

## Rekvirent

Dansk Akvakultur  
Att. Lisbeth J. Plessner  
Dansk Akvakultur  
Vejsløvej 51  
8600 Silkeborg

Telefon 89 21 22 60  
Mobil 22 82 87 02

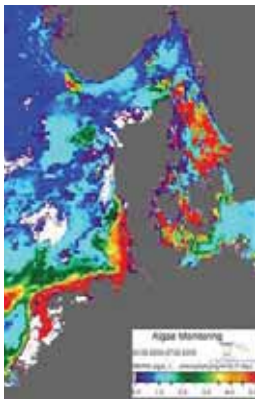
[www.danskakvakultur.dk](http://www.danskakvakultur.dk)

E-mail: [lisbeth@danskakvakultur.dk](mailto:lisbeth@danskakvakultur.dk)

## Rådgiver

Orbicon A/S  
Jens Juuls Vej 18  
8260 Viby J  
Telefon 87 38 61 66  
E-mail [bsj@orbicon.dk](mailto:bsj@orbicon.dk)

Sag	13207876
Projektleder	Per Andersen
Tekst	Bettina Skovgaard Jensen
Kvalitetssikring	Per Andersen
Revisionsnr.	1
Godkendt af	Lars Sloth
Udgivet	Marts 2008



**PROJEKT-titel: Videnbaseret operationel overvågning af skadelige alger i forbindelse med danske havbrug**

**Arbejdspakke nr. 2: Skadelige alger og andet plankton i danske farvande**

**Projektet er støttet af Fødevarerministeriet og EU gennem FIUF programmet.**

# INDHOLDSFORTEGNELSE

1	Indledning .....	3
2	Stilikalger (Prymnesiophyceae).....	6
2.1	Chrysochromulina.....	6
2.1.1	Chrysochromulina polylepis .....	7
2.2	Phaeocystis .....	10
2.2.1	Phaeocystis pouchetii.....	10
2.2.2	Phaeocystis globosa.....	11
2.3	Prymnesium .....	13
2.3.1	Prymnesium parvum.....	14
3	Nåleflagellater (Rhaphidophyceae).....	16
3.1	Chattonella .....	16
3.1.1	Chattonella aff. verruculosa .....	17
3.2	Heterosigma .....	21
3.2.1	Heterosigma akashiwo .....	21
3.3	Olistodiscus .....	24
3.3.1	Olisthodiscus luteus .....	24
3.4	Fibrocapsa.....	25
3.4.1	Fibrocapsa japonica .....	25
4	Silicoflagellater (Dictyophyceae).....	28
4.1	Dictyocha .....	28
4.1.1	Dictyocha speculum.....	28
5	Furealger (Dinophyceae) .....	32
5.1	Karenia .....	32
5.1.1	Karenia mikimotoi .....	33
5.2	Gymnodinium .....	36
5.2.1	Gymnodinium breve .....	37
5.3	Noctiluca .....	39
5.3.1	Noctiluca scintillans .....	40
5.3.2	Alexandrium tamarense .....	44
6	Kiselalger (Diatomophyceae) .....	48
6.1	Pseudo-nitzschia spp. ....	48
6.2	Andre kiselalger med skadelige effekter på fisk .....	51
6.3	Chaetoceros .....	52
6.3.1	Chaetoceros spp.....	52
7	Gopler som kan skade opdrætsfisk .....	55
7.1	Storgopler (Scyphozoa).....	55
7.1.1	Brandmanden/Rød brandmand ( <i>Cyanea capillata</i> ) .....	55
7.1.2	Vandmanden ( <i>Aurelia aurita</i> ) .....	57
7.1.3	Kompasgoplen ( <i>Chrysaora hysoscella</i> ) .....	57
7.2	Siphonophorer .....	58
8	Referencer.....	63

## Indledning

Denne rapport er udarbejdet i forbindelse med et større projekt som har til formål forbedre/optimere de danske havbrugeres drift i forbindelse med forekomsten af skadelige alger. Projektet er støttet af Fødevareministeriet og EU gennem FIUF programmet.

Rapporten indeholder en opsummering af den eksisterende viden om skadelige/giftproducerende alger og andet skadeligt plankton i danske farvande. Formålet med rapporten er at skabe et vidensgrundlag, der kan anvendes ved drift i havbrug og bidrage til at mindske skadevirkninger og økonomiske tab i forbindelse med opblomstringer af skadelige og potentielt skadelige planktonorganismer.

Problemet med skadelige alger er tilsyneladende størst i forbindelse med udsætning af fisk om foråret, men der er også registreret algeproblemer senere på sommeren. De skadelige alger, der volder størst problemer, er små, nøgne flagellater, som producerer giftstoffer. Flagellaterne kommer fra klasserne stilkalger (prymnesiophyceer), nåleflagellater (raphidophyceer) og silicoflagellater (dictyophyceae), der ikke har noget dansk navn. Derudover er en række større furealger (dinophyceer) kendt for at kunne producere giftstoffer, der kan slå fisk ihjel. Det er endvidere kendt, at ugiftige alger, f.eks. kiselalger, kan have skadelige virkninger på fisk i havbrug, og endelig kan gopler forårsage skader på fisk i havbrug.

En stor del af de giftige/skadelige algearter forekommer hyppigt i alle vore kystnære områder, men skadevirkninger registreres normalt kun under ekstreme opblomstringer, og det er indtil nu ganske få arter, der har været i fokus i forbindelse med effekter på fisk i Danmark og i tilstødende områder. De senere år har *Chattonella aff. verruculosa* voldt omfattende tab i danske havbrug, og en intensiv overvågning af skadelige alger er derfor sat iværk med henblik på at få et bedre kendskab til algernes dynamik og optimere fiskeproduktionen ved at tilpasse f.eks. udsætningstidspunktet for yngel i forhold til lokale algeforekomster.

Hovedparten af de alger, der anses for at være skadelige for fisk, er flagellater, herunder furealger, mens kiselalger udgør en mindre andel af de skadelige arter. Der er ingen åbenlyse fysiologiske forskelle på skadelige og uskadelige flagellater, men der er derimod markante økofysiologiske forskelle på flagellater og kiselalger. Masseopblomstringer af flagellater opstår f.eks. i større omfang i lagdelte områder og i områder med større variation i næringsstofftilgængeligheden, hvor mange flagellater pga. deres evne til at optage organiske partikler (mixotrofi) har en konkurrencemæssig fordel frem for kiselalger. Flagellater anvender en "svømme-strategi", og kiselalger anvender en "synke-strategi". Fænomener som allelokemiske mekanismer og forsvarsmekanismer mod græssere er også kendt blandt flagellater og medvirkende til, at de ofte ses som næsten monospecifikke kulturer under masseopblomstringer.

Denne rapport er udarbejdet som et led i udviklingen af en monitorings- og management-praksis af skadelige alger og andet skadeligt plankton i forbindelse med danske havbrug. Rapporten er en opsummering af den eksisterende viden om skadelige/giftproducerende alger og andet skadeligt plankton i dan-

ske farvande. Formålet med rapporten er at skabe et vidensgrundlag, der kan anvendes ved drift i havbrug og bidrage til at mindske skadevirkninger og økonomiske tab i forbindelse med opblomstringer af skadelige og potentielt skadelige planktonorganismer.

Rapporten er et litteraturstudie, som omfatter kortfattede beskrivelser af organismer, der er udvalgt på baggrund af vores viden om, at de kan have skadelige virkninger på fisk i danske farvande. Nogle arter har allerede medført fiskedød ved masseopblomstringer, mens andre er potentielt skadelige, men ikke kendt for at have haft effekter på fisk i vore farvande. For hver art er følgende beskrevet:

- Beskrivelse af arten
- Skadevirkninger og skadelige stoffer
- Artens økofysiologi
- Fiskenes symptomer
- Eksempler på skadelige opblomstringer
- Geografisk udbredelse
- Tidsmæssig udbredelse
- Langtidsudvikling

Følgende arter beskrives:

#### **Stilkalger (Prymnesiophyceae)**

- Chrysochromulina polylepis*
- Phaeocystis pouchettii*
- Phaeocystis glubosa*
- Prymnesium parvum*

#### **Nåleflagellater (Rhaphidophyceae)**

- Chattonella verruculosa*
- Heterosigma akashiwo*
- Olisthodiscus luteus*
- Fibrocapsa japonica*

#### **Silicoflagellater (Dictyophyceae)**

- Dictyocha speculum*

#### **Furealger (Dinophyceae)**

- Karenia mikimotoi*
- Gymnodinium breve*
- Karlodinium veneficum*
- Noctiluca scintillans*
- Alexandrium tamarense*
- Alexandrium minutum*
- Alexandrium ostenfeldii*

#### **Kiselalger (Diatomophyceae)**

- Pseudo-nitzschia* spp.
- Chaetoceros* spp.

### **Storgopler (Scyphozoa)**

Brandmanden (*Cyanea capillata*)  
Vandmanden (*Aurelia aurita*)  
Kompassgoplen (*Chrysaora hysoscella*)

### **Siphonophorer**

Gruppen beskrives ikke på artsniveau

En del af oplysningerne i rapporten bygger på sekundærlitteratur, hvor de relevante problemstillinger er opsummeret. De primære kilder er angivet i teksten og fremgår af referencelisten. De taxonomiske beskrivelser af arterne er baseret på oplysninger i Trondsen, Hasle og Tangen (2003) og Trondsen og Eikrem (2001).

## 2 Stikalger (Prymnesiophyceae)

### Beskrivelse

Karakteristisk for stikalgerne er, at de har et stilkagtigt organ, et såkaldt haptonema, som er placeret mellem de to flageller hos mange af arterne. Haptonemaet er strukturelt forskelligt fra en flagel og kendes ikke fra andre algeklasser. Det er normalt synligt i lysmikroskop. Nogle arter har et meget langt haptonema, der kan rulles sammen til en spirallignende struktur. Andre har et meget kort haptonema, som ikke kan rulles sammen.

Stikalger lever solitært eller i koloni.

Bevægelige stadier af stikalger er derudover karakteriseret ved at være dækket af organiske skæl med et artsspecifikt mønster. Disse skæl kan ikke ses i lysmikroskop, men skal undersøges i elektronmikroskop.

### 2.1 Chrysochromulina

#### Beskrivelse

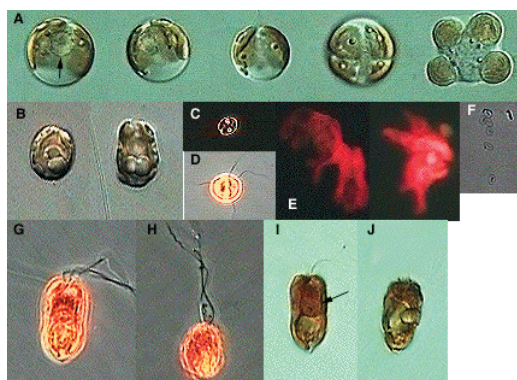
Slægten *Chrysochromulina* indeholder omkring 50 arter (Edwardsen og Paasche, 1998). Haptonemaet er langt. Afgørende for artsidentifikation er cellens størrelse, flagellernes og haptonemaets længde og morfologien af skællene på cellens overflade.

Størrelsen på cellerne er 4-30 µm.

Ved lysmikroskopi er artsidentifikation af *Chrysochromulina* usikker, og de henføres derfor normalt til slægt ved analyser vha. lysmikroskop.

Omkring 25 arter af *Chrysochromulina* er beskrevet som mixotrofe (Green, 1991).

Et eksempel på en art af *Chrysochromulina*:



*Chrysochromulina birgeri*

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

## 2.1.1 *Chrysochromulina polylepis*

### Beskrivelse

Den mest kendte art i danske farvande er *Chrysochromulina polylepis*.

Cellerne er ovale-pæreformede. Med to lange flageller, 2-3 x cellens længde, og et haptonema, som er 1-1½ x cellens længde, når det er fuldt udstrakt. Cellerne har to gul-brune kloroplaster, og overfladen er dækket af fire forskellige skæltyper.

Størrelse: Længde: 6-12 µm, bredde: 5-9 µm

Arten er mixotrof.

### Forvekslingsmuligheder

*Chrysochromulina polylepis* kan forveksles med andre stilkalger med langt haptonema.

### Skadevirkninger og skadelige stoffer

Arter af *Chrysochromulina* producerer hæmolysiner (prymnesiner). Disse toksiner angriber membraner og kan ramme et bredt udsnit af organismer på alle trofiske niveauer fra protozoer til fisk. Fisk er meget udsatte, fordi deres gæller har store overflader og er let permeable.

### Artens økofysiologi

Toksinproduktionen varierer meget inden for samme art og mellem arter af *Chrysochromulina* (John, 2002 og referencer heri), og man ved meget lidt om hvilke faktorer, der afgør, om en given masseopblomstring er toksisk eller ej. Ifølge Smayda (2006) er det efterhånden en generel antagelse, at fosforbegrænsning inducerer toksicitet i kulturer. Derudover menes et højt cellulært N:P-forhold i den tidlige fase af en opblomstring af *Chrysochromulina* (Johnson og Granéli, 1999) og pH (Schmidt og Hansen, 2001) at kunne fremme algernes toksinproduktion.

### Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse

Hæmolytiske symptomer, gællebeskadigelser og påvirkning af osmoregulationen. Der er endvidere feltobservationer, der tyder på, at *Chrysochromulina polylepis* kan inducere en øget slimproduktion fra gælleepitelet hos fisk (Bjergskov *et al.*, 1990).

### Eksempler på skadelige opblomstringer

#### *Chrysochromulina polylepis* – Kattegat og Skagerrak 1988

I maj og juni 1988 var der en masseopblomstring af *Chrysochromulina polylepis* i Skagerrak og Kattegat. Opblomstringen var epokegørende og fik meget omtale, dels fordi der på det tidspunkt aldrig tidligere var rapporteret om masseopblomstringer af *Chrysochromulina* i danske farvande, og dels fordi opblomstringen var ekstremt toksisk og slog mange marine organismer ihjel (herunder tang, protozooplankton, zooplankton, invertebrater og fisk). *Chrysochromulina* var ikke tidligere blevet opfattet som toksinproducerende. Opblomstringen var meget omfattende og dækkede i sit sidste stadie 75.000 km<sup>2</sup> i Kattegat og Skagerrak (Granéli *et al.*, 1993).

Opblomstringen blev opdaget, da opdrættede fisk døde i Gulmarfjorden i det østlige Kattegat. De følgende uger blev flagellaterne transporteret nordpå til Skagerrak. Sidst i maj dannede *C. polylepis* en springlagsopblomstring. Til at begynde med sam-eksisterede *C. polylepis* med furealgen *Karenia mikimotoi*, men i opblomstringens senere faser, var algesamfundet næsten en monokultur af *C. polylepis*, og det blev estimeret, at springlagspopulationen af *C. polylepis* bidrog med 80-90% af den samlede primærproduktion på to stationer i Kattegat (Kaas *et al.*, 1991). De maksimale koncentrationer af *C. polylepis* var meget høje, 80-100 mill. celler/l (f.eks. Kaas, 1991; Lindahl og Dahl, 1990).

Det har vist sig, at toksinproduktionen hos *Chrysochromulina polylepis* kan have en allelokemisk, hæmmende effekt på andre organismer. Det er påvist, at græsningseffektiviteten hos protozooplankton hæmmedes ved fodring med toksiske celler af *Chrysochromulina* (John, 2002), og der blev under opblomstringen i 1988 påvist reduceret ægproduktion og græsningstryk og øget dødelighed hos arter af copepoder afhængigt af koncentrationen af *Chrysochromulina* (Lindahl og Dahl, 1990). Smayda (2006) vurderer, at den hæmmende effekt sammenholdt med høje vækstrater har været medvirkende til *Chrysochromulina polylepis*' succes i 1988.

Det er uklart, hvilke faktorer, der triggede initieringen af opblomstringen af *Chrysochromulina polylepis* i 1988, men meget tyder på, at opblomstringen blev katalyseret af en kombination af hydrografiske og meteorologiske forhold. Smayda (2006) omtaler fænomenet som "det klassiske nedbør-afstrømning-høj indstrålings-fænomen". I perioden op til opblomstringen af *C. polylepis* var vejret mildt og vådt. Nedbørsmængden i vinter/forår var omkring 2,5 x gennemsnittet for perioden (Smayda, 2006). Som følge heraf var der en øget indstrømning af lav-salint, baltisk vand til Kattegat, og tilførsel af næringsrigt vand fra de tyske floder til Skagerrak. En vindstille, solrig periode i begyndelsen af maj medførte en opvarmning af overfladevandet. Den fotiske zone og springlaget var relativt højt i vandsøjlen som følge af den øgede ferskvandsindstrømning fra Østersøen. Hydrografi, uorganiske næringsstofniveauer og indstrålingen opfyldte tilsammen betingelserne for den kritiske dybde, men det er stadig uvist, hvad der var afgørende for, at det var *C. polylepis*, der kom til at dominere opblomstringen totalt.

Flere vilde fiskebestande blev påvirket af flagellaterne. Torskelarver døde i stort antal, mens ældre fisk svømmede på dybere vand og derved minimerede skadelige effekter. Unge aldersklasser (0-gruppen) af torsk, hvilling og lubbe blev reduceret markant pga. opblomstringen af *C. polylepis* (Gjøsaeter *et al.*, 2000). Også norske fiskeopdræt blev ramt af masseopblomstringen, og det viste sig, at fisks følsomhed over for algerne varierede meget. Havørreder holdt ved en saltholdighed på 15‰ overlevede selv høje koncentrationer af *C. polylepis* (20 mill. celler/l), mens regnbueørreder døde efter 1½ time, hvor de var udsat for en algetæthed på 0,2 mill. celler/l.

#### ***Chrysochromulina leadbeater* - Norge 1991**

Siden opblomstringen i 1988 har der været flere masseopblomstringer af arter af *Chrysochromulina* i Danmark og i tilstødende farvande. Under en masseopblomstring af *C. leadbeater* i maj 1991 døde omkring 600 tons opdrættede laks i Ofotfjord-Vestfjord-området i Norge (Aune *et al.*, 1992; Eikrem og Throndsen, 1993; Granéli *et al.*, 1993). Ifølge Edvardsen og Paasche (1998) lig-



nede forløbet af opblomstringen meget forløbet i 1988: opblomstringen opstod efter forårets kiselalgeopblomstring i en periode med stabil lagdeling, stor ferskvandstilsafstrømning, roligt vejr og høj indstråling. Opblomstringen varede ca. 4 uger. Til forskel fra opblomstringen i 1988, var der ikke noget, der tydede på, at fosfor-begrænsning kan have induceret toksiciteten hos *C. leadbeater*, da N:P-ratioen ikke var høj. Heller ikke antropogene næringsstoffer kan have haft indflydelse på initieringen af opblomstringen. Legrand *et al.* (2001) mener iflg. Smayda (2006), at ændringer i de kemiske forhold som følge af metaboliske processer, naturlig død og dekomposition hos forårsgydende sild i området kan have været medvirkende til udviklingen af opblomstringen.

De to forskellige forløb viser, at masseopblomstringer af *Chrysochromulina* kan udvikles i såvel næringsrige som næringsfattige habitater, og at toksicitet kan øges ved et højt N:P-forhold eller pga. andre mekanismer.

### ***Chrysochromulina* spp. - danske farvande 1992**

Et tredje bloom af arter af *Chrysochromulina* i Skandinavien udvikledes i det sydlige Kattegat, hovedsageligt i Lillebælt. Opblomstringen dækkede et areal på 10.000 km<sup>2</sup> (Hansen *et al.*, 1995), og som i 1988 og 1991 udvikledes opblomstringen efter forårets kiselalgeopblomstring og varede omkring en måned fra midt april til midt maj. De hydrografiske forhold under opblomstringen lignede forholdene under de to foregående opblomstringer: Stabil lagdeling, højt N:P-forhold (30:1), lav saltholdighed i overfladevandet og 7,5-8,3 °C.

Fire arter dominerede opblomstringen: *Chrysochromulina brevifilium*, *C. ericina*, *E. hirta* og *C. spinifera*. De fire arter blev ikke testet toksiske (Edwardsen, 1995), og årsagen til den omfattende fiskedød er uklar.

Maksimum-koncentrationen af *Chrysochromulina* spp. under opblomstringen var 50 mill. celler/l.

### **Geografisk forekomst**

Arter af *Chrysochromulina* forekommer hyppigt i de indre, danske farvande og i tilstødende områder.

Algerne er ifølge Margalef (1978) tilpasset situationer med lav turbulens i vandmasserne, hvor algerne kan placere sig det sted i vandsøjlen, hvor lys- og næringsstofforhold er optimale, typisk omkring springlaget.

### **Tidsmæssig forekomst**

*Chrysochromulina* spp. har deres hovedudbredelse i april - juni, men forekommer gennem det meste af året langs vore kyster.

### **Langtidsvariation**

Der er ikke observeret masseopblomstringer eller skadelige effekter på fisk af arter af *Chrysochromulina* i Danmark siden 1992. *Chrysochromulina* spp. er almindeligt forekommende langs vore kyster gennem store dele af året, men ikke med høje biomasser.

## 2.2 Phaeocystis

### Beskrivelse

Arter af *Phaeocystis* har to livsformer, dels kolonier af ikke-flagelbærende celler og dels én-cellede, solitære flagellater.

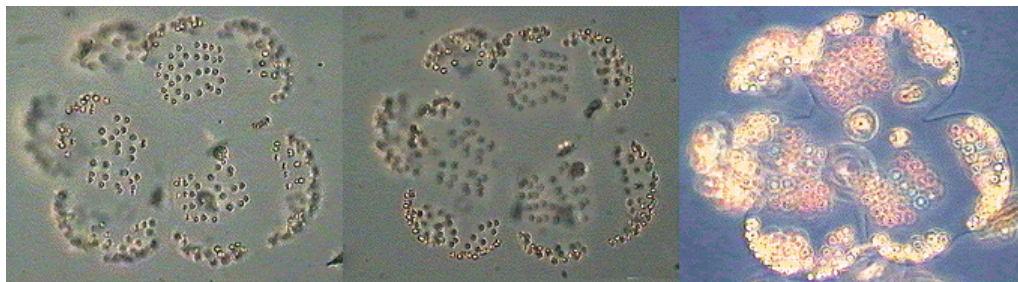
Kolonierne er gul-grønne, runde eller fligede og så store, at de kan ses med det blotte øje. De enkelte celler er ubevægelige og sidder spredt i en gelémasse. Under masseopblomstringer af den kolonidannende form ses omfattende skumdannelser på stranden, som er velkendte fra især den jyske vestkyst.

Celler i flagellatstadiet har to flageller og et meget kort haptonema.

*Phaeocystis* har celler med to gul-brune kloroplaster. Cellerne er dækket af skæl, der kun kan erkendes i elektronmikroskop.

Man troede længe, at der kun var én art af *Phaeocystis*, *P. pouchetii*, men morfologiske og molekylære studier indikerer, at der findes mindst fire arter, som alle tidligere er kaldt *P. pouchetii*. Heriblandt *P. globosa*, som er almindelig i europæiske havområder (Baumann *et al.*, 1994; Medlin *et al.*, 1994).

Koloniernes form og fordelingen af cellerne er vigtig for bestemmelsen af arterne.



*Phaeocystis pouchetii* - kolonier

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

### 2.2.1 Phaeocystis pouchetii

#### Beskrivelse

*Phaeocystis pouchetii* er karakteriseret ved, at ældre kolonier er store, fligede og med cellerne i grupper på fire. Unge kolonier kan være kuglerunde. I flagelstadiet udsender cellerne 5-armede kitintråde, som danner et regelmæssigt stjerner mønster, der er synligt i lysmikroskop i fasekontrast.

Arten er karakteriseret ved at kunne danne store kolonier (>2 mm), som er afrundede og med cellerne jævnt fordelt på overfladen.

Flagelstadiet: celler 3-8 µm, haptonema kort, to flageller 1,5 x cellelængden, to gul-brune kloroplaster.

