

# Fosfor, nitrogen og vekst av marint fytoplankton

Av E. Paasche

E. Paasche er professor i marin biologi ved Universitetet i Oslo.

## Eutrofiering og algevekst

Vekst av planteplankton forutsetter et næringsgrunnlag i form av tilgjengelige forsyninger av plantenæringsstoffene fosfor og nitrogen. Det er allikevel et langt skritt fra en erkjennelse av denne enkle sannhet til en kvantitativ redegjørelse for hvorledes næringstilgangen er med på å styre oppblomstringer av planktonalger. Dette gjelder ikke minst i kunstig anrikede områder, der den generelle sammenheng mellom tilførselen av plantenæring og øket planktonvekst i og for seg kan være tydelig nok.

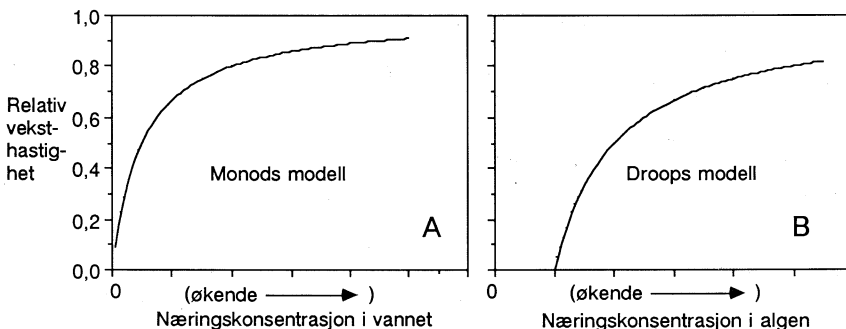
En artikkel av Lancelot o.a. (1987; henvisn. 1) om kysthavet utenfor kontinentet syd i Nordsjøen gir et lett tilgjengelig og godt illustrert eksempel. Dette havstrøket preges av årvisse oppblomstringer av den kolonidannende flagellaten *Phaeocystis pouchetii*. I de siste årtier er disse oppblomstringene blitt klart forsterket av den økende tilførselen av fosfor og nitrogen med elvene fra kontinentet. Men virkningen er delvis indirekte, idet en del av næringsgrunnlaget for algeveksten ligger i forskjellige biologiske prosesser i vannsøylen og i sedimentene som alle er med på å resirkulere næringsstoffene tilbake til algene. Sammenhengene er kompliserte og det kreves langvarig

forskningsinnsats før de kan beskrives kvantitativt.

Nedenfor følger en redegjørelse i generelle vendinger for sammenhengen mellom planktonvekst og forsyningen av næringsstoff, fulgt av noen betraktninger omkring næringsgrunnlaget for masseforekomsten av *Chrysochromulina polylepis* i Kattegat og Skagerrak våren 1988. I den alminnelige bevissthet kan det ha festet seg inntrykk av at denne oppblomstringen helt og holdent hadde sin forklaring i overdreven gjødsling fra land, men det er ganske klart at en slik tolkning blir altfor enkel.

## Hvordan vokser planktonet?

Planktonalgene er såkalte todelere, med 1—3 fordoblinger av cellemengden i døgnet under uhemmet vekst. I naturen oppveies tilveksten av tapsprosesser som ikke bare hindrer at algebestandene øker eksponensielt, men gjør at der normalt gjennom det meste av vekstsesongen ikke er noen nettotilvekst i det hele tatt. Disse tapsprosessene er beiting (gressing) ved planktondyr, utsynking, fortykning ved utblanding i andre vannmasser, og eventuell spontan celledød. Næringsbegrenset vekst, der veksthastigheten er nedsatt på grunn av næringsmangel, er et



Figur 1. Modeller som viser hvorledes algenes vekst avhenger av tilgangen til næringsstoff. A. Veksthastigheten som funksjon av næringskonsentrasjonen i vannet. B. Veksthastigheten som funksjon av næringskonsentrasjonen i algecellene.

alminnelig kjent begrep. Men det er bare algenes delingshastighet, dvs bruttotilveksten, men derimot ingen av tapsprosessene, som kan påvirkes av næringsstoff-mangel. Dessuten påvirkes delingshastigheten av andre faktorer, som lys og temperatur.

