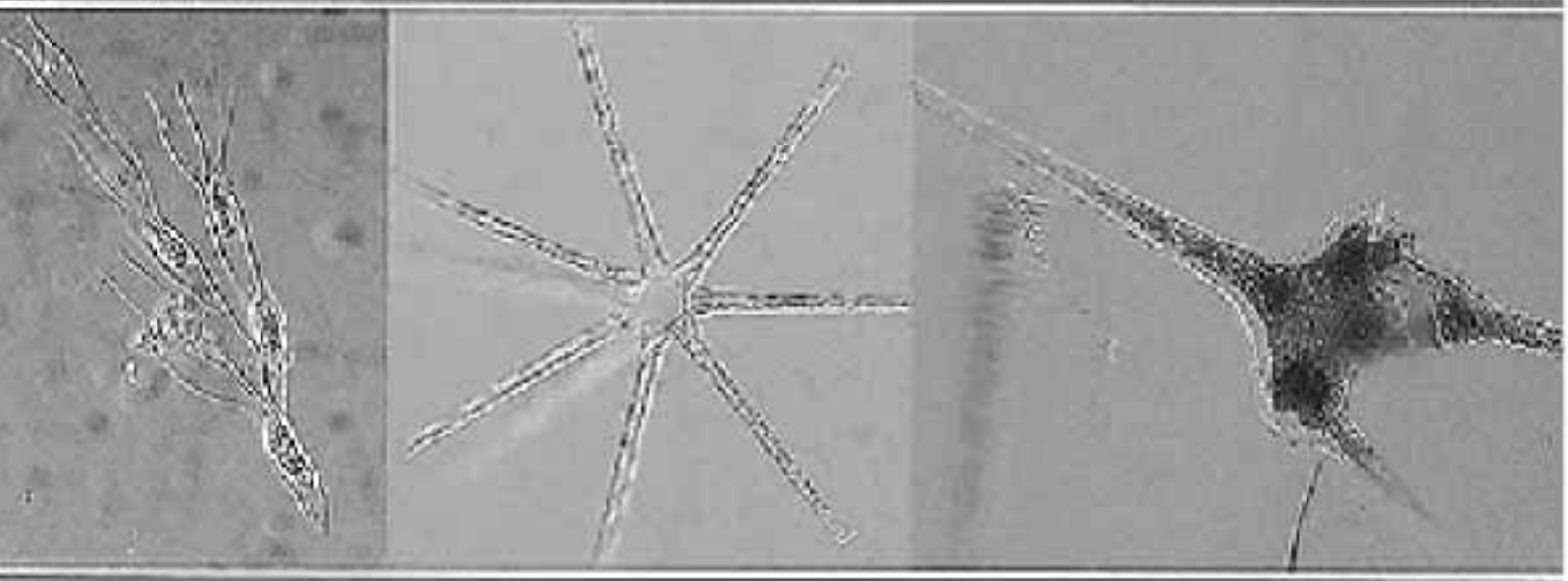
Miljøprojekt nr. 243

1993

Planteplankton – økologi



Miljøministeriet **Miljø**styrelsen

Miljøprojekt

Nr. 131: Miljøvurdering af PVC og udvalgte alternative materialer
Nr. 132: PVC i kontorartikler, sundhedssektor, m. v.
Nr. 133: PVC i byggeri og anlæg
Nr. 134: PVC i emballage
Nr. 135: Hjemmekompostering
Nr. 136: Bearbejdning af danske måledata af regn og afstrømning
Nr. 137: Regulering af forurening fra afløbssystemer under regn
Nr. 138: Renere teknologi på energiområdet
Nr. 139: Afvask af trykpresser med sojaolie
Nr. 140: Vandige malematerialer til korrosionsbeskyttelse
Nr. 141: Det grønne affaldssystem i AFAV
Nr. 142: Det grønne affaldssystem i Høng
Nr. 143: Katodisk elektrodyppemaling
Nr. 144: Reparationsmaling af automobiler
Nr. 145: Genanvendelse af nedknust tegl
Nr. 146: Restprodukter fra røggasrensning ved affaldsforbrænding 1
Nr. 147: Blæserensningsmetoder
Nr. 148: Storskraldsordninger med genanvendelse
Nr. 149: Emissionsundersøgelse for pejse og brændeovne
Nr. 150: Prognose for bygge- og anlægsaffald - hovedrapport
Nr. 151: Prognose for bygge- og anlægsaffald - bilagsdel
Nr. 152: Kemikalier i husholdningen
Nr. 153: Danmarks udledning af industrielt spildevand
Nr. 154: Miljømærkning af produkter
Nr. 155: Spredning af forurening i moræneler
Nr. 156: Drikkevandskvalitet i Danmark
Nr. 157: Anvendelse af nedknust beton i ny beton
Nr. 158: Bortskaffelse af havneslam
Nr. 159: Miljøvenlig affedtning i jernindustrien
Nr. 160: Genanvendelse af bygge- og anlægsaffald - del 2
Nr. 161: Arbejdsmiljøforhold ved genanvendelse af affald
Nr. 162: Renere teknologi i eksisterende galvanovirksomheder
Nr. 163: Forurening fra pelsdyrfarme
Nr. 164: Deltagelse i kildesortering af husholdningsaffald
Nr. 165: Luftforurening fra individuel og kollektiv trafik
Nr. 166: Overfladeaktive stoffer - spredning og effekter i miljøet
Nr. 167: Renere teknologi i mejeribranchen
Nr. 168: Miljømæssig vurdering af mælkeemballage
Nr. 169: Renere teknologi i den grafiske branche
Nr. 170: Ozonlagsnedbrydende stoffer - forbrug i 1987 - 1989
Nr. 171: Design af affaldsbeholdere
Nr. 172: Økonomi i genanvendelse og affaldsbehandling
Nr. 173: Fyring med halm - en metode til renere forbrænding
Nr. 174: Spredningsudstyr til optimal udnyttelse af gylle
Nr. 175: Affald i Danmark - teknisk rapport
Nr. 176: Opløsningsmiddelfattige serigrafifarver
Nr. 177: Demonstrationsprojekt "Selektiv nedrivning"
Nr. 178: Farveseparering af skår
Nr. 179: Eco-labelling of Paper Products
Nr. 180: Renere teknologi - bygge- og anlægsaffald
Nr. 181: Beton med nedknust tegl som tilslag
Nr. 182: Model til risikoanalyse af værtsmikroorganismer
Nr. 183: Eksempler på risikoanalyse af værtsmikroorganismer
Nr. 184: Danske sure og forsuringstruede søer
Nr. 185: Jernudvaskning fra drænede pyritholdige arealer
Nr. 186: Kommunale affaldsplaner
Nr. 187: Planteplankton - metoder

Miljøprojekt nr. 243

1993

Planteplankton – økologi

Økologiske faktorer for planteplankton i søer og marine områder

Kirsten Olrik,
Miljøbiologisk Laboratorium ApS

Miljøministeriet **Miljø**styrelsen

Indhold

Forord *5*

1 Indledning *7*

2 Økologiske teorier *9*

2.1 Niche-begrebet *9*
2.2 Ligevægtsteori *9*
2.3 Ikke-ligevægtsteori *10*
2.4 Helhedsteori *10*
2.5 Connell's "Intermediate Disturbance Hypothesis" *11*

3 Ressourcer *13*

3.1 Lysenergi *13*
3.2 Bevægelsesenergi og opblandingsforhold *13*
3.3 Periodiske ændringer i relation til lys- og bevægelsesenergi (opblanding) *16*
3.4 Næring *18*

4 Planteplankton fysiologi *21*

4.1 Lystilpasning *21*
4.2 Klorofylkoncentration *23*
4.3 Væksthastighed *26*
4.4 Næringsoptagelse *32*
4.5 Næringsoplagring *33*
4.6 N_2-fiksering - udnyttelse af luftformigt N *34*
4.7 Heterotrof ernæring *36*
4.8 Temperatur *38*
4.9 Saltholdighed *39*
4.10 CO_2 og pH *42*

5 Tabsprocesser *45*

5.1 Udvaskning ved gennemstrømning *45*
5.2 Sedimentation *45*
5.3 Formmodstand *46*
5.4 Synkehastighed og fysiologisk tilstand *47*
5.5 Svømmeegenskaber og fysiologisk tilstand *49*
5.6 Fysiologisk stress - død *55*
5.7 Græsning *56*

6 Planteplankton-tilpasningsstrategier og -succession *65*

6.1 Indledning *65*
6.2 Omgivelsernes begrænsninger af planteplanktonvækst *65*
6.3 Primære planteplanktonstrategier *66*
6.4 Forhold mellem overfladeareal og volumen *67*
6.5 Planteplankton-fordelingsmønstre *69*
6.6 Planteplanktonsuccession og konkurrence om ressourcer *72*
6.7 Overlevelse under ugunstige forhold *81*
6.8 Eksempler på årstidsvariation i dansk planteplankton *84*
6.9 Masseforekomster af planteplankton i danske vandområder *95*

7 Bilag *103*

1 Planteplanktonorganismerne *105*
2 Plankton Ecology Group-modellen *109*
3 Planteplanktongrupperinger fra ferskvand *111*
4 Fagotrofe fritlevende furealger *123*

8 Litteraturhenvisninger *125*

9 Stikordsregister *161*

Forord

Miljøstyrelsen og Danmarks Miljøundersøgelser har gennem arbejdet med Vandmiljøplanens overvågningsprogram og kontakter til fagkollegaer i miljøforvaltninger, private virksomheder og undervisningsinstitutioner fået den opfattelse, at der eksisterer et behov for en anvisning i at vurdere og fortolke undersøgelser af planteplankton i søer og marine områder.

Indsamling af vandprøver, artsbestemmelse og kvantitative undersøgelser af planteplankton benyttes i flere sammenhænge i miljøtilsynet samt ved tilsyn med sundhedstilstanden i muslingefangster. De er en del af Vandmiljøplanens tilsynsprogram i søer og kystnære områder og foretages ofte som et led i de almindelige amtslige tilsyn med søer og kystnære områder. Ved generende store forekomster af planteplankton (masseforekomster, "vandblomst") samt ved giftige algeforekomster, der medfører forgiftningstilfælde, hos fisk, bunddyr, fugle, husdyr og hos muslingespisere, foretages disse undersøgelser endvidere for de involverede algearter.

Anvisning i metoder til undersøgelser af planteplankton, fra indsamlingsfasen til den endelige rapportering, er beskrevet i Miljøstyrelsens publikation Miljøprojekt nr. 187, Planteplankton - metoder. For at sikre størst muligt udbytte af undersøgelsesresultaterne, mener Miljøstyrelsen og Danmarks Miljøundersøgelser, at der er et behov for at udgive et sammenstillet grundlag for vurdering af disse resultater.

Det er formålet med denne publikation at give en oversigt over den viden, som kendes om samspillet mellem planteplankton og de omgivelses- og samspilsfaktorer, som har betydning for planteplanktonets forekomst i vandmiljøet.

Miljøprojektet er afsluttet med et resultat, der på internationalt plan er af enestående karakter i en sammenfatning af økologiske forhold for planteplankton. For første gang er ferske og marine forhold behandlet i en sammenhæng. Miljøprojektet beskriver et økologisk vurderingsgrundlag, som har grundlæggende betydning for bedømmelsen af kvaliteten (forureningstilstanden) i ferske og marine områder.

Dette gør det muligt nationalt og internationalt, herunder især i EF-sammenhæng at kunne henvise til og foranledige anvendelsen af kvalificeret fagligt grundlag for vurdering af miljøkvaliteten i vandområder. Foruden relationen til Vandmiljøplanens overvågningsprogram vil dette i de kommende år også være relevant forbindelse med EFs Spildevands- og Nitratdirektiver og et kommende direktiv for vandområdernes økologiske kvalitet.

Publikationen kan desuden benyttes ved en indføring i vurderingsgrundlaget for folk, der ikke før eller kun i begrænset omfang har beskæftiget sig hermed. Det skal dog understreges, at en væsentlig forudsætning for at kunne gennemføre en forsvarlig vurdering af planteplanktonforekomster og deres betydning for vandmiljøets tilstand, er et solidt kendskab til generelle økologiske mekanismer i vandmiljøet. Dette kendskab kan ikke opnås gennem denne publikation; men i publikationen findes en fyldig henvisning til litteratur desangående.

Miljøprojektet er udarbejdet for midler fra Miljøstyrelsens undersøgelsesbevilling og er udført ved konsulentbistand af lic.scient. Kirsten Olrik, Miljøbiologisk Laboratorium. Som et led i dette arbejde har anvisningen været udsendt til høring.

Til at følge arbejdet har der været nedsat en styringsgruppe bestående af Jens Brøgger Jensen, Miljøstyrelsen (formand), Erik Jeppesen, Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Ferskvandsøkologi og Hanne Kaas, Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Havmiljø og Mikrobiologi.

Tak for nyttig kommentering af rapporten rettes til: Suzanne Bosselmann, Tyge Christensen, Niels Daugbjerg, Ivan Heaney, Bodil Aavad Jacobsen, Jens Peder Jensen, Jørgen Kristiansen, Niels Nyholm, Lennart Person, Kathrine Richardson, Ulrich Sommer, Helene Munk Sørensen og Jack Talling samt til Jette Poulsen, som har renskrevet og samlet manuskriptet og Anne Muurbeck som har tegnet.

1 Indledning

"Seek simplicity - and distrust it", siger Ulrik Sommer i sin bog "Plankton Ecology: Successions in Plankton Communities". Det kunne også være motto for denne bog. Økologi som videnskab mangler formelt definerede love og har gennem tiden bygget på mere eller mindre løse teorier. Økologisk forskning hviler fortsat på nogle begreber, der hele tiden må tages op til revurdering. Virkeligheden indeholder flere dimensioner, end den menneskelige hjerne kan fatte på én gang, og det sker ofte, at økologiske undersøgelser kommer i tilsyneladende modstrid med hinanden, uden at nogen af dem behøver at være forkerte. Men hvor det kan være ét sæt faktorer, der styrer i én situation, kan det være et andet, der er vigtigst i en anden situation. Det betyder ikke, at man skal opgive at lede efter sammenhænge, når blot man er åben overfor, at det hele tiden - også fremover - vil være nødvendigt at revidere og udvide opfattelsen af, hvad der er styrende faktorer hvornår.

Denne oversigt over planteplanktonøkologi foregiver ikke at være en komplet gennemgang af og stillingtagen til verdenslitteraturen om dette emne. Den forsøger at beskrive de teorier, undersøgelser og begreber, som kan bidrage til:

- at placere planteplankton i den økologiske sammenhæng, som vi ser den i dag,
- at opridse de vigtigste fysiske, kemiske, fysiologiske og biologiske faktorer af betydning for planteplankton,
- at beskrive eksempler på succession i danske planteplanktonsamfund gennem året under forskellige fysiske og vandkemiske forhold,
- at uddrage den information af planteplanktonundersøgelser, som har betydning for forståelsen af, hvorvidt og i hvilket omfang, mennesket påvirker de økologiske systemer, vore omgivelser og vort livsgrundlag samt
- at kunne gribe ind og rette vor handlemåde i en økologisk rigtig retning.

Igennem hele bogen har det været forsøgt at behandle ferskvandsforhold og marine forhold parallelt. Det har dog ikke altid været muligt at finde lige meget stof om begge områder; men det er gjort ud fra den betragtning, at planteplankton i de to typer af vandområder har udviklet mange parallelle strategier for at overleve, fordi deres livsbetingelser på mange måder er parallelle.

Kapitel 2 handler om økologiske teorier og de skred, der er sket indenfor erkendelse af, at de økologiske love ikke kan formuleres så præcist, som man tidligere troede. Det er i afsnittet begrundet, hvorfor det er vanskeligt om ikke umuligt at nå frem til eksakte forudsigelser.

Kapitel 3 er en summarisk gennemgang af ressourcer for planteplanktonvækst. Som ressourcer defineres her de faktorer, der har betydning for udviklingen af i en population, og som kan optages af organismerne. Kort sagt, energi og næring.

Kapitel 4 behandler forskellige aspekter vedrørende planteplanktonfysiologi, væksthastighed, næringsoptagelse, næringsoplagring, udnyttelse af alternative næringsemner (luftformigt N, organiske stoffer), temperaturens samt pH- og CO_2-systemets indvirkning på vækst og artsfordeling. Endvidere er artsfordeling i relation til saltholdighed taget med, selvom den fysiologiske baggrund er dårligt kendt og kapitlet derfor nærmest fremstår som en beskrivelse af eksempler på fordeling af arter i relation til saltholdighed.

Kapitel 5 handler om tabsprocesser. Dermed menes processer, der medvirker til at begrænse planteplanktons biomasse. Tilpasning til at undgå tab for populationen samt hvorledes tabsprocesserne påvirkes af algernes fysiologiske

tilstand beskrives. Sidstnævnte er især beskrevet i afsnit 5.3 om formmodstand, 5.4 om synkehastighed og fysiologisk tilstand og 5.5 om svømmeegenskaber og fysiologisk tilstand.

Kapitel 6 handler om tilpasningsstrategier og succession. Dette kapitel er bygget op omkring en række arbejder af Reynolds, Margalef, Tilman, Kilham & Kilham og Sommer fra de sidste 10-12 år. Reynolds og Margalef har lagt hovedvægten på de enkelte arters strategier i forhold til fysiske og kemiske omgivelsesvariable og planktonalgernes morfologiske og fysiologiske egenskaber; men tager kun stilling til arternes indbyrdes konkurrence på et overordnet plan. Omvendt har Tilman, Kilham & Kilham og Sommer m.fl. interesseret sig mest for arternes indbyrdes konkurrence under varierende næringsforhold, men ikke gjort noget videre ud af, hvad varierende lysforhold under naturlige betingelser betyder for planteplankton. Det er derfor valgt at gennemgå de to tværgående betragtninger hver for sig, da det i øjeblikket virker lidt uoverskueligt at samarbejde dem fuldstændigt. Gennemgang af eksempler på danske planteplanktonsamfund er foretaget på basis af Reynolds' og Margalefs teorier.

Der er stor forskel på, hvor teoretiske kapitlerne er, og hvor direkte anvendelige de derfor kan fremstå for læseren. For at lette oversigten over, hvor enkelte arter og problemer er behandlet, findes et stikordsregister, der omfatter arter samt overskrifter til kapitler, underkapitler og mindre afsnit. De mest direkte anvendelsesorienterede dele af bogen er kapitel 6.3 om planteplanktonstrategier, 6.5 om planteplanktonfordelingsmønstre, 6.8 om årstidsvariation i dansk planteplankton, 6.9 om masseforekomster af planteplankton i danske vandområder samt bilag 3 om planteplanktongrupperinger fra danske søer.

2 Økologiske teorier

Konkurrence eller styring fra ydre faktorer?

Et hovedproblem indenfor al økologisk forskning er, hvorvidt størrelsen af en population og strukturen i et samfund er kontrolleret af konkurrence mellem arterne, eller om disse er styret af ydre faktorer som klimatiske begivenheder og bratte ændringer i det omgivende miljø. Der er opstået 2 økologiske skoler på basis af dette spørgsmål, og de har udviklet sig til at være ret fjendtligt stemt overfor hinanden.

Ligevægtsøkologi

Den ene skole lægger størst vægt på organismernes indbyrdes konkurrence og bygger hovedsagelig på Darwins teorier. Deres teori kaldes ligevægtsøkologi. Den anden skole bygger på, at naturen normalt ikke er i ligevægt, og at det er umuligt at sige noget om, hvem der vil vokse hvor og i hvor stort antal. Deres teori kaldes ikke-ligevægtsøkologi.

Ikke-ligevægtsøkologi

Blandt moderne planktonøkologer findes nogle, der har draget den pessimistiske konklusion, at det er umuligt at forstå og efterforske de vilkår, der betinger arts- og populationsskift i planteplankton (ex. Goldman, se Harris 1986, Sommer 1989a), mens andre (Kilham & Kilham, Reynolds, Sommer, Heaney, Gibson, Talling, samtlige danske planktonøkologer, m.m.fl.) har bevaret optimismen og fortsat forsøger at afdække årsagssammenhænge i planteplanktons økologi gennem teoretiske, eksperimentelle og empiriske undersøgelser. Vi tror stadig, at det er muligt at forstå de mekanismer, der betinger skift mellem arter i naturen, omend ikke altid dem alle på én gang.

Man skal dog ikke tro, at man af den grund kan nå frem til præsice forudsigelser. Dertil er de biologiske systemer for komplekse. Det giver sig udtryk på mangfoldige måder. Forskning i ikke-lineære systemers dynamik viser sådanne systemers evne til pludseligt og spontant at springe over til nye, mere komplekse tilstande. Eller de kan blive kaotiske. Samtidig med, at systemerne overskrider det område, hvor forudsigelser er mulige, bliver de også særdeles følsomme overfor bittesmå fluktuationer og uregelmæssigheder. Det er som om systemet har en "egen fri vilje", hvormed det "undersøger" nye muligheder og vælger mellem forskellige udviklingsveje.

2.1 Niche-begrebet

Niche-begrebet er ét af de mest grundlæggende begreber i økologien. Det blev formuleret allerede i 1920-erne (Vandermeer 1972). Vækst- og konkurrenceteorierne førte til grundsætningen: én art - én niche (Gause 1964).

Nichens dimensioner er ikke definerede

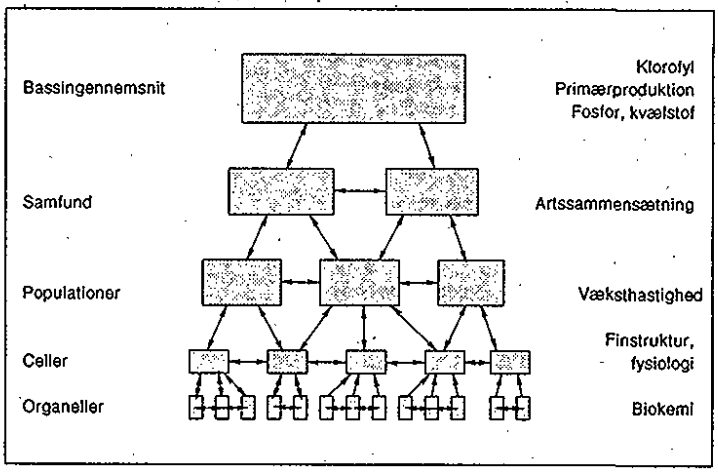
Nichen er stadig et grundlæggende økologisk begreb; men dens dimensioner i naturen vil trods store anstrengelser for at måle dem, vanskeligt kunne defineres konkret. (Levins 1968, Harris 1986).

2.2 Ligevægtsteori

Ligevægtsteorien postulerer, at alle områder (nicher) i naturen er mættede med arter. Ligevægts/konkurrenceteorien har bl.a. følgende forudsætninger (Mac Arthur 1972; Levins 1979):

Ligevægtsteoriens forudsætninger

- arterne må kunne udnytte omgivelserne forskelligt for at kunne eksistere sammen (Gause's udelukkelsesprincip)
- forskellige arters udnyttelse af ressourcerne kan måles ved at måle på de benyttede ressourcer
- antal sameksisterende arter afhænger af forholdet mellem overlappende nicher og nichebredder.



Figur 1. Et snit gennem et multidimensionalt økologisk netværk. De forskellige niveauer påvirker hinanden i alle retninger. Figuren dækker (naturligvis) ikke de komplekse netværk, som findes i virkeligheden (efter Allen & Starr i Harris 1986).

2.3 Ikke-ligevægtsteori

Ikke-ligevægtsteoriens forudsætninger

Ikke-ligevægtsteori repræsenterer de yderligtgående synspunkter, at:

- indbyrdes konkurrence er minimal
- samfundsstruktur er domineret af omgivelsernes luner.

Der findes masser af eksempler på artsniveau på samfund, der ikke er i konkurrenceligevægt (Wiens 1976, 1977): Tempererede skove, tropiske regnskove, urteagtige plantesamfund, planteplanktonsamfund, mv. (Shugart & West 1981; Connell 1978; Hutchinson 1941, 1961; Harris 1983; m.m.fl.).

2.4 Helhedsteori

Der har været to væsentlige problemer i den tidligere økologiske planteplanktonforskning. Det ene er, at målemetoderne er utilstrækkelige. Planteplanktonprocesser foregår væsentlig hurtigere, end man kan måle ændringer i deres kemiske omgivelser, og ofte er de vækstbegrænsende koncentrationer flere gange lavere end detektionsgrænsen for måling af næringssalte. Det andet problem er, at man har forsøgt at hægte ændringer i populationer/samfund op på kun én enkelt omgivelsesvariabel. Fosfor har f.eks. været et yndet objekt for søer. En meget vigtig erkendelse er, at der er mange forskellige faktorer, der påvirker hinanden, og at de organismer, der lever udsat for dem, påvirkes af et kompleks af faktorer. Vi kan ikke forvente at kunne overskue alle de gensidige påvirkninger på én gang, men kun forsøge at afdække nogle af dem ad gangen.

Åbne systemer - en definition på selve livet

Von Bertalanffi 1952 skelner mellem "sand ligevægt" i lukkede systemer og "steady-state" i åbne systemer. Åbne systemer (både store og små) har en konstant strøm af energi og materialer over grænserne. Det er derfor vanskeligt at beskrive levende systemer i sand ligevægt. Von Bertalanffis betragtninger lægger grunden til Allen & Starrs økologiske helhedssystem.

Allen & Starr's økologiske helhedssystem

Allen og Starr 1982 betragter økologien ud fra et hierarkisk system (figur 1) med arveegenskaberne "nederst", dernæst organeller, celler, populationer, samfund og mange samfund (f.eks. bakterier, planteplankton, dyreplankton, fisk, bundvegetation, bunddyr osv. i samme sø) øverst. Hvert "niveau" kan karakteriseres ved en række egenskaber, som biokemi, finstruktur, vækstrate, artssam

mensætning, klorofylkoncentration osv. De forskellige niveauer påvirker hinanden i alle retninger. Alle egenskaber er på samme tid organiserede og organiserende. (Allen & Starr 1982; von Bertalanffi 1952).

Det kan diskuteres, om artsbegrebet som taksonomisk enhed er den mest dækkende enhed i økologisk sammenhæng. (Allen & Starr 1982; Reynolds 1984b, 1988a). Mange organismer har på tværs af systematisk opdeling, én eller nogle fælles egenskaber, der gør, at de helt eller delvist har samme økologi (se afsnit 6).

Det økologiske helheds-hierarki som skelet for et "økologisk verdensbillede" forebygger imidlertid diskussioner om ligevægts- og ikke-ligevægtsøkologi, om effekten af henholdsvis endogene og exogene faktorer, om ressource- eller predatorkontrol, for de er alle dele af det samme system. Men de komplekse systemer er ikke nødvendigvis komplicerede. De er struktureret i en harmonisk organiseret helhed, som både er hierakisk og udstrakt. På alle leder samarbejdende på en sammenhængende måde. Det næste problem er at få klassificeret variationerne i tid og rum, så de passer til organismerne. Hvad der er lille og hurtigt for én organisme, kan være stort og langsomt for en anden. Harris 1986 mener, at den strøm af varians i økologisk relevante parametre, "kaskadeeffekt", der foregår fra store og langsomme processer til små og hurtige, er en vital faktor for, hvad vi ser (figur 2).

Hutchinson's "The Paradox of the Plankton" (Hutchinson 1961) har været almindeligt brugt til at indlede artikler om planteplanktons konkurrence i de sidste 25 år. (Den handler om den tilsyneladende modsigelse mellem konkurrencemæssig udelukkelse af arter og den store artsrigdom, der findes i planteplankton). I mellemtiden er der lavet en hel del både teoretisk og eksperimentel forskning om konkurrence, der viser, at arter godt kan eksistere sammen på trods af konkurrence (Sommer 1988a, 1989b, m.fl.). En vigtig faktor er forståelsen af, at næringssaltflux'en gennem planteplankton er vigtigere end de næringssaltkoncentrationer, man kan måle i det omgivende medium (se afsnit 4.4).

2.5 Connell's "Intermediate Disturbance Hypothesis"

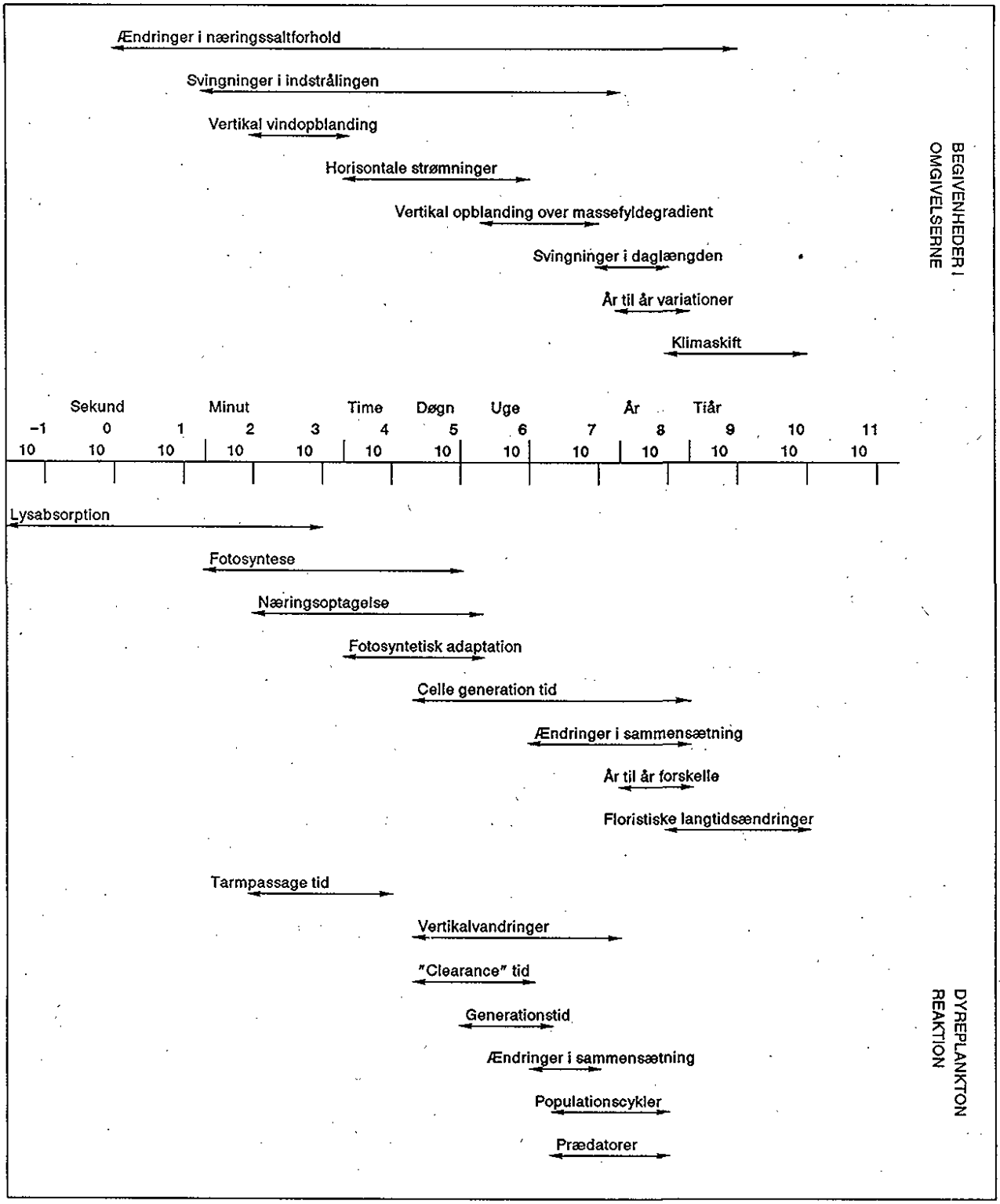
Connell 1978 har udarbejdet en hypotese, der kan forklare sameksistens af mange arter på trods af indbyrdes konkurrence: "Ingen arter vil blive udkonkurreret af andre, hvis tiden mellem forstyrrelsen i systemet er kortere end den tid, det tager for en art at blive udkonkurreret". Hypotesen er blevet kaldt "The Intermediate Disturbance Hypothesis". Den synes f.eks. at passe på planktonsamfund i vandområder, der er udsat for vekslende perioder med rolige og stærkt omrørte forhold, f.eks. forårsaget af stormvejr og/eller skiftende strømforhold. Følgende eksempler karakteriserer henholdsvis forstyrrelser og ligevægtssituationer (Sommer & Padisåk 1990):

Eksempler på situationer med fysiske forstyrrelser

- lagdelte vandområder, hvor temperaturspringlaget udhules og det opblandede øvre vandlag bliver dybere (fysisk forstyrrelse)
- ikke-lagdelte vandområder, hvor f.eks. COD pludselig stiger på grund af resuspension (fysisk forstyrrelse)
- klarvandsfase med fuldstændig dyreplanktonnedgræsning af planteplankton

Eksempler på ligevægtssituationer

- >80% dominans af 1, 2 eller 3 planteplanktonarter i biomassen i mindst 1-2 uger
- ingen voldsom stigning i biomassen i denne periode



Figur 2. Tidsskalaer for omgivelsesvariable i planktiske systemer og for de tidsrum, det tager for plante- og dyreplankton at reagere. (Efter Reynolds 1987a; Harris 1980 og Imberger 1985).

3 Ressourcer

Ressourcer er de faktorer, der kan kontrollere delingshastigheden i en population og som kan optages af organismerne. Uoptagelige faktorer som temperatur, saltholdighed og toksicitet er pr. definition ikke ressourcer. De ressourcer, der traditionelt anses for at kunne begrænse planteplanktonvækst, omfatter lys, bevægelsesenergi, C, N, P, Si og mikronæringsstoffer.

3.1 Lysenergi

Variation i lysindstråling

Planteplanktons netto-produktivitet [1] er først og fremmest afhængig af adgang til lys. Den årlige variation i lysindstrålingen bestemmes dels af breddegraden (figur 3a), dels af årstid og skydække (figur 3a-c). Jo længere afstand til Ækvator, jo større årstidsvariation og jo mindre maksimal indstråling (Reynolds 1987a, Talling 1971).

Lysdæmpning i vand

Planteplankton benytter lysstrålingen i området 360-750 nm. Overfladereflektioner samt bølge- og skumdannelser har en modificerende effekt (Weinberg 1976; Larkum & Barrett 1983). Normalt trænger <90% af lyset gennem vandoverfladen. Lysdæmpningen ned gennem vandsøjlen sker eksponentielt ved absorbtion og spredning. Den fotoaktive del af spektret absorberes imidlertid ikke ens. Først forsvinder det blå lys, dernæst det røde og sidst det grønne lys (figur 3d). Lysdæmpningen er beskrevet ved Beer-Lamperts lov (Larkum & Barrett 1983). Humusindhold (i brunvandede søer), indhold af resuspenderet materiale (især i lavvandede søer og kystvande) samt planteplanktonforekomster kan alle reducere lysnedtrængningen betydeligt.

Fotosyntese

Den absorberede lysenergi driver fotosyntesen, optagelse af uorganisk kulstof og påfølgende indbygning i nyt cellemateriale. Den sidste proces er uafhængig af lys. Væksthastighed og maksimal vækst (r_{max}) kan ligeledes sættes i relation til den tilgængelige lysenergi (figur 3f). (Reynolds 1987a).

Mange planktonalger er skyggeformer

Planktonalgernes forskellige udseende, fysiologi og biokemi bevirker, at der er store forskelle arterne imellem på I_k og r_{max} (figur 3f). Disse forskelle er tilpasset forskelle i lysgradienter i forskellige vandtyper og på forskellige årstider. Det er kun i det øverste vandlag, at lysforholdene er lige så gode som på landjorden. Derfor er mange planktonalger deciderede skyggeplanter (Tilzer 1984, Reynolds 1987a, 1987b, Richardson et al. 1983), se afsnit 4.1.

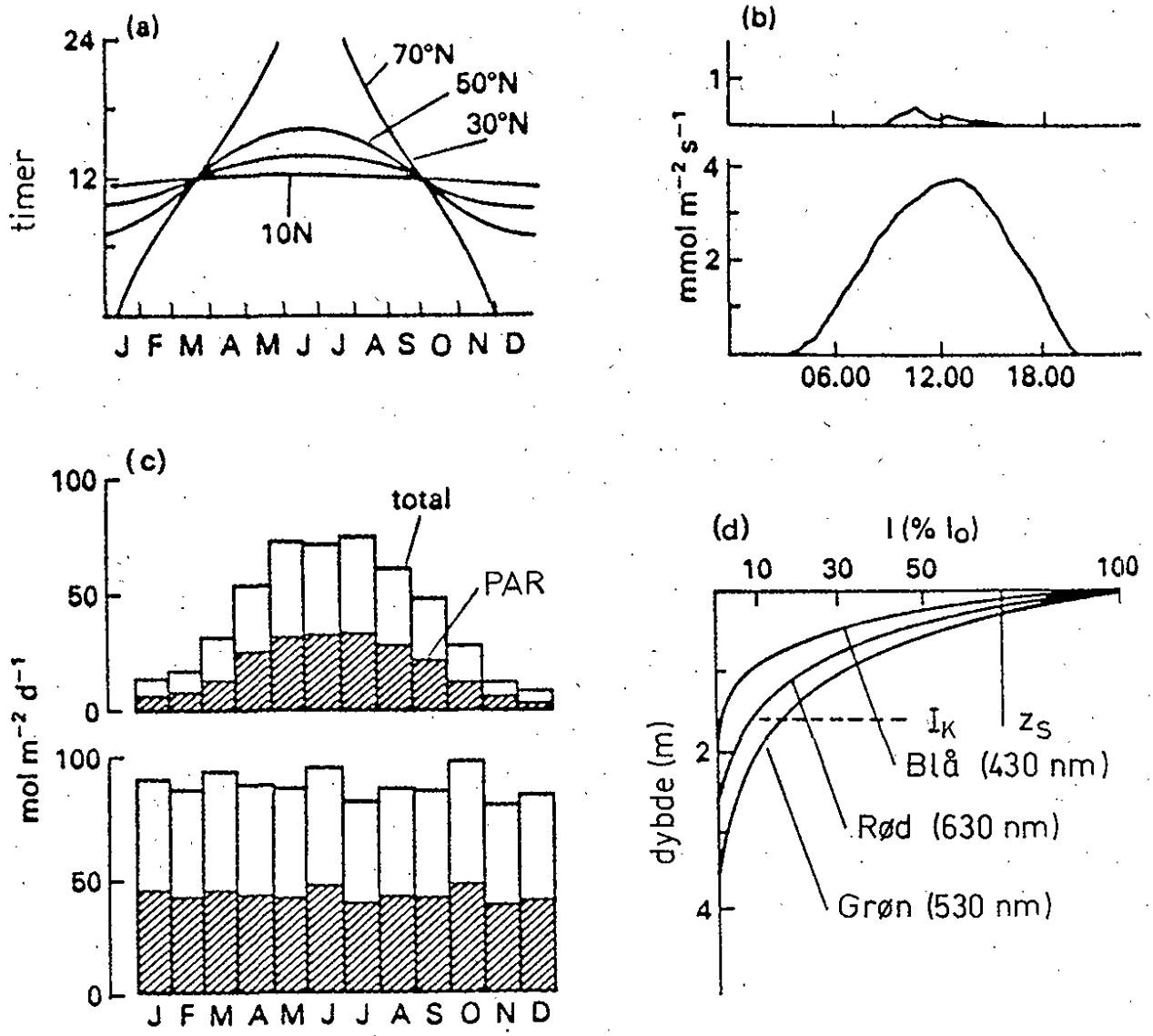
3.2 Bevægelsesenergi og opblandingsforhold

Turbulens - energitilførsel til plankton

Fysiske processer i forbindelse med turbulens i de frie vandmasser har stor betydning for planktonalgernes økologi. Den ydre tilførsel af turbulent energi til vandmassen fungerer som energitilførsel til planktonsamfundet (Margalef 1978).

Samspil mellem solopvarmning, vind- og strømopblanding er årsag til, at der sker ændringer i de fysiske omgivelser i både tid og rum. De grundlæggende processer ved dannelse og spredning af turbulent bevægelsesenergi er de samme i ferske og marine vandområder. Der er hovedsagelig størrelsen til forskel. Saltkoncentrationen i havet påvirker selvfølgelig massefyldeforholdene; men den eneste store forskel på små og store vandmasser er den effekt, jordens rotation har på de store vandmasser i oceanerne. En kombination af solindstråling, vindenergi og jordens rotationseffekt medfører meget store horisontale vandbevægelser, havstrømme. Havstrømmene tilfører en yderligere dimension til økologien af de organismer, der lever i dem (Harris 1986).

[1] Netto-primærproduktion er brutto-primærproduktion minus respiration. Netto-produktivitet (P/B) er netto-primærproduktion divideret med klorofylkoncentration



Figur 3a-d. (Efter Reynolds 1987a)

a) Sæsonvariation i daglængde på forskellige breddegrader (data fra List 1951).

b) Dagsvariation i indstråling på en overskyet januardag og en skyfri junidag på 53°N (efter Talling 1971).

c) Gennemsnitlig månedlig indstråling ved 52°N (Brierley 1985) og 0° (Ganf 1974) som total indstråling og fotoaktiv indstråling (PAR, skraveret).

d) Lysdæmpning for forskellige spektralområder i en næringsrig sø med tæt planteplanktonvækst Z_s = Sigtdybde. I_k = belysning, hvorunder fotosyntesen er lysbegrænset. I = undervandsbelysning. I_o = belysning v. overfladen. I næringsfattigt søvand vil fordelingen være den samme, men lyset vil trænge dybere ned. I ekstremt næringsfattigt oceanvand (f.eks. Sargassohavet) vil det blå lys trænge længst ned (Steemann Nielsen 1973). (Efter Reynolds 1984a).

Vindpåvirkning

Når vinden blæser hen over en vandoverflade, udføres der et arbejde på overfladen. Der sættes en bevægelse i gang, og der dannes turbulent bevægelsesenergi både gennem vindens omrørings- og forskydningseffekt.

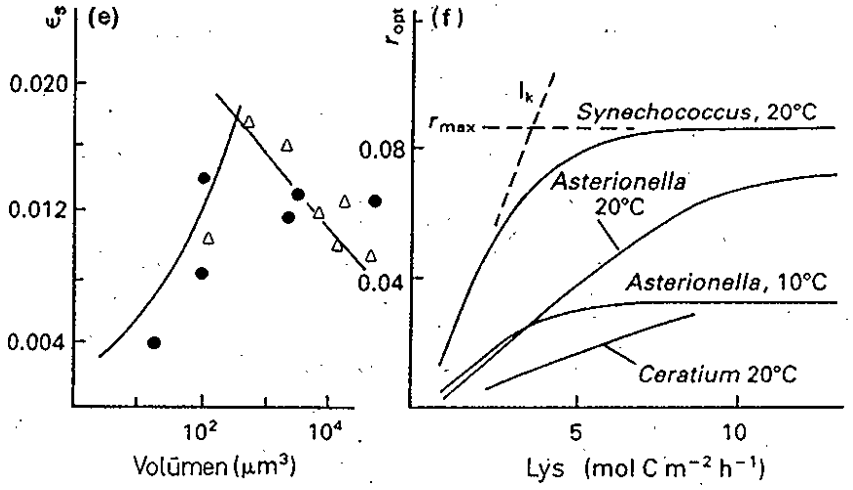
Vindopblanding/solopvarmning

Opblandingen af overfladelaget over en skarp massefyldegradient (springlag, pyknoklin) forårsaget af temperatur- og/eller saltholdighedsgradienter sker ved et samspil mellem vindopblanding og solopvarmning. Springlagsdannelser har stor betydning for de vilkår, planteplankton har at vokse under.

Jordens rotationseffekt

Rotationseffekten bliver vigtig i vandområder med diameter >5 km (Mortimer 1974); men det er i oceanerne, at de enorme horisontale vandbevægelser foregår. Golfstrømmen løber f.eks. mod nordøst i det nordlige Atlanterhav og Kuro-Shiostrømmen mod nordøst i det nordlige Stillehav.

Havstrømme



Figur 3e-f.

e) Lysabsorption (ϵ_s = m^2 mg klorofyl a^{-1}) hos planteplanktonceller af forskellig form (● = kugleformet, ▲ = ikke-kugleformet) samt forskelligt volumen. (Efter Reynolds 1984a).

f) Forskellige algers vækstkurver ved forskellig lysintensitet og temperatur. r_{opt} : enheder = mol C assimileret mol celle-C^{-1} $time^{-1}$ i relation til lysdosering. r_{max} = maximum assimileret C. I_k = belysning, hvorunder fotosyntesen er lysbegrænset (efter Reynolds 1984a).

Satellitbilleder har vist, at oceanerne er sammensat af strømhvirvler af forskellig størrelse, og at hovedstrømmene er sammensat af massive hvirvler, ringe og fronter [1].

Store søer

I store søer er cirkulationsmønstret et resultat af fire kræfter: vindkraft, Corioliskraften, trykkraft og friktionskraft (Boyce 1974). Disse kræfter danner i kombination både overflade- og interne svingninger i vandmassen. I havet virker de samme fire kræfter, men massefyldeforholdene er noget mere komplicerede. For nylig har "remote sensing" fotos fra satellit vist, at turbulente strømhvirvler ("eddies") i oceanerne opnår en størrelse på ti til hundreder af km (Harris 1986).

Fysisk opkoncentrering i overfladen

Forskellige vind-, strøm- og massefyldeforhold kan forårsage en opkoncentrering af partikler og planktonorganismer i overfladen (figur 4). Når to forskellige vandmasser mødes, dannes en front. I et frontområde kan der ske opkoncentrering af partikler og planktonorganismer. Der er endvidere gunstige vilkår for produktion i form af stabilitet (lys) og næringssalte. Disse områder er derfor særligt produktive (figur 4a-b). Figur 4a viser en situation med udstrømmende fersk- eller brakvand og indstrømmende, tungere saltvand. Her sker en opkoncentrering og øget vækst i overfladegrænselaget mellem de to vandmasser.

Frontalsystemer

"Upwelling"

Figur 4b viser en "upwelling" situation, hvor et springlag vipper op til overfladen på grænsen mellem et stærkt lagdelt dybvandsområde og et opblandet lavvandsområde (det kan være både i en sø og i et havområde). Den koncentration af partikler, der findes i springlaget, forstærkes i overfladegrænselinien. Der kan i visse tilfælde udvikles "masseforekomster" af alger, der ellers vokser i og omkring springlaget, men som opkoncentreres i overfladen (Richardson 1989a, 1989b; Richardson & Kullenberg 1987).

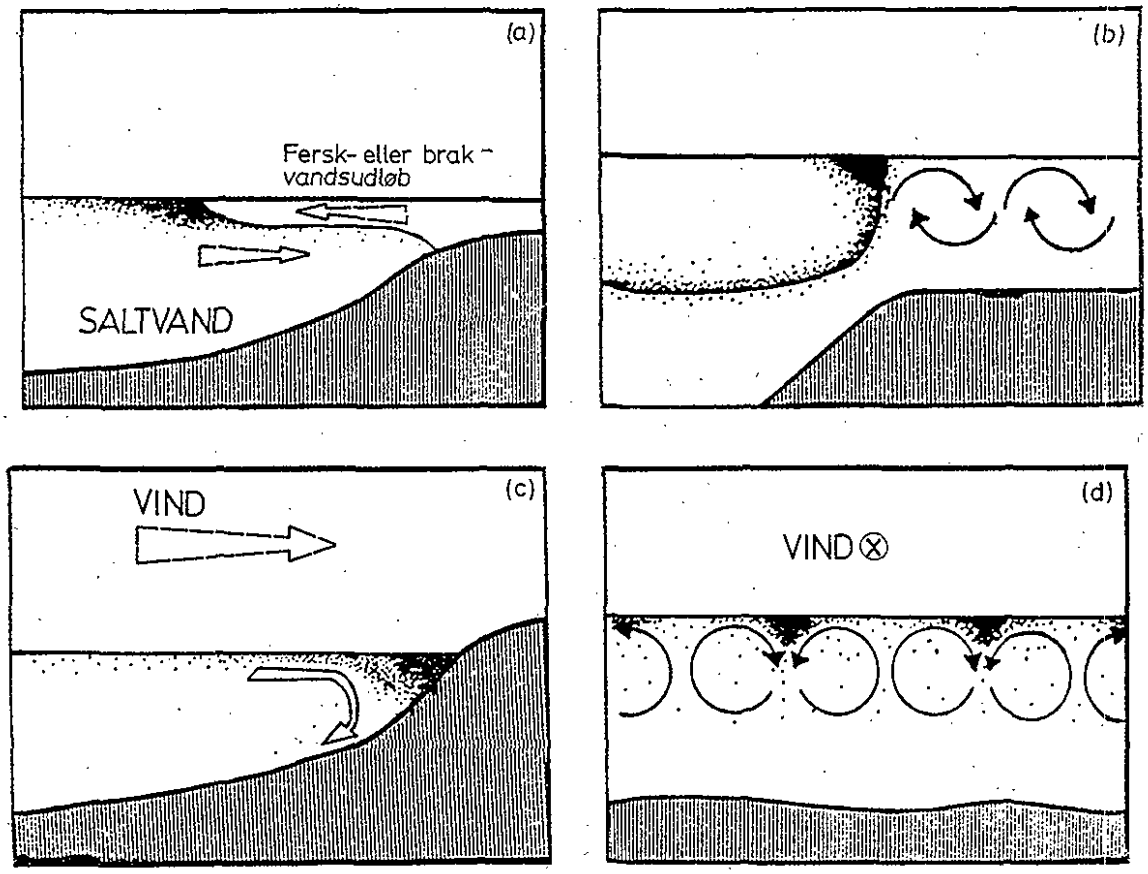
"Downwelling"

Figur 4c viser en situation med stærk pålandsvind og "downwelling", hvor strømmen vender ved kysten og løber udad igen langs bunden. Her bliver partikler og planktonorganismer hængende i det helt kystnære område.

Opkoncentrering i striber i vandoverfladen

Figur 4d viser et strømningsmønster, der opstår ved svag vind (vinkelret på papiret). Der opstår roterende vandbevægelser, der ligner rullende stænger som drejer mod hinanden (Langmuir-celler). Der sker en stribeformet opkoncentrering af organismer med opdrift i konvergensområderne mellem strømmene (Taylor & Pollingher 1987).

[1] En front betyder her et område, hvor 2 vandmasser med forskellig massefylde mødes



Figur 4. Opkoncentrering af partikler og planktonorganismer i overfladen ved kombination af forskellige vind-, strøm-og massefyldeforhold (efter Ryther 1955, Holligan 1979, Taylor & Pollingher 1987). Forklaring - se tekst.

Lodrette massefyldebarrierer

I visse situationer kan der dannes lodrette massefyldebarrierer mellem et kyst-og et dybvandsområde. En sådan barriere blokerer stoftransport fra kysten ud i det åbne hav. Af og til vender strømmen, og der opstår modstrømme. I disse tilfælde sker en meget stor transport af materiale fra land (Boyce 1974, Harris 1986).

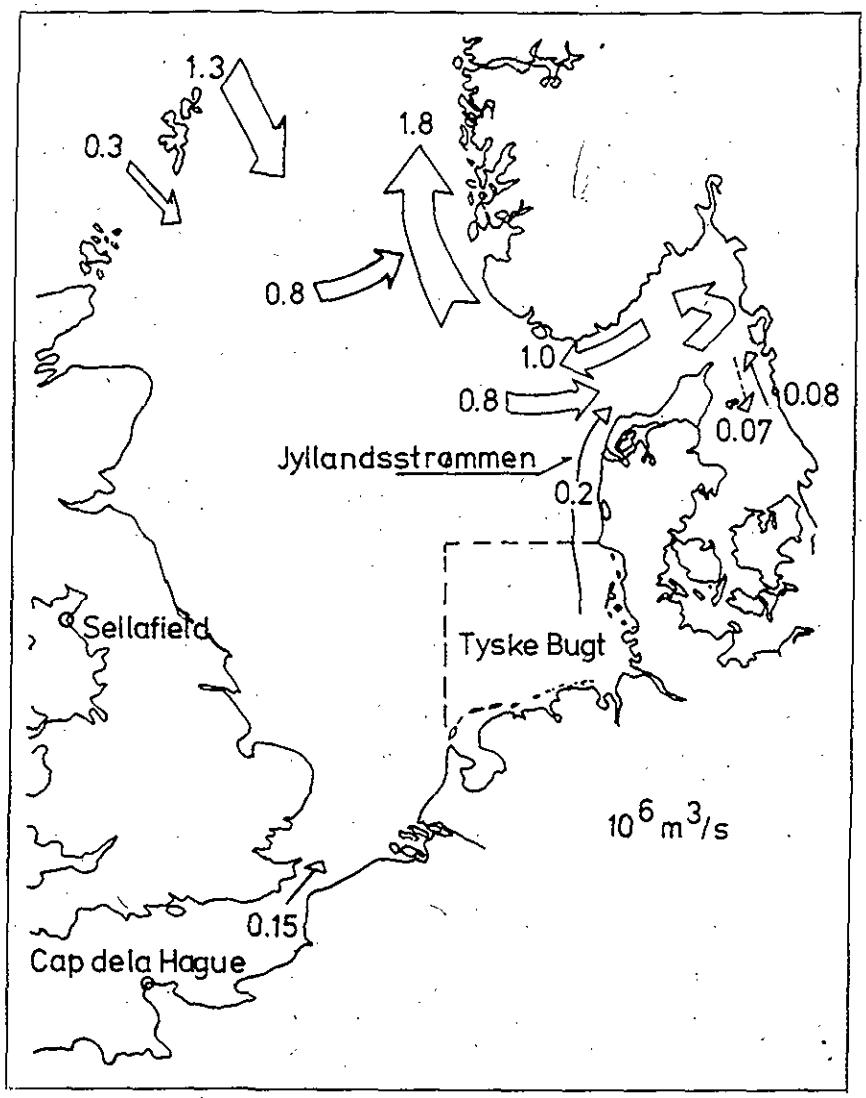
Jyllandsstrømmen

Langs den jyske vestkyst opstår af og til en sådan kyststrøm (Jyllandsstrømmen), der oftest er nordgående og i perioder meget næringsrig som følge af afstrømning fra de tyske floder (figur 5). Vinde fra vest og sydvest forstærker Jyllandsstrømmen og fører den ind i Skagerak. Vinde fra nord og nordvest bremser den nord for Limfjorden, hvor Jyllands kystlinie drejer mod øst. Den store interesse, der i de senere år har været omkring Jyllandsstrømmen, skyldes, at den fører store mængder vand ind i Kattegat. Det har været et stående emne for diskussion, hvor meget Jyllandsstrømmen betyder for næringsberigelsen af Kattegat. Jacobsen, Richardson & Pedersen (1989) mener ikke, at det er ret meget, fordi næringssalte ikke er konservative stoffer, men opbruges under transporten.

3.3 Periodiske ændringer i relation til lys- og bevægelsesenergi (opblanding)

Forholdet mellem dybde af den opblandede zone (Z_b) [1] og lyszonen, den fotiske zone, (Z_f), er af stor betydning for planteplankton. Det er et udtryk for, hvor længe algerne befinder sig i henholdsvis lys og mørke (Reynolds 1984b).

[1] Den opblandede zone (Z_b) regnes som den vertikalzone, hvor vandet opblandes i løbet af et døgn



Figur 5. Gennemsnitlige vandtransporter i Nordsøen i 10^6 m^3 sek^{-1}. Fra Jacobsen, Richardson & Pedersen 1989.

$Z_b > Z_f$

Ved blandingsdybde Z_b> fotisk zone Z_f opholder algerne sig en del af dagen i mørke og udsættes for stadig skiftende lysforhold igennem den fotiske zone.

$Z_b >> Z_f$

Ved blandingsdybde Z_b>> fotisk zone Z_f kan algerne blive så lysbegrænsede, at de ikke kan opretholde vækst.

$Z_f > Z_b$

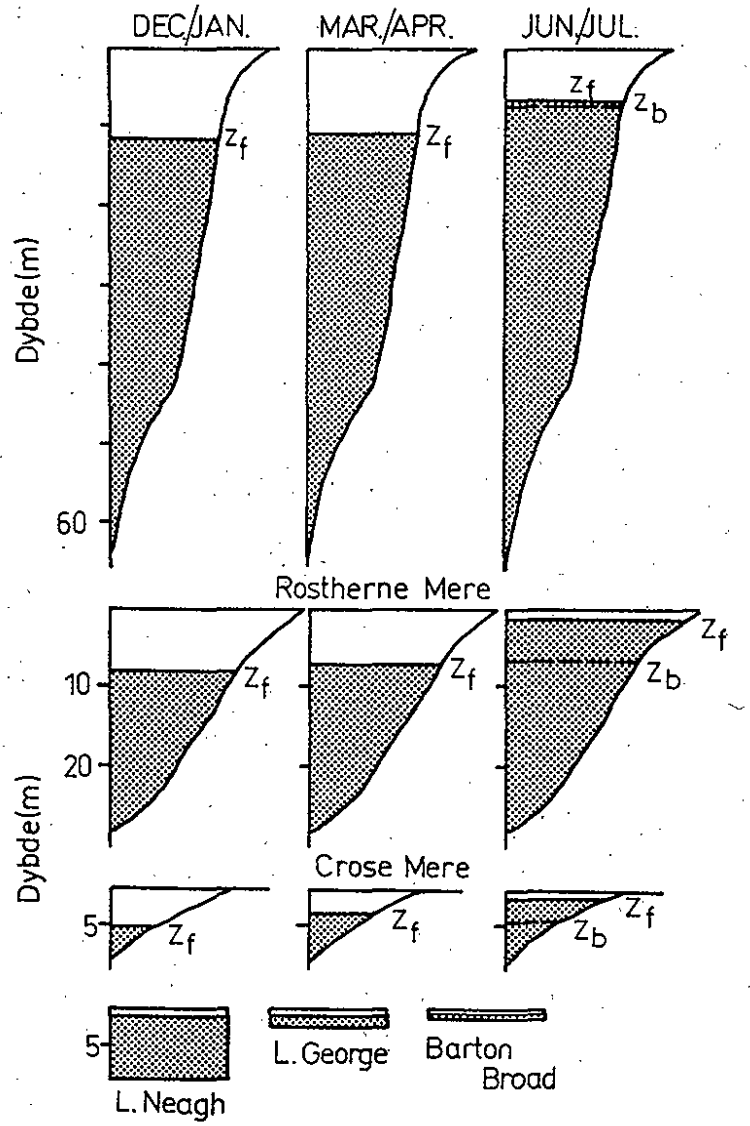
Ved fotisk zone Z_f> blandingsdybde Z_b kan der foregå fotosyntese både i det øvre opblandede vandlag samt i - og eventuelt under springlaget.

Der er flere måder at præsentere forholdet mellem Z_b og Z_f på. Det direkte forhold mellem middel Z_b og middel Z_f er det simpleste; men bassinets form har også betydning, og derfor siger forholdet mellem volumen af hver zone og vandarealet mere:

Eksempel fra Reynolds 1976 (Crose Mere i vinterperioden):
Z_b = 730.000 m^3/152.000 m^2 = 4.8 m
Z_f = 375.000 m^3/152.000 m^2 = 2.47 m
Z_b/Z_f = 4.8/2.47 = 1.94

Z_b/Z_f vil nærme sig 1, når Z_b og Z_f er lige store, f.eks. ved lav blandingsdybde eller i meget klart vand. Høje værdier for Z_b/Z_f findes i dybe søer og i havet ved fuld opblanding eller dybtliggende springlag, i mindre dybvandede områder med stor planteplanktonvækst samt i vand, der er meget uklart på grund af resuspenderet materiale.

Figur 6 viser, hvordan blandingsdybde og lysnedtrængning regulerer sæsonvariation i lysklimaet i forskellige ferskvandsområder.



Figur 6. Årstidsvariation af fotisk zone (Z_f) og blandingsdybde (Z_b). Figuren viser eksempler fra søer med forskellig dybde og volumen indtegnet i samme målestok. (Efter Reynolds 1984a. Baseret på data fra Talling 1971, Reynolds 1976, Jewson 1977, Ganf & Viner 1973, Osborne & Moss 1977).

3.4 Næring

Langt de fleste planteplanktonarter udfører fotosyntese, dvs. de er i stand til at opbygge store, organiske molekyler fra simple, uorganiske molekyler CO_2 + H_2O ved tilførsel af lysenergi.

Makronæringsstoffer

Planteplanktons vigtigste næringsstoffer er de samme som benyttes af andre grønne planter: C (kulstof), N (kvælstof) og P (fosfor). Sammen med H (brint) og O (ilt) udgør de basis for dannelse af store molekyler og cellernes energistofskifte. S (svovl) og Si (silicium) kan tilføjes. S er en grundlæggende bestanddel af protein og Si af kiselalgernes ydre skelet samt visse gulalgers kiselskæl. Disse elementer kaldes makronæringsstoffer og kræves i relativt store mængder, for at væksten kan foregå.

Mikronæringsstoffer

Andre grundstoffer kræves kun i spormængder, bl.a. Cu (kobber), Ca (calcium), Mg (magnesium), Mn (mangan), Fe (jern) og Zn (zink). De kaldes mikronæringsstoffer. Flere af disse er metaller. De begrænser væksten, hvis de helt mangler, idet de fleste er vigtige komponenter i enzymfunktionen; men de er toksiske i højere koncentrationer.

Redfield-forholdet

Den almindeligst citerede støkiometri for makronæringsstoffer i planteplankton er "Redfield-forholdet" 106C / 263H / 110O / 16N / 1P / 0.7S på atombasis. Det svarer til 42C / 7N / 1P på vægtbasis. Dette støkiometriske forhold findes ofte i marint planteplankton (Redfield et al. 1963, Tett et al. 1985, Stumm & Morgan 1981, Trudinger et al. 1979).

I det vestlige Atlanterhav er kiselalgers optagelsesforhold for Si og N omtrent ens: 16Si / 15N / 1P (Harris 1986).

Nærings-koncentration og nærings-flux

Det er vigtigt at skelne mellem nærings-koncentration og nærings-flux. Fordeling af næring i et vandbassin (en sø eller et farvandsområde) kan behandles som et "boks-model" problem, hvor overfladevand og bundvand hver især antages at være fuldt opblandede. Stoffernes udvekslingshastighed bestemmes som puljen af det pågældende stof i boksen divideret med fluxen af stoffet gennem puljen.

Nærings-flux og opholdstid

Fluxen er bl.a. afhængig af vandets opholdstid i bassinet, der også påvirker tilgængeligheden af næringssalte for planter og dyr og dermed næringssalt-flux'en gennem de levende organismer. Jo længere opholdstid, jo lavere flux. I oceanet er opholdstiden omkring 4000 år, mens den i søer kan variere fra dage i mindre gennemstrømningssøer til få hundrede år i de største søer på jorden (Garrels et al. 1975, Harris 1986).

Vertikale stofgradienter

Forholdet mellem stoffernes omsætningshastighed samt horisontal og vertikal opblanding i et vandbassin bestemmer deres fordeling i tid og rum (Imboden & Lerman 1978). Hvis et stof i overfladevandet omsættes langt hurtigere, end det tager for vandet at blive opblandet, vil det pågældende stof med stor sandsynlighed blive uens fordelt i vandmassen. Fordelingen vil i så fald afhænge af ydre tilførsel og sedimentation.

Diffusion

Diffusion i det horisontale plan er langt større end i det vertikale plan. Derfor findes der langt hyppigere vertikale stofgradienter end horisontale (Harris 1986).

Næringsstoffernes omsætningshastighed

C / N / P forholdet i "gennemsnitshavvand" er 1017C / 15N / 1P på atombasis, jfr. "Redfield-forholdet" (Redfield et al. 1963). C er derfor i stort overskud i havet og opfører sig som et "konservativt" stof. I bikarbonatfattigt, næringsrigt ferskvand kan C derimod godt bliver begrænsende for planteplanktonvækst (Talling 1976, 1985). S optræder ligeledes i stort overskud i havvand. N og P har kort omsætningstid i overfladevand i søer og havområder. Si er periodevis begrænsende for kiselalgers vækst i både fersk- og havvand, ofte flere gange i løbet af en vækstsæson. Si-mangel øger sedimentation af kiselalger stærkt (se afsnit 5.4).

Stærk lagdeling - langsom nærings-flux

Lagdelte forhold påvirker den vertikale fordeling af næringssalte og dermed nærings-flux'en gennem planteplankton: Ved stabil lagdeling vil planteplanktons optagelse af næringssalte i det øvre vandlag ofte bevirke, at forholdene her bliver stærkt næringsbegrænsede, mens vandlagene i og under springlaget vil være næringsrige. Den vertikale næringssaltgradient udvikles mest markant i stagnerende vandområder, hvor bundsedimentet har et højt organisk stofindhold. Afhængig af varigheden af de stagnerende forhold vil der udvikles iltfrie forhold i bundslam og bundvand og hermed øget P-frigivelse fra sedimentet. Farum Sø er et eksempel på en sø, der i sommerperioden kan blive lagdelt i længere tid og have et ekstremt næringsrigt bundvand samtidig med næringsbegrænsning og et *individfattigt og artsrigt rentvandssamfund af planteplankton i de øvre vandlag* (Olrik & Schmidt 1990).

Lavvandede turbulente forhold - hurtig nærings-flux

I turbulente, lavvandede områder er situationen nærmest omvendt. Her kan den næring, der tilføres, umiddelbart omsættes i planteplankton. Der kan være situationer, hvor uorganisk N og P er nær detektionsgrænsen, men hvor planteplankton alligevel har opbygget en meget stor biomasse. Her er fluxen af næringssalte gennem planteplankton meget stor. Et eksempel herpå er Ringkjøbing Fjord, der har høje næringssalttilførsler, stærk vindomrøring, høj planteplanktonbiomasse og lave koncentrationer af uorganiske næringssalte i det meste af den produktive periode. (Olrik & Sørensen 1987a).

Reel og relativ næringsbegrænsning

I næringsfattige søer er P ofte reelt begrænsende både på grund af lave koncentrationer og højt N/P forhold. I næringsrige søer kan der i forårsperioden opstå enten reel eller relativ P-begrænsning. Reel P-begrænsning kan sandsynligvis opstå for nogle arter, når koncentrationen af total-P bliver <50 μg og af

ortho-P < detektionsgrænsen. Men for de mest effektive arter ligger de reelt begrænsende værdier langt under detektionsgrænsen (se afsnit 6.6). Relativ P-begrænsning kan eventuelt opstå, når N/P forholdet på vægtbasis stiger over ca. 10. I sommerperioden kan der i næringsrige søer og i havet opstå enten reel eller relativ N-begrænsning. Reel N-begrænsning opstår sandsynligvis, når der ikke kan måles opløst, uorganisk N i vandmassen. Relativ N-begrænsning kan opstå, når N/P forholdet (på vægtbasis) falder under 5-6. Reel N-begrænsning kan udløse vækst af N_2-fikserende blågrønalger, der er i stand til at udnytte luftens frie kvælstof (se afsnit 4.6 og 5.4).

Der må skelnes mellem næringsbegrænsning i det omgivende vand (de uorganiske næringsfraktioner) og planktonalgernes interne næringskoncentration. Mange planteplanktonarter kan luksusoptage P (se afsnit 4.5) (måske også N) og kan derved fortsætte med at dele sig, selvom omgivelserne er tømt for næring. Bl.a. derfor er det ikke altid let at afgøre, hvornår en planteplanktonpopulation er næringsbegrænset.

4 Planteplankton fysiologi

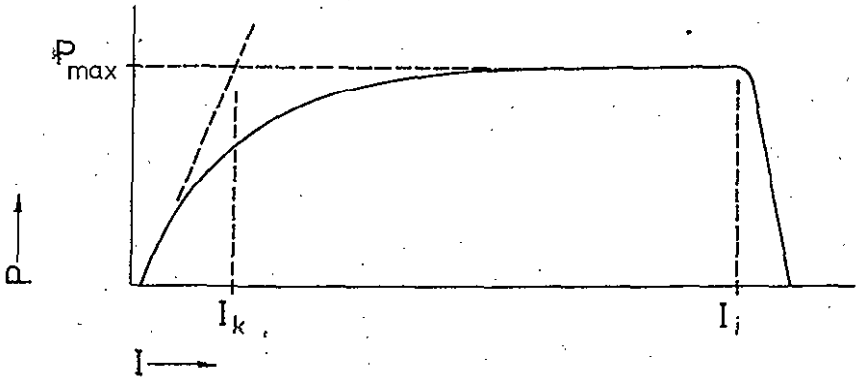
4.1 Lystilpasning

Fotosyntesens lysafhængighed

Den lysmættede fotosyntese, P_{max}, er direkte afhængig af den modtagne lysintensitet. Figur 7 viser en kurve over forholdet mellem planteplankton primærproduktion og lysintensitet. P_{max} angiver den lysmættede fotosyntese, I_k er den lysstyrke, hvor den lysmættede fotosyntese indtræder, I_i er den lysstyrke, hvor der indtræder lyshæmning af fotosyntesen. Skæringspunktet mellem P_{max} og I_k er det punkt, hvor den lysafhængige fotosyntese svinger fra lysbegrænsning til et lysmættet, temperaturfølsomt plateau.

