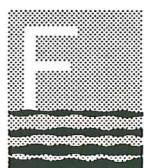


Lnr. 3116/94

Eutrofimodell for indre Oslofjord

En modell for omsetning av organiske stoff og næringssalter i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning

Rapport 5: Fytoplankton-prosesser - et litteraturstudium



Fagrådet
for vann- og avløpsteknisk
samarbeid i Indre Oslofjord



Norsk institutt for vannforskning



Miljøverndepartementet

Oversikt over rapporter:

EUTROFIMODELL FOR INDRE OSLOFJORD
En modell for omsetning av organisk stoff og næringssalter
i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning.

Rapport 1: Praktisk utprøving på indre Oslofjord.

NIVA-rapport lnr. 3112

Hovedrapport som også presenterer modellen ved å vise resultater fra kjøringer, sammenligne med observasjoner, og gi eksempler på hvordan den kan belyse virkningen av ytterligere tiltak mot forurensninger i indre Oslofjord.

Rapport 2: Faglig beskrivelse av innholdet i modellen

NIVA-rapport lnr. 3113

Her gis det en oversikt over hvordan både fysiske, biologiske og kjemiske prosesser er beskrevet matematisk i modellen, og hvilke faglige forutsetninger og forenklinger som ligger til grunn.

Rapport 3: EDB-teknisk beskrivelse og praktisk bruker-veiledning. *NIVA-rapport lnr. 3114*

Her beskrives hvordan modellen skal brukes rent teknisk og hva som må gjøres for å tilpasse modellen til andre fjordområder. Det gis også noe informasjon om hvordan programmet er bygd opp, til veiledering for eventuell videre-utvikling. Rapporten inneholder også en beskrivelse av hvordan modellen er verifisert, dvs. hva som er gjort for å bygge inn internkontroll og luke ut feil i programkoden og sikre at EDB-programmet fungerer etter forutsetningene.

Rapport 4: Fysiske prosesser. Litteraturstudium og dataanalyse. *NIVA-rapport lnr. 3115*

Her beskrives hvordan fysiske forhold behandles i modellen. Rapporten redegjør også for hva modelleringen av fysiske forhold bygger på av litteratur og data.

Rapport 5: Fytoplankton-prosesser - et litteraturstudium.

NIVA-rapport lnr. 3116

Denne rapporten beskriver bakgrunnen for modelleringen av de viktigste fytoplankton-prosessene, spesielt når det gjelder fotosyntese og næringsoptak, og viser hvordan modellbeskrivelsen er utviklet.

Rapport 6: Filtrering og vekst hos blåskjell som funksjon av miljøforhold.

NIVA-rapport lnr. 3117

Beskriver en feltundersøkelse som ble gjort i 1989 for å få et biomasse-estimat, og et litteraturstudium som har dannet grunnlag for delmodellen for blåskjell-bestanden og dens betydning for omsetningen i fjorden.

NIVA - RAPPOR

Norsk institutt for vannforskning



NIVA

Prosjektnr.:	Undernr.:
O-90188	
E-87722	
Løpenr:	Begr. distrib.:
3116	Fri.

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

Rapportens tittel: Eutrofimodell for indre Oslofjord. En modell for omsetning av organisk stoff og næringssalter i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning.	Dato: 30/1-95 Trykket: NIVA 1995
Rapport 5: Fytoplankton-prosesser - et litteraturstudium.	Faggruppe: Marin økologi
Forfatter(e): Birger Bjerkeng	Geografisk område: Indre Oslofjord
	Antall sider: Opplag: 165

Oppdragsgiver: Fylkesmannen i Oslo og Akershus.	Oppdragsg. ref.:
--	------------------

Ekstrakt: Denne rapporten er en bakgrunnsrapport om fytoplankton laget i forbindelse med utviklingen av en eutrofimodell for indre Oslofjord. Fytoplankton står for storparten av produksjon av nytt organisk materiale, som er det viktigste elementet i de problemer som er forbundet med eutrofiering eller overgjødsling. Det ble derfor tidlig i prosjektet gjort et litteraturstudium på vekst og næringsstoffopptak hos fytoplankton som grunnlag for en modellformulering. Resultatene er beskrevet i den henværende rapporten. Rapporten redegjør for endel forsøksresultater og teoretiske beskrivelsesmåter som finnes i litteraturen, og som er valgt ut fordi de synes hensiktsmessige som grunnlag for en dynamisk prosessbeskrivelse av næringsstoffopptak og vekst hos fytoplankton. Siktemålet har ikke vært å gi noen generell oversikt over litteraturen om primærproduksjon.
--

4 emneord, norske

1. Fytoplankton
2. Marinøkologi
3. Simuleringsmodell
4. Fjord

4 emneord, engelske

1. Phytoplankton
2. Marine Ecology
3. Simulation model
4. Fjord

Prosjektleder

Birger Bjerkeng

For administrasjonen

John Arthur Berge

ISBN82-577-2682-6

Norsk institutt for vannforskning

**O-90188/
E-87722**

EUTROFIMODELL FOR INDRE OSLOFJORD

En modell for omsetning av
organisk stoff og næringssalter
i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning.

**Rapport 5:
Fytoplankton-prosesser
- et litteraturstudium.**

Birger Bjerkeng

Dato: 30.01.95

Forord

Denne rapporten inngår som nr. 5 i en serie på seks rapporter som beskriver resultatet av et modellutviklings-prosjekt utført ved NIVA. Prosjektet ble først skissert i et programforslag (Bjerkeng et. al. 1987) og siden i et forprosjekt finansiert av NIVAs basisbevilgning (Bjerkeng et. al. 1988). Prosjektet er gjennomført som et kombinert oppdrags- og forskningsprosjekt. Miljøverndepartementet og Fagrådet for vann- og avløpsteknisk samarbeid i indre Oslofjord bevilget 1.5 mill. kr. hver, og NIVA har skutt inn omtrent samme beløp av egne forskningsmidler, slik at den totale rammen har vært omkring 4.5 mill kr. Oppdragsgiver og kontraktpartner har vært Fylkesmannen i Oslo og Akershus, på vegne av de bevilgende instanser.

Denne rapporten beskriver et litteraturstudium som ble utført i 1988-89, i startfasen av modellprosjektet. Den er derfor ikke å jour når det gjelder den nyeste litteraturen.

Torbjørn Johnsen og Kjell Baalsrud har gjennomgått rapporten og gitt mange verdifulle kommentarer og gode råd ved sluttredigeringen, men bare forfatteren er ansvarlig for gjenværende feil og mangler.

Oslo 30.01.95

Birger Bjerkeng

INNHOLD

1. Innledning	13
2. Generell beskrivelse av fotosyntesen.....	13
3. Ramme for beskrivelsen av primærproduksjon i modellsammenheng	17
3.1. Oppdeling i delprosesser	17
3.2. Målestokk for algebiomasse.....	18
3.3. Hvordan primærproduksjon måles.....	18
4. Lys- og temperaturbegrensning av primærproduksjon	22
4.1. Virkning av endrede lys- og temperaturforhold på kort sikt	22
4.1.1. Lave lysstyrker - rent lysbegrenset vekst	23
4.1.2. Optimale lysstyrker - temperaturbegrensning	25
4.1.3. En mulig matematisk formulering av lys- og temperaturbegrensning.....	27
4.1.4. Veksthemning ved høy lysintensitet og høy temperatur	29
4.1.5. Steeles kurve for fotosyntese som funksjon av lys	34
4.1.6. Lyshemning av vekst - et kunstig forsøksfenomen?.....	38
4.1.7. Nedsatt produksjon pga. ultrafiolett stråling.....	39
4.2. Lys- og temperatur-tilpasning - varierende klorofyll:karbon-forhold	40
4.2.1. Lystilpasning	43
4.2.1.1. Tilpasningshastighet avhengig av veksthastighet	43
4.2.1.2. Tilpasning til ulike lysstyrker uttrykt ved endring av parametre i kurven for øyeblikksrespons.....	48
4.2.1.3. En mulig modell for lys-tilpasning	51
4.2.2. Temperaturtilpasning	52
4.2.2.1. Eppleys kurve for vekst som funksjon av temperatur.....	53
4.2.2.2. Alternative måter å beskrive temperaturavhengighet	56
5. Næringsstoff-begrensning av vekst	57
5.1. Generell beskrivelse av prinsippene ved kjemostat- og turbidostat-forsøk	58
5.2. Vekst begrenset av celleinnhold av ett næringsstoff	60
5.2.1. Målestokk for næringsstoffinnhold - pr. celletall eller pr. karbon	62
5.2.2. Forholdet mellom brutto og netto veksthastighet	62
5.2.3. Modifikasjon av modellen for små veksthastigheter.	63
5.2.4. Nitrat- og ammonium-begrenset vekst	63
5.2.4.1. Forsøksresultater som kan beskrives av Droops formel	64
5.2.4.2. Forsøksresultater hvor det er liten variasjon i N:C-forhold som funksjon av veksthastighet.....	67
5.2.4.3. Konklusjon mht. N-begrensning.....	71
5.2.5. Fosfor-begrenset vekst.....	72

5.2.6.	Silikatbegrenset vekst hos diatoméer.....	76
5.2.7.	Tilpasning til varierende næringsstoff-begrensning: Omstilling av celleprosessene.	76
5.3.	Kombinert effekt av flere næringsstoff-begrensninger	81
5.3.1.	Alternativ 1: Vekst begrenset av minimumsfaktor - terskelmodellen	81
5.3.2.	Endringer i balansert N:P-forhold etter graden av vekstbegrensning?	85
5.3.3.	Alternative modeller med kombinert begrensning	90
5.3.4.	Data for kombinert nitrogen og fosforbegrensning	91
5.3.5.	Data for kombinert fosfor og vitamin B12 begrensning	92
5.3.6.	Konklusjon angående multippel næringsstoffbegrensning	93
5.4.	Redusert vekst ved høye ytre næringsstoffsentraserjoner?	95
6.	Opptak av næringsstoff.....	96
6.1.	Hvordan næringsstoffsopptak angis - valg av måleenheter	97
6.2.	Opptak ved dynamisk likevekt mellom vekst og opptak- kjemostatforsøk.	100
6.2.1.	Hyperbolsk sammenheng mellom opptak og konsentrasjon	100
6.2.2.	Likevekt mellom vekst og opptak - Monods vekstfunksjon.....	101
6.2.3.	Utlekking og restkonsentrasjoner - Problemer med enkle likevektsbeskrivelser av vekst og opptak.....	104
6.2.4.	Et mulig alternativ til Monods ligning: andel opptatt næringsstoff i likevekt....	106
6.3.	Beskrivelse av opptak som egen dynamisk prosess.	108
6.3.1.	Næringsopptak ved større tilskudd av næringsstoff	108
6.3.2.	Overføring av resultater av tilsetningsforsøk til in situ opptak	111
6.3.3.	Næringsopptak som netto resultat av opptak og utlekking.....	112
6.3.4.	Beskrivelse av dynamiske forløp - overgangstilstander.	113
6.4.	Data for opptak av ulike næringsstoffer.....	115
6.4.1.	Data for opptak av fosfor	115
6.4.1.1.	Opptak som funksjon av cellestatus i kjemostatkulturer (Rhee 1973, 1974)	115
6.4.1.2.	Korttidsmåling av in situ opptak fra fosfat i naturlig ferskvannsplankton - utskilling av fosfat fra fosformonoestere (Heath 1986).	116
6.4.1.3.	Tracer-forsøk, måling av in situ opptak av ortofosfat i marint plankton - metning av opptak, fordeling på størrelsesfraksjoner (Friebel et al. 1978).....	120
6.4.1.4.	Fosfat-opptak i naturlig innsjøplankton ved store tilsetninger - fordeling på størrelsesfraksjoner. (Lehman og Sandgren 1982).....	122
6.4.1.5.	Tracerforsøk med likevekts- og perturbert opptak i ferskvannsplankton. - Avvik fra hyperbolsk opptakskinetikk. (Brown et al. 1978, Brown og Harris 1978)	125
6.4.1.6.	Perturbert opptak av naturlig innsjøplankton - Avvik fra Michaelis-Menten kinetikk. (Tarapchek og Herche 1986).....	128

6.4.2. Data for opptak av nitrogen	129
6.4.2.1. Opptak av ammonium og nitrat i kjemostatkulturer av marint fytoplankton etter N-tilsetninger som funksjon av veksthastighet. Forhold mellom ammonium og nitrat-opptak. (Caperon og Meyer 1972b).....	129
6.4.2.2. Tidsforløp for opptak av ammonium i kjemostatkulturer av den marine diatoméen <i>Skeletonema costatum</i> etter N-tilsetning. (Caperon og Meyer 1972b).....	131
6.4.2.3. Korttidsopptak av nitrat i kjemostatkulturer av <i>Scenedesmus</i> sp. som funksjon av koncentrasjon og veksthastighet før tilsetning. (Rhee 1978, Rhee og Gotham 1981b).	132
6.4.2.4. Tidsforløp for opptak av ammonium i kjemostatkulturer av <i>Pseudopodinella pyriformis</i> (Harrison et al. 1989).....	133
6.4.2.5. Opptak og assimilasjon av ammonium i diatoméen <i>Thalassiosira</i> <i>pseudonana</i> ved korttidsforsøk (Zehr et al. 1988).	136
6.4.2.6. Opptak og inkorporering av ammonium i diatoméen <i>Thalassiosira</i> <i>pseudonana</i> ved 5 timers forsøk (Kanda og Hattori 1988).	137
6.4.3. Data for opptak av silisium.....	138
6.4.4. Vekselvirkning mellom opptak av ulike næringssalter.....	139
6.4.4.1. Forhold mellom opptak av ulike N-forbindelser (Ammonium, urea og nitrat).	139
6.4.4.2. Vekselvirkninger mellom næringssalt med ulike næringsstoffer	140
6.5. Betydning av lys og temperatur for næringsstoffopptaket.	140
7. Valgt modellbeskrivelse av primærproduksjon.....	142
7.1. Dynamiske variable som beskriver fytoplanktonbestand i modellen.....	142
7.2. Primærproduksjon som karbon-assimilering	143
7.2.1. Temperaturbegrensning alene.....	144
7.2.2. Næringsstoff-begrensning sammen med temperaturbegrensning	145
7.2.3. Lysbegrensning	146
7.2.4. Tilpasning til ulike lysstyrker	147
7.3. Modellbeskrivelse av opptak av næringssalter	149
7.4. Nitrogenfiksering	153
8. Tapsledd hos fytoplankton.....	153
8.1. Respirasjon.....	154
8.2. Nedsynking av diatoméer.....	154
8.3. Egen-dødelighet hos fytoplanktongruppene.....	155
9. Utskilling av oppløst organisk karbon.....	156
10. Vertikal egenbevegelse hos flagellater (fytoplanktongruppe 2).	157

11. Oppsummering - faktorer som bør vurderes senere	157
LITTERATUR.....	159
Appendiks: Omregningsfaktorer mellom ulike enheter for lysstyrke.....	165
Definisjoner	165

Tabeller

Tabell 1.	Vanlig kjemisk sammensetning av fytoplankton, etter Redfield et al. (1963).....	15
Tabell 2.	Optimalt temperaturområde og observert lyshemning for 4 ferskvanns fytoplanktonarter dyrket ved 20°C. Lest ut av figurer i Aruga (1965b).	33
Tabell 3.	Sammenheng mellom lysstyrke ved dyrking av algekulturer og kritisk lysstyrke i fotosyntese-lys-kurven. Lest ut av figurer i Steeman-Nielsen (1975).....	49
Tabell 4.	Sammenligning av optimal lysstyrke som funksjon av in situ lys for naturlig plankton fra Sargassohavet, sammenlignet med beregnet verdi ut fra in situ lysstyrke. Fra Ryther og Menzel (1959)	49
Tabell 5.	Variasjon av optimalt temperaturområde med dyrkningstemperatur for ferskvanns-grønnalgen <i>Chlorella ellipsoidea</i> . Fra Aruga (1965a).....	54
Tabell 6.	Litteraturdata for øvre grense for veksthastighet ved god næringstilgang under varierende temperatur og lys-forhold, sammenlignet med verdier fra Eppleys kurve.	55
Tabell 7.	Nedre grense for q ₀ for N:C-forhold i cellene i Droops formel for netto veksthastighet i kjemostatforsøk ved ren nitrogenbegrensning:	67
Tabell 8.	Celle-karakteristikk for <i>Thalassiosira pseudonana</i> ved ulike veksthastigheter. Fra Zehr et al. (1988).	67
Tabell 9.	Litteraturdata om maksimal målt eksponensiell veksthastighet hos diatoméen <i>Thalassiosira pseudonana</i> :.....	69
Tabell 10.	Litteraturdata om cellesammensetning hos diatoméen <i>Thalassiosira pseudonana</i> ved ulike vekst-tilstander	70
Tabell 11.	Litteraturdata for minste grense for P:C-forhold i fytoplankton.....	75
Tabell 12.	Resultat av tilpasning av alternative modeller for kombinert næringsstoff-begrensning av N og P til data fra Rhee (1973,1974 og 1978).	92
Tabell 13.	Resultat av tilpasning av alternative modeller for kombinert næringsstoff-begrensning av P og B12-vitamin til data fra Droop (1974).....	93
Tabell 14.	Initielt in situ opptak av P i ferskvann, fra radioisotop-målinger. Data fra Heath (1986), tabell 1 og 2, omregnet til µM.	120
Tabell 15.	Spesifikt fosfor-opptak for to ulike størrelsesfraksjoner av plankton, anslått på basis av Friebele et al. (1978).....	122
Tabell 16.	Nitrat-opptak for N-begrensede kulturer av <i>Scenedesmus sp.</i> med veksthastighet $\mu = 0.5d^{-1}$ og temperaturer fra 10 til 25 °C	133

Tabell 17. Nitrogen-opptak hos ammonium-begrensede kulturer av <i>Pseudopodinella pyriformis</i> fra dynamisk likevekt etter tilsetning av ammonium.....	134
Tabell 18. Koeffisienter for næringssalt-opptak hos fytoplankton brukt i eutrofimodellen.....	153

Figurer

Figur 1. Bestemmelse av veksthastighet eller opptakshastighet ved batch-forsøk.....	19
Figur 2. Fotosyntese som funksjon av lysstyrke i kulturer av <i>Chlorella vulgaris</i> dyrket ved to ulike lysstyrker. Fra Steeman-Nielsen (1975), side 54.....	23
Figur 3. Illustrasjon av overgang mellom lysbegrenset og temperaturbegrenset vekst, med definisjon av kritisk lysstyrke I_k	26
Figur 4. Ulike alternativer for overgang mellom lysbegrensning og lysmetning for primærproduksjon.....	27
Figur 5. Sesongvariasjon i fotosyntese som funksjon av lys for naturlig ferskvannsfytoplankton. Fra Aruga (1965a).....	30
Figur 6. Sesongvariasjon i fotosyntese - temperaturkurver (heltrukken linje) og respirasjon (stiplet linje) for naturlig ferskvannsfytoplankton. Fra Aruga (1965a).....	31
Figur 7. Fotosyntese som funksjon av temperatur for <i>Chlorella ellipsoida</i> dyrket ved ulike temperaturintervaller. Fra Aruga 1965b.....	32
Figur 8. Fotosyntese og respirasjon som funksjon av lys ved ulike temperaturer for <i>Chlorella ellipsoida</i> dyrket ved 20 °C. Fra Aruga 1965b.....	32
Figur 9. Fotosyntese og respirasjon som funksjon av lys ved ulike temperaturer for <i>Scenedesmus</i> sp. dyrket ved 20 °C. Fra Aruga 1965b.....	33
Figur 10. Representative vertikal-profiler av netto primærproduksjon målt ved in situ inkubering, plottet som funksjon av beregnet lysstyrke. Fra Nixon og Kremer 1978, side 47.....	35
Figur 11. Fotosyntese som funksjon av lysintensitet for fytoplankton fra Saragasso-havet hentet fra ulike dyp. Fra Ryther og Menzel (1959).....	36
Figur 12. Tidsforløp for in vivo fluoresens pr. celle i kultur av <i>Thalassiosira pseudonana</i> ved lysstyrke 17 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Fra Sakshaug et al. 1987.....	43
Figur 13. Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i <i>Thalassiosira weisflogii</i> ved endring av kontinuerlig lysintensitet fra 72 til 593 . Fra Post et al. (1984).	44

Figur 14.	Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i <i>Thalassiosira weisflogii</i> ved endring av kontinuerlig lysintensitet fra 593 til 72 . Fra Post et al. (1984).	45
Figur 15.	Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i <i>Thalassiosira weisflogii</i> ved endring av lysintensitet fra 72 til 593 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for 12:12-timers lys:mørkesyklus gjennom døgnet. Fra Post et al. (1984).	46
Figur 16.	Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i <i>Thalassiosira weisflogii</i> ved endring av lysintensitet fra 593 til 72 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for 12:12-timers lys:mørke-syklus gjennom døgnet. Fra Post et al. (1984).	48
Figur 17.	Veksthastighet hos <i>Scenedesmus</i> sp. og <i>Asterionella formosa</i> ved næringsmettet vekst som funksjon av temperatur. Fra Rhee og Gotham (1981b).....	53
Figur 18.	Illustrasjon av vekstkurve for varierende næringsstoffinnhold i cellene, Droops formel og Caperon og Meyers modell.	61
Figur 19.	Fortynnshastighet D mot $q = \text{N:C-forhold}$ ved likevekt i kjemostat under N-begrenset vekst for fire forskjellige planktonarter.Fra Caperon og Meyer (1972a).....	64
Figur 20.	Fortynnshastighet D mot $1/q = \text{C:N-forhold}$ ved likevekt i kjemostat under N-begrenset vekst for fire forskjellige planktonarter.Fra Caperon og Meyer (1972a).....	65
Figur 21.	Sammenheng mellom innhold av N, P og C for algeoppblomstringer i Trondheimsfjorden, fra en eutrof innsjø og fra Nordsjøen.Fra Sakshaug og Olsen (1986).	86
Figur 22.	Ammoniumopptak hos <i>Skeletonema costatum</i> etter tilsetning av ammonium til N-begrenset kjemostatkultur, fra Conway et al. (1976)	109
Figur 23.	Opptak av radioaktivt fosfat som funksjon av tid i ferskvann, East Twin Lake 16 august 1984. Fra Heath (1986).	117
Figur 24.	Prinsippskisse av opptaksmodell med mellomlagre og utlekking	118
Figur 25.	Forsøk med gjentatt tilsetning av fosfat til naturlig innsjøplankton. Fra Lehman og Sandgren (1982).....	123
Figur 26.	Tracermåling av P-opptak i 8-dager gammel kultur av <i>Selenastrum capricornutum</i> . Fra Brown et al. (1978).	126
Figur 27.	Tidsforløp for restkonsentrasjon av ammonium etter tilsetning til kjemostat-kultur av <i>Monochrysis lutheri</i> med ammonium-basert vekst. Fra Caperon og Meyer (1972b).....	130
Figur 28.	Kvalitativ skisse av opptak og assimilering av nitrogen via aminosyrer.....	136

1. Innledning

Denne rapporten er en bakgrunnsrapport om fytoplankton som er laget i forbindelse med utviklingen av en eutrofimodell for indre Oslofjord. Et viktig grunnlag for modellarbeidet er å få estimert de biomasser som gir størst produksjon eller konsum av organisk materiale, og få modellert dem som dynamiske elementer i den biologiske omsetningen knyttet til eutrofiftilstand. Fytoplankton står for storparten av produksjon av nytt organisk materiale, som er det viktigste elementet i de problemer som er forbundet med eutrofiering eller overgjødsling. Det ble derfor tidlig i prosjektet gjort et litteraturstudium på vekst og næringsstoffopptak hos fytoplankton som grunnlag for en modellformulering. Resultatene er beskrevet i den henværende rapporten.

Rapporten redegjør for endel forsøksresultater og teoretiske beskrivelsesmåter som finnes i litteraturen, og som er valgt ut fordi de synes hensiktsmessige for formålet, som er å lede frem til en dynamisk prosessbeskrivelse av næringsstoffopptak og vekst hos fytoplankton, på en noenlunde enkel matematisk form. Siktemålet har ikke vært å gi noen generell oversikt over litteraturen om primærproduksjon.

2. Generell beskrivelse av fotosyntesen

Primærproduksjonen av biomasse i en fjord skjer ved fotosyntese i alger. I indre Oslofjord er det planktonalger, her kalt fytoplankton (planteplankton) som står for den vesentlige delen av primærprodusentenes produksjon. Data innsamlet for dette prosjektet tyder på at fastsittende alger i strandsonen (tang og tare) bidrar forholdsvis lite til den totale primærproduksjonen (se rapport 6 i denne serien). Likeledes betyr organisk stoff tilført fra land, slik som organisk stoff i avløpsvann, humus i vassdragene, løv, kvist, pollen m.m., lite i forhold til fytoplanktonveksten.

Vi deler ofte levende vesener i to hovedgrupper: Produsenter og konsumenter. Produsentene er plantene og noen mikroorganismer. Praktisk talt alt liv på jorden er basert på fotosyntesen. Den består av flere sammenkoblede trinn:

- a. Den fotokjemiske prosess omdanner lysenergi til kjemisk energi. Klorofyllt i plantene kan direkte nyttiggjøre seg rødt lys med bølgelengder 600-700 nm. Ved siden av klorofyllt inneholder plantene også andre pigmenter som kan ta imot lys av andre bølgelengder og formidle energiopptaket via klorofyllt til kjemisk energi (Steemann-Nielsen 1975).

Den fotokjemiske prosessen antas lite temperaturavhengig, den viktigste indre reguleringsfaktor er organismenes innhold av klorofyll. Lyset vil bare trenge et stykke ned i vannet. I kystsonen vil lys nok til plantevekst sjeldent trenge dypere ned enn 20-40 meter, og i fjorder ofte betydelig mindre, fordi vannet her har et større innhold av både organiske og uorganiske partikler.

Utnytelsen av lysenergi til fotosyntese varierer med bølgelengde for lyskvantene og med den totale lysstyrke. Begge typer variasjon vil være forskjellig hos de forskjellige algearter. Nedtrengningen av lys i vannmassene varierer også med bølgelengde. Ut fra dette burde en egentlig beskrive lyset oppdelt i et bølgespakter, og se på absorasjon og nedtrengning som funksjon av bølgelengde. I modellen er det påkrevet med

forenklinger, og det er valgt å beskrive lysstyrke ved en enkelt variabel, som angir samlet strålingsenergi av fotosyntetisk aktivt lys.

Det mest relevante mål på lyset vil stort sett være antall kvanter med bølgelengde 400-700nm (PAR=*photoactive radiation*), men data i eldre litteratur ser ofte ut til å være basert på total lysenergi. For sollys og atmosfærisk lys finnes omregningskonstanter mellom ulike mål på lysstyrke. I et appendiks på side 165 er det satt opp en tabell med omregningsfaktorer mellom de vanligst benyttede enhetene.

- b. Den kjemiske energien bruker planten til å omdanne karbondioksyd, CO₂, og vann H₂O, til sukkerstoffer under utskillelse av oksygen, O₂. I dette trinnet er det en serie med mellomprodukter og omsetningen styres av enzymzystemer. Hastigheten på disse prosessene er avhengig av temperatur.
- c. Med sukkerstoffene, midlere sammensetning CH₂O, som byggestener og energikilde foregår så den egentlige veksten, dvs. ved tilførsel av en serie næringsstoffer produserer planten alle de bestanddeler den består av, og derved blir det vekst. Blant de mange næringsstoffer som en plante består av, kan nevnes: Nitrogen, fosfor, svovel, magnesium, kalium, jern, natrium, og klor. For diatoméer er også silisium nødvendig for veksten, idet de har silikat-skall.

Veksten hos fytoplankton er i alt vesentlig ukjønnet, og består i at hver plante, eller celle, deler seg i to. Fytoplankton i sjøvann vil ha rikelig tilgang på de fleste næringsstoffer, bortsett fra nitrogen og fosfor. I tillegg kan diatoméene ofte bli begrenset av silisium.

Nitrogen i sjøvann brukes først og fremst i form av nitrat og ammonium, men andre former for bundet nitrogen kan også brukes. Fritt molekylært nitrogen fra luften er løst i vannet, men bare noen meget spesialiserte organismer kan omdanne det til bundet nitrogen. Nitrogenfikserende organismer betyr meget for nitrogenbalansen i jord og ferskvann, men regnes å ha liten betydning i sjøvann. Nitrogenkomponentene i sjøen blir dels resirkulert gjennom livsprosessene, dels tilført ved dypvannsoppstrømminger, dels tilført med vassdragene og direkte utsipp fra land og også tilført fra luften via regn eller som partikkelavsetninger. Nitrogen kan også bli ført tilbake til luften som molekylært nitrogen eller nitrogenoksyder NO_X.

Fosfor i sjøvann forekommer som fritt fosfat eller forbindelser av fosfat. Fosfat er mer reaktivt enn nitrat og ammonium og vil i større grad binde seg til partikler og sedimenter. Fosforet i sjøen blir dels resirkulert gjennom livsprosessene, dels tilført fra dypvannet ved oppstrømminger, og dels tilført med vassdragene og direkte utsipp fra land.

Silisium i sjøvann forekommer som silisiumoksid, som forenklet kan beskrives SiO₂ (egentlig Si(OH)₄ i oppløst form ved vanlig pH i sjøvann). Silisium i sjøvann blir dels resirkulert, dels tilført fra dypvannet, og dels tilført via vassdrag og utsipp fra land.

Hittil har man antatt at tilførsel av nitrogen og fosfor bestemmer hvor mye fytoplankton som kan produseres totalt, mens tilførselen av silisium bestemmer hvor stor del av produksjonen som kan være diatoméer. Det skal imidlertid ikke utelukkes at andre næringssalter, som f.eks. jern, kan ha betydning.

Det er utført mange analyser av plankton for å fastslå sammensetningen, mest kjent er meget omhyggelig undersøkelser av marint plankton som ble publisert av Redfield et al. (1963) (se også Redfield 1958). De fastslo som midlere sammensetning av tørrstoffet de verdiene som er gjengitt i tabell 1.

Tabell 1. Vanlig kjemisk sammensetning av fytoplankton, etter Redfield et al. (1963).

	Mol-forhold	Vektforhold
Oksygenbehov O	276	142.6
Karbon C	106	41
Nitrogen N	16	7.2
Fosfor P	1	1

Denne midlere sammensetning av fytoplankton er det tradisjonelle grunnlaget for beregninger og biomassevurderinger i sjøen. Det er imidlertid viktig å minne om at dette bare må betraktes som gjennomsnittsverdier, og ikke er forholdstall som kan brukes for den enkelte algeart, eller for alger som lever under spesielle forhold, f.eks. i eksperimentell sammenheng. Men Redfield-forholdene viser omtrent hvilke tilførsler eller opptak av næringsstoffer et algesamfunn trenger under naturlige forhold for å vokse optimalt.

Hvis tilgjengeligheten av nitrogen og fosfor har et annet forhold, vil det innvirke på algenes vekst og artsfordeling. Den enkelte algecelle kan tolerere et visst avvik, men blir avviket for stort, stanser veksten. I så fall kaller vi det næringsstoffet det er mangel på for vekstbegrensende eller en minimumsfaktor. Fjerner man f.eks. fosfor vil det kunne stanse algeveksten helt, selv om de andre vekstfaktorene er tilstede.

Veksten av en algekultur i batchforsøk, hvor utviklingen i et avgrenset vannvolum følges etter næringssaltilsetning, kan deles i tre faser:

1. En lagfase som gir en forsinkel start
2. En eksponensiell fase hvor deling foregår med konstant relativ hastighet, slik at antall celler øker med en konstant faktor over hver tidsenhet.
3. En fase hvor veksten avtar og tilslutt stopper.

Disse fasene er lette å observere ved algekulturforsøk, men vi vet lite om hvilken fase alger i naturen befinner seg i. Mye taler for at de stort sett befinner seg i fase 3, men dels også i fase 2. Det er lite sannsynlig at de ytre forhold i naturen kan endre seg så fort at det oppstår en lagfase (fase 1).

Veksten, som gjerne oppgis i vekstøking (delinger) pr. tidsenhet (pr. dag eller pr. time), er karakteristisk for hver art og påvirket av lys, temperatur og næringstilgang.

Selve næringsstoffopptaket deler vi gjerne i to (ev. flere) trinn:

- Et første trinn hvor næringsstoffet blir tatt opp av cellen, dvs. blir fjernet fra vannet.
- Et siste trinn hvor næringsstoffet blir brukt til vekst.

Grunnen til denne oppdelingen er ganske enkelt at forsøk ikke viser konstant forhold mellom næringsstoffopptak og vekst. Både nitrogen og fosfor vil i et stagnert algesamfunn bli tatt opp

raskt uten påviselig vekst, samtidig som algene deretter kan gjennomføre flere delinger uten ytterligere næringsstoffopptak. Det er rimelig å tro at selve opptaket gjennom celleveggen inn i cellen er en aktiv, biologisk styrt prosess, altså ikke bare en fysisk diffusjon. Det overopptak som registreres både for nitrogen og fosfor, men i særlig grad for fosfor, kan være en slags adsobsjon til ytre cellevegg eller en aktiv transport. I siste tilfelle må vi også tenke oss en mekanisme for utskillelse, lekkasje, av overflødig næringsstoff. I modellen er det ikke nødvendig å ta hensyn til alle slike detaljer.

Algene i havet har over meget lange tidsrom utviklet seg og levet under meget konstante ytre forhold. Fytoplankton som dominerer i åpent hav har som regel liten toleranse til endringer i saltholdigheten, mens de som lever i fjorder og estuarer kan vokse under varierende forhold dvs. både i havvann og grader av brakkvann. Hver enkelt art har sine krav. Lysforholdene varierer sterkt, og kan i det aller øverste vannlaget være for sterkt og skade algene. Mange alger har egenbevegelse og kan gjennomføre vertikalvandringer på flere meter i løpet av døgnet, styrt av lyset. Algene har et varierende krav til temperatur og mange arter kan utvise god vekst ned til temperaturer nær sjøvannets frysepunkt. Den enkelte art kan i noen grad adaptere seg til de ytre forholdene, spesielt temperatur og saltholdighet.

Veksten vil forøvrig være bestemt av næringstilgangen, og den enkelte art vil gjerne forekomme i størst mengde i de dyp hvor den finner den beste kombinasjon av ytre vekstfaktorer.

Næringsstoffene tas opp fra vannet hvor de foreligger som næringssalter. Opptak av næringssalter fra omgivende vann kan betraktes som egne prosesser. Opptaket begrenses av lave konsentrasjoner i vannmassene omkring, og av høye konsentrasjoner bundet i organismene. Noe opptak kan skje i perioder uten vekst, for eksempel om natten, til bruk under vekstperioder senere. Opptaket styrer indirekte veksten, gjennom det resulterende innholdet av næringsstoff (N, P eller Si) i organismene. Dersom opptaket er vedvarende lavt, vil det begrense veksten selv om det er rikelig med lys og optimal temperatur, mens et høyt opptak muliggjør stor tilvekst dersom lys- og temperaturforholdene er gode.

I fjorden varierer alle de ulike ytre begrensende faktorene: Lys, temperatur og tilgang på næringssalter. På kort sikt, for organismer som har en gitt kjemisk sammensetning og forhistorie, varierer fotosyntesehastigheten med fluktusjoner i lys og temperatur. På litt lengre sikt vil også opptak og lagring av næringsstoffer regulere veksthastigheten, og organismenes sammensetning vil da avspeile tilgang på næringssalter fra vannmassene i forhold til det behovet som finnes ut fra lys- og temperatur-forhold.

Selv om det er høye konsentrasjoner av næringssalter i vannet, vil veksten være begrenset av algenes maksimale evne til å ta opp og omsette næringsstoffer. Denne begrensningen må ses som en egenskap ved algene, og ikke som en ytre begrensning. Algenes vekstevne vil da i hovedsak være en funksjon av lys og temperatur, og i en slik situasjon sier vi at algene er lys- eller temperatur-begrenset.

Det som kalles næringsstoffbegrensning, innebærer at tilgangen på næringssalter fra det ytre miljø er så lav at det hemmer veksten i forhold til hva som ville være mulig med mer næringssalter, under gitte lys- og temperaturforhold. Langvarig næringssaltbegrensning må antas å hemme dannelse av både klorofyll og enzymer og andre bestanddeler av cellene, og vil derfor begrense veksthastigheten i forhold til en situasjon med rikelig tilgang på næringssalter, uansett om det er lys eller temperatur som er viktigste ytre fysiske begrensende faktor.

Primærproduksjonen styres altså av et samspill av ulike begrensende faktorer og er preget av ikke-lineære sammenhenger. Det er nødvendig å se også på virkningen av lys og temperatur for å kunne vurdere hvordan endringer av næringsstoffs tilførsler virker. I det følgende diskuteres derfor først hvordan fotosyntesen varierer med lys og temperatur dersom algene har god tilgang på næringssalter i det ytre miljøet. Deretter drøftes virkningen av begrensninger i tilgangen på næringssalter, både sett isolert, dvs. under optimale lys- og temperaturforhold, og i sammenheng med varierende lys og temperatur-begrensninger.

Ifølge Olsen og Jensen (1989) er det ingen generelle forskjeller mellom ferskvannsorganismer og marine organismer i vekstkinetikk og næringsstoffsopptak. Det er derfor brukt litteraturdata både for limnisk og marint miljø.

3. Ramme for beskrivelsen av primærproduksjon i modellsammenheng

I denne rapporten beskrives fytoplankton-prosessene. Konsentrasjonen av levende fytoplankton beskrives som en lokal tilstandsvariabel, dvs. som mengde pr. vannvolum, og omsetning knyttet til primærproduksjonen og beiting beskrives også pr. vannvolum.

Virkningen av vanntransportene på konsentrasjonene er med i modellen, men behandles ikke i denne rapporten. De fysiske transportmekanismene som er felles for alle komponentene i modellen beskrives generelt i rapport 2 fra dette prosjektet, og mer i detalj i rapport 4 (se innsiden av rapportforsiden).

Modellen skal oppsummere et biologisk mangfold i matematiske beskrivelser, og enhver håndterbar beskrivelse av hva som styrer algevekst vil være en grov forenkling. Her er det forsøkt valgt en beskrivelse som fanger opp det som skal studeres i modellen. Det er først og fremst virkningen av næringsstoffs tilførsler som er sentral, spesielt fosfor og nitrogen i ulike former. I denne sammenheng er imidlertid også lys og temperatur viktig, fordi vekstprosessen bestemmes av et samspill mellom de forskjellige begrensende faktorer.

Det er valgt å basere de biologiske deler av modellen på en helt deterministisk matematisk formulering. En kunne tenke seg å legge inn variasjoner med et tilfeldig preg (stokastiske elementer), f.eks. ved å la modellparametre variere "tilfeldig" i tid for å kunne beskrive bedre virkningen av variasjoner vi ikke greier å trekke inn i kausale sammenhenger, men det er ikke gjort i den første versjonen av modellen. Det vil rent teknisk være enkelt å legge inn, men kan gjøre modellen tyngre, og også komplisere justering og tolkning av resultater. I første versjon av eutrofimodellen er slike "tilfeldige" elementer bare til en viss grad lagt inn i de ytre drivende kretene.

3.1. Oppdeling i delprosesser

Endring pr. tidsenhet av fytoplankton-konsentrasjonen i en gitt vannmasse er for det første et resultat av det vi kan kalte lokale prosesser, dvs. prosesser som foregår innenfor et lite vannvolum sett isolert. Dette omfatter produksjon av ny biomasse ved celledeling og fotosyntese og tap eller forbruk av biomasse ved respirasjon, lysing/"død"/ekskresjon og

beiting ved zooplankton og blåskjell[§]. Den totale endringen over tid i eutrofimodellen er et resultat av den totale effekten av de lokale prosessene og transporter som omfordeler biomasse mellom de ulike vannvolumene som inngår i modellen. Transportprosessene omfatter nedsynkning gjennom vannet til dypere sjikt og netto advektiv og diffusiv transport med vantransporter fra andre sjikt og andre bassenger.

I denne rapporten skal vi drøfte de lokale prosessene som er knyttet bare til fytoplankton. Beiting, nedsynkning og transport er ikke omtalt her.

3.2. Målestokk for algebiomasse

Konsentrasjon av fytoplankton kan angis på flere forskjellige måter. Vanlig brukte enheter er antall organismer (celler) pr. vannvolum, tørrstoffvekt pr. vannvolum, eller mengde klorofyll pr. vannvolum. Eutrofimodellen skal imidlertid beskrive totalbudsjetter for de viktigste kjemiske komponentene; nitrogen, fosfor, organisk karbon og oppløst oksygen. Størrelsen på enkeltorganismene varierer mellom arter og med vekstbetingelser for en enkelt art, og også den kjemisk sammensetningen kan variere. Det mest hensiktsmessige er derfor å beskrive både mengde og kjemisk sammensetning av planktonpopulasjonen ved konsentrasjon pr. vannvolum av de viktigste bestanddelene i planktonet. Celle-tall eller cellestørrelser inngår altså ikke i modellen.

Modellen har som fremste mål å beregne oksygenforbruket i dyplaget, og derfor er organisk karbon og organisk bundet nitrogen de mest relevante mål på biomasse, idet omsetningen av disse to stoffene bestemmer oksygenomsetningen. Organisk karbon vil utgjøre en dominerende og forholdsvis konstant andel av totalt organisk stoff, og er derfor også et bra mål på partikkelinnehold i overflatelaget. **Organisk karbon pr. vannvolum er derfor valgt som det primære mål på biomasse i eutrofimodellen, det gjelder også algebiomassen.**

Siden modellen også skal kunne si noe om den relative betydningen av nitrogen, fosfor og silisium som vekstbegrensende stoff, er også de to siste komponentene med i beskrivelsen. Klorofyll er også med i modellen, men mest som egenskap ved algebiomassen knyttet til lysutnyttelsen og lysadaptering.

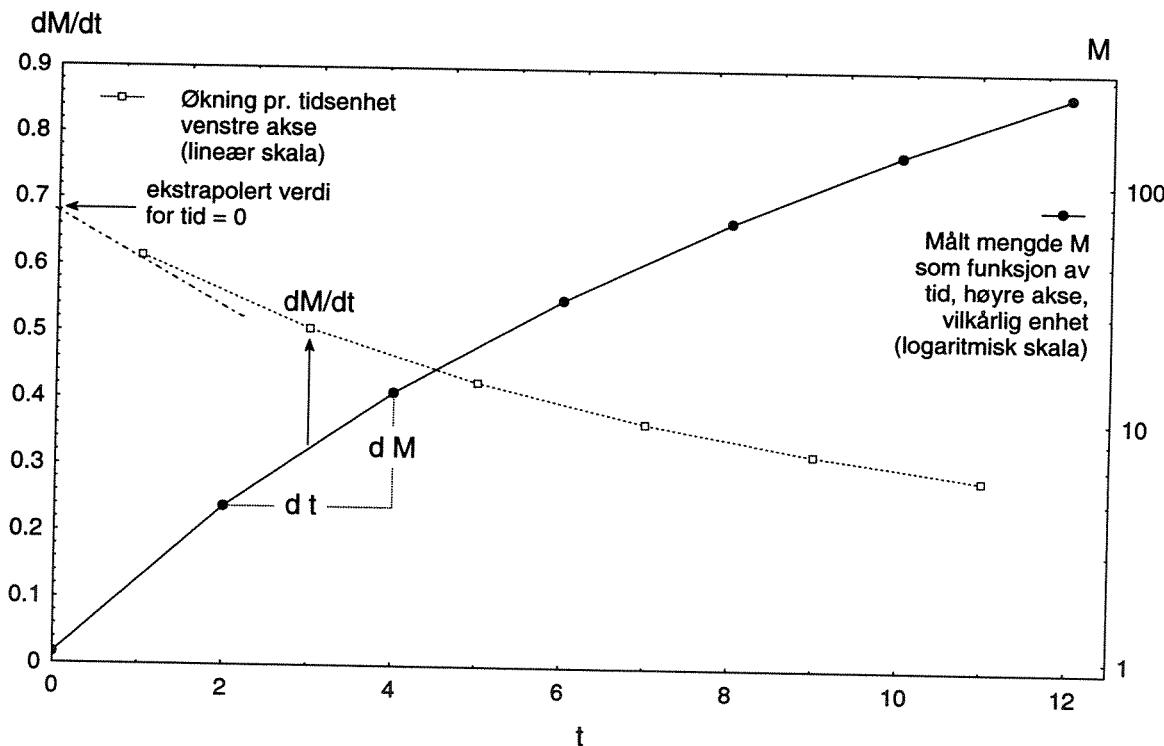
3.3. Hvordan primærproduksjon måles

I batchkultur-forsøk ser en på utviklingen over tid i et prøhevolum uten kontinuerlig næringssaltilførsel og vannfornyelse. De brukes stort sett til korttidsforsøk for å undersøke opptakshastighet eller veksthastighet under ulike forhold for en gitt kultur eller naturlig populasjon. Ifølge Rhee (1980) er det ofte blitt brukt kunstig høye konsentrasjoner for å få målbare resultater. Imidlertid er isotoper (^{14}C , ^{15}N , ^{32}P) mye brukt som tracere, og da er det mulig å nøye seg med så små mengder at en ikke endrer de naturlige forholdene merkbart.

[§] Blåskjellbeitingen skjer selvsagt i strandsonen, og er derfor egentlig avhengig av horisontale transportprosesser, men i en horizontalintegret modell, slik eutrofimodellen er, vil den opptrer matematisk på samme måte som en prosess som opptrer fordelt i vanmassene. Transportbegrensningene inngår da i parametrerne i modellen, se rapport 2.

Forsøkstider må være forholdsvis korte for å unngå at forholdene endrer seg for mye i løpet av forsøket.

Vanligvis gjøres målingene med flere paralleller. Det tas prøver fra hver kultur ved en serie tidspunkter, slik at en får en kurve for opptatt mengde næringsstoff eller produsert mengde organisk karbon som funksjon av tid. Opptaks- eller vekst-hastigheten ved tid $t = 0$ beregnes ved å ekstrapolere hellingen til starten av denne kurven som vist i figur 1.



Figur 1. Bestemmelse av veksthastighet eller opptakshastighet ved batch-forsøk.

Batch-forsøk kan ikke så lett brukes til å kartlegge mer kontinuerlig tilpasning til langsomt varierende forhold, hvor en er nærmere dynamisk likevekt, fordi en ikke oppnår noen vel-definert stasjonær tilstand unntatt ved full stagnasjon i veksten. Ifølge Rhee (1980) kan batch-forsøk dessuten gi villedende resultater når det gjelder virkningen av næringstilsetninger, fordi en kan ha tidsforsinkede virkninger. Ved å bruke tilsetning av små mengder tracere, f.eks. ^{14}C , kan en likevel studere uforstyrrende systemer i likevekt over kort tid. Dersom en ønsker å se på virkningen av større påtrykte endringer, f.eks. en stor økning i næringssaltkonsentrasjonen, er det antagelig begrenset hvor overførbare resultatene blir til en situasjon med stadig nye tilførsler og fluktuerende balanse mellom produksjon og tapsprosesser.

Ved kjemostat- og turbidostat-forsøk reguleres gjennomstrømning av et medium gjennom en beholder slik at henholdsvis veksthastighet eller algetetthet holder seg nær en på forhånd valgt verdi. Forsøkene kjøres som regel til likevektstilstand er innstilt, men det er også eksempel på studier som ser på transiente forløp. (Droop 1975).

Denne typen forsøk er velegnet til å studere likevektstilstander, dvs. se på tilpassede populasjoner. Det vil som regel forekomme fluktusjoner over tid, så det er mer snakk om en statistisk likevekt, men slike forsøk gir likevel forholdsvis veldefinerte og lett kontrollerbare

forsøksbettingelser. Ved å variere næringsstoffsinnhold i vekstmediet, lys og temperatur, kan en undersøke et stort spektrum av likevektstilstander. Ved små gjennomstrømningshastigheter blir situasjonen mer og mer lik et batch-forsøk, og det kan bli problematisk å bruke teorien. Kjemostatforsøk er en meget krevende teknikk som setter store krav til eksperimentene og til tolkning av resultatene. I den forbindelse må en ta i betraktnsing at vekstbetingelsene i en kjemostat er forskjellig fra dem algene har i det naturlige miljø. Ved forsøk med naturlige (blandede) samfunn vil artssammensetningen gjerne endre seg betydelig i løpet av kort tid (noen dager). Forsøkene kan bidra til å kartlegge mekanismer som gjør seg gjeldende også under naturlige forhold, men en kan ikke uten videre vente at forsøkene skal gi et direkte bilde av hvordan en algepopulasjon vil oppføre seg under naturlige forhold.

Tolkning av kjemostat og turbidostatforsøk støtter seg stort sett på ligninger for dynamisk likevekt, dvs. en situasjon hvor alle prosesser balanserer slik at konsentrasjoner eller mengder holder seg konstante over tid. På samme måte som for kjemiske reaksjoner kan det settes opp differensialligninger for endring over tid som skal gjelde utenfor likevekt, men som under konstante ytre forhold vil gi asymptotisk forløp mot en likevekt, som kan bestemmes av ligningene ved å sette alle $\frac{\partial x}{\partial t}=0$, hvor x generelt står for mengder eller konsentrasjoner av de komponenter som forbrukes eller produseres i prosessene. Kjemostater er som nevnt også brukt til å følge tidsforløp og studere tilpasningsprosesser, eller overgang mellom dynamisk likevekt og stasjonær (stagnant) tilstand (se f.eks. Rhee 1980).

I naturen vil en generelt ikke ha stabile likevekter i egentlig forstand, det vil alltid være svingninger, tildels på ganske kort tids- og rom-skala (Harris 1986). Det er derfor naturlig å bruke differensialligningene fremfor beskrivelsene av likevekt i modeller som skal simulere tidsforløp. Det er ikke selvsagt at koeffisienter som er bestemt for dynamisk likevekt gjelder også for avvik fra likevekt. Det forutsetter at differensialligningene omfatter de endringer som skjer ved tilpasningen. En dynamisk modell som inkluderer både korttidsrespons og tilpasning bør kunne forklare både batch-forsøk og likevektssituasjoner i kjemostat-forsøk.

Storskaforsøk er også endel brukt og kan gi bedre muligheter for å studere prosessene over en viss tid under mer naturtro forhold, se bl.a. diskusjon i Erga et al. (1990).

De forskjellige forsøk som beskrives i litteraturen varierer med hensyn til hva som måles:

Et mål som er mye brukt er assimilering av karbon, særlig i korttidsforsøk i batch-kulturer eller *in situ*. Dette måler som regel brutto produksjonshastighet for ny biomasse, i allfall dersom forsøkstiden er tilstrekkelig kort. ^{14}C -metoden måler mengden radioaktivt karbon tatt opp i løpet av en viss tid.

Hvis det brukes for lange inkuberingstider, kan det forstyrre resultatet fordi assimilert karbon etterhvert vil resirkuleres pga. respirasjon. Hvis en kan følge tidsforløpet ved paralleller med ulik inkuberingstid, kan en korrigere for det ved å modellere selve prosessen bedre, og derved bestemme assimilasjonen sikrere.

En annen måte å registrere produksjon er å måle oksygen-utvikling. Dette måler netto-produksjon for samlet biomasse = bruttoproduksjon - total respirasjon. Ved å bruke kontroll-flasker uten produksjon (i mørke), kan en måle såkalt "mørk" respirasjon separat, og korrigere for det.

Uansett hva som måles, har det vært oppgitt som rater på ulike basis:

- Produksjon pr. celle.
- Produksjon pr. klorofyllenhet.
- Som cellers doblingshastighet (antall doblinger pr. tidsenhet), enhet tid^{-1} .
- Spesifikk veksthastighet, også med enhet tid^{-1} , ofte kalt eksponensiell vekst-hastighet eller -rate.

Det som egner seg best i modellen, er det siste alternativet og da knyttet til assimilering av av organisk karbon. Når det gjelder primærproduksjonen, angir den spesifikke veksthastigheten hvor mye organisk karbon som dannes pr. tidsenhet og pr. enhet organisk karbon som finnes i cellene. Dette er hensiktsmessig fordi det er slike rater som faktisk inngår i differensial-ligningene i modell-formuleringen. Et generell ligning som illustrerer dette er vist nedenfor:

$$\frac{dC}{dt} = \mu \cdot C + \dots \quad (1)$$

Her er C en mengde eller konsentrasjon som endrer seg over tid, og μ er spesifikk vekst-hastighet med enhet tid^{-1} . Andre prosesser er bare antydet med $+\dots$ i denne ligningen. Grunnen til at μ også kalles eksponensiell veksthastighet, er at mengden C har et eksponensielt forløp gitt ved

$$C(t) = C_0 \cdot e^{\mu t} \quad (2)$$

for tidsrom hvor μ kan betraktes som konstant over tid og hvor veksten er den dominerende prosessen.

Som nevnt ovenfor blir veksthastigheten i biologisk litteratur ofte angitt som doblings-hastighet, dvs. som antall doblinger pr. tidsenhet. Dette er bare den eksponensielle vekstraten uttrykt på en annen måte. Hvis vi angir doblingshastigheten (dobliger pr. tidsenhet) med symbolet D_2 , er det et konstant forhold mellom de to måtene å angi veksthastighet:

$$\frac{D_2}{\mu} = \frac{1}{\ln 2} = 1.443 \quad (3)$$

Det er ikke uten videre mulig å regne om tilsvarende enkelt mellom spesifikk veksthastighet μ og produksjon oppgitt pr. celle eller pr. klorofyllenhet. Ved overgang fra en situasjon til en annen, f.eks. fra god næringstilgang og eksponensiell vekst til næringssstoffbegrensning og stagnasjon, vil cellenes kjemiske sammensetning og størrelse endre seg over tid. De ulike måtene å angi vekst kan da vise ulikt tidsforløp, og kan ikke regnes om på en enkel måte.

Når det gjelder resultater som er tilgjengelig i litteraturen, vil en ofte mangle opplysninger som kunne gjøre det mulig å regne om mellom ulike måter å oppgi veksthastigheten. Dersom veksthastigheten f.eks. er oppgitt som produksjon av organisk karbon pr. klorofyllenhet, kan den ikke regnes om til spesifikk rate dersom en ikke kjenner forholdet mellom klorofyll og organisk karbon i den algebiomassen det ble målt på. Slike ting kan gjøre det vanskelig å utnytte resultater fra litteraturen for å finne sammenhenger til bruk i modeller.

4. Lys- og temperaturbegrensning av primærproduksjon

I en cellekultur som har et bestemt innhold av pigmenter og enzymer og som har god tilgang på næringsstoffer, vil fotosyntesehastigheten på kort sikt bare reguleres av svingninger i lys og temperatur. Store reduksjoner i lysstyrken vil redusere fotosyntesen, og derved også den totale veksten, selv om de kjemiske prosessene som reguleres av temperatur i og for seg kunne gå uendret. Veksten blir da lysbegrenset. Endringer av temperaturen ved uendret lysstyrke vil endre hastigheten på de biokjemiske vekstprosessene i cellene, og derved også innvirke på hvor stor del av den potensielle fotosyntesen som kan utnyttes til vekst. Hvis lav temperatur gjør at fotosyntesekapasiteten ikke kan utnyttes, sier vi at algene er temperaturbegrenset.

På lengre sikt ser det ut til at alge-cellene til en viss grad kan tilpasse seg endrete lys- og temperaturforhold ved å endre sin biokjemiske sammensetning, spesielt når det gjelder klorofyll. Ifølge Steeman-Nielsen (1975) skjer en slik tilpasning typisk over noen få dager. Langvarig reduksjon av lysstyrken i forhold til en tidligere situasjon, dvs. sterkere lysbegrensning, kan etterhvert motvirkes av at forholdet mellom klorofyll og organisk karbon øker, slik at vekstevnen som spesifikk rate (tid^{-1}) opprettholdes noenlunde ved den lavere lysstyrken. Lave temperaturer kan medføre kompensatorende virkninger i retning av et høyere enzym-innhold, slik at nedgangen i maksimal vekstrate motvirkes. På den måten kan tilpasningen bidra til at de relative mengder av klorofyll og enzymer varierer avhengig av forholdet mellom lysstyrke og temperatur, på en slik måte at det opprettholdes en noenlunde balanse mellom lys- og temperaturbegrensning. Dette blir nærmere drøftet nedenfor.

4.1. Virkning av endrede lys- og temperaturforhold på kort sikt.

Steeman-Nielsen (1975) refererer data fra endel forsøk som viser hvordan algeceller i kultur reagerer når lys og temperatur endres i forhold til de betingelser kulturene er dyrket under. Målingene er gjort med ^{14}C -metoden i batch-kulturer. Lysstyrken oppgis her for det meste som kvanter $\cdot\text{cm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Et typisk eksempel på slike kurver er vist i figur 2, gjengitt etter Steeman-Nielsen (1975). Her er veksthastigheten vist som funksjon av lysstyrke for to forskjellige algekulturer, dyrket ved lysstyrker hhv. 125 og $1250 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($7.5\cdot10^{15}$ og $75\cdot10^{15}$ kvanter $\cdot\text{cm}^{-2}\text{s}^{-1}$)[§]. Produksjonen er vist på tre måter: pr. celle, pr. klorofyllenhet og pr. tørrvekt.

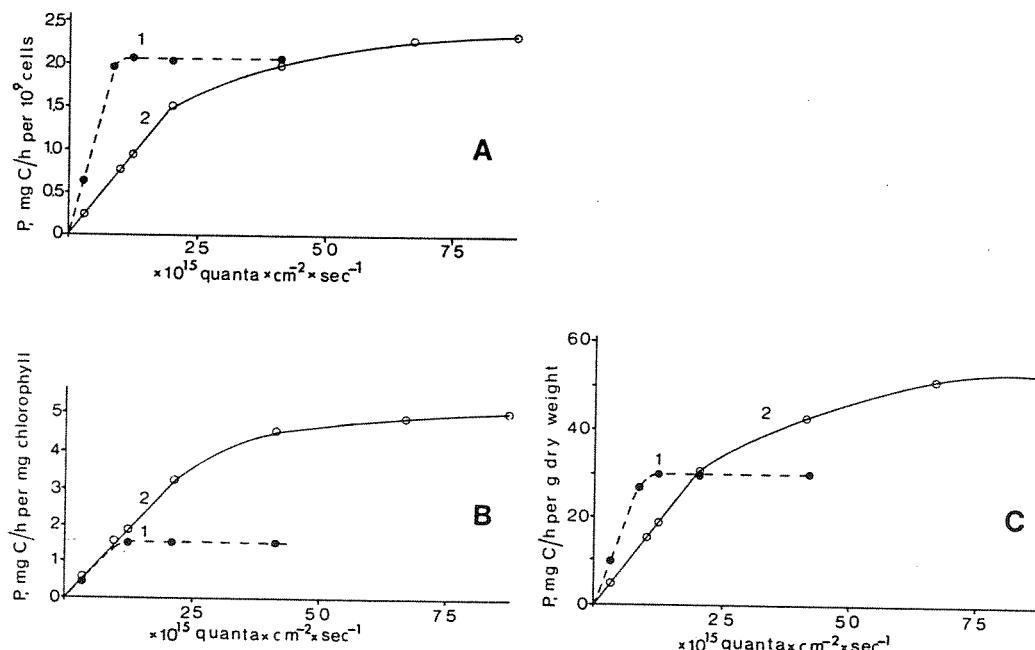
Ved svakt lys, dvs. langt under den lysstyrke algene er dyrket ved, varierer produksjonen lineært med lysstyrken, og produksjon pr. enhet klorofyll er den samme for begge kulturene ved en gitt lysmengde. Veksten er her klart lysbegrenset. En sammenligning av figur 2. A og B viser at den kulturen som er dyrket ved lav lysstyrke, inneholder mer klorofyll pr. celle.

[§] Lysstyrke er oppgitt med mange ulike enheter i litteraturen. Noen er mål på strålingsenergi, andre knytter seg til antall fotoner eller lyskvanter, og noen er mer visuelt definert, knyttet til hvordan det menneskelige øye oppfatter lys. Det mest relevante målet på lys for dette formålet er antall kvanter innenfor de fotosyntetisk aktive delene av lysspektrum. I moderne litteratur er det mest vanlig å bruke enheten *einstein* (E), som angir antall lyskvanter. En lysmengde på 1 *einstein* er definert som $6.0231\cdot10^{23}$ kvanter, dette er Avogadros tall. Lysstyrke oppgis som regel i $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. I denne rapporten er lysstyrker i størst mulig grad regnet om til denne enheten uansett hvordan den er oppgitt i den litteraturen som refereres. I selve eurofimodellen er bruktenheten $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, og noen steder er derfor det brukt også her. Omregning mellom de to enhetene skjer vanligvis ved å gå ut fra kvanter med bølgelengde 550 nm, det gir en omregningsfaktor 4.6 $\mu\text{E}/\text{Ws}$. Appendiks 1 viser de omregningsfaktorer mellom de forskjellige enhetene som er brukt i denne rapporten.

Også den totale tørrvekt pr. celle er noe større enn i den kulturen som er tilpasset svakere lys, men også klorofyll pr. tørrvekt er større. Hvis vi kan anta at andelen karbon av total tørrvekt er omtrent det samme for begge kulturene, tyder figurene på at den kulturen som er dyrket ved svakt lys er i stand til å vokse raskere (som spesifikk rate tid^{-1}) ved små lysstyrker enn den andre kulturen som er vant til høyere lysstyrker.

Ved lysmetning, dvs. når lysstyrken blir omtrent på størrelse med eller høyere enn den lysstyrken algene er dyrket under, flater kurven ut, og en kommer over i et intervall hvor veksten er omtrent konstant og uavhengig av lyset. Det er nå den kulturen som er tilpasset høye lysstyrker som assimilerer mest karbon pr. tørrstoff-enhet, og altså har den høyeste spesifikke vekstraten (tid^{-1}).

Disse kurvene er typiske for hvordan algene reagerer på lysendringer. Den detaljerte formen på kurvene kan variere endel, men er ofte i hovedtrekk som vist i figur 2.



Figur 2. Fotosyntese som funksjon av lysstyrke i kulturer av *Chlorella vulgaris* dyrket ved to ulike lysstyrker. Fra Steeman-Nielsen (1975), side 54.

- $7.5 \cdot 10^{15}$ og ○ $75 \cdot 10^{15}$ kvanta $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- A. pr. celle B. pr. enhet klorofyll C. pr. g tørrvekt
- Temperaturen er holdt på 20°C .

4.1.1. Lave lysstyrker - rent lysbegrenset vekst

Ved svært lav lys-intensitet vil de fotokjemiske prosessene begrense veksten. Fotosyntese pr. klorofyllmengde er da proporsjonal med lysstyrken, som vist i figur 2. Dersom vi måler fotosyntese som assimilert karbon pr. klorofyllmengde, som på delfigur 1B, er helningen på den lysbegrensede del av kurven uttrykk for klorofyllets evne til å assimilere lyset.

Ifølge data som presenteres av Steeman-Nielsen (1975) kan det antydes at fotosyntesen stort sett er lysbegrenset ved lysstyrker under ca. $100\text{-}200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($6\text{-}12\cdot10^{15}$ kvanter $\cdot\text{cm}^{-2}\text{s}^{-1}$), selv om algene er vant til mye svakere lys. Rhee og Gotham (1981a) har ved kjemostatforsøk funnet en nedre grense for tilpasning til lave lysstyrker ved $30 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (7 W/m^2) for *Scenedesmus* sp. og $50\text{-}60 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (12 W/m^2) for *Fragilaria crotonensis*. Laws og Bannister (1980) viser også data som tyder på lystilpasning ned til ca. $30\text{-}50 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for *Thalassiosira fluviatilis* og *Chlorella*. For svakere lysstyrker vil veksten være proporsjonal med lysstyrke, idet klorofyllinnholdet pr. mengde organisk karbon har nådd et maksimum.

I fytoplankton-litteraturen er det vanlig å beskrive vekst som assimilert organisk karbon pr. klorofylldel og tidsenhet. Helningen på slike kurver for vekst pr. klorofylldel som funksjon av lys ved små lysstyrker betegnes ofte α . Denne størrelsen kalles ofte produksjons-effektivitet, er et mål på assimilering av organisk karbon pr. klorofylldel, time og lysstyrke og oppgis vanligvis med enhet $(\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$. I eutrofimodellen er vi primært interessert i å modellere den spesifikke produksjonsraten, altså assimilert mengde karbon pr. mengde karbon og tid, som har enhet tid^{-1} . Den spesifikke produksjonsraten, her betegnet μ , kan for lysstyrker I som er så lave at de klart begrenser veksten, uttrykkes slik:

$$\mu_I = \alpha \cdot [\text{Chl}_a : \text{C}] \cdot I \quad (4)$$

hvor vektforholdet mellom klorofyll og karbon er angitt med $[\text{Chl}_a : \text{C}]$.

Verdier på koeffisienten α fra litteraturen varierer endel. Lysbegrenset vekst gitt som assimilert mengde organisk karbon pr. enhet klorofyll, oppgis av Steeman-Nielsen (1975) til $0.4\text{-}0.5 \text{ gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1}$ ved en lysstyrke på $40 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($=2.5\cdot10^{15}$ kvanter $\cdot\text{cm}^2/\text{s}$). Det gir en helning på den lysbegrensete delen av kurven for produksjon som funksjon av lys på ca. $0.01\text{-}0.0125 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$. Ifølge Steeman-Nielsen skal denne koeffisienten være en nokså fast konstant, uavhengig av temperatur og felles for de fleste arter. Steele (1962) refererer verdier omkring $0.02 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$ [§] fra ennå eldre litteratur. Ut fra data i Laws og Bannister (1980) kan en beregne verdier på $0.035\text{-}0.05 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$ for lysbegrenset netto produksjon, ved lysstyrker under $20 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Alvarez-Borrego og Gaxiola-Castro (1988) har målt C-assimilasjon i California-gulfen, og angir verdier for overflatelaget som varierer mye mer, og i snitt ligger noe høyere. Enkeltverdier varierer fra 0.01 til $0.25 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$, og medianen er 0.065 .

Savidge (1988) har gjort 3 timers inkuberingsforsøk med naturlig plankton, og har undersøkt forskjell mellom sommer og vinter, mellom formiddag og ettermiddag, og mellom konstant og naturlig varierende lys, og refererer verdier for naturlig plankton som varierer mellom 0.0014 og $0.0785 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$. Det gir en faktor 50 mellom laveste og høyeste verdi. Gjennomsnittsverdiene for ulike miljøforhold og forsøksbetingelser varierer mellom 0.0056 og $0.03 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$, altså med en faktor 5. Ut fra de data som presenteres ser det ut til at mye av denne variasjonen kan knyttes til årstid, idet gjennomsnittsverdiene om vinteren varierer fra 0.0056 til 0.0112 , mens gjennomsnittsverdiene for sommeren varierer mellom 0.0243 og $0.03 (\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$.

[§] Oppgitt som $(3.6 - 4.1\cdot10^{-4} (\text{gC/gChl}_a/\text{time})/(\text{lux})$.

Anslagene for lysbegrenset produksjon pr. mengde klorofyll og lysenergi varierer altså ganske mye. Det ser ikke ut til at Steemann Nielsens antagelse om en konstant verdi er helt generelt holdbar; men en gjennomsnittlig verdi på $0.02 \text{ (gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{h}^{-1})/(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$ kan angis som størrelsesorden. Det kan se ut til at laboratorieforsøk med tilpasning til konstant lys gir mer konsistente resultater, mens *in situ* inkubering gir større variabilitet.

4.1.2. Optimale lysstyrker - temperaturbegrensning

Når lysstyrken kommer over en viss grense, begrenses ikke lenger fotosyntesen av de fotokjemiske prosessene. Istedet bestemmes fotosyntese-hastigheten av de enzymatiske prosessene dersom det er god næringstilgang.

I overgangen mellom lysbegrensning og enzymbegrensning er det balanse mellom de to prosessene. Skjæringspunktet mellom rette linjer forlenget ut fra de to delene av kurven definerer en *kritisk lysstyrke* I_k , illustrert i figur 3. Formelt defineres denne størrelsen ved at forlengelsen av lysbegrenset vekst, som er gitt av ligning (4), skal være lik den øvre grensen for vekst som bestemmes av enzym-prosessene. Beliggenheten av skjæringspunktet er gitt ved ligningen

$$I_k = \frac{\mu_{\max}}{\alpha \cdot [\text{Chl}_a:\text{C}]} \quad (5)$$

hvor

μ_{\max} = maksimal enzymbestemt spesifikk veksthastighet (produksjonskapasitet) med enhet tid^{-1} .

α = produksjonseffektivitet for klorofyll som definert ovenfor med enhet $(\text{gC}\cdot\text{gChl}_a^{-1}\text{tid}^{-1}\text{lysstyrke}^{-1})$.

$[\text{Chl}_a:\text{C}]$ = Vektforhold mellom klorofyll og organisk karbon.

Den kritiske lysstyrken I_k er uttrykk for forholdet mellom enzymaktivitet og klorofyllinnholdet og dets evne til å utnytte lysenergien, og inngår ofte i formler for vekst som funksjon av lysstyrke. Overgangen mellom lysbegrenset og enzymbegrenset vekst kan være mer eller mindre skarp, og i overgangsområdet vil begge begrensningene samvirke, slik at veksten blir mindre enn gitt av hver enkelt av de to begrensningene. Dette er også illustrert i figur 3. Dette virker rimelig dersom vi tenker oss de fotokjemiske og de enzym-styrte prosessene koblet i serie. Dersom den ene prosessen er mye sterkere begrenset enn den andre, vil den alene bestemme hvor stor veksten blir, og det spiller da ikke noen rolle hvor stor overkapasitet det andre leddet i kjeden har. Hvis derimot de to leddene har omtrent samme begrensning, vil den samlede begrensningen bli noe større enn det hvert ledd tilsier alene.

Steeman-Nielsen (1975) viser endel kurver for fotosyntese som funksjon av lys for kulturer som er dyrket under bestemte, spesifiserte lysstyrker. Slike kurver for enkeltarter har ofte den formen som er vist ovenfor, med et ganske bredt optimalt lysstyrkeintervall, markert av flere målepunkter.

Fotosyntesehastigheten ved optimalt lys er bestemt av de enzymatiske prosessene, som varierer med temperaturen. Ved brå temperatursenkning synker fotosyntesehastigheten, omtrent som for andre kjemiske reaksjoner. Sålenge temperaturen ikke blir for høy, vil variasjonen med temperaturen ofte ha et tilnærmet eksponensielt forløp og karakteriseres ofte

i litteraturen med størrelsen Q_{10} , som angir hvilken faktor prosesshastigheten øker med når temperaturen øker med 10 °C.

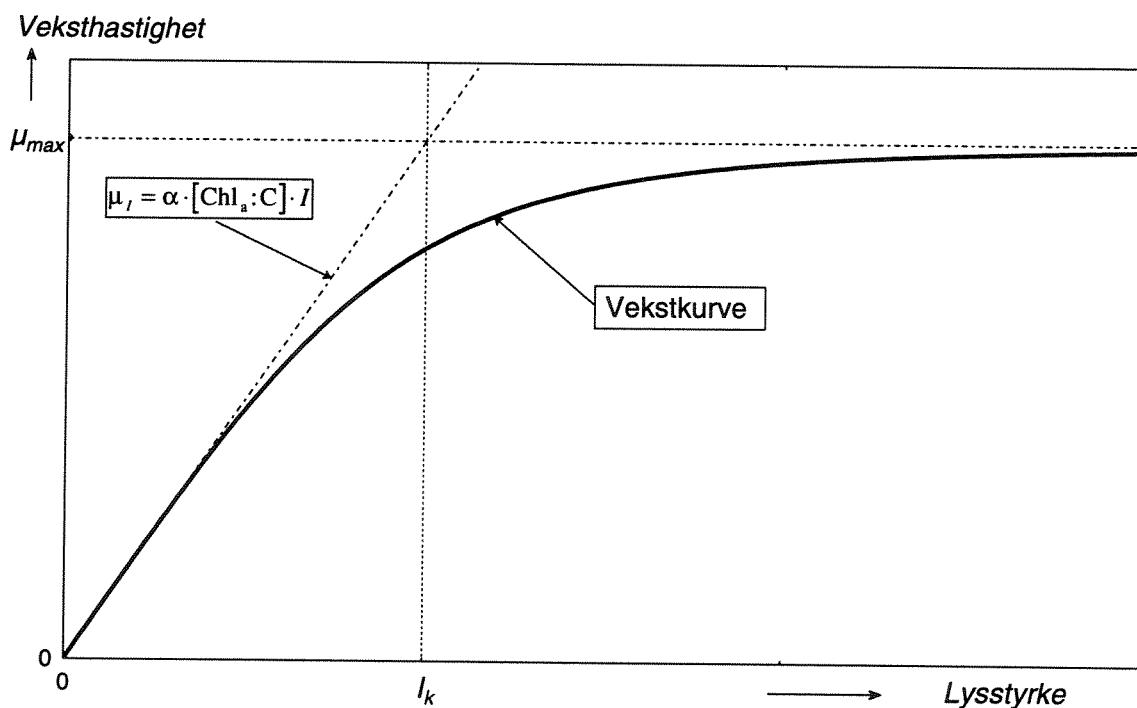
Hvis f.eks. μ_{\max} øker eksponensielt med temperaturen med en koeffisient k (°C⁻¹):

$$\mu_{\max} = \mu_{\max,20} e^{k(T-20^\circ\text{C})} \quad (6)$$

vil størrelsen Q_{10} være definert ved:

$$Q_{10} = e^{k \cdot 10} \quad (7)$$

I virkeligheten vil (6) bare gjelde tilnærmet over et visst temperaturintervall, og Q_{10} gir derfor ikke noen full beskrivelse av temperaturvariasjonen. Hvis temperaturen blir for høy, kan en få sterkt reduksjon av veksten, og det kan skje nokså brått ettersom temperaturen stiger over en viss grense. Dette er mer omtalt i kap. 4.1.4.



Figur 3. Illustrasjon av overgang mellom lysbegrenset og temperaturbegrenset vekst, med definisjon av kritisk lysstyrke I_k .

Temperaturen påvirker produksjonskapasiteten μ_{\max} , altså den maksimale evne til vekst ved rikelig lys, mens produksjonseffektiviteten α for klorofyll er uavhengig av temperatur. Når temperaturen synker vil den flate del av vekskurven i alminnelighet synke, mens den sterkt lysbegrensede lysbegrensede delen av kurven er uendret. Det fremgår både av ligning 5 og av figur 3 at dette vil føre til at kritisk lysstyrke I_k vil reduseres med temperatur, for et gitt forhold mellom klorofyll og organisk karbon.

