



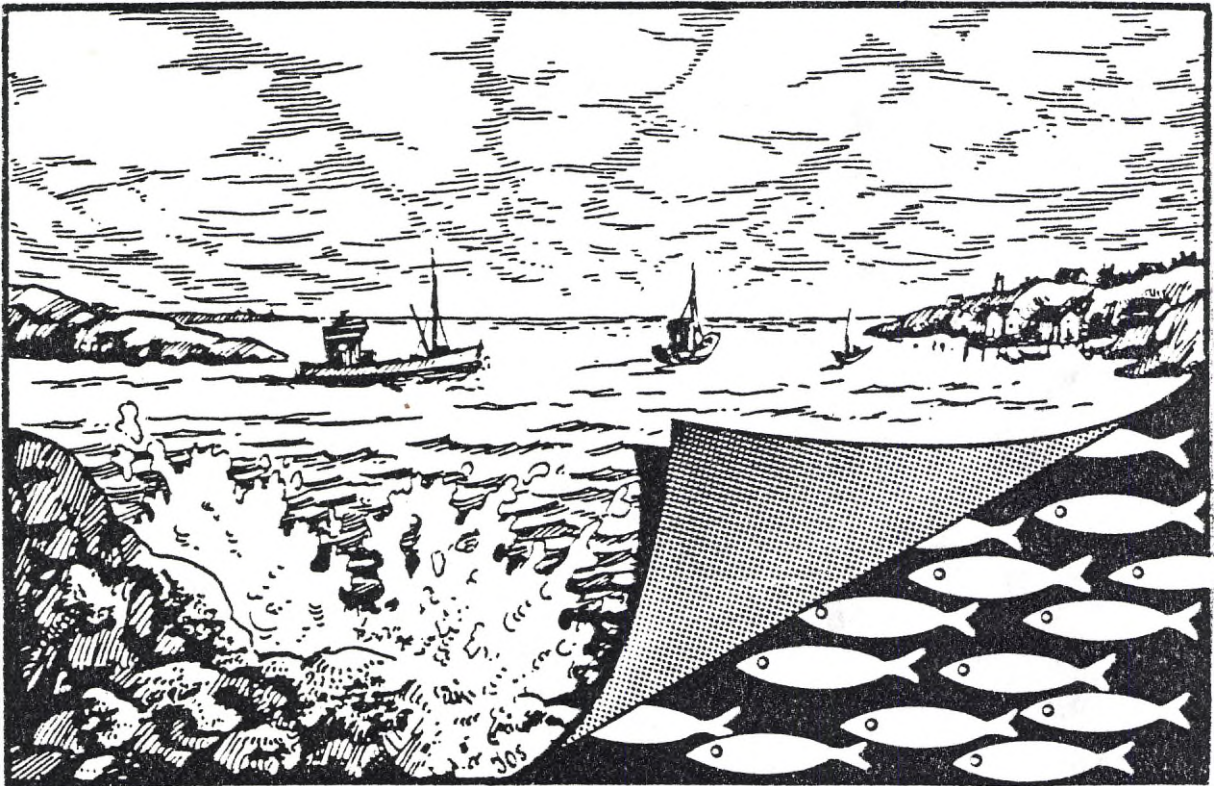
Det här verket har digitaliserats vid Göteborgs universitetsbibliotek och är fritt att använda. Alla tryckta texter är OCR-tolkade till maskinläsbar text. Det betyder att du kan söka och kopiera texten från dokumentet. Vissa äldre dokument med dåligt tryck kan vara svåra att OCR-tolka korrekt vilket medför att den OCR-tolkade texten kan innehålla fel och därför bör man visuellt jämföra med verkets bilder för att avgöra vad som är riktigt.

This work has been digitized at Gothenburg University Library and is free to use. All printed texts have been OCR-processed and converted to machine readable text. This means that you can search and copy text from the document. Some early printed books are hard to OCR-process correctly and the text may contain errors, so one should always visually compare it with the images to determine what is correct.





Meddelande från HAVSFISKELABORATORIET



HALTERS SIGNIFIKANS I KUSTVATTNETS PELAGISKA EKOLOGI

Av
Johan Söderström

Lysekil 1994

ISSN 0374-8030

INKOM

1994-03-23

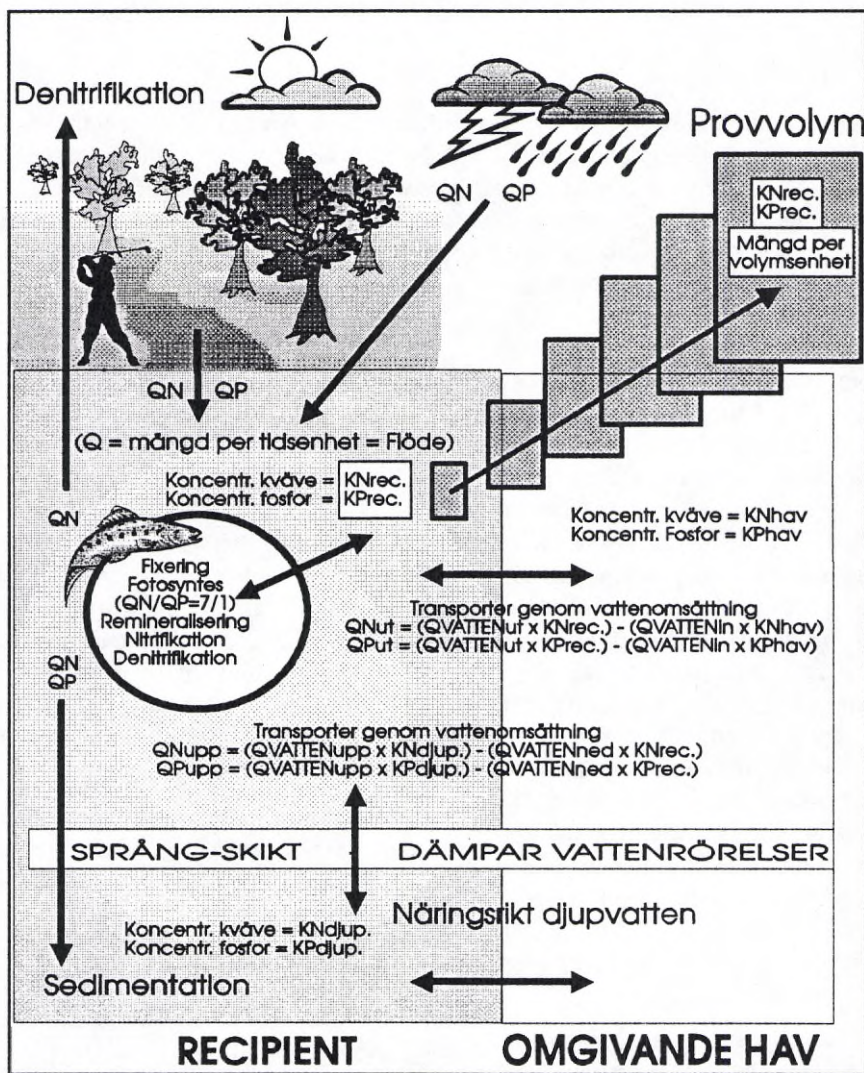
SWEDMAR

Bilden på vidstående sida illustrerar de många funktioner som karakteriserar ett kustvattensystem. De halter, eller koncentrationer, av närsalter som man observerar i ett recipientområde är resultatet av ett samspel mellan tillflödet av närsalter och de många olika fysikaliskt och biologiskt styrda transporter och omvandlingarna i det komplicerade systemet. Ett vattenprov, för antingen en kemisk analys eller en biologisk laborietest, kan aldrig ta med sig de tidsdimensionerade transporter och omvandlingarna i ekosystemet, och har därför ett mycket begränsat informationsvärde.

Q representerar storheter med tidsdimension (Flöden)

K representerar storheter utan tidsdimension (Halter)

Halters signifikans i kustvattnets pelagiska ekologi



Johan Söderström
Februari 1994

HALTERS SIGNIFIKANS I KUSTVATTNETS PELAGISKA EKOLOGI

JOHAN SÖDERSTRÖM

I förhistorien till debatten om det är fosfor eller kväve som är det begränsande ämnet för planktonproduktionen i våra kustvatten, är framför allt två arbeten centrala. Det första kom 1958 och hade som författare den amerikanske oceanografen A.C. Redfield. I det arbetet drog Redfield slutsatsen att fosfor var det begränsande ämnet i havet på grund av att varje underskott av kväve skulle kompenseras av biologisk fixering av luftkväve. Atmosfären är ju det stora kväveförrådet på vårt klot och överallt i biosfären pågår en intensiv mikrobiologisk aktivitet som gör om luftkvävet till sådana former, som kan användas i bioproduktionen. En lika stor aktivitet ser till att kväve också återsänds i sin ursprungliga form till atmosfären. Liv är ett flöde och det är alltså genom att oorganiskt material i en ständig ström omvandlas till levande material och tillbaka till dött oorganiskt som livet upprätthålls i vår biosfär. I denna ström, eller kretslopp som det ofta benämns i ekologiskt språk, utgör kväveomvandlingarna en viktig del, kvantitativt den största vid sidan om kolets och syrets kretslopp. Kvalitativt är alla ämnen lika betydelsefulla, det är därför mikronäringsämnen är av så stort intresse i ekologin. Det behövs bara en atom fosfor som komplement till 106 kolatomer i en planktoncell men saknas den enda atomen blir det ingenting av. Det är bakgrunden till att man hittills varit ense om att en minskning av fosforutsläppen är den mest rationella vägen att förhindra oönskade stora växtplanktonblomningar i vattenområden.

Redfield utvecklade sina tankar ytterligare i en uppsats tillsammans med ett par kolleger 1963. Uppsatserna 1958 och 1963 blev mycket uppmärksammade och vi som på 60-talet började syssla med näringsekologi i kustvatten, därför att de första tecknen på förändringar börjat visa sig, hämtade från Redfield inspiration och nya infallsvinklar i arbetet. Redan i titlarna visade Redfield på nya tankebanor. Uppsatsen från 1958 hade titeln "The biological control of chemical factors in the environment" och den från 1963 utvecklade temat till "The

influence of organisms on the composition of sea water". Tidigare hade ekologerna mest sysslat med frågan om hur kemiska faktorer kunde påverka organismer, Redfield vände på orsakssammanhangen och visade istället hur organismerna själva skapade den kemiska miljön.

Det andra centrala arbetet i kväve/fosfor kontroversen publicerades 1971 av två amerikaner, J.H. Ryther och W.M. Dunstan. De hävdade att kväve var det begränsande ämnet, inte fosfor. De accepterade att kvävefixering var en betydelsefull faktor för haven som helhet men menade att fixeringen var otillräcklig lokalt och på kort sikt.

Nu är det viktigt att lägga märke till att denna slutsats inte byggde på studier av fixeringen. Ryther & Dunstan drog slutsatsen, att fixeringen var otillräcklig i de kustvatten de undersökt, därför att de fann mycket låga halter av näringskväve i sina vatten. De satte alltså likhetstecken mellan *vattnets tillfälliga innehåll* av näringskväve och *ekosystemets tillgång* på näringskväve.

Den ofrånkomliga frågan är alltså: Kan man ur den tillfälliga halten av oorganiska kväveföreningar i vattnet verkligen dra slutsatser om vilken tillgång på kväve produktionen av växtplankton har i samma vatten? Ryther & Dunstan diskuterade inte detta, de tog det för givet. De tekniskt tänkande hydrologer jag samarbetade med på Chalmers i Göteborg var inte lika lättrogna. Därmed startade mitt motstånd mot Ryther & Dunstan.

Sedan 1971 har diskussionen varit livlig. Den principiella frågan om halternas signifikans gäller naturligtvis i oförändrat skick för sjöarnas ekosystem. Redan 1971 tog D.W. Schindler upp frågan när det gällde sjöar. Den blev sedan viktig i det stora projekt för experiment med hela sjöar som Schindler ledde under många år. 1988 publicerade han ett sammanfattande arbete där han särskilt betonar att slutsatser från isolerade vattenprov, vare sig det gäller enkla haltmätningar eller mer

s sofistikerade biologiska tester, inte kan utgöra grunden för slutsatser om lämpliga vattenvårdsåtgärder.

En uppsats av S.V. Smith (numera professor i oceano-grafi vid University of Hawaii) 1984 väckte uppmärksamhet och blev ett starkt stöd för dem, som inte ville böja sig för den påstådda majoritet av marinbiologer, som fortfarande höll sig till Ryther & Dunstan. Smith förklarade utan omsvep att det var missledande att tolka låga kvoter N:P i vattnets närsaltinnehåll som indikerande kvävebegränsning. Om ekosystemets möjlighet att anpassa sig till fosfortillgången sade han att tidsskalan visserligen var osäker, men den är kort nog för att vara signifikant för förståelsen och hanteringen av marina ekosystem. Med exempel från laguner i Stilla havet visade han att det är nödvändigt att undersöka flöden av närsalter istället för halter om man skall kunna bedöma vad som begränsar produktionen.

Det råder numera enighet om att näringstillförseln till våra kustvatten, inklusive Östersjön, har sådana proportioner mellan kväve och fosfor att fosfor bör vara det begränsande ämnet för ekosystemets nettoproduktion. Mot detta ställs dock fortfarande förhållandet mellan halter såsom bevis för att kväve är det begränsande ämnet (Graneli & al. 1990) och på den grunden bygger man kravet på minskning av kväveutsläppen i våra reningsverk. Det är tydligen nödvändigt att närmare klargöra begreppen och granska vilken signifikans halterna har för bedömning av det pelagiska ekosystemets omsättning av närsalter.

----- * -----

Först några definitioner för att undvika missförstånd:

Halt (koncentration) är mängd per volymenhet vatten.

Tillgång är mängd per tidsenhet (i princip = flöde).

Tillväxt är relativ ökning av en bestämd enhets massa per tidsenhet.

Produktion är flöde av ämnen genom ett system där ämnen omvandlas till en sammansatt produkt, produktion är således momentan tillväxt multiplicerad med den totala massan i systemet. Uttrycks i planktonbiologin vanligen som kolflöde per ytenhet av aktuellt vattenområde, mgC/m²•dygn.

Bruttoproduktion är den totala syntesen av organiskt material från oorganiskt. Mäts vanligen såsom kolflöde, från koldioxid eller karbonat till organiskt bundet kol, med utnyttjande av isotop kol (¹⁴C-metodik). Innefattar alltså egentligen även det kolflöde som genom växtcellen egen förbränning aldrig visar sig som tillväxt. Teoretiskt kräver bestämmandet av bruttoproduktion per dygn att man bestämmer det integrerade värdet av det under dygnet på grund av ljusvariationer hela tiden varierande kolflödet.

Nettoproduktion hos växtplankton utgör bruttoproduktionen minskad med växtplanktoncellernas egen förbränning av bildat organiskt material. I praktiken ger ¹⁴C- metodik vanligen någonting mellan algcellernas brutto- och nettoproduktion.

