



O-94267

Effekter av overgjødsling:
**Dose/respons av
næringssaltene
fosfor og nitrogen**
Status og kunnskapsmangler

NIVA - RAPPORT

Norsk institutt for vannforskning  NIVA

Prosjektnr.: O-94267	Undernr.:
Løpenr.: 3289	Begr. distrib.: Fri

Hovedkontor Postboks 173, Kjelsås 0411 Oslo Telefon (47) 22 18 51 00 Telefax (47) 22 18 52 00	Sørlandsavdelingen Televeien 1 4890 Grimstad Telefon (47) 37 04 30 33 Telefax (47) 37 04 45 13	Østlandsavdelingen Rute 866 2312 Ottestad Telefon (47) 62 57 64 00 Telefax (47) 62 57 66 53	Vestlandsavdelingen Thormøhlensgt 55 5008 Bergen Telefon (47) 55 32 56 40 Telefax (47) 55 32 88 33	Akvaplan-NIVA A/S Søndre Tollbugate 3 9000 Tromsø Telefon (47) 77 68 52 80 Telefax (47) 77 68 05 09
--	---	--	---	--

Rapportens tittel: Effekter av overgjødning: DOSE / RESPONS AV NÆRINGSSALTENE FOSFOR OG NITROGEN Status og kunnskapsmangler.	Dato: Juli	Trykket: NIVA 1995
Forfatter(e): Dag Berge Tor Bokn Bjørn Faafeng Stein W. Johansn Torbjørn Johnsen Evy Lømsland Torulv Tjomsland	Faggruppe: Eutrofi ferskvann Marin Eutrofi	
	Geografisk område: Norge	
	Antall sider: 76	Opplag:

Oppdragsgiver: Statens forurensningstilsyn (SFT)	Oppdragsg. ref.:
---	------------------

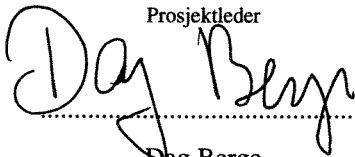
Ekstrakt: Rapporten gir en enkel sammenstilling av kunnskapen innen dose-respons forhold for fosfor og nitrogen i eutrofieringssammenheng, samt en antydning av viktige kunnskapshull. Resipienttypene som omhandles er elver, innsjøer, fjorder og kystfarvann. Rapporten har ikke som mål å være en "State of the art review", men en gjennomgang av praktiske forhold som anses som viktig for å forvalte vannressursene best mulig.
--

4 emneord, norske

1. Fosfor
2. Nitrogen
3. Eutrofiering
4. Dose-respons

4 emneord, engelske

1. Phosphorus
2. Nitrogen
3. Eutrophication
4. Dose-response

Prosjektleder

Dag Berge

For administrasjonen

Merete Johannessen

ISBN 82-577-2803-9

NORSK INSTITUTT FOR VANNFORSKNING
Oslo

O-94267

Effekter av Overgjødsling:

DOSE / RESPONS AV NÆRINGSSALTENE
FOSFOR OG NITROGEN

Status og Kunnskapsmangler

Brekke 1.juli 1995

Saksbehandler: Dag Berge
Medarbeidere: Bjørn Faafeng
Torulv Tjomsland
Stein Johansen
Tor Bokn
Torbjørn Johnsen
Evy Lømsland

FORORD

Rapporten gir en enkel sammenstilling av kunnskapen innen dose-respons forhold for fosfor og nitrogen i eutrofieringssammenheng, samt en antydning om viktige kunnskapshull. Resipienttypene som omhandles er: Innsjøer, Elver, Fjorder og Kystfarvann. Rapporten har ikke som mål å være en fullstendig "State of the Art Review", men en gjennomgang av praktiske forhold som anses som viktige for å forvalte vannressursene best mulig.

Ferskvannsdelen er skrevet av Dag Berge, Bjørn Faafeng, Stein W. Johansen og Torulv Tjomsland, mens den marine delen er forfattet av Tor Bokn, Torbjørn Johnsen, og Evy Lømsland. Dag Berge har redigert de ulike bidragene sammen til rapport.

Oppdraget ble kontraktsfestet 7. desember 1994. SFT's saksbehandler er Jon Rune Selvik og saksbehandler på NIVA er Dag Berge.

INNHOLDSFORTEGNELSE

KONKLUDERENDE SAMMENDRAG	5
INNLEDNING	10
DOSE - RESPONS AV P OG N I INNSJØER	11
Planteplanktonvekst i innsjøenes frie vannmasser.....	11
Vekstbegrensning - utbyttebegrensning	11
Ressursbegrensning: fosfor - nitrogen - karbon - silikat	12
Biotilgjengelighet.....	16
N:P-forhold endret artssammensetning, (giftige) blågrønnalger	17
Indre gjødsling.....	19
Biologiske faktorer.....	20
Beiteeffekter: betydning av store dafnier	20
Makrovegetasjon i grunne innsjøer	22
Fysiske faktorer: sjiktning, blandingsdyp, gjennomstrømming, temperatur, partikler	22
Varierende vekstbegrensninger gjennom sesongen	22
Dose/Respons - modeller for innsjøer.....	24
Historisk perspektiv	24
Fosforbelastningsmodeller	25
Definisjon	25
Eksisterte fosforbelastningsmodeller	25
Noen viktige notasjoner.....	26
Praktisk bruk av modellene i Norge	29
Nitrogenets dose-respons betydning i ferskvannseutrofiering.....	29
OECD-programmet på eutrofi.....	29
Tinnsjøen og salpeterfabrikken på Rjukan.....	30
Det kanadiske innsjøgjødslingsprogrammet	30
Nitrogenveksttall	30
N:P-Modeller for beregning av blågrønnalger i planktonsamfunnet	31
Avsluttende kommentarer til diskusjonen om N vs P betydning for algesamfunnets sammensetning	32
Dynamiske økosystemmodell for innsjøer - Finneco.....	32
Hva modellen beregner	32
Kommentarer.....	32
Spredning av stoff i innsjøer.....	33
Dykket utslipp - jetstråle	33
Strøm- og spredningsmodeller	33
Dose - respons av N og P i Elver	34
Begroingsforsøk med fosfor og nitrogen	34
Kunnskapsstatus	34
Forskningsaktivitet ved NIVA	34
Økologisk modell for elver - QUAL2E.....	35
Hva modellen beregner	35
Kommentarer.....	36
TILFØRSLER AV FOSFOR OG NITROGEN	36
Tilførselsberegninger	36
Teoretiske tilførselsberegninger.....	37
Forurensningshåndboka	37
TEOTIL - modellen.....	37
Eksempel på næringssaltbudsjetter for en innsjø.....	37
DOSE RESPONS N OG P I MARINT MILJØ	39

Planteplankton i pelagialsonen	39
Innledning	39
Nitrogenforbindelser-forekomster-biotilgjengelighet	40
Nitrat og ammonium	40
Nitritt	43
Nitrogengass	44
Urea	44
Aminosyrer	45
Andre organiske nitrogenkilder.....	45
Fosfor	46
N/P-forhold	47
Silisium	48
Mikronæringsstoffer - Spormetaller og vitaminer.	49
Effekter av næringstilførsler med spesiell vekt på nitrogen	50
Modeller	51
N og P's betydning for vekst av makroalger	53
Innledning	53
FORSKNINGSBEHOV VEDRØRENDE DOSE - RESPONS AV N OG P	56
Innsjøer	56
Elver inkl. tilførsler.....	57
Marine resipienter	58
Pelagiske planktonsamfunn.....	58
Marine makroalger	59
LITTERATUR	60

KONKLUDERENDE SAMMENDRAG

Rapporten gir en enkel sammenstilling av kunnskapen innen dose-respons forhold for fosfor og nitrogen i eutrofieringssammenheng, samt en antydning om viktige kunnskapshull. Resipienttypene som omhandles er: Innsjøer, Elver, Fjorder og Kystfarvann. Rapporten har ikke som mål å være en fullstendig "State of the Art Review", men en gjennomgang av praktiske forhold som anses som viktige for å forvalte vannressursene best mulig.

En kvantifiserbar Dose-respons sammenheng er en matematisk modell der man kan regne ut hvordan forholdene (angitt ved responsparametre) blir i resipienten ved endrete tilførsler av N og P.

Nedenstående tabellariske oppsummering gir en oversikt over viktige dose/respons relasjoner for fosfor og nitrogen i relasjon til eutrofiutvikling i ferskvannsresipienter og en angivelse av kunnskapsstatus.

Dose/respons sammenhenger av N og P - Oppsummering

DOSE - RESPONS SAMMENHENGER FOR N OG P I FERSKVANNSEUTROFI	DEKNINGSGRAD / KUNNSKAPS-STATUS	RESPONS-PARAMETRE
Fosforbelastning - P-Konsentrasjon - algeutvikling. Modeller som ut ifra kjennskap til endring av fosforbelastning har for fosforkonsentrasjon og algeutvikling.	Dekket i innsjøer (grunne og dype), men burde vært forsøkt kalibrert til betydning av belastning i sommerhalvåret. En meget stor del av tilførslene skjer i høst og vårflo, men mye tyder på at disse tilførslene har mindre betydning enn det som kommer under produksjonsseksjonen.	Tot-P Klorofyll Siktedyp
Algemengde - dyreplankton, Modeller som ut ifra kjennskap til algemengde kan beregne dyreplanktonmengden	Dekket i store innsjøer	Klorofyll, Dyreplankton
N-belastning - algemengde Modeller som ut ifra kjennskap til endringer i nitrogenbelastning kan beregne hvilken effekt dette har for utvikling av algemengde.	Lite studert. Liten betydning i innsjøer, større i rennende vann. Bør studeres i relasjon til observasjonen om økte begroinger i fjellområder. Tinnsjøen, som har vært ensidig nitrogenbelastet i 80 år og nå avlastet, burde vært undersøkt også etter avlastning.	
N/P-belastning - algesamfunnets artssammensetning. Modeller som ut ifra kjennskap til N/P-forhold kan beregne innslag av f.eks. blågrønnalger	Delvis dekket for innsjøer, men burde vært forbedret. Å kunne unngå blågrønnalgeoppblomstringer er sentralt i forvaltning av hypertrofe lokaliteter.	Totalvolum blågrønnalger Prosentandel blågrønnalger Totalt algelovolum
N- og P - belastning og utvikling av høyere Modeller som kan beregne endret N og P belastningers effekt for utvikling av høyere vegetasjon (gjengroingsproblematikk).	Man vet det er sammenheng med næringstilgang og gjengroing, men ingen kvantitative relasjoner finnes	Klorofyll Artssammensetning Dekningsgrad

DOSE - RESPONS SAMMENHENGER FOR N OG P I FERSKVANNSEUTROFI	DEKNINGSGRAD / KUNNSKAPS-STATUS	RESPONS-PARAMETRE
Dynamiske økosystemmodeller Modeller basert på sett av differensiallikninger som kan simulere forventet utvikling av mange parametre som effekt av endret belastning av P, Org. matr., og N	Innsjøer, delvis elver. Modellene er ofte kompliserte og trenger så mye kalibreringsarbeid at de er vanskelige å anvende i forvaltningsøyemed.	Mange parametre kan modelleres, div. vannkjemi, siktedyp, oksygen, klorofyll, algemengde- og sammensetning, dyreplankton, fisk. Jo lenger opp i næringskjeden man kommer.
Fosforretensjon Modeller som beregner hvordan fosfor holdes tilbake nedover i et vassdrag.	Rimelig godt dekket i innsjøer, dårligere i elver	Forskjell mellom input og output av Tot P i et vassdragsavsnitt
Nitrogenretensjon Modeller som beregner hvordan nitrogen holdes tilbake nedover i et vassdrag.	For lite kjent både i elver og innsjøer	Forskjell mellom input og output av Tot N i et vassdragsavsnitt
Biotilgjengelighet av ulike N og P kilder Multipliserende koeffisienter som angir den relative effektiviteten til ulike forurensningskilder mht.algevekst.	De fleste kildekategoriene er rimelig godt dekket, men en del alvorlige huller finnes. Disse burde vært tettet for å gjøre bildet komplett.	Biotilgjengelighet = %-andel av Tot-P og Tot-N som algene kan utnytte
Inaktivering av N og P i "transport resipienter". Modeller som angir hvordan biotilgjengeligheten av Tot-N og Tot-P avtar ved transport i vassdrag.	Lite studert. Har utvilsomt stor betydning for hvor stor effekt utslippet har når det når fram til hovedresipienten.	Reduksjon av biotilgjengelighet

I marin eutrofi har man i mindre grad enn for ferskvann utviklet dose-responsmodeller som kan kvantifisere responsen i en gitt resipient ved at det skjer endringer i dosen (tilførslen) av N og P. Årsakene til dette er mange, bl.a. har marine områder et mye mer komplekst tilførselsbilde i det "upwelling" av næringsrikt dypvann enkelte steder har stor betydning. Likeledes er hydrologien mer komplisert enn i ferskvann. Innsjøer har stort sett innløp i den ene enden og utløp i den andre, mens fjorder også får vannutskifting ved innstrømming av havvann over fjordterskelen. Denne utskiftingen er i seg selv komplisert å kvantifisere.

Den tabellariske dose-respons oppsummeringen for marin eutrofi blir derfor noe annerledes enn for ferskvann: Det blir mer en oppsummering av hvilke sammenhenger man burde ha kvantifiserbare modeller over, enn en oppsummering av de modeller man har.

DOSE-RESPONS SAMMENHENGER FOR N OG P I MARINT MILJØ (Pelagialsone)	DEKNINGSGRAD/KUNNSKAPSSTATUS	RESPONS-PARAMETRE
<p>N-belastning - algebiomasse.</p> <p>Plantep planktonet responderer på økt nitrogen tilgang med å øke biomassen. Algene har preferanse for ammonium foran nitrat.</p>	<p>Relasjonene mellom nitrat/ammonium og algebiomasse er relativt godt undersøkt. For at denne relasjonen skal fungere er det en forutsetning at ingen andre vekstregulerende parametere er begrensende. Generell kunnskapsmangel om effekten av andre nitrogenkilder (urea, aminosyrer etc.).</p>	<p>Nitrogen. Primærproduksjon. Klorofyll <i>a</i>. Siktedyp. Artssammensetning.</p>
<p>P-belastning - algebiomasse - saltholdighet.</p> <p>I fjorder med sterk ferskvannspåvirkning vil økt fosfortilgang medføre økt algeproduksjon i fjordens indre del hvor fosfortilgangen nær overflaten kan være vekstbegrensende.</p>	<p>Algenes vekstforhold i ferskvannspåvirkede fjorders lengderetning er lite studert.</p>	<p>Fosfor. Primærproduksjon. Klorofyll <i>a</i>. Artssammensetning. Økt giftighet hos giftproduserende alger ved avtagende fosfortilgang.</p>
<p>N- og P-belastning - tilgang på mikronæringsstoffer - algebiomasse.</p> <p>Begrenset tilgang på mikronæringsstoffer medfører at man ikke får den forventede respons ved nitrogen- og fosforbelastning.</p>	<p>At mikronæringsstoffer kan være vekstbegrensende, er kjent fra litteraturen. Mangler imidlertid kunnskap fra våre farvann.</p>	<p>Nitrogen. Fosfor. Mikronæringsstoff. Primærproduksjon. Klorofyll <i>a</i>. Artssammensetning.</p>
<p>Skjevt N/P-forhold - planktonets artssammensetning.</p> <p>Fosforrensing av avløpsvann har ført til stor skjevhet i N/P-forholdet noe som fører til at tidligere nitrogenbegrensete marine områder blir fosforbegrenset. Dette vil blant annet påvirke artssammensetningen av planteplanktonsamfunnene.</p>	<p>Dette er en relativt ny problemstilling som er lite studert. Behov for verifisering av hypoteser.</p>	<p>Nitrogen. Fosfor. Primærproduksjon. Klorofyll <i>a</i>. Skifte fra kiselalger til flagellater og videre til dino-flagellater, dvs. skifte fra hurtigvoksende til saktevoksende arter.</p>

DOSE-RESPONS SAMMENHENGER FOR N OG P I MARINT MILJØ (Pelagialsone)	DEKNINGSGRAD/KUNNSKAPSSTATUS	RESPONS-PARAMETRE
<p>Næringssalter - autotrofe organismer - heterotrofe organismer.</p> <p>I marine økosystemer inkorporeres betydelige mengder N og P i heterotrofe organismer. Bare en del av den totale næringspoolen er derfor tilgjengelig for planteplankton.</p>	<p>Det er lite kjent hvordan de ulike kildene av uorganisk og organisk næring påvirker konkurransen mellom autotroft og heterotroft planteplankton, innbyrdes forhold mellom de ulike planteplanktonartene og forholdet mellom bakterier og planteplankton.</p>	<p>Nitrogen. Fosfor. Primærproduksjon. Klorofyll <i>a</i>. Siktedyp. Artssammensetning.</p>
<p>Samspillet mellom ulike trofiske nivå.</p> <p>Effekten av økt næringstilgang er avhengig av beiteleddet. Selv om primærproduksjonen øker behøver ikke biomassen øke tilsvarende dersom planktonalgene konsumeres av sekundærprodusentene. Selektiv beiting påvirker artssammensetningen.</p>	<p>Liten kunnskap om det dynamiske samspillet mellom de ulike trofiske nivåene.</p>	<p>Nitrogen . Fosfor. Primærproduksjon. Klorofyll <i>a</i>. Siktedyp. Artssammensetning.</p>
<p>Kyst- og fjordmodeller.</p>	<p>De fleste modeller lite avanserte med hensyn på biologiske responser. Her gjenstår mye arbeid før modellene kan bli prediktive.</p>	<p>Næringssalter. Siktedyp. Klorofyll <i>a</i>. Oksygen i dypvannet.</p>

DOSE - RESPONS MARINE BENTISKE ORGANISMER	DEKNINGSGRAD/KUNNSKAPSSTATUS	RESPONS-PARAMETRE
<p>N/P-belastning og utvikling av bentiske organismer</p>	<p>Synes å endre sammensetningen av de autotrofe arter mer enn å influere på total biomasse og produksjon. Finnes ingen gode modeller som kan beregne kvantitativt effekter av belastningsendringer.</p>	<p>Dekningsgrad av hver art. Dekning/biomasse Klorofyll</p>

Responsparemetrene er flere: N- og P-konsentrasjoner i resipienten, algemengde gitt som klorofyll, algevolum, eller dekningsgrad, andel blågrønnalger, siktedyp, oksygen i dypvannet, mm. Ved eutrofiering beveger disse parametrene seg fra "akseptable verdier til uakseptable eller kritiske verdier". Det er en overgangssone mellom akseptabel tilstand og kritisk tilstand som ofte kalles "betenkelig tilstand".

Målsettingen med vannforvaltningen er å holde resipienten innenfor akseptabel tilstand. Har man en kvantifiserbar dose-respons sammenheng, kan man beregne hvilke grenser man da må holde den eksterne tilførselen innenfor, såkalt akseptabel belastning.

Grensene mellom akseptabel - betenkelig og kritisk tilstand er ikke alltid enkle å fastslå. SFT har derfor utarbeidet vannkvalitetskriterier basert på, bl.a. praktisk skjønn, der hvor den naturvitenskaplige kunnskap ikke er tilstrekkelig. Vannkvalitetskriteriene er delt inn i 5 klasser med 1 som beste vannkvalitet og 5 som sterkt forurenset vannkvalitet. I de aller fleste tilfeller er det tilstrekkelig å holde vannkvaliteten innenfor klasse 2, dersom ikke noe spesielt tilsier at man må tilstrebe klasse 1.

Kvantifiserbare dose-responssammenhenger vil være viktig for å kunne beregne nytten av ulike tiltak. F. eks. kan de brukes til å prioritere mellom ulike eutrofi-reducerende tiltak, i kost nytte beregninger, slik at en handlingsplan kan startes opp med de tiltakene som gir mest mulig miljøforbedring pr. investert krone.

Det er norsk miljøpolitikk at kommunene skal sterkere inn i vannforvaltningen og bl.a. sette opp mål for sine vannforekomster, og finne ut hvilken forureningsbelastning de kan tåle. Rensekravene skal være tilpasset resipientens tålegrenser, heller enn at alle områder skal få det samme rensekravet uansett sterk eller svak resipient. Man skal helst kunne skille mellom sterke og svake resipienter på naturvitenskaplig grunnlag. For at kommunene skal være i stand til dette utvidede vannforvaltningsansvar, lager SFT for tiden en lang rekke veiledere. Bl.a. lages det en veileder om Dose-respons.

Det vil således være av stor viktighet for den fremtidige vannforvaltning at det finnes tilgjengelig naturvitenskaplig baserte, og kvantifiserbare, dose-respons sammenhenger mellom de viktigste variable og deres responsparametre i eutrofisammenheng.

INNLEDNING

I slutten av juni 1994 (brev av 23/6) mottok NIVA en anmodning fra Statens forurensningstilsyn om å utarbeide et program for et prosjekt med følgende bakgrunn og målsetting:

"For å bedre grunnlaget for vurderinger av kostnad og nytte knyttet til tiltaksgjennomføring, ønsker SFT å få et bedre bilde av sammenhengen mellom dose og respons når det gjelder overgjødning i vann, særlig med vekt på nitrogen. SFT anmoder med dette om deres tilbud på gjennomføring av en studie der kunnskapsstatus, kunnskapsmangler og forskningsbehov blir vurdert."

NIVA's programforslag forelå 3/8-1994.

Studien skulle deles i 3 temaer, ferskvannseutrofi, marin eutrofi, samt integrerte eutrofitemaer. Det var uklarhet om hva de integrerte eutrofitemaer skulle omfatte, og det ble avholdt et møte den 19/10-94 hvor dette ble presisert. Endringer nedfelt i referatet fra dette møtet er å betrakte som et tillegg til det opprinnelige programmet.

De integrerte temaer vil dreie seg om tilførsler av fosfor og nitrogen, om prosesser som påvirker hvordan landbaserte utslipp til ferskvann og til luft transporteres til havet. Dvs. næringssaltretensjon i vassdrag og atmosfæriske deposisjoner direkte på resipientenes frie vannflater. En av grunnene til de ovennevnte uklarheter, var at i samme tidsrommet som vi diskuterte rammene for dette prosjektet, kom det et annet initiativ fra SFT som også omfattet tilførsler av langtransporterte næringssalter.

Det er i denne omgang lagt mest vekt på å lage en sammestilling av kunnskapsstatus. Kunnskapshullene blir bare listet opp summarisk. De er ikke gitt i prioritert rekkefølge, og det er heller ikke gitt noe om hvordan de ulike hullene skal tettes.

Dette bør gis en grundig diskusjon, gjerne først i møter mellom SFT og NIVA, som kan munne ut i en prioritering av de ulike prosjektyper som skal til for å dekke de viktigste kunnskapshullene.

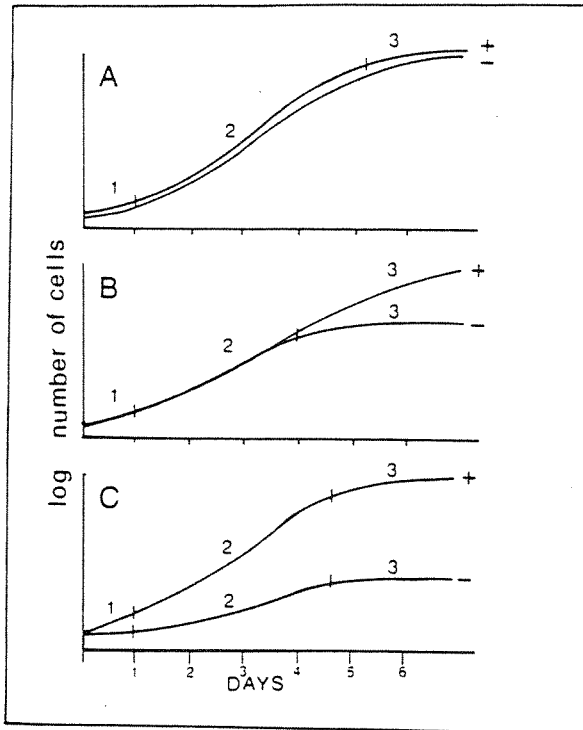
DOSE - RESPONS AV P OG N I INNSJØER

Planteplanktonvekst i innsjøenes frie vannmasser

Vekstbegrensning - utbyttebegrensning

Ved vurdering av vekstbegrensning for alger er det viktig å skille mellom det som begrenser veksthastigheten (fysiologisk begrensning) og det som begrenser vekstutbyttet, dvs. størrelsen av algebiomassen gjennom vekstsesongen (systemisk begrensning). Fysiologisk begrensning er sammen med tapsprosesser avgjørende for artsutviklingen av planteplanktonet gjennom vekstsesongen. Selv om algene vokser med maksimal veksthastighet kan biomassen forbli lav dersom tapsprosesser er dominerende, f.eks. ved høy sedimentasjon eller beiting fra dyreplankton. Tilsvarende kan langsomtvoksende alger bygge opp store biomasser gjennom en vekstsesong. Dette gjelder f.eks. blågrønnalger som motvirker sedimentasjon vha. gassvakuoler og som samtidig er lite utsatt for beiting fra dyreplankton.

Det som begrenser veksthastigheten ved et gitt tidspunkt, kan måles med forskjellige korttids vekstforsøk etter tilsetning av de antatt viktigste næringsstoffene hver for seg og i kombinasjoner. Det stoffet eller den kombinasjonen som gir størst økning i biomassen i løpet av få dager antas å være viktigste vekstbegrensende faktor(er). Inkubasjon av naturlige algeprøver eller testalger i små volumer er ikke nødvendigvis representative for prosessene i de vannmassene de er hentet fra. Transport og omsetning av næringsstoffer vil kunne være svært forskjellig. Slike vekstforsøk kan likevel gi interessant og relevant informasjon om næringsstatus og konkurranseforhold ved et gitt tidspunkt (Elser et al. 1990). Algecellenes fysiologiske staus endres ved næringsmangel. Zevenboom (1980) viste at N-begrensete alger har høyere opptakshastighet av uorganisk nitrogen og lavere spesifikt N-innhold, mens P-begrensete alger har høyere opptakshastighet av fosfat, økt fosfataseaktivitet og lavere relativt P-innhold. Van Donk (1983) viste hvordan tilsetning av næringsstoffer i korttidsforsøk kan vise om veksthastighet, vekstutbytte - eller ingen av delene er begrenset, fig.1.



Three examples of different growth responses of phytoplankton in enclosures, enriched with a nutrient (+), and not enriched with a nutrient (-).

- A. The phytoplankton is not limited in growth rate or yield by the added nutrient.
- B. limited in yield but not in growth rate by the added nutrient.
- C. limited in growth rate and yield by the added nutrient.

The growth curves are divided in three phases, 1 = the lag phase, 2 = the exponential phase, and 3 = the stationary phase.

Figur 1. Tilsetning av næringsstoffer kan vise om veksthastigheten eller vekstutbyttet er begrenset i korttidsforsøk (van Donk 1983)

Ressursbegrensning: fosfor - nitrogen - karbon - silikat

Tidlig på 1970-tallet ble det klart at fosfor normalt er det viktigste vekststimulerende stoffet for planteplankton i innsjøer, men at nitrogen også kan spille en viktig rolle. Dette var resultatet bl.a. av gjødslingseksperimenter i hele innsjøer i Kanada (Schindler 1977) og i Nord-Sverige (Persson et al. 1975). Senere er dette bekreftet med utallige eksperimenter i laboratorier og i felten (se review Cembella et al. 1984a og b). Tidligere ble det hevdet at algene ofte kan være begrenset av tilgangen på CO_2 (King 1970, Likens 1972), men det er senere vist at dette bygget på urealistiske eksperimenter i små flasker. Utveksling av CO_2 fra atmosfæren gjennom vannoverflaten er tilstrekkelig til å forsyne selv kraftige algeoppblomstringer med uorganisk karbon (Wetzel 1983).

