



RAPPORT LNR 2384-90

En vurdering
av N og Ps rolle som
regulerende faktorer for
planteplanktonproduksjon
i svenske kystfarvann

NIVA – RAPPORT

Norsk institutt for vannforskning



NIVA

Hovedkontor

Postboks 33, Blindern
0313 Oslo 3
Telefon (02) 23 52 80
Telefax (02) 39 41 29

Sørlandsavdelingen

Grooseveien 36
4890 Grimstad
Telefon (041) 43 033
Telefax (041) 42 709

Østlandsavdelingen

Rute 866
2312 Ottestad
Telefon (065) 76 752

Vestlandsavdelingen

Breiviken 5
5035 Bergen - Sandviken
Telefon (05) 95 17 00
Telefax (05) 25 78 90

Prosjektnr.:
O-89186
E-89535

Undernummer:

Løpenummer:

2384

Begrenset distribusjon:

Rapportens tittel:
**EN VURDERING AV N OG P'S ROLLE SOM
REGULERENDE FAKTOR FOR PLANTEPLANKTON
PRODUKSJON I SVENSK KYSTFARVANN.**

Dato:
28/2 1990

Prosjektnummer:
O-89186
E-89535

Forfatter (e):

Svein Rune Erga
Birger Bjerknes
Kjell Baalsrud
Torsten Källqvist
Jan Magnusson
Jarle Molvær

Faggruppe:
Eutrofi

Geografisk område:
Sverige

Antall sider (inkl. bilag):
90

Oppdragsgiver:

Svenska Vatten- och Avloppsverksförningen (VAV)

Oppdragsg. ref. (evt. NTNf-nr.):

Man kan ikke som en generell regel hevde at N er begrensende for planteplanktonvekst i marine områder. Til det er antall tilfeller av rapportert P-begrensning for stort. Avgjørende i denne sammenheng er størrelse på tilførselen fra land og vannutveksling med tilgrensende havområder samt hvordan N og P omsettes i systemet. I brakkvannsområder, som den svenske N.Ø. kysten, med tilstrekkelig kapasitet for N-fiksering kan P tidvis være begrensende selv om N fjernes ved denitrifisering innen produksjonslaget. Påstanden om at P er begrensende over større havområder er imidlertid usikker. Tiltak må derfor bedømmes ut fra forholdene i den enkelte resipient.

4 emneord, norske:

1. Marin Eutrofi
2. Svenske kvstområder
3. Næringsbegrensning
4. Denitrifikasjon
5. Nitrogen fiksering

4 emneord, engelske:

1. Marine Eutrophication
2. Swedish coastal areas
3. Nutrient limitation
4. Denitrification
5. Nitrogen fixation

Prosjektleder:

Svein Rune Erga

For administrasjonen:

Vilhelm Bjerknes

Vilhelm Bjerknes

Bjørn Olav Rosseland

Svein Rune Erga

ISBN 82-577-1672-3

**En vurdering av N og P's
rolle som regulerende faktorer
for planteplankton produksjon
i svenske kystfarvann**

28.02 1990

Svein Rune Erga
Birger Bjerkeng
Kjell Baalsrud
Torsten Källqvist
Jan Magnusson
Jarle Molvær

FORORD

Denne rapporten er kommet i stand etter oppdrag fra "Svenska Vatten och Avloppsverksföreningen (VAV)". Rapporten presenterer en del sentrale arbeider fra den internasjonale litteraturen vedrørende N- eller P-begrensning av planteplanktonvekst i marine områder generelt, samt en mer detaljert gjennomgang av forholdene i svenske kystområder med tanke på å komme frem til anbefalinger av reduksjoner i N og/eller P i kommunale kloakktilførsler.

Arbeidet er finansiert av VAV og NIVA.

Prosjektleder har vært cand.real Svein Rune Erga fra NIVAs Vestlandsavdeling. Hovedmedarbeider har vært siv. ing. Birger Bjerkeng fra NIVA's hovedkontor i Oslo. Øvrige medarbeidere har vært siv. ing. Kjell Baalsrud, fil. kand. Torsten Källqvist, fil. kand. Jan Magnusson og cand. real. Jarle Molvær, alle fra NIVAs hovedkontor i Oslo. Inger Midttun, NIVA's Vestlandsavdeling, har bistått med rapport-skriving og redigering.

Bergen 28/2 1990

Svein Rune Erga

INNHOLD

SUMMARY	1
1. INNLEDNING	4
1.1. Bakgrunn og målsetting	4
1.2. Begrep og definisjoner	4
1.3. Viktige faktorer m.h.p. N- eller P- begrensning	7
2. EN DRØFTING AV BEGREPET VEKSTBEGRENSNING	9
2.1. Hva menes med begrensende faktor?	9
2.2. Hva karakteriserer næringsbegrensning av algevekst generelt?	10
2.3. Ulike definisjoner av begrepet vekstbegrensning fra litteraturen.	12
2.4. Forsøk på en samordning av de ulike definisjonene.	16
2.4.1. Fysiologisk begrensning - begrensning av spesifikk veksthastighet.	16
2.4.2. Systemisk begrensning.	18
2.4.2.1. Hvilket mål skal brukes for å angi systemisk begrensning?	18
2.4.2.2. Systemisk begrensning i forhold til hvilken situasjon?	19
2.4.3. Sammenhengen mellom systemisk og fysiologisk begrensning.	20
2.5. Balansert vs. ubalansert vekst, en drøfting av likevektsbegrepet.	27
2.6. Hvilken type begrensninger har relevans til eutrofieringsproblemer?	28
3. METODER FOR PÅVISNING AV N- og P-BEGRENSNING	31
3.1. Næringssaltanalyser	31
3.2. Bioassays	32
3.3. Fysiologiske indikatorer	33
3.4. Økosystemeksperimenter	36
3.5. Næringsstoffbudsjetter	38
4. TILFØRSLER, KILDER OG OMSETNING AV NÆRINGSSTOFFER	40
4.1. Aktuelle næringsstoffer.	40
4.2. Kilder.	40
5. N-ELLER P-BEGRENSNING I MARINT MILJØ?	42
5.1. En generell drøftelse.	42
5.2. Vurdering av N- og P-begrensning i Svenske kystfarvann med bakgrunn i publiserte arbeider.	49
5.2.1. Østersjøen.	52
5.2.3. Laholmsbukta	59
5.2.4. Utløpet av Göta älv.	70

6.	SAMMENFATTENDE VURDERING OG SVAR PÅ OPPDRAGS- GIVERS SPØRSMÅL.	75
6.1.	Spørsmål 1. Hvilket vitenskapelig grunnlag er det for oppfatningen om at tilførsel av N styrer eutrofieringsutviklingen i marint miljø?	75
6.2.	Spørsmål 2. Er det godt belegg for å hevde at P begrenser primærproduksjonen i større områder?	76
6.3.	Spørsmål 3. Finnes det vitenskapelig grunnlag for et generelt påbud om nitrogenfjerning, eller må tiltak bedømmes ut fra de forutsetninger som gjelder i hvert enkelt vannområde?	77
6.4.	Spørsmål 4. Hva bør legges til grunn for vurderinger av tiltaksbehovet for kommunalt avløpsvann spesielt i marine områder truet av eutrofiering?	78
	REFERANSER	81

SUMMARY

In a recent report, Söderström (1989) claims that the phytoplankton production (primary production) of Swedish coastal waters is controlled by the availability of phosphorus (P) and not by nitrogen (N), which is often emphasized as the main limiting factor for growth of phytoplankton of marine waters. Until now, however, most sewage treatment plants have been designed mainly to reduce the discharge of phosphorus. On this background "Svenska Vatten och Avloppsverksföreningen (VAV)" asked NIVA to present relevant results from the literature on N-P limitation of marine primary production, and in view of this to consider if such information might enable us to present recommendations concerning reductions in N- or/and P-loads to Swedish coastal waters. In this context it should be remembered that the Swedish coastal waters comprise a wide salinity range, from the highly brackish Bothnian Bay to the marine waters on the northwest coast.

In order to achieve a better understanding of the problems concerning N- and P-limitation of primary production, a distinction between limitation at the system level ("nutrient control") and the immediate physiological limitation ("nutrient stress") must be made. For the environmental management, the former is the most interesting one.

In marine areas with anoxic bottom water, two main N-regulation mechanisms are to be mentioned. The first is denitrification which takes care of surplus N-load and the second is N-fixation which provides extra N under low N conditions (valid for blue green algae/bacteria only).

In the following we will comment on 4 basic questions put forward by VAV.

Question 1.

Could it be scientifically documented that N-supply is the major regulating factor in the eutrophication of the marine environment?

Comments: According to the literature reviewed by us, N-limitation occurs more frequently than P-limitation in marine waters. It is usually assumed that the degree of N-fixation in marine areas is too low to compensate for N-losses through denitrification. There is not sufficient evidence, however, to conclude that N-limitation is the main rule.

Question 2.

Do we have sufficient evidence to claim that P-limits primary production over extended marine areas?

Comments: Generally speaking the question of N or P limitation over extended coastal areas depends upon the relative importance of nutrient supply (e.g. its inherent N/P ratio), exchanges with adjacent waters and internal nutrient cycling. It is usually assumed that P-limitation (i.e. excess of nitrogen) is coupled to the degree of freshwater input, which in Scandinavian waters varies markedly with the season.

It can not be claimed, however, that P as a general rule is limiting over extended coastal areas.

Question 3.

Based on the preceeding comments, is there sufficient evidence to conclude that a general restriction on N-supply will prevent eutrophication, or should special restrictions be considered for each type of recipient?

Comments: Due to the uncertainties concerning predominance of N- or P-limitation in marine waters, the effect of N-

reductions is not obvious (see above). It should be emphasized, however, that an unbalanced N/P supply (i.e. far away from the Redfield ratio) could lead to an altered species composition, which might counteract biomass reduction. Low inorganic N-concentrations may cause dominance of blue-green algae, while blooms of certain flagellates may produce toxins under high N- and low P-conditions. Restrictions on N- and P-supply should therefore preferentially be balanced with respect to the N/P ratio.

The important question still to be answered is the realism of achieving this goal, due to natural variations in the N/P ratio of coastal waters and variations in the discharges of freshwater.

Question 4.

What should be the main strategy concerning treatment of municipal waste water in eutrophicated areas.

Comments: In areas that can be clearly characterized as N-limited (and or as) P-limited, obviously reduction in N- and P-load is to be suggested, respectively. This can not be assessed as a general recommendation, however, since reduction in N- and P-load is also a matter of available and cost-effective technology.

We have in this report so far discussed the problem of choosing the most plausible purification method from the view of nutrient limitation at the system level. However, indirect methods can also be used. By comparing trends in loading of nutrients to a certain defined area with trends of in situ nutrient concentrations, and if biological observations confirm a declining trend, it could be possible to assess the key regulation and also to what extent it should be reduced. However, as far as this information is not combined with a physical/chemical model of the area, it can only be tentative.

EN VURDERING AV N OG P'S ROLLE SOM REGULERENDE FAKTORER FOR PLANTEPLANKTON-PRODUKSJON I SVENSK KYSTFARVANN

1. INNLEDNING

1.1. Bakgrunn og målsetting

På bakgrunn av Johan Söderströms rapport (Söderström 1989), som konkluderer med at Svenske kystfarvann kan betraktes som et "steady state" system kontrollert av tilgjengeligheten av P, er NIVA av VAV bedt om å ta stilling til følgende fire sentrale spørsmål:

1. Hvilket vitenskapelig grunnlag finnes for at N-tilførselen styrer eutrofiutviklingen i det marine miljø?
2. Er det vel underbygd at større marine områder er P-begrenset?
3. Dersom det kan hevdes at P-tilførselen styrer primærproduksjonen i større marine områder og at det ikke er grunnlag for å si at N er generelt begrensende, innebærer dette da at et generelt påbud om N-rensing er overflødig, og at tiltakene istedet må vurderes for hver enkelt resipient?
4. Hva mener NIVA bør legges til grunn for en vurdering av tiltaksbehovet m.h.p. utslipp av kommunalt avløpsvann til eutrofierte og eutrofieringstruete marine områder?

1.2. Begrep og definisjoner

Vannmasser med et forhøyet næringsinnhold blir ofte omtalt som eutrofe. Med eutrofiering menes en utvikling mot et miljø rikt på næringsalter og med stor planteproduksjon. I utgangspunktet vil følgene av næringsalttilførslene være en økning i den biologiske produksjonen, og økt

produksjon kan gi ulemper eller forsterke tidligere ulemper. En tilstand hvor skadevirkningene dominerer, blir ofte omtalt som hypertrof (Dybern 1987).

Nær knyttet til eutrofiering er begrepet saprobiering som betegner en utvikling mot et miljø med rik tilgang på organisk stoff og stort forbruk av oksygen ved forråtnelse. Ved eutrofiering forsterkes saprobiesystemene som følge av den økte produksjonen. Dessuten er det svært ofte tilførsler av både organisk stoff og næringsalter i eutrofierte vannmasser. Ved forråtnelsen frigjøres næringsalter som gir grunnlag for ny produksjon (Erga et al. 1990). Den økte planteplanktonproduksjonen fører til sterkere sedimentering av organisk materiale til bunnen, noe som resulterer i økt oksygenforbruk i dypvannet. I områder med dårlig vannutskifting kan alt oksygenet forbrukes og hydrogensulfid dannes. Det er i denne sammenheng viktig å ikke overdramatisere enkeltepisoder. Økende hyppighet av dårlig bunnvann kan imidlertid indikere trender i en utvikling som bør følges nøye.

Når man skal ta stilling til om et marint økosystem er begrenset av nitrogen (N) eller fosfor (P), er det viktig å skille mellom systemisk begrensning som impliserer at mengden næringsalter i omløp i systemet setter en grense for den samlede planteplankton biomasse som kan være til stede, og fysiologisk begrensning som impliserer at akutt næringsmangel fører til hemmet vekst for den enkelte alge (Paasche og Erga 1987). Det er den systemiske begrensning som står sentralt når det gjelder å endre eutrofieringsprosessen som er på gang i en del Svenske kystområder (Larsson 1988). I et slikt økosystem vil tilførsel av næring styre omfanget av primærproduksjonen. For en mer inngående behandling av begrepet vekstbegrensning henvises til kap. 2.

En alvorlig invending mot utsagn vedrørende N eller P begrensning i marine resipienter er at de ofte bygger på undersøkelser som ikke holder mål rent metodisk. Man kan ikke alltid danne seg det rette bilde av situasjonen ut fra enparameter-studier, og man bør bygge på måling av flere parametre. Disse bør omfatte både vannkvalitet og planktonvekst/tilstand (se Paasche og Erga 1988, Paasche et al. 1989). Det er derfor viktig å presisere hvilke metoder som er brukt. En bredere presentasjon og vurdering av de aktuelle metoder som brukes til å påvise næringsbegrensning følger i kap. 3.

Det er også vanskelig å overføre kunnskap fra et geografisk område til et annet p.g.a. store forskjeller i de faktorer/prosesser i omgivelsene som påvirker algeveksten. Dessuten er det ofte snakk om responser på høyst varierende tid- og volum-skala. Slike områder omfatter gjerne alt fra åpne næringsfattige havstrøk til overgjødslende brakkvannssystemer.

Et eksempel på dette er undersøkelsene til Ryther og Dunstan (1971) ved Long Island New York som konkluderer med at området er preget av N-begrensning. Senere er dette arbeidet blitt brukt mer eller mindre ukritisk som støtte for påstanden om at marine sjøområder generelt er N-begrenset.

En annen viktig forskjell mellom dyphavene og grunnere kystområder er at nedbrytning av organisk materiale i havet foregår i vannmassene mens det i kystområdene for en stor del skjer på bunnen og i sedimentet. Dersom man tenker seg primærproduksjonen innen en avgrenset og næringsfattig vannmasse vil den enten være styrt av tilførsler utenfra (d.v.s. ny produksjon), ved den regenereringen som kan forekomme innenfor systemet (d.v.s. regenerert produksjon) eller ved en kombinasjon av begge. Innenfor et og samme område kan man dessuten ha store årstidsvariasjoner i de

ulike vekstregulerende faktorer (næringstilførsel ved landavrenning, lysklima; innstrålt lys og turbiditet, og temperatur). Problemene forbundet med variasjon i N og P over tid og rom er presentert i kap. 5.

1.3. Viktige faktorer m.h.p. N eller P begrensning.

Det er stor forskjell i optimalt N/P-forhold mellom ulike alger (Sakshaug et al. 1983, Sakshaug og Olsen 1986). Man kan derfor vente at N/P-forholdet i vannmassene har innvirkning på artssammenheng og dominans i planteplankton-samfunnet. Normalt er tilgangen på N og P i rent sjøvann tilnærmet i balanse med algenes gjennomsnittlige krav. Dette betyr at endringer i N/P-forholdet kan være avgjørende for konkurranseforholdet mellom alger med ulike N/P-behov. Dette kan slå ut til fordel for en art som da vil være dominerende ved en eventuell oppblomstring.

Ved konkurranseforsøk med blandkulturer av planteplankton i kjemostater med kontinuerlig, konstant næringstilførsel vil man således etter en tid ende opp med en mono-kultur av den art som best kan utnytte de gjeldende betingelser. Ved å pulse tilførselene av et eller flere næringssalter kan man imidlertid få sameksistens av flere arter (Sommer 1984, 1985). Artsrikdommen som man oftest finner i naturlig planteplankton kan være en indikasjon på at man i naturen som regel ikke har en steady state situasjon.

I tillegg til N og P som er nødvendig for vekst av alle alger, trenger diatomeene (kiselalgene) og silicoflagellatene også silikat (Si). Tilstedeværelsen av Si er derfor en nødvendig men ikke tilstrekkelig betingelse for at diatomeene skal blomstre. Mange arter innen denne gruppen inngår som svært viktige komponenter i næringskjeden.

På økosystemnivå er det også andre faktorer som er utslagsgivende for N- eller P-begrensning enn det ovenfornevnte N/P-forholdet i de eksterne tilførsler (Se Smith

1984, Harris 1986, Howarth 1988).

Disse er:

1. Tap av N og P fra eufotisk sone ved biogeokjemiske prosesser som denitrifikasjon, sedimentering og adsorpsjon,
2. Omfanget av N_2 -fiksering som kompensasjon for N-mangel.
3. Intern resirkulering på alle nivåer i økosystemet

I rapporten til Söderström blir denitrifikasjon tillagt en stor betydning idet det hevdes at denne biologiske prosessen, som er kontrollert av P-tilgjengelighet, vil fjerne alt overskudds N. Dette var Redfield inne på allerede i 1958. Han undersøkte i hvilken grad de kjemiske parametre i miljøet styres av biologiske prosesser og konkluderte med at P er den sentrale komponent som kontrollerer tilgjengeligheten av de andre. Dette er sannsynlig på en geologisk tidsskala. En eventuell N-mangel skal etter sigende kompenseres ved N-fiksering (Söderström 1989). Söderström (1988) forutsetter at planteplanktonproduksjonen i svenske kystfarvann kan betraktes som et "steady state" system (d.v.s. et system som beskrives uavhengig av tid). En vurdering av riktigheten av disse tre sentrale påstander/betingelser i Söderström's rapport og i hvilken grad de kan influere på svarene på VAV's fire grunngitte spørsmål er gjort i henholdsvis kapittel 5 og 6.

2. EN DRØFTING AV BEGREPET VEKSTBEGRENSNING

Tilgang på næringsstoff vil i de fleste marine områder på en eller annen måte, iallfall i perioder, sette en grense for veksten av planktonalger. Begrepet vekstbegrensning kan imidlertid defineres forskjellig, avhengig av hvor langt tidsrom og hvor stort vannvolum som betraktes, av tilstanden i det økosystemet som studeres, og av hvilken del av økosystemet som betraktes.

Ved høy algetetthet/turbiditet kan også lyset bli begrensende faktor for algevekst. Et generelt høyt partikkelinnhold i vannmassene kan således resultere i at N og/eller P tilførselene ikke fullt utnyttes.

Vi skal nedenfor drøfte de forskjellige definisjonene som er brukt i litteraturen, se hvordan de henger sammen, og diskutere hvilke definisjoner som har mest relevans til praktiske eutrofi-problemer.

2.1. Hva menes med begrensende faktor?

En generell definisjon av begrepet begrensende faktor er gitt av Odum (1971), gjengitt i Smith (1984): "En begrensende faktor for en biologisk aktivitet er den faktor som er tilgjengelig i en mengde som nærmer seg mest det kritiske minimum som er nødvendig for å opprettholde aktiviteten." Definisjonen bør presiseres til at begrensende faktor er den som er mest kritisk for å opprettholde aktiviteten på et bestemt nivå. Dersom en faktor ikke er begrensende, kan tilgangen reduseres signifikant uten at aktiviteten blir merkbart redusert, og ytterligere tilskudd vil ikke øke aktiviteten. Selv forholdsvis små endringer i en begrensende faktor vil derimot påvirke aktiviteten.

Definisjonen er nokså generell, men bidrar iallfall til å sirkle inn begrepet.