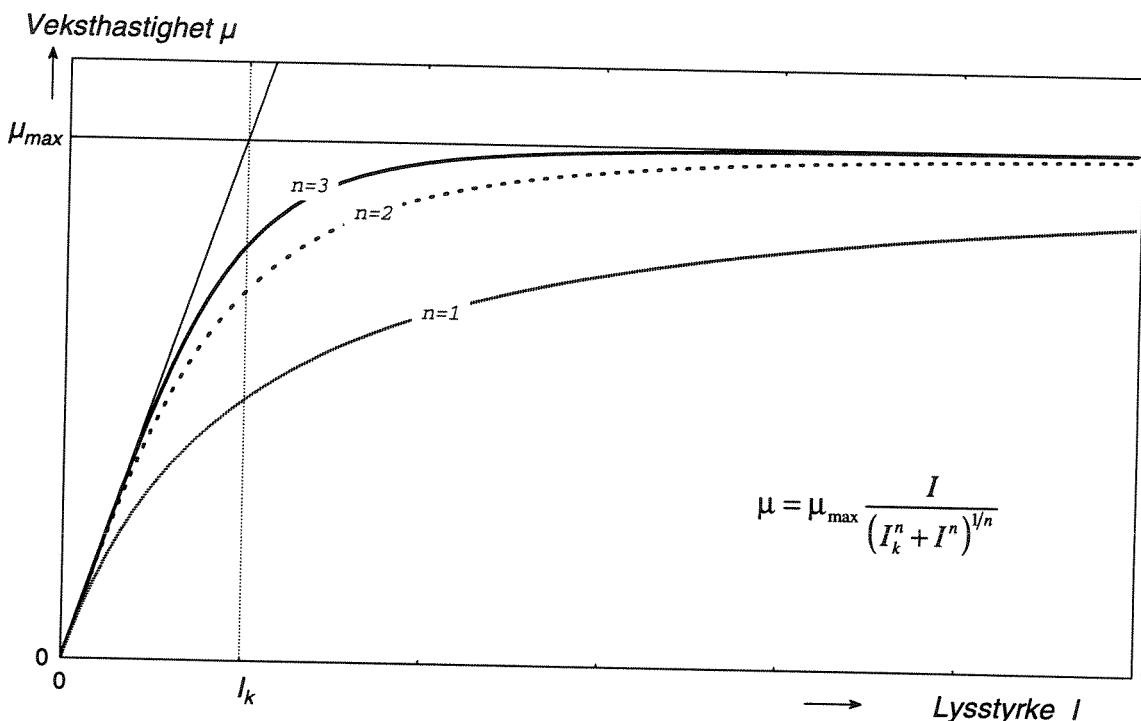
4.1.3. En mulig matematisk formulering av lys- og temperaturbegrensning

Vi ser foreløpig bort fra veksthemning ved høy temperatur eller sterkt lys, og ser bare på kortsiktig endring ved raske endringer i lys og temperatur, altså uten tilpasning. Vekst som funksjon av lys kan da for eksempel beskrives slik:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{I}{(I_k^n + I^n)^{1/n}} \rightarrow \begin{cases} \mu_{\max} I/I_k \rightarrow 0 & \text{for } I \rightarrow 0 \\ \mu_{\max} & \text{for } I \rightarrow \infty \end{cases} \quad (8)$$

For små lysstyrker går kurven asymptotisk mot et lineært forløp hvor veksten er proporsjonal med lysstyrken, mens den for store lysstyrker går asymptotisk mot en øvre grense μ_{\max} . Overgangen mellom de to områdene blir mer eller mindre skarp avhengig av verdien på n . For $n=1$ blir kurven en klassisk Michaelis-Menten kurve, som runder av tidlig og bare nærmer seg det asymptotiske maksimalnivået langsomt når I øker fra verdier langt under I_k til verdier som ligger langt over I_k . For $n=2$ eller 3 gir formelen en skarpere overgang, og ligger nærmere de øvre grenseverdiene. Figur 4 viser hvordan kurven ser ut for disse tilfellene. Alle disse verdiene på n har vært brukt i modeller for å beskrive fotosyntese som funksjon av lys, litt avhengig av om de representerer midling over døgnet eller ikke. For tilstrekkelige store n -verdier vil kurven etterhvert nærme seg de to rette linjestykene, dvs. med en skarp overgang mellom lysbegrensning og temperaturbegrensning:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \min(I/I_k, 1) \quad (9)$$



Figur 4. Ulike alternativer for overgang mellom lysbegrensning og lysmetning for primærproduksjon.

Temperaturavhengigheten for enzymprosessene kan som nevnt foran trekkes inn i denne modellen ved å la den asymptotiske øvre grensen for veksthastighet ved lysmetning være en funksjon av temperaturen, f.eks. gitt ved:

$$\mu_{\max} = \mu_0 e^{k(T-T_0)} \quad (10)$$

Hvis lysbegrenset produksjon er upåvirket av temperatur T , følger det av (5) at I_k varierer med temperaturen på samme måte som μ_{\max} :

$$I_k = \frac{\mu_0 e^{k(T-T_0)}}{\alpha \cdot [\text{Chl}_a : C]} \quad (11)$$

Når (11) settes inn i (8) får vi en ligning som også kan skrives slik:

$$\mu = \frac{(c \cdot I) \cdot (\mu_0 e^{k(T-T_0)})}{[(c \cdot I)^n + (\mu_0 e^{k(T-T_0)})^n]^{1/n}} = \frac{I \cdot (\mu_0 e^{k(T-T_0)})}{[I^n + \left(\frac{\mu_0 e^{k(T-T_0)}}{c}\right)^n]^{1/n}} \quad (12)$$

Hvor vi nå for enkelhets skyld har innført koeffisienten c definert ved

$$c = \alpha \cdot [\text{Chl}_a : C] \quad (13)$$

Konstanten c er altså et mål på klorofyllmengde pr. mengde organisk karbon, multiplisert med den evne klorofyllet har til å omsette lys til primærproduksjon ved lave lysstyrker. Tilsvarende er μ_0 et mål på enzymminnholdets produksjonsevne ved $T=T_0$. De to konstantene c og μ_0 angir altså ikke direkte mengde av henholdsvis klorofyll og enzymer, men produksjonsevne, dvs. mengde multiplisert med aktivitetskonstant (for c : *quantum yield*).

Temperatureffekten i ligning (12) gjør seg ikke gjeldende når veksten er klart lysbegrenset. Dette synes å være i overenstemmelse med observasjoner. Ligningen gir også en variasjon i I_k med temperatur omtrent som observert. I endel primærproduksjonsmodeller som er beskrevet i litteraturen multipliseres istedet lysbegrensningsleddet med et ledd for temperaturavhengigheten, men det synes ikke å stemme med tilgjengelige data for likevektssituasjoner, dersom en ikke tar i betraktning fytoplanktonets evne til tilpasning til rådende lys og temperatur på litt lengre sikt.

I eutrofimodellen defineres μ som spesifikk produksjonsrate for organisk stoff, dvs. med enhet tid^{-1} (egentlig *mengde·mengde⁻¹·tid⁻¹*, se side 21). Da må koeffisientene c og μ_0 oppgis som relative verdier i forhold til mengde organisk stoff, som i modellen angis med organisk karbon som målestokk. Hvis μ istedet var oppgitt som produksjon pr. klorofyllmengde, måtte c gis som den rene aktivitetskonstanten α for klorofyll, mens μ_0 måtte være et mål på enzymminnholdets produksjonsevne pr. klorofyllmengde.

Ligning (12) er bare kvalitativt empirisk begrunnet, og det er ikke nødvendigvis noen grunn til at overgangen mellom lys og temperaturbegrensning skal følge en bestemt kurveform. Det kan tenkes å være ganske skarpe overganger for deler av biomassen, slik at en for hver del har et forløp ganske nær:

$$\mu = \min(\mu_0 e^{k(T-T_0)}, c \cdot I) \quad (14)$$

Hvis imidlertid c , μ_0 og k varierer innenfor populasjonen, enten mellom arter, pga. at det finnes ulike varianter innenfor en art, eller på grunn av ulik "historie" for deler av populasjonen, f.eks. pga. ved fysisk blanding av vannmasser, vil det nettopp gi en glidende overgang for total midlere veksthastighet for hele alge-biomassen, f.eks. på den måten som er beskrevet i ligning (12). Den resulterende kurven kan ha forskjellig form avhengig av hvordan egenskapene varierer over populasjonen, men må flate ut mot økende lysstyrker.

Det samme gjelder hvis μ er midlet over et visst dypintervall, eller over en periode med varierende lys, og beskrives som funksjon av midlere lysstyrke. Da vil overgangen mellom lysbegrenset og lysmettet vekst bli mer gradvis, og dette kan beskrives ved å ha lavere verdier på koeffisienten n .

4.1.4. Veksthemning ved høy lysintensitet og høy temperatur.

Mange undersøkelser tyder på at forholdsvis store lysstyrker (dvs. vesentlig høyere enn kritisk lysstyrke I_k) gir direkte veksthemning, delvis pga. at for mye overskuddsenergi gir nedbrytning av organiske komponenter (fotooksydasjon), og delvis fordi de fotokjemiske mekanismene inaktivieres. Veksthemningen for store lysstyrker viser seg både for kulturer i laboratoriet, ved feltobservasjoner og i eksperimenter med naturlige populasjoner. Veksthemningen er mye mer markert dersom algene har vært utsatt for giftstoffer eller næringsstoffmangel, ifølge Steeman-Nielsen (1975). Lyshemning i den øvre del av den eufotiske sonen er ganske vanlig på våre breddegrader, spesielt etter perioder med lite lys. Vi skal nedenfor se litt nærmere på hvilken betydning det kan ha for en modellbeskrivelse.

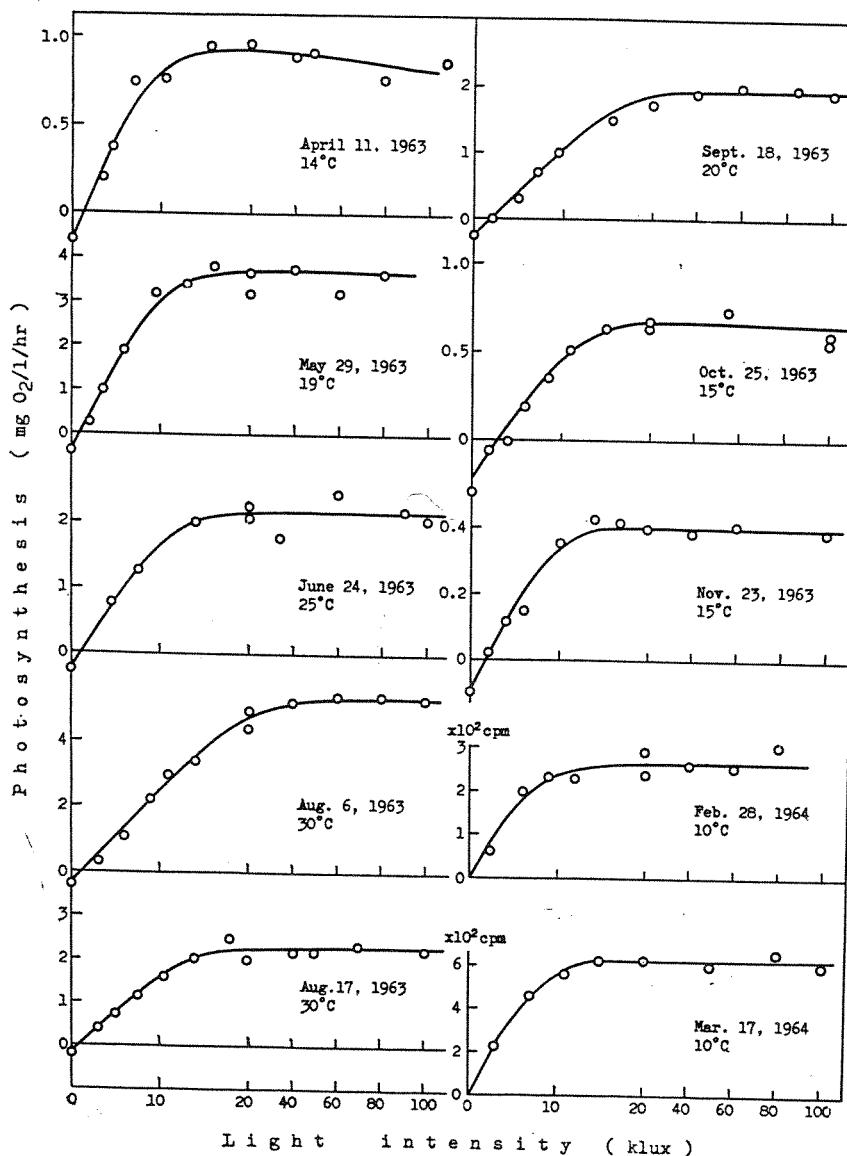
Ved temperaturer som ligger markert over det algene er vant til, kan en også få redusert vekst. En algekultur som er dyrket under bestemte forhold, vil ha et optimalt temperaturintervall, og fotosyntesen vil reduseres ved plutselige endringer av temperaturen til verdier utenfor dette område, enten det er snakk om en avkjøling (ligning 6) eller oppvarming.

Aruga (1965a) har målt vekst ved C-assimilasjon og oksygenopptak, og respirasjon i mørket, som funksjon av både lys og temperatur for naturlig fytoplankton i en eutrof ferskvannsdam gjennom ett år. Data for næringssalter (N, P) er ikke oppgitt her, så det er vanskelig å vite om dette kan ha vært begrensende (Det ble målt på vannprøver tatt direkte fra dammen, og det er ikke sagt noe om næringssaltilsetninger). Aruga viser i figurer hvordan kritisk lysstyrke og optimal temperatur varierer gjennom året. I_k varierer mellom 130 og 380 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (omregnet fra 7 og 20 klux), og optimal temperatur varierer mellom 15 og 30°C i løpet av året, begge deler med høyest verdier i sommerperioden. Ved omtrent *in situ* temperatur er det ingen tegn til vesentlig veksthemning for høye lysstyrker, helt opp til $I=5\cdot I_k$, se figur 5. Istedet ser det ut til at produksjonen øker lineært ved svakt lys, og har en konstant verdi ved høye lysstyrker, i prinsippet som beskrevet av ligning (12).

Derimot viser Aruga (1965a) i en figur, gjengitt her som figur 6, at fotosyntesen varierer som funksjon av temperatur, og med klar veksthemning for både høye og lave temperaturer i forhold til det optimale temperaturområdet. Dette gjelder ved lysstyrker omkring kritisk verdi I_k , dvs. i området 280-380 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (15-20 klux). Grovt sagt viser figurene at veksthastigheten som funksjon av temperatur er omtrent symmetrisk rundt en optimal temperatur, og den ser ut til å gå mot null når temperaturen avviker 15-20°C fra denne optimale temperaturen.

Lignende resultater for algekultur av *Chlorella ellipsoidea* er vist i Aruga (1965b), men her er forløpet mer asymmetrisk, med et temperaturområde rundt den temperaturen algene er dyrket

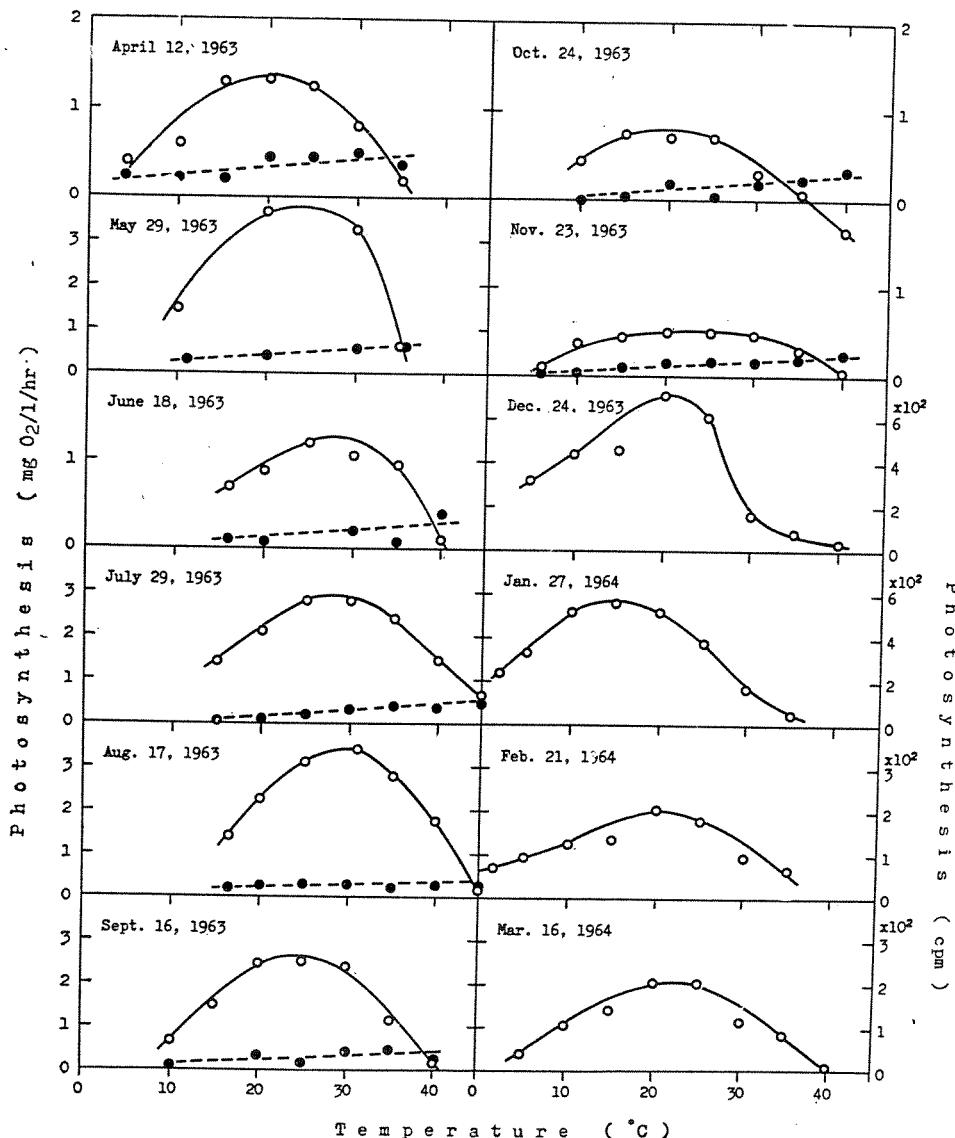
under hvor veksthastigheten øker eksponensielt med temperatur, og en mye bråere nedgang i vekst når temperaturen øker til mer enn 10-20°C over dyrkningstemperatur (figur 7). Den øvre temperaturgrensen er forholdsvis konstant, og nedgangen like brå, uavhengig av dyrknings-temperatur. Når dyrkningstemperaturen øker fra 10-15°C til 30°C blir øvre grense for vekst forskjøvet oppover med ca. 3°C, reduksjon til 50% av maksimal vekst inntrer ved henholdsvis ca. 38 og 41°C.



Figur 5. Sesongvariasjon i fotosyntese som funksjon av lys for naturlig ferskvanns-fytoplankton. Fra Aruga (1965a).

Målt med Winkler-metode fra april til november og med ^{14}C -metode i februar og mars.

Det ser også ut til å være sammenheng mellom lyshestning og temperaturhemning. Aruga (1965b) har gjort tilsvarende målinger for fire forskjellige arter av ferskvannsalger, dyrket ved 20°C. Resultatene herfra gir det samme bilde som for naturlig blanding av fytoplankton. Resultatet for to av artene, *Chlorella ellipsoida* og *Scenedesmus sp*, er vist i hhv. figur 8 og 9.



Figur 6. Sesongvariasjon i fotosyntese - temperaturkurver (heltrukken linje) og respirasjon (stiplet linje) for naturlig ferskvanns-fytoplankton. Fra Aruga (1965a).

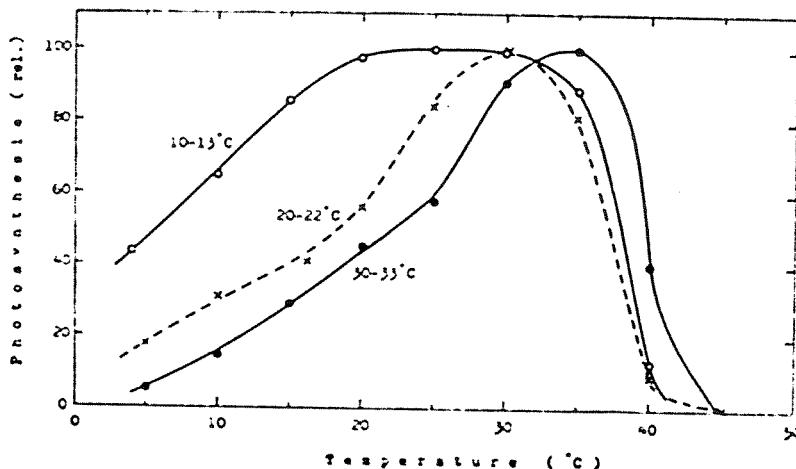
Målt ved lysstyrke 15-20 klux, med Winkler-metode fra april til november og med ^{14}C -metode fra desember til mars.

Ikke for noen arter er det tegn til veksthemning pga. høye lysstyrker sålenge temperaturen ligger i området fra 5 til 20°C. Veksthastigheten for en gitt temperatur holder et konstant nivå for høye lysstyrker helt opp til $10 \cdot I_k$, og dette nivået øker med økende temperatur. Bare ved temperaturer omkring og høyere enn optimumstemperaturen er det tegn til veksthemning ved høye lysstyrker, for tre av de fire artene. Resultatene er oppsummert i tabell 2.

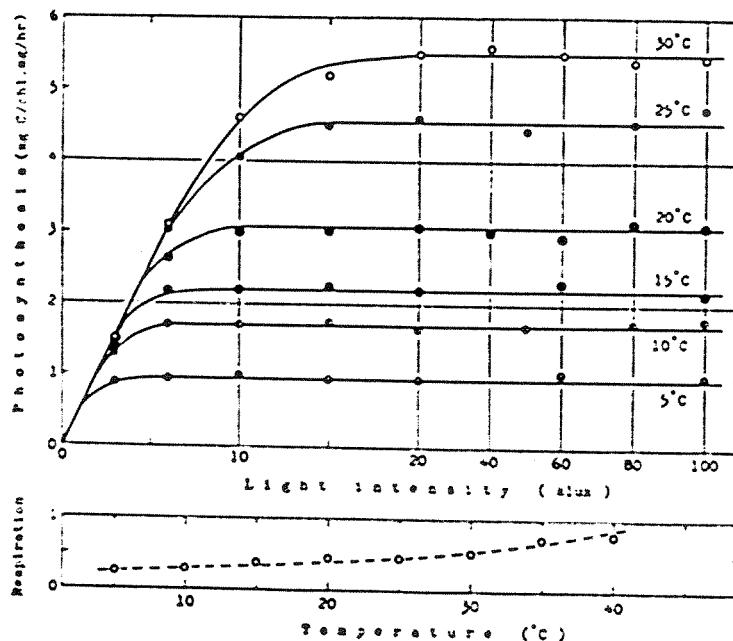
Alt i alt tyder Arugas resultater på at veksthemning primært forekommer ved unormalt høy temperatur, men at kombinasjon av høy temperatur med sterkt lys forsterker veksthemningen.

Veksthemning kan inkluderes på ulike måter i en formel som ligning (12). Det vanligste er å multiplisere med et ledd som gir redusert veksthastighet ved sterkt lys og eller temperatur.

Platt et al. (1977) gir eksempler på ledd for ren lys hemning, uten temperatureffekt, som har vært brukt i modeller. En kan også tenke seg å modifisere ligningen på andre måter, slik at en får frem den kombinerte virkningen av sterkt lys og høy temperatur. Igjen er det bare snakk om empiriske funksjoner uten noen teoretisk begrunnelse.



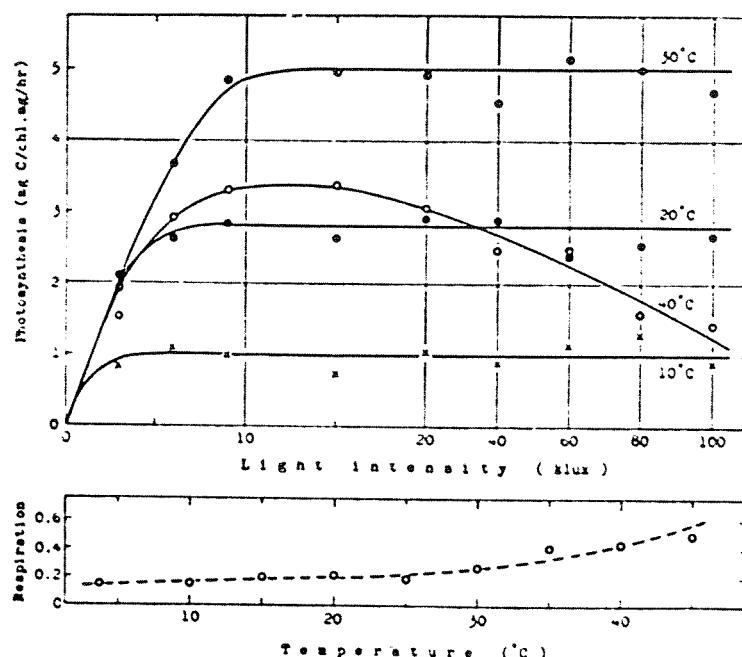
Figur 7. Fotosyntese som funksjon av temperatur for *Chlorella ellipsoida* dyrket ved ulike temperaturintervaller. Fra Aruga 1965b.



Figur 8. Fotosyntese og respirasjon som funksjon av lys ved ulike temperaturer for *Chlorella ellipsoida* dyrket ved 20 °C. Fra Aruga 1965b.

Dersom Arugas resultater er representative, er det imidlertid ikke uten videre sikkert at dette er noe viktig element å ha med i modellen. Temperaturvariasjoner vil skje langsommere enn lysvariasjoner, og algene vil derfor antagelig være omtrent optimalt tilpasset til *in situ* temperatur. Ut fra Arugas målinger skulle i såfall heller ikke lys hemning gi noe særlig effekt i naturen. Det vil trenges et bredere datamateriale for å vurdere dette.

Arugas data er gitt som produksjon av organisk C pr. mengde klorofyll, og absoluttverdiene for produksjon er derfor ikke så nyttige i sammenheng med modellarbeidet. De refereres derfor ikke her.



Figur 9. Fotosyntese og respirasjon som funksjon av lys ved ulike temperaturer for *Scenedesmus* sp. dyrket ved 20 °C. Fra Aruga 1965b.

Tabell 2. Optimalt temperaturområde og observert lyshemning for 4 ferskvanns fytoplanktonarter dyrket ved 20°C. Lest ut av figurer i Aruga (1965b).

Art	Optimal temperatur (°C)	Veksthemning pga. sterkt lys:
<i>Chorella ellipsoidea</i> (grønnalge)	28-32	Ikke observert opp til 30 °C.
<i>Scenedesmus</i> sp. (grønnalge)	32-38	Ikke observert ved 30 °C, for $I > 2 \cdot I_k$ ved 40 °C.
<i>Anabaena cylindrica</i> (blågrønnalge)	25-30	For $I > 6 \cdot I_k$ ved 25 °C, for $I > 3 \cdot I_k$ ved 30 °C.
<i>Synedra</i> sp. (diatomé)	20-25	Fra $10 \cdot I_k$ ved 30 °C.

4.1.5. Steeles kurve for fotosyntese som funksjon av lys

En formel som binder sammen lysbegrensning ved svakt lys med lyshemning ved sterkt lys er utledet av Steele (1962) på basis av data for naturlige populasjoner. Denne formelen er brukt både i Østersjømodellen og i modellen for Narraganset Bay. Veksthastigheten uttrykkes her som funksjon av lys ved funksjonen:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{I}{I_{opt}} \cdot e^{(1-I/I_{opt})} \quad (15)$$

her er nå

μ_{\max} = maksimal produksjonshastighet.

I_{opt} = lysstyrke som gir maksimal produksjon.

Karakteristisk lysstyrke I_k ifølge definisjonen på side 25 er nå gitt ved $I_k = I_{opt}/e$. Ligning (15) gir et forholdsvis smalt optimalt lysområde, og det er funksjonell sammenheng mellom utflating og veksthemning. Ifølge Parsons et al. (1977) kan det være vanskelig å tilpasse formelen til observasjoner. Forløpet stemmer ikke helt med det Steeman-Nielsen har observert for målinger på enkeltarter, se figur 2 på side 23. Kurven stemmer heller ikke med de resultatene fra Aruga som er drøftet i forrige avsnitt, og som gjelder både naturlig ftoplankton og algekulturer.

Kremer og Nixon (1978) viser eksempler på produksjonsmålinger basert på oksygenproduksjon, hvor de målte oksygenutvikling i prøveflasker plassert på ulike dyp i en periode på 4 timer midt på dagen. Deres kurver er gjengitt her i figur 10. Selv om Steeles formel i og for seg passer rimelig bra, antyder målepunktene for 30. mai en mer brukket kurve med et flatt platå for lysstyrker mellom I_k og $4I_k$. En markert nedgang i produksjon er bare observert for de to prøveflaskene nærmest overflaten (dvs. med størst lysstyrke).

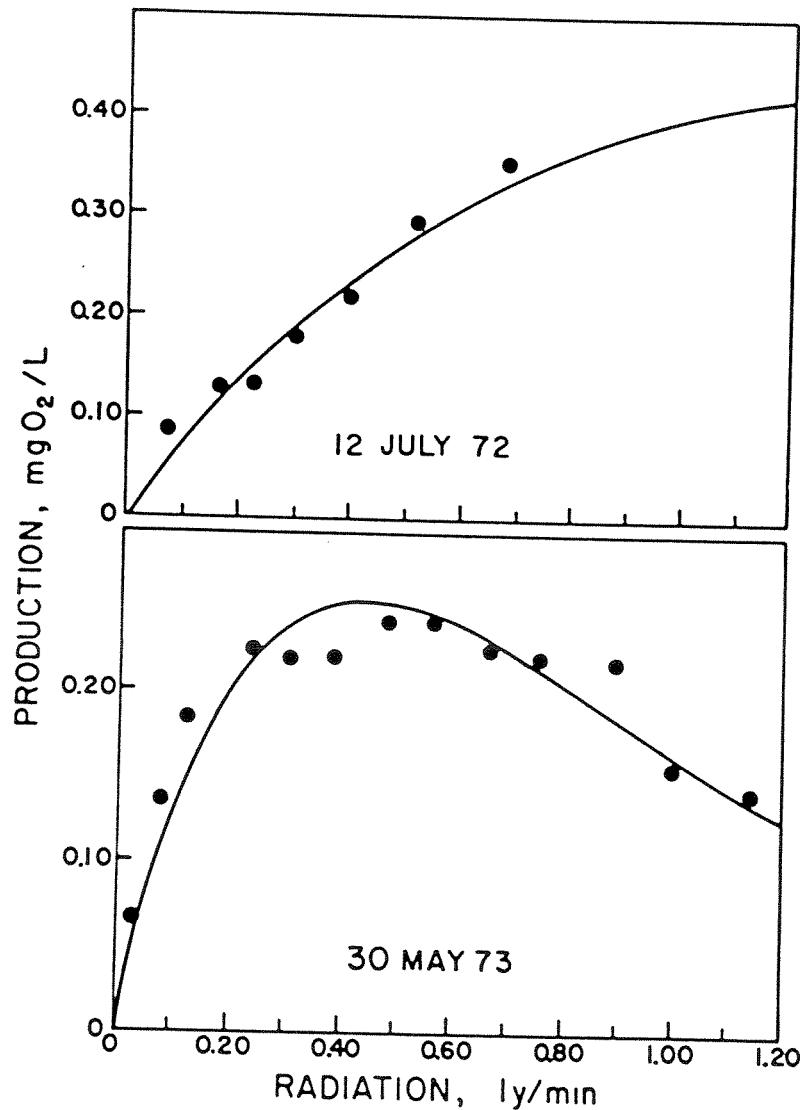
Steeles kurve er utledet på bakgrunn av målinger gjort av Ryther og Menzel (1959) i Sargassohavet. Noe av poenget med disse forsøkene var å undersøke tilpasning til ulike lysstyrker. For dette formålet ble vannprøver tatt fra dyp hvor lysstyrken var 100%, 10% og 1% av lysstyrken rett under overflaten. Prøveflasker med vann fra hvert dyp ble utsatt for ulike andeler av lysstyrken ved vannflaten, og karbon-assimilasjonen målt ved ^{14}C -metoden med 4 timers inkubasjonstid. Resultatene er gjengitt i figur 11 slik de ble presentert av Ryther og Menzel.

I november, med homogene vannmasser og antatt stor vertikalblanding, viste prøvene fra alle dyp samme relative variasjon i karbon-assimilasjon som funksjon av lys, og data viser nokså god overenstemmelse med Steeles funksjon. Figuren viser at alt plankton da hadde størst vekst ved en lysstyrke på 50% av lysstyrken ved overflaten.

I oktober, da temperatur og klorofyllinnhold viste stor variasjon med dypet, var det forskjell i resultatet etter hvilket dyp planktonet kom fra. Plankton fra store dyp hadde lavere I_{opt} enn de som var hentet nærmere overflaten. Dette ble sett som uttrykk for lytilpasning.

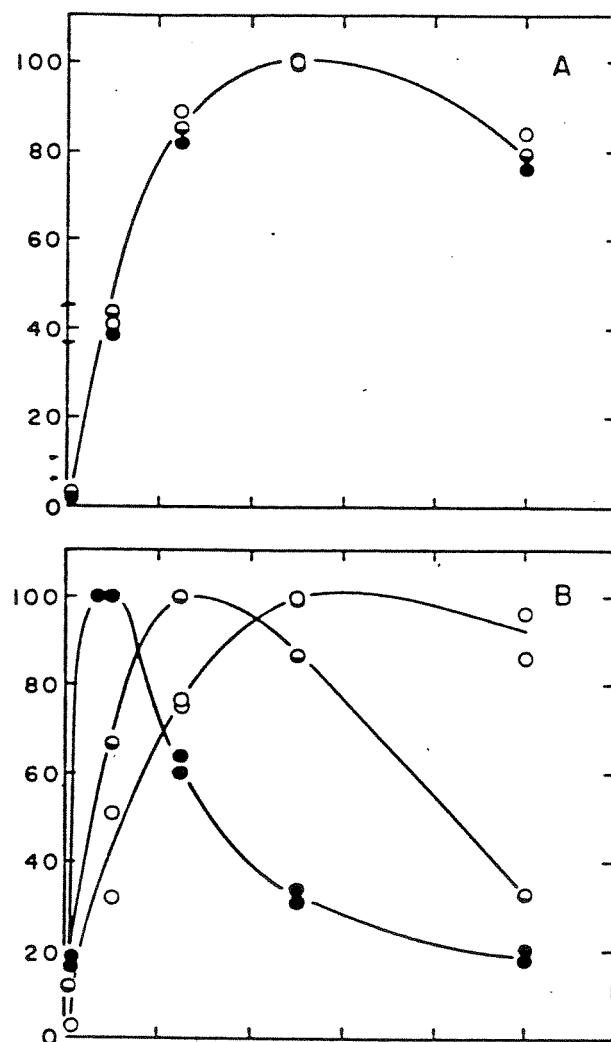
Det er midlertid et par ting som kan ha virket forstyrrende. For det første kan ikke temperatur-effekter utelukkes. Det er angitt at flaskene ble kjølt med vann fra overflatelaget. I november, med temperatur ca. 23°C i alle dyp, betyr ikke dette noe, men i oktober var temperaturen i overflaten ca. 27°C, mens den i de to større prøvedypene var henholdsvis 24 og 20°C. Dersom

det er slik at kombinasjonen av økt temperatur og uvanlig sterkt lys gir veksthemming, kan det tenkes at endel av den observerte variasjonen i I_{opt} er en temperatureffekt. Parsons et al. (1977) nevner at store temperaturendringer ($>5^{\circ}\text{C}$) må skje trinnvis for å unngå skadevirknings for algene. Det er ikke sagt noe om hvor effektiv kjølingen var, så temperatureffekten kan godt tenkes å ha vært større enn det som fremgår av vanntemperaturene.



Figur 10. Representative vertikal-profiler av netto primærproduksjon målt ved *in situ* inkubering, plottet som funksjon av beregnet lysstyrke. Fra Nixon og Kremer 1978, side 47.

Inkubering i 4 timer midt på dagen av prøveflasker plassert på ulike dyp.
Lysstyrke i hvert dyp beregnet ut fra målte svekningskoeffisienter og innfallende lys.



Figur 11. Fotosyntese som funksjon av lysintensitet for fytoplankton fra Saragasso-havet hentet fra ulike dyp. Fra Ryther og Menzel (1959).

Dyp med lysstyrke på 100% (åpne sirkler), 10% (halvfylte sirkler) og 1% (fylte sirkler) i forhold til lysstyrken ved overflaten, målt i henholdsvis november (A) og oktober(B). Kurvene er ikke trukket ut fra den formel som senere ble satt opp av Steele (1962).

For det andre sier Ryther og Menzel (op. cit.) at det er næringsstoffbegrensning i overflatelaget om sommeren. Hvis det fortsatt gjør seg gjeldende i oktober vil ikke vekstkurvene være sammenlignbare som mål på lysbegrensning. Turbidostat- og kjemostat-forsøk gjort av Rhee og Gotham (1981a) med *Scenedesmus* sp. viser sammenheng mellom lysbegrensning og næringsstoffbegrensning i likevektstilstand ved konstant temperatur 20°C. Det ser ut til at mangel på næringsstoff gjør at lyset virker begrensende opp til en større lysstyrke. Mens veksten ved god næringstilgang var konstant nær maksimum for varierende lys ned til ca. 40 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (8 W/m²), varierte den sterkt med lysstyrker i området 40 - 80 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (8-16 W/m²) når næringsstoffbegrensning kom i tillegg. Hvis dette er et typisk fenomen, kan det ha bidratt til å forskyve tilsynelatende I_k eller I_{opt} mot høyere verdier for overflateprøvene. På den

annen side sier Steeman-Nielsen (1975) at veksthemning pga. sterkt lys blir sterkere ved næringsmangel, og det skulle trekke i motsatt retning.

Ryther og Menzel oppgir bare produksjon relativt til maksimal produksjon ved optimalt lys, og det gir ikke grunnlag for å beskrive hvordan absolutt produksjonshastighet varierer med ulik lystilpasning. Selv om en hadde data for absolutt produksjonshastighet, kunne de mulige forstyrrende andre faktorene som er nevnt ovenfor, dvs. mulig temperatureffekt og næringsstoffbegrensning, gjøre det usikkert om variasjonen var et reelt uttrykk for ren lystilpasning.

Målingene til Alvarez-Borrego og Gaxiola-Castro (1988) fra California-gulfen er gjort på tilsvarende måte som for Ryther og Menzel, og de finner omtrent samme kurveformer. Her er det stort sett bare en svak tendens til at I_{opt} minker med økende dyp, men så er det også mer homogene vannmasser, og veksten er ifølge forfatterne ikke næringsstoffbegrenset. Det nevnes ikke noe om kjøling av prøvene under inkuberingen, så det er vanskelig å vite hvordan temperatureffekter kan ha virket inn.

I alle disse målingene er det for det meste for lite data til å kontrollere den eksponensielle dempningen for store lysstyrker. Stort sett finnes det bare ett eller to punkter for lysstyrker over optimal lysstyrke, og høyst ulike kurveformer kan tilpasses data. Unntaket fra dette er det datasettet i Ryther og Menzel (1959) som gjelder fytoplakton hentet fra dyp med 1% av overflatelyset for oktober, hvor det er flere datapunkter på den del av kurven hvor veksten avtar med økende lys. I dette tilfellet er det imidlertid stort avvik mellom data og tilpasset kurve etter Steeles formel. Steeles formel, gitt i ligning (15), vil gi en kurve som avtar sterkere for høyt lys enn den kurven som er trukket gjennom punktene i fig 11, og ligningen blir derfor heller avkretftet enn bekreftet av dataene til Ryther og Menzel.

Det er dessuten et annet problem med tolkningen av disse forsøkene. Sakshaug et al. (1987) har undersøkt både vekst i cellettall og karbonassimilasjon under sterkt lys for to diatoméer, *Thalassiosira oceanica* og *Thalassiosira pseudonana*. Når algene ble overført fra svakt lys ($70-330 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) til dagslys (ca. $2800 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) viste *Thalassiosira oceanica* en vekst på 0.9 fordoblinger pr. døgn, mens *Thalassiosira pseudonana* hadde en forholdsvis rask celledød (1.2 halveringer pr. døgn) når den ble fulgt over 2-4 dager etter overgang til dagslys. Ved en annen måleserie beskrevet av Sakshaug et al. økte karbonassimilasjon for begge artene kraftig i løpet av en kortvarig (35 minutter) overføring fra lysstyrke $19 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ til $2300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Total karbonassimilasjon over 2-4 timer, som målt av Ryther og Menzel, kan derfor kanskje tenkes å være et netto resultat av økt opptakshastighet pr. celle på kort sikt, sammen med minskende antall vekstdyktige celler på litt lengre sikt, eventuell koblet med økt fotorespirasjon. Hvis det er tilfelle, kan det være vanskelig å vite hva den målte veksthemningen i vanlige batchkultur-forsøk egentlig er uttrykk for. Siden en kan få rask celledød i sterkt lys, er det kanskje riktigst å ikke ta med veksthemning ved sterkt lys og høy temperatur i uttrykket for fotosyntesen, men heller inkludere virkningen av dette i et uttrykk for dødsrate eller respirasjon. Hvis fotoaksydasjon ødelegger celler, skal dette også med i en eventuell dødsrate, som kan gi en faktisk nedgang i cellettall eller biomasse. Hvis det tas inn som nedsatt fotosyntese vil sterkt lys bare kunne gi en bremsing av veksten og ikke i seg selv noen nedgang.

Forsøkene til Sakshaug et al. (1987) viser at selv beslektede arter kan ha høyst ulik respons på sterkt lys. *Thalassiosira oceanica* vokste også under det sterkeste lyset, men med en delvis inaktivering av klorofyllet (redusert fluorescens pr. klorofyllmengde). Inaktiveringen var reversibel, og forfatterne tolker det som en beskyttelsesmekanisme mot sterkt lys.

4.1.6. Lyshemning av vekst - et kunstig forsøksfenomen?

Det har også vært hevdet at målinger som viser lyshemning kan være uttrykk for et kunstig forsøksfenomen. Ved *in situ* inkubering av prøveflasker vil de flaskene som står fast plassert nær overflaten utsettes for kontinuerlig sterkt lys. Algene i naturlige omgivelser vil bevege seg vertikalt med transport og vertikal blanding av vannmasser, og utsettes derfor ofte ikke for samme konstante høye lysstyrke. Dersom varigheten av sterkt lys har betydning for hemningen, kan derfor slike *in situ* målinger gi sterkere midlere veksthemning enn hva en vil ha i naturlige vannmasser.

For å undersøke dette har Nixon og Kremer (1978) gjort sammenlignende forsøk med henholdsvis stasjonær plasering og syklist rotasjon av prøveflaskene mellom ulike dyp. Forsøkene ble gjort slik at antall flasker på gitt dyp var det samme over tid, selv om historien til hver enkelt flaske selvsagt var forskjellig i de to eksperimentene. De fant at samlet produksjon var den samme i begge tilfelle, selv om den fordele seg ulikt mellom flaskene. Ved å beregne hva produksjonen ville vært uten lyshemning, dvs. uten den observerte reduserte produksjonen ved sterkt lys, fant de at samlet produksjonen for stasjonær plassering var signifikant 15% mindre enn dersom lyshemning i overflaten ikke hadde gjort seg gjeldende. Dette tas som tegn på at lyshemning er et reelt fenomen som gjør seg gjeldende for ulike eksperimentoppsett, og som støtte til antagelsen om lyshemning.

Til dette kan bemerkes at stor vertikalblanding gir mindre grad av optimal lystilpasning, og derved også burde gi lavere produksjon. Med lik lyshemning i begge tilfeller burde en derfor fått større produksjon når flaskene ikke ble rotert. Ryther og Menzel beregner teoretisk at differensiert tilpasning i ulike dyp skulle gi omtrent 30% større produksjon enn når vekstkurven er lik i alle dyp. Det at Nixon og Kremer fant samme produksjon i begge tilfelle kan derfor tyde på at lyshemning ikke gjør seg så sterkt gjeldende når flaskene roteres, og utsettes for sterkt lys bare i korte tidsrom.

Direkte *in situ* målinger i Oslofjorden og andre steder viser nedsatt fluorescens pr. mengde klorofyll nær overflaten, og det kan tas som tegn på reell fotoinhivering av primærproduksjonen. (Kai Sørensen, NIVA, pers. meddelelse). Dette kan kanskje også bare være et tegn på at produksjonen ikke er lysbegrenset, og ikke noe tegn på at spesifikk produksjonshastighet er nedsatt. Data fra Sørensen et al. (1982) viser lavere Chl_a-verdier i overflatelaget, men ingen gradient innenfor de øverste 4 m, det tyder ikke på lysinhivering i dette tilfelle. Som nevnt foran mener Sakshaug et al. (1987) at nedsatt fluorescens nettopp kan være en måte algene beskytter seg mot sterkt lys på, og derved opprettholder produksjonen.

Spørsmålet er også grundig drøftet av Markager (1987), som konkluderer med at lyshemning skjer ved flaskeinkuberinger med stasjonær plassering, men ikke i store forsøksbassemenger med god sirkulasjon. I naturlige vannmasser mener Markager at det vil avhenge av sirkulasjonsforholdene. Dersom en har markert tetthetssjiktning og rolige vindforhold med mye sollys kan en få et lag nærmest overflaten som deltar lite i vertikalutveksling med dypere vannmasser, og hvor algene derfor kan bli utsatt for kontinuerlig sterkt lys. I slike situasjoner vil det også raskt bli næringsstoffbegrensning nær overflaten og dessuten høye temperaturer, slik at det kan være vanskelig å skille mellom ren lys-hemning og virkning av høy temperatur og næringsstoffbegrensning ved *in situ* målinger i naturlig vann.

4.1.7. Nedsatt produksjon pga. ultrafiolett stråling

Lorenzen (1979) har undersøkt virkningen av ultrafiolett lys (UVB, 290-320nm) ved å måle produksjon ved ^{14}C -metoden *in situ* ved ulike dyp for paralleller med og uten den ultrafiolette komponenten i naturlig stråling. Han fant at den ultrafiolette strålingen reduserte primærproduksjonen med 5-70%. For ultrafiolett stråling i sollys med intensitet større enn 1.25 ly/min, dvs. ca. $4000 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, ser det ut som reduksjonen øker raskt fra ca. 20% opp mot 100%. For lysintensiteter på 10-70% av denne grensen var det reduksjoner på rundt 15-20%, men med stor spredning ved gitt strålingsintensitet. Lorenzen tilpasser en linær funksjon for prosentvis reduksjon som funksjon av UV-stråling, men den beskriver ikke observasjonene særlig godt.

Lorenzen nevner at vanlig brukte glass- og plastmaterialer i laboratoriet skjermer mot UVB-stråling, og at det kan bety at mange målinger overestimerer produksjonen i overflaten.

Ifølge Lorenzen kan en vente at redusert vekst pga. UV-stråling skal gjøre seg gjeldende i 30-50% av den eufotiske sonen, og ved overflaten kan produksjonen minske med en faktor 1.5 pga. ultrafiolett stråling. Den totale virkningen på samlet produksjon i eufotisk sone, altså integrert nedover i vannsøylen, kan likevel bli forholdsvis liten. Lorenzen antyder ut fra *in situ* målinger at den samlede produksjonen kan bli redusert ca. 2% dersom den eufotiske sonen strekker seg fra 0 til 30 meters dyp og produksjonen har et maksimum ved 10 meters dyp.

I de målinger som ligger til grunn for dette, finnes et annet trekk som ikke kommenteres av forfatteren: Produksjonen minsker fra $40 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{dag}^{-1}$ ved 10 meters dyp ned til under $10 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{dag}^{-1}$ i overflaten, også for prøver som er skjermet mot UV-stråling. Det kan tyde på at produksjon reduseres mest som funksjon av dyp, og at den ultrafiolette strålingen bare gir en tilleggseffekt. Data for næringssalter og temperatur er ikke gitt, så reduksjonen kan ikke uten videre tilskrives lysstyrken. Forsøket slik det er gjengitt i artikkelen, avklarer heller ikke om en eventuell inhibering pga. synlig lys er et naturlig fenomen eller et kunstig fenomen knyttet til forsøksmetodikken.

Jokiel og York (1984) har målt doblingsraten for 6 forskjellige planktonarter som funksjon av total strålingsintensitet med og uten skjerming for UV-stråler. Kulturene ble tatt fra laboratoriebelysning (ikke spesifisert), og eksponert over en periode på 4-5 dager for ulike grader av sollys med intensitet $470 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ synlig strålingsintensitet (PAR), dvs. anslagsvis $1000 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ fotosyntetisk strålingsintensitet. For 3 av artene (*Symbiodinium microadriaticum*, *Phaeodactylum tricornutum* og *Oscillatoria lud*) hadde UV-B stråling med mer enn 20-40% av overflateintensiteten markert virkning på veksten (60-100% reduksjon av doblingshastigheten), mens de tre andre (*Chaetoceros gracilis*, *Tetraselmis* sp. og *Isochrysis* sp.) ikke viste noe særlig utslag. Ingen av artene viste noe vesentlig fotoinhibering på grunn av synlig lys opp til 90% av overflateintensiteten. Inhibering pga. UV-B stråling var ifølge forfatterne vedvarende gjennom forsøksperioden uten tegn til tilpasning over tid.

En faktor som kan bidra til å minske betydningen av ultrafiolett stråling i modellsammenheng er at det absorberes forholdsvis raskt nedover i vannsøylen. Mens synlig lys av bølgelengde omkring 450-650 nm har absorpsjonskoeffisienter $0.00015 - 0.002 \text{ cm}^{-1}$ i rent vann, vil ultrafiolett lys absorberes med bølgelengde 310 nm med en koeffisient 0.0084 (Walton Smith og Kalber 1974). Den ultrafiolette strålingen skulle da være redusert til ned mot 20% av intensiteten i sollyset på 1 m dyp, litt avhengig av innfallsvinkel, og ifølge Jokiel og York (1984) er den veksthemmende virkningen da nokså begrenset. I modellsammenheng kan det da tenkes at virkningen bare er å skyve tyngdepunktet for primærproduksjonen litt nedover i

vannsøylen, og at det ikke har vesentlig virkning på den totale produksjon, heller ikke hvis vi ser på overflatelaget med en vertikal oppløsning på 2 meter, som er det som er brukt i eutrofimodellen.

4.2. Lys- og temperatur-tilpasning - varierende klorofyll:karbon-forhold

Ved langvarige endringer av lys og temperatur vil planktonet prøve å tilpasse seg på forskjellige måter slik at veksten blir best mulig. En slik innstilling kan typisk skje i løpet av noen dager ifølge Steeman-Nielsen (1975).

Alger kan tilpasse seg ulike lysforhold på mange forskjellige måter. Noen celler varierer klorofyll-innholdet, slik at klorofyll utgjør en større andel av total tørrvekt ved lave lysstyrker. I andre arter kan det skje endringer som gjør at klorofyllet mer effektivt fanger lyset og omdanner det til kjemisk bundet energi når lyset blir svakt. I sterkt lys avtar klorofyllmengden, endel arter kan også i større eller mindre grad beskytte seg mot sterkt lys ved å inaktivere klorofyllet, slik at de ikke får et så stort energiopptak at det virker ødeleggende.

For modell-formål er det ikke så viktig å skille mellom ulike startegier på celle-nivå. Primærproduksjonen skal beskrives som spesifikk vekst-rate, her definert som assimilert mengde karbon i forhold til mengde karbon i biomassen pr. tidsenhet, og det er total biomasseomsetning pr. vannvolum vi er interessert i. For modellformuleringen spiller det ikke noen rolle hvordan denne biomassen er delt opp i enkelt-cellér, og heller ikke hvordan dette endrer seg under ulike forhold.

Steeman-Nielsen (1975) viser som nevnt tidligere (se figur 2) resultater hvor en kultur av *Chlorella vulgaris* som er dyrket ved lysstyrke $125 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($7.5\cdot10^{15} \text{kvanter}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) hadde ca. 2.8 ganger mer klorofyll pr. celle enn kulturer som var dyrket ved 10 ganger stertere lys. De cellene som var tilpasset den laveste lysstyrken hadde også ca. 60 % høyere total tørrvekt enn de som hadde hatt stertere lys. Dette fremgår av en sammenligning av delfigurene B og C. Klorofyllinnholdet som % av tørrvekten var derfor bare ca. 75 % større i den første kulturen. Den maksimale (enzymbegrensete) produksjonen pr. tørrstoffmengde var ca. 40 % lavere for kulturen tilpasset svakt lys, så hvis vekstkapasiteten pr. enzym-mengde var den samme i begge tilfelle, skulle det tilsi at enzym-mengden pr. tørrvekt var 40 % lavere i den kulturen som var tilpasset svakt lys. Hvis det er riktig, skulle mengden enzymer pr. celle være omrent den samme for begge kulturene ($1.60\cdot0.6 = 0.96$).

For *Chlorella pyrenoidosa* vises resultater hvor klorofyll-innhold pr. celle økte med en faktor ca. 10 når lysstyrken som algene var dyrket under, varierte med en faktor 70 (fra 8 til 600 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ eller $0.5 - 36 \cdot 10^{15} \text{kvanter}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Også her er det oppgitt at cellestørrelsen før deling var størst ved de laveste lysstyrkene. Maksimal, enzymbegrenset produksjon pr. celle varierte med en faktor 4 mellom kulturene, og var størst for forholdsvis svakt lys, det tilskrives nettopp at cellene da var større. I dette tilfelle gir altså endring i assimilert karbon pr. celle antagelig ikke noe godt bilde av endring i spesifikk veksthastighet (\propto delingshastighet).

Rhee og Gotham (1981a) har gjort turbidostat og kjemostat-forsøk for to ferskvanns-arter, *Scenedesmus* sp. og *Fragilaria crotonensis* ved 20°C og forholdsvis svakt lys, $9 - 140 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (oppgett som 2 til 30 W/m^2 i artikkelen). Maksimal veksthastighet var $1.3-1.4 \text{ dag}^{-1}$ for *Scenedesmus* og ca. 0.9 dag^{-1} for *Fragilaria*. Ved god tilgang på næringssalter hadde de to artene en spesifikk veksthastighet som var omrent uavhengig av lysstyrke i intervallene fra henholdsvis 90 og $140 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, som var de høyeste lysstyrkene som ble brukt, og ned til

henholdsvis 30 og 55 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Når lysstyrken ble redusert videre fra henholdsvis 30 og 55 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ble spesifikk veksthastighet redusert og var da proporsjonal med lysstyrken. Ved god næringstilgang økte både total biomasse og klorofyllinnhold pr. celle med minskende lysstyrke. For *Scenedesmus* var det bare en svak økning, men for *Fragilaria* økte både klorofyll og biomasse pr. celle kraftig med avtagende lys i det lysbegrense området, dvs. samtidig med at veksthastigheten avtar. Det ser ut til at forholdet mellom klorofyll og karbon øker noe med minskende lys, men forholdsvis svakt. Det er rimelig, fordi lysstyrken ligger rundt nedre grense for tilpasning, dvs. at klorofyllinnholdet bør ha nådd et maksimum som andel av total tørrvekt.

I tidligere kjemostatforsøk av Rhee (1973, 1974 og 1978) ble *Scenedesmus* sp. undersøkt med N og P-begrensning ved sterke lys. Det ble her brukt to forskjellige lysstyrker: 90 og 230 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (20 og 50 W/m^2) med kontinuerlig belysning, og det ble også gjort målinger med 12:12 timers lys:mørke-syklus ved den største av disse lysstyrkene. Alle undersøkelsene er gjort ved temperatur 20 °C. Det ser ut til at maksimal veksthastighet i alle tilfeller er omtrent den samme, i området 1.3-1.4 dag^{-1} . Sett i sammenheng med resultatene fra Rhee og Gotham (1981a) tyder dette på at klorofyll:karbon-forholdet og/eller evnen til lysenergi-opptak pr. mengde klorofyll kan reguleres innen vide grenser for denne arten. Maksimal, temperatur-bestemt veksthastighet oppnås selv ved lysstyrker ned mot 30 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (7 W/m^2).

Data fra turbidostatforsøk av Laws og Bannister (1980) med diatoméen *Thalassiosira fluviatilis* viser at varierende lysstyrke for denne arten gir en parallel tilpasning både i mengden klorofyll og i hvor effektivt klorofyllet fanger opp lyset (størrelsen α , definert på side 24). Ved minskende lysstyrke øker begge deler, og dette gir en gradvis overgang fra temperatur- til lys-begrensning. Målingene er gjort ved varierende lysstyrker mellom 4.4 og 209 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (PAR), med en 12:12 timers lys:mørke-syklus. Når lysstyrken reduseres fra 209 til 30.5 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, blir klorofyll:karbon-forholdet mer enn fordoblet, fra ca. 0.02 til 0.05 $\text{gChl}_a \text{ gC}^{-1}$. Samtidig øker også produksjonseffektiviteten α pr. enhet klorofyll med en faktor 2. Nettoresultatet av disse endringene er at spesifikk veksthastighet (tid^{-1}) bare reduseres med ca. 50%. Ved videre reduksjon av lysstyrken ned til rundt 10 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ skjer det bare en forholdsvis liten endring i produksjonseffektivitet for klorofyllet, og ved lavere lysstyrker enn dette skjer ingen videre tilpasning, slik at veksten reduseres proporsjonalt med lysstyrken. Her er det altså mer snakk om en gradvis overgang mellom temperatur- og lys-begrenset vekst, og maksimal veksthastighet er svakt avhengig av lysstyrken også for høyere lysstyrker. Når veksten er begrenset av næringstilgangen, varierer klorofyll:karbon-forholdet lineært med veksthastigheten, fra 0.003 g/g ved lave veksthastigheter, opp til 0.02 ved maksimal vekst-hastighet. Dette gjelder både for N og P-begrensning.

Caperon og Meyer (1972a) har målt klorofyll:karbon-forhold som varierer fra 0.002 til 0.03 g/g for fire marine fytoplanktonarter (*Coccochloris stagnina*, *Cyclotella nana*, *Monochrysis lutheri* og *Dunaliella tertiolecta*) under varierende nitrogen-begrensning. Målingene ble gjort ved kontinuerlig lysstyrke 310 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($5.8 \text{ gcal cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) og temperatur 25°C. Resultatene viser variasjoner både fra art til art og med graden av næringsstoffs begrensning. Generelt minsker klorofyll:karbon-forholdet med økende næringsstoffs begrensning.

Tett et al. (1975) har anslått klorofyll:karbon-forholdet i naturlig fytoplankton i en skotsk fjord (Loch Creran) i perioden mars-april 1973, og fant forholdstall som varierte mellom 0.01 og 0.08 (g/g).

Eppley (1972) refererer resultater som viste klorofyll:karbon-forholdet varierende fra 0.03 ned til 0.007 (g/g) med økende N-begrensning ved kjemostatforsøk med marint fytoplankton.

Alt i alt ser det ut til at en må regne med at klorofyll:karbon-forholdet kan variere i allfall med en faktor 10, med en øvre grense på 0.08. Hvis karbonet utgjør anslagsvis 40-50% av tørrstoffet betyr det at klorofyllet maksimalt kan utgjøre 3-4% av tørrstoffet i cellene.

Lys-tilpasningen viser seg ved at den kurven som beskriver hvordan algenes reagerer på kort tidsskala på endringer i lysstyrken etterhvert endrer seg dersom forandringen av lysstyrke blir vedvarende. Det er vist eksempler på dette i figurene foran i rapporten. Figur 2 viser et eksempel på hvordan algekulturer dyrket ved ulike lysstyrker har ulike responskurver for vekst som funksjon. Den kulturen som var dyrket under svakt lys kunne vokse bedre ved svakt lys, men hadde til gjengjeld ikke så høy veksthastighet i sterkt lys som den andre kulturen. Resultatene til Ryther og Wenzel (1959), som er gjengitt her i figur 11 på side 36, viser også hvordan naturlig fytoplankton fra stort dyp, som er vant til lave lysstyrker, er bedre istrand til å vokse ved svakt lys enn fytoplankton nærmere overflaten.

Tilpasningen kan settes inn i en matematisk sammenheng ved hjelp av ligning (10), (11) og (12) på side 28.

En tilpasning til endret lysstyrke kan skje ved at produksjonseffektiviteten α endrer seg (se side 24), dvs. at en gitt mengde klorofyll blir mer eller mindre aktivt, eller ved at mengden klorofyll endrer seg. Ved en permanent overgang til svakt lys kan veksten innen visse grenser opprettholdes noenlunde ved at klorofyllmengden øker som andel av totalt tørrstoff. Da vil koeffisienten c i ligning (12) øke, og delvis kompensere for nedgangen i lysstyrke I . Dersom lysstyrken øker, kan cellene greie seg med redusert innhold av klorofyll, dvs. en høyere I_k og en lavere c , virkningen på veksthastigheten blir forholdsvis liten så lenge I_k holder seg under den faktiske lysstyrken I .

Ved en temperaturendring kan en tilsvarende tenke seg at cellene til en viss grad kan svare på dette ved å regulere mengden av kritiske enzymer. Det gjelder særlig i det området hvor produksjonskapasiteten for et gitt enzyminnhold øker med temperatur, f.eks. som beskrevet av ligning (10). En temperatursenkning vil gi en umiddelbar reduksjon i det maksimale vekstnivået fordi hastigheten på prosessene minsker som beskrevet av denne ligningen for uendret enzyminnhold. Koeffisienten μ_0 i ligningene er altså konstant på kort sikt, mens temperaturvirkningen ligger i det eksponensielle leddet (eller en lignende funksjon av temperatur). Dersom temperatursenkningen blir permanent, kan enzym-andelen av totalt tørrstoff øke noe for å kompensere for temperaturfallet. Det innebærer at μ_0 øker, slik at endel av den umiddelbare reduksjonen blir motvirket.

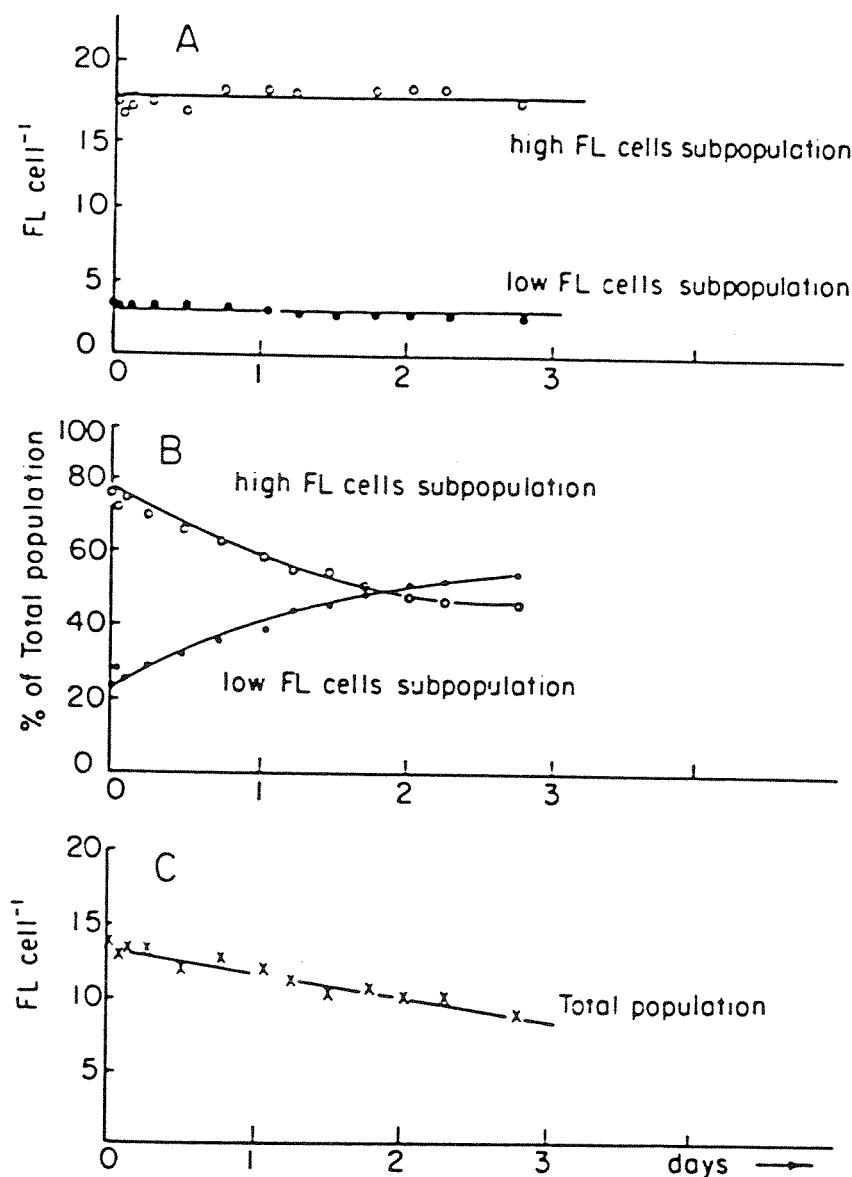
En kan kanskje se på tilpasningen som en optimalisering i cellene av bruken av knappe ressurser. Det er naturlig å tenke seg at en økning av klorofyllmengden i noen grad kan gå på bekostning av mengden enzymer, og vice versa. Det vil si at høy vekstevne ved lav lysstyrke vil gå på bekostning av maksimal produksjonskapasitet i godt lys, altså at en sterk helning i det lyssvake området av verkstkurven medfører et lavere maksimal-nivå ved gitt temperatur og omvendt. Det er bl.a. tydelig i figur 2. Best vekstmuligheter vil algene i såfall ha hvis lysbegrensning og temperaturbegrensning er noenlunde i balanse, dvs. hvis I_k ligger i nærheten av de lysstyrkene som er mest vanlige, og det er derfor naturlig at det som statistisk tendens skjer en tilpasning i en slik retning.

4.2.1. Lystilpasning

4.2.1.1. Tilpasningshastighet avhengig av veksthastighet

For fytoplankton skjer tilpasningen ved at nye celler får endrede egenskaper (Steeman-Nielsen 1975 s.89). Det er derfor naturlig å vente at tilpasningshastigheten øker med brutto spesifikk veksthastighet.

Vekstforsøk gjort av Sakshaug et al. (1987) er nevnt foran på side 37. I disse forsøkene ble veksthastigheten hos *Thalassiosira pseudonana* målt til 0.85 og 2.1 fordoblinger/dag, dvs. eksponensielle vekstrater på henholdsvis 0.025 og 0.06 h⁻¹, ved lysstyrke på henholdsvis 70 og 330 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (PAR: *Photosynthetic Active Radiation*).



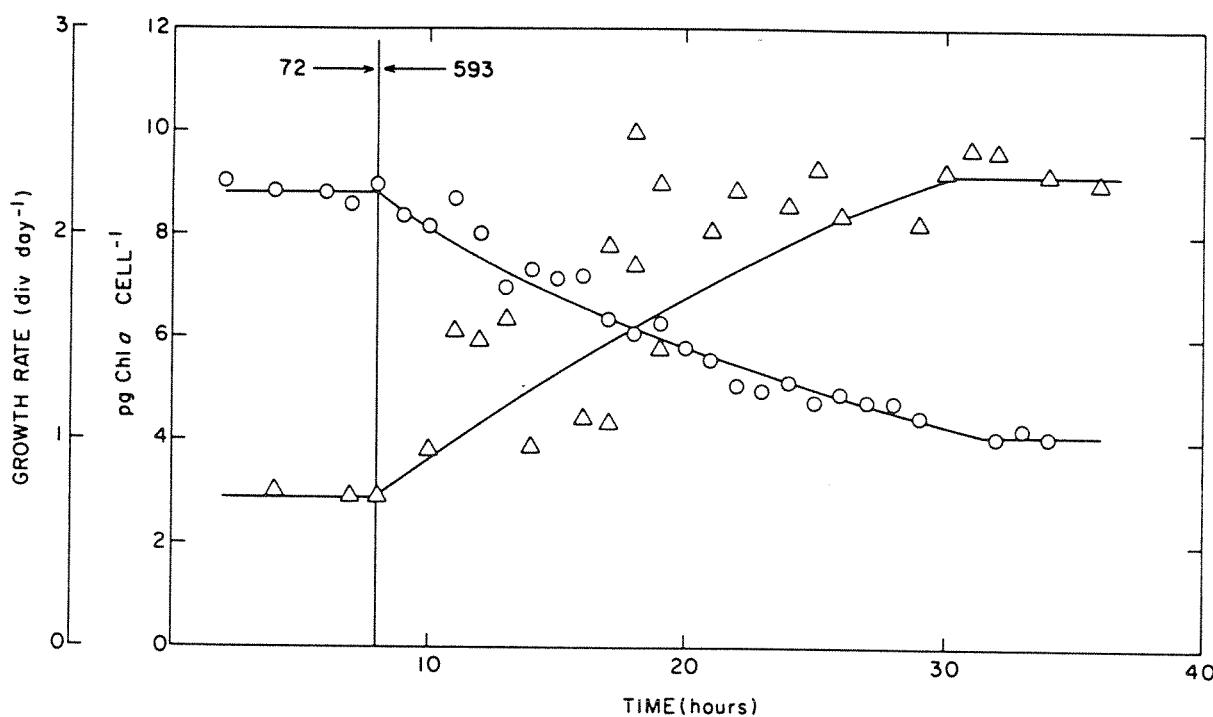
Figur 12. Tidsforløp for *in vivo* fluoresens pr. celle i kultur av *Thalassiosira pseudonana* ved lysstyrke $17 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Fra Sakshaug et al. 1987.

- A. Fluoresens pr. celle innen hver subpopulation.
- B. Relativ frekvens av hver subpopulasjon
- C. gjennomsnittlig fluoresens pr. celle for den samlede populasjonen.

Forsøkene viste at nedgangen i klorofyllinnhold ved overføring fra den svakeste (70) til den sterkeste ($330 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) gikk raskere enn tilpasning fra høy til lav lysstyrke. Ifølge Sakshaug et al. var den eksponentielle hastigheten for tilpasning til nytt nivå for denne arten henholdsvis 0.033 h^{-1} og 0.02 h^{-1} ved overgang svakt→sterkt lys og omvendt, altså av samme størrelsorden som veksthastigheten. Ved overføring til svært svakt lys ($17 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), gikk endringen mye langsommere, og det utviklet seg to grupper av celler, én som beholdt uendret fluorescensnivå og én med 6 ganger lavere fluorescens. Over tid foregikk stort sett bare en forskjøvning i prosentandel mellom celler med lavt og høyt fluorescensnivå, men det var ingen endring i fluorescens pr. celle innenfor hver gruppe. Tidsforløpet er vist i figur 12.

Post et al. (1984) har målt hvordan klorofyllinnhold og veksthastighet endret seg over tid ved brå overgang mellom to lysstyrker for *Thalassiosira weisflogii* både ved kontinuerlig lys og ved 12:12 timers lys:mørke-syklus. Prøver ble tildels analysert så ofte som hver time, og kulturene ble fulgt over noen dager. Klorofyllinnholdet ble målt som fluorescens etter ekstraksjon av pigmentene, og kontrollert mot spektrofotometriske målinger.

Midlere eksponentiell veksthastighet for algene i likevekt, lest ut av figurer for delingshastighet som funksjon av tid presentert i Post et al., var henholdsvis 0.02 og 0.06 h^{-1} ved kontinuerlige lys med styrke 72 og $593 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR.



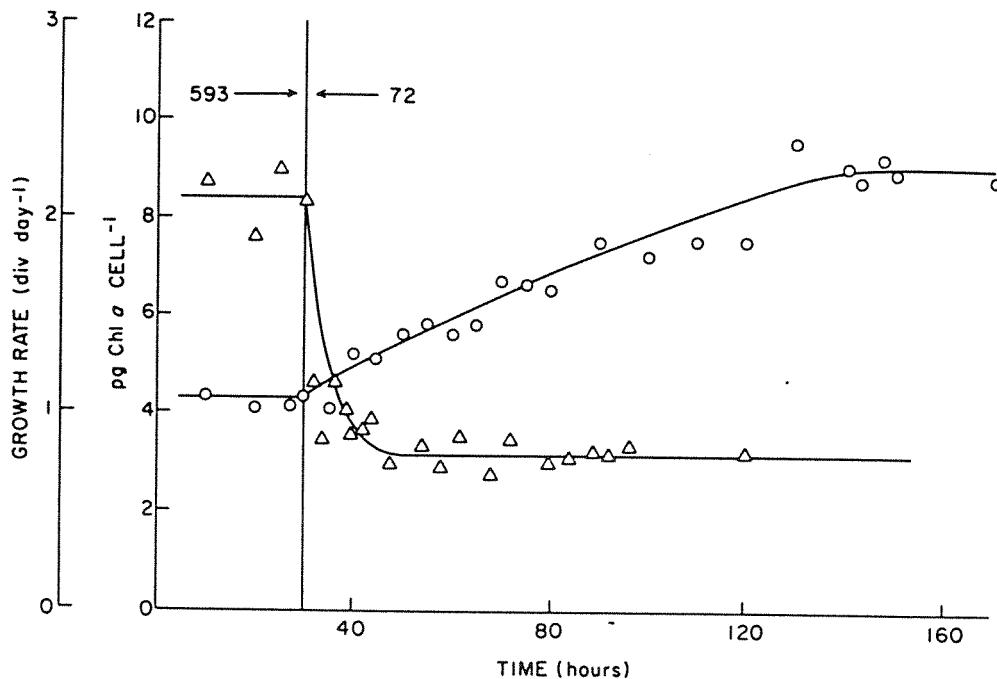
Figur 13. Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i *Thalassiosira weisflogii* ved endring av kontinuerlig lysintensitet fra 72 til $593 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Fra Post et al. (1984).

Δ :delingsrate ○ :klorofyllinnhold pr. celle.

Når det ble brukt kontinuerlig lys, angir Post et al. at klorofyllinnholdet pr. celle justerte seg til et lavere nivå med tidskonstant 0.08 h^{-1} etter at lysstyrken økte brått fra 72 til $593 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$. Ved et annet forsøk, hvor lyset ble endret motsatt vei, ser det ut til at klorofyllinnholdet pr. celle ble endret til et nytt høyere nivå med en midlere tidskonstant 0.02 h^{-1} etter nedgang i

lysstyrken[§]. Figur 13 og 14 viser forløpet av klorofyllinnhold og veksthastighet (som antall delinger pr. dag) for de to forsøkene.

Tilpasningen til nytt klorofyllinnhold skjer altså med tidskonstanter av samme størrelsesorden som veksthastigheten, og raskere ved overgang til sterkt lys enn motsatt vei. Klorofyllinnholdet pr. celle minker altså ved økende lysstyrke. Det betyr ikke at den absolute produksjonen av klorofyll blir mindre, men bare at den øker svakere med økende lysstyrke enn veksthastigheten. Ved å multiplisere klorofyllinnholdet med delingshastigheten finnes at klorofyllproduksjon pr. celle pr. tidsenhet ved likevekt øker ca. 50% når lysstyrken øker med en faktor 8. Veksthastigheten øker samtidig med en faktor ca. 3. Det som skjer er altså at en mindre andel av produksjonen av nytt materiale danner klorofyll.



