgens krijgen de benodigde voedingsstoffen de aandacht. Daarna het lichtklimaat zoals dat in *Oscillatoria*-meren aanwezig is. Het lichtklimaat in het IJsselmeer tijdens groen-algen-dominantie wordt vergeleken met het lichtklimaat tijdens dominantie van *Oscillatoria agardhii*. Ten slotte wordt de invloed van de temperatuur op de fotosynthese, ademhaling en groei van *Oscillatoria* div. sp. aangeduid.

4.2. De biomassa in de zomer en de winter in de zuidelijke randmeren

Sinds de zomer van 1971 zijn het Drontermeer en het Veluwemeer continu *Oscillatoria*-meren geweest. Als zomer wordt de periode van april tot en met oktober beschouwd. De winter van 1971-1972 is de eerste winter dat de alg massaal aanwezig was. Deze eerste winter bevat het Drontermeer gemiddeld 44% meer chlorofyl-a dan de voorgaande winter (tabel 12). Het Veluwemeer bevat 32% meer chlorofyl-a in de winter van 1971-1972. De tweede winter met *Oscillatoria*-dominantie bevat het Drontermeer 48% meer chlorofyl-a dan de laatste winter zonder *Oscillatoria*-dominantie, en het Veluwemeer 94% meer.

Tabel 12. Het gemiddelde gehalte aan totaalfosfaat (mg l^{-1}) en chlorofyl-a ($\mu\text{g l}^{-1}$) in de winter (november t/m maart) en in de zomer in het Drontermeer en het Veluwemeer. Tussen () het aantal waarnemingen. Tot juli 1971: groen-kiezelalgenwater; na juli 1971: Oscillatoria-water

	zomer 1970		winter 1970/'71		zomer 1971	
	tot P		tot P		tot P	
			chl.a		chl.a	
Drontermeer	0,40(6)		0,23(3)	131(7)	0,50(13)	263(15)
Veluwemeer	0,35(6)		0,11(4)	81(3)	0,27(18)	226(16)

	winter 1971/'72		zomer 1972		winter 1972/'73	
	tot P		tot P		tot P	
			chl.a		chl.a	
Drontermeer	0,38(5)	188(5)	0,54(6)	315(6)	0,30(3)	194(3)
Veluwemeer	0,22(4)	107(5)	0,45(11)	296(12)	0,33(6)	157(6)

Met betrekking tot totaalfosfaat zijn deze percentages voor het Drontermeer: 65% en 30%; en voor het Veluwemeer: 100% en 200%. Genoemde verschillen tussen het Drontermeer en het Veluwemeer zijn waarschijnlijk veroorzaakt door de zwaardere fosfaatbelasting van het Drontermeer aan het eind van de zestiger jaren, $6-10 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$, tegen omstreeks $3 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ voor het Veluwemeer. Het is in ieder geval duidelijk dat Oscillatoria-dominantie in de winter de biomassa dan duidelijk doet toenemen. Met betrekking tot de winterbiomassa's in het Drontermeer en Veluwemeer moet men ook hier rekening houden met het feit dat het Drontermeer van oktober tot en met maart voorzien kan worden van water uit het Veluwemeer. Gebleken is dat in de winters in de jaren 1970 t/m 1973 het Drontermeer één tot driemaal zijn volume afvoert naar het Vossemeer via de sluizen te Roggebotsluis (figuur 1).

In tabel 13 zijn de trajecten weergegeven waarbinnen in de zomer en de winter de biomassa van de vier randmeren, uitgedrukt in organisch drooggewicht, chlorofyl-a en part P, voorkomen. Daarnaast worden trajecten van de percentages chlorofyl-a en part P t.o.v. het organisch drooggewicht genoemd. Tabel 13 is verkregen uit de gegevens van de bijlagen 1 en 2. Geen rekening is gehouden met gemiddelden die slechts uit één waarneming bestaan. De zomer van 1980, evenals de voorgaande

winter, is niet in rekening gebracht bij het vastleggen van de trajecten van de gemiddelden voor het Veluwemeer en het Drontermeer, omdat toen met kunstmatige middelen (extra doorspoeling in de winter) een lage biomassa is verkregen. De zomer van 1973 is niet in rekening gebracht voor het Eemmeer, daar toen de Oscillatoria-populatie is verdwenen. De gemiddelden van tabel 13 hebben dus betrekking op perioden met dominantie van de blauwalg. Wel zijn alle minima gehandhaafd (bijlage 1) die in de winter tot stand gekomen zijn, ook als er toen minder dan 50% Oscillatoria div.sp. aanwezig was. Vanuit deze minima is de zomerbiomassa immers weer opgebouwd.

Tabel 13. Het traject waarbinnen de zomer- en wintergemiddelden met betrekking tot het asvrij drooggewicht (DW), chlorofyl-a, part P, het percentage chl.a t.o.v. DW en van part P t.o.v. DW zich bevinden (ontleend aan de bijlagen 1 en 2).

		Drontermeer		Veluwemeer		Wolderwijd		Eemmeer	
DW	zomer	30-	60	28-	50	18-	33	16-	26
	winter	16-	24	18-	26	11-	20	9-	14
chl.a	zomer	240-	350	210-	350	100-	260	170-	350
	winter	110-	200	110-	330	80-	160	80-	220
part P	zomer	0,28-	0,38	0,24-	0,33	0,15-	0,27	0,23-	0,33
	winter	0,19-	0,30	0,19-	0,31	0,12-	0,18	0,15-	0,24
% chl.a	zomer	0,52-	0,82	0,55-	1,07	0,46-	0,74	0,62-	1,14
	winter	0,62-	0,76	0,61-	1,12	0,66-	0,83	0,43-	1,31
% part P	zomer	0,68-	0,85	0,65-	0,83	0,63-	0,88	0,86-	1,71
	winter	0,68-	1,30	0,93-	1,24	0,80-	1,00	1,14-	2,00

Uit tabel 13 blijkt, dat de diepte van het meer zich goed weerspiegelt in de maximale gemiddelde biomassa's, uitgedrukt als drooggewicht. Het fytoplankton in het ondiepe Drontermeer heeft een twee maal zo grote dichtheid als in het Eemmeer. De wintergemiddelden van het Eemmeer zouden echter nog aanzienlijk lager zijn indien de maand maart bij de zomer getrokken was. Van februari tot maart toont het Eemmeer vaak een aanzienlijke stijging in de biomassa van het fytoplankton. Ongetwijfeld speelt uitspoeling een rol in de winter- en zomerfluctuatie van de biomassa in het Eemmeer.

De biomassa in de zomer heeft in het algemeen twee pieken: in juni-juli

en in oktober (figuur 5). Niet zelden is de oktoberpiek de hoogste. Nu is de frequentie van bemonsteren niet groot, en ongetwijfeld zullen de echte maxima en minima zodoende niet vaak getroffen worden.

Het Wolderwijd neemt een wat aparte plaats in: de biomassa is wat aan de lage kant vergeleken met de andere meren (figuur 5, tabel 13), en ook het percentage chlorofyl-a en part P van het drooggewicht aan fytoplankton is lager (figuur 6). Het percentage chlorofyl-a in de zomer en het percentage part P in de winter is kleiner dan in de andere meren. Waarschijnlijk omdat het Wolderwijd het minst eutrofe randmeer is. Kenmerkend voor het Eemmeer zijn de hoge zomerbloeien die tijdelijk kunnen optreden en het hoge percentage chlorofyl-a, maar vooral part P, van het algenmateriaal. Luxe consumptie van fosfaat is hier waarschijnlijk de oorzaak van.

De diepte van de meren komt tot uiting in de zomer- en wintergemiddelden in tabel 14 waar alleen die bemonsteringen meegenomen zijn die in alle meren binnen 48 uur plaats hebben gevonden. In het algemeen is de biomassa van het fytoplankton (DW, chl.a, part P) omgekeerd evenredig met de diepte. De winterbiomassa van het Drontermeer is echter, uitgedrukt als organisch drooggewicht (DW) niet groter dan die in het Veluwemeer. Ook de verhouding zomer-: winterbiomassa is het grootst in het Drontermeer, met uitzondering van de zomer:winterverhouding van chlorofyl-a in het Eemmeer.

Het percentage part P is 's winters in het fytoplankton beduidend hoger dan in de zomer. Het percentage chlorofyl-a lijkt onafhankelijk van het seizoen. Men zou in de winter een hoger percentage verwachten door de lagere lichtintensiteit. Dit gaat echter alleen op voor het Wolderwijd (zie ook bijlage 2 en figuur 6). Ook de ijsperiodes in 1976, 1978 en 1979 komen niet duidelijk tot uiting in een hoger chlorofyl-a gehalte, uitgezonderd in 1979 in het Veluwemeer (figuur 6).

Tabel 14. Het zomer- en wintergemiddelde; monsters binnen 48 uur genomen, 23 zomer-, 9 winterwaarnemingen; het percentage chl.a en part P is niet bepaald uit de gemiddelde (zoals in tabel 13), maar uit de afzonderlijke waarnemingen (1973, 1975 t/m 1978 en 1980); tussen () de verhouding tussen de zomer- en winterwaarden

		Drontermeer	Veluwemeer	Wolderwijd	Eemmeer
DW	zomer	43,4	36,4	26,0	19,8
	winter	19,5 (2,2)	21,9 (1,7)	17,1 (1,5)	16,1 (1,2)
chl.a	zomer	313	248	166	187
	winter	148 (2,1)	135 (1,8)	128 (1,3)	82 (2,3)
part P	zomer	0,39	0,33	0,19	0,27
	winter	0,25 (1,6)	0,27 (1,2)	0,15 (1,3)	0,18 (1,5)
% chl.a	zomer	0,74	0,71	0,64	1,05
	winter	0,72 (1,0)	0,71 (1,0)	0,74 (0,9)	0,61 (1,7)
% part P	zomer	0,98	0,94	0,76	1,46
	winter	1,34 (0,73)	1,28 (0,73)	0,95 (0,80)	1,71 (0,85)

4.3. Voedingsstoffen

4.3.1. Affiniteit voor fosfaat en stikstof, en de groeibeperkende factor

Ahlgren (1977) vond in N beperkte en P beperkte *Oscillatoria* continu-cultures, bij een lichtintensiteit van $37 \mu \text{Em}^{-2}\text{S}^{-1}$ (op een mooie zomerse dag met $I_0 = 1000 \mu \text{Em}^{-2}\text{S}^{-1}$ en een extinctie coëfficiënt (ϵ) van 6,0 is deze lichtintensiteit aanwezig op 55 cm diepte), en bij een temperatuur van $24-26^\circ \text{C}$ de volgende waarden:

halfwaarde constante stikstof - $K_s = 0,5 \mu\text{g l}^{-1}$ (zie figuur 7)

halfwaarde constante fosfaat - $K_s = 1,0 \mu\text{g l}^{-1}$

bij N-limitatie: $\mu = 0,2 - 0,5 \text{ d}^{-1}$

bij P-limitatie: $\mu = 0,24 - 0,52 \text{ d}^{-1}$.

Dit wil zeggen, dat bij een lichtintensiteit, uitgedrukt in micro-Einsteins $\text{m}^{-2}\text{S}^{-1}$, die in het Wolderwijd vaak op 55 cm diepte voorkomt in de zomer, bij een stikstofconcentratie van $0,5 \mu\text{g N l}^{-1}$ (als NO_3^-) en bij een fosfaatconcentratie van $1,0 \mu\text{g P l}^{-1}$ (als PO_4) een groei wordt bereikt, die de helft is van de maximale groei. En wel in P gelimiteerde, resp. N gelimiteerde cultures. De maximale groei wordt vaak

gevonden bij $\text{PO}_4\text{-P}$, resp. $\text{NO}_3\text{-N}$, concentraties die 10 maal zo hoog zijn. Dus bij $5 \mu\text{g N l}^{-1}$, resp. $10 \mu\text{g P l}^{-1}$ is er geen N, en geen P limitatie meer.

In de N gelimiteerde culture was de groeisnelheid gelijk aan $\mu = 0,2\text{--}0,5 \text{ d}^{-1}$: 20 tot 50% van de bestaande culture stroomde per dag uit de chemostaat en kwam er tegelijkertijd bij door groei in de chemostaat. De steady state situatie ($\mu = D$ of groeisnelheid is verdunningssnelheid) is ingetreden bij bovengenoemde waarden.

Zevenboom (1980) vond voor NH_4 en NO_3 gelimiteerde *Oscillatoria* culturen een $K_s \text{NH}_4$ in de orde van 10 tot $20 \mu\text{M}$ bij een groeisnelheid die varieerde van 0.007 tot 0.027 h^{-1} . De $K_s \text{NO}_3$ lag in dezelfde orde van grootte. Ruw gesteld treedt er dan stikstoflimitatie op beneden $10 \times 15 \mu\text{M} = 2100 \mu\text{g N}$ als NO_3 en/of NH_4 op (temperatuur en lichtintensiteit zijn buiten beschouwing gelaten). Voor het Wolderwijd is in 1978 echter aangetoond dat stikstoflimitatie al optreedt bij veel lagere $\text{NO}_3\text{-N}$ concentraties (Zevenboom e.a., 1982). Van Liere e.a. (1975) vonden ook hogere K_s -waarden voor nitraat dan Ahlgren en de laatste wijt dit, behalve aan een andere temperatuur en lichtintensiteit, aan het verschil in milieu waaruit de *Oscillatoria agardhii* afkomstig is.

Met dit voorbeeld is aangegeven dat de resultaten van laboratoriumonderzoek aan dezelfde fytoplanktonsoort ver uiteen kunnen liggen. De temperatuur is een van de belangrijkste groeifactoren en daar deze in het veld vaak afwijkt van de laboratoriumtemperatuur is het een hachelijke zaak laboratoriumgegevens te vertalen tot veldgegevens. Te meer daar de fluctuerende lichtintensiteit en de turbulentie twee andere variërende grootheden zijn die in het veld sterk afwijken van de laboratoriumcondities. De verschillen tussen algensoorten kunnen echter veel beter in het laboratorium worden onderzocht.

Uitgaande van 10 maal de halfwaarde constanten voor fosfaat resp. nitraat als de grens waarbij de betreffende limitatie ophoudt te bestaan geeft het Wolderwijd in 1978 bijna het gehele jaar door een fosfaatlimitatie en gedurende 8 maanden een stikstoflimitatie (Zevenboom e.a., 1982).

Gaat men uit van een ander criterium, nl. het fosfaatgehalte in het fytoplankton, en stelt men dat fosfaatlimitatie aanwezig is beneden 0,6% P van het totale organische drooggewicht (ontleend aan Staub (1961)) dan is van 1973 t/m 1980 (excl. 1974) slechts eenmaal fosfaat-

limitatie aangetoond in het Wolderwijd (Berger en Bij de Vaate, in voorbereiding). Het scherpste criterium voor P, N of lichtlimitatie in populaties van *Oscillatoria agardhii* is ontwikkeld door Zevenboom (1980). Toegepast op het Wolderwijd in 1978 geeft dit: 3 maanden fosfaatlimitatie, 3 maanden stikstoflimitatie en voor de rest lichtlimitatie. De fosfaatlimitatie is opgetreden van begin april tot half mei, in september en 10 dagen in februari (Zevenboom, e.a. 1982).

Het eerste criterium -bij minder dan $12 \mu\text{g PO}_4\text{-P}$ is er een kans dat fosfaatlimitatie optreedt (Zevenboom, 1980)- toegepast op een aantal meren in de periode dat er *Oscillatoria*-dominantie (meer dan 50% *Oscillatoria div.sp.*) is levert op: Langeraarse Plassen 1977 en 1978, 16 bemonsteringen, nooit fosfaatlimitatie; Nieuwkoopse Plassen 1977 en 1978, 17 bemonsteringen, tweemaal kans op fosfaatlimitatie, Bergse Achterplas 1977 en 1978, 3 bemonsteringen in de periode dat er meer dan 50% *Oscillatoria div.sp.* aanwezig is, nooit fosfaatlimitatie; het IJsselmeer 1974 en 1976, alleen in het uiterste noorden kans op fosfaatgebrek, het Drontermeer van 1971 t/m 1981 in 20% van de metingen fosfaatgebrek, en voor het Veluwemeer in 31% van de metingen; het Eemmeer, 1971 t/m 1978, nooit fosfaatlimitatie.

Passen we dit criterium toe op stikstoflimitatie -bij minder dan $0,2 \text{ mg N l}^{-1}$ als NO_3 plus NH_4 is er een kans op stikstoflimitatie (Zevenboom, 1980)- dan is de situatie als volgt: Langeraarse Plassen, 6 van de 15 bemonsteringen kans op N-limitatie; Nieuwkoopse Plassen, 8 van de 17; Bergse Achterplas, voldoende stikstof; IJsselmeer, alleen in het uiterste noorden kans op N-limitatie; in het Drontermeer en Veluwemeer van 1971 t/m 1981 resp. in 62% en 64% van de metingen; in het Eemmeer geen stikstofgebrek.

Hoewel externe $\text{PO}_4\text{-P}$ concentraties een slecht criterium zijn om fosfaatlimitatie mee aan te duiden, kan, uitgaande van de situatie in het Wolderwijd waar volgens de $\text{PO}_4\text{-P}$ norm bijna het gehele jaar door in 1978 kans op fosfaatlimitatie was, maar in werkelijkheid slechts ongeveer 3 maanden, gezegd worden, dat fosfaatlimitatie in de andere *Oscillatoria*-meren veel minder voor moet komen. Dit is dan in overeenstemming met het feit dat het Wolderwijd met een belasting van $0,7 \text{ g P m}^{-2}\text{jr}^{-1}$ het laagst belaste *Oscillatoria*-meer is.

Uitgaande van externe concentraties aan opgeloste anorganische stikstof moet stikstoflimitatie meer voorkomen. Als er geen stikstof- en fosfaatlimitatie is moet licht de beperkende groeifactor voor het fyto-

plankton zijn (Zevenboom, e.a. 1982). Hoogstwaarschijnlijk zijn de Oscillatoria-meren in Nederland het grootste deel van het jaar licht beperkt.

4.3.2. Een benadering van de jaarlijkse fosfaat- en stikstofbehoefte in de zuidelijke randmeren

Omdat de N:P verhouding in het fytoplankton in de randmeren ongeveer 10 is, zowel in de zomer als in de winter, is aangenomen dat de stikstofbehoefte 10 maal zo groot is als de fosfaatbehoefte.

Het maximale verschil tussen de fytoplanktendichtheid in de winter en de zomer is in het Drontermeer $70 \text{ mg l}^{-1} \text{ DW}$ en in het Wolderwijd $40 \text{ mg l}^{-1} \text{ DW}$. Stel het fosfaatgehalte is 1% DW dan is om genoemd verschil te overbruggen ongeveer $0,08 \text{ g P m}^{-2}$ nodig. In deze overbruggingsperiode komen een aantal generaties fytoplankton voor. Wordt nu alle fosfaat zonder verlies van generatie tot generatie doorgegeven dan is $0,08 \text{ g P m}^{-2}$ nodig per jaar.

Een andere benadering is de volgende: de maximaal gemeten bruto-productie zowel in het Veluwemeer als in het Wolderwijd is $2.400 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}$ of 800 g C m^{-2} per jaar.

In de randmeren bestaat 45 tot 50% van het organisch drooggewicht (DW) uit koolstof. Er wordt dus $1.600 \text{ g DW m}^{-2}$ per jaar gevormd waarvoor 16 g P m^{-2} per jaar nodig is. Deze 16 g P m^{-2} per jaar is nodig indien in het geheel geen fosfaat doorgegeven wordt aan volgende generaties en indien de fosfaatbehoefte door de bruto-productie wordt bepaald. De fosfaatopname is niet afhankelijk van de lichtperiode maar vindt 24 uur per etmaal plaats (Mur, mondel.meded.). Fosfaatopname is gerelateerd aan groei, dus aan netto-productie. Nu is bij voorbeeld in het Drontermeer en het Veluwemeer in 1971 en 1972 berekend uit een zeer groot aantal metingen betreffende de bruto-productie en de ademhaling (totaal met 133 incubaties), dat 80 à 85% van de jaarlijkse bruto-productie wordt verademd. Voor de netto-productie ($R = 80\%$) is dan $3,2 \text{ g P m}^{-2}$ per jaar nodig, als er geen fosfaat wordt doorgegeven. Bij een recycling van 50% is er $1,6 \text{ g P m}^{-2}$ per jaar nodig, en dit lijkt een vrij reëel getal gezien: a. de fosfaatbelasting van het Veluwemeer en het Wolderwijd, resp. 3 à 4 $\text{g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ en $1,0 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ (geschat daar de beekafvoeren en P-concentraties in het beekwater in deze jaren niet

bekend zijn), en b. de part P-concentraties in het fytoplankton in beide meren (figuur 6).

De biomassa's in het Drontermeer, Veluwemeer en Wolderwijd zijn gemiddeld resp. 34,9, 30,6 en 24,6 mg DW l⁻¹ (bijlage 1). Bij gemiddelde diepten van resp. 1,09 m, 1,22 m en 1,57 m (15 cm ~ N.A.P.) bedragen deze biomassa's resp. 17,5, 18,7 en 19,3 g C m⁻². Bij een bruto-productie van 800 g C m⁻² per jaar is het aantal generaties voor alle drie de randmeren ongeveer 42.

De gemiddelde biomassa in het Eemmeer bedraagt 17,3 mg DW l⁻¹.

Het aantal generaties is 53 bij een gemiddelde diepte van 1,75 m en 800 g C m⁻² bruto-productie per jaar. Uitspoeling met water van de rivier de Eem verlaagt hier ongetwijfeld de biomassa en verhoogt het aantal generaties per jaar.

De gemiddelde bruto-jaarproductie bedraagt ongeveer 2.000 g O₂ m⁻², dit is 17% minder dan 2.400 g O₂ of 800 g C m⁻². Het aantal generaties zou dan komen op 35 per jaar met een gemiddelde duur van 10 dagen per generatie. In bovengenoemde berekeningen is ervan uitgegaan dat iedere gram O₂ die uitgescheiden wordt overeenkomst met een opname van 0,33 g C die ook werkelijk omgezet wordt in celmateriaal. Met loze productie -het opslaan van koolhydraten overdag en het weer verademen van deze voorraad, zonder dat verdere groei plaatsvindt door b.v. fosfaat- of stikstofgebrek (Gibson, 1978)- is hier geen rekening gehouden. Loze productie zou tot een langere generatieduur leiden.

Ook in bovenstaande berekeningen van het aantal generaties mag de ademhaling niet verwaarloosd worden. Het aantal generaties is gelijk aan (265x dagelijks gevormde biomassa): (gemiddelde biomassa).

De ademhaling is echter zeer onregelmatig en dus moeilijk in rekening te brengen. Er zijn aanwijzingen dat de gemeten ademhaling in het Wolderwijd te hoog is: er zijn jaren dat de ademhaling per jaar 1,5 en 2,0 maal zo hoog is als de bruto-productie. De ademhaling is meestal overdag gemeten. Nachtelijke metingen zijn betrouwbaarder (Berger, in voorbereiding). Ook is het mogelijk dat de bruto-productie te laag is. Fixatie van lichte flessen op een bepaalde diepte verkleint de productie ten opzichte van flessen die bewegen van bodem naar beneden en terug (Marra, 1978).

Indien de ademhaling de helft bedraagt van de bruto-productie wordt

de generatieduur tweemaal zo lang, en 90% ademhaling leidt tot een tienmaal zo lange generatieduur.

Is het aantal generaties in de zuidelijke randmeren met gegevens op jaarbasis berekend, de geschatte fosfaat- en stikstofbehoeften in de westelijke randmeren worden iets anders berekend door uit te gaan van $8 \text{ g O}_2 \text{ d}^{-1}$ bruto-productie in de zomer en $2 \text{ g O}_2 \text{ d}^{-1}$ in de winter, cijfers die overigens ontleend zijn aan metingen in de zuidelijke randmeren. Bovendien wordt het particulaat fosfaat gescheiden in een wintergehalte en een zomergehalte zoals die voorkomen in het Wolderwijd.

4.3.3. De geschatte fosfaat- en stikstofbehoefte van een Oscillatoria-populatie in de westelijke randmeren

De jaarproductie in het Markermeer, het IJsselmeer en de zuidelijke randmeren, uitgedrukt per m^2 , verschillen niet veel van elkaar. De bruto-productie in de zomer kan zodoende ook in het Markermeer op $8 \text{ g O}_2 \text{ d}^{-1}$ gesteld worden ($= 2,64 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1} = 0,88 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). In het IJsselmeer was het asvrij drooggewicht in de zomer van 1976 (Oscillatoria-dominantie) 13 tot 22 mg l^{-1} . Stel de biomassa van de populatie in de westelijke randmeren op $8,8 \text{ g C m}^{-3}$ of $17,6 \text{ mg DW l}^{-1}$. De generatieduur op bruto-productie basis is dan 10 dagen, en bij b.v. 90% respiratie 100 dagen.

's Winters is de generatieduur bij 0% ademhaling, dus op bruto-productie basis, bij $P_g = 2 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en een biomassa van $3,3 \text{ g C m}^{-3}$ 15 dagen. Het zomerseizoen loopt van mei t/m oktober (210 dagen) en het winterseizoen is 150 dagen. De jaarlijkse bruto-productie bedraagt dan $1980 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}$.

Deze bruto-productie stemt overeen met de metingen van de primaire productie in 1976 en 1977 in het Markermeer en IJsselmeer (interne gegevens, R.IJ.P.). In de zomer bevat het fytoplankton in het Wolderwijd gemiddeld 0,7% P en in de winter 1,0% P t.o.v. het asvrij drooggewicht. Aangenomen is, dat dit in de westelijke randmeren ook zo is.

Afhankelijk van het respiratiepercentage en de turnover efficiëntie is de jaarlijkse fosfaatbehoefte nu te berekenen (tabel 15).

Tabel 15. De fosfaatbehoefte van de *Oscillatoria*-populatie in de westelijke randmeren in $\text{g P m}^2 \text{ jr}^{-1}$ bij diverse respiratiepercentages (R) (t.o.v. de bruto-produktie) en bij diverse turnover efficiënties (T) (is het percentage fosfaat dat een generatie doorgeeft aan de volgende generatie)

	R = 95%	R = 90%	R = 85%	R = 75%	R = 50%
T = 95%	0.024	0.049	0.073	0.122	0.244
T = 90%	0.049	0.080	0.146	0.244	0.488
T = 85%	0.073	0.146	0.220	0.365	0.733
T = 75%	0.122	0.244	0.365	0.611	1.221
T = 50%	0.244	0.488	0.733	1.221	2.443

De westelijke randmeren zullen belast worden met $1,0 \text{ g P m}^{-2}$ per jaar. Volgens bovenstaande berekening moet dit voldoende zijn een *Oscillatoria*-populatie te handhaven.

4.4. Licht

4.4.1. Onderzoekresultaten

In de Nederlandse *Oscillatoria*-meren, waarin voedingsstoffen meestal voldoende aanwezig zijn, wordt het licht als de belangrijkste regulerende factor gezien. De belangrijkste pijlers waarop bovengenoemde uitspraak is gefundeerd zijn m.i. de volgende:

1. De resultaten van Mur c.s. (Gons, 1977, Van Liere, 1979): de onderhoudsenergie van *Oscillatoria agardhii* is zo laag dat bij voldoende lage lichtintensiteit deze de meer lichtminnende soorten, zoals in *Scenedesmus div.sp.*, eruit groeit, hoewel deze laatste soorten bovenin de verticale waterkolom sneller groeien (figuur 8).
2. Produktiemetingen in de randmeren tonen een produktiecurve die verdoordringt beneden de 1% lichtgrens (figuur 12). In de literatuur wordt nog steeds als vuistregel gehanteerd dat fytoplankton niet meer produceert beneden 1% licht. De produktie in de randmeren gaat door tot 0,01% en soms tot 0,0001% van de lichtintensiteit direct onder de wateroppervlakte.

