

# Økologi

©Halvor Aarnes 2003. Sist oppdatert 23-08-2006. S.E.& O.

## Innholdsfortegnelse

Hva er økologi ?	2
Menneskepopulasjonen og økologiske konsekvenser	4
Nisjer, biotop og habitat	9
Samfunnsstabilitet , forstyrrelser og fluktuasjoner	11
Suksesjon	15
Biomer - biogeografi	16
Barskog og løvskog	22
Ekstremofile miljøer	24
Akvatiske biomer	26
Globalt klima	32
Samfunnsøkologi	34
Trofiske nivåer og næringsnett - Primærprodusenter og konsumenter	35
Sykdom og parasittisme	39
Symbiose	41
Konkurransen og predasjon	41
Primærproduksjon og biomasse	45
Populasjonsøkologi	47
Demografi	49
Populasjoner og populasjonsstørrelser	52
Biodiversitet	60
Bevaringsbiologi - anvendt økologi	62
Biogeokjemiske globale syklere	67
Karbonsyklus	67
Nitrogensyklus	68
Abiotiske faktorer	73
Lys	73
Temperatur	80
Atmosfære og gasser	90
Evapotranspirasjon	94
Atferdsøkologi	97
Evolusjonsøkologi og molekylær økologi	99

Stressfysiologi .....	106
Fjellplanter .....	110
Vann og vannplanter .....	114
Saltplanter - halofytter .....	120
Tørkestress hos planter .....	123
Kjøleskader og frostskaider .....	124
Solplanter og skyggeplanter .....	133
Sykdommer på planter .....	147
Ultrafiolett stråling .....	160
Forurensninger .....	162
Drivhuseffekt .....	183
CO <sub>2</sub> -regnskap .....	188
Jord .....	196
Litteratur: .....	204

## Hva er økologi ?

Økologi er det vitenskapelige studiet av hvordan levende organismer og det omgivende fysiske- og kjemiske miljø samvirker og danner komplekse nettverk og kretsløp. Arter i samme miljø påvirker hverandre, og i perioder holdes de i likevekt. Likevekten er utsatt for svingninger. Naturen er ikke som Platon trodde i harmoni og likevekt. Ordet **økologi** ble introdusert 1866 av den tyske zoologen Ernst Haeckel (gr. *oikos*=hjem, hjemplass, *logos*=studiet av) og er beslektet med økonomi. Litt enkelt kan vi si at økonomi er menneskets økologi. Økologi oversettes med studiet av organismene i deres livsmiljø. Økologi er vitenskapen om vekselvirkningen mellom organismene og deres omgivelser. Omgivelsene omfatter **biotiske** (levende) og **abiotiske** (ikke levende) faktorer som omgir og påvirker organismene. Økologi er naturens husholdning.

Naturhistorie (deskriptive biologistudier), var en tilnærming G.-L. Comte de Buffon brukte i sin store encyklopedi *Histoire Naturelle* (1756) som inneholdt alt som på den tid var kjent om naturen. Alexander von Humboldt observerte forskjellige vegetasjonstyper avhengig av breddegrad, og så at regnskogen i Australia og S-Amerika har mange likhetstrekk, og det samme gjaldt ørkener på forskjellige kontinenter. Warming, som skrev *Ecology of Plants* (1896), mente at nedbør var en vel å viktig faktor som temperatur i utbredelsen av planter. Den britiske økologen Charles Elton var en grunnlegger og pionér i studier av dyr i naturlig miljø, beskrevet i *Animal Ecology* (1927). Elton studerte dyreatferd, næringskjeder, fordeling, forekomst og interaksjoner mellom arter, samt fluktuasjoner av populasjoner bl.a. forårsaket av klima og predatorer. **Økosystem** er et begrep som ble innført av A.G. Tansley i 1935, og omfatter hele systemet med organismer inkludert de fysiske omgivelsesfaktorene. Eugene P. Odum undersøkte struktur og funksjon i økosystemer og skrev *Fundamentals of Ecology* (1953). Det er alltid flere populasjoner sammen på et område eller habitat. Odum definerte et økosystem som en enhet av naturen som inkluderer alle organismene på et gitt areal (samfunn) slik at strømmen av energi leder til næringsstruktur, biologisk mangfold og biogeokjemiske sykluser. Ut fra denne

definisjonen kan økosystemet være stort eller lite. Biofysikeren Alfred J. Lotka (1880-1949), kjent for Lotka-Volterra ligningen for predator-bytterdyr interaksjoner, innførte den teoretiske økologien med *Elements of Mathematical Biology* (1924).

Gjennom økosystemene er det strømmer (**flukser**, mengde som passerer areal- og tidsenhet) av stoff og energi, og lav konsentrasjon av en komponent kan også skyldes høy fluks. Det levende liv er energiforbrukende systemer som dissiperer energi for å kunne opprettholde sin kompleksitet og unngå økning i entropi. Respirasjon gir energi som tapes som varme som avgis til verdensrommet, men det er stadig ny energitilførsel fra sola. Energien blir ikke resirkulert.

Økologene studerer og forklarer samvirke, geografiske fordelingsmønstre, forekomst og utbredelse av arter i habitater. Forekomsten av arter kan presenteres som kontur- eller prikkart. Hvorfor finnes en organisme på et sted, men ikke på et annet? Hvilke faktorer begrenser geografisk utbredelse og forekomst av arter? Hvorfor har noen samfunn mange arter, mens andre har få? Hvor stabile er økosystemene og hvorfor oppstår tilsynelatende stabile miljøer? Det er delvis stabilitet og balanse i naturlige økosystemer. Hvordan oppstår denne tilsynelatende likevekten? Dette er spørsmål økologene stiller.

Økologene undersøker biotoper og økosystemer med formål å forstå økologiske sammenhenger, og studerer mønstre i populasjonene som varierer over døgn, sesong, og med alder, ressurser og atferd. Dessuten mønstre i biologisk organisering for individ, populasjon og samfunn. Økologer ønsker å finne biotiske og abiotiske faktorer som påvirker mønstre. Mønstre kan være fra stor skala f.eks. endringer i skogstyper (kilometer-skala), til liten skala med endringer i moser og lav (meter - centimeterskala). Savanner i Afrika har store ansamlinger av drøvtyggere, men mange steder har ville dyr blitt erstattet med husdyr. Kveg (*Bos taurus*), hest (*Equus caballus*), sau (*Ovis aries*), geit (*Capra hircus*), gris (*Sus scrofa*), hund (*Canis familiaris*), høns (*Gallus*) og katt (*Felis catus*) har sin opprinnelse blant ville dyr, men har blitt domestisert og fulgt menneskenes utbredelse. Herbivore ville dyr utnytter gras mer effektivt enn husdyr. Blant husdyrene utnytter sau og geit utmarksbeite godt. Mennesket får mat fra et relativt lite antall arter. Ekskrementer fra planteetere inneholder mye restnæring som kan utnyttes av planter, insekter og sopp, eller som husdyrgjødsel. Møkk fra grasetere (kruker, elefantmøkk etc.) kan utnyttes av gjødselbiller (*Onthophagus*, *Aphodius*), tordivler, møkkskarabider, f.eks. "egyptens hellige pilletriller" (*Scarabaeus sacer*) triller gjødselkuler som den graver ned og legger larver i.

Praktisk økologi kan benyttes i åker- og husdyrbruk. I jegersamfunnet visste man hvor man skulle finne bytte.

Det er forskjellige **økologiske nivåer** som kan undersøkes: Individet/organismen, populasjon, samfunn, og økosystem. **Autoøkologi** er artenes og individenes økologi, mens **synøkologi** er samfunnets økologi og økosystemøkologi. Økologi er en kvantitativ kompleks vitenskap som omfatter atferdsbiologi, fysiologi, evolusjon og genetikk. Tidligere var økologien beskrivende, men utforskes nå med en eksperimentell og evolusjonær tenkemåte. Tilpasning er et resultat av evolusjonær forandring med endring i allelfrekvensen i populasjoner.

**Populasjonsøkologi** - Om populasjonene og deres økologi, om populasjonstetthet, fødselsrate og livslengde.

**Organismeøkologi** - Om artenes morfologi, atferd og fysiologi tilpasset det ytre miljø.

**Samfunnsøkologi** - Interaksjoner mellom arter og samfunn. Et samfunn består av alle artene i et miljø, som igjen består av mange populasjoner.

**Systemøkologi** - Prosessene energistrøm, resirkulering og kretsløp.

**Landskapsøkologi** - Geografiske områder og deres økosystemer. Globalt og regionalt menneskeskapt mønster.

Eksperimentell økologi omhandler metoder som økologene bruker for å samle inn kvantitative data og observasjoner. Man må kjenne til bakgrunnen for metodene, prinsipper for design av eksperimenter og observasjonsstudier, prøvetakingsteknikk, dataanalyse og statistikk, samt forstå resultatenes betydning for økologiske prinsipper, hypoteser og teorier. Man søker å finne et økologisk mønster, foreslå en hypotese for mønsteret og designe eksperimenter for å teste hypotesene og prediksjonene.

Eksperimenter vil alltid gi en kunstig påvirkning på systemet. Den ekstreme ytterlighet er når naturlige prosesser flyttes inn i et laboratorium.

## Menneskepopulasjonen og økologiske konsekvenser

Økologi har påvirket menneskelig tenkning de siste 50 år, spesielt etter Rachel Carsons bok *Silent Spring* (1962) (*Den tause våren*) hvor hun advarte mot en uhemmet bruk av sprøytemidler (pesticider), som kunne drepe mange former for liv, samt forgiftning av elver med avfall fra industri og landbruk. Den industrielle revolusjon, landbruk og urbanisering, brenning av kull og andre fossile karbonreserver gir store mengder avfall, og i tillegg CO<sub>2</sub>. Jord, hav, elver og atmosfære er dumpelass for avfallet og kloakken. Jakt, fiske og fangst tar i dag ut mer enn tilveksten. Arter forsvinner lokalt, regionalt og globalt med alarmerende hastighet, våtmarksområder ødelegges. Fra fly over Europa kan man se hvordan landskapet er påvirket: åkerlandskap, veier, jernbaner, fabrikker, bolighus, dammer som gir endret vannføring, kraftledninger, vindmøller og om natten viser lyset fra storbyene hvor mye energi som forbrukes. Habitatfragmentering grunnet ressursutnyttelse og den økende menneskepopulasjonen gir redusert areal for naturlige økosystemer. Små fragmenter har forholdsvis mer kantsone enn større områder. Kantområdene er mer ustabile og mer utsatt for vind og tørke. Fragmenteringen starter med veibygging inn i naturlige økosystemer. Nyrydning hvor land blir tatt i bruk som dyrkningsjord gjør at skog forsvinner. Skog vokser på rimelig god jord og er habitat for de fleste av jordas arter. Skog brukes også til trevirke og brensel. Når trærne forsvinner øker solinnstrålingen og vannbalansen i blir forstyrret. Et avskoget område blir mer utsatt for flom, snøskred og erosjon. Drenering av myr og våtmarksområder, mudring, bygging av diker for å hindre flom, bygging av dammer til vannings- og kraftanlegg, alt dette ødelegger naturlige økosystemer. Overbeiting gjør at bunnvegetasjonen forsvinner og det kan utvikle seg ørken.

Etter hvert kom en økende miljøbevissthet og miljøbevegelse på 1960–1970-tallet. Et stort forskningsprogram International Biological Program (IBP) ble drevet i perioden 1968-1974, og hadde til formål å kvantifisere stoff- og energistrømmen gjennom økosystemene. Økologiske skadevirkninger oppstår fra forurensninger og menneskeskapt industrikemikalier, pesticider fra landbruket, overutnyttelse av ressurser, sammen med ødeleggelse av regnskoger og habitatfragmentering. Lagring av radioaktivt avfall fra kjernekraftverk gir et varig avfallsproblem. Plutonium-239 må lagres i minst 241.000 år, og selv om det er støpt inn i glass kan dette ryke og nøytroner

kan ødelegge strukturen i det som vi mente var en sikker lagringsform. Samfunnsøkonomi og politikk får store økologiske konsekvenser. For å kunne løse de store problemer og utfordringer som menneskeheten står overfor må vi ha biologisk og økologisk kunnskap. En økolog er ikke de samme som en miljøverner eller naturverner. Bevaringsbiologi er vitenskapen om bevaring og opprettholdelse av biologisk artsmangfold på jorda. Bevaring av økosystemer gir bevaring av arter. I jungelen er det en kakofonisk lyd fra insekter, frosk og fugler, på korallrevene er det myriader av fargerike fisk, sjøanemoner og koraller, og i fuglefjellene hekker en rekke fuglearter i stort antall. Slike områder må bevares til kommende generasjoner. Yellowstone var den første nasjonalparken som ble opprettet i 1872. Noen arter er spesielt følsomme for menneskelig påvirkning og noen arter har liten evne til å adaptere seg til forandringer og forstyrrelser. Noen arter er bundet opp i økosystemer som samtidig utnyttes av menneskene. Noen arter krever i tillegg et stort hjemmeområde med mannlige kvadratkilometer med revir f.eks. ulv. Noen arter er upopulære som slanger, flaggermus, rovdyr og rovfugl. På øyer uten predatorer kunne det utvikle seg vingeløse fugler som ble lett fanget av mennesker. På øya Mauritius i det Indiske hav var det ingen mennesker før 1644, og der levde dronte (*Raphus cucullatus*), en vingeløs duefugl som var et lett bytte for tilreisende, og i 1681 ble det siste dronten drept. Geirfugl (*Alca impennis*) var en alkefugl som var lett å fange og den siste geirfuglen ble drept på Island i 1844. På New Zealand var det flere arter moa før maoriene kom dit, og den siste moa (*Pachyornis elephantopus*) ble utryddet.

Vi har alltid høstet av populasjoner, men i kjølvannet av stadig mer effektive fangstmetoder og kortsiktig ressursforvaltning ligger ødelagte populasjoner av hval, sild og torsk. Gamle fangstmetoder fra 1700-tallet med håndharpun fra ro- og seilbåter ble brukt til å fange nordkaper og grønlandshval. Dampbåter med kanon ladet med Svend Foyns harpungranat ga mulighet til å fange raske og store finnhval og blåhval. På 1900-tallet ble virksomheten også flyttet til Antarktis med landstasjoner og flytende hvalkokerier. Overproduksjon og kollaps i hvaloljemarkedene, sammen med økte behov da man lærte å herde hvalfett til margarin endte med etablering av den internasjonale hvalfangstkommissjon (IWC- International Whaling Commission) i 1946 for å redde de siste restene av hvalbestandene. Norge har alltid vært en fangstnasjon, og noen mener nå at det går an å foreta en bærekraftig høsting av bestanden av vågehval. Imidlertid er det alltid stor usikkerhet når det gjelder å beregne bestandsstørrelse, og det kan stilles spørsmål ved den såkalte "forskningsfangsten" på vågehval som drives i Norge og Japan. Det er viktig at bestanden er så stor at den genetiske variasjonen ikke reduseres hvis man begynner å høste av stammen. Sildestammer i Nordsjøen og norsk vårgytende sild har alltid vist periodiske svingninger i bestanden og endring i vandringsmønster, men overfiske var i ferd med å knekke bestanden fullstendig. På samme måte som torskefisket ved New Foundlandkysten endte i katastrofe. Et utstrakt loddefiske påvirket bestanden av norskarktisk torsk i Barentshavet, og man er usikker på i hvilken grad endret havtemperatur kan endre vandringsmønsteret hos skrei og sild. En stadig økende havbruksnæring gjør at det også fiskes på tobis og andre fiskearter som er mat for sjøfugl, og man har nå observert stor nedgang i sjøfuglbestandene. De fleste fiskebestander er overbeskattet. Det er høy dødelighet av fiskeegg som plankton, men hvorfor varierer årsklasserekrutteringen så mye fra år til år? De fleste bestander har en sigmoid vekstkurve, og maksimal høsting bør skje når populasjonen er ved halvparten av bærekapasiteten. Høsting kan gi kunstig seleksjon, som troféjakt,

innsamling av burfugl, orkidéer og kaktus. "Bushmeat" er en trussel mot flere terrestre arter i vest- og sentral-Afrika.

Selfangsten startet på 1700-tallet på grønlandssel og klappmys for å skaffe selskinn og spekk. Dyrevernavtivistene sørget imidlertid for at selskinn ble lite attraktivt, og resultatet er en økende bestand av sel som spiser store mengder fisk og som sprer parasitter bl.a. kveis. Rovfugl og rovdyr som beskatter de samme bestander som oss har vært systematisk utryddet, spesielt etter at geværet ble tatt i bruk. Åpne søppelfyllinger ga en periode økt bestand av måker som spredde parasitter til innlandsfisk.

Historien har vist at vi handler før det vitenskapelig grunnlaget for høstingen er etablert, og det er alltid en grad av usikkerhet og uforutsigbarhet i resultatet enten det gjelder tangtråling eller påtenkt høsting av antarktiskrill. Jegere som ute etter det største jakttrofeet, og fiskere som skal fange den største fisken kan være med å påvirke en bestandsutvikling hvis den ikke skjer i kontrollerte former.

Vi må vite noe om rekruttering og vekst versus naturlig død og høsting for bestander mennesket utnytter og påvirker.

Levende organismer er åpne systemer med strøm av stoff og energi og er i konstant forandring: vekst, utvikling, formering og nedbrytning, ulikt maskiner.

Menneskepopulasjonen representerer den største trusselen mot økosystemene på jorda. Malthus viste i Essay on population (1798) hva som ville skje hvis en populasjon hadde eksponensiell vekst.

Historien viser tiden (årstall i parentes) som går med til å øke populasjonen med 1 milliard mennesker:

10.000 år : 1 milliard (1800)

130 år: 2 milliarder (1930)

15 år : 4 milliarder (1975)

12 år: 5 milliarder (1987)

12 år: 6 milliarder (1999)

12 år : 7 milliarder (2011)

12 år : 8 milliarder (2023)

12 år : 9 milliarder (2035)

????

Noen tror at populasjonsveksten vil flate av rundt år 2050, men stabiliseres først når dødsraten er lik fødselsraten. Den store økningen i menneskepopulasjonen skyldes minskning i dødsraten, bl.a. ved at en del av de store infeksjonssykdommene har kommet under kontroll ved bruk av vaksiner og antibiotika. Vaksinasjonsprogrammer redder stadig flere barn fra å dø av infeksjonssykdommer. Per kapita vekstrate var på 2.2% på midten av 1960-tallet, og den sank til ca. 1.3% i 2003. Menneskepopulasjonen krever plass, energi, ressurser og produserer enorme mengder avfall. Alle levende organismer utnytter ressurser i sitt miljø, men arten menneske har vist seg å være ekstrem i å kunne utnytte sine omgivelser og ressurser til sitt eget beste, uten særlig tanke på langsiktige effekter. Det er en dramatisk nord-sør forskjell i bruk av ressurser, med den vestlige verden som storforbrukere, nå følger Kina, India og andre land i Asia etter med velstandsutvikling og vestlig forbruksmønster. "Det organiserte vanvidd" kalte Willy Brandt nord-syd konflikten.

Menneskepopulasjonen stiger uhemmet, og det eneste som kan stoppe denne utviklingen er å sørge for at **alle** verdens jenter og kvinner får utdanning og blir økonomisk selvstendige. Det viser seg at da går fødselstallene ned. I flere kulturer får ikke jenter utdanning, og blir i stedet "fødselsmaskiner" kontrollert og styrt av et patriarkalsk religiøst system. Det er ufattelig at dagens politikere ikke innser problemet med befolkningstilveksten og de økologiske katastrofer som er en følge av dette. Velstandsutvikling er ikke noe som er forbeholdt den vestlige industrialiserte verden. I stedet følges gammeltestamentlig tankegods fra første mosebok 1-28: *O Gud velsignet dem og sa til dem: Vær fruktbare og bli mange og opfyll jorden og legg den under eder, og råd over fiskene i havet og over fuglene under himmelen og over hvert dyr som rører sig på jorden!*. Dette har vi gjort til gangs. Vi er iferd med å utrydde populasjonene med fisk og fugl, og en rekke dyrearter er truet av utryddelse.

Jeg siterer stadig Zapffe:

*"Avancerte biologer syslet allerede med Operation Homunculus, og det hele var egentlig bare et tidsspørsmål, da guden oppdaget hvad som foregik. Men dér nådde de grensen, ikke mot gudens misundelse, men mot hans absolutte veto. For Homo Sapiens gav sig til å skape nye livsformer mot hans vilje. Og så besluttet han for anden gang, og nu for siste, å legge menneskeheten øde. Han var allerede ifærd med å gjennomgå sin liste over Remedia Destructionis, da sekretæren Pipriël bragte budskapet om, at slekten allerede var ifærd med å utslette sig selv."* Fra Peter Wessel Zapffe: *Syndefaldet. Anden samtale med en anti-teist*. Spektrum nr.6/1953.

$$\text{Bærekapasitet} = \frac{\text{ha land} \cdot \text{avling per ha} \cdot \text{kJ per avlingsenhet}}{\text{antall kJ per person per år}}$$

Et **aldersstrukturdiagram** er en grafisk framstilling av antall kvinner og menn i hver aldersgruppe. Høy vekstrate gir pyramideformede aldersstrukturdiagrammer hvor store deler av populasjonen befinner seg i aldersgruppen 0-14 år. En økende populasjon krever økt tilgang på ressurser. Jorda har begrenset bærekapasitet, og det er forskjellig vekstrate i forskjellige land. Utviklede land har lavest populasjonsvekst.

Hvis vestlig forbruks- og livsmønster overføres til land som er under utvikling vil dette gi ytterligere press på bioressursene. For mennesker ser vi at en underernært og fattig befolkning har høyest fødselsrate. Økende velstand med økt utdanning for kvinner gir redusert fødselsrate.

Det politiske mantra er bærekraftig utvikling, biologisk mangfold, adgang til naturen og bevaring av truede arter og naturmiljø. Vi har kunnet observere ødeleggelse av naturmiljøer, arter forsvinner i stor skala som følge av menneskelige inngrep. Stadig flere infeksjonssykdommer blir vanskeligere å bekjempe etter hvert som antibiotikatolerante bakterier blir selektert. Det samme gjelder pesticidtolerante parasitter, sopp og insekter som gir sykdom og ødelegger avlinger. "Allmenningens tragedie" ("The tragedy of the commons"), ørkenspredning, tradisjonelle beiterettigheter, beiting på feil årstid og for raskt etter regn, oppvekst av ubeitbare planter, drenering av våtmarksområder, motorkjøretøyer i utmark og fjerning av trær

og buskvegetasjonen som gir flom og jorderosjon er stikkord på utfordringer skapt av naturfolk og moderne industrijordbruk. "Allmenningen tragedie" tar opp konflikten om ressurser mellom individ og fellesskap, allerede påpekt opp av Aristoteles, men også av Garret Hardin i en artikkel i tidsskriftet Science i 1968. Skrekkeeksempler på menneskeskapt økologiske katastrofer er beskrevet i John Steinbecks "*The grapes of wrath*" ("Vredens druer") som tok for seg resultatene av de enorme støvskyene som oppstod ved tørkeperioden 1931-1939, hvor fjerning av gras på prærien blottla jorda som ble erodert vekk i enorme mengder. Støvet dekket gårdsbruk og jorda forsvant ut i Atlanterhavet. Økonomien tvang mange bønder til California som fruktplukkere, hvor de ble utnyttet, og viste at penger betyr mer enn mennesker. En annen økologisk katastrofe startet i 1918 i Sovjetunionen hvor vannet i elvene Syr darya og Amu darya ble brukt i vannkanalsystemer for kunstig vanning av bomull og korn. Vanningen og lite effektive kanaler ga stort vanntap som endte med at på 1960-tallet begynte vannstanden i Aralsjøen å synke, noe den har fortsatt med. Tørrlegging av Aralsjøen ble et resultat av intensiv bomullsdyrking, og vanningen har økt saltinnholdet i jorda slik at etter hvert er det umulig å dyrke noe som helst på jorda.

Mennesket har påvirket produksjonssystemene på jorda med kontinuerlig tilførsel av nitrogen, karbon fra fossilt brensel og gjødsel fra husdyr. Store områder med kontinuerlig skog/grasslette har blitt fragmentert av moderne landbruk. Nederland og England er eksempler på at hele landskapet er blitt preget av jordbruk og matproduksjon. Mennesket bruker en stadig økende andel av den globale primærproduksjonen. Ifølge beregninger gjort av Peter Vitousek, Paul R. Ehrlich og andre økologer ved Stanford university (*Bioscience* 36(6)(1986)368-373) bruker menneskene 32-40% av jordas årlig netto primæreproduksjon, inkludert 2% av akvatisk primærproduksjon. Stuart Rojstaczer har ut fra satellittdata beregnet at vi bruker 32% av årlig netto terrestrisk primærproduksjon. Det er bare fra 1/3-1/10-del av havet som er produktivt, dvs. kontinentalsokler og oppstrømningsområder for næringsrikt dypvann. Allerede nå merkes nedgang i bestandene av utnyttbar fisk. Dyrkbare landbruksområder reduseres ved nedbygging til boliger, industri, veier og annen infrastruktur. Ved at vi spiser stadig mer kjøtt gjør at biomassen hentes ut fra et høyere trofisk nivå enn om vi hadde spist plantekost. Forbruk og utnyttelse av så store ressurser truer planetens evne til å oppretthold det mangfoldig dyre- og planteliv den hadde før *Homo sapiens* ble den dominerende arten på jorda. Stadig mer tyder på at menneskelig aktivitet gir påvirkninger på jordas klima, noe som ikke er usannsynlig å tenke seg at hvis man brenner opp fossile karbonreserver i løpet av et par hundre år, som det har tatt flere hundre millioner år å lage, så kan dette få miljømessige konsekvenser.

E.O.Wilson sier i boka *Biophilia* (1984) at mennesket er en biofil organisme som blir følelsesmessig tiltrukket av naturen, det ligger i våre instinkter og blir inspirert av vårblomstring, fruktblomstring og blomstrende orkidéer. Noen arter er **flaggskipsarter** som er karismatiske og griper publikums hjerter som koala, kjempepanda, gorilla, sjimpanse, tiger, og "de fem store".

Økologi som entydig begrep har blitt utvannet. Økologien har delvis blitt erobret av økologisk landbruk, miljøvernbevegelse, dypøkologi og den politiske agenda. Økologi har imidlertid også et verdibudskap og samfunnsmessig betydning. Økologisk kunnskap kan bidra til bærekraftig utvikling av ville arter, kontrollere sykdommer hos mennesker og i landbruket. Økologi gir kunnskap om strøm av næring og energi gjennom økosystemene, og bidrar til å forstå hva som kan skje ved klimaforandringer. Økologene



skal også utvide kunnskapen og finne hvilke mekanismer som virker i økosystemene. Økologisk basert skogplanting gir trær som hindrer erosjon, regulerer vannopptak, omsetter luftforurensninger. Vegetasjonsskygge fra trær har en kjølede effekt og i tillegg har trær en estetisk verdi. Økologiske matvarer er produsert på en slik måte at det ikke er til skade for miljøet, men skal dagens menneskepopulasjon kunne eksistere krever dette intensivt jordbruk med bruk av kunstgjødsel og store mengder pesticider. Et økologisk jordbruk kan ikke gi nok mat til verdens befolkning.

Et økosystem defineres som et utsnitt av biosfæren med stoffkretsløp og ikke-reversibel energistrøm. Ut fra denne definisjonen blir det bare et økosystem, det globale, en klode med begrensede ressurser. Livet er avhengig av energi fra sola eller fra kjemisk energi. Autotrofe produsenter med fotosyntese drevet av lysenergi og kjemoautotrofe mikroorganismer i mørke bruker CO<sub>2</sub>, vann og mineraler til å bygge opp komplekse organiske molekyler. Disse molekylerne gir utgangspunkt for cellulær respirasjon hvor energien frigis. Dessuten er de byggesteiner for andre organismer.

## Nisjer, biotop og habitat

Leveområdet for en organisme kalles **biotop** eller **habitat**. Et habitat er en del av biosfæren hvor en organisme kan leve midlertidig eller permanent. Et habitat har fysiske og biotiske egenskaper og er ofte karakterisert av den dominerende form for vegetasjon. Gode habitat gir økt overlevelse, mens marginale habitat gir færre avkom. Naturlig seleksjon påvirker atferd og valg av habitat. Eksempler på et habitat er en innsjø, en barskog, ei myr, en mudderflate eller barken på et tre. I mindre skala dannes **mikrohabitater**.

Det er mange definisjoner for en art. En definisjon er at en art er en gruppe individer som parrer seg med hverandre, eller har potensial til å gjøre dette, og gir levedyktig avkom. Denne definisjonen passer ikke for arter som formerer seg vegetativt, ved apomiksis eller partogenese. En art kan være nødvendig for eksistensen av en annen art. En sjelden art betyr nødvendigvis ikke at den er utrydningstruet. En art kan være sjelden pga. endemisme eller at arten har habitatspesifisitet til et sjeldent forekommende habitat. Noen arter er økologisk viktige fordi de finnes i stort antall f.eks. dominerende arter i en skog. Kontrollarter sørger for transport av energi og næring i næringsnettene.

Artene kan deles inn i **produsenter**, **konsumenter** og **nedbrytere**, og hver art inntar en **økologisk nisje**. En nisje er en del av omgivelsene. Ifølge Evelyn Hutchinson er en nisje et flerdimensjonalt ressursrom. En økologisk nisje er summen av alle abiotiske og biotiske komponenter som en art er avhengig av for å kunne overleve og reproducere seg. En økologisk nisje er en samling faktorer (ressurser og miljø) som en art har tilpasset seg til. Ifølge G. E. Hamilton er dette en multidimensjonal nisje bestående av kjemiske, fysiske og biologiske faktorer. Det er overlapp mellom nisjer som kan gi rom for sameksistens av mange arter.

Nisjen omfatter også hva artene spiser. **Generalister** spiser mange forskjellige byttetyper, har store nisjebredder og kan raskt tilpasse seg endringer i matveien, mens spesialister er tilpasset en smal nisje. Nisjedimensjonene har biotiske og abiotiske faktorer. Artene har ressursbehov og tålegrenser. **Fundamental nisje** er det området

en art inntar uten påvirkning og konkurranse fra andre arter. **Realisert nisje** er nisjen en art inntar når den må konkurrere med andre arter. Hvis det er få arter i et område fører dette til mindre konkurranse og større realisert nisje. Nisjene kan være små eller store.

**Konvergent evolusjon** viser hvordan arter som finnes i samme nisje blir seende like ut. Mauretere på tre kontinenter har lang snute og lang tunge, tilpasset ved samme selektive press. Pingviner i Antarktis og polarlomvi i Arktis har mange likhetstrekk fordi de har samme nisje. Det er flere eksempler på dette i Antarktis versus Arktis: sørjo og polarjo, albatross og havhest, leopardsel og isbjørn, samt elefantsel og hvalross.

Større diversitet i nisjene gir økt morfologisk diversitet blant artene i nisjene. **Intraspesifikk konkurranse** (innenartskonkurranse), konkurranse mellom individer av samme art, fører til bredere nisjer. **Interspesifikk konkurranse** (mellomartskonkurranse) konkurranse mellom individer av forskjellige arter, kan føre til seleksjon av smalere nisjer og kan føre til ny artsdannelse. En potensielt ledig nisje kan fylles med en eller flere invaderende arter. I vann er det en **nisjeseparasjon** i limnisk og bentisk sone. De individene som best sikrer seg næring, plass og beskyttelse vil være best i stand til å få avkom.

Forskjellige aldersstadier av en art kan spise i forskjellige habitater. Juvenile og adulte kan være svært forskjellige i form og habitatvalg. Frosk utnytter forskjellige nisjer hvor rumpetroll beiter på alger i vann, mens voksne frosk spiser terrestre invertebrater. Øyestikkerlarven lever i vann og den voksne imago lever på land, og de fanger insekter i hvert sitt habitat. Sommerfugl og møll spiser blader når de er unge (juvenile) og nektar når de er voksne (adulte). Insekter er små og utnytter mange ressurser. Holometable insekter har et puppestadium som gir overlevelse i ugunstig årstid. Flyving gir rask forflytning til nye ressurser og brukes også til å unngå predatorer. Insekter sprer sopp sporer, virus, bakterier og parasitter. Insekter deltar i nedbrytning av biomasse, men insekter som lever på død ved kan få nitrogenmangel. Insekter er matikilde for amfibier, fisk, fugl, krypdyr og pattedyr.

Beiting er selektiv utplukking av overjordiske deler av plantene som igjen påvirker rotbiomassen og arter som lever i tilknytning til røttene.

**Allelopati** (gr. *allellos* - en annen; *pathos* - lidelse) er konkurranse mellom planter ved bruk av kjemiske stoffer som blir utskilt av en art og som hemmer frøspiring og vekst av andre arter. Det klassiske eksemplet er hvalnøtt (*Juglans regia*) som skiller ut det spiringshemmende stoffet juglon (1-hydrokso-naftalen).

**Indikatorarter** er stabile taksonomiske arter med kjent biologi, som er lette å kjenne igjen og som har karakteristisk tilknytning til et bestemt miljø. Tilstanden til indikatorartene gir et mål på omgivelsesfaktorene f.eks. vårfluelarver i ferskvann, mengden jaktfalk sier noe om mengden DDT og mengden sjøfugl er en indikator på fiskebestandene. Paraplyarter er indikatorarter som krever store arealer, men betyr også at mange arter kan leve under paraplyen.

**Nøkkelarter** er planter, herbivore eller karnivore dyr som opprettholder strukturen og diversiteten i samfunnet og har stor betydning for et økosystem. Nøkkelarter er arter som setter sitt preg på hele samfunnet og bestemmer funksjon, struktur og sammensetning av økosystemet. Hvorfor blir en art en nøkkelart? En nøkkelart behøver nødvendigvis ikke å være den mest vanlige arten i samfunnet. Ulv er en nøkkelart som påvirker

tilgjengeligheten av ressurser for andre dyr, kråkefugl, rev og insekter. Det samme gjelder løver på savanner i Afrika.

Sjøstjerne er en nøkkelart. Havoter (*Enhydra lutris*) som lever utenfor California og i det nordlige stillehav er en nøkkelart som påvirker tettheten av kråkeboller, som igjen påvirker tettheten av tang og tare. Når tareskogen beites ned av kråkeboller gir dette mulighet for slangestjerner. Steinbit er en art som predaterer på kråkeboller. Fiken er en nøkkelart som gir frukt til fugl, flaggermus og aper. Smågnagere er nøkkelarter som gir mat for rev og rovfugl. Elefanter og giraff fjerner tornebusker som fører til at savannegras brer seg.

**Dominante arter** er de som er mest vanlige. Ofte er dette trær som skaper skygge og mikrohabitater f.eks. hull i trestammer. Korallrev gir opphold og skjulested for en rekke fisk og andre marine organismer. Det store barriærerevet ("The Great Barrier Reef") i utenfor NØ-Australia er meget artsrikt. Korallene er fargerike fra pigmenter fra mutualistiske dinoflagellater. Utenfor norskekysten er det kaldtvannskoraller (*Lophelia*) som danner korallrev på dyp hvor det er lite lys.

Dominante arter kan utkonkurrere andre arter. Tropisk regnskog var inntil den industrielle revolusjon et gammelt stabilt samfunn med relativt lite forstyrrelser som ødelegger samfunn og samfunnsstruktur. Istider har påvirket arktiske og tempererte regioner. Tidshypotesen sier at det er færrest arter langs iskanten. Artsriktom kan fremme samfunnsstabilitet. Pest og sykdom er mer vanlig i monokulturer. Diversiteten i samme habitat i forskjellige regioner er ofte ganske lik.

En **økoton** er en overgangssone hvor hvor to eller flere habitater møtes og alle nisjene møtes. Dette gir **kanteffekter** og plass til arter fra begge økosystemene og for arter som bare kan leve i overlappsonen. F.eks. overgangen mellom jordkanter langs dyrket mark og skog. Økotoner gir en diskontinuitet mellom samfunn. Det kan være sterk binding mellom artene, obligate assosiasjoner og utelukkelse mellom artene. Fjernes en art kan dette ha en kaskadeeffekt på de andre artene i samfunnet. En annen modell er at det er løs og liten sammenheng mellom arter og artene påvirker i liten grad andre arter, hvor flere arter kan spille samme økologiske rolle, og hvor det er ingen nøkkelarter. Hvis en art fjernes vil andre arter ta over. Hvilken av disse modellene som gjelder har betydning i bevaringsbiologi.

I alle samfunn er noen få arter iøyenfallende og dominerer i antall. Grantrær i en tett skog, røsslyng i ei lynghei, gras i enger og savanner. Lys, fuktighet, temperatur og næring bestemmer 3-4 sjikt i en skog: nederst et lag mose, deretter urter og lave vekster og øverst trekronene. I den tropiske regnskogen er det sjikt i trekronene med forskjellig dyreliv. I en kornåker dominerer kornet og i tillegg finnes en bunnvegetasjon med ugras. Noen arter er adaptert til å vokse opp tidlig i vårskogen og blomstrer og setter frø før vegetasjonsskyggen fra løvtrærne gir redusert aktivitet og hvile resten av året f.eks. hvitveis, blåveis og gjøkesyre. Noen arter er tilpasset vegetasjonsskyggen f.eks. myske og sanikel.

Artssammensetningen endrer seg kontinuerlig. Amerikamjølke og vårpengeurt er arter som får stadig økt utbredelse, sammen med russekål, pastinakk og kanadagullris.

## Samfunnsstabilitet , forstyrrelser og fluktuasjoner

Er komplekse samfunn mer stabile ? Hvor lang tid tar det å nå et subklimakssamfunn ?

Høy diversitet øker stabiliteten i et økosystem. Dette gir mer komplekse næringsnett, flere nisjer og sykdommer spres sakte. Flere arter kan ha samme økologiske rolle, men disse kan respondere forskjellig på forstyrrelser og derved bidrar til stabiliseringen.

Det er en positiv korrelasjon mellom antall arter og evapotranspirasjon. Høy primærproduksjon er korrelert med vekstfaktorene høy temperatur, vanntilgang og fluks av lysenergi og mineralnæringsstoffer. Moderate forstyrrelser kan gi flere arter, f.eks. stormfelling i en skog, mens ekstreme forstyrrelser som vulkanutbrudd kan gi utslettelse av de fleste av artene. Etter forstyrrelsen vil det skje en rekolonisering. Sykdom kan slå ut en art, f.eks. en predator, og derved får byttedyrene en oppsving i bestanden. I ekstremt klima som i høyfjell og høye breddegrader er det færre arter, men ofte kan det være stort antall av de artene som finnes.

Samfunn restituerer seg fra **forstyrrelser** gjennom biologisk restaurering, og samfunnet gjenskapes ved suksesjon, et begrep innført av Warmin i 1896. Forstyrrelser er starten på **suksesjon**, og forstyrrelser på ethvert stadium i suksesjonen fører samfunnet tilbake til tidligere stadier. Storm, gamle trær som faller, snøbrekk, jordsig, vulkanutbrudd, tangvoller og skogbrann er tilfeldige **naturlige forstyrrelser** som gir åpning og flekker i habitatene. Forstyrrelser skaper fornyelse og øker diversiteten. Sjeldne rødlistearter kan ved en forstyrrelse bli til en vanlig forekommende art. Brann fra lynnedslag rammer afrikanske savanner, chaparall og middelhavsvegetasjon. Gras dominerer etter brenning. Yngre bartrær dør av brannen. I våre strøk gir en brann muligheter for lyskrevende røsslyng, og det kommer inn nye mose- opp og insektsarter etter en brann. Fra røttene av løvtrærne kommer det opp rotskudd, når treet ikke lenger fungerer etter brannen. Nitrofile arter på en brannflate er geitrams (*Epilobium angustifolium*), blåtopp og smyle.

Bølger kan skylle opp sand ved hav og store sjøer. Sandflukt gjør at sanddynene forflytter seg. Sandstarr (*Carex arenaria*) og marehalm (*Ammophila*) er pionerer på sanddynene. Saltplanter (halofytter) må tåle salt, uttørking og piskende sandkorn. Under første verdenskrig i 1915 ble store deler av Belgia satt under vann for å hindre frammarsj av tyskerne ved elven Yser.

**Antropogene forstyrrelser** er åkerbruk, flatehogst, drenering av myr og våtmarker, ferdselsårer, samt forurensninger fra trafikk og industri. Langtidsendringer i samfunn kan skyldes klimaendringer hvor isbreer utvider seg eller trekker seg tilbake. Forstyrrelser ødelegger samfunnstruktur, fysiske omgivelser og ressurstilgang. Frekvensen av forstyrrelse og hvilke areal de påvirker er avgjørende. Sykliske forstyrrelser skyldes årstid, tidevann, døgn, og istider. Retningsbestemte forstyrrelser skjer i elvedeltaer, og ved avsetninger og erosjon.

Biomene forflytter seg ikke intakt og det er forskjell i migrasjonsrater. Forstyrrelser skjer i alle samfunn og forstyrrelsene varierer i størrelse, frekvens og intensitet. Reetablering påvirkes av frøbanker og hvor heterogent miljøet er. Periodiske forstyrrelser kan holde et samfunn i **subklmaksstadium**. Artsdiversiteten når et maksimum ved middels nivåer av forstyrrelser. Ved lav forstyrrelse er det konkurransen som blir dominerende faktor og teoretisk ender dette i et selverstattende klimakssamfunn. Siste stadium i suksesjonen kalles **klimakssamfunn**. Det finnes monoklimakssamfunn og polyklimakssamfunn. Ved høy forstyrrelse favoriseres arter som er tilpasset ekstreme miljøer. Uforutsigbare gap eller åpninger kan oppstå ved brann, jordskred, lynnedslag, soppinfiserte trær som velter og storm. Ikke alle arter har like muligheter til å kolonisere et **gap** som blir ledig etter

forstyrrelser. De artene som befinner seg nærmest det ledige gapet vinner som regel, selv om de ikke er de beste konkurrentene, men ledig plass gir gapdynamikk.

Det blir aldri likevekt siden det ikke er et konstant ytre miljø. Et økosystem kan ha **binære alternative stabile tilstander** hvor det kan skje raske **katastrofeski**ft i et økosystem fra den ene tilstanden til den andre. Når skiftet har skjedd er det ofte vanskelig å komme tilbake til den opprinnelige tilstanden av økosystemet, kalt hysteresis (Scheffer *et al. Catastrophic shifts in ecosystems*. Nature 413 (2001) 591-596). Ofte kan skiftene komme brått og slike skift må tas i betraktning i menneskets forvaltning av økosystemer og bestander. Betingelsene for et økosystem er aldri konstante. Det skjer kontinuerlig stokastiske forstyrrelser i økosystemet. Ifølge Scheffer kan man observere alternative stabile stadier i vann hvor menneskeskapt eutrofiering, kulturell eutrofiering, fra kloakk, landbruk, rekreasjon, og golfbaner gir algeoppblomstring og redusert siktedyp. Blågrønnalger får en oppblomstring ved eutrofiering fordi blågrønnbakterier ikke blir beitet av zooplankton. Den andre opprinnelige tilstanden er et grunt klart vann med stort siktedyp og rik vannvegetasjon. Når siktedypet endres forsvinner vannvegetasjonen. Med algeoppblomstringen endrer artsdiversiteten seg også for dyrene. Dafnier er filterspiser som filtrerer ut grønnalger fra fytoplanktonet. Fisk spiser daphnier (*Daphnia*) som beiter på fytoplankton og derved er fisken med å opprettholder turbiditeten og den alternative eutrofe tilstanden. Hvis ikke næringstilførselen er for stor er en mulighet å fjerne all fisken for å komme tilbake til den opprinnelige tilstanden med klart vann. I tropiske områder kan invasjon av flytebladvegetasjon ødelegge ferskvannsøkosystemer hvor vegetasjonsskygge fra flyteplantene hindrer lys i å komme ned til neddykket vannvegetasjon som derved forsvinner. Andre eksempler på binære alternative tilstander er korallrev som raskt kan endre tilstand hvis det blir nedgrodd av makroalger pga. for liten bestand av herbivore fisk.

Skoglandskap og grasslette er et annet eksempel på alternative stabile tilstander. Den åpne grassletta opprettholdes av beitende dyr og skogbrann hvor frøplanter fra trærne blir beitet ned. I Afrika kan en stor bestand av elefanter og beitende dyr være med å opprettholde grasslettene. Graset tåler godt brann og beiting, og kommer raskt i vekst etter en forstyrrelse og vil derved dominere landskapet. Brann på savanner blir kortvarig pga. begrenset mengde biomasse. Ved brann overføres karbon og nitrogen til gassform, mens basekationer blir igjen i i den tungt nedbrytbare asken. Pyrofytter har frukt som bare åpnes etter en brann. Hvis brann hindres vil det etter hvert komme krattvegetasjon som kan skygge vekk graset, noe som gir mulighet for vekst av trær og reetablering av skoglandskapet. Det samme gjelder de alternative tilstandene lynghei og buskvegetasjon. Hvis lyngarter forsvinner pga høyt nitrogennedfall vil gras f.eks. blåtopp etablere seg og nitrofil krattvegetasjon vil skape skygge og utkonkurrere lyskrevende røsslyng. I tidligere tider var det skog i Nord-Afrika, men nå er den alternative tilstanden ørkenen i Sahara. Siden det ikke er vegetasjon og trær, vil eventuell nedbør i ørkenen raskt renne vekk og bli utilgjengelig for plantene. I en granskog vil et tett mosedekke kunne hindre spiring av unge granplanter, og når skogen råtner vil det ikke kunne skje reetablering av gran.

I havet kan plutselige endringer i havstrømmer og sirkulasjonssystemer gi dramatiske endringer i fiskebestander. Overfiske er en annen forstyrrelse som raskt kan endre havet til en alternativ stabil tilstand med uanede økologiske konsekvenser. Klimaendringer med stort tilslag av lett ferskvann som ikke synker kan påvirke drivkraften i globale havstrømmer. Temperaturendringer i havoverflaten, endret CO<sub>2</sub> konsentrasjon i

atmosfæren er andre faktorer som kan endre den nåværende stabile tilstanden i havet til en annen tilstand. Man bør være oppmerksom på at katastrofeskiiftene kan komme raskt uten forvarsel, og da kan det som sagt være nesten umulig å komme tilbake til den opprinnelige tilstanden.

Pionerer i tidlige stadier av seleksjonen er r-strateger som dominerer på et tomt habitat og starter kolonisering. Pionerene er ofte konkurransesvake arter som tåler lite interspesifikk konkurranse. **Ruderatplanter** på søppelplasser og veikanter tåler forstyrrelser, er små og har rask vekst.

Grimes utviklet et klassifiseringssystem basert på C-R-S-livshistoriestrategi, formulert som en trekant med betydning av konkurranse (C), forstyrrelse (R) (beiting, sykdom, erosjon, vind, frost) og stress (S) (mangel på lys, vann, næring, temperatur) i hvert sitt hjørne av trekanten. Ruderater (R), er konkurransesterke (kompetitive) og stresstolerante. Pionerplanter er mange, har små frø og stor frøspredningsevne og frøene har liten frøhvile. Pionerplantene har lav skyggetoleranse. På seinere stadier kommer K-strategene som har motsatte egenskaper av r-strategene. Det er en balanse og avveining mellom evne til kolonisering og konkurranseevne.

Etter hvert som man beveger seg mot ekvator blir det et økt antall arter. Man kan spørre seg om konkurransen blir mindre mot ekvator, og om artsrikdommen er påvirket av samfunnenes geografiske størrelse. Artsrikdommen på øyer øker jo nærmere de befinner seg fastlandet. Det er mange hypoteser som forsøker å forklare hvorfor det er større artsrikdom nærmest ekvator i gradienten pol-ekvator:

**Energi- og produktivitetshypotesen:** Økt primærproduksjon gir flere trofiske nivåer og større populasjoner. Økt nedbør og økt evapotranspirasjon gir mindre utryddelse av arter. Større spesialisering gjør at spesialiserte arter klarer seg med en mindre nisje når det er større ressurser tilgjengelig.

**Forstyrrelshypotesen:** Tropiske områder har vært mindre utsatt for forstyrrelser bl.a. klimaendringer som istider og har derved fått tid til å akkumulere arter.

**Patogenhypotesen:** Patogener angriper vanlige arter mer enn de sjeldne, og dette gir en fordel for sjeldne arter. Det er også en tetthets- og avstandsavhengig overlevelse av mellom avkom og foreldrene.

**Artsrikdom-energihypotesen** sier at siden det er mer solenergi desto nærmere man kommer ekvator så kan derved kan flere arter sameksistere. Artsrikdommen er ofte større i kanten av et samfunn enn i senter. Darwin mente at det var et konstant antall arter over lange tidsperioder. Konstant artsantall (likevektsteorien) kan skyldes likevekt mellom immigrasjon og artsdannelse og emigrasjon og utryddelse. For øybiogeografi kan likevekten skyldes immigrasjon i regional skala og utryddelse på lokal skala. Isolerte øyer har generelt færre arter, men jo nærmere fastlandet desto større mulighet for immigrasjon. Større øyer har større plass til immigranter. Immigrasjonen går saktere på øyer med mange arter og utryddelsen øker med antall arter på øyene. Store øyer har lavere ekstinksjonsrate og får flere arter sammenlignet med små øyer.

## Suksesjon

Suksesjon er vekst, utvikling, modning og reproduksjon og suksesjonen er retningsbestemt og til en viss grad forutsigbar (prediktert).

Suksesjon er samfunnsutvikling, en sekvens av invasjon av nye arter og erstatning av andre arter. De første er **koloniseringsarter** og deretter følger suksesjonsstadier. **Primær suksesjon** gir endringer i artssammensetning i habitater hvor det tidligere ikke har vært organismer f.eks. bart fjell, sanddyner, vulkanske øyer, etter vulkanutbrudd, samt ved isbrefronten hvor breen trekker seg tilbake. Områder for primær suksesjon gir ekstreme betingelser og utviklingen skjer sakte i starten. Ved primær suksesjon starter de økologiske prosessene. Det finnes ingen frøbank og frø og sporer kommer inn fra omgivelsene omkring via vind, fugler og andre dyr. Kortlivete r-selekterte opportuniste åpner veien for andre arter. I sandynesuksesjon vil marehalm (*Ammophila arenaria*) med adventivrøtter, utløpere, og økt internodiellengde, samt sandstarr og strandrug stabiliserer sanden og hindrer sandflukt i sanddyner og sandstrender. Dette gir mulighet for andre arter å etablere seg som gåsemure, rødsvingel, og tiriltunge. Saltmarsker blir kolonisert av salturt (*Salicornia europaea*) og det er en gradient inn mot strandengene bestemt av saltholdighet i jorda. *Carpobrotus edulis* er en sukkulent fra S-Afrika som med krypende vekst i tette matter som invaderer sandstrendene rundt Middelhavet.

**Sekundær suksesjon** er rekolonisering etter forstyrrelser. Sekundær suksesjon er forandring i artssammensetning som finner sted etter at en forstyrrelse har fjernet deler av vegetasjonen. Frø kommer fra frøbank i jorda, med vind eller med fugler. Fra gammelt jordbrukslandskap som ikke lenger blir brukt forsvinner slåttengene og kulturlandskapet gror igjen med einstape, bjerk, osp, vier, bringebær og etter hvert vil gran etablere seg og skygge vekk de andre artene. Einstape (*Pteridium aquilinum*) har et tett skyggefullt bladverk, sprer seg med jordstengler (rhizomer) og den lager et dypt lag med strøfall som hindrer andre plantearter i å etablere seg. I tillegg er einstape giftig og skiller muligens ut spiringshemmende stoffer.

Skogbrann, trær som faller ned i en skog og gir en lysåpning og muligheter for reetablering. Reetablering kan skje fra røtter, jordstengler, frø- og sporebank i jorda. I skog kan det skje mikrosuksesjon i små ledige gap i vegetasjonen. Etter flatehogst skjer det suksesjon fra lysåpen mark med smyle til krattvegetasjon med bjerk og selje, til skyggefull granskog. På skinnere lysåpne plasser vil tyttebær og blåbær etter hvert bli erstattet med lyskrevende røsslyng (*Calluna vulgaris*) og krekling (*Empetrum nigrum*), som danner tette matter hvor det for en tid blir vanskelig for andre arter å etablere seg. Etthvert mister røsslyng, krekling og blokkebær vitalitet og blir erstattet av tette bestander med furu.

En skog inneholder en mosaikk av forskjellige suksesjonsstadier og dyresamfunnene utvikler seg etter stadiene i plantesuksesjonen. Forstyrrelser påvirker suksesjon og artsrikdom. Klimakssamfunn eksisterer ikke, men sett i et menneskes korte tidsperspektiv innbilte man seg at en barskog var et klimakssamfunn. Men en skog når aldri likevekt, og det er kontinuerlige forstyrrelser. Hvor ofte vil tilnærmet stabile klimakssamfunn opptre ?

Det er økosystemforskjeller mellom tidlige og seint stadier av suksesjonen. I tidlige stadier er det høye konsentrasjon av mineralnæringsstoffer i jorda og de biogeokjemiske

sykler er åpne og raske. Nettoproduksjonen er høy og artsdiversiteten er lav. Det skjer edafisk suksesjon i jordsmonnet.

**Autogen suksesjon** er suksesjon ved interne prosesser. **Allogen suksesjon** skyldes ytre abiotiske faktorer som påvirker suksesjonen f.eks. sanddyner. De fleste økosystem når aldri et stabilt naturlig klimakssamfunn, bl.a. pga. inngrep fra mennesker og danner i stedet **plagioklimaks**.

Suksesjon kan studeres direkte på de tidlige stadiene av suksesjonen. Ved seinere stadier skjer sammenligningen indirekte mellom samfunn i forskjellige utviklingsstadier. Boreprøver fra trær og årringanalyse kan indikere tidligere vekstforhold. Oversikt fra gårdsbøker om tidspunkt for såing og høsting kan gi informasjon om tidligere klimaforhold. Pollenanalyser kan gi informasjon om suksesjon over lange tidsperioder.

Clements (1916) betraktet suksesjon som en del av en superorganisme hvor individer og populasjoner danner en organisme. Gleason (1926) mente at artene forekommer tilfeldig sammen, med samme tålegrenser og ressursbehov, og det er ingen skarpe grenser.

**Nedbrytning** vil si omsetning av organisk stoff fra dødt strøfall og døde organismer. Detrivore invertebrater og saprofyttiske sopp og bakterier utgjør et habitat med nedbrytningssuksesjon. Nedbrytningshastigheten er avhengig av nitrogeninnholdet og kan også skje ved fotooksidasjon. Det kan også skje selvnedbrytning (autolyse). Trær og planter kan ved selvtytning få mindre tetthet ettersom individene vokser. Nåler fra barskog er tungt nedbrytbart pga. innhold av terpenener og lignin, sammenlignet med ospeblad. Ved nedbrytning av ospeblad kan man observere at ledningsstrengene som inneholder lignin brytes ned seinest. Ospeblad brytes raskere ned enn eikeblader som inneholder garvestoffer som hindrer nedbrytning.

Furuskyttesopp (*Lophodermium*) gir nålefelling og soppen *Fusicoccum* kan gi greindød. Seinere i nedbrytningen kommer begersoppen *Desmazierella* og *Sympodiella* vokser på bladavfall og nåler.

## Biomer - biogeografi

Biogeografi er studiet av hvordan plante- og dyreartene er romlig og geografisk fordelt på landskap og kontinenter. Biogeografien støtter opp om evolusjonsteorien, med kreasjonisme ville artene vært like på alle kontinenter. Den geografiske fordelingen av organismer danner et mønster som er dannet fra kontinentaldrift, spredningskorridorer og klimaforandringer. Nye isolerte vulkanske øyer blir invadert av arter fra nærmeste fastland. Ved migrasjon til nye habitater (leveområder) skjer det en adaptiv evolusjon og som et respons på et nytt miljø skjer det en divergering fra den opprinnelige populasjonen. Darwin oppdaget hvordan nebbformen hos finkefugl endret seg i kjeden av Galapagosøyer. Noen organismer er kosmopolitter og finnes over hele jordkloden f.eks. bregnen einstape (*Pteridium aquilinum*) som spres med jordstengler og må ha sin opprinnelse fra et felles kontinent. Noen arter er endemiske med et lite utbredelsesområde f.eks. på øyer som Kreta og Madagaskar. Madagaskar ble skilt fra Afrika for 160 millioner år siden og fra India for 80 millioner år siden. På Madagaskar



lever det en rekke primater som lemurer og indrier. I Malawisjøen var det 500 cichlidearter, som imidlertid ble truet ved utsetting av nilabbor. Naturlige habitater på små øyer er mer sårbare for invaderende arter sammenlignet med kontinenter.

Et **landskap** er et stort område bestående av forskjellige økosystemer. **Biomer** er hovedtyper av økosystemer som omfatter store geografiske regioner. Tundra, taiga, barskog, temperert regnskog, temperert løvskog, tempererte grassletter, tropisk regnskog, savanner, chaparral og ørken er eksempler på biomer. Biomer er et stort område med relativt likt klima, plante- og dyreliv. Biomene tilsvarer omtrent klimasonene og klimaregionene bestemmes ut fra middeltemperatur, nedbør, hav og havstrømmer, vindretning og relativ fuktighet. Minimumstemperaturen er den enkeltfaktoren som er mest begrensende for planters utbredelse.

Evolusjonshistoriske røtter fra kontinentaldrift og store biogeografiske regioner påvirker fordelingen av arter. **Biogeografi** sier noe om fordeling av arter i fortid og nåtid. Wallace oppdaget at plante- og dyrelivet var rikere i tropene. Små øyer med geologisk og geografisk isolasjon langt fra land har færre arter enn øyer nær kontinenter. Dyre- og planteliv på øyer langt fra kysten er ofte forskjellig utviklet sammenlignet med nærmeste kontinent. Isolasjon gir rask evolusjonsforandring. Kontinentenes plassering gir endrete spredningsruter via landbroer. Samme art som befinner seg på to atskilte kontinenter utvikler seg i forskjellig retning. Isbreer kan danne barriærer for videre spredning og migrasjon, men gir også mulighet for **refugier**. I Norge er det mange arter som har bisentrisk fordeling, hvor Nunatak-teorien forklarer denne fordelingen ut fra isfrie områder under istiden som ga relikter. Etter at isen trekker seg tilbake blir det immigrasjon til de ledige nisjene. Forekomst og fordeling av arter påvirkes av fødsels- og dødsrate, samt immigrasjon og emigrasjon. En skog har flere økologiske nisjer sammenlignet med en ørken, grasslette eller fjellvidde.

**Klimaregioner** bestemmes ut fra middeltemperatur, nedbør, hav og havstrømmer, vindretning og relativ fuktighet. Minimumstemperaturen er den enkeltfaktoren som er mest begrensende for planters utbredelse. Eksempler på klimasoner er:

**Polar** - Lav temperatur, humusrik jord, permafrost og solifluksjon.

**Boreal** - Kald sommer, lang vinter, podsol, råhumus og barskog.

**Kontinental** - Kald vinter, varm sommer, steppe og ørken.

**Kald temperert** - Kald kort vinter og løvfallende trær.

**Varm temperert** - Sommerregn.

**Middelhavsklima** - Vinterregn, varm tørr sommer, sklerofyllarter og frostfølsomme planter.

**Tropisk/ekvatorial** - Eviggrønne tropiske regnskoger, mangler årstidsveksling og savanner.

Jorda kan ifølge Wallace deles inn i seks **biogeografiske soner**: **Paleoarktisk** (Eurasia) med Asia og Europa som også inneholder Norge, og nær til denne er **Neoarktisk** (N-Amerika, Canada og Grønland). **Afrotropisk** (Etiopisk) dekker Afrika sør for Sahara, **Orientalisk** (India, Filippinene, og Indonesia), **Neotropisk** (S-Amerika) og **Australia**.

**Tropisk regnskog** er eviggrønn, meget artsrik og finnes i S-Amerika, Sentral-Amerika, Afrika og SØ-Asia i et belte rundt ekvator mellom 10° nord og sør for ekvator hvor

nedbøren er rikelig og jevnt fordelt over hele året. Nedbør fra 2000-4500 mm per år og ofte daglig nedbør. Det er høy temperatur og relativ fuktighet, og i monsumområder er det kraftig regn i perioder. Døgnet består av ca. 12 timer dag og 12 timer natt. Om natten lager frok og sikader et komplekst lydbylde. Regnskogen har mange arter, spesialister i et komplisert økologisk samspill. Vegetasjonen danner flere sjikt, det øverste laget er av høye trær. Det er lite humus i jorda som ofte er typen rødfarget lateritt. Omtrent alt organisk strøfall er omsatt og mineralene finnes bundet i vegetasjonen. Sopp resirkulerer raskt det organiske strøfallet. Epifyttene i skogtaket, orkidéer, bromeliaceer og lianer, kan ha tørketilpasset utseende og CAM-metabolisme. Bladene er ofte helrandete, læraktige og med dryppspisser for regnvannet. Fiken gir frukt til aper og fugl. I regnskogen på Ny-Guinea har seksuell seleksjon hos paradisfugl gitt spektakulære fjærformer og farger. Det kommer lite sollys ned i skogbunnen. Etter en forstyrrelse tettes løvtaket raskt igjen. Høy transpirasjon fra vegetasjonen kan gi tåkeskyer. Tropiske områder har ikke blitt påvirket og forstyrret av istider. Planter i tropiske områder er selvinkompatible hermafroditter og flesteparten blir pollinert av flaggermus, kolobrier, bier, sommerfugl, fluer og trips. Høy genflyt gir stor genetisk variasjon. Blå, svart og rød frukt blir spredd med fugl, og gnagere og maur er sekundære spredere. Plateformete utvekster fra basis av stammen (brettrøtter) gir økt stabilitet for høye trær. Det er mange fytofage (herbivore) insekter i tropiske strøk. Årsaken til at det er så mange insektarter i tropene skyldes langvarig stabilt miljø, liten temperaturvariasjon, spesialisering, konkurranse, predasjon og parasittisme. Verdens største bille (*Titanus giganteus*) med lengde 17 cm finnes i S-Amerika. Fuglevingmøllen *Thysania agrippina* har et vingespenn på 25 cm lever i Mellom- og Sør-Amerika og den store vepsen (*Pepsis heros*) finnes i tropiske strøk. Forskjellige typer åmeklubbesopp (*Cordyceps*) som lever på insektlarver er vanlig utbredt. Grupper av store dyr er sjeldne i den tropiske regnskogen, unntatt sjimpanser. **Tåkeskog** er en type tropisk regnskog i høyereliggende områder hvor vann som fraktes gjennom trærne kondenseres på utsiden av bladene og danner tåke. Tåkedråpene drypper ned langs dryppspisser på blad. Den store fuktigheten gir et spesialtilpasset dyre- og planteliv, med gode vekstforhold for epifytter og trebregner.

Tropisk regnskog utgjør store produktive arealer, sammenlignet med korallrev og estuarier som også er produktive, men utgjør et lite areal. Havet er også produktivt, men det er lite produksjon per arealenhet.

**Tropisk tørkeskog** finnes i India (teaskog), Mexico, Thailand og Brasil, og vegetasjonen går inn i hvile i tørkeperioden. Nedbøren er fra 1500-2000 mm per år.

**Temperert regnskog** finnes langs NV-kysten av N-Amerika, SØ-Australia og sørvest i S-Amerika. Det er fra 2000-3800 mm nedbør i året. Milde vintre, kald sommer og det er ofte tåke. Vanlig arter er western hemlock (*Tsuga heterophylla*), douglas (*Pseudotsuga menziesicii*), sitkagran (*Picea sitchensis*), western red cedar (*Thuja plicata*), rødor (*Alnus rubra*), kjempepoppel (*Populus trichocarpa*), storbladlønn (*Acer macrophyllum*), vinlønn (*Acer circinatum*). Det er en rik epifyttvegetasjon med mose, lav og bregner og er et rikt økosystem.

**Temperert løvskog** har varme somre og kalde vintre og fra 750-1260 mm nedbør. Det organiske innholdet i jorda er høyt. Eik, lønn, hickory er vanlige løvfallende trær, og det er blandingsskog med løvtrær og bartrær. Finnes i N-Amerika, Florida, New Zealand, og sentraleuropa. Det er to hovedsjikt: trær samt busker og urter.

Det kan være høye konsentrasjon av aluminium i jorda.

Løvskog finnes i tre hovedtyper: **Vanlig løvskog** med hardføre treslag som bjørk, or, rogn og osp. **Varmekjær løvskog** (edelløvskog) med ask, alm, hassel, spisslønn, svartor, lind, sommerekik og vinterekik. **Fjellbjørkeskog** med bjerk og vier.

## Grassletter

Beveger man seg vekk fra ekvator kommer man til grassletter. Gras har interkalære meristemer og tåler derfor godt beiting og grasbranner. Gras er de vanligste artene på jorda. Savanner er grassletter i Afrika med store herbivore, store predatorer, insekter, maur, termitter. På savannene vokser gras og halvgras, ofte C4-planter, sammen med *Acacia*-trær. Savanner kan deles inn i høygrassavanner med mannshøye gras, kortgrassavanner og tornebusksavanner. Graset gror etter regntiden og det er stor migrasjon av dyr. Området er karakterisert av en eller flere tørketider, varmt klima og stor fordampning. Plantene kan være tilpasset brann ved å ha underjordiske stammer og røtter som ikke skades. På afrikanske savanner er det et rikt dyreliv med flokker av beitende antilope, zebra, giraff, hyener, gnu, og predaterende løver og gribber.

**Tempererte grassletter** med lite nedbør finnes som Puszta i Ungarn, pampas i Argentina og Uruguay, stepper i Russland og prærie i N-Amerika. Det finnes lite trær og busker og området er utsatt for tørke og brann. Grassletter kan være omdannet til landbruksjord. Det tibetanske fjellplatå med tørre grassletter ligger i regnskyggen av Himalaya og har spesielle dyr som jakokse, tibethesten kijang, tibetrev og svartleppica. På sentralasiatiske grassletter lever mongoliagaseller. Grasstepper i Australia har akasie- og eukalyptustrær med dyr som pungbjørn, emu, papegøyer (kakduer, undulater), latterfugl, vombat, punggrevling, pungspringspissmus, pungmus, og krageøgle. På slutten av Mesozoikum var Australia en øy, en tidligere del av Gondwanaland, og har gjennom geologiske tidsperioder var evolusjonært isolert. Australia har store områder med forvitret jord med lavt næringsinnhold.

På regnsiden av Himalaya kommer det store nedbørsmengder som danner utgangskilde for store elver som Indus og Bramaputhra. På sletter med elefantgress (*Mischantus*) som vokser seg meget høyt lever indiske elefanter og tiger. Hindutrappe (*Ardeotis nigriceps*) har spesiell flyveatferd over det høye graset. Store skogsområder i Europa og N-Amerika er blitt hugget ned, jorda har blitt dyrket og resten har blitt grassletter og lyngheier utnyttet til beitemark.

## Middelhavsklima

Middelhavsklima finnes mellom 30-40 ° nord og syd for ekvator. Lite nedbør (250-900 mm år<sup>-1</sup>) faller i perioden november-april på den nordlige, og mai-oktober på den sydlige halvkule. Middelhavsklima gir en tilnærmet lik vegetasjonstype med eviggrønn tørketålende krattvegetasjon med sklerofyllblad, tykk kutikula, optimal bladvinkel, effektiv stomatakontroll og tykt grenselag. Noen planter overlever tørketiden som frø, andre som geofytter med underjordiske lagringsorganer. Andre overlever som blad- eller stammesukkulenter. *Artemisia*, *Cistus*, *Phlomis fruticosa* er eksempler på planter med malakofyll dvs. bløte hårete blad, og når tørken blir kraftigere lages mindre blad, eldre blad kastes av og tilslutt er det bare igjen små bladprimordier.

Middelhavsklima finnes på vestsidene av kontinentene i deler av Chile (matorral, jaral), California (chaparral), V-Australia (mallee) og S-Afrika (fynbos, renosterveld), og middelhavslandene (maquis, maki, machia, garrigue, phrygana, batha) på kalkstein. Eviggrønne dominerer på næringsfattig jord, og det kreves energi for å lage nytt bladverk. Urtene er ofte aromatiske puteplanter eller sukkulenter som gir gunstig grenselag og vannforhold. Vanlige arter i middelhavslandene er oliven (*Olea europaea*), jordbærtre (*Arbutus unedo*), spansk einer (*Juniperus oxycedrus*) og *Juniperus phoenicea*. Langs veikantene finnes tørketålende oleander (*Nerium oleander*). Oleander inneholder giftig oleandring. Rød og hvit oleander er vanlig å finne langs veiene i middelhavsområdet. I noe kjøligere og fuktigere områder vokser korkeik (*Quercus suber*), kermeseik (*Quercus coccifera*) og steineik (*Quercus ilex*), samt edelkastansje (*Castanea sativa*). Aromatiske urter er timian (*Thymus mastichina*), lavendel (*Lavandula pedunculata*) og rosmarin (*Rosmarinus officinalis*). I Spania er fønikiaeiner (*Juniperus phoenicea*) blitt erstattet med pinje (*Pinus pinea*) og *Eucalyptus*, sistnevnte bl.a. brukt til produksjon av fiber til papir og er plantet i plantasjer. Under den varme sommeren går vegetasjonen inn i en hvileperiode. Vegetasjonen er tilpasset sommerbrann (pyrofytter) ved å ha underjordiske stammer og røtter som ikke skades, eller har frø som åpnes ved ild. Brannen passerer vegetasjonen raskt. Korkeik, oliventrær og laurbær tåler brann. På afrikanske savanner er det et rikt dyreliv med flokker av beitende antilope, zebra, giraff, hyener, gnu, og predaterende løver og gribber. Noen planter overlever tørketiden som frø, andre som geofytter med underjordiske lagringsorganer. Andre overlever som sukkulenter. I middelhavsklima i California vokser bl.a. aleppofuru (*Pinus halepensis*), *Adenostoma fasciculatum*, og *Salvia mellifera*, *Artemisia californica*. Av dyrkede nytteplanter vokser fiken, mandel, granateple, sitron og vindruer.

I det **afroalpine beltet** vokser *Senecio* og *Lobelia*-arter. De kan være konstruert som bladrosetter som beskytter mot kulde ved at bladene folder seg sammen. Plantene kan stå i tette grastuer, danne lappetepper, ha kuleform, rosetter eller være beskyttet av gamle visne blad.

## Mangrove

Tropiske kyster er ikke bare sandstrender med kokosnøttpalmer, men også mangrove. Mangroveskog finnes i tidevannssonen i tropiske og subtropiske områder. Mangroveskog trenger avsetninger av sedimenter og finnes ved elvemunninger i brakkvann. Relativt få plantearter (ca. 50 bl.a. *Avicennia*, *Sonneratia* og *Bruguiera*) er tilpasset livet som mangroveskog. Mangrove er tilpasset å respirere i anaerobt miljø ved **ånderøtter** som vokser opp over vannoverflaten. Bladene er tykke og læraktige, slik man finner for planter med liten vanntilgang på grunn av saltinnholdet i vannet. Plantene må kunne leve på et ustabil underlag og ha velegnede spredningsenheter (diasporer). *Rhizophora* har stylvættler slik at deler av underlaget kan forsvinne uten at det får for store følger.

## Ørken

Ved sørlige og nordlige vendesirkel er det lavproduktive ørkenområder. Plantene viser her ekstrem tørketilpasning. Insekter som lever i ørken beveger seg raskt med lange bein over den varme sanden. Organismene som lever i ørken har tykk kutikula dekket av voks for å hindre uttørking. Lipider med høy smeltepunkt er mindre gjennomtrengelig for vann.

Temperaturen kan komme opp i 60°C i jorda om dagen og om natten kan det være kuldegrader. Ørken og tørt klima inngår i en subtropisk klimatype. Ørken utgjør 30 % av jorda og er områder som mottar mindre enn 100-300 mm nedbør pr. år. Ørken er et kvalitativt begrep som sier noe om produktivitet og morfologien til vegetasjonen. Plantene i slike områder kan klassifiseres som 1) de som unngår tørke og 2) de med ekstrem tørketoleranse. Ørkenplantene har en fotosyntesekapasitet på 25-60  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en lysmetning ved 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  og et temperaturoptimum på 25 -40 °C.

I ørken er det mindre enn 300 g tørrvekt  $\text{m}^{-2} \text{ år}^{-1}$  som netto primærproduksjon. Det finnes tropisk varm ørken, temperert kald ørken eller isørken. Noen av de arktiske og alpine strøk og noenstore havområder kan defineres som ørken. Plantene terrestre ørkenområder kan klassifiseres som de som unngår tørke og de med ekstrem tørketoleranse. Sandflukt gir sanddyner som er i stadig bevegelse. Eksempler på ørkener er Sahara (Afrika), Australske ørken, Libyske ørken, Kalahari (Afrika), Mojaveørken i N-Amerika, Sonora ørken i Arizona hvor det regner og finnes saguarokaktus. Coloradoørkenen med jostvatre (*Yucca brevifolia*), den namibiske ørken, Atacama-ørkenen i Chile, Takla-Makan-ørkenen i Kina. Atacama-ørkenen får vann fra tåke som dannes når den kalde Humboldtstrømmen møter den varmere innlandsluften.

Gobiørkenen ligger i regnskyggen fra Himalaya, og her finnes den siste populasjonen med ville kameler som får vann ved å spise snø.

I tørre områder er bladarealindeksen (LAI) mindre enn 1. CAM-metabolisme er utbredt. Skorpioner, gekko, skink, slanger og ørkenrotter er dyr som lever i ørkenstrøk. Gnagere får vann via maten. Kaktus, agave, yucca og euphorbia lagrer vann i stengel eller blad (bladkaktus). Ettårige planter har rask etablering og blomstring hvis det kommer regn. Andre overlever tørke som løk eller jordstengler. Det er en overgang fra ørken til steppeørken til steppe med regn om vinteren. Ørken i kystklima er annerledes enn ørken innlandsklima.

## Taiga

Etter savannene følger den tempererte sone. Beveger man seg videre nordover følger det **boreale barskogsbelte** og **arktisk tundra** med stadig økende tilpasning til kulde, snø og kort vekstsesong. På den sørlige halvkule har man ikke taiga og tundra.

Taiga, som den kalles i Sibir, er en del av et bredt belte med eviggrønn nordlig boreal sammenhengende barskog som i N-Amerika går fra Alaska til Labrador, og i Eurasia fra Skandinavia gjennom Sibir. Vinteren er kald og det er ca. 500 mm nedbør per år. Taigaen er næringsfattig og surt strøfall kommer fra bartrærne. På taigaen vokser løvtrær som bjerk og osp som tåler vintertørke og alle er tilpasset daglengde med tidlig innvintring. Bartrærne har spiralformet vridd vekst med krummholz. På taigaen finnes hare, gaupe, ulv, bjørn, bever, ekorn, korsnebb, meiser, ravn, storfugl, orrfugl, elg, jerv, ulv, rype, mår, lavskrike, lappugle, røyskatt, sobel, ugler og ørn, og gnagere, samt om sommeren er det sesongmigranter og mange trekkfugler.

Bartrær har nåler som sitter på om vinteren, unntatt lerk, og hindrer derved sollys til å nå ned til skogbunnen. Dette gir ingen vårflora som i løvskogen, og jorda forblir kald, noe som gir saktere nedbrytning av på forhånd allerede tungt nedbrytbart organisk materiale. Bartrær vokser raskere enn løvtrær i temperert klima. Bartrær starter assimilasjonen tidligere om våren og fortsetter lenger utover høsten samennlignet med løvtrærne. Hos bartrærne er det bare en liten del av assimilasjonskapasiteten som byttes ut hvert år.

I blåbærskog vokser gran, skogstjerne, hårfrytle, linnea og maiblom.

## Barskog og løvskog

Trærne er vedplanter som dominerer i en skog. De vokser høyere enn andre planter og kan utnytte sollyset maksimalt. I skogbunnen er det lite vind og lite lys, sammenlignet med skogkanten. I barskog hos oss dominerer gran (*Picea abies*) eller furu (*Pinus sylvestris*) med varierende felt- og bunnvegetasjon. **Furuskog** finnes på næringsfattig og tørr jord. Med et grunt rotsystem trives furu på fjell og morenemateriale. Gran som krever dypere jord og bedre vanntilgang er skyggetålende og vil over tid utkonkurrere annen vegetasjon. Både gran og furu, sammen med andre bartrær som barlind (*Taxus baccata*), lerk (*Larix decidua*) og einer (*Juniperus communis*) er nakenfrøete og har nåleformete blad. Nålene er flerårige unntatt for lerk. I østlige deler av Norge med lite nedbør finnes furuskog hvor dominerende arter i bunnvegetasjonen er tyttebær (*Vaccinium vitis-idae*), krekling (*Empetrum nigrum*), samt lav av forskjellige typer: Kvitkrull, lys- og grå reinlav, og islandslav (*Cetraria islandica*). Lite kravfulle moser er etasjemose (*Hylocomium splendens*), furumose (*Pleurozium schreberi*), og filtsigdmore (*Dicranum undulatum*). Etasjemose tiltrekker seg lite vann og er tidligere blitt benyttet til tetningsmaterile mellom stokkene i laftebygg. I fuktige næringsfatte områder vokser grønnfarget grantorvmose (*Sphagnum girgensohnii*) med greinskuddene i en femarmet stjerne sett ovenfra.

Blir det tykkere jordlag kommer det inn planter som røsslyng (*Calluna vulgaris*), blåbær (*Vaccinium myrtillus*) og blokkebær (*Vaccinium uliginosum*). Furu kan også vokse i tilknytning til myrer sammen med røsslyng, molte (*Rubus chamaemorus*), soldogg (*Drosera*), tranebær (*Vaccinium oxycoccus*) og torvmoser (*Sphagnum*).

I kalkfuruskoger er blåveis (*Hepatica nobilis*) vanlig. I granskogen kan det finnes innslag av bjerk (*Betula*), rogn (*Sorbus aucuparia*), or (*Alnus incana*) og osp (*Populus tremula*). Dette er hardføre treslag som også kan danne egen vanlig løvskog. Humuslaget bestående av barnåler, rester av lyng og mose, er tykt, surt og lite omdannet med lav nitrifikasjon.

I blåbærgranskog er blåbær og moser den dominerende bunnvegetasjonen. Andre arter som er vanlig i **granskog** er kråkefot (*Lycopodium*), linnea (*Linnea borealis*), stormarimjelle (*Melampyrum pratense*), skrubbær (*Cornus suecica*) og skogstjerne (*Trientalis europaea*). Vanlige moser er sigmoser (*Dicranum*), furumose (*Pleurozium schreberi*), etasjemose (*Hylocomium splendens*), samt bjørnemose (*Polytrichum*), og torvmose (*Sphagnum*). Er jorda noe bedre finner man gjøkesyre (*Oxalis acetosella*), bregner som hengeving (*Phegopteris connectilis*) og fugletelg (*Gymnocarpium dryopteris*), samt hvitveis (*Anemone nemorosa*). Jordprofilet i et næringsfattig granskog er ofte et podsolprofil. Blir det ennå mer næringsrikt dannes høystaudegranskog og man finner tyrihjelme (*Aconitum septentrionale*), storklokke (*Campanula latifolia*), turt (*Cicerbita alpina*), skogstorknebb (*Geranium silvaticum*), skogsnelle (*Equisetum sylvaticum*) og med innslag av rogn og bjerk. I storbregnegranskog med fuktig skogbunn finnes bregner som skogburkne (*Athyrium filix-femina*), ormetelg (*Dryopteris filix-mas*) og strutseving (*Matteuccia struthiopteris*), og med kravfulle moser i bunnsjiktet.

Arter som hører med til **varmekjær løvskog/edelløvskog** hvor jorda har et brunjordsprofil er ask (*Fraxinus excelsior*), lind (*Tilia cordata*), hassel (*Corylus avellana*), alm (*Ulmus glabra*), spisslønn (*Acer platanoides*), svartor (*Alnus glutinosa*), eik (*Quercus*)

og bøk (*Fagus sylvatica*). Løvskogtrærne feller løvet om høsten, og danner et næringsrikt lett omsettelig strøfall. Andre busker man finner i disse skogene er trollhegg (*Frangula alnus*), tysbast (*Daphne mezereum*), krossved (*Viburnum opulus*) og leddved. Bunnvegetasjonen er vanligvis rik og inneholder arter som trollbær (*Actaea spicata*), firblad (*Paris quadrifolia*), liljekonvall (*Convallaria majalis*), myske (*Galium odoratum*), sannikel (*Sanicula europaea*), skogsalat (*Mycelis muralis*), tannrot (*Dentaria bulbifera*), blåveis (*Hepatica nobilis*), lerkespore, fingerstarr (*Carex digitata*), vårerteknapp (*Lathyrus vernus*), og hengeaks (*Melica nutans*).

Er jorda næringsrik og fuktig kan det vokse **svartorsumpskog**. Or har nitrogenfikserende aktinomyceter (slekten *Frankia*) på røttene, og i skogbunnen kan det vokse soleiehov, mjødurt, skogburkne og trollhegg.

Etter flatehogst blir det økt solinnstråling og hogstavfallet frigir næring. I den første pionerfasen vokser det vrandå, geitrams og bringebær, men etterhvert vokser det smyle, snerprørkvein, osp, bjerke, selje og rogn. Hakkespetter er avhengig av gammel og rått skog med innslag av gamle ospetrær som kan brukes til reirplasser.

Vegetasjonsanalyser foretas ved å legge ut tilfeldige analyseflater med et bestemt minimumsareal som gjør prøveflatene representative. I ruteanalysene deles vegetasjonen inn i tresjikt, busksjikt, feltsjikt og bunnsjikt, med tilhørende dekningsgrad for de forskjellige artene f.eks. basert på Hult-Sernanders femdelte skala. I vegetasjonsgradienter kan det foretas linjeanalyse eller transekter.