2.2. Hva karakteriserer næringsbegrensning av algevekst generelt?

Algeveksten kan være mer eller mindre direkte koblet til næringsopptaket. Noen alger har et ganske konstant krav til N-innhold, og veksten er direkte koblet til opptaket (Goldman og McCarthy 1978, Zehr et al. 1988). P-innholdet er som regel mer fleksibelt enn N-innholdet, og algene kan lagre større mengder i forhold til det som kan utnyttes i øyeblikket (Jones et al. 1978, Parslow et al. 1984 a, b).

En kan godt tenke seg at cellenes opptaksevne for et bestemt stoff setter en øvre grense for veksthastighet når alle næringsstoff finnes i stort ytre overskudd. Det vil vi ikke kalle næringsbegrensning.

Som det antydes av definisjonen ovenfor antas det ofte at algevekst i en gitt situasjon er begrenset av ett bestemt stoff, en minimumsfaktor.

Dersom det er akkurat balanse mellom næringsstoffene vil alle stoffene være like begrensende med hensyn til reduksjoner, og ingen stoffer begrensende mht. økninger.

Selv om en kan tenke seg at det for enkeltceller kan forekomme streng begrensning ved en faktor av gangen (Liebig's minimumsfaktor), så er det neppe tilfelle dersom en ser på en populasjon av celler. Antagelig vil det da være en viss spredning i egenskaper, selv innenfor en art. I naturlige vannmasser, hvor en har en blanding av flere arter, vil dette i ennå større grad være med på å jevne ut de signaler som indikerer entydig begrensning av en faktor (Rhee 1980, Sakshaug og Olsen 1986).

Dersom en ser på vekst i likevektssituasjoner, optimalisert til de rådende forhold, vil algenes evne til tilpasning bidra ennå mer til en glidende overgangssone.

Det er altså mange grunner til at vi ikke kan vente å identifisere entydig en enkelt begrensende faktor, slik den er definert ovenfor, unntatt ved ekstrem ubalanse mellom forskjellige næringsstoffer. Det vil ofte være slik at flere forskjellige faktorer er sterkere eller svakere begrensende.

Disse forholdene medfører for det første at det kan være et forholdsvis bredt intervall, f.eks. i forholdet mellom N og P, hvor en har gradvis overgang mellom begrensningsnivå av N og P, og hvor den begrensende virkningen også kan variere over tid. For det andre vil den langsiktige virkningen av endringer bli svakere enn det en kan påvise ved forsøk over forholdsvis kort tid. Et naturlig økosystem er sammensatt av prosesser med høyst varierende tidskonstanter for endringer, fra sekunder eller minutter til år (Harris 1986). Først når alle viktige prosesser har innstilt seg rundt en ny stabil situasjon statistisk sett vil en se hva som blir den endelige virkningen av endringer.

I praktisk sammenheng er det heller ikke den akademiske definisjonen av begrensende faktor en er mest interessert i. Spørsmålet er hvilken faktor som er viktigst når det gjelder å endre omsetning og tilstand i det systemet en er interessert i, eller hvilken faktor som det er lettest å gjøre noe med. Det er ikke bare spørsmål om hva som er begrensende, men også om hva som kan gjøres begrensende ved bestemte, alternative tiltak. Både kostnadmessige og tekniske vurderinger må komme inn, sammen med vurdering av hvordan ulike tiltak vil virke både kvantitativt (begrensende) og kvalitativt.

Påvisning av næringsbegrensning gjøres ofte ved å undersøke effekten av økninger i tilførselen. Slike undersøkelser kan bare påvise begrensningsnivå for stoffer som er klart begrensende i forhold til andre stoffer i det avgrensede vannvolumet som undersøkes. Den reelle interessen er ofte

knyttet til reduksjoner i tilførsler av næringsalter. Et næringsstoff som ikke gir særlig reaksjon dersom det blir tilsatt alene, kan godt tenkes å gi stor vekstbegrensning dersom det istedet blir redusert i forhold til andre næringsstoffer. Hvordan dette gjør seg utslag er igjen avhengig av stabiliteten i systemet. Tilsetningsforsøk kan således gi feilaktige resultater i forhold til problemstillingen.

2.3. Ulike definisjoner av begrepet vekstbegrensning fra litteraturen.

Vekstbegrensning kan defineres på forskjellige måter. De ulike definisjonene er delvis knyttet til ulike mål på vekst, delvis til ulike tilstander. Nedenfor gjennomgås kort noen definisjoner fra litteraturen.

Harris (1986) legger vekt på at en må skille mellom begrensning i veksthastighet og begrensning av fytoplankton biomasse. Han mener faktisk at fysiologisk begrensning gjør seg mindre gjeldende i situasjoner med knapp næringstilgang (oligotrofi), fordi det er hardt beitepress og rask resirkulering av næring. Han hevder dessuten at det i oligotroft vann er små, rasktvoksende arter som dominerer, og større, langsomt voksende arter i eutroft vann. Særlig dokumentasjonen for det siste er usikker, og Harris er heller ikke helt konsekvent her. Det er også det motsatte av hva Howarth (1988) hevder, nemlig at økt næringstilgang gir overgang til arter som vokser raskere under gunstige forhold. Se mer om det nedenfor.

Howarth (1988) skiller mellom tre former for næringsbegrensning:

1) Begrensning av veksthastighet for eksisterende populasjoner.

Dette er det samme som fysiologisk eller kinetisk begrensning: algene vokser med redusert spesifikk hastighet pga. lavt næringsinnhold.

2) Begrensning av potensiell netto primærproduksjon.

Denne typen begrensning tar hensyn til de endringer i artssammensetningen som skjer når næringstilgangen endres: bedre næringstilgang vil gi overgang til andre arter med høyere veksthastighet under gunstige næringsforhold, slik at netto primærproduksjon kan øke selv om de artene som fantes fra før, allerede vokste med maksimal veksthastighet.

Howarth kaller dette for "begrensning av potensiell netto produksjonsrate", og sier at et system er næringsbegrenset dersom primærproduksjonen øker ved næringstilskudd, selv om det innbefatter skifte til nye arter. En burde kanskje heller kalle det "begrensning i forhold til potensiell netto produksjonsrate".

Slik dette er formulert er det fortsatt snakk om begrensning av veksthastighet (men modifisert av artsendringer) fremfor begrensning på biomasse, selv om begrepene produksjonsrate og produksjon brukes litt om hverandre. Begrepet 'netto' er heller ikke definert eksplisitt, men må forstås som brutto produksjon minus respirasjon hos fyttoplankton, uten at andre tapsledd er trukket fra.

3) Begrensning av netto økosystem produksjon

Netto økosystem produksjon defineres som brutto produksjon minus total respirasjon i hele økosystemet. Korrigert for import og eksport av organisk materiale er dette et mål for hvor mye produsert biomasse som akkumuleres i systemet.

Ifølge Howarth er det definisjon nr. 2 som er mest relevant for eutrofipoblemer, mens nr. 3 er mest relevant for vurdering av karbonomsetning, f.eks. spørsmålet om hva som styrer den globale CO₂ balansen. Det er imidlertid den tredje definisjonen som brukes av Smith (1984), idet han ser på den biomasseproduksjon som sedimenterer permanent.

Hecky og Kilham (1988) ser næringsbegrensning innenfor et generelt begrensingsbegrep:

De skiller mellom begrensning pga. lav veksthastighet og begrensning pga. høyt tap ved sedimentering, beiting etc.

Lav biomasse betyr ikke nødvendigvis at veksthastigheten er begrenset, det kan også skyldes at tapet pga. transport og beiting er stort. Veksthastigheten kan være begrenset pga. næringsmangel eller pga. lite lys eller ugunstig temperatur.

De legger størst vekt på begrensning i produsert biomasse av fytoplankton (abundance), dvs. begrensning i netto tilvekst akkumulert over tid. I et naturlig planktonsamfunn kan ulike arter være begrenset av forskjellige faktorer og spørsmålet om begrensende næringsstoff blir: Kan veksten i et naturlig fytoplanktonsamfunn endres vesentlig ved endring av tilførselen av ett eller flere næringsstoff? Hvilket næringsstoff har størst innvirkning, dvs. er mest begrensende i forhold til dominerende art/arter.

Hecky og Kilham bruker altså begrepet næringsbegrensning bare om begrensning i forbindelse med nedsatt veksthastighet. De påpeker imidlertid at en kombinasjon av næringsstoff og ett eller flere tapsledd kan være begrensende. Dette er i realiteten omtrent det samme som begrensning i produsert biomasse hos Harris (1986) og Howarth (1988).

Ifølge Hecky og Kilham trenger ikke stor næringstilførsel nødvendigvis være et problem, hvis en kan ta ut den produserte biomassen som nytteproduksjon. Dette er ofte tilfellet for en del diatomearter. Problemene oppstår hvis biomassen akkumulerer som alger, og ikke omsettes videre i en normal næringskjede. Dette peker på at eutrofieringsproblemer delvis er et kvalitativt spørsmål, og ikke bare dreier seg om begrensning av mengde eller produksjon av en enkelt komponent. Begrensende faktor blir i den sammenheng den faktoren som er viktigst når det gjelder overgangen mellom en ønsket og en uønsket næringskjede-struktur. Mangel på silikat (nødvendig for vekst av diatomeer) er et eksempel på dette.

Källqvist (1988) skiller mellom to definisjoner av begrepet næringsbegrensning:

Kinetisk næringsbegrensning, dvs. den faktor som i øyeblikket bestemmer algenes veksthastighet. Algenes veksthastighet bestemmes da av hvor raskt næringsstoffene tilføres/resirkuleres. Ved dynamisk likevekt mellom forbruk (vekst) og resirkulering (nedbrytning) kan kinetisk næringsbegrensning være tilstede i ulik grad, mindre jo mer zooplanktonet holder algebiomassen nede og resirkulerer næringsstoffene.

Potensiell begrensning av produsert biomasse, dvs. den faktor som bestemmer hvor stor biomasse som kan produseres frem til stagnasjon, dvs. frem til ekstrem kinetisk begrensning.

Paasche et al. (1989) skiller også mellom to typer næringsbegrensning, men med en litt annen inndeling:

Umiddelbar fysiologisk begrensning:

"..tilførselen av et næringsstoff (N eller P) til planktonalgene er for liten i forhold til algenes umiddelbare behov for det samme næringsstoff."

Med behovet menes den næringsmengde som den faktisk eksisterende algebiomassen ville kunne utnytte til vekst under de forhold som rå ellers (lys, temperatur, tilførsel av andre næringsstoffer).

Fysiologisk næringsbegrensning fører til nedsatt hastighet på celledeling og stoffproduksjon, og cellen utvikler fysiologiske tegn på næringsmangel.

Generell (systemisk) næringsbegrensning.

".. at planktonalgebestandene ikke er så store som de kunne ha vært hvis der var et overskudd av næringsstoff (N og P) i omløp i systemet."

Ifølge Paasche et al. (1989) kan sterk systemisk næringsbegrensning av biomasse i systemet forekomme selv om det ikke er tegn til fysiologisk begrensning. Dette skyldes da at tilførsel og resirkulering av næringsstoff er tilstrekkelig til å oppveie algenes forbruk av næring.

2.4. Forsøk på en samordning av de ulike definisjonene.

Som det fremgår er definisjonene beslektet, men samtidig har ulike forfattere valgt litt ulike formuleringer og synsvinkler. Vi skal prøve å se de forskjellige definisjonene i sammenheng.

Vi velger å ta utgangspunkt i terminologien i Paasche et al. (1989).

2.4.1. Fysiologisk begrensning - begrensning av spesifikk veksthastighet.

Fysiologisk begrensning innebærer at spesifikk veksthastighet for den eksisterende mengde alger er redusert i forhold til hva den ville være for den samme algebiomassen

ved rikelig næringstilgang, fordi de ikke greier å ta opp nok næring til å vokse maksimalt. Dette begrepet er ganske klart definert, og er felles for alle de refererte definisjonssettene.

Fysiologisk begrensning får en bare dersom det meste av tilgjengelig næringsstoff blir tatt opp raskt, slik at det er lite igjen i vannet. Forsøk med kontinuerlige kulturer tyder stort sett på at det ikke er noen sammenheng mellom ytre konsentrasjon av begrensende næringsstoff og vekstshastighet fordi det ikke nødvendigvis er noen direkte sammenheng mellom opptak og vekst.

Restkonsentrasjon av begrensende næringsstoff ved dynamisk likevekt og ved opptaksforsøk er av Caperon og Meyer (1972), Harrison et al. (1976), Harrison et al. (1989) oppgitt i litteraturen til å variere fra 0 til $0.5 \mu\text{M}$ for N, og fra 0 til $0.3 \mu\text{M}$ for P (Droop (1974, 1975), Rhee (1973), Thomas og Dodson (1968)). Variasjonen i resultatene kan skyldes reelle artsvariasjoner, forsøksmetodikk, analyseusikkerhet, eller at bare en del av det som registreres ved kjemisk analyse er direkte tilgjengelig.

Forestillingen om likevekt er en forenkling. I virkeligheten vil alle prosessene kunne fluktuere med korte tidskonstanter, bl.a. slik at organismene skifter mellom opptak av næring og vekst (Harris 1986). Disse fluktuasjonene kan delvis være knyttet til mikro-strukturen av næringskonsentrasjoner, og for en populasjon som helhet regnes det ofte at det innstilles på en tilnærmet likevekt mellom opptak, vekst og næringsinnhold pr. biomasse.

Fysiologisk likevekt for en gitt næringstilførsel kan en ha enten med en liten biomasse med høyt næringsinnhold og rask vekst, eller en større biomasse med lavt næringsinnhold som vokser langsomt.

Hvis algene får vokse i fred vil de gå mot den siste situasjonen. Det som avgjør om en skal ha sterk eller svak fysiologisk begrensning i en likevektsituasjon er sammenhengen mellom primærproduksjonen og de prosesser som fjerner eller forbruker algebiomasse, som beiting, sedimentering, transport ut av systemet og celledød.

2.4.2. Systemisk begrensning.

Systemisk begrensning kan vi si er den virkningen den fysiologiske begrensningen får når primærproduksjonen inngår i en større sammenheng som enkeltprosess i et økosystem. Dette innebærer at en må definere både systemets omfang (komponenter, fysisk volum) og det tidsrom en vil studere. I tillegg må en velge hvilket mål på biomasse som skal brukes, om en skal se på stående biomasse, som gjennomsnitt eller som ekstremverdier, eller netto produksjon, eventuelt eksport av biomasse pr. tidsrom. En må også velge hvilke komponenter innenfor systemet som skal studeres.

2.4.2.1. Hvilket mål skal brukes for å angi systemisk begrensning?

Som det fremgår ovenfor er det forskjeller i valg av parameter for det en kan kalle systemisk begrensning i motsetning til fysiologisk. Harris (1986) snakker om endring i algebiomasse over en valgt periode, dvs. det som kan kalles ny produksjon i motsetning til resirkulert produksjon. Han setter likhetstegn mellom dette og "høstbar" eller "eksporterbar" produksjon (fisk, sedimentering). Dette ligger nær det Howarth (1988) kaller netto økosystem produksjon, men han snakker da om akkumulering ("accretion") av organisk stoff i økosystemet, altså ikke helt det samme. Hecky og Kilham (1988) ser på netto produksjon av biomasse i produksjonsvolumet, men midlet over tid, dvs. som oppsamlet mengde biomasse innenfor produksjonslaget. Källqvist (1988) skiller mellom to ulike

former for biomassebegrensning, dvs. begrensning i stående mengde fytoplankton i to ulike omsetningssituasjoner. Paasche et al. (1989) refererer til planktonbestandene som mål på systemisk begrensning.

Noen steder legges det altså vekt på hva som eksporteres fra produksjonsvolumet over en periode, andre steder på det som blir igjen eller bygger seg opp innenfor produksjonsvolumet, sett over en mer eller mindre definert tidsperiode.

Uansett produksjons- eller biomasse-mål er den systemiske begrensningen resultat av en sammenheng mellom flere prosesser, mens den fysiologiske begrensningen bare gjelder disse prosessene enkeltvis.

Siden et økosystem er sammensatt av mange prosesser, er det ikke gitt at det som umiddelbart fremtrer som begrensende for selve primærproduksjonen også er det som begrenser biomasseproduksjonen i systemet sett over lengre tid.

2.4.2.2. Systemisk begrensning i forhold til hvilken situasjon?

For å karakterisere fysiologisk begrensning sammenligner vi spesifikk veksthastighet med maksimalt oppnåelig veksthastighet.

Det er ikke like opplagt hvilket sammenligningsgrunnlag en skal velge for å karakterisere systemisk begrensning.

Paasche et al. (1989) definerer systemisk begrensning i forhold til en tenkt situasjon med overskudd av det aktuelt begrensende næringsstoffet. Howarth (1988) definerer begrensning ut fra hvordan systemet reagerer på næringstilskudd. Begge definisjonene er kvalitative, og dermed i praksis ekvivalente med hensyn til hvilke situasjoner som sammenlignes: Vi har systemisk næringsbegrensning av et

stoff dersom økte tilførsler av dette stoffet gir økt biomasse eller biomasseproduksjon.

Denne definisjonen er naturlig som en parallell til definisjonen av fysiologisk begrensning. Den er også relevant når det gjelder å vurdere virkningen av økte tilførsler av forskjellige stoffer, dvs. for å vurdere hva som er det største potensielle problemet dersom en har en negativ utvikling over tid.

I denne sammenhengen er vi imidlertid først og fremst ute etter et begrensningsbegrep som kan brukes til å vurdere rensetiltak. Da vil vi heller ønske å definere begrensning ut fra virkningen av at tilførslene minskes. Det er ikke gitt at disse to tingene er ekvivalente. Selv om et stoff er sterkt begrensende etter den første definisjonen, er det ikke sikkert at en ytterligere minskning av tilførslene gir særlige reduksjoner. Det avhenger av hvilke kompensierende mekanismer som da kan komme inn og modifisere omsetningen av stoff i systemet. Kfr. drøftingen av denitrifisering nedenfor (s. 25).

De fleste av de testene som gjøres, ser på virkningen av å øke tilgangen på en faktor i forhold til alle andre faktorer, eller på tegn til at en faktor er i underskudd.

2.4.3. Sammenhengen mellom systemisk og fysiologisk begrensning.

Ved første øyekast ser begrepet systemisk næringsbegrensning tildels ut til å være selvmotsigende. Ifølge Paasche et al. (1989) kan det i et naturlig økosystem være sterk næringsbegrensning av biomassen samtidig som det ikke er noen tegn til fysiologisk begrensning på cellenivå, fordi algenes forbruk av næringsstoffer kompenseres av tilførsler utenfra (omfatter både eksterne tilførsler og resirkulering). Dette skulle indikere at ekstra tilførsel av næringsstoffer ikke umiddelbart ville bli utnyttet av den

stående biomasse, dvs. at en ligger på grensen til næringsoverskudd. (Hecky og Kilham (1988) omtaler denne situasjonen som en overgang til begrensning pga. tapsleddet istedet for gjennom næringstilgang).

Denne innvendingen er gyldig i den grad tapsprosessene setter en øvre grense for biomassen, uavhengig av næringstilførselen. Hvis spesifikk veksthastighet ligger i nærheten av fysiologisk maksimum, kan økt næringstilgang bare utnyttes som økt stående biomasse, men med omtrent uendret spesifikk veksthastighet. Tidsfaktoren er her viktig.

Sammenhengen mellom fysiologisk og systemisk begrensning er avhengig av hvordan tapsleddene (f.eks. sedimentering, beiting, celledød, fysiske transport prosesser) varierer med stående fyttoplankton biomasse. En kan skjematisk tenke seg tre tilfeller for hvordan en statistisk likevektssituasjon forandrer seg med endringer i næringstilførsel og relativ størrelse av tapsledd. En tar her utgangspunkt i langsiktige endringer.

1. Hvis tapsleddene er proporsjonale med fyttoplankton biomasse, dvs. at spesifikk tapshastighet er konstant, uavhengig av biomassen, vil biomassen variere proporsjonalt med næringstilgangen. Biomassen vil da være en funksjon av næringstilførsel og spesifikt tap: Biomassen må være så stor at den fysiologiske begrensningen gir en veksthastighet som midlet over tid akkurat balanserer tapet. I en slik situasjon vil den systemiske begrensningen være uavhengig av om en har sterk eller svak fysiologisk begrensning. Den fysiologiske begrensningen vil bestemmes av den relative størrelsen på tapsleddene, uavhengig av næringstilførselen.
2. Hvis tapsleddene varierer mindre enn proporsjonalt med fyttoplankton biomasse, vil tapsleddet få mindre relativ betydning ved næringstilskudd. Algebiomassen

kan da variere mer enn proporsjonalt med næringstilførsler, sålenge ikke andre tapsledd eller andre fysiologiske begrensninger setter grenser for veksten. I en slik situasjon vil en kunne ha svakere fysiologisk begrensning jo sterkere den systemiske begrensningen er. Næringstilskudd vil gi en større biomasse, som vokser langsommere.

