

# Havforskning fra Miljøstyrelsen

Nr. 53 1994

## Aggregering og sedimentering af marint fytoplankton



Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**

## **Om Hav90 forskningsprogrammet**

Hav90 forskningsprogrammet skal

- bidrage til at evaluere effekterne af den iværksatte Vandmiljøplan,
- styrke beslutningsgrundlaget for de forholdsregler, der skal tages i fremtiden for at imødegå stigende eutrofiering – og dermed beskytte havmiljøet omkring Danmark.

Denne rapport er én af ca. 55 rapporter, der udsendes som et resultat af Hav90 forskningsprogrammet. Med Miljøstyrelsen som ansvarlig for programmets gennemførsel, er der sat omkring 65 Hav90 projekter i gang ved 15-20 institutioner.

I forbindelse med Folketingets vedtagelse af Vandmiljøplanen i 1987 blev det aktuelt at få en bedre forståelse af de fysiske og kemiske processer samt de biologiske effekter i de danske havområder. Endvidere var der behov for undersøgelser af, hvilken påvirkning af havområderne der sker ved tilførsel af næringsstoffer fra atmosfæren og tilstødende udenlandske farvande. Herudover blev det fundet hensigtsmæssigt at udvikle modeller til beskrivelse af vand- og stoftransporten samt stofomsætningen i de danske farvande.

Med henblik på at skaffe en større viden indenfor disse områder besluttede Folketinget, i forbindelse med Vandmiljøplanens vedtagelse, at bevilge 85 mio. kr. til et forskningsprogram, der skulle strække sig over en 5-årig periode fra 1988 frem til udgangen af 1992.

I 1987 nedsatte Miljøministeren et rådgivende ekspertorgan, der skulle bistå Miljøstyrelsen, dels ved planlægning af den fremtidige havmiljøforskning, dels være med til at sikre den faglige og økonomiske afvejning af denne forskning. Der blev nedsat 4 koordinationsgrupper, som hver fik det faglige ansvar for følgende områder:

- Stofomsætningen og -transporten i kystvandene, herunder belastningernes effekt på samme.
- Stofomsætningen i de frie vandmasser.
- Sedimentets rolle i stofomsætningen.
- Meteorologiske processers betydning for eutrofieringsforholdene.

Rapporterne udsendes i serien: »Havforskning fra Miljøstyrelsen».

Miljøstyrelsens Hav- og Spildevandskontor har været sekretariat for programmets og har sammen med koordinationsgrupperne stået for redaktionen af rapportserien.

# **Havforskning fra Miljøstyrelsen**

**Nr. 53 1994**

## **Aggregering og sedimentering af marint fytoplankton**

Thomas Kiørboe (Red.)  
Danmarks Fiskeri og Havundersøgelser

Jørgen Hansen  
Uwe Timm  
Claus Lundsgaard  
Michael Olesen  
Marinbiologisk Laboratorium,  
Københavns Universitet



## Indholdsfortegnelse

|   |    |
|---|----|
| <b>Forord</b>   | 7  |
| <b>Sammendrag</b>   | 9  |
| <b>English Summary</b>  | 11 |
| <b>1. Indledning</b>  | 13 |
| <b>2. Aggregeringsmodeller og fraktal dimension</b>   | 17 |
| 2.1 Indledning  | 17 |
| 2.2 Forskellige typer aggregeringsprocesser   | 18 |
| 2.2.1 <i>Aggregators fraktale dimension</i>   | 18 |
| 2.2.2 <i>Aggregatporositet</i>  | 19 |
| 2.2.3 <i>Måling af fraktaldimensionen på marin sne<br/>              samt empirisk fundne sammenhænge mellem fraktal<br/>              dimension og typen af aggregeringsproces</i> | 20 |
| 2.3 Forskellige typer aggregering   | 22 |
| 2.3.1 <i>Diffusionsbegrænset aggregering</i>  | 22 |
| 2.3.2 <i>Cluster-cluster aggregering</i>  | 23 |
| 2.3.3 <i>Partikel-cluster aggregering</i>   | 25 |
| 2.4 Generel Aggregeringsmodel -<br>Smoluchowski's ligning   | 25 |
| 2.4.1 <i>Matematisk beskrivelse af<br/>                 von Smoluchowski's ligning</i>  | 25 |
| 2.4.2 <i>Modification af Smoluchowski's ligning</i>   | 26 |
| 2.4.3 <i>Simpel løsning Smoluchowski's ligning<br/>              for koncentrationen af monomerer (for <math>t \rightarrow 0</math>)</i>  | 28 |
| 2.4.4 <i>Simpel løsning Smoluchowski's ligning<br/>              for koncentrationen af monomerer (for <math>t \rightarrow \infty</math>)</i>                                       | 28 |
| 2.5 Simple modeller for "aggregerings-<br>begrænsede" algebroids  | 29 |
| 2.5.1 <i>Simpel model for aggregering</i>   | 29 |
| 2.5.2 <i>Varighed af blooms med og uden<br/>              aggregeringsbegrænset vækst</i>   | 31 |
| 2.6 Simpel model for konkurrence mellem to arter<br>ved interspecific aggregatdannelse og sedimentation   | 34 |
| 2.6.1 <i>Model der kombinerer ligningen for den kritiske<br/>              koncentration med Lotka-Volterra's ligning</i>   | 34 |
| 2.7 Konklusion  | 38 |

|           |   |           |
|-----------|---|-----------|
| <b>3.</b> | <b>Aggregatdannelse hos marine planktonalger . . . . .</b>  | <b>41</b> |
| 3.1       | Indledning . . . . .  | 41        |
| 3.2       | Metoder til kvantificering af<br>aggregering og klæbrigthed . . . . .   | 42        |
| 3.2.1     | <i>Koaguleringsmodeller . . . . .</i>   | 43        |
| 3.2.2     | <i>Generering og kvatificering<br/>af shear i laboratoriet . . . . .</i>  | 47        |
| 3.2.3     | <i>Kvantificering af partikelkoncentration<br/>og -størrelsesfordeling i laboratorieeksperimenter . . . . .</i> | 51        |
| 3.3       | Sammenligning og testning af eksperimentelle<br>teknikker og modelforenklinger . . . . .                        | 59        |
| 3.3.1     | <i>Couette vs. oscillérende net . . . . .</i>   | 59        |
| 3.3.2     | <i>Effekt af sonikering . . . . .</i>   | 60        |
| 3.3.3     | <i>Effekt af partikelkoncentration . . . . .</i>  | 60        |
| 3.3.4     | <i>Effekt af shear-rate . . . . .</i>   | 60        |
| 3.3.5     | <i>Effekt af modelforenkling . . . . .</i>  | 61        |
| 3.4       | Beskrivelse af eksperimenter . . . . .  | 62        |
| 3.4.1     | <i>Dyrkning af alger . . . . .</i>  | 62        |
| 3.4.2     | <i>Måling af parametre i algekulturerne . . . . .</i>   | 64        |
| 3.4.3     | <i>Måling af klæbrighed . . . . .</i>   | 65        |
| 3.5       | Mønstre i klæbrighed: variation indenfor<br>og mellem arter . . . . .   | 65        |
| 3.6       | Årsager til variation i planktonalgers<br>klæbrighed . . . . .  | 71        |
| 3.6.1     | <i>Næringsstatus og koncentration af<br/>uorganiske næringssalte . . . . .</i>                                  | 71        |
| 3.6.2     | <i>Effekt af bakterier . . . . .</i>  | 73        |
| 3.6.3     | <i>Effekt af partikulært mucus . . . . .</i>  | 73        |
| 3.6.4     | <i>Effekt af opløste algeekssudater på<br/>aggregering af <i>Skeletonema costatum</i> . . . . .</i>             | 80        |
| 3.7       | Sammenfattende diskussion og konklusioner . . . . .   | 84        |
| <b>4.</b> | <b>Aggregering og sedimentering af en<br/>kiselalgeoplomstring i Isefjord . . . . .</b>                         | <b>87</b> |
| 4.1       | Indledning . . . . .  | 87        |
| 4.2       | Materiale og metoder . . . . .  | 88        |
| 4.2.1     | <i>Suspendede partikler . . . . .</i>   | 89        |
| 4.2.2     | <i>Primærproduktion . . . . .</i>   | 89        |
| 4.2.3     | <i>Sedimentation og faldhastigheder af<br/>suspendede partikler . . . . .</i>                                   | 89        |
| 4.2.4     | <i>Klæbrighed og flukkuleringsindeks af<br/>suspendede partikler . . . . .</i>                                  | 90        |

|       |  |     |
|-------|--|-----|
| 4.2.5 | <i>Laboratorieinkubering af vandprøver</i>   | 91  |
| 4.2.6 | <i>Vind og turbulent shear</i>   | 91  |
| 4.3   | Resultater og diskussion   | 92  |
| 4.3.1 | <i>Fysiske og kemiske observationer</i>  | 92  |
| 4.3.2 | <i>Forløbet af forårsopblomsteringen og sammen-sætningen af det suspenderede materiale</i> | 94  |
| 4.3.3 | <i>Forløb af algeopblomstringen i laboratorie-mesocosmos</i>                               | 102 |
| 4.3.4 | <i>Klæbrighed og flokkuleringsindeks af suspenderede partikler</i>                         | 102 |
| 4.3.5 | <i>Sedimentation og faldhastigheder af suspenderede partikler</i>                          | 104 |
| 4.3.6 | <i>Betydning af resuspension</i>   | 109 |
| 4.3.7 | <i>Betydning af aggregatdannelse:<br/>Partikulært materiale</i>                            | 110 |
| 4.3.8 | <i>Betydning af aggregatdannelse:<br/>planktonalger</i>                                    | 112 |
| 4.4   | Sammenfatning og konklusioner  | 116 |
| 5.    | <b>Referencer</b>  | 119 |
|       | <b>Registreringsblad</b>   | 124 |



## **Forord**

Under samleoverskriften 'Marin sne' er der i perioden 1991-1993 blevet udført en række projekter finanacieret af Miljøstyrelsens Havforskningsprogram 90. Den foreliggende rapport beskriver resultaterne af delprojekterne 'Koaguleringseffektivitet af aggregat-dannelse hos marint fytoplankton' (projekt 2-30), 'aggregatdannelsens strategiske betydning for kiselalgers livscyklus og for fytoplankton-successionen' (projekt 2.40A) og 'Matematiske modeller for aggregat-dannelse' (projekt 2.40D). Projekterne er gennemført i et samarbejde mellem medarbejdere fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser i Charlottenlund og Marinbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet.

Ud over forfatterne har en række studentermedhjælpere samt medarbejdere ved de to laboratorier og på Marinbiologisk Laboratoriums kutter 'Ophelia' ydet værdifuld teknisk bistand. Vi takker dem alle.



## Sammendrag

Vertikal transport af partikulært organisk materiale fra det belyste overfladelag til havbunden skyldes først og fremmest udsynkning af partikelaggregater. Suspenderede primærpistikler i havet er typisk små og har lave Stokes' settlingshastigheder; kun som aggregater vil det suspenderede partikulære materiale synke tilstrækkeligt hurtigt til at kunne gøre rede for den observerede 'regn' af partikulært organisk materiale til havbunden. Dette arbejde beskriver dannelse af marine aggregater ('marin sne') ved fysisk koagulering. Koagulering er en proces hvorved små suspenderede partikler bringes til at kollidere p.gr.a. hastighedsforskelle; hastighedsforskelle kan opstå som følge af Brownske bevægelser, forskelle i udsynkningshastighed mellem partikler eller vandbevægelse (turbulent shear). Klæbrige partikler vil efter kollision hænge sammen, og stadig større aggregater kan således opbygges.

Den kvantitative beskrivelse af fysiske koaguleringsprocesser skyldes først og fremmest den østrigske fysiker Smoluchowski's arbejde i begyndelsen af dette århundrede. De klassiske koaguleringsligninger appliceres og modificeres i dette arbejde til at beskrive dannelse af marine partikelaggregater, 'marin sne'. Der er blevet gennemført teoretiske undersøgelser, som er blevet afprøvet i laboratorieeksperimenter og feltundersøgelser.

Marine aggregater er fraktale og kan karakteriseres ved deres fraktale dimension. Den fraktale dimension kan bestemmes ud fra aggregaternes vandindhold (porositet), og kan fortælle noget om aggregeringsprocessen; marine aggregater har en fraktal dimension på omkring 1,8 (1,3-2,1), hvilket tyder på, at de er dannet ved cluster-cluster aggregering. Den fraktale dimension er endvidere bestemmende for aggregaternes udsynkningshastighed.

Simple koaguleringsmodeller er anvendt til at beskrive dannelse af fytoplanktonaggregater i laboratorieeksperimenter. Suspensioner af kiselalger utsat for turbulent eller laminart shear danner aggregater. Aggregeringsraten følger ganske nøje de klassiske koaguleringsmodellers forudsigelser. Ved hjælp af koaguleringsexperimenter er det muligt at bestemme suspenderede partiklers 'klæbrigthed', dvs. sandsynligheden for at to partikler bliver hængende sammen efter sammenstød. De fleste kiselalger viser sig at være klæbrige, med klæbrigheds-koefficienter helt op til 1,0 (dvs. 100% sandsynlighed for sammenklæbning ved kollision). Klæbrigden af cellerne varierer imidlertid mellem såvel som indenfor art. Hos nogle arter, f.eks. *Thallasiosira pseudonana*, stiger cellernes klæbrighed når celler bliver næringsbegrænsede og senescente; hos andre arter, f.eks. *Skeletonema costatum*, synes cellernes klæbrighed at være størst i den eksponentielle vækstfase og mindre hos næringsbegrænsede, senescente celler. Hos andre arter er der ikke nogen entydig sammenhæng mellem variation i klæbrighed og cellernes nærings-status (f.eks. *Chaetoceros*

*affinis*). Kisalgen *Skeletonema costatum* kan under visse betingelser udskille et stof, som forhindrer koagulering. To undersøgte flagellatarter var ikke klæbrige.

Vi påviser to forskellige mekanismer for algekoagulering, én som beror på cellernes egenklæbrighed, og én som beror på sammenklæbning af algeceller og mucuspartikler. Celler af *Skeletonema costatum* har en klæbrig celleoverflade, og klæber sammen ved kollision. De fleste alger udskiller mucus, som kan danne partikler. Disse mucuspartikler (TEP = Transparent Exopolymeric Particles) kan være klæbrige. Kisalgen *Chaetoceros affinis* producerer klæbrige mucuspartikler, og aggregatdannelse hos denne art beror på sammenklæbning af mucuspartikler og alger. Kisalgeproducerede mucuspartikler kan også give anledning til koagulering af andre, ikke-klæbrige suspenderede partikler, og formodes lejlighedsvis at være af betydning for dannelse af marine aggregater.

I et feltstudie i Isefjorden har vi anvendt koaguleringsteori til at beskrive aggregatdannelse og sedimentering af partikulært materiale under en kiselalge forårsopblomstring. Ud fra 3-4 ugentlige målinger i en 4-ugers periode af de suspenderede partiklers klæbrighed, af koncentrationen af suspenderede partikler og af det turbulente shear (estimeret fra vindhastighed) har vi ved hjælp af koaguleringsteori forudsagt den tidsmæssige variation i partikelaggregering. Forudsigelsen passer godt med det observerede forløb af partikelaggregering og sedimentering.

Koagulering af planktonalger har implikationer for planktonalgers populationsdynamik. Koaguleringsraten afhænger af koncentrationen af partikler i anden potens; ved lave algekoncentrationer er partikelaggregering derfor ubetydende. Ved højere koncentrationer bliver koagulering betydnende, og der vil eksistere en 'kritisk koncentration', hvor algernes vækst balanceres af koagulering og efterfølgende sedimentering. Simple koaguleringsmodeller beskriver ganske godt populationsdynamikken af 4 kiselalgarter i Isefjorden; f.eks. kan de 'kritiske koncentrationer' forudsiges nøjagtigt. Andre populationsdynamiske implikationer af koagulering er, at klæbrige alger under passende forudsætninger kan 'fjerne' (eller udkonkurrere) ikke-klæbrige arter fra vandsøjen ved inter-specifik aggregering. Flerarts koaguleringsmodeller er anvendt til at beskrive flerarts-opblomstringen af kiselalger i Isefjorden.

Rapporten konkluderer at koagulering og efterfølgende sedimentering er afgørende for stofomsætning og organisk partikel-regn i vores farvande. Klassisk koaguleringsteori give en dækkende beskrivelse af disse processer og lægger således grunden til en ny generation af modeller til beskrivelse af pelagisk stofomsætning og stoftransport i vores farvande.

## English Summary

The vertical transport of particulate organic material from the euphotic zone to the seafloor is first of all due to sinking of aggregated particles. Suspended particles in the ocean are typically small and have low Stokes' settling velocities; only as aggregates with enhanced settling velocities does the suspended particulate material sink sufficiently fast to account for the observed vertical flux of suspended particulate matter. This work describes the formation of marine aggregates ('Marine snow') by physical coagulation. Coagulation is a process by which suspended particles collide due to inter-particle velocity differences; velocity differences are generated by Brownian motion, by differential settling, and by (turbulent) fluid motion. Upon collision 'sticky' particles may adhere and subsequently larger and larger aggregates are formed this way.

The quantitative description of physical coagulation is first of all due to the work of the Austrian physicist Smoluchowsky in the beginning of this century. In this work we apply and modify the classical coagulation equations to describe the formation of marine particle aggregates known as 'marine snow'. We have conducted theoretical (modelling) examinations, and we have tested the models in laboratory and field experiments.

Marine aggregates are fractal and can be characterized by their fractal dimension. The fractal dimension can be determined from the water content (porosity) of the aggregates, and can tell us something about the underlying aggregation process. Marine aggregates have fractal dimension around 1.8 (1.3-2.1) which suggests that they are formed by cluster-cluster aggregation. The fractal dimension of an aggregate also have implications for its sinking velocity.

We have applied simple coagulation models to describe the formation of phytoplankton aggregates in laboratory experiments. Suspension of diatoms subject to either laminar or turbulent shear will aggregate. The rate of aggregate formation can be accurately described by the classical coagulation equations. In coagulation experiments it is possible to determine the stickiness of suspended particles; i.e., the probability of adhesion upon collision. Most diatoms appear to be sticky and have stickiness coefficient of up to 1.0 (i.e. 100% probability that particles will adhere upon collision). The stickiness of diatom cells vary substantially both within and between species. In some species, for examples *Thalassiosira pseudonana*, the stickiness increases as the cells become nutrient limited and senescent; in other species, for example *Skeletonema costatum*, the stickiness appears to be highest in exponentially growing cells and to decline in nutrient limited and senescent cells. In yet other species there is no apparent pattern in stickiness with nutrient status of the cells (e.g. *Chaetoceros affinis*). Under certain circumstances the diatom *Skeletonema costatum* exudes a substance that can prevent or reduce flocculation. Two

species of flagellates that we examined were not sticky at all, and did not form aggregates.

We demonstrate two different mechanisms of phytoplankton coagulation; one that depends on cell-cell sticking, and one that depends on sticking between algal cells and mucus particles. Cells of *Skeletonema costatum* have a sticky cell surface and stick together upon collision. Most phytoplankters exude polymeric substances that can form particles. These mucus particles (TEP = Exopolymeric Transparent Particles) can be sticky. The diatom *Chaetoceros affinis* produces sticky mucus particles, and aggregate formation in this species depends on cell-TEP rather than cell-cell sticking. TEPs produced by diatoms may also coagulate with other, non-sticky particles and may at times be important for marine aggregate formation.

In a field study in the Danish Isefjord we applied coagulation theory to describe aggregate formation and sedimentation of particulate material during a spring diatom bloom. 3-4 weekly measurements during 4 weeks of the stickiness of the suspended particles, the concentration of suspended particles, and of the turbulent fluid shear rate (estimated from wind velocity) were combined into a coagulation-based predictor of aggregate formation. Predicted aggregate formation accurately mimicked the observed temporal pattern in particle aggregation and sedimentation.

Coagulation of phytoplankton cells have implications for phytoplankton population dynamics. The coagulation rate depends on the concentration of particles squared; at low algal concentration coagulation is unimportant. At high algal concentration coagulation becomes important, and there is a 'critical concentration' at which phytoplankton growth is balanced by coagulation and subsequent sedimentation. Simple coagulation models describe fairly well the observed population dynamics of four species of diatoms in the Isefjord, and their critical concentrations can be accurately predicted. Another population dynamic implication of coagulation is, that sticky species under certain circumstances may flocculate non-sticky species to extinction by interspecific coagulation. Multispecies coagulation models accurately described the multispecies diatom bloom in the Isefjord.

The report concludes that aggregate formation by coagulation and subsequent sedimentation of aggregates are important determinants of processes in the plankton. Classical coagulation theory gives an adequate account of these processes and thus forms the basis for a new generation of models of pelagic processes and material fluxes in our waters.

## 1. Indledning

### *Primærproduktion, stoftransport og iltsvind*

Primærproduktionen af organisk stof i vore farvande finderhelt overvejende sted i de øverste 10 til 20 meter af vandsøjlen. Kun på beskedne vanddybder, under ca. 5 m dybde, forgår der primærproduktion af betydning på selve havbunden, enten i form af benthiske mikroalger, eller i form af flercellede makroalger (tang) og højere planter (f.eks. ålegræs). Tilførslen af organisk stof til havbunden sker derfor overvejende i form af partikulært organisk materiale, der synker ud af den fysiske zone. Udsynkningen af planktonalger og andre organiske partikler udgør derfor 'navlestrenget' mellem den øvre del af vandsøjlen, hvor planteproduktion finder sted, og livet på havbunden. På havbunden omsættes det organiske materiale under forbrug af ilt; denne proces kan derfor under passende betingelser give anledning til iltsvind ved havbunden. Emnet for denne rapport er udsynkning af partikulært materiale fra de frie vandmasser.

### *Udsynkning af organisk materiale*

Massefyld og størrelsesfordeling af de opslammede organiske partikler i havet bestemmer udsynkningen af partikulært organisk materiale, og dermed tilførslen af organisk materiale til havbunden. Store, 'tunge' partikler synker hurtigere end små, 'lette' partikler. Størrelsesfordelingen og massefylden af opslammede primærpertikler i havet er typisk således, at man ville forvente et beskeden stoftab fra overfladelaget til havbunden, meget mindre end den stoftilførsel til havbunden, man rent faktisk kan observere.

### *Partikler synker som aggregater*

Indenfor de senere årtier har man imidlertid fundet, at opslammede partikler ofte danner aggregater med betydeligt højere udsynkningshastigheder end primærpertiklerne. Man regner nu med, at den vertikale partikeltransport i havet overvejende skyldes udsynkning af aggregerede partikler (Fowler & Knauer, 1986). Mekanismerne bag dannelsen af partikelaggregater er dårligt kendte, men er antageligvis mangfoldige, spændende fra 'biologisk pakning' af partikler i fækaliëpiller til fysisk/biologisk kontrolleret koagulering af partikler til løse aggregater. Denne sidste type aggregater, kaldet 'marin sne', er vanskelig at studere i havet, idet aggregaterne disintegrerer til primærpertikler i vandrøver indsamlet med traditionelle redskaber (planktonnet, vandhenter, pumpe). Implikationerne af aggregatdannelse for stofomsætningen i havet er derfor ufuldstændigt forstået men potentielt meget betydende. Betydningen af aggregatdannelse for den vertikale stoftransport er åbenbar, men aggregater antages tillige at være karakteriseret af en høj mikrobiel- og fotosynteseaktivitet, og nyere undersøgelser tyder på, at en betragtelig (overvejende?) del af vandsøjlens biologiske aktivitet er lokaliseret til aggregater (Allredge & Silver, 1988), ligesom aggregatdannelse kan gøre små partikler tilgængelige for mesozooplankton græssere (f.eks. vandlopper).

### *Biologisk aktivitet i aggregater*

Forekomsten af op til cm store, løse partikelaggregater (= 'marin sne') blev først beskrevet af japanske forskere i 50'erne (Suzuki & Kato, 1953) og blev et årti senere 'genopdaget' af amerikanske

### *Opdagelsen af marin sne*

forskere (f.eks. Riley, 1963; Gordon, 1970). Sidst i 70'erne blev de første kvantitative opgørelser over forekomsten af aggregater publiceret (Trent *et al.*, 1978), men til dato foreligger mindre end et dusin kvantitative opgørelser over koncentrationen af marin sne i forskellige havområder (Alldredge & Silver, 1988; Riebesell, 1991). Dette skyldes de nævnte vanskeligheder ved at studere aggregater med konventionelle metoder. Disse undersøgelser tyder dog på, at marin sne til tider helt dominerer det opslæmmede partikulære materiale, og koncentrationer på op til flere tusinde ppm er blevet rapporteret (Trent *et al.*, 1978; Silver *et al.*, 1978). Til sammenligning er koncentrationen af plantoplankton typisk i størrelsesordenen 1 ppm. Alene på denne baggrund forekommer studiet af marine aggregater at være helt central for forståelsen af de biologiske processer i de frie vandmasser.

Sammensætningen af marin sne er højst variabel, men marine aggregater består typisk af uorganiske partikler, uidentificerbare organiske partikler samt 'biologiske' partikler (mucus, krebsdyrhuder, fækaliepiller) og mikroorganismes. En speciel type aggregater består helt overvejende af algeceller. Eksistensen af fytoplanktonaggregater blev oprindeligt forudsagt af Smetacek (1985) på grundlag af målte udsynningshastigheder af fytoplankton i havet, der ofte er uforenelige med og langt højere end udsynningshastigheder målt på individuelle algeceller i laboratoriet. Forekomsten af fytoplanktonaggregater er siden blevet dokumenteret i felten (Kranck & Milligan, 1988; Alldredge & Gotschalk, 1989; Riebesell, 1991) såvel som i mesocosmosforsøg (Riebesell, 1989).

Medens dannelse og oprindelse af nogle typer aggregater tydeligvis er biologisk (f.eks. fækalie-piller) er dannelse af den dominérende aggregat-type, som er langt mere løs i strukturen (marin sne, flocs), mindre godt forstået. Det er imidlertid blevet foreslået, at kollisioner mellem opslæmmede partikler (p.gr.a. differentiel udsynningshastighed og/eller i vandet) og efterfølgende sammenklæbning er den vigtigste mekanisme bag dannelsen af marin sne (Jackson, 1990). Denne proces kaldes koagulering. I dette arbejde beskriver vi dannelsen af marine aggregater v.hj.a. klassisk koaguleringsteori. Koaguleringsteori er tidligere blevet anvendt til f.eks. at beskrive dannelse af vandråber fra vandpartikler i en turbulent sky, et fænomen med tydelige paralleler til de her diskuterede processer. Koagulingsprocesser er også velbeskrevet for sedimentpartikler, og betydningen af sedimentflocculering for sedimenttransport er veldokumenteret (f.eks. van Leussen, 1988).

Dette projekt har undersøgt betydningen af koagulingsprocesser for dannelse af marine aggregater og for den vertikale transport af partikulært organisk materiale i kystnære marine områder. Vi har i første række studeret dannelsen af fytoplanktonaggregater ved koagulering, men også inddraget koagulering af andre typer organiske partikler. Rapporten indledes med et vanskeligt tilgængeligt teoretisk kapitel, i hvilket klassisk koaguleringsteori gennemgås og appliceres

### *Fytoplanktonaggregater*

### *Partikelkoagulering*

### *Rapportens opbygning*

til dannelse af marine aggregater (kapitel 2). I et efterfølgende kapitel (kapitel 3) gøres de teoretiske modeller operationelle, og vi demonstrerer i laboratorie-eksperimenter, at fytoplanktonceller kan danne aggregater ved koagulering. Det sidste kapitel (kapitel 4) beskriver resultatet af en feltundersøgelse i Isefjorden. Vi applicerer her koaguleringssteori til at beskrive aggregatdannelse og vertikal flux af partikulært materiale under en kiselalgeoplomstring. De enkelte kapitler er skrevet som selvstændige artikler, der kan læses uafhængigt. Samlet demonstrerer rapporten betydningen af koagulering for partikelaggregering og partikelflux i kystnære farvande, og den lægger grunden for en ny generation af modeller til beskrivelse af stofomsætning og stoftransport i vores farvande.



## 2. Aggregeringsmodeller og fraktal dimension

### 2.1 Indledning

Marin sne er en samlet betegnelse for aggregater bestående af partikler fra havets frie vandmasser (levende og dødt plantoplankton, rester af dyreplankton, fækalier, mucus m.m.). Fælles for disse aggregater er at de dannes ved fysisk koagulering: De primære partikler bringes i fysisk kontakt og klæber sammen til aggregater. Når aggregaterne er dannet sker det ofte en opvækst af mikroorganismer på overfladerne. Dette fænomen er sekundært og altså ikke et resultat af fysisk koagulering. I dette kapitel behandles kun fysiske aggregeringsprocesser.

Teorien om fysisk koagulering (aggregering) af partikler startede allerede ved studier af Brownske bevægelser (Smoluchowski, 1916). Smoluchowski fandt en interessant anvendelse af teorien om Brownske bevægelser på koagulering af klæbrige partikler. Senere er Smoluchowski's ligninger blevet modifieret til en generel beskrivelse af fysiske koagulering og er blevet brugt inden for kemien (stofudfældning), i meteorologien (dannelse af regndråber), i fysikken (fraktaler) og endelig i biologien (marin sne).

Koagulering kan modelleres på to måder 1) ved at løse en generel dynamisk ligning (Friedlander, 1977) og 2) ved at udvikle løsninger for koagulering baseret på dimensionsanalyse (Hunt, 1986; McCave, 1984). Betingelserne for begge koaguleringsmodeller er at aggregater dannet under koagulering består af partikler som har samme indbyrdes afstand og er ligeligt fordelt i sfæriske aggregater. Det vides imidlertid at aggregater dannet ved Brownske bevægelser har fraktal struktur (Witten & Cates, 1986; Meakin, 1988). Derfor er tætheden af fraktale aggregater ikke konstant, og aggregaters fraktale egenskaber, så som masse og omspændt volumen, har ikke en dimension som følger geometrien fra Euklild's matematik (Jiang & Logan, 1991).

Dette kapitel tjener først og fremmest til at introducere matematiske ligninger for aggregeringsprocesser. Disse ligninger danner grundlaget for: 1) beregning af partiklers aggregeringspotentiale i diverse forsøgsopstillinger, og 2) opstilling af modeller for dannelse af marin sne i felten. Der præsenteres i kapitlet simple modeller for aggregat-dannelse under kiselalgeblooms samt modeller for diverse aspekter af denne aggregering (dels egne modeller og dels materiale hentet fra litteraturen og præsenteret på fordøjet form).

## 2.2 Forskellige typer aggregeringsprocesser

### 2.2.1 Aggregaters fraktale dimension

Heresfter vil vi give nogle fundamentale iagttagelser som leder til definitionen af fraktal dimension. Vi angiver først den "bløde" formulering af fraktal dimension: "A fractal is a shape made of parts similar to the whole in some way" (Mandelbrot, 1986). Dernæst angives den fraktale dimension af et aggregat ("cluster").

*Cluster fraktal dimension*

Vi ser på en samling af monomerer (sfæriske) der placeres som en lineær kæde ( $1-d$ ); for  $2-d$  ved en forening i planen; og  $3-d$  ved sammenpakning.

Antallet af monomerer i en kæde med længden  $L = 2R$  er givet ved:

$$N = (R/R_0)^1,$$

hvor  $R_0$  = radius af monomeren. For en forening af monomerer som danner en cirkulær skive, har vi

$$N = \rho(R/R_0)^2.$$

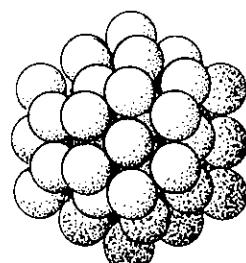
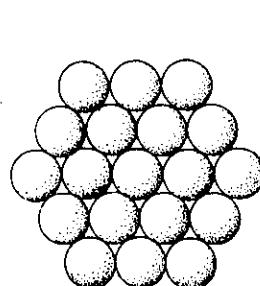
Konstanten  $\rho = \pi/2\sqrt{3}$ , kommer fra tætheden hvormed kuglerne er pakket sammen. Endelig for den tre dimensionale sammenpakning finder vi

$$N = \rho(R/R_0)^3,$$

hvor  $\rho = \pi/3\sqrt{2}$ . Ud fra de tre relationer kan vi generalisere ovenstående, beskrivende relationen mellem antallet af partikler og aggregatstørrelsen, som måles ved den mindste sfære med radius  $R$  der indeholder aggregatet (Feder, 1988):

$$N = \rho(R/R_0)^D, N \rightarrow \infty,$$

hvor  $D$  er den fraktale dimension og  $\rho$  afhænger af hvordan sfærerne er pakket sammen.



Figur 2.1. Definition af cluster fraktal dimension (Feder, 1988).

### Aggregatporøsitet mod længden

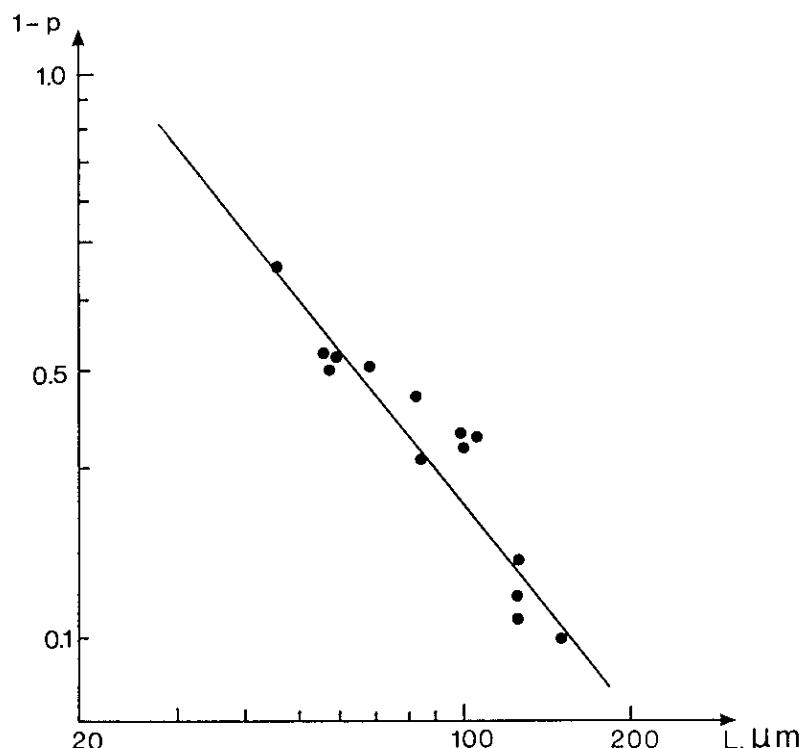
**2.2.2 Aggregatporøsitet i relation til dannelsesprocesser**  
Antallet af partikler  $N$  i et aggregat kan ifølge ovenstående udtrykkes ved

$$N \sim L^D, \quad (1)$$

hvor  $L$  = karakteristisk længdescale for aggregatet. Ifølge Logan & Wilkinson (1990) findes en relation mellem porøsitet  $p$  og aggregatlængde  $L$

$$1 - p = a \cdot L^b, \quad (2)$$

hvor  $a$  og  $b$  er empirisk bestemte konstanter, og  $b < 0$ . Relationen mellem konstanten  $b$  og den fraktale dimension  $D$  udtrykkes ved  $D = b + 3$ . I Figur 2.2 aflæses den fraktale dimension af et aggregat bestående af algen *Skeletonema costatum* til 1,8.



**Figur 2.2.** Bestemmelse af den fraktale dimension for algearten *Skeletonema costatum* ( $D=1,8$ ) ud fra et dobbelt logaritmisk plot af  $1 - p$ -vs.  $L$  ved brug af lign. (2) (data fra T. Kiørboe).

### Udsynkningshastighed mod længden

Desuden kan der udledes en relation mellem udsynkningshastighed og porøsitet. Idet porøsitet angiver vandfraktionen i aggregater vil densitetsforskellen mellem aggregatet og det omgivende vand være lig med  $(1-p)\Delta\rho$ , hvor  $\Delta\rho$  er densitetsforskellen mellem vandet og det kondenserede aggregat. Empirisk er det fundet at udsynkningshastigheden er proportional med aggregatlængden opløftet til en fraktal eksponent. Den fraktale dimension findes i intervallet  $1,26 \leq D \leq 2,14$  (Logan & Wilkinson, 1990).

### *Antal aggregater som funktion af volumen eller længde*

#### **2.2.3 Måling af fraktaldimensionen på marin sne samt empirisk fundne sammenhænge mellem fraktal dimension og typen af aggregeringsproces**

I dette afsnit vises forskellige skaleringsmodeller for fraktale aggregater som kan opdeles i tre typer på baggrund af deres fysiske dannelses, dvs. Brownske bevægelser, shear shear og differentiel udsynkning. De forskellige fysiske processer der fører partikler sammen i aggregater, giver anledning til karakteristiske aggregatstrukturer, der kan beskrives ved deres fraktale dimension. I havet deltager alle processer samtidigt. Det relative bidrag fra den enkelte proces afhænger af de ydre fysiske forhold (shear), men også af partiklernes størrelse og udsynkningsrate.

Lad  $n(v)$  og  $n(l)$  være kontinuerte funktioner beskrivende antallet af aggregater per volumen væske per fast volumeninterval henholdsvis per volumen væske per aggregat længdeinterval. Fra Jiang & Logan (1991) findes følgende skaleringsfunktioner for aggregater:

##### (i) funktion af volumen

Brownske bevægelser (partikelstørrelse  $< 2\mu\text{m}$ ):

$$n(v) \propto v^{-\frac{3}{2}},$$

Shear (partikelstørrelse  $2 - 40\mu\text{m}$ ):

$$n(v) \propto v^{-\frac{3}{2}(1+\frac{1}{D})},$$

Differentiel udsynkning (partikelstørrelse  $> 40\mu\text{m}$ ):

$$n(v) \propto v^{(-\frac{3}{2} + \frac{1}{2D} [1 + \frac{2+D-D_2}{2-b}])}.$$

##### (ii) funktion af længde

Brownske bevægelser (partikelstørrelse  $< 2\mu\text{m}$ ):

$$n(l) \propto l^{-(1+\frac{D}{2})},$$

Shear (partikelstørrelse  $2 - 40\mu\text{m}$ ):

$$n(l) \propto l^{-\frac{1}{2}(D+5)},$$

Differentiel udsynkning (partikelstørrelse  $> 40\mu\text{m}$ ):

$$n(1) \propto l^{-\frac{1}{2}(3+D+\frac{2+D-D_2}{2-b})}.$$

Hvor  $D_2$  og  $D$  er den fraktale dimension i 2 henholdsvis 3 dimensioner (Tabel 2.3). Koefficienten  $b$  benyttes i relationen mellem trækket  $C_D$  og Reynolds tal Re

$$C_D = a \cdot Re^b,$$

hvor følgende værdier for  $a$  og  $b$  er benyttet (Jiang & Logan, 1991):

$$Re \leq 1: a = 24,0, b = 1,0,$$

$$1 < Re \leq 10: a = 29,3, b = 0,871,$$

$$10 < Re \leq 100: a = 14,15, b = 0,547.$$

**Tabel 2.1.** Fraktal dimension for uorganisk koagulering ved forskellige aggregeringsmetoder sammenlignet med mikrobiel vækst. (a) Lin et al. (1989), (b) Feder (1988), (c) Schaefer (1989), (d) Feder et al. (1984), (e) Jiang & Logan (1991), (f) Logan & Wilkinson (1990).

| (Koaguleringsmekanisme,<br>mikrobielle aggregater) | Fraktal dimension                   |                                     |
|--|-------------------------------------|-------------------------------------|
|  | (d = 2)                             | (d = 3)                             |
| Cluster-cluster, < 2 μm<br>Brownske bevægelser (a) | DCLA = 1,4<br>1,4-1,6<br>RCLA = 1,6 | DCLA = 1,8<br>1,6-2,2<br>RLCA = 2,1 |
| Partikel-partikel<br>Computermodeller (b)          | DLA : 1,7                           | DLA : 2,5                           |
| Partikel-cluster (c)                               |                                     | 2,5-3,0                             |
| (d)  |                                     | 2,56-3,0<br>(Immunoglobulin)        |
| Shear, 2-40 μm (e)                                 |                                     | 2,4-3,75                            |
| Differentiel udsynkning<br>> 40 μm (e)             |                                     | 1,61-2,31                           |
| Længde-antal<br>Mikrobiel vækst (f)                |                                     | 1,8 ± 0,03<br>(Zoogloea rumigera)   |
| Længde-porositet<br>Mikrobiel vækst (f)            |                                     | 1,4-1,5<br>Marin sne                |
| Udsynkningshastighed<br>Mikrobiel vækst (f)        |                                     | 1,26-2,14<br>Marin sne              |

## 2.3 Forskellige typer aggregering

### 2.3.1 Diffusionsbegrænset aggregering

*DLA*

Diffusionsbegrænset aggregering (eller "DLA", diffusion limited aggregation) kan beskrives ved følgende proces: aggregater vokser ved at der tilføres enkelte partikler til et voksende aggregat. Denne proces gentages og i continuum grænsen opfylder partiklerne diffusionsligningen (Feder, 1988)

*Diffusionsligningen* ↔

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u, \quad (3)$$

*DLA*

hvor  $D = k \cdot T / (6 \cdot \pi \cdot R \cdot \mu)$  diffusionskoefficienten;  $u$  = koncentrationen af partikler der udfører random walk;  $R$  = radius af kuglen omslutende aggregatet;  $k$  = Boltzman's konstant;  $T$  = absolut temperatur; og  $\mu$  = viskositet. Til (3) hører følgende randbetingelser: i)  $u(r) \rightarrow u_\infty$  = konstant, for  $t = 0$ , for  $r \rightarrow \infty$ , og ii) for  $u(R) = 0$ , hvor  $r$  = afstanden fra centrum af partikelkoncentrationen. Løsningen til (3) kan angives ved

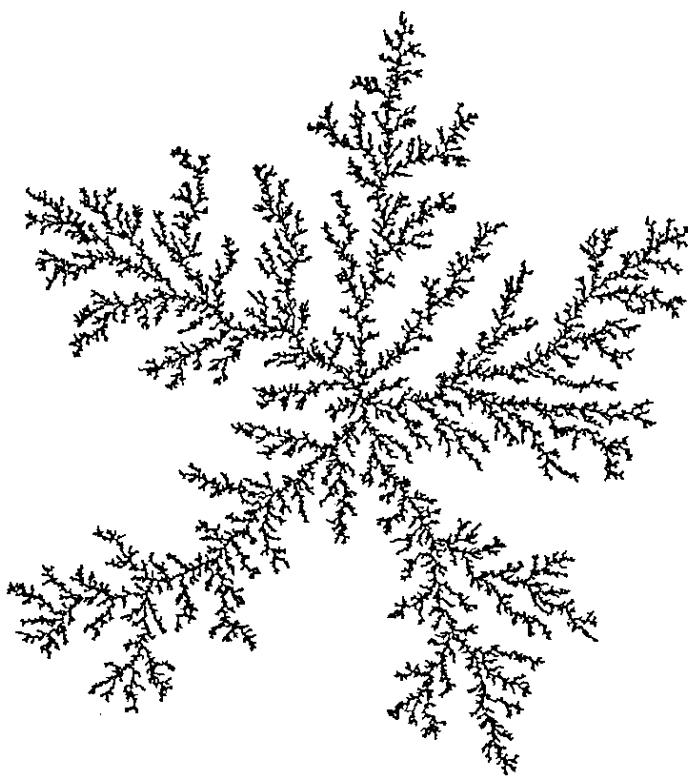
$$u = u_\infty \left( 1 - \frac{R}{r} + \frac{2R}{r\sqrt{\pi}} \int_0^{\frac{r-R}{2\sqrt{Dt}}} e^{-x^2} dx \right). \quad (4)$$

Ligning (4) siger at koncentrationen  $u$  forsvinder ved overfladen og vokser op til en konstant værdi  $u_\infty$  for stigende afstand  $r$ . Det sidste led i (4) er fejlfunktionen. Den rate hvormed partiklerne ankommer til overfladen  $r = R$  kan udtrykkes ved

$$4\pi DR^2 \left( \frac{\partial u}{\partial r} \right)_{r=R} = 4\pi DR u_\infty \left( 1 + \frac{R}{\sqrt{\pi Dt}} \right). \quad (5)$$

*Optagelsesrate*

Ved den diffusionsbegrænsede aggregeringsproces vil enkeltpartiklerne have størst chance for at ramme aggregatet på den del af aggregatet der har den største eksponering mod omgivelserne. Dette giver anledning til en "grenet" aggregeringsstruktur (Figur 2.3). Den fraktale dimension for diffusionsbegrænset aggregering er  $D = 1,7$  henholdsvis  $D = 2,5$  for to henholdsvis tre dimensioner (Meakin, 1983).