Fotosyntese under varierende lysforhold

Planteplanktonceller, der udfører fotosyntese under naturlige forhold, gennemgår et lignende skifte i lyseksponering som vist i figur 7, når de føres passivt gennem lysgradienten i den fotiske zone. De udsættes ved nedadgående transport for meget stærkt lys (lyshæmning), lysmætning og svagt lys (lysbegrænsning) og ved opadgående transport for de samme faktorer i modsat rækkefølge. Det er hurtige skift fra fuldt sollys (I>800-1600 μmol fotoner m^{-2} s^{-1}) [1] til næsten totalt mørke. Forholdet mellem fotisk zone Z_f og blandingsdybde Z_b (se afsnit 3.3) afgør, hvor store svingninger, planktonalgerne udsættes for. Ved $Z_b < Z_f$ vil de daglige svingninger i lyseksponering være begrænsede; men hvor $Z_f > Z_b$ er det en stor fordel for planktonalgerne, hvis de selv kan regulere deres position i vandsøjlen (Reynolds 1984b).



Figur 7. Forhold mellem primærproduktion (P) og lysintensitet (I). P_{max} = lysmættet fotosyntese; I_k = den lysstyrke, hvor den lysmættede fotosyntese indtræder; I_i = den lysstyrke, hvor der er indtræder lyshæmning (fra Reynolds 1984b).

Forskellige former for lystilpasning

Planktonalger må, ligesom alle andre planter, tilpasse sig de lysforhold, de lever under. Der findes forskellige strategier hertil af både fysiologisk og morfologisk karakter: Regulering af cellernes klorofylindhold og accessoriske pigmenter, regulering af cellestørrelse, selvbevægelighed (Talling 1971, Richardson et al. 1983, Reynolds 1988a, Happey-Wood 1988b, m.fl.).

Skyggetilpasning

Mange skyggetilpassede former har et højt klorofylindhold, en lav lystærskel for vækst, og hæmmes ved høje lysintensiteter. Denne strategi findes hos de fleste furealger, med undtagelse af visse marine arter, bl.a. *Alexandrium polyedra* og *A. tamarense* (Richardson et al. 1983), (se afsnit om tilpasning til stærkt lys, s. 22). Den er påvist hos følgende marine arter: *Amphidinium carterae* (Samuelsson & Richardson 1982, Richardson et al. 1983); *Scrippsiella sweeneyae* (Taylor 1985); *Ditylum brightwellii* (Perry et al. 1981, Richardson et al. 1983); og hos følgende ferskvandsarter: *Peridinium cinctum* (Prezelin & Sweeney 1979, Richardson et al. 1983); *Cryptomonas* (Reynolds 1988a, Rott 1988), *Asterionella formosa* (Reynold 1988a) og *Aulacoseira (Melosira) italica* (Gibson & Foy 1988), *Limnothrix (Oscillatoria) redekei* (Gibson 1987) samt gulalger (Sandgren 1988); m.fl.

[1] 1 μmol fotoner = 1 μ Einstein = 1 μE

Kromkamp et al. 1988 giver følgende forklaring på skyggetilpasning hos ferskvandsblågrønalgen *Planktothrix (Oscillatoria) agardhii*: *P. agardhii* har et væsentlig lavere luftvakuolevolumen end ferskvandsblågrønalgen *Microcystis aeruginosa*, og har derfor også et mindre energiforbrug til syntese af luftvakuoleprotein. Den kan i stedet bruge sin energi til vækst ved lave lysintensiteter. Gibson & Foy 1988 har vist, at *Aulacoseira italica* og *Planktothrix (Oscillatoria) agardhii* har samme vækshastighed ved meget lave lysintensiteter, men at *Aulacoseira italica* vokser betydeligt langsommere end *Planktothrix agardhii* ved øget lysintensitet.

Tilpasning til vekslende lys og skygge

Former med tilpasning til vekslende lys og skygge har en lav lystærskel for vækst, men kan ændre klorofylindhold, cellestørrelse og energilager efter lysforholdene. I den periode, planktonalgerne befinder sig i lys, fylder de hurtigt deres kulhydratlager, der udnyttes i den efterfølgende mørke periode (Gibson & Foy 1988). Den hurtige lysabsorbtion i de korte perioder, algerne befinder sig i lys, fremmes af lange tynde former, gerne med udvækster, der giver den største eksponeringsflade for lys (Raven 1982). Disse former hæmmes ved længerevarende høje lysintensiteter, fordi de opsamler mere kulhydrat, end de kan nå at omsætte (Reynolds 1984b). *Phaeodactylum tricornutum* er et eksempel på en marin kiselalge, der kan vokse ved alle lysintensiteter. P_{max} er lavere ved lave lysintensiteter end ved høje, men delingshastigheden i eksponentialfasen er større ved lave lysintensiteter end ved høje (Beardall & Morris 1976, Richardson et al. 1983).

Alle planteplanktonarter kan ændre klorofylindhold i cellerne. Nogle er dog særligt effektive til det, bl.a. de marine arter *Dunaliella tertiolecta* (Beardall 1976, Falkowski & Owens 1980); *Chaetoceros gracilis* (Perry et al. 1981); *Glenodinium sp.* (Prézelin 1976); *Gonyaulax polyedra* (Prézelin & Sweeney 1978). Ferskvandsarter, der er effektive til at ændre klorofylindhold i cellerne er bl.a. *Aulacoseira italica* (Gibson & Foy 1988); *Limnothrix redekei* (Gibson & Foy 1988); *Scenedesmus spp.* (Reynolds 1984b, Fleischacker & Senger 1978, Richardson et al. 1983); *Staurastrum pingue* (Reynolds 1984b). Den marine kiselalge *Skeletonema costatum* er i stand til at ændre cellestørrelse som tilpasning til ændrede lysforhold. Cellerne bliver mindre ved lave lysintensiteter (Falkowsky & Owens 1980, Richardson et al. 1983).

Tilpasning til stærkt lys

Arter med tilpasning til stærkt lys hæmmes ved lave lysintensiteter. Marine arter med denne strategi er bl.a. *Gymnodinium sanguineum*, en art af *Gyrodinium* en art af *Prorocentrum, Amphidinium klebsii* (Taylor & Pollingher 1987). Ferskvandsarter med denne strategi er bl.a. små encellede blågrønalger samt grønalger, bl.a. *Monoraphidinium, Ankyra, Coelastrum, Oocystis, Volvox* (Reynolds 1983, 1984b, 1988b, Happey-Wood 1988a).

Selvbevægelighed

I stillestående vand har selvbevægelige arter en konkurrencefordel fremfor ubevægelige arter, idet de kan stille sig i vandsøjlen, hvor lys- og næringsforhold er optimale. Ofte er det ikke samme sted, der opfylder disse krav, og derfor har mange selvbevægelige organismer en døgnrytme med vertikalbevægelser. Selvbevægelige arter er flagellater, fotosyntetiske ciliater og blågrønalger (se afsnit 5.4-5.5).

Lyshæmning

Risiko for lyshæmning af planktonalger med for stærkt lys er afhængig af lysindstråling og lysnedtrængning i vandet. Lyshæmning er ofte begrænset til den øverste meter af vandsøjlen. Så længe der foregår vindopblanding af vandsøjlen, vil alger, der cirkuleres med rundt, sjældent befinde sig i den øverste meter ret længe ad gangen. Der er derfor kun ringe risiko for, at de skal blive lyshæmmede (Harris & Piccinin 1977, Harris & Lott 1973). Men når vindopblandingen aftager og vandet bliver stillestående, hænder det, at planktonalger "strander" i overfladen. Det samme sker i situationer med vindsammenstuvning og anden form for opkoncentrering i overfladen (se afsnit 3.2). Der udvikles da hurtigt symptomer på lyshæmning: Sammentrækning af kloroplaster, ødelæggelse af det fotosyntetiske apparat og til sidst celleopløsning. Synkehastigheden hos kiselalger øges stærkt under sådanne forhold, cellerne hos små flagellater som gulalger går i stykker, blågrønalger mister evnen til at regulere deres vertikalposition; men f.eks. furealger (*Gymnodinium sanguineum, Prorocentrum sp.* o.a), der er tilpasset stærkt lys, vil næppe blive skadede, hvis situationen ikke varer for længe.

Beskyttelse mod lyshæmning

Der er stor artsspecifik forskel på følsomhed overfor lyshæmning fra for stærkt lys og på, hvor let planktonalger er i stand til at komme sig efter at have været udsat for den (Harris 1973, Harris & Piccinin 1977, Harris 1978). Lyshæmning indtræder langsommere hos lystilpassede grønalger og furealger end hos skyggetilpassede arter af f.eks. furealger. Hos store sommerformer med lav fotosyntetisk effektivitet sker lyshæmningen langsommere end hos skyggetilpassede trådformede kiselalger og blågrønalger. Blågrønalger har en særlig form for beskyttelse mod lyshæmning, idet de mister deres opdrift efter nogen tids ophold i lys. Det sker ved to forskellige mekanismer. *Limnothrix redekei* opsamler kulhydrat og får derved en højere massefylde (Gibson & Foy 1988, Walsby 1988), *Microcystis* ligeledes (Kromkamp & Mur 1984, Thomas & Walsby 1985, Walsby 1988). *Anabaena* regulerer sin massefylde ved hjælp af luftvakuoler, der klapper sammen i lys på grund af øget turgortryk og fyldes i mørke (Oliver & Walsby 1984, Walsby 1988), (se afsnit 5.4).

Nedsat lysabsorbtion ved næringsbegrænsning

En anden form for beskyttelse mod lyshæmning fra stærkt lys findes hos mange blågrønalger og andre alger, der nedsætter deres lysabsorberingskapacitet under næringsbegrænsede vækstforhold (Rhee 1982, Kromkamp et al. 1989).

4.2 Klorofylkoncentration

Klorofyl *a* er det mest udbredte fotosyntetiske pigment blandt autotrofe planktonalger (se bilag 1). Det benyttes i planktonundersøgelser dels som et udtryk for planteplanktonbiomasse, dels til både at beregne kulstofbiomasse og produktivitet (primærproduktion/klorofyl *a* biomasse, P/B). Klorofyl *a* indhold i planteplankton er afhængig af flere faktorer: Planktonalgernes taksonomiske tilhørsforhold, lysforhold (årstid) og næringsstatus.

I tabel 1 ses en række direkte målinger af klorofyl *a* i procent af askefri tørvægt og af klorofyl *a* som andel af volumenbiomassen ($\mu g\ mm^{-3}$) (Reynolds 1984a). Der er en variation mellem arterne fra 0.68-4.02% klorofyl *a* og fra 1.5-19.7 μg klorofyl *a* mm^{-3} volumenbiomasse. Klorofyl *a* indholdet er generelt højest hos grønalger og relativt lavt hos blågrønalger og furealger.

Blandt kiselalger er variationen stor, fra 1.5 μg klorofyl *a* mm^{-3} hos en lille, centrisk art, *Stephanodiscus hantzschii* til 14.6 $\mu g\ mm^{-3}$ hos en stor, centrisk art, *Stephanodiscus rotula*. Hos *Stephanodiscus rotula* ses forskelligt klorofylindhold, der givetvis afspejler tilpasning til vekslende lysforhold: 6.9-14.6 $\mu g\ mm^{-3}$. Desmidiaceen *Staurastrum pingue* har et væsentligt lavere klorofylindhold end grønalgerne.

Figur 8 viser sammenhæng mellem volumen- og klorofyl *a* biomasse i et større dansk materiale domineret af henholdsvis grønalger, kiselalger og blågrånalger >80%. Dette materiale viser ligeledes, at klorofyl *a* koncentrationen er højest ved grønalgedominans, middel ved kiselalgedominans og lavest ved blågrønalgedominans. På figuren er indtegnet regressionslinier. Regressionerne er vist i tabel 2.

Klorofyl a indhold: årstidsvariation

Klorofyl *a* indholdet i planteplankton er generelt højest forår og efterår og lavest i sommerperioden, hvor lysintensiteten er højest (figur 9). Klorofyl *a* indholdet kan være mange gange højere vinter og forår end om sommeren (White et al. 1988, Olrik & Schmidt 1990, m.fl.).

Klorofyl a indhold: variation i forhold til næringsstatus

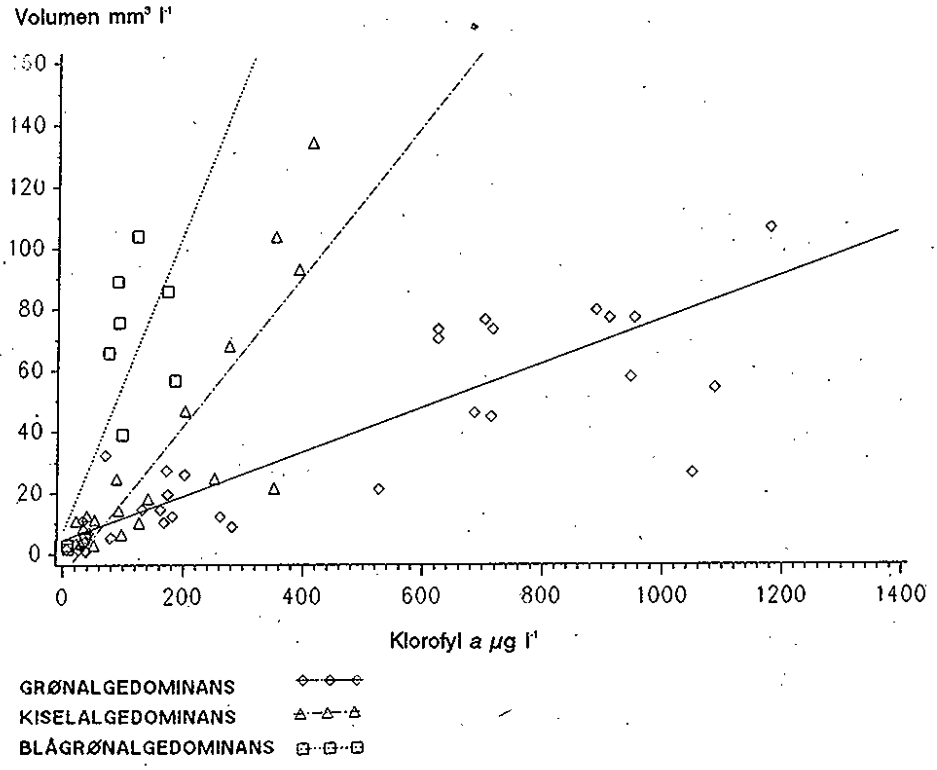
Klorofyl *a* indhold i relation til både partikulært C, partikulært N og partikulært P er det samme i næringsfattige og svagt næringsberigede søer, mens disse forhold er ca. dobbelt så høje i næringsrige søer (White et al. 1988). Denne tilpasning kan skyldes dårligere lysforhold i næringsrige søer end i næringsfattige. De dårlige lysforhold i næringsrige søer skyldes dels selvskygning fra planteplankton, dels (ofte) højt indhold af resuspenderet materiale og dels, at næringsrigt vand har en større lysabsorbtion end næringsfattigt vand (White et al. 1988).

Tabel 1. Gennemsnitligt klorofyl a *indhold i planteplankton som % af tørvægt og som klorofyl a pr. volumenenhed (µg mm^{-3}). Efter Reynolds 1984a.*

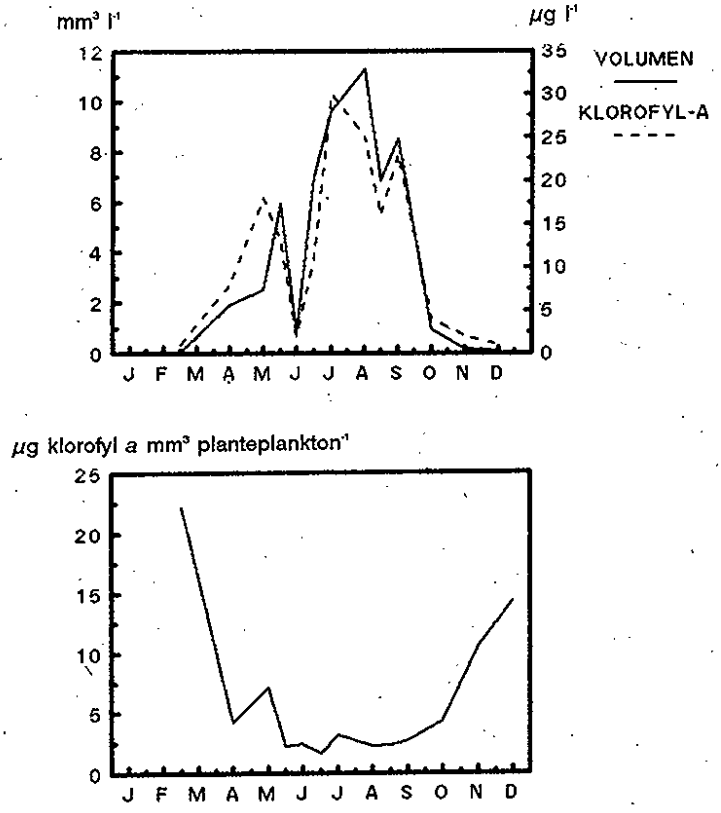
Klorofyl-a indhold i planteplankton	Klorofyl-a % af tørvægt	Klorofyl-a µg mm-3
NOSTOCOPHYCEAE - BLÅGRØNALGER		
Anabaena circinalis	1.60	7.3
Aphanizomenon flos-aquae	1.02	4.9
Oscillatoria agardhii v. isothrix	0.84	5.2
Microcystis aeruginosa	1.12	4.9
CRYPTOPHYCEAE - REKYLALGER		
Cryptomonas ovata	1.58	12.2
DINOPHYCEAE - FUREALGER		
Ceratium hirundinella	1.26	5.4
DIATOMOPHYCEAE - KISELALGER		
Asterionella formosa	0.68	3.1
Fragilaria crotonensis	0.74	-
Aulacoseira granulata (=Melosira g.)	0.87	5.3
Stephanodiscus rotula	4.02	14.6
	1.48	6.9
	-	9.3
Stephanodiscus hantzschii	1.55	1.5
CHLOROPHYCEAE - GRØNALGER		
Eudorina cf. elegans	2.01	17.2
Volvox aureus	1.11	18.3
Ankyra judayi	-	18.8
Closterium aciculare	-	19.7
CHAROPHYCEAE		
Staurastrum pingue	-	6.0

Tabel 2. Regressioner mellem volumenbiomasse og klorofyl a *koncentration ved >80% dominans af henholdsvis grønalger, kiselalger og blågrønalger. (Jensen upublic.).*

	n	r2	p
Grønalgedominans Volumen = 4.586 + 0.07232 klorofyl-a	40	0.7775	<0.0001
Kiselalgedominans Volumen = 6.64 + 0.2447 klorofyl-a	21	0.756	<0.0001
Blågrønalgedominans Volumen = 7.835 + 0.4910 klorofyl-a	11	0.5527	<0.0087



Figur 8. Planteplanktonvolumen ($mm^3\ l^{-1}$) i relation til klorofyl a koncentration ($\mu g\ l^{-1}$) ved dominans af henholdsvis grønalger, kiselalger og blågrønalger (Jensen, upublic.).



Figur 9. Farum Sø 1988. Øverst: planteplanktonbiomasse, $mm^3\ l^{-1}$ og $\mu g\ l^{-1}$. Nederst: Forhold mellem klorofyl a og volumen $\mu g\ mm^{-3}$.

4.3 Væksthastighed

Definitioner

Biomasseforøgelse: Vækst minus tab

Der er megen forvirring i begreberne omkring *vækst* og *biomasseforøgelse*. Det vil derfor være nyttigt at definere dem her. Antal celler i en population *øges* gennem en serie *delinger*. Hver *fordobling* af celletallet sker over ens tidsintervaller, så forøgelsen i celletallet er *eksponentielt*. Hver *generation* af celler opnår omtrent samme dimensioner, som modercellen. Forøgelsen i det totale cellevolumen af populationen som helhed forbliver proportional med forøgelse i celleantal. Hvis der ingen tabsprocesser fandtes, ville *vækst* og *observeret biomasseforøgelse* være ækvivalente; men i en naturlig population vil *nettoforøgelsen* i *celletal* og *volumenbiomasse* ofte være lavere end *den aktuelle vækst*, fordi der sker et stadigt *tab af celler* med udvaskning, sedimentation, fysiologisk død eller dyreplanktongræsning (se afsnit 5). Både *bruttovækst* og *nettovækst* pr. tidsenhed er ikke-lineære funktioner. Det er derfor bekvemt at udtrykke dem som relative eller specifikke rater i forhold til den eksisterende population på et givet tidspunkt, t_o (Reynolds 1984a):

Til tiden t efter tidsintervaller δt vil populationsbiomassen N være øget med en faktor, x fra N_{t0} til N_{t1}:

$$N_{t1} = xN_{t0}$$

hvor N er biomassen i form af f.eks. cellekoncentration, total volumen, tørvægt, kulstof eller klorofyl-indhold af pågældende art og x er konstant, så længe populationen forøges med en konstant eksponentiel hastighed.

Anvendte enheder fra vækstrate

Da vækstraten er eksponentiel, udtrykkes den som en logaritme, enten den naturlige logaritme (k'), 10-tals logaritmen (k'_{10}) eller 2-tals logaritmen (k'_2), som alle er ækvivalente med antal delinger pr. tidsenhed (Reynolds 1984a):

$$x = e' \text{ (se fodnote } ^{1)})$$

Bruttovækstrate = specifik vækstrate

k' (hos Reynolds 1984a) og μ (hos Monod (1950) og Sommer (1988, 1990)) er den eksponentielle bruttovækst pr. tidsenhed (h^{-1}, d^{-1}) identisk med den reproduktive hastighed eller specifikke vækstrate.

$$k' = \mu = [\ln(N_{t1}/N_{t0})]/t_1\text{-}t_0] \text{ (se fodnote } ^{2)})$$

Nettovækstrate

Nettovækstrate (= tilsyneladende væksthastighed) er bruttovækstrate minus tabsrate. Den symboliseres med k_N hos Reynolds 1984a og k hos Sommer 1988, 1989b.

Reynolds (1984a):

$$dN/dt \times 1/N = k_N$$

$k_N = k' - k_L$, hvor k' = reproduktiv rate og k_L = tabsrate

Monod (1950) og Sommer (1988, 1990):

$$dN/dt \times 1/N = k$$

$k = \mu - \lambda$, hvor μ er reproduktiv rate og λ = tabsrate

Generationstid: Fordoblingstid

Generationstiden t_G er den tid, det tager for en population at fordoble sig. Den udledes af

$$t_G = \ln 2/k' \sim 0.693/k' \text{ (se fodnote } ^{3)})$$

1) $e^{k'} = 10^{k'_{10}} = 2^{k'_2}$

2) $k' = \mu \sim 2.30\, k'_{10} \sim 0.693\, k'_2$

3) $t_G = \ln 2/k' \doteq \log_{10} 2/k'_{10} = 0.301/k'_{10} = \log_2 2/k'_2 = 1/k'_2$

Publicerede vækstrater

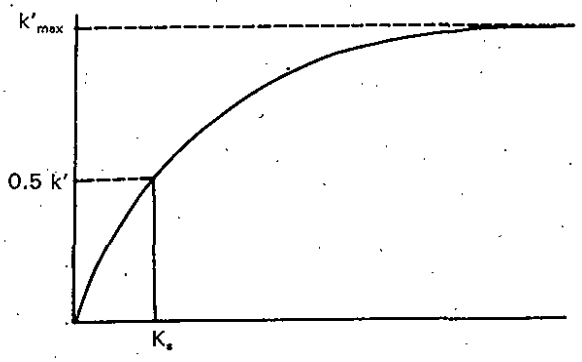
Publicerede resultater over vækstrater opgives enten som naturlig logaritme, 10-tals logaritme eller 2-tals logaritme. I tabel 3 er de opgivet som k' (naturlig logaritme), i tabel 4 er de oprindelige tal omregnet fra $k'\log_2$ til k'ln (Reynolds 1984a, Furnas 1990a). Gibson 1985, 1987 og Gibson & Foy 1983 og 1988 benytter tilvæksten i μm dg^{-1} som et mål for væksthastighed hos trådformede blågrønalger og kiselalger. Det er der intet forkert i; men disse vækstrater kan ikke sammenlignes med vækstrater for andre typer af planteplankton.

Monods vækstmodel

Monods ligning (Monod 1950, Sommer 1989b) beskriver den individuelle vækstrates afhængighed af den eksterne koncentration af et begrænsende næringsstof (S):

$$\mu = \mu_{max} \cdot S/(S + k_s)$$

hvor μ = k' (brutto)vækstrate, $\mu_{max} = k'_{max}$ = vækstrate ved optimale næringskoncentration, S = koncentration af begrænsende næringsstof, K_s = halvmætningskonstanten = den koncentration, hvor den halve vækstrate opnås i forhold til mættede forhold (figur 10)



Figur 10. Monods vækstkurve. k'_{max} (sensu Reynolds) = μ_{max} (sensu Monod og Sommer). K_s = halvmætningskonstanten. (Fra Reynolds 1982).

Halvmætningskonstanten K_s

Halvmætningskonstanten for P varierer mellem 0.003 μM (*Synedra*) og 1.9 μM (*Volvox*) (Sommer 1989b). Ved kiselbegrænsning findes ofte tærskelværdier (Paasche 1980).

Monods vækstmodel er forholdsvis let at bruge ved feltøkologiske studier, fordi den sammenkæder en omgivelsesvariabel (S) direkte med en reaktion på populationsniveau.

Eksempler på vækst-hastigheder

Den maksimale vækstrate (brutto-vækstrate) i ferskvand varierer mellem 0.21 delinger dg^{-1} (store furealger) og 2.8-2.9 delinger dg^{-1} (små volvocale og chlorococcale grønalger) (tabel 3). Den maksimale vækstrate i saltvand varierer mellem 0.1 delinger dg^{-1} (store furealger) og 5.7 delinger dg^{-1} (centriske trådformede kiselalger) (tabel 4).

Vækststrategi

I tilfælde af rigelige næringsressourcer og/eller hurtig hydraulisk udvaskning er en hurtig væksthastighed en væsentlig egenskab i konkurrence med andre planteplanktonarter. Denne strategi kaldes vækststrategi (se afsnit 6.1-6.3).

Tabel 3. Maksimal eksponential (brutto-)vækstrate (k' i ln enheder dg^{-1} hos diverse arter af ferskvandsplanteplankton i laboratoriekulturer ved de angivne temperaturer og kontinuær belysning (med mindre andet er opgivet). (Fra Reynolds 1984a).

Væksthastigheder for ferskvandsplanteplankton Art	Temperatur °C	Belysning	k' ln enh. dg^{-1}	Bemærkninger / Referencer
NOSTOCOPHYCEAE – BLÅGRØNALGER				
Microcystis aeruginosa	23	?	1,11	encellet kultur
Microcystis aeruginosa	23	mættet	0,48	kolonikultur: Reynolds et al. 1981
Synechococcus sp.				
(=Anacystis nidulans)	25	mættet	2,01	Reynolds 1984a
	41	mættet	7,97	Reynolds 1984a
Anabaena cylindrica	25	mættet	1,56	Fogg 1949
Anabaena flos–aquae	20	mættet	0,78	Foy et al. 1976
Anabaena flos–aquae	20	mættet, 6L:18M	0,35	Foy et al. 1976
Aphanizomenon flos–aquae	20	mættet	0,98	Foy et al. 1976
Aphanizomenon flos–aquae	20	mættet, 6L:18M	0,27	Foy et al. 1976
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	20	mættet	0,86	van Liere et al. 1975
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	20	mættet	0,82	Foy et al. 1976
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	20	mættet	0,5	Ahlgren 1977
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	20	mættet, 6L:18M	0,31	Foy et al. 1976
Limnothrix redekei (= Oscillatoria r.)	20	mættet	1,39	Meffert 1971
Limnothrix redekei (= Oscillatoria r.)	20	mættet	1,1	Foy et al. 1976
Limnothrix redekei (= Oscillatoria r.)	20	mættet, 6L:18M	0,3	Foy et al. 1976
Planktothrix rubescens (= Oscillatoria r.)	20	mættet	0,4	Meffert 1971
CRYPTOPHYCEAE – REKYLALGER				
Cryptomonas ovata	23	mættet, 15L:9M	0,81	Cloern 1977
Cryptomonas erosa	23,5	mættet	0,83	Morgan & Kalff 1979
DINOPHYCEAE–FUREALGER				
Ceratium hirundinella	21	mættet, 18L:6M	0,26	Bruno & McLaughlin 1977
Ceratium hirundinella	20	mættet, konstant	0,21	Jaworski & Reynolds (upublic.)
Ceratium hirundinella	?	?	0.27–0.12	Sommer et al. 1984
Ceratium hirundinella	?	?	0.097–0.016	Heller 1977 Heaney & Talling 1980a Frempong 1982 Heaney et al. 1983
Ceratium spp.	?	?	0.24–0.13	Pollingher & Hickel (upublic.)
Peridinium cinctum	?	?	0.22–0.02	Pollingher (upublic.)
Peridiniopsis borgei	?	?	0.21–0.02	Pollingher (upublic.)
Peridinium elpatiewsky	?	?	0.25–0.05	Pollingher (upublic.)
DIATOMOPHYCEAE–KISELALGER				
Cyclotella meneghiniana	?	mættet, 14L:10M	0,85	Tilman & Kilham 1976
Stephanodiscus hantzschii	20	mættet	1,18	
Asterionella formosa	20	mættet	1,74	Lund 1949
Asterionella formosa	?	mættet, 14L:10M	0,62	Tilman & Kilham 1976
Fragilaria crotonensis	20	mættet	1,37	Jaworski (upublic.)
Fragilaria crotonensis	?	?	1,3	Reynolds 1983
Tabellaria flocculosa var. asterionelloides	20	mættet	0,76	Jaworski & Reynolds (upublic.)
TRIBOPHYCEAE–GULGRØNALGER				
Monodus subterraneus	25	mættet	0,64	Reynolds 1984a
Tribonema aeguale	25	mættet	0,49	Reynolds 1984a
EUGLENOPHYCEAE – ØJEALGER				
Euglena gracilis	25	mættet	1,52	Reynolds 1984a
CHLOROPHYCEAE – GRØNALGER				
Volvocales:				
Chlamydomonas spp.	25	mættet	2.29–2.91	Reynolds 1984a
Eudorina unicocca	23	mættet, 12L:12M	0,62	Rodgers & Reynolds (upublic.)
Chlorococcales:				
Ankistrodesmus braunii	25	mættet	1,59	Reynolds 1984a
Chlorella pyrenoidosa	25	mættet	2,15	Reynolds 1984a
Chorella vulgaris	25	?	2,01	Reynolds 1984a
Scenedesmus obliquus	25	mættet	1,52	Reynolds 1984a
Scenedesmus quadricauda	25	?	2,04	Reynolds 1984a

Tabel 4. In situ *vækstrate (delinger dg^{-1}) i ln enheder dg^{-1}, maksimum og gennemsnit (nær overfladen) for marine planteplanktonarter. Til sammenligning maksimum væksthastighed i kultur. GBR = Great Barrier Reef. (Fra Furnas 1990a).*

Væksthastigheder for marine planteplanktonarter		k'	k'	k'	In situ	Kultur
		ln enh.	in situ	kultur	reference	reference
Art	Lokalitet	dg−1	gsn.	max.		
DIATOMOPHYCEAE – KISELALGER						
Biddulphiales – centriske kiselalger:						
Bacteriastrum spp.	GBR	1,9	1,5	2,5	Furnas 1990b	Brand and Guillard (1981)
	Florida slope	3,0			Vargo 1984	
B. varians	Japan upwelling	1,2			Furuya et al. 1986	
Cerataulina pelagica	Narragansett Bay	1,8	1,3		Furnas 1982	
	GBR	0,8	0,4		Furnas 1990b	
	Japan upwelling	2,1			Furuya et al. 1986	
Chaetoceros affine	Japan upwelling	0,9			Furuya et al. 1986	
C. compressum	Tampa Bay	0,8			Vargo 1984	
C. crinitum	Japan upwelling	1,4			Furuya et al. 1986	
C. curvisetum	GBR	2,2	0,9	1,3	Furnas 1990b	Furnas (1978)
	Japan upwelling	2,4			Furuya et al. 1986	
C. laciniosum		2,3			Furuya et al. 1986	
C. lauderi	Japan upwelling	1,4			Furuya et al. 1986	
C. lorenzianum	Florida slope	0,1			Vargo 1984	
C. peruvianum	GBR	0,8	0,5		Furnas 1990b	
C. pseudocrinitum	Japan upwelling	1,2			Furuya et al. 1986	
C. subtilis	Narragansett Bay	2,0	0,3		Furnas 1982	
Corethron criophilum	McMurdo Sound	0,3			Rivkin 1986	
Coscinodiscus furcatus	McMurdo Sound	0,2			Rivkin 1986	
C. sp.	Chesapeake Bay	0,2			Rivkin 1986	
Detonula confervacea	Narragansett Bay	1,5		0,7	Hitchcock 1980	Smayda (1969)
D. pumilla	GBR	1,4	0,6		Furnas 1990b	
Ditylum brightwelli	Baja California	1,5			Smayda 1975	Paasche (1968)
	Chesapeake Bay	0,6		1,0	Rivkin 1986	Baars (1981)
Eucampia sp.	Japan coastal	1,1			Ishizaka et al. 1986	
Hemialus hauckii	Florida slope	3,0		0,9	Vargo 1984	Eppley et al. (1971)
H. spp.	GBR	1,4	0,6	2,8	Furnas 1990b	Brand and Guillard (1981)
Leptocylindrus danicus	Narragansett Bay	2,3	1,1	1,9	Furnas 1982	Verity (1982)
	GBR	2,2	1,0	3,5	Furnas 1990b	Thomas and Dodson (1975)
	Japan coastal	1,9			Ishizuka et al. 1986	
	Japan upwelling	1,5			Furuya et al. 1986	
L. minimus	Narragansett Bay	3,0	1,0		Furnas 1982	
	Tampa Bay	0,7			Vargo 1984	
Rhizosolenia alata	GBR	1,0	0,1	0,7	Furnas 1990b	Schone (1982)
	Florida shelf	2,8		0,7	Vargo 1984	Baars (1981)
f. gracillissima	Florida shelf	3,0			Vargo 1984	
R. delicatula	GBR	1,9	0,7		Furnas 1990b	
	Narragansett Bay	1,5			Furnas 1990a	
R. fragilissima	Narragansett Bay	2,4	0,8	0,8	Furnas 1982	Ignatiades and Smayda (1970)
	GBR	1,6	0,3		Furnas 1990	
	Florida shelf	1,0			Vargo 1984	
	Japan upwelling	1,0			Furuya et al. 1986	
R. robusta	Florida shelf	1,0		0,6	Vargo 1984	Baars (1981)
R. setigera	GBR	1,6	0,3	0,8	Furnas 1990b	Baars (1983)
	Florida shelf	0,8		0,6	Vargo 1984	Barrs (1981)
R. stolterfothii	GBR	1,2	0,3		Furnas 1990b	
	Florida shelf	0,8			Vargo 1984	
	Japan upwelling	0,5			Furuya et al. 1986	
R. styliformis	GBR	1,5	0,1		Furnas 1990b	
	Mid–Atlantic Bight	0,6			Rivkin 1986	
Skeletonema costatum	Narragansett Bay	4,0	1,4	3,0	Furnas 1982	Curl & McLeod 1961
	Narragansett Bay	2,4		2,8	Vargo 1979	Langdon (1988)
	GBR	2,2	0,5		Furnas 1990b	
	Tampa Bay	1,0			Vargo 1984	
	Narragansett Bay	1,4			Sakshaug 1977	
	Narragansett Bay	2,1			Hitchcock 1980	
	Trondhiemsfjord	1,0			Hegseth and Sakshaug 1983	
Thalassiosira rotula	Narragansett Bay	1,4		1,9	Furnas 1990a	Kraweic (1982)
T. decipiens	Mid–Atlantic Bight	0,3		1,0	Rivkin 1986	Baars (1981)
T. pseudonana	Trondhiemsfjord	0,9		3,0	Hegseth and Sakshaug 1983	Goldman and McCarthy (1978)
T. gravida	Trondhiemsfjord	0,9		3,0	Hegseth and Sakshaug 1983	

Tabel 4, forts.

Væksthastigheder for marine planteplanktonarter Art	Lokalitet	k' in enh. dg−1	k' in situ gsn.	k' kultur max.	In situ reference	Kultur reference
DIATOMOPHYCEAE – KISELALGER						
Bacillariales – pennate kiselalger:						
Asterionella glacialis	Narragansett Bay	2,4	0,9	2,0	Furnas 1982	Smayda (in Furnas 1990a)
	Japan coastal	2,1		3,5	Ishizuka et al. 1986	Brand and Guillard (1981)
	Narragansett Bay	1,4			Sakshaug 1977	
Licmophora spp.	GBR	1,3			Furnas 1990b	
Nitzschia closterium	Narragansett Bay	2,1	1,0	2,3	Furnas 1982b	Williams (1964)
'medium'	GBR	3,3	1,5	0,9	Furnas 1990b	Glover et al. (1987)
	Tampa Bay	1,9			Vargo 1984	
	Japan upwelling	2,2			Furuya et al. 1986	
	Ross Sea	0,6	0,3		Wilson et al. 1986	
'large'	GBR	3,1	0,9		Furnas 1990b	
N. curta	Ross Sea	0,3	0,2		Wilson et al. 1986	
N. linearis	GBR	2,6	1,2		Furnas 1990b	
N. delicatissimum	N. Atlantic	1,7			Furnas (unpublished)	
N. longissima	Florida shelf	1,0			Vargo 1984	
N. pseudodelicatissimum	Japan upwelling	1,7			Furuya et al. 1986	
N. pungens	Narragansett Bay	1,5	0,6		Furnas 1982	
	Florida shelf	2,0			Vargo 1984	
	Japan upwelling	2,4			Furuya et al. 1986	
	Tampa Bay	1,3			Vargo 1984	
N. fraudulenta	GBR	1,3	0,5		Furnas 1990b	
Nitzschia spp.	Japan coastal	0,6			Ishizuka et al. 1986	
Striatella unipunctata	Florida shelf	1,2			Vargo 1984	
Thalassiosira nitzschioides	Narragansett Bay	2,0	0,9		Furnas 1982b	
T. frauenfeldii	GBR	2,1	1,0		Furnas 1990b	
Thalassiothrix spp.	GBR	1,5	0,6		Furnas 1990b	
DINOPHYCEAE – FUREALGER						
Amphidinium carterae	Narragansett Bay	1,0		1,9	Furnas 1990a	Parsons et al. (1961)
				1,5	Furnas 1990a	Karentz (1983)
Ceratium arietinum	North Pacific		0,09		Weiler 1980	
C. candelabrum	North Pacific		0,09		Weiler 1980	
C. contrarium	North Pacific		0,15		Weiler 1980	
C. declinatum	North Pacific		0,12		Weiler 1980	
C. horridum	North Pacific		0,08		Weiler 1980	
C. marcoceros	North Pacific		0,08		Weiler 1980	
C. massiliense	North Pacific		0,15		Weiler 1980	
C. pulchellum	North Pacific		0,19		Weiler 1980	
C. symmetricum	North Pacific		0,14		Weiler 1980	
Gyrodinium dominans	Chesapeake Bay	1,1			Owens et al. 1977	
Gymnodium simplex	Chesapeake Bay	1,2			Owens et al. 1977	
G. sp.	Japan Coastal	0,7			Iizuka 1979	
Katodinium rotundatum	Chesapeake Bay	1,0		1,5	Owens et al. 1977	Throndsen (1976)
Peridinium quinquicorne	Tampa Bay	1,1			Vargo 1984	
Pyrocystis fusiformis	North Atlantic	0,1		0,2		Swift et al. (1976)
	North Atlantic	0,0				Rivkin et al. (1984)
P. noctiluca	North Atlantic	0,1		0,1		Swift et al. (1976)
	North Atlantic	0,1				Rivkin et al. (1984)
Prorocentrum triestinum	Narragansett Bay	1,0	0,1	0,5	Furnas 1982	Fukazawa et al. (1980)
P. micans				0,8		Brand and Guillard (1981)
P. minimum	Narragansett Bay	1,4	0,2		Furnas 1982	
P. mariae lebouriae	Chesapeake Bay	0,6			Owens et al. 1977	
P. minimum	Tampa Bay	0,6			Vargo 1984	

Tabel 4, forts.

Væksthastigheder for marine planteplanktonarter Art	Lokalitet	k' in enh. dg−1	k' in situ gsn.	k' kultur max.	In situ reference	Kultur reference
MIKROFLAGELLATER OG UBEVÆGELIGT ULTRAPLANKTON						
Olisthodiscus luteus	Narragansett Bay	1,4	0,3	1,3	Furnas 1982	Tomas (1979)
Microflagellates large	GBR	1,4	0,1		Furnas 1990b	
Microflagellates small	Narragansett Bay	1,0	0,4		Furnas 1982	
	GBR	1,5	0,5		Furnas 1990b	
	Japan coastal	0,6			Ishizuka et al. 1986	
Dunaliella tertiolecta				1,5		Glover et al. (1987)
D. salina				1,5		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
Platymonas suecica				1,2		Ben−Amotz and Bilboa (1980)
Isochrysis galbana				0,9		Glover et al. (1987)
Imantonia rotunda				1,4		Glover et al. (1987)
Apedinella spinifera	Oslofjord	0,3		1,2		Throndsen (1976)
Pavlova sp.				1,2		Throndsen (1976)
Pseudopedinella pyriforme				1,0		Throndsen (1976)
Eutreptiella gymastica	Oslofjord	0,4		1,6	Throndsen 1976	Throndsen (1976)
	Narragansett Bay	0,9		0,9	Furnas 1990a	Takahashi and Fukazawa (1982)
Cryptomonas sp.				1,0		Throndsen (1976)
Micromonas pusilla	Oslofjord	0,4		3,6		Throndsen (1976)
Ochromonas minima				1,2		Throndsen (1976)
Heteromastix pyriformis	Oslofjord		0,4	1,3		Throndsen (1976)
Prymnesiophyceae	Banda/Arafura Sea	0,8			Gieskes and Kraay 1989	Throndsen (1976)
Pyramimonas amylifera	Narragansett Bay	1,5			Furnas 1990a	Throndsen (1976)
P. disomata				1,1		Throndsen (1976)
Tetraselmis maculata				2,1		Parsons et al. (1961)
Cyclococcolithina leptopora				0,6		Brand and Guillard (1981)
Emeiana huxleyi				1,9		Brand and Guillard (1981)
Gephyrocapsa oceanica				1,7		Glover et al. (1987)
Hymenomonas carterae				1,7		Glover et al. (1987)
Non−motile ultraplankton	Narragansett Bay	0,3	0,3		Furnas 1982	
	GBR	1,1	0,2		Furnas 1990b	
	Kaneohe Bay	0,9		1,4	Landry et al. 1984	Sharp et al. (1980)
Chlorella marina				0,1		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
C. ovalis				0,9		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
C. salina				1,1		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
C. spaerckii (a)				1,5		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
C. spaerckii (b)				1,7		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
C. sp.				1,5		Thinh and Griffiths (1985)
Nannochloris atomus				1,2		Geider and Osborne (1986)
N. atomus				1,7		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
N. oculata				1,7		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
N. sarniensis				1,5		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
Nannochloris sp.				1,5		Ben−Amotz and Gilboa (1980)
N. atomus				0,8		Glover et al. (1987)
Synechococcus sp.	GBR	1,2	0,4	1,5	Furnas 1990b	Brand and Guillard (1981)
	Long Island Sound	1,1			Carpenter and Cambell 1988	
	Kaneohe Bay	2,0		1,9	Landry et. al 1984	Kana and Gilbert (1987)
	N.W. Atlantic	2,0		1,5	Waterbury et al. 1986	Glover et al. (1987)
	Vinyard Sound	1,3		1,5	Waterbury et al. 1986	Armbrust et al. (1989)
	North Atlantic	0,5			Lande et al. 1989	
	Banda/Arafura Sea	0,9			Gieskes and Kraay 1989	
Agmenellum quadruplicatum				2,4		Roberts et al. (1977)
Coccochloris				2,1		Caperon and Meyer (1972)
Nano−epi eukaryoter	GBR	0,9	0,3		Furnas 1990b	
	Kaneohe Bay	0,1			Landry et al. 1984	
	North Atlantic	0,2			Lande et al. 1989	
Pico−epi eukaryoter	GBR	1,4	0,1		Furnas 1990b	
	North Atlantic	1,5			Lande et al. 1984	
CILIATER OG HETEROTROFE FLAGELLATER						
Total ciliater	Narrangansett Bay	0,3	0,1		Furnas 1982	
	GBR	0,8	0,1		Furnas 1990b	
Heterotrofe, flagellater	Kaneohe Bay	0,9			Landry et al. 1984	

4.4 Næringsoptagelse

Der er stor forskel på, hvordan planktonalger optager og bruger næring.

Dugdale 1967 har opstillet en model for næringsoptagelse, der er analog til Monods vækstmodel.

Dugdale's model

$v = v_{max} \cdot S/(S + K_m)$ hvor

v = specifik optagelseshastighed (optagelse pr. celle eller biomasseenhed pr. tidsenhed)

v_{max} = maksimal specifik optagelseshastighed (tabel 5)

K_m = halvmætningskonstanten for optagelse af pågældende næringsstof (den næringsstofkoncentration, hvor optagelse er halvdelen af v_{max})

Maksimal optagelseshastighed

v_{max} kan ændres ved forskellige næringsforhold. Blågrønalgen *Microcystis aeruginosa* kan øge v_{max} med en faktor 500 under P-begrænsende forhold. Ved øget vækshastighed sænkes v_{max} tilsvarende. *Planktothrix agardii* kan gøre noget tilsvarende (Kromkamp et al. 1989).

Affinitetsstrategi

Alger kan være effektive brugere ved lav koncentration af et begrænsende næringsstof. I så fald er både μ_{max}/K_s og v_{max}/K_m høje. Denne strategi kaldes affinitetsstrategi (Sommer 1989b).

Udnyttelseseffektivitet

Der er også forskel på, hvor effektivt forskellige arter udnytter et næringsstof. Udnyttelseseffektiviteten udtrykkes som koncentration af pågældende næringsstof pr. enhed celleprotein.

*Tabel 5. P-optagelse hos forskellige algearter. v_{max} er den maksimale optagelseshastighed pr. tørvægtsenhed og tidsenhed: μmol (mg protein)$^{-1}$ time^{-1}. K_m er halvmætningskonstanten for P-optagelse fra omgivelserne. * P-optagelsen hos* Planktothrix agardhii *er diffusionsbegrænset. Affiniteten (v_{max}/K_m) er beregnet fra den initiale del af V/S kurven. (1) = data fra Kromkamp et al. 1989; (2) = data fra Nyholm 1977.*

Art	V(max) µmol P mg time−1	K(m) µmol P l−1	V(max) / K(m)
BLÅGRØNALGER (1)			
Aphanizomenon flos−aquae	0,20	0,23	0.87
Microcystis aeruginosa	1,40	3,80	0.39
Planktothrix (= Oscillatoria) agardhii	0,88	*	0.38
Anabaena flos−aquae	1,05	1,54	0,68
PROCHLOROPHYCEAE (1)			
Prochlorothrix hollandica	0,67	0,21	3.19
GRØNALGER (2)			
Chlorella pyrenoidosa	0,71	0,68	1.05
Raphidocelis capricornutum (= Selenastrum c.)	0,61	2,58	0.24

4.5 Næringsoplagring

Koncentration af et næringsstof i cellerne (intracellulær koncentration, cellekvote) er af betydning for både væksthastighed (μ) og optagelseshastighed (v).

Droops vækstligning

Droop 1973 har beskrevet væksthastighedens afhængighed af det begrænsende næringsstof i cellerne under "steady-state" forhold:

$$\mu = \mu_{max}^* (1 - q_o/q)$$

hvor μ_{max}^* = er højere end μ_{max} i Monods ligning (s. 27), fordi det er en teoretisk størrelse

q_o = er det laveste næringsstofindhold i cellen, der tillader vækst

q = det faktiske næringsstofindhold i cellen

K_i = hæmningskonstant for næringsstofoptagelse

Hvor meget af et næringsstof, der kan akkumuleres i en celle (S_t), kan beskrives ved følgende ligning (Kromkamp et al. 1989):

$$S_t = (S_0 - S_\infty) \exp(- K_i t) + S_\infty$$

S_t = aktuelle koncentration i cellen

S_0 = koncentration i cellen til tiden 0

S_∞ = hypotetisk koncentration i cellen, hvis den kunne fortsætte optagelse i det uendelige

K_i = hæmningskonstanten for optagelse af næringsstof (tabel 6)

Oplagringsstrategi

Hvis den maksimale optagelseshastighed v_{max} er høj og hæmningskonstanten k_i er lav, vil cellen kunne oplagre et stort overskud af næringsstoffet. Denne strategi kaldes oplagringsstrategi. Jo lavere K_i, jo længere vil næringsoptagelsen kunne fortsætte. Forbigående gode næringsforhold (en "næringspuls") kan udnyttes til at opbygge et internt lager ("luksusoptagelse") af næringsstoffet (høj q). v_{max} vil da være meget større end μ_{max} og K_i vil være lav. Denne oplagringsstrategi kan kun anvendes med held, hvis der ikke går for længe mellem næringspulsene (Sommer 1989b, Kromkamp et al. 1989).

Tabel 6. Hæmningskonstant K_i for P-optagelse hos forskellige blågrønalger. Værdierne hører sammen med de i tabel 5 opgivne. Data fra Kromkamp et al. 1989.

Art	K(i) µmol P l−1
BLÅGRØNALGER	
Aphanizomenon flos−aquae	0,72
Microcystis aeruginosa	0,62
Planktothrix (= Oscillatoria) agardhii	1,14
Synechococcus 6301	2,22
PROCHLOROPHYCEAE	
Prochlorthrix hollandica	0,76

Oplagring af P

Microcystis aeruginosa kan være en vigtig organisme i vand med svingende P-tilførsler, fordi den har en høj v_{max} og relativ lav k_i. Den kan akkumulere ca. 110 μg P mg protein^{-1}, mens *Planktothrix agardhii*, der har en 60% lavere v_{max} og 40% højere k_i, kun er i stand til at akkumulere 30 μg P mg protein^{-1}. *Microcystis*

aeruginosa kan i princippet danne 18 nye celler (4.3 fordoblinger) på sin oplagrede P, mens *Planktothrix agardhii* kun kan danne 3 nye celler (1.6 fordoblinger) på sin internt akkumulerede P. *Microcystis aeruginosa* er derfor en oplagringsspecialist (Kilham & Hecky 1988, Kromkamp et al. 1989). Da den samtidig har et effektivt system til regulering af massefylden, der øges i lys og ved P-mangel og mindskes i mørke og ved P-mætning, er den særlig konkurrencedygtig i næringsrige søer med vertikal adskillelse af den fotiske zone og en dybere zone med rigelig uorganisk næring (Kromkamp et al. 1989).

Oplagring af N

Phaeocystis pouchetii-kolonier oplagrer organisk N i den gelé, der omgiver cellerne (Verity et al. 1988). Det er tænkeligt, at andre kolonidannende former med gelé, f.eks. kolonidannende blågrønalger, gør det samme.

Oplagring af kulhydrat

Kiselalger oplagrer kulhydrat ved N-mangel. Kulhydrat øger massefylden og får algen til at synke, men sikrer samtidig, at der kan foregå vækst i mørke (Gibson & Foy 1988). Det samme gør visse blågrønalger (*Planktothrix agardhii* og *Microcystis sp.)* (Kromkamp & Mur 1984, Thomas & Walsby 1985, Walsby 1988) og andre alger.

Oplagring af fedt

Ved Si- og P-mangel oplagrer kiselalger fedt. På trods af fedts lavere massefylde synker visse kiselalger hurtigt til bunds, sandsynligvis på grund af lyshæmning. Fedtoplagring har sandsynligvis en effekt på langtidsoverlevelse under ugunstige forhold (Gibson & Foy 1988). Fedt oplagres også i furealgers hvileceller (se afsnit 6.7).

4.6 N_2-fiksering - udnyttelse af luftformigt N

Visse bakterier og adskillige blågrønalger kan udnytte N_2 , der er en relativ inaktiv luftart. Efter opdagelse og indførelse af acetylenreduktionsmetoden til påvisning af nitrogenase-aktivitet (Stewart, Fitzgerald & Burris 1967) er der foretaget mange undersøgelser af N_2-fiksering i plankton. En større oversigt over N_2-fiksering findes hos Stewart 1980.

N_2-fikseringsprocessen

Processen forløber således (Jensen 1983):

$$N_2 + 4NADPH + 6H^+ + 12ATP \rightarrow 2NH_4^+ + H_2 + 12ADP + 4NADP^+ + 12P$$

Energiforbrug ved N_2-fiksering

Ferredoxin er den sandsynligste elektrondonor (Stewart 1980). Energiforbruget ved N_2-fiksering er omtrent det samme som energiforbruget ved omdannelse af NO_3^- til NH_4^+ (Postgate & Cannon 1981). Sidstnævnte kræver ca. 1/5 af den elektronstrøm, der kræves til fiksering af CO_2 (Guerrero et al. 1981).

Vækshastighed og generationstid ved forskellige N-kilder

Anabaena solitaria Klebahn har 10% lavere vækshastighed når den dyrkes på N_2, end når den dyrkes på NH_4NO_3 (Schlangstedt et al. 1987). Generationstiden for 6 hurtigtvoksende *Anabaena* stammer er bestemt til 5.2 timer på N_2, 4.9 timer på $NaNO_3$ og 3.8 timer på NH_4Cl (Stacey et al. 1977, Gotto et al. 1979).

N_2-fiksering i O_2-holdigt miljø kræver O_2-frie celler: Heterocyster

N_2-fikseringen er (som det ses af reaktionsligningen) en energikrævende, anaerob proces. Begge komponenter i nitrogenasen ødelægges hurtigt og irreversibelt af O_2 (Robson & Postgate 1980). Energien skaffes lettest fra sollys, men hvor der er sollys og grønne planter, er der også O_2. Heterocystbærende blågrønalger er de eneste organismer, der har løst det specielle problem, at beskytte nitrogenasen under samtidig fotosyntetisk O_2-udvikling (Baalen 1987). Isolerede heterocyster har vist sig at have en høj endogen nitrogenaseaktivitet (Kumar et al. 1983). Heterocysterne kræver hverken eksterne reduktanter eller ATP og indeholder phycobilinproteiner, der driver fotosystem I, som er uden O_2-udvikling (Tyagi et al. 1981). Men meget tyder på, at processen ikke er så enkel som først antaget. Der er flere forskellige fænomener knyttet til O_2-beskyttelsen af nitrogenase (Baalen 1987). Én af dem er tilstedeværelse af Ca^{2+}, der stærkt øger heterocysternes nitrogenaseaktivitet (Rodríguez et al. 1990).

N_2-fiksering i heterocysterne

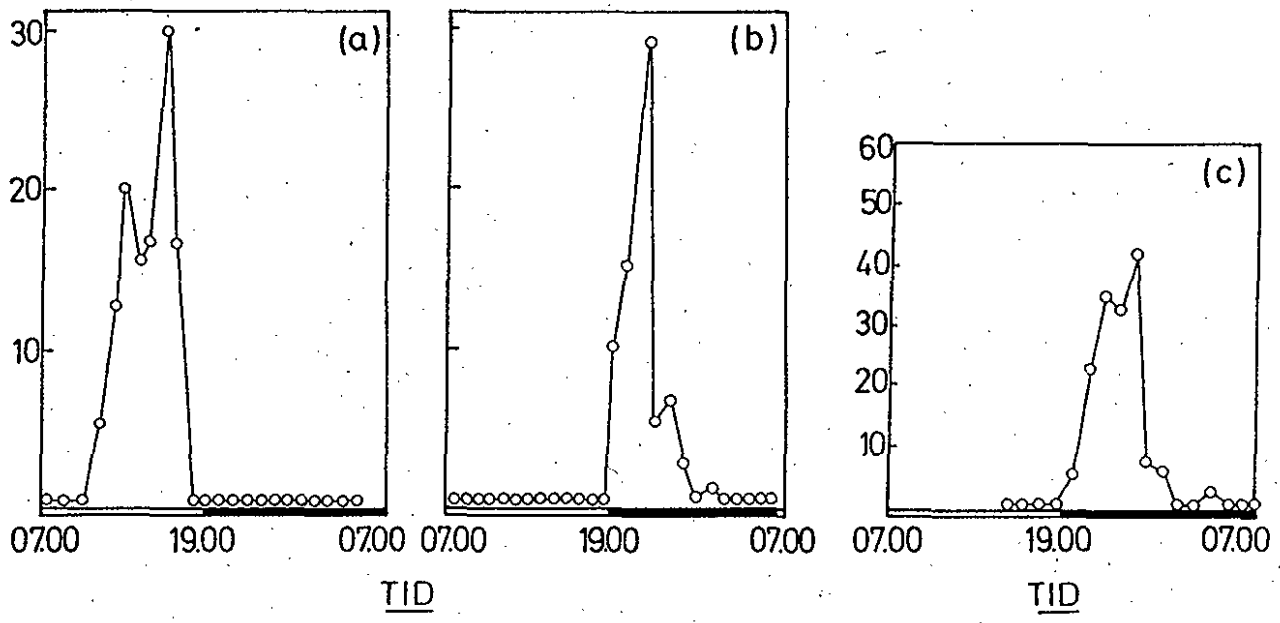
N_2-fiksering hos ikke-heterocystbærende arter

De fleste undersøgelser af N_2-fiksering er foretaget på heterocystbærende blågrønalger, og mange undersøgelser på ikke-heterocystbærende blågrønalger er foretaget i lys, fordi N_2-fikseringen er en energikrævende proces. Man har derfor ikke troet, at den kunne forløbe i mørke.

N_2-fiksering hos ikke-heterocystbærende arter er påvist hos bl.a. *Trichodesmium sp.* i næsten bakteriefri monokultur (Bunt et al. 1970) og *Plectonema boryanum* (Stewart & Lex 1970). Den hypotese, at alle blågrønalger i masseforekomst kan udføre N_2-fiksering (sandsynligvis på bekostning af vækshastighed), når iltspændingen om natten falder til meget lave værdier, er eftervist i nogle tilfælde: *Anabaenopsis circularis* kan udføre N_2-fiksering i mørke (Waternabe & Yamamoto 1967). Griffiths et al. 1987 har udført døgnundersøgelser over N_2-fiksering hos en *Oscillatoria*-art (ikke-heterocystbærende), der ganske vist ikke er planktisk, men danner måtter på en saltmarsk og hos to arter, der heller ikke er planktiske, men gror på kalksten: en heterocystbærende *Nostoc sp.* og en ikke-heterocystbærende *Gloeothece sp.* Resultaterne var komplementære: Den heterocystbærende *Nostoc sp.* udførte kun N_2-fiksering i lys i dagtimerne, og de ikke-heterocystbærende *Oscillatoria sp.* og *Gloeothece sp.* udførte kun N_2-fiksering i mørke i aften- og nattetimerne: (figur 11). Der er derfor god grund til at antage, at mørkefiksering af N_2 er mere udbredt end man hidtil har antaget, og at den er sandsynlig, især hos vandblomstdannende, ikke-heterocystbærende, planktiske former, der ofte optræder i masseforekomst i P-rige søer på tidspunkter, hvor uorganisk N er under eller tæt ved detektionsgrænsen.

Regulering af nitrogenase i cellerne

De fleste undersøgte heterocystbærende arter får ødelagt deres nitrogenase og mister heterocysterne ved tilstedeværelse af NH_4Cl (*Anabaena* stamme 1F, Stacey et al. 1977, Gotto et al. 1979). *Anabaena solitaria* Klebahn får stærkt nedsat nitrogenaseaktivitet ved tilstedeværelse af NH_4NO_3, men bevarer heterocysterne (Schlangstedt et al. 1987). *Anabaena* stamme CA(ATCC 333047) bevarer derimod både nitrogenaseaktivitet og heterocyster, selv ved høje koncentrationer af NH_4Cl (20 mM NH_4Cl), Bottomley et al. 1979. For at undertrykke nitrogenaseaktiviteten og heterocyster hos denne stamme, kræves tilstedeværelse af NO_3. NH_4^+-hæmning af nitrogenaseaktivitet hos både *Anabaena* stamme 1F og *Anabaena cylindrica* sker i løbet af nogle timer (Ohmori & Hattori 1974).



Figur 11. Døgnvariation i acetylenreduktion (n mol C_2H_2 dm^{-2} $time^{-1}$) (Griffiths et al. 1987). a) Nostoc sp. *Maksimum fotonflux i observationsperioden = 30 µmol fotoner M^{-2} s^{-1}, b)* Gloeothece sp. *Maksimum fotonflux i observationsperioden = 8 µmol fotoner M^{-2} s^{-1}, c)* Oscillatoria sp. *Maksimum fotonflux i lysperioden = 100 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}*

4.7 Heterotrof ernæring

Opløst organisk materiale "DOM"

Opløst organisk materiale (DOM) i vandområder tilføres dels fra land og regenereres dels i selve vandsystemet. DOM spiller en stor rolle i planktonomsætningen både i ferske og marine vandområder, men det er endnu ikke fuldt afklaret, ad hvilke veje DOM omsættes. I denne oversigt er hovedvægten lagt på beskrivelse af heterotrofi hos de planktonalger, der udover at være autotrofe, også udnytter organisk stof, enten på opløst form eller ved optagelse af partikler.

Osmotrofi

Osmotrofi er - trods den misvisende forstavelse "osmo" [1] - aktiv optagel-se [2] af opløste organiske substanser (Pringsheim 1963). Mange planktonalger udnytter både uorganiske C- og N-forbindelser samt vitaminer ved osmotrofi.

Organiske C-forbindelser

Adskillige blågrønalger, kiselalger, furealger, gulalger, gulgrønalger, øjealger og grønalger kan vokse i mørke på organiske C-forbindelser (glucose og/eller acetat), men kræver ikke disse stoffer for at vokse i lys (Carefoot 1968, Droop 1974, Gaines & Elbrächter 1987).

Organiske N-forbindelser
Urinstof

Nogle grønalger, blågrønalger og rekylalger kan anvende urinstof som N-kilde. Grønalger via urinstof-amidolyase-systemet (Roon & Levenberg 1968), blågrønalger via urease (Rai & Singh 1987). *Anabaena variabilis* har højere vækst på urinstof end på NH_4Cl og på N_2. Urease hæmmes ikke af NH_4Cl. Urinstof hæmmer derimod syntesen af nitrogenase, der anvendes til N_2-fiksering (se afsnit 4.6). Det foregår sandsynligvis på samme måde som hæmning med NH_4 (Ge et al. 1990). Rekylalgerne *Cryptomonas cf. tetrapyrenoidosa* fra ferskvand og *Chroomonas salina* og *Hemiselmis virescens* fra saltvand kan udnytte flere organiske N-kilder, mens *Rhodomonas lens* kun kan anvende urinstof (Vieira & Klaveness 1986, Antia 1980). Furealgen *Ceratium hirundinella* fra ferskvand vokser fint på høje koncentrationer af urinstof, mens høje koncentrationer af NH_4NO_3 og NH_4Cl er toksiske for den (Bruno & McLaughlin 1977).

Aminosyrer

Flere arter af kiselalger, øjealger og volvocale grønalger kan vokse i mørke på aminosyrer (Droop 1974). Visse furealger kan også, men er ikke afhængige af det (Gaines & Elbrächter 1987).

Vitaminer

Rekylalger, furealger, gulalger, stilkalger og øjealger har et obligat krav til ét eller flere B-vitaminer (Provasoli & Carlucci 1974, Gaines & Elbrächter 1987).

Organisk P

Ceratium hirundinella vokser bedre på organisk P end på ortho-P. Det kan være en konkurrencefordel i søer, hvor ortho-P er opbrugt (Bruno & McLaughlin 1977).

Fagotrofi

Fagotrofi - eller fordøjelse af partikler i fagocytotiske vakuoler - har i mange år været kendt fra litteraturen, men er først i de senere år blevet genopdaget som et vigtigt led i fødenettet i den frie vandmasse (Gaines & Elbrächter 1987, Porter 1977, 1988, Porter et al. 1985, Salonen & Jokinen 1988, Andersen & Sørensen 1986, m.m.fl.).

Mixotrof fagotrofi:

Mixotrof fagotrofi er fordøjelse af fødepartikler hos flagellater med kloroplaster. Mange fotosyntetiske flagellater har vist sig at være lige så effektive partikeloptagere som farveløse flagellater (tabel 7) (Porter 1988).

hos gulalger

Porter 1988 har under en gulalgeopblomstring fundet, at planteflagellater overgik heterotrofe flagellater i græsning og foretog 55% af den samlede bakteriegræsning, der blev udført af både mikroflagellater og dyreplankton. De gulalger, der er bestemt som mixotroft fagotrofe, er næsten alle uden kiselskæl. En undtagelse er *Paraphysomonas*.

Salonen & Jokinen 1988 har bestemt heterotrofe og mixotrofe flagellaters bakteriegræsning i en stærkt brunvandet sø. De vigtigste mixotrofe arter var gulalgerne *Ochromonas sp.* og *Chromulina spp.*, der fordøjede 75-203% af deres egenvægt i kulstof pr. dag i bakterier. *Ochromonas* ses i mange danske søer med

[1] Osmos, græsk: betyder tryk eller stød. Osmose er stoffers vandringer gennem porøse membraner fra områder med større stofkoncentration til områder med mindre stofkoncentration. Altså en passiv optagelse

[2] Aktiv optagelse sker under forbrug af celleenergi (ATP)

små kiselalger og små grønalger i en fødevakuole i cellen. *Dinobryon*-slægten er almindelig i danske søer. Dens optagelse af bakterier kan spille en stor rolle i en sø's økosystem (Bird & Kalff 1987).

hos stilkalger

Slægten *Chrysochromulina* kan optage mange slags partikler, bl.a. kiselalger (Jones 1990). Arter af denne slægt kan optræde i masseforekomst i temperatur- eller salinitetsspringlaget i forsommer/sommerperioden, hvor bakterieaktiviteten kan være høj.

hos rekylalger

Salonen & Jokinen 1988 har undersøgt *Cryptomonas marsonii* in situ og fandt ingen fagotrofi overhovedet, og Klaveness stiller et stort spørgsmålstegn ved, om klorofylbærende rekylalger overhovedet er fagotrofe (Klaveness, in press). Han mener, at det hos de klorofylholdige former højest kan være en marginal næringskilde, i modsætning til, hvad der er tilfældet hos gulalger.

hos furealger

Fagotrofi hos furealger (bilag 4) er mest udbredt hos de farveløse former, men findes også hos nogle farvede former. *Ceratium hirundinella* fra ferskvand har to forskellige former for fagotrofi, som imidlertid meget sjældent iagttages (Hofeneder 1930). Den ene form er fordøjelse udenfor cellen i et fint netværk af cytoplasmatråde, der trænger ud gennem porerne i cellens panser. Heri fanges kiselalger og andre alger samt små flagellater, der fordøjes udenfor *Ceratiums* egen celle, hvorefter de opløste produkter optages. Den anden form er "ægte" fagotrofi, hvor cellen udsender et pseudopodium gennem ventralsidens åbning i længdefuren og omslutter et fødeemne (blågrønalge, kiselalge mv.). Fødeemnet trækkes derefter ind i cellen gennem den ventrale åbning. Dodge & Crawford 1970 har ved elektronmikroskopi iagttaget rester af bakterier, blågrønalger og kiselalger i *Ceratium*-celler.