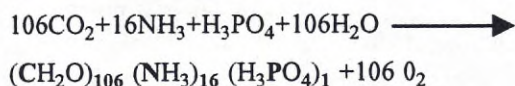
Ekosystemets nettoproduktion är den del av produktionen i ett avgränsat system som kan exporteras ur systemet utan att systemet förlorar i innehåll av massa. Nettoproduktionen är alltså ekvivalent med nytillförseln av råvara (eventuellt efter subtraktion av sådan råvara som exporteras utan att ingå i någon syntes).

Produktion har **tidsdimension**, liksom tillgång. Halt, som saknar tidsdimension, kan därför definitionsmässigt inte användas för att bedöma möjlighet till produktion. Den ofta använda satsen att "halterna speglar tillförseln" (t. ex. Källqvist 1988) är logiskt sett falsk. Om halter överhuvudtaget skall få användas för bedömning av produktionsförhållanden måste först **en korrelation halt/tillgång påvisas**.

Det är alltså ett krav att halterna kan visa **tillgång** om de skall kunna korreleras med **produktionen**. Men även utan den korrelationen kan halterna påverka den enskilda cellen fysiologiskt så att dess **tillväxthastighet hämmas**. **Samma produktion kan erhållas vid låga närsalthalter och stor biomassa som vid höga halter och liten biomassa**. Källqvist (1988) ställer begreppet produktionsbegränsning mot begreppet kinetisk begränsning. Vi har alltså två typer av begränsning, dels en produktionsbegränsning som handlar om hur mycket uppbyggnads-material som per tidsenhet finns att tillgå i ett visst område, dels en hastighetsbegränsning som handlar om den enskilda cellens, den organiska enhetens, relativa tillväxt räknat i t.ex % per dygn. Genom cellernas tillväxt skapas den biomassa som sedan svarar för produktionen i vattenområdet. Observera att produktion således är ett flöde av energi och materia i en biomassa som inte behöver ändra storlek. Vi kan ha en betydande produktion i en växtplanktonpopulation som dag efter dag har samma storlek. Beroende på fysiologiska styrfaktorer växer och förökar sig de enskilda cellerna fort eller långsamt men hela tiden i samma takt som celler också förs bort eller förintas på olika sätt.

Utgångspunkten för alla resonemang om vilket ämne som kan visas begränsa produktionen i ett område är jämförelsetal som kan erhållas genom att algbiomassans innehåll av närsalter undersöks. Sakshaug & Olsen (1986) undersökte planktonpopulationer i norska vatten, från sjöar till rent oceanisk miljö. De fann N:P kvoter som varierade mellan 8 och 27 (atomförhållanden, vilket motsvarar viktskvoter mellan 4 och 12). Medelvärdet visade sig överensstämma med den teoretiska kvot, 16:1 (viktskvot c:a 7.2:1) som erhålles genom den av Redfield använda standardformeln (ursprungligen föreslagen av

Fleming 1940) för syntes av marint växtplankton (Redfield & al. 1963):



Varje atom fosfor motsvaras alltså av 16 atomer kväve. Viktsförhållandet blir 16:14 (kvävet atomvikt) till 31 (fosfors atomvikt) alltså 7.23:1.

För principiella resonemang skall Redfieldkvoten kunna användas med tillförsikt. Den används också genomgående av alla forskare inom planktonekologin.

Berikningsförsök, vilka användes som underlag för bedömning av begränsande ämne redan av Ryther & Dunstan (1971), kan betraktas som ett komplement till en bedömning genom jämförelse med Redfieldkvoten. Berikningsförsöken uppfattas ha ett bättre bevisvärde genom att de medger en direkt jämförelse mellan ett provs innehåll (haltkvoter) av N och P och upptagningskvoten i den vid provtagningen aktuella populationen (den kan ju såsom Sakshaug & Olsen visat variera från det ena tillfället eller området till det andra). Berikningsförsökens resultat är dock fortfarande beroende av halterna i provvolymen och samma krav på en påvisad korrelation med tillgång måste ställas, som när halter används tillsammans med Redfieldrelationen.

Att haltkvoterna, både när det gäller Östersjön och de västsvenska kustvattnen, sommartid vanligen visar N:P < 16:1 (<7:1), råder det inte någon oenighet om. Fig. 1 visar att, även när man beräknar *hela* innehållet i det välblandade ytskiktet i västkustvattnen, visar det sig att i varje fall sommartid N:P för de direkt tillgängliga fraktionerna, de oorganiska lösta salterna, kan nå betydligt under standardvärdet. För stationerna i yttre havsbandet (Koster, Valö) blir även viktskvoternas årsmedelvärden 1991 så låga som 4.2:1 resp. 4.9:1. De två exemplen på starkt närsaltbelastade provstationer (Byfjorden nära Uddevalla och Galterö nära Stenungsund) har högre årsmedelvärden, men även där når kvoterna under sommaren tidvis väl under standardvärdet. I varje fall under perioden juni-november skulle med all säkerhet berikningsförsök också visa kväve som det begränsande ämnet vid dessa stationer.

Alla de fyra exemplen i fig. 1 visar den karakteristiska skillnaden mellan vinter och sommar. Samma bild möter vi vid alla undersökningar i våra kustvattnen. Det är uppenbart att de halter som observeras under sommaren inte enbart är en följd av lägre tillförsel av närsalter utan speglar den biologiska aktivitetens effekt på halterna. Enklast är det att se denna effekt under vårproduktionen på de närsaltbelastade stationerna. Det under vintern uppbyggda förrådet av närsalter i ytskiktet övergår under vårproduktionen i organisk partikelform och sedimenterar ur ytskiktet. Eftersom partikelbildningen bör följa N:P-

kvoten 7:1 så är det följdriktigt att med N:P i vintervattnet = 12-24:1 kommer förrådet av oorganisk fosfor (DIP) att ta slut först och N:P måste alltså vid slutet av vårproduktionen nå mycket höga värden, aprilmätningen i Byfjorden 1991 ger ett exempel, 125:1. Vid mätningar på 70-talet nåddes ännu högre kvoter, i slutet av mars 1973 >200:1. Någon tvekan om att vårproduktionen är fosforbegränsad kan knappast råda och det erkänns också av de flesta som arbetat med denna fråga.

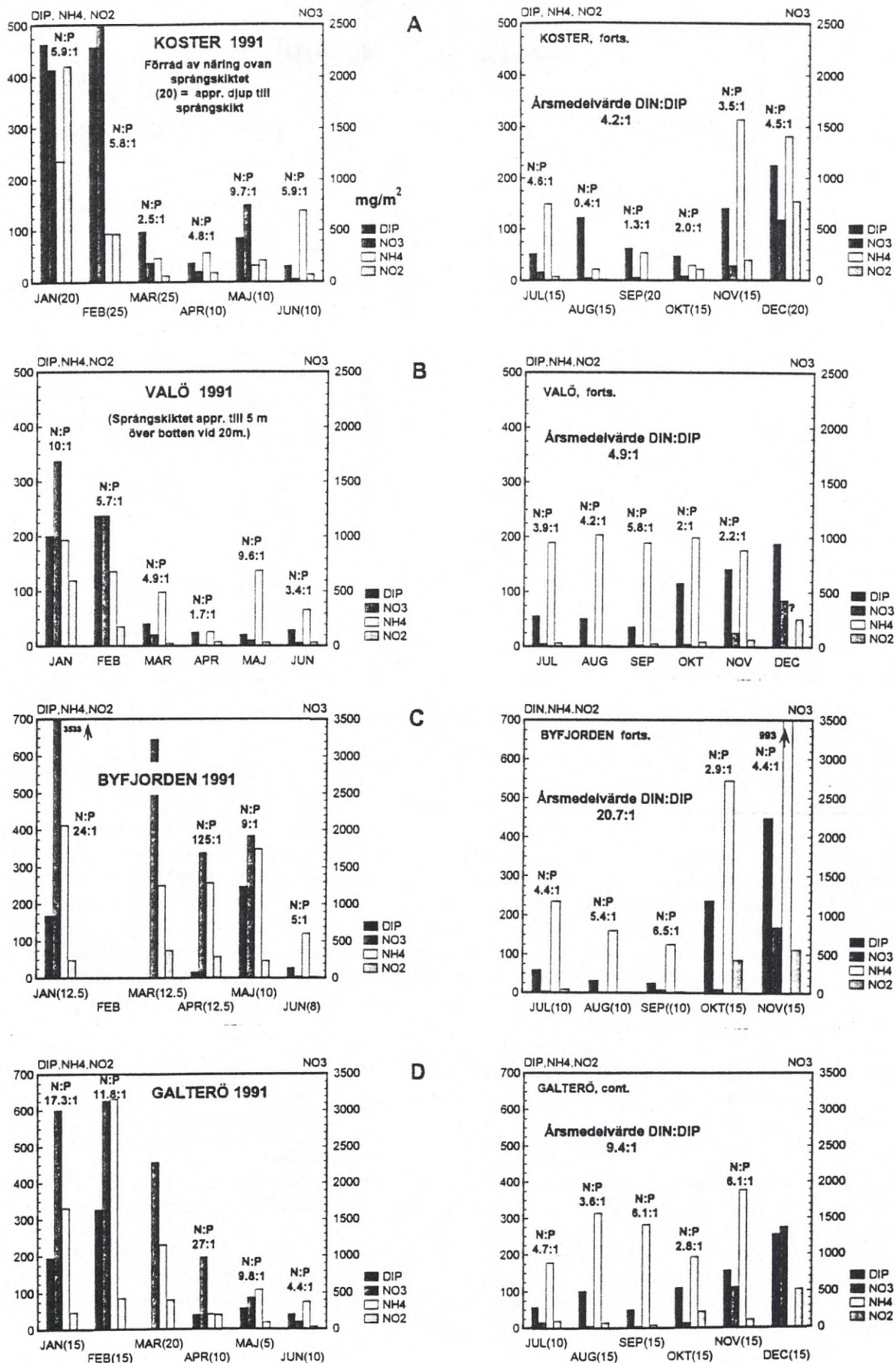
Det är vanligt att man hänvisar till algproduktionens upptag av närsalter som förklaring till låga halter sommartid, se till exempel Elmgren & Larsson i VAV-nytt 4/91. Däremot kan naturligtvis inte *kvoten* N:P bli låg av denna orsak. Om vi startar med N:P i vattnet större än algernas upptagningskvot kommer ju istället kvoten i vattnet att öka genom alg tillväxten (såsom i exemplet vårblooming). Vattenomsättningen kan lika litet sänka kvoterna, den är ju proportionell mot halterna av resp. ämne och kan alltså inte ändra det inbördes förhållandet mellan två ämnen. Det måste alltså vara någon ytterligare funktion som bestämmer N:P kvoterna under sommaren. Denna funktion är den mikrobiologiska denitrifikationen, reducering av nitratkväve till molekylärt kväve med hjälp av speciella bakterier. Den utgör en export från näringskväveflödet i vattnet till atmosfärens kväveförråd och är det sista ledet i kvävet marina kretslopp. Fosforflödet har ingen motsvarighet till denna aktivitet. Försök att bortförklara detta genom att föringa betydelsen av denitrifikationen, hävda att den endast berör sediment, inte kan äga rum så länge det finns gott om syre i vattnet m.m., ändrar ingenting. Ställs denitrifikationen åt sidan måste någon annan process först placeras i dess ställe. Haltkvoterna sommartid i vattnet är ju en realitet som endast kan förklaras genom någon aktivitet vid sidan om den som borde ge andra kvoter.

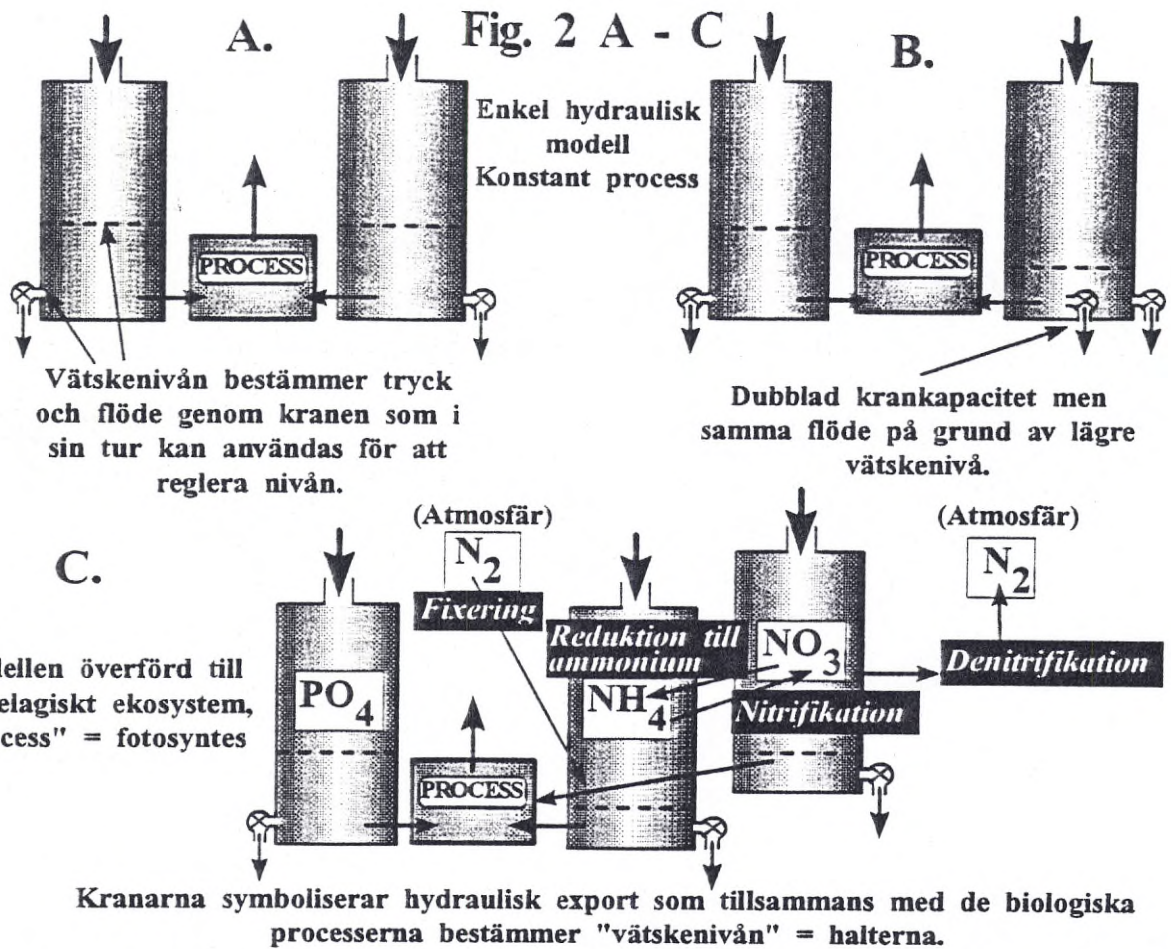
Relationen flöden/halter i ett hydrauliskt system.