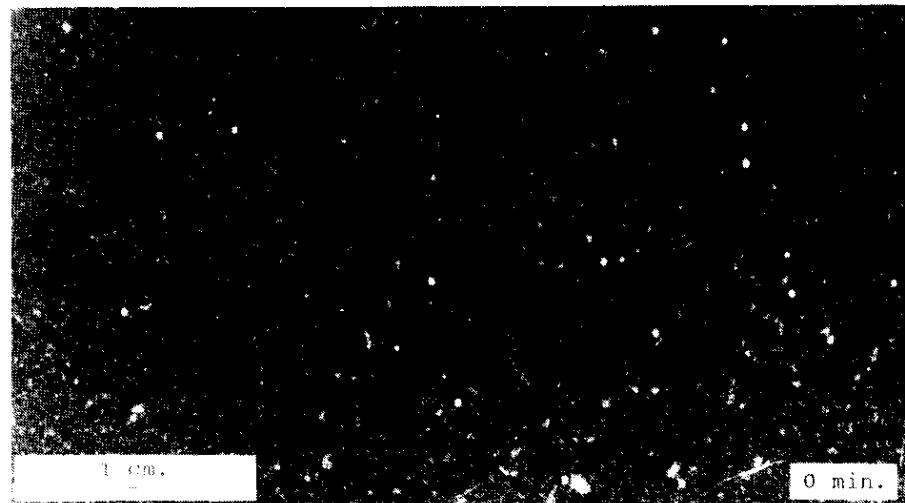


**Figur 2.3.** Diffusionsbegrænset aggregering, DLA (Meakin, 1983).

### 2.3.2 Cluster-cluster aggregering

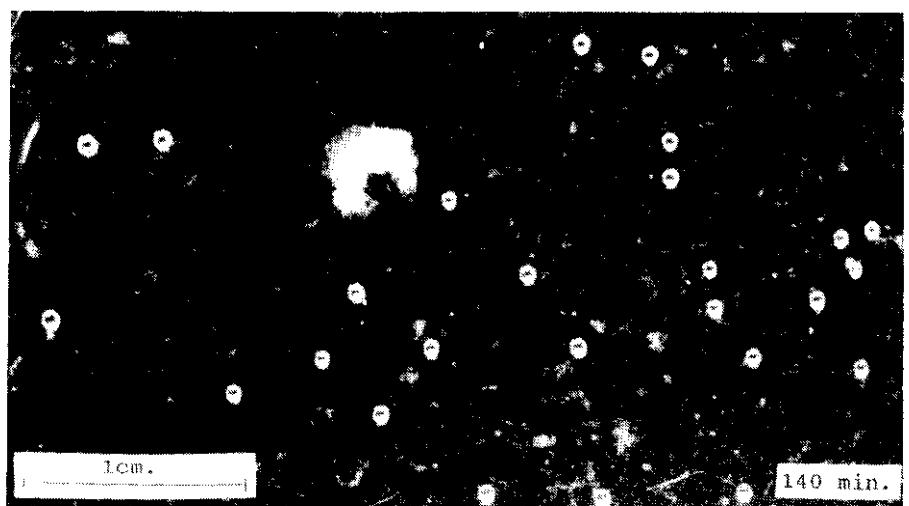
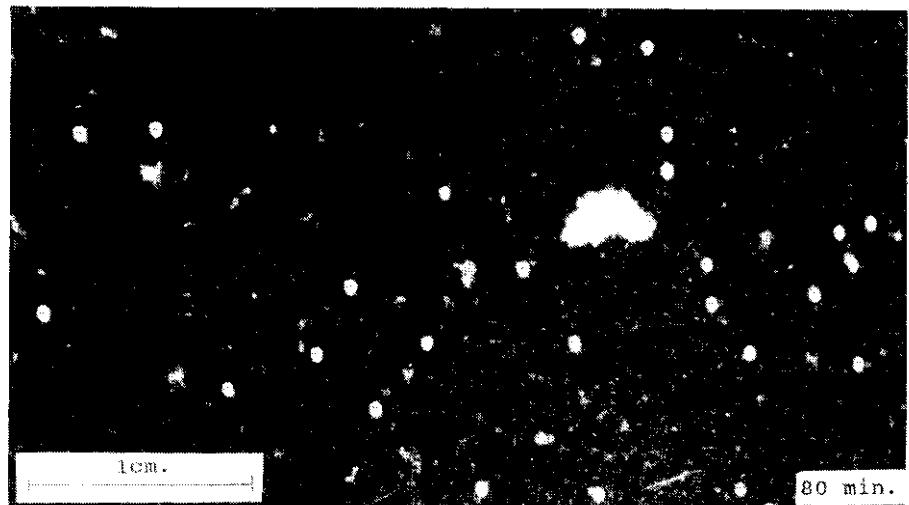
*Cluster-cluster  
aggregering*

Aggregater dannet ved sammenstød mellem aggregater kaldes cluster-cluster aggregering (Figur 2.4).

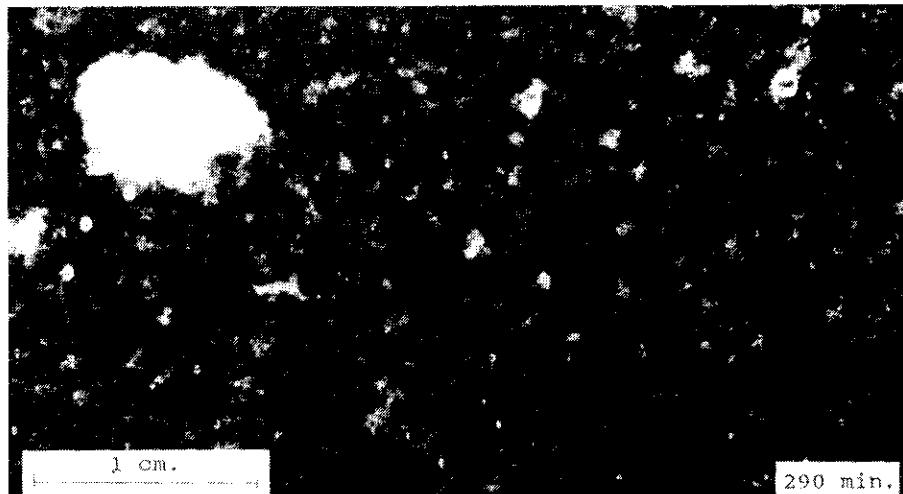


**Figur 2.4.** Cluster-cluster aggregering. Fotografier af aggregering med tiden taget hvert 10. minut. Billederne viser i rækkefølge aggregering af *Skeletonema costatum* efter 0, 140, 290 minutter. Med stigende aggregatstørrelse bliver vandfasen mere og mere klar (Hansen et al., submitted).

*Figur 2.4. fortsat*



*Figur 2.4. fortsat*



### *DLCA & RLCA*

Ved cluster-cluster aggregering vil der ved hvert sammenstød afsnøres partikelfri volumina i aggregatet der afhænger af aggregaternes størrelse. Disse aggregater har fraktal dimension i intervallet  $1,4 \leq D \leq 1,8$  henholdsvis  $1,6 \leq D \leq 2,2$  i to henholdsvis tre dimensioner (Witten & Cates, 1986). Cluster-cluster aggregering kan yderligere deles op i to aggregeringsprocesser 1) diffusionsbegrenset (DLCA, diffusion-limited colloidal aggregation) hvor koaguleringen er hurtig og sandsynligheden for at klæbe sammen nærmer sig 1 (den fraktale dimension  $D = 1,8$ ) og 2) reaktionsbegrenset (RLCA, reaction-limited colloidal aggregation), hvor sandsynligheden for kontakt nærmer sig 0, hvorfor partiklerne skal kolidere mange gange for at klæbe til hinanden ( $D = 2,1$ ).

### *Cluster-cluster aggregering $\leftrightarrow$ Smoluchowski's ligning*

### *Partikel-cluster aggregering*

Mange aspekter af cluster-cluster aggregeringen kan formuleres ved Smoluchowski's ligning (Smoluchowski, 1916), som behandles senere i dette kapitel.

#### **2.3.3 Partikel-cluster aggregering**

Den sidste aggregeringsform der omtales i forbindelse med partikel-aggregering er partikel-cluster aggregering, som dannes ved tilføring af partikler enkeltsvis på aggregatet. I modsætning til DLA-aggregering støder partiklerne i dette tilfælde mod aggregatet pga. hastighedsgradienter i væsken (shear). I tre dimensioner er den fraktale dimension i intervallet  $2,5 \leq D \leq 3,0$  (Schaefer, 1989). Hos Timm & Okubo (under forberedelse) er der udviklet en simpel model for dynamikken af partikel-cluster aggregering, som omtales senere i kapitlet.

## **2.4 Generel aggregeringsmodel - Smoluchowski's ligning**

### **2.4.1 Matematisk beskrivelse af von Smoluchowski's ligning**

I dette afsnit beskrives Smoluchowski's ligning (Smoluchowski, 1916), som anvendes på forskellige koaguleringsmodeller. Smoluchowski's teori er baseret på iagtagelsen, at enhver klæbrig partikle er

omgivet (ved tilslætning af en elektrolyt) af en skal med radius  $R$ . Den Brownske bevægelse af partiklen udføres upåvirket sålænge at ingen anden partikel kommer inden for skallen. Når en anden partikel kommer inden for skallen sker koaguleringen og der dannes herved en ny singulær enhed. Smoluchowski's ligning skrives som (Chandrasekhar, 1943):

$$\frac{dC_k}{dt} = 4\pi \left( \frac{1}{2} \sum_{i+j=k} D_{i,j} R_{i,j} C_i C_j - C_k \sum_{j=1}^{\infty} D_{k,j} R_{k,j} C_j \right), \quad (6)$$

hvor  $C_i(t)$  er koncentrationen bestående af  $i$  partikler. Første led på højre hånd er dannelse af aggregater bestående af  $k$  partikler ved tilføjelse af mindre aggregater og andet led er tab af aggregater bestående af  $j$  partikler, som skyldes reaktionen ved at danne nye aggregater. 'Kernen'  $\beta_{i,j}$  er givet ved

$$\beta_{i,j} = 4\pi D_{i,j} R_{i,j} = 2\pi DR \frac{(R_i + R_j)^2}{R_i R_j} = \frac{kT}{3\mu} \frac{(R_i + R_j)^2}{R_i R_j} \quad (7)$$

### Brownske bevægelser

eller

$$\beta_{i,j} = \frac{kT}{3\mu} \frac{(d_i + d_j)^2}{d_i d_j},$$

hvor  $D$  = diffusionskoefficient (total),  $R$  = radius af kuglen omsluttende aggregatet (se lign. (3)),  $R_i = d_i/2$  = monomer-radius bestående af  $i$  partikler,  $D_{i,j}$  = diffusionscoefficient og  $R_{i,j}$  = afstand mellem partiklerne  $i$  og  $j$ ,  $T$  = absolut temperatur,  $k$  = Boltzmann's konstant.

#### 2.4.2 Modifikation af Smoluchowski's ligning

##### Udvidelse af Smoluchowski's lign.

Smoluchowski's ligning kan modificeres så den kan beskrive aggerering under forskellige fysiske betingelser. En udvidelse af Smoluchowski's ligning kan ses hos Jackson (1990) og Kørboe *et al.* (1990), hvor ligningerne for fytoplankton aggregering er givet ved:

$$\frac{dC_1}{dt} = \mu C_1 - \alpha C_1 \sum_{k=1}^{\infty} \beta_{1k} (1 + \delta_{1k}) C_k - \frac{w_1}{z} C_1, \quad (8)$$

$$\frac{dC_j}{dt} = \frac{1}{2} \alpha \sum_{k=1}^{j-1} C_k \beta_{k,j-k} C_{j-k} - \alpha C_j \sum_{k=1}^{\infty} \beta_{kj} (1 + \delta_{kj}) C_k - \frac{w_j}{z} C_j, \quad j \neq 1 \quad (9)$$

hvor kernen  $\beta_{jk}$  = summen af Brownske bevægelser, differentiel udsynkning og shear,  $\alpha$  = partiklernes klæbrigthed (eller 'stickiness' = sandsynligheden for at sammenstødet mellem partikler fører til sammenklæbning),  $(w_j C_j)$  udsynkning af partiklerne,  $z$  = dybden af det opblandede lag og  $\delta_{jk}$  = Dirac's delta funktion. Fra Kiørboe *et al.* (1990) og Kiørboe & Hansen (1993) findes at partiklernes klæbrighed varierer fra nul til en værdi i intervallet  $0,01 \leq \alpha \leq 1,0$ .

#### Fysiske mekanismer

#### Turbulent shear

I havets øvre lag kan partiklerne forenes via tre fysiske mekanismer, dvs. Brownske bevægelser, shear, og differentiel udsynkning. Brownske bevægelser er effektiv for relativt små partikler ( $< 1\mu\text{m}$ ). For partikelstørrelser  $\geq 1\mu\text{m}$ , er både shear og differentiel udsynkning vigtige mekanismer (McCave, 1984). I tilfælde af turbulent shear findes to forskellige kerner, som afhænger af om partiklerne er større eller mindre end Kolmogorov skalaen  $\lambda$  defineret ved  $(v^3/\epsilon)^{1/4}$  (Tennekes & Lumley, 1972), hvor  $v$  = kinematisk viskositet og  $\epsilon$  = turbulent kinetisk energi. For partikler  $< \lambda$  defineres kernen ved (Saffman & Turner, 1956):

$$\beta_{i,j} = 0,16 (d_i + d_j)^3 \sqrt{\epsilon/v}.$$

#### Partikler < Kolmogorov skalaen

For partikler  $> \lambda$  defineres kernen ved (Delichatsios & Probstein, 1974):

$$\beta_{i,j} = 1,08 (d_i + d_j)^2 \sqrt[3]{\epsilon(d_i + d_j)}.$$

#### Partikler > Kolmogorov skalaen

Partikelstørrelsen for hvilke de to kerner stemmer overens er givet ved

$$d_i + d_j = 17,5 \sqrt[4]{v^3/\epsilon} = 17,5 \lambda,$$

#### Partiklerne stemmer overens

som er 17,5 gange Kolmogorov skalaen. Som eksempel på Kolmogorov mikroskala-hvirvler findes følgende resultat 1) det øvre opblandede lag  $\epsilon = 10^{-2} \sim 10^{-4} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3} \Rightarrow \lambda \sim 0,1 \text{ cm}$  og 2) termoklinen  $\epsilon = 10^{-6} \sim 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3} \Rightarrow \lambda \sim 1,0 \text{ cm}$  ( $v = 0,01 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ).

Kernen for differentiel udsynkning er givet ved (Friedlander, 1977):

#### Differentiel udsynkning

$$\beta_{i,j} = \pi/4 (d_i + d_j)^2 |w_i - w_j|,$$

hvor  $w_i$  henholdsvis  $w_j$  repræsenterer synkehastighederne for partiklerne  $i$  henholdsvis  $j$ .

Vi konkluderer at Smoluchowski's ligning kan benyttes til beskrivelse af de forskellige fysiske mekanismer der forener partiklerne i havet.

### Initiale aggregeringsfase

Hos Jackson (1990) benyttes ligningen til at vise hvordan diatomeer aggregerer ved shear og differentiel udsynkning og hos Kiørboe *et al.* (1990) bruges modellen til at beregne stickiness. Desuden har Feder *et al.* (1984) benyttet ligningen til at bestemme den fraktale dimension.

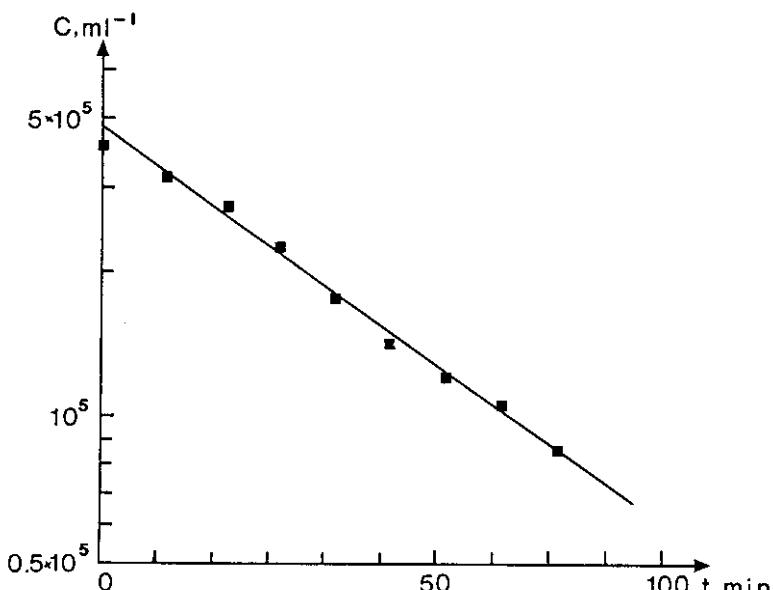
#### 2.4.3 Simpel løsning af Smoluchowski's ligning for koncentrationen af monomerer (for $t \rightarrow 0$ )

For at undersøge koncentrationen af monomerer for den initiale aggregeringsproces benyttes lign. (8). For  $t \rightarrow 0$  kan lign. (8) reduceres til (Kiørboe *et al.*, 1990):

$$C(t) = C_0 e^{\alpha(7,824\phi G/\pi)t}, \quad (10)$$

hvor  $\phi$  = volumenfraktionen af suspendede alger,  $G$  = shear-raten og  $C_0$  = begyndelses-koncentrationen. Af lign. (10) kan partiklernes stickiness  $\alpha$  beregnes af hældningen fra det eksponentielle henfald (Figur 2.5), dvs.:

$$\alpha = 'hældning' \pi(7,824 \phi G)^{-1}. \quad (11)$$



Figur 2.5. Beregning af stickiness  $\alpha$  ud fra et enkelt logaritmisk plot af koncentrationen vs. tiden fra det eksponentielle henfald i lign. (10) (efter Kiørboe *et al.*, 1990).

### Asymptotisk aggregationsfase

#### 2.4.4 Simpel løsning af Smoluchowski's ligning for koncentrationen af monomerer (for $t \rightarrow \infty$ )

For at finde en løsning til Smoluchowski's ligning (6) - (7) antager vi  $R_i = R_j$  og lader  $t' = 4\pi D \cdot R \cdot t$ , da skrives (6) som (uden mærker):

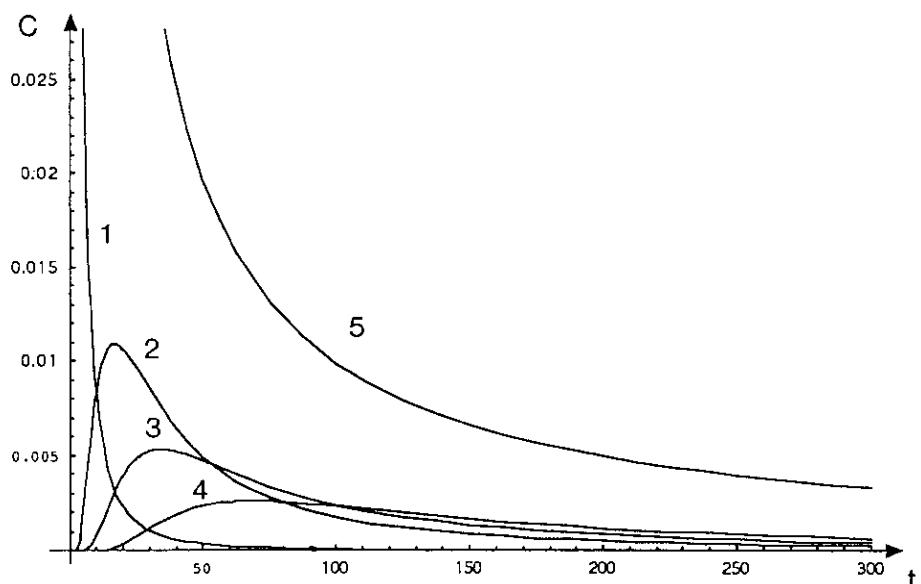
$$\frac{dC_k}{dt} = \sum_{i+j=k} C_i C_j - 2 C_k \sum_{j=1}^{\infty} C_j \quad (12)$$

Løsningen til denne ligning kan findes eksplisit (Figur 2.6), dvs.

$$C_k(t) = C_0 \frac{(C_0 t)^{k-1}}{(1+C_0 t)^{k+1}} \quad \text{for } k = 1, 2, \dots, \quad (13)$$

mht.  $\sum_{j=1}^{\infty} C_j = C_0$ , når  $t = 0$ . Desuden, er den totale koncentration givet ved

$$\sum_{k=1}^{\infty} C_k = \frac{C_0}{1+C_0 t} \quad (14)$$



**Figur 2.6.** Løsning af Smoluchowski's ligning (12) når  $R_i = R_j$ . Partikelkoncentrationerne vs. tid er angivet ved (1) koncentrationen af monomerer  $C_1$ , (2) koncentrationen af partikler i intervallet  $25 \leq i \leq 50$ , (3) intervallet  $50 \leq i \leq 100$ , (4) intervallet  $100 \leq i \leq 200$  og (5) den totale koncentration af partikler.

## 2.5 Simple modeller for 'aggregeringsbegrænsede' algeblooms

### 2.5.1 Simpel model for aggregering

Aggregat-enkelt celle model

Hos Timm & Okubo (under forberedelse) finder vi en simpel model for aggregering af algeceller. Modellen består kun af to komponenter, dvs. aggregat og enkelt partikler som klæber til aggregatet. Modellen antages at opfylde følgende betingelser, 1) det betragtede system

består kun af to tilstande: singulær alger og en type algeaggregat, 2) populationen vokser eksponetieligt, 3) aggregeringsraten er proportional med kvadratet på partikelkoncentrationen, 4) dekompompositions-raten af aggregater (til singulær alger) er proportional med aggregat-koncentrationen og 5) aggregaterne synker ud af systemet med en konstant rate; og udsynkning af singulær alger ignoreres. Det dynamiske system kan beskrives ved følgende ligningssystem

$$\frac{dC}{dt} = \mu C - bC^2 + \lambda S , \quad (15)$$

$$\frac{dS}{dt} = bC^2 - (\lambda + a) S , \quad (16)$$

hvor  $C$  = koncentrationen af singulær alger,  $S$  = koncentrationen af aggregater;  $\mu$  = algernes vækstrate;  $b$  = aggregeringsrate;  $\lambda$  = dekompompositionsrate;  $a$  = udsynkningsrate. Ligningerne (15) og (16) opfylder begyndelsesbetingelserne:

$$C(0) = C_0, S(0) = 0. \quad (17)$$

Af bekvemmelighedsårsager gøres ligningerne (15) - (17) dimensionsløse, dvs.

$$t = t'/bC_0, C = C_0C', S = C_0S'$$

Herefter skrives (15) - (16) som (uden mærker)

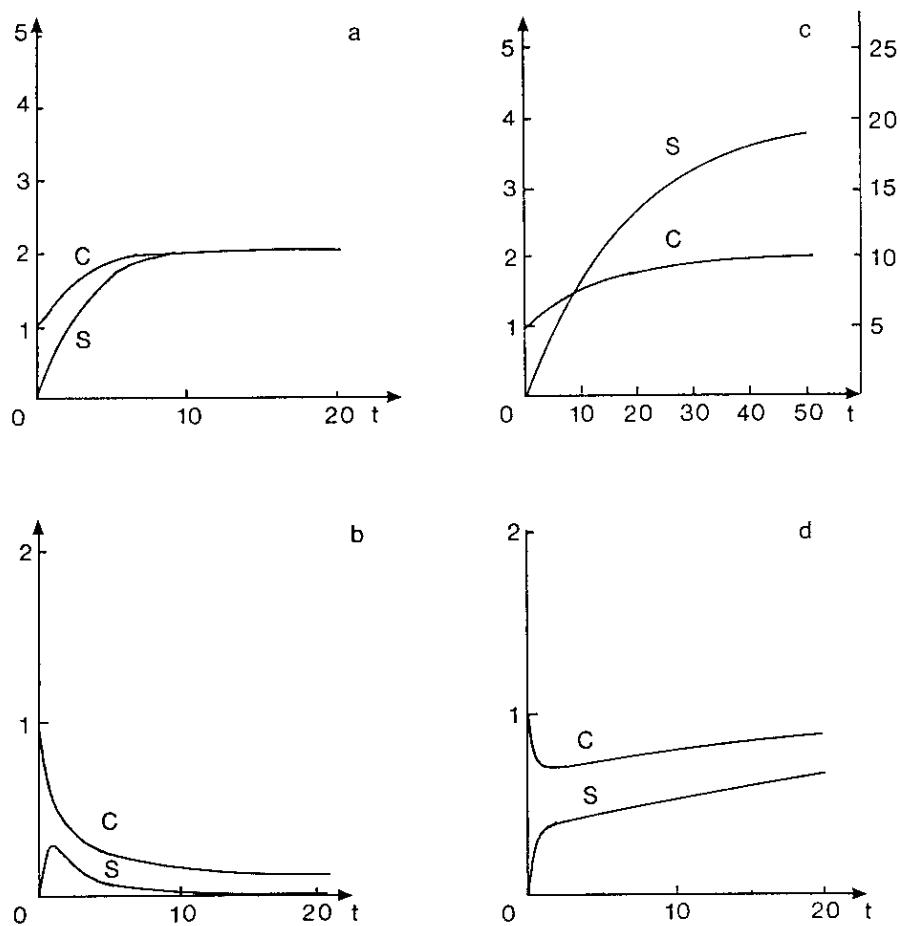
$$\frac{dC}{dt} = -C^2 + \alpha C + k_1 S, \quad \frac{dS}{dt} = C^2 - (k_1 + k_2) S$$

med begyndelsesbetingelserne

$$t = 0, C = 1, S = 0$$

$$\text{hvor } \alpha = \mu/bC_0, k_1 = \lambda/bC_0, k_2 = a/bC_0$$

Af modellen vises en række resultater: 1) når udsynkning ( $a$ ) er den dominerende parameter vil aggregatet synke for hurtigt og singulær partiklerne vil ikke klæbe til aggregatet, 2) når vækstraten ( $\mu$ ) er den dominerende parameter opnår de to koncentrationer steady state, 3) når dekompositionen ( $\lambda$ ) er den dominerende parameter aftager enkelt celle-koncentrationen og samtidigt vokser aggregat-koncentrationen og opnår steady state.



**Figur 2.7.** Numerisk løsning af (15) - (17) for forskellige parameterværdier:  $\alpha$  (proportional med vækst),  $k_1$  (proportional med dekomposition), og  $k_2$  (proportional med udsynkning). Lad  $p = (\alpha, k_1, k_2)$  da betragter vi følgende tilfælde: (a)  $p = (0, 1, 1, 1)$ ; (b)  $p = (0, 1, 0, 1, 1)$ ; (c)  $p = (1, 0, 1, 0, 1)$ ; skalaen på højre side gælder  $S$  og (d)  $p = (0, 1, 1, -0, 1)$  (ligningerne er gjort dimensionsløse).

### 2.5.2 Varighed af blooms med og uden aggregeringsbegrænset vækst

I det foregående afsnit er der beskrevet en ligevægtstilstand hvor algernes vækst balancerer med indbygningen af frie celler i aggregater og dermed sedimentationstab. Betingelserne for denne situation er en konstant shear-rate, vækstrate, algegeometri samt en konstant klæbrigthed. Som det vil fremgå af de følgende kapitler varierer algernes klæbrigthed ofte afhængigt af algernes vækststatus. Det er således en forudsætning at algerne har en konstant klæbrighed i den eksponentielle vækstfase for at den kritiske koncentration kan beregnes.

#### Bloomdynamik for varierende klæbrighed

Herefter vil vi undersøge bloomdynamikken i to situationer, hvor algernes klæbrighed ændres i løbet af et bloom. I det første tilfælde antager vi at algerne har en konstant klæbrighed i den eksponentielle vækstfase, men at klæbrigden falder til nul når algerne bliver vækstbegrænset. I det andet tilfælde antager vi den modsatte situation,

hvor klæbriguden initieret er nul og antager en konstant værdi når vækstbegrensningen indtræder.

Vi betragter et monospecifikt bloom der starter med en begyndelseskonzentration  $C_0$  og en vækstrate  $\mu$ . Ligningerne (15) - (17) fra det foregående afsnit anvendes til at beskrive bloomdynamikken, dvs.

$$\begin{aligned}\frac{dC}{dt} &= \mu C - bC^2, \\ \frac{dS}{dt} &= bC^2 - aS, \\ C(0) &= C_0, \quad S(0) = 0\end{aligned}\tag{18}$$

Hvor vi har ignoreret dekompositionsrate  $\lambda$ ; og  $b = 1,304 d^3 G \alpha$ , hvor  $d$  = celle-diameter,  $G$  = shear-rate og  $\alpha$  = klæbrigde. Løsningen til (18) angives ved

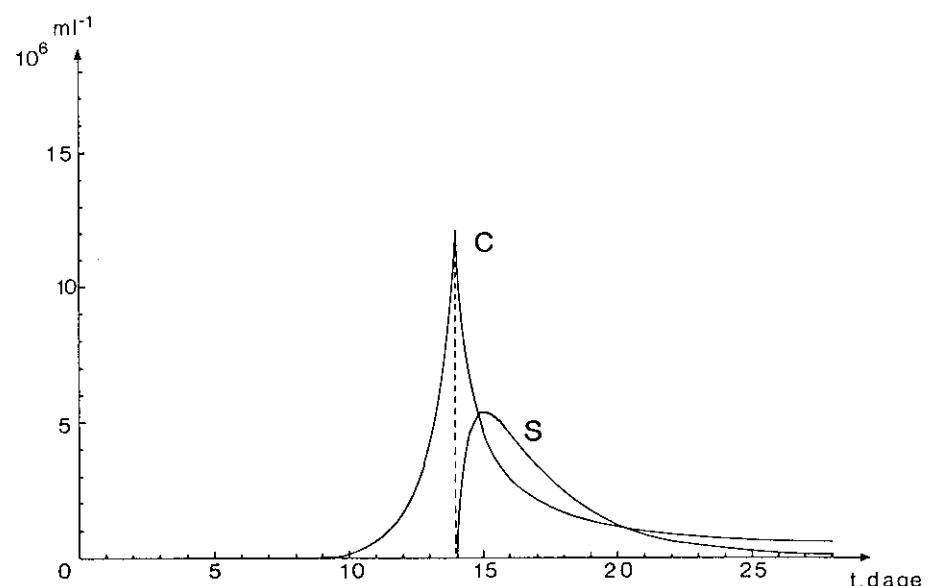
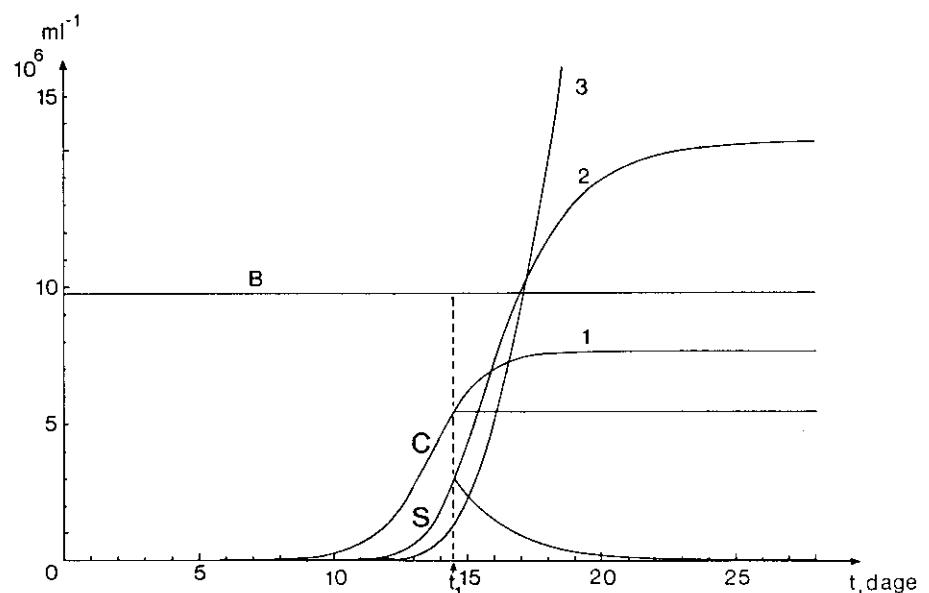
$$\begin{aligned}C &= \frac{C_0 e^{\mu t}}{1 + \frac{bC_0}{\mu} (e^{\mu t} - 1)}, \\ S &= e^{-at} \int_0^t e^{at} b \left( \frac{C_0 e^{\mu t}}{1 + \frac{bC_0}{\mu} (e^{\mu t} - 1)} \right)^2 dt.\end{aligned}\tag{19}$$

### Bærekapacitet

Tidspunktet hvor algerne overgår fra eksponentiel vækst til stationær-fasen er det tidspunkt hvor miljøets bærekapacitet er opbrugt. Bærekapaciteten  $B$  angiver det maksimale antal celler der kan produceres per volumen. Til tiden  $t$  vil den del af bærekapaciteten som er forbrugt være koncentrationen af frie celler  $C$  plus koncentrationen af celler der er indbygget i aggregater  $S$  plus den mængde celler som er sedimenteret i form af aggregater, dvs.

$$B = C + S + a \int_0^t S dt.\tag{20}$$

Det antages altså at aggregaterne ikke remineraliseres og dermed ændre bærekapaciteten. Cellernes vækst stopper (overgår til stationær-fasen), når der er produceret en biomasse svarende til bærekapaciteten. I Figur 2.8a er indtegnet de teoretiske kurver for  $C, B, S$  angivet ved henholdsvis 1, 2, 3 og det ses at steady-state angives ved  $C = \mu/b$ ,  $S = \mu^2/(aB)$ .



**Figur 2.8.** Løsningerne til ligningssystemet (18) for to situationer: (a) vækstraten er konstant i den eksponentielle fase, mens klæbrigden falder til nul når algerne bliver vækstbegrænsede. Der er indtegnet de teoretiske kurver for  $C$ ,  $B$ ,  $S$  angivet ved henholdsvis 1, 2, 3 med steady-state værdierne  $C = \mu/b$ ,  $S = \mu^2/(aB)$ . Dernæst findes fra (20) tidspunktet  $t_1$ , hvor bærekapaciteten  $B$  er opbrugt og hvor parametrene  $a$  og  $b$  ændres. Sidst benyttes ligningerne (18) indtil (20) er opfyldt, herefter antages  $\mu = b = 0$ . (b) Klæbrigden er initialet nul og antager en konstant værdi når vækstbegrænsningen indtræder. Først sættes  $b = 0$  i (18), hvor bærekapaciteten findes af  $C = C_0 e^\mu$ , herefter sættes  $\mu = 0$  ( $b > 0$ ).

Fra (20) finder vi tidspunktet  $t_1$  hvor bærekapaciteten er opbrugt og hvor parametrene  $a$  og  $b$  ændres (Figur 2.8). I det første tilfælde benyttes ligningerne (18) indtil (20) er opfyldt, herefter antages  $\mu = b = 0$  hvoraf løsningerne kan udregnes til (Figur 2.8a)

$$\begin{cases} C = \text{konst.}, \\ S = S_0 e^{-a(t-t_0)} \end{cases}$$

I det andet tilfælde sættes  $b = 0$  i (18) og løsningen bliver

$$\begin{cases} C_0 e^{\mu t}, \\ S = 0 \end{cases}$$

Bærekapaciteten i dette tilfælde findes af  $C = C_0 e^{\mu t}$ , herefter sættes  $\mu = 0$  ( $b > 0$ ) med løsningen (Figur 2.8b).

Det mønster hvormed algernes klæbrigthed ændres som følge af algernes vækst ses at have stor betydning for forløbet af det simulerede bloom. Kun i det tilfælde hvor algerne er klæbrige i den eksponentielle vækstfase vil der opstå en steady-state som beskrevet af Jackson (1990). I modsætning hertil vil der ske et meget hurtigt henfald af algepopulationen, hvis klæbrigden initialet er lav og derefter stiger når bærekapaciteten er opbrugt. Baggrunden for dette forløb er, at den lave klæbrigden i begyndelsen af bloom'et tillader at der opbygges en høj koncentration sålænge klæbrigden er lav, hvorefter en stigning i klæbrigden resulterer i en meget hurtig aggregeringsproces (som skaleres med algekoncentrationen opløftet til anden potens). Jo højere bærekapaciteten tillader koncentrationen af alger at blive før algerne bliver klæbrige, desto hurtigere vil henfaldet foregå når algerne overgår til stationærphasen.

## 2.6 Simpel model for konkurrence mellem to arter ved interspecifik aggregatdannelse og sedimentation

### 2.6.1 Model der kombinerer ligningen for den kritiske koncentration med Lotka-Volterra's ligning

Som en anvendelse af lign. (9) til beregning af den kritiske koncentration (Jackson, 1990) opstilles en model for konkurrence mellem to algearter som lever i et miljø, hvor populationerne er begrænset af aggregering resulterende i sedimentationstab fra begge populationer. Størrelsen af dette sedimentationstab er bestemt ved shear-raten og den artsspecifikke klæbrighed, samt koncentrationerne og algearternes størrelse. Det antages endvidere at der dannes aggregater bestående af begge arter med en rate der kan beskrives ved kollisionsraten mellem de to arter multipliceret med arternes gennemsnitlige klæbrighed. Vi benytter følgende model formulering (Hansen *et al.*, in preparation):

$$\frac{dC_1}{dt} = \mu_1 C_1 - 2,608 \alpha_{11} G d_1^3 C_1^2 - 0,325 \alpha_{12} G (d_1 + d_2)^3 C_1 C_2, \quad (21)$$

$$\frac{dC_2}{dt} = \mu_2 C_2 - 2,608 \alpha_{22} G d_2^3 C_2^2 - 0,325 \alpha_{21} G (d_1 + d_2)^3 C_1 C_2, \quad (22)$$

hvor  $C_1$  og  $C_2$  er singulær koncentrationerne for to konkurrerende algearter og  $\alpha_{ij}$  ( $i,j = 1, 2$ ) er tilhørende stickiness-coefficenter, som opfylder relationen  $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 1/2(\alpha_{11} + \alpha_{22})$ . Ligningerne (21) - (22) er de velkendte Lotka-Voterra ligninger og det ses at de kritiske koncentrationer opfylder:

$$(a) \quad C_{1,cr} = \frac{\mu_1}{2,608 \alpha_{11} G d_1^3}, \quad C_{2,cr} = 0;$$

*Kritiske koncentrationer*

$$(b) \quad C_{1,cr} = 0, \quad C_{2,cr} = \frac{\mu_2}{2,608 \alpha_{22} G d_2^3};$$

$$(c) \quad C'_{1,cr} = C_{1,cr} \frac{1-b_{12}}{1-b_{12}b_{21}}, \quad C'_{2,cr} = C_{2,cr} \frac{1-b_{21}}{1-b_{12}b},$$

hvor

$$b_{12} = \frac{a_{12}}{a_{22}} = \frac{1}{16} \frac{\alpha_{11} + \alpha_{22}}{\alpha_{22}} \frac{(d_1 + d_2)^3}{d_2^3} \frac{\mu_2}{\mu_1},$$

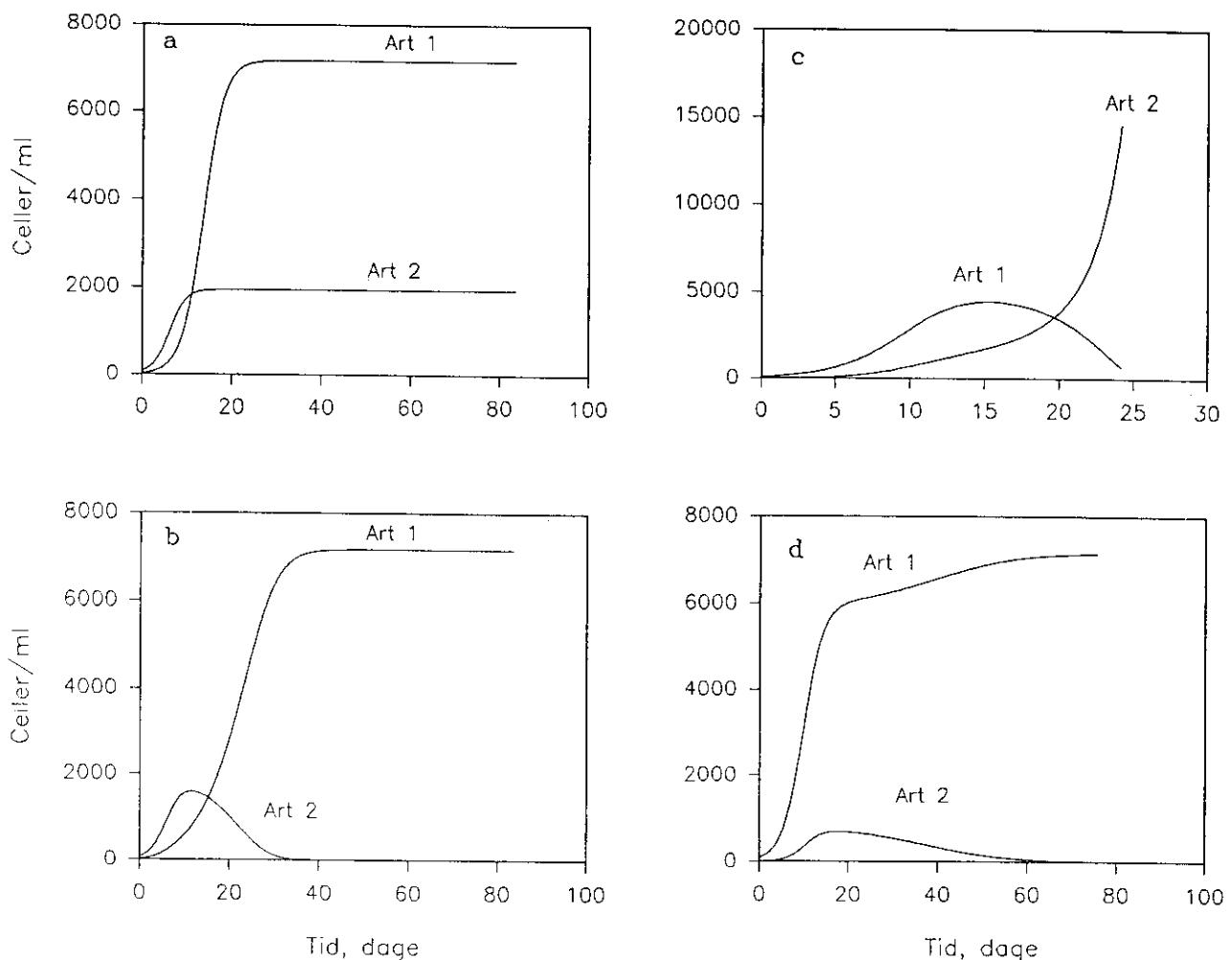
$$b_{21} = \frac{a_{21}}{a_{11}} = \frac{1}{16} \frac{\alpha_{11} + \alpha_{22}}{\alpha_{11}} \frac{(d_1 + d_2)^3}{d_1^3} \frac{\mu_1}{\mu_2},$$

hvor der er indført parameterværdierne  $a_{11} = 2,608 \alpha_{11} G d_1^3 / \mu_1$ ,  $a_{22} = 2,608 \alpha_{22} G d_2^3 / \mu_2$ ,  $a_{12} = 0,163 (\alpha_{11} + \alpha_{22}) G (d_1 + d_2)^3 / \mu_1$ ,  $a_{21} = 0,163 (\alpha_{11} + \alpha_{22}) G (d_1 + d_2)^3 / \mu_2$ .

Ligningerne (21) - (22) skrives herefter som

$$\frac{dC_1}{dt} = \mu_1 C_1 (1 - a_{11} C_1 - a_{12} C_2). \quad (23)$$

$$\frac{dC_2}{dt} = \mu_2 C_2 (1 - a_{21} C_1 - a_{22} C_2). \quad (24)$$



**Figur 2.9.** Numerisk fremstilling af et to-arts algebloom, hvor algearterne 1 og 2 interfejrer ved aggregatdannelse. Som eksempel er taget kiselalgerne *S. costatum* og *L. danicus* med vækstrater og størrelse som målt i Isefjorden 1992, samt en shear rate svarende til den gennemsnitlige under forårsbloomet 1992 (Se Kapitel 3). (a) Art 1 og 2 aggregerer ikke med hinanden og indstiller sig hver især på en ligevægtskoncentration som givet i (22). (b) Samme tilfælde men art 1 og 2 aggregerer med hinanden. Art 1 vinder da  $b_{12} < 1$ ,  $b_{21} > 1$ . (c,d) art 1 er klæbrig, medens art 2 ikke er klæbrig. Resultater af konkurrencen afhænger af forholdet mellem start koncentrationerne af art1/art2. I (c) er forholdet 10, i (d) er forholdet 20. Bemærk forskellige tidsakser. Art 2 vokser eksponentielt efter art 1 er udelukket og miljøets bærekapacitet bliver derved hurtigere opbrugt.

Ligningerne (23) - (24) gøres dimensionsløse ved at indføre

$$\{u_1 = \alpha_{11}C_1, \quad u_2 = \alpha_{22}C_2, \quad \tau = \mu_1 t, \quad \rho = \mu_2/\mu_1,$$

heraf findes

$$\frac{du_1}{d\tau} = u_1(1-u_1-b_{12}u_2), \quad (25)$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2(1-b_{21}u_1-u_2). \quad (26)$$

Af ligningerne (25)-(26) kan vi opstille kriterierne for sameksistens:  
 1) sameksistens når  $b_{12} < 1$ ,  $b_{21} < 1$ , 2)  $u_1$  vinder når  $b_{12} < 1$ ,  $b_{21} > 1$ ,  
 3)  $u_2$  vinder når  $b_{12} > 1$ ,  $b_{21} < 1$ , og 4)  $u_1$  eller  $u_2$  vinder når  $b_{12} > 1$ ,  
 $b_{21} > 1$  (afhængigt af begyndelsesbetingelserne) (Figur 2.9).

Herefter indføres de relative størrelser  $a = \alpha_{11}/\alpha_{22}$ ,  $\delta = d_1/d_2$ ,  $m = \mu_1/\mu_2$  og ved brug af ovenstående relationer kan vi finde følgende udtryk

$$b_{12} = \frac{(1+a)(1+\delta)^3}{16m},$$

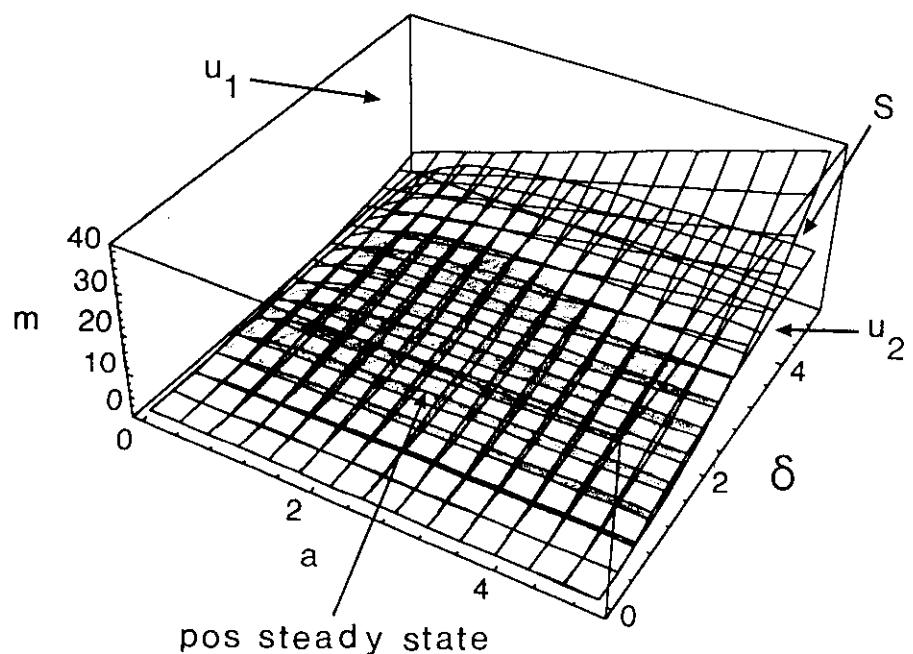
$$b_{21} = \frac{m(1+a)(1+\delta)^3}{16a\delta^3}.$$

Heraf kan de fire kriterier for sameksistens afbildes i et  $a$ ,  $\delta$ ,  $m$ -diagram (Figur 2.10). Disse kriterier kan beskrives som løsningen mellem to flader

$$m_1(a, \delta) = \frac{(1+a)(1+\delta)^3}{16},$$

$$m_2(a, \delta) = \frac{16a\delta^3}{(1+a)(1+\delta)^3}.$$

Vi finder da 1) sameksistens når  $m_1 < m < m_2$ , 2)  $u_1$  vinder når  $m > \max\{m_1, m_2\}$ , 3)  $u_2$  vinder når  $m < \min\{m_1, m_2\}$ , og 4)  $u_1$  eller  $u_2$  vinder når  $m_2 < m < m_1$ .