In het Wolderwijd lag in 1978 gemiddeld 20% van de bruto-produktie beneden de 1% lichtgrens (Berger, in prep.).

Het is gebleken dat bij Secchi-schijfwaarden van 45 cm en hoger, zoals in het voorjaar van 1980 in het Veluwemeer ten gevolge van de doorspoelproef voorgekomen is, de *Oscillatoria*-populatie beneden 1% licht geen produktie meer vertoont.

Ook in Lough Neagh bleek de onderkant van de eufotische zone tijdens *Oscillatoria*-dominantie bij een relatief hoge lichtintensiteit te liggen zodat in de publikatie (Jewson, 1976) daar de aandacht niet op gevestigd is.

3. Is de verhouding in de tijd van de licht: en donkerperiode over 24 uur erg klein dan werkt dit ten gunste van *Oscillatoria agardhii* in competitie met *Scenedesmus protuberans* (Loogmans, e.a. 1980) (figuur 9). Vertaalt men dit verschijnsel naar de praktijk dan zal het licht: donkerritme in compleet gemengde meren bij een toename van de biomassa gunstiger worden voor *Oscillatoria agardhii* in competitie met *Scenedesmus protuberans*.

Tabel 16. De 10 decadegemiddelden (zie bijlage 3) betreffende het doorzicht (cm Secchi-schijf); alleen het doorzicht in water met meer dan 50% *Oscillatoria* spp. is in rekening gebracht

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Drontermeer	33	43	42	26	21	19	20	20	22	25
Veluwemeer	27	40	40	27	28	22	21	21	22	24
Wolderwijd	26	50	49	35	29	26	25	25	29	27
Eemmeer	43	59	59	37	29	28	25	26	31	33

4.4.2. De methode

Het lichtklimaat is afgeleid uit de gemeten Secchi-schijfwaarden in het Wolderwijd van 1978 t/m 1980 via de formule: $1\% I_0^1 = 3,2 \text{ SD} - 7,0$ ($r = 0,93$) (Bij de Vaate, pers. meded.). De doorzichten voor 10 decaden zijn vermeld in bijlage 3. Een wat duidelijker overzicht wordt namelijk verkregen door het lichtklimaat te berekenen voor bij voorbeeld 10 decaden. Een deel der gemeten doorzichten valt buiten de genoemde decaden. Interpolatie brengt dan uitkomst. Is deze interpolatie vrij moeilijk dan is het doorzichtcijfer in bijlage 3 tussen haken gezet. Is het zeer moeilijk dan is het weggelaten.

Alleen de tweede decade in april en oktober zijn bewust gekozen: de overgang van winter- naar zomerpeil en omgekeerd vindt het meest omstreeks deze decaden plaats. De overige decaden zijn vrijwel gelijkmatig over het jaar verdeeld. Alleen de tweede decade in september volgt snel op de derde decade in augustus. Deze korte tijdsduur is gekozen omdat dan de instraling vrij snel vermindert.

Omdat het om het lichtklimaat van *Oscillatoria* gaat is tevens in bijlage 3 een codering gegeven die iets zegt over de mate van dominantie van *Oscillatoria agardhii* en *Oscillatoria* spp.. Later kan dan aandacht worden besteed aan die omstandigheden waarin de *Oscillatoria*-dominantie gering is. Dat is minstens zo veelzeggend als het lichtklimaat dat aanwezig is bij dominantie.

In tabel 16 zijn de doorzichtcijfers gegeven waarmee het lichtklimaat in de genoemde 10 decaden is berekend. De 10 decaden zijn wat de instraling betreft afkomstig uit de periode 1971 tot 1980 -de periode van *Oscillatoria*-dominantie in de randmeren- zoals die gemeten is te De Bilt. De decade-gemiddelden, gemiddeld over de periode 1971 tot 1980, zijn uitgedrukt in een straling per dag en per uur (tabel 17).

De instraling wordt door het K.N.M.I. te De Bilt gegeven in $J\ cm^{-2}$ over het 300 tot 3.000 nm spectrum. Herleiding tot het fotosynthetische spectrum van 400 tot 700 nm geschiedt door vermenigvuldiging met 0,46 in de zomer (april t/m oktober) en 0,42 in de winter, wat voor Nederlandse omstandigheden is gemeten (Frantzen, pers. meded.).

Tabel 17. Instralingen ($\text{cal. (400-700 nm) cm}^{-2}$), de daglengte, de Secchi-schijfwaarde (cm) en de min. en max. temperatuur ($^{\circ}\text{C}$), gegeven als 10 decadegemiddelden over de jaren dat *Oscillatoria* dominant is (1971-1980); alleen die Secchi-schijfwaarden zijn in rekening gebracht waarbij in het water meer dan 50% *Oscillatoria* spp. voorkomt

	jan. dec 1	febr. dec 1	mrt. dec 1	apr. dec 2	mei dec 3	juli dec 1	aug. dec 3	sept. dec 2	okt. dec 2	nov. dec 3
per dag I_0	14	41	71	148	182	192	162	115	64	24
daglengte $^{\circ}$ (h)	8,2	10,0	12,5	13,5	16,0	16,0	13,5	12,0	10,5	8,2
per uur	1,7	4,1	5,7	11,0	11,4	12,0	12,0	9,6	6,1	2,9
Drontermeer	33	43	42	26	21	19	20	20	22	25
Veluwemeer	27	40	40	27	28	22	21	21	22	24
Wolderwijd	36	50	49	35	29	26	25	25	29	27
Eemmeer	43	50	50	37	29	28	25	26	31	33
min. temp.	0	0	3	6	11	16	15	13	8	3
max. temp.	4	5	7	10	17	24	21	17	15	7

J cm^{-2} zijn overgezet in cal.cm^{-2} door vermenigvuldiging met 0,24 (zie voor de relatie tussen diverse eenheden betreffende lichtintensiteit en lichtenergie Harris, 1978, p. 22).

De genoemde daglengtes in tabel 17 zijn afkomstig uit veldmetingen in de randmeren en metingen met een piranometer te Dronten. Deze laatste was aangesloten op een recorder die ieder halfuur de ingestraalde energie noteerde. Elk half uur waarin meer dan 10 counts ($0,6 \text{ cal.cm}^{-2}$ p.a.r. (p.a.r. = photosynthetic available radiation = de straling binnen het 400-700 m spectrum)) gemeten zijn wordt tot de lichtperiode gerekend. Gebleken is nl. dat slechts enkele $\text{cal.cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nodig zijn om de produktie op gang te brengen.

Ten slotte is in tabel 17 de minimum en maximum temperatuur in de betreffende decade van 1971 t/m 1980 gegeven, zoals die in de randmeren gemeten is. De watertemperatuurverschillen zijn voor alle randmeren bijna altijd kleiner dan 1°C . In het voorjaar kan het ondiepste meer wat sneller opwarmen en in het najaar wat sneller afkoelen. Ook blijkt het Eemmeer soms iets af te wijken met temperaturen die 1°C hoger zijn dan in de overige randmeren.

De gemiddelde lichtintensiteit is berekend volgens:

$$\bar{I} = \frac{I_0^1 (1 - e^{-\epsilon z})}{\epsilon z}, \text{ zijnde de integratie van de formule}$$

$I_z = I_0^1 e^{-\epsilon z}$. Gesteld is dat de I_0^1 gelijk is aan $0,9 I_0$. De reflectie is dus 10%, ongeacht het jaargetijde. Als diepte z in de zomer is genomen: 1,15, 1,30, 1,60 en 1,90 m voor resp. het Drontermeer, het Veluwemeer, het Wolderwijd en het Eemmeer. In oktober gaat het peil 0,25 m naar beneden, in april weer 0,20 m naar boven en tussen de 2e decade in april en de 3e decade in mei nogmaals 0,05 m naar boven.

Met bovengenoemde aannamen en benaderingen is het lichtklimaat in de randmeren berekend.

In het bovenstaande is een afvlakking en stroomlijning opgetreden door uit te gaan van instralingsgemiddelden per decade, een vaste relatie tussen de Secchi-schijfwaarde en de extinctie coëfficiënt - terwijl juist bij de Secchi-schijfwaarden beneden 25 cm vrij sterk uiteenlopen de extinctie coëfficiënten gemeten zijn -, en een vaste waterdiepte per seizoen. De werkelijkheid kan soms aanzienlijk afwijken van bovengenoemde schematisch verkregen waarden betreffende het lichte klimaat. In tabel 18 is de ongewogen gemiddelde instraling onder water per dag - verkregen uit de werkelijke instraling van de 10 dagen voorafgaand aan de meetdag, de op de meetdag gemeten extinctie coëfficiënt en het aanwezige waterpeil (gem. diepte) - vergeleken met de in stap (4) verkregen gemiddelde instraling onder water per dag afkomstig uit de gemiddeld ingestraalde energie over de decades van 1971 t/m 1980, en de extinctie coëfficiënt afgeleid van de Secchi-schijfwaarden gemeten van 1971 t/m 1980 (tabel 16) en het waterpeil zoals dat verder genoemd is. De schematisering is doorgevoerd van stap (1) naar stap (4). Vergeleken met (0) is in stap (1) de werkelijk ingestraalde energie voorafgaand aan de meetdag vervangen door de gemiddelde van de decades van 1971 t/m 1980; in stap (2) is daarnaast de extinctie coëfficiënt berekend uit de op de meetdag gemeten Secchi-schijfwaarde; in stap (3) is de extinctie coëfficiënt berekend uit de Secchi-schijfwaarden zoals deze gemiddeld voorkomen in de betreffende decaden van 1971 t/m 1980, en in stap (4) is de gemiddelde diepte zoals die op de meetdag aanwezig was vervangen door de diepte zoals die eerder genoemd is in de paragraaf

over de methoden. Uit de tabel blijkt dat de eerste stap de grootste afwijking van de werkelijkheid tot gevolg heeft. Het gemiddelde verkregen na de stappen (3) en (4) ligt dicht bij dat verkregen na stap (1). In de getallen van tabel 18 zijn de reflecties verwaarloosd. De onderwater lichtintensiteit ligt daarom ongeveer 10% lager dan in de tabel is vermeld.

Tabel 18. De ongewogen gemiddelde ingestraalde energie onder water ($\text{cal. cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ (p.a.r.)) zoals deze berekend is in het Wolderwijd uit de ingestraalde hoeveelheid energie op de 10 dagen voorafgaande aan de meetdag, de extinctie coëfficiënt gemeten op de meetdag en de aanwezige gemiddelde diepte (0), en de gemiddelde ingestraalde energie verkregen uit verdergaande schematisering (1), (2), (3) en (4) (zie tekst)

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)
12- 4-78	16,2	16,8	14,6	21,8	19,7 21,1
11- 7-78	13,0	21,3	16,2	20,5	19,9
22- 8-78	19,2	16,5	17,1	17,1	16,1
11-10-78	7,2	6,9	5,8	7,5	7,5 8,5
19- 1-79	3,1	1,9	1,8	2,2	2,4
27- 4-79	17,9	27,3	23,7	25,2	26,1 22,8
26- 7-79	15,5	23,3	15,9	19,1	19,1
23- 8-79	12,0	15,0	13,0	16,6	16,1
21-11-79	6,4	8,2	8,5	7,9	6,9 7,9
10- 4-80	15,4	20,1	16,2	23,3	24,1 21,1
17- 7-80	14,3	23,0	23,0	19,7	19,7
27- 8-80	14,1	15,1	12,6	16,1	16,1
29-10-80	4,6	5,6	5,0	7,5	7,0 8,0
Gemiddeld	12,2	15,5	13,3	15,7	

De gemiddelde lichtintensiteit $\bar{I}$ is berekend met de gemiddelde diepte van het meer. Het meer is dan teruggebracht tot een vierkant bassin met overal dezelfde, nl. de gemiddelde diepte. In werkelijkheid ligt een aanzienlijk deel van het meervolume beneden deze gemiddelde diepte (fig. 10). Dit wil zeggen, dat de werkelijke $\bar{I}$ lager is dan de berekende uit de gemiddelde diepte.

Van het Veluwemeer en het Drontermeer is nauwkeurig bekend hoe deze wateren opgebouwd zijn. De volumepercenten die een aantal schillen innemen 0-15 cm, 15-25 cm, 25-35 cm, 50-70 cm, 70-100 cm, 100-150 cm en > 150 cm- zijn berekend voor peilen van + 30 tot - 35 cm N.A.P.

Voor het Wolderwijd en het Eemmeer zijn de volumepercenten van deze schillen eveneens bekend. Het peilverschil is in deze meren echter niet meer in rekening gebracht, daar dit slechts zeer kleine verschillen veroorzaakt.

In grote lijnen is de opbouw van het Drontermeer, het Veluwemeer en het Wolderwijd gegeven in tabel 19.

Tabel 19. De opbouw van het Drontermeer, het Veluwemeer en het Wolderwijd (waterpeil 0,0 m N.A.P.)

	Volumepercentage van de lagen				Oppervlaktepercentage van de diepten			
	0-1 m	1-2 m	2-3 m	>3 m	0-1 m	1-2 m	2-3 m	>3 m
Drontermeer	61	18	13	8	69	15	0	16
Veluwemeer	64	25	7	4	49	28	18	5
Wolderwijd	52	27	10	11	58	27	6	9

In tabel 20 zijn de verschillen in procenten gegeven welke de gewogen $\bar{I}$ kleiner is dan de $\bar{I}$ berekend uit de gemiddelde diepte.

Tabel 20. Het verschil in procenten tussen de $\bar{I}$ berekend uit de gemiddelde diepte en de $\bar{I}$ gewogen, berekend met de volumepercenten van een aantal lagen (zie tekst)

Decade	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Drontermeer	-21	-29	-30	$\begin{smallmatrix} -17 \\ -9 \end{smallmatrix}$	- 6	- 2	- 3	- 3	$\begin{smallmatrix} - 2 \\ -13 \end{smallmatrix}$	- 1
Veluwemeer	- 6	-12	-12	$\begin{smallmatrix} - 6 \\ - 4 \end{smallmatrix}$	- 3	0	0	0	$\begin{smallmatrix} 0 \\ - 4 \end{smallmatrix}$	- 5
Wolderwijd	-23	-26	-27	$\begin{smallmatrix} -24 \\ -13 \end{smallmatrix}$	- 8	- 8	- 8	- 8	$\begin{smallmatrix} - 8 \\ - 2 \end{smallmatrix}$	-22
Eemmeer	-19	-12	-12	$\begin{smallmatrix} -29 \\ -15 \end{smallmatrix}$	0	0	0	0	$\begin{smallmatrix} - 2 \\ -18 \end{smallmatrix}$	-20

Tabel 21. De gemiddelde lichtintensiteit ($\bar{I}$) berekend met de Secchi-schijfwaarden van tabel 16; $\bar{I}$ is uitgedrukt in cal.cm^{-2} (p.a.r.) h^{-1}

a. ongewogen gemiddelden

b. gewogen gemiddelden

	1 jan. dec.1	2 febr. dec.1	3 mrt. dec.1	4 apr. dec.2	5 mei dec.3	6 juli dec.1	7 aug. dec.3	8 sept. dec.2	9 okt. dec.2	10 nov. dec.3
a. Drontermeer	0,36	1,16	1,58	$\begin{smallmatrix} 1,82 \\ 1,49 \end{smallmatrix}$	1,22	1,10	1,16	0,93	$\begin{smallmatrix} 0,66 \\ 0,84 \end{smallmatrix}$	0,46
Veluwemeer	0,25	0,92	1,29	$\begin{smallmatrix} 1,63 \\ 1,37 \end{smallmatrix}$	1,47	1,14	1,09	0,87	$\begin{smallmatrix} 0,58 \\ 0,72 \end{smallmatrix}$	0,38
Wolderwijd	0,27	0,85	1,24	$\begin{smallmatrix} 1,67 \\ 1,47 \end{smallmatrix}$	1,23	1,12	1,07	0,86	$\begin{smallmatrix} 0,58 \\ 0,76 \end{smallmatrix}$	0,33
Eemmeer	0,28	0,74	1,03	$\begin{smallmatrix} 1,55 \\ 1,30 \end{smallmatrix}$	1,03	1,02	0,90	0,75	$\begin{smallmatrix} 0,58 \\ 0,71 \end{smallmatrix}$	0,36
b. Drontermeer	0,28	0,82	1,11	$\begin{smallmatrix} 1,51 \\ 1,36 \end{smallmatrix}$	1,14	1,08	1,13	0,90	$\begin{smallmatrix} 0,65 \\ 0,73 \end{smallmatrix}$	0,45
Veluwemeer	0,23	0,81	1,14	$\begin{smallmatrix} 1,53 \\ 1,32 \end{smallmatrix}$	1,43	1,14	1,09	0,97	$\begin{smallmatrix} 0,58 \\ 0,69 \end{smallmatrix}$	0,36
Wolderwijd	0,21	0,63	0,91	$\begin{smallmatrix} 1,27 \\ 1,28 \end{smallmatrix}$	1,13	1,03	0,98	0,79	$\begin{smallmatrix} 0,53 \\ 0,59 \end{smallmatrix}$	0,26
Eemmeer	0,23	0,65	0,91	$\begin{smallmatrix} 1,10 \\ 1,11 \end{smallmatrix}$	1,03	1,02	0,90	0,75	$\begin{smallmatrix} 0,57 \\ 0,58 \end{smallmatrix}$	0,29

Tabel 22. De lichtdosis per dag (cal.cm^{-2} (p.a.r.)) berekend uit de gewogen gemiddelde lichtintensiteit en de daglengte

	1 jan. dec.1	2 febr. dec.1	3 mrt. dec.1	4 apr. dec.2	5 mei dec.3	6 juli dec.1	7 aug. dec.2	8 sept. dec.2	9 okt. dec.2	10 nov. dec.3
Drontermeer	2,3	8,2	13,9	20,4 18,4	18,2	17,3	15,3	10,8	6,8 7,7	3,7
Veluwemeer	1,9	8,1	14,3	20,7 17,8	22,9	18,2	14,7	10,4	6,1 7,2	3,0
Wolderwijd	1,7	6,3	11,4	17,1 17,3	18,1	16,5	13,2	9,5	5,6 6,2	2,1
Eemmeer	1,9	6,5	11,4	14,9 15,0	16,5	16,3	12,2	9,0	6,0 6,1	2,4

4.4.3. Het lichtklimaat in de zuidelijke randmeren

In tabel 21 zijn de ongewogen en gewogen gemiddelde lichtintensiteiten gegeven per decade per meer. Het ongewogen gemiddelde is ook genoemd omdat, indien de randmeren niet volledig gemengd zijn, de gemiddelde lichtintensiteit van het produktieve deel (de zgn. eufotische zone) zal tenderen naar het ongewogen gemiddelde. Gezien de bouw van de meren (figuur 10) bestaat er waarschijnlijk een redelijke kans dat bij bepaalde windrichtingen het onderste deel van de vaargeul niet meegemengd wordt.

De gewogen gemiddelde lichtintensiteiten in augustus en september in de verschillende meren voldoen het beste aan de verwachting dat de gemiddelde diepte tot uiting dient te komen in de lichtintensiteit: het Drontermeer (1,15 m) dient een iets hogere gemiddelde lichtintensiteit te hebben dan het Veluwemeer (1,30 m); het verschil tussen Veluwemeer en Wolderwijd (1,60 m) dient wat groter te zijn dan tussen Veluwemeer en Drontermeer, en het Eemmeer (1,90 m) is het donkerst.

Dat deze verwachting met name in augustus en september uitkomt kan veroorzaakt zijn door:

1. het feit dat menging van de meren onderling dan nauwelijks voorkomt. Zo wordt het Drontermeer niet doorspoelt met Veluwemeerwater wat in oktober bij de peilverlaging wel gebeurt. De Oscillatoria-populatie in de randmeren in de (na)zomer is dus het meest autochtoon;
2. de gewogen gemiddelde lichtintensiteit ligt het dichtst bij de ongewogen gemiddelde lichtintensiteit in de zomer (tabel 21). Dit betekent, dat veranderingen in de $\bar{I}$ ten gevolge van (micro)stratificaties en destratificaties in deze periode minimaal zijn;
3. de Eemmeerpopulatie spoelt in de zomer minder uit dan in de winter;
4. de nazomer is de periode dat Oscillatoria agardhii de beste greep heeft op een aantal meren.

In tabel 22 zijn de lichtdosis per dag gegeven in plaats van de gemiddelde lichtintensiteiten. De verhouding tussen de grootste dagelijkse lichtdosis en de kleinste zijn, uitgaande van de decadegemiddelden, voor het Drontermeer tot en met het Eemmeer als volgt: 8,9 en 12,1 en 10,5 en 8,7, terwijl voor de instraling deze verhouding 13,7 is. Voor de gewogen gemiddelde lichtintensiteit bedragen deze verhoudingen voor de meren resp.: 5,4 en 6,7 en 6,1 en 4,8 en voor de instraling 7,1. Wat betreft de dosis ingestraald licht per dag treedt er in de loop van het jaar dus een grotere demping in de randmeren op dan voor de gemiddelde lichtintensiteit.

Het lichtklimaat in de randmeren wordt gunstig beïnvloed door de peilveranderingen in oktober en april. Een peildaling in oktober wil zeggen dat de gemiddelde lichtintensiteit dan groter wordt. Deze hogere gemiddelde lichtintensiteit is één der oorzaken dat de hoge biomassa waarmee de alg de winter ingaat niet al te snel daalt. En als dan in april het doorzicht zover toegenomen is, dat een te veel aan licht ontstaat voor de Oscillatoria agardhii populatie dan wordt het peil opgezet met als gevolg een lagere gemiddelde lichtintensiteit. Het is niet uitgesloten dat deze peilwisselingen een vrij belangrijke factor zijn in het waarborgen van de continuïteit van de alg. In sommige perioden is dit namelijk niet zo gemakkelijk.

Dit blijkt bij voorbeeld uit figuur 11 waarin aangegeven is hoeveel Oscillatoria agardhii individuen in het Wolderwijd van 1971 t/m 1976 aanwezig waren, afhankelijk van de watertemperatuur en de ongewogen en gewogen gemiddelde lichtintensiteit. De gemiddelde lichtintensiteit is verkregen uit de ingestraalde hoeveelheden van perioden van 20 dagen

(december t/m februari), 10 dagen (maart, april, oktober, november) en 5 dagen (mei t/m september) voor de bemonsteringsdata. De gewogen gemiddelde lichtintensiteiten zijn hier niet stuk voor stuk uitgerekend (met bovengenoemde I_0^1 , ϵ en Z) maar verkregen uit de diepte vlak voor de bemonsteringsdatum. Met deze diepte is, via interpolatie van de in tabel 20 genoemde procenten die elk bij een bepaalde diepte behoren, de gewogen $\bar{I}$ verkregen uit de ongewogen $\bar{I}$ door daar een bepaald percentage vanaf te trekken.

De laagste aantallen komen voor bij relatief hoge lichtintensiteiten en een temperatuur lager dan 12°C . Het voorjaar en de maanden januari en februari blijken de slechtste periode te zijn voor *Oscillatoria agardhii*. In het voorjaar als de lichtintensiteit toeneemt komen 2 andere *Oscillatoria*-soorten meer naar voren: *Oscillatoria redekei* en *Oscillatoria limnetica*. Van 1971 t/m 1976 komt *Oscillatoria redekei* 10 maal in aantallen voor groter dan $0,5 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$. En wel van maart t/m augustus. Van augustus t/m december komt het aantal minder dan $0,5 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$ even vaak voor als in de periode januari t/m juli, nl. 10 maal in elke periode. De *Oscillatoria limnetica*-aantallen zijn kleiner: 1 maal $1,0 - 2,0 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$ in maart, 4 maal $0,5 - 1,0 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$ (2 maal in mei, eenmaal in oktober) en 12 maal $0,0$ tot $0,5 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$ gelijk verdeeld over de voorjaars- en de naajaarsperiode. Opmerkelijk is wel dat de geringste aantallen *Oscillatoria agardhii* altijd nog in de klasse $0,5$ tot $1,0 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$ liggen, terwijl *Oscillatoria redekei* 9 maal en *Oscillatoria limnetica* 21 maal niet voorkomt.

Tabel 23. Gegevens over het lichtklimaat, de algenbiomassa en de algen-samenstelling in het IJsselmeer; 1976 Oscillatoria-dominantie, 1977 Scenedesmus dominantie

datum	tijd	ϵ	% uitdo- ving per 10 cm	SD	datum	temp. °C	SD	chl.a	DW	asrest	% Osc. spp
18- 5-'76		3,00	26	0.75	18- 5-'76	15.5	0.75	169	13,4	3,9	3
25- 6-'76	9.15	6,22	46	0.48	15- 6-'76	-	-	-	14,7	7,1	-
	11.30	5,44	42	0.48	5- 7-'76	24.0	0.32	261	21,8	3,8	97
	14.00	4,45	36	0.48							
27- 7-'76	9.30	4,28	35	0.48							
	11.45	4,77	38	0.48							
	14.45	3,36	29	0.48							
17- 8-'76		4,50	36	0.48	16- 8-'76	19.0	0.48	139	13,5	4,7	87
7- 9-'76	9.00	5,92	45	0.44							
	11.30	4,49	36	0.44							
	13.30	4,96	39	0.44							
8- 9-'76	9.00	4,35	35	0.50	30- 9-'76	15.0	0.70	87	7,7	2,4	91
	11.20	4,37	35	0.50							
	13.45	4,55	36	0.50							
					30-11-'76				4,0		54
26- 4-'77	9.00	1,46	13	0.95	25- 4-'77	8.5	0.95	31	3,2		4
	12.45	1,91	17	0.95	6- 6-'77				8,5		0
4- 8-'77	9.45	2,00	18	1.40	18- 7-'77				17,5		0
	11.30	2,15	19	1.40	8- 8-'77	18.0	1.40	123	6,0	3,0	
30- 8-'77	9.50	1,64	15	1.00	29- 8-'77	18.0	0.90	52	11,6	2,4	0
	13.45	1,59	14	1.00							
	15.00	1,48	14	1.00							
31- 8-'77	9.00	1,49	14	1.00							
	11.45	2,13	19	1.00							
	14.00	1,49	13	1.00							
					18-10-'77				8,6		0

4.4.4. Het lichtklimaat in het IJsselmeer tijdens Scenedesmus-dominantie en tijdens Oscillatoria-dominantie

Uit tabel 23 blijkt, dat met het dominant worden van Oscillatoria agardhii de extinctie coëfficiënt oploopt tot 4,0 à 6,0. Op één dag kan de extinctie coëfficiënt tijdens Oscillatoria-dominantie op dezelfde plaats nog uiteenlopen van 4,5 tot 6,2 (15/6) of 4,5 tot 5,9 (7/9) wat een vrij aanzienlijk verschil in lichtklimaat bewerkstelligt. Stelt men de gemiddelde lichtintensiteit ($\bar{I}$) bij $\epsilon = 4,5$ op $100\% I_0^1$, dan geeft een $\epsilon = 6,2$ $\bar{I} = 72\% I_0^1$, een achteruitgang van 28%.

Ook blijkt dat bij dezelfde Secchi-schijfwaarden uiteenlopende extinctie coëfficiënten kunnen behoren. Jacobs (1981) geeft als relatie tussen de extinctie coëfficiënten en de Secchi-schijfwaarde, berekend voor het IJsselmeer voor de jaren 1976 en 1977:

$$\epsilon^{0,95} \times SD = 1,93 \quad (r = 0,91).$$

In de Scenedesmusperiode van 1977 is de extinctie coëfficiënt veel geringer: de uitdoving bedraagt 14 tot 18% van het binnenkomende licht per 10 cm laagdikte, tegen 30 tot 40% tijdens Oscillatoria-dominantie. De verschillen in lichtuitdoving op één dag gemeten bedragen in 1977, uitgaande van b.v. $\epsilon = 1,5$ en $\epsilon = 2,0$, een achteruitgang van 25% van de gemiddelde lichtintensiteit ($\bar{I}$) t.o.v. I_0^1 . Men mag dus niet stellen, dat Oscillatoria agardhii het lichtklimaat beter "beheerst" dan Scenedesmus spp. Ten minste, in het IJsselmeer is dit niet het geval.