3. Hvis tilveksten istedet balanseres av en tapsprosess som varierer mer enn proporsjonalt med fytoplankton biomasse, vil endring i næringstilgangen bare gi en forholdsvis liten endring i biomasse og dermed primærproduksjon (målt som karbontilvekst), inntil det inntrer ny likevekt. Ved økt næringstilgang vil tapsleddet øke relativt sett, og den fysiologiske begrensningen blir svakere. Resultatet blir økt produksjonshastighet men ikke så sterk økning i biomasse. Minsket næringstilgang vil gi mindre relativt tap, og sterkere fysiologisk begrensning. I dette tilfelle er det altså en positiv sammenheng mellom fysiologisk og systemisk begrensning.

For alle tre alternativer gjelder følgende: Et næringstilskudd til en gitt algebiomasse som vokser i dynamisk likevekt nær maksimum vil i første omgang gi opphopning av næringsstoff, og høyere opptak. Forutsatt at en hadde en viss fysiologisk begrensning på forhånd (ikke nødvendigvis direkte målbar), vil det føre til at veksthastigheten øker svakt, og algebiomassen øker. Det vil gi bedre beite- og vekstbetingelser for det zooplankton som finnes, og hvis dette gir seg utslag i økt tilvekst av zooplankton, vil også etterhvert beitekapasiteten øke, og en får etterhvert en ny "likevekt", men med mer biomasse i systemet pga. større næringstilførsel. Utgangssituasjonen var altså en næringsbegrenset biomasse.

Ved minsket næringstilførsel skjer endringene motsatt vei: Fytoplanktonet greier ikke å opprettholde veksthastigheten, og tapsleddene vil redusere biomassen inntil det

oppstår ny likevekt.

Alternativ 1 vil gjelde for noen tapsledd, som f.eks. rene fysiske transporter. For beitingen er sammenhengen mer kompleks, siden beitingen bestemmes av zooplanktontettheten, som igjen påvirkes av algetettheten. Hvis fytoplanktontettheten er lav, og begrensende for zooplanktontettheten, er det naturlig å anta at alternativ 3 er mest dekkende. Hvis det er så høy algetetthet at beitingen er mettet, kan alternativ 1 eller 2 gjelde, avhengig av om det er andre faktorer som begrenser zooplanktonet. Ut fra de sammenhenger som gjelder for beitingen kan det derfor være slik at algebiomassen varierer lite med næringstilgangen under næringsfattige forhold (alternativ 3), og sterkere ved eutrofiering (alternativ 2), opp til en viss grense, hvor andre faktorer blir begrensende. Forenklet kan en antyde at alternativ 2 tilsvarer en eutrof tilstand, mens alternativ 3 tilsvarer en oligotrof situasjon.

Det er altså ikke nødvendigvis noen enkel positiv sammenheng mellom fysiologisk og systemisk begrensnig. Ifølge Paasche et al. (1989) ligger situasjonen ofte nær akutt fysiologisk begrensnig, uten at begrensnigen realiseres. Akutt fysiologisk begrensnig realiseres i en kort periode mot slutten av store algeoppblomstringer. Over lengre tid vil systemet pendle rundt en tilstand med liten eller ingen fysiologisk begrensnig.

Ifølge Paasche et al. (1989) er det likevel en viss sammenheng mellom fysiologisk og systemisk begrensnig, fordi en systemisk næringsbegrensnig innebærer at algene er nær fysiologisk begrensnig. Analysen ovenfor forutsetter faktisk at det er tendenser til fysiologisk begrensnig: spesifikk vekst må kunne variere litt med næringstilgangen, dersom biomassen skal kunne endres og innstille seg rundt ny likevekt. Den kan imidlertid være så svak at den ikke er direkte målbar ved fysiologiske tester, eller det kan være at den bare gjør seg gjeldende for en liten del av

eksisterende fytoplankton, dvs. at endringen gir seg utslag i endret artssammensetning og med det endret spesifikk veksthastighet.

Ved ulike former for tester, omtalt nærmere i kapittel 3, kan en over tid fremkalle eller forsterke fysiologiske begrensninger. Hvis slike tester ved gjentatte anledninger viser umiddelbare eller potensiell fysiologisk begrensning antar Paasche et al. (1989) at det er systemisk begrensning av dette stoffet. Finnes det ikke noen tegn til næringsmangel, antas at andre faktorer begrenser veksthastigheten. Muligheten for at økt næringstilførsel kan utnyttes ved endring av artssammensetningen, kanskje ved en vekselvirkning med zooplankton, forutsetter at forsøkene har med alle viktige prosesser og går over tilstrekkelig lang tid til at alle vekselvirkningene får tid til å virke (Lehman og Sandgren 1982, Elser et al. 1988).

En usikkerhetsfaktor er at en ikke uten videre kan anta at det næringsstoff som begrenser omsetningen i økosystemet også er det som begrenser selve primærproduksjonen fysiologisk. N og P har ulik omsetning i systemet, og er derfor ikke nødvendigvis systemisk begrensende på samme måte. P blir gjenstand for større luksusopptak ved overskudd, men til gjengjeld raskere resirkulering, dvs. at mindre P enn N sedimenterer ut med døde partikler. N fjernes ved denitrifisering, noe som i prinsippet kan tenkes kompensert ved N-fiksering. Denitrifiseringen kan være vesentlig særlig i grunnere områder, mens N-fikseringen antagelig betyr mindre i marint miljø. Dette er nærmere drøftet, bl.a. i avsnitt 5.1 og 5.2.1

Dersom det er riktig at tilført N til marine områder fjernes fra vannmassene i større grad enn P, og resirkuleres i mindre grad, vil det bety at systemet tenderer mot fysiologisk N-begrensning, selv om det er et visst N-overskudd i tilførselene. Det betyr ikke at N nødvendigvis også blir systemisk begrensende. Det som er avgjørende

her er hva som styrer omsetningen av N og P, og hvordan endringer i N/P-balansen i tilførselene slår ut.

Hvis denitrifiseringen skulle kunne foregå i produksjonslaget (i sediment eller vann, f.eks. i tilnærmet oksygenfrie mikromiljøer knyttet til partikler, "marin snø") måtte en tenke seg at den konkurrerer med primærproduksjonen om nitrat og fosfat. Stigebrandt og Wulff (1987) opererer i sin Østersjømodell med en antagelse om at denitrifisering er begrenset av diffusjon av nitrat fra bunnvannet ned i sedimentet, for dyp større enn 50 m. Det samme kunne i prinsippet tenkes å gjøres gjeldende i overflatelaget. Iallfall noe av denitrifiseringen kunne derfor tenkes å avhenge av at det forekommer fritt nitrat og oksygenfattede mikromiljøer i vannmassene, dvs. at det ikke er for sterk N-begrensning. Det kan være skiftende N- eller P-begrensning i et økosystem sett over tid, og det kan også være forskjeller mellom ulike områder innenfor et større økosystem. Det kunne tenkes at en slik denitrifisering i perioder eller i områder med N-overskudd forykker balansen i retning av hyppigere N-begrensning generelt i systemet. Hvis denitrifiseringen først bremses av et visst gjennomsnittlig N-underskudd, og balanse i tilgang på N og P innebærer en begrenset denitrifisering, kan hyppig tendens til fysiologisk N-begrensning av primærproduksjonen tenkes å representere en naturlig likevektstilstand for systemet, når det gjelder omsetningen av N og P. Systemet kan altså tenkes å ha en slags bufrings-mekanisme for mengden tilgjengelig N styrt av tilførselene av P. Isåfall kan det godt tenkes at systemet likevel er systemisk mest begrenset av P. Det understrekes at dette bare er en generell, hypotetisk drøftelse av muligheter som bør utredes, det foreligger begrenset med data som kan vise om det virkelig er slik. Senere i rapporten vil vi drøfte nærmere hvorvidt det er sannsynlig at slike reguleringsmekanismer gjør seg gjeldende (se kap. 5).

Denitrifisering i dypere anoksiske lag vil kanskje være mer avhengig av total mengde N tilført dypvannet ovenfra (og utenfra), og ikke så avhengig av N/P-balansen i produksjonen. Isåfall vil denitrifiseringen fremdeles drive systemet mot fysiologisk N-underskudd (mindre N resirkulert fra dypvannet), men da kan en minskning i N-tilførslene bidra til enda sterkere fysiologisk N-begrensning, og N vil altså også være systemisk begrensende.

I begge tilfelle vil muligheten for N-fiksering begrenset til områder med cyanobakterier ved N-underskudd kunne bidra til å stabilisere situasjonen ytterligere rundt en viss grad av N-begrensning og bidra til å skyve situasjonen over mot systemisk P-begrensning.

Noen skikkelig analyse av dette kan en ikke gjøre uten gjennom en form for matematiske modeller av stoffomsetningen. Drøftingen ovenfor skulle imidlertid ha vist at en ikke uten videre kan sette likhetstegn mellom fysiologisk begrensende faktor og systemisk begrensende faktor. Det vi er interessert i er hvilke ytre påvirkninger som regulerer systemet. I denne forbindelse kan vi betrakte systemet som en "svart boks", hvor vi bare ser på hva som går inn og ut av boksen. At det opptrer fysiologisk begrensning et sted i systemet kan også tenkes å skyldes indre egenskaper i systemet, mer eller mindre uavhengig av ytre kontrollerende faktorer.

Drøftingen antyder også at det er ennå vanskeligere å plukke ut en bestemt systemisk begrensende faktor, enn det kan være å bestemme hvilken faktor som er fysiologisk begrensende. Systemisk begrensning virker ved en balanse mellom mange prosesser. Den systemiske virkningen av tilførsel av et bestemt stoff er resultat av en omsetning i mange ledd, hvor også andre stoffer og regulerende faktorer kan innvirke.

2.5. Balansert vs. ubalansert vekst, en drøfting av likevektsbegrepet.

Begrepet balansert vekst kan brukes i forskjellige betydninger:

Balanse mellom opptak og vekst hos algene

Balanse mellom opptak og regenerering av næringsstoff

Generelt betyr dette "steady state".

Begrepet "steady state", dvs. stasjonær tilstand eller likevekt, kan defineres som en tilstand som kan beskrives uavhengig av tid. Det er det samme som at alle størrelser som beskriver systemet er konstante i tid. Likevektsbegrepet er derfor knyttet til hvordan en velger å beskrive systemet. Beskrives et system detaljert nok i tid og rom vil det alltid fremtre variasjoner i tid. Som regel brukes imidlertid aggregerte variable, midlet i tid og rom, og da kan en ofte bruke likevektsbeskrivelser. En streng likevekt vil vi ikke ha i naturen, selv for beskrivelser som bygger på aggregerte eller midlede størrelser.

Det kan imidlertid være tilnærmet likevekt. Det er tilfelle dersom alle størrelser som beskriver systemet forandrer seg med mye større tidskonstanter enn oppholdstidene for de forskjellige komponentene i systemet. Dette innebærer at brutto omsetning er mye større enn netto endring. Det er et viktig poeng at det over lange tidsrom kan skje store endringer innenfor systemer som er nær likevekt.

Hvis tilstanden for en viss beskrivelse fluktuerer raskt, men innenfor visse grenser, kan en likevel si at systemet er i en form for likevekt, dersom en beskriver systemet med størrelser som er akkumulerte eller midlet over lengre tidsrom enn typiske svingeperioder. De sammenhengene som gjelder for likevekt med den mer detaljerte beskrivelse vil da ikke nødvendigvis beskrive gjennomsnittlig likevektstil-

stand. Det vil bare være tilfelle hvis alle prosesser er lineære funksjoner av ytre drivende krefter og indre regulerende faktorer. I motsatt fall må sammenhengene mellom de tidsmidlede størrelser beskrives statistisk.

Som regel vil det ikke finnes noen stabil likevektssituasjon i et økosystem som beskrives detaljert i tid, fordi de forskjellige prosessene fluktuerer med forskjellige tidskonstanter, fra kortperiodiske svinginger i næringsopptak til generasjonstiden for høyere organismer i næringskjeden (Harris 1986).

Begrepet likevekt anvendt på økosystemer må derfor være et statistisk begrep, og vil ikke kunne beskrive en bestemt øyeblikkstilstand. Dette gjelder særlig dersom en gjør målinger over små volumer, men også for størrelser midlet over større volumer.

2.6. Hvilken type begrensninger har relevans til eutrofieringsproblemer?

For det første er det opplagt at det er en form for systemisk begrensning som er viktigst i relasjon til eutrofiproblemer (Paasche og Erga 1987, Larsson 1988). Den fysiologiske begrensningen har bare betydning som en mekanisme innenfor en systembegrensning.

Eutrofieringsproblemene i overflatelaget består stort sett i at det blir for mye planktonalger i overflatelaget. Det kan også være for stor tilvekst av makroalger (begroing). Det er her avgjørende om algeblomstringer stopper på grunn av næringsmangel, eller om primærproduksjonen foregår i en tilnærmet "steady state", med stadig tilførsel og resirkulering av materiale.

Dersom det er stagnerende algemasser som skaper problemer, er det ikke gjennomsnittlig in situ systemisk begrensning over tid som er mest relevant. Da er det tester som kan

vise årsaker til stagnante situasjoner, f.eks. måling av vekstpotensial for den/de aktuelle alger som er avgjørende, men de må isåfall knyttes til forhold hvor slike problemoppblomstringer forekommer.

Er det derimot en mer eller mindre jevn likevekstssituasjon som er problematisk, vil en vurdering av in situ næringsbegrensning i denne situasjonen være mest relevant. Det er da spørsmål om hvilken biomasse som gir balanse (statistisk) mellom produksjon og tapsledd, for en gitt næringsstilførsel.

I overflatelaget vil det altså være en skjønnsmessig avveining av ekstremverdier og gjennomsnittsverdier på biomasse som er det beste målet på problemene.

Når det gjelder oksygenproblemer i dypere lag er det akkumulert transport av organisk stoff ned gjennom sprangskiktet i løpet av produksjonssesongen eller inntransport i dyplaget som er avgjørende. Det er da hverken mengden av organisk stoff i overflaten eller produksjonen av organisk stoff i seg selv som er av interesse, men hvor stor del av samlet produksjon som synker ut fra produksjonslaget. Det som er avgjørende her er altså biomasse*synkehastighet*varighet.

Generelt er det altså slik at det er akkumulert produksjon av biomasse, evt. akkumulert transport, som er det viktigste målet på eutrofieringsproblemer. Som påpekt av Hecky og Kilham (1988) er det ikke produksjon pr. tidsenhet som er problemet, det som er avgjørende er hvordan det omsettes. Ut fra betraktninger om artsforskjellen i fysiologiske egenskaper er det mulig at totalproduksjonen ved en gitt næringstilførsel er størst ved midlere verdier på veksthastighet og stående bestand av biomasse. Denne situasjonen kan sees som en overgangssituasjon mellom en ønsket situasjon, hvor biomassen er lav og veksthastigheten er høy, og en uønsket situasjon med stor biomasse og

langsom veksthastighet. I begge tilfelle avtar produksjonen som absolutt mengde pr. tidsenhet i forhold til mellom-situasjonen.

3. METODER FOR PÅVISNING AV N- og P-BEGRENSNING

Som nevnt i avsnitt 2 er begrensende næringsstoff ikke et entydig begrep. De forskjellige fremgangsmåter som er benyttet for å identifisere begrensende næringsstoffer er mer eller mindre knyttet til de ulike definisjonene av næringsbegrensning. Ulike metoder som har vært benyttet i undersøkelser i ferskvanns- og marine systemer er diskutert i en review-artikkel av Hecky og Kilham (1988). Metodene kan hensiktsmessig deles inn i ulike kategorier.

3.1. Næringssaltanalyser

Analyser av plantenæringsstoffer, både total-innhold og tilgjengelige fraksjoner, har siden analysemetoder ble tilgjengelige, vært brukt som grunnlag for vurdering av næringsbegrensning i akvatiske systemer. Ved å sammenligne en vannprøves innhold av ulike kjemiske elementer med algenes kjemiske sammensetning finner man at når alger vokser, vil enkelte stoffer bli brukt opp før andre og dermed kunne sette et tak for biomasseproduksjonen. Når det gjelder de næringsstoffer som er ansett som mest aktuelle som begrensende næringsstoffer, nitrogen (N) og fosfor (P), har man brukt avvik i N/P-forholdet fra det "normalinnhold" i plankton som ble funnet av Redfield et al. (1963) d.v.s. N/P=16/1 (atomer) eller 7.2/1 (vekt) som indikasjon på at enten P eller N er potensielt begrensende.

Gyldigheten av slike beregninger kan forsåvidt bekreftes eksperimentelt (se 3.2). Vannets innhold av N og P kan altså gi informasjon om N eller P- begrensning, men systemet er i dette tilfelle begrenset til den isolerte vannprøven og representerer ikke hele det system (f. eks. innsjø, estuarie, kystområde) som prøven ble tatt fra. Det er dessuten bare øyeblikkskilder, som ikke sier noe om omsetningen i systemet.

Mange alger har meget høy affinitet til næringsstoffer og kan derfor vokse uten å oppleve fysiologisk vekstbegrensning selv om konsentrasjonen av næringsstoffer er lavere enn deteksjonsgrensen for konvensjonelle kjemiske analyser, så lenge opptaket balanseres av tilførselene. Restkonsentrasjoner av N og P kan i denne sammenheng si mer om algens evne til opptak ved lave konsentrasjoner enn om tilgangen på N og P. Analyser av uorganiske N- og P-fraksjoner (nitrat, ammonium og fosfat) kan derfor ikke gi sikre indikasjoner på fysiologisk næringsbegrensning. Høye konsentrasjoner av tilgjengelige næringssalter i vannet utelukker på den annen side at disse næringsstoffene i prøvetakingsøyeblikket var fysiologisk vekstbegrensende. Et problem her er når og hvor prøven tas. Ved stabile hydrografiske forhold kan N- og P-innholdet i eufotisk sone være helt annerledes enn etter sterk fralandsvind, som fører til oppstrømning av næringsrikt dypvann.

3.2. Bioassays

I bioassays brukes levende organismer, i dette tilfelle alger, som analyseredskap for vannets innhold av biologisk tilgjengelige næringssalter. Testene bygger på prinsippet at mengden alger som kan produseres i en vannprøve er bestemt av tilgangen av det begrensende næringsstoffet. Ved å utføre tester med tilsetning av ulike næringsstoff enkeltvis eller i kombinasjon er det mulig å identifisere det næringsstoff som er primært begrensende for biomas-seproduksjon i den isolerte vannprøven (systemisk begrensning). Bioassay kan utføres med det naturlige planktonsamfunnet i prøven (Graneli og Sundbäck 1985) eller med testalger som tilsettes fra laboratoriekulturer (Smayda 1974, Källqvist 1988).

Informasjonsverdien av bioassays med næringstilsetninger kan sammenlignes med kjemiske analyser av næringssalter når det gjelder å vurdere begrensende næringsstoffer. De begrensninger som er nevnt under næringssaltanalyser

gjelder derfor også stort sett for bioassays. Den viktigste begrensningen er altså at det system som testes (en vannprøve) mangler en rekke egenskaper som kjennetegner det system prøven er tatt fra. Graden av begrensning er her avhengig av forsøksvolum. Bioassays har allikevel en berettigelse som supplement til kjemiske analyser ved at de gir informasjon om næringsstoffenes biologiske tilgjengelighet.

Fotosyntesemålinger over tid i planktonsamfunn etter tilsetning av næringssalter er blitt brukt som et alternativ til målinger av biomassevekst. Denne metoden medfører imidlertid stor fare for feiltolkninger fordi algenes respons på økt tilgang på begrensende stoff ofte først kan være en reduksjon av fotosyntesen (Healey 1979). Senere kan fotosyntesen øke over den opprinnelige. Resultatet av testen blir da avhengig av tidsrommet mellom næringstilsetning og fotosyntesemåling. For å kunne identifisere begrensende næringsstoff med fotosyntesemålinger må prøvene pre-inkuberes med næringsstoffer i en periode før fotosyntesen måles. Denne fremgangsmåten er bl. a. benyttet i danske undersøkelser (Krogsgaard Jensen og Lyngby 1987).

3.3. Fysiologiske indikatorer

Flere benyttede fremgangsmåter for bestemmelse av næringsbegrensning tar utgangspunkt i algenes fysiologiske responser på næringsbegrensning. Slike responser er blitt undersøkt eksperimentelt ved kjemostatforsøk, hvor det er mulig å bestemme hva som skal være begrensende og graden av næringsbegrensning. Undersøkelser har vist at algenes kjemiske sammensetning påvirkes av næringstilgangen. Forholdene C/P, N/P og C/N endres således ved N- eller P-begrensning. Ved moderat overskudd av begge elementene vil N/P-forholdet være konstant men artsavhengig (se kapittel 5.1).

Siden algenes veksthastighet er bestemt av cellenes innhold av næringsstoffer gir undersøkelser av N- og P-innhold informasjon om graden av fysiologisk næringsbegrensning. Denne fremgangsmåten er benyttet i en rekke undersøkelser i marine områder. Tolkingene kompliseres av at man i naturlige planktonsamfunn som regel har en blanding av arter som kan ha ulike optimale N/P-forhold og at dette forhold er undersøkt eksperimentelt bare for noen få arter. Sikre indikasjoner på næringsbegrensning får man derfor bare ved forholdsvis store avvik fra gjennomsnittlige optimale elementforhold. (Sakshaug et al. 1983, Paasche og Erga 1988).