**Figur 2.10.** Parameter diagram for de relative størrelser  $a = \alpha_{11}/\alpha_{22}$ ,  $\delta = d_1/d_2$ ,  $m = \mu_1/\mu_2$  og  $S = \text{separator}$ . Kriterierne fra Figur 2.9 udtrykkes her som 1) sameksistens når  $m_1 < m < m_2$ , 2)  $u_1$  vinder når  $m > \max\{m_1, m_2\}$ , 3)  $u_2$  vinder når  $m < \min\{m_1, m_2\}$ , og 4)  $u_1$  eller  $u_2$  vinder når  $m_2 < m < m_1$ .

## 2.7 Konklusion

Partikelaggregering kan deles op på to former, nemlig uorganisk aggregering (betegnet ved: cluster-cluster, partikel-partikel og partikel-cluster) og organisk aggregering (betegnet ved: differentiel udsynkning, shear og Brownske bevægelser). Cluster-cluster aggregering (Smoluchowski's ligning (6)) kan sammenlignes med differentiel udsynkning og partikel-partikel (DLA) kan sammenlignes med diffusionsligningen (lign. (3)).

De forskellige aggregeringsprocesser giver anledning til karakteriske aggregatstrukturer, som kan beskrives ved den fraktale dimension. Bestemmelse af den fraktale dimensioon på feltindsamlede aggregater kan give information om dannelsen af disse aggregater. De fleste D-værdier beregnet for marin sne er mindre end værdier fundet for uorganiske aggregater. Det er rapporteret at uorganisk og organisk aggregering har forskellig koaguleringsopførsel (Feder *et al.* 1984). På nuværende tidspunkt foreligger der ikke nogen konklusion omkring anvendelsen af fractaler i tolkningen af aggregeringsprocesser.

De fleste deterministiske aggregeringsmodeller er hidtil betragtet som diskrete. En forbedring af denne beskrivelse fås ved at indføre kontinuerte ligninger pga det store antal partikler som indgår i

processen (dvs. summationstegn i (8) - (9) erstattes med integrations-tegn) (Jackson & Lochmann, 1992).

Det er dog muligt at simplificere de generelle aggregeringsmodeller til simple ligninger, der tilnærmelsesvis beskriver dynamikken i aggregeringsprocesser. Disse simple ligninger gør det muligt at bestemme partiklers klæbrigthed i laboratoriet (Kiørboe *et al.* 1990). Ved at kombinere algevækst og koagulering i een ligning fås en beskrivelse af dynamikken i algeblooms, når der forekommer aggregering, og som et nyt aspekt er konkurrence i forbindelse med aggregering og sedimentation analyseret ved at udvide en simpel aggregeringsmodel til at omfatte flere arter.



### 3. Aggregatdannelse hos marine planktonalger

#### 3.1 Indledning

*Algeopblomstringer  
ender på havbunden*

*Hvor hurtigt synker  
partikler?*

*Pakning af alger*

*Aggregatdannelse  
ved fysisk koagulering*

Algeopblomstringer i havet afsluttes ofte med massiv udsynkning. Dette gælder især kiselalgeopblomstringer. Klassiske eksempler inkluderer masseudsynkningen af forårsopblomstringen i temperede, kystnære farvande, hvor op mod 75 % af den producerede algebiomasse ender på havbunden (f.eks. Smetacek, 1980; Olesen, 1993), men der findes også veldokumenterede eksempler på sådanne masseudsynkningsbegivenheder i de åbne oceaner (f.eks. Takahashi, 1986; Billet *et al.*, 1983). Udsynkningshastigheden af planktonalger under sådanne begivenheder kan være flere 100 m om dagen i åbne oceaner, noget mindre i lavvandede farvande (Passow, 1991; Olesen, 1992).

Udsynkningen af partikler i havet følger Stokes' lov: udsynkningshastigheden er bestemt af balancen mellem tyngdekraftens påvirkning af partiklen på den ene side og gnidningsmodstanden i vandet på den anden; dvs. at udsynkningshastigheden ( $v$ ) er en funktion af massefyldeforskellen mellem partiklen og vandet ( $\rho - \rho'$ ) og af partiklens størrelse (radius =  $r$ ) samt af tyngdeaccelerationen ( $g$ ) og vandets viskositet( $\eta$ ):

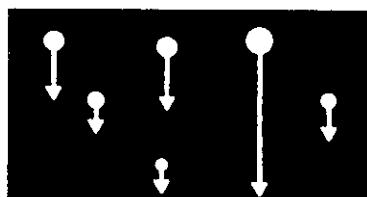
$$v = 0,22g\eta^{-1}r^2(\rho - \rho')$$

Indsættes realistiske værdier for massefyldeforskellen mellem planktonalger og havvand i Stokes' lov finder man, at kun celler  $> 100-1000 \mu\text{m}$  i diameter vil synke med hastigheder over  $10-100 \text{ m d}^{-1}$  (Kiørboe, 1993), som observeret i forbindelse med algeopblomstringer. Hovedparten af algebiomassen i en kiselalgeopblomstring er typisk koncentreret i celler mindre end  $10-100 \mu\text{m}$ . Sådanne høje udsynkningshastigheder kan derfor kun forklares, hvis algerne er pakket sammen i større partikler. Dette kan ske ved pakning af algeceller i zooplankton-fækalier, eller ved aggregering af alger. Idet opblomstringer netop forekommer i situationer hvor zooplanktongræsning - og dermed pakning af alger i fækaliepiller - er ubetydelig, må aggregering formodes at være en kvantitativt betydelige mekanisme. Dette understøttes af, at man indenfor de sidste ca. 10 år har fundet betydelige koncentrationer af algeaggregater i forbindelse med specielt kiselalgeopblomstringer (se også kapitel 3). I dette kapitel undersøger vi eksperimentelt aggregering af planktonalger ved fysisk koagulering.

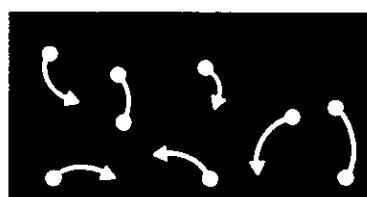
For at planktonalger skal kunne danne aggregater forudsætter det (i) at de bringes i kontakt med hinanden (kolliderer), og (ii) at de er 'klæbrige', dvs. klæber sammen ved kollision. Kollision mellem suspenderede partikler beror på hastighedsforskelle mellem partikler

## Kollision mellem partikler

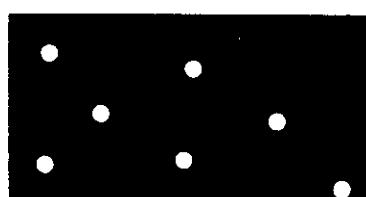
og kan ske ved forskellige mekanismer (Figur 3.1): Brownske bevægelser, egenbevægelighed (f.eks. svømmende flagellater), forskelle i udsynkningshastighed eller p.gr.a. turbulent eller laminart shear (= hastighedsgradienter) i vandet.



Differentiel udsynkning



Turbulens



Statisk system

**Figur 3.1.** Kollisioner mellem suspenderede partikler kan ske på flere måder: 'Differentiel udsynkning': Partikler af forskellig størrelse eller massefyldte synker med forskellig hastighed, og støder derved sammen. (ii) 'Turbulens': Omrøring i vandet bringer partikler til at kolidere. I et 'statisk system' uden vandbevægelse og med partikler af neutral massefyldte sker der (næsten) ingen kollisioner. Kun Brownsk diffusion kan bringe partikler til at kolidere, men Brownsk diffusion er kun kvantitativt betydende for meget små partikler, < 1  $\mu\text{m}$ .

## Er alger klæbrige

I den klassisk koaguleringsteori er der udviklet modeller, som kvantificerer kollisionsfrekevensen mellem suspendere partikler p.gr.a. disse mekanismer (se kapitel 1 og nedenfor). Klæbriguden af planktonalger skyldes egenskaber ved celleoverfladen, f.eks. forekomsten af et tyndt lag mucopolysaccharider, der kan tænkes at fungere som 'biologisk lim'. Medens mekanismer for kollision mellem suspenderede partikler er relativt godt forstået, er planktonalgers klæbrigud utilstrækkeligt forstået og kun anekdotisk dokumenteret.

## Betydning af mucus

Formålet med dette arbejde har været: (i) at udvikle eksperimentelle teknikker til kvantificering af planktonalgers klæbrigud; (ii) at undersøge variationen i planktonalgers klæbrigud, både indenfor og mellem arter; og (iii) at studere årsager til variation i planktonalgers klæbrigud, herunder specielt betydningen af partikulært mucus. Kiseralger vides at udskille betragtelige mængder mucus (slimstof), og det er for nyligt vist, at sådant mucus kan forekomme på partikulær form (TEP = transparent exopolymeric particles), både i kulturer og i naturen (Alldredge *et al.* i trykken). Vi har undersøgt produktionen af partikulært mucus hos flere algarter, og studeret betydningen af dette mucus for aggregering af planktonalger. Vi har tillige undersøgt effekten af opløste exudater på aggregatdannelse. Resultaterne af vores studier er, udover i denne rapport, foreløbig beskrevet i Hansen (1992), Hansen *et al.* (submitted), Kiørboe *et al.* (1990), Kiørboe *et al.* (1992), Kiørboe *et al.* (submitted) og Kiørboe & Hansen (i trykken).

## 3.2 Metoder til kvantificering af aggregering og klæbrigud

Princippet i den eksperimentelle bestemmelse af planktonalgers klæb-

## *Definition af klæbrighed*

righed er som følger: i en suspension af alger utsat for turbulent eller laminart shear sammenlignes frekvensen, hvormed alger klæber sammen, med den beregnede kollisionsfrekvens. Forholdet mellem observeret sammenklæbning og beregnet kollision er et mål for algernes klæbrighed,  $\alpha$ :

$$\alpha = \text{observeret sammenklæbning/beregnet kollisionsfrekvens},$$

og  $\alpha$  er altså den fraktion af partikelkollisioner, der resulterer i sammenklæbning. Kollisionsfrekvensen beregnes v.hj.a. modeller formuleret i den klassiske koaguleringsteori (se f.eks. McCave, 1984; Jackson, 1990; Hill, 1992). Den observerede sammenklæbningsfrekvens afledes fra observationer af ændringer i koncentration og/eller partikelstørrelsесfordeling. I det følgende giver vi en mere eksakt beskrivelse af de anvendte modeller, af teknikker til generering og kvantificering af turbulent eller laminart shear i laboratoriet, samt af teknikker til koncentrations- og størrelsес-bestemmelse af suspenderede partikler.

### **3.2.1 Koaguleringsmodeller**

#### *Tilpasning af koaguleringsmodeller*

Den matematiske beskrivelse af partikelkoagulering er behandlet mere indgående i kapitel 1. Her skal vi tilpasse og forenkle de teoretiske modeller, således at de bliver praktisk anvendelige til beskrivelse af eksperimentelle resultater og til beregning af planktonalgers klæbrighed. Ifølge klassisk koaguleringsteori afhænger kollisionsfrekvensen mellem suspenderede partikler i et turbulent shear-felt (karakteriseret ved shearaten  $\gamma$ ) af partikelkoncentrationen i anden potens, samt af partiklernes radius ( $r$ ) i tredje potens:

$$\text{kollisionsfrekvens} = 10,8C^2r^3\gamma.$$

Hvis partiklerne er karakteriseret ved klæbrigeden  $\alpha$  (= sandsynligheden for at partiklerne klæber sammen efter kollision) kan ændringen i partikelstørrelsесfordeling i en monodispers suspension p.gr.a. koagulering beskrives som (Kiørboe *et al.*, 1990):

$$dC_1/dt = -\alpha C_1 \sum C_i \beta_{1,i} (1 + \delta_{1,i}) \quad (1)$$

(= hastigheden hvormed enkeltpartikler indbygges i aggregater)

og for  $i > 1$ :

$$dC_i/dt = 0,5\alpha \sum C_j C_{i,j} \beta_{i,j} (1 + \delta_{i,j}) - \alpha C_i \sum \beta_{i,j} (1 + \delta_{i,j}) \quad (2)$$

(= hastigheden hvormed aggregater bestående af  $i$  partikler opbygges - hastigheden hvormed aggregater med  $i$  partikler indbygges i større aggregater)

hvor:

$C_i$  = koncentrationen af aggregater bestående af  $i$  enkeltpartikler

$$\delta_{i,j} = 1 \text{ for } i=j \text{ og } = 0 \text{ for } i \neq j$$

$$\beta_{i,j} = \text{koaguleringskerne} = 1,3\gamma(r_i+r_j)^3 \text{ (for shear)}$$

Dette ligningssystem, som består af uendeligt mange koblede differentialligninger, er i principippet et simpelt bogholderi over enkelt-partikler og aggregater bestående af et varierende antal enkelt-partikler. Her er taget hensyn til kollisioner mellem såvel enkelt-partikler som mellem aggregater af alle tænkelige størrelser. Ved at erstatte eller supplere koaguleringskernen,  $\beta$ , for shear (turbulens) med kernerne for Brownsk diffusion og differentiel settling, kan ligningssystemet udbygges til at tage hensyn også til disse processer. Dette har vi imidlertid ikke brug for her, idet vi i eksperimentelle situationer alene vil betragte monodisperse suspensioner (dvs. suspensioner bestående af en enkelt art), hvor differentiel udsynningshastighed er ubetydende. (I kapitel 4, hvor vi undersøger koagulering i felten, vil differentiel settling potentielt være af betydning, og vil derfor blive indbygget i ligningssystemet). Ligeledes er Brownsk diffusion uden betydning for partikler  $> 1 \mu\text{m}$  i diameter.

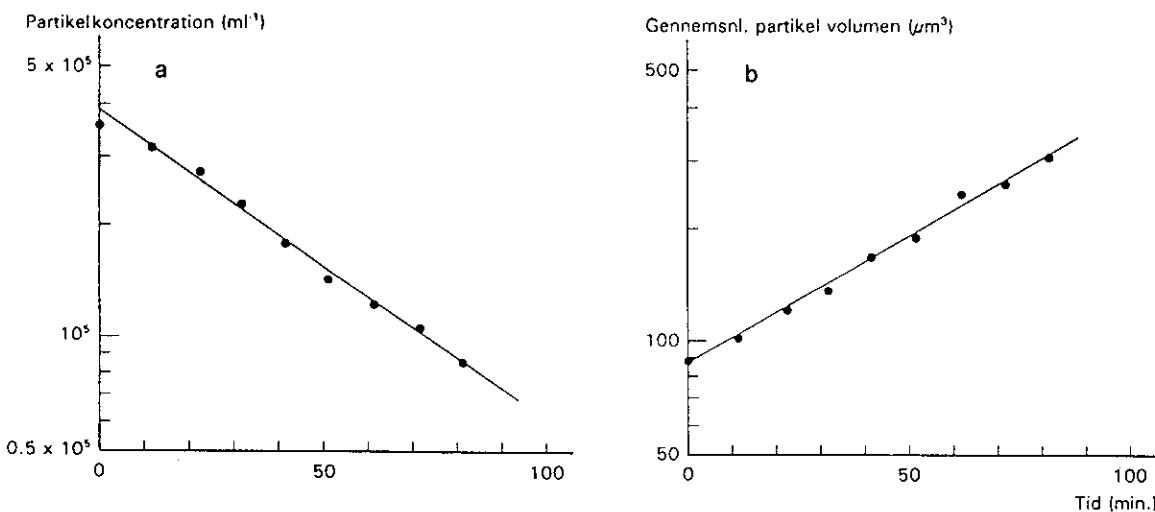
### *Forenkling af ligningssystemet*

### *Partikelkoncentration skal aftage eksponentielt*

Ovenstående ligningssystem kan tilnærmes et langt enklere udtryk, hvis vi kun betragter den initiale koagulering (hvor kollisioner mellem enkelpartikler er helt dominerende). For  $t \rightarrow 0$  kan det vises, at en god tilnærmelse til ovenstående er (Kiørboe *et al.*, 1990):

$$C_t = C_0 e^{-\alpha(7,824\phi\gamma/\pi)t}, \quad (3)$$

hvor  $\phi$  er volumenfraktionen af suspenderede alger og  $C_t$  er den totale koncentration af partikler (enkeltpartikler + aggregater af alle størrelser) til tiden  $t$ . Ligning 3 viser, at partikelkoncentrationen skal aftage eksponentielt i en suspension af klæbrige partikler udsat for turbulens!



**Figur 3.2.** *Ændring i partikelkoncentration (a) og gennemsnitligt partikelvolumen (b) p.gr.a. aggregering i en suspension af kiselalgen *Phaeodactylum tricornutum* udsat for turbulent shear. Såvel partikelkoncentration som partikelvolumen aftager, hhv. stiger eksponentielt, som forudsagt af koaguleringsteori.*

Figur 3.2 giver et eksempel herpå, og demonstrerer samtidig, at partikelkoncentrationen aftager, som forudsagt af ligning (3) i en suspension af planktonalger udsat for turbulens. Ligning 3 definerer også de eksperimentelle krav til bestemmelse af partikelklæbrigigheden,  $\alpha$ : hvis vi eksperimentelt kan fastlægge volumenfraktionen af suspenderede partikler ( $\phi$ ), det turbulent shear ( $\gamma$ ) samt kvantificere ændringen i partikelkoncentration over tiden, så bliver  $\alpha$  den eneste ubekendte i ligning (3), som vi derfor kan løse for:

*Bestemmelse af  $\alpha$*

$$\alpha = \text{'hældning'} \pi (7,824\phi\gamma)^{-1},$$

hvor 'hældning' = hældningen i et plot af  $\ln C_t$  mod tiden (jvnf. Figur 3.2).

*Partikelvolumen stiger eksponentielt*

I et lukket eksperimentelt system vil volumenfraktionen ( $\phi$ ) af planktonalger være konstant - biomassen af alger ændres ikke, selvom algerne indbygges i aggregater. Ligning (3) kan derfor omskrives til:

$$V_t = \phi/C_t = \phi C_0^{-1} e^{\alpha(7,824\phi\gamma/\pi)t} \quad (4),$$

hvor  $V_t$  er det gennemsnitlige partikelvolumen til tiden  $t$ . Figur 3.2 viser et eksempel på, at det gennemsnitlige partikelvolumen stiger eksponentielt i en suspension af klæbrige planktonalger udsat for turbulent shear som forudsagt af ligning (4).

*Aggregater er porøse*

De ovenstående betragtninger og modeller antager implicit at planktonalger opfører sig på samme måde som vandpartikler når de kolliderer og klæber sammen: at voluminet af et aggregat er lig summen af voluminer af de partikler aggregatet består af. Disse antagelser kan anses for rimelige, når aggregaterne er små, og når aggregatvolumenet måles v.hj.a. elektronisk partikeltæller (jvnf. Figur 3.2 og nedenfor). Imidlertid vil partiklerne i et aggregat ikke være 100% tætpakket, men der vil være vandfyldte mellemrum i aggregatet. Vi kan definere et aggregats *porositet* ( $p$ ) som dets fraktionelle 'vandindhold':

$$p = 1 - V_t/AV \quad (5)$$

eller:

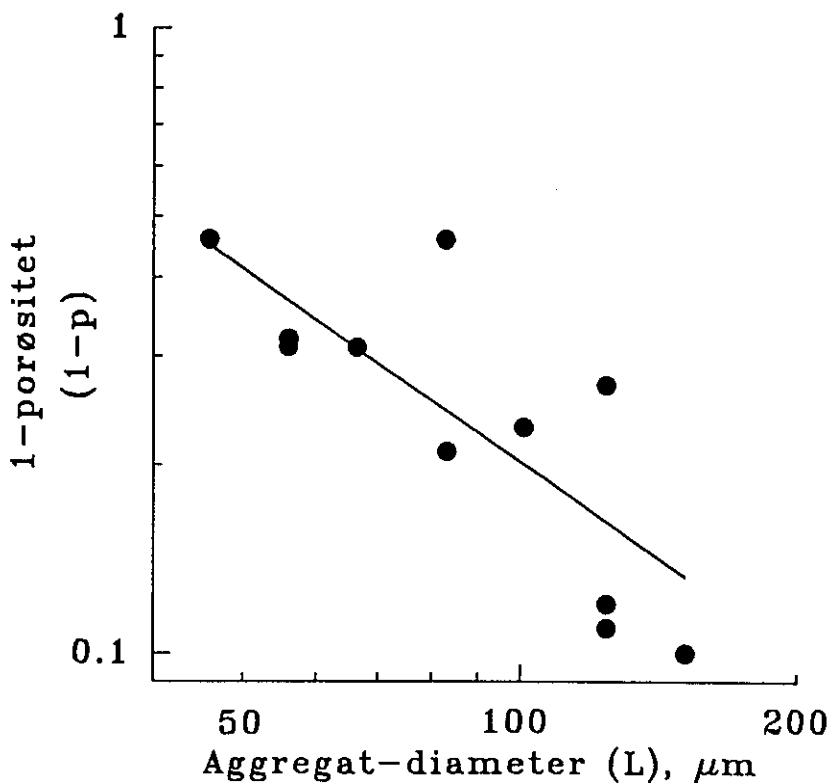
$$V_t = (1-p)AV \quad (6)$$

hvor  $AV$  er aggregatets totale volumen (dvs. vand + celler) og  $V_t$  er voluminet af celler i aggregatet. Fra fractalgeometrien får vi at:

$$(1-p) = aL^{D-3} \quad (7)$$

*Aggregater er fraktale*

hvor  $a$  er en konstant,  $L$  er aggregatets lineære dimension (diameter) og  $D$  er dets fraktale dimension.



**Figur 3.3.** Fraktal dimension af *Skeletonema costatum* aggregater. Aggregaterne er dannet i Couette opstillingen ved et shear på  $30 \text{ s}^{-1}$ . Den fraktale dimension ( $D$ ) bestemmes ud fra eksponenten i  $(1-p) = aL^{D-3}$ , hvor  $p$  er aggregatets porøsitet og  $L$  er aggregatets lineære dimension (diameter). Ved regression er  $D$  fundet til 1,8. Porøsitetten bestemt v.hj.a. laser diffraktion. Præliminær analyse.

Figur 3.3 viser et præliminært eksempel på bestemmelse af den fraktale dimension af aggregater dannet af kiselalgen *Skeletonema costatum* ved hjælp af laser diffraktion (se nedenfor). Vi finder her en fraktal dimension på  $D = 1.8$ , hvilket svarer godt til, hvad Logan & Wilkinson (1990) har fundet for marine aggregater med andre teknikker. Ved at kombinere ligningerne (4), (6) og (7) får vi:

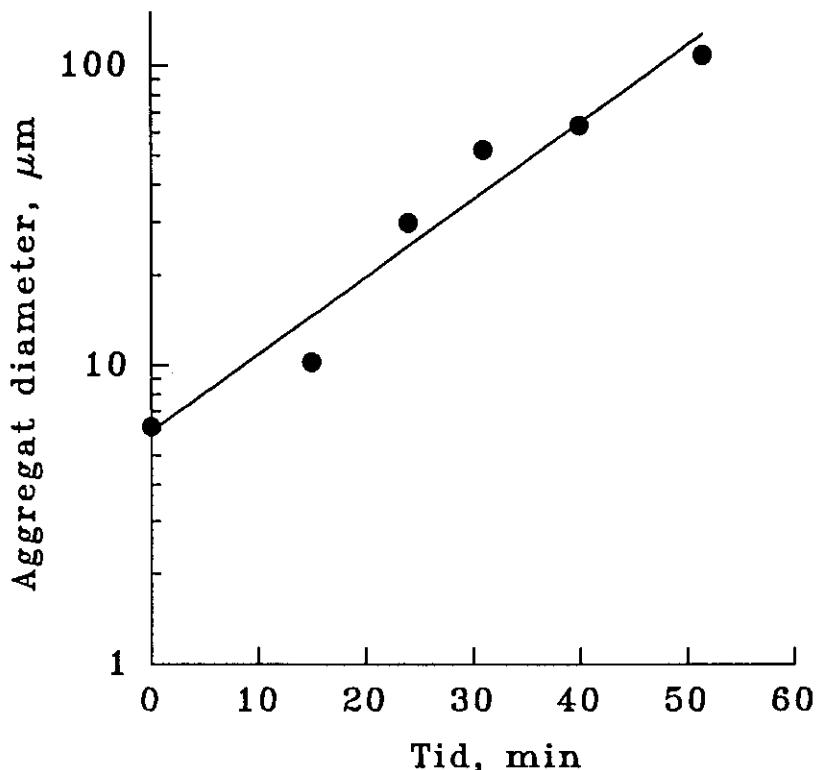
$$\begin{aligned}
 V_t &= \phi C_0^{-1} e^{\alpha(7.824\phi\gamma/\pi)t} = (1-p)AV \\
 &= aL^{D-3}L^3\pi/6 \\
 &= \pi a L^D / 6,
 \end{aligned}$$

hvoraf følger, at aggregatet skal vokse efter:

$$L^D = K e^{\alpha(7.824\phi\gamma/\pi)t}, \quad (8)$$

Aggregater vokser  
fraktalt

hvor  $K$  er en konstant  $= 6C_0(\pi a\phi)^{-1}$ .



*Figur 3.4.* Porøse aggregater af *Skeletonema costatum* vokser eksponentielt, i overensstemmelse med koagulerings teori og fraktal geometri, jvnf. ligning (8). Tilnærmet analyse.

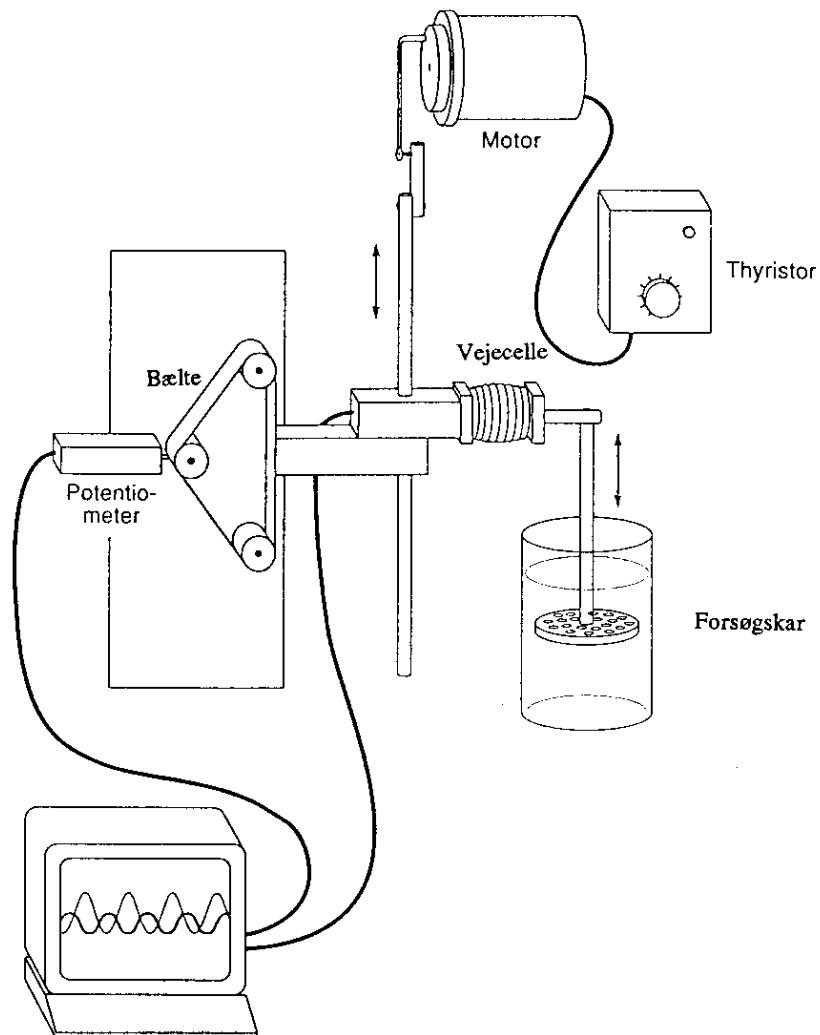
Figur 3.4 viser et præliminært *fraktalt* eksempel, som er i overensstemmelse med ligning (8). Igen kan vi estimere klæbriguden  $\alpha$  fra hældningen af et plot af  $\ln L$  mod tid hvis fraktal dimension ( $D$ ), turbulent shear ( $\gamma$ ) og volumenfraktion af suspendede partikler ( $\phi$ ) er kendt:

$$\alpha = \text{'hældning'} D \pi (7,824 \phi \gamma)^{-1}.$$

### 3.2.2 Generering og kvantificering af shear i laboratoriet

Den ovenstående gennemgang af koaguleringsmodellerne har demonstreret, at klæbriguden  $\alpha$  kan bestemmes eksperimentelt i en opstilling, hvor vi kender (det turbulente) shear. Vi skal i det følgende gennemgå de metoder, vi har brugt til at generere og kvantificere turbulent og laminart shear i laboratoriet. I den ovenstående matematiske formulering har vi ikke skelnet mellem turbulent og laminart shear. Dette skyldes, at den rumlige skala for de processer vi undersøger er lille; mere eksakt mindre en den s.k. Kolmogorov skala. På så lille skala manifesterer turbulens sig som laminart shear, og der er derfor her ingen forskel. Dette betyder, at vi eksperimentelt kan bruge begge typer shear.

Laminart og turbulent shear

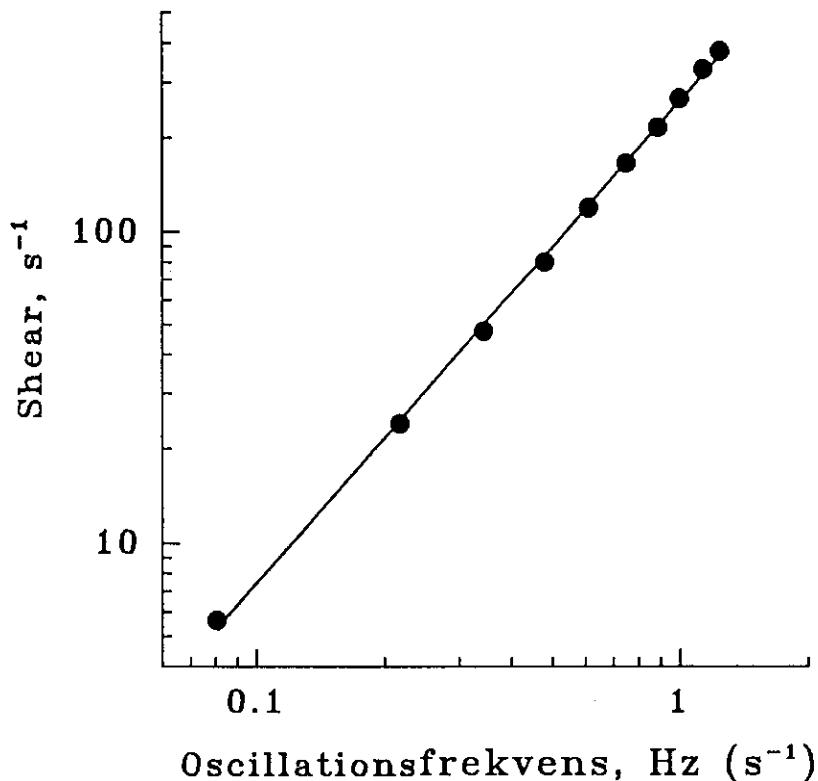


**Figur 3.5.** Forsøgsopstilling, hvor turbulent shear genereres af et oscillérende net i en væske. Oscillationsfrekvensen kan reguleres v.hj.a en thyristorkontrol. Med et potentiometer og en vejecelle kan man bestemme samhørende værdier af stemplets position og den kraft, hvormed stemplet påvirker væsken, og energiinputtet til væsken samt det turbulente shear kan beregnes.

I Figur 3.5 er skematisk vist en forsøgsopstilling til generering og kvantificering af turbulent shear v.hj.a. et oscillérende net i en væske. Det oscillérende net genererer turbulens. Ved at måle samhørende værdier af nettets position (potentiometer) og kraftpåvirkningen på nettet (vejecelle) som funktion af tiden kan vi beregne det udførte arbejdet (kraft  $\times$  vej) og energiinputtet ( $\epsilon$ , arbejde pr. tid) til beholderen. Det kan vises, at i et sådant system er det turbulente shear ( $\gamma$ ) givet ved (Camp & Stein, 1943):

$$\gamma = (\epsilon/v)^{0,5},$$

hvor  $\nu$  er den kinematiske viskositet. Denne opstilling har flere fordele: det er nemt at tage prøver for koncentrations- og størrelsebestemmelse af partikler, og vi kan variere turbulensens intensitet, ved at variere oscillationsfrekvensen (se kalibreringskurve i Figur 3.6).



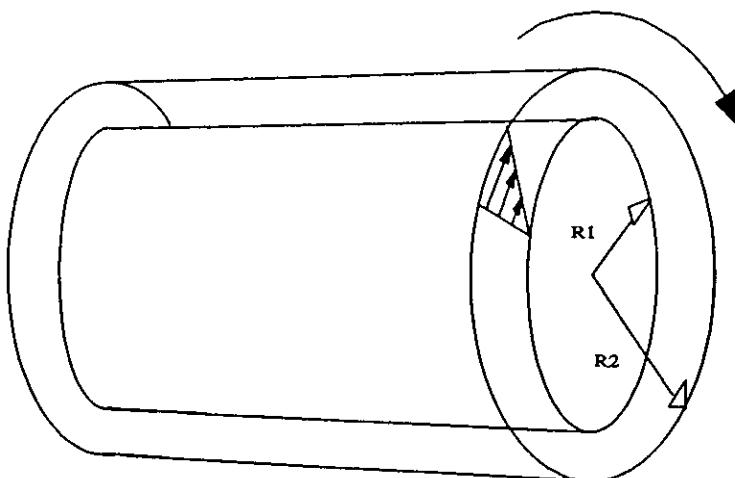
*Figur 3.6. Det turbulente shear i en forsøgsopstilling med oscillerede net kan varieres ved at regulere oscillationsfrekvensen.*

Der er imidlertid også nogle ulemper: for at undgå sedimentation af alger og aggregater skal systemet køre med en relativt kraftig turbulens; vi har i praksis brugt en intensitet svarende til  $\gamma = 30-50 s^{-1}$ . Dette er én til mange størrelsesordnere højere end turbulensen i havet. Dette kan medføre, at dannede aggregater efterfølgende går i stykker p.gr.a. shear-stress. Problemet har næppe stor kvantitativ betydning, idet ændringer i partikelkoncentration (jvnf. ligning 3) først og fremmest skyldes kollision mellem og sammenklæbning af enkelpartikler - altså meget små aggregater. Vi har undersøgt aggregatnedbrydning ved at indbygge dette i koaguleringsligningerne (1 og 2), og sammenlignet med eksperimentelle resultater; nedbrydningen har ikke været tilstrækkelig intensiv til, at vi har kunnet kvantificere den (se Kiørboe *et al.*, 1990).

### Nedbrydning af aggregater?

#### Roterende cylindre, Couette opstilling

Laminart shear vil genereres i væskemellemrummet mellem to roterende cylindre (Figur 3.7).



**Figur 3.7.** *Couette-opstilling. Der genereres veldefineret laminart shear mellem de to cylindre, når den ydre cylinder roterer.*

Opstillingen er oprindeligt foreslægt af Franskmanden Couette, og kaldes en Couette-opstilling. I den version vi har benyttet, er det kun den ydre cylinder, der roterer. Det gennemsnitlige shear ( $\gamma_m$ ) mellem de to cylindre er givet ved (Duuren, 1968):

$$\gamma_m = 4\pi\omega R_1 R_2 (R_2^2 - R_1^2)^{-1},$$

hvor  $\omega$  er omdrejningshastigheden for den ydre cylinder (omd.  $s^{-1}$ ), og  $R_1$  og  $R_2$  (cm) er radierne for henholdsvis den indre og ydre cylinder. For de dimensioner af Couette-cylindrene vi har brugt ( $R_1 = 4,35$  cm,  $R_2 = 5,65$  cm og længde 24,9 cm) vil vandbevægelserne mellem cylindrene være laminart op til en rotationshastighed på 2 omd.  $s^{-1}$  (Duuren, 1968). Vi kontrollerede dette ved at placere en dråbe farvet opløsning midt i cylindermellemlrummet og observere dens fordeling. I praksis havde vi fire Couette-cylindre, der var drevet parallelt af samme motor, og vi kunne variere rotationshastigheden mellem 0,04-2,0 omd.  $s^{-1}$  (dvs.  $\gamma_m = 1-50$   $s^{-1}$ ) med en præcision på ca.5%.

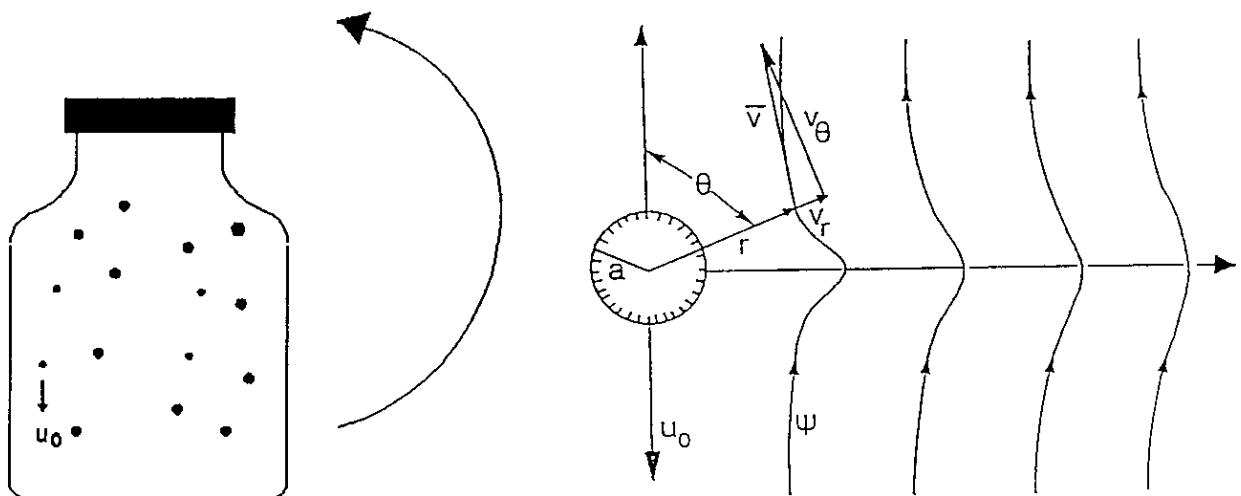
### Laminart shear i Couette cylinder

#### Synkende kugler

Endelig blev algers aggregeringspotentiale målt vha. en tredie metode. Her blev der benyttet synkende latexkugler til at generere laminart shear og kollisioner (Figur 3.8).

Algesuspensionen blev overført til 63 ml flasker og tilsat 500 - 4000 latexkugler (120 - 360  $\mu m$ ) hvorefter flaskerne blev roteret på et vertikalt hjul (diameter 60 cm) med en hastighed på 6 omdr./min i 1-4 timer.

Airbobler indeni flaskerne blev omhyggeligt undgået. Herved fås en fuldstændig stagnant væske hvor kuglerne synker kontinuerligt i cirkulære baner med en hastighed ( $u_0$ ) givet ved Stokes' lov (Reynoldstallet < 0,5). Kuglerne udfører således et arbejde på væsken



**Figur 3.8.** 'Synkende kugler'. Latex-kugler suspenderet i en roterende væske vil synke, men aldrig nå bunden. De synkende kugler genererer laminart shear, som kan beregnes.

givet ved:

$$4/3 \pi a^3 g \Delta \delta t u_0,$$

hvor  $g$  er tyngdeaccelerationen,  $a$  er kuglernes radius,  $\Delta \delta$  er forskellen i densitet mellem kugle og væske. Energiinputtet hidhørende fra dette arbejde resulterer i et laminart shearfelt omkring latexkuglerne. Shearfeltet er kraftigst ved kugleoverfladerne og går mod nul med stigende afstand fra kuglen. Det kan vises (Hansen *et al.*, submittet) at det gennemsnitlige shear i flaskerne er givet ved:

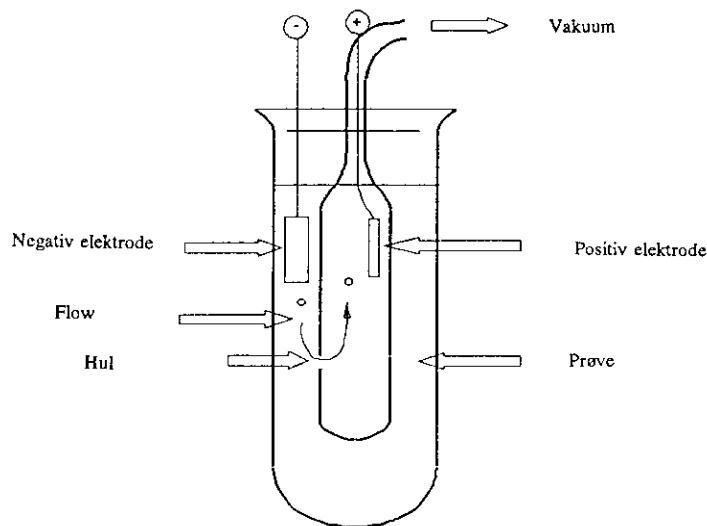
$$G = 3\pi^2 u_0 a^2 C,$$

hvor  $a$  er kuglernes radius og  $C$  er koncentrationen af kugler.

Latexkuglernes bevægelse gennem væsken giver anledning til alge-kugle kollisioner samt alge-alge kollisioner som foregår i shearfeltet omkring kuglerne. Kuglerne fungerer som primære for aggregat-dannelsen, idet både frie klæbrige celler og aggregater adhæderer til kugleoverfladerne. De dannede aggregater vokser til cm-størrelse og består af en mosaik af kugler og alger.

### 3.2.3 Kvantificering af partikelkoncentration og -størrelsesfordeling i laboratorieeksperimenter

Ud over kendskab til væskens shear, skal vi være i stand til at måle koncentration og størrelsesfordeling af suspenderede partikler, for at estimere klæbrigheden,  $\alpha$ . Vi har betjent os af tre metoder.



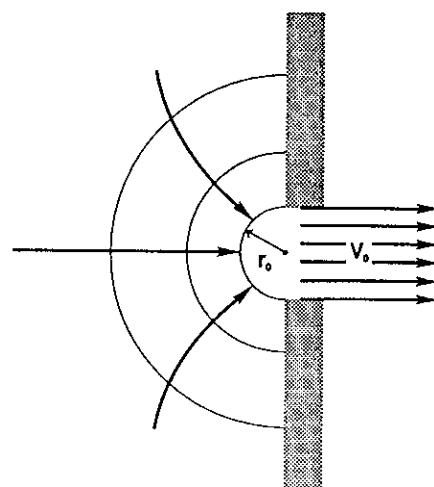
*Figur 3.9. Elektronisk partikeltæller. Principskitse*

Princippet i en elektronisk partikeltæller er vist i Fig. 9: en vandprøve med suspenderede partikler suges igennem et lille hul hvorover der er en spændingsforskel. Når en partikel passerer hullet, ændres spændingen, og spændingsændringen er proportional med partiklens volumen. Der er flere fordele ved at anvende elektronisk partikeltæller. Først og fremmest registreres og størrelsesbestemmes partiklerne individuelt og pålideligt med denne metode. Der er imidlertid et problem af potentiel betydning, idet der er et meget stort shear-stress i nærheden af hullet, som kan give anledning til opbrydning af aggregater. Shear'et kan estimeres som følger:

#### *Shear-stress i elektroniser partikeltæller*

Fluxen,  $Q$ , af vand gennem hullet (med radius  $r_0$ ) afhænger af strømningshastigheden,  $V_0$ , i hullet som følger:

$$Q = V_0 \pi r_0^2.$$



*Figur 3.10. Acceleration af væskestrøm gennem hullet i et tællerør til en elektronisk partikeltæller giver lokalt anledning til et meget højt shearstress, se teksten.*

Fluxen af vand gennem alle koncentriske, imaginære halvkugleskaller (Figur 3.10) med areal  $A = 2\pi r^2$ , er lig fluxen af vand gennem hullet. Strømningshastigheden,  $V$ , i en given afstand  $r > r_0$  fra hullet er:

$$V = Q/A = V_0 \pi r_0^2 (2\pi r^2)^{-1} = 0,5 V_0 (r_0/r)^2,$$

Og hastighedsgradienten (shear'et) er derfor:

$$\gamma = \delta V / \delta r = (V_0 / r_0) (r_0 / r)^3.$$

Shear'et er størst ved indgangen til hullet for  $r \sim r_0$ , og er:

$$\gamma_{\max} = V_0 / r_0.$$

Til vores målinger har vi brugt dels en Coulter Counter TAII, dels en ELZON 180XY monteret tællerør med typisk 140 eller 120  $\mu\text{m}$  hulddiametre. For Coulter Counter TAII med 140  $\mu\text{m}$  rør har vi bestemt flowet til  $Q = 2 \text{ ml}/26 \text{ s} = 7,69 \times 10^{-8} \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$  - det vil være tilsvarende for ELZON 180XY med 120  $\mu\text{m}$  rør.  $V_0$  kan bestemmes til  $5 \text{ ms}^{-1}$  og  $\gamma_{\max}$  derfor til  $5/(70 \times 10^{-6}) \text{s}^{-1} = 7,1 \times 10^4 \text{s}^{-1}$ .

