

# Licht als regulerende factor bij het optreden van waterbloei van het blauwwier *Oscillatoria agardhii*\*

## Inleiding

Reeds vele jaren treedt in geëutrofiëerde wateren in de loop van de zomer een waterbloei op van blauwwieren. De belangstelling hiervoor is de laatste jaren sterk toegenomen, enerzijds omdat deze bloei op steeds meer plaatsen optreedt, anderzijds omdat vrijwel al onze binnenwateren direct of indirect gebruikswateren zijn. Het gebruik ervan is wel is waar zeer verschillend, maar overal geldt dat een waterbloei van blauwwieren zeer bezwaarlijk is. Ondanks de grote belangstelling voor de



DR. L. R. MUR  
Laboratorium voor  
Microbiologie  
Universiteit van Amsterdam



DR. H. J. GONS  
Laboratorium voor  
Microbiologie  
Universiteit van Amsterdam  
nu: Limnologisch Instituut  
Nieuwersluis



DRS. E. VAN LIERE  
Laboratorium voor  
Microbiologie  
Universiteit van Amsterdam

bauwwierbloei is het begrip omtrent het optreden ervan nog beperkt. Over het algemeen wordt aangenomen dat de toename van de fosfaat hoeveelheid in het water een bloei van blauwwieren kan veroorzaken. Deze veronderstelling wordt gestaafd door vele gegevens (o.a. Schindler 1975). Toch bleven er verschillende onopgehelderde vragen bestaan. Pearsall (1932) wees er op dat bij het begin van de waterbloei van blauwwieren in de loop van de zomer, de concentratie van het opgeloste fosfaat juist zijn seizoensminimum heeft bereikt. Ook door andere auteurs is op deze, op het eerste gezicht tegenstrijdige, waarneming gewezen.

Het is waarschijnlijk dat deze tegenstrijdigheid er toe heeft geleid, dat vele onderzoekers andere factoren zijn gaan bestuderen die verantwoordelijk zouden kunnen zijn voor de bloei van blauwwieren. Hierbij is vooral aandacht geschonken aan organische stof (Saunders 1972),  $\text{CO}_2$  en  $\text{HCO}_3^-$  (King 1970; Goldman 1974) en stikstof/ $\text{NO}_3^-$  en  $\text{NH}_4^+$  en organisch (Horne et al. 1972).

\* Een deel van dit onderzoek is mogelijk gemaakt door een subsidie van de Commissie van Bijstand inzake Stikstof onderzoek.

Recentelijk wordt in verschillende literatuur licht als mogelijk belangrijke factor genoemd (Berger 1975, Reynolds en Walsby 1975). Geen van deze onderzoeken gaf echter een duidelijk beeld welke factor nu de belangrijkste aanzet zou geven voor het ontstaan van een waterbloei van blauwwieren.

Het is deze onduidelijkheid geweest die voor het laboratorium voor Microbiologie aanleiding was om in 1972 te starten met een voornamelijk experimenteel onderzoek naar de milieufactoren die een rol zouden kunnen spelen bij de waterbloei van blauwwieren.

In de meeste wateren waar bloei van blauwwieren optreedt wordt deze vooraf gegaan door een opbloei van groenwieren. Bij dit onderzoek is deze successie centraal gesteld.

Als vertegenwoordiger van de groenwieren werd *Scenedesmus protuberans* gekozen. Deze zeer veel op *Scenedesmus quadricauda* gelijkende soort komt in vele van onze geëutrofiëerde wateren voor en is door ons hier uit geïsoleerd.

Als vertegenwoordiger van de blauwwieren is *Oscillatoria agardhii* gekozen, een soort die onder andere massaal voorkomt in de randmeren (Berger 1975). De gebruikte stam is hieruit geïsoleerd.

Bij dit onderzoek is de nadruk gelegd op de volgende oecologische factoren: fosfaat, nitraat en licht.

$\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$  werd in deze studie minder centraal gesteld omdat uit berekeningen bepaald kon worden dat er in onze wateren ondanks de zeer hoge fotosynthese toch steeds voldoende  $\text{CO}_2$  aanwezig was. De invloed van opgeloste organische stof werd niet bestudeerd omdat snel bleek dat *Oscillatoria agardhii* zeer goed groeit in een medium waarin, behalve EDTA als complexerend agens, geen organische stoffen aanwezig waren.

## Resultaten

Het onderzoek naar de invloed van de genoemde factoren op de groei van beide organismen heeft de volgende resultaten opgeleverd.

### a. Groeisnelheid

Alle experimenten met *Oscillatoria* en *Scenedesmus* werden verricht bij 20 °C. Het bleek dat bij deze temperatuur de maximale groeisnelheid van *Scenedesmus* aanzienlijk hoger ligt dan die van *Oscillatoria* ( $\mu_{\text{max}}$  *Scenedesmus* 0.066  $\text{hr}^{-1}$ ,  $\mu_{\text{max}}$  *Oscillatoria* 0.036  $\text{hr}^{-1}$ ). Dit betekent dat wil *Oscillatoria* gedurende de zomer een hogere groeisnelheid bereiken dan *Scenedesmus* dit alleen mogelijk is onder de omstandigheden waarbij de groei van *Scenedesmus* geremd wordt en die van

*Oscillatoria* niet. Dit kan bijvoorbeeld het geval zijn als de affiniteit van *Scenedesmus* voor een voor de groei noodzakelijk substraat kleiner is dan de affiniteit van *Oscillatoria* voor dat substraat en dit substraat in beperkende hoeveelheden beschikbaar is. Of dit verschil in affiniteit inderdaad ook van belang is voor de concurrentiepositie van de twee organismen in het natuurlijk milieu kan alleen bepaald worden door een nauwkeurige vergelijking van de in het natuurlijk milieu voorkomende concentraties van het substraat en de waarde waarbij, volgens de experimentele gegevens, het verschil in affiniteit een belangrijke rol speelt. Daar gesteld is dat fosfaat, nitraat en licht van belang zouden kunnen zijn voor de genoemde successie, dienen deze factoren nu nader bekeken te worden.