Nitrogenmangel i innsjøer vil ofte kompenseres av framvekst av alger som kan binde gassformig nitrogen som er oppløst i vannet (nitrogenfiksering). Mange blågrønnalger har denne evnen. Dette er en viktig årsak til at fosfor anses som det viktigste begrensende elementet. En kritisk gjennomgang av amerikanske eksperimenter med næringsanrikning av vann fra innsjøer ($n=62$) og gjødsling av hele innsjøer ($n=12$) viser at selv om fosfor er det viktigste ("primary") vekst-begrensende elementet er nitrogenbegrensning nesten like hyppig ("secondary") (Elser et al. 1990). Det mest påfallende med denne undersøkelsen var likevel at tilsats av N og P sammen ga større andel signifikante resultater. Kun 2 av 31 "innsjø-år"

reagerte signifikant på tilsetning av bare ett av de to elementene. Dette forklares med at det ofte er nær balanse mellom N- og P-begrensning i et naturlig fyttoplanktonsamfunn slik at tilsetning bare av det ene elementet raskt kan føre til at det andre elementet overtar som det begrensende. Dette understreker den viktige ulempen med enalgetester: at disse bare reflekterer vekstbetingelsene for den ene testalgen på dette tidspunktet. Fosfortilsetning alene vil i mange tilfeller gi betydelig økt algevekst i innsjøer fordi utvikling av nitrogenmangel kan motvirkes av nitrogen-fiksering (Schindler 1977, Persson et al. 1977), men Elser et al. (1990) viser til mange tilfeller hvor dette ikke skjedde etter fosforgjødsling av hele innsjøer, ihvertfall innenfor den tiden som eksperimentene gikk over.

Prairie et al. (1989) viste at klorofyllkonsentrasjonen i 133 innsjøer økte lineært med fosforkonsentrasjonen opp til 100-125 mg P/m³. Ved ytterligere økt P-konsentrasjon flatet klorofyll-konsentrasjonen ut. Dette ser ut til å ha generell gyldighet, også for norske innsjøer (Fig.3). Tilsvarende analyse (Prairie et al. 1989) av nitrogen-klorofyll forholdet viste ikke tilsvarende avflating (figur 2). Log-log regresjoner med både P og N som uavhengige variable ga høyere regresjonskoeffisient ($r^2=0.81$) enn P og N separat ($r^2=0.69$), men P og N er altså sterkt korrelert ($r^2=0.50$ av log-transformerte verdier).

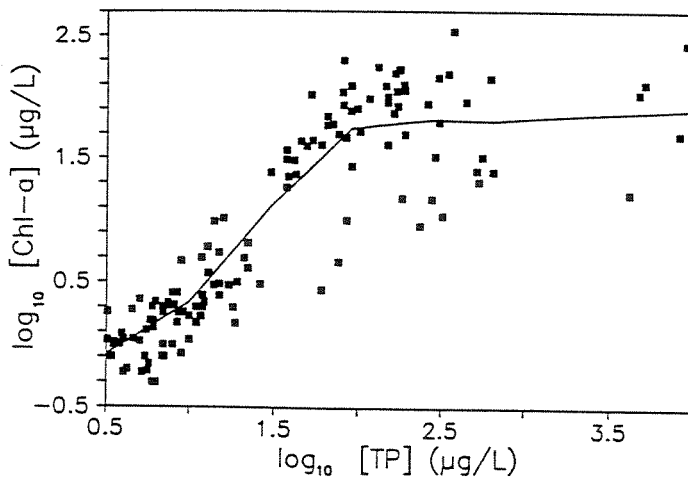


FIG. 2. Relationship between chlorophyll and TP concentrations (micrograms per litre) in 133 lakes. The solid line is the LOWESS fitted curve.

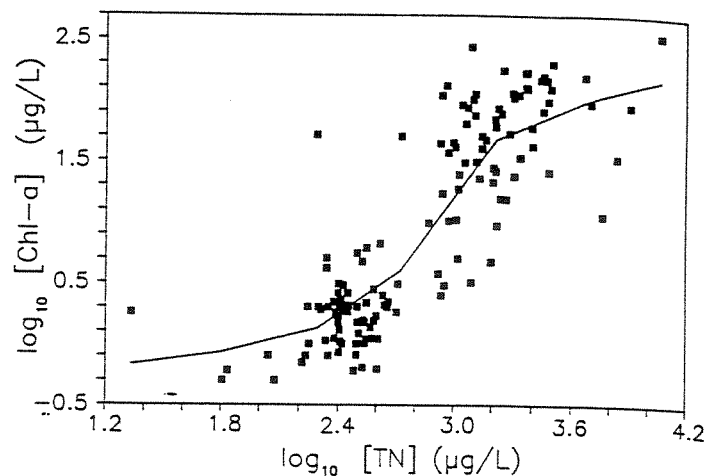
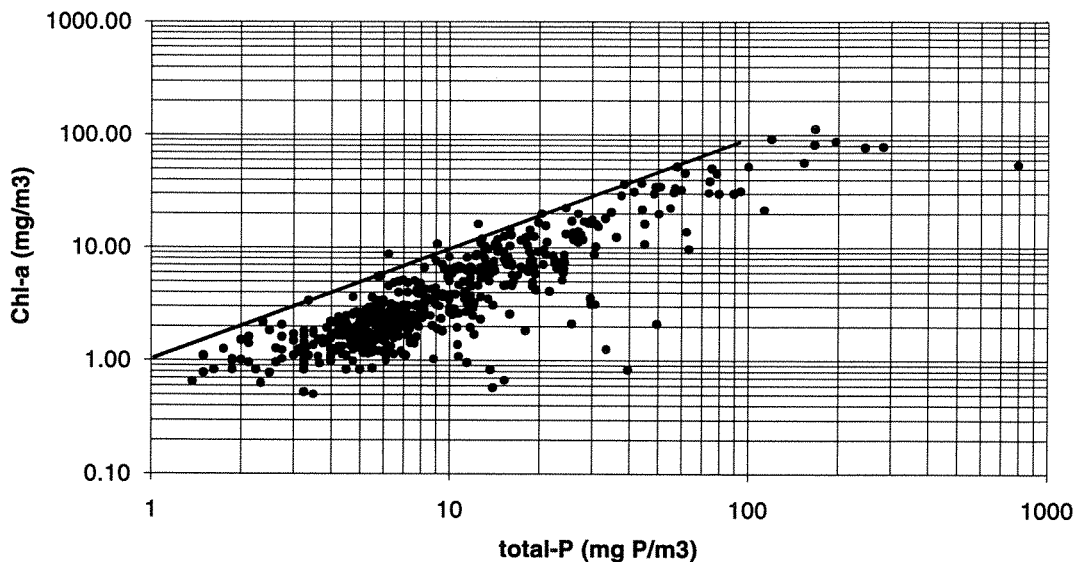


FIG. 3. Relationship between chlorophyll and TN concentrations (micrograms per litre) in 133 lakes. The solid line is the LOWESS fitted curve.

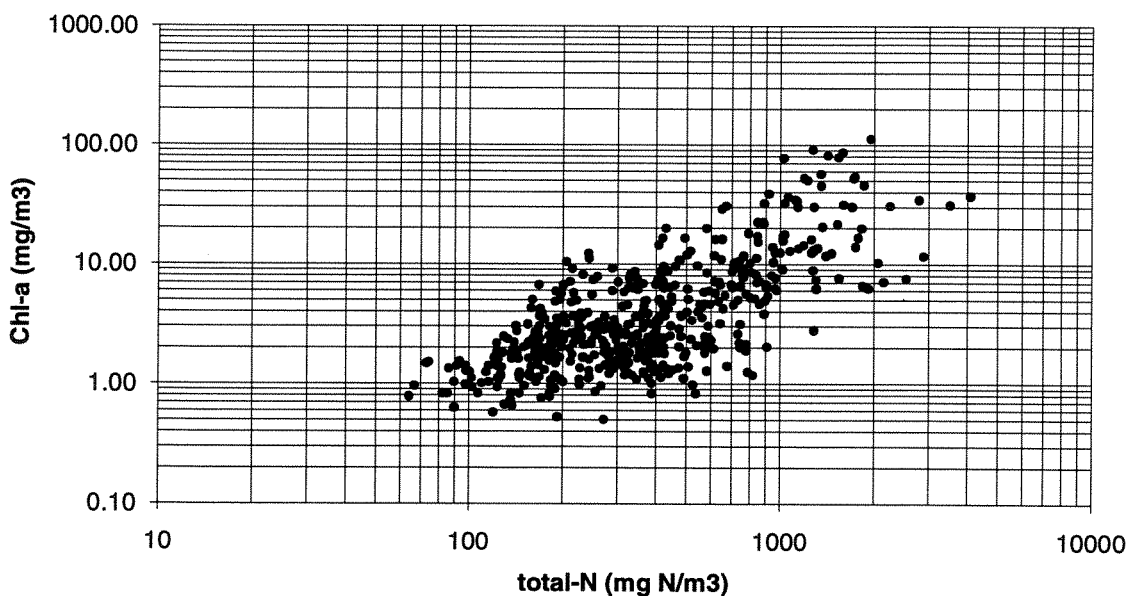
Figur 2. Forholdet mellom klorofyll og hhv. fosfor og nitrogen i 166 innsjøer (Prairie et al 1989).

Datamaterialet fra vekstforsøk som ble undersøkt av Elser et al. (1990) støtter ikke hypotesen om at nitrogenbegrensning er mer vanlig ved økende trofinivå, mens vannprøver fra 266 innsjøer (McCauley 1991) indikerer sterkt at fosfor har stor effekt på klorofyllkonsentrasjonen i oligotrofe innsjøer, mens nitrogen har liten effekt i slike. Tilsvarende viste planteplanktonet liten følsomhet for endringer i fosforkonsentrasjonen i eutrofe innsjøer (> ca 100 mg P/m³), mens nitrogen hadde markert effekt i dette konsentrasjons-området (figur 5).

Data fra 404 norske innsjøer viser også en bedre korrelasjon mellom P-klorofyll (figur 3) enn N-klorofyll (figur 4), men dette er i seg selv ikke noe bevis for at P er viktigere bergensende stoff enn N i norske innsjøer. Figuren viser også tendensen til avflating i klorofyllkonsentrasjoner ved $P > \text{ca. } 100 \text{ mg P/m}^3$. I figur 3 er også tegnet inn 1:1-linja, som antas å angi øvre klorofyll-utbytte ved gitt P-konsentrasjon. Punkter som ligger langt under denne linja indikerer at andre faktorer enn P begrenser utbyttet (nitrogen, metaller, lys el.).



Figur 3. Fosfor-klorofyll forhold fra 404 norske innsjøer (Landsomfattende trofiundersøkelse av innsjøer, NIVA). Hvert punkt representerer gjennomsnitt av 4 eller 8 verdier fra perioden mai-oktober fra 1988-93, ialt 550 innsjø-år. 1:1-linjen er lagt inn for å indikere øvre grense for klorofyll-utbytte.



Figur 4. Nitrogen-klorofyll forhold fra 404 norske innsjøer (Landsomfattende trofiundersøkelse av innsjøer, NIVA). Hvert punkt representerer gjennomsnitt av 4 eller 8 verdier fra perioden mai-oktober fra 1988-93, ialt 550 innsjø-år

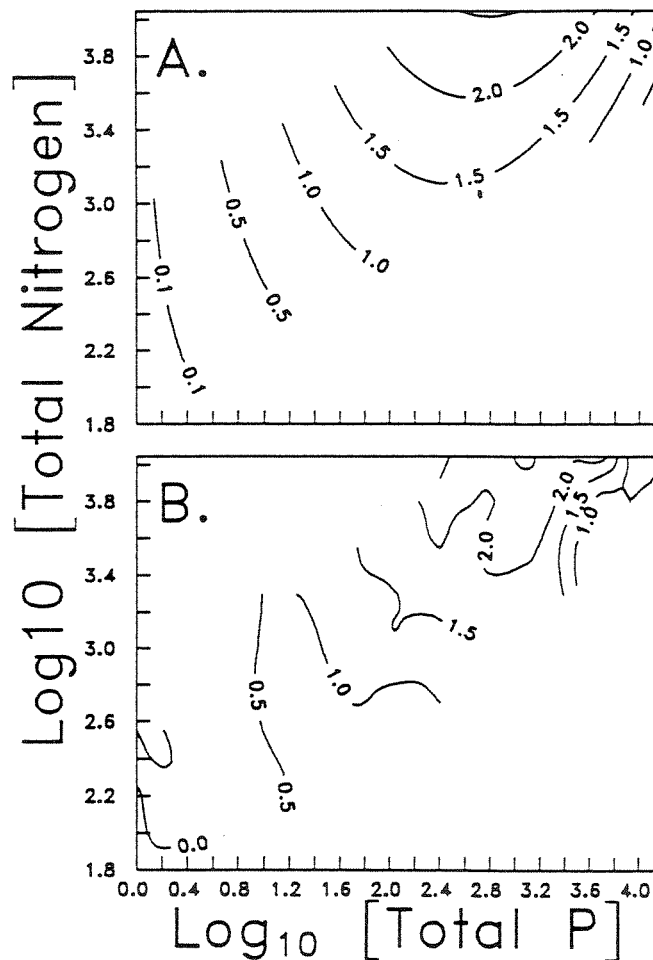


FIG. 1. (A) Predicted \log_{10} chlorophyll concentrations from McCauley et al.'s combined model, where predictions were made only within the range of TP, TN, and chlorophyll *a* observed in world lakes (cf. Seip's fig. 1). (B) Contours of observed \log_{10} chlorophyll concentrations in world lakes determined using an inverse squared distance technique followed by cubic-spline smoothing. All concentrations are $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$.

Figur 5. Konturplot av klorofyllkonsentrasjon innenfor variasjoner av totalP og totalN. Isolinjene er begrenset til det området datagrunnlaget gjelder for (McCauley 1991).

Imidlertid understrekes det i de fleste sentrale arbeider over dette temaet at kontroll av eutrofiering i innsjøer fortsatt må konsentreres om reduksjon av fosfortilførsene og evt. indre fosforgjødsling. Internasjonalt anerkjente eutrofieringsmodeller er basert på fosfor som det primære utbytte-begrensende element (Vollenweider 1968, 1976, Vollenweider og Kerekes 1982). Tilsvarende nitrogenmodeller er ikke utviklet. Dette at en anbefaler fosforreduksjon henger også sammen med at det er vesentlig enklere å fjerne fosfor enn nitrogen fra punktkilder. Samtidig vil en ofte finne at de viktigste nitrogenførslene skyldes diffuse kilder (arealavrenning fra landbruk, nedbør, naturlig bakgrunnsavrenning) som ikke kan kontrolleres effektivt, ihverfall ikke på kort sikt. Eventuelle tiltak mot fosforkilder (både diffuse og punktkilder) vil også i noen grad redusere nitrogen.

Biotilgjengelighet

Næringssalter tilføres vassdragene fra mange kilder, som naturlig bakgrunnsavrenning, atmosfærisk nedfall, avrenning fra jorder, gjødselkjellere, silolekkasjer, kommunal kloakk, fiskeoppdrett, samt en rekke industrier.

Berge og Källqvist (1990) studerte biotilgjengeligheten av fosforet i diverse klassiske forurensningskilder mht. algevekst i ferskvann. Forsøkene blir gjort både i lab-skala (kolber og mikrotitrerplater) og i meso-økosystemskala (innhegninger og utendørs renner). Resultatene er gitt i tabell 1.

Tabell 1 Totalfosforets biotilgjengelighet i ulike resipienter (etter Berge og Källqvist 1990).

Forurensningskilde	Totalfosforets biotilgjengelighet i ulike "resipienter" gitt som algeutbytte i forhold til ren orto-fosfat.				
	Ristede Kolber i lab-test.	Rennende vann	Grunne oligotrofe innsjøer	Dype oligotrofe innsjøer	Grunne eutrofe innsjøer
Arealavrenning fra korndyrkingsarealer (erosjonsholdig)	37	24	13	6	20
Høstflomavrenning fra høstspredd naturgjødsel	63	63	63	63	63
Naturlig erosjonsmateriale (breslam)	20	13	6	3	11
Sig fra gjødselkjellere	79	79	79	79	79
Silolekkasjer	59	59	59	59	59
Urenset kloakkvann	60	60	60	60	60
Sandfiltrert kloakkvann	95	95	95	95	95
Kjemisk resent kloakkvann	ca 30	ca 30	ca 30	ca 30	ca 30
Tøyvaskemidler	76	76	76	76	76

Som det fremgår er det meget store forskjeller i fosforets biotilgjengelighet fra kilde til kilde. Dette har først og fremst sammenheng med at fosfor ofte er bundet til partikler av ulike slag. Fosforet i erosjonsmateriale får sterkt redusert biotilgjengelighet når det havner i resipienter hvor materialet får anledning til å sedimentere, som i våre eksperimenter ble eksemplifisert i store innhegninger uten fullsirkulasjon. I kontinuerlig ristede algedyrkingskolber ved lysmetning hadde erosjonsmaterialet 6 ganger så stor biotilgjengelighet som i innhegningene som skulle simulere store dype innsjøer. I strykpartier i rennende vann var det ca 35 % reduksjon av erosjonsmaterialets biotilgjengelighet. Mht. forurensningskilder der fosforet hovedsaklig forelår på løst form, var det liten forskjell på tilgjengeligheten i de ulike resipienter. Sedimentering er en viktig faktor for reduksjon av fosfortilførslenes biotilgjengelighet.

Braaten et al (1992) studerte biotilgjengeligheten av nitrogen fra forskjellige forurensningskilder med hensyn til vekst av marine alger. De fleste nitrogenkildene hadde høy tilgjengelighet, rundt 80%, og samsvarte stort sett med summen av nitrat og ammonium i utslippet. Nitrogen bindes bare i liten grad til partikler i motsetning til fosfor.

Thompson og Rhee (1994, s. 127) understreker at : "Therefore, in a context where lake management needs to be based on the most efficient, cost effective load control strategies, knowledge on the relative bioavailability of various inorganic and organic P fractions becomes important."

N:P-forhold endret artssammensetning, (giftige) blågrønnalger

Teorien om vekstbegrensning av planter baserer seg på Liebig's prinsipp om at det til enhver tid bare kan være ett element som begrenser veksten. Ifølge dette prinsippet skulle det til enhver tid bare finnes et lite antall arter med ganske like krav og egenskaper ("plankton paradokset", Hutchinson 1961). Imidlertid er innsjømiljøet preget av stadige variasjoner av fysiske, kjemiske og biologiske forhold. Liebig's lov, som gjelder en likevektssituasjon får derfor begrenset gyldighet i naturen. De stadige variasjonene i algenes livsmiljø gir rom for forekomst av et stort antall arter samtidig (Reynolds et al 1993). Derfor vil en også kunne finne at planteplankton-samfunnet består av noen arter som er fosforbegrenset, andre som er nitrogenbegrenset og andre som kan være utsatt for kraftig beiting eller sedimentasjon (Titman 1976, Rhee 1978, Sommer 1988a, 1989a).

Bakgrunnen for dette er at algene trenger tilførsler av de forskjellige elementene i et bestemt vektforhold for å tilfredsstille den kjemiske sammensetningen av sitt økende cellemateriale. Forholdet mellom de elementene som trengs i største mengder kalles Redfield-forholdet og er teoretisk 7.2 for N:P på vektbasis. På vektbasis er det teoretiske forholdet mellom C:N:P lik 40:7.2:1, mens det på atom-basis er 106:16:1. Forholdet kan avvike noe fra art til art. Avvik fra denne element-sammensetningen i vann kan indikere hvilke av elementene som er i underskudd i forhold til behovet. Healey og Hendzel (1980) foreslo grenser for forskjellig næringsbegrensning for elementforhold i seston. Tabell 2 viser typiske N:P-forhold fra norske innsjøer. Vurdering av algenes C:N:P forhold er imidlertid svært vanskelig fordi vi ikke har metoder til å skille mellom alger på den ene siden og andre partikler som bakterier og detritus på den andre (Sommer 1989). I praksis brukes derfor elementforholdene i totalt seston (partikulært C, N og P) eller total-verdier for C, N og P.

Fosfor og nitrogen i vannmassene vil foreligge på mange forskjellige former som ikke er direkte tilgjengelig for algevekst. Dette innebærer at målt som total fosfor og total nitrogen i vannmassene, blir den praktiske grensen mellom N og P begrensning ca ved N:P = 12, kfr. Sakamoto (1966), Dillon og Riegler (1974). Over denne grensen er fosfor biomassebegrensende for algevekst, mens ved lavere verdier er nitrogen begrensende. I OECD samarbeidet om eutrofiering (OECD 1982) refereres at grensen for biomassebegrensning ligger ved ca N:P = 13.

Med hensyn til nitrogenbelastningens betydning for algevekst sies det i en av konklusjonene fra OECD prosjektet: "*accounting for the intercorrelation between nitrogen and phosphorus loading, the apparent correlation of chlorophyll to nitrogen loading vanishes to levels of nearly zero*".

Praktisk talt alle norske innsjøer har N:P forhold større enn 12. Unntak kan være sterkt kloakkforurensede lokaliteter som f.eks. Kolbotnvant ved Oslo var på det verste. N:P forholdet i kloakk ligger på ca 4, noe som medfører at innsjøene drives mot nitrogenbe-

grensning hvis kloakk blir en stor nok tilførselskilde. I norske vanntyper vil imidlertid innsjøene bli uakseptabelt eutrofe lenge før man når nitrogenbegrensning.

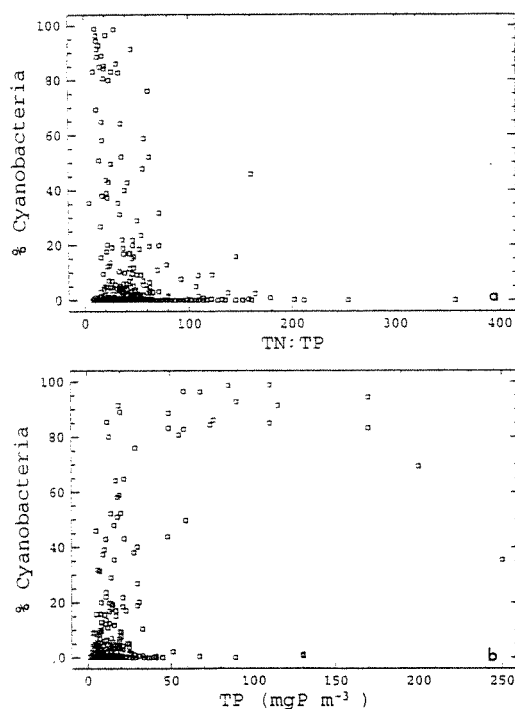
Bare 4 av 342 norske innsjøer hadde totalN:totalP lavere enn 10, mens tyngdepunktet lå rundt 30-40 (Faafeng og medarb. 1990). Dette indikerer at de fleste innsjøene primært er fosforbegrenset. Optimalt N:P forhold for mange alger er ca. 20 (vekt:vekt), ifølge Rhee og Gotham (1980). Prairie et al. (1989) fant ikke bedre forklaringsgrad for P-klorofyll forhold ved antatt P-begrensning (høy N:P) og for N-klorofyll ved antatt N-begrensning (lav N:P).

Tabell 2. N:P-forhold i 342 norske innsjøer (Faafeng og medarb.1990)

minimum	25 persentil	median	75 persentil	maksimum
4.2	28.5	41.2	59.2	179.8

Ressurskonkurransen er en viktig mekanisme for å forklare dynamikken i artsutvikling gjennom vekstsesongen (Tilman 1982, Tilman et al. 1982). Tilførsler fra nedbørfelt, dypvann og sedimenter samt resirkulering gjennom næringsnett i vannmassene (Peters 1975, Lehman 1980, van Donk og Hessen 1993) og måten disse stoffene tilføres på er avgjørende for hva som er tilgjengelig for algene i de øvre vannmassene. Dersom ett element tilføres langsommere enn algenes behov, vil dette etterhvert kunne bli vekstbegrensende. Vektforholdet mellom biotilgjengelige former av de viktigste elementene kan derfor fortelle mye om status for algene og suksjonsforløpet (Sommer 1989).

Sas (1989) viste at blågrønnalger ofte dominerer i grunne innsjøer ved totalP > 200 mg P/m³, mens de i dype, sjiktede innsjøer kan dominere ved mye konsentrasjoner: > 10-30 mg P/m³. Ved lavt N:P-forhold vil mange alger være nitrogenbegrenset, mens altså blågrønnalger kan fiksere løst nitrogengass, N₂. De fleste arter blågrønnalger konkurrerer dårlig ved lav fosforkonsentrasjon i tillegg. Faafeng og Hessen (1993) fant for norske innsjøer at blågrønnalger ofte dominerer ved N:P < 80 ved fosforkonsentrasjoner over ca. 15-20 mg P/m³ (Figur 6). I tillegg vokser blågrønnalgene så langsomt ved lave temperaturer at de sjelden danner masseoppblomstring ved temperaturer under 21°C (McQueen og Lean 1987). Blågrønnalgene er også ofte konkurransesterke ved lave lys-intensiteter, som f.eks. i turbid vann i grunne innsjøer eller i dypere vannlag i sjiktede innsjøer (Smith 1982, Rhee og Gotham 1980, Sas 1989). Dersom en innsjø tilføres mye fosfor i forhold til nitrogen (lavt N:P-forhold) vil det ofte utvikle seg nitrogenfikserende alger, slik at planktonsamfunnet likevel til slutt blir fosforbegrenset (Flett et al. 1980). Nå viser det seg at heller ikke dette er en sannhet uten modifikasjoner. En konklusjon fra danske innsjøundersøkelser er at nitrogenfiserende alger er "av mindre betydning" i danske grunne innsjøer (se Miljøstyrelsen 1990, s. 57).



Figur 6. Forekomst av blågrønnalger ved varierende N:P forhold og total-P i norske innsjøer (Faafeng og Hessen 1993)

Det er gjort mye for å avklare suksesjonsmønstre i kiselalgesamfunn, siden disse ikke bare konkurrerer om fosfor og nitrogen, men må også ha silikat for å bygge opp sitt kiselskall. Økte tilførsler av fosfor til innsjøer fører ofte til økt vekst av kiselalger i våroppblomstringen og om sommeren. Resultatet er gjerne at de tilgjengelige silikatreservene i vannet tømmes om våren pga kiselalgenes vekst (Schelske og Stoermer 1972, Løvstad 1984). Kiselalgene sedimenterer ut av vannmassene når veksten avtar, og silikat resirkuleres langsomt. Utviklingen mot dette sammenbruddet i våroppblomstringen og eventuell overtakelse av andre algegrupper kan i stor grad forklares av Si:P-forholdet i vannet. Optimalt Si:P-forhold varierer for forskjellige kiselalger fra 1 til ca. 95 (Heckey og Kilham 1988). Selv om silikatmangel er en viktig faktor for artssuksesjonen gjennom sesongen betyr det lite for nivået av den totale algebiomassen.