*Ødelægges aggregater af shear-stress?*

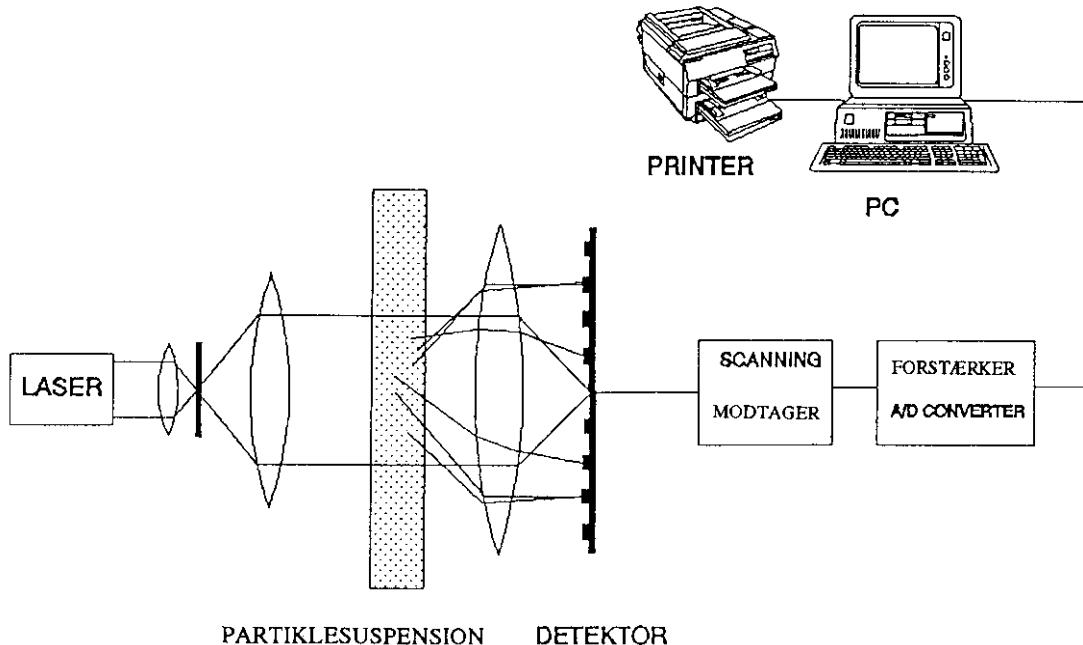
Denne shear-rate er  $> 3$  størrelsesordener højere end shear'et i vores eksperimenter og accellerationen af væskestrømmen foran hullet giver således anledning til et meget betydeligt shear-stress. Der er næppe tvivl om, at et så højt shear-stress vil kunne disintegrere aggregater til primærpunktikler. Imidlertid oplever aggregaterne kun dette høje shear stress i en meget kort periode, og det er sandsynligt, at aggregaterne først går i stykker, efter de har passeret hullet, og er blevet registreret og storrelsesbestemt. Selv hvis aggregatet disintegrerer umiddelbart inden passage er det sandsynligt at enkeltpunktiklerne vil passere hullet næsten samtidigt, og derfor blive registreret som én stor partikel. Vi har lavet en lille test, for at undersøge omfanget af problemet:

*Undersøgelse af aggregatødelæggelse i elektronisk partikeltæller*

I en serie forsøg varierede vi fluxen,  $Q$ , af vand gennem hullet ved at variere på vakuummet (Figur 3.9), og vi undersøgte hvorledes den målte storrelsesfordeling af aggregater varierede som funktion af  $Q$ . Forventningen er, at med større shear-stress vil den målte aggregatstorrelse aftage p.gr.a. disintegration af aggregaterne. For  $Q$  mellem  $0,64-2,50 \text{ ml min}^{-1}$  ( $\gamma_{\max} = 1,57-6,15 \times 10^4 \text{s}^{-1}$ ) kunne vi ingen effekt afsløre. Dette tyder altså på, at aggregat-disintegrationen sker, efter at partiklerne/aggregaterne er blevet registreret og storrelsesbestemt. Vi har derfor antaget, at dette var tilfældet i alle senere forsøg.

### Laser diffraction

P.gr.a. de potentielle problemer ved at anvende elektronisk partikeltæller til storrelsesbestemmelse af skrøbelige aggregater, undersøgte vi mulighederne for at størrrelsesbestemme suspenderede partikler v.hj.a. laser diffraction (MALVERN).

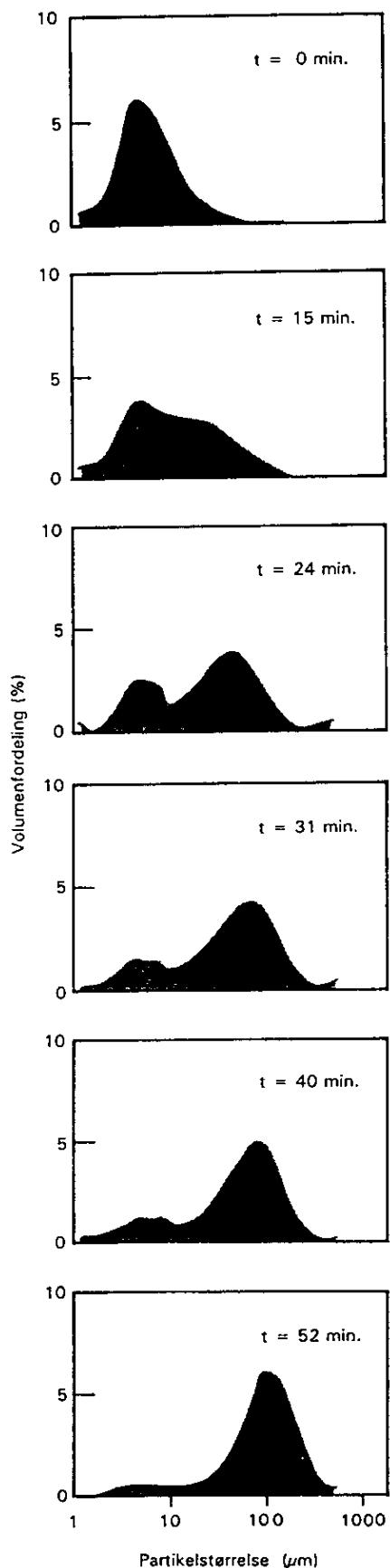


**Figur 3.11. Laser diffraction. Principskitse.**

*Laser diffraction  
forstyrrer ikke ag-  
gregater*

Figur 3.11 viser principippet: et parrallelt bundt af laser-stråler spredes når det passerer gennem en partikelsuspension, og spredningsmønstret er en funktion af partikelstørrelsесfordelingen. Man kan derfor beregne partikelstørrelsесfordelingen fra det observerede spredningsmønster. Den helt store fordel ved laser diffraction er, at skrøbelige aggregater overhovedet ikke forstyrres. Imidlertid er den estimerede partikelstørrelsесfordeling en populationsparameter, og beror ikke på en individuel måling af partikler. Endvidere antager de modeller, der bruges til at beregne størrelsесfordeling fra diffraktionsmønster, at alle partikler er sfæriske. Tilnærmelsen er stort set god, men for de mindste partikler ( $< 3-5 \mu\text{m}$ ) er resultatet helt upålideligt, og der er megen 'støj' i de mindste størrelsесklasser. Dette bevirket, at selvom de målte relative volumen-størrelsесfordelinger er tilnærmelsesvis rigtige, så bliver de beregnede relative antals-størrelsесfordelinger helt urimelige.

Figur 3.12 viser et eksempel på ændringen i volumen-størrelsесfordelingen af partikler i et eksperiment med kiselalgen *Skeletonema costatum* udsat for laminart shear. Figuren illustrerer meget fint koagulering og aggregatdannelse hos denne alge, og svarer godt til visuelle observationer. Transformeres imidlertid volumen-størrelsесfordelingerne til antals-størrelsесfordelinger, befinner 99,9% af alle partikler sig i de nederste størrelsесklasser ( $< 3 \mu\text{m}$ ) i alle tilfælde. Uanset hvilke af de tre ovenstående, ækvivalente modeller til beregning af  $\alpha$  vi anvender, skal vi bruge antals-størrelsесfordelingen til beregning af middelvolumen mv. Laser-diffraktion, eller ihvertfald det foreliggende apparat, kan derfor ikke bruges til en egentlig kvantificering af  $\alpha$ . I feltundersøgelsen beskrevet i kapitel 3



**Figur 3.12.** Den tidsmæssige ændring i volumenstørrelsесfordelingen i en tæt suspension (50 ppm) af *Skeletonema costatum* utsat for laminart shear ( $30 \text{ s}^{-1}$ ). Målt v.hj.a. laser diffraktion.

### *Laser diffraction måler vandet med*

egentlig kvantificering af  $\alpha$ . I feltundersøgelsen beskrevet i kapitel 3 har vi anvendt laser-diffraktion semi-kvantitativt til bestemmelse af et klæbrigheds-index for naturligt forekommende, suspendede partikler.

Eksperimentet i Figur 3.12 illustrerer også en anden egenskab ved laser diffraktion: Den målte volumenfraktion af suspendede partikler stiger fra ca. 50 ppm i den første måling til over 250 ppm i den sidste ca 50 min senere, skønt biomassen eller voluminet af alger kan antages at være konstant. Dette skyldes, at de dannede aggregater er porøse, og indeholder vand; det indeholdte vand måles med som en del af aggregatets volumen. (I modsætning hertil måler den elektroniske partikletæller kun voluminet af celler i aggregatet). Vi har udnyttet dette til en omtrentlig bestemmelse af aggregaters porositet (vandindhold) og fraktale dimension, Figur 3.3.

### **Differentiel sedimentation**

Ved anvendelsen af 'synkende kugler'-teknikken blev aggregatfraktionen adskilt fra fraktionen af enkelpartikler v.h.a. differentiel settling. Efter at flaskerne var taget af hjulet blev de fikseret og sedimentationen fik lov til at foregå i 10 min. Herefter blev supernatanten forsigtigt suget bort med en bøjet pasteur pipette ved meget lavt flow. Der blev kun efterladt 3-4 ml væske sammen med bundfældede aggregater. P.gr.a. latexkuglerne i aggregaterne var synkehastigheden forøget 10-100 gange sammenlignet med frie alger, hvilket gjorde at stort set alle aggregater sedimenterede i løbet af de 10 min.

### *Adskillelse af aggregater af frie celler*

Denne procedure resulterede i to fraktioner: 1) Bundfaldet indeholdende aggregater samt 2) supernatanten indeholdende ikke-aggregerede alger. Algebiomassen i de to fraktioner blev bestemt, enten ved tællinger i omvendt mikroskop eller ved måling af fluorescensaktivitet. Fluorescens blev kalibreret mod målinger af volumenfraktionen af alger i kulturen. Alle tal er således omregnet til volumenfraktion (i ppm).

Før forsøgsstarten blev sedimentationsraten af frie celler bestemt. Alle målinger af aggregatfraktioner er blevet korrigteret for sedimentation af frie celler samt for frie celler suspenderet i den resterende del af supernatanten i aggregatfraktionen. Fraktionen af algeceller indbygget i aggregater,  $C_{agg}$ , blev derfor bestemt som:

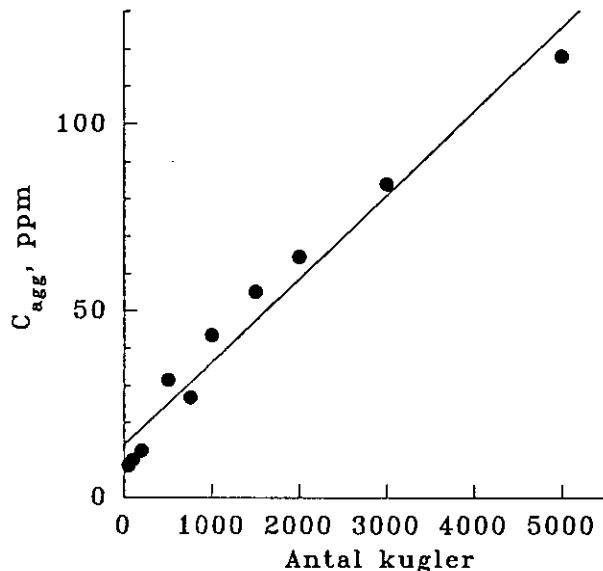
$$C_{agg} = (np - (1 + s)V_p C_0) / (1 - (1 + s)(V_p/V_b)),$$

hvor  $np$  = den målte aggregatfraktion i flasken,  $s$  = sedimentation af frie celler,  $V_p$  volumen af supernatanten i aggregatfraktionen,  $C_0$  volumenfraktionen af celler ved forsøgets start,  $V_b$  = volumen af flasken.

### *Aggregeringspotentiale*

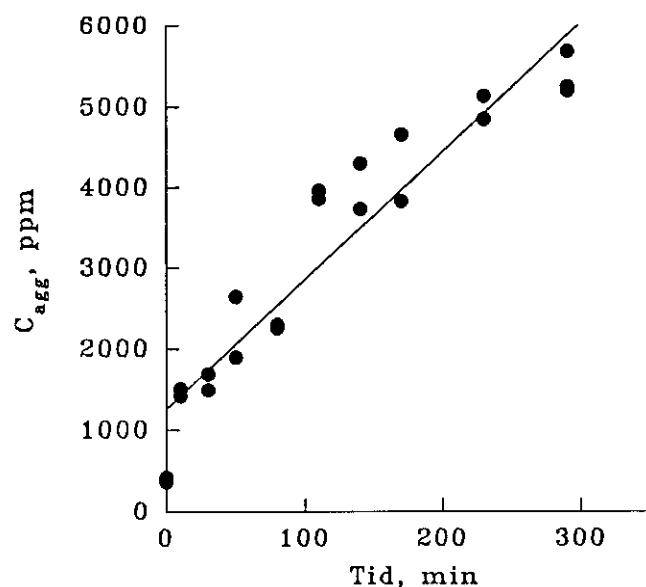
Algernes aggregeringspotentiale blev beregnet ud fra mængden af aggregerede celler ved forsøgets slutning. Sammenhængen mellem

fraktionen af alger indbygget i aggregater ( $C_{agg}$ ) og parametrene antal kugler ( $N_s$ ), varighed af forsøget ( $t$ ), algekoncentration ( $C_0$ ) samt algernes geometri blev undersøgt empirisk.



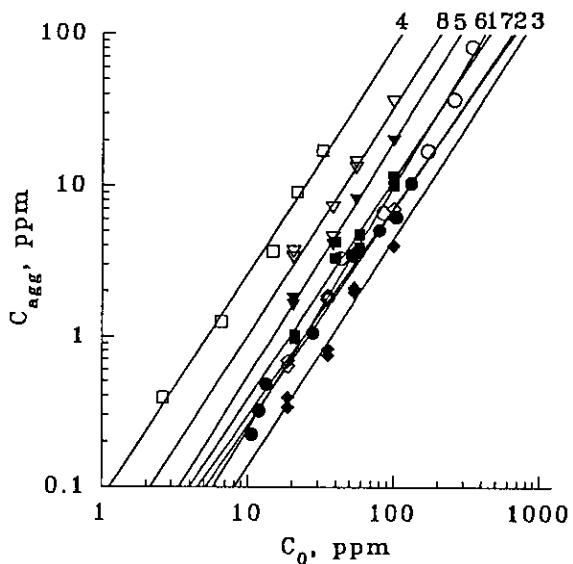
**Figur 3.13.** Aggregatfraktionen ( $C_{agg}$ ) plottet mod antallet af latexkugler ( $N_s$ ) tilsat flasken. Hver latexkugle inducerer en shearrate på  $0,7759 \times 10^{-6} \text{ s}^{-1}$ . Forsøgstiden ( $t$ ) var 180 minutter og begyndelseskonzentrationen ( $C_0$ ) var 252 ppm. liniens hældning er  $0,002244 \pm 0,0015$  og skæringen = 13 ppm.

Aggregatfraktionen afhænger liniært af kuglekonzentrationen (Fig. 13) og af forsøgets varighed, givet at aggregatfraktionen er mindre en 50% (Figur 3.14).



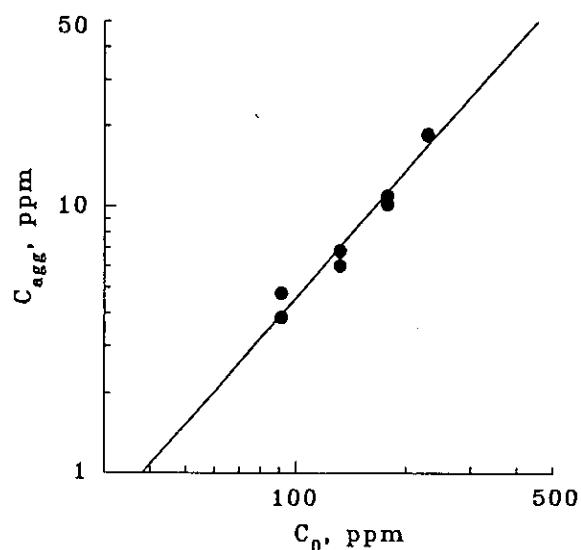
**Figur 3.14.** Aggregatfraktionen ( $C_{agg}$ ) i ppm plottet mod tiden i minutter. Kurven er nogenlunde liniær for  $C_{agg} < 160$  ppm, hvilket svarer til 45% af den totale algefaktion ( $C_0$ ). I dette forsøg blev der tilsat 1000 latexkugler svarende til en initial shearrate på  $0,7759 \times 10^{-3} \text{ s}^{-1}$

I dette område er aggregatfraktionen proportional med  $C_0$  oploftet til potensen 1.5 (Figur 3.15).



**Figur 3.15.** Sammenhørende værdier for aggregatfraktion ( $C_{agg}$ ) og begyndelseskonzentrationen ( $C_0$ ) fremstillet i et dobbelt logaritmisk plot. Hver regressionslinie repræsenterer data fra et af i alt 8 forsøg. Exp. 2-3 og exp. 4-5 var samtidige forsøg med samme kultur medens resten af forsøgene blev udført med forskellige kulturer.

Effekten af algernes geometri blev undersøgt ved at māle  $C_{agg}$  på 4 fraktioner af en *S. costatum* kultur, hvor middel-kædelængden varierede fra 3,1 til 10,1; volumenfraktionen ( $C_0$ ) blev holdt konstant.  $C_{agg}$  afhæng kun af  $C_0$  og ikke af kædelængden (Figur 3.16).



**Figur 3.16.** Effekt af kolonistørrelse på aggregeringsekffektiviteten: Aggregatfraktion ( $C_{agg}$ ) er plottet mod begyndelseskonzentrationen ( $C_0$ ) (dobbelt logaritmisk plot). Alle værdier for ( $C_0$ ) repræsenterer samme partikelkonzentration, hvor variationen alene skyldes forskelle i gennemsnitlig kolonistørrelse. Regressionslinien har en hældning på  $1,58 \pm 0,127$  hvilket ikke er signifikant forskelligt fra 1.5

Aggregatfraktionen ( $C_{agg}$ ) kan således beskrives ved:

$$C_{agg} = 0,7759 \cdot 10^{-6} P_{agg} C_0^{1.5} (N_s + 500) t \text{ s}^{-1},$$

hvor  $t$  er forsøgets varighed i sekunder og faktoren  $0,7759 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1}$  angiver den mængde shear som en kugle frembringer i flasken. Proportionalitetsfaktoren  $P_{agg}$  angiver algernes aggregeringspotentiale.  $P_{agg}$  er således givet ved:

$$P_{agg} = 0,7759 \cdot 10^{-6} C_{agg}/C_0^{1.5} (N_s + 500) t \text{ s}^{-1}$$

Ifølge koagulationsteorien er den mængde aggregater som dannes i tiden  $t$  ( $C_{agg}$ ) givet ved  $C_{agg} = \delta \alpha t$ , hvor  $\delta$  er kollisionsraten. I kombination med ovenstående ligning giver det følgende relation mellem  $\alpha$  og  $P_{agg}$ :

$$P_{agg}/\alpha = 0,7759 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1} \delta/C_0^{1.5} (N_s + 500)$$

*Aggregeringspotentiale  
og klæbrigthed*

I denne metodik kan  $\delta$  ikke bestemmes da shearfeltet ikke er homogen i flaskerne og  $P_{agg}$  er således et tal, som er proportionalt med klæbrigheden,  $\alpha$ .

### 3.3 Sammenligning og testning af eksperimentelle teknikker og modelforenklinger

#### 3.3.1 Couette vs. oscillerende net

Shear genereret fra turbulens og fra laminart flow er som nævnt i principippet ens, når vi betragter processer på skala mindre end den s.k. Kolmogorov skala. Derfor bør eksperimenter lavet i Couette opstilling og med oscillerende net (henholdsvis turbulent og laminær væskestrømning) give samme resultat. Vi har søgt dette godtgjort, ved at sammenligne parallelle målinger af klæbrighed i de to typer opstillinger. Forsøget blev gennemført med celler af kiselalgen *Skeletonema costatum*, og der blev brugt celler fra samme kultur i parallele og samtidige forsøg. Resultatet af denne sammenligning er givet i Tabel 1, som viser, at der ikke er forskel på resultaterne opnået i de to opstillinger.

**Tabel 3.1.** Sammenligning af klæbrighed ( $\alpha$ ) af *Skeletonema costatum* målt i forsøgsopstillinger med turbulent ("oscillerende net") og laminær væskestrøm ("Couette").  $n=4$ .

| Forsøgsopstilling | $\alpha \pm SD$  |
|-------------------|------------------|
| Oscillerende net  | $0,049 \pm 0,05$ |
| Couette           | $0,047 \pm 0,09$ |

*Forsøg i laminart og  
turbulent væskestrøm-  
ning giver samme resul-  
tat*

### 3.3.2 Effekt af sonikering

Celler i vækstkulturerne kan være delvist aggregerede, omend store aggregater sjældent dannes i kulturflaskerne, idet disse er kraftigt gennemboblede. Nogle af de undersøgte arter (især *Skeletonema costatum*) er tillige kædedannende. For at skille sammenklæbede eller sammenkædede celler har vi oftest behandlet disse med ultralyd inden klæbrighedsmålingen. Dette medfører en risiko for, at nogle celler går i stykker, og lækker opløst materiale til omgivelserne, samt at celleudvækster brækkes af. Begge dele vil potentelt ændre cellernes klæbrighed. Vi har undersøgt dette ved at sammenligne målt klæbrighed hos sonikerede og usonikerede celler (Tabel 3.2).

*Tabel 3.2. Effekt af sonikering på koaguleringsraten af *Skeletonema costatum*, kvantificeret som klæbrighed ( $\alpha$ )*

|              | 1. forsøg | 2. forsøg         | 3. forsøg         |
|--------------|-----------|-------------------|-------------------|
| + sonikering | 0,017     | $0,042 \pm 0,006$ | $0,025 \pm 0,001$ |
| - sonikering | 0,024     | $0,034 \pm 0,002$ | $0,017 \pm 0,001$ |

O mend resultatet er noget varierende, øges klæbrigheden generelt af sonikering. Dette er ikke dog nogen egentlig test af de ovenfor omtalte problemer, idet adskillelse af sammenklæbede celler alene vil give anledning til kraftigere flokkulering.

### 3.3.3 Effekt af partikelkoncentration

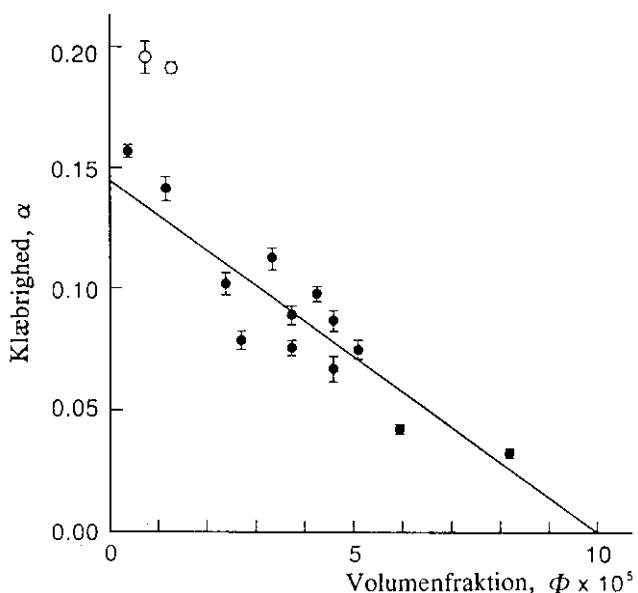
Aggregationsraten af celler suspenderet i et shear-felt afhænger af cellekoncentrationen i anden potens. Ved beregning af cellernes klæbrighed (ligning 3, 4 eller 8) er der taget hensyn hertil, og målingen af  $\alpha$  skulle således være uafhængig af den partikelkoncentration, ved hvilken målingen er gennemført. I indledende eksperimenter fandt vi imidlertid, at målt  $\alpha$  afhænger kraftigt af partikelkoncentration (målt som volumenfraktion,  $\phi$ ), se Figur 3.17.

*Målt klæbrighed afhænger af partikelkoncentration*

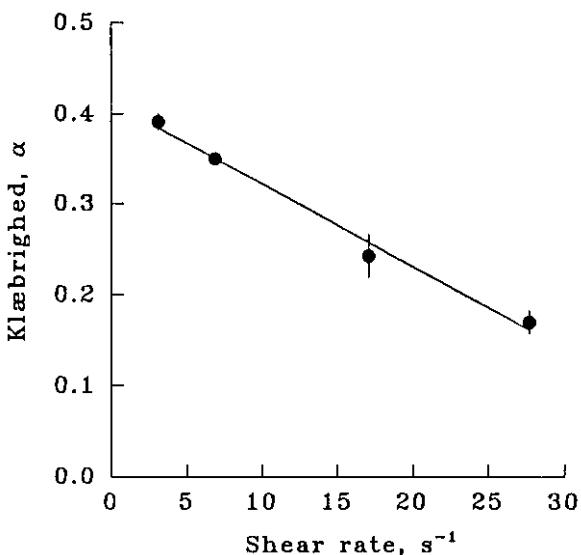
Vi skal senere diskutere årsagen til dette fænomen. Måleteknisk har vi i praksis løst dette problem pragmatisk på en af følgende to måder: (i) I hvert eksperiment har vi lavet målinger ved 4 koncentrationer, plottet målt  $\alpha$  som funktion af  $\phi$ , og taget ordinatafskæringen som et 'sandt' mål for  $\alpha$  (jvf. Figur 3.17); (ii) målingerne er lavet ved lave ( $\sim 10$  ppm), konstante cellekoncentrationer, således at koncentrationseffekten minimaliseres.

### 3.3.4 Effekt af shear-rate

Koaguleringshastigheden afhænger lineært af shear-raten, og ved beregning af  $\alpha$  er der korrigert for denne afhængighed (ligning 3, 4 eller 8). Indledende forsøg i Couette opstillingen har imidlertid vist, at estimeret  $\alpha$  alligevel aftager med stigende shear-rate (Figur 3.18).



**Figur 3.17.** Den målte klæbrighed,  $\alpha$ , varierer som funktion af den cellekoncentration, ved hvilken målingen har fundet sted. Her illustreret med data for kiselalgen *Phaeodactylum tricornutum*. Dette er et artifakt; 'sand'  $\alpha$  estimares som ordinatafskæringen.



**Figur 3.18.** Den målte klæbrighed varierer som funktion shear-raten (Couette opstilling). *Skeletonema costatum*.

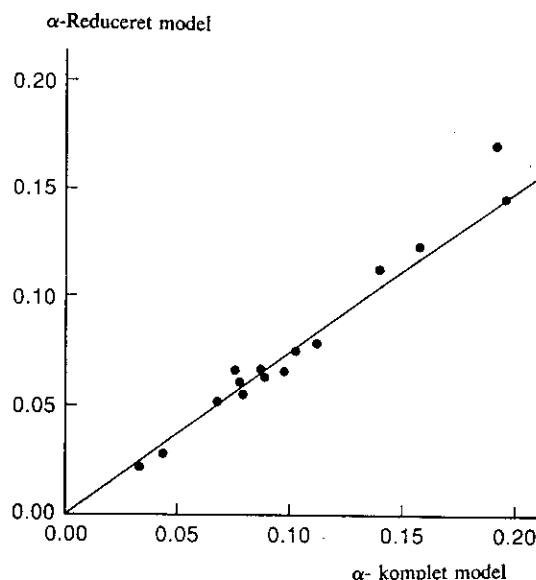
*Artifakt: Målt klæbrig-  
hed afhænger af shear-  
raten*

Dette er et eksperimentelt artifakt, som delvist kan skyldes disintegrering af aggregater ved høje shear-rater, men som der over er uforstået. Igen har vi pragmatisk løst problemet ved at gennemføre rutinemålinger i Couette opstillingen ved en relativt lav shear-rate,  $\gamma = 10 s^{-1}$ . Forsøg lavet med oscillerende net er alle gennemført ved en højere shear-rate,  $\gamma = 30 s^{-1}$ .

### 3.3.5 Effekt af modelforenkling

Til beregning af  $\alpha$  har vi brugt ligning (3) eller den ækvivalente ligning (4). Disse ligninger er tilnærmelser til det eksakte lignings-

system, ligning (1) og (2). Denne forenkling har været nødvendig, idet beregning af  $\alpha$  fra det komplette ligningssystem er meget resourcekrævende, adskillige CPU-timer per beregning. For at undersøge betydningen af denne forenkling har vi sammenlignet beregninger af  $\alpha$  med de komplette ligninger (ligning 1 og 2) og de reducerede ligning (3) (Figur 3.19).



**Figur 3.19.** Effekt af modelforenkling på estimatet af  $\alpha$ . Den reducerede model (ligning 3 eller 4) underestimerer  $\alpha$  i forhold til den komplette model (ligning 1 og 2) med ca. 25%, men der er en lineær sammenhæng mellem de to estimerer.

Sammenligningen viser, at der er en lineær sammenhæng mellem de to  $\alpha$ -skøn, men at den reducerede ligning underestimerer  $\alpha$  med i gennemsnit ca. 25%. Vores estimerer af  $\alpha$  er altså konservative.

### 3.4 Beskrivelse af eksperimenter

For en række planktonalger har vi undersøgt hvorledes algernes klæbrigthed varierer som funktion af vækstfase, fysiologisk tilstand, forekomst af bakterier, partikulært mucus, mv. I batchkulturer har vi fulgt udviklingen i disse parametre igennem den eksponentielle, stationære og senescente vækstfase, og undersøgt i hvilken udstrækning klæbrigden varierer parallelt hermed. Vi har suppleret med eksperimenter til belysning af specifikke processer, f.eks. betydningen af opløste ekssudater og partikulært mucus for aggregering.

#### 3.4.1 Dyrkning af alger

Planktonalger til eksperimenterne blev dyrket i batchkulturer i 30%o S B<sub>1</sub>-medie ved kontinuert lys (ca 100  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) og ved 15-20 °C. Til dyrkning af kiselalger blev der tilsat mediet silikat. Vi dyrkede følgende 7 kiselalger og 2 flagellater: *Skeletonema costatum* (5,5  $\mu\text{m}$  ækvivalent sfærisk diameter, ESD), *Thalassiosira pseudonana* (4,7

$\mu\text{m}$  ESD), *Thalassiosira weissflogii* (13  $\mu\text{m}$  ESD), *Thallasiosira rotula* (19  $\mu\text{m}$  ESD), *Chaetoceros affinis* (11  $\mu\text{m}$  ESD), *Coscinodiscus* sp. (120  $\mu\text{m}$  diameter), *Phaeodactylum tricornutum* (6  $\mu\text{m}$  ESD), *Rhodomonas baltica* (6  $\mu\text{m}$  ESD) og *Dunaliella marina* (6  $\mu\text{m}$  ESD). Vi dyrkede kiselalgerne *S. costatum* og *T. pseudonana* i såvel axeniske (bakteriefri) som ikke-axeniske kulturer. Alle øvrige kulturer var ikke-axeniske. Opblomstringskulturer blev startet ved at inoculere 5-20 l vækstmedie med den pågældende art i en meget lav koncentration (< 5 ppm).

*Mesocosmosforsøg  
Isefjorden 1992*

Ved to lejligheder (27. og 28. februar 1992) tog vi store (ca. 80 l) naturlige vandprøver hjem fra Isefjorden, filtrerede dem gennem 180  $\mu\text{m}$  planktonnet, og inkuberede dem i laboratoriet. De blev holdt ved samme vandtemperatur som i Isefjorden (5°C) og med en 12:12 timers lys:mørke cyklus. Endvidere blev vandet gennemboblet for at holde algerne i suspension. Vandprøverne blev taget i begyndelsen af en kiselgeopblomstring, der var numerisk domineret af *Skeletonema costatum*.

*Isefjorden 1993*

Den 2. februar 1993 blev der ligeledes hentet 400 liter vand fra samme feltstation som året før. Vandet var fordelt på to voluminer hentet fra h.h. overfladen og 1 m. over bunden. Vandtemperaturen var 2,6°C på indsamlingstidspunktet.

Vandet blev bragt direkte fra feltstationen til laboratoriet, hvor det blev filtreret gennem et 80  $\mu\text{m}$  filter og overført til 4 80 l kar. Inkubationen af vandet foregik over en 20 dages periode i kølerum ved en temperatur på 3 grader i begyndelsen senere reguleret op til 7 grader sidst i inkubationsperioden. Karrerne blev belyst med en fotonflux på 50  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  i 12:12 lys/mørke periode.

Mikroskopering af vandet ved forsøgets start afslørede en fytoplanktonsammensætning karakteristisk for en postbloom-situation med høje tætheder af heterotrofe flagellater og scenecente kiselalger (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira nordenskjoldii*, *Asterionella* sp., *Rhizosolenia* sp. og *Nitzchia seriata*).

I forsøgsperioden blev væksten i karrerne målt ved fluorescens målinger og klæbrigden blev målt i Couette opstillingen som beskrevet ovenfor.

*Hjarbæk fjord*

Hjarbæk fjord havde meget høje tætheder af *Skeletonema costatum* igennem det meste af 1992 (op til 500000 celler/ml). Den 3 april 1993 - det formodede tidspunkt for forårsblooms klimaks - blev der hentet 50 l vand fra fjorden som blev fragtet direkte til laboratoriet hvor det blev filtreret gennem et GF/C filter og lagret ved 5 grader. I løbet af de efterfølgende 48 timer udførtes der i alt 8 forsøg hvis formål var, at sammenligne *S. costatum* (laboratoriekultur) evne til at aggregere i vand fra Hjarbæk fjord h.h. kunstigt saltvand. (Se nedenfor).

### *Koncentration af alger*

#### **3.4.2 Måling af parametre i algekulturerne**

Vi fulgte koncentrationen af alger i opblomstringskulturerne ved daglige (somme tider mange gange pr. dag) målinger med elektronisk partikeltæller og/eller *in vivo* fluorescens (AMINCO Fluorocolorimeter). I de inkuberede feltprøver blev algeflosraen tillige karakteriseret ved tællinger i omvendt mikroskop; cellevolumina blev beregnet ud fra målinger af lineære celle-dimensioner.

Koncentrationer af partikulært kulstof og kvælstof, suspenderede og epifytiske bakterier samt partikulært mucus blev målt regelmæssigt i udvalgte kulturer af *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros affinis* og *Thalassiosira pseudonana*. Kulstof og kvælstof blev målt med CHN-analyser på prøver, der var opkoncentreret på et GF/C glasfiberfilter. Bakterier blev kvantificeret med epifluorescensmikroskopি efter farvning med acridinorange eller DAPI. Uorganiske næringssalte blev målt i filtrerede prøver med autoanalyser.

### *Kvantificering af partikulært mucus*

Vi undersøgte produktionen og specielt koncentration og størrelsesfordeling af suspenderet partikulært mucus hos en række kiselalger samt hos flagellaten *Rhodomonas baltica*. Partikulært mucus blev målt med en Alcian Blue farveteknik. Alcian Blue er specifik for mucopolysaccharider med carboxylgrupper, og farver under de rette betingelser mucus-partikler meget klart. Vi lavede mange indledende forsøg for at finde den rette fremgangsmåde, og endte med følgende: For at opnå en god farvning fortyndede vi først algekulturen med filtreret saltvand til en koncentration på 20-40 ppm og tilsatte derefter 30 µg ml<sup>-1</sup> Alcian Blue fra en vandig, sur opløsning (19 mg ml<sup>-1</sup> forsuret med 19‰ iseddikesyre). Den farvede prøve blev herefter overført til et 5 ml sedimentationskammer og inkuberet 1 time ved stuetemperatur. Vi brugte filtrat fra kulturen som kontrol. Vi fotograferede sedimentteret materiale i omvendt mikroskop: mucus-partikler fremstod som distinkte, blå partikler. Ved hjælp af et MOP videoplan billedanalyse system opmålte vi tværsnitsarealet af alle mucuspartikler, og beregnede deres volumen ved at antage sfærisk eller ellipsoid form. Kulturfiltrat og filtreret havvand (blindprøver) gav ingen farvede partikler.

### *Sammenligning med andre teknikker*

Vi sammenlignede vores farveteknik med en teknik udviklet af Alldredge *et al.*, (i trykken), hvor mucuspartiklerne farves på et vådt filter og med en frysningsteknik overføres til et objektglas. Der var en god kvalitativ overensstemmelse, men vi havde problemer med at få gode præparerter med Alldredge's teknik. Vi sammenlignede tillige volumenkonzcentrationer af mucus målt med vores farveteknik med målinger lavet med elektronisk partikeltæller. Mucuspartikler, der er koloniseret af bakterier og flagellater kan registreres med elektronisk partikeltæller ('frisk' mucus kan ikke). Vi fremstillede en cellefri suspension af gammel *Coscinodiscus* sp. mucus, ved at tilbageholde cellerne på et 100 µm filter. Farveteknik og elektronisk partikeltæller gav koncentrationer på henholdsvis 48±19 og 47±4 ppm.

### 3.4.3 Måling af klæbrigthed

Vi målte klæbrigden af planktonalger i opblomstringskulturerne med 1-3 dages mellemrum. Målingerne blev lavet i en af de tre eksperimentelle opstillinger beskrevet ovenfor. Kvantificering af koncentration og størrelsesfordeling af partikler blev lavet med elektronisk partikeltæller eller med fluorescensteknik, som beskrevet ovenfor. Aggregater, der blev dannet i klæbrigheksperimenterne, blev undersøgt i omvendt mikroskop. I en del tilfælde farvede vi aggregater med Alcian Blue, som beskrevet ovenfor, for at visualisere partikulært mucus, der måtte være indbygget i aggregatet. Vi undersøgte evt. sammenhænge mellem observeret klæbrighed og de målte kulturparametre, specielt koncentrationen af næringer, algernes C/N-forhold, forekomst af bakterier samt koncentration af partikulært mucus.

#### *Mucus og aggregering*

Vi undersøgte i et enkelt eksperiment mere direkte effekten af partikulært mucus på aggregeringen af alger. En suspension af friskt *Coscinodiscus* sp. mucus blev fremstillet som beskrevet ovenfor, og i varierende koncentrationer tilsat suspensioner af ikke-klæbrige algeceller. Flocculeringen af alger blev målt i Couette opstilling.

#### *Effekten af opløste ekssudater*

I en række tilfælde undersøgte vi effekten af opløste ekssudater på klæbrigden hos kiselalgen *Skeletonema costatum*. Vi vaskede *S. costatum* celler 3 gange ved centrifugering og efterfølgende resuspension i filtreret havvand. Efter sidste vask blev cellerne resuspendeder enten i filtreret havvand eller i filtrat fra en celle-kultur; oftest filtrat fra den kultur de selv stammede fra. I replikatforsøg brugte vi celler fra samme kultur, og vi havde enten to (Couette) eller 5 (synkende partikler) replikater af hver behandling. Vi undersøgte effekten af centrifugering ved at sammenligne klæbrigden af centrifugerede og ubehandlede celler, men fandt ingen signifikant effekt.

## 3.5 Mønstre i klæbrighed: variation indenfor og mellem arter

#### *Kiselalger er klæbrige, flagellater er ikke klæbrige*

I Tabel 3.3 er der givet en oversigt over alle klæbrigedsmålinger hos 8 algearter. Vores ret begrænsede taxonomiske oversigt viser, at 5 ud af de 6 undersøgte kiselalger - ihvertfald lejlighedsvis - er klæbrige, medens ingen af de to undersøgte flagellater er signifikant klæbrige. Her ud over er der store variationer i klæbrigden, både indenfor og mellem arter. Tre arter, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros affinis* og *Thalassiosira nordenskjoldii*, er tidvis meget klæbrige, med  $\alpha$ -værdier på op til henholdsvis nær 1,0, 0,6 og 0,6. To andre kiselalger, *Phaeodactylum tricornutum* og *Thalassiosira pseudonana* har begge  $\alpha$ -værdier på op til 0,2, medens den sidste kiselalge, *Thalassiosira weisflogii*, og de to flagellater, *Rhodomonas baltica* og *Dunaliella marina* ikke aggregerer i vores eksperimenter. I figurerne 3.20-3.24 er der givet eksempler på variationer i klæbrigden som funktion af kulturalder hos de undersøgte arter.

**Tabel 3.3.** Oversigt over udførte eksperimenter, undersøgte algearter, antal batchkulturer der blev fulgt, antal målinger af klæbrigthed, udsving i klæbrighed hos de enklete arter ( $\alpha$ -område) samt kommentarer til mønstret i klæbrighed i relation til kulturernes alder.

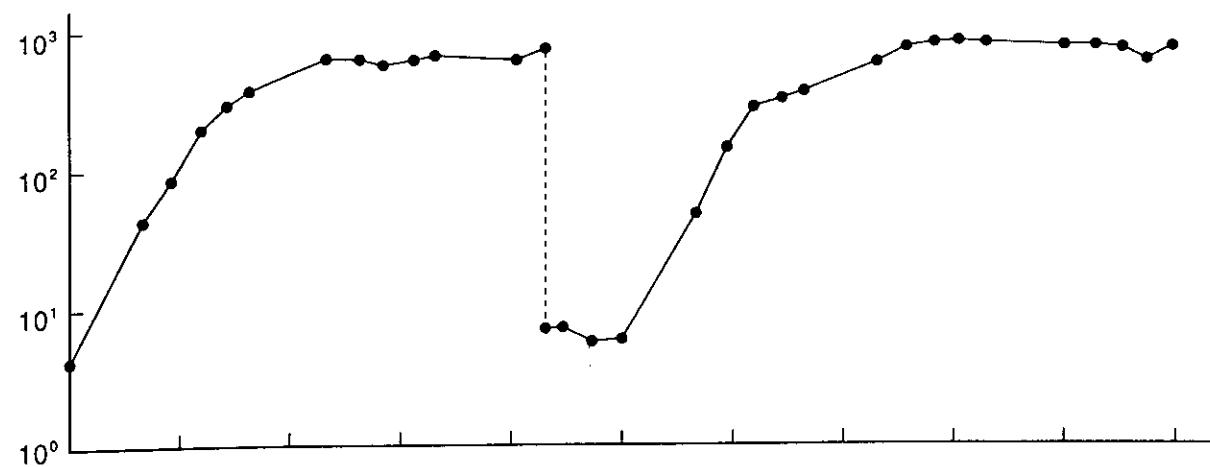
| Art   | $\alpha$ -område | Antal undersøgte batchkulturer | Antal $\alpha$ -målinger | Kommentarer                            |
|---|------------------|--------------------------------|--------------------------|--|
| <i>Skeletonema costatum</i> (non-axenic)      | 0,02-0,25        | 9                              | 49                       | $\alpha$ falder med kulturens alder    |
| <i>Skeletonema costatum</i> (axenic)          | 0,00-0,98        | 3                              | 29                       | $\alpha$ falder med kulturens alder    |
| <i>Skeletonema costatum</i> ('field culture') | -                | 2                              | 13                       | $\alpha$ falder med kulturens alder    |
| <i>Thalassiosira pseudonana</i> (non-axenic)  | 0,00-0,08        | 2                              | 13                       | $\alpha$ stiger med kulturens alder    |
| <i>Thalassiosira pseudonana</i> (axenic)      | 0,00-0,18        | 1                              | 6                        |  |
| <i>Thalassiosira weisflogi</i>                | 0,00-0,01        | 1                              | 5                        |  |
| <i>Chaetoceros affinis</i>                    | 0,04-0,61        | 3                              | 14                       |  |
| <i>Phaeodactylum tricornutum</i>              | 0,15-0,20        | 1                              | 15                       | $\alpha$ uafhængigt af kulturens alder |
| <i>Thalassiosira nordenskjoldii</i>           | 0,09-0,57        | 1                              | 8                        |  |
| <i>Dunaliella marina</i>                      | 0,00-0,04        | 1                              | 6                        |  |
| <i>Rhodomonas baltica</i>                     | 0,00-0,05        | 2                              | 9                        |  |

*Variation i klæbrighed indenfor art*

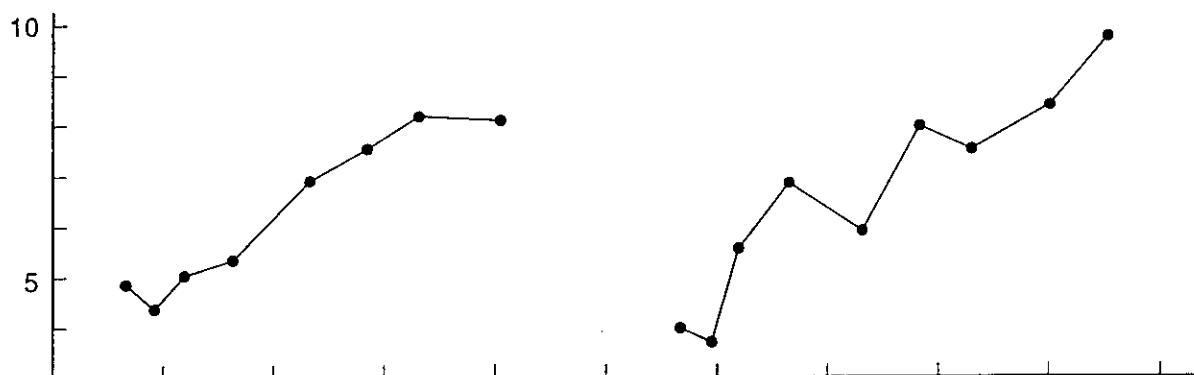
*Skeletonema costatum* (Figur 3.20-3.22) er den art, der viser det mest konsistente mønster i klæbrighed med kulturalder. Det typiske mønster, fundet i 10 af 14 undersøgte kulturer, er, at klæbrigden er høj i den eksponentielle og tidligt stationære fase, og aftagende i sen stationær og senescent fase. Vi har fundet dette mønster i såvel axeniske som ikke-axeniske kulturer, samt i de to 'felt-kulturer', hvor *S. costatum* var helt dominerende. Der er dog afvigelser fra dette mønster. I 3 tilfælde fandt vi at klæbrigden efterfølgende steg i den senescente fase, omrent samtidig med begyndende cellelysing. I to axeniske kulturer fandt vi at klæbrigden var lav igennem hele vækstforløbet.

I de to undersøgte ikke-axeniske kulturer af *Thalassiosira pseudonana* (Figur 3.23) fandt vi stigende klæbrighed gennem hele vækstforløbet. Ændringen i  $\alpha$  er endog meget dramatisk, 2-3 størrelsesordener. I en undersøgt axenisk kultur af *T. pseudonana* fandt vi intet mønster.