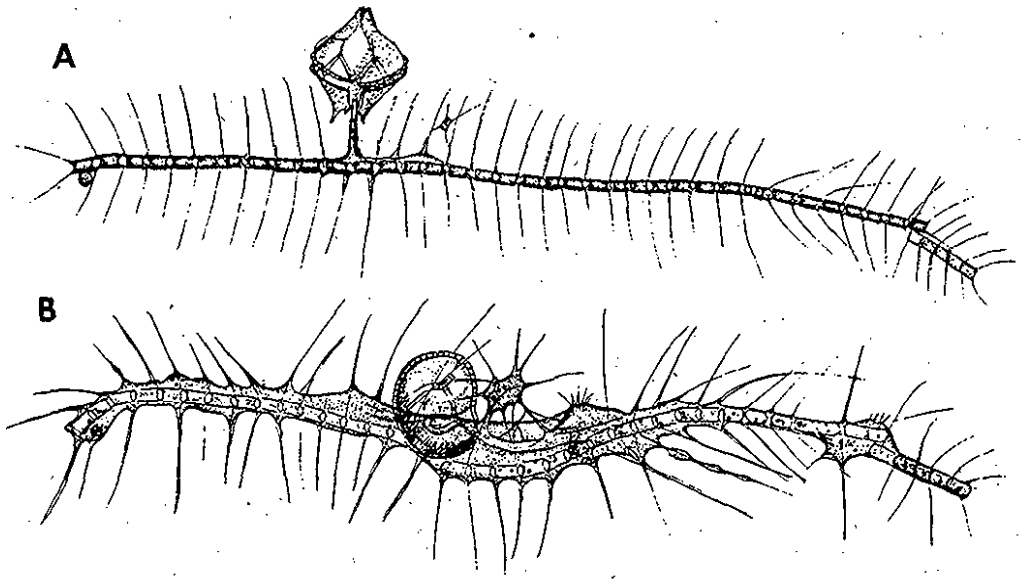
Tabel 7. Planteflagellatslægter, der i litteraturen har været anført som mixotroft fagotrofe. (1) Fra Porter 1988. (2) Fra Sanders & Porter 1988.

Mixotroft fagotrofe planteflagellater			
	Ref		Ref
REKYLALGER – CRYPTOPHYCEAE		GULGRØNALGER – TRIBOPHYCEAE	
Cryptomonas	1	Chlorochromonas	1
FUREALGER – DINOPHYCEAE		*DICTYOCHOPHYCEAE*	
Amphidinium	1	Dichtyocha	1
Ceratium	1		
Gymnodinium	1,2	STILKALGER – PRYMNESIOPHYCEAE	
Gyrodinium	1,2	Chrysochromulina	1,2
Massartia	1	Coccolithus	1
Peridinium	1		
		ØJEALGER – EUGLENOPHYCEAE	
GULALGER – CHRYSOPHYCEAE		Euglena	2
Catenochrysis	1	Phacus	2
Chromulina	1,2		
Chrysococcus	1	GRØNALGER – CHLOROPHCYEAE	
Chrysosphaerella	1	Chlamydomonas	2
Chrysamoeba	1	Chlorogonium	2
Chrysostephanosphaera	1		
Cyrtophora	1		
Dinobryon	1,2		
Mallomonas	2		
Ochromonas	1,2		
Palatinella	1		
Pedinella	1		
Phaeaster	1		
Poterlochromonas	1		
Pseudopedinella	1		
Uroglena	1		

Ren fagotrofi hos furealger

En del farveløse former omslutter og indtager selv ret store fødeemner. Et eksempel er ferskvandsarten *Gymnodinium helveticum*, der ofte ses indeholde kiselalger omsluttet af en fødevakuole (Nauwerck 1963). Processen er "ægte fagotrofi" ved hjælp af et pseudopodium (Popovsky 1982).

Protoperidinium conicum (og andre P. arter) omslutter og fordøjer selv ret store kiselalger i et såkaldt "fødeslør", der sendes ud gennem åbningen i cellens længdefure (figur 12).



Figur 12. Protoperidinium spinulosum, *der er ved at fortære en* Chaetoceros sp. *Tegnet fra en video-optagelse. A. Straks efter indfangningen. B. Ca. 15 min. senere. (Fra Jacobsen & Anderson 1986).*

4.8 Temperatur

I naturen er temperaturens indflydelse på planteplankton vanskelig at adskille fra indflydelse af daglængde, lysnedtrængning og vandmassens stabilitet/turbulens. Temperaturoptima citeres ofte for diverse arter; men der findes meget få systematiske studier fra naturen af temperatureffekt i relation til de øvrige fysiske påvirkninger. Vækshastigheden vil naturligvis altid være en resultant af bl.a. alle disse faktorer, der også hver især kan være afhængige af hinanden.

Direkte temperatureffekter

Ved laboratorieforsøg er det påvist, at temperaturen har en direkte effekt på både lysmættet fotosyntesehastighed og mørkerespiration, der ændres med en faktor (Q_{10} = 2.0-2.3) for hver 10°C temperaturstigning eller -fald i intervallet 4-25°C. (Harris 1978, Reynolds 1988a).

Intracellulær transport samt optagelse af fotosyntesemateriale og næringssalte i proteiner og andet cellemateriale er endnu mere temperaturafhængig (Q_{10}>2.3) (Reynolds 1988a). Af disse processer er fotosyntesen den eneste, der er direkte lysafhængig. Derfor er små eller snævre cellers vækst nærmere knyttet til netto-fotosyntesehastigheden over et større temperaturinterval end større celler. Ved lave temperaturer vil større celler være udsat for begrænsning af intracellulær transport. Ved lav temperatur og dårlige lysforhold vil små celler let blive lysbegrænsede og store celler samt kolonier temperaturbegrænsede. Små og snævre celler med en stor "lysfanger"kapacitet vil være bedst tilpasset ved lave lysintensiteter og lave temperaturer. (Reynolds 1984b).

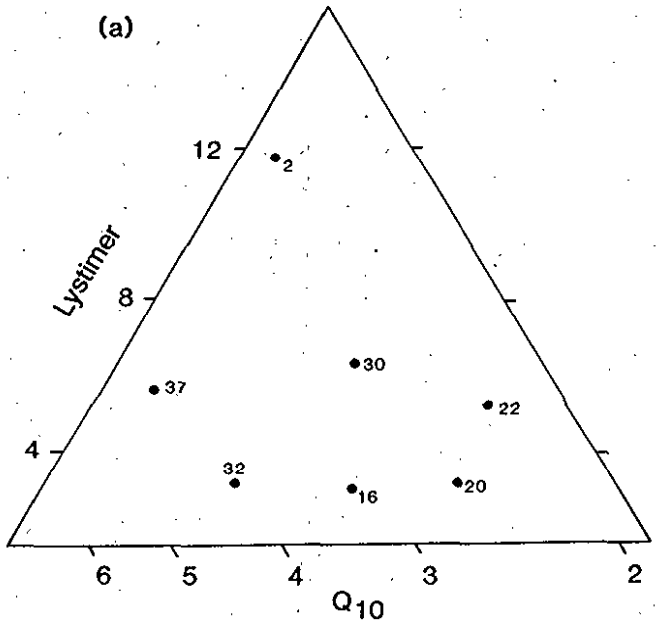
Reynolds 1986 og 1988a har foretaget målinger af maksimal vækshastighed og antal lystimer for 7 forskellige ferskvandsarter. Q_{10} for vækshastigheden

(stigning pr. 10°C) i relation til lystimer i denne undersøgelse ses af figur 13. Figuren adskiller tydeligt *Ankyra*, *Asterionella* og *Microcystis*. *Ankyra* kræver en kombination af høj lysintensitet og høj temperatur, *Microcystis* kræver høj temperatur, men tåler lav lysintensitet, *Asterionella* er skyggetilpasset og øger ikke sin vækst noget videre ved øget temperatur.

Carpenter 1973 har lavet forsøg med temperatureffekt på naturligt brakvandsplanteplankton. En sikker effekt på planteplanktonsammensætningen var, at cellekoncentrationen af furealger steg 15 gange og at planteplanktonpopulationerne var artsrigere og bestod af større celler i de opvarmede bassiner (10-27°C) end i de uopvarmede (5-19°C). En af de vigtigste arter i denne undersøgelse, *Heterocapsa triquetra*, har tilsyneladende sit temperaturoptimum i intervallet 10-29°C. I naturen danner denne art forårsopblomstringer ved meget lavere temperatur (2-8°C) og optræder altså almindeligvis ved suboptimale temperaturer. Det skyldes, at temperaturen (som ovenfor vist for Reynolds' ferskvandsarter) ikke er den eneste regulerende faktor.

Indirekte temperatureffekter

De indirekte temperatureffekter er mindst lige så vigtige som de direkte. De påvirker vandmassens stabilitet/turbulens samt opløseligheden af CO_2 og dermed både planteplanktons fotosyntese- og respirationsforhold samt nedsynknings- og næringsforhold (se afsnit 3.3, 4.10 og 5.5).



Figur 13. In situ *vaksthastighedens følsomhed overfor lave lysintensiteter og lave temperaturer hos 7 ferskvandsarter. Lystærsklen for netto-vækst (i timer pr. dag) er vist sammen med stigningen i vaksthastighed ved 10°C temperaturstigning (Q_{10}). 2* = Ankyra, *16* = Cryptomonas, *20* = Asterionella, *22* = Fragilaria, *30* = Anabaena circinalis, *32* = Oscillatoria, *37* = Microcystis *(Reynolds 1986, 1988a).*

4.9 Saltholdighed

Planteplanktonarternes fordeling efter saltholdighed er givetvis styret fysiologisk; men de fysiologiske mekanismer bag saltholdighedstolerancer og -preferencer er endnu mangelfuldt beskrevet. Til gengæld findes mange undersøgelser af udbredelse i relation til saltholdighed (Pankow 1976, Christensen et al. 1985, Bjergskov 1990 m.fl.), og det er derfor kun dette spørgsmål, der er behandlet i dette kapitel.

I saltvand er furealger den artsrigeste gruppe, i ferskvand er grønalger, gulalger og blågrønalger de artsrigeste, men små encellede blågrønalger og prochlorophyter [1] spiller en større rolle i havet, end man før har troet. (Deres artsantal kendes ikke). Kiselalger er almindelige i både saltvand og ferskvand.

Saltholdighedstolerancer, halobiesystemet

Figur 14 viser det system, der anvendes til at karakterisere arternes saltholdighedstolerancer (Simonsen 1962, Pankow 1976). Nogle arter har meget brede saltholdighedstolerancer (euryhaline arter) mens andre har meget snævre (stenohaline arter).

Saltholdigheder i danske farvande

Figur 15-16 viser saltholdighed i overfladevand i de danske farvande. Figur 15 viser højeste månedsgennemsnit og figur 16 variation i saltholdighed som differencen mellem højeste og laveste saltholdighed. I Nordsøen findes oceansaltholdighed, 34-35‰. De laveste saltholdigheder findes omkring Bornholm, 7-7.5‰. Hele Kattegat, Øresund og Bælthavet har estuarine forhold (stærke saltholdighedsgradienter) på grund af ferskvandsudstrømning fra Østersøen og Den Botniske Bugt. Svingningerne er størst i det nordlige Kattegat og den østlige Limfjord (5-7‰). Den kritiske saltholdighedsgrænse for en del oceaniske arter, 15-17‰ går længst mod nord i det nordlige Øresund, på grund af ferskvandsudstrømning gennem Øresund. Længere vestpå går den derimod helt syd for Storebælt, mellem Lolland og Fehmern, på grund af saltvandsindstrømning gennem Store- og Lillebælt.

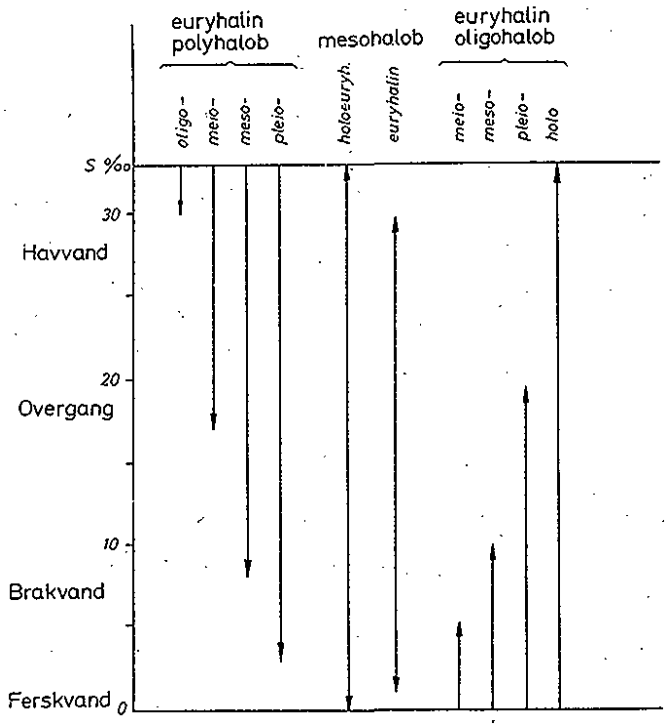
Furealger

Størstedelen af nulevende furealger er marine. De fleste lever ved saltholdigheder >20-30‰ og <40‰. De har ingen kontraktile vakuoler, der kan regulere saltholdigheden. Nogle arter har meget brede saltholdighedstolerancer, f.eks. *Ceratium fusus* og *C. furca*, der begge er almindelige i brakvand ved 6-10‰ saltholdighed, men også er vigtige som primærproducenter ved saltholdigheder op til 70‰ (Kimor 1972, Qasim 1973). Adskillige *Prorocentrum*-arter er almindelige ved estuarine forhold, f.eks. *P. minimum* og *P. balticum*. *Prorocentrum micans* vokser dårligt ved saltholdigheder <15‰. Den har optimum ved 25‰ og en øvre grænse >40‰ (Kain & Fogg 1960). *Dinophysis*-arterne *D. acuminata, D. acuta* og *D. norvegica* har optimum ved høj saltholdighed (30-35‰) (Lassus et al. 1985), men findes i danske farvande helt ind til Bornholm. De højeste koncentrationer er dog fundet i de vestlige farvande med relativt høje saltholdigheder (Sørensen 1989). Den stærkt toksiske *Alexandrium tamarense* er euryhalin og tåler saltholdigheder mellem 11 og 42‰. Den har god vækst >20‰ og optimal vækst ved 30-31‰ (White 1978); men i naturen synes den at trives bedst, hvor der er organiske komplekse forbindelser fra landbaseret afstrømning (humusstoffer), der binder tungmetaller, bl.a. kobber, som er stærkt toksisk overfor mange alger, vel især furealger (Anderson & Morel 1978, Steemann Nielsen & Wium-Andersen 1970). Toksiciteten af *Alexandrium tamarense* påvirkes også af saltholdigheden, idet toksiciteten stiger ved en stigning i saltholdighed fra 21‰ til 37‰ (White 1978). *A. tamarense* er almindelig i Limfjorden og fundet i bl.a. Roskilde Fjord. *Gyrodinium aureolum* danner masseforekomster i danske farvande ved saltholdigheder på 27-34 ‰, men findes helt ind i Øresund.

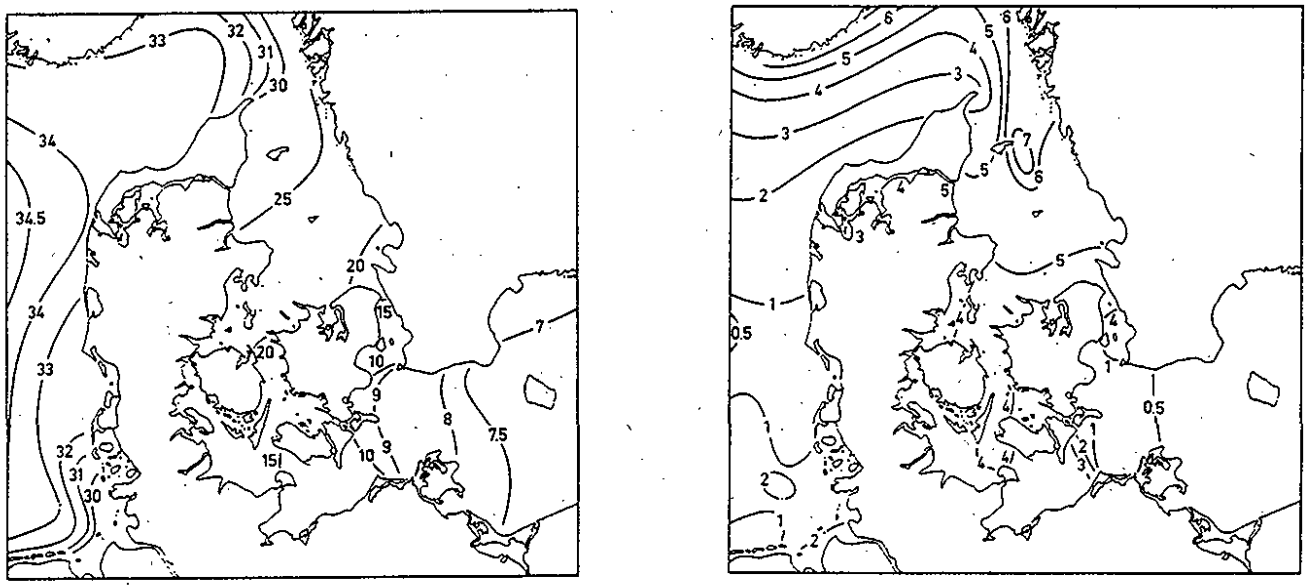
Kiselalger

Marine kiselalger er i besiddelse af en stor vakuole, hvormed de regulerer saltholdigheden og dermed massefylden i cellerne. Nogle slægter findes kun i saltvand, f.eks. *Skeletonema, Thalassiosira, Cerataulina, Biddulphia, Ditylum, Bacteriastrum, Chaetoceros* og *Thalassiothrix*. *Rhizosolenia*-slægten har langt flere arter i saltvand end i ferskvand. *Skeletonema* har meget brede saltholdighedstolerancer. De øvrige har alle optimal vækst >15‰ saltholdighed. Slægten *Chaetoceros* har flest arter ved høj saltholdighed og trives dårligt <15‰; men der er dog visse arter, der kan gå langt ind i brakvand (*C. decipiens, C. ceratosporus, C. holsaticus og C. affinis*). *Chaetoceros muelleri* er en egentlig brakvandsart, ligesom *Phaeodactylum tricornutum*.

1) Prochlorophyter anses for kerneløse forstadier til grønalger, se bilag 1



Figur 14. Inddeling i saltholdighedstolerancer hos brak- og saltvandsorganismer (efter Simonsen 1962, Pankow 1976).



Figur 15-16. Overfladesaltholdigheder i danske farvande. Figur 15: Højeste månedlige gennemsnit. Figur 16: Variation i overfladesaltholdighed: Difference mellem højeste og laveste månedlige gennemsnit. (Efter Dietrich 1950 og Christensen et al. 1985).

Stilkalger

Stilkalger (Prymnesiophyceer) findes ved alle saltholdigheder lige fra ferskvand til oceansaltholdighed. *Chrysochromulina parva* danner store opblomstringer i ferskvand (Kristiansen 1971, Sørensen & Olrik 1990b), *Prymnesium parvum* i brakvand ved 1.5-12°/$_{oo}$, *Chrysochromulina polylepis* ved svingende saltholdigheder og *Phaeocystis pouchetii* ved høj saltholdighed, 30-35 °/$_{oo}$. (Lancelot et al. 1987, Olrik og Havskum 1990, m.fl.). Flere af disse er alvorligt fisketoksiske, og toksinerne er følsomme over for saltholdigheden: *Chrysochromulina polylepis*-toksin er kun virksomt ved saltholdigheder >15°/$_{oo}$ og har stigende toksicitet op til 30°/$_{oo}$ saltholdighed (Berge & Føyn 1988). *Prymnesium parvum's* toksin er kun aktivt i brakvand ved 5-12°/$_{oo}$ ved tilstedeværelse af divalente kationer (Ca^{2+}, Mg^{2+}). Na^{+} hæmmer dens toksicitet (Ulitzur & Shilo 1964, Shilo 1969).

Gulalger

I havvand findes meget få arter af gulalger. De, der findes, tilhører hovedsagelig slægten *Paraphysomonas*, og det drejer sig om arter, der, ejendommeligt nok, både optræder i ferskvand og saltvand (Kristiansen 1986, Thomsen 1975). Endvidere findes arter af Parmales (Booth & Marchant 1987).

Raphidophyceer

Raphidophyceer findes ved alle saltholdigheder. Slægterne *Gonyostomum* og *Vacuolaria* findes i ferskvand, men er sjældne i Danmark. Marine raphidophyceer er mest udbredte i subtropiske områder. *Chattonella* findes i brakvand ved højt organisk stofindhold; *Olistodiscus luteus* er euryhalin med vækstoptimum ved 20°C (Tomas 1978). *Heterosigma akashiwo* er hyppig i japanske kystvande, hvor den udøver skade på forskellige fiskearter (Yamochio & Abe 1984).

Øjealger

Øjealgerne *Eutreptia* og *Eutreptiella* danner af og til masseforekomster i næringsrigt brak- og saltvand (Sørensen 1984, Olrik et al. 1990).

Prasinophyceer

Prasinophyceer findes både i marine, brakke og ferske vandområder. De fleste arter er marine. De er særligt almindelige i tempererede og kolde områder (Moestrup 1979, m.fl.). *Mesostigma* findes udelukkende i ferskvand; *Nephroselmis* og *Tetraselmis* findes både i fersk-, brak- og havvand, og *Mantoniella*, *Mamiella*, *Halosphaera*, *Pyramimonas* m.fl. udelukkende i havvand (Melkonian et al. 1990, Throndsen 1976).

Grønalger

Planktiske grønalger vokser dårligt i saltvand, men træffes i udstrømmende fersk- og brakvand (*Scenedesmus, Pediastrum, Chlorella*). *Chlorella* er vigtig i brakvandsplankton med lav saltholdighed (Olrik et al. 1985, Olrik et al. 1990).

Blågrønalger

Blågrønalgerne *Nodularia, Anabaena* og *Aphanizomenon* har flere vigtige arter i brakvand, men tåler ikke saltholdigheder >20°/$_{oo}$. Små, encellede blågrønalger <2 μm (*Synechococcus*) er derimod vigtige i det åbne hav.

4.10 CO_2 og pH

Kuldioxid opløst i vand findes på følgende former: Opløst CO_2, kulsyre og som ionerne HCO_3^- og CO_3^{2-}. Disse former hænger sammen efter følgende reaktioner i pH-området 4-11 (Stumm & Morgan 1981, Loewenthal & Marais 1976):

$$CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$$
$$H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$$
$$HCO_3^- \rightarrow H^+ + CO_3^{2-}$$

TC = total uorganisk kulstof
$= (H_2CO_3^*) + (HCO_3^-) + (CO_3^{2-})$

Koncentrationen af hver form er beskrevet ved dissociationsligningerne:

$$K_1 = [H^+]\,[HCO_3^-] / [H_2CO_3^*]$$
$$K_2 = [H^+]\,[CO_3^{2-}] / [HCO_3^-]$$

Fri CO_2 findes i en betydelig andel mellem pH 4 og 7 og falder stærkt ved pH 8. Ved pH 9 findes kun 0.003% fri CO_2. Når fotosyntesen fjerner CO_2 fra vandet, reagerer bikarbonationen med vand og danner mere CO_2 og CO_3^{2-} ioner. Karbonationen reagerer med vand og udvikler hydroxylioner (OH), hvorfor pH stiger afhængig af vandets bufferkapacitet. I ferskvand er buffer-kapaciteten med

hensyn til CO_2-fjernelse minimal ved pH 8.1-8.3 og en lille ændring forårsaget af fotosyntese forårsager et stort fald i CO_2. Dette pH-område er almindeligt i vand med høj alkalinitet (1.5-3 meq l^{-1}), og derfor er disse vandområder mere følsomme overfor CO_2-mangel end man umiddelbart skulle forvente. Vand med lav alkalinitet og høje næringskoncentrationer er dog de mest følsomme overfor CO_2-mangel på grund af manglende bufferkapacitet.

CO_2/pH hypotesen

Ifølge CO_2/pH hypotesen har disse faktorer en stærk effekt på fordeling af ferskvandsplanteplankton. Blågrønalger favoriseres ved lav CO_2-tilgængelighed og/eller høj pH, mens grønalger og kiselalger favoriseres ved de modsatte forhold (Moss 1973, Shapiro 1990).

CO_2-HCO_3^-/pH og blågrønalger/grønalger

Det har længe været kendt, at tætte planteplanktonpopulationer opbruger CO_2 og får pH til at stige (Talling 1976). I de fleste søer dominerer blågrønalger i perioder med høj pH (Shapiro 1973, Vincent & Silvester 1979, Shapiro 1990). Søer, hvor pH ikke stiger væsentligt i sommerperioden (næringsfattige søer, søer uden organisk materiale på bunden, spildevandsdamme) har normalt ikke blågrønalgedominans, men f.eks. grønalgedominans (Olrik 1981). Det betyder ikke, at blågrønalger nødvendigvis dominerer, når pH er høj (eks. Søbygård Sø v. Hammel). Følgende eksempler bekræfter denne hypotese: Shapiro (1973) har gennemført en række forsøg, hvor han har eftervist, at det er CO_2, der afgør, om algedominansen svinger fra grønalger til blågrønalger; ved tilførsel af CO_2 udvikles grønalger, ved tilførsel af N og P (N/P = 7/1) udvikles blågrønalger; ved tilsætning af CO_2, N og P (N/P = 7/1) udvikles grønalger. Long (1975) har vist, at blågrønalger og grønalger har forskellige og pH-afhængige halvmætningskonstanter (K_s) for både total C og CO_2 (tabel 8). I hans forsøg har blågrønalgerne væsentlig lavere K_s-værdier end grønalgerne, og blågrønalgernes K_s er faldende med stigende pH, mens grønalgernes K_s enten er stærkt stigende med pH eller i hvert fald væsentlig højere end blågrønalgernes.

Shapiro (1990) har adskilligt flere eksempler, der alle bekræfter hypotesen om CO_2-koncentrationens styrende effekt på forekomst af henholdsvis blågrønalger og grønalger.

Talling (1976) har vist, at successionsserien *Melosira-Asterionella-Fragilaria-Ceratium-Microcystis* udviser en stigende kapacitet til fjernelse af CO_2 fra alkalisk og CO_2-fattigt vand. Talling (1976) sandsynliggør, at blågrønalger er i stand til at udnytte bikarbonationen (HCO_3).

Raven (1985) har påvist, at blågrønalger kan opkoncentrere CO_2 80 gange mere effektivt end grønalger.

Opløseligheden af CO_2 falder med stigende temperatur og CO_2 bliver derved mindre tilgængelig ved dissociation. Høj temperatur skulle derigennem fremme blågrønalger og hæmme grønalger og lave temperaturer, som findes forår og efterår, skulle hjælpe grønalger og kiselalger til at konkurrere med blågrønalger (Shapio 1990, Talling 1985). Ved en pH-stigning til 11.0 er der næsten intet HCO_3^- tilbage i vandet, så selv blågrønalger bryder sammen. Dette skete i Hjarbæk Fjord, sidst i juni 1986 for en blågrønalgebiomasse på 86 mm^3 l^{-1}, som forsvandt på ganske få dage (Olrik & Nauwerck 1993).

Indikatorer for lav pH og humøst ferskvand

Nogle ferskvandsarter har meget snævre pH-tolerancer, andre meget brede. Indikatorer for lav pH og humøst (brunt) ferskvand findes blandt gulalger, furealger og desmidiacéer. Gulalgerne *Synura sphagnicola, S. echinulata, Mallomonas canina, M. hamata, Dinobryon pediforme, Uroglena spp.* (Kristiansen 1969, 1986), furealgerne *Gymnodinium fuscum* (Nygaard 1945), *Peridinium inconspicuum* (Havens III & DeCosta 1987, Willén et al. 1990), P. *pusillum* (Klotter 1953, Willén et al. 1990). Desmidiacéerne *Micrasterias, Xanthidium, Cosmarium, Netrium, Pleurotaenium, Closterium* og *Staurastrum* er særlig artsrige på sure lokaliteter (Nygaard 1949). Raphidophyceerne *Gonyostomum* og *Vacuolaria* findes i surt til neutralt vand med et højt humusindhold. *Gonyostomum*, der udskyder slimlegemer, er blevet en plage i sydsvenske, næringsberigede humøse, let sure søer (Cronberg et al. 1988, Eloranta & Järvinen 1991, Willén et al. 1990).

Indikatorer for neutral pH og klart ferskvand

Visse kiselalger er karakterarter for næringsfattigt, kalkrigt ferskvand med neutral pH 7-8: *Attheya zachariasii, Rhizosolenia longiseta, Tabellaria fenestrata, T. flocculosa* (Nygaard 1945, 1949). Adskillige gulalger hører også til her: *Mallomonas caudata, Dinobryon divergens, D. sertularia, D. sociale, D. bavaricum, D. cylindricum* (Eloranta 1989, Kristiansen 1969).

Arter med brede pH-tolerancer

Eksempler på arter med bred spændvidde i relation til pH er grønalgen *Botryococcus braunii*, gulalgen *Synura petersenii*, furealgerne *Ceratium hirundinella* og *Peridinium cinctum* (Höll 1928, Olrik 1976). *Peridinium cinctum* stimuleres ved lav pH til at udnytte organiske C-kilder (Carefoot 1968). Flere desmidiacéer findes også ved pH 8-9 i meget næringsrige søer, f.eks. *Closterium acutum var. variabile, C. limneticum* og *Staurastrum chaetoceras*.

Tabel 8. Halvmætningskonstanter (k_s) for total-C og CO_2 (cirka-værdier). Fra figur 3-4 i Shapiro 1990.

Halvmætningskonstanter K(s) for total–C og CO2
(ca. værdier, fra figur 3–4 i Shapiro 1990)

		Blågrønalger		Grønalger				
Slægt*		Mic	Aph	Ana	Pan	Sph	Ooc	Sce
	pH	k(s)	k(s)	k(s)	k(s)	k(s)	k(s)	k(s)
Total C		ppm C	ppm C	ppm C	ppm C	ppm C	ppm C	ppm C
	7,5	0,012	–	0.012–0.2	0,012	0,7	1	0,2
	8,5	0,014	–	0.1–0.2	0,18	0,7	7	0,3
	9,5	0,2	–	0.2–0.3	90	2	110	0,8
CO2		ppm C * 1000	ppm C * 1000	ppm C * 1000	ppm C * 1000	ppm C * 1000	ppm C * 1000	ppm C * 1000
	7,5	2	2,5	3–20	7	50	90	15
	8,5	0,4	2	1–3	20	6	60	3
	9,5	0,3	0,4	0.2–0.4	–	3	110	1

* Mic = Microcystis; Aph = Aphanizomenon; Ana = Anabaena; Pan = Pandorina; Sph = Sphaerocystis; Ooc = Oocystis; Sce = Scenedesmus.

5 Tabsprocesser

Meget af den planteplanktonbiomasse, der produceres, er forudbestemt til at forsvinde fra den frie vandmasse igen, enten ved udvaskning, sedimentation, død eller dyreplanktongræsning.

5.1 Udvaskning ved gennemstrømning

Den gradvise vandfornyelse gennem en sø medfører dels en fortynding af planteplanktonpopulationen med indløbsvandet, dels en udvaskning af en del af populationen med afløbsvandet. Jo kortere opholdstid i søen, jo større fortynding og udvaskning.

De fleste søer med kort opholdstid er næringsrige, fordi de ofte afvander et større område. De planteplanktonarter, der lever her, får rigelig næringstilførsel, og på grund af turbulens i søen, indbygges næringen hurtigt i planteplankton, der imidlertid også er udsat for store tab ved udvaskning gennem søens afløb. Planteplankton lever her under noget nær "steady-state" forhold. Den vigtigste egenskab, der kræves her, er en høj vækshastighed. Gennemstrømning bevirker, at vandet er i konstant omrøring, så der ikke behøves energi til at holde sig svævende eller svømmende. Ofte er det små skiveformede kiselalger (*Stephanodiscus hantzschii*), trådformede kiselalger (*Aulacoseira (Melosira) spp.*), små chlorococcale grønalger (*Scenedesmus spp., Actinastrum hantzschii*, m.fl.) og små rekylalger, der dominerer planteplankton i denne type søer. I perioder med varmt, vindstille vejr kan blågrønalger i nogle tilfælde komme til (*Aphanothece, Aphanizomenon, Limnothrix, Planktothrix* m.fl.). Eksempler på sådanne søer er Hjarbæk Fjord, Søbygård Sø, Dons Nørresø, Mossø vestbassin, Gjødstrup Sø. (Se også Reynolds 1988b).

5.2 Sedimentation

Alle planteplanktonarter er tungere end vand og vil derfor, hvis de ikke aktivt er i stand til at modvirke det, synke til bunds i stillestående vand efter Stokes' ligning (Reynolds 1984a):

Stokes' ligning

$v_s = 2\ gr^2(p' - p)/9n$, hvor

v_s = synkehastighed (m sek^{-1})

g = tyngdekraften (m sek^{-2})

n = væskens viskositetskoefficient (kg m^{-1} sek^{-1})

p = væskens massefylde (kg m^{-3})

p' = partiklens massefylde (kg m^{-3})

r = partiklens radius (m)

Synkehastigheden påvirkes i 2. potens af partiklens radius. Ved massefyldeforskelle $(p'-p)>0$ synker partiklerne, ved $(p'-p)<0$ har de positiv opdrift. Saltvand er tungere end ferskvand, og saltvandsorganismer kan derfor være større end ferskvandsorganismer uden at synke hurtigere til bunds.

Udover disse variable påvirkes planktonalgernes synkehastighed af:

- bevægelse i vandmassen (se også afsnit 3.2-3.3)
- formmodstand (se afsnit 5.3)
- fysiologisk tilstand (se afsnit 5.4-5.5)

• svømmeegenskaber (se afsnit 5.5)

Bevægelser i vandmassen

I varme sommerperioder har selv forholdsvis lavvandede områder uden temperaturspringlag tendens til at blive stillestående om dagen på grund af solopvarmning. Når de afkøles om natten, vil der ske en cirkulation af vandmassen, idet det varmere vand, der ligger længst nede, vil trænge op gennem det koldere, tungere vand. Derved bringes de planktonalger, der måtte være sunket til bunds i dagens løb, i cirkulation igen. En sådan fuldt opblandet lavvandet vandmasse svarer til epilimnion i en temperaturlagdelt sø eller til det øvre lag i et salinitetslagdelt, marint område (Reynolds 1984a). Hvis en ubevægelig organisme er sunket ned i springlaget, eller så dybt, at de turbulente strømninger aftager, er der stor sandsynlighed for, at organismen er tabt, indtil der sker en total cirkulation af vandmassen senere på året.

Eksempel fra Søbygård Sø

Kristensen & Jensen (1987) har målt sedimentation af planteplankton i Søbygård Sø. De fandt, at 20% af biomassen og 50% af brutto-produktionen sedimenterede pr. dag.

5.3 Formmodstand

Afvigelser fra Stokes' ligning sker ved udvikling af formmodstand, $\phi = v_s/v'$, hvor v' er den faktiske synkehastighed og v_s er synkehastigheden af en kugle af samme volumen og massefylde. Formmodstanden kan indarbejdes i Stokes' ligning:

Modificeret Stokes' ligning

$$v' = 2\ g\ r^2(p' - p)/(9n \cdot \phi)$$

v' øges med øget cellestørrelse. Runde eller afrundede celler synker hurtigst, fordi deres formmodstand er <1. Formmodstand er bedst udviklet hos ubevægelige arter.

Formmodstanden kan øges ved dannelse af udtrukne eller affladigede former, udvækster i 2-flere planer samt hos visse koloniformer. Formmodstand udvikles hyppigst hos arter >500 μm^3. De mindste arter er oftest kugleformede eller ellipsoidiske.

Udtrukne former

Udtrukne former findes bl.a. hos kiselalgerne *Synedra, Nitzschia* og *Rhizosolenia* og grønalgerne *Monoraphidium* og *Closterium*.

Affladigede former

Affladigede former findes bl.a. hos visse store furealger, kiselalger (*Attheya*), øjealger (*Phacus*), grønalger (*Pediastrum, Cosmarium, Staurodesmus*).

Udvækster i 2-flere planer

Udvækster i 2-flere planer giver en mere kompleks form. De findes bl.a. hos visse marine kiselalger (*Chaetoceros, Bacteriastrum*), visse ferskvandsgrønalger (*Staurastrum*) og visse furealger i både fersk- og saltvand (*Ceratium*).

Kolonier og tråde

Mangecellede former findes hos mange planteplanktonarter på tværs af systematisk placering. Der findes både nogle med fast celletal (coenobier), f.eks. ferskvandsgrønalgerne *Scenedesmus, Coelastrum* og *Pediastrum* og nogle, der fortsætter med at øge deres celletal. Blågrønalgerne *Microcystis* og *Aphanothece* m.fl. danner store, kugleformede eller uregelmæssigt lappede kolonier. Blågrønalgerne *Oscillatoria, Limnothrix* og *Planktothrix* og kiselalgerne *Melosira, Skeletonema, Detonula* m.fl. danner lange tråde. Kiselalgerne *Asterionella* og *Tabellaria* samt grønalgen *Actinastrum hantzschii* m.fl. danner stjerneformede kolonier, gulalgen *Dinobryon* buskformede kolonier, grønalgen *Pediastrum* pladeformede coenobier, blågrønalgerne *Anabaena* og *Nodularia* og *Planktolyngbya* oprulninger, blågrønalgerne *Aphanizomenon*, kiselalgen *Nitzschia pungens/seriata*, grønalgen *Elakatothrix* m.fl. danner lineære eller spindelformede sammenhobninger.

Kolonier af celler synker hurtigere end cellerne i kolonien ville gøre, hvis de sank hver for sig (Wesenberg-Lund 1900, Lund 1959, Eppley et al. 1968 m.fl.). Men en koloni synker langsommere end en encellet kugle af samme volumen. Den marine kiselalge *Skeletonema* er en undtagelse, idet forbindelsesnålene mellem cellerne tilsyneladende hæver formmodstanden betydeligt (Smayda &

Boleyn 1966). Den marine kiselalge *Chaetoceros socialis/radians* har nedsat sin gennemsnitsmassefylde ved at danne en koloni, der omslutter et større vandvolumen (Bienfang 1981).

Ulemper ved formmodstand

Der er visse ulemper ved udvikling af udvækster, idet disse kan øge trækmodstanden, passiv medtransport i det omgivende vand og massefylden, da de ofte består af enten silicium, kalk eller cellulose.

Gelédannelser

Gelé eller geléomhylninger kan fysisk betragtes som en grundsubstans af polysaccharidfibre fyldt med vand (og opløste organiske stoffer). Geléens massefylde nærmer sig havvands og kan derved reducere individets gennemsnitsmassefylde (Sournia 1982). Blågrønalgerne *Microcystis, Aphanothece*-og *Gomphosphaeria*-komplekset, grønalgerne *Sphaerocystis* og *Oocystis* samt den marine stilkalge *Phaeocystis pouchetii* danner gelé (se afsnit 6.9).

5.4 Synkehastighed og fysiologisk tilstand

Planktonalgernes fysiologiske tilstand er af stor betydning for deres synkehastighed. I mange år blev Steele & Yentsch's udsagn om, at "synkehastigheden af celler i aktiv deling var omkring halvt så stor som for gamle celler, der kun deler sig langsomt" (Steele & Yentsch 1960) næsten taget for en grundlov. I hvert fald blev der ikke sat spørgsmålstegn ved dette udsagn før over 20 år efter, hvor Bienfang et al. 1982 undersøgte synkehastigheden for fire marine kiselalger under henholdsvis Si-begrænsning, N-begrænsning og P-begrænsning. Deres undersøgelser viste, at synkehastigheden både afhænger af hvilket stof, der er begrænsende, organismens vækstttilstand og hvilken art af organisme, det drejer sig om.

Kiselalger: Si-begrænsning

Bienfang et al. 1982 har vist, at synkehastigheden hos kiselalger, uanset art, øges stærkt ved Si-begrænsning. Davey & Heaney 1989 har fundet kiselalgemaksima midt i vandsøjlen i en lagdelt sø. Deres undersøgelser viste, at den maksimale synkehastighed, ved tilstedeværelse af en skarp Si-gradient, var størst i overfladen (0.7 m dg^{-1}) og mindst i ca. 10 m's dybde, hvor *Asterionella formosa* dannede maksimum (0.4 m dg^{-1}). I 20 m's dybde var Si-koncentrationen høj, men synkehastigheden for *Asterionella* var væsentlig større end i 10 m's dybde. De konkluderede, at den øgede synkehastighed i overfladevandet skyldes Si-mangel, men at den øgede synkehastighed i 20 m's dybde skyldes lysmangel. Gibson & Foy 1988 har fundet fedtoplagring og øget synkehastighed hos *Aulacoseira (Melosira) italica* celler, der mangler Si. Det er ejendommeligt, at kombinationen af mindre Si pr. celle og fedtoplagring, der begge nedsætter massefylden, kan ske samtidig med, at cellernes synkehastighed øges stærkt. Davey 1988 har endvidere foretaget vækstforsøg med *Asterionella formosa* og vist, at synkehastigheden hos denne art øges brat, når Si-mangel indtræder (<0.01 mg Si l^{-1}). Lund 1959 har foreslået, at den øgede synkehastighed kan betragtes som et forsvar mod lyshæmning, og at fedtindholdet tjener som en langtidsoverlevelsesmekanisme.

CO_2-begrænsning

CO_2-begrænsning kan optræde i næringsrige søer, især med blødt vand (Talling 1976, 1985). CO_2-begrænsede kiselalger ophører med at vokse og synker hurtigere til bunds, end når de befinder sig i eksponentialfasen (Jaworsky et al. 1981).

P-begrænsning

P-begrænsning giver fedtoplagring hos ferskvandskiselalgen *Aulacoseira (Melosira) italica* (Gibson & Foy 1988) samt øget synkehastighed og mindsket kolonitæthed hos ferskvandskiselalgen *Asterionella formosa*. Begge dele sker med en forsinkelse, der svarer til forbrug af den oplagrede P i cellerne (Davey 1988). P-begrænsning hos de marine arter *Skeletonema costatum, Chaetoceros gracilis* og *Ditylum brightwellii* giver lavere synkehastighed, end de samme arter har under P-rige forhold. Det kan bl.a. skyldes fedtoplagring. En fjerde art *Coscinodiscus wailesii* øger derimod sin synkehastighed mere end 11 gange ved P-begrænsning. Arterne genvinder alle deres "normale" synkehastighed ved P-tilsætning. P-mangel giver endvidere sammenklumpning af kloroplasterne hos *Ditylum brightwellii* (Bienfang et al. 1982).

N-begrænsning

N-begrænsning giver oplagring af kulhydrat hos ferskvandskiselalgen *Aulacoseira (Melosira) italica* (Gibson & Foy 1988). Ved N-mangel hos de fire marine kiselalger, der er undersøgt af Bienfang et al. 1982, er ændring i synkehastighed forskellig fra art til art. Hos *Chaetoceros gracilis* er den uændret, hos *Skeletonema costatum* og *Ditylum brightwellii* ca. 20% lavere end hos sunde celler. Ved N-mangel ændrer *Coscinodiscus wailesii* ikke farve, men de tre andre arter i undersøgelsen får noget blegere kloroplaster. Hos *Ditylum brightwellii* klumper kloroplasterne sig sammen i centrum af cellen. Ingen af arterne genvinder deres normale delingshastighed ved tilsætning af N efter N-mangel.

Blågrønalger:

Blågrønalger regulerer deres opdrift ved to forskellige mekanismer: ved oplagring af kulhydrat og ved luftvesikler.

oplagring af kulhydrat

Oplagring af kulhydrat i lys giver øget ballast og medfører nedsynkning. Forbrug af kulhydrat i mørke på dybere vand medfører øget opdrift (Walsby 1988). Dette system anvendes bl.a. af *Microcystis aeruginosa, Aphanizomenon flos-aquae* og visse stammer af *Planktothrix agardhii* (se nedenfor).

luftvesikler

Hos mange blågrønalger findes et luftvesikelsystem, der består af proteinholdige, hule cylinderstrukturer, der omslutter et luftvolumen. Det er den mest effektive form for massefyldereduktion, der findes hos planteplankton (Walsby 1987). Tidligere har man haft den opfattelse, at blågrønalger udelukkende regulerer deres massefylde ved, at luftvesiklerne klapper sammen i lys og fyldes i mørke. Det har vist sig kun at være en del af sandheden, idet der er stor forskel fra art til art på, hvor stive disse luftvesikelstrukturer er. Den eneste art, hvor luftvesikelsystemet med sikkerhed har kunnet påvise at regulere cellens vertikale position, er *Anabaena flos-aquae* (Oliver & Walsby 1984, Spencer & King 1989).

CO_2-mangel

CO_2-mangel øger opdriften hos vigtige vandblomstdannende blågrønalger, *Microcystis aeruginosa* og *Anabaena flos-aquae* (Spencer & King 1989). Samtidig hæmmes fotosyntesen og regulering af cellens turgortryk (Booker & Walsby 1981).

P-begrænsning

Kulturer af *Aphanizomenon flos-aquae* og *Microcystis aeruginosa* er uden opdrift, så længe de er P-begrænsede. Hovedårsagen er kulhydratoplagring og ikke luftvesikelkollaps. (Konopka et al. 1987a, 1987b). P-begrænsede kolonier af *Microcystis aeruginosa* synker til større dybder end lyshæmmede kolonier (Kromkamp & Walsby 1990). Derved kan *Microcystis aeruginosa* i lagdelte næringsrige vandområder, hvor der er en fysisk adskillelse mellem lys og næringssalte, synke ned i dybere P-rige vandlag eller ned på sedimentoverfladen og optage P. Den kan akkumulere store mængder i cellen på grund af sin store P-optagelseskapacitet (se afsnit 4.5).

N-mangel

Mangel på uorganisk N reducerer opdriften hos *Anabaena flos-aquae* (Spencer & King 1989).

lyshæmning

Aphanizomenon flos-aquae mister sin opdrift efter 2 timers eksponering ved høje lysintensiteter. Hovedårsagen er, ligesom ved P-begrænsning, øget ballast i form af kulhydrat (Kromkamp et al. 1986, Konopka et al. 1987a). *Microcystis aeruginosa* mister ikke sine luftvesikler som følge af højt turgortryk ved dyrkning i stærkt lys, men mister derimod sin opdrift som følge af kulhydratoplagring. Det betyder ikke, at den ikke kan regulere sine luftvesikler. Det gøres bare ikke med turgortrykændringer, men ved syntesehastigheden. Konopka 1984 har fremsat den hypotese, at cellens energistatus bestemmer dens opdriftskapacitet. Hvis energiudviklingen i form af kulhydratoplagring er < vækstkapaciteten (forstået som forbrug af kulhydrat til vækst), vil cellen øge sin opdrift, men hvis kulhydratoplagringen > vækstkapaciteten, vil organismen miste sin opdrift (Kromkamp et al. 1988).

Planktothrix agardhii fra lavvandede omrørte søer kan ikke regulere sin opdrift, men bruger i stedet energien på øget væksthastighed (se afsnit 4.3-4.5). Reynolds & Walsby 1975 angiver, at *Microcystis* findes ved Z_f/Z_b mellem 0.4 og 3,5 (Z_f = fotiske zone, Z_b = blandingsdybde, se afsnit 2.3). *Planktothrix agardhii* findes uden for dette område. Det viser, at sømorfologi, dybde af den fotiske zone og den tilstedeværende vindenergi er vigtige faktorer, som afgør, hvilke arter, der vokser hvor: *Microcystis* er bedre tilpasset relativt dybe, temperaturlag-

delte søer end lavvandede ulagdelte søer på grund af sin opdrift og store kulhydrat (polyglucan) oplagringskapacitet, hvorimod der i lavvandede, næringsrige søer med hyppig turbulent omrøring og lav Z_f/Z_b, samt i ikke-lagdelte situationer i dybere søer, ikke er nogen fordel ved at investere energi i et luftvesikelsystem. *Planktothrix agardhii* findes i en stamme (*var. isothrix*), der danner dybdemaksima i moderat næringsrige søer. Denne stamme kan regulere sin opdrift på samme måde som *Microcystis* og er fysiologisk forskellig fra *Planktothrix agardhii* i lavt, omrørt vand. Måske er det to forskellige arter (*Utkilen et al. 1985, Walsby 1988, Kromkamp et al. 1988*).

sedimentationstab

De ovenfor omtalte reguleringer af massefylden er med til at modvirke, at cellerne synker til bunds. Takamura & Yasuno 1988 fandt, at *Microcystis aeruginosa/Microcystis viridis* i slutningen af en opblomstring havde synkehastigheder på 0.24 m dg^{-1}, mens de tidligere i opblomstringen kun sank 0.0045 m dg^{-1}. Kun 9% af *Microcystis*-sommerpopulationen sank til bunds i levende tilstand og overlevede til næste sommer. Resten blev tabt ved algerespiration, græsning, nedbrydning (bakterier, vira, svampe, amøber) samt algedød og sank til bunds som partikulært, dødt, organisk materiale, hovedsagelig i slutningen af opblomstringen i september-oktober.

5.5 Svømmeegenskaber og fysiologisk tilstand

En anden og meget effektiv måde at undgå nedsynkning på er at kunne svømme. I stillestående vand har arter med svømmeegenskaber en åbenlys konkurrencefordel i forhold til ubevægelige former. Svømmende former findes indenfor rekylalger, furealger (tabel 9), gulalger, stilkalger, kiselflagellater, øjealger, prasinophyceer og volvocale grønalger. Nogle furealger tåler ligefrem ikke den mekaniske påvirkning, der er ved høj turbulens, da de er forholdsvis skrøbeligt bygget (White 1976). Det er sandsynligt, at mange andre flagellater i større eller mindre grad har det på samme måde, men det er ikke undersøgt.

Furealger

Vertikalvandringer hos furealger har været iagttaget og dokumenteret i mange undersøgelser i dette århundrede (figur 17-18). Men på trods heraf er årsagerne til disse vandringer ikke fuldt afklarede. I mange år troede man på positiv fototaksi som eneste årsag (Hasle 1950, 1954 m.fl.), fordi mange arter svømmer opad mod lyset i dagtimerne. Men den opadgående bevægelse starter før det bliver lyst, og ved mange forsøg i totalt mørke gennemføres de samme vandringer op og ned (Eppley et al. 1968, Weiler & Karl 1979). Furealger svømmer endvidere også nedad med en hastighed, der langt overstiger den, de ville have, hvis de udelukkende faldt efter Stokes' lov (Levandowsky & Kaneta 1987). En kombination af skiftende positiv og negativ geotaksi og reaktion på trykændringer i vandet har også været foreslået som årsag (Roberts 1970, 1981; Levandowsky & Kaneta 1987).

Klorofylholdige ciliater

Den marine klorofylholdige ciliat *Mesodinium rubrum* er en særdeles effektiv svømmer, idet den kan svømme 1-2 mm sek^{-1} (Smith & Barber 1979, Lindholm 1985).

Volvocale grønalger

Den volvocale grønalge *Volvox aureus* er ligeledes en effektiv svømmer og vokser hurtigst i stillestående vand. Den hæmmes sædvanligvis i sin vækst, når vandsøjlen bliver opblandet (Reynolds 1983a).

Lys:
marine furealger

Ernæringstilstanden har stor betydning for furealgers lysfølsomhed og bevægelighed. *Gonyaulax polyedra* og *Ceratium furca* in situ bevæger sig kun op i overfladelaget ved høj overfladebelysning (1000 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}) [1], hvis de er næringsmættede. N-begrænsede celler undgår stærk belysning og danner dybdemaksima ved ca. 10% overfladebelysning, 150 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1} (Heaney & Eppley 1981). *Alexandrium tamarense (= Gonyaulax tamarensis)*, en stærkt toksisk art, svømmer i kultur mod lyset og stiller sig ved højeste kunstige belysning (100 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}), når de er næringsmættede. Når de er næringsbegrænsede, reagerer de ikke på lys (Rasmussen & Richardson 1989).

[1] 1 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1} = 1 μ Einstein m^{-2} sek^{-1}

Tabel 9. Svømmehastigheder hos furealger. For at lette sammenligningen er de alle omregnet til meter time^{-1}. Det vides ikke, hvor længe og under hvilke forhold disse hastigheder optræder i naturen. (Fra Levandowsky & Kaneta 1987).

Organisme	Hastighed m time-1	Reference
Katodinium rotundatum	1.1–2.0	Throndsen 1973
Gyrodinium sp.	0.72–0.88	
Prorocentrum micans	0.17–0.48	Kamykowski 1981
Gonyaulax polyedra	0.36–1.08	
Cachonina niei	0.18–0.36	
Gyrodinium dorsum	0.18–1.26	Kamykowski 1986
Prorocentrum micans	0.36–0.90	
Peridinium gregarium	2.8–6.5	Lombard & Capon 1971
Gyrodinium sp.	1.0	Hand et al. 1965
Ceratium furca & C. fusus	0.5–1.0	
Peridinium trochoideum	0.13–0.25	Hasle 1954
Diverse spp.	0.4–0.7	Blasco 1978
Protoperidinium cf. quinquecorne	5.4	Horstmann 1980
Gonyaulax polygramma	1.8	Kamykowski 1980
Prorocentrum mariae-lebouriae	0.3	Tyler & Seliger 1981
Gymnodinium sanguineum	1.1	Cullen & Horrigan 1981
Amphidinium carterae	0.05–0.44	Gittleson et al. 1974
Dinophysis acuta	1.8	
Protoperidinium pentagonum	0.72–1.1	
P. subinerme	1.0	
P. ovatum	0.45–0.90	
P. claudicans	0.45–1.1	
P. crassipes	0.36	
Ceratium furca	0.8	Peters 1929
Ceratium furca (kæde)	0.6	
C. tripos	0.2–0.9	
C. fusus	0.23–0.9	
C. longipes	0.06	
C. horridum	0.03–0.12	
C. macroceros	0.055	
Gonyaulax polyedra & Cachonina niei	1.0	Eppley et al. 1968
Ceratium hirundinella	0.7–1.0	Heaney & Eppley 1981
Hemidinium nasutum	0.38	
Peridinium umbonatum	0.9	
P. cinctum	0.72	Metzner 1929
Ceratium cornutum	0.45–0.83	

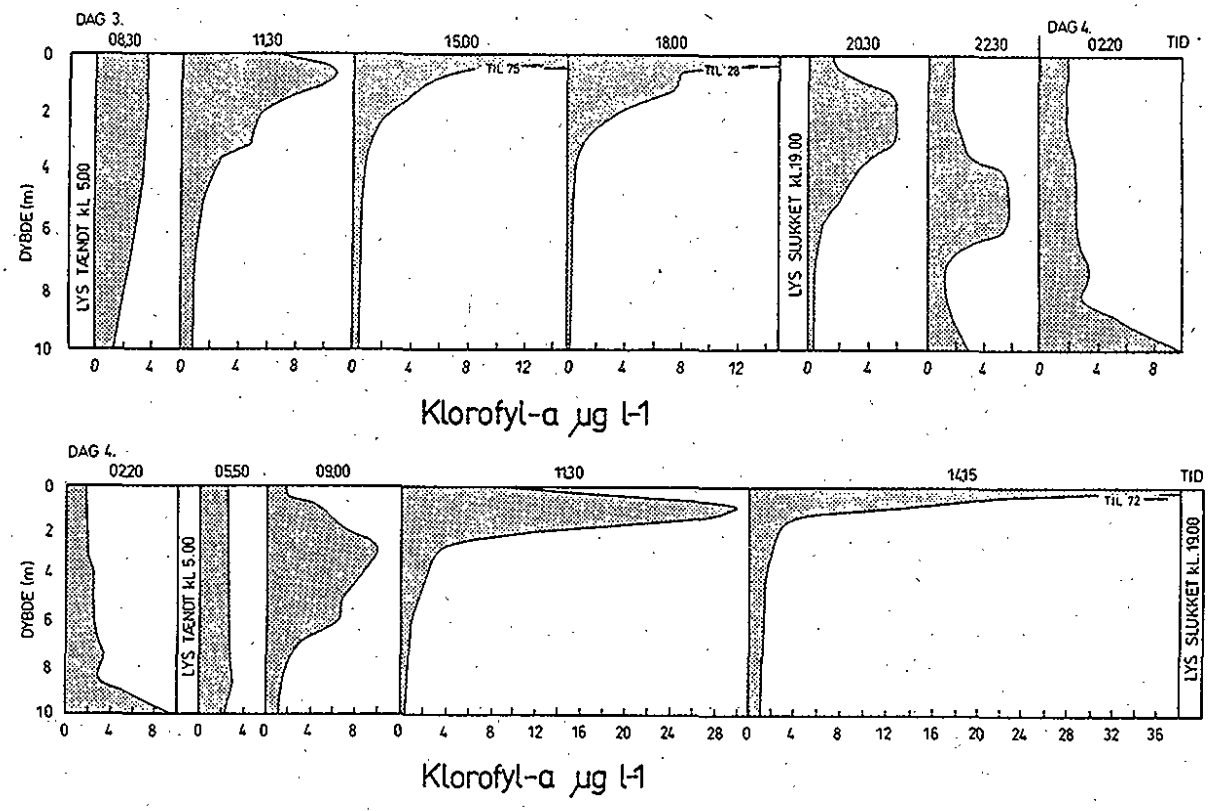
Den fisketoksiske *Gyrodinium aureolum* er særligt egnet til skiftende lysforhold. Den kan i kultur udnytte helt lave lysintensiteten (10 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}) og samtidig bevare evnen til effektivt at udnytte stærkt lys (150 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1} kunstig belysning). (Richardson & Kullenberg 1987).

ferskvandsfurealger

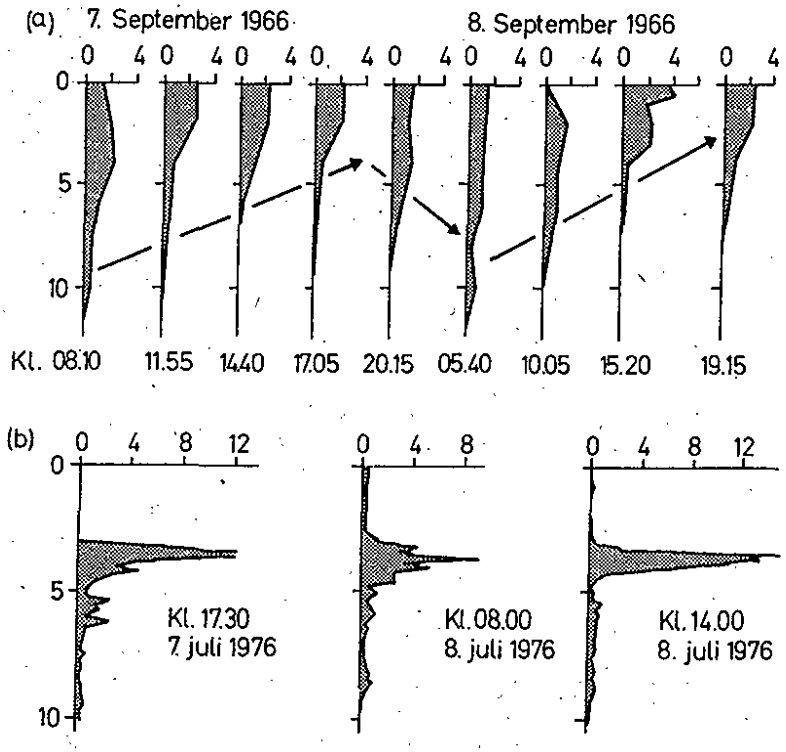
Under naturlige forhold stiller *Ceratium hirundinella* sig ofte midt i epilimnion ved ca. 10% overfladebelysning (140 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}) (Harris, Heaney & Talling 1979). Den undgår i reglen de øverste 0-2 meter vandsøjle, især i klart solskin; men noget tyder på, at cellerne bedre tåler stærkt lys, når de har gennemløbet størstedelen af deres vækstfase (Heaney & Talling 1980a, 1980b). De bevæger sig op i overfladelaget ved lave lysintensiteter (<550 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}), mens belysninger, der nærmer sig klart solskin (>1500 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}) giver populationsmaksima ved 10% af overfladebelysningen (ca. 150 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}). *Ceratium hirundinellas* vertikalbevægelser passer ikke præcis med lys-mørkecyklus (Heaney & Furnass 1980). *Peridinium gatunense (cinctum f. westii)* i Genesaret Sø har størst produktion ved 130 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}. Algen bevæger sig mod lyset fra tidlig morgen til eftermiddag og nedad fra sen eftermiddag til midnat (Pollingher 1988).

rekylalger

I mange søer, både næringsfattige og mere produktive, har rekylalger deres maksimale population langt under overfladen (Nauwerck 1963, 1968, Rott 1988). Ofte står de i springlaget, hvor både lys og næring er tilfredsstillende. I klarvandede bjergsøer undgår rekylalger de øverste 2 meter vandsøjle (Rott 1988). I marine områder er rekylalger ligeledes til stede i klorofyl-"dybdemaksima" (Furuya & Marumo 1983).



Figur 17. Døgnvariation af klorofyl-a profiler i en 10 meter dyb tank med Cachonina niei. *(Fra Eppley et al. 1968).*



Figur 18. Døgnvariation og vertikal fordeling af Ceratium hirundinella *i Esthwaite Water ved to tilfælde af sommerlagdeling. (Fra Heaney & Talling 1980a).*

klorofylholdige ciliater

Den marine, klorofylholdige ciliat *Mesodinium rubrum* reagerer stærkt på lys. Om morgenen er den positive lystiltrækning stor, og *Mesodinium* bevæger sig opad, indtil lyset bliver meget skarpt. Ved for stærkt lys (lyshæmning) svømmer den nedad. I dagtimerne stiller den sig i dybder med 10-50% af fuldt dagslys (Packard et al. 1978). *Mesodinium rubrum* synes udelukkende at optræde i eller nær den fotiske zone (Lindholm 1985).

Temperatur: marine furealger

Både selve temperaturen og temperaturgradienten i vandsøjlen påvirker furealgers vertikalvandringer. Selv en svag massefyldegradient virker som en barriere for nedadgående svømning hos marine furealger (Blasco 1978). *Gonyaulax polyedra* og *Ceratium furca* bevæger sig med en hastighed på 0.7-1.0 m time^{-1} i et temperaturområde mellem 22°C og 26°C og en svag temperaturgradient. Ved temperaturer <20°C og stejlere temperaturgradienter bevæger de sig meget langsommere og akkumuleres i temperaturspringlaget, hvor de danner dybdemaksima (Heaney & Eppley 1981).

ferskvandsfurealger

Ceratium hirundinella bremses i sin nedadrettede svømning af stærke temperaturgradienter, der både forårsager lavere fysiologisk aktivitet i cellen og et større energiforbrug ved svømningen (Heaney & Furnas 1980, Heaney & Talling 1980b).

klorofylholdige ciliater

Temperaturen er ikke nogen vigtig faktor for *Mesodinium rubrums* udbredelse, hverken horisontalt eller vertikalt.

Saltholdighed: marine furealger

Den humantoksiske *Alexandrium tamarense (= Gonyaulax tamarensis)* kan i kultur krydse en saltholdighedsgradient på <6-7°/$_{oo}$ over få cm, men bliver hængende i saltholdighedsspringlaget, hvis gradienten er >7°/$_{oo}$. Såfremt lyset dæmpes ved farvetilsætning over springlaget, kan cellerne pludselig krydse en saltholdighedsgradient på 10°/$_{oo}$ og stille sig ved den højest mulige lysintensitet (Rasmussen & Richardson 1989). Den fiske- og bunddyrtoksiske *Gyrodinium aureolum* findes ofte både i dybdemaksima i salinitetsspringlaget og endvidere i kystnære overfladepopulationer. Ofte koncentreres den i frontområdet mellem Nordsø- og Skagerrakvand og bringes herfra med strømmen ind i de indre danske farvande, hvor den af og til optræder i masseforekomst i bl.a. Limfjorden (10.000-11.000 celler/ml, Sørensen 1986, 1989). Den er fundet i større forekomster helt ind i Øresund (Edler et al. 1982). Den har i de senere år været en hyppig plage langs den svenske vestkyst og den syd- og vestnorske kyst, især for havdambrug (Richardson & Kullenberg 1987, m.fl.).

ferskvandsfurealger

De fleste ferskvandsfurealger er stenohaline og tåler ikke saltholdigheder >100 mg Cl l^{-1} (Höll 1928). Der er dog undtagelser: *Peridinium gatunense* i Genesaret Sø danner opblomstringer ved 220 mg Cl l^{-1} (Pollingher 1988) og *Peridiniopsis borgei* i Kalkbrottsdammen ved Klakshamn i Sydskåne, ligeledes ved 220 mg Cl l^{-1} (Cronberg 1981).

klorofylholdige ciliater

Saltholdigheden er ikke nogen vigtig faktor for *Mesodiniums* udbredelse, hverken horisontalt eller vertikalt. Den findes fra brakvand ved 3°/$_{oo}$ op til oceansaltholdighed på 36.9°/$_{oo}$ (Sampayo & Cabecadas 1981).

Ilt: ferskvandsfurealger

De fleste furealger foretrækker iltrigt vand og undgår områder med periodevise iltsvind. O_2-mangel medfører ubevægelighed og tab af flagellerne hos *Peridinium* i Genesaret Sø (Pollingher 1988). *Ceratium hirundinella* trænger kun sjældent ned i det iltfrie hypolimnion (Talling 1971, Heaney 1976, George & Heaney 1978, Harris et al. 1979). I perioder med stærk lysindstråling, stille, klart vejr og højtliggende iltspringlag indsnævres den vertikale zone, som *Ceratium* kan bevæge sig i, af lys fra oven og af iltmangel fra neden.

klorofylholdige ciliater

Mesodinium rubrum tåler både meget høje overmætninger med ilt (268%), men også værdier helt ned til 0.5 mg O_2/l (Lindholm 1985, Lindholm & Mörk 1990).

Turbulens: furealger

Omrøring hæmmer væksten af marine furealger i kultur (White 1976, m.fl.). Efter stærk storm i Genesaret Sø findes mange døde *Peridinium gatunense*-celler (Pollingher & Zemel 1981). *Ceratium* er endnu mere skrøbelig ved mekanisk påvirkning end *Peridinium gatunense* (Pollingher 1988).

klorofylholdige ciliater

Mesodinium rubrum er så bevægelig, at den let akkumuleres i frontområder mellem forskellige vandmasser (Packard et al. 1978). Den kan også stå i kanterne

af et "upwelling" område (Lindholm 1985).

N- og P-begrænsning:

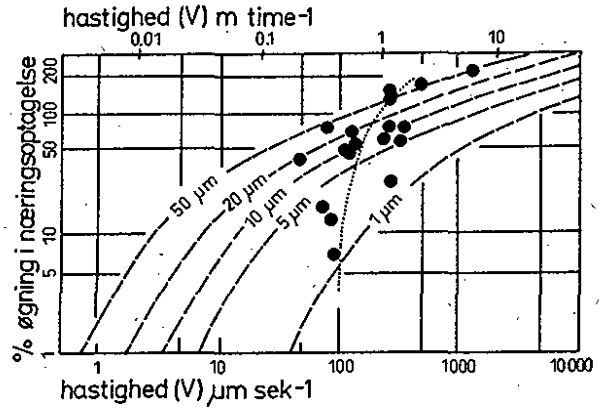
Celler, der befinder sig i næringsfattigt vand, kan let blive transportbegrænsede i deres optagelseshastighed af næringssalte. I naturlige vandområder vil der altid være en vertikal lysgradient og - i tilfælde af temperatur- eller saltholdighedslagdeling - også ofte en næringssaltlagdeling. Begge kan udnyttes af vertikalt bevægelige alger - fotosyntese i de øvre og næringsoptagelse i de lavere vandlag (Salonen et al. 1984, Pasciak & Gavis 1974). Herudover er der i de senere år blevet spekuleret en del over betydningen af mikroaggregater af organisk detritus ("marin sne") for næringsbegrænset planteplankton (Goldman 1984, Vargo 1979, m.fl.).