Några enkla modeller får hjälpa till att reda ut begreppen när det gäller halters relation till flöden. Modellerna kan kanske för någon verka alltför enkla. Men användandet av halter (*utan* tidsdimension) för bedömning av produk-

Fig. 1 A-D. Två havsstationer, Kosterfjorden i norra Bohuslän och Valö söder om Göteborg, och två fjordstationer, den av Uddevallas avlopp starkt påverkade Byfjorden och Galterö strax norr om avloppsutsläppet från Stenungsund, har valts att illustrera kvoten mellan oorganiskt kväve (DIN) och oorganisk fosfor (DIP). Vid alla stationer utom Kosterfjorden startar året med N:P-kvoten större än 7:1, kvoten minskar sedan under sommaren till mycket låga värden.

Fig. 1





tionspotential (*med* tidsdimension) har stor spridning och det är tydligen nödvändigt med förtydliganden.

Den enkla hydrauliska modell, som fig. 2 A. visar, motsvarar närmast kustvattnet under vintern. Närsalter tillförs ytvattnet på olika sätt, från floder, reningsverk, nederbörd, diffusion från djupvatten, och balansen, som flödessystemet strävar att uppnå, kan vintertid endast upprätthållas genom transport med vattenomsättning - den biologiska aktiviteten kan vi betrakta som försumbar under midvinterns mörker och kyla. Systemet fungerar då för fosfor och kväve i kustvattnet som vätskan i cisterner med ett mer eller mindre öppet avlopp. Cisternens innehåll, mätt som vätskeytans läge i den, bestämmer trycket vid avloppet och därmed exporten vid en viss given öppning på avloppet. På samma sätt bestämmer halterna av salter lösta i kustvattnet hur mycket som kan exporteras med en viss given vattenomsättning. Låt er inte förvillas av att bilderna saknar Redfieldrelationen, 7.2:1, den kan lätt införas genom att pilarna i högra halvan av bilden får gälla mängdenheter som är just 7.2 gånger större än de som används i vänstra halvan.

Den biologiska aktiviteten kan nu liknas vid en kemisk tillverkningsprocess som hämtar råvara ur olika cisterner. Vi kallar den till vänster för fosforcisternen och den till höger för kvävecisternen. Vi antar till att börja med att processen är beroende av pumpar som arbetar med konstant effekt och förser processen med just de råvarumängder som krävs. Fig. 2 A. innebär då att

summan av råvaran, som passerar processen och råvaran, som passerar avloppet på cisternen, exakt motsvarar tillflödet. Flödet i avloppet står i ett bestämt förhållande till vätsketrycket vid det och trycket bestäms i sin tur av nivån i cisternen. Cisternens innehåll (halt) är alltså följden av ett samspel mellan tillförseln och de två vägarna för bortförsel.

I fig. 2 B. har den högra cisternen fått ett fördubblat avlopp, symboliserat med två kranar istället för en. Vi har samma tillflöde som förut och samma process. Fortfarande skall avloppet från den högra cisternen motsvara skillnaden mellan tillflödet och förbrukningen i processen. Men med dubbel kapacitet på avloppet kan samma flöde endast åstadkommas genom att vätskenivån, och därmed trycket på avloppet, sänks i cisternen.

Det är nu naturligtvis uppenbart att den, som genom att mäta *innehållet*, nivåhöjden, i den högra cisternen, tror sig ha visat att *tillgången* på råvara är mindre i den högra cisternen, han lurar sig själv. Ändå är detta i princip just vad man gör när man från haltmätningar och berikningsförsök drar slutsatser om vilket ämne det är minst tillgång på i ett kustvatten. Kustvattnets "kvävecistern" har i denitrifikationen det extra avlopp som "fosforcisternen" saknar. Detta är fällan som många biologer fastnat i och bland dem Ryther & Dunstan. Den låga halten av oorganiskt kväve i vattnet speglar inte liten tillgång på kväve utan stor denitrifikation!

Tillförseln minskas

Fig. 2 D - F

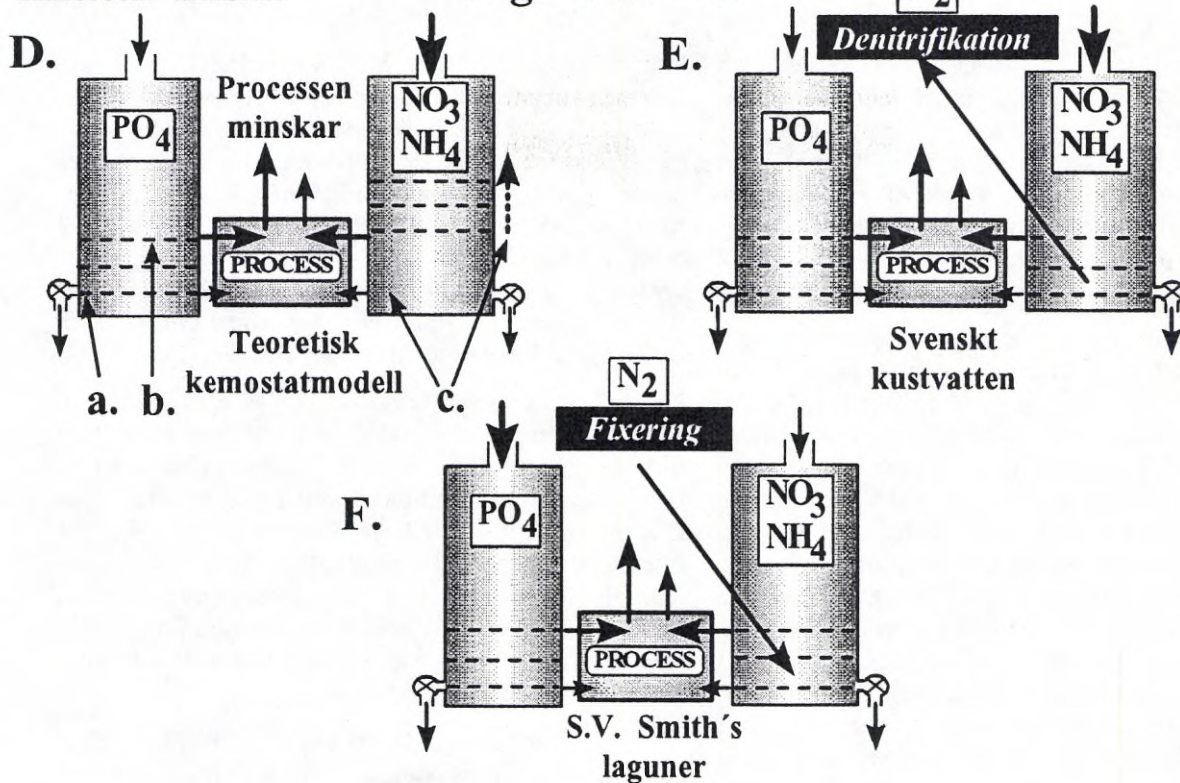


Fig. 2 C utvecklar liknelsen mellan det pelagiska ekosystemet och hydrauliken i ett cisternsystem ytterligare. Bilden blir komplicerad av att kväve uppträder i flera olika former vilka kan användas för algproduktion. Här har två visats, nitrat och ammonium. Det finns, utöver dem, möjligheten att organiskt bundet kväve i form av urea eller eventuellt aminosyror utnyttjas, men nitrat och ammonium räcker för den principiella diskussionen om halternas signifikans och de utgör i varje fall alltid den större delen av det omsatta kvävet. I svarta rutor visas de viktigaste av de mikrobiologiska funktioner som vid sidan om "processen" (= fotosyntesen i algcellerna) påverkar förekomsten av olika kvävefraktioner i kustvattnet. Observera att "kvävecisternerna" inte är isolerade enheter utan förbundna med varandra via en "omformare", bakteriologisk omvandling av nitrat till ammonium, respektive ammonium till nitrat. Fixering ökar i vissa fall tillförseln. Den viktigaste fixeringen sker genom blågrönalger som alltså förefaller att utnyttja luftkväve för sin fotosyntes. Men fotosyntesen fungerar bara med ammonium (även nitrat måste först reduceras innan det kan utnyttjas) och fixeringen är egentligen en process som bildar ammonium före fotosyntesen och pilen riktas därför till ammoniumcisternen. Fixeringen är liksom nitratreduktionen en process som kräver energi. Det är alltså en fördel i konkurrensen när organismerna kan starta direkt med ammonium. Systemet är uppbyggt så att fixering endast

tillgrips när extra kvävetillskott behövs (Niemi 1979, Howarth 1990).

I ekosystemet har vi inte en process, som styrs av en mekanisk pump med konstant effekt. Biokemiska lagar styr processen på olika sätt. Den i grunden avgörande faktorn är processens beroende av ljusenergi. Den skall vi dock tills vidare bortse från i detta resonemang som ju skall gälla de fall där processen skapar alltför mycket organiskt material av råvarorna så att oönskade övergödningseffekter uppstår.

I fig. 2 D. (där av praktiska skäl ammonium och nitrat avbildas i samma volym. NO_3 och NH_4 slås ofta samman under beteckningen DIN) föreställer vi oss att vi strypt tillförseln av råvara i den vänstra cisternen, fosforcisternen. Så länge processen pågår oförändrad måste då råvarunivån, fosfathalten, i cisternen sjunka. Fortsätter vi att strypa tillförseln sjunker nivån ytterligare till dess den nått ner till "avloppet" (pil märkt "a."). Trycket där blir då noll och transporten genom avloppet upphör. Det motsvaras i en recipient av att halten sjunkit till samma nivå som omgivande vatten, vattenutbyte innebär ju då inte längre någon nettotransport av det lösta ämnet - vatten ut transporterar samma mängd fosfat som vatten in. (Någon kanske här vill anmärka att vatten ut ofta i en "recipient" är en större post än vatten in. Detta är i princip bara en fråga om att man i praktiken oftast avgränsar "recipienten" för snävt. Hela det område, där

det fortfarande sker en nettotransport av vatten och ämnen från t.ex. ett reningsverk vid en flodmynning, bör ju egentligen höra till recipienten ("mottagaren") rent definitionsmässigt. I praktiken klarar vi av detta problem genom att göra en skönsmässig avgränsning av recipienten och införa det kvarvarande utåtriktade nettoflödet som en särskild post i beräkningarna).

Nu är frågan den om processen kan fortgå oförändrat sedan råvarunivån i fosfatcisternen sjunkit. Om den lägsta nivån innebär att tillförseln av fosfat är mindre än den mängd som tidigare ingick i processen, så är det uppenbart att processens omfattning måste minska. Dess hastighet kan också bromsas av halter under en viss nivå (pil märkt "b."). Produktens N:P-förhållande är ju bestämt (av algernas biokemi enligt formeln på sid. 3), vi kan alltså inte få en bibehållen produkt genom att ersätta den minskade fosfatmängden med kväve. Om mindre kväve går till processen samtidigt som tillförseln är oförändrad får vi till att börja med ett överskott i kväveflödet. Mer kväve måste då av balansskäl föras ut genom "avloppet", d.v.s. halterna måste stiga i förhållande till omgivningen så att mer kväve kan vattentransporteras från recipienten (pilarna märkta "c."). I bilden illustreras detta av höjd nivå på innehållet i kvävecisternen, alltså ökat tryck på avloppet.

Detta är den enkla bild av fosforbegränsad planktonproduktion som följer av en starkt förenklad funktionsmodell där endast en biologisk aktivitet, fotosyntesen eller algutväxten, ingår vid sidan om den rent hydrauliska flödesmodellen. Det är en sådan modell som Elmgren & Larsson utgår från (fast med kväve istället som det begränsande ämnet) när de resonerar (VAV-nytt 4/91): "-- ofta avslöjande om ett närsalt inte förbrukas fullt ut. När det finns överskott på oorganisk fosfor i det produktiva ytskiktet i ett vattenområde, men mycket låga halter av oorganiskt kväve, är det svårt att tolka som ett tecken på fosforbegränsning av algutväxten." Vi får ju antaga att författarna med detta menar att det istället skall tolkas som kvävebegränsning. Men Elmgren & Larsson har ändå inte en modell som bara är en spegelvändning av fig. 2 D. De har nämligen fortfarande den relativt större tillförseln i kvävecisternen (Se: Graneli & al. 1990). I klarspråk säger författarna alltså faktiskt: "Det är större tillgång i kvävecisternen men högre nivå i fosforcisternen så därför är det mindre tillgång i kvävecisternen". Hur skall detta förstås?

Om modellen i fig. 2 D. gällde, så skulle mycket riktigt kväve kunna fastställas vara det begränsande ämnet när fosfornivån (efter hänsynstagande till Redfield-relationen) är högre än kvävenivån. Men vi har redan konstaterat att modellen inte gäller därför att den utesluter en viktig process. Snarare skall modellen med det dubblade avloppet vara förebilden. Principen för en ekologisk modell som innefattar denitrifikationen som extra "av-

lopp" illustreras av fig. 2 E. Var nivån i den högra cisternen kommer att ställa sig är nu beroende på i vilket förhållande denitrifikationen står till koncentrationerna i "kvävecisternen", främst koncentrationen av nitrat, som är utgångsmaterialet för denitrifikation. Kan denitrifikationen fortfarande vara stor vid låga halter kommer också låga halter att uppstå. *Den biologiska styrningen av denitrifikationen avgör var koncentrationsnivån hamnar. De halter man observerar kan alltså inte visa om tillförseln, tillgången på kväve, är stor eller liten.*

Fig. 2 E. symboliserar förhållandena i svenska kustvatten. Alla är överens om att bilden med överskott av kväve i tillförseln, alltså tillförselkvot N:P > 7:1, gäller. För t.ex. Laholmsbukten har tillförselkvoten, sedan alla upptänkliga tillförselvägar räknats in, visats variera från 20:1 (viktskvot) under vintern till 10:1 under sommaren (Graneli & al. 1986). Genomsnittligt tillförselkvot dubbelt så mycket kväve som balans med fosfortillförseln kräver. Lika övertygande är uppgifterna om att haltkvoter N:P < 7:1 förekommer.

Fig. 2 F. symboliserar förhållandena i de Stilla Havs laguner som undersökts av S.V. Smith (1984). Han fann att, trots att den externa tillförseln av kväve befann sig i underskott relativt Redfields N:P kvot, så var ändå fosfor det begränsande ämnet för lagunernas algproduktion. Fixering av luftkväve kompenenserade för kväveunderskottet i tillförseln.

Det är alltså uppenbart att det inte är ett begränsande flöde av kväve i Sveriges kustvatten. Enda möjligheten att kväve då är begränsande på något sätt skulle vara om denitrifikationen är en så effektiv transportapparat att den sänker halterna av oorganiskt kväve, observera även av ammoniumfraktionen, så att en *fysiologisk eller kinetisk begränsning av processen* sätter in. Därmed är vi inne på ett nytt problem, det som rör förhållandet mellan tillväxten, fotosyntes per viktsenhet algmassa (oftast i detta sammanhang angiven som viktsenhet aktivt klorofyll), och halterna av närsalter i omgivande vatten.

Uptagningshastigheters korrelation till halter i ett kombinerat biokemiskt-hydrauliskt system.