En ytterligere usikkerhet ved tolking av N/P forhold i alger er interferens fra detritus og andre organismer ved bestemmelse av elementinnholdet i algene. Det er vanskelig å separere alger fra annet partikulært materiale før analyse. Som regel oppkonsentreres algene ved filtrering, noe som fanger opp alt partikulært materiale som er større enn porestørrelsen i filteret. Større zooplankton kan fjernes ved siling, men en fullstendig separasjon av ulike organismegrupper ved størrelsesfraksjonering er ikke mulig.

Vincent (1981a,b) har lansert en metode for identifisering av begrensende næringsstoffer hvor han prøver å unngå de problemer som er nevnt ovenfor ved å se på endringer i planktonets N/P-forhold ved tilsetning av N og P. En økning av N/P-forholdet etter 2 timers inkubering i lys med overskudd av fosfat og ammonium blir tolket som indikasjon på N-begrensning mens en minking tolkes som P-begrensning. En svakhet ved denne fremgangsmåten er at algene i en situasjon hvor det er nær balanse mellom N og P i forhold til algenes behov, har større evne til å akkumulere P enn N, og at dette som regel fører til en minking av N/P-forholdet (indikasjon på P-begrensning). Ved undersøkelser i Oslofjorden 1983-1986 indikerte Vincents metode P-begrensning i ca. 70% av prøvene og N-begrensning i 10% (Källqvist

1987).

Når P-sultede alger får tilgang på fosfat skjer en sterk økning i cellenes ATP-innhold. Dette forhold er benyttet for undersøkelse av P-begrensning av Healy (1979). Alkalin fosfatase er et enzym som initieres ved P-mangel hos alger for å kunne utnytte organiske P-forbindelser. Ikke alle arter har evne til å produsere enzymet. Høy fosfataseaktivitet blir tolket som indikasjon på P-begrensning (Fitzgerald og Nelson 1966, Petterson 1980).

En isotop-teknikk for måling av ammoniumopptak i alger er blitt brukt i Oslofjorden (Paasche og Kristiansen 1982a,b). Metoden ble brukt sammen med andre fysiologiske tester for undersøkelse av næringsbegrensning i 1986 (Paasche og Erga 1988). For å få frem potensiell vekstbegrensning ble vannprøvene inkubert på dekk under kontrollerte betingelser i 24 timer før måling av bl.a. ammoniumopptak, alkalin fosfatase-aktivitet og forhold mellom nitrat-opptak i lys og mørke (se Paasche et al. 1987).

Erfaringene fra bruk av fysiologiske indikatorer på næringsbegrensning i naturlige planktonpopulasjoner har vist at resultatene ikke er så entydige som når undersøkelsene blir foretatt på næringsbegrensede alger i laboratoriekulturer. Det er derfor tilrådelig å benytte flere ulike fysiologiske parametre og foreta en samlet vurdering av resultatene (Paasche et al. 1987).

Samtlige fysiologiske indikatorer på næringsbegrensning er som betegnelsen tilsier knyttet til begrepet fysiologisk næringsbegrensning. Det betyr at de gir utslag når algenes veksthastighet er redusert av tilgangen på N eller P. Fysiologiske indikasjoner på næringsbegrensning er ikke nødvendigvis tilstrekkelig som grunnlag for konklusjoner om systemisk næringsbegrensning. Fysiologiske undersøkelser har vist at marint planteplankton ofte ikke viser tegn på næringsbegrensning (Goldman 1986, Frost 1987 Sakshaug og

Olsen 1986). Det betyr at nærings saltene resirkuleres tilstrekkelig raskt til å balansere algenes vekst. Til tross for at algene i en slik situasjon ikke er fysiologisk næringsbegrenset er det grunn til å regne med at en økt næringsstilførsel til systemet vil resultere i en økning i den biologiske produksjonen, høyere planktonbiomasse og eventuelt endring i arts sammensetningen, d.v.s. en eutrofieringsutvikling (se kap. 2).

3.4. Økosystemeksperimenter

Eksperimentelle undersøkelser, hvor effekter av endring i næringsstilførselen på hele eller avgrensede deler av et økosystem kan studeres over lang tid, kan ventes å gi den mest relevante informasjonen om systemisk næringsbegrensning. Fremgangsmåten er mye benyttet i limniske undersøkelser, hvor også flere hel-innsjøeksperimenter med varierende belastning av N og P er foretatt (Schindler 1975). Hvis skalaen på eksperimentene reduseres, fjerner man seg gradvis fra det naturlige systemet ved at fler og fler av de biogeokjemiske prosessene som bestemmer nærings saltenes tilgjengelighet for algeproduksjon påvirkes eller utelukkes. Hecky og Kilham (1988) deler inn berikningeksperimenter i ulike nivåer i en skala fra enkle bioassays til hel-innsjøeksperimenter og diskuterer utsagnskraften i eksperimenter på ulike nivåer. Et problem er at selv om relevansen i eksperimentet øker med økende skala, motvirkes utsagnskraften av at kontrollen over systemet reduseres. Resultater av storskalige økosystemeksperimenter kan derfor være vanskelige å tolke. Allikevel har hel-innsjøeksperimenter klart demonstrert P's sentrale rolle som systemisk begrensende faktor i ferskvann. Berikningeksperimenter på lavere nivå (fra innhegninger til flaske-bioassays) vil i de fleste ferskvannssystemer gi det samme resultatet, dvs. vise at P er potensielt begrensende for algeproduksjonen) fordi overskuddet av andre næringsstoffer inkludert N som regel er stort. I hel-innsjøeksperimenter er det dessuten vist at N-fiksering kan bidra til at systemet blir

P-begrenset (se kap. 2) selv om tilførslene skulle tilsi N-begrensning (Schindler 1985). Slike forhold vil ikke kunne avdekkes i berikningseksperimenter på lavere nivå.

Mulighetene for å gjennomføre berikningseksperimenter i marine områder er mer begrensede enn i innsjøer, men det fins eksempler på bruk av innhegninger (poser) og dammer for slike undersøkelser. (Nixon et al. 1984, referert i Elmgren (1988), Hecky og Kilham 1988, Caraco et al. 1987, Riemann et al. 1988, Egge et al. 1988). Med tanke på at prosesser som denitrifisering og N-fiksering kan ventes å ha avgjørende betydning for om N eller P er systemisk begrensende i mange marine systemer, er det nødvendig at berikningseksperimentene gjennomføres i en tids-og romskala som tillater at disse prosessene kan gjøre seg gjeldende. Det betyr at eksperimenter i innhegninger kan gi informasjon om hva som er systemisk begrensende i et kort tidsperspektiv (dager, uker), men har begrenset utsagnsverdi i et lengre perspektiv (måned, år).

I marine systemer er storskalige berikningseksperiment vanskeligere å utføre særlig fordi disse som regel er mindre fysisk avgrensede fra omgivende vannmasser enn hva som er tilfelle i innsjøer. I områder hvor en betydelig del av P og N-belastningen kan styres har man imidlertid muligheter til å undersøke hvordan endringer i belastningen påvirker eutrofieringssituasjonen. Et eksempel på slike eksperimenter er eutrofieringsstudiene i Himmerfjärden, beskrevet av Elmgren og Larsson (1987), Elmgren (1988).

I forbindelse med utbygging av renseanlegg i Himmerfjärdsområdet, var det mulig å undersøke effekten av ulike næringssaltbelastninger og N/P-forhold. Bl.a. øket man med hensikt utslippet av P fra renseanlegget et år. Påfølgende år ble kloakkvannsbelastningen øket samtidig som effektiviteten i P-fjerningen ble øket. Dette endret N/P-forholdet i de totale tilførslene til resipienten fra 22 til 35 (vektforhold). Algeutviklingen under ulike belastnings-

forhold og empiriske sammenhenger mellom algebiomasse, N og P, tydet på at primærproduksjonen i området primært er N-begrenset men at økt P-belastning kan føre til oppblomstring av blågrønnalger.

3.5. Næringsstoffbudsjetter

Den måte systemisk begrensning er definert på (se kap. 1) tilsier at hva som er systemisk begrensende næringsstoff sikrest kan vurderes på grunnlag av data for hvor mye næringsstoffer som blir tilført den eufotiske sone. Siden det er akkumulering av biomasse i denne sonen og eksport av biomasse ved sedimentering som har praktiske konsekvenser ved eutrofiering, er resirkulering av næringssalter i den eufotiske sonen i denne forbindelse av underordnet betydning (se kap. 2). Budsjettet må imidlertid omfatte alle tilførsler til produksjonssjiktet i et avgrenset område fra eksterne kilder og ved utveksling med andre vannmasser. Interne prosesser som innebærer tap eller gevinst av næringssalter (denitrifisering, N-fiksering) må også inngå.

Vurdering av næringsbegrensning på grunnlag av næringsstoffbudsjetter er gjort av Smith (1984) og Söderström (1988). Som regel er imidlertid budsjett av denne typen for mer eller mindre åpne marine systemer forbundet med store usikkerheter, bl.a. knyttet til definisjon av volumer og kartlegging av transporter. Flere faktorer som kan være helt avgjørende for utfallet av en analyse av begrensende næringsstoffer, som transporter, denitrifisering og N-fiksering er ofte dårlig kjent. En annen usikkerhetsfaktor er varierende tilgjengelighet av N og P fra ulike kilder (partikulært, løst organisk eller uorganisk).

For å vurdere tiltak mot eutrofiering på lengre sikt er det ikke nok å bare kvantisere tilførselen og omsetning av næringssalter i en gitt situasjon, men en må kunne si noe om sannsynlig utvikling over tid ved en gitt endring i

tilførselen av N og/eller P. I dette arbeidet står matematisk modellutvikling sentralt. Det er et stadig økende behov for bedre modeller. I denne sammenheng står bedre kvalitet på inndata (knyttet til metodiske problem) til modellen sentralt.

4. TILFØRSLER, KILDER OG OMSETNING AV NÆRINGSSTOFFER.

4.1. Aktuelle næringsstoffer.

De klassiske plantenæringsstoffene er N- og P-forbindelser. I marin sammenheng måles disse oftest som nitrat (NO_3), nitritt (NO_2), ammonium (NH_4), urea ($\text{CO}(\text{NH})_2$), total nitrogen (Tot N), ortofosfat (PO_4), og total fosfor (Tot P).

I tillegg er silikat ($\text{Si}(\text{OH})_4$) viktig, fordi dette stoffet er nødvendig for vekst av kiselalger. Spesielt om våren er kiselalgene dominerende i Skagerrak, Kattegat og Nordsjøen.

4.2. Kilder.

Ammonium og urea stammer i regel fra biologisk aktivitet (ekskresjon, faeces, kloakk, jordbruk). I tillegg kan det forekomme i direkte utslipp fra industriell aktivitet. I urensset kommunalt kloakk regner man med at opptil 90% av nitrogen foreligger som ammonium og annet redusert nitrogen.

Nitrat stammer fra dypereliggende vannmasser i fjorder/hav, eller fra land (nedbør, naturlig avrenning, jordbruk). Nitritt er et mellomprodukt i nitrifiserende bakteriers oksydasjon av ammonium og urea til nitrat. I dypereliggende uforurensede, oksygenrike vannmasser forekommer nitrogenet hovedsaklig som nitrat. I uforurensset sjøvann opptrer bare små mengder nitritt. Større forekomster kan være tegn på fersk forurensning.

Fosfor og silisium forekommer stort sett som ortofosfat og silikat. Man regner med at 60-70% av fosforet i urensset kommunal kloakk er ortofosfat. Andre viktige kilder til P-tilførsel er landbruk og forskjellige former for industriutslipp.

Et fjord- eller kystområde vil således motta næringsalter fra en rekke kilder. Et komplett budsjett for tilførsler fra ytre kilder må oftest innholde minst seks bidrag:

- | | |
|------------------------|--------------------------|
| * kommunalt avløpsvann | * avrenning fra utmark |
| * industriutslipp | * bidrag ved utskiftning |
| * jordbruksavrenning | med nærliggende vann- |
| * nedbør | masser |

Av disse kildene kan man oftest anse kommunal kloakk og industriutslipp som konstante over året. De andre kildene kan imidlertid vise store tidsvariasjoner, som må tas i betraktning i en forurensningsvurdering.

Hva bidraget gjennom vannutskiftning angår, så vil erfaringsvis vannutskiftningen og dermed oftest også stofftransporten øke desto nærmere man kommer åpent hav. Videre vil budsjetter for sommerhalvåret som regel vise mindre transporter enn budsjetter for vinterhalvåret. Grunnen er lavere konsentrasjoner av næringsalter og ofte også mindre vannutskiftning om sommeren.

I en vurdering av forurensningsproblem ved nærings-saltutslipp er det nødvendig å ta i betraktning stoffenes biotilgjengelighet. For P har Källqvist og Berge (1989) vist at biotilgjengeligheten kan variere fra ca. 10% (naturlig erosjonsmateriale) til nær 95% (sandfilterrenset kloakk).

Tilgjengeligheten av N fra ulike kilder er mindre kjent. En betydelig andel av N i avrenning fra land er i form av organiske forbindelser, bl.a. humus, som kan anses som ikke tilgjengelig i det tidsperspektiv som er aktuelt i de fleste vannmasser. Stigebrandt og Wulff (1987) anslår denne andelen til 15% av den totale N tilførselen til Østersjøen.

5. N-ELLER P-BEGRENSNING I MARINT MILJØ?

5.1. En generell drøftelse.

Tilgangen på nitrogen (N) og fosfor (P) er av fundamental betydning for all algevekst (for diatomeer også silikat). En generell oppfatning er at P er begrensende/potensielt begrensende i naturlig rent ferskvann og at N er begrensende/potensielt begrensende i naturlig rent havvann. Det er i denne sammenheng viktig å presisere om det gjelder fysiologisk vekstbegrensning på cellenivå eller biomassebegrensning på økosystemnivå (se kap. 2). Det andre problemet i kystnære områder er variasjon i ferskvannsinnblanding både i tid og rom. Sett i relasjon til den klassiske oppfatningen av begrepet næringsbegrensning kan dette resultere i varierende N- og P-begrensning. Det relative forholdet mellom N og P i tilførselene til kystnære områder er også avgjørende m.h.p. N eller P begrensning i systemet. I følge den internasjonale litteraturen er det for marine områder en rekke eksempler på N-begrensning så vel som P-begrensning (se Larsson 1988). I følge Larsson (1988) er ensidig fokusering på N som mest vekstbegrensende faktor i svenske kyst- og havområder like uheldig som ensidig fokusering på P. Han understreker betydningen av det relative forholdet mellom N og P i næringstilførselene sammenlignet med algenes behov når en skal avgjøre hva som er begrensende.

Det øyeblikksbildet vi observerer av organismer og kjemiske parametre, er gjerne resultat av en utvikling som går uker tilbake i tid. Årsaken til en eutrofiutvikling, ofte karakterisert av masseoppblomstring av en planteplanktonart, er derfor gjerne ikke å finne i øyeblikkssituasjonen.

For uforurenset dypvann eller vintervann ligger nitrat-N/fosfat-P-forholdet gjerne rundt 15-18 (atom/atom) som er like i nærheten av "Redfield ratio" på 16 (atom/atom)

(Olsen og Jensen, 1989). Skandinavisk ferskvann er svært fattig på P og rikt på N, noe som resulterer i et svært høyt N/P- forhold, ofte over 100 (atom/atom). Ubehandlet husholdningskloakk derimot har et forholdsvis lavt N/P-forhold, nyere estimerer ligger rundt 13 - 14 (Vråle 1987). Nyere målinger i innløpet til renseanlegg gir N:P-forhold i området 11 - 15 (atom/atom) (Rosland og Stene-Johansen 1989). Følgelig kan man få frem ganske varierte N/P-forhold når sjøvann, ferskvann og kloakkvann blandes, fra 100:1 ned mot Redfield-forholdet eller litt lavere.

For Oslofjorden fant Paasche og Erga (1988) at det partikulære N/P-forholdet varierte mellom 6 og 24 (atom/atom) i de øvre vannlag (2-4 m) gjennom året under skiftende næringsbetingelser. Det partikulære N/P-forholdet for planktonalger som vokser under optimale næringsforhold i norske farvann er funnet å variere mellom 8 og 27 (atom/atom) (Sakshaug og Olsen 1986). I overensstemmelse med dette er diatomeen Skeletonema costatum funnet å ha et N/P-optimum på ca. 8 (atom/atom), mens dinoflagellaten Amphidinium carteri har et N/P-optimum på ca. 20 (Sakshaug og Olsen 1986). Dette tyder på store artsforskjeller når det gjelder N/P-optima. I middel er der imidlertid funnet et N/P-forhold (atom/atom) tett innpå Redfield forholdet på 16 (Sakshaug et al. 1983, Sakshaug og Olsen 1986). Dersom en oppblomstring starter med en næringstilførsel av N og P som svarer til Redfield forholdet vil derfor alger med lave N/P-optima føle miljøet som P-begrenset, mens arter med høye N/P-optima vil føle miljøet som Nbegrenset (Sakshaug og Olsen 1986). Et N/P-forhold høyere enn 20 (atom/atom) kan sammen med høye C/P-forhold (>200) (atom/atom) tyde på P-begrensning.

N-begrensning indikeres av lave N/P-forhold (< 8) (atom/atom) og relativt høye C/N-forhold (>10) (Paasche et al. 1989). Siden planteplanktonet består av en blanding arter, gjerne med ulike N- og P-krav, kan man i en og samme vannprøve finne arter som er enten fysiologisk N-

eller P-begrenset. Slike situasjoner oppstår gjerne på slutten av en oppblomstring (Sakshaug og Olsen 1986), men de varer sjelden lenge. Mer vanlig kan man tenke seg at et fjordsystem er systemisk næringsbegrenset uten at planktonalgene fremviser noen tegn på fysiologisk næringsbegrensning. En kjensgjerning som bør fremheves i denne sammenheng, er evnen som noen planktonalger har til å lagre næringsalter i såkalte "N- og P-pools". Dette gjør at de kan fortsette å vokse i kortere perioder med N- eller P-mangel.

I Oslofjorden er urea dessuten funnet å representere en ikke uvesentlig N-kilde. Kristiansen (1983) fant således at urea stod for 0-53% (middel 19%) av summen av ammonium, nitrat og urea opptaket i perioden april til oktober.

I eutrofisammenheng kan også N:P:Si-forholdene være av betydning. Ved balanse mellom disse vil gjerne diatomeene, være dominerende (Egge et al. 1988).

Tilstedeværelsen av Si er derfor en nødvendig, men ikke tilstrekkelig betingelse for at kiselalgene skal blomstre. Mange arter innen denne gruppen inngår som viktige komponenter i det marine og limniske økosystem, i det de er viktige som fôr til dyreplankton. Til nå har masseoppblomstringer av kiselalger som følge av økt eutrofiering vært regnet som harmløse, men fra vestkysten av Canada er det nylig rapportert om fiskedød på grunn av dette. I et tilfellet var det Chaetoceros convolutus som forårsaket problemene, ikke ved å være giftige, men ved å skade gjelleepitelet på fisken (Olsen, 1988). I et annet tilfelle er det beskrevet en giftig variant av Nitzschia pungens (Subba Rao et al. 1988).

Der er også delte meninger om man kan definere et kystområde som et "steady state" system m.h.p. algevekst (se kap. 2). Avgjørende i denne sammenheng er skalastørrelse både i tid og rom. Under stabile hydrografiske forhold, noe en

gjerne har i sommerhalvåret, kan det i storskala være riktig å betegne systemet for å være i en tilstand av "steady state". Dette forutsetter i overordnet betydning balanse mellom tilgang og forbruk av næringsalter. I et slikt system er regenerering av både N- og P-næringsalter ved ekskresjon fra heterotroft mikroplankton av stor betydning (Glibert 1988). Dette foregår gjerne på mindre skala innen "steady state" systemet og kan ofte betegnes som "non-steady state" prosesser. På andre årstider med ustabile hydrografiske forhold kan en derimot snakke om "non-steady state" systemer selv i stor skala (Platt et al. 1989). Slike situasjoner er preget av omfattende vannutskiftninger/tilførsler der vannmasser med andre N- og P-karakteristika introduseres til området. Eksempelvis tyder langtidsserier av N, P og Si for Østersjøen på at systemet er langt fra en "steady state" tilstand (Wulff og Rahm 1988).

I følge den klassiske oppfatningen av total N og P omsetning har N en overveiende biologisk styrt syklus, mens P har en mer geologisk syklus (Söderström 1988). I N regenereringsprosessen kan en del N gå tapt ved denitrifikasjon i eller nært bunnsedimentet eller i forbindelse med oksygenfrie soner i partikulært materiale i vannmassen (Larsson 1988). På bakgrunn av flere undersøkelser konkluderer Seitzinger (1988) med at denitrifiseringen forutsetter at oksygenkonsentrasjonen er mindre enn ca. 0.2 mg/l. Dette stemmer også med konklusjonene i Nielsen et al. (1989) og Christensen et al. (1989), selv om den siste referansen også viser et eksempel på at det kan skje denitrifisering også ved ca. 1 mg O₂/l.