### Nærings salt som vekstregulerende faktor i laboratoriet og i naturen

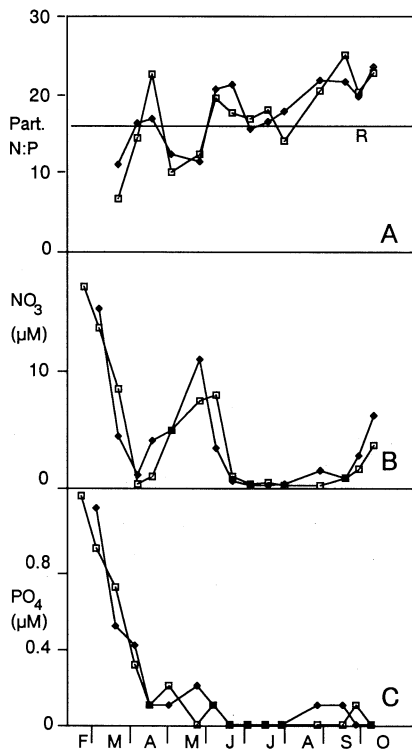
I prinsippet skal delingshastigheten (veksthastigheten) hos en algebestand reguleres av konsentrasjonen av det vekstbegrensende stoffet ifølge en metningsfunksjon, for eksempel den som ble beskrevet av J. Monod og som er fremstilt i Fig. 1A. En slik sammenheng kan påvises i laboratoriekulturer med fosfat, ammonium eller nitrat som det begrensende næringsstoff, men har vist seg lite anvendelig i tolkningen av naturlige situasjoner.

Mere nyttig er det å se på sammenhengen mellom veksthastighet og innholdet av det vekstbegrensende stoffet i algene selv. En funksjon for dette, først foreslått av M. R. Droop og hvis generelle gyldighet er grundig prøvet i

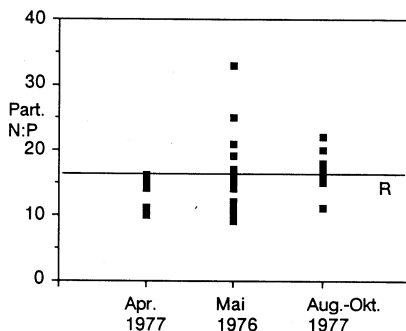
laboratoriet, er fremstilt i Fig. 1B. Selv om forsøk på å bruke Droops funksjon i kvantitative økologiske modeller ikke har vært særlig fruktbare, gir den et godt teoretisk grunnlag for å bruke det relative innholdet av nitrogen og fosfor i naturlig plankton som en pekepinn mot eventuelt nærvær av næringsbegrensning.

Et eksempel på en slik anvendelse av analyser av nitrogen- og fosforinnholdet i planteplanktonet ser man i Fig. 2, som er tatt fra en undersøkelse av Oslofjorden i 1986 (Paasche og Erga 1988; henvisn. 2). I april og igjen fra juli til september var konsentrasjonen av nitrat (Fig. 2B) og av ammonium (ikke vist) i det planktonførende overflateskiktet så lav at nitrogen kunne tenkes å bli begrensende. Fosforbegrensning var på tilsvarende måte en mulighet hele tiden fra april og utover (Fig. 2C). I fravær av næringsbegrensning svarer planktonets kjemiske sammensetning gjennomsnittlig til det såkalte Redfieldforholdet, som er 16 nitrogenatomer for hvert fosforatom. For de enkelte artene av planktonalger kan der være visse

avvik i N:P-forholdet, med verdier fra 10—12 opp til ca. 20. Hvis vekstshastigheten er begrenset av fosformangel vil man ifølge Fig. 1B vente en økning i N:P-forholdstallet, men hvis det er nitrogen som begrenser veksten vil det avta. I Oslofjorden ble forholdstall over 20 funnet i april, juni og august—



Figur 2. Endringer i forekomstene av nitrogen og fosfor i det øverste vannskiktet på to stasjoner i Oslofjorden gjennom året 1986. A. Forholdet mellom nitrogen og fosfor, på atombasis, i partikulært stoff (plankton), med Redfield-forholdet angitt ved en horisontal linje (R). B. Nitratkonsentrasjon. C. Fosfatkonsentrasjon. Data fra henvisn. 2.