Det är särskilt R.W. Eppley (t.ex. Eppley & al. 1969) som ägnat sig åt frågan om algcellers förmåga att ta upp nitrat och ammonium vid olika omgivande halter. Eppley anser att förhållandet upptagningshastighet/halt kan beskrivas med en Michaelis-Menten ekvation:

$$v = V_m \cdot S / (K_s + S)$$

där v är aktuell upptagningshastighet och S är halt av ämnet i omgivande vatten. V_m står för maximal upptagningshastighet. K_s är en konstant, som varierar mellan olika arter och populationer av alger. Den uttrycks som en halt. När K_s är lika stor som den aktuella halten S blir $v = \frac{1}{2} V_m$. K_s benämns därför halvmättnadskonstanten.

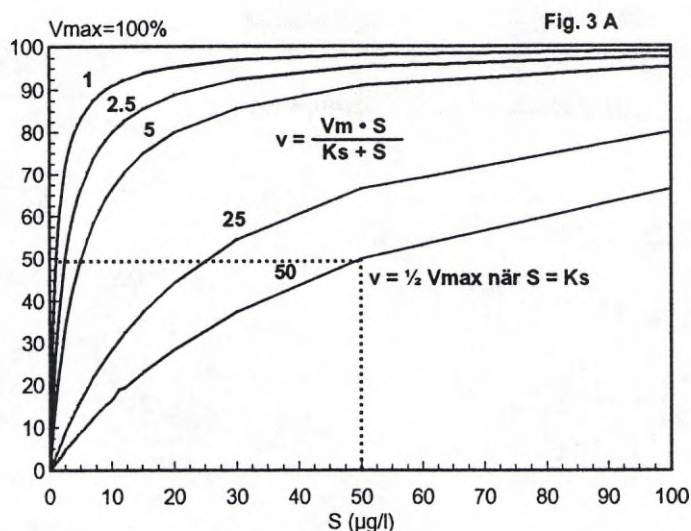


Fig. 3 A. Bilden illustrerar hur värdet på K_s påverkar förhållandet mellan en haltändring och motsvarande ändring av tillväxthastigheten hos algceller. Ju större K_s ju flackare kurva. Ju större den aktuella halten i omgivande vatten (S) är i förhållande till K_s , ju mindre påverkas tillväxthastigheten (v) av haltförändringar. För fosfor, för vilket K_s -värden mindre än 1 är troliga för de flesta alger, gäller alltså att variationer i kustvattnets vanliga halter av oorganiskt fosfat på 2-5 $\mu\text{g/l}$ påverkar tillväxthastigheten relativt måttligt. För flagellater med höga K_s för nitrat och ammonium (se fig. 3 B och C) kan normala sommarhalter på 5-20 $\mu\text{g/l}$ däremot innebära kraftig påverkan på tillväxthastigheten.

Att bestämma V_m är alltså första förutsättningen. V_m är, som Eppley också själv påpekar, en svår fångad storhet som varierar från art till art med ljus, dagslängd och temperatur. Emellertid finns det tecken på att K_s , även om den varierar med temperatur, inte påverkas av omständigheter som styr V_m . Eppley & Thomas (1969) fann samma K_s för exponentiellt växande celler som för svältande celler med lägre V_m -värden. Eppley & al. använde en linjär omvandling av ursprungsekvationen för att kalkylera K_s och V_m från resultaten av laboratorieexperiment med varierande nitrat och ammoniumhalter. Felkällorna var inte obetydliga och de resultat som fig. 3 B och C visar kan bara ses som exempel på hur variabla förhållanden det råder. Direkta beräkningar bör man kanske inte göra med utgångspunkt från Eppley's värden. Som fig. 3 A visar i kombination med B och C, så förekommer det emellertid K_s värden av sådan storlek att det är mycket troligt att nitrat- och ammoniumhalterna sommartid i våra kustvatten påverkar fotosyntesens hastighet under i övrigt optimala förhållanden. Man möter regelbundet ammoniumhalter under 10 $\mu\text{g/l}$ under sommarmånaderna. Ammonium utgör då den viktigaste kvävefraktionen. Fig. 4 ger exempel på uppmätta halter storlek jämförda med den troliga amplituden för K_s .

Det är alltså genom att undersöka K_s som vi får kunskap om relationen mellan specifik tillväxthastighet och halter

av ett näringsämne. Om vi med haltundersökningar söker svar på frågan vilket ämne som begränsar tillväxthastigheten hos algpopulationerna i ett visst område under en viss tid så är det alltså K_s -värden som måste jämföras. *Redfieldrelationen är nu utan intresse.* Tyvärr finns det mycket få uppgifter om K_s för fosfat. Ett arbete av McAllister & al. 1964, i vilket metoder för undersökning av fotosyntes hos marint fytoplankton jämfördes, tyder på att K_s för fosfat är lägre än 1 $\mu\text{gP/l}$ (se fig. 4 i Söderström 1974). I Kosterfjorden har vid åtskilliga mätningar fosfathalten (DIP) rapporterats vara under detektionsgränsen, d.v.s. c:a 0.5-1 $\mu\text{gP/l}$, samtidigt som klorofyllhalterna och syremättnaden i ytan gjort det troligt att produktionen fortfarande pågått i någorlunda normal omfattning (Jmf fig. 2 i Söderström 1988). I fig. 4 har därför 0.75 $\mu\text{gP/l}$ antagits vara ett troligt värde för fosfat K_s . Som framgår av fig. 4 går ytvattnets halter av såväl oorganiskt fosfat som av ammonium och nitrat under sommaren ner till närheten av K_s . Den vägen kan vi alltså inte säkert avgöra om det är kväve eller fosfor som begränsar tillväxthastigheten. Det saknar också egentligen praktiskt intresse. Det är inte denna form av begränsning som det är aktuellt att påverka i samband med åtgärder mot övergödningseffekter. Övergödning är en fråga om produktion och dess följdresultat när alltför mycket producerat material skall brytas ner under

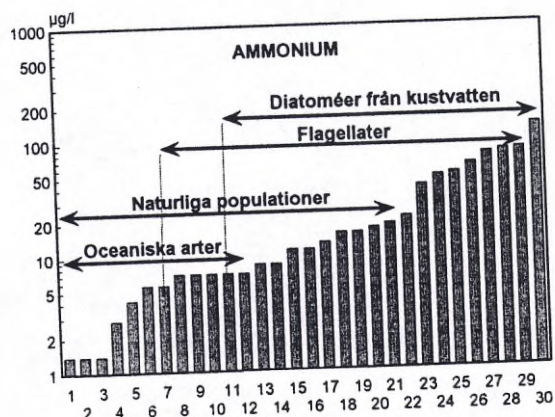
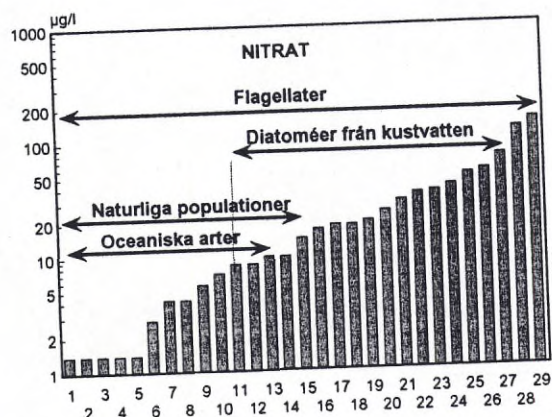


Fig. 3 B-C. Experimentellt bestämda halvmättnadskonstanter för upptagning av nitrat och ammonium i marina växtplanktonarter enligt Eppley & al. 1969. Värden för naturliga populationer från MacIsaac & Dugdale 1969. Bland de undersökta arterna märks bl.a. de i svenska vatten förekommande arterna:

Fig. 3 B: 1-2 *Coccolithus* (Emiliana) Huxley, 7 *Chaetoceros gracilis*, 9-10 *Skeletonema costatum*, 16-17 *Leptocylindrus danicus*, 28-29 *Gonyaulax polyedra*.

Fig. 3 C: 1, 4 *Coccolithus* Huxley, 5, 8 *Chaetoceros gracilis*, 13, 14, 25 *Skeletonema costatum*, 6, 17, 24 *Leptocylindrus danicus*, 27, 29 *Gonyaulax polyedra*.

syrgasbindning, inte om tillväxthastighet hos enskilda celler.

Eppley (ibid.) utvecklar sina resultat av K_s -bestämningar till en kalkylerad specifik tillväxt, mätt såsom fördubblingar av biomassan per dygn. Han gör detta för två ljusnivåer och fyra planktonarter. Den lägre ljusnivån, c:a $50 \cdot 10^{14} \text{ Q/cm}^2 \cdot \text{sec}$, motsvarar ljusvärden under ljusmättnad sommartid i svenska algpopulationer (Söderström & Rex 1974, fig. 3; Söderström 1986, fig. 38) den högre, c:a $200 \cdot 10^{14} \text{ Q/cm}^2 \cdot \text{sec}$, motsvarar ljusmättnad. Vid det svagare ljuset visar Eppleys kalkyl en maximal tillväxthastighet mellan 0.4 och 1.3 dubblingar per dag, skillnaden mellan nitrat och ammonium är inte stor men det kan vara av intresse att notera att *Skeletonema costatum*, som hos oss är en typisk våralg, alltså tillväxer när nitrat dominerar som kvävenäringsfraktion, har en något högre tillväxthastighet i nitrat. Vid ljusmättnad kalkylerade Eppley ungefär dubbla maximala tillväxthastigheterna för nitrat, en något mindre ökning när kvävekällan var ammonium. Halvmättnadsvärden varierade från strax över 1 till c:a $15 \mu\text{g/l}$. Halvmättnadsvärdena var ungefär desamma vid svagt ljus som vid det starkare.

Gör tankeexperimentet att K_s är $5 \mu\text{g/l}$. V_m vid ljusmättnad sätter vi som 100 %. Halten 5 i omgivande vatten skall då motsvara $v=50\%$. Halten 10 ger inte dubbla v utan $v=67\%$. Motsvarande för svagt ljus ger i Eppley's exempel $V_m=50\%$ och $v=25\%$ vid halten 5 och 33% vid halten 10 i omgivande vatten. Solljusets naturliga variationer är mycket större än de flesta som inte aktivt studerat det tänker sig. Fem gångers skillnad från ena dagen till den andra är långt ifrån ovanligt.

Även en solig sommardag med relativt klart kustvatten (siktdjup 6m) har ljusnivån sjunkit till den lägre ljusnivån som Eppley använde redan på ett djup av 7-8 m. V_m för våralger vid låga temperaturer är c:a 4 gånger mindre än för sensommaralger i 20° vatten (Söderström & Rex 1974). Halterna utgör alltså bara en liten del av det regleringssystem som karakteriserar fotosyntesen i vatt-net.

Eppley diskuterar sina resultat med utgångspunkt från hur observerade halter kan tänkas påverka arter med olika K_s . Eppley påpekar samtidigt själv att hans resonemang är "oversimplifications" som inte tar hänsyn till specifik sedimentationshastighet, specifik zooplanktonbetning, temperatur, dagslängd m.m. "exotic features remaining for future studies". Detta skrevs alltså 1969, vi får konstatera att begreppen inte är mycket klarare idag. Ryther & Dunstans rapport 1971 representerar ett baksteg. Deras framställning innebar att de nya tankar som Redfield framförde 1958 och 1963 kom i skymundan, nämligen organismernas betydelse för havets kemiska karaktär som motsats till den tidigare, omvända, tankemodellen kemiska halters betydelse för organismerna. Det gäller att aldrig ett ögonblick glömma bort att en observerad samvariation inte är en orsaksförklaring. Det är fullt möjligt att istället för att diskutera hur organismerna påverkas av halter, som man observerar,

Fig. 4 A. Halter av nitrat, ammonium och oorganiskt fosfat i skiktet 0-5 m vid samma stationer som i fig. 1 jämförs här med de troliga värdena för K_s . Observera att den större närsalttillgången vid stn Galterö (påverkad av Stenungsund) inte visar sig i sommarperiodens halter.

Fig. 4 A

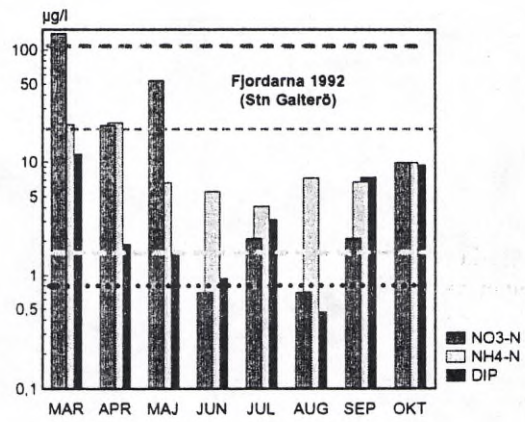
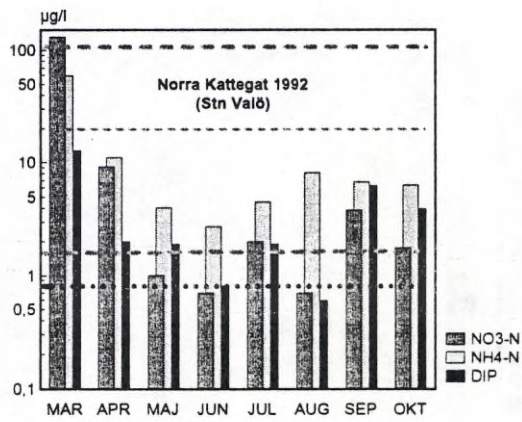
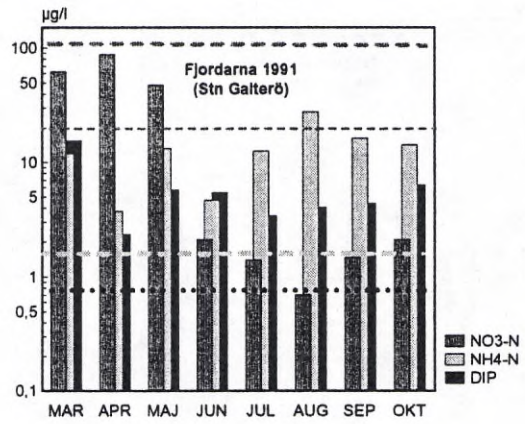
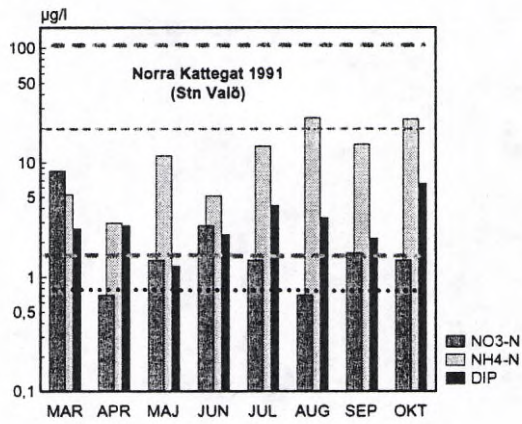
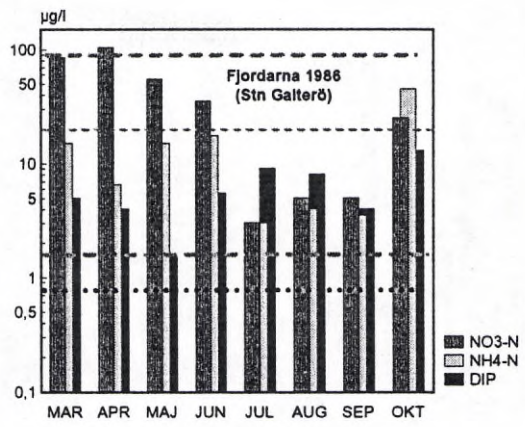
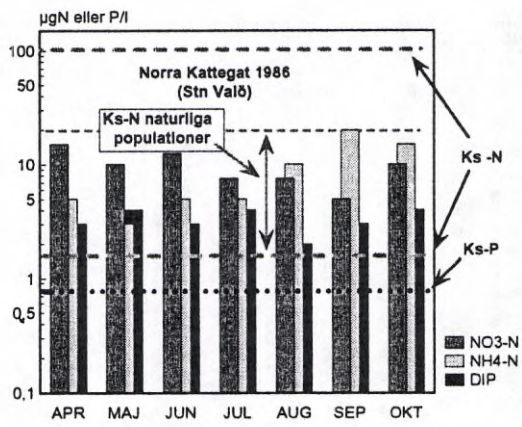