Om er achter te komen welke verschillen er per dag in het lichtklimaat kunnen optreden en wat de verschillen zijn tussen het lichtklimaat in het IJsselmeer, enerzijds tijdens Oscillatoria-dominantie, anderzijds tijdens Scenedesmus-dominantie, is tabel 24 opgesteld. Het lichtklimaat is in verschillende parameters tot uitdrukking gebracht.

Uit tabel 24 blijkt, dat tijdens helder weer de Oscillatoria-populatie 10 tot 25% (of 20 tot 25% bij cirkelvormige turbulentie) van de tijd doorbrengt bij meer dan $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lichtintensiteit en 50 tot 70% beneden $1 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Bij donker weer wordt de tijdsduur dat de alg bij meer dan $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ verkeert ongeveer gehalveerd. Scenedesmus daarentegen verkeert 10 tot 40% van de tijd, afhankelijk van het weer en de soort turbulentie, boven de $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lichtintensiteit en 15 tot 45% van de tijd bij minder dan $1 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Helder weer kan de tijdsduur boven $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ met 15% verlengen.

De essentie van tabel 24 is samengevat in tabel 25.

Tabel 24. Het lichtklimaat in het IJsselmeer in 1976 (Oscillatoria-dominantie) en 1977 (Scenedesmus-dominantie) op een heldere zomerse dag ($I_0^1 = 1.200 \mu E m^{-2} s^{-1}$) en een sombere zomerse dag ($I_0^1 = 300 \mu E m^{-2} s^{-1}$); uitgedrukt in ϵ , en de afstand waarover de lichtintensiteit met een factor 10 vermindert ($P 10 I$), en de gemiddelde lichtintensiteit ($\bar{I}$) en de proportionele (%) verblijftijden van de algen tussen bepaalde lichtintensiteiten, zowel bij loodrechte verticale turbulentie als bij cirkelvormige turbulentie

	ϵ	$P 10 I$	$\bar{I}$	Verticale turbulentie micro Einsteins $m^{-2} s^{-1}$					Cirkelv. turbulentie micro Einsteins $m^{-2} s^{-1}$				
				> 1000	>100	100	1	<0,01	> 1000	>100	100	1	<0,01
						tot 1	tot 0,01				tot 1	tot 0,01	
1976	3,5	0,66	76	1,1	15,8	29,4	29,4	25,6	7,3	26,3	21,9	18,3	33,6
helder	4,5	0,52	59	0,9	12,2	22,6	22,6	42,4	5,1	22,7	17,7	14,0	45,6
weer	5,5	0,42	48	0,7	10,0	18,6	18,6	52,8	4,3	19,7	15,4	11,8	52,9
1976	3,5	0,66	19	-	6,9	29,4	29,4	34,4	-	16,9	24,7	20,5	38,0
somber	4,5	0,52	15	-	5,3	22,6	22,6	48,4	-	15,8	21,0	15,1	48,0
weer	5,5	0,42	12	-	4,4	18,6	18,6	58,2	-	13,9	17,9	13,2	55,0
1977	1,50	1,54	178	2,7	36,9	63,1	-	-	11,2	42,1	57,9	-	-
helder	1,85	1,24	144	2,2	29,8	55,2	15,1	-	10,6	37,1	38,4	24,5	-
weer	2,20	1,05	121	1,8	25,1	46,6	28,1	-	8,7	33,4	30,6	36,0	-
1977	1,50	1,54	45	-	16,2	68,4	15,3	-	-	26,0	48,7	25,3	-
somber	1,85	1,24	36	-	13,1	55,4	31,3	-	-	23,3	38,7	38,0	-
weer	2,20	1,05	30	-	11,1	46,7	42,2	-	-	21,3	33,3	45,4	-

Tabel 25. De essentie van tabel 24 (voor parameters en dimensies zie tabel 24)

Loodrecht verticaal					Cirkelv. turbulentie		
ϵ	I_0^1	> 100	100-1	<1	> 100	100-1	<1
4,50	1.200	12	23	65	23	18	60
4,50	300	5	23	72	16	21	63
1,85	1.200	30	55	15	37	38	25
1,85	300	13	55	32	23	39	38

4.4.5. Het lichtklimaat in het Wolderwijd vergeleken met dat in het IJsselmeer

In het Wolderwijd is in 1978 veel aandacht besteed aan het meten van de primaire produktie en dus ook aan lichtmetingen. De extinctie coëfficiënten, verschillende malen per dag gemeten, zijn genoemd in tabel 26. De lichtperiode is in vijven verdeeld en alleen de extinctie coëfficiënten in de tweede, derde en vierde periode zijn gegeven. Deze extinctie coëfficiënten lopen uiteen van 5,3 tot 8,0. Een stijging van 5,3 tot 8,0 komt overeen met een daling van 44% van $\bar{I}$.

In het IJsselmeer bedroeg deze daling ($\epsilon = 3,36$ en $\epsilon = 6,22$) van $\bar{I}$ 46%. M.a.w. in de loop van een seizoen kan de uitdoving relatief in dezelfde mate veranderen in een ondiep en een diep Oscillatoria-water. Op deze wijze zijn echter de uitersten met elkaar vergeleken.

De volgende methode is beter: de gemiddelde lichtintensiteit behorend bij de mediaan van de extinctie coëfficiënten uit de tabellen 23 en 26 wordt op 100 gesteld. De andere gemiddelde lichtintensiteiten, altijd uitgedrukt in I_0^1 , worden berekend t.o.v. de gemiddelde lichtintensiteit behorend bij de mediaan. Dit wordt per jaar en per meer gedaan. Het beeld dat dan ontstaat is genoemd in tabel 27, uitgedrukt in procenten meer en minder, waarbij de gemiddelde lichtintensiteit van een jaar van het betreffende water op 100 is gesteld.

De negatieve afwijkingen in tabel 27 zijn gemiddeld: IJsselmeer 1976 - 20,7; IJsselmeer 1977 - 23,2; Wolderwijd 1978 - 9,5. De positieve afwijkingen zijn gemiddeld: IJsselmeer 1976 + 7,8; IJsselmeer 1977 + 0,7; Wolderwijd 1978 + 10,9.

Waarschijnlijk is er een jaarinvloed. Bovendien is het aantal dagen waarop per jaar de lichtintensiteit is bepaald niet zo groot. Toch bestaat de indruk dat in het Wolderwijd de gemiddelde lichtintensiteit per dag dichter om het zomergemiddelde schommelt.

Het lichtklimaat in het Wolderwijd in 1978 is vermeld in de tabellen 28 en 29. Uit tabel 28 blijkt dat de extinctie coëfficiënten niet alleen in de loop van de dag vrij constant zijn maar ook voor het gehele meer, ongeveer gelijk zijn. Een vergelijking met het lichtklimaat in het IJsselmeer in 1976 met het lichtklimaat in het Wolderwijd levert de volgende verschillen op:

1. De extinctie coëfficiënt varieert in het Wolderwijd in de loop van de dag minder.
2. De algen in het Wolderwijd brengen relatief meer tijd door bij de hogere lichtintensiteiten en in het IJsselmeer is dit het geval bij lage en zeer lage lichtintensiteiten.
3. De gemiddelde lichtintensiteit is in het Wolderwijd ruim twee maal zo hoog als in het IJsselmeer.
4. Algen in het IJsselmeer verblijven bij mooi weer en bij $\epsilon = 4,5$ 1 uur en 6 min. (vert. turb.) of 3 uur en 6 min. (cirkelv. turb.) bij meer dan $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lichtintensiteit als de verplaatsings-snelheid 1 meter per uur bedraagt. In het Wolderwijd blijven ze ($\epsilon = 6,1$) 49 minuten of 1 uur en 42 minuten boven deze lichtintensiteit. Op een sombere zomerse dag bedragen bovengenoemde tijden voor het IJsselmeer 30 min. (en 2 uur bij cirkelv. turb.) en voor het Wolderwijd 21 min. (en 1 uur en 6 min.).

Tabel 26. De extinctie coëfficiënt (gemeten in de perioden 2, 3 en 4 van de lichtperiode), de Secchi-schijfwaarde (SD) en de bio-massa-chl.a ($\mu\text{g l}^{-1}$), org.dr.gew. (mg l^{-1}) in het Wolderwijd in 1978

	2	3	4	SD	chl.a	DW
2 mei		6,44	6,21	0,23	194	26,2
3 mei	6,99			0,23	194	26,2
18 mei	6,38	5,82	5,83	0,23	198	28,8
15 juni	7,33	7,40	7,26	0,23	224	34,9
26 sept.	6,58	7,99		0,18	224	33,0
10 okt.		5,39	5,74	0,23	191	22,6
21 nov.	7,01	7,60	6,77	0,20	234	26,6

Tabel 27. De gemiddelde lichtintensiteit, uitgedrukt in procenten meer of minder t.o.v. de gem. lichtintensiteit behorend bij de mediaan van de extinctie coëfficiënt

IJsselmeer				Wolderwijd			
15-6-1976	9.15 uur -26,6	26-4-1977	9.00 uur + 2,7	Periode	2	3	4
	11.30 uur -17,3		12.45 uur -21,5	2 mei		- 2,2	- 6,0
	14.00 uur + 1,1	4-8-1977	9.45 uur -25,0	3 mei	+ 5,8		
29-7-1976	9.30 uur + 5,2		11.30 uur -31,2	18 mei	+ 3,2	+13,1	+12,9
	11.45 uur - 5,7	30-8-1977	9.50 uur - 8,5	15 juni	-10,0	-11,0	- 9,3
	14.15 uur +33,9		13.45 uur - 0,0	26 sept.	0,0	-17,6	
17-8-1976	0,0		15.00 uur + 1,3	10 okt.		+24,2	+14,7
7-9-1976	9.00 uur -24,0	31-8-1977	9.00 uur + 0,7	21 nov.	- 6,1	-13,4	- 2,8
	11.30 uur + 0,2		11.45 uur -29,6				
	13.30 uur - 9,3		14.00 uur + 0,7				
8-9-1976	9.00 uur + 3,5						
	11.20 uur + 3,0						
	13.45 uur - 1,1						

Tabel 28. De extinctie coëfficiënt in het Wolderwijd in 1978 op de meetpunten (figuur 1) A t/m E

C			B			A		
27-4	10.00 uur	6,1	10.20 uur	6,2	10.40 uur	6,1		
	12.10 uur	5,9	12.30 uur	6,1	12.50 uur	5,9		
	14.20 uur	5,7	14.40 uur	6,1	15.00 uur	6,0		
B			D			E		
28-4	8.30 uur	6,1	9.00 uur	6,4	9.30 uur	6,1		
	10.40 uur	5,8	11.00 uur	5,8	11.30 uur	6,2		
	13.50 uur	6,0	13.20 uur	5,9	12.50 uur	6,2		
C			B			A		
22-8	12.20 uur	6,6	12.35 uur	7,1	12.50 uur	6,9		
	12.25 uur	6,8	12.40 uur	7,4	12.55 uur	6,7		
	14.30 uur	7,0	14.45 uur	7,7	15.00 uur	8,0		
	14.35 uur	7,0	14.50 uur	7,9	15.05 uur	7,8		

Tabel 29. Het lichtklimaat in het Wolderwijd in 1978 (parameters: zie tabel 23) in de zomer bij helder weer ($I_0^1 = 1.200 \mu E m^{-2} s^{-1}$) en somber weer ($I_0^1 = 300 \mu E m^{-2} s^{-1}$)

	ϵ	P 10 I	$\bar{I}$	Verticale turbulentie micro Einsteins $m^{-2} s^{-1}$					Cirkelv. turbulentie micro Einsteins $m^{-2} s^{-1}$				
				> 1000	>100	100 tot 1	1 tot 100	< 0,01	> 1000	>100	100 tot 1	1 tot 100	< 0,01
helder weer	5,8	0,40	129	1,8	28,8	49,4	23,8	-	8,4	34,6	10,7	32,7	-
	6,4	0,36	117	1,8	24,3	45,0	30,7	-	8,4	32,7	30,9	36,4	-
somber weer	5,8	0,40	32	-	11,9	49,4	38,7	-	-	22,4	34,6	43,6	-
	6,4	0,36	29	-	10,6	45,0	44,4	-	-	20,6	32,7	46,7	-

4.5. Temperatuur

Wil men de temperatuur als habiteitsparameter voor *Oscillatoria agardhii* hanteren dan zijn de volgende twee onderzoeksresultaten van belang: de Q_{10} (de toename van de groeisnelheid over een traject van $10^{\circ}C$) bedraagt 3.5 à 3.6 (Foy, e.a. 1976; Ahlgren, 1978^b), en de optimale temperatuur is $28^{\circ}C$ (Van Liere, 1979). Een Q_{10} van 3.6 behoort tot de hoogste waarden die voor fytoplankton zijn gemeten. Genoemd onderzoeksresultaat leidt tot de hypothese dat zolang de temperatuur lager is dan $29^{\circ}C$ temperatuurstijgingen de groei van *Oscillatoria agardhii* meer doen toenemen dan die van andere algensoorten, uitgezonderd waarschijnlijk enkele andere *Oscillatoria*-soorten. Voor *Oscillatoria redekei* is namelijk eveneens een Q_{10} van 3.5 gemeten (Foy, e.a. 1976). Praktisch gezien komt het erop neer dat het gebruik van een meer als koelwater een verschuiving kan bewerkstelligen naar een fytoplanktonsamenstelling waarin de *Oscillatoria*-soorten meer voorkomen. De betekenis van de temperatuur op de primaire produktie en de ademhaling van de *Oscillatoria*-populatie in de randmeren wordt aangehaald in de discussie en in het hoofdstuk over successie. De berekeningen zijn namelijk niet zo ver gevorderd dat een duidelijke toepassing van de factor temperatuur op de *Oscillatoria*-habitat mogelijk is.

4.6. Conclusies

1. Uitgaande van $\text{PO}_4\text{-P}$ concentraties als norm voor fosfaatlimitatie is er in de Oscillatoria-wateren in Nederland niet vaak fosfaatlimitatie.

In het Wolderwijd echter geeft bovengenoemde norm aan dat er langdurig fosfaatlimitatie zou moeten zijn.

In het Wolderwijd is in 1978 met een veel betere methode (Zevenboom, 1980) bepaald dat er slechts 3 maanden fosfaatlimitatie is. Het Wolderwijd is het laagst belaste Oscillatoria-meer in Nederland. De verwachting is dan ook dat in de meeste Nederlandse Oscillatoriameren enkele weken per jaar fosfaat of stikstof de beperkende groeifactor is. Voor de rest van het jaar moet licht de groeibeperkende factor zijn.

2. Een belasting van $1 \text{ g P m}^{-2} \text{ jr}^{-1}$ is voor de westelijke randmeren waarschijnlijk voldoende om een continue Oscillatoria-populatie te handhaven, als deze er eenmaal is. Voor het opbouwen van een dominante Oscillatoria-populatie ter plaatse is waarschijnlijk een hogere fosfaatbelasting nodig.
3. Nadat vanaf juli 1971 in het Dronter- en Veluwemeer Oscillatoria agardhii continu dominant is, is de biomassa in de winters 1971-1972 en daarna aanzienlijk hoger dan in de winters vóór deze continue dominantie.
4. De verhouding gemiddelde zomerbiomassa: gemiddelde winterbiomassa bedraagt in de randmeren 1,5 à 2,0. In niet continu Oscillatoria-water van één tot twee meter diepte is deze verhouding in het algemeen veel groter. Tussen de jaarlijkse minima en maxima komt in de randmeren echter soms een factor 10 voor.
5. Door de hoge biomassa waarmee de randmeren de winter ingaan -in oktober wordt een tweede biomassapijk gemeten- blijft de continuïteit van de dominantie ook in de winter gewaarborgd.
6. In de maanden maart, april en mei is Oscillatoria redekei soms dominant boven Oscillatoria agardhii. Oscillatoria agardhii blijft in "geringe" mate aanwezig ondanks vrij hoge gemiddelde lichtintensiteiten.
7. Met de overgang van het zomer- naar het winterpeil in oktober verhoogt men de gemiddelde lichtintensiteit onder water; zo wordt in april de gemiddelde lichtintensiteit verlaagd door het opzetten van

het peil. Beide veranderingen zijn gunstig voor de populatie van *Oscillatoria agardhii*: het verhogen van de lichtintensiteit in oktober om de alg met geringe biomassaverliezen de winter door te helpen; het verlagen van de lichtintensiteit in april bewerkstelligt dat de alg niet verdrongen wordt door meer lichtminnende soorten. Het is niet te zeggen of de dominantie verbroken kan worden door het zomerpeil altijd te handhaven.

8. De biomassa in het voorjaar is minimaal na een flinke ijsperiode.

9. De gemiddelde lichtintensiteit ($\bar{I}$), verkregen na integratie van $I_z = I_0^1 e^{-\epsilon z}$, waarin I_z de lichtintensiteit op diepte Z (in meters) is, I_0^1 de lichtintensiteit direct onder de wateroppervlakte en

de extinctie coëfficiënt ($\epsilon = \ln \frac{I_0^1}{I_z}$), waarbij $\bar{I} = \frac{I_0^1 (1 - e^{-\epsilon z})}{z}$,

is een goede parameter ter identificatie van "het lichtklimaat".

10. Het is noodzakelijk om in zeer ondiepe wateren als de randmeren met een gewogen $\bar{I}$ te rekenen. In deze gewogen $\bar{I}$ is de opbouw van het meer verdisconteerd. Het is dan noodzakelijk de volumeprocenten van een aantal waterschijven te kennen. De gewogen $\bar{I}$ is altijd kleiner dan de ongewogen $\bar{I}$ omdat beneden de gemiddelde waterdiepte nog een aanzienlijk percentage van de totale waterhoeveelheid voorkomt.

11. Ten tijde dat de dominantie van *Oscillatoria agardhii* het grootst is, nl. in de nazomer, is de gemiddelde (gewogen) lichtintensiteit ($\text{cal. cm}^{-2} \text{h}^{-1}$) en de gemiddelde diepte gegeven en de ϵ tussen ()

als een index per decade bepaald ($\epsilon = \frac{I_0^1}{\bar{I} \cdot z}$):

	Drontermeer	Veluwemeer	Wolderwijd	Eemmeer	IJsselmeer
3e dec. aug.	1,13 (100)	1,09 (91)	0,98 (83)	0,90 (75)	0,59 (49)
2e dec. sept.	0,90 (100)	0,87 (92)	0,79 (82)	0,75 (73)	0,47 (49)
gem. diepte	1,15	1,30	1,60	1,90	4,50

De cijfers duiden aan, dat de gemiddelde diepte perfect tot uiting komt, ook via ϵ , in de gemiddelde lichtintensiteit.

12. Ondanks vrij aanzienlijke verschillen van jaar tot jaar in instraling in zekere perioden, blijken de doorzichtcijfers in deze perioden, per meer bezien, min of meer gelijk. Hieruit is de conclusie getrokken dat de *Oscillatoria*-populatie zeer traag reageert op ver-

schillen in instraling, die immers van dag tot dag een factor 5 kunnen verschillen. Dit trage reageren van de populatie wordt toegekend aan de lange generatieduur. *

13. In het IJsselmeer was in de zomer van 1977 bij *Scenedesmus*-dominantie de gemiddelde lichtintensiteit ($\bar{I} = \frac{I_0}{\varepsilon z}$) twee en een half maal zo hoog als in 1976 bij *Oscillatoria*-dominantie.
14. De *Oscillatoria*-algen in het IJsselmeer brengen -bij goede verticale menging- 60 tot 70% van de tijd door beneden een lichtintensiteit $1 \mu E m^{-2} s^{-1}$.
15. De gemiddelde lichtintensiteit in het Wolderwijd is ruim twee maal zo hoog als in het IJsselmeer tijdens *Oscillatoria*-dominantie.
16. Het lichtklimaat in het Wolderwijd is "vaster" dan in het IJsselmeer:
 - a. de extinctie coëfficiënt varieert in de loop van de dag minder in het Wolderwijd;
 - b. verschillen in de dagelijkse instraling veroorzaken in het IJsselmeer grotere verschillen in de absolute tijdsduur van aanwezigheid van de algen bij hoge lichtintensiteiten (b.v. bij $I > 10 \mu E m^{-2} s^{-1}$);
 - c. de verticale menging in een ondiep water is beter dan van een dieper water, waar eerder microstratificaties voor zullen komen.
17. Een temperatuurstijging doet de groei van *Oscillatoria*-soorten sneller toenemen dan die van de meeste andere fytoplanktonsoorten.

* Loogman (1982) heeft gevonden dat *O. agardhii* een zeer flexibele koolhydraatopslagsnelheid en -verbruiksnelheid heeft. "Traag reageren" wil dan zeggen dat grote verschillen in de aangeboden dagelijkse energie "weggewerkt" worden, zodat de groei onafhankelijker wordt van het aantal uren zon per dag.

(Loogman, J.G. 1982. Influence of photoperiodicity on algal growth kinetics, thesis, Universiteit van Amsterdam).

5. Successie*

Het veranderen van de soorten samenstelling van het fytoplankton kan gebeuren door successie (succession) en door menging met ander water (sequence). Onder successie verstaan we de verandering van de soorten-samenstelling ten gevolge van fysische (licht, temperatuur), chemische (voedingsstoffen, waterkwaliteit, toxinen) en biologische (competitie, zoöplankton) veranderingen binnen een bepaalde watermassa. Successie is dus een autochtoon verschijnsel. De allochtone sequence blijft hier voorlopig buiten beschouwing.

De genoemde fysische, chemische en biologische factoren die successie bewerkstelligen kunnen ook anders ingedeeld worden: in allogene en autogene factoren. Allogene factoren - zoutgehalte, temperatuur, licht, turbulentie en antropogene stoffen - worden niet gereguleerd door het organisme. Bij autogene factoren - levenscyclus, voedingsstoffen, waterkwaliteit, excreties en predatie - is dat tot op zekere hoogte wel het geval. Bovendien worden sommige autogene factoren door het trofie-niveau gereguleerd.

De specifieke factoren zoutgehalte, turbulentie, waterkwaliteit en excreties worden (voorlopig) buiten beschouwing gelaten omdat de betekenis daarvan op het zoetwaterplankton en met name op het voorkomen van *Oscillatoria agardhii* niet duidelijk is (Smayda gaat bovendien uit van mariene exosystemen). Het zoutgehalte van de in dit rapport besproken meren ligt binnen nauwe grenzen ($100-300 \text{ mg Cl}^{-1} \text{ l}^{-1}$). De waterkwaliteitsbetekenis (macro ionen) op de successie moet ook beperkt zijn

a) omdat de IJssel de voornaamste waterbron is en b) nog belangrijker omdat de eutrofiëring overal heeft plaats gevonden.

Dan blijven over de specifieke factoren temperatuur, licht, antropogene stoffen, levenscyclus, voedingsstoffen en predatie. Welke invloed toxische stoffen op de diverse planktonsoorten hebben is in het algemeen onvoldoende bestudeerd. Van de antropogene stoffen worden daarom alleen de nutriënten in beschouwing genomen.

* Als leidraad en toetssteen heeft gefungeerd:

J.M. Smayda, 1980. Phytoplankton species succession, in: The physiological ecology of phytoplankton, ed. I. Morris p. 493-570.

Waarschijnlijk zijn voedingsstoffenconcentraties en predatie door zoöplankton het beste beschreven als factoren die de successie reguleren. Een bestaande (dominante) algensoort verandert zijn omgeving. Bepaalde voedingsstoffen worden uitgeput en successie vindt plaats met soorten die een hogere affiniteit t.o.v. het limiterende nutriënt hebben. Op die manier veroorzaakt groei een verzwakking van de positie van een betreffende algensoort binnen het systeem.

Groei versterkt de positie van *Oscillatoria agardhii* omdat de lichtintensiteit geringer wordt en er geen soorten zijn die de alg eruit groeien bij een nog lagere lichtintensiteit. In het natuurlijke niet verontreinigde oppervlaktewater is er altijd een geringe nis-overlap geweest tussen de voorkomende algensoorten met betrekking tot de voedingsstoffen fosfaat en nitraat. Ten gevolge van deze kleine nis-overlap is de interspecifieke (tussen verschillende algensoorten) regulatie altijd buitengewoon groot geweest. Door toenemende eutrofiëring is de competitie met betrekking tot het bemachtigen van voldoende voedingsstoffen als successiefactor van steeds geringere betekenis geworden. En in bepaalde wateren waarschijnlijk grotendeels zelfs geheel verdwenen. Het is bij voorbeeld de vraag of siliciumuitputting de reden is dat de kiezelalgen in het voorjaar verdwijnen. Het verdwijnen van de kiezelalg *Stephanodiscus hantzschii* en de opkomst van de blauwalg *Oscillatoria agardhii* wordt door Jones (1977) als volgt verklaard: de respiratie van de eerste stijgt met een factor 4,2 bij 10°C verhoging, die van de laatste met een factor 2,6. Is het koud dan is de groei van de kiezelalg groter omdat zijn respiratie groter is. De respiratie van de blauwalg is zo klein dat onvoldoende energie aanwezig is om de gevormde assimilaten te transporteren en om te zetten in celmateriaal.

Stijgt nu de temperatuur dan zal op een gegeven moment de respiratie van de kiezelalg de brutoproduktie overtreffen. De alg verdwijnt en wordt opgevolgd door soorten die bij die temperatuur een gunstiger produktie-respiratieverhouding hebben. Op die manier wordt de kleine kiezelalgenpiek in het voorjaar in de randmeren door een stijgende temperatuur weggenomen. Waarschijnlijk zijn de kiezelalgen te kort aanwezig om ontwikkeling van zoöplankton tot stand te brengen. Zijn opvolger, de blauwalg *Oscillatoria agardhii*, wordt nauwelijks door zoöplankton gepredateerd (De Bruin, 1980).

In welke mate *Scenedesmus div.sp.*, de voorganger van *Oscillatoria*

agardhii in de randmeren en ook van de *Oscillatoria*-populatie die opbloeiëde in het IJsselmeer in 1974 en 1976, zwaarder gepreëdeerd worden dan de blauwalgen en *Oscillatoria* agardhii en *Aphanizomenon flos aquae*, beide draadalgen, is niet precies bekend. Deze predatie in de successie binnen de planktongemeenschap van het IJsselmeer zal ongetwijfeld een rol spelen, al was het alleen maar om te voorkomen dat de *Oscillatoria* agardhii dominant wordt.

In welke mate zoöplankton, vaak bestaande uit passieve filtreerders, door slib geremd wordt in zijn ontwikkeling is ongetwijfeld van belang voor de snelheid waarmee blauwalgen groenalgen opvolgen. Zuiver theoretisch is het dan mogelijk dat binnen een langdurige rustige periode in een slibrijk water een snellere successie van groen- naar blauwalgen tot stand komt wegens het ontbreken van voldoende zoöplankton. Wat dit laatste betreft is het frappant dat vis de verhouding fyto-zoöplankton in een diep stabiel *Oscillatoria*-meer niet verandert (Braband e.a., 1979).

De meren in het IJsselmeergebied zijn ondiep en er is verondersteld dat de verticale menging homogeen is en b.v. microstratificaties niet voorkomen. Verticale migratie en het beschikken over een bepaald drijfvermogen, beide factoren die successie kunnen beïnvloeden, komen binnen het IJsselmeer ecosysteem alleen aan de orde voor zover het de blauwalg *Microcystis aeruginosa* betreft (Mur, pers. meded.). Over ziektes en parasitaire aantastingen als regulerende factoren in de fytoplankton-successie is weinig bekend.