Figur 14. Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i *Thalassiosira weisflogii* ved endring av kontinuerlig lysintensitet fra 593 til 72 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Fra Post et al. (1984).

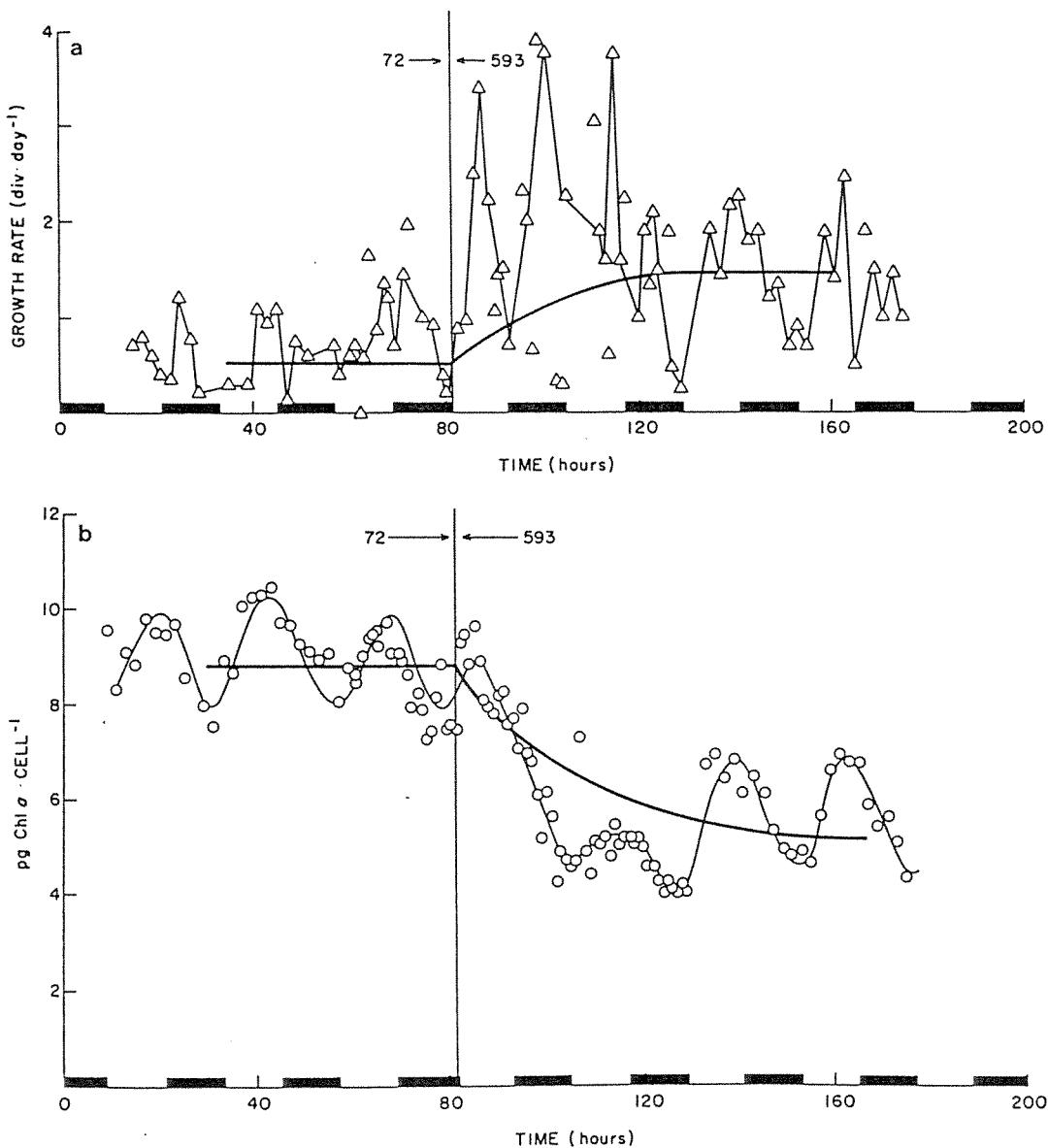
Δ :delingsrate ○ klorofyllinnhold pr. celle.

Post et al. gjorde tilsvarende forsøk med 12:12 timers lys:mørke-syklus gjennom døgnet, med skifte mellom de samme to lysintensiteter for den belyste perioden av døgnet. Tidsforløpet for disse to forsøkene er vist i figur 15 og 16.

Her er den midlere klorofyllproduksjonen som er tegnet inn, noe lavere enn for kontinuerlig lys, ved svakt lys ca. 30 % lavere, ved sterkt lys i området 0-30 %. Midlere veksthastighet ser ut til å være anslagsvis 25 % lavere enn ved kontinuerlig lys. I dette tilfelle er det store

[§] Post et al. (1984) oppgir 0.005 h^{-1} , men det ser ut til å være alt for lavt ut fra deres figur 2, som viser at det var full tilpasning til nytt likevektsnivå etter ca. 100 timer.

fluktuasjoner over døgnet. Klorofyllinnholdet (målt som fluorescens) varierte nå med en nokså regelmessig svingning gjennom døgnet koblet til lys:mørkesyklusen, med økning i den lyse perioden, og en reduksjon i den mørke perioden. Etter endring av lysstyrken var det i tillegg en justering til et nytt gjennomsnittsnivå i samme retning som ved forsøkende med kontinuerlig lys.



Figur 15. Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i *Thalassiosira weisflogii* ved endring av lysintensitet fra 72 til $593 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ for 12:12-timers lys:mørkesyklus gjennom døgnet. Fra Post et al. (1984).

Δ :delingsrate ○ klorofyllinnhold pr. celle.

Post et al. (1984) påpeker at gjennomsnittlig klorofyll og veksthastighet endres med omrent samme tidskonstant når lysstyrken økes brått fra en konstant verdi til en annen, og mener dette tyder på at klorofyll i en overgangsperiode ikke nedbrytes, men bare fortynnes av økte

veksthastigheter. Hvis veksthastigheten (delingshastigheten) for cellene endres etter første ordens kinetikk med tidskonstant k på følgende måte:

$$\mu(t) = \mu_{\infty} + (\mu_0 - \mu_{\infty}) \cdot \exp(-kt) \quad (16)$$

hvor μ_0 og μ_{∞} er likevektsverdiene ved lav og høy lysstyrke, og total mengde klorofyll er uendret over tid, vil imidlertid ikke klorofyllinnholdet pr. celle endres etter første ordens kinetikk. Ved å integrere ligningen for celletetthet M som funksjon av tiden t :

$$\frac{dM}{dt} = \mu M \quad (17)$$

som også kan skrives

$$\frac{d \ln(M)}{dt} = \mu \quad (18)$$

finnes følgende ligning for klorofyllinnhold pr. celle, her betegnet $Chl_a(t)$ som funksjon av tid:

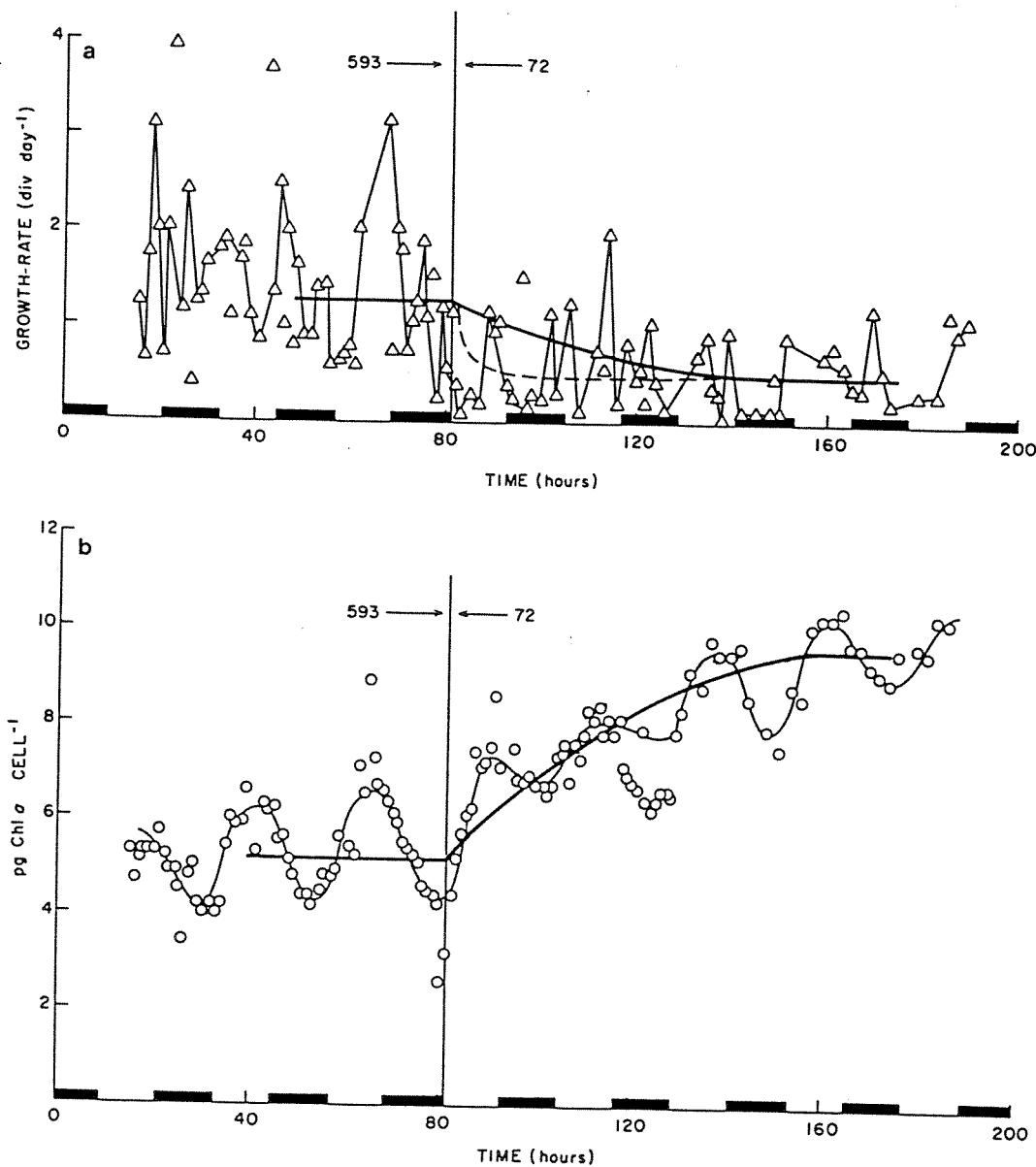
$$Chl_a(t) = Chl_a(0) \frac{M(0)}{M(t)} = Chl_a(0) \cdot \exp\left(-\mu_{\infty}t - \frac{\mu_0 - \mu_{\infty}}{k} \cdot (1 - e^{-kt})\right) \quad (19)$$

For $\mu_{\infty} > \mu_0$ medfører denne løsningen at klorofyllinnholdet varierer noe mer lineært, som kurvene til Post et al. (1984) for kontinuerlig lys også kan tyde på (figur 13 og 14). Ligningen må ut fra forutsetningene ovenfor antas å gjelde ned til et nytt likevektsnivå, hvoretter klorofyllproduksjonen gjenopptas. Det er vel grunn til å tro at produksjon av klorofyll kommer gradvis igang igjen mot slutten av tilpasningsperioden, og gir en avrunding av siste del av forløpet. Det er også mulig å gjøre rimelige antagelser som gir et eksponensielt forløp, og det vil faktisk bli brukt eutrofimodellen, se nedenfor i kap. 7.2.4.

Også ved minskende lysstyrke vil klorofylldelen pr. celle være en kompleks funksjon av hvordan veksten og produksjonen av klorofyll endrer seg. En første ordens analyse er derfor bare en grov tilnærming, men kan være brukbart til å beskrive tilpasning i praksis i eutrofimodellen, fordi det i alle fall er snakk om en grovmodellering av prosessene.

Ved kontinuerlig lys innstilles ny likevekt, og når den er nådd, vil både delingshastighet og klorofyll pr. celle varierer lite i tid. Ved 12:12 timers lyssyklus er det hele tiden markerte og regelmessige svingninger i mengden klorofyll pr. celle over døgnet, også i den perioden hvor det foregår en generell tilpasning til ny lysstyrke. Klorofyllinnhold pr. celle øker i lys og avtar i mørket, dvs. at det ser ut til at produksjonen av klorofyll bare foregår om dagen. Delingshastigheten til cellene varierer sterkt, men uten noe bestemt mønster knyttet til lysvariasjon. Amplituden for svinging i klorofyll pr. celle er omtrent det samme for høye og lave lysstyrker, dvs. at den relative variasjonen i forhold til gjennomsnittlig nivå er størst for store lysstyrker.

Et problem i tolkningen av disse data for bruk i modellen er at klorofyllinnholdet er gitt pr. celle, mens det egentlig må være klorofyll:karbon-forholdet som er utslagsgivende for spesifikk veksthastighet på karbonbasis. Mengde karbon pr. celle kan variere med vekstbetingelsene, det vil her si med lysstyrken, og data om hvordan det har endret seg er ikke gitt i dette tilfelle.



Figur 16. Tidsforløp for endring av delingsrate og klorofyllinnhold i *Thalassiosira weisflogii* ved endring av lysintensitet fra 593 til 72 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for 12:12-timers lys:mørke-syklus gjennom døgnet. Fra Post et al. (1984).

Δ :delingsrate ○ klorofyllinnhold pr. celle.

4.2.1.2. Tilpasning til ulike lysstyrker uttrykt ved endring av parametre i kurven for øyeblikksrespons.

Ut fra kurvene i Steeman-Nielsen (1975) ser det ut til at I_k stort sett varierer fra 80 og opp til ca. 500 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for alger som er dyrket med lysstyrker fra 8 opp til ca. 1000 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, dvs. at forholdet mellom klorofyll og enzymer kan variere iallfall med en faktor 10. I tabell 3 er det gitt endel samhørende verdier for den lysstyrke I_S som kulturene er dyrket under og den kritiske lysstyrke I_k i kurven for vekst som funksjon av lysstyrken lest ut av ulike kurver i Steeman-Nielsen (1975). Data gjelder ved temperaturer omkring 20 °C.

Tabell 3. Sammenheng mellom lysstyrke ved dyrking av algekulturer og kritisk lysstyrke i fotosyntese-lys-kurven. Lest ut av figurer i Steeman-Nielsen (1975).

Lysstyrker regnet om fra 10^{15} kvanter $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ til $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Den lysstyrke som kulturene er dyrket under (I_s):		Kritisk lysstyrke I_k lest ut av figurene:	
10^{15} kvanter/ cm^2/s	$\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	10^{15} kvanter/ cm^2/s	$\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
0.5	8.3	5	80
1.7	28	7	115
5	80	10,12	165, 200
7.5	125	10,12(flere),15	165, 200, 250
36	600	40	660
50	830	20	330
75	1250	35(flere)	580

Ut fra disse data kan det se ut til at det bare skjer en delvis tilpasning, slik at I_k riktig nok varierer med I_s , men i mindre grad. Log-lineær regresjon på de data som er gitt i tabellen gir sammenhengen:

$$I_k = I_{k,0}^{0.57} \cdot I_s^{0.43} \quad (20)$$

hvor

$$I_{k,0} = \text{konstant} = 345 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}.$$

I_s = den lysstyrken algene er dyrket under.

Oktober-dataene fra Ryther og Menzel, gjengitt i figur 11 her, viser omtrent det samme relative forlopet. I tabell 4 er verdier for optimal lysstyrke (som gir størst veksthastighet sett som funksjon av lysstyrke) tatt ut av figurene og sammenlignet med det som kan beregnes ut fra *in situ* lysstyrke hvis vi går ut fra at sammenhengen er som beskrevet av ligning (20), og at Steeles kurve gjelder iallfall opp til I_{opt} .

Tabell 4. Sammenligning av optimal lysstyrke som funksjon av *in situ* lys for naturlig plankton fra Sargasso-havet, sammenlignet med beregnet verdi ut fra *in situ* lysstyrke. Fra Ryther og Menzel (1959).

<i>In situ</i> lys I_s der vannprøvene er hentet fra	I_{opt} ca.-verdi lest ut av figurene	$I_{opt} = e \cdot I_k$ med I_k beregnet av ligning (20), og overgang til I_{opt} beregnet ut fra ligning (15), se side 34.
ft.cd	ft.cd	ft.cd
10000	6000	9900
1000	2800	3700
100	1000	1370

Absoluttverdiene stemmer også med tallene fra Steeman-Nielsen, innenfor en feil på 15% i lysstyrke ($1 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} = 4.93 \text{ ft}\cdot\text{cd}^{\frac{1}{2}}$). Som det fremgår av figur 11 er alle kurvene til Ryther og Menzel vist mot identisk lysskala, med 100% lys eksakt lik 10000 ft·cd både i oktober og november, sammen med en teoretisk middelkurve. Det er derfor sannsynlig at lysverdiene ikke er helt nøyaktig angitt, og de to verdisettene bekrefter derfor hverandre ganske godt.

Som nevnt tidligere kan det tenkes forstyrrende faktorer, bl.a. ulikheter i temperaturrespons, i Ryther og Menzels målinger. Temperaturforskjeller kan også tenkes å komme inn i noen av Steemann-Nielsens tall. Det bør vel derfor neppe legges for mye vekt på disse tallene.

Post et al. (1984) fant at gjennomsnittlig klorofyllinnhold pr. celle i *Thalassiosira weisflogii* varierte motsatt av lysstyrken, men svakere. Når lysstyrken ble endret med en faktor 8, endret klorofyllinnholdet pr. celle seg motsatt med en faktor 2, altså som $I_s^{-1/3}$. Dette gjaldt både for kontinuerlig lys og for 12:12 timers lys:mørke-syklus, og ved endring begge veier, mellom lysstyrker 72 og 593 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR. Kritisk lysstyrke I_k kan som nevnt tidligere uttrykkes

$$I_k = \frac{\mu_{\max}}{c} \quad (21)$$

hvor c er et mål på klorofyllinnholdet kombinert med dets evne til å omsette lys til produksjon (se ligning 5 og 12, side 25 og 28.) Dette stemmer dette godt med at I_k øker som $I_s^{0.43}$, som vi anslo ovenfor, dersom maksimal produksjon μ_{\max} øker svakt med lysstyrken, omtrent som $I_s^{0.1}$. Eksponenten på 0.1 ligger nok innenfor usikkerheten, så det kan like gjerne være omtrent konstant maksimal vekst som funksjon av lys. Dette gjelder den langsiktige tilpasningen, hvor klorofyllinnholdet pr. celle minker med økende lys, fordi den generelle produksjons-hastigheten øker raskere enn klorofyllproduksjonen. Når det gjelder døgnvariasjonen, ser det ut til at klorofyllproduksjonen foregikk i perioden med lys, og var sterkere ved høy lysstyrke, med forbehold om usikkerhet i omregning fra celletall til karbon og fra fluorescens til klorofyll. Det vil altså si at selve tilpasningsprosessen er avhengig av at det er lys, og at det foregår fotosyntese.

Relativ veksthastighet i likevekt varierte i Post et al.s forsøk med en faktor 2.5-3, når lysstyrken varierte med en faktor 8. Hvis vi som nevnt antar at μ_{\max} varierer som $I_s^{0.1}$, og setter $I_k = I_{k0}^{0.57} I_s^{0.43}$, med tidligere funnet verdi $I_{k0} = 345 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ total innstråling, får vi at μ skulle øke med en faktor 2.2 mellom de to oppgitte lysstyrker, ut fra ligning (8), side 27 (med $n=1$ til 2). Et problem her er som nevnt at vi bare har tall for klorofyll pr. celle. Egentlig burde vi brukt data for klorofyll pr. organisk karbon, siden det er spesifikk produksjonsrate (tid^{-1}) vi er interessert i hvordan varierer. Karboninholdet pr. celle kan endre seg med endret grad av lysbegrensning (Rhee og Gotham 1981a, Laws og Bannister 1980), og hvis det har vært tilfelle her, vil ikke endring i klorofyll-innhold pr. celle gi et riktig bilde av hvordan klorofyll pr. karbonmengde varierer.

Tidsforløpet i figur 15 fra Post et.al (1984), som gjelder overgang fra lav til høy lysstyrke for 12:12 timers lys:mørke-syklus, viser spesielt høye delingshastigheter i de to første døgnene etter omslag i lysstyrken. Ellers var det ingen tegn til slike midlertidige utslag. Siden det ikke er gitt tall for karbon-innhold pr. celle er det ikke mulig å kontrollere om det er en sterkere midlertidig endring i karbon-assimilasjon pr. celle i omstillingssperioden før klorofyllinnholdet

[§] fot-Candela

er innstilt på ny likevekt. Det er imidlertid hva en ville vente ut fra de sammenhengene som er satt opp i avsnittene foran.

4.2.1.3. En mulig modell for lys-tilpasning

Bannister (1974a, 1974b, 1979) har studert næringsmettet vekst i likevekt, dvs. med tilpasning til rådende lys og temperatur. På basis av forsøk med *Chlorella pyrenoidosa* er det funnet at netto fotosyntese, målt som karbon pr. mengde klorofyll, kan beskrives med en kurve av samme form som ligning (8), som ble satt opp for øyeblikkelige endringer i lysstyrken. Her tas utgangspunkt i en formel for veksthastighet som funksjon av plutselige endringer i lysstyrke I som hos Bannister (1979) kan skrives slik:

$$\mu = \frac{I \cdot v_m}{\Theta \cdot [I_p^m + I^m]^{1/m}} - R_p \quad (22)$$

Her er

v_m = fotosyntese-raten (mengde assimilert karbon pr. klorofyll og tidsenhet) ved lysmetning.

Θ = mengde-forholdet mellom karbon og klorofyll i cellene.

R_p = spesifikk (eksponensiell) respirasjonsrate (tid^{-1}).

I_p = kritisk lysstyrke.

Med hensyn til kurveformen for μ som funksjon av I tilsvarer det nettopp den funksjonen som ble satt opp tidligere i ligning (8). Bannister angir en empirisk koeffisientverdi $m=3$ for denne funksjonen som altså skal gjelde korttids-respons. De tre siste størrelsene, Θ , R_p og I_p , er adaptive, dvs. at de kan endre seg som følge av tilpasning til ulike ytre forhold, og synes å kunne skrives som funksjoner av veksthastigheten ved lysbegrenset vekst. Bannister (1979) bruker data fra litteraturen for variasjon i Θ , μ og R_p for ulike lysstyrker I_s og viser at ligningen over med adapsjon i de tre parametrene er konsistent med følgende ligning:

$$\mu = \frac{1}{((c'I)^{-n} + \mu_{max}^{-n})^{1/n}} - R'_p \quad (23)$$

med en koeffisient $n=1.8$, altså en mye mindre skarp overgang. Bortsett fra respirasjonsleddet er dette samme funksjonsform som i ligning (12). Ligning (23) er her skrevet med en litt annen notasjon enn den som ble brukt av Bannister.

Laws og Bannister (1980) finner en optimal koeffisient-verdi på $n = 2.2$ for denne ligningen når de tilpasser den til resultatene fra sine turbidostatforsøk, og har også bestemt koeffisienter i en mer detaljert formulering av denne modellen. Fordi dette gjelder ved tilpasning til ulike lysstyrker, har ikke koeffisienten I_k helt den samme betydning som før.

Denne typen variasjon kan begrunnes ved å se på tilpasningen som en optimalisering av begrensede ressurser. Størrelsene c (\propto klorofyll:karbon-forhold) og μ_{max} (\propto relativ mengde enzymer) kan betraktes som produksjonsfaktorer, og det er da naturlig å anta at det ved gitt

næringsstoff-tilgangen er en øvre grense for hvor mye algene tilsammen kan produsere av disse faktorene, gitt ved:

$$N_{\text{lim}} = K_1 c + K_2 \mu_{\max} \quad (24)$$

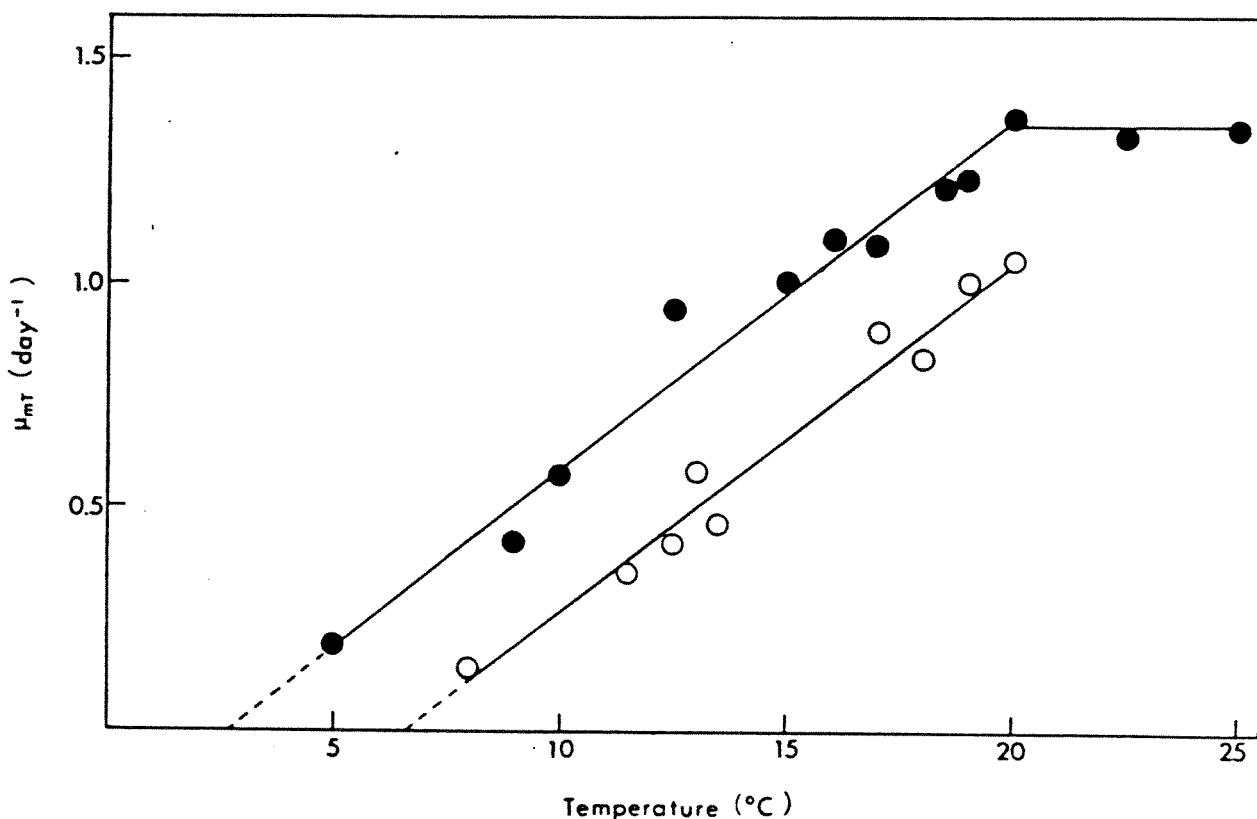
Koeffisientene K_1 og K_2 representerer en form for kostnad ved produksjon av disse to faktorene. Tilpasningen kunne slik sett bestå i å variere c og μ_{\max} innenfor begrensningen (24) slik at $\mu(I)$ gitt av ligning (23) blir så stor som mulig under de gitte forhold. Ved en slik optimalisering vil en få nettopp resultater som referert ovenfor.

Ifølge Steeman-Nielsen (1975) utgjør proteinet ca. 50% av det organiske stoffet i voksende celler, og det meste av dette er enzymer. Klorofyll utgjør en liten del av biomassen (vanligvis kanskje 1-2 % av tørrvekt, maksimalt ca. 3-4 %). Det burde tilsi at klorofyllmengden skulle kunne variere ganske mye uten å innvirke så mye på produksjonen av andre bestanddeler i cellen, og at et overskudd av klorofyll er "billigere" enn et overskudd av enzymer.

4.2.2. Temperaturtilpasning

Fotosyntesen kan også tilpasses ulike temperaturer. Steeman-Nielsen (1975) gir som eksempel data for diatoméen *Skeletonema costatum*. På kort sikt vil lysmettet, maksimal reaksjonshastighet synke sterkt når temperaturen avtar. Over tid skjer en tilpasning ved at sammensettningen av cellene endres: enzymkonsentrasjonen øker i forhold til klorofyllmengden, slik at nedgangen i reaksjonshastighet delvis motvirkes. Det gjenstår imidlertid en netto virkning selv etter tilpasning, spesielt for helt lave temperaturer. Ved lav temperatur vil også klorofyllmengden pr. celle kunne minske noe, slik at temperaturen også får en viss virkning for lave lysstyrker. Også her mangler data for spesifikk produksjon av biomasse, slik at det er vanskelig å se hvordan det skal tas med i en beskrivelse av spesifikk produksjonshastighet.

Kjemostat- og turbidostatforsøk til Rhee og Gotham (1981b) med *Scenedesmus* sp. og *Asterionella formosa* viste at spesifikk vekst for dynamisk likevekt etter tilpasning til den aktuelle temperatur var mer eller mindre lineært avhengig av temperaturen i området 5-20°C. Det var god næringstilgang og tilstrekkelig lys ($80 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, regnet om fra 17 W/m^2), slik at veksten er uavhengig av lysstyrken ut fra resultatene i Rhee og Gotham (1981a). Rhee og Gotham har markert et skarpt knekkpunkt ved 20 °C i kurven for netto veksthastighet som funksjon av temperatur for *Scenedesmus* sp., men data kan like gjerne tilpasses en jevn overgang mellom 15 og 25 °C, se figur 17. Det kan se ut som veksthastigheten blir null ved h.h.v. 3 og 7 °C, men det forutsetter at datapunktene ekstrapoleres lineært. Datapunktene kan også la seg forene med en ekstrapolering i et eksponensielt forløp ned mot lave temperaturer, dvs. at veksthastigheten avtar videre omtrent som e^{-kT} . Ved lave temperaturer økte både cellestørrelse og innhold av N, P, C og klorofyll pr. celle. Karbonassimilasjon pr. celle var omtrent uendret, men cellene ble større, og det gikk lengre tid mellom hver deling. Det ser ut til at C:N og C:P -forholdet ble lavere ved avtagende temperatur, dvs. at maksimalt produsert organisk C pr. mengde N og P minsker når temperaturen avtar.



Figur 17. Veksthastighet hos *Scenedesmus* sp. og *Asterionella formosa* ved næringsmettet vekst som funksjon av temperatur. Fra Rhee og Gotham (1981b).

(●) *Scenedesmus* sp., helning 0.078 ± 0.01
 (○) *Asterionella formosa*, helning 0.077 ± 0.01 .
 Lysstyrke anslagsvis $80 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (omregnet fra $17 \text{ W} \cdot \text{cm}^{-2}$).

4.2.2.1. Eppleys kurve for vekst som funksjon av temperatur

Under naturlig varierende forhold, hvor artssammensetningen skifter etter forholdene, vil veksthastigheten for biomasse statistisk sett øke med gjennomsnittstemperaturen. Eppley (1972) har samlet data fra en rekke kilder, og funnet at de kan beskrives ved en eksponensiell sammenheng mellom maksimal spesifikk veksthastighet og temperatur i intervallet 2-40 °C, som er brukt både i modellen for Narraganset Bay (Kremer og Nixon 1978) og i Østersjø-modellen (Stigebrandt og Wulff 1987):

$$\mu_{\max} = 0.59 e^{0.063 \cdot T} \quad (\text{dag}^{-1}) \quad (25)$$

Kurven skal angi integrert netto produksjon pr. dag, bortsett fra at respirasjonstapet om natten ikke er inkludert ifølge Nixon og Kremer (1978). De fleste målingene er gjort med kontinuerlig lys.

Dette er en øvre "omhyllningskurve" for maksimal veksthastighet for en rekke arter, basert på målinger gjort i laboratoriekulturer. For en enkelt art som er tilpasset bestemte forhold vil det

være et forholdsvis smalt optimalt temperaturområde hvor produksjonen er maksimal, og ved lavere temperaturer avtar da produksjonen mer eller mindre lineært ned til en nedre temperaturgrense, ca. 20 °C under optimal temperatur, hvor netto produksjon blir null. Ved temperaturer over det algene er tilpasset, reduseres produksjonen forholdsvis raskt, og kan bli null ca. 5 °C over optimal temperatur. Data fra Eppley (1972) viser dette forløpet tydelig. Data i Rhee og Gotham (1981b) omfatter ikke temperaturer høyere enn optimal temperatur, men bekrefter forløpet for lavere temperaturer.

Aruga (1965a) har studert optimal temperatur gjennom året for naturlig fytoplankton i en ferskvannsdam, og finner at optimal temperatur varierer lineært fra 30 til 20°C når *in situ* temperaturer varierer fra fra 30 til 15 °C. Ved lavere *in situ* temperaturer holder den optimale temperaturen seg stort sett konstant på 20 °C. Ifølge Aruga kan ikke variasjonen direkte skyldes vekslingen mellom arter, det må også finne sted en viss tilpasning for hver enkelt art. Aruga (1965b) har vist dette direkte ved laboratorieforsøk med ferskvanns-grønnalgen *Chlorella ellipsoidea*. Resultatene er gjengitt i tabell 5.

Tabell 5. Variasjon av optimalt temperaturområde med dyrkningstemperatur for ferskvanns-grønnalgen *Chlorella ellipsoidea*. Fra Aruga (1965a).

Dyrkningstemperatur:	Optimalt temperaturområde:
10-13°C	20-30°C
20-22°C	30°C
30-33°C	35°C

Det fremgår av Eppleys data at den øvre grense for temperaturbegrenset vekst som ligningen representerer, ligger ca. 2 ganger høyere enn hovedmengden av datapunkter. Ifølge Eppley (1972) skal punktene representer vekst under forhold hvor temperatur er begrensende. De gjelder stort sett for kontinuerlig lys eller optimal lysperiode pr. døgn. De store variasjonene for en gitt temperatur ser ut til å skyldes spredning mellom arter, og kanskje også at det er tatt med data for ikke optimale temperaturer for de forskjellige artene. Eppley's kurve tar sikte på å vise øvre grense for veksthastighet ved temperaturtilpasning og under optimale lysforhold og næringsstoffkonsentrasjoner.

I tabell 6 er gjengitt resultater av endel nyere forsøk med kjemostat-kulturer hvor algene er tilpasset eksisterende lys/temperatur-forhold. Målt maksimal veksthastighet gjelder ved god næringstilgang, men ved den angitte lysstyrke, som ikke behøver å være optimal. Verdiene er for det meste asymptotiske veksthastigheter for ubegrenset næringstilgang, og kan ikke nødvendigvis oppnås i praksis (kfr. om næringsstoffbegrensning nedenfor). Siden slike verdier er ekstrapolert fra en kurve for vekst som funksjon av næringsstoffbegrensning, kan de avhenge av hvilket stoff som har vært begrensende.

Veksthastighet for gitt temperatur fra Eppleys formel er vist til sammenligning. Det fremgår at Eppleys formel gir en god indikasjon rent allmennt, men at den ikke kan beskrive godt variasjonen fra art til art. I en del tilfeller ligger Eppleys verdi en god del over målte verdier. Det er naturlig, siden den som sagt representerer en øvre omhyllningskurve for de veksthastigheter som observeres. En modell bør derfor kanskje derfor bruke en lavere verdi på μ_{max} enn det som framkommer av Eppleys formel, dersom veksthastigheten skal være representativ

for et naturlig algesamfunn sammensatt av flere ulike arter som vokser under skiftende forhold, og hvor ikke alle alger har optimal temperatur.

Tabell 6. Litteraturdata for øvre grense for veksthastighet ved god næringstilgang under varierende temperatur og lys-forhold, sammenlignet med verdier fra Eppleys kurve.

I endel av de refererte artiklene er det brukt andre enheter for lysstyrke, og angitte lysstyrker er da regnet om til $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ut fra tabellen bakerst i rapporten.

Fytoplankton-arter:		Temp °C	Lys $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Døgn-syklus	Maksimum μ_m eller μ_{max} (dag $^{-1}$)	Litteraturhenvisning:	
			Lys:mørke	Målt (±%)	Eppley		
<i>Marine plankton-kulturer</i>	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	25	310	24:0	1.82 (5%)	2.9	Caperon og Meyer (1972a)
	<i>Cyclotella nana</i>	25	310	24:0	2.82 (8%)	2.9	
	<i>Coccochloris stagnina</i>	25	310	24:0	2.24 (23%)	2.9	
	<i>Monochrysis lutheri</i>	25	310	24:0	2.29 (6%)	2.9	
	<i>Monochrysis lutheri</i>	20	19	24:0	1.1	2.1	Droop (1974)
		15	80		0.8	1.5	Goldman (1979)
		18.8	80		0.9:1.0	1.9	
		23	80		1.2	2.5	
	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	20	115	24:0	2.7	2.1	Paasche (1973)
	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	20	230(PAR)	12:12	1.2-1.7	2.1	Laws og Bannister (1980)
<i>Naturlig marint plankton</i>	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	15	70(PAR)	24:0	0.6	1.5	Sakshaug et.al (1987)
		5	330(PAR)	24:0	1.5	1.5	(veksthastighet regnet om fra delinger pr. dag som var oppgitt i artikkelen)
	<i>Thalassiosira oceanica</i>	15	70(PAR)	24:0	0.95	1.5	
		15	330(PAR)	24:0	1.2	1.5	
	<i>Loch Creran, Skottland</i>	10	naturlig lys, tilsv. 4 m dyp Juli-August		0.5	1.1	Jones et. al. (1978)
<i>Ferskvanns-arter</i>	<i>Fragilaria sp.</i>	20	30	24:0	1.3		Rhee og Gotham (1981a)
		20	25	24:0	0.95		
	<i>Scenedesmus sp.</i>	20	12	24:0	0.45		Rhee og Gotham (1981a)
		20	25	24:0	0.3		
		20	45	24:0	0.7		
		20	55	24:0	0.9		
		20	90	24:0	0.85		
	<i>Asterionella formosa</i>	8	80	24:0	0.15	1.0	Rhee og Gotham (1981b)
		12.5	80	24:0	0.4	1.3	
		20	80	24:0	1.1	2.9	
<i>Scenedesmus sp.</i>		5	80	24:0	0.2	0.8	Rhee og Gotham (1981b)
		10	80	24:0	0.6	1.1	
		15	80	24:0	1.0	1.5	
		20	80	24:0	1.35	2.1	
		25	80	24:0	1.35	2.9	
	<i>Scenedesmus sp.</i>	20	90	12:12	1.35	2.1	Rhee (1973)

Eppley gjengir data som viser at maksimal veksthastighet og øvre temperaturgrense er avhengig av salinitet for arten *Dunaliella tetrolecta*. Størst veksthastighet for høye temperaturer etter norske forhold (25-35 °C) oppnås ved saltholdigheter på omkring 15-30 % (regnet om fra oppgitt M NaCl på 0.25 og 0.5). Høyere salinitet ser for denne arten ut til å redusere maksimal veksthastighet med ca. 30 %, men til gjengjeld gi bedre toleranse for temperaturer rundt 40 °C. Det er da snakk om saliniteter på ca. 1 M NaCl eller mer, dvs. anslagsvis 58 %, eller høyere enn det som forekommer naturlig (havvann er normalt 36 %, overflatevannet i indre Oslofjord vanligvis rundt 15-20 %).

Ved lav salinitet (0.125 M NaCl, anslagsvis 7 % saltinnhold etter vekt) reduseres maksimal veksthastighet med 10-15 %, og dessuten med mindre toleranse for høyere temperaturer, men det siste gjør seg bare gjeldende ved T>30 °C.

4.2.2.2. Alternative måter å beskrive temperaturavhengighet

Hvordan temperatur-avhengigheten skal beskrives, avhenger av om vi skal modellere samlet algebiomasse som en enhet, eller om vi skal skille ut et antall ulike arter (mer eller mindre spesifikt på artsnivå, eventuelt bare som hovedgrupper) for å få dynamikken i algeoppblomstringene bedre med i modellen.

Hvis vi har et økosystem hvor forholdene endrer seg forholdsvis langsomt, og hvor biomassen består av en rekke ulike arter som eksisterer ved siden av hverandre, kan det være brukbart å behandle alt fytoplankton som en biomasse. En enkel eksponensiell kurve for temperaturtilpasset vekst kan da brukes. En bør imidlertid kanskje ta hensyn til at samlet biomasse ikke har samme veksthastighet som de arter som vokser optimalt ved gitt temperatur.

Dersom det istedet skjer raske endringer, og biomassen i hovedsak består av enkeltarter som følger etter hverandre i tid, og dominerer i hvert sitt tidsrom, kan det tenkes at en slik enkel modell neppe være god nok. Da kan det være nødvendig å skille mellom korttidsrespons på temperaturendringer, og tilpasning til endrede temperaturer, og også ta hensyn til hemning ved høye temperaturer for å simulere veksling i artssammensetning. En løsning er da å beskrive et antall forskjellige "arter" som egne biomasser, med forskjellige formler for vekst som funksjon av temperatur. Et alternativ vil være å la veksthastigheten ikke bare være en funksjon av temperaturen, men også av hvor fort den har endret seg innenfor et visst tidsrom, f.eks. uttrykt ved et eksponensielt middel av temperaturen med en viss tidskonstant (som kan være avhengig av hvor raskt algene har vokst og dermed har omstilt seg. Begge alternativer vil gjøre modellen mer komplisert (det første alternativet i størst grad), så det en oppnår må veies mot de større vanskelighetene med å kalibrere og prøve ut modellen.

5. Næringsstoff-begrensning av vekst

Som nevnt vil også tilgangen på næringsstoffer i vannmassene regulere produksjonen av biomasse. Det er denne reguleringen vi primært ønsker at modellen skal beskrive. De viktigste begrensende næringsstoffene er fosfor og nitrogen. For diatoméer er også silisium et nødvendig næringsstoff. Silisium har ikke så stor betydning i sammenheng med mulige tiltak mot forurensninger, men for å få mest mulig realistisk beskrivelse av dynamikken i vekst og omsetning av algebiomasse, er fytoplankton i modellen delt i to separate biomasser:

- Gruppe 1, *diatoméer*, er i tillegg til å kreve silisium kjennetegnet ved at de vokser forholdsvis fort, og at de synker raskt ut ved næringsstoffbegrensning. I modellen er det antatt at denne utsynkingen skjer uavhengig av beiting fra zooplankton.
- Gruppe 2 omfatter alt annet fytoplankton, bl.a. *flagellater*, og antas i liten grad å synke, mens de derimot er sterkere utsatt for beiting. De er næringsstoffbegrenset bare av nitrogen og fosfor. De kan tillegges evne til aktiv egenbevegelse vertikalt, og det er også lagt inn en mulighet til nitrogenfiksering innen denne gruppen. De to siste egenskapene kan skrus av og på gjennom koeffisienter i modellen.

Silikat tilføres med ferskvann ved geologisk betingede prosesser som er uavhengig av forurensningstilførsler, og tilførslene kan derfor følge et annet mønster enn nitrogen og fosfor. Den første våroppblomstringen er ofte dominert av diatoméer, som vokser fortare enn andre arter, spesielt ved lav temperatur. Når silikatet er brukt opp og diatoméene blir næringsstoffbegrenset, vil de synke ut, og andre alger som ikke trenger silikat vil etterhvert overta. Ut gjennom produksjonsperioden kan en få gjentatte diatomé-blomstringer ettersom det tilføres nytt silikat, f.eks. i forbindelse med vår- og høst-flom. Silikat er tatt med i modellen for å beskrive vekslingen mellom disse to gruppene.

Vekstprosessene i cellene "ser" ikke næringskonsentrasjonen i vannet omkring. Det er derfor naturlig å tenke seg at det er næringsstoffinnholdet i cellene, og ikke næringskonsentrasjonene i vannet, som primært regulerer veksten. Næringsstoffet må først tas opp i cellene, og blir deretter brukt til vekst. Opptaket er omtalt i kap. 6.

Batch-forsøk viser at vekst kan fortsette selv om det ikke finnes fritt næringssalt i vannet, dvs. etter at det aller meste er tatt opp i cellene, sålenge innholdet av næringsstoff (N, P, Si) i cellene er over en viss grense. Ved god næringssaltilgang har cellene et næringssstoffinnhold som ligger over denne grensen. Uten tilgjengelig næringssalt i vannet vil den videre veksten fortyne næringsstoffene i en større biomasse (som organisk karbon) og veksten stanser da gradvis ettersom næringsinnholdet nærmer seg disse grensene (Rhee 1973, Parslow et al. 1984b).

Algeveksten er derfor i siste instans styrt av tilførslene av næringssalter i det ytre miljøet, altså i vannet. Det er bl.a. nettopp næringssaltilførselen som varieres for å gi ulik veksthastighet i kjemostatforsøk. Når næringssaltilførselen til miljøet utenfor cellene minsker, må også det totale opptaket av næringsstoff til cellene reduseres. Hvis cellene hadde et helt fast krav til innhold av næringsstoff (N, P eller Si) i forhold til organisk karbon, måtte assimileringen av karbon reguleres direkte i takt med opptaket, slik at den totale algemengden var proporsjonal med tilgjengelig mengde næringsstoff. I virkeligheten ser det ut til å være en fleksibel begrensning: Veksten reduseres riktignok som følge av næringsstoff-begrensning, men virkningen dempes ved at lavere veksthastighet gir reduserte krav til innhold av næringsstoffer N og P i forhold til mengden organisk karbon. Det gjør at den relative reduksjonen av assimileringen av karbon i begynnelsen ikke blir like kraftig som reduksjonen i næringsstoff-

tilgangen. Tilslutt nås likevel en grense hvor næringsstoffsinnholdet blir så lite at veksten stopper omtrent helt opp. Det ser altså ut til å være funksjonell sammenheng mellom algenes veksthastighet og næringsstoffsinnholdet i cellene definert ved N:C- og P:C-forhold, og dette kan studeres isolert ved å variere næringsstoff- tilførelsen i kjemostatforsøk.

Vi skal derfor først bare se på sammenhengen mellom vekst og næringsstoffsinnhold i cellene, hovedsakelig i likevektstilstander, studert ved kjemostatforsøk. Senere skal vi se på hva som styrer opptaket, og hvordan sammenheng mellom opptak og vekst kan beskrives.

5.1. Generell beskrivelse av prinsippene ved kjemostat- og turbidostat-forsøk

I kjemostatforsøk tvinges algekulturen til å vokse med en viss hastighet, tilsvarende utskiftningshastigheten på mediet. Det som skjer kan enkelt skisseres som følger (kfr. f.eks. Rhee 1980):

En forsøksbeholder med volum V tilføres nytt medium med en regulerbar volumstrøm F (volum·tid $^{-1}$) som hele tiden blandes effektivt inn i volumet, og det går da en like stor strøm ut av beholderen. Hvis fytoplanktonet vokser med en eller annen spesifikk brutto hastighet μ (enhet tid $^{-1}$) og har et spesifikt tapsledd r f.eks. knyttet til respirasjon, vil konsentrasjonen C av fytoplankton endre seg over tid ifølge differensialligningen:

$$V \frac{dC}{dt} = (\mu - r) \cdot V \cdot C - F \cdot C \quad (26)$$

Det første leddet på høyre side er (pr. definisjon av μ og r) det som netto produseres av ny algebiomasse pr. tidsenhet, mens det siste leddet er det som forsvinner ut med gjennomstrømningen. Hvis det nå er begrensende faktorer som gjør at netto tilvekst blir langsommere jo større konsentrasjonen C er, og forholdet F/V ligger innenfor den maksimale veksthastigheten ved små fytoplankton-konsentrasjoner, vil fytoplanktonkonsentrasjonen innstille seg rundt en likevektskonsentrasjon som er slik at $dC/dt=0$. Dette følger direkte av antagelsen om at veksthastigheten avtar med økende konsentrasjon av fytoplankton. Hvis konsentrasjonen er lavere enn likevektsverdien, vil den øke fordi tilveksten er større enn tapet, og ved høyere konsentrasjoner blir tapet større enn tilveksten og konsentrasjonen vil følgelig avta over tid. Ved likevekt må brutto veksthastighet være gitt ved:

$$\mu(C) = F / V + r \quad (27)$$

hvor vi har angitt at veksthastigheten er en bestemt funksjon av konsentrasjonen som gjelder for det aktuelle forsøksoppsettet. Forholdet F/V kalles for fortynningsraten (*dilution rate*), og i litteratur som omtaler kjemostat-forsøk betegnes ofte dette forholdet med symbolet D . Ved likevekt må netto veksthastighet $\mu-r$ være direkte lik D . Ved å velge en bestemt verdi på D kan en altså tvinge algekulturen til å innstille seg slik at den vokser med en forhåndsvalet veksthastighet. Det er bare mulig innen visse grenser. Dersom fortynningshastigheten blir større enn maksimal veksthastighet ved små fytoplankton-konsentrasjoner for gitt næringsmedium, temperatur og lys vil fytoplankton-konsentrasjonen over tid gå mot null, og kulturen vaskes ut. Det skjer ved en kritisk fortynningshastighet som ofte kalles *utvaskingshastighet*.

I literaturen brukes ofte symbolet μ om netto veksthastighet, som er det som bestemmes direkte i kjemostatforsøk. Respirasjonen er ofte forholdsvis liten, og forskjellen mellom brutto

og netto veksthastighet har derfor underordnet betydning sammenlignet med den naturlige variasjon og usikkerhet som forekommer i forsøksresultater.

Ved å kjøre kjemostaten med ulike fortynningsrater D under den kritiske verdien og la de forskjellige likevektene innstille seg, kan en få et bilde av tilstanden i algekulturen ved ulike veksthastigheter. På cellenivå må det være veksthastigheten som er en funksjon av tilstanden, og variasjonene gir derfor et bilde av hvordan veksthastigheten varierer fysiologisk som funksjon av denne tilstanden. På populasjonsnivå er det cellekonsentrasjon og næringsstoffinnhold i cellene som tilpasser seg den forhåndsinnstilte veksthastigheten.

Sammenhengen mellom veksthastighet og fytoplankton-konsentrasjon kan være influert av lysforhold (høye konsentrasjoner kan føre til skyggeeffekt og dermed lysbegrensning) men fremfor alt av tilgangen på næringsstoff. Totalkonsentrasjonen av næringsstoff (N, P, Si) er direkte gitt av sammensetningen i vekst-mediet. Små konsentrasjoner av fytoplankton kan ta opp de mengdene de trenger uten å innvirke på restkonsentrasjonene av næringssalter, men over en viss grense vil økende konsentrasjon av fytoplankton som organisk karbon etterhvert måtte føre til lavere N:C, P:C og Si:C-forhold i cellene.

Hvordan denne overgangen blir, avhenger av næringssaltkonsentrasjonene i vekstmediet og hvordan opptaket i cellene varierer med ytre næringssaltkonsentrasjoner, men selv med 100% opptak opp til fysiologisk behov vil synkende næringsstoff:karbon-forhold gjøre seg gjeldende over en viss fytoplankton-konsentrasjon. Hvis da veksthastigheten hemmes ved synkende næringssaltinnhold i cellene, vil likevektssituasjonen være gitt av ligning (27), som bestemmer μ og derved også C som funksjon av D . Sammenhengen mellom μ og C vil være knyttet til det konkrete forsøksoppsettet, men kan føres tilbake til en antatt mer generelt gyldig sammenheng mellom C og f.eks. N:C, P:C og Si:C-forhold i cellene.

I praksis vil både veksthastighet og forsøksbetingelser kunne variere over tid, som en fluktuasjon rundt en teoretisk likevekt, og kjemostatforsøk kjøres ofte med f.eks. varierende lysforhold som etterligner en døgnsyklus. Likevektskravet kan i slike tilfeller formuleres litt løst slik:

$$|C(t) - C(t_0)| = \left| \int_{t_0}^t [(\mu - r - D) \cdot C] dt \right| \ll C(t) \quad (28)$$

hvor $||$ angir absoluttverdi, dvs.

$$\overline{|(\mu - r - D) \cdot C|'} \ll \frac{C}{t - t_0} \rightarrow 0 \quad (29)$$

hvor vi lar symbolet \ll bety "vesentlig mindre enn", og \bar{x}' bety gjennomsnitt over tid. Kravet kan formuleres slik:

$$\overline{(\mu - r) \cdot C}' \rightarrow \overline{D \cdot C} \quad (30)$$

Dette er ikke helt det samme som et krav om at gjennomsnittlig netto veksthastighet over tid skal tilsvare midlere fortynnshastighet, siden konsentrasjonen inngår som vektionsvariabel i gjennomsnittet.

Turbidostatforsøk er et eksempel på dette. I slike forsøk reguleres fortynningshastigheten slik at konsentrasjonen av celler (målt ved turbiditet, dvs. lysspredning) holder seg i nærheten av en forhåndsvalet verdi. Dette betyr som oftest at D varierer i tid på en helt annen måte enn veksthastigheten.

Kjemostatforsøk kan selvsagt også brukes til å studere forløp med endring over tid. Ut fra data for C og F som funksjon av tid kan ligning (26) brukes til å beregne $\mu-r$ som funksjon av tid, og sette det i sammenheng med kulturens ytre vekstforhold og tilstand.

5.2. Vekst begrenset av celleinnhold av ett næringsstoff

Mange kjemostatforsøk er utført med ett næringsstoff i stort underskudd i vekstmediet i forhold til cellenes behov. Det medfører at konsentrasjonen av celler begrenses av dette næringsstoffet, mens de andre stoffene alltid vil finnes i overskudd i mediet. Resultatetene fra slike forsøk viser at veksthastighet i likevekt kan knyttes til innholdet av det begrensende næringsstoffet i cellene, når temperatur og gjennomsnittlig lysmengde pr. døgn er konstant. Data lar seg som regel tilpasse godt til disse formlene:

$$\mu = \mu_m \frac{q - q_0}{K_q + q - q_0} \quad (\text{Caperon og Meyer 1972a}) \quad (31)$$

eller alternativt:

$$\mu = \mu_m \frac{q - q_0}{q} = \mu_m \left(1 - \frac{q_0}{q} \right) \quad (\text{Droop 1968, 1974 og 1975}) \quad (32)$$

hvor:

μ = spesifikk veksthastighet.

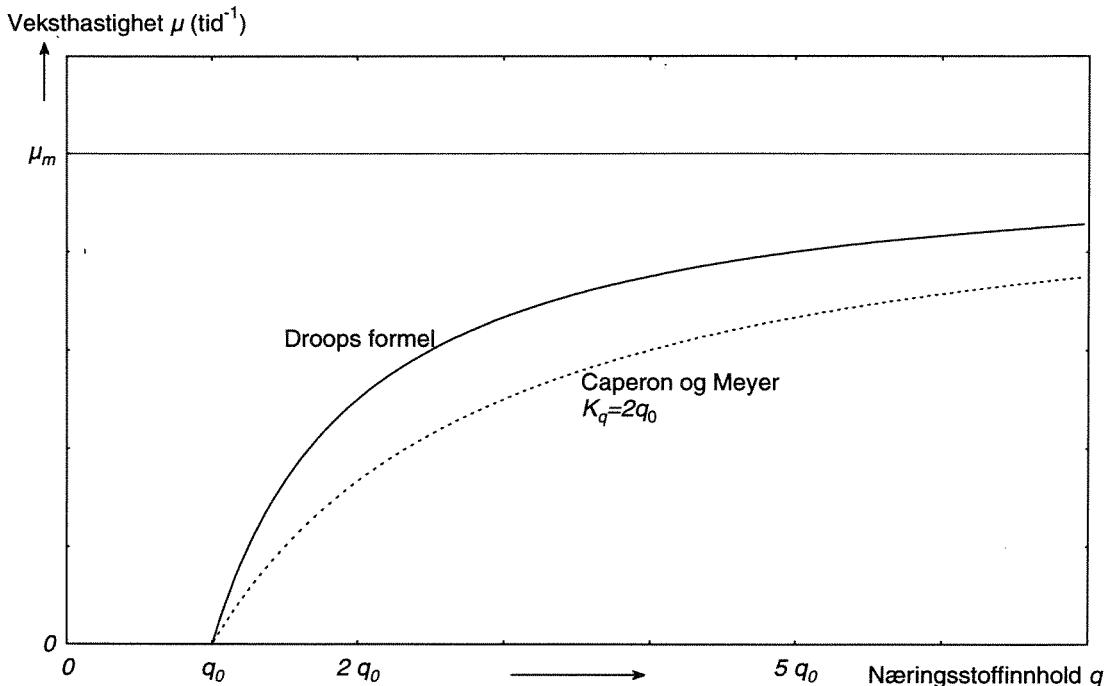
q = innhold av et begrensende næringsstoff (N, P eller Si) pr. celle eller pr. mengde organisk karbon, se kap. 5.2.1.

μ_m = asymptotisk maksimum for veksthastighet for høyt næringsstoffinnhold.

q_0 = nedre grense for næringsstoffinnhold q . Subindeks 0 brukes fordi denne verdien på q gir veksthastighet =0.

K_q = halvmetningsverdi for "overskuddet" $q-q_0$.

Begge ligninger gir $\mu = 0$ for næringsstoffinnhold $q = q_0$. Når næringsstoffinnholdet stiger over denne verdien, øker veksthastigheten først sterkt, men flater asymptotisk ut mot en maksimalverdi etterhvert som næringsstoffinnholdet vokser. Etter ligningene kan vi aldri oppnå $\mu=\mu_m$ i praksis, fordi det krever uendelig stort næringsstoffinnhold, μ_m er en asymptotisk verdi som μ vil nærme seg når q øker, og ikke et realiserbart maksimum. Bare dersom opptakskapasiteten muliggjør verdier på q langt over minste grense q_0 kan en oppnå veksthastigheter ganske nær μ_m . Formlene er bare empiriske kurver og kan være gyldige for realiserbare veksthastigheter uavhengig av om en kan komme i nærheten av μ_m eller ikke. Forløpet av slike vekstfunksjoner er vist generelt i figur 18.



Figur 18. Illustrasjon av vekstkurve for varierende næringsstoffsinnhold i cellene, Droops formel og Caperon og Meyers modell.

Ligningene ovenfor er ganske vanlig brukt i litteraturen for å beskrive kjemostatforsøk med næringsstoffsbegrensning. Droops formel er en forenklet versjon av Caperon og Meyers modell, med $K_q = q_0$. Data viser at denne forenklingen ofte er berettiget, uten at det har noen teoretisk begrunnelse. En besnærende tolkning av Droops formel kan vi likevel få ved å skrive den på formen

$$\mu q = \mu_m \cdot (q - q_0) \quad (33)$$

For en dynamisk likevektssituasjon angir venstre side av ligningen "omsetningen" av næringsstoff, dvs. hvor mye som blir inkorporert i cellene pr. enhet organisk stoff (her målt som karbon). Høyre side er proporsjonal med "overskuddsbeholdningen" av næringsstoff pr enhet organisk stoff ut over minste-grensen q_0 . Droops formel sier altså rett og slett at omsetningen av næringsstoff i cellene øker proporsjonalt med overskuddsbeholdningen, og det er iallfall ingen urimelig antagelse.

En slik modell for næringsstoffsbegrensning kan kombineres med lys- og temperaturbegrensning ved å la μ_m , og eventuelt også K_q og q_0 , være funksjoner av lys og temperaturforhold.

Begrensende næringsstoffer kan være nitrogen (N), fosfor (P) eller silisium (Si). Der bare en type begrensning omtales isolert, slik at det er klart av sammenhengen hvilket næringsstoff det dreier seg om, brukes symbolet for næringsstoffsinnhold q og q_0 uten noen markering av hvilket næringsstoff det gjelder. Der hvor begrensning av ulike næringsstoff drøftes sammen, brukes symbolene N, P og Si som subindekser for å angi hvilket stoff det gjelder (q_P , $q_{0,P}$).

5.2.1. Målestokk for næringsstoffsinnhold - pr. celletall eller pr. karbon

Næringsstoff-innholdet q kan i litteraturen være oppgitt på iallfall to alternative måter, enten som mengde pr. celle eller pr. enhet organisk karbon. Ligningen ovenfor kan ikke ventes å gjelde generelt for begge målestokkene. For at ligningen skal ha samme form i begge tilfelle må de to biomasse-målene, antall celler og mengde organisk karbon, være direkte proporsjonale. Det betyr at mengden organisk karbon pr. celle må være konstant uavhengig av veksthastighet for at det skal være likegyldig om en velger å oppgi næringsstoffsinnholdet pr. celle eller pr. mengde organisk karbon. Dette kravet gjelder også Droops formel. Mengden karbon pr. celle ser imidlertid ut til å kunne variere med veksthastighet, og ulikt for forskjellige arter og for forskjellige typer begrensning.[§] En kan derfor ikke vente å finne relasjonene ovenfor oppfylt for begge biomasse-mål.

Som det er redegjort for tidligere (side 18), er den beste målestokken for algebiomasse for vårt formål, dvs. i modellen, mengden av organisk karbon. For det første er det karbonmengden som kan relateres til oksygenforbruk, og dette biomasse-målet må derfor inngå direkte som variabel i fjordmodellen. Dessuten er det rimelig å tro at relasjoner basert på forholdstallene mellom C, N, P og Si har en viss gyldighet på tvers av artsforskjeller, og de er i alle tilfelle det eneste fornuftige grunnlaget for å modellere plankton av uspesifisert sammensetning, slik vi er nødt til å gjøre. Mye av den eksisterende litteraturen er imidlertid basert på studium av mengde N, P eller Si pr. celle, og innholdet av organisk karbon pr. celle er ikke alltid oppgitt. Dette kan gjøre det vanskelig å finne frem til eventuelle generelle sammenhenger, fordi de vil kamufleres av artsspesifikke forskjeller i cellenes karboninnhold, og av at karboninnhold pr. celle varierer under ulike vekstbetingelser.

I fremstillingen nedenfor benyttes q konsekvent for å angi næringsstoffsinnhold pr. mengde organisk karbon. Der det er aktuelt å referere resultater på cellebasis, er istedet symbolet Q i ligningen, for å angi at det dreier seg om næringsstoffsinnhold pr. celle.

5.2.2. Forholdet mellom brutto og netto veksthastighet

Ved kjemostatforsøk med næringsstoffsbegrensning finnes sammenheng mellom næringsstoff-innhold i algecellene og netto veksthastighet. Ved dynamisk likevekt er netto veksthastighet lik gjennomstrømningshastigheten pr. definisjon. De verdier for spesifikk veksthastighet μ som oppgis i litteraturen, er altså stort sett netto veksthastighet. Dersom spesifikk respirasjon er en funksjon $r=a+b\cdot\mu$ av netto veksthastighet μ , kan Droops formel brukes også for brutto veksthastighet μ_{br} med justerte konstanter $\mu_{m,br}$ og $q_{0,br}$:

$$\mu_{m,br} = \mu_m \cdot (1 + b) + a \quad (34)$$

[§] Ifølge Laws og Bannister (1980) blir karboninnhold pr. celle omtrent fordoblet ved kraftig P-begrensning for *Thallasiosira fluviatilis*, mens det holder seg konstant for N-begrensning, og avtar svakt for lys-begrensning. *Monochrysis lutheri* derimot, har i en undersøkelse omtrent konstant karboninnhold pr. celle ved varierende P-begrensning (Goldman 1979), mens det i en annen undersøkelse øker med avtagende veksthastighet ved N-begrensning, (Capron og Meyer 1972a). For *Scenedesmus* sp. øker karboninnhold pr. celle svakt ved økende lys-begrensning, mens det for *Fragilaria crotonensis* øker sterkt (Rhee og Gotham (1981a). Karboninnholdet pr. celle øker sterkt ved lave temperaturer for *Scenedesmus* sp. (Rhee og Gotham (1981b). Dette regnes for å være et alment trekk ved fytoplankton av Goldman (1977).

$$q_{0,br} = \frac{q_0}{1 + \frac{a}{\mu_m \cdot (1+b)}} \quad (35)$$

Sålenge maksimal r er mye mindre enn μ_m spiller ikke forskjellen særlig rolle for bestemmelse av koeffisientene.

Data i Aruga (1965a, 1965b) viser en mørke-respirasjonen som er ca. 10-25% av veksthastighet ved optimal temperatur, men respirasjonen øker jevnt med temperaturen, selv når veksthastigheten avtar ved høye temperaturer, se figur 6.

Data i Laws og Bannister (1980) for diatoméen *Thalassiosira fluviatilis* i 12:12 timers lys:mørke-syklus viser et karbontap i mørke (*dark carbon loss rate*) som varierer mer eller mindre lineært med midlere netto veksthastighet (=fortynningsrate) ved ulike former for nærings- og lysbegrensning. Tapet fordele seg med ca. 25 % på ekskresjon og resten som respirasjon. Den vekstuavhengige del av tapet er ca. 0.05 dag⁻¹ som karbonspesifikk rate, det er <5 % av asymptotisk øvre grense for netto døgnproduksjon (1.2 dag⁻¹), mens den lineære økningen i karbontapet med veksthastighet er 20-30 % av midlere netto produksjon over døgnet, dvs. at koeffisienten b er ca. 0.2. Asymptotisk målt netto veksthastighet skal i dette tilfelle økes med 20-30 % for å gi brutto veksthastighet, mens korrekjonen i nedre grense for næringsstoffinnhold er ubetydelig i modellsammenheng.

5.2.3. Modifikasjon av modellen for små veksthastigheter.

Kjemostat-forsøk er vanskelig å gjøre for svært små veksthastigheter. Droop (1968) mener at kurven i virkeligheten bøyer av mot origo for svært små veksthastigheter, dvs. at $\mu \rightarrow 0$ for $q \rightarrow 0$. Dette må i såfall gjelde brutto veksthastighet. Eksisterende datamateriale ser ut til å antyde en slik avbøyning (figur i Droop 1968, analyse av data fra Caperon og Meyer 1972a). Dette kan enkelt inkluderes i Droops formel ved å for eksempel å modifisere den slik:

$$\mu = \mu_m \left\{ 1 - \frac{1}{\left[\left(q/q_0 \right)^n + 1 \right]^\alpha} \right\} \quad (36)$$

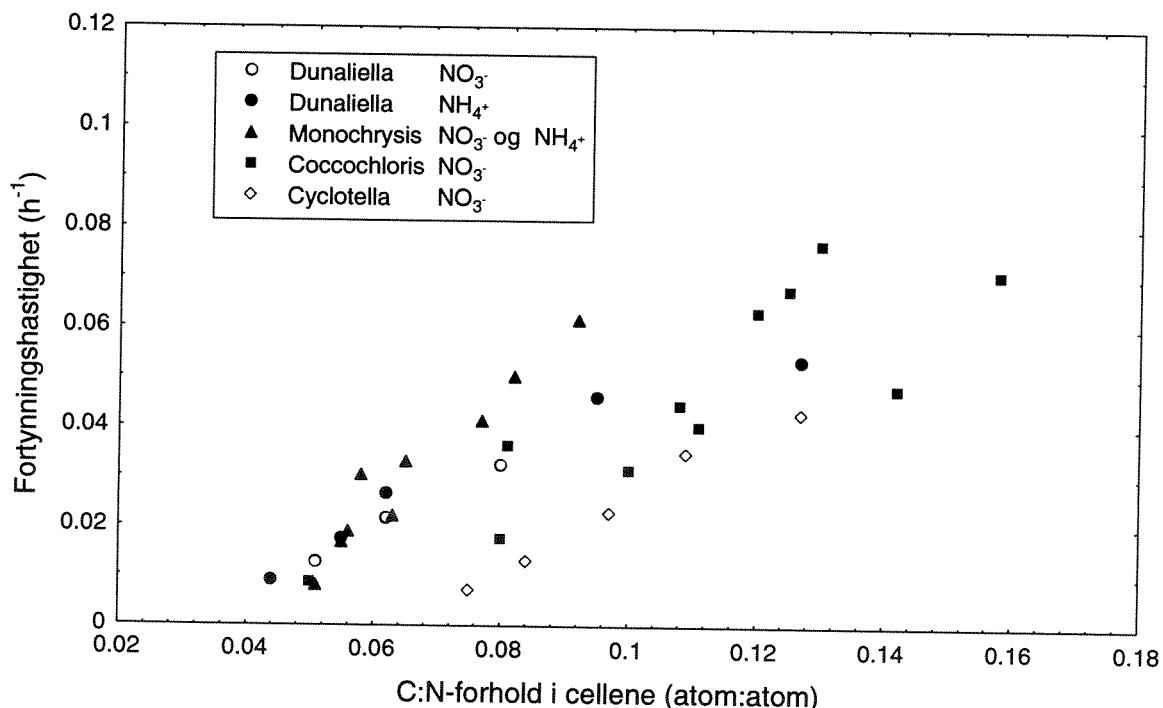
hvor n og α er passende empiriske konstanter. En slik formel kan også være letttere å bruke i en numerisk modell, fordi en ikke behøver å ta spesielt hensyn til $q < q_0$. Dette må eventuelt gjøres for brutto veksthastighet. Det savnes imidlertid data for å bestemme en slik avbøyning, og det er også tvilsomt om det vil ha noe betydning totalt i eutrofimodellen. Siden det er en markert nedre grense for q_0 selv i sterkt stagnerende kulturer, må en slik vekst være så langsom at den har liten betydning.

5.2.4. Nitrat- og ammonium-begrenset vekst

Endel data for nitrogenbegrenset vekst ser ut til å beskrives godt av Droops formel, med utflating mot et asymptotisk maksimum for veksthastighet. I andre tilfelle varierer veksthastigheten mer lineært med innholdet av nitrogen i cellene. Noen forsøk viser liten grad av systematisk variasjon i N:C-forholdet når veksthastigheten endres. Det ser ikke ut til å være særlig forskjell mellom nitrat- og ammonium-begrensning når det gjelder næringsstoffinnhold i cellene ved en gitt veksthastighet. Nedenfor refereres noen resultater fra kjemostatforsøk beskrevet i litteraturen, de er oppsummert tilslutt i tabell 7, side 67.

5.2.4.1. Forsøksresultater som kan beskrives av Droops formel

Caperon og Meyer (1972a) har i kjemostatforsøk undersøkt netto vekst som funksjon av nitrogenbegrensning i kulturer av de marine fytoplankton-artene *Dunaliella tertiolecta*, *Monochrysis lutheri*, *Cyclotella nana* og *Coccochloris stagnina*. De brukte delvis nitrat, delvis ammonium som nitrogenkilde i vekstmediet. De har bestemt parametre μ_{\max} , K_q og q_0 (de to siste som N:C atomforhold) i sin vekstmodell (ligning 31) spesifikt for hver art og hver nitrogenforbindelse. Veksthastighet som funksjon av q ligger i noen tilfelle tilnærmet langs en rett linje, i andre tilfeller antydes en asymptotisk utflating for høye verdier, se figur 19.



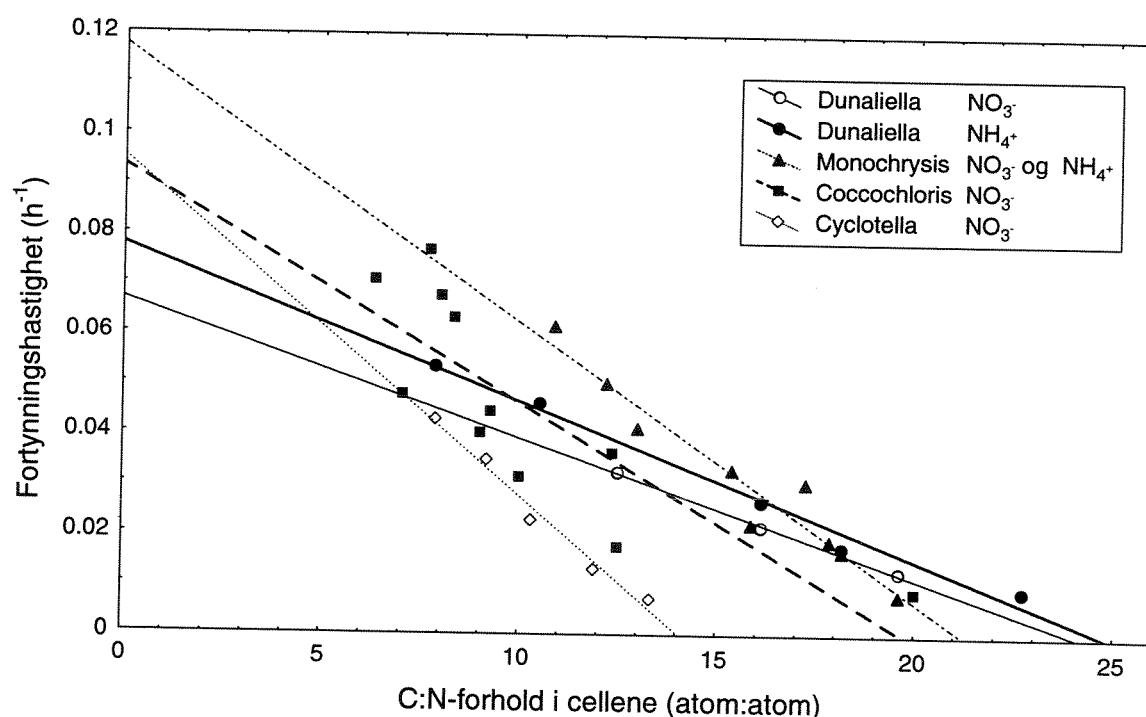
Figur 19. Fortynningshastighet D mot $q = \text{N:C-forhold}$ ved likevekt i kjemostat under N-begrenset vekst for fire forskjellige planktonarter.
Fra Caperon og Meyer (1972a).

En nærmere analyse av deres data viser at veksten også kan beskrives godt ved den forenklede Droops formel, når q uttrykkes ved N:C (atomforhold) i cellene. Et plott av μ mot $1/q$ er vist i figur 20 med regresjonslinjer inntegnet. Av denne figuren kan μ_m og $1/q_0$ avleses direkte som skjæringspunktene med aksene. Når koeffisientene i Droops formel (ligning 32) bestemmes ved lineær regresjon av μ mot $1/q$, gir ikke en *lack-of-fit* test noe signifikant avvik fra denne modellen. Dette indikerer at data er for få og usikre til å bestemme parametre i en mer komplisert modell. Det betyr ikke at data bekrefter denne modellen fremfor andre beskrivelser, bare at en ikke kan skille mellom dem med tilgjengelige data. Nyholm (1978b) har vist at μ kan tilpasses lineære funksjoner av $q (= \text{N:C})$ for Caperon og Meyers data. Det ser imidlertid ut til at data i dette tilfelle alt i alt passer med en lineær funksjon like godt enten en bruker q eller $1/q$ som forklaringsvariabel. Det er delvis for stor spredning i data, og delvis for lite variasjonsområde, til å kunne fastslå hvilken av de to beskrivelsene som er mest realistisk.