Kolonistadiet: celler i kolonien 4-8 µm, haptonema og flageller mangler, to kloroplaster med pyrenoider, Kolonistørrelse op til 1,5-2 mm.

*Phaeocystis pouchetii* har ofte *Pseudo-nitzschia granii* som endosymbiont.

#### **Forvekslingsmuligheder**

Flagellatstadiet af *Phaeocystis pouchetii* kan ikke skelnes fra flagelstadiet af *P. globosa*. Flagelstadiet kan også forveksles med andre stilkalger med meget kort haptonema.

### **2.2.2 Phaeocystis globosa**

#### **Beskrivelse**

Arten er karakteriseret ved, at store, ældre kolonier (>2 mm) er afrundede og med cellerne jævnt fordelt på overfladen.

Flagelstadie: Celler 3-7 µm, haptonema kort. To flageller, som er længere end cellelængden. To gul-brune kloroplaster.

Kolonistadie: Celler ca. 7 µm store i kolonien. Haptonema og flageller mangler. To gul-brune kloroplaster. Danner 5-armede kitintrådsstjerner som *P. pouchetii*. Kolonistørrelse normalt op til 2 mm, maksimum 8 mm.

#### **Forvekslingsmuligheder**

Flagellatstadiet af *Phaeocystis globosa* kan ikke skelnes fra flagelstadiet af *P. pouchetii*, og cellerne kan forveksles med andre stilkalger med meget kort haptonema.

#### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

*Phaeocystis* producerer acrylsyre (Sieburth, 1961) og flygtige svovlforbindelser, hovedsageligt dimethylsulfid (DMS) (Liss *et al.*, 1994). Der er kun ringe viden om, hvordan disse forbindelser påvirker andre marine organismer. Acrylsyre er stærkt bakteriehæmmende og skulle ifølge Sieburth (1961) kunne dræbe bakteriefloraen i marine dyr, som æder algen.

*Phaeocystis* forekommer ofte som monokultur, og det er muligt, at algerne producerer stoffer, som hæmmer væksten af andre arter.

*Phaeocystis* kan akkumulere store mængder af  $Mn^{2+}$  fra vandet, hvilket formodes at forringe vækstbetingelserne for andre arter (Davidson og Marchant, 1987). Det er manganepoterne, der giver *Phaeocystis* den karakteristiske brune farve.

Gelémassen og de kemiske stoffer, algerne udskiller, menes at nedsætte græsningstrykket på *Phaeocystis*, selv om flere undersøgelser tyder på, at både protozoer, copepoder (Bautista *et al.*, 1992) og fisk, herunder makrel og skrubbe (Weisse *et al.*, 1994) kan græsse på *Phaeocystis*.

De kraftige skumdannelser i forbindelse med masseopblomstringer er til stor gene for turistindustrien og for fiskeriet. Slimen fra algerne sætter sig på redskaber og garn og vanskeliggør håndteringen af redskaberne.

### Artens økofysiologi

Vores viden om *Phaeocystis*' livscyklus og overgangen fra den ene livsstadie til det andet er meget sparsom (Lancelot *et al.*, 1998). Ændringer i livsformer medfører ændringer i algernes trofiske funktion og struktur. Solitære, flagelbærende celler synes at have en konkurrencemæssig fordel frem for koloniformen i områder med permanent stratificering og lave næringsstofkoncentrationer baseret på mikrobiel omsætning og regenererede næringsstoffer i overfladevandet, mens den kolonidannende form dominerer i områder med længere perioder med opblanding af vandsøjlen (Lancelot *et al.*, 1998). Bjergskov *et al.* (1990) vurderer, at *Phaeocystis* er specielt tilpasset høje kvælstofkoncentrationer og lave fosforkoncentrationer, og at opblomstringer ofte kolliderer pga. kvælstofbegrænsning. At *Phaeocystis* er tilpasset disse kemiske forhold kan iflg. Bjergskov *et al.* (1990) skyldes algernes specielle koloniform, som menes at udgøre et fosforreservoir, som giver algerne mulighed for at gro i perioder med fosforbegrænsning i vandet. En undersøgelse i Nordsøen i 1992 tydede derimod på, at lave fosforkoncentrationer kombineret med en reduktion i indstrålingen på mellem 20 og mere end 100 gange forårsagede et skift mellem den encellede, flagelbærende form og koloni-stadiet af *P. globosa* (Peperzak, 2000).

Den unikke, heteromorfe livscyklus hos *Phaeocystis* betyder, at slægten har nogle konkurrencemæssige fordele, som ikke deles af andre sam-eksisterende planktonarter (Lancelot *et al.*, 1998). Koloni-stadiet er vigtigt i mange kystnære økosystemer, mens flagellat-stadiet kan være af betydning i oligotrofe systemer. *Phaeocystis* er en vigtig primærproducent i mange områder, og omfanget af opblomstringerne og effekterne af disse er direkte knyttet til graden af eutrofiering (Lancelot *et al.*, 1998).

### Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse

Blandt stilkalgerne regnes *Phaeocystis* spp. for at være forholdsvis uskadelige for fisk sammenlignet med *Chrysochromulina* og *Prymnesium*.

Der er kun registreret få tilfælde af effekter på fisk som følge af *Phaeocystis*-opblomstringer. Savage (1930) antog, at migrerende sild ændrede migrationsrute for at undgå en *Phaeocystis*-opblomstring. Denne flugtdadfærd har ledt til den generelle opfattelse, at *Phaeocystis* er toksisk, men der findes iflg. Smayda (2006) kun sparsomme beviser for algernes toksicitet, og de fleste opblomstringer har ingen skadelige effekter på fisk.

### Eksempler på skadelige opblomstringer

Der er i forbindelse med opblomstringer af *Phaeocystis* observeret fiskedød i Norge (Moestrup, 1994) og i havbrug i Hongkong (Songhui og Hodgkiss, 1999). Derudover er der rapporteret døde larver af sild og torsk og nedsat fødeoptag hos opdrættet laks som følge af *Phaeocystis* i laboratorieforsøg (Sieburth, 1960; Eilertsen og Raa, 1995; Aanesen *et al.*, 1998).

Foruden direkte forgiftningssymptomer er der flere steder observeret iltsvind og følgende omfattende død af invertebrater efter sedimenteringen af *Phaeocystis* opblomstringer (Smayda, 2006 og referencer heri).

Der er ikke rapporteret om skadevirkninger på fisk i danske farvande.

### Geografisk forekomst

*Phaeocystis* spp. er almindelige mange steder i verden. Generelt har *P. pouchetii* en polarudbredelse på den nordlige halvkugle, mens *P. globosa* er almindelig i tempererede egne på begge halvkugler (Hallegraeff, 1991).

*Phaeocystis* er ifølge Bjergskov *et al.* (1990) registreret i næsten alle danske farvande. *Phaeocystis* forekommer ikke ved saltholdigheder under 10‰, og masseforekomster er kun registreret ved saltholdigheder på 29-34‰ i Nordsøen, Skagerrak og Kattegat. Mest omfattende er opblomstringerne langs den jyske vestkyst og i Vadehavet, hvor kraftige opblomstringer er blevet et tilbagevendende fænomen.

### Tidsmæssig forekomst

Flagelstadiet af *Phaeocystis* findes i planktonet hele året rundt (Bjergskov *et al.*, 1990), mens kolonidannelse og masseopblomstringer finder sted umiddelbart efter forårets kiselalgeopblomstring og i forsommeren, i danske farvande typisk i april-juli.

### Langtidsvariation

*Phaeocystis*-opblomstringer er almindelige i nordeuropæiske havområder (Lancelot *et al.*, 1998). Detaljerede, hollandske langtidsobservationer viser, at der er sket en markant forøgelse af opblomstringer af *P. globosa* i det hollandske vadehav siden 1970'erne, hvor arten er blevet den dominerende bloomdannende art (Cadée, 1986; Cadée and Hegeman, 1986, 2002). Den observerede stigning i antallet og omfanget af opblomstringerne sættes i forbindelse med en øget næringsstofbelastning i Vadehavet i samme periode (Lancelot *et al.*, 1987). Der er meget stor variation i omfanget af masseopblomstringer fra år til år, og der har de senere år været en tendens til, at masseopblomstringer har været sjældnere og ikke så omfangsrige som i 1980'erne og 1990'erne (Skovgaard Jensen, pers. komm.).

## 2.3 Prymnesium

### Beskrivelse

Slægten *Prymnesium* indeholder adskillige arter. *Prymnesium* har aflange celler med to glatte flageller og et kort, stift haptonema. Cellerne er dækket af skæl med et artsspecifikt mønster, som kun kan skelnes vha. elektronmikroskopi.

*Prymnesium* er nært beslægtet med *Chrysochromulina*, men haptonemaet hos *Prymnesium* kan ikke rulles sammen, hvilket er tilfældet hos mange arter af *Chrysochromulina*.

Størrelsen på cellerne er 6-15 µm.

Slægten er fotosyntetiserende og har normalt to aflange kloroplaster, men mixotrofi forekommer også; partikeloptag er velkendt hos bl.a. *P. saltans* (Green, 1991).

Der kendes omkring 10 arter af *Prymnesium* på verdensplan (Edwardsen og Paasche, 1998).

### 2.3.1 *Prymnesium parvum*

#### Beskrivelse

Den bedst kendte art er *Prymnesium parvum*.

Cellerne er uregelmæssigt ovale, med to flageller og et kort haptonema. Der er oftest to gul-grønne kloroplaste, som dog ikke altid er veludviklede.

Størrelse: Længde: 8-11 µm

#### Forvekslingsmuligheder

Arter af *Prymnesium* kan forveksles med andre arter af stilkalger med et kort haptonema.

#### Skadevirkninger og skadelige stoffer

*Prymnesium parvum* producerer toksiner med ichthyotoksisk, cytotoxisk og antibakteriel aktivitet (Edwardsen og Paasche, 1998 - ref. heri). Toksinerne virker hæmolytisk. De påvirker cellemembranen og kan skade gællefunktionen hos forskellige dyregrupper, f.eks. fisk, haletudser og mollusker.

#### Artens økofysiologi

Toksiciteten hos *P. parvum* er sandsynligvis relateret til cellulært, fysiologisk stress som følge af enten kvælstof- eller fosfor-begrænsning (Johansson og Granéli, 1999).

#### Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse

Symptomerne er lig symptomerne ved iltsvind: sløvhed, reduceret appetit, ændret svømmeadfærd, inaktivitet.

#### Eksempler på skadelige opblomstringer

Opblomstringer af *Prymnesium parvum* har medført fiskedød i europæiske områder siden 1890'erne (Moestrup, 1994), først og fremmest i lavsaline søer og brakvandsområder med høje næringsstofniveauer. Siden er der rapporteret mange opblomstringer af *Prymnesium* verden over, og flere tilfælde af fiskedød forårsaget af *Prymnesium parvum* (Moestrup, 1994; Smayda, 2006).

Generelt er *Prymnesium* ikke noget stort problem i Danmark, og opblomstringer har sjældent negative effekter på fisk og invertebrater (Smayda, 2006). Der blev observeret en høj dødelighed blandt fisk og skaldyr under en opblomstring, hvor koncentrationen af *P. parvum* var 655 mill./l (Otterstrøm og Steemann Nielsen, 1939), og en koncentration på 126 mill./l medførte fiskedød i en dansk fiskedam (Moestrup, 1994).

#### Geografisk forekomst

Trods brakvandspræference er *Prymnesium parvum* euryhalin. Den forekommer inden for et salinitetsinterval på 5-45‰ med optimum på 10-20‰ (Edwardsen og Paasche, 1998). Slægten er også eurythermal. Den danner blooms ved temperaturer på 5-30° C (Edwardsen og Paasche, 1998).

Arter af *Prymnesium* forekommer jævnligt i lave koncentrationer i de danske, kystnære farvande (egne obs.), men der er ikke rapporteret om masseopblomstringer.

#### **Tidsmæssig forekomst**

Opblomstringer af *Prymnesium*-arter i Danmark er registreret både forår og efterår (Bjergskov *et al.*, 1990).

#### **Langtidsvariation**

I forbindelse med den nationale overvågning af plankton i de danske, kystnære farvande, er *Prymnesium* spp. registreret hyppigere de senere år end tidligere, men der har ikke været anledning til at tro, at *Prymnesium* har forvoldt skader på fisk, da de normalt forekommer i lave koncentrationer (Skovgaard Jensen, pers. komm.), og der foreligger da heller ingen dokumentation på skader som følge af *Prymnesium*-forekomster.



### 3 Nåleflagellater (Rhaphidophyceae)

Nåleflagellaterne er en gruppe meget karakteristiske flagellater med under 20 kendte arter. Der findes fire slægter: *Chattonella*, *Fibrocapsa*, *Heterosigma* og *Olisthodiscus* med seks arter af *Chattonella*; de øvrige slægter er monospecifikke (Hallegraeff og Hara, 1995)

Nåleflagellater er solitære, "store" (>10 µm), nøgne flagellater med stor kerne og mange kloroplaste. De fleste arter er aflange, asymmetriske, noget fladtrykte, med to forsænkede flageller. Cellerne har to flageller, der som regel er modsatrettede; en piskesvingtråd og en slæbeflagel.

Klassen inddeles i to ordner: Vacuariales, som findes i ferskvand og Chattonellales, der omfatter marine arter. Kloroplasterne farver de ferske arter grønne eller gulligt grønne og hos de marine arter er cellerne gule til gulbrune.

Fire slægter er repræsenteret i marine områder: *Chattonella*, *Heterosigma*, *Fibrocapsa* og *Olisthodiscus*.

Identifikation af nåleflagellater kræver som regel levende materiale, da fixering ofte deformerer cellerne, og flagellerne kan falde af.

Cystedannelse er kendt hos flere af nåleflagellaterne.

#### 3.1 Chattonella

##### Beskrivelse

Arter fra slægten *Chattonella* har store celler med tætsiddende gul-brune kloroplaste. Cellerne hos flere af arterne har en typisk dråbeform med en tilspidset bagende. To flageller, den ene kan være meget kort.

Der findes 5 arter af *Chattonella* (*C. marina*, *C. antiqua*, *C. subsalsa*, *C. globosa* og *C. verruculosa*) og to *Chattonella*-former (*C. ovata* og *C. minima*) (Hallegraeff og Hara, 2003 – i Andersen, 2004). Forskelle på de enkelte arter baseres ofte på morfologiske karakterer som celle-størrelse og -facon, tilstedeværelse af mucocyster og antal samt placering af kloroplaste og om arten er med eller uden pyrenoider (Hara *et al.*, 1994; Hallegraeff og Hara, 2003).



*Chattonella* sp.

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & Bengt Karlson

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)



### 3.1.1 *Chattonella* aff. *verruculosa*

#### Beskrivelse

I danske og tilstødende havområder er der registreret én art; *Chattonella verruculosa*. Der er observeret flere former i skandinavisk farvand. Deres taxonomiske placering er omdiskuteret, og de er blevet betegnet *Chattonella* aff. *verruculosa*. Både denne og hovedformen *C. verruculosa* afviger meget fra de øvrige *Chattonella*-arter.

Der har siden de første masseopblomstringer i Skandinavien været usikkerhed om algernes taxonomiske tilhørsforhold. Edvardsen og Eikrem (2007) mener, at den art, der hidtil er kaldt *Chattonella* aff. *verruculosa* bør flyttes fra klassen Raphidophyceae til Dictyophyceae og omdøbes til *Verrucophora*, men det almindeligt anvendte "officielle" navn for arten er stadig *Chattonella* aff. *verruculosa*. Aff. er latin og betyder "nær eller beslægtet med". Det sættes ind mellem slægtsnavnet og artsnavnet for at indikere, at der er usikkerhed om taksonomien.

*Chattonella* aff. *verruculosa* er karakteriseret ved at have mange tilspidsede mucrocyster på cellens overflade. Der forekommer både kuglerunde og aflange celler under opblomstringer.

Størrelse:

Aflange celler: Længde: 7-40 µm, diameter: 6-15 µm

Runde celler: Diameter: 7-17 µm.

#### Forvekslingsmuligheder

Runde celler af *Chattonella verruculosa* kan i lysmikroskop forveksles med den skeletløse form af *Dictyocha speculum*. De to flageller adskiller *Chattonella* aff. *verruculosa* fra *D. speculum*, som kun har en enkelt, fremadrettet flagel.

#### Skadevirkninger og skadelige stoffer

Opblomstringer af *Chattonella* har været et stort problem inden for akvakultur i hele verden i mange år, men trods et omfattende forskningsarbejde er det stadig uklart, hvilke mekanismer hos algerne, der forårsager fiskedød.

Det er påvist, at nogle raphidophyceer producerer reaktive iltforbindelser som superoxid ( $O_2^-$ ), hydrogenperoxid ( $H_2O_2$ ) og hydroxyl-radikaler (OH), som kan have indflydelse på fiskenes dødelighed (Marshall *et al.*, 2000), og der er tilsyneladende en synergieffekt mellem reaktive iltforbindelser og p.t. ukendte neurotoksiner produceret af algerne (Marshall *et al.*, 2000).

Japanske studier tyder på, at flere mekanismer har indflydelse på skadevirkningerne hos fisk; fysisk blokering af gæller pga. slim, gælleskader pga. hæmolytiske stoffer og produktion af superoxid og hydroxyl-radikaler hos algerne (se Andersen 2004). Der er også rapporter som indikerer, at *Chattonella* producerer brevetoksin-lignende neurotoksiner (Hallegraeff og Hara, 2003 – i Andersen 2004).

Der er ikke påvist giftproduktion hos algerne under masseopblomstringer i Skandinavien, og de observerede skadelige effekter på fisk forklares ved, at

algerne har en til tider ekstremt stor produktion af slim, som blokerer fiskenes gæller og hæmmer iltoptaget (Aure *et al.*, 2000).

Der blev ikke observeret øget dødelighed eller negative effekter på invertebra-ter eller makrofytter under de skandinaviske opblomstringer, hvilket tyder på, at *Chattonella* kun har skadelige effekter på fisk (Andersen, 2004).

#### **Artens økofysiologi**

I kulturer af den norske stamme af *Chattonella aff. verruculosa* var en stor del af populationen mere eller mindre runde, når kulturen blev dyrket under sub-optimale forhold, mens aflange celler dominerede under optimale vækstbetin-gelser (Naustvoll unpubl. data - i Andersen, 2004).

Toksiciteten af forskellige arter af *Chattonella* og inden for stammer af samme art varierer, og der er indikationer af, at forskellige stammer af samme art kan have forskellig toksicitet samtidig (Marshall *et al.*, 2000).

Forsøg med *Chattonella antiqua* viste, at både vækst og toksicitet over for fisk var under indflydelse af temperatur og lysindstråling (Khan *et al.*, 2000). Langsomtvoksende kulturer var mere toksiske end hurtigtvoksende. Den høje- ste toksicitet og den laveste vækstrate var ved 15°C. Produktionen af fiske- toksiske stoffer var omtrent dobbelt så høj ved 15°C end ved 25°C. Algernes toksicitet faldt med øget lysindstråling, men indstrålingens effekt på toksin- produktionen var mindre end temperaturens. Marshall *et al.* (2002) konklude- rede, at toksinproduktionen hos *C. marina* faldt i mørke, og at fiskedød under masseopblomstringer af arten muligvis er mest udpræget om dagen.

Forsøg har desuden vist, at lysindstrålingen har en betydende indflydelse på *Chattonella aff. verruculosas* specifikke vækstrate. Vækstraten øges med sti- gende lysintensitet indtil en mætning ved ca. 100  $\mu\text{mol m}^2\text{s}^{-1}$  (Naustvoll, unpubl. data - i Andersen, 2004). Ved en lysintensitet på 5  $\mu\text{mol m}^2\text{s}^{-1}$  var al- gernes vækstrate reduceret til 0  $\text{d}^{-1}$ .

#### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Pathologer har påvist ændringer i fisks gællepathologi, og der er flere eksem- pler på, at fisk har fået problemer med respirationen, når de blev udsat for *Chattonella* (Marshall *et al.*, 2000).

Det er i danske havbrug observeret, at regnbueørreder udviser symptomer på algernes tilstedeværelse ved koncentrationer af *Chattonella* på over 500.000 celler/l, og at fiskene dør, når koncentrationen overstiger 1 mill. celler/l (Per Andersen, pers. komm.).

#### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Fisketoksiske opblomstringer af *Chattonella*-arter er kendt gennem mange år i det meste af verden. I Japan har man kendt til fiskedød i forbindelse med masseopblomstringer i Seto Inland Sea siden 60'erne (Imai *et al.*, 1998), og der er talrige beskrivelser af masse mortalitet blandt opdrættede fisk som følge af forgiftninger under masseopblomstringer af arter af *Chattonella* såvel i Ja- pan som andre dele af verden (Smayda, 2006).

I skandinavisk farvande har *Chattonella aff. verruculosa* siden 1998 forårsaget fiskedød flere gange i både norske og danske havbrug, og der er observeret flere gange øget mortalitet blandt vildfisk under algeopblomstringerne.

Følgende er en historisk oversigt over masseopblomstringer af *Chattonella aff. verruculose* i Skandinavien og de observerede skader på fisk:

#### *1998 april-maj*

Den første registrerede opblomstring af *Chattonella* i skandinaviske farvande blev observeret i perioden maj-juni 1998 i Nordsøen/Skagerrak-regionen. 350 tons laks døde i norske havbrug, og der blev registreret død blandt vildfisk (hornfisk, sild og makrel (Andersen, 2004; Aure *et al.*, 2000).

#### *1999*

Der var ingen masseopblomstringer af *Chattonella aff. verruculosa* i Skandinavien i 1999 (Andersen, 2004)

#### *2000 april-maj*

Der blev registreret en markant opblomstring i den sydlige Nordsø fra Tyske Bugt i syd til Skagen i nord. Opblomstringen blev ikke transporteret videre, hverken til syd-Norge eller ind i Kattegat. Der blev ikke registreret fiskedød (Andersen, 2004; Andersen, 2007 in prep.).

#### *2001 marts-april*

Den første store opblomstring i Kattegat og Skagerrak blev registreret umiddelbart efter forårsopblomstringen af kiselalger. 1.100 tons laks døde i havbrug i det sydlige Norge (Andersen, 2008 in prep.).

#### *2002-2003*

Ingen registrerede opblomstringer af *Chattonella* i Skandinavien.

#### *2004 april-maj*

Der var en markant opblomstring på den danske vestkyst og efterfølgende i Kattegat. Der blev ikke registreret fiskedød i forbindelse med opblomstringen (Andersen, 2007 in prep.).

#### *2006 marts*

Masseopblomstring af *Chattonella aff. verruculosa* i Kattegat. Ca. 18 tons regnbueørred døde i havbrug ved Asnæsværket, og i Horsens Fjord døde ca. 30 tons nyudsatte regnbueørred. Derudover medførte algeopblomstringen, at udsætningen af nye fisk blev udsat i 1 måned med tab i størrelsesordenen 500 tons p.g.a. reduceret tilvækst (Andersen, 2008 in prep.).

#### *2007 marts-april*

Masseopblomstring af *Chattonella aff. verruculosa* i Kattegat. Fiskedød på Musholm Lax i marts (vinterfisk + forsinket udsætning) og på Hjarnø Havbrug afventer information fra Anders P. (Andersen, 2008 in prep.).

### **Geografisk forekomst**

Slægten *Chattonella* er udbredt i tempererede og tropiske områder i hele Verden og er kendt for at danne skadelige opblomstringer. Slægtens hovedudbredelse er i Asien og Australien.

Slægten er ifølge Andersen (2004) observeret på mange lokaliteter i Europa; i Middelhavet, Portugal, Frankrig, Tyskland, Norge, Sverige og Danmark.

I Danmark har *C. aff. verruculosa* dannet opblomstringer langs den jyske vestkyst, i Skagerrak, i Kattegat og gennem Lillebælt til Bælthavet.