### b. Fosfaat

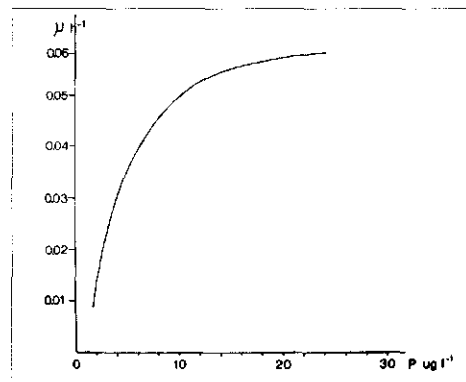
Zowel *Scenedesmus* als *Oscillatoria* bezitten een zeer grote affiniteit voor fosfaat. De  $K_s$  waarde voor fosfaat van *Scenedesmus protuberans* bedraagt bij 20 °C 4,4  $\mu\text{g P/l}$  (afb. 1).

Dit betekent dat bij deze concentratie reeds de helft van de maximale groeisnelheid bereikt wordt. Voor *Oscillatoria agardhii* is deze waarde nog niet precies bepaald, doch zeker is dat deze waarde in dezelfde orde van grootte ligt.

Volgens deze gegevens groeien zowel *Oscillatoria* als *Scenedesmus* maximaal bij P concentraties van meer dan 10  $\mu\text{g P/l}$ . Boven deze waarde is fosfor geen selecterend substraat meer. We moeten ons echter realiseren dat in vele wateren de P-concentratie onder de 10  $\mu\text{g P/l}$  zakt door de opname van fosfaat door het phytoplankton pakket.

Reeds in de inleiding is gesteld dat de massale blauwwierbloei juist optreedt als de meeste fosfor is vastgelegd in de biomassa. In sommige gevallen zal de concentratie dan gezakt zijn tot minder dan 10  $\mu\text{g P/l}$ , doch in andere gevallen niet. Samen met het feit dat blauwwiergroei niet voorkomt in

Afb. 1 -  $\mu/S$  curve voor  $\text{P-PO}_4$  voor *Scenedesmus protuberans*.



weinig geëutrofiëerde wateren, waar 's zomers nauwelijks of geen opgelost fosfaat meetbaar is, wordt het zeer onwaarschijnlijk dat de fosfaat concentratie de selecterende factor is bij het ontstaan van blauwwierbloei.

### c. Nitraat en ammonium

Ook hiervoor geldt dat de affiniteit voor deze ionen van beide organismen zeer hoog is. Voor *Oscillatoria* ligt  $K_s$  voor nitraat tussen 2 en 4  $\mu M$  (Van Liere et al. 1975). Voor *Scenedesmus* ligt deze waarde waarschijnlijk in dezelfde range.

In de meeste geëutrofiëerde wateren is er een veelvoud van deze waarde aanwezig. In deze gevallen speelt nitraat- of ammoniumbeperking dus geen rol als selecterende factor, toch kan *Oscillatoria agardhii* hier massaal voorkomen. In sommige sterk geëutrofiëerde wateren treedt echter wel stikstoflimitatie op.

Dit is te zien aan de zeer lage chlorophyll a- en C-phycoyanine gehaltes van de blauwwieren, waardoor deze een veel gelere kleur krijgen.

In deze wateren zou een bloei kunnen optreden van een blauwwier dat gasvormig stikstof kan binden. Deze  $N_2$ -binding vindt echter onder aerobe condities alleen plaats in de heterocysten. Daar *Oscillatoria*-soorten niet beschikken over heterocysten, kan dus aangenomen worden dat een stikstof-limitatie ook in dit opzicht *Oscillatoria* niet kan bevoordelen.

### d. Licht

Het bestuderen van deze factor betekent dat een overzicht verkregen dient te worden van de energiebalans van het te bestuderen organisme.

We mogen stellen dat de geabsorbeerde energie door de alg gebruikt wordt om in leven te blijven en om te groeien. De voor het onderhoud van de cel onttrokken energie kunnen we omschrijven als een negatieve groeifactor.

Zowel de totale hoeveelheid energie benodigd voor het onderhoud van de populatie, als voor de relatieve groei van de populatie zijn afhankelijk van de dichtheid ervan. We kunnen de energiebalans van een algpopulatie dan ook beschrijven met de volgende vergelijking.