Caperon og Meyer (1972a) hevder at både N:C-forholdet og N-innholdet pr. celle kan brukes til å beskrive vekst som funksjon av nitrogeninnhold i cellene. I realiteten er det bare N:C-forholdet som gir en signifikant sammenheng for deres data, og det er også det de har basert seg på. Brukes N-innhold pr. celle blir resultatene mye mer variable fra art til art, og det er ikke alltid N-innhold pr. celle varierer noe særlig med veksthastigheten i det hele tatt, fordi mengden karbon pr. celle øker for små veksthastigheter. Betrakninger av N-innhold pr. celle har midlertid gitt opphav til en feilslutning hos Caperon og Meyer. Fordi N-innhold pr. celle er det samme for sterk vekst med ammonium som nitrogenkilde og langsom vekst basert på og begrenset av tilgang på nitrat, slutter Caperon og Meyer at det stilles større krav til N-innhold pr. celle ved nitratbegrensning enn ved ammoniumbegrensning. Inspeksjon av data viser imidlertid at N-innhold pr. celle ikke varierer noe særlig med veksthastighet i det hele tatt for de arter hvor det er sammenligningsgrunnlag. Istedet er det C-innholdet som avtar når veksthastigheten øker, slik at N:C-forholdet øker. Det er derfor ikke grunnlag for en slik slutning. Ser en på N:C-forholdet i cellene, er det ingen forskjell mellom nitratbasert og ammoniumbasert vekst når en sammenligner Caperon og Meyers data for samme art.

Dette tyder på at forskjellen mellom nitrat- og ammoniumbegrensning ligger i næringsstoffopptaket, og ikke i selve vekstprosessene, og at det ikke er nødvendig å skille mellom ammonium og nitrat som N-kilde for å beskrive vekst som funksjon av cellennhold.

I den oppsummerende tabell 7 på side 67 er derfor Caperon og Meyers data for nitrat- og ammonium-begrensning brukt samlet for hver art som grunnlag for en kurve for nitrogenbegrenset veksthastighet som funksjon av N:C-forhold i cellene.



Figur 20. Fortynnshastighet D mot $1/q = \text{C:N-forhold}$ ved likevekt i kjemostat under N-begrenset vekst for fire forskjellige planktonarter.
Fra Caperon og Meyer (1972a).

Laws og Bannister (1980) har undersøkt vekst hos diatoméen *Thalassiosira fluviatilis*, blant annet under ammonium- og nitratbegrensning. De finner også at det er lite forskjell mellom ammonium- og nitrat-begrensning når det gjelder sammenhengen mellom N:C-forhold og veksthastighet. Også her beskrives data rimelig godt ved Droops formel, selv om det er endel spredning. Karbon-innholdet pr. celle varierer i dette tilfelle ikke med veksthastighet under nitrogenbegrensning, men nitratbasert vekst gir litt større celler, med både mer karbon og mer nitrogen pr. celle, enn ammonium-basert vekst. Når sammenhengen mellom gjennomsnittlig netto veksthastighet μ og $1/q$ med $q = \text{N:C-forholdet}$ beregnes ved lineærregresjon for de data som er oppgitt i artikkelen, felles for NO_3^- - og NH_4^+ -begrensning, blir resultatet $\mu_m = 1.8 \text{ d}^{-1}$ for gjennomsnittlig produksjon i en 24 timers periode, og $q_0 = 0.05 \text{ N:C}$ (atomforhold). Laws og Bannister brukte her en lysstyrke på $240 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR i en 12:12 timers lys-mørkesyklus, og de målte karbontap i mørke direkte (men for prøver tatt ut i lysperioden), slik at en også kunne ha relatert minste grense for næringsstoffinnhold til nettoproduksjon i dagslys. Laveste veksthastighet for ammonium-begrenset vekst er i regresjonsanalysen kuttet ut som en sannsynlig feilmåling, idet N:C-forholdet her var langt høyere enn for høyere veksthastigheter.

Laws og Bannister (1980) undersøkte også P-begrensning, og fant da at N:C-forholdet varierte med veksthastighet omtrent som ved N-begrensning. Faktisk var det litt lavere N:C-forhold ved lave veksthastigheter under P-begrensning sammenlignet med N-begrensning. N-innholdet pr. celle er omtrent det samme for P-begrensning som for N-begrensning ved gitt veksthastighet, men karboninnholdet pr. celle er større, slik at N:C-forholdet blir mindre. Observert N:C-forhold (atom:atom) varierer fra 0.055 til 0.1 for avtagende N-begrensning, og fra 0.04 til 0.1 for omtrent tilsvarende P-begrensning. Derimot er det stor forskjell på næringsstoffbegrensning og lysbegrensning når det gjelder hvordan N:C-forholdet varierer med veksthastighet. Ved lysbegrensning er N-innholdet, både pr. celle og i forhold til C-innholdet, mye større enn ved næringsstoffbegrensning, og N:C-forholdet øker fra 0.1 til 0.2 (atom:atom) med økende vektbegrensning pga. svakt lys. Det som skjer er at C-innholdet pr. celle avtar når veksthastigheten synker pga. lysbegrensning, mens N-innholdet pr. celle endrer seg lite.

Rhee (1978) har undersøkt nitrat-begrenset vekst hos *Scenedesmus* sp., og har angitt konstanter i Droops formel. Beregningene er her basert på nitrogeninnhold pr. celle, men fordi karboninnholdet pr. celle i dette tilfelle ikke ser ut til å variere med veksthastighet, kan koeffisienten q_0 regnes om til N:C-forhold ut fra opplysninger i artikkelen. Formålet her var egentlig å studere overgang mellom N og P begrensning. Det omtales nærmere i underkapittel 5.3.4. side 91.

Rhee og Gotham (1981a,b) har undersøkt vekst for bl.a. *Scenedesmus* sp. under ulike kombinasjoner av nitratbegrensning og lys/temperaturbegrensning. Nitrogeninnhold er oppgitt pr. celle, men det er også opplysninger om karboninnhold pr. celle for vekst uten næringsstoffbegrensning som funksjon av lys og temperatur. Hvis vi går ut fra at karboninnhold pr. celle i alle tilfelle er omtrent konstant med varierende grad av N-begrensning, som funnet for denne arten av Rhee (1978), kan vi regne om til N:C-forhold. En slik omregning er gjort i tabell 7. Variasjonen i N:C-forhold med endring i lys og temperatur blir langt mindre enn en får inntrykk av når en ser på nitrogeninnhold pr. celle, fordi karboninnholdet pr. celle varierer parallelt, spesielt med endring i temperaturen.

Tabell 7 oppsummerer resultatene av de forskjellige forsøkene med hensyn til nedre grense for N:C-forhold i cellene.

Tabell 7. Nedre grense for q_0 for N:C-forhold i cellene i Droops formel for netto veksthastighet i kjemostatforsøk ved ren nitrogenbegrensning:

Lys μE m^{-2}s	lys:mørke- syklus (h:h)	Temp. °C	Vekst- begrensn.	$q_0=\text{N:C}$		Artsbetegnelse	Litteratur-referanse
				atom atom	relativt st.avvik		
310 [§]	24:0	25	NO ₃ ,NH ₄	0.041	(7%)	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Caperon og Meyer (1972a)
			NH ₄ ,NO ₃	0.047	(6%)	<i>Monochrysis lutheri</i>	
			NO ₃	0.051	(4%)	<i>Cyclotella nana</i> [§]	
			NO ₃	0.071	(6%)	<i>Coccochloris stagnina</i>	
240	12:12	20	NO ₃ ,NH ₄	0.05	(10%)	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	Laws og Bannister (1980)
260†	24:0	20	NO ₃	0.040	(15%)	<i>Scenedesmus</i> sp.	Rhee (1978)
36.8‡	24:0	20	NO ₃	0.067	(4%)	<i>Scenedesmus</i> sp.	Rhee og Gotham (1981a)
54.3‡	24:0	20	NO ₃	0.050	(8%)		
78.7‡	24:0	20	NO ₃	0.037	(6%)		
78.7‡	24:0	11	NO ₃	0.046	(8%)	<i>Scenedesmus</i> sp.	Rhee og Gotham (1981b)
	24:0	16	NO ₃	0.041	(3%)		
	24:0	20	NO ₃	0.030	(5%)		

§ Lysstyrke omregnet fra 5.8 g cal cm⁻² h⁻¹

† =*Thallasiosira pseudonana*

‡ Lysstyrke omregnet fra oppgitt verdi 0.082 ly·min⁻¹.

‡ Lysstyrke omregnet fra W·m⁻² ved omregningsfaktor 4.6 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ pr. W·m⁻²

5.2.4.2. Forsøksresultater hvor det er liten variasjon i N:C-forhold som funksjon av veksthastighet

Zehr et al. (1988) har undersøkt relasjon mellom opptak og assimilering av ammonium og veksthastighet, ved kontinuerlig lys (100 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) og konstant temperatur (18°C) for diatoméen *Thallasiosira pseudonana*, men gir også data for N:C-forhold og veksthastighet ved ammoniumbegrenset vekst. N:C-forholdet er i disse forsøkene nokså konstant over et stort variasjonsområde for veksthastighet.

Tabell 8. Celle-karakteristikk for *Thallasiosira pseudonana* ved ulike veksthastigheter. Fra Zehr et al. (1988).

μ d^{-1}	10 ⁻⁸ $\mu\text{g-at}$ pr. celle		N:C (atom:atom)
	N	C	
0.5-0.8	4.67	54.0	0.086
0.9-1.5	5.43	53.6	0.101
1.8-2.2	6.83	61.3 [§]	0.111
3.0	9.79	85.0	0.115

§ Det er trykkfeil i artikkelen. Riktig verdi er blitt bekreftet ved henvendelse til forfatterne.

Dette avviker fra variasjonsforløpet ifølge Droops formel. Dersom vi likevel tilpasser Droops formel til data ved lineær-regresjon av μ mot $1/q$ får vi parameter-verdier $\mu_m=10\text{ d}^{-1}$ og $q_0=0.083$ (som N:C atom:atom).

Data for sammenheng mellom næringstoffoppptak og veksthastighet i likevekt (figur 3.a. hos Zehr et al. 1988) gir omtrent lineær sammenheng mellom eksponensiell veksthastighet μ og N-innhold pr. celle:

$$\mu = K \cdot (Q - Q_0) \quad (37)$$

med

$$K = 0.031\text{ d}^{-1}$$

$$Q_0 = 23\text{ fmol N pr. celle}$$

Det er her brukt symbolet Q for N-innhold pr. celle, for å skille det fra N:C-forhold, som angis med symbolet q . Ved å regne om til N:C-forhold ut fra data for C-innhold pr. celle i tabellen ovenfor og se på veksthastigheten μ som lineær funksjon av N:C-forholdet, finnes en nedre grense for N:C-forhold $q_0=0.05\text{ N:C (atom:atom)}$. Det er omtrent det samme som ble målt av Kanda og Hattori (1988) for den samme arten etter 24 timers stagnant fase. Det er for lite data for C-innhold pr. celle til å si sikkert hva slags kurveform vi ville få for μ som funksjon av N:C-forhold, men det ser ut som det godt kan være en funksjon med brattere stigning for høye N:C-forhold.

Price og Harrison (1988) gir data for nitrat-basert vekst for diatoméen *Thalassiosira pseudonana*. De oppgir en maksimal eksponensiell veksthastighet på 1.6 d^{-1} ved nitratmetning med lysstyrke $120\text{ }\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ og temperatur $18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Det er bare halvparten av det Zehr et al. (1988) finner ved ammonium-metning, for omtrent samme lysstyrke og temperatur. Ved nitratmetning oppgir Price og Harrison N-innholdet til $85\text{ fmol N pr. celle}$, mens det for ammoniumbasert vekst er noe lavere, ca. 60 fmol pr. celle , ved samme veksthastighet ifølge Zehr et al. (1988). Fordi Price og Harrison ikke oppgir tall for C-innhold i cellene, er det ikke mulig å si om det også er større krav til N:C-forhold ved gitt veksthastighet for nitratbegrenset vekst (kfr. side 65).

Goldman og McCarthy (1978) har undersøkt ammoniumbegrenset vekst i kjemostat for den samme diatoméen. De finner at N:C-forholdet stort sett varierer usystematisk mellom 0.07 og 0.2 (atom:atom) ved eksponensielle veksthastigheter mellom 0.2 og 3.0 d^{-1} . En eventuell systematisk variasjon er kamuflert av de tilfeldige variasjonene. Derimot kan veksthastigheten som funksjon av N-innhold pr. celle i dette tilfelle beskrives godt ved Droops formel. Økende veksthastigheter er altså forbundet med en økning både i N-innhold og C-innhold i cellene. En slik økning i C-innhold for høye veksthastigheter er også observert ved flere av de andre undersøkelsene med denne arten (se tabell 10).

Tabell 9 viser en del verdier fra litteraturen for faktisk målt eksponensiell veksthastigheten hos *Thalassiosira pseudonana*. Det er altså ikke asymptotisk maksimum det er snakk om her, det vil ligge langt høyere i disse forsøkene, og bare være en parameter i en matematisk formel for vekskurven, langt over det som lar seg realisere. Det synes ikke å være noen helt systematisk forskjell i maksimal veksthastighet mellom ammonium- og nitrat-basert dynamisk likevekt. Det ser mer ut som maksimal veksthastighet varierer tilfeldig fra forsøk til forsøk, og verdiene ligger innenfor området $1.6\text{--}3.2\text{ d}^{-1}$.

Tabell 9. Litteraturdata om maksimal målt eksponensiell veksthastighet hos diatoméen *Thalassiosira pseudonana*:

Lys μE m^2s	Temp °C	N-kilde	N-kons. i vekst- medium (μM)	μ_{\max} (d^{-1})	Referanse:	Algekultur:
80	18	NH_4	25	1.7	Parslow et al. (1984a)	3H, Northeast Pac., Univ. of British Columbia
80	18	NO_3	100	1.7	Parslow et al. (1984b)	
80	18	NO_3	550	1.7		
120	18	NO_3	52	1.6	Price og Harrison (1988)	3H, Northeast Pac.
150 [§]	18	NH_4	75	3.0	Goldman og McCarthy (1978)	3H, R.R.L. Guillard, Woods Hole
100	18	NH_4	75	3.2	Zehr et al. (1988)	3H, Bigelow Laboratory, Maine
300	20	NH_4	100	1.8 [†]	Kanda og Hattori (1988)	3H, R.R.L. Guillard, Bigelow Laboratory
125 [‡]	20	NO_3	250	2.5	Paasche (1973)	3H, R.R.L. Guillard
70*	25	NO_3	5	1.85	Caperon og Meyer (1972a)	(Under navn <i>Cyclotella</i> <i>nana</i>)

§ Synlig lys, regnet om fra 0.05 ly/min

† Lest ut av figur 4 i referansen

‡ Regnet om fra 25,000erg/ cm^2sec

* Regnet om fra $\text{gcal}/\text{cm}^2/\text{time}$

Tabell 10 viser data fra litteraturen om cellesammensetningen i *Thalassiosira pseudonana* under varierende grad av stagnasjon og ved eksponensiell vekst i dynamisk likevekt under ulike grader av vekstbegrensning. I noen av resultatene for dynamisk likevekt ved forskjellige veksthastigheter μ ser det ut til at C og N-innholdet ofte varierer noenlunde parallelt: Høy veksthastighet gir høyere C- og N-innhold pr. celle, mens N:C-forholdet bare forandrer seg forholdsvis lite (0.07 - 0.2), og spredningen er ofte like stor som den systematiske variasjonen med veksthastighet. Det er likevel en viss tendens til at N:C-forholdet øker med økende veksthastighet og i allfall er endel lavere ved stagnasjon, 0.05 (atom:atom) ser ut til å være en brukbar verdi for nedre grense. Dataene fra Caperon og Meyer (1972b) bekrefter forsåvidt at det er forholdsvis liten variasjon i N:C-forholdet, i allfall for veksthastigheter $\mu>0.4 \text{ d}^{-1}$, men her er det en tydelig systematisk økning av N:C-forholdet fra lave til høye veksthastigheter. I Caperon og Meyers data er det ikke noen systematisk trend å spore i N-innholdet pr. celle. Variasjonen i N:C-forholdet er mest knyttet til at C-innholdet pr. celle avtar med økende veksthastighet. Mengde organisk karbon pr. celle ser ut til å variere på nokså ulike måter hvis vi sammenligner de forskjellige publikasjonene som er referert i tabellen.

Data fra tabell 2 i Zehr et al. (1988) tyder på at det er innholdet av mellomprodukter, dvs. lettloselige aminosyrer, som styrer veksthastigheten for denne arten, og ikke det totale innholdet av N i cellene. Totalt øker innholdet av aminosyrer fra 1.3 fmol N pr. celle ved eksponensiell veksthastighet $\mu=0.2 \text{ d}^{-1}$ til 7.7 fmol N pr. celle ved $\mu=1.6 \text{ d}^{-1}$. Noen komponenter øker ennå sterkere. Fordi aminosyrene bare utgjør en liten del av totalt N slår dette ikke merkbart ut i totalt N.

Tabell 10. Litteraturdata om cellesammensetning hos diatoméen *Thalassiosira pseudonana* ved ulike vekst-tilstander

Der stagnasjon (timer) er oppgitt dreier det seg om batch-kultur-forsøk, og tiden angir inkuberingstid. Der veksthastighet er oppgitt gjelder det kjemostatforsøk, altså en tilnærmet likevektssituasjon.

N-kilde	Vekstforhold		Element-innhold fmol pr. celle	N:C (mol:mol)	Referanse:
	Stagnasjon (timer)	vekst- hastighet μ (d ⁻¹)			
	C	N			
NH_4	24	0.2-1.1 1.7	30-40 40 60-90		Parslow et.al. (1984a)
NO_3	16-48	1.7	60-80 60-80		Parslow et.al. (1984b)
NO_3	15	1.6	51 85		Price og Harrison (1988)
NH_4		0.2-0.7	400	30-55	Goldman og McCarthy (1978)
		0.8-2.0	400	35-70	
		2.0-3.0	900	90-180	
NH_4		0.5-0.8	540	47	Zehr et al. (1988)
		0.9-1.5	540	54	
		1.8-2.2	610	68	
		3.0	850	98	
NH_4	24	1.8	984	48	Kanda og Hattori (1988)
			880	107	
NO_3		0.21	385	19, 23 [§]	Caperon og Meyer (1972b)
		0.42	282	23, 15 [§]	
		0.75	283	28, 22 [§]	
		0.87	347	28, 39 [§]	
		0.96	246	27, 14 [§]	
		1.07	196	21, 23 [§]	
		1.15	153	22, 26 [§]	
		1.52	185	22, 29 [§]	
		1.62	185	23, 36 [§]	
		1.70	178	28, 41 [§]	
		1.84	207	27, 27 [§]	

§ 1. verdi bestemt på partikulært materiale,
2. verdi ved materialbalanse for nitrogen inn og ut av kjemostaten

Harrison et al. (1976) har data for N-begrenset vekst for diatoméen *Skeletonema costatum*. Her varierer N-innholdet pr. celle sterkt med veksthastighet, fra 25 fmol pr. celle ved $\mu=1 \text{ d}^{-1}$ til 250 fmol pr. celle ved $\mu=3 \text{ d}^{-1}$. I hovedsak er det lineær sammenheng mellom veksthastighet og N-innhold, men med tendens til krumning for veksthastigheter under 1.4 d^{-1} . Her er det ikke gitt data for C-innhold i cellene, så det er umulig å teste om Droops formel basert på N:C-forhold kan gi en rimelig beskrivelse her. Cellevolumet varierer med en faktor 5, og blir størst for små veksthastigheter. Selv om innholdet av organisk karbon ligger som et

lag nær cellenes overflate og derfor ikke er proporsjonalt med cellevolumet, er det vel sannsynlig at det øker noe med økende cellestørrelse, altså i dette tilfelle ved lave vekst-hastigheter. Det vil innebære at N:C-forholdet varierer sterkere enn N-innholdet pr. celle i sammenheng med variasjon av veksthastigheten.

Ut fra de dataene som er referert for diatoméer her, ser det ut til at det i allfall for noen arter kunne være like bra å betrakte N:C-forholdet som en konstant, og anta at N-opptak er bestemt av veksten. De data vi har som tyder på dette, gjelder visse diatoméer. Som avsnittet ovenfor viser, er et konstant N:C-forhold likevel ikke noe generelt trekk ved diatoméer.

5.2.4.3. Konklusjon mht. N-begrensning

Nedre grense for N:C-forhold, dvs. det forholdet hvor veksten opphører, ser stort sett ut til å ligge i området 0.04-0.05 (atom:atom) dvs. 1:20 til 1:25, men med noe avvik fra dette for enkelte arter. Droops formel ser i de fleste tilfelle ut til å gi en god beskrivelse av hvordan netto veksthastighet varierer med N:C-forhold under ren N-begrensning. Data for hvordan den nedre grensen for N:C-forholdet varierer med funksjon av lys og temperatur har vi bare for ferskvannsalgen *Scenedesmus* sp. (Rhee og Gotham 1981a, 1981b). For denne arten ser det ut til at nedre grense for N:C-forholdet minsker med økende temperatur og økende lysstyrke i de aktuelle variasjonsområder. Tilgjengelige data tyder på at kobling mellom nitrogenbegrensning, lys og temperatur kan beskrives ved å la parametrerne i Droops formel være funksjoner av lys og temperatur.

Det ser ut ikke ut til at en kan realisere veksthastigheter helt opp mot asymptotisk verdi μ_m for nitrogenbegrensning. Maksimalt ser det ut til at en stort sett kan få nitrogeninnhold på ca. 3-4 ganger minstegrensen, dvs. at en bør kunne oppnå ca. 75 % av den asymptotiske veksthastighet som gjelder for N-begrensning. Dette er imidlertid forskjellig for forskjellige arter.

For en diatomé, *Skeletonema costatum*, kan N:C-forholdet sannsynligvis variere sterkere, kanskje med en faktor 10 eller mer (Harrison et al. 1976). For diatoméen *Thalassiosira pseudonana* tyder noen kjemostatforsøk på at N:C-forholdet bare varierer innenfor en faktor 1.5 eller mindre (Zehr et al. 1988), eller ikke systematisk i det hele tatt (Goldman og McCarthy 1978). I slike tilfeller bør kanskje andre beskrivelser enn Droops og Caperon og Meyers formler vurderes som forenklinger, muligens ved å koble opptak og vekst direkte. Batchforsøk med *Thalassiosira pseudonana* med ammonium i vekstmediet viste at N-innhold pr. celle ble redusert med en faktor 2 i løpet av et døgn etter at alt ammonium var tatt opp (Parslow et al. 1984a), dvs. at det i allfall har skjedd én celledeling i gjennomsnitt for populasjonen. Tilsvarende forsøk med nitrat i mediet viste mye mindre grad av celledeling etter at næringssaltopptaket hadde opphørte. Det ser altså ut til at N-begrensning av veksten kan virke ulikt avhengig av hvilken form næringssaltene foreligger i, i allfall ved overgang til stagnasjon hvor celledelingen opphører. Det er her ikke gitt data om karboninnhold i cellene som gjør det mulig å regne om til N:C-forhold, så det er ikke mulig å vite om den samme forskjellen gjelder da.

5.2.5. Fosfor-begrenset vekst

Data for fosforbegrenset vekst er samlet fra flere kilder.

Droop (1974) har studert vekst i den marine flagellaten *Monochrysis lutheri* i kjemostat, under begrensning av fosfor og B₁₂-vitamin. Han har brukt temperatur 20°C, og kontinuerlig lysstyrke bare ca. 20 µE·m⁻²·s⁻¹ (1 Klux). Denne lysstyrken er ut til å være lavere enn de lysstyrkene fytoplankton vanligvis kan适应es til, og det kan vel derfor tenkes at veksthastigheten kan ha vært lysbegrenset i tillegg til den varierende P- og B₁₂-vitaminbegrensningen. Resultatene for varierende P-begrensning gir en nedre grense for P-innholdet på 0.38 fmol pr. celle, dvs. at veksten opphører. Det baserer seg på tilpasning av Droops formel for μ med Q_P , dvs. P-innhold pr. celle, brukt istedet for P:C-forholdet. Data for karboninnhold pr. celle oppgis ikke av Droop, så dataene gir ikke noe bilde av hvordan veksten varierer med P:C-forhold, som er det vi er ute etter i modellsammenheng. Det vil ikke være nok å bruke tall fra andre kilder for C-innhold pr. celle, siden det kan tenkes å variere med veksthastighet, og kanskje ikke på samme måte i alle forsøk. Vi skal komme nærmere tilbake til disse forsøkene når det gjelder koblingen mellom flere vekstbegrensende faktorer, se kap. 5.3.5.

Goldman (1979) har undersøkt vekstkarakteristikken til fosforbegrenset *Monochrysis lutheri* i kjemostatforsøk ved tre ulike temperaturer: 15, 18.8 og 23 °C. For hver av disse temperaturene ble veksten undersøkt som funksjon av varierende P-begrensning, og Droops formel tilpasset data for sammenhengen mellom veksthastighet og P:C-forhold i cellene. Asymptotisk maksimum for veksthastighet (μ_m) og nedre grense for P:C-forhold ble altså bestemt for hver enkelt temperatur. Det ser ut til at μ_m økte med stigende temperatur omtrent som forventet ut fra Eppleys kurve, men med lavere absoluttverdier, som vi også vil vente ut fra at Eppleys kurve beskriver øvre grense for observerte veksthastigheter når en ser på data for mange arter (se kap. 4.2.2.1.).

Veksthastighet som funksjon av P:C atomforhold varierer i hovedsak etter Droops formel. Det er imidlertid visse avvik fra dette: μ som funksjon av $1/q = (C:P)$ er ikke en helt rett linje, det er mer eller mindre systematiske avvik på opp til ± 0.2 d⁻¹. Det ser ut til at avvikene delvis kan relateres til en omstilling for lave veksthastigheter som Droop har observert for denne arten (se kap. 5.2.7.). Goldman oppgir karboninnholdet pr. celle til å være omtrent konstant 10-12 pg pr. celle, uavhengig av temperatur og veksthastighet, altså omtrent 0.9-1.0·10⁻⁶ µmol C pr. celle. Laveste verdi for minste-krev til P:C-forhold (q_0) er 0.0007 = 1:1500 (atom:atom) og fås av data for 18.8 °C. Det tilsvarer ca. 0.65·10⁻⁹ µmol P/celle. Både ved 15 og 23 °C blir minste-kravet til P:C-forhold 50-100 % større enn dette. Goldmans laveste verdi på minste-krev til P:C-forhold stemmer godt med det Droop har målt ved lavere lysstyrke og 20 °C. Tett et al. (1975) angir et minste P:C-forhold = 0.0007 som personlig meddelelse fra Droop, men i det siste tilfelle er karboninnholdet bare anslått ut fra cellevolum.

Laws og Bannister (1980) har som nevnt også sett på P-begrenset vekst for diatoméen *Thalassiosira fluviatilis*. P-innholdet i cellene er ikke gitt eksplisitt, men hvis det antas at omtrent alt fosfor er tatt opp i cellene, kan P-innholdet pr. celle beregnes ved hjelp av oppgitt P-mengde pr. volum og ved å utnytte data for klorofyll, som er gitt både pr. volum og pr. celle. Med oppgitt mengde C pr. celle kan da P:C-forholdet beregnes. Ved å tilpasse Droops formel for P-begrenset vekst til Laws og Bannisters data, finnes en nedre grense for P:C-forhold på 1:1000 (atom:atom) ved lysstyrke omkring 230 µE·m⁻²·s⁻¹, med 12:12 timers lys/mørke-syklus. Asymptotisk maksimum for eksponensiell veksthastighet μ_m er ca. 0.9 d⁻¹, det er ca. 20 % lavere enn den asymptotiske hastigheten som bestemmes ved N-begrensning. Betydningen av dette drøftes nærmere i kap. 5.3.1. og 5.3.2.

Rhee (1973, 1974) har studert fosforbegrenset vekst for *Scenedesmus* sp. ved 20 °C og lysstyrke 94 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (5 Klux) i 12:12 timers lys/mørke-syklus. Også her er fosforinnhold gitt som mengde pr. celle, og karboninnholdet pr. celle er ikke oppgitt. Det er derfor ikke mulig å bestemme koeffisientene i Droops formel direkte med P-innhold gitt pr. mengde organisk karbon. Istedet må vi beregne det ved å kombinere oppgitt mengde P pr. celle med et usikkert estimat for karboninnhold pr. celle. Rhee (1973) angir en nedre grense for P-innhold på $16\cdot10^{-10} \mu\text{mol P pr. celle}$. Karboninnholdet ved fosforbegrensning er ca. $1.8\cdot10^{-6} \mu\text{mol C pr. celle}$ ved $\mu = 0.59 \text{ d}^{-1}$, ifølge Rhee (1978). Det er grunn til å tro at karboninnholdet kan øke med minskende veksthastighet, men det er usikkert hvor mye.[§] Nedre grense for P:C forholdet kan derfor anslås til maksimalt 0.0008 (atom:atom). Droops formel ser ut til å beskrive relasjonen mellom vekst og næringsstoffbegrensning rimelig godt også basert på P-innhold pr. celle.

Jones et al. (1978) har undersøkt vekst i naturlig fytoplankton under fosforbegrensning ved hjelp av et langtids kjemostatforsøk hvor forholdene ble variert over tid. Plankton ble tatt fra en fjord på vestkysten av Skottland (*Loch Creran*), og dyrket i kjemostat ved 10 °C og naturlig varierende dagslys som var dempet tilsvarende 4m dyp i fjorden. Nitrat ble tilsatt rikelig (N:P = 140:1 - 500:1), og fosforinnholdet i vekstmediet som strømmet inn i kjemostaten ble variert i løpet av forsøket. Artsrikdommen ble nokså godt bevart gjennom store deler av forsøket, som gikk over 40 dager i juli-august 1975.

I de første 10 dagene av forsøket sank både biomasse og mengde partikulært N og P, antagelig bl.a. pga. utskylling av dødt materiale. Fortynnshastigheten pga. gjennomstrømning var $D=0.21 \text{ d}^{-1}$, og det samsvarer godt med en observert reduksjon av biomassen til 12 % i løpet av 10 dager uten netto tilvekst. Fra dag 15 og utover var det nokså god sammenheng mellom et varierende P-innhold i cellene og netto veksthastighet, og variasjonene stemmer med Droops formel, med parametre $q_0 = 0.001$ (nedre grense for P:C-forholdet som atom:atom), og asymptotisk maksimum for eksponensiell veksthastighet $\mu_m=0.5 \text{ d}^{-1}$. Fosfatkonsentrasjonen i fortynningsvannet var 0.28 μM frem til dag 20, og konsentrasjon av partikulært fosfor innstilte seg på 0.26-0.28 μM fra dag 15. Ved dag 20 ble fosfatkonsentrasjonen i fortynningsvannet redusert til 0.20 μM , og konsentrasjonen av partikulært fosfor sank omrent slik en vil vente ut fra fortynnshastigheten når alt P blir tatt opp av planktonet. Samtidig sank eksponensiell veksthastighet til 0.2 d^{-1} .

Ved dag 30 ($t=30.5$ dager) ble konsentrasjonen av P i fortynningsvannet økt fra 0.20 μM til 0.7-0.8 μM . I løpet av de neste 1.5 dagene økte partikulært fosfor maksimalt av hva en kan vente ut fra fortynnshastigheten, dvs. at alt tilført fosfor ble tatt opp av algecellene.

[§] Data i Rhee (1978) viser at cellenes karboninnhold er omrent dobbelt så stort for P-begrensning som for N-begrensning, ved veksthastighet 0.59 d^{-1} . Ved N-begrenset vekst er karboninnhold pr. celle uavhengig av veksthastighet. Ved P-begrensning er det tidligere vist at cellevolum er konstant ned til 0.5 d^{-1} (fig. 3 og 4. i Rhee 1973), og øker til omrent det dobbelte ved ennå lavere veksthastigheter. Det er imidlertid ikke noen enkel sammenheng mellom volum og karboninnhold: Data for cellevolum og celleinnhold i Rhee (1978) som funksjon av N:P-forhold viser at cellevolumet øker gradvis til det dobbelte ved overgang fra N til P-begrensning, mens karboninnholdet fordobles mer plutselig når en går over fra N til P begrensning. For å få dette til å passe sammen må vi slutte at karboninnhold/ cellevolum generelt øker ved minskende veksthastighet. Ved N-begrensning er det cellevolumet som minsker, mens det ved P-begrensning er karboninnholdet som øker. Vi mangler grunnlag for å si noe om hvordan karboninnhold pr. celle endres ved P-begrensning under 0.5 d^{-1} .

P:C-forholdet i cellene økte fra $1.7 \cdot q_0$ til $3.6 \cdot q_0$. Først deretter begynte veksthastigheten å øke, og nådde et maksimum på 0.45 d^{-1} 3-4 dager etter tilsetningen. Samtidig som veksthastigheten holdt seg høy, sank P:C-innholdet gradvis tilbake til tidligere verdi, fordi biomassen økte uten at det ble tatt opp noe særlig mer fosfor. Målingene antyder istedet at konsentrasjonen av partikulært fosfor svinger omkring $0.37 \mu\text{M}$ med en periode på 5 dager, og en amplitude på ca. 10%, men det er litt for få målepunkter til å si dette sikkert. P:C-innholdet i partikulært stoff sank lineært over tid fra $3.6 \cdot q_0$ til $1.7 \cdot q_0$ fra dag 32 til dag 36, mens veksthastigheten holdt seg på maksimal verdi. Først etter dag 36 ble veksthastigheten redusert nokså brått tilbake til 0.2 d^{-1} .

Det ser altså ut til at det er en faseforskyvning på 2-4 dager mellom økning i P:C-forhold i cellene og økning i eksponensiell veksthastighet. Det kan bety at det er riktigere å beskrive vekst som funksjon av økende P:C-forholdet med en tidsforskyvning, kanskje tilsvarende omtrent fordobblingstiden ($T=0.7/\mu$). Ved nedgang i fosforinnhold ser det ut til at veksthastigheten kan holde seg konstant inntil alt overskuddsfosfor er brukt opp. Det samme gjelder også en tidligere periode i forsøket, mellom dag 16 og 20, da veksthastigheten holdt en konstant høy verdi, samtidig med at P:C-forholdet i biomassen sank jevn fra en toppverdi på $10 \cdot q_0$ ved dag 16 til $4 \cdot q_0$ ved dag 20. Avhengig av forløpet mellom måletidspunktene kan det godt tenkes at veksten har fortsatt uendret 1-2 dager videre, mens næringsstoffinnholdet sank til mellom $2 \cdot q_0$ og $3 \cdot q_0$. Dette kan tyde på at P-begrenset vekst krever en litt mer komplisert modell enn Droops modell dersom en vil beskrive tilpasning til raskt endrede forhold.

Svingningene i mengden partikulært fosfor kan også sees i sammenheng med dette. Svingningene er som sagt ikke helt signifikante ut fra målehyppigheten, men en periode med forhøyet opptak omkring dag 36 ser ut til å være nokså sikkert påvist. I perioden med forhøyet veksthastighet fra dag 32 til dag 36 er mengden partikulært fosfor synkende eller konstant. Det kan altså se ut som opptak av fosfor skjer periodisk, slik at algene tar opp et lager av fosfor, bruker det til vekst, og deretter tar opp mer fosfor.

Fosfor-opptaket ser ut til å ha opphört omkring dag 32. Ved slutten av forsøket var bare ca. 60 % av totalfosfor tatt opp som partikulært fosfor, dersom en går ut fra at fortynningsvannet holdt konsentrasjon $>0.7 \mu\text{g/l}$, og beregner økning i total fosfor ved å anta eksponensiell innstilling av likevekt. Det kan indikere at det er noe annet som har begrenset veksten i de siste 6-8 dagene av forsøket, da biomassen holdt seg omtrent konstant, dvs. at biomassen har nådd et slikt nivå at f.eks. et annet stoff er blitt begrensende.

Det kan også tenkes at andre ting enn næringssaltilgangen har hatt betydning for netto tilvekst av fytoplankton. Konsentrasjonen av organisk karbon økte med en faktor 2-3, og nådde et maksimumsnivå på $320 \mu\text{M}$, dvs. 3.84 mg C/l . Det er neppe så mye at lys-begrensning kan ha hatt stor betydning. Volumet av beholderen er oppgitt til 19 liter, og maksimal lysvei gjennom vannet kan anslås helt grovt til $volum^{1/3}=30 \text{ cm}$. Da vil 3.84 mg C/l gi ca. 30% ekstra lyssvekning med en faktor 0.75 hvis vi går ut fra at absorpsjonskoeffisienten øker med 0.25 m^{-1} pr. mgC/l (se rapport nr. 4 i denne serien), og det vil bare gjelde en liten del av volumet. Zooplanktonets rolle er ikke nevnt av Jones et al. (1978), men mindre zooplanktonarter er antagelig med fra starten. Imidlertid må zooplankton ha netto veksthastighet ca. 0.2 d^{-1} eller mer for å opprettholdes gjennom forsøket. I en kjemostat med naturlig plankton sammensatt av mange vekselvirkende arter vil forholdet mellom de forskjellige komponentene i systemet tendere mot å regulere seg slik at alle får en netto veksthastighet som balanserer fortynningshastigheten ved gjennomstrømning. De komponentene som ikke er i stand til det vil etterhvert forsvinne fra kjemostaten.

Hvis en oppnådd likevekt forstyrres (perturberes) ved at lys, temperatur eller sammensetning av fortynningsvann endres, vil tilstanden endres over tid, og systemet svinge seg inn mot ny likevekt i samspill mellom komponentene, og det er lite trolig at det skulle gi en slik brå utflating i ny likevekt for den komponenten (fytoplankton) som påvirkes først, dersom de komponentene som påvirkes sekundært har en langsommere dynamikk.

Som ventet var N:C-forholdet var mye mer konstant enn P:C-forholdet, fordi N var i stort overskudd i vekstmediet. Variasjonene i N:C-forholdet var imidlertid direkte korrelert med veksthastigheten uten noen tidsforsinkelse. Også i de to periodene som er nevnt ovenfor (fra dag 16 til 20 og fra dag 32 til 36) gjelder dette, og totalt er veksten derfor mer korrelert med N:C-forholdet enn med P:C-forholdet.

Det kan se ut som økning i P-tilgangen muliggjør økt eksponensiell veksthastighet, men at det skjer med en tidsforsinkelse som omtrent tilsvarer delingstiden for cellene. Økning av den eksponensielle veksthastigheten er forbundet med at også N:C-forholdet i cellene øker, selv om N ikke er begrensende i vekstmediet. Det er rimelig å tolke dette slik at når veksthastigheten er begrenset av andre faktorer, har cellene ikke behov for å ha så stort N:C-forhold i cellene som ved rask vekst, og at N-opptaket reguleres etter behovet. Nitrogen lagres altså ikke i cellene i et stort overskudd, selv om det finnes i stort overskudd i vannet. Dette stemmer med observasjonene til Laws og Bannister (1980) for *Thalassiosira fluviatilis*, som viste at N:C-forholdet varierte med veksthastighet på omtrent samme måten både ved N- og P-begrensning. Resultatene til Rhee (1973, 1974, 1978) gir umiddelbart et annet inntrykk, idet de viser at N-innhold pr. celle øker når veksthastigheten minsker pga. P-begrensning i *Scenedesmus* sp. Det kan likevel tenkes at det også i disse resultatene er et N:C-forhold som avtar med minskende veksthastighet, siden det er tegn til at også karbon-innholdet pr. celle øker når veksthastigheten minsker pga. P-begrensning (se diskusjon i fotnote på side 73).

De forskjellige estimatene for nedre grense for P:C-forhold i cellene er oppsummert i tabell 11.

Tabell 11. Litteraturdata for minste grense for P:C-forhold i fytoplankton.

Lys $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	Lys:mørke- syklus (h:h)	Temp °C	$q_0=\text{P:C}$ atom:atom	Artsbetegnelse /beskrivelse	Litteratur-referanse
240(PAR)	12:12	20	0.0010	<i>Talassiosira fluviatilis</i>	Laws og Bannister (1980)
20	12:12	20	0.0008	<i>Scenedesmus</i> sp.	Rhee (1973,1974)
4	24	20	0.0007	<i>Monochrysis lutheri</i>	Droop (1974)
17		15	0.0017	<i>Monochrysis lutheri</i>	Goldman(1979)
		18.8	0.0007		
		23	0.0011		
Tilsv. 4m dyp	naturlig syklus	10	0.0010	Naturlig marint fytoplankton, fra <i>Loch Creran</i> , Skottland	Jones et al. (1978)
			0.005	<i>Asterionella japonica</i>	Goldberg et al. (1951), siert av Tett et al. 1975)
For flere temperaturer og lysstyrker		0.0013 - 0.004		<i>Chaetoceros gracilis</i>	Usikre verdier basert på Fuhs (1969)
		0.0024 (faktor 2)		<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	Kuenzler og Ketchum (1962)

Tett et al. (1975) refererer endel eldre litteratur-data som angir et minste P:C-forhold på mellom 0.0007 og 0.005 (atom:atom) for ulike arter. For de fleste data er da karboninnholdet beregnet ut fra konstant cellevolum, mens bare en verdi er basert på måling av karbon pr. celle (Fuhs, 1969). Disse verdiene er også tatt med i tabell 11.

Ut fra de forsøkene som er referert i denne tabellen og tidligere i kap 5.2.4., ser det ut til at P:C-forholdet kan variere mer enn N:C-forholdet. Ved avtagende begrensning kan det registreres P:C-forhold som ligger i allfall 10 ganger høyere enn minste grense (Rhee 1973, 1974), i noen forsøk helt opp til 20-30 ganger minimumsverdien (Goldman 1979, Brown og Harris 1978). Det betyr at algecellene kan realisere veksthastigheter meget nær den asymptotiske veksthastigheten μ_m i vekstkurven for P-begrenset vekst. For P:C-forhold som ligger over 8-10 ganger minste-verdien vil veksthastigheten ifølge Droops formel være omtrent uavhengig av P-innhold, og en kan betrakte P-innholdet ut over dette som et rent "luksus"-opptak, dvs. som lagring av en P-reserve.

5.2.6. Silikatbegrenset vekst hos diatoméer

Paasche (1973) har studert silikat-begrenset vekst hos diatoméen *Thalassiosira pseudonana* i kjemostat. Silikatinnholdet pr. celle varierer med en faktor 2 når veksthastigheten varierer fra 90% ned til 35-40% av asymptotisk veksthastighet, og variasjonen stemmer bra med Droops formel, med Si-innhold på cellebasis. Nedre grense for Si-innhold pr. celle kan anslås til $0.5 \cdot 0.6 \cdot 10^{-12} \text{ g}$ pr. celle, eller anslagsvis 20 fmol Si pr. celle, mens det nær maksimal veksthastighet kan være ca. 3 ganger så høyt. Den nedre grensen for N-innhold for den samme arten kan ut fra kap. 5.2.4.2. anslås til ca. 20-30 fmol N pr. celle. Det ser altså ut til at minstekravet til Si og N er omtrent likt på mol-basis. Om dette fortsatt gjelder ved omregning til Si:C og N:C-forhold avhenger av om C-innholdet pr. celle varierer på samme måte med veksthastighet for Si- og N-begrensning. I andre kjemostat-forsøk med den samme arten har Zehr (1988) funnet at karbon-innholdet varierer fra $55 \cdot 10^{-8} \mu\text{mol C}$ pr. celle ved langsom N-begrenset vekst til $85 \cdot 10^{-8} \mu\text{mol C}$ pr. celle ved rask vekst. Med forbehold om at C-innhold pr. celle kan ha vært ulikt i de to forsøksseriene antyder dette at Si:C-forholdet varierer mellom 1:15 (atom:atom) ved rask vekst og 1:30 (atom:atom) ved langsom vekst.

Harrison et al. (1976) har studert silikat-begrenset vekst hos en annen diatomé, *Skeletonema costatum* også i kjemostatforsøk. Silikat-innholdet ved sterkt silikat-begrenset vekst (20% av maksimal veksthastighet) var ca. 40 fmol ($0.4 \cdot 10^{-7} \mu\text{mol}$) pr. celle, ca. halvparten av hva det var ved ammoniumbegrenset vekst. Både N- og P-innholdet pr. celle var omtrent sammenlignbart ved moderat vekstbegrensning enten den skyldtes N-mangel eller Si-mangel. Det er heller ikke her gitt data for karbon pr. celle, men hvis det er omtrent uendret ved ulik grad av vekstbegrensning kan vi anslå at et forholdstall 2:1 eller kanskje 3:1 for $q_{\max}:q_0$ for silikat-innholdet i cellene. Nedre grense for silikatinnhold pr. celle ser ut til å være omtrent det samme som nitrogen, eventuelt litt mindre, og på karbonbasis altså kanskje av størrelsesorden 0.05 (atom:atom). Det er sammenlignbart med det som ble anslått for *Thalassiosira pseudonana* ovenfor.

5.2.7. Tilpasning til varierende næringsstoff-begrensning: Omstilling av celleprosessene.

Ifølge Droop (1974) er det ikke alltid nok med en enkelt kurve for å beskrive vekst som funksjon av næringstilgang under gitte lys- og temperatur-forhold. Det ser ut til at cellene på

lang sikt kan innstille seg etter gjennomsnittlig næringstilgang slik at vekstkurven blir mest mulig optimal.

Droop gjorde forsøk med fosforbegrensede kjemostatkulturer av den marine flagellaten *Monochrysis lutheri* over ca. 10 måneder. Forsøkene ble startet med langsomt-voksende kulturer, og først kjørt med lav fortynningshastighet, som gradvis ble økt til 0.5 d^{-1} . Videre økning av fortynningshastighet ga et plutselig omslag til en annen vekstkarakteristikk som fulgte Droops formel, men nå med høyere asymptotisk maksimum og høyere kritisk verdi for P-innhold pr. celle. Variasjoner frem og tilbake mellom perioder på 1-2 måneder med lave eller høye fortynningshastigheter viste slike omslag begge veier. Etter en lengre periode med lav fortynningshastigheter, slik at det blir stort celletall og næringsmangel, vil algekulturene omstille seg, slik at både μ_m og q_0 minsker. Tilpasningen fører til at den eksponensielle veksthastigheten ikke kan bli like stor som før ved plutslig overskudd av P i vannet utenfor cellene, men til gjengjeld kan cellene vokse mer (produsere mer organisk karbon) ved kraftig P-begrensning. Langvarig høy fortynningshastighet ga omstilling den andre veien. Responsen på kort sikt av variasjoner i fortynningshastigheten var altså avhengig av hvordan veksthastigheten hadde vært over en lengre periode.

I Droops forsøk skjedde omslaget til lav maksimal veksthastighet når fortynningshastigheten over lengre tid (størrelsesordenen en måned) var lavere enn $0.4\text{--}0.5 \text{ dag}^{-1}$ ved 20°C . Denne tilpasningen innebar ifølge Droop at asymptotisk maksimum for eksponensiell veksthastighet μ_m ble redusert fra 1.2 til ca. 0.5 d^{-1} , og minste grense Q_0 for innholdet av fosfor pr. celle ble redusert fra ca. $0.4 \cdot 10^{-9}$ til $0.09 \cdot 10^{-9} \mu\text{mol}$ pr. celle. Det kan tenkes at karboninnholdet pr. celle også var endret, og endringen i minste grense q_0 for P:C-forholdet kan derfor ikke fastsettes sikkert.

Det dreier seg her om en populasjonstilpasning ut over den tilpasning som skjer over noen dager, når f.eks. gjennomstrømningshastigheten i en kjemostat endres, og som fremkommer som en enkel Droops formel med gitte kurveparametre μ_m og q_0 for vekst i dynamisk likevekt. Det ser imidlertid ikke ut til å være noen glidende tilpasning, men mer et tilfelle av at algekulturen slår om forholdsvis brått fra en vekstkarakteristikk til en annen. Riktignok viser datapunktene for de forskjellige deler av forsøksperioden ganske stor spredning rundt de to vektkurvene, men omslaget er likevel tydelig. Det kan som nevnt gå ganske lang tid med lave veksthastigheter før omstillingen skjer, ca. en måned i følge Droop, det gjelder også omstilling tilbake den andre veien når næringstilgangen igjen øker for en lengre periode.

Harrison et al. (1976) viser tilsvarende omslag for veksthastigheter omkring 1.4 til 2.0 d^{-1} for nitrogen og silikat-begrenset vekst hos diatoméen *Skeletonema costatum*. Resultatene er fremkommet ved kjemostatforsøk, med lysstyrke $450 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0.14 ly min^{-1}) og temperatur 18°C . Harrison et al. bruker Droops formel som en sammenheng mellom fortynningshastighet D (=netto veksthastighet ved likevekt) og næringssstoff-innholdet (N eller Si) pr. celle Q , det gir ligningen (sammenlign ligning 32, side 60):

$$D = D_{\max} \cdot (1 - Q_0/Q) \quad (38)$$

Det antas altså her at næringssstoffinnholdet pr. celle, og ikke pr. mengde organisk karbon, er styrende for eksponensiell netto veksthastighet og at sammenhengen følger Droops formel. Ligningen kan også skrives:

$$D \cdot Q = D_{\max} \cdot (Q - Q_0) \quad (39)$$

Det vil si at det skal være en lineær sammenheng mellom $D \cdot Q$ og Q . På bakgrunn av dette har Harrison et al. (1976) tegnet figurer som viser $D \cdot Q$ som funksjon av Q for silikat-begrensning (deres fig. 4A).[§] Denne figuren viser at ulike populasjoner har forskjellig vekstkarakteristikk ut fra hvilket variasjonsområde for D de er utsatt for. I populasjoner som har vokst ved fortynningshastigheter mellom 0.5 og 1.2 d⁻¹ (0.02 og 0.05 h⁻¹) varierte Q (silikatmengde pr. celle) med en faktor 10 (fra 30 til 300 fmol Si pr. celle). Netto eksponensiell veksthastighet varierte mot et tilsvynelatende asymptotisk maksimum 1.2 d⁻¹. Minste grense for Si-innhold anslås til 6 fmol Si pr. celle, men ut fra figuren ser det ut til at dette er et usikkert anslag. I andre populasjoner, hvor kjemostaten hadde hatt fortynningshastigheter >1.4 d⁻¹ (0.06 h⁻¹) varierte veksthastigheten mot et asymptotisk maksimum på 2.9 d⁻¹, og med en anslått minste grense for Si-innhold på 25 fmol Si pr. celle. Det er bygd på data hvor netto veksthastighet kunne være 2.5-3.0 d⁻¹ for Q -verdier i området 50-180 fmol Si pr. celle.

Datpunktene til Harrison et al. spriker endel i forhold til vekstkurvene, men viser en forholdsvis klar oppdeling langs to vekstkurvene, i allfall når de viste resultatene fra Davis (1973) tas i betrakning. Harrison et al.s figur 3A for sammenhengen mellom D og Q for silikatbegrenset vekst viser et annet bilde hvor det ser ut til at Q (mengde Si pr. celle) varierer sterkt avhengig av om populasjonene hadde usynkronisert reproduksjon, eller om det var oppstått synkronisering. Sammenhengen mellom D og Q for usynkroniserte populasjoner er uklar: Q er omrent konstant 60 fmol Si pr. celle for alle $D > 1.4$ d⁻¹, avtar til 30 fmol Si pr. celle når D minsker ned til 1.1 d⁻¹, og øker igjen når D minsker videre ned mot 0.5 d⁻¹. For populasjoner med synkronisert formering kan silikatinnehodet pr. celle variere sterkt mellom populasjoner selv om fortynningshastigheten er omrent den samme. Variasjonen kan delvis henge sammen med forskjeller i cellestørrelsen.

Harrison et.al.s resultater for ammonium-begrensning viser klarere overgang mellom to typer tilpasning som gjør seg gjeldende i hvert sitt område for veksthastighet uten overlapping. En tilsvarende fremstilling av $D \cdot Q$ mot Q (N-innhold pr. celle) (figur 4B i Harrison et.al. 1976) viser at data for høye fortynningshastigheter (>1.9 d⁻¹) kan tilpasses Droops formel med asymptotisk maksimum $\mu_m=2.9$ til 3.4 d⁻¹, og nedre grense for N-innhold $Q_0 = 65$ fmol N pr. celle. Til datapunktene for populasjoner dyrket ved lavere fortynningshastigheter (<1.2 d⁻¹) har Harrison et.al. (1976) tilpasset en kurve med $\mu_m = 1.2$ d⁻¹ og minste grense for N-innhold $Q_0 = 5$ fmol N pr. celle. I dette tilfelle er det ikke slik at det finnes data for populasjoner med omrent likt N-innhold men med ulik vekstkarakteristikk, det er som nevnt istedet snakk om to adskilte variasjonsområder både i veksthastighet og celleinnhold. Også for N-begrensning ser det ut til at minste grense for N-innhold pr. celle er nokså usikkert bestemt for tilpasning til langsom vekst. En figur med fortynningshastighet D mot Q (fig. 3B i Harrison et al. 1976) viser en klar samvariasjon mellom D og Q for celleinnhold Q fra 20 til 250 fmol N pr. celle, men det er ikke tilstrekkelig med data til å bestemme med noen særlig sikkerhet en nedre grense for N-innhold etter Droops formel. I allfall for $Q>50$ fmol N pr. celle ser det ut til at en like gjerne kan anta en lineær sammenheng mellom veksthastighet og næringsstoffinnhold pr. celle.

[§] Slike datapar (DQ, Q) må brukes med forsiktighet, fordi Q inngår i begge verdier, og det derfor er lagt inn en tendens til lineær sammenheng uansett sammenhengen mellom D og Q . Hvis en vil bestemme parametre ved en lineær-regresjon, er f.eks. vanlige signifikansnivåer ikke gyldige. Her ser det ut til at figurene er brukt som et hjelpemiddel til å bestemme parametrene Q_0 og D_{max} grafisk, uten noe forsøk på statistisk testing. ($Q=Q_0$ for $DQ=0$, og D_{max} er helning på linjen).

Harrison et al. (1976) har også fremstilt data for veksthastighet (egentlig fortynningshastighet D) som funksjon av restkonsentrasjon av næringssalt i vannet. Disse grafiske fremstillingene tyder på at omstillingen mellom langsom og rask vekst er sterkt bundet til endring i opptaksevnen.

Ved de høyeste veksthastighetene ($1.9 - 2.6 \text{ d}^{-1}$ eksponensiell vekst) er restkonsentrasjonene av næringssalt i vannet henholdsvis $6-8 \mu\text{M}$ Si og $3-4 \mu\text{M}$ NH_4^+ , dvs. at 50-75 % av begrensende næringssalt er tatt opp i cellene (begrensende næringssalt hadde konsentrasjon $12 \mu\text{M}$ i innstrømmende vekstmedium).

Ved silikat-begrensning kan eksponensiell veksthastighet variere ned mot 1.2 d^{-1} uten at restkonsentrasjonen endres så mye. Omkring $D=1.2 \text{ d}^{-1}$ ser det imidlertid ut til at opptaksevnen kan variere sterkt, her finnes det data for ulike forsøk med sterkt varierende restkonsentrasjoner, fra 6 ned til $0.5 \mu\text{M}$ Si, med omtrent samme veksthastighet. $0.5-1.0 \mu\text{M}$ ser ut til å være en nedre grense for restkonsentrasjon, og når veksthastigheten varierer fra 1.2 d^{-1} og ned til 0.5 d^{-1} ser det faktisk ut som restkonsentrasjonen av silikat øker litt med synkende veksthastighet.

Ammoniumbegrensning viser det samme bilde, men her ser det ut til at omslaget i opptaks-
evnen skjer ved $D \approx 1.9 \text{ d}^{-1}$. Ved denne veksthastigheten kan restkonsentrasjonen variere fra $3 \mu\text{M}$ NH_4^+ og ned til under $0.5 \mu\text{M}$. Når fortynningshastigheten reduseres ned mot 1 d^{-1} synker restkonsentrasjonen av ammonium videre ned og ser ut til å kunne komme ned i $< 0.2 \mu\text{M}$ NH_4^+ .

For begge næringssaltene ser det altså ut til at opptaksevnen ved lave konsentrasjoner kan øke betraktelig for populasjoner som utsettes for en viss grad av næringssstoffbegrensning, slik at nedgangen i veksthastighet utsettes inntil omtrent alt tilgjengelig næringssalt er tatt opp. For silikatbegrensning øker restkonsentrasjonen igjen ettersom veksthastigheten synker videre under 1 d^{-1} , det tyder på at populasjoner får dårligere opptaksevne, eller økt uteleking av næringssstoff, ved tiltagende stagnasjon. For ammonium-begrensning er det ikke gitt data for så lave veksthastigheter som for silikat-begrensning, men ifølge Harrison et al. (1976) finnes det upubliserte resultater for lave veksthastigheter med N-begrensning som tyder på at det ikke forekommer noe tilsvarende fenomen med økende restkonsentrasjoner ved stagnasjon ved N-begrensning.

Innholdet av karbon pr. celle er ikke oppgitt av Harrison et al. (1976), så næringssstoff-innholdet kan ikke oppgis som Si:C-forhold eller N:C-forhold. De har imidlertid figurer som viser at cellevolumet varierer med en faktor 3 - 5, mest ved N-begrensning. For N-begrensning er det også klar sammenheng mellom cellestørrelse og veksthastighet. De største cellene og den største variasjonen i cellestørrelse opptrer ved veksthastigheter rundt 1 d^{-1} . Nå er det ingen direkte sammenheng mellom cellestørrelse og mengde organisk karbon, som finnes i et forholdsvis tynt plasmalag på innsiden av skallet, men variasjonen i størrelse åpner i allfall muligheten for at C-innholdet pr. celle varierer en god del med veksthastighet, og det betyr at en omregning til N:C-forhold kanskje kunne gitt et annet bilde.

Data i Zehr et al. (1988) for N-begrenset vekst hos diatoméen *Thalassiosira pseudonana* kan tolkes som en tilsvarende omstilling mellom ulike vekstkurver beskrevet av Droops formel som følge av tilpasning til varierende N-begrensning. Her er det imidlertid ikke noen klar overgang mellom to Droop-kurver, men heller en mer gradvis overgang, som like gjerne kan ses som uttrykk for at Droops formel ikke er den beste kurveformen for å beskrive veksthastigheten som funksjon av næringssstoffinnhold i cellene. Zehr et al. viser ikke veksthastighet som funksjon av næringssstoffinnhold, men dette kan utledes av deres figur 3.a.

som viser $\mu \cdot Q$ som funksjon av veksthastighet μ , med N-innhold Q gitt som mengde pr. celle. Det ser ut til at veksthastigheten her er en omtrent lineær funksjon av Q istedet for å følge en kurve med utflating av veksthastigheten som i Droops formel. Zehr et al. har også en tabell som viser at C-innholdet pr. celle øker for store veksthastigheter. Det betyr at N:C-forholdet i cellene vil vokse langsommere enn N-innhold pr. celle for høyere veksthastigheter, og det vil gjøre avviket fra Droops formel ennå mer markert dersom veksthastigheten beskrives som funksjon av N:C-forholdet (Forløpet blir brattere for høye N:C-forhold). Ut fra hvordan forsøkene er beskrevet i Zehr et al. (1988), ser det ut til at det er brukt parallelle kjemostater som er kjørt under forskjellige fortynningshastigheter. Da burde eventuelle forskjeller pga. tilpasning til ulik grad av N-begrensning gjøre seg mer gjeldende enn om fortynningshastigheten varieres for en kjemostat, slik som i Droops forsøk.

Som en mulig tilpasningsmekanisme for populasjonene kan en tenke seg at det finnes ulike subpopulasjoner med varierende vekstegenskaper innenfor en algekultur. Ved høy gjennomstrømning i en kjemostat favoriseres de som vokser raskt, uansett om de har evne til effektivt opptak ved lave næringssalt-konsentrasjoner. Ved lav gjennomstrømning vil de subpopulasjonene greie seg best som har mest effektivt opptak ved lave næringssalt-konsentrasjoner, og som kan vokse med et lavt næringsstoffsinnhold i cellene. Omstillingen av populasjonen kan da foregå ved at den ene eller den andre av subpopulasjonene blir dominerende.

I Droops resultater vises eksempler på tilpasning til de to ulike vekstkarakteristikkene både for lavt og høyt næringsstoff-innhold i cellene, avhengig av om kjemostatene hadde stått med lave eller høye fortynningshastigheter over en lengre periode. Det vil altså si at to populasjoner med omtrent samme næringsstoff-innhold kan ha ulik veksthastighet og ulik respons på endringer i næringstilgangen. Data fra Dugdale (1977) og Zehr. et al. (1988) viser entydig en tilpasning som funksjon av næringsstoff-innholdet i cellene, ved at parametrene i Droops formel varierer. Dette kan beskrives som at veksthastighet som funksjon av næringsstoffsinnhold egentlig følger en annen kurveform, som bare kan skrives som Droops formel dersom vi lar parametrene μ_m og q_0 være funksjoner av q (eller eventuelt av μ).

$$\mu = \mu_m(q) \cdot \left(1 - \frac{q_0(q)}{q}\right) \quad (40)$$

Det siste stemmer med det en vil vente dersom det brukes flere kjemostater kjørt samtidig med forskjellige fortynningshastigheter. Rhee(1980) nevner mutasjoner som en mulig faktor bak slike omslag. Dugdale (1977) henviser til Guillard et al. (1973) som fant at en klon av *Thalassiosira pseudonana* isolert fra åpent havområde hadde lavere nedre grense for innhold av silikat i cellene enn samme art isolert fra et estuarieområde.

En slik evne til omstilling, eller varierende dominans av ulike kloner etter næringsstofftilgangen, kan ha betydning i eutrofimodellen, siden målet med den er å vurdere ulik grad av næringsstoffbegrensning. Variasjoner gjennom året vil antagelig bare gi en delvis tilpasning, etter som endringene er mer eller mindre langvarige. Permanente endringer i retning av lavere næringstilgang gjennom hele året må derimot forventes å gi full tilpasning. Dette kan eventuelt beskrives i modellen ved å la parametrene i vekstfunksjonen tilpasses gradvis, eller i sprang, etter hvor sterk næringsstoffbegrensning det har vært over en forutgående periode. Modellen bare tar sikte på å gi en statistisk beskrivelse av en algebiomasse som representerer et skiftende mangfold av arter, underarter og delpopulasjoner. En matematisk formulert tilpasning til rådende forhold må da både ses som uttrykk for at en

populasjon reelt kan omstille seg på cellenivå ved at nye generasjoner får endret vekstrespons, og som skiftninger i hvilke deler av algesamfunnet som dominerer.

Den vekst-dynamikken som er beskrevet i Droops formel (eller i lignende responskurver) kan tenkes å ha betydning for konkurransen mellom ulike arter når det gjelder å utnytte fluktuerende, dvs. pulsede tilførsler av næringssalter, og en slik konkurrans kan tenkes å innvirke på forløpet også totalt sett og få betydning f.eks. for hvor mye av produsert biomasse som synker ned og belaster dypere vannmasser. En oppdeling i et visst antall artsgrupperinger kan derfor tenkes å ha interesse. I første omgang er det imidlertid sterkt begrenset hvor mye algebiomassen kan deles opp, det blir foreløpig bare snakk om konkurransen mellom silikatavhengige diatoméer og annet fytoplankton, bl.a. flagellater.

I alle de nevnte forsøk hvor det er klart avvik fra Droops formel (Harrison et al. 1976, Goldman og McCarthy 1978, Zehr et al. 1988) i retning av et mer lineært forløp $\mu(q)$, ser det ut til at det er brukt flere kjemostater som er kjørt parallelt, med ulike delområder for variasjon av fortynningshastighet, slik at noen kjemostater er kjørt for høye hastigheter, andre med lave, gjennom hele forsøket. I slike forsøk kan populasjonen i hver enkelt kjemostat kanskje tilpasses seg i stor grad til omrent konstante forhold. I andre forsøk, hvor Droops formel beskriver variasjonen, ser det ut til at fortynningshastigheten er variert over tid i samme kjemostat, med tilpasning bare over noen dager til hver ny situasjon, slik at hele det undersøkte intervallet for fortynningshastighet blir dekket (Paasche 1973; Rhee 1973, 1974, 1978; Caperon og Meyer 1972a, 1972b). I slike forsøk kan det være mer begrenset hvor mye populasjonene rekker å omstille seg. Resultatene kan altså tolkes slik at Droops formel bare gjelder respons på næringssstoffinnhold på forholdsvis kort tidsskala, mens det for lengre tidsskala bør tas i betraktnsing at det skjer en tilpasning tilsvarende den en har for lys og temperatur, dvs. at parametrene i kurvene for korttidsrespons blir endret.

5.3. Kombinert effekt av flere næringssstoff-begrensninger

Vekstmodellene ovenfor for næringssstoffbegrensning, og de data som er referert, er ment å vise situasjonen når kun ett næringssstoff er begrensende. Veksten beskrives da som funksjon av celleinnholdet av ett næringssstoff, som er i underskudd relativt til andre stoffer i vekstmediet.

I modellen er vi interessert i å beskrive primærproduksjon som funksjon av ulike endringer i tilførlene, og da må vi ha med eventuell kombinert effekt når flere næringssoffer er begrensende samtidig. Dersom vi skal vurdere betydningen av ulike strategier for reduksjoner av nitrogen- og fosforutslipp, må vi f.eks. kunne beskrive hvordan ulik grad av N- og P-begrensning virker i kombinasjon. Spørsmålet blir hva som blir effekten av at flere næringssstoff forekommer i mer eller mindre markert underskudd samtidig i forhold til andre stoffer. I siste instans er det også spørsmål om hvordan denne næringssstoffbegrensningen er avhengig av lys- og temperatur-forhold.

5.3.1. Alternativ 1: Vekst begrenset av minimumsfaktor - terskelmodellen.

Den klassiske hypotese er at veksten bare bestemmes av en faktor av gangen. En tenker seg da at det for hver faktor (lys, temperatur, næringssstoff) er en øvre grense for veksthastigheten gitt av forekomst eller intensitet for denne faktoren, og at veksten er bestemt av den faktoren som virker mest begrensende (Liebigs minimumslov, se Parsons et al. 1977). For næringssstoff-begrensning kan dette kombineres med Droops formel ved å utvide denne i retning av noe vi

kan kalle en terskelmodell, hvor veksthastigheten bestemmes av det stoff som det er relativt minst av, sett i forhold til minstekravene til innhold av de ulike stoffene:

$$\mu = \min \left[\underbrace{\mu_{m,A} \left(1 - \frac{q_{0,A}}{q_A} \right),}_{\text{stoff } A} \underbrace{\mu_{m,B} \left(1 - \frac{q_{0,B}}{q_B} \right),}_{\text{stoff } B} \dots \right] \quad (41)$$

De ulike vekstbegrensende stoffene er her angitt generelt med A, B . Tilslutt er det markert med ... at ligningen kan inkludere flere alternative begrensende stoffer. Den faktiske veksthastigheten μ blir ifølge denne ligningen bestemt av det næringsstoffet som finnes i mest begrensende mengde, dvs. som gir lavest veksthastighet når en ser på den begrensende virkningen av hvert stoff isolert. Her er $\mu_{m,X}$ asymptotisk maksimal veksthastighet for vekst som funksjon av varierende begrensning pga. næringsstoff X , og q_X er innhold av næringsstoff X i cellene med $q_{0,X}$ som nedre grense ($X=A, B, \dots$). Parametrene $\mu_{m,X}$ og $q_{0,X}$ inngår altså i en enkel Droop-kurve som beskriver vekstbegrensning av næringsstoff X hvis de andre stoffene finnes i stort overskudd.

Fordelen med denne modellen er at det er enkelt å utvide til flere potensielt begrensende faktorer. Dessuten er det uproblematisk å overføre forsøk med en begrensende faktor til en modell med flere stoffer som potensielt begrensende.

I forbindelse med en slik terskelmodell er det vanlig å gå ut fra at den asymptotiske veksthastigheten er den samme for alle aktuelle vekstbegrensende faktorer, dvs. $\mu_{m,A} = \mu_{m,B} = \dots = \mu_m$, slik at veksten begrenses av det stoffet X som har høyest forhold $q_{0,X}/q_X$, altså hvor innholdet er mest i nærheten av nedre grense (Droop 1968, Rhee 1978). Grunnen er vel at en tar utgangspunkt i en situasjon hvor en næringsstoff-begrensning gradvis opphører, og hvor veksthastigheten må nå samme verdi i en situasjon der alle stoffer finnes i overskudd (dvs. der lys eller temperatur er begrensende), uavhengig av hvilket stoff som opprinnelig var begrensende. En tenker seg da at dette er oppfylt hvis det asymptotiske maksimum som veksthastigheten nærmer seg er det samme for alle begrensende stoffer. Antagelsen om en felles $\mu_m = \mu_{m,X}$ for alle potensielt begrensende stoffer X forutsetter imidlertid at cellene for alle næringsstoffer kan oppnå et innhold langt over minste grense for næringsinnhold ($q >> q_0$) når stoffene finnes i stort ytre overskudd.

Goldman (1979) mener, antagelig ut fra denne tankegangen, at Droops formel bare er en brukbar beskrivelse hvis maksimalt oppnåelig verdi for næringsstoff-innhold (q_{max}) er mye større enn minste grense q_0 , og at modellen er "ugyldig" når det ikke er oppfylt. Det er vanskelig å se noen grunn til å trekke en slik konklusjon. Droops formel er bare en empirisk sammenheng, og selv om teoretisk maksimum ikke kan realiseres pga. begrensninger i opptaket, så betyr ikke det at vekstrelasjonen er ugyldig for de realiserbare veksthastigheter. Det kan godt være forskjellig grad av begrensning på opptak av ulike næringsstoffer, og ulik kobling mellom innhold i cellene og veksthastighet. Det kan variere fra et næringsstoff til et annet hva som er største oppnåelige næringsstoffinnhold i forhold til minste-kravet for det aktuelle stoffet, og hvor nært en kan komme det asymptotiske maksimum $\mu_{m,i}$ som gjelder for varierende grad av vekstbegrensning med dette næringsstoffet. Sammenhengen mellom vekst og opptak er nærmere behandlet i kap. 6.2.2. Slike ulikheter mellom næringsstoffene vil isåfall nettopp bety at $\mu_{m,X}$ for de forskjellige stoffene X må være ulike for at vekstkurvene for hver type begrensning skal møtes i en felles maksimal realiserbar veksthastighet som gjelder når alle næringsstoffer finnes i stort overskudd i vannmassene.

Som det mest sentrale eksemplet kan vi se på N og P-begrensning i forhold til hverandre. De forsøk som er referert i det foregående viser stort sett at nitrogeninnholdet i cellene som N:C-forhold ikke overstiger 3-5 ganger minsteverdien $q_{0,N}$, selv når cellene er P-begrenset og N foreligger i stort overskudd i vekstmediet. Fosforinnholdet kan ofte bli 10-30 ganger $q_{0,P}$ når det er god tilgang på fosfor. Denne forskjellen mellom N og P tyder på at kurven for veksthastighet ved N-begrensning har en høyere asymptotisk verdi enn tilsvarende kurve for ren P-begrensning, fordi det må være samme oppnåelige maksimum for veksthastigheten ved avtagende N- og P-begrensning. Konkret kan de to typene begrensning uttrykkes matematisk på følgende måte:

Ved P-begrensning:

$$\mu(q_P) = \mu_{m,P} \cdot \left(1 - \frac{q_{0,P}}{q_P}\right)$$

Ved N-begrensning:

$$\mu(q_N) = \mu_{m,N} \cdot \left(1 - \frac{q_{0,N}}{q_N}\right)$$

hvor q_P og q_N er henholdsvis P:C og N:C-forholdet i cellene. Dersom både N og P finnes i stort overskudd, f.eks. hvis veksten er lys- og temperatur-begrenset slik at bare en liten del av N og P i mediet utnyttes, vil cellene være mettet med både N og P, og vi antar da at næringsstoffinnholdet i cellene antar visse maksimalverdier som kan betegnes $q_{\max,P}$ og $q_{\max,N}$. Denne situasjonen kan oppnås ved å minske begrensning av N eller P gradvis, og det må være det samme om den er oppnådd fra den ene eller annen type begrensning. Veksthastigheten må altså i begge tilfeller være den samme, dvs. at:

$$\mu_{\max} = \mu_{m,P} \cdot \left(1 - \frac{q_{0,P}}{q_{\max,P}}\right) = \mu_{m,N} \cdot \left(1 - \frac{q_{0,N}}{q_{\max,N}}\right) \quad (42)$$

Denne ligningen kan skrives om til:

$$\frac{\mu_{m,P}}{\mu_{m,N}} = \left(1 - \frac{q_{0,N}}{q_{\max,N}}\right) \Big/ \left(1 - \frac{q_{0,P}}{q_{\max,P}}\right) \quad (43)$$

Hvis det nå er slik at P:C-innhold kan variere i større grad enn N:C-forholdet, dvs. at

$$\frac{q_{\max,P}}{q_{0,P}} > \frac{q_{\max,N}}{q_{0,N}} \quad (44)$$

så må ifølge ligning (43) $\mu_{m,P} < \mu_{m,N}$.

Deler av resultatene til Jones et al. (1978), omtalt på side 73 i forbindelse med P-begrensning, kan tolkes i denne retning. De sørget for stort ytre N-overskudd i vekstmediet til naturlig marint fytoplankton for å studere begrensning av P. Likevel hadde de i første halvdel av forsøket et P-innhold på ca. $10 \cdot q_{0,P}$, mens N-innholdet bare var 3 til $4 \cdot q_{0,N}$. Ut fra det skulle en tro at det var N-begrensning, dersom en går ut fra det er et felles asymptotisk maksimum for både P- og N-begrensning. Det var også på forhånd antatt å være N-begrensning i fjorden der planktonet var hentet fra. Det var derfor ifølge forfatterne uventet at det ikke ble noen særlig vekst i de første 14 dagene etter N-tilsetning. Det finnes flere mulige forklaringer på dette som knytter seg til spesielle forhold i innkjøringsfasen, men det er også en annen mulig forklaring. Innholdet av P og N skulle tilsi veksthastigheter på henholdsvis 0.9 og 0.7 relativt til asymptotisk verdi, og det kan derfor ha vært omtrent balanse mellom N og P i første periode

etter terskelmodellen, dersom den asymptotiske verdien for N-begrensning er ca. 30 % høyere enn for P-begrensning. Hvis vi ser på data for siste periode, hvor det var fosforbegrensning, så gir de en asymptotisk maksimal veksthastighet på 0.5 d^{-1} for vekst som funksjon av P:C-forhold. Hvis vi antar at minste N:C-forhold for N-begrensning ikke er lavere enn ca. 0.04-0.05, og dessuten går ut fra at observerte N:C-forhold ved forsøket er minst like store som de ville vært under N-begrensning for en gitt veksthastighet, må den asymptotiske verdien for N-begrensning ifølge Droops formel være minst $0.65-0.7 \text{ d}^{-1}$, det vil si 30-40 % større enn for P-begrensning.

Nyholm (1978a) har satt opp en modell for primærproduksjon hvor han bruker Caperon og Meyers formel for P-begrenset vekst, men en lineær funksjon for nitrogen-begrensning. En slik lineær sammenheng kan være en brukbar praktisk tilnærmelse til Droops modell, dersom N:C-forholdet ikke øker til mer enn 3 ganger minste-grense q_0 . Det kan også være at det er en mer realistisk beskrivelse, spesielt når en tar i betraktning en eventuell tilpasning til næringsstoffbegrensning, som omtalt i kap. 5.2.7.