Fig. 4 B

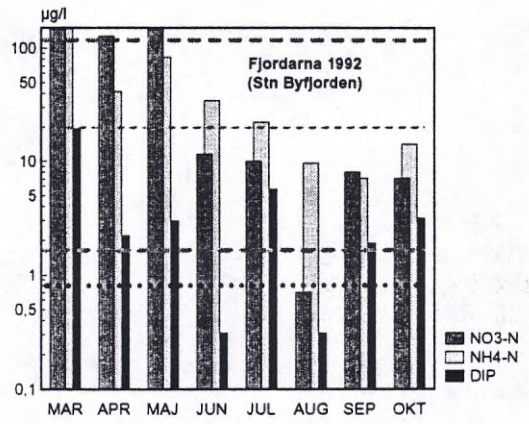
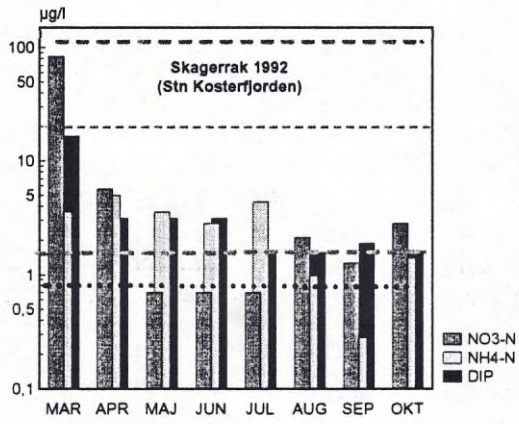
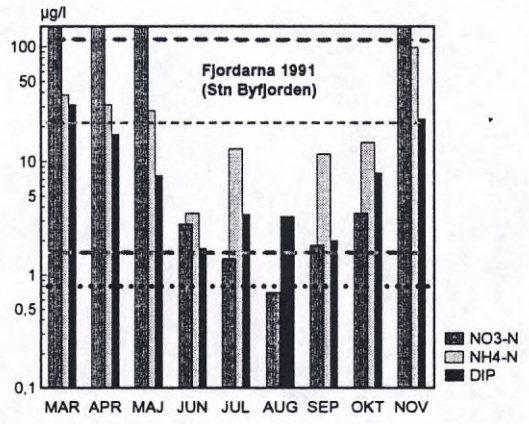
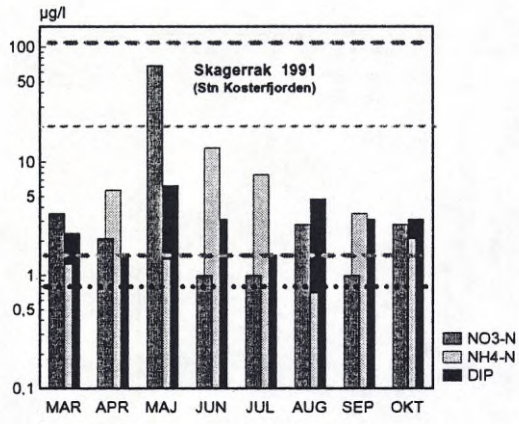
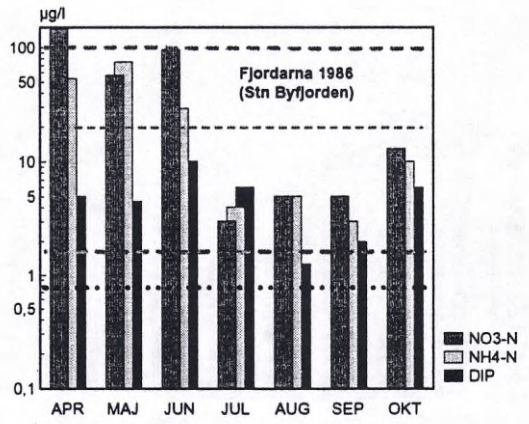
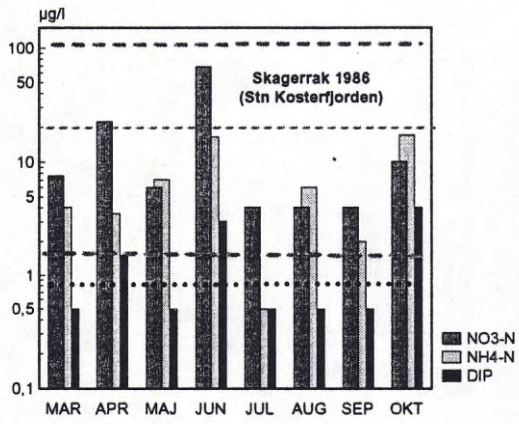


Fig. 4 B. Kosterfjorden och Byfjorden representerar ytterligheterna i den Bohuslänska kustvattenkontrollen. Kosterfjorden är, utom kortare perioder när Norskt älvvatten tränger ner, kustens minst påverkade område. Byfjorden är genom en trång mynning avskild från den utanför liggande fjorden (som även den är eutfierad) och trots högsta reningsgrad i Uddevallas reningsverk, betydligt eutfierad. Trots detta är haltskillnaderna i skiktet 0-5 m under högsommaren knappast märkbara. 1986 hade Kosterfjorden under en lång period fosfathalter under detektionsgränsen, men så låga halter uppträdde också i Byfjorden i juni och augusti 1992. Byfjorden hade 1990-92 i närsalttillförseln från Uddevalla avloppsverk och Båveån ett årsmedelvärde N:P på 46:1. Räknas transport genom språngskiktet av DIN och DIP med, kan kvoten troligen räknas ner till 20:1 (Axelsson & Rydberg 1993). De höga haltkvoterna DIN:DIP i början av sommaren (>20:1 i juni först i september < 7:1) skall säkert ses som en följd av tillförselkvoten och en fingervisning om att uppehållstiden 14 dygn inte har räckt till för en fullständig balansering av kväveöverskottet genom denitrifikation. Det skall observeras att exporten genom utbyte med Havstens fjord är relativt liten under sommaren, t.ex. månadsskiftet juni-juli 1992 motsvarade uttransporten av TN vid vattenutbytet 40 m³/s (Axelsson & Rydberg *ibid.*) endast 2 ton per månad vilket skall jämföras med ett årsmedelvärde på 30 ton DIN per månad (Axelsson & Rydberg *ibid.*). Uttransporten till Havsten hade då N:P-kvoten 5:1. Ett system som startar med tillförselkvoten 20:1 och har fotosyntes och hydraulisk export som utförsel skulle, om fotosyntesen antages svara för halva fosfortransporten, rent teoretiskt behöva ha en hydraulisk export med N:P kvoten 33:1. Haltskillnaden för TN mellan fjordarna hade då behövt vara 6 ggr större än den var 30 juni 1992. Det är uppenbart att nitrogenhalterna i Byfjorden främst bestäms av denitrifikationen (Söderström 1988).

göra gällande att det är *organismernas K_s*, som är *orsaken till de halter vi observerar* i ett planktiskt ekosystem.

Vi har redan tidigare talat om förändringen i kustvattnets kemiska karaktär från vintersituationen till sommarsituationen, som ett indicium på att sommarens närsalthalter är orsakade av den biologiska aktiviteten. Observera i fig. 4 att högsommarens nitrat- ammonium- och fosfathalter inte är signifikant högre i de två av avlopp direkt påverkade stationerna. Jmf t.ex. Norra Kattegatt 1991 (Stn Valö ligger längst i söder av Göteborgs södra skärgård i den nordgående kustströmmen utom räckhåll för utsläppen från Göteborg) och fjordstationen Galterö 1991 (belägen strax norr om Stenungsunds avloppsutsläpp). Perioden juni-oktober är det knappast någon avläsbar haltskillnad. Ändå var primärproduktionen vid Valö betydligt lägre än vid Galterö, mellan 200 och 900

mgC/m²•dag vid Valö och mellan 300 och 1400 vid Galterö. Byfjorden hade mycket höga halter under våren men även där var halterna perioden juni-oktober inte högre än vid Valö. I början av juni motsvarade klorofyllmängden i Byfjorden en maximal primärproduktion på 2600 mgC/m²•dag medan den teoretiskt lägsta produktionen i augusti i varje fall inte var mindre än vid Valö. Kolflödet var under sommaren genomsnittligt c:a 50 % större vid Galterö än vid Valö och mer än dubbelt så stort i Byfjorden. Enligt Redfieldrelationerna vet vi då också att *närsaltflödena* var lika mycket större vid fjordstationerna. (Fig. 5).

Det är alltså uppenbart att det inte är närsaltkoncentrationerna som sådana som bestämmer storleken på produktionen. Uppmärksamheten måste istället riktas mot flödena. Ryther riktade 1956 uppmärksamheten på ljusflödet som styrande faktor för havets primärproduktion. Williams & Murdoch (1966) visade för kustvatten i North Carolina att produktion per viktsenhet klorofyll varierade med temperaturen. Söderström och Rex (1974) kunde visa att Williams & Murdochs ekvation gällde också för två bohuslänska fjordar. Cole & Cloern (1984) undersökte produktionens beroende av förhållandet mellan biomassa och ljustillgänglighet i San Francisco Bay. De kunde korrelera produktionen med en kombinationsparameter i vilken ingick termer för biomassa, daglig ljustillgång och ljusgenomsläppligheten i vattnet men däremot inga närsalthalter. Pennock & Sharp (1986) visade med en femårig undersökning i Delaware estuariet att ljustillgängligheten var den dominerande regulatorn av produktionen i estuariet. De högsta produktionstalen uppmättes dessutom inte där närsaltkoncentrationerna var högst. Platt rapporterade (1986) från oceaniska områden att biomassans specifika produktivitet var en linjär funktion av belysningen på ytan. Cole & Cloern återkom (1987) med en empirisk modell för uppskattning av produktionen i estuarier där de hävdade att primärproduktionen i estuarier av varierande karaktär kan uppskattas från enkla mätningar av chlorofyll a, belysningen vid ytan och djupet till fotosyntesens upphörande på grund av ljusbrist. Fysiologiska variationer såsom bl.a. respons till närsalthalter, ansåg de vara av sekundär betydelse. Söderström & Rex (1974) undersökte primärproduktion i två bohuslänska fjordar och ansåg kolflöde per klorofyll-enhet vid ljusmättnad ej vara beroende av närsalthalter men att planktonpopulationernas artsammansättning kunde vara betydelsefull och förklara avvikelser från den temperaturrelaterade prognosen enligt Williams & Murdoch. En liknande beräkningsmodell som hos Cole & Cloern har jag använt (Söderström 1986). Min kalkylmodell utnyttjar, förutom ljustillgång och dagslängd, Williams & Murdoch's temperaturberoende variation av produktion per viktsenhet klorofyll vid ljusmättnad (P_{ind} eller P_{M}^{PB}), siktdjup

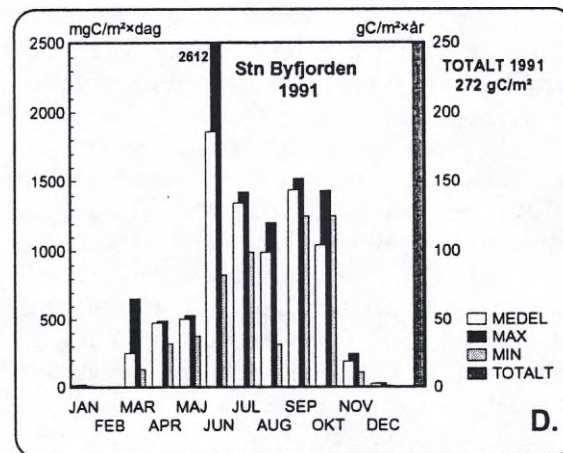
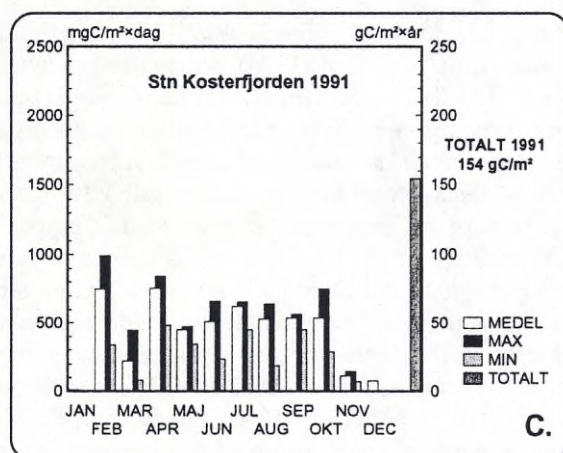
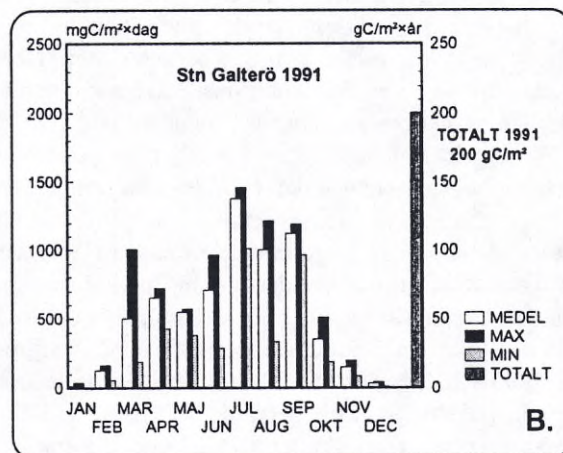
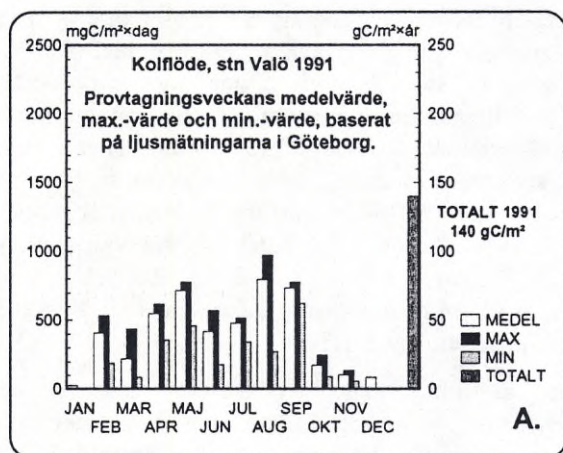


Fig. 5. Växtplanktons ungefärliga bruttoproduktion har här beräknats med utgångspunkt från klorofyllhalter för stationerna i fig. 4. Beräkningarna har gjorts med det nederst på sid. 13 omnämnda kalkylprogrammet. Kalkylprogrammet ger de resultat som skulle erhållas med ¹⁴C-metodik under normala förhållanden, d.v.s. sådana avvikelser som orsakas av andra variationer i omgivande vatten än temperatur och grumlighet, t.ex. plötsliga större salthaltsförändringar, kommer inte att påverka resultatet. Provtagning sker en gång i början av var månad. De rapporterade klorofyllhalterna från 0,5, 2, 5, 10, 15 och 20 m djup används för kalkylen. De tre värdena "medel", "max" och "min" erhålls genom att produktionen beräknas på dels medelvärdet av provtagningsveckans solstrålning enligt SMHI:s mätningar, dels samma veckas ljusaste och mörkaste dag. Diagrammen visar att det är en betydlig skillnad mellan högsommarens produktion vid Valö och vid Galterö. Jmf särskilt produktionsskillnaden i juli månad med de nästan identiska halterna av nitrat, ammonium och oorganiskt fosfat vid samma tillfälle på dessa stationer (fig. 4 A). Jmf också produktionen i juni och juli månader på stationerna Koster och Byfjorden med motsvarande närsalhalter. Dessa exempel demonstrerar med all tydlighet det obefintliga sammanhanget mellan sommarens närsalhalter och primärproduktionen.