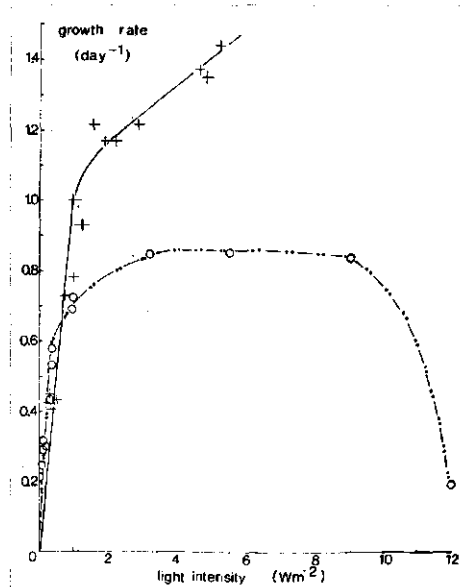
$$\frac{dE}{dt} = \mu_e \cdot X + \mu \cdot X$$

(Gons en Mur, 1975)

De hoeveelheid geabsorbeerde energie

$$\left( \frac{dE}{dt} \right) \text{ wordt met een efficiëntie } (c) \text{ gebruikt voor het onderhoud van de populatie } (\mu_e \cdot X) \text{ en voor de groei ervan } (\mu \cdot X).$$

Hiervan uitgaande kunnen we bepalen welke van de in de formule gebruikte factoren



Afb. 2 -  $\mu/S$  curve voor licht in het traject van de lage licht intensiteiten.

+ *Scenedesmus protuberans*  
O *Oscillatoria agardhii*

kunnen verschillen als we groen- en blauwwieren met elkaar vergelijken. Dit is in de eerste plaats c. Gevonden werd dat bij lage licht intensiteiten de groei afhankelijk is van de licht intensiteit (afb. 2).

Bij hogere licht intensiteiten treedt licht verzadiging op, terwijl daarboven zelfs remming van de groei plaatsvindt.

De trajecten waarover dit gebeurt verschillen echter sterk. Het grootste verschil is de waarde waarbij licht remmend gaat werken op de groei. Deze ligt bij *Scenedesmus* zeer hoog en is door ons nog niet bepaald; een schatting met behulp van literatuurgegevens levert een waarde op van  $85 W m^{-2}$  (Sorokin en Krauss, 1958).

Voor *Oscillatoria agardhii* bedraagt deze waarde  $9 W m^{-2}$ . Het traject waarbij licht groeibeperkend is verschilt ook. *Oscillatoria* bereikt zijn maximale groeisnelheid al bij een licht intensiteit van  $1 W m^{-2}$ . *Scenedesmus* bereikt zijn maximale groeisnelheid bij  $12 W m^{-2}$ .

Naast de factor c, die sterk kan variëren, is dit ook het geval met de waarde van  $\mu_e$ . Uit de gegevens bleek dat het eenvoudiger gebouwde, prokaryote, blauwwier aanzienlijk minder energie nodig heeft voor het onderhoud van de cel dan het eukaryote groenwier. Voor *Oscillatoria* werd een waarde van  $\mu_e$  gevonden van  $0,002 hr^{-1}$ , voor *Scenedesmus* van  $0,0083 hr^{-1}$ .

De gegevens omtrent de reacties van de organismen op fosfaat-, nitraat- en lichtbeperking wijzen met elkaar duidelijk in de richting van het belang van licht als regulerende factor bij het optreden van waterbloei van blauwwieren. Hierbij kan de relatie tussen de groei van de beide orga-

nismen en de licht intensiteit als volgt worden geschematiseerd:

- $> 85 W m^{-2}$ : beide organismen geremd;
- $9 - 85 W m^{-2}$ : hoge groeisnelheid *Scenedesmus*, *Oscillatoria* geremd;
- $1 - 9 W m^{-2}$ : hoge groeisnelheid *Oscillatoria*, afnemende groeisnelheid *Scenedesmus*;
- $0 - 1 W m^{-2}$ : afnemende groeisnelheid *Oscillatoria* en *Scenedesmus*, over het grootste deel van het traject is de groeisnelheid van *Oscillatoria* hoger dan die van *Scenedesmus*.

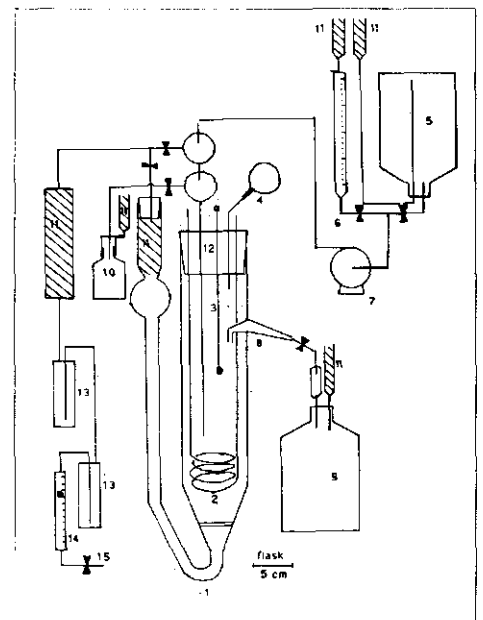
e.  $0 W m^{-2}$ : organismen gebruiken energie voor onderhoud, waarbij de onderhoudsenergie van *Scenedesmus* hoger is dan van *Oscillatoria*.