Evne til at udnytte både adskillelse af lys og næring i lagdelte vandområder og mikro-fordeling af organisk detritus afhænger af svømmehastighed og bevægelsesamplitude (Sommer 1988b). I tabel 10 ses største daglige amplitude for vertikalbevægelse hos flagellater, deres størrelse udtrykt som diameter af en ækvivalent kugle og svømmehastighed. I figur 19 er beregnet den hastighed, alger med forskellig diameter skal have for at kunne øge deres næringsoptagelse. Det ses, at ganske små flagellater (d omkring 1 μm) skal svømme i den umulige hastighed af 5000 μm sek^{-1} for at øge næringsoptagelsen med 100%. Ved realistiske svømmehastigheder er forøgelsen 5-20%. Men allerede for 5 μm flagellater stiger forøgelsen af næringsoptagelsen ved svømning med omkring 50% og for endnu større flagellater op til 200% (Sommer 1988b). 5-20% forøgelse af næringsoptagelsen kan være tilstrækkelig, hvis de metaboliske omkostninger ved svømningen ikke er for store. Raven & Richardson 1984 har beregnet omkostningerne ved bevægelse til kun at være 1/240000 del af det minimale energiforbrug ved en vækst, der svarer til en fordoblingstid på 1 døgn. Hvis omkostningerne ved at svømme er så små, behøver udbyttet ikke være særlig stort, før der er en fordel ved svømningen (Sommer 1988b).

marine furealger

N-mættede celler af *Gonyaulax polyedra* <u>in situ</u> bevæger sig op i overfladelaget ved høj overfladebelysning (1000 μmol fotoner m^{-2} sek^{-1}). Øget N-begrænsning får *Gonyaulax polyedra* til at søge nedad tidligere på dagen før lysperioden er slut. Jo tidligere de påbegynder nedstigningen, jo længere er de i stand til at trænge ned i springlaget. N-begrænsede celler af *Gonyaulax polyedra* fortsætter med vertikal vandringer, men undgår stærk belysning og danner på den måde dybdemaksima (Eppley & Harrison 1975).

Ceratium furca celler, der både mangler N og P ophører med at bevæge sig vertikalt, og bliver samtidig meget klorofyl-fattige (Heaney & Eppley 1981). *Alexandrium tamarense (= Gonyaulax tamarensis var. excavata)* danner dybdemaksima i Gulf of Maine lige over saltholdighedsspringlaget, hvor der er rigeligt uorganisk N, mens der er N-begrænsning højere oppe i vandmassen.



Figur 19. Procentuel forøgelse af næringsoptagelsen gennem celleoverfladen som funktion af svømmehastighed og diameter, beregnet for kugleformede celler. De udfyldte cirkler er data fra tabel 10. De punkterede linier er regressioner af svømmehastighed som funktion af cellestørrelse ($v = 93\ DKÆ^{0,24}$) (se tabel 10). (Fra Sommer 1988b, efter Berg & Purcell 1977).

(Holligan et al. 1984). *Alexandrium tamarense (= Gonyaulax tamarensis)* i kultur udviser ingen tiltrækning til lys, når cellerne er N- og P-begrænsede i deres vækst (Rasmussen & Richardson 1989).

ferskvandsfurealger

Ceratium hirundinella har maksimum på tidspunkter, hvor opløst uorganisk N og P i epilimnion er lavest, men hvor der er høje koncentrationer af disse næringsstoffer i springlaget og i hypolimnion. En langtidsserie af *Ceratium hirundinella* og P i overfladelaget og hypilimnion i Hald Sø viser, at *Ceratium*-opblomstringen følges med høj P-koncentration i hypolimnion (figur 20) (Olrik et al. 1987). Det samme mønster er fundet for *Ceratium hirundinella* i Farum Sø (Olrik & Schmidt 1990). I Genesaret Sø går *Peridinium gatunense (cinctum f. westii)* stærkt tilbage til fordel for andre, mere hurtigtvoksende alger i de år, hvor epilimnionkoncentrationen af ortho-P stiger drastisk i forhold til normaltilstanden. I denne situation har *Peridinium gatunense* ingen konkurrencefordel af at kunne bevæge sig (Pollingher 1988).

rekylalger

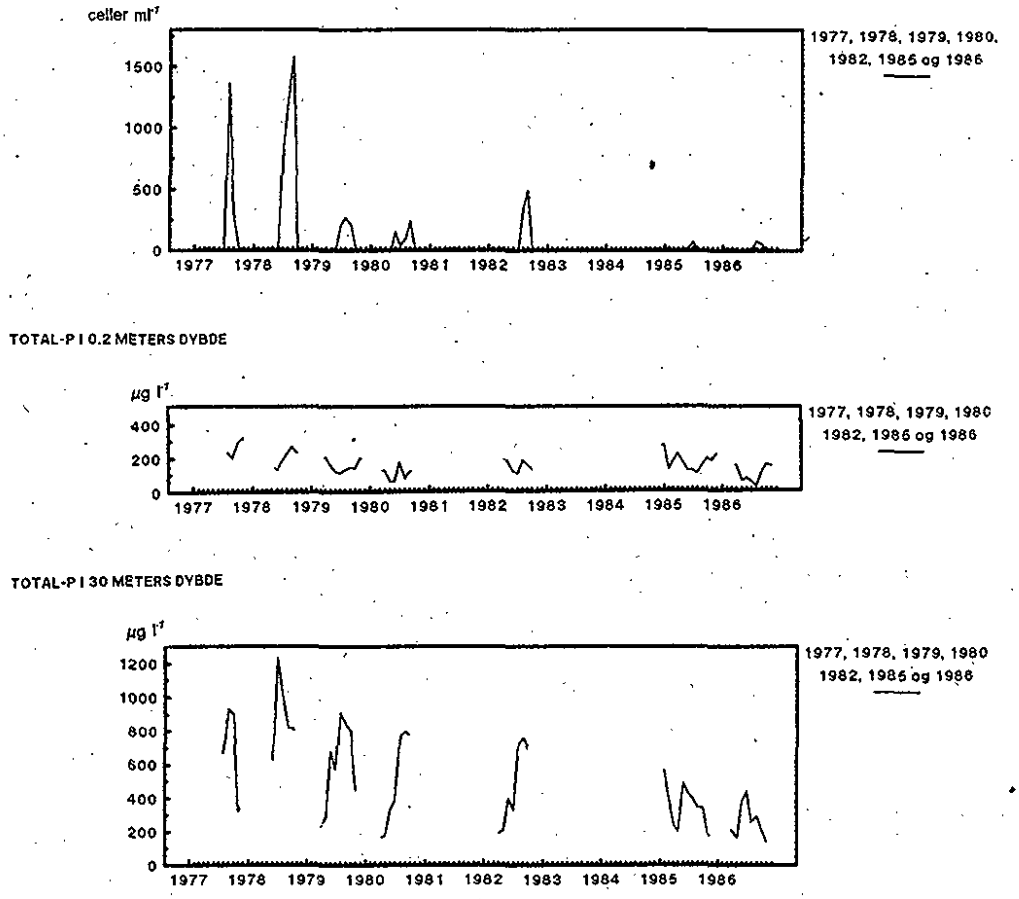
Rekylalgers evne til at udnytte organisk N gør, at springlaget kan være et attraktivt sted at opholde sig (se afsnit 4.7).

Tabel 10. Cellestørrelse udtrykt som diameter af kugleformede ækvivalenter (DKÆ, µm), maksimal amplitude for vertikalvandringer samt hastighed (v, µm sek^{-1}). Fra Sommer 1988b (data fra forskellige forfattere).

Art	DKÆ µm	Amplitude m	v µm sek −1	
FERSKVAND				
Rhodomonas minuta	5.4	2.5		
Gymnodinium lacustre	13	2.5		
Synura petersenii	53	2.5		
Mallomonas tonsurata	13	2.8		
Chroomonas acuta	8.3	3		
Cryptomonas erosa	19.5	3		
Rhodomonas lens	7.8	4		
Cryptomonas ovata	19	5		
Peridinium penardii	31	5		
Ceratium hirundinella	46	5		
Cryptomonas marsonii	12	5.5		
Gymnodinium uberrimum	33	5.5		
Mallomonas sp.	8.4	7.5		
Dinobryon sertularia	16	7.5		
Peridinium aciculiferum	34	8		
Peridinium cinctum	49	10		
Volvox sp.	108	18		
MARINE ARTER				
Prorocentrum micans	27	6		
Ceratium furca	67	5		
Heterocapsa sp.	118		50	
Ochromonas minima	3.6		75	
Prorocentrum mariae-lebouriae	42	6	83	
Heteromastix pyriformis	3		85	(75–100)
Micromonas pusilla	1.4		90	(75–100)
Pseudopedinella pyriformis	9.8		105	(90–110)
Apedinella spinifera	9.5		110	(90–176)
Eutreptiella sp.	20		135	(115–155)
Olisthodiscus luteus	10.5		140	(130–160)
Gyrodinium sp.	7.8		230	(200–245)
Eutreptiella gymnastica	11		240	(200–275)
Ceratium fusus	50	10	250	
Gonyaulax polyedra	58	14	250	
Ceratium tripos	82	10	250	
Hemiselmis simplex	2.6		260	(200–450)
Pyramimonas disomata	5.8		350	(290–420)
Katodinium rotundatum	8.8		370	(300–550)
Dinophysis acuta	66		500	
Protoperidinium quinquecorne	40		1500	

klorofylholdige ciliater

Den marine klorofylholdige ciliat *Mesodinium rubrum* danner opblomstringer dels i "upwelling"-områder, dels i næringsrige fjorde. Det tyder på, at den er afhængig af rigelig næring (Lindholm 1985, Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990, Olrik, Havskum & Henriksen 1990a.



Figur 20. Ceratium hirundinella *opblomstringer i Hald Sø 1977-1986 samt total-P i epi- og hypolimnion. (Fra Olrik et al. 1987).*

5.6 Fysiologisk stress - død

Døende algeceller - uanset årsag - er tabt for populationen, selvom de stadig måtte befinde sig i vandmassen. Celler kan dø af forskellige grunde, f.eks. mangel på lys og/eller næring, eksponering for toksiske substanser incl. de toksiner, andre alger måtte producere, eller virus-, bakterie- eller svampeangreb. Følsomhed overfor disse faktorer og de følger, de måtte have, varierer fra art til art samt efter den enkelte arts fysiologiske tilstand. På samme måde som en syg eller stresset person er mere modtagelig for infektioner end en rask, vil en algecelle, der er næringsbegrænset, være mere udsat for virus-, bakterie- eller svampeangreb end en algecelle i sund vækst (Reynolds 1984a).

Fysiologisk død

Erkendelse af fysiologisk død er bestemt ikke let. Der er et bredt grænseområde, som spænder lige fra tab af fysiologisk velbefindende (som cellen kan komme sig over), over bakterieangrebne celler til tomme celler eller celler under nedbrydning. I mikroskopet vil forskellige personer nok kunne komme til forskellige resultater; men en ret sikker vurdering af den fysiologiske tilstand

i en population opnås ved at betragte pigmenterne og deres derivater (klorofyl-a/phaeophytin) (Jensen & Sakshaug 1973). Tolkning af tilstanden i naturlige populationer kan være meget vanskelig. Jassby & Goldman 1974 har beregnet det daglige tab af fotosyntetiseret kulstof i Castle Lake til 20-80% af populationen pr. dag. Heraf henregnedes kun en lille del af tabet til udvaskning ved gennemstrømning, nedsynkning og græsning. Ved udelukkelsesmetoden blev celledødelighed anset for at være den største kilde til tab. Disse beregninger gælder for planteplankton i en næringsfattig bjergsø; men kan ikke umiddelbart overføres til andre vandområder.

Hovedparten af nedbrydningen af en planteplanktonpopulation foregår i slutningen af vækstfasen: *Peridinium gatunense* i Genesaret Sø har 8-10% tab under sin eksponentielle vækstfase og 40-80% tab ved afslutningen af opblomstringen. Nedbrydningen af *Peridinium gatunense* foregår hurtigt (Serruya, Pollingher & Gophen 1975). *Microcystis aeruginosa* og *M. viridis* i en næringsrig japansk sø omdannedes til detritus i vandmassen i slutningen af opblomstringen og sank til bunds, ikke som levende alger, men som detritus. I alt blev omkring 43% af primærproduktionskulstof til detrituskulstof, og heraf sank 72% til bunds og blev yderligere omsat i sedimentet (Takamura & Yasuno 1988).

Toksicitet og allelopati

Det er velkendt, at aktivt planteplankton udskiller forskellige kemiske substanser til det omgivende vand. De økologiske konsekvenser heraf er ikke klare; nogle giver øget vækst af andre planteplanktonarter, andre kan virke hæmmende, endda ligefrem toksiske overfor konkurrerende arter. Der findes en del stoffer, der også er toksiske overfor andre organismer, dyreplankton, bunddyr, fisk, fugle, husdyr og selv mennesker. I marine områder er visse furealger og stilkalger de mest frygtede, i ferskvand er det blågrønalgeopblomstringer. En liste over kendte toksinproducenter og deres vigtigste effekter ses i tabel 11. Nyttige oversigter over disse organismer, deres taksonomi, forekomster, økologi og toksiske effekter findes hos Bjergskov et al. 1990, Codd 1984, Gorham & Carmichael 1988, Skulberg, Codd & Carmichael 1984, Olrik 1976b, Olrik & Christensen 1983.

Det er påvist, at blågrønalger udviser allelopatiske reaktioner overfor konkurrerende arter (Keating 1977, Lam & Silvester 1979, Vincent & Silvester 1979); men betydningen heraf i naturlige planktonpopulationer er stadig uklar. Man kan i hvertfald ikke uden videre antage, at blågrønalger altid vil hæmme væksten af andre alger (Reynolds 1984a).

Sygdomsfremkaldende organismer

Organismer, der slår alger ihjel, findes inden for virus (phycovirus, cyanophager) (Safferman & Morris 1963, Luftig & Haselkorn 1967), gramnegative bakterier (Vibrio i saltvand, Aeromonas i ferskvand) (Daft, McCord & Stewart 1975, Daft & Stewart 1971). Svampeparasitter (og saprofyter) på alger findes hovedsagelig indenfor ordenerne *Chytridiales* og *Phycomycetes* med zoosporer (Canter 1979, Donk 1989).

5.7 Græsning

Alle planktonsamfund indeholder både planter og dyr. Mange dyreplanktonarter er planteædere (herbivorer) og lever dels af alger, dels af bakterier i de vandområder, de lever i. Det er uundgåeligt, at de spiller en stor rolle for planteplanktonsammensætning, -dynamik og -populationsøkologi. Ligeledes har planteplankton indflydelse på dyreplanktonvækst, -formering og -artssammensætning. Følgende faktorer er vigtige for samspillet mellem plante- og dyreplankton:

- vandområdets næringsstatus
- vandtemperatur
- planteplanktons individstørrelser og antal
- ernæringsmæssig kvalitet af planteplankton
- dyreplanktonsammensætning
- predationspres fra fisk på dyreplankton

Tabel 11. Alger med tilhørende toksisk effekt, samt nærtstående arter, der ikke kendes i toksisk form. Delvis efter Bjergskov et al. 1990. Data fra forskellige forfattere.

Art	Toksisk effekt
MARINE ARTER	
Nostocophyceae (= Cyanophyceae) – Blågrønalger:	
Nodularia spumigena	toksisk for fugle og pattedyr
Dinophyceae – Furealger:	
Prorocentrum balticum	ingen
P. lima	DSP-producent
P. micans	ingen
P. minimum	måske pattedyrtoksisk
Dinophysis acuminata	DSP-producent
D. acuta	DSP-producent
D. norvegica	DSP-producent
D. rotundata	? ingen
Alexandrium tamarense	PSP-producent
A. ostenfeldii	muligvis PSP-producent
Gymnodinium catenatum	PSP-producent
G. galatheanum	fisketoksisk
Gyrodinium cf. aureolum	fiske- og bunddyrtoksisk
Noctiluca scintillans	fisketoksisk
Dictyochophyceae (= Silicoflagellater):	
Dichtyocha speculum	? fisketoksisk
Raphidophyceae:	
Heterosigma akashiwo	fisketoksisk
Olisthodiscus luteus	ingen
Prymnesiophyceae-Stilkalger:	
Chrysochromulina polylepis	fisketoksisk
Phaeocystis pouchetii	ingen
Prymnesium parvum	fisketoksisk
P. patelliifera	? fisketoksisk
Diatomophyceae – Kiselalger:	
Nitzschia pungens	humantoksisk producent af domoic acid
FERSKVAND	
Nostocophyceae (= Cyanophyceae) – Blågrønalger:	
Coelosphaerium kuetzingianum	toksisk for pattedyr
Snowella lacustris (= Gomphosphaeria l.)	toksisk for pattedyr
Woronichinia naegeliana (= Gomphosphaeria n.)	toksisk for pattedyr
Microcystis aeruginosa	toksisk for fisk, fugle og pattedyr
M. viridis	toksisk for fisk, fugle og pattedyr
M. wesenbergii	? toksisk for pattedyr
Anabaena circinalis	? toksisk for pattedyr
A. flos-aquae	toksisk for fisk, fugle og pattedyr
A. spiroides	? toksisk for pattedyr
Aphanizomenon flos-aquae	PSP-producent
Gloiothricia echinulata	toksisk for pattefdyr
Lyngbya majuscula	hudtoksisk
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	toksisk for pattedyr
Oscillatoria brevis	endotoksinproducent
Planktothrix rubescens (= Oscillatoria r.)	? toksisk for pattedyr

DSP = Diarrhetic Shellfish Poison
PSP = Paralytic Shellfish Poison

Planteplankton individstørrelse

Tabel 12 viser forskellige planteædende dyreplanktonarter, og de maksimale partikelstørrelser, der græsses mest effektivt, dvs. med størst filtreringshastighed. Absolutte maksimumgrænser er svære at sætte for partikelstørrelse, der optages af dyreplankton. Alle arter i tabel 12 kan indtage partikler <20 μm. Partikler mellem 20 og 50 μm indtages kun vanskeligt af *Keratella* (hjuldyr) og *Eudiaptomus gracilis* (calanoid copepod). Flere af de andre arter (*Diaptomus, Bosmina, Daphnia spp.*) indtager helst partikler <30-40 μm. Kun *Daphnia hyalina* kan optage partikler >50 μm, men foretrækker partikelstørrelser mellem 1-20 μm.

Tabel 12. Planteædende dyreplankton og de partikelstørrelser, de foretrækker at indtage. Tallene angiver diameter eller største længde, arterne kan indtage. Tallene i parentes angiver optimale områder med maksimal selektion. (Fra Reynolds 1984a).

Dyreplanktongræsning Art	Foretrukken partikelstørrelse µm	Reference
Keratella cochlearis	(0.5–1)3	Gliwicz 1969
Keratella quadrata	<15–18	Pourriot 1977 Ferguson et al. 1982
Eudiaptomus gracilis	1(5–10)16	Gliwicz 1969
Diaptomus oregonensis	2.5(12–15)30	Richman et al. 1980
Bosmina corregoni	0.5(12–23)35	Gliwicz 1969
Chydorus sphaericus	0.5(12–23)35	Gliwicz 1969, 1980
Daphnia cuculata	2(11–23)35	Gliwicz 1969, 1980
Daphnia middendorffiana	>2.6(a)	Peterson et al. 1978
Daphnia hyalina	(1–20)100	Nadin-Hurley & Duncan 1976
	<50–60	Ferguson et al. 1982
Daphnia spp. (a)		Burns 1968
0.9 mm	<24.7	
1.3 mm	<33.5	
1.6 mm	<40.1	
1.9 mm	<46.7	

(a) Estimerede værdier fra Burns ligning 1968
Efter Reynolds 1984a

Tabel 13. Selektionskoefficienter (ϕ) for forskellige planteplanktonarter (den del af den oprindelige planteplanktonpopulation, der bliver græsset) i et blandet dyreplanktonsamfund domineret af Daphnia hyalina. *(Fra Reynolds 1984a).*

Art	Størrelsesorden af ø %
Asterionella formosa	28 – 100
Fragilaria crotonensis	0 – 35
Cryptomonas ovata	→100
Ankyra judayi	→100
Eudorina unicocca	
(<50 µm)	→100 ?
(>50 µm)	0
Microcystis aeruginosa	normalt 0 men måske →100 for små (<60 µm) kolonier

Tabel 13 viser selektionskoefficienter for forskellige planteplanktonarter i en blandet dyreplanktonpopulation, der er domineret af *Daphnia hyalina*. Små flagellater, små grønalger og små kiselalger græsses fuldstændigt, mens store kiselalger (stjerne- og båndformer) kun græsses delvist og store kolonier (både af flagellater og blågrønalger) går helt fri (Reynolds 1984a).

Planteplankton "anti-græsnings"egenskaber

I vandområder, der er rige på dyreplankton, vil græsning kunne medvirke til at presse planteplanktonsamfundet fra små former <20 µm i forårsperioden før græsningstrykket stiger, til store sommer- og efterårsformer >50 µm, som ikke, eller kun svagt græsses af dyreplankton (figur 21). Udover størrelsen kan nævnes følgende "antigræsnings"egenskaber: Horn, nåle og andre udvækster; gelédannelser; stiv cellevæg (cellulosevæg hos grønalger) (Sournia 1982).

Trichocyster hos diverse planteplanktonarter skulle kunne hæmme fødeoptagelsen hos invertebrater (Ukeles & Sweeney 1969). Selvlysende planteplankton-

arter hæmmer fødeoptagelsen hos marine copepoder (Esaias & Curl 1972, White 1979, Sweeney 1987).

Ernæringsmæssigkvalitet af planteplankton

Tabel 14 viser foderforsøg med tre cladocér-slægter, der alle er planteædere. De tilføres forskellige planteplanktonarter. Forsøgene viser, at blågrønalger og furealger er meget ringe som føde, grønalger kan bruges; men er ikke lige egnede for alle tre slægter, mens rekylalger, *Cryptomonas* og *Rhodomonas*, trods forskellig størrelse giver langt den bedste vækst hos alle tre dyreplanktonslægter (Ahlgren et al. 1990). Forfatterne foreslår, at det skyldes et særlig højt indhold af lang-kædede polyumættede fedtsyrer af *w*3-typen, som også er almindelige hos fisk. Stewart & Wetzel 1986 anser rekylalger for en økologisk vigtig stabiliserende komponent i planktonsamfund på grund af deres høje ernæringsmæssige kvalitet.

Blågrønalgers ringe fødeværdi for dyreplankton er almindeligt anerkendt (Lampert 1987, Thompson et al. 1982, m.fl.). Den giver sig udtryk i stærkt nedsat græsning under blågrønalgemaksima. Et eksempel herpå ses af figur 22 fra Flyndersø Sydbassin 1986, hvor græsningen er høj, max. >115% dg^{-1}, indtil der kommer blågrønalger. Under blågrønalgemaksimum falder græsningen til ganske få procent (Olrik & Bosselmann 1989a). Blågrønalgers ringe fødeværdi kan skyldes flere faktorer: Koloniformede blågrønalger, eksempelvis *Microcystis* optages langsomt, dvs. med lav filtreringsrate af dyreplankton på grund af koloniernes størrelse og evt. seje gelé. Derudover kan nogle blågrønalgearter udvikle toksiske populationer. Dette kan både nedsætte dyrenes filtreringsrate og bevirke, at deres vækst og ægproduktion nedsættes.

Marint protozooplankton

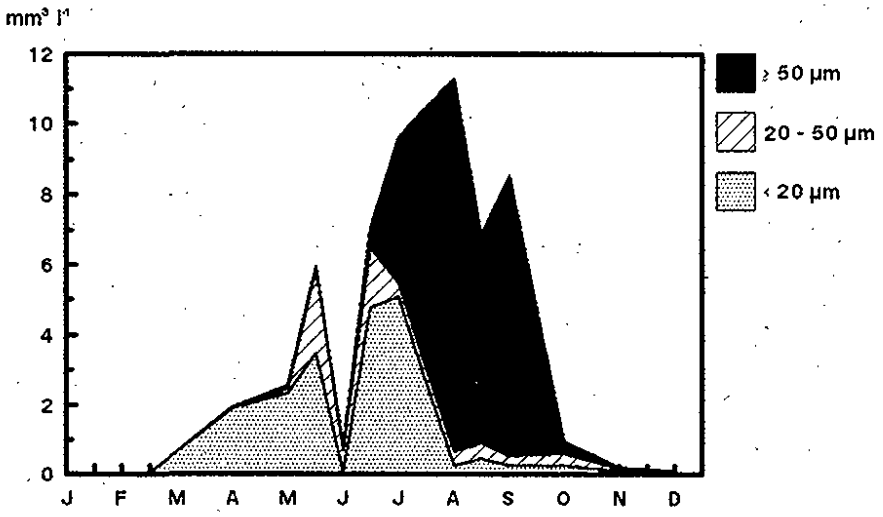
Optagelseshastighed for marine, rent heterotrofe dinoflagellater, der lever af planteplankton, er målt til 1-28 μl $individ^{-1}$ $time^{-1}$. Det svarer til ciliaters optagelseshastighed (Lessard & Swift 1985). I modsætning til de store zooplanktonformer er marint protozooplankton tættere knyttet til tidspunkter, hvor der er maksimalt fødeudbud. Det skyldes deres hurtigere formeringshastighed. *Protoperidinium* og *Katodinium* er, ligesom små rekylalger, hyppigst i sidste del af forårskiselalgemaksimum. Under kiselalgemaksimum i stærkt næringsberigede kystnære områder kan *Protoperidinium* nå koncentrationer over 40.000 l^{-1} og *Katodinium* over 400.000 l^{-1} (Olrik, Havskum et al. 1990a m.fl.). *Noctiluca scintillans* er den største af de heterotrofe furealger og den mest almindelige. Den kan nå meget høje koncentrationer bl.a. i Tyske Bugt og op langs Jyllands vestkyst. (Taylor & Pollingher 1987, Henriksen & Olrik 1991).

Andersen & Sørensen 1986 har undersøgt årstidsvariation af bakterier, små flagellater og ciliater i Limfjorden. De fandt, at der var store svingninger, men at små flagellater i gennemsnit optog 45% af bakteriepopulationen pr. dag, og at ciliater i gennemsnit optog 93% af populationen af de små flagellater pr. dag.

Samspil mellem planteplankton, dyreplankton og fisk

Et eksempel på den indflydelse, fisk har på balancen i planktonsystemet, findes i Hjarbæk Fjord 1981 (figur 23). En meget høj planteplanktonbiomasse i april-juli fik pH til at stige til max. 10.5. Den høje pH drev fiskene ud af fjorden, hvorefter der udvikledes en ekstrem stor dyreplanktonbestand domineret af *Daphnia hyalina*. Den nedgræssede fuldstændigt planteplanktonbiomassen, hvorefter NH_4-N og NH_3-N koncentrationen steg til toksiske værdier for fisk, og iltkoncentrationen faldt til <6 mg/l. Herefter gik *Daphnia hyalina* i hvilestadium (ephippier), men klækkedes igen senere i september. I oktober var de vandkemiske forhold sådan, at fiskene kunne vende tilbage, og dyreplanktonbiomassen blev igen holdt nede (Olrik et al. 1984).

Et andet eksempel på fiskenes regulerende indflydelse på både plante- og dyreplanktonsammensætning er beskrevet af Andersson & Cronberg 1984. I en stærkt næringsrig dam fandtes en sommerpopulation af store spindelformede bundter af *Aphanizomenon* (blågrønalger) og store dafnier (især *Daphnia magna*), men næsten ingen fisk. Planteplanktonsamfundet brød jævnligt sammen med iltmangel til følge. Efter udsætning af planktonædende fisk forsvandt *Aphanizomenon* omtrent og erstattedes af små planteplanktonarter (<30 μm). De store dafnier erstattedes af mindre dyreplanktonformer (især *Bosmina longirostris* og hjuldyr).



Figur 21. Årstidsvariation i planteplankton størrelsesgrupper i Farum Sø 1988. Biomasse mm^3 l^{-1} inden for størrelsesfraktionerne <20 µm, 20-50 µm og >50 µm. (Fra Olrik & Schmidt 1990).

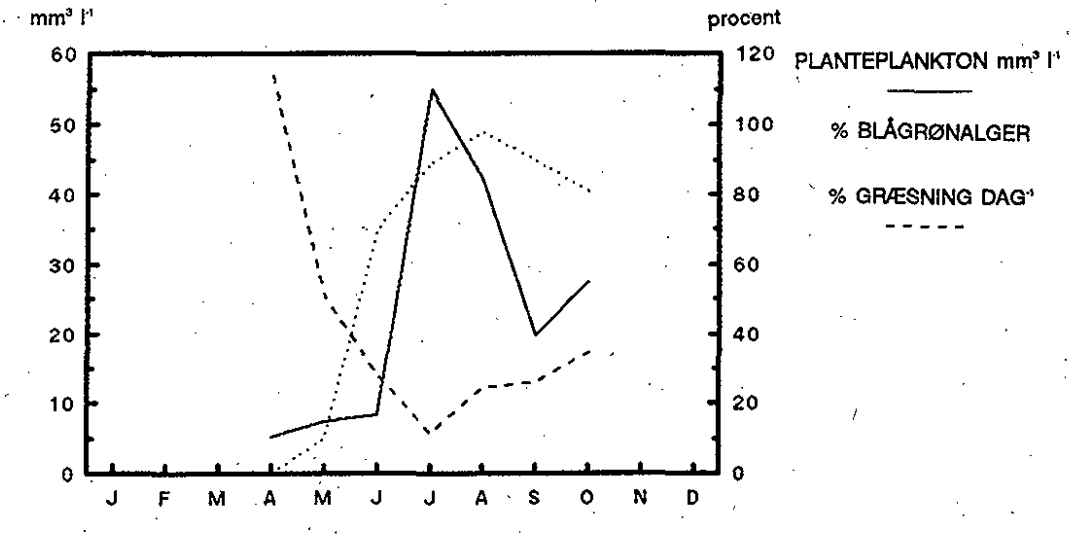
Tabel 14. Foderforsøg med forskellige planktonalger givet til tre planteædende dyreplanktonarter. Tabellen viser største længde af algerne (µm), antal dyreplanktonindivider (N), standardafvigelse (SD), antal forsøg (n) efter 10 dage i de forskellige algekulturer. Individantal ved forsøgets start var i alle tilfælde 10. + = alle døde. (Fra Ahlgren et al. 1990).

Planteplankton anvendt som føde for dyreplankton	Største længde alge µm	Dyreplankton Chydorus N	SD	n	Eubosmina N	SD	n	Daphnia N	SD	n
Nostocophyceae – Blågrønalger										
Microcystis aeruginosa	5	3.4	0.2	6	0.3	0.0	4	2.9	1.0	5
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	557	11.3	2.3	6	+	–	5	0.8	0.5	4
Chlorophyceae – Grønalger										
Chlamydomonas sp.	10	21.2	2.1	6	0.9	0.6	5	16.8	2.2	6
Chlorella homosphaera	5	19.2	2.9	6	2.1	0.8	6	3.6	1.3	5
Scenedesmus acutus	13	20.7	2.4	6	+	–	0	26.2	4.4	6
S. quadricauda celler	12	4.9	2.1	6	0.6	0.6	4	3.0	1.2	4
S. quadricauda celler m. udvækster	20	4.9	2.1	6	0.6	0.6	4	3.0	1.2	4
Flagellater – diverse grupper										
Chromulina chlnophila	6	17.0	1.8	6	0.4	0.3	4	3.8	1.9	5
Cryptomonas sp.	17	24.8	1.5	6	15.1	4.9	5	115	16	5
Rhodomonas lacustris	11	30.3	1.5	6	17.7	9.0	6	146	12	6
Peridinium cinctum	48	–	–	–	+	–	3	2.8	0.5	4

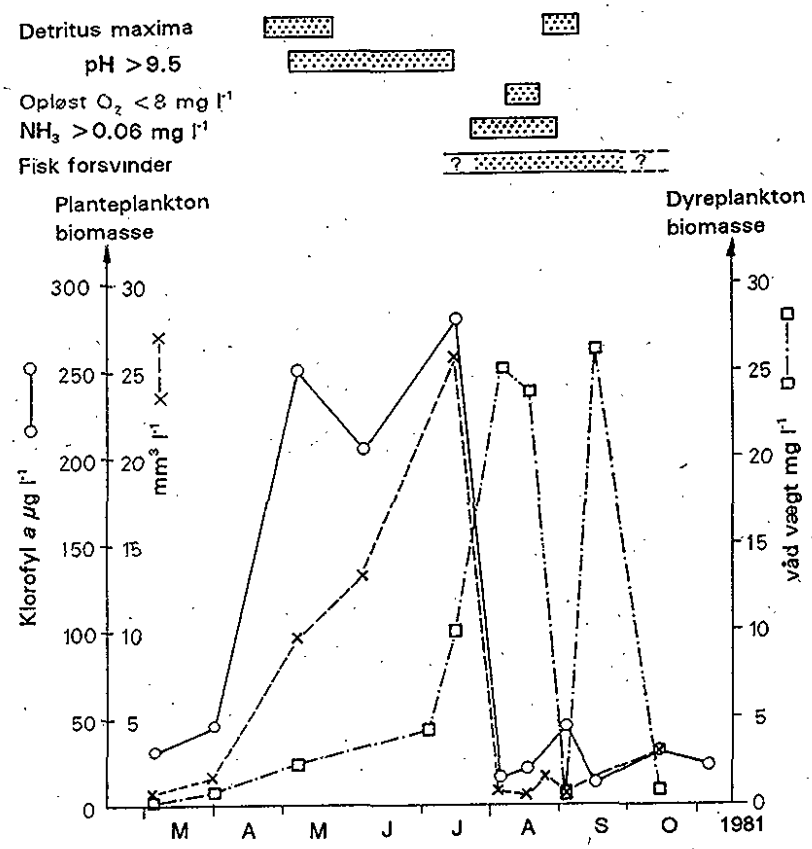
Ressource- eller predationskontrol?

Fiskene holdt de store planteædende former af dyreplankton nede, og dyreplanktons regulerende effekt på de små planteplanktonarter var herefter ikke længere så stærk. Barica 1978, Lynch & Shapiro 1981 samt Jacobsen et al. 1990 har beskrevet tilsvarende *Aphanizomenon-Daphnia* samfund i stærkt næringsrige småsøer.

Spekulationer over, hvorvidt det er næringssalte eller prædation fra fisk, der kontrollerer sammensætning og mængde af plante- og dyreplankton, har været talrige i løbet af de sidste 5 år. (McQueen et al. 1986, Persson et al. 1988, Riemann et al. 1990, m.fl.).



Figur 22. Planteplanktonbiomasse, $mm^3\ l^{-1}$, procentvise andel af blågrønalger og procentvis græsning pr. dag i Flyndersø Sydbassin 1986. (Fra Olrik & Bosselmann 1989a).



Figur 23. Årstidsvariation i plante- og dyreplanktonbiomasse i Hjarbæk Fjord 1981 i relation til ekstremer i omgivelsesvariable og fiskeflugt fra fjorden i juli-september angiver usikkerhed om, hvornår fiskeflugten begyndte og sluttede. (Fra Olrik et al. 1984).

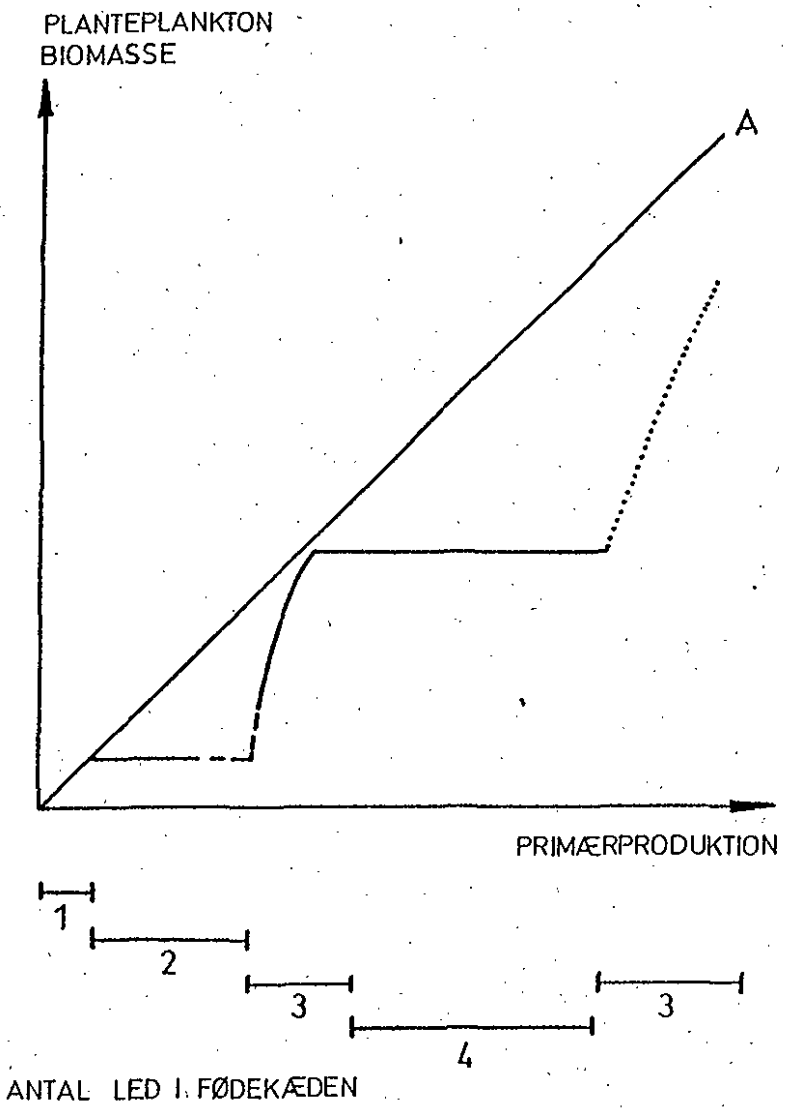
McQueen et al. 1986 foreslår, at kontrol fra neden ("bottom-up") er stærkest i bunden af fødenettet (næringssalte → planteplankton) og svækkes med en faktor 2 for hvert trin opad i fødenettet. Nær toppen af fødenettet er kontrol fra oven (prædatorkontrol, "top-down") stærkest, og svækkes for hvert trin nedad i fødenettet. Samspil mellem kontrol nedefra og kontrol oppefra skifter med næringsstatus for vandområdet. I næringsrige søer vil kontrol ovenfra, ifølge deres model, være stærk for fiskeædere → dyreplankton, svagere fra planktonædere → dyreplankton og svagest for dyreplankton → planteplankton. I næringsfattige søer forudsiger deres model, at kontrol oppefra ikke er stærk, så dyreplankton → planteplankton samspil er vigtige. Denne tidlige model kritiseres af Riemann et al. 1990 og er nok lovlig forenklet til at forudsige, hvad der regulerer de enkelte led i fødekæden.

Persson et al. 1988 og Riemann et al. 1990 forsøger i stedet at sammenkæde effekten af næringssalte (kontrol fra neden) og fiskepredation (kontrol fra oven). Deres model (figur 24) viser, hvordan øget næringssaltniveau i et vandområde ændrer dels planteplanktons primærproduktion og -biomasse samt antal predatorled (planteædende dyreplankton, planktonædende fisk og små dyr, fiskeædende fisk). Modellen beskriver, hvorledes disse led påvirker hinanden: I næringsfattigt vand er der kun plads til 1 led i fødekæden (planteplankton). Ved øget næringskoncentration opstår 2 led i fødekæden (plante- og dyreplankton). Ved yderligere øget næringskoncentration 3 led (planteplankton, dyreplankton og planktonædende dyr), dernæst 4 led (planteplankton, dyreplankton, planktonædende dyr og fiskeædende fisk). Ved et endnu højere næringsniveau reduceres de fiskeædende dyr igen, så fødekæden funktionelt atter består af 3 led. Modellen indeholder den interessante teori, at der ud ad en næringsgradient foregår et skifte mellem ressourcekontrol af planteplankton (kontrol fra neden) ved 1 og 3 led i fødekæden og predatorkontrol (kontrol fra oven) ved 2 og 4 led i fødekæden. For dyreplankton gælder, at der er predatorkontrol ved 3 led og ressourcebegrænsning ved 2 og 4 led i fødekæden. Det indebærer, at planteplanktonbiomassen godt kan være lige så stor på et lavere næringsniveau som på et højere, såfremt det lavere niveau har 3 led i fødekæden og det højere 4 led. Øgning i planteplanktonbiomassen langs en ressourcegradient foregår derfor ikke lineært, men i spring ved overgang fra lige til ulige antal led i fødekæden. Modellen er teoretisk, men bygger på erfaringer fra en række svenske søer, der viser store ændringer mellem planktonædende og fiskeædende fisk, når klorofylmængden går fra nogle få $\mu g\ l^{-1}$ til 60-80 $\mu g\ l^{-1}$. De fleste danske søer hører imidlertid til den funktionelt 3-leddede fødekædestruktur.

Samspil mellem planteplankton og undervandsvegetation

I alle vandområder foregår en konstant konkurrence mellem planteplankton og andre plantelivsformer om både lys og næring. Her skal kort omtales konkurrence mellem planteplankton og større vandplanter.

Undervandsvegetation kræver gode lysforhold. Hvis næringskoncentrationen i vandfasen stiger, forbedres vækstforholdene for planteplankton. Samtidig forværres lysforholdene og dermed de store vandplanters levevilkår, trods rigelig næring. Når de store vandplanter er skygget helt eller delvis bort, sker der en selvforstærkende effekt med øgede næringsstofkoncentrationer i vandfasen og dermed yderligere forbedrede forhold for planteplankton. Vandområdet skifter tilstand fra ét med klart vand og undersøiske enge af vandplanter til ét med uklart vand, tætte forekomster af planteplankton og meget ophvirvlet bundmateriale. De næringsstoffer, der før blev bundet i undervandsvegetation, bliver nu også tilgængelige for planteplankton. Vindinduceret ophvirvling af næringsrigt bundmateriale øges, hvorved sigtdybden nedsættes og næringsfrigivelsen fra bundmateriale til vandfase øges. Levesteder for filtrerende smådyr bliver færre, hvorved græsningstrykket på planteplankton falder. Forholdene for fisk, der jager med synet (gedde, aborre), forværres i takt med de forringede lysforhold, mens forholdene for fisk, der filtrerer vandet (f.eks. skalle og brasen i ferskvand) forbedres. Konsekvensen er øget prædationstryk på dyreplankton og dermed nedsat græsning af planteplankton.



Figur 24. Teoretisk sammenhæng mellem planteplankton primærproduktion og -biomasse langs en ressourcegradient med 1-4 led i fødekæden. Linien A angiver planteplanktonbiomasse i relation til primærproduktion, hvis der ingen prædatorer er til stede, f.eks. i en algekultur i eksponentialfasen. (Fra Persson et al. 1988).

Danske eksempler på denne udvikling er talrige. Restaureringsforsøg i lavvandede søer går ofte ud på at forbedre levevilkårene for undervandsvegetationen for at få de omtalte biologiske processer til at forløbe i omvendt rækkefølge og skabe et selvforstærkende kredsløb. Eksempelvis Væng Sø (Jeppesen et al. 1989), The Norfolk Broads, England (Moss 1987).

Vandplanters allelopatiske effekter på planteplankton

Wium-Andersen et al. (1982) har isoleret to forbindelser med allelopatisk effekt fra både fersk- og brakvands-kransnålalger (Charales): 4-methylthio- 1,2 dithiolan og 5 methylthio-1, 2, 3-trithian. Disse stoffer har en stærk væksthæmmende effekt på både planteplankton og epifyter (påvækstalger). Kransnålalger er derfor særligt ønskelige som bundvegetation, hvis planteplanktonvæksten skal begrænses.

6 Planteplankton-tilpasningsstrategier og -succession

6.1 Indledning

I de foregående kapitler er beskrevet en række faktorer, der hver for sig og i kombination er vigtige for planteplanktonorganismernes økologi: Lys, vandbevægelse, kemiske ressourcer, fysiologiske egenskaber, tabsprocesser og hvad der styrer dem. I dette kapitel forsøges nogle tværgående opstillinger af planteplankton i funktionelle grupper efter deres tilpasningsstrategier og succession samt nogle eksempler fra danske planteplanktonsamfund.

Tilpasningsstrategi

Det økologiske begreb tilpasningsstrategi forbinder fordelingen af organismer (til dels på tværs af taksonomiske tilhørsforhold) efter de evolutionære strategier, de har antaget for at fremme deres deltagelse i konkurrencen om at vokse og overleve. En tilpasningsstrategi kan beskrives som en gruppering af morfologiske, fysiologiske, reproduktive og adfærdsmæssige egenskaber (Reynolds 1988a). Begrebet bygger på den opfattelse, at når forskellige organismer har antaget en lignende strategi, er der stor sandsynlighed for, at de også har samme økologi (Grime 1979).

6.2 Omgivelsernes begrænsninger af planteplanktonvækst

I de foregående afsnit er det vist, hvordan lysenergi, bevægelsesenergi, forstyrrelser og adgang til næring kan fremme eller lægge begrænsninger på den fotosyntetiske kulstoffiksering og hvilke egenskaber, forskellige planktonorganismer har udviklet for at tilpasse sig forskellige kombinationer af disse omgivelsesvariable. De omgivelsesbestemte faktorer kan sammenfattes i to overordnede grupper, der imidlertid af og til kan være svære at afgrænse fra hinanden:

Stress

Stress, f.eks. utilstrækkelig næring både eksternt, efter Monod-modellen (se afsnit 4.3) og internt, efter Droops model (se afsnit 4.5), for meget lys (se afsnit 4.1, 5.4 og 5.5), høj græsning (se afsnit 5.7)

Fysiske forstyrrelser

Fysiske forstyrrelser, f.eks. hyppige, ufrivillige vertikale flytninger af individer gennem den fotiske zone og ud af dem som følge af vinddreven turbulent opblanding (se afsnit 3.2)

Intensiteten af både stress og fysiske forstyrrelser varierer betydeligt i de frie vandmasser, der findes på jorden (søer, damme, åer, floder, fjorde, lavvandede havområder, estuarier og dybhavsområder). Næringsaksen spænder fra ultranæringsfattigt til særdeles næringsrigt vand og den fysiske opblanding varierer tilsvarende fra amixis (permanent isdækkede polarsøer) til holomixis (vindeksponerede lavvandede eller gennemstrømmede vandområder) over tidvis polymiktiske søer eller lagdelte vandområder, der kun opblandes sjældent i deres fulde omfang (dybvandede søer, estuarier, se afsnit 3.2-3.3 og 4.9) (Reynolds 1988a, Lewis 1983).

Indenfor samme vandområde kan intensitet af både stress og forstyrrelser variere stærkt igennem året og fra år til år som følge af variationer i daglængde, solopvarmning og afkøling, vindpåvirkning, frontaktiviteter, nedbør, næringsudvaskning og hydraulisk gennemstrømning. Når man tænker på planktonalgernes mikroskopiske størrelse og deres korte generationstid (fra timer til nogle dage), er det ikke overraskende, at næringsstress, tilgængelighed af næring samt variabilitet i vertikal opblanding og lystilgængelighed repræsenterer meget vigtige selektive kræfter, som påvirker planteplankton under naturlige forhold (Margalef 1978, Lewis 1978, Reynolds 1988a).

6.3 Primære planteplanktonstrategier

Fire ekstreme situationer kan beskrives ud fra det foregående: Ingen → konstante fysiske forstyrrelser og lavt → højt stress. Kombinationen af alvorligt stress og konstante forstyrrelser giver ingen muligheder for liv. Tilpasningsstrategierne kan sammenfattes i tabel 15 (fra Reynolds 1988a):

Tabel 15. Tilpasningsstrategier (C, R, S) hos planteplankton. (Efter Reynolds 1988b, Grime 1979).

Stress-intensitet	Intensitet af forstyrrelser	
	Lav	Høj
Lav	Konkurrencearter C-arter	Ruderatarter Forstyrrelsestolerante R-arter
Høj	Specialister Stress-tolerante S-arter	Intet liv

Grime 1979, Margalef 1978, Margalef et al. 1979, Reynolds 1984b og 1988a, m.fl. foreslår den inddeling, der er vist i tabel 15, og som kan beskrives således (efter Reynolds 1988a):

C-strategi

Planteplankton, der skal kunne udnytte omgivelser, som er mættede med lys og næring, må have en hurtig vækshastighed (C-strategi).

S-strategi

Planteplankton, der skal kunne udnytte situationer med alvorlig næringsbegrænsning, må være gode konkurrenter *sensu* Grime. Det vil sig, de bliver nødt til at være specialiter på et eller flere områder: F.eks. oplagring af næring, hurtig optagelseshastighed, udnyttelse af organisk næring, kunne hente næring på dybt vand under lyszonen, være selvbevægelige (S-strategi).

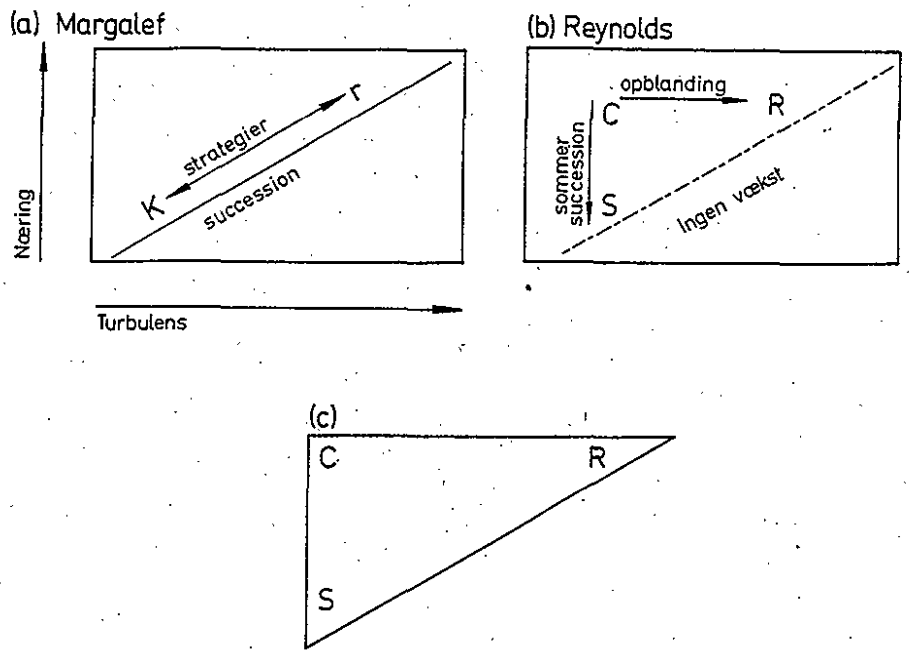
R-strategi

Planteplankton, der skal kunne tåle hyppig eller konstant turbulent transport gennem en lysgradient, må kunne foretage hurtig fotosyntese og oplagring af fotosyntetiseret kulhydrat, som kan forbruges under turen ned i dybet (R-strategi).

De tre strategier udelukker ikke gensidigt hinanden fuldstændigt. Individuelle arter kan have nogle egenskaber, der placerer dem i én kategori og andre, der placerer dem i en anden. Der vil naturligvis være mange overgange.

Figur 25 viser en skematisk fremstilling af de frie vandmasser som levested for planteplankton, dels efter Margalefs model for havet, dels efter Reynolds model for søer. Margalef 1978, Kilham & Kilham 1980 og Sommer 1981 anvender betegnelsen r for arter med en hurtig vækshastighed (Reynolds' C-arter) og K for K-tilpassede arter = stress-tolerante arter (Reynolds' S-arter). Men de to modeller er omtrent identiske. Forskellen er, at Margalef mener, at der sker en gradvis succession fra r- til K-arter, mens Reynolds mener, at der sker delvis uafhængige selektioner ud af de to akser, der repræsenterer henholdsvis stress og fysiske forstyrrelser.

De store, ubevægelige kiselalger, der er helt afhængige af turbulens og tilførsler af Si, er udprægede R-strateger eller R-arter. Tilsvarende er de furealger (*Peridinium, Ceratium*), der dominerer i næringsbegrænsede vandområder, K-selekterede S-strateger eller S-arter. Men hos både blågrønalger og grønalger kan der skelnes mellem arter, der er udprægede C-arter (*Synechococcus, Chlorella*), S-arter (*Microcystis, Volvox, Sphaerocystis*) og R-arter (*Planktothrix, Limnothrix, desmidiaceer*). Den økologiske tilpasning overskrider helt tydeligt de taksonomiske grænser (Reynolds 1988a).



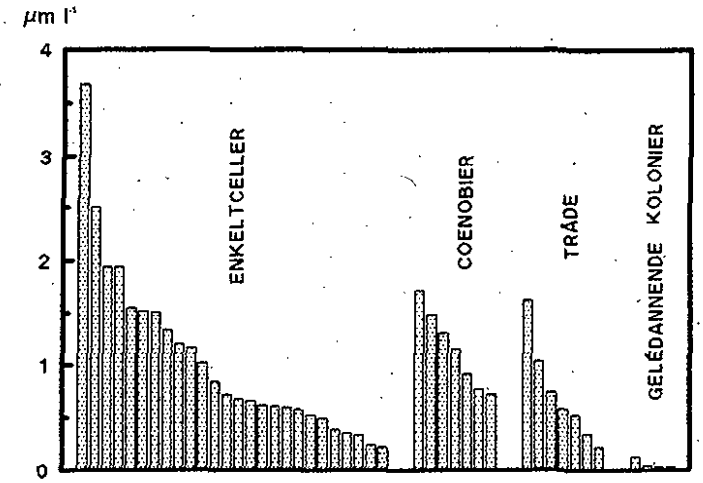
Figur 25. Skematisk fremstilling af de frie vandmasser som levested for planteplankton. a) efter Margalef 1978, b) modificeret af Reynolds til søer (Reynolds 1988a), c) tilgængelige økologiske områder og de primære strategier for deres udnyttelse (efter Grime 1979 og Reynolds 1987b). C) Konkurrencearter (sensu *Reynolds) eller kolonister (sensu Grime) eller r-arter (vækshastighedstilpassede* (sensu *Margalef). S) Specialister, stress-tolerante arter* (sensu *Reynolds og Grime) eller K-selekterede arter* (sensu *Margalef). R) Forstyrrelsestolerante arter eller ruderatarter* (sensu *Reynolds og Grime).*

6.4 Forhold mellem overfladeareal og volumen

Komprimering af cellemateriale i den enkelte planteplanktoncelle kan udtrykkes som forholdet mellem cellens overfladeareal og volumen. Dette forhold har bl.a. indflydelse på algernes lyseksponeringsegenskaber, næringsoptagelseshastighed, delingshastighed, synkehastighed og græsningsfølsomhed. Figur 26 viser variationer i dette forhold hos enkeltceller, coenobier, tråde og gelédannende kolonier af ferskvandsplanteplankton (Reynolds 1984a). Tabel 16 (også fra Reynolds 1984a) viser det samme materiale med angivelse af art, form, største middellængde, volumen, overfladeareal og forhold mellem overfladeareal og volumen. Det ses, at volumen varierer med en faktor $2.7*10^6$, fra den mindste til den største art fra 18 til $4.8*10^7$ μm^3; overfladeareal varierer med en faktor $1.8*10^4$, fra 35 til $6.4*10^5$ μm^3; mens forholdet mellem overfladeareal og volumen "kun" varierer med en faktor 370, fra 0.01 til 3.67 μm^{-1}) og største middellængde med en faktor 250, fra 4 til 1000 μm. De mindste og de mest udtrukne arter har de højeste overflade/volumenforhold, de største kugleformer de laveste.

Tabel 16. Største længde, volumen (V) og overfladeareal (OA) af nogle planktonalger fra ferskvand. Udarbejdet efter tabel 3 i Reynolds 1984a. a) Celleform beregnet som 2 halve ellipsoider, 2 cylindriske horn (apikal- og antapikalhorn) samt 2 koniske lateralhorn b) Celler beregnet som to sammenhængende ellipsoider c) Celler beregnet som 2 prismer og 6 kasseformede arme d) Coenobium beregnet som en serie kegler e) Coenobium beregnet som 8 kasser f) hver celle beregnet som 4 trapezoider g) tråd beregnet som en kæde af kugler h) koloni beregnet som en krans af celler med cirkulært tværsnit) i) spindelformet bundt af tråde, længde 125 µm, diameter 12.5 µm Referencer: 1) Reynolds 1984a; 2) Bellinger 1974; 3) Pavoni 1963; 4) Willén 1976.

Art	Form	Største middel længde µm	V µm3	OA µm2	OA/V µm-1	Reference
ENKELTCELLER:						
Ankistrodesmus falcatus	cylinder	35	30	110	3.67	1
Ankyra anchora	2 kegler	16	24	60	2.50	1
Monodus sp.	ellipsoide	8	105	113	1.94	1
Synechococcus sp.	ellipsoide	4	18	35	1.94	1
Chlorella sp.	kugle		30	47	1.55	2
Chlorella sp.	kugle	4	33	50	1.52	1
Rhodomonas minuta var. nannopl.	ellipsoide	11	72	108	1.50	1
Chrysochromulina parva	kugle	6	85	113	1.33	1
Kephyrion sp.	kugle	5	65	78	1.20	1
Rhodomonas minuta var. nannopl.	ellipsoide		134	154	1.15	2
Closterium acicutare	cylinder	360	4520	4550	1.01	1
Mallomonas caudata	ellipsoide	40	4200	3490	0.83	1
Chromulina sp.	ellipsoide	15	440	315	0.72	1
Stephanodiscus hantzschii	cylinder	11	600	404	0.67	1
Staurastrum pingue	c)	90	9450	6160	0.65	1
Cyclotella praeterissima	cylinder	10	760	460	0.61	1
Chrysococcus sp.	kugle	10	520	310	0.60	1
Synedra ulna	kasse		4900	2890	0.59	2
Cryptomonas cf. ovata	ellipsoide		1658	942	0.57	2
Synedra ulna	kasse	110	7900	4100	0.52	1
Cyclotella meneghiniana	cylinder	15	1600	780	0.49	1
Cryptomonas cf. ovata	ellipsoide	21	2710	1030	0.38	1
Cosmarium depressum	b)	24	7780	2770	0.36	1
Stephanodiscus astraea	cylinder	26	5930	1980	0.33	1
Stephanodiscus astraea	cylinder		18870	4410	0.23	2
Ceratium hirundinella	a)	201	43740	9600	0.22	1
COENOBIER:						
Dictyosphaerium pulchellum (40 celler)	g)	40	900	1540	1.71	1
Fragilaria crotonensis (10 celler)	f)	70	6230	9190	1.48	1
Asterionella formosa (8 celler)	e)	130	5160	6690	1.30	1
Pediastrum boryanum (32 celler)	ellipsoide	100	16000	18200	1.14	2
Scenedesmus quadricauda	?	80	1000	908	0.91	2
Dinobryon sp. (10 celler)	d)	145	7000	5350	0.76	1
Tabellaria flocculosa (8 celler)	e)	96	13800	9800	0.71	1
TRÅDE:						
Aphanizomenon flos-aquae (50 celler)	cylinder	125	610	990	1.62	3
Anabaena circinalis	g)	60	2040	2110	1.03	1
Aulacoseira subarctica (= Melosira italica var. s.) (10 celler)	cylinder	240	5930	4550	0.73	1
Aulacoseira granulata (= Melosira g.) (10 celler)	cylinder	240	8470	4915	0.58	1
Oscillatoria agardhii	cylinder	1000	46600	24300	0.52	1
Aphanizomenon flos-aquae (bundt)	i)	125	15400	5200	0.34	3, 4
Anabaena circinalis (20 celler)	h)	75	29000	6200	0.21	1
GELÉDANNENDE KOLONIER:						
Sphaerocystis schroeteri	kugle	46	51000	6650	0.13	1
Eudorina unicocca	kugle	130	1150000	53100	0.05	1
Uroglena sp.	kugle	160	2200000	81000	0.04	1
Microcystis aeruginosa	kugle	200	4200000	126000	0.03	1
Volvox globator	kugle	450	47700000	636000	0.01	1



Figur 26. Forhold mellem overfladeareal og volumen hos forskellige livsformer af ferskvandsplanteplankton (enkeltceller, coenobier, tråde og gelédannende kolonier). X-aksen er dimensionsløs. (Data fra tabel 16, efter Reynolds 1984a).

6.5 Planteplankton-fordelingsmønstre

I det følgende gives en oversigt over morfologiske og fysiologiske egenskaber ved C, S- og R-arter (tabel 17) samt de fysiske, kemiske og biologiske faktorer, der vil virke positivt og negativt selekterende overfor de strategier, som disse arter repræsenterer (tabel 18). Repræsentative arter for C-, S- og R-strategier ses af tabel 19.

C-arter

C-arter er små, encellede arter, der beskrives ved et højt forhold mellem overfladeareal og volumen og en relativ høj metabolisk aktivitet over et relativt stort temperaturinterval. Jo højere forhold mellem overfladeareal og volumen, jo større "solfangerkapacitet", jo større eksponering overfor næringssalte, jo hurtigere optagelseshastighed af næringssalte og jo højere væksthastighed. Negativerne ved denne strategi er følsomhed overfor høj temperatur, fordi de temperaturregulerede processer, lysreguleret fotosyntese og respiration, kan komme til at løbe for stærkt i forhold til de omgivende næringsressourcer. Endvidere er disse planteplanktonformer i regelen meget følsomme overfor dyreplanktongræsning. C-strategi har derfor størst fordel ved ikke for høj temperatur, halvdårlige lysforhold, gode næringsforhold og lavt græsningstryk (tabel 17-18; se også afsnit 3.3, 4.1-4.3 og 5.1). Typiske C-arter er: Små grønalger; i ferskvand: *Chlorella, Ankyra, Monoraphidium, Scenedesmus, Chlamydomonas*; små blågrønalger: *Synechococcus*; små rekylalger; små centriske kiselalger.

R-arter

R-arter er mellemstore til store, flercellede trådformer eller former med udvækster. De har bevaret et højt forhold mellem overfladeareal og volumen ved hjælp af deres morfologi. Det er trådformer og arter med lange udvækster. De har dermed bevaret en høj lysfangerkapacitet, en høj væksthastighed og høj næringsoptagelseshastighed. Endvidere er de helt eller delvist modstandsdygtige overfor græsning. De er helt afhængige af turbulens, en del af dem har øget formmodstand mod nedsynkning ved hjælp af udvækster. De er særligt egnede til forhold med mange fysiske forstyrrelser, dårlige lysforhold ($Z_b \gg Z_t$), lav temperatur og gode næringsforhold. De kan udnytte de korte perioder, hvor de befinder sig i lys, optimalt. Takket være deres høje overfladeareal/volumen-forhold kan de ligeledes udnytte den næring, de transporteres forbi, optimalt (se også afsnit 3.3, 4.1-4.3).

Typiske R-arter er: Trådformede og udtrukne kiselalger: I ferskvand: *Melosira, Fragilaria, Stephanodiscus rotula, Rhizosolenia,* og *Attheya*; i saltvand: *Skeletonema, Detonula, Leptocylindrus, Thallasiosira, Coscinodiscus, Chaetoceros, Rhizosolenia.* Trådformede blågrønalger: I ferskvand: *Planktothrix, Limnothrix, Aphanizomenon.* Grønalger med udvækster: I ferskvand: *Staurastrum, Closterium.*

Tabel 17. Morfometriske og fysiologiske egenskaber for planktiske C-, R- og S-arter. (Fra Reynolds 1988a).

Planteplankton Morfometriske og fysiologiske egenskaber	C	R	S
Enhedsvolumen, μm^3	5–5000	500–100.000	10.000–10.000.000
OA/V, μm^{-1}	0.3–3.0	0.3–2.0	0.03–0.3
Største middellængde, μm	3–80	10–300	30–500
Fotosyntetisk effektivitet mmol C (mg klo–a)$^{-1}$ m^{-1} (mol foton)$^{-1}$ m^2	op til 1.5	0.4–1.0	<0.5
Max. vækshastighed (20°C) r'max dg^{-1}	0.8–1.8	0.8–1.8	0.2–0.9
Cellulær P–optagelseshastighed i forhold til r'max $\mu M\ 10^{-9}$ celle^{-1} dg^{-1}	0.2–0.5	0.1–0.7	0.4–0.9
Temperaturfølsomhed af r' (Q10)	2.2–3.2	1.9–3.4	2.4–4.4
Tærskeldosis for eksponering overfor mættet lysintensitet timer dg^{-1}	3–8	3–6	>5
Selvbevægelighed	Variabel	For det meste –	+
Minimum synkehastighed m dg^{-1}	Generelt <<0.6	Generelt 0.2–1	0
Følsomhed overfor græsning	Går mod 1	Generelt <0.6	Generelt <0.3

Tabel 18. Omgivelsesfaktorer, der fremmer (+) eller hæmmer (-) forekomst af planktiske C-, R- og S-arter. (Fra Reynolds 1988a).

Fysiske, kemiske og biotiske faktorer påvirkning på C–, R– og S–former	C	R	S
FYSISKE FAKTORER:			
Lav temperatur (<5°C)	+	+	– –
Stabilitet i vandmassen	+ +	– –	+ +
Lav blandingsdybde z(b) < 3m	+ +	–	+ +
Høj turbiditet i blandingslaget z(b) / z(f) > 1.5	– –	+	–
KEMISKE FAKTORER:			
Lav næringskoncentration PO_4–P < 0.3 $\mu g\ l^{-1}$	– –	–	+
BIOTISKE FAKTORER: Græsning > 0.6 dg^{-1}	–	+	+ +

Tabel 19. Planteplanktongrupperinger med diverse morfologiske og fysiologiske egenskaber og deraf afledede tilpasningsstrategier. (Efter Reynolds 1984b, 1987a og 1987b).

Reynolds' planteplankton grupperinger Repræsentative arter	Størrelses-orden (μm^3)	Overfladeareal /volumen forhold -1 (μm)	Max. vækst-hastighed v. 20°C (d)	Q10 for vækst-hastighed (10 – 20°C)	Bevægelighed	Græsnings-følsomhed	Til-pasnings-strategi
Synechococcus/Chorella /Monoraphidium	0 3 10 – 10	1 – 4	ofte >2.0	<2.5	synker langsomt	høj	C
Chlamydomonas/Chrysochromulina/ Rhodomonas/Glenodinium	1 3 10 – 10	1 – 3	mest > 1.4	<2.5	svømmer svagt	høj	C
Cyclotella/Rhizosolenia	2 4 10 – 10	0.5 – 1.5	>0.8?	<2.5	synker	lav–moderat	C – R
Diatoma/Stephanodiscus hantzschii	2 4 10 – 10	0.5 – 1.5	1.0 – 1.8	<2.5	synker relativt hurtigt	lav–moderat	R
Tabellaria/Cosmarium/Staurastrum	3 4 10 – 10	0.3 – 1.0	0.7 – 1.4	2.5 – 3.0	synker relativt	lav	R – S
Asterionella/Aulacoseira italica Cyclotella	3 5 10 – 10	0.5 – 1.5	0.8 – 1.8	<2.5	synker relativt hurtigt	lav–moderat	C – R
Asterionella/Stephanodiscus rotula (= astraea)	3 5 10 – 10	0.3 – 1.5	0.8 – 1.8	<2.5	synker relativt hurtigt	lav–moderat	R
Cryptomonas	3 4 10 – 10	0.3 – 1.0	0.8	>2.5	svømmer moderat	*moderat–høj*	*C – S – R*
Fragilaria/Aulacoseira granulata Staurastrum/Closterium	3 5 10 – 10	0.3 – 1.5	0.7 – 1.4	2.2 – 3.0	synker relativt hurtigt	lav	R
Planktothrix rubescens/isothrix	5 7 10 – 10	<0.5	<0.7	3.5	synker el. flyder langsomt	lav	R – S
Dinobryon/Synura/Mallomonas	3 5 10 – 10	0.5 – 1.0	?	?2.5	svømmer svagt–moderat	lav–moderat	S – R
Sphaerocystis/Gemellicystis Coenococcus, Ankyra, etc.	4 6 10 – 10	<0.3	0.6	>2.5?	synker langsomt	moderat–lav	C – S
Eudorina/Pandorina Volvox	4 6 10 – 10	*<0.3*	*0.6*	>2.5	*svømmer* moderat	moderat–lav	C – S
Anabaena/Aphanizomenon Cylindrospermopsis/Gloeotrichia	4 6 10 – 10	<0.3	0.8 – 1.0	2.5 – 3.0	tilpasser flyde-egenskaberne til moderat–hurtig bevægelse	mest lav	S
Pediastrum/Coelastrum Oocystis	4 6 10 – 10	0.3 – 1.2	?	?	synker langsomt	moderat lav	R – C
Aphanothece/Aphanocapsa	4 5 10 – 10	<0.5	?	?	?synker langsomt	moderat–lav?	R – S
Ceratium/Peridinium	4 6 10 – 10	<0.3	<0.4	>4.0	svømmer el. tilpas-ser flydeegenskaber-ne stærkt	lav	S
Planktothrix agardhii/ Limnothrix redekei	4 6 10 – 10	<0.5	<0.9	3.0	synker el. flyder langsomt	lav	R – S
Uroglena	5 7 *10 – 10*	*<0.3*	*<0.6?*	>3.0?	svømmer moderat til stærkt	lav	S
Microcystis/Ceratium	4 8 10 – 10	<0.3	<0.5	>4.0	svømmer el. tilpas-ser flydeegenskaber-ne stærkt	lav	S

S-arter

S-arter er store, encellede flagellater og flercellede koloniformer med et lavt forhold mellem overfladeareal og volumen, lav vækshastighed og lav respiration. De hæmmes ikke så let af stærkt lys, dels fordi deres lyseksponering pr. volumenenhed er mindre end hos de små og de meget udtrukne former, dels fordi de fleste arter med denne strategi har særlige egenskaber, der beskytter dem mod for stærkt lys (lyshæmning), se afsnit 4.1 og 5.4-5.5. Deres lavere vækshastighed og respiration bevirker, at de foretrækker høje temperaturer, og at de tåler nærings-stress. Mange af dem har egenskaber til at modvirke nærings-stress: Næringsoplagring, udnyttelse af organiske fødeemner, selvbevægelighed (se afsnit 4.5-4.7 og 5.4-5.5). Deres størrelse gør dem modstandsdygtige overfor højt græsningstryk fra dyreplankton. Selvbevægelighed gør dem også særligt egnede til stabile vandmasser uden cirkulation. De kan klare sig i stillestående vand med fysisk adskillelse mellem lys (i en øvre zone) og næring (på dybt vand) og situationer med begrænsning af uorganisk næring. Negativerne ved denne livsform er, at de dårligt tåler lave temperaturer, fordi de let bliver temperaturbegrænset i deres næringsoptagelseshastighed, og mange af dem kan ikke konkurrere under turbulente forhold. De er derfor oftest sommerformer ved $Z_b < Z_r$ (se s. 17-18). Typiske S-arter er: Koloniformede og nøgleformede blågrønalger: I ferskvand: *Microcystis, Aphanothece* (optræder dog det meste af året i næringsrige brakvandssøer), *Anabaena, Aphanizomenon, Cylindrospermopsis*; i saltvand: *Nodularia, Aphanizomenon, Anabaena*. Furealger: I ferskvand: *Ceratium, Peridinium*; i saltvand: *Ceratium, Peridinium, Dinophysis, Prorocentrum*, m.fl. Gulalger: I ferskvand: *Uroglena, Dinobryon, Synura, Mallomonas*. Grønalger: I ferskvand: *Eudorina, Pandorina, Volvox*.