Droop (1973, 1974) antar at også de næringsstoffer som ikke er begrensende varierer i sammenheng med veksthastigheten ifølge Droops formel, men med en justert verdi q'_0 på nedre grense for innhold av vedkommende stoff, som kalles "tilsynelatende minste grense for næringsstoffinnhold" (*apparent cell quota*) og er definert som:

$$\frac{q'_{0,X}}{q_X} = \frac{q_{0,L}}{q_L} \quad (45)$$

Her er q_X innholdet av et stoff X som finnes i relativt overskudd, mens L angir begrensende (*limiting*) stoff. Størrelsen $q'_{0,X}$ inngår som parameter i en ligning

$$\mu = \mu_m \cdot \left(1 - \frac{q'_{0,X}}{q_X} \right) \quad (46)$$

som da egentlig skal beskrive hvordan q_X for ikke begrensende stoff varierer med veksthastigheten når vekstmediet har konstant sammensetning. Denne formuleringen har bare mening dersom $q'_{0,X}$ er konstant mht. variasjoner i μ , og bare varierer med sammensetningen av vekstmediet. Det betinger at det for et gitt vekstmedium er et konstant forhold mellom innholdet av begrensende og ikke-begrensende stoffer i cellene når fortynningshastigheten og dermed veksthastigheten i en kjemostat varierer. Som et eksempel på det kan nevnes forsøk beskrevet av Laws og Bannister (1980) for diatoméen *Thalassiosira fluviatilis*, hvor N-innhold i cellene ved P-begrensning ikke ble særlig større enn ved N-begrensning. Det ser ikke ut til å være generelt tilfelle, idet Rhee (1974) refererer forsøk med *Scenedesmus* sp. som viste at N-innholdet var høyt ved P-begrensning, og nokså uavhengig av graden av P-begrensning.

5.3.2. Endringer i balansert N:P-forhold etter graden av vekstbegrensning?

Dersom det som er antydet i kap. 5.3.1. er riktig, har det konsekvenser for hvordan balansert N:P-forhold endres under ulike situasjoner. For at N og P-begrensning skal være i balanse ut fra terskelmodellen, må begge alternativene i en ligning tilsvarende (41) ovenfor ha samme verdi, dvs.

$$\mu_{m,N} \left(1 - \frac{q_{0,N}}{q_N} \right) = \mu_{m,P} \left(1 - \frac{q_{0,P}}{q_P} \right) \quad (47)$$

hvor indeks N og P nå angir de to næringsstoffene. Hvis vi nå antar at de to asymptotiske verdiene kan være forskjellige, og betegner forholdet mellom dem med $\gamma = \mu_{m,N}/\mu_{m,P}$, så kan (47) skrives om slik:

$$\frac{q_N}{q_P} = N:P = \frac{\gamma q_{0,N}}{(\gamma - 1)q_P + q_{0,P}} \quad (48)$$

Denne skrivemåten er brukbar for $\gamma > 1$ og illustrerer at balansert N:P-forhold i algene ut fra terskelmodellen vil avta med økende veksthastighet, dvs. når q_P øker. Hvis vi som eksempel setter $\gamma = 1.3$, $q_{0,N} = 0.04$ og $q_{0,P} = 0.0008$ (som atom-forhold N:C og P:C), så får vi denne variasjonen:

	q_P	$\mu/\mu_{m,P}$	N:P (atom:atom)
Ved langsom vekst	$\rightarrow q_{0,P}$	0	$q_{0,N}/q_{0,P} = 50$
	$2 \cdot q_{0,P}$	0.5	$0.81 \cdot q_{0,N}/q_{0,P} = 40.5$
	$3 \cdot q_{0,P}$	0.67	$0.68 \cdot q_{0,N}/q_{0,P} = 34$
Ved rask vekst	$10 \cdot q_{0,P}$	0.9	$0.33 \cdot q_{0,N}/q_{0,P} = 16$
	$20 \cdot q_{0,P}$	0.95	$0.19 \cdot q_{0,N}/q_{0,P} = 9.3$

Rhee (1978) konkluderer sitt studium av overgangen mellom N og P begrensning for $\mu = 0.45\mu_m$ med at optimalt N:P-forhold er 30, mens formelen ovenfor med $\gamma = 1.3$ vil gi ca. 40, og det er forholdsvis god overensstemmelse.

Ligning (47) kan også skrives som en lineær sammenheng mellom inverse næringsstoffinnhold C:N og C:P i algecellene:

$$\frac{1}{q_N} = \frac{q_{0,P}}{\gamma \cdot q_{0,N}} \cdot \frac{1}{q_P} + \frac{\gamma - 1}{\gamma \cdot q_{0,N}} \quad (49)$$

eller, hvis vi bruker symbolene P_f , N_f og C_f på mengden av henholdsvis fosfor, nitrogen og karbon i en populasjon av alge-cellene:

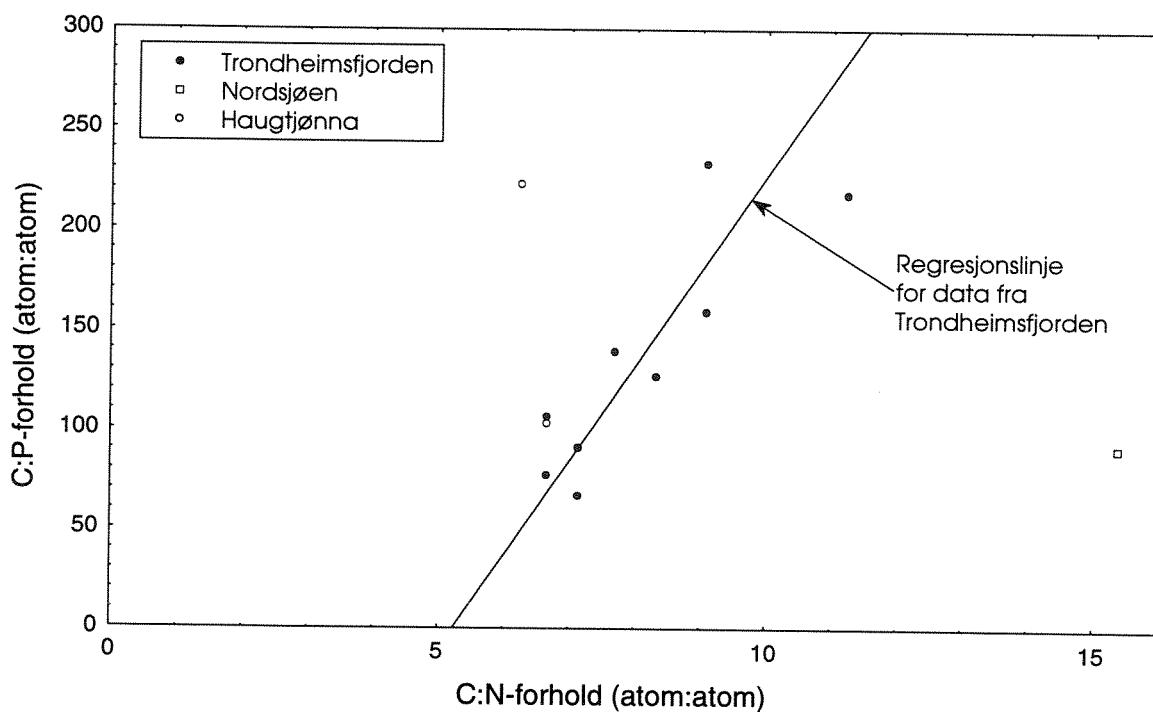
$$\gamma \cdot q_{0,N} \cdot \frac{1}{N_f} = q_{0,P} \cdot \frac{1}{P_f} + (\gamma - 1) \cdot \frac{1}{C_f} \quad (50)$$

Hvis vi tar utgangspunkt i en gitt mengde nitrogen N_f bundet i algene, ser vi at ifølge denne ligningen vil en økende mengde fosfor bundet i de samme algene gjøre det første ledet på høyre side mindre, og for at ligningen fortsatt skal være oppfylt må da karbonmengden C_f bli mindre (forutsatt at $\gamma > 1$). Umiddelbart kan det kanskje virke rart at økende fosformengde

henger sammen med lavere karbon-mengde. Ligningen beskriver imidlertid ikke virkningen av å endre f.eks. tilførsler av næringsstoffer N og P i et vannvolum, den beskriver bare hva som ville være et balansert forhold mellom N og P for ulik grad av næringsstoffbegrensning ut fra en terskelmodell hvor algene har større fleksibilitet i sitt krav til P enn til N. I en slik modell vil et økende N:C-forhold (økt veksthastighet) være knyttet sammen med et redusert balansert N:P-forhold, altså et økende krav til P i forhold til N.

Parsons et al. (1977) refererer data for C:N:P-forhold i plankton, og angir at N:P atomforhold for naturlig fytoplankton varierer mellom 12:1 og 20:1. Dette tilsvarer altså et forholdsvis høyt P-innhold hvis en skal gå ut fra sammenhengen ovenfor. Den aktuelle tabellen er imidlertid uklart satt opp, med ufullstendige enhetsangivelser, og ulike kolonner stemmer ikke helt overens innbyrdes, så det er vanskelig å vite hvor mye vekt en skal legge på disse data.

Mer interessante data i denne forbindelsen finnes i Sakshaug og Olsen (1986). De gjengir data for N:P-forhold ved algeoppblomstringer i Trondheimsfjorden, i en eutrof innsjø, og i Nordsjøen. Observert N:P-forhold varierer her fra 6 til 35, med et gjennomsnitt på ca. 16. Figur 21 viser sammenhengen mellom inverse næringsstoff-innhold C:N og C:P for data hentet fra denne artikkelen. Data for partikulær C, N og P er oppgitt å være korrigert for dødt organisk materiale og heterotrofe komponenter, slik at det skal gjenspeile sammensetningen av fytoplanktonet.



Figur 21. Sammenheng mellom innhold av N, P og C for algeoppblomstringer i Trondheimsfjorden, fra en eutrof innsjø og fra Nordsjøen.
Fra Sakshaug og Olsen (1986).

Av ialt 13 observasjoner er det 11 som følger en lineær sammenheng nokså godt. Unntakene er en observasjon fra Nordsjøen, som viser N-underskudd, og en måling i innsjøen, som antyder P-underskudd. En lineær-regresjon gjennom datapunktene for Trondheimsfjorden med

minimering av kvadratsum av relativt avvik i N_f gir følgende ligning, hvor estimerte parameterverdier er gitt med anslått standard-feil (*standard error*):

$$\frac{1}{N_f} = \frac{0.021_{\pm 0.005}}{P_f} + \frac{5.24_{\pm 0.6}}{C_f} \quad (51)$$

Dette stemmer ganske godt med det en ville vente for N:P-balanse ut fra betraktingene ovenfor. Hvis vi antar at $q_{0,N}$ er omkring 0.05 (atom:atom) kan koeffisientene brukes til å anslå verdier for γ og $q_{0,P}$ ved å sammenholde med ligning (49), og vi finner da $\gamma = 1.35$ og $q_{0,P} = 0.00145$, som begge er rimelige verdier. Bortsett fra de to nevnte avvikende punkter, så stemmer altså variasjonene i de refererte N:P-forhold i naturlige algeoppblomstringer både kvalitativt og kvantitativt med det en vil vente hvis variasjonene skyldes forskyvninger i optimalt N:P-forhold ved ulike veksthastigheter. Det må presiseres at det selvsagt er store usikkerheter rent statistisk i disse anslagene, så det er bare en indikasjon på at det kan være en tendens til en forskyvning i balansert N:P-forhold ved varierende næringsstoffsbegrensning.

Som nevnt viste forsøkene til Laws og Bannister (1980) at N-innhold i cellene ved P-begrensning ikke ble særlig større enn ved N-begrensning, dvs. at det ikke var noe særlig luksusopptak av nitrogen. N:C-forholdet var faktisk mindre for P-begrensete celler enn for N-begrensende celler, idet C-innholdet pr. celle da var størst, mens N-innholdet var omtrent det samme. Isåfall vil en faktisk P-begrensning gi noe nært tilsvarende N:P-balanse i cellene, noe som stemmer med Droops antagelse om at også innholdet av ikke begrensende næringsstoff følger Droops formel (se side 84). Forsøkene til Jones et al. (1979) for naturlig fytoplankton under klar P-begrensning gir et lignende forløp som ved N:P-balanse, men med høyere N-innhold enn i dataene til Sakshaug og Olsen (1986). Det kan tolkes i retning av at dataene til Sakshaug og Olsen vitner om N:P-balanse.

Ut fra noen av de refererte kjemostatforsøkene ser det ut til at diatoméer kan ha svært lite systematisk variasjon i N:C-forhold ved varierende veksthastigheter, selv under N-begrensning. Det gjelder f.eks. forsøkene til Goldman og McCarthy (1978) og Zehr (1988) med *Thalassiosira pseudonana*, og forsøkene til Laws og Bannister (1980) med *Thalassiosira fluviatilis*. For arter med en slik vekstkarakteristikk må det antas at N:C-forholdet bare vil minske svakt med P:C-forholdet ved økende næringsstoffsbegrensning, slik at balansert N:P-forhold øker kraftig.

Data for totalt partikulært P, N og C fra indre og ytre Oslofjord fra 1986 (datamateriale utlånt fra prof. Paasche, se også Paasche og Erga 1988) viser forhold mellom C, N og P som ligger innenfor de aktuelle variasjonsområder for fytoplankton. For dyp < 5m og perioden april - oktober 1986 finnes det i alt 164 datapunkter i dette materialet. I dette dyp- og tids-intervallet er det trolig at totalt partikkellinnhold i stor grad er dominert av aktivt fytoplankton, og med varierende grad av fysiologisk næringsbegrensning. Når en tilsvarende ikke-lineær regresjon mellom N_f , P_f og C_f utføres på dette materialet, igjen med minimering av kvadratsummen av relativt avvik i N_f , blir resultatet (usikkerhet angitt som *standard error*, dvs. ca. 67% konfidensintervall):

$$\frac{1}{N_f} = \frac{0.0129_{\pm 0.0025}}{P_f} + \frac{6.66_{\pm 0.42}}{C_f} \quad (52)$$

Parameterverdiene er ganske like de som finnes i ligning (51) innenfor anslatte usikkerheter. Enkeltpunktene viser stor spredning i forhold til den regresjonsflaten som ligningen beskriver, men parameterverdiene er bestemt med brukbar presisjon, så trenden er tydelig. Hvis vi igjen

antar at $q_{0,N}$ er omkring 0.05 (atom:atom) og anslår verdier for γ og $q_{0,P}$ finner vi $\gamma = 1.5$ og $q_{0,P} = 0.00097$ som igjen er rimelige verdier innenfor feilmarginene.

Dataene fra Paasche (1986) gjelder totalt partikulært materiale, og representerer ikke estimater for innhold i fytoplankton spesielt, som hos Sakshaug og Olsen (1986). Både heterotrofe organismer, dødt organisk materiale og mineralske partikler med adsorbert P kan her kamuflere variasjonene innenfor fytoplankton-biomassen. Likevel finner vi altså omtrent samme trend i materialet.

Siden naturlige algepopulasjoner er resultat av dynamiske tidsforløp med sammenspill mellom flere prosesser, er det selvsagt ikke mulig å tolke data særlig langt ut fra slike enkle sammenhenger for likevektstilstander, spesielt ikke når data for veksthastighet mangler. Resultatene ovenfor kan likevel kanskje tolkes i retning av at formelen for varierende N:P-balanse som funksjon av næringsstoffbegrensning (ligning 49) inneholder noe riktig, og at naturlige algepopulasjoner faktisk har en tendens til å ta opp N og P i et balansert forhold, slik at nedsatt vekst pga. ett stoff innvirker på innholdet også av ikke begrensende stoffer.

Det er viktig å understreke at antagelsen om en slik variasjon i N:P-balanse med veksthastighet ikke bygger spesifikt på Droops modell, men i allfall rent kvalitativt følger av to forutsetninger:

1. Algene er mindre fleksible mht. N:C-forholdet enn mht. P:C-forholdet, dvs. at veksthastigheten synker raskere som funksjon av minkende N:C-forhold enn for minkende P:C-forhold.
2. Veksthastighet bestemmes i hovedsak av én minimums-faktor.

Poenget med dette er at selv store variasjoner i N:P-forholdet i algene godt kan forenes med N:P-balanse når det gjelder næringsstoffbegrensning, fordi optimalt N:P-forhold vil kunne variere sterkt med veksthastighet. Dette kan ha betydning for hvordan en skal vurdere N:P-forholdet i forurensningstilførsler mht. til om det er N eller P som virker mest begrensende på algeveksten. Sakshaug og Olsen (1986) nevner at biomassen ofte når sitt maksimum ved sterk næringsstoffbegrensning. Selv med ganske høye N:P-forhold i tilførslene fra land til et fjordområde sammenlignet med optimalt N:P-forhold i raskt voksende alger, kan det tenkes at store algeoppblomstringer med stagnerende vekst blir N-begrenset i siste fase, mens det kan være P-begrensning i tidligere faser av algeoppblomstringer, eller i situasjoner hvor algepopulasjonene holdes i sjakk av beiting fra zooplankton. Det kan bety at det er vanskelig å vurdere i hvilken grad N eller P er begrensende bare ut fra mengdeforholdet i tilførslene, hvis en ikke bruker dynamiske modeller til å simulere tidsforløp i oppblomstringene. Det gjelder spesielt hvis en skal vurdere virkningen av å endre forholdet mellom N og P ved rensetiltak.

Dette gir også interessante perspektiver på bruk av algevekstpotensial ved ulike næringsstiltsetninger for å undersøke N- og P- begrensning (Källquist 1988). Slike forsøk gjøres som batch-kulturforsøk, og en ser hvor stor biomasse som kan produseres i et visst volum over tid, og studerer hvordan produksjonen endres dersom de ulike næringsstoffene tilsettes alene eller i kombinasjon. Det stoffet som gir størst økning når det tilsettes anses for mest begrensende. Måling av algevekstpotensial vil ende opp i en stagnant situasjon med lav veksthastighet og en stor biomasse som har lavt relativt næringsstoffinnhold. Som påpekt av Källquist (1988) kan det bety at en ikke får et riktig bilde av hva som kontrollerer algeveksten i det naturlige systemet vannprøven er hentet fra. Hvis det er slik at balansert N:P-forhold har en tendens til å øke ved lave veksthastigheter, vil en vente at testene vil ha tendens til å vise N-begrensning,

selv om det er N:P-balanse eller til og med et visst P-underskudd ute i det naturlige systemet, der en kan ha høyere veksthastigheter bl.a. pga. beiting. Bare hvis det er et N-overskudd med en faktor 3-5 i forhold til behovet i naturlige situasjoner med sterk vekst, kan en være sikker på å registrere P-begrensning ved algevekstpotensial-målinger. Dette er et forhold som kommer i tillegg til de argumenter Söderström (1988) anfører mot å slutte ut fra biotester at en har N-begrensning. Algevekstpotensial vil likevel gi et riktig bilde dersom den belastning som er av interesse f.eks. er knyttet til nedsynkning av biomasse fra stagnerte oppblomstringer som utvikler næringsmangel før de synker.

I tillegg til dette kommer at det er artsspesifikke variasjoner. Sakshaug og Olsen (1986) nevner at N:P-forhold ved næringsmetning kan variere mellom 8 og 30 (atom:atom) fra art til art. Ut fra analysen ovenfor kunne en tenke seg at dette skyldes ulik opptakskapasitet mer enn at den indre vekstdynamikken varierer fra art til art. Hvis det var slik at alle arter hadde noenlunde lik variasjon i veksthastighet som funksjon av N og P-innhold, men adskilte seg i opptak, burde de artene som har høyest opptakskapasitet og derved komme lengst opp mot asymptotisk veksthastighet også ha det laveste balanserte N:P-forholdet i cellene ved ytre næringsoverskudd. Rasktvoksende arter skulle da ha lavest optimalt N:P-forhold ved maksimal vekst.

En mulig konklusjon på det som er funnet foran er at det under naturlige forhold ofte er omrent N:P-balanse, men at balansert N:P-forhold i algene varierer som funksjon av allmenn næringsbegrensning. Hvis det er riktig, er spørsmålet hvorfor det er en tendens til at det blir N:P-balanse i cellene. Det kan neppe generelt skyldes at tilførslene er i balanse. En slik balanse i tilførslene kan eventuelt forklare at det i gjennomsnitt er N:P-balanse hvis en gjør en statistisk betraktnng, men kan ikke forklare at N:P-forholdet endrer seg systematisk ut fra en dynamisk balanse ved ulike veksthastigheter.

Det kan tenkes tre alternative forklaringer på at N:P-forholdet i algene har en tendens til å innstille seg på en balanse som er tilpasset veksthastigheten for en naturlig algeproduksjon i overflatelaget i en fjord:

1. Det stoffet som finnes i overskudd tas bare opp etter behov, dvs. omrent til intern balanse. Det skulle tilsi at eksterne konsentrasjoner av dette stoffet skulle variere mer, og komme opp i høyere verdier, relativt til totalkonsentrasjon i vannmassene enn for det stoffet som er i underskudd. Det burde da være en tendens til at ekstern konsentrasjon av det stoffet som er i overskudd varierer motsatt av det relative innholdet i algene av det stoffet som er i underskudd. Dette vil være vanskelig å se direkte av data, fordi det er så mange ting som kan spille inn og kamuflere en slik tendens.
2. Det stoffet som det er mye av, tas opp i økende overskudd ettersom næringstoffbegrensning tiltar pga. økning i det andre stoffet. Nedsynkning av døde organismer og fekalier vil da frakte vekk en forholdsvis stor del av det stoffet som er i overskudd, og en vil gå mot balanse.
3. En tredje hypotese kunne være at en vesentlig del av manglende N skaffes ved fiksering av N_2 , ut fra et behov som er styrt av tilførslene av P, i den grad det er lite N i tilførslene. Det er kanskje rimelig å anta at en forutsetning for dette er at eksterne konsentrasjoner av andre nitrogenkilder (nitrat, ammonium og urea) i vannmassene er relativt lave. Det er imidlertid kjent at N_2 -fiksering er hemmet i sjøvann (for nærmere drøfting se f.eks. Erga et al. 1990).

5.3.3. Alternative modeller med kombinert begrensning

Et alternativ til terskelmodellen som har vært vurdert i litteraturen er den multiplikative modellen, hvor ulike begrensninger forsterker hverandre. For N og P vil dette se slik ut:

$$\mu = \mu_m \left(1 - \frac{q_{0,P}}{q_P}\right) \cdot \left(1 - \frac{q_{0,N}}{q_N}\right) \quad (53)$$

Den multiplikative modellen er vanskelig å utvide til flere faktorer, og den er også litt problematisk allerede for to faktorer. Tenker en seg at innholdet av hvert begrensende stoff X er like stort relativt til respektive minste grenser q_X for næringsstoffinnhold, så blir vekst hastigheten ved gitt verdi av $q_{0,X}/q_X$ avhengig av hvor mange faktorer som er med. Det forhindrer selvsagt ikke at den kan være riktig spesifikt for f.eks. kombinasjonen N og P . Modellen virker imidlertid litt urimelig, fordi den relative virkningen av en vekstfaktor er uavhengig av de andre begrensningene. En økning i q_N fra 2 til 3 ganger $q_{0,N}$ gir 30 % økning i vekst hastighet uansett verdi på q_P .

Det finnes også andre muligheter som ikke er så mye omtalt i litteraturen. Som en mellomting kan en tenke seg noe som kan kalles kombinasjonsmodellen. Caperon og Meyers formel for vekst hastighet begrenset av innholdet av ett næringsstoff (ligning 31, s.60) kan skrives som vist i (54) når X brukes som indeks for å angi at legningen gjelder for et bestemt stoff X .

$$\mu = \mu_{m,X} \frac{q_{s,X}}{q_{s,X} + K_X} = \mu_{m,X} \frac{1}{1 + K_X/q_{s,X}} \quad (54)$$

Vekst hastigheten er gitt som funksjon av næringsoverskudd $q_{s,X} = q_X - q_{0,X}$ hvor indeks s står for overskudd (*surplus*) av næringsstoffinnhold ut over nødvendig minste grense $q_{0,X}$. Konstanten K_X er den halvmetningskonstanten for overskuddsinnholdet $q_{s,X}$ av stoff X som finnes i Caperon og Meyers ligning. For $K_X = q_{0,X}$ forenkles ligningen til Droops formel.

Denne formelen kan lett utvides til to eller flere begrensende stoffer, hvor vi nå bruker indeks A og B for de to første potensielt begrensende stoffene og antyder med ... at det kan inngå flere tilsvarende ledd:

$$\mu = \mu_m \frac{1}{1 + K_A/q_{s,A} + K_B/q_{s,B} + \dots} \quad (55)$$

Formelen gir en viss grad av gjensidig forsterkning ved kombinert begrensning, men er mer logisk enn den multiplikative modellen: En økning i q_A fra $2 \cdot q_{0,A}$ til $3 \cdot q_{0,A}$ gir størst relativ økning i vekst hastigheten dersom q_B er stor, dvs. når stoff A er den viktigste begrensende faktoren. Hvis q_B er nærmest $q_{0,B}$ vil leddet $q_{0,B}/q_{s,B}$ dominere under brøkstreken, og den samme økningen i q_A fra $2 \cdot q_{0,A}$ til $3 \cdot q_{0,A}$ har da ingen vesentlig virkning. En slik kombinasjon har også vært brukt av Nyholm (1978a). Hvis vi innfører begrepet relativt næringsstoffoverskudd r_X :

$$r_X = q_{s,X}/K_X \quad (56)$$

kan ligningen skrives

$$\mu = \mu_m \cdot \frac{1}{1 + 1/r_A + 1/r_B + \dots} \quad (57)$$

Denne ligningen representerer en mulig generalisering av Caperon og Meyers eller Droops formel til å gjelde for flere vekstbegrensende næringsstoffer. For å få logisk konsistens dersom kombinasjonsmodellen brukes på ulike utvalg av begrensende næringsstoffer, kan det innføres en "residual"-konstant $K_{r(i,\dots,n)}$ som vil variere etter hvilke næringsstoffer som tas med som begrensende. Dette er antydet gjennom indeksen (i,..n) som er tenkt som en liste over de næringsstoffene som er tatt med i modellen som begrensende faktorer. For to stoffer A og B blir ligningen slik:

$$\mu = \mu_m \frac{1}{1 + K_A/q_{s,A} + K_B/q_{s,B} + K_{r(A,B)}} \quad (58)$$

For det spesialtilfelle at B finnes i overskudd mens tilgangen på A varierer, forenkles modellen til en vanlig enfaktor-modell på samme form som ligning (54):

$$\mu = \mu'_m \frac{1}{1 + K'_A/q_{s,A}} \quad (59)$$

hvor

$$\mu'_m = \frac{\mu_m}{1 + K_{r(A)}}; \quad K'_A = \frac{K_A}{1 + K_{r(A)}}; \quad K_{r(A)} = K_{r(A,B)} + \frac{K_B}{q_{s,B,max}}$$

Størrelsen $q_{s,B,max}$ er en øvre grense for overskuddet $q_{s,B}$ ved stort ytre overskudd av næringsstoff B i vekstmediet. Hvis bare A er begrensende, og dersom vi kan anta at overskuddsinnholdet av det andre stoffet $q_{s,B,max}$ da er en konstant, går altså to-faktormodellen i ligning (58) over i den vanlige en-faktor modellen, med en høyere verdi på asymptotisk veksthastighet, og en tilsvarende metningskonstant som er en funksjon av metningskonstant og maksimalt overskudd for stoffet B.

Både den multiplikative modellen og kombinasjonsmodellen stemmer kvalitativt med det som foran er sagt om ulik asymptotisk veksthastighet for N og P-begrensning når den andre faktoren er i overskudd. Siden P-innholdet kan bli større enn N-innholdet i forhold til de respektive minste-grensene $q_{0,P}$ og $q_{0,N}$, vil $K_{r(N)}$ bli mindre enn $K_{r(P)}$, og forsøk med varierende grad av ren N-begrensning vil derfor gi høyere asymptotisk veksthastighet enn tilsvarende forsøk med ren P-begrensning.

Det kan selvsagt tenkes at nedre grense q_0 for innholdet av et stoff er avhengig av tilgangen på de andre stoffene. En slik gjensidig avhengighet er ikke med i noen av disse formuleringene.

5.3.4. Data for kombinert nitrogen og fosforbegrensning

Rhee (1978) har undersøkt overgang mellom N- og P- begrensning for *Scenedesmus* sp. i kjemostat med konstant veksthastighet 0.59 d^{-1} og varierende N:P-forhold i vekstmediet. Når observerte N og P-innhold (pr. celle) settes inn i den multiplikative modellen med koeffisienter funnet i tidligere forsøk med henholdsvis N- og P-begrensning, gir den veksthastigheter på bare $0.29 \cdot \mu_m$, mens terskelmodellen gir $0.43 \cdot \mu_m$. Det er da antatt en felles verdi på μ_m for både N- og P-begrensning. Rhee tar dette resultatet som indikasjon på at den multiplikative modellen må forkastes.

Problemet med dette er at den multiplikative modellen brukes med koeffisienter som er bestemt ut fra en antagelse om at terskelmodellen er riktig, slik at en forutsetter det en forsøker å vise. Koeffisientene bygger på tidligere kjemostatforsøk (Rhee 1973,1974) med henholdsvis N og P i underskudd og varierende gjennomstrømningshastigheter. Koeffisientene er funnet ved enkel regresjon av μ mot $1/Q$ (med Q = næringsinnhold pr. celle) for det næringsstoff som er i underskudd. Også næringsstoffer som finnes i overskudd, vil imidlertid til en viss grad påvirke veksthastigheten i forhold til det teoretiske asymptotiske maksimum dersom terskelmodellen ikke holder. Koeffisienter som bestemmes på denne måten vil derfor bare være tilsvarende verdier forskjellige fra de reelle asymptotiske verdier i en flerfaktor-modell som vist ovenfor i ligning (59).

Det er derfor gjort en fornyet analyse av de data som kan hentes ut av Rhee (1973, 1974 og 1978). Alle koeffisientene er nå bestemt samtidig ved minimering av standardavvik for hele datamaterialet og for hver av de alternative flerfaktor-modellene separat. Resultatet er oppsummert i tabell 12. Minste næringsstoffinnhold er litt lavere enn verdiene gitt av Rhee (1978) omregnet til atom-forhold. Resultatet indikerer fortsatt at den multiplikative modellen bør forkastes og bekrefter forsåvidt Rhee's konklusjon, men data er ikke tilstrekkelig til å skille mellom terskelmodellen og kombinasjonsmodellen. Begge de to modellene lar seg tilpasse data.

Tabell 12. Resultat av tilpasning av alternative modeller for kombinert næringsstoff-begrensning av N og P til data fra Rhee (1973,1974 og 1978).

	atom: atom		μ_m (d ⁻¹)	St.avvik for forskjell mellom veksthastighet beregnet av modell og observasjon (d ⁻¹)	Resultat av test på om avvik mellom modell og observasjoner varierer systematisk med N:P-forholdet. p= Signifikans-nivå	
	K_N (N:C)	K_P (P:C)				
Terskelmodell	0.036	0.00076	1.27	0.076	p=0.25	Ingen signifikant variasjon.
Multiplikasjon s- modell	0.034	0.00059	1.44	0.118	p=0.005	Klart signifikant variasjon innenfor ± 0.12 .
Kombinasjons- modell	0.036	0.00070	1.46	0.095	p=0.07	Antyder variasjon innenfor ± 0.06 , men ikke helt klart signifikant.

5.3.5. Data for kombinert fosfor og vitamin B₁₂ begrensning

Droop (1974) har undersøkt vekst som funksjon av næringsstoffbegrensning for *Monochrysis lutheri* ved både sterk og svak overvekt av henholdsvis fosfor og vitamin B₁₂. Veksthastigheten er i hovedsak bestemt av innholdet av ett av stoffene av gangen, og det spiller ikke så stor rolle for veksthastigheten hvor stort overskuddet av det andre stoffet er, nærmere bestemt om det tas opp i 2 eller 10 ganger så store mengder som om det var i balanse med det andre stoffet. Datamaterialet er imidlertid ikke tilstrekkelig til å skille mellom de alternative modellene for kombinert næringsstoffbegrensning. Droop finner at den multiplikative modellen gir for lave veksthastigheter når det bare er svak overvekt av det ene stoffet, og konkluderer med at terskelmodellen er riktig. Da er det imidlertid på samme måte som hos Rhee (1978) brukt koeffisienter som er bestemt ut fra en-faktor modell, dvs. at det er gått ut fra det som skal bevises.

Dersom hele settet av koeffisienter bestemmes separat for hver modell, så viser det seg at både den multiplikative modellen og kombinasjons-modellen kan gi omtrent like god tilpasning som terskelmodellen med hensyn til standardavviket for forskjellen mellom observerte og beregnede verdier. Hvis vi istedet bruker som tilpasningskriterium at det ikke skal være systematisk variasjon i avvik mellom observert og beregnet veksthastighet som funksjon av P:B₁₂-forholdet, dvs. at forløpet i overgangen mellom to former for begrensning skal være riktigst mulig, er det faktisk kombinasjonsmodellen som gir best resultat, selv om forskjellen i absolutt-avvik på veksthastighet vil bli liten. Resultatet sammenfattes i tabell 13 separat for algekulturer adaptert til høye og lave veksthastigheter (kfr. kap. 5.2.7.).

Tabell 13. Resultat av tilpasning av alternative modeller for kombinert næringsstoff-begrensning av P og B₁₂-vitamin til data fra Droop (1974).

	K_p $10^{-6} \text{nM}/\text{celle}$	$K_{B_{12}}$ $10^{-6} \text{fM}/\text{celle}$	μm (d ⁻¹)	St.avvik. for ($\mu_{\text{modell}} - \mu_{\text{obs}}$) (d ⁻¹)		Resultat av test på om avvik varierer systematisk med P:B ₁₂ -forhold. p= Signifikans-nivå
Adaptert til rask vekst:						
Terskelmodell	0.380	2.41	1.14	0.054	p=0.02	Variasjon innenfor ± 0.04 . For høye verdier omkring balanse.
Multipl. modell	0.350	2.10	1.26	0.065	p<0.001	Klar variasjon innenfor ± 0.06 . For lave verdier omkring balanse.
Komb. modell	0.378	2.34	1.27	0.052	p=0.11	Variasjon innenfor ± 0.04 . Litt lave verdier ved balanse.
Adaptert til langsom vekst:						
Terskelmodell	0.120	1.03	0.51	0.085		
Multipl. modell	0.109	1.056	0.56	0.070		
Komb. modell	0.116	1.12	0.56	0.072		

5.3.6. Konklusjon angående multippel næringsstoffbegrensning

Ut fra resultatene i avsnittene ovenfor ser den multiplikative modellen ut til å overdrive kombinert virkning av flere begrensende faktorer systematisk, og det er derfor grunnlag for å forkaste den.

Data gir ikke tilstrekkelig grunnlag til å skille klart mellom terskelmodellen og kombinasjons-modellen, så det er mest et praktisk spørsmål hva en vil velge. Dersom kombinasjonsmodellen brukes, kan det se ut til at asymptotisk veksthastighet bør settes ca.10-15 % høyere enn det som anslås ut fra forsøk hvor det antas å være bare én begrensende faktor. Minste næringsstoffinnhold pr. celle varierer innenfor 10 % mellom de to modellene.

Det forbedret ikke tilpasningen vesentlig å innføre ulike asymptotiske veksthastigheter i terskelmodellen, eller residual-koeffisienter K_r i kombinasjonsmodellen. Det er derfor ikke noe klart grunnlag for å ta med dette i en vekstmodell ut fra de to datasettene som er brukt for kombinert begrensning.

De ulikheter mellom N og P ved dynamisk likevekt som er drøftet ovenfor i forbindelse med forsøket til Jones et al. (1978) (se side 73ff), vil imidlertid være automatisk innebygd i

kombinasjons-modellen dersom den kobles til en opptaksbeskrivelse hvor luksusopptak av P kan bli større enn av N.

Flere data ville være ønskelig som grunnlag for å kartlegge overgangen mellom N- og P-begrensning.

Caraco et al. (1987) har undersøkt N/P-begrensning som funksjon av saltholdighet, ved å måle virkning av tilsetning av N og P til vann fra poller (*coastal ponds*) med ulik salinitet. Det som ble målt var mengden produsert biomasse i batch-kulturer, og klorofyll ble brukt som mål på biomassen. I tre vannprøver med salinitet 0-6.5 % ga N-tilsetning liten eller ingen respons, mens P-tilsetning kunne øke biomassen med en faktor 2-5. For to vannprøver med salinitet 31 og 32 % var det omvendt, idet N-tilsetning økte produksjonen, mens P-tilsetning var uten virkning. Caraco et al. antar at dette ikke har noen direkte sammenheng med virkningsgraden av saliniteten i seg selv, men skyldes at det er stort N-overskudd i tilførslene fra land, mens det er N-begrensning i sjøvannet. I alle prøvene var det slik at samtidig N og P-tilsetning ga mye kraftigere produksjonsøkning enn om bare det mest begrensende stoffet ble tilsatt. Det kan en godt få for alle tre modeller nevnt ovenfor.

I tre vannprøver med varierende salinitet fra 6.8 til 30 % var det liten virkning (<30 %) når N eller P ble tilsatt alene, mens kombinert N og P-tilsetning ga like stor effekt som i de prøvene med lave og høyere saliniteter. Dette stemmer antagelig best med terskelmodellen. Imidlertid er ikke veksthastigheten målt direkte, og sammensetningen av biomassen, dvs. C:N og C:P-forhold, er ikke målt, så de alternative modellene kan ikke testes direkte mot disse resultatene. For å gjøre det, måtte en bruke en mer fullstendig modell som også inkluderer opptak av næringsstoff og ha mer data om forsøkene.

En usikkerhetsfaktor i tolkningen i forsøkene til Caraco et al. (1987) er at saliniteten i seg selv kan påvirke algenes veksthastighet og vekstpotensiale. Dessuten er det få arter som har salinitetstoleranse fra 0 til 32 %, og det er vel derfor antagelig ikke den samme artssammensetningen i alle prøvene. Siden det ble målt på vann hentet fra en naturlig poll er antagelig algepopulasjonene i hver prøve i allfall til en viss grad adaptert til de ulike salinitetene.

De data om multippel næringsstoffbegrensning som ellers er funnet i litteraturen, gjelder for laboratorieforsøk med en art. I en gitt situasjon kan ulike arters vekst være begrenset av forskjellige faktorer (Rhee 1980). Det gir opphav til blandingspopulasjoner med flere arter i "fredelig sameksistens" og innebærer også at hvert stoff kan være delvis begrensende for biomassen totalt, selv om en har streng én-faktor-begrensning for hver art. I en slik konkurransesituasjon er det kombinasjonen av opptaks- og vekstevne som blir avgjørende. Dette er også drøftet av Sakshaug og Olsen (1986), som viser at korttidsvariasjoner i tilførslene kan ha stor betydning for konkurranseforholdet. I en naturlig vannmasse kan det også være variasjoner innen en populasjon på gitt dyp, f.eks. fordi det skjer vertikal blanding slik at det finnes subpopulasjoner med ulik forhistorie.

Dette kan peke i retning av at en kombinasjonsmodell slik som formulert ovenfor, med en gradvis overgang mellom ulike begrensende faktorer, kan være riktigst dersom en skal modellere hele fytoplanktonbestanden under ett, eller bare splittet opp i få hovedgrupper, eller dersom modellbeskrivelsen omfatter en vesentlig midling over dyp eller geografiske områder

5.4. Redusert vekst ved høye ytre næringsstoffkonsentrasjoner?

Ut fra modellene over vil en vente at tilsetning av et begrensende næringsstoff får størst stimulerende virkning når det er klart overskudd av de andre stoffene, dvs. når det stoffet som blir tilsatt er sterkt begrensende.

Waite og Mitchell (1972) har gjort noen forsøk med vekst av en marin fastsittende (benthisk) alge, *Ulva lactuca*, som tyder på at dette ikke gjelder ubetinget. Til sjøvann med 3.6 µM ammonium, 7.1 µM nitrat og 1.25 µM fosfat ble det tilsatt ammonium og/eller fosfat i ulike konsentrasjoner. Produksjon ble målt som $\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{time}^{-1}$ for plantedeler på ca. 1 g over 4 timer.

Resultatene viste at tilsetning av bare ett av stoffene opp til hhv. 40 µM ammonium eller 20 µM fosfat ga økt vekst og at begge stoffene hadde omrent samme virkning. Kombinert tilsetning av begge stoffene hadde ikke noen ytterligere effekt. Dessuten ble veksten hemmet av ammoniumkonsentrasjoner over 50 µM uansett fosfatkonsentrasjon, og av fosfatkonsentrasjoner over 15 µM dersom det også var høye ammoniumkonsentrasjoner. Hemmingen gjelder i forhold til de tilsetningene som ga størst vekst, og veksten var fortsatt like høy som helt uten tilsetninger.

Waite og Mitchell foreslår som mulig forklaring på deler av sine resultater at økt nitrogentilgang kanskje øker evnen til å ta opp fosfor, fordi mer energi kan brukes til dette. De finner det vanskeligere å forklare virkningen av fosfortilsetning ved uendrede nitrogenkonsentrasjoner, men antyder en lignende forklaring her, ved at økt fosfor-tilsetning kan gjøre det lettere å konvertere nitrat til ammonium. Det er i såfall snakk om sammenhenger mellom vekst og opptak og ikke om modifikasjon av vekstmodellen som funksjon av indre næringsstoffinnhold. Det siste ble ikke målt. Vi kan her regne med at de faktiske konsentrasjonene er lik de totale verdiene etter tilsetting, fordi bare en ubetydelig del av tilgjengelig næringsstoff tas opp. For fytoplankton er dette bare tilfelle når veksthastigheten presses mot sin øvre grense, f.eks. når kjemostater kjøres i nærheten av utvaskingshastigheten. I Waite og Mitchell's resultater er de hemmende konsentrasjoner som er registrert såpass høye (ca. 700 µg·l⁻¹ N og 500 µg·l⁻¹ P) at det ikke vil ha noen praktisk betydning i Oslofjorden, men de gjelder altså en fastsittende makro-alge og kan ikke uten videre anvendes på fytoplankton.

Dunstan og Mentzel (1971) har gjort forsøk med innblanding av avløpsvann i kjemostatforsøk med naturlig plankton og har målt produksjon av organisk stoff som funksjon av innblandingsgrad og fortynningshastighet ved lysstyrke 80 µE·m⁻²·s⁻¹ (0.025 ly/min). De finner tegn til redusert produksjon pr. mengde næringsstoff når konsentrasjoner av avløpsvann overstiger 10-20 %, dvs. ved konsentrasjoner 100-200 µM N og 10-20 µM P, og nevner giftvirkning pga. høye ammoniumkonsentrasjoner som mulig årsak til dette. Som en annen mulig forklaring på den reduserte veksten nevner de at lavere saltholdighet ved høy innblandingsgrad kan ha gitt hemningseffekt, men dette er ikke testet direkte ved å bruke en andel rent ferskt vann. Det kan kanskje også tenkes at skyggeeffekter ved store algetettheter kan ha spilt inn? Ifølge resultater i Rhee og Gotham (1981a) kan svakt lys gi større N:C-forhold og derved lavere produksjon av organisk C pr. mengde N ved gitt veksthastighet under N-begrensning (nitrat).

Goldman (1977) har ved lignende forsøk med blandingsforhold 1:1 og 1:3 av avløpsvann i sjøvann funnet at naturlig marint plankton kan ta opp det meste av nitrogenet opp til konsentrasjoner 1500 µM. Lysstyrken var 80 µE·m⁻²·s⁻¹ (0.025 ly/min) og det ble målt ved ulike temperaturer fra 10.3 til 27 °C. Her mangler imidlertid data for organisk karbon, og det

er derfor ikke mulig å se om en tilsvarende effekt på N:C-forholdet i algene gjør seg gjeldende her.

Foreløpig konklusjon på dette er at veksthemning pga. høye ytre næringskonsentrasjoner, spesielt ammonium, ikke ser ut til å spille noen rolle ved vanlig forekommende konsentrasjoner i naturen.

6. Opptak av næringsstoff.

Næringsopptak og algevekst henger sammen indirekte, fordi det må være balanse mellom opptak og forbruk ved dynamisk likevekt. Er spesifikk vekst høyere enn spesifikt netto opptak av næringsstoff i cellene (begge gitt som dag⁻¹), vil næringsstoffinnholdet i cellene synke over tid. Ifølge kap. 5. vil da veksthastigheten også avta, inntil det inntrer ny likevekt. Er opptaket større enn det som forbrukes gjennom vekst, vil næringsstoffinnhold og veksthastighet øke.

Det er derfor viktig å vite hvordan opptaket varierer som funksjon av ytre kjemiske og fysiske forhold og med indre forhold i cellene, både for å beskrive materialtransporten riktig ved tilnærmet likevekt, og for å beskrive hvordan økosystemet reagerer på endringer gjennom året.

Dersom vi skal ha flere arter fytoplankton med i modellen, kan forskjeller i opptaket være avgjørende for konkurransesituasjonen mellom artene (Sakshaug og Olsen 1986, Rhee 1980).

Det er ikke á priori gitt at det er viktig å ha med opptaket som egen prosess i modellen. Opptakskapasiteten hos en gitt algepopulasjon kan være så stor at omtrent alt tilgjengelig næringsstoff er tatt opp i algecellene, og da kan en like gjerne anta øyeblikkelig opptak av alt tilgjengelig næringssalt og bare beskrive vekst som funksjon av celleinnhold. Krav til noenlunde likevekt mellom tilveksten (som er avhengig av relativt næringsinnhold i cellene) og prosesser som transport, respirasjon, beiting etc. vil da bestemme hvor mye organisk stoff som kan produseres med en gitt konsentrasjon av næringssalt. Dette er for eksempel tilfelle i mange av resultatene av kjemostatforsøk hvor fortynningshastigheten bestemmer netto tilveksthastighet direkte. Restkonsentrasjonen av begrensende næringsstoff er da som regel svært lav og varierer lite systematisk med veksthastigheten selv opp til forholdsvis høye veksthastigheter (Droop 1974, Caperon og Meyer 1972b). I noen tilfelle kan restkonsentrasjonen til og med øke igjen når fortynningshastigheten går mot null i en kjemostat (Paasche 1973, Harrison et al. 1976, Droop 1968, 1974).

Det er imidlertid øvre grenser for næringsstoffinnhold og opptakshastighet i algene. I noen situasjoner, f.eks. hvis veksten er begrenset av lys og temperatur, kan en derfor få langsomt forbruk av næringssaltene i vannet, slik at det blir et ytre overskudd av frie næringssalter. Hvis veksthastigheten er nær sin asymptotiske maksimalverdi ved de gitte lys- og temperaturforholdene, blir veksthastigheten riktig beregnet selv om modellen opererer med urealistisk høyt næringsstoffinnhold i cellene. (Dette burde gjelde i større grad for P-overskudd enn for N-overskudd, ut fra det som er sagt i kap. 5. om vekstbegrensning.) I slike situasjoner kan det være nødvendig å beskrive begrensningene i opptaket realistisk for å få et riktig estimat på fysisk transport av næringsstoff bundet til biomasse, f.eks. ved nedsynkning av algemateriale. Det er da begrensninger på opptatt mengde næringsstoff som kreves, og ikke nødvendigvis en beskrivelse av opptaket som prosess.

I andre situasjoner, f.eks. hvis beiting og nedsynkning holder algeveksten i balanse ved så lav biomasse at bare en viss del av potensielt begrensende næringssalter tas opp, kan en realistisk

beskrivelse av opptaket som prosess være viktig både for å beregne næringsstoffsomsetning og biomasseproduksjonen riktig.

Data for Oslofjorden fra Paasche og Erga (1988) (stilt til rådighet av prof. E. Paasche ved Universitetet i Oslo) og fra NIVA's overvåkningsprogram (Magnusson et al. 1974-1994) viser at det meste av N og P finnes som fritt næringsstoff om vinteren. En betydelig andel av totalt N og P kan finnes som fritt næringsstoff frem til begynnelsen av juni. Selv sent på sommeren kan av og til en fjerdedel av N og P finnes som oppløst næringssalt. En god del av dette kan skyldes resirkulering etter beiting, det betyr ikke nødvendigvis at det er direkte spor av tilførsler fra land. Uansett tyder det på at begrensningene i opptak kan ha betydning i modellen, spesielt for å beskrive vårbloomingen av alger. Sene sommersituasjoner derimot (juli-august) kan antagelig ofte beskrives ganske godt som et omtrent fullstendig opptak av alt tilgjengelig næringssalt i biomassen.

Næringsopptaket hos fytoplankton reguleres av flere faktorer. Opptaket er for det første avhengig av næringsstoffsentraser i vannet. Det er også en funksjon av algenes næringsstoffinnhold og veksthastighet. Det er da algenes forhistorie som har betydning, ikke bare tilstanden i øyeblikket. Ifølge noen undersøkelser kan dessuten både lys og temperatur innvirke på næringsstoffsopptaket. Det er selvsagt også variasjoner fra art til art med hensyn til hvordan opptaket varierer under forskjellige forhold.

I det følgende er det forsøkt å sette sammen et bilde av hvordan opptaket varierer under forskjellige forhold, ut fra data og opplysninger i litteraturen. Det gir bakgrunn for å velge data til bruk i modellen.

6.1. Hvordan næringsstoffsopptak angis - valg av måleenheter

I en modell for primærproduksjonen ønsker vi først og fremst å beskrive netto opptak av næringssalter fra vannet. Med netto opptak i denne forbindelse menes i dynamisk likevekt det opptaket som er nødvendig for å underholde brutto vekst-hastighet, dvs. å opprettholde næringsinnhold ved vekst og celledeling. Ved plutselige næringssaltilsetninger kommer økningen av næringsstoffinnhold i cellene i tillegg.

Frigivelse av næringsstoff pga. beiting på fytoplankton og celledød (lysing) skal ikke trekkes fra i dette netto-begrepet for opptak, men kommer inn som separate prosesser i modellen. Utskilling knyttet til stoffomsetning i voksende celler, f.eks. ved ekskresjon, skal imidlertid trekkes fra.

Hvilke tapsprosesser som er inkludert i målt opptak kan variere etter hvordan det er målt, og det må tas i betraktning når ulike data fra litteraturen skal brukes som grunnlag for en modellbeskrivelse.

Som det fremgår senere kan det i modellsammenheng være grunn til å beskrive brutto-opptaket som den primære prosessen, og ha med tap ved utlekking og ekskresjon som egne prosesser. Det kan bl.a. tenkes å ha betydning for å beskrive konkurranse-situasjon mellom arter, og for et eventuell samvirke mellom arter med vertikal vandring (flagellater) og andre arter. Opptaksforsøk kan beskrive brutto- eller netto-opptak avhengig av hvilke målemetoder som er brukt.

Næringsopptak hos fytoplankton angis i litteraturen som mengde næringsstoff tatt opp pr. tidsenhet, enten pr. biomasse (vekt, volum, karbonmengde eller klorofyll), pr. celle, pr. vannvolum, eller pr. mengde næringsstoff bundet i cellene.

I denne rapporten brukes symbolet V om opptak pr. algebiomasse, enten biomassen angis som organisk karbon, som celle-tall eller som mengde klorofyll. Hvilken måleenhet som er brukt til å angi biomasse vil fremgå av sammenhengen i hvert enkelt tilfelle. I modellen anses det for mest hensiktsmessig å beskrive opptak pr. algebiomasse målt som mengde organisk karbon, siden det relaterer opptaket til det biomasse-målet som vil inngå i modellen (se kap. 3.2.). Når opptaket er gitt på andre målestokker, må vi derfor prøve å regne om. I mange tilfeller hvor resultater av opptaksforsøk er rapportert er dette ikke mulig, fordi tilstrekkelige data om den kjemiske sammensetningen av cellene ikke er oppgitt.

Opptak pr. celle kan regnes om til opptak pr. biomasse på basis av data om biomasse pr. celle. Dersom en slik omregning bygger på forenklede anslag eller data fra andre kilder, kan det antagelig gi en usikkerhet med en faktor 2 i opptaket (kfr. tidligere kommentar om sammenheng mellom cellevolum og karboninnhold), og en kan da få et skjevt bilde av hvordan opptaket pr. mengde karbon varierer under ulike forhold.

Næringsstoffopptak angis som nevnt også ofte pr. næringsstoffinnhold i cellene. I rapporten her brukes symbolet v om dette målet for opptaket, som har enhet tid^{-1} og kan kalles for *spesifikk opptaksrate for næringsstoffinnhold* (Conway et al. 1976). Sammenhengen mellom opptak V pr. mengde organisk karbon og v pr. mengde næringsstoff i cellene er gitt pr. definisjon av:

$$v = \frac{V}{q} \quad (60)$$

hvor q er forholdet mellom næringsstoff og organisk karbon i cellene. Grunnen til at det næringsstoff-spesifikke opptaket v ofte oppgis, er antagelig at det lar seg sammenligne direkte med spesifikk veksthastighet hos algene, og derfor sier noe om evnen til å øke næringsstoffinnholdet raskt. Beregning av næringsstoff-spesifikt opptak kan være problematisk fordi målestokken, dvs. næringsstoffinnholdet i cellene, kan forandre seg vesentlig i løpet av et opptaksforsøk, slik at det ikke er veldefinert størrelse. Conway et al. (1976) beskriver f.eks. akkumulert opptak som funksjon av tid i perturbasjonsforsøk[§] for kjemostatkulturer med formelen:

$$X = X_0 \cdot e^{(v-D)t} \quad (61)$$

hvor

- X = næringsstoffmengde bundet biomassen, angitt som konsentrasjon pr. vannvolum (X_0 ved tid $t=0$)
- v = spesifikt opptak (opptatt mengde pr. akkumulert mengde og pr. tid)

[§] Med perturbasjonsforsøk (*perturbation experiment*) menes i denne forbindelse at likevekten i en kjemostat forstyrres ved en plutselig næringstilsetning, eventuelt også ved at gjennomstrømningen stanses, og at næringsopptaket deretter følges over tid.

D = gjennomstrømningshastighet i kjemostaten.

I virkeligheten har denne formelen bare mening hvis v er en ekte konstant over tid, dvs. at næringsstoffsinnholdet vokser eksponensielt med tiden. At v er konstant over lengre tidsrom kan vi bare anta hvis opptaket gjelder en situasjon med eksponensiell vekst med uendret næringsstoffsinnhold, men i såfall er v lik spesifikk netto tilveksthastighet μ som igjen er lik D , og ligningen er da ikke interessant. Hvis næringsstoffsinnholdet pr. algecelle forandrer seg over tid, f.eks. slik en har i forsøk med tilsetning av større mengder næringssalt, er det ingen grunn til å tro at v er konstant dersom X forandrer seg vesentlig. Ligningen blir da bare en definisjonsligning for en funksjon $v(t)$ som ikke har noen klar biologisk betydning.

De målestokker for opptak som er nevnt ovenfor, fokuserer stort sett på fytoplanktonets evne til opptak, og angir opptak pr. mengde fytoplankton på en eller annen måte. For endel opptaksekspimenter angis opptaket også i forhold til det som er igjen av fritt næringssalt i vannet. Hvis V er opptak pr. mengde fytoplankton i en eller annen enhet, C er konsentrasjonen av fytoplankton i vannet målt med samme enhet og S er konsentrasjonen av fritt næringssalt i vannet, vil spesifikk opptaksrate pr. mengde næringssalt være gitt definisjonsmessig som

$$k = \frac{V \cdot C}{S} \quad (62)$$

Størrelsen k har enhet tid^{-1} på samme måte som v definert i ligning (60), men k angir en omløpsrate for lageret av fritt næringssalt i vannmassene, i motsetning til v som angir tilvekstraten for næringsstoffsinnhold i cellene. I det følgende vil k bli betegnet som *spesifikk opptaksrate for næringssalt*. Den inverse størrelsen $1/k$ kalles for omløpstid (*turnover time*) for næringssalt.

Det fremgår av ligningen at k er et mål på opptak knyttet til en bestemt fytoplankontetthet i en gitt situasjon. Det er derfor ikke mulig å sammenligne k -verdier mellom forsøk uten videre, og k -verdier gir ikke direkte informasjon om fytoplanktonets opptaksevne. Som oftest brukes k til å beskrive hvordan opptaket endres over tid innenfor ett eksperiment. Hvis C er omrent konstant over tid, og V er proporsjonal med S , slik det er vanlig å anta for små S , vil k være konstant over tid for et tidsforløp hvor $S \rightarrow 0$. For et tidsrom fra t_0 til t hvor k kan betraktes som konstant har vi at

$$S(t) = S_0 \cdot \exp[-k \cdot (t - t_0)] \quad (63)$$

som også kan skrives

$$\ln\left(\frac{S_0}{S}\right) = k \cdot (t - t_0) \quad \Leftrightarrow \quad \ln(S) = \ln(S_0) - k \cdot (t - t_0) \quad (64)$$

For et generelt tidsforløp hvor restkonsentrasjon S minsker over tid pga. opptak i cellene kan vi alltid definere k som en funksjon av tid, pr. definisjon gitt ved:

$$\frac{dS}{dt} = -k(t) \cdot S \quad (65)$$

Da har vi tilsvarende:

$$S(t) = S_0 \cdot \exp\left(-\int_0^t k(\tau) d\tau\right) \quad (66)$$

eller

$$\frac{d \ln(S_0/S)}{dt} = k(t) \quad \Leftrightarrow \quad \frac{d \ln(S)}{dt} = -k(t) \quad (67)$$

Verdier på k som funksjon av t bestemmes derfor ofte grafisk som helningen på en kurvefremstilling av $\ln(S_0/S)$ eller $\ln(S)$ mot t .

6.2. Optak ved dynamisk likevekt mellom vekst og opptakkjemostatforsøk.

Ved dynamisk likevekt (*steady state*) i en kjemostat skal alle målte størrelser idéelt sett være uendret i tid. Dette setter endel begrensninger på forholdet mellom ulike størrelser. Som nevnt i kap. 5. må spesifikk netto veksthastighet μ for algene i snitt være lik gjennomstrømningshastigheten D i kjemostaten. Det er nødvendig for at konsentrasjonen av alger i kjemostaten skal holde seg rundt et bestemt nivå. For at næringsstoff-konsentrasjonene i alge-cellene skal være konstant, må dessuten netto opptakshastighet V (pr. fytoplankton-enhet) være slik at opptaket akkurat balanserer forbruket i veksten, dvs.

$$V = \mu \cdot q \quad (68)$$

hvor μ er spesifikk (eksponensiell) veksthastighet, og q er innholdet av næringsstoff pr. fytoplankton-enhet (som regel gitt som organisk karbon). Hvis veksthastigheten μ for gitt lysstyrke og temperatur er en funksjon av næringsstoff-innholdet q i cellene som beskrevet i kap. 5., mens opptakshastigheten V er en funksjon av restkonsentrasjon av næringssalt i vannet (eventuelt også av q), blir (68) en sammenheng mellom S og q . Det betyr at μ ved dynamisk likevekt i prinsippet kan uttrykkes som funksjon av S , ved å skrive om (68) til et uttrykk $q(S)$ som settes inn i $\mu(q)$. I praksis er det ikke alltid mulig å trekke ut eksplisitte løsninger av ligningene. I det følgende skal vi se litt på hvordan vekst og opptak i dynamisk likevekt henger sammen for de vanligste formlene som er brukt i litteraturen.

6.2.1. Hyperbolsk sammenheng mellom opptak og konsentrasjon

I litteratur om kjemostatforsøk antas det som regel at næringsstoffopptaket ved dynamisk likevekt varierer med konsentrasjonen av næringsstoff i vannet etter en hyperbolsk funksjon, en såkalt Michaelis-Menten funksjon:

$$V = V_{\max} \frac{S}{K_S + S} \quad (69)$$

hvor

S = konsentrasjon av biotilgjengelig næringssalt i vannet omkring algene.

V = næringsstoffopptak (mengde pr. tidsenhet og pr. biomasse-enhet) som funksjon av konsentrasjon S .

V_{\max} = øvre grense for næringsstoffopptak pr. fytoplanktonmengde også betegnet mettet (*saturated*) opptak.

K_S = halvmetningskonsentrasjon, dvs. den konsentrasjon som gir halvparten av maksimalt opptak,

En slik hyperbolsk funksjon har vært mye brukt til å beskrive netto opptak i forbindelse med kjemostatforsøk (Caperon og Meyer 1972b, Brown og Harris 1978, Rhee 1973, 1974, 1980, Dugdale 1977). Det er ikke noen spesiell grunn til at netto opptak skal følge nettopp denne kurveformen, men det kvalitative forløpet er som regel slik, - opptaket øker lineært fra null for små verdier av S og flater ut mot en maksimal verdi for store S . Funksjonsformen er den samme mht. næringssaltkonsentrasjon S uansett hvilken biomasseenhet opptaket V angis i forhold til, og også for spesifikt opptak v for næringsstoffinnhold i cellene.

Dersom opptaket følger (69), vil spesifikk opptaksrate for næringssalt, eller omløpsrate k , definert i ligning (62) være gitt av ligningen:

$$\frac{1}{k} = \frac{K_S + S}{V_{\max}} \quad (70)$$

dvs. at ved å plotte $1/k$ mot S kan en enkelt bestemme K_S og V_{\max} ved avlesning av figurer. Avvik fra Michaelis-Menten-kinetikken i (69) vil vise seg som avvik fra lineært forløp av $1/k$ mot S . For små restkonsentrasjon S av næringssalt ($S \ll K_S$) vil k være omrent konstant uavhengig av variasjoner i S , og gitt ved:

$$k \xrightarrow[S \rightarrow 0]{} \frac{V_{\max} C}{K_S} \quad (71)$$

I et opptaksforsøk hvor restkonsentrasjonen S av næringssalt følges over tid etter en stor tilsetning, vil S avta lineært med tid sålenge $S >> K_S$, og det vil si at k øker som funksjon av tid. Etterhvert som restkonsentrasjonen blir klart begrensende ($S \ll K_S$) skal k gå mot den konstante verdien i (71) dersom (69) gjelder uendret. For at dette skal være gyldig, er det en forutsetning at algepopulasjonen C ikke endres merkbart under opptaksmålingen. Hvis tilsetningen er så stor at det etterhvert inntrer næringsstoff-metning i cellene samtidig med at S avtar, kan opptaket reduseres ved at V_{\max} reduseres og/eller K_S øker. Begge deler vil føre til at k reduseres over tid.

6.2.2. Likevekt mellom vekst og opptak - Monods vekstfunksjon

Vi ser nå på en situasjon hvor følgende betingelser antas oppfylt:

- Veksthastigheten er begrenset av ett næringsstoff og følger Droops formel (32) fra side 60: $\mu = \mu_m (1 - q_0/q)$
- Næringsstoffopptaket er beskrevet av Michaelis-Menten funksjonen (69).

Da kan også veksthastigheten μ uttrykkes som en Michaelis-Menten funksjon av restkonsentrasjonen S i mediet, på samme måte som opptaket. Ved å sette Droops formel (32) og opptaksfunksjonen (69) inn i (68) finnes følgende sammenheng mellom S og q :

$$V_{\max} \frac{S}{K_S + S} = \mu_m \cdot (q - q_0) \quad (72)$$

Ved å løse q som funksjon av S ut av denne ligningen og sette resultatet inn i (32), får en ligning for sammenhengen mellom vekst og restkonsentrasjon av næringssalt som ofte kalles Monod's ligning for vekst, og som kan skrives slik:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{S}{K'_s + S} \quad (73)$$

Konstantene i denne ligningen er:

$$K'_s = \frac{K_s}{1 + \frac{V_{\max}}{\mu_m q_0}} \quad (74)$$

$$\mu_{\max} = \frac{\mu_m}{1 + \frac{\mu_m q_0}{V_{\max}}} \quad (75)$$

Monods ligning beskriver sammenhengen mellom veksthastighet og restkonsentrasjon av næringssalt i mediet ved ulike likevektssituasjoner i kjemostaten. Høyere veksthastighet enn μ_{\max} kan under disse forutsetningene ikke oppnås i praksis, selv om næringssaltkonsentrasjonen i vekstmediet vokser over alle grenser. En ser direkte av ligning (72) eller av (32) innsatt uttrykket for μ_{\max} at næringssstoffinnholdet i alge-cellene er begrenset til:

$$q_{\max} = q_0 + \frac{V_{\max}}{\mu_m} \quad (76)$$

Hvis gjennomstrømningshastigheten (fortynningshastigheten) D i en kjemostat blir større enn μ_{\max} kan kulturen ikke opprettholdes, og cellekulturen vaskes ut av kjemostaten.

Dersom cellene har høy maksimal opptakskapasitet i forhold til vekstevne og krav til næringssstoffinnhold, dvs. dersom $V_{\max} \gg \mu_m \cdot q_0$ (\gg : mye større enn), vil metningskonstanten K_s' for vekst bli mye mindre enn metningskonstanten K_s for opptak, og μ_{\max} blir nesten like høy som asymptotisk maksimum μ_m .

Goldman (1979) synes å mene at Monods ligning (73) har større gyldighet enn Droops formel, og at Droops formel bare er en brukbar tilnærmelse forutsatt at μ_{\max} er svært nær μ_m , mens den er "ugyldig" når ikke $q_{\max} \gg q_0$. Det er vanskelig å se noen grunn til å trekke en slik konklusjon. Droops formel for vekst er bare en empirisk sammenheng, og selv om teoretisk maksimum ikke kan realiseres pga. begrensninger i opptaket, så betyr ikke det at vekstrelasjonen er ugyldig for de realiserbare veksthastigheter. Derimot er det klart at Droops formel må suppleres med en beskrivelse av opptaket for å gi en fullstendig beskrivelse av dynamisk likevekt, men det gjelder uansett om denne antagelsen er oppfylt eller ikke.

Bare hvis det ikke er noen systematisk variasjon i næringssstoffinnhold med varierende veksthastighet, må Droops formel forlates, idet den da vil ha $\mu_m \rightarrow \infty$. Isåfall vil opptaksfunksjonen og Monods ligning ha samme halvmetningskonstant, og veksten vil være direkte koblet til opptaket. Goldman og MacCarthy (1978) viser resultater for veksthastighet som funksjon av N:C-forhold i *Thalassiosira pseudonana* som gir et slikt bilde. Dette resultatet er imidlertid ikke entydig for denne arten, andre forsøk viser tegn til systematisk variasjon i N:C-forholdet ved ulike veksthastigheter, se tabell 10, side 70. Helt konstant N:C-forhold uansett veksthastighet ser heller ikke ut til å være noen god beskrivelse for andre arter.

Ligningene ovenfor illustrerer at hvis vi ser isolert på vekstbegrensning pga. ett bestemt stoff, og tar utgangspunkt i gitte sammenhenger mellom næringsstoffinnhold og veksthastighet på den ene siden, og en øvre grense for opptak som funksjon av konsentrasjon av næringssalt i vekstmediet på den andre siden, så finnes det en øvre grense på veksthastigheten som er bestemt av opptakskapasiteten for stoffet. Hvis vi ser på flere potensielt begrensende stoffer i sammenheng, og tenker oss at terskelmodellen bestemmer veksthastigheten (kfr. kap. 5.3.1. side 81ff), kan det i prinsippet godt tenkes at det er innholdet i cellene av ett bestemt næringsstoff som bestemmer veksthastigheten i en situasjon med stort ytre overskudd av alle næringstoffer, fordi opptakskapasiteten av dette stoffet da er mest begrenset i forhold til behovet ved høy veksthastighet. For de andre stoffene kan det da tenkes at næringsstoffinnholdet i cellene blir stort uten at det har noen virkning på veksten, men hvis situasjonen vedvarer, må opptaket kobles ned i forhold til behovet. I virkeligheten vil en vel regne med at opptakskapasiteten som funksjon av konsentrasjon i vannet for de ulike næringsstoffene er noenlunde tilpasset behovet ved maksimal eksponensiell vekst, sett i forhold til vanlige konsentrasjoner av ulike næringstoffer i vannet omkring algene. Ved permanente forskyvninger i forhold til naturlige forhold og ved naturlige kortvarige fluktuasjoner vekk fra gjennomsnittlige forhold kan likevel slike ting tenkes å ha betydning i en litt detaljert modellbeskrivelse.

En øvre grense for næringsstoffinnhold i cellene som utledet ovenfor i (76) gjelder bare når tilgangen på andre næringstoffer ikke er begrensende for veksten. Innholdet av ikke begrensende næringstoffer i cellene kunne øke ubegrenset ut over en slik grense, dersom opptaksparameteren V_{max} var omtrent konstant uavhengig av næringsstoffinnhold i cellene. Innholdet av et næringstoff holder seg selvagt innenfor visse grenser også når veksten er sterkt begrenset av andre næringstoffer, og det må derfor være begrensninger i netto opptak som funksjon av næringsstoffinnhold i cellene.

Dersom V_{max} og K_s ikke er konstanter, men istedet varierer med cellenes næringsstoffinnhold eller veksthastighet, blir K_s' og μ_{max} også funksjoner av cellenes tilstand. Vi kan fortsatt ha en veldefinert sammenheng mellom μ og S , men det er ikke sikkert at vi kan løse ut μ som funksjon av S eller Q_{max} som et eksplisitt uttrykk. Istedet kan vi bli nødt til å løse et implisitt ligningssystem iterativt for å finne likevektsverdier.

Dersom det skjer konstant utlekkning av næringstoff fra cellene, uavhengig av brutto-opptak og vekst, kan formlene ovenfor fortsatt brukes, men en må da erstatte S med en korrigert verdi $S-S_0$, hvor S_0 er den konsentrasjon hvor opptak og utskilling balanserer, dvs. hvor netto opptak blir =0. Dette er omtalt litt nærmere nedenfor, se side 105. Hvis utlekkingen ikke er konstant, men er en funksjon av næringsstoffinnholdet i cellene, er det ikke lenger sikkert at μ kan settes opp som et eksplisitt uttrykk.

Hvis vi bruker Caperon og Meyers formel (31) til å beskrive veksten istedet for Droops formel, får vi en tilsvarende løsning som skissert ovenfor, men noe mer komplisert, siden (72) nå blir en 2.grads ligning for q . Poenget med utledningen ovenfor er mest å vise prinsippet i sammenhengen mellom vekst og opptak under ulike likevektssituasjoner, spesielt hvordan koeffisientene i vekstkurven gitt som funksjon av restkonsentrasjon henger sammen med koeffisienter for opptak og vekst styrt av næringsstoffinnhold i cellene. Det anses ikke for påkrevet her å sette opp den mer kompliserte utledningen for Caperon og Meyers formel. Det er uansett ikke slike likevektsligninger som skal brukes i selve modellformuleringen, og som det vil fremgå senere i rapporten er det også Droops forenkling som er valgt foreløpig i eutrofimodellen.

6.2.3. Utlekking og restkonsentrasjoner - Problemer med enkle likevektsbeskrivelser av vekst og opptak.

I prinsippet burde en kunne bruke kjemostat-forsøk til å bestemme parametre i slike enkle empiriske sammenhenger mellom vekst, næringsstoffsinnhold og næringskonsentrasjon $\mu(S)$ som er skissert foran, men i praksis kan det være vanskelig.

Et problem i så måte er at kjemostatforsøk ofte viser liten sammenheng mellom restkonsentrasjoner i vannet og opptakshastighet ved likevekt, unntatt i nærheten av maksimal veksthastighet, dvs. nær utvasking. Ofte blir omrent alt næringsstoff tatt opp over det meste av variasjonsintervallet for veksthastighet. Restkonsentrasjonene er lave, fluktuerer nokså tilfeldig, og kan ligge i nærheten av eller under deteksjonsnivået opp til ganske høye veksthastigheter (Caperon og Meyer 1972a, Paasche 1973, Droop 1974).

Goldman og McCarthy (1978) viser resultater hvor restkonsentrasjonen av NH_4^+ for ammoniumbegrenset vekst hos *Thalassiosira pseudonana* ligger under deteksjonsgrensen ($<0.03 \mu\text{M}$) opp til fortynningshastighet (=veksthastighet) på 85 % av utvaskingshastigheten i kjemostaten. Når fortynningshastigheten øker ut over dette, øker restkonsentrasjonen av næringssalt i mediet brått, og omrent lineært med veksthastigheten, opp mot konsentrasjoner $10-20 \mu\text{M}$ når gjennomstrømningen nærmer seg utvaskingshastigheten.

Harrison et al. (1976) viser at restkonsentrasjonen for ammonium hos *Skeletonema costatum* varierer usystematisk i området $0.1-0.5 \mu\text{M}$ ved N-begrenset vekst opp mot ca. 1.9 d^{-1} , men når denne veksthastigheten nås, kan konsentrasjonen plutselig øke helt brått til $4 \mu\text{M}$. Silisiumbegrenset vekst for den samme arten viser et lignende forløp for restkonsentrasjon som funksjon av veksthastighet, men her er dessuten variasjonen i restkonsentrasjon ved lave veksthastigheter motsatt av det en vil vente ut fra Monods vekstfunksjon: Konsentrasjonen øker igjen når gjennomstrømningshastigheter i kjemostaten minsker under en viss grense, fra ca. $0.5 \mu\text{M}$ ved $D=0.96 \text{ d}^{-1}$, til opp mot $1 \mu\text{M}$ ved $D=0.5 \text{ d}^{-1}$.

En økning av restkonsentrasjonene ved lave veksthastigheter er også funnet bl.a. av Droop (1968, 1974) for B_{12} -vitamin-begrenset vekst hos *Monochrysis lutheri*, og ser også ut til å kunne forekomme for silisiumbegrenset vekst hos *Thalassiosira pseudonana*, ut fra data i Paasche (1973).

For å ta hensyn til at det finnes en nedre grense for hvor lav restkonsentrasjonen blir, kan en som nevnt modifisere ligningen ovenfor. Caperon og Meyer (1972b) og Paasche (1973) beskriver netto opptak av henholdsvis nitrogen og silikat med en modifisert utgave av ligning (69), hvor S er erstattet av $S-S_0$, med S_0 som en nedre grense for restkonsentrasjon hvor opptaket opphører:

$$V = V_{\max} \frac{S - S_0}{K_s + S - S_0} \quad (77)$$

Det gir en tilsvarende endring i ligningen for vekst μ som funksjon av S .

Droop (1968, 1974, 1975) har istedet beskrevet netto opptak som differansen mellom brutto opptak, styrt av ytre konsentrasjoner ved en hyperbolsk relasjon, og en konstant utlekking U av næringsstoff.

$$V = \check{V}_{\max} \frac{S}{\check{K}_s + S} - U \quad (78)$$

Ligning (77) kan ses som en annen måte å uttrykke det toveis opptaket beskrevet i (78). Parametrene i (77) kan beregnes ut fra (78) ved å bruke følgende formler i den rekkefølge de er satt opp:

$$\begin{aligned} V_{\max} &= \check{V}_{\max} - U \\ S_0 &= \check{K}_S \cdot \frac{U}{V_{\max}} \\ K_S &= \check{K}_S + S_0 \end{aligned} \quad (79)$$

En ser at dersom utlekking skal være årsaken må alltid $K_S > S_0$, slik at ligning (77) faktisk kan gjelde gjelder helt ned til $S=0$, med $V<0$ for $S < S_0$. Data i Paasche (1973) tyder på at restkonsentrasjonen S_0 for opptak av silikat hos diatoméen *Thalassiosira pseudonana* er 1-2 μM , og det er av samme størrelsesorden som anslått K_S (1-5 μM). En slik restkonsentrasjon kan altså forklares av at utlekkingen U ved likevekt er av samme størrelsesorden som netto opptak, dvs. at utlekkingen utgjør en stor del av maksimalt brutto opptak, dersom terskelkonsentrasjonen tolkes som uttrykk for en slik toveis transport. Paasche (1973) nevner depolymerisering av silikat fra skallene som en mulig mekanisme, men er også inne på andre forklaringer (andre begrensende faktorer, opphopning av stoff som hindrer silikatopptak, silikatformer som ikke tas opp av algecellene).