Indre gjødsling

Tilbakeføring av fosfor fra sedimentene kan være en betydelig faktor for å opprettholde høy planktonproduksjon også etter at næringstilførslene er redusert (Ryding og Forsberg 1977). Dette kalles "indre gjødsling" og er spesielt viktig i innsjøer som er forurenset over lengre tid. Indre gjødsling foregår hovedsaklig ved tre prosesser (Bostrøm et al 1982):

1. fosfor-frigjøring fra anaerobe sedimenter
2. fosfor-frigjøring fra littorale sedimenter ved høy pH
3. fosfor-frigjøring ved resuspensjon pga vind i grunne innsjøer

Når fosforet sedimenterer bindes en stor andel til treverdige jern (Mortimer 1941, Sanni 1986). Når oksygenet i dypvannet blir brukt opp i eutrofe innsjøer, reduseres jernet til toverdige og bindingskapasiteten til fosfor reduseres kraftig. Tidligere sedimentert og inaktivert fosfor vil da lekke ut til de frie vannmasser og komme planteplanktonet til gode.

Prosessene under punkt 2 og 3 henger til en viss grad sammen. Når en innsjø blir eutrof bruker algene mye CO₂, jo mer eutroft, jo større forbruk. De bruker av den "sure delen" av bikarbonat buffersystemet, som er det viktigste pH reguleringsystemet i vann. Når det biologiske forbruket er raskere enn det de kjemiske likevektsreaksjonene greier å "etterfylle", stiger pH. Når pH kommer over 8.5-9.0, avtar sedimentpartiklenes bindingskapasitet til fosfor, og fosfor fra littorale sedimenter lekker ut til de frie vannmasser og kommer planktonalgene til gode. Særlig effektiv blir denne prosessen hvis den er kombinert med vindgenerert resuspensjon av sedimenter idet kontaktarealet som eksponeres for vann med høy pH øker sterkt.

Brabrand et al (1990) har også vist at fiskearter som er vanlige i Sørøst-Norge kan reaktivere fosfor fra næringsrike sedimenter ved sitt søk etter føde.

Biologiske faktorer

Mye lavere konsentrasjoner av planteplankton enn det P-klorofyll regresjonen (og evt. N-klorofyll regresjonen) skulle tilsi, kan skyldes biologiske forhold i innsjøen. Her skal bare nevnes to slike; nemlig stort beitepress fra filtrerende Daphnia og store bestander med undervanns-vegetasjon i grunne innsjøer. Dette temaet er grundig behandlet bl.a. i boka "Biomaniipulation tool for water management" (red.: Gulati et al. 1990) og skal bare kort nevnes her.

Beiteeffekter: betydning av store dafnier

Store arter vannlopper av slekten Daphnia kan ha en betydelig effekt på mengde og arts-sammensetning av planteplanktonet. Dette skyldes av disse dyrene filtrerer ut fødepartikler (inkl. bakterier og alger) fra vannet. En tett bestand med store Daphnia kan filtrere hele innsjøens vannmasse mer enn én gang pr. døgn, noe som overstiger algenes veksthastighet. Selv ved høye konsentrasjoner av løste næringsstoffer kan vannet være klart over lengre perioder under slike forhold (Shapiro et al 1982, Benndorf 1987, Carpenter et al 1987). Sterner (1989) har skrevet en grundig gjennomgang av dette. Dette fenomenet er også påvist i norske innsjøer (Reinertsen og Olsen 1984, Faafeng og Brabrand 1990). En forutsetning for at Daphnia skal oppnå tilstrekkelig store populasjoner er at beitetrykket fra planktivor fisk er lite. Dette potensialet utnyttes ved "biomanipulering", der en legger forholdene til rette for tette bestander av Daphnia ved å redusere forekomsten av planktivor fisk.

Det er gjort mange forsøk på å systematisere spredningen rundt regresjonslinja mellom P-klorofyll. Mazumder (1994a) har vist at algeutbyttet (klorofyll/totalP) er systematisk lavere i innsjøer med store Daphnia enn i innsjøer der slike mangler. Samme forfatter har også påvist mindre spredning i forholdet mellom P og klorofyll (Fig.7) når et stort datamateriale splittes i hhv innsjøer med og uten store Daphnia og i sjiktete og ikke-sjiktete innsjøer (Mazumder 1994b).

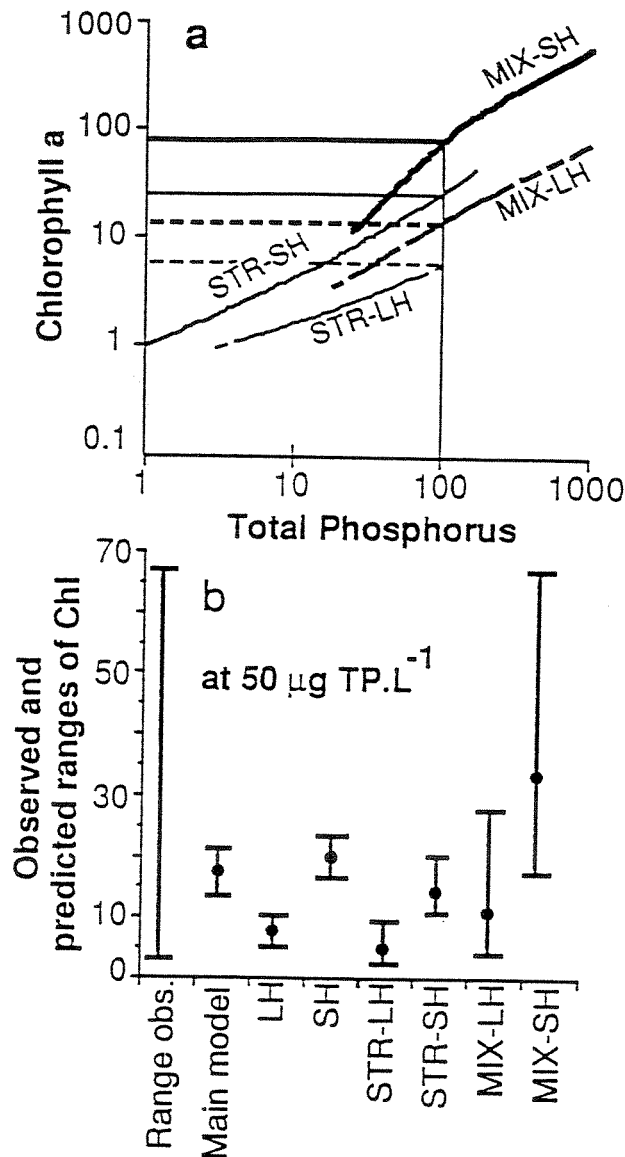


FIG. 2. (a) LOWESS trends produced by stratified systems having large *Daphnia* (STR-LH), stratified systems lacking large *Daphnia* (STR-SH), mixed systems having large *Daphnia* (MIX-LH), and mixed systems lacking large *Daphnia* (MIX-SH). These four LOWESS trends illustrate the hierarchy of the Chl yield per unit TP and correspond to linear equations (6)–(9). (b) Ranges of Chl yields observed and predicted (mean \pm 1 SE) at a constant TP of 50 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ by using the linear equations for the whole data set (main model, equation (1)) and separately for each of groups of systems. Abbreviations on the x-axis correspond to system types described in Fig. 1b and 2a (equations (2), (3), and (6)–(9)).

Figur 7. Forhold mellom P og klorofyll oppdelt i 4 kategorier innsjøer: A) Sjøtett med store daphnier (STR-LH), Sjøtett uten store daphnier (STR-SH), grunne/usjøtete med store daphnier (MIX-LH) og grunne/usjøtete uten store daphnier (MIX-SH). B) viser klorofyllnivået i de fire gruppene ved 50 mg totalP/m³.

Bevisst eller ubevisst spredning av invertebrate predatorer som Mysis kan også bidra til redusert Daphnia-bestand og følgelig økt algekonsentrasjon. Dette er bl.a. vist av Lien et al. (1988) i Snåsavatnet.

Makrovegetasjon i grunne innsjøer

Undervannsvegetasjon kan ha stor innflytelse på planteplanktonet i grunne innsjøer der plantene dekker en stor del av bunnen. Mens en tidligere har vært mest opptatt av tilgroing som et problem, er en nå i mange land strekt opptatt av å gjenskape tapte plantebestander under vann. Her er særlig hypotesen om "to alternative stabile stadier" vært et populært forskningstema de senere år (Moss 1990, Scheffer 1990, Jeppesen et al 1990). Av de viktigste mekanismene som demper planteplankton har vært konkurranse om næring (Ozimek et al. 1990) og lys (Best 1982), utskillelse av hemmende stoffer (Wium-Andersen 1987) og vegetasjonens betydning som refugium for rovfisk og Daphnia (Grimm 1989).

Fysiske faktorer: sjiktning, blandingsdyp, gjennomstrømming, temperatur, partikler

Fysiske faktorer vil også bidra til at algemengden i innsjøer er lavere enn det maksimale, ved en gitt P-konsentrasjon. Dette gjelder i særlig kalde innsjøer og i innsjøer med kort oppholdstid. Det samme er tilfelle ved høyt partikkelinnhold (breslam, jorderosjon) eller høy humusfarge (avrenning fra myr og skog). Det er også vist at innsjøer med stor blandingsdyp gir lavere algebiomasser fordi den gjennomsnittlige lysintensiteten og perioden med lysmettet vekst for hver av algene blir redusert i forhold til alger som har mindre blandingsdyp. Faktorene som er nevnt over er diskutert av bl.a. Reynolds (1990).

Variierende vekstbegrensninger gjennom sesongen

De naturgitt endringer i temperatur, lys, nedbør og nedbør gjennom året styrer også hovedlinjene i algenes vekstbetingelser. Van Donk et al. (1988) målte vekstbegrensende faktorer for de dominerende arter i en grunn, næringsrik innsjø gjennom to sesonger. Det generelle bildet for hver av artene som er presentert i figur 8, viser stor variasjon fra art til art.

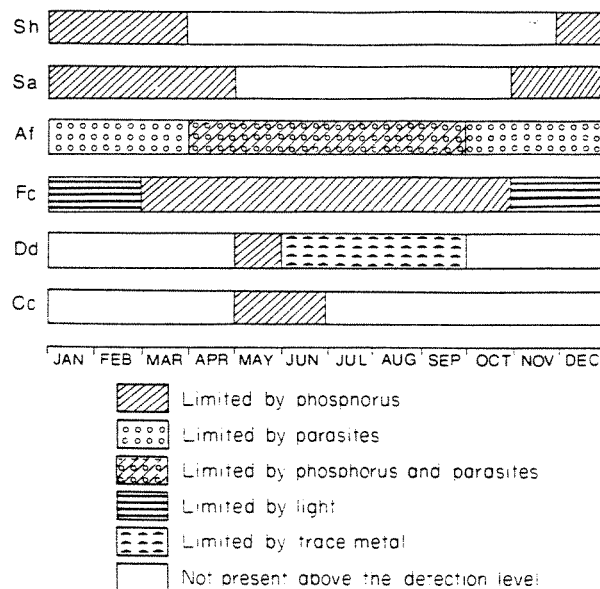


FIG. 5. Schematic survey of the factors limiting the growth rate of the different dominant phytoplankton species in Lake Maarsseveen in 1980. Sh=*S. hantzschii*, Sa= *S. astraea*, Af=*A. formosa*, Fc=*F. crotonensis*, Dd=*D. divergens*, and Cc=*C. comta*.

Figur 8. Begrensende faktorer for dominerende arter planteplankton i en grunn, næringsrik innsjø (van Donk et al 1980)

En gruppe fremtredende planktonforskere ("Plankton Ecology Group": PEG) har systematisert sekvensen av typiske begrensninger og kontrollmekanismer for plante- og dyreplanktonet (figur 9) i en dyp, sjiktet innsjø (Sommer et al. 1986). Modellen har stor anvendelse for beskrivelse av forholdene i dype innsjøer og gir dypere forståelse for de dynamiske prosessene som bidrar sterkt til å bestemme vekstutbyttet i innsjøer.

I de senere år er det påpekt fra flere forfattere at klorofyllkonsentrasjonen tenderer til å danne en sigmoid funksjon ved økende fosfor heller enn en lineær i data fra store antall innsjøer (Larsen og Mercier 1976, McCauley et al. 1989, Mazumder 1994b). Det betyr i tilfelle at økningen i klorofyllkonsentrasjon er relativt svak ved fosforkonsentrasjoner opp til ca. 10 mg P/m³. Deretter øker klorofyllkonsentrasjonen brattere opp til ca. 100 mg P/m³ (Mazumder 1994). Dette er forsøkt forklart med systematisk disproporsjonal vekst og sedimentasjon av algene (McCauley et al. 1989), endringer i N:P forholdet (Prairie et al. 1989), forskjellig klorofyll/P utbytte i stratifiserte og sjiktede innsjøer (Mazumder 1994b) eller disproporsjonalt bidrag av uspiselige alger (Mazumder 1994a) langs fosforgradienter.

Det sigmoide forløp av P:Kla - sammenhengen kan også skyldes at det i utvalget av innsjøer finnes en del grunne innsjøer som vil kunne bidra til høyt P:Kla-forhold bl.a. ved stor dekning av bunnarealene ved undervannsvegetasjon.

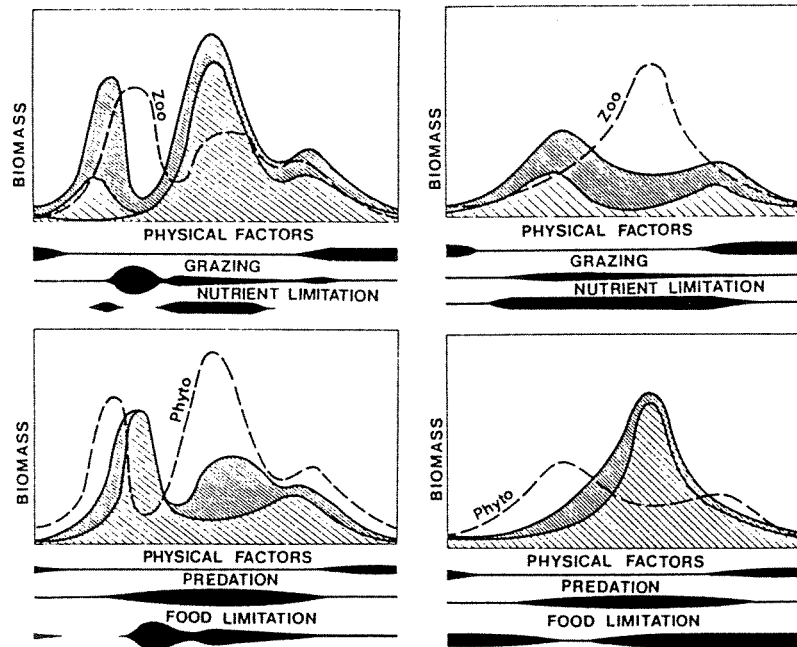


Fig. 6. The seasonal development of the phytoplankton (in top panel) and zooplankton (in bottom panel) in an idealized stratifying eutrophic lake. Top panel: small algae (dark shading); large algae (light shading); large diatoms (hatching) (in small lakes only); zooplankton biomass (dashed line). Bottom panel: small herbivores (dark shading); large herbivores (light shading); phytoplankton biomass (dashed line). The horizontal diagrams indicate the periods when major environmental constraints are important.

Fig. 7. The seasonal development of the phytoplankton (in top panel) and zooplankton (in bottom panel) in an idealized, stratifying oligotrophic lake. Signatures as in Fig. 6.

Figur 9. PEG-modellen gir et generalisert bilde av sesongutvikling av biomasse av funksjonelle grupper av planteplankton (øverst) og dyreplankton (nederst) idype, sjiktede innsjøer (Sommer et al 1989)

Dose/Respons - modeller for innsjøer

Historisk perspektiv

Man var tidlig klar over at geomorfologiske forhold ved innsjøer var av betydning for produktiviteten (Naumann 1919, Thienemann 1927, Rawson 1930). Rawson (1930) viste at både planktonbiomasse og bunndyrbiomasse var omvendt korrelert med middeldyp i kanadiske innsjøer. Sakamoto (1966) dokumenterte sammenhengen mellom middeldyp og algemengde ytterligere.

Vollenweider (1968) gjorde et gjennombrudd i eutrofiforskningen da han etter en grundig gjennomgang av teorier og data som hittil var publisert innen feltet, greide å finne en enkel kvantifiserbar sammenheng mellom fosforbelastning og trofinivå. Dette var innledningen til et stort OECD samarbeid på innsjøeutrofiering som ble avsluttet i 1982.

Etter Vollenweiders førsteutkast til fosforbelastningsmodell ble eutrofieringsmodellering det nye store forskningsfelt innen limnologi. Kanada samlet mange av verdens fremste vannforskere og ble klart et foregangsland i eutrofieringsforskningen. En av hovedgrunnene til deres sterke engasjement var at flere av "De store sjøene" var truet av eutrofiering, mens vannforskerne diskuterte hva som var vekstbegrensende stoff for algevekst. Lenge gikk diskusjonene høyt om det var mulig å kontrollere eutrofieringen ved å redusere fosforutslippene. Karbon og nitrogen ble av mange hevdet å være like viktige. Denne diskusjonen ble effektivt avblåst av kanadiernes helinnsjøforsøk i ELA (Experimental Lake Area) ledet av David Schindler (Schindler 1975, 1977).

Man stod tilbake med at økningen av eksterne tilførsler av fosfor var hovedårsaken til innsjøeutrofieringen.

Modelleringsarbeidet tok 2 retninger, den ene var empiriske fosforbelastningsmodeller (eller dose-responsmodeller), mens den andre var såkalte dynamiske økosystemmodeller. Utgangspunktet for den første retningen var målrettet forskning styrt av forurensningsmyndighetene med eutrofikontroll som siktemål. Den andre retningen hadde et mer grunnforskningsmessig utgangspunkt.

De empiriske fosforbelastningsmodeller tar i hovedsak sikte på å beskrive hvor mye alger man får i en gitt innsjø ved en bestemt fosforbelastning. Modellene er enkle og har ofte stor generell gyldighet. Det vil si at de kan brukes på et stort utvalg av innsjøer uten spesialtilpassning. Av disse grunne har de fått stor forvaltningsmessig anvendelse ved vurdering av eutrofisituasjoner og behov for fosforavlastning.

Det er ingen tvil om at det er eksterne fosfortilførsler som styrer biomasseutviklingen av alger ved en eutrofiering (se side ...). Nitrogenets betydning kommer først og fremst i betraktning mht. hvilke alger som er tilstede, dvs. nitrogen er med på å bestemme artssammensetningen til algesamfunnet.

Fosforbelastningsmodeller

Definisjon

En fosforbelastningsmodell er et verktøy som i kvantitative former gir svar på hva som vil skje med fosforkonsentrasjonen i en innsjø når den eksterne fosforkonsentrasjonen endres. Som regel er det også koplinger mot algemengde og siktedyp, slik at utslippsendringer kan regnes direkte om til endringer i algemengde og siktedyp.

Eksisternede fosforbelastningsmodeller

Det har vært laget mange fosforbelastningsmodeller siden Vollenweiders første utkast i 1968. Vi vil gi et kort resume av de mest brukte. Modellene presenteres på den form hvor man på bakgrunn av kjennskap til fosforkonsentrasjonen i innsjøen, kan beregne konsentrasjonen i innløp og ekstern fosforbelastning. Dette er et minimum av informasjon for at modellene skal

kunne anvendes. Det anbefales imidlertid å gå til originallitteratur for å anvende en bestemt modell.

Noen viktige notasjoner

For å forstå modellene vil det være nødvendig med en del notasjonsforklaringer.

$R =$ Fosforretensjon

$T\omega =$ Teoretisk oppholdstid

$P_{inn} =$ Årlig fosfortilførsel

$(L_p) =$ Arealbelastning av P ($gP / m^2 \text{ år}$)

$P_{ut} =$ Årlig fosforeksport

$Q =$ Årlig avløp (vannmengde)

$[P]_{\lambda} =$ midlere fosforkons .i innsjøen

$[P]_i =$ midlere fosforkons .i innløp

$q_s =$ hydraulisk belastning ($m / \text{ år}$)

$[Kla] =$ midlere klorofyllkonsentrasjon

$\bar{z} =$ middeldyp

Larsen og Mercier 1976

$$R = \frac{1}{1 + \frac{1}{\sqrt{T\omega}}}$$

$$P(inn) - P(inn) \cdot R = P(ut) = [P]\lambda \cdot Q$$

$$P(inn) = \frac{[P]\lambda \cdot Q}{1 - R}$$

Vollenweider 1976

$$[P]_i = [P]\lambda \cdot (1 + \sqrt{P\lambda})$$

$$P(inn) = [P]\lambda \cdot Q$$

OECD Final

$$[P]\lambda = 1.55 \cdot \left(\frac{[P]_i}{1 + \sqrt{T\omega}} \right)^{0.82}$$

$$[P]_i = 0.59 \cdot (1 + \sqrt{T\omega}) \cdot [P]_\lambda^{1.22}$$

$$P_{inn} = [P]_i \cdot Q$$

OECD Nordic

$$[P]\lambda = 1.12 \left(\frac{[P]_i}{1 + \sqrt{T\omega}} \right)^{0.92}$$

$$[P]_i = 0.88(1 + \sqrt{T\omega}) \cdot [P]_\lambda^{1.09}$$

$$P_{inn} = [P]_i \cdot Q$$

OECD Shallow

$$[P]\lambda = 1.02 \left(\frac{[P]_i}{1 + \sqrt{T\omega}} \right)^{0.88}$$

$$[P]_i = 0.98(1 + \sqrt{T\omega}) [P]_\lambda^{1.14}$$

$$P_{inn} = [P]_i \cdot Q$$

Reckhow 1979

$$[P]\lambda = \frac{L_p}{11.6 + 1.2q_s}$$

$$L_p = [P]\lambda \cdot (11.6 + 1.2q_s)$$

Disse modellene beregner alle midlere fosforkonsentrasjon og algemengde over året som følge av fosforbelastning og vannfornyelse. Et problem ved bruk av disse i norske forhold, er at det er bare i sommerhalvåret det er algeproduksjon.

Det er derfor utviklet et par modeller:

RBJ-Modellen (Rognerud, Berge og Johannessen 1979)

Denne modellen er utviklet for store norske innsjøer. Grensen for akseptabel fosforbelastning er satt til 7 µg P/L.

$$[P]_{\lambda} = 0.63 \cdot [P]_i \cdot e^{-0.067T\omega}$$

$$[P]_i = 1.59 \cdot [P]_{\lambda} \cdot e^{0.067T\omega}$$

$$P_{inn} = [P]_i \cdot Q$$

Overgangen til algemengde er her gitt ved følgende uttrykk

$$[Kla] = 0.42 \cdot [P]_{\lambda} - 0.93$$

$$r = 0.94$$

Rognerud og Kjellberg (1984) utvidet denne modellen til også å kunne predikere gjennomsnittlig dyreplankton mengde i sommerhalvåret i store innsjøer.

FOSRES-Modellen (Berge 1987, 1992)

Denne modellen er utviklet for norske grunne innsjøer.

$$[P]_i = 2.293 \cdot [P]_{\lambda} \cdot T_{\omega}^{0.16}$$

$$P_{inn} = [P]_i \cdot Q$$

Overgangen til algemengde (Kla) og siktedyp (Sd) er gitt ved:

$$[Kla] = 0.6 \cdot [P]^\lambda^{0.96}$$

$$Sd = 10.8 \cdot [Kla]^{-0.62}$$

Med hensyn til å utvikle masseforekomst av blågrønnalger har det lenge vært kjent at grunne sjøer kan tolerere et høyere næringsnivå før slike tilstander inntreffer enn i dype. FOSRES-modellen har laget et ledd som kan brukes til å fastsette grense for akseptabel fosforkonsentrasjon basert på erfaringsmateriale fra norske innsjøer. De aller grunneste innsjøene kan tåle ca 25 µgP/l som middelkonsentrasjon, mens uttrykket konvergerer mot 7 µg/for dypere innsjøer.

$$[P]^\lambda = -8.68 \cdot \ln \bar{z} + 30.13$$

Praktisk bruk av modellene i Norge

Fosforbelastningsmodellene brukes først og fremst for å beregne behov for fosforavlastning, og er i så måte et svært nyttig verktøy. Vollenweidermodellen er mest brukt internasjonalt. Den virker også bra for norske forhold for innsjøer med oppholdstider mellom 2 og 5 år. Utenfor dette området blir den for upresis sammenliknet med RBJ- og FOSRES-modellen. En hovedårsak til dette er at Vollenweidermodellen tar hensyn til midlere algekonsentrasjoner over året, mens norske innsjøer stort sett bare er produktive i sommerhalvåret.

RBJ modellen og FOSRES-modellen har vært mye anvendt i norske innsjøundersøkelser de senere år, og er bl. a tatt inn i forskjellige veiledere utarbeidet av SFT i forbindelse med prosjektet Nasjonale Mål for Vannressursene (Bratli 1995).

Nitrogenets dose-respons betydning i ferskvannseutrofiering

OECD-programmet på eutrofi

I konklusjonen i OECD-programmet om innsjøeutrofi (OECD 1982) heter det:

"accounting for the intercorrelation between nitrogen and phosphorus loading, the apparent correlation of chlorophyll to nitrogen loading vanishes to levels of nearly zero".

Med dette menes at for all praktisk innsjøforvaltning så er eutrofiutviklingen nokså uavhengig av nitrogen tilførselene. Nitrogen er nærmest alltid tilstede i overskudd.

Tinnsjøen og salpeterfabrikken på Rjukan

I Norge har man også erfaring for at ensidig økt nitrogentilførsel ikke fører til særlig økt algevekst i innsjøer, bl.a. i Tinnsjøen i Telemark som ble belastet med store mengder nitrogen (ammonium og nitrat) fra kunstgjødselfabrikken på Rjukan gjennom 60-70 år. Innsjøen hadde N-konsentrasjoner opp mot 1000 µgN/l på 1970-tallet uten at det førte til økt algeproduksjon. Algemengden lå på rundt 1 -1.5 µg Kl/l som middel over sommersesongen (Berge 1991, Tjomsland et al 1985), siktedypet på 11-17m. Algesammensetningen var også normal for oligotrofe innsjøer. Kunstgjødselfabrikken på Rjukan ble nedlagt i 1987 og nitrogenkonsentrasjonen har falt til ca 250-300 µgN/l. Hvorvidt dette betyr noe mht redusert algemengde vites ikke, da det ikke har vært gjort noen systematiske undersøkelser i innsjøen etter nedleggelsen.

Det kanadiske innsjøgjødslingsprogrammet

I det kanadiske Lake Enrichment Programme (Stockner and Shortreed 1985,1988), som har gått ut på å styrke lakseproduksjonen (sockey salmon) gjennom gjødsling av laksens smoltifiseringsområder med kunstgjødsel, har gitt mange interessante funn mht til nitrogenets betydning i eutrofieringsprosessen. Deres erfaring er at fosfor begrenser algeveksten i de kanadiske sjøene. Imidlertid må de også gjødsle med nitrogen for å unngå blågrønnalger hvis de nærmer seg det mesotrofe nivået. I Kennedy Lake opptrådte nitrogenfikserende *Anabaena sp* når de gjødslet med N:P-forhold på 6.7:1, men forsvant når de hevet nitrogeninnholdet til N:P-forhold på 15.7:1. Det skal bemerkes at de i gjødslingsprogrammet normalt øker produktiviteten i innsjøene nokså moderat, fra det ultraoligotrofe nivå til oligotroft nivå, dvs. klorofyll nivået heves fra <1 µg/l til ca 2-3 µg/l som middel over produksjonssesongen.