Arter af *Chattonella* opfattes generelt som euryhaline alger, der gror inden for et bredt spektrum af saltholdigheder (f.eks. Imai *et al.*, 1998; Marshall og Hallegraeff, 1999; Naustvoll, upubl. data – i Andersen 2004). Ifølge Andersen (2004) tyder oplysninger i den tilgængelige litteratur dog på, at *Chattonella*-arterne ikke kan overleve i områder med saltholdigheder under 10-15‰.

*Chattonella*-arterne kan svømme og migrere vertikalt og til en vis grad placere sig det sted i vandsøjlen, hvor der er optimale vækstbetingelser (se Andersen, 2004). Forsøg i Japan har vist, at *C. marina* sandsynligvis havde en dagsrytme med vertikal migration fra overfladen om dagen til haloklinen om natten, hvor algerne optog næringsstoffer (Watanabe *et al.*, 1995).

#### **Tidsmæssig forekomst**

Data fra overvågningsprogrammer i de skandinaviske lande viser, at *Chattonella aff. verruculosa* forekommer i Kattegat/Skagerrak-regionen hvert år i varierende koncentrationer inden for årets første 5 måneder (Andersen, 2004). Masseopblomstringer af *Chattonella* i Skandinavien er observeret om foråret, i perioden marts til midt i maj, hver med en varighed af ca. én måned (Andersen, 2004; Andersen, 2007 – in prep.). *Chattonella aff. verruculosa* opfattes generelt som en koldtvandsform, men forekomster i Skandinavien er observeret inden for et bredt temperaturspektrum, varierende mellem 0-21 °C (Andersen, 2004). Masseopblomstringer er observeret ved temperaturer op til 12 °C. Der har været en tendens til, at opblomstringerne er startet tidligere år for år (Andersen, 2004).

Mindre omfangsrige forekomster er observeret på andre tidspunkter på året. Der blev f.eks. i efteråret 2007 observeret lave tætheder af *Chattonella aff. verruculosa* flere steder i vore indre farvande i de sene efterårsmåneder og om vinteren (Skovgaard Jensen, pers. komm.).

*Chattonella aff. verruculosa* opfattes generelt som en koldsvandsform, men den er observeret inden for et bredt temperaturspektrum.

#### **Langtidsvariation**

Masseopblomstringer af *Chattonella* spp. er blevet hyppigere og mere udbredte siden de første observationer i 1960'erne (Smayda, 2006).

*Chattonella*-opblomstringer er et nyt fænomen i Danmark, som har fået stor opmærksomhed pga. algernes veldokumenterede, skadelige effekter på fisk. *Chattonella* blev først opdaget i Skandinavien sidst i 1990'erne, men efterfølgende har analyser af svenske algeprøver fra 1993 vist, at *Chattonella* har været til stede i danske farvande siden 1993 (se Andersen, 2008 in prep.).

Den første opblomstring af *Chattonella* i Danmark blev observeret i Århus Bugt i december 1997. Opblomstringen var et lokalt fænomen, og der er ikke rapporteret opblomstringer andre steder langs vore kyster i 1997.

1998 karakteriseres som det første "*Chattonella*-bloom-år" i Danmark. Opblomstringen opstod langs den jyske vestkyst og blev transporteret nordpå langs vestkysten til den sydlige del af Norge, og dele af opblomstringen er sandsynligvis spredt til Sveriges kyst som et sub-surface bloom under den nordgående, lav-saline, baltiske strøm (Andersen, 2004; Aure *et al.*, 2000).

Siden 1998 har der de fleste år være masseopblomstringer i Skandinavien, og de senere år har opblomstringerne spredt sig til det sydlige Kattegat.

## 3.2 Heterosigma

### Beskrivelse

Celler af slægten *Heterosigma* er svagt sammenpressede, med to modsatrettede subapikale til ventrale flageller.

Der findes én art i skandinaviske farvande; *Heterosigma akashiwo*.

### 3.2.1 Heterosigma akashiwo

#### Beskrivelse

*Heterosigma akashiwo* har afrundede, pæreformede til uregelmæssigt kartoffelformede celler. Ofte lidt fladtrykt med mange tydeligt adskilte, skiveformede, gul-gulbrune kloroplaste i cellens periferi. To modsatrettede flageller udgår fra en fure i 1/3-1/4 cellelængde fra forenden. De to flageller er omtrent lige lange, men de bevæges uens. Cellerne er vanskelige at konservere og ses ofte som en samling kloroplaste omkring den store kerne.

Størrelse: Længde: 8-25 µm, bredde: 8-13 µm, tykkelse: 8-11 µm.

*H. akashiwo* danner hvilesporer, som overvintrer i sedimentet.

Arten er mixotrof.

#### Forvekslingsmuligheder

*Heterosigma akashiwo* er ofte blevet forvekslet med *Olisthodiscus luteus*, som er en bentisk art. Levende celler kan skelnes på deres svømmeadfærd. *O. luteus* roterer kun svagt – i modsætning til *H. akashiwo*, der roterer kraftigt under svømning.

Identifikation af *H. akashiwo* er meget vanskelig i konserverede prøver, og det er sandsynligt, at arten ofte bliver overset pga. fejlagtig artsidentifikation (Smayda, 2006).

#### Skadevirkninger og skadelige stoffer

*H. akashiwo* er muligvis den mest alsidige skadelige alge i verden. Den kan have negative effekter på mange typer organismer inden for et størrelsesinterval fra bakterier til invertebrater og fisk.

Det er velkendt, at *H. akashiwo* udøver allelopati mod andre alger, bl.a. *Skeletonema costatum*, og arten opnår derved en konkurrencemæssig fordel.

Nåleflagellater har mindst to og sandsynligvis tre fisketoksiske mekanismer og er meget alsidige i forhold til andre HAB arter. Det er dog stadig uklart, hvordan de toksiske mekanismer virker.

*H. akashiwo* producerer store mængder sekret af ROS (labil Reactive Oxygen Species), som sandsynligvis kan ændre gællestrukturen og funktionen hos fisk og forårsage asphyxia (fald i iltindholdet i blodet og stigning i CO<sub>2</sub>), (Oda *et al.*, 1992; Twinner og Trick, 2000; Yang *et al.*, 1995). Kahn *et al.* (1997) mener, at *H. akashiwo* producerer fire komponenter, der minder om nervegiften brevetoksin, og som kan skade fisk. Endelig kan nåleflagellater producere nogle uspecificerede, hæmolytiske stoffer, som kan medføre iltmangel og død hos fisk (Black *et al.*, 1991).

### **Artens økofysiologi**

Der findes mange genetiske stammer af *Heterosigma akashiwo*, og forskellige stammer udviser forskellig tolerance over for parametre som temperatur, salinitet og næringsstofforhold. Mht. graden af algernes toksicitet og skadelige effekter på fisk og skaldyr er der stor uklarhed om hvilke faktorer, der er afgørende (Smayda, 2006). Twinner og Trick (2000) målte produktionen af H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> hos *H. akashiwo* under forskellige vækstbetingelser og fandt direkte proportionalitet mellem peroxidproduktionen og celletætheden. Øget lysintensitet ændrede ikke peroxidproduktionen hos algerne, men der var derimod en øget produktion ved øgede temperaturer.

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Forgiftningssymptomer hos fisk eksponeret for toksiske nåleflagellater blev beskrevet som stress, øget aktivitet, buet rygrad og et forhøjet blodtryk, som medførte døden efter 1½ time (Endo *et al.*, 1988, 1992; Black, 2000). Fisk i netbure er særligt udsatte, da de er forhindrede i at flygte fra området, men der er også tilfælde af negative effekter på vilde bestande (Smayda, 2006).

Yngel af laks udviste ingen symptomer på patologiske forandringer i gællerne, men døde sandsynligvis pga. forgiftninger under naturlige masseopblomstringer af *H. akashiwo* (Bagshaw og Ginther, 1991). Mortaliteten hos fiskene var afhængig af algekoncentrationen og vandtemperaturen.

### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er store geografiske forskelle i antallet af fisketoksiske opblomstringer af *H. akashiwo*. Der er talrige eksempler på fiskedød i fiskeopdræt i forbindelse med opblomstringer i Stillehavsregionen, mens der kun har været få tilfælde af forgiftninger og øget dødelighed hos fisk på vore breddegrader til trods for, at der hyppigt er forekomster af *H. akashiwo* (Smayda, 2006). Denne udprægede geografiske variation i toksiciteten kan ikke umiddelbart forklares.

I Norge døde 1100 tons opdrættede laks (Atlantic salmon) i 2001 under en masseopblomstring af *H. akashiwo* og *Chattonella marina* (maksimum koncentration: 13,5 mill /l), men det er uvist, hvilken af arterne der var skyld i fiske døden, eller om de begge var medvirkende til de skadelige effekter.



I Danmark blev *H. akashiwo* registreret i Limfjorden i juni 1988 (Munk Sørensen, 1989). Der blev fundet døde fisk i net og bundgarn i forbindelse med opblomstringen, men da der samtidig med opblomstringen var iltmangel i bundvandet, kan det ikke afgøres, om fiskene døde pga. toksiner fra *H. akashiwo* (Bjergskov *et al.*, 1990).

#### **Geografisk forekomst**

*H. akashiwo* er euryhalin og eurythermal. Algerne kan tåle et salinitetsinterval på 2-50‰ (Thomas, 1978a), og der er registreret opblomstringer på mange lokaliteter i store dele af verden (f.eks. Smayda, 1998; Smayda, 2006).

I Europa er *H. akashiwo* udbredt mellem 40° (Portugal) og 60° N (Norge) (Smayda, 2006). I farvandet omkring Danmark, er der registreret masseopblomstringer og fiskedød i bl.a. Oslofjorden (Braarud, 1969) og Skagerrak (Naustvoll *et al.*, 2002).

Omfanget af opblomstringer af *H. akashiwo* er relateret til næringsstofforholdene og afstrømningen fra land, og masseopblomstringer ses især i eutrofierede områder, men også i områder med moderate næringsstofniveauer (Smayda, 2006).

Lokale forekomster af *H. akashiwo* er ofte tæt knyttede til akvakulturaktiviteter; i Europa rammes især opdræt af laksefisk af opblomstringer (Smayda, 1998; Smayda, 2006). Væksten af *H. akashiwo* stimuleres af høje niveauer af næringsstoffer og organiske stoffer som følge af fiskenes ekskretion og nedbrydning af uudnyttet foder (Smayda, 2006).

Flere undersøgelser har iflg. Smayda (2006) vist, at jern og/eller mangan berigning kræves for at initiere og opretholde opblomstringer af *H. akashiwo*, og afstrømning fra land kan have en stimulerende effekt på væksten af *H. akashiwo*, fordi der med vandet tilføres jern, hvilket vurderes at være afgørende for opblomstringer (Smayda, 2006). Dette er f.eks. tilfældet i Norge, hvor smeltevand formodentlig indeholder en stor mængde jern (Smayda, 2006).

*H. akashiwo* er tilpasset situationer med stabil lagdeling af vandmasserne. Algerne er bevægelige og kan foretage døgnvandring. Ved stabil lagdeling kan de placere sig det sted i vandsøjlen, hvor kombinationen af næringsstofforhold og lys er bedst, hvilket er en konkurrencemæssig fordel frem for f.eks. kiselalger, der ikke er selvbevægelige (Bjergskov *et al.*, 1990).

#### **Tidsmæssig forekomst**

Der er få registreringer af *H. akashiwo* i danske farvande til at give et reelt billede af artens årstidsvariation. Erfaringer fra andre områder indikerer, at masseopblomstringer er meget temperaturafhængige med et snævert temperaturoptimum mellem 15-20 °C. I danske farvande kan temperaturen derfor sandsynligvis være en barriere for masseopblomstringer gennem lange perioder i løbet af året. Der er dog observeret koldtvands-opblomstringer, bl.a. i Skagerrak, hvor temperaturen under en masseopblomstring var 1-3° C (Naustvoll *et al.*, 2002), hvilket stemmer overens med, at *H. akashiwo* fore-

kom inden for et temperaturspektrum på <5 - >30 °C i laboratoriekulturer (Thomas, 1978; Yamochi, 1989).

### **Langtidsvariation**

En af de første masseopblomstringer var i Oslofjorden i 1964 (Braarud, 1969), hvor *H. akashiwo* forekom i tætheder op til omkring 43 mill./l.

*Heterosigma akashiwo* blev i europæisk farvand første gang observeret i Spansk Rias i 1982 (Wyatt og Reguera, 1989), hvor den blev beskrevet som en ny, indført art i området. I Frankrig og Holland blev der først rapporteret om opblomstringer først i 1990'erne (Smayda, 2006). Elbrächter (1999) mener, at *H. akashiwo* muligvis er blevet overset tidligere pga. vanskeligheder med artsidentifikationen. Det diskuteres, om uidentificeret "Flagellat X", der dannede masseopblomstringer i Scotland og Irland mellem 1972 og 1982 var *H. akashiwo* (Smayda, 2006), og der er generel enighed om, at *Heterosigma*-lignende arter var blandt de arter, der forårsagede fiskedød i laksebrug i Irland i denne periode.

Cornell (2000) konkluderede på baggrund af genetiske analyser af 19 stammer af *H. akashiwo* isoleret fra Stillehavet og Atlanterhavet, at arten har spredt sig fra Stillehavet til Atlanterhavet.

## **3.3 Olistodiscus**

### **Beskrivelse**

Cellerne ovale, dorsoventralt fladtrykte og med to modsatrettede flageller, som udgår fra cellens ene bredside, lige bag cellens forende.

### **3.3.1 Olisthodiscus luteus**

#### **Beskrivelse**

Cellen oval, skiveformet med mange gule kloroplastre på ventralsiden. Cellerne indeholder typisk 5-12 kloroplastre, der ligger så tæt, at de fremstår som et sammenhængende net. Den forreste flagel er 1,2-1,5x cellelængden, mens den bageste er omtrent lige så lang som cellen.

Størrelse: Længde: 12-25 µm, bredde: 10-16 µm, tykkelse: 5-7 µm.

#### **Forvekslingsmuligheder**

Kan forveksles med *Heterosigma akashiwo*. Under svømning roterer cellen kun en smule – i modsætning til *Heterosigma akashiwo*, der roterer kraftigt under svømning.

#### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

*Olisthodiscus luteus* producerer O<sub>2</sub> og H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> under normale vækstbetingelser på et niveau, der er sammenligneligt med produktionen hos *Heterosigma akashiwo* (Kim *et al.*, 1999), og *O. luteus* kan medføre ROS-inducerede (labile Reactive Oxygen Species) skadelige effekter på fisk ligesom *H. akashiwo* (Kim *et al.*, 1999). ROS menes at kunne ændre gællestrukturen og -funktionen hos fisk og forårsage asphyxia (fald i iltindholdet i blodet og stigning i CO<sub>2</sub>).



### **Artens økofysiologi**

Masseopblomstringer af *olisthodiscus luteus* opstår ekstremt hurtigt og kan have dramatiske konsekvenser for fisk i de ramte områder. Algernes vækstrate er i forsøg i udendørs tanke målt til 2-5 delinger pr. dag (Honjo, 1985), hvilket understreger artens evne til meget hurtigt at opnå høje biomasser. Det er endvidere kendt, at *O. luteus* kan have en allelopatisk effekt på andre kiselalger, og masseopblomstringer udvikler sig ofte til at være nærmest monospecifikke.

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Forgiftningssymptomer hos fisk eksponeret for toksiske nåleflagellater blev beskrevet som stress, øget aktivitet, buet ryggrad og et forhøjet blodtryk, som medførte døden efter 1½ time (Endo *et al.*, 1988, 1992; Black, 2000). Også iltmangelsymptomer som nedsat appetit, ændret svømmeadfærd og gispen i overfladen pga. skader i gælleregionen kan være en effekt af nåleflagellaterne, herunder *O. luteus*.

### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er ingen eksempler på skadelige opblomstringer af *Olisthodiscus luteus* i danske farvande, og vores viden om dens udbredelse er mangelfuld. Arten ses kun sjældent ved traditionelle planktonanalyser i lysmikroskop, hvilket kan skyldes, at den er bentisk, men også at forekomster er sjældne eller, at den slet ikke forekommer i Danmark.

### **Geografisk forekomst**

*Olisthodiscus luteus* findes i lavvandede brakvandsområder. Den er bundlevende, og cellernes flade form er en tilpasning til det bentiske miljø.

*Olisthodiscus luteus* er fortrinsvis udbredt i tropiske og subtropiske områder.

### **Tidsmæssig forekomst**

Der findes ingen oplysninger om den tidsmæssige udbredelse af *Olisthodiscus luteus* i Danmark eller tilstødende farvande.

### **Langtidsvariation**

Der foreligger ingen publicerede data om langtidsvariationen i udbredelsen af *Olisthodiscus luteus* i Danmark eller tilstødende farvande.

## **3.4**

### **Fibrocapsa**

Til slægten *Fibrocapsa* hører kun én art: *F. japonica*. Der har været diskussion om slægtens taxonomiske tilhørsforhold (se Okaichi, 2003).

*Fibrocapsa japonica* forekommer ofte i sameksistens med andre flagellater, og der tales ligefrem om en treenighed mellem *Chattonella-Fibrocapsa* og *Heterosigma* (Smayda, 2006).

### **3.4.1**

#### **Fibrocapsa japonica**

##### **Beskrivelse**

Cellerne er cylindriske til ovale, lidt fladtrykte og med mange gulbrune kloroplaste. Kloroplasterne kan sidde meget tæt og fremtræde som et net på

cellens overflade. To flageller fæstet apikalt, én fremadrettet (ca. 1xcellelængden) og én bagudrettet (ca. 1,25xcellelængden). Stavformede mucrocyster. Udsender lange slimtråde ved irritation af cellen.

Størrelse: Længde: 20-30(37) µm, bredde: 15-17 µm

#### **Forvekslingsmuligheder**

*Fibrocapsa japonica* kan ved traditionelle planktonanalyser forveksles med en del andre flagellater, da den er svær at identificere i lysmikroskop.

#### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

*Fibrocapsa japonica* producerer et nervetoksin kaldet fibrocapsin, som angriber fisks centralnervesystem. Den kemiske struktur af dette toksin minder om brevetoksin, som produceres af *Gymnodinium breve*. Toksiciteten af *F. japonica* er dog ikke tilstrækkeligt undersøgt og stadig delvist uafklaret.

#### **Artens økofysiologi**

Graden af toksicitet varierer med algepopulationens alder og vækststadiet. Forsøg med *Fibrocapsa japonica* har vist, at algerne er mest toksiske midt i den eksponentielle fase og i begyndelsen af den stationære fase af opblomstringen (Khan *et al.*, 1996).

#### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Forgiftningssymptomer hos fisk eksponeret for toksiske nåleflagellater blev beskrevet som stress, øget aktivitet, buet ryggrad og et forhøjet blodtryk, som medførte døden efter 1½ time (Endo *et al.*, 1988, 1992; Black, 2000). Også iltmangelsymptomer som nedsat appetit, ændret svømmeadfærd og gispen i overfladen pga. skader i gælleregionen kan være en effekt af nåleflagellaterne.

#### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er ingen eksempler på skadelige opblomstringer i Danmark eller tilstødende farvande, men arten er kendt for at danne fisketoksiske masseopblomstringer andre steder i verden og har forvoldt massive problemer især i den japanske fiskeindustri (Smayda, 2006).

#### **Geografisk forekomst**

*Fibrocapsa japonica* forekommer i det meste af verden. Arten er oprindelig kendt fra Japan, hvor der siden begyndelsen af 1970'erne er rapporteret om hyppige masseopblomstringer (se Okaichi, 2003). På vore breddegrader er der jævnlige forekomster i den hollandske del af Vadehavet (Vrieling *et al.*, 1995), og den er observeret flere steder langs kysten mellem Tyskland og Frankrig (Smayda, 1998). *Fibrocapsa* er observeret i sameksistens med *Heterosigma* i San Diego Bay (Lackey og Clendenning, 1965), ved New Zealands kyst (Rhodes *et al.*, 1993) og i Narragansett Bay (Smayda, 1998).

Arten har optimale vækstbetingelser i områder med saltholdigheder omkring 30‰.

*F. japonica* er ikke registreret i Danmark.

**Tidsmæssig forekomst**

*Fibrocapsa japonica* forekommer ofte i sameksistens med *Chattonella*-arter og *Heterosigma akashiwo* med hovedudbredelse i forårsmånederne. Den har sit temperaturoptimum mellem 11-25 °C.

**Langtidsvariation**

*Fibrocapsa japonica* er beskrevet i japanske områder tilbage til 1973 (Elbrächter, 1999) men ikke observeret i europæisk farvand før i 1991, hvor arten blev observeret i Frankrig (Billard, 1992), Holland (Vrieling *et al.*, 1992) og Tyske Bugt (Elbrächter, 1999). *Fibrocapsa japonica* er siden da blevet en etableret del af planktonsamfundet i Nordsøen.

## 4 Silicoflagellater (Dictyophyceae)

### Beskrivelse

Silicoflagellaterne er encellede, gule flagellater. Ved masseopblomstringer kan vandet farves gult. Gruppen omfatter to morfologiske former: celler med et ydre kiselskelet og nøgne celler. Skeletbærende former kræver, ligesom kiselalger, opløst kisel for at kunne gro.

### 4.1 Dictyocha

#### Beskrivelse

Silicoflagellater er udbredt overalt i verden. Der kendes tre arter, alle af slægten *Dictyocha*: *Dictyocha fibula*, *D. octonaria* og *D. speculum*. *D. speculum* er den bedst kendte i europæisk farvand og dén art, der er sat i forbindelse med fiskedød på vore breddegrader.

Celler af *Dictyocha* er nøgne med én flagel og mange gul(-brune) kloroplastre. Ofte med et ydre kiselskelet med radiære pigge.

#### 4.1.1 Dictyocha speculum

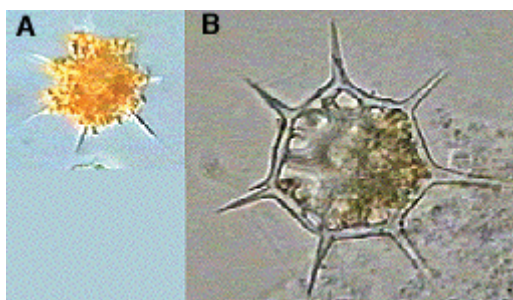
##### Beskrivelse

Cellerne er omtrent kuglerunde og lidt affladede. Én flagel, 20-30 µm lang, som udspringer fra en tydelig grube. Langs periferien af cellerne er et stort antal skiveformede, gule kloroplastre (30-50 i typiske celler). Den centralt beliggende kerne er ofte tydelig.

Størrelse: Skeletløse celler: 10-20 µm, skeletbærende form: 19-34 µm + pigge.

##### Forvekslingsmuligheder

Den skeletløse form af *Dictyocha speculum* kan især i fikseret materiale forveksles med *Chattonella* og andre arter af nåleflagellater. *Dictyocha speculum* adskilles fra nåleflagellaterne bl.a. ved at have én flagel, mens nåleflagellaterne har to.



*Dictyocha speculum* – skeletbærende form

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

### Skadevirkninger og skadelige stoffer

*D. speculum* kan forårsage fiskedød på to måder: Iltmangel og fysiske skader på fiskenes gæller.

Iltmangel opstår om natten pga. algernes respiration eller ved biologisk nedbrydning af døde algeceller efter en masseopblomstring. Fysiske skader er observeret under masseopblomstringer af den skeletbærende form, hvor de spidse pigge i algernes ydre skelet har perforeret fiskenes gællévæv og medfører blødninger i gællerne, eller ved at algerne har tilstoppet gællerne til.

Fisk i netbure er mere sårbare over for masseopblomstringer af *D. speculum* end vildfisk, fordi de ikke som vilde fiskebestande er i stand til at flygte fra områder med høje algebiomasser.

### Artens økofysiologi

Omfanget af skadelige effekter af *Dictyocha speculum* har en direkte sammenhæng med algebiomassen, i og med det ikke er giftstoffer, der skader fiskene, men derimod den fysiske tilstedeværelse af høje koncentrationer af alger.