Som nevnt har Droop (1968) observert økende restkonsentrasjoner av vitamin B₁₂ ved lave veksthastigheter i kjemostatforsøk, og har formulert en modell som ganske godt forklarer det observerte variasjonsmønstret. I denne modellen antas det både at cellene skiller ut fritt vitamin ved respirasjon, og at de skiller ut et stoff som binder vitamin i vannet og gjør det utilgjengelig for opptak. Virkningen av dette i kombinasjon blir at den totale konsentrasjonen i vannet faktisk begynner å øke igjen når gjennomstrømning og veksthastighet kommer under en viss grense.

I Droop (1974) er den samme matematiske formuleringen brukt på data for P-begrensning, uten at det påstås å være den samme mekanismen som ligger bak. Her stemmer imidlertid ikke data og teori spesielt godt. For vitaminbegrenset vekst tilsier teorien at restkonsentrasjonen av fosfat i vekstmediet skulle ha et minimum for midlere veksthastigheter, og øke til begge sider. Data viser imidlertid ikke tegn til at P-konsentrasjonen øker igjen når veksthastigheten $\rightarrow 0$. Ved fosforbegrensning varierer restkonsentrasjonene av fosfat istedet nokså tilfeldig rundt 0.1 μM , eller 3 $\mu\text{g/l}$.

Rhee (1978) undersøkte om P-opptak hos *Scenedesmus* sp. kunne være hemmet pga. utskilling av et opptakhemmende stoff. Et filtrat fra en tett, stagnant algekultur uten fritt fosfor ble på forhånd tilsatt den kulturen hvor P-opptaket skulle måles. Dette ga ingen forskjell i opptak sammenlignet med kontroller hvor slike filtrat ikke var tilsatt, og det var altså ingen tegn til slik hemning.

En alternativ forklaring kunne være at cellene skiller ut næringsstoff med konstant hastighet i en tilstandsform som er umiddelbart utilgjengelig for gjentatt opptak, men som registreres ved analyse på næringssaltet.

Droop (1975) har antatt en terskelkonsentrasjon $S_0=0.004 \mu\text{M}$ for opptak av P i en dynamisk modell for å simulere transient overgang fra eksponensiell vekst til stagnant tilstand, men Droops observasjoner kan tyde på at S_0 er mye høyere enn dette, idet minste observerte konsentrasjon i vekstmediet er 0.05 - 0.2 μM .

En kan også tenke seg at utlekkingen varierer som funksjon av næringsstoffsinnhold i cellene. I en simuleringsmodell beskrevet av Rose et al. (1988) antas at utlekkingen U er proporsjonal med en overskuddsmengde av næringsstoff i cellene, dvs. at det skulle lekke ut mer jo større opptaket er. Olsen og Jensen (1989) nevner imidlertid at fytoplankton ofte skiller ut næringsstoff ved stor næringsmangel, helt motsatt av hva Rose et al. opererer med i sin modell. En mulighet er at det dreier seg om to forskjellige utlekkingsprosesser, én prosess som regulerer netto opptak ved næringsoverskudd og altså kompenserer for over-opptak i forhold til behovet, og én som skyldes aldriing i cellene, og kanskje er et forstadium til celledød (lysing). Hvis utskilling av næringsstoff øker med alderen for hver celle, vil kulturer som vokser og deler seg raskt, og derfor har lav gjennomsnittsalder, gi liten utskilling. Langsomt voksende eller stagnante kulturer vil ha eldre, mer næringfattige celler, og større utskilling. En slik mekanisme kan være et alternativ til Droops antagelser om hemmende stoffer for å beskrive de forsøkene som viser økende restkonsentrasjoner med økende næringsstoffsbegrensning i kjemostatforsøk.

For å beskrive konstant utlekking kan Monods vekstfunksjon som vist ovenfor modifiseres ved å erstatte S med $S-S_0$, dvs. at opptaket bare går ned til en viss terskelkonsentrasjon. Hvis utlekking varierer med celletilstand, må en istedet løse implisitte ligninger for å bestemme likevektsverdier. Da er det antagelig bedre å gjøre en rent empirisk parametrisering istedet, eller beskrive opptaket som dynamisk prosess, hvor utlekking inngår som en delprosess. I det siste tilfelle vil ligningene integreres numerisk i tid i simuleringsmodellen.

6.2.4. Et mulig alternativ til Monods ligning: andel opptatt næringsstoff i likevekt

Veksthastighet beskrevet ved Monod's funksjon er brukt i både Østersjømodellen (Stigebrandt og Wulff 1987) og i modellen for Narraganset Bay (Kremer og Nixon 1978) og i flere andre modeller. Dette kan være noenlunde riktig når forholdene endrer seg relativt langsomt i forhold til omsetningshastigheten for biomassen, slik at det er tilnærmet dynamisk likevekt. Når Monods vekstfunksjon brukes isolert fra Droops formel med konstant næringsstoffsinnhold, mister en imidlertid sammenhengen mellom veksthastighet og næringsstoffsinnhold i algecellene. Det kan ha betydning for beregning av fysisk transport av næringsstoff bundet i biomasse mellom ulike vannmasser, eller fra vannmasser til bunn, f.eks. ved nedsynkning av algemateriale.

Et bedre alternativ dersom en vil beskrive ulike likevektssituasjoner, er kanskje å bruke Droops formel for vekst som funksjon av næringsstoffsinnhold i cellene, og beregne dette næringsstoffsinnholdet som funksjon av total mengde næringsstoff som er tilstede. På den måten kan en ta hensyn til at næringsstoffsinnholdet kan variere for forskjellige likevekts-situasjoner.

Balanse mellom eksponensiell veksthastighet μ regulert av næringsstoffsinnhold q i cellene (f.eks. pr. mengde organisk karbon) og et netto næringsstoffsopptak V , regulert av q og ytre næringssaltkonsentrasjon S , kan uttrykkes

$$\mu(q) \cdot q = V(q, S) \quad (80)$$

Dette må kombineres med en massebalanse:

$$S_{tot} = S + C \cdot q \quad (81)$$

hvor

S_{tot} = totalkonsentrasjonen av næringsstoff i vekstmediet, inkludert algecellene.

C = fytoplanktonkonsentrasjon målt som organisk karbon.

Ved å kombinere Droops formel for veksthastighet μ (eller en annen tilsvarende funksjon av næringsstoffinnhold) med V uttrykt som en hyperbolsk funksjon av konsentrasjon S kan vi eliminere S , og få bestemt q som funksjon av S_{tot} og C . Parametrene V_{max} og K_S i opptaksfunksjonen (69) kan eventuelt være funksjoner av q .

Å bruke ligningene (80) og (81) vil i praksis si at vi erstatter en opptaksfunksjon med en fordelingsfunksjon for næringsstoff mellom algepopulasjon og vannfase, nemlig den fordelingen en vil ha ved en dynamisk likevekt. Selv i det enkleste tilfelle, med konstante opptaksparametre, blir imidlertid fordelingsfunksjonen et litt komplisert uttrykk, fordi det innebærer løsning av en annengrads ligning. Siden det uansett er snakk om empiriske forenklinger kan det derfor være bedre å tilpasse en funksjon $q=q(S_{\text{tot}}, C)$ direkte til data.

Den kraftigste forenklingen ville være:

$$q = \min(q_{\text{max}}, S_{\text{tot}}/C) \quad (82)$$

Det innebærer at alt næringsstoff antas å være tatt opp, inntil en øvre grense q_{max} for næringsstoffinnholdet i cellene. Denne øvre grensen kan godt være en funksjon av midlere veksthastighet, lys og temperatur over passende tidsrom.

En annen mulighet kunne være en mer gradvis overgang til metning ettersom S_{tot} øker, f.eks.:

$$q = \frac{q_{\text{max}} S_{\text{tot}}}{(S_{\text{tot}}^{\eta} + C \cdot q_{\text{max}}^{\eta})^{1/\eta}} \xrightarrow[S_{\text{tot}} \rightarrow \infty]{} q_{\text{max}} \quad (83)$$

hvor η er en passende empirisk bestemt koeffisient. Ved å variere η kan en få en mer eller mindre skarp overgang mellom næringsstoffbegrenset og næringsmettet vekst ettersom S_{tot} varierer. Dersom det skjer utekking, kan formelen modifiseres på tilsvarende måte som for Monods vekstfunksjon.

En slik funksjon kunne kalibreres eller kontrolleres mot data fra naturlige forhold. Det som trengs, er data for konsentrasjon av algebiomasse som konsentrasjon av partikulært C, N, P og Si pr. vannvolum, sammen med data for totalkonsentrasjon eller restkonsentrasjon av næringsstoffer. Et problem er at det ofte bare finnes data for partikulært stoff totalt, ikke spesielt for fytoplanktonet. Ved en statistisk analyse av sammenhenger måtte en ta hensyn til om samme tallgrunnlag inngår i flere variable, slik at de ikke er uavhengige.

For å bruke en slik formel i en dynamisk simuleringsmodell må algebiomassen $C(t)$ pr. vannvolum beskrives som funksjon av vekst-prosess og andre omsetningsledd:

$$\frac{dC}{dt} = \mu \cdot C + \dots$$

hvor veksthastigheten μ beregnes som funksjon av q gitt ved en sammenheng som antydet, altså som funksjon av C . Dette innebærer å anta øyeblikkelig næringsstoffopptak opp til en form for likevektsverdi for q , mens produksjon av organisk karbon beskrives som dynamisk prosess.

Formuleringen er her bare satt opp for ett begrensende næringsstoff. Hvis det skal inngå flere potensielt begrensende næringsstoffer i modellen, blir det litt mer komplisert å bruke en slik betraktningsmåte. Det enkleste vil da være å bruke terskelmodellen for vekst, dvs. å bestemme veksthastigheten ut fra det næringsstoffet som er mest begrensende ut fra en isolert vurdering. Det kan da være påkrevet med tilleggsantagelser om hvilket innhold algecellene får av de næringsstoffene som ikke er begrensende, fordi ligninger som (83) bare vil ta sikte på å beskrive en situasjon hvor det angeldende næringsstoffet er vekst-begrensende.

Et mer generelt og enklere alternativ er da kanskje likevel å beskrive opptak som en egen prosess, med et dynamisk forløp, og sette opp differensialligninger for både vekst og opptak i modellen. Det er den løsningen som er valgt for eutrofimodellen.

6.3. Beskrivelse av opptak som egen dynamisk prosess.

Når det skjer endringer over tid, kan Monods vekstfunksjon, og også alternative beskrivelser av likevekt, være utilstrekkelig. Selv om vi går ut fra at vekst- og opptaksrelasjonene gjelder generelt, er de avledede uttrykkene for vekst som funksjon av næringsstoffinnhold i vannet bare gyldig ved dynamisk likevekt. Ved overgangstilstander, hvor opptak og veksthastighet endres over tid, må en skille mellom opptak og vekst som egne prosesser og ta hensyn til at cellenes sammensetning endrer seg med tiden. En kan skille mellom to typer av situasjoner:

- Næringsstilskudd som gjør at algecellene tar opp mer næringsstoff, og etterhvert øker veksthastigheten.
- Ytre næringstilførsel tar slutt. Fortsatt vekst "tynner ut" næringsstoffinnholdet i algene, slik at veksten etterhvert stopper opp (stagnant kultur).

Det er vanskelig å gi noen god beskrivelse av konkurransen mellom arts- eller størrelsesgrupper av fytoplankton uten å se på opptak og vekst som to prosesser, dersom næringsstoffinnholdet i cellene kan variere over tid eller mellom arter. Hvis det er riktig at det skjer både opptak og utlekking, vil forholdet mellom de to komponentene av netto-opptaket influere på konkurransen mellom artene. Utlekking som separat bidrag til nettoresultatet er generelt lettere å ta inn i en prosessbeskrivelse enn i en likevektsbeskrivelse.

Det er gjort endel målinger av selve opptaket som prosess. I noen forsøk ser en på algenes korttidsrespons på tilsetninger av større mengder næringssalter (*perturbasjonsforsøk*). I andre forsøk prøver en å måle *in situ* opptak ved tilsetning av radioaktive eller inaktive isotoper av de aktuelle næringsstoffene, i så små mengder at det ikke virker vesentlig på opptaket. Ved å måle hvordan den tilsatte isotopen (sporstoffet) fjernes fra mediet, eller hvor mye som akkumulerer i algene, kan en dels se direkte hvordan opptaket endres over tid, og dels regne om til totalt opptak, hvis forholdet mellom sporstoff og total-konsentrasjon er kjent. Isotoper kan også være brukt til selve målingen i forbindelse med perturbasjonsforsøk. Nedenfor diskuteses hvordan opptaket kan beskrives som funksjon av varierende påvirkninger og forstyrrelser, ut fra resultater av endel slike undersøkelser.

6.3.1. Næringsopptak ved større tilskudd av næringsstoff

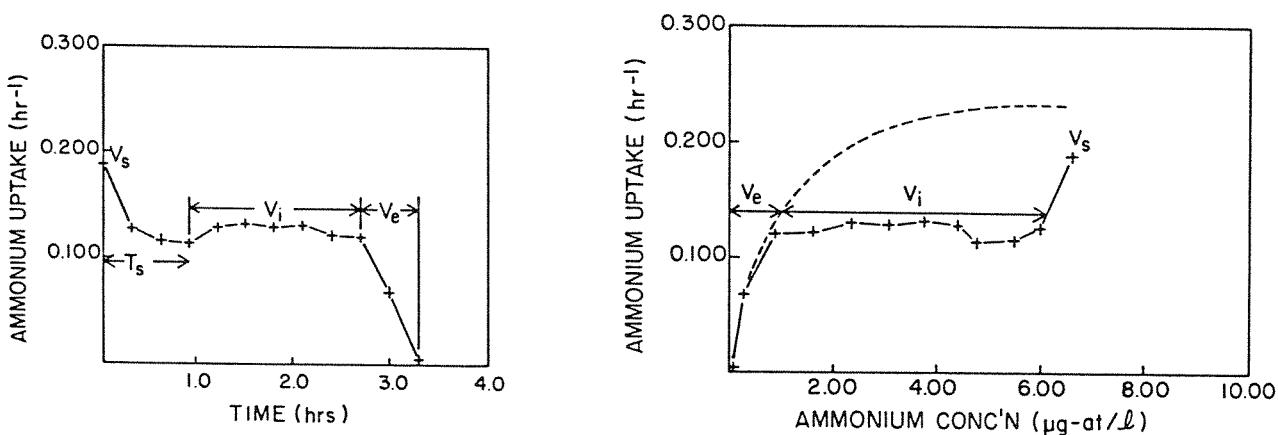
For å undersøke algenes maksimale evne til å ta opp næringsstoff, er det vanlig å måle opptaket etter en plutselig tilsetning av næringssalt til høye konsentrasjoner. Det finnes mye litteratur om hvordan alger reagerer på tilskudd av næringssalt over kortere eller lengre tid. Næringssaltopptak måles ved å følge hvordan restkonsentrasjonen avtar eller næringsstoff-

innholdet i algene øker som funksjon av tid, enten ved kjemisk analyse eller ved å bruke isotoper som sporstoff.

Ved å måle opptak for varierende næringssaltkonsentrasjoner S kan en få grunnlag for å beskrive opptak V som en funksjon av S . Det er da vanlig å bruke ligning (69) på side 100. Ved å måle opptak for celler med ulikt næringssstoff-innhold og ulik veksthastighet, enten fra kjemostatkulturer med varierende fortynningshastighet eller fra batchkulturer med ulik grad av næringsmangel, kan en få frem hvordan opptaket avhenger av næringssstoffinnhold og veksttilstand hos algecellene. En slik variasjon kan beskrives ved å la parametrene V_{\max} og K_S i ligning (69) være funksjoner av cellenes tilstand.

Avhengig av hvordan forsøkene gjøres, kan det være et problem å holde fra hverandre virkningen av varierende næringssaltkonsentrasjoner og ulik tilstand i cellene. Opptaket kan synke over tid både fordi restkonsentrasjonene av næringssalt i vannet synker, og fordi cellene mettes med næringssstoff. Resultatet kan dessuten avhenge av om en måler opptak ved kjemiske analyser av totale konsentrasjoner, eller ved å følge transporten av en isotop tilsatt som sporstoff.

Bl. a. Conway et al. (1976) og Harrison et al. (1989) beskriver hvordan netto opptak varierer over tid når kulturer med mer eller mindre næringssstoffbegrensning tilsettes næringssalt i opptaks-mettende konsentrasjoner, og sammenligner også ulike målemetoder. Dugdale (1977) gir en tilsvarende beskrivelse av variasjonen i opptaket over tid. Beskrivelsene knytter seg særlig til ammonium og silisium. Figur 22 viser et eksempel på et slikt målt forløp, hentet fra Conway et al. (1976) for opptak av ammonium.



Figur 22. Ammoniumopptak hos *Skeletonema costatum* etter tilsettning av ammonium til N-begrenset kjemostatkultur, fra Conway et al. (1976)

Fortynningshastighet i kjemostaten var $D = 0.04 \text{ h}^{-1}$. Opptaket er gitt som spesifikk rate pr. næringssstoffinnhold i cellene. Opptak vist som funksjon av tid til venstre, og til høyre de samme verdiene vist som funksjon av restkonsentrasjon i vannet.

I slike forsøk er det ofte et høyt opptak rett etter tilsettning som varer forholdsvis kort tid, ofte bare noen minutter, eller til og med bare i sekunder. Korttidsopptaket betegnes nedenfor med V_s . Deretter stabiliserer opptaket seg ofte på et langt lavere nivå, vanlig betegnet V_i (internt regulert), som kan holde seg nokså konstant over noen timer. Etterhvert synker opptaket, enten fordi næringstilskuddet brukes opp, eller fordi cellene mettes med næring. Hvis

næringsstilskuddet brukes opp, går opptaket over i en tredje fase hvor det blir avhengig av konsentrasjon mer eller mindre etter en hyperbolsk funksjon (69). Opptaket i denne fasen betegnes ofte V_e (eksternt regulert).

Hvis det i et slikt forløp skjer store endringer av næringsinnholdet i cellene, vil det ha betydning for forløpet om en betrakter opptak pr. biomasse som organisk karbon (V) eller pr. mengde næringsstoff i cellene (v). Siden næringsstoffinnholdet vil øke mer i løpet av forsøket enn veksten som produsert mengde organisk karbon, vil bildet ovenfor antagelig bli klarest basert på V . I begge tilfelle burde data idéelt sett inkludere tall for hvordan basis for beregning av opptaket øker med tid.

Dempningen av korttidsopptaket V_s ned til V_i kan skje før noen vesentlig andel av tilslatt næringssaltmengde er brukt opp, og må da skyldes begrensninger i cellene. Dugdale (1977) antar at opptakskapasiteten er uendret og følger en hyperbolsk opptaksfunksjon $V(S)$, og at dempningen av korttidsopptaket ned til V_i skyldes at opptaksaktiviteten reguleres av cellene, slik at den hyperboliske kurven kuttes for høyere konsentrasjoner. Denne avkuttingen betegnes *shiftdown*, og Dugdale tenker seg at altså at opptaksmekanismen inaktiveres ved tilbake-kobling fra cellene fordi det skjer en intern metning i cellene på kort sikt. En må anta at det videre opptaket begrenses av den indre omsetningen i cellene, hvor opptatt næringsstoff blir inkorporert i cellematerialet i forbindelse med produksjon av cellens ulike bestanddeler (V_i).

Ifølge Harrison et al. (1989) er det ikke alle arter som har forhøyet korttidsopptak, og det er også forskjell mellom næringsstoffene. Det vil ofte være forhøyet opptak av ammonium og fosfat etter store tilsetninger uansett næringsinnhold i cellene (Zehr et al. 1988). Etter tilsetning av silikat eller nitrat uteblir ofte et forhøyet korttidsopptak, og det kan også være en tidsforsinkelse før opptaket kommer igang i sterkt næringsstoffbegrenede celler.

Hvis det videre opptaket følges over tid inntil næringssaltilsetningen i mediet er brukt opp, vil opptaket som nevnt etterhvert bli begrenset av ytre konsentrasjon og synke igjen, inntil det inntrer en ny næringsstoffbegrenset situasjon med lav konsentrasjon og uten netto opptak. Opptaket i den siste fasen i et slikt forsøk (V_e) antas ofte å være en hyperbolsk funksjon av konsentrasjonen som gitt av (69). Ved å måle for flere ulike konsentrasjoner S kan parametrene V_{max} og K_s bestemmes, f.eks. ved lineær-regresjon av $1/V$ mot $1/S$:[§]

$$\frac{1}{V} = \frac{1}{V_{max}} + \frac{K_s}{V_{max}} \cdot \frac{1}{S} \quad (84)$$

Som nevnt mener Dugdale (1977) at det stabile langtidsopptaket V_i er en avkutting av en hyperbolsk funksjon $V(S)$ for opptaksevne. Conway et al. (1976) har som vist i figur 22 data som antyder dette for opptak av ammonium og silikat hos *Skeletonema costatum*. Hvis dette er riktig, må V_i bestemmes som gjennomsnitt for en periode hvor opptaket V er konstant uavhengig av restkonsentrasjon av næringssalt. Finnes ingen slik periode, kan ikke V_i bestemmes pålitelig.

[§] Noen ganger skrives ligningen om, slik at parametrene bestemmes ved regresjon av S/V mot S som forklaringsvariabel. Det kan være en tvilsom fremgangsmåte statistisk, idet konsentrasjonen S både brukes som forklaringsvariabel og inngår iden avhengige variabel. Det vil f.eks. bety at vanlige signifikans-tester ikke er gyldige. Med moderne statistikk-programmer er det også lettere å bruke kurvetilpasning eller ikke-lineær regresjon direkte på (65).

Conway et al. (1976) tenker seg at maksimalt korttidsopptak V_s tilsvarer omrent asymptotisk maksimum for det senere eksternt begrensede opptaket V_e slik det er beskrevet av f.eks. ligning (84). Det er isåfall naturlig å anta at det er samme transportbegrensning som ytrer seg på to forskjellige måter i V_s og V_e , og at korttidsopptaket rett etter næringssalttilsetning også er en hyperbolsk funksjon av ytre konsentrasjoner (Rhee 1973, 1974, 1978).

I noen opptaksforsøk måles opptaket fra tid $t=0$ og til ett eller flere senere tidspunkter. De fleste prøver å måle korttidsopptaket. Det kan imidlertid være et problem å måle over korte nok tidsrom, fordi kortsiktig metning i cellene kan inntra i løpet av få minutter eller sekunder (Harrison et.al 1989). Hvis det måles over for langt tidsrom, risikerer en at metningen i cellene slår ut ulikt for høye og lave næringssalt-tilsetninger. Det kan bidra til å gi fiktive parametre i den hyperbolske opptaksfunksjonen $V(S)$, og også til at opptaksfunksjonen får en annen form. Variasjon i opptak knyttet til endring i cellene kan da bli bakt inn i de kinetiske parametrene K_s og V_{max} , og altså fremtre som en funksjon av endring i S . En vil da vente at tilsynelatende verdi på K_s og V_{max} varierer parallelt som funksjon av næringssstatus (veksthastighet) og inkuberingstid. Næringsstoffinnhold i algecellene kan ha betydning både for korttidsopptaket V_s og det stabile opptaket V_i , og økt inkuberingstid kan bety at en får kortsiktig næringssstoffmetning i cellene ved stadig lavere tilsetningskonsentrasjoner.

Harrison et al. (1989) mener derfor at V_s alltid bør angis med tidsangivelser, og bruker symbolet $V_s^{(t_1-t_2)}$ for opptaket for tidsrommet fra tid t_1 til t_2 etter tilsetning av næringssstoff. Dersom Conway et al. (1976) har rett i at V_s er asymptotisk maksimum for V_e , må det da gjelde V_s rett etter tilsetning, dvs. når $t_2 \rightarrow t_1 \rightarrow 0$.

6.3.2. Overføring av resultater av tilsetningsforsøk til *in situ* opptak

I forsøk hvor opptak måles ved å følge restkonsentrasjonen i løsningen over tid etter en stor tilsetning av næringssalt, er forholdene nokså ulike de situasjoner en ofte har om sommeren i overflatelaget i fjorden, med større eller mindre grad av kronisk mangel på fritt næringssalt. Det er vanlig å anta at den hyperbolske kinetikken som gjelder etter store næringssalt-tilsetninger, også gjelder ved lavere konsentrasjoner nær dynamisk likevekt (se f.eks. Paasche og Kristiansen 1982a, 1982b), dvs. at hyperbolske opptaksrelasjoner bestemt ved slike tilsetningsforsøk brukes til å beregne opptak i naturlige situasjoner som er nærmere likevekt, ut fra målt *in situ* konsentrasjon av næringssalter.

Den beskrivelsene av perturbert opptak som er gitt i forrige underkapittel, gir imidlertid et bilde av et enveis opptak som er underlagt flere begrensninger som gjør seg gjeldende under ulike forhold:

- En grense på transporteffektivitet inn i cellene som begrenser opptaket ved lave ytre konsentrasjoner (V_e).
- En maksimal transportkapasitet som setter en øvre grense på det kortvarige opptaket ved stor næringstilgang (V_s)
- En begrensning på hvor raskt næringssstoff kan inkorporeres i organismen, som gjør at opptaket på lengre sikt "slås av" når det overstiger behovet (V_i).

Dette vil medføre at en ikke uten videre kan benytte opptaksresultater fra tilsetningsforsøk til å beskrive opptakskinetikken ved likevekt. Avkortningen av langtidsopptaket og vanskeligheten ved å måle en "ekte" V_s ved korte nok tidsrom kan gjøre det vanskelig å bestemme

opptakskinetikken presist. For å få resultater som lar seg anvende generelt i en dynamisk modell bør en antagelig tolke resultater fra ulike forsøk, med ulik grad av forstyrrelser av likevekten, og se dem i lys av en dynamisk opptaksmodell som ikke bare opererer med en statisk opptakskinetikk, men tar hensyn til de endringer som skjer både i vekstmediet og i cellene under forsøket.

6.3.3. Næringsopptak som netto resultat av opptak og utlekking

I endel litteratur blir opptaket som nevnt (s. 104ff) sett som en toveis prosess, med et brutto opptak av næringssalt fra mediet kombinert med en utlekking av næringssstoff tilbake til vannfasen, eventuelt etter omdanning til andre kjemiske forbindelser. Det som foran er omtalt som midlertidig metning i cellene ($V_s \rightarrow V_i$) kan forklares både som en nedtrapping av et aktivt opptak og som en økt utlekking fra cellene ettersom de mettes med næringssstoff. Flere kjemostatundersøkelser gir resultater som kan tolkes som at netto opptak i cellene er en balanse mellom et brutto opptak og en utlekking. Noen av disse er omtalt i kap. 6.2.3. Price og Harrison (1988) omtaler flere undersøkelser som tyder på utlekking av både ammonium og aminosyrer fra fytoplankton, og nevner at opptaket kan være en balanse mellom et aktivt opptak og en passiv, diffusiv transport ut fra organismen.

Hvis dette er riktig, kan en ikke uten videre regne om fra opptak etter næringssaltilsetninger og over til opptak i mer dynamisk likevekt med jevne tilførsler, uten å kjenne til hvordan utlekkingen varierer med cellenes tilstand og forhistorie. Opptak langt fra en likevekts-situasjon, f.eks. i startfasen etter en næringssaltilsetning, vil ofte være uttrykk for brutto-opptak, fordi utlekkingen fra cellene ennå ikke har økt. Det målte opptaket vil være avhengig av måletidsrom i forhold til den tiden det tar å innstille ny likevekt. Dette er viktig å ta hensyn til ved tolkning av opptaksmålinger og bruk av opptaksdata i en simuleringsmodell. I etterfølgende avsnitt diskuteres noen undersøkelser som kan si mer om dette.

Tracermålinger av fosforopptak er gjort av Heath (1986), Friebele et al. (1978) og Brown et al. (1978) ved å tilsette radioaktivt ^{32}P -fosfat i så små mengder at det ikke skal forstyrre det totale opptaket, uten annen P-tilsetning. Hensikten med slike forsøk er å måle uforstyrret *in situ* opptak. I disse forsøkene viser det seg at opptak av tracer ikke følger en enkel første ordens kinetikk som gitt av ligning (64). Istedet synker tilsynelatende spesifikk forbruksrate for næringssalt $k=VC/S$ i løpet av 3-10 minutter. Reduksjonen viser et trinnvis forløp, og fortsetter på et lavere nivå, men netto-opptaket av tracer kan stoppe helt opp etter 2-3 timer, som f.eks. vist av Friebele et al. (1978). Hvis det er riktig at tilsetningen av sporstoff i disse forsøkene er uvesentlig for total mengde tilgjengelig næringssalt, kan resultatene bare forklares av at det totale opptaket er en toveis prosess, hvor algecellene har et brutto likevektsopptak av fosfor som er flere ganger større enn det permanente opptaket av næringssstoff som er knyttet til vekst. Det meste av det som tas opp, må da lekke ut igjen, og bare en mindre del blir inkorporert i cellene. Disse forsøkene er nærmere drøftet i kap. 6.4.1.

Det ser altså ut som opptaket nær en likevektssituasjon kan beskrives ved at næringssoffer i første omgang går til interne lagre med gjennomløpstid fra noen minutter til noen timer, og at det ofte bare er en liten del av det som passerer inn i organismen som beholdes, mens resten sirkulerer tilbake til vannet. Det raske netto-opptaket av tracer i starten av forsøket skyldes da at utlekking av tracer først kommer igang ettersom innhold av tracer i det midlertidige lageret øker, og altså er forsinket i forhold til opptaket.

En observert trinnvis reduksjon i opptaksraten over tid kan forklares enten ved en slik toveis prosess i flere trinn, eller ved flere parallelle toveis prosesser med ulik metningstid på de indre lagrene som er involvert.

Når de refererte undersøkelsene tolkes på denne måten, ser det ut til at *in situ* likevektsopptak er mye lavere enn brutto opptak målt over noen minutter. Resultatene i Friebel et al. (1978) kan tyde på likevektsopptaket også kan være mye lavere enn brutto opptak målt som gjennomsnitt over noen timer, men det kan kanskje tenkes at situasjonen i prøven etter et par timers timers inkubering er nokså langt fra *in situ* betingelser, slik at endel av omsetningen stopper opp, og at det er forklaringen på det tilsynelatende lave nivået på opptaket i slutten av forsøkene.

Ved perturbasjonsforsøk, altså når likevekten forstyrres ved en plutselig markert økning av næringssaltkonsentrasjonen, vil den tilnærmede likevekten mellom celler og vekstmedium forstyrres. I en kort periode vil netto-opptaket være omtrent lik brutto opptak, men etterhvert som det midlertidige lageret i cellene fylles opp, øker utlekkingen, og det oppstår en ny foreløpig likevekt med større innhold i det midlertidige lageret i cellene, men hvor netto opptaket synker ned mot hva det var før næringssaltilsetningen. Etterhvert kan også den permanente inkorporeringen av næringssstoff i algepopulasjonen øke i forbindelse med at veksthastigheten øker som følge av bedre næringssstofftilførsel, og det kan medføre at netto opptak øker noe igjen. Slike forløp er observert av bl.a. Harrison et al. (1989) for opptak av ammonium, se kap.6.4.2.4.

Perturbasjonsforsøkene kan også forklares ved at enveis-opptak reguleres etter graden av næringssstoffmetning i cellene, men sett i sammenheng med tracer-forsøkene hvor en prøver å måle *in situ* opptak, ser det ut som det er mest rimelig å se netto-opptaket som sammensatt av et brutto-opptak som i allfall må være en funksjon av konsentrasjonen av næringssalt i mediet, og en utlekking som må antas styrt av innholdet i et midlertidig lager i cellene. Ved dynamisk likevekt, hvor hverken næringssaltkonsentrasjon i mediet eller algecellenes gjennomsnittlige veksthastighet eller næringssstoffinnhold endres over tid, vil netto-opptaket være direkte koblet til biomasseproduksjonen. Ved tilpasning til økt næringssaltilgang vil også økningen av næringssstoffinnholdet i cellene være en del av netto opptaket.

Det må tilføyes at *in situ* forsøkene, som tyder på toveis opptaksprosesser, ikke utelukker at brutto-opptaket også varierer som funksjon av næringssinnhold i cellene. En slik variasjon kan godt være endel av forklaringen på reduksjonen av netto-opptaket over tid i perturbasjonsforsøkene, men skulle bare gjøre seg gjeldende der, og ikke når det gjelder tidsforløp i sporstoffmålinger av uforstyrret opptak. Ved å måle opptaket i kulturer med ulik grad av næringssstoffbegrensning kan en kartlegge hvordan både brutto og netto opptak avhenger av cellenes næringssstoff-innhold og vekst-tilstand. Noen forsøk gir grunnlag for dette.

6.3.4. Beskrivelse av dynamiske forløp - overgangstilstander.

For å beskrive dynamisk likevekt i kjemostatforsøk er det satt opp sammenhenger mellom veksthastighet og næringssstoffinnhold i cellene og mellom opptak og næringssstoffinnhold i mediet og i cellene. Selve likevekten utledes ved at disse sammenhengene brukes til å sette opp differensialligninger for næringssstoffinnhold og for plankton-konsentrasjon og celle-sammensetning, og at det så finnes løsninger som oppfyller likevektskravet $\partial X/\partial t=0$ for de forskjellige størrelsene (se f.eks. Rhee 1980). Implisitt i dette ligger en antagelse om at sammenhengene også gjelder for et dynamisk forløp hvor forholdene endrer seg over tid, ved at f.eks. fortynningshastighet eller konsentrasjoner i vekstmediet endres. Hvis vekst-

hastigheten øker med innholdet av næringsstoff i cellene, vil dårligere næringssaltilgang føre til at veksten avtar, men dette kompenseres delvis av at innholdet av næringsstoff pr. mengde karbon også minsker, slik at nedgangen i fotosyntese ikke blir like stor som nedgangen i næringssaltilførsler. Ved økt næringstilgang vil først opptaket i cellene øke, og deretter øker veksten pga. det økte innhold av næringsstoffer i cellene. Slike omstillinger beskrives ved å integrere differensialligningene i tid.

Det er imidlertid ikke gitt à priori at de modellparametre som er bestemt ut fra forskjellige likevektssituasjoner, som i kjemostater, gjelder underveis ved endringer mellom ulike situasjoner. Dette bør eventuelt kunne verifiseres ved hjelp av batch-forsøk, hvor parallelles analyseres etter forskjellige tidsrom, slik at en får et tidsforløp. Slike batch-forsøk er mye brukt, se. f.eks. Paasche og Kristiansen (1982a), men stort sett bare for å ekstrapolere tilbake til en utgangssituasjon. Ved å utnytte hele tidsforløpet fra slike forsøk til å tilpasse en dynamisk modell, kunne en verifisere opptaks- og vekst-modell både for plutselig tilsetning av næringsstoff, og for tiltagende næringsstoffbegrensning.

Droop (1975), Tett et al. (1975) og Barlow (1979) har vist at teorien for likevekt i allfall i noen tilfelle kan brukes til å beskrive resultater fra batch-forsøk, hvor konsentrasjonene endres med tiden, og for naturlige populasjoner under varierende forhold. Rhee (1980) påpeker at responsen på endringer kan være forskjellig for små og store endringer.

Korttidsopptak ved plutselige næringssalt-tilsetninger, dvs. opptak innenfor de første minuttene, behøver antagelig ikke være med i eutrofimodellen. Det er opptaket på timebasis som kan være aktuelt å ha med.

Droop (1975) har gjort forsøk med alger i kjemostat ved overgang fra likevektssituasjon med høy veksthastighet til stagnant fase etter at gjennomstrømningen var stanset, med kulturer begrenset av P eller vitamin B₁₂. Kulturene tok først opp det meste av begrensende næringsstoffet, og biomassen økte sterkt, samtidig som både næringsstoffsinnhold pr. celle og veksthastighet avtok. Etter ca. 5 døgn kom en stagnant fase hvor netto tilvekst var null eller svakt negativ. Etter ytterligere 2-5 dager begynte konsentrasjonen av næringssalt å øke igjen, og næringsstoffsinnholdet i cellene sank ytterligere noe. Det betyr at algekulturene frigjør næringsstoff igjen.

Droop foreslår en beskrivelse hvor det for det første antas at brutto-opptaket følger en hyperbolsk funksjon, men at det også skjer en konstant utskilling. Dessuten antas det at cellene skiller ut med konstant hastighet et stoff som binder næringsstoff kjemisk og gjør det utilgjengelig. Jo mer det er av det bindende stoffet, jo mindre av næringsstoffsinnholdet i mediet er tilgjengelig for opptak. Modellen er utledet for dynamisk likevekt for å forklare at rest-konsentrasjonen i vekstmediet øker for lave veksthastigheter, noe som bare er påvist for vitamin B₁₂, for fosfat er det ingen klar økning.

Modellen er overført til dynamisk form for å beskrive overgangen til stagnant fase. Den stemmer kvalitativt, men med noen avvik. Den dynamiske modellen synes imidlertid å inneholde en feil, idet konsentrasjonen av det bindende stoffet beregnes av biomasse og veksthastighet som for dynamisk likevekt, istedet for ved en differensialligning (Droops eq.(7)). Det betyr antagelig at modellen "tryller frem" bindingsstoff for raskt, og i noen tilfelle ser det nettopp ut til at konsentrasjonene i mediet øker for raskt. En korrekt modell ville gi et litt annet forløp, men det kvalitative bildet blir det samme.

6.4. Data for opptak av ulike næringsstoffer

6.4.1. Data for opptak av fosfor

Fosfor tas i hovedsak opp fra ortofosfat i vannmassene, men kan også tas opp fra organiske fosforholdige forbindelser. Algeceller kan ta opp fosfor svært raskt etter store P-tilsetninger, men det pågår bare kort tid før det oppstår en indre metning. Endel forsøk med ren tilsetning av radioaktiv tracer tyder på at mye av det som tas opp brutto også lekker ut igjen, og at bare endel av opptaket er permanent og knyttet til vekst. Nedenfor omtales endel forsøk som er beskrevet i litteraturen.

6.4.1.1. Opptak som funksjon av cellestatus i kjemostatkulturer (Rhee 1973, 1974)

Rhee (1973) målte fosfatopptak i fosfatbegrensede kjemostat-kulturer av *Scenedesmus* sp. dyrket under lysstyrke $94 \text{ } \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (5 klux) i 12:12 timers lys:mørke-syklus og ved temperatur 20°C . Opptaket ble målt ved å overføre mindre volumer fra kjemostatene til fosfatkonsentrasjoner på mellom 0.1 og $1 \mu\text{M}$, tilsatt radioaktiv tracer ^{32}P . Opptaket ble målt mellom 5 og 10 minutter etter tilsetning, så det er usikkert om resultatene er mest representative for brutto- eller netto-opptak, kfr. resultatene til Brown et al. (1978). De kan derfor betraktes som en nedre grense for brutto opptak. Kjemostatene hadde fortynningshastigheter D fra 0.35 til 0.9 d^{-1} , mens asymptotisk maksimum for fosfatbegrenset veksthastighet var ca. 1.35 d^{-1} . Opptaket $V(S)$ ved gitt veksthastighet ($\mu=D$) viser seg å kunne beskrives godt ved Michaelis-Menten kinetikk som gitt av (69). Konstantene V_{\max} og K_S i den hyperbolske opptaksfunksjon ble bestemt ved lineær-regresjon av $1/V$ mot $1/S$, separat for hver veksthastighet:

$$\frac{1}{V} = \frac{1}{V_{\max}} + \frac{K_S}{V_{\max}} \cdot \frac{1}{S} \quad (85)$$

Dette gir som resultat at $K_S=0.6 \text{ } \mu\text{M}$, konstant for alle veksthastigheter (Rhee bruker betegnelsen K_m på halvmetningskonstanten), mens maksimalt opptak V_{\max} avtar med økende veksthastighet, dvs. med økende celleinnhold av fosfor, omtrent som

$$\frac{1}{V_{\max}} = 12.5 \cdot (1 + \mu) \quad (V \text{ som } 10^{-9} \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}, \mu \text{ som } \text{d}^{-1}) \quad (86)$$

For å anslå opptaket pr. mengde organisk karbon kan vi kombinere dette med data fra Rhee (1978), hvor netto C-fiksering hos *Scenedesmus* sp. ved P-begrenset vekst med $\mu=0.59 \text{ d}^{-1}$ er beregnet til $13.5 \cdot 10^{-6} \text{ } \mu\text{g C} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, dvs. at vi kan regne tilbake til et C-innhold på $23 \cdot 10^{-6} \text{ } \mu\text{g}$ eller $1.9 \cdot 10^{-6} \text{ } \mu\text{mol}$ pr. celle. Maksimalt opptak V_{\max} for denne veksthastigheten er nokså nær $0.05 \cdot 10^{-9} \text{ } \mu\text{mol P} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, eller $2.25 \cdot 10^{-6} \text{ } \mu\text{g P} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, og spesifikt opptak pr. mengde karbon ved denne veksthastigheten kan da anslås til:

$$\begin{aligned} V_{\max} &\equiv 0.1 \text{ gP} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} \\ &\equiv 0.038 \text{ molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} \end{aligned}$$

Det er ikke gitt data som gjør det mulig å anslå variasjon i C-innhold pr. celle med veksthastighet ved P-begrenset vekst, så tilsvarende verdier kan ikke beregnes for andre veksthastigheter.

Rhee (1974) har sett på fosforopptak ved N-begrenset vekst for *Scenedesmus* sp. med kontinuerlig lysstyrke $94 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (5 klux) og temperatur 20°C . Total fosforkonsentrasjon etter tilsetning var da $10 \mu\text{M}$, og maksimalt 50 % ble tatt opp i løpet av opptaksforsøket, slik at mediet antagelig var mettet med fosfat under hele opptaket. Maksimalt opptak V_{\max} må derfor være lik faktisk opptak $\mu \cdot q$, hvor q nå står for celleinnholdet av fosfor. Imidlertid er det nå netto opptak, ikke brutto, som måles. Innholdet av P pr. celle ved N-begrenset vekst er omtrent konstant rundt $110 \cdot 10^{-10} \mu\text{mol}$ pr. celle for alle veksthastigheter fra 0.2 til 1.0 d^{-1} , og det må bety at maksimalt netto opptak av P pr. celle her øker lineært med veksthastigheten. Ved høy veksthastighet (1.2 d^{-1}) ved svak N-begrensning kan maksimalt netto P-opptak V_{\max} anslås til omtrent $13 \cdot 10^{-9} \mu\text{molP} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. Data i Rhee (1978) viser at C-innholdet er omtrent $1.2 \cdot 10^{-6} \mu\text{mol C}$ pr. celle ved N-begrensning, uavhengig av veksthastighet. Netto-opptak pr. mengde karbon kan da beregnes til $0.011 \text{ molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ for svak N-begrensning.

Til sammenligning blir nedre grense for brutto opptak ved svak P-begrensning, beregnet ut fra (86) med en høy veksthastighet 1.2 d^{-1} , $0.036 \cdot 10^{-9} \mu\text{mol P} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{celle}^{-1}$, eller $50 \cdot 10^{-9} \mu\text{molP} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, altså 4 ganger høyere enn ved svak N-begrensning. Hvis vi antar at C-innholdet pr. celle er likt ved høy veksthastighet enten det er svak N-begrensning eller P-begrensning, vil dette forholdet også gjelde opptak pr. mengde karbon. Hvis vi alternativt antar at C-innholdet pr. celle er uavhengig av veksthastighet ved P-begrensning, altså konstant $1.9 \cdot 10^{-6} \mu\text{mol}$ pr. celle, vil nedre grense for brutto-opptaket ved svak P-begrensning være $0.026 \text{ molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. Det er litt over 2.5 ganger netto-opptaket ved svak N-begrensning.

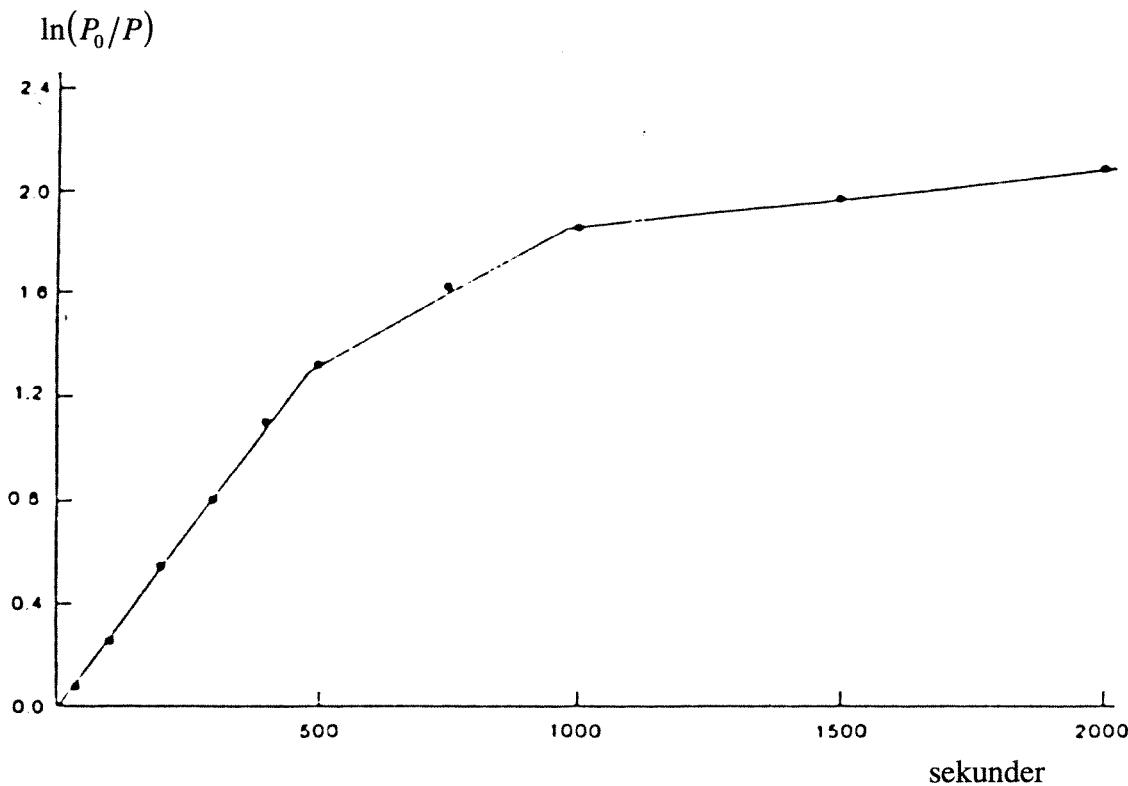
Som en sammenfatning av disse resultatene kan maksimalt P-opptak ved store næringssaltkonsentrasjoner forklares som nettoresultatet av et brutto opptak og en utlekking, hvor brutto-opptaket godt kan være samme funksjon av fosforinnhold q_P i cellene både ved P-begrensning og ved relativt P-overskudd, og avta med økende innhold av P i cellene. Utlekkingen kan en tenke seg øker sterkt ved overskudd av P i cellene i forhold til behovet, altså spesielt ved N-begrenset vekst, slik at netto opptak av fosfor da reguleres av veksthastigheten.

6.4.1.2. Korttidsmåling av *in situ* opptak fra fosfat i naturlig ferskvannsplankton - utskilling av fosfat fra fosformonoestere (Heath 1986).

Heath (1986) har undersøkt *in situ* opptak av fosfat i seston (partiklene), og utskilling av fosfat fra organisk løst fosfor ("phosphomonoesters", PME), i 5 forskjellige ferskvannslokaliteter av ulik type.

Heath målte fosfat-opptak ved å tilsette sporkonsentrasjoner ($2 \cdot 10^{-6} \mu\text{M}$) [§] av radioaktivt ^{32}P , ubetydelig i forhold til selv en liten del av innholdet av oppløst reaktivt fosfor i løsningen fra før ($0.02-0.4 \mu\text{M}$) til naturlige vannprøver. Opptak ble fulgt som funksjon av tid i 15-30 minutter ved å måle radioaktivitet i partikulært materiale filtrert fra mindre volumer tatt ut av prøven med korte mellomrom. Heath bruker symbolet P for å angi restkonsentrasjon av fosfat i mediet, med P_0 som startverdi. Resultatene er redevist ved å plotte $\ln(P_0/P)$ mot t , det gir en kurve hvor spesifikt opptak k pr. gjenværende mengde næringssalt kan leses av som helning på kurven, kfr. side 100 (der ble S brukt generelt til å betegne næringssaltkonsentrasjon i mediet). Et eksempel er vist i figur 23.

[§] Tilsatt $4 \cdot 10^4 \text{Bq} = 1 \mu\text{Ci}$ "carrier-free ^{32}P -orthophosphate".



Figur 23. Opptak av radioaktivt fosfat som funksjon av tid i ferskvann, East Twin Lake 16 august 1984. Fra Heath (1986).

Opptaket av ^{32}P i de første 3-8 minutter oppfører seg som en enkel førsteordens prosess med konstant k . I løpet denne tiden blir mellom 20 og 80 % av tilsett radioaktiv tracer tatt opp av sestonet. Deretter bremses opptaket, dvs. k ser ut til å minske med tiden. Plott av $\ln(P_0/P)$ mot tid viser at det skjer en mer eller mindre trinnvis reduksjon i effektiv k , i ett eller to trinn. Heath antar dette skyldes at opptaket er sammensatt av minst to forskjellige prosesser; et raskt opptak til et P-lager som mettes etter 3-8 minutter, og et langsommere opptak, hvor netto-opptaket foregår i lengre tid før det inntrer likevekt. På basis av dette velger han å bruke initiell (maksimal) k -verdi multiplisert med konsentrasjon av reaktivt løst fosfor (SRP, "soluble reactive phosphorus") som mål på total opptak, og setter det lik systemets P-behov.

Imidlertid er det bare tilsett ubetydelige mengder tracer i forhold til innholdet av oppløst reaktivt fosfor i løsningen fra før ($0.02\text{-}0.4 \mu\text{M}$). Hvis det ikke har kommet inn andre forstyrrende forhold, skulle derfor prøvene være noenlunde i dynamisk likevekt, slik de var på forhånd. Det tilsier at totalopptaket ikke endrer seg mye over tid, og isåfall kan en oppdeling i flere opptaksprosesser ikke forklare forsøksresultatet. Uansett hvor mange ulike enveis prosesser det er, enten de virker parallel, i serie eller i et nettverk, så vil opptaksraten k for tracer ^{32}P være konstant over tid sålenge totalopptaket ikke endrer seg.

Med konstant totalopptak kan nedgangen i netto opptaksrate for ^{32}P med tiden bare forklares av toveis-opptak, dvs. at netto opptak er en balanse mellom et brutto opptak, drevet av ytre konsentrasjon, og en utelekking, drevet av hvor mye som er tatt opp. Da vil selv en enkelt opptaksprosess være nok til å gi utfloating av ^{32}P -opptaket over tid. Hvis vi f.eks antar en utelekking proporsjonal med opptatt mengde, med koeffisient u , vil vi få:

$$\frac{dP}{dt} = -k \cdot P + u \cdot (P_0 - P) \quad (87)$$

Denne ligningen har løsningen

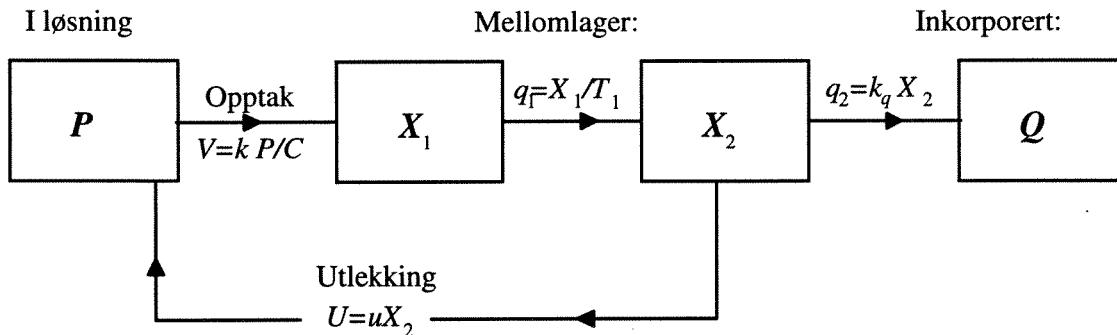
$$P = \frac{P_0}{k+u} [u + k \cdot e^{-(k+u)t}] \rightarrow P_0 \frac{u}{k+u} \text{ for } t \rightarrow \infty \quad (88)$$

Her vil $\ln(P_0/P)$ øke med tiden for små t , med gradvis utflating mot en konstant verdi for store t . Det er altså slik at selv flere enveis prosesser ikke kan forklare utflatingen, mens en enkelt toveis prosess kan gi rask utflating av traceropptak i en uforstyrret dynamisk likevekt. De eneste alternativerne forklaringene er at opptaket forstyrres av andre ting i løpet av måleperioden, eller at mengden tilgjengelig fosfor er vesentlig lavere enn den mengden ^{32}P som ble tilsatt i tracer-forsøket, dvs. $<<10^{-6} \mu\text{M}$, dvs. at det meste av reaktivt løst fosfor er utilgjengelig. I det siste tilfelle kan tilsatt mengde fosfor gi et kortvarig enveis opptak, men da må det lageret som mettes være så lite at det er helst uvesentlig for algenes næringsstoffinnhold, og det er uansett ikke naturlig *in situ* opptak som måles.

Den enkle toveis opptaksmodellen som er skissert ovenfor gir en mer gradvis utflating sammenlignet med det markerte trinnvise forløpet i resultatene til Heath. Det er heller ingen tegn til at P går mot en konstant verdi innenfor det observerte tidsrommet, istedet fortsetter $\ln(P_0/P)$ å øke lineært i siste del av forsøket, bare langsommere. Forsøksresultatene til Heath kan imidlertid beskrives ganske godt av en litt mer kompleks modell, hvor opptak skjer i en prosess som er en kjede av flere trinn. Vi kan tenke oss at næringssaltet i de to første trinn passerer to mellomlagre, og at det permanente opptaket knyttet til vekst skjer fra det siste av disse lagrene, og styres av hvor mye som finnes her, mens det også lekker tilbake til vannet fra det siste mellomlageret. Modellen kan skisseres som vist i figur 24 for opptaket pr. enhet fytoplankton (C).

Her er P , X_1 og X_2 innholdet av radioaktiv tracer henholdsvis i mediet og i mellomlagrene i cellene, Q er den tracermengden som er "permanent" inkorporert i organismene, mens k , k_q og u er rater (tid $^{-1}$) for opptak og utlekking, og T_1 er oppholdstid i mellomlager X_1 . Det forutsettes her at opptaket ikke følges over så lang tid at frigjøring av tracer fra inkorporert næringsstoff pga. respirasjon gjør seg gjeldende.

For opptak av tracer i dynamisk likevekt vil transportene pr. definisjon være 1.ordens prosesser som her. Hvis samme modell skal brukes for å beskrive totalt opptak i et perturbasjonsforsøk hvor det tilsettes vesentlige mengder, må den reelle opptakskinetikken brukes istedet.



Figur 24. Prinsippskisse av opptaksmodell med mellomlagre og utlekking

Opptaket etter en slik modell kan nettopp gi det bildet Heath har funnet. Hvis $u \gg k_q$ vil fosfor i hovedsak bli sirkulert gjennom P , X_1 og X_2 , og bare en mindre del gå videre til Q . Det betyr at $\ln(P_0/P)$ vil øke raskt i begynnelsen, som $a+k\cdot t$, sålenge X_2 er liten. Når mellomlagrene er mettet med tracer vil $V=q_2+U$, og netto opptak av tracer blir q_2 . Sålenge Q er liten vil $\ln(P_0/P)$ fortsatt øke lineært med tid, men langsommere, som $b+k_{eff}t$, hvor $k_{eff}=k/(1+u/k_q)$. Mellom-lageret X_1 gir en tidsforsinkelse på utelekkingen, som stemmer med at spesifikt opptak av tracer k holder seg konstant i de første minutene. Noen forsøk med en numerisk modell tyder på at det må være tidsforsinkelse på utelekkingen for å få tilstrekkelig brå overgang mellom fasene, dvs. at lageret X_1 i virkeligheten representerer en kjede med flere ledd. En utelekking fra flere ledd med ulik omløpstid kan forklare nedgang over flere trinn.

Det kan selvsagt finnes flere parallelle opptaksprosesser, enten knyttet til forskjeller mellom arter eller kloner (Tarapchek og Herche 1986), eller ved at en art har flere opptaksmekanismer som virker parallelt (Brown og Harris 1978), men det må i såfall være toveis prosesser med opptak og utelekking for å kunne gi utflating av traceropptak, dersom totalopptaket ikke endres over tid.

Kurvene til Heath tyder derfor på at brutto opptak, målt ved initiell opptaksrate for tracer, kan være mye større enn netto opptak, dvs. P-behovet, i dynamisk likevekt. Opptaksraten synker i løpet av 15-30 minutter til mellom 5 og 70 % av initiell verdi. Det må bety at brutto opptak overstiger netto opptak med minst 2000 % til 50 %, og at utelekkingen derfor minst utgjør fra 95 til 30 % av brutto opptak, varierende for de forskjellige vannprøvene.

Dette bekreftes av grenseverdier for spesifikt opptak v pr. mengde partikulært P, som ut fra initiell opptaksrate og av de data Heath gir for fosfor-innholdet i ulike fraksjoner i de observerte vannforekomstene kan beregnes slik (*SRP: soluble reactive phosphorus, SUP: soluble unreactive phosphorus*):

$$\frac{k \cdot SRP}{TotP} \leq v \leq \frac{k \cdot SRP}{TotP - SRP - SUP} \quad (89)$$

Resultatet er vist i tabell 14. I 50 % av tilfellene er anslått nedre grense for spesifikt P-opptak pr. partikulært P $> 10 \text{ d}^{-1}$, dvs. langt over det en kan tenke seg for netto opptak i dynamisk likevekt ved vanlige veksthastigheter for fytoplankton. En forklaring kunne være at *SRP* overestimerer mengden tilgjengelig næringssalt, men ifølge Heath er *SRP* ofte et godt mål på tilgjengelig mengde fosfor, og da må forklaringen på det raske initielle ^{32}P -opptaket og den raske utflatingen ligge i toveis opptaksprosess, enten det er diffusiv utveksling, adsorbsjon til partikler, eller virkelig aktivt opptak i fytoplankton-cellér.

Den skisserte toveis opptaksmodellen inneholder forsåvidt en form for begrenset tilgjengelighet: Fosfat vil bare være tilgjengelig ned til en viss terskelkonsentrasjon, hvor utelekkingen blir like stor som opptaket. Det er imidlertid ikke lenger nødvendig å anta at fosforet finnes i en spesiell utilgjengelig form. Som tidligere nevnt (side 104) er det å innføre en restkonsentrasjon ved null opptak ekvivalent med å subtrahere et konstant opptak fra en hyperbolsk opptaksfunksjon. De to tilfellene med omtrent full utflating av opptaket antyder terskel-konsentrasjoner på 0.09 og 0.06 μM .

I de to tilfellene der forsøkene følges frem til omtrent full stopp i netto-opptak, blir det bare 10 % av tilsatt tracer igjen i løsningen. Dette kan tas som et grovt mål på fordelingen mellom oppløst og organisk, løst bundet fosfor (X_1+X_2). Det er mulig at det er en oversvingning, og at restkonsentrasjon i likevekt ligger litt høyere. I begge tilfellene utgjør oppløst reaktivt fosfor ca. 8 % av TotP, og 10-12 % av TotP-SUP dersom det meste av SRP er biologisk tilgjengelig.

Ut fra den skisserte modellen tyder dette på at det meste av det partikulære fosforet deltar i en rask sirkulasjon, og finnes i X_1 og X_2 , mens bare en mindre del finnes i Q .

I de andre forsøkene ble 45-75 % av tilsatt tracer tatt opp i løpet av forsøket, men da ble opptaksraten bare reduserte med en faktor 0.7-0.3. Det kan skyldes lengre tidskonstanter for metning av de involverte prosessene, eller mindre forskjell mellom brutto og netto opptak.

**Tabell 14. Initiert *in situ* opptak av P i ferskvann, fra radioisotop-målinger.
Data fra Heath (1986), tabell 1 og 2, omregnet til μM .**

Sted:	Data fra Heath (1986)				Beregnet spesifikt opptak v pr. mengde partikulært P (d^{-1})		
	Dato:	TotP (μM)	SUP (μM)	SRP (μM)	Opptak V ($\text{nM}\cdot\text{min}^{-1}$)	Nedre grense: $V\cdot24\cdot60/\text{TotP}$	Øvre grense: $V\cdot24\cdot60/(TotP-SUP-SRP)$
Old Woman Creek							
17. juli	10.68	0.68	0.36	2.09	0.28	0.31	
31. juli	11.68	1.16	0.41	3.24	0.40	0.46	
6. sept.	8.36	0.48	0.05	2.11	0.36	0.39	
Clarks Hill Lake							
19. juli	0.99	0.52	0.1	8.55	12.4	33	
8. aug.	2.13	0.5	0.06	4.68	3.2	4.3	
Triangle Bog Lake							
7. aug.	1.22	0.27	0.09	88.12	104	147	
25. sept.	0.99	0.2	0.46	194.94	283	850	
East Twin Lake							
26. juli	1.03	0.9	0.17	18.97	26.5		
16. aug.	0.74	0.25	0.06	9.55	18.6	32	
Russel Reservoir							
19. juli	0.57	0.36	0.12	11.09	28.0	177	
8. aug	0.44	0.48	0.02	1.45	4.7		

Heath har undersøkt frigjøring av fosfat fra PME (ved hjelp av fosfatase-enzym) og konkluderer med at det antagelig er uviktig i fosforbudsjettet, fordi det er <1 % av totalt brutto fosforopptak. Det kan likevel ha betydning sammenlignet med netto opptak, dersom betraktningene foran er holdbare. Dessuten ser fosfatase-aktiviteten ut til å være bestemt på basis av måleintervaller på 30-60 minutter, og er derfor kanskje ikke sammenlignbart med det initielle opptak av ortofosfat.

6.4.1.3. Tracer-forsøk, måling av *in situ* opptak av ortofosfat i marint plankton - metning av opptak, fordeling på størrelsesfraksjoner (Friebel et al. 1978).

Friebel et al. (1978) har målt *in situ* opptak av ortofosfat i Chesapeake Bay, fordelt på ulike størrelsesfraksjoner av celler, også ved hjelp av radioaktiv tracer, men over lengre tid enn Heath (1986). De har også sett på fordelingen av tracer på ulike komponenter i cellene. I deres forsøk ser det ut til at 20-30 % av tilsatt tracer ble tatt opp raskt i løpet av ca. 10 minutter. I denne perioden ble det meste tatt opp som lettloselige forbindelser. Ytterligere 30-40 % ble tatt opp over de neste to timer, med en tilsynelatende konstant, men lavere spesifikk opptaks-

rate k pr. restkonsentrasjon av tracer i mediet. Ca. 75 % av opptaket ble i denne perioden inkorporert i tungtløselige forbindelser. Opptaket den første timen ser ut til å kunne gi omtrent samme bilde som kurvene til Heath (1986), og tyder på at den skisserte opptaksmodell (side 118) med utekking vil kunne beskrive også disse forsøkene. Fordelingen av opptaket på lett løselige og tungtløselige forbindelser stemmer forsåvidt med forestillingen om en flerleddet opptaksprosess, dersom de lett løselige komponentene er et mellomprodukt, et ledd i inkorporering i tungtløselige forbindelser. Alternativt kan de representere forskjellige toveis prosesser som foregår parallelt, men med forskjellige oppholdstid i organismen.

Etter to timer stopper netto-opptaket helt, og etter totalt 5 timer er det fortsatt 40 % av tilsatt mengde tracer igjen i løsningen. Det ser faktisk ut som andel av tracer i løsning øker litt igjen. Numeriske simuleringer med den modellen som er skissert tidligere viser at det faktisk kan skje slike oversvingninger. Forsøket er gjort om høsten, med minskende fosfatkonsentrasjoner etter en sommer-oppblomstring, og minskende mengder fytoplankton og bakterier. Det kan derfor ha vært lav veksthastighet.

Det er angitt å være $4 \mu\text{gP/l} = 0.13 \mu\text{M}$ løst reaktivt fosfor (SRP) i det vannet som ble brukt til forsøkene. Hvis alt dette er på tilgjengelig form, og representerer terskelkonsentrasjon i likevekt, skulle fordelingen av tracer ved slutten av forsøket tilsi at X_2 utgjør ca. $6 \mu\text{gP/l}$, med referanse til den skisserte modellen i forrige underkapittel. Totalt er det ca. $40 \mu\text{gP/l}$ partikulært fosfor i vannet, slik at bare en mindre del partikulært fosfor ser ut til å inngå i de fraksjoner som sirkulerer på få timer eller raskere. Ut fra Droops vekstmodell for μ som funksjon av næringsstoffinnhold i cellene kan dette stemme med at veksthastigheten er lav. Opptaksforløpet tyder på at det som sirkulerer er fordelt omtrent likt mellom lett løselige forbindelser, med omløpstid for fosfor på ca. 10 minutter, og tungt løselige forbindelser, med omløpstider på noen timer. Det ser ut til at hoveddelen av partikulært fosfor ikke inngår i sirkulasjonen i løpet av måleperioden. Siden biomassen var synkende, kan det tenkes at mye av partikulært P er i dødt eller inaktivt organisk materiale, det ville isåfall bringe forholdet mer i harmoni med data i Heath (1986) for den aktive delen av biomassen, med en større del av P i fraksjoner som sirkuleres.

Oppdeling i størrelsesfraksjoner ved filtrering av prøvene før analyse viser at nanoplankton ($0.45\text{-}5 \mu\text{m}$) står for 93 % prosent av totalt brutto opptak etter 3 timer, selv om de bare utgjør 20 % av biomassevolum, mens celler $> 5 \mu\text{m}$ bare har tatt opp ca. 7 % av totalt opptak.¹

Det ser altså ut til at nanoplankton har et spesifikt opptak som er ca. 50 ganger høyere pr. volum enn de større artene. Friebele et al. har også sett på opptak for enkelt-cellér ved hjelp av radiografi. Dette bekreftet at små celler har større brutto P-opptak enn store, både pr. volum og per areal. Opptak/overflate varierer med en faktor 8, mens opptak/volum varierer med en faktor 60 for de artene Friebele et al. har registrert (arealer fra 50 til $2000 \mu\text{m}^2$, volumer fra 30 til $10^4 \mu\text{m}^3$).

Tabell 15 viser anslag for spesifikt opptak for to ulike størrelsesfraksjoner. Anslaget er basert at partikulært fosfor er fordelt forholdsvisig etter biomassevolumet, og at alt oppløst reaktivt fosfor er tilgjengelig.

¹ Friebele et al. angir hhv. 98 og 2%, men det er basert på opptaksrate den første timen for nanoplankton, og midlet over 5 timer for fraksjon $> 5 \mu\text{m}$

Tabell 15. Spesifikt fosfor-opptak for to ulike størrelsesfraksjoner av plankton, anslått på basis av Friebele et al. (1978).

Størrelses-fraksjon:	Tidsrom:		Opptak av fosfor ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	Partikulært fosfor ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	Omtrentlig nedre grense for spesifikt opptak	
	fra start:	(timer)			(h^{-1})	(d^{-1})
0.45-5 μm	0 - 10 min.	0.2	0.9	8.0	0.7	16.2
	10 min. - 2 timer	1.8	1.3	8.0	0.09	2.2
>5 μm	0 - 3 timer	3.0	0.16	32	0.0017	0.04

Friebele et al. spør hvorfor de store artene eksisterer i så store mengder, hvis de små har så mye mer effektivt næringsstoffopptak. Som en mulig forklaring nevner de at det kan være tilstrekkelig næringssaltkonsentrasjoner og små populasjoner, slik at det ikke er konkurranse om næringssalter.

En annen mulighet ut fra tallene ovenfor er at små arter har større brutto opptak, men også større utlekking, slik at forskjell i netto opptak, som er grunnlaget for vekst, ikke er så stort. Isåfall vil brutto korttidsopptak, både fra tracer og perturbasjonsforsøk, gi et falskt bilde av konkurransesforholdet mellom artene. Høyt brutto-opptak vil gi fordeler ved fluktuerende, små tilførsler av næring, men ikke nødvendigvis for større pulser av næringstilførsler. En art med høyt brutto opptak vil ta opp det meste i første omgang, men hvis denne arten også har stor utlekking, dvs. rask sirkulering av næringsstoff, så kan andre arter som har lavere utlekking og mer enveis opptak likevel eroøre en god del av P-lageret i løpet av den tiden det tar å utnytte det til økt vekst. Det kan også tenkes at små arter har et høyere krav til P-innhold enn større arter. Sakshaug og Olsen (1986) viser resultater for to forskjellige arter, hvor en art hadde et mye høyere relativt opptak v , men også høyere krav til P-innhold i cellene ved gitt vekst-hastighet i forhold til maksimal vekst.

Det er også kjent at større arter "spiser" mindre arter, og derved tar opp P indirekte, det kan kanskje også være en forklaring her. Friebele et al.'s data viser at det ikke er noe ^{32}P -opptak i fraksjonen $>5 \mu\text{m}$ i begynnelsen, mens konsentrasjonen i løsning er størst. Denne fraksjonen begynner først å ta opp tracer etter ca. en time, og oppnår maksimal opptakshastighet to timer etter tilsetning, samtidig med at ^{32}P -innholdet i den minste fraksjonen når et maksimum, og totalopptaket av ^{32}P flater ut. Radiografidata for én større art, som utgjør ca. 5 % av biomasse-volumet, viser derimot ikke noen slik forsinkelse, så dette er ikke entydig.

6.4.1.4. Fosfat-opptak i naturlig innsjøplankton ved store tilsetninger - fordeling på størrelsesfraksjoner. (Lehman og Sandgren 1982).

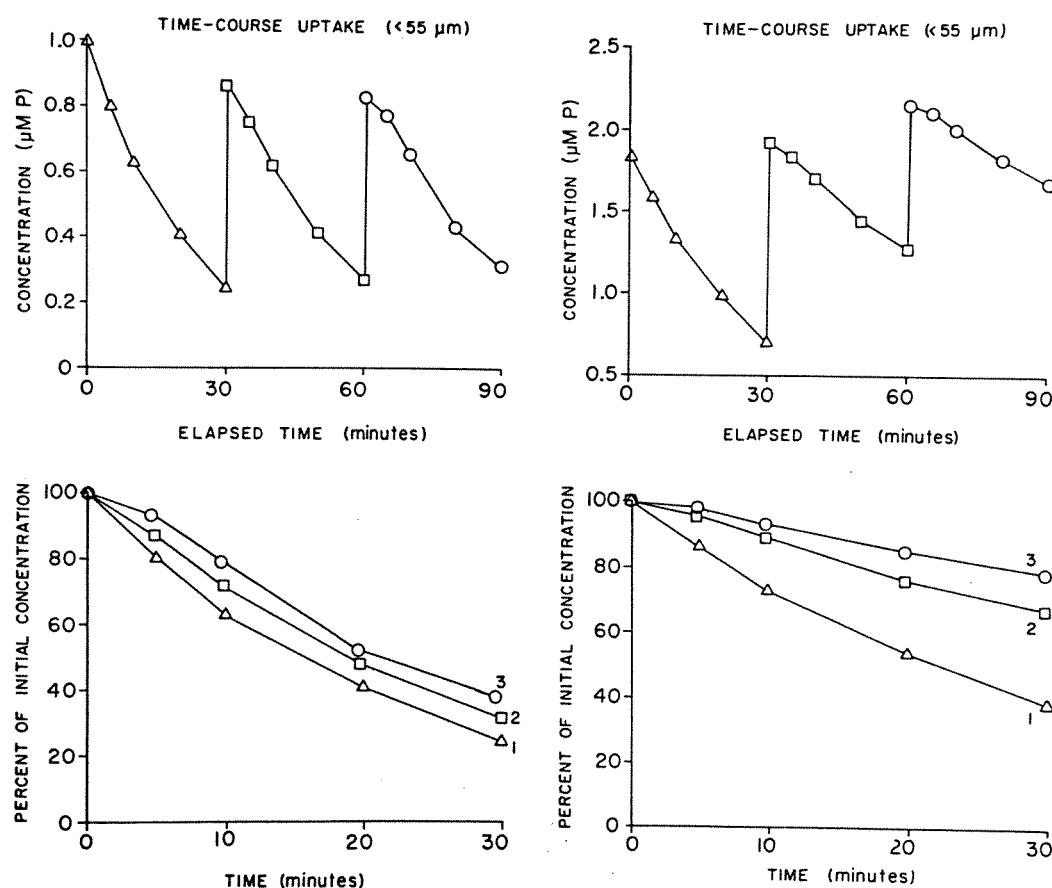
Lehman og Sandgren (1982) har studert opptak av fosfor i naturlig fytoplankton i Third Sister Lake, Michigan i USA, ved å tilsette fosfor og nitrogen til naturlige vannmasser. I to innledende *in situ* forsøk ble fosfat og ammonium tilsatt avgrensede 600 liters volumer, og opptak og vekst fulgt over perioder på henholdsvis 11 og 6 dager. I disse forsøkene endret biomassen seg med en faktor 20, og artssammensetningen forandret seg sterkt gjennom forsøksperioden, så det er ikke så lett å trekke ut informasjon om opptaket som egen prosess av disse forsøkene. Lehman og Sandgren gjorde imidlertid også direkte opptaksforsøk med fosfor. Det ble gjort både enkle tilsetningsforsøk og forsøk med sekvenser av repeterete tilsetninger til en prøve.

I ett forsøk ble det målt hvordan 2 μM tilsatt ortofosfat ble tatt opp av forskjellige størrelsesfraksjoner. Totalt ble 75 % av tilsatt fosfat tatt opp i løpet av 2 timer, og partikulært P-innhold

økte med en faktor 5 (fra 0.4 til 1.9 μM). Opptaket den første halvtimen gir et spesifikt opptak pr. mengde fosfor i cellene på ca. 80 d^{-1} . Det ble også målt hvordan opptaket fordelt seg på ulike størrelsesgrupper av plankton. 85 % av fosfatet ble tatt opp av størrelsesfraksjonen 0.45-5 μm , men denne fraksjonen var helt dominerende ved begynnelsen av forsøket målt som partikulært fosfor, og det kan faktisk se ut som de større artene økte sitt P-innhold mer enn den minste fraksjonen i løpet av denne tiden (figur 2 i Lehman og Sandgren 1982).