## Tundra

Tundra finnes ved polarsirklene eller i høyfjellet. Det er permafrost hvor flytende vann bare er tilgjengelig i en kort tid på året. Lav, moser, starr, og dvergbusker dominerer, og migrerende dyr ankommer i vekstsesongen. Tundra karakteriseres av et ekstremt fysisk miljø med kort og kald vekstsesong, og lang og kald vinter. Jordtemperaturen kommer sjelden over 5 °C. Jorda over permafrosten tines om sommeren og fryser om vinteren. Planter som ikke tåler de endringer i jordstruktur (frostheving) dette medfører er dårlig tilpasset. Plantene kan satse på en liten rot som gjør at de flyter (fjelltettegras (*Pinguicula alpina*), en elastisk pelerot med stor strekningsstyrke (fjellsmelle (*Silene acaulis*)), eller ettårige røtter (duskull *Eriophorum angustifolium*). Rødsildre (*Saxifraga oppositifolia*) kan tåle meget lave vannpotensial -4.4 til -5.5 MPa.

Jorda kan være oversvømt hvis permafrosten hindrer drenering, men kan også være tørr sandjord på vindeksponerte steder med lite nedbør. Xeromorfe karakterer vil gi fortrinn i en arktisk ørken. Røttene hos plantene som vokser på tundraen vokser ved lave temperaturer og næringsopptaket kan skje helt ned til 0°C. Arktiske og alpine planter har høyt forhold: biomasse under jorda/biomasse over jorda (f.eks. 6/30). Røttene på tundraplanter er langlevet og de økonomiserer med investeringene i karbon og mineralnæring. Arter som danner kloner dominerer, hvor eldre røtter gir bidrag til de yngre generasjonene i klonen. Næringselementer kan resirkuleres meget effektivt mellom de forskjellige delene av planten. Tundraen dekker 17 % av jordas landareal.

Arktisk tundra finnes bare på den nordlige halvkule over tregrensen. Den alpine tundra har lang vinter.ca. 50 lange dager, og lange og kalde vintre som betyr lang hvileperiode. Tundraen er næringsfattig og det er lite organisk strøfall. **Permafrosten** har forskjellig dybde og tykkelse. Jorda over permafrosten tines om sommeren og fryser om vinteren.

Dårlig drenering pga. permafrosten gjør at tundraen ofte er vannfylt om sommeren med rikt insektsliv. På tundraen er det myrer, grunne sjøer og elver. Det er lavt arts mangfold bestående av moser, lav, gras og halvgras. Trær og busker mangler, bortsett fra enkelte beskyttede steder med gunstig lokalklima. Det er få arter, men i stort antall og permafrosten begrenser rot dybden. Dyr på tundraen er arktisk rev, hare, ulv, reinsdyr, ryp, snøugle, og lemen. Om sommeren kommer det hekkende vadefugl. På den nordamerikanske tundraen kommer det om sommeren store flokker med snøgjess (*Chen caerulescens*) som overvintrer i Mexico. Ulv jakter på store flokker med nordamerikansk reinsdyr, caribou (*Rangifer tarandus*), som er på vandring til tundraen om sommeren. Tundraen er et sårbart økosystem og motorisert ferdsel setter varige spor.

## Arktis og Antarktis

Arktis og Antarktis er ekstreme leveområder om vinteren, men i sommerhalvåret er det sol hele døgnet. I Antarktis lever leopardsel med kraftige tenner som jakter på pingviner. Ross-sel spiser blekksprut. Krabbetersel spiser krill og krepsdyr. Andre selarter er weddelsel, antarktispelssel og sørlig elefantsel. Antarktiskrill (*Euphausia superba*) er mat for en rekke dyrearter i havet. Krill, euphasider, er et samlenavn for en rekke arter med copepoder. Krill inngår i næringskjeden til bardehval, tannhval, fisk, fugler, og blekksprut. Keiserpingvin (*Aptenodytes forsteri*) med vinterhekkning, adeliepingvin (*Pygoscelis adeliae*), antarktispetrell (*Thalassoica antarctica*), snøpetrell (*Pagodroma nivalis*) og sørjo (*Catharacta maccormicki*) lever i Antarktis. I Antarktis er det to grasarter, antarktibunke (*Deschampsia antarctica*) og *Colobanthus quitensis*. I jorda finnes protozoer, spretthaler og midd.

### Ekstremofile miljøer

Blant arkebakteriene finnes det **termofile** og hypertermofile arter som lever i varme kilder eller i tilknytning til vulkansk aktivitet på havbunnen. Hypertermofile svovelbakterier kan leve på svovel og hydrogensulfid under stort trykk ved kokepunktet for vann i undersjøiske høytemperaturområder, kalt **hydrotermiske ventiler**, i vulkanske områder hvor magma blandes med sjøvann. De hydrotermiske ventiler kan deles i:

- 1) varme ventiler med materiale som sendes ut med hastighet ca. 2 cm sek<sup>-1</sup>
- 2) svarte skorsteiner som er høye tårn med jernsulfider og som sender ut materiale med 1-2 m sek<sup>-1</sup>.

I disse systemene kan temperaturen nærme seg 400°C. En rekke termofile og **barofile** kjemolitotrofe og metylo trofe bakterier lever under disse betingelsene. Det dannes spesielle økosystemer med en type rørorm (*Riftia pachyphila*) sammen med spesielle krepsdyr, fisk og leddormer.

I saltsjøer lever **halofile** organismer som *Halobacter* og *Halococci*. Den encellede fotosyntetiske algen *Dangearidinelle alitrix* lever på overflaten til saltkrystaller.

Arkebakteriene *Metallogenium* og *Pedomicrobium* lever på et tynt lag av jern og mangan i ørkenstrøk og gir en rustfarget ørken.

Litotrofe organismer lever i eller på stein. *Deinococcus radiourans* kan vokse på områder med sterk radioaktiv stråling er er radiofil.

*Thermus aquaticus* er en termofil svovelbakterie som gir taq DNA polymerase som benyttes i PCR-teknikk.

## Liv på store havdyp



Synlig lys kan gå ned til 300 m i den fotiske sonen. Dypvannshavet er karakterisert av høyt trykk, lav temperatur og lite næring. Trykket øker med en atmosfære for hver 10 meter. Det økte trykket gir dårligere binding av substrater til enzymer. Kaldere vann gir mer mettede fettsyrer i membranene. Unntaket er imidlertid undersjøiske høyttemperaturområder. På bunnen kommer det et kontinuerlig regn med organisk materiale fra havoverflaten. Mange organismer har organer som produserer lys katalysert av luciferin-luciferase.

## Myr

Myrområder er karakterisert av høy grunnvannsstand og liten gjennomstrømming av vann som danner en sump hvor organisk materiale akkumuleres. Vannmetningen betyr liten tilgang på oksygen og nedbrytningen nedsettes. Myr kan også dannes ved gjengroing av tjern (**igjengroingsmyr**). **Regnvannsmyr** (ombrogen myr) er fattigmyr som bare får næringstilførsel med nedbøren. På en regnvannsmyr vokser furu, torvmyrull, molte, smal soldogg, rund soldogg, tranebær, blokkebær, kvitlyng, krekling, bjønnskjegg, kvitmyrak og sivblom. Av torvmoser (*Sphagnum*) finnes rødtormose (*S. rubellum*), rusttormose (*S. fuscum*). **Jordvannsmyr** (minerogen (geogen) myr) får i tillegg til nedbøren næring fra sigevann fra omgivelsene. På en jordvannsmyr kan det vokse duskmyrull, vanlig myrklegg, myrhatt, pors, myrkongle og bukkeblad. Er sigevannet kalkholdig kan det gi kalkmyr hvor det kan vokse orkidéer. En **soligen myr** (bakkemyr) ligger i hellende terreng hvor vannet er i stadig bevegelse nedover. I områder med mye nedbør kan myrene danne langsgående strenger, **strengmyr**. En **topogen myr** ligger i et område med stillestående grunnvann. **Høymyr** er en topogen ombrogen myr hvor det i midten av myra er et flatt platå, og hvor det langs kanten er en bratt myrkant mot omgivelsene. Når torvmoser, som er de viktigste artene i myrdannelsen, tar opp mineralnæring skjer det i bytte med protoner ( $H^+$ ) som surgjør myra. I tillegg er det høyt innhold av fenoler som gir sakte nedbrytning. De anaerobe forholdene gjør at metanogene bakterier som bruker karbondioksid som elektron- og protonakseptor i respirasjonen produserer store mengder metan. Under overflaten av myra kan det ligge torv i metertykke lag.

Fattigmyrene har lite næringskrevende arter som torvmose, molte, torvmyrull, bjønnskjegg, pors, soldogg, kvitmyrak, kvitlyng, tranebær, starr og saktevoksende furu. Myrplantene er tilpasset lite oksygen og mye vann, lite næring med mangel på nitrogen og fosfor, og lav jordtemperatur, men høy solinnstråling. **Palsmyrer** som man kan finne i Finnmark har en kjerne av permanent is.

I kystnære områder vokser røme på fattigmyrene. Jordvannsmyr som får tilsig av vann fra kalkrik jord danner **rikmyr** med bl.a. orkidéer og breiull. På myrer i fjellet vokser vier, svarttopp, tettegras, fjellsnelle og gullmyrklegg.

Myrvegetasjonen lever i de øverste ca. 10 cm, blir i perioder oversvømt, unntatt tuene. Torvmose har ikke røtter. Under plantedekke er myra lysere og enkelte plantedeler kan gjenkjennes. Dypere ned blir torva mørkere. Dypest under torva kan det ligge et lag med gytje eller dyslam.

I myrområder er mye karbon bundet i torvmose (*Sphagnum*). Det betyr at ved drenering av myrer og sump blir det frigitt store mengder karbondioksid til atmosfæren når oksygen blir tilgjengelig i nedbrytningen av det organiske materiale. Myr kan benyttes til brenntorv. 5-keto-D-mannuronsyre og garvestoffer virker som konserveringsmiddel, jfr.

moselik funnet i myrer i Danmark. Mange myrer brukes til å produsere torv (dekompostert torvmose) til torvstrøindustrien.

## Fjell

I nordlige alpine områder er vegetasjon og dyreliv tilpasset en kort vekstsesong med skiftende temperatur og lange dager. Fjellrabbene er enten snøfrie eller dekket av et tynt snødekke om vinteren. På rabbene vokser lav, moser, rypebær, fjellkrekling, fjellpryd, rynkevier, reinrose, fjellarve, rødsildre, fjellsmelle, og fjellfrøstjerne. På lesider og mer beskyttet vokser det vier (sølvvier, lappvier, ullvier), skrubbbær, skogstorknebb, blålyng, og fjelltistel. Høystaudeenger domineres av tyrihjel, hvitsoleie, turt, ballblom, hvitbladtistel, og skogstorknebb. I snøleiene vokser smyle, finnskjegg, stivstarr, engsoleie, fjellfiol, følblom, fjelløvetann, marikåpe, setermjelt, og fjelltistel. Er snøleiene fuktige vokser fjellsyre, fjellrapp og stjernesildre.

## Kulturlandskap

Vegetasjonsområder som er påvirket av mennesker og omfatter åkrer, forenger, slåttenger, beitenger, veikantenger og asfaltvegetasjon i byen. I dette kulturlandskapet trives også rødrev, gnagere med et rikt insekts- og fugleliv.

## Akvatiske biomer

Økosystemene kan klassifiseres i terrestrisk og akvatisk, og oftest er det flytende overganger mellom økosystemene. Det er to hovedtyper av akvatiske biomer: ferskvann og saltvann.

**Littoralsonen** ligger nær stranden, har varmt vann med god lystilgang. Vegetasjonen er flytende eller festet til bunnen, og det er varierte algesamfunn. Faunaen består av snegler, insekter, krepsdyr, fisk og amfibier. **Limnisk sone** er lenger fra stranden. Sonen domineres av fytoplankton bestående av alger og blågrønnbakterier og zooplankton som beiter på fytoplankton. Små fisk beiter på zooplankton, men det finnes også større fisk og fugl. **Fotisk sone** er overflatevannet som blir gjennomtrengt av sollys og under denne er den mørke **afotisk sone**. **Profundalsonen** er dyp, afotisk og ligger under limnisk sone. Profundalsonen kan mangle i grunne sjøer. Detritus er dødt organisk materiale som synker ned fra overflaten. Det kan være lite oksygen pga. av nedbrytningen av organisk materiale. Det er rikelig med mineralnæring fra nedbrytningen. Dypt vann blander seg vanligvis ikke med overflatevannet pga. forskjellig tetthet pga. temperaturen.

Ser man på artsantallet av zooplankton i ferskvann er det mest hjuldyr (*Rotatoria*) og deretter følger vannlopper og daphnier (*Cladocera*) og hoppekreps (*Copepoda*), hvorav en art innen de tre gruppene er ofte dominerende, og det er sesongvariasjoner i artsantallet. Zooplankton kan ofte være gjennomskinnelige slik at de ikke så lett blir observert av predatorer. Zooplankton kan foreta aktive vertikale vandring ved hjelp av antenner og kranser med cilier. Gassblærer kan gi oppdrift og flyteevne. Dyrelivet som lever på overflatehinnen til vannet kalles **neuston**, bl.a. vannløpere og virvlere (*Gyrinidae*).

## Ferskvann

Ferskvann finnes i elver, bekker, vann, og is. Våtlandsområder har vannadapterte planter (hydrofytter), vann- og vadefugl. I ferskvann lever insekter (larver av steinfluer, fjæremygg, døgnfluer), abbor, karpefisk, gjedde, ørret, leddyr og amfibier.

**Oligotrofe sjøer** er dype, næringsfattige og lite produktive. Vannet er klart og gjennomsiktig og det er rikelig med oksygen i profundalsonen siden det dannes lite detritus og organisk materiale. Steinfluelarver er en indikator på rent vann. Botnegras (*Lobelia dortmanna*) er en karakterart i oligotrofe vann.

**Eutrofe sjøer** er grunne, næringsrike og meget produktive. Vannet er ofte en grønnfarget suppe, lite gjennomsiktig pga store mengder fytoplankton. Store mengder detritus synker ned mot bunnen og respirasjonen av nedbrytere bruker opp oksygenet og skaper anaerobe forhold i bunnsedimentene om sommeren med tilhørende produksjon av giftig hydrogensulfid og metan. Oligotrofe sjøer kan over tid utvikle seg til eutrofe hvis det kommer avrenning med næringsrikt vann og sedimenter fra landbruk og kloakk. I eutroft vann er tjønnaks (*Potamogeton*) en karakterart, men det kan også vokse vannliljer, vassoleie, og i vannkanten siv, vassgro, starr (*Carex*), iris, takrør, og sivaks. Det er en overgangssone til tørt land. **Mesotrofe sjøer** er en mellomting mellom oligotrofe og eutrofe. I innsjøer er det endringer i temperaturprofiler vår, sommer, høst og vinter.

**Dystrofe vann** (dysjøer, myrvann, humussjøer) er sure og gulbrunfarget av høyt innhold av humusstoffer og dysedimenter. Langs myrvannet som ofte finnes i skogsområder i tempererte og subarktiske strøk kan det være gyngende flytetorv med torvmose og soldogg (*Drosera*), og i vannet kan det vokse nøkkeroser og bukkeblad (*Menyanthes trifoliata*). I grunne tjern vil planterester hope seg opp, vannet blir stadig grunnere, vannkanten fylles av torvmose og tjernet gror igjen. I surt vann kan man finne ertemusling (*Pisidium*) og kulemusling (*Sphaerium*), samt larver av fjæremygg og svevemygg.

Kransalger vokser i oligotrofe kalkrike sjøer (Charasjøer).

Takrør (*Phragmites australis*) danner tett vegetasjon nær vann og i sumper. Takrørskogen danner en god biotop for fugler e.g. rørsanger. Ytterst kan det vokse sjøsivaks, og i den næringsrike vannkanten finnes piggknopp, kattehale, gulldusk, fredløs og kjempesøtgras.

## Elver og bekker

Elver og bekker er vann som renner i en bestemt retning (lotisk). Ved starten er vannet kaldt og klart. Kan bringe med seg sedimenter. Næringsinnholdet er rikere i elver som renner gjennom områder med tett vegetasjon. Det kommer organisk materiale fra vegetasjonen ned i vannet. Pga strømmen i vannet finnes det ikke store mengden plankton. Alger og mose lever festet til bunnen. Kan være rikelig med insekter. Nær munningen hvor vannet renner saktere er ofte vannet varmere, har mindre oksygen og det kan leve karpefisk. Dominerende dyreliv i rennende er knottlarver og nettspinnende vårfluelarver. Elveperlemusling (*Margaritifera margaritifera*) som har et larvestadium på fisk er tilknyttet rennende vann. Det gjelder også laks, harr, steinsmett og fossefall. Forskjellige vierarter danner elvekraft.

I tropiske områder er det tett vegetasjon langs elvebredder og vassdrag, siden lyset kommer inn fra den åpne vannsiden. Det var denne type jungel de første oppdagelsesreisende observerte når de fulgte elvene.

## Saltvann

Havet dekker 75% av jordoverflaten. Mye av nedbøren på jorda kommer fra fordampning av vann fra havoverflaten. Klima og vind påvirkes av havtemperaturen og havstrømmer. Marine alger og fytoplankton produserer ca. 45% av jordas primærproduksjon. Saltinnholdet varierer, men er ca. 3%.

**Tidevannssonen** (fjæresonen, littoralsonen) er en stripe hvor land møter havvannet mellom høyvanns- og lavvanns-merket, og gir en overgangssone mellom tørt land og saltvann. To ganger i døgnet er det høyvann (flo) og to ganger lavvann (fjære) forårsaket av gravitasjonskrefter fra sol og måne, med mer ekstreme utslag ved springflo og nippflo. Tidevannsbølgen som beveger seg rundt den roterende jorda påvirkes av kontinentene. I fjorder kan tidevannet også bli påvirket av vindretningen. Arter i tidevannssonen opplever store variasjoner i temperatur, får periodevis uttørking og må tåle store endringer i saltkonsentrasjon. Artene i tidevannssonen er ofte utsatt for mekaniske påkjenninger fra bølgeslag. Ved lavvann får fugl adgang til fjæresonen, og ved høyvann er fisk og krabber predatorer i denne sonen.

Overgangen fra land til hav kan deles i flere soner. Øverst er **epilittoralsonen** hvor organismene i bare enkelte tilfeller blir utsatt for saltpåvirkning fra saltdråper som kommer med vinden. Nedenfor epilittoralsonen ligger **sprøytesonen** (supralittoralsonen) (sprøytesonen) hvor organismene til stadighet blir påvirket av sjøsprøyt og brenninger kombinert med sterk vind. Avhengig av vinden blir stranden mer eller mindre beskyttet eller eksponert. På klippene kan det vokse guldfarget messinglav (*Xanthoria parietina*), og på skyggefulle klipper i sprøytesonen kan det vokse svartfarget lav, marebek (*Verrucaria maura*) og blågrønnbakterier bl.a. *Calothrix scopulorum*. Nedenfor sprøytesonen ligger **tidevannssonen** (littoralsonen) avgrenset av høy- og lavvann. Klipper har organismer som tåler bølgene og det er rur, blåskjell, beitende strandsnegl som tåler delvis uttørking. Blåskjell (*Mytilus edulis*) lukker seg når vannstanden synker og rur lukker kalkplatene Rur (rankeføtter, *Balanus*) og strandsnegl (*Littorina*) lever på stein og klipper opp til høyvannstandsmerke. Øverst i fjæra finnes fjærerur (*Semibalanus balanoides*) og nederst den noe større steinrur (*Balanus balanus*). Hvert rurindivid ligger på ryggen i et kraterformet kalkskall som kan lukkes med kalkplater. Rur er hermafroditter, men har kryssbefruktning og spres med naupliuslarver. Blåskjell er festet med byssustråder, og filtrerer vann over gjellene.

Av de tre vanligste artene strandsnegl lever spiss strandsnegl (*Littorina saxatilis*), som føder levende unger, opp mot sprøytesonen, vanlig strandsnegl (*Littorina littorea*) i fjæresonen og nederst i overgangen til **sjøsonen** (sublittoralsonen) lever butt strandsnegl (*Littorina littoralis*). Etter næringsøk vender de tilbake til et hvileområde. Andre algebeitere (herbivore) i tidevannssonen er albueskjell (*Patella vulgata*) som suger seg usedvanlig hardt fast på lokaliteter hvor skallet er tilpasset, og som de søker tilbake til etter næringsvandring. At de sitter hardt fast med hardt skall gir beskyttelse mot predatorer, bølgeslag og uttørking. Purpurnegl (*Nucella lapillus*), sjøpinnsvin, og boresnegl (*Natica*) er karnivore og spiser rur. I tidevannssonen vokser spiraltang (*Fucus spiralis*) øverst, deretter blæretang (*Fucus vesiculosus*) og grisetang (*Ascophyllum nodosum*) og nederst, øverst i sjøsonen vokser sagtang (*Fucus serratus*). Blæretang og grisetang har luftfylte blærer slik at de flyter i strandkanten på beskyttede lokaliteter. På mer eksponerte strender er det færre blærer og thallus blir tykkere, smalere og sterkere. På Vestlandet vil man finne sauetang (*Pelvetia canaliculata*) i fjæresonen. I tangbeltet

lever tanglopper (Amphipoda), tanglus (Isopoda) og pungreker. I grønnalgebassenger som enkelte ganger får tilgang på sjøvann, men også regn med nedbøren kan det vokse tarmgrønse (*Enteromorpha*) og grønndusk (*Cladophora*), men disse kan også finnes i sjøsonen sammen med rødalger. I brakkvannspytt lever grønnalger, isopoder, skrukettroll og munkelus.

I sjøsonen blir forholdene mer stabile med artsrike tareskoger bestående av sukkertare (*Laminaria hyperborea*) og fingertare (*Laminaria digitata*). På algene lever mosedyr (bryozooer, eks. *Membranipora membranacea*), kalkrørsormer, posthornmark (*Spirorbis borealis*), tanglus (*Idotea*) og tanglopper (*Gammarus locusta*), samt andre algeepifytter. Korstroll (*Asterias rubens*), strandkrabbe (*Carcinus maenas*) og taskekrabbe (*Cancer pagurus*) predaterer blåskjell. Korstroll og krabber blir predatert av fisk, måker, ærfugl, trollkrabber og solstjerner. Fastsittende bunndyr spres via et planktonstadium. Planktonet blir predatert av maneter, pilormer og småfisk. Plankton kan forflytte seg i vannsøylen, er ofte gjennomsiktige og har utvekster som gjør dem vanskeligere å spise, og som beskytter mot predasjon.

**Sandstrand og mudderflater** har ingen tydelig lagdeling i arter. **Saltmarker** er områder som blir oversvømt av saltvann og hvor hvor leirpartikler sedimenteres. Her vokser det ytterst salturt (*Salicornia*), og videre innover mot land finnes saltbendel, strandkjempe og saftmelde, alle med sukkulente bygningstrekk. Ålegras (*Zostera*) er den eneste av blomsterplantene som kan vokse på havbunnen hvor den noen steder danner store undersjøiske grassletter, **sjøgrasenger**. Hvis det er brakkvann kan det vokse havgras. På engene nærmest sjøvannet vokser fjæresaltgras (*Puccinellia maritima*), etterfulgt av saltsiv, rødsvinel, saulauk, tiriltunge, og tiriltunge. På sandstrender vokser strandkål, strandarve, strandrug og strandvortemelk. På strandberg vokser fjærekoll, strandkjempe og bitter bergknapp. Strandrug (*Elymus arenarius*) og marehalm (*Ammophila arenaria*) har begge et kraftig rotsystem som er med å binde flyvesand og danne sanddyner. På eksponerte strender kan det finnes **tangvoller**. Når tangvoller råtner blir det frigitt næringsstoffer som nitrogen og fosfor. Nitrofile ofte ettårige vokser i slike områder f.eks. tangmelde (*Atriplex latifolia*), strandmelde (*Atriplex littoralis*), gåsemure (*Potentilla anserina*) og strandreddik (*Cakile maritima*).

**Mangrove** er den tropiske motsvarighet til saltmarker. Mangrovetrærne står på stylderøtter. Frøene spirer på planten (vivipari) og faller ned i bunnslammet hvor den fester seg. Sjøkua dugong (*Dugong dugong*) beiter på røtter og gras i sjøgrasenger i grunne kystfarvann og elvemunninger ved det Indiske hav, Indonesia, Ø-Afrika og NØ-Australia.

Det er tre hovedtyper av leveområder: **Bløtbunn** (mudderbunn), **sandbunn** og **hardbunn** med fast fjell og stein. På hardbunn i sprekker og revner sitter organismene godt fast og står godt imot bølgeslag. På bløtbunn vokser sjøgress med båndformete blad og nålefisk f.eks. tangsneller og sjøhest hviler opprett i vannmassene.

**Neritisk sone** strekker seg fra tidevannssonen til kanten av kontinentalsokkelen. Det er på kontinentalsokkelen det meste av livet i havet befinner seg.

**Pelagisk sone** er det åpne havvannet. Pelagiske biomer er åpent vann hvor vannet blandes av havstrømmer. Næringsinnholdet er ofte lite, unntatt i områder med oppstrømmer fra dypvann. Vanntemperaturen er ofte lav. Langs kysten av California

(Californiastrømmen), Peru (Humboldtstrømmen) og S-Afrika (Benguelastrømmen) finnes oppstrømmer ("upwhellings") som danner basis for et rikt plante- og dyreliv. For øvrig er tropiske havområder karrige med lite næring. Det samme gjelder deler av Middelhavet som er oligotroft. Nordover langs vestkysten av S-Afrika renner Benguelastrømmen som deretter svinger vestover opp i den sørlige ekvatorialstrømmen. Benguela gjør at vind driver overflatevann ut fra kysten og det strømmer opp næringsrikt dypvann og her samles blekksprut, fisk, hai og sel. Langs østkysten av S-Afrika renner Agulhasstrømmen med varmt vann sørover og møter Benguelastrømmen. Deler av Agulhas strømmer tilbake til det indiske hav. Vinterstormer kan blande vannmassene og bringe næringsrikt dypvann til overflaten. F.eks. "The roaring forties" på den sydlige halvkule. Finnhvalen knølhval (*Megaptera novaeangliae*) med lange sveiver med vorter drar på vandring til varmt, men næringsfattig tropisk hav om vinteren for å kalve, mens straks ungen som vokser på næringsrik melk er blitt stor nok, drar knølhvalen til arktiske eller antarktiske farvann hvor de jakter i flokk for å spise av den rike vår- og sommeroppblomstringen av krill, salper, ribbemaneter og småfisk. Knølhvalene lager luftbobler som brukes til å oppkonsentrere byttedyrene. Tidligere var knølhval vanlig langs norskekysten før bestanden kollapset grunnet uvetlig hvalfangst. **Fytoplankton** er mat for **zooplankton** som igjen er mat for krill, maneter, larver av fisk og invertebrater. De fleste artene holder seg flytende. **Nekton** er fritt svømmende dyr i pelagisk sone. Det er få insekter i havet. Havløpere (*Halobates*) er langbeinete teiger som lever på overflaten i rolig hav i tropiske strøk. Havløpere legger egg på flytende gjenstander og drivtang.

**Bentisk sone** er havbunnen. Bentos er dyr som finnes på havbunnen. Bentisk sone mottar næring fra avsatt detritus. Her finnes sjøanemoner, slangestjerner, krepsdyr, slimål, muslinger, og børsteormer. Bentiske samfunn på dypt vann har kaldt vann 1-3°C og trykket er stort. På store havdyp er det helt mørkt, men vanligvis god tilgang på oksygen. Langs midthavsrygger kan det være hydrotermiske ventiler med kjemoautotrofe bakterier som primærprodusenter og som danner egne lysuavhengige økosystemer. Bakteriene lager energi ved å oksidere hydrogensulfid. Bakteriene spises av børsteormer (polychaeter), pigghuder og fisk.

**Abyssalsonen** er fra 4000-6000 meter hvor temperaturen er ca. 3°C. **Hadalsonen** er dypere enn 6000 meter. Detritus som synker ned til de marine dypvannsområdene kalles "marin snø".

**Brakkvannsområder** (estuaries) finnes der ferskvann fra elver møter havet. Her finnes ofte mudderflater og saltmarskland. Saliniteten varierer avhengig av tidevannet. Brakkvannsområder er ofte næringsrike pga. av næringsstoffene som bringes med ellevannet. Av dyr finnes leddormer (annelider), snegl, krabber og fisk, og ofte mange vannfugl.

**Korallrev** finnes i tropiske strøk hvor nesledyr skiller ut et hardt skall med kalsiumkarbonat. Korallrev danner en rekke nisjer og er meget artsrike, og noen av de rikeste korallrevene finnes utenfor kysten av Indonesia. Korallrev i tropiske hav er mer enn 60 millioner år gamle. Det finnes dypvannskoraller (*Lophohelia*) i kaldt vann i mer nordlige områder f.eks. ved norskekysten. Sollyset kan trenge langt ned i klart kystvann. Koraller er huldry som lager kalsiumkarbonatskjeletter, og gir feste for alger. Koralldyrene lever i symbiose med dinoflagellater og opptaket av kalsium skjer lettere i varmt vann. Korallrevene har mange gjemmesteder som beskytter fisk mot predatorer, de er meget

produktive og artsrike. Orgelkoraller vokser som parallelle rør. **Kystrev** finnes nær kysten og hvor det ikke er dypt vann mellom rev og land. **Barriærerev** er hvor det mellom rev og land finnes en dypere lagune, f.eks. det store barriærevet utenfor østkysten av Australia. **Atoller** har i midten en lagune.

Økt temperatur i havoverflaten har gitt korallbleking og utdøing av korallrev, med tilhørende overgroing av alger. Korallrev er utsatt for forstyrrelser fra tropisk storm, tsunami. Korallrev kan gi grunnlag for økoturisme.

Alle dyr i ferskvann og saltvann må regulere vann- og saltbalanse ved osmose.

## Primærproduksjon og konsumenter i vann

Akvatiske biomer påvirkes av saltholdighet, temperatur, næringstilgang, lys og oksygen. Plankton består av fytoplankton som er primærprodusenter og zooplankton som er primærkonsumenter. Plankton er frittflytende og beveger seg med strøm og vind, men kan forta vertikale migrasjoner i vannsøylen. Nekton kan svømme og omfatter arter som fisk, hval og skilpadder. Nekton er ofte primærkonsumenter som lever av plankton, men noen er også sekundærkonsumenter. Fastsittende benthos omfatter rur, og snegl, og alger. Pigguder og krepsdyr lever på bunnen, Alger er derfor en meget heterogen gruppe organismer. De er vesenlig lokalisert i vann og kan drive fotosyntese. Det finnes også heterotrofe alger.

Den danske biologen Anders Oersted (1844) mente at det var en **vertikal sonering** av alger i havet hvor grønnalgene vokste øverst, deretter fulgte brunalgene og nederst rødalgene.

For mer enn 100 år siden foreslo den tyske fysiologen Theodore Engelmann (1883) at den viktigste årsaken til vertikal fordeling av alger skyldes lys, og at det var en fylogenetisk **kromatisk adaptasjon** hos de forskjellige algegruppene. Ut fra pigmentene hos de forskjellige algegruppene og fordelingen av lys nedover i vannet ga dette en kromatisk spesialisering av algene, noe som har fått innpass i mange lærebøker, men stemmer ikke med virkeligheten. Det viser seg ofte at rødalgene finnes sammen med brunalger og grønnalger. Rødalgene finnes ikke bare på dypt vann. Selv i sprøytesonen finnes rødalger. Både i Atlanterhavet, Stillehavet, Adriaterhavet, Japanhavet og Arktis går grønnalgene dypest. Antall grønnalger minsker mindre raskt med dybden enn brunalger og rødalger.

Følgende parametere vil påvirke den vertikale fordelingen av alger:

-følsomhet for høy lysintensitet, temperatur, saltholdighet, næringstilførsel og predasjon. Algene absorberer lys som struktur og ikke som pigment i løsning. Derfor må man se på *in vivo* absorpsjonsspektre.

Rødalger fotosyntetiserer nødvendigvis ikke bedre på større dyp enn grønnalger og brunalger. Viktigere er hvor mye aksessoriske pigmenter algen har i forhold til klorofyll a og hvordan algen organiserer plasseringen av kloroplaster.

Rødalger inneholder fykobiliproteiner fykoerythin, fykocyanin, allofykocyanin samt klorofyll a. Grønnalger inneholder klorofyll a og b samt karotenoider. Brunalger inneholder klorofyll a, klorofyll c, og fucoxanthin.

**Dinoflagellatene** som utgjør store deler av det marine plankton inneholder peridinin-klorofyllprotein, et løselig molekyl som bruker karotenoidet **peridinin** for å samle blågrønt lys (470-550 nm).

**Fykobiliproteiner** hos blågrønnbakterer absorberer lys fra 500-650 nm. Blågrønnbakterier kan ha en ontogenetisk kromatisk adaptasjon (intensitetsadaptasjon) ved å endre forholdene mellom mengden klorofyll og karotenoider.

Kortdagsalger er vanligere enn langdagsalger. Alger kan også ha parasitter. F.eks. grisatangdokke (*Polysiphonia lanosa*) vokser som epifytt og gjennomtrenger vevet på grisetang (*Ascophyllum nodosum*) og virker som en hemiparasitt (amfiepifytt).

Om vinteren kan alger utsettes for mekaniske skader av is. Endring av lysmengde i vannet som funksjon av dybde er gitt ved:

$$\frac{dl}{dt} = k \cdot l$$

$t$  er dybde.  $l$  er mengden sollyst per tidsenhet [ $J m^{-2}$ ].  $k$  er ekstinksjonskoeffisient  $k = 0.02$  (rent vann),  $k=0.1$  (oseanisk vann),  $k= 0.3$  (kystvann)

Den eufotiske sone med 1% lys som nedre grense, kan gå ned til 100 meters vanddyp. Nitrogen, jern, silisium og fosfor kan begrense veksten, og lys er vanligvis ikke begrensende faktor unntatt i eutrofe vann og vann med meget rik flytebladvegetasjon. Kiselalger kan ha våroppblomstring. Det er generelt lite fosfor i havet og det brukes raskt opp. Fosfor kan være begrensende faktor i ferskvann, mens nitrogen og jern (på grunn av høy pH) kan være begrensende i saltvann. Oseanografen A.C. Redfield fant at forholdstallet mellom antall atomer (molariteten) karbon, nitrogen og fosfor i biomassen i marine organismer var  $C_{106}N_{16}P_1$ , og dette forholdstallet er blitt kalt **Redfield ratio**.

## Globalt klima

Klima beskrives av været på en lokalitet. Det er globale klimamønstre i temperatur og nedbør på jorda, med en gradient fra ekvator mot polene. UV absorberes av ozon. Noe av sollyset reflekteres tilbake til verdensrommet. Mye av solenergien absorberes av vann og terrestre systemer. Vann, landmasser og luft varmes opp når de absorberer sollyst. Oppvarmingen skaper vind og temperaturforskjeller. Lysintensiteten varierer med breddegrad og årstid fordi jordaksen heller  $23.5^\circ$  i forhold til baneplanet. Tropene i området mellom  $23.5^\circ N$  og  $23.5^\circ S$  får størst mengde solstråling og det er liten variasjon i daglengde og temperatur. Variasjon i lys og temperatur øker mot polene. Fordampning av vann ved tropene får varm og fuktig luft til å stige ved ekvator, kondenserer og gir nedbør. Dette gir stillebelter med liten vind langs ekvator. Når den varme lufta stiger blir den avkjølt og utvidet. Avkjølt luft holder på mindre vann og resten faller ut som nedbør i tropene. Kald tørr luft beveger seg vekk fra ekvator mot polene, varmes opp og når tettheten til den kalde tørre lufta stiger synker den ned ved de subtropiske høytrykksbeltene ved  $30^\circ N$  og  $30^\circ S$  hvor man finner ørkener. Lufta absorberer fuktighet når den synker og gir et tørt klima. Noe av lufta går tilbake til ekvator og luft som går videre mot polene oppvarmes på nytt og stiger igjen ved  $60^\circ N$  og  $60^\circ S$ . Når denne lufta avkjøles blir det nedbør, og når denne lufta stiger går den mot polene



og resten går mot ekvator. Vindmønsteret bestemmes av luft som beveger seg i sirkulasjonsceller. Passatvindene i tropiske og subtropiske strøk blåser fra øst mot vest. I den tempererte sone er vindretningen fra vest mot øst. Lokale klimaforhold blir bestemt av topografi. Nærhet til vann påvirker lokalklima. Kystområder er fuktigere enn innlandet. På varme og solrike dager varmes land og lufta over land raskere enn over store vann eller sjø. Når den varme lufta stiger, blåser vind inn fra sjøen. På den nordlige halvkule får sørskråninger mer sollys og er derfor varmere og tørrere enn nordskråninger, noe som gir forskjellig type vegetasjon (Lamberts cosinuslov). Ørken finnes ofte på lesiden av høye fjell. Når fuktig luft presses over fjell synker temperaturen med ca. 0.6 °C per 100 m. Når lufta presses opp blir den avkjølt og fuktigheten kommer ut som regn. Kald tørrere luft faller ned på lesiden av fjellet hvor den varmes opp og absorberer fuktighet og danner **regnskyggen**. Jordas bane rundt sola gir årstidene. Det skjer et skifte mellom tørre og våte luftmasser på hver side av ekvator. Mikroklima blir forskjellig på områder uten trær versus tredekte områder.

En periodevis oppvarming av overflatevann i det østlige tropiske Stillehav endrer havstrømmer og vær. Den ekvatoriale motstrøm er en liten havstrøm som går fra vest mot øst ved ekvator, men noen ganger blir den sterk og er med å skape værphenomenet **den sørlige oscillasjon**. ( **El-niño** sørlig oscillasjon, ENSO). Varmt vann skyves vekk fra ekvator og opp til N-Amerika og S-Amerika. Når vestavinden blåser over det varme overflatevannet tas med fuktighet som bringer regn. Passatvinden blåser vestover over land i Peru og tar med seg det varme overflatevannet langs kysten, og derved kan kaldt næringsrikt vann strømme opp fra dypet opp mot kysten og som gir næring til store fiskebestander. Passatvinden blåser vestover og hindrer bevegelsen av det varmeste vannet i V-Stillehavet ved Australia. Dette gir lite regn langs kysten og lav overflatetemperatur. Imidlertid skjer det noen ganger ved juletider (1957, 1972, 1983, 1993, 1997-1998) at passatvindene blir svakere og det kommer varmt overflatevann nordfra langs kysten fra den ekvatoriale motstrøm. Vanligvis flyter strømmene vestover, men ved El-niño-tid går de saktere, reverserer og går østover og når fiskebankene ved Peru ved juletider, noe som resulterer i reduserte fiskebestander ved kysten.

Den **nordatlantiske oscillasjon** (NAO) er styrt av forskjell i lufttrykk mellom Azorene og Island påvirker klima på den nordlige halvkule.

## Biologisk mangfold

Biologisk mangfold (biodiversitet) var et begrep som ble introdusert med E.O. Wilsons bok *The Diversity of Life* som utkom 1992. Biodiversitet omfatter diversitet av gener, alleler, arter og økosystemer. Det biologiske mangfoldet har en økonomisk utnyttelsesverdi, men danner også grunnlag for menneskelig lykke og velferd. Det gir grunnlag for mat, klær, medisiner, samt estetisk og åndelig inspirasjon. Bare det å vite at bestemte arter eksisterer kan gi en god følelse. Natur kan også uttrykkes i økonomiske termer, og noen mener at en økonomisk verdsetting danner grunnlag for bevaring. Noen er fremtidsoptimister med stor tiltro til at tekniske løsninger skal redde oss ut av enhver situasjon, og kritiserer dommedagsprofetene. En representant for denne

globaloptimismen er B. Lomborg.<sup>1</sup> Den andre ytterlighet er globalpessimistene, også kalt katastroferomantikerne, jfr. World Watch Institute med sin årbok *State of the World* (Jordens tilstand). Hvis man ikke i tide tar hensyn til globalpessimistene kommer de til å få rett.

Dyre- og plantesamfunn har en artsrikdom (biodiversitet). Det er en gjensidig avhengighet mellom organismene, mat, pollinering, og frøspredning. Biodiversitets-økosystemstabiliseringshypotesen sier at økt biodiversitet gir økt stabilitet. Den største variasjon i dyre- og planteliv finnes i tropiske områder. Målet på artsrikdom er antall arter og antall individer for hver art per arealenhet, heterogenitet. Antallet arter avhenger av arealet.

Darwin framsatte en likevektsmodell for artsmangfoldet. Tidligere var det mange som trodde at en gud hadde skapt et bestemt antall arter, og at utryddelse av arter ikke fantes. Nå vet vi at nye arter dannes og gamle arter forsvinner, men med hvilken hastighet? I lange tidsperioder er det samme antall arter over lange tidsrom. Årsaken til dette er ifølge Darwin **naturlig seleksjon** pga konkurranse om ressursene. Naturlig seleksjon virker på individnivå ved seleksjon av gameter og individer. Nye arter presser vekk gamle arter. Det er rimelig å anta at det er en fysisk begrensning for antall arter på et område. I de seineste tidsperiodene ser det tilsynelatende ut til å være et tilnærmet konstant antall arter, men på Darwins tid var det mange hull i fossilrekken, og det ville ut fra datidens kunnskap være vanskelig å trekke konklusjonen om det skulle være et konstant antall arter. Sepkoski<sup>2</sup> studerte artsakkumulering for marine muslinger.

Hastigheten for endring i ekstinksjon og nydannelse er avhengig av artsdiversiteten, og det finnes et likevektsantall for artene. Hvis det er under likevekt vil det over tid bli dannet flere arter. Er man over likevekt vil flest arter forsvinne. Man kan lage logistiske modeller eller eksponensiell modell koblet med en stokastisk modell. Ser man utviklingen av livet over lange tidsperioder (eoner) må det være en stigning i antall nye arter. Tidligere utryddelser har naturlige årsaker som istider og meteorittnedslag. Sjeldne arter er mer sårbare for utryddelse. Sårbarheten påvirker også av begrenset habitatspesifisitet og smal nisje, og liten geografisk utbredelse. Små populasjoner kan lett bli utryddet via tilfeldigheter (stokastiske prosesser).

Det er i dag en menneskeskapt biodiversitet, en "grønn revolusjon" med nye sorter av kornslagene, samt nye sorter husdyr og kjæledyr. Den største trusselen mot det biologiske mangfoldet er i dag økningen i menneskepopulasjonen.

## Samfunnsøkologi

---

<sup>1</sup>B. Lomborg: *The Skeptical Environmentalist. Measuring the Real State of the World*. Cambridge University Press 2001.

<sup>2</sup>

Sepkoski, J.J.: A kinetical model of phanerozoic taxonomic diversity analysis of marine orders. *Paleobiology* 4 (1978) 223-251.

Et **biologisk samfunn** er en kompleks samling av populasjoner på samme område og som danner et næringsnettverk. Dyr, planter, sopp og mikroorganismer lever sammen ved

tilfeldigheter og via gjensidig tilpasning. Det er gradvise forandringer i et miljø, og populasjonene endrer seg langs **miljøgradienter**. Beveger man seg nordover blir det etter hvert færre trær, trærne får etter hvert mer forkrøplet vekst etter hvert som de når yttergrensen for sitt leveområde for deretter å forsvinne og blir erstattet av rosett- og puteplanter, siv, starr, myrull, lav og mose. Det er ikke bare en inndeling i breddegrad, men også etter høyde over havet, fra lavlandet via alpine soner til høyfjell og is. Det er fuktighetsgradienter fra sivbelter rundt et tjern eller fra myr til furuskogen omkring. Historiske endringer i vegetasjonssammensetningen kan undersøkes ved studier av pollen fra kjerneprøver.

Samfunnet består av **assosiasjoner** av populasjoner med forskjellige arter. Samfunnene får ofte navn etter de mest iøyenfallende artene i assosiasjonen. Det skjer utviklingsmønstre og prosesser i samfunnene, men hvordan er de økologisk organisert? Hvor stabile er samfunnene og er de i likevekt eller ikke-likevekt? Den amerikanske økologen Frederic Clements studerte suksessjon i plantesamfunn etter forstyrrelser som brann, stormfelling, flatehogst og vulkanutbrudd. Urter etablerte seg først og deretter fulgte busker og trær. Solplantene etablerer seg før skyggeplantene. Det endelige stadium var klimakssamfunnet, og Clements hadde et holistisk utgangspunkt hvor han mente at samfunnene er lukkede, avgrensede og danner en superorganisme. Herbert Gleason hadde et mer individualistisk synspunkt og mente at samfunnene er en tilfeldig samling av arter, og det er ingen klare grenser mellom dynamiske samfunn, samfunnene er ikke isolerte, men de har en romlig fordeling. Biologiske samfunn vil sammen med det abiotiske miljø danne et økosystem.

Hvilken betydning spiller tilfeldighet, stokastiske prosesser og ikke-likevektsprosesser i retningen et samfunn utvikler seg? Har plantesamfunn en skarp kant, eller er det kontinuerlig overgang til nabosamfunn?

**Gradientanalyse** benyttes for å studere kontinuerlig variasjon. Man samler inn prøver langs en **omgivelsesgradient** f.eks. saltinnholdgradient fra saltvann til ferskvann. En høydegradient fra lavt til høyt over havet. En fuktighetsgradient fra tørt til fuktig og vått. Slike gradientanalyser gir støtte for kontinuitet og derved åpne samfunn. I en fysisk abiotisk og biotisk gradient vil artene erstatte hverandre kontinuerlig.

Likhetsindeks =  $2z/(x + y)$ ,

for to samfunn, ett med  $x$  arter og det andre med  $y$  arter,  $z$  arter i begge samfunn.

Ikke alle artene i et næringsnett er like viktige. Nøkkelarter. Dominante arter i høy forekomst.

## Trofiske nivåer og næringsnett - Primærprodusenter og konsumenter

Det er energiflyt gjennom økosystemene og næringskjedene danner en sekvens fra en organisme til den neste. **Autotrofe organismer** lager biomasse fra abiotiske stoffer: sollys, vann, karbondioksid og mineralnæringsstoffer. **Heterotrofe organismer** får energi og materialer fra levende organismer. Fugl og pattedyr bruker mye energi som går med til å opprettholde kroppstemperaturen. Hvem spiser hvem? Plantene og algene, som utgjør en stor del av jordas biomasse er produsenter. Dyrene kan bli organisert i trinn etter hva de spiser. Planteetere (herbivore) blir spist av altetere (omnivore) og kjøttetere (karnivore). Herbivore er heterotrofe som lever av planter. Karnivore er

heterotrofe som lever av dyr. Konsumentene er heterotrofe, bryter ned kjemiske bindinger og frigir energien i organiske molekyler, og som utnyttes i livsprosesser. Omnivore spiser på mer enn ett trofisk nivå. Til kjøtteterne hører edderkopper, frosk, krypdyr, fisk, fugl og pattedyr. Rovdyr og -fugl predaterer, men spiser også åtsler. Til åtseleterne hører rev, ulv, bjørn og jerv, ørn, gribber, marabustork, hyener, sjakaler og spyfluer. Åtselgravere er insekter som graver ned åtsler i jorda. I Afrika følger flekket hyene etter løvene. Polarrev (*Alopex lagopus*) og polarmåke (*Larus hyperboreus*) i arktiske strøk er altere og generalister som utnytter kadavre som blir igjen når isbjørn (*Ursus maritimus*) har spist sel som den har fanget på fjordisen. Isbjørn er en solitær jeger, med isolerende pels og spekk tilpasset ekstreme værforhold og som kan foreta svømmeturer opptil 10 mil. I tillegg utnytter polarreven sjøfuglegg og sjøfuglunger. Fra plantesaft overføres næring til blad- og skjoldlus, teiger, videre til maur, rovinsekter, småfugl til hauk og falk. Meitemark utnytter råtnende plantedeler og meitemark kan bli spist av trost. Fra nøtter går det en næringskjede via fugl og mus til rovfugl. I vann er det næringskjeder fra fytoplankton via zooplankton til fisk videre til pattedyr. Kobling mellom marine og terrestre systemer skjer i rekkefølgen fytoplankton - krill - copepoder - zooplankton - karnivore fisk - sel - hval - menneske. En annen kjede er tare - kråkeboller - sjøoter - spekkhogger. En annen er alger - herbivore chironomider - insekter eller fisk.

Lopper, snylteveps, planteparasitter, og bendelorm er eksempler på snyltere/parasitter. Snyltere kan leve sekundært på andre snyltere. Meitemark, tusenbein og skrukke troll er **detritivore** (avfallsetere). Skrukke troll foretrekker mørke og fuktige habitat. Detritivore er nedbrytere som får energi fra ikkelevende organisk materiale, avføring (fescer), råtnende plantedeler og døde dyr. Detritivore bakterier, sopp og invertebrater er et viktig bindeledd mellom produsenter og konsumenter. **Mikrobivore** spiser mikrober, sopp protozoer, amøber og bakterier. Nematoden *Ditylenchus* kan stikke sugemunnapparatet inn i sopphyfer, men sopphyfene kan også beites. **Toppredatoren** spises av ingen andre, men blir omsatt av saprofytter. Topp-predatoren får et høyt innhold av PCB, dioksin, pesticider, kvikksølv og andre forurensninger fra menneskelig aktivitet. Bakterier og sopp er viktige nedbrytere (dekompositører).

**Saprofytter** er nedbrytere av dødt organisme materiale, planterester og kadavere. En næringskjede består vanligvis i 4 trinn fordi den trofiske effektiviteten er ca. 10% (90% av energien tapes i hvert trinn). Elton innførte begrepet **næringsnett** for å illustrere de komplekse bindingene mellom trofiske nivåer. Det er næringsnett bestående av forskjellige trofiske nivåer med mange bindingspunkter og tetthet. I hvilken grad bidrar næringsnettene til stabilitet av samfunnene? Man kan tenke seg at alternative matressurser i komplekse næringsnett gir mindre svingninger i en av næringsstypene. Hvis det blir brudd i en linjene i næringsnettet lages det i stedet en shunt som omgår bruddet. Det blir flere trofiske nivåer i komplekse næringsnett.

Individer i forskjellige stadier av livssyklus kan skaffe seg mat fra forskjellige habitater. Frosk utnytter forskjellige økologiske nisjer som rumpetroll og voksen. Rumpetroll beiter på alger i vann, mens voksne frosk spiser terrestre invertebrater. Det samme gjelder mange vanninsekter f.eks. øyestikker som har larvestadiet i vann og imago på land.

Pattedyr i nordlige områder har forskjellig tykkelse og farge på pelsen i samsvar med årstidene, f.eks. hare, røyskatt og polarrev, og ryper har forskjellig farge på fjædrakten sommer og vinter. Disse artene utnytter forskjellige typer næring sommer og vinter. Parring og brunst er styrt av daglengden, og ungene fødes på den årstiden som gir størst mulighet for overlevelse. Fisk, amfibier, krypdyr, fugl og pattedyr har et tredje øye på toppen av hodeskallen, ikke beregnet for syn, men for å registrere lys og fotoperioder.

Dyr kan være dag- eller nattaktive, eller skumrings- og demringsaktive. Plankton beveger seg opp og ned i vannmassene i løpet av døgnet, og beitende fisk følger samme vandringsmønster. Hos planter kan blomst og blad følge sola (heliotropisme).

En næringskjede/næringspyramide kan f.eks. bestå av de trofiske nivåene gras-lemen-rovfugl- snylter og åtseletere. Rovfuglene hindrer at lemen spiser opp plantene. Ved predasjon skjer kontrollen av antall arter ovenfra. Antall arter i hvert trofisk nivå kan også kontrolleres nedenfra via planteproduktivitet og plantenes evne til å forsvare seg mot predatorer. Det er reduksjon i antall arter høyere opp i næringspyramiden. I en **økologisk pyramide** er basis dannet av primæreprodusentene, det neste trinn er herbivore og trinnet over er omnivore og karnivore. Plantene danner **første trofiske nivå** i næringsnettet. **Primærkonsumentene** danner andre trofiske nivå og sekundærkonsumentene tredje trofiske nivå. Primærkonsumentene er herbivore. I **antallspyramider** angis antall primærprodusenter, antall primærkonsumenter osv. på hvert trofisk nivå. I **produksjonspyramider** angis hvor mye energi på hvert trofisk nivå, f.eks. 1000 kJ planter og 100 kJ herbivore. **Biomassepyramider** angir biomassen på hvert trofisk nivå i form av energi (kJ per kvadratmeter og år). Biomasse er flyt av energi og materiale.

Ca. 0.1-1% av solenergien benyttes i fotosyntese. Bare ca. 10% av produksjonen fra ett trofisk nivå blir overført til det neste, hvilket betyr at ca. 90% tapes i hvert trinn.

Hva er det som bestemmer forekomsten av arter i hvert trofisk nivå ?

Bevaring og overføring av energi i økosystemene følger reversibel og irreversibel termodynamikk. Samfunnene danner næringspyramider, og energipyramider kan ikke snus. Energioverføring påvirkes av effektiviteten i næringskjeden, og energibruk avhenger av aktivitet, assimilasjonseffektivitet, og biomasseakkumulering. Det kan lages koblinger mellom artsrikdom og energimodeller.

Gran og furu har fettrike frø i kongler, og frøene er attraktiv mat for ekorn, korsnebb, spetter og smågnagere. Frøene spres om etter vinteren. Frø om vinteren mindre utsatt for insekter og sopp, ved spising spres frøene. Både gran og furu har kongleår på samme tid. Kongleår med ujevne mellomrom gjør at det ikke bygger seg opp en fast predatorbestand som spiser konglefrøene.

Form og funksjon endrer seg med kroppsstørrelsen (allometri). Mindre organismer bruker mer energi per masseenheter. Større bruker mer total energi. Allometrisk vekst er forskjellig vekstrate i like eller relaterte strukturer. Hos mennesket vokser ansiktet saktere enn kraniet.

$$\text{Trofisk effektivitet} = \frac{\text{Netto produksjon ved trofisk nivå 2}}{\text{Netto produksjon ved trofisk nivå 1}}$$

$$\text{Assimilasjonseffektivitet} = \frac{\text{Energi assimilert}}{\text{Energi konsumert}}$$

$$\text{Produksjonseffektivitet} = \frac{\text{Energi fiksert i vev}}{\text{Energi konsumert}}$$

Netto primæreproduksjon (NPP) = energi/karbon fiksert i fotosyntesen - energi/karbon tapt i respirasjon.

40-70% av primærproduksjonen går tapt som respirasjon. Ca. 1% av sollyset benyttes til primærproduksjon.

NPP =  $\Delta$ biomasse av røtter og skudd + biomasse døde planter + tapt biomasse

Primærproduksjonen varierer over jorda, og er avhengig av lys, temperatur, vann, og næring. Det blir større artsdiversitet når produktiviteten øker, men i noen tilfeller synker artsdiversiteten når produktiviten øker. Netto primærproduksjon minsker med alderen på trær, pga. økt hydraulisk konduktanse i transportveien og mindre tilgjengelig nitrogen. Næringsfattige områder i havet kan ha større artsrikdom enn næringsrike områder. Flekkvis fordeling av ressurser reduserer konkurransen og et større antall arter kan sameksistere.

Global marint og terrestrisk netto primærproduksjon er beregnet til å være ca. 105 petagram karbon per år ( $105 \cdot 10^{15}$  gram C per år, hvorav marint ca 48 petagram karbon per år, terrestrisk ca. 57 petagram karbon per år (1 petagram =  $10^{15}$  gram =  $10^9$  tonn)

Åpent hav har liten produksjon, unntatt hvor næringsrikt dypvann strømmer opp til havoverflaten.

Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski, P. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281 (1998)237-240

## Vandringer

De fleste vandringer er næringsvandring, men også relatert til reproduksjon. Vandregresshoppene finnes som vandrende og solitære, vandregresshoppe (*Locusta migratoria* i Asia og ørkengresshoppe (*Schistocerca gregaria*) i Afrika. Hos vandregresshoppe skjer en tettsavhengig endring av form fra grønn ikke-flyvende form til brun med flekker og vinger som starter vandringer. Gresshoppesvermer var en kjent landeplage fra Egypt (2. Mosebok 10, 13-15). Biskop Olaus Magnus mente i *Historia de gentibus septentrionalibus* at lemen falt ned fra skyene i store flokker med en topp hver tredje til fjerde år, og lemen la så ut på vandringer. Vår, sensommer og høst skjer det vandringer. Underarten sibirsk nøttekråke (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) som lever av hasselnøtter er en invasjonfugl som har kommet til Norge fra øst og etablert seg. Korsnebb har et over- og undernebb som krysser hverandre og er tilpasset å spise frø fra furu (fukurorsnebb (*Loxia pytyopsittacus*) eller gran (grankorsnebb (*Loxia curvirostra*)). Flokker med korsnebb følger frøsettingen hos bartrær på den nordlige halvkule.

Rødnebbet quelea/blodnebbvever (*Quelea quelea*) i veverfuglfamilien (Ploceidae) finnes sør for Sahara i flokker på mer enn 1 million individer og spiser store mengder frø og korn og kan på kort tid destruere avlinger. På savannene i Afrika er det årlige næringsvandring med store flokker av gnu, sebra, Thomsongaseller og antiloper.

Sebra er som hesten ikke en drøvtygger og må spise mer mat enn drøvtyggere. De forskjellige beitedyrene utnytter forskjellige deler av plantene. I enkelte tilfeller kan det gi fordeler for plantene å bli beitet. En populasjon med herbivore uten predatorer kan øke til over bærekapasitet, beiteplantene overutnyttes og populasjonen kollapser på grunn av næringsmangel.

## Sykdom og parasittisme

**Parasitter** henter helt eller delvis næring fra en levende organisme i motsetning til **saprophytter** som henter sin næring fra dødt materiale.

Helparasitter (holoparasittisk) er helt avhengig av verten, mens halvparasitter (hemiparasittiske) er delvis avhengig f.eks. misteltein som her et eget sugeorgan (haustorium) samtidig som planten har klorofyll. I maskeblomstfamilien (Scrophulariaceae) er det mange halvparasitter som f.eks. marimjelle (*Melampyrum*), rødtopp (*Odontites*), øyentrøst (*Euphrasia*), myrklegg (*Pedicularis*) og engkall (*Rhinanthus*). I sandeltrefamilien (Santalaceae) er det mange halvsnyltere, trær og busker, som tar vann og mineralnæring fra andre planter. Parasitter er ofte spesialisert til en art som f.eks. neslesnyltetråd (*Cuscuta europaea*) på nesle og *Rafflesia* på *Cissus*-arter. Fra vår egen flora er det mange saprophytter som omtrent er helt uten klorofyll f.eks. fuglereir (*Neottia nidus-avis*), vaniljerot (*Monotropa hypopitys*) og huldreblom (*Epipogium aphyllum*). Skjellrot er eksempel på en parasitt som snylter på røttene til hassel og or.

Gjøk (*Cuculus canorum*) er en **reirparasitt** som benytter fosterforeldre til å fø opp ungen. Gjøkungen sparker i tillegg ut de andre ungene i reiret.

Hva stopper en populasjon fra å vokse? Virus, parasitter og sykdom er en viktig reguleringsfaktor i bestander av planter og dyr. Genetisk variasjon i bestandene gjør at noen individer overlever sykdommen, og disse sykdomstolerante individene fører sine gener videre til neste generasjon. Individer som overlever sykdommen har dessuten fått økt immunitet. Dødsfaktorer som er tetthetsavhengige hindrer populasjonen i å øke.

Varroamid (*Varroa destructor*) har blitt spredd fra Asia via asiabie (*Apis cerana*) til europeisk honningbie. Varroamid er en ektoparasitt som lever på bakkroppen til bier. Voksen hunnmid kommer inn i yngleceller for dronelarver og der legger de egg. Både hunn- og hannmid gjennomgår to nymfestadier før de blir voksent individ. Hannene parrer seg med sine søstre og dør deretter. Midden kan spre akutt paralysevirus (APV-virus) og deformert vingevirus (DWV-virus). Midler som brukes i bekjempelse av varroamidden er oksalsyre, melkesyre og maursyre. *Acarapis woodi* er en midd som lever i trakeene hos bier.

Hjortlusflue (*Lipoptena cervi*) er et insekt med flat kropp med mørke stive hår og utstående bein med klør. Hjortlusflue har spredd seg fra N-Kina, via Sibir og Ø-Europa og ble første gang observert ved Halden i 1983. Hjortlusflue har innrullet sugesnabel, og når den har festet seg i pelsen på hjortedyr kaster den vingene. Den føder levende larver, en og en, som faller ned på bakken, larvene forpupper seg til en svart rund puppe som overvintrer og gjennomgår metamorfose neste høst i perioden september-oktober. Den er også plagsom for mennesker hvor den kryper inn i nakkehårene, og den kan bite.

Bittstedet kan utvikle seg til blemmer og harde knuter. Den stadig økende bestanden av rådyr og elg som resultat av rettet avskyting, store hogstflater og antropogen gigantisk nitrogengjødsling via nedbøren, har gitt oppblomstringsmuligheter for bestanden av hjortlusflue. Vinterpelsen hos elgen ødelegges, og når elgen legger seg ned i snøen blir den klissvåt. Hjortlusflua sprer seg raskt og effekten på hjortedyrbestanden er uanede. Det finnes også hestelusflue (*Hippobosca equina*), sauelusflue (*Melophagus ovinus*) og svalelusflue (*Crataerina hirundinis*), men disse siste har ikke samme plagepotensial som hjortlusflua som kan medvirke til nedgang i hjortedyrbestanden i Øst-Norge. Flått kan spre sykdom og påvirke bestanden av hjortedyr og gnagere.

Signalkreps (*Pacifascatus leniusculus*) er bærer av soppen *Aphanomyces astaci* som gir krepsepest, noe som gir utryddelse av edelkreps/ferskvannskreps (*Astacus astacus*) som lever på steinbunn i sakterennende vann. Krepsehunnen har egg og unger festet under halen.

Europeisk kanin (*Oryctolagus cuniculus*) ble innført til Australia i 1859, og uten naturlige predatorer vokste bestanden enormt. I bekjempelsen ble det tatt i bruk myxomatosevirus (Leporipoxvirus) som angriper S-Amerikansk kanin (*Sylvilagus brasiliensis*). Viruset spres med mygg. 1950 ble myxomatosevirus spredd i Australia og 99% av alle kaninene døde. Etter hvert døde færre kaniner, viruset som spres med mygg og lus er mindre virulent og det har blitt opprettet en form for likevekt mellom kanin og virus..

I 1988 kom selpest og seldød i Nordsjøen og Skagerak, også i 2002, hvor rask spredning av viruset Phocine distempervirus (morbillivirus) ga stor dødelighet.

Rabies er en sykdom allerede beskrevet hos Demokrit. Alle pattedyr er utsatt for viruset, rev, hund, ulv, flaggermus, sjakal, vaskebjørn, grevling og menneske. Rabiesviruset finnes i spytt og overføres ved bitt. Rabies er lyssavirus (Rhabdoviridae) i som lever i nervesystemet og karnivore pattedyr er utsatt. Virusets strategi er å få vertsdyret til å bite, slik at viruset blir spredd. På samme måte spres forkjølelsesvirus ved hoste. En rabiesepidemi oppstod i Polen i 1936.

Reveskabb (*Sarcoptes scabiei*) er midd som kommer inn i huden, legger egg og eggene klekkes til larver. Reveskabb spredde seg fra Finland på 1960-tallet, spredde seg videre vestover til Sverige i 1972 og Norge i 1976. Skabbmidden ga betydelig nedgang i bestanden av rødrev, som igjen påvirket bestanden av hare, rådyr og skogsfugl. Etter hvert har det utviklet seg resistens hos rødreven mot skabbmidden.

Meslinger, influensa, tyfus, polyomolitt, kopper, pest, kolera, lepra, tuberkulose, difteri, og stivkrampe er eksempler på sykdommer som tidligere regulerte menneskepopulasjonen. Pestbakterien (*Yersinia pestis*) følger svingninger i gnagerbestander til rotter og løpemus (*Gerbillinae*). Malaria (*Plasmodium*), elveblindhet (*Onchocerca volvulus*), sovesyke (*Trypanosoma*), amøbedysenteri (*Entamoeba histolytica*), cryptosporidiosis (*Cryptosporidium*), leishmania (*Leishmania*), giardia, bilharzia (*Schistosoma*), leverikte (*Clonorchis*), trikiner, bendelorm er eksempler på bestandsregulerende parasittsykdommer hos mennesker. Med husdyrbruk fulgte svinepest, storfetuberkulose, brucellose/storfekalvekasting (*Brucella abortus*) hos drøvtyggere, munn- og klovsyke forårsaket av RNA-virus (picorna-virus) jfr. kvegbålene i England i 2001, samt prionsykdommene kugalskap (BSE) og scrapie. Alle dyr er utsatt for ekto- og endoparasitter.



## Symbiose

En for sterk **spesialisering** kan være en evolusjonsfelle. Den er lett å komme inn i, men vanskelig å komme ut av jfr. kjempepanda/bambusbjørn (*Ailuropoda melanoeluca*) i Kina som er helt avhengig av bamusskudd, og koala (*Phascolarctos cinereus*) som lever i Ø-Australia og som bare spiser skudd fra *Eucalyptus*. Samarbeid er en gjensidig avhengighet mellom to organismer. **Symbiose** er en intim og gjensidig avhengig assosiasjon mellom to arter, ofte som resultat av koevolusjon, og kan være enten mutualisme, parasittisme eller kommensalisme. **Mutualisme** (+/+) (*I. mutuus* - gjensidig, resiprok) er et gjensidig utvekslings- og nytteforhold mellom to arter. **Trofisk mutualisme** hvor partnerene gir næring til hverandre. **Forsvarsmutualisme** hvor en art mottar mat eller tilfluktssted i bytte mot å forsvare verten mot naturlige fiender. **Spredningsmutualisme** hvor dyr fungerer som vektor og sprer pollen eller frø og får belønning i form av mat. Noen ganger er det blandet mutualisme hvor en pollinator også virker som frøpredator. Eksempler på mutualisme er nitrogenfikserende bakterier av *Rhizobium* som danner rotknoller på erteplanter. Zooxanthella som er fotosyntetiserende dinoflagelleater i varmtvannskoraller. Dypvanns- og kaldtvannskoraller som *Lophelia* lever for mørkt til å ha mutualisme. Ektomykorrhiza og endomykorrhiza på planterøtter. Lav er mutualisme mellom grønnalger (eller blågrønnbakterier) og sopp. **Kommensalisme** (+/0) vil si at to organismer lever på hverandre og er nyttig for den ene arten, men ikke skadelig for den andre. Kommensalen gjør verken skade eller hjelper. Epifytter lever på et vertstre eller vertsplante. Midd og andre insekter kan leve i reiret til sosiale insekter eller fugl.

**Predasjon** (+/-) gir fordel for den ene arten. **Parasittisme** vil si at parasitten henter næring og har en fordel på bekostning av verten. Hvis parasitten gjør at verten dør er den et **patogen**. Parasittisme kan lett utvikles til symbiose, for det er imot parasittens strategi å drepe verten. Dette prinsipp er ikke så viktig hvis parasitten bruker flere vertarter. Parasittisme kan ende i "happy ending" med mutualisme. Det kan være **konkurrans** (-/-) mellom to eller flere organismer om ressurser og betingelser slik at begge blir hemmet i sin utvikling, f.eks. planter som konkurrerer om lys, vann og næring. **Amensalisme** (-/0) er en form for konkurranse mellom to arter, hvor den ene blir hemmet og den andre ikke. Det er flytende overganger mellom disse. Symbiose er sannsynligvis en meget viktig mekanisme under evolusjonen. Det samme gjelder **koevolusjon** av arter som er avhengig av hverandre, men hvor det er en adaptasjon tilstede før mutualismen utvikles. Organismene utvikler seg som deler av et økosystem, og istedet for "artenes opprinnelse" kan man også si "økosystemenes utvikling". Eksempler på arter som koevolverer er fjellbjørkemåler (*Epirrita autumnata*)-fjellbjerk, rød furubarveps (*Neodiprion sertifer*) og vanlig furubarveps (*Diprion pini*) - furu. Spissmus (*Sorex*) og andre musearter spiser eggkokongene til furubarveps. Barkbiller (*Ips typographus*)-gran. Enkelte ganger har disse insektene store økninger i bestandene, for så å synke igjen. Hva styrer disse bestandsoscillasjonene? Både fjellbjørkemåler og liten høstmåler legger egg i bjerketrærne om høsten og om våren klekkes larver (lauvmark) som kan snauspise bjerka over store områder.

## Konkurranse og predasjon

Organismene er ikke alene, men er utsatt fra konkurranse, predasjon, parasitter, sykdom, mutualisme. Det blir konkurranse hvis to eller flere individer eller arter bruker samme mat, skjul, rom eller vann. Konkurranse er bruk eller forsvar av en begrenset ressurs for vekst, overlevelse eller reproduksjon som reduserer tilgjengeligheten av ressursen for andre. Mange eksperimenter med planter, insekter og protozoer har vist at to arter ikke kan sameksistere på samme begrensede ressurs. Hvilke arter som vinner i konkurransen avhenger av miljøbetingelser og adaptasjon. For planter blir det konkurranse om lys, vann, næring og plass. Dyr konkurrer om mat, rom, territorium, reir- og hoiområde og gjemmesteder. På grasslettene i Øst-Afrika er det flere predatorer. Løve, gepard, flekket hyene og villhunder konkurrerer, og det er lettest å predatere unge, gamle og syke byttedyr, men det blir mangel på byttedyr i tørkeperioden. Ulv og bjørn predaterer på elg, mens mennesket er topp-predatoren. **Fornybare ressurser** blir kontinuerlig gjendannet. Ikkefornybare ressurser finnes i begrenset mengde, men kan i noen tilfeller bli resirkulert. Artene må dele på ressursene og utvikler seg annerledes sammenlignet med om de hadde hatt ressursene alene. Redusert konkurranse mellom sameksisterende arter som har forskjellige nisjer (nisjeseparasjon) kalles **ressursdeling**. Fruktpisere fugl, flaggermus og primater utnytter ofte forskjellige frukt og bærtypen, noe som reduserer konkurransen. Forskjellig rottybde hos urter, busker og trær gjør at forskjellige reservoirer av vann og mineralnæring utnyttes slik at konkurransen blir mindre. Konkurransen mellom unge og voksne individer av en art kan reduseres via **habitatskifte**.

**Metapopulasjoner** er en samling av lokale populasjoner koblet sammen via spredning. Et landskap er heterogent med lapper av habitater som danner en mosaikk. Artene har forskjellig krav til habitatene. Gode habitater, kildehabitat, gir stor reproduktiv suksess, men mange små lokale metapopulasjoner kan finnes i fragmenterte mindre gode habitater. Hvis unge individer ikke sprer seg og forlater flokken kan de krysses med slektninger. Ofte er en stor del av populasjonen ikke deltakere i formeringen, som er overlatt til alfaindividene (alfahunnen og alfahannen) i flokken.

Haftorn fant at vinterflokker av småfugl utnytter forskjellige deler av skogen: spettmeis og trekryper benytter trestammen, og mens spettmeis beveger seg oppover stammen går trekryperen nedover. Kjøttmeis, svartmeis, granmeis, blåmeis, løvmeis, har alle korte nebb, og leter etter samme type mat i flokk, men de kan sameksistere siden de finner maten i forskjellige nisjer. Den lette blåmeisen, som også kan henge opp/ned, utnytter de tynneste ytterste greinene, ofte på løvtrær. Kjøttmeisen utnytter de større greiner. Fuglekonge utnytter gran. Toppmeis leter ofte etter mat på bakken.

På Galapagosøyene er det 13 arter med finker som utgjør en stor andel av alle fuglene. Galapagosfinkene utnytter forskjellig habitat og matkilder hvilket gir seleksjon av forskjellig nebbform. Det skjer en karakterforskyvning der hvor geografisk fordeling overlapper, så har de tonærstående artene større forskjell i atferd og økologi enn i to forskjellige geografiske områder.

Det er konkurranse om ressursene. Hvis flere utnytter samme begrensede ressurs blir noen vinnere (+) og noen taper (-) eller vinn - vinn (+,+).

Forsøker å skade hverandre eller jage vekk for å få adgang til ressursene.

## Predasjon og forsvarsstrategier

Det er gjort eksperimenter med dyr som indikerer at en predator kan kontrollere forekomsten av byttedyr. Dette kan undersøkes eksperimentelt ved å fjerne eller introdusere en predator, eller man kan studere øyer med og uten predator. Hvis en predator fjernes kan det oppstå sterkere konkurranse mellom byttedyrene. Hvis predatoren fjerner syke og svake individer, kan fjerning av predatoren føre til minskning i artsantall hos byttedyret. Det skjer sykliske og ikke-sykliske fluktuasjoner i alle populasjoner. En art kan få økt overlevelse ved kjemisk beskyttelse, kamuflasje, mimikry, aposematisk farging (advarselfarging), falske øyeflekker eller ved å innta en skremmende forsvarsposisjon. Forsvarsstrategien hos planter er torner, pigger, læraktige blad, kvartskrystaller, rafider og kjemisk forsvar med giftstoffer. Nikotin fra tobakk, pyrethrum fra *Chrysanthemum*, og rotenon fra Derris-rot er eksempler på giftige antibeitestoffer fra planter.

Utviklingen av blomsterplanter med giftige antibeitestoffer kan være med å forklare utryddelsen av dinosaurerne.

Grasetere (herbivore) påvirker produktivitet, artssammensetning og populasjonsstørrelse hos plantene. Effektene av herbivore kan undersøkes eksperimentelt ved å utestenge predatorerne fra plantene. Herbivore dreper ikke, men tar bare deler av plantene. Plantene har forsvar mot predasjon, mekanisk forsvar i form av torner eller kjemisk forsvar. Det kjemiske forsvaret med sekundære plantestoffer finnes i størst konsentrasjon i plantevev som er mest utsatt for beiting. Et induserbart forsvar tilpasses mengde angrep. Herbivore foretrekker rasktvoksende fremfor saktevoksende plante. En saktevoksende plante taper mer på å miste blad enn en rasktvoksende. Planter i næringsfattige områder, som også er utsatt for tørke investerer mer i forsvar med blad- og greintormer. På enkelte steder er plantene så næringsfattige at ingen dyr investerer tid i å spise dem, og disse trenger heller ikke et utviklet forsvar. Innholdet av garvestoffer i eikeblad øker med alderen og proteininnholdet går ned. Finnskjegg (*Nardus stricta*), sølvbunke, høymol, sneller, landøyda og soleier er eksempler på planter som blir beitet i liten grad. Herbivore kan omgå plantenes forsvar ved å avgifte plantegiftstoffet. Hegg inneholder giftige cyanogene glykosider, men heggspinnermøll kan spise en hegg helt rent for blader. Frøbiller kan unngå effekten av gifte aminosyrer i frøene hos erteplanter. Mosedyr har induserbare kitintorner til forsvar.

Herbivore spiser bare en liten del av planteproduksjonen. Det som regulerer bestanden av herbivore er predatorer, plantenes egetforsvar, intraspesifikk konkurranse, sykdom, samt abiotiske forhold. Introduserte planter har ingen naturlige fiender, og derfor kan individantallet av slike planter øke sterkt. Hvalfangere overførte reinsdyr til S-Georgia, og ved slutten av hvalfangsten på 1950-tallet steg reinsdyrpopulasjonene raskt, men kollapset deretter pga overbeiting.

Leve i grupper gjør det lettere å oppdage en predator. Antiloper og gjess samler seg i flokker som gir mange øyne, ører og neser som kan oppdage predatorer, og gir mer tilgjengelig tid for spising. Flere bytteindivider virker sammen mer faretruende hvis predator og byttedyr er omtrent like store. Predator må velge bytte. Ved å fly i alle retninger blir predator distraheret og klarer ikke å konsentrere seg om ett bytte i flokken. Artsindivider i midten av flokken er minst utsatt. Sosial struktur og atferd er tilpasning til predasjon. Elgoksen sender elgku og elgkalv først og dekkerselv rettetten. En fiskestim har synkronisert svømming som kan villede predator. Spekkhoggere samarbeider i fangst av sild, hvor de også svimeslår silda med slag med halen i vannet.

Forsvarsstrategi med aggressiv atferd kan skremme vekk predatoren f.eks. elefanter eller moskus som stiller seg i en ring og beskytter ungene. Predatorstrategier er aktiv jakting eller å legge seg i bakhold. Predator og bytte utvikler hastighet og lynrask manøvreringsteknikk som øker konkurransen mellom predator og byttedyr. Predatorer i vann kan ha perfekt strømlinjeformet kropp som gir stor hastighet. Dyphavs fisk og breiflabb har fiskestang som lokker til seg byttedyr. Bioluminiscens hos dinoflagellater kan virke som beskyttelse mot zooplankton, men bioluminiscens kan også brukes til å lokke til seg byttedyr. Potensielle byttedyr kan velge en forsvars-, skjul- eller fluktstrategi. Svart, hvit og gul farge på monarksommerfugl hvor larvene lever på giftig silkeurt (*Asclepias syriaca*) virker som forsvarsstrategi. Forsvar hos dyr kan være basert på torner (pinnsvin), giftstoffer, luktstoffer (bærtege), smaksstoffer. Jordrotte graver seg ned i huler. Skall på skilpadde gir mekanisk beskyttelse. Fargerike pilgiftfrosk (*Dendrobates*) inneholder giftstoffer. Stripet skunk har analkjertler som sprøyter ut illeluktende stoff. Noen insekter sprøyter ut giftstoffer, bl.a. maur sprøyter ut maursyre. Spissmus blir ikke spist av rovfugl, selv om den blir fanget og drept. Noen fisk pumper vann inn i magen og blir større. Biller kan være giftige. Byttet kan adaptere seg til predatorene. Hunnfuglen kan spille vingeskadet og lokker med seg predator vekk fra reiret, men en rev kan lære seg å omgå denne forsvarsstrategien. Rådyrkalver blir gjemt i gresset og satser på en strategi ikke å bli oppdaget av rødrev, noe som ofte viser seg å være fatalt.

Aposematisk farging vil si at sterke farger blir assosiert med uspiselighet og gift. Larvene har varselfarger **aposematisk farging** (gr. *apo* - vekk fra; *semat* - tegn, merke). Predator lærer at farge er giftig. **Kryptisk farging** ligner omgivelsene og fungerer som kamuflasje og vernefarge.

Kryptiske larver ligner substratet som de sitter på. Nålefisk og sjøhest ligner ålegress og er lange og tynne. Gul edderkopp (*Misumena vatia*) i finnes gule blomster og grønne edderkopper kan lettere gjemme seg i gras.

**Mimikry** vil si at et dyr ligner et annet dyr av en annen art slik at en tredje dyreart skal ta feil av dem. Det er to hovedtyper mimikry: Bates mimikry og Müllers mimikry. Henry Walter Bates observerte i Amazonas-jungelen i 1862 at mange sommerfugler ligner på hverandre i form og fargemønster, og spiselige arter fikk beskyttelse mot predatorene ved å ligne på de farlige og uspiselige. **Bates mimikry** vil si at en ikke-giftig art etterligner utseende til en giftig art. f.eks. blomsterfluer med svarte og gule bånd på bakkroppen som ligner veps med giftbrodd. Skarlagensrød kongesnok (*Lampropeltis*) har svarte, røde eller gule fargebånd og ligner på giftige korallsnager (*Micruroides euryxanthum*). **Müllers mimikry** vil si at alle arter som er giftige ligner på hverandre. Voksne monarksommerfugl (*Danaus plexippus*) har oransje og svarte vinger. De ligner på viceroyssommerfugl (*Limenitis archippus*), men som har vist seg å være giftig. Bloddråpesvermer (*Zyaena*) med larver på kløver, gulflatbelg og tiriltunge har imago med røde prikker på svarte vinger (Müllers mimikry).

Solitær gepard (*Acinonyx jubatus*) lever på det afrikanske slettelandet og har en bestand i nedgang. Årsaken til nedgangen er mangel på habitater og liten genetisk variasjon. Endringer i miljøet gir derved liten endring i gepardens genotype. Geparden har lav fertilitet, bruker mye krefter på jakten og har ikke krefter igjen til å forsvare byttet mot hyener og løver som lever i sosiale grupper og konkurrerer om byttet. Geparden har passert gjennom to evolusjons flaskehals for ca. 10.000 år siden og 100 år siden.

Predasjon og sykdom er mer utbredt i tropiske strøk. Planter og trær kan velge forskjellige strategier for å redusere **frøpredasjon**. Store frø med høyt innhold av opplagsnæring er attraktive frø for predatorer, men inneholder ofte bitterstoffer og giftige forbindelser. En strategi er å produsere mange frø slik at predasjon ikke representerer noe problem. Frøbiller som angriper frø i erteblomstfamilien har en strategi som har omgått forsvaret til planten, bl.a. kan frøbiller unngå de skadelige effektene av giftige ikke-proteinaminozyrer som canavanin (en arginin-analog).

Effekten av predator kan studeres ved å fjerne predatoren eller sammenligne øyer med og uten predator. Karnivore dyr spiser dyr, og herbivore dyr spiser planter, begge deler er predasjon.

## Primærproduksjon og biomasse

Mengden energi fiksert i fotosyntesen per areal og tidsenhet kalles **brutto primærproduksjon**. Ikke all energi i fotosyntesen overføres til biomasse. Det er et energitap ved respirasjon og annen metabolsk aktivitet. Respirasjon er fordelt på de autotrofe ( $R_A$ ) og heterotrofe ( $R_H$ ), rotrespirasjon og jordrespirasjon. Respirasjonen for et blad kan være fra ca. 1 - 50  $\mu\text{mol}$  oksygen per time og gram friskvekt. Trekket dette fra får vi et uttrykk for **netto primærproduksjon**. Tørrvekten av plantematerialet kalles **biomasse**. Deler av netto primærproduksjonen brukes av grasetere (herbivore), insekter og av nedbrytere (sopp, bakterier).

Forholdet mellom biomasse i skudd og røtter har betydning for veksttilpasningen. Ettårige planter har ofte mest biomasse over jorda. Flerårige planter med mangel på vann og næring vil ha fordeler av å satse på et velutviklet rotsystem. 60 - 90 % av netto primærproduksjon i grassletter vil være vekst i rotbiomasse.