Als binnen een fytoplanktongemeenschap ten aanzien van successie de nutriëntconcentraties en het zoöplankton een kleine rol spelen, factoren als verticale migratie en drijfvermogen wegvallen, en bovendien de waterplanten als competitie-element verdwenen zijn, dan is het aantal regulaire mechanismen dat successie bewerkstelligt buitengewoon klein geworden. De informatie is minimaal: het vlechtwerk van hoofden en zijwegen waarlangs de energie stroomt en op veel plaatsen reacties en terugkoppelingsmechanismen aan de gang zet, versnelt, vertraagt of stopt, is buitengewoon simpel ten aanzien van systemen waarbinnen bovengenoemde factoren wel de successie beïnvloeden. Er blijven in het *Oscillatoria*-systeem waarschijnlijk maar twee regulerende factoren over: licht en temperatuur.

Zoals reeds gezegd bestaat een natuurlijke fytoplanktoncoenose uit een

groot aantal algensoorten met een grote nis overlap ten aanzien van een aantal specifieke factoren. Deze grote nis overlap heeft snelle wisseling tussen de soorten tot gevolg. In een *Oscillatoria*-systeem bestaat nauwelijks successie. De nis overlap moet dan zeer klein zijn, of: *Oscillatoria agardhii* heeft over een groot traject betreffende de factoren temperatuur en licht een monopoliepositie. Een kleine nis overlap kan inhouden dat een aantal specifieke eigenschappen zijn ontwikkeld binnen een vrij grote range van die parameters waarvoor die kleine nis overlap geldt. Het monopolie wordt verkregen met behulp van de zeer lage onderhoudsenergie, en de eigenschappen die ontwikkeld zijn over een grote licht-temperatuur-range zijn de volgende:

1. het vermogen om bij lage lichtintensiteiten relatief veel te produceren. Bij hogere Secchi-schijfwaarden neemt dit vermogen af;
2. het vermogen om de P-max te bereiken binnen de range van 20 tot 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$;
3. het vermogen om weinig of zeer veel te respireren (er zijn dagen met bijna geen respiratie gemeten, en dagen met een respiratie die veel groter is dan de zuurstofontwikkeling in de lichte flessen);
4. het vermogen om bij nutriëntenlimitatie de verhouding vers gewicht: drooggewicht, dus het volume, te vergroten (het Wolderwijd geeft wat dit betreft een zwakke -gering aantal gegevens- aanwijzing).

Alle bovengenoemde factoren beïnvloeden de biomassa en dus het licht-klimaat. Het ontbreken van informatie betreffende bovengenoemde vermogens van andere algensoorten maakt de theorie wat speculatief. Ook is het niet bekend welke betekenis er moet worden gehecht aan de temporele variatie in de trichoomlengte van de *Oscillatoria* spp., met name wat betreft de relatie biomassa: zelfbeschaduwning. Deze variatie in trichoomlengte loopt overigens wel in fase voor de verschillende *Oscillatoria*-soorten (Bij de Vaate, pers. meded.), zodat de ene soort de andere niet kan overvleugelen door een faseverschil in de verhouding trichoomlengte-biomassa.

Wel kunnen de absolute verschillen in trichoomlengte tussen de verschillende soorten in de competitie, een overigens niet bekende, rol spelen.

De temporele variatie (instraling, temperatuur) is niet in staat de dominantie van de alg in de zgn. continu *Oscillatoria*-wateren te verbreken. Nu is de invloed van één factor op de successie o.a. afhanke-

lijk van de mate waarin de soort is geadapteerd aan veranderingen in deze factor. Het aanpassingsvermogen aan veranderingen in de lichtintensiteit is waarschijnlijk zeer groot (Van Liere, 1979) - ook hier ontbreekt het referentiekader omdat de invloed van de factor licht op te weinig algensoorten onderzocht is -, en ook zijn de reacties van de alg op veranderingen in lichtintensiteit temperatuur afhankelijk, zoals uit onderzoek van Zimmerman (1969) is gebleken.

Men kan stellen, dat de allogene specifieke factor licht bij *Oscillatoria*-dominantie overgaat in een autogene factor. Ook zullen de zgn. microhabitats die ontstaan door kortdurende heterogeniteit in fysisch, chemisch en biologisch opzicht -in mariene ecosystemen een van de belangrijkste oorzaken van de diversiteit van een planktoncoenose (Smayda, 1980)- in een meer waarin *Oscillatoria* dominant is niet van betekenis zijn. Deze verschillen zijn zo klein dat ze binnen de *Oscillatoria* habitat liggen. Of deze verschillen worden door uitwisseling zo snel opgeheven dat de passende algensoort zich niet kan ontwikkelen.

Aan het bovengenoemde wordt de volgende stelling ontleend: een grote nis overlap heeft tot gevolg, dat de interspecifieke regulatie groot is, en een kleine nis overlap heeft tot gevolg dat de intraspecifieke zelfregulatie groot is.

6. Discussie

De theorievorming over de habitat van *Oscillatoria agardhii* kan niet tot stand komen zonder inzicht in de produktiecurven en respiratiekolommen zoals die gemeten zijn in de randmeren. Voor de gedachtevorming over de betekenis van de lichtuitdoving voor de brutoproduktie en respiratie, en om de diverse vormen van de produktiecurve in verhouding tot de gemiddelde diepte van een meer weer te geven zijn in figuur 12 4 produktie- en respiratiemetingen gegeven, waarvan er 2 gefingeerd zijn. Het lichtverloop, dat voor de figuren a, b en d gelijk is, is ingetekend in de figuren b en c. De dagwaarden die in tabel 30 voorkomen (P_g en R) zijn naast de incubaties die weergegeven zijn in figuur 12a en 12b met een tweede incubatie van 2 uur gedurende de middag berekend. Gekozen is voor een dag (2 juni) waarop de brutoproduktie iets groter is dan de ademhaling, wat naar wordt verwacht het algemene beeld in *Oscillatoria*-meren is.

Tabel 30. Parameters behorend bij figuur 12

Figuur 12	a	b	c
Datum	2/6	1/9	
doorzicht	30 5,8	21 6,1	45 3,4
I_{inc} cal cm ⁻²			
(p.a.r.)	4,3	3,4	
Temp. °C	20,7	17,3	
DW (mg l ⁻¹)	27,5	37,7	20
chl.a (µg l ⁻¹)	182	222	130
P_g m ⁻² d ⁻¹	16,8	9,8	15
R m ⁻² d ⁻¹	16,3	11,5	7
P_{max} m ⁻² d ⁻¹	30,1	18,5	

De figuren 12a en 12b zijn tot stand gekomen na de volgende metingen (uitgaande van de incubatie op 2/6): het initiële zuurstofgehalte is om 9.00 uur gemeten in de zwarte flessen die op 20 cm en 100 cm diepte geïncubeerd worden. Aangenomen is dat het initiële zuurstofgehalte in

de lichte flessen gevormd is door de rechterzijde van de ademhalingskolom. Om 11.00 uur eindigt de incubatie en wordt het zuurstofgehalte in de lichte flessen en in de beide zwarte flessen weer gemeten. Vergelijken we de curven van 2/6 en 1/9 met elkaar dan is op 2/6 11% van $P_g d^{-1}$ beneden $z\ 1\% I_0^1$ geproduceerd en op 1/9, een dag met minder doorzicht, was dit 17%. De ϵ 's verschillen minder van elkaar dan de doorzichten, waaruit volgt, dat de formule $z\ 1\% I_0^1 = 3,2\ SD^{-7}$ een benadering is waarvan af en toe afgeweken wordt. De gemiddelde hoeveelheden ingestraalde energie in de verticaal onder water gedurende de beide incubaties bedragen 4,3 en 3,4 cal. cm^{-2} . De netto-productie bestaat uit de bruto-productie min de ademhaling. In figuur 12 is dit het bovenste blanke oppervlak tussen de produktiecurve en de ademhalingskolom verminderd met het gearceerde deel van de ademhalingskolom. Als nu de produktie op 2/6 een positief saldo oplevert ($16,8 - 16,3 = 0,5\ gO_2\ m^{-2}\ d^{-1}$) verwacht men dit ook op 1/9 omdat het gearceerde deel van de ademhalingskolom beduidend kleiner is dan het blanke oppervlak van de produktie. Dit is echter niet zo en wordt veroorzaakt doordat de ademhaling 24 uur per dag doorgaat, terwijl de lichtperiode op 1/9 ongeveer 13,5 uur duurt tegen 16.0 uur op 2/6.

Figuur 12c stelt een produktiecurve en ademhalingskolom voor die de volgende verschillen toont met de Oscillatoria-curven in figuur 12a en 12b:

1. de produktie loopt door tot $z\ 1\% I_0^1$;
2. de P_{max} per biomassa-eenheid, de zgn. specifieke P_{max} , is groter;
3. de ademhalingskolom is dunner door de geringere biomassa, maar de specifieke ademhaling is groter omdat de onderhoudsenergie groter is;
4. er blijft relatief gezien meer over van de bruto-productie; een deel van de netto-productie is voor de zoöplanktonconsumptie bestemd.

Blijven de eigenschappen van het fytoplankton in figuur 12c gehandhaafd en neemt de biomassa toe dan ontstaat theoretisch de situatie in figuur 12d. Dit is echter praktisch niet mogelijk omdat de ademhaling per dag dan wel groter is dan de bruto-productie.

Nu is aangetoond met metingen in het IJsselmeer dat ook Scenedesmus-soorten beneden de lichtgrens van $z\ 1\% I_0^1$ nog produceren (R.I.J.P., interne gegevens). Vermoedelijk ligt de produktiecapaciteit van Scenedesmus-soorten bij zeer lage lichtintensiteit tussen die van

Oscillatoria agardhii en lichtminnende soorten in. In theorie zou het volgende mogelijk kunnen zijn: fytoplankton dat geconsumeerd wordt door zoöplankton heeft een hogere specifieke groei dan *Oscillatoria agardhii*. Wordt de biomassa groter dan komen meer algensoorten voor die meer kunnen produceren bij de lage lichtintensiteiten. De $P_{\max}$ schuift naar boven in de verticaal en wordt groter, de specifieke $P_{\max}$ wordt kleiner. Het verlies van de kleinere specifieke $P_{\max}$ wordt gecompenseerd door de diepere penetratie van de bruto-productie (gezien in de ruimte) en door de langere dag (gezien in de tijd). En mogelijk door de kleinere onderhoudsenergie. Indien er planktonsoorten zouden bestaan die alle genoemde combinaties in een glijdende schaal zouden vertonen, is het mogelijk dat die planktonsoort overblijft die totaal niet wordt gepredeerd en die een minimale onderhoudsenergie heeft naast een minimale groei-energie.

Een minimaal netto-overschot ontstaat indien de produktie bijna in zijn geheel verademd wordt. Een brede ademhalingskolom duidt op een grote biomassa; des te groter naarmate de onderhoudsenergie (en de groei-energie) kleiner is. Een maximale zelfbeschaduwning gaat dan gepaard met een geringe dagelijkse groei, en dus met een lange generatieduur van de algensoort.

De glijdende schaal waarover gesproken is zal echter al vrij snel ontbreken als het gaat om toe- en afnemende predatiedruk door zoöplankton. Er zijn, naast andere in dit rapport reeds genoemde aspecten, ook elders resultaten gevonden die bovengenoemde theorie op bepaalde punten ondersteunen. Findenegg (1965) heeft aangetoond dat *Oscillatoria rubescens* van een groot aantal planktonsoorten die voorkomen in Oostenrijkse alpenmeren de laagste groeisnelheid had en de geringste biomassaverliezen. Er blijken ook schaduwminnende mariene diatomeeënsoorten te zijn met het vermogen om bij zeer lage lichtintensiteit een relatief hoge produktie te halen (Falkowski and Owens, 1978). Smith (1979) heeft voor 58 Noord-Amerikaanse meren berekend dat $V = 0,413 \text{ chl.}a \text{ } P_{\max}$, waarbij V de dagelijkse bruto-productie is per volume-eenheid in de eufotische zone. Een aantal Europese meren (Lake Norrviken, Long Neagh en Lake Gorsjoen) hadden een veel te lage V , hetgeen toegekend moet worden aan de lagere specifieke $P_{\max}$ van de algensoorten in deze meren (Smith oppert een andere mogelijkheid: het chlorofyl-*a* gehalte in deze meren is niet goed bepaald). De genoemde drie meren tonen alle *Oscillatoria*-dominantie (Ahlgren, 1978; Jewson, 1976; Jalff and

Knoechel, 1978). Past men de formule van Talling (1957) toe op de bruto-produktiecurve van *Oscillatoria agardhii* in de randmeren dan is de berekende $P_g \text{ m}^{-2}$ gemiddelde 20% lager dan de gemeten $P_g \text{ m}^{-2}$ (het was slechts in 18 gevallen mogelijk de formule van Talling toe te passen op 368 incubaties, o.a. omdat aan de voorwaarde van lineariteit tussen P_g en I in het onderste deel van de curve moet worden voldaan). Talling's formule is ontstaan uit metingen met *Asterionella formosa* en blijkt in veel diepe meren (Gächter, 1972; Rohde, 1967) maar ook in ondiepere meren (Jewson, 1976; Bindloss, 1974) zelfs bij *Oscillatoria*-dominantie te voldoen. De P_{max} in de randmeren is echter te laag.

Faafeng e.a. (1981) hebben waargenomen dat het zoöplankton in een *Oscillatoria*-meer uit kleine individuen bestond ten gevolge van het verdwijnen van het herbivore zoöplankton (filter feeders) en de grotere carnivorensoorten door hevige predatie door voorn. Zij zien in de terugkomst van de grotere zoöplanktonsoorten het middel om tot een sanering van *Oscillatoria*-meren te komen. Daarnaast opperen zij natuurlijk ook de mogelijkheid dat dit zoöplankton pas terugkeert als de geschikte fytoplanktonsoorten er weer zijn. Proeven met enclosures zonder vis moeten uitwijzen of vermindering van de predatiedruk op het zoöplankton de grotere carnivorensoorten doet terugkomen.

In de nazomer van 1979 heeft in het Wolderwijd zoöplanktononderzoek plaatsgevonden (De Bruin, 1980). Zowel in verticale als in horizontale richting bleek het zoöplankton homogeen verdeeld te zijn. Wolkvorming is niet geconstateerd. Gemiddeld kwamen 226 individuen per liter voor. *Acanthocyclops vernalis* v. *americanus* March en *Bosmina coregoni* Baird waren de meest voorkomende soorten. Met een begrazingsproef is in het laboratorium gevonden dat het Wolderwijd zoöplankton het fytoplankton niet in dichtheid deed afnemen. Dit was wel het geval bij toevoeging van *Daphnia magna* Straus, een soort die nauwelijks voorkomt in het Wolderwijd. Een individu at 0,01 mg DW fytoplankton per dag.

Er is waarschijnlijk een lichte predatiedruk op het fytoplankton in het Wolderwijd. Deze druk is zeer homogeen over het totale meer verdeeld en is waarschijnlijk ook daardoor geen belemmering voor de zelfregulatie van het lichtklimaat door de algen.

Uit figuur 13 blijkt, dat de biomassa in de randmeren goed past in de chlorofyl-a-dieptekromme van andere *Oscillatoria*-wateren (de bronnen

bij figuur 13 zijn dezelfde als die genoemd in tabel 31). Het is duidelijk dat het chlorofyl-a gehalte in de zomer binnen brede marges kan fluctueren. Kenmerkend is de daling van het chlorofyl-a gehalte indien *Oscillatoria agardhii* voor het grootste deel (Lake Norrviken van 1969 tot 1976) of geheel (Lake Washington van 1964 tot 1973) verdwijnt. De chlorofyl-a-dieptekromme ligt in *Oscillatoria*-meren dus een niveau hoger dan in niet *Oscillatoria*-meren.

Hogere chlorofyl-a gehalten gaan gepaard met een grotere lichtuitdoving. In tabel 31 is dit duidelijk te zien aan de toenemende ϵ bij geringere gemiddelde dieptes.

Zoals in 4.4.5. is geconstateerd blijkt hier als algemene regel dat grotere diepte leidt tot een hogere $Z : Z\ 1\%$ verhouding. Een langdurige aanwezigheid boven de 1% lichtgrens wordt "gecompenseerd" door een naar verhouding nog langduriger verblijf beneden deze lichtgrens.

Tabel 31. De extinctie coëfficiënt (ϵ), de gemiddelde diepte van het meer (Z), de diepte waarop $1\% I_0^1$ voorkomt (Z 1%), de relatie meerdiepte : diepte $1\% I$ (* - 1% grens berekend met de formule: $Z\ 1\% I_0^1 = 3,2 \times SD\ (cm) - 7$)

meer	ϵ	Z	Z 1%	Z/Z 1%	Dominantie	Bron
Lough Neagh	2,8	8,6	1,65	5,2	<i>O.agardhii</i>	Jewson, 1976
Lake Noorviken	4,2	5,4	1,10	4,9	"	Ahlgren, 1970
IJsselmeer 1976	4,5	4,5	1,02	4,4	"	R.IJ.P.
IJsselmeer 1977	2,0	4,5	2,30	2,0	<i>Scenedesmus</i>	R.IJ.P.
Loch Leven	*	3,9	1,50	2,6	<i>O. redekei</i>	Bindloss, 1974
Langeraarse Plassen	*	2,0	0,89	2,2	<i>O.agardhii</i>	Schmidt van Dorp 1978
						Hosper e.a., 1980; Klapwijk, 1981
Wolderwijd	6,5	1,6	0,70	2,3	<i>O.agardhii</i>	R.IJ.P.
Nieuwkoopse Plassen	*	1,5	1,37	1,1	<i>O. div. sp.</i>	Hosper e.a., 1980; Klapwijk, 1981
Veluwemeer	8,0	1,2	0,58	2,1	<i>O.agardhii</i>	R.IJ.P.

De *Oscillatoria*-dominantie in de diepe meren is slechts tijdelijk aanwezig: in juli en augustus (Lough Neagh), in zomer en nazomer (Lake Norrviken) en in Loch Leven in het najaar van 1968 en de voorzomer van 1969 (Bailey-Watts, 1974). In tabel 31 is het lichtklimaat van Loch

Leven afkomstig van de *Oscillatoria* redekei top in juni 1969.

De Nieuwkoopse Plassen wijken af. Hoewel het percentage *Oscillatoria* div.sp. meestal hoger is dan 50% is het percentage *Oscillatoria* agardhii meestal lager dan 25 (Klapwijk, pers. meded.). Bovendien is de betrouwbaarheid van de extinctie coëfficiënt (berekend uit het gemiddelde Secchi-schijfwaarde in de zomer) kleiner dan in de meren waar in deze berekend is met behulp van het gemeten lichtintensiteitsverloop onder water. Ook kan de achtergrondextinctie (de uitdoving veroorzaakt door de vloeistof; opgeloste humuszuren zijn hierin b.v. van belang (zie Yentsch, 1980)) in de Nieuwkoopse Plassen anders zijn dan b.v. in het Wolderwijd waar meer dan 90% van de extinctie door het fytoplankton wordt veroorzaakt (Berger, in voorber.).

Genoemde tijdelijke aanwezigheid van *Oscillatoria* spp. in veel meren moet verklaard kunnen worden met de dan ingestraalde hoeveelheid licht en de heersende watertemperatuur. De Q_{10} voor de groei is namelijk een andere Q_{10} dan die voor de bruto-produktie of die voor de ademhaling. Komt in meren met een gemiddelde diepte kleiner dan 2.5 m *O. agardhii* soms continu voor, in eutrofe meren dieper dan 2.5 m komt de alg vaak alleen in de (na)zomer opzetten. De temperatuur is hoog genoeg, de ingestraalde hoeveelheid licht is niet al te hoog en voedingsstoffen zijn dan meestal voldoende voorhanden. Daalt de temperatuur dan verdringen kiezelalgen meestal de *Oscillatoria* soorten. Stijgt de lichtintensiteit dan is de hogere $P_{\max}$ van meer lichtminnende algensoorten doorslaggevend en verdwijnt *Oscillatoria*.

Uit ademhalings- en produktiemetingen in de randmeren van Flevoland blijkt dat de $P_{\max}$ uitstekend gecorreleerd is met de temperatuur (de correlatiecoëfficiënt is meestal groter dan $r = 0.90$). Theoretisch dient deze goede correlatie ook aanwezig te zijn: het plafond in figuur 8 is afhankelijk van de snelheid waarmee de assimilaten getransporteerd worden en omgezet worden in celmateriaal. De energie wordt geleverd door de ademhaling, en deze dient goed gecorreleerd te zijn met de temperatuur. De bruto-produktie per m^2 blijkt in de randmeren ook sterk gecorreleerd te zijn met de temperatuur. Hoewel de temperatuur in de meeste produktieformules indirect, nl. via $P_{\max}$, ingebracht is wordt deze temperatuur-invloed daarbij onderschat en de betekenis van het licht overschat. Waarschijnlijk omdat de produktiecurve sterk licht-bepaald is, is men veelal van mening dat de produktie per m^2 ook sterk licht bepaald moet zijn. Het is de vraag in hoeverre dit juist is, ge-

zien de adaptie aan de heersende lichtintensiteit, en verschijnselen als fotorespiratie en foto-inhibitie. Zeer belangrijk is het onderzoeksresultaat van Loogman (proefschrift in wording): verkleint men de licht:donkerverhouding voor 0. agardhii dan ziet de alg na adaptie kans in een kortere lichtperiode met een minimale duur van 8 uur dus met een kleinere lichtdosis, dezelfde hoeveelheid assimilaten door middel van fotosynthese te vormen. In de cellen neemt de fotosynthese-activiteit toe ten koste van de respiratie-activiteit.

De gemeten ademhaling in de randmeren is zeer wisselvallig: ze varieert in de loop van de dag, kan op sommige dagen zeer groot, en dan weer minimaal zijn.

De primaire produktie en ademhaling van meer dan 200 incubaties zijn onderzocht op een eventuele relatie met andere factoren: de temperatuur, de onder- of oververzadiging van het zuurstofgehalte in de flessen aan het eind van de incubatie, de PO_4 -P concentratie in het open water, de NO_3 -N concentratie, de ingestraalde hoeveelheid licht op de vorige dag. Significante relaties zijn nauwelijks gevonden. Wel oefent dat verzadigingspercentage met zuurstof aan het eind van de incubatie invloed uit op de grootte van de bemeeten ademhaling.

De ademhaling is dan ook alleen met zeer frequent meten over 24 uur minstens één dag per week met voldoende nauwkeurigheid te berekenen op jaarbasis. Dit is ook elders nooit gedaan. Het gevolg is dat er geen enkele publikatie bestaat waarin aan de ademhaling uitvoerig aandacht wordt besteed. In de meeste publikaties over primaire produktie van fytoplankton wordt de ademhaling nauwelijks genoemd.

Wil men een Oscillatoria model maken dan is de ademhaling niet de enige factor die moeilijkheden biedt bij de input. Gevonden is b.v. dat de P_{max} in 1978 in het Wolderwijd voorkwam bij lichtintensiteiten variërend van 30 tot $600 \mu E m^{-2} s^{-1}$, terwijl de temperatuur slechts varieerde van 13 tot $16^{\circ}C$. Ook bleek de hoek α (produktie versus lichtintensiteit bij lage lichtintensiteiten) in het voorjaar groter te zijn dan in de nazomer. Deze hoek α is niet positief gecorreleerd met de P_{max} zoals elders wel het geval is (Platt and Jassby, 1976). Verdeeld over de dag vertoont de produktie in de randmeren niet een éénzijdige dagelijkse gang, zelfs niet wanneer b.v. aan het eind van de dag de watertemperatuur $5^{\circ}C$ hoger is dan 's ochtends vroeg.

De oogst aan gevonden relaties tussen de ademhaling en de temperatuur en de bruto-produktie en de temperatuur en de instraling is klein als

men het aantal onderzochte relaties in aanmerking neemt. Relaties die theoretisch wel aanwezig zouden moeten zijn worden niet gevonden. De nauwkeurigheid van meten in het open water wordt voldoende groot geacht. Het niet vinden van een aantal relaties die theoretisch aanwezig zouden moeten zijn wordt voorlopig toegekend aan de volgende factoren:

1. de ademhaling dient frequenter en vooral 's nachts gemeten te worden;
2. de incubatieduur is van invloed op het meetresultaat en beïnvloedt de ademhaling anders dan de produktie;
3. de ademhaling van bacteriën wordt eveneens gemeten en zal mogelijk andere relaties hebben met de onderzochte factoren;
4. de "voorgeschiedenis" van het fytoplankton is bij iedere incubatie weer anders. Met name wordt hierbij gedacht aan het licht. De gemiddelde lichtintensiteit is op achtereenvolgende dagen ongeveer recht evenredig met de ingestraalde hoeveelheid energie. Wind is een andere belangrijke weersfactor in deze voorgeschiedenis. Het slibgehalte is o.a. afhankelijk van windrichting en -snelheid. De weg die het bemonsterde fytoplankton vóór de incubatie in de laatste periode heeft afgelegd wordt als een van de belangrijkste aspecten, de voorgeschiedenis betreffend, gezien;
5. veel van de onderzochte relaties zullen beter te interpreteren resultaten opleveren als de generatieduur van het fytoplankton kort is. Per generatie moet de *O. agardhii* populatie een groot aanpassingsvermogen hebben, omdat de alg langzaam groeit. Met name ten aanzien van instralingsverschillen zal de aanpassing van de alg groot zijn. Door de hoge biomassa's treedt er in *Oscillatoria*-water bovendien een grote demping op de betreffende de dagelijkse instralingsverschillen.

Omdat de generatieduur van de populaties binnen een chemostaat een kwestie van dagen is -en men bovendien slechts één factor varieert- treedt er een uitvergroting op vergeleken met de situatie in het veld. De processen in een chemostaat met een *Oscillatoria*-cultuur verlopen veel sneller dan in het veld. Voor het vastleggen van de verschillen tussen twee algensoorten is de chemostaat uitermate geschikt. Het vertalen van de gevonden resultaten vanuit de chemostaat naar een veldhabitat van de onderzochte algensoort is moeilijker. Speciaal als men bedenkt dat de verblijftijd in een chemostaat in steady state een kwes-

tie van dagen is, en in het veld waarschijnlijk van maanden. Als ondersteuning van, en soms als richtinggevend aan het veldonderzoek is de chemostaat onmisbaar. Als bijvoorbeeld blijkt dat de stoffen die *O. agardhii* uitscheidt groeiremmend zijn voor andere algensoorten moet dit verschijnsel in een model ingevoerd worden. Alleen onderzoek met chemostaten kan deze groeiremming duidelijk maken en moet dit doen omdat een model zonder deze input niet compleet is en onbetrouwbare uitkomsten geeft.

7. Samenvatting

Het doel van dit rapport is om aan de hand van een groot aantal gegevens uit de periode 1971 tot en met 1981 in de zuidelijke randmeren en het IJsselmeer de contouren van de *Oscillatoria* habitat te schetsen. Het betreft hier de blauwalg *Oscillatoria agardhii* Gom., een soort zonder drijfvermogen, die sinds 1971 permanent aanwezig is in de randmeren van Flevoland (figuren 2, 3, 4 en 5). Er zijn echter veel meer *Oscillatoria*-meren in Nederland. De meeste van deze meren vertonen zomer- en herfstdominantie van een *Oscillatoria*-soort.

Heeft men een indruk van de eigenschappen van de *Oscillatoria* algen dan is de bestrijding van deze soorten efficiënter te regelen. En dit is nodig omdat *Oscillatoria*-water een aantal ongunstige eigenschappen heeft (zie 1.1).

Oscillatoria-meren, waarin *Oscillatoria*-soorten zonder drijfvermogen dominant zijn, kan men in twee groepen verdelen:

1) meren met een continue dominantie en 2) meren waarin de alg alleen in de zomer en de herfst dominant is. Continue *Oscillatoria*-meren zijn: de randmeren van Flevoland, de Langeraarse en de Nieuwkoopse Plassen. Tot de niet continue *Oscillatoria*-meren behoren: zeer veel meren in Friesland, Groningen en de kop van Overijssel. Het IJsselmeer behoort niet tot een van deze groepen, omdat alleen in de zomers van 1974 en 1976 de alg dominant geweest is. De *Oscillatoria*-meren in het buitenland (Lake Norrviken, Lough Neagh en Kinnego Bay, Loch Leven) blijken slechts enkele maanden, soms enkele weken, per jaar *Oscillatoria*-dominantie te hebben.