Næringsstofftilførsler med nedbør og antropogene tilførsler stimulerer opblomstringer af *Dictyocha speculum*. Flere af masseopblomstringerne beskrevet i Smayda (2006) initieredes efter kraftige regnskyl, mens andre forekom i eutrofierede områder. Der er dog ingen tegn på, at næringsstoffer frigivet fra fiskeopdræt har stimuleret skadelige opblomstringer, eller at næringsstofferne har haft indflydelse på den skadelige effekt af *D. speculum* på fisk.

En øget uorganisk kvælstofpulje, især nitrat, menes at stimulere opblomstringer af silicoflagellater. Ved en øget N:Si ratio favoriseres silicoflagellater frem for kiselalger, og for at opnå ekstremt høje biomasser, skal næringsstofniveauet i området være højt. For den skeletbærende form, spiller også siliciumtilgængeligheden en afgørende rolle for opblomstringernes omfang. Voltolina og Oster (1985) konkluderede, at forekomsten af den skeletbærende form af *D. speculum* i Liverpool Bay var mere afhængig af silicium end af temperaturen.

### Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse

Gælleskader på fisk som følge af *Dictyocha* resulterer i osmoregulatoriske symptomer; problemer med iltoptag, generel svækkelse, manglende appetit og død.

### Eksempler på skadelige opblomstringer

De første rapporter om skadevirkninger på fisk pga. silicoflagellater stammer fra danske havbrug i 1983, hvor laks (*Salmo salar*) og ørred (*Salmo gairdneri*) døde under opblomstringer af den skeletløse form af *Dictyocha speculum* (Aaertbjerg og Borum, 1984; Moestrup og Thomsen, 1990; Henriksen *et al.*, 1993). Der har siden da været tilfælde af fiskedød i flere europæiske havbrug under opblomstringer af såvel den skeletbærende som den skeletløse form af *D. speculum* (Smayda, 2006).

Også i tilstødende danske områder var der høje koncentrationer af *D. speculum*, og massedød blandt fisk i havbrug i Allsund og Kolding Fjord blev sat i forbindelse med opblomstringen (Moestrup og Thomsen, 1983).

Under opblomstringen i Flensborg Fjord i 2004 var den maksimale koncentration af *D. speculum* 5 mill. celler/l, og der blev under opblomstringen af *D. speculum* meldt om tusindvis af døde fisk i fynske og sønderjyske havbrug (Michael Hjort, Fyns Amt, pers. komm.).

I de traditionelle planktonundersøgelser i Lillebælt og Flensborg Fjord er prøverne udtaget i 1 meters dybde. Opblomstringen af *D. speculum* var en springlagsopblomstring, hvor de største tætheder af alger var samlet omkring springlaget (oplysninger fra Fyns Amt, 2004), og det er sandsynligt, at koncentrationen i den dybde, hvor tætheden af *D. speculum* var størst, var betydeligt højere end de observerede 5 mill. celler/l.

### **Geografisk forekomst**

*Dictyocha speculum* forekommer både kystnært og oceanisk. Den er kosmopolit i kolde og tempererede områder og beskrives som en koldtvandsform (Travers og Travers, 1968; Boney, 1973).

*D. speculum* er vidt udbredt langs de danske kyster, men den forekommer ifølge Bjergskov *et al.* (1990) ikke i områder med saltholdigheder under 10‰, og den har optimale vækstbetingelser ved betydeligt højere saltholdigheder. De højeste koncentrationer i Limfjorden er observeret ved saltholdigheder på 23-24‰, hvilket stemmer fint overens med vækstforsøg, hvor den optimale saltholdighed var 15-25 ‰ (Henriksen *et al.*, 1993).

Evnen til at veksle mellem en skeletbærende og nøgen form og at kunne bloome i begge stadier betyder, at *Dictyocha speculum* er i stand til at udnytte et bredt spektrum af økologiske niches.

Det ser ud til, at de to morfologiske stadier af *D. speculum* forekommer i masseopblomstringer på forskellige typer af lokaliteter, og at den skeletløse form ofte opnår markant højere tætheder end den skeletbærende form (Smayda, 2006). Den maksimale koncentration, der er registreret af den skeletbærende form, er 2,6 mill. celler/l i Kiel Bugt (Moestrup og Thomsen, 1990), mens der er observeret op til 34 mill. celler/l af den skeletløse form i Skotland (Gowen, 1987). Hvor de to former sameksisterer under masseopblomstringer, er forholdet mellem den skeletløse og den skeletbærende form mellem 3:1 og 100:1 (Smayda, 2006).

Opblomstringer af *D. speculum* kan være næsten monospecifikke, og der forekommer ofte dybe maksima omkring springlaget (Jochem og Babenerd, 1989).

### **Tidsmæssig forekomst**

*Dictyocha speculum* har sin hovedudbredelse i det sene forår, i april-juni, men forekommer i planktonet i danske områder gennem det meste af året.

### **Langtidsvariation**

Den skeletbærende form af *Dictyocha speculum* har været almindelig kendt i danske farvande og tilstødende områder siden de første algeundersøgelser.

Opblomstringer af den skeletløse form af *D. speculum* er derimod et forholdsvis nyt fænomen. En opblomstring af *D. speculum* blev første gang observeret i Kiel Bugt i maj 1983, hvor *D. speculum* forekom i en tæthed på 6-7 mill. celler/l.

Den skeletløse *D. speculum* er siden de første observationer blevet en naturlig del af planktonsamfundet i det baltiske område i det sene forår, og årligt tilbagevendende forekomster af arten menes at være relateret til ændrede næringsstofforhold som følge af øget eutrofiering, især øgede kvælstoftilførsler (Jochem & Babeberd, 1989).

## 5 Furealger (Dinophyceae)

### Beskrivelse

Furealger er blandt de mest karakteristiske flagellater i det marine plankton, specielt i sommermånederne.

De fleste furealger er encellede, solitære celler. Cellerne har lateral symmetri med en underside (ventral) og overside (dorsal) side. De fleste furealger har en længde- og en tværfure, hvori der ligger to flageller. Længdefuren strækker sig fra længdefuren til cellens bagende (antapex). Cellens forende kaldes apex.

En furealge er omgivet af et såkaldt theca – et membrankompleks. Under den yderste membran ligger membransække, som hos nogle arter indeholder celluloseplader. Arter med celluloseplader, som er synlige i lysmikroskop, betegnes thecate (pansrede), mens arter uden synlige plader kaldes athecate (nøgne). Hos thecate arter danner pladerne et sammenhængende panser, en funktionel "cellevæg". Artsidentifikation af thecate former foretages vha. pladernes form og indbyrdes placering, og cellerne kan identificeres fikseret tilstand, fordi de bevarer deres form. Identifikation af nøgne former kan derimod i mange tilfælde kun foretages efter observation af levende celler, da vigtige morfologiske træk kan ændres eller forsvinde ved fixering.

Nogle furealger er autotrofe og har kloroplaster, andre arter er heterotrofe og uden kloroplaster, og en del furealger er kendt for at være mixotrofe, dvs. at de kan supplere deres fototrofe næringsstofoptag med optagelse af organiske partikler som bakterier eller andre alger (fagotrofi).

Nogle furealger kan danne masseforekomster med misfarvning af vandet og morild (bioluminescens).

Furealgerne indeholder et forholdsvist stort antal giftproducerende arter. Giftene kan akkumuleres i skaldyr og/eller forårsager fiskedød.

### 5.1 Karenia

#### Beskrivelse

Slægten omfatter nøgne arter med tydelig tværfure, der er placeret omkring midten af cellekroppen og forskudt omtrent to gange tværfurens bredde.

Cellerne har en lige apikalfure og kan skelnes fra nærtstående slægter på apikalfurens udformning og placering.

Artsidentifikation er vanskelig i fixeret materiale, da cellerne meget hurtigt deformerer.

Slægten forekommer i brakvand og marine områder. Arterne er toksinproducerende.



### 5.1.1 *Karenia mikimotoi*

#### Beskrivelse

Celler runde-ovale, afladede, noget variabel form. Tværfuren er bred og dybt indskåret med en venstredrejning, som giver en karakteristisk indbugtning i cellens omrids. Apikalfuren kan skimtes i lysmikroskop. Apikalfuren er lige og strækker sig fra cellens forside over spidsen (apex) og slutter på cellens bagside.

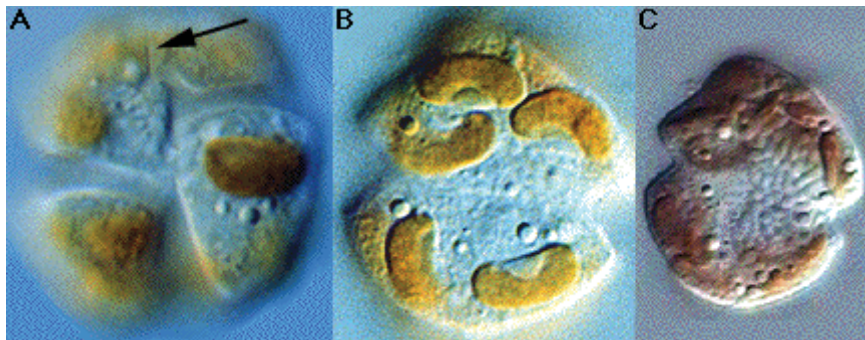
Oftest 10-15 aflange, gul-brune kloroplaste med hver en pyrenoid. Kernen rund-oval, beliggende i cellens venstre side.

Størrelse: Længde: 24-35  $\mu\text{m}$ , bredde: 19-31  $\mu\text{m}$ .

Der har gennem tiden været en del forvirring om det taxonomiske tilhørsforhold hos *Karenia mikimotoi*, og arten er kendt under mange andre navne: *Gymnodinium aureolum*, *G. cf. aureolum*, *Gymnodinium nagasakiense*, *G. mikimotoi*.

#### Forvekslingsmuligheder

*Karenia mikimotoi* kan forveksles med andre arter af nøgne furealger, bl.a. *Gymnodinium breve* og *Gymnodinium aureolum*. Især i fixeret materiale er der ofte sket forvekslinger.



*Karenia mikimotoi*. Pilen angiver den karakteristiske apikalfure.

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

#### Skadevirkninger og skadelige stoffer

*Karenia mikimotoi* er én af de mest udbredte højbiomasse-bloom'ere blandt dinoflagellaterne. *Karenia mikimotoi* kan farve vandet brunt under masseopblomstringer (red tides). Forekomster af alger kan imidlertid være giftige/skadelige, uden at vandet er misfarvet (Munk Sørensen, 1989). Der er ofte omfattende fauna-død i forbindelse med opblomstringer, men i modsætning til andre toksiske arter menes *K. mikimotoi* ikke at forårsage forgiftninger af mennesker, som spiser skaldyr, men effekterne er begrænset til primærkonsumenter som herbivore fisk og skaldyr.

Målelige skadelige effekter på fisk og skaldyr forekommer normalt ved koncentrationer af *Karenia mikimotoi* på flere millioner celler pr. liter (Gentien, 1998),

men der er tilfælde af, at lavere tætheder, ned til 600.000 celler/l, kan være fisketoksiske (Ollrik, 1982).

Iltmangel er én af de skadelige effekter på fisk, der ofte er sat i forbindelse med opblomstringer af *Karenia mikimotoi* (Helm *et al.*, 1974; Tangen, 1977, 1979). Opdrættede laks døde om natten af iltmangel som følge af høje respirationsrater hos fisk og alger (Tangen, 1979). Om dagen var vandets iltindhold højt pga. algernes fotosyntese.

*Karenia mikimotoi* producerer hæmolytiske cytotoxiner, som angriber membraner, f.eks. gællemembraner hos fisk, børsteorme og krebsdyr (Tangen, 1977; Yasumoto *et al.*, 1990).

En anden effekt, såkaldt "rheotocitet" kan forekomme ved høje tætheder af *K. mikimotoi*. Algerne udskiller nogle polymerer; en slim, som nedsætter vandets viskositet og derved reducerer tilgængeligheden af ilt til fiskenes gæller (Jenkinson og Arzul, 2000). Fiskene får slim på gællerne og hæmolytiske symptomer (mister appetit, bliver sløve, gisper).

### **Artens økofysiologi**

Forsøg med 12 kloner af *Karenia* viste, at *K. mikimotoi* havde den største tolerance over for ændringer i salinitet og temperatur (Nelly, 2006). Undersøgelserne viste også, at fluktuationer i temperatur og salinitet inducerede fluktuationer i algernes toksicitet; især salinitetsændringer medførte stigninger i toksiciteten hos *K. mikimotoi*.

I litteraturen er der angivet vækstrater på mellem 0,3 og 1 d<sup>-1</sup> såvel *in situ* som i laboratorieforsøg (Gentien, 1998), og artens optimumtemperatur er omkring 20 °C (Gentien, 1998). Arten beskrives ifølge Gentien (1998) af Yamaguchi og Honjo (1989) som eurythermal, hvilket betyder, at vegetative celler er i stand til at overvintre og danne grundlag ("frø-bank") for næste års opblomstringer.

Arten kan gro ved meget lave lysintensiteter og er yderst effektiv i sit næringsstofoptag. Alt sammen faktorer, der betyder, at algerne kan gro i nicher, hvor antallet af potentielle konkurrenter og græssere er begrænset. Derudover har produktion af exotoksiner og slim skadelige effekter på andre alger (allelotropi) og græssere (Gentien og Arzul, 1990), og opblomstringer af *K. mikimotoi* er ofte næsten monospecifikke.

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

*Karenia mikimotoi* kan under masseopblomstringer fremkalde beskadigelse af gæller hos en række fiskearter. Symptomerne er nekrose (vævsdød) af gælleepitelium og trombosering (koagolering) af perifere blodkar. Derudover inducerer algerne øget slimsekretion fra fiskenes gælleepitel, hvorved ilttransporten gennem epitelet hæmmes, og osmoregulationen forringes (Bjergskov *et al.*, 1990).

Fiskene får symptomer, som er karakteristiske ved iltmangel; nedsat appetit, sløvhed, almen svækkelse, gispen efter vejret, død.

### Eksempler på skadelige opblomstringer

Der er talrige eksempler på fiskedød i forbindelse med opblomstringer af *K. mikimotoi*, såvel i havbrug (f.eks. Bolach, 1987; Dahl og Tangen, 1993; Partensky og Sournia, 1986; Potts og Edwards, 1987; O'Boyle *et al.*, 2001; Helm *et al.*, 1974; McMahon *et al.*, 1998) som blandt vildfisk (f.eks. Forster, 1979; Griffiths *et al.*, 1979) i det meste af verden. Fiskefarmere har haft store økonomiske tab, og *Karenia mikimotoi* opfattes som en alvorlig trussel for akvakulturen mange steder.

I Danmark har *K. mikimotoi* medført fiske- og bunddyrdød flere gange (Hansen, 1969; Olrik, 1982; Munk Sørensen, 1986, 1989), senest i det sydvestlige Kattegat, hvor fisk og bentiske invertebrater døde under opblomstringen.

### Geografisk forekomst

Den geografiske udbredelse af *Karenia mikimotoi* er opsummeret af Gentien (1998). Der er rapporteret om forekomster af *K. mikimotoi* mange steder i verden; i Japan, det sydlige Atlanterhav, langs USA's østkyst, i Canada og mange steder i Europa fra Island og Norge i nord til Spanien i syd. Arten er kystnær og optræder ofte i stratificerede områder, hvor den kan foretage vertikale vandringer i vandsøjlen over et interval på op til 15 meter (Koizumi *et al.*, 1996). I udpræget lagdelte områder befinder populationen sig ofte med et ikke-migrerende maksimum omkring pycnoklinen (Bjørnsen og Nielsen, 1991; Arzul *et al.*, 1993), hvis næringsstofoptag baseres på remineraliseret kvælstof (Le Corre *et al.*, 1993).

*K. mikimotoi* er almindelig i åbne områder, hvor den ofte forekommer i forbindelse med fronter og føres ind i mindre, mere lukkede fjordområder (Holligan, 1979; Lindahl, 1986; McMahon *et al.*, 1998; Raine *et al.*, 1990; Richardson og Kullenberg, 1987).

*Karenia mikimotoi* er euryhalin og forekommer inden for et meget bredt spektrum af saltholdigheder. Gentien (1998) referer til observationer mellem 9 og 36‰.

I danske områder er masseopblomstringer knyttet til områder med forholdsvis høj saltholdighed: Nordsøen, Skagerrak, den nordlige del af Kattegat og den vestlige del af Limfjorden (Bjergskov *et al.*, 1990). Masseopblomstringer har fundet sted ved saltholdigheder på 27-34‰ (Bjergskov *et al.*, 1990), hvilket stemmer overens med forholdene i de øvrige nordeuropæiske farvande, hvor arten ifølge Gentien (1998) normalt forekommer i masseopblomstringer ved saltholdigheder på 30-36‰.

*K. mikimotoi* er tilpasset vækst i frontområder, hvor opblandet, næringsrigt vand møder stabile, lagdelte vandmasser (Pingree *et al.*, 1975, 1976; Smayda og Reynolds, 2001). Algerne har iflg. Smayda (2006) to forskellige typer af opblomstringer:

- 1) Offshore opblomstringer, hvor opblomstringer er en respons på lokale, hydrografiske forhold, herunder frontdannelser, hvor næringsstofkoncentrationen er høj omkring fronterne.

2) Opblomstringer i fjordområder, hvor der er stor næringsstofftilførsel fra land eller fra fiskeopdræt.

Der er dog også registreret opblomstringer i mindre næringsrige områder (Kristiansen *et al.*, 1995).

Også mht. lysforholdene forekommer masseopblomstringer af *Karenia mikimotoi* under meget forskellige lysforhold. Opblomstringer kan opstå og vokse såvel ved overfladen som på dybt vand i nærheden af pycnoclinen, hvilket skulle reflektere algernes evne til at meget effektivt at adaptere forskellige lysforhold (Gentien, 1998).

#### **Tidsmæssig forekomst**

*Karenia mikimotoi* forekommer i Danmark i sensommeren og efterårsmånederne.

#### **Langtidsvariation**

*Karenia mikimotoi* er en forholdsvis ny alge på vore breddegrader. Den første opblomstring i Europa blev registreret i en norsk fjord i 1966 (Braarud og Heimdal, 1979). Siden er *K. mikimotoi* blevet én af de mest udbredte furealger i Europa.

I Danmark blev *K. mikimotoi* første gang registreret i 1968 i Nordsøen, Skagerrak, det nordlige Kattegat og Limfjorden (Hansen, 1969). Masseopblomstringer af *K. mikimotoi* har siden da været et tilbagevendende fænomen langs vores kyster, og arten er registreret i Øresund og de sydlige dele af Kattegat.

Det er uvist, om *K. mikimotoi* er introduceret til Europa andre steder fra, f.eks. med ballastvand, eller om den har været en del af den "skjulte flora". Altså at arten har været her i meget lave koncentrationer og muligvis er blevet fejlbestemt indtil masseopblomstringen i Norge i 1966.

## **5.2 Gymnodinium**

### **Beskrivelse**

Slægten består af nøgne arter med tydelig tværfure midt på cellekroppen. Tværfuren er ikke forskudt eller forskudt op til maksimalt 1/5 af cellens længde. Theca er glat eller med længdegående striber/ribber. Nogle arter er autotrofe med kloroplaster, andre heterotrofe uden kloroplaster, men med tydelige vakuoler. Nogle arter er mixotrofe og kan supplere deres næringsstoffoptag med fagotrofi. De fleste arter har kernen placeret midt i cellen.

Arter af *Gymnodinium* findes i brakvand og marine områder. Forekomster af *Gymnodinium*-arter kan være oversete eller underestimerede, da det er svært – og ofte umuligt – at identificere de nøgne furealger i fixeret tilstand i lysmikroskop. Konserveringen medfører, at algecellerne deformeres, og at artsspecifikke karakterer ikke kan ses. Derfor henføres de fleste nøgne furealger til en samlet gruppe af uidentificerede, nøgne furealger ved traditionelle algeundersøgelser vha. lysmikroskop.

Nogle af arterne er toksinproducerende og kan forårsage fiskedød. *Gymnodinium breve* er den mest udbredte og omdiskuterede toksin-producerende art inden for slægten. Denne omtales nedenfor.

Arter som f.eks. *Gymnodinium galatheanum* og *Karlodinium veneficum* (Synonym med *Gymnodinium veneficum*) er observeret i Nordsøen og i tilstødende farvande, men de er ikke kendt fra danske områder, hvilket kan skyldes fejlbestemmelse, at arterne ikke findes hér eller forekommer i en meget lav baggrundskoncentration. *K. veneficum* er kendt for at danne masseopblomstringer i andre dele af verden, bl.a. i Chesapeake Bay, hvor den sandsynligvis kan reducere overlevelsen hos østersyngel og dermed rekrutteringen af østers i områder (Gilbert *et al.*, 2007). Disse arter anses ikke som en stor risiko i forbindelse med dannelser af skadelige opblomstringer i Danmark. De omtales derfor ikke i nedenstående afsnit om *Gymnodinium*.

### 5.2.1 **Gymnodinium breve**

#### **Beskrivelse**

Celler små og dorsoventralt affladede. Tværfuren placeret midt på cellen med en forskydning på op til 2x furebredden. Kernen er rund og placeret i cellens bageste venstre fjerdedel. Med kloroplaster. Apikalfuren starter på cellens forside i højre halvdel og løber over apex (cellens forende) til cellens bagside (antapex).

Størrelse: Længde/bredde: 25-30 µm

Under masseopblomstringer kan vandet farves rødt af algerne.

#### **Forvekslingsmuligheder**

Der hersker stor forvirring omkring taxonomien af forskellige gymnoide former som f.eks. *Gymnodinium breve*, "*G. breve-lignende*" former, *Karenia mikimotoi* og *Gyrodinium aureolum* (Steidinger, 1990). Der er rig mulighed for forvekslinger, og der er ydermere risiko for sam-eksistens af flere arter, som ligner hinanden meget. Det kan f.eks. være *G. breve* og *G. mikimotoi*, som det er tilfældet ved den Mexicanske Golf (Steidinger *et al.*, 1998).

#### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

*Gymnodinium breve* producerer to former for fedtopløselige toksiner; hæmolytiske og neurotoksiske. Toksinerne kaldes brevetoksiner.

Breve-toksiner er toksiske for fisk og kan derudover ramme andre marine organismer og akkumuleres i muslinger og forårsage forgiftninger (NSP, Neurotoksic Shellfish Poisoning) af mennesker og pattedyr ved indtagelse. Derudover kan algerne medføre en luftbåren forgiftning med aerosoler langs kysten (Steidinger *et al.*, 1998).

#### **Artens økofysiologi**

Selv om det er muligt, at antropogene påvirkninger som f.eks. har haft indflydelse på omfanget og udbredelsen af masseopblomstringer af *G. breve*, har masseopblomstringer været et kendt fænomen længe før, den menneskelige forurening blev et problem (Flemming og Baden, 1999).

*G. breve* kan udkonkurrere andre arter og danne næsten monospecifikke populationer med masseopblomstringer, der strækker sig over tusinder af km<sup>2</sup> og kan vare i måneder (Steidinger *et al.*, 1998). Forsøg har vist, at *G. breve* hæmmer væksten af en række andre alger (Freeberg, 1979), og algerne kan derudover med sin morfologi og toksinproduktion beskytte sig mod forskellige planktoniske predatorer (Steidinger *et al.*, 1998).

Undersøgelser af sammenhængen mellem brevetoksinproduktion og -akkumulering og tilgængeligheden af kvælstof, fosfor og lys viste en fysiologisk respons hos algerne på begrænsning af lys og næringsstoffer; væksthæmmende betingelser øgede toksinproduktionen (Richard *et al.*, årstal ukendt).

#### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Symptomer hos fisk på forgiftninger er ændret svømmeadfærd som bl.a. Hurtige skruebevægelser, "proptrækker"-bevægelser, kontraktion, krum hale, tab af ligevægt, langsomme, uregelmæssige bevægelser, pludselige vridninger og død (Star, 1958; Spiegelstein, 1973).