Figur 3. Forholdet mellom nitrogen og fosfor, på atombasis, i partikulært stoff (plankton), i Trondheimsfjorden på forskjellige årstider. Redfield-forholdet er angitt ved en horisontal linje (R). Data fra henvisn. 3.

oktober (Fig. 2A). Sammenholdt med resultater av andre analyser og tester ble disse forholdstall tolket som et tegn på at fosfor var det begrensende næringsstoffet.

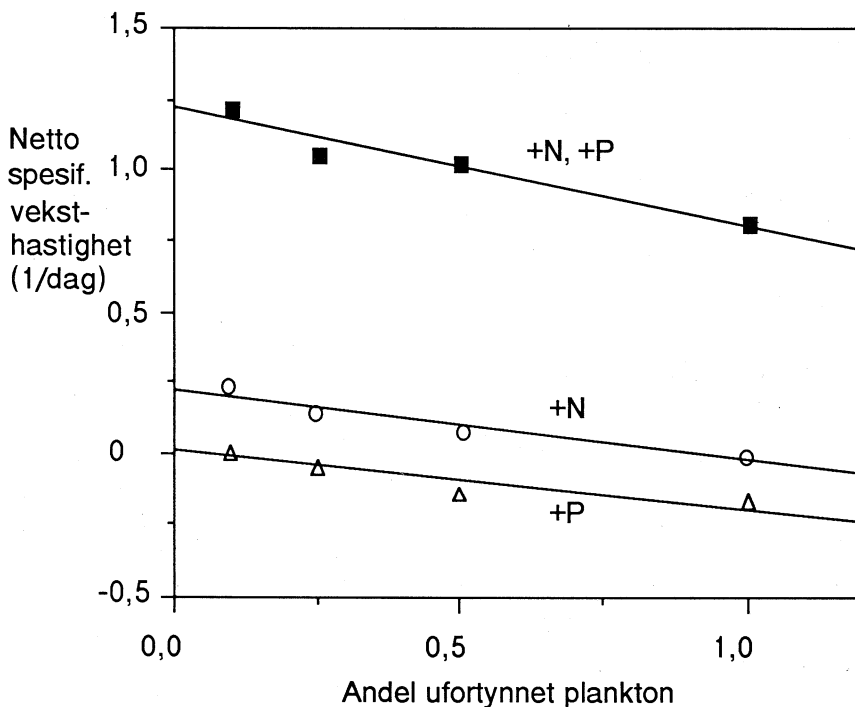
Fig 3 gir en oversikt over lignende målinger som allerede tidligere var gjort i Trondheimsfjorden av Sakshaug og medarbeidere (Sakshaug o.a. 1983; henvisn. 3). Der fant man i mai, som i Oslofjorden i juni, klar fosforbegrensning, men bare i de mest ferskvannspåvirkede vannmassene. Tidligere og senere på året var der få tegn til at planktonveksten var næringsbegrenset.

### Kan fosfor- og nitrogenbegrensning forekomme samtidig?

Erfaringer med planktonalgearter dyrket enkeltvis i laboratoriet, blant annet i slike eksperimenter som ligger til grunn for Fig. 1, har vist at vekstshastigheten alltid er begrenset av én faktor, dvs at der ikke kan være samtidig

begrensning ved både nitrogen og fosfor. Men muligheten for slik dobbelt begrensning er tilstede i naturlig plankton, som alltid utgjøres av en blanding av forskjellige arter som kan ha forskjellige fysiologiske krav. Fig. 4 viser et eksperiment der vi har målt veksten av planteplanktonet gjennom et døgn i prøver som er anriket med ammonium-

nitrogen, med fosfat-fosfor, eller begge to. Vekstpotensialet hos planktonalgene ble her realisert bare ved samtidig tilsetning av nitrogen og fosfor, noe som stemmer med at dette var en sommersituasjon med meget lave konsentrasjoner av begge næringsstoffene ovenfor sprangskiktet. Men tilsetning bare av nitrogen gav større utslag enn tilset-