Uit onderzoek in het veld blijkt dat continue *Oscillatoria*-meren ondieper zijn dan 2,5 m en een minimum verblijftijd hebben van het water in de meren van 2 maanden. Niet continue *Oscillatoria*-meren kunnen dieper dan 2,5 m zijn en de verblijftijd kan korter zijn dan 2 maanden.

Oscillatoria-meren hebben een fosfaatbelasting van 0,7 (het Wolderwijd) tot 30 (het Eemmeer, Kinnego Bay) g Pm^{-2} per jaar. *Oscillatoria agardhii* is zowel in Nederland als in Noorwegen bestudeerd met continue cultures in chemostaten.

De affiniteit van *Oscillatoria agardhii* voor stikstof en fosfaat is groot.

Gaat men uit van $\text{PO}_4\text{-P}$ concentraties in het open water en hanteert men de norm dat beneden $12 \mu\text{g PO}_4\text{-P l}^{-1}$ fosfaatlimitatie op kan treden dan is de kans op fosfaatlimitatie in het Wolderwijd een groot deel van het jaar aanwezig. Met een betere methode (ontwikkeld door Zevenboom) is echter aangetoond dat in 1978 ongeveer 3 maanden fosfaat, 3 maanden stikstof en de helft van het jaar licht de groeibeperkende factor was. De andere genoemde *Oscillatoria*-meren hebben meestal aanzienlijk hogere fosfaat- en stikstofconcentraties dan het Wolderwijd. Bovendien is gebleken, dat tijdens fosfaatlimitatie in het Wolderwijd het gehalte aan fosfaat in het fytoplankton meestal groter was dan 0,6% (figuur 6, bijlage 1) ten aanzien van het organische drooggewicht, terwijl de fosfaatgelimiteerde cultures minder fosfaat bevatten. Waarschijnlijk is de limitatie in het Wolderwijd dan niet zo hevig. De conclusie is dan ook dat fosfaat en stikstof in de meeste Nederlandse *Oscillatoria*-meren hoogst waarschijnlijk slechts enkele weken per jaar de groeibeperkende factoren zijn.

Een fosfaatbelasting in de westelijke randmeren van ongeveer 1 g Pm^{-2} per jaar zal voldoende zijn om een *Oscillatoria*-populatie van fosfaat te voorzien (tabel 15). De alom verspreide gedachte dat hogere fytoplanktondichtheden hogere belastingen met voedingsstoffen vereisen om deze algenbiomassa te handhaven blijkt dus, in geval van *Oscillatoria*-dominantie, niet waar te zijn. In de discussie wordt geprobeerd dit te verklaren.

Tevens kan worden gesteld, dat bij fosfaatbelastingen van 1 g Pm^{-2} per jaar en minder er nauwelijks *Oscillatoria*-meren zullen ontstaan. Waarschijnlijk is het volgende in Nederland in de zestiger jaren gebeurd. Door de hoge fosfaatbelasting, gemiddeld 4 tot 6 gram $\text{PO}_4\text{-P}$ per m^2 per jaar, is de fytoplanktondichtheid toegenomen. Ook tegen de zoöplanktonpredatie in konden steeds hogere biomassa's worden bereikt. Het doorzicht nam af en in de soortensamenstelling trad een verschuiving op naar meer schaduwminnende soorten. Dit is doorgegaan totdat de minst lichtminnende algensoort -*Oscillatoria agardhii*- dominant werd. Het in stand houden van een *Oscillatoria*-populatie kost minder voedingsstoffen dan het opbouwen van een fytoceenose met een minder grote dichtheid en bestaande uit algensoorten die gepredeerd worden door zoöplankton en die waarschijnlijk niet zo'n hoge affiniteit hebben voor fosfaat en stikstof.

Alvorens verder te gaan met het onderzoeksresultaat betreffende het voorkomen van *Oscillatoria agardhii* in relatie tot het heersende licht-klimaat worden nu eerst de, naar wordt verwacht, belangrijkste vondsten genoemd met betrekking tot de factor licht: 1) De onderhoudsenergie van de alg is laag. 2) De maximale groei is relatief laag, 3) Verkleint men de verhouding licht-donkerperiode over 24 uur dan is dit gunstig voor de alg. Deze onderzoeken zijn gedaan in het microbiologisch laboratorium van de Universiteit van Amsterdam, en gelden voor *Oscillatoria agardhii* t.o.v. *Scenedesmus protuberans*. Deze laatste soort, een groenalg, is al schaduwminnend. De voorgangers van *Oscillatoria agardhii* in de randmeren bestonden vnl. uit diverse *Scenedesmus*-soorten. 4) Met metingen van de primaire produktie in het Veluwemeer in 1980 en het Wolderwijd in 1981 is gevonden dat de produktiecurve doorloopt tot ver beneden de lichtgrens van 1% lichtintensiteit, die direct onder de wateroppervlakte (I_0^1) aanwezig is (figuur 12). Dit treedt niet op wanneer het doorzicht, gemeten met de Secchi-schijf, 45 cm of hoger is. Dan houdt de produktie op bij 1% I_0^1 . Neemt het doorzicht af van 45 tot 20 cm dan neemt dat deel van de produktie dat beneden 1% I_0^1 plaatsvindt, geleidelijk toe tot maximaal 20 à 25% van de totale bruto-produktie. 5) De $P_{\max}$, dit is de produktie bij lichtverzadigde omstandigheden (in de randmeren meestal tussen 5 en 25 cm diepte), is kleiner dan van andere algensoorten (figuur 5). Dat wil zeggen de specifieke $P_{\max}$, dat is de $P_{\max}$ per biomassa-eenheid. De absolute $P_{\max}$ is meestal groter door de hogere dichtheid.

Het onder 4) vermelde wordt als volgt geïnterpreteerd: als de alg te lang bovenin bij een hoge lichtintensiteit aanwezig is verliest hij het vermogen om te produceren bij zeer lage lichtintensiteiten. Hiermee is dan tevens de relatie gelegd met de diepte: voor alle eutrofe wateren, ook voor *Oscillatoria*-wateren, geldt dat de biomassa van het fytoplankton per volume-eenheid afneemt als de diepte toeneemt (figuur 13). Bovendien moet de eigenschap om bij toenemende lichtuitdoving de produktiecapaciteit bij zeer lage lichtintensiteit te vergroten niet alleen in de ruimte worden gezien maar ook in de tijd. De schemeruren 's ochtends vroeg en 's avonds laat worden beter benut. De produktieperiode per etmaal wordt verlengd. Waarschijnlijk wordt de geringere $P_{\max}$ ten opzichte van andere algensoorten hiermee ruimschoots gecompenseerd.

Het IJsselmeer vertoonde in de zomer van 1974 eerst *Oscillatoria*-dominantie langs de kust (tabel 8, 11), het Eem- en Gooimeer tonen het gunstigste *Oscillatoria*-milieu in de smalle slurf bij Nijkerk (tabel 6), en het Veluwe- en Drontermeer bleken vanuit het zuidwesten door de alg veroverd te worden (figuur 4, tabel 7).

Er wordt voorlopig vanuit gegaan, dat de *Oscillatoria*-dominantie niet door het uitvloeien van *Oscillatoria*-eilanden tot stand komt, maar meer door het min of meer gelijktijdig ontstaan van gunstige voorwaarden in het gehele meer.

In de zomer van 1974 wordt in het Markermeer langs de kust van Noord-Holland nergens dominantie van de blauwalg aangetroffen (tabel 11). Het hoge slibgehalte (tabel 3), een externe storende factor voor de alg in zijn zelfregulatie met betrekking tot het geëigende lichtklimaat, moet hier debet aan zijn.

Kenmerkend voor de overgang van groenalgen- en kiezelalgen-dominantie naar blauwalgen-dominantie in het Veluwe- en Drontermeer is de veel hogere biomassa in de winter van de *Oscillatoria*-populatie (tabel 12). Continu *Oscillatoria*-meren hebben twee biomassapijken: omstreeks mei en juni, en omstreeks oktober (figuur 5). Deze wateren gaan dus met een hoge biomassa de winter in. Tijdens de winter neemt de biomassa geleidelijk af om ergens in de periode van februari tot en met april een minimum te bereiken (bijlage 1). Met name na een flinke periode met ijs kan deze minimale biomassa relatief zeer klein zijn (figuur 5).

Er kan een factor 1,5 à 2,0 aanwezig zijn tussen a) de biomassagemiddelden van een bepaald meer in de winters, b) de biomassagemiddelden van een bepaald meer in de zomers, c) de gemiddelde winterbiomassa en de gemiddelde zomerbiomassa daarna in de meren (tabellen 13 en 14). Gemiddeld bevat het Wolderwijd 's zomers 30% particulaat fosfaat meer dan 's winters. 's Winters bevat het fytoplankton nl. meer fosfaat (tabel 14, bijlage 2). Er is dus niet zoveel fosfaat nodig om vanuit de winterbiomassa te komen tot die in de zomer. De maxima en minima in de loop van een jaar kunnen, qua chlorofyl-a en organisch drooggewicht, echter een factor 10 verschillen (figuur 5, bijlage 1).

De lichtintensiteit neemt exponentieel af met de diepte: $I_z = I_0^1 e^{-\epsilon z}$, waarin I_0^1 de intensiteit direct onder de wateroppervlakte is, z is de

diepte in meters en ϵ is de extinctie coëfficiënt ($\epsilon = \frac{\ln I_0^1/I_z}{z}$). De

gemiddelde lichtintensiteit verkrijgt men door integratie van bovengenoemd exponentieel verloop:

$\bar{I} = I_0^1 \frac{(1 - e^{-\epsilon z})}{\epsilon z}$. Omdat ϵ hoog is in Oscillatoria-water nadert $e^{-\epsilon z}$, ook als z klein is, vrij snel tot nul. Men kan dan stellen:

$\bar{I} = \frac{I_0^1}{\epsilon z}$, of de gemiddelde lichtintensiteit is gelijk aan de ingestraalde

de energie maal een factor die door de diepte wordt bepaald. De uitdoving ϵ , is diepte- en seizoensafhankelijk in Oscillatoria-meren. Bij een stijgende z wordt ϵ kleiner. De ϵ is voor het Wolderwijd in 1978 en daarna verkregen met lichtmetingen in de verticaal. Hieruit is de relatie $1\% I_0^1 = 3,2$ Secchi-schijfwaarde (in cm) $-7,0$ ($r = 0,93$) ontwikkeld, waarmee de ϵ via de gemeten Secchi-schijfwaaarden is berekend voor de overige jaren en meren.

In dit rapport worden de $\bar{I}$ en de relatieve tijdsduur die de algen binnen een aantal, arbitrair gekozen, lichtintensiteitsgrenzen doorbrengen als de parameters gehanteerd om "het lichtklimaat" mee aan te duiden. Daarbij moet men in aanmerking nemen dat de $\bar{I}$ in ondiepe wateren als de randmeren bij volledige menging een gewogen $\bar{I}$ moet zijn, omdat een aanzienlijk volumepercentage van de meren beneden de gemiddelde diepte aanwezig is. Indien het onderste deel van de vaargeul (zie figuur 10) niet meegemengd wordt zal de gemiddelde lichtintensiteit verschuiven naar de ongewogen $\bar{I}$. Het blijkt dat in de zomermaanden de gewogen $\bar{I}$ dicht bij de ongewogen $\bar{I}$ ligt (tabellen 20 en 21). Dit is niet alleen veroorzaakt door de grotere diepte 's zomers, maar vooral de toegenomen ϵ .

Enige onderzoeksresultaten met betrekking tot het lichtklimaat zijn de volgende:

1. Hoe dieper het water hoe groter tijdens Oscillatoria-dominantie de verhouding -gemiddelde diepte : diepte $1\% I_0^1$ - is (tabel 31).
2. In het IJsselmeer was in de zomer van 1977 tijdens Scenedesmus-dominantie de gemiddelde lichtintensiteit twee en een half maal zo hoog als in 1976 tijdens Oscillatoria-dominantie (tabel 23).
3. De Oscillatoria-algen in het IJsselmeer brengen 60 tot 70% van de

tijd door beneden $I = 1 \mu E m^{-2} s^{-1}$, de Scenedesmus-algen 15 tot 35% (tabellen 24, 25).

4. De gemiddelde lichtintensiteit in het Wolderwijd is twee maal zo hoog als in het IJsselmeer met *Oscillatoria*-dominantie (tabellen 23, 26).
5. Het lichtklimaat in het Wolderwijd is vaster dan in het IJsselmeer tijdens *Oscillatoria*-dominantie, o.a. door een geringere variatie over de dag van de gemeten extinctie coëfficiënten en door een veronderstelde betere verticale menging van het ondiepere water.
6. De gemiddelde gewogen $\bar{I}$ is in de randmeren in de nazomer zeer goed gecorreleerd met de gemiddelde diepte, beter dan in overige perioden van het jaar (tabel 24).
7. Ondanks aanzienlijke verschillen van jaar tot jaar in instraling in zekere perioden, blijken de doorzichtcijfers in genoemde perioden, per meer bezien, min of meer gelijk (bijlage 3).
Hieruit is de conclusie getrokken dat de *Oscillatoria*-populatie zeer traag reageert op verschillen in instraling. Ook dit is een indicatie voor de lange generatieduur van de alg.
8. De peildaling in oktober en de peilstijging in april komen voor de aanwezige *Oscillatoria*-populatie op gunstige momenten. In het najaar om de algen met een hogere lichtintensiteit beter de winter door te helpen (tabellen 22 en 24), zodat de biomassa niet te veel daalt. In het voorjaar heeft *Oscillatoria agardhii* het vaak moeilijk door een te veel aan licht ten gevolge van de snel stijgende instraling in een water met een lage biomassa. *Oscillatoria* redekei en in mindere mate *Oscillatoria limnetica* vervangen dan de *Oscillatoria agardhii* (figuur 11). Op het moment dat dit zou kunnen leiden tot een gunstiger algensamenstelling wordt het waterpeil verhoogd en de gemiddelde lichtintensiteit dus verlaagd. Het is nog niet te voorspellen of de *Oscillatoria*-dominantie in het voorjaar kan worden verbroken door het gehele jaar door het zomerpeil aan te houden.
9. Continu *Oscillatoria*-water is niet alleen gebonden aan een maximale diepte maar ook aan een minimale diepte. Deze laatste wordt bepaald door de situatie in het voorjaar. Te ondiep wil dan zeggen zoveel licht dat *Oscillatoria* spp. verdwijnen.

In het hoofdstuk over successie worden allogene (niet door het orga-

nisme geregleerde) en autogene factoren besproken. De *Oscillatoria*-habitat wordt waarschijnlijk beheerst door slechts twee allogene factoren: licht en temperatuur. De allogene factor licht is tot op zekere hoogte, letterlijk tot een zekere gemiddelde diepte, door de blauwalg om te buigen in een autogene factor.

Het slibgehalte moet gezien worden als een lichtregulerende factor buiten het fytoplankton om, afhankelijk van de bodemgesteldheid en de diepte van het meer en van windkracht en windrichting. Het Eemmeer met een gemiddeld slibgehalte van 25 mg l^{-1} is een bijna continu *Oscillatoria*-meer. Het gemiddelde slibgehalte in het Markermeer is 35 mg l^{-1} (tabellen 2 en 3). Naast de gemiddelde diepte van 3,0 m van de westelijke randmeren, die ontstaan na inpoldering van de Markerwaard, wordt het hoge slibgehalte als een factor gezien die deze wateren ongeschikt maken als *Oscillatoria* habitat. De westelijke randmeren zullen naar wordt verwacht hoogstens incidenteel in het najaar *Oscillatoria*-dominantie kennen, hoewel de vorming van de westelijke randmeren ten opzichte van het Markermeer als een verschuiving naar de *Oscillatoria* habitat gezien moet worden.

Resumerend: *Oscillatoria*-systemen hebben een hoge graad van zelfregulatie. Het geëigende lichtklimaat wordt voornamelijk door de eigen biomassa geregleerd. Dit is mogelijk omdat predatie door zoöplankton gering is. Daarnaast speelt de diepte van het meer een overheersende rol. Stabiele of continue *Oscillatoria*-meren mogen niet te diep zijn omdat de alg dan zijn vermogen verliest om bij zeer lage lichtintensiteiten nog te produceren, en dan gaat de dominantie van de blauwalg verloren omdat de P_{max} van andere algensoorten, in het relatief lichte bovenste deel van deze diepere meren, groter is. Bij geringere diepte is ook het lichtklimaat vaster. Fysiologisch vertaald: alleen bij een zekere diepte is de verhouding bruto-productie : ademhaling dusdanig dat de juiste lichtregulerende biomassa gehandhaafd kan worden.

Een te geringe diepte is nadelig in het voorjaar bij snel groter wordende instraling en lage biomassa.

De lange generatieduur van de blauwalg wordt afgeleid uit: het niet voorkomen van *Oscillatoria*-dominantie in meren met korte verblijftijd, een ademhaling die, berekend op jaarbasis, bijna even groot is als de bruto-productie zoals deze in de zuidelijke randmeren gemeten is, de geringe invloed van instralingsverschillen op de grootte van de biomassa en uit de redenatie (in de discussie) dat een maximale zelfbe-

schaduwning gepaard gaat met een minimale groei, dus een lange generatieduur.

Bovengenoemde relaties kunnen pas tot een overzichtelijk geheel worden herleid met een model. In dit model dienen dan niet alleen de eigenschappen van *Oscillatoria agardhii* maar ook die van zijn voorgangers verwerkt te worden. In dit rapport is de betekenis van een aantal verschijnselen ongetwijfeld te sterk toegespitst op de *Oscillatoria*-soorten. Het is niet onmogelijk dat de nis overlap met andere algensoorten groter is dan hier is verondersteld.

Zolang genoemd model er niet is worden die meren als een geschikte continue *Oscillatoria* habitat beschouwd die ten eerste 0,5 à 1,0 m tot 2,5 m diep (gemiddeld) zijn, ten tweede een verblijftijd van minstens 2 maanden hebben, ten derde minder dan gemiddeld 30 mg l⁻¹ slib bevatten en ten vierde minimaal 0,5 à 1,0 g P m⁻² per jaar aan fosfaat ontvangen uit externe bronnen.

Dankzegging: de auteur wil het onderzoeksteam waarin hij werkt ten zeerste bedanken voor het vele werk dat gedaan is. Dit geldt met name voor de organisatie en de meetploeg in het veld: Th. Kok, S. de Jong, Th. Brijder en J. Arends. Ook is veel dank verschuldigd aan J. Bottenberg en Chr. Visscher (chemische analyses), A. bij de Vaate (fytoplankton) en W. Eenkhoorn (gegevensverwerking).

Discussies met A. bij de Vaate, W. Eenkhoorn en vooral L.R. Mur, die ook het manuscript kritisch heeft doorgelezen, hebben in belangrijke mate bijgedragen tot de gedachtevorming over het wel en wee van *Oscillatoria agardhii*. H. Postma dank ik ten zeerste voor het kritisch doornemen van een aantal (interne) rapporten die de grondslag vormen van dit rapport en voor zijn waardevolle suggesties. A. Jacobs ben ik erkentelijk voor de uitwerking van de gegevens over de primaire produktiemetingen in het IJsselmeer en het Markermeer en J. de Jong voor zijn zorgvuldige lezing van het manuscript.

Literatuur

- Adam, D. und Birrer, A. 1943 : Biologisch-chemische Studie von Baldeggersee, Mitt. Naturf. Ges. Luz. 14, 21-98
- Ahlgren, G. 1970 : Limnological studies of lake Norrviken, a eutrophicated Swedish lake, II. Phytoplankton and its production, Schweiz. Z. Hydrol. 32, 353-396.
- Ahlgren, G. 1977 : Growth of *Oscillatoria agardhii* GOM in chemostat culture, 1. Investigation of nitrogen and phosphorus requirements, Oikos, 29, 209-224.
- Ahlgren, G. 1978^a : Response of phytoplankton and primary production to reduced nutrient loading in Lake Norrviken, Verh. Int. Ver. Limnol. 20. 840-845.
- Ahlgren, G. 1978^b : Growth of *Oscillatoria* in chemostat culture, 2. Dependence of growth constants on temperature, mict. Internat. Verein. Limnol. 21, 88-102.
- Ahlgren, I. 1967 : Limnological studies of Lake Norrviken, a eutrophicated Swedish lake, 1. Water chemistry and nutrient budget, Schweiz. Z. Hydrol. 29, 53-90.
- Ahlgren, I. 1978 : Response of Lake Norrviken to reduced nutrient loading, Verh. Int. Ver. Limnol. 20, 846-850.
- Bailey-Watts, A.E. 1974 : The algal plankton of Loch Leven, Kinross, Proc. R.S.F. (B), 74, 9, 135-156.
- Baker, A.L., Brook, A.J. and Klemer, A.R. 1969 : Some photosynthetic characteristics of a naturally occurring population of *Oscillatoria agardhii* GOM, Limnol. Ocean. 14, 327-333.
- Berger, C. 1975 : Occurrence of *Oscillatoria agardhii* GOM in some shallow eutrophic lakes, Verh. Int. Ver. Limnol. 19, 2689-2697.

- Berger, C. 1977 : Gegevens over de waterkwaliteit van het Ketelmeer van 1969 t/m 1974, R.I.J.P.-rapport 1977-9 Bbw, 1-23.
- Berger, C. (In prep.) : Primary production and respiration in lake Wolderwijd, a shallow Oscillatoria-dominated hypertrophic lake.
- Berger, C. and Bij de Vaate, A. (In prep.) : Limnological studies on lake Wolderwijd from 1971 up to 1980, a shallow hypertrophic Oscillatoria-dominated lake in the Netherlands.
- Bindloss, M.E. 1974 : Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross, Proc. R.S.E. (B), 74, 10, 157-181.
- Bindloss, M.E., Holden, A.V., Bailey-Watts, A.E. and Smith, I.R. 1970 : Phytoplankton production, chemical and physical conditions in Loch Leven, In Proc. IBP Unesco Symp. on Productivity problems of fresh-waters, 639-659.
- Braband, A., Faafeng, B. and Nilssen, J.P. 1979 : Biologisk Kontroll ar algeoppblomstringer, Fagrapport, 1979.
- Bruin, K. de 1980 : Onderzoek naar de verdeling van het zoöplankton in het Wolderwijd en het Nuldernew, Intern rapport R.I.J.P., Lelystad.
- Claessen, F.A.M. e.a. 1980 : Rapport onderzoeksresultaten tot en met 1980 van de Onderzoekscommissie Diepe Putten IJsselmeer en Randmeren, december 1980, Rijkswaterstaat, Dir. Wat. en Wat. district noord.
- Eberly, W.R. 1959 : The metalimnetic oxygen maximum in Myerslake, Invest. Indiana Lakes Streams, 5, 1-46.
- Eberly, W.R. 1964 : Primary production in the metalimnion of Mcclish Lake (Northern Indiana), an extreme pluvioheterogeneous lake, Verh. Int. Verein. Limnol. 15, 394-401.
- Edmondson, W.T. 1977 : Trophic equilibrium of lake Washington, Corvallis Environmental Research Laboratory, Corvallis, Oregon 97330.

- Edmondson, W.T., Anderson, G.C. and Peterson, D.R. 1956 : Artificial eutrophication of lake Washington, *Limnol. Ocean.* 1, 47-53.
- Ente, P.J. 1976 : Markerwaard, atlas bodemgesteldheid en bodemgeschiktheid, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- Faafeng, B.A. and Nilssen, J.P. 1981 : A twenty year study of eutrophication in a deep, softwater lake, *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21, 412-424.
- Falkowski, P.G. and Owens, T.G. 1978 : Effects of light intensity on photosynthesis and dark respiration in six species of marine phytoplankton, *Mar. Biol.* 45, 289-295.
- Findenegg, I. 1965 : Relationship between standing crop and primary productivity, *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 18, 271-289.
- Findenegg, I. 1971 : Unterschiedliche Formen der Eutrophierung von Ostalpenseen, *Schweiz. Z. Hydrol.* 33, 85-95.
- Foy, R.H., Gibson, C.E. and Smith, R.V. 1976 : The influence of day length, light intensity and temperature on the growth rates of planktonic bluegreen algae, *Br. Phycol. J.* 11, 151-163.
- Gächter, R. 1972 : Die Bestimmung des Tagesraten der planktischen Primärproduktion - Modelle und in situ Messungen, *Schweiz. Z. Hydrol.* 34, 211-244.
- Gibson, C.E. 1978 : Carbohydrate content as an ecological tool in the study of planktonic bluegreen algae, *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 630-635.
- Gons, H.J. 1977 : On the light limited growth of *Scenedesmus protuberans*, thesis, Universiteit van Amsterdam,
- Harris, G.P. 1978 : Photosynthesis, productivity and growth: The physiological ecology of phytoplankton. In: *Ergebnisse der Limnologie, Arch. Hydrobiol. Heft* 10, 1-171.

- Hosper, S.H., Eulen, L.R.
en Kloosterhuis, S.J. 1980 : Ontwikkeling van grenswaarden
voor doorzicht, chlorophyl,
fosfaat en stikstof, CUWVO, re-
sultaten van de tweede eutro-
fiëringsevenquête.
- Jaag, O. 1952 : Gewässerschutz in der Schweiz,
Ausgabe Wasser, Heft 6, 93,
145-152.
- Jacobs, A.F.A. 1981 : Primaire produkties en het
lichtklimaat in het IJsselmeer,
Intern rapport R.IJ.P., Lelystad.
- Jewson, D.H. 1976 : The interaction of components
controlling the phytoplankton
photosynthesis in a well-mixed
lake (Lough Neagh, Northern
Ireland), Freshw. Biol. 6,
551-576.
- Jones, R.I. 1977 : Factors controlling phytoplank-
ton production and succession
in a highly eutrophic lake
(Kinnego Bay, Lough Neagh),
III. Interspecific competition
in relation to irradiance and
temperature, J. Ecol. 65,
579-586.
- Kalff, J. and Knoechel, R. 1978 : Phytoplankton and their dyna-
mics in oligotrophic and eutro-
phic lakes, Ann. Rev. Ecol.
Syst. 9, 475-495.
- Kappers, F.I. 1973 : Giftige blauwwieren in de drink-
watervoorziening, H₂O (6), 15,
396-400.
- Kappers, F.I., Leewangh, P.,
Dekker, M. and
Koerselman, W. 1981 : Investigation of the presence
of toxins produced by cyano-
bacteria (blue-green algae) in
the Netherlands, The science
of the total environment, 18,
359-361.
- Keating, K.L. 1978 : Blue green algal inhibition of
diatom growth: transition from
mesotrophic to eutrophic
community structure, Science,
vol. 99, 971-973.
- Klapwijk, S.P. 1981 : Limnologisch onderzoek naar
effecten van defosfatering in
Rijnland, H₂O(14), 20. 472-483.

- Klemer, A.R. 1976 : The vertical distribution of *Oscillatoria agardhii* var. *isotrix*. Arch. Hydrobiol. 78, 3, 343-362.
- Liere, L. van 1979 : On *Oscillatoria agardhii* Gomont, thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Liere, L. van, Zevenboom, W. and Mur, L.R. 1975 : Growth of *Oscillatoria-agardhii* GOM Hydrobiol. Bull. (Amsterdam) Vol. 9 (2), 62-70.
- Loogman, J.G., Post, A.F. and Mur, L.R. 1980 : The influence of periodicity in light conditions, as determined by the trophic state of the water, on the growth of the green alga *Scenedesmus protuberans* and the cyanobacterium *Oscillatoria agardhii*, In: Developments in Hydrobiology, Vol. 2, ed. J. Barica and L.R. Mur.
- Marra, J. 1978 : Phytoplankton response to vertical movement in a mixed layer, Mac. Biol. 46, 203-208.
- Morgan, N.C. 1979 : Productivity studies at Loch Leven (a shallow nutrient rich lowland lake), In Proc. IBP Unesco Symp. on Productivity problems of freshwaters, 183-295.
- Mur, R.L., Gons, J.G. and Liere, L. van 1978 : Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue-green alga *Oscillatoria*, Mitt. Intern. Verein. Limnol. 21, 473-479.
- Mur, L.R. and Beydorff, R.O. 1978 : A model for the succession from green algae based on the light limitation, Verh. Internat. Verein. Limnol. 20, 2314-2321.
- Platt, T. and Jassby, A.D. 1976 : The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton, J. Phycol. 12, 421-430.
- P.W.F. (Provinciale Waterstaat Friesland) 1976 : Jaarverslag.