N-tapet kan tenkes kompensert ved N₂-fiksering (Smith 1984, Söderström 1988). Denne mekanismen er påvist i ferskvann ved hel-innsjøeksperimenter (Schindler 1985). Den sparsomme forekomsten av N-fikserende organismer (blågrønnalger) i de fleste marine områder og estuarer tyder imidlertid på at N-fiksering her har lite omfang (Howarth

et al. 1988a). Dette kan tolkes som at andre faktorer enn N er begrensende for fyttoplanktonproduksjonen i marint miljø (Capone og Carpenter 1982). En alternativ forklaring er at forholdene for N-fiksering er mindre gunstige i marint miljø enn i ferskvann. Det høye innholdet av sulfat i sjøvann vil f.eks. redusere tilgjengeligheten av molybden, som er et nødvendig spor-metall for fiksering av N (Howarth og Cole 1985). Andre faktorer som kan tenkes å begrense N-fikseringen i marint miljø er lav tilgang på jern og høy turbulens (Howarth et al. 1988b).

For marine områder der det foregår denitrifikasjon av betydning, impliserer dette at N₂-fiksering ikke kan kompensere for N-tapet gjennom denitrifikasjon og dermed at de er N begrenset. Dette er i overenstemmelse med Larsson (1988) som hevder at selv for Østersjøen er ikke N₂-fikseringen tilstrekkelig til å kompensere for tapet ved denitrifisering. I Laholmsbukten konkluderte Graneli et al. (1986) med at N₂-fiksering ikke var av noen betydning.

Det er også mye som tyder på at tilgjengelige P kilder og P regenerering er langt mer variert enn tidligere antatt. Således hevder Smith et al. (1985) at det finnes langt flere oppløste og tilgjengelige P forbindelser enn ortofosfat (eks. nukleotiden) og at disse resirkuleres svært hurtig i vannmassene. Harris (1986) understreker den økologiske betydningen av at P regenereres hurtigere enn N. Betydningen av en hurtig regenererbar "pool" av oppløst organisk P må heller ikke undervurderes som P kilde for planteplanktonvekst (Orrett og Karl 1987).

Tabell 1 viser den relative andelen (%) av uorganisk oppløst N og P i forhold til totalfraksjonen for vintersituasjonen for Østersjøen og Indre Oslofjord.

Tabell 1. Uorganisk oppløst N og P som andel av total konsentrasjon om vinteren

Område	Kilde	N	P
Østersjøen	(Wulf og Rahm 1988)	20%	75%
Askø	(Bernes 1988)	30%	75%
Laholmsbukta	(Graneli <u>et al.</u> 1986)	40%	60%
Indre Oslofjord	(Magnusson <u>et al.</u> 1988)	70%	90%

Oslofjord skiller seg her ut med sin høye andel av uorganisk N og P. Lav uorganisk andel kan indikere større betydning av organisk N og P som næringskilde. Om sommeren vil betydningen av den organiske andelen øke.

Det er stor usikkerhet om hvordan de uidentifiserte oppløste fraksjonene inngår i den biologiske omsetningen og tilgjengeligheten av den. Dette gjør det vanskelig å bruke målte reserver av oppløst uorganisk N og P av (DIN og DIP) direkte som mål på tilgjengelig mengde næring i løpet av en produksjonssesong (Howarth 1988).

Et viktig poeng ved undersøkelsen i Oslofjorden (Paasche og Erga 1988, Paasche et al. 1989) er at fysiologisk P-mangel også kan forekomme i vannmasser med høy salinitet og ikke nødvendigvis knyttet til brakkvannsområder. Det samme er blitt bekreftet av Sakshaug og Olsen (1986). Samtidig blir det hevdet at en ikke har tilstrekkelig bevis for at N-begrensning av planteplankton vekst forekommer i havet (Harris 1986, samt referanser i denne). Hva tidsvariasjoner i næringsbegrensning angår, viste undersøkelser i indre Oslofjord overveiende P-begrensning om sommeren og høsten 1986 og 1987, men med kortere perioder med N-begrensning om våren og sommeren 1986. I 1988 var N og P mer likt begrensende (Paasche et al. 1989).

Howarth (1988) mener at marine systemer tenderer mot N-begrensning, men at det også kan være P-begrensning i noen områder. Han tilrår å redusere N ut fra den begrensede forståelse vi har idag, men mener at det også er fornuftig å redusere P, fordi det kan være primært begrensende i noen områder og sekundært begrensende i mange områder.

I følge Hecky og Kilham (1988) er det i marine områder bare svake tegn til klar fysiologisk begrensning av primærproduksjonen.

Smith (1984) fremholder den relative betydningen av advective transporter og biokjemiske prosesser for tilgangen på næringssalter. Dette blir belyst med budsjetter for noen avgrensede og spesielle marine områder. Han konkluderer med at de biokjemiske prosessene (N-fiksering) kan bringe til veie tilstrekkelig med N i områder hvor den hydrografiske utvekslingen er liten og at P derved blir systemisk begrensende. I systemer med liten oppholdstid vil de biokjemiske prosessene i mindre grad kunne påvirke N/P-forholdet. N-fikseringens betydning som regulerende faktor for N/P-tilgangen blir derfor mindre i estuarer med rask vannutskifting enn i innsjøer med lang oppholdstid (Schindler 1981).

Beregninger av N-budsjett i global målestokk tyder i følge McElroy (1983) på at N er begrensende for marin produksjon innenfor en tidsramme på 10^4 år. Kun i et lengre tidsperspektiv får P betydning.

Smith og Hollibaugh (1989) mener at N-syklusen er karbonkontrollert, dvs. bestemt av produksjon og oksidasjon av organisk materiale. N-fiksering og denitrifisering representerer to negative "feed-back loops" som styres av karbonmetabolismen. De mener således at den tilsynelatende N-begrensningen i kystområder skyldes at disse ofte er netto heterotrofe og at denitrifiseringen derfor har større omfang enn N-fikseringen. En konsekvens av dette er

at endringer i ekstern N-belastning bare vil få lokale, små effekter på den mye større, internt drevne N-syklusen og en ubetydelig effekt på C-syklusen. Smith og Hollibaugh (1989) konkluderer med at denne teorien må testes før den legges til grunn for tiltak mot eutrofiering, men mener at reduksjon av N-tilførselen alene antagelig er en enda mer usikker tiltaksstrategi.

5.2. Vurdering av N- og P-begrensning i Svenske kystfarvann med bakgrunn i publiserte arbeider.

Ifølge Söderström (1989) er N:P-forholdet i tilførslene til svenske kystfarvann høyt i forhold til det som er optimalt for algevekst. Tilførsler oppgitt i Söderströms rapport (1988) og i andre kilder kan oppsummeres som vist i tabell 2. Her må det understrekes at det er totaltilførsler som er oppgitt, og at biotilgjengelighet ikke er tatt i betraktning bortsett fra at Söderström har tatt hensyn til en humusandel for N.

De fleste algefysiologiske data tilsier at dette skulle bety sannsynlig N-overskudd. De laveste N:P-forholdene kunne muligens tilsvare tilnærmet N:P-balanse, avhengig av arts-sammensetning og vekstforhold hos fyttoplanktonet (Terry et al. 1985, Sakshaug og Olsen 1986).

Tabell 2. Tilførsler av total-N og total-P til Svenske kystfarvann.

Lokalitet	Enhet	N	P	N:P (vekt)	N:P (atom)
Østersjøen (Söderström 1988) (inkl. nedfall, eksl. humus 300)	1000t/år	900	80	11	25
Laholms bukt (Söderström 1988) (Rydberg og Sundberg 1986)	g/s g/s	130 158	3.5 4.7	37 34	82 74
Gøteborgs skjærgård (Söderström 1988, fig. 13)	mg/s	200220	14080	14	31
Byfjorden vår 1973	mg/m ² /dag	165	8	21	46
sommer 1973	"	120	6	20	44
juli 1986 (Söderström 1988)	"	120	4	30	66

Larsson (1988), derimot, hevder at planteplankton-veksten i Østersjøens hovedbasseng, Kattegat og Skagerrak er N-begrenset, mens Bottenviken er P-begrenset og Bottenhavet inntar en mellomstilling.

Svenske kystfarvann er preget av store saltholdighets-variasjoner som omfatter alt fra de sterkt ferskvanns-innfluerte områdene i Bottenviken til de mer marine områder på nordvestkysten. I mange områder kan det også forekomme store årstidsvariasjoner i tilførsler av N og P. Ut fra det som er sagt ovenfor skulle dette tilsi store variasjoner i tid og rom for forholdet mellom tilgjengelig N og P. I følge Larsson (1988) er således Bottenviken preget av svært høye forhold mellom uorganisk N og P, mens selve Østersjø-bassenget, Øresund og Kattegat er preget av lave. For de nordre delene av Kattegat og Skagerrakkysten må heller ikke tilførsler fra sørlige Nordsjøen undervurderes. Et

eksempel på dette er oppblomstringen av Chrysochromulina polylepis i Skagerrak/Kattegat i mai - juni 1988. Store vannmengder med et høyt N/P-forhold ble her periodevis transportert nordover fra Tyskebukten og inn i Skagerrak/Kattegat (Dahl et al. 1988, Aksnes et al. 1989, Edvardsen et al. 1989). I disse vannmassene foregikk oppblomstring av C. polylepis. Graden av giftigheten av C. polylepis er eksperimentalt påvist å ha sammenheng med P-mangel (Edvardsen et al. 1989).

Det høye forholdstallet mellom N og P i tilførslene gjenfinnes i overflatelaget i svenske kystfarvann, hvor en kan ha total nitrogen (Tot N):total fosfor (Tot P)-forhold fra 25 opp til 50 på atom-basis. Dersom N og P inngikk i like stor grad i omsetningen skulle algefysiologiske data tilsi at en hadde N-overskudd, eller omtrent N:P-balanse, litt avhengig av vekstforhold hos fyttoplanktonet.

Spørsmålet er om de totale tilførslene er et riktig mål på den mengde næringsstoff som er reelt tilgjengelig for algevekst innenfor aktuell tidsskala for de forskjellige områder. Ifølge Stigebrandt og Wulff (1987) er ca. 150.000 tonn N/år av tilførslene bundet i stabile humusforbindelser. Wulff og Rahm (1988) mener derfor at høye Tot N:Tot P forhold i Østersjøen ikke er noen indikasjon på P-begrensning. For Østersjøen har Söderström tatt hensyn til humus ved å anta at 25% av anslåtte totaltilførsler av N på 1200.000 tonn/år er humus, og han holder det utenfor budsjettet.

Söderström tar som utgangspunkt at svenske kystfarvann er karakterisert av lave forhold mellom uorganisk N og P som følge av en omfattende denitrifisering, en biologisk prosess som han hevder styres av P tilførselen. Et potensielt N underskudd unngås i følge Söderström ved at N₂ fiksering kompensere for N tapet ved denitrifiseringen. Larsson (1988) hevder med utgangspunkt i N budsjett for Østersjøen at denitrifikasjonskapasiteten er langt høyere

enn N_2 fikseringskapasiteten. Dette tilsier derfor at Østersjøen som regel er N begrenset (unntaket er oppblomstringer av N_2 fikserende blågrønnalger), noe han også mener kan påvises eksperimentelt. Det må her tas forbehold om metodiske svakheter og lokale forskjeller. For Østersjøen er det også en fare for at svært høye tilførsler av organisk materiale og næringssalter kan føre til at N akkumulerer som ammonium istedenfor å forsvinne ved denitrifikasjon (Rønner 1985). For den svenske vestkysten er skjevheten mellom denitrifikasjonskapasitet og N_2 fikseringskapasitet enda større. Det er grunn til å understreke at et område som i dag er karakterisert som N eller P begrenset, eller er tilnærmet i balanse med hensyn på behovet for N og P, ved ensidig fjerning av ett av stoffene, lett kan drives til å bli det motsatte av hva som er tilfellet idag (Larsson 1988). Hvordan dette vil slå ut avhenger av hvordan prosessene reguleres av ubalanse i N:P-forholdet.

5.2.1. Østersjøen.

Det synes ikke å være uenighet om at N-fiksering og denitrifisering spiller en vesentlig rolle i omsetningen av N i Østersjøen.

Söderströms budsjett for N er i hovedsak i overenstemmelse med Rønners budsjett i det som er hovedsaken: ca. 50% av tilførslene av N fjernes ved denitrifisering.

I budsjettet til Söderström er det tatt med brutto omsetning av biologisk materiale, presentert med endel ledd som egentlig ikke er nødvendig for å vise hovedsaken, nemlig at det ser ut til å foregå en stor denitrifisering i Østersjøen. Ifølge Wulff og Rahm (1988) er innholdet av N og P nokså konstant gjennom året.

Tilførslene til Østersjøen er beregnet av Larsson et al. (1985). Totalt anslås at det tilføres Østersjøen 1200.000

tonn N/år, og ca. 80.000 tonn P/år. Noe av N-tilførslene er tungt nedbrytbare humusforbindelser og skal antagelig ikke regnes med. Stigebrandt og Wulff (1987) anslår at det gjelder 15%, mens Söderström trekker fra det dobbelte i sitt budsjett for Østersjøen. Hvis vi også i første omgang trekker fra N-fiksering, som inngår i de estimerte tilførsler med 134.000 tonn N/år, kan det antas at Østersjøens netto tilførsel er 850.000 - 1000.000 tonn N/år (landavrenning og atmosfærisk nedfall). Det gir et N:P-forhold i tilførslene som i utgangspunktet er 25-30 (atom/atom), hvis vi antar at alt P er tilgjengelig.

Dette skulle tilsi overveiende P-begrensning av primærproduksjonen, unntatt muligens i perioder med stagnert vekst og høyt optimalt N/P-forhold i algene (Terry et al. 1985).

Vannmassene i Østersjøen har en oppholdstid på ca. 25 år (Wulff og Stigebrandt 1987). Det betyr at omsetningen i Østersjøen har avgjørende innvirkning på næringsstoffbegrensningen.

Rønner (1985) har satt opp et N-budsjett for Østersjøens hovedbasseng med Finskebukta. I dette budsjettet inngår denitrifisering under 60 meters dyp, estimert til 470.000 tonn/år. Estimater er gjort uavhengig av selve budsjettet, ut fra data om nitrat og salinitet i dypvannet, men med kvalitativ støtte i målinger. Det anslås at ca. 80% av denitrifiseringen skjer i sedimentet.

Dette estimatet for denitrifisering i dypvannet er brukt i budsjetter for N og P, satt opp av Larsson et al. (1985) og Söderström (1988). Budsjettene er like i hovedtrekk, og bygger også ellers delvis på de samme opplysningene. Budsjettene er imidlertid ikke helt sammenlignbare: Rønner setter opp budsjett bare for Østersjøens hovedbasseng med Finskebukta, mens Larsson et al. har satt opp budsjett for hele Østersjøen. Söderström har som nevnt holdt en antatt andel humus-fraksjon utenfor budsjettet.

De ulike budsjettene for Østersjøen er sammenlignet i tabell 3. Vi vil ikke drøfte disse budsjettene i detalj, men bemerker bare at den noe ukritiske bruk av Redfields N:P-forhold for brutto organisk omsetning i Söderströms budsjett ikke er vesentlig for resultatet. Når det gjelder netto-omsetningen kan det imidlertid være vesentlige feilkilder forbundet med å bruke Redfields forholdstall i alle prosesser. Det innebærer bl.a. at det ikke er tatt hensyn til den store fraksjonen "organisk oppløst" N, eller til at en kan ha større resirkulering av P i produksjonslaget, og at en dessuten må regne med store artsvariasjoner i N:P-forhold for planteplanktonet. Forøvrig er antagelig alle budsjettene forbundet med store usikkerheter.

Tabell 3. En sammenligning av ulike stoffbudsjetter for Østersjøen. (Alle tall i 1000 tonn/år)

	Söderström (1989)		Larsson et al. (1985) (Hele Østersjøen inkl .Bottenviken)		Rønner (1985) (Østersjøens hovedbasseng)
	N	P	N	P	N
Tilførsel fra land	80	900	71.4	738	617
Atmosfærisk nedfall	(inkl. over)		5.5	322	252
Nitrogenfiksering	(inkl. over)			134	130
Denitrifisering	>60m	-470		-470	-470
Frigivelse av N ₂ O					-23
Sedimentering	-50	-60	-24	-60	-59
Fisking			-3		-30
Transport ut	-15	-140	-1.5	-110	-100
Akkumulering	-15	- 55	-15	-10	-100
SUM tilførsler	80	900	76.9	1194	999
SUM forbruk:	-80	-725	-43.5	-770	-752
Rest:		-175	-33.4	-424	-247

Alle budsjettene gir et restledd for N, et uforklart N-tap i størrelsesorden 200-400.000 tonn/år. Söderström (1989) får det laveste estimatet, 175.000 tonn/år for hele Østersjøen, kanskje fordi N i humusforbindelser er holdt

utenfor tilførslene, men ikke i uttransporten. Larsson et al. (1985) estimerer et tap på 425.000 tonn/år for hele Østersjøen, mens Rønner (1985) får et mindre tall, 250.000 tonn/år, for Østersjøens hovedbasseng inkl. Finskebukta. Det antas at tapet kan forklares med denitrifisering i sedimenter over haloklinen (Rønner 1985, Larson et al. 1985), eventuelt også i vannfasen (Söderström 1989).

Det er altså mulig at denitrifisering fjerner minst 50%, og kanskje 70-90% av lett tilgjengelige N-tilførsler til Østersjøen.

Data i Wulff og Rahm (1988) viser at totalt N:P-forhold i Østersjøens hovedbasseng ligger rundt 20 (atom:atom), men forholdet mellom uorganisk N:P om vinteren er langt lavere, med verdier rundt 6-7 (atom:atom) (Wulff og Rahm 1988). Det kan bety at det meste av nitrogenet finnes som tungt tilgjengelige organiske forbindelser (bl.a. humus), fordi dette er akkumulert i forhold til den biotilgjengelige fraksjonen, som fjernes ved denitrifisering og sedimentering. Ifølge Wulff og Rahm (1988) er en stor del av nitrogenet i Østersjøen slike forbindelser, men de oppgir ikke tall.

Det er derfor ikke urimelig at det finnes tegn til fysiologisk N-begrensning i Østersjøens hovedvannmasser, til tross for de store tilførslene av nitrogen.

I budsjettene inngår N-fiksering estimert til 130.000 tonn N/år i Østersjøens hovedbasseng (Rønner 1985), der det antas å være N-begrensning. I Bottenviken og Bottenhavet og i Finskebukta er det ikke regnet med noe vesentlig N-fiksering (Larsson et al. 1985), her er det tegn til P-begrensning av veksten eller balanse mellom N og P (Larsson 1988).

Det ser altså ut til at tilførslene fra land til Østersjøen har et stort N-overskudd, selv om vi tar hensyn til at N

og P ikke er tilgjengelig i samme grad. Denitrifisering gjør at N blir resirkulert i mye mindre grad enn P, slik at det totalt blir et underskudd av N tilgjengelig i vannmassene, og fytonplanktonet viser tegn til N-begrensning. N-fiksering ser ut til delvis å motvirke dette underskuddet, men i dagens situasjon er N-fikseringen ikke stor nok til å veie opp tapet ved denitrifisering, og antagelig heller ikke stort nok til å opprettholde N/P-balanse i vannmassene (Larsson 1988).

Ut fra dette er det fristende å trekke den slutning at en i Østersjøen ikke kan betrakte P som den faktor som styrer omsetningen (Larsson 1988). Dette er imidlertid ikke uten videre gitt.

Det praktiske spørsmålet om næringsbegrensning er knyttet til endringer, enten det gjelder faren for en forverring eller muligheten for forbedringer. Da er det ikke tilstrekkelig å se på hvor store de forskjellige prosessene er i dagens situasjon. Det avgjørende er hva som regulerer prosessene, og hvilket potensiale de forskjellige prosessene har for å omstille seg etter skiftende ytre forhold.

Når det gjelder det konkrete spørsmålet om N vs. P som kontrollerende faktor, er det avgjørende om denitrifiseringen og N-fikseringen styres av hhv. overskudd eller underskudd av N.

De indikasjoner Söderström har funnet på denitrifisering i vannmassene i svenske farvann, ut fra variasjon i nitrat, nitritt og ammoniumkonsentrasjoner over tid, gjelder vannmasser med lavt oksygeninnhold, altså vannmasser dominert av nedbrytningsprosesser, og adskilt fra primærproduksjonen. Söderström har ikke påvist pålitelige tegn til denitrifikasjon i selve produksjonslaget, og derfor heller ikke at denitrifiseringen kan fjerne et nitratoverskudd direkte. Et forsøk på å påvise slik denitrifisering ved budsjettberegninger på utløpet av Göta älv

inneholder etter vår vurdering for store usikkerheter. For nærmere vurdering se avsnitt 5.2.4.