Fisk kan udvise symptomer på forgiftninger, uden at algebiomassen er så høj, at vandet er misfarvet.

#### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er utallige eksempler på skadevirkninger på fisk, især ved Den Mexicanske Golf, men også i Japan, Australien og New Zealand (se f.eks. Steidinger *et al.*, 1998). Masse mortalitet hos fisk i forbindelse med masseopblomstringer af *G. breve* er estimeret til at være op til 100 tons pr. dag på Floridas vestkyst (Flemming og Baden, 1999).

Der er ingen eksempler på skadelige opblomstringer af *Gymnodinium breve* i danske farvande.

#### **Geografisk forekomst**

*Gymnodinium breve* er oceanisk til kystnær og udbredt i varmt temperede til tropiske egne. Der er observeret *G. breve*-lignende celler i Europa, Japan, Australien og New Zealand, men arten har sin hovedudbredelse i den Mexicanske Golf og langs den amerikanske sydøstkyst (Steidinger, 1998). *G. breve* er observeret i Golfstrømmen ved Chesapeake Bay og kan muligvis være spredt til Europa ad den vej (Fraga og Sanchez, 1985).

I Europa er *G. breve* fundet ved den spanske vestkyst (Fraga *et al.*, 1984) og i Middelhavet ved Grækenland (Satsmadjis og Friligos, 1983). Disse observationer kan ifølge Bjergskov *et al.* (1990) have været forvekslinger med *Karenia mikimotoi*.

*Gymnodinium breve* er ikke almindeligt udbredt i Danmark eller tilstødende farvande, og Bjergskov *et al.* (1990) mener, at registreringer i Nordsøen, Skagerrak og Limfjorden i 1968 sandsynligvis har været forvekslinger med *Karenia mikimotoi*.

Opblomstringer af *Gymnodinium breve* opstår på mange forskellige typer af lokaliteter, selv i oligotrofe områder er algerne i stand til at udvikle, og oprettholde, opblomstringer meget længe (Steidinger *et al.*, 1998). *G. breve* udnyt-



ter uorganisk kvælstof og fosfor meget effektivt, men arten kan også udnytte organisk kvælstof og fosfor, og selv ved høje cellekoncentrationer ( $10^4 - 10^6$  celler/l) er algepopulationerne sjældent næringsstofbegrænsede, men får opfyldt deres behov for makronæringsstoffer (Steidinger *et al.*, 1998).

*Gymnodinium breve* er tilpasset høj saltholdighed med optimale vækstrater målt ved saltholdigheder mellem 27‰ og 37‰ og reduceret vækst under 24‰ (Aldrich og Wilson, 1960; Haddad, 1979; Wilson, 1966).

Det har vist sig, at opblomstringer ud for Floridas kyst opstår oceanisk 18-74 km fra kysten i 12-37 meters dybde (Steidinger, 1975). Det tager flere uger for algerne at øge populationsstørrelsen og blive transporteret mod kysten med strømmen, ofte som dybe maksima i forbindelse med frontdannelser.

Algerne er selvbevægelige, men de udfører tilsyneladende ikke en klassisk vertikal dagsmigration. Det er observeret, at naturlige populationer ofte bevæger sig op i overfladevandet om dagen, mens der om natten ikke er noget udpræget maksimum i en given dybde (Steidinger *et al.*, 1998). Andre populationer forekommer som dybe maksima over lange perioder (måneder) og kan opretholde normale vækstrater ved selv lave lysintensiteter (Steidinger *et al.*, 1998).

#### **Tidsmæssig forekomst**

Opblomstringer af *Gymnodinium breve* forekommer om efteråret i den Mexicanske Golf, og opblomstringer kan vare i måneder og registreres inden for et bredt temperaturspektrum; mellem 9 °C og 33 °C med optimum mellem 22 °C og 28 °C (Rounsefell og Nelson, 1966; Steidinger og Ingle, 1972; Eng-Wilmot *et al.*, 1977).

#### **Langtidsvariation**

Den første dokumenterede fiskedød og misfarvning af vandet pga. *Gymnodinium breve* i den Mexicanske Golf stammer helt tilbage til 1530 (se Steidinger *et al.* 1998). Siden har der været mange tilfælde af masse mortalitet blandt fisk under masseopblomstringer af arten, hovedsageligt i Florida, men også mange andre steder i verden, bl.a. Japan, Australien og New Zealand, og der er en tendens til hyppigere og længerevarende masseopblomstringer spredt over et større geografisk område (Flemming og Baden, 1999).

### **5.3 Noctiluca**

#### **Beskrivelse**

Arter af *Noctiluca* er store, kugleformede celler uden et fast theca. Ingen kloroplaster. Én flagel. Cellerne har en karakteristisk tværstribet tentakel, som udgår fra en tragtformet fordybning. Flagel og tentakel bruges til at opfange næringspartikler. I nærheden af tentaklen har algerne et cytotom til fødeoptagelse og udskillelse af fæces. Tydelige vakuoler og med en stor kugleformet kerne omgivet af cytoplasma. Furer rudimentære. Celleindholdet er ofte farvet rosa.

Algernes fødeemner er mange forskellige organiske partikler af forskellig størrelse, f.eks. andre alger, tintinnider, hjuldyr eller æg fra copepoder og fisk,

som de optager direkte. De kan optage organismer, der er større end algerne selv, f.eks. lange kiselkæder (Bjergskov *et al.*, 1990). Algerne separerer ikke fødepartiklerne, men optager alt, som har den rette størrelse, uanset om det har ernæringsmæssig værdi. Den bedste vækst opnås ved fødepartikler på 5-25 µm i diameter (Kimor, 1979).

Der hersker stor forvirring om beskrivelse, taxonomi og livscyklus af *Noctiluca*. Der er beskrevet mindst fire arter, som ifølge Elbrächter (1998) menes at være den samme art, typearten *Noctiluca scintillans*.

Der findes en grøn form af *Noctiluca*, som muligvis tilhører en separat slægt (Elbrächter, 1998). Denne alge har endosymbiose med grønne prasinophyceer og er ikke strengt afhængig af fagotrofi, men kan leve i måneder ved at udnytte solens energi i symbiose med de grønne flagellater. Den grønne form betragtes som en varmtvandsform, der kun forekommer ved vandtemperaturer >25 °C, og den er ikke observeret i Danmark.

### 5.3.1 *Noctiluca scintillans*

#### Beskrivelse

*Noctiluca scintillans* har karakterer som beskrevet under slægten *Noctiluca*.

Celler af *Noctiluca scintillans* kan være så store, at de kan ses med det blotte øje.

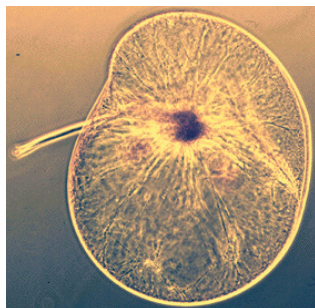
*Noctiluca scintillans* danner undertiden sværmere som et resultat af kønnet forering. Talrige sværmere kan da ses i periferien af algecellerne.

Under masseopblomstringer kan vandet være "tomatsuppe-farvet", og opblomstringerne kan være anledning til morild (bioluminescens). Tætte sammenskyllede forekomster kan give hygiejniske og æstetiske problemer som lugtgener pga. bakteriel aktivitet ved forrådnelsen af døde alger.

Størrelse: 200 µm – 2 mm

#### Forvekslingsmuligheder

Der er ingen åbenlyse forvekslingsmuligheder.



*Noctiluca scintillans*

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)



### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

Der er ikke identificeret nogen specifikke fisketoksiske stoffer hos *Noctiluca*, men fisk og bunddyr kan påvirkes af iltsvind under masseopblomstringer pga. algernes respiration og iltforbruget ved den biologiske nedbrydning af døde alger ved bunden. Også ammoniakforgiftning i forbindelse med nedbrydning af alger efter opblomstringer kan medføre fiskedød (Okaichi, 1976).

Man ved, at vilde fiskebestande undgår høje koncentrationer af *Noctiluca* (Ogawa og Nakahara (1979 – i Elbrächter og Qi, 1998), muligvis pga. en omfattende slimproduktion af algerne, som kan skade fiskenes gæller (Subrahmanian, 1985 – i Elbrächter og Qi, 1998).

### **Artens økofysiologi**

Algernes ammoniak-produktion er størst i opblomstringernes sidste fase, og der er i denne periode størst risiko for forgiftning af fisk som følge af, at døde alger lækker, og ammoniak siver ud i vandet.

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Ved iltsvind får fiskene symptomer på iltmangel (generel svækkelse, gispen, nedsat appetit, død). Vilde bestande af fisk prøver at undgå masseopblomstringer ved at flygte fra området med alger.

Ammoniak virker som nervegift på fiskene, og de får symptomer som f.eks. lammelse.

### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er i flere tilfælde rapporteret om fiskedød i forbindelse med *Noctiluca*-opblomstringer forskellige steder i verden (Elbrächter og Qi, 1998; Bjergskov *et al.*, 1990).

I Danmark er der i et enkelt tilfælde observeret døde fisk under en masseopblomstring. I Limfjorden blev der i oktober 1986 fundet døde tobis og samtidig målt koncentrationer af ammoniak på 100 mg ( $\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$ ) pr. liter vand ved pH 8,5 (Helene Munk Sørensen, pers. komm. i Bjergskov *et al.*, 1990)

### **Geografisk forekomst**

*Noctiluca* er en af de mest udbredte red-tide-organismer i verden. Algerne danner opblomstringer i arktiske områder, i tempererede og især i subtropiske og tropiske egne.

*Noctiluca* er registreret i næsten alle danske farvande. Dens udbredelse er begrænset mod sydøst, hvor den ikke er fundet øst for Bornholm (Christensen *et al.*, 1985; Edler *et al.*, 1984). Her er arten sandsynligvis begrænset af den lave saltholdighed; *Noctiluca* forekommer ved saltholdigheder fra omkring 10‰ til 37‰ med optimal vækst mellem 21‰ og 25‰ (se Elbrächter og Qi, 1998).

Der er registreret opblomstringer i Nordsøen, Skagerrak, Kattegat og Limfjorden med de højeste algetætheder i Nordsøen (200.000 celler/l) og Limfjorden (136.000 celler/l) (Bjergskov *et al.*, 1990).

### **Næringsstofforhold**

*Noctiluca* er en heterotrof flagellat, der ernærer sig af andre planktonorganismer, så den er ikke direkte påvirket af næringsstofforholdene. Algerne vil dog have de bedste vækstbetingelser i områder med høje koncentrationer af plankton og er dermed indirekte afhængig af stor tilførsel af næringsstoffer (Dela-Cruz *et al.*, 2002).

### **Økologiske forhold**

Undersøgelser tyder på, at *Noctiluca* kan medføre et betydeligt græsningstryk og påvirke populationsstørrelsen hos andre arter af fytoplankton. Opblomstringer kommer ofte efter kiselalgeopblomstringer, og væksten af *Noctiluca* stimuleres sandsynligvis af tilgængeligheden af kiselalger som føde (Dela-Cruz *et al.*, 2002). Også zooplanktonpopulationer og bakterier kan påvirkes af effektiv græsning af *Noctiluca* (Kirchner *et al.*, 1996). Der findes ikke mange data vedr. zooplanktonets græsning på *Noctiluca*, og det antages generelt, at de store alger ikke har mange predatorer. En undersøgelse af Petipa (1960) viste dog, at copepoden *Calanus helgolandicus* græssede på *Noctiluca*.

### **Populationsdynamik**

Masseforekomster af alger ses ofte i perioder med ringe turbulens i vandet, hvor algerne kan akkumuleres i overfladen eller i afgrænsede, dybere lag.

Høje algetætheder medfører ikke nødvendigvis en rød-farvning af vandet. Dette fænomen ses kun, når algerne koncentrerer sig i vandoverfladen (Elbrächter, 1998). Algernes vertikale fordeling afhænger af faktorer som turbulens og vertikal opblanding pga. af strøm, tidevandsbevægelser eller vind. En høj tæthed af alger lokalt er ikke nødvendigvis et resultat af vækst, men skyldes ofte en fysisk akkumulering af alger, som spredes igen ved ændringer i de fysiske forhold. Ved mange masseopblomstringer ses en skarp afgrænsning ved fronter.

*Noctiluca* kan med ion-regulering ændre sin vægtfylde og dermed påvirke sin vertikale fordeling. I opblomstringers tidlige stadier er algerne tungest og synker, mens vægtfylden mindskes i opblomstringens sene faser. Ifølge Kessler (1966 – i Elbrächter og Qi, 1998) kan kaliumioner koncentrerer sig i cellerne til en koncentration, der er 3,8 gange så høj som i havvand, mens koncentrationen af de tungere kalcium og magnesium-ioner kun er henholdsvis 0,5 og 0,15 gange havvandets koncentration. Derudover koncentrerer sig store mængder af ammoniak i cellerne. Dette giver algerne opdrift og akkumulering i vandoverfladen i perioder med forholdsvis stille vejr.

### **Tidsmæssig forekomst**

Vegetative celler af *Noctiluca* forekommer året rundt, med en lav baggrundskoncentration i de kolde måneder. Et hvilestadium kendes ikke. I Nordsøen er algetætheder >100 celler/l observeret ved vandtemperaturer over 8 °C, fra april/maj (Uhlig og Salig, 1995 – i Elbrächter og Qi, 1998), og masseopblomstringer er registreret i perioder med temperaturer på 15-18 °C (se Bjergskov *et al.*, 1990).

I danske farvande ses opblomstringer af *Noctiluca* i juli-oktober med hovedudbredelsen i juli-august. I et 25 år langt studie ved Helgoland har Uhlig og Salig (1995) registreret masseopblomstringer i juni-juli måned.

De observerede opblomstringer i Nordsøen forekom ved temperaturer på 15-18 °C, og ved undersøgelser i Limfjorden var der masseforekomst af *Noctiluca scintillans* ved 16-19 °C (Bjergskov *et al.*, 1990).

### Langtidsvariation

Det diskuteres ofte, om der er en sammenhæng mellem en øget frekvens af skadelige algeopblomstringer og øget næringsstofbelastning af kystnære farvande. Der er flere rapporter om en sådan sammenhæng mellem opblomstringer af *Noctiluca* og øget eutrofiering fra Sydøst-asien (se Elbrächter, 1998), men i Tyske Bugt og Nordsøen har man ved surveys gennem en periode på 25 år ikke set samme tendens. En øget frekvens af opblomstringer kunne ikke dokumenteres trods en betydelig stigning i næringsstofniveauet (Uhlir og Sahling, 1995 – i Elbrächter, 1998).

Bjergskov *et al.* (1990) mener dog, der er tegn på at frekvensen af opblomstringer af *Noctiluca* er blevet hyppigere og mere udbredt i bl.a. Nordsøen og Limfjorden siden de første opblomstringer blev registreret i forrige århundrede.

### Alexandrium

*Alexandrium* er thecate furealger. Hos mange af arterne kan der på ventralsiden ses en karakteristisk "pore" i kanten af pladen mellem tværfuren og forenden af cellen. Placeringen og størrelsen af denne pore er artsspecifik og anvendes ved artsidentifikation.

Celler næsten runde med tværfuren placeret midt på cellen. Tværfuren er venstredrejet og forskudt 1-1,5 gang furebredden. Kernen er hesteskoformet og placeret inden for tværfuren. Kloroplaster brune.

Slægten indeholder en række arter med relativt små morfologiske forskelle. Identifikation til slægts- og artsniveau kræver undersøgelse af cellernes pladestruktur. Til beskrivelse af plademønstrene er knyttet en særlig nomenklatur, se f.eks. Bjergskov *et al.*, 1990; Throndsen *et al.*, 2003).

*Alexandrium*-slægten har gennem tiden gennemgået en række taksonomiske ændringer, og arter fra slægten har været henført til flere forskellige slægtsnavne: *Goniaulax*, *Gonyaulax*, *Gessnerium*, *Pyrodinium*, *Protogonyaulax*.

I Danmark forekommer flere arter af *Alexandrium*. De hyppigst forekommende arter er *A. tamarense* og *A. ostenfeldii*, og i mindre omfang *A. minutum*, *A. pseudogonyaulax*, *A. leei* og *A. margalefi*.

Karakteristisk for *A. ostenfeldii* er, at arten producerer spirolider, som er nervetoksiner, som kan være skadelige for skaldyr og have effekter på planktonorganismer. Det er uvist, om toksinerne også kan skade fisk.

### 5.3.2 *Alexandrium tamarense*

#### Beskrivelse

Cellerne er omtrent isodiametriske, omtrent runde med en lidt kantet kontur. I cellens bagende (hypotheca) er en svag indbugtning. Tværfuren venstredrejet og forskudt en furebredde eller mindre. Tvær- og længdefure afgrænset med lister. Længdefuren er bredest mod cellens bagende. Første apikalplade med en lille pore op mod fjerde apikal-plade. Præcingular-pladen, 6'' er lige så høj som bred.

Størrelse: 30-40 µm

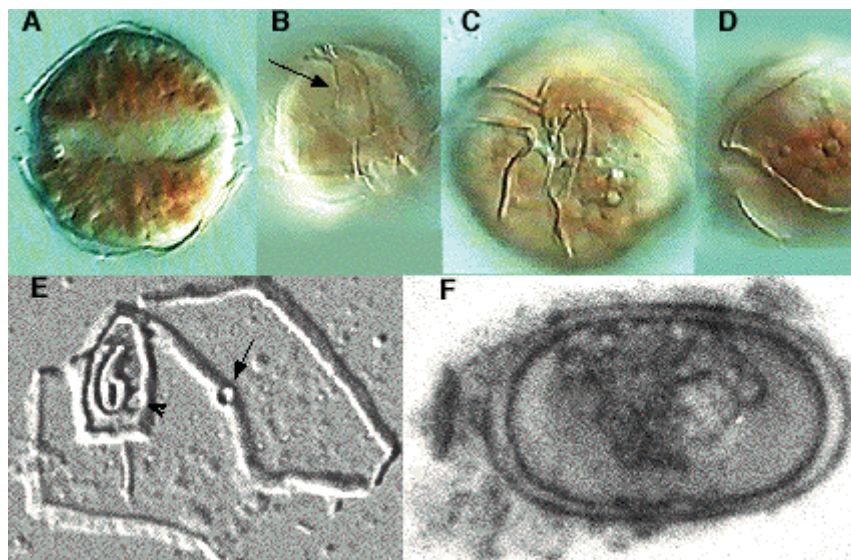
*Alexandrium tamarense* er kendt for at danne cyster, som er en del af algerens livscyklus og følger efter kønnet forplantning (Anderson *et al.*, 1993).

*Alexandrium tamarense* er mixotrof og kan ved fagotrofi tilsyneladende optage bakterier (se Granéli og Carlsson, 1998). Mekanismen til fødeoptag er ikke beskrevet.

#### Forvekslingsmuligheder

*Alexandrium tamarense* kan skelnes fra andre *Alexandrium* arter ved sin celleform, størrelse, formen på pladerne, placeringen og størrelsen af poren i 1. apikalplade.

*Alexandrium tamarense* ligner *A. minutum*, men *A. minutum* er mindre end *A. tamarense* og altid længere end bred. *Alexandrium tamarense* kan også forveksles med *A. ostenfeldii*, som har en markant større pore i 1. apikalplade end *A. tamarense*.



*Alexandrium tamarense*. Pilen angiver den karakteristiske pore i 1. Apikalplade.

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

### Skadevirkninger og skadelige stoffer

Arter af *Alexandrium* producerer nervegifte, herunder saxitoksin (STX) og derivater deraf (PSP-toksiner), som kan forårsage paralytisk skaldyrsforgiftning (PSP) hos mennesker og vertebrater ved indtagelse, typisk ved indtagelse af skaldyr. Muslingefiskeriet lukkes i områder, hvor muslingers indhold af PSP-toksiner overstiger den fastsatte grænseværdi for salg af muslinger til konsum. Vores viden til, hvordan PSP-toksinerne akkumuleres i andre organismer, f.eks. fisk.

Omkring ti af de ca. 30 identificerede *Alexandrium*-arter producerer neurotoksisk paralytiske skaldyrs toksiner (Smayda, 2006). Mindst 21 derivater af forbindelsen saxitoksin findes i forskellige kombinationer og koncentrationer og er observeret i forbindelse med PSP (Cembella, 1998). Den kemiske struktur af disse toksiner er meget kompliceret og ændres efterhånden, som stofferne kanaliseres videre i fødekæden. Toksinerne er dødeligt giftige for mennesker og kan også i forskellige grader påvirke marine organismer som ciliater, copepoder, muslinger og andre skaldyr og fisk. Toksinerne optages direkte via filtration af alger eller de føres videre til højere trofiske niveauer.

Opblomstringer af *Alexandrium tamarense* kan akkumuleres i- og påvirke protozoer og zooplankton, som græsser på algerne (Doucette *et al.*, 2005; Turner *et al.*, 2005; Teegarden *et al.*, 2003). Undersøgelser viser, at copepoders græsningsrate nedsættes, når arten er fødeemne (Huntley *et al.*, 1983, 1986), og at græsningsraten falder ved stigende giftindhold i algecellerne (Ives, 1985). Også ciliater er følsomme over for algernes gift; høje algekoncentrationer medfører nedsat vækst eller dødelighed (Hansen, 1989). Zooplankton kan alligevel akkumulere giftstoffer fra *Alexandrium tamarense* i så stort omfang, at de kan ophobes i eller dræbe fisk (White 1981a).

Fiskedød i forbindelse med opblomstringer af *Alexandrium tamarense* kan skyldes en direkte giftvirkning pga. en stor giftudskillelse fra algerne (Ogata *et al.*, 1987) eller ved indtagelse af zooplankton, som har akkumuleret giftstoffer. Direkte forgiftning kan være efter oral indtagelse af alger (White, 1981b), men det er også påvist, at toksiner kan akkumuleres i gællerne (Montoya, 1996). First feeding og sene larvestadier af mange fiskearter ernærer sig delvist af fu-realger. Larverne af mindst syv arter af fisk af kommerciel interesse døde efter at have spist toksiske dinoflagellater (Smayda, 1992). Også større fisk er sårbare over for opblomstringer af *Alexandrium*-arter (Mortensen, 1985, 1990; Sophon *et al.*, 2007; White, 1977; 1980; 1981a, b; 1984; White *et al.*, 1989).

Fisk er langt mere sårbare over for forgiftninger med PSP end muslinger og andre skaldyr. LD<sub>50</sub> for sild, torsk, skrubbe og laks og sej har vist sig at være omkring 5000 gange lavere (4-10 µg toksin pr. kg vådvægt) end hos skaldyr, som normalt kan akkumulere 6000 µg toksin pr. 100 µg vådvægt uden nogen fysiologiske svækkelse (White, 1984).

### Artens økofysiologi

Algecellernes toksinindhold og -sammensætning varierer i forskellige stadier i algernes livscyklus, og det er under indflydelse af faktorer som indstråling, temperatur og især næringsstofforhold (Smayda, 2006). I høj-toksiske stammer (strains??) af *A. tamarense* kan helt op til 5-15% af det totale cellulære kvælstof være bundet i toksiner (Cembella, 1998). Fosfor er tilsyneladende



mere betydende for toksinproduktionen end kvælstof, selv om giftstofferne ikke indeholder fosfor (Cembella, 1998). Toksiciteten af *Alexandrium* celler stiger ved fosforbegrænsning.

Det er ifølge Smayda (2006) værd at bemærke, at de faktorer, der kontrollerer opblomstringer af PSP-producerende furealger, sandsynligvis er nogle andre end dem, der kontrollerer syntesen af giftstofferne; Blooms er et resultat af indstråling, næringsstoffer og reduceret græsning, mens toksicitet er et resultat af stress eller hæmmet vækst, f.eks. ved næringsstoffbegrænsning.