I to andre forsøk, som ble utført med en ukes mellomrom, ble fosfat tilsat i ulike konsentrasjoner fra 0.3 til 4 μM , og opptaket fulgt over tid, også nå med oppdeling i ulike størrelsesfraksjoner (tabell 3 i Lehman og Sandgren). Opptaket de første 5 minuttene kan beskrives ved den hyperboliske funksjonen av konsentrasjonen som er gitt i (69), side 100, med V_{\max} fra 2.3 til 23.1 $\text{nmol P}\cdot\mu\text{gChl}_a^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, avhengig av tidspunkt og hvilken størrelsesfraksjon det er målt på. Halvmetningskonsentrasjonene K_s varierer fra 0.3 til 0.8 $\mu\text{M P}$, men med store statistiske usikkerheter i estimatene, og det er ikke signifikant forskjell mellom størrelsesfraksjonene.

Opptaket synker over tid. Ved store tilsetninger skyldes nedgangen tydeligvis metning i cellene, fordi nedgangen er sterkere enn konsentrasjonen skulle tilsi ut fra hyperbolisk opptaksfunksjon, og etter 30 minutter er netto-opptaket halvert for store tilsetninger. For små tilsetninger ser det ut til at nedgangen skyldes at restkonsentrasjonen av fosfat synker, idet opptak som funksjon av restkonsentrasjon følger den hyperboliske kurven som kan utledes av initielt opptak for ulike tilsetningsmengder.



Figur 25. Forsøk med gjentatt tilsetning av fosfat til naturlig innsjøplankton. Fra Lehman og Sandgren (1982).

Til venstre: tilsetninger til 1.0 $\mu\text{M P}$. Til høyre: Tilsetninger til 2.0 $\mu\text{M P}$.

I en tredje serie forsøk er opptaket målt ved at fosfat er tilsatt i tre pulser med 30 minutters mellomrom. Det er brukt ulike pulsstørrelser fra 0.5 til 4 μM . Et eksempel er vist i figur 25.

Dette materialet gjør det mulig å skille virkningen av metningen i cellene fra virkningen av ytre konsentrasjon. I hovedsak viser data at store tilsetninger metter cellene, slik at opptak ved en gitt ytre konsentrasjon synker fra puls til puls, mens opptaket ved lave tilsetninger følger omtrent samme forløp fra puls til puls.

Samhørende verdier av opptak V (som $\text{nM}\cdot\text{min}^{-1}$, dvs. opptak pr. vannvolum og ikke pr. mengde plankton), konsentrasjon S og akkumulert opptak av fosfor X for fraksjonen $<55 \mu\text{m}$ er hentet ut fra figurene i Lehman og Sandgren², og tilpasset følgende modell:

$$V = V_{\max} \frac{S}{K_s + S} - U(X) \quad (90)$$

hvor U er utlekking, antatt å være en funksjon av opptatt mengde fosfor X (som μM), altså en funksjon av den delen av P-innholdet i cellene som nylig er tatt opp. Koeffisientene i det første ledet på høyre side av ligningen, brutto-opptaket, kan bestemmes til:

$$V_{\max} = 0.072 (\pm 10\%) \mu\text{M}\cdot\text{min}^{-1}$$

$$K_s = 1.07 (\pm 15\%) \mu\text{M}$$

Utlekkingen U er naturlig å ta med på basis av tracer-forsøkene til Heath (1986) og Brown et al. (1978). Funksjonen $U(X)$ er først bestemt ved hjelp av en iterativ prosess med lineær-regresjoner på transformerte data, til:

$$U = u_3 X^3 \quad (91)$$

hvor $u_3=2.4_{\pm 10\%}$ er en empirisk bestemt konstant med enhet $\mu\text{M}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{nM}^{-3}$.

Denne funksjonsformen beskrev avhengigheten best av alternativene $u_n \cdot X^n$, for $n=1,2,3$. Dette er imidlertid en ufullstendig beskrivelse, fordi U avhenger ikke bare av opptatt mengde, men også hvor raskt opptaket har skjedd. Noe særlig avvik i U ved $X=2 \mu\text{M}$ får en bare for de største tilsetningene, dvs. når opptaket skjer raskest. En inspeksjon av avvikene kan tyde på at en rimelig modell vil være å la U være en funksjon av tiden t :

$$U = u \cdot \max(0, X - A t - X_0)$$

En kan her tolke konstanten A som raten for assimilering eller inkorporering av P i cellene, og X_0 som en terskelverdi for mengde løst bundet fosfor i cellene, ved den gitte plankton-konsentrasjonen. Utlekkingen er altså proporsjonal med den del av løst bundet fosfor i cellene som overskridet terskelverdien.

² Ved gjentatt tilsetning til konsentrasjon 1 μM eller mer er det en tydelig forsinkelse på 2-5 minutter før opptaket stiger som følge av økt konsentrasjon. Data fra den første 5-minutters perioden etter gjentatt tilsetning er derfor ikke brukt.

Ved prøving og feiling ble det så funnet at følgende verdier beskrev data ganske godt:

u	= 0.05 minutt ⁻¹	= utlekkingsrate for overskudd
A	= 0.01 $\mu\text{M}/\text{minutt}$	= "permanent" opptak (inkorporering)
X_0	= 0.7 μM	= terskelverdi for løst bundet mengde

Verdien av A tilsvarer nedre grense for observert opptak ved store tilsetninger. Verdiene ellers er usikre, og illustrerer bare omtrent hva som er rimelig, dersom en skal beskrive resultatene til Lehman og Sandgren i en slik toveis opptaksmodell.

Før forsøket var det 0.14 μM partikulært P i fytoplanktonet. Maksimalt spesifikt korttidsopptak er 740 d^{-1} , altså omtrent på linje med det høyeste Heath (1986) fant. Indre metning av opptaket ble ikke merkbart før det var tatt opp omkring 0.5 μM , dvs. etter at P-innholdet i cellene var 5-doblet. Algecellene ser ut til å kunne øke sitt gjennomsnittlige P-innhold med en faktor 15-20 i løpet av 1.5 timer. Dette tilsvarer omtrent vanlig variasjon i P-innholdet fra laveste til høyeste realiserbare veksthastighet, og det ser altså ut til at en på forhånd har hatt forholdsvis sterkt P-begrensedde celler, som har økt P-innholdet til maksimum i løpet av ca. 2 timer. Verdien på A tilsvarer et spesifikt opptak på 102 d^{-1} , altså fortsatt mye større enn hva som er rimelig for netto likevekts-opptak. Det må derfor innstre en tilsvarende metning, med utlekking, også for denne delen av opptaket, i løpet av 2-3 timer. Det stemmer med resultatet til Friebele et al. (1978), som tyder på at fosfor *in situ* sirkuleres gjennom et lager med metningstid 2-3 timer. Metningstidene vil være omtrent de samme både for uperturberte *in situ* tracer-forsøk og for perturbasjoner, hvor det inntrer en helt annen likevekt.

6.4.1.5. Tracerforsøk med likevekts- og perturbert opptak i ferskvannsplankton. - Avvik fra hyperbolsk opptakskinetikk. (Brown et al. 1978, Brown og Harris 1978)

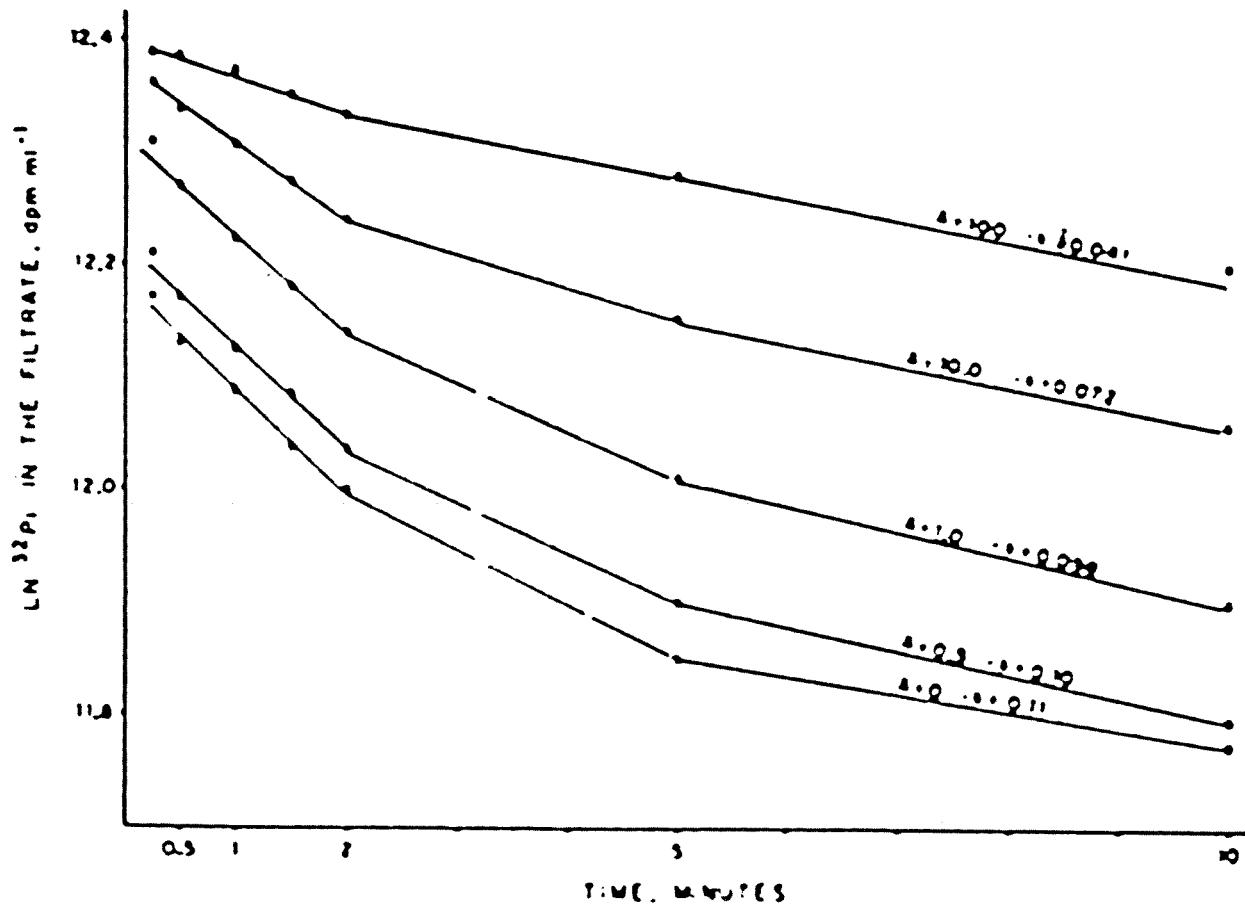
Brown et al. (1978) har undersøkt korttidsopptak av fosfat over 10-20 minutter både for naturlig innsjøplankton og for kulturer av grønnalgen *Selenastrum capricornutum* som hadde erfart varierende grad av P-overskudd eller P-mangel. Kulturene ble frembrakt ved å la batch-kulturer være i ulik tid i medium uten fritt P eller med forskjellige tilsetninger av P.

Kulturer som hadde vært 4-8 dager uten fosfor ble tilsatt fosfat i konsentrasjoner fra 0 til 100 $\mu\text{g/l}$ med ^{32}P som tracer ($<3 \cdot 10^{-6} \mu\text{g/l}$). Opptaket ble målt ved å registrere hvordan tracer forsvant fra vannfasen. Et eksempel på deres resultater er vist i figur 26. Ved å lese av spesifikk opptaksraten $k (= V/S)$ for gjenværende næringssalt-konsentrasjon i vannet som helningen på kurven for $\ln(^{32}\text{P})$ mot tid, og plotte $1/k$ mot konsentrasjon (kfr. side 92), fant de avvik fra Michaelis-Menton kinetikk, med høyere opptak for lavere konsentrasjoner.

Plottene for $\ln(^{32}\text{P})$ som funksjon av tid kan imidlertid analyseres litt nærmere, og det kan utfylle og modifisere dette bildet noe. Når det ikke tilsettes noe ^{31}P , og vi altså må anta at det skjer et uperturbert (uforstyrret) opptak, slik som hos Heath (1986), er spesifikk opptaksrate k for løst fosfor i begynnelsen ganske høy, 0.07-0.15 minutt⁻¹. Opptaksraten k synker etter 5 minutter til 50 % av startverdien for 4 dagers kultur, og ned til maks. 10 % for 8 dagers kultur. Dette stemmer med det Heath (1986) fant for naturlig innsjøplankton.

Som tidligere drøftet tyder slike resultater på at opptaket er en toveis-prosess, og at det ved likevekt er minst hhv. 50 og 90 % av brutto opptak som resirkuleres i et kretsløp med omløpstid på rundt 5 minutter. For den 4 dager gamle kulturen kan det usikkert anslås at

fosfor i gjennomsnitt resirkuleres i løpet av maksimalt en time, mens det for den 8 dager gamle kulturen ser ut til å skje en raskere resirkulering, med tidskonstant mindre enn 7 minutter ut fra en toveis-opptaks modell. Dersom det også er flere parallelle opptaksprosesser, slik Brown et al. antar, kan resirkuleringstidene for opptaket med raskest metning være lavere enn dette, fordi opptaket i siste del av perioden da kan være en helt annen prosess, dvs. at netto korttidsopptak kan være omtrent helt opphørt.



Figur 26. Tracermåling av P-opptak i 8-dager gammel kultur av *Selenastrum capricornutum*. Fra Brown et al. (1978).

På vertikal akse: $\ln(^{32}\text{P})$. Regnet ovenfra og nedover gjelder kurvene for tilsetninger på: 100, 10, 1.0, 0.5, og 0 μM P/l (i tillegg til tracer).

Aksemarkeringer på t -aksen: 0.5, 1, 5 og 10 minutter.

For 8 dagers kulturen gir små totale tilsetninger av P, på 0.5-1 $\mu\text{g}/\text{l}$, omtrent samme spesifikke tracer-opptak k som når bare tracer tilsettes. Det gjelder også k som funksjon av tid. Det sees av at kurvene for $\ln(^{32}\text{P})$ mot tid er parallelle. For P-tilsetninger på 10 og 100 $\mu\text{g}/\text{l}$ reduseres initiell opptaksrate k . Opptaksraten i perioden fra 5 til 10 minutter etter tilsetning er imidlertid omtrent det samme som for små eller ingen tilsetninger, dvs. at opptaket over dette tidsrommet er proporsjonalt med konsentrasjon opp til 100 $\mu\text{g}/\text{l}$. Dersom opptaket er satt sammen av to prosesser, ser det derfor ut til at det er et raskt opptak som mettes i løpet av 5 minutter eller mindre, og et mer langvarig opptak, med K_s -verdi langt over 100 $\mu\text{g}/\text{l}$. Verdien

på V_{max} og K_s kan ikke estimeres for dette mer langvarige opptaket, men $k=V_{max}/K_s$ er 0.015-0.02 min⁻¹.

For 4 dager gammel kultur er bildet annerledes. Også her er opptaksraten k for næringssalt omrent den samme for alle tilsetninger fra 1 til 100 µg/l på slutten av forsøket, dvs. fra 10-til 20 minutter etter tilsetning, med $k=0.01$ min⁻¹. Det tyder igjen på at langtidsopptaket har en høy verdi på K_s . Det er imidlertid stor forskjell på spesifikt opptak når bare tracer tilsettes og når det tilsettes fosfat i merkbare, om enn små konsentrasjoner. Ved ren tracertilsetning er initiell opptaksrate 0.07 min⁻¹, dette synker til <0.04 min⁻¹ i løpet av de første 10 minuttene. Når 1 µg/l P tilsettes, er initiell opptaksrate mye lavere, ca. 0.02 min⁻¹, og ved tilsetninger av fosfat på 10-100 µg/l er det ikke noe registrerbart forhøyet initielt opptak. Dette peker i retning av at initielt opptak er sterkt begrenset mht. akkumulert mengde i cellene. Den store forskjellen i opptaksforløp når 1 µg/l tilsettes må bety at mengden tilgjengelig fosfat før tilsetning (S_n) er vesentlig lavere enn 1 µg/l, f.eks. 0.1 µg/l. Hvis vi antar at initielt korttidsopptak i begge tilfeller følger samme Michaelis-Menten kinetikk, og setter den transiente (kortvarige) andelen av k til hhv. 0.06 og 0.01 min⁻¹, kan K_s ut fra dette anslås til å være 0.1 µg/l. Det må presiseres at dette bare er grove antydninger, data gir egentlig ikke grunnlag for å beregne det.

De kinetiske parametrene Brown et al. beregner, kan være et resultat av at det er lagt mer vekt på kortvarig opptak for lave tilsetninger. Det er gjort for å unngå interferens pga. av tilbakelekking av fosfat, men det vil samtidig føre til at det ved høye konsentrasjoner skjer en metning av det kortvarige opptaket. Det kan kanskje være noe av forklaringen på at de finner avvik fra Michaelis-Menten kinetikk. Hvilke kinetiske konstanter en finner ved en slik forenklet analyse, vil kunne avhenge sterkt av detaljene i forsøksoppsettet, f.eks. av hvilke tidspunkter som velges for analyse. Selv om det sikkert også er store reelle variasjoner, kan dette kanskje forklare noe av den store variasjonen i kinetiske konstanter som finnes i litteraturen.

Brown et al. (1978) gir også data for P-opptak i en naturlig vannprøve fra en innsjø med 2.9 µg/l kjemisk bestemt fosfat. Totalt opptak beregnes som

$$V = k \cdot (S_n^* + A) \quad (93)$$

hvor k er målt spesifikk opptaksrate (-d lnS/dt) for radioaktiv tracer, S_n^* er en i utgangspunktet ubestemt konsentrasjon av tilgjengelig fosfat før tilsetning og A er tilsatt konsentrasjon av fosfat. For å få et tilnærmet hyperbolisk opptak som funksjon av konsentrasjon $S_n^* + A$, må S_n^* settes til bare ca. 10 % av kjemisk målt fosfatkonstrasjon, dvs. at $S_n^* = S_n - S_0$ hvor S_0 er en terskelverdi rundt 2.6-2.7 µg/l for hvilke fosfatkonsentrasjoner som muliggjør opptak. De refererer også til flere andre forfattere som på lignende måte har funnet at mengden tilgjengelig P er en til to størrelsesordener under total mengde fosfat ifølge kjemisk analyse. Avviket mellom målt og anslått tilgjengelig fosfatkonsentrasjon kan selvsagt tolkes slik at de kjemiske analysene ikke måler mengden tilgjengelig fosfor, slik Brown et al. er inne på, men det kan som nevnt tidligere også stemme med at opptaket er en toveis prosess, dvs. et nettoresultat av opptak og utlekking eller utskilling.

Halvmetningskonsentrasjonen er bestemt til $K_s=14$ µg/l. Ut fra den beregningsmetoden som Brown og Harris (1978) har beskrevet for opptaket i algekulturer, er det mulig at opptaksraten for små tilsetningskonsentrasjoner kan representere initielt brutto-opptak, mens det for større konsentrasjoner er uttrykk for et mer langvarig nettoopptak, etter at cellene er mettet på kort sikt. Det betyr at opptakskurven kan ha avkortet maksimalt nivå i forhold til en initiell hyperbolisk funksjon $V(S)$, kfr. kap.6.3.1.

Brown og Harris (1978) har sett på opptak beregnet på samme måte som i Brown et al. (1978), som funksjon av næringsstoffsinnhold i cellene for *Selenastrum capricornutum*, og gir i den forbindelse også data for næringsstoffsinnhold og veksthastighet. Tørrvekten er anslått til $2.7 \cdot 10^{-5} \mu\text{g}$ pr. celle ut fra cellevolum. Hvis ca. 40 % av dette er karbon, kan minste P-innhold, $3.3 \cdot 10^{-8} \mu\text{gP}$ pr. celle, regnes om til P:C-forhold = 0.0012 (mol:mol). Maksimal veksthastighet 0.077 time^{-1} angis å bli nådd ved $20 \cdot 10^{-8} \mu\text{g P}$ pr. celle, dvs. ved P:C-forhold = 0.007 (mol:mol) dersom C-innholdet pr. celle er konstant uavhengig av veksthastighet. Maksimalt relativt P-opptak (ved fosfat-konsentrasjon 100 $\mu\text{gP/l}$) varierer fra 0.03 $\text{molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ for næringsfattige celler til 0.007 $\text{molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ for næringsrike celler (ut fra figur 1 i Brown og Harris 1978).

For blågrønnalgen *Nostoc* angir Brown og Harris (1978) både P-innhold og P-opptak pr. tid og pr. enhet protein. Protein generelt utgjør ca. 35-70 % av tørrvekten i fytoplankton (Parsons et.al. 1977 s.43), for *Selenastrum* oppgir Brown og Harris et tall som gir 40 %. Hvis vi antar at karbon-innholdet utgjør ca. 40 % av tørrvekten, kan da både opptak og P-innhold regnes om på basis av C-innhold i cellene. P:C-forholdet kan da anslås til 0.0005-0.001 for laveste P-innhold pr. celle, og 0.0035 til 0.007 for høyeste angitte verdi. Relativt P-opptak pr. mengde C ved fosfat-konsentrasjon 100 $\mu\text{gP/l}$ kan da anslås å variere fra mellom 0.04-0.08 $\text{molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ for næringsfattige celler, ned til 0.008-0.016 $\text{molP} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ for celler med høyt P-innhold, avhengig av omregningsfaktor mellom protein og karbon. Ut fra dette kan en anslå fordoblingstiden for P-innhold i cellene til omkring 18 minutter. Det ser ut til at halvmetningskonsentrasjonen er i allfall 50-100 $\mu\text{gP/l}$.

For begge artene stemmer de nokså grovt anslåtte P:C-forhold godt med generelle litteraturverdier, kfr. kap. 5.2.5.

6.4.1.6. Perturbert opptak av naturlig innsjøplankton - Avvik fra Michaelis-Menten kinetikk. (Tarapchek og Herche 1986)

Tarapchek og Herche (1986) har målt P-opptak etter tilsetning av fosfat til vannprøver med naturlig innsjøplankton, ved å bruke radioaktiv ^{33}P som tracer. De har brukt tilsetninger fra 0.8 til 250 $\mu\text{gP/l}$, men baserer beregningene på konsentrasjonsområdet opp til 25-50 $\mu\text{gP/l}$.

Ved å plotte $1/k$ som funksjon av totalkonsentrasjonen av fosfat finner de avvik fra hyperbolsk Michaelis-Menten kinetikk. I 65 % av deres forsøk følger opptaket ved små konsentrasjoner ($< 10 \mu\text{gP/l}$) en kurve med lav K_s (0.1-0.15 $\mu\text{g P/l}$), mens det for større konsentrasjoner følger en hyperbolsk kurve med større K_s (omkring 10 $\mu\text{g P/l}$). Slike avvik kan forklares som et resultat av en blanding av arter med ulik opptakskinetikk, idet dette vil medføre at arter med lav K_s vil dominere opptaket relativt mer ved lavere konsentrasjoner.

I ca. 20% av forsøkene beskrives opptak som funksjon av konsentrasjon godt ved hyperbolsk kinetikk, mens det i 15% av forsøk er slik at tilsvynelatende K_s er høyest for små konsentrasjoner. Tarapchek og Herche nevner som en mulig forklaring på dette at noen arter kan ha relativt høye terskelkonsentrasjoner for fosfat (S_0 , se ligning (77), side 104).

De finner halvmetningskonstanter i området 0.15-20 $\mu\text{gP/l}$, og sammenligner det med opptakskonstanter fra kulturer, som varierer fra 10 til 350 $\mu\text{gP/l}$. Forklaringen på denne forskjellen er ifølge Tarapchek og Herche antagelig at naturlig fytoplankton utvikler opptaks-mekanismer som er effektive ved lave konsentrasjoner, mens disse mekanismene kobles ut i kulturer som ofte har forholdsvis høye næringskonsentrasjoner, dvs. at opptakskinetikken tilpasses de rådende forhold.

6.4.2. Data for opptak av nitrogen

Fytoplankton vil primært ta opp nitrogen fra ammonium dersom det er tilstede i tilstrekkelige konsentrasjoner. Hvis det er lite ammonium i vannet, tas det også opp nitrat, nitritt og urea. Urea er anslått å stå for ca. 20% av opptaket av nitrogen i Oslofjorden som et middel over perioden april-oktober (Kristiansen 1983). Nitrat er viktigst som nitrogenkilde under våroppblomstringen i Oslofjorden, om sommeren betyr det mindre. Resirkulert nitrogen fra beiting vil i stor grad frigjøres til vannmassene som ammonium.

I ferskvann kan nitrogenfikserende organismer gi vesentlig bidrag som nitrogenkilde til biomasseproduksjon, slik at innsjøer tenderer til å være P-begrenset. Ifølge Howarth og Cole (1985) ser det ut til at dette betyr mindre i marine områder, fordi nitrogenfiksering krever molybden, og molybdenopptaket hindres av sulfatet i sjøvann.

I det følgende skal vi referere noen resultater fra målinger av opptak av nitrogen, som grunnlag for å sette opp en enkel modellbeskrivelse.

6.4.2.1. Opptak av ammonium og nitrat i kjemostatkulturer av marint fytoplankton etter N-tilsetninger som funksjon av veksthastighet. Forhold mellom ammonium og nitrat-opptak. (Caperon og Meyer 1972b).

Caperon og Meyer (1972b) har målt opptak ved næringsstofftilsetning til kjemostatkulturene beskrevet i Caperon og Meyer (1972a), med de marine fytoplanktonartene *Coccochloris stagnina*, *Cyclotella nana*, *Monochrysis lutheri* og *Dunaliella tertiolecta*. De tilsatte 2-6 μM N og skrudde av pumpene, slik at opptaksforsøkene er kjørt som batch-forsøk. Kulturene ble stort sett tilsatt samme næringssalt som i vekstmediet (ammonium eller nitrat), men i noen forsøk ble både ammonium og nitrat tilsatt samtidig til ammonium-tilpassede kulturer. Opptaket ble målt ved å følge restkonsentrasjon av næringssalt S som funksjon av tid inntil omrent alt var tatt opp av cellene. Opptaket V var antatt å være en hyperbolsk funksjon av S med parametre V_{\max} og K_s , dvs. at S som funksjon av tid t er gitt av ligningen

$$(S_i - S) + K_s \ln(S_i/S) = V_{\max} C \cdot t \quad (94)$$

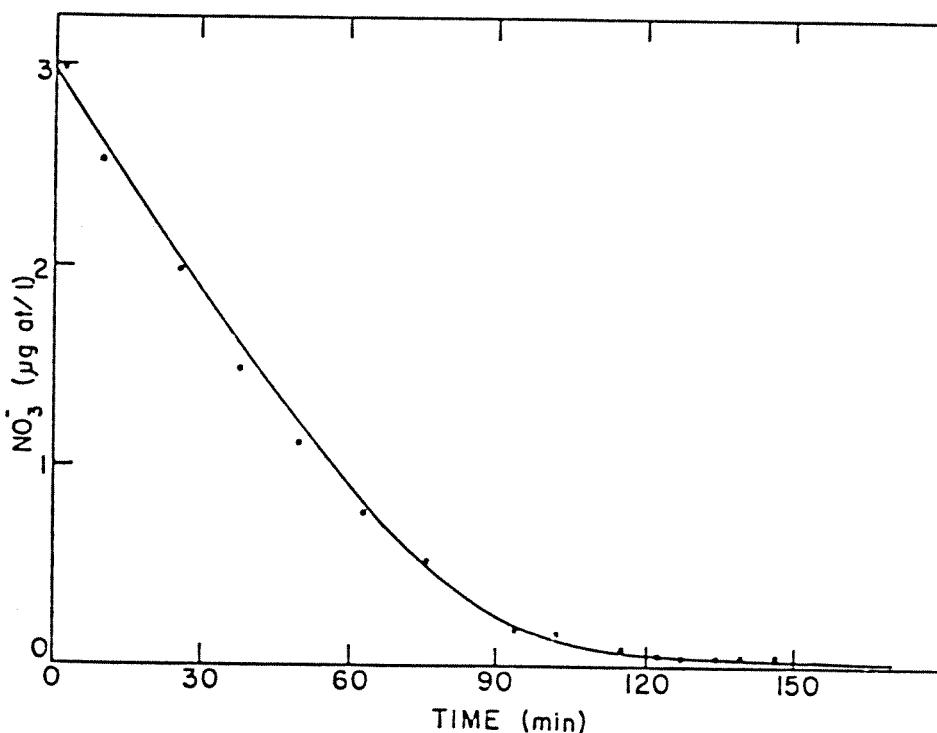
hvor S_i er konsentrasjonen ved starten av opptaksforsøket. Et eksempel på deres resultater vist i figur 27.

Parametrene V_{\max} og K_s ble bestemt ved å tilpasse ligningen til datapunkter (S, t) , og kurvetilpasningen besto i å minimere avvik i t mellom observasjon og kurve for gitte verdier av S . Det kan reises innvendinger mot denne beregningsmåten, bl.a. fordi det ikke tas hensyn til at opptaket kan variere over tid pga. metning i cellene, og fordi det er statistisk tvilsomt å bruke tid som avhengig variabel når målefeilen ligger i S . Likevel kan en kanskje gå ut fra at de bestemte verdiene V_{\max} stort sett er noenlunde representative for det stabile opptaket V_i etter den begrepsmessige modellen i kap. 6.3.1., selv om det kan være store avvik i enkelt av de beregnede verdier. Figurene hos Caperon og Meyer viser tildels tegn til forhøyet opptak i starten av forsøket (V_s), men det er ikke med i kurvetilpasningen. Målt opptak V_i for de forskjellige kulturene ligger mellom 0.003 og 0.09 molN·molC⁻¹·time⁻¹. Caperon og Meyer gjorde dette for en serie kjemostatkulturer som hadde hatt ulik fortynningshastighet, og viser i en annen figur estimerte verdier for V_{\max} som funksjon av veksthastigheten.

De konkluderer med at maksimalt opptak V_{\max} øker lineært med veksthastigheten:

$$\begin{aligned} V_{\max, NO_3} &= 0.0017 + 0.65\mu \\ V_{\max, NH_4} &= 0.0054 + 1.14\mu \end{aligned} \quad (95)$$

Her er opptaket V gitt som $\text{molN} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$, altså pr. biomasse målt som karbon, mens μ er spesifikk veksthastighet (time^{-1}). Data har ganske stor spredning rundt disse linjene, men en inspeksjon av figuren viser at punktene for hver kombinasjon av art og næringsstoff stort sett ligger langs en eller to omtrent horisontale linjer. Der en må dele opp i to nivåer finnes et lavt nivå for lave veksthastigheter, og et omtrent dobbelt så høyt nivå for høyere veksthastigheter. En kan tenke seg at det avspeiler en trinnvis tilpasning av opptaksfunksjonen. Bare to-tre av ialt 33 punkter faller utenfor mørnsteret.



Figur 27. Tidsforløp for restkonsentrasjon av ammonium etter tilsetning til kjemostat-kultur av *Monochrysis lutheri* med ammonium-basert vekst. Fra Caperon og Meyer (1972b).

Caperon og Meyer finner tegn til at maksimalt nitratopptak er ca. 50 % lavere enn maksimalt ammoniumopptak ved en gitt veksthastighet, men kan ikke utelukke at dette i virkeligheten skyldes artsforskjeller. Der det finnes data for både nitrat- og ammonium-opptak for samme art, er ikke forskjellene større enn de som forekommer innbyrdes mellom datapunkter for samme art og samme næringsstoff.

Halvmetningskonsentrasjoner (K_s) ligger stort sett i området 0.2-0.5 μM, men noen verdier er mye lavere. Gjennomsnitt er 0.32 μM for nitratopptak, og 0.24 μM for ammonium-opptak. Det er ingen systematisk variasjon i estimerte K_s med μ eller V_{\max} .

6.4.2.2. Tidsforløp for opptak av ammonium i kjemostatkulturer av den marine diatoméen *Skeletonema costatum* etter N-tilsetning. (Caperon og Meyer 1972b).

Conway et al. (1976) har målt ammonium-opptak for diatoméen *Skeletonema costatum*, ved perturbasjonsekspesimenter med måleintervaller på 15-30 minutter på algceller fra kjemostatkulturer. I starten er det et forhøyet korttidsopptak V_s på 2-3 ganger det etterfølgende stabile opptaket V_i . Det ser ut til at integrert korttidsopptak stort sett vil gi en økning på maksimalt ca. 25 % ut fra deres data, antagelig vesentlig mindre. Harrison et al. (1976) har i en parallell publikasjon vist at N-innholdet pr. celle for denne arten kan variere med en faktor 8 ved ulike veksthastigheter, så korttidsopptaket ser ikke ut til å bidra vesentlig til å øke N-innholdet i cellene i retning av full langsiktig metning. Et eksempel på et tidsforløp hentet fra deres artikkel er vist i figur 22 på side 109.

Spesifikt maksimalt korttidsopptak v_s pr. N-innhold i cellene er omtrent konstant rundt 0.2-0.3 h^{-1} , ca. 4-7 ganger høyere enn den spesifikke veksthastigheten i de kjemostatene algene kom fra. Maksimalt stabilt opptak (v_i) etter kortsiktig metning av cellene varierer mellom 0.13 og 0.06 h^{-1} , opp til 2-3 ganger høyere enn ved likevekt. Ifølge data fra Harrison et al. (1976) var høyeste veksthastighet i kjemostatene 0.12 h^{-1} , med celleinnhold på 250 fmol pr. celle. Ved maksimal vekst må en anta at maksimalt korttidsopptak v_s og stabilt opptak v_i omtrent balanserer, og er omtrent lik det faktiske opptaket.

Conway et al. (1976) har også bestemt parametre i en hyperbolsk relasjon mellom opptak og konsentrasjon, med noe sprikende resultat. Data for opptak som funksjon av konsentrasjon i siste fase av perturbasjons- forsøk, for kulturer med veksthastigheter omkring 0.04 h^{-1} , gir $v_{\max} = 0.125 \text{ h}^{-1}$ og $K_s = 0.44 \mu\text{M}$. Måling av opptak ved bruk av ^{15}N som sporstoff med omtrent tilsvarende kulturer viser varierende avkutting (v_i) av en felles hyperbolsk opptaksfunksjon (fig 7 i Conway et al.). Den hyperbolske del av opptakskurven $v(S)$ har $v_{\max} = 0.15 \text{ h}^{-1}$, og $K_s > 4 \mu\text{M}$.

Avviket i halvmetningskonsentrasjon K_s mellom perturbasjonsforsøket og ^{15}N -målingene kan kanskje skyldes at remineralisering av N har forstyrret ^{15}N -målingene. Som påpekt av Glibert et al. (1982), og Garside og Glibert (1984), vil en spesielt ved små totale N-tilsetninger kunne få vesentlig fortynning av ^{15}N i løsningen i løpet av inkuberingen pga. remineralisering av ^{14}N . Hvis en ikke tar hensyn til dette ved omregning fra ^{15}N -opptaket til totalt N-opptak, kan opptaket da bli for lavt beregnet. Garside (1984) har vist ved numeriske eksperimenter at slike effekter kan gi en tilsvarende hyperbolsk opptakskinetikk $v(S)$ for tracer-opptaket, selv om totalt opptak i realiteten er konstant, uavhengig av konsentrasjon. Det innebærer at en kan få bestemt K_s -verdier som er mye høyere enn de reelle. Problemet blir større jo lengre inkuberingstider som brukes, Conway et al. (1976) brukte 2 timers inkubering. Det observerte avviket stemmer kvalitativt med det en kunne vente ut fra en slik feilkilde.

Data for opptak som funksjon av tid tyder som nevnt på at opptaket er en sammensatt prosess, og at metning på kort og lang sikt ikke er det samme. Et par andre undersøkelser har undersøkt fraksjoneringen av ammonium-opptak i ulike komponenter over tid, og bidrar til å kaste mer lys over dette.

6.4.2.3. Korttidsopptak av nitrat i kjemostatkulturer av *Scenedesmus* sp. som funksjon av konsentrasjon og veksthastighet før tilsetning. (Rhee 1978, Rhee og Gotham 1981b).

Rhee (1978) har studert nitrat-opptak for kjemostatkulturer av *Scenedesmus* sp. dyrket under kontinuerlig lysstyrke $260 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($0.082 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$) og ved temperatur 20°C . Maksimalt opptak V_{\max} for kulturer som hadde vokst under nitratbegrensning ble målt ved å ta ut mindre volumer fra kjemostatene og følge opptak som funksjon av tid (20 minutters intervaller) for ulike konsentrasjoner av tilsatt nitrat. Opptaket vil derfor i stor grad være uttrykk for korttidsopptaket. Her ser det ikke ut til å være brukt radioaktiv tracer, og det kan derfor tenkes at målt opptak er lavere enn reelt brutto-opptak.

Rhee finner i dette tilfelle at V_{\max} avtar med økende veksthastighet fra 0.45 til 0.80 d^{-1} . De data som gis av Rhee (1978) sammenfattes godt av ligningen:

$$V_{\max} = \frac{0.105}{\mu^{1.5}} \quad (96)$$

med μ i enhet d^{-1} og V_{\max} som $10^{-9} \mu\text{mol} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Denne modellen er bare en sammenfatning av data, og burde antagelig erstattes av en funksjon av næringsstoffsinnhold i cellene. Den kan åpenbart ikke ekstrapoleres mot $\mu \rightarrow 0$, det må være en annen begrensning på opptaket. Denne variasjonen går motsatt vei av det Caperon og Meyer (1972b) fant, se kap. 6.4.2.1.

Det ser ut til at ved N-begrenset vekst er C-innholdet pr. celle nokså konstant omkring $16 \cdot 10^{-6} \mu\text{g}$, eller $1.35 \cdot 10^{-6} \mu\text{mol}$, uavhengig av veksthastigheten. Dette kan anslås ut fra vist proporsjonalitet mellom C-fikseringen pr. celle og spesifikk veksthastighet μ . Ut fra dette kan det anslås at maksimalt N-opptak pr. mengde karbon varierer fra $0.08 \mu\text{molN} \cdot \mu\text{molC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ for raskt voksende celler til $>0.35 \mu\text{molN} \cdot \mu\text{molC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ for celler med veksthastighet $\mu < 0.45 \text{ d}^{-1}$ pga. N-begrensning.

Halvmetningskonstanten varierer mellom 3 og 8.4, og varierer lineært med V_{\max} . Bestemte verdier oppgitt av Rhee (1978) kan beskrives av sammenhengen:

$$K_s = -2.7 + 34.5 \cdot V_{\max} \quad (97)$$

med K_s i μM og V_{\max} i $10^{-9} \mu\text{mol} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$.

Korttidsopptaket kan være påvirket av metning i cellene, slik at en hyperbolsk opptaksfunksjon kuttes av, mest for næringsrike celler. Det stemmer med at K_s og V_{\max} varierer parallelt. Høyt korttidsopptak for høye konsentrasjoner kan være nyttig for cellene fordi det bidrar til bedre utnyttelse av fluktuasjoner i konsentrasjoner rundt partikler (*micro patches*). Likevektsopptaket vil være mer effektivt for lave konsentrasjoner med økende næringsmangel.

Ved stort N-overskudd i kjemostat med P-begrensning kan maksimalt netto opptak V_{\max} settes lik faktisk opptak $\mu \cdot Q_N$. Q_N ser ut til å øke litt med minskende veksthastighet. Ved største veksthastighet 1.35 d^{-1} kan vi anslå $Q_N = 0.13$ ($\text{molN:molC} = 3 \cdot Q_0$), og nettoopptaket må da være $1.4 \cdot 10^{-10} \mu\text{molN} \cdot \text{celle}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$.

Setter vi inn $Q_N=3 \cdot Q_0$ i formelen over, får vi

$$V_{\max} = 1.10 \cdot 10^{-10} \mu\text{molN pr. celle/min}$$

$$K_s = 2.9 \mu\text{M}$$

Maksimal opptakskapasitet ifølge formelen utledet for opptaksmålingene er også her av samme størrelsesorden som det faktiske netto-opptaket, men altså litt lavere. Siden formelen er parametrisert ut fra få data, og med beregnede istedet for observerte tall for næringsstoffinnhold i cellene, ligger avviket antagelig innenfor usikkerheten i V_{\max} . Netto N-opptak kan derfor være resultat av brutto-opptak og utlekking av overskudd, på samme måte som fosfor-opptak.

Tabell 16. Nitrat-opptak for N-begrensete kulturer av *Scenedesmus* sp. med veksthastighet $\mu = 0.5 \text{d}^{-1}$ og temperaturer fra 10 til 25 °C

Data hentet fra Rhee og Gotham (1981b).

Temp. °C	C-innhold ⁻¹ $10^{12} \text{ celler} \cdot \text{molC}^{-1}$	N-innhold ⁻¹ $10^{12} \text{ celler} \cdot \text{molN}^{-1}$	N:C (atom:atom)	Målt N-opptak	
				$10^{-10} \mu\text{mol}$ celle · min	molN · molC ⁻¹ · dag ⁻¹
10	2.80	2.20	0.127	2.90	0.12
15	2.80	5.00	0.056	6.20	0.25
17	4.20	7.50	0.056	3.00	0.18
18	6.00	8.50	0.071	4.00	0.35
20	5.50	9.50	0.058	3.30	0.26
Fra fig. 2 i Rhee og Gotham (1981b)				Fra fig. 12 i Rhee og Gotham (1981b)	

Rhee og Gotham (1981b) har målt maksimalt nitrat-opptak hos *Scenedesmus* sp. ved konstant N-begrenset veksthastighet 0.5 d^{-1} på omrent samme måten, men ved varierende temperatur fra 10 til 20 °C. Ved å hente data fra figurer i Rhee og Gotham (1981b) kan vi beregne N:C-forhold og opptak pr. mengde organisk karbon ved noen forskellige temperaturer. Resultatet er vist i tabell 16.

6.4.2.4. Tidsforløp for opptak av ammonium i kjemostatkulturer av *Pseudopodinella pyriformis* (Harrison et al. 1989).

Harrison et al. (1989) gir data for tidsforløpet av ammoniumopptak i kjemostatkulturer av NH_4^+ -begrenset *Pseudopodinella pyriformis* (veksthastighet 0.8 d^{-1} , temperatur $18 \text{ }^\circ\text{C}$ og lysstyrke $125 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) i løpet av de første 30 minutter etter tilsettning. Data er gitt i tabell 17. Opptaket er i denne artikkelen oppgitt som spesifikk opptakshastighet (v) pr. mengde nitrogen i cellene, med enhet h^{-1} .

Maksimalt korttidsopptak v_s ved store næringssaltkonsentrasjoner i mediet er de første par minuttene ca. 50 ganger høyere enn netto opptak ved likevekt før tilsettningen, men likevel øker N-innholdet i cellene med bare 6 % i løpet av denne tiden. Deretter reduseres opptaket kraftig, omrent med en faktor 10, før det igjen stiger noe. Etter 30 minutter er maksimalt opptak omrent lik maksimalt opptak målt over 4-8 timer.

Det stabile opptaket v_i er ca. 10 ganger netto-opptaket i dynamisk likevekt før tilsetningen, og det viser at denne arten ganske raskt kan øke N-innholdet. Det stabile opptaket øker næringsstoffinnholdet i cellene med ca. 10-12% i løpet av en halv time, og vil kunne fordoble det i løpet av ca. 4-8 timer. Data for næringsstoffinnhold i cellene er ikke gitt, og absolutt opptak pr. biomasse eller celle kan derfor ikke beregnes. Det finnes heller ikke data som gjør det mulig å sammenligne med netto opptak under ytre næringssaltoverskudd og maksimal vekst hastighet. Siden N-innholdet (som N:C-forhold) vanligvis varierer innenfor en faktor 4-5, kan det kanskje antas at det stabile, indre begrensede opptaket kan mette cellene med næringsstoff i løpet av et døgn.

Tabell 17. Nitrogen-opptak hos ammonium-begrensede kulturer av *Pseudopodinella pyriformis* fra dynamisk likevekt etter tilsetning av ammonium.

Lest ut av figurer i Harrison et al. (1989).

LIKEVEKTSOPPTAK v beregnet før tilsetning (pr.def. = μ)							0.033h ⁻¹
KORTTIDSOPPTAK etter tilsetning:							
Data fra Harrison et al. (1989)			Beregnet ut fra gitte data:				
tid t min	Spesifikt opptak pr. mengde N i cellene v (h ⁻¹) gj.snitt.	st.avvik	Akkumulert spesifikt opptak $\delta Q/Q^{\$}$	t_1 min	t_2 min	$v'(s_{t_1-t_2})$ h ⁻¹	st.avvik i v' h ⁻¹
2	1.72	0.07	0.058	0	2	1.72	0.07
5	0.76	0.03	0.062	2	5	0.12	0.07
11	0.47	0.01	0.083	5	11	0.23	0.03
17	0.42	0.01	0.116	11	17	0.33	0.03
30	0.37	0.02	0.183	17	30	0.30	0.05
STABILT OPPTAK ved metning:				uavhengig av kons. fra 0.75 til 5.8 μM			0.22 h ⁻¹ til 0.31 h ⁻¹

[§] Relativ økning av næringsstoffinnhold $\delta Q/Q$ er beregnet som $\delta Q/Q = (e^{(V-D)t} - 1)$.

Det stabile opptaket er bestemt ved perturbasjonsforsøk, hvor opptak av næringsstoff tilsatt i ulike konsentrasjoner følges over lengre tid, inntil det meste er tatt opp. Disse forsøkene gir også korttidsopptaket, og viser at samlet korttidsopptak er uavhengig av konsentrasjon i området 0.75-5.8 μM (figur 3C i Harrison et al.).

Perturbasjonsforsøkene viser at opptaket etterhvert synker langsomt med tiden. Harrison et al. (1989) går ut fra at opptaket følger konsentrasjon etter en hyperbolsk funksjon, og bestemmer v_i ut fra dette, for alle tilsatte konsentrasjoner. Ut fra det som ble sagt ovenfor kan v_i egentlig bare bestemmes ved samtidig ytre metning og kortsiktig indre metning, det vil i dette tilfelle si de to største tilsetningene, 2.8 og 5.8 μM. Det kan se ut som v_i er litt høyere for den laveste av disse to tilsetningene. For mindre tilsetninger, fra 2 ned til 0.75 μM, er det ikke noen v_i -fase, opptaket begynner å synke med avtagende konsentrasjon (v_e) straks korttidsopptaket er slutt.

Halvmetningskonstanter K_s er ikke oppgitt, fordi det er lite data og for liten nøyaktighet på analysene for konsentrasjoner som gir redusert opptak, men det ser ut som verdien må være

langt lavere enn 1 μM . Det er usikkert hva reduksjonen i opptaket med tiden egentlig er uttrykk for. Det kan skyldes:

1. Reell nedgang i opptak pr. celle pga. minskende konsentrasjon
2. Reell nedgang i opptak pr. celle pga. indre langsiktig metning
3. At spesifikt opptak regnes om med økende celleinnhold som basis.
Selv om absolutt opptak er uendret vil det gi minskende K_s .

Perturbasjonsforsøkene viser at opptak ved gitt restkonsentrasjon er mindre jo mer som ble tilslatt, dvs. jo mer som allerede er tatt opp. Det skulle tyde på at faktor 2 og 3 har betydning.³ Dette gjør at det uansett ville vært vanskelig å beregne reelle K_s -verdier på basis av data i den form de er referert.

Siden næringsstoffinnholdet i cellene er begrenset selv for næringsstoffer som foreligger i stort overskudd, også for lave veksthastigheter, må det være en form for cellemetning som bremser også langtidsopptaket. Det må isåfall være en annen type metning enn den som stanset korttidsopptaket. Korttidsopptaket bremses sterkt over tid selv om næringsstoffinnholdet i cellene ikke endres vesentlig, deretter skjer en langsom reduksjon av det stabile opptaket ettersom det totale næringsstoffinnholdet i cellene øker.

Harrison et al. (1989) drøfter problemet med å måle "ekte" verdier for V_s eller v_s (maksimal membran-transport inn i cellene), fordi det er vanskelig å bruke korte nok opptaksintervaller. Tabell 17 viser at målt korttidsopptak avhenger av hvilket måleintervall som velges. Et kort måleintervall kan gi mye høyere registrert opptak i starten.

For å unngå problemet med cellemetning har Harrison et al. (1989) også målt N-opptak ved å følger opptak av flere mindre tilsetninger etter hverandre til den samme prøven. De refererer slike forsøk med ammoniumopptak for to diatoméer, *Skeletonema costatum* og *Chaetoceros debilis*, under ammoniumbegrenset vekst, $\mu = 0.02 \text{ h}^{-1}$ ved 15 °C. Forsøkene viste at spesifikt opptak som funksjon av konsentrasjonen stort sett var uendret fra gang til gang for 4 til 6 gjentatte tilsetninger av ca 1.5 μM ammonium pr. tilsetning. Det betyr at endringer i cellenes tilstand pga. tilsetningene ikke har gjort seg gjeldende. Forsøket synes å vise at begge arter har en terskel-konsentrasjon S_0 for ammonium-opptak, på hhv. 0.3 og 0.2 μM . For *Skeletonema costatum* er spesifikt opptak $v_i > 0.25 \text{ h}^{-1}$, og $K_s > 0.7 \mu\text{M}$.⁴ For *Chaetoceros debilis* er $v_i = 0.08 \text{ h}^{-1}$, og dette opptaket oppnås allerede ved ammoniumkonsentrasjoner 0.3-0.5 μM . Den egentlige K_s kan likevel være større enn dette, dersom den hyperbolske opptaksfunksjonen er sterkt avkuttet pga. indre begrensninger.

³ Siden det er angitt spesifikt opptak er det litt usikkert hva dataene egentlig sier. For en beskrivelse av beregningsmetoden henviser Harrison et al. (1989) til Conway et al. (1976), som gir formelen $V = \delta S / (\delta t \cdot X)$, hvor δS og δt er respektivt mengde som er tatt opp og tidsrommet, og X er gjennomsnittlig konsentrasjon av næringsstoff bundet i biomasse for tidsrommet. X vil øke med tiden, og det er vanskelig å vite om reduksjonen i V skyldes bare dette, eller om opptak pr. biomasse også minsker med tid. Uten opplysninger om total mengde næring bundet i cellene, og data om biomasse, som også øker med tid i batchforsøk, er det vanskelig å tolke dataene.

⁴ Opptaket er under 50% av maksimalt opptak ved konsentrasjon 1 μM .

6.4.2.5. Opptak og assimilasjon av ammonium i diatoméen *Thalassiosira pseudonana* ved korttidsforsøk (Zehr et al. 1988).

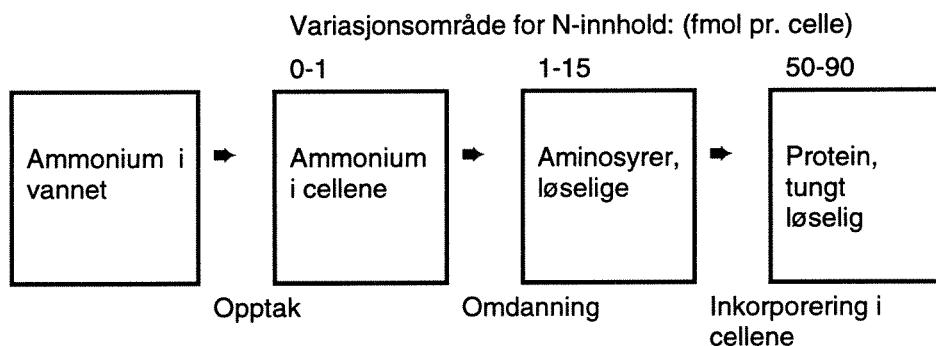
Zehr et al. (1988) har målt opptak og assimilasjon av ammonium i diatoméen *Thalassiosira pseudonana* ved korttidsforsøk over 20 minutter med radioisotopen ^{13}N som tracer. Det ble tilskattet 10 μM ammonium, og det kan antas at det er maksimalt opptak V_{\max} som er målt. Ved å måle radioaktivitet som funksjon av tid for ulike fraksjoner av N i cellene fikk de data om opptak og assimilasjon for celler fra kulturer med veksthastighet fra 0.2 til 3 d^{-1} .

I de første 3 minuttene var det et høyt totalopptak. Opptak pr. celle var omtrent uavhengig av veksthastighet, mens opptak pr. mengde C var 60 % større for næringsfattige celler. Den mengden som ble tatt opp, tilsvarte en øvre grense for indre konsentrasjon av ammonium på 40mM som angis av Zehr et al. (1988). Det tyder på at det har vært lite fritt ammonium i cellene fra før, både for høye og lave veksthastigheter.

Deretter sank opptaket raskt. Zehr et al. har i sin figur 1 antatt en felles opptakskurve, målt pr. celle, for lav og høy veksthastighet, men datapunktene antyder at opptaket synker sterkest for langsomme veksthastigheter. Opptaket 5-10 minutter etter N-tilsetning, beregnet separat for lav og høy veksthastighet ut fra datapunktene, tilsvarer ganske godt det N-forbruket som kan beregnes for dynamisk likevekt, men det bygger på opptaksdata for bare to tidspunkter, og det er ikke mulig å kontrollere usikkerheten i dette.

Etter en forsinkelse på 3-5 minutter øker mengden radioaktivt N som inkorporeres i uløselige forbindelser omtrent lineært med tid, dvs. at inkorporeringsraten ser ut til å gå mot en konstant verdi. Dette forklares med en opptaksmodell som skissert i figur 28.

Inkorporering av ^{13}N i protein begynner først etterhvert som aminosyrrene som fantes i cellene fra før blir brukt opp, og erstattes av nydannet ^{13}N -holdig materiale. Forløpet for inkorporering som funksjon av tid tyder derfor på en gjennomløpstid for de involverte aminosyrrene på ca. 5 minutter, uavhengig av veksthastighet.



Figur 28. Kvalitativ skisse av opptak og assimilering av nitrogen via aminosyrer.

Målt inkorporering av ^{13}N etter 10-20 minutter tilsvarer imidlertid bare 25-50 % av det totale netto opptaket cellene må ha hatt i likevekt ut fra veksthastighet og næringsstoffsinnhold. Ut fra oppgitte data kan det beregnes en gjennomsnittlig omsetningstid på 1-2 timer for aminosyrrene totalt ved likevekt, minst for store veksthastigheter. Hvis ammoniumtilsetningen ikke demper inkorporeringen, kan det ut fra dette anslås at en fraksjon på ca. 2 % av aminosyrrene har en omsetningstid på 5 minutter, og derfor står for en andel på 25-50 % av totalt opptak,

mens resten av aminosyrene omsettes mye langsommere, og derfor også mettes mye langsommere med ^{13}N . Det stemmer med en midlere oppholdstid omrent som anslått, og forklarer tidsutviklingen i total assimilering. Kortidsopptaket påvirket bare innholdet av ammonium i cellene, og evt. visse fraksjoner av aminosyrer, som tilsammen ser ut til å utgjøre maksimalt ca. 1 % av totalt N-innhold ved høye vekst-hastigheter. Når dette er mettet, ser det ut til totalopptaket istedet reguleres av inkorporeringen.

Reaksjonen på økt næringstilgang på lang sikt vil avhenge av hvor mye og hvor raskt inkorporeringen kan øke. Ifølge Zehr et al. (1988) kan det se ut som den fortsetter med samme hastighet som før innenfor en periode på 20 minutter, dvs. at det kan være en viss forsinkelse i økningen av næringsstoffopptaket. Data fra Harrison et al. (1989) tyder på som nevnt på at sett over noen timer vil spesifikt opptak ved ytre metning kunne være 5-10 ganger likevektsopptaket før tilsetning. Conway et al. (1976) oppgir verdier på V_i som ligger fra 1.5 til 4 ganger likevektsopptaket.

6.4.2.6. Opptak og inkorporering av ammonium i diatoméen *Thalassiosira pseudonana* ved 5 timers forsøk (Kanda og Hattori 1988).

Kanda og Hattori (1988) har også studert fraksjoneringen av opptaket av N. De målte opptak og inkorporering av N i 5 forskjellige arter, bl.a. diatoméen *Thalassiosira pseudonana*. De fulgte opptaket over 5 timer, altså over et lengre tidsrom enn Zehr et al. (1988), med måling etter en halv time, og deretter hver hele time. De brukte den stabile isotopen ^{15}N som tracer, og total ammonium-konsentrasjon var 20 μM . Med så store ammoniumkonsentrasjoner vil remineralisering av nitrogen neppe kunne ha forstyrret resultatene.

For eksponensielt voksende celler ble lettløselige forbindelser i cellene mettet med ^{15}N i løpet av 1-2 timer, mens inkorporering av ^{15}N i tyngre løselige komponenter hadde en forsinkelse på 1/2 til 1 time. For perioden fra 2 til 5 timer etter tilsetning av N var total-opptaket mer eller mindre uavhengig av graden av N-underskudd i cellene, men de cellene som hadde underskudd hadde mindre inkorporering, og større akkumulering i lettløselige forbindelser. I disse forsøkene får en ikke med den kortsiktige metningen av en liten aminosyre-fraksjon slik resultatene til Zehr et al. (1988) tyder på, men ser bare på metningen i lettløselige forbindelser totalt.

Celler som hadde vært uten N-tilførsel i 24 timer hadde litt høyere opptak i begynnelsen, men mellom 2 og 5 timer etter tilsetning var opptaket V_i pr. celle omrent det samme som for eksponensielt voksende celler, (dvs. nær maksimal veksthastighet). Dette var litt varierende for forskjellige arter.

For celler som hadde vært uten N-tilførsel i lengre tid, var opptaket 2 timer etter N-tilsetning markert lavere (til under 50 %) for to arter (48 og 120 timer), mens det var liten nedgang for en tredje art (72 timer), sett i forhold til opptak for eksponensielt voksende celler. Celler med N-underskudd akkumulerte N i aminosyrer etter N-tilsetning, slik at mengden aminosyrer pr. mengde protein etter 5 timer var oppe i 1-2 ganger det som eksponensielt voksende celler hadde.

Stabilt opptak V_i , gitt som mengde pr. celle, ser ut til å variere svakt med veksthastighet for de to arter hvor data om dette er gitt: *Thalassiosira pseudonana* og *Synechococcus bacillaris*. Når veksthastigheten ble redusert fra maksimum med en faktor ca. 8, ble maksimalt opptak pr. celle redusert til hhv. 10 og 30 % av verdien for celler i full vekst, og var da 2-3 ganger større enn likevektsopptaket.

Ut fra data for C:N-forhold kan opptakskapasiteten beregnes pr. mengde karbon for to arter. For *Thalassiosira pseudonana* er maksimalopptaket omkring $0.013 \text{ molN} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ både for eksponensiell vekst og etter 24 timers N-mangel, mens det relative opptaket for *Platymonas* sp. (PLATP) øker fra 0.005 til $0.012 \text{ molN} \cdot \text{molC}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ved overgang fra eksponensiell vekst til 24 timers N-mangel. I begge tilfelle var opptakskapasiteten pr. celle omtrent uendret.

6.4.3. Data for opptak av silisium

Når det gjelder diatoméers vekstmuligheter kan også silisiumopptaket være begrensende. Paasche (1973) har sett på sammenhengen mellom vekst og henholdsvis silikat-innhold i cellene og restkonsentrasjoner av silikat i vannmassene for diatoméen *Thalassiosira pseudonana* under ulike fortynningshastigheter i kjemostatforsøk. Resultatene er diskutert foran i kap. 5.2.6. på side 76. Som nevnt der kan det anslås at silikatinnholdet i cellene som Si:C-forhold varierer mellom 1:30 og 1:15 (atom:atom) når veksthastigheten varieres fra 0 til 2.5 d^{-1} . Ifølge Paasche (1973) tar diatoméer ikke opp silikat kontinuerlig, men mest i forbindelse med celledeling. For en populasjon kan det likevel arte seg som et omtrent kontinuerlig opptak, dersom det ikke er synkronisering av celledelingen. Netto opptak i likevekt beregnet ved ligningen

$$V = \mu \cdot q = D \cdot q \quad (98)$$

hvor μ er eksponensiell netto veksthastighet (= fortynningshastighet D) og q er silikatinnhold pr. celle. Ligning (77) på side 104 er så tilpasset de resulterende verdipar (V, S). Maksimalt netto opptak i dynamisk likevekt er beregnet til $160\text{-}230 \text{ pg} \cdot 10^{-3} \text{ Si} \text{ celle}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Maksimal asymptotisk veksthastighet er oppgitt til ca. 2.8 d^{-1} eller 0.116 h^{-1} , som da også må være det spesifikke opptaket v av silikat (pr. mengde silikat i cellene fra før) som ligger bak tallene for opptak pr. celle. Hvis vi anslår Si:C-forhold i cellene på 1:15 (atom:atom), eller 0.16 g Si / g C (se side 76), kan maksimalt opptak V_{max} i ligning (77) relativt til mengde organisk karbon anslås til ca. $0.17 \text{ mol Si} \cdot \text{mol C}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$, eller $0.40 \text{ gSi} \cdot \text{gC}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ ved veksthastighet 2.5 d^{-1} . Halvmetningskoeffisienten oppgis av Paasche til $1\text{-}2 \mu\text{M}$ for korttidsopptak og $1\text{-}5 \mu\text{M}$ for likevektsopptak. Paasches data gjelder ved likevekt i kjemostat og gir derfor ikke informasjon om eventuelt forhøyet opptak etter tilsetning av silikat til mediet.

Harrison et al. (1989) har målt silikat-opptak etter tilsetning av $6 \mu\text{M}$ Si til kjemostatkulturer av *Skeletonema costatum* og *Chaetoceros debilis* som hadde vokst i likevekt under ganske sterkt silikatbegrensning, med fortynningshastighet 0.0125 h^{-1} (0.3 d^{-1}). *Skeletonema* hadde et forhøyet spesifikt opptak v på $0.15\text{-}0.20 \text{ h}^{-1}$ de første 3 kvarter etter tilsetning, hvilket kan ha gitt en økning på ca. 20 % i silikatinnholdet i cellene, og deretter ca. 0.06 h^{-1} over de neste 4 timer, inntil hele tilsetningen var tatt opp. *Chaetoceros* hadde et konstant opptak omkring 0.14 h^{-1} gjennom 3 timer, inntil hele tilsetningen var tatt opp. I løpet av denne tiden kan silikatinnholdet i cellene ha økt med maksimalt ca. 40-50 %, når en tar hensyn til at veksthastigheten antagelig i allfall ikke har minsket, slik at minst 0.0125 h^{-1} av opptaket har gått med til å opprettholde innholdet pr. celle (forsøksbetingelsene fra før tilsetningen ble beholdt gjennom forsøket). Harrison et al. gjorde også forsøk hvor opptaket ble fulgt etter tilsetning gjentatt 3 ganger med 3-4 timers mellomrom, og de tyder på at opptakskapasiteten ikke er uttømt med en slik økning, idet det skjer nesten like raskt spesifikt opptak v pr. Si-innhold i cellene også ved de senere tilsetningene. Bedømt ut fra plott av opptaksrate og restkonsentrasjon som funksjon av tid kan det se ut som halvmetningskonsentrasjonene for opptak etter store Si-tilsetninger er anslagsvis $0.5\text{-}1.0 \mu\text{M}$ Si eller lavere for begge arter.

Hvis vi går ut fra at Si:C-innholdet er ca. 1:30 (atom:atom) ved langsom vekst, vil et spesifikt korttids-opptak $v_{max} = 0.14\text{--}0.2 \text{ h}^{-1}$ vil tilsvare $V_{max} = 0.11\text{--}0.16 \text{ mol Si}\cdot\text{mol C}^{-1}\cdot\text{dag}^{-1}$, i god overenstemmelse med Paasches anslag for maksimalt opptak ved rask vekst. Vi har her ikke grunnlag for å si at maksimal opptakskapasitet varierer noe særlig med celletilstand.

6.4.4. Vekselvirkning mellom opptak av ulike næringssalter

6.4.4.1. Forhold mellom opptak av ulike N-forbindelser (Ammonium, urea og nitrat).

Generelt ser det ut til at alger foretrekker ammonium og urea fremfor nitrat/nitritt.

Ifølge Paasche og Kristiansen (1982a) ser det ut til at opptak av nitrat og nitritt undertrykkes når ammoniumkonsentrasjonen er større enn $1\text{--}2 \mu\text{M}$. Caperon og Meyer (1972b) fant at ved tilsetning av både NH_4^+ og NO_3^- i omtrent samme mengder til ammonium-adapterte alger ble alt NH_4^+ tatt opp først, og deretter NO_3^- med mye lavere opptakshastighet. Det var ikke så stor forskjell på opptak av NO_3^- og NH_4^+ når algene på forhånd var adaptert til det stoffet som tilsettes. Også urea-opptak blir undertrykt ved ammoniumkonsentrasjoner over $1\text{--}2 \mu\text{M}$ ifølge Kristiansen (1983).

Garside (1981) har målt opptak av ammonium og nitrat i fytoplankton i *New York Bight*, med ^{15}N -metoden, ved korttids batchforsøk. De undersøkte tildels variasjon av opptak med lysstyrke (se kap. 6.5.), men også forholdet mellom nitrat og ammonium-opptak. De fant at opptakshastighet for nitrat i forhold til totalt N-opptak avtok med økende NH_4^+ -konsentrasjoner i området fra 1 opp til ca. $3\text{--}4 \mu\text{M}$. Det var ikke tegn til at denne hemningen var lysavhengig.

Di Toro et al. (1977) gir en formel for NH_4^+ preferanse som funksjon av NO_3^- og NH_4^+ -konsentrasjoner, som virker kvalitativt rimelig, men den er litt komplisert, og bærer preg av å være en "ad hoc" funksjon. I Di Toro et al.s modell blir planktonproduksjonen uttrykt direkte som funksjon av næringssaltkonsentrasjoner, og den inneholder en fordelingskoeffisient α som angir hvor stor andel av assimilert N som hentes fra fritt ammonium i vannmassene, resten ($1-\alpha$) hentes da fra nitrat. Den ligningen de setter opp, kan skrives slik

$$\alpha = \frac{[\text{NH}_4^+]}{K_{mN} + [\text{NO}_3^-]} \cdot \left(\frac{[\text{NO}_3^-]}{K_{mN} + [\text{NH}_4^+]} + \frac{K_{mN}}{[\text{NO}_3^-] + [\text{NH}_4^+]} \right) \quad (99)$$

I denne ligningen er [...] konsentrasjoner av næringssalt, mens K_{mN} er halvmetningskonsentrasjon for vekst som funksjon av næringssaltinnhold, tilsvarende K' s i ligning (73), Di Toro et al. bruker $0.025 \mu\text{gN/l}$, eller $0.35 \mu\text{M}$, (oppgett variasjonsområde $0.0015\text{--}0.15$). Fordelingen vil både avhenge av forholdet mellom $[\text{NO}_3^-]$ og $[\text{NH}_4^+]$ og av hvor store konsentrasjonene er i forhold til halvmetningskonsentrasjon.

I et av opptaksforsøkene til Caperon og Meyer (1972b) ble både nitrat og ammonium tilsatt i omtrent like store mengder ($3\text{--}3 \mu\text{M}$) til en kultur av *Monochrysis lutheri* som hadde vokst i ammonium med veksthastighet 0.0168 h^{-1} . Omtrent alt ammonium ble tatt opp i løpet av ca. en time, beregnet $V_{max}=0.0304 \text{ molN}\cdot\text{molC}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. Sålenge det var ammonium igjen i målbare konsentrasjoner, var nitrat-opptaket bare ca. 10 % av ammonium-opptaket. Deretter steg nitratopptaket til 25 % av hva ammoniumopptaket hadde vært, slik at nesten alt nitrat ble tatt opp i løpet av ca. 3-4 timer. Totalt økte N-innholdet i cellene med 80 % i løpet av denne tiden. Når den samme arten hadde vokst i nitrat med veksthastighet 0.0186 h^{-1} var $V_{max}=0.0158$

$\text{molN}\cdot\text{molC}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, dvs. dobbelt så høyt som nitratopptaket for alger som hadde vokst i ammonium. Det ser ut til at N-begrensede cellene kan ta opp et stort tilskudd av ammonium raskere enn et tilskudd av nitrat.

6.4.4.2. Vekselvirkninger mellom næringssalt med ulike næringsstoffer

Conway et al. (1976) har målt opptak av fosfat og silikat over en periode på 5 timer etter NH_4^+ tilskudd til N-begrenset kjemostatkultur av *Skeletonema costatum* som hadde hatt veksthastighet = fortynnshastighet 0.04 h^{-1} . Pumpingen gjennom kjemostaten ble stoppet i forsøksperioden. Over en periode på 0.6 til 1.5 time etter tilsetningen opphørte P-opptaket helt, og silikatopptaket ble redusert til 10-50 % av likevektsopptaket, deretter tok det seg opp igjen, og ble liggende mellom 50 og 180 % høyere enn likevektsopptaket. Silikatopptaket økte mest. Opptakshastighetene er da angitt som spesifikk rate pr. P- og Si-innhold i cellene. Eventuell reduksjon i innhold av P og Si i algecellene den første timen er innenfor 5 %, forutsatt at spesifikk veksthastighet ikke har økt. Nettoeffekten sett over hele forsøksperioden på 5 timer er at P og Si-innholdet øker med minst anslagsvis 10 og 20 % dersom ikke veksthastigheten samtidig øker. Det er ingen opplysninger om hvordan veksthastigheten forandrer seg i perioden.

Conway et al. (1976) målte også opptak av fosfat og nitrat etter silikat-tilskudd til en tilsvarende silikatbegrenset kultur under eller like forhold som ovenfor. Både fosfat- og nitratopptak ble svakt hemmet i en halv til en time, til hhv. 50-90% av likevektsopptak, deretter fortsatte opptaket som som før, dvs. med spesifikk opptaksrate pr. P- og N-innhold i cellene = fortynningsraten for kjemostaten. Hemmingen i den innledende perioden tilsvarer en reduksjon i P og N-innhold innenfor 2 %, forutsatt at veksthastighet ikke har økt i forhold til hva det var på forhånd.

I kjemostatforsøkene til Jones et al. (1978) (s.73ff) med naturlig marint fytoplankton ga tilsetning av fosfat til en P-begrenset algepopulasjon en forholdsvis rask økning av P-innholdet i algecellene, mens N-innholdet økte mer gradvis i takt med den etterfølgende økning i veksthastighet. Det var her ingen tegn til noen midlertidig nedgang i N-innhold det første døgnet etter tilsetning.

Foreløpig konklusjon blir at hemmingen av opptak av andre næringsstoffer i en overgangssituasjon hvor algene plutselig får et tilskudd av ett næringsstoffer, har liten betydning for en beskrivelse av vekst og opptak, i allfall sålenge en ikke har som ambisjon å gi svært detaljerte beskrivelser av korttidsforløp f.eks. innenfor et par timer.

6.5. Betydning av lys og temperatur for næringsstoffopptaket.

Ifølge Parsons et al. (1977) vil næringsstoffopptaket ved lysbegrenset vekst være en funksjon av lys på samme måte som for fotosyntese/lys-kurven. Et visst næringssalttopptak vil foregå også i mørke, og opptaket kan derfor ha en annen døgnvariasjon enn produksjonen. Næringssalttopptaket kan hemmes av sterkt lys. Koblet med vertikale døgnvandringer for noen typer fytoplankton (flagellater) betyr dette også at opptaket kan skje fra et annet dyp enn der hvor hvor produksjonen foregår. F.eks. kan en tenke seg at plankton beveger seg nedover for å ta opp næring på større dyp om natten og beveger seg nærmere overflaten for å utnytte sollyset om dagen.

Parsons et al. (1977) refererer også endel resultater som viser at næringsstoffopptak avhenger av temperatur og lys på tilsvarende måte som primærproduksjon. Ved økende temperatur eller lysstyrker fra forholdsvis lave verdier øker for det første maksimal opptaksrate ved store næringssaltkonsentrasjoner øke. Samtidig øker også halvmetningskonsentrasjon for opptaket, dvs. at økt opptakspotensial særlig realiseres ved store næringssaltkonsentrasjoner.

Nalewajko og Lee (1983) har undersøkt fosfor-opptak som funksjon av lys for naturlig marint plankton fra flere forskjellige områder. De brukte radioaktiv tracer ^{32}P , og bestemte opptaket ved å følge radioaktiviteten i vannet over 2-6 timer, med første registreringsintervall ca. 10 minutter. De fant at fosfatopptak og assimilasjon av karbon til en viss grad varierer parallelt, men med sterkere variasjon i karbon-assimilering, og ofte et visst fosfatopptak også i mørke når all karbonassimilering var stoppet opp. Fosforopptaket i mørke var i tilfelle redusert med bare 18% sammenlignet med verdien ved optimalt lys, i ett tilfelle med 30% og i et tilfelle med 65%. Den stimulerende virkningen på næringssaltopptaket av en økning i lysstyrken syntes å være størst når algene på forhånd var vekstbegrenset av enten fosfor eller lys, og var ikke til stede når ingen av disse faktorene var begrensende.

Garside (1981) har som nevnt i kap. 6.4.4.1. målt opptak av ammonium og nitrat i naturlig fytoplankton ved forskjellige lysstyrker, ved inkuberingstider 2-8 timer. De fant at opptaket økte med lysstyrken opp til et nivå på ca. 10 % av lysstyrke ved overflaten, og at det var hemmet ved lysstyrker $>40\%$ av overflate-lysstyrken. For intervallet mellom disse nivåene var opptaket omtrent konstant, uavhengig av lysstyrken. Hemningen av opptaket i svakt lys varierer, men i alminnelighet ser det ut til at en reduksjon til 50% eller en tredjedel av opptaket i optimalt lys kan være realistisk.

Med såpass lange inkuberingstider som brukt i disse forsøkene kan kanskje opptaket her tenkes å være knyttet til produksjon på grunn av varierende lysstyrke, slik at det ikke er variasjoner i opptaket alene, men i det kombinerte resultat av opptak og vekst som måles.

Opptaket kan også være avhengig av temperatur. Opptak av nitrat styres av enzymet nitratreduktase. Kristiansen (1983) har målt aktiviteten for dette enzymet som funksjon av temperatur, og fant et optimum omkring 10-15 °C, nokså uavhengig av dyrknings-temperaturen, for endel kulturer. Rhee og Gotham (1981b) fant at nitrogenbegrensede kjemostatkulturer av *Scenedesmus* sp. som hadde vokst med veksthastighet 0.5 d^{-1} ved ulike temperaturer hadde størst maksimalt nitratopptak pr. celle ved 15 °C. Opptaket avtok lineært med temperatur i begge retninger, til ca. 50 % ved temperaturer hhv. 10 og 22 °C. Opptaket ble målt ved samme temperatur som i den kjemostaten algene kom fra. Ved 10 °C var kulturene bare marginalt N-begrenset, idet den innstilte likevektshastigheten 0.5 d^{-1} da var nær den temperaturbestemte maksimumshastigheten, mens de var sterkt N-begrenset ved 22 °C. Nedgangen i opptak pr. celle fra 15 til 20 °C tilsvarer omtrent den forskjellen i N-innhold pr. celle en kan vente ut fra det, og den lavere opptakskapasiteten kan derfor eventuelt være en tilpasning av maksimal opptakskapasitet til økende næringsbegrensning i retning av lavere V_{\max} og lavere K_s .