Ifølge økosystemmodellforsøk (Seitzinger og Nixon 1985) ser det ut til at denitrifiseringen i sedimenter under oksygenmettet vann varierer relativt langsomt med varierende primærproduksjon. Dette gjaldt ved konstant forhold mellom N og P tilførsler, og viste derfor ikke hvordan N/P-balansen påvirker denitrifiseringen. Imidlertid var nitrifiseringen større enn denitrifiseringen, unntatt ved ekstremt store belastninger ($4000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$), slik at det ikke var overskudds-nitrat i vannmassen som ble fjernet, men N som allerede hadde sedimentert ut som organisk stoff.

Flere danske undersøkelser viser at en kan få denitrifisering av nitrat som diffunderer inn i sedimentet fra oksygenholdig vann, iallfall når nitrat-konsentrasjonene er like høye eller høyere enn O_2 -konsentrasjonene i vannet (μM) (Nielsen et al. 1987, Christensen og Sørensen 1988, Christensen et al. 1989, Revsbech et al. 1989).

Både Rønner (1985) og Söderström (1988) nevner resultater som tyder på at denitrifiseringen kan minske ved sterk organisk belastning, og at en da kan få omdanning av nitrat til ammonium istedet.

En konklusjon kan bli at denitrifisering ute i resipienten mest sannsynlig er knyttet til nedbrytning av organisk materiale, adskilt fra produksjonssonen, og derfor neppe tar seg av et overskudd av nitrat i produksjonslaget. Hvis produksjonen er styrt av P, kan en isåfall vente at denitrifiseringen er omtrent konstant, uavhengig av tilførslene av N, den kan til og med minske med økende produksjon. Er produksjonen styrt av N, kan denitrifiseringen variere proporsjonalt med tilførslene, eller svakere. Det betyr at denitrifiseringen kan bidra til at N:P-forholdet i resipienten forskyves raskere enn det endringene i

N:P-forholdet i tilførselene tilsier, og derved forsterke virkningen av N-reduksjoner dersom det først er begrensende. Imidlertid kan det tenkes at nitrat fjernes ved denitrifiseringen i estuarsonen i elveutløp der vannet får god kontakt med sedimenter (Kunishi 1988). Jeppesen og Thyssen (1987) konkluderer med at denitrifisering i elver kan redusere transporten av nitrat med 10-30% om sommeren i Danmark, selv om tapet på årsbasis er ubetydelig (2%).

N-fikseringen kan i større grad variere med N:P-forholdet, og kan derfor bidra til å regulere systemet i retning av N:P-balanse, og derved minske virkningen av reduserte N-utslipp.

Söderström viser fra Stockholms skjærgård resultater (Brattberg 1980) som antyder at N-fikseringen varierer progressivt med P-tilførselen i dette området. Det kan altså se ut til at P-overskudd kan gi en rask økning i N-fikseringen. Larsson (1988) nevner en hypotese av Doremus (1982) om at N-fikseringen utløses av en viss terskelkonsentrasjon for fosfat. Selv om det innebærer at et N-underskudd ikke kan kompenseres fullt ut (Larsson 1988), så utelukker ikke det at N-fikseringen kan virke stabiliserende på N:P-forholdet på en slik måte at P i virkeligheten blir den regulerende faktor. Det vil være tilstrekkelig at N-fikseringen varierer så raskt med P-overskuddet at N-underskuddet holdes innenfor en viss grense. Isåfall kan en tenke seg at økosystemet stilles inn på et visst kronisk N-underskudd, slik at N blir fysiologisk begrensende, mens det er P som bestemmer produksjonen.

I Østersjøen er N-fikseringen anslått til 130.000 tonn N/år. Av de totale tilførselene, eksklusivt humus, på ca. 1000.000 tonn N/år er det anslått at 160-200.000 tonn/år sedimenter permanent, eller transporteres ut, mens 100-200.000 tonn/år akkumuleres i vannfasen. Resten antas fjernet ved denitrifisering. Hvis det er slik at denitri-

fiseringen varierer lite med endret N-belastning, som antydnet av forsøkene til Seitzinger og Nixon (1985), vil endringer i N-fikseringen hovedsakelig gi endringer i akkumulering, uttransport og sedimentering. Bare en mindre del av det som tilføres ved økt N-fiksering vil da gå tapt igjen ved denitrifisering. I såfall kan det tenkes at N-fikseringen i dagens situasjon kan bidra med opptil 30-50% av den totale akkumulering, uttransport og sedimentering anslått til 260-400.000 tonn/år.

Det er derfor ikke utenkelig at dagens nivå for N-fikseringen er vesentlig for at N-akkumuleringen skal holde følge med akkumuleringen av P, og at minsket N-utslipp i stor grad kan kompenseres av økt N-fiksering. Isåfall vil reduksjoner i P-tilførslene være det som mest effektivt vil styre primærproduksjonen på lang sikt.

5.2.3. Laholmsbukta

I Kattegat er det et forholdsvis lavt forholdstall DIN:DIP gjennom det meste av produksjonssesongen, med verdier fra 7 til 2.5 (atom:atom) i perioden mai til oktober. I Laholmsbukta er forholdet omtrent det samme i denne perioden, det varierer mellom 8.5 og 2.5 fra mai til oktober. Minimumsverdier på 2.5-5 nås i perioden juli-oktober.

Graneli et al. (1986) ser disse lave verdiene som et mulig tegn på fysiologisk N-begrensning. Det synes imidlertid usikkert hvor stor vekt en kan legge på dataene som grunnlag for en slik konklusjon.

For det første er det lave DIN:DIP-forholdet om sommeren usikkert bestemt, fordi N-konsentrasjonene ligger nær sin analytiske deteksjonsgrense (Graneli et al. 1986).

Absoluttverdier for både DIN og DIP er så lave at begge godt kan være begrensende, for mesteparten av produksjons-

sesongen. Når data for Laholmsbukta sammenlignes med kriteriene i Paasche et al. (1989) ser det ut til at P kan være begrensende fra mars til august/september ($<0.1 \mu\text{M}$), og N fra mars/april til oktober ($<1 \mu\text{M}$). Når en tar hensyn til at det i naturen skjer stadige skiftninger mellom ulike fytoplanktonarter med ulikt opptak og ulikt krav til N og P, og også skiftninger mht. beitetrykk, er det vanskelig å trekke konklusjoner om fysiologisk begrensning ut fra fluktuasjoner i DIN:DIP-forhold ved så lave konsentrasjoner. Dessuten er det ikke selvsagt at alt det som måles som uorganisk N og P er tilgjengelig. Det er også usikkert hvilken rolle organisk oppløst N og P spiller kvantitativt. Det gjør det ennå vanskeligere å trekke slutninger ut fra lave konsentrasjoner av DIN og DIP, ut over at begge næringsstoffer kan tenkes å være begrensende.

Graneli et al. (1986) refererer Forsberg et al. (1978) som opererer med uorganisk N/P-forhold på 11-27 (atom) som overgangsområde mellom N og P-begrensning, og Chiaudani og Vighi (1974) som har funnet et overgangsområde på DIN:DIP= 5 til 10 (vekt), dvs. 11-22 (atom) for ferskvann. I begge disse tilfellene dreier det seg om bio-assays med enarts kulturer, og med filtrert vann.

Hvis vi går ut fra uorganisk N:P-forhold om vinteren, slik vi bør gjøre for å anvende kriteriene til Forsberg et al. (1978) og Chiaudani og Vighi (1974), ligger N:P-forholdet i Laholmsbukta i overgangsområdet. Det er også høyere enn partikulært N:P ifølge Sahlsten et al. (1988). Det tyder ikke på N-begrensning i tilførselene.

Et annet usikkerhetsmoment er hvordan oppløste organiske forbindelser inngår i omsetningen. Ifølge Sahlsten et al. (1988) er innholdet av oppløst organisk N (DON) i Laholmsbukta omtrent konstant, 12-14 μM , i perioden mars til september. For januar-februar kan en beregne en konsentrasjon på 14-15 μM som forskjell mellom total-N og summen av partikulært (1 μM) og uorganisk N, ut fra data i Granéli et

al. (1986). Samme beregning for sommeren gir et anslag på 15-20 μM , altså 3-5 μM høyere enn de direkte målingene av DON. Innholdet av DON (inkludert humus) utgjør altså 50-90% av total N-konsentrasjon, 2.5-7 ganger mer enn innholdet av partikulært N, og opp til 50 ganger mer enn innholdet av uorganisk N. Det er derfor tilstrekkelig at det inngår i omsetningen bare med en liten del, eller med forholdsvis langsom omsetning, for at det skal spille en vesentlig rolle.

Omfattende forsøk på å påvise P-begrensning ved hjelp av APA (alkalin fosfatase aktivitet) har gitt negativt resultat (Nyman og Granéli 1983). Bare tilsetning av ellevann med høyt N-innhold ga økning i APA. Dette indikerer at det ikke er fysiologisk P-begrensning. Det sier imidlertid ikke noe om hvor sterk en evt. N-begrensning er. Det må her understrekes at enzymet alkalisk fosfatase ikke finnes hos alle alger. Dette betyr at ikke målbar APA ikke nødvendigvis utelukker P-mangel (Paasche og Erga 1988).

Bio-assay forsøk på vannprøver med naturlig fyttoplanktonbestand viste gjennomgående en økning i produsert biomasse som klorofyll ved N-tilsetning (Nyman og Granéli 1983, Granéli et al. 1986), men liten reaksjon på P-tilsetning. De fleste forsøkene viste en økning innenfor en faktor 2, men det ble observert økning på opptil 6 ganger. Økning av klorofyll ved P-tilsetning ble bare målt for vannprøver tatt i nærheten av elveutløp.

Det slike bio-assay forsøk viser, er at N er potensielt biomassebegrensende i en situasjon med redusert vekst. Zooplankton $>100\mu$ blir filtrert vekk (Graneli 1978), og det burde etterhvert gi lavere brutto veksthastighet. Dette trenger imidlertid ikke bety at det er reell in situ fysiologisk N-begrensning.

I overflaten i Laholmsbukta om sommeren er totalt N:P-forhold rundt 30-40 (atom/atom), men minst 50% av total N er oppløst organisk N, og partikulært N:P-forhold oppgis til 10-12 (Sahlsten et al. 1988). Uorganiske konsentrasjoner er lave. Målinger av partikulært C:N:P-forhold indikerer at fytoplanktonet naturlig vokser med en hastighet nær sitt maksimum (se nedenfor). Resultatene av bioassay-forsøkene kan derfor være bare et tegn på at organisk oppløst N er lite tilgjengelig for det tidsrom en test strekker seg over, dvs. at det ikke er noe særlig stort umiddelbart N-overskudd.

Det utelukker ikke at organisk oppløst N spiller en viktig rolle. En kan f.eks. tenke seg at de oppløste forbindelsene har forholdsvis langsom omsetning i forhold til test-tiden. Forsøkene viser bare planktonsamfunnets reaksjon på en plutselig endring i vekstbetingelsene over et begrenset tidsrom.

Sahlsten et al. (1988) har målt sammensetning av partikulært materiale i Laholmsbukta. De oppgir at C:N-forholdet varierer mellom 7 og 11 (atom:atom), og at N:P-forholdet stort sett ligger mellom 10 og 12 (atom:atom). Det vil si at C:P-forholdet ligger mellom 70 og 130, dvs. omkring Redfield-forholdet. For vårblomstringen i 1984 kom N:P-forholdet opp i 16, og med et C:N-forhold på 7 var altså C:P-forholdet 112.

Stort sett ligger altså C:N:P-forholdene i nærheten av det en vil vente for fytoplankton som vokser i nærheten av maksimum. Dette tyder ikke på noen fysiologisk næringsbegrensning. Paasche et al. (1989) antar at $C:N > 10$ betyr mulig N-begrensning, og at $N:P > 20$, eller $C:P > 200$ betyr mulig P-begrensning. Ingen av disse kriteriene er særlig sterkt oppfylt. Øvre grenser for C:N-forholdet ligger på grensen, mens C:P-forholdet ligger godt under grensen. Nå har visse arter svært lite variasjon i C:N-forholdet (Zehr et al. 1988) selv om N blir sterkt begrensende for vekst-

hastigheten, mens det for P stort sett bare opptrer fysiologisk begrensning når C:P langt overstiger 100. En kan derfor konkludere med at det nokså sikkert ikke er fysiologisk P-begrensning, mens det er vanskelig å si noe om N-begrensning, forutsatt at gjennomsnittlig kjemiske sammensetning av partikulært materiale er representativt for levende fyttoplankton.

Partikulært organisk materiale består av både autotrofe og heterotrofe organismer, og av både levende og dødt materiale. Det er vanlig å anta at P frigjøres raskere enn N fra biologisk materiale (Harris 1986) (Smith et al. 1986). Isåfall ville en vente at N:P og C:P-forholdet i detritus var høyere enn i levende fyttoplankton, og da er det ennå mindre grunn til å anta fysiologisk P-begrensning.

I Laholmsbukta (Kattegat) er totalt N:P-forhold mye høyere enn forholdet i partikulært materiale. Dette skyldes først og fremst store konsentrasjoner av organisk oppløst N.

Ut fra data i Granéli et al. (1986) og Sahlsten et al. (1988) kan det estimeres at total fosfor-konsentrasjon TP på ca. 0.5-0.6 μM om sommeren fordeler seg med ca. 0.2 μM partikulært, ca. 0.25 μM oppløst organisk P (DOP), og ca. 0.05 μM uorganisk P. Med DON-konsentrasjoner i områder 12-20 μM gir det DON:DOP-forhold fra 50 til 80.

Beregning av stoffomsetningen i Laholmsbukta ved hjelp av massebalanser for N og P er gjort både av Rydberg og Sundberg (1985, 1986) og Söderström (1989).

Alle budsjettene er likevektsbetraktninger, og basert på omtrent det samme datamaterialet, men de bygger på litt ulike forutsetninger, så resultatene er derfor litt forskjellige.

Rydberg og Sundberg (1985) har satt opp et årsbudsjett hvor både total-N og total-P er behandlet som konservative

stoffer som bare transporteres ved advektive og diffusive vanntransporter gjennom overflatelaget. De beregner horisontal vannutveksling og vertikalblanding ut fra dette, for gjennomsnittskonsentrasjoner over hele året. Salt brukes ikke som tracer pga. at utstrømningen fra Østersjøen antas å sette opp en saltgradient som kamuflerer virkningen av lokal ferskvannstilførsel. Slik N og P brukes i budsjettet, innebærer det en antagelse om at næringsinnholdet i utstrømningen fra Østersjøen ikke varierer med salinitet på tvers av strømrretningen, dvs. at vannet utenfor Laholmsbukta er representativt også for den del av utstrømmen fra Østersjøen som går gjennom bukta, men dette er ikke drøftet nærmere.

Rydberg og Sundberg (1986) har satt opp et eget budsjett for perioden mars til oktober, basert på andre forutsetninger. Innblanding av vann fra dypere lag er nå beregnet uavhengig av budsjettet, ut fra en modell for vinddrevet vertikalinnblanding, og total fosfor er ikke lenger brukt som konservativt stoff. De mener at det ikke er mulig å sette opp noe tilfredsstillende budsjett for P, pga. for lite dominans fra lokal tilførsel og for stor usikkerhet mht. til vertikale transport. Vannutvekslingen mot Kattegat i overflatelaget er beregnet ut fra massebalanse for total-N, basert på at det oppfører seg som et konservativt stoff. Her er tilførsel og horisontale transport avgjørende. Deres budsjett kan ikke brukes til å si noe sikkert om N og P-omsetningen i sammenheng, og heller ikke til å undersøke om det skjer denitrifisering, siden vanntransporten er beregnet under forutsetning av at det ikke skjer.

Söderström går likevel ut fra budsjettet til Rydberg og Sundberg (1986), og modifiserer det ved å se bort fra månedene september og oktober pga. antatt vertikal migrasjon av fytoplankton, og ved å ta hensyn til nedfall av nitrat fra atmosfæren og sedimentering. Estimaten for vanntransporter sies å være basert på Rydberg og Sundbergs

arbeider, men er ikke gjort rede for i detalj. I et budsjett for total P får han en rest som antas å representere sedimentering av organisk stoff. Han setter så opp budsjett for omsetningen av den mengden uorganisk N som tilføres netto fra land, fra dyplag og ved utveksling mot Kattegat, beregnet ut fra Rydberg og Sundbergs budsjett, men korrigert for atmosfærisk nedfall. Det antas i dette budsjettet at netto organisk opptak, sedimentering og horisontal transport som organisk N er proporsjonalt med omsetningen av total-P etter Redfield-forholdet. Et restledd antas å representere denitrifisering i vann i overflatelaget eller sedimenter i kontakt med overflate- laget.

Bortsett fra den generelle usikkerheten som er påpekt av Rydberg og Sundberg, er det et par prinsipielle problemer med dette budsjettet.

For det første er vanntransportene (iallfall hos Rydberg og Sundberg) beregnet ut fra en antagelse om at total-N er konservativt. Söderström bruker dem imidlertid i et budsjett hvor det antas at 1/3 av totale N-tilførsler fra land forsvinner ved denitrifisering og sedimentering.

Grunnen til at det fører fram er at P og N ikke er behandlet konsistent. Omsetningen av total-P omfatter all transport av oppløst og partikulært organisk materiale som transporteres mellom de forskjellige vannvolumene, ikke bare det som er tilført fra land. Budsjettet for tilført uorganisk N inneholder tilsvarende transportledd, beregnet etter Redfieldforholdet, men omfatter ikke transport av oppløst og partikulært N inn i Laholmsbukstens overflatevann fra Kattegat og fra dypvannet. Det er det samme som å anta at alt organisk stoff som transporteres inn i Laholmsbukta bytter ut sitt N med nytt N som er tilført som uorganisk før det transporteres ut av området, og at det N som blir byttet ut gjøres utilgjengelig for videre biologisk omsetning, slik at det kan unntas fra N-budsjet-

tet i likhet med tilført organisk N fra land. Selv om en antar at organisk N tilført fra land er utilgjengelig, er dette ikke holdbart.

En annen sannsynlig feilkilde er bruken av Redfield-forhold N:P=16 (atom) for organisk omsetning. Sahlsten et al. (1988) har målt et lavere partikulært N:P-forhold på 10-12 (atom). En kan også tenke seg N:P-forholdet varierer mellom forskjellige prosesser, f.eks. mellom opptak og sedimentering.

Disse faktorene forklarer ikke nødvendigvis det avviket i budsjettet som Söderström tolker som denitrifisering, noen av dem fører isolert sett til større estimat for tap av N fra overflatelaget.

Tabell 4 oppsummerer resultatet av noen alternative budsjettberegninger vi har gjort med ligninger omtrent som de som ble benyttet av Rydberg og Sundberg (1985 og 1986), men under litt andre forutsetninger. Vi har satt opp ligninger for total N-balanse og total P-balanse, men har innført et tapsledd i begge ligningene. Vi tar utgangspunkt i tall for vannutskiftningen som er beregnet uavhengig av næringsstoffbalansen, og beregner tapsleddene for N og P som de ukjente i ligningene.

Massebalanser for TN og TP for overflatelaget i Laholmsbukta kan skrives:

$$q_1(C_{TNL}-C_{TN1}) + (q_f + q_o)C_{TNL} + Tap_N = q_o C_{TNO} + R_{TN}$$

$$q_1(C_{TPL}-C_{TP1}) + (q_f + q_o)C_{TPL} + Tap_P = q_o C_{TPO} + R_{TP}$$

Følgende størrelser antas kjent:

Vanntransporter (m^3/s):

- q_1 = horisontal vannutveksling mellom
Laholmsbukta og Kattegatt
- q_o = innblanding av vann fra dypere lag opp i
overflatelaget.
- q_f = ferskvannstilførsler til Laholmsbukta.

Konsentrasjoner av total N og P:

- C_{TNL} , C_{TPL} = Overflatelaget i Laholmsbukta
- C_{TN1} , C_{TP1} = Overflatelaget i Kattegatt.
- C_{TNO} , C_{TPO} = Dyplaget i Laholmsbukta og Kattegatt

Tilførsler fra land:

- R_{TN} = Total N-tilførsler
- R_{TP} = Total P-tilførsler

Bortsett fra q_1 er alle størrelser ovenfor gitt i Rydberg og Sundberg (1986). Vi har brukt sommerverdiene derfra, men addert 10 g/s til R_{TN} for å ta hensyn til atmosfærisk nedfall som hos Söderström (1989). Med forskjellige verdier på q_1 kan vi da beregne de to ukjente TAP_1 og TAP_p . Disse verdiene angir tap av N og P fra overflatelaget som ikke er knyttet til vanntransporter.

Tabell 4. Beregnet tap av N og P fra overflatelaget i Laholmsbukta som ikke er benyttet til vannbevegelser.

q_1	N-tap	P-tap	Denitr.?
m^3/s	gN/s	gP/s	gN/s
2000	57	2.2	48
3000	35	0.9	31
3750	19	0.0	19

Laveste verdi for vannutveksling q_1 er tatt med ut fra en beregning i Rydberg (1980). Vannutvekslingen er der anslått til $4000\text{m}^3/\text{s}$ ut fra vertikalbevegelsene til sprangskiktet, men slik beregningene må forstås er inngående og utgående strømmer addert, slik at et estimat for diffusiv utveksling skulle bli halvparten.