Figur 4. Et eksperiment med plankton tatt fra indre Oslofjord 7. juli 1988. Vannprøvene ble anriket med ammonium (+N), fosfat (+P), eller begge deler samtidig (+N, +P). Planktonet var på forhånd fjernet i ulik grad ved filtrering, hvorefter tilveksten (som økning i klorofyll) ble målt gjennom ett døgn. Diagrammet viser algenes spesifikke veksthastighet gjennom ett døgn (vertikal akse) mot andelen uforynnet plankton i prøvene (horisontal akse). Brutto veksthastighet i fravær av beiting fås ved ekstrapolering til den vertikale akse til venstre. Den spesifikke veksthastigheten kan «oversettes» til antall delinger pr. døgn ved å multiplisere med en faktor lik 1,4. Data fra A. K. L. Schartau.

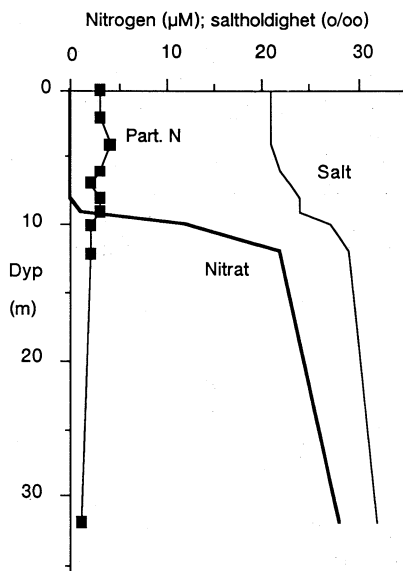
ning bare av fosfor, hvilket tyder på at nitrogen likevel var det stoffet som først ville ha tatt helt slutt.

I eksperimenter av denne type inngår der en delvis fjerning av planktonet i en del av vannprøvene ved filtrering før næringsanrikningen finner sted og forsøket begynner. Dette gir grunnlag for å anslå hvor meget beitingen (gressingen) i prøvene bidrar til å holde nettotilveksthastigheten nede. Som vist i Fig. 4, kan brutto-veksthastigheten anslås ved ekstrapolering til en tenkt uendelig stor fortykning. Det ser her ut som om en eliminering av beitingstapet alene ikke hever veksthastigheten særlig over null, men det er sannsynlig at konklusjonen ville blitt en annen hvis det hadde latt seg gjøre å forkorte eksperimenteringstiden fra ett døgn ned til noen timers varighet.

### Prosesser som motvirker akutt næringsbegrensning i planktonet

Som Fig. 2 og Fig. 3 viser, er forskyvningene i N:P-forholdet i planktonet alt i alt forholdsvis små, og verdiene pendler rundt Redfield-forholdet. Til sammenligning vil N:P-forholdet i kulturer av vanlige planktonalger, når disse påtvinges en sterk begrensning av delingshastigheten i laboratoriet, endres med en faktor på 4 eller mere hvis man går fra ekstremt nitrogenbegrenset til ekstremt fosforbegrenset vekst. At variasjonene er mindre i naturlig plankton tyder på at en drastisk nedsettelse av veksthastigheten (for eksempel ned til en relativ veksthastighet lik 0,5 eller mindre; se Fig. 1) ikke forekommer der, unntagen kortvarig helt ved slutten av perioder med sterk nettotilvekst i bestandene.