Strøfallet er næring for dekompositører og detrituspisere, og på denne måten resirkuleres næringen. Forholdet mellom akkumulering og nedbrytning av strøfall sier noe om hvor effektivt nedbrytningen skjer. Mengden strøfall varierer fra ca. 200-1600  $\text{g m}^{-2} \text{år}^{-1}$ . Nedbrytningen av planterester varierer fra 100% per år i tropisk regnskog til 1-12% i året i barskog. Vegetasjonen dekker ca. 30% av jordoverflaten og står for ca. 50-70% av produksjonen på jorda.

Netto Økosystem produksjon (NEP) versus netto primærproduksjon til blad (NPP). Et estimat av vegetasjonsfotosyntese kan bestemmes med eddy-kovarianseanalyse hvor man måler vertikal vindhastighet og  $\text{CO}_2$ -konsentrasjon over vegetasjonen.

Årlig GPP i skog fra 1000-1500  $\text{g C m}^{-2} \text{år}^{-1}$ , mens maksimal GPP fra 18-38  $\text{mmol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Klorofyllinnholdet i et blad er ca. 200-600  $\text{mg klorofyll m}^{-2}$ . På landjorda kan vi regne i snitt ca. 1.5  $\text{g klorofyll per kvadratmeter}$ . 1  $\text{kg organisk tørrstoff}$  tilsvarer ca. 16  $\text{MJ}$  og det trengs ca. 500 liter vann for å produsere 1  $\text{kg tørrstoff}$ . Til å fordampe 1  $\text{kg vann}$  ved  $20^\circ\text{C}$  trengs 2.454  $\text{MJ kg}^{-1}$ .

"Men i ei djup myr, der årmillionane stablar seg på kvarandre i tjukke flater, der skogane og graset, kornet og beinmargen har destillert all i kraft gjennom årtider..." Tor Obrestad "Eld i turrsogen myr"

Tabellen viser netto primærproduksjon (NPP) fordelt på jordas forskjellige økosystemer

Økosystem	Areal 10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup>	NPP g m <sup>-2</sup> år <sup>-1</sup>	Totalt NPP 10 <sup>9</sup> tonn år <sup>-1</sup>	Biomasse kg m <sup>-2</sup>
Tropisk regnskog	17.0	2.200	37.4	45
Annen tropisk skog	7.5	1.600	12.0	35
Temperert løvskog	7.0	1.200	8.4	30
Temperert nåleskog	5.0	1.300	6.5	35
Boreal skog	12.0	800	9.6	20
Skog, buskstepper	8.5	700	6.0	6
Savanner	15.0	900	13.5	4
Tempererte grassletter	9.0	600	5.4	1.6
Tundra alpine strøk	8.0	140	1.1	0.6
Ørken, halvørken	18.0	90	1.6	0.7
Stein, sand, is	24.0	3	0.07	0.02
Dyrket mark	14.0	650	9.1	1.0
Sump, marsklandskap	2.0	3.000	6.0	15.0
Sjøer, elver	2.0	400	0.8	0.02
Hav	361.0	125	41.5	
Totalt	510		172.0	

Primærproduksjonen og biomassen minker over tid i et økosystem. Mengden heterotrofe organismer øker relativt til total biomasse og dødt organisk materiale gir økt diversitet.

Økt energitilførsel til et økosystem kan øke primærproduksjonen, men kan samtidig destabilisere sammenhengen mellom de eksisterende næringskjedene.

“De begyndte at ta op Poteten og blev færdig med den til Mikaeli, som den gamle Sædvane var”. Knut Hamsun  
“Markens grøde”. Mikkelsmesse = 29. September

## Populasjonsøkologi

Innen populasjonsøkologi ønsker man å forklare fordeling og forekomst av de biologiske artene i lokalt og globalt perspektiv. Populasjonsøkologien omhandler populasjonstetthet (antall per arealenhet), spredning, aldersstruktur i populasjonen med tilhørende vekst-, fødsels- og dødsrate. Populasjonsøkologi er således et av de mer omfattende fagområdene i biologien og integrerer biologi, geologi, geografi, kjemi, meteorologi og oseanografi. Man ønsker å finne felles egenskaper og trekk ved alle populasjoner. Populasjonsøkologi har betydning i fiskerier og høsting av bestander, for utrydningstruete arter, samt for skog- og landbruk.

Noen fugler er forutbestemt hvor mange egg som legges i et reir, men noen fortsetter til reiret er fullt avhengig av hvor mange unger foreldrene er i stand til å fostre opp. Reproduksjon er et kompromis mellom kostnader og fordeler med store ungekull. En god økologisk strategi gir størst mulig fordeler med minst mulig kostnader.

En **populasjon** er en gruppe individer av samme art som lever sammen på et definert område på samme tid. Individene kan parre seg med hverandre. En populasjon utnytter de samme ressurser, og derved kan populasjonsvekst ikke fortsette i det uendelige. Populasjonstettheten er antall individer per arealenhet. Populasjonen har egenskaper som er forskjellig fra individene som danner populasjonen. Populasjonene har grenser og størrelse, men det kan være flytende grenser mellom populasjoner, undersøkt bl.a. ved radiotelemetri. En populasjon kan beskrives ut fra fordeling av kjønn, alder og størrelse. En populasjon består av en samling gener med allelfrekvenser som over tid endrer seg ved naturlig seleksjon. Naturlig seleksjon gir adaptive forandringer i populasjonen. Populasjonsdynamikken sier noe om endringer i populasjonen over tid. En populasjon kan bestå av enkeltindivider eller en samling av individer organisert i en modul.

Populasjonen påvirkes av de samme omgivelsesfaktorene og samvirker med miljøet. Det er biotiske og abiotiske faktorer som regulerer populasjonsstørrelsen. Disse faktorene er ressurser som populasjonen besitter, mat og parringspartnere, men også predatorer og sykdomsfremkallende organismer. **Populasjonstetthet** angis som antall individer per areal eller volumenhet ved et gitt tidspunkt. Populasjonstettheten er sesongavhengig og varierer fra år til år på samme habitat, og det skjer endringer i populasjonsstørrelsene. **Populasjonsstørrelsen** er uttrykt per capita (per individ). Hos mennesker beregnes fødsels- og dødsraten per 1000 mennesker per år. Individene i populasjonene er spredt over et areal innenfor grensen av populasjonen. Ofte er det vanskelig å få telt alle individene i en populasjon og derfor brukes forskjellige prøvetakingsteknikker for å lage et estimat av populasjonens tetthet og størrelse.

En av metodene går ut på å bestemme antall individer i et representativt prøveområde i form av **ruteanalyse** i kvadrater eller **linjeanalyse** i transekter. Estimater blir mer nøyaktig desto flere prøveflater eller transekter man opererer med. Populasjonsstørrelsen kan også estimeres ut fra spor, antall reir, bol, eller hi. Man kan

også gjøre antall feces og gjøre DNA-analyser av avføringsprøvene. Antall solitære fugl kan bestemmes ut fra lyden langs et transekt.

En annen metode går ut på fangst, merking, slipp fri og gjenfangst. I denne metoden f.eks. Petersons metode (etter den danske fiskeeksperten C.G.J. Petersen 1898) fanges og merkes et antall dyr av populasjonen og etter en tid gjøres det gjenfangst. Man antar at det er lik sannsynlighet for gjenfangst av merkede og umerkede dyr, at de merkete har samme dødelighetsrate som de umerkede og at merkete dyr ikke lar seg lettere fange.

$$\frac{\text{Antall merkete i 2. prøve}}{\text{Totalt fanget i 2. prøve}} = \frac{\text{Merkete dyr i 1. prøve}}{\text{Total populasjon}}$$

F.eks. hvis man starter med å fange 12 dyr som merkes og slippes fri. I gjenfangsten i 2. prøve fanges 20 dyr hvorav 4 er merket. Det blir estimatet av populasjonen N:  $4/20=12/N$  hvor  $N=60$ . Cormack, Jolly og Seber utviklet en modell for populasjonsberegninger basert på merking og gjenfangst.

Er populasjonene store er de mindre utsatt for tilfeldig (stokastisk) utryddelse. Populasjonen har et **spredningsmønster (dispersjon)** som kan være klumpet, uniform eller tilfeldig. Populasjonens omfang er de geografiske grensene som individene i populasjonen lever innenfor. Individene i populasjonen er **klumpet** når de er samlet og konsentrert i grupper på bestemte områder eller flekker. Ressursene er ofte klumpet fordelt og dette påvirker populasjonsfordelingen. Klumpingen kan også skyldes parring og sosial atferd i familiegruppe, samt at flere øyne ser en predator. Individene kan også være spredt uniformt eller jevnt utover. **Uniform** fordeling skyldes mer jevn fordeling enn det som er tilfeldig forventet. Dette kan skyldes konkurranse om ressurser slik at individene må ha et bestemt territorium for spising og parring. I en sjøfuglkoloni forekommer reirene i en fast avstand fra hverandre. Toksiske stoffer utskilt fra røtter kan gi en uniform fordeling av planter. **Tilfeldig** fordeling av individer kan sannsynligvis også forekomme, selv om det kan stilles spørsmålsteget om denne fordelingen finnes i virkeligheten. Man kan teste om det er ikke-tilfeldighet ved å sammenligne med Poisson fordeling som er tilfeldig.

Noen arter har stabile populasjoner fra år til år, mens noen som mus, lemen og hare har sykliske svingninger i populasjonene som resulterer i fluktuasjoner i de tilhørende predatorbestander. Dødeligheten i naturlige populasjoner er tetthetsavhengige. Når tettheten øker så øker dødeligheten pga. økt predasjon, konkurranse, sykdom, matmangel og færre gjemsteder. For populasjoner som vokser i trinn som ettårige planter fører det til ikke-logistisk vekst, selv om fødsels- og dødsrate er tetthetsavhengig. Bærekapasiteten er ikke konstant. Nær bærekapasiteten vil det bli mangel på mat og det blir økt intraspesifikk konkurranse. Dette danner grunnlaget for tetthetsavhengig vekst. Etter hvert som tettheten av populasjonen øker minsker populasjonsøkningen. Dette gir sykliske svingninger i populasjonen som hos lemen, hvor det med jevne mellomrom skjer en sterk økning i populasjonen som ender med et populasjonskræsje. Populasjonen av lemen påvirker populasjonene av predatorer, og det blir en økt rovdyr- og rovfuglbestand med økende tetthet av lemen. Når predatorerne spiser lemen i stedet for rype kan rypebestanden øke. Med økende tetthet av lemen minsker mattilgangen og populasjonen blir lettere utsatt for sykdom. Dette er de **tetthetsavhengige faktorer**. Konkurranse mellom individer innen samme populasjon kalles **intraspesifikk konkurranse**.



Intraspesifikk konkurranse gir selvtytning av populasjonen. Hos dyr medfører intraspesifikk konkurranse redusert vekst, økt dødlighet, reduserte fødsler og alder for seksuell modning økes. Konkurranse med populasjoner med andre arter kalles **interspesifikk konkurranse**. Det kan hende at mange av dagens organismer ikke konkurrerer fordi det gjennom evolusjonen har blitt selektert på adaptasjon til konkurransen. Dominante individer kan utnytte ressurser på bekostning av alle, eller alle individene kan dele på de begrensede ressursene. Eksperimenter som kan benyttes til å studere konkurranse er å fjerne en art eller å introdusere en art og se hvordan dette påvirker økosystemet. **Tetthetsuavhengige faktorer** er ofte abiotiske som tørke, frost, vannmangel.

**Semelpare** arter bruker all energi på en veldig stor reproduksjon f.eks. laks, agave, og noen insekter. *Lobelia telekii* er semelpar og har big-bang-reproduksjon.

Young, T.P.: *Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias*. Evolutionary Ecology 4 (1990) 157-171.

**Iteropare** arter har gjentatt reproduksjon gjennom flere sesonger eks. virveldyr og flerårige trær og busker. De tilsvarende botaniske termene er **monokarpe** som er planter som dør etter å ha båret frukt en gang og **polykarpe** som produserer frø i mange sesonger. Det finnes r-selekterte og K-selekterte arter. Arter som har kort livsløp, blir tidlig voksne og har liten kropp er **r-strateger** som har høy fertilitet, får mange avkom og tar lite vare på avkommet. Dette er opportunister som raskt utnytter en ledig nisje og midlertidige habitater, og det er stor variasjon i populasjonsstørrelsen. Eksempler på r-seleksjonsstrategi er ettårige planter, insekter og små pattedyr. **K-strateger** med K-seleksjon har en langt livsløp, sakte utvikling, stor kropp som voksen, lav reproduksjonsrate og få avkom, og det tas vare på avkommet vha. høy foreldreinvestering, lav dødlighet, og sakte spredning. Eksempler på K-seleksjonsstrategi er elefant, primater og eiketre, og disse har ofte relativt konstant populasjonsstørrelse.

## Demografi

Demografi er studiet av aldersfordelingen av individer i en populasjon. Avhenger i hvilken grad det kommer nye individer til populasjonen og som skyldes fødselsrate (natalitet) og immigrasjon eller prosesser som fjerner individer via død eller emigrasjon. Fødsels- og dødsratene varierer mellom de forskjellige aldersgruppene i populasjonen og er også avhengig av kjønn. Nataliteten er nye individer som kommer ved spiring, deling, klekking eller fødsel. Fekunditeten gir et mål på fysiologisk og potensiell reproduktiv kapasitet. Fertiliteten angir antall levedyktige avkom over en tidsperiode.

**Alderstrukturen** beskrives av antall individer i hver aldersgruppe. Generasjonene overlapper hverandre hvis livslengden er større enn tiden det tar for å bli voksen og reproducere seg. Dødsraten er størst for de yngste og eldste. Fødselsraten er størst for individer i mellomalder. Hvis populasjonen inneholder mange gamle ikke reproduktive individer så vil populasjonen vokse sakte. Jo kortere generasjonstid desto raskere vil populasjonen vokse. **Generasjonstiden** er tiden mellom et individs fødsel og inntil det selv får avkom. Det er et forhold mellom de to kjønn i populasjonen. Antall hunner er det

som vanligvis bestemmer antall fødsler. En hann kan befrukte flere hunner. For monogame arter vil antallet hanner ha større betydning.

**Livshistorie** er en livslang timeplan for bruk av ressurser for å få maksimal tilpasning hos arten. Inndeling i ett- og flerårige planter er et eksempel på livshistorie. Mellom vekstform og funksjon er det en genetisk fast binding. Det finnes en grunnstruktur og en grunnfunksjon i det som defineres som livsformen plante. Det er en dynamisk vekselvirkning mellom voksested, oppbygning og livssyklus til planten, kalt en livshistoriestrategi. En strategi består av forskjellige strategielementer f.eks. sukkulens og CAM-metabolisme.

**Livstabeller** beskriver hvordan dødeligheten varierer med alderen over tid som tilsvarer maksimal levetid. Livstabellen viser dødelighetsrate for en kohort, og beskriver i hvilke aldersstadier dødeligheten er størst. Livstabellen oppsummerer demografisk informasjon om aldersklasser. Livstabellene lages ved å følge skjebnen (mortalitetsraten) til en gruppe/kohort og nye individer inntil alle er døde. En **kohort** vil si at alle individene er født på samme tid, eller man kan angi antall hunner. Det går også an å bestemme alderen til et utvalgt antall individer.

Det er to hovedtyper livstabeller: Kohort livstabell hvor en gruppe individer født på samme tid følges gjennom hele livsløpet, og antall overlevende i hver aldersklasse bestemmes. I en statistisk livstabell bruker man de samme dataene, men fra hele populasjonen.

I sin **livshistoriestrategi** vil artene allokere ressurser i forskjellige stadier av livssyklus. Antall overlevende i hvert aldersstadium sier noe om livshistoriestrategien. Noen arter har stort antall avkom, men hvor få overlever. Andre arter har få avkom, men hvor mange av dem overlever. En raskt voksende populasjon er bunntung med et stort antall unge individer. Kjenner man vekstrate, antall individer, aldersfordeling, rekruttering, dødelighet i hver gruppe, gjennomsnittsvekt i hver gruppe er det mulig å konstruere livstabeller. Man kan studere en gruppe individer fra samme aldersgruppe (kohort) og følge denne videre ved forskjellige tidspunkter gjennom livsløpet. Livstabellen består av aldersintervall med antall levende og dødsrate for hvert aldersintervall. Man kan lage et estimat for sannsynligheten for at et individ i en årsklasse skal overleve. Overlevelse er sannsynligheten for at et individ i en populasjon eller kohort skal overleve til en bestemt alder. Dette kan fremstilles grafisk med logaritmen til antall overlevende på y-aksen versus alder på x-aksen.

**Overlevelseskurver** viser antall individer i kohorten som fremdeles er i live. Det finnes vanligvis tre typer overlevelseskurver.

Type I overlevelseskurve er flat for unge og middelaldrene og synker raskt når dødsraten øker hos de eldre. En type er intermediær med tilnærmet konstant død i løpet av levetiden.

En tredje type har høy dødelighet for de unge etterfulgt av en lavere dødsrate. Denne typen finnes hos arter som produserer et stort antall avkom, men ikke har yngelpleie. Noen kan ha korte perioder med stor dødelighet f.eks. krepsdyr under skallskifte, etterfulgt av lavere dødelighet når skallet har blitt hardt. Den gjennomsnittelige levealder blir lav hvis det er stor barnedødelighet. Den potensielle levealder for mennesket er ca. 100 år, men den realiserte levealder kan være f.eks. 82 år. I fangstkurver for fisk angir man antall individer i hver årsklasse.

Det er en **foreldre-avkom konflikt** i den optimale investering i avkommet uten at foreldrene taper så mye i vekt og ressurser at de ikke er istand til å reproducere seg seinere. Foreldrene har likt slektsskapsforhold til avkommet.

## Parringssystemer og ressurser

Kjønnnet formering gir rekombinasjon og utveksling av genmateriale som fører til variasjon. Variasjon er en forutsetning for seleksjon og adaptering til det ytre miljø. De fleste arter har kjønnnet formering, men mange kan i tillegg formere seg vegetativt. For de fleste arter med kjønnnet formering er **kjønnsforholdet** ca. 1:1, like mange hanner og hunner. Avvik fra dette vil gi frekvensavhengig seleksjon av det mest sjeldne kjønnnet, som bringer forholdet tilbake til 1:1. Det kan være avvik fra dette forholdet hvis det skjer innavl, eller hvor miljøet bestemmer kjønnnet. Noen krepsdyr og krypdyr er hermafroditter. Hermafroditter er både hann og hunn, men også her skjer vanligvis kryssbefruktning (utkrysning), selv om selvbefruktning også er mulig. Selvbefruktning kan hindres av selvkompatibilitetsgener. Noen arter som krepsdyr og fisk har sekvensielt skifte i kjønn. Er moren i dårlig tilstand favoriseres døtre.

Monoike planter har atskilte hann og hunn på samme individ. Dioike har atskilte hann og hunn, men på atskilte individer. Forholdet mellom pollen og frøemner har betydning i utvikling av krysningssystemer hos planter.

Hos dyr er hunnens reproduktive suksess avhengig av hvor mange egg som lages. Egg krever mer ressurser. Hannens reproduktive suksess avhenger av hvor mange egg han kan befrukte. Små gameter krever mindre ressurser. Det er kompromiss mellom nåværende og fremtidig reproduksjon, og antall og størrelse på avkommet. Større individer har større sjanse til å overleve. Resurser kan gi umiddelbar reproduksjon, eller ved forsinket reproduksjon vil ressursene først brukes til vekst som øker konkurranseevnen, og hvor ressurser brukes til opprettholdelse og økt overlevelse. Arter som reproducerer seg tidlig får kort generasjonstid. Strategien er vekst versus fruktbarhet og reproduksjon. Økt fruktbarhet reduserer vekst og derved fruktbarheten over tid. Kortlevete arter satser på fruktbarhet i stedet for vekst. Hvis de voksne har høy dødelighet kan det være en fordel å satse på stor reproduksjon tidlig. Langlevete arter investerer vekst i stedet for umiddelbar reproduksjon. Ressursbegrensninger reduserer antall avkom. Det er variasjon i hvor mange ganger reproduksjon skjer i løpet av et livsløp. Semelpare reproducerer seg en gang, iteropare flere ganger. Fordel med semelpare planter er at frøpredatorer ikke utvikles.

**Aldring** er redusert fysiologisk funksjon med økende alder som gir redusert overlevelse og fertilitet med alderen. Høy dødelighet gjør at få individer blir gamle, men hvorfor varierer alderen? Hvorfor eldes og dør organismene? Levealder blir påvirket av naturlig seleksjon. Aldring kan skyldes akkumulering av skader i celler og vev som ikke kan repareres. Ifølge evolusjonsteori er dette et kompromiss mellom energi til reproduksjon og reparasjon. Aldersraten samstemmer med metabolsk rate. Det er mange hjerteslag hos fugl og dette kan være korrelert med kort levealder.

Litteratur:

Hughes, K.A., Alipaz, J.A., Drnevich, J.M., & Reynolds, R.M.: A test of evolutionary theories of aging. PNAS 99 (2002)14286-14291.

## Populasjoner og populasjonsstørrelser

Et vanlig spørsmål innen økologi er Hvor mange ? Hvordan bestemme størrelsen på en populasjon? Størrelsen på en populasjon kan beregnes ut fra tilfeldige plasserte kvadrater som legges ut i områder, og man teller individer i flere kvadrater med kjent størrelse og ekstrapolerer størrelsen ut fra dette. Linjetransekter i området som undersøkes, eller merking-gjenfangst er andre metoder som benyttes til å finne populasjonsstørrelse.

Det er større svingninger (fluktuasjoner) i populasjoner med små dyr sammenlignet med store dyr. Svingningene kan være regulære periodiske eller irregulære. Indre årsaker til svingninger er endringer i fødsel og dødelighet avhengig av tetthet. Svingninger gjør noen aldersklasser mer tallrike og "babyboom"- effekten påvirker populasjonen over lang tid etterpå.

En populasjon kan deles romlig i metapopulasjoner som er subpopulasjoner i forskjellige områder hvor det er noe migrasjon mellom metapopulasjonene. Populasjonsdynamikken avhenger av fødsel og død i subpopulasjonene, migrasjon, kolonisering og nye subpopulasjoner, samt korridorer som tillater migrasjon

Atskilte moduler på et individ kalles **rameter**. Individene kalles **geneter**, og en genet er alle rameter fra samme genotype. Utløpere fra planter er rameter.

Eksponensiell vekst måles på ethvert tidspunkt.

Endring i populasjonsstørrelsen  $N$  over tid  $t$  for populasjoner hvor generasjonene overlapper hverandre er gitt ved:

$$\frac{dN}{dt} = f - d$$

$f$  - fødsel og  $d$  - død,  $N_t$  er antall individer ved tid  $t$ ,  $N_0$  er antall individer ved tid  $t=0$

Absolutt vekstrate er  $dN/dt$ , mens spesifikk vekstrate er  $dN/Ndt$ .

Endring i populasjonen (raten) per individ (capita)  $(dN/dt)/N$  er gitt ved:

$$\frac{\frac{dN}{dt}}{N} = \frac{f}{N} - \frac{d}{N}$$

Vekstrate  $r$  per capita =  $f/N$  (fødselsrate) -  $d/N$  (dødsrate)

Lotka fant i 1922 at en populasjon som vokser geometrisk får en stabil aldersstruktur.

Vekstraten  $dN/dt$  i en eksponensiell vekst (differensialligningmodell) hvor  $r$  er per capita vekstrate blir:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

$$N_t = N_0 \cdot e^{rt}$$

Denne kan plottes logaritmisk eller aritmetisk. Log plot gir en rett linje.

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt$$

Forandringen i populasjonsstørrelsen er proporsjonal med populasjonsstørrelsen hvis vekstraten  $r$  (vekst per capita) er konstant.

Vi kan beregne doblingstiden for en populasjon dvs. tiden til  $N_t = 2 \cdot N_0$  og  $2 = e^{rt}$ .

Doblingstiden kan beregnes fra:  $\ln 2 = rt$  og  $t = 0.69315/r$

$$t_{1/2} = \frac{\ln 2}{r}$$

Vekstraten  $r$  er omgivelsesspesifikk. Hvis  $r$  er positiv øker populasjonen, hvis  $r$  er negativ synker populasjonen, og hvis  $r = 0$  så er populasjonen stasjonær. Ubegrenset vekst er ikke bærekraftig og varig. Legg merke til at  $r$  har to forskjellige betydninger og brukes både om potensiell vekstrate og per capita vekstrate.

Man kan beregne populasjonsutviklingen for en husflue (*Musa domestica*) som legger ca. 100 egg ad gangen, og ca. 800 i løpet av et liv. Egget blir magott i løpet av en dag og larve full størrelse i løpet av 5 dager, puppe i løpet av noen dager, deretter metamorfose og husfluen starter straks deretter eggproduksjonen. Anta 50% sex ratio.

Hvis det per 10.000 mennesker er 300 fødsler per år og 100 døde per år blir dette 30 fødsler per 1000, og 10 døde per 1000 blir vekstraten:

Vekstraten  $r = f - d = 30/1000 - 10/1000 = 0.03 - 0.01 = 0.02$  dvs. 2% per år

I tillegg til fødsel og død endres populasjonsstørrelsen ved dispersjon, forflytning av individer. Imigrasjon ( $i$ ) inn i populasjonen og emigrasjon ( $e$ ) for individer som utvandrer og forlater populasjonen.

Per capita vekstrate blir når man også tar hensyn til imigrasjon og emigrasjon:

$$r = (b - d) + (i - e)$$

Vekstrate = (fødsel + immigrasjon) - (død + emigrasjon)

Maksimal vekstrate  $r_{\max}$  er det populasjonen kan vokse ved under ideelle betingelser, dvs. det er nok mat og lavt individantall. Maksimal vekstrate per capita er vekstraten når det ikke er noen effekt av tettheten, dvs. eksponensiell vekst.

Vekstraten påvirkes av livslengden for hvert individ, og ved hvilken alder individene kan reproducere seg, antall reproduksjoner hvert individ har i livsløpet, og antall individ som hvert individ produserer. Lav individtetthet gir mindre sykdom og færre predatorer.

Reproduksjonen minsker når tettheten øker. Mikroorgansimer har stor  $r_{\max}$  og elefanter og blåhval har liten  $r_{\max}$ .

En bakteriekoloni som deler seg ved binær fisjon vil etter 10 timer har en populasjonsstørrelse på 1 milliard. Ved eksponensiell vekst vil populasjonen vokse fortere etter hvert som den øker. Bakterier, protister og insekter kan vokse tilnærmet eksponensielt hvis det ikke er begrensninger i plass, mat og andre ressurser, og avfallet blir fjernet. Imidlertid kan ingen populasjon vokse eksponensielt i det uendelige. Miljøet setter grenser for vekst. Det er begrensninger i mat, plass og andre ressurser. Et populasjon med høy tetthet blir lettere utsatt for sykdomsfremkallende organismer. Bærekapasiteten  $K$  er den største populasjonen som kan opprettholdes i et miljø over lang tidsperiode hvis det ikke skjer endringer i miljøet. En logistisk populasjonsvekst blir S-formet når den blir presentert i en grafisk framstilling.

$\log$  populasjonstetthet =  $a + bx \log$  kroppsmasse

**Generasjonstid** er periode fra fødsel til foreldre til fødsel av avkom.

$$\text{Nettoreproduksjonsrate } R_0 = \frac{\text{Antall døtre i generasjon } (t + 1)}{\text{Antall døtre i generasjon } (t)}$$

$$n_{x+1} = n_x - d_x$$

$$R_0 = \sum_0^{\infty} l_x b_x$$

$x$  er alder.  $n_x$  er antall ved alder  $x$ .  $l_x$  er andel som overlever fra fødsel til  $x$ .  $d_x$  er antall som dør fra  $x$  til  $x+1$ .  $q_x$  er per capita dødsrate i tiden  $x$  til  $x+1$ .  $b_x$  er antall hunnlig avkom per hunn (fertilitetsstatus).

Hvis  $R_0=1$  vil populasjonen erstatte seg selv, og det er en likevektspopulasjon

Hvis  $q$  produserer  $R_0$ .  $q$  avkom overlever til reproduktiv alder.

$$N_{t+1} = R_0 N_t$$

$$b_{xx} = \frac{m_{xx}}{m_{0x}}$$

$N_t$  er populasjonsstørrelsen av  $q$  ved tiden  $t$ .  $R_0$  er netto reproduksjonsrate, antall  $q$  per per generasjon.

$$z_t (\text{avvik}) = N_t - N_{eq}$$

$N_{eq}$  er likevekt. F.eks. avvik i nåværende populasjonsstørrelse fra likevektpopulasjonen i fravær av en predator.

Vekst i miljøer med begrensede ressurser hvor vekstraten er avhengig av populasjonsstørrelsen kan følge den **logistiske sigmoide** modellen. Denne gir en enkel S-formet kurve hvor vekstraten reduseres etter hvert som populasjonen øker.

$$\frac{dN}{dt} = rN \cdot \frac{K - N}{K}$$

$K$  er øvre assymptote dvs. maksimal  $N$  og er et mål på bærekapasitet.  $r$  er kapasiteten for økning per individ.  $dN/dt$  er økning i populasjonsstørrelse.  $K$  er bærekapasiteten og når antall individer  $N$  nærmer seg  $K$  blir  $dN/dt$  mindre.  $rN$  er potensiell rate for populasjonsøkning per capita.  $(K-N)/K$  er minskning i populasjonen når den nærmer seg bærekapasiteten. Hvis antallet individer er liten vil populasjonsveksten påvirkes lite av miljøet siden  $(K-N)/K \approx 1$ , men når  $N$  begynner å nærme seg bærekapasiten  $K$  minsker vekstenraten fordi  $(K-N)/K \rightarrow 0$ . Populasjonsveksten blir tetthetsavhengig og nærmer seg null ved et punkt. Nær bærekapasiteten vil fødselsraten være lik dødsraten.

En populasjon stabiliserer seg sjelden på  $K$ , ofte blir den høyere enn  $K$  for deretter å bli lavere enn  $K$ . Noen ganger gir dette en brå endring i populasjonstettheten med et populasjonskræsje.

Både fødsels- og dødsraten endrer seg når populasjonsstørrelsen øker. Punktet for maksimal bærekraftig vekst og høstingspotensial er midt i den sigmoide kurven dvs. der populasjonen vokser raskest ved midlere tetthet ( $K/2$ ).

Hvis individene er like bruker individene  $1/K$ -del av ressursene og reduserer maksimal vekstrate  $r_m$  med  $1/K$ .  $N$  individer reduserer  $r_m$  med  $N/K$ .

$$r = r_m \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Hvis stor bærekapasitet og  $N$  er liten er  $r$  tilnærmet lik  $r_m$ .

Når  $N$  øker til  $K$  minsker  $r$  inntil bærekapasiteten og blir 0 og populasjonen stopper å vokse. Når  $N$  er større en  $K$  blir  $r$  negativ og populasjonen synker.

En fiskebestand kan beregnes ut fra:

$$F_{fangst} + M_{mortalitet} = G_{vekst} + R_{rekruttering}$$

Nordatlantisk torsk (*Gadus morhua*) har forsvunnet fra kystnære områder og de store fiskebankene ved New Foundland. Fangsten gjør at de som reproduserer seg raskt vil favoriseres, og resultatet er at fisken blir kjønnsmoden 2-3 år før, sammenlignet med tidligere. Etter at bl.a. nordmenn utryddet store deler av verdens hvalbestand økte bestanden av atlantisk krill, og nordmenn er nå igjen på pletten for å høste atlantisk krill.

Den russiske dyrekologen Georgyi F. Gause skrev *The Struggle for Existence* og studerte på 1930-tallet konkurranse og interaksjoner mellom predator og byttedyr etter Lotka-Volterra modellen. Han utførte to-arts eksperimenter i laboratoriet, og brukte *Paramecium* som byttedyr og ciliaten *Didinium* som predator. Refugier for byttedyr var nødvendig for å opprettholde byttedyrbestanden. Regulær immigrasjon kan gi stabile sykler. *Drosophila* lever på gjær på frukt. Gjæren har sin egen populasjonsrate. Gause studerte to arter av gjær hvor veksten ble begrenset av konsentrasjonen av etanol.

Huffaker studerte predator midd og byttedyr midd på appelsiner som utgjorde habitatet. Hvis appelsintrærne vokste klumpet medførte det ekstinksjon. Hvis appelsintrærne fantes tilfeldig brukte predatorne lenger tid på å finne byttedyrene som derved overlevde lenger. Romlig heterogenitet i habitat kan stabilisere sykluser, i et komplekst miljø hvor byttedyrene kan gjemme seg. Ved lav tetthet av byttedyrene går bestanden ned fordi det er vanskeligheter med å finne partner. Ved høy bestand av byttedyr går bestanden ned pga tetthetsavhengig regulering. Fangsten som predatorne utøver er proporsjonal med byttedyrtettheten. Søkeatferden etter bytte er tillært. Det er mulig å svitse til alternativt byttedyr. Stabiliserende krefter reduserer oscillasjoner.

Stokastiske modeller for populasjonsvekst tar hensyn til effekten av tilfeldigheter. Både den logistiske modeller og time-lag modeller er deterministiske modeller. Biologiske systemer er ikke deterministiske, de er styrt av sannsynligheter. Det er mange sannsynligheter involvert i stokastiske modeller. Populasjonen når aldri en fast asymptote. Usikkerheten i modellene øker over tid.

Eik er repeterende reproduserende. Hvis det blir dannet mye frø og frukt i et år vokser det mindre neste år. Det er kostnader ved reproduksjon .

Hvis det er høy dødsrate lønner det seg å reprodusere seg så tidlig som mulig.

Forskjell i optimal levelader er forskjellig for hanner og hunner. I industrialiserte land lever kvinner 5-10 år lenger enn menn. Reproduktiv suksess minsker med alder.

## Populasjonsprosjeksjonsmatrise

P.H, Leslie 1945

Leslie matrisemodeller deler opp livssyklus i en rekke stadier, og kan forutsi og fremskrive aldersstruktur og populasjonsstørrelse i framtiden. Matrisen består av aldersspesifikk reproduksjon og overgangssannsynlighet for en aldersgruppe til den neste. Nåværende aldersstruktur ganger projeksjonsmatrise sier noe om fremtidig



aldersstruktur. Populasjonsendringer bestemmes av aldersavhengig fødsel og overlevelsesrater. Livssyklus deles opp i stadier og man studerer sannsynligheten for at en organisme vil gå fra ett stadium til det neste. En ulempe ved Leslie-matriser er at man trenger store mengder kjente data om aldersspesifikk overlevelse, fekunditet (fruktbarhet/produktivitet), og aldersfordeling av populasjonen.

Livstabellnotasjoner:

$l_x$  - antall individer ved starter alder intervall  $x$ .

$b_x$  - antall fødsler i et tidsintervall per voksen i alder  $x$  til  $x+1$ .

$s_x$  - antall av  $b_x$  som er levende ved starten av neste tidsintervall. Antall individer som overlever fra aldersklasse  $x$  til aldersklasse  $x+1$ .

$q_x$  - sannsynlighet for at individ i aldersgruppe  $x$  ikke vil overleve å gå inn i  $x+1$ .

$n_0$  - antall organismer i aldersklasse 0

$n_1$  - antall organismer i aldersklasse 1

$n_k$  - antall organismer i alder mellom  $k$  og  $k+1$  (eldste).

$f_x$  - fekunditet (fruktbarhet), gjennomsnittstallet hunnlige avkom per capital som når aldersklasse  $n_1$  født av mor i aldersklasse  $x$ .

Tidsenheten som brukes er vanligvis 1 år.

Antar at bare hunnene er seksuelt reproduserende og ingen immigrasjon/emigrasjon. Modellen blir mer kompleks hvis man skal ta hensyn til antall hanner.

Sannsynlighet for å beholde seg i en generasjon. Sannsynlighet for å overleve å gå til neste stadium.  $F$  er fruktbarhet,  $p_x$  er sannsynlighet for at et individ overlever og forblir i alderstadiet,  $g_x$  er sannsynlighet for at et individ overlever og kommer til neste aldersklasse

Ny aldersstruktur (antall nye organismer ved tid  $t+1$ ) =

$$= f_0 n_0 + f_1 n_1 + \dots = \sum_{x=0}^k f_x n_x$$

En Leslie-matrise for 4 aldersklasser blir følgende:

$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{bmatrix}_t$$

Eller hvis dette uttrykkes som kolonnevektorer og matriser:

$$n_{t+1} = L \cdot n_t$$

Hvor  $L$  er Leslie-matrisen og  $n_t$  er kolonnevektoren for populasjonen ved tid  $t$ .

## Konkurrans modeller

I den logistiske ligningen vil intraspesifikk konkurranse redusere per capita populasjonsvekstrate via tetthetsavhengige fødsels- og dødsrater.

Amerikaneren Alfred Lotka utviklet i 1925 en ligning for hvordan kjemiske konsentrasjoner i en oscillasjon varierer. Den italienske matematikeren Vito Volterra utviklet i 1926 utviklet en differensialligning for å beskrive interaksjonen mellom en predator og dens byttedyr. I en logistisk vekstkurve er  $r$  økningen og  $K$  metningen som vekstkurven nærmer seg asymptotisk. Disse dannet grunnlaget for **Lotka-Volterra-modellen** som er en videreutvikling av den logistiske konkurransemodellen og kan forutsi sykliske svingninger i populasjoner med predator (P) og byttedyr (B).

Endring i byttedyrbestand ( $dB/dt$ ):

$r$  er vekstraten for byttedyr i fravær av predatorer.

$a$  er effekten av predasjon på byttet (fangsteffektiviteten).

$$\frac{dB}{dt} = rB - a \cdot BP$$

Byttedyrbestanden øker med  $rB$  og minsker samtidig grunnet predator ( $-a \cdot BP$ ).

Endring i predatorbestand ( $dP/dt$ ):

$$\frac{dP}{dt} = b \cdot BP - cP$$

$b$  er effektivitet og formeringsraten for predator når det er byttedyr tilstede.

$c$  er naturlig dødsrate til predator i fravær av byttedyr.

Hvis vi dividerer disse to differensialligningene på hverandre:

$$\frac{dP}{dB} = \frac{\frac{dP}{dt}}{\frac{dB}{dt}} = \frac{P(bB - c)}{B(r - aP)}$$

En løsning av denne er:

$$r \cdot \ln P - aP + c \cdot \ln B - bB + C = 0$$

hvor C er en integrasjonskonstant.

Når både byttedyr- og predatorbestanden er stabil vil  $dB/dt = dP/dt = 0$ ,  
dvs.

$$r - aP = 0$$

$$bB - c = 0$$

Det vil si den stasjonære tilstanden  $(B, P) = (c/b, r/a)$  som gir maksimal verdi av integrasjonskonstanten.

Lotka-Volterra modellen har mange forenklinger. Den tar ikke hensyn til at det er konkurranse mellom predatorer og mellom byttedyr. Det betyr at byttedyrkonsentrasjonen vokser i det uendelige hvis det ikke er noen predator tilstede.

Det kan framstilles grafer av likevekt isokliner (nullvekst isoklin) av predator og byttedyr. Populasjonstrajektorier kombinerer forandring i populasjonene til predator og byttedyr. Faktorer som endrer likevekstisokliner. Endringer i  $r$  eller  $c$ , i  $d$  og  $a$ , eller  $c$ .

Modellen forutsetter gjennomsnittsindivider, konstante parameterverdier, ingen tidslag, økningen i byttedyr og minskning i predator er eksponensiell når andre arter er tilstede. Lotka-Volterramodellen har begrensninger ved at den mangler krefter som kan gjenopprette joint likevekt.

Tilfman videreutviklet modellene videre i 1982.

For art 1

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1}{K_1} \right)$$

For art 2:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2}{K_2} \right)$$

$\alpha N_2$  er ekvivalenttall individ art 1

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right)$$

$\beta N_1$  er ekvivalenttall individ art 2

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right)$$

Når to arter sammen er det 3 muligheter: koeksistens eller at art 1 eller art 2 blir utryddet. Tilman ser på mekanismene for konkurransen. Konkurransbasert ressursutnyttelse. F.eks planter med med ressursfaktorene lys og nitrogen. Hvis lite av begge går populasjonene ned. Er det mye av begge går populasjonene opp. Hver art forbruker ressursene med forskjellige hastighet. Plantene bruker mer vann enn nitrogen.

Charles Elton studerte bestandene av kanadisk gaupe (*Lynx canadensis*) og snøskohare (*Lepus americanus*) basert på skinn levert til Hudson Bay Company, og fant en syklisk topp ca. hvert tiende år. Populasjonen av hare begrenses av mat og gaupetettheten. Populasjonen av gaupe begrenses av mattilgangen. Predator- og byttepopulasjoner er ofte uten oscillasjoner. Reproduksjonsraten hos predator er avhengig av byttedyrkonsentrasjonen. Mange predatorer kan utnytte bare ett bytte.

Mest effektive jegere (predatorer) gir mest avkom. Hvis seleksjon for stadig mer effektiv jakt ville dette til slutt medføre sult og ekstinksjon. Byttet selekteres til å slippe unna (rustningskappløp, koevolusjon) og investererer i fluktegenskaper. Predatorer er sterke og raske. Koevolusjon gir stabilitet.

Hos øyenstikkere og dolkhaler/hesteskokrabber har det skjedd liten evolusjonær forandring i løpet av 190 millioner år. Krypdyrene utviklet for 315 millioner år siden hadde hud og eggeskall som motstod tørke og dominerte i antall i millioner av år. Det skjedde masseutryddelse av arter i Perm for 251 millioner år siden og i overgangen mellom Kritt og Tertiær for 65 millioner år siden.

## Biodiversitet

Artsrikdom er antall arter i et samfunn. Artsrikdom brukes ofte synonymt med artsdiversitet, men artsdiversitetet omfatter også relativ betydning av hver art basert på forekomst, produktivitet og størrelse. Det er forskjellige skalaer som kan brukes på artsdiversiteten: global, kontinental, latitudinal, regional og lokal. Tropisk regnskog er et komplekst økosystem med høy biodiversitet. Biodiversitet er den totale taksonomiske og genetiske artsrikdom. Biodiversitets "hot-spots" med meget stor artsrikdom finnes i Kapplandet i S-Afrika, Indokina, Filippinene, Indonesia, Brasil, Mellom-Amerika, Madagaskar, Kaukasus, V-Afrika, New Zealand, og SV-Australia. I slike områder er det også stor grad av **endemisme**, arter som har meget begrenset lokal utbredelse, ofte til øyer.

Den store artsrikdommen i tropiske områder kan skyldes høy primærproduksjon, konkurranse om nisjer, heterogene habitat, stabilt klima, mange predatorer som gir seleksjon.

Myers, S.N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J.: *Biodiversity hotspots for conservation priorities*. Nature 403, 2000, 853-858.

Det er laget en rekke **biodiversitetsindekser** som brukes til å måle og sammenligne biodiversiteten i dyre- og plantesamfunn. Artene vektet etter deres relative forekomst.

**Shannon-Wiener-biodiversitets indeks (H):**

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$$

$n_i$  er antall individer av hver art, artsrikdommen  $S$  er antall arter, og  $p_i$  er andelen av  $S$  for  $i$ -te art.  $H$  tar hensyn til både forekomst og jevnhet.

**Simpsons biodiversitetsindeks (D):**

$$D = 1 / \sum_{i=1}^S p_i^2$$

$D$  er et mål på diversitet og  $D$  varierer fra 1 til  $S$ ,  $S$  er antall arter,  $i$  fra 1- $S$ ,  $P$  er andelen arten utgjør av den totale antall/mengde

**Simpson ( $E_D$ ) og Shannons ( $E_H$ ) jevnhetsindeks:**

$$E_D = D / D_{\max}$$

$$E_H = H / H_{\max}$$

hvor  $D_{\max} = S$  og  $H_{\max} = \ln S$ . Artsrikdommen  $S$  er antall arter.

De fleste artene er sjeldne og noen få arter er vanlige og dette kan illustreres med grafer dominans versus diversitet. Det er også en sammenheng mellom artsantall og areal. Antall arter øker med arealet som undersøkes. Større områder gir større prøver og flere habitater teller med.

Antall arter på en øy er korrelert med størrelsen på øya

$$S = c \cdot A^z \text{ eller } \log S = \log c + z \cdot \log A$$

$S$  er antall arter.  $A$  er areal i kvadratmeter.  $c$  er en konstant som er et mål på antall arter per enhetsareal.  $z$  er en konstant som er stigningen av linjen  $S$  versus  $A$ , og  $z$  er mindre på kontinentale områder enn på øyer.

Samfunnsøkologi og studiet av artsmangfold (artsrikdom/biodiversitet): Hvorfor har noen samfunn flere arter enn andre? Et fysisk og kjemisk krevende miljø gir få arter.

Habitater med lite ressurser eliminerer arter og påvirker sammensetning av samfunn. Det skjer **habitatseleksjon** via tilpasninger til lokale leveforhold og det utvikles habitatspesialister og flere arter inntar hvert habitat. Dominante arter velger det mest attraktive habitater og det skjer habitatseleksjon. Dominante fuglehunner velger fuglehanner med best territorium. Populasjonstettheten påvirker hvordan arter ekspanderer inn i nye habitater. Færre arter gir mindre konkurranse.

Hvis det totale antallet av alle arter i alle habitater på et barriærefritt regionalt området kalles gamma ( $\gamma$ ), lokalt antall arter i et habitat er alfa ( $\alpha$ ), og beta ( $\beta$ ) er antall arter som skrifter mellom habitater så vil  $\alpha \times \beta = \gamma$  eller  $\beta = \gamma/\alpha$ .  $\delta$  er tilgjengelig arter innen spredningsavstand.

Antall arter er et mål på biodiversitet, men det er uheldig at sjeldne og vanlige arter blir behandlet likt. Det går an å kombinere antall arter og relativ forekomst i **heterogenitet**. Heterogeniteten er størst i samfunn med mange arter og når artene forekommer omtrent med lik forekomst. Antall arter er avhengig av størrelsen av prøvearealet. Mange arter kommer i kategorien sjelden. Den mest suksessrike arten tar en andel av de totale ressursene, nest vanligste tar en del av de gjenværende ressursene osv.

Edward O. Wilson ved Harvard University har studert taksonomi på maur på øyer beskrevet i *The Theory of Island Biogeography* (1967).

## Bevaringsbiologi - anvendt økologi

Vi opplever i dag en biodiversitetskrise med tap av genetisk mangfold og variasjon hos mange planter og dyr, og en rekke arter er utrydningstruet. Biodiversiteten er en viktig del av bevaringsbiologien. Fra de fiskerike sjøene nær ekvator, Tanganyika-, Victoria- og Malawi-sjøen er det en gradient med minskende artsantall til de store sjøene i N-Amerika og videre til Store Bjørnsjø i Kanada. I Victoria-sjøen forsvant en tredjedel av cichlide-artene ved innføring av nilabbor. Grunnet menneskelige inngrep skjer det tap av økosystemdiversitet. Edward O. Wilson påpeker mennesket som biofil - vår tilknytning til naturen og alle former for liv. Wilson har laget *The Hundred Heartbeat Club*, listen over arter med færre enn 100 individer på jorda, og det er ikke mange hjerteslag for disse artene er utryddet. På denne listen står bl.a. Javaneshorn, Kinesisk elvedelfin, Filippinsk ørn, og Hawaiiikråke. For truede arter må også habitatene beskyttes. Det er alltid konflikt mellom husdyr i utmark og rovdyr. Bern-konvensjonen er en avtale om vern av europeiske arter av ville dyr, planter og deres levested. Dette innebærer nasjonale forpliktelser for ulv, bjørn, gaupe, jerv, åkerrikse, dverggås m.fl. Bonn-konvensjonen er en global avtale som skal gi beskyttelse av ville dyr og deres trekkveier som krysser nasjonale grenser. Avtalene klargjør ansvaret nasjonene har for truede arter og bevaring av disse. Det skjer uregulert jakt på neshorn fordi neshorn brukes som potensmiddel, eller som knivskaff i Jemen. Elefanter jaktes pga. støttenene med elfenben. Trofejakt, galleblære fra bjørn, "bushmeat" som er kjøtt fra primater, elefanter og maurslukere, som spises av lokalbefolkning og blir servert på restauranter er eksempler på trusler. World Conservation Union (IUCN) har en rekke bevaringsbiologiprosjekter. Rødslisteartene kommer fra IUCN Red list of threatened species, og direktoratet for naturforvaltning (DN) lager Norsk rødliste. Konvensjon for handel med truede arter (Convention on International Trade of Endangered Species of Wild Flora and Fauna (CITES)) ble undertegnet av 160 land i 1975 og skal hindre salg av truede arter og produkter fra disse. Hvem eier de ville dyrene? Dette har ført til konflikter f.eks. store elefantflokker i Afrika. Man har i de seinere år funnet at det er to arter elefanter i Afrika: Savanneelefant og skogselefant som lever i regnskogen.

Det finnes både global og lokal utryddelse (ekstinksjon), og i tillegg finnes mange uoppdagete arter. Bevaringsbiologien har estetiske, etiske og moralske aspekter. Mange

legemidler har sin opprinnelse i planter. Planten *Catharanthus roseus* på Madagaskar har gitt opphav til midler som brukes mot Hodgkins sykdom og barneleukemi.

Ifølge Konvensjon om vern av ville europeiske planter og dyr og deres naturlige leveområder skal nasjonene ifølge artikkel 11 "fremme gjeninnføring av opprinnelige arter av vill flora og fauna der dette kan bidra til bevaring av en truet art". Reintroduksjon av ulv i Norge er et resultat av dette. Bever (*Castor fiber*) er en semiakvatisk herbivor med bred flat skjellhale og som døde ut i mange europeiske land, men har nå spredd seg. Det samme gjelder bestanden av havørn (*Haliaeetus albicilla*) hvor reetablering på norskekysten ga individer ble satt ut på øya Sky i Skotland i 1975.

Ingen art, ved siden av beveren, kan påvirke sine omgivelser i så stor grad som mennesker. Bevaringsbiologi er biologien til populasjoner i nedgang. Mange arter er sjeldne og i små populasjoner, men individantallet kan øke etter forstyrrelser i økosystemet. At en art har sjelden forekomst betyr ikke nødvendigvis at den er utrydningstruet. Endemiske arter er sjeldne med liten lokal utbredelse. Problemet med små bestander og minimum levedyktig populasjon er innavl, tilfeldig genetisk drift og stokastisk variasjon i demografi. Man må opprettholde genetisk variasjon for at det skal skje videre evolusjon. Innavl gir redusert fertilitet med lave fødselstall og høye dødstall f.eks. i den sør-skandinaviske ulvestammen og hos gepard. Jo flere heterozygote loci desto større er sannsynligheten for en levedyktig populasjon. Endringer og forstyrrelser i miljøet og habitatfragmentering som gir mindre leveområder gjør det nødvendig å etablere beskyttede områder (reservater), refugier og korridorer mellom habitater.

Artsdiversitet følger ofte av økosystemdiversitet. En genetisk homogen bestand er sårbare for raske endringer i områdene og er lett utsatt for katastrofer. Arter som er sjeldne på et sted kan være vanlig på et annet. En art blir lettere truet av utryddelse hvis den bare finnes på et lite geografisk område (endemisme). Jo mindre bestand desto mer sannsynlig for utryddelse ved tilfeldigheter. Den siste geirfugl (*Pinguinus impennis*), en alkefugl, ble utryddet i 1844.

Åkerrikse (*Crex crex*) holder til i slåttenger med høyt gras og i kornåkre, men introduksjon av slåmaskin, sirkelslått og moderne jordbruk gjorde at åkerrikse har blitt en sjelden fugl. Sektorslått i stedet for sirkelslått kan være et tiltak som kan redusere at morfugl og unger blir tatt av slåmaskinen. Bevaringsbiologene kommer med forslag til tiltak for å redusere mulighetene for tilfeldig utryddelse av arter, opprettholde høy genetisk diversitet for å motvirke innavlsdepresjon, ha buffere mot forstyrrelser slik at forstyrrelsene ikke ødelegger habitatene. Kanter og korridorer gir mulighet for migrasjon mellom habitater.

Har man observert en art i nedgang kan man starte med studier og artskrav og årsaker (hypoteser) til nedgang. For hver hypotese kan man liste opp prediksjoner som kan brukes til å designe eksperimenter som vil vise den mest sannsynlige årsaken til nedgang i bestanden. Disse resultatene kan brukes til bevaringstilak.

**Habitatfragmentering** og habitatødeleggelse via skog- og landbruk, veier, boliger og industri bryter opp store områder i mindre isolerte leveområder. Habitatene minsker i størrelse, blir mindre heterogene. Det blir reduserte korridorer og striper med naturlig vegetasjon, samt større avstand mellom habitatene. Habitatfragmenteringen gjør at små populasjoner har vanskeligheter med å finne parringspartnere og ved innavl skjer det innavlsdepresjon når to individer med tilnærmet lik genotype parrer seg med hverandre. Fragmenteringen kan vanskeliggjøre migrasjoner ved endringer i klima. Kanteffektene blir også redusert. Habitatfragmentering kan føre til kjeder og spiraler av utryddelser.

Hvor stort må et habitatfragment være for å opprettholde en populasjon ? Man må identifisere hva som begrenser en utrydningstruet bestand. Skog er biotop for mange arter. Avskoging gir økt næringsinnhold i bekker, elver og vann, utlekking av næringsstoffer og økt erosjon. Skogen gir mindre flom, reduserer effekten av snøras, og beskytter mot erosjon, gir skygge og avkjøling. Truete arter kan overleve i beskyttede områder, nasjonalparker og naturreservater drevet etter prinsipper for funksjonell økosystemforvaltning. Utrydningstruete arter i norsk natur er snøugle, fjellrev, ulv og bjørn. Ved sekundær ekstinksjon kan det skapes brudd i naturlige næringskjeder.

Etthornet neshorn (*Dinoceros unicornis*) som lever langs elvekantene i lavlandet i Himalaya er truet av utryddelse, men det lever individer i Chitawan National Park i Nepal og Kaziranga National Park i India. Etthornet neshorn har høy genetisk variasjon, lang generasjonstid, ca. 12 år, og får en kalv ca. Hvert 4. år. Javaneshorn (*Rhinoceros sondaicus*) har to populasjoner i henholdsvis Vietnam og V-Java. Andre neshornarter er sumatraneshorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) og svart neshorn (*Diceros bicornis*) i Afrika, hvitt neshorn med en sørlig rase *Cerathotherium simum sinum* , og en nordlig rase *Caerathotherium simum cottori*.

Amerikansk bison (*Bison bison*, am. Buffalo)) på prærien i USA ble slaktet i enorme mengder av nybyggerne, men også for å tvinge vekk indianerne. Nå er det igjen en liten bestand. Den europeiske bison, visenten (*Bison bonasus*) er delvis utryddet og finnes nå stort sett bare i zoologiske hager.

Skal en art overleve må populasjonen være stor nok til å hindre innavl og på lang sikt må det må kunne skje evolusjon uten genetisk drift. Sannsynligheten for utryddelse øker med reduksjon i habitatstørrelse og individantall. Det kan oppstå flaskehalsar i populasjonen. Med bevaringsbiologiske virkemidler kan en populasjon reddes ved kunstig å tilføre individer til populasjonen eller sørge for immigrasjon fra hovedkildpopulasjonen. Introduksjon øker den genetiske variasjonen, men en ulempe er at lokale tilpasning (adapsjon) forsvinner (utkrysningsdepresjon).

## Introduserte arter

Arters spredningsmønster, atferd, biotiske (predasjon, sykdom, konkurranse) og abiotiske faktorer (lys, temperatur, vann, pH, næringstilgang) bestemmer utbredelse. Mange arter befinner seg i et begrenset område grunnet manglende spredningsmuligheter, og således har mange dyr og planter ikke fylt sin potensielle nisje. Skip har spredd rotter til alle deler av verden. Med menneskets hjelp har gran (*Picea abies*) spredd seg til Vestlandet, og gir store endringer i landskapet. Tyrkerdue har spredd seg naturlig fra Tyrkia på 1900-tallet til nå det meste av Europa. Iberiaskogssnegl/mordersnegl (*Arion lusitanicus*) er en rødbrun lunge- og nakensnegl som hadde sin opprinnelse på den Iberiske halvøy, men som kom til Danmark i 1991 og er nå iferd med å spre seg i Norge og er et stort problem for hageeiere. Den er nattaktiv og lever på mørke og fuktige steder og ligner på svart skogssnegl (*Arion ater*). Iberiaskogssnegl blir ikke predatert og med et stort redproduksjonspotensial viser den stor spredning. Den legger egg i jord og kompost og eggene klekkes etter ca. 1 måned. Unge snegl overvintrer i komposthauger. Vegetasjonen på Galapagosøyene er ikke tilpasset herbivore og plantene har derfor ikke utviklet torner og antibeitestoffer, og når beitende husdyr ble innført var vegetasjonen meget sårbar.



Mennesket introdusert plante- og dyrearter til nye leveområder. Via kommunikasjon og broer sprer arter seg til øyer. Introduserte (transplanterte) arter er en biologisk forurensning ved at de kan utkonkurrere stedeegne arter. De fleste introduserte arter blir stoppet av predatorer eller sykdom, men **10% regelen** introdusert av Williamson & Fitter i 1996 sier at 10% av introduserte arter etablerer seg, og ca. 10% av disse blir en pestplage.

Arter kan spres naturlig eller via ballastvann, oppdrett, plantejord, akvarier, men også ifm med jakt hvor fasan og vaktel har blitt spredd.

Mungo (*Harpestes edwardsi*) i sniekattfamilien ble innført i Jamaica for å fjerne rotter, men begynte å predatere frosk, krabber, små husdyr og fjørfe. Bjørnebær vokser i Europa, men ble et problem på New Zealand.

Salvinia (*Salvinia molesta*) er en vannbregne med to grønne runde blad som flyter på vannoverflaten og et tredje blad under vann som ligner en rot, men har runde hvitaktige sori. Salvinia som vokser i S-Amerika er en klon med vegetativ formering og planten ble i 1939 flyttet til Sri-Lanka hvor den tetter igjen og blokkerer vannløp, elver og kanaler. Den er et akvatisk ugras som har spredd seg til SØ-Asia, India, Australia og Afrika. Når vannet blir dekket av Salvinia slipper ikke lys ned i vannet, og etter hvert vil mange organismer som er avhengig av lys dø ut. Den gir også mulighet for formering av snegler som gir shistosomiasis. Man har forsøkt å kvitte seg med Salvinia med mekanisk fjerning, bruk av ugrasdreper, og biologisk bekjempning med snutebillen *Cyrtobagous salviniae*. Salvinia er eksempel på en introdusert art med enormt spredningspotensial når den kommer inn i nye nisjer. Frislipp av en organisme av en ikke naturlig art for et økosystem som er tenkt brukt i biologisk bekjempning av en skadelig art kan gi mer skade enn den hindrer. Lager skadegjøreren et etisk eller økonomisk problem? Nye verter kan angripes.

*Lythrum salicaria* fra Europa som ble overført USA fortrenger vannveier. Utsetting av fisk er vanlig. Karpe (*Cyprinus carpio*), karuss (*Carassius carassius*) og gullfisk (*Carassius auratus*) har sin opprinnelse i Kina og Ø-Europa og har blitt brukt til fiskeoppdrett og er satt ut i gårdsdammer og småvann. Gjedde, suter (*Tinca tinca*) fra mellom-Europa og karuss er satt ut i diverse vann. Ørkyte (*Phoxinus phoxinus*) og sørv (*Scardinius erythrophthalmus*) har blitt brukt som fiskeagn, og rømt fisk har etablert seg i nye områder. Ørkyte har også blitt forsøkt brukt i bekjempelse av tuneflue i Østfold. Laks og ørret er naturlige innvandrere til Norge vestfra, men regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) har sin opprinnelse fra Stillehavskysten i N-Amerika, og har blitt mye brukt i oppdrett. Bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*) har sin opprinnelse fra det østlige USA og Canada. Kanadarøye (*Salvelinus namaycush*) er en rovfisk betraktet som en dårlig matfisk. Katadrome fisk vandrer med strømmen og anadrome vandrer mot strømmen. Laksefisk lever både i salt og ferskvann. Laskeparasitten *Gyrodactylus salaris* kom fra Østersjøen med oppdrettsfisk. Gyro fra Østersjøen lever bare på fisken i ferskvann. Parasitten er en haptormark med festeorgan (opisthaptor) i den ene enden og munn i den andre. Gyrodactylus lever av celler i huden og slim. Furunkulose skyldes bakterien *Aeromonas salmonicida* og kom via smolt fra Skotland.

Zebamusling (*Dreissena polymorpha*) er en liten musling fra det Kaspiske hav som kom med ballastvann i 1985 til de store sjøene i USA bl.a. Eriesjøen. Muslingene spiser fytoplankton, det gir klarere vann, mer lys, men gjør at bestanden av zooplankton går ned

som igjen påvirker bestandene av fisk. IMO (International Maritime Organization) har laget en konvensjon om utslipp av ballastvann, og innen 2016 skal alt ballastvann brukt i sjøfart være rensset før det slippes ut. En rekke organismer kan bli spredd med ballastvann.

I Norge har kjempebjønnekjeks (*Heracleum mantegazzianum*) og platanlønn (*Acer pseudoplatanus*) spredd seg etter utplantning i hager. Det samme gjelder skallerkål (*Aegopodium podagraria*) og hagelupin (*Lupinus polyphyllis*). Tunbalderbrå (*Chamomilla suaveolens*) og klistersvineblom (*Senecio viscosus*) som ble innført til Norge på 1800-tallet har vist stort spredningspotensial. Pastinakk (*Pastinaca sativa*) og burot har vist stort spredningspotensial i veikanter. Foring av fugl med utenlandsprodusert fuglefrø kan introdusere nye arter bl.a. Ambrosia. Parkslirekne (*Fallopia japonica*) har spredd seg fra hager og danner tette monokulturer. Spredning av vasspest (*Elodea canadensis*) i Norge ble ikke så ille som man hadde trodd.

Ilder, mink, bisamrotte, fjellrev, mårhund, og blårev rømmer fra anlegg for oppdrett av pelsdyr. Egg og larver blir med planter over landegrensene. Kandagås og Douglasgran er eksempler på arter som kommer fra N-Amerika. *Caulerpa taxifolia* er en akvariealge som ble sluppet ut i Middelhavet og har spredd seg. Afrikansk honningbie (*Apis mellifera scutellata*) lever naturlig i Ø- og S-Afrika og er meget aggressiv. Den ble innført av birøktere til Brasil i 1956 ifm. foredlingsarbeid og har derfra spredd seg til nordover til mellom-Amerika og USA. Den hybridiserer med lokale biestammer og jager vekk *Apis mellifera ligustica*.

Øyer er spesielt følsomme for effekter av introduserte arter. F.eks. Galapagosøyene og introduksjon av rotter og geiter.

Den introduserte arten *Rhododendron ponticum* kom til Storbritannia fra den Iberiske halvøy i 1763. Den vokser i mildt klima på sur og næringsfattig jord, blir høy og skygger ut andre planter som får for lite lys. Den danner et ugjennomtrengelig kratt med greiner og kan også vokse på våtmark. Bladene er seige og inneholder giftige fenoler og diterpener (grayanatoksin), noe som gjør at ingen predatorer på bladene. Den utkonkurrerer andre planter bl.a. hassel som hasselmus (*Muscardinus arvellanarius*) er avhengig av. Blomstene til *Rhododendron ponticum* er også attraktive for humler, og andre planter blir tilsvarende mindre besøkt. Hvor den har blitt en plante som man ønsker å få utryddet.

*Ulex europaeus* er en busk som danner et ugjennomtrengelig kratt med gule blomster, vokser vilt i Skotland, men har blitt en problemløse på New Zealand.

Fikenkaktus (*Optunia stricta/Optunia ficus-indica*) kommer fra sentralamerika og ble innført til Australia og S-Afrika hvor den har spredd seg og har blitt en problemløse, men larver av sommerfuglen *Cactoblastis* har blitt forsøkt brukt som biologisk bekjempningsmiddel

Da europeisk stær (*Sturnus vulgaris*) kom til N-Amerika dannet den store flokker som spiser opp avlinger, og kan ta reirplasser fra andre fugl.

Marihøne (*Rodolia cardinalis*) har blitt brukt til biologisk bekjempning av sitrusskjoldlus (*Icerya purchasi*). Snylteveps benyttes i insektsbekjempelse i drivhusnæringen.

Amerikansk hummer (*Homarus americanus*) har pannetorn, en forlengelse av carapax, bøyd nedover og denne er resistent mot bakterien *Aerococcus viridans* som gir en skallsykdom, mens europeisk hummer (*Homarus vulgaris*) er ikke resistent mot denne. Man er nå bekymret for spredning av amerikansk hummer på bekostning av den europeiske. Utsetting av kongekrabbe har gitt en art som nå sprer seg langs store deler av norskekysten. Pungreke (*Mysis relicta*) hvor hunnen har rugepose er satt ut som fiskeføde, men disse spiser zooplankton som er mat for røye.

## Biogeokjemiske globale sykler

Grunnstoffene sirkuleres med en fluksrate i biologiske og geologiske prosesser. Kjemiske stoffer som sirkuleres gjennom levende organismer kalles **biogrunnstoffer**.

Biogeokjemiske sykler er globalt lukket, og stoff forsvinner ikke. Cirka like mye energi som jorda mottar sendes tilbake til verdensrommet.

Transport av grunnstoffene skjer via biologi, geologi (forvitring) og meteorologi. Karbon (C), nitrogen (N), oksygen (O) og svovel (S) finnes både i gass- og fastform, mens fosfor (P), kalium (K), kalsium (Ca) og mikronæringsstoffer (sporstoffer), er mindre bevegelige. Kvikksølv (Hg) er en global forurensning som finnes i flyktige former.

### Karbonyklus

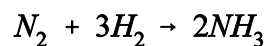
I karbonyklus inngår karbondioksid ( $\text{CO}_2$ ), bikarbonat (hydrogenkarbonat) ( $\text{HCO}_3^-$ ), karbonat ( $\text{CO}_3^{2-}$ ), karbonmonoksid (CO), metan ( $\text{CH}_4$ ), etan, eten, propan og andre hydrokarboner, samt organisk karbon bundet i protein, aminosyrer, karbohydrater, organiske syrer, alkoholer, cellulose, hemicellulose, lignin, voks, fett og andre organiske forbindelser. Karbonyklus påvirkes av fotosyntese, respirasjon, lav- og høytemperaturforbrenning, metanogenese, vulkansk aktivitet, forurensning og forvitring av kalsiumkarbonat i skjell og kalkstein. Karbonyklus har endret seg gjennom lange geologiske tidsperioder, men før den industrielle revolusjonen var det en relativt stabil karbonyklus med  $\text{CO}_2$ -konsentrasjonen ca. 280 ppm. I dag er det ca. 370 ppm  $\text{CO}_2$  i atmosfæren som man regner med kommer til å øket til 450 ppm i år 2030. Det skjer temperatur-, pH- og konsentrasjonsavhengig utveksling mellom  $\text{CO}_2$  i hav og atmosfæren.  $\text{CO}_2$  assimileres i fotosyntese og frigis til atmosfæren ved respirasjon i levende organismer og omsetning av dødt organisk materiale. Sur nedbør og økt temperatur gjør at mer  $\text{CO}_2$  frigis fra vann og kommer ut i atmosfæren. Hos ettårige planter dør den totale biomassen hver høst, unntatt frøene, og kommer som bidrag til heterotrofe organismer i jorda som strøfall som omsettes til  $\text{CO}_2$ . Løvtrær og urter, råtne stammer, greiner og røtter bidrar med store mengder karbon som omsettes ved nedbrytning til mindre enheter som benyttes til å lage nye molekyler. Mineraliseringen av karbon vil si at organiske molekyler oksideres til  $\text{CO}_2$  eller reduseres til metan. I myr er karbonnedbrytningen redusert på grunn av anaerobe forhold og lav pH. Trestammer og greiner brytes saktere ned enn blad og finrøtter på grunn av det høye innholdet av karbon samtidig som det inneholder lite nitrogen. Ubalanse mellom produksjon av strøfall og nedbrytning gir akkumulering av organisk stoff (råhumus). Surt strøfall i barskog med høyt innhold av lignin og harpiks danner råhumus som brytes sakte ned pga de sure

forholdene og tungt nedbrytbart materiale med lite nitrogen i forhold til karbon. Intensivt jordbruk reduserer mengden karbon i jorda.

Karbonsyklus er koblet til energiflukt bestående av assimilasjon, dissimilasjon, og redoksreaksjoner. Store mengder uorganisk karbon finnes som bikarbonat i havvann og karbonatsedimenter. Antropogen endring i karbonsyklus skjer ved brenning av fossilt brensel og avskoging. Det har tidligere vært endringer i karbonsyklus over geologiske tidsskalaer, og variasjoner i fluks og mengder i forskjellige biomer, men det spesielle i vår tid er den antropogene faktoren.

## Nitrogensyklus

De uorganiske formene i nitrogensyklus er gassformig dinitrogen ( $N_2$ ), nitrogendioksid ( $NO_2$ ), nitrogenmonoksid (NO), ammoniakk ( $NH_3$ ) og lystgass ( $N_2O$ ), samt ikke-flyktig nitrat ( $NO_3^-$ ), nitritt ( $NO_2^-$ ), ammonium ( $NH_4^+$ ), i pH-likevekt med  $NH_3$ ). Organiske former av nitrogen er urea, urinsyre, aminer, protein, aminosyrer, nukleinsyrer, alkaloider, hem og klorofyll samt andre organiske nitrogenforbindelser. Nitrogen omsettes via oksidasjoner og reduksjoner i biologiske systemer, nitrogenfiksering, ammonifisering, nitrat- og ammoniumassimilasjon, nitrifikasjon og denitrifikasjon. Luft inneholder 78%  $N_2$ , men de tre bindingene mellom nitrogenatomene i  $N_2$  gjør at molekylet er lite reaktivt.  $N_2$  kan bli fiksert ved biologisk- eller industriell nitrogenfiksering. Nitrogen er vanligvis en begrensende faktor for plantevekst. Tidligere brukte man guano, husdyrgjødsel og chilesalpeter, men i 1905 startet man syntetisk produksjon av nitrogengjødsel, først etter Birkeland-Eides energikrevende lysbueprosess som dannet oksidert nitrogen. Denne ble erstattet av den mer effektive energikrevende **Haber-Bosch-prosessen** - katalytisk ved høyt trykk og temperatur ble det laget redusert nitrogen:



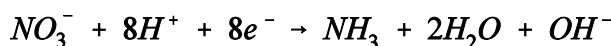
Nitrogen kommer fra destillasjon av luft. Hydrogen ble først laget ved elektrolyse av vann, men ble seinere erstattet med metan som hydrogenkilde. En ny antropogen nitrogenkilde er  $NO_x$  ( $NO_2$  og NO) fra forbrenningsreaksjoner i motorer som blir oksidert i atmosfæren til nitrat. Dette sammen med kunstgjødsel gir en nitrogengjødsling av økosystemene uten like gjennom jordens historie, og med uanede konsekvenser. Nitrogenoksider bidrar også til forsurening. Nitrogenoksider inngår også i ozonsyklus i troposfæren.

**Urea** er et avfallsprodukt fra nitrogenmetabolismen hos mange dyr, men kan også brukes som nitrogengjødsel, spesielt hos ris. Krypdyr og fugl skiller ut nitrogen som tungtløselig urinsyre. Ureagjødsel kan lages syntetisk fra ammoniakk og karbondioksid ved høyt trykk og temperatur. I jorda omdannes urea til ammonium og nitrat. Plantene kan i tillegg ta opp urea gjennom røtter og blader.

Nitrofile planter foretrekker områder med god tilgang på nitrogen, fra kvisthauger eller nitrogenrik avrenning f.eks. brennesle (*Urtica dioica*), melde, dauvnesle, bringebær, geitrams, stolt-Henrik, klengemaure, vassarv, hundekjeks, rødhyll, gulldå og vrangdå. På mer fuktige områder trives mjøddurt som også er nitrofil. Røsslyng (*Calluna vulgaris*) og andre lyngarter, samt gran og furu trives best med ammonium og organisk nitrogen som nitrogenkilder. Nitrogentapet i et økosystem som forstyrres er ofte større enn tapet av andre næringsstoffer. Nitrat har få bindingssteder i jorda og vaskes derfor lett ut og gir

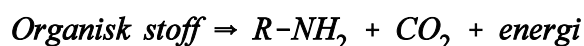
nitratavrenning til bekker, elver og sjøer. Siden utvasking av basekationer er avhengig av mobile anioner kan nitrat tap gi økt tap av kationer.

Den viktige rollen til nitrogen i plantene skyldes at N er en vesentlig bestanddel i puriner, pyrimidiner, aminosyrer og polymerer av disse, urea, klorofyll og sekundære stoffskifteprodukter. Tar plantene opp nitrogen i form av nitrat må det først reduseres:



78 % av atmosfæren er nitrogen gass, men plantene kan ikke utnytte dette direkte. Total nitrogenmengde på jorda anslås til  $3.9 \cdot 10^9$  Tg (T=tera= $10^{12}$  hvor ca. 99.9 % er  $\text{N}_2$ . De resterende ca. 0.04 % fordeler seg på ca. 57 % organisk og ca. 43 % uorganisk nitrogen. Det organiske nitrogenet fordeler seg med ca. 37 % i det terrestriske og ca. 63 % i det akvatiske systemet. Det uorganiske fordeler seg med ca. 0.2 % i atmosfæren, ca. 21.8 % i det terrestriske og ca. 78 % i det akvatiske økosystemet. N-innholdet i jorda er fra 0.02 - 0.4 %.. I intensivt jordbruk brukes 100-400 kg N  $\text{ha}^{-1}$ . **Tålegrense** for N-følsomme økosystemer (ombrottrofe myrer, alpine områder) er 10-15 kg N  $\text{ha}^{-1}$  år<sup>-1</sup>.

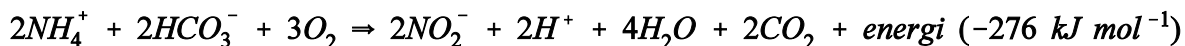
Organiske planterester omdannes i jorden til en mikrobiell biomasse. **N-mineralisering** gir ammonium som er den mest reduserte formen av nitrogen (-3). Ved **aminofisering** frigis aminosyrer:



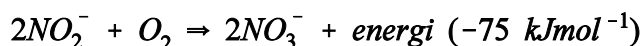
**Ammonifisering** i jorda utført av mikroorganismer frigir ammonium fra organiske stoffer:



Ammonium omdannes til nitrat ved **nitrifikasjon** utført av to grupper med nitrifiserende **kjemotrofe bakterier** som benytter seg av energiinnholdet som frigis når ammonium oksideres i to trinn. Først omdannes ammonium til nitritt av bakterier f.eks. *Nitrosomonas*:



Nitritt (+3) omdannes videre til nitrat (+5) katalysert av bakterier f.eks. *Nitrobacter*.



Reaksjonene hemmes av lav oksygenkonsentrasjon og lav pH dvs. i sur jord og kald jord med mye vann (podsolprofiler) hvor det bare er sopp som omsetter tungt nedbrytbart råhumus. Nitrifikasjonen går effektivt i varm godt gjennomluftet moldjord pH 5-8

(moldjord). Dette betyr at i en varmekjær løvskog finnes nitrogenet mest som nitrat og plantene er nitratspesialister, og i en sur barskog befinner det meste av nitrogenet seg som ammonium og plantene er ammoniumspesialister. Siden nitrifikasjonen er avhengig av oksygen går den dårlig ved anaerobe forhold, hvilket betyr at i oversvømt jord befinner nitrogenet seg som ammonium. Ris som vokser i oversvømt anaerob jord er en ammoniumspesialist. Ved  $\text{pH} > 8$  hemmes *Nitrobacter* mer enn *Nitrosomonas* som gir mulighet for opphopning av nitritt.

Når  $\text{NO}_3^-$  tas opp av røttene tas det opp samtidig med  $\text{H}^+$  i samtransport og gjør jorda i rotsonen mer basisk. Når  $\text{NH}_4^+$  tas opp av røttene byttes det mot  $\text{H}^+$  (antiport) og jorda i rotsonen blir mer sur. Dette siste er en form for naturlig forsuring. Nedbrytning av surt strøfall fra bartrær bidrar også til naturlig forsuring. Antropogen forsuring skyldes sur nedbør som kommer fra oksidasjon av svoveldioksid og nitrogenoksider i atmosfæren. Sur nedbør gir skadelige effekter på jord og innsjøer på berggrunn med liten bufferkapasitet i østlige deler av USA og Canada, Kina og Norge. Siden opptaket av nitrogen er stort har hvilken form av nitrogen som tas opp (nitrat eller ammonium) betydning for pH i sur lite buffret jord.

Denitrifikasjon, også kalt **dissimilatorisk nitratreduksjon**, er en anaerob mikrobiell prosess i jorda hvor nitrat er elektronakseptor istedet for oksygen. Det er da mulig å få dannet (oksidasjonstrinn i parentes) dinitrogen ( $\text{N}_2$ ) (0) som går tilbake til atmosfæren som nitrogentap, lystgass ( $\text{N}_2\text{O}$ ) (+1) som virker som en drivhusgass og nitrogenmonoksid ( $\text{NO}$ ) (+2). Prosessen kalles dissimilasjon fordi energi frigis fra organiske stoffer ved oksidasjon. Bakterier innen slektene *Pseudomonas*, *Thiobacillus* og *Micrococcus* kan utføre denitrifikasjon. Det er bare under basiske forhold nitrogen kan tapes i form av ammoniakk til atmosfæren i den pH-avhengige likevekten med ammonium. Under pH 7.5 er det bare ubetydelig fordampning av ammoniakk. Denitrifikasjon kan imidlertid representere et større nitrogentap.

Nitrat lagres i vakuolen eller reduseres til nitritt i røtter og blader katalysert av det lys- og substrat-induserte enzymet nitrat reduktase. Nitritt transporteres inn i plastidene i røttene eller til kloroplastene i bladene hvor det reduseres til ammonium katalysert av nitritt reduktase. Ammonium kan deretter assimileres inn i aminosyrene glutamat og glutamin

Gjødselindustrien produserer 140 millioner tonn gjødsel per år, ca. 23.1 kg per innbygger på jorda. Nitrogen i form av nitrat er lett flyttbart og nitrat til vassdrag til algevekst, kommer ned i grunnvannet.

## Karnivore planter i områder med lite nitrogen

Karnivore (kjøttetende) planter har alltid fascinert menneskene. *I trifidenes dager* av John Wyndham som ble presentert som radioteater i NRK er et eksempel på dette. Insektspisende planter vokser på lokaliteter med liten nitrogentilførsel. I norsk flora gjelder dette vanlig tettegras (*Pinguicula vulgaris*), fjelltettegras (*Pinguicula alpina*), flere arter av blærerot f.eks. storblærerot (*Utricularia vulgaris*), gytjebærerot (*Utricularia intermedia*), og småblærerot (*Utricularia minor*). Dessuten rund soldogg (*Drosera rotundifolia*), smal soldogg (*Drosera anglica*) og dikesoldogg (*Drosera intermedia*). Alle insektspisende planter er grønne og utfører fotosyntese. Behovet for karbohydrater

ansees derfor å være dekket. Plantene har ofte et redusert rotsystem og bruker forskjellige fangstmetoder. "Fluepapir"-metoden hos soldogg og tettegras, og en sugefelle hos blærerot. Vanlig tettegras har lange slimkjertler som virker som lim og kortstilkede slimkjertler som skiller ut proteolytiske enzymer.

Soldogg har tentakler med slim, og mangler mykorrhiza. Slimet kommer fra kjertelepitelceller. Når insektet fanges gir dette mekaniske og kjemiske stimuli til planten. Det kan måles aksjonspotensial som beveger seg både oppover og nedover i planten. En respons er relativt raske nastiske bevegelser og noe saktere tropismereaksjon. Urinsyre fra insektet øker proteinutskillelsen i sekretene bl.a. sure proteaser og fosfataser. Man har også lurt på om det er spesielle mikrober som lever i slimet som deltar i nedbrytningen av de insektene som er fanget. (Jfr. slimete frø med nematoder).

Blærerot har en sugefelle. Fangstblærene er omdannede blad. Små dyr som *Daphnia* og *Cyclops* kan komme nær hår ved klaffåpningen. Derved åpnes klaffen og insektet følger med vannet inn i blæren. Så lukkes klaffen. *Genlisea* (Lentibulariaceae) har fangstblærer. *Cephalotus* (Cephalotaceae) har kanneblad på bakken som fanger maur. I familien Sarraceniaceae (*Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliophora*) er bladene utformet som kanner i rosett. Insektene lokkes av farge og lukt. Kannen er glatt på innsiden og har nedovervendte hår som hindrer insektene i å komme opp. Insektene løses opp i en væske i bunnen av kannen laget fra kjertelhår. *Nepenthes* i kannebærerfamilien (Nepenthaceae) klatrer vha. slyngtråder laget fra bladets midtnerve. Slyngtråden danner i enden en krukke (kanne) med lokk. Lokket skal hindre regnvann å komme ned i kannen. Kannen er rødbrun av farge og har honningkjertler langs kanten av kannen. Insekter som ramler ned i kannen kommer ikke opp og løses opp av en væske i bunnen. *Dionaea* (Droseraceae) har blad som ender i to halvdelar med spisse pigger langs kanten, og som kan folde seg sammen. Når et insekt kommer i kontakt med berøringsfølsomme hår gir dette umiddelbart sammenklapping av de to halvdelene. Tjæreblomst har klister på stengelen som kan fange insekter, men har ikke til oppgave å fortære dem.

## Fosfatsyklus

Fosfatsyklus omfatter den pH-avhengige likevekten mellom uorganisk fosfat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) hydrogenfosfat ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) og dihydrogenfosfat ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) og fosforsyre ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ ). Organisk bundet fosfat finnes i fosfolipider, nukleinsyrer og bla. i ATP, ADP, AMP og GTP. I naturen finnes fosfatavsetninger som kalsiumsaltet apatitt. Fugleeksekremitter (guano) inneholder fosfat og nitrat. Ingen former av fosfor finnes i atmosfæren. Fosfat har lav løselighet i sure og basiske miljøer, og felles ut som tungtløselig kalsiumfosfat. Mykorrhiza bidrar til å lette opptaket av fosfor hos planter, spesielt ektomykorrhiza på planter som vokser i surt miljø. Fosfor kan lagres i organismene som polyfosfat og fytat i frø.