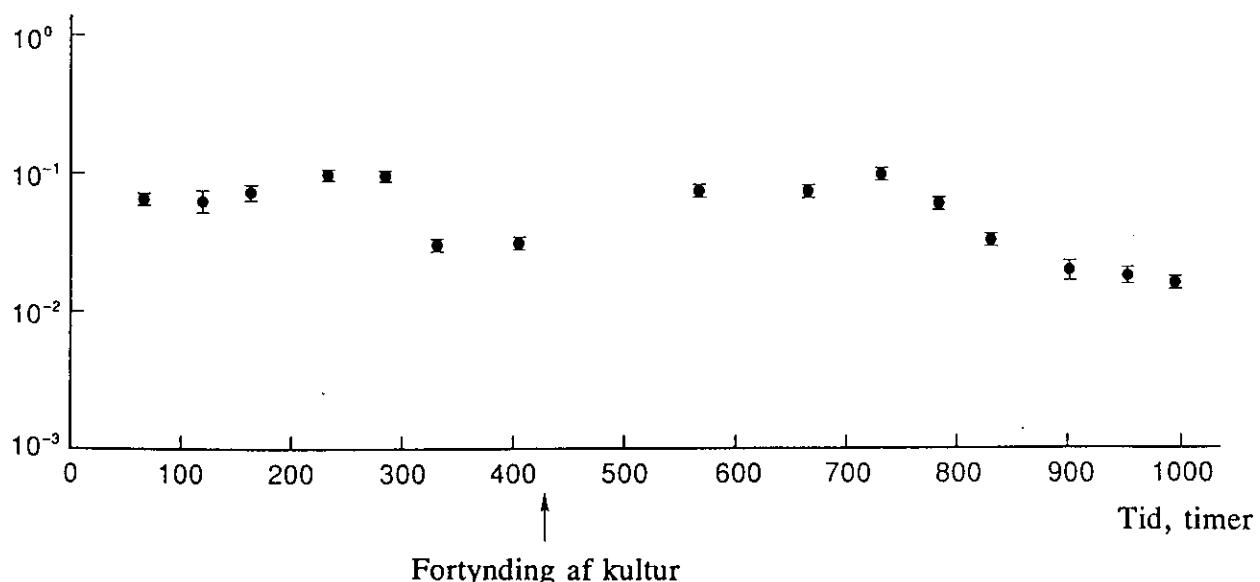
Cellekoncentration, ppm



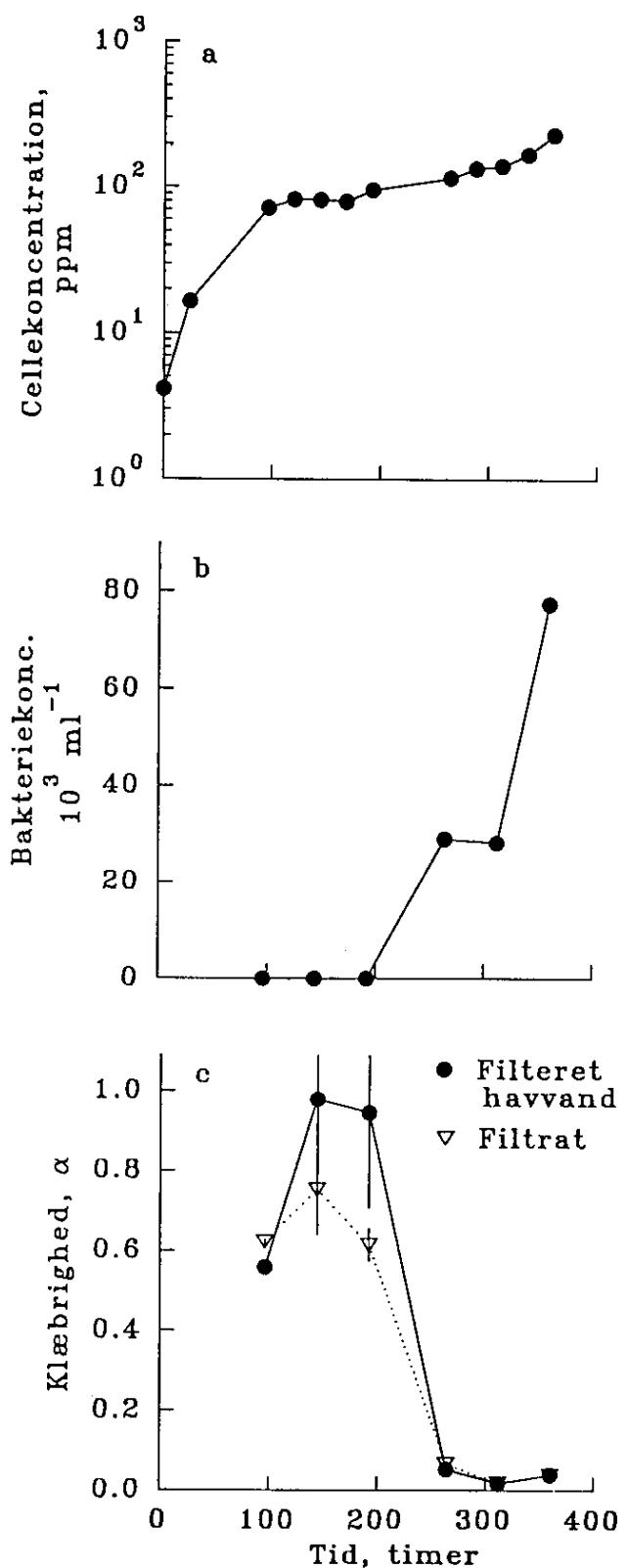
C/N-forhold



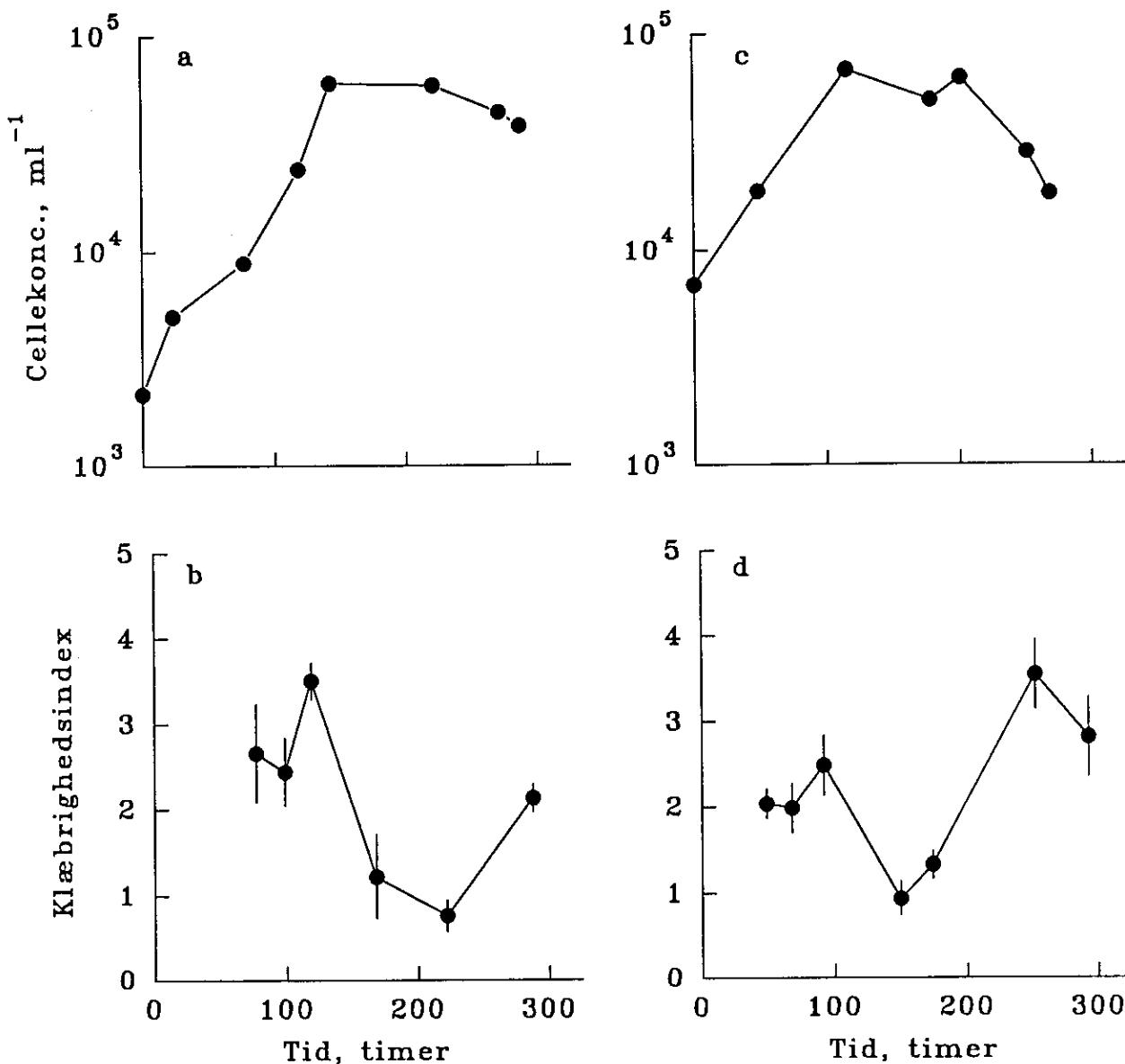
Klæbrigthed ( $\alpha$ )



Figur 3.20. Typisk forløb af cellekoncentration, C/N-forhold og celle-klæbrigthed i en ikke-axenisk batchkultur af *Skeletonema costatum*. Efter ca. 400 timer er kulturen blevet fortyndet ca. 100 gange med friskt kulturmedie.



**Figur 3.21.** Typisk forløb af cellekoncentration, koncentration af suspenderede bakterier og klæbrigthed i en axenisk kultur af *Skeletonema costatum*. Koncentrationen af epifytiske bakterier er ~0, medens batchkulturen forurenes med suspenderede bakterier efter ca. 200 timer. Klæbrigheden er vist for vaskede celler resuspendederet i kulturfiltrat hhv. filtreret havvand.

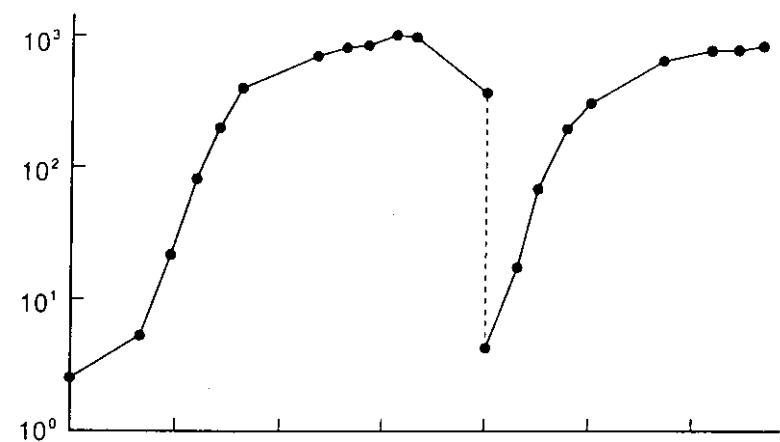


**Figur 3.22.** Cellekoncentration og klæbrighed af to 'felt-kulturer' af *Skeletonema costatum*. 80 l vand indsamlet i Isefjord den 27. (a og b) og 28. februar 1992, og inkuberet i laboratoriet under simulerede naturlige lys- og temperatur-forhold.

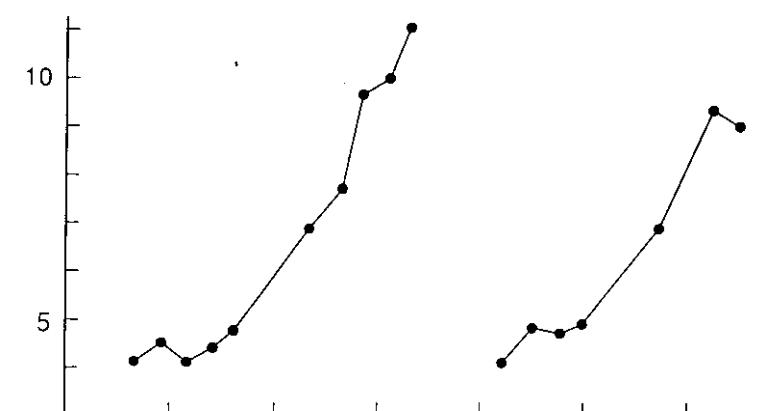
Klæbrigheden af *Phaeodactylum tricornutum* var konstant og uafhængig af kulturalder, medens klæbrigheden af *Chaetoceros affinis* celler (Figur 3.24) varierede på en tilsvareladende usystematisk måde med kulturalder.

Sammenfattende har vi altså fundet ganske forskellige (omend ikke helt konsistente) respons-typer i klæbrighed som funktion af vækstfase: Stigende klæbrighed (*Thalassiosira pseudonana*), aftagende klæbrighed (*Skeletonema costatum*), konstant klæbrighed (*Phaeodactylum tricornutum*), ingen systematisk variation (*Chaetoceros affinis*) eller ingen klæbrighed overhovedet (*Thalassiosira weisflogii*, *Rhodomonas baltica*, *Dunaliella marina*).

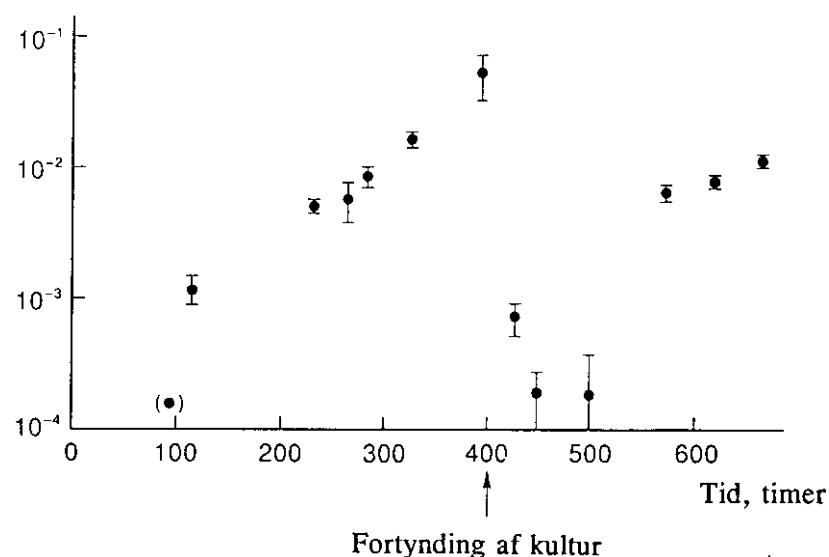
Cellekoncentration, ppm



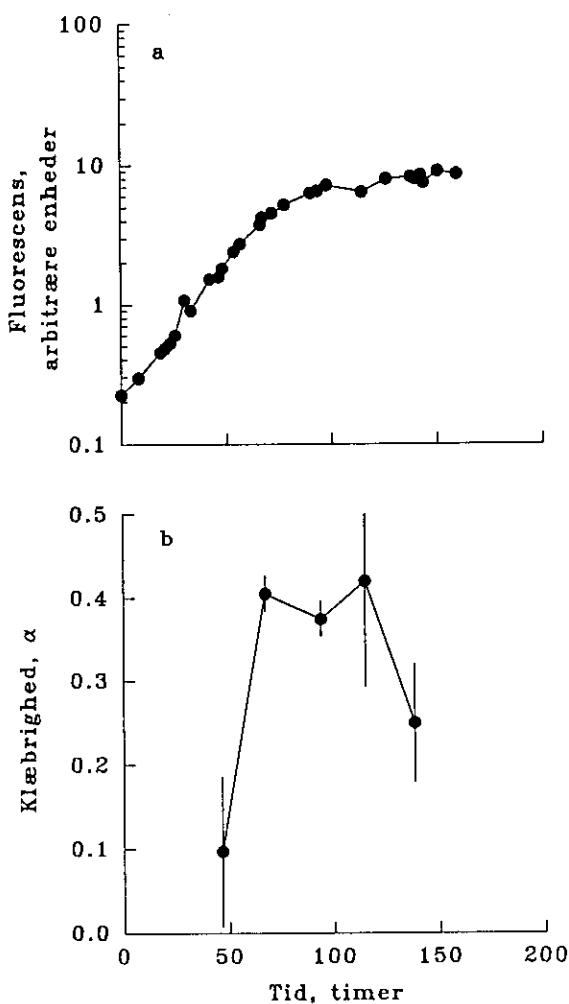
C/N-ratio



Klæbrigthed ( $\alpha$ )



*Figur 3.23.* Forløbet af cellekoncentration, C/N-forhold og klæbrighed i en ikke-axenisk kultur af *Thalassiosira pseudonana*. Efter ca. 400 timer fortyndes vækstkulturen ca. 100 gange med friskt algevækstmedie. Bemærk at klæbrigden er afbildet på logaritmisk skala.



**Figur 3.24.** Cellekoncentration og klæbrigthed i batchkultur af *Chaetoceros affinis*.

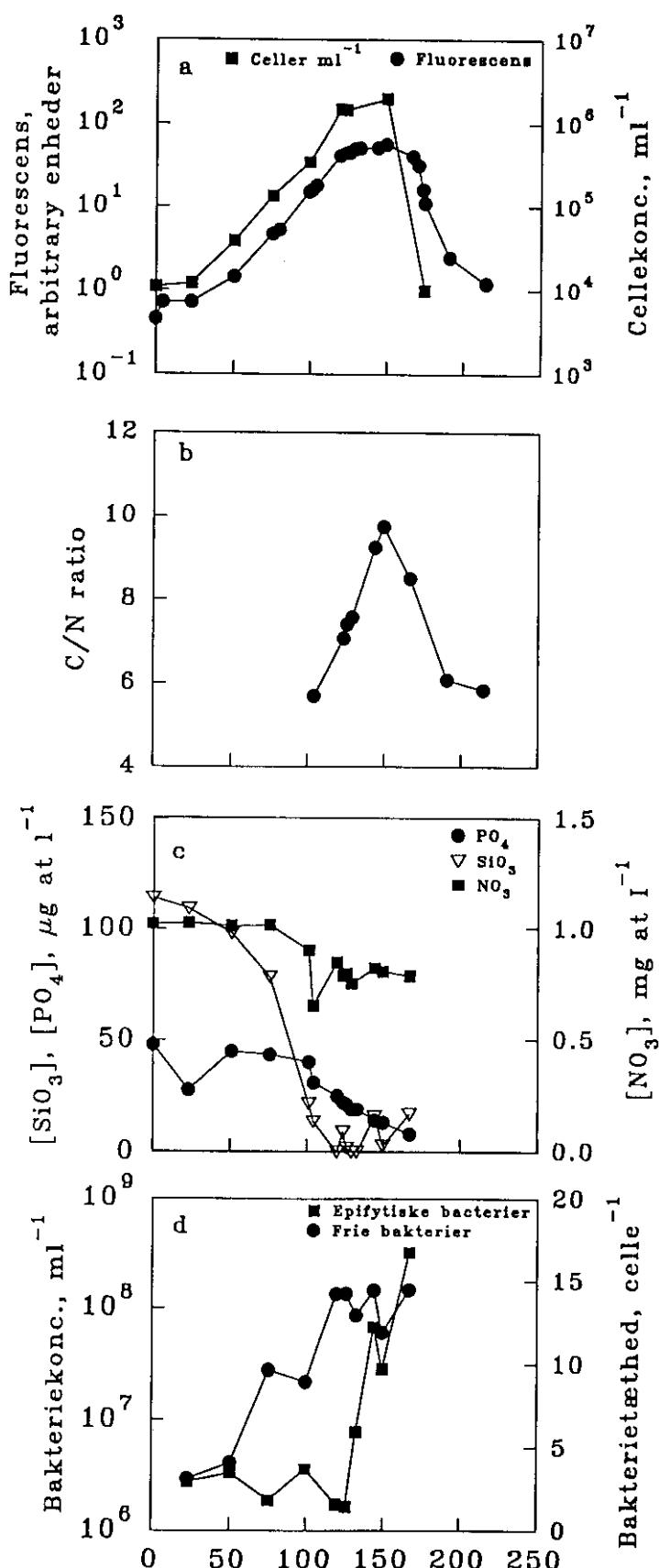
### 3.6 Årsager til variation i planktonalgers klæbrighed

#### 3.6.1 Næringsstatus og koncentration af uorganiske næringssalte

Forholdet mellem kulstof (C) og kvælstof (N) i planktonalger antages ofte at være et udtryk for deres næringsstatus. Specielt formodes et højt C/N-forhold at være udtryk for kvælstofbegrænsning.

Imidlertid har vi fundet at C/N-forholdet hos kiselalger tillige varierer som et resultat af silikat-begrænsning (f.eks Fig. 25): ved silikat-begrænsning ophober kiselalger initialet kulhydrater, hvilket giver anledning til forhøjede C/N-forhold. Senere frigives disse kulstofholdige forbindelser, og C/N-forholdet aftager igen. I alle kiselalgekulturer var silikat det begrænsende næringssstof. Øget og nedsat klæbrighed hos hhv. *Thalassiosira pseudonana* og *Skeletonema costatum* falder i nogen udstrækning sammen med begyndende silikatbegrænsning, men mønsteret er ikke konsistent, og ændringer i klæbrighed kan næppe tilskrives silikatbegrænsning. Sammenfattende

C/N som mål for algers næringsstatus ?



**Figur 3.25.** Typisk forløb af cellekoncentration, C/N-forhold, koncentration af uorganiske næringsalte samt epifytiske og suspenderede bakterier i ikke-axenisk kultur af *Skeletonema costatum*.

har vi ikke kunnet finde gennemgående eller konsistente variationer i klæbrigthed med koncentration af uorganiske næringsioner, eller med cellernes C/N-forhold.

### 3.6.2 Effekt af bakterier

Bakterier udskiller mucopolysaccharider, som kan tænkes at fungere som 'biologisk lim'. Senescente alger overvokses af epifytiske bakterier, og i ikke-axeniske kulturer har vi fundet op til 100 bakterieceller per algecelle (se Figur 3.25). Koncentrationen af suspenderede bakterier i ikke-axeniske kulturer varierer omrentligt proportionalt med algecelle-koncentrationen, og når op på  $10^8\text{-}10^9$  bakterier  $\text{ml}^{-1}$ . For at undersøge effekten af bakterier på planktonalgers aggregering, har vi undersøgt klæbrigden af celler (*Skeletonema costatum* og *Thalassiosira pseudonana*) dyrket såvel axenisk som ikke-axenisk (Tabel 3.3). Hos *Skeletonema costatum* har vi fundet både de højeste og de laveste  $\alpha$ -værdier i axeniske kulturer; der syntes således her ikke at være nogen entydig sammenhæng mellem klæbrigden og forekomst af bakterier. Hos *Thalassiosira pseudonana* har vi heller ikke kunnet finde nogen sammenhæng. Disse foreløbige undersøgelser tyder derfor ikke på, at bakterier, hverken suspenderede eller epifytiske, påvirker algecellers klæbrigden.

### 3.6.3 Effekt af partikulært mucus

*Kisleralger producerer mucus*

#### Planktonalgers produktion af partikulært mucus

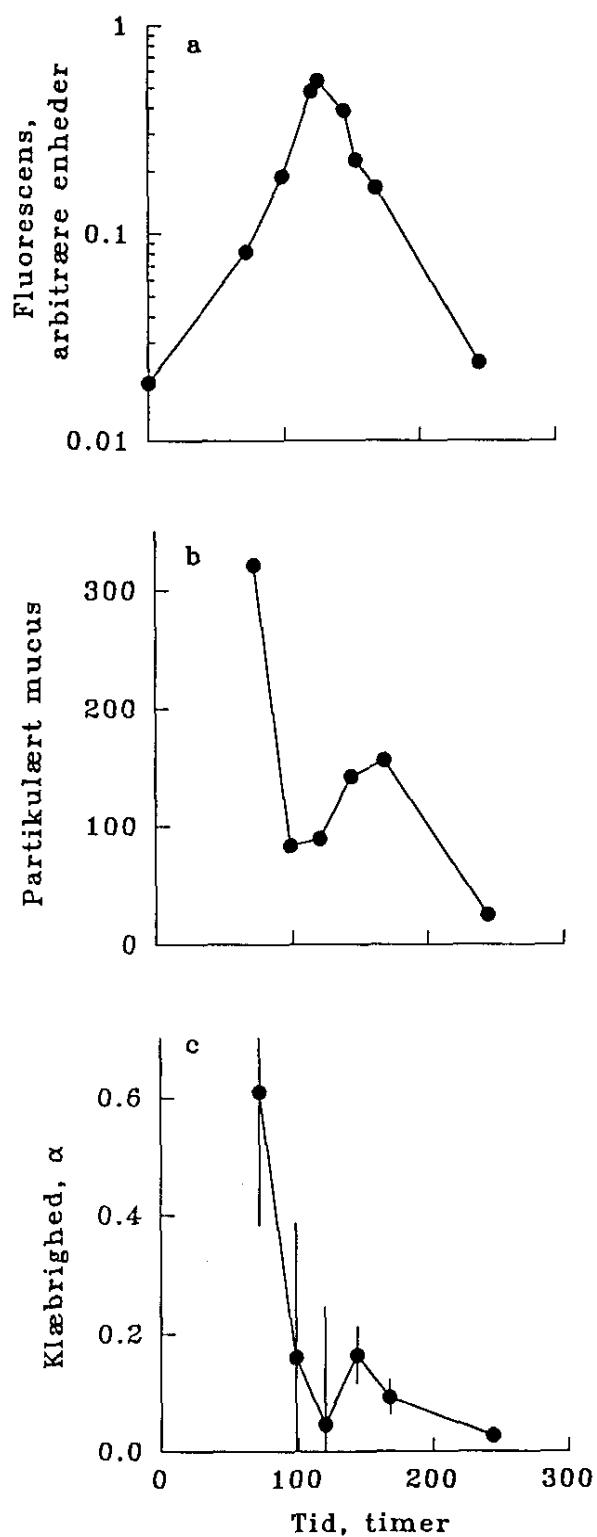
Diatomeer producerer to typer mucus (Decho, 1990): En type er meget tæt, og udskilles som en tynd film på celleoverfladen ('Capsular mucus'). En anden type er mere 'lös', og udskilles som kolloider. Dette kolloidale mucus kan udfælde eller koagulere og give anledning til dannelse af partikulært mucus. Denne partikulære form af mucus er først beskrevet for nylig, både i kiselalgekulturer og i havet (Alldredge *et al.*, i trykken; Kiørboe & Hansen, i trykken). Forekomsten af signifikante koncentrationer af partikulært mucus kan give anledning til langt højere kollisionsfrekvenser mellem suspenderede partikler end antaget i det ovenstående. Hvis mucuspartiklerne tillige er klæbrige, vil de potentielt kunne bidrage signifikant til aggregering af planktonalger såvel som af andre hydrosoler, herunder ikke-klæbrige partikler/alger.

Vi har undersøgt forekomsten af partikulært mucus i batch-kulturer af kiselalgerne *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros affinis*, *Coscinodiscus* sp. og flagellaten *Rhodomonas baltica* (Figurerne 3.26-3.28, Tabel 3.4).

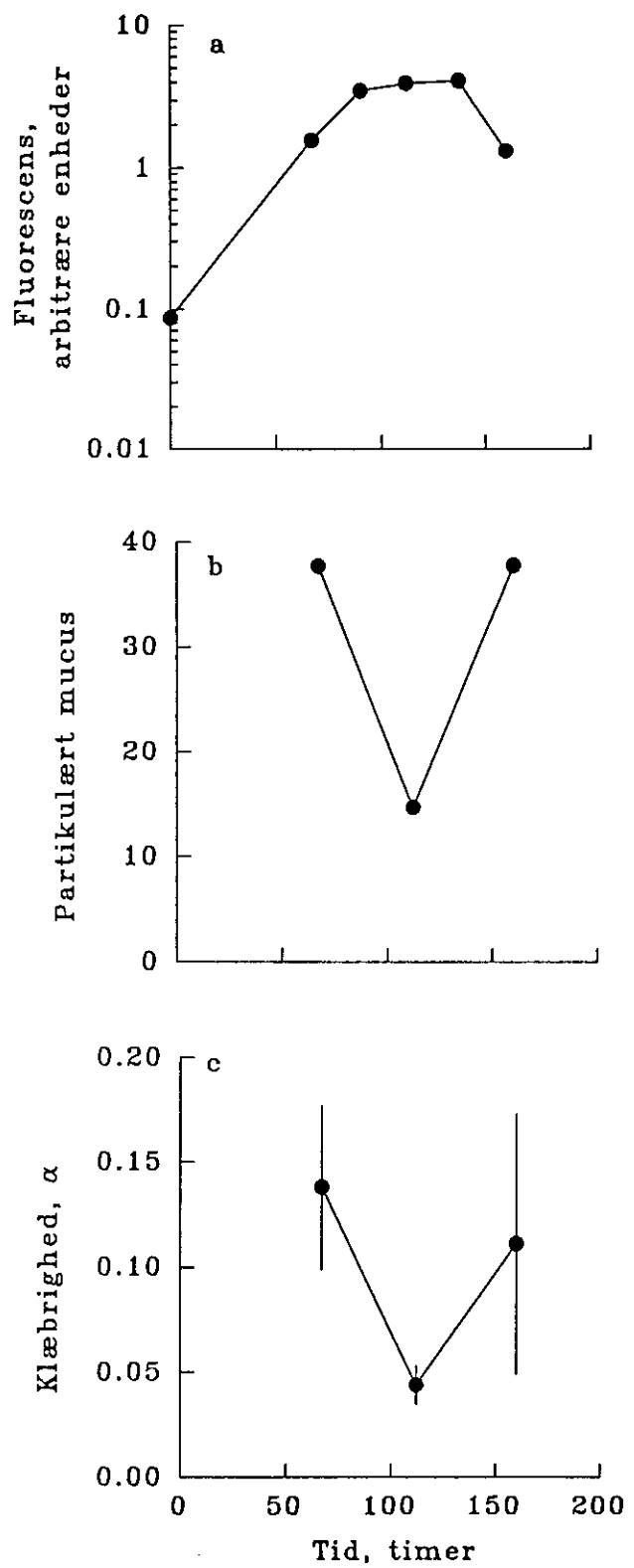
*Mucuspartikler kan ikke ses i mikroskopet*

I kulturer af alle de undersøgte arter, såvel axeniske som ikke-axeniske, konstaterede vi partikulært mucus. Mucus forekommer i kulturerne, foruden på opløst form, tillige som frit suspenderede, transparente partikler. De kan ikke ses i mikroskopet medmindre de er farvet eller koloniseret af bakterier og flagellater. Størrelse af mucuspartiklerne i kulturerne varierede mellem 2-100  $\mu\text{m}$  i diameter, det

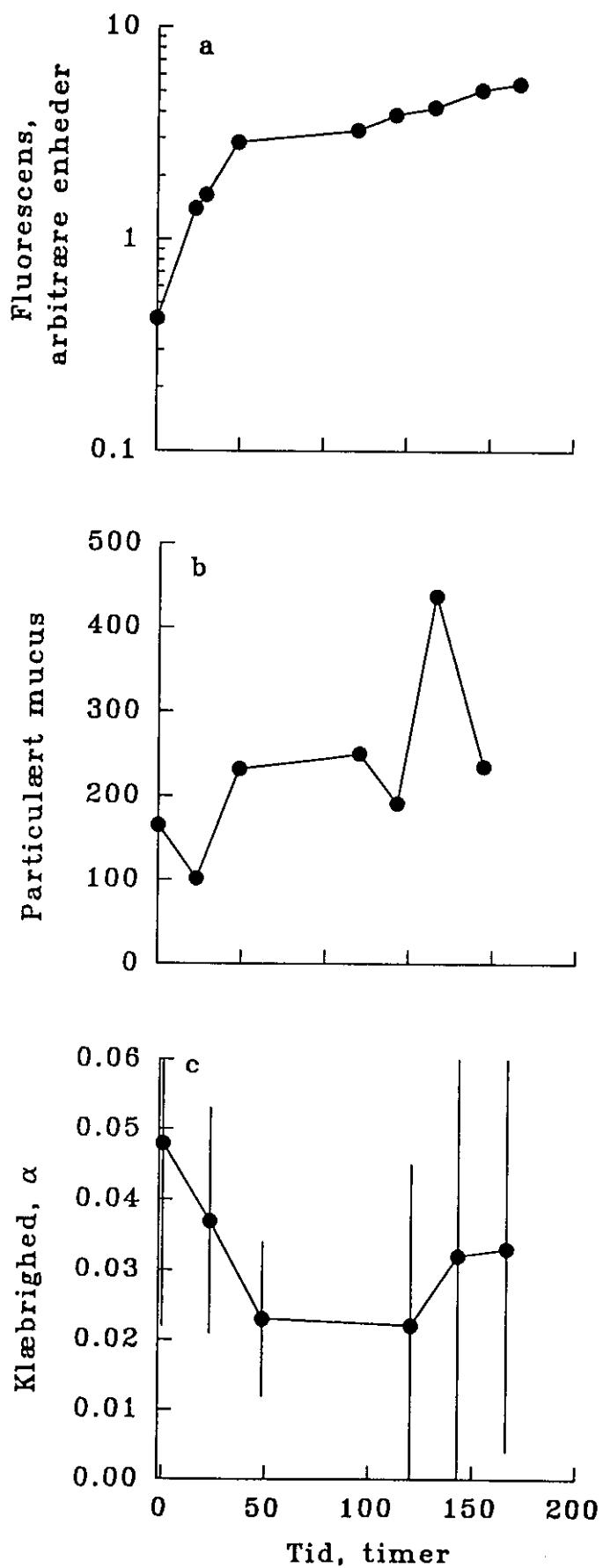
gennemsnitlige partikelvolumen mellem  $10^3$  og  $10^5 \mu\text{m}^3$  (Figur 3.29), og koncentrationen af mucuspartikler mellem  $1.000$ - $15.000 \text{ ml}^{-1}$ .



**Figur 3.26.** Forløb af cellekoncentration (målt som fluorescens), koncentration af partikulært mucus og klæbrighed i ikke-axenisk kultur af *Chaetoceros affinis*.



**Figur 3.27.** *Skeletonema costatum*: cellekoncentration (som fluorescens), koncentration af partikulært mucus og klæbrighed i ikke-axenisk kultur.



*Figur 3.28. Skeletonema costatum: som Fig. 27, men for axenisk kultur.*

**Tabel 3.4.** Variationer i forholdet mellem mucus- og cellevolumen i batchkulturer af 3 algearter med bemærkninger om udviklingen i mucus-/cellevolumen - ratio med kulturalder.

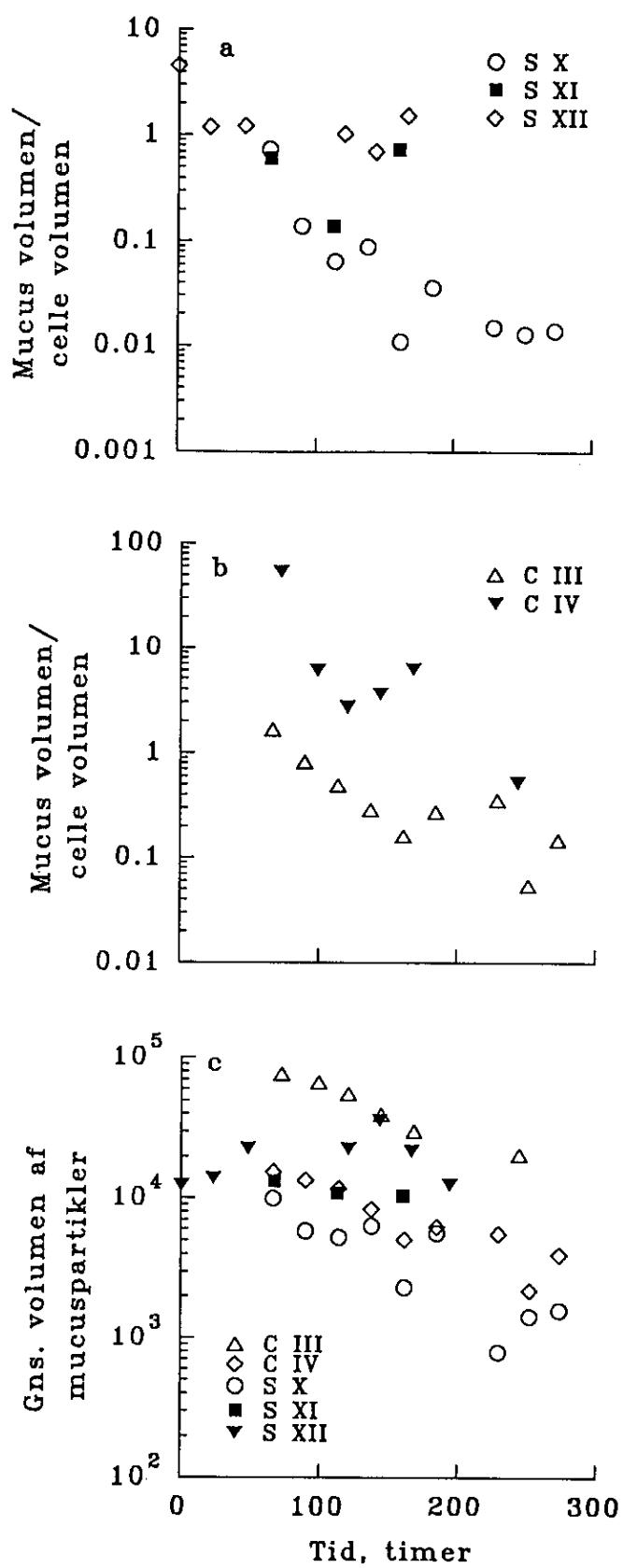
| Art  | Batch nr/<br>dato    | Mucus<br>volume/<br>cellevolume<br>(range) | Antal<br>Observationer | Bemærkninger                             | $\alpha$      |
|--|----------------------|--|------------------------|--|---------------|
| <i>Skeletonema costatum</i><br>(ikke axeniske) | S X,7 - 16/9         | 0,01-0,73                                  | 9                      | Ratio falder med<br>kulterens alder      | -             |
| <i>Skeletonema costatum</i><br>(ikke axeniske) | S XI,2- 9/10         | 0,14-0,75                                  | 3                      | -  | 0,044 - 0,138 |
| <i>Skeletonema costatum</i><br>(axeniske)      | S XII,<br>30/10-9/11 | 0,70-4,54                                  | 7                      | Ratio konstant<br>med kulterens<br>alder | 0,22 - 0,048  |
| <i>Chaetoceros affinis</i><br>(axeniske)       | C III, 7-16/9        | 0,05-1,67                                  | 9                      | Ratio falder med<br>kulterens alder      | -             |
| <i>Chaetoceros affinis</i>                     | C IV,<br>30/10-9/11  | 0,53-53,83                                 | 6                      | Ratio falder med<br>kulterens alder      | 0,026 - 0,61  |
| <i>Rhodomonas baltica</i>                      | R III, 7-12/9        | 0,08-0,49                                  | 3                      | Ingen mønster                            | -             |

Ud over de frit suspendedede mucuspartikler, modtog celleoverfladerne farve (Alcian Blue); dette skyldes antageligvis forekomsten af 'capsular mucus' på celleoverfladen.

#### Forholdet mellem mucus og celler aftager i batchkulterer

Mængde og størrelsесfordeling af partikulært mucus varierede markant, både indenfor og mellem kulturer (Tabel 3.4, Figur 3.29). Hos de undersøgte arter varierede koncentrationen af partikulært mucus mellem nær 0 og koncentrationer op til nær 10 gange koncentrationen af alger. Det absolute mucusvolumen varierede usystematisk med kulterenes alder, medens det relative volumen (forholdet mellem volumenkoncentration af partikulært mucus og alger) aftog med kulterens alder i ikke-axeniske kulturer af *Skeletonema costatum* og *Chaetoceros affinis* (Figur 3.29). Den gennemsnitlige størrelse af mucuspartiklerne aftog ligeledes med alder i de ikke-axeniske kulturer af disse arter. I en axenisk kultur af *Skeletonema costatum* var såvel det relative mucusvolumen som gennemsnitlige partikelstørrelse omtrentlig konstante. Det relative mucusvolumen var nogenlunde ens i to undersøgte ikke-axeniske kulturer af *Skeletonema costatum* (0,1-0,7), men næsten en størrelsесorden højere i en axenisk kultur (0,7-4,5) (Tabel 3.4, Figur 3.29). Disse forskelle i forløb og koncentration af mucus mellem axeniske og ikke-axeniske kulturer kunne tyde på, at bakterier nedbryder det partikulære mucus. Imidlertid varierede den relative mucuskoncentration også med en størrelsесorden mellem to ikke-axeniske *Chaetoceros affinis* kulturer (Figur 3.29), selvom bakteriekoncentrationerne var omtrent ens. Hos den undersøgte flagellat, *Rhodomonas baltica*, var den relative mucus-koncentration nogenlunde som i ikke-axeniske *Skeletonema costatum* kulturer.

Målingerne af koncentrationen af partikulært mucus i batchkulterer viser således at såvel kiselalger som flagellater kan producere meget



**Figur 3.29.** Forholdet mellem mucus og cellevolumen i (a) en axenisk (S XII) og to ikke-axeniske kulturer af *Skeletonema costatum* og (b) i to kulturer af *Chaetoceros affinis*. (c) Gennemsnitligt volumen af individuelle mucuspartikler i de samme kulturer.

*Partikulært mucus findes i høje koncentrationer i havet*

betydelige mængder partikulært mucus. En enkelt direkte måling af produktionsraten af mucus hos *Coscinodiscus* sp. understøttede dette, idet vi fandt at denne kiselalge kan producere partikulært mucus svarende til 0,5 gange sit eget cellevolume per time!

Vi ved ikke i hvilket omfang disse observationer kan ekstrapoleres til naturen, men det er nyligt rapporteret, at koncentrationen af partikulært mucus kan være ganske betydende i havet (Alldredge *et al.*, i trykken; Passow *et al.*, submitted). Vores observationer viser, at kiselalger er en potentiel betydende kilde til dette hidtil upåagtede partikulære materiale. Det er derfor særlig relevant at undersøge, i hvilket omfang partikulært mucus bidrager til aggregering af planktonalger.

#### **Mucus' rolle i aggregering af planktonalger**

For at undersøge mucus' rolle i aggregeringsprocessen har vi (i) sammenholdt målinger af klæbrigthed med samtidige målinger af mucus-koncentration i kulturerne (én axenisk og én ikke-axenisk kultur af *Skeletonema costatum*; én ikke-axenisk kultur af *Chaetoceros affinis*); (ii) undersøgt forekomsten af mucus i aggregater; og (iii) tilsat mucus (fra *Coscinodiscus* sp.) i forskellige koncentrationer ikke-klæbrige *S. costatum* celler, og kvantificeret deres aggregering ved måling af tilsyneladende  $\alpha$ .

*Aggregering af S. costatum sker uafhængigt af mucus*

Hos *Skeletonema costatum* var der ingen sammenhæng mellem koncentrationen af partikulært mucus og cellernes målte klæbrighed; den axeniske kultur have mucuskoncentrationer der var en størrelsesorden højere end den ikke-axeniske kultur, men klæbrigden var kun omkring 1/5 (Figur 3.27-3.28). Mikroskopisk undersøgelse af Alcien Blue farvede aggregater viste tillige, at der ikke forekom partikulært mucus i disse, skønt koncentrationen af mucus var høj. Aggregering af *Skeletonema costatum* beror altså på celle-celle klæbrighed.

*Aggregering af C. affinis afhænger af partikulært mucus*

Hos *Chaetoceros affinis* varierede koncentrationen af partikulært mucus parallelt med estimatorne af  $\alpha$  (Figur 3.26), og korrelationen mellem  $\alpha$  og mucuskoncentration var statistisk signifikant ( $r^2 = 0,85$ ,  $n = 6$ ,  $p < 0,1\%$ ). Ordinatafskæringen, som kan fortolkes som et mål for celle-celle klæbrighed, var ikke signifikant forskellig fra 0. Mikroskopisk undersøgelse af Alcien Blue farvede aggregater viste hver gang, at disse bestod af såvel celler som mucuspartikler. Aggregering af *Chaetoceros affinis* syntes således i hovedsagen at bero på kollisioner mellem celler og mucuspartikler og på celle-mucus klæbrighed. Dette betyder også, at de målte  $\alpha$ -koefфиcienter hos denne art kun er tilsyneladende, og ikke repræsentative for celle-celle klæbrighed.

Kulturer af flagellaten *Rhodomonas baltica* indeholder relativt høje koncentrationer af mucus, men aggregerer ikke.

I et forsøg tilsatte vi varierende koncentrationer af *Coscinodiscus* sp.

*Partikulært mucus kan få ikke-klæbrige partikler til at aggregere*

mucus til ikke-klæbrige *Skeletonema costatum* celler; det tilsatte mucus fik cellerne til at flokkulere i Couette opstillingen, og flokkuleringsraten (kvantificeret som tilsyneladende  $\alpha$ ) var proportional med mængden af tilsat mucus (Tabel 3.5).

**Tabel 3.5.** Aggregeringshastighed af *Skeletonema costatum* celler tilsat varierende koncentrationer af *Coscinodiscus* mucus. Aggregeringshastigheden kvantificeret som tilsyneladende klæbrigthed ( $\alpha$ ).

| Forsøg   | Koncentration af <i>Coscinodiscus</i> mucus (PPM) | $\alpha \pm 95\% \text{ C.L.}$ |
|--|---|--------------------------------|
| Kultur fortyndet med GF/C filtreret havvand          | 0   | $0,022 \pm 0,024$              |
| Kultur fortyndet med <i>Coscinodiscus</i> filtrat    | 0   | $0,044 \pm 0,023$              |
| Kultur fortyndet med suspension af partikulært mucus | 40  | $0,104 \pm 0,028$              |
| Kultur fortyndet med suspension af partikulært mucus | 60  | $0,171 \pm 0,036$              |

#### *Mucuspartikler er klæbrige*

Endelig estimerede vi i ét forsøg klæbrigden af mucus-partikler produceret af *Coscinodiscus* sp.. Vi brugte mucus-partikler, der var koloniseret af bakterier og flagellater, og derfor kunne registreres med elektronisk partikelæller. Vi fandt  $\alpha = 0,68 \pm 0,18$ .

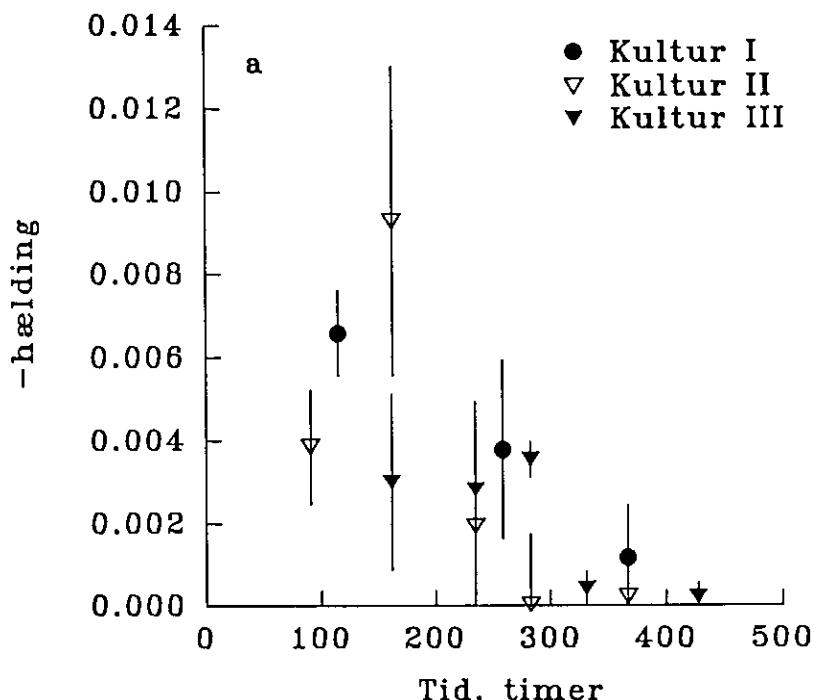
Sammenfattende har disse forsøg demonstreret (i) to forskellige koaguleringsmekanismer for planktonalger, én der beror på suspenderede, klæbrige mucuspartikler og celle-mucus klæbrighed, og én der beror på celle-celle klæbrighed; (ii) at der er forskel på fytoplankton-producerede mucuspartiklers klæbrighed - mucus fra *Rhodomonas baltica* og *Skeletonema costatum* syntes ikke at være klæbrigt, medens mucus fra *Chaetoceros affinis* og *Coscinodiscus* sp. er klæbrigt; og (iii) at suspenderede, klæbrige mucuspartikler kan bringe ikke klæbrige partikler til at koagulere.