Overgangsformer mellem C-, R- og S-arter i det marine plankton er f.eks. afrundede, klorofylrige furealger, f.eks. *Gyrodinium aureolum, Prorocentrum minimum, Gymnodinium sanguineum*. I ferskvandsplankton er det f.eks. store *Cryptomonas*-arter. Overgangsformer mellem C- og S-former i ferskvandsplankton er f.eks. store kolonidannende grønalger med gelé, *Sphaerocystis* m.fl.

6.6 Planteplanktonsuccession og konkurrence om ressourcer

For ca. 14 år siden startede Tilman & Kilham 1976 og Tilman 1977 en række kemostatforsøg med konkurrence mellem kiselalgerne *Asterionelle formosa* og *Cyclotella meneghiniana*. Næsten samtidig begyndte andre at udvikle begrebet "top-down"-predatorkontrol af planktonsamfund (Porter 1977, m.fl.). Det var starten til en ny periode med intense konkurrenceeksperimenter med planteplankton. Yderligere undersøgelser har vist, at "bottom-up" (ressourcekontrol) og "top-down"-predatorkontrol ikke gensidigt udelukker hinanden (se afsnit 5.7).

PEG-modellen

Plankton Ecology Group-modellen (PEG-modellen), se bilag 2, er et forsøg på at placere disse begreber i en sammenhæng, der beskriver plante- og dyreplanktons årstidsvariation (Sommer et al. 1986). Denne model er et resultat af flere års diskussion mellem omkring 30 planktonøkologer. Deltagerne har sammenlignet årstidsvariation af vandkemi, plante- og dyreplanktondynamik i 24 søer. Resultatet er blevet en kæde af 24 successionsbegivenheder fra en modelsø. Modellen er dog hovedsagelig bygget over planktonsuccession i Bodensøen, der er en meget dyb sø. Erfaringer herfra kan derfor ikke generelt overføres til lavvandede søer, der f.eks. kun sjældent udvikler en egentlig klarvandsfase, men højst en detritusfase. Men modellen kan godt tjene som ramme for tolkning af planktonsuccession i relation til næringsressourcer, konkurrence og tab. Den bygger på følgende antagelser:

- Ressourcebegrænsning og konkurrence finder sted.
- Algerne vokser altid så meget de kan under de givne fysiske betingelser.
- Små planteplanktonarter er spiselige for dyreplankton.
- Dyreplankton er i stand til at opæde en planteplanktonpopulation (klarvandsfase).
- Under klarvandsfasen sker en regenerering af næringssalte.
- Efter klarvandsfasen starter en ny succession af sommerarter med hurtigtvok-

sende store arter af grønalger og rekylalger.
- P-begrænsning og konkurrence om P i kombination med høj Si-koncentration fremmer overgang til kiselalger.
- Si-begrænsning og fortsat P-begrænsning fører til dominans af furealger og/eller blågrønalger.
- Rækkefølgen af sommerdominanter anses for at være et kombineret resultat af konkurrence om næring og græsningsudvælgelse. (Sommer 1988a).

For hovedparten af søer kan udsagnet "ingen konkurrence uden næringsbegrænsning" vendes direkte om til "ingen næringsbegrænsning uden konkurrence". (Sommer 1989b).

Fire modeller for næringsbegrænsning

De eksisterende modeller for næringsbegrænsning falder i 4 kategorier:

- Begrænsning af vækshastigheder på grund af ekstern koncentration af begrænsende stof (Monod 1950), se afsnit 4.3.
- Begrænsning af vækshastigheder på grund af interne koncentrationer af begrænsende stof (Droop 1973, Hecky & Kilham 1988, Turpin 1987), se afsnit 4.5.
- Begrænsning af optagelseshastigheder på grund af ekstern koncentration af begrænsende stof (Dugdale 1967), se afsnit 4.4.
- Begrænsning af den totale planteplanktonbiomasse af summen af eksterne og interne koncentrationer af begrænsende stof (Sommer 1989b).

Begrænsninger ved Monods model

Når tilførsel og optagelse af næring foregår i samme hastighed, vil den eksterne koncentration forblive uændret. Halvmætningskonstanten K_s, der indgår i Monods ligning, ligger for P for de mest effektive arter langt under detektionsgrænsen, f.eks. *Synedra filiformis*, K_s for P-begrænset vækst = 0.003 μM. Detektionsgrænsen for opløst uorganisk P er 3 gange højere (Sommer 1988a, Tilman, Kilham & Kilham 1982).

Lignende problemer findes for N-begrænsning hos marine kiselalger. Ydermere er der et åbent spørgsmål, om de kemisk målte næringsfraktioner er identiske med de biologisk optagelige. For P's vedkommende er der sandsynligvis en del uoptageligt P med i målingerne. Hertil kommer, at mange arter er i stand til at optage organiske fraktioner af både P, N og C, der ikke er med i målingerne (se afsnit 4.7).

Begrænsninger ved Droops model

Ved brug af Droops model kunne man komme ud over de vanskeligheder, der er ved Monods model. Men der er andre vanskeligheder ved at benytte Droops model, idet celleindhold og interne næringskoncentrationer er meget svære at måle i naturligt planteplankton, der er en blanding af mange forskellige arter, både autotrofe og heterotrofe, foruden detritus.

Vækstkinetik eller optagelseskinetik?

Spørgsmålet er blevet rejst, om hvorvidt en konkurrencemodel bør tage udgangspunkt i vækstkinetik (Monod, Droop) eller i optagelseskinetik (Dugdale).

Vækstkinetik udtrykker evnen til at modstå konkurrence ved at efterlade afkom på trods af næringsbegrænsning, hvor optagelseskinetik udtrykker evnen til at udøve konkurrence ved optagelse af næringsressourcer. Hvis de to former for kinetik følges ad, er der ingen videre forskel på modellerne; men hvis to arters krav til en given ressource er meget forskellige (f.eks. ofte tilfældet for Si), vil effekten af et højt krav kunne veje tungere end effekten af optagelsesaffinitet. I et sådant tilfælde kan individer med høj specifik optagelseshastighed efterlade færre afkom end individer med lavere specifik optagelseshastighed. Efterhånden vil de individer, der har lavere specifik optagelseshastighed nemlig blive så talrige, at deres totale ressourceoptagelse overstiger ressourceoptagelsen hos de individer, der har en højere optagelseshastighed. Det fremgår heraf, at vækstkinetik er et bedre udgangspunkt for konkurrencemodeller end optagelseskinetik (Sommer 1989b).

Tilmans ligevægtskonkurrencemodel

Tilmans (1977, 1981) ligevægtskonkurrencemodel bygger på kemostatprincippet (Monod 1950). Tilmans hovedresultater er, at sameksistens er mulig under ligevægtsforhold, hvis de konkurrerende arter er begrænset af forskellige ressourcer. Den bedste konkurrent (art 1) for ressource 1 behøver ikke udkonkurrere den dårligere konkurrent (art 2), såfremt begrænsning af en anden ressource 2 forhindrer art 1 i helt at opbruge ressource 1 til under

mindstekravet for nul-nettovækst for art 2.

Artsspecifikke og størrelsesrelaterede tendenser

Figur 27 (fra Sommer 1989b) viser en række arters minimumkrav til Si-og P-koncentration som nul-nettovækstkurver, altså minimumsgrænser for vækst i et varierende Si- og P-miljø. Af de undersøgte arter har små centriske kiselalger, *Stephanodiscus hantzschii, Cyclotella meneghiniana* de højeste P-krav, men kan eksistere ved lave Si-koncentrationer. I den anden ende findes større kiselalger, *Fragilaria crotonensis, Asterionella formosa* og *Synedra filiformis*, der har høje Si-krav, men tåler lave P-koncentrationer. Blågrønalger og grønalger har ingen krav til Si, men derimod artsspecifikke P-krav, i stigende rækkefølge: *Planktothrix (Oscillatoria) agardhii, Scenedesmus acutus, Chlorella minutissima, Microcystis aeruginosa, Volvox aureus, Volvox globator* (Tilman, Kilham & Kilham 1982, Sommer 1986, 1989b).

Udnyttelse af varierende næringsforhold

Planteplankton har tre muligheder for at klare varierende næringsforhold (Sommer 1985):

- At være *effektive brugere ved lave koncentrationer*. Det indebærer, at stigningen i starten af Monod- og Dugdale-kurverne skal være stejle (μ_{max}/K_s og v_{max}/K_m skal være høje).
- At kunne *udnytte forbigående næringsrigdom ("næringspulser") til hurtig vækst i korte perioder*, der kan opveje nedgang i vækst under næringsbegrænsede forhold. Det indebærer, at μ_{max} skal være høj.
- At kunne *udnytte forbigående næringsrigdom til at opbygge en intracellulær næringspulje*. Det indebærer, at v_{max} skal være meget højere end μ_{max} (Sommer 1989b).

Men næringsoplagring som strategi er kun effektiv, hvis der ikke går for lang tid mellem næringspulsene, for uden ny næring vil hver ny cellegeneration kun indeholde halvdelen af den næring, der fandtes i den forrige generation. De tre strategier kaldes henholdsvis *affinitetsstrategi, vækststrategi* og *oplagringsstrategi* (se også afsnit 4.3-4.5).

Konkurrence under varierende ressourceforhold

Næringskoncentrationer og næringstilgængelighed undergår i samme vandområde en både tidsmæssig og rumlig variation (uanset om vandområdet er næringsbelastet udefra eller ej). Sommer 1989b stiller spørgsmålet, om de biologiske processer indretter sig på gennemsnit over disse variationer eller om de biologiske reaktioner netop udnytter variationerne i omgivelserne? Det må naturligvis afhænge af, hvor meget og hvor længe forholdene ændrer sig fra "gennemsnitsforholdene".

Vækststrategi

Arter, der vokser hurtigt efter næringstilførsel/forstyrrelser og som går stærkt tilbage efter forringede vækstforhold, kaldes vækststrateger. De er identiske med Reynolds C-former (se også afsnit 4.3, 5.1 og 6.5).

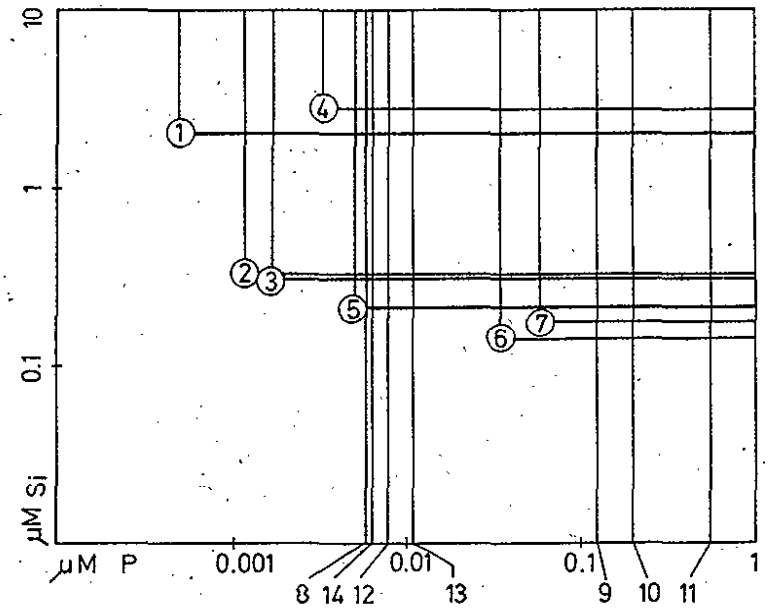
Affinitetsstrategi og oplagringsstrategi

Arter, der vokser svagt efter næringstilførsel, er enten affinitetsstrateger (se afsnit 4.4) eller oplagringsstrateger (se afsnit 4.5). Affinitetsstrateger svarer mere eller mindre til Reynolds R-arter (ruderatformer) og oplagringsstrategerne til Reynolds S-arter (specialister eller stress-tolerante arter).

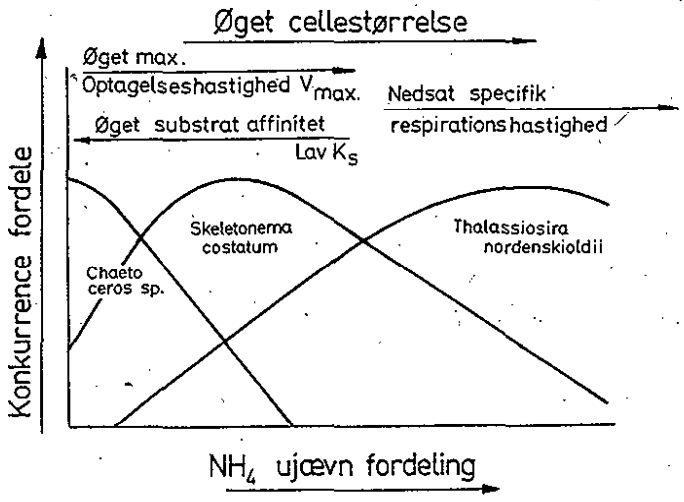
Konkurrence under pulserende næringsforhold

Konkurrence mellem arter under pulserende næringsforhold har været undersøgt for marine kiselalger af Turpin & Harrison 1980 og Harrison & Turpin 1982, og for blandet ferskvandsplanteplankton fra Bodensøen af Sommer 1985.

I det marine forsøg (figur 28) blev tre kiselalger dyrket sammen, *Chaetoceros sp., Skeletonema costatum* og *Thalassiosira nordenskiöldii*. Næringstilførslen blev styret, så ét forsøg havde små daglige tilførsler af NH_4, ét forsøg havde lidt større NH_4-tilførsler, men kun hver 3. dag, og ét forsøg havde store NH_4-tilførsler, men kun hver 7. dag. I gennemsnit var næringstilførslerne ens. Ved daglige små tilførsler dominerede *Chaetoceros sp.*, ved større tilførsler hver 3. dag dominerede *Skeletonema costatum* og ved de største tilførsler hver 7. dag dominerede *Thalassiosira nordenskiöldii*. Ved større tilførsler med større afstand skete der ændringer i cellestørrelsen (større celler), øgning af den maksimale optagelseshastighed (v_{max}), nedsat respirationshastighed og nedsat substrataffinitet (høj K_s).



Figur 27. Nul-nettovækst for 14 planteplanktonarter for Si og P ved en fortyndingsrate på 0.1 dg^{-1} ved 20 °C. (Arterne 1-11, data fra Tilman, Kilham & Kilham 1982) og ved 18 °C (arterne 12-14, data fra Sommer 1986). 1: Synedra filiformis, *2:* Asterionella formosa, *3:* Fragilaria crotonensis, *4:* Tabellaria flocculosa, *5:* Diatoma elongatum, *6:* Stephanodiscus minutulus, *7:* Cyclotella meneghiniana, *8:* Planktothrix (Oscillatoria) agardhii, *9:* Microcystis aeruginosa, *10:* Volvox aureus, *11:* Volvox globator, *12:* Scenedesmus acutus; *13:* Chlorella minutissima, *14:* Mougeotia thylespora. *(Fra Sommer 1989b).*

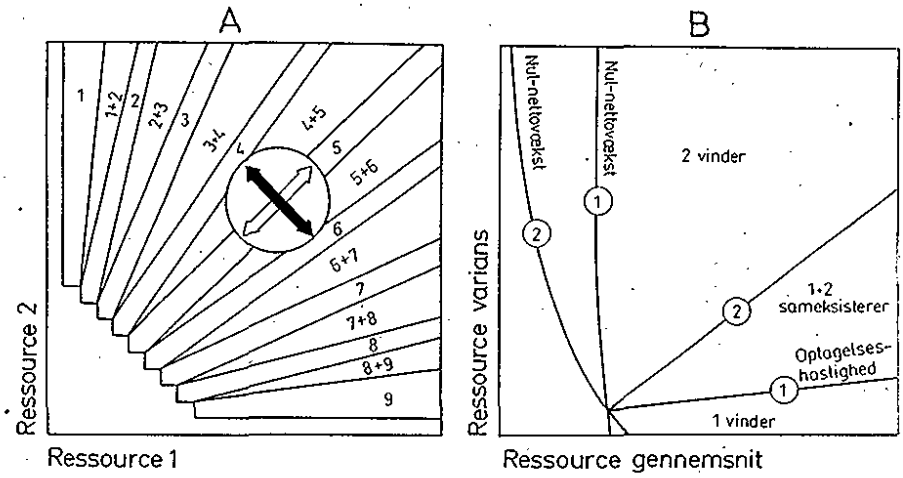


Figur 28. Effekt af pulserende (punktvis) tilførsel af en næringsressource til marine planteplanktonarter med forskellig størrelse og fysiologi. (Harrison & Turpin 1982).

Bodensøplanktonet blev holdt i kemostatkultur og blev udsat for enten P eller P + Si med 7 dages intervaller. Under disse pulserende forhold måtte kiselalgerne have højere Si:P forhold for at dominere over grønalger. P-tilsætningerne blev udnyttet af grønalgerne dels til hurtig vækst (vækststrategi: *Scenedesmus sp., Chlorella minutissima, Pandorina morum*) og dels til P-oplagring (oplagringsstrategi: *Mougeotia thylespora, Pediastrum duplex, Staurastrum cingulum).*

Sameksistens under varierende næringsforhold

Figur 29 viser sameksistens af forskellige arter under varierende næringstilførsler. A viser 9 arter, der deler en gradient med 2 ressourcer. Arterne kan sameksistere, hvis variationen af ressourcerne ligger indenfor arternes toleranceområde. F.eks. vil arterne 4, 5 og 6 kunne sameksistere hvis variationen af ressourcerne ligger indenfor det cirkelformede område på figur 26A. B viser 2 arter, der konkurrerer om 1 variabel ressource. Art 1 er bedre til at udnytte varierende koncentrationer (pulse) end art 2 (optagelsesstrategi). Art 2 vokser til gengæld hurtigere og vil derfor vinde ved højere gennemsnitskoncentrationer af ressourcen (vækststrategi). Tidsforløbet i konkurrenceforsøg viser altid, at den dårligste konkurrent reagerer meget hurtigt på de skadelige virkninger af tilstedeværelsen af en stærkere konkurrent (Sommer 1989b).



Figur 29. Sameksistens af arter under varierende næringstilførsler. A: 9 arter deler en gradient af 2 ressourcer. Hvis variationen af ressourcerne indskrænkes til cirklen, vil arterne 4, 5 og 6 kunne sameksistere. B: Arterne 1 og 2 konkurrerer om én variabel ressource. Art 1 er optagelsesstrateg. Art 2 er vækststrateg (se teksten). (Fra Sommer 1989b).

Tre modeller for konkurrence

Der findes tre forskellige hypoteser eller modeller for planteplanktonsuccession, der forsøger at forklare forskellene i konkurrenceegenskaber fra tidligt til sent artskifte i et successionsforløb. Disse tre modeller er vist i figur 30. Tabel 20 viser en oversigt over de tre modellers forudsigelser (Sommer 1989b).

Modellerne udelukker ikke gensidigt hinanden. I mange tilfælde er det faktisk vanskeligt at afgøre, hvilken model, der bedst beskriver de virkelige forhold. De tre modeller giver samme resultat for slutstadiet, men vurderer startsituationen forskelligt.

Model A: Hypotesen om ressourceforhold

I model A styres successionen af ændringer i forholdet mellem begrænsende ressourcer. Arterne karakteriseres ved deres nul-nettovækstkurve. Successionen vil forløbe i pilens retning efter faldende forhold mellem Si- og øvrige næringskoncentrationer. Et faldende Si/P forhold vil f.eks. selektere fra kiselalger til grønalger (Reynolds 1988a, Sommer 1989b), og et stigende Si/P forhold vil medføre et artsskifte indenfor kiselalgerne fra små, centriske til store, bånd-og nåleformede arter (Sommer 1988a).

Hypotesen om ressourceforhold (model A) forudsiger, at kiselalger, især familien Diatomaceae (pennate, rafeløse former) er tidlige successionsarter. De kan også optræde senere ved gentagne vertikalcirkulationer af Si fra hypolimnion, men normalt vil Si:P- og Si:N-forholdene blive lavere i løbet af successionen (Sommer 1989b). I danske søer er det mere almindeligt, at successionen starter med små centriske kiselalger (Reynolds' C-strategi) eller trådformede centriske kiselalger (Reynolds' R-strategi) og derefter går ind i et stadium med pennate kiselalger. De sene successionsarter kan være trådformer, der ved moderat P-begrænsning og ligevægts-forhold udnytter at afsøge en større vandmasse for P (Reynolds' R-strategi). F.eks. trådformede blågrønalger (*Planktothrix, Limnothrix*) eller trådformede gulgrønalger (*Tribonema*). Gibson

og Foy 1988 har vist, at denne strategi også bruges af trådformede kiselalger, men at de konkurrerer dårligt (langsommere væksthastighed) end *P. agardhii* ved stigende lysintensitet, se afsnit 4.1.

Hvis P-begrænsningen er alvorlig, og der er risiko for tab ved sedimentation eller græsning, fremmes store selvbevægelige arter, der aktivt kan veksle mellem en øvre lyszone og en dybere næringsrig zone (Reynolds' stress-arter, S-arter), f.eks. store furealger, store kolonidannende blågrønalger), se afsnit 5.4-5.7.

Ressourceforholdshypotesen er delvis selvmodsigende, idet den forudsætter "steady-state" forhold for ressourcerne og samtidig accepterer, at der sker ændringer i planteplanktonsammensætningen.

Model B:
Fra ressourcemætning til ressourcebegrænsning

Model B beskriver succession som en fremadskridende proces fra ressourcemætning til ressourceknaphed. Kun i det sidste stadium anses arterne for at være i konkurrenceligevægt. Arterne beskrives ved deres væksthastighed i forhold til ressourceaksen.

Kilham & Kilham 1980 karakteriserer planteplanktonsuccession som en retningsbestemt ændring i forholdet mellem tilført næring og næringskrav hos de enkelte planteplanktonarter. De arter, der optræder først i successionen, konkurrerer ikke indbyrdes om ressourcer, men vokser om kap ved hjælp af deres maksimale væksthastighed, μ_{max} (Reynolds' C-strategi). De senere stadier karakteriseres af næringsbegrænsning og her begynder algerne at konkurrere om næringen (Reynolds' S-strategi) (Kilham & Kilham 1980, Reynolds 1988a, Sommer 1989b). I modsætning til ressourceforholdshypotesen klassificerer model B ikke Diatomaceae som de første successionsarter, fordi deres maksimale væksthastighed, μ_{max}, kun er middelhøj. I denne model har de tidlige successionsarter en høj maksimal væksthastighed (ved forårstemperatur og lysforhold). Typiske forårsarter i dansk planteplankton er (ligesom i Bodensøen) *Stephanodiscus hantzschii* (μ_{max} = 1.91 dg^{-1}), *Monoraphidium contortum* (μ_{max} = 2.0 dg^{-1}), *Chlorella, Rhodomonas og Cryptomonas*. De store kiselalger har μ_{max} mellem 1.11 og 1.54 dg^{-1}. Sene successionsarter som *Ceratium hirundinella* og kolonidannende blågrønalger har endnu lavere μ_{max} (se afsnit 4.3-4.5, 5.4-5.5 og 6.5). (Data vedr. μ_{max} fra Sommer 1989b).

Generelt forudsiger model B en nedgang i væksthastighed i løbet af successionen; men det er så uheldigt, at væksthastigheden i naturligt planteplankton er meget svær at fastsætte. Det er dog relativt enkelt at måle et "samfundsgennemsnit" for μ_{max} ud fra fotosyntese/biomasseforholdet (produktiviteten): $\mu^* = \ln (1 + P/B)$ (Tilzer 1984).

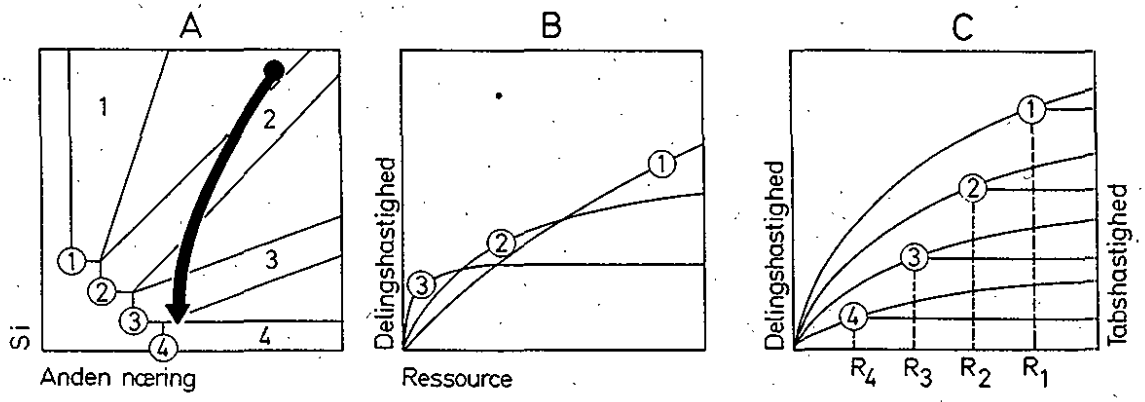
Model C:
Tabsfaktorernes øgede betydning i løbet af successionen

Model C beskriver succession som en fremadskridende proces, der er et resultat af selektion mellem hurtig vækst og modstandsdygtighed overfor tab. (Reynolds' C- og S-strategier). Arter med den højeste væksthastighed er mindre modstandsdygtige overfor tab. Det er "kolonisterne", "vækststrategerne", "C-arterne". Ved øget græsning bliver de store tabsresistente arter de overlegne konkurrenter, også selvom deres væksthastighed er lavere ved alle ressourceniveauer. Det er "specialisterne" de stresstolerante arter, "S-arterne". Igen anses kun slutstadiet for at være i konkurrenceligevægt.

Model C giver tilsvarende forudsigelser for begyndelsesstadierne af successionen som model B. Pionérarter (C-arter, konkurrencearter, kolonister) er i regelen små. Som følge af deres ringe størrelse er de meget udsat for græsning fra planteædende dyreplankton. De erstattes af store kiselalger, der har en middel væksthastighed, men er moderat (*Asterionella*) til meget (*Fragilaria*) græsningsresistente. Da de er ubevægelige og let hæmmes af høje lysintensiteter samt P- og Si-begrænsning, synker de lettere til bunds end store selvbevægelige former (se afsnit 5.4). Store furealger, store volvocale grønalger og kolonidannende blågrønalger er langsomtvoksende, men meget modstandsdygtige overfor dyreplanktongræsning og udsedimentering (se afsnit 5.5 og 5.7).

Model C forudsiger (ligesom model B) en nedgang i væksthastighed i løbet af successionen. Model B forventer, at de sene successionsarter er gode til at konkurrere om næring, også selvom de ikke måtte have forskellige sedimentationsegenskaber. Model C forudsiger, at de sene successionsarter har lave værdier for residualkoncentration af den begrænsede næringsressource, alene fordi de er modstandsdygtige overfor tab. Det gælder for arter, der har specialiseret sig i alternative former for ernæring og i at kunne bevæge sig til dybere næringsrige

lag. Mange af de sene successionsarter har én eller flere af disse egenskaber. (N_2-fikserende blågrønalger, selvbevægelige arter af blågrønalger og store furealger, mixotroft heterotrofe flagellater, arter, der kan optage organisk opløst næring (se afsnit 4.6-4.7 og 5.4-5.5). Rene affinitetsstrateger ("effektive udnyttere") af uorganisk næring i lav koncentration skal nok findes hos de såkaldte rentvandsindikatorer, desmidiacéer og tyndskallede kiselalger af slægterne *Attheya* og *Rhizosolenia*, hvorimod gulalger, stilkalger og furealger også er i stand til at ernære sig delvis heterotrofe. De er derfor almindelige under forhold, hvor uorganisk næring er begrænsende for planteplanktonvækst (se afsnit 4.7).



Figur 30. Tre teoretiske konkurrencemodeller for ændringer i konkurrenceforhold i et artsskifteforløb (successionssekvens). Lave tal symboliserer tidlige successionsarter, højere tal sene successionsarter. A: Ressourceforholdshypotesen. Arterne er karakteriseret ved deres nul-nettovækst. B: Fra ressourcemætning til ressourcebegrænsning: Arterne er karakteriseret ved deres delingshastighed i relation til ressourcegradienten. C: Arterne er karakteriseret ved deres delingshastighed og tabshastighed i relation til en ressourceakse. De tidlige arter vokser hurtigst, men lider størst tab, de sene arter vokser mindst, men lider også mindst tab. (Fra Sommer 1989b). R = residualkoncentration (tilvækst minus tab).

Tabel 20. De tre teoretiske konkurrencemodellers forudsigelser af successive ændringer i konkurrence mellem arter. Nogle forskere mener, at der kan være en selektion for mindre størrelse ved øget konkurrence; men det bekræftes ikke af resultaterne fra konkurrenceforsøgene (se side 75-76). (Sommer 1989b).

Model	A	B	C
Tidlige successions-arter	Gode konkurrenter ved høje Si:P og Si:N forhold	Høj μ(max)	Høj μ(max) Høj græsningsfølsomhed
Sene successions-arter	Gode konkurrenter om P og N Ingen Si-krav	Gode konkurrenter om begrænsende næring	Tabsresistente (både overfor sedimentations- og græsningstab)
Successionstendens i samfundets gennemsnitlige omsætningshastighed	Ingen forudsigelser	Faldende	Faldende
Successionstendens i organisme størrelse	Ingen forudsigelser	Ingen forudsigelser	Stigende

Lys og forstyrrelsespåvirkninger på succession af planteplankton i ferskvand

De tre modeller er mere omfattende i deres belysninger af konkurrence indenfor specifikke arter i relation til næringsressourcer end Reynolds' (og Margalefs) modeller (se afsnit 6.2-6.5); men de mangler alle at tage lyset med i betragtning som en ressource og de fysiske forstyrrelser som en fordelende omgivelsesfaktor, som Reynolds' model gør.

I relativt lavvandede søer kan ressource/vækshastighedshypotesen (B) dominere forholdene fra begyndelsen. Men konkurrencen kan blive afbrudt af fysiske forstyrrelser (se afsnit 2.5, 3.3 og 5.1) og af perioder med græsning fra dyreplankton (se afsnit 5.7). Det sidstnævnte gælder ikke kun i lavvandede søer.

I meget dybe søer vil successionen ofte først starte sent på foråret, når temperaturlagdelingen er begyndt, fordi forstyrrelser i form af dybdeopblanding og deraf følgende transport ud af lyszonen hindrer vækst indtil temperaturlagdeling bremser opblandingen. På dette tidspunkt er der mulighed for, at lys ikke er en begrænsende faktor fra successionens start og dér kan model A passe fra begyndelsen. Hvis en sø er meget rig på P, tager det længere tid, før eksternt P er opbrugt og græsningstrykket kan virke længere og medføre opbygning af en meget stor dyreplanktonbiomasse, før der indtræder næringsbegrænsning (klarvandsperiode).

Margalefs successionsmodel for marint planteplankton

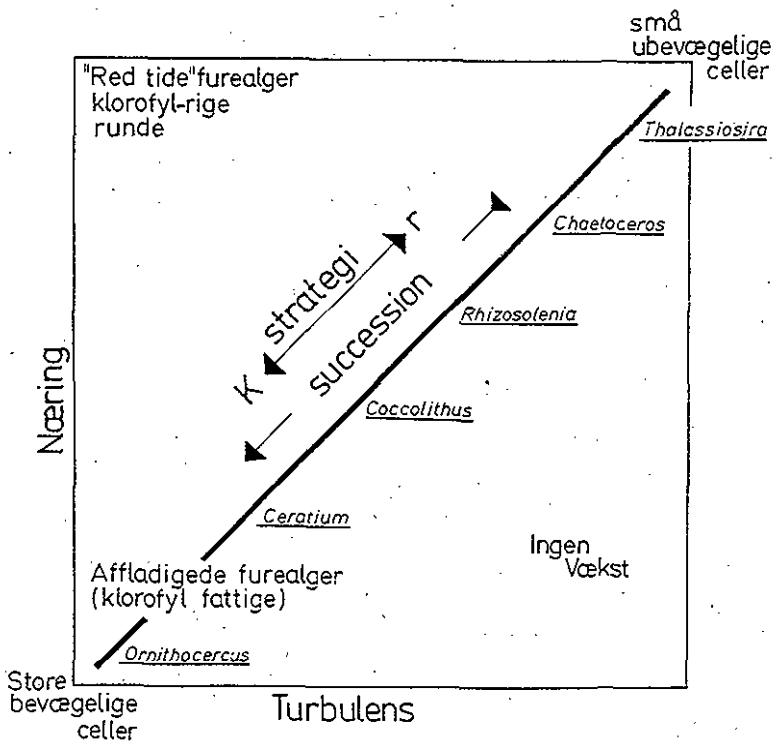
Harrison & Turpins kemostatforsøg med tre marine kiselalger (figur 28) viser, at det marine planteplankton opfører sig på samme måde som ferskvandsplankton overfor de samme påvirkninger. Den samme anskuelse, omend på lidt mere overordnet form, ligger til grund for Margalefs successionsmodel for marint planteplankton (figur 31-32).

Modellen kombinerer effekten af opblanding (forstyrrelser) og stress (både nærings- og tabs-stress), men mangler (tilsyneladende) det dokumentariske grundlag, Reynolds' model hviler på. Hovedtræk i Margalefs grundlæggende model er, ligesom i Reynolds' model, at tidlige successionsarter er ubevægelige kiselalger (*Thalassiosira, Chaetoceros*), og at de findes ved høj næringskoncentration og høj turbulens (r-strateger, C-arter *sensu* Reynolds). Successionen fortsætter over større kiselalger (*Rhizosolenia)* og små fagotrofe flagellater (*Coccolithus, Chrysochromulina*) til sene successionsarter, som er K-selekterede (stress-tolerante arter, S-arter *sensu* Reynolds). De er store, affladigede selvbevægelige arter af furealger, *Ceratium, Ornithocercus*. De optræder ved næringsbegrænsning og ringe turbulens, hvor de små hurtigtvoksende ubevægelige arter vil gå tabt ved sedimentation. En opsummering af de egenskaber, Margalef 1978 og Sournia 1982 anser for karakteristiske for henholdsvis tidlige og sene successionsarter, ses af tabel 21.

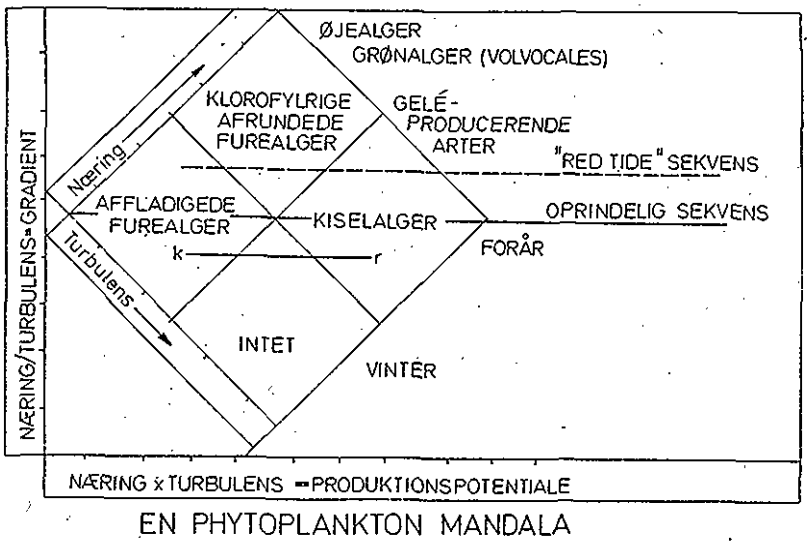
Ved øget næringsrigdom i havet optræder en situation, hvor Si-begrænsning kan indtræde før der indtræder næringsbegrænsning. Det giver en anden succession, nemlig til arter, der ikke er næringsstress-tolerante i samme grad, men tolerante overfor sedimentation og græsning: Afrundede, klorofylrige furealger, der kan optræde i masseforekomst (*Gyrodinium aureolum, Prorocentrum minimum, Gymnodinium sanguineum*). Undervejs til dette stadium kan der optræde et stadium med gelé-dannende alger (*Phaeocystis pouchetii*) eller øjealger (*Eutreptia/Eutreptiella*) (figur 32).

Sammenligning mellem planteplanktonstrategier i søer og i havet

Der er mange paralleller mellem planteplanktonstrategier i søer og i havet. Begge steder findes arter, der er tilpasset gode næringsforhold og arter, der er tilpasset nærings-, sedimentations- og græsningsstress. Begge steder findes lys-og skyggearter samt en stor artsspecifik variation i reaktion på stress af den ene eller anden art. Skyggearter er særdeles hyppige i havet, hvilket ikke kan undre, da den vertikale lysgradient, planteplankton udsættes for, ofte er langt større i havet end i søer. Men der er nogle væsentlige forskelle på levevilkår mellem ferskvands- og marint planteplankton. Planteplankton i havet er, foruden den vertikale turbulente transport, også underlagt horisontal transport med havstrømme og er væsentlig mere udsat for at strande i grænselag mellem forskellige vandmasser (se afsnit 3.2). Det medfører, at nogle arter har tilpasset sig specielt dette skiftende miljø uden at nedsætte deres fotosyntetiske effektivitet (Rasmussen & Richardson 1989, se afsnit 5.5). En yderligere forskel mellem planteplanktons levevilkår i ferskvand og i havet er, at havvand har større massefylde end ferskvand og derfor større bæreevne. De stærke havstrømme



Figur 31. Nogle taksonomiske og morfologiske karakteristika ved marin planteplanktonsuccession efter Margalefs "grundmønster". (Margalef 1978, Margalef et al.1979).



Figur 32. Margalefs "planteplankton mandala". En teoretisk model for planteplanktonsuccession under henholdsvis nærings- og græsningsstress samt fysiske forstyrrelser. (Margalef et al. 1979).

tilfører endvidere planktonalgerne energi i form af bevægelsesenergi. Derfor kan marine arter opnå meget større celler end ferskvandsarter uden at synke ud af den fotiske zone. De største marine arter (store *Coscinodiscus*-arter) kan have et cellevolumen på omkring 200.000 μm^3 og de længste celler (*Proboscia alata*) kan blive ca. 700 μm lange. De største enkeltceller i ferskvandsplankton (f.eks. *Ceratium hirundinella* opnår et volumen på max. 60.000 μm^3 og de længste celler (*Rhizosolenia longiseta*) er ca. 400 μm lange.

Når succession af marine planteplanktonarter er dårligere beskrevet end ferskvandsarters succession, skyldes det bl.a., at succession *in situ* er væsentlig sværere at følge i havet end i en sø. I en sø vil man kunne følge successionen ved at tage prøver tilstrækkelig ofte på én enkelt station; i havet burde man følge med rundt med den vandmasse, planktonalgerne lever i. De planktonalger, man

finder igennem året på en enkelt station i havet, kan stamme fra vidt forskellige vandmasser, alt efter vind og strøm. Men de viser da i det mindste, hvilke arter og typer af livsformer, og hvor stor biomasse, der har passeret den pågældende station. En prøvetagningsfrekvens på 1-2 prøver pr. måned som ofte anvendes, bliver lettere kritisk i havet end i søer på grund af de meget dynamiske forhold i havet.

Tabel 21. Margalefs model for succession i marint planteplankton (efter Sournia 1982).

Margalef's model for succession i marint planteplankton	Tidligt successionsstadium	Sent successionsstadium
Cellestørrelse	små	store
Celleform	afrundede	anderledes
Morfologiske specialiseringer	sjælden	almindelig
Bevægelighed	sjælden	almindelig
Overflade/volumenforhold	højt	lavt
Næringsabsortion	stor	reduceret
Delingshastighed	<< 1 pr. dg	flere dage
Livscyklus	enkel	kompleks
Taksonomisk diversitet	lav	høj
Vandmassens heterogenitet	ringe	stor
Strategi	r	K

6.7 Overlevelse under ugunstige forhold

Modstandsdygtige hvilestadier

Mange planktonalger udvikler et hvilestadium i en del af deres livscyklus. Celler i hvilestadium er relativt ufølsomme overfor omgivelsesstress og kan derfor tjene som beskyttelse af arter i ugunstige perioder.

Alle algeklasser, der er repræsenteret i både marine og ferske planktonsamfund, er karakteriseret ved at have én eller flere typer modstandsdygtige hvilestadier, der ofte er morfologisk enestående for den pågældende klasse.

Ofte svinger forholdene i et vandområde så meget i løbet af en årscyklus, at de enkelte planteplanktonarter kun kan formere sig og eksistere i den frie vandmasse i en kortere periode af året. Hvilestadierne er derfor en nødvendig bestanddel af mange planteplanktonarters livsforløb, men kendskab til de økologiske og fysiologiske aspekter ved hvilestadierne er stadig spredte og ufuldstændige.

Kiselalger:

Kiselalgers hvilesporer er stærkt kiselinkrusterede stadier i livscyklus hos marine centriske kiselalger samt hos nogle få ferskvandsarter, både centriske og pennate.

Hvilesporer hos kiselalger er almindeligst i tempererede vandområder og mangler næsten helt i trope- og polarområder. Det menes at skyldes forskellige forhold: Manglende nærigssaltbegrænsning i polarområderne og manglende fluktuationer i stress i tropiske områder. Sporedannelsen antages derfor at blive udløst af svingende stresspåvirkninger. Hvilestadier er forholdsvis sjældne hos ferskvandskiselalger. Visse marine slægter med ferskvandsrepræsentanter har dog hvilesporer: *Rhizosolenia* (2 arter) og *Chaetoceros* (2 arter). *Melosira* har hvilestadier. Kiselalge-hvilesporer er normalt vegetativt dannede. Der kendes dog også hvilesporer efter en kønnet proces hos *Leptocylindrus danicus* og *Cerataulina pelagica*. Hvilesporer holder længere i koldt vand end i varmt. Mørke forlænger sporeperioden, men er ikke nødvendig. De tåler ikke ugunstige forhold på bunden, som f.eks. iltmangel, høj ammoniumkoncentration eller svovlbrinte. Bundforholdene kan derfor sætte grænser for, hvilke hvilesporer, der kan spire igen (Hargraves & French 1983).

Hvilesporer tåler bedre udtørring end vegetative celler. Det øger muligheden for luftspredning. Hvilesporerne hos marine kiselalgearter kan spire igen efter få dage eller uger. Der er ingen egentlige hvilepauser som hos furealger. Kiselalgehvilesporer overlever ikke græsning fra dyreplankton. Hvilesporedannelse og spiring af hvilesporer er kontrolleret af en kombination af næring og lys (ikke temperatur i første omgang). Hvilesporedannelse foregår ved en

kombination af stærkt lys og lav næringssaltkoncentration. I naturen er hvilesporer sandsynligvis spiredygtige i omkring 2 år. Nogle arter, f.eks. *Skeletonema costatum*, kan danne fysiologiske hvileceller, der ikke morfologisk kan adskilles fra de almindelige celler.

Hvilesporeforekomst i tempererede vandområder kan være nøglen til, hvorfor de dannes: Planteplankton vokser eksponentielt, og den begrænsende næringsressource kan under et stort planteplanktonmaksimum reduceres fra ret høj koncentration til nær nul i løbet af én deling i slutningen af et maksimum (på en dag eller mindre for kiselalger). Forårsmaksima af kiselalger ender derfor lige så ofte brat på grund af næringsbegrænsning, som på grund af dyreplanktongræsning eller andre faktorer. En forårspopulation, der er blevet næringsbegrænset og som bliver udsat for stærkt lys, ville helt kunne ødelægges af lyshæmning og næringsstress, hvis ikke det var for evnen til at danne hvilesporer. Mange af de sporedannende arter er netop dem, der optræder i forårsmaksimum (Hargraves & French 1983).

Furealger:

En del arbejder fra de sidste 20 år har vist, at mange levende furealger har en livscyklus, der indeholder dannelse af hvilesporer. Der er dog stadig mange ubesvarede spørgsmål. Hvilke furealger danner hvilesporer? Hvor gamle er de furealgehvilesporer, der ligger på bunden, og hvor stor en del af dem vil nogensinde spire og optræde i det "rigtige" plankton? Mindst 170 forskellige typer af furealgehvilesporer er identificeret i nutidssedimenter, mange med levende celleindhold. Omkring 50 af disse har kunnet korreleres med deres bevægelige stadium gennem observationer af hvilesporedannende plankton, laboratoriekulturer, der har dannet hvilesporer eller hvilespore-inkubationseksperimenter. Det er bemærkelsesværdigt, at der ud af dette materiale er en høj procentdel, der ikke blot tilhører 2 slægter, *Gonyaulax/Alexandrium* og *Protoperidinium*, men også en meget snæver gruppe indenfor disse to slægter. Der er visse slægter, der ikke danner hvilesporer: *Dinophysis* og *Prorocentrum*. Hos *Ceratium* er det kun ferskvandsarterne, der danner hvilesporer (Dale 1983).

Hvilesporedannelsen hos furealger er, ligesom hos kiselalgerne, langt hyppigere hos tempererede, kystnære arter end hos tropiske og egentlig oceaniske arter (Dale 1983). Hvilesporedannelsen varer hos mange arter kun få dage. Den forekommer i slutningen af artens opblomstringsperiode og foregår i den frie vandmasse. Omtrentlige forhold mellem hvilesporer og bevægelige celler er observeret ved Woods Hole under hvilesporedannelse: 1:2 for *Gonyaulax grindleyi*, 1:20 for *Protoperidinium oblongum* og 1:500 for *Gonyaulax digitalis* (Dale 1976). Når hvilesporerne er dannet, afhænger deres skæbne meget af omgivelserne. I søer og kystnære, lavvandede områder, synker de ned på bunden og opholder sig dér i det ustabiliserede øverste sedimentlag. På dybere vand synker de muligvis kun ned til springlaget.

Der er flere typer af hvilesporeudvikling hos furealger (Dale 1983):

- Arter med maksimum i forårsplankton, som danner hvilesporer sent forår/tidlig sommer: *Protoperidinium oblongum, P. faeroense* (marine arter), *Peridinium gatunense* (i Genesaret Sø).
- Arter med maksimum i sommerplankton og hvilesporedannelse i sensommer/efteråret: *Gonyaulax digitalis, G. polyedra* (marine arter), *Ceratium hirundinella* (i ferskvand).
- Arter med to årlige maksima, typisk forår og efterår og hvilesporedannelse efter hvert maksimum: *Gonyaulax tamarensis, G. grindleyi (marine arter).*
- Sporadisk forekommende arter med hvilesporedannelse spredt over forår, sommer og efterår.

udløsende faktorer ved hvilesporedannelsen

Overvintring (f.eks. *Gonyaulax digitalis, Ceratium hirundinella*) og oversomring (f.eks. *Protoperidinium faeroense, Peridinium gatunense*) er en strategi til overlevelse af ugunstige temperatur/næringssaltforhold. Faldende kvælstofkoncentration i kulturer kan fremkalde sexualitet og påfølgende hvilesporedannelse hos *Peridinium* (bl.a. von Stosch 1973, Phiester 1975, 1976, 1977). Skønt der mangler kontrollerede eksperimentelle resultater, viser forholdene i naturen, at furealgehvilesporer kan modstå forskellige ugunstige forhold: Iltfri

forhold og stinkende sort slam med svovlbrinteudvikling betyder intet for furealgehvilesporer i modsætning til kiselalgehvilesporer, der ikke tåler ugunstige bundforhold. De kan dog ikke spire under anaerobe forhold og hvilesporer af *Ceratium hirundinella* tåler ikke frysning og dehydrering (Huber & Nipkow 1923).

celleaktivitet i furealge-hvilesporer

Der vides meget lidt om celleaktivitet i furealgers hvilesporer i hvileperioden. Sandsynligvis er stofskiftet meget lavt, for at cellen kan holde sig levende i mange år under ugunstige spiringsvilkår. Celleindholdet kan dog ændres drastisk (bl.a. Wall & Dale 1969, von Stosch 1973, Phiester 1976):

- Et stadium, hvor den bevægelige celle begynder at tage mere karakteristisk hvilesporeform og danner en væg.
- Synligt stabilt celleindhold, der er typisk for hvileperioden. Cellen indeholder nu store mængder oplagsprodukter, stivelseskorn eller oliedråber, røde eller gulpigmenterede legemer.
- Et spiringsstadium, der tager det førstnævnte stadium i omvendt rækkefølge.

Spiring af hvilesporene (af og til kaldet modning) er blevet fremkaldt i kultur ved at hæve temperaturen (von Stosch 1973). Men der er også et eksempel, hvor *Alexandrium tamarense* har spiret efter en temperatursænkning (Anderson 1980) og ét, hvor *Peridinium cinctum* spirer uden ændringer i temperaturen (Phiester 1975). De data, der findes om spiring af hvilesporer, viser, at det er sandsynligt, at den udløses af en bestemt temperatur. Men den er jo en del af den tids/-temperatur sammenhæng, der også styrer den forudgående hvilepause. Disse sammenhænge er endnu ikke fuldt forståede (Dale 1983).

hvilepause

Er der en modningsfase, hvis varighed er en simpel funktion af tid og temperatur? Er hvilesporens alder i sig selv en vigtig faktor, så spiringen er hæmmet i nogle uger og derefter bliver mere og mere moden til spiring? I hvilken grad kan hvilepausen brydes ved chokbehandling? Optræder hvilepausen kun, hvis hvilesporen udsættes for ugunstig temperatur, der hæmmer klækning af hvilesporer? Eller er der muligvis en eftermodningseffekt?

spiring

For en given art er der tilsyneladende et "temperaturvindue" hvori den spirer. (Eksempelvis *Ceratium hirundinella* kan spire ved 3-5°C, mens vækstoptimum er omkring 20°C (Heaney et al. 1983).

Umiddelbart inden spiringen trækker plasmaet sig væk fra hvilesporevæggen og viser typiske træk, som at tværfuren begynder at dannes, poren (archeopylen) åbnes og protoplasmaet trænger ud gennem poren som en amøboid masse. Den svømmer nøgen rundt et stykke tid, da pansrede arter bruger ca. en dag på at danne et panser (Dale 1983).

hvilesporer og seksuel cyklus

Alle kendte furealger er haplonter (= har ét sæt kromosomer). Deres kønnede forplantning, som man indtil nu kender til, omfatter produktion af gameter (kønsceller), der smelter sammen og danner en diploid zygote (= med 2 sæt kromosomer). Derefter følger en meiose (= atter dannelse af individer med ét sæt kromosomer efter udveksling af arvemateriale). Zygoten er af særlig interesse i relation til hvilesporedannelse.

gameter

De hidtil beskrevne gameter er næsten identiske med de normale vegetative celler og er sandsynligvis ofte blevet forvekslet med dem.

Kendte forskelle mellem gameter og vegetative celler er følgende:

- Størrelse. Gameter er oftest lidt mindre end vegetative celler
- Svømmende bevægelse. Gameter svømmer hurtigere og samles af og til i "dansende grupper", hvor parringen finder sted
- Celleindhold. Gameter er ofte blegere farvet, men kan indeholde stærkt farvede legemer, ligesom hvilesporer (Dale 1983)

Gulalger:

Der er de sidste 10 år sket meget indenfor forståelse af udvikling og funktion af gulalgehvilestadier, men billedet er stadig ikke komplet. Arter af slægterne *Dinobryon, Mallomonas* og *Synura* er meget sæsonafhængige. I renere søer forekommer de hyppigst forår og efterår og kan omtrent mangle i sommerperioden.

stomatocyster

Gulalgers hvilesporer, stomatocyster eller statosporer, består af en kisel-

kugleskal, der har en pore, som ofte er omgivet af en hals, og lukket med en prop af organisk substans. *Mallomonas*-arternes hvilesporer er stærkt ornamenterede, og det er muligt at adskille dem herefter. De er meget modstandsdygtige og optræder som mikrofossiler (Cronberg 1986).

Hvilesporerne kan være af flere typer: En- eller to-kærnede vegetative hvilesporer eller to-kærnede hvilesporer, der er opstået efter en kønnet forplantning.

To almindelige encysteringsmønstre findes hos *Dinobryon cylindricum* og *Synura spinosa*. *Dinobryon cylindricum* har en kortvarig forekomst på 2-3 uger. Den har en høj hvilesporefrekvens i hele populationens livslængde, 20-30%. *Synura spinosa* findes over flere måneder og har en lav hvilesporefrekvens, <5%. Fælles for dem er imidlertid, at de danner hvilesporer gennem hele populationens opblomstring, i modsætning til både furealger, kiselalger og blågrønalger (Sandgren, 1983).

6.8 Eksempler på årstidsvariation i dansk planteplankton

Der foreligger efterhånden mange nyere undersøgelser af årstidsvariation i artssammensætning og biomasse af dansk ferskvandsplanteplankton og også fra de kystnære havområder. (Se f.eks. litteraturlisten i Olrik 1991). Alle danske planktonundersøgelser er i øjeblikket under registrering i Danmarks Miljøundersøgelsers database. Dette afsnit kan naturligvis ikke blive en komplet oversigt over alle disse undersøgelser. Der forsøges i stedet et summarisk og meget forenklet billede af planteplanktons årstidsvariationer langs en stigende næringsgradient i danske søer og lavvandede brakvandsområder (figur 33) samt nogle mere udbyggede eksempler fra fire typer af vandområder, der tilsammen indeholder mange af de successionsstadier og skift, der findes i dansk planteplankton:

- En næringsrig totalomrørt lavvandet sø (Flyndersø v. Hjerl Hede).
- En næringsrig dybere sø med langvarig temperaturlagdeling (Farum Sø i Mølleåsystemet).
- En næringsrig totalomrørt lavvandet fjord (den nordlige Roskilde Fjord).
- Et næringsrigt kystnært havområde med markant og vedvarende saltholdighedslagdeling (det nordlige Øresund).

Årstidsvariation i ferskvand

I figur 33 er vist årstidsvariation af planteplankton i forskellige søtyper med forskellig næringsstatus (summarisk og stærkt forenklet). Figuren bygger på Reynolds 1984b, 1987b og 1988a, men er tilpasset danske forhold. Opstillingen skal opfattes som foreløbig. I tabel 22 er det samme materiale sat op efter Reynolds' system i C-, R- og S-arter (se afsnit 6.2-6.5). Reynolds har ingen brakvandsarter i sin opstilling; men da de fleste danske brakvandssøers og strandsøers planteplankton nærmest ligner ferskvandssamfund med enkelte tilføjelser på artslisten fra mere saltpåvirkede samfund, er det naturligt at tage dem med i denne opstilling. De angivne brakvandsarter hører alle til i den stærkt næringspåvirkede (hypertrofe) del af næringsskalaen.

Figur 33 og tabel 22 viser, at der uanset næringsniveau sker et gradvist skifte af livsformer gennem året. En normal periodicitet kan være:

Hurtigtvoksende små arter (C-arter) → langsomtvoksende store arter (S-arter)
evt. ↘ trådformede arter (R-arter) ↗ ↘ trådformede arter (R-arter)

Successionen kan vendes og starte forfra efter stærke forstyrrelser, f.eks. stormvejr, f.eks. fra C → S eller fra R → S, men aldrig fra S → C.

C-arter og C/R/S-arter fra sen vinter/forår under is

C-arter og C/R/S-arter (se afsnit 6.3-6.5) fra sen vinter/forår under is, hvor lyset er tiltaget mærkbart, og vandet er stillestående, er alle små flagellater. I næringsfattige (oligotrofe) søer findes små vanskeligt bestemmelige flagellater <5 µm. I svagt næringspåvirkede (mesotrofe) søer kan artsrigdommen være større,

bl.a. optræder rekylalger, furealger (*Gymnodinium spp., Peridinium inconspicuum/-pusillum, Woloszynskia*), stilkalger (*Chrysochromulina*). I næringsrige (eutrofe) søer er denne livsform overtaget af små, volvocale grønalger (*Chlamydomonas*), rekylalger, furealger (*Peridinium aciculiferum* m.fl.). I stærkt overgødskede (hypertrofe) søer findes ligeledes *Chlamydomonas, Chrysochromulina* og rekylalger. I lavvandet brakvand (<12 ‰) er *Chrysochromulina parva* erstattet af en anden stilkalge, *Prymnesium parvum*, der er fisketoksisk.

C-arter og C/R-arter fra forårscirkulationen

De fleste af de arter, der optræder i begyndelsen af forårscirkulationen er C/R-arter (se afsnit 6.3-6.5) Der optræder både flagellater og kiselalger. I næringsfattige søer optræder f.eks. diverse små gulalgeflagellater og kiselalgen *Rhizosolenia*; i svagt næringsrige søer kommer kiselalgen *Asterionella* til; i næringsrige søer kiselalgen *Stephanodiscus hantzschii* og i stærkt overgødskede søer kiselalgerne *Stephanodiscus hantzschii, Diatoma elongatum/vulgare* og *Nitzschia palea*, ofte i masseudvikling. Ved dalende Si:P forhold og faldende Si-koncentration kommer små chlorococcale grønalger til. Det er bl.a. arter af *Monoraphidium, Scenedesmus, Tetrastrum, Elakatothrix* og *Ankyra*. Flest i næringsrigt og stærkt overgødsket vand.

R-arter fra forårscirkulationen

I søer, hvor lysforholdene er dårlige, enten som følge af dybdecirkulation eller meget opslemmet materiale i vandet, vil rene R-arter (se afsnit 6.3-6.5) kunne dominere i både forårs- og efterårsperioden. I næringsfattige søer er der ofte ingen alger under sådanne forhold (se figur 33). I svagt næringsrige søer kommer *Aulacoseira italica* og *Melosira binderana* til, i næringsringe søer flere *Melosira*-arter, bl.a. *Aulacoseira (Melosira) islandica* og *Aulacoseira (Melosira) granulata*. R-arter i stærkt overgødsket vand, hvor Si:P forholdet er lavt, er bl.a. *Planktothrix agardhii, Limnothrix redekei, L. planctonica* og *Pseudanabaena limnetica*.

R/C-arter i forsommer klarvandsperioden

R/C-arter (se afsnit 6.3-6.5) optræder i forbindelse med klarvandsfasen (detritusfasen), hvor der ved dyreplanktons hjælp sker en mineralisering af en del af den næring, der allerede er brugt én gang. I svagt næringsrige søer findes *Sphaerocystis* og *Oocystis*, i overgødskede søer *Pediastrum, Coelastrum* og *Oocystis*.

R/S-arter i forsommer klarvandsfasen

R/S-arter (se afsnit 6.3-6.5) optræder i slutningen af klarvandsfasen og begyndelsen af stagnationsperioden i dybere søer. I næringsfattige og svagt næringsrige søer findes arter af *Dinobryon, Mallomonas, Synura* og *Uroglena*, grønalgerne *Botryococcus* og *Staurodesmus* samt kiselalgen *Tabellaria*. I svagt næringsrige dybvandede søer findes desmidiacé-grønalgerne *Cosmarium, Closterium, Staurastrum* og i stærkt overgødskede søer og lavvandede brakvandsområder optræder bl.a. blågrønalgerne *Aphanothece minutissima* og *Gomphosphaeria pusilla*.

S/R-arter

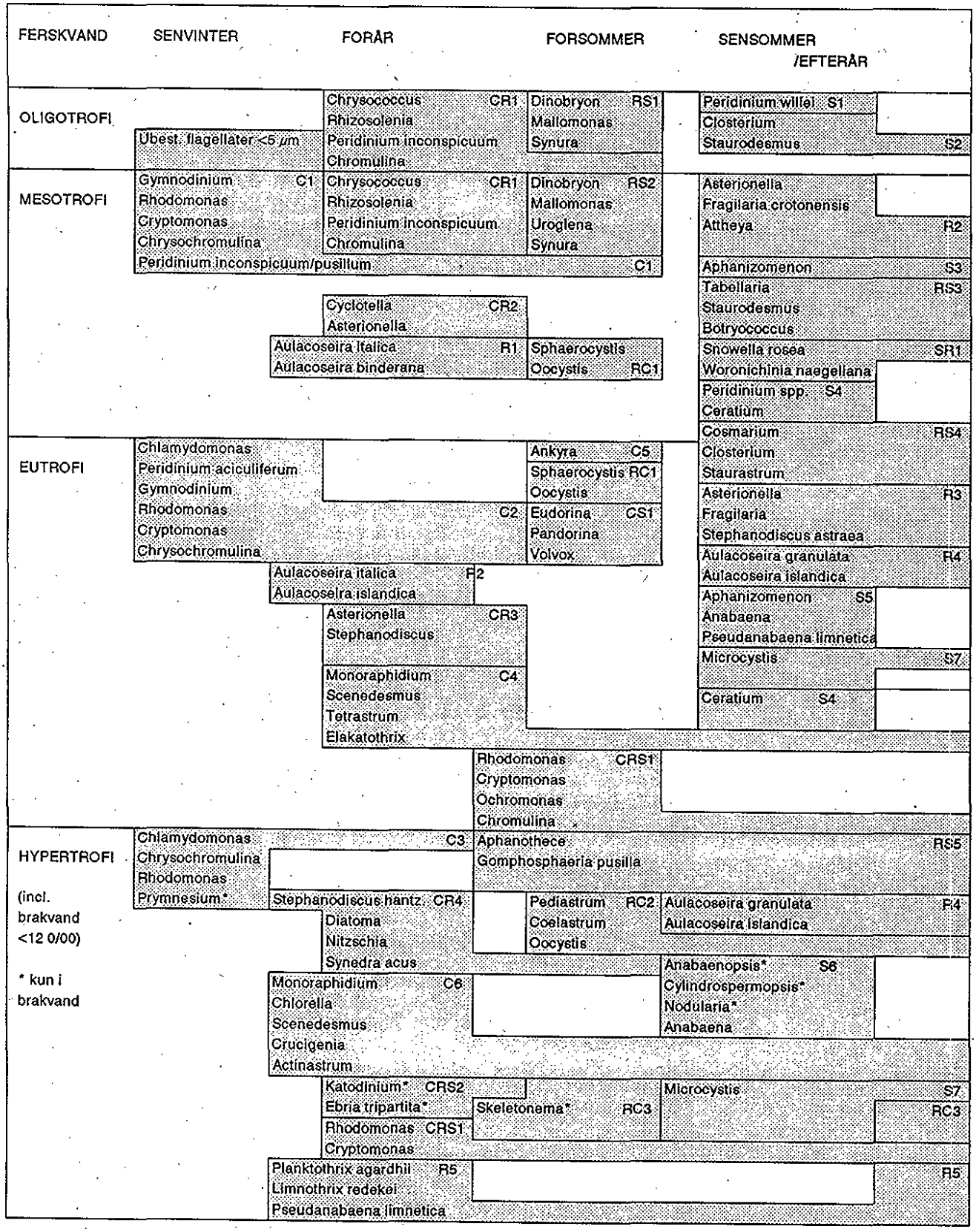
S/R-arter (se afsnit 6.3-6.5) er blågrønalger, der optræder ved tiltagende stagnation i svagt næringsrige søer i løbet af sommeren: bl.a. *Snowella rosea, S. litoralis* og *Woronichinia naegeliana*.

C/S-arter

C/S-arter (se afsnit 6.3-6.5) optræder i stagnerende vand i begyndelsen af klarvandsfasen i næringsrige søer. De er volvocale grønalger, der danner kolonier og har gode svømmeegenskaber, *Eudorina, Pandorina, Volvox*.

S-arter

S-arter (se afsnit 6.3-6.5) findes i sommerperioden ved næringsbegrænsede forhold, højt græsningstryk og lagdelt eller stillestående vand. I næringsfattige søer findes bl.a. furealgerne *Peridinium willei* og *Ceratium spp.* og desmidiacé-grønalgen *Staurodesmus*. I næringsrige søer optræder N_2-fikserende blågrønalger, *Aphanizomenon* og *Anabaena*, kolonidannende blågrønalger *Microcystis* og *Aphanothece* samt furealgeslægten *Ceratium*. Alle disse kan udvikle masseforekomster (se afsnit 6.9). I overgødsket brakvand findes N_2-fikserende brakvandsblågrønalger, bl.a. *Anabaenopsis, Anabaena affinis, Cylindrospermum* og *Nodularia*.



Figur 33. Eksempler på grupperinger i dansk ferskvandsplanteplankton efter Reynolds' system (Reynolds 1984b, 1987b, 1988a). (Referencer, se fodnote s. 87).