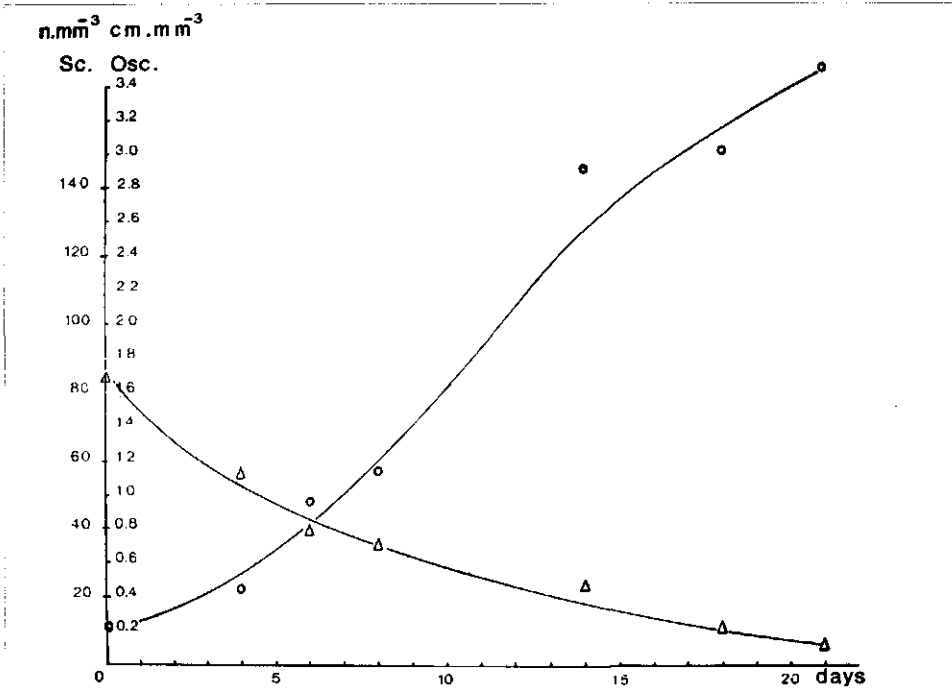
Een aantal van deze punten werden getoetst door middel van een drietal concurrentie experimenten tussen *Oscillatoria* en *Scenedesmus*. De experimenten werden verricht bij  $0,5$ ,  $8$  en  $12 W m^{-2}$  in een continu-cultuur (afb. 3), waarbij een continue verdunning van de cultuur werd gehandhaafd, en ook de pH constant werd gehouden. De verdunningssnelheid (D) bedroeg bij de hogere lichtintensiteiten  $0,03 hr^{-1}$ , bij de laagste  $0,01 hr^{-1}$ .

De lage verdunningssnelheid was noodzakelijk om te voorkomen dat de cultuur zou uitspoelen bij deze lichtintensiteit. Bij hogere lichtintensiteiten is de groeisnelheid zodanig

Afb. 3 - Schema van de continu-cultuur opstelling.

- |                     |   |
|---------------------|---|
| 1. kweekvat         | 10. monster systeem   |
| 2. koelspiraal      | 11. watten filters  |
| 3. pH elektrode     | 12. rubber stop   |
| 4. ent-opening      | 13. was-flesjes, voor het verzadigen met waterdamp van de gebruikte perslucht |
| 5. medium fles      | 14. flowmeter   |
| 6. medium flowmeter | 15. perslucht   |
| 7. medium pomp      | 16. gesinterd glas filter, porie wijdte 20-40 $\mu$                           |
| 8. afvoerbus        |   |
| 9. opvang fles      |   |





Afb. 4 - Concurrentie experiment tussen *Oscillatoria agardhii* (O) en *Scenedesmus protuberans* (Δ) bij 0,5 W m<sup>-2</sup> en een relatieve verdunningssnelheid van 0,01 hr<sup>-1</sup>.

dat hier een verdunningssnelheid van 0,03 hr<sup>-1</sup> geen uitspoeling veroorzaakt. Er werd voor gezorgd dat er geen CO<sub>2</sub> of mineralenbeperking optrad en dat de experimenten geënt werden met goed levenskrachtige cultures, geadapteerd aan hun toekomstige omgeving.

Uit de gegevens (afb. 4 - 6) bleek dat er in alle experimenten tenslotte van een lichtlimitatie sprake was en dat onder deze condities *Oscillatoria* de concurrentie won. De wijze waarop dit gebeurde verschilde echter aanzienlijk. Bij een lichtintensiteit van 0,5 W m<sup>-2</sup> groeit *Oscillatoria* goed door, terwijl *Scenedesmus* uitspoelt. Bij 8 W m<sup>-2</sup> zien we eerst een grotere groei van *Scenedesmus*. Door de toenemende biomassa neemt de gemiddelde lichtintensiteit in het vat zodanig af, dat de groeisnelheid van *Scenedesmus* snel terugloopt en de cultuur tenslotte uitspoelt. In dit traject neemt de dichtheid van *Oscillatoria* echter snel toe.

Bij 12 W m<sup>-2</sup> zien we echter een snelle groei van *Scenedesmus* en een duidelijke lichtremming van *Oscillatoria*, waardoor deze uitspoelt. Na 30 dagen, toen *Scenedesmus* ongeveer zijn evenwichtconcentratie bereikt had, is *Oscillatoria* opnieuw geënt. Er volgde toen een snelle groei van *Oscillatoria* en een uitspoelen van *Scenedesmus*. Naast deze reeks van experimenten werd een aantal controleproeven verricht, waarbij een goed groeiende cultuur van *Oscillatoria* werd afgecentrifugeerd en het supernatant na verrijking met mineralen werd gebruikt als kweekmedium voor *Scenedes-*

*mus*. Het bleek dat in het supernatant geen remmende stoffen voor *Scenedesmus* aanwezig waren, daar de groei van *Scenedesmus* niet verschilde van die in een normaal medium. Ook het andere experiment met *Oscillatoria* geënt in een *Scenedesmus* medium leverde geen ander resultaat op.