Bilden visar också att den vanliga standardbeskrivningen av en vegetationsperiod i kustvatten bestående av en högproduktiv vår, en lågproduktiv sommar och sist en högproduktiv höst, inte har någon egentlig förankring i verkligheten. Den konventionella bilden har, liksom den på halter och berikningsförsök grundade hypotesen om kvävebegränsning i kustvattnet, säkert sitt ursprung i en felaktig parallellisering av produktion med observerade haltvariationer.

mätt med Secchi-skiva och den vertikala fördelningen av klorofyllet inom det fotiska skiktet (kalkylprogrammet skrivet i Basic, med tillhörande kommentarer, finns tillgängligt på oceanografiska institutionen i Göteborg).

Det är således väl belagt att planktonproduktionens storlek inte kan bedömas från närsalthalter i det omgivande vattnet. Det har inte påvisats någon allmängiltig korrelation halter/produktion.

Ett totalt oberoende av halterna är dock inte möjligt att antaga. Det går inte att bortse från Eppley's resultat. Det är kanske betecknande att Cole & Cloern nämner 80% av de undersökta fallen som en siffra som gäller för korrelationen mellan deras sammansatta parameter och variationerna i produktionen. K_s är en realitet. Det går inte att komma ifrån att den *specifika tillväxten* hos planktonalger bromsas märkbart vid halter nära och under K_s för populationen ifråga.

“Produktion” är ett mångtydigt begrepp, en klarare nomenklatur vore önskvärd. För diskussioner om verkan av övergödning är dock ekosystemets nettoproduktion av störst intresse. Det är alltså den primärproduktion som motsvarar nytillförseln per tidsenhet, med andra ord flödet av närsalter till en viss producerande vattenvolym. Den utgör endast en mindre del av bruttoproduktionen (fig. 6), vilken kan mätas med ^{14}C -metodik och underhålls av den recirkulation av närsalter som sker inom samma volym. Det kan möjligen vara den osäkra begreppsavgränsningen som ligger bakom Larssons (1988) förvånande uppgift om att han vid en undersökning inte fann någon korrelation mellan upptagningen av fosfor och produktionen. Produktion är ju definitionsmässigt upptagning av närsalter i de bestämda proportioner som anges av den allmänt accepterade Redfieldska stoichiometrin. Mera troligt är dock att Larsson blandat samman fosforhaltförändringar och fosforupptagning.

Betrakta nettoproduktion i ett planktonekosystem under sommaren, alltså ett system som i princip är oförändrat under den tid vi iakttar det. Vi har variationer från dag till dag av alla parametrar men variationerna rör sig kring för sommaren typiska värden. Systemet är alltså att betrakta som ett “steady state”-system där nettoflöde in av närsalter skall vara lika med nettoflöde ut om man betraktar en tidsperiod, som omfattar flera av de nämnda tillfälliga variationerna. Detta gäller även de närsalter som ingår i planktonbiomassan. Även den skall betraktas som varande i “steady state”, det finns för varje område ett karakteristiskt värde kring vilken den varierar. Genom biomassan sker ett nettoflöde av närsalter dels i form av sedimentation, dels genom övergång i högre näringsnivåer, t.ex. fisk och större zooplanktonformer, som aktivt kan undvika vattenhämtarna och därför inte kommer med i haltbestämningarna. Fisk och andra större

djur i den pelagiska miljön skall alltså ses som export ur den planktiska biomassan. Vi får här ett nytt exempel på skönsbegränsning, den uppmätta planktonbiomassans storlek blir beroende av provtagningsapparaten. I Byfjorden använde vi av denna anledning, vid sidan om de konventionella hämtarna (av ungefär 1 liters storlek), en hämtare på 23 liter (Ölundh & al. 1975).

När sommarens planktonsystem skall etableras börjar det i en miljö där närsalthalterna, efter vinterns hydrografiskt betingade ackumulering i vattnet, är sådana att de inte kan utgöra någon broms på klorofyllets möjlighet att utnyttja ljuset. Tillväxten sker alltså enligt V_{max} med Eppley's terminologi. Vi måste, för att förstå att någon vårblooming överhuvudtaget uppstår, förutsätta att i detta skede är nettoproduktionen större än nettoexporten av biomassa. I systemet råder alltså ännu inte balans mellan inflödande mängd nytt närsalt till biomassan och bortflödet eller exporten. Det totala utnyttjandet av ljusenergin, som närsaltförrådet från vintern möjliggör, leder till att närsalthalterna sjunker samtidigt som biomassan växer snabbare än vad den externa nytillförseln av närsalter egentligen medger. Exporten av närsalter genom den biologiska aktiviteten är positivt korrelerad till denna ökning av biomassan. Bl.a. är det ju uppenbart att sedimentationen är en funktion av biomassans storlek, visserligen varierande med partiklarnas sjunkhastighet (Smayda & Boleyn 1965-1966, Eppley & al. 1968, Lännergren 1979, Bienfang & Harrison 1984) men dock klart bunden till biomassan. Med växande biomassa kommer vi alltså allt närmre den situation då exporten av närsalter med biomassan blir lika stor som tillförseln. Fortsätter biomassan vid denna tidpunkt att växa ytterligare genom att utnyttja kvarvarande rester av vinterförrådet av oorganisk näring, kommer halterna av oorganisk näring att sjunka och när till slut ner till eller rentav under K_s för de dominerande algerna. Tillväxthastigheten hos de enskilda cellerna bromsas då men under en tid kommer borttransporten med biomassa att fortsätta i först samma, sedan minskande storlek. Exporten kommer till slut att balansera importen. Men om sjunkhastigheten ökar, vilket i varje fall för kiselalger tycks gälla åldrande och fosforsvälta populationer (Eppley *ibid.*, Bienfang *ibid.*), får nyproduktionen svårigheter att upprätthålla biomassan och vattnet töms på algceller. Denna utveckling känner vi igen från vårens planktonbloomingar, år efter år lika regelbundet.

Vi har nu fått ett biomassafattigt vatten vars reservförråd av lösta närsalter på sin höjd räcker till något eller några få dygns produktion. Nytillförseln av närsalter blir bestämmande. Är tillväxten av biomassan svag, och därmed också biologisk export liten, kan halterna stiga något i riktning mot de högre nivåer som uppträder vintertid som en följd av att vattenomsättningen då ensam bestämmer halterna i vattnet. Haltökningen

behöver inte vara stor, kanske inte ens statistiskt påvisbar, förrän den medger en övergång till den av solljuset beroende tillväxten så att biomassan vid god ljusstillgång åter kan öka till den nivå där den medger en biotransport av närsalter av sådan storlek att import och export av närsalter balanserar varandra. Systemet kommer alltså att ställa in sig på en variation kring närsalthalter, som befinner sig nära eller något över K_s för de för tillfället dominerande algarterna. *Halterna kan tidvis verka begränsande på tillväxthastigheten hos de enskilda cellerna men produktionen blir anpassad till närsaltflödena.* Sommarens låga närsalthalter får i detta system sin naturliga förklaring i att mikroflagellater med extremt låga K_s för såväl ammonium som nitrat (t.ex. *Coccolithus* i Eppley's rad av K_s -bestämningar i fig. 3 B och C) då dominerar. När värmen i vattnet nära botten under senare delen av sommaren nått därhän att vilsporerna från de större flagellaterna (t.ex. *Gonyaulax* bland Eppley's arter) börjar utvecklas till nya flagellater, kommer dessas höga K_s att sätta sin prägel på systemet. Då tillkommer också de dygnsvandrande flagellaternas egenskap att hämta näring från vattenskiktet närmast under det producerande skiktet (Eppley & al. 1969 och 1984, Bauerfeind & al. 1986) som en ny faktor i flödesbalanserna. En ny balans med en mindre bioberoende export och högre halter av oorganiska närsalter kommer att uppstå. Jag har också under arbetet i Bohuslän, i samband med uppträdandet av mer eller mindre giftiga höstflagellater, observerat att de första iakttagelserna av sådana blomningar ibland görs innan närsalthalterna börjat stiga.

Det är alltså *tillförseln* av närsalter som styr växtplanktonsystemets biomassa och produktion. Halterna i vattnet speglar inte tillförseln. De utgör resultatet av ett samspel i flödessystemet mellan tillförseln av närsalter, hydrografiska flöden och de biologiska processernas beroende av vissa halter för uppehållande av aktiviteten. *Ökat tillförsel-flöde* ger större bioaktivitet som i sin tur *förhindrar att halterna* av tillgängliga närsalter *ökar* i paritet med flödet. Halterna blir av biokemiska skäl mer eller mindre konstanta under den biologiskt aktiva tiden och kan då alltså inte säga något om växlingar i tillgången på ett ämne.

Den vanliga beskrivningen av en planktonproduktion som pågår "till dess närsalterna är förbrukade" leder till ett felaktigt tänkande. Istället skall vi tala om "till dess flödesbalans inträder". Det sker när planktonbiomassan nått den storlek att den med sina specifika egenskaper, t.ex. sjunkhastighet och lämplighet som djurföda, förmår exportera så mycket närsalter ur det avgränsade observationsområdet (recipienten) att denna export tillsammans med eventuell hydrografisk export balanserar tillförseln av närsalter. Vilka närsalthalter som i detta läge kommer att uppstå i vattnet kring planktonorganis-

merna bestäms av dessas K_s . Redfieldkvoten (eller annan särskilt bestämd kvot specifik för aktuellt plankton) fungerar som jämförelsetal när man vill avgöra om det är *flödet* av fosfor eller av kväve som begränsar produktionen. *Halternas* kvoter kan däremot inte jämföras med Redfieldkvoten för ett sådant avgörande.

Denna modell har den fördelen att den stämmer överens med andra modeller t.ex. Cole & Cloerns (1987) empiriska modell för ljusstyrd produktion i estuarier, Pennock & Sharps (1986) erfarenheter från Delaware och Platts (1986) linjära funktion mellan produktion och ljus i oceaniska områden. Men modellen ger framför allt en förklaring till *motsättningen mellan tillförselberäkningarnas klart belagda kväveöverskott och berikningsförsökens samtidigt visade kväveunderskott* t.ex. som i Laholmsbukten (fig. 6).

För tillförseln av närsalter till Östersjön förefaller viktskvoten N:P vara i närheten av 15:1. Wulff & Stigebrandt (1989) har beräknat tillförseln av N och P till Östersjön inklusive Bottenhavet och Bottenviken. Deras siffror ger N:P kvoten 16.7:1. För bruttoutflödet genom Öresund och Bälten blir deras N:P kvot 13:1 och för nettoutflödet 19.7:1. Det är alltså fråga om ett, relativt Redfieldkvoten, betydande överskott av kväve i Östersjöns närsaltflöden. Lokalt kan tillförselkvoterna variera men viktskvoter större än 7:1 förekommer regelmässigt. Så rapporterar t.ex. Elmgren & Larsson (1986) viktskvoter för totalbelastningen på Himmerfjärden (söder om Stockholm) under åren 1981-84 mellan 14:1 och 41:1. Laholmsbukten tillförsel har kvoter mellan 10:1 och 20:1 (Graneli & al. 1986). Även när oorganiskt kväve jämförs med totalfosfor och transporterarna från det relativt kvävefattigare bottenvattnet räknats in, blir sommarens medelvärde för tillförselkvoten i Laholmsbukten 10:1 (Söderström 1988). För Göteborgs och Bohus län beräknade Thorslund (1987) tillförseln till kustvattnet vara 24826 ton kväve och 676 ton fosfor, således en viktskvot på hela 37:1. Denna kvot minskar snabbt utanför vattendragens mynnningar genom denitrifikation och uppblandning med kvävefattigt djupvatten men det är fortfarande fråga om kvoter betydligt över 7:1. Sålunda har för Göteborgs skärgård den verkliga närsalttillförseln till skärgårdens producerande ytvatten beräknats ha viktskvoten N:P=13:1 som medelvärde (Söderström 1986). Som nämnts i texten till fig. 4 B har Byfjorden tillförselkvoter mellan 20:1 och 40:1.

Vi har alltså runt våra kuster en närsalttillförsel vars N:P kvoter klart indikerar fosforbegränsning av bioproduktionen i kustvattnet. Eftersom haltkvoterna inte kan användas för att avgöra vilket ämne av N och P som är begränsande minimiämne för den tidsdimensionerade produktionen återstår bara möjligheten av en kinetisk begränsning genom de i förhållande till förmodade K_s -värden låga nitrat- och ammoniumhalterna under

Fig. 6. Materialflöden i Laholmsbukten perioden Mars-Augusti 1982-84. (Efter Söderström 1988 fig. 9).

Schemat är grundat på uppgifter om vattenomsättning, närsaltkoncentrationer, närsalttillförsel och primärproduktion vilka lämnats i olika rapporter från SNV:s projekt i bukten (Rosenberg 1986). Alla transporter gäller medelvärden för hela bukten uttryckta som transporter till och från en vattenpelare med en ytan av en m^2 och sträckande sig från ytan ned genom språngskiktet. De uttrycks i *mg av respektive grundämne per m^2 och dygn*.