## Svovelsyklus

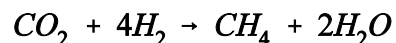
Svovelsyklus omfatter uorganisk svovel i svoveldioksid ( $\text{SO}_2$ ), sulfat ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), sulfitt ( $\text{SO}_3^{2-}$ ), og hydrogensulfid ( $\text{H}_2\text{S}$ ). Svovelforbindelser deltar i reduksjons- og oksidasjonsprosesser. Svovel finnes i organisk bundet redusert form som -SH grupper i svovelaminosyrer (methionin, cystein o.a.), koenzym, sennepsoljegykosider, peptider (glutathion), og protein. Svovel finnes i oksidert form som sulfolipider i membraner.

Antropogene tilførsler av svovel skjer via brenning av fossilt brensel som alltid inneholder svovel.  $\text{SO}_2$  oksideres i atmosfæren til sulfat og gir sur nedbør.

I hydrotermiske områder med vulkansk aktivitet på havbunnen der hvor kontinentalplater glir fra hverandre lever kjemoautotrofe bakterier som benytter energi fra hydrogensulfid. Som danner grunnlag for økosystemer i fullstendig mørke, hvor *Riftia pachyptila* lever sammen med endosymbiotiske bakterier. Hydrogensulfid som omdannes til svovel og sulfat er en eksergonisk reaksjon. Anaerobe **sulfatreduserende bakterier** bruker sulfat som elektronakseptor og danner hydrogensulfid. Hydrogensulfid kan benyttes av fotosyntetiske bakterier som elektronkilde. Flere proteiner som deltar i elektrontransport inneholder svovel og jern.

## Hydrogensyklus

Hydrogensyklus er en global omsetning av hydrogen i formene dihydrogen ( $\text{H}_2$ ), vann ( $\text{H}_2\text{O}$ ) og organisk og uorganisk bundet hydrogen. Hydrogen er et produkt fra mange anaerobe bakterier som bruker  $\text{H}^+$  som elektronakseptor og det dannes dihydrogen ( $\text{H}_2$ ). Dihydrogen kan utnyttes av hydrogenbakterier som elektronkilde. Bakterier som kan oksidere hydrogen er vanligvis litotrofe. Ved biologisk nitrogenfiksering dannes  $\text{H}_2$  som et biprodukt, og nitrogenfikserende prokaryoter har forskjellig evne til å resirkulere  $\text{H}_2$ . Pyruvat kan omdannes til karbondioksid, acetyl-CoA og hydrogen. Etanol kan omdannes til acetat og hydrogen. Metanogene bakterier kan vokse ved å redusere karbondioksid og bruke hydrogen som elektron- og protonkilde ifølge reaksjonen:



**Acetogene bakterier** kan bruke en **hydrogenase** for å skaffe protoner og elektroner til karbondioksidassimilasjon, men endeproduktet er i dette tilfellet acetat istedet for metan. Økosystemene frigir vann til atmosfæren ved evaporasjon. I den tropiske regnskogen i Amazonas kommer store mengder av nedbøren fra kondensering av vann som er transpirert fra vegetasjonen i regnskogen. Det er variasjon mellom økosystemene, men opptil 50-60% av nedbøren kommer tilbake til atmosfæren via plantene.

## Kationsyklus

Kationene kalium ( $\text{K}^+$ ), magnesium ( $\text{Mg}^{2+}$ ) og kalsium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) kommer vesentlig fra kjemisk forvitring av mineraler, og tas opp av røttene i planter. Kationene akkumuleres i organisk materiale og frigis ved nedbrytning og utvasking. Kationene kan transporteres sammen med organiske syrer i form av oppløst organisk karbon. Kationer kan lekke ned til grunnvannet og på denne måten bli forflyttet til andre økosystemer.  $\text{H}^+$  kan vaske ut kationer fra jorda og gi forsuring. Erosjon og sandflukt kan gi forflytninger av kationer. Kationsyklus er ikke et lukket kretsløp i naturlige økosystemer. Jern og kobber skiller seg fra de andre kationene ved at de deltar i redoksreaksjoner. Jern finnes som toverdig jern ( $\text{Fe}^{2+}$ ) i anaerob form og treverdig jern ( $\text{Fe}^{3+}$ ) i oksydert form. Det lave oppløselighetsproduktet for treverdig jern gjør at alle organismer i en oksygenatmosfære får vanskeligheter med å ta opp jern. For å lette opptaket av jern benyttes organiske molekyler som jernbærere (sideroforer), ofte peptider med hydroksamatgrupper, og jern kan kompleksbindes til organiske syrer. Jernopptaket går lettere i surt miljø, sammenlignet med basisk. For mye kalk i jorda kan gi jernklorose som skyldes lavt



opptak av jern. Jern deltar i dannelsen av radikaler. Under anaerobe forhold kan jernkonsentrasjonen bli for høy og gi jerntoksisitet.

## Abiotiske faktorer

Voksestedet for en plante bestemmes av summen av alle abiotiske og biotiske faktorer. Abiotiske faktorer som påvirker artsmangfoldet er temperatur, nedbør, og lys.

### Lys

Forholdet mellom bølgelengde  $\lambda$  (lambda) og frekvens  $\nu$  (ny) og lysets hastighet ( $c$ ;  $c$ =celeritas lat.- hastighet) er gitt ved:

$$\lambda \cdot \nu = c$$

F.eks. er frekvensen for blått lys med bølgelengde 440 nm lik  $6.82 \cdot 10^{14}$  Hz (1 Hertz ( Hz) er 1 svingning pr. sek.)

$$\nu = \frac{3.0 \cdot 10^8 \text{ ms}^{-1}}{440 \cdot 10^{-9} \text{ m}} = 6.82 \cdot 10^{14} \text{ Hertz}$$

Energien ( $E$ ) til lyset er gitt ved Plancks konstant  $h$  ( $6.626 \cdot 10^{-34}$  J s, energi•tid) ganger frekvensen ( $\nu$ ) og

$$E = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

$hc = 1240$  eV nm og  $1 \text{ eV} = 1.602 \cdot 10^{-19}$  J

Som eksempel vil energien til et foton blått lys (440 nm) være:

$$E = \frac{1240}{440} = 2.82 \text{ eV}$$

Vi er interessert i energien per mol fotoner ( $N$ ) som er **Avogadros tall**  $6.022 \cdot 10^{23}$  partikler. Energien til ett mol fotoner blir:

$$E = N \cdot h \cdot \nu = N \cdot \frac{hc}{\lambda}$$

Vi skal seinere se at vi omtrent alltid plukker ut ett mol av verden når vi skal beskrive en del av den. Molbegrepet blir derfor viktig.

Energien til et mol fotoner blått lys ( $\lambda=440$  nm) vil derfor bli:

$$E = (6.022 \cdot 10^{23} \text{ mol}^{-1})(6.626 \cdot 10^{-34} \text{ Js})(6.82 \cdot 10^{14} \text{ s}^{-1}) = 272 \text{ kJ mol}^{-1}.$$

Farge	Bølgelengde $\lambda$ nm	Eksempel på $\lambda$ (nm)	Frekvens $\text{Hz} \cdot 10^{14}$	Energi $\text{Kj mol}^{-1}$
Ultrafiolett	300 - 400	260	11.54	460
Fiolett	400 - 425	410	7.31	292
Blå	425 - 490	440	6.82	272
Grønn	490 - 560	510	5.88	242
Gul	560 - 585	570	5.26	210
Oransje	585 - 640	620	4.84	193
Rød	640 - 740	680	4.41	176
Infrarød	740 -	1000	3.00	120

Tabellen viser spektralområdene for de forskjellige fargene og deres frekvens og energi for noen utvalgte bølgelengder.

Det er lyshastigheten i vakuum som er den høyeste mulige. Hvis lyset beveger seg inne i bladet blir lyshastigheten lavere. I vann er lyshastigheten ca.  $225.600 \text{ km s}^{-1}$

Det er fem måter lyset er viktig for plantene:

- 1) Termiske effekter: energiutveksling mellom plantene og omgivelsene.
- 2) Fotosyntese som er hovedkilden til fri energi i biosfæren.
- 3) Fotomorfo-genesen hvor kvantefluks og spektralfordeling påvirker plantenes vekst og utvikling. Lyset er et signal til plantene som brukes til å optimalisere vekst og utvikling under de gjeldene miljøbetingelser.
- 4) Skader og mutasjoner av UV-lys.
- 5) Fotoinhibering og fotooksidasjon ved høye kvanteflukser.

## Solkonstanten og Stefan-Bolzmanns lov

Radiometrisk måling av sollyset som treffer stratosfæren normalt på jordoverflaten ved middelavstand fra sola er  $1370 \text{ W m}^{-2}$ . Denne kalles **solkonstanten**. Den varierer med  $\pm 3.5 \%$  fra juli til januar.

En klar solrik dag treffes jorda av opptil  $420 \text{ W m}^{-2}$ , og maksimal lyssfluks er ca.  $1800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (PAR), i gjennomsnitt ca.  $342 \text{ W m}^{-2}$  over den belyste jordhalvkula. Hvis  $420 \text{ W m}^{-2}$  bare hadde vært grønt lys  $510 \text{ nm}$  ( $242 \text{ kJ mol}^{-1}$ ) ville det tilsvare  $420 \text{ W m}^{-2} / 210 \text{ kJ mol}^{-1} = 2 \cdot 10^{-3} \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1} = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Ifølge Planck vil alle objekter med temperatur over det absolutte nullpunkt ( $0 \text{ K}$ ) sende ut elektromagnetisk stråling avhengig av overflatetemperaturen. Total mengde utstrålt energi er i fjerde potens av absolutt temperatur og denne sammenhengen uttrykkes i **Stefan-Bolzmanns lov**.

Energifluksen  $J$  for et svart legeme angitt som mengde stråling per areal og tidsenhet ( $\text{Wm}^{-2}$ ) og tilsvarer arealet under spektralfordelingskurven ved en gitt temperatur.

hvor  $\epsilon$  er emmisivitet som  $=1$  for et svart legeme,  $\sigma$  er Stefan-Bolzmanns konstant lik

$$J = \epsilon\sigma T^4$$

$5.7 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2}\text{K}^{-4}$ .  $T$  er absolutt temperatur K (temperatur i  $^{\circ}\text{C} + 273.15$ )

Bladet fungerer ikke som et svart legeme, men har en viss utsendelse (emittanse). Siden bladet har to sider blir den utsendte varmestråling det doble av det Stefan-Bolzmanns lov angir.

$$1 \text{ W} = 1 \text{ J} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$\text{W} \cdot \text{m}^{-2} = \text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

Emmisjonsevne (**emmisivitet**)  $\epsilon$  til et objekt er forholdet mellom emmisjonen til legemet og emmisjonen til et svart legeme ved samme temperatur.  $\epsilon = 1$  for et svart legeme.

Absorpsjonsevne  $a$  er forholdet mellom absorbert stråling og stråling som treffer objektet.  $a=1$  for et svart legeme.

Et **grått legeme** sender ut/absorberer en konstant andel mindre enn et svart legeme over hele bølgelengdeområdet. En **selektiv utstråler** har selektiv absorpsjon i forhold til et svart legeme. Et blad er derfor en selektiv utstråler i synlig lys og et grått legeme i langbølget lys ( $a, \epsilon=0.96$ ).

Den langbølgete IR-strålingen som sendes ut fra jorda har et emmisjonsvindu  $8\text{-}14 \mu\text{m}$ .

## Solinnstråling

"..sol falt sørfra på salens steiner, da ble grunnen dekt av grønne lauken." Fra Voluspå

Solstrålingen kan enten være **direkte** eller sollyset kan **spres** (scattering) fra molekyler og stoffer i atmosfæren. All stråling kan være **direkte** eller **reflektert**. **Diffust sollys** kommer fra skyer. Sollyset spredt av luftmolekyler i atmosfæren kalles **himmelstråling**. Andelen diffus og direkte solstråling av totalstrålingen avhenger av solhøyden og breddegrad på stedet man befinner seg. Et estimat av globalstrålingen,  $I_{GS}$ , på et gitt tidspunkt på dagen kan finnes hvis man kjenner globalstrålingen når sola står høyest på himmelen  $I_{GSmax}$ ,  $t$  er timer etter soloppgang og  $N$  er daglengden i timer.

$$I_{GS} = I_{GSmax} \cdot \sin \frac{\pi t}{N}$$

Ved å integrere denne ligningen får man globalstrålingen på en dag:

$$\int_0^n I_{GS} dt \approx 2 \cdot I_{GSmax} \int_0^{\frac{n}{2}} \sin \frac{\pi t}{n} = \frac{2n}{\pi} I_{GSmax}$$

$n$  er total tid fra soloppgang til solnedgang.

Eks.: Hvis  $I_{GSmax}$  er  $900 \text{ Wm}^{-2}$ ,  $n = 16$  og  $t = 58 \cdot 10^3 \text{ s}$  blir total globalstråling

$$I_{GS} = \frac{2 \cdot 900 \frac{\text{J}}{\text{sm}^2} \cdot 58 \cdot 10^3 \text{ s}}{\pi} = 33 \text{ MJ m}^{-2}$$

Globalstråling = direkte solstråling + diffus kortbølget stråling (himmelstråling og skystråling)

**Globalstrålingen** måles med et pyranometer (300-3000 nm) eller solarimeter

**Himmelstrålingen** er en diffus stråling med annen spektralfordeling enn direkte solstråling. Er det overskyet er det ingen direkte solstråling, men man får **skystråling** fra skyene. Det direkte sollyset vil igjennom skyene bli spredt, reflektert og absorbert slik at skystrålingen vil på samme måte som himmelstrålingen få en annen spektralfordeling enn det direkte sollyset. Et 100 m tykt skylag vil redusere solstrålingen med ca. 50 % og er skylaget 1000 m tykt slipper bare ca. 10 % av solstrålingen igjennom.

**Total stråling** = global stråling + langbølget termisk stråling (> 3000 nm)

Transmisjonen gjennom atmosfæren er en funksjon av tykkelsen på luftmassen og varierer med høyde over havet og solvinkelen. Strålingsfluksen på en overflate avhenger av orienteringen av overflaten i forhold til strålingsretningen ifølge **Lamberts cosinuslov**.

Ozon, vanndamp, karbondioksid og andre drivhusgasser vil absorbere varmestråling utsendt fra jorda. Himmelen er en viktig kilde til langbølget stråling utsendt bl.a. fra vanndamp og karbondioksid i atmosfæren.

Det vi definerer som **fotosyntetisk aktiv stråling** (PAR= photosynthetic active radiation) fra 400-700 nm kan måles med en Li-Cor kvantesensor. Li-Cor setter relativ følsomhet for måleren ved 700 nm ( $171 \text{ kJ mol}^{-1}$ ) lik 1. Ved 400 nm ( $299.3 \text{ kJ mol}^{-1}$ ) blir følsomheten  $171/299.3 = 0.57$ . Ved bølgelengder lenger enn 700 nm absorberer klorofyll i liten grad. Selv om klorofyll kan absorbere UV-lys kommer det ikke lys gjennom epidermis med kortere bølgelengde enn 400 nm. Derfor brukes vinduet 400-700 nm når man måler lys som deltar i fotosyntesen.

Spres sollyset av luftmolekyler med diameter mindre enn bølgelengden til lyset kalles dette **Rayleigh spredning**, og denne er proporsjonal med  $1/\lambda^4$ . Siden rødt lys har lenger bølgelengde enn blått forklarer dette hvorfor himmelen er blå om dagen, og rød ved solnedgang. Blått lys spres mer enn rødt.

Lys spredd av partikler, støv, vandrdåper etc. kalles **Mie spredning**, og denne er proporsjonal med  $1/\lambda$ .

**Albedo** til jordoverflaten er forholdet mellom reflektert globalstråling og innkommet globalstråling som treffer jordoverflaten.

Det er en direkte sammenheng mellom emmisjon og absorpsjon (Kirchhoffs lov) som sier at et objekt som sender ut sterk stråling ved en bølgelengde også absorberer sterkt ved den samme bølgelengden. Det objektet som absorberer og sender ut stråling mest effektivt er det **svarte legeme**, og strålingen som sendes ut fra dette er kontinuerlig og avhenger bare av temperaturen til det svarte legeme. Overflatetemperaturen påvirker ikke bare energiutsendelsen uttrykt som watt per kvadratmeter, men også spektralfordelingen av det utsendte lyset. Gjennomsiktige eller sterkt reflekterende objekter absorberer og emitterer stråling dårlig. Ved relativt lav temperatur er det bare infrarød stråling som sendes ut. Ved økende temperatur blir objektet mørkerødt og til slutt hvitt. Denne skiftingen mot kortere bølgelengde med økende temperatur beskrives av Wiens forskyvningslov.

**Plancks strålingsfordelingsformel** angir fordelingen av fotoner som treffer jordoverflaten og angir emmisjonen fra et svart legeme med emmisivitet  $\epsilon=1$ . Denne uttrykker spektralfordelingen av strålingen av et svart legeme som funksjon av bølgelengde og temperatur:

$$E_{\lambda} \cdot d\lambda \text{ (Wm}^{-2}\text{)} = \frac{c_1}{\lambda^5 \cdot (e^{\frac{c_2}{\lambda T}} - 1)}$$

$c_1 = 3.74 \cdot 10^{-16} \text{ W m}^{-2}$  og  $c_2 = 1.44 \cdot 10^{-2} \text{ m K}$  er konstanter.

Ved å integrere denne over hele bølgelengdeområdet og sette den deriverte lik 0 fås Wiens forskyvningslov.

$$\lambda_{\max} = \frac{2.898 \cdot 10^6}{T}$$

Ut fra temperaturen av en gjenstand kan vi via **Wiens forskyvningslov** bestemme ved hvilken bølgelengde vi har den **største energiutstråling**. Sola som er en gigantisk fusjonsreaktor med millioner av grader under overflaten har en overflatetemperatur på ca. 5800 K

Ifølge Wiens lov vil den **maksimal energiutstrålingen** fra sola bli ved

$$\lambda_{\max} = (2.898 \cdot 10^6 \text{ nm K})/T = (2.898 \cdot 10^6 \text{ nm K})/5800 = 500 \text{ nm}$$

I en vanlig glødelampe (lyspære) har wolframtråden en temperatur på 2900 K. Lyspæren vil etter Wiens lov ha maksimal energiutstråling ved 1035 nm, altså i det infrarøde området av det elektromagnetiske spektrum. En glødelampe sender ut forholdsvis mye varmestråling i forhold til lys sammenlignet med et lysstoffrør. Et objekt

ved 20 °C (= 293 K), vil ha maksimal utstråling ved 9.9 μm, det vil si langbølget infrarød stråling. Langbølget infrarød stråling kan måles med et termokamera.

Hvis man skal beregne hvor man får den største **fotonfluksen** ut fra Wiens lov brukes konstanten  $3.6 \cdot 10^6$  nm K over brøkstrekken i ligningen.

$$\lambda_{\max} = \frac{3.6 \cdot 10^6}{T}$$

Spektralfordelingen bl.a. forholdet mellom rødt og mørkerødt lys varierer gjennom døgnet og kan registreres av fytokromsystemet.

Vi kan regne ut maksimal strålingsenergi fra sola ut fra temperaturen på overflaten:  
 $5.670 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4} \cdot 5800 \text{ K}^4 = 6.4 \cdot 10^7 \text{ W m}^{-2}$

Lys blir ikke bare absorbert og emmitert. Lys kan også bli reflektert og gå igjennom et objekt (transmittert). Vinkelen på innkommen stråling er lik vinkelen på reflektert stråling. Treffer lys en glatt overflate vil en parallell strålebunt forbli parallell etter refleksjon. Er overflaten ru eller behåret vil dette gi diffus refleksjon og brytning. Lys kan reflekteres av indre overflater som finnes i et blad. Fotonfluksen som treffer en overflate avhenger av vinkelen som strålingen treffer med angitt i Lamberts cosinuslov.

Ifølge **Grotthus og Drapers fotokjemiske lov** vil bare lys som absorberes gi en fotokjemisk reaksjon.

**Stark og Einsteins fotokjemiske ekvivalenslov** sier at absorpsjon av ett kvant gir en fotokjemisk forandring i bare ett elektron i ett molekyl eller atom.

**Fluks** brukes for å beskrive mengden lys per areal og tidsenhet ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). **Fluens** er mengde lys per arealenhet ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ ).

Det trengs minimum 8 fotoner i fotosyntesen per fiksert karbondioksidmolekyl og frigitt oksygenmolekyl.

### Regneeksempel:

Hvis fotosyntesehastigheten for et blad er  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  vil det lagre:

$10 \cdot 10^{-6} \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot 479 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1} = 5 \text{ W m}^{-2}$ , som tilsvarer ca. 1% av solenergien på en solrik dag. 479 kJ er mengden energi som lagres per  $\text{CO}_2$  molekyl som blir fiksert. Netto fotosyntese på  $0.5\text{-}2 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  tilsvarer å lagre  $8\text{-}32 \text{ W m}^{-2}$ .

## Bladformer og bladvinkel - lysets vei gjennom vegetasjonen

Lysmengden nedover i vegetasjonen minsker omtrent eksponensielt og avhenger av mengden blad.

Form og størrelse på blader varierer mye, og dette vil også ha mye å si for bladtemperaturen. Blader som utvikler seg i fullt sollys har mindre areal enn blader på samme plante som utvikles i skygge.

Innskjæringer i bladet minsker den effektive lengden av bladet i vindretningen og reduserer derved tykkelsen på grenselaget. Ofte kan det være større innskjæringer/innbuktninger på solblad enn skyggeblad.

Vertikal fordeling av lys gjennom vegetasjonen følger Beer's lov:

$$I(z) = I(0) \cdot e^{-k \cdot LAI(z)}$$

Hvor  $I(z)$  er lysfluks ved vegetasjonsdybde  $z$ ;  $I(0)$  er lysfluks på toppen av vegetasjonen;  $k$  er en dimensjonsløs ekstinksjonskoeffisient som avhenger av bladvinkel og bladfordeling =0.3-0.8; og bladarealindeksen  $LAI(z)$  er kumulativt bladareal fra vegetasjonstoppen ned til dybde  $z$  i vegetasjonen;  $z$  er dybde.

Vertikal plassering av bladene reduserer mengden stråling som bladet mottar. Bladene står ofte mer vertikalt hvis det er mye lys. **Erektofile** blad er vertikaltstilte blad og **planofile** blad er horisontalt stilte. Erektofile blad sprer strålingen mest uniformt. Hvordan lys absorberes i vegetasjonen kan beskrives ved en modifisering av Beer-Lamberts lov:  $k$  er vegetasjonsekstinksjonskoeffisienten og er for horisontalt stilte blad lik 1. For gras er  $k = 0.3-0.5$ . For vertikalt stilte blad er  $k = 2 \cot \beta/\pi$ , hvor  $\beta$  vinkelen på innkommen stråling. Mellom disse ytterligheter får  $k$  andre verdier.  $I_0$  er innstrålingen ved toppen av vegetasjonen og  $I$  er lysfluksen i en bestemt høyde i vegetasjonen

Et skyggeblad mottar mye stråling som ikke kan brukes i fotosyntesen. Blad på toppen av vegetasjonen er vanligvis orientert i skrå vinkel slik at de ikke skygger for blader lenger ned.

**Bladarealindeks** (LAI) angir forholdet mellom totalt bladareal og arealet av jorda de dekker hvis arealet av alle bladene blir projisert ned. Bladarealindeksen LAI ("leaf area index") øker med nedbør og fertiliteten i jorda, og påvirkes av artssammensetning og temperatur. LAI er høy i skog med overlappende generasjoner med blad. I løvskog varierer LAI mye med årstiden. Hvis  $LAI=4$  vil dette si  $4 \text{ m}^2$  blad for hver  $1 \text{ m}^2$  jord. LAI er sjelden større enn 15 i tett skog, ellers skapes for mye skygge for de nederste bladene. LAI varierer, men er vanligvis mindre enn 6 i løvskog og fra 7-15 i barskog. LAI for urter er ca. 4-6 og for grasslette 1.8. Optimal LAI får vi hvis de nederste bladene er like over lyskompensasjonspunktet. Optimalt bladareal varierer med årstiden. En ideell vekst er en som kan sås tidlig, og som utvikler bladarealet raskt slik at plantene kan utnytte sollyset midtsommers maksimalt. LAI har stor betydning for evapotranspirasjonen og angir hvor mye vann som fanges opp i vegetasjonen. LAI angir også størrelsen på den transpirerende flate, men sier også noe om plantenes størrelse siden større planter har høyere LAI.

Vegetasjonen har flere optiske egenskaper. Noen planteceller virker som en plankonveks linse slik at lyset kan fokuseres på et lite område. Vegetasjonen virker dessuten som en **spektralsil** som slipper igjennom visse bølgelengder lettere enn andre. Planteorganer kan også virke som en optisk fiber som frakter lys nedover planten også et stykke nedover i rota.

Spektralsammensetningen i lys fra skygge fra andre planter er forskjellig fra skygge som kommer fra andre objekter.

I tett skog kan pakker med sollys komme ned til skogbunnen i form av "solflekks". Mengden lys i disse vil være mindre enn direkte sollys pga. penumbraleffekt.

Spesifikt bladareal ( $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$ ) varierer fra 4-25 og nitrogeninnholdet ( $\text{mg g}^{-1}$ ) varierer fra 11-35.

## Temperatur

Det er korrelasjon mellom fordeling av arter og temperatur, som f.eks. kan følge isotermer med minimumstemperatur. Kristtorn (*Ilex aquifolium*) som vokser i kyst- og fjordstrøk følger 0°C isotermen for januar. Imidlertid har temperaturdosen, temperatur x tid, en avgjørende betydning. Kaffe (*Coffea arabica* og *C.robusta*) i tropiske områder følger 13°C isotermen for kaldeste måned. Palmer vokser ikke i områder med frost om vinteren. Noen ganger kan effekten av temperatur virke via noe annet, f.eks. effekten av temperatur på patogener og parasitter. Pattedyr i kaldt klima har kortere ører og lemmer sammenlignet med pattedyr i varmere klima (Allens regel). Endoterme dyr er avhengig av en energetisk kostbar metabolisme som krever stort matinntak. Noen endoterme dyr hibernerer i den kalde perioden av året.

Hva er temperatur? Har vi to objekter som vi holder på kan det hende at det ene er varmere enn det andre eller at de har lik temperatur. Dette er fysiologisk temperatur og er koblet til hva vi føler er varmt og kaldt. Det er flere mekaniske og elektriske egenskaper som varierer regulært med det vi bestemmer som fysiologisk temperatur. Derfor er temperatur også noe vi kan måle med et termometer hvor vi baserer oss på at en blanding med rent vann og is alltid vil gi samme temperatur. Vi bygger også på at når to objekter er i kontakt med hverandre tilstrekkelig lenge vil de få samme temperatur.

Kulde er termodynamisk karakterisert av lav kinetisk energi av molekylene:

- 1) Kjemiske prosesser går langsommere.
- 2) Det skjer en forskyvning i likevektsreaksjoner i retning av energifrigivelse (**Le Chateliers prinsipp** som sier at når et system i likevekt utsettes for stress forskyves likevekten i den retning som motvirker stresset).
- 3) Det skjer endringer i biologiske strukturer. Frost vil gi **faseoverganger** i biologiske membraner fra flytende krystallinsk fase til gelfase. Dehydrering vil gi overgang fra lamellær fase til kubisk fase.

**Kjøleskader** kan opptre allerede ved rundt 10°C f.eks. kjøleskadet banan får brunfarget skall ved oppbevaring i kjøleskapet. Kjøleskader opptre spesielt hos arter med tropisk utbredelse (kaffe, mangrove) med høyt innhold av mettet fett i membranene. Kjøling sammen med mye lys kan gi fotoinhibering.

**Boltzmanns energifordelingsformel** angir energifordelingen hos molekyler som funksjon av temperatur.

$$n(E) = n_{total} e^{\frac{-E}{kT}}$$

hvor  $n(E)$  er antall molekyler som har energien  $\geq E$ ,  $k$  er Boltzmanns konstant og  $n_{total}$  er totalt antall molekyler. Sannsynligheten for at et gitt molekyl har kinetisk energi  $E$  minsker eksponensielt når  $E$  øker. For å få denne formelen på molbasis dvs. energi per mol må vi multiplisere med Avogadros tall  $N$ . Formelen får da formen:

$$n(E) = n_{total} e^{\frac{-E}{RT}}$$



Omregningen av Boltzmanns energifordeling fra molekylær til molar form skjer ved:

$$N \text{ (Avogadros tall)} \frac{\text{molekyler}}{\text{mol}} \cdot k \frac{\text{energi}}{\text{molekyl} \cdot K} = R \frac{\text{energi}}{\text{mol} \cdot K}$$

Molekylene med høyest hastighet vil fordampe fra en væske. Ved avkjøling vil den gjennomsnittelige kinetiske energien for de gjenværende molekylene minske.

Oftre trengs en minimum kinetisk energi for at en prosess skal skje. Økning av reaksjonshastighet ved økning av temperaturen med 10 °C er gitt ved  $Q_{10}$

$Q_{10}$  angir forholdet mellom hastigheten til en prosess ved  $T + 10^\circ \text{C}$  og hastigheten til prosessen ved  $T$  kelvin. Økning av reaksjonshastighet ved økning av temperaturen med 10 °C er gitt ved  $Q_{10}$

$$Q_{10} = \frac{\text{Hastigheten ved } T + 10^\circ\text{C}}{\text{Hastigheten ved } T} = \sqrt{\frac{T + 10}{T}} \cdot e^{\frac{10 \cdot E_{\min}}{R \cdot T \cdot (T + 10)}}$$

For at en prosess eller reaksjon skal skje må reaktantene tilføres en aktiveringsenergi før de kan omdannes til produkter. For at en reaksjon skal skje må minimum energi for molekylene være f.eks. i størrelsesorden 50 kJ mol<sup>-1</sup> (0.52 eV molekyl<sup>-1</sup>). Hvis temperaturen øker med 10 °C fra 20 °C blir  $Q_{10}$ :

$$Q_{10} = \sqrt{\frac{303 \text{ K}}{293 \text{ K}}} \cdot e^{\frac{10 \text{ K} \cdot 50 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1}}{8.3143 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1} \cdot 293 \cdot 303 \text{ K}}} = 1.02 \cdot e^{0.68} = 2.01$$

Hvis  $Q \geq 2$  antyder dette at det er metabolisme involvert.

Hvor mange molekyler er det som har  $E > 50 \text{ kJ mol}^{-1}$  ?

$$e^{-\frac{E}{RT}} = e^{\frac{-50 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1}}{8.3143 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1} \cdot 293}} = 1.2 \cdot 10^{-9}$$

Det vil si ikke så veldig mange molekyler. Ved 30 °C blir det ca.  $2.4 \cdot 10^{-9}$  molekyler dvs. ca dobbelt så mange når temperaturen øker med 10°C.

Arrhenius-ligningen kan brukes til å bestemme aktiveringsenergien ( $A$ ) i en reaksjon angitt som kJ mol<sup>-1</sup>. Knekk på Arrhenius-kurven har vært relatert til membranendringer, men hva disse knekkene egentlig betyr er uvisst. Et knekk på en Arrhenius-kurve faller ofte sammen med temperaturen som dreper plantevevet. For at en prosess eller reaksjon skal skje må reaktantene tilføres en aktiveringsenergi før de kan omdannes til produkter. **Arrheniusligningen** angir sammenhengen mellom hastighetskonstanten for en reaksjon og temperatur. Det er en lineær sammenheng mellom  $k$  og  $T^{-1}$ . Aktiveringsenergien er basert på mengde varme som må tilføres en reaksjonsblanding før reaksjon kan skje. Hvis man nå plotter reaksjonshastigheten  $k$  mot  $1/T$  får man en

linje med stigningskoeffisient  $-A/R$  hvor  $A$  er aktiveringsenergien for reaksjonen og  $R$  er gasskonstanten.

Det var i 1889 at Arrhenius postulerte ligningen:

$$k = C \cdot e^{\frac{-E}{RT}}$$

Som på logaritmisk form blir

$$\ln k = -\frac{A}{R} \frac{1}{T} + \ln C \text{ (konstant)}$$

Temperatur påvirker biologiske prosesser, sammensetning av membraner og metabolisme. Temperatur over  $45^{\circ}\text{C}$  gir ofte denaturering av proteiner. Denaturerte proteiner kan bli merket med ubiquitin og nedbrytes i 26S proteosomer. Psykrofile organismer f.eks. grønnalgen *Chlamydomonas nivalis* hvor man kan se røde hvilesporer på snøen om våren, er adaptert til lav temperatur. I snø og is finnes også psykrofile sopp og bakterier. Termofile er adaptert til høy temperatur f.eks. blågrønnbakterier i varme kilder, men de fleste organismer er mesofile. Oppdelte blad oppvarmes mindre enn hele blad.

## Strålingsbalanse for et blad

Blad absorberer kortbølget solstråling. Blad sender ut langbølget infrarød stråling og mottar infrarød stråling fra omgivelsene. Kortbølget infrarød stråling (700-1200) absorberes i mindre grad av blad. Hvordan klarer et blad å holde lav temperatur i sterkt sollys? Ifølge termodynamikkens 1. lov (varmeloven) kan energi hverken skapes eller ødelegges. Den kan bare skifte form, og blir mindre og mindre tilgjengelig. Vi benytter oss av dette når vi skal beregne strålingsbalansen for et blad.

Hvis et vannfylt blad varmes opp (uavhengig av energikilde) vil

$$\Delta U = \Delta Q + \Delta W$$

$\Delta U$  - økning i indre energi i bladet,  $\Delta Q$  - energi tilført, og  $\Delta W$  - arbeid som utføres.

Temperaturen til bladet øker fordi det har blitt en økning i indre termisk energi.

Stråling er energi som brer seg som elektromagnetiske bølger. Varme skyldes den indre bevegelsesenergien til atomer og molekyler. Varme kan overføres via infrarød **varmestråling**, **varmestrømning (konveksjon)** og **varmeledning (konduksjon)**. Mengden varmestråling er gitt ved Stefan-Boltzmanns lov. Varmeledning (konduksjon) mellom to objekter/faser får vi når kontakten er så nær at energien sprer seg fra atom til atom via molekylære kollisjoner. Utjevning av temperatur kan også foregå ved konveksjon. Konveksjon er en viktig faktor for temperaturregulering. Stillestående luft fungerer som varmeisulator.

Et drivhus isolerer mot konveksjon, men ikke for stråling. Ordet "drivhuseffekt" er derved noe misvisende idet atmosfæren og et drivhus virker etter to forskjellige prinsipper.

De fleste metabolske prosesser i plantene avhenger av temperaturen, men lysabsorpsjon er eksempel på en relativt temperaturufølsom prosess. For to systemer som er i kontakt med hverandre kan det være termisk likevekt dvs. begge har samme temperatur. Hvis de ikke har lik temperatur vil varme gå fra det varmeste stedet til det kaldeste slik at likevekt oppnås.

Den kinetiske energien til gassatomene avhenger bare av temperaturen:

$$\text{kinetisk energi} = \frac{3}{2} \cdot k \cdot T$$

hvor  $k$  er Boltzmanns konstant  $1.381 \cdot 10^{-23}$  J molekyl<sup>-1</sup>K<sup>-1</sup>. Ved 0°K (det absolutte nullpunkt) er det ingen atomære eller molekylære bevegelser.

**Energi som tilføres bladet** kommer fra

- absorbert solstråling
- absorbert infrarød varmestråling fra omgivelsene

**Energi som avgis fra bladet:**

- utstrålt infrarød varmestråling
- varme konveksjon
- varme konduksjon
- varmetap i.f.m. fordampning av vann.

**Konduksjon (varmeledning):** Et blad med en temperatur har en temperaturgradient over grenselaget. Varme kondukteres (ledes) over dette luftlaget ved termiske kollisjoner mellom gassmolekyler. Varmeoverføring ved konduksjon skjer analogt til diffusjon. Konduksjon er overføring av varme langs en temperaturgradient fra et sted med høy temperatur til et med lav temperatur. Varmeoverføring ved konduksjon har mindre betydning for plantene i forhold til konveksjon.

**Konveksjon (varmestrømning):** konveksjon kommer som et resultat av turbulente bevegelser i en luftstrøm eller væskestrøm f.eks. som skyldes trykkforskjeller.

**Fri konveksjon:** oppstår når varme fra bladet får luften utenfor grenselaget til å utvide seg. Det vil si at tettheten til lufta minsker og den stiger tilværs. Luften som kommer inn fra sidene gir avkjøling av bladet.

**Påtvunget konveksjon:** forårsakes av vind. Mønsteret for luftbevegelsene rundt et objekt vil være laminær ved lave vindhastigheter og turbulent ved høyere hastigheter.

Varmeoverføring ved konduksjon  $C$  uttrykt i  $Wm^{-2}$  beskrives av

$$C = -k \frac{\Delta t}{\Delta x}$$

hvor  $k$  er **termisk konduktivitet** angitt i  $\text{W m}^{-1}\text{K}^{-1}$ . Termisk konduktivitet ved standardbetingelser STP er for luft  $0.024 \text{ W m}^{-1}\text{K}^{-1}$ .  $\Delta t/\Delta x$  er temperaturgradienten. For vann er  $k$  lik  $0.59 \text{ W m}^{-1}\text{K}^{-1}$ .

Ofte er det mer praktisk å måle konsentrasjonen på to steder i systemet enn å måle en konsentrasjonsgradient. Drivkraften blir altså forskjell i temperatur. Varmeoverføring i gode ledere påvirkes av strømmen av elektroner. Gode varmeledere frakter også lett elektroner. Isolatorer overfører varme bare via vibrasjoner av molekyler. Konduksjon kan ha betydning ved f.eks. overføring av varme fra solsiden til skyggesiden i en trestamme.

## Konveksjon

Konveksjon skyldes bevegelser i mediet selv (luft eller vann).

Varmetap ved vanlig konveksjon for begge sider av bladet er gitt ved **Fouriers lov** for varmeoverføring:

$$J_c = \frac{2 \cdot K \cdot \Delta t}{\sigma}$$

$\Delta t$  er temperaturgradienten,  $\sigma$  - tykkelsen av grenselag,  $K$  er **konveksjonskoeffisienten** angitt i  $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ .

$J_c$  er positiv når bladet avgir varme til omgivelsene.  $J_c$  er negativ når bladet mottar energi fra omgivelsene. Ligningen over tydeliggjør konveksjon som en varmediffusjon analog til Ficks første lov.

### Regneeksempel:

Hvis bladtemperaturen er  $25^\circ\text{C}$ , lufttemperaturen er  $20^\circ\text{C}$  og grenselaget  $1.4 \text{ mm}$  blir dette:

$$J_c = 2 \cdot 0.0259 \text{ W m}^{-1} \text{K}^{-1} (25-20) / 1.4 \cdot 10^{-3} \text{ m} = 185 \text{ W m}^{-2}$$

Varmeoverføringen avhenger av om massestrømmen er **laminær** eller **turbulent** (luftpakker i hvirvel), og avhenger derfor av tetthet, viskositet og vindhastighet i det omgivende medium. Om natten kan konveksjonen for et blad være negativ.

Påtvunget konveksjon er den mest effektive måten å fjerne varme fra et objekt. Konveksjonsligningen over angir bare konveksjon som varmediffusjon uten å ta hensyn til molekylære kollisjoner i grenselaget  $\sigma$ .

$K/\sigma$  er **varmeoverføringstallet** og er lik  $D_h \rho c_p / \sigma$ .  $\rho$  er tetthet ( $\text{kg m}^{-3}$ ).

$D_h$  er termisk diffusjonskoeffisient ( $\text{m}^2\text{s}^{-1}$ ),  $c_p$  er spesifikk varmekapasitet ( $\text{J kg}^{-1}\text{K}^{-1}$ ). Varmeoverføringstallet kan gjøres uavhengig av grenselaget  $\sigma$  og erstattes av dimensjonsløse tall som kan utledes erfaringsmessig via vindtunnell forsøk.

En slik empirisk størrelse er **Nusselt tall** ( $Nu$ ):

$$\text{Nusselt tall} = \frac{K \cdot l}{\sigma \cdot K} = \frac{l}{\sigma}$$

Det bringer inn dimensjonen / lengden av bladet (eller for en sylinder lik diameter) i retningen hvor strømmen skjer..Den empiriske sammenhengen mellom Nusselt tall og Reynoldstall ( $Re$ ):

$$Nusselt\ tall = 0.97 \cdot Re^{0.5}$$

Reynoldstall  $Re$  er gitt ved:

$$Re = \frac{u \cdot l}{\eta_k} = \frac{\text{tetthet} \cdot \text{hastighet} \cdot \text{lengde (Inerte krefter)}}{\text{Viskøse krefter}}$$

$v$  = vindhastighet ( $m\ s^{-1}$ ),  $\eta_k$  er kinematisk viskositet ( $m^2\ s^{-1}$ ) = viskositet/tetthet til konveksjonsmediet.

Ved svært små strømningshastigheter erstattes Reynoldstall med **Grashof tall** ( $Gr$ ) (fri konveksjon dominerer over påtvunget konveksjon).

$$J_c = 2 \cdot 0.97 \cdot Re^{0.5} \cdot \frac{K}{l} \cdot (T_{blad} - T_{ute})$$

$$Nusselt\ tall = 0.5 \cdot Gr^{0.25}$$

$$Gr = \frac{g \cdot \beta \cdot \Delta T \cdot l^2}{\eta_k^2}$$

$g$  er tyngdens aksellerasjon ( $9.8\ m\ s^{-2}$ ),  $\beta$  er termisk koeffisient for volumutvidelse ( $3.4 \cdot 10^{-3}\ K^{-1}$  for luft ved  $20\ ^\circ C$ ).

Konveksjon må atskilles fra begrepet **adveksjon**. Adveksjon er varmestrøm innenfor grensesjikt til de nærliggende omgivelsene, også parallelt med overflaten.

## Viskositet

Viskositet (dynamisk viskositet ( $\mu$ )) skyldes indre friksjon i luft eller vann. Enheten for dynamisk viskositet er  $Pa \cdot s$ . Kraften som trengs for å bevege  $1\ kg$   $1\ m$  på ett sekund. Viskositeten til vann er  $1 \cdot 10^{-3}\ Pa\ s$  ( $20^\circ C$ ) og  $1.8 \cdot 10^{-3}\ Pa\ s$  ( $0\ ^\circ C$ ). Viskositeten minsker med økende temperatur.

**Kinematisk viskositet** er dynamisk viskositet dividert på tettheten til væsken

$$\eta_k = \frac{\mu}{\delta}$$

og får derved enheten  $m^2 \cdot s^{-1}$ . Vann og luft kan både ha turbulent og laminær strøm, og laminær strøm skyldes viskositet.

## Dimensjonsløse tall

Et objekt som omgis av bevegelig luft eller vann eller selv beveger seg i disse medier kan beskrives av **Reynolds tall**. Dimensjonsløse tall brukes i.f.m. studier av vannfluks og diffusjon av gasser for å lette sammenligningen mellom objekter som har forskjellig størrelse eller når vindhastigheten varierer. F.eks. for å bestemme effekten av vindhastigheten på grenselaget når bladene har forskjellig form. Når hastigheten til strømmingen går over en viss kinetisk verdi går man over fra laminær til turbulent strøm og noe av drivkraften mistes. Dette skjer når Reynolds tallene ( $Re$ ) passerer  $10^4 - 10^5$ .

**Laminær strøm** er glatt og **turbulent strøm** er irregulær. Lavt Reynolds tall betyr lite viskøse krefter.  $Re$  angir forholdet mellom krefter forårsaket av moment (trykk/drag) og av viskøse krefter som skyldes friksjon, eller sagt på en annen måte: Reynoldstallet angir forholdet mellom inerte krefter som skyldes størrelsen på objektet og de viskøse kreftene i mediet som objektet beveger seg i. Hvis Reynolds tallet er  $<1$  er det mest viskøse krefter og man kan se bort fra de inerte. Hvis  $Re > 1000$  er det mest inerte krefter og man ser bort fra de inerte. Hvis  $Re$  er ca. 1 er det ikke lett å gi en hydrodynamisk beskrivelse av objektene. Små organismer har lave Reynolds tall. Ved  $Re < 10$  er det laminær strøm dvs. det frekammer ikke turbulente væske eller gassbevegelser.. Store hastigheter og store objekter gir store  $Re$ . Eksempler på noen Reynolds tall:

Svømmende bakterie 0.000005

Pollen/spermie 0.05

Flue 100

Liten fugl 100.000

Hval 200.000.000

For en liten organisme virker det som den beveger seg i en viskøs væske som glycerin

## Varmekapasitet

Når et blad eller plantedel mottar en viss mengde varme  $Q$  så øker temperaturen avhengig av massen ( $m$ ) og spesifikk varme ( $s$ )

$$\Delta Q = ms \cdot \Delta T$$

**Spesifikk varmekapasitet** for et objekt defineres som varmemengden som trengs for øke en enhet av massen med  $1^\circ\text{C}$ . For biologisk vev er spesifikk varmekapasitet ca. lik  $3800 \text{ J kg}^{-1}\text{grad}^{-1}$ , for vann er verdien  $4200$ .

## Varmefluks som følge av transpirasjon

Alle stoffer kan eksistere i 3 faser: gass, væske og fast form og overgangen fra en fase til en annen gir endring i den indre energi. Transpirasjon kan uttrykkes som  $\lambda E$ , hvor  $\lambda$  er energien som trengs til fordampningen og  $E$  er transpirasjonen.

Fluksen av vanddamp som forlater ved bladet ved transpirasjon uttrykker hvor mye vann som forsvinner fra bladet per tids- og arealenhet. Transpirasjonsfluksen kan f.eks. være i størrelsesorden  $4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ sek}^{-1}$ .

Mengden energi som trengs for å fordampe en viss mengde vann ved bladets temperatur f. eks.  $H_f$  er  $44 \text{ kJ mol}^{-1}$  ved  $25^\circ\text{C}$

Varmefluksen  $J$  blir da

$$J = 4 \cdot 10^{-3} \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot 44 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1} = 176 \text{ W m}^{-2}$$

1 kg vanndamp har høyere indre energi enn 1 kg vann. Det trengs store mengder energi for å fordampe vann. Latent fordampningsvarme for vann er  $2.5 \cdot 10^6 \text{ J kg}^{-1}$ . Et blad består av ca. 80 % vann.

## Vind

Vind deltar ikke bare i varmeoverføring ved konveksjon, men sprer pollen og frø, påvirker vegetasjonen ved kyst og fjell og transporterer salt og sjø.

Vind vil påvirke vekst og utbredelse av planter. Vind er også med å spre luftforurensninger og sykdomsfremkallende organismer. Vinden varierer fra vindstille ( $<0.2 \text{ m s}^{-1}$ ) til lett bris ( $3.4\text{-}5.4 \text{ m s}^{-1}$ ), fra liten kuling ( $10.8\text{-}13.8 \text{ m s}^{-1}$ ) til sterk storm ( $28.5\text{-}32.6 \text{ m s}^{-1}$ ). Vindhastigheten er generelt høyest om dagen og retningen varierer. Vindhastigheten måles 10 m over bakken, men påvirkes sterkt av vegetasjon og terrengformasjoner.

Vinden påvirker tykkelsen av **grenselaget**  $\sigma$ . Grenselaget er den grenselinjen hvor vindhastigheten er 99 % av den i de frie luftmasser.

Vinden skaper turbulens over visse deler av bladet.

Et estimat av tykkelsen av grenselaget ( $\delta$ ) i mm er gitt ved:

$$\sigma = 4.0 \cdot \sqrt{\frac{l_m}{v_{ms^{-1}}}}$$

$l_m$  - middellengden av bladet i vindretningen i m,  $v_{ms^{-1}}$  er vindhastigheten i  $\text{m s}^{-1}$ . F.eks. vil for et 1 cm langt blad i vindhastighet på  $1 \text{ m s}^{-1}$  ha et grenselag på 0.4 mm. Dette betyr jo lengre blad desto tykkere grenselag.

Faktorer som påvirker tykkelsen av grenselaget er behåring, nedsenkede spalteåpninger og sammenrullede blad. Små blad har temperatur tilnærmet lik lufttemperaturen. Store blad ved lav vindhastighet gir den største temperaturgradient til lufta dvs. fri konveksjon dominerer over påtvunget konveksjon. Hvis det gjøres studier av varmestrøm i dette siste tilfellet brukes **Grashof tall** istedet for Reynolds tall.

Vanndampkonduktansen for grensesjikt er i størrelsesorden:

Tynt grenselag :	3000	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
Tykt grenselag:	300	"
Åpne stomata:	80-800	"
Kutikula:	2 - 8	"

Vindhastigheten øker logaritmisk med høyden over vegetasjonen og er gitt ved:

$$v_z = \frac{v^*}{k} \ln \frac{z - d}{z_o}$$

$v_z$ - vindhastighet i  $\text{m s}^{-1}$

$v^*$  - friksjonshastighet  
 $k$  - Karmankonstant (0.41)  
 $z$  - høyde over vegetasjonen  
 $z_o$  - struktur på vegetasjonen, lengde av ruhetsplanet (ujevnheter).  
 $d$  - referanse høyde (nullplanet)  
 $d$  og  $z_o$  varierer med vindhastighet og strukturen på vegetasjonen.

## Netto strålingsbalanse

Absorpsjonen av all stråling (direkte absorbert, spredt og reflektert) i et blad kan slås sammen til:

$$a(S^{\text{direkte}} + S^{\text{skyer}} + S^{\text{himmel}}) + ar(S^{\text{direkte}} + S^{\text{skyer}} + S^{\text{himmel}}) = a(1 + r)S$$

$S$  - global stråling (direkte og reflektert solstråling, sky og himmelstråling).

$a$  - den del av strålingen som absorberes av bladet.

$r$  - den del av strålingen som reflekteres fra omgivelsene til bladet.

I området PAR er  $a$  for vegetasjon ca. 0.85, og for kortbølget infrarød stråling 0.5. I gjennomsnitt absorberes 0.65 i området 0.3 til 3  $\mu\text{m}$ .

Den delen av strålingen som reflekteres fra vegetasjon er ca. 0.3. For snø ca. 0.7

**Netto strålingsbalanse for et blad** blir summen av mottatt stråling fra sol og omgivelser fratrukket utsendt IR-stråling.

$$a(1+r)S + a_{ir} \cdot \sigma((T_o)^4 + (T_h)^4) - 2 \cdot e_{ir} \sigma(T_{bl})^4$$

$T_o$  - temperatur til omgivelsene utenfor bladet

$T_h$  - temperatur til himmelen

$T_{bl}$  - temperatur til bladet

$\sigma$  - Stefan Boltzmanns konstant  $5.67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$

## Regneeksempel:

1. La oss anta at et horisontalt blad mottar  $800 \text{ W m}^{-2}$  fra sola og omgivelsene. Hvis ikke noe varme reflekteres eller tapes fra bladet hvor rask ville temperaturstigningen ha blitt ?

La oss anta at bladet tilsvarer  $0.1 \text{ kg m}^{-2}$  og spesifikk varmekapasitet til bladet er lik  $3.8 \cdot 10^3 \text{ J Kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$ .

Svar: Bruk ligning:

$$\Delta Q = m \cdot s \cdot \Delta T$$

$$\Delta T/s = 800 / ((0.1) \cdot 3.8 \cdot 10^3) = 2.1 \text{ grad s}^{-1}$$

Det vil si en svært rask temperaturstigning i bladet.

2. Hva måtte temperaturen i bladet ha vært hvis all varmen fra oppgave 1 ( $800 \text{ W m}^{-2}$ ) skulle fjernes som stråling ?

Svar: Ifølge Stefan-Boltzmanns lov er:

$$\sigma T^4 = 800 \text{ W m}^{-2}$$



$$T = \sqrt[4]{\frac{800}{5.710^{-8}}} = 344\text{K} = 71^\circ\text{C}$$

altså en mye høyere temperatur enn noen av proteinene i bladet ville ha tålt uten å denaturere.

3. Hvor høy måtte transpirasjonen ha vært for at bladtemperaturen skulle holde seg på 40°C for dataene i oppgave 1. og 2. ?

Svar: Ifølge Stefan-Boltzmanns' lov vil utsendt ved varmestråling ved 313 K være:

$$= 5.7 \cdot 10^{-8} \cdot (313)^4 = 547 \text{ W m}^{-2}$$

De resterende 253 W m<sup>-2</sup> må fjernes ved å fordampe vann:

Det trengs 2.5 · 10<sup>6</sup> J for å fordampe 1 kg vann ved 40 °C. Derfor blir

transpirasjonen som skal fjerne den resterende varmen bli  
10<sup>-4</sup> kg m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

4. Hvor mye representerer påtvunget konveksjon for varmebalansen hvis vi har en temperaturgradient på hhv. 5 og 10°C ?

Svar: Vi bruker ligningen

$$\Delta Q = K_c \cdot \Delta T$$

Dette tilsvarer 424 W m<sup>-2</sup> når Δ T er 5°C og

848 W m<sup>-2</sup> når Δ T er 10°C.

Påtvunget konveksjon blir derved en svært viktig faktor i varmetapet.

5. Hva blir absorbert stråling for et blad som mottar 840 W m<sup>-2</sup> med a=0.6 og r=0.2 ?

Svar : Ifølge første del av ligning :

$$a(1+r)S : 0.6(1+0.2)840 \text{ W m}^{-2} = 605 \text{ W m}^{-2}$$

6. Anta at temperaturen til omgivelsene er 20°C, himmeltemperaturen er -20°C og bladtemperaturen er 25 °C. a<sub>r</sub> settes lik 0.96. Hva blir netto strålingsbalanse medtatt data fra oppgave 5 ?

Svar (e. Nobel 1991)

Energien som mottas av bladet er lik neste ledd i ligning

$$0.96 \cdot 5.67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4} \cdot ((293)^4 + (253)^4) = 624 \text{ W m}^{-2}$$

Totalenergi som tilføres bladet: 605 + 624 = 1229 W m<sup>-2</sup>

Energien som sendes ut fra bladet blir

$$2 \cdot 0.96 \cdot 5.67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4} \cdot (298)^4 = 859 \text{ W m}^{-2}$$

Netto strålingsbalanse blir: 1229 - 859 = 370 W m<sup>-2</sup>

Denne varmen må fjernes ved konveksjon og fordampning av vann. Blanke sølvglinsende blad kan øke r og redusere a.

## Adiabatisk prosesser

Når lufta stiger synker lufttrykket. Lufta utvider seg og taper energi. En **tørradiabatisk** prosess betyr at avkjøling skjer uten kondensasjon og skydannelse (adiabatisk vil si at det ikke skjer noen varmeutveksling med omgivelsene). Når denne lufta blir ført nedover blir arbeidet lufta utfører på omgivelsene negativt. Den indre energien i lufta øker og temperaturen stiger. Temperaturendringen er ca. 1°C for hver 100 m. Dersom lufta som stiger er mettet med fuktighet vil noe av vanndampen kondenseres og kondensasjonsvarmen avgis til lufta. Temperaturen synker derfor ikke så raskt i en **fuktigadiabatisk** prosess som i en tørr (ca. 0.5 °C per 100 m). Prosessen gir oppvarming av lufta i

regnskyggen av fjell. Den varme luften på østsiden av Rocky Mountains kalles Chinooks. Nordøst for alpene kalles den Föhn.

Luft som blåser over jordoverflaten tvinges opp av fjell og utvider seg som resultat av redusert trykk. Utvidelsen gir en adiabatisk avkjøling. Varme avgis fordi luftmolekylene kommer lenger fra hverandre. Jfr. kjøleskapet hvor freon utvider seg etter å ha passert kompressoren.

Et system som isoleres fra omgivelsene slik at det ikke skjer noen utveksling med omgivelsene kalles adiabatisk isolasjon.

Ifølge termodynamikkens første lov:

$$\Delta U = \Delta W, \text{ når } \Delta Q=0$$

Når arbeidet som utføres er positivt, det vil si at systemet sammenpresses så blir  $\Delta W$  positiv.  $\Delta U$  blir derved positiv og temperaturen øker. Når  $\Delta W$  blir negativ vil det si at systemet ekspanderer og da minsker den indre energi og temperaturen faller. Dette skjer ved sterkt stigende luftstrømmer og hvis temperaturen faller under duggpunktet kommer det nedbør som regn.

Jorda kan i noen tilfeller avgi varme så raskt at den avkjøles under temperaturen av den overliggende lufta. Luftlagene over vil avgi varme ved konduksjon til jorda. Vi har nå en omvendt temperaturgradient, en temperatur **inversjon**. Kalde luftstrømmer vil samles i dalbunner og forsenkninger i terrenget. Klare netter med sterk utstråling vil gi rask avkjøling av jorda som forplanter seg til den nedre fuktige lufta. Dette kan gi dugg, tåke eller frost. Temperaturen i vann og sjø stabiliserer klimaet i kystnære strøk

## Atmosfære og gasser

Det nærmeste laget av atmosfæren med høyde 10-12 km som er nærmest jordoverflaten kalles **troposfæren**. Atmosfæren danner også et eget habitat hvor det finnes insekter, fugl, edderkopper, og sporer fra planter og mikroorganismer. Svaler, tårnseilere, øyenstikkere, nattravn og flaggermus fanger insekter i lufta. Lufttrykket minsker med økende høyde (ca.  $10 \text{ Pa m}^{-1}$ ) og det samme gjør temperaturen (ca.  $0.5 - 1 \text{ }^\circ\text{C per } 100 \text{ m}$ ). Over troposfæren ligger **stratosfæren** som strekker seg fra tropospausen til stratospousen.

Gass	% innhold	g totalt
Nitrogen	78 %	$3.9 \cdot 10^{21}$
Oksygen	21 %	$1.2 \cdot 10^{21}$
Karbondioksid	0.03 %	$2.5 \cdot 10^{18}$
Vanndamp	ca. 2 %	$0.02 \cdot 10^{21}$

Innhold av noen gasser i atmosfæren. I tillegg finnes metan,

edelgasser, karbonmonoksid, nitrogenoksider, freoner o.a.

## Løselighet av gasser i væske

Løseligheten av CO<sub>2</sub> og O<sub>2</sub> avhenger av temperatur, partialtrykk av gassen og av type gass og løsningsmiddelet. For tynne løsninger sier **Henry's lov** at ved konstant temperatur vil mengden av gass (C) som løses i et gitt volum væske være proporsjonalt med partialtrykket til gassen.

$$p_{gass} = K_H \cdot C$$

Gass	K <sub>H</sub> (25°C) μmol l <sup>-1</sup> Pa <sup>-1</sup>
O <sub>2</sub>	1.2438·10 <sup>-2</sup>
O <sub>3</sub>	9.2794·10 <sup>-2</sup>
NO	1.8756·10 <sup>-2</sup>
CH <sub>4</sub>	1.2734·10 <sup>-2</sup>
CO <sub>2</sub> /HCO <sub>3</sub>	3.3465·10 <sup>-2</sup>
NH <sub>3</sub>	5.6269·10 <sup>-2</sup>

Det finnes mange forskjellige utgaver av konstanter i Henry's lov. I tabellen er noen av dem.

Gasser er generelt mindre løselige etterhvert som temperaturen øker. Løseligheten av oksygen avhenger ikke av pH slik som tilfellet er for karbondioksid.

Siden pH stiger i stroma under fotosyntesen og derved forflytter likevekten mot bikarbonat må enzymet karbon anhydrase spille en viktig rolle (et Zn enzym) og enzymet sørger for et høyt partialtrykk av CO<sub>2</sub> der hvor fotosyntesen skjer.

Vannplanter har behov for mekanismer som kan oppkonsentrere karbondioksid og det finnes pumper som utveksler bikarbonat og CO<sub>2</sub> mot protoner (H<sup>+</sup>) og natrium (Na<sup>+</sup>).

Løselighet av gasser i væske er avhengig av fire faktorer:

- 1) Trykket til gassen og løseligheten øker med økende trykk.
- 2) Temperaturen på løsningsmiddelet. Løseligheten minsker med økende temperatur.
- 3) Hvor mye salt det er løst i væsken. Løseligheten minsker med økende saltinnhold.

4) Absorpsjonskoeffisienten til gassen.

Henrys lov kan også uttrykkes som at partialtrykket til en gass over løsningen ( $p_{gass}$ ) er proporsjonal med molbrøken til gassen i løsningen (**Henrys lov**):

$$p_{gass} = k_{gass} \cdot \chi_{gass}$$

hvor  $k_{gass}$  er løselighetskoeffisienten til gassen og  $\chi_{gass}$  (chi) er molbrøken til gassen i løsning.

Molbrøken til gassen i løsning  $\chi_{gass}$  er gitt ved en forenklet utgave hvis antall mol andre oppløste stoffer blir liten i forhold til mol vann:

$$\chi_{gass} \approx \frac{n_{gass}}{n_w}$$

hvor  $n_w$  er mol vann og  $n_i$  er mol andre løste stoffer og  $n_{gass}$  er mol oppløst gass.  $n_w \gg n_{gass} + n_i$ . Setter man dette inn i Henrys lov får man:

$$n_{gass} \approx \frac{p_{gass} \cdot n_w}{k_{gass}}$$

Ut fra tabellen nedenfor som viser at løselighetskoeffisienten øker med økende temperatur ser man at løseligheten av gass minker ved økende temperatur. Konsentrasjonen av  $CO_2$  og  $O_2$  blir mindre i sjøvann enn i ferskvann ved samme trykk og temperatur.  $CO_2$  og  $O_2$  har også forskjellig løselighet ved forskjellig temperatur og løseligheten av  $O_2$  er større i forhold til  $CO_2$  ved økende temperatur. Dette er en medvirkende årsak til at fotorespirasjonen øker med økende temperatur idet tilgangen til substratet oksygen for rubisko øker i forhold til substratet  $CO_2$ .

### Regneeksempel:

Hvis man har temperatur  $T=20^\circ C$ ,  $p_{CO_2} = 35 Pa$ , og  $p_{O_2} = 2.800 Pa$  og løselighetskoeffisienten for  $CO_2$  er  $0.144 \cdot 10^9 Pa$  og for  $O_2$  er  $4.19 \cdot 10^9 Pa$  (tabell) blir konsentrasjonen av karbondioksid og oksygen i vannfasen i likevekt med denne luften:

Konsentrasjon av karbondioksid:

$$c_{CO_2} = \frac{p_{CO_2} \cdot c_w}{k_{CO_2}} = \frac{35 Pa \cdot 55.6 mol l^{-1}}{0.144 \cdot 10^9 Pa} = 13.51 \mu mol l^{-1}$$

Konsentrasjon av oksygen:

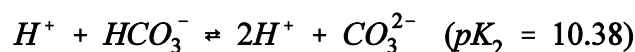
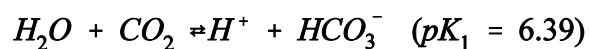
$$c_{O_2} = \frac{p_{O_2} \cdot c_w}{k_{O_2}} = \frac{20800 \text{ Pa} \cdot 55.6 \text{ mol l}^{-1}}{4.19 \cdot 10^9 \text{ Pa}} = 276 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$$

Man kan også regne ut konsentrasjonen av oksygen og karbondioksid i vann ut fra **Bunsens absorpsjonskoeffisienter**.

Temperatur °C	$k_{\text{nitrogen}}$ (Pa·10 <sup>9</sup> )	$k_{\text{oksygen}}$ (Pa·10 <sup>9</sup> )	$k_{\text{karbondioksid}}$ (Pa·10 <sup>9</sup> )
0	5.48	2.68	0.072
10	6.89	3.41	0.113
15	7.63	3.81	0.123
20	8.29	4.19	0.144
30	9.47	4.85	0.195

Løselighetskoeffisienten  $k_{\text{gass}}$  for nitrogen, oksygen og karbondioksid i vann

Likevekten mellom karbondioksid og bikarbonat er gitt ved:

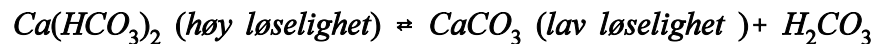


$pK_1$  verdien for bikarbonat endrer seg med temperaturen slik at den er 6.392 ved 20 °C og 6.312 ved 40 °C dvs. ca. endring på 0.004 per °C.

Bruker vi *Henderson-Hasselbalch ligningen* får vi:

$$pH = pK_1 + \log \frac{[HCO_3^-]}{[CO_2]}$$

De finnes mer karbondioksid i vann enn det man forventer ut fra Henrys lov siden karbondioksid finnes også i andre former som også virker som et buffersystem i vann. Det er også en kalsium-karbonsyrelikevekt:



I vann med mye  $\text{Ca}^{2+}$  kan kalsiumkarbonat felles ut på bladene når plantene tar opp karbondioksid

### Regneeksempel:

Hvis vi har 350 ppm  $\text{CO}_2$  ved 20 °C i likevekt med vann har vi tidligere regnet ut at  $\text{CO}_2$ -konsentrasjonen i vann blir 13.51  $\mu\text{mol l}^{-1}$ . Hva blir da bikarbonat-konsentrasjonen ved pH 7.0 ?

$$7 = 6.392 + \log \frac{[\text{HCO}_3^-]}{13.51}$$

## Evapotranspirasjon

Evaporasjon er avgivelse av vanndamp fra et fysisk objekt. Transpirasjon er avgivelse av vanndamp fra et levende biologisk materiale. 95 % av vannet en plante tar opp brukes via transpirasjon til avkjøling og til frakt av mineralnæring. Transpirasjonen er like nødvendig for landplantene som vannplantenes behov for turbulens i vannmassene. **Poikilohydriske planter** (lav, moser) tilpasser vanninnholdet i planten etter omgivelsene. De er ofte thallofytter som tar opp vann fra regn og dugg. Homiohydriske planter er tilpasset et liv på land. Hydrostabile planter holder jevnt vanninnhold i planten gjennom døgnet. Hydrolabile planter tåler et stort vanntap og vanninnholdet i planten varierer mye gjennom døgnet. Transpirasjonen er proporsjonal med bladmassen og den påvirkes av aerodynamiske forhold i vegetasjonen. Transpirasjonen er ca. 1-10 mm per dag for forskjellige vegetasjonstyper eller 100-2000 mm per år.

Ifølge termodynamikkens 1. lov kan energi ikke skapes eller forsvinne, den skifter bare form. Vi kan sette opp netto strålingsbalanse for et blad

$$\Phi_n - C - \lambda E = M + S$$

hvor  $\Phi_n$  er netto kort og langbølget lys som blir absorbert av et blad.  $\Phi_n = \Phi_{\text{absorbert}} - \epsilon\sigma T^4$  er varme fjernet ved konduksjon/konveksjon.  $\lambda E$  er varme fjernet ved transpirasjon.  $\lambda$  er fordampningsvarmen til vann = 2.454 J  $\text{kg}^{-1}$  ved 20°C.  $M$  er netto energi lagret i biokjemiske reaksjoner (f.eks. fotosyntese 0.5-2 mg  $\text{CO}_2$   $\text{m}^2$   $\text{s}^{-1}$  tilsvarer 8 - 32 W  $\text{m}^{-2}$ .  $S$  er den fysiske lagringen av varme og har betydning i en tett bestand med mye vann eller f.eks. en stor vannfylt kaktus.

**Evapotranspirasjon** er et mål på vanddampfluksen like over vegetasjonen og omfatter fordampning fra jord og transpirasjon fra vegetasjon. For en tett vegetasjon med jord med god vanntilgang er evapotranspirasjonen fra 60-90 % av flukstettheten av vanddamp fra en fri væskeflate med samme areal ved vanlig lufttemperatur.

Evapotranspirasjonen fra en skog er daglig lik 3-5 mm, som tilsvarer 2-3 mmol m<sup>2</sup> s<sup>-2</sup>. På hvilken måte vann lagres og transporteres gjennom økosystemet har betydning for tilgjengeligheten av fuktighet og mengden nedbør. Hvis jorden er porøs og dyp, eller hvis snøen beskyttes mot direkte stråling og smelter sakte vil det være nok vann for lange tider. Hvis jorda er grunn lagres lite vann og avrenningen havner raskt i elver og bekker. Skog vokser i klima hvor nedbøren er større enn vannmengden som vegetasjonen kan bruke direkte eller jorda kan lagre. Det er 5 klimavariabler som er viktige for hydrologien: nedbør, temperaturen, fuktigheten, solinnstrålingen og vindhastigheten.

Både transpirasjon og fotosyntese påvirkes av høyden over havet. Diffusjonskoeffisientene er inverst avhengig av barometertrykket, og partialtrykket til vanddamp og CO<sub>2</sub> minsker med høyden. Ved havnivå er barometertrykket 0.101 MPa og 0.079 MPa ved 2000 m, og 0.054 MPa ved 5000 m. Luftas evne til å holde på vanddamp minsker med fallende temperatur og økende høyde over havet. Luftas evne til å holde på vann er ved 1000 m bare 63 % av mengden ved havnivå. Ved 2000 m er den relative kapasiteten redusert til 40 % og ved 3000 m 25 %.

Nedbør treffer blader, stammer greiner og faller direkte gjennom vegetasjonen ned på skogsdekket. Ved starten på et regnvær blir det meste av nedbøren lagret i vegetasjonen. Når overflatene er mettet renner vannet nedover blader, greiner og stamme. Det er forskjell mellom nedbør som treffer en åpen flate og det som samles opp under vegetasjonen. Det som fanges opp av vegetasjonen kan være 10-35 % av den årlige nedbøren og mengden snø som samles opp av vegetasjonen er større enn for nedbør som regn. Mengden som kan lagres i vegetasjonen skifter også med årstidene. Planter med glatt stamme som bøk (*Fagus*) kan ha opptil 12 % av nedbøren som stammetransport, furu mindre enn 2% .

Forholdet mellom vann og karbondioksidfluks er ca. 400 for et intakt blad, men for plantesamfunnet som sådan er det mellom 400 og 2000.

Det er 3 hovedmåter å bestemme fordampningen fra vegetasjon:

- 1) **Penman-Monteith-ligningen**
- 2) **Eddy korrelasjon**
- 3) **Bowen ratio**

Fordampningen  $E$  (mm h<sup>-1</sup>) fra vegetasjon er gitt ved **Penman-Monteith-ligningen**. Denne er meget viktig i modellberegninger, men vi kommer ikke inn på utledningen av denne:

$$E = \frac{(s(\Phi_n - G) + \rho c_p g_H VPD)}{\lambda(s + (\gamma \frac{g_H}{g_w}))}$$

$\Phi_n$ - Netto innstråling

$G$ - Jordvarmefluks

$VPD$ - vanddamptrykkdefisit

s- stigningen til kurven som viser sammenheng mellom metningsvann damptrykket ( $e$ ) og temperatur ( $\text{Pa K}^{-1}$ )

$\rho$  -tettheten til tørr luft ( $\text{kg m}^{-3}$ )

$c_p$ - spesifikk varmekapasitet  $\text{J kg}^{-1}\text{K}^{-1}$ , 1012 for luft

$g_H$ - varmekonduktanse ( $\text{mm s}^{-1}$ )

$\lambda$  - latent fordampningsvarme til vann ( $\text{J kg}^{-1}$ )

$\gamma$  - psykrometerkonstanten ( $\text{Pa K}^{-1}$ )

$g_w$  - konduktanse for vann ( $\text{mm s}^{-1}$ )

Vi kan erstatte  $g_H/g_w$  med  $1 + g_a/g_l$  hvor  $g_a$  er vegetasjonskonduktansen og  $g_l$  er bladkonduktansen.

$$g_L = \frac{\lambda \cdot E \cdot \gamma \cdot g_a}{s(\Phi_n - G) + \rho \cdot c_p \cdot VPD \cdot g_a - \delta E (s + \gamma)}$$

Grenselagskonduktansen for vegetasjonen ( $g_a$ ) er uttrykt via vindprofilen og øker med vindhastighet og med høyden på vegetasjonen ( $d$  og  $z_o$  øker med høyden) ut fra ligningen nedenfor:

$$g_a = \frac{k^2 \cdot v_z}{\ln^2 \left[ \frac{z - d}{z_o} \right]}$$

$k$ - Karman konstant

$v_z$ - vindhastighet

$z$ - høyde

$d$ - referanse høyde (nullplanet)

$z_o$ - lengde av ruhetsplanet (skjærspenning)

Jarvis & McNaughton innførte begrepet **stomata koblingsfaktor**  $\Omega$  (omega). Hvis  $\Omega$  er nær 0 indikerer dette en nær kobling mellom vegetasjon og omgivelser kontrollert via åpning og lukking av stomata (spalteåpninger). Hvis  $\Omega$  er nær 1 indikerer dette at vegetasjonen er frakoblet atmosfæren via et tykt grenselag..  $\Omega$  i skog fra tempererte områder er fra 0.1 - 0.2 og for tropisk skog fra 0.6-0.9.  $\Omega$  for landbruksvekster er vanligvis fra 0.4 - 0.9.

Den mest direkte metoden for bestemmelse av fluksen av gasser ( $\text{O}_2$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ) over vegetasjon er **Eddy korrelasjonsmetoden**. Man betrakter luftpakker ("eddies") som beveger seg som en enhet.

Vandampfluksen kan angis som

$$J = -K \frac{\partial c}{\partial z}$$



$K$  er Eddy diffusjonskoeffisienten som er proporsjonal med vindhastigheten og varierer fra  $0.05 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$  i til  $0.2 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$  over vegetasjonen (samme enheten som  $D$ )

$z$ - høyden

$c$ - konsentrasjon

En annen metode til å beregne evapotranspirasjon er å beregne **Bowen-forholdet**  $\beta$ , som utledes fra energibalansen til den underliggende flate

$$\lambda E = \frac{(\Phi_n - G)}{1 + \beta}$$

En omregning av denne er:

$$\beta = \frac{C}{\lambda E} = \gamma \frac{\Delta T}{\Delta e}$$

Man må måle netto stråling ( $\Phi$ ) og varmekraften fra jorda ( $G$ ).  $\beta$  finnes ved å måle temperatur  $T$  og vanndamptrykk  $e$  ved forskjellig høyde.  $\Delta T/\Delta e$  finnes ved å plote temperatur ved hver høyde mot vanndamptrykket. Vi antar at Eddy diffusjonskoeffisienten for vanndamp og varme er like.  $\beta$  varierer fra 0.1 (tropisk hav) til 10 (ørken). Er all jorda dekket av vegetasjon (jordevaporasjonen tilnærmet lik 0) blir Bowen ratio et mål på fordampning fra plantene.

$$\frac{[\text{HCO}_3^-]}{13.51} = 4.055 \quad \text{dvs.} [\text{HCO}_3^-] = 54.78 \mu\text{mol l}^{-1}$$

## Atferdsøkologi

Fra studiet av dyreatferd (etologi) har fagområdet atferdsøkologi utviklet seg, som kombinerer funksjon og evolusjonær tilpasning (adapsjon). Hvordan påvirker atferd hastighet og retning på evolusjonen? Evolusjon gir genetisk tilpasning til et miljø.

All atferd har kostnader og fordeler og har spesiell betydning for nære slektninger. All atferd bygger på genetiske faktorer og påvirkes således av naturlig utvalg. Individenes interesser kan være samstemmige eller i konflikt med hverandre. Atferdsøkologien har et evolusjonært perspektiv. Mange typer atferd er energikrevende, spesielt i parringstiden f.eks. parbinding hos fugl.

Mattilgangen varierer i tid og rom. Når, hvor og hvordan skal et individ gjøre fødevalg? Spiseeffektiviteten øker ved å leve i gruppe, men ulempen er at maten blir raskt spist opp, og flokken må oftere flytte seg til et nytt sted. Flokkatferd betyr imidlertid flere øyne som kan detektere en predator og det vanskeligere for predatoren å velge bytte fra en flokk med byttedyr når individene flyr i alle retninger. Dyr midt i flokken har minst sannsynlighet for å bli tatt. Er byttedyrene omtrent like store eller større enn predatoren kan flere byttedyr stille seg i ring som hos moskusoksen når den er truet.

Habitatseleksjon skjer i nær tilknytning til furasjering, og ressurstilgangen blir et mål på habitatkvaliteten. **Optimal furasjeringsteori** forklarer optimal spising ved organisering i sosiale interaksjoner. Skal en fugl spise på en åpen slette med lang vei til beskyttende vegetasjon representerer dette risiko-sensitiv furasjering. Sentralplass-spising vil si at høyrangindivider har en optimal plassering i flokken ved spising, og befinner seg sjelden i en farefull ytterkant. Maksimal energi og tidsminimum-teorien for furasjering sier noen om valg og kompromiss mellom tid og energi brukt til fanging og spising av bytte. Flere typer jaktstrategi hos forskjellige predatorer kan gi evolusjon av en fast flukt- og unngå-atferd hos byttedyrene.

**Funksjonelle responskurver** viser sammenhengen mellom hvor mange byttedyr som spises per tidsenhet på y-aksen versus tettheten av byttedyr på x-aksen. Predatoren bruker tid på å fange, drepe og spise. Det kan være en lineær sammenheng eller responskurvene kan være hyperbolske eller sigmoide som når en metning.

Det er kostnader ved forsvar av ressurser, men gir deretter eksklusiv tilgang til ressursene. Ofte kan begge parter ha fordel av å hindre direkte konflikt.

En predator kan ha valg mellom flere typer mat/bytte, og det kan finnes generalist- og spesialistpredatorer. Byttedyrkvaliteten varierer. Ved å variere matinntaket kan ugrasetere unngå store doser plantetoksiner. Velger dyrene optimal mat med hensyn på ernæring og energi? Noen ganger gnager dyr på horn og spiser leire for å få i seg mineraler. Skogsfugl spiser kvartsgrus som samles i kråsen og brukes til fordøyelse av maten. Energi brukes til livsopphold og til forsvar av territorium. Den kan være en fordel å tidsminimere tiden som brukes til matinntak, f.eks. kan drøvtyggere trekke seg tilbake til et skjulested, gulpe opp maten, tygge den på nytt og viderefordøye den etter at den er spist. Fugl kan lagre mat i en kro som kan utnyttes seinere.

Sosial atferd kan ses på som fordeler for giver og mottaker i en handling og dette kan være samarbeid, kooperasjon (+/+) hvor begge parter har en fordel, men et problem er egoister som lurert systemet. Samarbeid er viktig i situasjoner hvor størrelsen på byttet er større enn predatoren. Samarbeid kan utvikles der det er nært slektskap mellom individene. Det er vanskeligere å utvikle samarbeid under evolusjonen, siden naturlig seleksjon favoriserer egoistisk atferd. Egoisme (-/+) er lett å utvikle. Altruisme, uegennyttig atferd (-/+) med alarmsignaler, hjelpere som er med å fostrer opp søsken, er det færre eksempler på. Slektskapsseleksjon og i hvilken grad individene er i slekt har betydning hos sosiale insekter og pattedyr.

Sosiobiologi er studiet av atferd i sosiale grupper sett fra et evolusjonært perspektiv. Hos sosiale insekter er det søskenaltruisme, med en overforet dronning, diploide hunnlige arbeidsbier og hapoloide droner. Dette gir en asymmetri i genetisk slektskap, men økt overlevelse for slektninger som bærere av samme gener. Altruistisk atferd ved at noen individer ofrer seg for å sikre artens eksistens er mindre vanlig. Araberskarv som hekker i sandørken og må dra ut i den persiske gulf for å finne mat, samt keiserpingvin som hekker i Antarktis er eksempler på fugl som legger egglegging og ruging til ekstreme områder med få predatorer. Brunhodet kufugl (*Molothrus*) følger beitende dyr.

Hos nattsangere, åkerrikse, nattravn, nattergal, rørdrum, myr-, siv-, elve- og busksanger får både hunnfugl og hannfugl likt utseende.

# Evolusjonsøkologi og molekylær økologi

Evolusjonen er grunnleggende basis for all biologi, og forklarer mangfoldet og hvordan populasjoner med organismer endrer og tilpasser seg det stede miljø over tid. Den fossile historien viser en kronologisk orden og felles opphav, prokaryotene etablerte seg før eukaryotene, og fossilene viser overgang mellom arter og dyregrupper fra krypdyr → fugl, fra krypdyr → pattedyrlignende krypdyr → pattedyr. Det er kontinuerlige cellelinjer fra alle dagens celler tilbake til de første cellene på jorda. Delt forhistorie viser seg ved at dyregruppene har felles egenskaper. Felles biokjemi med glykose og trikarboksylsyresyklus, felles elektrontransportkjede i mitokondriene med oksygen som elektronakseptor, DNA med felles baser, og proteiner bygget opp av de samme 20 L-aminosyrene. Embryo hos virveldyrene (vertebratene) er like i tidlig stadium med hale og gjelleposer. Alle vertebratene har forlemmer laget av de samme beinelementene. Beinbygningen med samme homologe grunnstruktur i vingen hos fugl og flaggemus, sveivene hos hval, forbeina hos dyr og armene hos oss gir et blick inn i evolusjonshistorien. Vi kan finne rester av strukturer hos tidligere forfedre. Hval har en strømlinjet kroppsform tilpasset livet i havet, har derfor ikke bakbein, men har skjelettresten etter bekken og leggbein. Hos hjort finner vi rovtann, som rester etter en tidligere utviklingsform. Evolusjonen forutsier (predikerer) at den evolusjonære løsningen hos forskjellige organismer er uavhengig valg av samme løsning på felles funksjonelle problem og vi får utviklet analoge strukturer. Arter som lever i samme miljø har mange felles egenskaper. Vinger hos fugl og insekter har samme funksjon, å fly, men de har ikke samme delte utviklingshistorie. Kaktus i den nye verden og euforbiaer i den gamle verden har ikke felles utviklingshistorie, har delt felles miljø og er eksempel på hvordan sukkulens og torner utvikler seg som respons på et tørt miljø med lite vann, også kalt *konvergent evolusjon*. Fisk, sjøpattedyr og pingviner har ikke felles utviklingshistorie, men alle utvikler strømlinjet kroppsform som respons og løsning på samme problem, hvordan kunne bevege seg raskt i vannmassene. Planter klatrer for å skaffe seg lys og plass, og forskjellige deler av klatreplantene utvikles til klatrestrukturer (slyngtråder, stengel, bladstilk), disse er analoge, men ikke homologe. Pungdyr (marsupialer) og placentale pattedyr har parallell evolusjon, avhengig av habitat og livsstil. De evolusjonære løsningene som utvikles er ikke alltid perfekte. Netthinnen (retina) ligger bak nervene som leder synsimpulsene, og der hvor nervene forlater øyet blir det et hull, en blindflekk. Blekksprut har derimot netthinnen foran de optiske nervene.