- P.W.O. (Provinciale Water-
staat Overijssel) 1979 : Jaarverslag.
- P.W.O. 1980 : Jaarverslag.
- Reynolds, C.S. and
Walsby, A.E. 1975 : Water-blooms, Biol. Rev. 50,
437-481.
- Rohde, W. 1967 : Crystallisation of eutrophica-
tion concepts in Northern
Europe, In: Proc. Symp. Eutro-
phication, Univ. Wisconsin,
Madison, 1967, 50-64.
- Rijkswaterstaat en RIZA : Kwartaalberichten waterkwali-
teit van 1972 t/m 1980.
- Rijkswaterstaat 1976 : Waterstaatkundig werken en
waterkwaliteit in het IJssel-
meergebied, nota 286; Dienst
der Zuiderzeewerken, Rijksin-
stituut voor zuivering van af-
valwater, Rijksdienst voor de
IJsselmeerpolders, Lelystad.
- Ruttner, F. 1938 : Limnologische Studien an eini-
gen Seen der Ostalpen, Arch.
Hydrobiol. XXXII, 167-319.
- Saunders, G.M. 1972 : Potential heterotrophy in a
natural population of *Oscilla-
toria agardhii* var. *isothrix*
Skuja, Limnol. Ocean. 5, 17,
704-711.
- Schmidt Van Dorp, A.D. 1978 : De eutrofiëring van ondiepe
meren in Rijnland, thesis,
Universiteit van Utrecht.
- Smayda, T.J. 1980 : Phytoplankton species succession,
In: The physiological ecology
of phytoplankton, p. 493-570,
ed. I. Morris, Blackwell Scient.
Publ.
- Smith, V.H. 1979 : Nutrient dependance of primary
productivity in lakes, Limnol.
Ocean. 24 (6), 1051-1064.
- Stadelmann, P. 1971 : Stickstoffkreislauf und Primär-
produktion im mesotrophen Vier-
waldstättersee (Hower Bucht) und
im eutrophen Rotsee, mit beson-
derer Berücksichtigung des Ni-
trats als limitierenden Faktors,
Schweiz, Z. Hydrol. 33, 1-66.

- Staub, R. 1961 : Ernährungsphysiologische Autökologische Untersuchungen an der planktische Blaualge *Oscillatoria rubescens* D.C., Schw. Z. Hydrol. 23, 82-198.
- Talling, J.F. 1957 : The phytoplankton population as a compound photosynthetic system, New Phytol. 56, 133-149.
- Tempest, D.W. 1970 : The continuous cultivation of micro-organisms, I. Theory of the chemostat, In: Methods of Microbiology, ed. J.R. Norris and D.W. Ribbens, Vol. 2, chapter XII, 259-276.
- Thomas, E.A. 1950 : Auffällige biologischen Folgen von Sprungschichtneigungen im Zürichsee, Schweiz. Z. Hydrol. 12, 1-24.
- Ulen, B. 1978 : Seston and sediment in Lake Norrviken. I. Seston composition and sedimentation, Schweiz. Z. Hydrol. 40, 262-286.
- Uunk, E.J.B. 1979 : Fosfaatbalans voor het Wolderwijd en het Nulderneauw, H₂O, 12, 397-402.
- Vaate, A. bij de 1975 : The occurrence of the blue-green alga *Oscillatoria agardhii* GOM in some waters discharging into the Lauwersmeer (The Netherlands), Hydrobiol. Bull. 9, 2, 55-59.
- Vollenweider, R.A. 1950 : Oekologische Untersuchungen von planktischen Algen auf experimenteller Grundlage, Schw. Z. Hydrol. 12, 193-262.
- Vollenweider, R.A. 1968 : Scientific fundamentals of eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication, O.E.C.D. Comm. Res. Coop.
- Walsby, A.E. and Reynolds, C.S. 1980 : Sinking and floating, In: The physiological ecology of phytoplankton, ed. I. Morris, chapter 10, 371-412.
- Wibaut-Isebree Moens, N.L. 1954 : Hoofdstuk VI. Plankton, In: Flora en Fauna van de Zuiderzee, 90-155, Zuiderzee Cie der Nederl. Dierk. Ver., Red.: Prof. dr. G.F. de Beaufort.

- Wohler, J.R. and Hartmann, R.T. 1974 : Some characteristics of an Oscillatoria-dominated metalimnetic phytoplankton community, Ohio J. Science, J 3, 5, 297-307.
- Wood, R.B. and Gibson, C.E. 1973 : Eutrophication and Lough Neagh, Water Research Perg. Press, 173-187.
- Yentsch, C.S. 1980 : Light attenuation and phytoplankton photosynthesis, In: The physiological ecology of phytoplankton, ed. I. Morris, chapter 3, 95-127.
- Zevenboom, W. 1980 : Growth and nutrient uptake kinetics of Oscillatoria agardhii, thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Zevenboom, W. and Mur, L.R. 1980 : N₂ fixing cyanobacteria: why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes, In: Developments in Hydrobiology 2, ed. J. Barica and L.R. Mur.
- Zevenboom, W., Vaate, A. bij de and Mur, L.R. : Assessment of growth limiting factors for Oscillatoria agardhii by the use of physiological indicators, Limnol. Ocean. 27 (1), 39-52.
- Zimmerman, U. 1969 : Oekologische und physiologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge Oscillatoria rubescens D.C. unter besonderer Berücksichtigung von Licht und Temperatur, Schw. Z. Hydrol. 31, 1-58.

Verklaring der gebruikte begrippen en definities

Ademhaling	- Zie respiratie
Affiniteit	- Vermogen om te bemachtigen (voedingsstoffen)
Allochtoon	- Elders gevormd, van elders aangevoerd
Allogeen	- Niet gereguleerd door het organisme
Antropogeen	- Van menselijke oorsprong
Asrest	- Datgene dat overblijft (van het drooggewicht) na verassing bij 600°C.
Autochtoon	- Ter plaatse gevormd
Autogeen	- Door het organisme gereguleerd
Biomassa	- De (gewichts) hoeveelheid aan fytoplankton; bepaald als organisch of asvrij drooggewicht; dus inclusief detritus en zoöplankton (en bacteriën?)
Blauwalgen	- Fytoplanktonsoorten behorend tot de Afdeling der Cyanofuceae
Bruto-productie	- Zie produktie
Carnivoor (zoöplankton)	- Prederend op andere zoöplanktonsoorten
Chemostaat	- Apparatuur waarmee men in staat is fytoplanktonsoorten of bacteriesoorten te onderzoeken op bepaalde eigenschappen, uitgezonderd licht (zie Tempest, 1970)
Coenose	- Levensgemeenschap
Continu cultures	- Fytoplankton culture in een chemostaat of in een luminostaat
Detritus	- Dood organisch materiaal
Dichtheid	- Zie biomassa
Dominantie	- Het overheersen; in dit rapport gebruikt indien van de honderd tot tweehonderd getelde individuen meer dan 50% bestaat uit <i>Oscillatoria agardhii</i> (soms meer dan 50% <i>Oscillatoria div.sp.</i>)
Doorzicht	- Zie SD
Drooggewicht	- Hiermee wordt het organische of asvrije drooggewicht bedoeld; verkregen door 4 uur drogen bij 105 °C. Van deze hoeveelheid wordt de asrest afgetrokken
Drijfvermogen	- Het vermogen om met behulp van gasvacuolen een bepaalde, meestal optimale, lichtzone op te zoeken (zie Walsby and Reynolds, 1980)
Metalimnion	- De spronglaag; dat gedeelte van de watermassa waarbinnen een vrij grote gradient ten aanzien van de temperatuur (en het

	zuurstofgehalte) aanwezig is; het metalimnion bevindt zich in de zandwinputten in het Gooi- en IJmeer ergens tussen 10 en 30 m diepte, en is 1 à 2 m dik (Claessen e.a. 1981)
Netto-produktie	- Zie produktie
Nis, oecologische nis	- De x dimensionale ruimte gevormd door de onder- en bovengrenzen van de x in beschouwing genomen variabelen, die de levensvoorwaarden van de betreffende soort beschrijven; ook in dit rapport vaak in de abstracte, softe betekenis (d.w.z. zonder of met weinig metingen) gebruikt, daar het model nog niet is ontwikkeld
Produktie	- De produktie, zoals die gemeten is, bestaat uit de stijging van het zuurstofgehalte in de lichte flessen en de ademhaling (figuur 12). De bruto-produktie is de oppervlakte tussen het zuurstofgehalte aan het eind van de incubatie in de lichte flessen en in de donkere flessen. De netto-produktie is gelijk aan de bruto-produktie verminderd met de ademhaling. De netto-produktie is, voor zover daar sprake van is, in dit rapport gelijk gesteld aan de groei. Verder is gesteld: afgifte van 1 gO₂ staat gelijk met opname van 0,33 gC. Voorts komt 0,33 gC overeen met 0,66 g DW
Pyranometer	- Een apparaat dat de ingestraalde energie, meestal in een breed spectrum van 300 tot 3.000 nm, per tijdseenheid meet; de pyranometer van de R.I.J.P. stond tot en met 1972 te Dronten en daarna te Lelystad
Respiratie of ademhaling	- De ademhaling van het fytoplankton in de totale watermassa; de ademhaling is gemeten met donkere flessen waarin voor en na de incubatie het zuurstofgehalte is gemeten. De zuurstofdaling is echter niet alleen afkomstig van de fytoplanktonademhaling maar ook van het zuurstofverbruik ten gevolge van mineralisatie van detritus
Sanering	- In dit rapport wordt dan in eerste instantie gedacht aan het verbreken van de continuïteit van de Oscillatoria-dominantie, gepaard gaand met een groter doorzicht, de terugkeer van ondergedoken waterplanten in meerdere delen die ondieper zijn dan 1,5 m, een vrij grote diversiteit qua fyto- en zoöplankton, en een rijkere bodemfaunagemeenschap; met name de terugkeer van de drie-hoeksmossel is van belang
Epilimnion	- De watermassa boven het metalimnion; de watermassa die in contact staat met de atmos-

feer en die (goed) gemengd is; in dit rapport de totale watermassa uitgezonderd het onderste deel van de zandwinputten in Gooien IJmeer

Eufotische zone	- De zone waarin de produktie van het fytoplankton plaatsvindt; in het algemeen ook de zone waar meer dan 1% van de lichtintensiteit direct onder de wateroppervlakte aanwezig is; in Oscillatoria-meren loopt de eufotische zone meestal aanzienlijk verder door dan de genoemde 1%
Filtreerders	- Organismen die met filtreren hun voedsel bemachtigen
Fytocoenose	- Levensgemeenschap van de kleine plantaardige organismen, vnl. bestaand uit fytoplankton
Fytoplankton	- Kleine, zwevende, plantaardige organismen
Gasvacuolen	- Vacuolen waarin de gasspanning dusdanig gereguleerd wordt dat bepaalde (optimale) lichtregimes kunnen worden bereikt (zie drijfvermogen); Oscillatoria agardhii Gom. kan waarschijnlijk zijn gasvacuolen alleen ter regulatie gebruiken onder ijsbedekking (Bij de Vaate, pers. meded.)
Gloeirest	- Datgene wat overblijft na verassing bij 850 °C (RIZA)
Groenalgen	- Fytoplanktonsoorten behorend tot de Afdeling der Chlorophyceae
Groei	- De snelheid waarmee de specifieke biomassa van het fytoplankton toeneemt; $\text{groei} = \mu = \frac{dDW}{dt} \times \frac{1}{DW}$
Herbivoor zoöplankton	- Zoöplankton prederend op fytoplankton
Hypolimnion	- De watermassa onder het metalimnion
Intraspecifiek	- Binnen de eigen soort
Interspecifiek	- Tussen verschillende soorten
Kiezelalgen	- Fytoplanktonsoorten behorend tot de Afdeling der Bacillariofyceae
Limiterende factor	- Die factor die de groeisnelheid bepaalt
Specifiek	- 1. behorend bij de soort 2. specifieke produktie, ademhaling etc. - de produktie etc. per biomassa-eenheid, dus per mg chl.a of per mg DW
Stabiliteit	- In dit rapport gebruikt in de betekenis van stabiele Oscillatoria-meren = meren waarbinnen de oecologische nis van Oscillatoria agardhii het gehele jaar door bereikbaar is voor de alg

Trichoom	- Individu in geval van draadalgen (trichoom = draad)
Turbidostaat	- Een chemostaat waarin licht de limiterende factor is en waarin de variabele licht wordt onderzocht
Turnoversnelheid	- De snelheid waarmee b.v. het aanwezige fosfaat door de biomassa van het fytoplankton stroomt. Geringere $PO_4\text{-P}$ concentraties behoeven niet tot fosfaatlimitatie te leiden. Wel zal de turnoversnelheid dan stijgen.
Turnoverefficiëntie	- De verhouding tussen de hoeveelheid fosfaat die jaarlijks door het fytoplankton stroomt en dat deel daarvan dat jaarlijks aan deze circulatie wordt onttrokken. De turnover-efficiëntie is een begrip dat hier voor het eerst wordt genoemd en dat nader uitgewerkt dient te worden als eventuele bruikbare grootheid in voedingsstofbalansen
Zwevende stof	- Alle zwevende delen, bestaand uit fytoplankton, zoöplankton, detritus, en slibdeeltjes etc.; het organisch drooggewicht plus de asrest

Symbolen

DW	- (dry weight) organisch of asvrij drooggewicht
d	- dag, etmaal
div.sp. of spp.	- diverse soorten
h	- uur
I	- lichtintensiteit, meestal weergegeven in $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (micro Einsteins per m^2 per sec.); de instraling daarentegen is een hoeveelheid energie die b.v. per cm^2 per uur het wateroppervlak bereikt en wordt dan I_0 genoemd. I_0 is echter ook de lichtintensiteit vlak boven het wateroppervlak
I_0^1	- lichtintensiteit direct onder het wateroppervlak; in dit rapport is gesteld: $I_0^1 = 0,9 \times I_0$
I_z	- lichtintensiteit onder water op diepte z (in meters)
$\bar{I}$	- de gemiddelde lichtintensiteit = integratie van $I_z = I_0^1 e^{-\epsilon z}$; $\bar{I} = I_0^1 \frac{(1-e^{-\epsilon z})}{\epsilon z}$
gewogen $\bar{I}$	- de gewogen gemiddelde lichtintensiteit wordt verkregen door laagsgewijs per meer de $\bar{I}$ te berekenen; deze $\bar{I}$'s per laag worden vermenigvuldigd met het volume percentage behorend bij elke laag (soms per laag behorend bij een zeker peil) en gedeeld door het totaalvolume = 100%
zie voor diverse omzettingen het licht betreffend: Harris, 1978, p. 22.	
ϵ	- extinctie coëfficiënt $\epsilon = \frac{\ln I_0^1/I_z}{z}$ (dimensieloos)
K	- halfwaarde constante die aangeeft bij welke concentratie (K_s) het fosfaat ($K_s^{PO_4}$) een groei geeft die de helft s is van de maximale groei die wordt verkregen door de concentratie van het substraat (s), hier PO_4 , te verhogen dimensie: μM (micro moles) l^{-1} , $\mu\text{g } l^{-1}$, etc.
μ	- 1. micro 2. groei (zie groei)
P_g	- (gross production) bruto-productie
P_n	- Netto-productie
R	- respiratie
SD	- (Secchi disk) Secchi-schijfwaarde in cm, in dit rapport vaak doorzicht genoemd
Q_{10}	- een getal dat aangeeft met welke factor b.v. de groei of de ademhaling toeneemt, indien de temperatuur (meestal binnen het traject van 5 °C tot 30 °C) 10 °C stijgt.

Zomer- en wintergemiddelden, winterminima en zomermaxima van chlorofyl-a, part P-en asurij-drooggewichtgehalten (de winter is de periode van november t/m maart); tussen () het aantal waarnemingen

	Drontermeer					Veluwemeer						
	gem. chl.a.	min. max.	gem. part P	min. max.	gem. asvrij dr.gew.	min. max.	gem. chl.a.	min. max.	gem. part P	min. max.	gem. asvrij dr.gew.	min. max.
winter '70/'71	131(5)	72	-	-	-	-	81(3)	66	-	-	-	-
zomer '71	263(15)	390	-	-	-	-	226(17)	350	-	-	-	-
winter '71/'72	188(5)	170	0,26(1)	0,26	-	-	107(5)	122	0,19(2)	0,18	-	-
zomer '72	315(6)	440	0,36(6)	0,43	-	-	296(16)	408	0,33(12)	0,46	-	-
winter '72/'73	194(3)	185	0,30(3)	0,27	24(2)	22	157(6)	112	0,26(6)	0,18	-	-
zomer '73	241(4)	282	0,35(4)	0,47	46(4)	62	221(8)	249	0,28(8)	0,35	40(8)	51
winter '73/'74	-	97	0,21(2)	0,19	-	-	162(4)	154	0,29(3)	0,28	26(2)	23
zomer '74	-	-	-	-	-	-	262(3)	306	0,33(3)	0,27	44(2)	38
winter '74/'75	-	144	0,21(2)	0,19	22(2)	17	233(2)	-	0,25(2)	0,21	20(3)	20
zomer '75	345(4)	497	0,38(4)	0,48	56(4)	82	267(4)	331	0,33(4)	0,42	46(4)	66
winter '75/'76	110(3)	40	0,19(3)	0,11	16(3)	8	120(3)	44	0,20(3)	0,13	21(2)	11
zomer '76	33(5)	417	0,34(5)	0,41	41(5)	64	212(5)	278	0,24(5)	0,30	29(5)	49
winter '76/'77	121(3)	54	0,19(3)	0,12	16(3)	9	133(3)	73	0,22(3)	0,17	18(3)	12
zomer '77	269(5)	355	0,28(5)	0,37	33(5)	41	235(5)	323	0,24(5)	0,28	33(5)	43
winter '77/'78	135(3)	98	0,26(3)	0,23	20(3)	16	167(3)	129	0,31(3)	0,30	25(3)	20
zomer '78	340(7)	470	0,37(7)	0,56	48(7)	78	275(7)	333	0,30(7)	0,40	37(7)	52
winter '78/'79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
zomer '79	-	-	-	-	-	-	346(6)	427	0,27(7)	0,33	33(7)	48
winter '79/'80	-	66	-	-	-	-	139(3)	61	0,18(3)	0,06	15(3)	8
zomer '80	213(7)	289	0,17(7)	0,36	30(7)	54	124(7)	183	0,14(7)	0,18	21(7)	33

Chronologie van bemonsteren: synchronisatie ontbreekt tot en met 1973, hoewel er met een bepaald schema gewerkt is. Zo is b.v. in 1972 meetpunt 68 (Eemmeer) één week later bemonsterd dan meetpunt 47 (Veluwemeer). In de jaren daarvoor ligt dit weer anders. In 1974 en later zijn de 4 stations op dezelfde dag of één dag na elkaar bemonsterd. In 1974 zijn alleen de meetpunten 47 en 68 bemonsterd, meestal met 1 dag verschil. In 1975 tot en met 1979 zijn de meetpunten 36 en 47 op dezelfde dag bemonsterd. Evenals de meetpunten 54 en 68 één dag later. In 1980 zijn de drie meetpunten, 36, 47 en 54 op dezelfde dag bemonsterd.

Gelijk aan bijlage 1a maar nu voor het Wolderwijd en het Eenmeer

	Wolderwijd						Eenmeer					
	gem. chl.a.	min. max.	gem. part P	min. max.	gem. asvrij dr.gew.	min. max.	gem. chl.a.	min. max.	gem. part P	min. max.	gem. asvrij dr.gew.	min. max.
winter '70/'71	110(1)	110	-	-	-	-	224(4)	22	-	-	-	-
zomer '71	259(9)	498	-	-	-	-	345(15)	450	-	-	-	-
winter '71/'72	157(5)	118	0,16(3)	0,15	-	-	152(6)	34	0,24(3)	0,10	-	-
zomer '72	234(5)	310	0,27(5)	0,32	-	-	187(14)	346	0,33(11)	0,47	-	-
winter '72/'73	96(3)	72	0,15(3)	0,12	11(2)	11	108(4)	20	0,19(4)	0,15	-	-
zomer '73	106(3)	114	0,17(3)	0,15	23(3)	31	141(4)	266	0,23(4)	0,48	16(4)	35
winter '72/'74	-	-	0,17(1)	-	-	-	87(2)	31	0,15(2)	0,14	11(2)	11
zomer '74	-	-	-	-	-	-	215(3)	220	0,23(2)	0,25	25(2)	57
winter '74/'75	85(1)	85	0,15(2)	0,10	14(2)	14	95(2)	59	0,15(3)	0,09	14(2)	8
zomer '75	172(6)	228	0,20(6)	0,25	32(6)	42	186(5)	264	0,24(5)	0,29	26(5)	34
winter '75/'76	99(3)	54	0,12(3)	0,06	15(3)	8	123(3)	9	0,16(3)	0,04	9(3)	1
zomer '76	116(5)	179	0,15(5)	0,20	18(5)	27	172(5)	307	0,26(5)	0,43	22(5)	41
winter '76/'77	108(3)	48	0,12(3)	0,10	13(3)	8	83(3)	15	0,19(3)	0,13	10(3)	6
zomer '77	202(5)	274	0,20(5)	0,26	29(5)	35	209(5)	260	0,24(5)	0,36	20(5)	30
winter '77/'78	125(3)	114	0,18(3)	0,15	18(3)	17	106(3)	19	0,22(3)	0,09	11(3)	2
zomer '78	199(8)	230	0,22(9)	0,27	30(9)	36	194(7)	215	0,29(7)	0,46	17(7)	31
winter '78/'79	234(1)	234	0,20(1)	0,20	27(1)	27	108(1)	108	0,17(1)	0,17	12(1)	12
zomer '79	193(4)	302	0,23(3)	0,32	26(5)	40	-	-	-	-	-	-
winter '79/'80	146(3)	101	0,18(3)	0,16	18(3)	14	-	-	-	-	-	-
zomer '80	191(7)	250	0,21(7)	0,26	33(7)	46	-	-	-	-	-	-

Chronologie bemonstering: zie bijlage 1a

Zomer-, en wintergemiddelden van het percentage chlorofyl-a en part P t.o.v. het asvrij drooggewicht in de randmeren (voor de chronologie der bemonsteringen zie bijlage 1a)

	Drontermeer		Veluwemeer		Wolderwijd		Eemmeer	
	% chl.a	%part P	% chl.a	%part P	% chl.a	%part P	% chl.a	%part P
zomer 1973	0,52	0,76	0,55	0,70	0,46	0,74	0,62	0,69
winter 1973-1974	0,62	0,68	0,61	1,08	-	-	0,43	1,14
zomer 1974	-	-	0,55	0,65	-	-	0,87	0,86
winter 1974-1975	-	0,95	1,12	0,93	0,61*	1,07*	1,31	1,90
zomer 1975	0,62	0,68	0,58	0,72	0,54	0,63	0,72	0,92
winter 1975-1976	0,69	1,19	0,75	1,13	0,66	0,80	1,37	1,77
zomer 1976	0,81	0,83	0,73	0,83	0,64	0,83	0,78	1,18
winter 1976-1977	0,76	1,19	0,74	1,22	0,83	0,92	0,83	1,90
zomer 1977	0,82	0,85	0,71	0,73	0,70	0,69	1,05	1,20
winter 1977-1978	0,68	1,30	0,67	1,24	0,69	1,00	0,96	2,00
zomer 1978	0,71	0,77	0,74	0,82	0,66	0,73	1,14	1,71
winter 1978-1979	-	-	-	-	0,87*	0,74*	0,90*	1,42*
zomer 1979	-	-	1,07	0,82	0,74	0,88	-	-
winter 1979-1980	-	-	0,93	1,20	0,81	1,00	-	-
zomer 1980	0,71	0,57	0,59	0,67	0,58	0,64	-	-

*slechts 1 waarneming

Het doorzicht in cm (voorste getal)(tussen () geplaatst indien de waarde niet zo zeker is) van Oscillatoria agardhii (1e cijfer 2e getal) en Oscillatoria spp. (incl. Oscillatoria agardhii) (2e cijfer 2e getal) 0 - >50% 1 - 25 - 50 % 2 - <25%

Drontermeer (bovenste deel) en Veluwemeer (onderste deel)

	dec. 1 jan.	dec. 1 febr.	dec. 1 maart	dec. 2 april	dec. 3 mei	dec. 1 juli	dec. 2 sept.	dec. 2 okt.	dec. 3 nov.
1971	(60)22	70 22	60 22	50 22	40 22	34 00?	18 00	25 00	33 00
1972	34 21	(37)22	40 22	27 21	18 20	20 00	19 00	19 00	(25)00
1973	29 00	33 11	32 11	28 10?	18 00	20 00	25 00	22 00	(32)00
1974	40 00	38 00	34 00	(26)00	20 10	(19)00	18 00	19 00	- 00
1975	38 00	35 00	35 22	25 10	- 10	14 00	18 00	23 00	23 00
1976	-(00)	70 00	70 11	30 20	23 10	20 00	(20)00	24 00	21 00
1977	27 00	38 00	49 22	-(10)	- 00	21 00	24 00	20 00	24 00
1978	29 00	35 00	41 00	20 00	19 00	10 00	18 00	22 00	14 00
1979	- 00	- 00	- 00	- 00	- 00	- 00	- 00	- 00	- 00
1980	- 00	(40)00	50 00	60 22	30 10	15 00	18 00	25 00	- 00
gem.	33	43	42	26	21	19	20	22	25
1971	(60)22	80 22	60 22	50 22	40 20	32 00	19 00	26 00	45 00
1972	29 00	42 00	45 22	25 20	23 20	22 00	20 00	20 00	19 00
1973	28 00	33 00	35 00	29 00	20 00	20 00	21 00	22 00	24 00
1974	28 00	30 00	30 00	20 00	17 00	(25)00	22 00	21 00	21 00
1975	27 00	35 00	40 21	30 10	- 10	15 00	20 00	23 00	23 00
1976	-(00)	50 00	55 00	40 20	27 10	25 00	21 00	21 00	22 00
1977	28 00	36 00	39(00)	- 00	(27)00	20 00	26 00	20 00	23 00
1978	30 00	45 00	30 00	20 00	23 00	13 00	20 00	25 00	17 00
1979	- 00	- 00	-(11)	32 11	21 00	20 00	(20)00	22 00	22 00
1980	22 00	(40)00	50(00)	70 22	50 00	20 00	20 00	20 00	- 00
gem.	27	40	40	27	28	22	21	22	24