Eksperimentelt er det vist at *Microcystis aeruginosa*, en problematisk blågrønnalge som ikke er nitrogenfikserende nærmest er avhengig av den reduserte nitrogenforbindelsen ammonium (Kappers 1979) for å kunne danne masseforekomst, og at arten ved hypertrofe tilstander nærmest ikke hadde nitrat-opptak. Ammonium finnes rikelig i kloakkvann og husdyrgjødsel, og det er derfor trolig at dette kan ha sammenheng med at man ofte finner *Microcystis* i store mengder i innsjøer som er forurenset av husdyrhold og kloakk, f.eks i Frøylandsvatn i Rogaland og Akersvatn ved Tønsberg.

Nitrogenveksttall

NIVA's mangeårige undersøkelser i Akersvannet ved Tønsberg viser at det er klare sammenhenger mellom år med mye blågrønnalger og nitrogenkonsentrasjon, og Skulberg (1991) introduserer begrep, "nitrogenveksttallet", som er med på å regulere dette. Begrepet defineres som:

$$V_n = \frac{\text{Totalnitrogen} - \text{nitrat}}{\text{Totalnitrogen}} \cdot 100$$

Skulberg fremholder følgende viktige momenter:

- Nitrogenveksttallet tiltar når NO₃ minker eller differansen (TN-NO₃) øker.

- Nitrogenveksttall høyere enn 80 peker erfaringsmessig på blågrønnalgedominans i innsjøplanktonet. Dette innebærer at biomassevolumet av blågrønnalger utgjør $\geq 50\%$ av algevolumet.
- Når nitrogenveksttallet er høyere enn 90, vil NO_3 innholdet i vannmassene være minimale, og nitrogenfiksering blir en fremtredende prosess for blågrønnalgene.

N:P-Modeller for beregning av blågrønnalger i planktonsamfunnet

Nitrogenets betydning for ferskvannseutrofiering synes hovedsaklig å være knyttet til å influere på algesamfunnets artssammensetning. Spesielt synes det nokså klart at nitrogen har betydning for andel blågrønnalger i planktonet.

Smith (1985, 1986) laget flere empiriske modeller som beregner andel blågrønnalger (%BG) ut fra TN, TP, TN:TP-forholdet, siktedyp (SD) og middeldyp (Zm). Disse er gitt ved følgende uttrykk:

$$(1) \quad \text{Logit (\%BG)} = 2.358 - 1.297 \log \text{TN} + 0.692 \log \text{TP} - 2.058 \log \text{SD} + 0.538 \log \text{Zm}$$

$$r^2 = 0.52$$

$$(2) \quad \text{Logit (\%BG)} = 1.096 - 1.604 \log \text{TN:TP} - 1.119 \log \text{SD:Zm}$$

$$r^2 = 0.42$$

$$(3) \quad \text{Log BG biomass(mg/l)} = -0.142 + 0.596 \log \text{TP}$$

$$r^2 = 0.795$$

$$(4) \quad \text{Log BG biomass(mg/l)} = -2.994 + 1.244 \log \text{TN} - 0.751 \log \text{Zm}$$

$$r^2 = 0.794$$

$$(5) \quad \text{Log BG biomass(mg/l)} = -2.203 - 0.835 \log \text{TN:TP} - 1.336 \log \text{Zm}$$

$$r^2 = 0.765$$

Der $\text{Logit (\%BG)} = \log_{10} (\% \text{BG} / (100 - \% \text{BG}))$.

Trimbee og Prepas (1987) gikk grundig gjennom datasettene til Smith og kuttet ut innsjøer som var i en avlastningsfase samt innhegningseksperimenter, dvs. de stod igjen med innsjøer i en rimelig steady-state tilstand mht næringssaltbelastning. En nærmere statistisk analyse viste at den prosentvise andel blågrønnalger da best kunne beskrives av konsentrasjonen av total fosfor. Deres modell er beskrevet av:

$$\text{BG index} = \ln (\% \text{BG} / (100 - \% \text{BG}))$$

$$\text{BG index} = -5.00 + 2.62 \log \text{TP} \quad r^2 = 0.63$$

Avsluttende kommentarer til diskusjonen om N vs P betydning for algesamfunnets sammensetning

En del generelle trekk er det rimelig god enighet om: Blågrønnalgeoppblomstringer er svært sjelden observert i det ultroligotrofe området, dvs. ved P lavere enn ca 5-6 ugP/l (cf. Stockner and Shortreed 1985, 1988, Faafeng og Hessen 1993). Ved høye N:P-forhold (N:P >30) er det også sjelden rapportert om blågrønnalgeoppblomstringer, mens derimot ofte ved lave N:P forhold (Smith 1986, Skulberg 1991, Faafeng og Hessen 1993). Likeledes opptrer problemene med blågrønnalger langt hyppigere ved høye trofinivåer enn ved lave.

Det ser ut til at man må opp i et visst næringsnivå for å få blågrønnalgeproblemer, dvs. normalt opp i det mesotrofe nivå. For lite nitrogen i forhold til fosfor ser ut til å øke sannsynligheten for blågrønnalgeproblemer. Det at man via modeller ikke har greidd å beskrive andel blågrønnalger bedre ut fra konsentrasjoner av både TN og TP enn bare ut i fra konsentrasjoner av TP, har å gjøre med at tilførselene av N og P er interkorrelerte: Forurensningskilder som bidrar med fosfor bidrar normalt også med nitrogen. Man har ikke dekning for å si at "for mye nitrogen" medfører noe eutrofiprobem i ferskvann i Norge.

Dynamiske økosystemmodell for innsjøer - Finneco

Mens de enkle dose-responsmodellene har tidsoppløsning på ett år, og bare gir svar som midlere algemengde, midlere forforkonsentrasjon, etc., kan de dynamiske modellene gir svar med tidsoppløsning en dag. Et hovedproblem med bruk av disse er at de er vanskelige å kalibrere. NIVA har tatt inn en slik modell og kalibrert den til noen av våre innsjøer. Modellen er opprinnelig amerikansk - EPAECO - men etter tilpasning til finske forhold har den versjonen vi har blitt hetende FINNECO.

Hva modellen beregner

Modellen beregner fysiske, kjemiske og biologiske forhold i innsjøer. Den kan nyttes til å beregne daglige verdier gjennom en årssyklus i ulike dyp av:

Temperatur, oksygen, biologisk oksygenforbruk, alkalitet, pH, uorganisk karbon, detritus, total løst stoff, karbondioksyd, ammonium nitrogen, nitritt nitrogen, nitrat nitrogen, fosfat fosfor, termotabile bakterier, fytoplankton (10 grupper), zooplankton (1 gruppe) samt organisk karbon, uorganisk karbon og fosfor i sedimentene.

Det er nødvendig med kjennskap til:

Klima, vannføring og vannkvalitet til tilførselene samt avløps-/uttaksvannføring.

Kommentarer

Modellen kan være nyttig til å prognosere hvordan vannføringsregulering, forurensningsbegrensende tiltak osv. influerer på økosystemet i en innsjø.

Modellen er utviklet/videreutviklet ved National Board of Waters i Finland (Kinnunen m.fl. 1982). Den er ytterligere videreutviklet ved NIVA og inngår i Vassdragssimulatoren. I Norge har modellen blitt benyttet for innsjøene Gjersjøen, Frøylandsvatn og Bjørkelangen (Tjomsland og Faafeng 1988).

Spredning av stoff i innsjøer

Et utslipp av N eller P vil ha ulike respons også som følge av hvor i resipienten de slippes ut i resipienten. Innlagringsdypet er viktig. NIVA har laget slike innlagringsmodeller som til stadighet er i bruk, både i ferskvann og saltvann, kanskje særlig i saltvannsresipienter.

Dykket utslipp - jetstråle

Modellen JETMIX beregner hvordan en jetstråle fra et dykket utslipp fortynnes, lagres inn eller eventuelt strømmer til overflaten (Bjerkeng, 1979). Programmet DIFFDIM beregner hvordan en diffusor kan dimensjoneres for å oppnå en forbedret innblanding i dypet. (Damman 1979). Modellen er i jevnlig bruk i Norge.

Strøm- og spredningsmodeller

Modellen SIMONS beregner strømhastigheter både for overflatestrømmer og dyptgående strømmer som funksjon av vind, vannføring i tilløp og utløp samt innsjøens form. Det er ved NIVA utviklet en modell SPRED som beregner hvordan et stoffutslipp spres ved de simulerte strømforholdene (Tjomsland 1982). Modellene egnert seg til å lokalisere en egnet utslippsplassering, studere effekter av veifylling m.m.

For idealiserte forhold, konstant stoffutslipp, konstant strømretning og fart m.m. kan konsentrasjonsfordelingen i innsjøen beregnes ved en enkel spredningsmodell BOYCE.

Dose - respons av N og P i Elver

Begroingsforsøk med fosfor og nitrogen

Kunnskapsstatus

Kunnskapen om dose respons i rennende vann er noe mer begrenset enn for innsjøer. Dette har sin forklaring i de mer komplekse hydrofysiske forhold (variasjon i vannføring, strømhastighet, substratstabilitet m.m.) en finner i bekker og elver. Til tross for dette vet en i dag generelt en god del om dose-respons på næringsalter i rennende vann. Spesielt næringsaltene fosfor og nitrogen har vært viet stor oppmerksomhet i eutrofieringssammenheng. Under prosjektkomiteen for rensing av avløpsvann ble det gjort en rekke kontrollerte forsøk med dose respons og eutrofiering (Traaen 1976). Klassiske eksempler som direkte kloakkutslipp og avrenning fra jordbruksvirksomhet (gjødselspredning i ulike former), har gitt klar respons i våre bekker og elver med større eller mindre oppblomstringer av primærprodusenter som begroingsalger og i mindre grad moser og høyere vegetasjon (makrofyter). I stilleflytende elver har en også eksempler på oppblomstring av planktonalger. Som regel har det vist seg at økende konsentrasjoner av fosfor og nitrogen har gitt økende mengde begroingsalger i resipienten inntil et visst nivå, et metningspunkt, hvor ytterligere konsentrasjonsøkninger ikke har noen merkbar effekt. I tillegg til den kvantitative respons i form av økning i primærprodusenter, er det dokumentert respons i form av endringer i den kvalitative sammensetning av begroingssamfunnene. Generelt vil en respons på økende mengde næringsalter være redusert artsmangfold og dominans av få mer næringskrevende arter.

Siden fosfor er begrensende næringsstoff generelt i norske vannforekomster, har balansen mellom fosfor og nitrogen hatt avgjørende betydning for responsen i vassdragene. Det har således vært drevet mest forskningsaktivitet omkring respons på fosfortilførsler. I dag konsentrerer forskningen seg mer om problemkomplekset sur nedbør, langtransportert nitrogen, klimaendringer og effekter av kalking og deres dose respons forhold i samvariasjon med fosfor.

Forskningsaktivitet ved NIVA

NIVA har i de senere år drevet forsøk i renneanlegg med respons på tilsetning av små konsentrasjoner av lett tilgjengelig fosfor (Lindstrøm m.fl. 1994). En har i disse forsøkene kommet frem til at det skal meget små mengder fosfor til ($<0.5 \mu\text{gP/l}$) for å gi en relativt stor respons i form av økt algebegroing. Overført til naturlige forhold vil det si at selv små økninger i P-deposisjon via nedbør eller utvasking fra jordsmonn i nedbørfeltet vil kunne gi grunnlag for i første rekke økt algebegroing i våre vassdrag. Det gjenstår imidlertid å gjøre forsøk med lave P-konsentrasjoner over lengere tid hvor naturlige årstidsvariasjoner kommer inn og dessuten se på respons av P-tilsetninger i ulike vannkvaliteter.

Når det gjelder tilsvarende forsøk med nitrogen, har det under NIVAs instituttprogram "Nitrogen fra fjell til fjord" vært gjort renneforsøk med tilsetning av nitrogenforbindelsene nitrat og ammonium til allerede nitrogenholdig vann fra Maridalsvannet ved Oslo, for å se om

en fikk en respons på overgjødning av nitrogen (Lindstrøm og Johansen 1993). Resultatene viste at en fikk en klar respons i form av økt algebiomasse ved tilsetning av både nitrat og ammonium til overflatevann i sommerperioden, størst effekt av ammonium. Tilsetning til kaldt bunnvann gav ingen tilsvarende effekt. Det ble konkludert med at fosfor og temperatur syntes å være nøkkelfaktorer for hvorvidt økt nitrogentilførsel skal kunne påvirke algeveksten i form av en gjødseffekt.

En videreføring av problemstillingene omkring effekter av nitrogen og fosfor i rennende vann ble utført i 1993 og 1994 i regi av "Nitrogen fra fjell til fjord" (Lindstrøm og Johansen 1994). En valgte å gå bort fra renneforsøk til fordel for utprøving av en ny feltmetodikk direkte i vassdraget. Prinsippet for metoden er at næringsløsninger innstøpt i agar langsomt blir tilgjengelig for algebegroing. På denne måten kan en sammenligne ulike næringsløsningers virkninger på algebegroing under ellers like forhold og også gjennom en hel vekstsesong. Valg av lokalitet blir viktig i slike forsøk med hensyn på hvilken vannkvalitet en ønsker som bakgrunn. Til nå er det gjort innledende forsøk i Atnavassdraget (FORSKREF-vassdrag) og Bjerkereimvassdraget. De få resultatene en har så langt tyder på at fosfor som regel er klart begrensende, men at også fosfor og nitrogen sammen eller bare nitrogen alene, periodevis i vekstsesongen kan gi en respons i form av økt algebegroing.

I 1994 ble det innenfor TVLF-programmet gjort en undersøkelse for å fremskaffe kunnskap om begroingsforhold i høyereliggende områder, et område lite påvirket av langtransportert nitrogen; Kårvatn-området og et område sterkt påvirket av langtransportert nitrogen; Bjerkereimsområdet. Bakgrunnen for undersøkelsen var rapporter om økt begroing i våre fjellområder (Lindstrøm 1993) og mistanke om sur nedbør og økt nitrogendeposisjon som en mulig årsak. Resultatene fra denne undersøkelsen er ikke bearbeidet til nå.

Økologisk modell for elver - QUAL2E

Enkle dose-respons modeller er ikke utarbeidet for elver. Imidlertid er det utviklet mer avanserte økologiske modeller for elver. De mest kjente er den danske Mike 11, og den amerikanske Qual 2. I Norge er det Qual 2 som hovedsaklig benyttes.

Hva modellen beregner

Modellen beregner fysiske, kjemiske og biologiske forhold i elver. Den kan nyttes til å simulere f.eks. daglige verdier gjennom en årssyklus av:

Temperatur, oksygen, biologisk oksygenforbruk, organisk nitrogen, ammonium nitrogen, nitritt nitrogen, nitrat nitrogen, organisk fosfor, fosfat fosfor, koliforme bakterier, fytoplankton, begroing (3 grupper), konservative stoffer (3 typer) og ikke konservativt stoff.

Det er nødvendig med kjennskap til:

Elveløpets utforming, klima, vannføring til oksygenet og stofftilførsler.

Kommentarer

Modellen er utviklet i USA og beskrevet i NCASI 1985. Den er videreutviklet ved NIVA til blant annet også å omfatte begroing. Denne videreutviklede modellen inngår i Vassdragssimulatoren. Modellen er benyttet i Hølenelva i Haldenvassdraget (Tjomsland 1995). Begroingsdelen er testet mot eksperimentelle studier i forsøksrenner (Tjomsland 1989). Det er behov for også å kontrollere den mot observasjoner i et naturlig vassdrag.

TILFØRSLER AV FOSFOR OG NITROGEN

I eutrofisammenheng er det vanlig å dele tilførslene av fosfor og nitrogen opp i kildekategorier. Disse er basert på praktiske hensyn med tanke på iverksetting av tiltak for å redusere tilførslene. Det er således tatt både forurensningsadministrative hensyn og faglige hensyn. Den klassiske oppdelingen er grovt sett som følger:

Naturlige kilder

Atmosfærisk avsetning (nedbør +tørravsetning)
Avrenning fra naturlige områder (skog, myr og fjell)

Landbrukskilder

Avrenning fra dyrkede arealer
Punktkilder i landbruket (Gjødselkjellerlekkasjer, silolekkasjer, etc.)

Kommunale kilder

Sentrale renseanlegg
Spredt bebyggelse
Overfalteavrenning fra tettstedsarealer
Kommunale fyllinger og slamdeponier

Industrikilder

Prosesstilknnyttede utslipp
Diffuse utslipp
Deponier

Fiskeoppdrett

Fôrforbruk
Slakteavfall

Tilførselsberegninger

I praktisk vannforvaltning er det viktig å vite om en resipient er overbelastet med fosfor og nitrogen eller ikke. Tilførsler av fosfor og nitrogen må da måles. Dette gjøres best ved målinger i tilløpselver og -bekker, samt direkte utslipp. Tilførselen er konsentrasjoner multiplisert med vannføring. Kontinuerlige målinger er umulig, og man kommer ofte opp i

problemstillingen: Hvor mange prøver skal det tas og hvordan skal de fordeles over året?

Som oftest blir det lagt et praktisk skjønn til grunn for prøvetakingsstrategien som blir en avveining mellom krav til presisjon og penger til disposisjon. Bruk av statistisk framgangsmåte burde vært mer vanlig.

Et annet problem er at tilførslene varierer fra år til år, slik at man helst bør måle tilførslene over minst en 3 års periode.

Teoretiske tilførselsberegninger

Forurensningshåndboka

I mange prosjekter har man ikke råd eller tid til å måle tilførslene over året. Man blir nødt til å anvende teoretiske tilførselsdata.

NIVA og JORDFORSK har utarbeidet en håndbok på oppdrag fra SFT for hvordan man skal sette opp et forurensningsbudsjett for vasdrag og fjorder (Holtan og Åstebøl 1990). Her er det gitt areal- og aktivitetsspesifikke koeffisienter for beregning av tilførsel fra hver enkelt kategori.

Koeffisientene er basert på empirisk "gjennomsnittsmateriale", og gir derfor ikke absolutt nøyaktighet, men heller en gjennomsnittlig nøyaktighet. Når man skal sette opp et tilførselsbudsjett er det derfor vanlig at man måler tilførslen ved vannprøver og vannføringsmålinger i de viktigste tilførselselvene, og benytter den koeffisientbaserte teoretiske beregningsmåten for restnedbørfeltet som ikke dekkes av elvestasjonene.

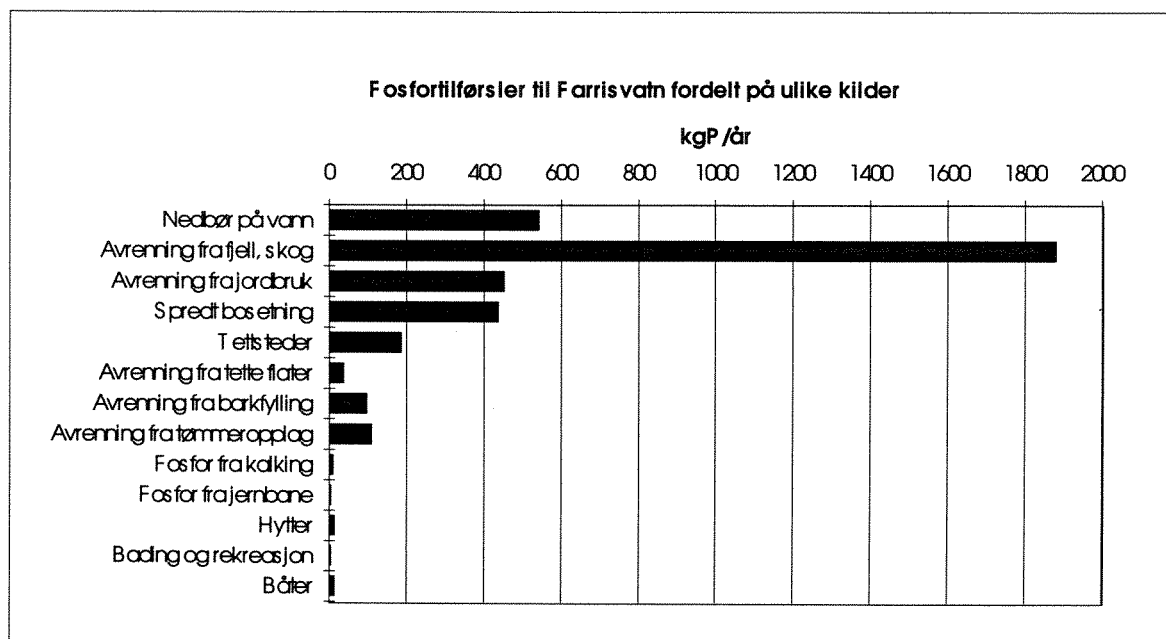
TEOTIL - modellen

NIVA har utviklet en modell TEOTIL (Tjomsland og Bratli 1995) på oppdrag fra SFT, for teoretisk beregning av nitrogen og fosfortilførsler. Modellen beregner tilførsel til primærresipient og korrigerer for retensjonstap nedover i vassdragene. Korreksjonen for retensjonstap gjøres nokså omtrentlig, da man mangler en del basiskunnskap om disse prosessene, særlig når det gjelder nitrogen. Modellen brukes i SFT's PARCOM-prosjekter for å kontrollere om Norge greier å overholde sine forpliktelser mht 50% reduksjon av viktige tilførsler til Nordsjøen mellom 1985 og 1995. Modellen er under stadig utvikling.

Når det gjelder størrelsen på ulike koeffisienter, måten tilførselsberegninger gjøres på, etc., vil det føre altfor langt å gå inn på dette her. Det henvises i denne sammenheng til forurensningshåndboka (Holtan og Åstebøl 1990). Vi vil her nøye oss med å gi eksempel på næringssaltbudsjetter og knytte noen kommentarer til disse.

Eksempel på næringssaltbudsjetter for en innsjø

I fig.10 er det gitt et eksempel på hvordan de totale fosfortilførsler til Farrisvatn (ca 3.8 tonn per år) fordeler seg på de ulike kilder (Holtan og medarbeidere 1993). Tilsvarende kan settes



Figur 10. Fosfortilførsler til Farrisvatn fra ulike kilder (Holtan og medarb. 1993).

opp for nitrogentilførsler med bakgrunn i forurensningshåndboken. Hvor mye atmosfærisk nedfall direkte på innsjøflaten betyr, vil variere etter hvor i landet man er, samt hvor stor innsjøoverflaten er i forhold til nedbørfeltets areal. Dette gis det ytterligere informasjon om i Forurensningshåndboken (Holtan og Åstebøl 1990).

DOSE RESPONS N OG P I MARINT MILJØ

Planteplankton i pelagialsonen

Innledning

Målsetningen er å gi en oversikt over sammenhenger mellom tilførte næringsstoffer med spesiell vekt på nitrogen, og primærproducentenes responser på denne tilførselen. Produktiviteten i et mikrobielt økosystem er avhengig av at algenes essensielle krav til vekst er oppfylt ved at en del essensielle grunnstoffer/forbindelser er tilgjengelige samtidig.

Enkelte av disse grunnstoffene/forbindelsene er nødvendige i relativt store mengder og betgnes derfor som makronæring. Til disse hører *karbon, hydrogen, oksygen, nitrogen, fosfor, magnesium, kalium, kalsium, svovel* og for enkelte grupper *silisium*. Av disse er det i særlig grad forbindelser av *nitrogen, fosfor* og for enkelte grupper bl. a. kiselalger, også *silisium* som vanligvis opptrer som minimumsfaktorer.

Av makronæringssaltene har nitrogen tradisjonelt blitt betraktet som en nøkkelparameter med hensyn på algevekst i marine områder, ettersom det hovedsakelig er nitrogen som er den begrensende faktoren i uforurensete områder. I ferskvannspåvirkete fjordsystemer kan imidlertid fosfor være en minimumsfaktor. I marine områder er således saliniteten en viktig parameter med hensyn på hvilke av de to næringssaltene som vil være en minimumsfaktor, og det er indikasjoner på at fosforbegrenset algevekst kan forekomme ved saltholdigheter helt opp til 25-30 ‰ (Sakshaug et al. 1983, Källquist 1988). I ferskvannspåvirkete fjordsystemer med svært lav salinitet er der også muligheter for at tilgangen på karbon faktisk kan være en minimumsfaktor. Selv om nitrogen kan være en begrensende faktor i sjøvann, er forskjellen mellom krav (sett i forhold til tilgjengeligheten av andre essensielle forbindelser) og tilgjengelighet på nitrogen på langt nær så begrensende som tilfellet er for fosfor i ferskvann (Olsen & Jensen 1989).

Der finnes også en del grunnstoffer og forbindelser som går under betegnelsen mikronæringsstoffer på grunn av at de mengdene som er nødvendig for å opprettholde algevekst, er svært lave. Her inngår *jern, mangan, kobber, sink, bor, natrium, molybden, klor, vanadium og kobolt*. Enkelte arter har også et *selen*-krav (Harrison et al. 1988). I tillegg er *vitaminer* nødvendig for algevekst. Ulike alger har behov for ett eller flere av vitaminene *B₁₂, thiamin og biotin*. Et fellestrekk for en del av disse mikronæringsstoffene, som for enkeltes vedkommende også kommer inn under betegnelsen tungmetaller, er at de kan være giftige for alger på µg-nivå.

For at økt tilførsel av et av disse næringsstoffene skal gi en økning i biomasse som er ekvivalent til den økte tilførselen, er det nødvendig med optimal tilgang på de andre forbindelsene. Dette er imidlertid en forutsetning som ikke alltid er oppfylt. Tabell 3 gir en oversikt over potensielle minimumsfaktorer for algevekst.

Tabell 3. Relativt innhold av en del essensielle grunnstoff (normalisert til fosfor = 1 på vektbasis) i planteplankton sammenliknet med tilsvarende relativt innhold i oligotroft ferskvann og atlantisk oceanisk vann. Tall med uthevet skrift viser forekomster med et relativt innhold som er likt eller lavere enn kravet for gjennomsnittlig fytoplankton. (Fra Vadstein og Heldal 1992.)

Grunnstoff	Ferskvann	Planteplankton	Sjøvann
Karbon		39	
Nitrogen	50	5,0	7,1
Silisium	143	87*	6,2
Fosfor	1,0	1,0	1,0
Jern	0,99	0,53	0,0007
Sink	0,74	0,025	0,006
Kopper	0,25	0,0091	0,004
Mangan	0,21	0,0055	0,004
Kobolt	0,006	0,0055	0,00002

* Nødvendig for diatomeer og enkelte andre små grupper.

Nitrogenforbindelser-forekomster-biotilgjengelighet.

Der finnes i vannmassene mange ulike nitrogenkilder i partikulær og oppløst form. Partikulært organisk nitrogen (PON) er en parameter som blir benyttet og som angir mengden nitrogenholdige partikler som holdes tilbake på filter av ulik porestørrelse i området 0,22-1,5 µm. Denne parameteren vil alt etter hvilken porestørrelse som brukes, kunne inkludere alger, detritus, mikrozooplankton, bakterier og eventuelt virus.