Det ytre miljø er ikke homogent, men forekommer flekkevis og det er gradienter i ressurser og vekstbetingelser. Straks en organisme har etablert seg i et miljø gir det utviklingsmuligheter for andre arter som kan koeksistere med nyetablereren.

**Naturlig utvalg** (seleksjon) gir evolusjon av fenotyper og adaptasjon. Adaptasjon er en endring i populasjonene, ikke i individene. Individene evolverer ikke, bare populasjonen. Evolusjon er endring i den genetiske sammensetningen. Naturlig utvalg virker på den genetiske variasjonen som er tilgjengelig i populasjonen. Variasjon er selve fundamentet for evolusjon, og evolusjon er umulig uten en grunnleggende variasjon. Variasjon er en egenskap ved populasjonen. Vekt, høyde, lengde og bredde er numeriske verdier for **kontinuerlig variasjon**, hvor fenotypevariasjonen kan inndeles i stor eller liten. **Diskret variasjon** er form på frø (rynket eller rund), øyefarge, farge på fjær eller pels, hvor variasjonen kan plasseres i kategorier. Årsaken til variasjon er overkrysning og rekombinasjon, uavhengig sortering av kromosomer, transposoner, genduplisering,

polyploid, og mutasjon. Mutasjoner er relativt sjeldne, 1 per 100.000 gener. Mikroevolusjon er genetiske endringer i genfrekvens eller kromosomtall i en populasjon som oppstår i løpet av kort tid fra en generasjon til den neste. Mikroevolusjon er også relativt små evolusjonære endringer som kan gi økolyter.

**Epigenetisk variasjon** (somaklonal variasjon) er variasjon som ikke skyldes forskjeller i basesekvens, men forskjell i metylering eller demetylering av baser i DNA, vanligvis cytosin.

Naturlig seleksjon gir forskjellig reprodutiv suksess, de best tilpassete (adapterte) reproduserer seg og overfører sine egenskaper til avkommet. Naturlig seleksjon gir adaptasjon. Tilpasning er overlevelse og flest mulige levedyktige avkom (fekunditet). Populasjonen har et reservoir av genutgaver (alleler), og evolusjonen selekterer blant disse. Hvis man har to alleler  $A$ : 0.75 og  $a$ : 0.25 betyr dette at 75% av allelene er  $A$  og 25 % er  $a$ . Egnethet ("fitness") gir mest avkom, de best tilpassete får flest etterkommere. Vi ligner mer på våre foreldre enn på andre, vi ser likhetstrekk i utseende og atferd, og grunnen er at vi arver gener fra våre foreldre, men vi er ikke eksakt like våre foreldre, bare ligner.

Ved seksuell reproduksjon arves halvparten av genene fra far og halvparten fra mor. Vi kan følge genene tilbake til besteforeldre, oldeforeldre, tippoldeforeldre og videre bakover i slektshistorien. Utseende, **fenotypen**, er avhengig av genotype, miljø, og interaksjon mellom miljø og genotype. **Genotypen** er kombinasjonen av nedarvete alleler, og genotypeforskjeller gir variasjon. Det var den danske genetiker Wilhelm Ludvig Johannsen som kalte de arvelige elementene for gener, og gjorde den viktige oppdagelse av at det var et skille mellom genotype og fenotype.

Variasjon i alleler for et eller flere gener i en populasjon eller gruppe individer kan bli bestemt kvalitativt. Indirekte via elektroforese og allozymer. Spesifikke gener kan bli klonet og sekvensert. Mikrosatelitter er enkel sekvensrepetert polymorfi. Polymorfi er andel gener som er polymorfe. Heterozygotitet er andel gener hvor gjennomsnittsindividet er heterozygot. Homozygotitet gir uttrykk av flere recessive og potensielt skadelige alleler som blir undertrykket hos heterozygotene. Heterozygotene blir vanligvis mer livskraftige. Både planter og dyr har en rekke mekanismer som fremmer kryssbefrukning og hindrer selvbeffrukning. Hos fugl er det vist at hunnen velger å parre seg med hanner som har immunproteiner (MHC) som er mest mulig forskjellig fra hunnen. Innavl gir økt homozygotitet. Innavlsdepresjon hos ulv er kjent fra dyrehager, hvor ulvunger kan bli født blinde og med andre genetiske skader, eller de kan være dødfødte. Planter tåler innavl bedre enn dyr. Det evolusjonære potensialet blir mindre hos homozygotene pga manglende genetisk variasjon. Populasjoner med liten genetisk diversitet er utsatt for lav fertilitet og høy dødelighet. Det skjer utkrysningsdepresjon hvis det skjer kryssing mellom arter som er altfor forskjellige. Hybridisering hos planter gir vanligvis sterilt avkom. Innavl, tilfeldig genetisk drift og genetisk flaskehals reduserer den genetiske diversiteten. Gepard er liten genetisk diversitet og etter en jakt med høy hastighet klarer ofte geparden ikke å forsvare bytte mot hyener.

Stabiliserende seleksjon fjerner ekstreme former, men det finnes også miljøer som favoriserer det ekstreme. Naturlig seleksjon er ikke synonymt med evolusjon. Naturlig seleksjon er en prosess som kan forklare evolusjon. Evolusjon er forandringer. Det er mange typer seleksjon. Noen fugler legger et bestemt antall egg, mens andre fortsetter til reiret er fullt uansett. Tidlig klekking gir størst mulighet for overlevelse. Dette betyr at fugl som vanligvis er trekkfugl og som satser på overvintring i stedet vil være klar til å

innta et habitat før de langveisfarende kommer. Hos noen fugl f.eks. hønsfugl forlater ungene reiret like etter klekking, og disse fuglene har ofte et lite antall egg.

Skal man reintrodusere en art i et område, må man velge individer som er adaptert til samme breddegrad, hvis ikke skjer kurtise, parring og fødsel på en ugunstig tid av året. Det er samsvar mellom næringstilgang, arbeid og utbytte. Dette gjelder også forelderinvestering versus kostnader i forhold til utbytte. En økologisk strategi kan forklares. Et lite kull kan gi fordel hvis graden av predasjon er liten.

Ved **kunstig seleksjon** har mennesket fremforetlet husdyr, landbruksvekster, hageblomster og kjæledyr. *Brassica oleracea* har gitt opphav til brokkoli, kålrot, blomkål, hodekål og rosenkål. Kunstig seleksjon av domestisert hund har gitt hunderaser som varierer fra St. Bernhard til Chihuahua.

Genetisk variasjon er en forutsetning for naturlig seleksjon og variasjon er viktig for å kunne tilpasse seg et miljø i endring. Endringer i nukleotidsekvens gir endring i aminosyrer, endring i protein og endring i fenotype. Skadelige endringer fjernes. Meiose og befruktning gir rekombinasjon. Rekombinasjon kan omstokke tidligere adaptive genkombinasjoner. Mange kromosomer og polyploidi bidrar til variasjon. Autopolyploidi skyldes feil i meiose som gir doblet kromosomtall. Hvis to arter krysses kan det oppstå en hybrid med allopolyploidi. Mange planter er allopolyploide. Genpool er alle genene i en populasjon hvor individene krysser seg med hverandre. Hvis Hardy-Weinberg likevekten gjelder skjer det ikke evolusjon og allelfrekvensen endres ikke. Forutsetninger for **Hardy-Weinberg likevekt** er tilfeldig kryssing, ingen genflyt (migrasjon), ingen mutasjoner og ingen forskjell i reproduktiv suksess.

Imidlertid er det mer sannsynlig at det skjer parring mellom individer som er nær hverandre enn lenger unna.

Små populasjoner representerer et problem ved tap av genetisk variasjon ved genetisk drift. Dette er resultat i tilfeldig variasjon i dødelighet og reproduksjon og hvor allelene blir fiksert og det er liten variasjon. **Grunnleggereffekt** vil si at et lite antall individer danner starten og grunnlegger en ny populasjon, men bringer bare med seg en liten andel av den opprinnelige genpoolen i foreldregenerasjonen. Grunnleggereffekten oppstår ved barriærer mellom populasjoner, eller ved drastisk nedgang i populasjonen som følge av økologiske forstyrrelser og katastrofer. Når en populasjon delvis kollapse reduseres den genetiske diversiteten. **Flaskehalseffekt** vil si at det er en periode med meget liten populasjonsstørrelse hvor genetisk drift gir tap av genetisk variasjon. Hvis en populasjon går igjennom en genetisk flaskehals vil sjeldne alleler gå tapt og det blir redusert allelvariasjon. Den genetiske flaskehalsen er et resultat av tilfeldig genetisk drift. Tap av alleler skjer i små populasjoner fordi hver generasjon klarer bare å opprettholde bare en del av genpoolen i forrige generasjon. Hvis i tillegg populasjonen har et ubalansert kjønnsforhold mellom hunner og hanner så blir den effektive populasjonsstørrelsen mindre enn den virkelige.

Romlig fysisk eller geografisk atskillelse av populasjoner oppdelt i isolerte fragmenter som hindrer genflyt kan føre til **allopatriisk artsdannelse**. **Genflyt** vil si at et nytt individ migrerer, sprer seg til en ny lokalitet, kommer inn i en populasjon og bringer med alleler i den nye populasjonen. En finsk ulv brakte nytt genmateriale inn i den truede norske ulvebestanden. Grunnen til at to isolerte populasjoner vil endre seg genetisk fra hverandre er forskjellig naturlig utvalg og genetisk drift. En liten del av populasjonen kan bli isolert via forstyrrelser som brann eller flom slik at genflyten i hele populasjonen blir begrenset. Har bare med seg en fraksjon av den genetiske variasjonen fra

hovedpopulasjonen. **Transposoner** og retrotransposoner virker som intragenomiske "parasitter", aktiveres under stress og gir mutasjoner og kromosomomstokninger som kan øke adaptiv evolusjon.

Ved **sympatriske artsdannelse** er det en økologisk atskillelse mellom populasjoner, f.eks. polyploiditet hos planter eller insekter som velger å besøke forskjellige plantearter.

Innavl øker antall homozygote og gir over tid innavlsdepresjon. Det er en optimal utkrysningsavstand basert på ressursbruk. Det skjer **genflyt** ved migrasjon og spredning hvor det blir blanding av alleler blant subpopulasjoner, noe som utvisker forskjeller i populasjonen. Genotypene varierer geografisk grunnet forskjeller i faktorene som gir naturlig seleksjon. Forskjellene blir store hvis det geografiske barrierer som hindrer genflyt, og danner ofte starten på artsdannelse. Fenotypevariasjon i en populasjon kan skyldes genetiske forskjeller eller at miljøet påvirker fenotypen. Fenotype er genotype pluss virkningen av miljø.

**Gametseleksjon** kan påvirke hastigheten på veksten av pollenslange gjennom griffel til frøemnet, eller bevegelseshastigheten av sperm fram til egget i eggleder eller livmor.

**Koevolusjon** var et begrep som ble innført av Ehrlich & Raven i 1964 i studiet av planter og herbivore insekter. Koevolusjon er arter som utvikler seg som respons på hverandre med gjensidig fordel hos to eller flere arter. Darwin brukte begrepet koadapsjon om koevolusjon, resiprok forandring. Egenskapene til hver av artene påvirker egnetheten hos den andre organismen. Koevolusjon er avhengig evolusjon mellom to arter, og kan være mutualistisk eller antagonistisk. Indikasjoner på koevolusjon er når flere nærstående arter spiser av planter i nært slektskap, med parallelle fylogenetiske relasjoner. En strikt koevolusjon er begrenset til et par med arter som fører til en sjelden og spesialisert begrenset respons som gir meget sterk interaksjon mellom de to artene. Diffus koevolusjon påvirker mange arter. Diffus koevolusjon skjer mellom grupper av arter f.eks. mellom blomsterplanter og pollinatorer, eller fruktspisende dyr og planter. Planter kan være beskyttet mot herbivore av insekter og endofyttiske sopp. En soppendofytt kan leve som kommensal, parasitt eller mutualist i en plante. Det finnes imidlertid også en ekstrem spesialisering mellom insekter og planter. Mutualisme mellom insekter og blomster utvikles hvor spesielle munnleder foretrekkes ved pollinering av blomsten. Et eksempel på spesifikk koevolusjon er oksehornacacie (*Acacia cornigera*) i Mexico som har proteinrike noder i bladspissen, nektarier ved bladbasis og oppsvulmete hule torner som til sammen gir mat og husrom for maur (*Pseudomyrmex ferruginea*) og som jager vekk herbivore fra acacietreet. Cecropia tre i tropene er beskyttet av meget aggressive maur som lever i den hule stammen. Både planter og dyr inneholder giftstoffer som er deler av et mindre spesifikt konstitutivt forsvar og et mer spesifikt induserbart forsvar. Plantene inneholder bl.a. alkaloider, terpenoider, fenoler, blåsyreglykosider, glukosinolater, giftige proteiner, protease inhibitorer og garvestoffer som er giftige for herbivore. Insektgift inneholder neurotoksiner, hemolyttiske giftstoffer, fosfolipase, histamin, esterase, protease, acetylkolin, adrenalin og noradrenalin. Predatorene foretar et evolusjonært valg i ressursutnyttelse av matkilder. Generalistene lever på en blandet diett fra en rekke ressurser og som gir en fortykning av giftstoffene. Spesialistene utnytter en bestemt ressurs og har en mer spesifikk avgiftning. F.eks. koala som lever av eucalyptus og panda som lever av bambusskudd. Planter inneholder hormonlignende stoffer som påvirker utviklingen hos insekter. Juvabion fra *Abies balsamea* som er et juvenil horm og cycasteron fra *Cycas* som ligner  $\beta$ -ekdyson.

Gjøk er en reirparasitt som legger egg med samme fargemønster som verten.

**Gen-for-gen hypotesen** forklarer evolusjonært **rustningskappløp** ("red queen-hypotesen" introdusert av van Valen i 1973. Henspiller på Lewis Carroll: Alice in wonderland, hvor Alice og den røde dronningen må løpe så fort de kan fordi verden løper med samme hastighet) med et kontinuerlig selektivt press mellom vert og parasitt med utvikling av virulensgener og resistensgener i en interaksjon mellom genotypene fra de to artene. For hvert gen som gir resistens i verten finnes det et tilsvarende gen for virulens i parasitten eller patogenet. Sex er en fordel i interaksjoner mellom vert og parasitt. Sex gir variasjon som er en fordel i rustningskappløpet mellom vert og parasitt. Sex gir kjønnsforhold 1:1 mellom hanner og hunner (Fischer 1930). Patogenet eller parasitten er avhengig av verten for ikke å dø, og det kan over tid oppstå en gjensidig likevekt. For parasitter som kan ha flere verter er det ikke så kritisk om verten dør.

Den britiske genetiker Anthony C. Allison oppdaget på begynnelsen av 1950-tallet at frekvensen av bærere av sigdcelleanemi i tropiske områder med malaria var høyere enn det man skulle forvente. Genet for sigdcelleanemi gir ved utbytning av en aminosyre et hemoglobinmolekyl med endret form som gir sigdformede røde blodlegemer. Homozygoti for sigdcelleanemi er en alvorlig sykdom som raskt gir død, men heterozygotene har økt beskyttelse mot malaria. Dette er et eksempel på hvordan skadelige mutantalleler fortsetter å eksistere i populasjonen fordi det gir heterozygotene en fordel. En mutasjon i det kjønnsbundete genet for glukose-6-fosfat dehydrogenase kan gi hemolyttisk anemi avhengig av kostholdet, men det er indikasjoner på at denne mutasjonen også beskytter mot malaria. Lignende eksempler på slike mulige sammenhenger i polymorfier er mellom cystisk fibrose og kolera, samt resistens mot HIV-1 og svartedauen 1346-52.

Mennesket er for komplekst til å bare kunne forstås ut fra biologi, men vi må ta i bruk psykologi, antropologi, sosiologi, filosofi og kunsthistorie. Det skjer en **kulturell evolusjon**, forandring i kultur, med sosial overføring av informasjon og kunnskap fra en generasjon til den neste. Hos sosiale dyr skjer det en overføring av kunnskap om reirplasser, skjulesteder, vannhul, gode matkilder og migrasjonsveier, hvor unge individer følger de gamle. I 1949 ble det fra England rapportert om blåmeis som lærte å hakke hull i lokket til melkeflasker (British Birds 42(1949)347-357). Hos mennesket skjer det ikke mye genetisk forandring, men det skjer derimot en stor kulturell evolusjon, som igjen kan påvirke evolusjonen.

#### Litteratur:

Ehrlich, P.R. & Raven, P.H.: Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18 (1964) 586-608.

Fisher, R.A. *The genetical theory of selection*. Clarendon Press 1930.

Janzen, D.H.: Coevolution of mutualism between ants and acacia in Central America. *Evolution* 20 (1966) 249-275.

Janzen, D.H.: When is it coevolution ? *Evolution* 34 (1980) 611-612.

#### Seksuell seleksjon

Ved seksuelle reproduksjon blandet genetisk materiale fra to foreldre og det gir større variasjon i avkommet. Aseksuell reproduksjon gir avkom som er identisk med foreldre, og avkommene er lik hverandre. Hos løvetann (*Taraxacum officinale*) skjer det meste av formeringen aseksuelt (apomikter), løvetann setter frø uten pollinering, men det skjer også en viss grad av seksuell formering hos løvetann. Genflyt fra et individ til et annet stopper med apomikter og apomikter kalles også for mikroarter (rase, underart, varietet). Barriærer mellom arter overstiges når det dannes hybrider. Muldyr er en krysning mellom hest og esel, men er steril. Vanligvis er hybrider sterile, men i noen få tilfeller er hybridene fertile bl.a. hos orkidéer (*Dactylorhiza*). Det er en hybridsone hvor nærstående arter møtes og hybridiserer. Reproduktiv isolasjon som danner en barriære mot genflyt mellom to populasjoner av samme art vil over tid gi oppgav til to nye arter. Artsdannelsen er en kontinuerlig prosess. Isbjørn og brunbjørn har oppstått fra felles opphav.

Europeisk kråke (*Corvus corone cornix*) er grå og svart og lever i NØ-Europa. Svartkråke (*Corvus corone corone*) er helt svart og lever i V-Europa, og disse kråkeartene danner en hybridsone mellom Skotland, Danmark, Midt-Tyskland og Østerrike. Atskilte populasjoner kan møtes seinere. Slike ringarter er eksempel på artsdannelse, hvor det skjer genetiske forandringer på hver side av barriæren som isolerer populasjonene. Når populasjonen møtes sekundært igjen, f.eks. på den andre siden av jorda har de vært isolert lenge nok fra hverandre til at det ikke skjer noen krysning mellom dem.

**Prezygotiske barriærer**, isolering før parring, oppstår grunnet forskjell i atferd, fysiologi, eller mekanisk via anatomiforskjeller. Anatomisk inkompatibilitet i insekter som genitalia med en spesiell form som hindrer hybridisering. Eple (*Malus x domestica*) har prezygotisk barriære og må ha pollen fra en spesiell eplesort for å kunne sette frukt. Noen blomster har en anatomi som hindrer noen besøkende insekter i å overføre pollen. Ved seksuell seleksjon vil artsspesifikk dans, fargemønster og atferd kjennes igjen av hunnen.

En **postzygotisk barriære** er isolering etter befruktning og vil være hvor et befruktet egg ikke blir utviklet fordi den hannlige gameten ikke kommer fram til egget (mekanisk isolering) selv om det har skjedd parring. Eller det kan være hybridsterilitet eller at hybridene ikke utvikler seg.

Partogenese bevarer gode fordelaktige genotyper. Meiose og syngami tar lang tid sammenlignet med mitose. Både seksuell og aseksuell reproduksjon gir en risiko ved overføring av parasitter og sykdommer. Kostnadene ved seksuell reproduksjon er å finne en partner, eventuelt også finne en hann som kan delta i pass og mating av avkommet. Ved lav populasjonstetthet kan det være vanskelig å ha seksuell reproduksjon. Partogenese mest vanlig i tidlige suksesjonsstadier, f.eks. bladlus og ved ekstreme breddegrader og høyder, eller på store havdyp. Gir sex fordel bare i stabile miljøer? Rekombinasjoner kan gi DNA-reparasjon og fjerning av skadelige alleler. Reparasjon ved overkrysning trenger et templat. Ved partogenese øker kontamineringen i genomet. Seleksjon av egenskaper som bare medvirker for å gi økt reproduktiv suksess. Den virker på den måten at det er bare det ene kjønn, vanligvis hanner, som konkurrerer med hverandre om å få befrukte hunner. Favoriserer egenskaper hos det ene kjønn som tiltrekker det andre kjønn, og opprettholder seksuell dimorfi. Rituelle kamper utkjemper på arenaer, men disse arenene kan være utsatt for predatorer. Dette er en intraseksuell seleksjon. Avhenger av graden av konkurranse om parringspartnere, og forholdet mellom



hanner og hunner som er tilgjengelig for parring. Hunnene investerer mer i avkommet enn hannene. Hunnene velger hanner på basis av materielle ressurser i territorier/revir eller genetiske fordeler i avkommet som gjenspeiles fra hannen (velger "gode gener"). I selv kopulasjonsøyeblikket er individene spesielt utsatt for predasjon og ofte er kopulasjonen over på sekunder, men hos rev er det eksempel på at individene henger sammen i kjønnsorganene i lang tid etter parringen. Dette siste kan være en måte å hindre at sperm fra en annen revehann fører til befruktning. Sympatrisk artsdannelse skjer hvor arter er reproduktivt isolert ved genetiske forandringer og artene kan leve side ved side, noe som er vanlig i høyt fragmenterte habitater.

A. J. Bateman framsatte i 1948 hypotesen (**Batemanprinsippet**) ut fra studier av parring hos fruktfluer at seksuell seleksjon virker sterkere på evolusjonen av hanner enn på evolusjonen av hunner, og at begrensningen for å parre seg finnes hos hannene, men gjelder ikke i samme grad for hunnene. Gevir blir brukt til kamp mot andre hjortedyrhanner. Naturlig seleksjon hindrer at geviret blir for stort, noe som gir stopp i rustningskappløpet. **Zahavis handikaphypotese** fra 1975 sier at hunner velger velutstyrte remedier hos hannen fordi dette viser at hannen kan bære handikappet med å drasse rundt på noe tilsynelatende uhensiktsmessig. Hamilton og Zuk mente at seksuell skilfframvisning gir indikasjoner på genetisk beskyttelse mot sykdom.

#### Litteratur:

Andersson, M.: Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299(1982)818-820.

Bateman, A.J.: Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2 (1948) 349-368.

Hamilton, W.D. & Zuk, M.: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites ? *Science* 218 (1982) 384-387.

Moller, A.P. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallows. *Nature* 332 (1988)640-642.

Wikelski, M. & Trillmich, F.: Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution* 51 (1997)922-936.

Zahavi, A.: Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53 (1975) 205-214.

## Fenotypevariasjon og reproduktiv variasjon

Arter som står nær hverandre kan ha svært forskjellig kromosomtall, form og størrelse. Den økologiske genetikken tar for seg betydningen av arv og miljø på variasjonen av individene i populasjonen. Dansken Wilhelm Johannsen gjorde den fundamentalt viktige oppdagelsen i 1909 i skille mellom genotype og fenotype. **Genotypen** er genene individet har mottatt fra foreldrene og overfører videre til avkommet. **Fenotypen** er utseende, morfologi, anatomi, fysiologi, atferd og biokjemi. **Molekylære markører** er små området av genomet som representerer hele genomet og kan brukes til å beskrive individet og arten. Innen molekylær økologi brukes molekylærbiologiske teknikker til å undersøke økologiske problemstillinger.

Innen **kjemisk økologi** studeres kjemiske stoffer i kommunikasjon, alarmstoffer, forsvarstoffer, hormoner, orientering, partnergjenfinning og metabolittmarkører. Nye sekundærmetabolitter kan gjøre plantene mindre attraktive for herbivore insekter og pattedyr, og dette blir favorisert ved naturlig seleksjon. Planter med giftige disse innholdsstoffene kan ha adaptiv radiasjon inn i nye habitater. Insekter selekteres på egenskaper som omgår plantenes forsvarsapparat f.eks. frøbiller som angriper frø fra planter i erteblomstfamilien og som skiller mellom ikke-protein aminosyren canavanin og proteinaminosyren arginin. Lokale variasjoner i blomsterfarger kan være tilpasset de stedegne pollinatorene.

## Stressfysiologi

Planter er stedbundet og må tilpasse seg det stedegne miljø. Effekten av en abiotisk faktor avhenger av mengde, hvor optimal mengde gir optimal vekst. Avvik fra den fysiologiske normaltypen representerer et stress. Plantene kan velge alternative strategier:

- 1) Unngå stresset f.eks. ved å lukke spalteåpninger, CAM-metabolisme, frøsetting for å unngå sesongmessig dårlige vekstforhold
- 2) Tolerere stresset f.eks. ved vannlagring og senking av vannpotensial i røttene hvis økende saltmengde i jorda. Indusjon av alkohol dehydrogenase ved oversvømt anaerob jord.

Planter utsettes for multiple stress.

Palmer som ikke tåler frost og har en utbredelse i tropiske strøk. *Agrostis tenuis* etablerer raskt kobbertoleranse. Toleransen endrer seg ved naturlig seleksjon. Fordeling av arter kontrolleres av toleransegrenser. Victor E. Shelford (1877-1968) var en dyrekolog som innførte begrepet toleransegrenser (Shelfords toleranselov). En art lever innen toleransegrenser i lys, temperatur, salter, oksygen, vann og pH.

Justus von Liebig (1803-1873) viste at raten er begrenset av et begrensende næringsstoff eller faktor (Liebigs minimumslov), men det kan være flere begrensende faktorer.

Varmeveksling i bein og tær, og redusert overflate på ytre ekstremiteter som ører, er eksempler på tilpasninger til et stressfylt miljø. Svalbardrein, polarrev, og isbjørn har et mørkt underhårslag som isolerer og absorberer varmestråling. I kalde strøk har dyrene et varmeisolerende lag med fett f.eks. sjøpattedyr. Piggsvin og bjørkemus unngår kuldestresset ved ekte vinterdvale (hibernerer). Flaggermus, bjørn, og grevling har vintersøvn, hvor høy kroppstemperatur opprettholdes.

**Aklimatisering** til en stressfylt tilstand er en korttids reversibel forandring og utvidelse av fysiologisk toleranse. Ørkendyr graver seg ned eller går inn i skyggen om varme dager. Fugl trekker til varmere områder om høsten. Bier kan kjøle ned kuben med å slå med vingene. Fysiologiske tilpasninger skjer hvor mennesker beveger seg opp i fjellet med mindre oksygen, så øker antall røde blodceller. Blodårer trekker seg sammen ved avkjøling. Aklimatisering er en gradvis tilpasning til endret klima. Adapsjonen skjer

gjennom evolusjon. For arter med vid utbredelse er det økotypen (klimaraser, geografiske raser) som er tilpasset det stedegne miljø. Begrepet økotypen ble introdusert av Turesson i 1922.

Akklimatiseringen kan gi endringer i proteiner og proteinsammensetning, og fettsyresammensetningen i membraner. Akklimatiseringen kan være resultat av en sesongmessig og forutsigbar endring i miljøet, men kan også være en ikke-reversibel utviklingsrespons, en respons på variasjoner i miljøet under veksten. **Fenotypplastisitet** vil si omgivelsesindusert variasjon på genotypen som gir uttrykk på fenotypen. **Reaksjonsnormen** er den geografiske representasjonen av fenotypresponser som resultat av forskjellige miljøer. De første studiene av reaksjonsnorm ble gjort på hjelmdannelse hos *Daphnia* som et resultat av predasjon, et eksempel på syklomorfose. Gener som er involvert i plastisitet er kvantitative arvbare faktorer (QTL).

Aldring gir redusert anabolsk og metabolsk aktivitet og økt følsomhet for abiotiske stress. Hos ettårige planter starter aldring etter blomstring, og i blad hos løvfellende trær på ettersommeren. Gjennom hele plantens livssyklus er det celler som eldes og dør. Regulering av aldring er styrt av genprogram.

**Stress** (l. *stringere* - skyvekraft) er avvik fra optimale livsbetingelser. Fysikerne bruker stress om tensjon (drag) med dimensjon pascal (Pa) skapt av en ytre kraft (N). Utvidelse ved endring i lengde eller sammenpressing gir en strain. Tensjon/strain = elastisk modulus. Elastiske egenskaper er reversible, mens plastiske egenskaper gir irreversible endringer.

Det kan defineres en **stressfaktor** som gir en **stressrespons** og ofte utvikles et **stressyndrom**. Stressresponsen kan være spesifikk eller uspesifikk. Stresset kan omgås ved **stresstoleranse** eller ved **stressadapsjon** via herding. Det er faser i en stressreaksjon. Først er den en **alarmfase** som setter i gang en **stressreaksjon**. Deretter følger en **restitusjonsfase** og **herdingsfase** og det skjer en adapsjon til stresset.

Eksempler på **abiotiske stress**:

- ☞ Elektromagnetisk stråling (mye eller lite lys, UV).
- ☞ Temperatur (høy eller lav temperatur, brann).
- ☞ Vann (tørke, oversvømmelse).
- ☞ Grunnstoffer (mangel, saltoverskudd, surt, basisk).
- ☞ Andre (vind, solifluksjon, snø, is, nedgroing).
- ☞ Antropogene (agrokjemikalier, forurensning, jordsammenpressing, radioaktivitet).

Eksempler på **biotiske stress**:

- ☞ Andre organismer (sopp, bakterier, virus, beiting, tråkk, tett plantebestand, allelopati).

Eksempel på kryssbeskyttelse er at tørke- og saltstress kan gi økt beskyttelse mot kuldestress.

Stress-strain-begrepet fra fysikken kan også benyttes innen stressfysiologi. Deformeringen er først elastisk, men økt intensitet av kraften kan gjøre at deformasjonen bli varig og plastisk. Forandring i form pga. kraften kalles strain. Kraften som trengs for å gi en enhetsforandring kalles elastisk modulus  $M$ .

$$M = \frac{\text{Kraft}}{\text{Deformasjon}} = \frac{\text{Stress}}{\text{Strain}}$$

$M$  er et mål på motstandsevnen (resistansen) ved påvirkning av en ytre kraft. Tidsfaktoren intensitet x varighet avgjør om det blir en elastisk eller plastisk forandring. Det skjer en deformering hvis noe blir strukket forårsaket av en kraft (stress). Masse av et objekt med angitt størrelse og areal ( $A$ ) kan utsettes for en kraft ( $F$ ) eller påkjenning målt i newton (N). **Kraft per arealenhet** angir det stress som objektet utsettes for målt i  $\text{Nm}^{-2}$ . Kraften per arealenhet virker som **årsak (stress)** til **virkingen (strain)** som medfører at lengden ( $l$ ) av objektet endrer seg ( $\Delta l$ ), enten ved sammenpressing hvor lengden blir kortere eller ved strekk (**tensjon**) hvor lengden øker. Strain eller virkning blir et dimensjonsløst tall: lengdeforandringen ( $\Delta l$ ) av et materiale som kan strekkes (av et stress) dividert på opprinnelig lengde ( $l$ ). Forholdet  $\Delta l/l$  blir et mål på virkingen (strain) av stresset. Et strain lik 0.01 betyr at noe strekkes 1 % utover normal lengde.

Hvis man sakte og sikkert strekker et materiale med et visst stress og samtidig måler strekningen ( $\Delta l$ ) eller hvordan materialet motstår utvidelsen kan dette presenteres på en grafisk figur. I starten vil objektet gjennomgå en **elastisk deformasjon**, dvs. det vil gå tilbake til sin opprinnelige lengde hvis stresset fjernes. F.eks. moderat strekning av en gummistrikk eller gummibånd. Hvor stor stigningskoeffisient den initielle linjen har sier noe om **stivheten** til objektet. Stigningen for kurven angir **Youngs modulus**. Jo brattere stigning desto stivere materiale. Youngs modulus gir et mål på reversible elastiske egenskaper til et objekt.

$$\text{Youngs modulus (Pa)} = \frac{\text{stress}}{\text{strain}} = \frac{\frac{\text{kraft}}{\text{areal}}}{\frac{\Delta l}{l}}$$

Hvis man fortsetter strekningen av objektet ved å øke stresset vil det gjennomgå en **plastisk deformasjon**, dvs. objektet vil ikke gå tilbake til sin opprinnelige form hvis stresset fjernes. Videre økningen i stress vil føre til et brudd. Den kraften som gir brudd gir et mål på **bruddstyrken** til objektet. Et objekt har vanligvis forskjellig bruddstyrke avhengig av om det blir sammenpresset eller dratt ut (tensjon), og retningen på kraften kan også være avgjørende. Et objekt som tøyes og strekkes vil kunne få endret volum og form ved en permanent utvidelse eller permanent sammentrekning. Ved strekning av et gummibånd vil både stress og strain (virkning) virke i samme retning (x-akse) og gummibåndet blir tynnere (y-akse) forårsaket av et indusert strain. Det virker en kraft normalt rettet (y) i forhold til dragretningen (x). Forholdet mellom strain i y-akse retning og strain i x-akse retning kalles **Poissonforholdet** og gir et mål på den permanente utvidelse eller sammentrekning (volum og form). Fortegnet blir negativt hvis y-aksen blir kortere, positivt hvis y-aksen blir lenger. **Skjærmotstand** sier noe om et objekts evne til å motstå forandring i form. Ved å integrere arealet under årsak-virkningkurven vil man kunne få et mål på arbeidet ( $\text{Jm}^{-3}$ ) som må gjøres for å deformere et objekt.

**Spennst** til et objekt bestemmes av forholdet mellom arbeid som gjøres når et objekt strekkes eller sammenpresses i forhold det arbeidet som frigis når stresset fjernes. Spennsten og stivheten (elastisk modulus) til en trestamme vil være avgjørende for hvor mye vind som vil forårsake brudd.

Hvis et gras spaltes eller skjæres over brytes det lett. Ei ku slår tunga rundt graset og rykker det opp, tar seg altså ikke tid til å tygge av graset.

Volumendring  $\Delta V$  forårsaket av trykkforandring, forandring i turgor,  $\Delta P$ , kvantifiseres via **volumetrisk elastisk modulus**  $\epsilon$ , og  $\Delta V/V$  er relativ volumforandring:

$$\epsilon = \frac{\Delta P}{\frac{\Delta V}{V}}$$

Elastisiteten til celleveggene er avhengig av elastisk modulus til celleveggen. Høy  $\epsilon$  gir mindre endring i volum dvs. mer rigid struktur.  $\epsilon$  varierer fra 1-50 MPa. Den elastiske deformasjonen av cellen på grunn av turgrotrykket følger **Hooks lov** og den relative volumforandringen  $\Delta V/V$  er proporsjonal med forandring i det deformerende trykket

$$\Delta \frac{V}{V} = \frac{1}{\epsilon} \Delta P$$

Volumetrisk elastisk modulus  $\epsilon$  bestemmer stivheten til veggen. Den avhenger av cellevolum og trykk og er derved vanskelig å bestemme eksperimentelt.

Sukkulenter har celler (hydrenkym) med stor vannlagringskapasitet (hydraulisk kapasitet). Ved vanntap hos sukkulentene vil celleveggene folde seg og på den måten unngå kollaps. Hydrenkym har lav elastisk modulus i motsetning til klorenekym. Døde celler i luftrøttene (velamen radicum) til orkidéer kan lagre vann som tas opp fra lufta og via nedbør.

Støtterøtter er vanlig i tropisk regnskog. Det er platelignende strukturer ved basis av stammen. Kambiecellene kan merke strekning og sammenpressing og lager derved mer xylem.

**Dragkoeffisienten**  $c_d$  (dimensjonsløs) er gitt ved

$$c_d = \frac{\text{dragkrefter}}{\frac{1}{2} \rho w^2 A_{orig}}$$

hvor  $\rho$  (rho) er tettheten til luft ( $1.2 \text{ kg m}^{-3}$ ,  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ) og  $w$  er vindhastigheten.

Man kan uttrykke arealet av snitt av trestammer 130 cm over bakken (basalarealet  $d$ ) uttrykt i  $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ . I en godt utviklet skog er  $d$  fra 20-50. Høyden til det høyeste treet i området tilsvarer ca. verdien av  $d$ .

## Fjellplanter

*Treet sto ferdig med blad og med knopp  
"Skal jeg ta dem?" sa frosten og pustede opp.  
"Nei kjære, la dem stå  
til blomster sitter på!"  
ba treet, og skalv i fra rot og til topp.  
Fra Bjørnstjerne Bjørnson: Arne*

Fjellplantene er ofte utsatt for mye vind, som igjen er med på å senke temperaturen og øke fordampningen fra plantene. Plantene på fjellet har tilpasset seg vindeksponering på flere måter. Generelt er plantene lave og vi finner ofte plantene voksende i tuer, noe som gir hver enkelt plante ly for den mekaniske påvirkning vinden gir. Tuedannelsen medvirker dessuten til at varmestråling ikke så lett tapes til omgivelsene. Behåring av blad og stengel gir også nedsatt varmetap for plantene. At plantene står tett vil også ha en positiv effekt på fordampningen fra bladene og derved hindre uttørking. Nedsenkede spalteåpninger i forhold til overflaten og sammenrullede blader gjør at fuktighetsgradienten ved spalteåpningene blir mindre. Bladene på fjellplanter kan være sammenrullet f.eks. fjellkrekling (*Empetrum hermaphroditum*), og i tue/teppeplanter er bladbredde sjelden over 5 mm. Tykke blad gir mekanisk støtte, og generelt er bladene små. Fjellplantene har lavere spesifikt bladareal (SLA,  $(\text{m}^2 (\text{g tørrvekt})^{-1})$ ) sammenlignet med planter i lavlandet. Bladtykkelsen øker med 10-40 % i fjellet i forhold til lavlandet. Mesofyllarealet i forhold til bladarealet ( $A_{\text{mes}}/A$ ) er større for fjellplanter f.eks. 47 sammenlignet med 36 i lavlandet. Dette vil ha betydning for beregning av fotosyntesekapasitet. Lav temperatur gir endringer i fysiologi og blad anatomi. Issoleie (*Ranunculus glacialis*), bekkesildre (*Saxifraga rivularis*) og fjellsyre (*Oxyria digyna*) har meget store pallisadevevsceller i bladet.

Fjellplantenes temperaturoptimum for fotosyntetisk aktivitet er generelt lavere enn for lavlandsplanter. Det er i tillegg vist at innefor en art varierer fotosyntetisk temperaturoptimum med temperaturen på voksestedet. Fotosyntesekapasiteten for fjellplanter er nødvendigvis ikke lavere enn for andre planter, og i fjellet kan den variere fra 3-18  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , og siden partialtrykket av  $\text{CO}_2$  er mindre må opptaket av  $\text{CO}_2$  være mer effektivt enn for lavlandsplantene.

Det er viktig for fjellplantene å komme raskt i gang med veksten om våren. Blomsteranlegg er laget året før. Noen planter er vintergrønne og kan dermed starte fotosyntesen straks snøen er smeltet. Noen starter også fotosyntesen under snøen.

Vekstsesongen på fjellet er kort og ikke alltid velegnet for frøsetting. Formering via yngelknopper og vivipari er derfor ikke uvanlig. Parabolske former i rosetter og blomst øker temperaturen i planten.

Generelt vil fjellplanter tåle nattefrost i vekstperioden. Motstand mot vinterfrost utvikles raskt om høsten, slik at vekst og utvikling kan fortsette lengst mulig på ettersommeren. Arter som vokser på rabber med lite snødekke tåler lavere vintertemperatur enn f.eks. snøleiearter. I snøleiene blir vekstperioden kort.

Noen av de strategiene som plantene benytter for å beskytte seg mot frost, gir beskyttelse mot tørke og skade av vind.

Frostbeskyttelsen kan skje ved:

- nyktinastiske bevegelser (lukking av blomst, sammenrulling av blad)
- gamle døde planterester som holder på utstrålingsvarmen fra jorda.

- lagring av varme hos planter med stort volum i forhold til overflatearealet
- varmeopptak fra omgivelsene. F.eks. vil rosetter ta opp varme fra jorda.
- at vann fryser på overflaten av planter og avgir frysevarme som kan holde temperaturen i plantevevet over frysepunktet.
- mørke farger.

Plantene i fjellet trenger beskyttelse mot lys, også UV-lys, i perioder med sterk innstråling. Det er UV-absorberende flavonoider i vakuolen i epidermiscellene som gjør at lys med kortere bølgelengder enn 400 nm ikke slipper inn til fotosynteseapparatet

Ikke alle planter i fjellet er typiske fjellplanter. Sauesvingel (*Festuca ovina*), smyle (*Deschampsia flexuosa*), engsoleie (*Ranunculus acris*), blåbær (*Vaccinium myrtillus*), blåklukke (*Campanula rotundifolia*), skogstjerne (*Trientalis europaea*), gullris (*Solidago virgaurea*), geitrams (*Chamaenerion angustifolium*) og rød jonsokkblom (*Melandrium rubrum*) finnes også i lavlandet, men vi må anta at høyfjellstypene representerer egne økotyper. Fjellplanter kan godt klare seg i lavlandet hvis de ikke får noen konkurranse fra andre arter. Det finnes også eksempler på at fjellplanter mistrives i den høyere temperaturen i lavlandet.

I den korte snøfrie perioden på fjellet utgjør vegetasjonen en betydelig energiutvekslingsflate. Vegetasjonen akkumulerer biomasse som plantene selv og de andre delene av økosystemet er avhengige av.

Lufttemperaturen i alpine strøk er nesten alltid under optimum for fysiologiske prosesser i plantene selv midt i vekstsesongen. I lavlandet er luften varmest i toppen av plantebestandene. I alpine strøk er luften om dagen i vekstsesongen varmest nær bakken. Fjellplantene har en rekke morfologiske tilpasninger som påvirker tykkelse av grenselag, bladtemperatur og konveksjon. Lav temperatur betyr nødvendigvis ikke at det oppfattes som kaldt for plantene.

Temperaturen varierer mye innen et lite område og plantene kan ha høy temperatur i klarvær og mens solen står høyt på himmelen, men full solinnstråling er ikke nødvendig for å heve temperaturen i planten over lufttemperaturen. Selv i overskyet vær skjer dette. Om natten derimot synker bladtemperaturen under lufttemperaturen. Frost spiller en stor rolle ved fordeling av arter på jorda.

Fjellplantene behøver nødvendigvis ikke ha en genetisk kontrollert vekststrategi som gir stor rotbiomasse. Eksempler på dette er brearve (*Cerastium cerastoides*), fjellarve (*Cerastium alpinum*) og fjellskrinneblom (*Arabis alpina*) - alle med liten rot.

Lav temperatur begrenser resirkulering av næringsstoffer, men mye tyder på at næringstilgangen ikke begrenser veksten i alpine strøk.

Moser og lav viser også stor tilpasning til alpint klima. Hvorfor er disse så veltilpassede? Mosene har liten intern vanntransport og er ektohydriske. Mosene danner ofte tette matter og vannet går rett inn i bladet som er ett cellelag tykt. Vannet kan bevege seg ved kapillarkrefter fra bakken og opp i tua. Regnvann beveger seg ovenfra og nedover. Mosene tørker lett ut, men mattene reduserer vanntapet i forhold til et enkeltindivid. Forøvrig tåler mange mosearter godt uttørking (skyldes spesielle proteiner) og isdannelse skjer utenpå mosebladet. Tidlig i vekstsesongen kan fotosyntesen hos moser være optimal allerede ved 0 °C.

Lav lever i obligat symbiose med alger og/eller blågrønnbakterier. De fotosyntetiserende organismene lever som ekstracellulære endosymbionter. I visse strøk bl.a. høyfjellet er det lav som dominerer økosystemet. Det skyldes lavthalluset sin evne til å overleve ekstrem kulde, varme og tørke i et hvilestadium. Rent funksjonelt kan man finne likhetspunkter mellom lav og ektomykorrhiza hvor soppen får fotosynteseprodukter

fra den fotosyntetiserende organismen. Soppen må sørge for gassutveksling og bringe algen opp i lyset.

## Solifluksjon

I strøk med sterk teledannelse hvor jordbunnen vekselvis fryser og tiner opp igjen, vil det foregå bevegelser i det øverste jordlag.

Solifluksjon (jordflyt) er ustabil jord i bevegelse hvor det er vanskelig for plantene å etablere seg. Jordsig påvirker strukturen i marken og dannes ved telegnende prosesser. Avvekslende frysing og tining kan gi opphav til polygonmark. Et annet navn på dette er strukturert solifluksjon, idet bare de største steinblokkene påvirkes og fryses opp i velorganiserte ringer. Fenomenet er mest utpreget i polare strøk.

Om våren vil jorden i de seine snøleiene bli mettet med vann. Skjer dette i en skråning kan hele jordmassen skli nedover skråningen og danne jordvalker. Fenomenet kalles amorf solifluksjon eller jordflyting. Safranlav (*Solorina crocea*) tåler godt jordflyt.

## Vegetasjonssoner

Fjellet kan deles i 3 vegetasjonssoner selv om grensen mellom dem ikke er skarp:

**Lavalpin sone** (lavfjell) med dvergbusker og vierbelter fra skoggrensen til de øvre forekomster av blåbærhei og vierkratt. Dominerende arter er dvergbjørk (*Betula nana*), einer (*Juniperus communis*), sølvvier (*Salix glauca*), lappvier (*Salix lapponum*) og ullvier (*Salix lanata*). Sammen med vierkrattet vokser blålyng (*Phyllodoce caerulea*) og krekling (*Empetrum hermaphroditum*)

**Mellomalpin sone** (mellomfjell) med gras og heivegetasjon er begrenset av øvre grense av lavalpine sone og går så høyt som det er sammenhengende vegetasjon. Rabbesiv (*Juncus trifidus*) med sin karakteristiske brunfarge finnes i dette beltet, samt stivstarr (*Carex bigelowii*), lav og moser

**Høyalpin sone** (høyfjell) ligger over mellom alpine sone, og er karakterisert av at plantedekket ikke er sammenhengende. Plantene vokser enkeltvis og spredt, og det er ustabil jordsmonn.

I denne sonen finnes bl.a. issoleie (*Ranunculus glacialis*), musøre (*Salix herbacea*) og på vestlandet fjellpyrd (*Diapensia lapponica*).

**Rabbevegetasjon** på avblåste fjellrygger består av **snøskyende** (chinofobe) og vindtålende arter. Jorda er som regel skrinn og tørr. Sammen med sterk vind og tørke vil frost om vinteren gi mulighet for tørkeskader. Plantene som vokser på slike rabber er tørketilpasset (xeromorfe). De er ofte tuedannende og vannforsyningen sikres ved grunne adventivrøtter. På rabbene finner vi ofte rabbesiv (*Juncus trifidus*), stivstarr (*Carex bigelowii*), sauesvingel (*Festuca ovina*), rypebær (*Arctostaphylos alpina*) og greplyng (*Loiseleuria procumbens*); og lavene gulskjerpe (*Cetraria cucullata*), rabbeskjegg (*Alectoria ochroleuca*) og gulskinn (*Cetraria nivalis*).

Nysomme oligotrofe arter er finnskjegg (*Nardus stricta*), gullris (*Solidago virgaurea*), fjellsveve (*Hieracium alpinum*), skogstjerne (*Trientalis europaea*), krekling, blåbær, kråkefot og einer.



Består jordsmonnet av skifrig næringsrik jord kan det dannes reinroseheier med reinrose (*Dryas octopetale*), rabbetust (*Kobresia myosuroides*), fjellsmelle (*Silene acaulis*), rødsildre (*Saxifraga oppositifolia*), svarttopp (*Bartsia alpina*), fjellfrøstjerne (*Thalictrum alpinum*), fjellrapp (*Poa alpina*) og reinmjelt (*Oxytropis lapponica*).

**Snøleivevegetasjon** finnes i på områder hvor snøsmeltingen skjer flekkvis og om våren lages det en snøflekkmosaikk avhengig av lokalklimatiske forhold. I lesider kan snødekket ligge lenge. Kan deles inn i tidlige og seine snøleier. I snøleiene finner vi **snøelskende** (chinofile) arter. Snøen beskytter mot vintertørke og frost, men samtidig får plantene under snøen kortere vekstsesong. Noen planter løser dette ved å ha ferdige blomsterknopper dannet året før og at en del av utviklingen foregår under snøen. I de **tidlige snøleiene** smelter snøen helt vekk og jorden tørker om sommeren. Dette gir stabil jord. Pga snødekket fryser ikke jorda i samme grad som på snøfritt område. I **næringsfattige områder** finnes blåbær (*Vaccinium myrtillus*), fjelljamne (*Lycopodium alpinum*), gullris (*Solidago virgaurea*), blålyng (*Phyllodoce coerulea*), blokkebær (*Vaccinium uliginosum*) og smyle (*Deschampsia flexuosa*). Fjellburkne (*Athyrium alpestre*) har karakteristisk vokseplass ved større steiner. Det samme gjelder hestespreng (*Allosurus crispus*).

I de **seine snøleiene** er jorden vannmettet om våren under snøsmeltingen. Jorden er derfor ustabil og glir lett på underlag og vi får amorf solifluksjon med typiske jordvalker. Bare planter som har rotsystem som er ufølsomme for denne jordforflytningen kan vokse der. Blålyng (*Phyllodoce coerulea*) og musøre (*Salix herbacea*) tåler solifluksjon. Blåbær (*Vaccinium myrtillus*) og fjelljamne (*Lycopodium alpinum*) er derimot følsomme for dette.

Eksempler på næringsfattige (oligotrofe) seine snøleiesamfunn er områder med musøre som erstattes av snøbjørnemose (*Polytrichum norvegicum*) og snøsigdmose når snøen blir liggende svært lenge.

Stjernesildre (*Saxifraga stellaria*) og fjellsyre (*Oxyria digyna*) finnes i snøleier der hvor vann renner i hele vekstsesongen.

Eksempler på næringsrike (eutrofe) seine snøleiesamfunn er engsnøleier med artsrike samfunn på ustabil mark med rynkevier (*Salix reticulata*), fjelltistel (*Saussurea alpina*), fjellfiol (*Viola biflora*), fjellfrøstjerne (*Thalictrum alpinum*), stivstarr (*Carex bigelowii*) og fjellveronika (*Veronica alpina*).

**Kildevegetasjon** har typiske planter som kildemose, kaldnikkemose og knoppsildre (*Saxifraga cernua*). Kaldnikkemosen kjennes lett på sin lysgrønne farge, samt at vannet preller lett av pga velutviklet kutikula. Sammen med disse finnes stjernesildre (*Saxifraga stellaris*), gulsildre (*Saxifraga aizoides*), kildemjølke (*Epilobium alsinifolium*), setermjølke (*Epilobium hornemanni*) og bekkeblom (*Caltha palustris*). Nær breer finnes ofte næringskrevende arter som kan utnytte finknust friskt jordmateriale. Vi kan finne bergveronika (*Veronica fruticans*) og aurskrinneblom (*Cardaminopsis petraea*).

**Høystaudeenger** finnes i frodige områder med bjørkeskog og domineres av kraftige planter som tyrihjelme (*Aconitum septentrionale*), turt (*Cicerbita alpina*), rød jonsokblom (*Melandrium rubrum*) og hvitsoleie (*Ranunculus platanifolius*). Bergfrue (*Saxifraga cotyledon*) vokser på skyggefulle fuktige og næringsfattede bergvegger.

For å reprodusere seg trenger fjellplantene å tilpasse seg en kort sommer hvor temperaturen sjelden stiger over 15 °C. Den lave temperaturen senker

metabolismehastigheten og frost kan forekomme i hele vekstsesongen. Den lave temperaturen kan også redusere aktiviteten til pollinerende insekter. Den korte sommeren gjør blomstring og frøsetting i en vekstsesong til en usikker affære. Flere gras i fjellet er **vivipare** som fjellbunke (*Deshampsia alpina*), fjellrapp (*Poa alpina*), geitsvingel (*Festuca vivipara*), harerug (*Polygonium viviparum*) og knoppsildre (*Saxifraga cernua*).

Reproduksjon i arktiske strøk kan være basert på apomixis eller vegetativ formering. Dette eliminerer tidstapet som oppstår ved krysspollinering. Fjellplanter er mindre utsatt for parasitterende arter. Krysspollinering gir en fordel hvis plantene er svært utsatt for slike organismer. Rødsildre trenger insekter til pollineringen, og dette er begrensningen i reproduksjonen. Ettårige planter i fjellet er ikke vanlig, men dvergtsyre (*Koenigia islandica*) og snøsøte (*Gentiana nivalis*) er ettårige.

*"Finnskjeggen er det fattigste strå på jord - uten blad og blomst, grå som en vargpels, stri og strittende - i sannhet, den vokser på stengrunn! Den nærer seg av den skrinne livløse jord som såvidt dekker undergrunnens kuplong og kampesten; det ville være ubillig å kreve at den skulle té seg lik roser og liljer i Sarons dal. På den åpne værharde slette må den stå - der sønnenvind og nordenvind kappes om å feie med kjempestore soplimer sneen inn i vierkrattet og enerkjerrene rundt omkring - så barfrosken får fritt spillerom der fra den tidlige høst til den sene vår. Når slåttekarene kommer med sin blankslipte ljà på akselen og brynstokken i belteremmen, går han likegyldig over finnskjeggåsen uten å ofre den en tanke; finnskjegg er bukfyll og beitende mule rører den sjelden eller aldri. Og likevel! Om finnskjeggen ikke sto der på sletten ville fjellet ha vært enda fattigere enn det er - for det er ikke bare nordenvinden som tumler seg på kåsen, huier og huserer høst og vintertid, men også den milde sønnenvind - den med sol i - gjester den --- og da synger finnskjeggen sin stille fattigmannssang".* Fra Johan Falkberget: *Christianus sextus*. I hammerens tegn.

## Vann og vannplanter

### Ferskvann

Oligotrofe sjøer er næringsfattige, klare og med liten produktivitet. Karakterarter er brasmegras (*Isoetes*), flotgras (*Sparganium angustifolium*) og botnegras (*Lobelia dortmanna*). **Eutrofe sjøer** er næringsrike sjøer og ligger ofte i områder hvor det skjer gjødselavrenning fra jordbruk. Karakteristiske arter er takrør (*Phragmites australis*) og tjønnaksarter (*Potamogeton*) og langs land vokser mannasøtgras (*Glyceria fluitans*) og strandrør (*Phalaris arundinacea*). **Dystrofe sjøer** er brunfargede vann med mye oppløst humus (myrtjern) ofte med gul nøkkerose (*Nuphar lutea*) som en karakterart. Kalsium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) kan danne kompleks med humusstoffer og felle dem ut. Kalsiumfattig vann blir derfor ofte brunfarget av humus.

De fleste sjøer har en lagdeling (**stratifisering**): De øvre vannmassene varmes opp av sola, utvider seg, og får mindre tetthet enn det kjøligere bunnvannet. Sommerprofilen har en varm **epilimnion** og en kald **hypolimnion** atskilt av en **termoklin** (metalimnion) hvor det er størst temperaturforandring. Vind gir også turbulens i det øvre vannlaget epilimnion. Det øvre laget tømmes for næringsalter om sommeren. Vår og høst er det

mer jevn temperatur i vannet og vannet blandes lettere av vind. Vinterstratifisering gir kaldt vann, men vannet like under isen har mindre tetthet.

Det er transport nedover i vannet av nitrogen og fosfor i form av synkende celler og avfall fra zooplankton som spiser av fytoplankton. Ved tilførsel av nitrogen og fosfor fra landbruk, kloakk eller ved næringsrikt vann fra hypolimnion kan dette gi algeoppblomstringer. Dette følges så av en oppblomstring av zooplankton som gresser på fytoplankton. I den **trofogene sonen** er det fotosyntese og syntese av organiske materialer og oksygen. I den **trofolyttiske sonen** skjer det nedbrytning og oksygen forbrukes.

Fytoplankton, produsentene i vannet, kan forekomme som encellede eller som kolonier. Blågrønnbakteriene kan danne klumper og kolonier (*Anacystis*), bunter med tråder (*Aphanizomenon*) eller lange kjeder (*Anabaena*). Algene kan inneholde **gassvakuoler** slik at de kan flytte seg i vannmassene. Diatoméene kan ikke bevege seg på denne måten. Planktongrønnalger forekommer som ubevegelige (*Chlorella*, *Scenedesmus*) eller med flageller som *Chlamydomonas*. I oligotrofe innsjøer er det lite fytoplankton f.eks. *Staurastrum* i svakt surt vann og diatoméen *Cyclotella* i nøytralt og svakt basisk vann. I mesotroft vann og middels næringsrikt dominerer dinoflagellater av slekten *Peridinium*. I eutroft vann finnes *Asterionella* og *Melosira* om våren og disse erstattes av *Anacystis* og *Aphanizomenon* om sommeren. En del av algeflooraen består av celler og kolonier som lever på overflaten av steiner, bunnsedimenter og vannplanter. De festes av "slim" eller "limes" fast til substratet. Dette siste har stor betydning i elver og bekker.

Fotosyntetiske bakterier har mindre betydning for primærproduksjonen i akvatiske systemer. Det er 3 klasser fotosyntetiske bakterier som lever anaerobt i vann blant annet i vann nær kysten hvor bunnvannet danner et stabilt anaerobt saltvannslag dekket av ferskvann: **de grønne svovelbakteriene** (slekten *Chlorobium*), **purpur svovelbakteriene** (eks. slekten *Chromatium*) og **purpur-ikke-svovelbakteriene** (eks. slekten *Rhodospseudomonas*).

Refleksjon av lys fra en vannoverflate avhenger av solhøyde og bølger. Rødt lys absorberes raskest i rent vann og blått lys trenger dypest. Hvor mye lys som trenger ned i vannet avhenger av solhøyden, men også av turbiditeten i vannet. Lys brytes og spres av stoffer i vannet. Lys kan absorberes av gule pigmenter i vannet (gilvin), og av fotosyntetiserende organismer og partikulært stoff (tripton). Langbølget varmestråling absorberes av de øverste mm av vannet. Forholdet mellom rødt/mørkerødt lys øker lineært med dybden.

## Våtmarker

**Våtmarker** er områder hvor vannspeilet ligger over eller like over overflaten av jorda i større deler av året. Våtmarkene kan bli oversvømt av både saltvann og ferskvann. Våtmarkene kan deles inn i:

1) våtmarker hvor dekomponeringen går sakte og vi får en akkumulering av organisk stoff som i **myr**

2) våtmarker med liten akkumulering som gir **sump**. De vanligste artene slike steder er dunkjevle (*Typha*), takrør (*Phragmites*), og *Cyperus*. De danner aerenkym og kan skille ut oksygen fra røttene som gir avsetninger av brunfargede  $Fe^{3+}$  oksider på røttene.

## Vannplantenes problem

Vannplantenes problem er den lave diffusjonshastigheten for gasser i væskefase og de lave konsentrasjonene av karbondioksid ( $\text{CO}_2$ ) og oksygen ( $\text{O}_2$ ) sammenlignet med gassene i gassform.

Avhengig av konsentrasjonene av  $\text{CO}_2$  og  $\text{O}_2$  vil forholdet mellom fotosyntese og fotorespirasjon variere. Dette gir stor variasjon i  $\text{CO}_2$ -kompensasjonspunkt for en vannplante.

Mye tyder på at akvatiske angiospermer har vendt tilbake til vannet i sen evolusjonær tid. Det er meget spesialiserte planter. Mange planter er "amfibier" som kan leve både i vann og på land. Vannplantene har ofte **heterofylli** dvs. forskjellig bladform, avhengig av om bladene er over eller under vann.

Neddykkede vannplanter kan karakteriseres som skyggeplanter. Vannplantene har ikke så store fluktuasjoner i omgivelsenes temperatur som landplantene. Noen av vannplantene kan fotosyntetisere ned til 2 °C. Optimum er ca. 20 °C.

I vannet er det en likevekt mellom karbonat, bikarbonat og karbondioksid avhengig av pH. I surt vann med pH lavere enn 5.5 vil mer enn 90 % av alt uorganisk karbon foreligge som karbondioksid ( $\text{CO}_2$ ). Ved pH mellom 7.5 og 9.5 er mer enn 90 % som bikarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ). Totalinnholdet av uorganisk karbon blir lavt i surt vann siden alt foreligger som  $\text{CO}_2$ . Akvatiske moser utnytter godt  $\text{CO}_2$  og dominerer i surt vann. I basisk vann kan det skje utfeller av kalsiumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ).

Makrofyttene er de makroskopiske plantene i vannet. **Lemnider** (flyteplanter) kalles planter som flyter på overflaten f.eks. andmat (*Lemna*). **Flytebladplanter** kalles plantene som har assimilerende blad som flyter på vannoverflaten. Eksempler på slike er nøkkeroser, vanlig tjønnaks (*Potamogeton natans*), og piggnopp-arter (*Sparganium*). Planter med bladene nedsenket i vannet kalles **eloeider** (langskuddsplanter). Slike er vasspest (*Elodea*), tjønnaks-arter. Gras- og rusttjønnaks har både flyteblad og nedsenkete blad. Neddykkete planter med stive opprette skudd kalles **isoetider** (kortskuddsplanter) og eksempler er botnegras (*Lobelia dortmanna*), brasmegras (*Isoetes*). **Sumpplanter** kalles de som har røttene i vann. Ålegrasartene (*Zostera*), havgras-arter (*Ruppia*) og dvergsivaks finnes i saltvann. Noen arter trives best i brakkvann (busttjønnaks, havgras, havfrugras).

Planter med flyteblad finnes i alle sjøer uavhengig av om det er surt eller basisk, siden disse bladene står i direkte kontakt med luftas karbondioksid som landplantene. Flytebladene har spalteåpninger på oversiden av bladene.

Karbonat kan ikke brukes i fotosyntesen. Det er bare enzymet fosfoenolpyruvat karboksylase som kan bruke bikarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) direkte, men spesielt ved høy pH blir  $\text{HCO}_3^-$  en viktig karbonkilde. Når  $\text{HCO}_3^-$  brukes blir det et overskudd på hydroksylioner ( $\text{OH}^-$ ). Opptak av karbonndioksid og bikarbonat øker derved pH slik at karbonat felles ut. **Stromatolitter** inneholder både karbonat og kisel. Overgangen mellom karbondioksid og bikarbonat katalyseres av enzymet **karbon anhydrase**. pH kan stige meget høyt i de omgivende vannmasser ved høy fotosyntese. Det kan være slik at  $\text{HCO}_3^-$  tas opp på undersiden av bladet som blir surt og  $\text{OH}^-$  skilles ut på oversiden, som blir basisk.

Spesielt sjøvann har høy konsentrasjon av  $\text{HCO}_3^-$  (2 mM), og de marine algene bruker bikarbonat i sin fotosyntese.

## Vannplantenes tilpasninger

En viktig faktor som begrenser fotosyntesen under vann er tilgangen på oppløst uorganisk karbon og lys. Det er en rekke fotosyntetiserende organismer i det akvatiske miljø: encellede og flercellede alger, makroalger og angiospermer. I anaerobt miljø kan det forekomme fotosyntetiserende bakterier. En av fordelene vannplantene har er rikelig tilgang på vann. De trenger derfor ikke spalteåpninger og beskyttelse mot vanntap med kutikula og tykkvegget epidermis. Behovet for vanntransportsystem (xylem) er også betydelig minsket og fungerer bare ifm. transport av næringssalter (grunnstoffer) som er tatt opp fra bunnsedimentene. Høy tetthet i vann reduserer behovet for styrkevev, noe som landplantene må investere store mengder av i sine skudd. Høy varmekapasitet i vann gjør at det mindre temperaturfluktuasjoner gjennom døgn og vekstsesong. Ekstremt høye temperaturer forekommer ikke i vann. Ulempene ved å vokse i vann er redusert lystilgang og lav diffusjonshastighet av gasser i vann. En ulempe er også manglende transpirasjonsstrøm som kan frakte næringssalter. Det kan ofte bli dårlig oksygentilgang for rotfaste vannplanter. Kraftig bevegeelse i vannet kan skape et mekanisk stress.

Lys absorberes av uorganisk og organisk stoff og fytoplankton og andre organismer. Mengden lys som absorberes kan beskrives av

$$I = I_0 \cdot e^{-kz}$$

hvor  $z$  er tykkelsen til vannlaget (m) og  $k$  er en konstant som varierer fra 0.3 i klart vann til 0.9 i eutrofe sjøer. All gasdiffusjon er i størrelsesorden 10 000 ganger mindre i vann enn i luft og grenselaget omkring neddykkete planter varierer fra 100 til 500  $\mu\text{m}$ . For landplanter er dette laget bare noen få  $\mu\text{m}$ .

$\text{CO}_2$  konsentrasjonen i vann overstiger sjelden 350  $\mu\text{M}$ . Konsentrasjonen av bikarbonat varierer fra 0 til 5 mM i hardt vann. Alle vannplanter kan bruke  $\text{CO}_2$ , og noen kan i tillegg bruke bikarbonat.

Fotosyntesen er halvmettet ved  $\text{CO}_2$  konsentrasjon 60-300  $\mu\text{M}$  og mettet ved 350-650  $\mu\text{M}$ . For bikarbonatbrukere er den halvmettet ved 0.5-0.8 mM og mettet ved 1.5-2 mM. Vannplantene mangler kutikula, og har kloroplaster i epidermis.

Botnegras (*Lobelia dortmanna*), tjønngras (*Litorea uniflora*) og brasmegras (*Isoetes sp.*) benytter seg av at det ofte er høyere konsentrasjon av karbondioksid i bunnsedimentene enn i vannet. Disse plantene vokser som rosetter og har stor rotutvikling og velutviklet luftkanalsystem fra røtter til skudd. Siden transporten skjer ved diffusjon kan ikke bladene være for lange.

Noen akvatiske makrofytter kan også ha blad over vann i visse stadier av livssyklus. Dette gir økt  $\text{CO}_2$ -tilgang og økt transpirasjon vil også gi økt næringsopptak fra bunnsedimenter.

Neddykkede vannplanter har lav fotorespirasjon. De fleste kan utnytte bikarbonat som karbonkilde. Hos vasspest (*Elodea canadensis*) og *Potamogeton* arter vil det periplasmiske rom og grenselaget like ved bladoverflaten bli sur slik at likevekten mellom bikarbonat og karbondioksid forflyttes. Forsuringen skjer på den abaksiale siden av bladet

og alkaliserings på den adaksiale. Akvatiske C4 planter mangler kransanatomi, og C3 og C4 metabolismen er sannsynligvis lokalisert til forskjellige steder i cellen.

Vannplantene har følgende karakteristika:

1) Bladene under vann er tynne og trådsmale. Dette gir store overflater og kortere diffusjonsvei for karbondioksid. Bladet kan være bare to cellelag tykt. Epidermis inneholder kloroplaster. Luftvev kan fylles med oksygen som kan benyttes til respirasjon.

2) Vann og sumpplanter har som regel et nettverk av luftkanaler (aerenkym) fra blad over vannet gjennom stengelen og ned til røttene. Disse sørger for oksygentilførsel til røttene. Oksygen som produseres under fotosyntesen i bladene samles i dette luftkanalsystemet. Diffusjon og massestrøm er begge mekanismer som kan bidra til oksygentransporten. Ofte har luftkanalsystemene ved nodiene en gjennomhullet plate med små porer. I mangroveskog kan det dannes luftrøtter (pneumatoforer) som står opp over vannet.

3) Vannplantene har lite eller mangler fullstendig styrkevev. De mangler også lignin. Som regel er røttene lite utviklet.

4) Plantene bruker karbondioksid oppløst i vann som substrat for enzymet rubisko, mens enzymet fosfoenolpyruvat karboksylase bruker bikarbonat. Planter som vokser i surt vann som brasmegras og tjønngras har en form for C4-metabolisme med fosfoenolpyruvat karboksylase som CO<sub>2</sub>-fikserende enzym. På grunn av den lave K<sub>m</sub>-verdien fosfoenolpyruvat karboksylase har for bikarbonat letter dette opptaket av CO<sub>2</sub>, sammenlignet med rubisko som bruker karbondioksid som substrat og har mye høyere K<sub>m</sub>-verdi. Ved høy pH i vannet vil planter som kan utnytte bikarbonat (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) ha en fordel. Disse vil også ha en lavere fotorespirasjon.

5) Ofte er det utfelling av ferrijern (Fe<sup>3+</sup>) på røttene som gjør dem brunfargede. Under anaerobe forhold i sedimentet med svart jord som inneholder FeS kan det bli så høye konsentrasjoner av ferrojern (Fe<sup>2+</sup>) at dette virker toksisk på planterøttene.

6) Vannplanter kan overleve vinteren på bunnen av vann og innsjøer. Her kan de ha sine røtter, eller overvintre som vinterknopper (**turioner**). Daglengden via fytokromsystemet gir beskjed om når planten starter å lage turioner. Dannelse av turioner kan induseres av abscisinsyre.

Vannplantene har spesialisert seg til en visse vanddybde, selv om en plante som nøkkerose er svært fleksibel når det gjelder vannstand.

Dypere enn 1 m blir det et meget stort forhold mellom rødt og mørkerødt lys. Fytokromsystemet fungerer sannsynligvis ikke for planter som lever helt neddykket. For vannplanter med flyteblad blir fytokromlikevekten viktig.

Tjønnaks (*Potamogeton*), vasspest (*Elodea canadensis*) og tusenblad (*Myriophyllum*) dominerer i alkalisk vann. Sure sjøer domineres av botnegras (*Lobelia dortmanna*), stivt brasmegras (*Isoetes lacustris*), tjønngras (*Littorella uniflora*). Ved pH rundt 7 finner vi blandete populasjoner.

Utfelling av kalsiumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ) på vannplanter skyldes en interaksjon mellom planten og fysiokjemiske egenskaper til vannet rundt planten. Hos tjønnaks tas bikarbonat opp på undersiden og hydroksylioner ( $\text{OH}^-$ ) skilles ut på oversiden.

Nitrogen, fosfor og silisium har stor betydning for produktiviteten i akvatiske systemer.

Selv om eukaryotene trenger oksygen behøver ikke det bety at de trenger konstant tilførsel av oksygen.

Oksygenkonsentrasjonen som deler den aerobe fra den anaerobe verden kalles **Pasteurpunkt** som tilsvarer ca. 2-3%  $\text{O}_2$ . Ved lav tilgang på oksygen skiftes karbohydratmetabolismen i rotcellene over til fermentering. Det skjer også nysyntese av enzymene alkohol dehydrogenase og pyruvat dekarboksylase.

Luftvev kan dannes ved at intercellularrommene blir større eller ved at vev desintegrerer, noe som skjer i de fleste vann- og sumpplanter. Røtter fra gran vokser grunt og unngår derfor oksygenmangel, men er derved også mer utsatt for vindfall. Planter som tåler godt dårlig oksygentilgang (anoksis) er havsivaks (*Scirpus maritimus*), ris (*Oryza sativa*), takrør (*Phragmites communis*), og bred dunkjevle (*Typha latifolia*). Hypoksis-vev kan bli ødelagt hvis det etterpå blir utsatt for oksygen (posthypoksis stress) hvor reaktive oksygenforbindelser øker elektrontrykket.

## Trykkdrevet gasstransport

Nøkkerose har basert seg på en **trykkdrevet ventilasjonsmekanisme** for å frakte oksygen ned til rhizomet. Dette gjøres ved å opprettholde en trykkforskjell i lakunesystemet (aerenkym) med en forskjell i atmosfæretrykk i blad og rotstokk. Denne forskjellen i trykk oppnås ved transpirasjon og lufttrykk, som krever nærvær av små porer i aerenkymet med radius mindre enn  $0.1 \mu\text{m}$ . Disse porene hindrer massestrøm og gir økning i trykk. De yngste bladene blir lufttrykket høyere enn på utsiden og oksygenrik luft følger en trykkgradient ned til rot eller rotstokk. Eldre blader har porer med større diameter som ikke kan skape luftovertrykk. Metanrik luft fra metanogene bakterier i bunnsedimentene strømmer ut av de eldre bladene og ut i luften. Oksygen har relativt liten løselighet i vann og når oksygenkonsentrasjonen øker ved fotosyntesen øker partialtrykket i de unge bladene som kommer i tillegg til økning i vanndamptrykket.

Når vann fordamper fra flytebladene på overflaten stiger vanndamptrykket og blir større enn omgivelsene og det blir temperaturforskjell mellom jordstengel (rhizom) og blad. Temperaturøkning i bladene om dagen gir vanndamp som fortynner andre gasser og lager en diffusjonsgradient. I bladene er det porøst materiale med små porer, og Brownske bevegelser gjør at det opparbeider seg trykk ved kollidering med celleveggene. Oksygen beveger seg fra unge blad gjennom rhizomene og ut gjennom de eldste bladene. Metan som lages av anaerobe bakterier i sedimentet på bunnen av vannet finnes i aerenkymet i hele planten om natten. Om dagen finnes bare metan i stengelen på gamle blad

"Et svaberg skiller tang fra sivmorass og sjø fra myrvann, brunt som rustent jern." André Bjerke "Tjern ved kysten"

## Saltplanter - halofytter

Salt forekommer naturlig langs havstrender som resultat av periodiske eller episoder med oversvømmelse av sjøvann, eller ved sjøsprøyt. Hvorfor er havet salt? Siden stadig utvasking av salter fra land kommer ut i havet og fordampningen gjør at saltet oppkonsentreres i sjøvannet. Saltvannsbassenger uten utløp kan gi saltpanner. Salting langs veier er en annen saltkilde. Saltet gir osmotiske og toksiske ioneffekter på planter. Livet har oppstått i hav og ferskvann slik at salttoleranse er opprinnelig. Saltfølsomme planter er bønner, mais og tomat, mens bygg, kål og bete (*Beta vulgaris*) er relativt salttolerant. Både rødbete og sukkerbete har sine opprinnelser fra strandplanter. Salting av veier om vinteren gir spredning av salttolerante arter i veikanten.

På en beskyttet havstrand i Norge kan vi finne en gradient hvor det ytterst vokser salturt (*Salicornia europaea*), så følger fjæresaltgras (*Puccinellia maritima*), saltsiv (*Juncus gerardii*), saulauk (*Triglochin*), tangmelde (*Atriplex prostrata*) og strandkjempe (*Plantago maritima*). Lenger inne på stranda finnes rødsvingel (*Festuca rubra*), stemorsblom (*Viola tricolor*) og gulmaure (*Galium verum*).

## Planter i strandsonen

I marsklandskap i Norge kan vi ytterst finne salturt (*Salicornia europaea*) og videre innover stranda fjæresaltgras (*Puccinellia maritima*), saltsiv (*Juncus gerardii*), saulauk (*Tricholin* sp.), tangmelde (*Atriplex prostrata*) og strandkjempe (*Plantago maritima*). Ute i vannet kan man finne ålegras (*Zostera marina*). Er det tilsig av ferskvann kan det vokse takrør (*Phragmites communis*), havsivaks (*Scirpus maritimus*) og havstarr (*Carex paleaceae*). På sandstrand og grusstrand, ofte i nærheten av tangvollene hvor nitrogentilgangen bedres, kan det vokse strandkryp (*Galux maritima*), strandkål (*Crambe maritima*), strandrug (*Leymus arenarius*), gåsemure (*Potentilla anserina*), og strandreddik (*Cakile maritima*). På værutsatte sandstrender kan marehalm (*Ammophila arenaria*) være med å binde flyvesand. Lenger inn på strandengene finnes rødsvingel (*Festuca rubra*), stemorsblom (*Viola tricolor*), bitterbergknapp (*Sedum acre*), blodstorknebb (*Geranium sanguineum*), sandstarr (*Carex arenaria*) og gulmaure (*Galium verum*) sammen med andre tørrengplanter. Ytterst på eksponerte strandklipper vokser det svartfarget marebek (*Verrucaria maura*) og blågrønnbakterier (*Calotrix*) nærmest vannet, etterfulgt av gulfarget messinglav (*Xanthoria parietina*), og deretter i klippesprekker strandsmelle (*Silene uniflora*), smørbukk (*Sedum telephium*), strandnellik/fjørekoll (*Armeria maritima*), og strandstjerne (*Aster tripolium*), skjørbuksurt (*Cochlearia officinalis*), strandkvann (*Angelica archangelica* ssp. *litoralis*), og strandvortemelk (*Euphorbia palustris*). Før man kommer inn i den ofte vindeksponerte skogen med kan det være en sone med slåpetorn (*Prunus spinosa*). Sjørokkskade er saltvannskader som skyldes pålandsvind som blåser saltvannsdråper langt inn over land. Saltvannsskader gir brunfargete blad og nåler på lite salttolerante arter. Slike saltskader kan også observeres langs sterkt trafikkerte veier som saltes om vinteren. Tangvoller laget av bølgeslag kan gi tilførsel av næringsstoffer med mulighet for vekst av nitrofile planter. Sterkt sollys og UV-stråling gjør planter rødfarget



av anthocyaniner. Rødfarge hos arter i meldefamilien kan skyldes betacyanin. Planter som med jevne mellomrom oversvømmes med saltvann og brakkvann må hanskles med variabelt og høyt saltinnhold i jorda, og mekaniske effekter av tidevann og sedimenter på bladoverflatene. Stillestående vann kan gi anaerob jord. Mellom havkanten og skogen innenfor finnes det langs Vestlandet lynchheier hvor dominerende planter er røsslyng (*Calluna vulgaris*), krebling (*Empetrum nigrum*), blokkebær (*Vaccinium uliginosum*), skrubbebær (*Cornus suecica*) og rome (*Narthecium ossifragum*), med innsalg av eier (*Juniperus communis*), furu (*Pinus sylvestris*) og bjerk (*Betula*). Ved myrene vokser det i tillegg myrull (*Eriophorum*), pors (*Myrica gale*) og bjønnskjegg (*Scirpus cespitosum*).

Mangrove er et samlenavn på mange arter som vokser i saltvann langs tropiske og subtropiske kyster. Saltadaptert mangrove lever mellom land og sjø i tidevannssoner i tropiske kystområder og danner halotrær. De transpirerer lite og vokser i saltvann med vannpotensial  $-2.5$  MPa. I mangroveskog lager *Avicennia*-arter og sumpsyress (*Taxodium distichum*) negativt gravitropiske luftrøtter (pneumatoforer).

Saltrike områder er slike hvor jorda inneholder mye natriumklorid ( $\text{NaCl}$ ), natriumsulfat ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) og/eller eventuelt magnesiumsulfat ( $\text{MgSO}_4$ ), magnesiumklorid ( $\text{MgCl}_2$ ) og kaliumklorid ( $\text{KCl}$ ). Slike områder finnes langs kysten, i naturlig saltholdig jord innenlands og i jord som får økt saltholdighet på grunn av vanning og stor fordampning. Områder som med jevne mellomrom oversvømmes med salt/brakkvann gir plantene en rekke problemer:

- 1) Variabelt og høyt saltinnhold i jorda.
- 2) Anaerob jord.
- 3) Mekaniske effekter av tidevann og sedimenter på bladoverflatene.

Økt saltholdighet påvirker plantene via vannstress som skyldes:

- 1) Lavere vannpotensial i jorda som gir dehydrering og tørkestress
- 2) Ionetoksisitet, ionestress eller ubalanse i ioneforholdene.

Sjøvann som har et saltinnhold på  $33 \text{ kg m}^{-3}$  har et vannpotensial på  $-2.0$  MPa. For å overleve med røttene i sjøvann må planten lage et lavere vannpotensial enn  $-2.0$  MPa i røttene. For de fleste plantene vil **permanent visningspunkt** ligge ved et vannpotensial tilsvarende  $-1.5$  MPa.

Høye konsentrasjoner av natrium ( $\text{Na}^+$ ) kan senke opptaket av kalium både hos halofytter og glykofytter, og det reduserer også opptaket av kalsium. Både natrium og klorid har liten ionediameter, høy overflatetetthet og de tiltrekker seg vann.

Saltplanter (halofytter) kan vokse på steder med elektrolyttkonsentrasjoner som overstiger  $70 \text{ mM Na}^+$ , noe som tilsvarer vannpotensial  $-0.33$  MPa eller lavere. De fleste kulturplanter er **glykofytter** (saltskyende) og vil få vekstreduksjon hvis  $\text{NaCl}$ -konsentrasjonen overstiger  $20 \text{ mM}$ . Hvis røtter hos saltfølsomme planter utsettes for salt resulterer dette i økt respirasjon (**saltrespirasjon**). Et trykkpotensial på  $0.5 - 1$  MPa er nødvendig for å få vekst av cellene. I motsetning til dyr har natrium ingen spesiell funksjon i planter. Planter som salturt og saftmelde trenger  $\text{NaCl}$  for optimal vekst. Ved saltskader gir  $\text{NaCl}$  alkalisering av cytoplasma, og reaktive oksygenforbindelser bidrar til skader langs bladrand og skader på de yngste nålene hos bartrær. Langs hovedveiene

ut fra Oslo kan man se brunsvide saltskadete bartrær om våren som resultat av veisalting.

Saltplantene må tilpasse seg lavere vannpotensial og kunne tåle NaCl. Saltvann kan inneholde 460 mM Na<sup>+</sup>, 10 mM K<sup>+</sup>, 10 mM Ca<sup>2+</sup>, 50 mM Mg<sup>2+</sup> og 540 mM Cl<sup>-</sup>. De fleste saltplanter vokser optimalt ved 50 - 100 mM NaCl. Saltplanter kan ha oppløste stoffer i cytoplasma som senker vannpotensialet. *Plantago*-arter er spesielle ved å akkumulere sorbitol.