#### **3.6.4 Effekt af opløste algeekssudater på aggregering af *Skeletonema costatum***

Vi har ovenfor omtalt et tilsyneladende artifikat i vores eksperimentelle teknik, nemlig det forhold, at den målte klæbrigheit tilsyneladende afhænger af den partikelkoncentration, ved hvilken klæbrigden er bestemt (jvnf. Figur 3.17). Dette er, som nævnt, ikke i overensstemmelse med klassisk koaguleringsteori (flokkuleringshastigheden vil afhænge af partikelkoncentrationen, men  $\alpha$  bør være uafhængig af partikelkoncentrationen). Vi har fundet dette mønster hos de to arter, hvor det er undersøgt, nemlig *Skeletonema costatum* og *Phaeodactylum tricornutum*. Dette resultat kan imidlertid forklares og bringes i overensstemmelse med koaguleringsteori hvis cellerne udskiller en substans, der forhindrer eller nedsætter flokkulering og

*Kan alger udskille en substans, der hindrer flokkulering ?*

klæbrigthed. Jo højere cellekoncentration, des højere koncentration af denne hypotetiske substans, og des lavere tilsyneladende klæbrighed.



*Figur 3.30. Forløbet af den gennemsnitlige hældning af plots af estimered  $\alpha$  mod volumenfraktion af suspenderede celler i tre ikke-axeniske batchkulturer af *Skeletonema costatum*.*

I Figur 3.30 har vi præsenteret en analyse af  $\alpha$ 's afhængighed af partikelkoncentration fra tre batchforsøg, idet de gennemsnitlige hældninger af regressioner af  $\alpha$  vs. volumenfraktion af suspenderede celler er afbildet som funktion af kulturens alder. Resultatet af denne analyse foreslår, at effekten af denne hypotetiske og potentelt hæmmende substans er mest udtalt i den eksponentielle og i den tidlige stationære vækstfase.

Vi har eksperimentelt undersøgt denne hypotese ved at sammenligne klæbrigden af *Skeletonema costatum* celler, der var vasket og efterfølgende resuspendederet i henholdsvis filtreret havvand og i kulturfiltrat (dvs.  $\pm$  tilstedeværelse af den hypotetiske substans) (Figur 3.21 og Tabel 3.6).

Vaskede celler resuspendederet i filtreret havvand var mere klæbrige end celler resuspendederet i kultur-filtrat i 11 ud af 13 eksperimenter; denne forskel er statistisk signifikant (binomial-test,  $p < 5\%$ ).

*S. costatum* udskker et stof der hæmmer flokkulering

Hvis vi inddrager 7 eksperimenter, hvor hverken celler opslæmmet i filtreret havvand eller i kulturfiltrat var klæbrige, er forskellen stadig statistisk signifikant. I de enkelte eksperimenter var forskellen

**Tabel 3.6.** Effekten af opløste algeekssudater på flokkuleringsraten af *Skeletonema costatum celler*. Flokkuleringsraten kvantificeret som klæbrigthed. "Ratio" angiver forholdet mellem klæbrighed af celler suspenderet i hh filtreret havvand og i kulturfiltrat. P = signifikansniveau. NS = ikke signifikant. Kulturen SI - SV var axeniske; alle andre kulturer var ikke-axeniske.

| Batch No, Dato | $\alpha$ eller SI<br>FSW | $\alpha$ eller SI<br>Filtrat | Ratio | P %   | Kommentarer   | Teknik          |
|----------------|--------------------------|------------------------------|-------|-------|---|-----------------|
| S I, 30/3      | 0,559 $\pm$ 0,018        | 0,624 $\pm$ 0,032            | 0,90  | NS    | Exp. fase; Eget filtrat   | Couette         |
| S I, 1/4       | 0,980 $\pm$ 0,133        | 0,795 $\pm$ 0,055            | 1,23  | NS    | Stat. fase; Eget filtrat  | Couette         |
| S I, 3/4       | 0,845 $\pm$ 0,096        | 0,614 $\pm$ 0,061            | 1,38  | < 10  | Stat. fase; Eget filtrat  | Couette         |
| S III, 9/4     | 0,153 $\pm$ 0,036        | 0,048 $\pm$ 0,047            | 3,19  | NS    | Exp. fase; filtrat fra batch I i sen stat. fase                   | Couette         |
| S III, 9/4     | 0,365 $\pm$ 0,041        | 0,127 $\pm$ 0,040            | 2,87  | < 5   | Exp. fase; filtrat fra batch I i sen stat. fase; celler sonikeret | Couette         |
| S V, 14/5      | 0,076 $\pm$ 0,127        | 0,062 $\pm$ 0,013            | 1,24  | NS    | Exp. fase; filtrat fra batch IV i stat. fase                      | Couette         |
| S VII, 9/2     | 3,307 $\pm$ 0,513        | 2,042 $\pm$ 0,282            | 1,62  | < 0,1 | Stat. fase; filtrat fra batch i scene-scent fase                  | Sykkende kugler |
| S VII, 10/2    | 3,307 $\pm$ 0,513        | 1,872 $\pm$ 0,328            | 1,77  | < 0,1 | Stat. fase; filtrat fra batch i scene-scent fase                  | Sykkende kugler |
| S VIII, 13/2   | 3,618 $\pm$ 0,830        | 2,010 $\pm$ 0,396            | 1,80  | < 1   | Sen stat. fase; eget filtrat                                      | Sykkende kugler |
| S IX, 13/2     | 3,226 $\pm$ 0,817        | 2,330 $\pm$ 0,042            | 1,38  | < 5   | Stat. fase; eget filtrat  | Sykkende kugler |
| Felt I, 10/3   | 2,660 $\pm$ 0,274        | 2,126 $\pm$ 0,165            | 1,25  | < 0,1 | Sen stat. /scenescent fase; eget filtrat                          | Sykkende kugler |
| Felt II, 9/3   | 6,570 $\pm$ 1,837        | 3,540 $\pm$ 0,405            | 1,86  | < 0,1 | Scenescent fase; eget filtrat                                     | Sykkende kugler |
| Felt II, 11/3  | 5,642 $\pm$ 0,772        | 2,812 $\pm$ 0,457            | 2,01  | < 0,1 | Scenescent fase; eget filtrat                                     | Sykkende kugler |

signifikant i 8 af 13 tilfælde. Der var ikke noget tydeligt mønster i effekten af opløste ekssudater, og vi fandt effekt af kulturfiltrat fra celler i såvel eksponetiel, stationær og henfalds vækstfaser, og både i axeniske og ikke-axeniske kulturer. I foråret 1993 gentog vi eksperimentet med *S. costatum* celler indsamlet i Isefjorden, og med samme resultat (Tabel 3.7).

Disse eksperimenter har således demonstreret at *Skeletonema costatum* udskiller (en) substans(er), som hindrer eller hæmmer flokkulering, omend der ikke er noget éntydigt mønster med vækstfase i udskillelse eller effekt af dette/disse stof(fer). Det er tidligere beskrevet at bakterier kan udskille flokkuleringshæmmende substanser (f.eks. Harris & Mitchell, 1975; Decho, 1990), men noget tilsvarende er ikke hidtil rapporteret for planktonalger. Det er dog sandsynligt, at sådanne stoffer produceres og udskilles mere generelt af planktonalger; det er f.eks. vanskeligt at forstå, hvordan klæbrige planktonalger dyrket i kulturer ved celletætheder  $> 10^6 \text{ ml}^{-1}$  undgår flokkulering, idet kollisionsfrekvensen mellem celler her må være meget høj.

Den økologiske eller tilpasningsmæssige betydning af flokkuleringshæmmende substanser kan være, at flokkulering og sedimen-

**Tabel 3.7. ISEFJORD 1993.** Effekt af ekssudater på fytoplanktonets klæbrigthed i mesocosmosforsøg med vand hentet fra Isefjorden d. 11. februar 1993. FSW angiver klæbrigthed af fytoplankton suspenderet i systemvand (lagret saltvand). Filtratet stammer fra karrene hvor vandet blev inkuleret.

| Batch No, Dato | $\alpha$ FSW      | $\alpha$ Filtrat  | Ratio | P %  | Kommentarer                                    | Teknik  |
|----------------|-------------------|-------------------|-------|------|--|---------|
| Felt I, 17/2   | -                 | 0                 | -     | NS   | Sen Exp. fase                                  | Couette |
| Felt I, 22/2   | $0,105 \pm 0,014$ | $0,044 \pm 0,031$ | 2,386 | < 2% | Stat. exp. fase                                | Couette |
| Felt I, 24/2   | $0,341 \pm 0,083$ | $0,200 \pm 0,018$ | 1,705 | < 1% | Scenescent fase                                | Couette |
| Felt I, 25/2   | $0,246 \pm 0,064$ | $0,193 \pm 0,054$ | 1,275 | NS   | Scenescent fase                                | Couette |
| Felt II, 17/2  | 0                 | 0                 | -     | NS   | Sen exp. fase                                  | Couette |
| Felt II, 22/2  | 0                 | 0                 | -     | NS   | Stat. fase                                     | Couette |
| Felt II, 24/2  | $0,332 \pm 0,051$ | $0,284 \pm 0,045$ | 1,169 | NS   | Scenescent fase                                | Couette |
| Felt II, 25/2  | $0,350 \pm 0,061$ | $0,208 \pm 0,051$ | 1,683 | NS   | Scenescent fase                                | Couette |
| Felt III, 1/3  | $0,193 \pm 0,028$ | $0,111 \pm 0,013$ | 1,743 | NS   | Stat. fase; Måling gennemsnit af to replikater | Couette |
| Felt IV, 2/3   | $0,222 \pm 0,015$ | $0,147 \pm 0,018$ | 1,510 | < 1% | exp. fase                                      | Couette |
| Felt IV, 3/3   | $0,093 \pm 0,005$ | $0,099 \pm 0,030$ | 0,939 | NS   | stat. fase                                     | Couette |
| Felt IV, 4/3   | $0,027 \pm 0,012$ | $0,025 \pm 0,004$ | 1,080 | NS   | stat. fase; Måling gennemsnit af to målinger   | Couette |

tering af algeopblomstringer herved kan undgås. For *Skeletonema costatum* har vi kun kunnet konstatere effekten ved meget høje cellekoncentrationer,  $\geq 10^5$  celler  $ml^{-1}$ . Imidlertid finder man lejlighedsvis *S. costatum* i usædvanligt høje koncentrationer i naturen, f.eks. op til  $10^5$  celler  $ml^{-1}$  i Tokyo Bugten (Han *et al.*, 1992) og nær  $10^6$  celler  $ml^{-1}$  i længere perioder i Hjarbæk Fjord (Gudrun Krogh, Ringkøbing Amt).

**Tabel 3.8. HJARBÆK FJORD 1993.** Sammenligning af klæbrighed af *Skeletonemas* suspenderet i filtreret vand fra Hjarbæk fjord hentet den 3. april 1993 hhv i kunstigt saltvand. Under kommentarer er anført hvilke vækstfase de tilsatte celler var i da forsøget blev påbegyndt.

| Forsøg No, Dato | $\alpha$ Kunstigt saltvand | $\alpha$ Filtreret vand fra Hjarbæk fjord | Ratio | P %    | Kommentarer   | Teknik  |
|-----------------|----------------------------|---|-------|--------|---------------|---------|
| I, 6/4          | $0,291 \pm 0,024$          | $0,237 \pm 0,041$                         | 1,228 | < 10%  | exp. fase     | Couette |
| II, 6/4         | $0,259 \pm 0,021$          | $0,225 \pm 0,029$                         | 1,151 | < 1%   | exp. fase     | Couette |
| III, 6/4        | $0,229 \pm 0,011$          | $0,169 \pm 0,016$                         | 1,355 | < 0,1% | exp. fase     | Couette |
| IV, 6/4         | $0,171 \pm 0,027$          | $0,142 \pm 0,012$                         | 1,204 | < 5%   | sen exp. fase | Couette |

Vi har specifikt undersøgt celler indsamlet i Hjarbæk Fjord (Tabel 8) og fundet, at disse udskiller flokkuleringshæmmende substanser. Det er derfor tænklig, at flokkuleringshæmmende substanser er ansvarlige for disse meget høje koncentrationer af *S. costatum* i naturen. Udskillelsen af flokkuleringshæmmende substanser synes meget variabel. Omend vi ikke har kunnet finde noget éntydigt

mønster heri, er denne observation i overensstemmelse med feltobservationer, idet man lejlighedsvis finder, at *S. costatum* flokkulerer ved koncentrationer  $< 10^4$  celler  $\text{ml}^{-1}$  (f.eks. Riebesell, 1991, se også kapitel 4), og til andre tider finder cellekoncentrationer  $> 10^6 \text{ ml}^{-1}$ , uden at flokkulering og sedimentering tilsyneladende er betydnende.

### 3.7 Sammenfattende diskussion og konklusioner

*Aggregatdannelser hos alger kan beskrives med koagulationsteori*

Vi har udviklet og anvendt et batteri af teknikker til at karakterisere planktonalgers flokkuleringspotentiale og til at kvantificere deres klæbrigthed. Vi har først og fremmest demonstreret at planktonalger kan aggregere, og at aggregationsprocessen kan beskrives kvantitativt med klassisk koaguleringsteori. Vi har fundet at de fleste kiselalger, i hvert fald lejlighedsvis, er klæbrige og flokkulerer. Målte klæbrighekskoefficienter på op til nærliggende 1,0 viser, at sedimentering p.gr.a. flokkulering potentiel er en kvantitativt meget vigtig mekanisme for kiselalger.

*To typer koaguleringsmekanismer*

Vi har her demonstreret to forskellige koaguleringsmekanismer for kiselalger: En mekanisme beror på kollisioner mellem suspenderede celler og celle-celle klæbrigthed, eksemplificeret ved *Skeletonema costatum*. På basis af vores målinger af celle-klæbrigthed (rapporteret første gang i Kiørboe *et al.* 1990) er denne type koagulering modelleret adskilige gange i de senere år, og anvendt til beskrivelse af planktonopblomstringers dynamik (Jackson, 1990; Jackson & Lochmann, 1992; i trykken; Riebesell & Wolf-Gladrow, 1992; Hill, 1992; se også kapitelerne 1 og 4). I kapitel 4 demonstrerer og diskuterer vi anvendeligheden af sådanne simple modeller til beskrivelse og forståelse af aggregationsprocesser og planktonopblomstringers dynamik i naturen.

En anden koaguleringsmekanisme for kiselalger beror på klæbrige mucuspartikler og på kollisioner mellem - og efterfølgende sammenklæbning af - celler og mucuspartikler snarrere end imellem celler indbyrdes. Denne mekanisme illustreres af kiselalgerne *Chaetoceros affinis* (dette arbejde, se også Kiørboe & Hansen, i trykken) og *Chaetoceros gracilis* (Passow *et al.*, manuskript). Kolloidal exopolymert materiale, produceret af kiselalger, kan under visse betingelse danne partikler (Decho, 1990; se også Wells & Goldberg, 1991 og Koike *et al.*, 1990). Det er antageligvis sådanne mucuspartikler vi har fundet i vores kulturer (se også Alldredge *et al.*, i trykken). Vi har her også demonstreret, at mucuspartikler, dannet af kiselalger, kan bringe andre, ikke klæbrige partikler til at flokkulere.

*Betydningen af partikulært mucus*

For nylig er mucuspartikler af denne type fundet i havet i ganske høje koncentrationer (op til  $5000 \text{ ml}^{-1}$ ) (Alldredge *et al.*, i trykken). Mucuspartikler kan ikke kvantificeres med konventionelle teknikker (elektronisk partikeltæller, mikroskopi), men kræver farvning. Dette forklarer, hvorfor de hidtil har været stort set upåagtede. De ovenfor

omtalte modeller til beskrivelse af fytoplanktonodynamik v.hj.a. koaguleringsteori, såvel som mere generelle modeller af partikelkoagulering i havet (f.eks. McCave, 1984), har ikke taget hensyn til disse nyopdagede mucuspartikler. Hvis mucuspartikler viser sig at være af så stor kvantitativ betydning, som de meget foreløbige feltundersøgelser (Alldredge *et al.*, i trykken) tyder på, og så klæbrige, som vores målinger viser at de, ihvertfald lejlighedsvis, kan være, vil partikelkoagulering ske med betydeligt højere hastigheder end forudsagt af hidtidige modeller. Dette vil have dramatiske implikationer for stofomsætning og sedimentering af partikulært materiale i havet, og vil potentielt ændre vores forståelse af disse proceser radikalt (se også Smetacek, 1985). Vi skal her blot omtale et enkelt eksempel af lokal interesse:

#### *Mucus' rolle for aggregering i Kattegat*

Olesen & Lundsgård (1991) fandt, at udsynkningen af partikulært og aggregeret materiale i Kattegat er relativt konstant og høj gennem hele sommerhalvåret. Dette resultat er overraskende, fordi koncentrationen af 'konventionelle' partikler i Kattegat om sommeren er alt for lav til, at koagulering kan finde sted med betydende hastigheder. Høje koncentrationer af upåagtede mucuspartikler, produceret af kiselalger eller flagellater, vil imidlertid kunne forklare de meget høje sedimentationsrater i perioder med lave koncentrationer af konventionelle partikler.

P.gr.a. de vidtrækkende konsekvenser af mucuspartikler for vores forståelse af partikeldynamikken i havet, bør disse forhold undersøges nærmere i de kommende år.



## 4. Aggregering og sedimentering af en kiselalgeopblomstring i Isefjord

### 4.1 Indledning

*Alger synker som aggregater*

Aggregering af planktonalger til cm-store floes med høje faldhastigheder antages ofte at udgøre mekanismen bag udsynkning af algeopblomstringer i tempererede havområder (f.eks. Smetacek 1985, se også kapitel 3). Denne antagelse støttes af observationer af høje koncentrationer af store aggregater, dannet overvejende af planktonalger, i forbindelse med især kiselalgeopblomstringer (f.eks. Alldredge & Gotschalk, 1989).

*Koagulering*

Aggregering af planktonalger kan ske ved koagulering. I de foregående kapitler har vi beskrevet og diskuteret matematiske koaguleringsmodeller, og vi har demonstreret fænomenet i laboratorieforsøg. Formålet med dette kapitel er at afprøve koaguleringsteoriens forudsigelser i en feltsituasjon, ved at sammenholde forudsagt aggregering med observeret sedimentation. I dette kapitel beskriver vi udvikling og skæbne af en kiselalgeopblomstring i Isefjorden, og vi undersøger specielt betydningen af aggregering ved koagulering.

*Test af koaguleringsteori*

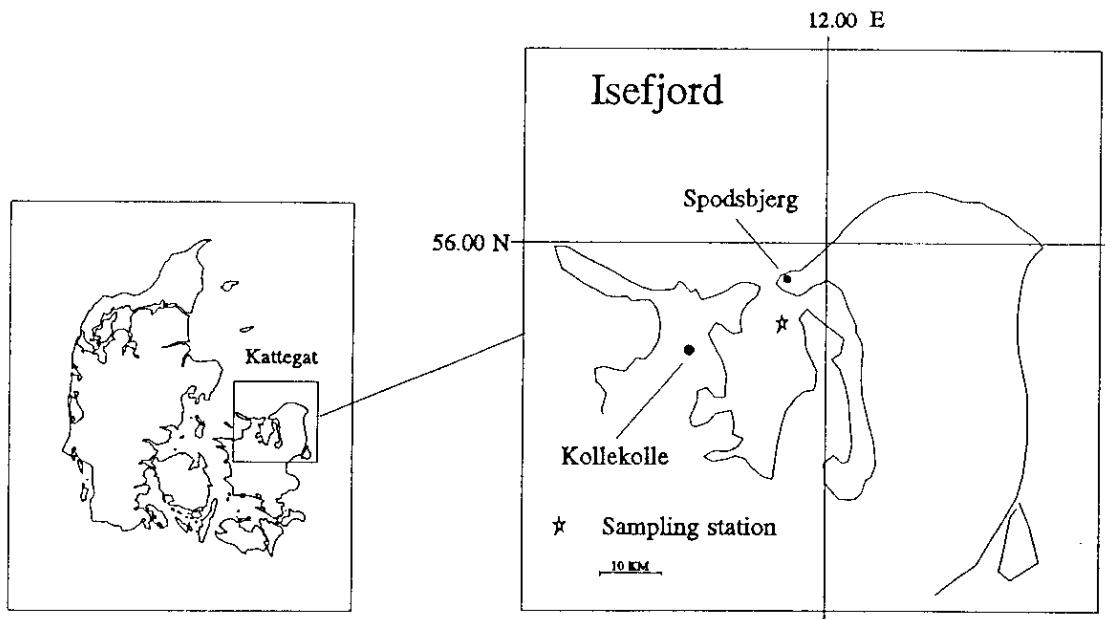
Ifølge klassisk koaguleringsteori afhænger aggregeringen af suspenderede partikler på forudsigelig måde af koncentrationen af partikler, af partikelstørrelsesfordelingen, af det turbulente shear (vandbevægelse), der får partiklerne til at kolidere, og af de suspenderede partiklers klæbrigthed. Andre processer end turbulens kan få partikler til kollisioner, f.eks. forskelle i faldhastigheder, men disse processer har vi her (indledningsvis) set bort fra. I principippet kan man derfor forudsige partikelaggregering og efterfølgende sedimentering ud fra kendskab til de ovennævnte processer. Vores tilgang har her været først at monitere koncentration, størrelsesfordeling, sammensætning og klæbrighed af suspenderede alger og partikler samt dag-til-dag variationer i det turbulente shear (fra vinden) under en kiselalgeopblomstring; dernæst at forudsige den tidslige variation i partikelaggregering v.hj.a. koaguleringsteori og foranstående observationer; og endelig at sammenligne forudsagt partikelaggregering med faktisk målt sedimentation og med beregnede faldhastigheder af suspendere partikler.

Denne undersøgelse er gennemført i den relativt lavvandede Isefjord. Partikelaggregering er formodentlig af sekundær betydning for sedimentation til havbunden i meget lavvandede systemer i den forstand, at synkende partikler på relativt kort tid vil nå havbunden, hvadenten de er aggregerede eller ej. Suspenderede partikler vil dog aggregere også i lavvandede systemer, og beskrivelsen af processerne i denne fjord kan tjene som model for aggregatdannelse i dybere havområder.

## 4.2 Materiale og metoder

### Isefjorden

Undersøgelsen blev gennemført ved prøvetagninger på en fast station (10 m dybde) i den nordøstlige del af Isefjord Yderbredning (Figur 4.1).



Figur 4.1. Kort over undersøgelsesområdet, med angivelse af placeringen af prøvetagningsstation og de to meteorologiske målestationer (Spodsbjerg og Kollekolle).

Isefjorden er en eutrof brakvandsfjord. Den modtager ferskvand fra en række mindre åer samt fra diffus afstrømning, og den står i nord i forbindelse med Kattegat. Saltholdigheden i den nordlige del af fjorden er relativt konstant (18-22‰), og middelopholdstiden af vandet er høj (Kristensen, 1987; Anon., 1989). Advektion og vandudskiftning med Kattegat spiller derfor formodentlig en mindre rolle på en tidsskala på nogle få uger.

Forårsopblomstringen i februar-marts er normalt talmæssigt helt domineret af kiselalgen *Skeletonema costatum*. Den lette tilgængelighed fra Helsingør og Charlottenlund, de hydrografiske karakteristika og dominans af *S. costatum* var baggrunden for valg af Isefjorden som undersøgelsesområde.

### Prøvetagning

Vi foretog prøvetagninger på 1-dags togter med Ophelia 2-3 gange per uge i perioden 24. februar til 18. marts 1992. På hver prøvetagningsdag målte vi vertikale profiler af saltholdighed og temperatur (Salinity-temperature Bridge, Type M.C.5, Electronic Switchgear Ltd., London) og af *in situ* fluorescens (Q-Instruments fluorometer, København).

Vi indsamlede vand med en 30 l Niskin vandhenter på 3-5 dybder til måling af uorganiske næringsioner (autoanalyser) og til at kvantificere og karakterisere suspendede partikler (koncentration, arts- og størrelsessammensætning, aktivitet, klæbrigthed).

#### **4.2.1 Suspenderede partikler**

Partikulært klorofyl<sub>a</sub> og phaeopigment blev målt spektrofotometrisk efter filtreringen af vandprøver på glasfiberfiltre (GF/C), og ekstraktion i 96% ethanol.

Volumenfraktionen af suspenderede partikler (3-78  $\mu\text{m}$ ) blev målt på en elektronisk partikeltæller (ELZONE) med et 120  $\mu\text{m}$  tællerør. Partikulært kulstof og kvælstof (POC, PON) blev målt på CHN analyser på materiale opsamlet på forgloede glasfiberfiltre (GF/C).

Koncentration og artssammensætning af fytoplanktonet blev bestemt mikroskopisk (omvendt mikroskop) i 50-175 ml vandprøver. Alle celler blev optalt, undtagen *Skeletonema costatum*, som kun blev talt i 9% af prøvevoluminet. *Coscinodiscus concinnus* blev desuden optalt i 2 l vandprøver, der blev opkoncentreret på 100  $\mu\text{m}$  planktonnet. Biovolumina blev bestemt fra målinger af lineære dimensioner. Kulstofindhold blev beregnet ved anvendelse af arts-specifikke kulstof-volumen omregningsfaktorer (Edler 1979).

#### **4.2.2 Primærproduktion**

Primærproduktion blev målt som  $^{14}\text{C}$  fiksering. Vand fra tre dybder blev inkuberet 3 timer *in situ* i 58 ml glasflasker tilsat 3  $\mu\text{Ci}$   $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ . Vi havde én mørke- og én lysflaske i hver dybde. Efter inkubering blev aktiviteten målt i total kulstof ( $\text{T}^{14}\text{C}$ ) og organisk kulstof ( $\text{TO}^{14}\text{C}$ ) fraktionerne. 0,5 ml  $\text{T}^{14}\text{C}$  prøve blev tilsat 0,5 ml metoxy ethylamin i en scintilations vial. Uorganisk kulstof blev fjernet fra den organiske fraktion ved forsuring til pH 2,5-3 med 1 N HCl i 24 timer. Alle vials blev tilsat scintilationsvæske (Instalgel, Packard), og aktiviteten blev målt på en Packard 1500 scintillationstæller. Total uorganisk kulstof (TIC) blev målt i vandprøver med en IRGA (Infrared gasanalyser). Kulstoffiksering blev herefter beregnet som  $\text{TIC} \times \text{TO}^{14}\text{C}/\text{T}^{14}\text{C}$ . Der blev korrigeret for mørkefiksering. Primærproduktion  $\text{m}^{-2}$  blev beregnet ved dybdeintegrering og omsat til en daglig rate ved at multiplisere med (dags-indstråling)/(indstråling i inkubationsperioden). Lysindstrålingen (som PAR) blev målt kontinuerligt på Marinbiologisk Laboratorium i Helsingør, og under inkubationerne tillige på skibet.

#### **4.2.3 Sedimentation og faldhastigheder af suspenderede partikler**

##### *Sedimentfælder*

Sedimentation af partikulært materiale og faldhastigheder af suspendere partikler blev bestemt v.hj.a. sedimentfælder. Vi anvendte cylindriske fælder med en diameter på 5,3 cm og en aspect ratio på 6,5. Der blev ikke anvendt konserveringsstoffer i fælderne. Fælderne blev udhængt i 3-4 dybder, og blev opsamlet efter ca. 4 timer (STD = short term deployment) eller ved næste besøg på prøvestationen (24-72 timer, op til 120 timer, LTD). Der var 3 LTD og 3 STD fælder per ophængningsdybde.

Efter optagning af fælderne blev supernatanten i cylindrerne suget fra. I to fælder fra hver dybde (både LTD og STD) blev der målt

klorofyl, POC og PON, som beskrevet ovenfor; i STD fælderne blev klorofyl dog målt fluorometrisk efter interkalibrering med spektrofotometer. I en af STD fælderne fra 4 eller 5 m dybde blev der udtaget en prøve på 0,43% af den samlede mængde fældemateriale til optælling af planktonalger (konserveret i 1% Lugol opløsning). I denne prøve blev alle celler talt og størrelsesbestemt; *S. costatum* blev dog kun optalt i ca. 4% af prøven. Fra samme dybde blev *Coscinodiscus concinnus* optalt i det samlede materiale fra en fælde efter opkoncentrering og vask på 100  $\mu\text{m}$  planktonnet.

#### *Opsamling af aggregater*

I bunden af én STD-fælde (4-6 m dybde) blev der inden udsætning placeret en petriskål med en 7% acrylamid polymer opløsning til opsamling af aggregater. Polymeren bevirkede at aggregaternes 3-D struktur bevares, og at der ikke sker yderligere aggregering (Jannasch *et al.*, 1980). Polymeren virker tillige konserverende. Opsamlede aggregater  $>0,5$  mm på længste led blev fotograferet, talt og størrelsesbestemt (lineære dimensioner); volumenet af aggregaterne blev bestemt som volumen af en kugle, elipse eller cylinder med samme tværsnitsareal.

#### *Faldhastighed*

Klorofyl, PON, POC og koncentration af planktonalger blev tillige målt i supernatanten fra STD-fælderne som beskrevet ovenfor. De gennemsnitlige faldhastigheder ( $\text{m d}^{-1}$ ) af suspenderede partikler blev beregnet som: sedimentationsrate (mg eller antal  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) divideret med koncentration (mg eller antal  $\text{m}^{-3}$ ) i supernatanten (STD) eller i det omgivende vand (LTD) på den samme dybde. For LTD blev anvendt den gennemsnitlige koncentration ved udsætning og optagning af fælderne.

#### **4.2.4 Klæbrighed og flokkuleringsindeks af suspenderede partikler**

Til bestemmelse af suspenderede partiklers klæbrighed blev der på hver prøvetagningsdag hjembragt ca. 50 l vand indsamlet i 4 eller 5 m dybde. I laboratoriet blev vandet forsigtigt passeret gennem et 100  $\mu\text{m}$  planktonnet.

Den gennemsnitlige klæbrighed,  $\alpha$ , af suspenderede partikler blev bestemt i en Couette opstilling, som beskrevet i kapitel 3: Vandprøver blev roteret i Couette cylindre, og partikelkoncentrationen blev målt med elektronisk partikeltæller i prøver udtaget efter 0, 15, 30, 60, 90, 120, 150 og ca. 1200 min. Klæbrigden,  $\alpha$ , blev beregnet v.hj.a. ligning (3) i kapitel 3. Vi havde 2 eller 4 replicate Couette cylindre for hver bestemmelse af klæbrigden.

Vi målte også ændringer i partikelstørrelsесfordeling i Couette cylindrene v.hj.a. laser diffrafktion. På grund af problemerne med antals-størrelsесfordelingerne opmålt på laser apperatet (omtalt i kapitel 3) anvendte vi 50% fraktilen i volumenstørrelsесfordelingen som et mål for den gennemsnitlige partikelstørrelse. Idet 50% fraktilen i volumenstørrelsесfordelingen er en (ukendt) eksponentfunktion af den sande gennemsnitlige partikelstørrelse, kan laser apperatet

ikke anvendes til en eksakt bestemmelse af partikelklæbrigthed. Inspireret af ligning (8) i kapitel 3 har vi imidlertid defineret et flokkuleringsindeks som følger:

$$\text{Flokkuleringsindeks} = \text{'hældning'}/\phi,$$

hvor 'hældning' er hældningen i et plot af  $\ln(50\% \text{ fraktil i volumentørrelsesfordelingen})$  mod inkubationstid og  $\phi$  er volumenfraktionen af suspenderede partikler. Dette flokkuleringsindeks vil være en (ukendt) eksponentfunktion af klæbrigden  $\alpha$ . Flokkuleringsindekset afbildes derfor altid på logaritmisk skala.

Efter den 2. marts målte vi tillige klæbrigden og flokkuleringsindeks af naturligt partikulært material der var opkoncentreret 2-10 gange på et  $11 \mu\text{m}$  planktonnet.

#### 4.2.5 Laboratorieinkubering af vandprøver

Ved to lejligheder (27. og 28. februar) indsamlede vi yderlige ca. 85 l vand til laboratorie mesocosmos-inkubation. Vandet blev filtreret gennem et  $180 \mu\text{m}$  planktonnet for at fjerne større zooplanktonorganismer, og blev herefter inkuberet i 100 l beholdere i laboratoriet. Temperatur- og lysforhold var omrent som i fjorden, dvs.  $5^\circ\text{C}$  og 12:12 timers lys:mørke rytme og en lysintensitet på  $80 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Vandet blev kraftigt gennemboblet for at holde det partikulære materiale i suspension.

En til fire gange om dagen målte vi koncentrationen af uorganiske næringsioner, POC, PON, klorofyl samt den kvantitative algesammensætning som beskrevet for feldprøverne. Omrent hver anden dag målte vi de suspenderede partiklers klæbrigden med 'synkende kugler' teknikken (se kapitel 3).

#### 4.2.6 Vind og turbulent shear

Vi har anvendt vindobservationer (Danmarks Meteorologiske Institut) fra to målestationer, Spodsbjerg Fyr og Kollekolle, i nærheden af prøvestationen. Vindmålinger blev taget i tre (Kollekolle) eller 4 (Spodsbjerg) 10-min. perioder mellem henholdsvis kl. 8-21 og 9-15. Vindhastigheder målt på de to stationer var nogenlunde ens og stærkt interkorrelerede ( $r^2 = 0,81$ ). Vi har derfor anvendt alle vindobservationer fra begge stationer til at beregne et dagligt gennemsnit.

*Turbulens beregnes fra vinden*

Vind genererer turbulens i vandet. Den mængde vindenergi, der afsættes i vandet, afhænger omrentligt af vindhastigheden i 3. potens, og energien aftager omrentligt lineært med dybden. Der findes en række teoretiske og empiriske modeller til beregning af vindgenereret turbulent energi - de giver alle omrent samme værdier. Vi har anvendt en empirisk model præsenteret af MacKenzie & Leggett (1991) til beregning af den gennemsnitlige turbulente dissipation ( $\varepsilon$ ,  $\text{m}^2\text{s}^{-3}$ ) i en 10 m vandsøjle fra vindhastigheden. Vi har dernæst beregnet det turbulente shear

$$(\gamma, \text{ s}^{-1}) \text{ som } \gamma = (\varepsilon/\nu)^{0.5}$$

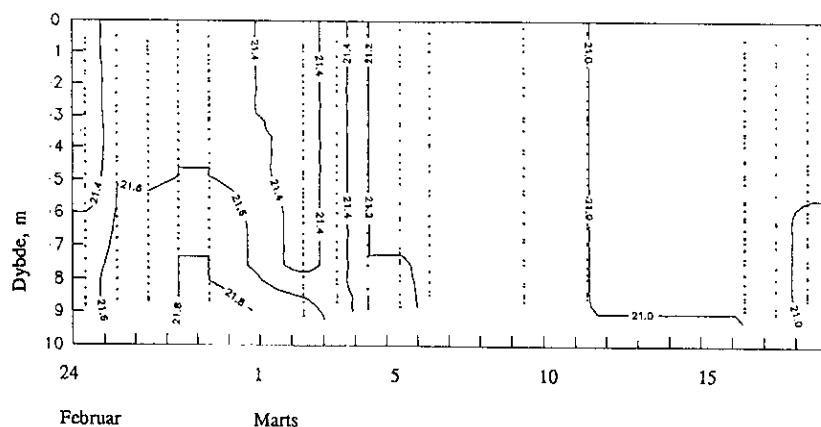
(Camp & Stein, 1943), hvor  $\nu$  er den kinematiske viskositet (ca.  $10^{-6} \text{ m}^2\text{s}^{-1}$ ).

## 4.3 Resultater og diskussion

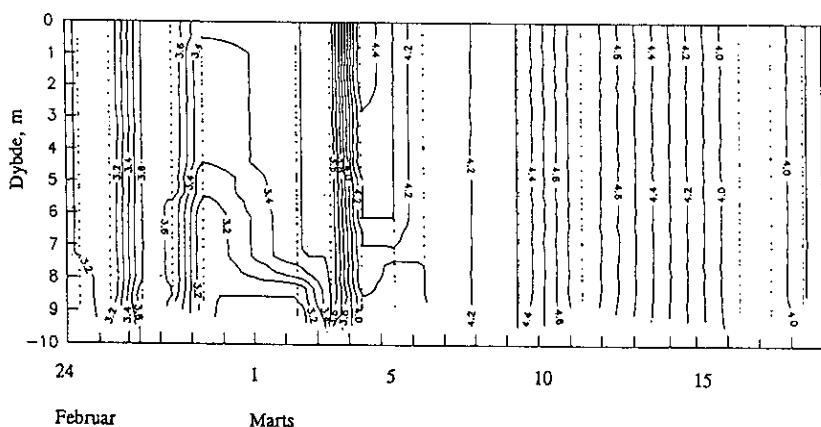
### 4.3.1 Fysiske og kemiske observationer

*Vandsøjlen opblandet*

Isoplet-diagrammer af saltholdigheds- og temperaturfordelinger igennem hele måleperioder (Figur 4.2 og 4.3) viser en ubetydelig vertikal lagdeling af vandsøjlen.



Figur 4.2. Isoplet-diagram af saltholdighedsfordeling.



Figur 4.3. Isoplet-diagram af temperaturfordeling.

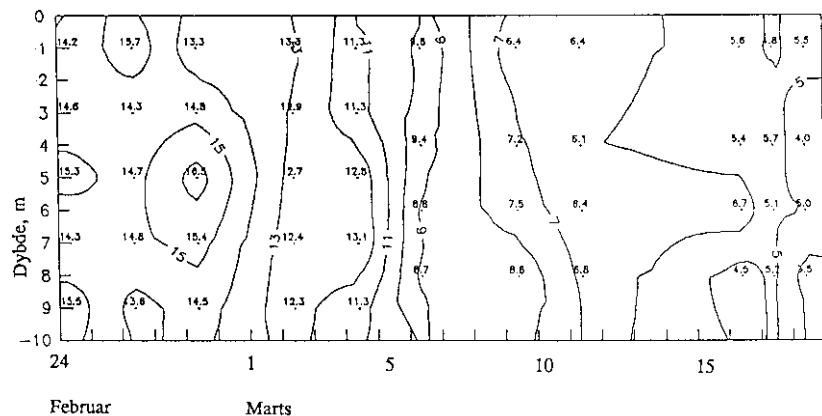
*Beskeden advektion*

I løbet af måleperioden steg temperaturen en anelse, mens saltholdigheden viste et svagt fald fra ca. 21,6 til 20,8‰ S. Dette mønster afspejler formodentlig henholdsvis opvarmning og ferskvandsafstrømning og tyder på, at der ikke var væsentlige intrusioner af saltvand fra Kattegat i observationsperioden. Vi slutter derfor, at horisontal advection har været beskeden, og begrænset til advection af relativt homogen fjordvand forbi stationen.

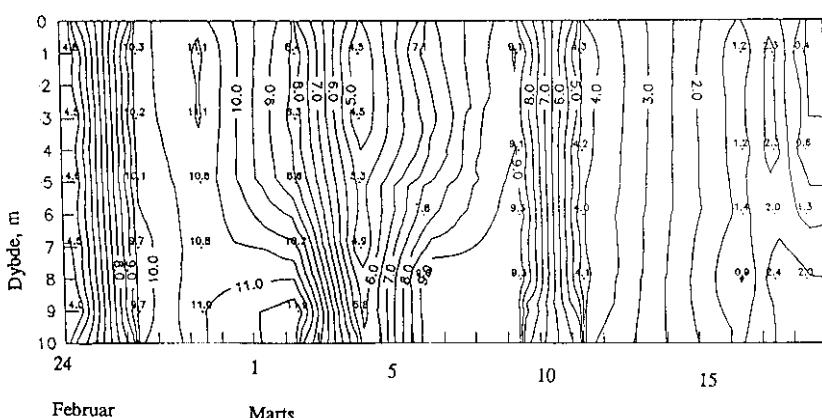
*Næringsalte*

Koncentrationen af uorganiske nærinssalte var omkrent homogen med dybden (Figur 4.4-4.6), men aftog gennem måleperioden. Må-

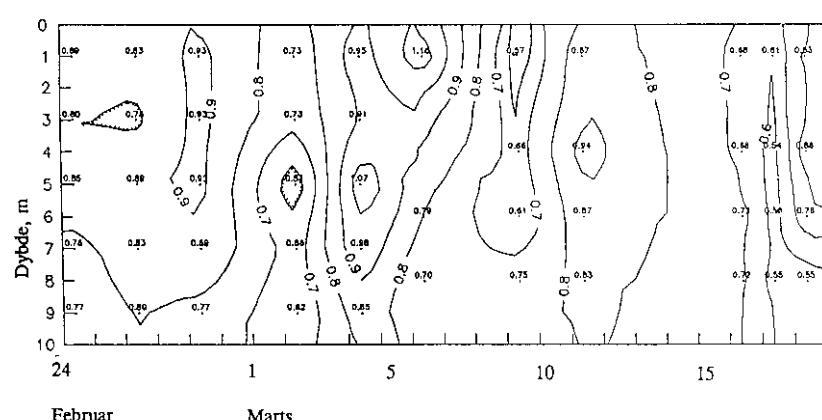
lingerne af specielt nitrat+nitrit og fosfat er dog noget unøjagtige, idet autoanalyseren var i stykker på prøvetagningstidspunktet, og prøverne derfor opbevaret > 4 måneder inden analyse. Koncentrationerne af nitrat+nitrit, fosfat og silikat kom i måleperioden ikke under hhv. 1, 0,5 og 4  $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ , og var derfor næppe på noget tidspunkt begrænsende for algevækst.



**Figur 4.4.** Isoplet-diagram af fordelingen af nitrat+nitrit,  $\mu\text{g-at } l^{-1}$ .



**Figur 4.5.** Isoplet-diagram af fordelingen af silikat,  $\mu\text{g-at } l^{-1}$ .

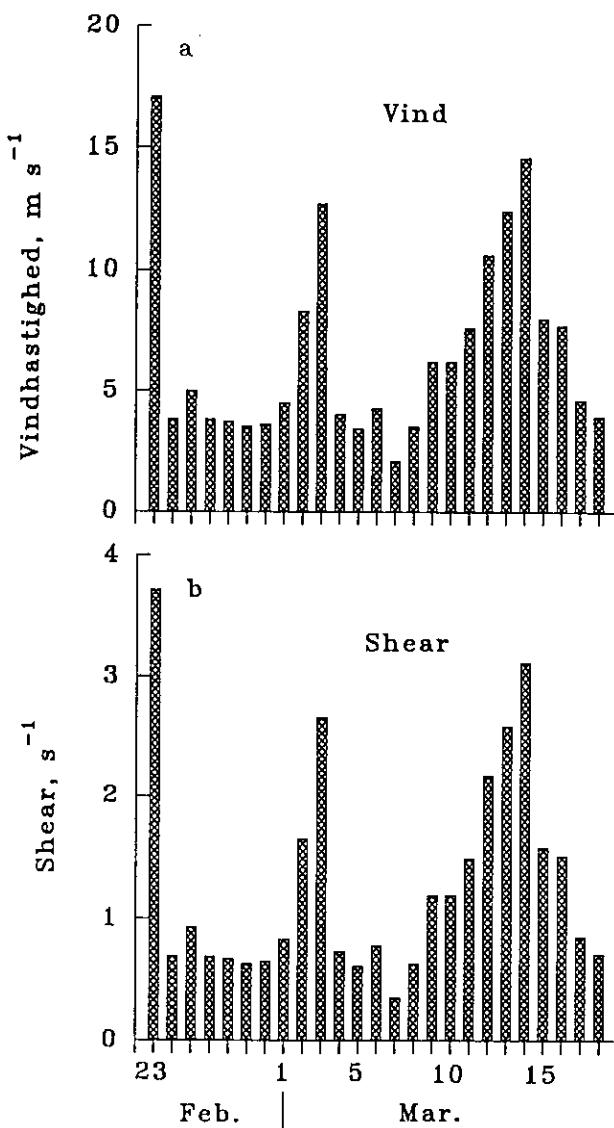


**Figur 4.6.** Isoplet-diagram af fordelingen af ortofosfat,  $\mu\text{g-at. } l^{-1}$ .

#### Vind

Vindforholdene i måleperioden var karakteriseret af tre vindbe-givenheder med gennemsnitlige vindhastigheder  $> 7,5 \text{ m s}^{-1}$ , nemlig

d. 23. februar umiddelbart inden observationsperiodens start, 2-3. marts og igen i en længere periode 9-16 marts med de kraftigste vinde 12-14. marts (Figur 4.7a).



**Figur 4.7.** Gennemsnitlig observeret vindhastighed (a) og beregnet turbulent shear (b) på prøvetagningsstationen.

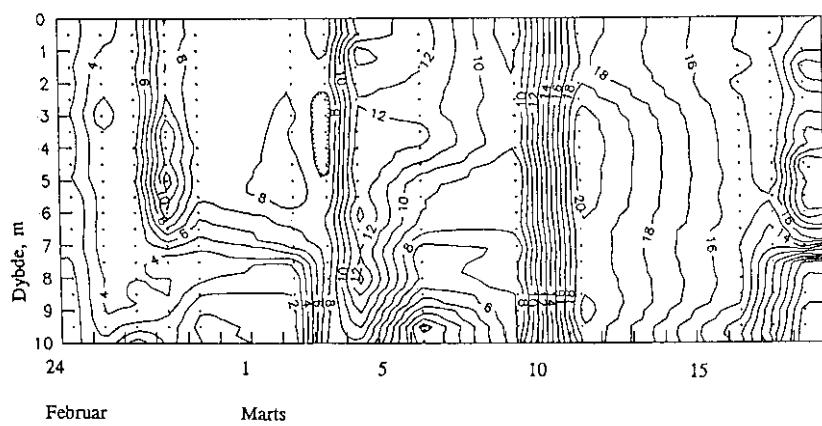
### Shear

Det beregnede turbulente shear varierede i følge sagens natur parallelt med vindhastigheden (Figur 4.7b). Det gennemsnitlige turbulente shear for hele observationsperioden var  $1,2 \text{ s}^{-1}$ , og i perioder med kraftig vind steg det turbulente shear til  $> 2-3 \text{ s}^{-1}$ . Med så høje shear rater er det sandsynligt at shear, snarere end forskelle i faldhastigheder, er den kvantitativt vigtigste proces, der bringer suspenderede partikler til at kollidere (McCave 1984).