Het doorzicht in cm (voorste getal) en een classificatie voor het voorkomen van *Oscillatoria agardhii* en *Oscillatoria* spp. (incl. *Oscillatoria agardhii*)
 Wolderwijd (bovenste deel) en Eemmeer (onderste deel)

	dec. 1 jan.	dec. 1 febr.	dec. 1 maart	dec. 2 april	dec. 3 mei	dec. 1 juli	dec. 3 aug.	dec. 2 sept.	dec. 2 okt.	dec. 3 nov.
1971	40 00	(42)00	-(10)	(25)10	25 00	20 00	22 00	19 00	33 00	33 00
1972	40 00	(38)00	35 00	26 -	20 10	22 40	24 00	19 00	22 00	(25)00
1973	32 00	37 00	46 00	(50)10	32 00	(32)00	33 00	32 00	32 00	- 00
1974	34 00	35 00	35 00	40 00	35 00	30 00	27 00	27 00	28 00	30 00
1975	47 00	75 00	50 10	25 10	- 00	20 00	28 00	25 00	27 00	27 00
1976	- 00	70 00	65 11	80 20	35 10	36 00	30 00	35 00	40 00	26 00
1977	28 00	30 00	40(21)	- (10)	28 10	26 00	(25)00	24 00	22 00	29 00
1978	40 00	60 00	45 00	22 00	23 00	21 00	25 00	25 00	23 00	20 00
1979	- 00	- 00	- 00	35 10	40 00	22 00	20 00	- 00	29 00	29 00
1980	24 00	(60)00	80 00	25 00	25 00	30 00	20 00	15 00	20 00	- 00
gem.	36	50	49	35	29	26	25	25	29	27
1971	(50)-	(40)22	38 22	30 22	34 00	24 00	21 00	24 00	28 00	37 00
1972	60 00	68 -	40 22	32 22	20 21	27 00	45 22	45 22	- 21	- 00
1973	55 00	57(10)	51 22	(40)-	24 21	70 22	- 22	60 22	35 00	34 00
1974	39 00	45 21	58 22	30 20	24 00	32 00	23 00	28 00	30 00	33 00
1975	35 00	35 00	35 22	50 21	- 10	30 00	- 00	30 00	35 00	35 00
1976	- 00	> 70 00	50 22	40 20	19 00	30 00	28 00	27 00	25 00	20 00
1977	23 00	25 00	50(10)	- 20	(32)00	30 00	(29)00	28 00	28 00	35 00
1978	45 00	55 00	- 00	40 00	34 10	21 00	23 00	20 00	39 00	35 00
1979	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
1980	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
gem.	43	50	50	37	29	28	25	26	31	33

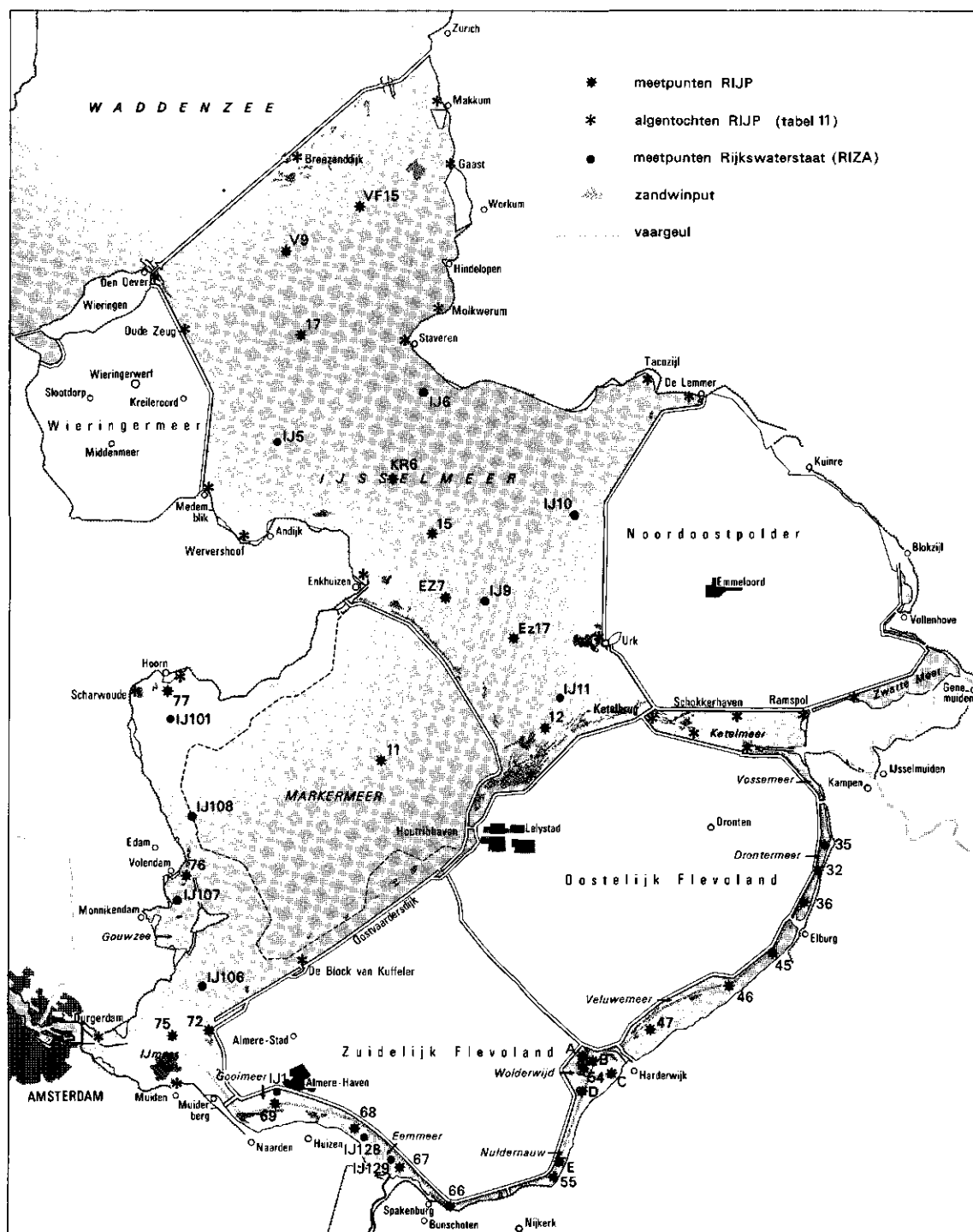


Fig. 1 Plattegrond, benamingen, monsterplekken.

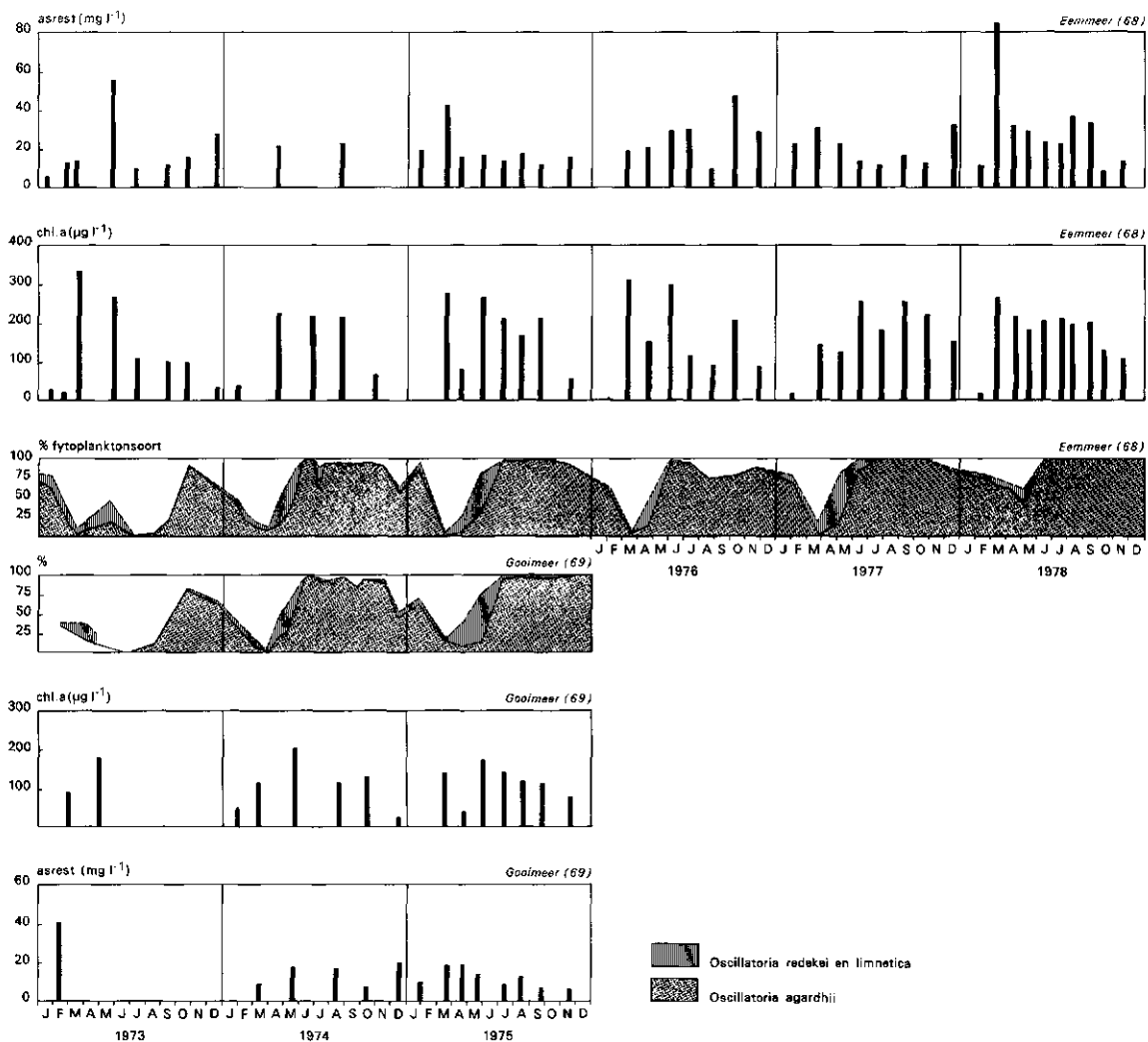


Fig. 2 De asrest, het chlorofyl-a gehalte en het percentage *O. agardhii* en *O. redekei* in het Eemmeer (73 t/m 78) en het Gooimeer (73 t/m 75).

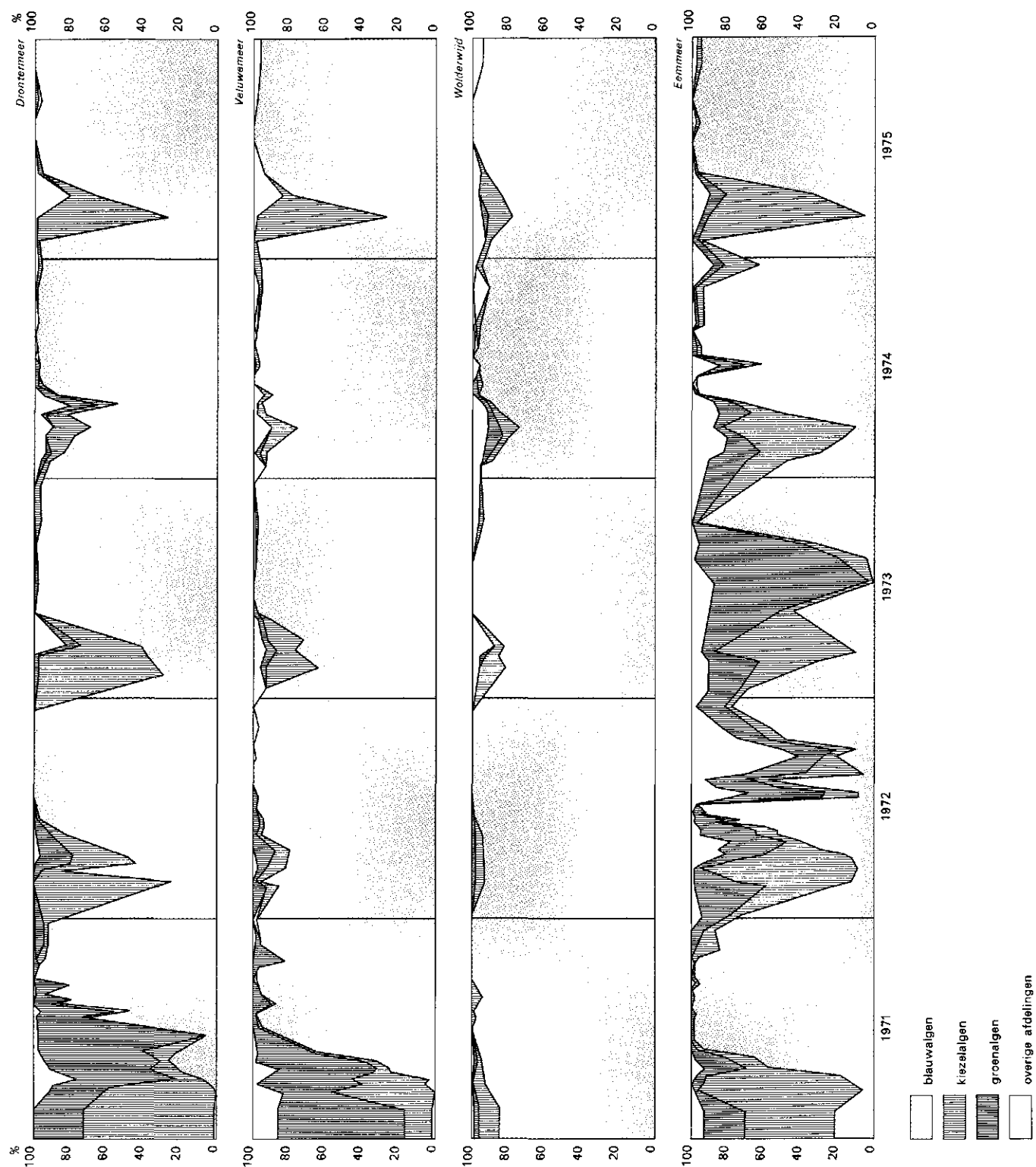


Fig. 3 Het fytoplankton procentueel verdeeld in blauwalgen, kiezelalgen, groenalgen en overige soorten van 1971 t/m 1975 in de randmeren.

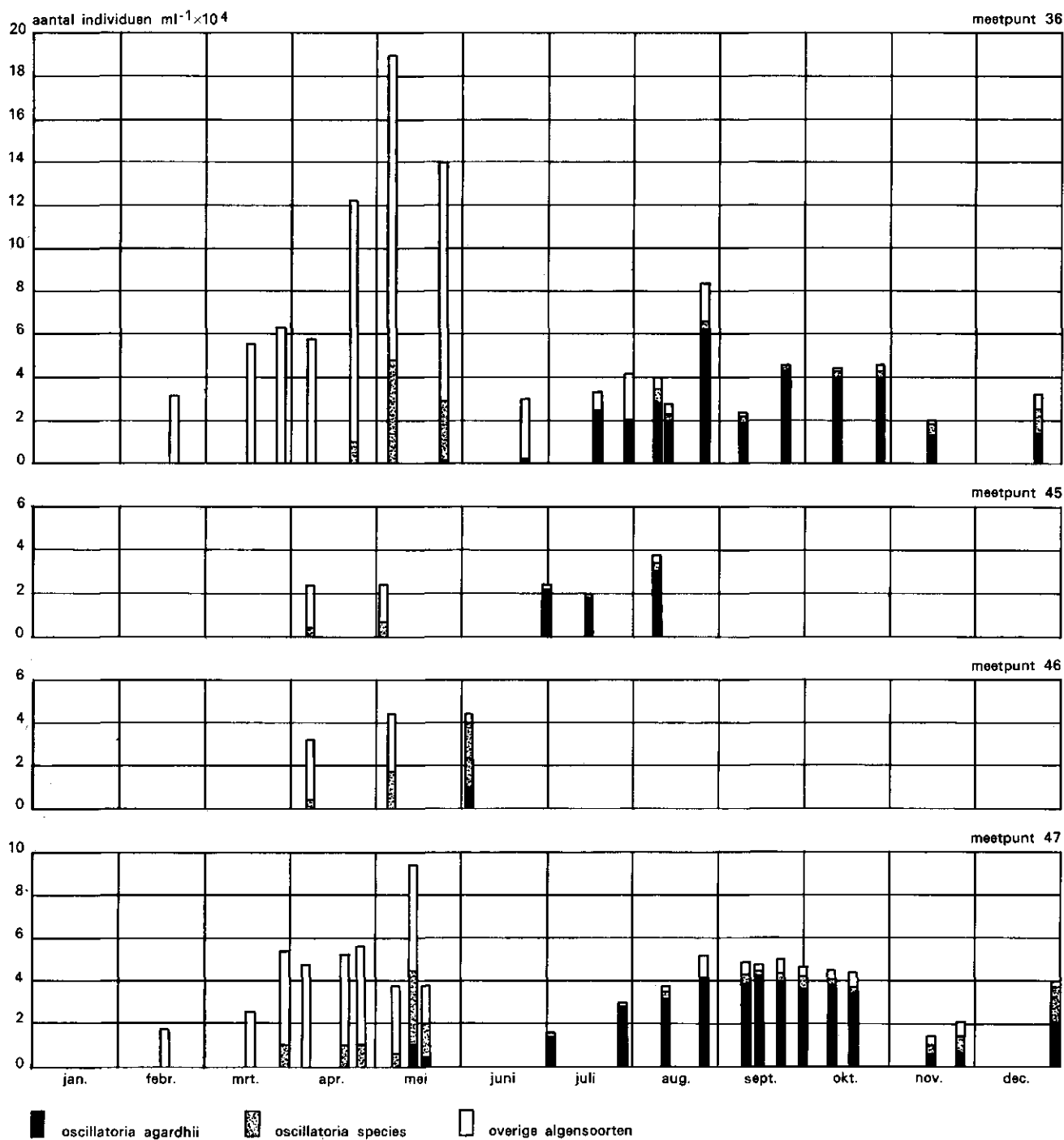


Fig. 4 Het aantal individuen en de verdeling in *Oscillatoria agardhii*, andere *O. species*, en overige algensoorten, in 1971; Drontermeer (36) en Veluwemeer (45, 46 en 47).

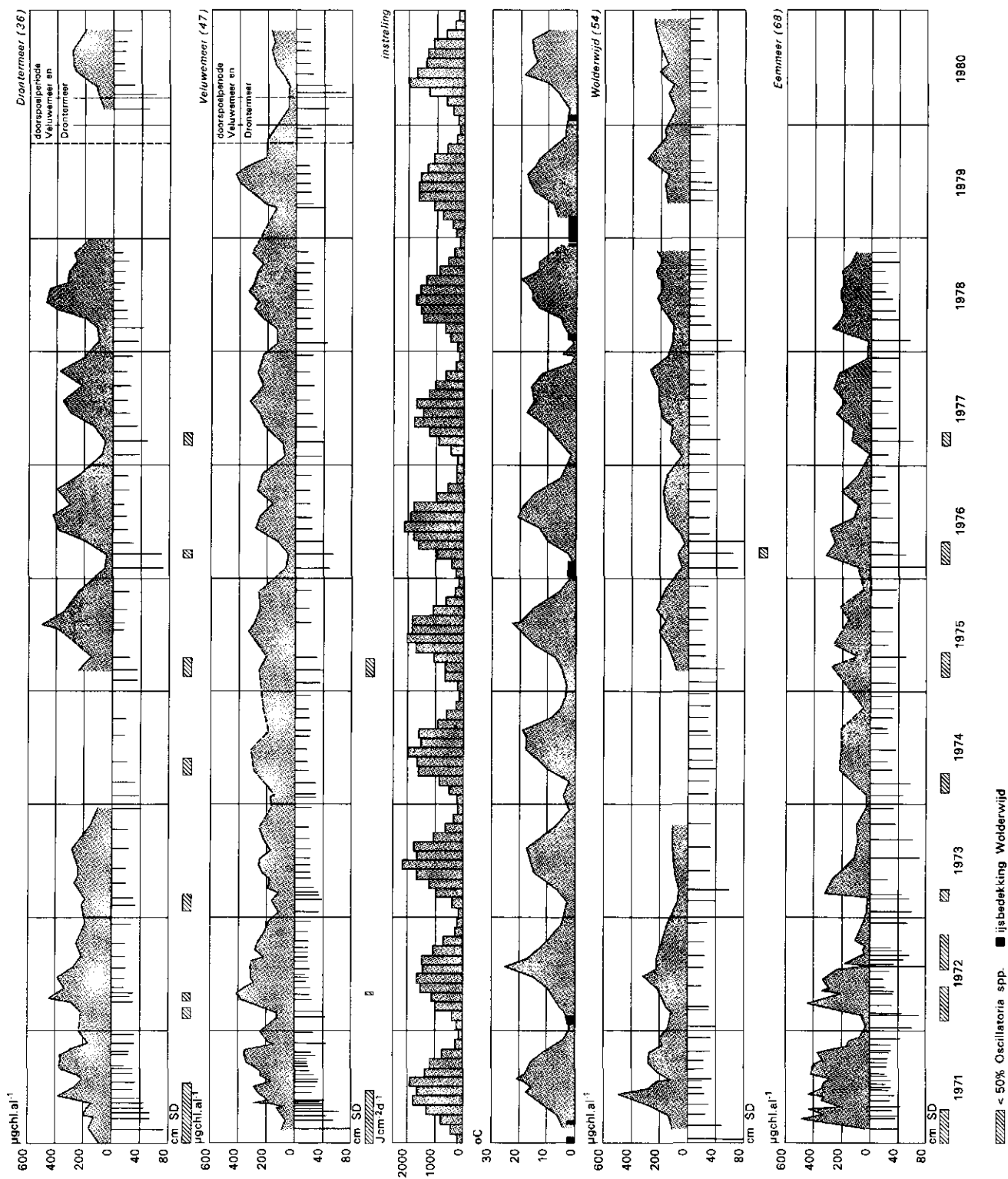


Fig. 5 Biomassa (chl.a) en Secchi-schijfwaarden van de 4 randmeren; de maandelijkse instraling (J cm^{-2}) te De Bilt, gegeven als een daggemiddelde; temperatuur ijsbedekking Wolderwijd.

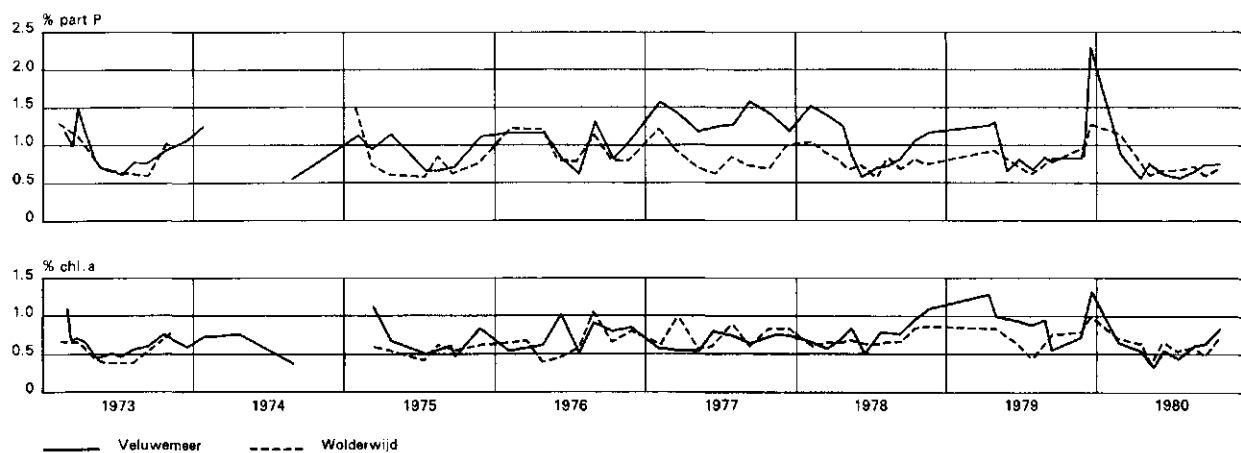


Fig. 6 Het percentage part P en chlorofyl-a t.o.v. het asvrije drooggewicht in het Veluwemeer en het Wolderwijd.

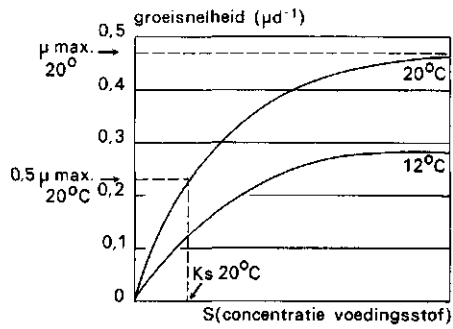


Fig. 7 De relatie tussen de groei en de concentratie van een bepaalde voedingsstof.

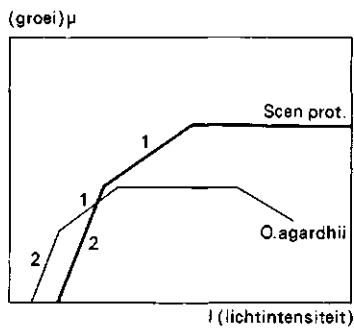


Fig. 8 De relatie tussen de groei en de lichtintensiteit voor 2 algensoorten (Gons, 1977).

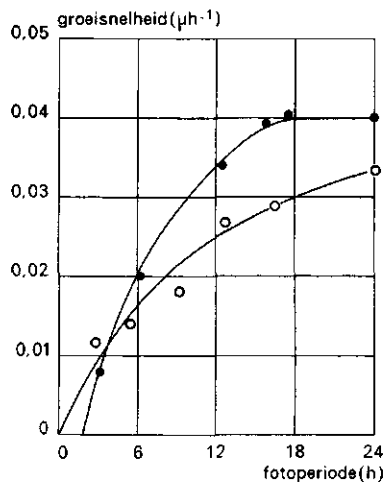


Fig. 9 Groei van *Scenedesmus protuberans* (.) en *Oscillatoria agardhii* (o) als functie van de duur van licht-donker cycli; lichtintensiteit in het verzadigde traject (Loogman e.a. 1980).

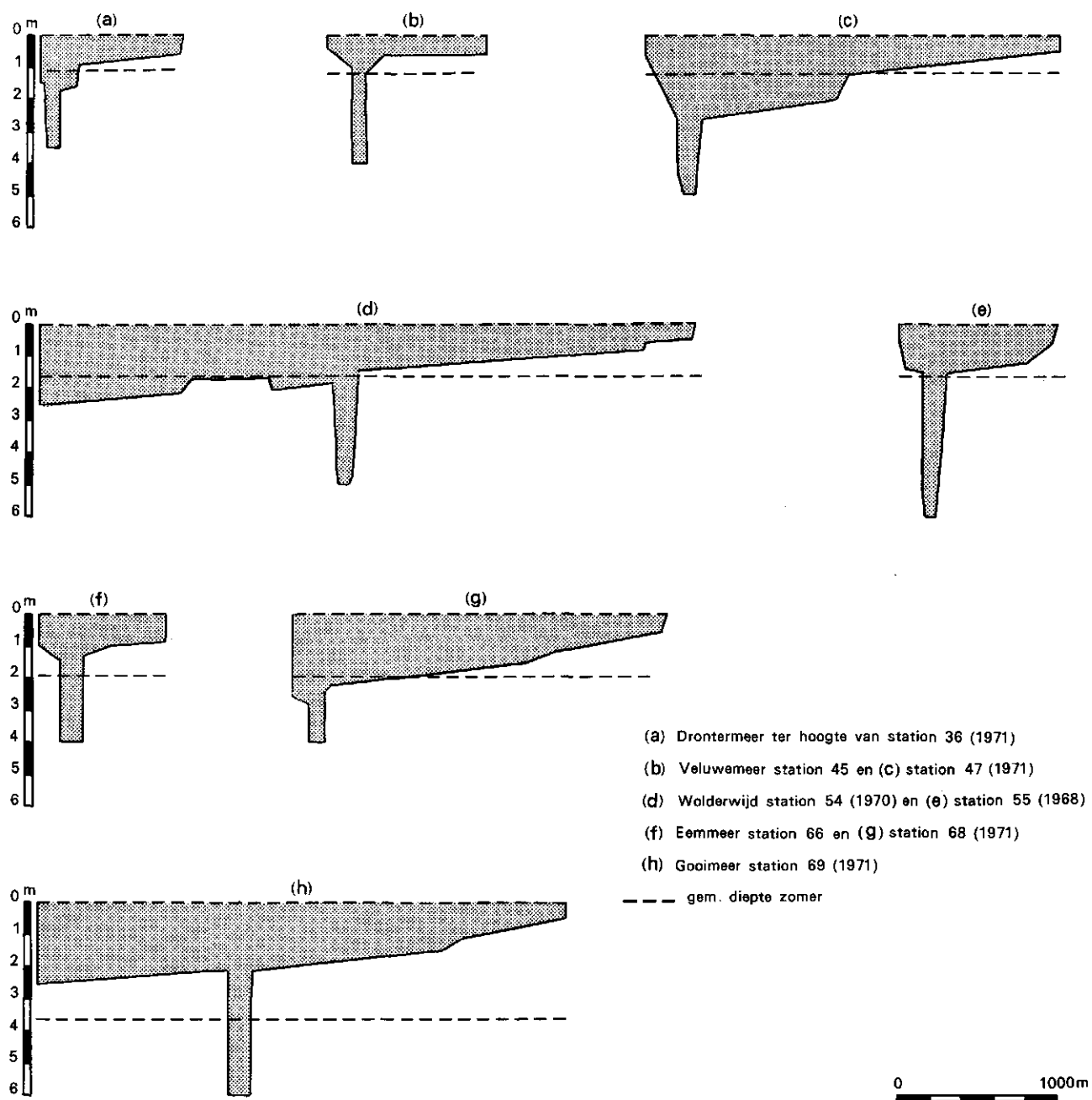


Fig. 10 Verschillende dwarsdoorsneden gaande van Flevoland (links) naar het oude land.