Planter i tørre og saltholdige omgivelser viser redusert vekst. Tap av turgor gir redusert vekst, som skyldes endringer i celleveggen eller de cellevegggløsende prosesser. Glykofytter trives best ved lavt saltinnhold.

Utsettes planter for høye konsentrasjoner av NaCl påvirkes ionetransporten av andre ioner som kalium (K<sup>+</sup>) og kalsium (Ca<sup>2+</sup>) og ionebalansen forstyrres. Siden ioner er hydratisert i løsning kommer de ikke gjennom membraner uten via transportproteiner. Ionefluksen over membranen påvirkes av den elektriske gradienten (membranpotensialet) og av den kjemiske gradienten. Transportproteinene kan klassifiseres som **pumper** hvor transporten er koblet til bruk av metabolsk energi. De kan være bærerpar hvor transport av et ion er koblet til transport av et annet enten samme vei (**symport**) eller motsatt vei (**antiport**). **Kanaler** sørger for transport langs fri energi gradienter.

Ved tørkestress akkumuleres en rekke **osmolyter** som kan utgjøre opptil 5-10% av tørrvekten. Osmolyttene øker det osmotiske potensialet, gjør at cytoplasma kan holde på vann, opprettholder membraner og proteiner, samt fjerner reaktive oksygenforbindelser. Eksempler på osmolyter er aminosyren prolin, ectoin, sukrose, fruktaner, polyoler (asyklisk mannitol og syklisk pinitol), polyaminer (spermin, spermidin), kvartære aminer (glycinbetain, β-alanin-betain), tertiære sulfoniumforbindelser (dimetylsulfoniopropionat), anthocyaniner og betalainer. Sykliske sukkeralkoholer (inositol, cyclitol) lages fra glukose-6-fosfat. Betainer er kaotropiske switterion som motvirker effekter av ionekrefter

Plantene akkumulerer prolin ved osmotisk stress forårsaket av salt eller tørke. Prolin er en generell stressmetabolitt og har størst løselighet av alle proteinaminoasyrene. **Δ<sup>1</sup>-pyrrolin-5-karboksylat syntetase** er et bifunksjonelt enzym som overfører glutamat til Δ<sup>1</sup>-pyrrolin-5-karboksylat som deretter reduseres til prolin. Dette enzymet regulerer prolinsyntesen i planter og det skjer nysyntese av enzymet ved saltstress. Konsentrasjon av prolin kan øke opp til 120 mM og utgjøre opptil 80 % av den frie mengden av aminosyrer under saltstress.

Spesielle proteiner lages ved saltstress. Disse har fått navn som f.eks. osmotin, et protein med mange disulfidbroer som ligner på thaumatin fra *Thaumatococcus danielli* og proteaseinhibitorer. Osmotin er et kationprotein ved celle-pH som akkumuleres i vakuoler, cytoplasma og plasmamembranen. Det er kjent at abscisinsyre-konsentrasjonen øker under de siste stadiene av embryogenesen i utviklingen av frø og det lages proteiner som har med uttørking av endospermen i frø. Saltstress og høye konsentrasjoner av NaCl øker innholdet av Ca<sup>2+</sup> og virker via fosfoinositol. Det er også mulig at NaCl kan indusere en form for C4/CAM-metabolisme med enzymene fosfoenolpyruvat karboksylase, pyruvat P<sub>i</sub>-dikinase og NADP-malatenzym.

Grønnalgen *Dunaliella* har ikke cellevegg, men har rask syntese av glycerol ved saltstress.

Saltplantene har en rekke tilpasninger:

- 1) De kan fylle eldre blad med salt som så dør og kastes av eks. saltsiv.
- 2) De er ofte sukkulente (saltsukkulens) for å tynne ut saltet og sikre ett vannreservoir eks. salturt, saftmelde, strandstjerne.
- 3) De har kjertelhår som deltar aktivt i utskillelsen av saltkrystaller på utsiden av bladene. *Atriplex* har blærehår som deltar i saltutskillelse.
- 4) De har velutviklet **vokslag** for å redusere transpirasjon eks. strandrug, strandkål.
- 5) Plantene kan også ha liten overflate i forhold til volumet. Saltplantene har generelt karakterer som tørketilpasninger.
- 6) Økt saltinnhold og lagring i vakuoler
- 7) Saltplanter er ofte rødfarget av **anthocyaniner**. Meldefamilien kan være farget av betacyanin.

Eletrisk ledningsevne måles i Siemens/m eller mS/cm.

$1S = 1/\text{Ohm}$  [Mho]

Mho er den inverse av Ohm og et mål på resistanse.  $1S/m = -0.36 \text{ Mpa}$ .

Konduktiviteten til sjøvann er ca. 4.4 S/m. Jord med elektrisk ledningsevne større enn 0.4 S/m betraktes som salt.

**Salinisering** skjer når man får økt saltinnhold i jorda ved at irrigasjonsvann som fordamper bringer med seg salt til jordoverflaten, mest NaCl og NaSO<sub>4</sub>. Salinisering er et vanlig problem ved kunstig vanning i områder med stor evapotranspirasjon. Allerede sumererne for 2500 år siden var oppmerksom på problemet med antropogen salinisering.

## Tørkestress hos planter

Det er rota som registrer at planten er utsatt for vannmangel (**tørkestress**). Det kan gi seg utslag i en rekke effekter på planten. Minsket syntese av cytokininer og økt syntese av abscisinsyre i røttene kan gi bladaldring og avkastning av blad. Planten kan endre bladenes fysiske orientering i forhold til sollyset slik at de mottar minst mulig lysenergi. Er plantene utsatt for tørke over lenger tid vil det gi økt mengde voks på overflaten av kutikula, og mengden av spalteåpninger på bladene kan reduseres. Tørken kan gi spesielle knollformete røtter uten rothår, som seinere kan gi opphav til nye røtter når vanntilgangen bedres. Økning i innholdet av abscisinsyre vil gi lukking av spalteåpninger. Abscisinsyre kan også gi økt sukkertransport ut av bladene, som som igjen gir mer negativt vannpotensial i bladcellene slik at de lettere kan få tak i vann. Abscisinsyre øker den hydrauliske konduktiviteten for vann i røttene og øker transporten av ioner inn i xylemet. Abscisinsyre blokkerer samtidig utskillelsen av protoner fra kloroplastene. Under tørken kan det skje kavitering i ledningsvevet, noe som vil redusere vanntransporten og ytterligere forverre situasjonen for planten eller treet. Ved tørke forkortes ofte lyssyklus til planten.

Det er rota som er den som registrerer vannmangel først. Tørke resulterer i:

- ☞ Bladaldring og felling av blad.
- ☞ Økt syntese av epikutikulær voks.
- ☞ Endret bladorientering.
- ☞ Minsket stomatakonduktanse.
- ☞ Rask refordeling av rotbiomasse.
- ☞ Kort livssyklus for planter tilpasset strøk med lang tørketid.

Ved tørke lages spesielle røtter uten rothår, som seinere kan gi opphav til nye røtter.

Når vann beveger seg fra celle til celle kan det følge akvaporiner med høy hydraulisk konduktanse eller gjennom lipidlag med lav permeabilitet. Fosforylerte akvaporiner er åpne, ikke-fosforylerte er lukket.

Der stod de og gned sig sammen saa begge fik saar paa stammen. De elsker, sa forstpsykologen. Knut Hamsun "Mønsterbo"

## Skogbrann

Ved siden av landbruk og menneskelig urbanisering er brann den faktor som mest påvirker terrestre økosystemer. Brann kan skje i undergrunnen i organisk jord, nær bakken og i trekrone. Planter som brenner lett er gras, sklerofyllvegetasjon og bartrær. Vanninnholdet i vegetasjonen og vegetasjonsstrukturen har stor betydning for hvordan brannen utvikler seg. Etter en skogbrann overtar ny vegetasjon med et resultat og mønster som kan forutsies. Gran er svært følsom for brann og dør lett sammenlignet med furu som ofte har en høyere bladløs stamme. Tykk bark kan beskytte mot brannskader. Gras tåler brann godt, spesielt utenfor aktiv vekstperiode, fordi veksten kommer fra interkalære meristem. Brann kan stimulere blomstring og frigivelse av frø. Noen etterbrannplanter spirer som resultat av varmen. Andre spirer som resultat av kjemikalier i røyken som nitrogenmonoksid (NO). Bråtestorknebb (*Geranium bohemicum*) er en art som kommer fram etter brann. Geitrams er en viktig pionérplante etter brann.

## Cyanidtolerant respirasjon

Planter har en cyanidtolerant respirasjon (cyanidresistent respirasjon) i tillegg til vanlig mørkrespirasjon, og denne respirasjonen er koblet til varmeproduksjon bl.a. i blomster. I begge brukes elektroner fra ubiquinon til å redusere oksygen til vann, men den ikke-cyanidfølsomme respirasjonen har ikke koblet elektrontransporten til protondrivende kraft med tilhørende ATP-syntese, men energien brukes i stedet til å lage varme. Salicylsyre kan aktivere den alternative oksidasen og bruke den til varmeproduksjon. Cyanidredistent respirasjon kan sannsynligvis også brukes for å forhindre kjøleskader ved å produsere varme.

## Kjøleskader og frostsikader

"Kvar vart det taa alle dei blomar, som stod og nikka i ljøs og i ange ?" Per Sivle "Haust"

Plantenes evne til å være produktive og vokse ved lave temperaturer er avhengig av art og økotype. Noen planter setter krav til milde vintre og vokser i oseanisk klima f.eks. revebjelle (*Digitalis purpurea*), kirstorn (*Ilex aquifolium*) og eføy (*Hedera helix*). Sommertemperaturen bestemmer også skoggrensen. Kald luft har større tetthet en varm luft og vil synke ned i dalbunner, spesielt i klare skyfrie netter med stor utstråling. Ved tidlig nattefrost dannes det rim ved bladspisser og på kanten på bladene der hvor varmeledningen er størst. Tidlig frost kan gi korkstriper på epler. I gamle dager forsøkte man å redde havreåkeren fra frost ved å tenne bål som la et beskyttende lag av røyk over avlingen. I fjellet er det noen planter som baserer seg på å overleve i **snøleier**, men ulempen er sein start på veksts sesongen.

**Vinterstandere** er planter med stive stengler etter at de har visnet om høsten. Stengelen blir stående over snøen og frøene kan spres i løpet av vinteren. Demonstrerer prinsipper for frøspredning. Eksempler er perikum (*Hypericum*), ryllik (*Achillea millefolium*), fagerklokke (*Campanula persicifolia*), kanadagullris (*Solidago canadensis*). Borre (*Arctium*) er vinterstander og sprer frø med kroker (borrelåsprinsipp) som fester seg på passerende dyr eller mennesker. Borrefrø kan også spres med fugl som forsyner seg med frøene gjennom vinteren. Nyper (*Rosa*) som henger på buskene om vinteren kan få spredd frøene vha. smågnagere eller fugl.

Om våren slipper or (*Alnus*) ut frø fra orekongler. Frøene er luftfylte og er dekket av fett slik at de flyter med smelte vann. Bjerk (*Betula*), gran (*Picea*) og furu (*Pinus*) har frø med vinger som spres utover snøen om våren.

Lav temperatur og frost er viktig for produktivitet og utbredelse av plantene, relatert til høyde over havet og breddegrad. For å unngå skade må planten holde temperaturen innen fysiologisk eksisterbare grenser. Variasjon i solenergibalansen og fysiske transportprosesser i atmosfæren gir mikrometeorologiske forhold. Energibalansen på jorda er forskjellen mellom innkommet kortbølget elektromagnetisk stråling og utsendelse av langbølget stråling. Fra kort tid etter soloppgang til like før solnedgang er strålingsbalansen positiv. Jo lenger natt og jo mindre tåke og skyer som beskytter desto mer utstråling blir det. Utstrålingen er spesielt stor i lange klare netter med lav luftfuktighet.

Strålingsbalansen påvirkes av:

- vinkel for innkommen stråling avhengig av breddegrad, årstid og helning på terrenget.
- forholdet mellom lengden av dag og natt.
- topografien som kan gi lav temperatur som følge av kalde luftstrømmer f.eks. i dalbunner.

**Frostskader** oppstår ved temperatur lavere enn 0°C, og resultatet er som regel dannelse av is i vannholdige løsninger. Vann utvider seg når det fryser og lager iskrystaller. Utvidelsen kan gi frostsprekker på stamme og greiner hos trær. Plantene fryser som oftest ved temperaturer lavere enn 0°C hvis de ikke er kuldeherdet. Både potetplanten og georginer fryser ved 0°C og blir mørkefargede, væskefylte og slappe for deretter å bli brune. Frostskader kan gi korkstriper på frukt. **Antifrysproteiner** hindrer iskrystaller å vokse. Eksempler på **kuldeadapteringsproteiner** er dehydriner, lea- og rab-proteiner som beskytter cellemembraner og proteiner. Dette er proteiner som ikke blir denaturert. Lagres poteter under 0°C omdannes stivelse til sukker, og potetene får søt smak.

Meteorologiske data som tas to meter over bakken gir ikke alltid beskrivelse av hvor planter fryser.

*Senecio*, *Lobelia* og *Espeletia* er eksempler på kuldeadapterte planter som vokser i høyfjell i tropiske strøk. Plantene har en bladrosett på toppen og stammen er dekket av mange isolerende døde blad. Stammen er hul og har en marg med vann som holder på varmen. Om natten bøyer bladene seg og dekker over endeknoppen. Alle evolusjonære endringer skyldes endringer i molekyler. Evolusjon i et gen som koder for et trypsinogen har gitt et gen som koder et antifrysglykoprotein i en fiskeart i Antarktis. Et gammelt gen lager et nytt protein med ny funksjon.

"Det blomstrer til sneen faller og dekker busk og strå". Arnulf Øverland "Denne vår jord"

Chen, L., DeVries, A.L. & Cheng, C.C.: Evolution of antifreeze glycoprotein gene from a trypsinogen gene in Antarctic notothenioid fish. PNAS 94 (1997) 3811-3816

## Dugg og frost

Til nå har vi betraktet vanndampkonsentrasjonen i bladet som større enn i den omgivende luft. Det vil si vann går ut fra bladet ut i lufta omkring.

Hvis lufta er varmere enn bladet så kan lufta ha en høyere vanndampkonsentrasjon og det kan bli en nettotransport av vann mot bladet. Dette gjør at vanndampkonsentrasjonen på bladet kan nå metningsverdien. Inneholder lufta mer vanndamp enn denne metningsverdien kan vi få dugg på bladet, eller isdannelse hvis bladtemperaturen er lavere enn 0°C. Vanndamp har som andre gasser et vanndamptrykk. **Duggpunkttemperatur** er den temperaturen hvor vanndamptrykket er lik metningstrykket.

Kondenseringen av vann leder til at bladet mottar varme (lik fordampningsvarmen for vann, eller lik sublimasjonsvarmen til vann hvis bladtemperaturen er under null grader).

Duggdannelse kan bli i størrelsesorden 0.5 mm per natt, og kan således representere en vanntilgang ved tørke bl.a. i ørkenstrøk.

## Frost og planter

Det er bare ca. 7 % av jorda hvor temperaturen ikke synker under 15°C: Amazonas, Sentral-Afrika og i Sydøst-Asia. Bare 25 % av jorda kan sies å være frostfri. For 64 % av jorda er minimum lufttemperatur lavere enn 0°C. For 48 % er den lavere enn -10°C og for 35 % er den lavere enn -20°C. I Sibir, Alaska og Nord-Canada kan temperaturen bli lavere enn -50°C. Trærne kan stå her i 3-4 måneder i frossen tilstand. Omtrent 90 % av havene i verden er kaldere enn 5°C. I arktiske havområder er temperaturen fra 0 - -1.8°C.

Som følge av konveksjon av kald luft vil plantenes temperatur nå lufttemperatur i løpet av kort tid hvis de ikke utsettes for direkte solstråling. Massive plantedeler med mye vann synker ikke så raskt i temperatur som de med lite vann. Temperaturen på en plante kan komme 1 - 2°C lavere enn lufttemperaturen, avhengig av eksponering og innkommen

varmestraling. Raskere varmeoverføring skjer ved bladspisser og ved kanten av bladet og gir et karakteristisk mønster for frostskaedene. Langs kantene og spissen av blad blir det lettest rimdannelse en frostnatt. Det er et stort hopp i temperaturgradienten mot jorda hvis varmetapet fra jorda reduseres ved et isolerende lag med strø eller mose. Snødekket begrenser hvor langt ned frosten går p.g.a. det isolerende luftlaget i snøen. Snø er en dårlig varmeleder. Forandringen i temperatur i takt med luftas temperatursvingninger skjer derfor på snøoverflaten og temperaturendringen transporteres sakte til de lavere deler av snølaget. De laveste temperaturene er fra 0-10 cm under overflaten. Kommer snøen før jorda er frosset kan et 2 m tykt snølag holde temperaturen ved jordoverflaten ved 0 - -2°C. Episoder med frost skyldes kald polarluft og stort varmetap fra jorda spesielt vår og høst. Dette varierer fra år til år. I høyere alpine strøk kan frost forekomme hele året.

**Barmarksfrost** minsker muligheten for overlevelse av underjordiske organer. Dessuten hindres vann og næringsopptak i plantene. Jordstrukturen endres (solifluksjon og polygonmark i fjellet, frostheving/oppfrysing). Iskrystaldannelse i jorda kan være med på å eksponere røtter ved frostheving og oppfrysing. Islag hever det øvre jordlaget.

Frost trenger sakte ned i jorda. Det betyr at lav temperatur over lenger tid er nødvendig for at jorda skal fryse. Tørr jord fryser raskere enn våt jord. Vannet i jorda kan også underkjøles. Underkjølingen kan vare i flere timer og når vannet fryser frigis krystallisasjonsvarme. Jorda holder 0°C så lenge som frysingen pågår. I tørr grovkornet jord trenger frosten ned med ca. 2 cm per dag. I våt humus jord ca. 0.6 cm per dag.

Skoggrensen blir lavere jo lenger en beveger seg mot nord, og når til slutt havnivået (**Alexander von Humbolts lov**). Ved ekvator er skoggrensen 3.500-4.000 m. Vi har både en **klimatisk skoggrense** (den høyeste lokalitet der det vokser skog som er begrenset av høyden og ikke lokalklimatiske forhold) og en **empirisk skoggrense** (hvordan den fremtrer på et topografisk kart) hvor klima, frømodning, vind, og snøskred er faktorer som innvirker. Det er en lineær sammenheng mellom skoggrense og breddegrad. Skoggrensen stiger i fjellstrøkene mot sør, men faller mot kysten og mot nord. I Norge lager bjerk den klimatiske skoggrense etterfulgt av furu og gran. Middelttemperaturen i de fire varmeste månedene bestemmer skoggrensen. Hva er den fysiologiske mekanismen bak dette ? Trær trenger en minimum sommervarme tilsvarende 1 måned ved 10 °C.

Frøproduksjonen hos trær skjer med irregulære intervaller f.eks. gran hvert 4-5 år. Ved større høyder over havet kanskje bare hvert 8-11 år.

Det er en rekke miljøfaktorer som deltar ved induksjon og bryting av hvile: Daglengde, temperatur og næringstilgang. Økotypene har forskjellig krav til hvileinduksjon og hvilelengde. Sørlige økotyper har lang hvile sammenlignet med nordlige økotyper. I nordlige områder med lang og stabil vinter vil veksten hemmes av lav temperatur og det blir liten seleksjon for lang hvile. Lav temperatur bryter hvilen.

"Op i de bratte fjælde der enerbusken er kan ingen andre følge av alle skogens trær. Knut Hamsun "Enerbusken"

## Underkjøling

"Tidligsådd åker bør ingen tro". Fra Håvamål

Ved isdannelsen går vannmolekylene fra en tilfeldig plassering til et mer ordnet system. Mange væsker inkludert vann behøver ikke å fryse ved fryse- og smeltepunktet, men kan underkjøles. Tilføres det noe som kan tjene som utgangspunkt for iskrystalldannelse fryser løsningen raskt. **Iskjerner** katalyserer overgangen fra vann til is.

Hvis en væske kontinuerlig mister varme vil temperaturen gå under **frysepunktet** til **underkjølingspunktet**. Straks isen fryser ved **iskjernetemperaturen** vil varmen fra krystalliseringen frigis og temperaturen stiger til en maksimal verdi (eksoterm topp). I en ren vannløsning vil eksoterm topp og frysepunktet være like.

**Homogen iskjernedannelse** betyr at det dannes iskjerner spontant uten tilstedeværelse av fremmedlegemer i væsken. Rene vanddråper kan underkjøles til -38.1°C. Planteceller kan underkjøles til -41°C - -47°C. Plantecellenes innhold av forskjellige stoffer senker ytterligere temperaturen for iskjernedannelse.

Den laveste iskjernetemperatur som kan oppnås i plantene er i °C,

$$T (^{\circ}\text{C}) = 38.1 + 1.8 \cdot T_m$$

hvor  $T_m$  er smeltepunktdepresjonen i løsningen i grader K

**Heterogen iskjernedannelse** består ikke-vann katalyse av isdannelsen, dvs. isen starter fra fremmedlegemer i vannet.

Potente iskjernedannere har blitt funnet i bakterier. Blad kan også ha slike bakterier på overflaten. *Pseudomonas syringae*, som først ble funnet på overflaten av syrinblad; har vist seg å være spesielt effektiv til å lage proteinkjerner som danner is allerede like under frysepunktet for vann, men også arter av *Erwinia* og *Xanthomonas* kan dette. Iskjernedannende bakterier inneholder et gen *ing* ("ice nucleating gene"). Det trengs i starten få iskjerner siden disse etterhvert gir sekundær iskjernedannelse. Bakteriene har en fordel av at det dannes iskrystaller som ødelegger plantevevet. F.eks. vil testmateriale fra *Pseudomonas syringae* fryse ved ca. -3.5 °C, mens et medium som bakteriene vokser i fryser ved -17 °C. Når vannet fryser på overflaten av bladet frigis varme og planten kan overleve en kritisk frostnatt. Iskjernedannere fra bakterier kan også brukes i snøkanoner.

**Antifryseproteiner** som senker frysepunktet i oppløsninger er i planten lokalisert til apoplasten og kan modifisere iskrystallenes dannelse og form. Hvis en underkjølt væske tilsettes en iskrystall vil den fryse umiddelbart, men dette skjer ikke hvis den inneholder antifryseproteiner. Iskrystaller på overflaten til vegetasjon kan dannes ved frysing av underkjølt regn i lufta. Hvis det dannes en stor iskappe i retning mot vinden kan dette gi brekkasje og isskade. Rim er iskrystaller dannet fra vanddamp.

Både cellevegg og plasmamembran danner en effektiv barriere mot ekstracellulær is og sørger for at det blir en vannpotensialgradient mellom ut- og innside av cellen.

"Ja visst gör det ondt när knoppar brister. Varför skulle annars våren tveka ?" Karin Boye.

### Regneeksempel:

F.eks. vil 30 g glukose løst i 50 ml vann gi en 3.33 molal løsning.

$$\left(\frac{30}{180}\right) \cdot \left(\frac{1000}{50}\right) = 3.33$$

Løsningen gir en frysepunktdepresjon på -6.2°C.



$$T = -1.86 \cdot 3.33 = -6.2$$

Temperatur, °C	is ( $e_o$ , kPa)	Underkjølt vann ( $e_o$ , kPa)
0	0.611	0.611
-5	0.402	0.422
-10	0.260	0.286
-20	0.10	0.13

Metningsvanndamptrykket  $e_o$  (kPa) over is og over underkjølt vann ved forskjellige temperaturer. Vanndamptrykket er lavere over is enn over vann ved samme temperatur. Det betyr at har det først blitt dannet iskrystaller vil vann bevege seg fra underkjølt vann i omgivelsene til iskrystallene. Dannes det iskrystaller i apoplasten vil vann bevege seg ut av symplasten og over til apoplast hvor iskrystallene ikke gjør noen skade på plantevevet.

## Ekstracellulær frysing

Ekstracellulær frysing skjer på overflaten av cellen eller mellom protoplast og cellevegg. **Vanndamptrykket** for vann i cellen er høyere enn for is ved samme temperatur. Vann vil derfor fortsette å diffundere gjennom plasmamembranen til en ekstracellulære isen. Vanndamptrykket/vanndamp tetthet er et uttrykk for mengden vanndamp som er i likevekt med væske/is. Vann beveger seg fra et underkjølt sted på innsiden av cellen til utsiden. Dette gir en dehydrering av cellen. Forskjellen i kjemisk potensial mellom vann i underkjølt tilstand og det kjemiske potensialet til den ekstracellulære isen betyr at cellen tørker ut. Is har lavere vanndamptrykk ( og kjemisk potensial) enn væske ved samme temperatur.

## Vintertørke

Når vann i bakken og i ledningsvevet er frosset og plantene fortsetter å transpirere blir resultatet vintertørke. Dette er mest utbredt hos trær som dør hvis vanninnholdet faller under et kritisk nivå. Temperaturen på nåler kan komme over 20°C over lufttemperaturen.

Effekten av vind er at grenselaget reduseres og bladet nedkjøles. Linseporene lukkes ved en trykkforskjell på 0.03 MPa i xylem. Vann utvider seg når det fryser til is. Med

lukket linseporer kan trykket stige til 6 MPa i xylemet. Luftbobler som har blitt frosset ut vil stå under trykk. Ved tining løses luftboblene i væsken.

I busker og løvtrær er det annerledes anatomi med vide vedrør. Når vann fryser i disse vil ufrosset vann strømme vekk fra frostedet og det vil ikke bygge seg opp noe trykk som kan løse luftbobler.

Det kan finnes ufrosset vann i jorda som kan være tilgjengelig for planten om vinteren. Eviggrønne planter kan utvide vekstsesongen noe.

Fotosyntesen er lav ved lav temperatur. Fettsammensetningen i thylakoidene endrer seg med temperaturen dvs. minsket forhold mellom galaktolipidene MGDG (monogalaktosyl diacylglycerol)/DGDG (digalaktosyl diacylglycerol) og økt innhold av umettet fettsyrer ved lavere temperatur. Både mørkerespirasjon og fotorespirasjonen er lav ved lav temperatur, noe som kan gi opphopning av karbohydrater ved fortsatt fotosyntese fordi det også blir redusert vekst.

Følsomheten for **kjøleskader** ser ut til å være korrelert med hvilken grad det er umettede fettsyrer i fosfatidylglycerol i kloroplastmembranene. Planter med høyt innhold av *cis*-umettede fettsyrer er resistente mot kjøleskader

**Skader av snø og isdekke.** Et dekke av is eller kompakt snø er også skadelig for urtaktige planter. Diffusjonen av gass gjennom islaget går sent og konsentrasjonen av karbondioksid kan øke til opptil 45 % (v/v) og oksygenkonsentrasjonen kan synke til 3 % (v/v). Etanolproduksjon og Pasteur-effekter kan oppstå i plantevevet. Isbrann oppstår når sola skinner gjennom et isdekke ned på plantene under.

Andre snøskader på trær er bøyning, brekk, splitting og velting. Trykket av snøen er proporsjonalt med snømengden og tettheten av snøen.

## Ekstracellulær is

Vannpotensialet ( $\Psi$ , psi) som er i likevekt med ekstracellulær is ved samme temperatur er gitt ved

$$\Psi_T = \frac{R \cdot T}{V_v} \cdot \ln \frac{e_{is}}{e_v}$$

$V_v$ -molvolumet for vann

$R$ - gasskonstanten

$e_{is}$  er vanndamptrykket av ren is

$e_v$  er vanndamptrykket over flytende vann.

Under 0°C minsker vannpotensialet med ca. 1.2 MPa K<sup>-1</sup>.

Hvor raskt vannet beveger seg ut til den ekstracellulære isen når temperaturen synker bestemmes av:

- permeabilitetskonstanten for cellen.

- overflatearealet til cellen.

- forskjellen i vanndamptrykk mellom underkjølt vann på innsiden av cellen og is på utsiden.

Skjer ikke transporten av vann ut av cellene raskt nok vil de fryse. Herdete planteceller sørger for rask transport av vann.

## Intracellulær frysing

Intracellulær frysing skjer først når temperaturen kommer under 0°C. Cellene ødelegges p.g.a. iskrystallene. Cellene kan overleve hvis krystallene er så små at de ikke gjør skade. Plantecellene kan overleve nedkjøling i flytende nitrogen hvis vanninnholdet er lavt og hvis kjølingen og oppvarmingen går meget raskt. Tørre plantedeler har noe vann bundet i matriks, men dette blir ikke omdannet til is når plantene kjøles ned til meget lave temperaturer. Bregneblad som f.eks. skades ved -10 - -20°C når de er mettet med vann, tåler -50°C når de har 5% vanninnhold. Kritisk vanninnhold for å overleve nedkjøling i flytende nitrogen (-196°C) er fra 15-20% (% av friskvekt). Plantene kan overleve nedkjøling i flytende nitrogen hvor vann går over i fast form uten at vannmolekylene reorienteres til iskrystaller. Prosessen kalles **vitrifikasjon**, og det skjer i en amorf stivning av celleinnholdet (glassformasjon).

Frysingen skjer kontinuerlig hvis vevet er homogent f.eks. parenkym i blader. Frysingen kan også skje sekvensielt hvis f.eks. ledningsvevet fryser først og deretter parenkymet. Dette kan sees i røtter og skudd. Diskontinuerlig frysing skjer i større trær og greiner. Barkparenkym kan fryse ved ca. -10°C, mens vedparenkym kan underkjøles til en lavere temperatur før de fryser gruppevis. Is dannes først i de brede vedrørene hvor det er vanskelig å få underkjølt vannet.

Noen planter kan gjemme seg under snøen og overvintre som frø, rot eller rotstokk. Bladfelling hos løvtrær er en morfologisk tilpasning til lang vinter, noe som reduserer vanntapet. Klorofyll i barken kan kompensere for en lang bladløs sesong. Fotosyntese i barken kan lage sukker som senker vannpotensialet i floemcellene.

Bartrærne er godt tilpasset lav temperatur, selv om nålene sitter på om vinteren. Nålefellende bartre som lerk kombinerer begge vekstformer. Hovedproblemet om vinteren er lav temperatur og uttørking. Trærne kan akklimatiseres til å tåle temperaturer under 0°C. Når en stamme eller grein nedkjøles synker temperaturen i lufta og stammen ned til ca. -8 - -10°C. Hvis lufttemperaturen fortsetter å synke kan temperaturen i stammen stige til 0°C. Dette er første eksoterm hvor vannet utenfor cellene fryser til is. **Første eksoterm** kan ha to topper. Den ene skyldes vann som fryser i veden (xylem), den andre vann som fryser i mikroporer og cellevegger. At is først dannes utenfor cellene er viktig for overlevelsen. Iskrystaller som utvider seg inne i cellene dreper og ødelegger membranene. Iskrystallene kan imidlertid vokse mellom cellene. Plasmamembranen kan skyves innover i cellen av iskrystallene uten at disse trenger igjennom. Frost tidlig i vekstsesongen er mye mer skadelig enn om vinteren.

Vannet i treet kan underkjøles. **Andre eksoterm** som kommer ved ca. -35 til -40°C skyldes intracellulær frysing. Dette er vann som frigis fra makromolekyler.

For å få underkjølt planteceller må følgende betingelser være oppfylt:

- liten cellestørrelse.
- få eller ingen intercellularrom for iskjernedannelse.
- relativt lavt vanninnhold.
- fravær av indre iskjernedannere.
- nærvær av antiiskjernedannere.

## Frostskader

**Frostskadene** har følgende symptomer:

- \* Misfarging og bleking som skyldes ødeleggelse av membraner.
  - \* Skrumpning av cellevev med påfølgende celledød eks. hull i blad.
  - \* Misdannelser.
  - \* Forsinkelse ved utvikling av knopper. Blomsterknoppene er spesielt utsatt. Spirende frø er også utsatt, men disse viser stor evne til regenerering. Tap av bladene på en plante/tre er ikke katastrofal så lenge som ikke knoppene skades.
  - \* Frostsprekker spesielt hos spisslønn, bjerk, eik, ask og alm.
- Bredden på frostsprekkene er sterkt korrelert med temperaturen i de yttre delene av stammen.
- \* "Solavskalling" skyldes frysing og finnes vesentlig på den syd-sydvestre delen av stammen opptil 2 m over bakken. Den nedre grensen avhenger av snødybden. I alvorlige tilfeller skilles kambiet fra veden. Solavskallingen skyldes alternerende frysing og tining. Soloppvarming kan gi temperaturøkning på opptil 20 - 30°C i forhold til skyggesiden. Når sola plutselig forsvinner faller temperaturen raskt på de solbestrålte områdene.

Sovebevegelser som reduserer varmetapet. Underjordiske plantedeler kan være dekket av strøfall og snø. Døde blad kan lage en isolerende matte. Tykk bark på trestammer virker isolerende. Det er gunstig med stort volum i forhold til overflaten. Kaktus og stammesukkulenter benytter seg av dette. Det indre av en tue- eller mattedannende plante kan være flere grader varmere enn omgivelsene. Tuer og matter kan motta mye jordvarme og er et eksempel på varmeopptak fra omgivelsene. Krystalliseringsvarmen for vann er 331.6 J g<sup>-1</sup> og gir varmeproduksjon ved frysing. Det kan ta flere timer før et vannmettet strøfall fryser.

## Høstfarger

Hos flerårige løvtrær og busker skjer det om høsten en nedbrytning av klorofyll og proteiner i fotosynteseapparatetsom. I klorofyllnedbrytningen fjernes først fytolhalen og klorofyllmolekylet omdannes til **klorofyllid** ved hjelp av enzymet **klorofyllase**. Deretter fjernes magnesium (Mg<sup>2+</sup>) i chelat i tetrapyrrollringen katalysert av **dechelatase** og det dannes **feoforbid**. Neste trinn er en oksidering som gir fluorescerende klorofyllnedbrytningsprodukter katalysert av **feoforbid oksygenase**. En hypotese som forklarer hvorfor klorofyll må nedbrytes før karotenoidene i løvbladene om høsten går ut på at klorofyll og sannsynligvis porfyrin må fjernes fordi de kan gi toksiske **photodynamiske effekter** forårsaket av singlett oksygen. Gulfargede karotenoider beholdes så lenge som mulig for å hindre oksidative skader. Nitrogen i klorofyll utgjør bare 3 - 5 % av totalt nitrogen i bladet og betyr lite i det totale N-budsjett, sammenlignet med det nitrogen som befinner seg i proteiner. Karotenoidene inneholder ikke nitrogen og det kan være en grunn til at de ikke tas vare på.

Innholdet av proteaser i bladet inkludert cystein protease øker utover høsten. Det skjer en kontrollert celledød i avkastingslaget mellom bladstilk og grein. Aldringsrelaterte gener skrur på. Lerk er et eksempel på et bartre som feller nålene om høsten. Hvis nettene er kalde og dagene solrike lages det mye rødfargete anthocyaniner. Planter som beholder bladene gjennom vinteren har glinsende læraktige blad tilpasset vintertørke.

## Herdingsprosessen

Plantene kan unngå problemene med lav temperatur ved å beskytte seg med en spesiell vokseform eller ha en lissyklus og utvikling som unngår eksponeringen for den lave temperaturen. Muligheten for frost varierer med breddegrad og høyde over havet slik at plantene må tilpasses voksestedet (økotyper eller provenienser).

Frostakklimatiseringen hos trær og busker begynner på sensommeren. Da vil frostskafer komme allerede ved 0°C. Når vekstsesongen er slutt vil plantene kunne tåle gradvis lavere og lavere temperaturer. Akklimatiseringen utover høsten vil nå et platå hvor overlevelsestemperaturen er -5 - -10 °C. Etter en stund fortsetter akklimatiseringen til å tåle enda lavere temperatur.

Første akklimatiseringsfase skyldes **vekstavslutning** og induseres av kortere dager, men også av vannstress. Lave temperaturer (2 - 5 °C) kan også medvirke. Andre fase gir endringer av membranene og endringer i lipidsammensetningen i kloroplaster. En tredje fase kan induseres etter lengre eksponering ved -30 - -50°C.

Frostskafer er et viktig selektivt press i evolusjonen av mange planter. Hos rogn, eple, ask og syrin induserer ikke kort dag alene vinterhvile. Kort dag og lav temperatur er nødvendig.

Herdingsprosessen består av:

- ★ bladene mottar signal om kortere dager.
- ★ vekstavslutning.
- ★ akkumulering av lagringsstoffer (eks. stivelse/lipider).
- ★ temperatur fra 5°C og lavere starter det siste trinnet i herdingsprosessen..
- ★ lav temperatur med påfølgende lange dager bryter hvilen.

## Solplanter og skyggeplanter

“Hvor granskogen staar rank, læg i læg , bort igjennem lien, bliver der liden plads til andre vekster,- ...”

“Og granens tætte skygge udrydder enhver vekst paa skogbunden. Kun den blege sop finder der et tilholdssted”.  
Fra J.H. Borrebæk: *Planteskisser*. Jacob Dybwads Forlag. Kristiania 1903.

Plantene konkurrerer om plass og sollys. Tett bladvekst i rosett kan hindre andre planter i å gro i nærheten. Ved å vokse i høyden og ved å bre sine greiner og blader utover kan en plante sikre seg god lystilgang. Plantene kan deles inn i **fotoøkotyper**:

- 1) **Skyggeplanter** (sciofytter).
- 2) **Solplanter** (heliogytter).

Solplanter kan tilpasse seg til skygge, men ikke i like stor grad som skyggeplanter. Plantene har forskjellig respons på vegetasjonsskygge ( “grønn skygge”) fra planter og “nøytral skygge” fra andre objekter. Obligate solplanter og skyggeplanter viser liten evne til adaptasjon til andre lysbetingelser. Solplanter har høyere maksimal fotosyntese enn skyggeplanter, men skyggeplantene er mer effektive. Trær og busker har både solblad og skyggeblad på samme plante. I sol blir bladene smale, små og tykke, i skygge blir bladene større og tynnere. Blad som er dårlig tilpasset lysforholdene kastes av (felles) og erstattes av nye skudd med blader. Planter som er tilpasset til ekstremt høyt sollys eller ekstrem skygge trives sjelden i andre omgivelser. Lianer og epifytter får økt tilgang på lys via positiv fototropisme.

Hvor mye lys som absorberes av bladene kan påvirkes av bladbevegelser, og ved flytting av kloroplastene i cellene slik at de endrer posisjon i forhold til lyset. Hvis det er

lite lys samles kloroplastene parallelt med overflaten slik at flest mulig mottar lys. Hvis det er mye lys plasserer de seg parallelt med lyset langs de vertikale veggene. **Kloroplastbevegelser** i parenkymcellene styrt av cytoskjelettet påvirkes av blått lys. **Bladbevegelser** tilpasset lysforholdene skyldes vannbevegelser inn eller ut av pulvinusceller. Alle blad- og blomsterbladbevegelser skyldes hydrauliske vannbevegelser som resultat av ioneflukser spesielt  $K^+$ . Vann beveger seg inn eller ut av spesielle hengsleceller (pulvinusceller) ved basis av bladstilk eller småblad. Bladbevegelsene kan følge biologiske rytmer kontrollert av en biologisk klokke.

Skyggeblad er tynne, har korte palisadevevceller, store intercellularrom, og tynne cellevegger. Skyggeblad har mer klorofyll per reaksjonssenter og høyere innhold av antenneklorofyll (klorofyll b) enn solplanter. Hos gress gir lite lys økt bladareal og bladlengde, men mindre bladbredde og tykkelse sammenlignet med solblad. Solblad har kloroplaster med mindre grana og færre thylakoider per granum og færre thylakoider per granastabel enn skyggeblad. Skyggeplanter kan ha opptil 100 thylakoider i en granastabel. Skyggeblad har mindre rubisko dvs mindre netto fotosyntese enn solblad. Skyggeblad har lavt  $A_{mes}/A$  forhold (13) i forhold til solblad (40).

Skyggeblad har et forhold mellom mengden grana/intergranalameller på 4-5, mens i solblad er forholdet 1-1.5. Man kan også finne en gradient i dette forholdet innover i et enkelt blad. En hypotese går ut på at fotosystem II er vesentlig lokalisert til granastabler mens fotosystem I er mest lokalisert til intergranalamellene. Fotosystem I kan absorbere lys mot lengre bølgelengder enn fotosystem II. Skyggeplanter må øke andelen fotosystem II for å få et balansert forhold mellom de to fotosystemene, siden mye av det røde lyset er absorbert av vegetasjonen over. Det er større maksimal fotosyntese hos solplanter enn skyggeplanter.

Rubisko inneholder 5-30 % av bladnitrogenet. Skyggeplanter investerer mindre bladnitrogen i rubisko og fotosyntetisk elektrontransport og mer i lyshøstende komplekser enn solplanter.

Hos spisslønn (*Acer platanoides*) er det funnet 70 % mer vann per arealenhet i solblad i forhold til skyggeblad på samme treet.

Skyggeplanter har lavere **lyskompensasjonspunkt** og lavere maksimal fotosyntese enn solplanter. Lyskompensasjonspunktet vil si den lysfluksen hvor det ikke skjer noen netto  $CO_2$ -utveksling. Ved lysmetning blir det andre faktorer som blir begrensende: aktiviteten til rubisko, elektrontransport, metabolisme av triosefosfater og tilgang på ribulose 1,5-bisfosfat. Disse faktorene til sammen angis vanligvis som  $CO_2$ -begrensende faktorer, dvs. karbonmetabolismen holder ikke tritt med lysmetningen mellom 500 til  $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Oleander (*Nerium oleander*) og *Eucalyptus* er eksempler på planter som er tilpasset tørke og høy lysintensitet. De har parenkym på beggene sidene av bladet og bladene kan plasseres vertikalt.

<b>Egenskap</b>	<b>sol</b>	<b>skygge</b>
kloroplaststørrelse	små	store
mettende fotosyntetisk fotonfluks	høy	lav
nitrogen i rubisko per arealenhet	høy	lav
stomatetetthet	høy	lav
bladtykkelse	stor	liten
greining	høy	liten
mørkerespirasjon per arealenhet	høy	lav
fotosyntesekapasitet	høy	lav
kloroplaster per bladareal	høyt	lavt
klorofyllinnhold per kloroplast	lavt	høyt
forholdet stroma/thylakoid volum	høyt	lavt
membraner per kloroplast	få	mange
xanthofyll per areal	høy	lav
kurvatur på lysresponskurven	gradvis	brå
thylakoider per grana	få	mange
forholdet grana/intergranalameller	lavt	høyt
klorofyllinnhold per kloroplast	lavt	høyt
klorofyll a/b forhold	høyt	lavt
xanthofyll/β-karoten forhold	lavt	høyt
P680/klorofyll forhold	høyt	lavt
cytokrom f/klorofyll forhold	høyt	lavt
P700/klorofyll forhold	likt	likt
kvanteutbytte for e <sup>-</sup> transport	likt	likt
granastabler	smale	brede
stivelseskorn	store	ingen
forholdet mellom fotosystem II/fotosystem I	lavt (1.6)	høyt (2.4)
lyskompensasjonspunkt	høyt	lavt

Sammenligning av egenskaper ved solblad og skyggeblad.

Plantene kan oppleve stor variasjon i irradianse. Bartrær og tørketålede vegetasjon skiller ut terpenener og isopren (2-metyl-1,3-butadien). Solblad produserer mer isopren enn skyggeblad.

## Mesofyllareal

Arealet til celleveggene i bladmesofyllet som karbondioksid kan passere er mye større enn overflaten til bladet.

Forholdet  $A_{mes}/A$  uttrykker økningen i arealet som er tilgjengelig for  $CO_2$  diffusjon.

$A_{mes}$  - Totalarealet til mesofyllcellene.  $A$  - arealet av en side av bladet

$A_{mes}/A$  varierer vanligvis mellom ca. 10 - 40. Palisadevevet inneholder ca. 10 - 40% av volumet med luft og svampvevet ca. 50 - 80% luft.

**Solblad** er tykkere og har flere lag palisadevev.  $A_{mes}/A$  er fra 2 - 4 x så stor som for et skyggeblad på samme plante. Dette forklarer den høye fotosyntetiske aktiviteten per enhetsareal av solblad i forhold til skyggeblad.

Høy temperatur gir mindre celler og opptil 40% økning i  $A_{mes}/A$ . Salt- og vannstress påvirker også dette forholdet. Man bør være oppmerksom på dette når fotosyntesen angis per arealenhet av bladet.

## Fotoinhibering - høy lysfluks skader planten

Både for lite og for mye lys representerer et stress. Obligate skyggeplanter som utsettes for sterkt lys blir raskt skadet. Solplanter vokser i sterkt lys og overlever dårlig i skygge, og omvendt for obligate skyggeplanter. Solplanter har maksimal fotosyntese større enn  $30 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , og mørkerespirasjon  $2 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mens skyggeplanter har maksimal fotosyntese  $10 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , og mørkerespirasjon  $0.15 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Lys i overskudd er skadelig for fotosynteseapparatet og fenomenet kalles **fotoinhibering**. Fotosyntesehastigheten hos C3-planter avtar med lysfluks over ca.  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  fordi sikkerhetsmekanismer fjerner eksitasjonsenergien via kanaler for termisk dissipering. Det er fotosystem II som er utsatt for skader ved høy lysfluks og det skjer hele tiden en kontinuerlig reparasjon. Spesielt utsatt for skade er D1-proteinet ( $Q_B$ ) og dette proteinet brytes stadig ned av protease ned og bygges opp igjen på nytt. Hvis reparasjon av D1-protein ikke holder tritt med nedbrytningen via D1-syklus kan det oppstå permanente skader ved **fotostruksjon/fotooksidasjon**. Etter en frostnatt om våren kan man noen ganger observere at plantene blir hvite siden klorofyll oksideres. Fotoinhibering kan fremkalles ved å plassere plantene ved lav temperatur (5-10 °C) i sterkt lys et par timer, men det er forskjell på responsen hos lysplanter og skyggeplanter. Lysreaksjonene og elektrontransporten påvirkes i mindre grad av lavere temperatur enn enzymaktivitetene. Fotoinhibering kan også induseres via sterkt lys i en  $CO_2$ -fri atmosfære.

Er det overskudd av lys kan P680 reaksjonssenterklorofyll overføre elektroner direkte til oksygen og gi superoksidradikalet (**Mehler reaksjon**). Karotenoidene deltar i beskyttelsen mot fotooksidative skader enten ved å overta energi fra triplett klorofyll og fjerne det som varme før det når reaksjonssenteret, eller ved å reagere direkte med reaktive oksygenforbindelser.



Minskning i fotosynteseaktivitet forårsaket av sterkt lys skjer ved høy omsetning av D1 proteinet i reaksjonscenteret. Plantene kan tilpasse seg mye lys ved å fjerne og dissipere overskudd av eksitasjonsenergi via **VAZ-syklus** (Xanthofyllsyklus). Mye lys gir høy konsentrasjon av protoner i lumen i thylakoidmembranene. Dette forårsaker overgang fra violaxanthin til zeaxanthin. Lysenergien fjernes som varme. På denne måten kan planten beskytte seg mot **fotooksidative skader**.

Fotoinhibering av fotosystem II hindrer fotoinhibering av fotosystem I. Som beskyttelse mot sterkt sollys og varmesjokk vil en protein kinase fosforylere protein slik at det lyshøstende klorofyllkomplekset (LHCII) fjernes fysisk fra fotosystem II, og slik unngås overreduksjon av fotosystem I.

Hos arter i erteblomstfamilien kan endring i turgortrykk i pulvinusceller ved basis av småblad og bladstilk endre bladstilling og -vinkel slik at lysabsorpsjonen reduseres i sterkt lys f.eks. "skyggeløs skog" i Australia, og hengende blad hos *Eucalyptus* i sterkt sollys. Fenomenet kan også observeres hos unge bønneplanter i kraftig sollys. Unge blad kan ha beskyttende pigmenter, f.eks. juvenile anthocyaniner og karotenoider som beskytter mot intenst sollys.

## Maksimal effektivitet av fotosyntesen

Ytre faktorer som er med å styre fotosyntesen er CO<sub>2</sub> konsentrasjonen, vanntilgang, temperatur, lysfluks og tilgang på grunnstoffer (mineraler).

Økt tilgang på CO<sub>2</sub> øker assimilasjonen til et punkt hvor fotosyntesen er mettet med CO<sub>2</sub>. Dagens CO<sub>2</sub>-konsentrasjon i atmosfæren gir ikke metning av fotosyntesen hos C3-planter. Stigningsforholdet mellom fotosyntesefluks ( $J_{CO_2}$ ) og indre CO<sub>2</sub> konsentrasjon ( $c_i$ ) på fotosyntesekurven versus CO<sub>2</sub>-konsentrasjon gir et uttrykk for fotosyntetisk bruk av CO<sub>2</sub> og blir et mål på **karboksyleringen**. Øker CO<sub>2</sub> tilgangen øker fotosyntesen raskere hos C4-planter enn hos C3-planter. **CO<sub>2</sub>-gjødling** i drivhus kan brukes ved dyrking av tomat, agurker og salat.

På fotosyntesens **lysmetningskurve** er **lyskompensasjonspunktet** irradiansen (lysfluksen) hvor fotosyntetisk CO<sub>2</sub> opptak er i likevekt med respiratorisk CO<sub>2</sub> utskillelse. Kvanteutbyttet er størst ved starten av lysresponskurven. Lyskompensasjonspunktet for urtaktige planter og landbruksvekster er ca. 10-40  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  og lysmetning er ved 300-1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avhengig av art. Lysmetning hos C4-planter kan være større enn 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Heliofytter har lysmetning ved ca. 1400 og trær ved ca. 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Bregner og skyggeblad har lyskompensasjonspunkt 1-10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  og lysmetning ved 50-300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Reduseres mørkerespirasjonen i lys? Sannsynligvis ja. Oksygenutviklingen under lyskompensasjonspunktet påvirkes av **Kok-effekten** som har fått navn etter Bessel Kok som var den første som viste at lys hemmer mørkerespirasjonen i *Chlorella*.

Den nedre grensen for CO<sub>2</sub> opptak er fra -2 til 0 °C, med optimum 15-30 °C, men er høyere for C4-planter. Høyeste temperaturgrense for fotosyntesen er ca. 40-50 °C. Lav i kalde områder kan imidlertid utføre fotosyntese ned til -15 °C. Lave temperaturer vår og høst, lav solvinkel og skyer er faktorer som kan redusere fotosyntesen.

Vanntilgangen påvirker fotosyntesen via stomataåpning. **Middagsdepresjon** av fotosyntesen er en nedgang i fotosyntese midt på dagen som skyldes høy fordampning ved sterk solinnstråling slik at stomata lukkes. Tap av turgor er med å gir et varmestress. Sterkt lys kan også gi fotoinhibering.

Fotosynteseproduktene fraktes fra produksjonsstedet i bladene til andre deler av planten der det er behov for dem:

- 1) til vekst i skuddspiss og unge ikke ferdig utviklede blad.
- 2) frø og frukt.
- 3) til lagring i stengler, stamme og greiner.
- 4) til lagring i røtter og rotknoller.

En plante eller tre er inndelt i sektorer slik at en sektor har ansvar for å sende fotosynteseprodukter til en spesiell sektor. F.eks. står **flaggblad** hos kornsorter for en vesentlig del av fylling av kornet med fotosynteseprodukter.

Maksimalt utbytte for fotosyntesen er 1-4 kg tørrstoff  $\text{m}^{-2} \text{år}^{-1}$ .

Det er korrelasjon mellom nitrogeninnhold og klorofyllinnhold i blad. 0.2-1 % av nitrogenet i blad befinner seg i klorofyll (0.2 - 1 mmol klorofyll  $\text{m}^{-2}$ ), men det er mer hvis man regner med proteinene som klorofyll er bundet til. Klorofyllkonsentrasjonen er 0.5-3 g  $\text{m}^{-2}$  av vegetasjonen

Nær bladoverflaten skjer utvekslingen av gassmolekyler saktere pga. **grenselagskonduktanse** som blir lav hvis det er luftstille områder nær bladoverflaten. Når stomata er åpne blir det maksimal stomatakonduktanse. Det skjer lite opptak av  $\text{CO}_2$  gjennom kutikula på landplanter. Det er også en konduktanse inne i blad ved overgang mellom luft- og væskefase og ved karboksyleringen. Vanligvis er  $\text{CO}_2$  konsentrasjonen inne i bladet ( $c_i$ ) lavere enn på utsiden av planten ( $c_a$ ) ( $a$ -ambient).

Antallet stomata er hos urtaktige planter og løvtrær vanligvis 100-300 per  $\text{mm}^2$ , med ytterligheter fra 300-900 per  $\text{mm}^2$ . Arealet at stomata utgjør ca. 1% av bladarealet. Porelengden er fra 5-30  $\mu\text{m}$  og porebredden 2-10  $\mu\text{m}$ . Sukkulenter og bartrær har vanligvis 20-100 spalteåpninger per  $\text{mm}^2$ . Maksimal stomatakonduktanse for  $\text{CO}_2$  er 50-400  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Åpning og lukking av stomata kontrolleres av vanntilgang via abscisinsyre og  $\text{CO}_2$  konsentrasjonen i substomatale rom i bladet.

Fotosyntesekapasiteten i urtaktige planter er 10-60  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Hos vannplanter, moser, bartrær og skyggeblad er fotosyntesen i området 2-10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Fotosyntese i grønn frukt og stamme og greiner er generelt lav. Bregner, mos og lav har også generelt lav fotosynteserate, mens derimot alger i kultur kan ha fotosyntese 300-1000  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mg klorofyll}^{-1}$ .

## Fotorespirasjon - lysavhengig respirasjon

Det er de overjordiske delene av plantene som utsettes for størst temperaturvariasjon gjennom døgnet. Rubisko katalyserer både karboksylering og oksygenering av ribulose-1,5-bisfosfat.  $K_m$ -verdien for  $\text{CO}_2$  er ca. 10  $\mu\text{M}$  som er omtrent den samme som  $\text{CO}_2$  løst i vann ved 20°C.  $K_m$ -verdien for  $\text{O}_2$  er omtrent 535  $\mu\text{M}$  som er omtrent det dobbelte av  $\text{O}_2$ -konsentrasjonen i bladet. Rubisko er ca. 80 ganger høyere affinitet for  $\text{CO}_2$  enn  $\text{O}_2$  ved samme konsentrasjon, men siden oksygenkonsentrasjonen er mye større enn karbondioksidkonsentrasjonen blir fotorespirasjonen betydelig.

Høyere temperatur fremmer oksygenaseaktiviteten til rubisko på to måter:

- 1) Løseligheten av  $\text{CO}_2$  i vann minsker raskere enn løseligheten av  $\text{O}_2$  når temperaturen stiger.

2) Spesifisitettsfaktoren  $\Omega$  til rubsiko minsker med økende temperatur. Det betyr at oksygenasen er mer følsom for temperaturen og øker raskere enn karboksy lasen når temperaturen øker.

$$\Omega = \frac{V_c K_o}{V_o K_c}$$

hvor  $V_c$  og  $V_o$  er  $V_{max}$  for henholdsvis karboksylering og oksygenering og  $K_c$  og  $K_o$  er de tilsvarende  $K_m$ -verdiene.

Fotorespirasjonen utgjør 25-50 % av  $CO_2$ -fikseringen. Under fotorespirasjonen lages det like mengder  $CO_2$  og  $NH_3$  ved oksidasjonen av glycin.

Fotorespirasjonen øker med økende temperatur og lysfluks og man observerer at kvanteutbytte hos C3 planter minsker med økende temperatur. Fotorespirasjonen er koblet til oksygenaseaktiviteten til rubsiko og forholdet mellom  $O_2$ - og  $CO_2$ -konsentrasjon. Fotorespirasjonen hos C4- og CAM-planter er sterkt redusert.

Hos C4 plantene skjer  $CO_2$  fikseringen ved mettende  $CO_2$  konsentrasjoner i slirecellene. Blackman (1905) definerte faktorer som begrenser utbytte.

Med økende lysintensitet når fotosyntesen et tak. Det skjer en minskning i effektivitet ettersom lysintensiteten øker.

C3 fotosyntesen begynner å reduseres ved 30-35 °C, mens C4 plantene har optimum over 30 °C og skades først ved 45 -50 °C. C4 plantene er relativt ufølsomme for lave  $CO_2$  partialtrykk og høy oksygenkonsentrasjon. Noe av det fotorespiratoriske  $CO_2$  refikseres før det slipper ut. Det vil si at fotorespirasjonen blir noe underestimert. Fotorespirasjonen er fra 25-30 % av netto fotosyntese i luft.

Egenskap	C3	C4	CAM
Optimal temperatur(°C)	15-25	30-45	30-60
Lysmetning av fotosyntese $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	1000	2000	1000
$CO_2$ -kompensasjonspunkt (ppm)	50	5	5-50
Vannkrav for 1 g tørrvekt (ml)	450-950	230-250	50-55
Vekstrate ( $\text{g t.v. dm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ )	0.5-2	3-5	0.01-0.02
Maksimal fotosyntese ( $\text{mg } CO_2 \text{ dm}^{-2} \text{ time}^{-1}$ )	15-35	40-80	0.5-0.7
Fotorespirasjon	+	-	+
$CO_2$ -fikserende enzym	rubisko	PEPC/rubsico	PEPC (natt), rubsico (dag)
ATP som trengs for hver C fiksert	3	5	4
NADPH som trengs	2	2	3

## Fotosyntese og CO<sub>2</sub> utveksling

Tilførsel av CO<sub>2</sub> inn i kloroplastene bestemmes av diffusjon i gassfase og væskefase. Eterspørselen etter CO<sub>2</sub> avhenger av omsetningen av karbondioksid i kloroplasten. Grafiske framstillinger som viser sammenhengen mellom CO<sub>2</sub>-assimilasjon ( $A$ ) og indre CO<sub>2</sub>-konsentrasjon ( $C_i$ ) kalles **AC<sub>i</sub>-kurver**. **CO<sub>2</sub>-kompensasjonspunkt** er den CO<sub>2</sub>-konsentrasjon hvor det ikke skjer noen netto assimilasjon av karbondioksid fordi fotosyntesen er lik mørkerespirasjon + fotorespirasjon. CO<sub>2</sub>-kompensasjonspunktet i sollys ved 20°C er hos C3-planter fra 40-65 ppm ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) CO<sub>2</sub>. Når temperaturen øker så øker CO<sub>2</sub>-kompensasjonspunktet (110 ppm ved 30°C, 300 ppm ved 37°C. Den første delen av kurven  $A$  versus CO<sub>2</sub>-konsentrasjon øker tilnærmet lineært. I dette området begrenser karbondioksidkonsentrasjonen aktiviteten til rubisko og det er nok av substratet 1,5-ribulosebisfosfat. Den første delen av kurven gir et mål på **karboksyleringseffektiviteten**. Karboksyleringskapasiteten avhenger av mengden aktivert og aktiv rubisko, som igjen er avhengig av Mg<sup>2+</sup>, CO<sub>2</sub>-binding (karbamylering) og enzymet rubisko aktivase. 2-karboksy-D-arabinitol-1-fosfat er en naturlig forekommende hemmer av aktiviteten til rubisko. Ved høyere konsentrasjon av karbondioksid begynner kurven å flate av. Nå er ikke lenger CO<sub>2</sub> begrensende, men mengden ribulose-1,5-bisfosfat (RUBP). Når fotosyntesen er mettet med lys vil kapasiteten til rubisko begrense fotosyntesen ved lav indre CO<sub>2</sub>-konsentrasjon ( $C_i$ ). Mengden RuBP begrenser fotosyntesen ved høy  $C_i$ . Mengden RuBP avhenger av Calvin-syklus og som igjen avhenger av hvor mye ATP og NADPH som lages i lysreaksjon. Dette avhenger igjen av elektrontransporten. Økt CO<sub>2</sub> konsentrasjon vil gi mindre fotorespirasjon, så selv om elektrontransporten er maksimal vil fotosyntesen øke noe.

Fluksen for CO<sub>2</sub> ( $J_{CO_2}$ ) er en funksjon av CO<sub>2</sub> konsentrasjonen inne i bladet ( $C_i$ ), utenfor bladet ( $C_a$ ) temperatur ( $T$ ) og lysets fotosyntetiske flukstetthet.

$$J_{CO_2} = g_{CO_2} \cdot (C_a - C_i)$$

Omregning av ligning gir fotosyntesens **forsørgerfunksjon**:

$$J_{CO_2} = -g_{CO_2} \cdot C_i + g_{CO_2} \cdot C_u$$

$g_{CO_2}$  er konduktansen for karbondioksid. Dette er en linje av formen  $y = ax + b$  og vil skjære x-aksen i  $C_a$  - karbondioksidkonsentrasjonen i lufta og y-aksen i punktet  $g_{CO_2} \cdot C_a$ . Der **behovsfunksjonen** (eterspørselsfunksjon) og **forsørgerfunksjonen** (tilførselsfunksjon) krysser hverandre får vi på x-aksen konsentrasjonen av karbondioksid inne i bladet ( $C_i$ ). Diffusjonen av CO<sub>2</sub> angis av forsørgerfunksjonen. Forsørgerfunksjonen er en rett linje med stigningskoeffisient lik - konduktansen for CO<sub>2</sub> ( $g_{CO_2}$ ). Forsørgerfunksjon med bratt stigning indikerer høy konduktanse, det vil si det er liten forskjell mellom den indre og ytre konsentrasjonen av karbondioksid.

Konsentrasjonen av karbondioksid inne i bladet blir derved ved omregning av ligningen over:

$$C_i = C_a - \frac{J_{CO_2}}{g_{CO_2}}$$

Tørkestress (vannstress) vil påvirke både tilførselsfunksjon og etterspørselsfunksjon for karbondioksid. Vannstress oppstår både ved tørke, saltpåvirkning og kulde. Minskende stomatakonduktanse gir redusert stigning av forsørgerfunksjonen (tilførselsfunksjonen). Konduktansen bestemmes av **grenselagskkonduktanse** og **stomatakonduktanse**. Karbondioksid skal også diffundere fra substomatalrom til kloroplasten representert av den indre konduktansen i bladet.

## C4-fotosyntese

Forholdet mellom fotosyntese og **fotorespirasjon** minker med økende temperatur pga. større løselighet av O<sub>2</sub> enn CO<sub>2</sub> ved økende temperatur. Fotorespirasjonen gir elektrontransport ved CO<sub>2</sub>-mangel og må ansees som et beskyttelsessystem. En CO<sub>2</sub>-pumpe i **C4-planter** unngår energitapet ved fotorespirasjon, spesielt i områder med høy solinnstråling, høy temperatur og lavt nitrogeninnhold i jorda. C4-plantene har generelt mer effektivt nitrogen- og vannforbruk enn C3-plantene. C4-plantene kan ha lavere karbondioksidkonsentrasjon i intercellularrommene i bladet og likevel ha en høy fotosynteseaktivitet. Dette gir igjen en større CO<sub>2</sub>-gradient dvs. en større CO<sub>2</sub> fluks for en gitt stomatakonduktanse enn hos C3-plantene. Mer effektiv utnyttelse av nitrogen hos C4-planter skyldes lavere behov av rubisko for å opprettholde høy fotosyntetisk kapasitet. Enzymet **fosfoenolpyruvat karboksylase** (FEPK) hos C4-plantene har mye høyere affinitet for CO<sub>2</sub> (lavere K<sub>m</sub>-verdi) enn rubisko. FEPK bruker egentlig bikarbonat (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) som substrat. Hos NADP-ME planter gjendannes fosfoenolpyruvat fra pyruvat katalysert av **pyruvat-Pi-dikinase**, et lysaktivert enzym i kloroplasten. Enzymet er i tillegg kuldefølsomt hos C4-planter. Transporten mellom mesofyllceller og ledningsstrengslireceller skjer gjennom plasmodesmata.

## CAM - planter. Karboksylering om natten og dekarboksylering om dagen

**CAM-planter** ("crassulacean acid metabolism") karakteriseres av lukkede spalteåpninger om dagen og fluktuasjoner i malatinnholdet og pH i vakuolene i løpet av døgnet. CAM-planter finnes bl.a. innen familiene vortemelkfamilien (Euphorbiaceae), Agavaceae, Aizoaceae, Cactaceae og ananasfamilien (Bromeliaceae) og det er kjent ca. 10.000 arter. Det finnes fakultative CAM-planter som er vanlige C3 planter ved god vanntilgang, men som ved en spesiell daglengde, tørke eller saltpåvirkning skifter til CAM f.eks. *Mesembryanthemum crystallinum*. CAM-planter er sukkulenter i tørre og varme områder og epifytter i tropisk regnskog (tropiske orkidéer). CAM-plantene har høy WUE. CO<sub>2</sub> tas opp om natten og assimileres i cytosol inn i oksaleddisyre katalysert av fosfoenolpyruvat karboksylase. Fosfoenolpyruvat kommer fra stivelse via glukose. Oksaleddisyre omsettes videre til malat via enzymet **malat dehydrogenase**. Malat lagres i vakuolen om natten og dekarboksyleres om dagen. . H<sup>+</sup>-ATPase og pyrofosfatase

pumper protoner inn i vakuolen og transporteres i samtransport med malat. Om dagen brukes malat som CO<sub>2</sub>-kilde (via malatenzym) for ribulose 1,5-bisfosfat karboksylase. Dette gir en døgnvariasjon i innholdet av malat i planten som er motsatt av døgnvariasjonen av stivelse og sukker. Aktiviteten til fosfoenolpyruvat karboksylase er høy om natten.

Hva er mekanismen bak lukking av spalteåpningene om dagen hos CAM-plantene? CO<sub>2</sub> fra malat laget av NAD(P) avhengig **malatenzym** gjør at konsentrasjonen av CO<sub>2</sub> blir opptil 6 ganger høyere inne i bladet enn utenfor, og dette gjør at spalteåpningene lukker seg om dagen.

Noen vannplanter bl.a. brasmegras (*Isoetes*) har en fotosyntese som ligner på C4/CAM. Dette kan være en tilpasning til lave konsentrasjoner av karbondioksid i vann.

Vannplanter med neddykkete blad surgjør undersiden av bladet og bruker bikarbonat (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) som karbonkilde. Dette kan gi utfelling av kalsiumkarbonat på bladet (CaCO<sub>3</sub>).

## Karbonisotoper i fotosyntesen

Karbon foreligger som 3 isotoper <sup>12</sup>C, <sup>13</sup>C og <sup>14</sup>C, hvorav de to første er stabile og den tredje radioaktiv. Karbon isotopene reagerer kjemisk på samme måte, men på grunn av forskjellig atomvekt og størrelse reagerer de med forskjellig hastighet. Forskjellige kjemiske og metabolske prosesser endrer forholdet mellom dem. Når CO<sub>2</sub> med kjent isotopsammensetning tilføres fototrofe organismer blir det cellulære karbon anrikt med <sup>12</sup>C. Atmosfærisk CO<sub>2</sub> inneholder 1.1% <sup>13</sup>C og 98.9% <sup>12</sup>C. Forholdet *R* mellom <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>/<sup>12</sup>CO<sub>2</sub> bestemmes i et massespektrometer og sammenlignes med en standard. Organisk materiale overføres til CO<sub>2</sub> før det analyseres. I organiske stoffer er forholdet *R* tilnærmet lik 0.0112, og det er bare det siste sifferet som varierer. For å få en mer praktisk måleenhet for isotopsammensetning brukes δ <sup>13</sup>C :

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{R_{\text{prøve}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \cdot 1000$$

Standarden som tidligere ble brukt var fossilt blekksprutskall (*Belemnitella*) fra PeeDee-formasjonen i South Carolina. National Bureau of standards har laget en ny standard i forhold til denne PDB-standard som har δ <sup>13</sup>C lik 0. Enheten for δ <sup>13</sup>C er promille ‰. En mer negativ verdi av δ <sup>13</sup>C betyr mer <sup>12</sup>C, en mer positiv verdi betyr mer <sup>13</sup>C. De fleste organiske stoffer har negativ δ <sup>13</sup>C-verdi fordi de inneholder mindre <sup>13</sup>C enn standarden. Metan med biologisk opprinnelse kan ha ekstrem lav δ <sup>13</sup>C, noe som tyder på ekstrem diskriminering av <sup>13</sup>C. Marint bikarbonat (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) er den andre ytterligheten på skalaen. C3-planter får mer negative δ <sup>13</sup>C-verdier enn C4-plantene siden hos C3-plantene er både karboksylering og diffusjon begrensende faktorer, mens hos C4-planter er diffusjonen begrensende med karboksyleringen skjer raskt. Fosfoenolpyruvat karboksylase har mindre isotopdiskriminering enn rubisko.

I uforurenset luft er δ <sup>13</sup>C for CO<sub>2</sub> -7 ‰, i forurenset -8 ‰. Verdien blir stadig mer negativ pga forbrenning av fossilt brensel. δ <sup>13</sup>C i fossilt brensel er ca. -30 ‰. Hvis prøven av CO<sub>2</sub> i luft har et <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C-forhold som er 5 ‰ mindre enn standarden blir δ <sup>13</sup>C lik -5 ‰.

De fleste planter dvs. C3-plantene har en  $\delta^{13}\text{C}$ -verdi mellom -25 - -35 ‰ med et snitt på -28 ‰. C4-plantene har et snitt på -14 ‰. CAM planter som absorberer  $\text{CO}_2$  om natten har  $\delta^{13}\text{C}$  ca. -11 ‰, CAM planter med  $\text{CO}_2$ -opptak på dagtid har -28 ‰. CAM-planter ligger vanligvis mellom -10 - -20 ‰. Plantene inneholder mindre  $^{13}\text{C}$  enn omgivelsene fordi  $^{13}\text{C}$  er tyngre enn  $^{12}\text{C}$  og gir noe sterkere kjemisk binding. Diffusjonen av  $^{13}\text{CO}_2$  er seinere enn for  $^{12}\text{CO}_2$ .

I en regnskog vil  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\text{CO}_2$  være lavest ved bakken (-15.5 ‰) pga respirasjon av organisk materiale.

Ved overføring av stoffet A til forbindelsen B defineres **isotopfraksjonering** som

$$\Delta\delta = \frac{\delta^{13}\text{C}(A) - \delta^{13}\text{C}(B)}{1 + \frac{\delta^{13}\text{C}(A)}{1000}}$$

$\Delta^{13}\text{C}$  har også enheten ‰. Fraksjoneringen er positiv når  $^{13}\text{C}$  overføres seinere enn  $^{12}\text{C}$ .

$\text{CO}_2$  transporteres over grenselag inn i substomatale rom, løses i celledsaften og diffunderer inn til kloroplasten. Både løsning av  $\text{CO}_2$  i væske og diffusjon gir liten isotopfraksjonering, men karboksyleringen gir stor effekt (29 ‰). Hvis derfor stomataresistansen blir stor blir diskrimineringen av  $^{13}\text{C}$  liten.

I C4-planter hvor  $\delta^{13}\text{C}$  er ca. -14 ‰ betyr dette at karboksyleringskapasiteten er i overskudd, mens diffusjonen er hastighetsbegrensende. C4-planter benytter også karbon anhydrase

$^{13}\text{C}$ -innholdet i plantene øker med høyden over havet. Det vil si at det blir en minsket diskriminering av  $^{13}\text{C}$  ved større høyder. F.eks. over 2500 moh kan  $\delta^{13}\text{C}$  være -26.15 ‰ og i lavlandet -24 ‰.

Isotopforhold har vært brukt innen arkeologi for å studere om mennesker vesentlig brukte C3-planter (ris, hvete, bønner osv) eller C4-planter (mais, hirse osv) til mat. Isotopforholdet  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  har også vært brukt i denne forbindelse.

Økende innhold av NaCl (halofytter) gir en mer positiv  $\delta^{13}\text{C}$ .  $\delta^{13}\text{C}$  for oppløst karbondioksid i vann er variabel og er derfor lite brukt for vannplanter.

## $\delta^{34}\text{S}$

Svovel inneholder mest av den stabile isotopen  $^{32}\text{S}$ , men også noe som  $^{34}\text{S}$ .

$$\delta^{34}\text{S} = \left( \frac{R_{\text{prøve}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \cdot 1000$$

Hvor  $R$  er forholdet mellom  $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$ . Standarden er jernsulfid fra Canyon Diablo meteoritten. Sulfid og svovel med biogen opprinnelse anrikes med  $^{32}\text{S}$  og  $^{34}\text{S}$  diskrimineres.

## Mørkerespirasjon

Respirasjon er kontrollert **oksidasjon** av reduserte organiske stoffer ved biologisk temperatur. Karbohydratene som dannes ved  $\text{CO}_2$ -assimilasjonen i fotosyntesen benyttes

som karbonskjeletter og energikilde i respirasjonen som skjer i både lys og mørke. Respirasjonen i glykolyse, trikarboksylsyresyklus, pentosefosfatvei og elektrontransportkjede kalles mørkerespirasjon selv om den også skjer i lys om dagen. Plantene har også en cyanidtolerant alternativ respirasjon ved greiningspunktet ubikinon, hvor det ikke lages ATP, men varme. Størrelsen av **mørkerespirasjon** i mitokondriene varierer fra planteorgan til planteorgan, med omgivelser og mellom arter. Respirasjonen er høy ved aktiv vekst og er ca.  $1-6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  eller fra  $3-8 \text{ mg CO}_2 \text{ g tørrvekt time}^{-1}$ . Lav og moser kan ha respirasjon  $0.5-2 \text{ mg CO}_2 \text{ g tørrvekt time}^{-1}$ .

**Respirasjonskvotienten (RQ)**, forholdet mellom mengden  $\text{CO}_2$  utskilt og oksygen tatt opp, gir et mål på hvilke stoffer som respireres. RQ i blad er ca. 1, men i spirende frø avhenger RQ av hvilken type opplagsnæring som respireres. Fett og protein gir ca.  $\text{RQ}=0.7$ , karbohydrater  $\text{RQ}=1$  og organiske syrer  $\text{RQ}=1.3$ . **Konstruksjonsrespirasjon** til vekst av kimplanter og utfolding av blad kan være opptil 10 ganger større enn **vedlikeholdsrespirasjon**. Jo større respirasjon desto mer aktiv metabolisme og livsaktivitet er det i planteorganet. I tillegg brukes respirasjonsenergien til transport og proteinsyntese. Spirende frø og unge kimplanter har høy respirasjon og stoffomsetning. Lagringsorganer som f.eks. potet kan ha liten respirasjon. Det er også lav respirasjon hos skyggeplanter og skyggeblad sammenlignet med solplanter og solblad. Respirasjonen øker med økende temperatur. Respirasjonen i røtter øker hvis pH i rhizosfæren synker

Hvis det blir for liten tilgang på oksygen i et planteorgan, f.eks. ved oversvømt jord, erstattes respirasjon med **fermentering** og det dannes etanol eller melkesyre. Gjæring eller fermentering er anaerob katabolisme med organiske stoffer som både elektrondonor og elektronakseptor. Dannelse av melkesyre gir forsuring av cellen og eventuell celledød. Planter tilpasset oversvømt jord kan utvikle aerenkym som sikrer tilgang på oksygen til røttene.

Frukt kan ha en sterk økning i respirasjon når frukten er maksimalt velutviklet, kalt **respiratorisk klimakterium**. Varmeproduksjon i blomster, bl.a. *Arum*-liljer, og lotusblomsten (*Nelumbo nucifera*) skyldes **cyanidtolerant (cyanidresistent) respirasjon** induisert av salicylsyre. En annen funksjon til cyanidtolerant respirasjon kan være å kvitte seg med overskuddsenergi.

I glykolyse i cytosol, som er starten på mørkerespirasjonen, omsettes glukose via fosfoenolpyruvat til pyruvat og malat. Respirasjon i røttene står for omsetning av ca. 10 % (saktevoksende planter) til 50 % (rasktvoksende planter) av det karbon som blir assimilert i fotosyntesen.

### Regneeksempel:

Vi har gitt følgende opplysninger for en plante og dens omgivelser:

Fotosyntesefluksen  $J_{\text{CO}_2}$ :  $10.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Vanndampfluksen  $J_{\text{H}_2\text{O}}$ :  $3.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (legg merke til enhetene og størrelsesorden for fotosyntesefluks versus vanndampfluks)

Ytre  $\text{CO}_2$  konsentrasjon (ambient) omkring bladet  $C_a = 320 \mu\text{mol mol}^{-1}$

Bladtemperatur:  $20^\circ\text{C}$

Duggpunkttemperatur i luften omkring bladet:  $9.1^\circ\text{C}$



Lufttrykk: 0.098 MPa

Beregn følgende verdier:

- $J_{H_2O}/J_{CO_2}$
- Forskjellen i vanndampmolbrøken mellom blad og omgivende luft  $\Delta w$
- vanndampkonduktansen  $g_{H_2O}$
- $CO_2$  konduktansen  $g_{CO_2}$
- den indre  $CO_2$  konsentrasjonen i bladet  $c_i$ .

a.

$$\frac{J_{H_2O}}{J_{CO_2}} = \frac{3.2}{0.0102} = 314 \text{ mol mol}^{-1}$$

b.

Ved 20 ° C er metningsvanndamptrykket 2337 Pa. Ved duggpunkt 9.1 °C er metningsvanndamptrykket 1147 Pa.

$$\Delta w = \frac{2337 - 1147}{98} = 12.1 \text{ mmol mol}^{-1} \text{ (Pa kPa}^{-1}\text{)}$$

c.

$$g_{H_2O} = \frac{J_{H_2O}}{\Delta w} = \frac{3.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}}{12.1 \text{ mmol mol}^{-1}} = 0.265 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

d.

$$g_{CO_2} = 0.624 \cdot g_{H_2O} = 0.165 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

e.

$$c_i = c_a - \frac{J_{CO_2}}{g_{CO_2}} = 340 - \frac{10.2 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}}{0.165 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}} = 278 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$$

### Regneeksempel:

Vi har en plantevegetasjon under følgende betingelser. Lufttemperaturen omkring vegetasjonen er 20 °C, relativ fuktighet er 67 %, temperaturen til bladet er 21 °C, lufttrykket er 99 kPa, vannpotensialet i bladet er -1 MPa, Inne i vegetasjonen er tørt termometertemperatur 19 °C og fuktig termometertemperatur 14 °C.

Beregn følgende:

- a. vanndamptrykket i lufta  $e$ ,
- b. metningsvanndamptrykket i lufta  $e_o$ ,
- c. vanndamptrykkdeficit VPD i lufta,
- d. vanndamptrykkdeficit i bladet,
- e. forskjellen i vanndampmolbrøk mellom vegetasjon og lufta omkring,
- f. vannpotensialforskjellen mellom blad og luft,
- g. duggpunktet i lufta omkring vegetasjonen,
- h. duggpunktet i vegetasjonen.

a.

Metningsvanndamptrykket ved 20 °C finnes i en tabell

$$e = \frac{2337 \text{ Pa} \cdot 67}{100} = 1565 \text{ Pa}$$

b.  $e_o = 2337 \text{ Pa}$  (tabell)

c.  $VPD = 2337 - 1565 = 772 \text{ Pa}$

e.  $VPD_{\text{blad}} = 2486 - 1565 = 921 \text{ Pa}$

f.

$$\Delta w = \frac{2486 - 1565}{99} = 9.3 \text{ Pa kPa}^{-1}$$

g.

$$\Psi_{\text{luft}} (\text{MPa}) = 1.06 \cdot T \cdot \log \frac{RH}{100} = 1.06 \cdot 293 \cdot \log \frac{67}{100} = -54.02 \text{ MPa}$$

Forskjellen i vannpotensial  $\Delta\Psi = 53 \text{ MPa}$

h. Temperaturen når 1565 Pa er vanndamptrykket er 13.7 °C som er duggpunktet i lufta.

i.

$$e = e_o - \gamma(T_t - T_p) = 1598 - 65.9(292 - 287) = 1268 \text{ Pa}$$

Når 1268 Pa er metningsvanndamptrykket er duggpunktet 10.5 °C i vegetasjonen.

Varmeledning er massefri transport av varme over en strekning. Har liten betydning i planteriket. Jfr. en teskje av sølv og en teskje av tre i varmt vann.

Varmelagring. Henger sammen med massen og spesifikk varmekapasitet i lagringsmediet. Man kan f.eks. anta at det er tilnærmet likt for vann eks.  $4.19 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$  ved  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ .

Hvis fotosyntesen er  $1 \text{ } \mu\text{mol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$  tilsvarer dette i energi ( $\text{W m}^{-2}$ ):

$$Q_{FS} = 1 \cdot 10^{-6} \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot 477 \cdot 10^3 \text{ J mol}^{-1} = 0.477 \text{ W m}^{-2}$$

Varmetap Q ved transpirasjon:

$$Q_{\text{transpirasjon}} = J_{\text{H}_2\text{O}} \cdot \Delta H_{\text{fordampning}}$$

F.eks. hvis vanddampfuksten  $J_{\text{H}_2\text{O}} = 1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-2}$  så blir :

$$Q_{\text{transpirasjon}} = 1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot 44 \text{ kJ mol}^{-1} = 44 \text{ W m}^{-2}$$

## Sykdommer på planter

### Skader som skyldes ikke-biogene faktorer

#### Planteskader av ekstrem temperatur

Høy temperatur gir solskåldskader på den soleksponerte siden av epler, tomater, løk. Temperaturen på solsiden er høy i forhold til skyggesiden. Symptomer på høytemperaturskader er vannfylte områder, blærer og og uttørking av vevet som gir innsunkne områder på fruktoverflaten. Dette kan bl.a. sees på sukkulenter i en varm vinduskarm. Lav relativ fuktighet skader inneplanter om vinteren hvor varme gir for oss behagelig innetemperatur med relativ fuktighet på 15-25 %, noe som kan tilsvare ørkenstrøk, spesielt i nærheten av radioatorer og andre varmekilder. Først blir bladene blekt grønne og kollapser og danner brune tørre flekker. De fleste planter kan lage vev som tåler tørke i form av frø eller sporer, men vegetativt vev tåler sjelden uttørking. Unntaket er mose og lav som tåler uttørking og rehydrering.

Vannkjerne i eple og i kombinasjon med lite oksygen gir svartkjerne.