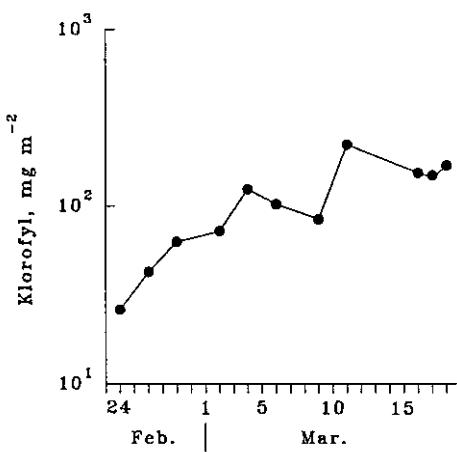
### 4.3.2 Forløbet af forårsopblomstringen og sammensætningen af det suspenderede materiale

Der var en begrænset vertikal struktur i fordelingen af klorofyl (Figur 4.8), og den dybdeintegrerede klorofyl-koncentration er derfor repræsentativ for forårsopblomstringens tidslige udvikling (Figur 4.9).

Algerne homogent fordelt i vandsøjlen

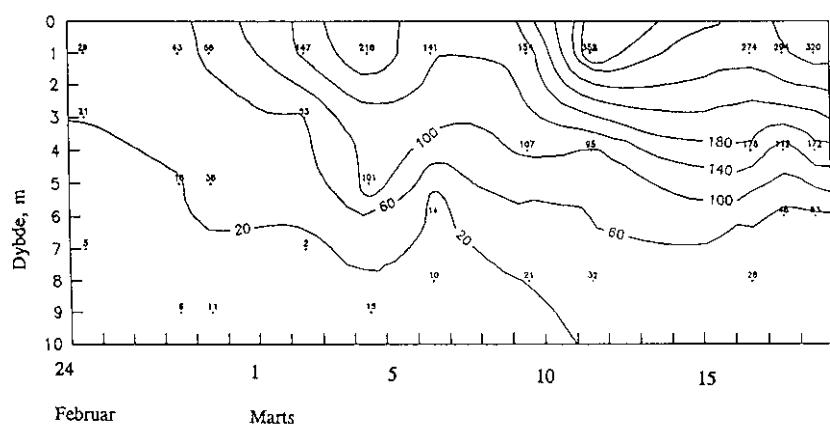


**Figur 4.8.** Isoplet-diagram af klorofylfordeling; opmålt med kalibreret *in situ* fluorometer.

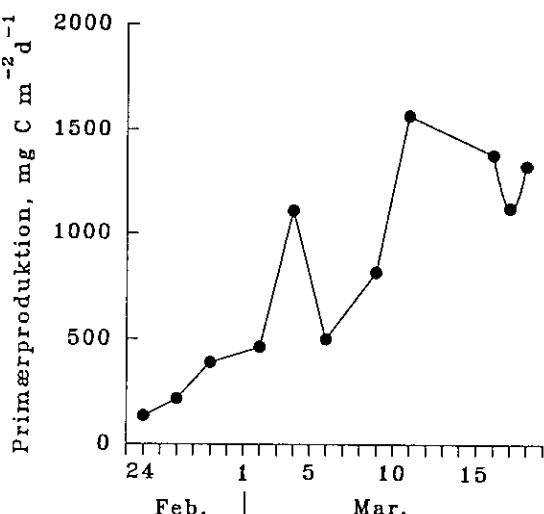


**Figur 4.9.** Udviklingen i klorofyl-biomasse gennem observationsperioden.

Fra observationsperiodes begyndelse den 24. februar indtil omkring den 11. marts steg klorofylbiomassen omtrentligt eksponentielt; der var dog en stagnation i væksten umiddelbart efter vindperioden 2-3. marts. Efter 11. marts var klorofyl-koncentrationen nogenlunde konstant. Mellem 24. februar - 11. marts var den eksponentielle nettoakkumuleringsrate af klorofyl-biomasse  $0,10 \text{ d}^{-1}$  ( $r^2 = 0,90$ ).



**Figur 4.10.** Isoplet-diagram af pelagisk primærproduktion.

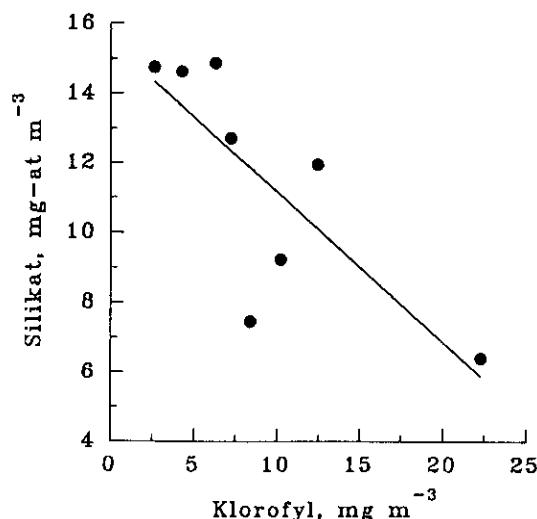


Figur 4.11. Primærproduktion.

Den tidsmæssige udvikling af den pelagiske primærproduktion (Figur 4.10 og 4.11) fulgte nogenlunde klorofyl-biomassen. Forholdet mellem primærproduktion og klorofylbiomasse ('assimilation number') varierede i måleperioden med mindre end en faktor 2, 4,9 - 9,7  $\mu\text{g C d}^{-1} (\mu\text{g Chl})^{-1}$ . I gennemsnit for perioden 24. februar - 11. marts var dette forhold 6,7  $\mu\text{g C d}^{-1} (\mu\text{g Chl})^{-1}$ . Hvis vi antager et kulstof:klorofyl-forhold (C:Chl) på mellem 30-50, svarer dette til en specifik væksthastighed af planteplanktonet på 0,13-0,22  $\text{d}^{-1}$ .

#### Tab af alger fra vandsøjlen

Forskellen mellem den specifikke væksthastighed ( $0,13-0,22 \text{ d}^{-1}$ ) og den eksponentielle nettoakkumuleringsrate af klorofyl ( $0,10 \text{ d}^{-1}$ ) er et mål for tab af klorofylbiomasse fra vandmassen. Sammenligningen mellem de to observerede rater implicerer et tab (p.gr.a. græsning eller sedimentation) på 23-55% af primærproduktionen i perioden 24. februar - 11. marts. Efter 11. marts er produktion og tab i ligevægt.

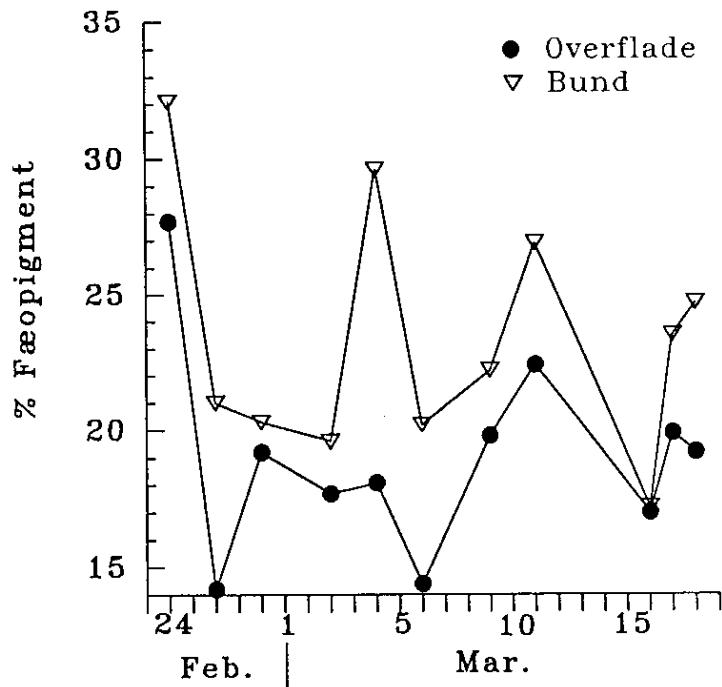


Figur 4.12. Relation mellem koncentrationen af silikat ( $\text{Si, } \mu\text{g-at l}^{-1}$ ) (dybdeintegreret gennemsnit) og klorofylbiomassen ( $\text{Chl, } \mu\text{g l}^{-1}$ ) mellem 24. februar og 11. marts. Regressionslinien er:  $\text{Si} = 15,48 - 0,433 \text{ Chl}$  ( $n = 8$ ;  $r^2 = 0,60$ ).

Et uafhængigt estimat af tabet af klorofylbiomasse fra vandmassen kan opnås ved at sammenligne nettoakkumuleringen af klorofyl og 'forbuget' af opløst silikat. I Fig. 12 er koncentrationen af silikat plottet som funktion af koncentrationen af klorofyl i vandmassen for perioden 24. februar - 11. marts. Forholdet mellem forbruget af silikat og nettoakkumuleringen af klorofyl (hældningen i Fig. 12) er  $0,42 \mu\text{g}\text{-at. silikat} (\mu\text{g Chl}) = 12 \mu\text{g Si} (\mu\text{g Chl})^{-1}$ . Hvis vi igen antager C:Chl = 30-50 får vi at dette svarer til  $2,5-4,2 \mu\text{g fytoplankton-kulstof per } \mu\text{g Si}$ . I *Skeletonema costatum* har vi fundet at C:Si-forholdet er omkring 5,5 (Hansen, 1992). Hvis dette forhold er repræsentativt for kiselalger, og fordi kiselalger (og *S. costatum*) dominerer klorofyl-biomassen, medfører dette et skønnet tab af klorofyl-biomasse fra vandmassen på 24-55% af primærproduktionen i perioden 24. februar - 11. marts. Dette svarer nøje til estimatet ovenfor.

#### *Resuspension af fæopigment?*

Fæopigmenter bidrog med 15-30% af den totale mængde suspenderede partikulære plantepigmenter (Figur 4.13).

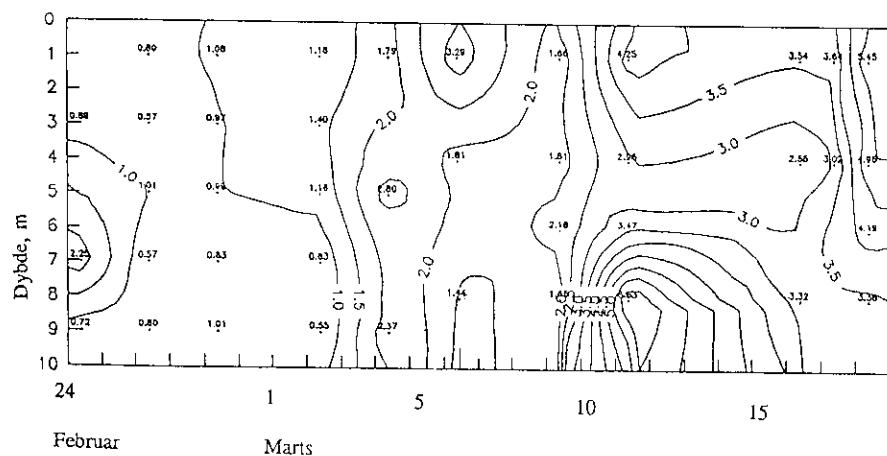


**Figur 4.13.** Fæopigments andel af total plantepigment (klorofyl + fæopigmenter) i prøver indsamlet i 1 m og 8 m dybde.

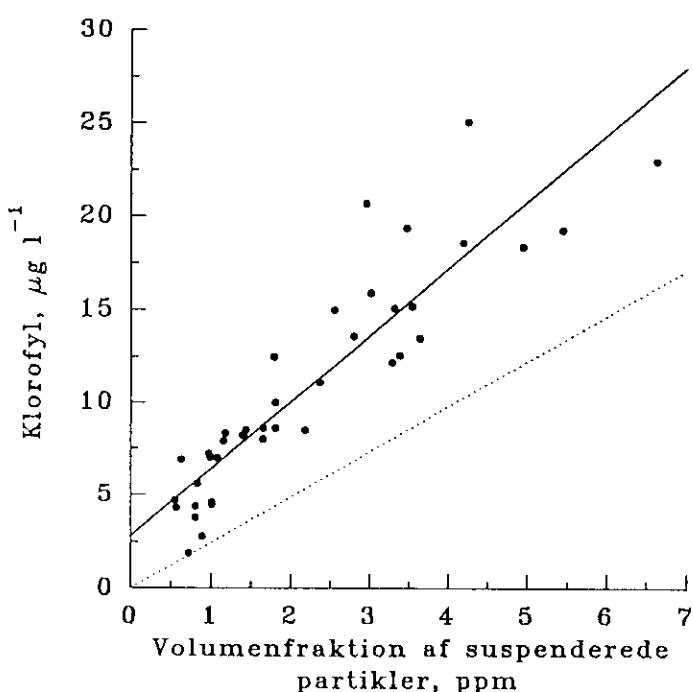
Fæopigment er et nedbrydningsprodukt af klorofyl og kan skyldes døde alger eller - mere sandsynligt - fækalier fra herbivore invertebrater. Bidraget af fæopigment til total pigment var størst i perioder efter kraftige vinde, og skyldes antageligvis resuspension af fækali-epiller fra benthiske invertebrater (se også nedenfor).

#### *Suspendede partikler*

Volumenfraktionen af suspendede partikler i størrelsesområdet 3-78  $\mu\text{m}$  ESD (= equivalent spherical diameter) varierede parallelt med koncentrationen af klorofyl (Figur 4.14), og klorofyl- og partikelkoncentrationer var stærkt interkorrelerede ( $r^2 = 0,83$ , Figur 4.15).



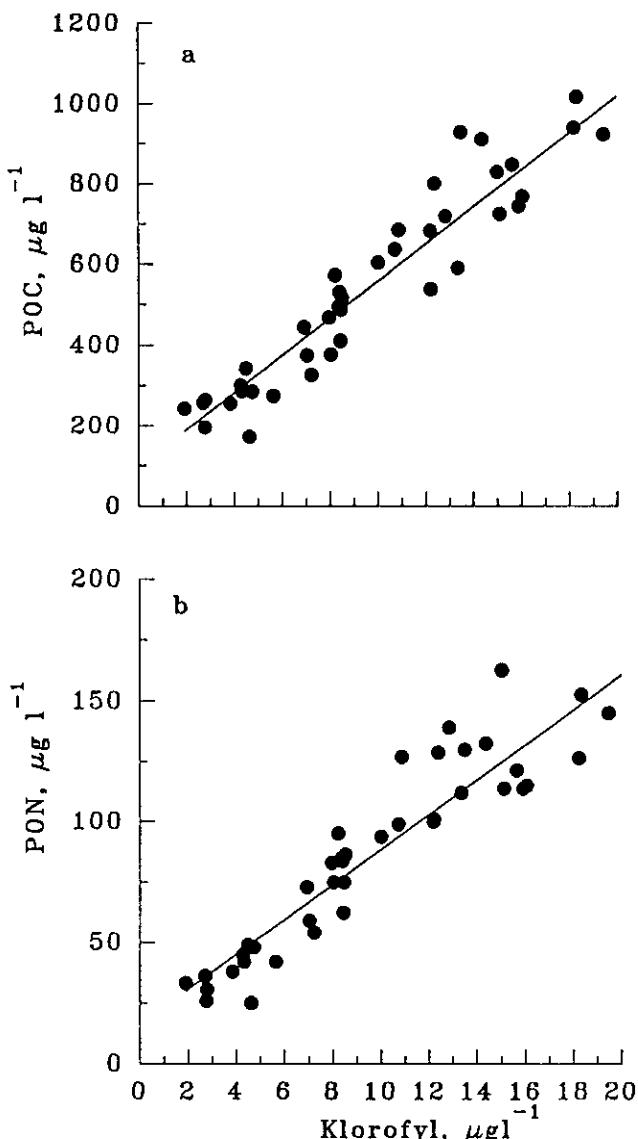
**Figur 4.14.** Isoplet-diagram af volumenfraktionen af suspenderede partikler i størrelsesområdet 3-78  $\mu\text{m}$  ESD.



**Figur 4.15.** Partikulært klorofyl ( $\text{Chl}$ ,  $\mu\text{g t}^{-1}$ ) som funktion af volumenfraktionen af suspenderede partikler (ppm). Den fuldt optrukne linie er regressionen:  $\text{Chl} = 3,60 \text{ ppm} + 2,83$  ( $n = 40$ ;  $r^2 = 0,83$ ). Den stiplede linie angiver den forventede relation under antagelse af at alle partikler er planktonalger,  $C:\text{Chl} = 45$  og  $0,11 \times 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$ .

Dette tyder på, at planktonalger udgjorde hovedparten af det suspenderede materiale. Faktisk er koncentrationen af partikulært materiale målt med elektronisk partikeltæller utilstrækkelig til at gøre rede for de målte klorofyl-koncentrationer (se stiplet linje Fig. 15). Dette skyldes primært, at de største alger, først og fremmest *Coscinodiscus concinnus*, ikke er medregnet i de elektroniske partikeltællinger.

Koncentrationerne af partikulært organisk kulstof og kvælstof (POC, PON) varierede mellem 200-1000  $\mu\text{g POC l}^{-1}$  hhv. 20-160  $\mu\text{g PON l}^{-1}$ . POC og PON koncentrationerne varierede parallelt og lineært med koncentrationen af klorofyl (Figur 4.16 a,b).

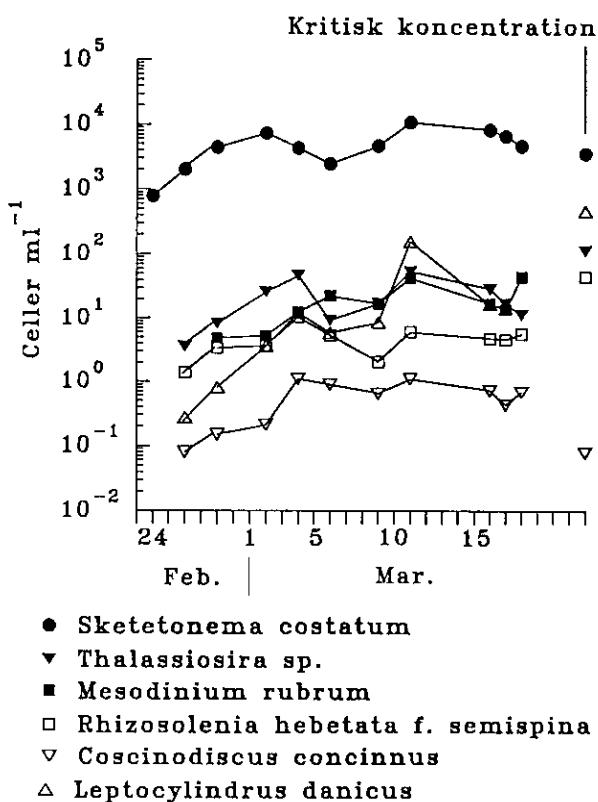


**Figur 4.16.** Koncentrationen af suspenderet partikulært organisk kulstof (POC,  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (a) og suspenderet partikulært organisk kvælstof (PON,  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (b) som funktion af koncentrationen af suspenderet partikulært klorofyl (Chl,  $\mu\text{g l}^{-1}$ ). Regressionerne er:  $\text{POC} = 45,8 \text{ Chl} + 99,3$  ( $r^2 = 0,90$ );  $\text{PON} = 7,22 \text{ Chl} + 16,3$  ( $r^2 = 0,86$ ).

Dette tyder igen på, at hovedparten af det suspenderede organiske materiale udgøres af plantoplankton. Ud fra hældningerne i disse lineære sammenhænge kan vi estimere forholdet mellem klorofyl og hhv. kulstof og kvælstof i plantoplanktonet; C:Chl = 45,8 og N:Chl = 7,2. Heraf følger et C:N-forhold (vægtbasis) på 6,4, hvilket er i god overensstemmelse med Redfield ratio for levende algeceller. Ordinatafskæringer på 99  $\mu\text{g POC l}^{-1}$  og 16  $\mu\text{g PON l}^{-1}$  antyder grundskoncentrationer af partikulært organisk kulstof og kvælstof af denne størrelsesorden.

## Algefloraen dominant af kiselalger

Den relative artssammensætning af planterplanktonet var nogenlunde konstant gennem hele observationsperioden. Ialt identificerede vi ca. 30 arter i plankton, hvoraf kiselalger var tal- og biomassemæssigt langt den mest betydende gruppe. Kun 6 arter var af kvantitativ betydning. Talmæssigt var algesamfundet helt domineret af kiselalgen *Skeletonema costatum*, og denne alge nåede op på koncentrationer omkring  $10^4$  celler  $ml^{-1}$  (Figur 4.17).



Figur 4.17. Koncentrationen (celler  $ml^{-1}$ ) af 5 arter kiselalger samt af den autotrofe ciliat *Mesodinium rubrum* på prøvetagningsstationen gennem observationsperioden.

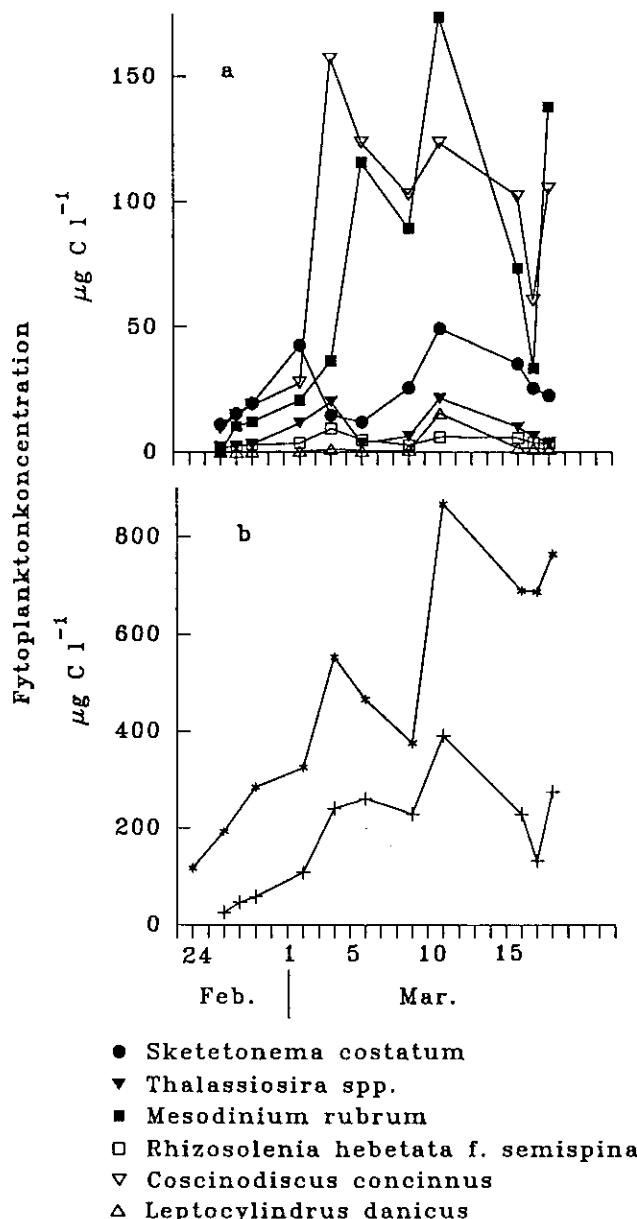
Kiselalgerne *Thalassiosira* spp (helt overvejende *T. nordenskjoldii*), *Leptocylindrus danicus* og *Rhizosolenia hebetata f. semispina* samt den autotrofe ciliat *Mesodinium rubrum* forekom alle i koncentrationer 2-3 størrelses-ordner lavere og kiselalgen *Coscinodiscus concinnus* i koncentrationer ca. 4 størrelsesordner lavere end *S. costatum* (Figur 4.17). Til at begynde med voksende populationerne af alle kiselalger omtrentligt eksponentielt med nettovækstrater på mellem  $0,25-0,54 d^{-1}$  (Tabel 4.2). Herefter svingede populationsstørrelserne omkring en mere eller mindre konstant koncentration i resten af observationsperioden. Disse svingninger var i en vis udstrækning synkroniserede mellem arter. F.eks. aftog alle arter temporært i koncentration umiddelbart efter den kraftige vind 2-3. marts.

## Populationsudvikling

I mønsterne i kiselalgernes populationsudvikling skal vi især bemærke to karakteristiske forhold: (i) Algepopulationerne stabiliseres længe før næringsaltene er brugt op og kan tænkes at være begrænsende for algevækst; (ii) hver art syntes at stabilisere sig på et

'karakteristisk' niveau, der er uafhængigt af populationsvækstraterne. Disse karakteristiske kan ikke forklares ved simple populationsdynamiske betragtninger. Som vi skal se det senere, er dette mønster imidlertid i god overensstemmelse med koaguleringssteori.

Biomassemæssigt var algesamfundet domineret af de største arter, *Coscinodiscus concinnus* og *Mesodinium rubrum* (Figur 4.18 a).



**Figur 4.18.** a: koncentrationen ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) af kvantitativt dominerende algearter. b: koncentrationen af algekulstof beregnet fra celletællinger og fra klorofyl (som klorofyl  $\times$  45).

#### Klorofyl og algekulstof

Der var en hæderlig korrelation mellem den samlede algebiomasse opgjort fra tællinger og fra klorofylmålinger ( $r^2 = 0,61$ ,  $n = 10$ ). Algetællingerne kunne dog kun gøre rede for ca. halvdelen af klorofylbiomassen (Fig 4.18 b). Et lignende forhold fandt vi i det sedimenterede materiale (Se nedenfor; Figur 4.23). Dette kan enten skyldes usikkerhed i de benyttede omregningsfaktorer, systematiske

tællefejl eller forekomst af andre klorofylholdige partikler. Plante-pigment, der ikke er indeholdt i alger, men som forekommer i detritus, fækaliepiller, mv., vil helt overvejende være nedbrudt til fæopigmenter, medens klorofyl næsten udelukkende er knyttet til levende alger. Selvom resuspendederet detritus og fækaliepiller potentielt udgør en væsentlig del af det suspendede partikulære organiske materiale, må partikulært klorofyl helt overvejende skyldes levende algeceller. Den relativt lave andel af fæopigment i det suspendede partikulære plantepigment (14-29%, Figur 4.13), og den derfor meget lavere andel af partikulært klorofyl, der skyldes detritus og resuspendederet materiale, medfører, at partikulært klorofyl kan antages at være en god indikator for levende algeceller. Tællefejl og/eller usikkerhed i de benyttede omregningsfaktorer er derfor formodentlig hovedårsagen til den observerede forskel.

#### 4.3.3 Forløb af algeoplomstringen i laboratorie-mesocosmos

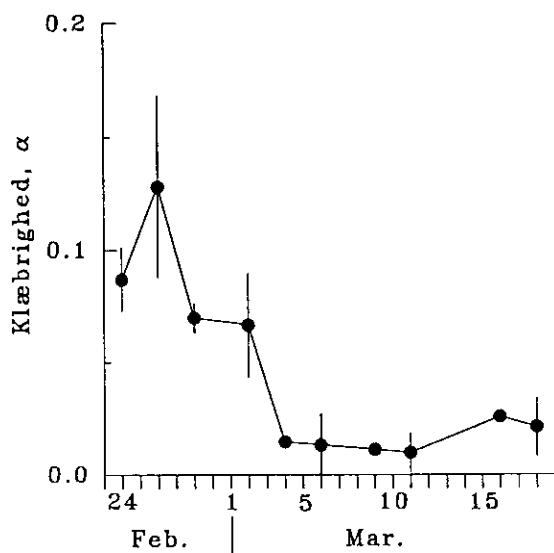
I laboratorietankene udgjorde *Skeletonema costatum* > 80% af fytoplanktonbiomassen gennem hele forsøget. Forløbet var ens i de to tanke. I de første ca. 100 timer voksede *S. costatum* eksponentielt med en vækstrate på ca.  $0,5 \text{ d}^{-1}$ . Populationen stoppede væksten på det tidspunkt, hvor næringsioner blev begrænsende (enten silikat eller fosfat) og populationen stabiliseredes herefter på omkring 60.000 celler  $\text{ml}^{-1}$ , en koncentration ca. 10 gange højere end i felten. Efter omkring 250 timer aftog algebiomassen. Den totale dominans af *S. costatum*, den højere populationsvækstrate og den meget højere maksimumskoncentration i laboratorietankene sammenlignet med fjordpopulationerne viser, at faktorer der begrænsede væksten i felten ikke opererede i tankene. Her blev væksten til sidst begrænset af næringsioner. I tankene foregik der ikke flokkulering og sedimentering p.gr.a. kraftig gennemluftning. Dette kunne således tyde på, at flokkulering og sedimentering, snarere end næringsbegrænsning, er ansvarlig for populationsbegrænsning i felten.

#### 4.3.4 Klæbrighed og flokkuleringsindeks af suspendede partikler

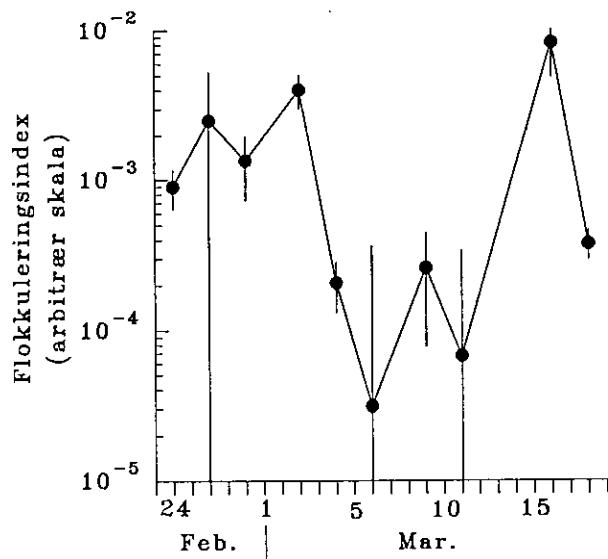
Variationen i partikelklæbrighed og flokkuleringsindeks gennem observationsperioden er vist i Figur 4.19 og 4.20.

Klæbrighed og flokkuleringsindeks viser samme mønster

Bortset fra den 16. marts, hvor der blev målt et højt flokkuleringsindeks men en lav klæbrighed, er der god overensstemmelse mellem de to sæt observationer, og flokkuleringsindeks og klæbrighed var signifikant interkorrelerede ( $\alpha$  vs.  $\ln(\text{flokkuleringsindeks})$ , observation d. 16. marts udeladt:  $r^2 = 0,65$ ;  $p < 1\%$ ). Partikelklæbrigden var altså høj i begyndelsen af perioden, og aftog efter den 2. marts. Det høje flokkuleringsindeks den 16. marts var antageligvis reelt, idet både makroskopiske og mikroskopiske undersøgelser af det flokkulerede materiale viste høje koncentrationer af aggregater denne dag. Tilsyneladende var aggregater dannet i Couette cylindrene denne dag specielt skrøbelige, og blev slået i stykker i forbindelse med analysen på den elektroniske partikeltæller.



Figur 4.19. Klæbrighed af suspenderede partikler.



Figur 4.20. Flokkuleringsindeks for suspenderede partikler

Efter den 2. marts blev flokkulering også kvantificeret i vandprøver, i hvilke det partikulære materiale  $> 11 \mu\text{m}$  var blevet opkoncentreret ved omvendt filtrering. Flokkulerings-indices i opkoncentrerede og ubehandlede vandprøver var signifikant interkorreleerde ( $r^2 = 0,89$ ;  $p < 0,2\%$ ). Dette var også i nogen udstrækning tilfældet for estimeret af  $\alpha$  i opkoncentrerede og ubehandlede prøver ( $r^2 = 0,40$ ;  $p < 10\%$ ), pånær i et tilfælde. Den 4. marts observerede vi kraftig flokkulering i de opkoncentrerede prøver i løbet af de første 60 min. Hvis  $\alpha$  beregnes alene for  $t = 0-60$  min finder vi  $\alpha = 0,60$ .

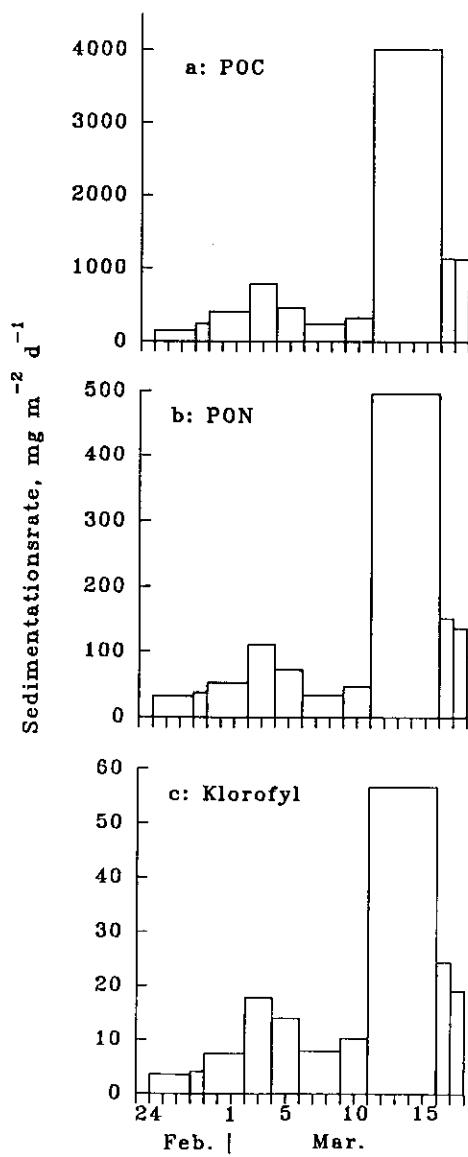
#### Mikroskopiske undersøgelser

Alle prøver taget i Couette cylindrene blev også undersøgt mikroskopisk. Generelt fandt vi en god overensstemmelse mellem mikroskopiske undersøgelse og de kvantitative målinger af  $\alpha$  og flokkuleringsindex. Ofte kunne aggregaterne også ses med det blotte øje. Alger, og især *Skeletonema costatum*, forekom altid i aggregaterne, men disse bestod oftest af en varieret blanding af algeceller og

detrituspartikler. Den 28. februar, 2. marts og især 4. marts bestod aggregater dannet i Couette cylindrene helt overvejende af *S. costatum*. I hvilken udstrækning den observerede flokkulering skyldes alge-alge, alge-detritus og/eller detritus-detritus sammenklæbning kan ikke afgøres fra disse eksperimenter. Det må understreges, at de målte  $\alpha$  og flokkuleringsindices refererer til den samlede suspenderede partikelmasse, ikke kun til suspenderede algeceller.

#### 4.3.5 Sedimentation og faldhastigheder af suspenderede partikler

**LTD-fælder:** LTD-fælderne giver sedimentationsrater, der er integreret over udhængningsperioden. Gennemsnitlige sedimentationsrater for POC, PON og partikulært klorofyl er vist i Figur 4.21a-c.



Figur 4.21. Sedimentationen ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) af POC (a), PON (b) og klorofyl (c) målt i LTD-fælder. Gennemsnit for 2-5 dybder.

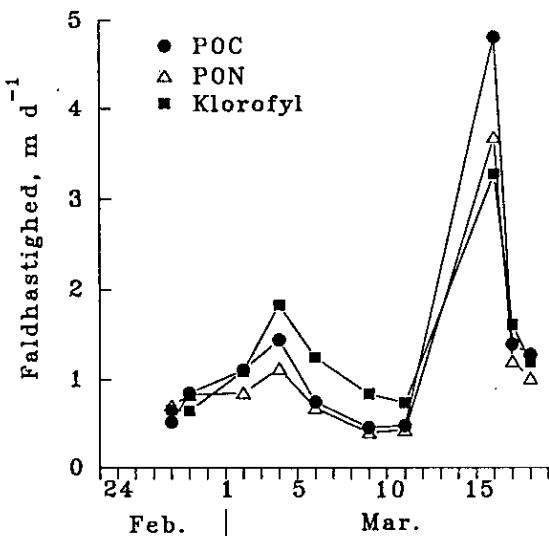
De angivene rater er gennemsnit for de 3-4 udhængningsdybder, idet der ikke var nogen systematisk eller signifikant forskel mellem dybder. Alle tre parametre viste omtrentligt samme tidmæssige mønster, med forhøjede sedimentationsrater i forbindelse vindbe-givenhederne omkring den 2-4. marts og 11-16. marts. Sedimen-tationsraterne var også relativt høje 16-18. marts.

#### *Sammensætning af sedimenteteret materiale*

Det sedimenterede materiales sammensætning svarede nogenlunde til sammensætningen af det suspenderede materiale. F.eks. var relationen mellem POC og klorofyl lineær ( $\text{POC (mg m}^{-2}\text{d}^{-1}) = 41,9 + 43,6 \text{ klorofyl (mg m}^{-2}\text{d}^{-1})$ ;  $r^2 = 0,81$ ) og gav et kulstof: klorofyl forhold på 44, hvilket ikke er signifikant forskelligt fra kulstof:klorofyl-forholdet i det suspenderede materiale på 45. Dette tyder på, at planteplankton var den kvantitativt væsentligste komponent i det sedimenterede materiale.

#### *Faldhastigheder varierer*

Gennemsnitlige faldhastigheder for suspenderet materiale blev beregnet for både POC, PON og klorofyl (Figur 4.22).

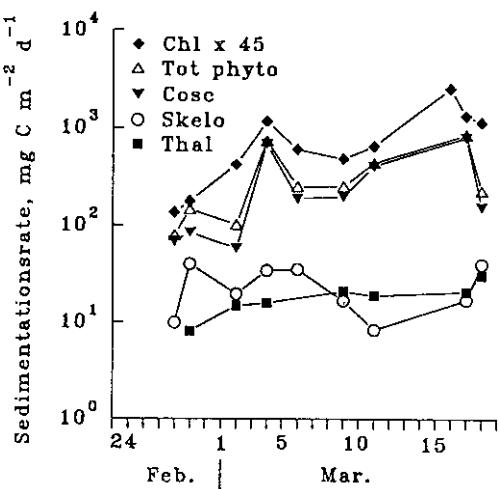


**Figur 4.22.** Beregnede gennemsnitlige faldhastigheder for POC, PON og klorofyl; LTD-fælder.

Faldhastighederne for POC, PON og klorofyl var ens og varierede parallelt gennem observationsperioden. Faldhastighederne var omkring  $0,5 \text{ m d}^{-1}$  indtil d. 2. marts, omkring  $2 \text{ m d}^{-1}$  2-4. marts, lav ( $< 1 \text{ m d}^{-1}$ ) igen indtil d. 11. marts, og meget høj,  $4-5 \text{ m d}^{-1}$ , mellem 11-16. marts. Der var således to perioder med høje eller meget høje faldhastigheder af partikulært materiale. Faldhastigheder målt i laboratoriet på ikke-aggregeret fluorescent partikulært materiale indsamlet i fjorden var derimod nogenlunde konstant,  $0,35-0,45 \text{ m d}^{-1}$  i hele observationsperioden.

#### *Sedimentation af alger*

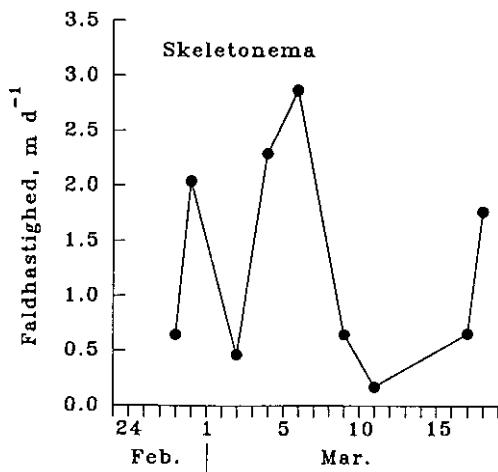
Sedimentationsrater af individuelle algarter og af total fytoplankton (baseret på celletællinger og kulstof:volumen omregninger) er vist i Figur 4.23.



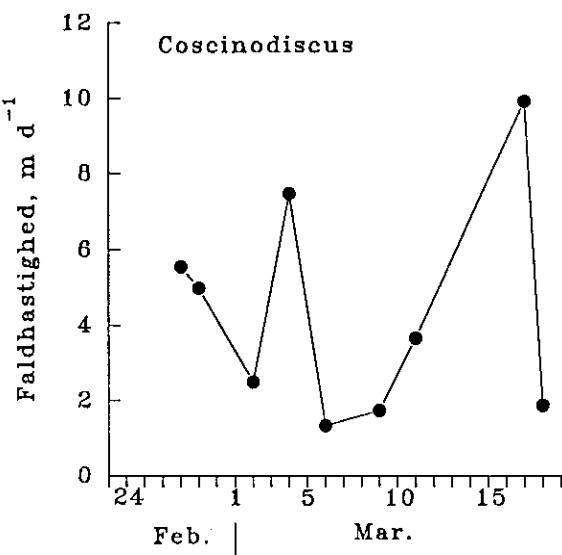
**Figur 4.23.** LTD-fælder: Sedimentation ( $\mu\text{g C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ) af kvantitativt betydende algearter og af totalt algekulstof beregnet ud fra celletællinger og fra klorofylmålinger (klorofyl  $\times 45$ ).

Mønsteret for total fytoplankton var omrent det samme som fundet for PON, POC og klorofyl. *Coscinodiscus concinnus* bidrog langt mest til den målte sedimentation af planktonalger, *Skeletonema costatum* og *Thalassiosira* spp. bidrog noget, medens øvrige arter var af underordnet betydning for den samlede sedimentation. Sedimenteret algekulstof beregnet fra celletællinger gav generelt lavere sedimentationsrater (mellem 1/2-2/3) end algekulstof beregnet ud fra klorofylmålinger (som klorofyl  $\times 45$ ). En lignende forskel fandt vi for det suspenderede materiale. Som diskuteret ovenfor skyldes partikulært klorofyl helt overvejende levende algeceller. Målte sedimentationsrater af klorofyl, og afledte faldhastigheder af partikulært klorofyl, kan således formodes helt overvejende at afspejle hhv. sedimentationsrater og faldhastigheder af levende algeceller.

Faldhastigheder af individuelle algearter, beregnet på basis på LTD-fælderne, var meget variable. I Fig. 24 og 25 er vist faldhastigheder for *Skeletonema costatum* og *Coscinodiscus concinnus*.



**Figur 4.24.** Beregnede faldhastigheder for *Skeletonema costatum*; LTD-fælder.

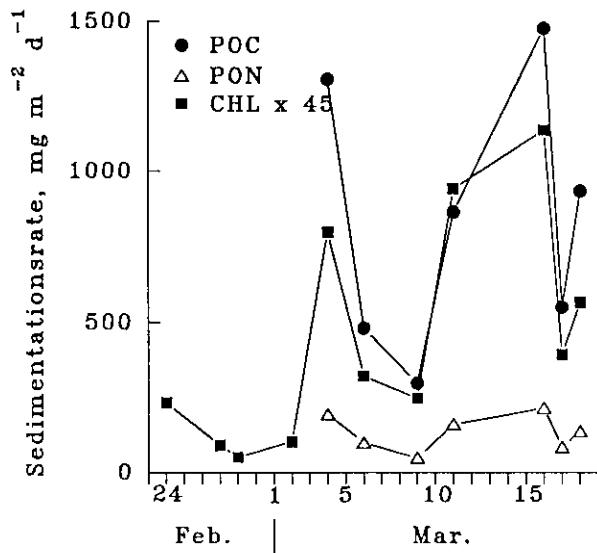


**Figur 4.25.** Beregnede faldhastigheder for *Coscinodiscus concinnus*; LTD-fælder.

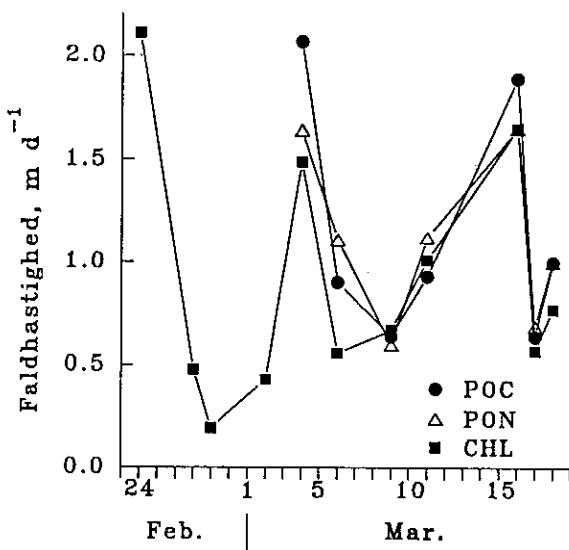
*S. costatum* viste forhøjede faldhastigheder, op til  $3\ m\ d^{-1}$ , mellem 28. februar og 6. marts. *Coscinodiscus concinnus* havde faldhastigheder på op til  $7,5\ m\ d^{-1}$  den 4. marts. Begge arter sank igen hurtigere i den sidste del af perioden. De høje sedimentationshastigheder omkring 4. marts og sidst i observationsperioden skyldes derfor, ihvertfald delvist, forhøjede faldhastigheder af planktonalger, antageligvis p.gr.a. aggregering.

*LTD- og STD-fælder viser samme sedimentationsforløb*

**STD-fælder.** Sedimentationsrater og faldhastigheder for POC, PON og klorofyl målt med STD-fælder gav omrent det samme tidsmæssige forløb som LTD-fælderne (Fig. 26-27).

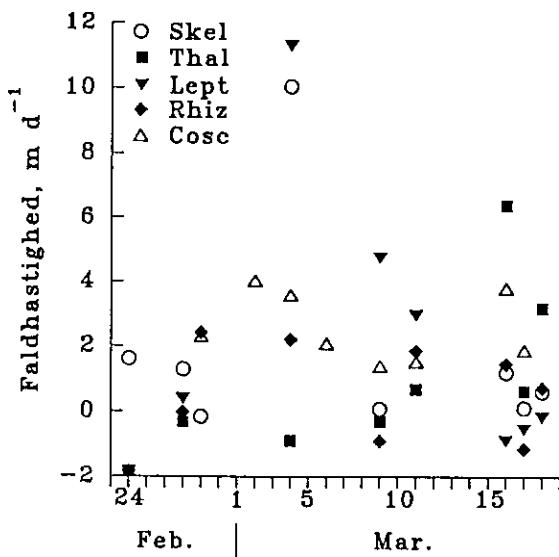


**Figur 4.26.** Sedimentation af POC, PON og klorofyl-kulstof i STD-fælder.



Figur 4.27. Falldhastigheder af POC, PON og klorofyl; STD-fælder.