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

PSP- toksinerne kan være dødelige eller medføre fysiologiske eller adfærdsmæssige forandringer. Der kan være gællebeskadigelser, omfattende epitelnekrose og bristende blodkar, medførende blødning (Bjergskov *et al.*, 1990).

Symptomerne på forgiftning hos Atlanterhavs laks var tab af evnen til ligevægtsregulering, svømning på siden eller med bugen opad, åndenød og gispende fisk ved vandoverfladen (Sephton *et al.*, 2007). Laboratorieforsøg har vist, at døden normalt indtræder 20-60 minutter efter, at fiskene udsættes for en dødelig dosis af toksiner (White, 1981 b), men nogle fisk udviser kun svage tegn på symptomer og er i stand til at vende tilbage til normal tilstand efter få timer (White 1981b).

### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er talrige eksempler på masseopblomstringer, som har medført PSP-forgiftninger af mennesker efter indtagelse af skaldyr (se f.eks. Smayda, 2006), men kun i få tilfælde har der med sikkerhed været effekter på fisk. Mortensen (1985) beskrev, hvordan adskillige tons regnbueørred og laks i havbrug på Færøerne døde i forbindelse med en masseopblomstring af *Alexandrium tamarense*, og Cembella *et al.* (2002) rapporterede om døde laks under et bloom af *A. tamarense* i akvakulturanlæg i Canada. I USA er der konstateret døde sild i forbindelse med opblomstringer af *Alexandrium tamerense* (White, 1981a). Senest var der i 2003 omfattende fiskedød blandt laks i to havbrug i Fundy Bay i Canada under en masseopblomstring ( $>3 \times 10^5$  celler/l) af *S. fundyense* (Sephton, 2007).

I Danmark er der ikke konstateret skadelige effekter på fisk som følge af forgiftninger ved *Alexandrium* opblomstringer, hvilket sandsynligvis hænger sammen med, at algerne i vore farvande normalt forekommer i lave koncentrationer,  $<1000$  celler/l.

### **Geografisk forekomst**

*Alexandrium tamarense* er vidt udbredt i verden, og også fundet mange steder i Europa, fra Atlanterhavet til Færøerne (Bjergskov *et al.*, 1990; Smayda, 2006). Dodge betegner *Alexandrium tamarense* som kystnær (Dodge 1982).

Opblomstringer kan forekomme i mange typer af habitater, såvel i små, lukkede, lavvandede områder som i større, kystnære, mere åbne områder (Anderson, 1998). Vores kendskab til, hvad der trigger opblomstringer af *Alexandrium*-arter, er mangelfuldt, men man ved, at cyste-stadiet er vigtigt for populationsdynamikken (Anderson, 1998). Det er en almindelig antagelse, at en stor pulje af cyster af *Alexandrium* i sedimentet kan være grobund for op-

blomstringer i lavvandede områder, mens cysternes betydning er sværere at kvantificere ved opblomstringer i større, dybere områder, hvor det er muligt, at algerne spredes til fra mindre, lokale opblomstringer (Anderson, 1998). Cysterne kan spire ved vandtemperaturer på minimum 5-6 °C, mørke hæmmer spiringen, og spiringen kræver ilt ved sedimentoverfladen. Cyster kan dog overleve i iltfrit sediment i årevis (Dale, 1983). Lokale hydrografiske forhold spiller en væsentlig rolle for opblomstringens forløb, og man kan ikke med den eksisterende viden generalisere om forskellige opblomstringers dynamik (Anderson, 1998).

Ved flere opblomstringer i de tilstødende farvande, er *A. tamarensis* fundet i meget høje koncentrationer. Ved Færøerne op til 20 millioner celler/l (Gaard og Poulsen, 1988), i Oslofjorden 1,7 millioner celler/l (Balech og Tangen, 1985), ved Irland 6,5 millioner celler/l og ved Spanien 30 millioner celler/l (Anon, 1988).

I Danmark er der hyppigt forekomster af *A. tamaransis*, men koncentrationen overstiger sjældent nogle få hundrede celler pr. liter (Skovgaard Jensen, pers. komm.).

#### *Salinitet*

*Alexandrium tamarensis* er iflg. Bjergskov *et al.* (1990) fundet inden for et bredt spektrum af saltholdigheder, fra 18-32‰. Laboratorieforsøg har vist, at *A. tamarensis* tåler saltholdigheder på 11-42‰, har god vækst ved saltholdigheder over 20‰ og optimal vækst ved 35‰ (White, 1978).

#### *Næringsstofforhold*

Der findes forholdsvis få undersøgelser af næringsstofkrav hos *Alexandrium tamarensis*. Ifølge Margalef (1978) findes *A. tamarensis* i områder med høje næringsstofniveauer. Flere undersøgelser viser, at kobber er giftigt for *A. tamarensis* (Andersen og Morel, 1978; Schenck, 1985), hvilket måske forklarer, at algernes vækst stimuleres ved tilførsel af humusstoffer, som binder tungmetaller (Prakash og Rashid, 1968)

#### **Tidsmæssig forekomst**

*Alexandrium tamarensis* forekommer fortrinsvis i forårsmånederne april, maj og juni, men kan også forekomme senere på året. Arten er iflg. Bjergskov *et al.* (1990) registreret ved vandtemperaturer mellem 9-14 °C.

Algekoncentrationen stiger forholdsvis langsomt med typiske vækstrater på 0,5-0,7 d<sup>-1</sup> (Anderson *et al.*, 1984; Su *et al.*, 1993; Yamamoto and Tarutani, 1996). Opblomstringerne er sædvanligvis ikke særlig langvarige i Danmark, men andre steder i verden er de kendt for at kunne vare i måneder.

#### **Langtidsvariation**

I Danmark blev *Alexandrium tamarensis* første gang fundet i lave koncentrationer i Limfjorden i 1983 (Munk Sørensen, 1984). Siden da er arten ofte registreret i lave koncentrationer i vores indre farvande, såvel i fjorde som i mere åbne områder.



## 6 Kiselalger (Diatomophyceae)

### Beskrivelse

Kiselalger findes i både marint og ferskt plankton. Kiselalger er repræsenteret i alle størrelsesgrupper af planktonet, fra ca. 2 µm til mere end 5 mm. Kiselalger findes i stort set alle biotoper, hvor der er fugtigt, og artsrigdommen er meget stor. Van den Hook *et al.* (1995) vurderer, at der findes omkring 100.000 arter fordelt på ca. 250 slægter.

Alle kiselalger er autotrofe, og det antages, at deres andel af den samlede primærproduktion på jorden er 20-25%.

Karakteristisk for kiselalger er, at de har en cellevæg, som hovedsageligt består af kisel. Strukturen i kiselvægen er artsspecifik og anvendes hos nogle slægter ved artsidentifikation. Cellerne består af to kiselkaller, som overlapper i et bælte. Siden af cellerne, hvor skallerne overlapper, kaldes bæltetsiden, mens oversiden kaldes skalsiden.

Kiselalgerne inddeles traditionelt i to grupper: centriske og pennate kiselalger. De fleste centriske kiselalger er cirkulære i omkreds, og de fleste pennate er båd- eller stavformede. En del centriske er dog mere eller mindre aflange, triangulære eller manglekantede i omkreds, og nogle pennate kiselalger er cirkulære. Derfor kan det være vanskeligt at adskille de to grupper morfologisk uden at undersøge strukturen af skallen.

Inddeling i ordener og underordener kan foretages i lysmikroskop, men opdeling i familier, slægter eller arter kræver for en del kiselalger, at man anvender elektronmikroskop til undersøgelse af skalstruktur, udvækster mm. Disse detaljer kan kun undtagelsesvist ses på tomme kiselkaller i lysmikroskop.

Kiselalger er encellede organismer, men ofte hænger cellerne sammen i kolonier, for det meste rækker af celler.

Flere slægter, bl.a. *Pseudo-nitzschia* indeholder arter, som kan producere domoinsyre, ASP (Amnesic Shellfish Poisoning), som kan akkumuleres i skaldyr og forårsage forgiftninger af mennesker og pattedyr. Andre kiselalger kan pga. deres udformning i lange kæder og med udvækster på cellerne forårsage fysiske skader på fisk.

### 6.1 *Pseudo-nitzschia* spp.

#### Beskrivelse

Slægten *Pseudo-nitzschia* er en artsrig slægt, som udelukkende omfatter marine arter. Slægten er vidt udbredt over hele verden og har gennem flere år fået særlig opmærksomhed, fordi nogle af arterne er toksinproducerende. Og så i opdrætssammenhæng er der fokus på opblomstringer af *Pseudo-nitzschia*, fordi algerne i høje koncentrationer kan medføre fiskedød som følge af fysisk irritation af fiskenes gæller.

*Pseudo-nitzschia* er kædedannende kiselalger, hvor cellerne delvist overlapper hinanden i lange rækker. Cellerne er aflange, nåleformede og overlapper i

spidsen. Arterne adskilles på formen af cellerne, skallens ornamentering og måden, cellerne overlapper på. Da arterne normalt ikke kan adskilles i lysmikroskop, bestemmes de til slægt. Sikker identifikation foretages vha. elektronmikroskop.

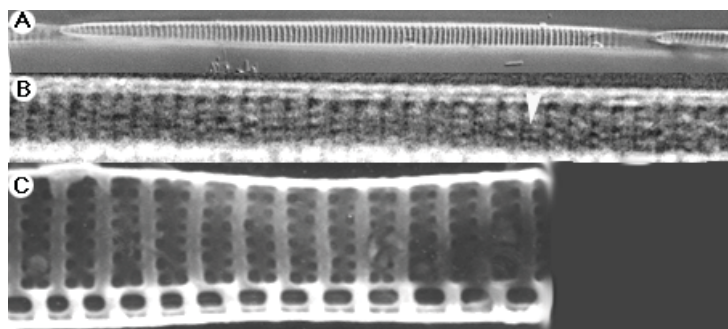
Antallet af celler pr. kæde varierer med vækstbetingelserne: det falder i perioder med næringsstofbegrænsning, og solitære celler dominerer (Smayda og Boleyn, 1965).

Størrelse: Cellelængden varierer fra 30  $\mu\text{m}$  (*P. turgidula*) til 160  $\mu\text{m}$  (*P. seriata*).

Der er defineret to morfometriske grupper, som skelnes på deres celle-bredde, der varierer fra 1  $\mu\text{m}$  (*P. delicatissima*) til 8  $\mu\text{m}$  (*P. aystrakus*). *Pseudo-nitzschia* arter, som er mere end 3  $\mu\text{m}$  brede, tilhører "Nitzschia seriata-komplekset", og de mindre arter (<3  $\mu\text{m}$ ) tilhører "Nitzschia delicatissima-komplekset" (Smayda, 2006).

### Forvekslingsmuligheder

De forskellige arter af *Pseudo-nitzschia* kan ikke skelnes med sikkerhed i lysmikroskop, men der er ingen andre åbenlyse forvekslingsmuligheder med andre slægter.



*Pseudo-nitzschia pungens*. Elektronmikroskopiske billeder, hvor skalstrukturen ses tydeligt.

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

### Skadevirkninger og skadelige stoffer

Ni arter af *Pseudo-nitzschia* producerer ASP (Amnesic Shellfish Poisoning), som kan medføre forgiftninger af mennesker og pattedyr ved indtagelse af kontaminerede skaldyr.

ASP blev første gang opdaget i Canada i 1987, hvor 107 personer blev syge, og tre døde efter at have spist forgiftede blåmuslinger (Bates *et al.*, 1998). Muslingerne indeholdt nervegiften domoinsyre (Domoic acid, DA), og symptomerne ved forgiftning var mavekramper, diarré, hukommelsestab, forvirring, desorientering og slagtilfælde (Landsberg, 2002). Evnen til at syntetisere domoinsyre varierer mellem arterne, og også inden for samme art kan der være forskel i toksicitet; toksiske og uskadelige stammer af samme art er rapporteret for flere af arterne forskellige steder (Smayda, 2006). Forklaringen på, at samme art er toksisk i ét område og uskadelig i et andet, er ukendt (Bates *et al.*, 1998).

Det viste sig, at domoinsyre kan medføre ASP hos mennesker og død hos marin fauna fra invertebrater til pattedyr. Domoinsyre kan overføres direkte fra *Pseudo-nitzschia* til deres græssere. Domoinsyre kan også akkumuleres i invertebrater, som ikke græsser på fytoplankton, f.eks. krabber, og i vertebrater, herunder planktivore fisk, havfugle og marine pattedyr (Bates *et al.*, 1998; Landsberg, 2002; Scholin *et al.*, 2000). Højere trofiske niveauer kan altså akkumulere domoinsyre gennem fødekæden. Effekten af domoinsyren afhænger af dyrenes tolerance over for stoffet, som varierer. F.eks. kan planktivore fisk tåle højere koncentrationer af DA pr. kg kropsvægt uden at dø eller få neurotoksiske symptomer end de fugle, som lever af fisken. Det samme er tilfældet for skaldyr (Landsberg, 2002).

Denne opdagelse ledte til undersøgelser af, om fisk kan akkumulere domoinsyre og forårsage ASP hos mennesker, som spiser dem. Ifølge Smayda (2006) er der ikke belæg for denne mistanke. *Pseudo-nitzschia* kan derimod i høje koncentrationer medføre fysiske beskadigelser af fisks gæller.

### **Skadelige effekter i forhold til artens økofysiologi**

Syntesen af domoinsyre er ikke konstant. På celleniveau er den under indflydelse af, om cellen er i vækst, og på populationsniveau varierer syntesen i forskellige stadier i populationens vækstkurve. Domoinsyreproduktionen i den stationære fase er generelt markant højere (for *P. multiseriata* 100 gange) end i den eksponentielle fase på algernes vækstkurve (Smayda, 2006), hvilket af Smayda (2006) opfattes som, at syntesen af domoinsyre er stressrelateret, fordi algerne i deres stationære fase fysiologisk set er gamle, nær et kollaps.

Syntesen af domoinsyre af *Pseudo-nitzschia* er meget kompleks og under indflydelse af flere faktorer. Syntesen kræver, at algecellerne er fotosyntetisk aktive, og syntesen af domoinsyre falder hos celler under nedbrydning. Tilgængelighed af kvælstof (NO<sub>3</sub>) er nødvendig for syntesen, og næringsstofbegrænsning af enten silicium eller fosfor stimulerer produktionen af toksin. Også mangel på mikronæringsstofferne jern og kobber øger toksinproduktionen (Smayda, 2006).

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Symptomerne ved gælleskader forårsaget af *Pseudo-nitzschia* er som ved iltmangel: nedsat appetit, ændret svømmeadfærd, gispen i overfladen og i værste fald død.

Fysiske skader på gælleepitelet kan foruden de direkte symptomer som følge af nedsat respirationsevne og iltoptag bevirke, at fiskene er mere sårbare over for bakterier og virus, som angriber de beskadigede områder.

### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der er ikke registreret skadelige effekter på fisk ved opblomstringer af *Pseudo-nitzschia* i Danmark.

Der er registreret ASP-produktion under en masseopblomstring i Kattegat i 2005, og i og med vores viden om akkumulering af domoinsyre i fisk og eventuelle skadevirkninger på fisk er mangelfuld, er det vigtigt at monitorere på

*Pseudo-nitzschia*-arterne og være opmærksom på symptomer hos fisk under masseopblomstringer.

#### **Geografisk forekomst**

Slægten *Pseudo-nitzschia* har kosmopolitisk udbredelse i kystnære farvande. Den er én af de mest almindelige algeslægter med forekomster i polære, tempererede, subtropiske og tropiske egne. Dog er det forskellige arter, der dominerer forskellige steder i verden. Det er almindeligt, at flere arter sam eksisterer i en opblomstring, og at forskellige arter dominerer på forskellige tidspunkter i løbet af året.

Opdagelsen af ASP i Canada i 1987 har medført, at der nu er indført rutinemæssig overvågning af forekomster af domoinsyre i forbindelse med kommerciel høst/produktion af skaldyr. Overvågningen har slået fast, at giftstoffet forekommer globalt, og at kilden til domoinsyre er arter af *Pseudo-nitzschia* (Smayda, 2006).

#### **Tidsmæssig forekomst**

Arter af *Pseudo-nitzschia* forekommer gennem det meste af året. Forskellige arter har forskellig temperaturpræference. I danske farvande er masseopblomstringer af *Pseudo-nitzschia* spp. almindelige, især i efterårsmånederne, men slægten forekommer gennem det meste af året i lavere koncentrationer.

#### **Langtidsvariation**

De første store opblomstringer i danske og tilstødende farvande blev registreret i 1992, og i de efterfølgende år var der en række markante opblomstringer. I årene 1995-1998 blev der registreret lave tætheder, og efterfølgende i årene 1999-2006 var der igen markante opblomstringer. Denne tendens til at optræde i perioder i "epidemi"lignende opblomstringer blev også beskrevet af Ostefeld i forbindelse med planktonundersøgelser omkring år 1900 (Ostefeld, 1913).

## **6.2 Andre kiselalger med skadelige effekter på fisk**

Kiselalger anses med få undtagelser ikke for at være giftige/skadelige alger. Der rapporteres imidlertid hyppigt om skadelige effekter som svækkelse og fiskedød i havbrug som følge af masseopblomstringer af kiselalger. Der er rapporteret om skadelige effekter på opdrættede fisk af mindst 14 arter af kiselalger, som ikke er kendt for at være toksinproducerende (Smayda, 2006), tabel 1. Arter, som er registreret i danske farvande er angivet med \*

Cerataulina pelagic*	Leptocylindrus minimus*
Chaetoceros concavicornis*	Rhizosolenia chunii
Chaetoceros convolutus	Skeletonema costatum*
Chaetoceros debilis*	Thalassiosira aestivalis
Chaetoceros socialis*	Thalassiosira diporocyclus
Chaetoceros wighami*	Thalassiosira mala
Corethron criohilum	Thalassiosira rotula*
Coscinodiscus wailesii*	

Tabel 1. Kiselalger, som har haft skadelige effekter på opdrættede fisk og naturlige populationer. (Smayda, 2006). \*Arter, som er registreret i danske farvande.

## 6.3 Chaetoceros

### Beskrivelse

*Chaetoceros* er kædedannende kiselalger. Cellerne har karakteristiske børster, ofte meget lange. Mellem cellerne er et hulrum, et "vindue". Nogle få arter er solitære. Hos mange arter ses hvilesporer, som afviger meget fra de vegetative celler. Hvilesporerne er artsspecifikke og kan anvendes ved artsidentifikation

De fleste arter af *Chaetoceros* kan til forskel fra mange andre kiselalger artsbestemmes med stor sikkerhed i lysmikroskop. Karakterer som er vigtige for bestemmelse til art:

Antal, form og størrelse af kloroplaster.  
Retning, sammenvoksning og længde af børsterne.  
Form og størrelse af vindue.  
Højde af bæltet, hvor skallerne overlapper.  
Kædens facon: ret, krum eller drejet rundt langs længdeaksen.  
Hvilesporerens udformning.

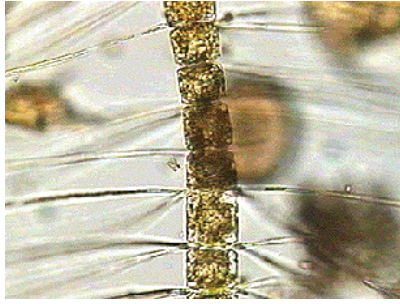
Størrelse: 5-85 µm – børsterne ikke medregnet.

### 6.3.1 Chaetoceros spp.

Især arter af gruppen *Chaetoceros phaecoseros*, som er store og har lange, kraftige børster er kendt for at kunne forvolde skader på fisk under masseopblomstringer, men mindre arter er også potentielt skadelige for fisk.

#### Forvekslingsmuligheder

Arter af *Chaetoceros* kan forveksles indbyrdes, men slægten kan ikke forveksles med andre algeslægter.



*Chaetoceros densus*

Copyright: Copyright © 1996-2006, Mats Kuylenstierna & [Bengt Karlson](#)

[www.smhi.se/oceanografi/oce\\_info\\_data/plankton\\_checklist/diatoms/diatom\\_frame.htm](http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/diatom_frame.htm)

### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

Slægten er ikke toksinproducerende, men de lange kæder med børster kan medføre fysisk irritation af gæller hos fisk. Siliciumbørsterne trænger ind i gællævævet og forårsager histologiske skader. Når gællerne penetreres af algerne børster, opstår læsioner, og der produceres store mængder af slim, som fører til kvælning af fiskene.

Fiskedød kan også være et resultat af iltsvind efter masseopblomstringer af kiselalger (Taylor *et al.*, 1985; Rhodes *et al.*, 1993).

Masseopblomstringer af kiselalger opfattes ofte som naturlige hændelser, som ikke er stimuleret af tilstedeværelsen af fiskeopdræt. Effekten på fisk i netbure opstår, fordi fiskene ikke kan undvige og flygte fra opblomstringen i modsætning til vilde bestande. Der er dog eksempler på, at skadelige kiselalgeopblomstringer er forklaret med en langtids-ekstretion af næringsstoffer fra fiskefarme (se Smauyda, 2007).

### **Artens økofysiologi**

Der er ikke nogen kendt sammenhæng mellem algerne økofysiologiske tilstand og deres skader på fisk. Skaderne er af fysisk karakter og omfanget afhænger nærmere af algetætheden end af algerne fysiologiske tilstand.

Effekter på fisk er observeret ved algetætheder i størrelsesordenen få hundrede tusinde celler/l og mere (se Anderson *et al.*, 2001).

### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Symptomerne er som ved iltmangel; generel svækkelse, nedsat appetit, ændret svømmeadfærd, inaktivitet og evt. død.

### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

De første rapporterede tilfælde af fiskedød forårsaget af *Chaetoceros* var blandt lingtorsk (*Ophiodon elongaatus*), som var fanget og holdt i bure af fiskere i Britisk Columbia (Bell, 1961). Døde og døende fisk havde misfarvede gæller og slim og detritus i gællerne, som indeholdt *Chaetoceros convolutus*. Der er usikkerhed om, om fiskene døde pga. fysiske skader på gællerne ved at algerne lange børster havde perforeret vævet, og fiskene efterfølgende blev ramt af bakteriel infektion, eller om det var slimen i gællerne, der medførte en nedsat respiration hos fiskene.

Der er siden 1961 beskrevet mange tilfælde af fiskedød forårsaget af masseopblomstringer af *Chaetoceros*-arter rundt omkring i verden, bl.a. langs den nordamerikanske vestkyst, i Indien og i Chile (Anderson *et al.*, 2001; Smayda, 2006).

I Smayda (2006) beskrives et stort antal tilfælde, hvor masseopblomstringer af arter af *Chaetoceros* har slået fisk ihjel og resulteret i betragtelige tab for fiskere.

Der er ingen observationer af skader på fisk i forbindelse med masseopblomstringer af *Chaetoceros* i Danmark.

#### **Geografisk forekomst**

*Chaetoceros*-slægten er kosmopolitisk og almindelig i Danmark og tilstødende farvande.

#### **Tidsmæssig forekomst**

*Chaetoceros*-arterne har deres hovedudbredelse forår og efterår, men forekomster året rundt er ikke ualmindeligt.

#### **Langtidsvariation**

Der er ingen dokumenterede beskrivelser af *Chaetoceros*-arternes langtidsvariation.



## 7 Gopler som kan skade opdrætsfisk

Goplerne (*Coelenterata*) er en primitiv dyregruppe, som er repræsenteret i stort set alle verdens havområder og kystvande. Nogle arter er fastsiddende på sten og alger, mens andre lever hele livet i de frie vandmasser. Der findes også arter, der lever en del af livet som fastsiddende og resten af livet i de frie vandmasser.

De arter, som findes i de frie vandmasser, kan svømme aktivt. Deres egenbevægelse er af stor betydning for arternes fordeling i vandsøjlen, mens den er for lille til at kunne være af betydning for goplernes horisontale transport, som afhænger af de lokale strømforhold.