Lav temperatur gir **frostsprekker** og splitting av barken og også kreftformige utvekster. Svart ring eller svart kjerne i veden, ødeleggelse av blad og blomster er symptomer på frostskaader. Froststreker på frukt er misfagede korkvevbånd over store deler av frukten.

*Pseudomonas syringae* og andre saprofytiske bakterier som lever i eller ved de substomatale rom virker som iskjernedannere og får underkjølt vann omkring dem og i bladcellene til å lage iskrystaller ved høyere temperaturen enn om de ikke hadde vært der. Iskrystallene gir plasmolyse og vanntap fra protoplasma til intercellularrommene.

Brann kan gi temperatur opptil  $850 \text{ }^\circ\text{C}$ , og gir økt konsentrasjon av nitrat og ammonium i jordsmonnet.

## Varmesjokk

Dyr kan bevege seg og fjerne seg fra et stress, men plantene må tilpasse seg miljøet på stedet ved å endre sin fysiologi. I varme kilder og i vulkanområder på havbunnen finnes varmetolerante termofile og kjemotrofe prokaryoter som tåler meget høy temperatur. Noen planter som kaktus, soyabønner, oleander og spesielle sorter av vindruer tåler å vokse i perioder med temperaturer over 48°C. Planter kan adapteres til å tåle høye temperaturer. En akklimatiseringsperiode med høy subletal temperatur gjør at plantene etterpå kan tåle en temperatur over den vanlige letaltemperaturen.

**Varmesjokk** vil si å utsette organismen for 5-10°C over normal veksttemperatur opptil noen timer og de fleste organismer responderer på dette med syntese av nye proteiner eller økt syntese av **varmesjokkproteiner** (hsp - "heat shock protein") som er tilstede i lave konsentrasjoner. Varmen mottas av en reseptor som gir videre beskjed om transkripsjon av gener. Trinnvis utvikles deretter større toleranse.

- 1) Det første som skjer er endring i redoks-nivået i cellen.
- 2) Det skjer en endring i ione-nivået ved at varmen har påvirket membranene.
- 3) Man kan observere varmedenaturerte proteiner. Disse kan bli merket med ubiquitin som indikerer at de er klar for nedbrytning via proteasomer.
- 4) Deretter følger induksjon av varmesjokkproteiner, mens syntesen av andre proteiner går ned. Varmesjokk-proteinene fungerer som cellulært termometer, og hører med til gruppen **chaperoner** som binder seg til andre proteiner og enten øker eller hindrer intramolekulære interaksjoner.

I 5'-enden av området som regulerer syntesen av hsp er sekvensen CT-GAA-TTC-AG, som kalles varmesjokkelement-regionen ("heat-shock element"). Det er varmesjokkelementet som binder varmesjokk-transkripsjonsfaktoren.

En mulig funksjon til varmesjokkproteinene er å stabilisere kromatin. Man har ikke funnet varmesjokkproteiner i mitokondriene, men varmesjokkproteiner kan transporteres inn i kloroplastene. Varmesjokkproteiner kodes fra kjernen og lages i cytoplasma. Syntese av varmesjokkproteiner kan også induseres av tungmetaller (kadmium), malonat og etanol.

## Sykdom som skyldes oversvømt jord

Ved flom kan jord bli oversvømmet med fersk-, brakk og saltvann, noe som kan gi anoksis eller hypoksis og endret redokspotensial i jorda. Planter tilpasset oversvømt jord har aerenkymnettverk i røtter og stengel. Helofytter er sumpplanter med aerenkym. Noen planter kan midlertidig tilpasse seg oversvømt jord ved å lage shizogent (bekkeblom) eller lysogent (mais, solsikke) **aerenkym**. Ris har konstitutivt aerenkym i regulære ordnete kanaler. Det skjer trykkventilering og konveksjon i intercellularrommene. Dårlig drenering i jorda gir redusert vekst og bladene blir blekg grønne eller gule. Røttene kan bli drept av mangel på oksygen. De nederste bladene dør først, og får brune og svarte flekker. Infeksjonen av patogene mikroorganismer kan være en sekundæreffekt. Mange sykdommer på stueplanter skyldes for mye vann eller irregulær vanning. Etylensyntesen påvirkes i planter som lever i oversvømt jord. Enzymet **ACC syntase** induseres under anaerobe forhold. Aminosyren ACC (1-amino-syklopropan-1-karboksylysyre) fraktes til skuddet hvor det er oksygen og ACC omdannes der til etylen som bl.a. gir epinasti med økt vekst på oversiden av bladene. Konsentrasjonen av ABA synker, noe som gir økt konsentrasjon av gibberellin og stengelstrekning. Dypvannsris kan vokse 25 cm per dag. Økt stengellengde på dypvannsris som vokser i dypt vann gjør at bladene kommer over

vann. Etylen gir også signal om kontrollert programmert celledød (apoptose) slik at det kan dannes mer luftvev. Lite oksygen øker stengellengden hos ris, takrør (*Typha*) og sivaks (*Scirpus*). Under anaerobe forhold i røttene kan pyruvat omdannes til melkesyre (laktat) som gir surt miljø. Pyruvat kan omdannes til etanol og man finner økt nivå av enzymet pyruvat dekarboksylase. Det kan også skje en svelling av stengelen som er neddykket (hypertrofi) med økt adventivrottdannelse og aerenkym i dette område. **Acidose** kan fremkomme ved at det mangler oksygen og pH synker i cytosol. Eksempler på anaerobe stressproteiner er alkohol dehydrogenase, laktat dehydrogenase, pyruvat dekarboksylase. Ris o kalmusrot lager basiske aminosyrer, asparagin, arginin og GABA. Glutamat kan forbruke H<sup>+</sup> i omdanning til GABA og CO<sub>2</sub>.

## Sykdom skyldes mineralnæringsstoffer

Mye nitrogen gir lang vegetativ vekstperiode og favoriserer patogener som angriper næringsrikt vev. Lite nitrogen gir svakere planter og raskere aldring og favoriserer sopp som trives på slike planter. Lite nitrogen fremmer *Fusarium*-tørke på tomat. Nitrat og ammonium gir effekt på veksten via pH i jorda.

Grunnstoffer som plantene trenger mye av som nitrogen og kalium er vanligvis ikke giftig når det finnes i overskudd i store mengder. Planter kan skades av små mengder nikkel, men tåle store mengder aluminium. Kopper, mangan og zink gir direkte giftvirkning og induserer samtidig jernmangel. Natriumsalter som natriumklord, natriumsulfat og natriumkarbonat gir pH-stigning i jorda og **alkaliskader**. Eple og hvete er spesielt følsom for alkaliskader.

Bor, mangan og kobber er de som vanligst gir giftvirkning. Planter kan også skades av aluminium og jern på sur jord.

## Sykdommer som har biotiske årsaker

Sykdom på planter som har biotiske årsaker kan skyldes sopp, bakterier, virus, viroider, nematoder, protozoer, eller andre planter. Mange av disse sykdommene har angrepet planter som mennesket er avhengig av. Homer anbefalte svovel og Demokrit anbefalte restene etter olivenoljeekstraksjonen som bekjempningsmiddel mot plantesykdom. Når et patogen sprer seg over store områder på kort tid har vi en epidemi og studiet av epidemier og faktorer som påvirker disse kalles epidemiologi. F.eks. tørråteangrep (*Phytophthora infestans*) på poteter i Nord-Europa og spesielt Irland på 1840 -tallet, ga hungersnød og masseutvandring til Amerika. I dag holdes tørråte i sjakk med sprøyting. Bengal hungersnøden 1943 ble forårsaket av brunflekkeepidemi *Cochliobolus miyabeanus* (*Helminthosporium oryza*) på ris. Almesyken som angriper almetrær har utryddet alm mange steder. Amerikansk kastanje (*Castanea dentata*) har blitt delvis utryddet av soppen *Cryphonectria parasitica* hvor mycelet vokser inn i kambiet og dreper de overjordiske deler av treet, men enkeltindivider er resistente og danner grunnlag for nye generasjoner.

Bordeaux-væske bestående av en blanding av koppersulfat, kalk og vann, utviklet av Millardet i Frankrike i 1885 for bruk mot soppsykdom på vindruer, ble med stort hell brukt mot en rekke soppsykdommer på planter. I 1913 ble organiske kvikksølvforbindelser tatt i bruk, men som skulle vise seg å gi alvorlige giftvirkninger på grunn av kvikksølvakkumulering i økosystemene. Bruk av antibiotika mot bakterier og fungicider

mot sopp gjorde at det oppstod en rekke resistente stammer av sopp og bakterier. Rachel Carsons bok *Den tause våren* utgitt i 1962 gjorde at man ble mer oppmerksom på farene ved sprøytemidlene. Soppsykdommer kan også gjøre plantene giftige for mennesker ved at det lages giftige **mykotoksiner** f.eks. aflatoksiner, ochratoksin, patulin. Disse gir leverskader og noen kan fremkalle kreft. Nematoder kan frakte med seg bakterier som inneholder virus (bakteriofager) og derved delta i spredning av plantesykdom.

Førstelinjeforsvaret mot sykdommer er overflaten på planten, tilsvarende en vollgrav rundt festningsmurene og festningen. Vokslaget lager en vannskyende (hydrofob) overflate som hindrer dannelse av en vannfilm som sopp kan leve i og bakterier formere seg. Soppsporer blir dessuten lettere vasket vekk fra en glatt overflate. Tykt hårlag som hindrer kontakt med bladet og tykk kutikula har lignende effekt og kan bidra med å holde skadeinsekter unna. Samtidig er ytterveggen på epidermiscellene mot overflaten tykke. Noen sopp lever imidlertid saprofyttisk på bladoverflaten som muggsoppen *Alternaria tenuis* og gråskimmel (*Botrytis cinerea*) som vokser på frukt og er et spesielt problem på jordbær og vindruer.

For noen patogener er stomata eneste vei inn i planten og lukkes stomata om natten gir dette mindre vekstmuligheter for sopp som er avhengig av fuktigheten om natten for å få hyfene til å vokse. Zoosporer har imidlertid muligheten til å svømme i morgendugg eller i regn fram til spalteåpningene som f.eks. *Peronospora*. Mitosporer som er bevegelige som hos Oomyceter og Chytridiomyceter får en fordel i en vannfilm på bladene. Både Oomyceter, Chytridiomyceter og Zygomyceter har vanligvis diplontisk livssyklus. Det er ingen synlig forskjell på hannlig og hunnlig mycel, og disse angis i stedet som + og - typer. *Albugo* sprer zoosporangier og treffer disse et blad kan zoosporer svømme inn spalteåpningene hvor de utvikler seg til et konidium.

Hyfene kan skille ut  $H^+$  via ATPase og  $H^+$  kan tas opp sammen med sukker og aminosyrer i en symportmekanisme. Sopphyfene kan også skille ut ekstracellulære enzymer som bryter ned plantematerialet. Endoglukanaser fra soppen deler opp cellulose i cellulosens indre amorfe områder. Cellobiohydrolase kapper av cellobiose fra enden av cellulosekjeden. Lignin brytes ned av ligninase, en reaksjon som trenger hydrogenperoksid og oksygen. Nedbrytningsstoffer fra lignin og andre stoffer kondenseres til humater (huminsyre, fulvinsyre) i jorda

Mange planter er i utgangspunktet motstandsdyktig mot sopp pga fenoler, garvestoffer og fettsyrer som diener i cellene. Mange av disse hemmer hydrolyttiske enzymer. Tomatin fra tomat og avenacin fra havre har membranolytisk aktivitet slik at det bare er sopp som har saponinase som klarer å angripe planten. Saponiner er glykosylerte steroider eller triterpenoider.

Fenolene protocatechuic acid (3,4 dihydroksybenzosyre) og catechol er giftige for sopp.

I ved kan det ofte ses svarte soner der forskjellige soppmycel møter hverandre. Oksidativ polymerisering av fenoler katalyseres av laccase.

## Planter og mikrober: kamp og nytte

Plantene er kontinuerlig utsatt for sopp, bakterier (*Agrobacterium*, *Corynebacterium*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas*), mykoplasmaalignende organismer, viroider og virus. Bakterier, sopp og protozoer står for nedbrytning av organisk materiale i naturen. Plantesykdommer på nyttevekster er av stor økonomisk betydning idet avlingene reduseres. Noen av patogenene lager i tillegg giftstoffer som påvirker mennesker og dyr.

Velkjent er fruktlegemene til soppen melldrøye (*Claviceps purpurea*) som via forurenset rugmel inneholder ergotalkaloider som gir hallusinasjoner, misdannelser og koldbrann. Sopp inngår samtidig i nyttig samarbeid med plantene ved opptak av mineralnæringsstoffer i form av mykorrhiza.

## Virus

Når virus forårsaker en **systemisk infeksjon** i planten lager viruset spesielle transportproteiner som hjelper til å frakte nukleinsyre/proteinkompleks eller viruspartiklene gjennom plasmodesmata fra celle til celle. Plantevirus finnes i alle gruppene dobbelttrådet DNA-virus, enkelttrådet DNA-virus, dobbelt-trådet RNA-virus, samt enkel-trådet (+) og (-) RNA-virus. Langdistansetransport av virus i planten skjer systemisk via floem (silvev). Planter har ikke et immunsystem som mennesker, men noe som tilsvarer dette. Det har vist seg at transgene planter transformert med kappeproteinene for tobakksmosaikkvirus var resistent mot viruset.

Det kan skje genetisk rekombinasjon mellom virus. Hvis to stammer av et virus inokuleres i samme vertsplante vil det oppstå virusstammer som er forskjellige fra de to utgangstammene.

## Sopp

Sopphyfer har glukose bundet sammen i  $\beta$ -binding til glukaner og N-acetylglukosamin (kitin) i celleveggen. Oomycetene har glukaner og cellulose i veggen. Det er turgortrykk i hyfene. Hyfenettet danner et greinet nettverk som har stor evne til å spre seg. Hyfene vokser i spissen. Hyfenettet kan deles inn i soner:

- 1) apikal og absorpsjonssonen.
- 2) lagringssonen hvor det også skjer sporedannelse og seksuell reproduksjon.
- 3) aldringssonen hvor det ofte er fargeforandringer med mørke pigmenter.

For å kunne invadere og kolonisere en plante må sopp ha en strategi for å kunne komme inn i planten. Soppsporer kan spres med vind, og ofte har sopp et enormt sporeantall. Soppsporer kan også spres med pollinerende insekter, bl.a. sopp som lever i nektar. Veps som spiser på råtne epler og plommer er med å sprer *Monilinia fructigena* som er teleomorfen til *Sclerotinia fructigena*. Melldrøye (*Claviceps purpurea*) spres via honningdugg med konidier. Rustsopp kan leve saprofyttisk i jorda og hvis det er en egnet planterot i nærheten kan den bli invadert. Honningsopp (*Armillaria*) er et skadelige plantepatogen hvor en rhizomorf vokser fra tre til tre gjennom jorda. Rotkjuke (*Heterobasidion annosum*) er en tilsvarende fryktet sopp sykdom i skogbruket. Soppen kan skille ut en blanding av enzymene kutinase, cellulase, protease og pektinase som bryter ned de strukturelle barrierene i planten.

Invasjonsstrategien kan videre være å drepe verten relativt langsomt og får derved maksimal mulighet til å formere seg. En annen strategi er nekrotrofi hvor sopp gir en rask død av vertsplanten. Sopp som gir sykdommer i planter finnes innen alle fylogenetiske grupper fra de laverestående sopp innen Plasmodiophoromycetene, Chytridomycetene og Oomycetene til de høyerestående soppene Ascomycetene, Basidiomycetene og Deuteromycetene. Når sopp har kommet inn i planten skyldes

sykdomseffekten ofte et sopptoksin. F.eks. **fusicoccin** blokkerer ATPase i plasmamembranen hos alle planter, men toksinet kan også være vertsspesifikk. Fusicoccin lages av soppen *Fusicoccum amygdali* som angriper fersken og mandeltrær. Den plasmamembranbundete fusicoccin reseptoren hører med til en familie av proteiner, 14-3-3- proteinene, som ofte har til oppgave og fosforylere andre proteiner.

Tentoxin er et syklisk tetrapeptid, lages av soppen *Alternaria alternata*, og påvirker fotofosforyleringen hos en rekke planter.

**Bløtråte** lages av **nekrotrofe sopp** og bakterier som produserer enzymene polygalakturonase og pektin lyaser som bryter ned pektin i cellevegger og midtlameller. **Fytopatogene sopp** lager ofte et spesielt penetreringsorgan, **appressorium**, ved spissen av sopphyfen, og dette lager et lite hull som det kan trenge igjennom epidermisf.eks. meldugg. Rustsopper uten eget penetreringsorgan kan komme igjennom en spalteåpning. Et **haustorium** fra soppen kan gå inne i celleveggen og trenge inn i plantens protoplasma.

Når soppen er kommet inn i planten er neste strategi å lage et toksin eller et plantehormonlignende stoff som tjener soppens interesse. Dette kan gå ut på å drepe planteceller for å få tilgang på næringen som finnes der, eller bruke mer subtile verktøy for å påvirke det cellulære maskineri i planten til sin fordel.

Planten kan kjenne igjen en aggressiv sopp via stoffer på soppens overflate (kitin eller gluknanfragmenter), via små proteiner utskilt fra soppen (**elicitorer**) eller fra plantens egne celleveggfragmenter (oligogalakturonsyre molekyler) som er resultat av soppinvasjonen (**elicitorer**).

## Råtesopp

**Brunråte** bryter ned cellulose og er viktig for resirkuleringen av karbon. **Hvitråte** bryter ned både lignin og cellulose. Hvitråte lager ekstracellulære fenoloksidaser, mens brunråte mangler slike. Brunråte lager kubiske blokker av veden. Rødrandkjuke gjør at treet ofte brekker 1 m over bakken.

## Rustsopp og andre sopp

Rustsopp har ikke fruktlegemer, er sterkt spesialisert og vokser på levende planter. De kan sees som svart, oransje, gult eller brunt pulver på plantene. De har ofte vertsskifte (planteskifte). Sporen kommer inn via spalteåpning. Mycel fra to sporer av forskjellig kjønn møtes og lager et dikaryonmycel. Det kan også lages et pyknidium med pyknosporer (kjønnceller) som spres med insekter. På undersiden av bladet slippes skålrustsporer. Disse kommer på blader av den andre verten og lager sommersporestadium (uredosporer). Før vinteren lages det vintersporer (teleutosporer) som overvintrer.

Meldrøye (*Claviceps purpurea*) plasserer sporer i aks hos grasarter. Sporen danner mycel hvor det avsnøres konidier i honningdugg som spres med insekter. Sklerotiet består av sopphyfer faller ned på bakken og spirer til et rosa mycel om våren. Meldrøye inneholder giftige ergotalkaloider.

Sopp kan sterilisere verten ved å ødelegge eller hindre blomstring for å hindre genetisk seleksjon. Kubjelle (*Pulsatilla pratensis*) infektet med rustsoppen *Puccinia pulsatillae* blomstrer ikke. Hvitveis (*Anemone nemorosa*) med spesielt lang bladstilk er ofte infisert med rustsoppen *Tranzchelia anemones* som danner brunfargede teleutosporer under



bladene. Hvitveisplanten blir vanligvis også steril. Lignende utseende får også hvitveis som er infektert med rustsoppen *Ochropsora ariae* som vertsskifter med rogn (*Sorbus aucuparia*), men hvitveisbladene har hvitaktige aecidier (skålrust) som lager aecidiosporer (vårsporer) på undersiden og spermogonier (pyknider) ses som lyse flekker på oversiden. Økt strekningsvekst og sterilisering er sannsynligvis hormonstyrt via gibberellinlignende stoffer. *Synchytrium anemones* er en annen rustsopp som gir fiolett-fargede flekker på hvitveis. Symrebeger (*Sclerotinia tuberosa*) har svartfargede sklerotier (overvittringsorganer) som gir brunaktige begerformede apothecier (fruktlegemer) om våren. Asciosporer overføres deretter til nye hvitveisplanter. Mycelet vokser ned til rota og det utvikles sklerotier. Lokkrust (*Pucciniastrum areolatum*) vertsskifter mellom gran (*Picea abies*) og hegg (*Prunus padus*) og på kongleskjellene finnes aecidier med lokk. Rustsoppen *Puccinia poarum* danner aecidier på undersiden av blad fra hestehov (*Tussilago farfara*) og vertsskifter med rapp (*Poa*). Rustsoppen hornrust (*Gymnosporangium cornutum*) danner hornformede aecidier på undersiden av blad på rogn og teleutosporene finnes på einer (*Juniperus communis*). Rustsoppen svartrust (*Puccinia graminis*) vertssveksler mellom berberis (*Berberis*) og grasarter.

Ascomyceten lønntjæreflekk (*Rhytisma acerina*) lager et svart og tettpakket hyfevev med asci og parafyser (stroma) på blad fra spisslønn (*Acer platanoides*).

Basidiomyceten *Exobasidium vaccinii* danner hvit oppblåst underside på tyttebærblad (*Vaccinium vitis-idaea*), ofte rødfarget av anthocyaniner. Basidier dannes direkte fra det dikaryote mycelet som presser seg ut fra epidermis på bladet.

Gjærum, H.B. Blyttia nr. 3-4 1993 s. 111-114

Piepenbring, M., Hagedorn, G. & Oberwinkler, F.: Spore liberation and dispersal in smut fungi. Bot. Acta 111 (1998) 444-460.

## Sotsopp

Starrsot (*Cintractia caricis*) danner sotsporer i fruktknuten hos starr (*Carex*). Sotsporene overvintrer og spirer neste vår. Ikke vertssvekslende.

## Melduggsopp

Melduggsopp (Erysiphales, Erysiphaceae) lever som parasitter på planter unntatt karsporeplanter og bartrær. Sopphyfene lager et hvitt belegg (overflatemycel) på blad og stengler, som etterhvert danner sporer (konidier) som sprer soppen. Utover ettersommeren dannes det fruktlegemer (kleistothecier) med vedheng som gjør at disse holdes fast i mycelet. Kleistotheciene med et lite antall asci overvintrer og neste vår brister kleistothecieveggen og sporene skytes aktivt ut. Fra mycelet vokser det haustorier inn i plantene via spalteåpningene som suger næring fra planten. *Microsphaera* (meldugg på eik); *Uncinula tulasnei* (meldugg på lønn); stikkelsbærdreper (*Sphaerotheca mors-uvae*).

## Almesyke

Almesyken forårsakes av soppen *Ceratocystis ulmi* som lever i et gjensidig nytteforhold med almebarkbillen (*Scolytus*). Soppen infiserer via greiner og kvister. Soppmycelet

vokser inn i veden og gir en mørkfarget nesten sammenhengende ring i de ytterste lagene av veden. Vedvevet tilstoppes ved at vårveden fylles med tyller (utposninger) fra omgivende celler og vann- og næringssalttransporten stopper opp. Et toksin synes også involvert, som dreper hele eller deler av treet. Barkbillene legger egg i ganger under barken på nylig døde greiner. Larvene forpupper seg i endene av gangene. Samtidig danner *Ceratocystis* slimete konidier (ukjønnnet spredningsenhet) som fester seg til billene når disse gnager seg ut av barken om våren.

Før parringen spiser billene på levende bark og sprer konidiene. Soppen kan også spres ved kontakt mellom røttene. Almesyken observeres ved at blader og kvister i kronen visner.

## Nematoder

Nematoder (rundormer) som finnes i enormt antall i jorda kan også påvirke metabolismen i plantene via predasjon på røttene. Symptomer på angrep av nematoder er rotballer, ødelagte rotspisser og sterk rotforgreining. Plantene skades av sekresjonsspytt fra nematodene når de suger innholdet ut av plantecellene.

Noen av nematodene er **ektoparasitter** som lever på utsiden av vertsplanten og kan gi store rotskader og kan dessuten være en viktig vektor for spredning av plantevirus. Nematodene laster ut sukker fra floem på lignende måte som bladlus. Noen nematoder er **endoparasitter** og lager store cellulære nekroser. Spesielt endoparasitter i familien Heteroderidae har stor økonomisk betydning ved de skadene de forårsaker. Disse finnes i to hovedgrupper:

- 1) rotcystenematoder.
- 2) rotknutenematoder.

Begge omdanner parenkymceller i ledningsvevet til henholdvis syncytium og kjempeceller som deltar i næringsopptaket til nematodene.

## Insekter

De seinere år har angrep på ask av askebladveps økt sterkt (1997), med snauspiste trær som resultat. Insektet er på størrelse med en liten flue og overvintrer i jorda. I mai-juni legges egg og disse klekkes like etter at løvet er sprunget ut. Larvene som er 2 - 3 cm lange og snauspiser treet på kort tid. Ledningsvevet unngår å bli spist.

Ospemineremøll som spiser opp mesofyllet i bladene danner miner og gir ospetrærne et sølvaktig utseende og de siste årene har angrepene vært betydelig. Furubarveps ga furua store skader for noen år tilbake. Heggspinneremøll vil år om annet snauspise hegg og dekke den med sitt nett. Enkelte år blir fjellbjørk snauspist av fjellbjørkemåler (*Epirrita autumnata*). Liten frostmåler (*Operopthera brumata*) gir skade på bjerk og epletrær. Bladlus, viklere og andre insekter gir stor skade på nyttevekster.

Galler på blader skyldes midd, mygg eller veps.

I 1861 ble vindruer (*Vitis vinifera*) i Europa angrepet av rotlus (Pylloxera) som spiste på røttene til vin, og i Frankrike kollapset vinstokkene i 1880. Nå er europeisk vinstokker podet på rotlusresistente grunnstammer av den amerikanske vin *Vitis labrusca*.

## Resistens mot sykdommer

Selv om plantene utsettes for en rekke potensielle sykdomsfremkallende organismer er de fleste plantene resistente. Resistensen varierer fra passiv mekaniske eller på forhånd kjemiske barrierer som gir en ikke-spesifikk beskyttelse mot en rekke organismer, til mer sofistikerte vertsspesifikke responser via **resistensgener** (*R*) i planten som koder for elicitorreseptorer og **avirulensgener** (*avr*) som koder for proteiner som lager elicitorer i den patogene organismen (gen-for-gen resistens). Resistensgenene som lager proteiner og enzymer aktiveres av **elicitorer**. Elicitorerne kan lages av patogenets gene, f.eks. polygalakturonase fra soppen som bryter ned pektin i celleveggen til oligosakkarider som virker som elicitorer. Polygalakturonase-inhibitorer er proteiner som lages av planten og som kan hemme polygalakturonase fra soppen. Siden avirulensgenene er med å utvikler resistens hos planten og gjør at patogenet blir avirulent kalles disse patogene gene **avirulensgener**. Avirulensgener kontrollerer evnen som et patogen har til å elicitere resistensrespons som apoptose eller hypersensitivitet i planter. For ethvert gen for resistens i planten finnes det et tilsvarende gen for avirulens hos patogenet. En plante er reistent hvis den har et dominant resistensgen som tilsvarer et avirulensgen hos patogenet. Sykdom opptrer når planten mangler resistensgener eller patogenet mangler avirulensgener. Resistensgenene i plantene finnes i store multigenfamilier spredt over hele genomet. Rekombinasjon, duplikasjon og delesjon av loci for resistensgener kan gi ny mulighet for resistens mot potensielle patogener. Proteinene som lages av resistensgenene kan være kinase og fosfatase som setter igang en kaskade av signaler i planten, produksjon av reaktive oksygenforbindelser eller syntese av salicylsyre. Flere forsvarsreaksjoner settes deretter igang lokalt på skadestedet eller systemisk i hele planten:

- 1) Syntese av **patogenese relaterte proteiner** (PR-proteiner).
- 2) Akkumulering av **hydroksyprolinrike glykoproteiner**.
- 3) Syntese av celleveggforsterkning (lignin, kалlose, suberin).
- 4) Produksjon av **fytoaleksiner** (gr. *alekein* - avverge) som er lavmolekylære forbindelser som har til oppgave å begrense invasjonen av patogenet.
- 5) **Hypersensitivetsreaksjoner** med programmert celledød

Indusert resistens først rundt infeksjonsstedet kalles **lokalervervet resistens**. Sykdomsresistens kan imidlertid etterhvert spre seg systemisk rundt i planten kalt **systemisk ervervet resistens** (SAR- "systemic acquired resistance"). Salicylsyre, arachidonsyre og 2,6-dikloroisoinikotinsyre kan indusere systemisk ervervet resistens. Salicylsyre i seg selv blir giftig i for høye konsentrasjoner og kan ikke brukes som sprøytemiddel til å indusere systemisk ervervet resistens hos planter, men isonikotinsyre og benzothiazoler har vært brukt. Sekundærmetabolisme kan bli indusert av jasmonat.

Ikke alle plantene drepes av et patogen. Etter at et nytt resistensgen har blitt innført/utviklet i en plante, straks dukker det opp en patogen med et nytt virulensgen, som har ligget der i lave nivåer, men som via seleksjon bringer dette fram. Plantene som krysser seg er ikke genetisk like, det er variasjon. Selv blant arter som formeres aseksuelt vil det være noe variasjon, selv om dette er i mindre grad. Variasjon i extranukleært DNA, cytoplasmatisk arv, skjer i alle organismer, unntatt virus som mangler cytoplasma. Mekanismene som skaper variasjon hos patogenene er heterokaryose, heteroploidi og paraseksualitet hos sopp. Konjugasjon, transformasjon og transduksjon lager variasjon i bakterier og genetisk rekombinasjon i virus.

Alle planter har en viss, men ikke like stor, spesifikk resistens mot patogener, kalt **horisontal resistens** og denne resistensen er kontrollert av opptil 100 forskjellige gener, og kalles derfor polygen eller multigen resistens. Mange varieteter av planter er resistent mot noen raser av et patogen, men er følsomme for andre raser av samme patogen. Resistens mot bare enkelte raser av et patogen kalles vertikal resistens, og denne er kontrollert av ett eller få gener (monogen eller oligogen resistens). Resistens kan også ligge i genene i cytoplasma (i mitokondrier og plastider) og kalles da cytoplasmatisk resistens.

Plant Cell 8 (1996) hefte 10 : Special review on plant-microbe interactions.

## Forsvar mot inntrengere

Aktivt forsvar mot bakterier og sopp gir ofte rask død av celler i nærheten av infeksjonsstedet kalt **hypersensitivitetsreaksjon**. Samtidig bygges forsvarsbarrierer: syntese av molekylære antimikrobielle stoffer (fytoaleksiner, fenoler, og hydroksyprolinrike glykoproteiner (HPRG) i veggen. **Ekstensin** er en gruppe hydroksyprolinrike glykoproteiner som har en løselig form og en uløselig form som er bundet til celleveggen i en peroksidase/H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> mediert kryssbinding. Peroksidase finnes bundet til celleveggen og noen deltar i syntesen av lignin. Peroksidase kan binde ferulinsyre til celleveggen. Hypersensitivitetsreaksjoner forekommer ved angrep av patogener, som sammen med såringseffekt leder til en kontrollert celledød med nekrose og hull i blader. Reaksjonene initieres av celleveggfragmenter fra planten eller patogenet (**elicitorer**) som ofte er oligosakkarider eller glykosylproteiner. Skades planten vil den skille ut etan laget fra fettsyrer.

De artene som allikvel skader plantene kan slå til raskt eller lure plantenes forsvarsverk ved å hemme dannelsen av signalstoff eller hindre at planten reagerer.

Evolusjonen har utstyrt plantene med et batteri med flere forsvarslinjer. Eksempler på slike er:

1) **Fytoaleksiner**. Fytoaleksiner er for eksempel phaseollin fra bønner, pisatin fra erter, glyceollin fra soyabønne og kløver, rishitin fra potet, gossypol i bomull og capsidiol i pepper. Fytoaleksinene lages som resultat av høymolekylære stoffer fra soppen og plantens cellevegg f.eks. glukaner, kitin, glykoproteiner og polysakkarider. Dannelse av fytoaleksiner i planten kan i visse tilfeller hindres av supressormolekyler som lages av patogenet. Slike supressormolekyler er glukaner, glykoproteiner og toksiner som lages av patogenet. Raser av sopp som er patogener ser ut til å indusere syntese av mindre fytoaleksiner enn ikkepatogene sopp, og patogener sopp er også mindre følsomme for fytoaleksiner.

2) **Proteaseinhibitorer**. Dette er lavmolekylære proteiner eller stoffer som hemmer aktiviteten til proteaser i den organismen som angriper planten.

3) **Hypersensitivitetsreaksjon (HR)** hvor celler i nærheten av angrepsstedet begår kollektivt selvmord (**apoptose**) og det blir døde områder i bladene f.eks. hull a la haglskudd i bladene.

4) Syntese av **celleveggforsterkende stoffer**. Stoffer som lages i celleveggen er: kallose, glykoproteiner som for eksempel extensin som er rik på aminosyren hydroksyprolin, fenoler, suberin og lignin. Enzymer som fenylalanin ammonium lyase og chalcon syntase viktig for syntese av lignin og flavonoider. Det er kjent at aktiviteten til fenylammonium lyase øker ved hypersensitivitetsreaksjoner.

5) Produksjon av **reaktive oksygenforbindelser** og aktivering av **lipoksygenase**. Reaktive oksygenforbindelser antas å bli produsert av enzymet **NADPH oksidase** i plasmamembranen. NADPH oksidase katalyserer syntese av superoksidanion fra oksygen. Superoksid dismutase vil overføre superoksidanion til hydrogenperoksid. Aktive oksygenforbindelser som superoksidradikalet og hydrogenperoksid kan brukes til å drepe den patogene organismen. Fagocytter (makrofager) i vår kropp dreper bakterier ved å lage giftige oksygenforbindelser. Makrofagene inneholder NADPH oksidase. I sure lysosomer omdannes superoksid til hydrogen peroksid og singlett oksygen. Klorid og hydrogenperoksid danner hypokloritt (HOCl) katalysert av myeloperoksidase. En av beskyttelsesmekanismene som gule stafylokokker har mot reaktive oksygenforbindelser fra makrofagene er ved å lage karotenoider.

Lipoksygenaseskapt hydroperoksider fra fettsyrer vil i tillegg til å ødelegge cellemembraner og indusere celledød hos vert og patogen, også bli omdannet til signalmolekyler som for eksempel jasmonat.

6) Aktivering av **fenoloksidase**. Gir brunfargede produkter. Toksiske fenoler er klorogensyre, kaffeinsyre og ferulinsyre. Toksiske fenoler kan frigis fra fenolglykosider i planten ved at glykosidaser hydrolyserer bindingen mellom fenol og sukker. Polyfenoloksidaser kan oksidere fenoler til kinoner som ofte er mer giftige mot mikroorganismene enn fenolene selv. Peroksidaser kan oksidere fenoler til kinoner samtidig med at det dannes hydrogenperoksid.

7) **Patogeneserelaterte proteiner**. Av gruppen patogeneserelaterte proteiner kjenner man foreløpig til  **$\beta$ -1,3-glukanase** og **kitinase** som spalter henholdsvis glukaner og kitin i soppveggen. Andre patogeneserelaterte proteiner er lysozymer, thaumatinlignende proteiner, osmotinlignende proteiner, cysteinrike proteiner (thioniner), glycinrike proteiner, proteasehemmere, proteaser, kitinaser og peroksidaser. Det kan være flere isozymer av de foran nevnte. Både  $\beta$ -1,3-glukanase og kitinase er med og bryter ned veggen hos sopp, mens lysozymer bryter ned glukosamin og maraminsyrekomponenter i celleveggen hos bakterier.

En hypersensitivitetsreaksjon antas å begrense veksten av et patogen og gir planten resistens mot patogenet. Hypersensitivitetsreaksjonen er avslutningen på en prosesses som starter med at planten kjenner igjen spesifikke patogenproduserte signalmolekyler kalt **elicitorer**. Elicitorerne igangsetter en kaskade av biokjemiske reaksjoner i planten. Det er flere membranrelaterte prosesser som starter i planten ved sykdomsangrep inkludert frigivelse av signalmolekyler fra cellemembranen. Hvis forsvaret er for dårlig invaderes

planten. Signalstoffer og proteiner som deltar i forsvarssystemet er salicylsyre, etylen, xylanase, polypeptidet systemin, jasmonat og dessuten flere ukjente stoffer. Jasmonat er et signalstoff som gir en rekke effekter på planter: systemisk ervervet resistens (systemisk= noe som spres gjennom hele planten), fremskynder aldring, avkastning av blader, rotdannelse, krølling av slyngtråd, etylensyntese. Uttrykk av flere gener påvirkes av jasmonat: proteinase inhibitorer, lagringsprotein gener i soyabønner. Salicylsyre kan gi økt syntese av PR-proteiner og deltar i opparbeidelsen av systemervervet resistens.

Hos mennesker og dyr kan forsvaret mot patogener aktiveres ved naturlige og kunstige immuniseringsprosesser ved at det produseres antistoffer mot et patogen.

## Kommunikasjon innen og mellom planter

Historien om kommunikasjon mellom planter som forsvar mot sykdomsfremkallende organismer startet for ca. 30 år siden i 1962 hvor amerikaneren Clarence A. Ryan og medarbeidere krystalliserte og isolerte to **proteaseinhibitor** (proteinaseinhibitor), inhibitor I og II. For at protein skal utnyttes som mat må det fordøyes via proteaser slik at det blir delt opp til sine aminosyrer. Protease inhibitorer hemmer disse proteasene bl.a. trypsin og chymotrypsin. Dette gir redusert utnyttelse av proteinet og samtidig reduseres matlysten. Proteaseinhibitorer påvirker sekresjon, mengde og aktiviteten til proteaser.

Ti år seinere mente man at proteaseinhibitorer kunne delta forsvar mot insekter. Potet og tomatplanter som ble angrepet av Coloradobiller fikk økt mengde protease inhibitorer, ikke bare i de bladene som ble angrepet men også i resten av planten. Store mekaniske skader på bladene kunne også gi syntese av protease inhibitorer. Transportsignalet som startet syntesen av proteaseinhibitorer i andre deler av planten ble kalt PIIF (protease inhibitor induserende faktor). Det viste seg også at bruken av protease inhibitorer også var utbredt hos andre planter. Det har vært mange kandidater til hva stoffet PIIF kunne være: 1) Oligouronider fra cellenes vegger; 2) kitin og kitosan fra soppvegger; 3) polypeptidet systemin som består av 18 aminosyrer fra tomat (Fra 30 kg tomatblad ble det isolert 1 µg systemin); 4) metyljasmonat (metyljasmonsyre er etflyktig stoff og en bestanddel i luften av sjasmin og fra frukt. Stoffet har vært brukt av parfymeindustrien); 5) jasmonat; 6) abscisinsyre, og 7) salicylsyre.

I 1978 mente man PIIF var løselige pektinfragmenter, uronider og oligouronider. På samme tiden fant Albersheim og medarbeidere at uronider kunne forårsake syntese av antibiotiske lavmolekylære stoffer i planten kalt **fytoaleksiner**.

Hvis metyljasmonsyre ble plassert et stykke unna en tomatplante ble det laget proteaseinhibitorer i større mengder enn det som ble laget ved mekanisk skade. (rive i blad/ tygge). Det ble også laget jasmonsyre som ikke er flyktig.

*Artemisia tridentata* (sagebrush) plassert i et kammer sammen med en tomatplante ga produksjon av proteaseinhibitorer i tomatplanten. Den aktive komponenten, bestanddelen viste seg å være metyljasmonsyre. Noen insekter kan også lage metyljasmonat. Flyktige stoffer er en viktig kommunikasjonslinje mellom planter seg imellom og planter-dyr/insekter.

Sprayes planter med abscisinsyre (ABA) lages også proteaseinhibitorer. ABA lages under tørkestress og ABA kan gi økt lipaseaktivitet som igjen gir fettsyrer bl.a. linolensyre som er utgangspunktet for å lage jasmonsyre (umettet fettsyre). En biosyntesevei som

ligner på prostaglandiner (et viktig signalstoff i pattedyr). Peroksidering av fettsyren skjer via en lipoksygenase. Duftstoffer må ha en receptor.

I Nature i 1992 ble det publisert et arbeid som viste at det kunne være et elektrisk signal som ble transportert med hastighet  $1-4 \text{ mm s}^{-1}$  som var koblet til forsvarsmekanismen i planten. Det elektriske signalet kom uavhengig av floemtransporten som kunne ha vært en mulig årsak. Det var et aksjonspotensial som minner om overføring av nerveimpulser (elektrisk potensialvariasjon som registreres av nerve og muskelceller, og som skyldes Na-kanaler). Dette gir en celle til celle overføring. Cellene henger sammen via cytoplasmastrenger (plasmodesmata).

## Respons etter soppangrep

Plantene kan også unngå patogener ved at de har ungt vev som er vanskeligere å infektare enn gammelt, ligge skjult under annen vegetasjon, åpne spalteåpningene først når det blir tørt været slik at soppsporene tørker ut. Tørt vær og tørr jord gir mindre sopp, men det blir mindre potetskurv forårsaket av *Streptomyces scabies* hvis plantene har god vanntilgang og lite tørkestress. Potetskurv kan unngås hvis jorda er sur (pH lavere enn 5). Klumprot hos korsblomster trives ikke hvis pH er høy. Alt dette er unngå patogenet strategier. Siden sopp og planter har levet sammen i millioner av år har det utviklet seg en dynamisk likevekt mellom resistens og virulens slik at både vert og patogen overlever i lange tidsperioder. En trinnsvis evolusjon forklares ut fra gen for gen begrep, slik at for hvert gen som gir patogenet virulens er det et gen som gir verten resistens og vice versa. Ofte er allelet for resistens dominant og allelet for sykdomsfølsomhet er resesivt.

Sopp som *Rhizoctonia* trenger en vekstfaktor fra planten for å lage en hyfepute som er nødvendig for at soppen skal kunne trengre inn i planten. *Venturia inaequalis* som gir epleskurv trenger aminosyren arginin fra planten

## Interaksjoner mellom organismer

Det finnes en rekke eksempler på kjemisk kommunikasjon mellom organismer. Stoffet acetosyringon utskilt fra planter vil starte induksjonen av virulensgener fra bakterien *Agrobacterium tumefaciens* som lager krongalle på planter. Flavonoider f.eks. luteolin utskilt fra visse typer erteplanter vil starte induksjonen av noduleringsgenene hos bakterien *Rhizobium* og derved gi nitrogenfikserende knoller på røttene til planten.

## Klima

Kreftsykdom på flerårige trær (*Nectria*, *Leucostoma*, *Phytophthora* og bakterier som *Pseudomonas*) trives best høst og vår hvor vertens forsvar ikke er optimalt pga.. lavere temperatur. Snømugg på gressplen og korn (*Typula* og *Fusarium*) trives best i kaldt vær. Tørråte er et problem på nordlige breddegrader, og i tropene bare om vinteren. Noen sopp utvikler seg best i høy temperatur. Brunråte på frukt (*Monilinia fructicola*) trives best ved høyere temperatur. *Fusarium*-sopp, antraknoser forårsaket av *Colletotrichum* og bakteriell tørke på arter i søtvierfamilien (*Pseudomonas solanacearum*) trives best ved

høy temperatur. Temperaturen påvirker også antall infeksjonssykluser og derav mengden av infeksjon.

Fuktighet er nødvendig for at soppsporene skal spire. Påvirker også frigivelse av sporer. Epleskurv trenger mye nedbør på blad og frukt. Tørråte og melduggsopp trenger også høy luftfuktighet.

## Ultrafiolett stråling

Atmosfæren er delt i lag. Nederst er troposfæren som strekker seg ca. 10 km fra jordoverflaten. Stratosfæreozon finnes i et lag 10 - 50 km fra jordoverflaten.

Ultrafiolett stråling er den delen av det elektromagnetiske spektrum som går fra bølgelengdene 100-400 nm. Under 100 nm kan strålingen dissosiere vann og er derfor ioniserende stråling.

Ultrafiolett lys kan deles inn i vakuum UV:100-200 nm, fjernt UV:200-300 nm og nært UV :300-400 nm.

En annen mye brukt inndeling er:

UV A: 320 - 390 (315-400) nm

UV B: 280 - 320 (280-315) nm

UV C: 100 - 280 nm.

Ozon er et effektiv UV-filter og absorberer omtrent all stråling under 280 nm.

Ozonlaget absorberer all UV C, det meste av UV B, men lite UV A. Det er bare lys med bølgelengder lenger enn 290 nm som når ned til jordoverflaten. Lys med bølgelengder under 400 nm utgjør 7% av solenergien som når jorda. UV B delen er mindre enn 0.3 %. UV B gir solbrenthet, hudfarging og hudkreft. Ved nordligere breddegrader blir lysveien lenger, slik at UV-strålingen blir kraftigst ved ekvator og i fjellet.

For å få fotodissosiasjon av molekylært oksygen til atomært oksygen trengs fotoner med minst 5.1 eV dvs. lys med kortere bølgelengde enn 240 nm. Mest effektive i dannelse av ozon er bølgelengder fra 176 -200 nm. I kommersielle instrumenter som brukes til å lage ozon brukes Hg-linjen ved 185 nm. Atomært oksygen reagerer med molekylært oksygen og danner ozon. Ozon lages i jordas øvre atmosfære.

Ved høyde 25 km og atmosfæretrykk er ikke laget tykkere enn 2.5 mm. Det er tynnast over ekvator og varierer i tykkelse avhengig av solstrålingsfluks og solaktivitet. I tropiske strøk er tykkelsen på ozonlaget ca. 240 DU (DU- **Dobson units**, Dobson-enheter). 100 DU tilsvarer et 1 mm tykt lag ved standard trykk og temperatur (STP).

Ozon kan dekomponeres til molekylært oksygen av atomært klor og nitrogenoksider. Ozon kan også brytes ned av polare stratosfæreskyer.

Som all annen stråling kan UV reflekteres fra overflater. Dette betyr at også undersiden av blader også blir utsatt for UV. Refleksjonen av nært UV er mindre enn for stråling over 400 nm. Skyer reflekterer ca. 3% av nært UV, men over 11% av synlig lys. Gasser i atmosfæren absorberer ikke nært UV, men spred det i alle retninger. Spredningen skyldes molekyler i gassform (Rayleigh). Hvis Rayleigh-spredning, og innholdet av skydekke, tåke og støv er høy blir de laveste bølgelengdene som når havoverflaten 330 nm.

Intensiteten av nært UV øker med høyden over havet. UV A øker med ca. 10% for hver 2000 m, UV B med ca. 25%.

Nært UV trenger også ned i vann, men ikke under 20 m. Nært UV absorberes sterkt av humus, og i humusrike sjøer trenger UV bare et par cm ned i vannet.



I de seinere år har man oppdaget **ozonhull** i Antarktis hvor ozon brytes ned katalytisk i polare stratosfæreskyer (ispartikkelskyer). I slike områder blir UV-strålingen ekstrem. Ifølge Montrealprotokollen i 1987 ble de industrialiserte land enige om å stoppe bruken av freoner (CFC) i kjølemaskiner og halon i aerosolspray og brannslukningsanlegg. Freoner skal samles opp og drivgasser i aerosoler skal erstattet av propan og butan. Resirkulering og gjenbruk, og internasjonale avtaler er med å redusere utslipp av stoffer som ødelegger stratosfæreeozon.

## Terrestrisk system - høyere planter

Ultrafiolett lys gir følgende effekter på planter:

- ☞ Redusert høyde. Kortere og færre internodier.
- ☞ Redusert bladantall og bladstørrelse og færre stomata. Krølling av blad og bladrand innrullet mot oversiden.
- ☞ Økt akselknoppforgreining.
- ☞ Tykkere epidermis med endret kjemisk sammensetning av vokslaget. UV-absorberende flavonoider i vakuolen til epidermiscellene virker som en UV-skjerm. Nysyntese av fenyylpropanoider. Aktivering av UV-B fotoreseptoren og kryptokrom (fototropin 1 og 2) for UV-A.
- ☞ Tykkere blad med mest klorofyll i midten av bladet.
- ☞ Dannelse av syklobutanpyrimidin dimere (6-4-fotoprodukter)
- ☞ Inaktivering av fotosystem II i fotosyntesen og degradering av D1- og D2-proteinet i fotosystem II.
- ☞ Endring i kloroplast ultrastruktur og med lavere nivå av klorofyll og karotenoider.
- ☞ Nedregulering av fotosyntesegener. Oppregulering av gener i fenyylpropanoidbiosynteseveien.
- ☞ Økt innhold av antioksidanter og antioksidantenzymmer.

Kutikula med epidermis er den viktigste barrieren mot UV-lys. UV-lys under 300 nm absorberes fullstendig, og det er høy absorpsjon opp til 330 nm. Frøskall er også effektive filtere for nært UV.

UV-lys induserer aktiviteten til enzymer i flavonoidsyntesen i planter:

**fenylalanin ammonium lyase** (PAL), 4-coumarat CoA-ligase, **chalcon synthase** (CHS) og chalcone-flavanon isomerase. UV-B reseptoren hos kruspersille (*Petioelinium hortense*) danner flavon-glykosider når planten utsettes for UV-B med topp 280-320 nm, og det er ingen effekt i det synlige området.

UV-lys gir skader når det absorberes av nukleinsyrer (260 nm) og gir **thymin-dimerer** (pyrimidin-pyrimidinon-6,4-dimer, syklobutyl-dimer), andre UV-induserte fotoprodukter eller absorberes av proteiner (280 nm). Cyklobutyl-pyrimidin-dimer og pyrimidin(6-4)pyrimidinon-dimer utgjør henholdsvis ca. 75 og 25 % av UV-induserte DNA-skadeproduktene. UV-lys gir både mutagene og toksiske skader. Pyrimidin-dimere hemmer både RNA- og DNA-polymerase.

UV-skader kan repareres ved **fotoreaktivering** som er en blåttlysavhengig (355-440 nm) enzymatisk fotoreparasjonsprosess hvor enzymet **fotolyase** deltar. Dette enzymet

binder seg spesifikt til **cyklobutyl-pyrimidin-dimere** og ved absorpsjon av fotoner i blått-lysområdet 350-450 nm reverseres skaden. Reparasjonen skjer altså raskere i lys enn i mørke. Skaden kan også repareres ved en **nukleotid utkuttingsreparasjon** av den skadete nukleotidsekvens og innsetting av en ny sekvens. Mekanismer for å tåle UV-skadene som "Dimer bypass" og **rekombinasjonsreparasjon** kan gi opphav til mutasjoner.

UV er ikke ukjent for plantene og det har igjennom millioner av år blitt utviklet beskyttelsesystemer og tiltak for å unngå UV-skader. Det vises bl.a. ved at plantene har et eget pigment (UV-B-reseptor) som reagerer på UV-lys. Vakuolen i epidermis inneholder flavonoider som virker som et UV-filter. Det er sannsynlig at plantene har forskjellig evne til å produsere UV-beskyttende forbindelser og derved kan man forvente endringer i artssammensetning ved tiltagende UV-bestråling. Hvorvidt økt UV belastning gir økt mutasjonsfrekvens og økte **fordynamiske effekter** (reaksjon mellom UV-lys, pigmenter og oksygen) er også ukjent.

Planter som utsettes for UV-bestråling blir kortere og har nedsatt produktivitet. Fotosystemene i fotosyntesen utsettes for stor belastning ved absorpsjon av energirike UV-fotoner.

Fargene på blomstene virker som et visuelt signal i kontrast til det grønne. Hvite og gule blomster i arktiske strøk har høy UV-reflektanse og dette har stor betydning for pollineringsbiologien. Blomsten kan være dekket av UV-reflekterende hår. Mange planter i høyfjellet har sterkt anthocyaninfargede kronblad. Herbivore insekter foretrekker ofte gule blomsterfarger. Derfor brukes gulfarget fluefangerpapir. Blå blomsterfarger er sjeldne i evolusjonsmessige primitive plantefamilier, men er vanlig i rublad-, leppeblomst-, fjellflokk- og maskeblomstfamilien.

A.B. Britt: Repair of DNA damage induced by ultraviolet radiation. *Plant Physiol.* 108 (1995)891-896.

## UV og det akvatisk system

Laboriestudier viser at tørrvekt, proteinmengde og pigmenteringen minker i diatomeér og produktiviteten i fytoplankton minsker ved UV-bestråling. Planktonalger kan miste bevegelighet og evne til fototaxis ved UV-B bestråling (ikke for UV-A), og dinoflagellatene er mer følsomme enn diatomeéne. Alger som opprettholder evnen til bevegelighet kan flytte seg vekk fra områder med høy UV-bestråling, men dette betyr igjen mindre lys til fotosyntese, som igjen påvirker produktivitet og artssammensetning.

Siden livet oppstod i vann hadde ikke vannplantene det samme behov for å utvikle UV-beskyttelsessystemer som landplantene. Det er derfor mulig at man kan forvente større effekter av UV i marine og akvatisk systemer, enn i de terrestre.

## Forurensninger

Forurensninger er stoffer som er tilført naturen og som gir negativ effekt på utnyttelsen av naturressursene. Forurensninger har effekter på alle levende organismer. Både syntetiske og naturlige stoffer kan være forurensninger og gir forstyrrelser i økosystemene. Eksempler på **naturlige forurensninger** er aske og svoveldioksid fra vulkanutbrudd, ozon fra lyn i tordenvær, naturlig utslipp av olje fra oljereservoir, samt radioaktivt kalium ( $^{40}\text{K}$ ) og radioaktivt radon ( $^{222}\text{Rn}$ ) fra uran ( $^{238}\text{U}$ ) i fjell og skifer. Eksempler på store vulkanutbrudd i seinere tid er Mount St. Helens i Washington i USA 1980 og Mt. Pinatubo på Filippinene i 1991. Asbest er et naturlig forekommende stoff, men som har vist seg å være kreftfremkallende.

Mennesket har i tillegg laget en rekke **antropogene forurensninger**:

I kloakken havner shampoo, vaskemidler, toalettartikler, antibiotika og intimavfall fra p-piller. Avrenningsvann fra landbruk, søppelfyllinger, og veier, samt industriavfall havner sammen med kloakk ut i elver, fjorder og kystområder. De rikeste landene forbruker de største mengdene av ressurser og produserer mest søppel. Enorme søppelfyllinger finnes rundt storbyer som Lagos, Manila, Karachi, Dhaca, og Mexico City, og en stadig økende andel av jordas befolkning samles i storbyer. Man kan omskrive Descartes ord: "Jeg er, altså forurenser jeg". Søppelforbrenning gir utslipp av dioksiner, PCB og kvikksølv, samt vond lukt. Forbrukemakt, gjenbruk og resirkulering av aluminium, metaller, papir, plast, spillolje, og forbrukerelektronikk er positive tegn og steg i riktig retning. Bruk av plast til innpakking og unødvendig emballasje er et annet område hvor vi kan bidra til redusert foruresning.

Bil-, buss-, fly- og båttrafikken produserer helseskadelig eksos og dieselpartikler, samt nitrogenoksider som gir forsuring og nitratgjødsling av økosystemene. Slam fra renseanlegg kan inneholde tungmetaller og rester av industriavfall. Forurensninger flytter på seg. Arktis er sluttstasjon for persistente organiske forurensninger som til slutt havner i isbjørn, fugl, fettrike fisk og marine pattedyr. Rent drikkevann er et problem på store deler av kloden. Kolerabakterien *Vibrio cholerae* overlever i saltvann og kan spres videre med marine dyr. En lang rekke ekto- og endoparasitter spres med drikkevann. Varmeforurensning kommer fra lokale utslipp av store mengder varme og varmt kjølevann. Tråleportene virker som en plog på havbunnen og trålefiske ødelegger derved en rekke biotoper på de mest attraktive fiskebankene. . Det er regler for hvilke tider på året husdyrgjødsel kan spres utover barmark for å hindre avrenning til vassdrag. Det kommer regler for hvor mye mineralgjødsling man kan bruke per dekar. De mest skadelige og giftige pesticidene blir det forbud mot å bruke.

Store tankskip med olje som går på grunn lager med jevne mellomrom økologiske katastrofer med stort tap av fugleliv. Selv om naturen har stor evne til regenerering over tid er de akutte skadene store, spesielt på bestandene av sjøfugl, som ofte er truet på forhånd. Torrey Canyon (Engelske kanal 1967), Amoco Cadiz (Frankrike 1978), Exxon Valdez (Prince William Sound, Alaska 1989), Braer (Shetland/Skotland 1993), Sea Empress (Milford Haven, Wales 1996), Erika (Engelske kanal 1999) og Prestige (Spania/Frankrike 2002) er eksempler.

**Xenobiotika** (gr. *xenos* - fremmed) er kjemiske stoffer som ikke er en normal bestanddel av organismen som blir eksponert for stoffet. Xenobiotika er biologisk aktive og avhengig av mengden kan de være toksiske. Xenobiotika kan gi opphav til stress, oksidative skader og celledød.

Intensivt industrimessig landbruk har store økologiske konsekvenser. Monokulterer dyrkes på store områder og medfører stort forbruk av kunstgjødsling, sprøytemidler, og

ferskvann. Utenom dyrkningssesongen er jorda utsatt for erosjon og avrenning. Biodiversiteten blir liten, og det skjer mekanisk høsting av biomassen og lite karbon føres tilbake til jorda. Pesticider beskytter matplantene mot skadedyr, skadeinsekter, sopp og andre sykdommer. Bekjempningsmidler (pesticider) fra landbruket representerer vil alltid representere et forurensningsproblem. Golfbaner er en ny kilde til forurensninger hvor en lang rekke plantevernmidler brukes på grasmatten. Ugrasmilder (herbicider) utgjør størstedelen av det agrokjemiske markedet, og deretter følger insektmidler (insekticider), soppmidler (fungicider), rodenticider, nematicider og acaricider. Herbicider som benyttes før såing, jordherbicider, påvirker spiring og dreper frøplanter. Bladherbicider benyttes etter såing. Det amerikansk eide selskapet Union Carbide hadde en fabrikk i Bhopal i India hvor det ble brukt metylisocyanat til produksjon av pesticider som Sevin® og Temik®. Metylisocyanat er meget giftig, flyktig og reagerer kraftig med vann og i desember 1984 skjedde det en industriulykke hvor flere tusen mennesker døde, og titalls tusen ble skadet for livet. Løvfellingsmiddelet som amerikanerne brukte under Vitenamkrigen inneholdet små mengder dioksin som forurensning, og dette ga opphav til en rekke sykdommer hos befolkningen. At det ble dannet dioksin under produksjonen av 3,4,5-triklorfenoksyeddiksyre oppdaget man da det oppstod et uhell på en fabrikk i Seveso i Italia som laget slike midler. Monokulturer er spesielt utsatt for skadegjørere. Mange midler brukes i kampen mot insektene. Noen av dem er naturlig forekommende som tobakksekstrakt med nikotin eller *Chrysanthemum cinerarifolium* inneholder pyretriner. Syntetiske pyretroider f.eks. permethrin brukes i sprøytemidler og kan blandes med synergisten piperonyl butoxid som hemmer avgiftningen av sprøytemiddelet. Organofosfatpesticider finnes i mange forskjellige typer, men de har samme virkningsmekanisme ved å hemme enzymet acetylcholinesterase som deltar i overføring av nerveimpulser, f.eks. parathion. Triazinherbicider som atrazin har blitt funnet igjen i grunnvann og drikkevann. Carbofuran er et bredspektret insekticid og nematicid som er meget giftig og dødelige for amfibier, fisk, fugl og mennesker. Man har de seinere år oppdaget nedgang i amfibiepopulasjoner, og det har vært mange hypoteser til dette: drenering av våtmarksområder, UV-stråling, chytridesopp og sprøytemidler som S-methopren og atraziner.

DDT (diklordifenyl trikloretan) trodde man var et vidundermiddel mot insekter, men DDT og nedbrytningsproduktet DDE medførte tynne eggeskall, måker ble sterile, og DDT og DDE ble bioakkumulert i økosystemene. Soppmiddelet Benomyl, et benzimidazol-derivat som brukes til å bekjempe meldugg og gråskimmelsopp (*Botrytis*) kan hemme celledeling. Soppmidler giftig for mennesker.

Bruken av tolv kjemiske stoffer har i ettertid blitt bannlyst: aldrin, chlordan, DDT, dieldrin, eldrin, heptaklor, mirex og toxaphen, hexaklorobenzen, PCB (polyklorerte bifenyler) , dioksid og furan.

PCB er ca. 209 forskjellige polyklorerte bifenyler. PCB (Arochlor) blir brukt til å isolere elektrisk utstyr, og finnes i kondensatorer, i maling, blekk, isolasjon i flerlagsglass. PCB bioakkumuleres og gir skader på nerver, hjerne, immunsystem og lever.

Polybromerte bifenyler (PBB) og polybromerte difenyletere (PBDE) er blitt brukt som flemmehemmere i polymerer i elektrisk og elektronisk utstyr, samt tøystoff, og flammehemmerne akkumuleres i økosystemene. Noen av disse stoffene virker som hormonhermere. Det samme gjelder ftalater, plastmykgjørere i PVC (polyvinylklorid)-plast. Telefonstolper og jernbanesviller inneholder giftig kreosot og pentaklorfenol.

Benzen fra bensin omdannes til benzenoksid i lever og kan føre til kreft, det samme gjelder kloroform og karbontetraklorid. Tributyltinn (TBT) og trifenylytinn (TFT) er organiske tinnforbindelser som er blitt brukt som bunnstoff på båter for å hindre begroing og slike stoffer akkumuleres i bunnsedimentene og påvirker dyrelivet i båthavner.

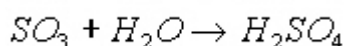
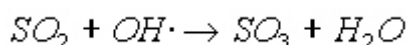
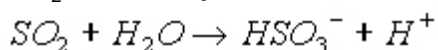
Lister startet i 1867 med å bruke fenol til desinfisering av operasjonsrom. Seinere tok man i bruk natriumhypokloritt (NaOCl), og i de seinere år har det blitt produsert en rekke bakteriedrepende stoffer. Det bakteriedrepende middelet triclosan brukes i tannkrem og hudkrem. I tillegg kommer bruken av bakteriedrepende antibiotika brukt på mennesker og i land- og havbruk. Under naturlige forhold brukes stoffene som vi i dag benytter som antibiotika av aktinomyceter til å bekjempe konkurrerende bakterier f.eks. i en komposthaug. Med moderne transportmidler flyttes bakteriene raskt over landegrensene og bakterier som blir resistente mot de bakteriedrepende midler blir et økende globalt problem.

## Luftforurensninger

Luftforurensninger kommer fra forbrenning av fossilt brensel (olje, gass, kull), metallsulfider fra smelteverk, støv og sot. Formaldehyd brukt i limtre er eksempel på en innendørs luftforurensning. Eksos inneholder CO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub> og SO<sub>2</sub> som kan tas opp av plantene. Ozon i troposfæren dannes i en naturlig syklus, men denne kan bli forstyrret ved utslipp av flyktige organiske karbonforbindelser. Fotokjemisk smog, kjent fra storbyer som Los Angeles og Mexico City inneholder ozon og PAN. Ozon kan også dannes fra lyn, kopimaskiner, og lamper som sender ut UV-lys.

Alt fossilt brensel inneholder svovel som under forbrenning omdannes til svoveldioksid (SO<sub>2</sub>). SO<sub>2</sub> blir oksidert til svovelsyre i atmosfæren og kommer ned som sur nedbør.

SO<sub>2</sub> vil i reaksjon med vann dannes bisulfitt (HSO<sub>3</sub><sup>-</sup>) som er et sterkt reduksjonsmiddel.



SO<sub>2</sub> virker både oksiderende og reduserende og kan danne dihydrosulfonater i reaksjon med pyrimidinbaser i DNA.

## Tungmetaller

Metaller med tetthet over 5 g cm<sup>-3</sup> defineres vanligvis som **tungmetaller**. Det er en heterogen gruppe med omtrent 60 forskjellige grunnstoffer (elementer). Tungmetaller finnes spesielt i p- og **d-blokken** i det periodiske system. De reagerer lett med svovel og danner sulfider. Tungmetallene arsen (As), kadmium (Cd), kobolt (Co), krom (Cr), kvikksølv (Hg), bly (Pb) og kobber (Cu) kommer fra gruvedrift, industri, veitrafikk, sur nedbør og utvasking. Tungmetallforurensning av jord og vann representerer et stort miljøproblem som kan gi skadelige konsekvenser for landbruk og helse.

Noe av det første som ble brukt som pesticid var parisgrønt med kobber og arsen bestående av kobberacetat og arsenetrioksid. Bly er blitt benyttet i maling (blymønje), rør, taktekking, hagle- og riflepatroner, trykktyper, og tetraetylblei ble brukt som

antibankemiddel i bensin. Bly lagres i skjelettet, kommer fra metallutvinning, forbrenningsanlegg, kullfyrte kraftverk, drikkevannsledninger, forsegling på vinflasker, keramikk, blybatterier.

Utvinning av metaller, inkludert gull gir tungmetallforurensninger og store mengder kvikksølv. Kvikksølv er flyktig og kan omdannes til organiske kvikksølvforbindelser bl.a. omdannes til metylkvikksølv. Skrekkeksempel er Minamata Bay i Japan hvor Chisso Corporation slapp kvikksølv ut i sjøen i perioden 1932-1968 og som ble tatt opp i fisk og andre akvatiske organismer. Mennesker som spiste mat fra sjøen ble forgiftet av metylkvikksølv. Kvikksølv finnes i lysstoffrør, amalgam i tannfyllinger, kvikksølvtermometere, metallutvinning, kvikksølvbatterier, fungicid i maling, trykkmålere for blodtrykkmåling. Den tyske ubåten U864 ligger utenfor Fedje i Hordaland og inneholder 65 tonn kvikksølv.

Arsen ble brukt i trykkimpregnering av trevirke i form av kromat-kobber og arsen. Da UNICEF arbeidet med å bore brønner i Bangladesh og India ble mye organisk stoff omsatt i sedimentene i brønnene og friga store mengder giftig arsen i drikkevannet.

Kadmium er et giftig tungmetall som bioakkumuleres i nyrene. Kadium kommer via fosfat ii mineralgjødsel, nikkeldadmiumbatterier, og smelteverk.

Krom (Cr) III er lite løselig i vann, mens krom VI er giftig og karsinogen.

Mange av tungmetallene fungerer som mikronæringsstoffer og tas derfor lett opp av plantene. Noen plantearter har utviklet spesielle fysiologiske mekanismer som gjør at de tåler tungmetallforurensning. Det gjelder f.eks. planter som vokser på serpentinjord og på slagghauger ved gruveanlegg. Planter vokser dårlig på serpentin pga. nikkelforgiftning. Fjelltjæreblom (*Lychnis alpina*) kan vokse på jord med høyt tungmetallinnhold bl.a. kobber. Det finnes dvergformer av smyle (*Deschampsia flexuosa*) som kan vokse på jord med høyt blyinnhold,

Populasjonsgenetikerne er interessert i utviklingen av metalltolerante økotyper (metallofytter) som eksempel på adaptasjon og mikroevolusjon. Tungmetalltoleransen hos planter er genetisk kontrollert.

Stoffer som kan binde tungmetaller er fytochelatin, organiske syrer, aminosyrer og metallothioneiner. Organiske syrer som malat og citrat kan danne komplekser med tungmetaller i vakuolen. Aminosyren histidin kan muligens delta i transport av nikkell i floem. Metallakkumulerende planter kan benyttes til å rense jord for tungmetaller (fytoremediering).

Plantene trenger tungmetaller som zink (Zn), kobber (Cu), og nikkell (Ni) i metabolismen, men må beskytte seg mot overskudd som virker toksisk. Plantene beskytter seg mot tungmetallene ved:

- ☞ at tungmetallene bindes til celleveggen, og at transporten over membranen reduseres.
- ☞ aktiv utskillelse bl.a. til vakuoler og redusert opptak av tungmetaller.
- ☞ kompleks-binding til chelater og karbohydratslim, metalldetoksifisering og immobilisering i apoplast og symplast.
- ☞ metalltolerante enzymer.

**Metallothioneiner** er lavmolekylære metallbindende svovelrike proteiner (ca. 60 aminosyrer) som finnes i dyr, planter, sopp og bakterier, og genene for disse proteinene

aktiveres av tungmetaller. Det ser ut til å være korrelasjon mellom tungmetalltoleranse og uttrykk av genene som koder for metallothioneiner.

Større betydning i plantene har **fytochelatin**er som er bygget opp av de tre aminosyrene cystein, glutamat og glycin ( $\gamma$ -glu-cys)<sub>n</sub>gly n= 2-11. Phytochelatin er finnes i både sopp og planter og akkumuleres i vakuolen. De lages fra glutathion via enzymet **fytochelatin syntase** som får aktivert uttrykk under påvirkning av tungmetallene kvikksølv, bly, kobber og kadmium. Glycin kan erstattes av  $\beta$ -alanin i fytochelatin. Når syntesen av fytochelatin indueres av tungmetaller synker konsentrasjonen av tripeptidet glutathion som er bygget opp av  $\gamma$ -glutamat-cystein-glycin. Fytochelatin er ikke primære genprodukter. Syntesen av fytochelatinene lar seg induere av kadmium (Cd), bly (Pb), zink (Zn), antimon (Sb), sølv (Ag), nikkel (Ni), kvikksølv (Hg), arsen (As), kobber (Cu), tinn (Sn), selen (Se) hvor de tungmetallene som står lengst til venstre i rekken nevnt foran er mest effektive.

Kadmium induerer også dannelsen av **varmesjokkproteiner**, men syntese av varmesjokkproteiner gir ikke automatisk syntese av fytochelatin. Kobber kan gi en elicitorlignende effekt på syntesen av fytoalexiner og kan også induere syntese av fytochelatin, men ikke varmesjokkproteiner.

. Kadmium kan erstatte kobber og zink i metallenzymmer og påvirker derfor hele det biokjemiske apparatet i planten.

Giftighet av kobber skyldes høy affinitet til SH-grupper i proteiner.

Faktor	As	Cd	Se	Pb
pH øker (mer alkalisk)	Minsker	Minsker	Øker	Minsker
Redoks potensial øker (mer oksiderende)	Øker	Øker	Øker	Minsker

Tilgjengeligheten for plantene av tungmetallene arsen, kadmium, selen og bly som funksjon av pH og redokspotensial i jorda.

Kadmium tilføres via nedbør, mineraler i jorda og via fosfat i gjødsel. Kadmium har stor mobilitet i jorda.

For vannplantene har vi følgende rekke for giftighet  
Hg > Cu > Cd > Ag > Pb > Zn.

## Mineralnæring, jord og planter

Njåls saga: .."en aket ut på haugene med møkk. Han sa at der ble det bedre enghøy enn andre steder"

Chr. Hammer 1772: "En landmand, som forstaar botanik, kan kjende jordarterne af de vildt voksende urter; thi jordrøg viser god havejord, og hestehov derimod leirjord. Den jord holdes for den beste til plantevekst, som bestaar av lidet sand, noget mere kalkaktig, endnu mere havejord og mest leirjord".

For at plantene skal vokse må de ha stadig tilførsel av vann med oppløste næringsstoffer. Grunnstoffene tas opp fra mineraler i jorda eller kommer fra nedbrytning av organiske stoffer. Bortsett fra hydrogen, oksygen og karbon som kommer fra vann og karbondioksid, tas grunnstoffene opp som ioner. Kationer er bundet til organiske kolloider og uorganiske kolloider (aluminiumsilikater) med netto negativ ladning. Ionene tas opp i form av ionebytting. Neddykkede vannplanter tar opp grunnstoffene langs overflatene. Landplantene tar opp ioner via røttene, men kan også ta dem opp fra

bladene (**bladgjødsling**). Jern, mangan og kobber kan tilføres som bladgjødning sammen med en detergent f.eks. Tween-80. Ionene er omgitt av hydratiseringsskall og tas opp gjennom ionekanaler i membranen laget av tunnelproteiner. Det skjer en oppkonsentrering av ioner idet noen foretrekkes fremfor andre. Opptak skjer via et stort overflateareal på plasmamembranen i cellene i cortex og via rothår. Transporten av ioner kan skje via **apoplast** (cellevegger og intercellularrom) eller i protoplasten (**symplast**). Apoplastveien stenges av endodermis. De store overflatene av røttene skapes ved:

- 1) Sterkt forgreinet rotsystem.
- 2) Rothår.
- 3) Mykorrhiza.
- 4) Vannfilm i cortex som opptaksflate.

Grunnstoffene følger transpirasjonsstrømmen fra rot til skudd. Overføringsceller frakter ioner ut av ledningsvevet og over i nærliggende parenkymceller. Floem spiller en viktig rolle i refordeling av ioner som allerede er tatt opp av planten som f.eks. nitrogen, fosfor, kalium, svovel og organiske forbindelser.

Jorda er bindeledd mellom den levende og ikke-levende verden. Jorda består av 3 faser. 1) Væskefase, 2) gassfase og 3) en fast fase bestående av mineraler og organiske stoff (rester etter dyr og planter). I tillegg har vi en jordflora og fauna bestående av sopp, bakterier, blågrønnbakterier, alger, og f.eks. kollemboler, nematoder, meitemark og protozoer. Innholdet av mineralnæringsstoffer i jorda avhenger av jordtype, partikkelstørrelse og hvor lett forvitring skjer. Løsmaterialene som danner jorda i Norge har blitt laget under istidene og ved seinere forvitring (kjemisk/fysisk). **Kalsifuge planter** vokser på kvartsjord som er sur, med lite baser, jorden er tett og fuktig med mye jern og mangan. Hvis kalsifuge (**kalsifobe**) planter f.eks. finnskjegg (*Nardus stricta*), linbendel (*Spergula arvensis*), småsyre (*Rumex acetosella*), stemorsblom (*Viola tricolor*), røsslyng (*Calluna vulgaris*), heisiv (*Juncus squarrosus*), *Rhododendron* eller *Citrus* flyttes til kalkjord får de jernmangel og fosformangel (**kalkklorose**). På kalkrik jord vokser **kalsikole (kalsifile)** planter. Slik jord er varm, tørr, med mye kalsium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) og bikarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) og organisk nitrogen mineraliseres raskt. På næringsfattige (oligotrofe) habitater på sur jord i varmere strøk utvikles ofte **sklerofyllvegetasjon** (Maki, Chapparal, Mattoral, Fynbos, Cerrados), preget av mangel på nitrogen, fosfor og nedbør.

På midten av 1800-tallet begynte Julius Sachs og Wilhelm Knop å erstatte jorda med næringsløsninger ved dyrking av planter. Dette ga en helt nye mulighet for å studere grunnstoffenes betydning for plantevekst. De første næringsløsningene inneholdt bare nitrogen (N), fosfor (P), kalium (K), kalsium (Ca), magnesium (Mg), svovel (S) og jern (Fe). **Hoaglands næringsløsning** (etter amerikaneren Dennis R. Hoagland) har vært mye brukt. Denne inneholder høye konsentrasjoner av næringssaltene, men uten at dette skaper giftvirkning eller saltstress. Hoaglands næringsløsning inneholder både nitrat og ammonium som stabiliserer pH i næringsløsningen, samtidig som bl. a. fosfat gir buffervirkning. Tilgjengeligheten av jern kan påvirkes av utfellinger av jernhydroksid og jernfosfat. Før tilsatte man sitronsyre eller vinsyre (tartarsyre) for å kompleksbinde jern. I dag brukes ofte EDTA (etylendiamin tetraeddiksyre) eller DTPA (dietyltriamin pentaeddiksyre).

**Et nødvendig (essensielt) grunnstoff** har følgende egenskaper:

- 1) det er nødvendig for at planten skal kunne fullføre livssyklus.



2) det har en spesifikk funksjon i planten.

3) det kan ikke erstattes av noe annet grunnstoff. Et essensielt grunnstoff må være tilstede for å fullføre plantens livssyklus.

Næringssaltene kan deles inn i **ikke-metaller** og **metaller**. En annen inndeling er fysiologisk i **makronæringsstoffer** (N, K, Ca, P, S, Mg) og **mikronæringsstoffer** (klorid (Cl), bor (B), mangan (Mn), zink (Zn), kobber (Cu), molybden (Mo), jern (Fe), og nikkel (Ni)). Noen planter trenger i tillegg natrium (Na) eller silisium (Si). Til ikke-metallene hører nitrogen, fosfor og svovel, som alle er makronæringsstoffer. Ikke-metallene inngår som bygningselementer i organiske strukturer. Metallene fungerer som funksjonselementer og foreligger som fri ioner i cytoplasma. **Alkalimetallene** (kalium, rubidium og cesium) og **jordalkalimetallene** (kalsium, magnesium, strontium) kan fungere som aktivator for enzymer. Rubidium, cesium og strontium er imidlertid ikke nødvendige grunnstoffer i planter.

En annen inndeling av de nødvendige grunnstoffene i plantene er basert på **fysiologisk funksjon**:

- ☞ Elektrontransport (Fe, Cu, Zn, Mo, Mn, Ni)
- ☞ Energilagring (P)
- ☞ Osmoregulering (K, Cl)
- ☞ Inngår i organiske stoffer (N, S, P)
- ☞ Signalstoff (Ca)

Tungmetallene har en valensveksling og er en viktig bestanddel i flere enzymer. Toverdige metaller kan danne metallchelatekomplekser med organiske syrer, hydroksybenzosyrer og catechol. Floemet spiller en viktig rolle i fordelingen av ioner som allerede er tatt opp av planten f.eks. nitrogen, fosfor, svovel og kalium.

**Kobolt** trengs ikke i planter. Kobolt inngår i kobolamin i vitamin B<sub>12</sub> og brukes av nitrogenfikserende mikroorganismer og kan derved påvirke plantene indirekte.

Sjøvann inneholder mye molybden og vanadium (Vn), men lite jern. Ved liten jerntilgang kan fytoplankton bruke flavodoksin i stedet for ferredoksin som elektrontransportør. Enzymet karbon anhydrase og marine organismer kan inneholde kobolt i stedet for zink. **Vanadium** kan brukes i peroksidativ halogenering i plankton og alger i marine miljøer, mens jern-hem brukes på land. Oppblomstring av alger følges ofte av utskillelse av flyktige klor- og bromforbindelser.

Kjemiske egenskaper til grunnstoffene avhenger av **valenselektronene** i det ytre valensskallet. Oksygen har 6 elektroner i ytre elektronskall og trenger 2 elektroner for å fylle det. Karbon har 6 elektroner, 2 i indre skall og 4 i ytre. Karbon fyller valensskallet hvis det inngår 4 kovalente bindinger, 4 hybridorbitaler orientert i et tetraeder. I binding med karbon kan det inngå forskjellige **funksjonelle grupper**: sulfhydryl- (-SH), amino- (-NH<sub>2</sub>), fosfat- (PO<sub>3</sub><sup>-</sup>), karboksylsyre (-COOH), aldehyd (-CHO), keton- (-C=O) og hydroksyl- (-OH)

Eksempel på næringssaltinnholdet i jordvæsken i en næringsrik jord

Ion	mM	Ion	μM
-----	----	-----	----

Nitrat	6	Ammonium	10
Kalsium	3	Bor	10
Sulfat	3	Fosfat	10
Magnesium	2	Jern	5
Kalium	1	Mangan	5
Klorid	1	Zink	0.3
Natrium	1	Kobber	0.3
		Molybden	0.1

Berggrunnen som gir opphav til jorda bestemmer forholdet mellom næringsstoffer som blir tilgjengelig for plantene og påvirker pH og forvittringshastigheten. **Granitt** er resistent mot nedbrytning og har lavere innhold av fosfor og andre kationer enn mer basiske bergarter. På den annen side kan forvitring av **serpentin** gi akkumulering av giftige tungmetaller. Økotyper av fjelltjæreblom (*Lychnis alpina*), fjellarve (*Cerastium alpinum*) og brunburkne (*Asplenium adulterinum*) kan trives på olivin og serpentinrik jord. Forhøyede konsentrasjoner av zink, kobber og nikkel forekommer nær gruver, og på serpentinjord. Aluminium kan bli tilgjengelig i meget sur jord og meget alkalisk jord. Graden av **metalltoksisitet** er ikke lett å anslå ut fra metallkonsentrasjonen i jorda siden tilgangen for plantene avhenger av pH, og organisk stoff i jorda. Andre faktorer som klima, topografi, vegetasjon og tid modifierer forholdet mellom jorda og næringstilgangen til plantene. Ved liten vanntilgang blir ionene mindre mobile i jorda, fordi luft erstatter vann i porene mellom jordpartiklene. Konsentrasjonene av nitrogen og fosfor minsker ved liten vanntilgang noe som indikerer at redusert næringstilgang er vel så viktig som effekten vann har direkte på veksten. Redusert vanntilgang øker innholdet av lignin i plantene.

Næring føres tilbake til plantene via lekkasje fra vegetasjon og strøfall. Nitrogengjødsling øker kvaliteten på strøfallet og reduserer innholdet av garvestoffer og lignin. Beiting øker kvaliteten på strøfallet via ekskrementer.

I mange økosystemer er opptaket av nitrogen korrelert med **nitrogenmineralisering** og mineraliseringen påvirker av C/N-forholdet i jorda. Et gunstig C/N forhold er fra 10-30:1. Lite lys reduserer næringsopptaket i plantene ved å redusere rot/skudd forholdet. Effekten av lysintensiteten på næringsopptaket er sterkest når lys begrenser veksthastigheten.

"Når slåttekaren kommer med sin blankslippte ljå på akselen og brynstokken i belteremmen, går han likegyldig over finnskjeeggåsen uten å ofre den en tanke, finnskjeegg er bukfyll og beitende mule rører den sjelden er aldri". Johan Falkeberget "Christianus sextus" I hammerens tegn.

## Vannets overflatespenning og vann i cellevegger og jord

Plantecellene kommer i kontakt med luftas lave vannpotensial via celleveggene som vender ut mot intercellularrom i bladene. Vannmeniskene i og mellom veggene i parenkymcellene i bladet er skapt av vedhengskrefter (**adhesjon**) og sammenhengskrefter (**kohesjon**) og det blir **tensjon** i meniskene i bladet. Vann fordampes fra overflatevannfilmen rundt og mellom parenkymcellene i bladet. Overflatespenningen skaper et negativt trykk i væskefasen, og tranpirasjonen bestemmes

av stomatakonduktanse og grenselagskonduktanse. Hovedbidraget til vannpotensialet i celleveggene kommer fra det negative hydrostatiske trykket fra overflateeffekter, luftvæske overflater. Størrelsen på tensjonen  $P$  kan finnes ved å beregne det negative trykket som oppstår nær overflaten i en sylindrisk pore. En av de kreftene som virker på væsken i en trang pore med radius  $r$  er **overflatespenningen**. Siden vedhengskreftene ved veggene blir overført til resten av væsken ved kohesjon så vil det utvikle seg et "undertrykk" i væsken.