7. Valgt modellbeskrivelse av primærproduksjon

I dette kapitlet gis en sammenfattende beskrivelse av hvordan resultatene fra litteraturstudiet i foregående kapitler er brukt til å sette opp beskrivelsen av primærproduksjon og næringsstoffsopptak i eutrofimodellen. Selve modell-beskrivelsen vil stort sett gjenfinnes i rapport 2 i denne serien (se innsiden av rapportforsiden). Beskrivelsen nedenfor er noe mer omfattende og fyldestgjørende. Rapport 2 gir i tillegg en fullstendig beskrivelse av hvordan modellen er bygd opp, og inneholder også mer om de andre fytoplanktonprosessene (beiting, nedsynkning etc.) og fysiske transporter, nedbrytning og innvirkning av zooplankton og blåskjell.

7.1. Dynamiske variable som beskriver fytoplanktonbestand i modellen

I eutrofimodellen blir vannmassene delt vertikalt i lag av en viss tykkelse, og omsetningen beskrives med utgangspunkt i gjennomsnittlige konsentrasjoner innenfor hvert lag. En nærmere beskrivelse av dette finnes i rapport 2. Mengden av fytoplankton innenfor et vanlag beskrives som konsentrasjon (pr. vannvolum) av karbon, nitrogen, fosfor og eventuelt silikat. I beskrivelsen av prosessene i dette kapitlet presenteres ligningene for et enkelt vannlag og en enkelt fytoplanktongruppe, uten sub-indekser for å angi separering mellom bassenger, lag eller fytoplanktongrupper. Fytoplanktonbestanden for en bestemt gruppe og innenfor ett bestemt lag beskrives da av følgende dynamisk bestemte tilstandsvariable:

- $CFYT(t)$ = Konsentrasjon av karbon bundet i fytoplankton
- $NFYT(t)$ = Konsentrasjon av nitrogen bundet i fytoplankton
- $PFYT(t)$ = Konsentrasjon av fosfor bundet i fytoplankton
- $CHL(t)$ = Konsentrasjon av klorofyll (egentlig evne til lysutnyttelse)
- $SFYT(t)$ = Konsentrasjon av silikat bundet i fytoplankton (bare for diatoméer)

Alle tilstandsvariable er gitt som mengde (i vektenheter) pr. totalt vannvolum, altså ikke som konsentrasjon i alge-cellene. Tidsutviklingen av hver variabel bestemmes ved å integrere den totale endringsraten over tid, dvs. både lokal omsetning og virkningen av vann- og partikkelttransporter inn og ut av laget. I denne rapporten ser vi bare på en del av de lokale prosessene, nemlig primærproduksjon, som omfatter fotosyntese, oppbygging av cellens bestanddeler og vekst ved celledeling, og som en egen prosess opptak av næringssalter fra vannet.

Mengden organisk karbon regnes som det egentlige målet på algebiomassen. Primærproduksjonen er også avhengig av innholdet av næringsstoffer og klorofyll. Næringsstoffinnholdet opprettholdes ved opptak av næringssalter, mens klorofyllnivået justeres etter lysforholdene og vekstforholdene.

Når det gjelder disse prosessene følger de to fytoplanktongruppene (diatoméer og flagellater) stort sett samme modellformulering, men med hvert sitt sett av modell-parametre. Når annet ikke er sagt direkte, gjelder beskrivelsen nedenfor generelt for begge gruppene, sett hver for seg. Modellen inneholder både variable og parametre for hver gruppe, og i ligningene nedenfor må indeks for gruppe være underforstått, slik at $CFYT$ f.eks. egentlig står for $CFYT_i$, hvor $i=1$ eller 2 (fytoplanktongruppe i), og veksthastighet μ tilsvarende for μ_i .

7.2. Primærproduksjon som karbon-assimilering

Primærproduksjonen beskrives primært som assimilering av organisk karbon pr. tidsenhet. Bidraget til $d CFYT/dt$ fra fotosyntesen er gitt ved:

$$\frac{d CFYT}{dt_p} = \mu \cdot CFYT(t) \quad (100)$$

hvor μ = spesifikk veksthastighet (d^{-1})

Med bakgrunn i kapitlene 4. og 5. antas denne veksthastigheten å være regulert av følgende faktorer:

Lysstyrke: I	(energi/tid/flate)
Temperatur: T	
Næringsstoffinnhold i plankton-algene:	$q_N = N:C\text{-forhold} = NFYT/CFYT$
	$q_P = P:C\text{-forhold} = PFYT/CFYT$
	$q_{Si} = Si:C\text{-forhold} = SFYT/CFYT$ [bare diatoméer]

Klorofyll inngår i modellbeskrivelsen, men regnes som en justerbar egenskap ved fytoplanktonet, og ikke som noen eksternt gitt begrensende faktor. Hvordan klorofyll inngår i modellen er skissert nærmere nedenfor i forbindelse med lysbegrensning av veksten.

Virkning av lav saltholdighet (salinitet) er ikke med i den første versjonen av modellen. Lav salinitet kan både gi begrensning i antall arter, og begrense veksthastigheten for de artene som greier seg best ved lav salinitet (Torbjørn Johnsen, NIVA, pers. medd.). Noe data om virkning av salinitet finnes, se f.eks. s. 56 og 94, men det er ikke funnet noe generelt grunnlag for å modellere dette. For å ta hensyn til at en fjord har lav overflatesalinitet slik modellen er nå, må en sette ned veksthastigheten med en konstant faktor, etter nærmere vurdering - modellen har altså ikke innebygd noen mulighet til å beskrive virkning av varierende ferskvannspåvirkning. Dette er antagelig noe som bør studeres nærmere for å gjøre modellen mer generelt tilpasningsdyktig til ulike områder.

Den fysiske modellen har så stor tidsoppløsning at døgnvariasjonene kan beskrives eksplisitt, og fotosyntese-modellen beskriver også døgnvariasjoner eksplisitt, ikke bare midlet over døgnet. Det har betydning for hva slags responskurver som skal brukes mht. lysvariasjoner, kfr. kap. 4.2.1.3.

I litteraturstudiet foran ble først lys- og temperatur-regulering av veksten sett i sammenheng i kap. 4. Temperaturen ble sett som en regulerende faktor på de interne enzymprosessene veksten er avhengig av, mens lyset er en ytre påvirkning og forutsetning for vekst. Tilslutt ble næringsstoffbegrensning behandlet for seg selv i kap. 5. Denne oppdelingen var først og fremst diktert av praktiske grunner, og ut fra hvordan de ulike faktorene ble sett i sammenheng i noe av den litteraturen som ble studert.

I modellformuleringen, hvor alle faktorene skal ses i sammenheng, er det valgt en litt annen rekkefølge. Både temperatur og næringsstoff-innhold må ses som en form for indre begrensende faktorer, som definerer tilstanden til cellene, og bestemmer hvor effektivt de interne vekstprosessene i cellene kan foregå. Det gjelder selv om temperaturen fremtrer som en ytre miljøfaktor som måles i vannet og er gitt av eksterne forhold. Lyset opptrer derimot

som en klar direkte påvirkning utenfra, som energikilde for de prosesser som reguleres av temperatur og næringsstoffsinnhold.

Ut fra dette er det valgt først å se på temperatur og næringsstoffsinnhold i sammenheng som det som bestemmer algenes tilstand, og så ta med lyset til slutt i en total modellbeskrivelse av primærproduksjonen i et gitt øyeblikk. Sett over et lengre tidsrom vil næringsstoffsinnholdet være et resultat av balansen mellom vekst og næringsstoppoptak, og den sistnevnte prosessen kommer derfor inn som en faktor som regulerer primærproduksjonen over tid.

7.2.1. Temperaturbegrensning alene

Dersom det er nok lys og næringsstoff (N, P, Si), vil veksthastigheten være begrenset av den indre stoffomsetningen i alger med optimal sammensetning, og denne hastigheten er en funksjon av temperaturen. For en enkelt art vil det ofte være et optimalt temperaturområde, og maksimal produksjon som funksjon av temperatur kan avta for både høyere og lavere temperaturer. Veksthastigheten kan avta nokså brått mot høye temperaturer, som drøftet foran i kap. 4.1.4. Det som er mest aktuelt i våre farvann, hvor temperaturen sjeldent kommer over 20-25 °C, er likevel at temperaturen er lavere enn det som er optimalt, så det er mest naturlig å regne med at veksthastigheten øker med temperatur.

Dessuten skal modellen brukes til å beskrive som en sum en algebiomasse som i virkeligheten består av flere arter, og med skiftende artssammensetning over tid. Skiftningene i seg selv kan ikke beskrives, men den almene statistiske virkningen av dem gjennom året kan tas inn i modellen. Hver art kan ha sitt temperatur-optimum, men som det fremgår i kap 4.2.2.1. i omtalen av data fra Eppley(1972), finnes et stort spekter av arter med ulike temperaturområder hvor de varmekjære (og varmetolerante) artene vokser raskere. Det er naturlig at høyere temperaturer gir større dominans av slike arter, og for algebiomassen som helhet vil være en statistisk tendens til økende veksthastighet med økende temperatur. Temperaturforandrer seg ikke svært raskt, og det vil antagelig være en stor grad av temperaturtilpasning.

Ut fra dette er det valgt å bruke Eppleys eksponensielle funksjon (Eppley 1972) for vekst hos alger som er tilpasset aktuell temperatur, med temperatur T gitt i °C og med temperaturkoeffisient $k_{T,fyt} = 0.063$ pr. °C, som beskrevet i kap. 4.2.2.1.:

$$\mu_{\max}(T) = \mu_{20} \exp[k_{T,fyt} \cdot (T - 20^\circ\text{C})] \quad (101)$$

Koeffisienten μ_{20} angir her maksimal veksthastighet ved temperatur 20 °C, under gode lys- og næringsstoffs-betingelser. Ved aktuelle forhold i norske fjorder antas det altså at nedsatt produksjon ved høye temperaturer ikke trenger å modelleres.

Som det fremgår av kap. 4.2.2., vil det kunne være sterkere variasjon med temperaturvekslinger innenfor døgnet, fordi algene da ikke rekker å tilpasse seg. Dette kan likevel antagelig neglisjeres i modellen, siden døgnvariasjoner i veksten hovedsakelig følger av variasjoner i lysstyrken, og det i alle fall er snakk om en nokså grov empirisk justering av en modell. Temperatur-funksjonen er viktigst for å beskrive årstidsvekslinger.

Eppleys funksjon har ut fra det datamaterialet den bygger på, også innebygd variasjon i artssammensetning med temperatur, men kan kanskje gi for høye verdier, fordi den gir en slags øvre grense for veksthastighet. Absoluttverdiene er imidlertid bare et utgangspunkt for empirisk justering av modellen, så det spiller ikke så stor rolle.

Et mer prinsipielt problem er at modellen ikke tar hensyn til at artsskiftninger betyr at det i overgangsperioder bare er en del av biomassen som er effektiv basis for vekst. Mulige måter å løse dette på er drøftet i kap. 4.2.2.2., men det er ikke tatt med i modellen foreløpig.

7.2.2. Næringsstoff-begrensning sammen med temperaturbegrensning

Mangel på næringsstoff (N, P eller Si) kan begrense den indre omsetningen ytterligere i forhold til de grenser temperaturen setter, som beskrevet ovenfor. Næringsstoffbegrensningen sett isolert er drøftet foran i kap. 5. På bakgrunn av drøftingen der er det valgt å basere modellbeskrivelsen på det som foran er kalt kombinasjonsmodellen for multipel næringsstoffbegrensning, og som er beskrevet i ligning (57) med tilhørende ligninger (side 90). For de tre aktuelle næringsstoffene N, P og Si kan denne modellen spesialiseres slik:

Veksten bestemmes av relativt næringsinnhold pr. mengde karbon:

$$q_X = xFYT/CFYT, \text{ hvor } x \text{ står for de tre stoffene (N og P, samt Si for diatoméer).}$$

Det antas at det for hvert næringsstoff finnes en nedre grense $q_{o,X}$ for dette forholdet, hvor all vekst opphører, og at veksten øker ettersom q_X øker. I overenstemmelse med ligning (55), hvor vi nå antar at halvmetningsverdien K_q for q er lik den nedre grensen (Droops forenkling, kfr. kap. 5.) blir økningen uttrykt som funksjon av et relativt overskudd av næringsstoff i cellene, definert ved:

$$r_X = \frac{q_X - q_{o,X}}{q_{o,X}} \quad (102)$$

Den begrensende virkningen av de forskjellige næringsstoffene kombineres gjennom en faktor definert ved ligningen

$$NUTFAC = \frac{1}{1 + \frac{1}{r_N} + \frac{1}{r_P} + \frac{1}{r_{Si}}} \quad (103)$$

Silikat er med som begrensende faktor bare for diatoméer, for annet fytoplanktongruppen er modellen forenklet ved at dette ledet er kuttet ut.

Kombinert begrensning av temperatur og næringsstoff fås ved å kombinere dette med ligning (101) for maksimal veksthastighet som funksjon av temperatur, til følgende uttrykk for veksthastighet som funksjon av temperatur og næringsstoffbegrensning under optimale lysforhold:

$$\mu_{opt,I} = NUTFAC \cdot \mu_{max}(T) \quad (104)$$

Det er altså valgt å multiplisere næringsbegrensning og temperaturbegrensning med hverandre. Det virker som den rimeligste måten å kombinere de to begrensningene på, siden temperatur må antas å regulere nettopp hvor raskt en gitt mengde næringsstoff omsettes, og det i utgangspunktet er mest naturlig å anta at temperaturen virker likt på alle biokjemiske prosesser. Noen terskel-modell virker her lite rimelig, idet en ikke vil tro at næringsstoffmangel blir mindre viktig selv om det i tillegg opptrer temperaturhemning av veksten.

NB! I implementeringen av modellen er det lagt inn en justering av veksthastighetene ved å dele på den verdi NUTFAC får med optimale verdier for næringsstoffinnhold, slik de er beskrevet senere under kapitlet om næringsstoff-opptak (tabell 18). Ved bruk av modellen spesifiseres maksimal veksthastighet ved 20 °C som en modellparameter, og det vil si en maksimal realiserbar veksthastighet og ikke et asymptotisk maksimum for NUTFAC→ 1. Det er valgt å gjøre det slik fordi det asymptotiske maksimum kan være en nokså fiktiv størrelse, som ligger langt over realistiske veksthastigheter, dersom maksimal r_X for ett eller flere av næringsstoffene (X) ikke er så svært stor. Det fremgår direkte av ligning (103), kfr. forøvrig kap 5.3. Maksimal veksthastighet som modellparameter knytter seg mer direkte til det som er observert, uten matematisk ekstrapolering, og er derfor lettere å spesifisere ut fra observasjoner. Det er spesielt viktig når en opererer med flere potensielt begrensende næringsstoffer, idet det da blir større forskjell mellom realiserbart og asymptotisk maksimum.

Minimumsverdier for næringsstoffinnholdf q_0 settes i utgangspunktet for de tre aktuelle grunnstoffene til vekt i forhold til vekt av karbon. Modellen opererer med følgende størrelser, som brukes som beskrevet generelt ovenfor:

	Minimumskvote	betegnes:	(ca. atom:atom)	(g/g)
Nitrogen:	q_N	(N:C) _{min}	1:20	0.06
Fosfor:	q_P	(P:C) _{min}	1:1000	0.0027
Silisium: [bare for diatoméer]	q_{Si}	(Si:C) _{min}	1:25	0.09

Bakgrunnen for disse verdiene er det redegjort for i kap. 5. For nitrogen er valgt en verdi i overkant av det som er vanlig forekommende i litteraturen, se kap. 5.2.4.3., mens det er sett bort fra at det for noen arter, spesielt diatoméer, kanskje kan være nokså konstante N:C-forhold. For fosfor finnes datagrunnlaget i tabell 11., det ser ut til at den valgte verdien er nokså representativ for verdiene der. For silisium finnes datagrunnlaget i kap.5.2.6. Krav til relativt næringsinnhold q antas i modellen å kunne settes uavhengig av temperatur, selv om noen forsøk som er referert foran kan tyde på en viss variasjon.

7.2.3. Lysbegrensning

Ligning (104) antas å beskrive hvordan stoffomsetningen i algene begrenses av indre faktorer. Denne stoffomsetningen drives imidlertid av energi fanget opp fra lyset av fotokjemiske prosesser, og ved svake lysstyrker vil de fotokjemiske prosessene begrense veksten. Forsøksresultater om forholdet mellom lys- og temperatur-begrensning ved rikelig næringssalt-tilgang er beskrevet i kap. 4. og en modellformulering ble satt opp i kap. 4.1.3. Vi tar utgangspunkt i ligning (12) på side 28, men antar nå at den samme formuleringen kan brukes for forholdet mellom lysbegrensningen og den kombinerte temperatur- og næringsbegrensning som er definert ovenfor i kap. 7.2.2., dvs. at vi bruker den samme ligningen men setter inn $\mu_{opt,I}$ fra ligning (104) istedet for den rent temperaturavhengige veksthastigheten som ble brukt tidligere.

Den samlede formuleringen for hvordan veksthastigheten begrenses av temperatur, næringsstoffer eller lys kan da skrives:

$$\mu(I, \text{næringsstoffer}, T) = \frac{I \cdot \mu_{opt,I}}{\left[I^n + \left(\frac{\mu_{opt,I}}{c} \right)^n \right]^{1/n}} \quad (105)$$

Koeffisienten c har altså samme betydning som i kap. 4.1.3., nemlig algenes evne til å utnytte lyset, dvs. relativ klorofyllmengde [Chl_a:C] multiplisert med evnen pr. klorofyllenhet til å omsette lys til fotosyntese, tidligere kalt α . For store lysstyrker vil $\mu \rightarrow \mu_{opt,I}$ og altså være uavhengig av lysstyrken. For små lysstyrker vil $\mu(I)$ nærme seg et lineært forløp $\mu \equiv c \cdot I$, hvor veksthastigheten er uavhengig av $\mu_{opt,I}$. Det vi tidligere har kalt kritisk lysstyrke er gitt ved:

$$I_k = \frac{\mu_{opt,I}}{c} = \frac{\mu_{opt,I}}{\alpha \cdot [\text{Chl}_a:\text{C}]} \quad (106)$$

Ligning (105) kan også skrives på følgende måte, formulert som øyeblikksrespons på variasjoner i lysstyrken:

$$\mu(I, T) = \mu_{opt,I} \cdot \Theta(I) \quad (107)$$

hvor vi nå innfører følgende funksjon:

$$\Theta(I) = \frac{I}{(I_k^n + I^n)^{1/n}} \quad (108)$$

Størrelsen Θ er altså den relative reduksjon i veksthastighet pga. suboptimal lysstyrke. Den kritiske lysstyrken I_k angir overgangen mellom lysbegrenset vekst og vekst begrenset av cellenes tilstand, dvs. temperatur og næringsstoffinnhold. Den kritiske lysstyrken vil variere dynamisk som beskrevet nærmere nedenfor, og det uttrykker planktonets tilpasning til lysforholdene, slik den ble beskrevet i kap. 4.2.1.2. og 4.2.1.3. Ligning (108) uttrykker variasjon i veksthastighet ved slike skiftninger i lysstyrken som skjer raskt i forhold til den tiden planktonet bruker på å tilpasse seg.

Det er i nåværende utgave av modellen valgt å ikke inkludere veksthemning ved høye lysstyrker, siden det virker usikkert hvor viktig det er, og om det egentlig er en kombinert temperatur/lys-effekt. (Aruga 1965a,b).

Som det er redegjort for i kap. 4.2.1.3., blir koeffisienten n forskjellig ettersom en ser på vekst tilpasset aktuell lysstyrke ($n=1$ til 2) eller på vekst som funksjon av raskt vekslende lysstyrke ($n=3$). I eutrofimodellen brukes $n=3$, som gir en ganske skarp overgang mellom de to områdene. Funksjonen (3) beskriver da hvordan fotosyntesen varierer for gitt I_k ved raske endringer i lysstyrken, og er ment å omfatte døgnvariasjoner. Det medfører at modellen bør kjøres med god oppløsning av døgnet.

7.2.4. Tilpasning til ulike lysstyrker

En rask reduksjon i lysstyrken I til verdier godt under I_k vil gi forholdsvis stor reduksjon av veksthastighet, men fytoplanktonet kan adapteres til langvarig lave lysstyrker ved å produsere mer klorofyll i forhold til total mengde tørrstoff, evt. utnytte klorofyllet bedre.

Den kritiske lysstyrken I_k uttrykker algenes tilpasning til lyset. Ved adaptering til en konstant lysstyrke I_S antas følgende tilpasningsfunksjon, som vi fant i kap. 4.2.1.2.:

$$I_k = I_0^{0.6} I_S^{0.4} \quad (109)$$

hvor $I_0 = 345 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, dvs. ca. 75 W/m^2 (andel synlig lys). Ved en konstant lysstyrke $I_S=75 \text{ W/m}^2$ er altså $I_k = I_S$.[§] Denne lysstyrken er derfor et omslagspunkt for lysadaptert vekst. Ved lavere lysstyrker vil lysbegrensning etterhvert dominere, mens det ved høyere lysstyrker vil bli dominerende temperaturbegrensning.

Når lyset varierer over tid, vil I_k også variere som beskrevet av ligningen over, men med en forsinkelse på grunn av at tilpasningen tar tid. Tilpasningen beskrives som en endring i maksimal produksjon av karbon pr. mengde lysenergi, dvs. i en størrelse $Y_I = \alpha \cdot [\text{Chl}_a:\text{C}]$ og som altså er det samme som det som ble kalt c ovenfor. Denne størrelsen (lysutnyttelse, "quantum yield") antas å bevege seg i retning av optimal verdi gitt av ligning (109) ut fra lysstyrke I i øyeblikket og den maksimale vekstevnen algene har ut fra temperatur og næringsstoffsinnhold:

$$Y_{I,opt} = \frac{\mu_{opt,I}}{\max(5[W/m^2], I_0^{0.6} I^{0.4})} \quad (110)$$

Det er her lagt inn en nedre grense for $I_k = 23 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} = 5 \text{ W/m}^2$ som synlig lys (ca. 10 W/m^2 total strålingsenergi), og tilpasningen skjer bare ned til denne verdien. Ut fra denne ligningen vil altså klorofyll-mengde og eller -effektivitet trappes ned dersom vekstevnen er liten ut fra andre årsaker enn lysmangel, og også under gode lysforhold.

Størrelsen $Y_I \cdot CFYT$ kan tolkes som et mål på mengden klorofyll pr. vannvolum, men uttrykt som den resulterende evnen hos fytoplankton til å utnytte lyset, eller som en form for "effektiv" mengde klorofyll. Den er definert i modellen som en variabel CHL . Det antas at denne størrelsen beskrives av følgende differensialligning:

$$\frac{d(Y_I \cdot CFYT)}{dt} = \mu \cdot Y_{I,opt} \cdot CFYT - r_{fyt} \cdot Y_I \cdot CFYT \quad (111)$$

Første ledd uttrykker at "klorofyll" eller *lysutnyttelsesevne* produseres i takt med produksjon av organisk karbon ut fra det optimale forholdet i øyeblikket, mens annet ledd, hvor r_{fyt} her skal angi summen av spesifikke tapsledd, beskriver hvordan eksisterende klorofyll tapes parallelt med karbon. Hvis dette kombineres med ligningen for karbon alene:

$$\frac{d CFYT}{dt} = \mu \cdot CFYT - r_{fyt} \cdot CFYT \quad (112)$$

blir resultatet en direkte eksponensiell tilpasning av Y_I i retning av optimal verdi:

$$\frac{dY_I}{dt} = \mu \cdot (Y_{I,opt} - Y_I) \quad (113)$$

[§] I de kjøringene som ble gjort på indre Oslofjord og rapportert i rapport 1 i dnene serien, ble det brukt en lavere verdi $I_0 = 40 \text{ W/m}^2$, som en konstant, fastlåst verdi, som ikke kan endres under kjøring av programmet. Det kan være aktuelt å gjøre dette til en justerbar koeffisient.

Beskrivelsen stemmer bra med eksperimentelle data om lystilpasning som viser at responstiden er omtrent omvendt proporsjonal med spesifikk veksthastighet, og at det ikke skjer merkbar tilpasning når celler plasseres i mørke, kfr. kap. 4.2.1.1. Det er ikke grunnlag for å påstå at det skal være et eksponensielt forløp, men det kan i allfall være en brukbar beskrivelse i forhold til de forsøkene som er beskrevet.

Ved den numeriske integrasjonen av modellen integreres ligning (111) for lysutnyttelsesevnen $CHL=Y_I \cdot CFYT$ i tid, modifisert av transportledd som vanlige konsentrationsvariable, og Y_I finnes ved å dele CHL på $CFYT$. Den resulterende kritiske lysstyrke

$$I_k = \mu_{opt,I} / Y_I \quad (114)$$

settes inn i $\Theta(I)$ i ligning (107) for å beregne produksjonen i øyeblikket.

Planktonveksten i modellen vil da reagere slik på hypotetiske endringer i vekstvilkårene:

- Hvis lysstyrken minsker, vil fotosyntesen først minske ifølge ligning (107) med uendret $\mu_{opt,I}$ og I_k . Etterhvert vil lysutnyttelsen Y_I øke til en høyere verdi $Y_{I,opt}$, og I_k derved avta, slik at nedgangen delvis motvirkes.
- Hvis $\mu_{opt,I}$ minsker pga. lavere temperatur eller dårligere næringsstoffs tilgang mens lysstyrken er konstant og i nærheten av I_k eller høyere, vil Y_I i første omgang være uendret. I_k vil da bli mindre, proporsjonalt med $\mu_{opt,I}$, slik at situasjonen beveger seg vekk fra balanse, og det er da et overskudd av lysenergi tilgjengelig. Etterhvert beveger Y_I seg i retning av en lavere $Y_{I,opt}$, og I_k vil derved øke og til en viss grad nærme seg den gamle verdien igjen. Situasjonen kommer derved tilbake et stykke i retning av balanse mellom lys- og temperatur/næringsstoff-begrensning.

Det at vi først kobler temperatur- og næringsstoff-begrensning til en indre begrenset veksthastighet $\mu_{opt,I}$, og deretter kombinerer dette med lysbegrensning, innebærer at næringsstoff-begrensning bidrar til å redusere klorofyllinnholdet via ligning (110) på linje med temperatur-begrensning. Det stemmer med resultater i Laws og Bannister (1980) som det er redegjort for på side 41.

7.3. Modellbeskrivelse av opptak av næringssalter

De resultatene om næringsstoffsopptak som er referert i kap. 6. er ikke uten videre lett å sammenfatte i en modellformulering. Opptaket er målt over ulike tidsrom, og resultatene innpasset i ulike modellformuleringer, delvis som funksjon av ytre konsentrasjoner, og delvis som funksjon av celletilstand. Resultatene kan også være tilsynelatende litt motstridende, f.eks. finnes i noen tilfeller at opptakskapasiteten øker i celler som har næringsstoffmangel, mens det er omvendt i andre forsøk.

For fosfor tyder endel resultater på at det som måles som brutto opptak over kort tid, er uttrykk for en rask sirkulasjon mellom vannet og cellene, enten det nå er et reelt aktivt opptak med utlekking, eller bare en diffusiv prosess knyttet til adsorbsjon på cellene. (Se kap. 6.4.1.) Denne utvekslingen av fosfor ser ut til å kunne være mye større enn netto opptak, men knytter seg kanskje bare til en mindre del av det fosfor som finnes i eller knyttet til cellene.

I modellen må en enten beskrive det raske opptaket som en diffusiv prosess med utlekking som oppveier det store opptaket, eller en må se bort fra det raske diffusivt pregede opptaket,

og bare modellere netto opptaket av fosfor. Foreløpig er det valgt å gjøre det siste, og bruke en forholdsvis enkel beskrivelse av netto opptak som en enveis prosess.

Det samme er dels tilfelle for ammonium og nitrat, selv om det her ikke er snakk om så store spesifikke opptakshastigheter pr. næringsstoffinnhold i cellene som for fosfor. For silisium-opptak er det et forholdsvis sparsomt datamateriale som ligger til grunn for modelleringen.

Korttids-opptak har antagelig liten betydning for modellen generelt, unntatt dersom korttidsopptaket gir en vesentlig økning i totalt innhold, dvs. at det først bremses når total-innholdet har økt vesentlig. Opptak av fosfor kan være stort etter en P-tilsetning i vannet, slik at P-innholdet i cellene øker raskt, men det ser ut til at veksten ikke øker like raskt (Jones et al. 1978). En mulig forklaring på dette kan være at en rask sirkulasjon av liten andel av P-innholdet i cellene styrer korttidsopptaket. For nitrogen er ikke korttidsøkningen så stor, men til gjengjeld øker veksten mer direkte som funksjon av opptaket.

Ved konkurranse mellom arter vil et høyt korttidsopptak gir fordel ved små, hyppige pulser, f.eks. ved opptak av resirkulert næringsstoff fra partikulært materiale som finnes konsentrert flekkvis i vannet (*patches*) (Currie 1984, Lehman og Scavia 1984). Ved høyere konsentrasjoner generelt i vannet er det langtidsopptaket som betyr noe. I modellen er det uansett midlere konsentrasjoner som skal modelleres, så evne til korttidsopptak i næringssaltflekker må bare tas med statistisk som noe økt gjennomsnittsopptak ved lave gjennomsnittskonsentrasjoner. Egentlig burde hyppigheten av slike flekker da tas inn i opptakskinetikken, f.eks. ved å la de kinetiske parametrene være styrt av omfanget av remineraliseringsprosesser av partikler i forhold til tilførsler av oppløst næringssalt. Foreløpig er det lite grunnlag for å gjøre dette.

Modellen tar bare sikte på å beskrive opptaksrater som kan opprettholdes over forholdsvis lang tid (flere timer), og ikke helt kortvarige opptakstopper. Det er i denne modellutgaven valgt å ikke ta i betraktning at opptaksevnen kan være en funksjon av næringsstoff-innholdet i cellene, og at opptaket kan være et nettoresultat av en mye raskere toveis prosess, med opptak og utlekkning. Ulike data for opptak fra litteraturen viser som sagt nokså sprikende resultater på det punktet, og det er derfor valgt å legge inn en nokså enkel beskrivelse i første omgang.

Næringssalt-opptaket blir i hovedsak beskrevet som funksjon av ytre konsentrasjoner. Det antas at næringssalt-opptaket har en øvre grense som varierer med konsentrasjonen av næringssalt i vannet etter en hyperbolsk funksjon, en såkalt Michaelis-Menten funksjon:

$$V_{Nutr} \leq V_{Nutr,kap} = V_{Nutr,max} \frac{Nutr}{K_{Nutr} + Nutr} (k_{Nutr,0} + k_{Nutr,I} \Theta(I)) \quad (115)$$

hvor

- $Nutr$ = konsentrasjon av tilgjengelig næringssalt i vannet rundt algecellene
- V_{Nutr} = faktisk næringsopptak (g/gC/dag)
- $V_{Nutr,kap}$ = opptakskapasitet ved konsentrasjon S
- $V_{Nutr,max}$ = øvre grense for næringssalttopptak
- K_{Nutr} = halvmetningskonsentrasjon, dvs. den konsentrasjon som gir halvparten av maksimalt opptak.
- $\Theta(I)$ = lysbegrensing av veksten.

$k_{Nutr,0}$ og $k_{Nutr,I}$ er dimensjonsløse koeffisienter for kobling mellom vekst og opptak.

Som det fremgår av ligningen, er opptaket antatt å være en lineær funksjon av lysbegrensningen av veksten gjennom faktoren $k_{Nutr,0} + k_{Nutr,I}\Theta(I)$. På bakgrunn av de resultatene som er nevnt i kap. 6.5. er det antatt at opptaket er nedsatt med 50 % i mørke, dvs. at koeffisientene $k_{Nutr,0}$ og $k_{Nutr,I}$ begge er 0.5. Dette er bygd inn i programkoden som konstanter, og kan ikke justeres under bruk av modellen. Den samme lys-faktoren er brukt for opptak av både N, P og Si. Koeffisientene $V_{Nutr,max}$ og K_{Nutr} er lagt inn i modellen som justerbare konstanter, som kan endres under kjøring av modellen, men med standardverdier bygd inn i modellen.

Det er i denne omgangen ikke lagt inn noen temperaturavhengighet i opptaket, som en kanskje burde ifølge kap. 6.5. Her kan det være behov for litt større datamateriale før modellen modifiseres.

Ved nitrogen-opptak foretrekker planktonalgene i alminnelighet ammonium, og opptaket av nitrat vil begrenses avhengig av hvor mye ammonium som er tilgjengelig. Dette fenomenet ble diskutert i kapittel 6.4.4.1. Dette er lagt inn som en reduksjonsfaktor f_{nitrat} på opptaket $V_{Nutr,max}$ for NO_3^- . Reduksjonsfaktoren er en funksjon av ammonium-konsentrasjonen $[\text{NH}_4^+]$ og halvmetningskonsentrasjonen K_{NH_4} for ammonium-opptak, men en god del enklere enn Di Toro et al.s ligning som ble beskrevet i kap. 6.4.4.1.:

$$f_{nitrat} = \frac{1}{1 + ([\text{NH}_4^+]/K_{\text{NH}_4})^{\beta_{\text{NH}_4}}} \quad (116)$$

Her er altså $K_{\text{NH}_4} = K_{Nutr}$ for ammonium, og β_{NH_4} er en eksponent som kan brukes til å regulere formen på hemningen. Det er rimelig å bruke halvmetningskonsentrasjonen for ammonium fordi opptaksmekanismene må antas å mobiliseres når det er ammonium-mangel i det ytre miljø, og halvmetningskonsentrasjonen angir når det blir slik mangel. Som det fremgår av ligningen vil f_{nitrat} være mye mindre enn 1 når det er rikelig med ammonium. For $[\text{NH}_4^+] = K_{\text{NH}_4}$ vil $f_{nitrat} = 0.5$. Omslaget skjer bråere jo større verdi β_{NH_4} har (den forutsettes >0). I eutrofimodellen er det valgt å bruke en verdi $\beta_{\text{NH}_4} = 2$, og K_{NH_4} er som det fremgår nedenfor satt til $0.5 \mu\text{M}$. Dette gir et forløp som stemmer brukbart med de data Paasche og Krisitiansen (1982a) oppgir. Tallverdiene på parametrerne kan justeres.

Det er lagt inn et par begrensninger på opptaket for å sikre rimelige resultater under ulike forhold:

- Opptaket er for det første begrenset ut fra hva som skal til for å opprettholde optimalt næringsstoff-innhold ved en gitt veksthastighet, samtidig som det tillater algene å ta opp næringssalter i mørke (dvs. om natten):

$$V_{Nutr} \leq V_{Nutr,opt} = \mu_{max} \cdot (q_{max} - q) + \mu \cdot q \quad (117)$$

hvor $V_{Nutr,opt}$ = øvre grense på næringsopptak hos fytoplankton tilpasset næringsinnhold og veksthastighet.

μ = faktisk veksthastighet,

μ_{max} = maksimal veksthastighet ved gitt temperatur,

- q = næringsstoff-innhold pr. mengde karbon
- q_{\max} = øvre grense for næringsstoff-innhold i cellene ved rikelig næringssalt-tilgang (Redfield-forhold).

Dette får først og fremst betydning for opptak av næringssalter som finnes i overskudd i forhold til et annet begrensende næringsstoff, og hindrer at næringsstoff-innholdet i algene vokser ut over rimelige grenser. Leddet er bygd opp slik at dersom algene er mettet på næringsstoff ($q \geq q_{\max}$), holdes opptaket innenfor det som er nødvendig for å opprettholde metning ved celledelingen ($V \leq \mu q$, dvs. $v \leq \mu$). Samtidig vil celler som er i mørke (med $\mu=0$) kunne ta opp næringsstoff dersom de ikke er mettet fra før, dvs. dersom $q < q_{\max}$.

For nitrogen og silikat er q_{\max} satt lik Redfield-forholdet, henholdsvis $(N:C)_{\text{opt}}$ og $(Si:C)_{\text{opt}}$, slik det er spesifisert nedenfor i tabell 18, mens det for fosfor er det anledning til å endre dette:

$$q_{P:C,\max} = P_{luxus} \cdot (P:C)_{\text{opt}} \quad (118)$$

hvor P_{luxus} angir graden av luksusopptak i forhold til Redfield. I kjøringene for indre Oslofjord var $P_{luxus} = 1$.

- Opptaket av hver komponent er også begrenset av en nedre grense for omsetningstid for lageret av næringssalter i vannet:

$$\sum_{i=1}^{NG_{\text{fyt}}} V_{Nutr,i} \cdot CFYT_i \leq V_{Nutr,\text{omsetn}} = Nutr / \tau_{Nutr} \quad (119)$$

hvor $Nutr$ = næringssaltkonsentrasjon,

τ_{Nutr} = minste omsetningstid på lageret av fritt næringssalt.

Den siste begrensningen er bare lagt inn for å hindre at det oppstår negative konsentrasjoner ved den numeriske integrasjonen over tid. Den er ikke ment å gjenspeile noen reelle prosesser, i virkeligheten skal den 1.ordens kinetikk som ligger i uttrykket for V_{kap} ved små konsentrasjoner være tilstrekkelig. Begrensningen har betydning dersom mengden fytoplankton blir svært stor i forhold til mengden av tilgjengelige næringssalter, og sørger for at integrert opptak over tid holdes innenfor det som er tilgjengelig. For å oppnå det må t_s være større enn tidsskrittet som brukes ved integrasjonen. Denne begrensningen på opptaket er altså knyttet til at modellen opererer med endelige tidsskritt. Tidskonstantene τ_{Nutr} er lagt inn som konstanter direkte i modellkoden, og kan ikke justeres under kjøring av modellen.

De verdiene for opptak av NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} og silikat som $\text{Si(OH}_4)$ som er lagt inn i modellen nå, er gjengitt i tabell 18. Verdiene er basert på litteraturstudiet foran. Silisium-opptak gjelder bare fytoplanktongruppe 1, dvs. for diatoméer. Verdiene nedenfor er gitt både på mol-basis og på vektbasis. I den praktiske implementeringen av modellen brukes stort sett vektenheter, idet dette er vanligst brukt i massebalanser og tilførselsberegninger, og koefisientene skal da også legges inn i modellen på vektbasis. Tallverdiene som er brukt i modellen kan være litt justert i forhold til dette.

Tabell 18. Koeffisienter for næringssalt-opptak hos fytoplankton brukt i eutrofimodellen.

Tallverdier presentert både på mol-basis og på vektbasis. Symbolet X i kolonnen til høyre angir respektivt næringssstoff (N, P eller Si).

	PO_4^{3-}	NH_4^+	NO_3^-	$\text{Si(OH}_4)$	Enhet:
$V_{\text{Nutr},\text{max}}$	0.05 0.13	0.5 0.6	0.5 0.6	0.2 0.47	$\text{mol molC}^{-1}\text{dag}^{-1}$ $\text{g } X \text{ gC}^{-1} \text{ dag}^{-1}$
K_{Nutr}	0.1 3	0.5 7	0.5 7	3.0 85	μM $\mu\text{g } X \text{ l}^{-1}$
$e:C_{\text{opt}}$	$(\text{P:C})_{\text{opt}}=1:100$ 0.026		$(\text{N:C})_{\text{opt}}=1:7$ 0.17	$(\text{Si:C})_{\text{opt}}=1:15$ 0.155	$\text{mol} \cdot \text{molC}^{-1}$ $\text{g } X \text{ gC}^{-1}$
τ_{Nutr}	2.0	2.0	4.0	4.0	timer

7.4. Nitrogenfiksering

For fytoplanktongruppe 2 er det lagt inn nitrogenfiksering som en opptaksprosess. Dette er ikke ment som noe annet enn et middel til å utforske den potensielle betydningen av dette i sammenheng med omsetningen i modellen generelt, det er ikke modellert ut fra empiriske data eller forsøk som viser hvordan det kan variere. I utgangspunktet er prosessen inaktivert, dvs. at maksimal rate er satt til null.

Evnen til nitrogenfiksering spesifiseres som en spesifikk rate r_{Nfix} med enhet tid^{-1} . Denne koeffisienten spesifiserer forholdet mellom nitrogenfiksering og nitrogenunderskudd, altså mellom opptatt mengde pr. tidsenhet og den totale mengde som skal til for å gi planktonet balansert sammensetning når det gjelder de potensielt begrensende næringssstoffene.

Konsentrasjonene av fytoplankton i gruppe 2 som mengde karbon, nitrogen og fosfor pr. vannvolum betegnes med $CFYT$, $NFYT$ og $PFYT$, og nitrogenfikseringen som bundet mengde nitrogen pr. vannvolum og tid beregnes som:

$$NFIIX = r_{Nfix} \cdot \left[\min \left(CFYT, \frac{PFYT}{(\text{P:C})_{\text{opt}}} \right) \cdot (\text{N:C})_{\text{opt}} - NFYT \right] \quad (120)$$

Nitrogenfiksering vil etter dette foregå dersom det er fysiologisk nitrogenbegrensning, både absolutt og i forhold til fosforbegrensningen. Eventuell nitrogenfiksering er regnet med i modellen som import av biologisk aktivt nitrogen.

8. Tapsledd hos fytoplankton

I dette underkapittelet beskrives tapsledd for fytoplankton som er lagt inn i modellen som funksjon bare av mengde og vekstforhold hos fytoplankton, altså uavhengig av de beiteorganismer som er lagt inn i modellen, dvs. zooplankton og blåskjell.

8.1. Respirasjon

Den lysavhengige del av respirasjonen er antatt å være inkludert i veksthastighet, slik at det som er beskrevet ovenfor altså er netto veksthastighet. I tillegg kommer en mørke-respirasjon som i modellen antas å være avhengig av temperatur etter samme funksjon som primærproduksjonen, dvs.:

$$RESP_f = RESP_{f,20} \cdot \exp[k_{T,fy} \cdot (T - 20 \text{ } ^\circ\text{C})] \quad (\text{dag}^{-1}) \quad (121)$$

Respirasjonen gir et proporsjonalt tap av alle komponenter fytoplanktonet består av (C, N, P og Si), dvs. den inngår som et generelt tapsledd for fytoplankton. Respirasjonen $RESP_{f,20}$ ved temperatur $T=20^\circ\text{C}$ er en justerbart koeffisient, i utgangspunktet satt til 0.04 dag^{-1} . Dette stemmer rimelig bra med verdier i Aruga (1965a,b) og Laws og Bannister (1980).

8.2. Nedsynking av diatoméer

Nedsynking av biomasse kan dels foregå ved at fytoplankton synker ut av seg selv, bl.a. på grunn av mangel på næringsstoffer. Det er vel alminnelig antatt at slik nedsynking er viktigst for våroppblomstringen, spesielt for diatoméer. I modellen er det derfor bare diatoméer som er antatt å synke ut av seg selv. Nedsynkingsraten øker ved økende næringsstoffmangel, men bare hvis konsentrasjonen av diatoméer er over en viss grense. Nedsynkingsraten for diatoméer beskrives ved funksjonen:

$$r_{sed} = \frac{r_{sed,1} + r_{sed,2} \cdot (F_{sed} - 1)}{F_{sed}} \quad (122)$$

hvor koeffisientene $r_{sed,1}$ og $r_{sed,2}$ er henholdsvis laveste og høyeste nedsynkingsrate, med enhet dag^{-1} , og F_{sed} er en funksjon av indre næringsstoffbegrensning i algene og konsentrasjon av diatoméer i vannet. Funksjonen F_{sed} skal gå fra 1 ved god næringstilgang og lave konsentrasjoner, og kan øke ubegrenset når næringsstoff-begrensningen tiltar og konsentrasjonen av diatoméer er tilstrekkelig høy. Det er valgt å modellere F_{sed} som funksjon av to variable:

$NUTFAC$ = forholdet mellom den reelle veksthastigheten i øyeblikket og en ren lys- og temperatur-begrenset veksthastighet for diatoméer, som definert av ligning (103) på side 145.

$CFYT_1$ = konsentrasjon av diatoméer i vannet, som mengde organisk karbon pr. vannvolum

med ligningen

$$F_{sed} = 1 + \left[\max\left(1, \frac{NUTFAC_s}{NUTFAC}\right)^{\gamma_s} - 1 \right] \cdot \max\left(0, \frac{CFYT_1 - C_s}{CFYT_1}\right) \quad (123)$$

Ligningen inneholder også tre justerbare parametere. $NUTFAC_s$ er en kritisk verdi for næringsstoffbegrensning og C_s en terskelverdi på diatomékonsentrasjonen når det gjelder utsynking. Så lenge $NUTFAC > NUTFAC_s$ eller $CFYT_1 < C_s$, vil $F_{sed}=1$, og utsynkingsraten vil da alltid være $r_{sed,1}$. Ved sterkere næringsbegrensning og konsentrasjoner over terskelverdien

vil utsynkingsraten gå mot $r_{sed,2}$. Parameteren γ_s justerer hvor brått utsynkningen skjer når næringsstoffbegrensningen blir for sterk.

Et alternativ ville være å legge inn økt nedsynkningsrate som en integrert virkning av lave veksthastighet over en viss tid. Det kunne gjøres ved å innføre gjennomsnittlig "alder", dvs. gjennomsnittlig tid siden cellene ble dannet ved deling, og la denne alderen bestemme synkehastigheten. Dette kunne også brukes til beskrive alle prosesser som kan knyttes til stagnasjon i vekst eller aldring av populasjoner. Når det gjelder nedsynking kunne det bl.a. gi økt nedsynking pga. lysmangel som det ble funnet tegn til av Riebesell (1989). Dette ikke lagt inn i den nåværende utgave av modellen.

8.3. Egen-dødelighet hos fytoplanktongruppene.

Erfaring med modellen har vist at det kan være vanskelig å få tilstrekkelig stabile forekomster av plankton, dvs. slik at svingningene over tid holder seg innenfor rimelig størrelse. Det har vært en tendens til at den ene eller andre organisme-gruppen blir fullstendig dominerende, med nokså brått omslag ettersom modellparametre endres, og problemer med å balansere mellom de to gruppene. Det er også vanskelig å justere forholdet mellom fytoplankton og zooplankton, og det virker som zooplanktonet i modellen lett gir for dårlig beitekontroll på fytoplanktonet.

Dette kan skyldes at modellen bare representerer en svært forenklet beskrivelse av de biologiske vekselvirkningene. Det virkelige systemet består av et stort antall arter som vekselvirker på komplekse måter, og med stadig blanding av delvolumer, slik at det hele tiden oppstår nye mikromiljøer. Modellen beskriver bare 2 fytoplanktongrupper, og dessuten bare ved hjelp av midlende konsentrasjoner, og det er et klart skille mellom primærprodusenter og beitere. Variasjoner på småskala, som må ventes å virke utjevnende og stabilisende på de midlere forhold i det naturlige systemet, er ikke med i modellen. Hver av de to gruppene må dessuten sees som et aggregat av flere arter som dels konkurrerer om næringsstoffer, dels utfyller hverandre i arts-suksesjoner, og delvis også kan ha forskjellige og skiftende roller. Miksotrofe arter kan f.eks. skifte mellom primærproduksjon og assimilering av andre deler av biomassen. Ettersom konsentrasjonen av fytoplankton øker, og ettersom næringsstofftilgangen blir begrensende, virker det rimelig å tenke seg at omfanget av slik intern omsetning øker.

For å prøve å få med noe av dette med i modellen er det i siste fase av modellutviklingen lagt inn stabiliseringsmekanismer i form av dødelighetsledd på fytoplanktonet, med rater som øker når bestanden blir stor og/eller begrenset av mangel på næring. Det er lagt inn en relativ rate D_r for intern omsetning av biomasse, uttrykt som dødelighet. D_r beregnes av ligningen:

$$D_r = \left(D_{r,20} \cdot e^{k_r(T-20^\circ C)} \right) \cdot \left(\frac{CFYT}{CFYT_D + CFYT} \right) \cdot [1 - (1 - FD_{N_{utr}}) \cdot NUTFAC] \quad (124)$$

Den første delen av dette uttrykket gir maksimal rate som funksjon av temperatur, det antas at også denne aktiviteten øker med økende temperatur parallelt med vekstprosessene. Raten D_r angir hvor stor andel av organisk karbon som remineraliseres pga. antatt prosesser som nevnt ovenfor pr. tidsenhet.

Siden D_r skal uttrykke interaksjon mellom deler av biomassen, er det rimelig om den for små planktonkonsentrasjoner øker lineært med totalkonsentrasjon, dvs. at omsetningen i mengde pr. volum og tid er proporsjonal med kvadratet av konsentrasjonen. Dette er uttrykt i den

andre faktoren, som er en metningsfunksjon av fytoplanktonkonsentrasjonen $CFYT$ (for den enkelte gruppen), med halvmetningsverdi $CFYT_D$.

Den siste faktoren gir kobling til næringsstoffsbegrensning, uttrykt gjennom faktoren $NUTFAC$, som er relativ reduksjon i veksthastighet pga. av næringsstoffsbegrensning, definert av ligning (103) på side 145. Hvilken rolle næringsstoffsbegrensningen spiller, er bestemt av koeffisienten FD_{Nutr} som forutsettes å ha en verdi mellom 0 og 1. Hvis $FD_{Nutr}=1$ blir det siste ledet i ligning alltid =1, og næringsstoffsbegrensningen spiller da ingen rolle for dødeligheten. Dødeligheten vil isåfall føre til et proporsjonalt tap av C, N og P fra fytoplanktonbiomassen. Hvis $FD_{Nutr}<1$, vil dødelighetsleddet øke med tiltagende næringsstoffsbegrensning ($NUTFAC \rightarrow 0$). I modellen er det antatt at FD_{Nutr} angir forhold mellom relativt tap på den ene siden og det relative tap av C. Jo mindre FD_{Nutr} er, jo mer av N og P vil beholdes, og jo sterkere virker prosessen til å opprettholde et høyt relativt næringsinnhold ved å skille ut overflødig karbon. Effekten kan f.eks. tenkes å beskrive hvordan noen organismer innenfor denne biomassen beiter på andre organismer, respirerer eller skiller ut karbonet, og beholder N og P. FD_{Nutr} uttrykker altså hvor mye av dødeligheten som er knyttet til konkurransen eller internt kamp om næringsstoffer.

9. Utskilling av oppløst organisk karbon

Modellen inneholder også en spesiell mekanisme for utskilling av oppløst organisk karbon fra fytoplankton. Slikt DOC danner næringsgrunnlag for pelagiske bakterier. En beskrivelse av denne delen av næringskjeden er gitt av Nygaard (1991). Utskillingen er antatt å være en funksjon av i hvor stor grad næringsstoffsbegrensingen hindrer utnyttelse av lysenergi til vekst, og representerer altså organisk karbon dannet ved fotosyntese som ikke kan utnyttes til vekst pga. næringsstoffsbegrensning. Dette er derfor ikke noe tapsledd i forhold til den primærproduksjonen som beregnes i modellen, fordi det er lagt inn som produksjon av løst organisk karbon i tillegg til det som assimileres av organisk karbon i algene, og avhengig av tilgjengelig lysenergi.

I modellen er utskillingen av organisk karbon antatt å følge denne funksjonen:

$$P_{DOC} = \mu_{\max}(I, T) \cdot CFYT \cdot (p_{DOC,1} + p_{DOC,2} \cdot (1 - NUTFAC)) \quad (125)$$

hvor $NUTFAC$ igjen er relativ reduksjon i veksthastighet pga. av næringsstoffsbegrensning, definert av ligning (103) på side 145. Størrelsene $p_{DOC,1}$ og $p_{DOC,2}$ er dimensjonsløse forholdstall. Hvis veksthastigheten er ubegrenset av næringsstofftilgangen, dvs. hvis $NUTFAC=1$, vil forholdet mellom assimilert karbon og utskilt karbon være $p_{DOC,1}$. Ettersom næringsstoffsbegrensningen tiltar, dvs. når $NUTFAC \rightarrow 0$, vil utskillingen øke slik at en større andel av det som kan produseres ut fra lystilgangen blir skilt ut, opp til en maksimal andel $p_{DOC,1} + p_{DOC,2}$. Samlet produksjon av organisk karbon, dvs. assimilering + utskilling, kan da skrives:

$$P_{DOC} = \mu_{\max}(I, T) \cdot CFYT \cdot \left(\underbrace{p_{DOC,1} + p_{DOC,2}}_{\text{konstant del}} + \underbrace{(1 - p_{DOC,2})NUTFAC}_{\text{vekstavhengig del}} \right) \quad (126)$$

Såfremt $p_{DOC,2}<1$ vil altså den totale produksjonen av organisk karbon riktignok minske når veksten bremses pga. næringsstoffsbegrensning, men ikke like fort som veksten, slik at det blir

et økende overskudd som skiller ut. I de modellkjøringene som er beskrevet i rapport nr. 1 er det satt $p_{DOC,1}=0.1$ og $p_{DOC,2}=0.2$.

10. Vertikal egenbevegelse hos flagellater (fytoplanktongruppe 2).

For fytoplanktongruppe 2, som hovedsakelig antas å være flagellater, er det lagt inn mulighet for aktiv vertikal bevegelse i begge retninger. Dette er implementert som en primitiv optimalisering i retning av best mulige vekstbetingelser. Det en rent skjønnsmessig beskrivelse som er lagt inn, meningen er bare å gi mulighet til å utforske hvor mye vertikal bevegelse innenfor realistiske gjennomsnittshastigheter kan ha å si i sammenheng med andre prosesser, f.eks. vertikalutveksling av vann.

Mekanismen er lagt inn som en vertikal hastighet, som anvendes på biomassen i hvert lag, og regnes om til en overføringsrate fra laget til nærmeste lag over og under, dvs. at transport ut av et lag pr. flate er gitt ved konstrasjon multiplisert med hastigheten. Hastigheten antas å være et resultat av lysbegrensning kontra næringsstoffbegrensning. Hvis de to typene begrensning omrent balanserer vil det ikke bli noe midlere vertikal bevegelse. Hvis det er dominerende næringsstoffbegrensning vil flagellatene synke. Hvis det er lysbegrensning som dominerer, vil de bevege seg oppover forutsatt at det kommer noe lys ovenfra, uansett lysstyrke. Modellen for vertikal midlere hastighet tar utgangspunkt i forskjellen mellom de to begrensningene på veksthastigheten: relativ næringsstoffbegrensning $NUTFAC$ og relativ lysbegrensning $\Theta(I)$ gitt av henholdsvis ligning (103) og (108). Nedoverrettet midlere hastighet er gitt ved

$$v_{fl} = \begin{cases} v_{fl,ned} \cdot (1 - NUTFAC) & ; \quad NUTFAC < \Theta(I) \\ -v_{fl,opp} \cdot (1 - \Theta(I)) & ; \quad NUTFAC \geq \Theta(I) \end{cases} \quad (127)$$

hvor begge de to maksimalhastighetene $v_{fl,opp}$ og $v_{fl,ned}$ forutsettes satt ≥ 0 , slik at flagellatene beveger seg nedover hvis næringsbegrensningen er sterkest, og oppover hvis lysbegrensningen. Det er altså mulig å sette ulik maksimal hastighet oppover og nedover. Ulike verdier har vært prøvd, men i kjøringene for indre Oslofjord som er beskrevet i rapport 1 var begge verdier satt til 0, og mekanismen altså skrudd av.

11. Oppsummering - faktorer som bør vurderes senere

Litteraturstudiet har gitt indikasjoner på en rekke forhold som egentlig burde være med i modellen, men hvor det ikke er funnet tilstrekkelig grunnlag til å sette opp en formalisert beskrivelse, eller som er vurdert å være av sekundær betydning, eller kreve en mer forfinet modell for å kunne tas med. Nedenfor nevnes kort de mest sentrale punktene.

- Virkning av salinitet på fytoplanktonets artssammensetning og vekstmuligheter er antagelig noe som bør studeres nærmere for å gjøre modellen mer generelt tilpasningsdyktig til ulike områder.
- Variasjoner i minste grenser q_0 for næringsinnhold med endringer i temperatur er ikke tatt med i modellen.
- Noen forsøk viser tegn til at korttids-respons på fluktuerende næringstilgang kan endres etter langvarig næringsbegrensning eller langvarige perioder med god næringstilgang som en tilpasning. Dette er ikke med i modellen.

- Tidsforsinkelse mellom opptak og økning av veksthastighet er ikke med.
- Hemmende virkning av høy temperatur og evt. sterkt lys er ikke med foreløpig, heller ikke hemning pga. ultrafiolett stråling nær overflaten.
- Forskjeller i opptaksrate mellom ulike størrelsesfraksjoner av plankton, eller aktiv konkurranse mellom arter om opptak.
- Opptaket er foreløpig bare beskrevet som et regulert enveis opptak. Noen forsøk tyder på at opptaket egentlig burde vært beskrevet som en tovis prosess med utlekking, og det kan argumenteres for at det kan ha betydning, f.eks. mht. konkurranse mellom arter.

Utprøving i modellen av foreløpige modellbeskrivelser kan gi svar på om disse punktene kan ha betydning, og i noen tilfelle kan et fornyet litteraturstudium isåfall være tilstrekkelig til å finne en egned modellformulering. I andre tilfelle er det kanskje behov for flere måledata fra felt eller eksperimenter. dette må vurderes nærmere i hvert enkelt tilfelle.

LITTERATUR

- Alvarez-Borrego, S. og G. Gaxiola-Castero (1988): Photosynthetic parameters of northern Gulf of California phytoplankton. *Continental Shelf Research*, 8(1), 37-47.
- Aruga, Y. (1965a): Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. I. Seasonal changes in photosynthesis of natural phytoplankton. *Bot. Mag., Tokyo*, 78, 280-288.
- Aruga, Y. (1965b): Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. II. Photosynthesis of algae in relation to light intensity and temperature. *Bot. Mag. Tokyo*, 78, 360-365
- Bannister, T.T. (1974a): Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 1-12
- Bannister, T.T. (1974b): A general theory of steady state phytoplankton growth in a nutrient saturated mixed layer. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 13-30.
- Bannister, T.T. (1979): Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth, including adaption. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 79-96
- Barlow, J.P. (1979): Cell quotas of phosphorus and silicon and growth of diatoms in Cayuga Lake. Submitted to Limnology and Oceanography.
- Bjerkeng, B., K. Baalsrud, J.A. Berge og J. Magnusson (1987): Utvikling av eutrofimodell for Indre Oslofjord. *Programforslag. 3.7.1987. 18 sider.*
- Bjerkeng, B., K. Baalsrud, J.A. Berge og J. Magnusson (1988): Eutrofimodell for Indre Oslofjord. *Forprosjektrapport. O-88131, NIVA-rapport lnr. 2143, juli 1988. 31 sider.*
- Brown, E.J og R.F. Harris (1978): Kinetics of algal transient phosphate uptake and the cell quota concept. *Limnol. Oceanogr.*, 23(1), 35-40.
- Brown, E.J., R.F. Harris og J.F. Kponce, J.F. (1978): Kinetics of phosphate uptake by aquatic microorganisms: Deviations from a simple Michaelis-Menten equation. *Limnol. Oceanogr.*, 23(1), 26-34
- Caperon, J. og J. Meyer (1972a): Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. I. Changes in population characteristics. *Deep-Sea Research*, 19, 601-618
- Caperon, J. og J. Meyer (1972b): Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. II. Uptake kinetics and their role in nutrient limited growth of phytoplankton. *Deep-Sea Research*, 19, 619-632.
- Caraco, N., A. Tamse, O. Boutros og I. Valiela (1987): Nutrient Limitation of Phytoplankton Growth in Brackish Coastal Ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 473-476
- Conway, H.L., P.J. Harrison og C.O. Davis (1976): Marine Diatoms Grown in Chemostats under Silicate or Ammonium Limitation. II. Transient Response of *Skeletonema costatum* to a Single Addition of the Limiting Nutrient. *Mar. Biol.*, 35, 187-199.

Currie, D.J. (1984): Microscale nutrient patches: Do they matter to the phytoplankton?. Limnol. Oceanogr., 29(1), 211-214.

Davis, C.O. (1973): Effects of changes in light intensity and photoperiod on the silicate-limited continuous culture of the marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve, Ph.D. Dissertation, Univ. of Washington, Seattle. 122p.

Di Toro, D.M, R.V. Thomann, D.J. O'Connor, J.L. Mancini (1977): Estuarine phytoplankton biomass models - verification and preliminary applications. In: THE SEA, Vol. 6, Marine Modelling, pp. 969-1020. John Wiley & Sons.

Droop, M.R. (1968): Vitamin B₁₂ and Marine Ecology. IV. The kinetics of uptake, growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*. J. mar. biol. Ass. U.K., 48, 689-733.

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.

Dugdale, R.C. (1977): Modeling. In: THE SEA, Vol.6: Marine modelling, pp.789-806. John Wiley & Sons.

Dunstan, W.M. og D.W. Menzel (1971): Continuous cultures of natural populations of phytoplankton in diluted, treated sewage effluent. Limnol. Oceanogr., 16(4), 623-632.

Eppley, R.W. (1972): Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull., 70, 1063-1070.

Erga, S.R., B. Bjerkeng, K. Baalsrud, T. Källqvist, J. Magnusson og J. Molvær (1990): En vurdering av N og Ps rolle som regulerende faktorer for planterplanktonproduksjon. Norsk institutt for vannforskning, rapport 1.nr. 2384, 90 sider.

Fribele, E.S., D.L. Correll og M.A. Faust (1978): Relationship between Phytoplankton Cell Size and the Rate of Orthophosphate Uptake: in situ Observations of an Estuarine Population. Mar. Biol., 45, 39-52.

Fuhs, G.W. (1969): Phosphorus content and rate of growth in the diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*. J. Phycol., 5, 312-321.

Garside, C. (1984): Apparent ¹⁵N uptake kinetics resulting from remineralization. Limnol. Oceanogr., 29(1), 204-210.

Garside, G. og P.M. Glibert (1984): Computer modeling of ¹⁵N uptake and remineralization experiments. Limnol. Oceanogr., 29(1), 199-204.

Goldberg, E.D., T.J. Walker og A. Whisenand (1951): Phosphate utilization by diatoms. Biol. Bull., 101, 274-284.

Goldman, J.C. (1977): Biomass production in Mass Cultures of Marine phytoplankton at varying temperatures. J. exp. mar. Biol. Ecol., 27, 161-169

Goldman, J.C. (1979): Temperature Effects on Steady-State Growth, Phosphorus Uptake, and the Chemical Composition of a Marine Phytoplankton. Microbial Ecology, 5, 153-166.

- Goldman, J.C. og J.J. McCarthy (1978): Steady-state growth and ammonium uptake of a fast-growing marine diatom. Limnol. Oceanogr., 23(4), 695-703.
- Guillard, R.L., P. Kilham og T.A. Jackson (1973): Kinetics of silicon-limited growth in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* Hasle and Heimdal (= *Cyclotella nana* Hustedt.) J. Phycol., 9, 233-237.
- Harris, G. P. (1986): Phytoplankton Ecology. Structure, functions and fluctuation. Chapman and Hall.
- Harrison, P.J., H.L. Conway og R.C. Dugdale (1976): Marine Diatoms Grown in Chemostats under Silicate or Ammonium Limitation. I. Cellular Chemical Composition and Steady-State Growth Kinetics of *Skeletonema costatum*. Mar. Biol., 35, 177-186.
- Harrison, P.J., J.S. Parslow og H.L. Conway (1989): Determination of nutrient uptake kinetic parameters: a comparison of methods. Mar. Ecol. Prog. Ser., 52, 301-312.
- Heath, R.H. (1986): Dissolved Organic Phosphorus Compounds: Do They Satisfy Planktonic Phosphate Demand in Summer?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43, 343-350.
- Howarth, R.W og J.J. Cole (1985): Molybdenum Availability, Nitrogen Limitation, and Phytoplankton Growth in Natural Waters. Science, 229, 653-655.
- Jokiel, P.L. og R.H. Jr. York (1984): Importance of ultraviolet radiation in photoinhibition of microbial growth. Limnol. Oceanogr., 29(1), 192-199
- Jones K.J., P. Tett, A.C Wallis og B.J.B. Wood (1978): Investigation of a nutrient-growth model using a continuous culture of natural phytoplankton. J. mar. biol. Ass. U.K., 58, 923-941
- Källqvist, T. (1988): Kväve eller fosfor - Vad är begränsande närsalt i kustområden? Exempel från norska fjordar. VATTEN, 44, 11-18.
- Kanda, J. og A. Hattori (1988): Ammonium uptake and synthesis of cellular nitrogenous macromolecules in phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 33(2), 1568-1579
- Kremer, J.N og S.W. Nixon (1978): A Coastal Marine Ecosystem. Simulation and Analysis. Springer-Verlag
- Kristansen, S. (1983): Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. Mar. Biol., 74, 17-24.
- Kuenzler, E.J. og B.H. Ketchum (1962): Rate of Phosphorus uptake by *Phaedactylum tricornutum*. Biol. Bull., 123, 134-145.
- Laws, E.A og T.T. Bannister (1980): Nutrient- and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean. Limnol. Oceanogr., 25(3) 457-473.
- Lehman, J.T. og C.D. Sandgren (1982): Phosphorus dynamics of the prokaryotic nanoplankton in a Michigan lake. Limnol. Oceanogr., 27(5), 828-838.
- Lehman, J.T. og D. Scavia (1984): Measuring the ecological significance of microscale nutrient patches. Limnol. Oceanogr. 29(1), 214-216.

Lorenzen, C.J. (1979): Ultraviolet radiation and phytoplankton photosynthesis. Limnol. Oceanogr., 24(6), 1117-1120.

Magnusson, J. et al. (1974-1994): Årlige rapporter om overvåkningen av indre Oslofjord. Norsk institutt for vannforskning, O-71160.

Markager, S. (1987): Sammenheng mellom lys og fotosyntese. Spesialrapport, O-8307303. Københavns Universitet / Norsk institutt for vannforskning.

Nalewajko, C. og K. Lee (1983): Light stimulation of phosphate uptake in marine phytoplankton. Mar. Biol., 74, 9-15.

Nygaard, K. (1991): Bacterivory and the microbioal loop. Dr.grads-avhandling, Universitetet i Bergen, Institutt for mikrobiologi og plantefysiologi.

Nyholm, N. (1978a): A mathematical model for growth of phytoplankton. Mitt. Internat. Verein. Limnol., 21, 193-206.

Nyholm, N. (1978b): Kinetics of nitrogen-limited algal growth. Prog. Water Technol.

Olsen, Y. og J. Jensen (1989): Status for NTNFS Program for eutrofiforskning. Programmets relevans til forskning/forvaltning i forbindelse med marin eutrofiering. ISBN 82-7224-299-0

Paasche, E. (1973): Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. Mar. Biol., 19, 117-126.

Paasche, E., S.V. Erga, A.K. Schartau og S. Brubak (1989): Begrensende næringssalter i fjorder. Prosjektrapport 86/88, NTNFS Program for VAR-Teknikk. ISBN-7337-097-6.

Paasche, E. og S.R. Erga (1988): Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). Sarsia, 73, 229-243.

Paasche, E. og S. Kristiansen (1982a): Nitrogen Nutrition of the Phytoplankton in the Oslofjord. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 14, 237-249

Paasche, E. og S.Kristiansen (1982b): Ammonium Regeneration by Microzooplankton in the Oslofjord. Mar. Biol., 69, 55-63.

Parslow, J.S., P.J. Harrison og P.A. Thompson (1984a): Development of rapid ammonium uptake during starvation of batch and chemostat cultures of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. Mar. Biol., 83, 43-50.

Parslow, J.S., P.J. Harrison og P.A. Thompson (1984b): Saturated uptake kinetics: transient response of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* to ammonium, nitrate, silicate or phosphate starvation. Mar. Biol. 83, 51-59.

Parsons, T.R., M. Takahashi og B. Hargrave (1977): Biological Oceanographic Processes, 2.ed. Pergamon Press.

Platt, T., K.L. Denman og A.D. Jassby (1977): Modeling the productivity of phytoplankton. In: THE SEA, Vol. 6: Marine Modelling, pp.807-856. John Wiley & Sons.

- Post, A.F., Z. Dubinsky, K. Wyman og P.G. Falkowski (1984): Kinetics of light-intensity adaption in a marine planktonic diatom. *Mar. Biol.*, 83, 231-238.
- Price, N.M. og P.J. Harrison (1988): Uptake of urea C and urea N by the coastal marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4, part 1), 528-537.
- Redfield, A.C. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.*, 46, 205-222.
- Redfield, A.C., B.H. Ketchum og F.A. Richards, (1963): The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill, M.N.(ed.) *The Sea*, Vol.2, Intesience, p. 26-77.
- Rhee, G-Y. (1973): A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp. *J. Phycol.*, 9, 495-506.
- Rhee, G-Y. (1974): Phosphate uptake under nitrate limitation by *Scenedesmus* sp. and its ecological implications. *J. Phycol.*, 10, 470-475.
- Rhee, G-Y. (1978): Effects of N/P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake: a study of dual nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 10-25.
- Rhee, G-Y. (1980): Continuous culture in phytoplankton ecology. In: *Advances in Aquatic Microbiology*, vol.2. Academic Press.
- Rhee, G-Y. og I. Gotham (1981a): The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Light and the interactions of light with nitrate limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 26(4), 649-659.
- Rhee, G-Y. og I. Gotham (1981b): The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 26(4), 635-648.
- Riebesell, U. (1989): Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 109-118
- Rose, K.A., G.L. Swartzman, A.C. Kindig og F.B. Taub (1988): Stepwise iterative calibration of a multi-species phytoplankton-zooplankton simulation model using laboratory data. *Ecological Modelling*, 42, 1-32.
- Ryther, J.H. og D.W. Menzel (1959): Light Adaption by Marine Phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 4, 492-497.
- Sakshaug, E., S. Demers og C.M. Yentsch (1987): *Thalassiosira oceanica* and *T.pseudonana*: two different photo-optional responses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41, 275-282.
- Sakshaug, E. og Y. Olsen (1986): Nutrient Status of Phytoplankton Blooms in Norwegian Waters and Algal Strategies for Nutrient Competition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 389-396
- Savidge, G. (1988): Influence of inter- and intra-daily light-field variability on photosynthesis by coastal phytoplankton. *Marine Biology*, 100, 127-133.
- Söderström, J. (1988): Kustvattnets väkstplanktonproduktion, ett flödessystem i "steady state", kontrollerat av fosfortilförseln. *VATTEN*, 44, 3-10.

Steele, J.H. (1962): Environmental control of photosynthesis in the sea. Limnol. Oceanogr., 7, 137-150.

Steemann-Nielsen, E. (1975): Marine Photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects. Elsevier Scientific Publishing Company.

Stigebrandt, A. og F. Wulff (1987): A model for the dynamics of nutrient and oxygen in the Baltic Proper. J. Mar. Res., 45, 729-759.

Sørensen K., M. Gilstad, M. Danielsen, H.B. Andersen, G.M. Skeie, G.M. og O.T. Albert (1984): Døgnundersøkelse av en del marinbiologiske parametre på en stasjon i Bunnefjorden, samt en sammenlikning med forholdene på en stasjon i Vestfjorden. Rapport fra hovedfagskurs BM301 26/4-10/5 1984., Universitet i Oslo

Tarapchak, S.J. og L.R. Herche (1986): Phosphate Uptake by Microorganisms in Lake Water: Deviations from Simple Michaelis-Menten Kinetics. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43, 319-328.

Tett, P., J.C. Cotrell, D.O Trew og B.J. Wood (1975): Phosphorus quota and the chlorophyll:carbon ratio in marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 20, 587-603.

Walton Smith, F.G. og F.A. Kalber (1974) Ed: Handbook of Marine Science, volume II. CRC Press.

Waite, T. og R. Mitchell (1972): The effect of nutrient fertilization on the benthic algea *Ulva* *Lactuca*. Botanica Marina, 15, 151-156.

Zehr, J.P., P.G. Falkowski, J. Fowler og D.G. Capone. (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.

Appendiks: Omregningsfaktorer mellom ulike enheter for lysstyrke.

Tabellen leses radvis. Tallene angir omregningsfaktorer fra den enheten som har verdi 1.00 i samme linje og den enheten som står rett over tallet. Således tilsvarer f.eks. 1 klux ca. 4.1 W/m², mens 1 μE·m⁻²·s⁻¹ er 0.218 W·m⁻².

Kcal/ cm ² .mnd	Kcal/ cm ² .dag	W/m ²	ly/dag	ly/min	k lux	ft cd	μE/m ² s (550nm)	10**15 kvanta/cm ² s
1.00E+00	3.29E-02	1.59E+01	3.29E+01	2.28E-02	3.88E+00	3.61E+02	7.32E+01	4.41E+00
3.04E+01	1.00E+00	4.84E+02	1.00E+03	6.94E-01	1.18E+02	1.10E+04	2.23E+03	1.34E+02
6.28E-02	2.06E-03	1.00E+00	2.06E+00	1.43E-03	2.44E-01	2.27E+01	4.60E+00	2.77E-01
3.04E-02	1.00E-03	4.84E-01	1.00E+00	6.94E-04	1.18E-01	1.10E+01	2.23E+00	1.34E-01
4.38E+01	1.44E+00	6.98E+02	1.44E+03	1.00E+00	1.70E+02	1.58E+04	3.21E+03	1.93E+02
2.57E-01	8.46E-03	4.10E+00	8.46E+00	5.88E-03	1.00E+00	9.29E+01	1.88E+01	1.13E+00
2.77E-03	9.11E-05	4.41E-02	9.11E-02	6.32E-05	1.08E-02	1.00E+00	2.03E-01	1.22E-02
1.37E-02	4.49E-04	2.18E-01	4.49E-01	3.12E-04	5.31E-02	4.93E+00	1.00E+00	6.02E-02
2.27E-01	7.46E-03	3.61E+00	7.46E+00	5.18E-03	8.81E-01	8.19E+01	1.66E+01	1.00E+00

Definisjoner

- >> "mye større enn". X>>Y er i denne rapporten bare brukt om positive størrelser. Symbolet uttrykker ingen eksakt logisk betingelse, men kan unødvendigvis sies å bli bedre og bedre oppfylt ettersom X/Y→∞.
- << "mye mindre enn" - motsatt av <<, dvs. X<<Y er oppfylt bedre og bedre ettersom X/Y→0.
- fmol 10^{-15} mol.
- mol $6.231 \cdot 10^{23}$ molekyler (Avogadros tall).
- M konsentrasjon på 1 mol pr. liter
- nmol nanomol: 10^{-9} mol
- μM 10^{-6} M.
- perturbasjon forstyrring av en likevektsstasjon
- pg pico-gram: 10^{-12} g
- PAR *Photoactive Radiation*
dvs. lys-stråling innenfor det bølgelengdeområdet som utnyttes til fotosyntese



Norsk institutt for vannforskning

Postboks 173 Kjelsås, 0411 Oslo

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

ISBN 82-577-2682-6