“INPUT N” innefattar oorganiskt N från floder, reningsverk och nederbörd.

“INPUT P” innefattar all sorts P från floder, reningsverk och nederbörd (= TP).

DIN (= oorganiskt löst N) från djupvattnet har beräknats enligt uppgifter om vattenomsättning och medelkoncentrationer för vatten över resp. under haloklinen.

TP från djupvattnet har beräknats på motsvarande sätt med utgångspunkten att så gott som all fosfor under haloklinen är i sådan form att den följer med vattenrörelserna. En mindre del av TP kan vara sådan partikulär P som sjunker snabbare än vattenrörelsen uppåt. Den använda beräkningen ger alltså snarast något för stor transport genom haloklinen till ytvattnet.

Export av P genom horisontellt vattenutbyte har beräknats dels för TP dels för DIP (= löst oorganisk P). Differensen har delats på DOP (= löst organisk P) och PP (= partikulärt bunden P) enligt erfarenheter från mätningar i Göteborgs och Bohus län.

Export av N genom horisontellt vattenutbyte har inte kunnat beräknas på motsvarande sätt på grund av tveksamheter när det gäller total-N. Exporten har därför beräknats på DIN och till den så erhållna siffran har sedan lagts DON och PN (=organiskt löst och partikulärt N) i mängder motsvarande samma former av P enligt Redfieldkvoten (således $PN = 7.23 PP$ och $DON = 7.23 DOP$). Av den beräknade exporten av DIN har en mot DIP enligt Redfieldkvoten motsvarande mängd förts till den export som visas från planktonekosystemet. Härigenom erhålles en export som gäller den bioaktiva delen och som lämnar kvar material till en sedimentation av biogena partiklar vilka innehåller N och P i förhållandet 7.23:1. Kvar av den på kända koncentrationer och känd vattenomsättning beräknade exporten av DIN är då $2.74 mgN/m^2 \cdot dag$. Denna antages representera export av N som aldrig hinner ingå i buktens algproduktion och visas därför med en pil direkt från “INPUT N”.

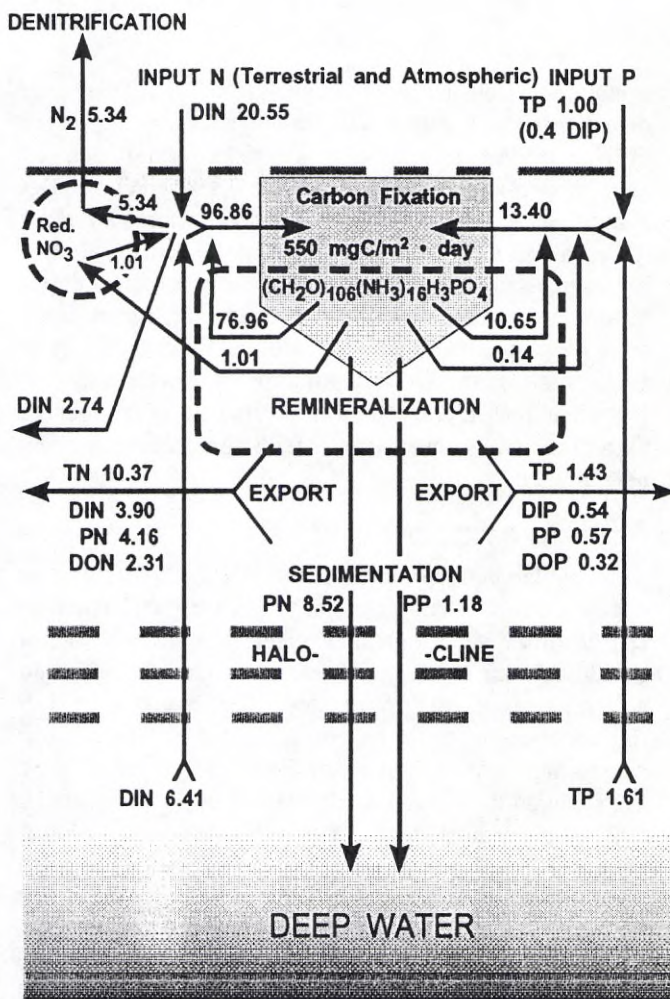
Total-P har valts som start i schemat på grund av att fosforomsättningen är snabb och all fosfor som tillförs från floder, reningsverk, nederbörd och djupvatten såsom PP eller DOP därför kan antagas vara tillgänglig för algproduktion. Totalkväve kan däremot inte användas på motsvarande sätt, stora delar av TN som tillförs utgörs av humusbundet N vilket dels fälls kemiskt vid mötet med saltvatten dels anses vara otillgängligt för alger. Resultatet är att tillförd mängd P kan vara överskattad medan tillförd mängd N kan vara underskattad. Tillförseln N:P kvot blir således den lägsta möjliga med de uppgifter som finns att tillgå. Schemat startar med tillförselkvoten N:P = 10.3:1 vilket motsvarar den lägsta kvot som rapporteras av Graneli & al. (1986). För hypotesen att fosfor begränsar produktionen i bukten har alltså en så ofördelaktig tillförselberäkning som möjligt utförts.

Sedan kolflödet beräknats till medelvärdet $550 mgC/m^2 \cdot dag$ (Edler i Rosenberg 1986) erhålles flödet av P och N till algernas ^{14}C -beräknade produktion enligt Redfieldkvoterna C:N:P = 41.03:7.23:1 (viktskvoter). Skillnaden mellan detta flöde och den externa tillförseln anses komma från inom fotosyntesskiktet ovanför haloklinen pågående remineralisering av närsalter (i form av exudat från algcellerna, omsättning via zooplankton och bakteriell verksamhet). Detta visar då att ca 80% av produktionen är beroende av inom skiktet recirkulerade närsalter.

Flödet av N visar nu ett överskott på $5.34 mgN/m^2 \cdot dygn$. Detta måste på något sätt plockas ur systemet, annars måste koncentrationerna av DIN i bukten bli sådana att de kan klara av att exportera $12 mg N/m^2 \cdot dygn$ istället för de från kända uppgifter beräknade 6.64 . Den extra exporten anses ske genom denitrifikation. Den storlek denna behöver ha är sådan att den ligger i undre kanten av de variationer Seitzinger (1988) anger som normala för estuarier. Överskottet stämmer också överens med av Rydberg & Sundberg (1985) lämnad uppgift om att ca två tredjedelar av tillförd N assimileras i Laholmsbukten.

Reduktionen av nitrat till molekylärt atmosfäriskt N kräver tillförsel av energi. Denna erhålles från biomassan och den del av produktionsflödet som tas i anspråk har räknats som en parallell linje i recirkulationen enligt formler som lämnats av Richards (1965).

Tillförsel N : tillförsel P = 10.33:1 trots att endast DIN jämförs med TP. Export DIN : export DIP = 12.3:1. Den totala exporten av N : totala exporten av P = 9.17:1. Trots att det alltså relativt Redfieldkvoten finns ett N-överskott i transporten från bukten är det N över till en signifikant denitrifikation. Det kan alltså inte råda något som helst tvivel om att P är det i Liebigs mening begränsande minimiämnet i Laholmsbuktens primära produktionsflöde.



sommarperioden. Någon klar bild av en sådan begränsning finns inte. Resultat från mätningarna i Bohuslän bör troligen tolkas så att den kinetiska regleringen av algdillväxten oftast sker genom kvävehalter. Det väsentliga är emellertid att det under sommaren råder flödesbalans för fosfor lika väl som för kväve. Kvävebalansen åstadkoms delvis genom denitrifikationen delvis genom algproduktionen, fosforbalansen är enbart beroende av algproduktionen. Det biologiska kväveflödet är alltså totalt större än vad primärproduktionen utnyttjar. Ingen har presenterat någon beräkning av flöden genom algbiomassan som visar att kväveflödet är det begränsande.

*-----

Sammanblandningen av halter och tillgång måste upphöra om vi skall få någon rätsida på diskussionen. Det är alltför vanligt att man säger eller skriver "kvävet begränsar" när man i själva verket endast menar att halternas N:P är lägre än Redfieldkvoten. Det förekommer uppgifter om att fosfor först blir begränsande när N:P är större än 27:1 (Forsberg & al. 1978 citerad av Graneli & al. 1986). Detta kan självfallet inte gälla närsaltflödet i algproduktionen vilket ju sker enligt Redfieldkvoten. Det förefaller troligt att den höga siffran gäller ett tillflöde som krävs för att i ekosystemet få *haltkvoter* N:P större än 7:1 (jmf Byfjorden 1992 fig. 4 B). Sedan har man utan närmare analys satt upp likheterna: Haltkvot N:P >7:1 = fosforbegränsning, N:P <7:1 = kvävebegränsning (eller liknande haltkvoter erhållna med berikningsförsök), alltså det felslut som fig. 2 B illustrerar. Elmgren & Larsson (VAV-nytt 4/91) talar om "att en kompenserande kvävefixering ofta uteblir i saltvatten". Men de talar då inte om vatten där en kompenserande kvävefixering är aktuell. De talar om vatten med låga *halter* av oorganiskt kväve, inte om vatten med litet *kväveflöde*. De gör alltså återigen felet att sätta likhetstecken mellan halt och tillgång i ett flödessystem. Såsom fixeringsforskaren R.W. Howarth skriver i en diskussion i *Limnology and Oceanography* 1990 med sin kollega V.H. Smith: "Unfortunately, N and P availabilities are not the same as concentrations". Skall man diskutera kompenserande kvävefixering så kan inte Östersjön fungera som bevismaterial. Östersjön karakteriseras ju av att tillflödet av kväve är dubbelt så stort som det skulle behöva vara för att i samband med planktonproduktion balansera motsvarande fosforflöde. Östersjön som helhet kräver ju för sin flödesbalans istället denitrifikation. Nej, fixering som kompensation är endast aktuell i de områden där fosforutsläppen fortfarande är mycket stora, som i vissa delar av södra Östersjön där stora fixeringsvärden också rapporterats (Brattberg 1980). Ett annat exempel utgör Stockholms skärgård före införandet av fosforfällning i reningsverken. När fosfor togs bort försvann också som fig. 7 visar

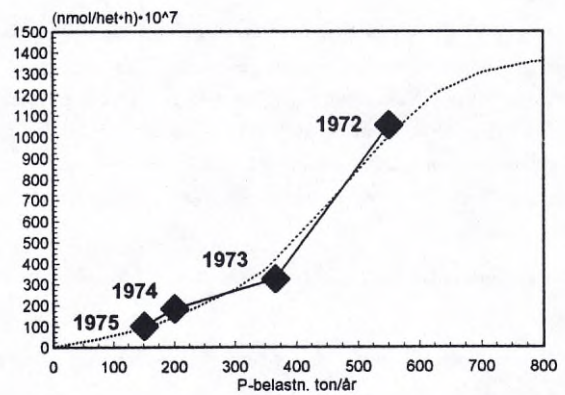


Fig. 7. Reduktion av fosfortillförseln till Stockholms skärgård följdes av en jämförbar minskning av fixeringsaktiviteten. Efter Brattberg (1980) med en tänkbar generaliserad kurva tillagd.

den större delen av den tidigare fixeringen (Brattberg ibid.).

Det märkliga med Östersjön är inte den ringa fixeringen jämfört med denitrifikationen, utan det förhållandet att fixering verkligen äger rum i detta med kväve överladdade område. Det är vidare viktigt att förstå (Jmf Graneli & al. 1986) att S.V. Smith's (1984) exempel från laguner i Stilla havet inte har någonting att göra med våra kustvatten. Smith har inte föreställt sig att man skulle diskutera kväve som begränsande ämne i ett område där kvävet bevisligen tillförs i överskott relativt algernas behov. Han arbetade med att förklara den motsatta miljön, laguner där den yttre tillförseln av närsalter hade kväveunderskott men fosfor ändå kunde visas vara begränsande. I en sådan miljö gäller hans resonemang om betydelsen av vattenomsättningens storlek i förhållande till den tid som krävs för en mer eller mindre fullständig omvandlingsprocess i kvävet kretslopp, så att underskottet kompenseras genom biologisk fixering och fosfor blir begränsande. Att Laholmsbukten på grund av för snabb vattenomsättning inte faller inom Smith's modell för system med kompenserande kväveomsättning (Graneli & al. 1986) kan man bara hävda om man anser att bukten behöver fixering för att klara flödesbalansen. Som tecken på att Smith's modell för kompenserande biokemisk aktivitet inte fungerar i Laholmsbukten, nämner Elmgren & Larsson (VAV-nytt ibid.) att ingen rapporterat kvävefixering av praktisk betydelse från "västerhavet". Nu är det ju tvärtom så, och vi tycks vara någorlunda överens till och med om storleksordningen, att denitrifikation istället är Laholmsbuktens kompenserande process i kväveflödet (Fig. 6).

Närsaltflödet, som kommer från floder och reningsverk runt våra kuster, har överallt en N:P-kvot som med bred

marginal överstiger den kvot som gäller för marint växtplankton. I utsläppens närhet kommer därför självklart, det torde väl knappast någon kunna förneka, fosfor att vara det begränsande ämnet om närsalter överhuvudtaget är begränsande i denna miljö. Här kan kväveöverskottet inte åstadkomma någon annan eutrofieringseffekt än en höjning av denitrifikationsaktiviteten. Att påstå något annat (Elmgren & Larsson *ibid.*) är att glömma bort Liebigs sedan 150 år grundläggande princip inom växtnäringens forskning. Enbart den borde förövrigt vara ett klart skäl för varje praktiskt tänkande människa att det är tillräckligt att minska fosforutsläppen för att hejda eventuell eutrofiering.