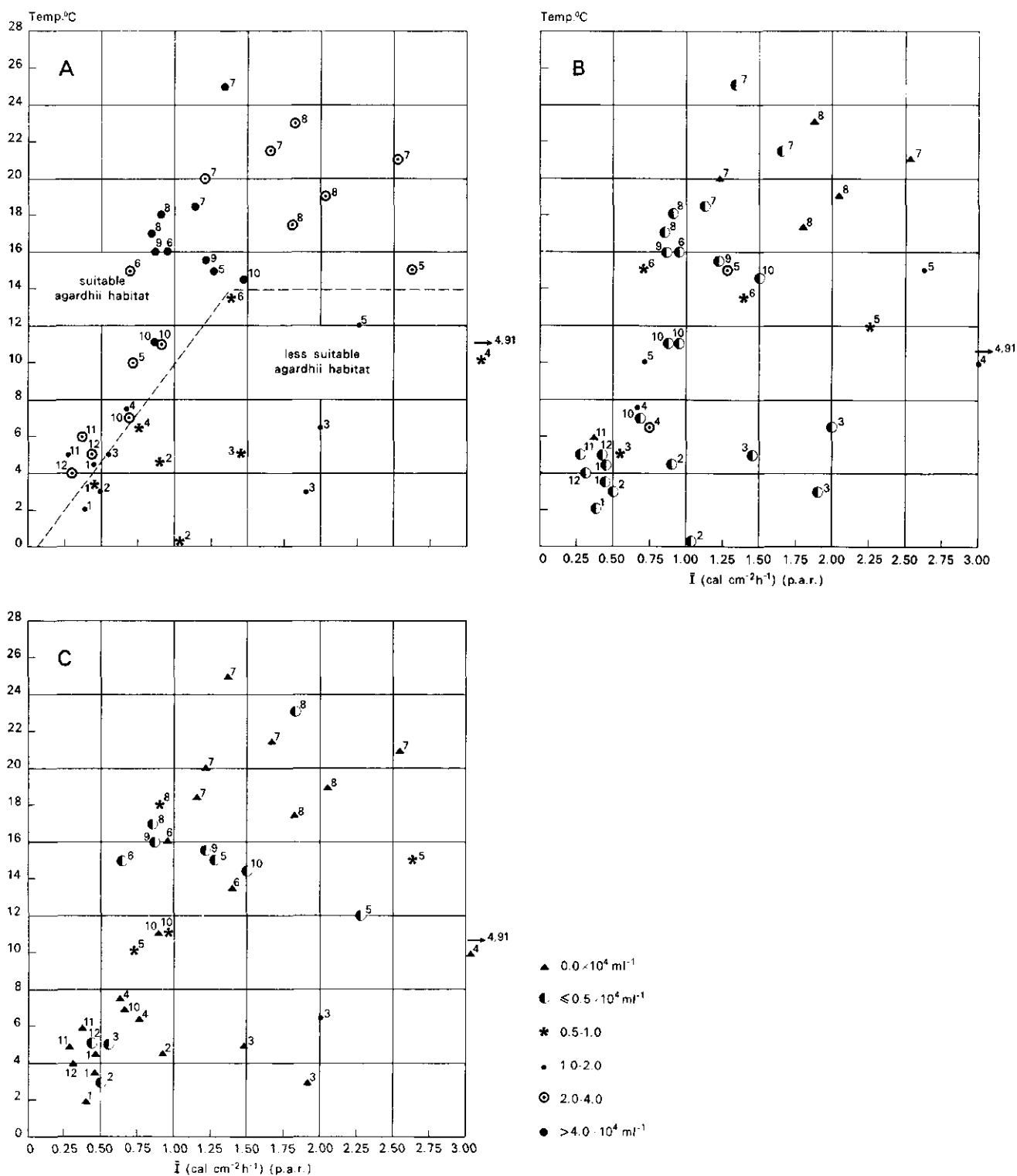


Fig. 11 Het verband tussen de temperatuur en de gemiddelde licht-intensiteit ($\bar{I}$) en het voorkomen van *O. agardhii* (A), *O. redekei* (B) en *O. limnetica* (C).

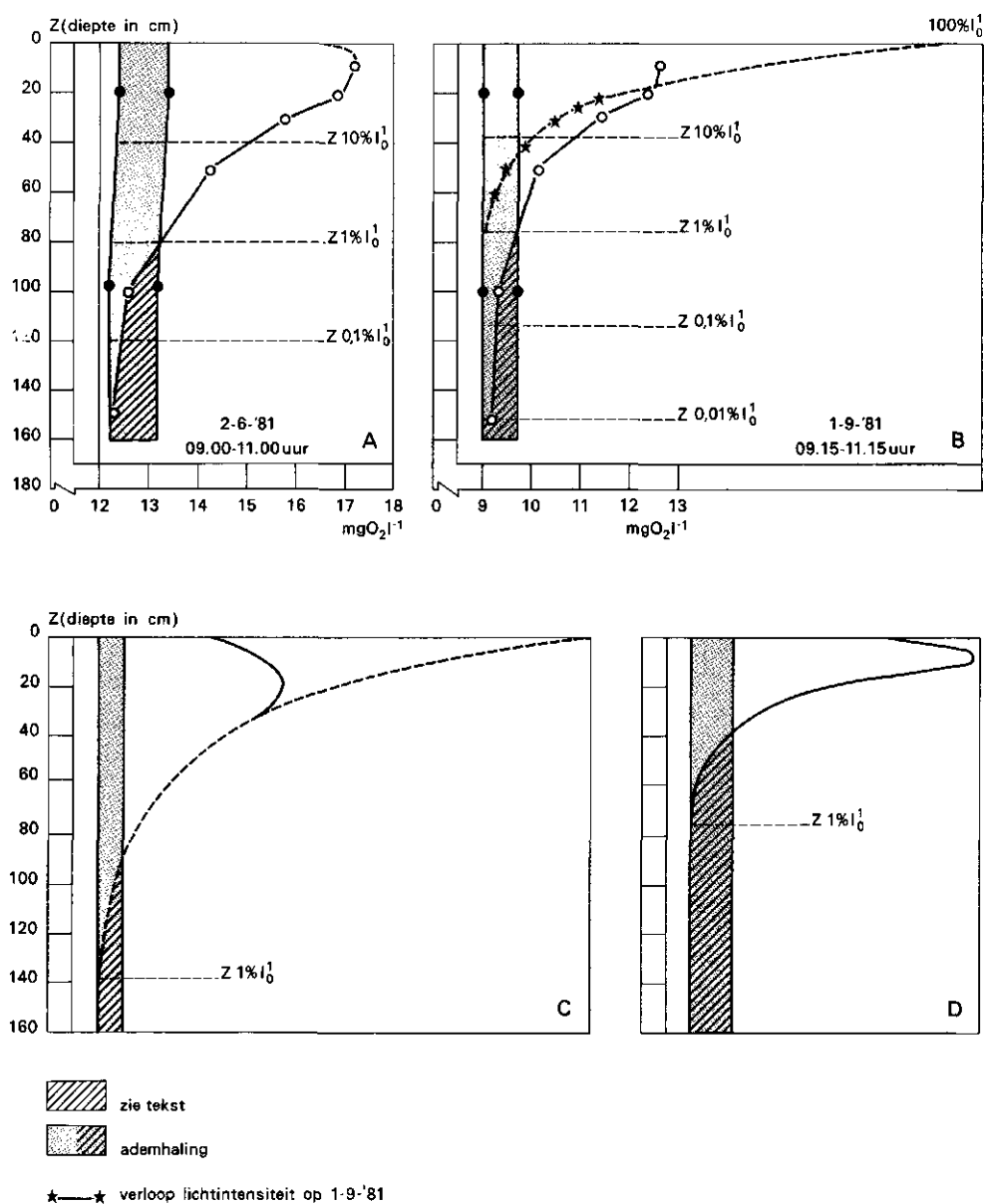


Fig. 12 De primaire produktie en de ademhaling gemeten in het Wolderwijd (12a en 12b); gefingeerde ademhaling, en het lichtverloop van lichtminnende algensoorten (12c); idem maar opgevoerd tot Oscillatoria-dichtheid (12d).

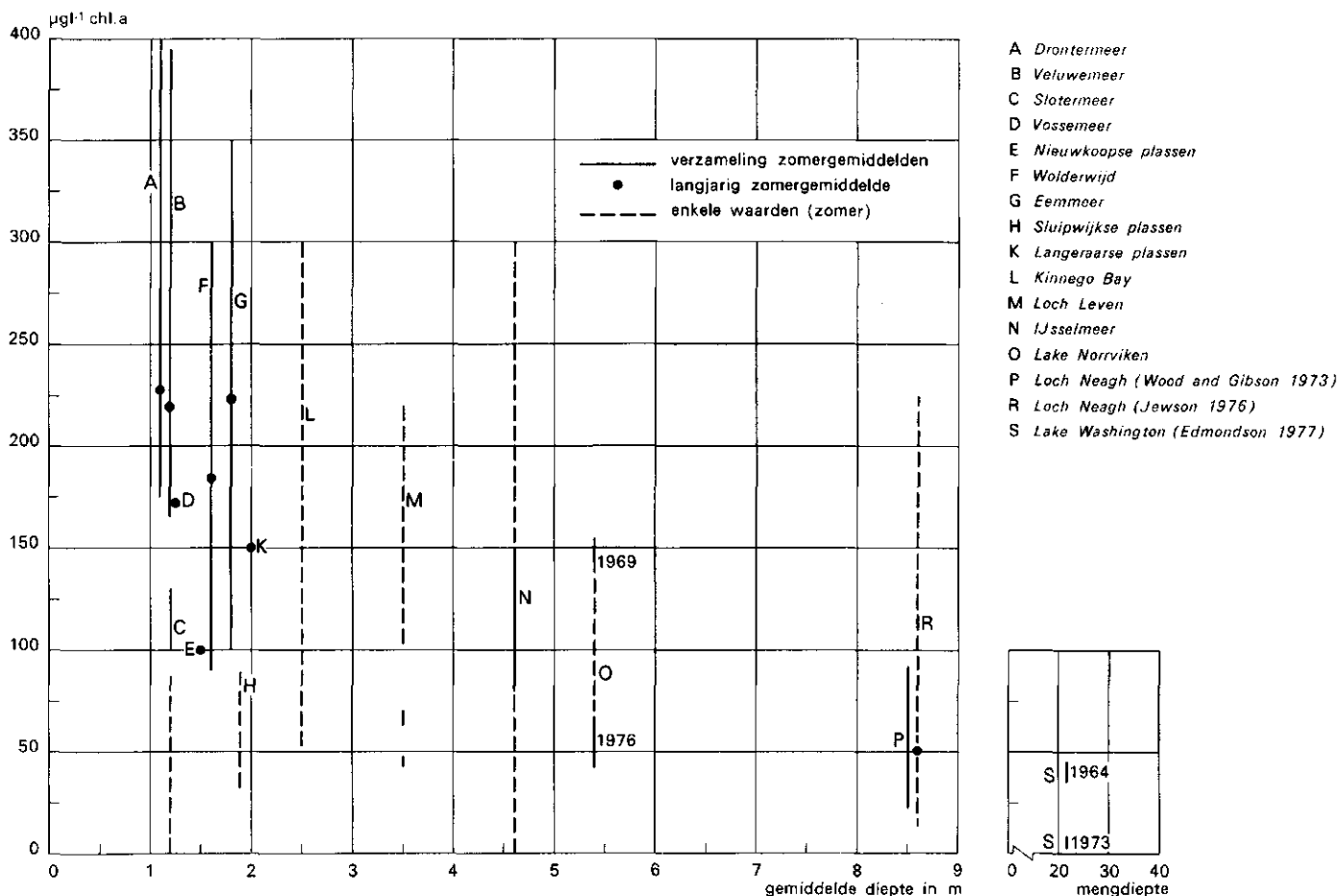


Fig. 13 Het gehalte aan chlorofyl-a in relatie tot de gemiddelde diepte van een aantal *Oscillatoria*-meren in de zomer.

In de reeks Flevoberichten zijn na 1974 verschenen:

101. SCHEER, A. VAN DER. Over de te verwachten inklinking van de gronden in het Markerwaardgebied na drooglegging. Lelystad, 1975.
102. VERKENNINGEN Markerwaard. Lelystad, 1975.
103. FOKKENS, B. Verslag over het bedrijfsjaar 1973 van het grootlandbouwbedrijf van de Rijksdienst voor de IJssel-meerpolders in Flevoland. Lelystad, 1975.
104. JONG, J. DE. Bulrush and reed ponds. Lelystad, 1975.
105. SMOOK, A.A.H. De invloed van uitstel van de oogst op opbrengst en kwaliteit van granen en koolzaad. Lelystad, 1975.
106. VEN, G.A. Over de bepaling van de geohydrologische bodemconstanten uit een tweetal pompproeven in de zuidlob van Zuidelijk Flevoland. Lelystad, 1975.
107. AKKERMAN, J. en J. VAN DER SNEE. Jaarverslag van de fruitteeltbedrijven in eigen beheer in Oostelijk Flevoland; boekjaar 1973/1974. Lelystad, 1975.
108. VELDHUIS, G. Verslag over het bedrijfsjaar 1974 van de bedrijfseenheden A 93 en C 49 in het stadsgebied van Lelystad. Lelystad, 1976.
109. NAWIJN, K.E. en F.H. VAN DER VEEN. Almere 250.000 mensen in 25 jaar? Lelystad, 1976.
110. BOELES, J.E. De bestuurlijke organisatie van de Parijse villes nouvelles. Lelystad, 1976.
111. PUTTEN, C. VAN en L.A. TADEMA. Verslag over het bedrijfsjaar 1974 van de landbouwkundige exploitatie door de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1976.
112. BRUNING, H.A. Herzien prognoses voor de recreatie in het Lauwerszeegebied. Lelystad, 1976.
113. HAPEREN, H.J. VAN en J.J.P. SCHENK. De belangstelling voor Almere. Wie zijn ze, wat willen ze. Lelystad, 1976.
114. FOKKENS, B. Bedrijfsplanning voor de tijdelijke landbouwkundige exploitaties in het Lauwerszeegebied. Lelystad, 1976.
115. LIEROP, M.J.M. VAN. Voorstel basisplan voor de openbare verlichting in Almere-Haven. Lelystad, 1976.
116. VIS, J. Beheersplan voor de boswachterij Spijk-Bremerbergbos voor de periode 1975-1985. Lelystad, 1976.
117. FOKKENS, B. en A.A.H. SMOOK. De opbrengst van winterkoolzaad in relatie tot de zwadmaaicapaciteit. Lelystad, 1976.
118. STRUCTUURNOTA wijk 4 Lelystad. Lelystad, 1976.
119. ABCOUWER, N.F. De stuwende werkgelegenheid in het Gooi e.o. 1960-1973. Lelystad, 1977.
120. HUISMAN, P.J. Inzaai en onderhoud van de grasmat op de dijken. Lelystad, 1977.
121. SLAGER, P. De ontwikkeling van de vegetatie in de Lauwerszee van het droogvallen (1969) tot en met 1975. Lelystad, 1978.
122. STADSVERWARMING Almere. Lelystad, 1977.
123. VOORTMAN, B.R. De ontwatering van enkele wegen in Lelystad. Lelystad, 1977.
124. OMMEREN, A.G. VAN, K.F. POSTHUMUS en L.S. GROOT-KOERKAMP. De uitgaande pendel van Lelystad en omstreken in 1976. Lelystad, 1977.
125. SCHONK, M.K.A. Onderzoek naar de tijd en ruimtebesteding in Lelystad. Lelystad, 1977.
126. ONTWERP Almere-Stad. Lelystad, 1977.
127. BOUWMAN, J.E.G. en E. SCHULTZ. Berekening van de niet-stationaire stroming in de waterlopen in stedelijk en landelijk gebied. Lelystad, 1978.
128. BONTJE, G.J.B., P. DAVELAAR, en L.S. GROOT-KOERKAMP. e.a. De economische ontwikkeling in de Zuidelijke IJssel-meerpolders.
129. FOKKENS, B. en C. VAN PUTTEN. Verslag van de resultaten in het bedrijfsjaar van de tijdelijke bouwkundige exploitatie op het grootlandbouwbedrijf en A 93 in Flevoland en in het Lauwersmeergebied. Lelystad, 1977.
130. STUDIE t.b.v. de inrichting van het Lauwerszeegebied. (Nog niet verschenen).
131. REITSMA, Tj. Facetplan voor de bestemming natuur in de voormalige Lauwerszee. (Nog niet verschenen).
132. BEDRIJFSECONOMISCHE rentabiliteitsstudie railverbinding Almere. Lelystad, 1977.
133. ZUIDEMA, F.C. Urban hydrological modeling and catchment research in the Netherlands. Lelystad, 1977.
134. GROOTLANDBOUWBEDRIJF, Het, van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1978.
135. DIJK, W. VAN, H. HENGVELD en A. OVERWATER. Onderzoek naar de wijze van bouwrijpmaken in twaalf plaatsen in Nederland. Lelystad, 1977.

136. KANT, N.F. VAN DER and S. SPANJER. Operational aspects of subsurface drainage in the IJsselmeerpolders in the Netherlands. Lelystad, 1978.
137. SLAGER, H. Groei en productie van enkele appelrassen bij variatie in kwelsterkte (Y-raai, Oostelijk Flevoland). Lelystad, 1978.
138. AKKERMAN, J. en A. VAN DER SNEE. Jaarverslag van de fruitteeltbedrijven in eigen beheer in Oostelijk Flevoland 1974-1975. Lelystad, 1978.
139. NICOLAI, J. Het geluid langs de Almere-spoorlijn. Lelystad, 1978.
140. VERSLAG van het onderzoek van een vissersschip op kavel W 10 in Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1978.
141. HEIDEN-OVERWEEL, P.F. VAN DER. De verhuisbeweging naar de nieuwbouw in Lelystad in de periode 1974-1976. Lelystad, 1978.
142. OTTERLO, G.J. VAN en L.B. NIJBORG. Inventarisatie arbeidsaanbod en uitgaande pendel van Lelystad en Almere in 1978. Lelystad, 1979.
143. SCHEER, A. VAN DER. De verhouding (b) tussen het waterbindend vermogen van organische stof en van de lutumfractie in verschillende afzettingen in het IJsselmeergebied. Lelystad, 1979.
144. HABEKOTTE, A. Onderzoek met fosfaatbemesting in Flevoland door de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1979.
145. VRIES, E. DE. Het spelende kind in woongebieden Plantage en Hofstede te Lelystad. Lelystad, 1979.
146. HUNER, E. Volkstuinen in Lelystad. Lelystad, 1979.
147. STRUKTUURPLAN Almere-Stad. Lelystad, 1979.
148. WEPEREN, J.R. VAN en R.P. VERWAIJEN. Migratie-onderzoek Lelystad in de periode 1972-1976. Lelystad, 1979.
149. BOELEN, J.J. Het verloop van de maaiveldsdaling in de Wieringermeer vanaf het droogvallen (1930) tot en met 1975. Lelystad, 1979.
150. AKKERMAN, J. en A. VAN DER SNEE. Jaarverslag van de fruitteeltbedrijven in eigen beheer in Oostelijk Flevoland, boekjaar 1975/1976. Lelystad, 1979.
151. WATER in new towns in the IJsselmeerpolders. Lelystad, 1979.
152. NAWIJN, K.E. Almere new town, the dutch polder experience. Lelystad, 1979.
153. DIJK, J. VAN. 15 jaar uitgifte van agrarische bedrijven in Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1979.
154. Mc PHERSON, M.B. and F.C. ZUIDEMA. Urban Hydrological Modelling and Catchment Research: International Summary. Lelystad, 1979.
155. LOENEN, M. en M. PINKERS. The development of the Grevelingen-area for nature and recreation. Lelystad, 1979.
156. LOENEN, M. en M. PINKERS. De ontwikkeling van het Grevelingenbekken als natuur- en recreatiegebied. Lelystad, 1979.
157. NICOLAI, J. Geluid in Lelystad. Lelystad, 1980.
158. AKKERMAN, J. en A. VAN DER SNEE. Jaarverslag van de fruitteeltbedrijven in eigen beheer in Oostelijk Flevoland 1976/1977 en 1977/1978. Lelystad, 1980.
159. STRUCTUURNOTA Lelystad-Zuid. Lelystad, 1980.
160. POLMAN, G.K.R. Het weidevogelgebied de Kievitslanden in Flevoland, beheersplan. Lelystad, 1980.
161. KLIJN, G. Winkelen op het bedrijfsterrein. Lelystad, 1980.
162. ZWARTS, L. Intra- and interspecific competition for space in estuarine bird species in one-prey situation. Lelystad, 1980.
163. 50 Jaar onderzoek R.I.J.P. Lelystad, 1980.
164. CONSTANDSE, A.K. en M.K.A. SCHONK. Leven in Lelystad. Lelystad, 1980.
165. KANT, N.F. VAN DER and J. PENNINKHOF. Use of managementscience in labour-technical research. Lelystad, 1980.
166. DRIE schepen uit de late Middeleeuwen: door H.R. Reinders, H. van Veen, K. Vlierman et al. Lelystad, 1980.
167. NAWIJN, K.E. Winkels in Almere. Deel 1. Lelystad, 1980.
168. HAPEREN, H. VAN. De bevolking van Almere. Taakstelling en eerste feitelijke ontwikkeling. Lelystad, 1980.
169. OOSTVAARDERSPLASSEN, De. Ontwikkeling en onderzoek van een nieuw natuurgebied in Flevoland. Lelystad, 1981.
170. IVENS, F.-L.-I.-M. en J.W. DE VLETTER. Huisvesting en automatisering voor de "aanmaak". Lelystad, 1981.
171. ABCOUWER, N.F. Onderzoek werkloosheid onder vrouwen en jongeren in Flevoland. Lelystad, 1980.

172. AKKERMAN, J. en A. VAN DER SNEE. Jaarverslag 1978/1979 van de vier fruitteeltbedrijven in eigen beheer. Lelystad, 1980.
173. LANGE termijnplan Visvijverbos. Lelystad, 1981.
174. MINDERHOUD, P.A. Minimalisatie van reistijden in het woon-werkverkeer binnen Almere door allocatie van woon- en arbeidsplaatsen. Lelystad, 1981.
175. ENTE, P.J. Over de gehalten aan de zware metalen cadmium, chroom, koper, kwik, lood en zink in de bodem van de Markerwaard. Lelystad, 1981.
176. VEN, F.H.M. VAN DE, P. VAN DER KLOET en M. VAN DER WAL. Enige modellen en berekeningsmethoden voor de relatie tussen neerslag en rioolloop. Lelystad, 1981.
177. ENTE, P.J. Aantekeningen over de IJsselmeerafzetting in het IJsselmeergebied en over een aantal in de loop der tijden veranderde hoedanigheden, voornamelijk m.b.t. zware metalen (cadmium, chroom, koper, kwik, lood en zink) Lelystad, 1981.
178. Lange termijn beheersplan Harderbos. Lelystad, 1981.
179. Middellange termijn beheersplan Harderbos. Lelystad, 1981.
180. SLAGER, H. Functioneren en onderhoud van ontwateringsstelsels in bossen in Flevoland. Lelystad, 1981.
181. RIJNIERSCE, K. en I.H. SCHOLTEN-SELLES. De nauwkeurigheid van de K -bepaling volgens de methode Arya Lelystad, 1981.
182. Jaarverslag 1977 onderzoekafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1981.
183. Jaarverslag 1978 onderzoekafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1981.
184. Jaarverslag 1979 onderzoekafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1982.
185. Studie naar de mogelijke inrichting van de omgeving van de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1982.
186. KONING, E., en K. RIJNIERSCE. Profielverbetering in Oostelijk Flevoland en het effect van 15 jaar na uitvoering ervan. Lelystad, 1981.
187. OTTERLO, G.J. VAN, en K.R.H. JOHNSON. Inventarisatie arbeidsaanbod en uitgaande pendel van Flevoland in 1980. Lelystad, 1982.
188. SWART, B.D. Beheersplan Harderbroek (nog niet verschenen).
189. OTTERLO, G.J. VAN. Planologisch-programmatische bijdragen structuurplan Zeewolde. Lelystad, 1981.
190. CONSTANDSE, A.K. Boeren in Flevoland: beschouwingen over plattelandscultuur in de nieuwe IJsselmeerpolders. Lelystad, 1982.
191. Jaarverslag van de fruitteeltbedrijven in eigen beheer in Oostelijk Flevoland boekjaar 1979-1980. Lelystad, 1982.
192. Landschapsecologisch onderzoek Markiezaatsmeer. Lelystad, 1982.
193. NAWIJN, K.E., en B. STASSEN. Ontwikkelingsplan voor het centrum van Almere. Lelystad, 1982.
194. LOEVE, A., en J. DE VRIES. Buitenlandse bedrijven in Nederland: een aflopende zaak? - een onderzoek onder de buitenlandse bedrijven in het stadsgewest Amsterdam - de Japanse bedrijven in Nederland (nog niet verschenen).
195. SONDERN, J. Woonduur en woonbeleving: een verkennend onderzoek naar de invloed van de woonduur op de beleving van de huidige woonsituatie. Lelystad, 1981.
196. KANT, N.F. VAN DER, en J. PENNINKHOF. Toepassing van bedrijfskunde bij arbeidstechniekonderzoek. Lelystad, 1982.
197. REINDERS, R. Shipwrecks of the Zuiderzee (nog niet verschenen).
198. HAPEREN, H. VAN. Woonervaringen in Almere-Haven: verslag van een woonbelevingsonderzoek bij bewoners van woning-wet- en premie-A-woningen. Lelystad, 1982.
199. JONG, J. DE, W. EENKHOORN en A.J.M. WEVERS. The conservation of shipwrecks at the museum or maritime archaeology at Ketelhaven (nog niet verschenen).
200. JONG, J. DE. De invloed van diepe putten op de fosfaatbelasting van een meer (nog niet verschenen).
201. VISSER, J. De invloed van grondwaterregime en stikstofbemesting op opbrengst en kwaliteit van appels (nog niet verschenen).
202. SMEENK, P., en P. DAVELAAR. Markerwaard en werkgelegenheid. Lelystad, 1982.
203. RIJNIERSCE, K. A simulationmodel for physical soilripening in the IJsselmeerpolders (nog niet verschenen).
204. Ontwikkelingsplan bedrijvenpark de Vaart (nog niet verschenen).