I oppløst form finnes både uorganiske og organiske forbindelser (Vadstein og Heldal 1992):

Uorganiske: *N₂-gass, nitrat, nitritt og ammonium.*

Organiske: *Urea, sukker, creatin, fulvicsyre, nukleinsyrer, amminosyrer, protein, nukleotider, vitaminer og en del uidentifiserte nitrogenforbindelser.*

Nitrat og ammonium

Tradisjonelt er det de uorganiske forbindelsene av nitrogen som har blitt vektlagt mest. Særlig da nitrat som er potensialet for ny produksjon i et system ved at næring tilføres den eufotiske sonen fra bunnvannet. Enhver tilførsel av næring utenfra til en biotop (for eksempel kloakkutslipp) vil gi opphav til det som betegnes som ny produksjon, og i så måte kan ammonium også gi opphav til betydelig ny produksjon. I uforurensete områder er produksjon av alger med ammonium som nitrogenkilde, et ledd i prosessen av resirkulering av næring der ammoniumforekomstene står i sammenheng med bakteriell nedbrytning av organisk materiale og ekskresjon fra dyr.

Tabell 4. Forekomst av ulike nitrogenforbindelser ($\mu\text{g N/l}$) i sjøvann (fra Vadstein og Heldal 1992/Sharp 1983)

Forbindelser/forekomster	Oceaniske farvann	Kystfarvann	Estuarier
Nitrat	3	0-400	0-5000
Nitritt	1,5	0-30	0-400
Ammonium	<7	0-350	0-8400
Oppløst organisk nitrogen	70	40-300	70-1800
Partikulært nitrogen	6	1,5-30	14-1400

Planktonalger kan direkte ta opp både nitrat og ammonium, men de har generelt en preferanse for ammonium. Dersom både nitrat og ammonium er til stede, vil algene fortrinnsvis ta opp ammonium inntil konsentrasjonen er redusert til ca. $7 \mu\text{g N/l}$ (Eppley et al. 1969, Strickland et al 1969). Ved lavere konsentrasjoner vil algene gå over på nitrat som nitrogenkilde. Forsøk har vist at ammoniumtilsetning til algekulturer som hadde nitrat som nitrogenkilde, førte i løpet av 30 minutter til sterk hemming av opptaket av nitrat. Effekten avtok når ammoniumkonsentrasjonen kom under $12 \mu\text{g/l}$ (Conway 1977). Resultater fra Oslofjorden viser sterk hemming av nitratopptaket ved ammoniumkonsentrasjoner over $14-28 \mu\text{g N/l}$ (Paasche & Kristiansen 1982).

Opptaket av nitrat og ammonium er avhengig av lys, men mørkeopptaket kan være betydelig og er avhengig av om algene er næringsbegrenset eller ikke. Mørkeopptaket er høyere ved næringsbegrensning. Resultater viser at mørkeopptaket av ammonium kan utgjøre 0-95 % av lysopptaket, mens mørkeopptaket av nitrat synes å være noe lavere (11-37 %) (Syrett 1981, Boyer et al. 1994). Lysavhengigheten av nitrogenopptaket skyldes at assimilasjonen av nitrogen i cellen er avhengig av tilgang på karbon, som dannes under fotosyntesen og således er lysavhengig. Dersom tilstrekkelige reserver av karbon er til stede, vil både ammonium og nitrat kunne assimileres i mørke.

Opptaksmekanismen for næringssalter følger en Michaelis-Menten kinetikk:

$$V = (V_{\text{MAKS}} \times S) / (K_S + S)$$

V = opptakshastigheten

V_{MAKS} = maksimal opptakshastighet

S = substrat-/næringssaltkonsentrasjonen

k_S = halvmetningskonstanten for opptak, næringssaltkonsentrasjonen ved $V_{\text{MAKS}}/2$.

Ved balansert vekst er de spesifikke opptakshastighetene et mål for algenes fysiologiske aktivitet og representerer algenes veksthastighet av algenitrogen (Dugdale & Goering 1967, Paasche og Kristiansen 1982).

Algenes veksthastighet kan relateres til mediumkonsentrasjonen ut fra Monod-likningen:

$$\mu = (\mu_{\text{MAKS}} \times S) / (K_{\mu} + S)$$

μ = veksthastigheten i delinger/dag

μ_{MAKS} = maksimal veksthastighet

K_{μ} = halvmetningskonstanten for vekst, næringsstoffs-konsentrasjonen ved $\mu_{\text{MAKS}}/2$.

Hastigheten på næringsopptaket er en funksjon av substratkonsentrasjonen, mens veksthastigheten til en populasjon er en funksjon av både cellulært innhold og substratkonsentrasjonen. Ved balansert vekst er $V = \mu$, men dersom populasjonen er næringsbegrenset kan V_{MAKS} øke til en hastighet som er høyere enn det som er nødvendig for å fylle populasjonens behov (McCarthy 1980). Dette at V_{MAKS} varierer, fører til at planteplanktonpopulasjonen kan vokse med en hastighet som ligger nær maksimal veksthastighet, selv om substratkonsentrasjonen er så lav at den knapt kan detekteres. Dette fører til at $k_{\mu} \ll k_S$. Rhee (1973) antyder for fosfor $k_{\mu} = k_S/10$. Manglende kobling mellom opptak og vekst er dokumentert både for nitrogenbegrenset og fosfatbegrenset vekst, men har ikke vært dokumentert for silisium (McCarthy op.cit).

Halvmetningskonstantene varierer sterkt fra art til art. Eppley et al. (1969) fant ut fra undersøkelser av 17 planteplanktonarter en variasjon i halvmetningskonstantene for nitrogenopptak i området 1,4-140 $\mu\text{g N/l}$ for ulike arter. Noen generelle trender kunne sees ut fra dataene:

- 1) *Arter som hadde høy halvmetningskonstant for nitrat, hadde valigvis høy halvmetningskonstant for ammonium også.*
- 2) *Halvmetningskonstantene økte med økende cellestørrelse.*
- 3) *Halvmetningskonstantene for oceaniske arter var lavere enn for kystnære arter.*
- 4) *Hurtigvoksende arter har tendens til lavere halvmetningskonstanter enn de som vokser sakte.*

Med bakgrunn i blant annet resultatene til Eppley og medarbeidere sine forsøk med nitrogen og ammonium som nitrogenkilde for fire ulike algearter, konkluderer Smayda (1980) med at algers relative innbyrdes dominans vil være avhengig av den uorganiske nitrogenkilden og den tilgjengelige konsentrasjonen. I tillegg til dette kommer lysstyrken inn som en modifierende faktor. De ulike artenes relative veksthastighet og derved deres innbyrdes konkurranse er forskjellig ved lav og høy lysstyrke. Dette betyr at den innbyrdes konkurransen ved like næringsforhold vil kunne være forskjellig for alger over og under sprangsjiktet.

Det koster mindre energi for celler å assimilere ammonium enn nitrat ettersom nitrat må reduseres til ammonium inne i cellen før den metaboliseres videre, og høyere veksthastighet på ammonium ville således kunne være nærliggende, særlig dersom cellene vokser ved en eller annen form for begrensning (f.eks. lite lys, mangel av ett eller flere makro-/mikronæringsstoff). Paasche (1971) fant hos *Dunaliella tertiolecta* 30 % høyere veksthastighet på ammonium enn på nitrat, men det generelle bildet synes å være at det er vanskelig å finne signifikante forskjeller i veksthastighetene på ammonium og nitrat

(Kristiansen & Vadstein 1992). Jern-begrenset planteplankton i Stillehavet responderte på tilsetning av jern med øket biomasse. Men planteplanktonet gikk samtidig over fra å bruke ammonium som sin primære nitrogenkilde, til primært å bruke nitrat. Dette skiftet i nitrogenkilde ble fulgt av en endring i planteplanktonets sammensetning (Price et al. 1991).

Små planteplanktonarter, tilhørende gruppen nannoplankton (<20 µm), synes også å ha større preferanse for ammonium enn større arter (Owens et al. 1991).

Estimerte halvmetningskonstanter for ammoniumopptak i naturlige planteplanktonsamfunn i Oslofjorden varierte i området 1,4-28,0 µg N/l med et gjennomsnitt på 14,4 µg N/l. Tilsvarende verdier for nitrat varierte i området 1,4-14,0 og med et gjennomsnitt på 9,0 µg N/l (Paasche & Kristiansen 1982). Opptakshastighetene er, som tidligere nevnt artsspesifikke, men varierer også med temperaturen. Dette betyr at assimilasjonshastigheten er høyest om sommeren (Paasche & Kristiansen op.cit). Turnovertiden, som er den tiden det tar å forbruke et næringsreservoir ut fra kunnskaper om opptakshastigheter, ble for nitrogen og ammonium i Oslofjorden beregnet til å være 3-15 timer om sommeren, mens det ellers i året dreide seg om dager/måneder. Turnovertiden for nitrat var generelt høyere enn for ammonium; særlig var dette tilfellet om våren og høsten.

Det må bemerkes at ammonium er giftig for planteplankton ved høye konsentrasjoner. Særlig synes dinoflagellatene å være spesielt sensitive, og giftvirkning er registrert ved konsentrasjoner på 2,8 mg N/l (Thomas et al. 1980). Tilsvarende konsentrasjoner av ammonium hadde gifteffekt på den toksinproduserende algen *Pseudo-nitzschia pungens* f. *multiseries* samtidig som produksjonen av domoinsyre (algegift) økte med en faktor på 2-4.

Heterotrofe bakterier er konkurrenter til algene med hensyn til forbruk fra et felles reservoir av nitrat og ammonium som vannmassene i prinsippet er. Under en våroppblomstringssituasjon i nordatlantiske farvann sto heterotrofe bakterier for 22-39 % av ammoniumopptaket og 4-14 % av nitratopptaket (Kirchman et al. 1994).

Nitritt

Nitritt forekommer vanligvis i mye lavere konsentrasjoner enn nitrat og forekommer i høye konsentrasjoner bare i vannmasser med svært lavt oksygennivå. Nitritt dannes hovedsakelig av bakterier i bunnvannet ved oksydasjonsprosessen av ammonium til nitrat der nitritt er et mellomledd i denne prosessen. Nitritt kan også dannes fra nitrat, men dannelsen hemmes av ammoniumkonsentrasjoner over 1-2 µmol/l. Ettersom bakterienes dannelse av nitritt hemmes av lys, er denne prosessen av liten betydning i den øvre delen av vannsøylen, i alle fall i vekstsesongen. I denne delen av vannsøylen er det indikasjoner på at planteplanktonet selv kan være primærkilden til nitrittproduksjonen ved at planteplanktonet skiller ut nitritt (Harrison & Davis 1977, Olson et al. 1980).

I næringsmessig sammenheng har det vært vanlig å analysere på summen av nitritt og nitrat, og således se på nitrat og nitritt som en enhet, men en vet lite om den næringsmessige verdien av nitritt ettersom få arter er undersøkt med hensyn på nitritt som nitrogenkilde. Ut fra det begrensede materialet som finnes, synes der å være store artsspesifikke forskjeller både når det gjelder utnyttelse og med hensyn på interaksjon mellom nitritt og nitrat (McCarthy 1980). Ut fra forsøk med *Ditylum brightwellii* synes nitritt å være ekvivalent med nitrat som

nitrogenkilde (Eppley & Rogers 1970) Forsøk med *Thalassiosira pseudonana* viser derimot at algen vokser dobbelt så fort på nitrat som på nitritt, og halvmetningskonstanten for opptak var for nitrat halvparten av verdien for nitritt (Olson et al. 1980). Videre kulturforsøk har vist at både nitritt og nitrat taes opp med omtrent samme hastighet når nitratkonsentrasjonen er under 1-2 $\mu\text{g N/l}$, mens nitritt skilles ut med lav hastighet og akkumuleres i mediet når nitratkonsentrasjonen er høyere (Harrison & Davis op. cit). For *Chlamydomonas reinhardtii* hemmes opptaket av nitrat fullstendig når nitritt er til stede (Thacker & Syrett 1972).

Nitrogengass

Selv om 95 % av nitrogenforekomstene i havet er nitrogengass, har den generelt vært sett på som uten betydning som nitrogenkilde for marint planteplankton. I de senere årene har forskning påvist at nitrogenfiksering kan være en betydningsfull prosess også i marine områder ved at blågrønnalger uten heterocyster kan fikse nitrogen aerobt i mørke (Fogg 1982, Smith 1984). Ettersom arter av den nitrogenfikserende blågrønnalgeslekten *Synechococcus* er relativt vanlige i kyststrømmen om sommeren, illustrerer dette et potensiale for nitrogenfiksering i systemet (Olsen & Jensen 1989).

Urea

Forekomstene av urea i uforurenset vann er, som tilfellet for ammonium, lave og varierende, men i forurensete områder kan forekomstene være betydelige. I uforurensete området er hovedkildene for urea bakterier og dyr, men også autotrofe alger kan frigi urea. I Oslofjorden har ureaforekomstene en årssyklus med variasjon mellom 1,4 og 140 $\mu\text{g N/l}$ (Kristiansen 1983). I uforurensete vannmasser overstiger ureakonsentrasjonene generelt ikke 14 $\mu\text{g N/l}$, mens i sterkt forurensete områder som for eksempel sørlige del av Tyskebukta kan verdiene variere fra 0-644 $\mu\text{g N/l}$ (Antia et al. 1991).

Urea, som er et lite nøytralt molekyl, kan diffundere inn i cellene ved passiv diffusjon, men urea taes også opp aktivt, og opptaket stimuleres av lys. Aktivt mørkeopptak av urea forekommer særlig i alger som er nitrogenbegrensete. Alger som har tilstrekkelig tilgang på nitrogen, har et lavt mørkeopptak, men opptaket stimuleres ved tilgang på lys.

Eksperimenter med naturlig plankton og kulturer viser at preferansen hos alger synes å gå fra *ammonium* \rightarrow *urea* \rightarrow *nitrat* (McCarthy 1980).

Urea var i Oslofjorden vanligvis en mindre viktig nitrogenkilde enn ammonium og utgjorde fra 0-53 % av summen av opptaksratene for ammonium, urea og nitrat. Opptaksratene var høyest om sommeren.

I kystnære områder og estuarier i USA utgjør urea 1-60 % av planteplanktonets nitrogenrasjon (McCarthy op.sit).

På samme måte som for nitrat, virker ammonium hemmende på assimilasjonen av urea. Opptaket av urea ble hemmet av ammoniumkonsentrasjoner over 14-28 $\mu\text{g /l}$ (Kristiansen op. cit.). Høye konsentrasjoner av urea (1 mM = 28 mg N/l) synes generelt å hemme opptaket av nitrat, selv om resultater viser at det motsatte også kan være tilfellet (Antia et al. 1991).

Den gjennomsnittlige estimerte halvmetningskonstanten for opptak av urea hos naturlige planteplanktonsamfunn var i Oslofjorden 11,2 µg N/l (variasjonsområdet var 2,8-25,2 µg N/l). Halvmetningskonstanter innenfor samme området er også funnet i Nordsjøen og i uforurensete områder på Vestlandet med henholdsvis 2,8 og 2,8-5,6 µg N/l. Halvmetningskonstanter for en del undersøkte marine diatomeer varierer mellom 0,4-1,7 µM urea (Antia et al. 1991) som tilsvarer 11,2-47,6 µg N/l. Disse verdiene ligger innenfor samme området som ureaforekomstene i uforurensete områder, noe som er en viktig forutsetning for at urea skal kunne være en generell og viktig nitrogenkilde for planteplankton. Turnovertiden for urea i kystfarvann ligger i området 5-10 dager.

Også bakterier tar opp urea, men planteplankton tar lettere opp urea enn bakterier og skiller i den forbindelse ut oppløst organisk nitrogen i former som lettere taes opp av bakterier enn planktoniske alger.

Aminosyrer

Planteplankton kan aktivt ta opp mange ulike aminosyrer (Antia et al. 1991). Konsentrasjonen av frie aminosyrer ligger generelt i området 0-2 µM, men kan unntaksvis komme opp i 5 µM i nære kystfarvann. Planteplankton som vokser på mer komplekse organiske kilder, som for eksempel aminosyrer, har svært variable veksthastigheter med halvmetningskonstanter for opptak som varierer mellom 0,5-150 µM for ulike arter. Selv om der finnes arter med halvmetningskonstanter for oppløste frie aminosyrer som ligger i det konsentrasjonsområdet som finnes i naturlige vannmasser, så ligger likevel halvmetningskonstantene for de fleste artene som er undersøkt, langt over naturlige konsentrasjoner. De høye verdiene har vært tolket som at aminosyrer ikke bidrar vesentlig til veksten av planteplankton i naturlige omgivelser, men få arter er undersøkt. Innledende undersøkelser kan imidlertid tyde på at alger og bakterier konkurrerer på likeverdig fot om aminosyrer og at det er biomassen av de to gruppene i vannmassene som avgjør hvem som konsumerer mest aminosyrer (Antia et al. op. cit.).

Oppløste frie aminosyrer er en viktig karbon og nitrogenkilde for marine bakterier (Jørgensen 1993). Med hensyn på det totale nitrogenbehovet til heterotrofe bakterier fant Kirchmann et al. (1994) at frie aminosyrer utgjorde 12-34%, ammonium 19-29 % og nitrat 2-8%.

Generelt inkorporerer bakterier langt mer nitrogen enn det som er nødvendig for den bakterielle produksjonen (155-413%) (Jørgensen op. cit.).

Andre organiske nitrogenkilder.

Aminosyrer og urea utgjør bare en liten del av den totale mengden av oppløst organisk materiale, men det er usikkert hvor stor andel av den resterende delen som kan betraktes som plantenæring (McCarthy 1980). Nitrogen bundet til humusforbindelser av terrestrisk opprinnelse synes å kunne tilføre marine omgivelser nitrogen i form av ammonium ved at bakterier regenererer humusforbindelser og således stimulerer både bakterievekst og planteplanktonvekst (Carlson & Granéli 1993, Carlson et al. 1993)

Fosfor

Fosfor har tradisjonelt ikke blitt sett på som en begrensende faktor i marine omgivelser, men i områder med ferskvannspåvirkning vil fosfor kunne være en begrensende faktor for algevekst (Sakshaug et al. 1983, Källquist 1988). Dypvann som i alle fall i uforurensete vannmasser er kilden for næringstilførseler til øvre del av vannsøylen, er ganske balansert med hensyn på nitrogen og fosfor sett i forhold til algenes gjennomsnittlige vekstkrav. Dette balanserte forholdet gjør i prinsippet marine resipienter relativt sårbare overfor næringstilførsler med et annet forhold mellom nitrogen og fosfor. En resipient kan således lett bli skjøvet over fra nitrogenbegrensning til fosforbegrensning.

I en del av fjordene våre vil sterk ferskvannsavrenning gi et overflatelag med lav salinitet og lavt fosforinnhold og hvor fosfor er begrensende i forhold til nitrogen. Under dette ferskvannsjiktet ligger sjøvannslaget der forholdet mellom nitrogen og fosfor er mer balansert i forhold til algenes vekstkrav, men generelt med noe mindre nitrogen i forhold til fosfor. I tillegg til vertikale salinitetsgradienter kan der også være markerte horisontale gradienter med store forskjeller mellom ytre og indre deler av fjordområdet. Ettersom ferskvannsavrenningen varierer med årstiden vil salinitetsgradientene også kunne være en funksjon av tiden. Det er indikasjoner på at fosfatbegrenset algevekst kan forekomme ved saliniteter helt opp til 25-30 ‰. En fjord kan således både være fosforbegrenset og nitrogenbegrenset på samme tid. Avgjørende faktorer vil være dyp, avstand fra ferskvannskilde og årstid.

Fjorder og havområder som påvirkes av eutrofierende utslipp, har i de senere årene med ensidig fosforrensing av avløpsvannet skiftet over fra å være nitrogenbegrenset til å bli fosforbegrenset. Eksempler på dette er sørlige del av Norsdsjøen og sommersituasjonen i indre Oslofjord og Rigabukten (Paasche & Erga 1988, Skjoldal 1994, Wassmann & Andrushaitis 1993).

Den fosforkilden som foretrekkes av alle frittlevende organismer inkludert planteplankton, er orthofosfat, men andre fosforkilder som polyfosfat og organisk fosfat kan også taes opp, selv om mesteparten av det oppløste organiske fosforet er refraktilt, enzymresistent materiale som sannsynligvis ikke kan utnyttes av mikroorganismer (Nalewajko & Lean 1980).

Representanter for de fleste taksonomiske algegrupper har for eksempel vist seg å kunne benytte glukose-6-fosfat til vekst og ettersom fosfataser ikke er spesielt spesifikke, er det sannsynlig at andre fosfatestere også kan benyttes. Fosfatasen er lokalisert nær celleoverflaten og substratet hydrolyseres ekstracellulært av enzymet og fosfatdelen taes opp i cellen, mens karbonskjelettet generelt ikke taes opp.

Mange områder er karakterisert av svært lave fosfatkonsentrasjoner og høyere konsentrasjoner av oppløst organisk fosfor. Mye tyder på at oppløst organisk fosfor kan være den dominerende komponenten av fosforforbindelser i den eufotiske sonen i norske kystfarvann om sommeren (Kristiansen & Vadstein 1992).

Den vanlige måten å analysere orthofosfat på, molydenblå-metoden, kan overestimere orthofosfatkonsentrasjonen 10-100 ganger og en bør derfor heller snakke om oppløst reaktivt fosfor (ORF) (Nalewajko & Lean 1980). I sjøen er overflateverdiene av ORF om sommeren vanligvis under $3 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ ($0,1 \mu\text{M-P}$), mens verdiene i dypvannet kan være opptil ca. $47 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ ($1,5 \mu\text{M-P}$). Totalt fosfor i uforurensete vannmasser overstiger sjelden $62 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ ($2 \mu\text{M-P}$).

Fosfatopptaket hos planteplankton stimuleres av lys. Graden av stimulans er avhengig av populasjonens fosforstatus og algenes lyshistorie (Nalewajko & Lee 1983).

Ved balansert vekst er algenes opptakshastighet av fosfor og algenes veksthastighet den samme, men ved ubalansert vekst kan halvmetningskonstanten for P-opptak være mange ganger høyere enn halvmetningskonstanten for vekst (Nalewajko & Lean 1980).
Halvmetningskonstantene er artsspesifikke. Alger kan lagre fosfor i cellen i form av polyfosfat.

Bakterier konkurrerer med planteplanktonet både om orthofosfat og organisk fosfat. En stor del av orthofosfaten i naturlige vannmasser blir tatt opp av organismer med størrelse 0,2-3 μm (40-96 %) (Nalewajko & Lee 1983).

Fosfat regenereres ved ekskresjon av dyreplankton og ved avgivelse fra ultraplankton. Rask regenerering og raskt opptak av fosfat kan derfor være årsaken til at god planteplanktonvekst uten tegn til fosforbegrensning kan forekomme i vannmasser med knapt registerbare fosfatverdier. Turnovertiden for fosfat i overflatevann om sommeren kan bare være minutter.

N/P-forhold

Forholdet mellom nitrogen og fosfor i algecellene påvirkes av algenes vekstforhold. Den cellulære konsentrasjonen av elementer som er i overskudd vil normalt være mer konstant enn innholdet av elementer som er i underskudd. N/P-forholdet i algecellen blir således et mål for algenes tilgang på nitrogen og fosfor. Ved moderat overskudd av nitrogen og fosfor vil N/P-forholdet være konstant, men verdien vil være forskjellig for ulike arter. Det optimale N/P-forholdet er således artsavhengig (tab.5).

Historisk har avvik fra "Redfieldforholdet" $\text{N:P}=16:1$ (atomært forhold) (Redfield 1958) vært foreslått som en måte å fastslå næringsbegrensning på. Det er basert på den observasjonen at forholdet mellom nitrogen og fosfor er det samme i både i plantplankton og i næringsrikt vann under termoklinen. Når planteplankton analyseres uavhengig av detritus har Ryther og Dunstan (1971) vist at N/P-forholdet i normalt planteplankton varierer mellom 5 og 15. Til tross for artsforskjeller i N/P forholdet synes "Redfieldforholdet" likevel å være et godt gjennomsnittstall for de ulike artene (Olsen & Jensen 1989). På vektbasis er "Redfieldforholdet" 7,2.

Tabell 3 viser et par usikre verdier for N/P forholdet i marine bakterier, som generelt har et svært lavt N/P-forhold. Dette er en følge av at bakterier har et svært høyt fosforkrav i forhold til planteplankton. I dyreplankton varierer N/P-forholdet lite med vekst og fødebetingelser, men resultater fra ferskvann antyder at forholdet varierer fra art til art (Langeland et al. 1985, Andersen & Hessen 1989).

Et lavt cellulært N/P-forhold kan gi en indikasjon på nitrogenbegrensning, men er på ingen måte en entydig indikator. Når fosfor er i overskudd, lagrer planktonalger normalt store mengder fosfor slik at N/P-forholdet kan være svært lavt i organismer som ikke er begrenset av nitrogen. Det er således nødvendig å inkludere andre fysiologiske kriterier for entydig å detektere nitrogenmangel. Det vanlige er å se på N/C-forholdet i tillegg. Når både N/P- og

N/C-forholdene er lave er dette en god indikasjon på nitrogenbegrensning (Sakshaug et al. 1983, Sakshaug & Olsen 1986).

Tabell 5. Oversikt over optimale N/P-forhold i noen marine planteplanktonarter og bakterier. Data fra Olsen & Jensen 1989.

ART/ Planteplankton	N/P- forhold vekt	N/P-forhold atomer	Referanser
<i>Emiliana huxleyi</i>	7,7	17	Sakshag et al.1993
<i>Amphidinium carterae</i>	8,6	19	"
<i>Skeletonema costatum</i>	3,3	7,4	"
<i>Thalassiosira pseudonana</i> 3H	5,9	13	"
"	7,2	16	Goldman et al.1979
<i>Monochrysis lutheri</i>	4,1	9,0	"
<i>Dunaliella teriolecta</i>	6,8	15	"
Bakterier			
<i>Pseudomonas putida</i>	0,11-38	0,24-84	Bratbak 1985
Blandet samfunn (batch)	0,68-3,7	1,5-8,2	"

I naturlige samfunn er det til dels svært vanskelig å verifisere fysiologisk begrensning, men klare tegn til næringsstress har blitt funnet når oppblomstringer kulminerer, både i fjorder som påvirkes av kloakktilførsel og i ferskvannspåvirkete fjorder (Sakshaug et al. 1983, Paasche & Erga 1988, Kristiansen & Vadstein 1992). Naturlig planteplankton er en blanding av ulike arter som kan ha helt ulike vekstkrav og de ulike artene kan således i prinsippet være begrenset av ulike element. Estimat på enkeltarters veksthastigheter i et naturlig samfunn har vist at enkelte arter vokser nær sin maksimale veksthastighet mens andre vokser med redusert hastighet.

Bunnvann har et forhold mellom nitrogen og fosfor som i gjennomsitt synes å være det samme som algenes vekstkrav. Ved antropogen tilførsel av næring er forholdet mellom nitrogen og fosfor et helt annet. Urenset kloakk har et atomært N/P-forhold på 4-5 (Nalewajko & Lean 1980), men ensidig fosforrensing mange steder har de seinere år ført til at den antropogene tilførselen har fått et betydelig høyere forhold mellom nitrogen og fosfor (Anon. 1990, Parcom 1992). Dette har blant annet ført til at sørlige del av Nordsjøen har gått over fra å være nitrogenbegrenset til å være fosforbegrenset (Skjoldal 1993).