Det förefaller att föresväva en del debattörer (Elmgren & Larsson *ibid.*, Graneli & al. 1986) att denitrifikationen skulle kunna skapa en kvävebrist för växtplankton. Man observerar de låga halterna, uppfattar dem som bevis för liten kvävetillgång och kopplar sedan samman detta med denitrifikation. Och så långt är det riktigt som att de låga halterna beror av denitrifikationen. Men sedan gör man åter felet att antaga att låga halter innebär bristande tillgång. Slutsatsen från det obevisade antagandet, att denitrifikation skulle kunna minska kvävetillgången för växtplankton, saknar helt stöd i vad som i litteraturen finns att läsa om ekosystemets styrmekanismer för kväveomvandlingarna. Man måste komma ihåg att denitrifikationen är beroende av ett nitratöverskott. Den situation som Graneli & al (*ibid.*) beskriver när en minskning av kvävetillförseln från land ytterligare förstärks genom denitrifikation kommer aldrig att existera. Tvärtom är det ju klart belagt (Seitzinger 1988) att minskad kvävetillförsel i ett flodmynningsområde leder till minskad denitrifikation. Seitzinger talar om en närmast linjär korrelation mellan kvävebelastning och denitrifikation. Försök att minska kvävetillgången i en recipient, t.ex. genom denitrifikation i ett reningsverk, kommer alltså att motverkas av en motsvarande minskning av recipientens denitrifikation. Liten kvävetillgång innebär alltid svag denitrifikation, eventuellt till och med övergång till reduktion av nitraten till ammonium, alltså en förstärkning av återanvändningen istället för export. I det högproducerande vattnet uppstår just den situation med växande mängder organiskt kol och minskande tillgång på nitrat vilken gynnar övergången till ammoniumbildning (Rönner 1983 fig. 9) istället för bildning av atmosfärkväve. Export av näringskväve ersätts alltså av en process som gynnar algernas kväveförsörjning. Sommartid bildas dessutom nitrat, förutsättningen för denitrifikation, främst genom nitrifikation av frigjort ammonium, en process som visats (Rönner 1983, Olson 1981) vara hämmad av ljus. Gränsvärdet där hämningen börjar ligger nära den gräns där fotosyntesen upphör på grund av ljusbrist. Fotosyntes och nitratreduktion måste alltså vara rumsligt åtskilda i ekosystemet och denitrifikationen kommer inte att kon-

kurrera med planktonalgerna om det tillgängliga kväveflödet i fotosyntesskiktet. Av vikt i detta sammanhang är att algernas huvudsakliga kväveförsörjning under sommaren sker genom ammonium. Algpopulationer som under en tid försetts med ammonium har svårigheter att utnyttja nitrat (Dortch & Conway 1984). De låga halter av nitrat, lägre än det troliga K_s -värdet, som ses i fig. 4 (Valö april-oktober 1991 och maj, juni och augusti 1992, Kosterfjorden juni, juli, september 1991 och maj, juni, juli och september 1992, Galterö augusti 1991, juni, augusti 1992, Byfjorden juli och augusti 1991 och augusti 1992) kan således inte bero av planktons upptagning av kväve och utgör inte ens bevis för kinetisk begränsning av algutväxten. Den styrs under denna tid av ammonium. Nitralterna måste istället spegla en process vars K_s för nitrat är lägre än det som gäller vid fotosyntesen. Det mest troliga är att vi här har exempel på sådan reduktion till ammonium som McCarthy & al. (1984) beskrivit från Chesapeake Bay, där de rapporterar att nitrat reducerades till ammonium i oväntat hög grad i ytvatten med god syrgashalt.

* -----

Det marina ekosystemet har utan några som helst tvivel, flera processer i kvävetets kretslopp vilka verkar i riktning mot ett utjämning av obalans mellan kväveflöden och fosforflöden. En rad undersökningar under tiden efter 1971 visar att dessa processer har sådana styrmekanismer, sådana storleksordningar och sådan tidsskala att Redfields ursprungliga tanke, att kväve av biokemiska skäl inte kan bli det begränsande ämnet för planktonproduktionen, måste återinsättas såsom grundregel för diskussionerna om åtgärder vid påtalade eutrofieringsskador i kustvattenmiljö. Några motsvarande processer finns inte i fosfors kretslopp. Fosfortillförseln kan via biologiska processer påverka kvävetillgången i kustvattenekosystemet men omvändningen gäller inte: kvävetillförseln kan inte påverka fosfortillgången. När vi till detta lägger vad som följer av Liebigs princip borde den kostsamma denitrifikationen i reningsverk och de ekonomiskt förödande lantbruksrestriktionerna inte längre behöva diskuteras.

----- Summary. -----

The question whether nitrogen or phosphorus limits phytoplankton production in coastal waters is discussed from the starting point that concentrations have a dimension expressed as quantities per volume while production is expressed as quantities per unit of time. All investigations in coastal areas and enrichment experiments, that are stated to show nitrogen as the limiting nutrient, are coupled to concentrations only. They are either a direct comparison of observed N:P concentration ratios with the Redfield ratio for N and P in natural plankton communities, or a study of relations between

concentrations of N and P in isolated samples from natural waters with the aid of bioassays, most commonly enrichment experiments (Graneli & al. 1986). Before the facts obtained in this way can be used for statements about the conditions for plankton production in the ecosystem, it must be shown that concentration of a nutrient really is correlated with availability of the same nutrient. Though it is obvious to some marine biologists that: "Unfortunately N and P availabilities are not the same as concentrations" (Howarth 1990) some others persist in an uncritical use of concentrations and enrichment experiments for conclusions about nitrogen as the "limiting nutrient". This is done even when investigations of the supply of nutrients to the production layer in an area clearly show phosphorus as the minimum nutrient (Graneli & al. 1990). With the aid of a comparison with a hydraulic model the present paper aims to explain how it is possible that low N:P concentration ratios are established even in areas that receive N and P in quantities with a ratio high above the Redfield standard. The cause of this is that the mechanism for export of N from the producing water includes a microbiological process, the denitrification, which has nothing corresponding to it in the transports of P. Thus the common belief, that concentration ratios should mirror availability ratios of N and P, is not true.

The physiological limiting of relative growth in plankton cells, expressed with the aid of half saturation constants (Eppley & al. 1969), must not be confused with the limiting of production in the ecosystem, since it is obvious that slow growth in a big phytoplankton mass may represent the same production as fast growth in a small mass. It is here vindicated that just as Redfield (1958, 1963) turned the older thinking to "The biological control of chemical factors" we ought to consider the half saturation constants not as independent concentrations in the water, concentrations that affect the plankton cells, but as inherent qualities of the plankton cells, qualities that determine how the plankton cells influence the chemistry of the ambient water. With examples from an extensive monitoring of the coastal water along the northern half of the Swedish Westcoast, it is demonstrated that, independent of differences in the external nutrient load and the nutrient fluxes, manifested as primary production, the high winter concentrations of inorganic N and P are lowered at all sampling stations during the vegetation period (about March to October) and tend to stabilize at the same levels near the values for half saturation constants found in the literature.

A "steady state" system is established. In this system concentrations may limit individual cell growth, but the production in the biomass is equivalent to the minimizing nutrient flux.

The conclusion is that it is not possible to make any

statements from studies of concentrations in the ambient water about which of N and P are limiting to phytoplankton production. The only remaining support of the hypothesis that nitrogen limits production in coastal waters (Ryther & Dunstan 1971), can not be accepted. Instead decisions in the management of coastal waters should be founded on flux studies and on the biological differences in the cycles of the two nutrients. Both all existing flux studies and the biology of nitrogen in the coastal ecosystem point undoubtedly to phosphorus as the only nutrient that can be managed with success. The billion dollar project, that is planned in Sweden and Denmark, to control eutrophication in coastal waters through introduction of denitrification in sewage plants, and restrictions in the use of manure in agriculture, is thus doomed to failure.

Statement: The author wishes to express his gratitude to prof. S.V. Smith, University of Hawaii, for encouraging letters and discussions during many years.

----- Referenser -----

Axelsson, R. & L. Rydberg. 1993. Utvärdering av Bohusläns kustvattenkontrollprogram för perioden 1990-92. Hydrografi och näringsämnen. Röda serien 19. Oceanografiska institutionen, Göteborgs universitet.

Bauerfeind, E., M. Elbrächter, R. Steiner and J. Thronsen. 1986. Application of laser doppler spectroscopy (LDS) in determining swimming velocities of motile phytoplankton. *Marine Biology* 93:323-327.

Bienfang, P. K. and P. J. Harrison. 1984. Sinking-rate response of natural assemblages of temperate and subtropical phytoplankton to nutrient depletion. *Marine Biology* 83:293-300.

Brattberg, G. 1980. Kvävefixering i marin miljö - Östersjön. I: Processer i kvävet's kretslopp, Th. Rosswall ed. *SNV PM* 1213:95-103.

Cole, B. E. and J. E. Cloern. 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17:15-24.

-, -. 1987. An empirical model for estimating phytoplankton productivity in estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36:299-305.

Danielsson, L.G., D. Dyrssen, T. Johansson & G. Nyquist, 1975. Byfjorden: Kemiska undersökningar. Statens naturvårdsverk, PM 609 (Stockholm).

Dortch, Q. and H. L. Conway. 1984. Interactions between nitrate and ammonium uptake: variation with growth rate, nitrogen source and species. *Marine Biology* 79:151-164.

- Dyrssen, D. och K. Gundersen. 1976/77.* Kvävebalansen i havet - en av naturvetenskapens stora gåtor. NFR Årsbok "Kretslopp": 137-152.
- Elmgren, R. och U. Larsson. 1986.* Analys av ett kustområdes eutrofiering med hjälp av förändringar i näringsämnesbelastningen: Exemplet Himmerfjärden. 22 Nordiska symposiet om vattenforskning Laugarvatn, augusti 1986.
- ". . 1991. I: Naturvårdsverkets synpunkter på kvävereduktion. VAV-nytt 4:29-30.
- Eppley, R. W., O. Holm-Hansen, and J. D. H. Strickland. 1967.* Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. J. exp. mar. Biol. Ecol. 1:191-208.
- ", -, -. 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. J. Phycol., 4:333-340.
- ", J. N. Rogers and J. J. McCarthy. 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 14:912-920.
- ", -, -" and A. Sournia. 1971. Light/dark periodicity in nitrogen assimilation of the marine phytoplankters *Skeletonema costatum* and *Coccolithus Huxleyi* in N-limited chemostat culture. J. Phycol. 7: 150-154.
- ", F. M. H. Reid, J. J. Cullen, C. D. Winant and E. Stewart. 1984. Subsurface patch of a dinoflagellate (*Ceratium tripos*) off Southern California: patch length, growth rate, associated vertically migrating species. Marine Biology 80:207-214.
- Graneli, E., W. Graneli and L. Rydberg. 1986.* Nutrient limitation at the ecosystem and the phytoplankton community level in the Laholm bay, south east Kattegat. OPHELIA 26:181-194.
- ", K. Wallström, U. Larsson, W. Graneli and R. Elmgren. 1990. Nutrient limitation of primary production in the Baltic sea area. AMBIO 19.3: 142-151.
- Granhall, U. 1980.* Kvävefixering hos blågröna alger. I: Processer i kvävet kretslopp. Th. Rosswall ed. SNV PM 1213:60-66.
- Howarth, R. W. 1990.* Nitrogen-fixing cyanobacteria in the plankton of lakes and estuaries: A reply to the comment by Smith. Limnol. Oceanogr. 35:1859-1863.
- Källqvist, T. 1988.* Kväve eller fosfor - vad är begränsande närsalt i kustområden? Exempel från norska fjordar. VATTEN 44: 11-18.
- Lännergren, C. 1979.* Buoyancy of natural populations of marine phytoplankton. Marine Biology 54:1-10.
- Larsson, U. 1988.* Kväve och fosfor som biomassabegränsande ämnen i havet. VATTEN 44: 19-28.
- McAllister, C.D., N. Shah and J.D.H Strickland. 1964.* Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity: A comparison of methods. J. Fish. Res. Bd. Canada 21:159-181.
- McCarthy, J. J., W. Kaplan and J. L. Nevins. 1984.* Chesapeake Bay nutrient and plankton dynamics. 2. Sources and sinks of nitrite. Limnol. Oceanogr. 29:84-98.
- Niemi, Å. 1979.* Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic sea. Acta Bot. Fennica 110: 57-61.
- Olson, R. J. 1981.* Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. J. Mar. Res. 39:227-238.
- Ölundh, E., I. Olsson, R. Rosenberg, L. Thorell 1975.* Byfjorden: Ekologiska undersökningar av zooplankton, benthisk meio- och makrofauna samt bakterier. SNV PM 568
- Paerl, H. W. 1985.* Microzone formation: Its role in the enhancement of aquatic N₂ fixation. Limnol. Oceanogr. 30:1246-1252.
- Paerl, H. W., K. M. Crocker and L. E. Prufert. 1987.* Limitation of N₂ fixation in coastal marine waters: Relative importance of Molybdenum, iron, phosphorus, and organic matter availability. Limnol. Oceanogr. 32:525-536.
- Pennock, J. R. and J. H. Sharp. 1986.* Phytoplankton production in the Delaware estuary: temporal and spatial variability. Mar. Ecol. Prog. Ser. 34:143-155.
- Platt, T. 1986.* Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. Deep Sea Res. 31:1-11.
- Redfield, A. C. 1958.* The biological control of chemical factors in the environment. Am. Sci. 46: 205-222.
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H. and F. A. Richards. 1963.* The influence of organisms on the composition of sea water. In Hill, N. M. (Ed.) The Sea. New York.
- Rheinheimer G. 1975.* Mikrobiologie der Gewässer. Zweite Auflage. Stuttgart.
- Rönner, U. 1983.* Biological nitrogen transformations in marine ecosystems with emphasis on denitrification. Diss. Inst. Marin Mikrobiologi, Göteborgs Universitet.
- Rosenberg, R. (Ed.). 1986.* Eutrofieringsläget i Kattegatt. Statens Naturvårdsverk, Rapport 3272. Stockholm.
- Rydberg, L. and Sundberg, J. 1985.* External nutrient supply to oastal waters, a comparison between different sources. J. Mar. Inst. Reykjavik, Vol. IX, 166-175.

- ". . 1986. Seasonal nutrient supply to coastal waters. Elsevier Oceanography Series 42, 467-488.
- Ryther, J. H. 1956.* Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* 1:61-70.
- ". . and *W. M. Dunstan. 1971.* Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* 171:1008-1013.
- Sakshaug, E. and 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.
- Schindler, D. W. 1971.* Carbon, nitrogen, and phosphorus and the eutrophication of freshwater lakes. *J. Phycol.* 7:321-329.
- ". 1988. Experimental studies of chemical stressors on whole lake ecosystems. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23:11-41.
- Seitzinger, S. S. 1988.* Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: Ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.* 33:702-724.
- Smayda, T. J. and B. J. Boleyn. 1965-66.* Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I - III. *Limnol. Oceanogr.* 10: 499-509, 11:18-43.
- Smith, S. V. 1984.* Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.* 29:1149-1160.
- Smith, V. H. 1990.* Nitrogen, phosphorus, and nitrogen fixation in lacustrine and estuarine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 35:1852-1859.
- Söderström, J. 1974.* Västerhavet. Kemin och livet i havet. SNV DIAGNOS: 266-290.
- ". . 1986. Kustvattnet i Göteborgsregionen 1982-84. Miljöfakta i Göteborgs och Bohus län 1986:5. I-IV, 1-79.
- ". . 1988. Phytoplankton production in Swedish coastal waters, a steady state system controlled by the availability of phosphorus. Rapport från Länsstyrelsen i Göteborgs och Bohus län till Miljödepartementet, Stockholm, 9 november 1988.
- ". , and *M. Rex. 1974.* Carbon uptake:Chlorophyll *a* ratios in two Swedish fjords. *Botanica Marina* XVII:196-203.
- Thorslund, A. 1987.* Länets bidrag till kustvattnets förorening. Miljöfakta i Göteborgs och Bohus län 1987:5, 12-22
- Williams, R. B. and M. B. Murdoch. 1966.* Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina. *Limnol. Oceanogr.* 11:73-82.
- Wulff, F. & A. Stigebrandt, 1989.* A time-dependent budget model for nutrients in the Baltic sea. *Global Biochemical Cycles*, Vol.3, no 1, 63-78.

*