I fjordene eller langs kysten i Syd-



Figur 5. Fordelingen med dyppet av partikulært nitrogen, nitrat og saltholdighet i indre Oslofjord 29. juli 1986.

norge, der vannet er sterkt fysisk skikket, vil mengdene av fosfor og nitrogen som er igjen i det planktonførende øvre laget om sommeren være små, og det meste er i partikkelform, dvs i planktonet, med bare en liten restmengde oppløst næring igjen i vannet. I Fig. 5 er dette illustrert for nitrogenets vedkommende med et eksempel fra Oslofjorden. Man skulle tro at fysiologisk mangel på nitrogen og fosfor raskt ville utvikles i dette næringsfattige vannet. Men i virkeligheten vil tendenser i den retning motvirkes av biologisk resirkulering i planktonet selv, ovenfor sprangskikket. Algene spises av små planktonorganismer med dyrisk levevis, og disse i sin tur skiller ut fosfat og ammoniakk som igjen brukes av algene til videre celle-

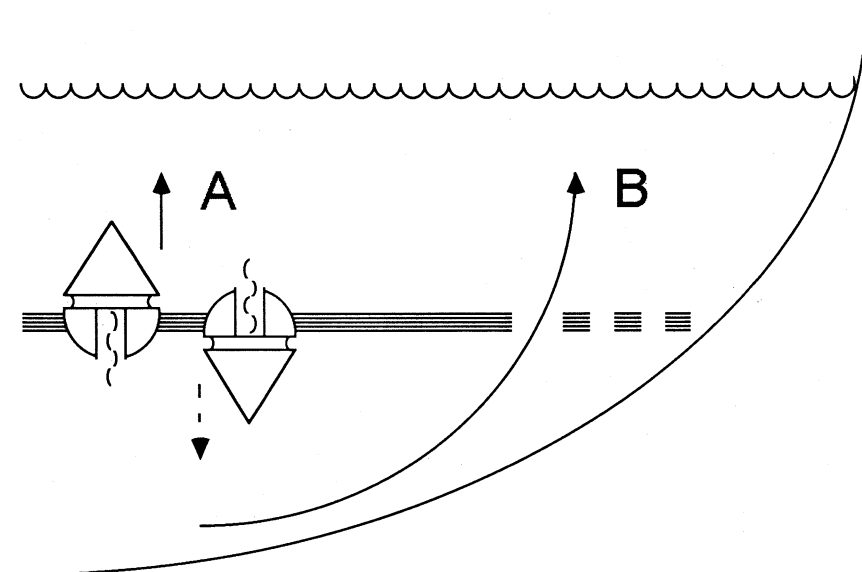
deling. Et slikt «modent» plankton-samfunn som nærmer seg en tilstand der planter og dyr holder hverandre i likevekt finner man i skiktet hav. Dette er den normale tilstanden i vårt kystvann og våre nære havområder om sommeren. Selv om den biologiske virksomheten er livlig, blir algenes vekstpotensiale ikke utnyttet i reell nettotilvekst. Stoffet som plantene produserer blir igjen brukt opp av dyrene.

Dette er naturligvis et forenklet bilde. Vi har ikke med et helt lukket kretsløp å gjøre, siden alger og andre partikler er tyngre enn vann og noe hele tiden synker ut gjennom sprangskiktet. Ifjorder, særlig hvis de er eutrofiert, kan dette tapet kompenseres ved tilførsler fra land, og det er derfor sannsynlig at algeveksten der bare delvis utlignes av

beitingen. I åpent hav vil en vedvarende situasjon som den i Fig. 5 være avhengig av opptransport av nitrogen og fosfor fra dypet. Som illustrert i Fig. 6, kan dette skje ved fysiske prosesser, som f.eks. vinddreven oppvelling nær kysten, eller ved at planktonalgene selv tar turer ned gjennom sprangskiktet for å hente næring på større dyp.