**Discussie**

Als we deze gegevens nu vergelijken met het voorkomen van groen- en blauwwieren in natuurlijke milieus, dan vinden we

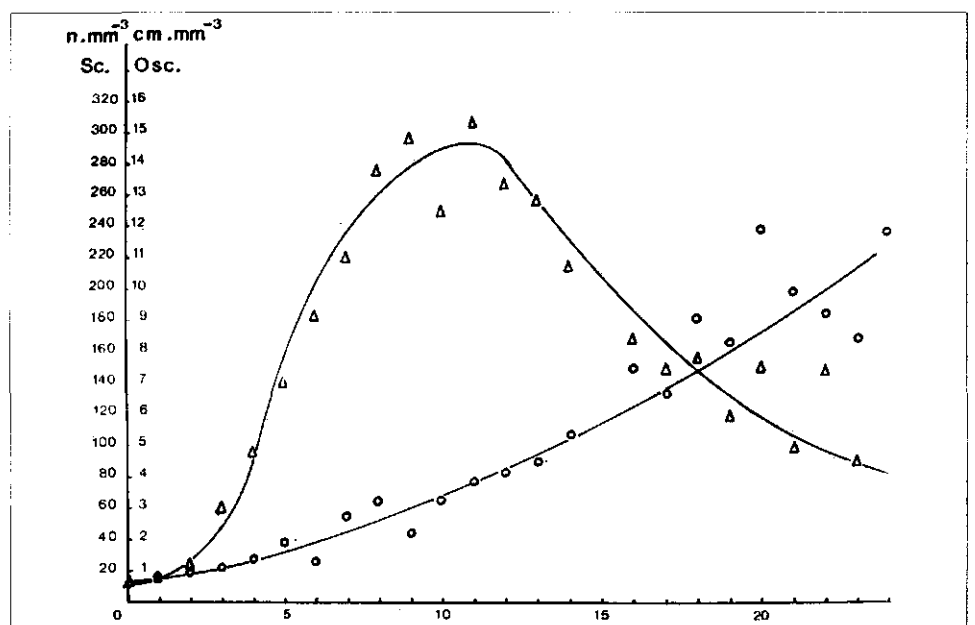
verschillende punten van overeenkomst. In oligotrofe en weinig eutrofe wateren zal, uitgaande van een maximale instraling van 300 W/m<sup>2</sup>, *Oscillatoria* in diepere lagen gevonden kunnen worden bij lichtintensiteiten van 0,3 - 3 % van de oppervlaktewaarde.

*Scenedesmus* heeft zijn optimum in een veel hogere laag. Uitgaande van een lichtoptimum tussen de 12 en 85 W/m<sup>2</sup>, zal dit organisme z'n optimum hebben in een laag met een intensiteit tussen de 4 en 30 % van de oppervlakte intensiteit.

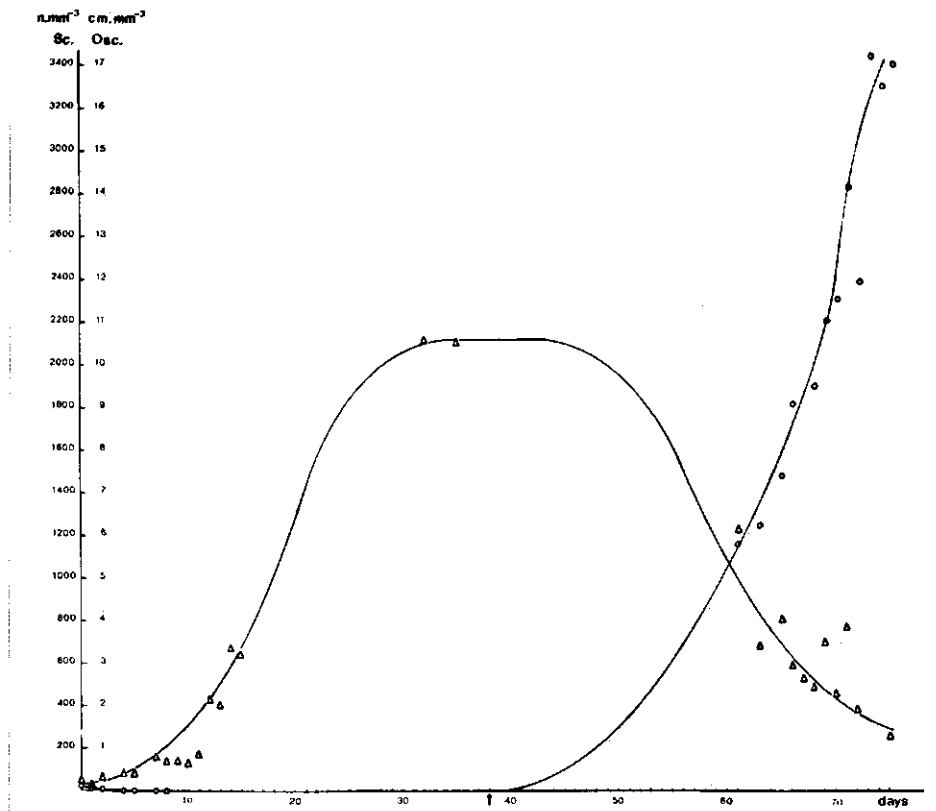
Deze beide gegevens zijn geheel in overeenstemming met wat uit veld-oecologisch onderzoek bekend is.