C1-C3:	*C-arter/R-arter/S-arter*	*små flagellater*
C4-C6:	*C-arter*	*konkurrencearter, ubevægelige*
CR1-CR3:	*C-arter/R-arter*	*konkurrencearter/forstyrrelsestolerante arter*
RC1-RC3:	*R-arter/C-arter*	*forstyrrelsestolerante arter/konkurrencearter*
RS1-RS5:	*R-arter/S-arter*	*forstyrrelsestolerante arter/stress-tolerante arter*
SR1:	*S-arter/R-arter*	*stress-tolerante arter/forstyrrelsestolerante arter*
CS1:	*C-arter/S-arter*	*konkurrencearter/stress-tolerante arter*
S1-S7:	*S-arter*	*stress-tolerante arter*
R1-R5:	*R-arter*	*forstyrrelsestolerante arter*

*Tabel 22. Skematisk fremstilling af planteplankton-successioner og -artsskift i danske søer og lavvandede brakvandsområder. * Inklusive brakvand <12‰ ** Kun i brakvand. Forklaring til forkortelser, se figur 33.* [1)]

Ferskvands-planteplankton-samfund	Senvinter	Forår	Sommer	Efterår
Dybere søer	*Stagnation*	*Turbulens*	*Tiltagende stagnation*	*Turbulens*
Oligotrofi	Intet	CR1	RS1-SR1-S1-S2	Intet
Mesotrofi	C1	CR2-R2	RS2-RC1-S3-S4-SR1	R1-S2-RS3
Eutrofi	C2	CR2-CR3-C4-CRS1	C5-RC1-CS1-R3-S4-S7	RS3-R3
Hypertrofi	C3	CR4-C6-CRS1-R2-RC2	S7	R4-R5-CRS1
Dybere søer	Turbulens	Turbulens	Turbulens	Turbulens
Oligotrofi	Intet	CR1	CR1-S2	Intet
Mesotrofi	Intet	CR2-R2	R1-RC1-RS3	RS3-RS4
Eutrofi	CR2	CR2-R2-CR3-CRS1	R3-RS4	R3-RS4
Hypertrofi	R5	R5-CR4-CRS1	R5-CRS1-S5	R4-CS1
Lavvandede søer	Stagnation	Turbulens	Stagnation	Turbulens
Oligotrofi	Intet	S2	RS1	Intet
Mesotrofi	Intet	R2-RC1-R1	RS2-S3-RS3	RS3
Eutrofi	C2	CR3-C4-CRS1-CS1	C5-S5-S7	R4-CR3-C4
Hypertrofi*	C3	CR4-C5-CRS1-RC3**	RS5-S6**	RS5-R4
Lavvandede søer	Turbulens	Turbulens	Turbulens	Turbulens
Oligotrofi	Intet	S2	SR1	Intet
Mesotrofi	Intet	R2-RC1-R1	R2-RC1-R1-S3	R1-S3
Eutrofi	Intet	CR3-C4-CRS1	CR3-C4-CRS1-RC2	R4-RS5-C4
Hypertrofi*	Intet	C6-CR4-CRS1-RC3**-CRS2**	C6-RC2-RS5-CRS1	C6-RC2-RS5-CRS1

Planteplanktongrupperinger fra danske søer vist i figur 33 og tabel 22

C1: Maglesø v. Brorfelde (1-2), Bøgeholm Sø (3), Sunds Sø (4), Søby Sø (5)
C2: Farum Sø (6), Furesø (7)
C3: Flade Sø (8), Nissum Fjord (9-10)
C4: Farum Sø (6), Esrum Sø (11)
C5: Sunds Sø (4), Farum Sø (6), Hald Sø (12), Hjarbæk Fjord (13)
C6: Vest-Stadil Fjord (14), Ferring Sø (15), Tjele Langsø (16)
CR1: Holm Sø (17), Nørresø (18), Husby Sø (18), Sunds Sø (4)
CR2: Vandet Sø (19), Farum Sø (6)
CR3: Sunds Sø (4), Flyndersø (20)
RS1: Holm Sø (17)
RS2: Maglesø v. Brorfelde (1-2), Farum Sø (6), Donse Storedam (21), Sunds Sø (4), Søby Sø (15), Vandet Sø (19)
RS3: Nørresø (18), Husby Sø (18), Sunds Sø (4), Søby Sø (5), Vandet Sø (19)
RS4: Nørresø (18), Husby Sø (18), Vandet Sø (19), Hald Sø (12)
RS5: Ringkøbing Fjord (22), Horn Sø (23), Ferring Sø (15)
SR1: Maglesø v. Brorfelde (1-2)
CS1: Farum Sø (6), Donse Storedam (21)
S1: Holm Sø (17)

1) Referencer til figur 33 og tabel 22: 1: Olrik & Nauwerck 1987, 2: Olrik, Bosselmann & Nauwerck 1990, 3: Olrik & Lind 1990a, 4: Olrik & Bosselmann 1989b, 5: Olrik & Lind 1990b, 6: Olrik & Schmidt 1990, 7: Jacobsen et al. 1990a, 8: Olrik 1985, 9: Olrik et al. 1985, 10: Olrik & Nauwerck 1989b, 11: Jacobsen & Olrik 1989, 12: Olrik et al. 1987, 13: Olrik et al. 1986, 14: Olrik & Nauwerck 1988, 15: Olrik & Nauwerck 1989a, 16: Olrik & Nauwerck 1985, 17: Jacobsen et al. 1990b, 18: Olrik et al. 1989, 19: Rasmussen et al. 1989, 20: Olrik & Bosselmann 1989a, 21: Jacobsen & Olrik 1990a, 22: Olrik & Sørensen 1987a, 23: Olrik, Jacobsen & Bach 1990, 24: Olrik & Bach 1990, 25: Sørensen et al. 1990, 26: Olrik et al. 1989, 27: Nauwerck & Olrik 1987, 28: Olrik & Sørensen 1987b, 29: Olrik & Sørensen 1986, 30: Jacobsen et al. 1990d, 31: Lind & Olrik 1990.

S2: Holm Sø (17)
S3: Bastrup Sø (24)
S4: Bastrup Sø (24), Farum Sø (6), Søndersø (25), Furesø (7), Hald Sø (12), Sorø Sø (26)
S5: Vandet Sø (19), Bastrup Sø (24), Donse Storedam (21)
S6: Ferring Sø (15), Horn Sø (23)
S7: Tjele Langsø (16), Vedsø (27), Mossø (28), Furesø (7), Arresø (29), Bagsværd Sø (30), Sjælsø (31)
R1: Vandet Sø (19), Nørresø (18), Husby Sø (18)
R2: Vandet Sø (19), Bastrup Sø (24)
R3: Vandet Sø (19), Farum Sø (6), Hald Sø (12)
R4: Bastrup Sø (24), Flyndersø (20)
R5: Flyndersø (20), Søndersø (25), Hjarbæk Fjord (13)

Det ses, at mange søer er svære at indplacere som enten oligo-, meso-, eu-eller hypertrofe. Snarere skifter den enkelte sø frem og tilbage og har evt. reliktarter fra "en bedre tid" med mindre næring (eksempelvis Vest Stadil Fjord, Flyndersø). De pågældende arter kan ved passende meteorologiske forhold stadig have nogen betydning i ellers næringsrige søer. Omvendt kan søer, der ikke er specielt næringsrige, ved særlige meteorologiske forhold (f.eks. særlig lang vinter) i en kort periode få et væsentlig mere næringskrævende samfund, end man ville forvente i den pågældende sø (eksempelvis Vandet Sø).

Planteplanktonsamfund i Flyndersø

Flyndersø v. Hjerl Hede er en totalomrørt, lavvandet, næringsrig sø, der er delt i 2 bassiner. Søens middeldybde er 3.6 m. Flyndersøs planteplanktonsamfund er arts- og individrigt, helt domineret af arter fra næringsrigt, kulturpåvirket vand (blågrønalger, kiselalger, chlorococcale grønalger). Især i Nordbassinet findes et lille islæt af arter fra rent vand (gulalger, desmidiaceer). I alt er bestemt 84 arter fra Sydbassinet og 86 arter fra Nordbassinet. Den gennemsnitlige planteplanktonbiomasse (april-oktober) er blandt de højeste i landet (21-24 $mm^3 l^{-1}$ i Sydbassinet, 14-21 $mm^3 l^{-1}$ i Nordbassinet i henholdsvis 1986 og 1987. Biomassen var højere i Syd- end i Nordbassinet både i 1986 og 1987, og i begge bassiner højere i 1986 end i 1987.

Den lavere planteplanktonbiomasse i begge bassiner i 1987 i forhold til 1986 skyldes, at 1987 var ekstremt kold og lysfattig. Det hæmmer væksten af planteplankton. Til gengæld øgedes kvælstofkoncentrationen i 1987. Det øgede N:P forholdet i Sydbassinet, hvor N i 1986 begrænsede planteplanktonvæksten, fraset N_2-fikserende blågrønalger, fra august til og med oktober. I 1987 indsnævredes perioden med N-begrænsning til august. Tilsvarende reduceredes maksimum af N_2-fikserende blågrønalger i 1987 til omkring 1/10 af, hvad det var i 1986. (Olrik & Bosselmann 1989a).

årstidsvariation:

Følgende årstidsvariation fandtes i Flyndersøs planteplankton 1986-87 (se figur 34, samt bilag 3.):

konkurrencearter, C-arter

Konkurrencearter (C-arter, "kolonister", "opportunister") var:

Små flagellater, hurtigtvoksende og græsningsfølsomme, findes vinter-tidligt forår: Rekylalger, gulalger, furealger, diverse små flagellater.

Små, ubevægelige arter, hurtigtvoksende og græsningsfølsomme: Små kiselalger april-maj, juli og grønalger i juni.

forstyrrelsestolerante trådformer, R-arter

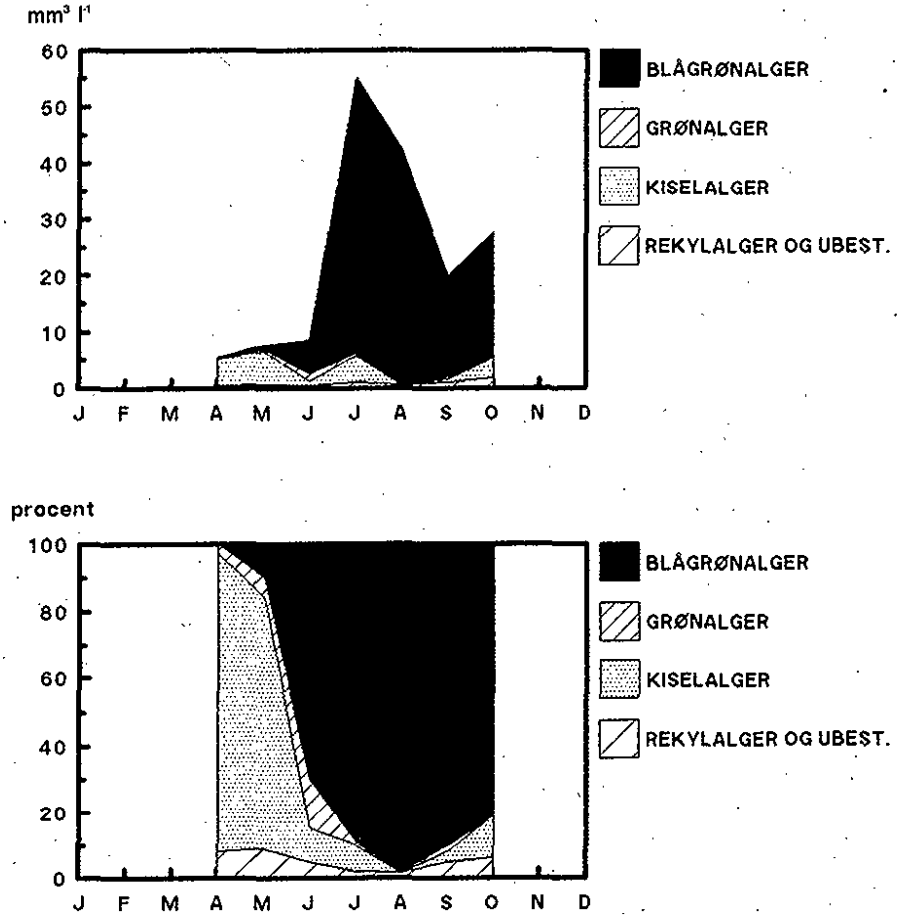
Forstyrrelsestolerante trådformer, der tåler vekslende og dårlige lysforhold. De optræder i maj og oktober: Trådformede kiselalger, trådformede blågrønalger.

overgangsformer, C/R-arter, R/S-arter, C/S-arter

Svag specialisering (overgang ml. C- og R-arter, R- og S-arter samt ml. C-og S-arter) findes hos: Større kiselalger, maj-juli og august-oktober og hos delvis heterotrofe flagellater (i slutningen af kiselalgemaksimum), maj-juni: Små og større rekylalger, diverse små flagellater.

stress-tolerante arter, S-arter

Stress-tolerante arter, specialistarter (S-arter) var græsningsresistente, langsomtvoksende koloniformer med svæveegenskaber i juli-september: Kolonidannende blågrønalger.



Figur 34. Flyndersø Sydbassin 1986. Planteplankton biomassesammensætning i mm³ l⁻¹, (øverst) og procentvis fordeling på hovedgrupper (nederst). (Fra Olrik & Bosselmann 1989a).

Planteplanktonsamfund i Farum Sø

Farum Sø i Mølleåsystemet NV for København er en næringsrig, vindbeskyttet noget dybere sø med en middeldybde på 6.3 m og maksimum dybde på 14.7 m. Vandet opholder sig relativt længe i søen, og ofte findes stillestående vand i flere måneder i sommerperioden. Planteplanktons volumenbiomasse varierede i 1988 mellem 0.05 mm³ l⁻¹ i februar og 11 mm³ l⁻¹ i august. Den gennemsnitlige biomasse i den produktive periode (april-oktober) var 5.5 mm³ l⁻¹, hvilket er relativt lavt.

Planteplankton i Farum Sø er tilpasset de markante skift mellem dybdecirkulation forår og efterår og en lang stagnationsperiode med temperaturspringlagsdannelse fra midt i maj til og med september. I denne periode findes næringsbegrænsning i den fotiske zone fra juni til og med september.

I cirkulationsperioderne april-maj og oktober-december dominerede kiselalger og rekylalger. Kiselalger vokser hurtigt og tåler de lysmæssige svingninger, de udsættes for ved dybdecirkulation fra overfladen til over 14 meters dybde. Rekylalger udnytter organisk stof fra bl.a. døende kiselalger og resuspenderet organisk stof fra bunden.

I springlagsperioden skete et skift fra små hurtigtvoksende arter mod stadig mere specialiserede former: I juni fandtes en klarvandsfase med meget lav planteplanktonbiomasse. Herefter kom først blågrønalger, dernæst en blanding af kiselalger og flagellater (store grønalgeflagellater, gulalger, og furealger). Sidst fandtes ren dominans af furealgeslægten *Ceratium*, der er bedst tilpasset stillestående vand og stor vertikal næringssaltgradient. Den er bl.a. i stand til at foretage vertikale vandringer til dybere vand, hvor den kan hente næring. Den vokser langsomt og kan eksistere med lave koncentrationer af fosfor og kvælstof i cellerne (Olrik & Schmidt 1990).

Planteplankton årstidsvariation i Farum Sø: konkurrencearter, C-arter

Følgende årstidsvariation fandtes i Farum Sø 1988 (se figur 35, samt bilag 3):

Konkurrencearter (C-arter, "kolonister", opportunister") i Farum Sø var: Små flagellater, hurtigtvoksende og græsningsfølsomme: Rekylalger og diverse små flagellater vinter - tidligt forår.

Små græsningsfølsomme, ubevægelige arter m. høj væksthastighed: Små kiselalger, april, juni.

forstyrrelsestolerante trådformer, R-arter

Forstyrrelsestolerante arter, der tåler vekslende og dårlige lysforhold (R-arter, "ruderatarter") optræder på flere tidspunkter:

Større, skiveformede kiselalger i maj og juli-august, båndformede kiselalger i juni-juli og trådformede kiselalger i august.

overgangsformer, C-, R-og S-arter

En svag specialisering med overgangsformer mellem C-, R- og S-arter var i Farum Sø delvis heterotrofe flagellater, der optrådte i slutningen af kiselalgemaksimum i maj-juni og oktober.

overgangsformer, R/S-arter og C/S-arter

Tiltagende specialisering fandtes i juni-juli med overgangsformer mellem R- og S-arter og mellem C- og S-arter:

Fagotrofe gulalger, græsningsresistente ubevægelige former: Store, kolonidannende grønalger og store desmidiacéer.

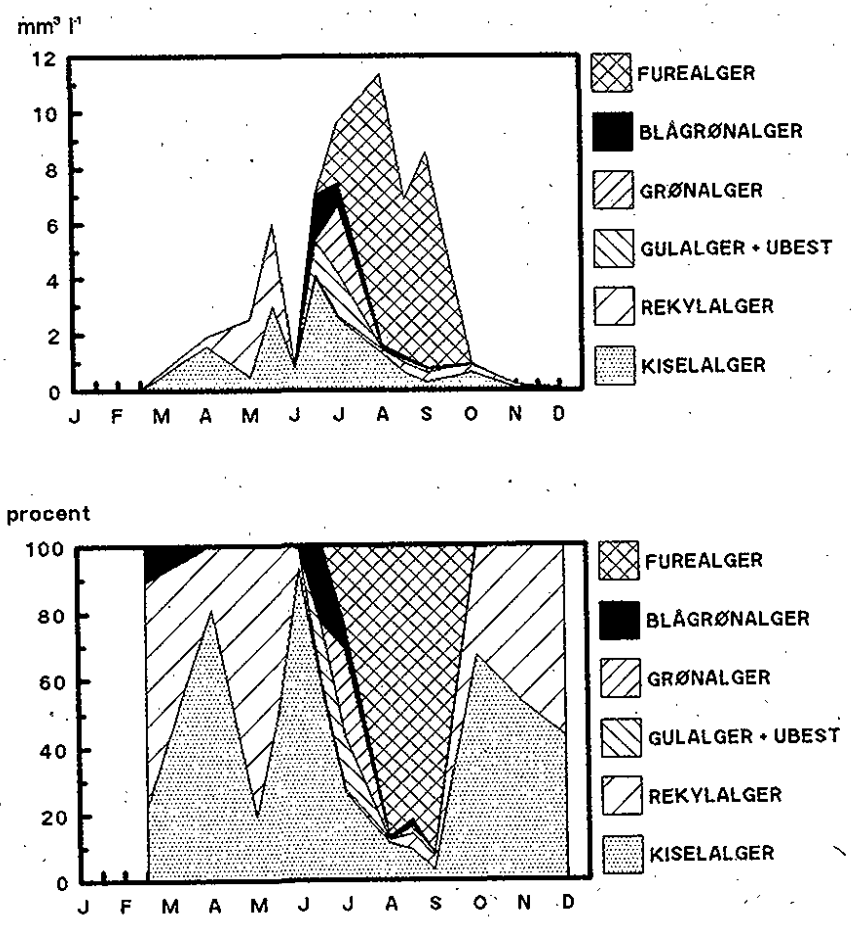
stress-tolerante arter, S-arter

Stærk specialisering med udvikling af stress-tolerante arter (specialistarter, S-arter) fandtes ved stillestående forhold og nærings- og græsningsstress:

Græsningsresistente selvbevægelige arter:

Flagellater, kolonidannende og store enlige celler: Volvocale grønalger i juni, gulalger i juli og furealgen *Ceratium* i juli-september.

Græsningsresistente, langsomtvoksende koloniformer med svæveegenskaber og evne til N_2-fiksering fandtes i juli-september: Kolonidannende nøgle- og trådformede blågrønalger.



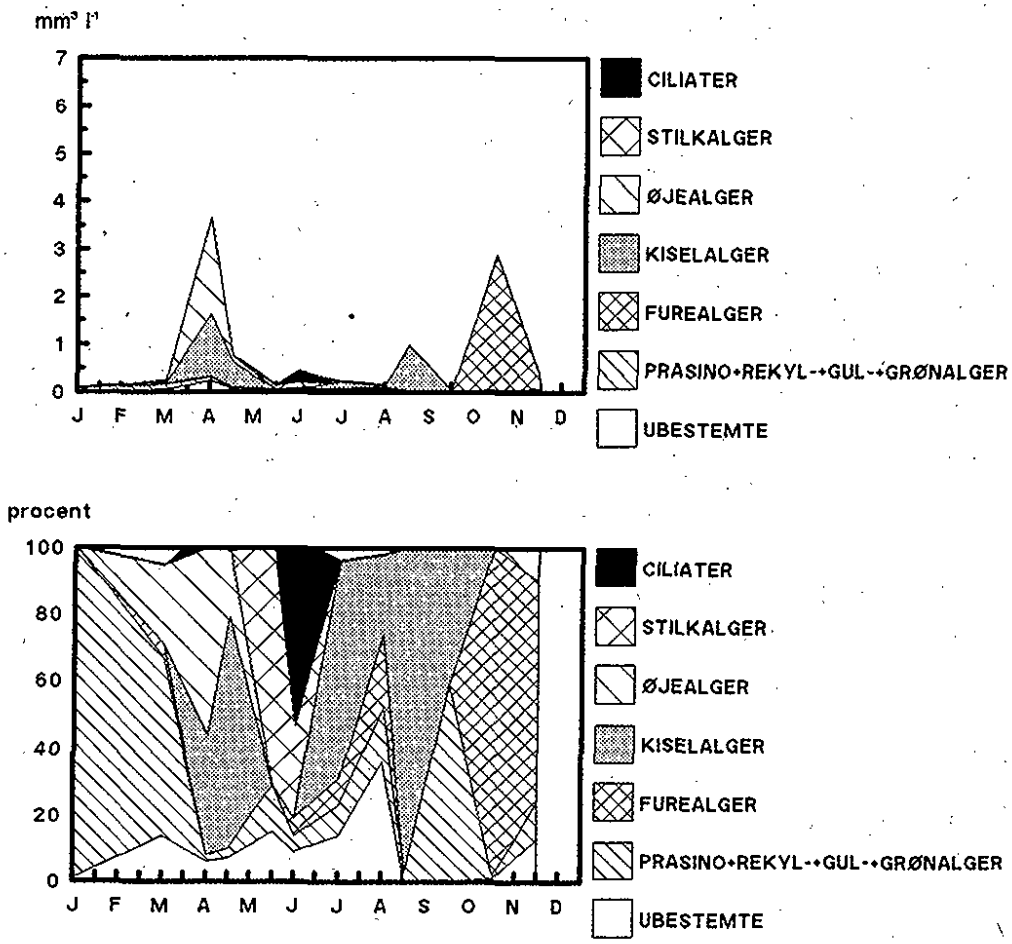
Figur 35. Farum Sø 1988. Planteplankton biomassesammensætning i mm^3 l^{-1} (øverst og procentvis fordeling på hovedgrupper (nederst). (Fra Olrik & Schmidt 1990).

Planteplankton årstidsvariation i kystnære områder

De danske kystnære områder er meget komplekse. Der er dels en stor variation i saltholdighed og lagdelingsforhold (se afsnit 4.9), dels en variation i hydrografi og strømforhold: Fra lavvandede fjord- og strandsøområder, lavvandede vadehavsområder med tidevandspåvirkning, dybe tærskelfjorde med skarp og vedvarende lagdeling, bælter og sunde med komplicerede og svingende lagdelings- og strømforhold. Der er Nordsøen med Jyllandsstrømmen (af og til) op langs den jyske vestkyst (se afsnit 4.9), Skagerrak med meget dybt vand og Kattegat og Limfjorden med indflydelse af snart den ene, snart den anden vandmasse. Det er naturligvis en håbløs opgave kort at fremstille alle de muligheder for planteplankton-nicher, der er i disse farvande. I stedet beskrives kort årstidsvariation og særlige kendetegn ved to forskellige stationer, der begge er næringsrige, men med meget uens fordeling af næringen: en lavvandet totalomrørt station i den nordlige Roskilde Fjord og en (relativt) dybvandet, konstant lagdelt station i det nordlige Øresund.

Roskilde Fjord

Vanddybden på st. 65 i Roskilde Fjord (Ølsted Grund) er 6-7 m, saltholdigheden <20‰, og der var altid gode iltforhold. Koncentration af uorganisk N var særdeles høj i januar-marts (max. 950 μg l^{-1}), men allerede i begyndelsen af maj var uorganisk N omtrent opbrugt. Koncentrationen af uorganisk N forblev herefter lav resten af året. I dette område af Roskilde Fjord findes tætte muslingebanker, der i lange perioder udøver en voldsom græsning på planteplankton (Riemann et al. 1990). Planteplankton (figur 36-37) havde et forårsmaksimum (3.7 mm^3 l^{-1}) i april og et efterårsmaksimum (2.9 mm^3 l^{-1}) i oktober. I perioden derimellem var planteplanktons biomasse meget lav. Forårsmaksimum var domineret af øjealger, *Eutreptia/Eutreptiella* (55%) og af kiselalger (35%). Efterårsmaksimum bestod af furealger (99%), bl.a. *Gymnodinium sanguineum* og *Gyrodinium aureolum*. (Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990).



Figur 36. Roskilde Fjord st. 65 (Ølsted Grund) 1988. Planteplanktonbiomasse og sammensætning. I mm^3 l^{-1} (øverst) og procentvis fordeling på hovedgrupper (nederst). (Fra Olrik, Havskum & Henriksen 1990a).

Figur 37. Årstidsvariation af planteplankton i Roskilde Fjord (st. 65) baseret på data fra 1987-89. (Olrik, Havskum & Henriksen 1990a).

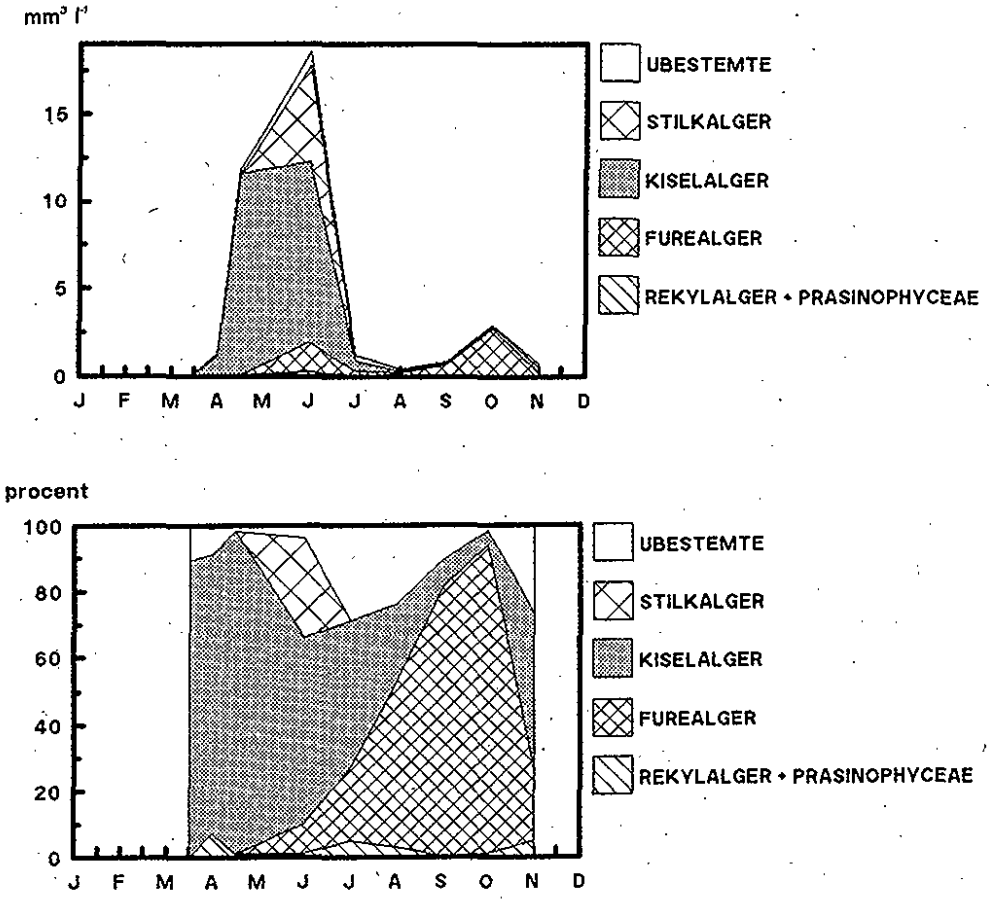
Øresund

Vanddybden på st. 1941 V for Hven i Øresund er 16-17 m. Der var et konstant saltholdighedsspringlag, som flyttede sig op og ned i dybdeområdet 7-15 m. Saltholdigheden over springlag var 8-18 ‰ og under springlag 23-24 ‰, og der fandtes hyppige iltsvind ved bunden. Uorganisk N havde 2 maksima, ét samtidig med maksimum i Roskilde Fjord i januar-marts (200 $\mu g\ l^{-1}$) og ét i juni (200 $\mu g\ l^{-1}$), der tilskrives en effekt af transport fra Østersøen, hvor planteplankton kommer senere i gang om foråret end i de øvrige danske vandområder. Planteplankton på st. 1941 (figur 38-39) havde et stort, udstrakt forårsmaksimum i juni (max. 19 $mm^3\ l^{-1}$) og et mindre efterårsmaksimum i oktober (2.9 $mm^3\ l^{-1}$). Forårsmaksimum var domineret af kiselalger (56%), overvejende *Skeletonema costatum* samt stilkalger (30%), bl.a. *Chrysochromulina spp.* Efterårsmaksimum bestod af furealger (93%), overvejende *Gyrodinium cf. aureolum* (Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990).

Sammenligning mellem Roskilde Fjord og Øresund

Der er flere forskelle mellem de to vandområder, der kan være årsag til de helt forskellige planteplanktonsamfund, der findes her:

I Roskilde Fjord opbruges uorganisk N i marts-april, og koncentrationen er meget lav resten af året. Endvidere er muslingernes græsning af planteplankton meget stor. Disse to faktorer er med til at begrænse planteplanktons bio-masse i Roskilde Fjord. Muslingegræsningen skulle, ifølge Riemann et al. 1990 også have indflydelse på planteplanktons artssammensætning på en måde, så store arter forsvinder og små arter fremmes. Resultaterne af planteplanktonundersøgelserne bekræfter til dels denne hypotese, idet der er meget få storcellede arter i Roskilde Fjord, mens småcellede furealger (*Katodinium*



Figur 38. Øresund st. 1941, 1988. Planteplanktonbiomasse og sammensætning. I $mm^3\ l^{-1}$ (øverst) og procentvis fordeling på hovedgrupper (nederst). (Fra Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990).

* findes ikke på st. 1941, men umiddelbart nord for på st. 1940 på grænsen mellem Øresund og Kattegat

Figur 39. Årstidsvariation af planteplankton i det nordlige Øresund (st. 1941), vest for Hven. Baseret på data fra 1988-89 (Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990).

rotundatum, Heterocapsa triquetra) er af væsentlig større betydning i Roskilde Fjord end i Øresund [1]. Det store forårsmaksimum af *Eutreptia/Eutreptiella* skyldes sandsynligvis en kombination af høj N-(og P-) koncentration og brakvandssaltholdighed.

I Øresund er forholdene meget anderledes. Uorganisk N opbruges først i slutningen af juni som følge af "Østersøeffekten", og muslingegræsning har ingen betydning på denne dybvandede station midt i Øresund. Planteplanktons forårsmaksimum er væsentlig mere udstrakt i tid og ca. 5 gange større end i Roskilde Fjord. Kiselalger har væsentlig større betydning i Øresund end i Roskilde Fjord. Især er der flere storcellede, trådformede kiselalger (*Rhizosolenia spp.*) og kolonidannende kiselalger med udvækster (*Skeletonema, Chaetoceros spp.*). Der er også langt flere storcellede furealger (*Ceratium spp.*). Udover de forskellige nærings- og græsningsforhold har den større saltholdighed og dybdenedblanding i Øresund end i Roskilde Fjord en effekt, der fremmer de større former.

6.9 Masseforekomster af planteplankton i danske vandområder

"Masseforekomster af planteplankton", "vandblomst", "algeblomst", "red-tide", "usædvanlige algeopblomstringer" (kært barn har mange navne) er ganske enkelt udbrud af planteplanktonvækst, ofte i forbindelse med fysisk koncentrering ved særlige vind- og strømforhold (se afsnit 3.2, figur 4). Det "kære barn" er imidlertid ikke så kært endda. Det har tiltrukket sig megen negativ omtale i løbet af de sidste 15 år, oftest i forbindelse med opblomstringer af toksiske arter, der enten slår fisk, bunddyr, hunde eller fugle ihjel, eller i forbindelse med gener for badelivet langs kyster og ved de større søer. Disse opblomstringer har ofte været sat i forbindelse med forurening. Det er imidlertid ikke hele sandheden. Mange forurenende stoffer, f.eks. tungmetallet kobber, har en stærkt vækshæmmende effekt på planteplankton (Steemann Nielsen & Wium-Andersen 1970, Anderson & Morel 1978). Overgødskning eller eutrofiering med næringsstofferne N og P er mere korrekt at relatere til øgede opblomstringer af planteplankton. Planterne i den frie vandmasse opfører sig - uanset deres mikroskopiske størrelse - ikke anderledes end planterne på landjorden. Det kommer næppe bag på nogen, at en kornmark giver et større udbytte, når den gødskes, end når den får lov at passe sig selv. Det samme sker i vandet. Men hvor kornmarkens vækst er styret (det er ikke hvad som helst, der får lov at vokse) bestemmer plantevæksten i det åbne vand selv, hvad der skal vokse, og planteplanktonarterne vokser overalt, hvor og når de har en anledning til det. For at blive ved analogien med kornmarken - hvis man lod de planter vokse, som ville komme af sig selv, ikke såede korn og ikke benyttede pesticider, men fortsatte med at tilføre den samme mængde næring til marken, ville der bestemt ikke vokse korn, men i en periode f.eks. kvik-græs, tidsler, mælkebøtter og brændenælder, som kun få dyr vil æde og som ikke kan udnyttes af mennesker. Noget tilsvarende sker i det åbne vand. Der er en del af de planktonalger, der vokser som følge af næringstilførsel, som er uspiselige for de højere led i fødekæden (dyreplankton, muslinger), enten på grund af toksicitet, form eller størrelse (se afsnit 5.7). Det er oftest dem, der udgør masseforekomsterne. De optræder indenfor både blågrønalger, kiselalger, furealger, rekylalger, grønalger, stilkalger, gulalger og kiselflagellater.

Toksiske arter optræder indenfor blågrønalger, furealger og stilkalger, og det er dem, der har tiltrukket sig den største interesse (Bjergskov et al. 1990). Men de toksiske arter er kun en naturlig del af de samlede masseforekomster, og man kan ikke slippe af med de toksiske masseforekomster uden at fjerne årsagerne til masseforekomster af planktonalger i det hele taget (Richardson 1989a).

[1] Hypotesen, at de små arter fremmes af muslingegræsning, forklarer imidlertid ikke, hvorfor *Chrysochromulina* og andre små flagellater havde en meget lav biomasse i Roskilde Fjord, hvorimod de havde en særdeles høj biomasse i Øresund, især i salinitetsspringlaget.

Det har været diskuteret lige siden Wesenberg-Lunds dage i 1920-erne og 1930-erne, hvorvidt udledning af næringsstoffer til vand overhovedet havde nogen effekt på plantelivet dér. I 1970-erne gjorde Steemann Nielsen sig til talsmand for særligt lange spildevandsledninger med gode diffusorer til havet, for, som han sagde: "Det åbne hav kan bære alt". På det tidspunkt var man endelig, 40-50 år efter Wesenberg-Lunds advarsler, blevet klar over, at søerne og de lukkede fjorde i hvert fald ikke kunne bære de næringsstofmængder, der blev ledt til dem, men at blågrønalger og andre planktonalger overtog væksten fra de "undersøiske enge" af større vandplanter, der før havde domineret plantevæksten i både søer og fjorde. Denne udvikling havde ubehagelige følgevirkninger med stærkt uklart vand, meget detritus, stærkt svingende planteplanktonmængder og hyppige iltsvind ved bunden. Disse forhold bredte sig i 1980-erne ud i de åbne danske farvande, Nordsøen (1981, 1982, 1983 og 1989) og Kattegat (1986-89) (Nielsen & Mellergaard 1989, Richardson 1989a). Der er ingen tvivl om, at der er en forbindelse mellem denne uheldige udvikling og de tiltagende opblomstringer af planktonalger, også i de marine områder (Richardson & Kullenberg 1987, Lancelot et al. 1987, Smetacek & Pollehne 1986).

I tabel 23-24 ses en sammenstilling over enkelte planteplanktonarters forekomster med maksima >5 $mm^3 l^{-1}$. Denne grænse er arbitrært sat. Nogle arter vil have et uhyre højt celletal ved denne biomasse (de små arter), mens andre vil have et relativt lavt celletal ved samme biomasse (de store arter). Rosén 1981 anvender for ekstremt næringsrige (hypertrofe) søer en nedre grænse for planteplanktons totalvolumen på 5-10 $mm^3 l^{-1}$. Maksima af enkelte arter på 5 $mm^3 l^{-1}$ er derfor en brugbar nedre grænse for masseforekomster.

Tabel 23 viser maksimale forekomster >5 $mm^3 l^{-1}$ i søplanteplankton og tabel 24 i marint planteplankton.

Blågrønalger: ferskvand

I ferskvand er det oftest blågrønalger, man hører om. Dels ser de særligt uæstetiske ud, når de danner ildelugtende, rådnende sammenstuvninger langs søbredden i sommerperioden; dels har der været forskellige tilfælde af toksicitet, hvor fugle, hunde og fisk er blevet slået ihjel og hvor husdyr er blevet syge af at drikke vandet (Olrik & Christensen 1983, Olrik & Sørensen 1986, Krogh et al. 1986). Endvidere er de - uanset toksicitet - skadelige i masseforekomst i relation til fødekædestrukturen i søer, fordi dyreplanktons græsning er stærkt nedsat under blågrønalgeopblomstringer (se afsnit 5.7 samt Jeppesen et al. 1990). De store blågrønalgeforekomster er i reglen 20-50 $mm^3 l^{-1}$ (tabel 23). Kun i ekstreme tilfælde som Gødstrup Sø og Ferring Sø, når én art op på en biomasse >100 $mm^3 l^{-1}$.

I det planteplanktonmateriale, der er præsenteret i tabel 23, udgør blågrønalger 44% af ialt 93 masseforekomster. Det er mange forskellige arter, der danner disse blågrønalgeopblomstringer. Over halvdelen er kolonidannende (*Microcystis-, Aphanothece-, Woronichinia-* og *Gomphosphaeria*-arter); men trådformer (*Planktothrix, Limnothrix, Anabaena, Aphanizomenon, Anabaenopsis* m.fl.) er mindre hyppige og danner kun undtagelsesvis lige så store biomasser, som koloniformerne. Jeppesen et al. 1990 har fundet, at blågrønalger dominerer i henholdsvis 50%, 77% og 51% af prøver med en total-P koncentration på henholdsvis 250-500 $\mu g l^{-1}$, 500-700 $\mu g l^{-1}$ og 750-1000 $\mu g l^{-1}$, og at de forsvinder ved >1000 $\mu gP l^{-1}$. Tilsvarende resultater er fundet af Olrik 1978. (Vedrørende blågrønalgernes krav til omgivelserne, se bl.a. afsnit 5.4 og 3.2).

kystnære marine områder

Blågrønalger kan også danne masseopblomstringer i de kystnære områder, endda toksiske. (Miljøstyrelsen 1979, Bjergskov et al. 1990). Desværre findes der ikke nøjagtige biomasseopgivelser for disse forekomster.

Kiselalger: ferskvand

Det kan nok overraske mere, at forårsmaksimum af kiselalger kan danne lige så store biomasser i ferskvand som blågrønalger gør om sommeren. Af de 93 masseforekomster vist i tabel 23, er 31% kiselalger. De største kiselalgemaksima i ferskvand - svagt brakvand er 25-80 $mm^3 l^{-1}$. De fleste af disse er *Stephanodiscus*-arter; men den pennate kiselalge *Diatoma elongatum* kan i let brakvand opnå biomasser på omkring 40 $mm^3 l^{-1}$ (Nissum Fjord, Hjarbæk Fjord), se tabel 23. De trådformede kiselalger, *Aulacoseira (Melosira) spp.* og de båndformede *Fragilaria spp.* når kun sjældent op på 40 $mm^3 l^{-1}$ (f.eks. i Vedsø).

kystnære marine områder

Den hyppigste kiselalge i masseforekomst i kystnære marine områder er *Skeletonema costatum* (forår-forsommer). Den opnår biomasser på 10-20 $mm^3 l^{-1}$, højest i Skive Fjord (i det materiale, der er repræsenteret i tabel 24). Øresund kan dog også fremvise en stor forekomst på 11 $mm^3 l^{-1}$. Det største kiselalgemaksimum i dette materiale er imidlertid et kortvarigt maksimum af *Rhizosolenia delicatula* fra Nissum Bredning 1985 (19 $mm^3 l^{-1}$). Denne art er sandsynligvis bragt ind i Limfjorden med Nordsøvand. Kiselalgemaksima i havet når dog næppe op på de værdier, som stilkalgen *Phaeocystis pouchetii* kan fremvise langs den jyske vestkyst (se nedenfor).

Furealger

Furealger danner store opblomstringer i både ferskvand og havvand i sommer- og sensommerperioden. I ferskvand er de store opblomstringer (>5 $mm^3 l^{-1}$) altid *Ceratium hirundinella* + spp., i de marine områder er der kun *Gyrodinium aureolum* (fiske- og bunddyr toksisk), der er registreret i så høje biomasser (Tangen 1977). *Prorocentrum minimum, Ceratium furca, Heterocapsa triquetra* og *Katodinium rotundatum*, der er hyppige og som også danner iøjnefaldende forekomster, er ikke fundet i så høje biomasser. Adskillige marine furealger er stærkt toksiske og behøver bare være til stede i vandet i lave koncentrationer for at volde gener for bl.a. muslingefiskeri (se Bjergskov et al. 1990). Disse forekomster omtales ofte i pressen som "opblomstringer".

Rekylalger

Rekylalger er - på trods af deres store udbredelse både i ferske og marine vandområder gennem hele vækstsæsonen - meget sjældne i masseforekomst; måske på grund af deres store fødeværdi for dyreplankton (Ahlgren et al. 1990, se også afsnit 5.7). Af og til sker det imidlertid, at de optræder med en særdeles høj biomasse i sø-planteplankton, f.eks. i Dons Nørresø 1982, hvor *Cryptomonas ad ovata* havde et sommermaksimum på 36 $mm^3 l^{-1}$.

Grønalger

Grønalger er mere almindelige i masseforekomst i ferskvand end rekylalger. I havet findes de kun sporadisk og i nærheden af ferskvandsudløb. Det er sandsynligvis på grund af høje lyskrav (nedblandingen i havet er større end i ferskvand) og (måske) som følge af lav saltholdighedstolerance hos grønalger. De hyppigste grønalgemasseforekomster er på 20-33 $mm^3 l^{-1}$ og består af den chlorococcale grønalge *Scenedesmus spp.* og *Chlorella vulgaris*. Den volvocale grønalge *Carteria sp.* er fundet i et enkelt tilfælde i en forekomst på 25 $mm^3 l^{-1}$ (Langesø på Fyn). Den findes i sommerperioden.

Stilkalger: fersk- og brakvand

Stilkalger har de senere år optrådt hyppigt i masseforekomster, især i forsommerperioden, i både ferskvand, brakvand og havvand. *Chrysochromulina parva* er almindelig i ferskvand, *Prymnesium parvum* i brakvand. I et nyere tilfælde af masseforekomst af denne art (14 $mm^3 l^{-1}$), slog den ca. 65 tons fisk ihjel i Flade Sø i Sydthy i maj-juni 1985 (Olrik 1985).

kystnære marine områder

I Tyske Bugt og op langs den jyske vestkyst har den kolonidannende stilkalge *Phaeocystis pouchetii* taget dramatisk til i løbet af de seneste 20 år (Cadée & Hegemann 1986, Lancelot et al. 1987, Richardson 1989). De enorme forekomster har den kedelige egenskab, at de piskes til stift skum, der ligner pisket æggehvide, og som ophobes i strandzonen i meterhøje bræmmer. *Phaeocystis* kan opnå biomasser, der er større end de fleste masseforekomster af blågrønalger i ferskvand. Udfor Fanø Vesterstrand juni 1988 fandtes en biomasse på 164 $mm^3 l^{-1}$ og nord for, ved Skallingen og Henne Strand en biomasse på 42-43 $mm^3 l^{-1}$ (Olrik & Havskum 1990). Det er absolut de største forekomster, der er registreret af én enkelt planteplanktonart i danske farvande. De sættes med god sandsynlighed i forbindelse med de landbaserede og menneskeskabte udledninger af N og P fra de nordeuropæiske floder til Nordsøen (henholdsvis 1100 x 10^3 tons N og 127 x 10^3 tons P pr. år (Gerlach 1988, Richardson 1989).

De store forekomster af den fisketoksiske *Chrysochromulina polylepis* + spp. ("dræberalgen") i de indre danske farvande i foråret 1988, er også af anselig biomasse, f.eks. 12-22 $mm^3 l^{-1}$ i Sejerøbugten, og 6-10 $mm^3 l^{-1}$ i Øresund (Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990). De sættes i forbindelse med akkumulering af næring (både organisk og uorganisk) i springlagszonen, hvor *Chrysochromulina* stod i en meget tæt forekomst af ca. 2 meters vertikal udbredelse. Denne masseforekomst på trods af den ringe størrelse (d = 15-20 μm) anses bl.a. at hænge sammen med, at dyreplankton undgår den på grund af toksicitet (Nielsen & Richardson 1988).

Gulalger

Masseforekomster af gulalger er sjældne. Der er beskrevet 2 tilfælde i danske søer: *Synura petersenii* (8.1 $mm^3 l^{-1}$) i en næringsrig brunvandet skovsø syd for Hillerød, Donse Storedam, samt *Chrysococcus* cf. *nygaardii* i Nørresø i Vestjylland (5.5 $mm^3 l^{-1}$).

Kiselflagellater

Kiselflagellaten *Dictyocha speculum* optræder ofte i masseforekomst i skeletløs form i forårsperioden, især i de østjyske fjordområder og Alssund. Et meget stort maksimum (18 $mm^3 l^{-1}$) i Alssund 1983 blev sat i forbindelse med fiskedød i Alssund Havbrug (Forchammer 1983); men det har ikke siden været muligt at påvise, at den skulle være toksisk (Moestrup & Thomsen 1990).

Klorofylholdige ciliater

Den klorofylholdige marine ciliat *Mesodinium rubrum* kendes i masseforekomst især fra Roskilde Fjord i forsommerperioden. De 5.7 $mm^3 l^{-1}$, der er fundet på Ølsted Grund i 1988 (Olrik et al. 1990a), er dog næppe den største forekomst af denne art i Roskilde Fjord.

Tabel 23 Eksempler på masseforekomster af planteplankton (>5 mm^3 l^{-1} i danske søer (fortsætter). [1)]

Planteplankton masseforekomster (>5 mm3 l-1)
i danske søer
eksempler

Gruppe og art	Lokalitet	Maksimum mm3 l-1	Reference
NOSTOCOPHYCEAE - BLÅGRØNALGER			
Aphanothece cf. clathrata	Ferring Sø 1987	259.0	1
Aphanizomenon flos-aquae	Gødstrup Sø 1989	136.4	34
Gomphosphaeria pusilla	Ringkøbing Fjord FD 1986	49.9	2
Microcystis wesenbergii	Arresø 1985	44.8	3
Microcystis wesenbergii	Arreskov Sø 1989	40.0	33
Microcystis wesenbergii	Flyndersø N 1986	37.8	4
Microcystis aeruginosa	Flyndersø N 1987	36.1	4
Microcystis wesenbergii	Flyndersø S 1986	34.6	4
Microcystis wesenbergii	Flyndersø S 1987	33.2	4
Microcystis aeruginosa	Fuglesø 1989	31.1	22
Woronichinia compacta/ruzickae	Horn Sø 1989	30.2	24
Gomphosphaeria pusilla	Ringkøbing Fjord R 1986	25.7	2
Microcystis aeruginosa	Flyndersø S 1987	24.9	4
cf. Aphanothece clathrata	Vest-Stadil Fjord 1987	24.3	5
Microcystis incerta	Bagsværd Sø 1989	21.2	32
Microcystis wesenbergii	Bagsværd Sø 1989	20.1	32
Anabaena affinis	Ferring Sø 1987	18.0	1
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	Flyndersø S 1986	17.1	4
Aphanizomenon flos-aquae	Bastrup Sø 1989	15.1	15
Microcystis aeruginosa	Nissum Fjord st. 3 1988	13.9	6
Microcystis aeruginosa	Bagsværd Sø 1989	13.4	32
Anabaenopsis arnoldii	Horn Sø 1989	13.6	24
Aphanothece cf. clathrata	Husby Sø.1988	13.3	7
Microcystis aeruginosa	Arresø 1985	12.5	3
Microcystis aeruginosa	Mossø Ø 1986	12.3	8
Planctolyngbya contorta (= Lyngbya c.)	Ferring Sø 1987	12.1	1
Microcystis aeruginosa	Vedsø 1984	11.7	18
Microcystis viridis	Flyndersø S 1986	11.7	4
cf. Pseudanabaena limnetica	Hjarbæk Fjord st. 2 1981	11.5	9
Aphanothece clathrata	Arresø 1986	11.0	10
cf. Aphanothece/Microcystis	Vest-Stadil Fjord 1987	10.5	5
Anabaena spiroides	Vandet Sø 1987	8.9	11
Microcystis viridis	Mossø Ø 1986	8.8	8
Aphanizomenon gracile	Sjælsø 1989	8.7	19
Aphanothece cf. clathrata	Nørresø 1988	8.5	7
Microcystis aeruginosa	Hornbæk Sø 1989	8.3	20
Anabaenopsis arnoldii	Ferring Sø 1987	7.9	1
Aphanothece clathrata	Ringkøbing Fjord R 1986	7.8	2
Aphanizomenon flos-aquae	Arreskov Sø 1989	7.1	33
Aphanizomenon cf. gracile	Søndersø 1989	6.5	30
Microcystis aeruginosa	Arreskov Sø 1989	5.9	33
Planktothrix agardhii (= Oscillatoria a.)	Tissø 1987	5.6	25
CRYPTOPHYCEAE - REKYLALGER			
Cryptomonas ad ovata	Dons Nørresø 1982	35.6	28
DINOPHYCEAE - FUREALGER			
Ceratium hirundinella	Sorø Sø 1988	61.7	23
Ceratium hirundinella	Vedsø 1984	38.1	18
Ceratium hirundinella	Bastrup Sø 1988	15.6	14
Katodinium rotundatum	Horn Sø 1989	10.1	24
Ceratium hirundinella	Farum Sø 1988	9.7	12
Ceratium hirundinella	Bastrup Sø 1987	8.8	14

Tabel 23, fortsat.

Planteplankton masseforekomster (>5 mm3 l–1)
i danske søer
eksempler

Gruppe og art	Lokalitet	Maksimum mm3 l–1	Reference
CHRYSOPHYCEAE – GULALGER			
Synura petersenii	Donse Storedam 1989	8.1	26
Chrysococcus cf. nygaardii	Nørresø 1988	5.5	7
DIATOMOPHYCEAE – KISELALGER			
Stephanodiscus/Thalassiosira	Nissum Fjord st. 3 1988	79.8	7
Stephanodiscus hantzschii	Hjarbæk Fjord st. 1 1985	42.3	9
Stephanodiscus rotula (= S. astraea)	Stubbergård Sø 1989	40.8	27
Diatoma elongatum	Hjarbæk Fjord st. 1 1986	40.5	9
Aulacoseira islandica (= Melosira i.)	Vedsø 1984	39.9	18
Stephanodiscus hantzschii	Hjarbæk Fjord st. 1 1986	36.9	9
Stephanodiscus rotula (= S. astraea)	Tjele Langsø 1983	34.0	2
Stephanodiscus hantzschii	Horn Sø 1989	32.7	24
Chaetoceros grac./muell./ceratosp.	Horn Sø 1989	32.7	24
Diatoma elongatum/vulgare	Nissum Fjord st. 3 1988	27.5	7
Diatoma elongatum	Gødstrup Sø 1989	26.9	34
Stephanodiscus/Cyclotella >10 µm	Arreskov Sø 1989	23.4	33
Stephanodiscus/Cyclotella <10 µm	Arreskov Sø 1989	22.7	33
Stephanodiscus hantzschii	Sorø Sø 1988	18.6	24
Stephanodiscus rotula (= S. astraea)	Tissø 1987	11.8	25
Aulacoseira italica (= Melosira i.)	Husby Sø 1988	11.6	8
Stephanodiscus rotula (= S. astraea)	Flyndersø S 1987	10.9	5
Diatoma elongatum/vulgare	Nissum Fjord st. 1 1988	10.6	3
Cyclotella cf. kuetzingiana	Tjele Langsø 1983	10.5	2
Fragilaria crotonensis	Hald Sø 1986	10.0	17
Stephanodiscus hantzschii	Mossø Ø 1986	9.3	9
Stephanodiscus rotula (= S. astraea)	Mossø Ø 1986	8.8	9
Stephanodiscus hantzschii	Nissum Fjord st. 3 1988	8.8	7
Aulacoseira granulata var. ang. (= Melosira g.)	Arresø 1985	8.7	4
Asterionella formosa	Sunds Sø 1988	8.5	13
Aulacoseira italica (= Melosira i.)	Nørresø 1988	8.1	8
Stephanodiscus hantzschii	Nissum Fjord st. 1 1988	7.3	7
Stephanodiscus/Cyclotella <10 µm	Fuglesø 1989	6.4	23
Synedra acus	Hjarbæk Fjord st. 1 1984	6.3	9
Diatoma elongatum	Hjarbæk Fjord st. 2 1981	5.2	9
PRYMNESIOPHYCEAE – STILKALGER			
Prymnesium parvum	Fladesø Sydthy 1985	13.6	16
Chrysochromulina sp. 1	Gjeller Sø 1989	8.1	21
Chrysochromulina parva	Lemvig Sø 1989	5.3	31
CHLOROPHYCEAE – GRØNALGER			
Chlorella vulgaris	Arresø 1986	33.0	10
Carteria sp.	Langesø 1989	25.4	29
Scenedesmus spp.	Hjarbæk Fjord st. 1 1986	22.8	9
Scenedesmus spp.	Dons Nørresø 1982	26.0	28
Chlorella sp.	Fuglesø 1989	21.7	22
Scenedesmus spp.	Hjarbæk Fjord st. 2 1981	21.2	9
Scenedesmus spp.	Ferring Sø 1987	9.1	1
Chlorella sp./Dictyosphaerium subsolitarium	Langesø 1989	8.2	29
Chlorella vulgaris	Arresø 1985	7.4	3
Closterium acutum var. variabile	Søndersø 1989	5.4	30

1) Referencer til tabel 23: 1: Olrik & Nauwerck 1989a. 2: Olrik & Sørensen 1987a. 3: Olrik & Sørensen 1986. 4: Olrik & Bosselmann 1989a. 5: Olrik & Nauwerck 1988. 6: Olrik & Nauwerck 1989b. 7: Olrik et al. 1989. 8: Olrik & Sørensen 1987b. 9: Olrik et al. 1986. 10: Olrik & Sørensen 1988. 11: Rasmussen et al. 1989. 12: Olrik & Schmidt 1990. 13: Olrik & Bosselmann 1989b. 14: Olrik & Bach 1990. 15: Olrik, Simonsen & Bach 1990. 16: Olrik 1985. 17: Olrik et al. 1987. 18: Nauwerck & Olrik 1987. 19: Lind & Olrik 1990. 20: Sørensen & Olrik 1990a. 21: Jacobsen & Olrik 1990b. 22: Sørensen et al. 1990a. 23: Olrik et al. 1989. 24: Olrik, Jacobsen & Bach 1990. 25: Olrik et al. 1988. Jacobsen & Olrik 1990a. 27: Jacobsen et al. 1990c. 28. Olrik 1984. 29: Sørensen et al. 1990b. 30: Sørensen et al. 1990. 31: Sørensen & Olrik 1990b. 32: Jacobsen et al. 1990d. 33: Olrik, Simonsen & Schmidt 1990. 34: Jacobsen et al. 1990.

Tabel 24. Eksempler på masseforekomster af planteplankton (>5 mm^3 l^{-1}) i danske kystnære områder. [1)]

Planteplankton masseforekomster (>5 mm3 l-1)
i danske kystnære havområder
eksempler

Gruppe og art	Lokalitet	Maksimum mm3/l	Reference
DINOPHYCEAE – FUREALGER			
Gyrodinium aureolum	Nissum Br. Limfjorden 3 1985	7.8	4
Gyrodinium aureolum	Glyngøre Limfjorden 1982	5.8	5
DIATOMOPHYCEAE – KISELALGER			
Rhizosolenia delicatula	Nissum Br. Limfjorden 3 1985	18.8	4
Skeletonema costatum	Skive Fj. Limfjorden 29 1985	16.0	4
Cyclotella spp.	Skive Fj. Limfjorden 29 1985	12.0	4
Små centriske kiselalger	Hjerting Strand Ho Bugt 1988	11.0	3
Skeletonema costatum	Øresund st. 1941 1988	10.8	1
DICTYOCHOPHYCEAE – KISELFLAGELLATER			
Dictyocha speculum u. skelet	Alssund 1983	17.8	6
PRYMNESIOPHYCEAE – STILKALGER			
Phaeocystis pouchetii	Fanø Vesterstrand 1988	164.0	3
Phaeocystis pouchetii	Henne Strand 1988	43.0	3
Phaeocystis pouchetii	Skallingen 1988	42.0	3
Chrysochromulina polylepis	Sejerøbugten st. 1442 1988	22.2	1
Chrysochromulina polylepis	Sejerø Havbrug 1988	12.0	1
Phaeocystis pouchetii	Hjerting Strand Ho Bugt 1988	10.0	3
Chrysochromulina polylepis	SØ for Mosede Havn 1988	10.0	1
Chrysochromulina polylepis	Øresund Middelgrunden 1988	7.8	1
Prymnesiophyceae spp.	Øresund st. 1941 1988	5.5	1
Phaeocystis pouchetii	Lakolk Rømø 1988	5.4	3
KLOROFYLHOLDIGE CILIATER			
Mesodinium rubrum	Roskilde Fjord st. 65 1987	5.7	2

1) Referencer til tabel 24: 1: Olrik, Havskum, Henriksen & Knipschildt 1990. 2: Olrik, Havskum & Henriksen 1990a. 3: Olrik & Havskum 1990. 4: Olrik 1986. 5: Olrik 1982. 6: Forchammer 1983.

7 Bilag

1 Planteplanktonorganismerne *105*
2 Plankton Ecology Group-modellen *109*
3 Planteplanktongrupperinger fra ferskvand *111*
4 Fagotrofe fritlevende furealger *123*

Planteplanktonorganismerne

Plankton er de organismer, der tilbringer hovedparten af deres livscyklus i den frie vandmasse. *Planktos* er græsk og betyder omstrejfende. Det kan dække både over organismer, der er afhængige af turbulens og organismer, der er selvbevægelige.

Præcis hvilke organismer, der hører til plankton, er et aldrig afsluttet diskussionsemne, og det er ofte svært at sætte grænsen mellem planter og dyr indenfor denne livsform. Visse planteplanktonformer kan beskrives som bakterier, bl.a. fordi de mangler cellekerne. Andre har udpræget dyriske træk og er afhængige af organiske substrater. Langt størstedelen af planteplankton hører dog til sporeplanterne, gruppen af laverestående planter [1].

Planteplankton er en- eller fåcellede organismer. Målt med det menneskelige øje er de små; men der er dog en variation i volumen på op til 10^7: fra celler i bakteriestørrelse (ca. 1 μm^3) til celler og kolonier, der kan ses med det blotte øje. De fleste organismer øger deres cellestørrelse, når de vokser. Det gør planteplankton ikke. De deler sig blot og beholder (omtrent) samme størrelse.

I dette bilag er givet en oversigt over de algegrupper, der har planktiske repræsentanter (efter Christensen 1966, 1980, Harris 1986). Her klassificeres blågrønalger som alger, på trods af, at deres finstruktur er som bakteriers. Det er begrundet med, at de har klorofyl *a* og derfor fungerer som planter, samt at deres funktion som primærproducenter i den frie vandmasse har stor betydning i visse vandtyper. Der henvises i øvrigt til Helle Nielsen: "Introduktion til alger & bakterier" (1981), Bold & Wynne: "Introduction to the algae" (1985) samt Tyge Christensens lærebøger om algesystematik (del I 1980, del II ventes trykt i slutningen af 1992).

[1] Sporeplanter: Planter, hvis små spredningsenheder ikke er frø.

Bilag 1

Algeklasser med planktiske repræsentanter. Efter Christensen 1980 og Bold & Wynne 1985. Yderligere oplysninger om de enkelte planteplanktonklasser kan findes hos Nielsen 1981, Christensen 1980 (og sands. 1993) samt Bold & Wynne 1985.

	KERNELØSE ORGANISMER – PROCARYOTA		KERNEBÆRENDE ORGANISMER – EUCARYOTA			
Algeklasser med planktiske repræsentanter	Blågrønalger – Nostocophyceae (= Cyanophyceae, Cyanobacteriae)	Prochlorophyter – Prochlorophyceae	Rekylalger – Cryptophyceae	Furealger – Dinophyceae (= Dinoflagellater)	Gulalger – Chrysophyceae Gulgrønalger – Tribophyceae (= Xanthophyceae)	Raphidophyceer – Raphidophyceae
Pigmentfarve	Blågrøn Olivengrøn	Græsgrøn	Olivenbrun Grønlig Rød	Farveløs Brun Brungrøn Blågrøn	Gulbrun Gulgrøn Grøn	Grønbrun Grøn Brun
Klorofyl	a	a og b	a og c	a og c	a og c	a og c
Kloroplaster	Mangler	Mangler	1–2	Mangler eller mange	1–2, flere	Flere
Stigma (øjeplet)	Mangler	Mangler	Hos nogle, i kloroplast	Hos nogle, forskellige typer	Hos de fleste, i kloroplast	Mangler
Vigtigste oplagsstoffer	Cyanophycin		Stivelse	Stivelse Olie hos nogle	Chrysolaminaran Olie	Olie
Cellevæg	Glycoprotein	Glycoprotein	Vistnok proteinholdig periplast	Cellulose panser eller mangler	Mangler ofte. ± cellulose. ± kiselskæl	Mangler
Flageller	Mangler	Mangler	2 uens lange, behårede ved forenden	2 oftest sidestillede, m. tynde hår, en bagudrettet og en bæltet	1 lang håret, 1 kort glat (kan mangle). Begge ved forenden	1 lang håret, 1 kort glat (kan mangle).
Trichocyster Mucocyster (= udskydelige legemer)	Mangler	Mangler	Til stede	Ofte til stede	Ret sjældent til stede	Til stede hos mange arter
Findesteder	Alm. i ferskog brakvand. Få i marint plankton. Enkelte på landjorden	I marint picoplankton, alm. i dele af Stillehavet	Alm. i både fersk- brakvands- og marint plankton	Alm. i både fersk- brakvands- og marint plankton. Flest marine arter	Alm. i ferskvand. Sjældne i marint plankton	I både fersk- brakvands- og marint plankton

	KERNEBÆRENDE ORGANISMER – EUCARYOTA					
Algeklasser med planktiske repræsentanter	Kiselalger, Diatomeer – Diatomophyceae (= Bacillariophyceae)	Stilkalger – Prymnesiophyceae (= Haptophyceae)	Øjealger – Euglenophyceae	Prasinophyceer – Prasinophyceae	Grønalger – Chlorophyceae	Charophyceer – Charophyceae (kun Desmidiaceer)
Pigmentfarve	Gulbrun Gulgrøn	Gulbrun	Græsgrøn	Græsgrøn Gulgrøn	Græsgrøn	Græsgrøn
Klorofyl	a og c	a og c	a og b	a og b	a og b	a og b
Kloroplaster	2–flere	1–2	Flere	1	1–flere	2
Stigma (øjeplet)	Mangler	Mangler	Udenfor kloroplast	I kloroplast	I kloroplast	Mangler
Vigtigste oplagsstoffer	Chrysolaminaran Olie	Chrysolaminaran	Paramylon	Stivelse Mannitol	Stivelse	Stivelse
Cellevæg m.m.	2–delt kiselskelet	Nøgen. Organiske skæl i et–flere lag, protein, kulhydrat, ± kalk	Proteinholdig pellicula	Normalt nøgen. ± polysaccharid (+protein)–skæl	Oftest overvejende cellulose. Enkelte nøgne	Cellulose.
Flageller	Hanlige *gameter* har én håret svingtråd	2 ± lige *lange* svingtråde, nøgne. Haptonema (= 1 trådlignende organel)	Oftest 1 *synlig* svingtråd ved forenden. Med tynde hår	1–2–4–8–(16) *svingtråde*, skælbærende, ens lange hos de fleste. Ende– eller sidestillede	Normalt 2–4 *glatte*, endestillede, omdrejningssymmetri	Mangler
Trichocyster Mucocyster (= udskydelige legemer)	Mangler	Mangler	Hos enkelte, (f.eks. Entosiphon)	Mangler	Mangler	Mangler
Findesteder	Alm. både i fersk–brakvands– og marint plankton	Alm. i marint plankton. Få i fersk– og brakvandsplankton	Alm. i ferskvand. Lokalt alm. i brakvands– og marint plankton	Alm. i marint plankton. Få i fersk– og brakvandsplankton	Alm. i ferskvand. Uden betydning i marint plankton	Kun i ferskvand

Plankton Ecology Group-modellen

Plankton Ecology Group-modellen eller "PEG-modellen" (Sommer et al. 1986) består af 24 trin, der tilsammen udgør en sæsonvariation af plankton i dybe søer. De 24 trin forløber således:

- Mod slutningen af vinteren giver rigelig næring og øget lysindstråling mulighed for ubegrænset vækst af planteplankton. Der udvikles et forårsmaksimum af små, hurtigtvoksende alger som rekylalger og centriske kiselalger.

- Dette forårsmaksimum bliver græsset af planteædende dyreplankton, der snart bliver talrigt, både som følge af klækning af hvilestadier og høj frugtbarhed på grund af den store andel af spiselige alger.

- Planktiske planteædere (herbivorer) med kort generationstid (høj delingshastighed) øger først deres populationer og bliver derefter fulgt af langsommere voksende arter.

- De planteædende populationer øges eksponentielt til et punkt, hvor deres tæthed er høj nok til, at filtrationshastigheden for samfundet som sådan, og derefter biomassen, overstiger delingshastigheden for plan-teplankton.

- Som følge af dyreplanktongræsning falder planteplanktons biomasse hurtigt til meget lave værdier. Derefter følger en "klarvands"fase, som varer, indtil der kommer uspiselige algearter i tilstrækkeligt stort antal. Næringen bliver remineraliseret af græsningsprocesser og kan akkumuleres under klarvandsfasen [1].

- Planteædende dyreplankton bliver fødebegrænset og både deres legemsvægt pr. længdeenhed og deres frugtbarhed aftager. Det medfører en nedgang i deres populationstæthed og biomasse.

- Fiskepredation øger nedgang i planteædende dyreplanktonpopulationer til meget lave niveauer, og denne tendens ledsages af et skift i retning af mindre legemsstørrelse blandt de overlevende krebsdyr.

- Mens der er reduceret græsning, og der stadig findes ubegrænsede koncentrationer af næring, begynder planteplankton at opbygge en sommerpopulation. Planteplanktonsammensætningen bliver kompleks, både som følge af en øget artsrigdom af de funktionelle størrelsesgrupper, der spænder fra ganske små arter (som er tilgængelige som føde for filtrerende planktondyr) til meget store arter, der kun kan konsumeres af specialist-ædere som raspende dyr og parasitter.

- De spiselige rekylalger og uspiselige kolonidannende grønalger bliver dominerende. De opbruger opløst uorganisk P til næsten detektionsgrænsen.

- Fra nu af bliver planteplanktonvækst næringsbegrænset, og dette forhindrer en eksplosiv vækst af spiselige alger. Græsning fra predatorkontrollerede planteædende planktondyr er i balance med den næringsbegrænsede vækshastighed af de spiselige planteplanktonarter.

[1] *I mange danske næringsrige søer er klarvandsfasen erstattet af en detritusfase.*

- Konkurrence om P fører til, at grønalger erstattes af store kiselalger, som kun delvis kan græsses af dyreplankton.

- Si-begrænsning fører til, at de store kiselalger erstattes af store furealger og/eller blågrønalger.

- N-begrænsning fremmer et skift til N_2-fikserende trådformede blågrønalger.

- Større arter af planteædende krebsdyr erstattes af mindre arter og af hjuldyr. Disse mindre arter er mindre sårbare overfor fiskepredation og mindre påvirket af forstyrrelser i deres fødeapparat, som nogle former af uspiselige alger kan medføre. Derfor er deres dødelighed lavere og deres frugtbarhed højere end de større arter.

- De små arter af planteædende planktondyr eksisterer sammen under en vedvarende predation fra fisk og de øgede muligheder for at få andel af føden, som følger med den øgede artskompleksitet i planteplankton.

- Populationstæthederne og artssammensætningen af dyreplankton svinger sommeren igennem, den sidstnævnte under indflydelse af temperaturen.

- Perioden med næringsreguleret planteplanktonsuccession afsluttes af faktorer, der har med fysiske ændringer at gøre, herunder øget blandingsdybde, der medfører fornyet næringstilførsel og en forringelse af det lysklima, planteplankton lever under.

- Efter en mindre nedgang i planteplanktons biomasse udvikles et planteplanktonsamfund, som er tilpasset turbulens. Store encellede eller trådformede planktonalgeformer kommer til. Blandt dem øges kiselalgernes andel efterhånden som efteråret skrider frem.

- Denne planteplanktonsammensætning af delvis uspiselige arter ledsages af en variabel biomasse af små spiselige arter.

- Denne planteplanktonsammensætning i kombination med nogen reduktion i fiskepredationstrykket fører til et efterårsmaksimum af dyreplankton, hvori der også optræder større former og arter.

- Reduktion i lysenergitilførslen medfører lav eller negativ netto-primærproduktion og ubalance med tab af planteplankton, der medfører en nedgang i planteplanktonbiomasse til et vinterminimum.

- Planteædende planktondyr går nu stærkt tilbage på grund af nedsat frugtbarhed som følge af lavere fødekoncentrationer og nedsat temperatur.

- Nogle dyreplanktonarter producerer hvilestadier på dette tidspunkt, hvorimod andre arter har dannet deres hvilestadier på et tidligere tidspunkt.