Silisium

Alle kiselalger har et skall av silisium og tilgang på silikat er således nødvendig for at kiselalger skal kunne vokse. Den økende eutrofieringen i de store elvene i Europa de siste tiårene har ført til mer begroing av elveleiene. Dette fører igjen til redusert kontaktflate mellom berggrunnen og elvevannet noe som kan medføre at mindre silikat vaskes ut. Store vannreservoar kan også gi tilsvarende effekt.. Bygging av Azuan-dammen i Egypt førte til sterk reduksjon av silikatmengden i Nilen, som igjen førte til redusert kiselalgeblomstring på nordkysten av Egypt med feilslåtte fiskerier som resultat.

Mesokosmosforsøk har vist at dersom silikatverdien holdes over 2 μM Si/l, vil kiselalger dominere planteplanktonet (Egge & Aksnes 1992).

Mikronæringsstoffer - Spormetaller og vitaminer.

Både spormetaller og vitaminer har vist seg å kunne ha styrende effekter på planteplanktonsamfunnene. Eksperimenter har vist at planteplanktonsamfunnenes artssammensetning systematisk blir påvirket av tilgangen på spormetaller og vitaminer (Frey & Small 1980). I forsøkene til Frey og Small ble det blant annet manipulert med en blanding av makronæringsalter (N, P, Si), en blanding av spormetaller (Cu, Zn, Co, Mn, Mo, Fe) og vitaminer (thiamin, biotin, B₁₂) i blanding. Resultatene av tilsetning av de ulike blandingene enkeltvis og to eller flere sammen viste at makronæringsaltene hadde liten effekt med hensyn på den den taksonomiske sammensetningen, men de hadde betydning for den endelige biomassen.

Forekomsten av *Skeletonema cosatum* syntes hovedsakelig å bli styrt av tilgangen på spormetaller og vitaminer, mens forekomsten av slekten *Rhizosolenia* syntes kun å bli styrt av tilgangen på vitaminer. Slekten *Chaetoceros* var lite sensitiv overfor mikronæringsstoffene (spormetaller og vitaminer) og reagerte hovedsakelig på tilgangen av makronæringsaltene. *Chaetoceros* tolererte svært lave konsentrasjoner av mikronæringsstoff og var i stand til å utkonkurrere andre kiselalger under slike forhold. For forekomsten av *Thalassiosira* var hovedsakelig spormetaller viktige.

Alle disse algeslektene er vanlig forekommende i våre farvann. Resultatene fra disse forsøkene viser at mikronæringsstoffer kan være av avgjørende betydning med hensyn på artsutviklingen i planteplanktonsamfunn.

Ulike typer spormetaller har vist seg å stimulere planteplanktonveksten ved tilsetning til naturlige vannmasser, noe som indikerer et naturlig underskudd på disse forbindelsene. Dette gjelder for eksempel jern, mangan, kobolt og sink (Huntsman & Sunda 1980, Lännergren 1980, Martin & Fitzwater 1988, Morel et al. 1991) noe som er godt i samsvar med tabell 1. I tabellen viser de uthevede tallene forekomsten av en del grunnstoffer i naturlige vannmasser der det relative forholdet mellom de essensielle stoffene er likt eller lavere enn det forholdet som må være mellom disse elementene sett ut fra gjennomsnittskravet for algevekst. Det betyr at alle disse grunnstoffene i prinsippet kan være begrensende faktorer for algevekst.

En del av de områdene hvor begrenset tilgang på mikronæringsstoff er påvist er åpne havområder, men også i kystnære farvann kan mikronæringsstoff være en begrensning, som for eksempel i Hjeltefjorden og Glomfjord (Lännergren 1980, Johnsen et al. 1994).

Effekten av varierende tilgang på ulike mikronæringsstoff har aktualisert seg i de seinere årene ettersom mye tyder på at både vitaminer og en del metaller spiller en avgjørende rolle for en del giftige algers blomstringssuksess. Dette gjelder blant annet selen, jern og vitaminet B₁₂ (Hiedo 1989, Okaichi et al. 1989, Ishimaru et al. 1989).

Effekter av næringstilførsler med spesiell vekt på nitrogen

Nordsjøen er resipient for områder i Europa med store befolkningsentra, tung industri og aktivt jordbruk. Dette har ført til at kystområdene har blitt tilført stadig økende mengder næringssalter via ferskvannstilførsler. Den 2. Nordsjøkonferansen i London i 1987 hvor en ble enige om i løpet av en 10-årsperiode å redusere næringssalttilførslene til Nordsjøen med 50% i forhold til utslippene i 1985, har ført til at de fleste land har redusert sine utslipp til dette havområdet.

Den årlige tilførsel av nitrogen til Nordsjøen via ferskvannstilførsel ligger på ca. 1 million tonn både i 1985 og 1990 (Anon. 1990, Parcom 1992) og i tillegg kommer den atmosfæriske tilførsel. Fosfortilførslene via ferskvann er i samme periode redusert fra 110 til 60 tusen tonn pr. år. I 1990 utgjorde nitrat litt over 60% av den totale nitrogen tilførsel fra ferskvann, mens fosfat sto for nesten 80% av den totale fosfortilførsel (Colijn et al. 1992). Mengden nitrat i elvevannet har vist en økende tendens, mens ammonium har sunket betydelig. For fosfat har konsentrasjonen de senere årene vært en relativ uforandret (Bennekom & Wetsteijn 1990). Forholdet mellom nitrat og fosfat i elvevann er imidlertid avhengig av vannføringen slik at liten vannføring gir et relativt sett lavt N/P-forhold, mens stor vannføring gir høyt N/P-forhold (Anon. 1990). Det vil si at under flomperioder tilføres Nordsjøen mye mer nitrogen i forhold til fosfor enn under tørkeperioder. For silikat som er nødvendig for kiselalgenes skalledannelse, har ikke eutrofieringen i elvene ført til noen økning (Radach & Berg 1986). Økningen i næringstilgang til kystsonen i den sørlige delen av Nordsjøen har resultert i økte konsentrasjoner spesielt av nitrat og fosfat om vinteren når det biologiske forbruket av næring er på et minimum (Radach & Berg 1986, Brockmann et al. 1990, Colijn et al. 1992), og her har den økende næringstilførselen ført til en forlenget våroppblomstring og høyere planteplanktonbiomasse om sommeren (Lancelot et al. 1987).

Selv om det er store regionale forskjeller i forholdet mellom nitrogen og fosfor i elvevannet, viser beregninger at det gjennomsnittlige atomære N/P-forholdet i dette vannet ligger rundt 30 (Parcom 1992), og dette er nesten det doble av Redfieldforholdet på 16 (atomært forhold) som er karakteristisk for marine vannmasser og plankton (Redfield et al. 1963). For algeveksten i dette området fører eutrofiering, forhøyet N/P-forhold og uendret silikattilførsel til en endring i planteplanktonets sammensetning. Kiselalgene får en våroppblomstring som raskt kulminerer på grunn av at silikatmangel (Peeters et al. 1990). Vannmassene inneholder imidlertid store restmengder av nitrat og fosfat etter kiselalgeblomstringens kulminasjon, og dette gir grunnlag for vekst av ikke-silikatkrevende alger som spesielt har ført til store blomstringer av kolonidannende prymnesiophyceer (Cadée & Hegeman 1986, Lancelot et al. 1987, Bauerfeind et al. 1990). Det skjeve N/P-forholdet som skyldes overskudd av nitrat, medfører at de ikke-silikatkrevende algenes vekst stoppes av fosformangel.

Etter flagellatblomstringene inneholder vannmassene fremdeles et overskudd av nitrat. En begrenset planteplanktonvekst i dette vannet fører til at nitratholdige vannmasser kan transporteres nordover med Jyllandsstrømmen (Aure et al. 1990), og influensområdet for utslippene fra de store elvene langs den sørlige delen av Nordsjøen blir på denne måten utvidet.

En økning i N/P-forholdet slik som tilfellet er kystområdene spesielt for den sørlige delen av Nordsjøen, fører til at algeveksten skifter over fra nitrogenbegrensning til fosforbegrensning. I følge Skjoldal (1993) kan dette resultere i en konkurransemessig fordel for saktevoksende

alger. Mange dinoflagellater, inkludert toksiske arter, tilhører denne kategorien alger. En slik vekststrategi krever imidlertid god overlevelseskunst, og det er i denne forbindelse spekulert over om utskillelse av kjemiske stoffer inkludert toksiner er en del av en slik strategi (litt.).

Selv om de få dataene som er tilgjengelig fra den åpne delen av Skagerrak, ikke viser økning i hverken næringssaltkonsentrasjonen eller primærproduksjonen om sommeren (Hognestad 1987), kan mer beskyttede områder i Kattegat og Østersjøen vise til signifikant økning i produksjonen spesielt om våren (Rosenberg 1986). I Rigabukten har den maksimale algebiomassen i perioden 1977 til 1991 vist en økende tendens både om våren og sommeren (Wassmann & Andrushaitis 1993).

I våre kystområder har næringsbelastningen økt i flere av fjordene våre i Sør-Norge (Kristiansen og Vadstein 1992). Indre Oslofjord betraktes som en sterkt eutrof fjord (Erga 1990), mens i ytre Oslofjord er næringskonsentrasjonene lave (Paasche & Kristiansen 1982, Kristiansen 1983). Eutrofieringsproblemene våre må med andre ord betraktes som lokale problemer framfor nasjonale.

Effekten av øket algeproduksjon er avhengig av beiteleddet. Dersom det er sekundærprodusenter som kan konsumere den økete algeproduksjonen og karnivorer som igjen kan konsumere herbivorene, vil øket algebiomasse i prinsippet kunne føre til øket produksjon av fisk. Problemet oppstår dersom det ikke er sekundærprodusenter som kan nyttiggjøre seg planteplanktonet som da vil synke til bunns og konsumeres av bunnlevende dyr eller nedbrytes og dermed føre til reduksjon av oksygen i bunnvannet. Utakt mellom primærprodusenter og sekundærprodusenter, i dette tilfellet herbivort dyreplankton, kommer ofte til uttrykk under våroppblomstringen som i slike tilfeller faller nærmest ubeitete til bunns. Flere undersøkelser viser imidlertid at økning i planteplankton fører til økning av bunnlevende dyr, som igjen er føde for demersal fisk. Andelen av demersal fisk har økt i Nordsjøen de senere år (Nixon et al 1986).

MERL mesokosmos eksperiment hadde som hensikt og studere effekter av økende kloakktilførsler hvor nitrogen ble tilført i form av ammonium (Nixon et al. 1986). Resultatene fra disse eksperimentene viste at planteplanktonbiomassen økte jevnt med økende tilførsel av nitrogen. Denne økningen stoppet ikke opp selv om nitrogentilførselen økte rundt 60 ganger, og konsentrasjonene i systemet indikerte at planteplanktonveksten ikke var næringsbegrenset. Dette viser at man kan forvente effekter av næringstilførsler også til områder hvor den gjennomsnittlige nitrogenkonsentrasjonen i utgangspunktet er svært høy (Nixon et al. op. cit.). 60 gangers økning i nitrogentilførselen førte derimot bare til 5 gangers økning i netto primærproduksjon.

Modeller

I Norge har oseanografisk modellering en relativt lang tradisjon med start på midten av 1970-årene (Martinsen 1978), og i dag ansees de fysiske modellenes nøyaktighet som gode. Dette har medført at satsningen på utvikling av "vannkvalitetsmodeller", som er avhengige av pålitelige simuleringer for transport av næringssalt og potensielt forurensende stoffer, har økt betydelig den senere tiden. Tidlig på 1980-tallet ble den første norske modell av denne type presentert (Slagstad 1982). Denne modellen var utviklet for bruk i oseaniske farvann, men i den senere tid er flere kyst- og fjordmodeller blitt presentert (Aksnes & Giske 1989, Aure &

Stigebrandt 1989, Aksnes & Lie 1990, Stigebrandt og Molvær 1990, 1994, Giske et al. 1991, Bjerkeng 1994).

Å modellere effekten av næringssalttilførsel på planteplankton er vanskeligere i marint miljø enn i ferskvann. En av årsakene til dette er at i det marine miljø er økosystemene mer kompliserte enn i ferskvann, og konsekvensen er at det blir vanskeligere å finne gode relasjoner mellom tilført næring og målt algebiomasse. Derfor har det vært hevdet at det vil ta lang tid før modeller for det marine miljø vil ha en prediktiv forvaltningsmessig verdi.

I uforurensede marine vannmasser er det som oftest lyset eller tilgangen på uorganisk nitrogen som blir de vekstbegrensende faktorer for planteplanktonet. For eutrofe marine vannmasser slik som den sørlige delen av Nordsjøen, hvor N/P-forholdet er høyt, vil fosfor være det vekstbegrensende makronæringsstoff. I planteplanktonmodellering for marine områder benyttes derfor ofte terskelmodeller hvor det ved ett gitt tidspunkt kun kan være en begrensende faktor. Som eksempel på slike modeller kan Slagstads modell (Slagstad 1982) hvor planktonalgenes bestandsendring pr. tidsenhet (dB/dt) uttrykkes ved lysbegrenset vekst som :

$$dB/dt = BPC_m [1 - \exp(-\alpha^C E_0/PC_m)] - R$$

hvor B er algebestanden, PC_m er maksimal fotosyntesehastighet, α^C er fotosyntetisk effektivitet, E_0 er lysstyrke og R er de samlede tapsratene. Hvis veksten er næringsbegrenset, benyttes ligningen:

$$dB/dt = [BPC_m N/(K_N - N)] - R$$

hvor N er konsentrasjonen av det begrensende næringsaltet (nitrogen i uforurensede oseaniske vannmasser, fosfor i sterkt ferskvannspåvirkede fjorder og i eutrofe områder slik som sørlige Nordsjø) og K_N er halvmetningskonstanten. Under modellkjøringen beregnes dB/dt og den ligning som gir minst verdi, representerer minimumsfaktoren, og modellen benytter denne i den videre beregning.

Utviklingen går imidlertid mot mer komplekse modeller, og i Bjerkengs modell for indre Osofjord (Bjerkeng 1994) tas det hensyn til at flere faktorer kan være begrensende samtidig og at algene delvis har evne til å tilpasse seg nye miljøsituasjoner slik som tilfellet for eksempel er med hensyn på lystilpasning. Modellen er en form for terskelmodell med flytende overganger slik at hvis flere faktorer (for eksempel næringsalter) virker vekstbegrensende samtidig, er det en form for "seriekopling" slik at alle disse faktorene styrer algeproduksjonen samtidig. I tillegg er algenes lystilpasning overtid innebygd i modellen. Dette synes å være en svært farbar vei å gå spesielt for våre fjorder hvor næringsregimet innerst og ytterst i fjorden ofte er forskjellige. Lav saltholdighet i det øvre brakkvannslaget innerst i fjorden gir ofte lavt fosforinnhold og dermed fosforbegrensning, mens innblanding av rent sjøvann utover i fjorden kan føre til nitrogenbegrensning i fjorden ytre deler. Det er også viktig å ha modeller som kan skifte mellom nitrogen- og fosforbegrensning når en skal vurdere effekter av for eksempel kloakk- eller industriutslipp.

I forklarende modeller for marin planteplanktonproduksjon fordeles ofte primærproduksjonen på to grupper (diatomeer og "flagellater") med ulik vekst- og beittingskarakteristikk. Med hensyn til næringsalter styres diatomeproduksjonen av silikattilgangen, mens den resterende algeproduksjonen styres av det først begrensende element av nitrogen eller fosfor. For at

modelleringen av planteplanktonsamfunnenes utvikling skal komme videre, er det nødvendig med en større oppdeling av algene i flere grupper slik at de ulike algartenes konkurransefortrinn blir tatt hensyn til.

N og P's betydning for vekst av makroalger

Innledning

Fosfor og spesielt nitrogen forekommer normalt i så lave konsentrasjoner i sjøvann at de periodisk blir begrensende vekstfaktorer for tang og tare (Lobban & Harrison 1994). Ved menneskelig påvirkning eller ved upwelling-situasjoner kan dette forholdet endres betydelig. Nitrogen tas opp i makroalgene hovedsakelig som *nitrat* og *ammonium*, men noen av de fastsittende alger blir inhibert i sitt opptak av nitrat ved tilstedeværelse av ammonium (Harlin & Wheeler 1985). Det er beregnet et nitrogen-forbruk til tareskoger (*Macrocystis integrifolia*) i Vest-Canada på $60 \text{ g N m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Wheeler & Druehl 1986), mens det er anslått at konsentrasjonen av nitrat i vannmassene i en tareskog av *Macrocystis pyrifera* må være $1\text{-}2 \text{ }\mu\text{Mol l}^{-1}$ ved normal vekst, d.v.s. en daglig biomasse-økning på ca. 4% våtvekt. Opptaket av nitrat reduseres med ca. 50% i mørke i relasjon til opptaksraten midt på dagen (Gerard 1982).

Selv om ammonium normalt er mindre vanlig i sjøvann enn nitrat og lagres vanskeligere i algevevet, er det flere makroalger som får sitt nitrogenbehov dekket 33 til 100% av ammonium (Fujita *et al.* 1988).

Under program for marin forurensning (PMF) ble det laget en rapport om eutrofi i kystfarvann (Skei & Svelle 1992). Formålet var å utrede nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus om næringsalter, bl.a. effekter. I følge mandatet skulle også hovedvekten legges på nitrogen. Den altoverveiende delen av denne rapporten er imidlertid konsentrert om de frie vannmasser og sedimentene og omsetning av næringsaltene her. Dose-respons på marine makroalger er ikke beskrevet i PMF-rapporten.

Sukkertare (*Laminaria saccharina*) har i laboratorieforsøk fått øket vekstraten i nitrat-konsentrasjoner på inntil $10\text{-}20 \text{ }\mu\text{Mol l}^{-1}$ (Wheeler & Weidner 1983). Ved høyere konsentrasjoner starter en intensiv nitratlagring i cellevevet. Nitratopptaket og lagringen øker lineært med nitrat-konsentrasjonen i mediet. I Skagerrak og Kattegat varierer vinterkonsentrasjonene fra 5 til $15 \text{ }\mu\text{Mol l}^{-1}$ (Aure *et al.* 1990). $60 \text{ }\mu\text{Mol l}^{-1}$ er det høyeste nitratnivået som er testet (Harrison *et al.* 1986). Nitrat-lagring er også demonstrert hos vanlig tang som grise- og blæretang (*Ascophyllum nodosum* og *Fucus vesiculosus*), samt i grønnsalg pollpryd (*Codium fragile*) og rødalgen krusflik (*Chondrus crispus*) (Asare & Harlin 1983). Men det finnes også eksempler på makroalger som har liten kapasitet for nitrat-lagring. Flere arter er funnet langs Stillehavskysten, men også arter i rødalgeslekten *Gracilaria* fra europeiske farvann hører til denne gruppen (Lignell & Pedersen 1987).

Siden det er lave konsentrasjoner av organisk nitrogen i sjøvann, representerer denne tilstandsform for nitrogen neppe noen signifikant kilde for fastsittende alger (Hartmann & Löhr 1983).

Midtvinter-situasjonen er karakterisert med lave temperaturer og lite lys, som reduserer

fotosynteseaktiviteten og vekst hos makroalgene. Imidlertid starter flere sublittorale arter reproduksjon og vekst fra lagrede reservestoffer i cellene på denne årstiden. De økologiske faktorene som favoriserer vekst om vinteren er 1) Høyt næringssalt-innhold i sjøvannet og 2) Generelt større vannbevegelse forårsaket av hyppige vinterstormer. Dette fører til en økning av ione- og gassutvekslingen mellom vann og algevev og mineraliserings-prosessen fremmes. Under våroppblomstringen av planteplankton reduseres ofte nitrat-konsentrasjonen til nærmest null. På denne tiden er fremdeles flere makroalger i stand til å dra nytte av de nitratreserver, som ble lagret i løpet av vinteren (Chapman & Craigie 1977).

Når de lagrede næringsreservene er brukt opp på senvåren, er det de eksterne næringsalter i sjøvannet som bestemmer veksten av de fastsittende alger (Conolly & Drew 1985). Lave konsentrasjoner av næringsalter på forsommeren kan gi øket reproduksjon, men også kortere daglengder på ettersommeren og høsten kan indusere reproduksjon og reduksjon i vegetativ vekst selv i næringsrikt vann (Lüning 1988). Stortare (*Laminaria hyperborea*) stopper helt veksten sin om sommeren, hvilket skyldes et såkalt lang-dags signal i algen. Dette er uavhengig av nitrat-nivået i de omgivende vannmasser (tom Dieck 1989).

Når det gjelder forholdet mellom nitrogen og fosfor i algevev, hevder Wallentinus (1984) at dette er lavere hos mer grovbygde tang- og tarearter som fucaceer og laminariaceer jevnført med mer trådformede arter som grønndusk (*Cladophora*), rekeklo (*Ceramium*) og fjæreslo (*Scytosiphon lomentaria*), hvilket innebærer at de sistnevnte arter er begünstiget ved høye nitrogen-konsentrasjoner.

Dose-respons

Grønnalgene er den makroalgegruppen som sannsynligvis er best undersøkt med hensyn på dose-respons av næringsalter. Forsøk med havsalat (*Ulva* sp.) har vist at innholdet av fosfor i cellene er nærmest konstant gjennom året, mens nitrogen viser en markert reduksjon fra vår til midtsommer (Piriou & Mènesguen 1992). Dette er en indikasjon på at nitrogen kan være begrensende næringsstoff for havsalat. I en treårs-undersøkelse i Bretagne ble det vist en direkte relasjon mellom nitrogen-belastning fra jordbruk via elveutløp og målt biomasse av *Ulva* sp. En meget regnfull vår i 1986 ga en biomasse på 25.000 tonn, midlere nedbør i 1988 ga 11.500 tonn, mens det tørre året 1989 reduserte biomassen til kun 5.400 tonn. I motsetning til 1986 var nitrogen den eneste begrensende vekstfaktor i mai/juni både 1988 og 1989. Imidlertid er årsaken til reduksjon i vekst av *Ulva* sp. utover sommeren neppe bare begrenset til nitrogen-mangel. Reduksjon i karbon og vevsnedbrytning antas å spille en stor rolle, hevder Piriou & Mènesguen (1992). I forbindelse med dette arbeidet ble det laget en enkel biologisk modell, som fokuserte på *Ulva*-systemet.

En viktig fysiologisk karakteristikk for makroalgene er som nevnt deres store kapasitet for lagring av intracellulære næringsstoffer og forsinket vekst (Fujita 1985). Med dette fysiologiske fortrinnet kan *Ulva* sp. utkonkurrere planteplankton i kampen om næringsalter (Viaroli *et al.* 1992). Det synes ikke som vekst av havsalat er direkte styrt av næringssalt-innholdet i sjøvannet men derimot av mengden av nitrogen og fosfor lagret i algecellene. "*Ulva*-modellen" er derfor basert på de såkalte fem variable: N- og P-konsentrasjonene i vannet, N og P i cellene, total algebiomasse, vanntemperatur og lysintensitet. Disse faktorene ble funnet å være mest avgjørende for algens vekst. (Mènesguen 1990).

Ved en slik modell er det er mulig å estimere årlig maksimum-biomasse av *Ulva* for ulike

næringsalt-nivåer. Reduksjon av fosfor-tilførsler gir liten effekt på algebiomassen. Imidlertid gir reduksjon i nitrogentilførslene en signifikant nedgang i algebiomasse. Undersøkelser indikerer at nitrogen kontrollerer maksimalveksten av grønnalger. Det vil derfor bare være reduksjon av nitrogen som fører til mindre biomasse av *Ulva* sp. (Piriou & Mènesguen 1992). Forurensning fra intensiv landbruk og sannsynligvis luft er idag de største bidragsyterne til nitrogenbelastning til marine resipienter. Ved betydelige reduksjoner i saltholdighet vil imidlertid fosfat ofte være begrensende næringssalt for makroalger. Større reduksjoner av fosfat ved kjemisk rensing i Indre Oslofjord har gitt signifikante endringer av biomasse og artssammensetning (Bokn *et al.* 1992).

Grønnalger som lever på sedimenter har i tillegg til utveksling med vannfasen også en næringssalt-interaksjon mellom seg og sedimentene (Pugnetti *et al.* 1989). Nedbryting av makroalge-detritus er sannsynligvis hovedmåten fosfor omsettes på, mens regenerering av nitrogen går mye saktere. Imidlertid hevder Viaroli *et al.* (1992) at nitrogen er nøkkelfaktoren som kontrollerer årstidsendringene i det minste for veksten av grønnalger i gruntvannsområder.

Overgjødsling er flere ganger vist å gjenspeiles i makroalgers innhold av fosfor og nitrogen, f.eks. i Glomfjord, som mottar store utslipp fra en kunstgjødsselfabrikk (Molvær & Knutzen 1987, Johnsen *et al.* 1994). Fosfor- og nitrogeninnholdet i tang kan derfor benyttes til å karakterisere vannets næringsstatus, men det må tas hensyn til de betydelige sesongvariasjonene.

Økende næringssaltkonsentrasjoner i vannet i Indre Oslofjord førte til endringer i makroalgevegetasjonen midt i det 20. århundre (Bokn & Lein 1978). Flerårige tangarter ble utkonkurrert av hurtigvoksende grønnalger med kort livscyklus og en nyinnvandret, nordlig tang. Som følge av utbygging av renseanlegg rundt fjorden, er det registrert en betydelig reduksjon i fosfatinnholdet i vannet. Registreringer av tang, utført i 1988-1990, har vist en tilsvarende nedgang i forekomstene av makroalger som er sterkt konkurransedyktige i næringssaltrike vannmasser (Bokn *et al.* 1992). Disse resultatene står i en viss motsetning til de tidligere omtalte undersøkelser av *Ulva* fra kystområder i Italia (Piriou & Mènesguen 1992, Viaroli *et al.* 1992).

I Hvaler-området er det påvist hvordan industriutslipp kan undertrykke respons fra store næringssaltutslipp (Bokn *et al. in prep.*). Området var ekstremt fattig på makroalger, men da titandioksyd-avfallet ble redusert til 7 % av tidligere utslipp økte makroalgens biomasse og artsantall signifikant, til tross for at fosfertilførslene i samme tidsrom ble sterkt redusert ved bygging av kjemisk renseanlegg.

Overskudd av næringssalter har sannsynligvis også direkte effekter på bunnlevende dyr (Gray 1992).

FORSKNINGSBEHOV VEDRØRENDE DOSE - RESPONS AV N OG P

I henhold til avtale på møte 19/10-95 skulle man komme tilbake med en gjennomgang av kunnskapshullene med hensyn til dose-respons av N og P i de ulike resipientypene ved et senere tidspunkt. Det som presenteres her må derfor ikke leses som forsøk på en prioritert opplisting av prosjektforslag, men heller som innspill til en diskusjon.

Innsjøer

Vannkvalitetskriterier

Vannkvalitetskriteriene for innsjøer er i hovedsak basert på erfaringer om tålegrenser i store dype innsjøer. Mindre og grunnere innsjøer tåler å ha høyere konsentrasjoner av næringssalter og alger enn store og dype innsjøer. Dagens kriterier synes derfor i mange sammenhenger å være unødvendig strenge for bruk til forvaltning av grunne innsjøer. Etterhvert som erfaringsgrunnlaget bedres bør det utarbeides et sett eutrofirelaterte vannkvalitetskriterier for grunne innsjøer.