Zo vonden Baker et al. (1969) een *Oscillatoria agardhii* populatie in het metalimnion van 'Deming Lake' bij een lichtintensiteit van minder dan 5 % van de oppervlaktewaarde. Daarnaast zijn er veel publicaties over het voorkomen van *Scenedesmus* in de hogere waterlagen. Over het algemeen is de laagdikte van de *Oscillatoria* populatie zeer klein, doordat blauwwieren de mogelijkheid bezitten om d.m.v. de gasvacuolen de optimale lichtintensiteit te zoeken (Walsby 1972). Bij grote optische dichtheid van het water wordt *Oscillatoria* ook gevonden in het epilimnion. Hier is echter nog nauwelijks sprake van een stratificatie en zullen *Oscillatoria* en andere organismen één associatie vormen. In dit geval kan de concurrentie van groen- en blauwwieren, zoals wij die in onze experimenten hebben beschreven, een rol gaan spelen. Als de troebelheid van het water zodanig wordt dat in deze laag lichtbeperking belangrijk wordt, wordt de kans groot dat een *Oscillatoria*-bloei zal optreden.

Afb. 5 - Concurrentie experiment tussen *Oscillatoria agardhii* (O) en *Scenedesmus protuberans* (Δ) bij 8 W m<sup>-2</sup> en een relatieve verdunningssnelheid van 0,03 hr<sup>-1</sup>.



Hierbij moeten wij ons vooral ook realiseren dat *Scenedesmus* in het donker een hoeveelheid energie verbruikt die 14 % van de maximale opnamesnelheid van energie uitmaakt ( $\mu_e : \mu_{max} = 1 : 7$ ). *Oscillatoria* gebruikt in het donker slechts 6 % van de maximale opneembare energie ( $\mu_e : \mu_{max} = 1 : 16$ ). Dit verschil zal een belangrijke rol gaan spelen bij de verspreiding van organismen zodra energiebeperking een doorslaggevende oecologische factor wordt. De verhouding tussen de hoeveelheid opgenomen energie en de hoeveelheid voor onderhoud gebruikte energie wordt tevens bepaald door de tijd waarin de organismen onder verschillende omstandigheden verkeren. Indien we aannemen dat de organismen regelmatig over het epilimnion verdeeld zijn, dan is de verhouding tussen de grootte van de fototrofe zone en de zone zonder licht van doorslaggevende betekenis. Deze verhouding wordt bepaald door twee factoren, ten eerste door de diepte van het water, of van het epilimnion, en ten tweede door de lichtdoorlaatbaarheid van het water. Om het belang van de energiebalans aan te tonen kunnen we enkele berekeningen uitvoeren voor een bepaald water. Als voorbeeld is hier gekozen een water met een gemiddelde diepte van 1,40 m. De diepte komt overeen met die van de randmeren. Verder is uitgegaan van een daglengte van 12 uur. Om het rekenmodel vooralsnog eenvoudig te houden is gebruik gemaakt van een lichtverdeling aan het oppervlak over de gehele lichtperiode van 8 uur  $50 \text{ W/m}^2$  en 4 uur  $150 \text{ W/m}^2$ . Hierboven is reeds vermeld dat de groei van *Scenedesmus* optimaal was tussen 12 en  $85 \text{ W m}^{-2}$ . Tevens is uit onze gegevens bekend dat de groei nul was bij  $0,3 \text{ W m}^{-2}$ . Bij zeer hoge lichtintensiteiten wordt de groei geremd door foto-inhibitie. Door ons werden nog geen metingen verricht bij deze lichtintensiteiten, doch uit gegevens uit de literatuur valt af te leiden dat er bij  $300 \text{ W m}^{-2}$  een volledige remming is. Voor *Oscillatoria* werd een optimale groei tussen 1 en  $9 \text{ W m}^{-2}$  gevonden, terwijl de groei nul was bij  $0,15 \text{ W m}^{-2}$ . Aangenomen werd dat bij  $100 \text{ W m}^{-2}$  geen opname van energie meer optrad door foto-inhibitie. Op deze wijze kan een energiebalans opgesteld worden door naast de energiewinst in de fototrofe zone rekening te houden met het energieverlies in de donkere zone en 's nachts. Uit de gegevens van de energiebalans kan voor beide organismen een gemiddelde netto groeisnelheid ( $\mu$ ) over de hele kolom over 24 uur berekend worden. Hierboven is reeds gesteld dat naast de diepte de lichtdoorlaatbaarheid van het water belangrijk is voor de  $\mu$ . In afb. 7 en 8 wordt voor 2 extincties



Afb. 6 - Concurrentie experiment tussen *Oscillatoria agardhii* (O) en *Scenedesmus protuberans* ( $\Delta$ ) bij  $12 \text{ W m}^{-2}$  en een relatieve verdunningsnelheid van  $0,03 \text{ hr}^{-1}$ .

getoond hoe de  $\mu$  bepaald wordt. Op deze wijze kon de invloed van de extinctie op  $\mu$  bepaald worden (afb. 9). Onder de gekozen omstandigheden is groei van *Scenedesmus* onmogelijk als de extinctie stijgt boven de 0,05. Het organisme gebruikt dan meer energie aan het onderhoud van de cel dan in de fototrofe zone opgenomen kan worden. *Oscillatoria* kan tot zeer hoge extincties een, zij het zeer kleine, netto groeisnelheid behouden. Uit de afb. blijkt tevens dat bij een extinctie hoger dan 0,03 het blauwwier een hogere  $\mu$  heeft, terwijl bij lagere extinctie *Scenedesmus* sneller kan groeien. Bij deze berekening is geen rekening gehouden met de mogelijkheid dat *Oscillatoria* niet alleen in zijn groei wordt geremd bij hoge lichtintensiteiten doch ten gevolge hiervan zelfs kan afsterven. Vooral als het organisme langere tijd onder hoge lichtintensiteiten verkeert, dus bij lage extincties, is dit zeker het geval. Dit speelt een belangrijke rol bij de verspreiding van *Oscillatoria* in diepere wateren. Bij lage extincties zou *Oscillatoria* in diepe wateren gevonden kunnen worden op grotere diepte in het epilimnion. In vele gevallen is de circulatie van het epilimnion echter te groot zodat een populatie zich niet op de optimale diepte kan handhaven, ondanks het regulerend vermogen van de gasvacuolen. Hierdoor verkeert het gedurende langere