Den siste kolonnen i tabell 4 er den delen av N-tapet som overstiger det en ville vente ut fra P-tapet, med det forholdstall en har for partikulært N:P i Laholmsbukta: 4.5 (vekt/vekt), eller 10 (atom/atom). Om dette skal tolkes som denitrifisering, eller om det skyldes f.eks. sedimentering av N-holdige humuspartikler er kanskje et åpent spørsmål? Dessuten er P-budsjettet generelt usikkert ifølge Rydberg og Sundberg (1986).

En annen ting er at slike massebudsjetter har lite relevans til problemene i strandsonen i Laholmsbukten. Rydberg (1980) har beregnet oppholdstiden for overflatevannet i Laholmsbukten til omkring en uke, omtrent som i senere massebudsjetter, men sier at dette har liten betydning for omsetningen i strandsonen, og at det her er helt andre mekanismer som gjør seg gjeldende. Han anslår at det er forhøyede konsentrasjoner i strandsonen på $30\ \mu\text{M}$ total-N (observert for DIN: $10\ \mu\text{M}$).

Når en ser på data for konsentrasjon av næringsstoff og totalt N og P i Laholmsbukta (Rydberg og Sundberg 1986, fig. 3a,b ,4a,b og 5a-d) er det åpenbart at vannet i hoveddelen av Laholmsbukta ikke skiller seg nevneverdig fra vannet i Kattegat, delvis med unntak av total N, hvor det kun er ca. $2\ \mu\text{M}$, eller 10% høyere enn i Kattegat.

I budsjettene opereres det med horisontal vannutveksling på mellom 4000 og $5000\text{m}^3/\text{s}$ mellom Laholmsbukta og Kattegat. Som nevnt ovenfor har Sahlsten et al. (1988) målt konsentrasjoner av partikulært N mellom 2 og $5\ \mu\text{M}$ for overflaten

i Laholmsbukta i produksjonsperioden, og oppløst organisk N oppgis til ca. 12-14 μM . Det sies ikke noe om hvor store forskjeller det er mellom Laholmsbukta og Kattegatt, men konsentrasjonene av både uorganisk og total N og P varierer i stor grad parallellt i de to områdene. Det tyder på at den biologiske omsetningen er omtrent lik i de to områdene.

I tabell 5 er størrelsen på ulike transporter gjennom Laholmsbukta anslått grovt, basert på data om vanntransporter og konsentrasjoner ut fra Rydberg og Sundberg (1986) og Sahlsten et al. (1988).

Tabell 5. Transport av tot-N og tot-P gjennom Laholmsbukta.

	N	P
Brutto diffusiv fluks av materiale mellom Laholmsbukta og Kattegatt:	g/s	g/s
Total mengde	1600	100
Partikulær fraksjon	160	40
Oppløst organisk fraksjon	1400	50
Oppløst uorganisk	40	10
Tilgjengelige tilførsler fra land: DIN	60	Tot-P=4
Tilgjengelige tilførsler fra dyplag: DIN	10	Tot-P=4

Det ser ut til å være en fluks av både oppløst og partikulært organisk materiale gjennom området som er mye større enn netto transporter, og mye større enn tilførslene fra land.

Dersom en antar at alt uorganisk N, og totale tilførsler av P tas opp i partikulær fraksjon, endres N:P-forholdet fra 4 til 4.8 (vekt/vekt), og det er innenfor de 20% som partikulært N:P-forhold varierer med ifølge Sahlsten et al. (1988), dvs. fra 10 til 12 (atom/atom). Dersom en tar i betraktning at endel av det organisk oppløste stoffet kan delta i omsetningen, blir forholdet mellom total mengde

tilgjengelig N og P nokså ubestemt, og det er vanskelig å bruke det til å si noe om N:P-balansen.

5.2.4. Utløpet av Göta älv.

Söderström mener det er flere tegn som tyder på at det kan foregå denitrifisering i overflatelaget i utløpet fra Göta älv, og ikke bare knyttet til sedimentene:

1. Forholdet mellom oppløst uorganisk N (DIN) og summen av oppløst uorganisk og organisk P (DIP+DOP) i utgående brakkvannsstrøm synker raskt når vannet beveger seg utover mot åpent hav. Det skyldes delvis blanding med brakkvann som har lavt forhold DIN:DIP+DOP, men det er et minimum underveis, omgitt av vann med høyere N:P-forhold både før og etter. Söderström ser dette som en indikasjon på denitrifisering.

Kommentar:

Det er vanskelig å bedømme dette uten å ha tilgang til rådata. For det første er det viktig å vite om det lavere forholdet skyldes en uforholdsmessig reduksjon i DIN-innholdet, eller en midlertidig økning i DIP eller DOP. I det siste tilfelle er det observerte minimum ikke noe tegn på denitrifisering.

De aktuelle variasjonene vist i Söderströms figur 11, som gjelder et bestemt tidspunkt, er såpass små at det er vanskelig å vite hvor signifikante de er, variabiliteten tatt i betraktning. Det er ikke vist data for så mange stasjoner at en kan påvise noe samtidig minimum i begge horisontalretninger og i vertikalretning, og verdiene kan derfor godt forklares ved en kombinasjon av horisontal transport og vertikal blanding.

Söderströms figur 12 tyder riktignok på at det er et signifikant minimum i et visst salinitetsintervall, men her er vertikal og horisontal variasjon slått sammen, så det er vanskelig å bedømme hva det egentlig innebærer.

Dessuten er det ikke de lave DIN:DIP+DOP forholdet ved midlere saltholdigheter som ikke kan forklares fysisk, men det at forholdet DIN:DIP+DOP øker igjen lenger utover. Det er kjent fra opptaksforsøk at fytoplankton kan ta opp store mengder tilsatt P raskt til senere bruk, mens opptak av N er mer avhengig av veksten. Data gitt av Söderström (1989) i figur 14 viser at iallefall DIN og DIP utgjør en liten del av totalt N og P for de ytre stasjonene. Økningen i DIN:DIP+DOP-forhold kan derfor alternativt skyldes at tilført P med elvevannet tas opp raskt av fytoplankton i innblandet overflatevann fra kyststrømmen. En vurdering av oppholds/transporttider kunne belyse dette.

2. Til tross for at P-tilførslene ble redusert med 20% i 1984 er DIN:DIP+DOP-forholdet ifølge Söderström heller lavere i 1985 enn i 1982. Söderström mener dette tyder på at biologisk aktivitet (denitrifisering) regulerer dette forholdet. Til støtte for dette viser Söderström i sin figur 12 hvordan DIN:DIP+DOP-forholdet varierer som funksjon av salinitet for de to årene.

Kommentar:

Av figuren fremgår det at det for perioden fra juli til oktober faktisk er gjennomgående høyere N:P-forhold i 1985 enn i 1982. En nedgang i N:P-forhold kan en bare se når perioden mars-mai 1982 sammenlignes med mars-juni 1985. Disse to periodene er ikke uten videre sammenlignbare, og ut fra data for juli-oktober kunne en nettopp vente at juni skulle dra gjennomsnittet ned for 1985.

En kan derfor ikke si at dette er noen klar indikasjon på at denitrifisering gjør seg gjeldende, slik dataene er presentert. I alle fall er en sammenligning av to år for lite grunnlag til å si noe om en generell trend.

3. Beregnet horisontalblanding mellom elveutløpet og nordgående utstrømning fra Østersjøen gir en beregnet total P-konsentrasjon som er 5% lavere enn observert, mens beregnet total N-konsentrasjon er 5% høyere enn observert. Avviket tolkes som at det forsvinner N fra overflatelaget, og det antydes at det kan skje ved denitrifisering i forbindelse med oksygenfattige mikromiljøer i marin "snø".

Kommentar:

Det er ikke gjort noen usikkerhetsberegninger for budsjettet, og det er derfor vanskelig å vurdere om resultatet kan sies å være signifikant. Vi vil nedenfor bare nevne endel feilkilder og uavklarte punkter.

- a. Budsjettet tar utgangspunkt i beregnet utstrøm i stasjon 7, basert på en estuarmodell. Usikkerheten i beregningen er ikke angitt. Avvik mellom beregnet og observert konsentrasjon for TN og TP i stasjon 9 tilsvarer bare ca.15% av beregnet transport i stasjon 7, og det er tenkelig at det ligger innenfor denne usikkerheten.
- b. To stasjoner (2 og 3) er antatt representative for den del av utgående strøm fra Østersjøen som blandes inn mellom stasjon 7 og 9, og stasjon 9 antas å være representativ for utstrømmende vannmasse. Usikkerheten i dette er ikke drøftet. Ut fra kartet (Söderström fig.10) kan det se ut som en god del av strømmen sørfra kan komme inn

- mellom stasjon 1 og 2.
- c. Vertikalblanding gjennom haloklinen er neglisjert, og det er ikke redegjort for hva det kan bety. I Kattegat er Tot-N:Tot-P-forholdet i dypvannet bare ca. halvparten av hva det er i overflatelaget (Graneli et al. 1986). Vertikalblanding i budsjettet ville derfor gi høyere Tot-P relativt til Tot-N, altså bedre relativ overensstemmelse med observerte verdier. Söderström er inne på dette, (s.26), og mener det innebærer at N-tapet er underestimert, fordi dypinnblandingen medfører økt tilførsel av både N og P til overflatelaget. Da regner han imidlertid ikke med at det å ta hensyn til vertikalblanding vil innvirke på beregnede horisontale vanntransporter.
- d. Dybden for haloklinen, dvs. skillet mellom brakkvannslag og dyplag, øker fra stasjon 7 til stasjon 9, og er enda større for stasjon 2 og 3. Likevel er det angitt at dypene 0, 2.5 og 5m er brukt for alle stasjoner. For stasjon 7 ligger haloklinen i slutten av mai 1982 på 2.5 meter.
- e. For at beregnet midlere vanntransport for salinitet skal kunne anvendes på P og N, forutsettes antagelig at salt, P og N varierer parallelt som funksjon av tid, dvs. er lineært forbundet med hverandre. Riktignok er det angitt at det er brukt strømproporsjonale middelveidier for konsentrasjoner, men det gjelder antagelig bare vannføringen i elva, evt. etter beregnet estuarinnblanding, og neppe for alle stasjonene. Det er iallfall ikke sagt noe om strømmålinger. En kan ikke regne med at den nevnte forutsetningen er helt oppfylt, og dette er også en mulig feilkilde i budsjettet. Et relativt avvik på 5-10% i forholdet mellom salinitet, N og P, mellom perioder med høy og lav vanntransport kan være nok til å forklare hele det observerte

- avviket.
- f. Forholdet mellom sedimentering for N og P er dels anslått ut fra estuarmodellen, og dels basert på Redfield-forholdet. Begge deler er usikre.
 - g. Avviket i P kan ifølge Söderström skyldes at P-tilførslene fra land er estimert for lavt. Det kan vel også tenkes at N-tilførslene er estimert feil, og ikke nødvendigvis i samme retning som P?

Tilsammen er det nok at disse feilkildene hver representerer en relativ feil på 2% av total fluks i stasjon 9, ca. 6% av utstrøm i stasjon 7, så blir forskjellen mellom N og P ikke lenger signifikant. Vi kan derfor ikke se budsjettet, slik det er presentert, som en bekreftelse på at det skjer en denitrifisering i overflatelaget.

Den denitrifiseringsraten som er estimert, $135 \text{ mgN/m}^2/\text{dag}$, er langt høyere enn for Laholmsbukta, og det virker umiddelbart urimelig.

Et tilsynelatende ganske stort avvik i budsjettet er at NO_3 og NH_4 forsvinner i mye større grad enn DIP (hhv. 30 og 45% av transporten i stasjon 7, sammenlignet med 15% for DIP). Det er imidlertid vanskelig å tolke noe ut fra det: Hvis det kan skje denitrifisering, kan det også skje remineralisering av organisk stoff, og en kan da ikke se uorganiske komponenter isolert.

6. SAMMENFATTENDE VURDERING OG SVAR PÅ OPPDRAGSGIVERS SPØRSMÅL.

6.1. Spørsmål 1.

Hvilket vitenskapelig grunnlag er det for oppfatningen om at tilførsel av N styrer eutrofieringsutviklingen i marint miljø?

De undersøkelser som er gjort av indikasjoner på N kontra P som begrensende faktor (se foran) i forskjellige estuarier og kyst- områder viser at det oftere er indikasjoner på N-begrensning enn P-begrensning. Tilfeller av P-begrensning forekommer allikevel for ofte til at en kan si at N-begrensning er en hovedregel.

Som vist foran kan også slike indikasjoner være misvisende fordi de sier mest om potensiell fysiologisk begrensning, som ikke behøver å bety at det er en tilsvarende systemisk begrensning. De ligger også ofte innenfor et overgangsintervall hvor en ikke kan si noe definitivt om N eller P-begrensning. I marint miljø gir indikasjonene ofte også svake utslag. Mange undersøkelser bygger bare på en eller to ulike indikatorer, de som bygger på en kombinasjon av flere faktorer finner ofte et sammensatt bilde, med dels tegn til N-begrensning, dels tegn til P-begrensning.

Marine områder vil selvsagt vise tegn til N-begrensning hvis det er lavt N:P-forhold i tilførslene, men en kan også få indikasjoner på N-begrensning med høyt N:P-forhold i tilførslene, hvis resirkulering av næringsstoff dominerer. Det skyldes at P resirkuleres mer effektivt innenfor den biologiske syklusen, mens N fjernes ved denitrifisering. Denitrifiseringen betyr mest i fjorder og estuarområder, hvor en stor del av nedbrytningen skjer i anaerobt sediment og dypvann, og mindre i åpent hav hvor oksygeninnholdet vanligvis er høyt.

N-fiksering som følge av P-overskudd kan motvirke tendensen til N-underskudd, og medvirke til å opprettholde N:P-balanse. N-fikseringen er påvist i brakkvannsområder men er sterkt begrenset i sjøvann. Sulfatinnholdet i sjøvann hemmer opptak av molybden, som er nødvendig både for N-fiksering og for opptak av nitrat.

Både denitrifisering og N-fiksering kan altså få størst betydning i kystsonen og spesielt i estuarområder. De fleste regner med at N-fikseringen i marine områder generelt er for liten til å oppveie N-tapet ved denitrifisering slik at en nærmer seg N:P-balanse. Det betyr at en ofte må vente indikasjoner på N-begrensning.

Det betyr imidlertid ikke nødvendigvis at de ytre tilførselene av N er systemisk begrensende. En endring av P-tilførselen kan tenkes kompensert ved endringer av denitrifisering og/eller N-fiksering slik at den relative fysiologiske N-begrensningen forblir omtrent uendret mens netto produksjonen endres i takt med P-tilførselen. I såfall har man en systemisk P-begrensning.

Konklusjonen må bli at det ikke er tilstrekkelig grunnlag for å hevde at N-tilførselene som oftest er systemisk begrensende, selv om en ofte får indikasjoner på fysiologisk N-begrensning.

6.2. Spørsmål 2.

Er det godt belegg for å hevde at P begrenser primærproduksjonen i større områder?

Om en har N- eller P-begrensning i et større område er avhengig av tilførselene både fra land og ved vannutveksling med havområder utenfor, og av hvordan N og P omsettes internt i systemet.

Dersom det er tilstrekkelig kapasitet for nitrogenfiksering, eller denitrifiseringen berører en ubrukt nitrat-

reserve i produksjonslaget, vil det rent alment være en tendens i retning av at P er systemisk begrensende.

Størrelsen på et område i seg selv har ikke noe å si, det er vannutveksling, oppholdstid, saltholdighet, bunntopografi/bentiske samfunn som er avgjørende for hvilken balanse en får mellom N og P, og for hvilket næringsstoff som blir systemisk begrensende.

Hvis vi tar utgangspunkt i en generelt akseptert forenkling at det er P-begrensning i ferskvann pga. N-fiksering, N-begrensning i estuarine områder pga. denitrifisering, og omtrent N:P-balanse i åpent hav, så indikerer det at P er systemisk begrensende i åpent hav, sett over lengre tid. Det er imidlertid en helt generell konklusjon som bare kan anvendes globalt og i et langt tidsperspektiv, og ikke på bestemte, påvirkede større områder, som f.eks. Nordsjøen.

Konklusjon: Påstanden om at P er begrensende for den systemiske produksjon i større områder er usikker, og ikke underbygd generelt som en bakgrunn for praktiske konklusjoner om tiltak mot forurensninger.

6.3. Spørsmål 3.

Finnes det vitenskapelig grunnlag for et generelt påbud om nitrogenfjerning, eller må tiltak bedømmes ut fra de forutsetninger som gjelder i hvert enkelt vannområde?

Ut fra det som er sagt ovenfor følger at virkningene av å fjerne N i tilførslene er generelt usikre, og at dette må vurderes for hver enkelt resipient ut fra topografiske forhold, volumskala og tidsskala.

Av faktorer som må vurderes kan nevnes:

- tilførsler fra land, herunder betydning av ulike kilder
- biotilgjengelighet på kort og lang sikt (opp til oppholdstiden i systemet, eller inntil det meste er

- benyttet)
- betydningen av lokale tilførsler (jordbruk, kloakk, industri, luft) kontra transport fra andre vannområder (tilførsler fra andre områder, inkl. "upwelling" av dypvann)
 - områdets kapasitet for N-fiksering og denitrifisering
 - virkingen av endret N:P-balanse i tilførslene på disse prosessene.

Potensielt uønskede virkninger av N:P-ubalanse kan være:

- Endring i artssammensetning, kan motvirke biomasse-reduksjonen.
- Blågrønnalger ved N-underskudd.
- Økt giftproduksjon ved N-overskudd/P-underskudd

Dette kan få dramatiske følger videre oppover i økosystemet, ved at den normale omsetning av organisk stoff gjennom de ulike trofiske nivåer uteblir. Slike vurderinger tilsier generelt at det er tryggest å redusere utslipp både av N og P.

Imidlertid er det ingen praktisk gjennomførlig mulighet for vidtgående N-kontroll på kort sikt. Spørsmålet blir derfor om mindre, eller marginale reduksjoner i N-tilførsler kan være ønskelig. Det er ikke vitenskapelig grunnlag for noe klart svar på dette spørsmålet.

6.4. Spørsmål 4.

Hva bør legges til grunn for vurderinger av tiltaksbehovet for kommunalt avløpsvann spesielt i marine områder truet av eutrofiering?

Dette spørsmålet er så omfattende at det ikke kan gis et svar som dekker alle forskjellige situasjoner. En best mulig informasjon om tilførsler og hydrografiske/biologiske forhold er avgjørende for å foreta realistiske vurderinger.

Det sentrale punkt er å komme frem til mengde, konsentrasjon og tilgjengelighet av nærings saltene i det aktuelle havområdet i produksjonssonen. I tillegg må de enkelte faktorerers variasjoner tas med. Det er ikke tilstrekkelig å beherske en middelsituasjon. Det må også tilstrebes god kontroll under relativt uheldige kombinasjoner av ytre betingelser.

Den relative betydning av ulike kilder fra land og tilførsler fra andre vannmasser, og kost/nytte-analyse for ulike tiltak må vurderes.

N-fjerning på kommunalt avløpsvann bør vurderes i forhold til tiltak overfor jordbruket og luftutslipp generelt for å minske det totale N-utslipp. En må ta hensyn både til ulik fordeling på tilstandsformer og til ulik utslippsmåte.

Bruk av dykkede utslipp vil bety at ammonium-utslipp bidrar til uønsket oksygenforbruk i dypområdene, mens dyp-utslipp av nitrat kanskje i større grad fjernes i resipienten ved denitrifisering før det blir brukt i primærproduksjon sammenlignet med utslipp i vassdrag.

Dersom kloakkvann står for et vesentlig bidrag av nærings salter til et område kan fjerning av P i kloakkvannet under gitte forhold medføre en tilstrekkelig økning av N/P-forholdet til å gjøre resipienten P-begrenset selv om den i utgangspunktet viser tegn til å være N-begrenset. I dette tilfellet vil N-fjerning ikke være nødvendig som tiltak mot eutrofiering i nær-resipienten. I et større perspektiv kan N-fjerning være berettiget dersom utslippet representerer et betydelig bidrag av N til en fjern-resipient. Slike vurderinger må selvsagt sees i forhold til vannutveksling med tilstøtende vannmasser.

Det er ikke grunnlag for noen generell konklusjon om at N- eller P-fjerning skal velges. Derimot kan det sies at fordi P-fjerning er teknisk best tilgjengelig og også ofte

kan føre til en vesentlig reduksjon i den samlede tilførsel av P, kan tiltak som inkluderer kjemisk rensing i de fleste tilfeller være en viktig start og N-fjerning innføres etterhvert som metodene er praktisk tilgjengelige. Dette er også i samsvar med varsomhets-argumentet, som bl.a. er brukt i Nordsjødeklarasjonen.