Oppdaterende undersøkelse av Tinnsjøen

Gjøre en oppdaterende undersøkelse av Tinnsjøen etter saltpeterfabrikken på Rjukan er nedlagt. Tinnsjøen har vært ensidig belastet med nitrogen i 75-80 år og har hatt eutrofe nitrogenverdier helt til fabrikken ble nedlagt på slutten av 80-tallet.

N og P's betydning for masseutvikling av blågrønnalger.

Forbedre dagens modeller som angir prosentandel av blågrønnalger ved gitte belastninger. En praktisk målsetting vil ofte være å redusere trofigraden i en innsjø til under det nivå der masseutvikling av blågrønnalger vil kunne oppstå. Å kunne beregne dette nivået vil være et nyttig verktøy i vannforvaltningen.

Måle fosfor og nitrogenomsetningen i etablerte våtmarker og sivbelter.

I hvilken grad skjer det en retensjon? Hvilke prosesser bidrar? Før man går igang med å bygge kunstige våtmarker bør man vite hva som foregår i gamle etablerte våtmarker. Å utvikle steady state i slike systemer tar flere 10-år.

I hvilken grad bidrar makrovegetasjon til å holde algeproduksjonen nede i grunne innsjøer?

Hvilke prosesser står bak? Næringskonkurransen? Utskillelse av vekstbegrensende stoffer?

Effekter av N-rensing

Gjøre systematiske algevekstforsøk på avløpsvann fra rensesanlegg med og uten nitrogenfjerning.

Innsjøgjødsling og havgjødsling?

Foreta en grundig faglig evaluering av de negative og positive sidene av det pågående Kanadiske innsjøgjødslingsprogrammet. Dette kan også ha relevans for å vurdere det foreslåtte havgjødslingsprogrammet.

Utvikle Fosforbelastningsmodeller som baseres på tilførsler i sommerhalvåret

Mye tyder på at de tilførslene som kommer ut i innsjøen under planktonets vekstsesong er langt større viktighet enn de som kommer om vinteren. En rekke tiltak mot bl.a. landbruksforurensninger, som etablering vegetasjonskantsoner langs vassdrag, fangdammer, gjenetablering av våtmarker, etc., vil nettopp holde tilbake reaktive næringsalter i vekstsesongen. Slike modeller vil også være svært nyttige ved effektvurdering av uttak av vann til jordbruksvanning og vannkraftsregulering.

Effektstudie av redusert landbruksgjødsling for innsjø-eutrofiering

Gå sammen med JORDFORSK å gjøre et storskala forsøk med redusert gjødsling i nedbørfeltet til en jordbruksbelastet innsjø. Responsen i innsjøen brukes som fasit på effekten i tillegg til transportmålinger i tilløp. På denne måten kan man omgå problemet med at de diffuse tilførsler er vanskelig å måle med transportberegninger. Responsen i innsjøen er alltid målbar og er en fasit.

Elver inkl. tilførsler

Inaktivering av næringsalter

Næringssaltutslipp til en grunn elv ses lett ved at det blir grønt nedstrøms utslippet. Men grønsken forsvinner etterhvert, og noen hundre meter til kilometer nedstrøms ses ikke effektene lenger. På årsbasis vet vi at transporten er den samme på begge stasjonene. Næringssaltene blir inaktivert på forskjellige måter.

Modell for transport av nitrogen i vassdrag.

Forurensningshåndboka gir fremgangsmåter og koeffisienter for beregning av forurensnings-tilførsler til primærresipient. En lang rekke prosesser påvirker næringssaltene på veien mot havet. Noe sedimenterer, noe tas opp biologisk, noe holdes tilbake en tidsperiode, noe inaktiveres, osv. Man burde arbeide mot å få til en EDB- modell som kunne ut fra en del enkle input beregne hvor mye av et gitt utslipp til et vassdrag som kom fram til havet, og hvilken biologisk effekt det hadde. 100 kg N og P er farligere for ytre Oslofjord om det slippes ut i Fredrikstad enn om det slippes ut på Røros.

Ekspimentelt studie av N-respons

Effekter og respons på økt nitrogentilførsel til våre vassdrag på biologiske samfunn. Gjøre kontrollerte forsøk med kontrollert ensidig og kombinert dosering av N og P i renner (kunstige elver) og muligens også i mindre vassdrag.

Årsaksfaktorer til rapporter om økt algebegroing i våre fjellområder.

At algebegroingen har økt er det liten tvil om, men hva skyldes det. Er det den økte nitrogen deponeringen som er årsaken? Eller er det at forsurenningen fører til at mer fosfor lekker ut fra nedslagsfeltet?

Humusvassdragenes lave P-respons

Primærprodusentenes respons på økt fosfortilførsel til vassdrag med ulik vannkvalitet m.h.t. elektrolyttinnhold, renhet og humus. Vi vet at humusholdige innsjøer kan inneholde mer fosfor enn klarvannssjøer før det opptrer forstyrrelser i algesamfunnet. Skyldes det mindre lysgjennomgang? Eller at humusen binder fosfor og gjør den mindre algetilgjengelig? Kan disse sammenhengene kvantifiseres?

Langtidseffekter på primærprodusentene av økende fosfortilførsler i kaldt vann.

Tapping av kaldt bunnvann fra magasiner fører ofte til økt begroing. Eller er dette en følge av den jevne vannføringen? Eller er det en følge av at nedbrytningen av det organiske materialet går så mye senere i det kalde vannet.

Marine resipienter

Pelagiske planktonsamfunn

I marine økosystemer blir en stor del av næringen inkorporert i heterotrofe organismer. Dette medfører at bare en del av den totale næringspoolen er tilgjengelig for planteplankton. Denne konkurransen mellom bakterier og planteplankton vil påvirke primærproduksjonen og den bakterielle nedbrytningen av organisk stoff. Man vet lite om hvordan de ulike kildene av uorganisk og organisk næring påvirker konkurransen både mellom de ulike planteplanktonartene og mellom planteplankton og bakterier.

I oceaniske vannmasser er balansen mellom nitrogen, fosfor og spormetaller nær algenes vekstkrav. Dette betyr at ulike elementer kan være vekstbegrensende. Stimulert vekst som følge av tilsetning av spormetaller er de seneste årene påvist i ulike havområder. Men også planteplanktonet i kystnære farvann påvirkes av vitaminer og spormetaller. Man vet alt for lite om hvordan mikronæringsstoffene påvirker suksesjonen av planteplankton og planteplanktonproduksjonen. I Nordsjøen for eksempel har økt eutrofiering medført et høyt N/P-forhold og det er liten kunnskap om hvordan vitaminer og spormetaller påvirker konkurranseforholdet mellom ulike arter av planteplankton ved ubalanserte N/P-forhold.

Planktoniske alger har evne til å skille ut forbindelser som både påvirker andre alger og/eller dyr. Generelt har disse forbindelsene negativ effekt og fører til redusert vekst eller de kan ha letal effekt. Effekten av en del av disse forbindelsene er svært artsspesifikke. Kunnskapen om disse ektokrine forbindelsene er svært liten.

Det har vist seg at i et planteplanktonsamfunn vokser noen arter nær sin maksimale veksthastighet, mens andre vokser med redusert veksthastighet. Hva skyldes dette?

Man vet for lite om samspillet mellom de ulike trofiske nivåene. Kunnskapene om hvordan planteplanktonproduksjonen konsumeres er for dårlig. Dette omfatter både herbivort zooplankton (særlig ciliater og mikrozooplankton) og ikke minst herbivore bunnlevende dyr, som synes å kunne konsumere betydelige mengder sedimentert planteplankton. Laboratorieforsøk kombinert med storskalaforsøk der man stenger av et naturlig system (eksempelvis en

poll), tilfører næring og samlet studerer disse prosessene er nødvendig for å komme videre.

En sammenfattende konklusjon på de ulike punktene er at man vet alt for lite om planteplanktonarters autøkologi.

Se om det er noen sammenheng mellom algemengde i Oslofjorden og N og P tilførsler til Oslofjordområdet (fremkommet i Elvetilførselsprogrammet og ved TEOTIL-beregninger) fra 1985 til 1995. Dette vil kunne være et nyttig vurderingsgrunnlag i den pågående rensaneanleggsdebatten. I denne anledning burde det vært opprettet et enkelt fjordovervåkingsprogram baserte på lokale prøvetakere som sender inn integrert prøve (slangeprøve fra 0-15m) hver 14. dag fra hele Oslofjordområdet (ca 10 stasjoner) som ble analysert på Kla, Tot-P, Tot-N, samt at siktedyp måles i felt. Kvantitative algeprøver fikseres for analyse hvis det er noe som tilsier det. På denne måten kunne man holde oversikt over algemengden i fjorden å se om den korrelerte med tilførslene fra land.

Marine makroalger

Før en kan starte store prosjekter med styrt gjødsling, må en ha bedre kunnskaper om dose-respons for næringssalter i sjøvann. Dyrking av tang og tare kan gi øket og lett tilgjengelig biomasse av industrielt utnyttbare arter, og produksjon av planteplankton-populasjoner med egnet kjemisk sammensetning vil gi øket avkastning høyere opp i næringskjedene av kommersielt interessante arter.

For å kunne ha muligheter til å kontrollere produksjonen ved hjelp av styrt gjødsling i en mindre fjord, må kunnskapene om effektene på bestander av ulike arter styrkes. Slike studier av gruntvannsorganismer utføres best når flest mulig naturlige faktorer kan kontrolleres, samtidig som næringssalttilførsler doseres ved hjelp av et gradientsystem, og samfunn, populasjoner og individer lettere kan manipuleres.

Til slike eksperimenter er det bygget store utendørsbassenger (mesokosmer), hvor samfunnsanalyser og dose-respons manipulasjoner kan gjennomføres over flere år.

Kommersielt utnyttede tang- og tarearter i Norge kan bli transplantert til mesokosmene og bli gjenstand for spesialanalyser, for å kunne bidra til bedre kunnskaper om de enkelte artenes respons på ulike nivåer av næringssalter.

Dessuten vil eksperimentene kunne bedre belyse om og hvordan forskjellige grader av overbelastning med nitrogen og fosfor påvirker biologisk mangfold i strandsamfunn ved direkte eller indirekte tap av nøkkelarter.

Fremdeles vet vi for lite om og har vanskelig for å diskriminere dose-respons fra nitrogen og fosfor fra dose-respons fra ferskvannspåvirkning. Fra Glomfjord/Holandsfjord-undersøkelsene er det indikasjoner på at ferskvann har innflytelse på tangens fosfor- og nitrogennivåer. Store ferskvannstilførsler har vist redusert P/N-konsentrasjoner. Det er således behov for eksperimenter med gruntvannssamfunn med flere tangarter og ulik grad av ferskvannspåvirkning.

LITTERATUR

- Aksnes, D., & U. Lie. 1990. A coupled physical-biological pelagic model of a shallow sill fjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 31:459-486.
- Aldridge FJ, CL Schelske, and HJ Carrick. 1993. Nutrient limitation in a hypereutrophic Florida lake. *Arch. Hydrobiol.* 127: 21-37.
- Andersen, T & D. O. Hessen 1989. Carbon, nitrogen and phosphorus content of common crustacean zooplankton species. *Limnol. Oceanogr.* 36:807-814.
- Anon. 1990. Nährstoffstudie der Elbe. Arbeitsgemeinschaft für de Reinhaltung der Elbe. Wassergütestelle Elbe. Hamburg.
- Antia, N. J., P.J. Harrison & L. Oliveira 1991. The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology. *Phycologia* 30(1):1-89.
- Asare, S.O., and Harlin, M.M., 1983: Seasonal fluctuations in tissue nitrogen for five species of perennial macroalgae in Rhode Island Sound. *J. Phycol.* 19, 254-257.
- Aure, J., & A. Stigebrandt. 1989. Fiskeoppdrett og fjorder. En konsekvensanalyse av miljøbelastning for 30 fjorder i Møre og Romsdal. *Rapport nr. FO 8803*. Havforskningsinstituttet i Bergen. 106 pp.
- Aure, J., E. Svendsen, F. Rey & H.R. Skjoldal. 1990. The Jutland current: nutrient and physical oceanographic conditions in late autumn 1989. *ICES C.M.* 1990/c. 35 pp.
- Aure, J., Svendsen, E., Rey, F. and Skjoldal, H.R., 1990. The Jutland Current: Nutrients and physical oceanographic conditions in late autumn 1989. *ICES, C.M.* 1990/C:35. 12 p + 14 Figs.
- Barica J. 1984. Empirical models for prediction of algal blooms and collapses, winter oxygen depletion and a freeze-out effect in lakes: Summary and verification. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 309-319.
- Bauerfeind, E., W. Hickel, U. Niermann & H.V. Westernhagen. 1990. Phytoplankton biomass and potential nutrient limitation of phytoplankton development in the southeastern North Sea in spring 1985 and 1986. *Neth. J. Sea Res.*, 25:131-142.
- Benndorf J. 1987. Foodweb manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.* 49: 237-248.
- Benneskom, A.J. van, & F.J. Wetsteijn. 1990. The winter distribution of nutrients in the Southern Bight of the North Sea (1961-1978) and in the estuaries of the Scheldt and the Rhine/Meuse. *Neth. J. Sea Res.*, 25:75-87.
- Berge, D. 1981: Rutineovervåking i Telemarksvassdraget 1980. Statlig program for forurensningsovervåking, SFT-overvåkingsrapport nr 20/81. NIVA-rapport O-8000207/Lnr.1334, 27 sider.

- Berge, D. 1987 . Fosforbelastning og respons i grunne og middels grunne innsjøer. Hvordan man bestemmer akseptabelt trofinivå og akseptabel fosforbelastning i sjøer med middeldyp 1,5-15 m. NIVA-rapport O-85110/Lnr 2001.44 sider.
- Berge, D. 1990: FOSRES - a phosphorus loading model for shallow Lakes. Verh. Int. Verein Limnol. 24:218-223.
- Berge, D. og T. Källqvist 1990. Biotilgjengelighet av fosfor i jordbruksavrenning sammenliknet med andre fosforensningskilder. Sluttrapport. NIVA-rapport O-87079/Lnr 2367. 130 sider.
- Best E.P.H. 1982. The aquatic macrophytes of Lake Vechten. Species composition, spatial distribution and production. Hydrobiol. 95: 65-77.
- Bjerkeng, B. 1994. Eutrofimodell for indre Oslofjord. Rapport 2: Faglig beskrivelse av innholdet i modellen. *NIVA-rapport* 3113. 134 pp.
- Bjerkeng, B. 1979. Diffusor og initialfortynning. Brukerbeskrivelse av programmet JETMIX for beregning av fortynning og innlagring av et neddykket, turbulent utslipp. Norsk institutt for vannforskning, Oslo.
- Bokn, T. & Lein, T.E., 1978. Long-terms changes in furoid association of the inner Oslofjord, Norway. *Norw. J. Bot.*, 25: 9-14.
- Bokn, T.L., F.E.Moy & M. Walday, *in prep.* Improvement of the shallow water communities following reductions of industrial and sewage discharge in the Hvaler estuary, Norway. Presented at the XVth International Seaweed Symposium. Valdivia, Chile. January 8-14, 1995.
- Bokn, T.L., Murray, S.N., Moy, F.E. & Magnusson, J.B., 1992. Changes in furoid distributions and abundances in the inner Oslofjord, Norway: 1974 - 80 versus 1988 - 90. *Acta Phytogeogr. Suec.* 78: 117-124.
- Bostrøm, B., M. Jansson og C. Forsberg 1982. Phosphorus release from lake sediments. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 18: 5-59.
- Boyer, J.N., D.W. Stanley & R.R. Christian. 1994. Dynamics of NH_4^+ and NO_3^- uptake in the water column of the Neuse River Estuary, North Carolina. *Estuaries*, 17(2):361-371.
- Brabrand, A., B. Faafeng og J.P. Nilsen 1990. Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: fish excretion versus external loading. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 364-372.
- Brathen, B., T. Johnsen, T. Källqvist og A. Pedersen 1992. Biologisk tilgjengelighet av næringssalttilførsler til det marine miljø fra fiskeoppdrett, landbruksavrenning og kummunalt avløpsvann. NIVA-rapport O-89156/Lnr.2877. 160 sider.
- Bratli, J.L. , 1995: Nasjonale mål for vannressursene. Veileder i Tiltaksanalyse. NIVA-rapport....., in press.

- Brockmann, U.H., R.W.P.M. Laane & H. Postma. 1990. Cycling of nutrient elements in the North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 26:239-264.
- Cadée, G.C., & J. Hegeman. 1986. Seasonal and annual variation of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Neth. J. Sea Res.*, 20:29-36.
- Canfield DE, Jr, SB Linda, and JM Hodgson. 1985. Chlorophyll-biomass-nutrient relationships for natural assemblages of Florida phytoplankton. *Water. Resour. Bull.* 21: 381-391.
- Carlson P., A. Z. Segatto & E. Granéli 1993. Nitrogen bound to humic matter of terrestrial origin - a nitrogen pool for coastal phytoplankton? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97:105-116.
- Carlsson P. & E. Granéli 1993. Availability of humic bound nitrogen for coastal phytoplankton. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 36:433-447.
- Carpenter SR, JR Hodgeson, JF Kitchell, PA Cochran, JJ Elser, MM Elser, DM. Lodge, D Kretchmer, X He and CN von Ende 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68: 1863-1876.
- Carrick HJ, CL Schelske, FJ Aldridge, and MF Coveney. 1993. Assessment of phytoplankton nutrient limitation in productive waters: Application of dilution bioassays. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2208-2221.
- Cembella, SR, KL Antia og PJ Harrison 1984. The utilization of organic and inorganic phosphorus compounds as nutrients by eukariotic algae: A multidisiplinary perspective. Part.1. *CRC Crit. Rev. Microbiol.* 10: 317-391.
- Chapman, A.r.O., and Craigie, J.S., 1977: Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.* 40, 197-205.
- Claesson A and SO Ryding. 1977. Nitrogen - a growth limiting nutrient in eutrophic lakes. *Prog. Water. Technol.* 8: 291-299.
- Claesson A. 1980. Variation in cell composition and utilization of N and P for growth of *Selenastrum capricornutum*. *Physiol. Plant.* 48: 59-64.
- Colijn, F., H. Dooley, N.J.P. Owens & H.R. Skjoldal. 1992. Report of Expert Group on nutrients to Paris Commission Working Group on nutrients.
- Conolly, N.J., and Drew, E.a., 1985: Physiology of *Laminaria*. III. Efect of cuastal eutrophication gradient on seasonal patterns of growth and tissue composition in *L. digitata* Lamour. and *L. saccharina* (L.) Lamour. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 6, 181-195.
- Conway, H.L. 1977. Interactions of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, 39:221-232.
- Dillon, J.P., and F.H. Riegler 1974: The phosporus - chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* vol. 19(5), pp. 767-773.
- Dodds WK, KR Johnson, and JC Priscu. 1989. Simultaneous nitrogen and phosphorus deficiency in natural phytoplankton assemblages: Theory, empirical evidence, and implications for lake

management. *Lake. Reservoir. Manage.* 5: 21-26.

Dugdale, R.C., & J.J. Goering. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12:196-206.

Egge, J. K. & D. L. Aksnes 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83:281-289.

Elser JJ, ER Marzolf, and CR Goldman. 1990. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: A review and critique of experimental enrichments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1468-1477.

Eppley, R. W. & J. N. Rogers 1970. Inorganic nitrogen assimilation of *Ditylum brightwellii*, a marine plankton diatom. *J. Phycol.* 6:344-351.

Eppley, R.W., J.L. Coatsworth & L. Solorzano. 1969. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 14:194-205.

Erga S-R., E. Oug, J. Knutsen & J Magnusson 1990. Eutrofitilstand for norske fjorder og kystfarvann med tilgrensende havområder. NIVA-rapport 2370. 131pp.

Erlandsen, A., O. Grøterød og OK Skogheim 1980. Intern tilførsel av fosfor i innsjøer ved høy pH. Stensiltrykk nr 7/1980, Inst. Hydrotek., Norges landbrukshøgskole.

Faafeng BA and DO Hessen. 1993. Nitrogen and phosphorus concentrations and N:P ratios in Norwegian lakes: perspectives on nutrient limitation. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 465-469.

Faafeng, BA, P Brettum og DO Hessen 1990. Landsomfattende undersøkelse av trofitilstanden i 355 innsjøer i Norge. Statlig program for forurensningsovervåking, rapport 389/90, NIVA-rapport Lnr 2355. 57 sider.

Flett, RI, DW Schindler, RD Hamilton and NE Campbell 1980. Nitrogen fixation in Canadian Precambrian shield lakes. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 37: 494-505.

Fogg, G. E. 1982. Marine plankton. Pp. 491-514 in: Carr, G. & B. A. Whitton (eds.). *The biology of cyanobacteria*. Blackwell.

Frey, B. E. & L. F. Small 1980. Effects of micro-nutrients and major nutrients on natural phytoplankton populations. *J.Plankton Res.* 2(1):1-22.

Fujita, R.M., 1985. The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. - *J.exp. mar. Biol. Ecol.* 92: 283-301.

Fujita, R.M., Wheeler, P.a., and Edwards, R.L., 1988: Metabolic regulation of ammonium uptake by *Ulva rigida* (chlorophyta): a compartmental analysis of the rate-limiting steps for uptake. *J. Phycol.* 24, 560-566.

Gerard, V.A., 1982: In situ rates of nitrate uptake by giant kelp, *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh: tissue differences, environmental effects, and predictions of nitrogen-limited growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 62, 211-224.

- Giske, J., D.L. Aksnes, U. Lie & S. Wakili. 1991. Computer simulation of pelagic production in Masfjorden, western Norway, and its consequences for production released 0-group cod. *Sci. Symp.*, 193:161-175.
- Gray, J.S., 1992. Eutrophication in the sea. *In: Mar..... Adriatic Sea*. Pp. 3-15. 25th 395 pp.
- Grimm M. 1989. Northern pike (*Esox lucius* L) and aquatic vegetation, tools in the management of fisheries and water quality in shallow waters. *Hydrobiol. Bull.* 23: 59-66.
- Gulati RD EL, M-L Meijer and E van Donk. 1990. Biomanipulation tool for water management. p. 628. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Haakanson L. 1984. On the relationship between lake trophic level and lake sediments. *Water. Res.* 18: 303-314.
- Harlin, M.M., and Wheeler, P.A., 1985: Nutrient uptake. *In: Handbook of phycological methods. Ecological field methods: macroalgae.* Ed. by M.M. Littler and D.s. Littler. University Press, Cambridge, pp. 33-51.
- Harrison, P. J. & C. O. Davis 1977. Use of the perturbation technique to measure nutrient uptake rates for natural phytoplankton populations. *Deep-sea Res.* 24:247-255.
- Harrison, P.J., Druehl, L.D., Lloyd, K.e., and Thompson, P.A., 1986: Nitrogen uptake kinetics in three year-classes of *Laminaria groenlandica* (Laminariales: Phaeophyta). *Mar. Biol.* 93, 29-35.
- Harrison, P.J., P.W. Yu, P.A. Thompson, N.M. Price & D.J. Phillips. 1988. Survey of selenium requirements in marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47:89-96.
- Hartmann, T., and Löhr, E., 1983: Decarboxylation of environmental L-leucine by marine red algae. *Mar. Biol.* 78, 7-12.
- Healey FP and LL Hendzel. 1980. Physiological indicators of nutrient deficiency in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 442-453.
- Heckey RE og P Kilham 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 33: 796-882.
- Herodek S, V Istvanovics, and J Zlinsky. 1988. Phosphorus metabolism and eutrophication control of Lake Balaton. *Congress In New Zealand 1987. Proceedings.* Sladecsek, V. ed 517-521.
- Hoernstroem E. 1981. Trophic Characterization of Lakes by Means of Qualitative Phytoplankton Analysis. *Limnologica.* 13: 249-261.
- Hognestad, P. T. 1987. Assessment of the environmental conditions in the Skagerrak and Kattegat. *Cooperative Research Report* 149. ICES, Copenhagen.
- Holtan, H. og S. O. Åstebøl 1990. Håndbok i innsamling av data om forurensningstilførsler til vassdrag og fjorder. NIVA-rapport O-89043/Lnr.2510. 53 sider.
- Holtan, H., J.L. Bratli, K. Magnussen, og R. Aspmo, 1993. Farris - Siljan vassdraget.

- Tiltaksplan for reduksjon av fosfortilførsler. NIVA-rapport O-92134/Lnr.2873. 80 sider.
- Horne AJ. 1979. Management of lakes containing N₂-fixing blue-green algae. *Ergeb. Limnol.* ?? ??
- Hosper SH. 1980. Development and practical application of limiting values for the phosphate concentration in surface waters in the Netherlands. *Hydrobiol. Bull.* 14: 64-89.
- Howard-Williams C. 1981. Studies on the Ability of a *Potamogeton pectinatus* Community to Remove Dissolved Nitrogen and Phosphorus Compounds From Lake Water. *J. Appl. Ecol.* 18: 619-637.
- Huntsman, S. A. & W. G. Sunda 1980. The role of trace metals in regulating phytoplankton growth with emphasis on Fe, Mn and Cu. Pp. 285-328 in: Morris, I. (ed.): *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Studies in ecology, volume 7. Blackwell Scientific Publications.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of plankton. *Am. Nat.* 95: 137-147.
- Ishimaru, T., T. Takeuchi, Y. Fukuyo & M. Kodama 1989. The selenium requirement of *Gymnodinium nagasakiense*. Pp. 357-360 in: Okaichi, T., D. M. Anderson & T. Nemoto. *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*. Proc. first int. symp. on red tides 1987. Elsevier.
- Iwasaki, H. 1989. Recent progress of red tide studies in Japan: an overview. Pp. 3-9 in: Okaichi, T., D. M. Anderson & T. Nemoto. *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*. Proc. first int. symp. on red tides 1987. Elsevier.
- James MR. 1988. Ammonia excretion by zooplankton and its importance to primary productivity in Lake Taupo. Congress In New Zealand 1987. Proceedings. Sladeczek, V. ed. 1988. vol. 23, no. 1 p. 616 23, no. 1 p. 616: 616
- Jeppesen E, M Søndergaard, O Sortkjær, E Mortensen og Peter Kristensen 1990. Interaction between phytoplankton and fish in a shallow hypertrophic lake: A study of phytoplankton collapses in lake Søbygård, Denmark. *Hydrobiol.* 200/201: 149-164.
- Johannessen M, A Lande, and S Rognerud. 1984. Fertilization of 6 small mountain lakes in Telemark, southern Norway. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* ?? 673-678.
- Johnsen, T. M., J. Knutzen, J. Molvær, A. Pedersen & M. Walday 1994. Undersøkelser av miljøforhold i Glomfjord og Holandsfjord i 1991 -1992. Delrapport 3. Næringsalter, algebiomasse, oksygenforhold og gruntvannssamfunn i Glomfjord. *NIVA-rapport* 3061. 121 pp.
- Johnsen, T., J. Knutzen, J. Molvær, A. Pedersen og M. Walday, 1994. Undersøkelser av miljøforhold i Glomfjord og Holandsfjord i 1991 - 1992. Delrapport 3. Næringsalter, algebiomasse, oksygenforhold og gruntvannssamfunn i Glomfjord. NIVA-rapport, l.nr. 3061.
- Jørgensen, N O. G., Kroer, N., Coffin, R. B., Yang, X.-H. & C. Lee 1993. Dissolved free amino acids, combined amino acids, and DNA as sources of carbon and nitrogen to marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 98 (1/2):135-148.