### Fungerer algene som sin egen næringspumpe?

Denne siste prosessen er særlig interessant, siden den kan være en viktig del av algenes vekststrategi. Det er en erfarings sak at fysisk skiktning av vannmassene fremmer opptreden i planktonet av bevegelige alger (flagellater) på bekostning av ubevegelige



Figur 6. *Mekanismer for opptransport av næringsstoffer fra dypet. A. Ved (dino)flagellater som svømmer opp om dagen og ned om natten. B. Ved oppvelling eller oppblanding. Stripene angir sprangskiktet.*

(kiselalger). Det er kjent at flagellatene gjerne svømmer nedover om natten og oppover om dagen (Fig. 6). En nærliggende tolkning er at algecellene forlater det øverste vannlaget når de likevel må avbryte fotosyntesen ved solnedgang, for isteden å bruke sin tid til å samle nitrogen og fosfor fra de store lagrene under sprangskiktet. Denne hypotese ble først satt frem av amerikanske forskere som var opptatt av sammenhengen mellom dinoflagellat-oppblomstringer og nitrogenforsyningen. Mekanismen kan like godt gjelde for fosfor, noe som er vist av forskere i Japan med en flagellat-art som ofte blomstrer opp i kystvannet der. I et modellsystem har japanerne vist at fosfor som tas opp under sprangskiktet om natten da lagres midlertidig i cellene som polyfosfat. Påfølgende dag, når algecellene igjen er i det øvre belyste skiktet, vil denne polyfosfat dekonsenseres til aktiv metabolsk fosfat.

Det er ennå ikke endelig bevist i noe havområde et en slik biologisk «næringspumpe» fungerer kontinuerlig og er kvantitativt viktig for fortsatt algevekst i det næringsutarmede øverste vannlaget. Men det er påfallende at planktonalgene ofte er konsentrert i store mengder like ovenfor sprangskiktet, også om dagen, noe som igjen kan bety at næringstransport nedenfra kan være viktigere for algebestandenes fortsatte trivsel enn biologisk resirkulering av nitrogen og fosfor i det øverste vannlaget, eller transport av næring fra land.

### **Hvilken betydning kan nitrogen og fosfor ha hatt for *Chrysochromulina*-oppblomstringen?**

Masseforekomstene av *Chrysochromulina polylepis* i mai—juni har vært satt i sammenheng med uvanlige meteorologiske og hydrografiske forhold, som blant annet førte til at unormalt store mengder nitrat-nitrogen sto til rådighet for planktonet i Skagerrak på senvåren. Noen full oversikt over hendelsene finnes ikke ennå. Når den omsider foreligger, vil man utvilsomt finne at det mangler svært meget på en full beskrivelse av oppblomstringens dynamikk eller av den rolle planteneringen fra land kan ha spilt.

Vi vet ikke hvorfor akkurat denne arten fikk et forsprang foran andre planktonalger som er vanlige i området. Det skyldes ikke at den vokser spesielt fort, for kulturforsøk har vist at den ikke deler seg fortere enn mange andre planktonalger. Kan hende har dens fiender (beitende smådyr) av en eller annen grunn ikke klart å følge med, slik at den naturlige kontrollmekanismen som ligger i samspillet mellom dyr og planter i et modnende planktonsamfunn har sviktet. Det er også mulig at *C. polylepis* har uvanlige næringskrav, men disse ligger isåfall på sporstoff-siden (selv er en mulighet) og ikke i noe behov for forhøyede konsentrasjoner av fosfat eller nitrogen-salter.

De høye nitratkonsentrasjonene i overflateskiktene tidlig i oppblomstringen gjorde at forholdet mellom nitrat og fosfat i vannsøylen da var langt høyere enn Redfield-forholdet (E. Dahl, personlig meddelelse). Man kan følgelig spørre om oppblomstringen etterhvert ble fosfor-begrenset. I laboratoriekul-

turer har vi funnet at det normale atomære N:P-forholdet for denne arten er omkring 10,5, altså en del lavere enn Redfield-forholdet. Det ville vært interessant å se om analyser av N:P-forholdet i algene under oppblomstringen hadde gitt et høyere tall. Men slike analyser ble høyst sannsynlig ikke utført på noe hold, og spørsmålet vil derfor aldri bli besvart.

Mot slutten av oppblomstringen sto bestandene av *C. polylepis* mange steder på 15-20 meters dyp, i eller like over sprangskiktet (Tabell 1). Ovenfor dette dypet var konsentrasjonene av næringssalter meget lave. Algen kan da tenkes å ha hatt nytte av sin svømmeferdighet, og fungert som sin egen biologiske næringpumpe for å frakte nødvendig fosfor og nitrogen opp fra dypet. Ifølge målinger av dens svømmehastighet i laboratoriet (J. Thronsen, personlig meddelelse) burde den kunne foreta vertikale døgnvandring av omkring 3 meters utstrekning.