- I denne periode af året vågner nogle cyclopoide copepoder af deres diapause (= hvileperiode) og bidrager til de overvintrende dyreplanktonpopulationer.

Planteplanktongrupperinger fra ferskvand

Kiselalger

Små ubevægelige arter

Konkurrencearter (C-arter, "kolonister", "opportunister")

Vækststrategi

Kiselalger <50 μm:
Skiveformer, nåleformer, kasseformer.

Anført efter stigende Si-krav, faldende P-krav og faldende vækshastighed:

Stephanodiscus hantzschii, Cyclotella comta, Diatoma elongatum, D. vulgare, Nitzschia acicularis, Synedra acus var. angustissima, Asterionella formosa

- optræder ved fuld cirkulation, rigelig næring og relativt gode lysforhold
- ubevægelige, transporteres passivt rundt i vandsøjlen
- generelt ved høje Si/P forhold; men der er individuelle forskelle
- ved høje N-koncentrationer
- højt overflade/volumenforhold
- høj vækshastighed
- høj respiration
- tåler tidvis dårlige lysforhold
- synkehastighed øges v. Si- og P-mangel samt overdosis af lys
- græsningsfølsomme pga. størrelse
- høj fødeværdi for planteædende dyreplankton

Bailey-Watts 1988; Bienfang, Harrison & Quarmby 1982; Davey 1988; Davey & Heaney 1989; Heaney, Davey & Brooks 1989; Olrik & Bosselmann 1989a; Olrik & Nauwerck 1989b; Reynolds 1984a, 1984b, 1987a, 1987b, 1988a; Sommer 1988a; 1988b

Grønalger

Små ubevægelige arter

Konkurrencearter (C-arter, "kolonister", "opportunister")

Vækststrategi

Grønalger <50 µm:
Enkeltceller, kugler, nåleformer, små kolonier:

Monoraphidium contortum, Chlorella vulgaris, Scenedesmus, Tetrastrum, Tetraëdron, Lagerheimia

- kan dominere fra sent forår og til sent efterår i omrørte, lavvandede, næringsrige søer
- sammen med små kiselalger, men ofte især lige efter
- ubevægelige
- ved cirkulation
- transporteres passivt rundt i vandsøjlen
- høje lyskrav
- høje N- og P-krav
- høj vækshastighed
- høj respiration
- høj N-koncentration og faldende Si/P forhold fremmer grønalger fremfor kiselalger
- græsningsfølsomme pga. størrelse, men nogle er tungt fordøjelige pga. cellulosecellevæg

Happey-Wood 1988a; Mur, Gons & van Liere 1978; Olrik 1981; Olrik & Bosselmann 1989a; Olrik & Nauwerck 1989b; Reynolds 1984a, 1984b, 1987a, 1987b, 1988a; Sommer 1988b

Forstyrrelsestolerante kiselalger

"Ruderatarter" (R-arter)

Trådformede arter:
Aulacoseira (Melosira) granulata, A. (Melosira) islandica, A. (Melosira) italica, Melosira varians

Store centriske arter:
Stephanodiscus rotula

Båndformede, pennate arter:
Fragilaria construens, F. intermedia, F. capucina, F. crotonensis

Store, tyndskallede centriske arter med udvækster:
Attheya zachariasii, Rhizosolenia longiseta, R. eriensis

- optræder forår, sommer og efterår ofte i dybere søer m. cirkulation
- ved vekslende og dårlige lysforhold, cirkulation under fotiske zone
- højt overflade/volumenforhold
- generelt ved høj Si-koncentration, men der er individuelle forskelle
- ved N-mangel oplagres kulhydrat
- ved Si- og P-mangel oplagres lipid (fedtstoffer)
- synkehastighed øges stærkt ved Si- og P-mangel samt ved for meget lys
- hæmmes ved øget lysintensitet til fordel for trådformede blågrønalger
- relativt ufølsomme overfor græsning pga. form

Bailey-Watts 1986; Gibson & Foy 1988; Lund, 1954; Olrik, Nauwerck & Sørensen 1985; Olrik & Schmidt 1990; Reynolds 1983b, 1984a, 1984b, 1987a, 1987b, 1988a; Sommer 1988b

Forstyrrelsestolerante trådformede blågrønalger

"Ruderatarter" (R-arter)

Trådformede blågrønalger:

Uden heterocyster - vækststrategi:
Planktothrix agardhii, Limnothrix redekei, L. planctonica, Pseudanabaena limnetica, P. lonchoides, Planktolyngbya limnetica

Med heterocyster - Oplagringsstrategi:
Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena flos-aquae

- optræder især sommer og efterår, ofte i dybere, næringsrige søer med cirkulation
- relativt højt overflade/volumenforhold
- tåler vekslende lysforhold og cirkulation under fotiske zone
- øget lysindstråling fremmer trådformede blågrønalger fremfor tråd- og båndformede kiselalger
- faldende Si/P forhold fremmer trådformede blågrønalger frem for tråd-og båndformede kiselalger
- ved lave N/P forhold
- faldende N/P forhold fremmer heterocystbærende blågrønalger frem for ikke-heterocystbærende
- øget nedblandingsdybde i forhold til den fotiske zone ($Z_b >> Z_f$) fremmer Planktothrix- (og Limnothrix?)-arter fremfor Anabaena-arter
- Anabaena-arter kan udnytte visse organiske N-forbindelser

Ahlgren 1977; Bailey-Watts, Lyle, Kirika & Wise 1987; Berger 1988; Foy, Gibson & Smith 1976; Ge, Cain & Hirschberg 1990; Gibson 1987; Gibson & Foy 1988; Humphries & Lyne 1988; Konopka et al. 1987b; Kromkamp, Konopka & Mur 1986; Reynolds 1984b, 1987b, 1987c, 1989a; Sommer 1988b; Spencer & King 1985, 1989

Osmo-heterotrofe flagellater

Svag specialisering

Overgang mellem konkurrencearter (C-arter), forstyrrelsestolerante arter (R-arter) og stress-tolerante arter (S-arter)

Rekylalger:
Rhodomonas, Cryptomonas, Katablepharis

- optræder flere gange i årets løb, bl.a. i den sene vinter og det tidlige forår under is, i slutningen af forårskiselalgemaksimum og i detritusfasen
- hyppigst i næringsrige søer
- osmo-heterotrofe
- ofte på detritusklumper
- høj væksthastighed
- højt overfladeareal/volumenforhold
- sjældent næringsbegrænsede
- græsningsfølsomme pga. størrelse
- høj fødeværdi for planteædende dyreplankton pga. fedtsyresammensætning

Ahlgren, Lundstedt, Brett & Forsberg 1990; Happey-Wood 1988b; Jones & Ilmavirta, eds. 1988; Klaveness 1988; Porter 1988; Reynolds 1984a, 1984b, 1987a, 1987b, 1988a; Sommer 1988b; Stewart & Wetzel 1986

Flagellater

Svag specialisering

Overgang mellem konkurrencearter (C-arter), forstyrrelsestolerante arter (R-arter) og stress-tolerante arter (S-arter)

Rekylalger:
Rhodomonas, Cryptomonas, Katablepharis

Gulalger:
Chrysococcus, Chrysamoeba, Ochromonas, Dinobryon, Uroglena

Volvocale grønalger:
Chlamydomonas, Chlorogonium

Furealger:
Gymnodinium helveticum, Peridinium aciculiferum

Stilkalger:
Chrysochromulina

- optræder flere gange i årets løb, bl.a. i den sene vinter og det tidlige forår under is, i slutningen af forårskiselalgemaksimum og i detritusfasen
- høj væksthastighed
- højt overflade/volumenforhold
- høj respiration
- mange kan svømme og kan derved holde sig i den fotiske zone ved dårlige lysforhold
- mange ernærer sig helt eller delvis heterotroft
- mange er græsningsfølsomme pga. størrelse
- høj fødeværdi for planteædende dyreplankton

Ahlgren, Lundstedt, Brett & Forsberg 1990; Happey-Wood 1988b; Jones & Ilmavirta, eds. 1988; Klaveness 1988; Porter 1988; Reynolds 1984a, 1984b, 1987a, 1987b, 1988a; Sandgren 1988; Sommer 1988b; Stewart & Wetzel 1986

Flagellater

Svag specialisering

Overgang ml. konkurrencearter (C-arter) og forstyrrelses-tolerante arter (R-arter) og ml. konkurrencearter (C-arter) og stress-tolerante arter (S-arter)

Gulalger:

Enkeltceller
Mallomonas, Bitrichia, Kephyrion, Chrysococcus, Chrysosphaerella

Koloniformer
Synura

Små furealger:
Peridinium inconspicuum, Peridinium pusillum

- optræder ofte efter kiselalgemaksima - klarvandsfase i renere søer
- flest arter i renere søer
- mange arter i humusrige søer
- kan udnytte Si og P i lavere koncentrationer end kiselalger
- visse er fagotrofe (optager bakterier) (*Synura* og *Mallomonas* gør ikke)
- høj fødeværdi for planteædende dyreplankton
- enlige celler er græsningsfølsomme pga. størrelse, store koloniformer er græsningsresistente

Happey-Wood 1988b; Jones & Ilmavirta, eds. 1988; Porter 1988; Reynolds 1984a, 1984b, 1987a, 1987b

Grønalger, øjealger og desmidiaceer

Overgang mellem konkurrencearter (C-arter) og stress-tolerante arter (S-arter)

Grønalger:

Kolonidannende, ubevægelige
Sphaerocystis, Oocystis, Coelastrum, Pediastrum

Med udvækster
Ankyra
Staurastrum, Closterium (desmidiaceer)

Kolonidannende, selvbevægelige
Pandorina, Eudorina, Volvox

Øjealger:
Trachelomonas

- optræder i klarvandsfasen i noget næringsberigede søer ved begyndende stagnation
- lyskrævende
- overflade/volumen forhold mindre end hos små grønalger
- væksthastighed sandsynligvis lavere end hos små grønalger
- luksusoptagelse af P (Pediastrum, Staurastrum). Oplagringsstrategi
- græsningsfølsomhed lav
- ofte sameksistens med båndformede kiselalger

Happey-Wood 1988a; Olrik & Schmidt 1990; Reynolds 1983a, 1984a, 1984b, 1987a, 1987b, 1988a; Sommer 1988b

Selvbevægelige, stress-tolerante arter (S-arter)

Furealger:
Ceratium hirundinella, C. rhomvoides, C. furcoides, C. gracile, Peridinium cinctum, P. willei, P. volzii

- store enkeltceller m. fremragende svømmeegenskaber
- maksimum altid i sommerperioden
- normalt ved langvarig springlagsdannelse
- lav væksthastighed
- lavt overflade/volumen forhold
- kan stille sig i vandsøjlen på gunstigste sted for lys og næring, samt om nødvendigt, foretage døgnvandringer mellem fotiske zone og dybere, næringsrigt vand
- opkoncentrering i overfladen kan f.eks. ske langs et springlag, der vipper op til overfladen
- nøjsom mht. N- og P-koncentration i cellerne
- overlever ugunstige perioder ved cystedannelse, cysterne spirer ved forårscirkulationen
- *Peridinium*-arter kan danne større forekomster i renere søer
- *Ceratium*-arter danner ofte masseforekomster i søer med kraftig springlagsdannelse, N- og P-begrænsning over springlag og høje interne N- og P-koncentrationer i og under springlag
- græsningsresistente, fremmes ved stort græsningstryk på mindre organismer

Berman & Dubinsky 1985; Eppley, Holm-Hansen & Strickland 1968; Harris, Heaney & Talling 1979; Heaney 1976; Heaney, Chapman & Morison 1983; Heaney & Eppley 1981; Heaney & Furnass 1980; Heaney & Talling 1980a, 1980b; Huber & Nipkow 1923; Olrik 1976a; Olrik, Bosselmann & Nauwerck 1990; Olrik, Nauwerck & Sørensen 1987; Olrik & Schmidt 1990; Phiester 1975, 1976; Pollingher 1988; Pollingher, Berman, Kaplan & Scharf 1988; Pollingher & Zemel 1981; Reynolds 1984b, 1987c, 1989a; Sommer 1988b

Stress-tolerante kolonidannende arter specialister (S-arter)

Kolonidannende blågrønalger:
Microcystis wesenbergii, M. aeruginosa, M. viridis, Aphanothece clathrata, Woronichinia naegeliana, W. com-pacta, Snowella rosea, S. litoralis, Coelomoron pusillum

- masseforekomster i næringsrige søer, hyppigst i stillestående vand
- lavt overflade/volumen forhold
- lavere væksthastighed end trådformede blågrønalger
- dybderegulering: regulering af massefylde ved skiftevis oplagring af kulhydrat og forbrug af kulhydrat samt/eller tømning og fyldning af et luftvakuolesystem
- ved høje temperaturer
- ved lave CO_2-koncentrationer
- ved lave N/P forhold
- ved vertikale næringssaltgradienter N- og P-optagelse på dybere vand
- luksusoptagelse af P
- fiksering af frit N ved iltfrie forhold (? i "vandblomst"forekomster om natten)
- opkoncentrering, "vandblomst", langs bredder med pålandsvind samt i striber over det åbne vand i vindretningen
- skades af stærkt lys (lyshæmning) ved "stranding" på lavt vand. Forårsager da ved forrådnelse malinglignende, ildelugtende forekomster
- ringe næringsværdi for planteædende dyreplankton
- store former favoriseres ved højt græsningstryk
- flere arter har kloner, der er toksiske overfor fisk, fugle og pattedyr

Griffiths, Gallon, Chaplin 1987; Harris & Lott 1973; Humphries & Lyne 1988; Konopka 1984 Konopka, Kromkamp & Mur 1987b; Kromkamp, Konopka & Mur 1988; Kromkamp, van den Heuvel & Mur 1989; Kromkamp & Walsby 1990; Lampert 1987; Lund 1959; Reynolds 1984b, 1987c, 1989a; Reynolds & Walsby 1975; Shapiro 1990; Sommer 1988b; Takamura & Yasuno 1988; Walsby 1987, 1988.

Fagotrofe fritlevende furealger (både farveløse og klorofylholdige), der er iagttaget med fødevakuoler. Originalreferencer. (Fra Gaines & Elbrächter 1987).

Art	Reference	Art	Reference
Amphidinium aeschrum Harris	15	G. granii Schiller	35
A. *corpulentum* Kof. & Sw.	22	G. *helveticum* Penard	30
A. crassum Lohmann	23	G. heterostriatum Kof. & Sw.	22
A. cucurbitella Kof. & Sw.	22	G. incisum Kof. & Sw.	22
A. fastigium Kof. & Sw.	22	G. knollii Schiller	35
A. gyrinum Harris	15	G. lazulum Hulburt	20
A. inconstans Schiller	35	G. legiconveniens Schiller	35
A. latum	23	G. lineopunicum Kof. & Sw.	22
A. *pellucidum Herdman*	16	G. *marinum* Saville Kent	31
A. phaeocysticola Lebour	23	G. minor Lebour	23
A. scissum Kof. & Sw.	22	G. multistriatum Kof. & Sw.	22
A. semilunatum Herdman	17	G. neapolitanum Schiller	33
A. cf. sphenoides	27	G. ovulum Kof. & Sw.	22
A. steinii Kof. & Sw.	40	G. pachydermatum Kof. & Sw.	22
A. vasculum Kof. & Sw.	22	G. puniceum Kof. & Sw.	22
A. *vorax Schiller*	35	G. ravenescens Kof. & Sw.	22
A. wigrense Wol.	42	G. roseolum (Schmarda) Stein	37
Ceratium hirundinella (O.F.M.) Bergh	18	G. rubricauda Kof. & Sw.	22
C. lunula (Schimper ex Karsten) Jörg.	28	G. rubrum Kof. & Sw.	4
Cochlodinium brandtii Wulff (sub C. augustum)	22	G. situla Kof. & Sw.	22
C. clarissimum Kof. & Sw.	22	G. sphaericum Calkins	7
C. *conspiratum* Kof. & Sw.	22	G. striatissimum Hulburt (Sub G. heterostriatum)	22
C. faurei Kof. & Sw.	22	G. sulcatum Kof. & Sw.	22
C. helix (Pouchet) Lemm.	22	G. translucens Kof. & Sw.	22
C. lebourae Kof. & Sw.	22	G. violescens Kof. & Sw.	22
C. miniatum Kof. & Sw.	22	Gyrodinium biconicum Kof. & Sw.	22
C. radiatum Kof. & Sw.	22	G. calyptoglyphe Lebour	23
C. schüttii Kof. & Sw.	22	G. caudatum Kof. & Sw.	22
C. *scintillans* Kof. & Sw.	22	G. dorsum Kof. & Sw.	22
C. turbineum Kof. & Sw.	22	G. fissum (Levander) Kof. & Sw.	25
C. vinctum Kof. & Sw.	22	G. flavescens Kof. & Sw.	22
Crypthecodinium cohnii (seligo) Chatton	14	G. glaebum Hulburt	20
Dinamoebidium varians Pascher	29	G. herbaceum Kof. & Sw.	22
Entomosigma peridinioides Schiller	32	G. hyalinum (Schilling) Kof. & Sw.	36
Glenodinium bieblii Schiller	35	G. intortum Kof. & Sw.	22
G. edax Schilling	36	G. lebourae Herdman	24
G. eurystomum Harris	15	G. maculatum Kof. & Sw.	22
G. leptodermum Harris	15	G. melo Kof. & Sw.	22
G. pulvisculus (Ehrenb.) Stein	40	G. ovoideum Kof. & Sw.	22
Gymnodinium agile Kof. & Sw.	22	G. *pacillardi* Biecheler	3
G. albulum Lindemann	26	G. pingue (Schütt) Kof. & Sw.	22
G. amphora Kof. & Sw.	22	G. postmaculatum Kof. & Sw.	22
G. arcuatum Kofoid	21	G. spirale (Bergh) Kof. & Sw.	22
G. aureum Kof. & Sw.	22	G. submarinum Kof. & Sw.	22
G. austriacum Schiller	33	G. truncatum Kof. & Sw.	22
G. blax Harris	15	G. truncus Kof. & Sw.	22
G. cnecnoides Harris	15	G. *vorax* Biecheler	3
G. coeruleum Dogiel	11	Katodinium astigmatum Christen	9
G. colymbeticum Harris	15	K. asymmetricum (Massart) Loebl.	20
G. contractum Kof. & Sw.	22	K. austriacum (Schiller) Loebl.	35
G. costatum Kof. & Sw.	22	K. campylos (Harris) Loebl.	15
G. devorans Schiller	35	K. edax (Schiller) Loebl.	34
G. doma Kof. & Sw.	22	K. fungiforme (Anissimova) Lõebl.	3
G. eufrigidum Schiller	35	K. *hiemalis (Schiller) Loebl.*	35
G. filum Lebour	23	K. hyperxanthum (Harris) Loebl.	15
G. flavum Kof. & Sw.	22	K. intermedium Christen	8
G. fuscum (Ehrenb) Stein	10	K. molopica (Harris) Loebl.	15
G. gracile Bergh (sub G. abbrevia-tum Kof. & Sw.)	22	K. montanum (Schiller) Loebl.	34
		K. notatum (Skuja) Christen	38

Art	Reference	Art	Reference
K. pratensis (Baumeister) Loebl.	2	Pratjetella (Leptodiscus) medusoides (Hert–	
K. ptyrticum (Harris) Loebl.	15	wig) Loebl. & Loebl.	6
K. tetragonops (Harris) Loebl.	15	Proterythropsis crassicaudata Kof. & Sw.	22
K. vernale Christen	9	Protoperidinium globulus (Stein) Loebl.	4
K. vorticellum (stein) Loebl.	39	Protopsis neapolitana Kof. & Se.	22
K. woloszynskaae (Schiller) Loebl.	41	Warnowia alba (Kof. & Sw.) Lindemann	22
Kofoidinium pavillardi Cachon & Cachon	5	W. hatai (Kofoid) Schiller	21
Nematodinium partitum Kof. & Sw.	22	W. maculata (Kof. & Sw.) Lindemann	22
N. radiatum Kof. Sw.	22	W. maxima (Kof. & Sw.) Lindemann	22
N. torpedo Kof. & Sw.	22	W. mutsui (Kofoid) Schiller	21
Noctiluca scintillans (Macartney) Ehrenb.	19	W. pouchetii (Kof. & Sw.) Schiller	22
Oxyrrhis marina Dujardin	1	W. purpurata (Kof. & Sw.) Lindemann	22
Peridinium aciculiferum (Lemm.) Lemm.	13	W. purpurescens (Kof. & Sw.) Lindemann	22
P. gargantua Biecheler	3	W. reticulata (Kofoid) Schiller	21
Polykrikos kofoidi Chatton	22	W. voracis (Kof. & Sw.) Schiller	22
Pronoctiluca pelagica Pavillard	12		
P. spinifera sub Protodinifer tentaculatum	22		

8 Litteraturhenvisninger

Allen, T.F.H. & T.B. Starr 1982
Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. - University of Chicago Press. Chicago.

Ahlgren, G. 1977
Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture 1. Nitrogen and phosphorous requirements. - Oikos 29: 209-224.

Ahlgren, G., L. Lundstedt, M. Brett & C. Forsberg 1990
Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. -J. Plankton Res. 12(4): 809-818.

Andersen, P. & H. Munk Sørensen 1986
Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 33: 99-109.

Anderson, D.M. 1980
Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. - J. Phycol. 16: 166-172.

Anderson, D.M. & F.M.M. Morel 1978
Copper sensitivity of *Gonyaulax tamarensis*. - Limnol. Oceanogr. 23: 283-295.

Andersson, G. & G. Cronberg 1984
Aphanizomenon flos-aquae and large *Daphnia*. - An interesting plankton association in hypertrophic waters. - I: Bosheim, S. & M. Nicholls, eds., Interaktioner mellom trofiske nivåer i ferskvann. Norsk Limnologforening, Oslo 1984, 215 pp.

Antia, N.J. 1980
Nutritional physiology and biochemistry of marine cryptomonads and chrysomonads. - From: Levandowsky, M. & S.H. Hutner, eds., Biochemistry and Physiology of Protozoa, 2. ed. vol. 3, pp. 67-115. Academic Press, New York.

Armbrust, E.V., J.D. Bowen, R.J. Olson & S.W. Chrisholm 1989
Effect of light on the cell cycle of a marine *Synechococcus* strain. - Appl. Environ. Microbiol. 55: 425-432.

Baalen, C. Van 1987
Nitrogen fixation. - From: Fay, P. & C. Van Baalen, eds., The Cyanobacteria: 187-198. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division), 543 pp. ISBN 0-444-80840.

Baars, J.M.W. 1981
Autecological investigations on marine diatoms. 2. Generation times of 50 species. - Hydrobiol. Bull. Amsterdam 15: 137-151.

Baars, J.M.W. 1988
Autecological investigations on marine diatoms. 5. *Coscinodiscus concinnus* W. Smith and *Rhizosolenia setigera* Brightwell. - Hydrobiol. Bull. Amsterdam 22: 147-155.

Bailey-Watts, A.E. 1986
The ecology of planktonic diatoms, especially *Fragilaria crotonensis*, associated with artificial mixing of a small Scottish loch in summer. - Diatom Research 1(2): 153-168.

Bailey-Watts, A.E. 1988
Studies on the control of the early spring diatom maximum in Loch Leven 1981. - From: F.E. Round, ed. Algae and the Aquatic Environment. Biopress Ltd., Bristol: 53-87.

Bailey-Watts, A.E., A.A. Lyle, A. Kirika & E.J. Wise 1987
Coldingham Loch, S.E. Scotland: II. Phytoplankton succession and ecology in the year prior to mixer installation. - Freshwater Biology 17: 419-428.

Barica, J. 1978
Collapses of *Aphanizomenon flos-aquae* blooms resulting in massive fish kills in eutrophic lakes: effects of weather. - Verh. int. Ver. Limnol. 20: 208-213.

Barker, H.A. 1935
The culture and physiology of marine dinoflagellates. - Arch. Mikrobiol. 6: 157-181.

Baumeister, W. 1943
Die Dinoflagellaten des Kreise Pfarrkirschen und Eggenfelden (Gau Bayreuth). 2. Das Sumpfgebiet in Walde Südlich Altersham. -Arch. Protistenk. 96(3): 344-364.

Beardall, J. 1976
Studies on the mechanism of photosynthesis in marine phytoplankton. - Unpublished Ph.D. thesis. University of London, 181 pp.

Beardall, J. & I. Morris 1976
The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: some experiments with *Phaeodactylum tricornutum*. - Marine Biol. 37: 377-387.

Bellinger, E. 1974
A note on the use of algal sizes in estimates of population standing crops. - Br. phycol. J. 9: 157-161.

Ben-Amotz, A. & A. Gilboa 1980
Cryopreservation of marine unicellular algae. I. A survey of algae with regard to size, culture age, photosynthetic activity and chlorophyll-to-cell-ratio. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 2: 157-161.

Berg, H.C. & E.M. Purcell 1977
Physics of chemoreception. - Biophys. J. 20: 193-219.

Berge, G. & L. Føyn 1988
Rapport om oppblomstringen av *Chrysochromulina polylepis* i mai-juni 1988. - Havforskningsinstituttet Bergen. 16 pp.

Berger, C. 1988
The habitat and ecology of *Oscillatoria agardhii* Gom. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: 1893.

Berman, T. & Z. Dubinsky 1985
The autecology of *Peridinium cinctum* fa. *westii* from Lake Kinneret. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 2850-2854.

Bertalanffy, L. Von, 1952
Problems of Life. - Watts and Co. London.

Biecheler, B. 1952
Recherches sur les Péridiniens. - Bull. biol. Fr. Belg., suppl. 36: 1-149.

Bienfang, P.K. 1981
Sinking rates of heterogeneous, temperate phytoplankton populations. - J. Plankton Res. 3: 235-253.

Bienfang, P.K., P.J. Harrison & L.M. Quarmby 1982
Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. - Mar. Biol. 67: 295-302.

Bird, D.F. & J. Kalff. 1987
Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). - Limnol. Oceanogr. 32: 277-284.

Bjergskov, T., J. Larsen, Ø. Moestrup, H. Munk Sørensen & P. Krogh 1990
Toksiske og potentielt toksiske alger i de danske farvande: Kontrolforanstaltninger Taxonomi Økologi Toksikologi. - Udgivet af Fiskeriministeriets Industritilsyn, september 1990. København. 200 pp.

Blasco, D. 1978
Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. - Mar. Biol. 46: 41-47.

Bold, H.C. & M.J. Wynne 1985
Introduction to the Algae 2nd. ed. - Prentice-Hall, INC, Englewood Cliffs, N.J. 07632. ISBN 0-13-477746-8. 720 pp.

Booker, M.J. & A.E. Walsby 1981
Bloom formation and stratification by a planktonic blue-green alga in an experimental water-column. - Br. Phycol. J. 17: 69-79.

Booth, B.C. & H.J. Marchant 1987
Parmales, a new order of marine Chrysophytes with descriptions of three new genera and seven new species. - J. Phycol. 23: 245-260.

Bottomley, P.J., J.F. Grillo, C. Van Baalen & F.R. Tabita 1979
Synthesis of nitrogenase and heterocysts by *Anabaena* sp. CA in presence of high levels of ammonia. - J. Bacteriol. 140: 938-943.

Boyce, F.M. 1974
Some aspects of Great Lakes physics of importance to biological and chemical processes. - J. Fish. Res. Bd. Can. 31: 689-730.

Brand, L.E. & R.R.L. Guillard 1981
The effects of continuous light intensity on the reproduction of twenty-two species of marine phytoplankton. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 50: 119-132.

Brierley, S. 1985
The Effects on Artificial Overturn on Algal Populations. - Research & Development Project Report RP 85-070, Severn-Trent Water Authority, Birmingham.

Bruno, S.F. & J.J.A. McLaughlin 1977
The nutrition of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. - J. Protozool. 24: 548-553.

Bunt, J.S., K.E. Cooksey, M.A. Heeb, C.C. Lee & B.F. Taylor 1970
Assay of algal nitrogen fixation in the marine subtropics by acetylene reduction. - Nature, Lond. 227: 1163-1164.

Burns, C.W. 1968
The relationship between body size of filter-feeding cladocera and the maximum size of particle ingested. - Limnol. Oceanogr. 23: 675-678.

Bursa, A.S. 1961
The annual oceanographic cycle at Igloolik in the Canadian Arctic. II. The phytoplankton. - J. Fish. Res. Bd. Can. 18: 563-615.

Cachon, J. & M. Cachon 1968
Contribution a l'étude des *Noctilucidae* Saville.Kent. I. Les *Kofoidininae* Cachon. Evolution, morphologique et systematique. - Protistologica 3(3): 427-444.

Cachon, J. & M. Cachon 1969
Contribution a l'étude des *Noctilucidae* Saville.Kent. Evolution morphologique, cytologie, systematique. II. Les *Leptodiscinae* Cachon J. et M. - Protistologica 5(1): 11-33.

Cadée, G.C. & J. Hegeman 1986
Seasonal and annual variation in *Phaeocystis pouchetii (Haptophyceae)* in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. - Netherlands Journal of Sea Research 20(1): 29-36.

Calkins, G. 1902
Marine protozoa from Woods Hole. - Bull. U.S. Bureau Fish. 21: 413-468.

Canter, H.M. 1979
Fungal and protozoan parasites and their importance in the ecology of the phytoplankton. - Report, Freshwater Biol. Ass. 47: 43-50.

Caperon, J. & J.L. Meyer 1972
Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. I. Changes in population characteristics with steady growth rate. - Deep-Sea Res. 19: 601-618.

Carefoot, J. Russel 1968
Culture and heterotrophy of the freshwater dinoflagellate, *Peridinium cinctum* fa. *ovoplanum* Lindeman. - J. Phycol. 4: 129-131.

Carpenter, E.J. 1973
Brackish-water phytoplankton response to temperature elevation. - Estuar. coast. mar. Sci. 1: 37-44.

Carpenter, E.J. & L. Cambell 1988
Diel patterns of cell division and growth rates of *Synechococcus* spp. in Long Island Sound. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 47: 179-184.

Chapman, D.V., J.D. Dodge & S.I. Heaney 1982
Cyst formation in the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). - J. Phycol. 18(1): 121-129.

Christen, H.R. 1959
Flagellaten aus dem Schützenweiher bei Veltheim. - Mitt. Naturw. Ges. Winterthur 29: 167-189.

Christen, H.R. 1961
Über die Gattung *Katodinium* Fott (= *Massartia* Conrad). -Schweiz. Zeitschr. Hydrol. 23(2): 309-347.

Christensen, T. 1966
Alger, 2. ed. - Fra: Böcher, T.W., M. Lange, T. Sørensen, eds. Botanik 2(2). København. 180 pp.

Christensen, T. 1980
Algae. A taxonomic survey. - AiO Tryk as. 216 pp. ISBN 87-7001-116-8.

Christensen, T., C. Koch & H. Abildhauge Thomsen 1985.
Distribution of algae in Danish Salt and Brackish Waters. - Univ. Copenhagen. 64 pp.

Cloern, J.E. 1977
Effects of light intensity and temperature on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyceae) growth and nutrient uptake. - J. Phycol. 13: 389-395.

Codd, G.A. 1984
Toxins in freshwater cyanobacteria. - Microbiol. Sci. 1(2): 48-52.

Cole, E.J., C.N. Yentch, C.S. Yentch & M. Salvaggio 1975
Some of the growth characteristics of *Gonyaulax tamarensis*. - Environ. Lett. 9: 153-166.

Connell, J.H. 1978
Diversity in tropical rainforests and coral reefs. - Science 199: 1302-1310.

Cronberg, G. 1981
SEM and ecological investigations of *Peridiniopsis borgei* Lemm., *P. polonicum* (Wolosz.) Bourr. from Sweden and *P. palustre* var. *raciborskii* (Wolosz.) Lef. from Brazil. - Preprint. Hexrose Conf. on Modern and Fossil Dinoflagellates, Tubingen, FRG.

Cronberg, G. 1986
Chrysophycean cysts and scales in lake sediments: a review. - From: Kristiansen, J. & R.A. Andersen, eds., Chrysophytes: Aspects and Problems: 281-315. Cambridge Univ. Press.

Cronberg, C., G. Lindmark & S. Bjørk. 1988
Mass developmant of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in Swedish forest lakes - an effect of acidification? - Hydrobiologia 161: 217-236.

Cullen, J.J. & S.G. Horrigan 1981
Effects of nitrate on the vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthesic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. - Mar. Biol. 62: 81-89.

Curl, H. Jr. & G.C. McLeod 1961
The physiological ecology of a marine diatom, *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. - J. Mar. Res. 19: 70-88.

Daft, M.J. S.B. McCord & W.D.P. Stewart 1975
Ecological studies on algal lysing bacteria in fresh waters. - Freshw. Biol. 5: 577-596.

Daft, M.J. & W.D.P. Stewart 1971
Bacterial pathogens of freshwater blue-green algae. - New Phytol. 70: 819-829.

Dale, B. 1976
Cyst formation, sedimentation, and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. -Rev. Paleobot. Palynol. 22: 39-60.

Dale, B. 1983
Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". - From: Fryxell, G.A., ed., Survival strategies of the algae: 69-136. - Cambridge University Press. 144 pp. ISBN 0 521 25067 6.

Dangeard, P.A. 1892
La nutrition animale des Péridiniens. - Botaniste 3: 7-27.

Davey, M.C. 1988
The effects of nutrient depletion on the sinking velocity and cellular composition of a freshwater diatom. - Arch. Hydrobiol. 112(3): 321-334.

Davey, M.C. & S.I. Heaney 1989
The control of sub-surface maxima of diatoms in a stratified lake by physical, chemical and biological factors. - J. Plankton Res. 11(6): 1185-1199.

Dietrich, G. 1950
Die natürlichen Regionen von Nord- und Ostsee auf hydrographischer Grundlage. - Kieler Meeresforsch. 7(7): 35-69.

Dodge, J.D. & R.M. Crawford 1970
The morphology and fine structure of *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). -J. Phycol. 6: 137-149.

Dogiel, V.A. 1906
Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. - Mitt. Zool. St. Neapel 18(1): 1-45.

Donk, E. Van 1989
The role of fungal parasites in phytoplankton succession. -From: Sommer, U., ed., Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities: 171-194. - Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer Verlag. 369 pp. ISBN 3-540-51373-6.

Droop, M.R. 1973
Some thoughts on nutrient limitation in algae. - J. Phycol. 9: 264-272.

Droop, M.R. 1974
Heterotrophy of carbon. - From: Stewart, W.D.P., ed. Algal Physiology and Biochemistry, pp. 530-559.

Dugdale, R.C. 1967
Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. - Limnol. Oceanogr. 12: 685-695.

Edler, L., G. Ærtebjerg & E. Graneli 1982
Exceptional plankton blooms in the entrance to the Baltic Sea. - The Kattegat and Belt Sea area. - ICES L20. 6pp.

Elbrächter, M. 1979
On the taxonomy of unarmoured dinophytes (Dinophyta) from the Northwest African upwelling region. - "Meteor" Forsch.-Ergebn. Ser. D, no. 30, pp. 1-22.

Eloranta, P. 1989
Ecological studies. On the ecology of the genus *Dinobryon* in Finnish lakes. - Nova Hedwigia 95: 99-109.

Eloranta, P. & Järvinen 1991
Growth of *Gonyostomum semen* (EHR.) DIESING (Raphidophyceae): Results from culture experiments. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 2657-2659.

Entz, G. & O. Sebestyn 1936
Morphologische, biologische und physio-chemische Untersuchungen an *Peridinium aciculiferum* Lemm. mit besonderes Berücksichtigung der *Gymnodinium*-Form. - Arb. I. Abt. ung. Biol. Forsch. 8: 1-73.

Eppley, R.W. 1972
Temperature and phytoplankton growth in the sea. - Fishery Bull. 70: 1063-85.

Eppley, R.W., F. Carlucci, O. Holm Hansen, D. Kiefer, J.J. McCarthy, E.L. Venrick & P.M. Williams 1971
Phytoplankton growth and composition in shipboard cultures supplied with nitrate, ammonia or urea as the nitrogen source. - Limnol. Oceanogr. 16: 741-751.

Eppley, R.W. & W.G. Harrison 1975
Physiological ecology of *Gonyaulax polyedra*, a red tide water dinoflagellate off Southern California. - From: LoCicero, V.R., ed., Proc. 1st Int. Conf. on Toxic Dinoflagellate Blooms, Nov. 1974: 11-22. MSTF, Wakefield, Mass, USA.

Eppley, R.W., O. Holm-Hansen & J.D.H. Strickland 1968
Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. - J. Phycol. 4: 333-340.

Esaias, W.E. & H.C. Curl Jr. 1972
Effect of dinoflagellate bioluminescence on copepod ingestion rates. - Limnol. Oceanogr. 17: 901-906

Falkowski, P.G. & T.G. Owens 1980
Light-shade adaptation. Two strategies in marine phytoplankters. - Plant Physiol. (Bethesda) 66: 592-595.

Ferguson, A.J.D., J.M. Thompson & C.S. Reynolds 1982
Structure and dynamics of zooplankton communities maintained in closed systems, with special reference to the algal food supply. - J. Plankton Res. 4: 523-543.

Fleischacker, P.H. & H. Senger 1978
Adaptation of the photosynthetic apparatus of *Scenedesmus obliquus* to strong and weak light conditions. II. Differences in photochemical reactions, the photosynthetic electron transport and photosynthetic units. - Physiol. Plant. 43: 43-51.

Fogg, G.E. 1949
Growth and heterocyst production in *Anabaena cylindrica* Lemm. II. In relation to carbon and nitrogen metabolism. - Annals of Botany (new series), 13: 241-259.

Forchammer, K. 1983
Notat vedr. masseforekomst af planktonalgen *Distephanus speculum* i Alssund-området. - Sønderjyllands Amtskommune. Miljøafd. J. nr. 8-75-20-2/76. 4 pp.

Foy, R.H., C.E. Gibson & R.V. Smith 1976
The influence of day length, light intensity and limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria*. -Science 215: 1629-1631.

Frempong, E. 1982
The space-time resolution of phased cell division in natural populations of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. - Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67: 323-339.

Fukazawa, N. T. Ishimaru, M. Takahashi & Y. Fujita 1980
A mechanism of "Red Tide" formation. I. Growth rate estimate by DCMU-induced fluorescence increase. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 3: 217-222.

Furnas, M.J. 1978
Influence of temperature and cell size on the division rate and chemical content of the diatom *Chaetoceros curvisetum* Cleve. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 34: 97-109.

Furnas, M.J. 1982
Growth rates of summer nanoplankton (<10 μm populations) in lower Narragansett Bay, Rhode Island, USA. - Mar. Biol. 70: 105-115.

Furnas, M.J. 1990a
In situ growth rates of marine phytoplankton: approaches to measurement, community and species growth rates. - J. Plankton Res. 12(6): 1117-1151.

Furnas, M.J. 1990b
Net *in situ* growth rates of phytoplankton in an oligotrophic tropical shelf ecosystem. - Limnol. Oceanogr., in press.

Furuya, K. & R. Marumo 1983
The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. - J. Plankton Res. 5: 393-406.

Furuya, K., M. Takahashi & T. Nemoto 1986
Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan. -J. Exp. Biol. Ecol. 96: 43-55.

Gaines, G. & M. Elbrächter 1987
Heterotrophic nutrition. - From: Taylor, F.J.R., ed. The Biology of Dinoflagellates: 224-268. Botanical Monographs 21. Blackwell Scientific Publications, 785 pp. ISBN 0-632-00915-2.

Gaines, G. & F.J.R. Taylor 1984
Extracellular digestion in marine dinoflagellates. - J. Plankton Res. 6(6): 1057-1061.

Galvao, H., A. Fritz & R. Smalljohann 1989
Ingestion of gametes by protists: fate of surplus reproductive energy in the sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 51: 215-220.

Ganf, G.G. 1974
Incident solar radiation and underwater light penetration as factors controlling the chlorophyll a content of a shallow equatorial lake (L. George, Uganda). - J. Ecol. 62: 593-609.

Ganf, G.G. & A.B. Viner 1973
Ecological stability in a shallow equatorial lake (L. George, Uganda). - Proc. Roy. Soc. London B: 184, 321-346.

Garrels, K.M., F.T. Mackenzie & C. Hunt 1975
Chemical cycles and the global environment. - W. Kaufmann. Los Altos, CA.

Gause, G.F. 1964
The struggle for existance. - Williams and Wilkins. Baltimore.

Ge, X., K. Cain & R. Hirschberg 1990.
Urea metabolism and urease regulation in the cyanobacterium *Anabaena variabilis*. - Can. J. Microbiol. 36: 218-222.

Geider, R.J. & B.A. Osborne 1986
Light absorption, photosynthesis and growth of *Nannochloris atomus* in nutrient saturated cultures. - Mar. Biol. 93: 351-360.

George, D.G. & S.I. Heaney 1978
Factors influencing the spatial distribution of phytoplankton in a small productive lake. - J. Ecol. 66: 133-155.

Gerlach, S.A. 1988
Nutrients - an overview. - From: P.J. Newmann & A.R. Agg, eds., Environmental Protection of the North Sea: 147-178. Heinemann Professional Publishing, Oxford.

Gibson, C.E. 1985
Growth rate, maintanence energy and pigmentation of planktonic Cyanophyta during one-hour light : dark cycles. - Br. phycol. J. 20: 155-161.

Gibson, C.E. 1987
Adaptations in *Oscillatoria redekei* at very slow growth rates changes in growth efficiency and phycobilin complement. - Br. phycol. J. 22: 187-191.

Gibson, C.E. & R.H. Foy 1983
The photosynthesis and growth efficiency of a planktonic blue-green alga, *Oscillatoria redekei*. - Br. phycol J. 18: 39-45.

Gibson, C.E. & R.H. Foy 1988
The significance of growth rate and storage products for the ecology of *Melosira italica* spp. *subarctica* in Lough Neagh. -From: Round, F.E., ed. Algae and the Environment: 88-106. - Biopress Ltd. Bristol, 460 pp. ISBN 0 948737 06 9.

Gieskes, W.W.C. & G.W. Kraay 1989
Estimating the carbon-specific growth rate of the major algal species groups in eastern Indonesian waters by ^{14}C labelling of taxon-specific carotenoids. - Deep-Sea Res. 36: 1127-1139.

Gittleson, S.M., S.K. Hotchkiss & F.G. Valencia 1974
Locomotion in the marine dinoflagellate *Amphidinium carterae* (Hulburt). - Trans. Am. Microsc. Soc. 93: 101-105.

Gliwicz, Z.M. 1969
The food sources of lake zooplankton. - Ekologia polska, Seria B, 15: 205-223.

Gliwicz, Z.M. 1980
Filtering rates, food size selection and feeding rates in cladocerans - another aspect of interspecific competition in filter-feeding zooplankton. - From: Kerfoot, W.C., ed., Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, pp. 282-291. Hanover, N.H.: University Press of New England.

Glover, H.E., M.C. Keller & R.W. Spinrad 1987
The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eucaryotic and procaryotic phytoplankton clones. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 105: 137-159.

Goldman, J.C. 1984
Conceptual role for microaggregates in pelagic waters. - Bull. Mar. Sci. 35: 462-473.

Goldman, J.C. & J.J. McCarthy 1978
Steady state growth and ammonium uptake of a fast-growing marine diatom. - Limnol. Oceanogr. 23: 695-703

Gorham, P.R. & W.W. Carmichael 1988
Hazards of freshwater blue-green algae (Cyanobacteria). - From: Lembi, C.A. & J.R. Waaland, eds., Algae and Human Affairs: 403-431. Cambridge. CUP.

Gotto, J.W., F.R. Tabita & C. Van Baalen 1979
Isolation and characterization of rapidly-growing marine, nitrogen-fixing strains of blue-green algae. - Arch. Microbiol. 121: 155-159.

Griessmann, K. 1913
Über marine Flagellaten. - Arch. Protistenk. 32: 1-78.

Griffiths, M.S.H., J.R. Gallon, A.E. Chaplin 1987
The diurnal pattern of dinitrogenfixation by cyanobacteria *in situ*. - New Phytol. 107: 649-657.

Grime, J.P. 1979
Plant Strategies and Vegetation Processes. - New York, Wiley.

Guerrero, M.G., J.M. Vega & M. Losada 1981
The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. - Ann. Rev. Plant Physiol. 32: 169-204.

Hand, W.G., P.A. Collard & D. Davenport 1965
The effects of temperature and salinity change on swimming rate in the dinoflagellates, *Gonyaulax* and *Gyrodinium*. - Biol Bull., Mar. Biol. Lab., Woods Hole 128: 90-101.

Happey-Wood, C.M. 1988a
Ecology of freshwater planktonic green algae. - From: Sandgren, C.D., ed.: Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton: 175-226. Cambridge Univ. Press. 442 pp. ISBN 0 521 32722 9.

Happey-Wood, C.M. 1988b
Vertical-migration patterns of flagellates in a community of freshwater benthic algae. - Hydrobiologia 161: 99-123.

Hargraves, P.E. & F.W. French 1983
Diatom resting spores: significance and strategies. - From: Fryxell, G.A., ed., Survival Strategies of the Algae: 49-68. Cambridge University Press. 144 pp. ISBN 0 521 25067 6.

Harris, G.P. 1973
Diel and annual cycles of net plankton photosynthesis in Lake Ontario. - J. Fish. Res. Bd. Can. 30: 1779-1789.

Harris, G.P. 1978
Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. - Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol. 10: 1-171.

Harris, G.P. 1980
Spatial and temporal scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and managements. - Can. J. Fish. Aq. Sci. 37: 877-900.

Harris, G.P. 1983
Mixed layer physics and phytoplankton populations; studies in equlibrium and non-equlibrium ecology. - From: Round, F.E. & D. Chapman, eds., Prog. Phycol. Res. 2: 1-52. Elsevier, Amsterdam.

Harris, G.P. 1986
Phytoplankton Ecology. Structure, Function and Fluctuation. - Chapman and Hall, 384 pp. ISBN 0 412 30690 5.

Harris, G.P., S.I. Heaney & J.F. Talling 1979
Physiological and environmental constraints in the ecology of the planctonic dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. - Freshwater Biol. 9: 413-428.

Harris, G.P. & J.N.A. Lott 1973
Observations of Langmuir circulations in Lake Ontario. - Limnol. Oceanogr. 18: 584-589.

Harris, P.G. & B.B. Piccinin 1977
Photosynthesis by natural phytoplankton populations. - Arch. Hydrobiol. 80: 405-457.

Harris, T.M. 1940
A contribution to knowledge of the British freshwater Dinoflagellata. - Proc. Limnol. Soc. Lond. 152: 4-33.

Harrison, W.G. & D.H. Turpin 1982
The manipulation of physical, chemical and biological factors to select species from natural phytoplankton communities. - From: Grice, G.D. & M.R. Reeve, eds., Marine Mesocosms. Springer, New York, pp. 275-289.

Hasle, G.R. 1950
Phototactic vertical migration in marine dinoflagellates. - Oikos 2: 162-175.

Hasle, G.R. 1954
More on phototactic diurnal migration in marine dinoflagellates. - Nytt Magasin for Botanikk 2: 130-147.

Havens III, K.E. & J. DeCosta 1987
Freshwater plankton community succession during experimental acidification. - Arch. Hydrobiol. 111: 37-65.

Heaney, S.I. 1976
Temporal and spatial distribution of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella* O.F. Müller within a small productive lake. - Freshwater Biol. 6: 531-542.

Heaney, S.I., D.V. Chapman & H.R. Morison 1983
The role of the cyst stage in the seasonal growth of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella* within a small productive lake. - Br. phycol. J. 18: 47-59.

Heaney, S.I., M.C. Davey & A.S. Brooks 1989
Formation of sub-surface maxima of a diatom within a stratified lake and in a laboratory column. - J. Plankton Res. 11(6): 1169-1184.

Heaney, S.I. & R.W. Eppley 1981
Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. - J. Plankton Res. 3(2): 331-344.

Heaney, S.I. & T.I. Furnas 1980
Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella* - Freshwater Biol. 10: 163-170.

Heaney, S.I. & J.F. Talling 1980a
Ceratium hirundinella - ecology of a complex, mobile, and successful plant. - Freshwater Biol. Ass. 48. Annual Report: 27-40.

Heaney, S.I. & J.F. Talling 1980b
Dynamic aspects of dinoflagellate distribution patterns in a small productive lake. - J. Ecol. 68: 75-94.

Hecky, R.E. & P. Kilham 1988
Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. - Limnol. Oceanogr. 33: 796-822.

Hegseth, E.N. & E. Sakshaug 1983
Seasonal variation in light and temperature-dependent growth of marine phytoplankton diatoms in *in situ* dialysis cultures in Trondheimsfjord, Norway (63° N). - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 67: 199-220.

Heller, M.D. 1977
The phased division of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella* and its use as a method of assessing growth in natural populations. - Freshw. Biol. 7: 526-533.

Henriksen, P. & K. Olrik 1991
Ribe Amts marine vandområder 1990. Planteplankton. - Notat udført for Ribe Amtsråd. Miljøbiologisk Laboratorium Aps, Humlebæk. 28 pp. + bilag.

Herdman, E.C. 1922
Notes on dinoflagellates and other organisms causing discolouration of the sand at Port Erin. II. (1921). - Proc. Trans. Lpool. biol. Soc. 36: 15-30.

Herdman, E.C. 1924
Notes on dinoflagellates and other organisms causing discolouration of the sand at Port Erin. III. (1923). - Proc. Trans. Lpool. biol. Soc. 37: 58-63.

Hitchcock, G.L. 1980
Influences of temperature on the growth rate of *Skeletonema costatum* in response to variations in daily light intensity. - Mar. Biol. 57: 261-269.

Hofeneder, H. 1930
Über die animalische Ernährung von *Ceratium hirundinella* O.F. Müller und über die Rolle des Kernes bei dieser Zellfunktion. - Arch. Protistenk. 71: 1-32.

Hofker, F. 1930
Über *Noctiluca scintillans* Macartney. - Arch. Protistenk. 71: 57-78.

Holligan, P.M. 1979
Dinoflagellate blooms associated with tidal fronts around the British Isles. - From: Taylor, D.L. & H.H. Seliger, eds., Toxic Dinoflagellate Blooms: 249-256. Elsevier. ISBN 0-444-00318-5.

Holligan, P.M., W.M. Balch & C.M. Yentsch 1984
The significance of subsurface chlorophyll, nitrate and ammonium maxima in relation to nitrogen for phytoplankton growth in stratified waters of the Gulf of Maine. - J. Marine Res. 42: 1051-1073.

Horstmann, U. 1980
Observations on the peculiar diurnal migration of a red tide Dinophyceae in tropical shallow waters. - J. Phycol. 16: 481-485.

Huber, G. & F. Nipkow 1923
Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O.F.M. - Zeitsch. Botan. 14: 337-371.

Hulburt, E.M. 1957
The taxonomy of unarmoured Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. - Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 112: 196-219.

Humphries, S.E. & V.D. Lyne 1988
Cyanophyte blooms: The role of cell buoyancy. - Limnol. Oceanogr. 33(1): 79-91.

Hutchinson, G.E. 1941
Ecological aspects of succession in natural populations. - Am. Nat. 75: 406-418.

Hutchinson, G.E. 1957
A Treatise on Limnology 1. Geography, Physics and Chemistry. - Wiley, New York.

Hutchinson, G.E. 1961
The paradox of the plankton. - Am. Nat. 95: 137-145.

Höll, K. 1928
Ökologie der Peridineen. - Pflantzenforschung 11: 1-105.

Ignatiades, L. & T.J. Smayda 1970
Autecological studies on the marine diatom *Rhizosolenia fragilissima* Bergon. I. The influence of light, temperature and salinity. - J. Phycol. 6: 332-339.

Iizuka, S. 1979
Maximum growth rate of a natural population of a *Gymnodinium* red tide. - From: Taylor, F.J.R. & H. Seliger (eds.), Toxic Dinoflagellate Blooms. Elsevier, New York: 111-114.

Imberger, J. 1985
Thermal characteristics of standing waters: an illustration of dynamic processes. - Hydrobiologia 125: 7-29.

Imboden, D.M. & A. Lerman 1978
Chemical models of lakes. - From: Lerman, A., ed., Lakes: Chemistry, Geology, Physics: 341-356. Springer. New York.

Ishizaka, J. M. Takahashi & S. Ichimura 1986
Changes in the growth rate of phytoplankton in local upwelling around the Izu Peninsula, Japan. - J. Plankton Res. 8: 169-181.

Jacobsen, B. Aavad, S. Bosselmann & K. Olrik 1990a
Furesø 1989. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Københavns Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 18 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad, S. Bosselmann & K. Olrik 1990b
Holm Sø 1989. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Ribe Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 19 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad, S. Bosselmann & K. Olrik 1990c
Stubbergård Sø 1989. Phyto- og zooplankton. - Rapport udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 64 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad, S. Bosselmann & K. Olrik 1990d
Bagsværd Sø 1989. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Københavns Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 11 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad & K. Olrik 1989. Esrum Sø 1987
Phytoplankton. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 41 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad & K. Olrik 1990a
Donse Storedam 1989. Fytoplankton. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 33 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad & K. Olrik 1990b
Gjeller Sø 1989. Phytoplankton. - Rapport udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 37 pp. + bilag.

Jacobsen, B. Aavad, P. Simonsen & K. Olrik 1990
Gødstrup Sø 1989. Phyto- og zooplankton. - Rapport udført for Ringkjøbing Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 55 pp. + bilag.

Jacobsen, D.M. & D. M. Anderson 1986
Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behavior and mechanisms. - J. Phycol. 22: 249-258.

Jacobsen, T. Schelde, K. Richardson & F.B. Pedersen 1989
Jyllandsstrømmen og Kattegat. - Vand & Miljø 3: 125-127.

Jassby, A.D. & C.R. Goldman 1974
Loss rates from a lake phytoplankton community. - Limnol. Oceanogr. 19(4): 618-627.

Jaworsky, G.H.M., J. Taliing & S.I Heaney 1981
The influence of carbon dioxide-depletion on growth and sinking rate of two planktonic diatoms in culture. - Br. phycol. J. 16: 395-410.

Jensen, B.J. 1983
Energy requirement for diazotropic growth of the cyanobacterium *Anabaena variabilis* determined from growth yields in the dark. - J. Gen. Microbiol. 129: 2633-2640.

Jensen, A. & E. Sakshaug 1973
Studies on the phytoplankton ecology of the Trondheimsfjord. II. Chloroplast pigments in relation to the abundance and physiological state of the phytoplankton. - J. Exper. Mar. Biol. and Ecol. 11: 137-155.

Jeppesen, E., J.P. Jensen, P. Kristiansen, M. Søndergaard, E. Mortensen, O. Sortkjær & K. Olrik 1990
Fish manipulations as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: Threshold levels, long-term stability and conclusions. - Hydrobiologia 200/201: 219-227.

Jewson, D.H. 1977
Light penetration in relation to phytoplankton content of the euphotic zone of Lough Neagh, N. Ireland. - Oikos 28: 74-83.

Jones, H. 1990
Particle ingestion by a marine species of *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae). - Abstract from: First International Symp. on Free-living Heterotrophic Flagellates, Aug. 1990, Helsingør, Denmark.

Jones, R.I. & V. Ilmavirta, eds. 1988
Flagellates in Freshwater Ecosystems. - Developments in Hydrobiology. Hydrobiologia 161. 279 pp. Kluwer Academic Publ. ISBN 90-6193-651-9.

Kain, J.M. & G.E. Fogg 1960
Studies on the growth of marine phytoplankton III. *Prorocentrum micans* Ehrenberg. - J. mar. biol. Ass. UK 39: 33-50.

Kamykowski, D. 1980
Subthermocline maximums of the dinoflagellate *Gymnodinium simplex* (Lohmann) Kofoid and Swezy and *Gonyaulax polygramma* Stein. - Northeast Gulf Science 4: 39-43.

Kamykowski, D. 1981
Laboratory experiments on the diurnal vertical migration of marine dinoflagellates through temperature gradients. - Mar. Biol. 62: 57-64.

Kamykowski, D. 1986
A survey of laboratory temperature studies of dinoflagellate behaviour from the viewpoint of ecological implications. - From: Rankin, M.A., ed. Mechanism and Adaptive Significance. U. Texas Press. Austin.

Kana, T.M. & P.M. Gilbert 1987
Effect of irradiances up to 2000 uE m^{-2} s^{-1} μm on marine *Synechococcus* WH7803. I. Growth, pigmentation, and cell composition. - Deep-Sea Res. 34: 479-495.

Karentz, D. 1983
Patterns of DNA synthesis and cell division in marine dinoflagellates. - J. Protozool. 30: 581-588.

Keating, K.I. 1977
Allelopathic influence on blue-green algal bloom sequence in a eutrophic lake. - Science 196: 885-886.

Kilham, P. & R.E. Hecky 1988
Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. - Limnol. Oceanogr. 33: 776-795.

Kilham, P. & S.S. Kilham 1980
The evolutionary ecology of phytoplankton. - From: Morris, I., ed., The Physiological Ecology of Phytoplankton: 571-597. Oxford: Blackwell.

Kimor, B. 1972
The Suez Canal as a link and a barrier in the migration of planktonic organisms. - Proc. XVII Congr. Int. Zool. 3, (Les Consequences biologique des caneaux inter-oceans): 1-17.

Klaveness, D. 1988
Ecology of the Cryptomonadina: A first review. - In : Sandgren, C.D. (ed.) *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*: 105-133. Cambridge University Press. 442 pp. ISBN 0-521-322722-9.

Klaveness, D. in press
Biology and ecology of the Cryptophyceae. Status and challenges. - Biol. Oceanogr., in press.

Klotter, H.-E. 1953
Eine Wasserblüte von *Peridinium pusillum* (Penard) Lemmermann. - Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. XX: 144-156.

Kofoid, C.A. 1931
Report on the biological survey of Mutsu Bay. 18. Protozoan fauna of Mutsu Bay. Subclass Dinoflagellata; Tribe Gymnodinoidae. - Sci. Rept. Tôhoku Imp. Univ., 4th Ser., Biol. 6(1): 1-43.

Kofoid, C.A. & O. Swezy 1921
The free-living unarmoured Dinoflagellata. - Mem. Univ. Calif. 5: 1-562.

Konopka, A. 1984
Effect of light-nutrient interactions on buoyancy regulation by planktonic cyanobacteria. - From: Klug, M. J. & C.A. Reddy, eds. Current Perspectives in Microbial Ecology. Am. Soc. Microbiol., Washington: 41-48.

Konopka, A., J.C. Kromkamp & L.R. Mur 1987a
Regulation of gas vescicle content and buoyancy in light- or phosphate-limited cultures of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanophyta). - J. Phycol. 23: 70-78.

Konopka, A., J.C. Kromkamp & L.R. Mur 1987b
Buoyancy regulation in phosphate-limited cultures of *Microcystis aeruginosa*. - FEMS Microbiology Ecology 45: 135-142.

Kraweic, R.W. 1982
Autecology and clonal variability of the marine centric diatom *Thalassiosira rotula* (Bacillariophyceae) in response to light, temperature and salinity. - Mar. Biol. 69: 79-89.

Kristensen, P. & P. Jensen 1987
Sedimentation og resuspension i Søbygård Sø. Specialerapport. - Miljøstyrelsens Ferskvandslaboratorium & Botanisk Institut, Århus Universitet. 150 pp.

Kristiansen, J. 1969
Ferskvandets planteplankton. - Fra: T.W. Böcher, C. Overgaard Nielsen & A. Schou, eds., Danmarks Natur 5. De Ferske Vande, pp. 180-209.

Kristiansen, J. 1971
A Danish find of *Chrysochromulina parva* (Haptophyceae). - Bot. Tidsskr. 66: 33-37.

Kristiansen, J. 1986
Silica-scale bearing chrysophytes as environmental indicators. - Br. phycol J. 21: 425-436.

Krogh, P., B. Hald, K. Olrik & A. Sørensen 1986
Toxic properties of an isolate of *Microcystis aeruginosa* from Lake Arresø in Denmark associated with an outbreak of bovine abortion. - Abstract, "Biologi och Toxikologi hos Toxiska Blågrønalger", Åland, 24-25. september 1986.

Kromkamp, J.C., A. Konopka & L.R. Mur 1986
Buoyancy regulation in a strain of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanophyta). -J. Gen. Microbiol. 132: 2113-2121.

Kromkamp, J.C., A. Konopka & L.R. Mur 1988
Buoyancy regulation in light-limited continuous cultures of *Microcystis aeruginosa*. - J. Plankton Res. 10(2): 171-183.

Kromkamp, J.C., A. van den Heuvel & L.R. Mur 1989
Phosphorous uptake and photosynthesis by phosphate-limited cultures of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. - Br. phycol. J. 24: 347-355.

Kromkamp, J.C. & L.R. Mur 1984
Byoyant density changes in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* due to changes in the cellular carbohydrate content. - FEMS Microbiol. Lett. 25: 105-109.

Kromkamp, J.C. & A.E. Walsby 1990
A computer model of buoyancy and vertical migration in cyanobacteria. - J. Plankton Res. 12(1): 161-183.

Kumar, A. F.R. Tabita & C. Van Baalen 1983
High endogenous nitrogenase activity in isolated heterocysts of *Anabaena sp.* strain CA after nitrogen starvation. - J. Bacteriol. 155: 493-497.

Lam, C.W.Y. & W.B. Silvester 1979
Growth interactions among blue-green (*Anabaena oscillaroides, Microcystis aeruginosa*) and green (*Chlorella* sp.) algae. - Hydrobiologia 63: 135-143.

Lampert, W. 1987
Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. - New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 21: 483-490.

Lancelot, C., G. Billen, A. Sournia, T. Weisse, F. Colijn, M.J.W. Veldhuis, A. Davies & P. Wassman 1987
Phaeocystis blooms and nutrition enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. - Ambio 16(1): 38-46.

Lande, R., W.K.W. Li, E.P.W. Horne & A.M. Wood 1989
Phytoplankton growth rates estimated from depth profiles of cell concentration and turbulent diffusion. - Deep-Sea Res. 36: 1141-1159.

Langdon, C. 1988
On the causes of interspecific differences in the growth-irradience relationship for phytoplankton. II. A general review. - J. Plankton Res. 10: 1291-1312.

Landry, M.R., L.W. Haas & V.L. Fagerness 1984
Dynamics of microbial micro-zooplankton. - Mar. Biol. 67: 283-288.

Larkum, A.W.D. & J. Barrett 1983
Light-harvesting processes in algae. - From: Woolhouse, H.W., ed., Advances in Botanical Research 10: 1-219. Academic Press, London.

Lassus, P., M. Bardouil, P. Truquet, C. Le Baut & M.J. Pierre 1985
Dinophysis acuminata 1983 and 1984 distribution and toxicity along south Brittany coasts (France) and correlation with hydrological parameters. - From: D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Baden, eds. Toxic Dinoflagellates. Elsevier N.H. pp. 159-162.

Lebour, M.V. 1925
The Dinoflagellates of Northern Seas. - Mar. Biol. Ass. UK, Plymouth. 250 p.

Lee, R.E. 1977
Saprophytic and phagocytic isolates of the coulorless heterotrophic dinoflagellate *Gyrodinium lebouriae* Herdman. - J. mar. biol. Ass. UK 57: 303-315.

Lessard, E.J. & E. Swift 1985
Species-specific grazing rates of heterotrophic dinoflagellates in oceanic waters, measures with a dual-label radioisotope technique. - Mar. Biol. 75: 289-296.

Levander, K. 1894
Materialen zur Kenntniss der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. I. Protozoa. - Acta Soc. Fauna Flora Fennica 12(2): 43-50.

Levandowsky, M. & P.J. Kaneta 1987
Behaviour of dinoflagellates. - From: Taylor, F.J.R., ed. The Biology of Dinoflagellates: 360-397. Botanical Monographs 21. Blackwell Scientific Publications. 785 pp. ISBN 0-632-00915-2.

Levins, R. 1968
Evolution in Changing Environments. - Princeton Univ. Press. Princeton. 120 pp.

Levins, R. 1979
Coexistence in a variable environment. - Am. Nat. 114: 765-783.

Lewis, W.M. 1978
Dynamics and succession of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philippines. - J. Ecol. 66: 849-880.
Lewis, W.M. 1983
A revised classification of lakes based on mixing. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1779-1787.

Liere, L. van, Zevenboom, W. & L.R. Mur 1975
Nitrogen as a limiting factor for the growth of the blue-green alga *Oscillatoria agardhii*. - Proc. of the Conf. on Nitrogen as Water Pollutant. København, IAWPR.

Lind, J. Funch & K. Olrik 1990
Sjælsø 1989. Fytoplankton. - Udført for Fredriksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 29 pp. Upubliceret.

Lindemann, E. 1928
Neue Peridineen. - Hedwegica 68: 291-296.

Lindholm, T. 1985
Mesodinium rubrum - a unique photosynthetic ciliate. - Advances in Aquatic Microbiology 3: 1-48.

Lindholm, T. & A.-C. Mörk 1990
Depth maxima of *Mesodinium rubrum* (Lohmann) Hamburger & Buddenbrock - examples from a stratified Baltic Sea inlet. - Sarsia 75: 53-64.

List, R.J. 1951
Smithsonian Meteorological Tables. - Smithsonian Institution, Washington.

Lombard, E.H. & B. Capon 1971
Observations of the tidepool ecology and behavior of *Peridinium gregarium* - J. Phycol. 7: 188-194.

Long, E.B. 1975
The interaction of phytoplankton and the bicarbonate system. - PhD Thesis, Kent State University.

Loewenthal, R.E. & G.V.R. Marais 1976
Carbonate chemstry of aquatic systems. - Ann Arbor Science Publishers; Ann Arbor Mich.: 433.

Luftig, R. & R. Haselkorn 1967
Morphology of a virus of blue-green algae and properties of its deoxyribonucleic acid. - J. Virol. 1: 344-361.

Lund, J.W.G. 1949
Studies on *Asterionella*. I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. - J. Ecol. 37: 389-419.

Lund, J.W.G. 1954
The seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *subarctica* O.F. Mull. - J. Ecol. 42: 151-179.

Lund, J.W.G. 1959
Buoyancy in relation to the ecology of the freshwater phytoplankton. - Br. Phycol. Bull. 1(7): 1-17.

Lynch, M. & J. Shapiro 1981
Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. - Limnol. Oceanogr. 26: 86-102.

MacArthur, R.H. 1972
Geographical Ecology. - Harper and Row, New York.

Margalef, R. 1978
Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. - Oceanologica Acta 1(4): 493-509.

Margalef, R., M. Estrada & D. Blasco 1979
Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. - From: Taylor, D.L. & H.H. Seliger, eds., Toxic Dinoflagellate Blooms: 89-94. Developments in Marine Biology 1. Elsevier. 505 pp. ISBN 0-444-00318-5.

McQueen, D.J., J.R. Post & E.L. Mills 1986
Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1571-1581.

Meffert, M.-E. 1971
Cultivation and growth of two planctonic *Oscillatoria* species. - Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol. 19: 189-205.

Melkonian, M. 1990
Phylum Chlorophyta. Class Prasinophyceae. - From: L. Margulis, J.O. Corliss, M. Melkonian & D.J. Chapman, eds., Handbook of Protoctista. Jones and Bartleff Publ. Boston: 600-607.

Metzner, P. 1929
Bewegungstudien in Peridineen. - Z. Bot. 22: 225-265.

Miljøstyrelsen 1979
Undersøgelser vedr. forekomsten af blågrønalgen *Nodularia spumigena* i sommeren 1977. - Miljøprojekter 18. 73 pp.

Moestrup, Ø. 1979
Identification by electron microscopy of marine nanoplankton from New Zealand, including the description of 4 new species. - New Zealand Journal of Botany 17: 61-96.

Moestrup, Ø. & H. Abildhauge Thomsen 1990
Dictyocha speculum (Silicoflagellata, dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. - Biol. Skr. 37.

Monod, J. 1950
La technique de la culture continue: Theorie et applications. - Annales d'Institut Pasteur, Lille 79: 390-410.

Morgan, K.C. & J. Kalf 1979
Effect of light and temperature interactions on the growth of *Cryptomonas erosa* (Cryptophyceae). - J. Phycol. 15: 127-134.

Mortimer, C.H. 1974
Lake hydrodynamics. - Mitt. Internat. Verein. Limnol. 20: 124-197.

Moss, B. 1973
The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: An experimental study. II: The role of pH and the carbon dioxidebicarbonate system. - J. Ecol. 61: 157-177.

Moss, B. 1987
The Broads. - Biologist 34(1): 7-13.

Mur, L.R., H.J. Gons & L. van Liere 1978
Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue-green alga *Oscillatoria*. - Mitt. int. Ver. Limnol. 21: 473-479.