- Kappers F.I. 1980. The Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the nitrogen cycle of the hypertrophic lake Brielle (The Netherlands). *Developments in Hydrobiology*, Vol. 2, (ed. by J. Barica and L. R. Mur) pp 37-43.
- King DL 1970. The role of carbon in eutrophication. I. *Wat. Pollut. Cont. Fed.* 42: 2035-2051.
- Kinnunen, K., Nyholm, B., Niemi J., Firsk, T., Kylä-Harakka, T. and Kauranne, T. 1982. Water quality modelling of Finnish water Bodies. National Boards of Waters, Finland, Helsinki.
- Kirchman, D.L., H. W. Ducklow, J. J. McCarthy & C. Garside 1994. Biomass and nitrogen uptake by heterotrophic bacteria during the spring phytoplankton bloom in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research* 41(5/6):879-895.
- Kristiansen, S. 1983. Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. *Mar. Biol.* 74:17-24.
- Kristiansen, S., & O. Vadstein. 1992. Transformations of nutrients in the euphotic zone. Pp. 53-65 in Vadstein, O. (ed.): *Eutrophication of coastal waters: state of the art and suggestion for future research*. PMF-rapport.
- Källquist, T. 1988. Kväve eller fosfor - vad er begränsande närsalt i kustområden? Exempel från Norska fjorder. *Vatten*, 44:11-18.
- Lancelot, C., G. Billen, A. Sournia, T. Weisse, F. Colijn, M. J. W veldhuis, A. Davies & P. Wassmann 1987. *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio* 16:38-46.
- Landers DH and E Lottes. 1983. Macrophyte dieback: Effects on nutrients and phytoplankton dynamics. *Lake Restoration, Protection And Management*. Taggart, J. ; Moore, L. eds. Environmental Protection Agency, Washington, Dc Usa. Off. Water Reg. Stand 1983. 119-122.
- Langeland, A., J. I. Koksvik & Y. Olsen 1985. Post-embryonic development and growth rates of *Daphnia pulex* DE GEER and *Daphnia galeata* SARS under natural food conditions. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:2134-3130
- Larsen, D.P., and H.T. Mercier, 1976: Phosphorus retention capacity of lakes., *J. Fish. Res. Board Can.*, 33(8):1742-1750.
- Lehman IT 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 25(4): 620-632.
- Lien, L., JV Arnekleiv, P. Brettum og I Koksvik 1988. Tiltaksorientert overvåking av Snåsaatn 1984-1989. Statlig program for forurensningsovervåking 322/88. NIVA rapport Lnr 2132: 109 sider.
- Lignell. A., and Pedersén, M., 1987: Nitrogen metabolism in *Gracilaria secundata*. *Hydrobiologia* 151/152, 431-441.
- Likens G.E.(ed.). 1972. *Nutrients and eutrophication: The limiting nutrient controversy*. *Limnol.*

Oceanogr. Proc. 1:

- Lindstrøm, E.-A.; Bremnes, T.; Johansen, S.W. 1994. Eksperimentelle undersøkelser for kontroll av begroing i regulerte vassdrag. - NIVA-rapport O-89054/E-89522 (lprn.3086), 150 sider.
- Lindstrøm, E.-A., Johansen, S.W. 1993. Eksperimentelle forsøk med vekst av begroingsalger som funksjon av nitrogengjødsling og forsuring. - I: Nitrogen fra fjell til fjord, årsrapport 1992, P-914441, lprn.2933, s. 17-26.
- Lindstrøm, E.-A., Johansen, S.W. 1994. The impact of nitrogen on periphyton and macrovegetation - a short description of two projects. - IN: "Nitrogen from mountains to fjords", Newsletter nr.2, 1994.
- Lindstrøm, E.A. 1993. Økende grønske i norske vassdrag. Resultater av en spørreundersøkelse. NIVA-rapport E-92432, lprn.2859, 28 sider.
- Lobban, C.s. & P.J. Harrison, 1994. Seaweed ecology and Physiology. Cambridge University Press. New York. 366pp.
- Lüning, K., 1988: Photoperiodic control of sorus formation in the brown alga *Laminaria saccharina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45, 137-144.
- Løvstad Ø. 1983. Determination of growth-limiting nutrients for red species of *Oscillatoria* and two "oligotrophic" diatoms. *Hydrobiologia*. 107: 221-230.
- Løvstad Ø. 1984. Competitive ability of laboratory batch phytoplankton populations at limiting nutrient levels. *Oikos* 42: 176-184.
- Løvstad Ø. 1986. Biotests with phytoplankton assemblages: growth limitation along temporal and spatial gradients. *Hydrobiol.* 134: 141-149.
- Lännergren, C. 1980. Hydrography, micronutrients, and phytoplankton at four stations in Hjeltefjorden, western Norway. *Sarsia* 65(3-4):287-299. *Mar. Chem.* 35(1-4):287-304.
- Martin, J. H. & S. E. 1988. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature* 331:341-343.
- Martinsen, E.A. 1978. A numerical storm surge model related to the western coast of Norway. *Cand. real thesis*, University of Oslo, Institute of Mathematics (Dep. of Mechanics).
- Mazumder A, WD Taylor, DJ McQueen, DRS Lean, and NR Lafontaine. 1990. A comparison of lakes and lake enclosures with contrasting abundances of planktivorous fish. *J. Plankton. Res.* 12: 109-124.
- Mazumder A. 1994 a. Phosphorus - chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- Mazumder A. 1994 b. Phosphorus - chlorophyll relationships under contrasting zooplankton community structure: potential mechanisms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 401-407.

- McCarthy, J.J. 1980. Nitrogen. Pp. 191-233 in: Morris, I. (ed.): *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Studies in ecology, volume 7. Blackwell Scientific Publications.
- McCauley E, JA Downing, and S Watson. 1989. Sigmoid relationships between nutrients and chlorophyll among lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1171-1175.
- McCauley E. 1991. Different effects of phosphorus and nitrogen on chlorophyll concentration in oligotrophic and eutrophic lakes: reply to Seip. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2252-2253.
- McQueen DI og DRS Lean 1987. Influence og water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 44: 598-604.
- Ménesguen, A., 1990. La modélisation des marées vertes littorale et ses applications. - *La Houille Blanche* 3/4: 237-242.
- Miljøstyrelsen. 1994. Eutrofieringsmodeller for søer. p. 120
- Moegenburg SM and MJ Vanni. 1991. Nutrient regeneration by zooplankton: Effects on nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *J. Plankton. Res.* 13: 573-588.
- Molot LA and PJ Dillon. 1991. Nitrogen/phosphorus ratios and the prediction of chlorophyll in phosphorus-limited lakes in central Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 140-145.
- Molvær, J. og J. Knutzen, 1987. Eutrofiforhold i Glomfjord, Norge. S. 157-168 i *Eutrofiering av havs- og kystområder*. 22 Nordiska symposiet om vattenforskning, Laugarvatn 1986-08-26-29. NORDFORSK, Miljövärdsserien Publ. 1987: I. Helsingfors, 472 s.
- Morel, F. M. M., R. J. M. Hudson & N. M. Price 1991. Limitation of produktivity by trace metals in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 36(8):1742-1755.
- Mortimer, CH 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.* 29: 280-329.
- Moss B 1990. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200/201: 367-377.
- Nalewajko C. & D. R. S. Lean 1980. Phosphorus. Pp. 235-258 in: Morris, I. (ed.): *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Studies in ecology, volume 7. Blackwell Scientific Publications.
- Nalewajko, C. & K. Lee 1983. Light stimulation of phosphate uptake in marine phytoplankton. *Mar. Biol.* 74:9-15.
- Naumann, E., 1919. Några synpunkter angående planktons økologi, med særskild hensyn til phytoplankton. *Svensk. Bot. Tidsskrift.* 13: 129-158.
- NCASI 1985. Computer program documentation for the enhanced stream water quality model QUAL2E. Technical bulletin no. 471. National Council of the paper industry for air and stream improvement. New York.

- Nicholls KH and EC Carney. 1986. Nitrogen and phosphorus limitation to phytoplankton in the Bay of Quinte and implications for phosphorus loading controls. Project Quinte: Point Source Phosphorus Control And Ecosystem Response In The Bay Of Quinte, Lake Ontario. Minns, C. K. ;Hurley, D. A.; Nicholls, K. H. eds. Department of Fisheries and Oceans, Ottawa, Ont. Canada. Sci. Inf. Publ. Br 1986. no. 86 139-144.
- Nixon S. W., C. A. Oviatt, J. Frithsen & B. Sullivan 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.* 12 (1/2), 43-71.
- OECD 1982: Eutrophication of waters: Monitoring, assessment and control. OECD EUTROPHICATION PROGRAMME - FINAL REPORT., Paris, France. 155 pp.
- Okaichi, T., S. Montani, J. Hiragi & A. Hasui 1989. The role of iron in the outbreaks of *Chattonella* red tide. Pp. 353-356 in: Okaichi, T., D. M. Anderson & T. Nemoto. *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*. Proc. first int. symp. on red tides 1987. Elsevier.
- Olsen, Y., & A. Jensen. 1989. Status for NTNFs program for eutrofieringsforskning. Programmets relevans til forskning og forvaltning i forbindelse med marin eutrofiering. ISBN 82-72224-299-0.
- Olson, R. J., J. B. Sootoo & D. A. Keifer 1980. Steady-state growth of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. Uncoupled kinetics of nitrate uptake and nitrite production. *Plant Physiol.*66:383-389.
- Owens, N. J. P., J. Priddle & M. J. Whitehouse 1991. Variations in phytoplanktonic nitrogen assimilation around South Georgia and in the Bransfield Strait (Southern Ocean)
- Ozimek T, RD Gulati and E. van Donk 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Zwemlust example. *Hydrobiologia.* 200/201: 399-407.
- Paasche, E. 1971. Effect of ammonia and nitrate on growth, photosynthesis, and ribulosediphosphate carboxylase content of *Dunaliella tertiolecta*. *Physiol. Plant.*, 25:294-299.
- Paasche, E. & S.-R. Erga 1988. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia* 73:229-243.
- Paasche, E., & S. Kristiansen. 1982. Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslofjord. *Estuar. coast. Shelf Sci.* 14:237-249.
- Parcom, 1992. Draft data report on land-based inputs of contaminants to the waters of the Paris Convention in 1990. Fourth meeting of the Ad hoc Working Group on Input Data. Paris Commission, London.
- Peeters, J.C.H., H. Haas, L. Peperzak & L.P.M.J. Wetsteyn. 1990. Limiting factors for phytoplankton in the North Sea. Fifth meeting of the Working Group on Nutrients. Paris Commission. Doc. NUT 5/10/2E, presented by the Netherlands.

- Peter RH 1975. Phosphorus regeneration by natural populations of limnetic zooplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol* 19: 273-279.
- Piriou, J.-Y. & A. Ménesguen, 1992. Environmental factors controlling the *Ulva* sp. blooms in Brittany (France). In: *Marine Eutrophication and Population Dynamics*. With a special section on the Adriatic Sea. Pp. 111-115. 25th European Marine Biology Symposium Olsen & Olsen. Denmark. 395 pp.
- Prairie YT, CM Duarte, and J Kalff. 1989. Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1176-1182.
- Prepas EE and AM Trimbee. 1988. Impact of nitrogen and phosphorus additions on phytoplankton and zooplankton in deep prairie lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 227
- Prepas EE and DO Trew. 1983. Evaluation of the phosphorus-chlorophyll relationship for lakes off the Precambrian Shield in western Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 27-35.
- Price, N. M., L.F. Andersen & F. M. M. Morel 1991. Iron and nitrogen nutrition of equatorial Pacific plankton. *Deep Sea Res. A Oceanogr. Res. Pap.* 38(11A):1361-1378.
- Pridmore RD, WN Vant, and JC Rutherford. 1985. Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand). *Hydrobiologia.* 121: 181-189.
- Pugnetti, A., I. Ferrari & A. Barbanti, 1989. Evoluzione stagionale dei parametri idrologici e della struttura dei popolamenti de una lagune del Delta del Po (Sacca di Goro). - *Nova Thalassia* 10: 157-166.
- Quiros R. 1988. Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 647-658.
- Radach, G., & J. Berg. 1986. Trends in den Konzentrationen der Nährstoffe in der Helgoländer Bucht (Helgoland Reede Daten). *Ber. Biol. Anst. Helgoland*, 2:1-63.
- Rawson, D.S., 1930. The bottom fauna of Lake Simcoe and its role in the ecology of the lake. *Univ. Toronto Stud. Biol., Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, 34:1-183.
- Reckhow KH. 1993. A random coefficient model for chlorophyll-nutrient relationships in lakes. *Ecol. Model.* 70: 35-50.
- Reckhow, K.H. 1979. Quantitative techniques for the assessment of lake quality. United States Environmental Protection Agency. EPA-440/5-79-015.
- Redfield, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Scient* 46:205-221.
- Redfield, A.C., B.H. Ketchum & F.A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. Pp. 26-77 in Hill, M.N. (ed.): *The sea*. Vol. 2.
- Ree GY og JI Gotham 1980. Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.* 16: 468-489.
- Reinertsen H and Y Olsen. 1984. Effects of fish elimination on the phytoplankton community of a

- eutrophic lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 649-657.
- Reynolds C. 1990. Physical determinants of phytoplankton succession. p. 9--56.-56. In Anonymous Plankton ecology. Succession in plankton communities. Springer-Verlag, Berlin.
- Rhee, G.-Y. 1973. A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp. *J. Phycol.*, 9:495-506.
- Riemann B, P Simonsen, and L Stensgaard. 1989. The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes. *J. Plankton. Res.* 11: 1037-1045.
- Rognerud, S., D. Berge, and M. Johannessen 1979: Telemarksvassdraget. Hovedrapport fra undersøkelsene i perioden 1975-1979. NIVA-rapport O-700112.
- Rognerud, S. and G. Kjellberg 1984: Relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in large lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 666-671.
- Rosenberg, R. 1986. A review. Eutrophication in marine waters surrounding Sweden. Report 3054. *Statens naturvårdsverk. Rapport nr. 3054.* 137 pp.
- Ryding S-O and C Forsberg. 1977. Sediments as a nutrient source in shallow polluted lakes. p. 227--234.-234. In Goltermann HL. (ed.), Interactions between sediments and fresh waters. Junk Publishers, The Hague.
- Ryther, J. H. & W. M. Dunstan 1971. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* 171:1008-1013.
- Sakamoto, M. 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth., *Arch. Hydrobiol.* 62:1-28.
- Sakshaug E, K Andresen, S Myklestad, and Y Olsen. 1983. Nutrient status of phytoplankton communities in Norwegian waters (marine, brackish, and fresh) as revealed by their chemical composition. *J. Plankton. Res.* 5: 175-196.
- Sakshaug, E. og Y. Olsen 1986. Nutrient status of phytoplankton blooms in Norwegian waters and an algal strategy for nutrient competition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43(2):389-396.
- Sakshaug, E., K. Andersen, S. Myklestad & Y. Olsen. 1983. Nutrient status of phytoplankton communities in Norwegian waters (marine, brackish, and fresh) as revealed by their chemical composition. *J. Plankton Res.*, 5:175-196.
- Sanni S. 1986. Utveksling av fosfat mellom sediment og vann i Årungen. Årsakssammenhenger, kvantifisering og innsjømetabolsk betydning. *Limnos* 1-2: 1-8.
- Sas H. 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading. Expectation, experiences, extrapolation. p. 497. Academia-Verl. Richardz, Sankt Augustin.
- Scheffer M 1990. Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia* 200/201: 475-486.

- Schelske CL and EF Stoermer 1971. Eutrophication, silica depletion, and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science* 173: 423-424.
- Schelske CL, ED Rothman, and MS Simmons. 1978. Comparison of bioassay procedures for growth-limiting nutrients in the Laurentian Great Lakes. *Experimental Use Of Algal Cultures In Limnology* 65-80.
- Schindler D. 1977. Evolution of phosphorus evolution in lakes. *Science* 195: 260-262.
- Schindler, D.W. 1975. Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 19: 3221-3231.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195:260-262.
- Seip KL, H Sas, and S Vermij. 1992. Nutrient-chlorophyll trajectories across trophic gradients. *Aquat. Sci.* 54: 58-76.
- Setaro FV and JM Melack. 1984. Responses of phytoplankton to experimental nutrient enrichment in an Amazon floodplain lake. *Limnol. Oceanogr.* 29: 972-984.
- Shapiro J B, Forsberg, V Lamarra, G. Lindmark, M. Lynch and G. Soto. 1982. Experiments and experiences in biomanipulation - Studies of biological ways to reduce algal abundance and eliminate blue-greens. EPA 600/3-82-096: 251
- Sharp, J.H. 1983. The distribution of inorganic nitrogen and dissolved and particulate organic nitrogen in the sea. Pp. 1-35 in Carpenter, E.G., & D.G. Capone (eds.): *Nitrogen in the Marine Environment*. Academic Press, New York.
- Skei, J. & M. Svelle. (eds.) 1992. Eutrophication of coastal waters: state of the art and suggestion for future research. (Programme on Marine Pollution (PMF)). NTNF/Falch Hurtigtrykk. Oslo. 103 pp.
- Skjoldal, H.R. 1993. Eutrophication and algal growth in the North Sea. Pp. 445-4 in Della Croce, N.F.R. (ed.): *Symposium Mediterranean Seas 2000*. Instituto Scienze Ambientali Marine - Santa Margherita Ligure, 1993.
- Skulberg, O.M. 1991. Akersvannet - Blågrønnalger og vannkvalitet. Resultater fra undersøkelser i 1989 og 1990. NIVA-rapport O-90086/Lnr. 2646., 56 sider.
- Slagstad, D. 1982. A model of phytoplankton growth-effects of vertical mixing and adaptation to light. *Modelling, Identification and Control*, 3:111-130.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. Pp. 493-570 in Morris, I. (ed.): *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Studies in ecology, volume 7. Blackwell Scientific Publications.
- Smith VH, FH Rigler, O Choulik, M Diamond, and D Skraba. 1984. Effects of phosphorus fertilization on phytoplankton biomass and phosphorus retention in subarctic Quebec lakes. Congress In France 1983. Proceedings 376-382.
- Smith VH. 1982. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical

- and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1101-1112.
- Smith, S. V. 1984. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.* 29(6):1149-1160.
- Smith, V. H., 1985. Predictive models for the biomass of blue-green algae in lakes. *Water Res. Bull.* 21: 433-439.
- Smith, V. H., 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 148-153.
- Sommer U ZG, W Lampert and A Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- Sommer U. 1989. Nutrient status and nutrient competition of phytoplankton in a shallow, hypertrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1162-1173.
- Sommer U. 1989. The role of competition for resources in phytoplankton succession. p. Sommer U. (ed.), *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin.
- Sommer U. 1991. A comparison of the Droop and the Monod models of nutrient limited growth applied to natural population of phytoplankton. *Funct. Ecol.* 5: 535-544.
- Sterner RW. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. p. 107--170.-170. In Sommer U. (ed.), *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin.
- Stigebrandt, A., & J. Molvær. 1990. Undersøkelse av eutrofiering i Grenlandsfjordene 1988-1989. Delrapport 2: Modell for miljøeffekter fra utslipp av næringssalter og partikulært materiale. *NIVA-rapport 428/90*. 75 pp.
- Stigebrandt, A., & J. Molvær. 1994. Undersøkelse av miljøforhold i Glomfjord og Holandsfjord 1991-1992. Delrapport nr.4: Modellsimulering av effekter av endret tilførsel av ferskvann og næringssalter til Glomfjord. *NIVA-rapport*, l.nr. 3063. 51 pp.
- Stockner JG and KS Shortreed. 1985. Whole-lake fertilization experiments in coastal British Columbia lakes: Empirical relationships between nutrient inputs and phytoplankton biomass and production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 649-658.
- Stockner JG and KS Shortreed 1988. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1348-1361.
- Strickland, J.D.H., O. Holm-Hansen, R.W. Eppley & R.J. Linn. 1969. The use of a deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of phytoplankton at low nutrient levels. *Limnol. Oceanogr.*, 14:23-34.
- Suttle CA and PJ Harrison. 1988. Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 33: 186-202.
- Syrett, P.J. 1981. Nitrogen metabolism of microalgae. Pp. 182-210 in Platt, T. (ed.): *Physiological Bases of Phytoplankton Ecology*. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences No. 210, Ottawa.

- Thacker, A. & P. J. Syrett 1972. The assimilation of nitrate and ammonium by *Chlamydomonas reinhardi*. *New Phytol.* 71:422-433.
- Thienemann, A. 1927: Der Bau des Seebeckens in seiner Bedeutung für den Aufbau des Lebens im See. *Verh. Zool. bot. Ges. Wien.*, 77: 87-91.
- Thomas, W. H., J. Hastings & M. Fujita 1980. Ammonium input to the sea via large sewage outfalls part 2: Effects of ammonium on growth and photosynthesis of southern California phytoplankton cultures. *Marine Environ. Res.* 3:291-296.
- Thompson P-A and G-Y Rhee. 1994. Phytoplankton responses to eutrophication. *Arch. Hydrobiol.*, Erg. Limnol. Beih. 42: 125-163.
- Tilman D, SS Kilham og P Kilham 1982. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 349-372.
- Titman D. 1976. Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition. *Science* 192: 463-465.
- Tjomsland, T. 1982. Strøm og spredningsstudier i Tyrifjorden. Rapport nr. 2. Norsk institutt for vannforskning, Oslo.
- Tjomsland, T. 1989. Simuleringsmodell for vannkvalitet i elver. Test mot resultater fra eksperimentelle studier av begroing. Norsk institutt for vannforskning, Oslo.
- Tjomsland, T. og Faafeng, B. 1988. Simulering av økologiske forhold i Frøylandsvatn ved bruk av modellen FINNECO, rapport nr. 2. Norsk institutt for vannforskning, Oslo.
- Tjomsland, T. og J.L. Bratli 1995: Brukerveiledning og dokumentasjon for TEOTIL. Modell for teoretisk beregning av fosfor- og nitrogenførsler i Norge. NIVA-rapport O-93265/Lnr.3225., 43 sider.
- Tjomsland, T. og Molvær, J. 1986. Test av en enkel matematisk spredningsmodell på Glomfjord. Norsk institutt for vannforskning, Oslo.
- Tjomsland, T., Harby, A og Bakken, T.H. 1984. Utprøving av vassdragssimulatoren i Haldenvassdraget. Simulering av vannkvalitet i Hølandselva med QUAL2E. SINTEF-NHL, Trondheim.
- Tjomsland, T., Harby, A. og Bakken, T.H. 1994. Utprøving av vassdragssimulatoren i Haldenvassdraget. Simulering av algevekst i Bjørkelangen med FINNECO. SINTEF-NHL, Trondheim.
- Tjomsland, T., P. Brettum, A. Henriksen, E-A. Lindstrøm 1985: Overvåking i Telemarksvassdraget 1984. Statlig program for forurensningsovervåking, SFT-overvåkingsrapport nr 185/85. NIVA-rapport O-8000207/Lnr.1726, 48 sider.
- tom Dieck, I., 1989: Vergleichende Untersuchungen zur Ökophysiologie und Kreuzbakeit innerhalb der digitaten Sektion der Gattung *Laminaria* (Phaeophyceae). Dissertation; Universität Hamburg; 168 pp.

- Traaen, T. 1976. Vassdragsbiologi. Virkninger av rensetekniske tiltak. - PRA-rapport 13, 40 sider.
- Trimbee, M. A. and E.E. Prepas 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44:1337-1342.
- Vadstein, O., & M. Haldal. 1992. Occurrence of dissolved and particulate nutrients. Pp. 3-13 in Vadstein, O. (ed.): *Eutrophication of coastal waters: state of the art and suggestion for future research*. PMF-rapport.
- van Donk E og D Hessen 1993. Grazing resistance in nutrient stressed phytoplankton. *Oecologia* 93: 508-511.
- van Donk E, A Veen og J Ringelberg 1988. Natural community assays to determine the abiotic factors that control phytoplankton growth and succession. *Freshw. biol.* 20: 199-210.
- van Donk E. (1983) Factors influencing phytoplankton growth and succession in Lake Maarsseveen. University of Amsterdam. 148 p. van Donk E AV, J Ringelberg. 1994. Natural community bioassays to determine the abiotic factors that control phytoplankton growth and succession. *Freshw. Biol.* 20: 199-210.
- Vanni MJ and J Temte. 1990. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 35: 697-709.
- Verduin J. 1988. The Baule-Mitscherlich limiting factor equation evaluated in freshwater habitats. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 103-105.
- Viaroli, P., A. Pugnetti & I. Ferrari, 1992. *Ulva rigida* growth and decomposition processes and related effects on nitrogen and phosphorus cycles in a coastal lagoon (Sacca di Goro, Po River Delta). *In: Mar. Adriatic Sea. Pp. 77-84. 25th 395 pp.*
- Vollenweider R and J. Kerekes. 1982. *Eutrophication of waters, monitoring, assessment and control*. . OECD, Paris.
- Vollenweider R. 1968. *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication*. OECD, Paris, Tech. Rep. 5/SCI/68.27:
- Vollenweider R. 1976. Advance in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33: 53-83.
- Vollenweider, R.A., 1968. *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication*., OECD, Paris, Tech. Rep. DAS/CSI/68., 27, 182 sider.
- Vollenweider, R.A., 1976. *Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication*. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 33:53-83.
- Wallentinus, I., 1984: Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Mar. Biol.* 80, 215-225.

- Wassmann, P. & A. Andrushaitis 1993. Overgjødning av Østersjøen og Rigabukten. *Naturen* 5: 205-213.
- Wheeler, W.N., and Druehl, L.D., 1986: Seasonal growth and productivity of *Macrocystis integrifolia* in British Columbia, Canada. *Mar. Biol.* 90, 181-186.
- Wheeler, W.N., and Weidner, M., 1983: Effects of external inorganic nitrogen on metabolism, growth, and activities of key carbon and nitrogen assimilatory enzymes of *Laminaria saccharina* (Phaeophyceae) in culture. *J. Phycol.* 19, 91-96.
- White E. 1989. Utility of relationships between lake phosphorus and chlorophyll a as predictive tools in eutrophication control studies. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 23: 35-41.
- Wium-Andersen S. 1987. Allelopathy among aquatic plants. *Arch. Hydrobiol.* , Beih. 27: 167-172.
- Wurtsbaugh W.A. 1988. Iron, molybdenum and phosphorus limitation of N₂ fixation maintains nitrogen deficiency of plankton in the Great Salt Lake drainage (Utah, USA). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 121-130.
- Zdanowski B. 1982. Variability of nitrogen and phosphorus contents and lake eutrophication. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29: 541-597.
- Zevenboom W.(1980) Growth and nutrient uptake kinetics of *Oscillatoria agardhii*. University of Amsterdam. 178 p.
- Zevenboom, W., and L.R. Mur. 1980. Nitrogen fixing cyanobacteria: why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes. *Developments in Hydrobiology*, Vol. 2, (ed. by J. Barica and L. R. Mur) pp 123-130.



Norsk institutt for vannforskning

Postboks 173 Kjelsås, 0411 Oslo

Telefon: 22 18 51 00 Fax: 22 18 52 00

ISBN 82-577-2803-9