De store cellekonsentrasjonene sammen med de unormale tilførselene av

plantenæringsstoffene, begge deler flittig omtalt i avisene, gjorde at mange uten videre antok en direkte sammenheng mellom masseforekomst av alger og næringsutslipp fra land. At der allikevel ikke nødvendigvis var noen tett årsakssammenheng, ihvertfall i vår del av Skagerrak, er det lett å illustrere med noen tall. De største cellekonsentrasjonene som ble rapportert der var 30—70 millioner pr. liter. Men ifølge våre egne målinger i laboratoriet inneholder hver celle av *C. polylepis* ikke mere enn ca.  $0.25 \cdot 10^{-12}$  gramatomer nitrogen og ca.  $0.025 \cdot 10^{-12}$  gramatomer fosfor. De aller største forekomstene utgjorde derfor høyst 20 mikrogramatomer pr. liter (20 mikromolar) nitrogen, og en tipotens mindre av fosfor. Riktignok er 20 mikrogramatomer nitrogen omtrent det dobbelte av det som én liter ubrukt, uforurenset sjøvann inneholder i form av nitrat. Men på den annen side kan algene ha samlet sammen næringen fra et større vannvolum og konsentrert den i et tynt skikt.

Poenget blir tydelig hvis man studerer

Tabell 1. *Fordelingen i vannsøylen av nitrogen og fosfor i form av celler av Chrysochromulina polylepis. Eksemplet er fra kystvannet mellom Risør og Arendal i månedsskiftet mai—juni 1988. Cellekonsentrasjonene er interpolert fra verdier for de enkelte dypene, oppgitt i henvisn. 4.*

Dybdeintervall meter	Gjennomsnittlig konsentrasjon av		
	celler (mill./liter)	nitrogen ( $\mu\text{g-atom N/liter}$ )	fosfor ( $\mu\text{g-atom P/liter}$ )
0—5	0,30	0,08	0,008
5—10	0,75	0,20	0,019
10—15	4,35	1,14	0,113
15—20	9,35	2,45	0,242
20—30	5,45	1,43	0,141



tallene i Tabell 1. Celletellinger i vannsøylen, som er tatt fra en oversikt over situasjonen i månedsskiftet mai—juni (henvisn. 4), er her brukt sammen med våre bestemmelser i laboratoriet av nitrogen og fosfor pr. celle. Tabellen er representativ for situasjonen i den norske delen av Skagerrak omkring 1. juni. I hele dette området var de største cellekonsentrasjonene å finne i 10—20 meters dyp, muligens da med de store nitrat- og fosfatreservene i (uforurenset) dypvann innenfor rekkevidde. Hvis

man integrerer tallene i Tabell 1 for hele det 30 meter tykke øvre vannskiktet, finner man at algene som et gjennomsnitt for dette skiktet utgjorde omkring 1 mikrogramatom nitrogen pr. liter og 0,1 mikrogramatom fosfor pr. liter. Konsentrasjonene av nitrat henholdsvis fosfat i ubrukt, rent sjøvann er 10 ganger større, og man trenger dermed ikke å postulere noe næringstilskudd fra land for å forklare algeforekomster av den størrelse og med den fordeling tabellen viser.

#### HENVISNINGER

- (1) Lancelot, C. og andre 1987: *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio* 16, side 38—46.
- (2) Paasche, E. og Erga, S. R. 1988: Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia* 73 (under trykning).
- (3) Sakshaug, E. og andre 1983: Nutrient status of phytoplankton communities in Norwegian waters (marine, brackish, and fresh) as revealed by their chemical composition. *Journal of Plankton Research* 8, side 619—637.
- (4) Rapport om oppblomstringen av *Chrysochromulina polylepis* i mai—juni 1988. Havforskningsinstituttet, Bergen, 14. juli 1988.