Nadin-Hurley, C.M. & A. Duncan 1976
A comparison of Daphnid gut particles with the sestonic particles in two Thames Valley reservoirs throughout 1970 and 1971. - Freshw. Biol. 6: 109-123.

Nauwerck, A. 1963
Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. - Symb. Bot. Upsal. 17: 1-163.

Nauwerck, A. 1968
Das Phytoplankton des Latnjajaure 1954-1965. - Schweiz. Z. Hydrol. 30: 188-216.

Nauwerck, A. & K. Olrik 1987
Phyto- og zooplankton i Vedsø 1984. - Viborg Amtskommune. Vand- og miljøvæsenets rapport nr. 64. 32 pp. + bilag.

Nielsen, A. & K. Richardson 1988
Chrysochromulina polylepis bloom in Danish, Swedish and Norwegian waters, May-June 1988 - an analysis of extent, effects and causes. - Manus prepared for EEC Workshop on eutrophication and algal blooms in the North Sea coastal zones, the Baltic and adjacent areas. Brussels, 26-28 October, 1988.

Nielsen, E. & S. Mellergaard 1989
Impact of oxygen deficiency on fish disease levels. - Danish Institute for Fisheries and Marine Research. Report no. 353, Charlottenlund, DK.

Nielsen, H., ed. 1981
Introduktion til alger & bakterier. - Nucleus. 190 pp. ISBN 87-87661-17-9.

Norris, D.R. 1969
Possible phagotrophic feeding in *Ceratium lunula* Schimper. - Limnol. Oceanogr. 14(3): 448-449.

Nygaard, G. 1945
Dansk planteplankton. - Gyldendal. 52 pp. + tavler.

Nygaard, G. 1949
Hydrobiological studies on some Danish ponds and lakes II. The quotient hypothesis and some new or little known phytoplankton organisms. - Kgl. danske Vid. Selsk. Biol. Skr. VII (1): 1-293.

Nyholm, N. 1977
Kinetics of phosphate limited algal growth. - Biotechn. and Bioeng. XIX: 467-492.

Ohmori, M. & A. Hattori 1974
Effect of ammonia on nitrogen fixation by the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. - Plant Cell Physiol. 15: 131-142.

Oliver, R. & A.E. Walsby 1984
Direct evidence for the role of light-mediated gas vesicle collapse in the buoyancy regulation of *Anabaena flos-aquae* (Cyanobacteria). - Limnol. Oceanogr. 29: 879-886.

Olrik, K. 1976a
Studier over danske dinophyceers økologi I-II. - Licentiatprojekt ved Københavns Universitet. Udført på Vandkvalitetsinstituttet, ATV. Upubliceret.

Olrik, K. 1976b
Giftige alger. - Vand 4: 1-7.

Olrik, K. 1978
Cyanophyceae and environmental factors in 15 Danish lakes. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 670-695.

Olrik, K. 1981
Succession of phytoplankton in response to environmental factors in Lake Arresø, North Zealand, Denmark. - Schw. Z. Hydrol. 43: 6-15.

Olrik, K. 1984
Undersøgelse af planteplanktons værdi som kontrolvariabel ved recipienttilsyn i mindre, lavvandede søer. Eksempel: Planteplankton i Dons Nørresø 1977 og 1982. - Rapport til Miljøstyrelsens Ferskvandslaboratorium. Vandkvalitetsinstituttet ATV. Hørsholm. 36 pp.

Olrik, K. 1985
Miljøtilsyn i Fladesø 1985. Statusrapport. - Udført for Viborg Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 9 pp.

Olrik, K. 1986
Limfjordsphytoplankton 1985: Nissum Bredning st. 3, Løgstør Bredning st. 17, Skive Fjord st. 29. - Udført for Limfjordskomiteen. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 70 pp.

Olrik, K. 1991
Bedømmelse af planteplankton. Metoder. - Miljøstyrelsen. 59 pp. + bilag. (I tryk).

Olrik, K. & F. Bach 1990
Bastrup Sø 1987-88. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 52 pp. + bilag.

Olrik, K. & S. Bosselmann 1989a
Miljøtilstand i Flyndersø 1982, 1986 og 1987. - Rapport 90 i miljøserien. Viborg Amtskommune. 154 pp. + bilag.

Olrik, K. & S. Bosselmann 1989b
Sunds Sø 1988. Phyto- og zooplankton. - Ringkjøbing Amtskommune. Teknik-og Miljøforvaltningen. 55 pp. + bilag.

Olrik, K., S. Bosselmann & A. Nauwerck 1990
Maglesø v. Brorfelde 1989. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Vestsjællands Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 27 pp. + bilag.

Olrik, K. & J. Heslop Christensen 1983
Giftige alger. Et sundhedsproblem i kystnære områder og søer? - Stads- og havneingeniøren 2/83.

Olrik, K. & H. Havskum 1990
Phytoplankton undersøgelse. Ribe Amts marine vandområder 1987-89. - Notat til Ribe Amtsråd. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 30 pp. + bilag.

Olrik, K., H. Havskum & P. Henriksen 1990a
Roskilde Fjord 1987-89. Phytoplankton. - Notat udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 25 pp. + bilag.

Olrik, K., H. Havskum & P. Henriksen 1990b
Frederiksborg Amts marine vandområder 1989. Phytoplankton. - Notat udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 33 pp. + bilag.

Olrik, K., H. Havskum, P. Henriksen & F. Knipschildt 1990
Frederiksborg Amts marine vandområder 1988. Phytoplankton. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 79 pp. + bilag.

Olrik, K., B. Aavad Jacobsen & F. Bach 1990
Hornsø 1989. Statusbeskrivelse. - Rapport udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 47 pp. + bilag.

Olrik, K., B. Aavad Jacobsen & S. Bosselmann 1989
Nørresø og Husby Sø 1988. Phyto- og zooplankton. - Udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 74 pp. + bilag.

Olrik, K. & J. Lind 1990a
Bøgeholm Sø 1988. Phytoplankton. - Udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 33 pp. + bilag.

Olrik, K. & J. Lind 1990b
Søby Sø 1989. Phytoplankton. - Notat udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 12 pp. + bilag.

Olrik, K., S. Lundøer & K. Rasmussen 1984
Interactions between phytoplankton, zooplankton, and fish in the nutrient rich shallow lake Hjarbæk Fjord, Denmark. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 69(3): 389-405.

Olrik, K. & A. Nauwerck 1985
Phyto- og zooplankton i Tjele Langsø 1983-84. - Viborg Amtskommune. Vand-og miljøvæsenets rapport nr. 44. 90 pp.

Olrik, K. & A. Nauwerck 1987
Phyto- og zooplankton i Maglesø v. Brorfelde. - Udført for Vestsjællands Amt. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 52 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Nauwerck 1988
Phyto- og zooplankton i Vest-Stadil Fjord 1987. - Udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 47 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Nauwerck 1989a
Phyto- og zooplankton i Ferring Sø 1987. - Udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 49 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Nauwerck 1989b
Phyto- og zooplankton i Nissum Fjord 1988. 70 pp. + bilag. - Fra: Nissum Fjord Undersøgelser 1986-88. Ringkjøbing Amtskommune.

Olrik, K., A. Nauwerck & A. Sørensen 1985
Nissum Fjord 1985. Phyto- og zooplankton. Delrapport 3. Ringkjøbing Amtskommune. - Udarbejdet af Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 56 pp. + bilag.

Olrik, K., A. Nauwerck & A. Sørensen 1987
Phyto- og zooplankton i Hald Sø 1982, 1985 og 1986. - Rapport udført for Viborg Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 72 pp. + bilag.

Olrik, K., A. Nauwerck, A. Sørensen, H. Munk Sørensen & S. Lundøer 1986
Hjarbæk Fjord Undersøgelser 1986-87. Phyto- og zooplankton. - Vand- og Miljøvæsenets rapport 57. 73 pp. + bilag. Viborg Amtskommune.

Olrik, K. & A. Schmidt 1990
Farum Sø 1988. Phytoplankton. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 39 pp. + bilag.

Olrik, K., P. Simonsen & A. Schmidt 1990
Arreskov Sø 1989. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Fyns Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 11 pp. + bilag.

Olrik, K., Simonsen, P. & F. Bach 1990
Bastrup Sø 1989. - Notat udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 11 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Sørensen 1986
Phytoplankton i Arresø 1985. - Hovedstadsrådet. recipientovervågning nr. 25. 31 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Sørensen 1987a
Phytoplankton i Ringkøbing Fjord 1986. - Udført for Ringkjøbing Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 43 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Sørensen 1987b
Phytoplankton i Mossø 1986. - Udført for Århus Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 51 pp. + bilag.

Olrik, K. & A. Sørensen 1988
Phytoplankton i Arresø 1986. - Udført for Hovedstadsrådet. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 41 pp. + bilag.

Olrik, K. A. Sørensen & S. Bosselmann 1988
Phyto- og zooplankton i Tissø 1987. - Rapport udført for Vestsjællands Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 55 pp. + bilag.

Olrik, K., A. Sørensen & B. Aavad Jacobsen 1989
Sorø Sø 1988. Phytoplankton. - Rapport udført for Vestsjællands Amtskommune. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 49 pp. + bilag.

Osborne, P.L. & B. Moss 1977
Paleolimnology and trends in the phosphorus and iron budgets of an old, man-made lake, Barton Broad, Norfolk. - Freshwater Biol. 7: 213-233.

Owens, O.V.H., P. Dresler, C.C. Crawford, M.A. Tyler & H.H. Seliger 1977
Phytoplankton cages for the measurement of *in situ* growth rates of mixed natural phytoplankton. - Chesapeake Sci. 18: 325-333.

Paasche, E. 1968
Marine plankton algae grown with light-dark cycles. II. *Ditylum brightwelli* and *Nitzschia turgidula*. - Physiol. Plant. 21: 66-77.

Paasche, E. 1980
Silicon. - From: I. Morris (ed.) The Physiological Ecology of Phytoplankton: 258-284. Blackwell, Oxford.

Packard, T.T., D. Blasco & R.T. Barber 1978
Mesodinium rubrum in the Baja California upwelling system. - From: Boje, R. & M. Tomczak, eds. Upwelling Ecosystems: 73-89. Springer-Verlag, Berlin.

Pankow, H. 1976
Algenflora der Ostsee II. Plankton. - VEB Gustav Fischer Verlag Jena. 493 pp.

Parsons, T.R., K. Stephens & J.D.H. Strickland 1961
On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. - J. Fish. Res. Bd. Canada 18: 1001-1016.

Pascher, A. 1916
Über eine neue Amöbe - *Dinamoeba (varians)* - mit dinoflagellatenartigen Schwärmern. (Der Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. II. Teil.) - Arch. Protistenk. 36(2): 118-136.

Pasciak, W.J. & J. Gavis 1974
Transport limitation of nutrient uptake in phytoplankton. - Limnol. Oceanogr. 19: 881-888.

Pavoni, M. 1963
Die Bedeutung des Nannoplanktons im Vergleich zum Netzplankton. - Schw. Z. Hydrol. 25: 219-341.

Penard, E. 1891
Les Péridiniacées du Leman. - Bull. Soc. bot. Genève 6: 1-63.

Perry, M.J., M.C. Larsen & R.S. Alberte 1981
Photoadaptation in marine phytoplankton: responses of the photosynthetic unit. - Marine Biol. 62: 91-101.

Persson, L., G. Andersson, S.F. Hamrin & L. Johansson 1988
Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems. - From: Carpenter, S.R., ed., Complex Interactions in Lake Communities. Springer Verlag. p. 47-67.

Peters, N. 1929
Über Orts- und Geisselbewegung bei marinem Dinoflagellaten. - Arch. Protistenk. 67: 291-321.

Peterson, B.J. J. E. Hobbie & J.F. Haney 1978
Daphnia grazing on natural bacteria. - Limnol. Oceanogr. 23: 1039-1044.

Phiester, L.A. 1975
Sexual reproduction of *Peridinium cinctum f. ovaplanum* (Dinophyceae). - J. Phycol. 11: 259-265.

Phiester, L.A. 1976
Sexual reproduction of *Peridinium willei* (Dinophyceae). - J. Phycol. 12: 234-238.

Phiester, L.A. 1977
Sexual reproduction of *Peridinium gatunense* (Dinophyceae). - J. Phycol. 13: 92-95.

Pollingher, U. 1988
Freshwater armoured dinoflagellates: Growth, reproduction strategies, and population dynamics. - From: Sandgren, C.D., ed.: Growth and Reproductive Strategies og Freshwater Phytoplankton: 134-174. Cambridge Univ. Press. 442 pp. ISBN 0 521 32722 9.

Pollingher, U., T. Berman, B. Kaplan & D. Scharf 1988
Lake Kinneret phytoplankton: Response to N and P enrichments in experiments and in nature. - Hydrobiologia 166: 65-75.

Pollingher, U. & E. Zemel 1981
In situ and experimental evidence of the influence of turbulence on cell division process of *Peridinium cinctum* fa. *westii* (Lemm.) Lefèvre. - Br. phycol. J. 16: 281-287.

Popovsky, J. 1982
Another case of phagotrophy by *Gymnodinium helveticum* Penard f. *achroum* Skuja. - Arch. Protistenk. 125: 73-78.

Porter, K.G. 1977
The plant-animal interface in freshwater ecosystems. - American Scientist 65: 159-170.

Porter, K.G. 1988
Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. - Hydrobiologia 159: 89-97.

Porter, K.G., E.B. Sherr, B.F. Sherr, M. Pace & R.W. Sanders 1985
Protozoa in planktonic food webs. - J. Protozool. 32(3): 409-415.

Postgate, J.R. & F.C. Cannon 1981
The molecular and genetic manipulation of nitrogen fixation. - Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 292: 589-599.

Pourriot, R. 1977
Food and feeding habits of Rotifera. - Ergebn. Limnol. 8: 243-260.

Prézelin, B.B. 1976
The role of peridinin-chlorophyll *a*-proteins in the photosynthetic light adaptation of the marine dinoflagellate, *Glenodinium* sp. -Planta 130: 225-233.

Prézelin, B.B. & B.M. Sweeney 1978
Photoadaptation of photosynthesis in *Gonyaulax polyedra*. - Marine Biol. 48: 27-35.

Prézelin, B.B. & B.M. Sweeney 1979
Photoadaptation of photosynthesis in two bloom-forming dinoflagellates. - From: Taylor, D. & H. Seliger, eds., Toxic Dinoflagellate Blooms: 101-106. Elsevier, North Holland, Inc.

Pringsheim, E.G. 1963
Farblose Algen. - G. Fischer Verlag, Stuttgart. 471 pp.

Provasoli, L. & A.F. Carlucci 1974
Vitamins and growth regulators. - From: Stewart, W.D.P., ed. Algal Physiology and Biochemistry, pp. 741-787.

Qasim, S.Z. 1973
Productivity of back waters and esturaries. - From: Zeitzschel, B., ed., The Biology of the Indian Ocean: 1-549. Springer-Verlag.

Rai, A.K. & S. Singh 1987
Urease of blue-green algae (cyanobacteria) *Anabaena doliolum* and *Anacystisnidulans*. - Curr. Microbiol. 16: 113-117.

Rasmussen, E. Koch, H. Larsen, Hansen, E. Aagaard, L. Andersen & K. Olrik 1989
Miljøtilstanden i Vandet Sø 1982-1988. - Rapport udført for Viborg Amtskommune. Vandkvalitetsinstituttet ATV, Hørsholm. 113 pp. + bilag.

Rasmussen, J. & K. Richardson 1989
Response of *Gonyaulax tamarensis* to the presence of a pycnocline in an artificial water column. - J. Plankton Res. 11(4): 747-762.

Raven, J.A. 1982
The energetics of freshwater algae: energy requirements for biosynthesis and volume regulation. - New Phytol. 92: 1-20.

Raven, J.A. 1985
The CO_2 concentrating mechanism. - From: Lucas, W.J. & J.A. Berry, eds., Inorganic Carbon Uptake by Aquatic Photosynthetic Organisms. Amer. Soc. Plant Physiologists. Waverly Press, Baltimore.

Raven, J.A. & K. Richardson 1984
Dinophyte flagella: a cost-benefit analysis. - New Phytol. 98: 259-276.

Redfield, A.C., B.H. Ketchum & F.A. Richards 1963
The influence of organisms on the composition of sea-water. - From: Hill, M.N., ed., The Sea 2: 26-79. Wiley Interscience. New York.

Reynolds, C.S. 1976
Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a lowland mere, with special reference to nutrient availability. -J. Ecol. 64(2): 529-551.

Reynolds, C.S. 1982
Phytoplankton periodicity: Its motivation, mechanisms and manipulation. - 50th Annual Report Freshwater Biol. Ass.: 60-75.

Reynolds, C.S. 1983
Growth-rate responses of *Volvox aureus* Ehrenb. (Chlorophyta, Volvocales) to variability in the physical environment. - Br. phycol. J. 18: 433-442.

Reynolds, C.S. 1984a
The ecology of the freshwater phytoplankton. - Cambridge University Press, 384 pp., ISBN 0 521 23782 3.

Reynolds, C.S. 1984b
Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmetal variability. - Freshwater Biology 14: 111-142.

Reynolds, C.S. 1986
Experimental manipulations of the phytoplankton periodicity in large limnetic enclosures in Blelham Tarn, English Lake District. - Hydrobiologia 138: 43-64.

Reynolds, C.S. 1987a
Community organisation in the freshwater plankton - From: Gee, J.H.R. & P.S. Giller, eds., Organization of Communities. Blackwell Scientific Publ. ISBN 0-632-01783-X.

Reynolds, C.S. 1987b
The response of phytoplankton communities to changing lake environments. - Schweiz. Z. Hydrol. 49(2): 220-236.

Reynolds, C.S. 1988a.
Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. - From: Sandgren, C.D. (ed.) Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton: 388-433. Cambridge University Press. 442 pp. ISBN 0-521-322722-9.

Reynolds, C.S. 1988b
Potamoplankton: Paradigms, paradoxes and prognoses. - From: Round, F.E., ed., Algae and the Environment: 285-311. - Biopress Ltd. Bristol, 460 pp. ISBN 0 9487737 06 9.

Reynolds, C.S. & A.E. Walsby 1975
Water-blooms. - Biol. Rev. Cambridge Philosophical Soc. 50: 437-481.

Rhee, G.-Y. 1982
Effect of environmental factors and their interactions on phytoplankton growth. - From: Marshall, K.C., ed., Advances in Microbial Ecology 6: 33-74. Plenum. London.

Richardson, K. 1989a
Algal blooms in the North Sea: the Good, the Bad and the Ugly. - Dana 8: 83-93.

Richardson, K. 1989b
Phytoplankton distribution and activity in the Skagerrak: A review. - ICES Paper CM1989/L: 24 Sess Q, 15 pp.

Richardson, K., J. Beardall & J.A. Raven 1983
Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. - New Phytol. 93: 157-191.

Richardson, K. & G. Kullenberg 1987
Physical and biological interactions leading to plankton blooms: A review of *Gyrodinium aureolum* blooms in Scandinavian waters. -Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 1897: 19-26.

Riemann, B. , L. Persson & M. Søndergaard 1990
Næringssalt- og predatorkontrol i søer: En status. - Vand & Miljø 6: 214-218.

Richman, S. S.A. Bohon & S.E. Robbins 1980
Grazing interactions among freshwater calanoid copepods. - From: Kerfoot, W.C., ed., Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, pp. 219-233. Hanover, N.H.: University Press of New England.

Riemann, B. P. Koefoed Bjørnsen, T. Gissel Nielsen & S.J. Horsted 1990
Carbon Dynamics in Coastal Marine Environments. - NPO-forskning fra Miljøstyrelsen C5. København. 32 pp. ISBN 87-503-8481-3.

Rivkin, R.B. 1986
Radioisotopic method for measuring cell division rates of individual species of diatoms from natural populations. - Appl. Environ. Microbiol. 51: 769-775.

Rivkin, R.B., E. Swift, W.H. Biggley & M.A. Voytek 1984
Growth and carbon uptake by natural populations of oceanic dinoflagellates *Pyrocystis noctiluca* and *Pyrocystis fusiformis*. - Deep-Sea Res. 31: 353-367.

Roberts, A.M. 1970
Geotaxis in motile microorganisms. - J. exp. Biol. 53: 687-699.

Roberts, T.M., C. Klotz & A.R. Loeblich III 1977
Characterization of a blue-green algal genome. - J. Mol. Biol. 110: 341-361.

Roberts, A.M. 1981
Hydrodynamics of protozoan swimming. - From: Levandowsky, M. & H. Hutner, eds., Biochemistry and Physiology of Protozoa, 2nd. edn. Vol. 4: 5-66. Academic Press, New York.

Robson, R.L. & J.R. Postgate 1980
Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation. - Ann. Rev. Microbiol. 34: 183-307.

Rodríguez, H., J. Rivas, M.G. Guerrero & M. Losada 1990
Ca^{2+} requirement for aerobic nitrogen fixation by heterocystous blue-green algae. - Plant Physiol. 92: 889-890.

Roon, R.J. & B. Levenberg 1968
An adenosine triphosphate-dependant avidin-sensitive enzymatic cleavage of urea yeast and green algae. - J. Biol. Chem. 243: 5213-5215.

Rosén, G. 1981
Tusen sjöer. Växtplanktons miljökrav. - Naturvårdsverket. Stockholm. 120 pp. ISBN 91-38-05625-9.

Rott, E. 1988
Some aspects of the seasonal distribution of flagellates in mountain lakes. - Hydrobiologia 161: 159-170.

Ryther, J.H. 1955
Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. - From: Johnson, F.H., ed., The Luminescence of Biological Systems: 387-413. Am. Assoc. Adv. Sci. New York.

Safferman, R. & M.E. Morris 1963
Algal virus: isolation. - Science 140: 679-80.

Sakshaug, E. 1977
Limiting nutrients and maximum growth rates for diatoms in Narragansett Bay. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 28: 109-123.

Salonen, K. & S. Jokinen 1988
Flagellate grazing on bacteria in a small dystrophic lake. - Hydrobiologia 161: 203-209.

Salonen, K., R.I. Jones & L. Arvola 1984
Hypolimnic phosphorous retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. - Freshwat. Biol. 14: 431-438.

Sampayo, M.A., de M. & G. Cabecadas 1981
Occurrence of red water off Algarve. - Boletino Instituto Nacional de Investigacao das Pescas, Lisboa 5: 63-87.

Samuelsson, G. & K. Richardson 1982
Photoinhibition at low photon flux densities in a marine dinoflagellate (*Amphidinium carterae*) - Marine Biol. 70: 21-26.

Sanders, R.W. & K.G. Porter 1988
Phagotrophic phytoflagellates. - From: Marshall, ed., Advances in Microbial Ecology 10: 167-192. Plenum Publishing Corporation.

Sandgren, C. 1983
Survival strategies of chrysophycean flagellates: reproduction and the formation of resistant resting cysts. - From: Fryxell, G.A., ed., Survival Strategies of the Algae: 23-48. - Cambridge University Press. 144 pp. ISBN 0 521 25067 6.

Sandgren, C.D. 1988
The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. - In : Sandgren, C.D. (ed.) Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton: 9-104. Cambridge University Press. 442 pp. ISBN 0-521-322722-9.

Saville Kent, W. 1881
A Manual of the Infusoria, Vol. 1. - David Bogue, London.

Schiller, J. 1925
Über die Besiedlung europäischer Meere mit Cryptomonaden und über einen Flagellaten peridineenähnlicher Organisation (*Entomosiga peridiniodes*) - Öst. Bot. Zeitschr. 74(7-9): 194-198.

Schiller, J. 1931-37
Dinoflagellatae ((Peridineae). - From: Rabenhorst, L., ed., Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, *10*(3). Akademisches Verlagsgesellschaft, Leipzig.

Schiller, J. 1954
Über winterliche pflanzliche Bewohner des Wassers, Sees und des daraufregenden Schneebreies. I - Öst. Bot. Zeitschr. 101: 236-284.

Schiller, J. 1955
Untersuchungen an planktischen Protophyten des Neusidlersees 1950-1954, Teil I. - Wiss. Arb. Burgenland 9: 1-66.

Schilling, A.J. 1891
Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. - Ber. dt. bot. Ges. 9: 199-208.

Schlangstedt, M., P.S. Bisen, G. Dudel & J.-G. Kohl 1987
Interaction of combined nitrogen availability and light in regulation of growth, heterocyst differentiation and dinitrogen fixation of the planktic blue-green alga *Anabaena solitaria* Kleb. - Arch. Protistenk. 134: 389-396.

Schmarda, L.K. 1854
Zur Naturgeschichte Ägyptens. - Denkschr. Akad. Wiss., Wien 7(2): 1-28.

Schone, H.K. 1982
The influence of light and temperature on the growth rates of six phytoplankton species from the upwelling area off northwest Africa. - Rapp. P.-V. Reun., Cons. Int. Explor. Mer 180: 246-253.

Serruya, C., U. Pollingher & M. Gophen 1975
N and P distribution in Lake Kinneret (Israel) with emphasis on dissolved organic nitrogen. - Oikos 26: 1-8.

Shapiro, J. 1973
Blue-green algae: Why they become dominant. - Science 179: 382-384.

Shapiro, J. 1990
Current beliefs regarding dominance by blue-greens: The case for the importance of CO_2 and pH. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 38-54.

Sharp, J.H., M.J. Perry, E.H. Renger & R.W. Eppley 1980
Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the central North Pacific Ocean. - J. Plankton Res. 2: 335-353.

Shilo, M. 1969
New approaches to the control of harmful Brackish and freshwater algae of economic importance. - Biotech. & Bioeng. Symposium 1: 177-184.

Shugart, H.H. & D.C. West 1981
Long-term dynamics of forest ecosystems. - Am. Sci. 69: 647-652.

Simonsen, R. 1962
Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee. - Int. Rev. ges. Hydrobiol., Syst. Beih. 1. Berlin.

Skuja, H. 1956
Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewässer. - Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. IV 16(3): 1-404.

Skulberg, O.M., G.A. Codd & W.W. Carmichael 1984
Toxic blue-green algal blooms in Europe: A growing problem. - Ambio 13(4): 244-247.

Smayda, T.J. 1969
Experimental observations on the influence of temperature, light and salinity on cell division of the marine diatom, *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. - J. Phycol. 5: 150-157.

Smayda, T.J. 1975
Phased cell division in natural populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii* and the potential significance of dial phytoplankton behavior in the sea. - Deep-Sea Res. 22: 151-165.

Smayda, T.J. & B.J. Boleyn 1966
Experimental observations on the floatation of marine diatoms. II. *Skeletonema costatum* and *Rhizosolenia setigera*. - Limnol. Oceanogr. 10: 499-509.

Smetacek, V. & F. Pollehne 1986
Nutrient cycling in pelagic systems: A reappraisal of the conceptual framework. - Ophelia 26: 401-428.

Smith, W.O. & R.T. Barber 1979
A carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. - J. Phycol. 15: 27-33.

Sommer, U. 1981
The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. - Acta Oecologica/Oecologica Generalis 2: 327-342.

Sommer, U. 1985
Comparison between steady state and nonsteady state competition: Experiments with natural phytoplankton. - Limnol. Oceanogr. 30: 335-346.

Sommer, U. 1986
Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates. - Oecologia 68: 503-506.

Sommer, U. 1988a
Growth and survival strategies of planktonic diatoms. - From: Sandgren, C.D. (ed.) Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton: 227-260. Cambridge University Press. 442 pp. ISBN 0-521-322722-9.

Sommer, U. 1988b
Some size relationships in phytoflagellate motility. - From: Jones, R.I. & V. Ilmvirta, eds. Flagellates in Freshwater Ecosystems. Hydrobiologia 161: 125-131.

Sommer, U. 1989a
Toward a darwinian ecology of plankton. - From: Sommer, U., ed., Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities: 1-8. - Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer Verlag. 369 pp. ISBN 3-540-51373-6.

Sommer, U. 1989b
The role of competition for resources in phytoplankton succession. - From: Sommer, U., ed., Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities: 57-106. - Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer Verlag. 369 pp. ISBN 3-540-51373-6.

Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert & A. Duncan 1986
The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. - Arch. Hydrobiol. 106(4): 433-471.

Sommer, U. & J. Padisàk 1990
The intermediate disturbance hypothesis. - Notat til IAP-workshop i Baja, Ungarn, 1991. 3 pp.

Sommer, U., C. Wedemeyer & B. Lowsky 1984
Comparison of potential growth rates of *Ceratium hirundinella* with observed population density changes. - Hydrobiologia 109: 159-164.

Sournia, A. 1982
Form and function in marine phytoplankton. - Biol. Rev. 57: 347-394.

Spencer, C.N. & D.L. King 1985
Interactions between light, NH_4^+, and CO_2 in buoyancy regulation of *Anabaena flos-aquae* (Cyanophyceae). - J. Phycol. 21: 194-199.

Spencer, C.N. & D.L. King 1989
Role of light, carbon dioxide and nitrogen in regulation of buoyancy, growth and bloom formation of *Anabaena flos-aquae*. - J. Plankton Res. 11(2): 283-296.

Stacey, G., C. Van Baalen & F.R. Tabita 1977
Isolation and characterization of a marine *Anabaena sp.* capable of rapid growth on molecular nitrogen. - Arch. Microbiol. 114: 197-201.

Steemann Nielsen, E. & S. Wium-Andersen 1970
Copper ions as poison in the sea and in freshwater. - Mar. Biol. 6(2): 93-97.

Stein, 1878, 1883
Der Organismus der Flagellaten nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. Der Organismus der Infusionstiere. III Abt. - Die Naturgeschichte der Flagellaten oder Geisselinfusorien. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Steele, J.H. & C.S. Yentsch 1960
The vertical distribution of chlorophyll. - J. mar. biol. Ass. U.K. 39: 217-226.

Stewart, A.J. & R.G. Wetzel 1986
Cryptophytes and other microflagellates as couplers in planktonic community dynamics. - Arch. Hydrobiol. 106(1): 1-19.

Stewart, W.D.P. 1980
Some aspects of structure and function in N_2-fixing cyanobacteria. - Ann. Rev. Microbiol. 34: 497-536.

Stewart, W.D.P., G.P. Fitzgerald & R.H. Burris 1967
In situ studies on N_2 fixation using the acetylene reduction technique. - Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 58: 2071-2078.

Stewart, W.D.P. & M. Lex 1970
Nitrogenase activity in the blue-grêen alga *Plectonema boryanum* Strain 594. - Arch. Mikrobiol. 73: 250-260.

Stosch, H.A. von 1964
Zur Problem der sexuellen Fortpflanzung in der Peridineengattung *Ceratium*. - Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 10: 140-152.

Stosch, H.A. von 1972
La signification cytologique de la "cyclose nucleare" dans la cycle de vie des dinoflagellés. - Memoires Publiciés par la Sociéte Botanique de France: 201-212.

Stosch, H.A. von 1973
Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates. *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. nov. - Br. phycol. J. 8: 104-134.

Stumm, W. & J.J. Morgan 1981
Aquatic chemistry, 2nd edn. Wiley-Interscience. New York.

Sweeney, B.M. 1987
Bioluminescence and circadian rhythms. - From: Taylor, F.J.R., ed., The Biology of the Dinoflagellates: 269-281. Botanical Monographs 21. Blackwell Scientific Publications. 785 pp. ISBN 0-632-00915-2.

Swift, E. M. Stewart & V. Meuner 1976
The *in situ* growth rates of some deep-living oceanic dinoflagellates: *Pyrocystis fusiformis* and *Pyrocystis noctiluca*. - Limnol. Oceanogr. 21: 418-426.

Sørensen, A., S. Bosselmann & K. Olrik 1990
Søndersø 1990. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Københavns Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 12 pp. + bilag.

Sørensen, A. & K. Olrik 1990a
Hornbæk Sø 1989. Planteplankton. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 31 pp. + bilag.

Sørensen, A. & K. Olrik 1990b
Lemvig Sø 1989. Fytoplankton. - Notat udført for Ringkjøbing Amt. Miljøbiologisk Laboratorium. Humlebæk. 11 pp. + bilag.

Sørensen, A., P. Simonsen & K. Olrik 1990a
Fuglesø 1989. Fyto- og zooplankton. - Rapport udført for Frederiksborg Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 45 pp. + bilag.

Sørensen, A., P. Simonsen & K. Olrik 1990b
Langesø 1989. Phyto- og zooplankton. - Notat udført for Fyns Amt. Miljøbiologisk Laboratorium Aps. Humlebæk. 9 pp. + bilag.

Sørensen, H. Munk 1984
En kvalitativ og kvantitativ undersøgelse af phytoplankton i Limfjorden 1983. - Rapport til Limfjordskomiteen, Bio/consult. 154 pp.

Sørensen, H. Munk 1986
Masseforekomster af alger og ciliater i Limfjorden 1985. - Notat. Ringkjøbing Amtskommune.

Sørensen, H. Munk 1989
Giftige alger i Limfjorden 1987 og 1988. - Udført for Limfjordskomiteen. Ringkjøbing Amtskommune.

Takahashi, M. & Fukazawa, N. 1982
A mechanism of "Red Tide" formation. II. Effects of selective nutrient stimulation on the growth of different phytoplankton species in the natural water. - Mar. Biol. 70: 267-273.

Takamura, N. & M. Yasuno 1988
Sedimentation of phytoplankton populations dominated by *Microcystis* in a shallow lake. - J. Plankton Res. 10(2): 283-299.

Talling, J.F. 1971
The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton. - Mitt. Int. Verein. Limnol. 19: 214-243.

Talling, J.F. 1976
The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. - J. Ecol. 64: 79-121.

Talling, J. 1985
Inorganic carbon reserves of natural waters and eco-physiological consequences of their photosynthetic depletion: Microalgae. - From: Lucas, W.J. & J.A. Berry, eds., Inorganic Carbon Uptake by Aquatic Photosynthetic Organisms, Chapter 26: 403-420. The American Society of Plant Physiologists.

Tangen, K. 1977
Blooms of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) in north Europaean waters, accompanied by mortility in marine organisms. - Sarsia 63: 123-133.

Taylor, F.J.R. 1985
The taxonomy and relationships of red tide flagellates. - From: Anderson, D.M., A.W. White & D.G. Baden, eds., Toxic Dinoflagellates: 11-26. Elsevier, New York.

Taylor, F.J.R. & U. Pollingher 1987
Ecology of dinoflagellates. - From: Taylor, F.J.R., ed. The Biology of Dinoflagellates: 398-529. Botanical Monographs 21. Blackwell Scientific Publications. 785 pp. ISBN 0-632-00915-2.

Tett, P., S.I. Heaney & M.R. Droop 1985
The Redfield Ratio and phytoplankton growth rate. - J. mar. biol. Ass. U.K. 65: 487-504.

Thinh, L.-V. & D.J. Griffiths 1985
A small marine *Chlorella* from the waters of a coral reef. - Bot. Mar. 28: 41-46.

Thomas, R.H. & A.E. Walsby 1985
Buoyancy regulation in a strain of *Microcystis*. - J. Gen. Microbiol. 131: 799-809.

Thomas, W.H. & A.N. Dodson 1975
On silicic acid limitation of diatoms in near-surface waters of the eastern tropical Pacific Ocean. - Deep-Sea Res. 22: 671-677.

Thomsen, H. Abildhauge 1975
An ultrastructural survey of the chrysophysean genus *Paraphysomonas* under natural conditions. - Br. phycol. J. 10: 113-127.

Thompson, J.M., A.J.D. Ferguson & C.S. Reynolds 1982
Natural filtration rates of zooplankton in a closed system: the derivation of a community grazing index. - J. Plankton Res. 4(3): 545-560.

Throndsen, J. 1973
Motility in some marine nanoplankton flagellates. - Norw. J. Zool. 21: 193-200.

Throndsen J. 1976
Occurrence and productivity of small marine flagellates. - Norw. J. Bot. 23: 269-293.

Tilman, D. 1977
Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. - Ecology 58: 338-348.

Tilman, D. 1981
Test of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. - Ecology 62: 802-815.

Tilman, D. & S.S. Kilham 1976
Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous culture. - J. Phycol. 12: 375-383.

Tilman, D., S.S. Kilham & P. Kilham 1982
Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 349-372.

Tilzer, M.M. 1984
Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance. - J. Plankton Res. 6: 309-324.

Tomas, C.R. 1978
Olisthodiscus luteus (Chrysophyceae). I Effects of salinity and temperature on growth, motility and survival. - J. Phycol. 14: 309-313.

Trudinger, P.A., D.J. Swaine & G.W. Skyring 1979
Biogeochemical cycling of elements - general considerations. - From: Trudiner, P.A. & D.J. Swaine, eds., Biochemical Cycling of Mineral Forming Elements: 1-28. Elsevier. Amsterdam

Turpin, D.H. 1987
The physiological basis of phytoplankton resource competition. - From: Sandgren, C.D., ed., Growth and Survival Strategies of Freshwater Phytoplankton: 316-368.

Turpin, D.H. & P.J. Harrison 1980
Cell size manipulation in natural marine, planktonic, diatom communities. - Can. J. Fish. of Fish. and Aquat. Sci. 37: 1193-1195.

Tyagi, V.V.S., T.B. Ray, B.C. Mayne & G.A. Peters 1981
The *Azolla-Anabaena azollae* relationship. XI. Phycobiliproteins in the action spectrum for nitrogenase catalyzed acetylene reduction. - Plant Physiol. 68: 1479-1484.

Tyler, M.A. & H.H. Seliger 1981
Selection for a red tide organism: physiological responses to the physical environment. - Limnol. Oceanogr. 26: 310-324.

Ukeles, R. & B.M. Sweeney 1969
Influence of dinoflagellate trichocysts factors on the feeding of *Crassostrea virginica* larvae on *Monochrysis lutheri*. - Limnol. Oceanogr. 14: 403-410.

Ulitzur, S. & M. Shilo 1964
A sensitive assay system for the determination of ichtyotoxicity of *Prymnesium parvum*. - J. Gen. Microbiol. 36: 161-169.

Utkilen, H.C., R.L. Oliver & A.E. Walsby 1985
Buoyancy regulation in a red *Oscillatoria* unable to collapse gas vacuoles by turgor pressure. - Arch. Hydrobiol. 102: 319-329.

Vandermeer, J.H. 1972
Niche theory. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 107-132.

Vargo, G.A. 1979
The contribution of ammonia excreted by zooplankton to phytoplankton production in Narragansett Bay. - J. Plankton Res. 1: 75-84.

Vargo, G.A. 1984
Growht rates of natural populations of marine diatoms as determined in cage cultures. - From: Holm-Hansen, O. L. Bolis & R. Gillus, eds., Lecture Notes in Coastal and Estuarine Studies 8. Springer-Verlag, Berlin, pp. 113-128.

Verity, P.G. 1982
Effects of temperature, irradiance and daylength on the marine diatom *Leptocylindrus danicus* Cleve. IV. Growth. - J. exp. Mar. Biol. Ecol. 60: 209-222.

Verity, P.G., T.A. Villareal & T.J. Smayda 1988
Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetti* - I. Abundance, biochemical composition, and metabolic rates. - J. Plankton Res. 10(2): 219-248.

Vieira, A.A.H. & D. Klaveness 1986
The utilization of organic nitrogen compounds as sole nitrogen source by some freshwater phytoplankters. - Nord. J. Bot. 6: 93-97.

Vincent, W.F. & W.B. Silvester 1979
Growth of blue-green algae in Manuku (N.Z.) oxidation ponds. II. Experimental studies on algal interaction. - Water Res. 13: 717-723.

Wall, D. & Dale, B. 1969
The "Hystrichosphaerid" resting spore of *Pyrodinium bahamense* Plate 1906. -J. Phycol. 5: 140-149.

Walsby, A.E. 1987
Mechanisms of buoyancy regulation by planktonic cyanobacteria with gas vescicles. - From: Fay, P. & C. Van Baalen, eds. The Cyanobacteria: 377-392. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division), 543 pp. ISBN 0-444-80840.

Walsby, A.E. 1988
Buoyancy in relation to the ecology of the freshwater phytoplankton. - From: Round, F.E., ed. Algae and the Environment: 125-137. Biopress Ltd. Bristol, 460 pp. ISBN 0 948737 06 9.

Watanabe, A. & Y. Yamamoto 1967
Heterotrophic nitrogen fixation by the blue-green alga *Anabaenopsis circularis*. - Nature, Lond. 214: 788.

Waterbury, J.B., S.W. Watson, F.W. Valois & D.G. Franks 1986
Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. - From: Platt, T. & W.K.W. Li, eds. Photosynthetic Picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214: 343-369.

Weiler, C.S. 1980
Population structure and *in situ* division rates of *Ceratium* in oligotrophic waters of the North Pacific central gyre. - Limnol. Oceanogr. 25: 610-619.

Weiler, C.S. & D.M. Karl 1979
Diel changes in phased-dividing cultures of *Ceratium furca* (Dinophyceae): nucleotide triphosphates, adenylate energy charge, cell carbon, and patterns of vertical migration. - J. Phycol. 15: 384-391.

Weinberg, S. 1976
Submarine daylight and ecology. - Mar. Biol. 37: 291-304.

Wesenberg-Lund, C. 1900
Von der Abhängigkeit Verhältniss zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süsswassers. - Biologisches Zentralblatt 20: 606-619; 644-656.

White, A.W. 1976
Growth inhibition caused by turbulence in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax excavata*. - J. Fish. Res. Bd. Canada 33: 2598-2602.

White, A.W. 1978
Salinity effects on growth and toxin content of *Gonyaulax excavata*, a marine dinoflagellate causing paralytic shellfish poisoning. - J. Phycol. 14: 475-479.

White, H.H. 1979
Effects of dinoflagellate bioluminiscence on the ingestion rates of herbivorous zooplankton. - J. exp. mar. Biol. Ecol. 36: 217-224.

White, E., G. Payne & S. Pickmere 1988
A limitation to the usefulness of chlorophyll as biomass indicator in eutrophication studies. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: 598-601.

Wiens, J.A. 1976
Population responses to patchy environments. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 81-120.

Wiens, J.A. 1977
On competition and variable environments. - Am. Sci. 65: 590-597.

Willén, E. 1976
A simplified method of phytoplankton counting. - Br. phycol. J. 11: 265-278.

Willén, E., S. Hajdu & Y. Pejler. 1990
Summer phytoplankton in 73 nutrient-poor swedish lakes. Classification, ordination and choice of long-term monitoring objects. - Limnologica 20(2): 217-227.

Williams, R.B. 1964
Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. - Ecology 45: 877-880.

Wilson, D.L., W.O. Smith, Jr. & D.M. Nelson 1986
Phytoplankton bloom dynamics of the western Ross Sea ice edge. I. Primary productivity and species specific production. - Deep-Sea Res. 33: 1375-1387.

Wium-Andersen, S., U. Anthoni, C. Christoffersen & G. Houen 1982
Allelopathic effects on phytoplankton by substances from aquatic macrophytes (Charales). - Oikos 39: 187-190.

Woloszynska, J. 1917
Neue Peridineen-Arten nebst Bemerkungen über den Bau der Hülle bei *Gymno-* und *Glenodinium*. - Bull. Acad. Sci. Cracowie, Cl. Sc. Math. Nat. Ser. B.

Woloszynska, J. 1925
Algologische Notizen 3(8). - Comptes Rendus St. Hydrobiol. Wigry 1(4): 1-9.

Yamochi, S. & T. Abe 1984
Mechanisms to initiate a *Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay. II. Diel vertical migration. - Mar. Biol. 83: 255-261.

9 Stikordsregister

Actinastrum hantzschii 45, 46
Affinitetsstrategi 32, 74
Affladigede former 46
Alexandrium 82
Alexandrium polyedra 21
Alexandrium tamarense 21, 40, 49, 52-54, 83
Allelopatiske effekter 63
Aminosyrer 36
Amphidinium carterae 21
Amphidinium klebsii 22
Anabaena 23, 34, 42, 46, 85, 96
Anabaena affinis 85
Anabaena cylindrica 35
Anabaena flos-aquae 48, 120
Anabaena solitaria 34, 35
Anabaena variabilis 36
Anabaenopsis 85, 96
Anabaenopsis circularis 35
Ankyra 22, 39, 69, 124
Anti-græsnings-egenskaber 58
Aphanizomenon 42, 45, 46, 59, 69, 85, 96
Aphanizomenon flos-aquae 48, 120
Aphanizomenon-Daphnia samfund 60
Aphanothece 45-47, 85, 96
Aphanothece clathrata 126
Aphanothece minutissima 85
Asterionella 39, 43, 46, 85
Asterionella formosa 21, 47, 74, 75, 117
Attheya 46, 69
Attheya zachariasii 44, 119
Aulacoseira (Melosira) granulata 85, 119
Aulacoseira (Melosira) islandica 85, 119
Aulacoseira (Melosira) italica 21, 22, 47, 85, 119
Aulacoseira (Melosira) spp. 45, 96

Bacteriastrum 40, 46
Bakterier 59
Beskyttelse mod lyshæmning 23
Bevægelser i vandmassen 46
Bevægelsesenergi 13
Biddulphia 40
Biomasseforøgelse 26
Bitrichia 123
Blandingsdybde (Z_b) 18
Blågrønalger 34, 36, 42, 47, 48, 49, 56, 59, 69, 88, 90, 96, 120, 126
Bosmina 57
Bosmina longirostris 59
Botryococcus 85
Botryococcus braunii 44
Brutto-væksthastighed 27

C-, R- og S-arter 70
C-arter 66, 69, 79, 84, 86, 88, 117, 118, 120-124
C/R/S-arter 84
C-strategi 66
Cachonina niei 51
Carteria sp. 97
Cellekoncentration 26
Cerataulina 40
Cerataulina pelagica 81
Ceratium 43, 46, 66, 79, 82, 85, 89, 90
Ceratium furca 40, 49, 52, 53, 97
Ceratium furcoides 125
Ceratium fusus 40
Ceratium gracile 125
Ceratium hirundinella 36, 37, 44, 50-52, 54, 80, 82, 83, 97, 125
Ceratium rhomvoides 125
Ceratium spp. 85, 95
Chaetoceros 40, 46, 69, 79, 81
Chaetoceros affinis 40
Chaetoceros ceratosporus 40
Chaetoceros decipiens 40
Chaetoceros gracilis 22, 47, 48
Chaetoceros holsaticus 40
Chaetoceros muelleri 40
Chaetoceros socialis/radians 46
Chaetoceros sp. 38, 74
Chaetoceros spp. 95
Chattonella 42
Chlamydomonas 69, 84, 122
Chlorella 42, 66, 69
Chlorella minutissima 74, 75
Chlorella vulgaris 97, 118
Chlorococcale grønalger 88
Chlorogonium 122
Chromulina spp. 36
Chroomonas salina 36
Chrysamoeba 122
Chrysochromulina 37, 79, 84, 95, 122
Chrysochromulina parva 42, 85, 97
Chrysochromulina polylepis 42
Chrysochromulina spp. 93
Chrysococcus 122, 123
Chrysococcus cf. nygaardii 98
Chrysosphaerella 123
Chytridiales 56
Ciliater 59
Closterium 42, 46, 69, 85
Closterium (desmidiaceer) 124
Closterium acutum var. variabile 44
Closterium limneticum 44
CO_2 42
CO_2-begrænsning 47
CO_2-mangel 48
Coccolithus 79
Coelastrum 22, 46, 85, 124
Coelomoron pusillum 126
Connell's "Intermediate Disturbance Hypothesis" 11
Coscinodiscus 69, 80
Coscinodiscus wailesii 47, 48
Cosmarium 42, 46, 85
Cryptomonas 21, 39, 59, 121, 122
Cryptomonas ad ovata 97
Cryptomonas cf. tetrapyrenoidosa 36
Cryptomonas marsonii 37
Cyanophager 56
Cyclotella comta 117
Cyclotella meneghiniana 74, 75
Cylindrospermum 85

Daphnia hyalina 57-59
Daphnia magna 59
Daphnia spp. 57
Delinger 26
Desmidiaceer 66, 88, 90, 124
Detonula 46, 69
Diaptomus 57
Diatoma elongatum 75, 85, 96, 117
Diatoma vulgare 85, 117
Dictyocha speculum 97

Diffusion 19
Dinobryon 37, 46, 83, 85, 122
Dinobryon cylindricum 84
Dinobryon bavaricum 44
Dinobryon cylindricum 44
Dinobryon divergens 44
Dinobryon pediforme 43
Dinobryon sertularia 44
Dinobryon sociale 44
Dinophysis 40, 82
Dinophysis acuminata 40
Dinophysis acuta 40
Dinophysis norvegica 40
Ditylum 40
Ditylum brightwellii 21, 47, 48
Downwelling 15
Droops model 73
Droops vækstligning 33
Dugdale's model for næringsoptagelse 32
Dunaliella tertiolecta 22

Elakatothrix 46, 85
Energiforbrug ved N_2-fiksering 34
Ernæringsmæssig kvalitet af planteplankton 59
Eudiaptomus gracilis 57
Eudorina 85, 124
Eutreptia 42
Eutreptia/Eutreptiella 79, 91
Eutreptiella 42

Fagotrofe fritlevende furealger 123
Fagotrofi 36
Ferskvandsfurealger 50, 52, 54
Flagellater 59, 122, 123
Fordobling 26
Formmodstand 46, 47
Forstyrrelse 79
Fotisk zone (Z_f) 18
Fotosyntese 13
Fotosyntese under varierende lysforhold 21
Fotosyntesens lysafhængighed 21
Fragilaria 39, 43, 69
Fragilaria capucina 119
Fragilaria construens 119
Fragilaria crotonensis 74, 75, 119
Fragilaria intermedia 119
Fragilaria spp. 96
Frontalsystemer 15
Furealger 36, 37, 39, 40, 46, 49, 50, 82, 97, 122, 125
Fysiologisk død 55
Fysiologisk stress - død 55
Fysiske forstyrrelser 65

Gameter 83
Gelédannelser 47
Generation 26
Generationstid 26
Glenodinium sp. 22
Gloeothece sp. 35
Gomphosphaeria 96
Gomphosphaeria pusilla 85
Gomphosphaeria-komplekset 47
Gonyaulax digitalis 82
Gonyaulax grindleyi 82
Gonyaulax polyedra 22, 49, 52, 53, 82
Gonyaulax tamarensis 49, 52, 54, 82
Gonyaulax tamarensis var. excavata 53
Gonyaulax/Alexandrium 82
Gonyostomum 42, 43
Grupperinger i dansk ferskvandsplanteplankton 87, 111

Græsning 56
Grønalger 36, 40, 42, 46, 47, 69, 90, 97, 118, 124
Gulalger 21, 36, 42, 83, 88, 90, 98, 122, 123
Gulgrønalger 36
Gymnodinium fuscum 43
Gymnodinium helveticum 38, 122
Gymnodinium sanguineum 22, 79, 91
Gymnodinium spp. 84
Gyrodinium 22
Gyrodinium aureolum 49, 52, 79, 91, 93, 97

Halobiesystemet 40
Halosphaera 42
Halvmætningskonstanten (k_s) 27
Halvmætningskonstanter (k_s) for total-C og CO_2 44
Havstrømme 14
Helhedsteori 10
Heniselmis virescens 36
Heterocapsa triquetra 39, 95, 97
Heterosigma akashiwo 42
Heterotrof ernæring 36
Heterotrofe flagellater 90
Hvilepause 83
Hvilesporer 81
Hvilesporer og seksuel cyklus 83
Hvilestadier 81
Hæmningskonstant (k_i) for P-optagelse 33

Ikke-ligevægtsteori 10
Ikke-ligevægtsøkologi 9
Ilt 52
Indirekte temperatureffekter 39
Interne næringskoncentration 20

Jordens rotationseffekt 14
Jyllandsstrømmen 16

Katablepharis 121, 122
Katodinium 59, 93
Katodinium rotundatum 97
Kephyrion 123
Keratella 57
k_i = hæmningskonstant for næringsstofoptagelse 33
Kiselalger 33, 36, 40, 46, 47, 69, 81, 88, 90, 96, 97, 117, 119
Kiselflagellater 98
Klorofyl-"dybdemaksima" 50
Klorofylholdige ciliater 49, 52, 55, 98
Klorofylkoncentration 23
Kolonier og tråde 46
Konkurrence 9
Konkurrence om ressourcer 72
Kontrol af fødenettet 60

Lagerheimia 118
Langmuir-celler 15
Leptocylindrus 69
Leptocylindrus danicus 81
Ligevægtsteori 9
Ligevægtsøkologi 9
Limnothrix 45, 46, 66, 69, 77, 96
Limnothrix (Oscillatoria) planctonica 85, 120
Limnothrix (Oscillatoria) redekei 21, 22, 23, 85, 120
Litteraturhenvisninger 124
Lodrette massefyldebarrierer 16
Luftvakuoler 48
Lys 49, 79
Lysabsorption 15
Lysdæmpning 13
Lysenergi 13
Lyshæmning 22, 48

Lystilpasning 21
Lystærskel for netto-vækst 39

Makronæringsstoffer 18
Mallomonas 83, 85, 123
Mallomonas canina 43
Mallomonas caudata 44
Mallomonas hamata 43
Mamiella 42
Mantoniella 42
Margalefs "planteplankton mandala" 80
Margalefs successionsmodel 79
Marin planteplanktonsuccession 80
Marine furealger 49, 52, 53
Marint protozooplankton 59
Melosira 43, 46, 69, 81
Melosira binderana 85
Melosira varians 119
Mesodinium rubrum 49, 52, 55, 98
Mesostigma 42
Micrasterias 43
Microcystis 23, 39, 43, 46, 47, 49, 59, 66, 85, 96
Microcystis aeruginosa 22, 33, 34, 48, 49, 56, 74, 75, 126
Microcystis sp. 34
Microcystis viridis 49, 56, 126
Microcystis wesenbergii 126
Mikronæringsstoffer 18
Mixotrof fagotrofi 36
Monods model 73
Monods vækstmodel 27
Monoraphidinium 22
Monoraphidium 46, 69, 85
Monoraphidium contortum 118
Mougeotia thylespora 75

N- og P-begrænsning 53
N-begrænsning 47
N-mangel 48
N_2-fiksering 34, 35
N_2-fiksering hos ikke-heterocystbærende arter 34
N_2-fiksering i heterocysterne 34
N_2-fiksering i O2-holdigt miljø 34
Nephroselmis 42
Netrium 43
Netto-forøgelse 26
Niche-begrebet 9
Nitrogenase 35
Nitzschia 46
Nitzschia acicularis 117
Nitzschia palea 85
Nitzschia pungens/seriata 46
Noctiluca scintillans 59
Nodularia 42, 46, 85
Nostoc sp. 35
Nul-nettovækst 74
Næring 18
Nærings-flux og opholdstid 19
Nærings-koncentration og nærings-flux 19
Næringsbegrænsning 19, 20
Næringsoplagring 33
Næringsoptagelse 32
Næringspulser 74
Næringsstoffernes omsætningshastighed 19

Ochromonas 36, 122
Olistodiscus luteus 42
Omgivelsernes begrænsninger af planteplanktonvækst 65
Oocystis 22, 47, 85, 124
Opblandingsforhold 13
Opkoncentrering af partikler og plankton 15
Opkoncentrering af partikler og planktonorganismer i overfladen 16
Oplagring af fedt 34
Oplagring af kulhydrat 34, 48
Oplagring af N 34
Oplagring af P 33
Oplagringsstrategi 33
Opløst organisk materiale "DOM" 36
Optagelseshastighed 32
Optagelseskinetik 73
Organisk P 36
Organiske C-forbindelser 36
Organiske N-forbindelser 36
Ornithocercus 79
Oscillatoria 35, 39, 46
Osmo-heterotrofe flagellater 121
Osmotrofi 36
Overfladeareal 67, 69
Overfladesaltholdigheder i danske farvande 41
Overlevelse under ugunstige forhold 81

P-begrænsning 47, 48
P-optagelse 32
Pandorina 85, 124
Pandorina morum 75
Paraphysomonas 36, 42
Pediastrum 42, 46, 85, 124
Pediastrum duplex 75
PEG-modellen 72, 109
Peridiniopsis borgei 52
Peridinium 66
Peridinium aciculiferum 84, 122
Peridinium cinctum 21, 44, 125
Peridinium gatunense (cinctum f. westii) 50, 52, 54, 56, 82
Peridinium inconspicuum 43, 84, 123
Peridinium pusillum 43, 84, 123
Peridinium willei 85, 125
pH 42
Phacus 46
Phaeocystis pouchetii 34, 42, 47, 79, 97
Rhaeodactylum tricornutum 22, 40
Phycomycetes 56
Phycovirus 56
Planktolyngbya 46
Planktolyngbya limnetica 120
Plankton Ecology Group-modellen 72, 109
Planktos 107
Planktothrix 45, 46, 66, 69, 96
Planktothrix (Oscillatoria) agardhii 22, 32-34, 48, 49, 74, 75, 85, 120
Planteplankton 107
Planteplankton fysiologi 21
Planteplankton størrelsesgrupper 60
Planteplankton årstidsvariation 88
Planteplankton årstidsvariation i kystnære områder 91
Planteplankton-fordelingsmønstre 69
Planteplankton-tilpasningsstrategier 65
Planteplanktongrupperinger fra ferskvand 87, 111
Planteplanktonorganismerne 107
Planteplanktonsamfund 89
Planteplanktonsuccession 72, 87
Planteædende dyreplankton 58
Plectonema boryanum 35
Pleurotaenium 43
Prasinophyceer 42
Proboscia alata 80
Prorocentrum 22, 40, 82
Prorocentrum balticum 40
Prorocentrum micans 40
Prorocentrum minimum 40, 79, 97

Prorocentrum sp. 22
Protoperidinium 59, 82
Protoperidinium conicum 38
Protoperidinium faeroense 82
Protoperidinium oblongum 82
Protoperidinium spinulosum 38
Prymnesium parvum 42, 85, 97
Pseudanabaena (Oscillatoria) limnetica 85, 120
Pseudanabaena lonchoides 120
Pulserende (punktvis) tilførsel af en næringsressource 75
Pyramimonas 42

R-arter 66, 85, 86, 88, 119-123
R/C-arter 85
R/S-arter 85
R-strateger 79
R-strategi 66
Raphidophyceer 42
Redfield-forholdet 19
Regulering af opdrift 48
Rekylalger 37, 50, 54, 59, 69, 90, 97, 121, 122
Ren fagotrofi hos furealger 38
Ressource/vækshastighedshypotesen 79
Ressourcebegrænsning 77
Ressourceforhold 76
Ressourcemætning 77
Ressourcer 13
Rhizosolenia 40, 46, 69, 79, 81, 85
Rhizosolenia delicatula 97
Rhizosolenia eriensis 119
Rhizosolenia longiseta 44, 80, 119
Rhizosolenia spp. 95
Rhodomonas 59, 121, 122

S-arter 66, 72, 79, 85, 86, 88, 121-125
S/R-arter 85
S-strategi 66
Saltholdighed 39, 52
Saltholdigheder i danske farvande 40
Saltholdighedstolerancer 40, 41
Sameksistens 76
Samspil mellem planteplankton, dyreplankton og fisk 59
Scenedesmus 42, 46, 69, 85, 118
Scenedesmus acutus 74, 75
Scenedesmus sp. 75
Scenedesmus spp. 22, 45, 97
Scrippsiella sweeneyae 21
Sedimentation 45
Sedimentationstab 49
Selvbevægelighed 22
Selvlysende planteplanktonarter 59
Si-begrænsning 47
Skeletonema 40, 46, 69, 95
Skeletonema costatum 22, 47, 48, 74, 82, 93, 97
Skyggeformer 13
Skyggetilpasning 21
Snowella litoralis 126
Snowella rosea 85, 126
Sphaerocystis 47, 66, 124
Spiring 83
Sporeplanter 107
Staurastrum 43, 46, 69, 85, 124
Staurastrum chaetoceras 44
Staurastrum cingulum 75
Staurastrum pingue 22, 23
Staurodesmus 46, 85
Stephanodiscus 96
Stephanodiscus hantzschii 23, 45, 74, 85, 117
Stephanodiscus minutulus 75
Stephanodiscus rotula 23, 69, 119
Stilkalger 37, 42, 47, 97, 122
Stokes' ligning 45, 46
Stomatocyst 83
Store søer 15
Stress 65
Succession 65, 77
Svampeparasitter 56
Svømmehastigheder hos furealger 50
Sygdomsfremkaldende organismer 56
Synechococcus 42, 66, 69
Synedra 46
Synedra acus var. angustissima 117
Synedra filiformis 74, 75
Synkehastighed og fysiologisk tilstand 47
Synura 83, 85, 123
Synura echinulata 43
Synura petersenii 44, 98
Synura sphagnicola 43
Synura spinosa 84

Tabellaria 46, 85
Tabellaria fenestrata 44
Tabellaria flocculosa 44, 75
Tabsprocesser 45
Temperatur 38, 52
Temperatureffekter 38
Tetraëdron 118
Tetraselmis 42
Tetrastrum 85, 118
Thalassiosira 40, 79
Thalassiosira nordenskiöldii 74
Thalassiothrix 40
Thallasiosira 69
Tilmans ligevægtskonkurrencemodel 73
Tilpasning til stærkt lys 22
Tilpasning til vekslende lys og skygge 22
Tilpasningsstrategier 66, 71
Toksicitet og allelopati 56
Toksisk effekt 57
Trachelomonas 124
Tribonema 77
Trichocyster 58
Trichodesmium sp. 35
Turbulens 13, 52

Udnyttelseseffektivitet 32
Udtrukne former 46
Udvaskning 45
Udvækster i 2-flere planer 46
Undervandsvegetation 62
Upwelling 15
Urease 36
Urinstof 36
Uroglena 85, 122
Uroglena spp. 43

Vacuolaria 42, 43
Varierende næringsforhold 74, 76
Varierende ressourceforhold 74
Vertikale stofgradienter 19
Vindopblanding/solopvarmning 14
Vindpåvirkning 14
Virus 57
Vitaminer 36
Volumen 67, 69
Volumenbiomasse 26
Volvocale grønalger 36, 49, 122
Volvox 22, 66, 85, 124
Volvox aureus 49, 74, 75
Volvox globator 74, 75

Vækst 26
Væksthastighed 26-29
Væksthastighed og generationstid ved forskellige N-kilder 34
Vækstkinetik 73
Vækststrategi 27, 74, 117

Woloszynskia 84
Woloszynskia compacta 126
Woronichinia 96
Woronichinia naegeliana 85, 126

Xanthidium 43

Z_b 16, 17
Z_b/Z_f 17
Z_f 16, 17
Z_f/Z_b 48, 49

Øjealger 36, 42, 46, 124
Økologisk netværk 10
Økologiske teorier 9
Åbne systemer 10
Årstidsvariation i dansk planteplankton 84

REGISTRERINGSBLAD

Udgiver: Miljøstyrelsen, Strandgade 29, 1401 København K

Serietitel, nr.: Miljøprojekt, 243

Udgivelsesår: 1993

Titel:
Planteplankton - økologi

Undertitel:
Økologiske faktorer for planteplankton i søer og marine områder

Forfatter(e):
Olrik, Kirsten

Udførende institution(er):
Miljøstyrelsen (spons); Miljøbiologisk Laboratorium aps

Resumé:
Forekomster af planteplankton i søer og marine områder giver et væsentligt udsagn om disse områders økologiske tilstand. Som en naturlig fortsættelse af "Planteplankton - metoder" (Miljøprojekt, nr. 187) forsøger denne rapport at beskrive nogle økologiske teorier, undersøgelser og begreber, som kan bidrage til fortolkningen af undersøgelsesresultater om planteplankton. Herunder sammenhænge med de fysisk-kemiske omgivelsesfaktorer, som har betydning for forståelsen af, hvorvidt og i hvilket omfang mennesket påvirker vandmiljøet.

Emneord:
plankton; økologi; alger

ISBN: 87-7810-099-2

ISSN: 0105-3094

Pris (inkl. moms): 95 kr.

Format: A4

Sideantal: 166

Md./år for redaktionens afslutning: september 1993

Oplag: 500

Andre oplysninger:
Hører sammen med rapporten "Planteplankton - metoder" (Miljøprojekt, nr. 187)

Tryk: P. J. Schmidt Tryk, Vojens

Trykt på 100% genbrugspapir Cyclus

Miljøprojekt

Nr. 188: Økotoksikologisk vurdering af industrispildevand
Nr. 189: Renere teknologi ved fremstilling af støberikærner
Nr. 190: Ozonlagsnedbrydende stoffer - forbrug i 1990
Nr. 191: Renere teknologi i jern- og metalstøberier
Nr. 192: Dimensionering af grødefyldte bassiner til okkerrensning
Nr. 193: Restprodukter fra røggasrensning ved affaldsforbrænding 2
Nr. 194: Kildesortering i Kolding kommune
Nr. 195: Lokal-kompostering i tæt, lav bebyggelse
Nr. 196: Substitution af kviksølv i produkter
Nr. 197: Grønne indkøb i amter og kommuner
Nr. 198: Kommunale affaldsregulativer
Nr. 199: Vegetabilske olier - holdninger i den grafiske branche
Nr. 200: Vandfugle og søers miljøtilstand
Nr. 201: Ozonlagsnedbrydende stoffer - forbrug i 1991
Nr. 202: Genanvendelse kontra forbrænding af mælkekartoner
Nr. 203: Risikoscreening ved nyttiggørelse og deponering af slagge
Nr. 204: Miljø- og arbejdsmiljøvurdering af materialer
Nr. 205: Zooplankton i søer - metoder og artsliste
Nr. 206: 2-delt indsamling i etageboliger i Svendborg kommune
Nr. 207: 2-delt indsamling i etageboliger i Århus kommune
Nr. 208: Vejles affaldssystem
Nr. 209: Jernudvaskning ved dræning af arealer med jern i grundvand
Nr. 210: Branchebekendtgørelser som styringsmiddel i miljøpolitikken
Nr. 211: Okkerbelastning af jyske vandløb
Nr. 212: Miljø og arbejdsmiljø i den grafiske branche
Nr. 213: Forbrug af og forurening med cadmium
Nr. 214: 3-delt indsamlingssystem for dagrenovation
Nr. 215: Forebyggende miljøarbejde
Nr. 216: Korrosionsbeskyttelse af stålkonstruktioner
Nr. 217: Indsamling af køleskabe og frysere
Nr. 218: Miljøvurdering af fotokemikalier
Nr. 219: Husspildevand og renere teknologi
Nr. 220: Indsamling af madaffald fra husstande i København
Nr. 221: Byggeriets materialeforbrug
Nr. 222: Rensning og recirkulering af industrivaskerivand
Nr. 223: Benzin- og dieselolieforurenede grunde
Nr. 224: Miljømæssig vurdering af mikrobiologiske plantebeskyttelsesmidler
Nr. 225: Spildevandsrensning ved ionbytning
Nr. 226: Organotin i danske farvande
Nr. 227: Miljøvurdering af SEBS og PET
Nr. 228: Miljøvurdering af EVA
Nr. 229: Miljøvurdering af EAA OG EMA
Nr. 230: Chromfri, kemisk forbehandling af aluminium
Nr. 231: Vand- og stofbalance i en natureng
Nr. 232: Renere teknologi i Hvidovre Vandforsyning
Nr. 233: Renere teknologi i træ- og møbelbranchen i Nordjylland
Nr. 234: Renere teknologi i Hadsund kommune
Nr. 235: Emission af toluen fra dybtrykte tryksager
Nr. 236: Renere teknologi ved affedtning af aluminium
Nr. 237: PVC-holdige produkter i den grafiske branche
Nr. 238: Komposteringsanlæg Århus Nord
Nr. 239: Renere teknologi i den nordjyske fiskeindustri
Nr. 240: Evaluering af Det Nordjyske Rammeprogram for Renere Teknologi
Nr. 241: Differentierede renovationsgebyrer
Nr. 242: Grøn, statslig indkøbspolitik
Nr. 243: Planteplankton - økologi

Planteplankton – økologi

Forekomster af planteplankton i søer og marine omrader giver et væsentligt udsagn om disse områders økologiske tilstand. Som en naturlig fortsættelse af »Planteplankton – metoder« (Miljøprojekt, nr. 187) forsøger denne rapport at beskrive nogle økologiske teorier, undersøgelser og begreber, som kan bidrage til fortolkningen af undersøgelsesresultater om planteplankton. Herunder sammenhænge med de fysiske-kemiske omgivelsesfaktorer, som har betydning for forståelsen af, hvorvidt og i hvilket omfang mennesket påvirker vandmiljøet.

Pris, kr. 95,– (inkl. 25% moms)

ISSN nr. 0105-3095
ISBN nr. 87-7810-099-2

Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**
Strandgade 29 · 1401 København K · Tlf 32 66 01 00