Den væsentligste forskel var forhøjet falldhastighed for partikulært klorofyl på den første observationsdag, den 24. februar, umiddelbart efter kraftig vind den 23. februar (sedimentation af PON og POC ikke målt). Falldhastigheder for individuelle algarter gav meget varirende værdier, og der var ikke noget meget tydeligt mønster (Figur 4.28).



Figur 4.28. Falldhastigheder for 5 arter kiselalger; STD-fælder.

Aggregater  $> 0,5$  mm i længste dimension blev opsamlet i en acrylamid polymer i STD-fælder, og karakteriseret og kvantificeret mikroskopisk. Der blev konstateret to distinkte typer aggregater: (i) relativt tætte aggregater, hovedsageligt bestående af uidentificerbare partikler (detritus), og en mindre del planktonalger; (ii) relativt løse aggregater med en stor bestanddel af planktonalger.

## To typer aggregater

*'Snevejr' d. 4. marts*

Tabel 4.1 viser størrelser og sedimentationsrater af de to aggregattyper. Sedimentationsraten af detritusaggregater var meget høj d. 24. februar,  $21,7 \text{ cm}^3 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , og aggregaterne var meget store. Den 2. marts var sedimentationen af detritus-aggregater beskeden, og aggregaterne små. På resten af observationsdagene var sedimentationen af detritus-aggregater nogenlunde konstant omkring  $1 \text{ cm}^3 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  og aggregaterne af omtrent samme størrelse. Fytoplankton-aggregater blev kun fundet på 4 observationsdage, nemlig 4. marts og 16-18. marts. Sedimentationsraten af alge-aggregater var d. 4. og 16. marts, umiddelbart efter vindbegivenhederne, op til to størrelsесordener højere end sedimentationen af detritus-aggregater, og aggregaterne var meget store, specielt 4. marts. Disse store aggregater kunne også ses meget tydeligt med det blotte øje fra skibet, og havde karakter af et veritablet 'snevejr'. Disse observationer af aggregat-sedimentation er i overensstemmelse med den tidsmæssige variation i faldhastigheder (se også Figur 4.30).

**Tabel 4.1.** Sedimentation og gennemsnitligt volumen af detritus- og algeaggregater ( $> 0,5 \text{ mm}$  i længste dimension) i STD-fælder.

| Dato | Sedimentation,<br>detritus-<br>aggregater, $\text{cm}^3 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ | Sedimentation, algeaggregater $\text{cm}^3 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ | Gennemsnitligt volumen, detritus-aggregater, $\text{mm}^3$ | Gennemsnitligt volumen, algeaggregater, $\text{mm}^3$ |
|------|--|---|--|---|
| 24/2 | 21,66  | 0   | 6,05   |   |
| 2/3  | 0,11   | 0   | 0,05   |   |
| 4/3  | 0,73   | 113,35  | 0,27   | 42,47   |
| 6/3  | 1,11   | 0   | 0,49   |   |
| 9/3  | 0,97   | 0   | 0,34   |   |
| 11/3 | 1,05   | 0   | 0,43   |   |
| 16/3 | 1,35   | 21,20   | 0,51   | 8,10  |
| 17/3 | 1,10   | 2,07  | 0,44   | 0,82  |
| 18/3 | 0,77   | 0,59  | 0,34   | 0,26  |

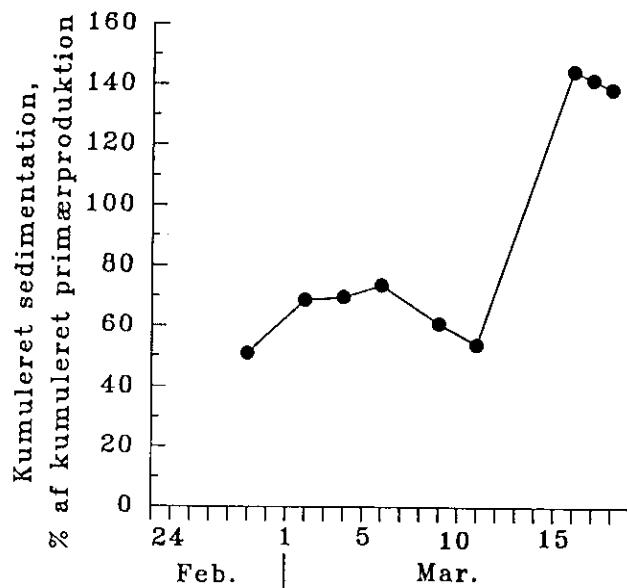
### 4.3.6 Betydning af resuspension

Den kumulerede sedimentation af partikulært organisk kulstof gennem hele observationsperioden var  $28,4 \text{ g C m}^{-2}$ , og nettoakkumuleringen af suspenderet POC var  $6,8 \text{ g C m}^{-2}$ . I løbet af den samme periode var den samlede pelagiske primærproduktion kun  $19,2 \text{ g C m}^{-2}$ . Primærproduktionen kan altså kun gøre rede for lidt mere end halvdelen af summen af sedimentation og nettoakkumulering. Dette viser, at resuspension og efterfølgende sedimentation af POC er af stor kvantitativ betydning på prøvestationen. Forekomsten af fækaliepiller fra bundinvertebrater i fælderne dokumenterer tilsvarende tilstedeværelsen af resuspension; volumen af fækaliepiller i fældematerialet svarede til op mod 10% af voluminet af planktonalger. Sedimentationen af fækaliepiller var relativt høj efter vindbegivenheder,

*Sedimentationen overstiger produktionen*

omend mønsteret ikke var helt konsistent, og den var svagt korreleret til POC sedimentationen ( $r^2 = 0,39$ ,  $n = 10$ ).

Imidlertid er den relative betydning af resuspension ikke konstant gennem observationsperioden. Et plot af kumuleret POC sedimentation i procent af kumuleret primærproduktion gennem observationsperioden (Figur 4.29) viser, at sedimentationen udgjorde ca. 50% af primærproduktionen indtil den 11. marts.



**Figur 4.29.** Kumuleret sedimentation af partikulært kulstof som % af kumuleret primærproduktion.

*Kraftig resuspension  
11-16. marts*

Givet usikkerhederne i produktions- og andre estimer, er dette i omrentlig overensstemmelse med de ovenfor givne estimer af tabsprocesser (fra silikat- og klorofyl-budgetterne). Indtil d. 11. marts var resuspensions-processer altså af sekundær betydning. Mellem 11-16. marts, en periode med de kraftigste vinde, oversteg den kumulerede sedimentation primærproduktionen voldsomt; det er især i denne periode sedimentationsoverskuddet dannes. Dette viser, at resuspension er helt dominerende for POC sedimentationen i denne periode.

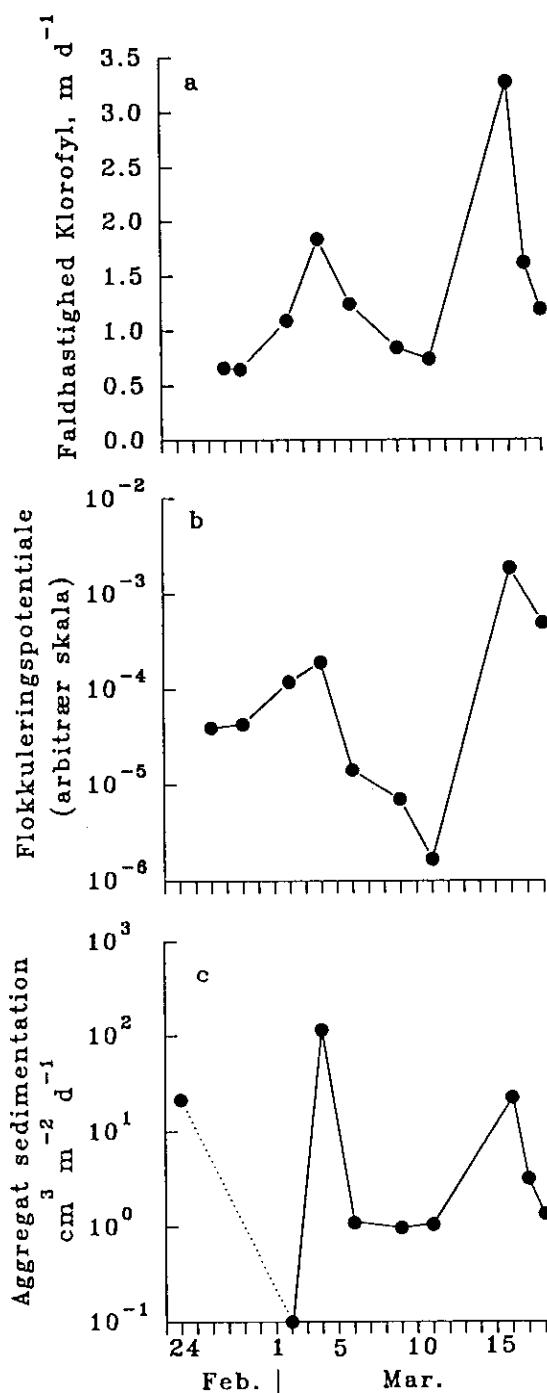
*Aggregeringspotentiale*

#### 4.3.7 Betydning af aggregatdannelse: partikulært materiale

Hovedformålet med dette studie har været at undersøge i hvilken udstrækning partikelaggregering - som beskrevet af klassisk koagulerings-teori - kan forklare observerede mønstre i partikelsedimentering og specielt faldhastigheder af suspenderede partikler. Til dette formål har vi designet en prediktor for aggregatdannelse i fjorden, aggregeringspotentialet, som er produktet af det målte flokkuleringsindex, den målte koncentration af suspenderet partikulært materiale (elektronisk partikeltæller) og det skønnede turbulente shear. For at gøre denne prediktor sammenlignelig med LTD-baserede sedimentationsrater og faldhastigheder af partikulært materiale, har vi taget gennemsnittet af observationerne ved fældeudsætning og -optagning.

*Sedimentations- og aggregeringsmønstrene kan forudsiges af koagulerings-teori*

I Figur 4.30 har vi sammenlignet observerede faldhastigheder, observeret sedimentation af aggregater (algeaggregater + detritus-aggregater) og forudsagt flokkulering. Der er en kvalitativt god overensstemmelse mellem observerede faldhastigheder og aggregat-sedimentation på den ene side, og forudsagt flokkulering på den anden. Sedimentationsmønsteret i Isefjorden under en kiselalgeopblomstring synes således i vid udstrækning at kunne forklares ved partikelaggregering og klassisk koagulerings-teori.



**Figur 4.30.** Sammenligning af (a) observerede faldhastigheder (klorofyl) og (b) aggregatsedimentationsrater (alge- + detritusaggregater) med (c) forudsagt aggregatdannelse (flokkuleringspotentiale).

Selvom mønstret i Figur 4.30 ser overbevisende ud, kan vi ikke se bort fra betydningen af resuspension. Det observerede mønster i faldhastigheder kan delvist skyldes vindgenereret resuspension af 'tunge' sedimentpartikler med høje faldhastigheder. Vindgeneret turbulens vil også øge kollisionshyppigheden mellem suspenderede partikler, og dermed den forudsagte aggregatdannelse. Overvejelserne ovenfor om betydningen af resuspension viste, at de høje sedimentationsrater 11-16. marts i vid udstrækning må antages at skyldes resuspension og sekundær sedimentation. Imidlertid kan de forhøjede faldhastigheder af klorofyl-holdige partikler (fækaliers indhold af plantepigment er formodentlig helt overvejende på fæopigment-form) og de relativt høje sedimentationsrater af aggregater efter denne vindbegivenhed bedst forklares ved aggregatdannelse. Aggregering af partikulært materiale, hvadenten partiklerne er resuspendede eller egentlig planktoniske, må derfor formodes at spille en betydelig rolle for sedimenteringen, også i denne periode.

#### **4.3.8 Betydningen af aggregatdannelse: planktonalger**

Ovenfor har vi diskuteret aggregering af suspenderede partikler uden at skelne mellem planktonalger og andre partikler. Vi kan imidlertid detaljere vores analyse ved at applicere koaguleringsteori direkte på planktonalgerne, og undersøge i hvilken udstrækning dens forudsigelser kan verificeres for denne kiselgeopblomstring i Isefjorden.

Jackson (1990) kombinerede koaguleringsteori med simpel vækstdynamik for en algepopulation i en simpel model. Algepopulationens vækstrate kan beskrives som forskellen mellem vækst og sedimentation p.gr.a. aggregering (jvnf. også kapitel 2):

$$dC_i/dt = \mu C_i - 0,163\alpha C_i \sum C_i (d_i + d_i)^3 \gamma (1 + \delta_{ij})$$

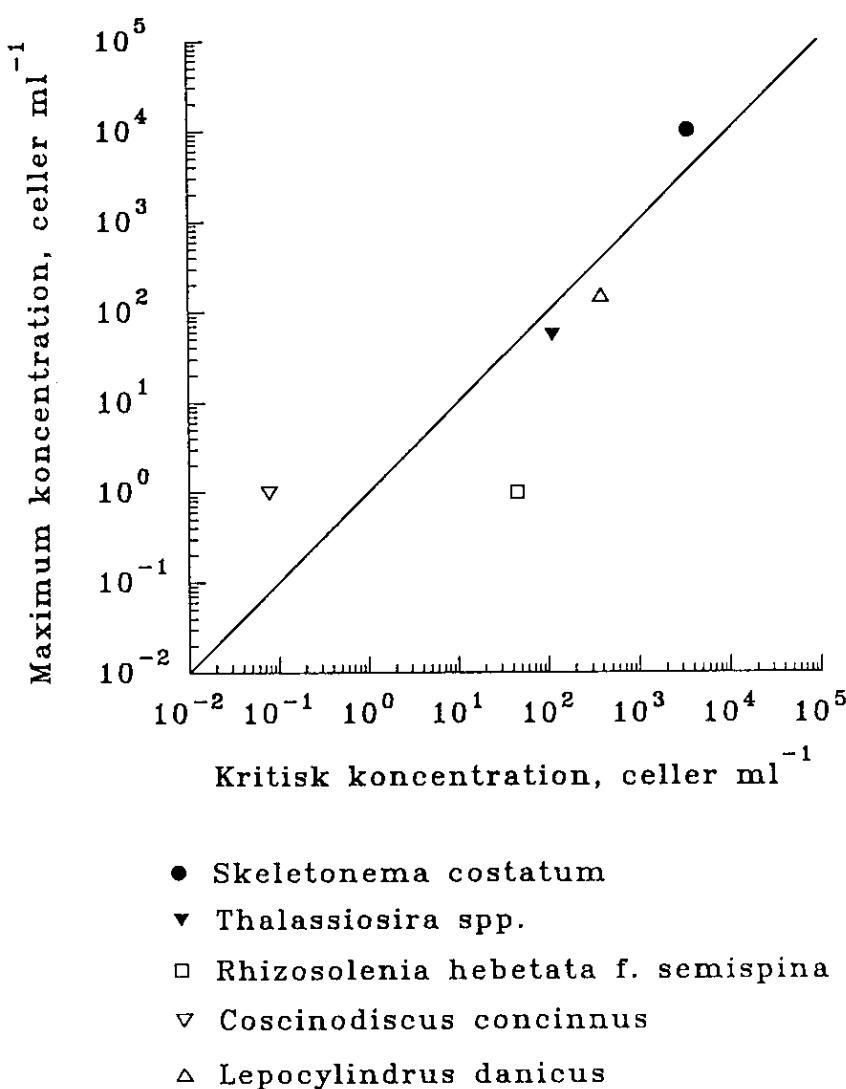
hvor  $C_i$  er koncentrationen af aggregater bestående af  $i$  celler,  $\mu$  algernes nettovækstrate uden koagulering (dvs. vækst - græsning - sedimentering af ikke-aggregerede celler),  $\alpha$  er algernes klæbrigthed,  $d$  er cellernes størrelse,  $\gamma$  er det turbulente shear. De øvrige parameter er som defineret i kapitel 2. Det første led i ligningen beskriver tilvæksten og det andet led tabet af celler p.gr.a. koagulering og sedimentering. Vi kan forenkle modellen, ved kun at tage hensyn til kollisioner mellem enkelt-alger; dette er en forsvarlig forenkling, idet partikelkollisioner vil være helt domineret af kollisioner mellem enkelt-cellere:

$$dC_i/dt = \mu C_i - 2,608\alpha C_i^2 d_i^3 \gamma$$

Ifølge denne simple model vil algepopulationen til at begynde med vokse eksponentielt, men vil efterhånden stabilisere sig på en koncentration ( $C_{cr}$ ), hvor vækst og koagulering balancerer hinanden. Denne beskrivelse passer ganske godt på vækstforløbet af 5 kiselgepopulationer i Isefjorden i observationsperioden (Fig. 17). Vi kan finde den kritiske koncentration ved at sætte  $dC/dt = 0$ , og vi får:

$$C_{cr} = 0,384\mu(\alpha\gamma d^3)^{-1}$$

Vi har ved hjælp af denne model beregnet de kritiske koncentrationer for de 5 almindelige kiselalgearter under forårsopblomstringen i Isefjord. I denne beregning har vi sat shear = 1,2 s<sup>-1</sup> (= det gennemsnitlige turbulente shear i observationsperioden),  $\alpha = 1$  for alle arter,  $\mu =$  de initiale eksponentielle vækstrater estimeret for hver af de 5 arter (Tabel 4.2). Antagelsen om  $\alpha = 1$  er urealistisk (jvnf. foregående kapitel) men det vender vi tilbage til nedenfor. Cellernes størrelse er estimeret som deres længste dimension, undtagen *Rhizosolenia hebetata*, hvor vi har anvendt den økvivalent sfæriske diameter (Tabel 2).



**Figur 4.31.** Observerede maksimumskoncentrationer som funktion af beregnede kritiske koncentrationer ( $C_{cr}$ ) for 5 kiselalgearter. Dn optrukne linier er  $X = Y$ .

Koaguleringsteori kan forudsige koncentrationen af kiselalger i Isefjorden

I Tabel 4.2 har vi sammenlignet de beregnede kritiske koncentrationer med de maksimalt observerede koncentrationer i fjorden, og i Figur 4.31 har vi lavet sammenligningen grafisk; de beregnede kritiske koncentrationer er også angivet i Figur 4.17, hvor udviklingen i

koncentrationer af de 5 arter er afbildet. Analysen er grov, f.eks. har vi set bort fra, at nogle arter har celleudvækster og andre er kædedannede, og begge dele kan påvirke den effektive (hydrodynamiske) størrelse af cellerne. Alligevel er der en ganske god overensstemmelse mellem observerede og beregnede kritiske koncentrationer; over en variation på 4 størrelsесorder i maksimumskoncentrationer, giver denne simple model kritiske koncentrationer der ligger indenfor en størrelsесorden af de observerede. Det generelle populationsforløb og den hæderlige overensstemmelse mellem forudsagt og observeret ligevægtskoncentration er begge i overensstemmelse med aggregatdannelse og koaguleringssteori.

**Tabel 4.2.** Cellestørrelser, vækstrater, maksimal cellekoncentration samt beregnet kritisk koncentration for 5 kiselalgearter i Isefjorden, februar-marts, 1992. Vækstrater beregnet ud fra ændring i cellekoncentration de første 3-4 observationsdage. Cellestørrelse er cellernes maksimale dimension, undtagen for *Rhizosolenia hebetata*, hvor den ekvivalente sfæriske diameter er brugt.

| Art                            | Vækstrate ( $\mu$ ), $d^{-1}$ | Cellestørrelse (d), $\mu m$ | Maksimal cellekoncentration, $ml^{-1}$ | Kritisk koncentration ( $C_{cr}$ ), $ml^{-1}$ |
|--------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|--|---|
| <i>Skeletonema costatum</i>    | 0,43                          | 7,63                        | $10^4$                                 | $3,58 \times 10^3$                            |
| <i>Thalassiosira spp.</i>      | 0,37                          | 23,0                        | $5,5 \times 10^1$                      | $1,13 \times 10^2$                            |
| <i>Leptocylindrus danicus</i>  | 0,54                          | 17,27                       | $1,5 \times 10^2$                      | $3,88 \times 10^2$                            |
| <i>Rhizosolenia hebetata</i>   | 0,25                          | 27,43                       | $10^1$                                 | $4,48 \times 10^1$                            |
| <i>Coscinodiscus concinnus</i> | 0,33                          | 250,0                       | $10^0$                                 | $7,80 \times 10^{-2}$                         |

Man kan indvende, at vores antagelse om en klæbrigthed på 1,0 ikke er i overensstemmelse med de i laboratoriet målte klæbrigheder (kapitel 3), som for de fleste arter er betydeligt lavere. For at få et første skøn over, hvor store klæbrigheder der er nødvendige, for at forklare de maksimalt observerede cellekoncentrationer, har vi derfor løst ovenstående ligning for  $\alpha$ , idet vi har sat  $C_{cr} = \text{observeret maksimale cellekoncentration}$  (Tabel 4.3). Det opnåede skøn af  $\alpha$  for *Skeletonema costatum* på 0,36 svarer godt til, hvad vi finder i laboratoriet (kapitel 3),  $\alpha$  for *Coscinodiscus concinnus* er realistisk, medens  $\alpha$  for de øvrige arter er  $> 1$ . Dette kan ikke lade sig gøre, men kan skyldes, at modellen er for enkel:

Jackson's model beskriver en monospecifik algeopblomstring, og er derfor en utilstrækkelig beskrivelse af denne opblomstring, som består af flere betydende arter. Vi kan modificere modellen, så den tager hensyn til, at celler af forskellig art kan kollidere med hinanden og danne blandede aggregater. I denne situation vil koncentrationen af den i'te art ændre sig efter:

$$\frac{dC_i}{dt} = \mu_i C_i - C_i \sum \alpha_{ij} C_j E_{ij} \beta_{ij} (1 + \delta_{ij}),$$

### Interaktion mellem arter

hvor  $\beta$  er koaguleringskernen og  $E$  er kontakteffektiviteter. Vi har introduceret kontakteffektiviteten,  $E$ , i denne mere komplicerede model (i modsætning til de mere simple enarts-modeller beskrevet i kapitel 2), fordi kollisionsfrekvensen mellem uens store partikler er mindre end antaget i klassisk koaguleringsteori (f.eks. Hill, 1992).

De enkelte parametre er defineret som følger:

$$\beta_{ij}E_{ij} = (\beta_{ij,shear}E_{ij,shear}) + (\beta_{ij,settling}E_{ij,settling})$$

$$\beta_{ij,shear} = 1.3\gamma(r_i+r_j)^3$$

$$\beta_{ij,settling} = 2.48\pi(r_i+r_j)^3|r_i^{1.17}-r_j^{1.17}| \quad (\text{Hill, 1992; Jackson 1990})$$

$$E_{ij,shear} = 7.5p^2(1+2p)^{-2} \quad \text{for } i \neq j \quad (\text{Hill, 1992})$$

$$E_{ij,settling} = 1.0 \quad \text{for } i=j \quad (\text{fordi } E \text{ allerede er inkluderet i vores skøn af } \alpha \text{ indenfor art})$$

$$E_{ij,settling} = 0.5p^2(1+p)^{-2}$$

$$p = r_i/r_j \quad (r_i < r_j)$$

$$\delta_{ij} = \text{Kroneckers delta}$$

$$\alpha_{ij} = \alpha_{ji} = 0.5(\alpha_{ii} + \alpha_{jj}) \quad (\text{Vi antager her, at klæbrigden mellem to arter er lig gennemsnittet af de enkelte arters klæbrighed})$$

$$\gamma = \text{shear rate} = 1.2 \text{ s}^{-1} \quad (\text{gennemsnitlig shear i observationsperioden})$$

$$r_i = \text{radius af den } i\text{'te art}$$

Bemærk at vi her (i) antager, at klæbrigden mellem to arter er lig gennemsnittet af de to arters klæbrighed, og (ii) introducerer kollisioner p.gr.a. differentiel settling. Dette er en nødvendigt komplikation, idet differentiel settling potentielt er betydnende, når vi samtidigt har alger af forskellig størrelse (og med forskellige faldhastigheder).

Vi har nu sat  $dC_i/dt = 0$ ,  $C_i = \text{maksimalt observeret cellekoncentration for den } i\text{'te art}$ , og får derved 5 ligninger med 5 ubekendte (de 5 klæbrigheder). Vi har løst ligningerne for  $\alpha_{11}, \alpha_{22}, \dots, \alpha_{55}$  under to forudsætninger: (i) differentiel settling er uden betydning og (ii) differentiel settling er af betydning. Forskellen i  $\alpha$ -estimater fortæller noget om betydningen af differentiel settling for aggregatedannelse i fjorden.

**Tabel 4.3.** Beregnet klæbrigthed af 5 arter kiselalger i Isefjorden, februar-marts 1992, under forskellige modelforudsætninger: (A) monospecifikke algeopblomstringer; de forskellige arter klæber ikke sammen. (B) Algeopblomstring bestående af flere arter; kollisioner mellem celler skyldes alene turbulent shear. (C) Som B, men differentiel settling bidrager også til kollisioner mellem cellerne.

| Art                            | KLÆBRIGHED<br>A: monospecifik opblomstring | KLÆBRIGHED<br>B: Fler-arts opblomstring; kollisioner kun ved turbulent shear | KLÆBRIGHED<br>C: Fler-arts opblomstring; kollisioner både ved turbulent shear og differentiel settling |
|--------------------------------|--|--|--|
| <i>Skeletonema costatum</i>    | 0,36                                       | 0,35   | 0,35   |
| <i>Thalassiosira spp</i>       | 2,05                                       | 0,09   | 0,07   |
| <i>Leptocylindrus danicus</i>  | 2,59                                       | 0,46   | 0,42   |
| <i>Rhizosolenia hebetata</i>   | 4,48                                       | -0,08  | -0,10  |
| <i>Coscinodiscus concinnus</i> | 0,08                                       | -0,22  | -0,23  |

I Tabel 4.3 har vi vist de beregnede  $\alpha$ -værdier. Alle værdier er realistiske, og svarer godt til, hvad vi har målt i laboratoriet for de samme eller for 'lignende' arter. De to negative værdier kan skyldes at vores antagelser om gennemsnitlig klæbrighed mellem arterer forkert, men viser blot, at disse to arter formodentlig ikke er særlig klæbrige.

*Differential settling er uden betydning for aggregatdannelse*

Der er ingen nævneværdig forskel i klæbrighedsestimater, hvadenten vi antager at differentiel settling er af betydning eller ej. Konklusionen er derfor, at differentiel settling bidrager ubetydeligt til partikelkollisioner i dette lavvandede, turbulente fjordsystem.

Alt i alt synes vore observationer fuldt ud forenelige med aggregatdannelse beskrevet ved koaguleringssteori.

#### 4.4 Sammenfatning og konklusioner

Dette studie har haft til formål at undersøge i hvilken udstrækning partikelagregering ved koagulering kan gøre rede for en algeopblomstrings dynamik og for den tidsmæssige variation i sedimentationsmønsteret af suspenderet, partikulært materiale i Isefjorden. Undersøgelsesområdet har været brugt som model for studiet af disse processer, først og fremmest p.gr.a. en række logistiske fordele.

*Ulemper ved undersøgelsesområdet*

Der har været både fordele og ulemper ved at studere aggregering i et så lavvandet område. Felteksperimentet er ikke så 'rent', som man kunne have ønsket sig det. Først og fremmest har vi ikke været i stand til med sikkerhed at afgøre hvilke type partikler, der primært aggregerede, og om aggregering af alger skyldtes alge-alge sammenklæbning, eller alge-detritus sammenklæbning. Vi har heller ikke været i stand til med sikkerhed at skelne mellem sedimentation af

*Koaguleringssteori kan gøre rede for observeret populationsdynamik og sedimentation*

'tunge' partikler, der resuspenderes ved vindbegivenheder, eller af aggregater, der dannes af suspenderede partikler i et vindgenereret turbulent shear-felt. En række forhold peger dog på, at aggregering ved koagulering, og efterfølgende sedimentering af aggregater med høje faldhastigheder, har spillet en afgørende rolle for det observerede sedimentationsmønster: (i) den gode overensstemmelse mellem forudsagt aggregering, observeret sedimentation af aggregater og observeret variation i faldhastigheder af partikulært materiale; (ii) den gode overensstemmelse mellem forudsagte og observerede kritiske koncentrationer af planktonalger; og (iii) den tidsmæssige udvikling af algepopulationerne.

Især det sidste forhold har specielt kunnet studeres i den relativt eutrofe og turbulente Isefjord. Realistiske koaguleringsmodeller af algeopblomstringer i åbne havområder, hvor koncentrationen af næringsioner er beskeden og det turbulente shear typisk betydeligt lavere end i Isefjorden, viser ofte, at aggregering og næringsbegrensning indtræder nogenlunde samtidigt (f.eks. Jackson & Lochmann, 1992). Derved får typiske algeopblomstringer, som vi også kender det fra Kattegat, et relativt kortvarigt forløb, hvor biomasseakkumuleringen går direkte over i en henfaldfase, og det stationære forløb mangler. I denne situation bliver det vanskeligt at skelne mellem næringsmangel og aggregering som begrænsende faktor, og vanskeligt at verificere koaguleringsmodellernes forudsigelser i praksis. I Isefjorden indtraf aggregeringsbegrensning længe før næringsionerne var brugt op, og vi fik en lang stationær fase af populationerne af alle 5 betydende kiselalgarter, som forudsagt af koaguleringsmodeller i denne situation (Jackson & Lochmann, 1992). Et væsentligt træk ved koaguleringsmodellerne har således specielt godt kunnet undersøges i dette lavvandede område, og dette opvejer ulemperne (resuspension) ved at arbejde her.

*Åbne havområder*

I hvilken udstrækning kan de her beskrevne processer overføres til åbne og dybere havområder, hvor aggregering potentielt er mere betydnende for stofsedimentationen til havbunden? Det er klart, at de her fundne rater ikke applicerer til andre områder, hvor turbulensforhold mv. er helt anderledes. Betydningen af vores arbejde, som er det første af sin art, er først og fremmest, at vi har kunnet dokumentere betydningen af aggregatdannelse ved koagulering og har verificere væsentlige egenskaber ved koaguleringsmodellerne. Derved kan man med større sikkerhed applicere disse modeller til havområder, hvor koagulering potentielt har større betydning; og man kan fåeste større tillid til koaguleringsmodellernes implikationer for stoftransporten til havbunden.

## 5. Referencer

- Alldredge, A.L. & Gotschalk, C. (1989): Direct observations of the flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. Deep-Sea Res. 36: 159-171.
- Alldredge, A.L., Passow, U. & Logan, B.E. (i trykken): The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean. Deep Sea Res.
- Alldredge, A.L. & Silver, M.W. (1988): Characteristics dynamics and significance of marine snow. Prog. Oceanogr. 20: 41-82
- Anon. (1989): Undersøgelser af Isefjordens forureningstilstand i 1986 og 87/88. Rapport fra Vestsjællands Amt, 127 pp.
- Billett, D.S., Lampitt, R.S. & Rice, A.L. (1983): Seasonal sedimentation of phytoplankton to deep sea benthos. Nature, 301, 520-522.
- Camp, T.R. & Stein, P.C. (1943): Velocity gradients and internal work in fluid motion. J. Boston Soc. Civ. Eng. 30: 219-237.
- Chandrasekhar, S. (1943): Stochastic problems in physics and astronomy. Rev. Modern Phys. 15: 1-80
- McCave, I.N. (1984): Size spectra and aggration of suspended particles in the deep ocean. Deep-Sea Res., 31:329-352
- Decho, A.W. (1990): Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food web and marine processes. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 28, 73-153.
- Delichatsios, M.A. & Probstein, R.F. (1974): Coagulation in turbulent flow theory and experiment. J. Colloid Interface Sci. 51: 394-405
- Duuren, F.A. van (1968): Defined velocity gradient model flucculator. J. San. Eng. Div. Proc. Am. Soc. Civ. Eng., 94 no SA4, 671-682.
- Edler, L. (ed.) (1979): Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. BMB WG 9 Publ.
- Feder, J. (1988): Fractals. Plenum Press
- Feder, J., Jøssang, T. & Rosenquist, E. (1984): Scaling behavior and cluster fractal dimension determined by light scattering from aggregating proteins. Phys. Rev. Lett. 53:1403-1406

Fowler, S.W. & Knauer, G.A. (1986): Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Prog. Oceanogr.* 16: 147-194

Friedlander, S.K. (1977): *Smoke, Dust and Haze*. John Wiley & Sons.

Gordon, D.C. (1970): A microscopic study of organic particles in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* 17: 175-185

Han, M.-S., Furuya, K. & Nemoto, T. (1992): Species-specific productivity of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in the inner part of Tokyo Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79, 267-273.

Hansen, J.L.S. (1992): Variationer i kiselalgers aggreringspotentiale. Specialetrapport, Marinbiologisk Laboratorium, 99 pp.

Hansen, J.L.S., Olesen, M. & Timm, U. A new experimental method for determining the potential of particleflocculation. (sendt til Mar. Biol.)

Hansen, J.L.S., Timm, U. & Kiørboe, T. Strategies for surviving in plankton community. (under forberederlse)

Harris, R.H. & Mitchell, R. (1975): Inhibition of the flocculation of bacteria by biopolymers. *Water Research*, 9, 993-999.

Hill, P.S. (1992): Reconciling aggregation theory with observed vertical fluxes following phytoplankton blooms. *J. Geophys. Res.* 97 (No. C2):2295-2308.

Hunt, J.R. (1986): Particle aggregate breakup by fluid shear. In: *Estuarine cohesive sediment dynamics* (A.J. Metha ed.) 14, Springer Verlag

Jackson, G.A. & Lochmann, S.E. (1992): Effects of coagulation on nutrient and light limitation of an algal bloom. *Limnol. Oceanogr.* 37: 77-89.

Jackson, G.A. (1990): A model of the formation to marine algal flocks by physical coagulation processes. *Deep sea Res.*, 37, 1197-1211.

Jannasch, H.W., Zafiriou, O.C. & Farrington, J.W. (1980): A sequencing sediment trap for time-series studies of fragile particles. *Limnol. Oceanogr.* 25: 939-943.

Jiang, Q. & Logan, B. (1991): Fractal dimensions of aggregates determined from steady-state size distributions. *Environ. Sci. Technol.* 12: 2031-2038

Kessler, J.O. (1985): Hydrodynamic focusing of motile algal cells. Nature 313: 218-220

Kiørboe, T., Andersen, K.P & Dam, H.G. (1990): Coagulation efficiency and aggregate formation in marine phytoplankton. Marine Biology, 107: 235-245.

Kiørboe, T. (1993): Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. Adv. Mar. Biol. 29:1-72

Kiørboe, T. Hansen, J.L.S. (1993): Phytoplankton aggregate formation: observations of patterns and mechanisms of cell sticking and the significance of exopolymeric material. J. Plank. Res. 15: 993-1018

Kiørboe, T., Hansen, J., Lundsgaard, C. & Olsen, H. (1993): Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom in the Isefjord, Denmark. A preliminary data report. DFH & ML, Jan 1993, 55pp

Kiørboe, T., Lundsgaard, C, Olesen, M & Hansen, J. (1994): Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: A field experiment to test coagulation theory. J. Mar. Res. 52: 1-27

Koike, I., Shigemitsu, H., Terauchi, K. & Kogure, K. (1990): Role of sub-micron sized particles in the ocean. Nature, 345, 242-244.

Kranck, K. & Milligan, T.G. (1988): Macroflocs from diatoms *in situ* photography of particles in Bedford Basin, Nova Scotia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 44: 183-189

Kristensen, J. (1987): Planktonundersøgelser i Isefjord, 1984-85. Specialrapport, Zoologisk Museum, Københavns Universitet, 146 pp.

Leussen, W. van (1988): Aggregation of particles, settling velocities of mud flocs. A review. in Dronkers, J., Leussen, W. van (eds.) Physical processes in estuaries. Springer-Verlag, Berlin, pp. 347-403

Lin, M. Y., Lindsay, H.M., Weitz, D.A., Ball, R.C., Klein, R. & Meakin, P. (1989): Universality in colloid aggregation. Nature 339: 360-362

Logan, B.E. & Wilkinson, D.B. (1990): Fractal geometry of marine snow and other biological aggregates. Limnol. Oceanogr. 35: 130-136

Mandelbrot, B.B. (1986): Self-affine fractal sets. In: Fractals in Physics (L. Pietronero & E. Tosatti eds.). North-Holland: Amsterdam: 3-28

Meakin, P. (1983): Diffusion-controlled cluster formation in 2-6 dimensional space. Phys. Rev. A27: 1495-1507

Meakin, P. (1988): Fractal aggregates. *Adv. Colloid Interface Sci.* 28: 249-331

Olesen, M. & Lundsgaard, C. (1992): Sedimentation af organisk materiale fra den fotiske zone i det sydlige Kattegat. In (Fenchel, T. Red.) Planktonodynamik og stofomsætning i Kattegat. Havforskning fra Miljøstyrelsen, 10: 167-183

Olesen, M. (1992): Sedimentation af autochtont materiale i lagdelte havområder. Licentiatrapport

Olesen, M. (1993): The fate of an early diatom spring bloom in the Kattegat. *Ophelia*, 37, 51-66.

Passow, U. (1991): Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Mar. Biol.* 108, 449-455.

Passow, U., Alldredge, A.L. & Logan, B.E. (submitted). The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms.

Riebesell, U. (1989): Comparison of sinking and sedimentation ratemeasurements in a diatom winter/spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 109-119

Riebesell, U. (1991): Particle aggregation during a diatom bloom II. Biological aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 281-291

Riebesell, U. & Wolf-Gladrow, D.A. (1992): The relationship between physical aggregation of phytoplankton and particle flux: a numerical model. *Deep Sea Res.*, 39, 1085-1102

Riley, G.A. (1963): Organic aggregates in seawater and the dynamics of their formation and utilization. *Limnol. Oceanogr.* 8: 371-381

Saffman, P.G. & Turener, J.S. (1956): On the collision of drops in turbulent clouds. *J. Fluid. Mech.* 1: 16-30

Schaefer, D.W. (1989): Polymers, fractals and ceramic materials. *Science* 243: 1023-1027

Silver, M.W., Shanks, A.L. & Trent, J.D. (1978): Marine snow: Microplankton habitat and source of small-scale patchiness in pelagic population. *Science* 201: 371-373

Smetacek, V. (1980): Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in Western Kiel Bight. *Ophelia*, Suppl. 1: 65-76

Smetacek, V.S. (1985): Role of sinking in diatom life history cycles: Ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.*, 84: 239-251.

Smoluschowski, M. von (1916): Drei vortäge über Diffusion, Brownsche Bewegungen und Kougulation von Kolloidteilchen. Physik. Zeits. 17: 557-585

Suzuki, N & Kato, K. (1953): Studies on suspended materials. Marine snow in the sea. I. Sources of marine snow. Bulletin of the Faculty of Fisheries of Hokkaido University 4 :132-135

Takahashi, K. (1986): Seasonal fluxes of pelagic diatoms in the sub arctic Pacific, 1982 - 1983. Deep Sea Res., 9, 1225-1251.

Tennekes, H. & Lumley, J.L. (1972): A first course in turbulence Cambridge MIT Press

Timm, U. & Okubo, A. A simple model for the formation of particle-cluster aggregates. (Under forberedelse)

Timm, U. & Okubo, A. Gyrotaxis: a plume model for self-focusing micro-organisms. (sendt til Bull. Math. Biol.)

Timm, U. & Okubo, A. Gyrotaxis: interaction between algae and flagellates. J. Theor. Biol. (i trykken)

Trent, J.O., Shanks, A.C. & Silver M.W. (1978): *In Situ* and Laboratory measurements on macroscopic aggregates in Monterey Bay, California. Limnol. Oceanogr. 23: 626-635

Wells, M.L. & Goldberg, E.D. (1991): Occurrence of small colloids in sea water. Nature, 353, 342-344.

Witten, T.A. & Cates, M.E. (1986): Tenuous structures from disorderly growth processes. Science 232: 1607-1612

Yeshaya, B.-O., Kessel, M. & Shilo, M. (1985): Modulation of cell surface hydrophobicity in the benthic cyanobacterium *Phoridium* J-1. Arch Microbiol., 142, 21-27.

## **Registreringsblad**

**Udgiver:** Miljøstyrelsen, Strandgade 29, 1401 København K

**Serietitel, nr.:** Hafvorskning fra Miljøstyrelsen, nr. 53

**Udgivelsesår:** 1994

**Titel:**

Aggregation og sedimentering af marint fytoplankton

**Undertitel:**

**Forfatter(e):**

Kørboe, Thomas (red); Hansen, Jørgen; Timm, Uwe;  
Lundsgaard, Claus; Olesen, Michael

**Udførende institution(er):**

Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser; Københavns Universitet.  
Marinbiologisk Laboratorium

**Resumé:**

Udsynkningen af partikulært materiale i havet sker fortrinsvis som aggregater. Vi har anvendt koaguleringsteori til at beskrive dannelse af specielt fytoplanktonaggregater. Vi viser, at aggregation af fytoplanktonceller i et turbulent laboratoriemiljø næje følger de teoretiske forudsigelser, at aggregation og sedimentering af suspenderet materiale i Isfjorden kan beskrives ved hjælp af koaguleringsterori, og at kiselalgers populationsdynamik i vid udstrækning er bestemt af koagulering og sedimentering.

**Emneord:**

koagulering; plankton; alger; aggregation; fjorde; hav;  
stoftransport; sedimentation

**ISBN:** 87-7810-233-2

**ISSN:**

**Pris (inkl. 25 % moms):** 120,- kr.

**Format:** A4

**Sideantal:** 123 s.

**Md./år for redaktionens afslutning:** juni 1994

**Oplag:** 400

**Andre oplysninger:**

Rapport fra koordinationsgruppen for stofomsætningen i de frie vandmasser

**Tryk:** Luna-Tryk ApS, København

Trykt på 100% genbrugspapir **Cyclus Print**

# Havforskning fra Miljøstyrelsen

Rapporter fra Hav90 forskningsprogrammet:

- Nr. 1 : Analyse af iltsænkning i Kattegat, Bælthavet og V. Østersø
- Nr. 2 : Danmarks vindklima fra 1870 til nutiden
- Nr. 3 : Hydrografiske forhold i det sydlige Kattegat
- Nr. 4 : Kystnær omfordeling af sediment og næringssalte
- Nr. 5 : Bestemmelse af phytoplanktonets totale stofproduktion
- Nr. 6 : Den Jyske Kyststrøm
- Nr. 7 : Skagerrak-frontens dynamik
- Nr. 8 : Bornholmer Dybets hydrografi
- Nr. 9 : Modelsystem for fjorde og bugter
- Nr. 10 : Planktonodynamik og stofomsætning i Kattegat
- Nr. 11 : Plankton i de indre danske farvande
- Nr. 12 : Effekter af iltsvind og tungmetaller på marine bunddyr
- Nr. 13 : Nedbørforhold over Kattegat
- Nr. 14 : Partikulære næringsstoffluxe i Vejle Fjord og Århus Bugt
- Nr. 15 : Havbundens svovl-, jern- og mangankredsleb i Århus Bugt
- Nr. 16 : Havbundens kvælstofomsætning i Århus Bugt
- Nr. 17 : Fosfor omsætning i sedimentet i Århus Bugt
- Nr. 18 : Sedimentation og resuspension i Århus Bugt
- Nr. 19 : Emission af  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_x$ ,  $\text{SO}_2$  og NMVOC til atmosfæren i Danmark
- Nr. 20 : Analyse af hydrografiske data fra det sydlige Kattegat
- Nr. 21 : Vind, turbulens og grænselagshøjde over Kattegat
- Nr. 22 : Trådalger i Det Sydfynske Øhav
- Nr. 23 : Dynamik og kompleksitet i Århus Bugt
- Nr. 24 : Beskrivelse af atmosfære-kemiske processer
- Nr. 25 : Præsentationer ved det 7. danske havforskermøde
- Nr. 26 : Processer for våddeposition
- Nr. 27 : Bundfaunaens betydning for bundlevende fisk i det sydlige Kattegat
- Nr. 28 : Giftige alger i danske farvande
- Nr. 29 : Kvælstofreduktioners effekt på iltforhold i indre danske farvande
- Nr. 30 : Fytoplankton- og makrofytdvikling i danske kystområder
- Nr. 31 : Blandingsenergi fra strøm og vind i Storebælt
- Nr. 32 : Blandingsmekanismer i kystnære farvande
- Nr. 33 : Planktonodynamik omkring springlaget i Kattegat
- Nr. 34 : Effekter af springlagsopblomstring på benthos
- Nr. 35 : Processer for tørdeposition
- Nr. 36 : Redoxbalance og mineraliseringens temperaturafhængighed i Århus Bugt
- Nr. 37 : Atmosfærisk tilførsel af kvælstofforbindelser til Kattegat
- Nr. 38 : Sedimentationsprocesser i et kystvandssystem
- Nr. 39 : Hydrografi og stoftransport i Århus Bugt
- Nr. 40 : Biotilgængelighed af kvælstof og fosfor
- Nr. 41 : Vækst- og næringsstofdynamik hos marine planter
- Nr. 42 : Satellitbilleder af danske havområder
- Nr. 43 : Stoftransport og stofomsætning i Kertinge Nor/Kerteminde Fjord
- Nr. 44 : Kertinge Nor/Kerteminde Fjord – status og udvikling
- Nr. 45 : Filtratorer, planktonodynamik og biologisk struktur i Kertinge Nor
- Nr. 46 : Struktur og funktion af kystnære marine økosystemer
- Nr. 47 : Tørdeponering af luftbårne partikler til havoverflader
- Nr. 48 : Stofbalancer og iltforhold i det Sydfynske Øhav
- Nr. 49 : Hydrografisk og biologisk beskrivelse af Skagerrak-fronten
- Nr. 50 : Denitrifikation i fjorde og kystnære farvande
- Nr. 51 : Resuspension og stofomsætning i Roskilde Fjord
- Nr. 52 : Satellite Imagery of Danish and Neighboring Waters
- Nr. 53 : Aggregering og sedimentering af marint fytoplankton

# Aggregering og sedimentering af marint fytoplankton

Udsynkningen af partikulært materiale i havet sker fortrinsvis som aggregater. Vi har anvendt koaguleringsteori til at beskrive dannelse af specielt fytoplanktonaggregater. Vi viser, at aggregering af fytoplanktonceller i et turbulent laboratoriemiljø nøje følger de teoretiske forudsigelser, at aggregering og sedimentering af suspenderet materiale i Isefjorden kan beskrives ved hjælp af koaguleringsteriori, og at kiselalgers populationsdynamik i vid udstrækning er bestemt af koagulering og sedimentering.



Pris kr. 120.- inkl. 25% moms

ISBN nr. 87-7810-233-2

Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**  
Strandgade 29 · 1401 København K · Tlf 32 66 01 00