tijden bij te hoge lichtintensiteiten. Alleen in die gevallen waarbij de optimale lichtintensiteit gevonden wordt om de spronglaag, kunnen we een dichte populatie van *Oscillatoria* verwachten op deze diepte. Het gevolg hiervan is een metalimnetisch zuurstof maximum. Findenegg (1964) wijst erop dat bij toenemende eutrofiëring van de diepe bergmeren het metalimnetisch zuurstof maximum verdwijnt en de zuurstofproductie alleen in hogere lagen plaats vindt. Bij verdere eutrofiëring zal *Oscillatoria* in het plankton van het epilimnion verschijnen. Dit gebeurt in diepe wateren bij lage trofiegraad dan bij ondiepere. Door de grote diepte van het epilimnion ontstaat sneller een voor *Oscillatoria* gunstige verhouding tussen de donkere zone en de lichte zone. In ondiepe meren ontbreekt bij niet te hoge trofie-niveaus de zone met lage lichtintensiteiten en de zone zonder licht. In ondiepe wateren zal dan ook pas *Oscillatoria* bloei optreden bij ernstiger eutrofiëring dan bij diepere wateren. Om de invloed van het trofie-niveau, en de diepte van het epilimnion op de bloei van *Oscillatoria* nader te beschrijven is een computer simulatie model in ontwikkeling. Dit gebeurt in samenwerking met de Stichting 'Toegepaste Oecologie'. De eerste resultaten hiervan zijn zeer bemoedigend. Tevens dient de invloed van de lichtinhibitie

gekwantificeerd te worden. Hierbij zal vooral ook aandacht geschonken moeten worden aan het effect van de tijdsduur van de te hoge bestraling. In de verdere toekomst zal ook aandacht geschonken moeten worden aan de invloed van de lichtverdeling naar golflengte op de groei van groen- en blauwwieren. Ondanks deze leemten in de kennis is de volgende conclusie gerechtvaardigd.

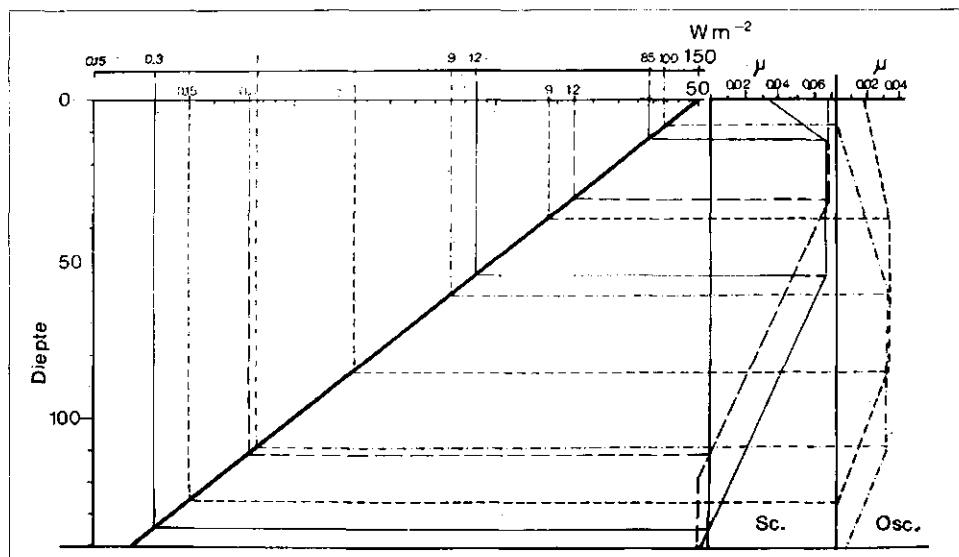
**Conclusie**

De aanname dat een (fosfaat) eutrofiëring een *Oscillatoriabloei* kan veroorzaken is juist. Onderzoek naar de invloed van de fosfaatconcentratie op de groei van blauwwieren en zo de opbloei van blauwwieren te kunnen verklaren is weinig zinvol, daar gedurende het groeiseizoen van het