Goplerne er vanskelige at studere. Dels fordi deres tidsmæssige og geografiske forekomst er svære at kortlægge, da de er svære at indsamle systematisk. Dette skyldes, at de forekommer i relativt lave koncentrationer, samt at de går i stykker ved indsamling, og at mange arter ikke kan tåle at blive konserveret, så de kan bringes hjem i laboratoriet til optælling og analyse. Dette er årsagen til, at vi stadig mangler viden om goplernes biologi og økologiske rolle i havet som rovdyr og byttedyr for andre rovdyr.

Det kan være vanskeligt at identificere goplerne som de ansvarlige organismer for mistrivsel eller forøget dødelighed hos fisk i havbrug, da de oftest forekommer i lave koncentrationer og kan være små og glasklare, så de er svære at se. Endvidere skal langt de fleste mindre gopler identificeres som levende, da konservering får dem til at gå i stykker. Hvis fiskene mistrives, eller der er forøget dødelighed, uden at der i øvrigt registreres giftige alger, bør det undersøges, om det er gopler, der er skyld i fænomenet.

Ribbegoplerne, f.eks. stikkelsbærgoplen (*Pleurobranchia pileus*), dræbergoplen (*Mnemiopsis leidyi*) og melongoplen (*Beroe* sp.) har ikke nældeceller og kan derfor ikke skade fisk.

### 7.1 Storgopler (Scyphozoa)

Storgoplerne (Scyphozoa) er repræsenteret med en række arter i danske farvande. De almindeligste arter er den røde brandmand (*Cyanea capillata*) og vandmanden (*Aurelia aurita*), som lokalt i sommerperioden kan forekomme i meget store koncentrationer og kan udgøre et problem for badegæster, fiskere og havbrugere. Ud over vandmanden og den røde brandmand ses lejlighedsvis den blå brandmand, kompasgoplen og lungegoplen i vore farvande.

#### 7.1.1 Brandmanden/Rød brandmand (*Cyanea capillata*)

##### Beskrivelse

Den røde brandmand er tallerkenformet som vandmanden. Den er orange/brunlig og kan have striber, som stråler ud fra midten af "klokken". De fire centrale mundarme ses ikke umiddelbart. Undersiden af "klokken" er besat med en orange/brun masse af tynde tentakler. Desuden udgår der et stort antal tentakler fra "klokkens" rand.

Brandmandens livscyklus omfatter både et bundlevende og et pelagisk stadie. Det bundlevende stadie afsnører små brandmænd, hovedsageligt i forårsperi-

oden. De fritsvømmende brandmænd har seksuel formering som medfører, at der produceres små larver som svømmer til bunden, hvor de omdanner sig til det bundlevende stadie.

Brandmanden findes ofte i de største koncentrationer nede i vandsøjlen i det relativt kolde bundvand. Dette medfører, at den ofte registreres i store mængder på kysterne, når der er fralandsvind, som trækker bundvandet med brandmanden op på kysten.

Størrelse: Normalt 20-30 cm i diameter. Meget store individer på op til 2 m i diameter er dog registreret.

#### **Forvekslingsmuligheder**

Den røde brandmand, især små eksemplarer, kan forveksles med den blå brandmand og kompasgoplen.

#### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

Skaderne på fisk opstår når fiskene kommer i direkte kontakt med brandmanden eller dens fangtråde, som har giftige nældeceller. Når nældecellerne fyres af og "skyder" hul i fiskenes hud, udskilles giftstof til såret som irriterer/stresser/lammer fiskene.

#### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

I forbindelse med opblomstringer af brandmænd kan fiskene miste appetit, ændre svømmeadfærd/gå i panik og i værste tilfælde dø.

Fisk, som "brænder" sig på brandmanden, kan få brandsår på huden hvilket medfører forøget risiko for infektion. Der er registreret skader på fiskenes øjne og gæller. Det er registreret, at fiskene kan gå i panik ved direkte kontakt med brandmænd.

#### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Der foreligger ingen egentlige rapporter om skadelige effekter af brandmænd på fisk i havbrug. Det er dog almindeligt kendt, at fiskene i havbrug kan stresses, og at der kan optræde en forøget dødelighed i forbindelse med opblomstringer af brandmænd.

#### **Geografisk forekomst**

Ses i alle danske farvande dog med hovedforekomst i Nordsøen/Kattegat/Bælthavet.

#### **Tidsmæssig forekomst**

Forekommer året rundt, men med de største koncentrationer i sommer-/eftersommer perioden.

#### **Langtidsvariation**

Der ses stor variation i forekomsten mellem årene. Der foreligger ingen egentlig dokumentation på variationen, da goplerne ikke er omfattet af den danske overvågning af kystvande og fjorde.

### 7.1.2 Vandmanden (*Aurelia aurita*)

#### Beskrivelse

Vandmanden, som også kaldes øregoplen, er tallerkenformet, og farven er klar/hvid/blålig. Den har fire, centrale mundarme og fire centralt stillede, ringformede gonader. Desuden udgår der et stort antal korte tentakler fra "klokkens" rand.

Vandmandens livscyklus omfatter både et bundlevende og et pelagisk stadie. Det bundlevende stadie afsnører små vandmænd, hovedsageligt i forårsperioden. De fritsvømmende vandmænd har seksuel formering, som medfører, at der produceres små larver, som svømmer til bunden, hvor de omdanner sig til det bundlevende stadie.

Størrelse: Normalt 20-30 cm i diameter.

#### Forvekslingsmuligheder

Ingen forvekslingsmuligheder.

#### Skadevirkninger og skadelige stoffer

Vandmanden har kun få og svage nældeceller i forhold til brandmanden og kompasgoplen. Skaderne på fisk kan opstå i forbindelse med tætte opblomstringer af vandmænd, som kan stresser fiskene og i værste tilfælde blokere fiskenes gæller. Desuden er der risiko for, at der kan opstå dårlige iltforhold i forbindelse med nedbrydningen af store mængder vandmænd i netburene.

#### Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse

Der er ikke beskrevet symptomer på fisk i forbindelse med opblomstringer af vandmænd.

#### Eksempler på skadelige opblomstringer

Der foreligger ingen egentlige rapporter om skadelige effekter af vandmænd på fisk i havbrug.

#### Geografisk forekomst

Ses i alle danske farvande.

#### Tidsmæssig forekomst

Forekommer året rundt, men med de største koncentrationer i sommer-/eftersommer perioden.

#### Langtidsvariation

Der ses stor variation i forekomsten mellem årene. Der foreligger ingen egentlig dokumentation på variationen, da goplerne ikke er omfattet af den danske overvågning af kystvande og fjorde.

### 7.1.3 Kompasgoplen (*Chrysaora hysoscella*)

#### Beskrivelse

Kompasgoplen har samme tallerkenform som brandmanden og vandmanden. Den er orange/brunlig med striber, som stråler ud fra "klokkens" centrum, og

som deler sig i V-formede tegninger ved "klokkens" kant. Den har fire lange, centrale mundarme samt 24 lange tentakler, der udgår fra "klokkens" rand.

**Størrelse:**

Normalt op til 30 cm i diameter. Meget store individer på op til 65 cm i diameter og en vægt på op til 8 kg (!) er dog registreret.

#### **Forvekslingsmuligheder**

Kompasgoplen kan forveksles med den røde brandmand.

#### **Skadevirkninger og skadelige stoffer**

Som brandmanden

#### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Som brandmanden

#### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

I 2007 blev der registreret fiskedød i skotske og irske havbrug (100.000 døde fisk til en værdi af ca. 2 mill \$) i forbindelse med en masseforekomst af kompas-goplen. Masseforekomsten bestod hovedsageligt af små eksemplarer ("unger"). Det betyder, at de ikke var så iøjnefaldende, som man kunne tro, når man hører, at de bliver 30 cm i diameter.

#### **Geografisk forekomst**

Kompasgoplens hovedforekomst er i den sydlige del af Atlanterhavet. Masseforekomsten i Irske/skotske farvande var usædvanlig. Fiskedød i forbindelse med mindre opblomstringer er dog et velkendt fænomen i Atlanterhavet helt op til Shetlandsøerne. Kompasgoplen ses kun sjældent i danske farvande – og mest på vestkysten.

#### **Tidsmæssig forekomst**

Kompasgoplens tidsmæssige hovedforekomst er i eftersommer/efterårsperioden (juli-november).

#### **Langtidsvariation**

Risikoen for at få kompasgoplen på besøg i Kattegat er meget lille. Det, at den er registreret så langt mod nord i Atlanterhavet og med store bestande, kan dog betyde, at den er ved at sprede sig mod nord (global opvarmning !!), hvilket betyder at der vil være en forøget risiko for, at den kan transporteres ind i Skagerrak/Kattegat i de kommende år.

## **7.2**

### **Siphonophorer**

De siphonophorer, som har skadelige effekter på fisk i skandinaviske farvande, laver enten lange kædeformede kolonier bestående af mange individer (*Apolectemia uvaria*) eller små kolonier, som flyder under en flydeklokke (*Muggia atlantica*). De er begge nært beslægtede med f.eks. den velkendte art "den portugisiske orlogsmand" (*Physalis physalis*), som er almindelig i tropiske og subtropiske farvande, og som lejlighedsvist bliver registreret i skandinaviske farvande. Siphonophorerne lever hele deres liv i de frie vandmasser og er kendt fra oceanerne, mens de kun sjældent observeres i kystnære farvande (Fosså 1998; Fosså *et al.*, 2003).

### Beskrivelse

Kolonierne er sammensat af forskellige, specialiserede individer, som hver især har specifikke funktioner. Nogle er ansvarlige for bevægelse, andre til opdrift, andre tager sig af fødeoptagelse og endeligt er der specialiserede individer, som sørger for formeringen.

Arten *Apolemia uvaria* ses som lange, lyse, uldne tråde eller lænker, som består af grupper af de specialiserede individer. Kolonierne kan blive op til 30 m lange.



*Apolemia uvaria*, in situ fra den ydre Trondheimsfjord, vinter 2002.  
Foto: Kåre Telnes

Arten *Muggia atlantica* er lille, ca. 5-7 mm, og består af en klokkeformet flydeklokke kolonien af enkeltindivider, hvoraf nogle har nældeceller.

### Forvekslingsmuligheder

Siphonophorerne er relativt nemme at identificere til ordenen siphonophora, mens identifikation til art kan være vanskelig – især på konserveret materiale.

### Skadevirkninger og skadelige stoffer

Skaderne på fisk opstår, når fiskene kommer i direkte kontakt med siphonophorerens tentakler, som har giftige nældeceller. Når nældecellerne fyres af og "skyder" hul i fiskenes hud, udskilles giftstof til såret, som irriterer/stresser/lammer fiskene.

Fisk som "brænder" sig på siphonophorer kan få brandsår på huden, hvilket medfører forøget risiko for bakteriel infektion. Der er registreret skader på fiskenes slimhinder i munden samt på gællerne.

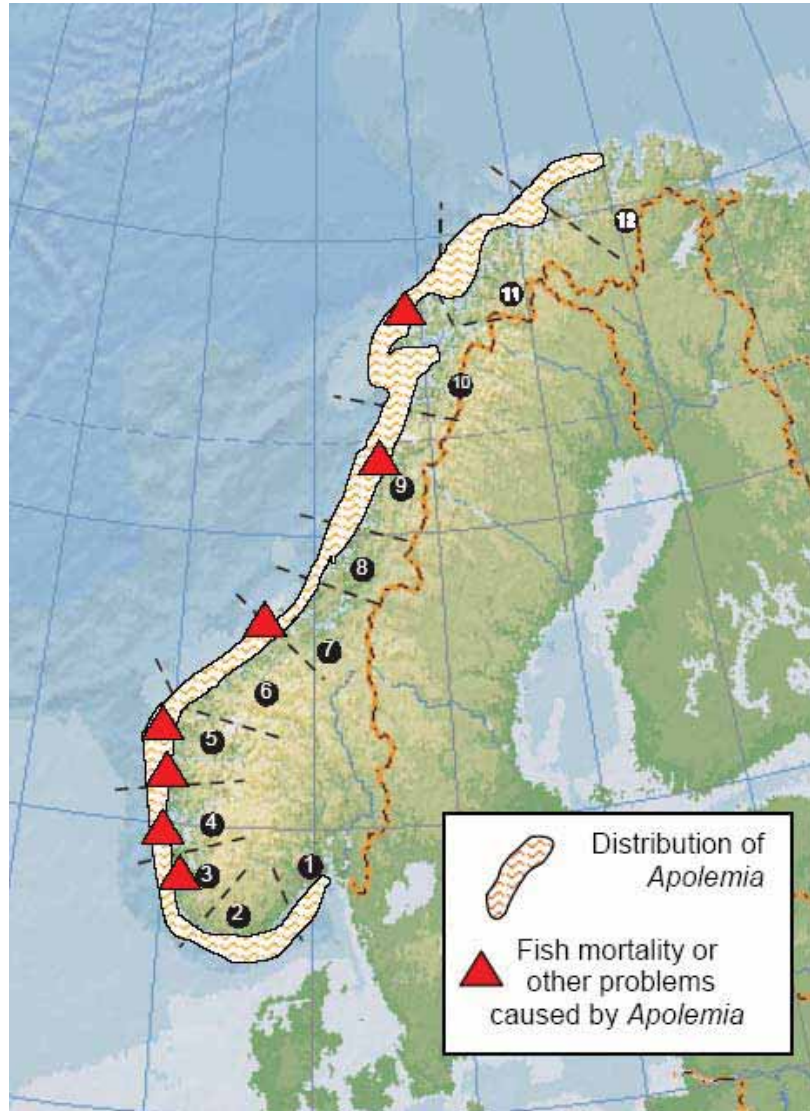
#### **Fiskenes symptomer på artens tilstedeværelse**

Fisk i opdrætsbure vil forsøge at undvige den dybde, hvor der er flest siphonophorer. Det er også blevet observeret, at laks kan udvise stress-adfærd, som er kendt fra angreb fra andre gopler eller lakselus.

#### **Eksempler på skadelige opblomstringer**

Skadelige opblomstringer af siphonophorer er kendt fra norske farvande siden efteråret 1997. De første angreb blev forårsaget af arten *Apoemia uvaria* og fandt sted på Vestlandet, hvor 10-12 tons laks døde, og en ukendt mængde fisk blev nødslagtet. I efteråret 2001 blev der igen registreret et angreb af *Apoemia* i norske havbrug. Denne gang i Sydnorge, hvor der blev mistet 600 tons laks.





Forekomst af *Apolemia* ved den første registrerede skadelige opblomstring i norske farvande i perioden november 1997 – februar 1998, fra Tangen, 2005. Fiskeopdrættene på den norske vestkyst mistede 15-20 tons fisk. Desuden blev der registreret adfærdsændringer/stress hos fiskene. Opdrætterne stoppede/reducerede fodringen og slagtning af fisk blev fremskyndet.

I august-september 2002 blev der registreret et angreb af arten *Muggiaea atlantica* i syd-Norge, hvor der blev mistet 1000 tons laks. I forbindelse med opblomstringen blev der også rapporteret om, at badegæster både i Danmark og Norge blev brændt, uden at der blev set brandmænd. Det er meget sandsynligt, at badegæsterne blev "brændt" af *Muggiaea*.

#### Geografisk forekomst

Siphonophorerne hører til i den åbne Nordsø/Atlantehavet og registreres kun sjældent i kystnære områder. I forbindelse med transport af vand fra det åbne Atlanterhav til de norske/irske/skotske kystvande er der registreret forskellige arter af siphonophorer i områder med opdræt af laks, og siphonophorerne har været ansvarlige for stor dødelighed i havbrugene. Siphonophorerne er regi-



streret i Skagerrak og på den svenske vestkyst, men ikke sydligere ind i Kattegat og Bælthavet. Arten *Muggia atlantica* er endvidere registreret i masseforekomst (maksimal koncentration: 500 kolonier pr. m<sup>3</sup>) i Tyske Bugten i juli 1989 (Greve, 1994).

#### **Tidsmæssig forekomst**

Siphonophorerne har deres tidsmæssige hovedforekomst i sommer- og efterårsperioden.

#### **Langtidsvariation**

Siphonophoren *Apoemia uvaria* blev første gang registreret i norske farvande i efteråret 1997, hvor den var årsag til omfattende fiskedød i lakseopdræt. Siden er den registreret i flere tilfælde til og med 2005. En anden art, *Muggiaea atlantica*, er også registreret i forbindelse med fiskedød i norske lakseopdræt, blandt andet i 2002. Der er ikke dokumenteret nogen systematisk udvikling i forekomsten af siphonophorerne. Det antages, at siphonophorerne tilføres Skagerrak i forbindelse med tilførsel af varmere vand fra den åbne del af Atlanterhavet sydvest for Irland.

- Aldric D.V. and W.B. Wilson. 1960. The effects of salinity on growth of *Gymnodinium breve* Davis. Biol. Bull. 119: 57-64.
- Andersen, P. 1996. Design and Implementation of some Harmful Algal Monitoring Systems. Intergovernmental Oceanographic Commission technical series. UNESCO 1996.
- Andersen, P., I. Hense, M. Laamanen, T. Stipa, S. Kaitala, B. Karlsson, L.J. Naustvoll, F.G. Figueiras, L.M. Lorenzo, B. Arbones, B.G. Crespo. 2004. Harmful Algal Bloom Initiation and Prediction in Large European Marine Ecosystems. HABILE. European Commission. Programme for Research, Technological Development and Demonstration under the Fifth Framework Programme 1998-2002.
- Andersen, P. 2008 (in prep.). Videnbaseret operational overvågning af skadelige alger i forbindelse med danske havbrug. Arbejdspakke 1: Status for forekomsten af skadelige alger i foråret 2006. Dansk Akvakultur, 2008.
- Anderson, D.M., P. Andersen, V.M. Bricelj, J.J. Cullen, J.E.J. Rensel. 2001. Monitoring and Management Strategies for Harmful Algal Blooms in Coastal Waters. APEC #201-MR-01.1. Asia Pacific Economic Program, Singapore, and Intergovernmental Oceanographic Commission Technical Series No. 59, Paris.
- Anderson, D.M. and F.M.M. Morel. 1978. Copper sensitivity of *Gonyaulax tamarensis*. – Limnol. Oceanogr. 23: 283-295.
- Anderson, D.M., D.M. Kulis and B.J. Binder. 1984. Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*: Cyst yield in batch cultures. J. Phycol.; 20: 418-425.
- Anon. 1988. Annex III to the report on the harmful effects of the algal blooms on mariculture and marine fisheries. National reports, ICES C.M. 1988/F: 33A.
- Aure, J., E Dahl, D.S. Danielsen og H. Sjøiland. 2000. Havets miljø 2000, Fiskerihav. Særnr. 2:2000.
- Balec, E. og K. Tangen. 1985: Morphology and taxonomy of toxic species in the tamarensis group (Dinophysis): *Alexandrium excavatum* (Braarud) comb. nov. and *Alexandrium ostenfeldii* (Poulsen) comb. nov. – Sarsia 70: 333-343.
- Bates, S.S., Garrison, D.L. and Horner, R. 1998. Bloom Dynamics and Physiology of Domoic-Acid-Producing *Pseudo-nitzschia* Species. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff (eds.). Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 267-292.
- Bell, G.R. 1961. Penetration of spines from a marine diatom into the gill tissue of lingcod *Ophiodon elongates*. Nature (Lond.) 192: 279-280.

- Bjergskov T., J. Larsen, Ø. Moestrup, H.M. Sørensen, P. Krogh. 1990. Toksiske og potentielt toksiske alger i danske farvande. Fiskeriministeriets Industrilsyn.
- Black, E.A., J.N.C. Whyth, J.W. Bagshaw og N.G. Ginther. 1991. The effects of *Heterosigma akashiwo* on juvenile *Oncorhynchus* and its implications for fish culture. *Journal of Applied Ichthyology*. Vol. 7 (3), Sept. 1991: 168-175.
- Bolach, G.T. 1987. Changes in the phytoplankton of the western English Channel in recent years. *Br. Phycol. J.* 22: 225-235.
- Braarud, T. og B.R. Heimdal. 1970. Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966. *Nutt Mag. Botanik* 17: 91-97.
- Cembella, A.D. 1998. Ecophysiology and metabolism of paralytic shellfish toxins in marine microalgae. P. 381-426. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff (eds.). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin.
- Christensen, T., C. Koch og H.A. Thomsen. 1985. Distribution of algae in Danish salt and brackish waters. *Kbh. Uni.*: 64 pp.
- Dahl E. og K. Tangen. 1993. 25 years experience with *Gyrodinium aureolum* in Norwegian Waters, p. 15-21. I: T.J. Smayda og Y. Shimizu (eds.) *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Elsevier.
- Dale, 1983 – ref mangler i Bjergskov *et al.*
- Dela-Cruz, J., Ajani, P., Lee, R., Pritchard T. and Suthers, I. 2002.
- Dodge, J.D. 1982. *Marine Dinoflagellates of the British Isles*. (1. udgave). – Her Majesty's Stationary Office: 303 pp.
- Dougette, G.J., J.T. Turner, C.L. Powell, B.A. Keafer and D.M. Anderson. 2005. Trophic accumulation of PSP toxins in zooplankton during *Alexandrium fundyense* blooms in Casco Bay, Gulf of Maine. April-June 1998. 1. Toxin levels in *A. fundyense* and zooplankton size fractions. *Deep-Sea Res. II* 52. Pp. 2764-2783.
- Drebes, G. 1974. *Marine Phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen)*. Georg Thieme Verlag Stuttgart: 186 pp.
- Edler, L., G. Hällfors og Å. Niemi. 1984. A preliminary check-list of the phytoplankton of the Baltic Sea. – *Acta Botanica Fennica* 128: 1-26.
- Edvardsen, B. og E. Paasche. 1994. Bloom Dynamics and Physiology of *Prymnesium* and *Chrysochromulina*. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin.

- Edvardsen, B. og Eikrem, W. 2007. *Verrucophora farcimen* gen. et sp. nov. (Dictyochophyceae, Heterokonta) – A Bloom-Forming Ichtyotoksic Flagellate from the Skagerrak, Norway. J. Phycol. 43, 1054-1070.
- ECOHAB, A National Research Agenda. December 1995.
- Elbrächter, M. og Y.-Z. Qi. 1998. Aspects of *Noctiluca* (Dinophyceae) Population Dynamics. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin. Pp. 316-335.
- Elbrächter, M. 1999. Exotic flagellates of coastal North Sea Waters. Helgol. Meeresunters. 52: 235-242.
- Eng-Wilmot D.L., W.S. Hitchcock, D.F. Martin. 1977. Effects of temperature on the proliferation of *Gymnodinium breve* and *Gomphosphaeria aponina*. Mar. Biol. 41: 71-77.
- Flemming, L.E. og D. Baden. 1999. Florida Red Tide and Human Health: Background. NIEHS marine and Freshwater Biomedical Sciences Center. University of Miami School of Medicine. Miami, Fl.
- Forster, G.R. 1979. Mortality of the bottom fauna and fish in St. Austell Bay and neighbouring areas. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 59: 517-520.
- Fosså, J. H. 1998. Invasjon av kolonimaneten *Apoemia uvaria* langs norskekysten I 1997. Havets Miljø 1998, Særnr. 122: 63-70.
- Fosså, J. H., P. R. Flood, A. B. Olsen & F. Jensen. 2003. Små og usynlige, men plagsomme maneter av arten *Muggiaea atlantica*. Havets Miljø: 99-103.
- Fosså, J. H., U. Båmstedt, A. Fosshagen & M. Martinussen. 1998. Invasjon av en kolonimanet langs norskekysten i 1997. Naturen 122:123-131.
- Fosså, J. H. & L. Asplin., 2002. Kolonimaneten *Apoemia* dreper laks langs kysten. 2002. Havets Miljø 2002. Fisken og Havet, særnr. 2-2002.
- Fraga, S. *et. al.* 1984. Red tides and shellfish poisoning in Galicia (NW Spain). ICES C.M. 1984/C5.
- Fraga, S. og F.J. Sanchez. 1985. Toksik and potentially toksic dinoflagellates found in Galician rias (NW Spain). I: Anderson D.M., A.W. White and D.G. Baden (eds.) Toksik Dinoflagellates. Elsevier, NY, pp. 51-54.
- Freeberg, L.R., A. Marshall og M. Heyl. 1979. Interrelationships of *Gymnodinium breve* – (Florida Red Tides) within the phytoplankton community. I: Taylor, D. og H.H. Seliger (eds.). Toksik Dinoflagellate Blooms. Elsevier, N.H. : 139-144.
- Gaard, E. og M. Poulsen. 1988. Blooms of the toksic dinoflagellate *Gonyaulax excavate* in a Faroese Fjord. – ICES. C.M. 1988/L. 6: 11 pp.