Vi vil påpeke at det også finnes andre indirekte metoder enn de som er vurdert i denne rapporten, som også kan brukes (og tildels er brukt), for å komme frem til rensetiltak. En slik metode, som vi kan kalle for den "historiske" metoden, består i å undersøke og beregne tilstandsutviklingen i en resipient under et avgrenset tidsrom, hvor det er konstatert (ved biologiske undersøkelser) en uheldig utvikling. Dersom det har funnet sted en klar økning av et eller flere næringssalter i resipienten i samme tidsrom, kan dette sees i sammenheng med den samtidige økningen av tilførsler av næringssalter til området (trendanalyser). En slik studie kan dels gi informasjon om hvilket næringssalt som er viktigst, dels også gi informasjon om nødvendig størrelse på reduksjoner. En kompliserende faktor i slike analyser er den fysiske avgrensingen av et vannområde i tillegg til at relevant informasjon må foreligge eller kan frembringes. Så lenge denne informasjon ikke kombineres med beregninger ved fysisk/kjemiske modeller av resipienten vil den kun være tentativ.

LITTERATUR

- Aksnes, D.L., Aure, J., Furnes, G.K., Skjoldal, H.R. og Sætre, R., 1989. Analysis of the Chrysochromulina polylepis bloom in the Skagerrak, May 1988. Environmental conditions and possible causes. Bergen Scientific Centre rapp. 89/1. 38 s.
- Bernes, C., 1988. Monitor Sweden's marine environment-ecocystems under pressure. National Swedish Environment Protection Board Inform. 207 p.
- Brattberg, G. (1980): Kvævefixering i marint miljø. I: Rosswall, Th. (Ed.) *Processer i kvævets kretslopp*. Statens naturvårdsverk, rapport 1213, Stockholm
- Caperon, J. og Meyer, J. (1972a): Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. I. Changes in population characteristics. *Deep-Sea Research*, 19, 601-618
- Capone, D.G. and Carpenter, E.J. (1982): Nitrogen fixation in the marine environment. *Science* 217: 1140-1142.
- Caraco, N., Tamse, A., Boutros, O. og Valiela, I. (1987): Nutrient Limitation of Phytoplankton Growth in Brackish Coastal Ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol. 44, 473-476
- Chiaudani, G. og Vighi, M. (1974): The N:P ratio and tests with Selenastrum to predict eutrophication in lakes. *Water Research*, 8:1063-1069.
- Christensen, P. B. and Sørensen, J. (1988): Denitrification in sediment of lowland streams: Regional and seasonal variation in Gelbæk and Rabis Bæk, Denmark. *FEMS Microbiology Ecology* 53 (1988) 335-344.
- Christensen, P.B., Nielsen, L.P., Revsbech N.P. and Sørensen, J. (1989): Microzonation of Denitrification Activity in Stream Sediments as Studied with a Combined Oxygen and Nitrous Oxide Microsensor. *Applied and Environmental Microbiology*, Vol. 55, no. 5: 1234-1241.
- Dahl, E., Lindahl, O., Paasche, E. and Thronsen, J. (1988): The Chrysochromulina polylepis bloom in Scandinavian waters during spring 1988. To be published in Coper, E.M. et al. (Ed.): *A novel phytoplankton bloom. Causes and impacts of recurrent brown tides*. Springer Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies. 1989.
- Doremus, C. (1982): Geochemical control of nitrogen fixation in the open ocean. *Biol. Oceanogr.* 1: 429-436.

- Droop, M.R. (1974): The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54, 825-855.
- Droop, M.R. (1975): The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 55, 541-555.
- Dybern, B.I. (1987): Vad vet vi om marin eutrofiering i dag? Oversiktsföredrag i Eutrofiering av kusthavs- och kustområdena s. 3-15. 22 Nordiska symposiet om vattenforskning; Laugarvatn 1986-08-26-29. Nordforsk Miljövårdserien, 1987; 1.
- Edwardsen, B., Moy, F. and Paasche, E. (1990): Hemolytic activity in extracts of Chrysochromulina polylepis grown at different levels of selenite and phosphate. In Graneli, E. et al. (eds.): Toxic Marine Phytoplankton. Elsevier Science Publishing pp. 284-289.
- Egge., J.K, Aksnes, D. og Heimdal, B.R. (1988): Silikatets rolle i marine algeoppblomstringer. *Naturen* nr.5: 187-189.
- Elmgren, R. og Larsson, U. (1987): Analys av ett kustområdes eutrofiering med hjälp av förändringar av näringsämnesbelastningen: Exemplet Himmerfjärden. 22 Nordiska Symposiet om Vatteforskning. Nordforsk, Miljövårdsserien, Publikasjon 1987: 297-319.
- Elmgren, R. (red.) (1988): Eutrofieringsstudier i Himmerfjärden 1976-1985. Naturvårdsverket, Rapport 3537. 111 s.
- Elser, J.J., Elser, M.M., MacKay, N.A. og Carpenter, S.R. (1988): Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.* 33(1): 1-14
- Erga, S.R., Oug, E., Knutzen, J og Magnusson, J. (1990): Eutrofertilstand for norske fjorder og kystfarvann med tilgrensende havområder. Statlig program for forurensningsovervåkning, rapport nr. 391/90. NIVA-rapport nr. 2370.
- Fitzgerald, B.W og Nelson, T.C. (1966): Extractive and enzymatic analysis for limiting and surplus phosphorus in algae. *J. Phycol.* 2:32-37.
- Forsberg, C., Ryding, S-O., Claeson, A. (1978): Water chemical analyses and/or algal assay? - Sewage effluent and polluted lake water studies. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21:352-363.

- Frost, B.W. (1987): Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 49-68.
- Glibert, P.M. (1988): Primary Productivity and Pelagic Nitrogen Cycling. In: *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments, Proceedings SCOPE 33*. Ed.: Sørensen, Blackburn. p. 3-31, John Wiley & Sons, ISBN 0 471 91404 5 .
- Goldman, J.C. og McCarthy, J.J. (1978): Steady-state growth and ammonium uptake of a fast-growing marine diatom. *Limnol. Oceanogr.* 23(4), 695-703.
- Goldman, J.C. (1986): On phytoplankton growth rates and particulate C:N:P ratios at low light. *Limnol. Oceanogr.*, 31(6): 1358-1363.
- Graneli, E. (1978): Algal assay of limiting nutrients for phytoplankton production in the Øresund. *Vatten*, 2/78: 117-128.
- Graneli, E. og Sundbäck, K. (1985): The response of planktonic and microbenthic algal assemblages to nutrient enrichment in shallow coastal waters, Southwest Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 85: 253-268.
- Graneli, E., Granli, W., og Rydberg, R. (1986): Nutrient limitation at the ecosystem and the phytoplankton community level in the Laholm Bay, South-east Kattegat. *Ophelia*, 26: 181-194.
- Graneli, E. (1987): Nutrient limitation of phytoplankton biomass in a brackish water bay highly influenced by river discharge. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25: 555-565.
- Harris, G. P. (1986): *Phytoplankton Ecology. Structure, functions and fluctuation*. ISBN 0-412-24330 X. Chapman and Hall.
- Harrison, P.J., Conway, H.L. og Dugdale, R.C. (1976): Marine Diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. I. Cellular Chemical Composition and steady-state growth kinetics of *Skeletonema costatum*. *Marine Biology* 35, 177-186.
- Harrison, P.J., Parslow, J.S. og Conway, H.L. (1989): Determination of nutrient uptake kinetic parameters: a comparison of methods. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, 52, 301-312.

- Healey, F.P. (1979): Short-term responses of nutrient deficient algae to nutrient addition. *J. Phycol.* 15: 289-299.
- Hecky, R.E. og Kilham, P. (1988): Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichments. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4,2): 796-822.
- Hjort Jensen, M., Kjær Andersen, T. og Sørensen, J. (1988): Denitrification in coastal bay sediment: regional and seasonal variation in Aarhus Bight, Denmark. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 155-162.
- Howarth, R.W. og Cole, J.J. (1985): Molybdenum availability, nitrogen limitation, and phytoplankton growth in natural waters. *Science*, 229, 653-655.
- Howarth, R.W. (1988): Nutrient Limitation of Net Primary Production in Marine Ecosystems. *Ann. Rev. Ecol.*, 19: 89-110.
- Howarth, R.W., Marino, R., Lane, J. og Cole, J.J. (1988a): Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnol. Oceanogr.* 33(4,2): 669-687.
- Howarth, R.W., Marino, R. og Cole, J.J. (1988b): Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4,2): 688-701.
- Ivancic, I. og Degobbi, D. (1987): Mechanisms of production and fate of organic phosphorus in the northern Adriatic Sea. *Marine Biology*, 94: 117-125.
- Jeppesen, E., Thyssen, N., Prahl, C., Sand Jensen, K., Moth Iversen, T. (1987): Kvalstofakkumulering og omsætning i vandløb med udgangspunkt i undersøgelser i Suså og Gryde å. Miljøstyrelsens Ferskvandslaboratorium, publ. nr. 72.
- Jones, K.J., Tett, P., Wallis, A.C. og Wood, B.J.B. (1978): Investigation of a nutrient-growth model using a continuous culture of natural phytoplankton. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58, 923-941
- Jørgensen, K.S. og Sørensen, J. (1988): Two annual maxima of nitrate reduction and denitrification in estuarine sediment (Norsminde Fjord, Denmark). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 147-154.
- Källqvist (1987): Utprøving av metoder for identifisering av begrensende næringsstoffer for fyttoplankton. Norsk Institutt for Vannforskning. Rapport F.514: 35 s.

- Källqvist, T. (1988): Kväve eller fosfor - Vad är begränsande närsalt i kustområden? Exempel från norska fjordar. VATTEN, 44: 11-18.
- Källqvist, T. og Berge D. (1989): Biological availability of phosphorus in agricultural runoff compared to other phosphorus sources. SIL Conference, Munich, August 1989.
- Kristiansen, S. (1983): Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. Marine Biology 74, 17-24.
- Krogsgaard Jensen, J. og Lyngby, J.E. (1987): Næringsstoffers effekt på primærproduksjonen. 22. Nordiska Symposiet om Vattenforskning. Nordforsk, Miljøvårds-serien Publikasjon 1987:1: 15-35.
- Kunishi, H.M. (1988): Sources of nitrogen and phosphorus in an estuary of the Chesapeake bay. J. environ. Qual. 17(2):185-188
- Larsson, U., Elmgren, R. og Wulff, F. (1985): Eutrophication and the Baltic Sea: Causes and Consequences. AMBIO, 14(1): 9-14.
- Larsson, U. (1988): Kväve och fosfor som biomassebegränsande ämnen i havet. VATTEN, 44:19-28
- Lehman, J.T. og Sandgren, C.D. (1982): Phosphorus dynamics of the procaryotic nannoplankton in a Michigan lake. Limnol. Oceanogr. 27(5), 828-838.
- Magnusson, J., Næs, K. og Andersen, T., 1988: Overvåking av forurensnings situasjonen i Indre Oslofjord. Statlig program for forurensingsovervåking, rapport nr. 323/88, NIVA rapport 0-71160, nr. 2141, 62 s.
- McElroy, M. B. (1983): Marine biological controls on atmospheric CO₂ and climate. Nature, 302: 328-329.
- Nielsen, L.P., Bondo Christensen, P., Revsbech, N.P. and Sørensen, J. (1989): Denitrification and Oxygen Respiration in Biofilms Studied with a Microsensor for Nitrous Oxide and Oxygen. Microbial Ecology 18(3). 1832. Gal 61.
- Nyman, U. og Graneli, E. (1983): Alkaline phosphatase activity in the Laholm Bay, Southeastern Kattegat. Sarsia 68: 275-279.
- Odum, E.P. (1971): Fundamentals of Ecology Saunders
- Olsen, Y. 1988. Planktonalger en trussel mot oppdrett i Britisk Columbia, Canada. Norsk Fiskeoppdrett 7, s. 34-35.

- Olsen, Y. og Jensen, A. (1989): Status for NTNFS Program for eutrofieringsforskning. Programmets relevans til forskning/forvaltning i forbindelse med marin eutrofiering ISBN 82-7224-299-0.
- Orrett, K. og Karl., D.M. (1987): Dissolved organic phosphorus production in surface seawaters. *Limnol. Oceanogr.* 32(2): 383-395.
- Paasche, E. og Kristiansen, S. (1982a): Nitrogen Nutrition of the Phytoplankton in the Oslofjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 14, 237-249
- Paasche, E. og Kristiansen, S. (1982b): Ammonium Regeneration by Microzooplankton in the Oslofjord. *Mar. Biol.*, 69, 55-63.
- Paasche, E. og Erga, S.R. (1987): Næringssalter og planktonvekst i Oslofjorden. *Vann*, 2, s. 199-206.
- Paasche, E., Erga, S.R. og Brubak, S. (1987): Nitrogen, fosfor og planktonvekst. En metodeundersøkelse i Oslofjorden 1986. Rapp. Universitetet i Oslo, 86 p.
- Paasche, E. og Erga, S.R. (1988): Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia* vol.73, 229-243.
- Paasche, E., Erga, S.V., Schartau, A.K. og Brubak, S. (1989): Begrensende næringssalter i fjorder. Prosjektrapport 86/88, NTNFS Program for VAR-Teknikk. ISBN-7337-097-6.
- Paerl, H.W. (1988): Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4,2): 823-847.
- Parslow, J.S., Harrison, P.J. og Thompson, P.A. (1984a): Development of rapid ammonium uptake during starvation of batch and chemostat cultures of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Marine Biology* 83, 43-50.
- Parslow, J.S., Harrison, P.J. og Thompson, P.A. (1984b): Saturated uptake kinetics: transient response of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* to ammonium, nitrate, silicate or phosphate starvation. *Marine Biology* 83, 51-59.
- Pettersson, K. (1980): Determination of phosphatase activity and algal surplus phosphorus as phosphorus-deficiency indicators in Lake Erken. *Archiv für Hydrobiologie* 89: 54-87.

- Platt, T., Harrison, W.G., Lewis, R.M., William K.W.Li, Shuba Sathyendranath, Smith, R.E. og Vezina, A.E. (1989): Biological production of the oceans: the case for a concensus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52: 77-88.
- Redfield, A.C. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46:205-222.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H. og Richards, F.A. (1963): The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill, M.N. (ed.) *The Sea Vol. 2*, Interscience: 26-77.
- Revsbech, N.P., Bondo Christensen, P., Nielsen, L.P. and Sørensen, J. (1989): Denitrification in a trickling filter biofilm studied by a microsensor for oxygen and nitrous oxide. *Wat. Res. Vol. 23*, no 7, pp. 867-871.
- Rhee, G.-Y. (1973): A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in Scendesmus sp. *J. Phycol.* 9:495:506.
- Rhee, G.-Y. (1980): Continuous culture in phytoplankton ecology. In: *Advances in Aquatic Microbiology*, vol. 2. Academic Press.
- Riemann, B., Nielsen, T.G., Horsted, S.J., Kofoed Bjørnsen, P. and Pock-Steen, J. (1988): Regulation of phytoplankton biomass in estuarine enclosures. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 48*:205-215.
- Rosland, D. og Stene-Johansen, S. (1989): Analyse av foruresningstilførsler til indre Oslofjord. NIVA, O-87160, rapport nr. 2288.
- Rydberg, L. (1980): Laholmsbuktens vattenomsttning. Rød serie nr. 2. Göteborgs Univ., Oceanografiska Inst.
- Rydberg, L. og Sundberg, J. (1985): External nutrient supply to coastal waters, a comparison between different sources. *Journ. Mar. Res. Inst., Reykjavik Island.*
- Rydberg, L og Sundberg, J. (1986): Seasonal nutrient supply to coastal waters. In: *Marine Interfaces hydrodynamics*, Vol. 42: 467-488.
- Rydberg, L. og Sundberg, J. (1988): An estimate of oxygen consumption and denitrification in coastal waters of the Swedish West Coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 26:269-284.
- Ryther, J.H. og Dunstan, W.M. (1971): Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171: 1008-1013.

- Rönner, U. (1985): Nitrogen Transformation in Baltic Proper. *AMBIO*, 14(3), 134-138
- Sahlsten, E., Sørensen, F. og Petterson, K. (1988): Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 121:227-246.
- Sakshaug, E., Andresen, K., Myklestad, S. og Olsen, Y. (1983): Nutrient status of phytoplankton communities in Norwegian waters (marine, brackish, and fresh) as revealed by their chemical composition. *Journal of Plankton Research.*, 5(2): 175-196.
- Sakshaug E. og Olsen Y. (1986): Nutrient status of phytoplankton blooms in Norwegian waters and algal strategies for nutrient competition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43(2), 389-396.
- Schindler, D.W. (1975): Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. *Theor. Angew. Limnol. Verh.* 19:3221- 3231.
- Schindler, D.W. (1981): Studies of eutrophication in lakes and their relevance to the estuarine environment. In: B.J. Neilson and L.E. Cronin (eds.), *Estuaries and nutrients. Humana*: 71-82.
- Schindler, D.W. (1985): The coupling of elemental cycles by organisms: Evidence from whole-lake chemical perturbation. In: W. Stumm (ed.), *Chemical processes in lakes*, Wiley: 225-250.
- Seitzinger, S.P. og Nixon, S.W. (1985): Eutrophication and the rate of denitrification and N₂O production in coastal marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 30(6): 1332-1339 .
- Seitzinger, S.P. (1988): Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: Ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4,2): 702-724.
- Smayda, T.J. (1974): Bioassay of the growth potential of the surface water of the lower Narragansett Bay over an annual cycle using the diatom Thalassiosira pseudonana (oceanic clone 13-1). *Limnol. Oceanogr.* 19: 889-901.
- Smith, S.V. (1984): Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, 29(6): 1149-1160.
- Smith, R.E.H, Harrison, W.G and Harris, L. 1985: Phosphorus exchange in marine microplankton communities near Hawaii. *Mar. Biol.* 86: 75-84.

- Smith, S.V., Kimmerer, W.J. og Walsh, T.W. (1986): Vertical and biogeochemical turnover regulate nutrient limitation of net organic production in the North Atlantic Gyre. *Limnol. Oceanogr.*, 31(1): 161-167.
- Smith, S.V. og Hollibaugh, J.T. (1989): Carbon-controlled nitrogen cycling in a marine 'macrocosm': an ecosystem-scale model for managing cultural eutrophication. *Marin Ecology Progress Series*, 52: 103-109.
- Sommer, U. (1984): The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in through-flow cultures. *Limnol. Oceanogr.* 29 (3): 633-636.
- Sommer, U. (1985): Comparisons between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 30(2): 335-346.
- Söderström, J. (1988): Kustvattnets väkstplanktonproduktion, ett flödessystem i "steady state", kontrollerat av fosfortilförseln. *VATTEN*, 44: 3-10.
- Söderström, J. (1989): Phytoplankton production in Swedish coastal waters, a steady state system controlled by the availability of phosphorus. Rapport, 53 sider.
- Stigebrandt, A. og Wulff, F. (1987): A model for the dynamics of nutrient and oxygen in the Baltic Proper. *Jour. Mar. Research*, 45, 729-759.
- Subba Rao, D.V., Quilliam, M.A. and Pocklington, R., 1988. Domoic acid - a neurotoxic amino acid produced by the marine diatom Nitzschia pungens in culture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 2076-2079.
- Svensson, F. og Sahlsten, E. (1987): Nitrogen dynamics of a cyanobacteria bloom in the Baltic Sea: new versus regenerated production. *Mar. Ecol. - Prog. Ser.*, 37: 277-284.
- Sørensen, J., Jørgensen, T. and Brandt S. (1988): Denitrification in stream epilithon: Seasonal variation in Gelbæk and Rabis Bæk, Denmark. *FEMS Microbiology Ecology* 53(1988): 345-354.
- Terry, K.L., Laws, E.A. og Burns, D.J. (1985): Growth rate variation in the N:P requirement ratio of phytoplankton. *J. Phycol.*, 21: 323-329.
- Thomas W.H. and Dodson, A.N. (1968): Effects of phosphate concentrations on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom. *Biol. Bul.* 134: 199-208.

- Vincent, W.F. (1981a): Rapid physiological assay for nutrient demand by the plankton. I Nitrogen. J. Plankton Res. 3(4): 685-697.
- Vincent, W.F. (1981b): Rapid physiological assay for nutrient demand by the plankton. II Phosphorus. J. Plankton Res. 3(4): 699-710.
- Vråle, L. (1987): Forurensningsmodell for avløpsvann fra boliger. Bestemmelse av spesifikke tall. NIVA, O-86121, rapport nr. 2030.
- Wulff, F. og Stigebrandt, A. (1987): Total budgets and residence times of nutrients in the Baltic Sea. Manuscript.
- Wulff, F, og Rahm, L. (1988): Long-term, Seasonal and Spatial Variations of Nitrogen, Phosphorus and Silicate in the Baltic: An Overview. Marine Environmental Research, 26: 19-37.
- Zehr, J.P., Falkowski, P.G., Fowler, J. og Capone, D.G. (1988): Coupling between ammonium uptake and incorporation in a marine diatom: Experiments with the short-lived radioisotope ^{13}N . Limnol. Oceanogr. 44(4, part 1), 518-527.



Norsk institutt for vannforskning

Postboks 173 Kjelsås
0411 Oslo

Telefon: 22 18 51 00
Telefax: 22 18 52 00

Ved bestilling av rapporten,
oppgi løpenummer 2384-90.

ISBN 82-577-1672-3