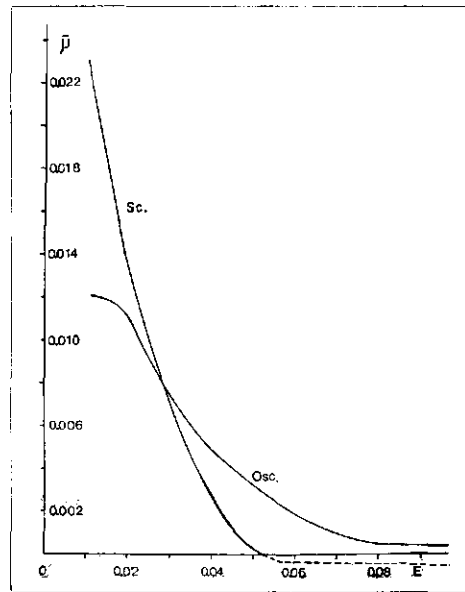
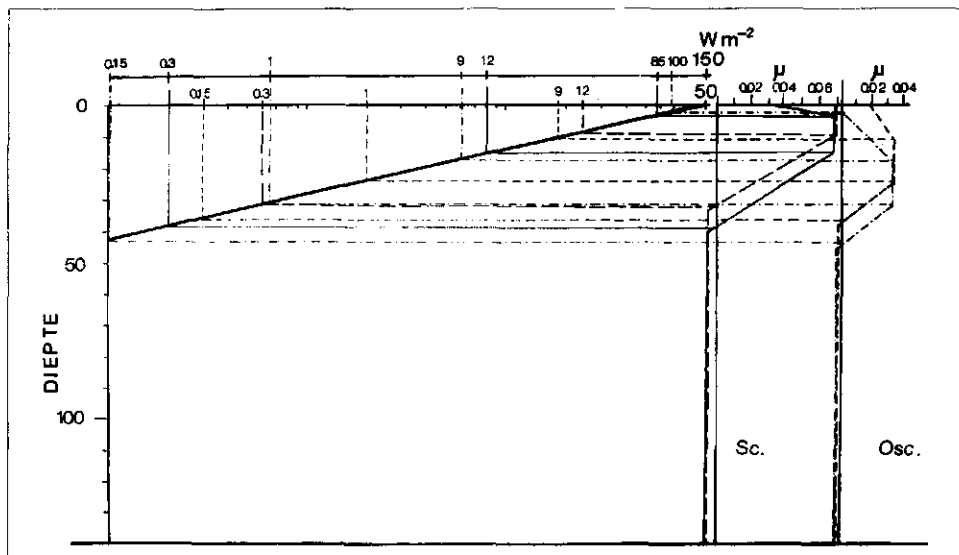
fytoplankton zeer verschillende percentages van het aanwezige fosfaat worden vastgelegd in de biomassa. Hierdoor is aan het begin van de bloei een zo verschillende fosfaatconcentratie aanwezig, dat hieraan geen selecterende waarde kan worden toegekend.

De hoeveelheid biomassa, samen met het detritus, de geomorfologie van het water en de ingestraalde lichtintensiteit bepaalt het lichtregime in het water. Het is dit lichtregime dat de regulerende factor is voor de successie van groen- naar blauwwieren.

In een diep meer zal, door de grote diepte van het epilimnion eerder een gunstig lichtklimaat ontstaan voor *Oscillatoria* dan in een ondiep meer. Zelfs betrekkelijk kleine verdiepingen van ondiepe meren kunnen *Oscillatoria* introduceren.



Afb. 7 en 8 - Bepaling van de groeisnelheid (μ) van *Scenedesmus protuberans* en *Oscillatoria agardhii* op verschillende diepten. Uitgegaan werd van een lichtintensiteit aan het oppervlak van 150 en 50 Wm<sup>-2</sup>. In afb. 7 is voor de verdeling van het licht in het water een extinctie van 0,02 gekozen. Afb 8 is bepaald voor een extinctie van 0,07.



Afb. 9 - Overzicht van de invloed van de extinctie op de gemiddelde netto groeisnelheid (μ̄) in de gehele waterkolom (diepte 140 cm) over 24 uur voor *Scenedesmus protuberans* en *Oscillatoria agardhii*.

**Literatuur**

1. 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.
2. Berger, C. 1975. Occurrence of *Oscillatoria agardhii* Gom. in some shallow eutrophic lakes, Verh. Intern. Verein. Limnol. 19, 2689-2697.
3. Findenegg, I. 1964. Types of planktic primary production in the lakes of the eastern Alps as found by radioactive carbon method, Verh. Intern. Verein. Limnol. 15, 352-359.
4. Goldman, J. C., Oswald, W. J. and Jenkins, D. 1974. The kinetics of inorganic carbon limited algal growth, JWPCT. 46, 554-574.
5. Gons, H. J., Mur, L. R. 1975. An energy balance for algal populations in light-limiting conditions, Verh. Intern. Verein. Limnol. 19, 2729-2733.
6. Horne, A. T., Dillard, J. J. E., Fujita, D. K., Goldman, C. R. 1972. Nitrogen fixation in Clear lake, California II. Synoptic studies on the autumn Anabaena bloom, Limnol. Ocean. 17, 693-703.
7. King, D. L. 1970. The role of carbon in eutrophication, Journ. water Poll. contr. Fed. 42, 2035.
8. Liere, L. v., Zevenboom, W., and Mur, L. R. 1975. Nitrogen as limiting factor for the growth of the blue-green alga *Oscillatoria agardhii*. Confer. on nitrogen as a water pollutant 16 pp.
9. Pearsall, W. H. 1932. Phytoplankton in English lakes II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances. J. Ecol. 20, 241-262.
10. Reynolds, C. S., and Walsby, A. E. 1975. Waterblooms. Biol. Rev. 50, 437-481.
11. Saunders, G. W. 1972. Potential heterotrophy in a natural population of *Oscillatoria agardhii* var *isothrix* Skuja. Limnol. Ocean. 17, 704-711.
12. Schindler, D. W. 1975. Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. Verh. Intern. Verein. Limnol. 19, 3221-3231.
13. Sorokin, C., Krauss, R. W. 1958. Effects of light intensity on the growth-rates of green-algae. Pl. Physiol. 33, 109-113.
14. Walsby, A. E. 1972. Structure and function of gas vacuoles. Bact. Reviews. 36, 1-32.