- Gentien, P. 1998. Bloom Dynamics and Ecophysiology of the *Gymnodinium mikimotoi* Species Complex. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin.
- Gentien, P. og G. Arzul. 1991. Some physiological features of the development of *Gyrodinium* cf. *Aureolum*. I: J.S. Park og H.G. Kim (eds.). Recent approaches on red tides. National Fisheries Research and Development Agency Publications, Pusan, South Korea. Pp. 73-84.
- Gentien, P., M. Lunven, A. Youenou og M.P. Crassous. 2007). Mortality and autotoxicity in *Karenia mikimotoi* (Dinophyceae). Phil. Trans. R. Soc. B. Vol. 362, Number 1487, November 29.
- Granéli, E. og P. Carlsson. 1998. The Ecological Significance of Phagotrophy in Photosynthetic Flagellates. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin.
- Granéli E., G.A. Codd, B. Dale, E. Lipiatou, S.Y. Maestrini, H. Rosenthal (eds.) 1998. EUROHAB SCIENCE INITIATIVE. Harmful Algal Blooms in European Marine and Brackish Waters. Report of an international workshop organized jointly by the MAST Programme of the European Commission, DG XII, NUTEK and University of Kalmar, Department of Marine Sciences.
- Green, J.C. 1991. Phagotrophy in prymnesiophyte flagellates. I: Patterson, D.J. og J. Larsen (eds.). The biology of free-living heterotrophic flagellates. Systematics Association Special 45. Clarendon Press Oxford. Pp. 401-414.
- Greene, R.M., J.C. Kurtz, R.S. Stanley, C.A. Chancy, M.C. Murrell, F.J. Genthner, J.E. Rogers og C.C. Walker. Variable brevetoxin production in *Gymnodinium breve* attributable to growth conditions and strain differences. Abstracts of oral presentations. Gulf of Mexico Habs Session.
- Greve, W., 1994. The German Bight invasion of *Muggiaea atlantica*. ICES J. Mar. Sci. 51, pp. 355-358.
- Gilbert, P.M., J. Alexander, D.W. Meritt, E.W. North and D.K. Stoecker. 2007. Harmful algae pose additional challenges for oyster restoration: Impacts of the harmful algae *Karlodinium veneticum* and *Prorocentrum minimum* on early life stages of the oysters *Crassostrea virginica* and *Crassostrea arikanensis*. Journal of Shellfish Research, Vol. 26, No. 4; 919-925.
- Haddad K.D. og K.L. Carder. 1979. Oceanic intrusion: One possible initiation mechanism of red tide blooms on the west coast of Florida. I: Taylor, D. og H.H. Seliger (Eds.). Toxic Dinoflagellate Blooms. Elsevier, N.H.: 269-274.

- Hallegraf, G.M. 1991. Aquaculturists' Guide to Harmful Australian Microalgae. Fishing Industry and Training Board of Tasmania and CSIRO Division of Fisheries.
- Hallegraf, G.M. og Y. Hara. 2003. Taxonomy of harmful marine raphidophytes. I: Hallegraeff, G.M., D.M. Anderson og A.D. Cembella (eds.). manual on harmful marine microalgae. UNESCO IOC, p. 511-522.
- Hansen, V. K. Albrechtsen og C. Frandsen. 1969. De døde fisk og planteplanktonet i Nordsøen i 1968. Skr. Danm. Fisk. Havunders. 29: 36-53.
- Hansen, P.J. 1989. The red tide dinoflagellate, *Alexandrium tamarense*: effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 53: 105-116.
- Hansen, P.J. 1998. Phagotrophic Mechanisms and Prey Selection in Mixotrophic Phytoflagellates. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin.
- Hansen, V., K. Albrechtsen og C. Frandsen. 1969. De døde fisk og planteplanktonet i Nordsøen i 1968. – Skr. Danm. Fisk. Havunders. 29: 36-53.
- Hara, Y., K. Doi og M. Chihara. 1994. Four new species of *Chattonena* (Raphidophyceae, Chromophyta) from Japan. Jpn. J. Phycol. 42: 407-420.
- Hassle, G.R., E.E. Syvertsen, J. Trhonsen, K.A. Steidinger, K. Tangen, B.R. Heimdal, C.R. Tomas (ed.). 1997. Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press, Harcourt Brace & Company.
- Haya K., Y. Oshima, WW. Young-Lai. 1994. Profile of paralytic shellfish poisoning toxins in lobsters during uptake and depuration. I: Forbes, J.R. (Ed.). Proceedings of the fourth Canadian Workshop on Harmful Marine Algae. Can. Tech. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2016. P. 17.
- Helm, M.M., B.T. Hepper, B.E. Spencer og P.R. Walne. 1974. Lugworm mortalities and a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in the eastern Irish Sea, autumn, 1971. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 54: 857-869.
- Holligan, P.M. 1979. Dinoflagellate blooms associated with tidal fronts around the British Isles. P. 249-256. I: D.L. Taylor og H.H. Seliger (eds.) Toxic Dinoflagellate Blooms. Elsevier/North Holland.
- Honjo, T., K. Tabata. 1985. Growth dynamics of *Olisthodiscus luteus* in outdoor tanks with flowing coastal water and in small vessels. *Limnol. Oceanogr.*, 30 (3): 653-664.
- Huntley, M.E., K.G. Barthel and J.L. Star. 1983. Particle retention by *Calanus pacificus*: Discrimination between similarly sized particles. – Mar. Bio. 74: 151-160.

- Huntley, M.E., P. Sykes, S. Rohan and V. Martin. 1986. Chemically mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: Mechanism, occurrence and significance. – Mar. Ecol., Prog. Ser. 28: 105-120.
- ICES COOPERATIVE RESEARCH REPORT. No. 181. 1992. Effects of Harmful Algal Blooms on Mariculture and Marine Fisheries. Odd Lindahl (Ed.).
- Ichiro I., M. Yamaguchi, M. Watanabe. 1998. Ecophysiology, Life Cycle, and Bloom Dynamics of *Chattonella* in the Seto Inland Sea, Japan. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin.
- Imai, I, M. Yamaguchi og M. Watanabe. 1998. Ecophysiology, Life Cycle and Bloom Dynamics of *Chattonella* in the Seto Inland Sea, Japan. I: Anderson, D.M., A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff (eds.). Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series. Series G: Ecological Sciences, Vol. 41. Pp. 95-112.
- Ives, J.D. 1985. The relationship between *Gonyaulax tamaransis* cell toksin levels and copepod ingestion rates. I: Anderson, D.M., A.W. White and D.G. Baden (eds.). Toksik Dinoflagellates. Elsevier. N.H.: 413-418.
- Jenkinson, I. R. and G. Arzul. 2000. Mitigation by cysteine compounds of rheo-toxicity and fish mortality caused by the dinoflagellates, *Gymnodinium mikimotoi* and *G. cf. Maguelonnense*. I: International Conference on Harmful Algal Blooms. Ninth Conference. Tasmania. Conference Proceedings.
- Jochen F. R. and Babenerd B. 1989. Naked *Dictyocha speculum* – a new type of phytoplankton bloom in the Western Baltic. Marine Biology, vol. 103, p. 373 – 379.
- Johansson, N. og E. Granéli. 1999. Influence of different nutrient conditions on cell density chemical composition and toxicity of *Prymnesium parvum* (Haptophyta) in semi-continuous cultures. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 239. Pp. 243-258.
- John, U. 2002. Biology of toxic algae: A study of species of the genus *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae) and *Alexandrium* (Dinophyceae). Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften. Dr. rer. nat. Am Fachbereich 2 (Biologie/Chemie) der Universität Bremen.
- Kaas, H., J. Larsen, F. Møhlenberg, K. Richardson. (1991). The *Chrysochromulina polylepis* bloom in the Kattegat (Scandinavia) May-June 1988. Distribution, primary production and nutrient dynamics in the late stage of the bloom. Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 79: 151-161.



- Kahn, S., O. Arakawa og Y. Onoue. 1996. Neurotoksin Production by a Chloromonas *Fibrocapsa japonica* (Raphidophyceae). Journal of the World Aquaculture Society 27 (3), 254-263.
- Kim, D., A. Nakamura, T. Okamoto, N. Komatsu, T. Oda, A. Ishimatsu og T. Muramatsu. 1999. Toksik potential of the raphidophyte *Olisthodiscus luteus*: mediation by reactive oxygen species. J. Plankton Res. Vol. 21, no. 21: 1017-1027.
- Kimm-Brinson, L. Karen og J.S. Ramsdell. 2001. The Red Tide Toksin Breve-toksin, Induces Embryo Toxicity and Developmental Abnormalities. Environmental Health Perspectives. 4/1.
- Kimor, B. 1979. Predation by *Noctiluca miliaris* Suriray on *Acartia tonsa* Dana eggs in the inshore waters of southern California. Limnol. Oceanogr. 24: 568-572.
- Kirchner, M., G. Sahling, G. Uhlig, W. Gunkel, K.-W. Klings. (1996). Does the red tide-forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* feed on bacteria? Sarsia 81: 45-55.
- Lackey, J.B. and K.A. Clendenning. 1965. Ecology of the microbiota of San Diego Bay, California. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 14: 90-40. I: Smayda, T.J. 1998. Ecophysiology and Bloom Dynamics of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae).
- Lancelot, C., M.D. Keller, V. Rousseau, W.O. Smith Jr. og S. Mathot. 1998. Autecology of the Marine Haptophyte *Phaeocystis* sp. I: D.M. Anderson, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin.
- Lindahl, O., 1986. Offshore growth of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) – The cause of coastal blooms in the Skagerrak area? Sarsia 71: 27-33.
- Lindahl, O. 1993. Hydrodynamical processes: A trigger and source for flagellate blooms along the Skagerrak coasts? I: T. Smayda and Y. Shimizu (eds.). Toksik Phytoplankton in the Sea. Elsevier Science Publishers B.V.: 775-782.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton – as survival alternatives in an unstable environment. – Ocanologica Acta: 493-509.
- Marchall, J.A. og G.M. Hallegraeff. 1999. Comparative ecophysiology of the harmful algae *Chattonella marina* (Raphidophyceae) from Sopotth Australian and Japanese waters. J. of Plankton Research. Vol. 21 (10). 1809-1822.
- Marshall, J.A., B. Munday, Y. Yoshizawa and G. Hallegraeff. 2000. Effect of Irradiance on Superoxide Production by *Chattonella Marina* (Raphidophyceae) from South Australia and Japan. I: International Conference on harmful Algal Blooms. Ninth Conference. Tasmania. Conference Proceedings.

- Marshall, J.A., M. Hovenden, T. Oda og G.M. Hallegraeff. 2002. Photosynthesis does influence superoxide production in the ichthyotoxic alga *Chattonella marina* (Raphidophyceae). J. Plankton Res. Vol. 24, no. 11: 1231-1236.
- McMahon, T., R. Raine and J. Silke. 1998. Oceanographic control of harmful phytoplankton blooms around southwestern Ireland. P. 128-130. I: B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernández and T. Wyatt (eds.). Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 1998.
- Moestrup, Ø. og Thomsen, H. A. 1990. *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. Biol. Skr. 37.
- Moestrup, Ø. 1994. Economic aspects: 'blooms', nuisance species, and toxins. P. 265-285. I J.C. Green og B.S.C. Leadbeater (eds.). The Haptophyte Algae. Systematics Association Special Vol. 51, Clearendon Press Oxford.
- Mortensen, A.M. 1985. Massive fish mortalities in Tjaldavik Cove on the Faroe Islands on 10-12 July, 1984. I: Anderson, D.M., A.W. White and D.G. Baden (eds.). Toxic Dinoflagellates. Elsevier, N.H.: 165-170.
- Munk Sørensen, H. 1984. En kvalitativ og kvantitativ undersøgelse af phytoplankton i Limfjorden 1983. – Rapport til Limfjordskomiteen, Bio/consult: 154 pp.
- Munk Sørensen, H. 1986. Masseforekomster af alger og ciliater i Limfjorden 1985. – Notat Ringkjøbing Amtskommune.
- Nakamura, Y., S. Suzuki og J. Hiromi. 1996. Development and collapse of a *Gymnodinium mikimotoi* red tide in the Seto inland sea. Aquatic Microb. Ecol., 10: 131-137.
- Ogata, T., T. Ishimaru og M.; Kodama. 1987. Effect of water temperature and light intensity on growth rate and toxicity change in *Protogonyaulax tamarensis*. – Mar. Biol. 95:217-220.
- Ogawa, Y. og T. Nakahara. 1979. Interrelationships between pelagic fishes and plankton in the coastal fishing ground of the southwestern Japan Sea. Mar. Econ. Progr. Ser. 1: 115-122. I: Anderson, D.M., A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Series G. Ecological Sciences, Vol. 41.
- Okaichi, T. (ed.) 2003. Red Tides. Terra Scientific Publishing Company, Tokyo. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, London, Boston. ISBN 1-4020-1512-7
- Olrik, K. 1982. Åledød og masseforekomster af furealgen *Gyrodinium aureolum* i Glyngøre Havn. Oktober 1981. – Udarbejdet for Viborg Amtskommune. Vandkvalitetsinstituttet, ATV.: 37 pp.

- Ostenfeld, C. H 1913. De danske farvandes plankton I årene 1899-1901. Phytoplankton og protozoer. 1. Phytoplanktonets livsvilkaar og biologi, samt de i vore farvande iagttagne phytoplanktoners optræden og forekomst. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 7 række, Naturvidensk. og mathem. Afd. IX.2, pp.1-477.
- O'Boyle, S., G. Nolan og R. Raine. 2001. Harmful phytoplankton events caused by variability in the Irish Coastal Current along the west of Ireland. Pp: 145-148. I: G.M. Hallegraeff, S.I. Blackburn, C. J. Bolch og R.J. Lewis (eds.) Harmful Algal Blooms 2000. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 2001.
- Partensky, F. og A. Sourina. 1986. Le dinoflagellé *Gyrodinium* cf. *aureolum* dans le plankton de l'Atlantique nord: identification, écologie, toxicité. Cryptogamie Algologie 7: 251-276.
- Petipa, T.S. 1960. The role of *Noctiluca miliaris* Sur. In the nutrition of *alanus helgolandicus* Claus. Dokl. Akad. Nauk. USSR 132: 961-963. I: Anderson, D.M, A.D. Cembella og G.M. Hallegraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Series G. Ecological Sciences, Vol. 41.
- Pingree, R.D., P.R. Pugh, P.M. Holligan og G.R. Forster. 1975) Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. – Nature 258: 672-677.
- Pingree, R.D., P.M. Holligan, G.T. Marshall og R.N. Head. 1976. The influence of physical stability on spring, summer and autumn phytoplankton blooms in the Celtic Sea. – J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56: 845-873.
- Pott, G.W. og J.M. Edwards. 1987. The impact of a *Gyrodinium aureolum* bloom on inshore young fish populations. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 67: 293-297.
- Raine, R., J. O'Mahony, T. McMahon and C. Roden. 1990. Hydrography and phytoplankton of waters off south-west Ireland. Coast. Est. Mar. Sci. 30: 579-592.
- Raine, R. J., B. Joyce, J. Richard, Y. Pazos, M. Moloney, K.J. Jones and J.W. Patching. 1993). The development of a bloom of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* (Hulbert) on the south-west Irish coast. ICES J. mar. sci. 50: 461-469.
- Rhodes, L.L., A.J. Haywood, W.J. Ballantine, A.L. Mackenzie. 1993. Algal blooms and climate anomalies in north-east New Zealand, August-December 1992. N.Z.J. Mar. Freshw. Res. 27:419-430. I: Smayda, T.J. 1998. Ecophysiology and Bloom Dynamics of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae)
- Richardson, K.L. and G. Kullenberg. 1987. Physical and biological interactions leading to plankton blooms: A review of *Gyrodinium aureolum* blooms in Scandinavian waters. Rapp. P.v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 187:19-26.

- Rounsefell, G.A., W.R. Nelson. 1966. Red-tide research summarized to 1964 including an annotated bibliography. U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. 535. 85p.
- Satsmadjis J. og N. Friligos. 1983. Red tide in Greek waters. – *Vie et milieu* 33: 111-117.
- Schenck, R.C. 1985. Copper deficiency and toxicity in *Gonyaulax tamarensis* (Lebour). – *Mar. Biol. Lett.* 5: 13-19.
- Smayda, T.J. 1992. Global epidemic of noxious phytoplankton blooms and food chain consequences. P. 275-307. I K. Sherman, L.M. Alexander and B.D. Good (eds.) *Food Chains, Yields, Models and Management of Large Marine Ecosystems*. Westwook Press, Boulder, CO.
- Shimizu Y. og G. Wrensford. 1993. Peculiarities on the biosynthesis of brevetoksins and metabolism of *Gymnodinium breve*. I: Smayda T.J. og Y. Shimizu (eds.) *Toksik Phytoplankton Blooms in the Sea*. Elsevier, NY, pp. 919-923.
- Shimizu Y, N. Watanabe og G. Wrensford. 1995. Biosynthesis of brevetoksines and heterotrophic metabolism in *Gymnodinium breve*. I: Lassus P., G. Arzul, E. Erard-Le Denn, P. Gentien, C. Marcaillou-Le-Baut (eds.) *Harmful Marine Algal Blooms*. Lavoisier, Paris, pp. 351-357.
- Smayda, T.S. 2004. Harmful Algal Bloom Communities in Scottish Coastal Waters: Relationship to Fish Farming and Regional Comparisons – A Review. Graduate School of Oceanography University of Rhode Island. Kingston, RI 02881.
- Spiegelstein M.Y., Z. Paster, B.C. Abbott. 1973. Purification and biological activity of *Gymnodinium breve* toksin. *Toksicon*. 11: 85-93.
- Star, T.J. 1958. Notes on a toksin from *Gymnodinium breve*. *Tex Rep Biol meal*. 16: 500-507.
- Steidinger. K. 1975. Implications of dinoflagellate life cycles on initiation of *Gymnodinium breve* red tides. *Environ. Lett* 9: 129-139.
- Steidinger, K. 1990. Species of the tamarensis/catenella group of *Gonyaulax* and the fucoxanthin derivative-containing *Gymnoids*. I: Graneli, E. B. Sundström, L. Edler, D.M. Anderson (eds) *Toksik Marine Phytoplankton*. Elsevier, NY, pp. 11-16.
- Steidinger K. and R.M. Ingle. 1972. Observations on the 1971 red tide in Tampa Bay, Florida. *Environ. Lett.* 3: 271-278.
- Steidinger, K., A.Vargo Gabriel, A. Tester Patricia og R. T. Carmelo. 1998. Bloom Dynamics and Physiology of *Gymnodinium breve* with Emphasis on the Gulf of Mexico. I: Anderson, D.M, A.D. Cembella og G.M. Hal-

legraeff. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Series G. Ecological Sciences, Vol. 41.

- Su, H.M., I.C. Liao and Y.M. Chiang. (1993). Mass mortality of prawn caused by *Alexandrium tamarensis* in a culture pond in southern Taiwan. Oo. 329-333. I: Smayda, T. and Y. Shimizu (eds.). Toksik Phytoplankton Blooms in the Sea. Elsevier, Amsterdam.
- Tangen, K. 1977. Blooms of *Gyrodinium aureolum* in North European waters accompanied by mortalities of marine organisms. Sarsia 63: 123-133.
- Tangen, K. 1979. Dinoflagellate blooms in Norwegian waters, p. 1979-1982. I D.L. Taylor and H.H. Seliger (eds.) Toksik dinoflagellate blooms. Elsevier/North Holland.
- Tangen, K. 2005. Harmful jellyplankton in Norwegian aquaculture and fisheries. *Karl Tangen* Fugro OCEANOR Reference No: 1259/2/2 12.10.2005.
- Thronsdén, J. og W. Eikrem. 2001. Marine mikroalger i farger. En laboratorie-håndbok ved mikroskopering av håvtrekk fra kystvannet. Almatel Forlag.
- Thronsdén, J., G.R. Hasle og K. Tangen. 2003. Norsk Kystplanktonflora. Almatel Forlag AS.
- Twiner M.J. og C.G. Trick. 2000. Possible physiological mechanisms for production of hydrogen peroxide by the ichthyotoxic flagellate *Heterosigma akashiwo*. J. Plankton Res. Vol. 22, no. 10: 1961-1975.
- Van Rijssel, M., E. G. Vrieling, W. H.F.C. Kooistra, M. K. de Boer, M. R. Tyl, W.W. Gieskes. Exotic Raphidophytes in the North Sea: unwelcome Additions to Biodiversity. Department of Marine Biology, University of Groningen, PO Box 14, 9750 AA Haren, The Netherlands. Download fra internettet. Kontakt evt. M.van.Rijssel@biol.rug.nl
- Vrieling, E.G., R.P.T. Koeman, K. Nagasaki, Y. Ishida, L. Peperzak, W.W.C. Gieskes og M. Veenhuis. 1995. *Chattonella* and *Fibrocapsa* (Raphidophyceae): Novel, potentially harmful red tide organisms in Dutch coastal waters. Neth. J. Sea. Res. 33: 183-191. I: Smayda, T.J. 1998. Ecophysiology and Bloom Dynamics of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae)
- White, A.W. 1977. Dinoflagellate toxins as probable cause of an Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) kill, and pteropods as apparent vector. J. Fish. Res. Board. Can. 34: 2421-2424.
- White, A.W. 1980. Recurrence of kills of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) caused by dinoflagellate toxins transferred through herbivorous zooplankton. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 2262-2265.
- White, A.W. 1981a. Marine zooplankton can accumulate and retain dinoflagellate toxins and cause fish kills. Limnol. Oceanogr. 26: 103-109.

- White, A.W. 1981b. Sensivity of marine fishes to toksins from red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavate* and implications for fish kills. Mar. Biol. 65: 255-260
- White, A.W. 1984. Paralytic shellfish toksins and finfish. P. 171-180. I: E.P. Rangelis (ed.). Seafood Toksins. ACS Symposium Series No. 262. American Chemical Society, Washington. DC.
- White, A.W., O. Fukuhara og M. Anraku. 1989. Mortality of fish larvae from eating toksic dinoflagellates or zooplankton containing dinoflagellate toksins. P. 395-398. I: T. Okaichi, D.M. Anderson and T. Nemoto (eds.). Red Tides: Biology, Environmental Science and Toksikology. Elsevier.
- Wilson W.B. 1966. The suitability of sea-water for survival and growth of *Gymnodinium breve* Davis; and some effects of phosphorus and nitrogen on its growth. Fla. Board Conserv. Mar. Lab. Prof. Pap. Ser. No. 7. 42 p.
- Yamaguchi, M., S. Itakura, K. Nagasaki, Y. Matsuyama, T. Uchida og I. Mai. 1997. Effects of temperature and salinity on the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). J. of Plankton Research. Vol. 19: 1167-1174.
- Yasumoto, T., B. Underdal, T. Aune, V. Hormazabal, O.M. Skulberg, Y. Oshima. 1990. Screening for hemolytic and ichthyotoksic components of *Chrysochromulina polylepis* and *Gyrodinium aureolum* from Norwegian coastal waters. P. 436-440. I: Granéli, E., B. Sundström, L. Edler og D.M. Anderson (eds.) Toksik Marine Phytoplankton, Elsevier.