Vann har svært høy **overflatespenning**. Ved 20°C i overgangen mellom luft/vann er denne 0.0728 N m<sup>-2</sup>. Overflatespenningen kan også ha enheten energi per areal dvs. mengden energi som trengs for å utvide overflaten. Når overflaten til en såpeboble ekspanderer trengs energi. Overflatespenningen er potensiell energi lagret i overflaten. Såpe minsker overflatespenningen mellom luft og vann siden såpemolekylene samles på overflaten. I stedet for overflatespenning kan vi snakke om **fri energi ved overflaten**. Det trengs energi for å bryte hydrogenbindingene ved å flytte et vannmolekyl fra det indre av vannet til overflaten.

Salter, sukker etc. samler seg ikke på overflaten og har liten effekt på overflatespenningen. Fettsyrer og fett samler seg på overflaten og kan redusere overflatespenningen ned til 0.020 N m<sup>-2</sup>.

Vann stiger i et tynt glassrør når kreftene mellom vegg og vannmolekylene er større enn kohesjonskreftene. Vannet fukter veggene og vannet heves ved kapillarkrefter. I likevekt vil det være en forskjell i trykk over menisken i en kapillarpore som er lik kraften mellom vann og kapillarveggen i poren.

Sammenhengen mellom adhesjon, kohesjon og kontaktvinkelen  $\alpha$  er gitt ved **Youngs ligning**:

$$adhesjon = \frac{1 + \cos\alpha}{2} kohesjon$$

Hvis adhesjonskreftene er lik eller større kohesjonskreftene i væsken må  $\cos \alpha = 1$  dvs. kontaktvinkelen er 0° og  $\cos 0^\circ = 1$ . Det er dette som skjer i glasskapillarrør eller i cellevegger med polare grupper.

Hvis adhesjonskreftene er lik halvparten av kohesjonskreftene dvs.  $\cos \alpha = 0$   $\alpha$  er 90° og  $\cos 90^\circ = 0$  så vil ikke væsken stige i et kapillarrør. Dette skjer i et plastrør ved overgangen vann polyethylene hvor  $\alpha = 94^\circ$ .  $\alpha$  for Hg i reaksjon med glass er 150°.

I stedet for å beregne stigningen i et kapillær er det bedre å beregne tensjonen  $P$  i væsken som trengs for å drenere en pore med gitt radius. Kreftene som virker oppover i en vannfylt pore er omkretsen av poren ganger overflatespenningen og cosinus til kontaktvinkelen. Vi kan beregne kreftene som virker på en hemsfære med vann i kontakt med luft. Trykk-krefter virker den ene veien og overflatespenningen den andre veien.

$$\Delta P = \frac{-2\pi r \sigma \cos\alpha}{\pi r^2} = \frac{-2\sigma \cos\alpha}{r} = \frac{-2\sigma}{r}$$

når  $\alpha = 0$

For en 5 nm pore tilsvarer dette:

$$\Delta P = -\frac{2 \cdot 7.28 \cdot 10^{-2}}{5 \cdot 10^{-9}} = -30 \text{ MPa}$$

Sammenlignet med vanlig atmosfæretrykk som er ca. 0.1 MPa.

## Vannpotensial i jord

Vannet i jorda holdes fast ved kapillarkrefter. Matrikspotensialet i jord med mange små porer kan bli svært stort. Noe av vannet i jorda er fritt hydrostatisk vann og noe er bundet. Fra grunnvannet kan vann stige kapillart opp i grunnvannsspeilet og i leirjord kan det stige betydelig. Et kraftig regnfall på uttørret jord kan lage en vannmettet overflate som ikke klare å slippe ut luft og nedbøren renner da bort som overflatevann. De fleste landplantene får vann mer eller mindre lett fra jordas tilgjengelige vannreservoir. Vann beveger seg i jord ved massestrøm med en trykkgradient som drivkraft. Gravitasjonskreftene gjør at flytende vann beveger seg nedover og den potensielle energien avhenger av høyden. **Hydraulisk konduktivitet** sier noe om hvor lett vannet beveger seg i jorda

Vann i jord inneholder noen oppløste salter som gir osmotisk potensial ca. - 0.02 MPa, men i saltholdig jord kan  $\Psi_{\pi}$  bli -0.2 MPa. Vannpotensialet  $\Psi$  i jorda avhenger av vanninnholdet. Vi kan ofte betrakte vannet i jorda som rent vann. Hvis jorda er vannmettet blir trykkpotensialet  $\Psi_p$  lik 0. Vann har høy overflatespenning slik at når jorda blir tørrere blir overflaten mellom luft og vann forsøkt holdt så liten som mulig. Mange overflater i de små porene kan gi hydrostatiske trykk på -2 MPa og lavere.

$$\Psi_p = \frac{-2\sigma}{r}$$

Adhesjon og overflatespenning ( $\sigma$ ) gir tilsammen en **tensjon**, hvor  $r$  er radius i poren.

Feltkapasitet i jorda er vanninnholdet etter metning, og overskudd av **gravitasjonsvann** har rent vekk. Ved **feltkapasitet** er jorda mettet med vann og er i størrelsesorden  $\Psi$  ca. = - 0.01 til -0.03 MPa for jord med lavt saltinnhold). **Permanent visningspunkt** defineres når vannpotensialet er  $\Psi = - 1.5$  MPa. Tilgjengelig vann finnes mellom feltkapasitet og permanent visningspunkt. Røtter har vanligvis et vannpotensial -0.2 - -1 MPa. Når jorda tørker ut og får lavere vannpotensial, tilpasser plantecellene seg til dette ved å akkumulere osmotisk aktive stoffer som f.eks. prolin, glycin, betain og sorbitol. Det skjer ingen akkumulering av ioner. Gras kan akkumulere fruktaner. Kaktus kan lage nye **regnrotter** like etter nedbør. Noen planter har dobbelt sett rotsystemer med fine røtter i jordoverflaten om våren og dype røtter i sprekker i fjell om sommeren.

Vannstranport i porøse media som f.eks. jord beskrives av vannfluks  $J$  ( $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) gitt ved **Darcys lov** som sier at vannbevegelsen i jorda drives av en gradient i hydrostatisk trykk:

$$J = L \frac{\partial P}{\partial x}$$

$L$  - jordhydraulisk konduktivitetskoeffisient  $\text{m}^2\text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ , vanligvis fra  $10^{-14}$  -  $10^{-12}$ .)

$\Delta P$ - forskjell i trykkpotensial (Pa)

$x$ - lengde/avstand (m)

Darcys lov kan brukes til å bestemme hydraulisk konduktivitet i ethvert system med porer som f.eks. jord og cellevegger. Stor hydraulisk konduktivitet gir stor vannstrøm.

Resistansen for væskestrøm i et rør er inverst proporsjonalt med fjerdepotens til radius i røret eller hydraulisk konduktanse er proporsjonalt med fjerdepotens av rørdiameter:

$$\text{Volumstrøm i rør} = \frac{\pi r^4 \Delta P}{8 \eta \Delta x}$$

Diameter $\mu\text{m}$	xylem	Hydraulisk konduktanse $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$
5 - 70	bartrær, sklerofyll	2 - 10
5- 150	spredtporet ved	5 - 50
5-150	ringporet ved	50 - 300
200-300	lianer	300 - 500

Hydraulisk konduktanse i noen typer xylem

**Hagen-Poiseuilles lov** kan brukes til å beregne massestrøm i rør. Strøm av vann i xylem drevet av en trykkgradient ( $\Delta P$ ) kan beskrives av Hagen-Poiseuilles lov.

Hydraulisk strøm i sylindriske rør avhenger av radius  $r$  til røret og viskositeten til mediet.

$$J_v = \left(\frac{r^2}{8\eta l}\right) \Delta P$$

hvor  $\eta$  er **dynamisk viskositet**  $\text{Pa s} = 1 \cdot 10^{-3}$  for vann ved  $20^\circ\text{C}$

Denne gjelder bare for laminær strøm med Reynolds tall  $< 2000$ . Vi vil få største strøm i midten av røret og hastighetsprofilen har en parabolisk form. Maksimal hastighet er ca. 2 ganger gjennomsnittshastigheten i røret.

Hastigheten i et vedrør med radius  $100 \mu\text{m}$  og trykkgradient  $-0.1 \text{MPa m}^{-1}$  blir:

$$\frac{(100 \cdot 10^{-6})^2 \cdot 10^5}{8 \cdot 10^{-3} \cdot 1} = 125 \text{ mm s}^{-1}$$

Trykkgradienten er i størrelsesorden  $0.02 \text{MPa m}^{-1}$  for xylemtransporten i trær og busker. Hvis en væske strømmer i et rør hvor tverrsnittsarealet varierer så vil hastigheten variere (**Bernoulli**)

$$P + 1/2 \rho v^2 = \text{konstant}$$

hvor  $v$ -hastighet,  $\rho$  - tetthet. Ifølge **Bernoullis lov** vil trykket minske når hastigheten på lufta øker. Kan demonstreres med et Venturi-rør som har et område med innsnevring. Høyere hastighet gir lavere trykk. Dette er prinsippet bak flyvingen hvor lufta over vingen må gå en lenger vei og derved fortere enn på undersiden. Derved blir det lavere trykk på oversiden og vingen løftes opp

## Mykorrhiza

Det finnes en rekke eksempler på mutualistisk samarbeid mellom sopp og fototrofe organismer bl.a. mykorrhiza og lav. Noen ascomyceter kan leve intercellulært i algethallus, et samliv kalt **mykofykobiøse**. F. eks. er brunalgene *Ascophyllum nodosum* og *Pelvetia canaliculata* ofte infektert med soppen *Mycosphaerella ascophylli*, hvor en hypotese går ut på at soppen beskytter algen mot uttørking i tidevannssonen. Assosiasjoner mellom alger og sopp er også kjent fra grønنالger (*Prasiola*, *Blidingia*) og rødalger (*Apophlaea*). Hvordan plantene klarer å skille mellom ikkepatogene mutualistiske sopp og patogene sopper er interessant.

Planter med mykorrhiza har alltid høyere tørrvekt enn de uten. Planter med mykorrhiza har også større opptak av fosfat. I sur jord er fosfat sterkt bundet til jern eller aluminium og i basisk jord som kalsiumfosfat, og kan således være vanskelig å få tak i.

Spesifisiteten mellom vertsplante og sopp er liten. Når flere planter kan dele samme mykorrhiza blir det et komplisert samspill mellom de forskjellige plantene.

Fordelene for planten med mykorrhiza:

- ☞ bedre vann og næringsopptak, spesielt for fosfat.
- ☞ bedre rothelse og lengre levetid for rota.
- ☞ økt toleranse for tørke, høy jordtemperatur, tungmetaller og ekstrem pH.
- ☞ økt motstand mot rotpatogener.

Mykorrhiza er et samliv mellom en sopp og planterøtter, hvor soppmycelet står i kontakt både med planter og jorda omkring. Mykorrhiza finnes hos noen levermoser, noen karsporeplanter, alle nakenfrøete (gymnospermer) og er svært utbredt hos dekkfrøete (angiospermene). Innen familiene korsblomstfamilien (Cruciferae), starrfamilien (Cyperaceae), sivfamilien (Juncaceae), meldefamilien (Chenopodiaceae), Proteaceae og vannplanter er mykorrhiza tilsynelatende lite utbredt. Det kan skyldes de velutviklede rotnettene disse plantene har. Soppene, mykobionten, er fra avdelingene koplings-sopp (Zygomycota) med ikkesepterte hyfer, eller stilksporesopp (Basidiomycota) og sekksporesopp (Ascomycota).

### Endomykorrhiza: Vesikulær-arbuskulær mykorrhiza (VAM)

Dette er den vanligste typen av **endomykorrhiza**, og omfatter de ikke-septerte koplings-sopp fra Glomales. Soppene til VAM har sin opprinnelse fra perioden ordovicium til devon, altså i den perioden landplantene oppstod. **Arbuskler** er gaffeldelte hyfestrukturer laget av soppen. Soppmycelet går inn i rotcellene uten å trenge igjennom plasmamembranen. **Vesikler** er hyfeblærer inne i rotcellene. Hyfene trenger inn i rotbarken (cortex), men aldri inn i sentralsylinderen. Hvilesporene til soppen er store, opptil 500  $\mu\text{m}$  og kan isoleres ved å sikte jorda. Mykobionten får fotosynteseprodukter fra treet, busken eller planten. VAM finnes også hos levermoser.

### Endomykorrhiza: Ericoid- og orkidémykorrhiza

Dette er mutualisme med sopp som har septerte hyfer.

**Ericales mykorrhiza** kan deles i tre typer: Ericoid, arbutoid og monotropoid.

**Ericoid mykorrhiza** finnes bl.a. i lyngfamilien med slektene bærlyng (*Vaccinium*), *Calluna*, *Erica* og *Rhododendron*.

Ericoid mykorrhiza finnes på hårtynne røtter med 1-3 cellelag tykk rotbark.

**Arbutoid mykorrhiza** ligner på ektomykorrhiza med sopp-skjede og Hartig-nett, men sopp-hyfen trenger bare inn mellom epidermiscellene og lager spiraler inne i cellene. Finnes bl.a. hos vintergrønnfamilien (Pyrolaceae).

**Monotropid mykorrhiza** finnes bl.a. hos vaniljerot (*Monotropa*), en plante som mangler klorofyll. Soppen danner skjede og Hartig-nett, men gir bare en enkelt utvekst inn i cellene. Monotropoid mykorrhiza har på samme måte som orkidemykorrhiza cellulase og kan forsyne planten med karbohydrater.

Alle orkidéer er infisert med sopp (orkidé-mykorrhiza) tidlig i livssyklus. Planten mottar karbohydrater og næringssalter fra soppen. Mykorrhizaen kan også finnes på eldre planter. Orkidéfrø er små (0.3-14 µg) og består av 80-100 celler. Frøet vil ikke utvikle seg uten mykorrhiza.

## Ektomykorrhiza

**Ektomykorrhiza** er spesielt vanlig på trær i tempererte og subarktiske strøk. Sopp-hyfen lager en skjede rundt rotspissene og hyfen trenger inn mellom de 2-3 ytterste cellelagene av rotbarken (**Hartig-nett**). De fleste av de vanlige hattsoppene fungerer som ektomykorrhiza. Planterøttene utskiller kjemiske stoffer som gjør at soppen kan etablere seg. Abietinsyre er et diterpen fra furu (*Pinus sylvestris*) som induserer spiring av basidiosporer hos smørsopp (*Suillus*).

	% i tørr-stoff	µmol (g tørrvekt) <sup>-1</sup>	Relativt i forhold til N (mol-basis)	Relativt i forhold til N (vektbasis)
Nitrogen (N)	5	1000	100	100
Fosfor (P)	1	60	9	20
Svovel (S)	0.3	30	3	6
Kalium (K)	5.5	250	39	110
Kalsium (Ca)	2.0	125	14	40
Magnesium (Mg)	0.8	80	9	16
Klorid (Cl)	0.02	3	0.16	0.4
Jern (Fe)	0.015	2	0.08	0.3
Bor (B)	0.003	2	0.08	0.06
Mangan (Mn)	0.005	1	0.03	0.1
Zink (Zn)	0.003	0.3	0.01	0.06
Kobber (Cu)	0.0015	0.1	0.007	0.03
Molybden (Mo)	0.0001	0.001	0.002	0.0003
Karbon (C)	39.5		920	790

Oksygen (O)	40		700	800
Hydrogen (H)	5.5		1500	110
Nikkel (Ni)		0.002	0.002	

Menden mineralnæringsstoffer (grunnstoffer) i plantenes tørrstoff og relativt i forhold til nitrogen (N).

## Vekstanalyser

Populasjoner har vanligvis en positiv vekstrate og produserer avkom. Ubegrenset eksponensiell vekst er ikke mulig, men kan forekomme i korte perioder for eksempel når en organisme koloniserer en område uten konkurrenter. Det vil før eller seinere bli mangel på sentrale ressurser og vekstøkningen minker. Effekten av mangel på ressurser er bl.a. vist av Thomas Malthus 1798 i *Essay on the Principle of Population*. Den øvre grensen for populasjonstettheten som skyldes mangel på ressurser kalles **bærekapasitet**. Vekst er forbundet med utvikling og kan deles i en **etableringsfase**, **utviklingsfase** og en **generativ fase**. Veksten kan beskrives som økning i tørrvekt (stoffproduksjon), økt celleantall, eller økt volum ( høyde/overflate).

Vekstfaktorer er:

- ☞ indre biologiske faktorer (arv).
- ☞ ytre biologiske faktorer (parasitter, symbiose, mikroorganismer i jorda).
- ☞ fysisk/kjemisk miljøfaktorer:
  - ☞ konstante faktorer (magnetfelt, tyngdens aksellerasjon).
  - ☞ energetisk variable faktorer (elektromagnetisk stråling, temperatur, vindhastighet).
  - ☞ stofflige klimafaktorer (CO<sub>2</sub>-konsentrasjon, O<sub>2</sub>-konsentrasjon, H<sub>2</sub>O-konsentrasjon).
  - ☞ jordbunnsfaktorer (grunnstoffer (nødvendige, nyttige (Na, Si)), organiske stoffer).

Størrelsen av biomassen på et tilfeldig valgt tidspunkt i vekstperioden kalles  $W(t)$ .

Veksthastigheten blir da  $dW/dt$ .

Veksthastigheten til planter avhenger av genotyp, aldersstadium, klima og næringstilgang. Endres næringstilgangen vil veksten endres. En ung frøplante vil etter et lagfase gå inn i eksponensiell vekst hvor **relativ veksthastighet (RGR)** vil være konstant.

$$RGR = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = \frac{\ln\left(\frac{W_t}{W_0}\right)}{t-t_0}$$

Veksthastigheten angis som  $g^{-1} \text{ dag}^{-1}$  og kan også skrives slik:

$$W_t = W_0 e^{RGR \cdot t}$$

Begrepet RGR kan være litt vanskelig å forestille seg. Lettere er det å angi tiden det tar før planten har blitt dobbelt så stor, eventuelt for eksempel dobbelt så mange flytebladsplanten andmat (*Lemna minor*).



I ligningen over kan dette tilfellet settes som  $2 = 1 \cdot 2$ . Dette betyr at  $e^{0.69} = 2$  eller at  $RGR \cdot t = 69$ . I ligningen over settes  $RGR = 0.05$  hvis veksthastigheten er 5 %.

Ved 5 % veksthastighet er doblingstiden ca. 14 dager, ved  $RGR = 10\%$  er doblingstiden ca. 7 dager og ved  $RGR = 23\%$  er doblingstiden ca. 3 dager. Andmat (*Lemna*) kan ha en veksthastighet på 68 %, og gran (*Picea abies*) 6 %.

Arter fra forskjellige habitater skiller seg i forskjellig RGR under optimale betingelser. Påvirkete og produktive habitater domineres av rasktvoksende planter, mens saktevoksende arter dominerer på stabile og mindre produktive steder.

Planteartene skiller seg også i deres **bladarealforhold LAR** ("leaf area ratio") og **netto assimilasjonsrate NAR** (tørrvekstsøkning per bladareal per tidsenhet- "net assimilation rate").

Det viser seg at den relative veksthastigheten kan bestemmes av nitrogentilførsel, slik at hvis tilførselen av N er 10 % så vil veksthastigheten være 10 % osv. Analogt gjelder for svovel og fosfor. Kalium, magnesium og mangan fungerer som kofaktorer i enzymreaksjoner og gir en annerledes respons på veksthastigheten. Jern kommer i en mellomstilling.

Blad- og cellestørrelse påvirkes av nitrogentilgangen. Nitrogenmangel gir økt rotvekst. Nitrogen begrenser vanligvis veksten, men siden skog ikke har vært vant til å mangle magnesium kan utvasking av magnesium begrense veksten.

Følgende begreper brukes også i vekstanalyser:

Netto assimilasjonsrate (NAR) g tørrvekt  $m^{-2}$  blad  $dag^{-1}$ .

Bladareal forhold (LAR- "leaf area ratio")  $m^2$  blad (g tørrvekt) $^{-1}$ .

Bladvektforhold (LMR- "leaf mass ratio") (g tørrvekt blad) (g tørrvekt plante) $^{-1}$

Spesifikt bladareal (SLA- "specific leaf area")  $m^2$  blad (g tørrvekt blad) $^{-1}$

$$RGR = NAR \cdot LAR$$

$$LAR = LMR \cdot SLA$$

Maksimal NAR for urtaktige landbruksvekster er fra 10-60 g tørrstoff  $m^{-2}$  blad  $dag^{-1}$ .

Eviggrønne busker og trær har lavere fotosynteserate enn løvtrær. Man må skille mellom RGR som er et mål på hvor effektivt hver enhet biomasse produserer ny biomasse og **absolutt vekstrate** (g  $dag^{-1}$ ) som angir økning i biomasse per dag. Store planter har stor absolutt vekstrate, men liten RGR.

Økning i størrelsen av en plantecelle kan beskrives av

$$\frac{dv}{dt} = m(P - Y)$$

$P$ - turgortrykket i cellen,  $dV/dt$  - endring i volum over tid.

Y- utbytte grensen til celleveggen dvs. det turgortrykket som må overstiges for at celleveggen skal ekspandere,  $m$  vegg utvidelsefaktor bestående av en elastisk og en plastisk komponent.

Nytt celleveggmateriale legges på ved apposisjon. Veggen blir mer plastisk ved hydrolyttisk spaltning av hemicellulose bundet til cellulose mikrofibrillene. Utskillelse av  $H^+$  med en ATPase styrt av auxin gjør veggen mer myk. Det skapes et mer positivt vannpotensial når veggtrykket minker, noe som gjør at cellen kan ta opp vann og øke i størrelse.

## Vekstfunksjoner

Tetthetsavhengige begrensninger i vekst kan angis som en **logistisk vekstfunksjon** basert på differensialligningen:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K-N}{K}$$

hvor  $N$  er eksisterende mengde,  $r$  er en vekstkonstant og  $K$  begrensende verdi (bærekapasiteten)

$$N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}}$$

Når  $N$  er liten øker veksten eksponensielt, men etter hvert minsker den og nærmer seg et likevektsnivå og grensen  $K$ . Veksthastigheten med maksimal verdi  $r$  synker til 0 når  $N=K$ . Verdiene for  $r$  og  $K$  sier noe om evolusjonshistorie og demografi. Det er mulig å kategorisere organismene i to gupper.

1) **r-strateger** som har høy vekstrate, høy metabolisemate, kort generasjonstid og mye energi investert i avkom f.eks. bakterier og gras. Ulempen er at lite kan investeres i lagring og reserver og de er ofte små organismer. Arter med høy  $r$  kan vokse over konkurrenter.

2) **K-strateger** med høy  $K$  som tjener på sikt f.eks. trær. Disse har mindre dødelighet, lavere reproduksjonsrate, men har lagret større ressurser.

Ligningen over er forskjellige fra:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

som beskriver veksten av enkeltceller f.eks. bakterier uten begrensende faktor for vekst.

**Allometrisk vekst** vil si at veksthastigheten til en del av planten står i nær sammenheng med veksten i en annen del. Selv om veksthastighetene er forskjellig vil forholdet mellom dem bli konstant ved allometri.

## Regneeksempel:

Planter kan dyrkes i næringsløsninger uten jord. Næringsløsningene kan være konsentrerte og gi god buffringskapasitet (Hoaglands næringsløsning) eller de kan være tynne og etterligne sammensetningen av grunnstoffer i planten (**Ingestads næringsløsninger**). I følgende eksempel skal vi se på hvordan næringsbehovet for nitrogen endrer seg med tid og forskjellig veksthastighet under steady-state betingelser.

Hvis vi har 10 planter à 50 mg og antar at N-innholdet er 0.6 %. Hvor mye nitrogen må tilføres ved dag 5, 10, 15 og 20 ved RGR 5%, 15 %, 20 % og 25 % ?

Vi benytter formelen

$$N_t = N_0 \cdot e^{RGR \cdot t}$$

e.g. hvis RGR 15 %, hvor mye nitrogen som må tilføres på dag 6 ? Utgangsinholdet med nitrogen ( $N_0$ ) blir  $(500 \cdot 0.6) / 100 = 3$  mg

Dag 5:  $N_t = 3 \cdot e^{0.15 \cdot 5} = 6.351$  mg

Dag 6:  $N_t = 3 \cdot e^{0.15 \cdot 6} = 7.378$  mg

Forskjellen i nitrogeninnhold som må tilføres ved dag 6 vil være 1.027 mg

N tilført dag	5 % RGR	15 % RGR	20 % RGR	30 % RGR
5	0.20 mg	1.0 mg	1.8 mg	9.2 mg
10	0.25 mg	2.2 mg	4.9 mg	21.0 mg
15	0.33 mg	4.6 mg	13.3 mg	94.5 mg
20	0.42 mg	9.8 mg	36.2 mg	423.4 mg
25	0.54 mg	20.7 mg	98.6 mg	1897.7 mg !!!

Tabell som viser hvor mye nitrogen som må tilføres ved de angitte tidspunkt for å opprettholde konstant veksthastighet av de 10 plantene. Veksthastigheten styres av nitrogentilgangen.

Ingestad, T. & Ågren, I. *Physiol. Plant.* 72 (1988)450-459.

## Hvorfor stopper et tre å vokse i høyden ?

Når trær stopper å vokse i høyden endrer de ofte form og greinene blir tykkere. Voksestedet bestemmer høyden sammen med vann og næringstilgang. Det er en korrelasjon mellom maksimal høyde og hvor fort trærne vokser som unge. Høydeveksten kan stoppe av hydrauliske begrensninger ved sviktende vanntilgang til toppen av treet. Det kan også skyldes respirasjon når treet blir større og får mer biomasse slik at fotosyntesen ikke klarer å holde tritt med respirasjonsøkningen. I

**næringsbegrensningshypotesen** mener man at tilgangen på mineralnæringsstoffer begrenser veksten.

Veksten i udifferensiert vev i skuddspissen går saktere når antall delinger øker. Dette er et moment i **modningshypotesen**.

Total resistanse for vannstrømning i trær varierer med lengden. For å bevege vann i et system med høy resistanse krever høyere tensjon, dvs. lavere vannpotensial. Jo høyere tensjon desto større sjanse for kavitering. Stomata på eldre trær lukker seg tidligere på dagen sammenlignet med yngre. Dette kan være med på å redusere fotosyntesen. Vannpotensialet i bladene på trær ca. 1 MPa lavere enn i jorda. Hastigheten på vannstrømmen er potensialforskjellen mellom rot og jord dividert på total hydraulisk resistanse langs transportveien. Trær som vokser med dårlig næringstilgang får ledningsvev med tette årringer og derved høyere resistanse. Derfor blir de kortere. Mye reaksjonsved gir også mindre høyde. Dette er noen av momentene hvorfor høydeveksten stopper.

## Oscillasjoner og kaos

Det er svært vanskelig å forutsi utviklingen av komplekse systemer. På noen stadier kan de begynne å oppføre seg kaotiske og uforutsigbare, men det som skjer er allikevel ikke tilfeldig. Datamaskingrafikk har synliggjort strukturer og mønstre som gjentar seg. På visse steder svinger systemet mellom to rytmer, og det skjer en todeling (**bifurkasjon**). Deretter kan det skje helt uregelmessige og uforutsigbare reaksjoner uten noen fast rytme dvs. systemet oppfører seg **kaotisk**. For økologene har kaosmodellene og fraktale mønstre vært med på å forklare utviklingen av populasjoner og hvordan formen på en plante oppstår. Ofte kan populasjoner svinge uten å nå en likevektssituasjon og variasjonen synes å være usystematisk. Det fantes tidligere ingen fullgod matematisk beskrivelse av denne situasjonen. Det er så mange faktorer ute i naturen som påvirker et system at det er vanskelig å finne noe mønster i virvaret, men det er en struktur.

Robert May (1989) var istand til å beskrive strukturen: En populasjon  $X_n$  ble begrenset av en vekstparameter  $r$ . Etter en tid ville populasjonen være av størrelse  $X_{n+1} = rX_n$ , men populasjonen ville ikke vokse inn i himmelen og kunne tilslutt beskrives av den logistiske ligningen:

$$X_{n+1} = rX_n(1 - x_n)$$

$X$  varierer mellom 0 og 1 hvor 1 er lik bærekapasiteten for miljøet.

Denne kan også skrives på formen  $y = rx - rx^2$ , og uttrykker altså en parabelform, dvs. populasjonen stiger først for deretter å avta. På visse vekstrater f.eks.  $r < 3$  på figuren vil populasjonen innstille seg på en likevekt. Blir derimot veksthastigheten større vil populasjonen svinge mellom to størrelser, dvs. vi får en todeling av kurven en bifurkasjon. For enda større  $r$ -verdier får vi enda en todeling og populasjonen svinger igjen mellom to verdier. Etter en stund inntreffer kaos. Dette betyr at populasjonen kan anta en rekke verdier for hver verdi av  $r$ . For  $r < 1$  vil populasjonen bli utryddet. Det som May oppdaget var at det var et mønster i dette kaoset. Bifurkasjonsdiagrammet har fått navn etter fysikeren Mitchell Feigenbaum - altså fikentre. Det kan plutselig finnes "vinduer" i kaoset hvor populasjonen faller til ro omkring en likevektsverdi. Seinere går det pånytt inn i kaos.

Forgreiningene i fikentreet oppstår med stadig kortere mellomrom, og intervallene mellom periodefordoblingen minsker med faktoren 4.6692016609 (Feigenbaums tall). Det er også en gjentakelse av mønsteret for periodefordoblinger og overgang til kaos. Man sier at systemet viser **selvsimilaritet**. Det er i den kaotiske delen mønsterstrukturer gjentar seg i miniatyr om og om igjen. Benoit Mandelbrot har vist dette via Mandelbrot-mengden: Han gjentar en enkel beregning en rekke ganger og resultatet av denne danner utgangspunktet for den neste (iterasjoner). Det er altså en uendelighet i dette mønsteret og man kan zoome inn på stadig mindre deler av helheten. Slike mønster kan gi opphav til bregneblad og blomsterknoppene hos broccoli.

Lengden av kysten er avhengig av målestokken man bruker. En mikrostruktur går igjen. Helhetens form er identisk med delenes form. Små forandringer i utgangstallene gir enorme effekter. Meteorologen Edward Lorenz var den første til å innse dette: "*Does a flap of a butterfly's wing in Brazil set off a tornado in Texas?*"

Hvis en rett linje har dimensjon en, flaten har dimensjon to og rommet dimensjon tre, vil krøllete linjer har en dimensjon som ligger mellom disse heltallene, kalt **fraktaler**. Kaosforskningen er istand til å gi mønstre og lovmessighet bak **dynamiske systemers** utvikling. Mønstre oppstår når delene i et system plasserer seg energimessig mest gunstig.

Det er forskjellige teorier hvorfor en art kan bli utryddet. Det kan skyldes fordi nisjen den innehar ikke lenger eksisterer eller fordi den ikke er rask nok til å tilpasse seg nye omgivelser. Seksuell atferd minsker sannsynligheten for kaos og derav minsket sannsynlighet for utryddelse. Aseksuell atferd minsker variasjonen i avkommet sammenlignet med kjønnnet formering og øker også muligheten for kaos.

Bifurkasjoner forventes ut fra systemer som styres av ikke-lineære dynamiske lover. Det kan ofte være vanskelig å skille "støy" fra kaos. Som nevnt ovenfor vil altså populasjoner forbli med stabil tetthet når reguleringsfaktoren er liten. Ved høyere intensitet vil populasjonen begynne å oscillere, og ved enda høyere reguleringsintensitet vil populasjonen gi en aperiodisk dynamikk, kalt kaos.

Tilman og Wedin (1991) har gjort studier av møllekvein (*Agrostis scabra*). De fant at biomasse-oscillasjoner var større på mer produktiv jord. Populasjoner av møllekvein som vokste på uproduktiv jord beholdt en stabil biomasse, på rikere jord begynte biomassen å oscillere og på den rikeste jorda gikk den inn i kaos, som ifølge hypotesen skyldes den hemmende effekten strøfallet hadde på veksten.

## Oscillasjoner og rytmer

**Cirkadiske rytmer** er rytmer som viser en topp hver 24 timer, og finnes i alle eukaroter og noen prokaroter. Eksempler på slike rytmer i plantene er sovebevegelser i blad, fotosyntese, spalteåpning, og lukt fra blomster. **Bioluminiscens** fra *Gonyaulax polyedra*, hvor også celledeling, fotosyntese, celleaggregering følger rytmer, skjer i spesielle organeller (scintilloner) hvor substratet luciferin og enzymet luciferase befinner seg, med maksimal lysutsendelse midt på natten. Rytmen stilles av skumrings- og demringslyset via en relativt temperaturufølsom **biologisk klokke**. Den cirkadiske klokken regulerer flere plantegener f.eks. *cab*-genet som koder for klorofylla/b bindende proteiner, *rbcS*-som koder for den lille subenheten til rubisko, *rca* som koder for rubisko aktivase og *cat2* som koder for katalase.

Det er mulig å få til **faseendringer** ved å plassere organismen i fullstendig mørke og gi lys ved forskjellig tidspunkt i den frittløpende rytmen og se hvordan dette påvirker fasen. Fotoperiodisme og biologiske rytmer er koblet til blomstring, aseksuell reproduksjon (knoller, utløpere), og hvile for knopper, påvirket av den naturlige årssyklus. Plantene må sørge for at blomstringen skjer på en gunstig årstid og dette kontrolleres av en utviklingsklokke relatert til fotoperiode, lysfluks, temperatur og vanntilgang. Induksjon av blomstring ved fotoperiodisitet og ved vernalisering gir en mitotisk hukommelse som er epigenetisk koblet til demetylering av cytosin og aktiviteten av enzymer i gibberellinsyntesen. Synkron blomstring gir størst mulighet for krysspollinering.

Bjerkefrø er avhengig av lys og i noen tilfeller en spesiell fotoperiode for å spire, men etter kjøling spirer frøene uavhengig av fotoperiode.

#### Litteratur:

- Tilman, D. & Wedin, D.: Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353 (1991) 653-655.  
Mandelbrot, B.: How long is the coast of Britain ? Statistical self-similarity and fractal dimension. *Science* 156 (1967) 636-638.  
Prigogine, I.: Time, structure, and fluctuations. *Science* 201 (1978) 777-785.  
Wolfram, S.: Cellular automata as models of complexity. *Nature* 311 (1984) 419-424.

## Satelittdata og økologiske studier

Satelitt	Detektor	Bildeelement (pixel-størrelse)
NOAA	AVHRR	1 - 4 km
LANDSAT	TM	30 m (kanal 1-5 og 7) 120 m (kanal 7)
SPOT	HRV	20 m (kanal 1-3) 10 m pankromatisk

Piksel-størrelse og detektor for noen vanlige jordressurssatelitter.

Satelittbilder er bilder på digital form med romlige koordinater og tilhørende intensitetsverdier (gråtoneverdier). Bildet kan representeres som en matrise med **bildeelementer** (piksels, "picture elements"). Satelittbildene er vanligvis multispektrale dvs. at de viser refleksjonen fra objekter i flere områder av det elektromagnetiske spektrum. Det området som betraktes kalles en **scene** og for jordressurssatelitten Landsat- Thematic mapper er utstrekningen på en slik scene 185x185 km. Andre satelitter er SPOT, NOAA og radarsatelitten ESR-1 m.fl.

Bildene går igjennom geometriske og radiometriske korreksjoner og bildeelementene **klassifiseres** (styrt klassifikasjon og ikke-styrt klassifikasjon). Man er også nødt til å ha kjennskap til bakke-data. **Bakkesannhet** kan vi få gjennom flybilder, vegetasjonskart o.l. Bildene kan kobles til digitale terrengmodeller og inngå i GIS-systemer (geografiske informasjonssystemer).

**NDVI** - Normalisert differens vegetasjonsindeks er et forholdstall basert på refleksjonen av rødt lys (600-700 nm,  $R_R$ ) og infrarødt lys (725-1100 nm,  $R_{IR}$ ) og er korrelert med primærproduksjon.

$$NDVI = \frac{R_{IR} - R_R}{R_{IR} + R_R}$$

## Drivhuseffekt

Synlig lys er kortbølget elektromagnetisk stråling fra sola som slipper igjennom atmosfæren og ned til jordoverflaten hvor lyset blir absorbert av planter, vann, jord og andre objekter på jordoverflaten. Hvor mye kortbølget stråling som absorberes påvirkes av refleksjon fra overflaten (albedo). Det er en energibalanse mellom refleksjon og absorpsjon. Alle objektene på jorda sender deretter ut igjen den absorberte solstrålingen i form av langbølget varmestråling (infrarød varmestråling) som blir absorbert av vanddamp, karbondioksid, metan, lystgass, ozon og andre drivhusgasser i troposfæren, den nedre delen av atmosfæren.

Uten "drivhuseffekt" ville det ikke kunne eksistert noe liv på jorda. Den viktigste drivhusgassen er vanddamp slik at overflatetemperaturen i havet og vanddampsyklus har svært stor betydning for vanddampeffekten. Allerede i 1896 gjorde Svante Arrhenius beregninger som viste at middeltemperaturen ville stige med ca. 5 °C hvis konsentrasjonen av karbondioksid i atmosfæren ble doblet (Phil. Mag. S5 41 (1986) 237-277)). Eksempel: utstrålingen fra jorda en klar vinternatt er mye større og gir lavere nattetemperatur sammenlignet med en natt med skyer. Drivhusgassene omfatter vanddamp ( $H_2O$ ), karbondioksid, ( $CO_2$ ), metan ( $CH_4$ ) (fra rismarker, søppelfyllinger, husdyr, myrområder, oljeutvinning, planter, geologiske prosesser) lystgass ( $N_2O$ ) fra denitrifikasjon og salpeterfabrikker, ozon ( $O_3$ ), klorfluorokarboner kalt freoner (CFC-11, CFC-12) fra kjølemaskiner og aerconditionlegg. Metan virker sterkere som drivhusgass enn  $CO_2$  og hos drøvtyggere kan opptil 10% av maten de spiser gå tapt som metan. Svovelheksafluorid ( $SF_6$ ) som brukes i elektronikkindustri, og for å lage magnesium er også en drivhusgass, samt perfluorokarbon for å etse og rense halvledere. Flyktige organiske forbindelser fra vegetasjon og menneskelig aktivitet kan gi opphav til troposfæreozon som virker som drivhusgass og deltar i dannelsen av fotokjemisk smog. Under anoksiske forhold i oversvømte rismarker, søppelfyllinger med organisk materiale, i myr og smeltet taiga, i vomma på drøvtyggere, kan ikke lenger oksygen være elektronakseptor for mikroorganismer som respirerer organisk materiale. I stedet bruker de anaerobe metanogene bakterier  $CO_2$  som elektronakseptor og danner metan. I komplekse næringsnett vil aerobe metanotrofe bakterier bruke metan som karbon- og elektronkilde.

De fleste områdene på jorda som kan dyrkes er allerede tatt i bruk. Produksjon av korn, den viktigste matkilden for menneskene på jorda, er avhengig av nitratgjødsel (dypvannsris er ammoniumspesialist og gjødsles med urea), og under assimilasjonen av nitrogen fra nitrat, via nitritt til ammonium blir 0.02-0.2% av nitritt redusert til drivhusgassen lystgass.

Iskjærneprøver fra Antarktis viser en dobling av konsentrasjonen av CO<sub>2</sub> på 420.000 år. I Kritt-tiden for 70 millioner år siden antar man at CO<sub>2</sub> konsentrasjonen var ca. 1000 ppm og den har de siste 50-70 millioner vist en nedgang inntil den industrielle revolusjon hvor det nå skjer en økning med 1-3 ppm CO<sub>2</sub> per år. Den preindustrielle konsentrasjonen av CO<sub>2</sub> antar man var ca. 280 ppm. Keeling har siden 1958 foretatt systematiske målinger av konsentrasjonen av CO<sub>2</sub> på Hawaii. Kurven viser årstidssvingninger som skyldes effekten av fotosyntesen på CO<sub>2</sub> konsentrasjonen. Konsentrasjonen har inntil nå økt med 20%, er nå ca. 380 ppm (0.038%) CO<sub>2</sub> og man antar at i år 2100 vil konsentrasjonen av CO<sub>2</sub> være 600-700 ppm. I tillegg stiger konsentrasjonen av metan og lystgass, og mer skyer og mindre refleksjon fra is ettersom den smelter vil bidra til oppvarmingen.

Det har gjennom millioner av år vært store svingninger i klima på jorda, en rekke istider etterfulgt av varmeperioder. De naturlige endringene i klima styres av jordas bane rundt sola i løpet av et år, rotasjonen av kloden i løpet av et døgn, helningen av jordaksen 23.5° i forhold til baneplanet hvor aksene heller vekk fra sola i vinterhalvåret på den nordlige halvkule, gir årstidsvariasjon på sørlige og nordlige breddegrader, mens ekvator får samme avstand til sola hele året og tilsvarende lik daglengde året rundt. På den nordlige halvkule vender jordaksen mot sola i perioden mars til september og vekk fra sola i resten av året. Ved vintersolverv er **soldeklinasjonen** -23.5° og ved sommersolverv er den +23.5°. Ved vårjevndøgnene vår og høst er soldeklinasjonen 0°. Jorda følger en elipsebane og er nærmere sola om vinteren enn om sommeren. Den skrå jordaksen roterer med en syklus på ca. 43.000 år fra 22°-23.5°-25°, aksene normalt på baneplanet roterer rundt på ca. 21.000 år, elipsebanen roterer eksentrisk rundt på ca. 100.000 år. Eksempel: se hvordan aksene på en snurrebass roterer. Vulkanutbrudd slipper ut CO<sub>2</sub>, og når kontinentalplater forflytter glir fra hverandre kan det komme CO<sub>2</sub> og metan ut fra det indre av jorda. Løseligheten av gasser i vann er avhengig av temperatur og partialtrykk til gassene. Alt dette bidrar til naturlige svingninger i klima. I tillegg er det variasjon i solflekkaktivitet hvor det med **solvinden** blir kastet ut store mengder plasma og magnetisk energi ut i verdensrommet. Solvinden med stor hastighet, 1.5 millioner km/time, beveger seg 15 milliarder kilometer ut i verdensrommet hvor den møter den kosmiske **stjernevinden** i sjokksone med høy temperatur som bølger fram og tilbake. Solvinden kan også påvirke klima på jorda. I 2003 var det et stort utbredd fra sola, registrert på jorda og av Voyager 1 og 2. Det ligger en ring av isobjekter utenfor vårt solsystem, Kuiperbeltet, og isplaneten Pluto kan bevege seg ut i Kuiperbeltet. Når det dannes is og snø over store områder under istider blir mye av solstrålingen reflektert ut i verdensrommet. Vi kan spekulere over hvilke prosesser det er som gir så mye temperaturøkning slik at istidene blir erstattet med varmeperioder.

Fortidens dyreliv sier noe om tidligere klima, og i boreprøver fra havbunnen har forholdet mellom bentiske og pelagiske foraminiferer blitt brukt i slike studier. Havstrømmene har stor betydning for livet og klima på jorda. Polhavet er ca. 140 millioner år gammelt, og havisen bestående av flak med forskjellig tykkelse, 1/6 over vann og 5/6 under vann, er et dynamisk system i bevegelse. Nordenskiöld hadde seilt Nordøstpassasjen med *Vega* 1878-1879. Fridtjof Nansen hadde bl.a. ut fra drivtømmer fra Sibir og fra rester av Jeanetteksepedisjonen som ble funnet igjen på Grønland, kommet med hypotesen om at det gikk en havstrøm fra øst mot vest over nordpolen, og for å vise dette seilte han langs kysten av Sibir, frøs han inne i drivisen med *Fram* ved de Ny-sibiriske øyer og



hadde planer om å drive nordvest over polpunktet. Da han skjønte at det ikke gikk startet han den berømte ferden med ski og hundesleder mot nordpolen sammen med Hjalmar Johansen i mars 1895 med overvintringen på Frans Josef land på veien tilbake. Se *Fram over Polhavet* (1897). Nansen studerte havdyp og havbunnen i Polhavet. Amundsen gjorde et nytt forsøk med *Maud* 1922-24.

Tre lange fjellrygger strekker seg gjennom Polhavet. Lomonosovryggen, som ble oppdaget i 1948, strekker seg som en lang undersjøisk fjellkjede fra Novosibirsk til den nordlige delen av Grønland, deler Polhavet i to og får stor betydning for strømforholdene. Noen steder kan isfjell skrape havbunnen i gruntvannsområdene.

Havisen roterer rundt i Polhavet og gjør en syklus i løpet av 7-8 år, men det ser nå ut til at rotasjonen går raskere. Polis og kaldt vann med lav saltholdighet fra polbassenget driver ut i stredet mellom Grønland og Svalbard med Øst-Grønlandsstrømmen. Øst-Grønlandsstrømmen går videre gjennom Danmarkstredet mellom Grønland og Island, passerer sydspissen ved Kap Farvel og beveger seg nordvest som Vest-Grønlandsstrømmen opp Davisstredet. Amerikanske ubåter og radarsatellitter overvåker tykkelsen av polisen, og tidligere var den gjennomsnittelig 3 meter tykk, nå er den ca. 1 meter. Med Golfstrømmen kommer det varmt havvann mot nord. Saltvann er tyngre enn ferskvann. Med ismeltingen kommer det mer ferskvann. Mindre is betyr at det blir presset ut mindre salt når isen fryser, og det blir mindre tungt saltvann som synker ned i havdypet. Når vann fryser frigis varme og når det smelter forbrukes energi. Mindre havis og mer åpent vann gir mindre refleksjon av sollyset. Innlandsisen på Grønland dekker omtrent 4/5-deler av Grønland og kan være opptil 3 kilometer tykk. Isbreene kalver i havet, og mye av havisen er forsvunnet.

Alle faktorer med tilhørende data som påvirker klima legges inn i kompliserte klimamodeller, hvor man med meget avanserte datamaskiner simulerer tidligere klimadata og forsøker å framskrive et framtidsscenario for jordas klima. Noen av disse modellene sier at i løpet av 100 år vil temperaturen kunne stige 3-4 °C på flere steder på jorda. Vi hadde den lille istid rundt 1750, hvor breene i Norge hadde stor utbredelse, med en kombinasjon av mye nedbør og lite isavsmelting, men det er nå indikasjoner på at jorda vi nå går inn i en varmeperiode. Spørsmålet er om dette er en naturlig svingning, eller om den skyldes menneskelig aktivitet. Det er dessverre flere og flere indikasjoner på at det siste er tilfelle og en medvirkende faktor. Sjøvann utvider seg når det oppvarmes og når innlandsisen på Grønland og i Antarktis smelter vil havnivået stige. Det er store varmemengder og gigantiske varmepumper involvert når vann forflytter seg mellom fasene flytende vann, is og vanndamp. I den tropiske regnskogen i Brasil fordampes mye av vannet som kommer med nedbøren via den tropiske regnskogen, og det samme vannet kan regne ned og fordampe flere ganger innen luften har passert Amazonasbeltet. Nedhogging av regnskoger på jorda kan påvirke slike varmepumper og det kan tenkes å kunne påvirke klima og havstrømmer, med uantede konsekvenser. Når havisen smelter i Antarktis kan ikke lenger isbjørn fange sel på isen. Atferdsresponsen på endret klima vil bli at fisk søker seg til kaldere dypere vann om sommeren når overflatevannet blir for varmt. Torsken søker nye gyteområder lenger mot nord og øst. Oppvekstområder og trekkveier for fisk og andre marine organismer vil endre seg. Sykdommer og parasitter som nå er begrenset til tropiske områder vil kunne spre seg nord- og sydover.

Vi kan i årene som kommer forvente oss mildere vintre, varmere sommere, større variasjon i temperatur og nedbør fra år til år, kraftigere regn, skybrudd, hvor elver, bekker, kloakk- og avløpssystem ikke klarer å ta unna vannmassene.

Kyotoprotokollen av 1997 var en avtale om å redusere mengden drivhusgasser til 5.2% lavere enn 1990-nivå og dette målet skal oppnås innen 2008-2012. Norge har store vanskeligheter med å innfri disse forpliktelsene. The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) ble dannet i 1988 av FN og World Meteorological Organization, og består av hundrevis av vitenskapsmenn som vurderer tilgjengelige klimadata som kan føre til endring i nedbørsmønstre og havnivå, med tilhørende store økologiske konsekvenser. Mer og mer tyder på at det nå skjer en klimaendring på jordkloden og klimamodellene viser at menneskelig aktivitet er en medvirkende faktor til klimaendringene. Riktignok har vi påvirket de fleste områdene av kloden, men at arten menneske nå også er i ferd med å påvirke klimasystemene viser hvor dramatisk påvirkningen er.

**Forsterkt drivhuseffekt** kalles den effekten som skyldes menneskelig aktivitet hvor man har vært spesielt opptatt av betydningen av utslipp av karbondioksid fra fossilt brensel, men man må ikke glemme effektene av de andre drivhusgassene. Det er 3 hovedreservoarer for karbondioksid: havet, atmosfæren og den terrestre biosfæren inkludert jordasmonnet. Store mengder CO<sub>2</sub> omsettes via fotosyntese og respirasjon i plantene på land og i havet. Alt organisk materiale blir omsatt via respirasjon, og når organisk karbon blir oksidert dannes det CO<sub>2</sub>. Ved forbrenning ved høy temperatur av biomasse og organisk fossilt karbon blir det også frigitt CO<sub>2</sub>. Når taigaen smelter frigis store mengder CO<sub>2</sub> og metan. Man regner med at all CO<sub>2</sub> i atmosfæren blir omsatt via fotosyntesen i løpet av 10 år. Hvilke effekter vil økt konsentrasjon av karbondioksid i atmosfæren ha på biosfæren og spesielt fotosyntesen, plantevekst og produktivitet? De første hypotesene gikk ut på at effekten av økt CO<sub>2</sub>-konsentrasjon (karbondioksidgjødning) vil bli økt CO<sub>2</sub>-assimilasjon via fotosyntesen, redusert transpirasjon og dette til sammen skulle gi økt utnyttelse av vannopptaket i plantene. Det vil si økt vannutnyttings effektivitet (WUE) ("water use efficiency", molar vannutnyttingskoeffisient, [CO<sub>2</sub>] tatt opp/[H<sub>2</sub>O] tatt opp, mmol mol<sup>-1</sup>). Korttidseffekter ved en dobling av CO<sub>2</sub>-konsentrasjonen i atmosfæren ble forventet å gi følgende effekter:

- ★ 40-80 % økning i WUE.
- ★ 30 % økt fotosyntese.
- ★ 40 % redusert stomatakonduktanse.
- ★ 30 % redusert transpirasjon.
- ★ Redusert følsomhet for luftforurensninger.
- ★ Redusert fotorespirasjon.

Så viser det seg at man får langtidseffekter av økt CO<sub>2</sub>-konsentrasjon i atmosfæren som gir følgende effekter avhengig av plantart:

- ★ Nedgang i fotosyntesen.
- ★ Økt aldring.
- ★ Færre spalteåpninger på bladene.

Økt fotosyntese behøver ikke nødvendigvis bety økt vekst. Hvis det er mangel på et annet stoff, vanligvis nitrogen, vil økt konsentrasjon av CO<sub>2</sub> ikke gi noen økt fotosyntese. Økning i produktivitet er mindre enn det man kan forvente ut fra økning i fotosyntese ved økt CO<sub>2</sub> tilgang, men opptil 32 % økning er mulig ved en dobling av CO<sub>2</sub>-konsentrasjon.

40 % reduksjon i stomatakonduktansen ved dobling av CO<sub>2</sub> vil gi 25-35 % reduksjon i transpirasjonen. Hvis man kombinerer 30 % økning i plantevekst med 30 % i transpirasjonen gir opptil 70 % økning i WUE. Realistisk er 30-50% økning ved en dobling i CO<sub>2</sub>-konsentrasjon.

Nå viser det seg at økt vekst for en plante som følge av økt CO<sub>2</sub> konsentrasjon ikke gjenspeiles i vegetasjonen.

Oppdagelsen at stomata responderer på CO<sub>2</sub>-konsentrasjonen ble gjort allerede i 1916 av Linsbauer og Freudenberg, men det er stor forskjell mellom arter varierende fra ingen effekt til 10 x minskning i stomatakonduktansen. Effekten av CO<sub>2</sub> på stomata varierer i tillegg med bladalder, lysfluks, fuktighet og temperatur.

Mindre spalteåpninger vil kunne redusere skadene av luftforurensninger som ozon, SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub> og vil således kunne gi en positiv veksteffekt. Woodward (1987) fant nedgang i stomatetettheten de siste 200 år ved studier av herbariemateriale, noe som indikerer at økt konsentrasjon av CO<sub>2</sub> gir færre spalteåpninger på bladene.

Fotorespirasjonen kan hemmes med 50 % ved en økning i CO<sub>2</sub> til 600 ppm. Hva med konkurranse? Vil C3-planter utkonkurrere C4-planter, og vil trær utkonkurrere busk- og feltvegetasjonen? Noe entydig svar er det ikke.

Planteveksten reguleres av bladareal og lystilgang. Hvordan planten fordeler sine fotosynteseprodukter og ressurser mellom røtter og deler over jorda, blomster, frukt, frø vil være avgjørende. Når tilgangen på lys, nærings, og vann er lav responderer plantene lite på økt tilførsel av karbondioksid, disse faktorene kan til og med være viktigere enn CO<sub>2</sub> konsentrasjonen.

"Crop water use efficiency" defineres ved å inkludere fordampning direkte fra jorda, dvs. man har en vanntapskomponent som ikke er regulert av stomata, en komponent som vil være mellom 10-50 % av den totale evapotranspirasjonen. Tapet av vann fra jorda avhenger av mengden energi som er tilgjengelig for fordampning, og fuktighetsforholdene i den øvre delen av jorda.

Økt fotosyntese hos C3-planter ved økt CO<sub>2</sub> konsentrasjon skyldes økt substrattilgang og redusert fotorespirasjon, dette oppveier også delvis det reduserte kvantutbytte ved høyere temperatur. Redusert fotosyntese over tid ved økt CO<sub>2</sub> konsentrasjon kan skyldes redusert mengde av enzymet rubisko, endeprodukthemning av fotosyntesen via stivelse, eller for liten tilgang på fosfat.

Stomatakonduktansen reduseres både hos C3-planter og C4-planter ved økt CO<sub>2</sub> konsentrasjon. Redusert stomatakonduktanse vil kunne øke bladtemperaturen.

I hvilken grad vegetasjonstranspirasjonen reduseres ved økt CO<sub>2</sub> konsentrasjon avhenger av struktur og bladarealindeks (LAI). For en urtaktig vegetasjon med høy grenselagkonduktanse, og stor evne til å fukte lufta, så vil transpirasjonshastigheten reduseres lite i motsetning til en barskog.

Gjennomfall av nedbør i vegetasjonen reduseres med økt bladarealindeks fordi vannet oppfanges i bladverket og fordampes derfra. Hvis transpirasjonsraten reduseres så vil bladarealindeksen øke inntil den nye transpirasjonsraten er lik gjennomfallet.

Hvis ikke økt CO<sub>2</sub> samtidig gir økt nitrogenopptak så vil nitrogeninnholdet i vegetasjonen reduseres. Fotosyntesen er lineært relatert til nitrogeninnholdet i bladet.

Ved det varmere klima som det var for ca. 15.000 år siden har man funnet ut at planter kunne bre seg med inntil 200 km i løpet av 100 år.

## CO<sub>2</sub>-regnskap

Som et innlegg i miljødebatten har begrepet “personlige CO<sub>2</sub>-kvoter” blitt innført. Det kan settes opp mange typer CO<sub>2</sub>-regnskap, og i nedenforstående eksempel er det, for å sette dette i perspektiv, også tatt med hvor mye CO<sub>2</sub> puster vi ut via respirasjon i løpet av et år. Eksemplet som er gjengitt her er ikke noe forsvar for å bruke bil. Forbruk av fossilt brensel er bruk av ikke fornybare ressurser på jorda og vil før eller siden skape store problemer for menneskene og livet på jorda.

### 1 stk. *Homo sapiens*:

Anta at et menneske puster med 15 åndedrag min<sup>-1</sup>, hvert åndedrag er 0.5 L og CO<sub>2</sub>-innholdet i den utpustede luften er 5 % (0.05 mol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>luft). I løpet av ett år vil et menneske i gjennomsnitt puste ut:

$$0.5 \text{ L åndedrag}^{-1} \cdot 15 \text{ åndedrag min}^{-1} \cdot 365 \text{ døgn år}^{-1} \cdot 1440 \text{ min døgn}^{-1} \cdot 0.05 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} = 1.971 \cdot 10^5 \text{ L CO}_2 \text{ år}^{-1}. \text{ Molvolumet ved } 20^\circ\text{C er } 24.056 \text{ L}.$$

$$\text{Antall mol et mennesker puster ut per år: } 1.971 \cdot 10^5 \text{ L CO}_2 / 24.056 \text{ L mol}^{-1} = 8193 \text{ mol CO}_2 \text{ år}^{-1}$$

$$\text{Vekt } 8193 \text{ mol CO}_2 \text{ år}^{-1} \text{ tilsvarer: } 8193 \text{ mol CO}_2 \text{ år}^{-1} \cdot 44 \text{ g mol}^{-1} = 0.36 \cdot 10^6 \text{ g CO}_2 \text{ år}^{-1} \\ = \mathbf{0.36 \text{ tonn CO}_2 \text{ per år}}$$

### 1 stk. bil 12000 km/år

Anta at en bil kjører 1200 mil år<sup>-1</sup>, bruker 0.8 L mil<sup>-1</sup> og at bensinen i gjennomsnitt inneholder heptan (CH<sub>3</sub>(CH<sub>2</sub>)<sub>5</sub>CH<sub>3</sub>) med molekylvekt 100.2 og spesifikk vekt 0.75 kg L<sup>-1</sup>. Petroleumsprodukter kommer fra nedbrytning av organisk materiale. Petroleum (l. *petra* - fjell, *oleum* - olje) består av råolje og naturgass og er en kompleks blanding av hydrokarboner som raffineres til spesielle fraksjoner, først ved fraksjonert destillasjon. Naturgass (C<sub>1</sub>-C<sub>4</sub>) inneholder mest metan, men også etan, propan og butan. Rekkefølge ifølge flyktighet: propan/butan - bensin/nafta - parafin/diesel - parafinvoks/asfalt. Hydrokarboner med høyt kokepunkt kan brytes ned (cracking) til hydrokarboner med lavere kokepunkt. Det brukes termisk-, katalytisk- eller hydrocracking. Hydrocracking vil si bruk av hydrogen under høyt trykk for å mette umettede kjemiske ringstrukturer. Kerosenfraksjonen (C<sub>11</sub>-C<sub>14</sub>) brytes ved kjemisk “cracking” katalysert av Si-Al ved høy temperatur til C<sub>3</sub>-C<sub>5</sub>, som katalyttisk kombineres til C<sub>7</sub>-C<sub>10</sub> greinete alkaner som gir høyoktan drivstoff. Derfor er heptan (C<sub>7</sub>) brukt i regneksemplet. Fraksjonen C<sub>5</sub>-C<sub>11</sub> kalles “straight run gasoline”. Fraksjonen C<sub>14</sub>-C<sub>25</sub> kalles “gas oil”. Diesel inneholder også svovel og nitrogen.

Ett mol heptan med 7 karbonatomer vil ved fullstendig forbrenning gi 7 mol CO<sub>2</sub>.

$$\text{Gjennomsnittelig årsforbruk av bensin: } 0.8 \text{ L mil}^{-1} \cdot 0.75 \text{ kg L}^{-1} \cdot 1200 \text{ mil år}^{-1} = 720 \text{ kg bensin år}^{-1}$$

$$\text{Tilsvarende antall mol heptan: } 720 \cdot 10^3 \text{ g} / 100.2 \text{ g mol}^{-1} = 7185.6 \text{ mol heptan år}^{-1}$$

$$\text{Tilsvarende antall mol CO}_2: 7185.6 \cdot 7 = 50299 \text{ mol CO}_2 \text{ år}^{-1}$$

Molvekt CO<sub>2</sub>: 44 g mol<sup>-1</sup>

Vekt/Molekylvekt = antall mol

Vekt 50299 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup> tilsvarer: 50299 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup> · 44 g mol<sup>-1</sup> = 2.213·10<sup>6</sup> g CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>  
= ca. **2.2 tonn CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>**, dvs. **184.4 g CO<sub>2</sub> per kilometer**

Hvis man gjør det tilsvarende regneeksemplet for en bil med diesel og anta at den bruker noe mindre drivstoff 0.65 L mil<sup>-1</sup> og at diesel inneholder C<sub>9</sub>-C<sub>23</sub> med mest C<sub>16</sub> og spesifikk vekt for diesel er 0.865:

Gjennomsnittelig årsforbruk av diesel: 0.65 L mil<sup>-1</sup> · 0.865 kg L<sup>-1</sup> · 1200 mil år<sup>-1</sup> = 674.7 kg diesel år<sup>-1</sup>

Tilsvarende antall mol C<sub>16</sub>: 674.7·10<sup>3</sup> g/226 g mol<sup>-1</sup> = 2985 mol C<sub>16</sub> år<sup>-1</sup>

Tilsvarende antall mol CO<sub>2</sub>: 2985 · 16 = 47760 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>

Vekt 47760 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup> tilsvarer: 47760 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup> · 44 g mol<sup>-1</sup> = 2.1·10<sup>6</sup> g CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>  
=ca. **2.1 tonn CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>** dvs. **175 g CO<sub>2</sub> per kilometer**.

Dieselen slipper ut litt mindre CO<sub>2</sub>, men i motsetning til bensinbiler slipper dagens dieselmotorer ut farlig svevestøv som kommer ned i de minste lungealveoler og kan gi alvorlig lungesykdom. Dessuten har dieseler et betydelig høyere utslipp av nitrogenoksider (NO<sub>x</sub>), derfor er det i flere byer i verden forbud mot å bruke dieseler, f.eks. Aten og Thessaloniki. NO<sub>x</sub> (NO, NO<sub>2</sub>) blir oksidert i atmosfæren til nitrat og gir et betydelig nedfall av salpetersyre og nitrogengjødsling av hav og land. I en bil er det også noe ufullstendig forbrenning, og gir utslipp av flyktige organiske molekyler som interferer med naturlig ozonsyklus i troposfæren og kan gi opphav til fotokjemiske oksidanter i atmosfæren. I Norge tenker man bare CO<sub>2</sub>-mengder uten å ta i betraktning de helsemessige konsekvensene og gjør dieseler billigere ved å senke avgiftene på dieseler.

### **Fotosyntese 1 dekar gressplen:**

Anta fotosyntesen er netto 5 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> i gjennomsnitt per døgn i 115 dager år<sup>-1</sup> og på et areal på 1 dekar (=1 mål=1000 m<sup>2</sup>) med bladarealindeks (LAI)=1m<sup>2</sup> blad m<sup>-2</sup> bakkereal, tilsvarende gress.

5 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> · 1000 m<sup>2</sup> · 115 dager år<sup>-1</sup> · 86400 s dag<sup>-1</sup> = 49680 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>

Vekt 49680 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup> tilsvarer: 49680 mol CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup> · 44 g mol<sup>-1</sup> = 2.19·10<sup>6</sup> g CO<sub>2</sub> år<sup>-1</sup>  
**=2.19 tonn CO<sub>2</sub> per år** blir tatt opp via fotosyntesen og bundet i biomasse (forutsatt at biomassen ikke blir respirert vekk via forråtnelse).

Regneeksempelet kan gjøres mer komplisert ved å bringe inn respirasjon fra mikroorganismer i jorda, annen bladarealindeks og annen lengde på vekstsesongen. Det er også variasjoner i fotosyntesehastighet som også påvirkes av lys, temperatur, vann- og næringstilgang.

Regneeksempelet kan også gjøres på annen bruk av biomasse, fossilt brensel og gass. Uansett viser eksempelet over meget grovt regnet at en bil produserer like mye karbondioksid som 6 mennesker og dette tilsvarer ca. mengden karbondioksid som tas opp av i fotosyntese på 1 dekar grasmark.

Biodiesel (fettsyremetelester) er en fornybar energikilde som alternativ til petroleumsbasert drivstoff. Biodiesel kan lages fra flere typer vegetabilsk olje eller dyrefett. Overgang til biodrivstoff basert på fettsyrer eller etanol er ingen enkel løsning, siden dette biodrivstoffet også blir laget på raps eller mais som også kunne ha blitt brukt til mat, noe som gir økte matpriser. Produksjon av mais, raps, sukkerrør krever bruk av kunstgjødsel som er laget av oljeprodukter og Haber-Bosch-metoder er svært energikrevende, landbruksmaskinene bruker drivstoff. Tropisk regnskog blir hogd ned og drenert med tilhørende frigivelse av store mengder karbondioksid. Deretter blir området plantasjer tilplantet med oljepalmer som blir brukt til produksjon av palmeolje til biodiesel og industri. En monokultur som erstatter mangfold, og i tillegg ødelegger den komplekse vannsyklus. Den eneste løsningen er at menneskene må redusere sitt energiforbruk, verken atomkraftverk, solenergi, vindkraft, vannkraft, bioenergi og mer energisparsomme motorer og produksjonsmetoder kan holde tritt med kravene til velstandsutvikling for en stadig økende befolkning.

Biodiesel lages av transesterifisering av fett via behandling med metanol og en katalysator. Produktet blir glycerol og metylerte fettsyrer. Flammepunktet er ca. 100°C og slik såkalt miljøvennlig diesel kan inneholde 20% biodiesel og 80% lavsvoveldiesel. Biodesulfurering kan brukes for å fjerne svovel. Et problem er økt vekst av mikroorganismer i biodiesel under lagring. Dette kan også skje i dieseltanken på bilen og er med å tetter drivstoffsystemet. Grønn diesel inneholder et gult azofargestoff og blå antrakinon. E85 inneholder 15% etanol og 85% bensin. GHG ("greenhouse gas emission") måles i CO<sub>2</sub>-ekvivalenter.

Brunkull (lignitt) inneholder 40% vann. Hardkull (anthracit) kan inneholde forurensninger med svovel, kvikksølv, og små rester med thorium og uran. CO<sub>2</sub> produseres ved alle forbrenningsreaksjoner. Når CO<sub>2</sub> pumpes ned i vann gir dette forsuring.

Hvorfor blir det varme når organisk stoff respireres eller brennes ?

Når en kilo organisk stoff respireres eller brennes veier produktene mer eller mindre enn en kilo, eller veier produktene akkurat en kilo ?

## Jordas bæreevne for verdens befolkning

Jorda mottar fra sola energimengden  $5.51 \cdot 10^{24} \text{ J år}^{-1}$ . Hvis vi antar at ca. 5 % av dette mottas av pigmenter i fotosyntesen tilsvarer dette  $2.8 \cdot 10^{23} \text{ J år}^{-1}$ .

Årlig netto primærproduksjon i det terrestriske økosystem er for jordkloden mellom  $50 \cdot 10^{15} - 70 \cdot 10^{15} \text{ g karbon}$ . Ett mol karbondioksid gir 12 g karbon (Vekt dividert på molekylvekt gir antall mol). Ca. 479 kJ fri energi blir lagret per mol karbondioksid som bindes. Når glukose oksideres til karbondioksid og vann frigis energi lik 2872 kJ mol<sup>-1</sup> dvs. 479 kJ mol<sup>-1</sup> per karbon.

Total mengde lagret energi i det terrestriske økosystem blir:

$$70 \cdot 10^{15} \text{ g år}^{-1} (1 \text{ mol}/12 \text{ g}) \cdot 4.79 \cdot 10^5 \text{ J mol} = \mathbf{2.8 \cdot 10^{21} \text{ J år}^{-1}}$$

Dette tilsvarer ca. 1 % av sollyset som mottas av pigmentene.

Graseter (herbivore) beholder bare ca. 10 % av den fri energien som finnes i plantene. Kjøttetere (karnivore) beholder bare 10 % av den fri energi som finnes i graseterene. Det

store energitapet i en næringskjede gjør at det **sjelden er fler enn 4 trinn** i en næringspyramide.

Ett menneske bruker minimum ca. 10 MJ per dag (2400 kcal). For 6 milliarder mennesker tilsvarer dette

$$(6 \cdot 10^9)(10^7) \cdot 365 = \mathbf{2.2 \cdot 10^{19} \text{ J år}^{-1}}$$

I den vestlige verden er forbruket av kjøtt stort og i tillegg bruker menneskene store mengder planter til brensel, tremasse, bygningsmaterialer etc. Det er bare stivelse, fett og protein fra planteriket vil kan utnytte direkte som energikilde til mat. Vi kan ikke fordøye cellulose, men det kan mikroorganismer. Cellulose kan imidlertid brukes til biobrensel, sammen med metan fra fermentering og planteoljer. Biomasse kan også omgjøres til etanol ved fermentering.

Plantene lagrer absorbert lysenergi i form av kjemisk energi. Karbondioksid fjernes fra atmosfæren via fotosyntesen, og frigis ved respirasjon, forbrenning av fossilt brensel og ved nedhogging av skog.

I Norge er jordbruksarealet ca. 12.000 km<sup>2</sup> hvorav ca. 10 % er egnet for dyrking av matkorn. Det brukes ca. 10-12 kg N per dekar og årlig forbruk av gjødsel er ca. 110.000 tonn N, 23.000 tonn P og 70.000 tonn K. I 1989 var det ca. 2 dekar dyrket mark per innbygger i Norge.

## Den grønne revolusjonen

Såkorn, gjødsel og sprøytekjemikalier var en forutsetning for "den grønne revolusjonen" ofte styrt via multinasjonale selskaper som Dow, DuPont, Zeneca, Monsanto og Upjohn. Nye høytstående sorter som HYW-hvete (high yielding variety) ble utviklet ved International Maize and wheat improvement center (CIMMYT) under ledelse av Norman Borlaug, og ved IRRI (Det internasjonale risforskningsinstituttet på Filippinene).

Gjennom flere tusen år har menneskene sortert, lagret og plantet de sortene som ga størst utbytte, men de nye høytstående "mirakelfrøene" var avanserte sorter som var genetisk like, svært sårbare og underlegne de gamle sortene når det gjaldt genetisk mangfold. De nye sortene hadde høyt næringskrav, krevde stort bruk av plantevernmidler og man måtte tilføre store mengder mineralgjødsel dvs. de var basert på ikke fornybare næringsstoffer. De trivdes dårlig på vannsyk og saltholdig jord. Bl.a. ble risorten IR-8 i 1966 utsatt for virusangrep og det samme skjedde med IR-20 i 1971-72. Den grønne revolusjonen var ikke så grønn som man først trodde.

## Lysmåling

Lys kan måles

- 1) radiometrisk,
- 2) fotosyntetisk aktiv stråling
- 3) fotometrisk.
- 4) spektroradiometrisk

### 1. Radiometrisk

Lys er både bølge og partikkel. **Fluens** er mengde lys målt som  $\mu\text{mol}$  per kvadratmeter ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ ). **Fluensrate** (irradianse eller lysfluks) har målenheten  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . **Strålingsfluksen** (“radiant flux”) er mengden av stråling som kommer pr. tidsenhet og har enheten watt ( $1 \text{ W} = 1 \text{ J s}^{-1}$ ).

Innkommen strålingsflukstetthet eller **irradianse** (“incident radiant flux density/irradiance”) er strålingsfluksen fra alle retninger på en mottagende flate pr. enhetsareal av overflaten. Irradiansen har enheten  $\text{W m}^{-2}$ .

**Strålingsintensitet** (“radiant intensity”) er strålingsfluksen som forlater en punktførmig lyskilde per enhet av romvinkelen som omgir lyspunktet. Strålingsintensiteten har enheten watt per steradian  $\text{W sr}^{-1}$ .

**Global solstråling** er solirradiansen på en horisontal flate. Lyset består av direkte solstråling pluss diffus skystråling. Global solstråling måles med et **pyranometer** i enheten  $\text{W m}^{-2}$ .

**Direkte solstråling** er stråling som sendes ut fra solen fra en fast vinkel av soloverflaten, mottatt i normal retning på overflaten av denne lyskjeglen. Direkte solstråling måles med et **pyrheliometer** i  $\text{W m}^{-2}$ .

**Fotosyntetisk irradianse** er strålingsflukstettheten til PAR. Angis i  $\text{W m}^{-2}$ .

## 2. Fotosyntetisk aktiv stråling

Fotosyntetisk aktiv stråling(PAR) er lys i bølgelengdeområdet 400-700 nm.

**Fotosyntetisk fotonflukstetthet** også omtalt som kvanteflukstetthet eller kvantefluks angis i

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Den måles med en kvantesensor bestående av en cosinus-korrigert Si-fotodiode, og farget glass.

## 3. Fotometri

Fotometri er måling av synlig lys med en sensor som har samme lysfølsomhetskurve som det menneskelige øyet. Fotometri brukes til å beskrive **belysning** slik som øyet oppfatter det. Standardkoeffesienter for dette er definert av Commission Internationale de Eclairage (C.I.E.). Maksimal følsomhet er ved 555 nm. Øyet reagerer på lys opptil 1050 nm.

Den fotopiske kurve kalles øyets lysfølsomhetskurve og den skotopiske kurve for et mørketilpasset øye. Fotometrisk måling av lys er derfor lite egnet i biologisk sammenheng.

Enheteene for lysstyrke (“luminous intensity”) er candela, cd.

Enheten for belysningsstryke (illuminans (“illuminance”) er lux. 1 lux er en lumen per kvadratmeter.

## 4. Spektoradiometri

Alle egenskapene til strålingsfluksen avhenger av bølgelengden til strålingen. Forstavelsen spektro brukes når en bølgelengdeavhengighet beskrives. Spektral irradianse får da enheten  $\text{W m}^{-2} \text{nm}^{-1}$ .

# Temperatur og temperaturmåling

## Historie



Oppfinnelsen av termometeret i 1592 er kreditert Galileo Galilei. Han laget en liten beholder med et trangt glassrør som ble satt ned i en åpen beholder med farget alkohol. Når luften i beholderen ble avkjølt trakk luften seg sammen og alkoholen steg i røret. Ved oppvarming ble luften utvidet og alkoholnivået sank. Tidlig på 1700-tallet laget den nederlandske instrumentmakeren Gabriel Fahrenheit et kvikksølvtermometer. Som det faste punktet på den laveste delen av skalaen brukte han en blanding av is og salt ( $\text{NH}_4\text{Cl}$ ). Den øverste enden av temperaturskalaen var blodtemperaturen hos mennesker som han kalte  $96^\circ$ . Tidligere skalaer var delt i 12 deler. Derav brukte Fahrenheit 96 som øverste faste punkt, som kunne gi en finere oppdeling av temperaturskalaen.

I 1742 foreslo Anders Celsius at smeltepunktet for is og kokepunktet for vann skulle være de to faste punktene på temperaturskalaen.. Celsius valgte  $0^\circ$  som kokepunktet for vann og  $100^\circ$  for smeltepunktet. Senere ble skalaen snudd og Celsiusskalen ble offisielt akseptert i 1948. Tidlig på 1800-tallet laget William Thomson, også kalt Lord Kelvin, en temperaturskala basert på termodynamiske prinsipper bak koeffisientene for ekspansjon av ideelle gasser. Sammenhengen mellom trykk og temperatur i en gassmengde med konstant volum viste at ved økende avkjøling blir trykket stadig lavere og ved en temperatur må trykket være lik 0. Han skapte begrepet det **absolutte nullpunkt** ( $-273.15^\circ\text{C}$ ). Man kan regne om fra  $^\circ\text{C}$  til Kelvin (K) ved følgende formel  $K = (^\circ\text{C} + 273.15)$ . Ved det absolutte nullpunkt er ikke molekylene lenger er i bevegelse. Ved økende temperatur øker bevegelsesenergien til stoffets molekyler. Alt stoff over det absolutte nullpunkt sender ut varmestråling (temperaturstråling). Ved høy nok temperatur blir denne så kortbølget at vi kan se den med vårt øye (rødglødende).

De mest vanlige temperaturmålerene som vi skal gjennomgå er:

- 1) **Termokobling** ("termocouple") hvor man måler spenningen som oppstår i loddstedet mellom to metaller.
- 2) **Resistansetermometeret** som baserer seg på at motstanden (resistansen) varierer med temperaturen. Et slikt er **termistoren** som har fått navnet fra engelsk ("thermal resistor").

Termokobling (termoelement)

Når to tråder av forskjellige metaller kobles i begge ender og den ene enden varmes opp går det en kontinuerlig strøm, og vi har en termoelektrisk krets. Dette ble oppdaget av Thomas Seebeck i 1821. Ved små forandringer i temperaturen er **Seebeck spenningen** lineært proporsjonalt med temperaturen:

$$V = \alpha \cdot T$$

hvor  $\alpha$  er Seebeck koeffisienten.

Vi kan ikke måle Seebeck spenningen direkte. Vi må koble termoelementet til et voltmeter og da har vi laget en ny termoelektrisk krets. Metallene som brukes i termokoblinger kan settes opp i en **termoelektrisk spenningsrekke**

Metall	$\mu\text{V}$
Cr/Ni	22
Fe	18
W	8
Cu	7.5
Ag	7-7.5
Zn	7
Pt	0
Ni	-15 - - 16
Cu/Ni	-34 - - 35

Type	Metall
E	Krom vs. Cu-nikkel-legering
J	Jern vs. Cu-nikkel-legering
K	Krom vs. aluminium
R	Platina vs. platina og 13 % rhodium
S	Platina vs. platina 10 % rhodium
T	Kopper vs. Cu-nikkel-legering

Eksempler på termokoblinger (termoelementer)

Kontaktspenningen for Cu/CuNi blir ca.  $-42.5 \mu\text{V K}^{-1}$  og er eksempel på en type T termokobling.

Fe/CuNi har en kontaktspenning på ca.  $53.7 \mu\text{V K}^{-1}$  og er et termokobling type J.

Fra termokobling-tabeller (National Bureau of Standards) kan vi konvertere fra spenning til temperatur. Et termokobling behøver altså en kompensering for

referansekoblingen. Dette kan skje ved en egen referansekrets (elektronisk ispunkt referanse) eller via programvare som kompenserer for effektene av referansekoblingen. Spenningen vi måler er ikke lineær med temperaturen i termokoblingen.

De to metallene kan tvinnes, loddet eller sveises i sammen.

I en datamaskin kan det brukes n-te-grads polynomer som tilnærning av temperatur ut fra spenning for de forskjellige typer av termoelementer.

$$T = a_0 + a_1x + a_2x^2 + a_3x^3 + \dots + a_n^n$$

hvor x er spenningen fra termokoblingen, a er polynomkoeffisienter som er unike for hver type termokobling. Det samme gjelder n-te graden av plynomet (n).

Ulempene ved termokobling er at de har ikke-lineær respons, de gir lav spenning, man trenger en referanse, de er lite stabile og lite følsomme. Fordelene er at det ikke trengs noen ekstern strømkilde. De er enkle, billige, robuste og har et bredt temperaturområde. Strømmen fra de fleste termokoblinger ved vanlig temperatur er mindre enn 20 mV. Resistansen for termokoblingen er satt til 100 ohm, men den vil variere med lengden på termokoblingsledningene, spesielt med tynne termokoblinger

### Resistansetermometer

Sir Humphrey Davy oppdaget i 1821 at motstanden i metaller viser en temperaturavehengighet. I 1871 laget Sir William Siemens platina resistansetermometere. Dette var et gunstig valg. Resistansetermometere i platina brukes idag fra kokepunktet til oksygen (- 182.96 °C) til frysepunktet for antimon (630.74 °C). Idag brukes også metall-film resistansetermometere. Ulempene ved resistansetermometere er selvoppvarming idet man trenger en ekstern strømkilde. De er dyre, og det er små endringer i motstanden som skal måles. Fordelen er at de er stabile, nøyaktige (platina) og har mer lineær respons enn termokoblingene.

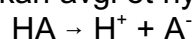
### Termistor

Lik resistansetermometeret er er termistoren en temperaturfølsom motstand. Hvis termokoblingen kalles det mest allsidige og resistansetermometeret det mest stabile, så er termistoren den mest følsomme. Termistoren er laget av halvledermateriale. I de fleste termistorene minker resistansen med økende temperatur. Det vi tjener på økt følsomhet er tap av linearitet og begrenset temperaturområde som de kan brukes. De er selvoppvarmende idet det trengs en ekstern strømkilde.

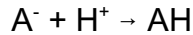
## pH

pH elektroden og kalibrering

En syre (HA) er en forbindelse som kan avgi et hydrogen-ion (proton)



En base ( $A^-$ ) er en forbindelse som kan motta et hydrogen-ion



Vann kan være både syre og base. Når vann mottar et proton blir det et hydronium-ion ( $H_3O^+$ ). Surhetsgraden kan måles med en pH-skala som går fra 1 til 14. Jo lavere tall desto surere. Men hva er egentlig begrepet pH som inngår i dagligtalen? Det vi avleser er et potensial i millivolt som vi ønsker skal være et mål på konsentrasjonen av hydrogen-ioner. pH er den negative logaritmen til **aktiviteten** ( $a$ ) av hydrogen-ionene:

$$pH = -\log a(H^+)$$

Aktiviteten er imidlertid en funksjon av konsentrasjonen:

$$a(H^+) = \gamma H^+$$

hvor  $\gamma$  (gamma) er **aktivitetskoeffesienten**. Hvis det ikke forekommer noen interaksjon mellom de oppløste stoffene er aktivitetskoeffesienten  $\gamma = 1$ . Ved saltkonsentrasjoner som er større enn  $10^{-4}$  M er interaksjonen så stor at aktiviteten er betydelig mindre enn konsentrasjonen. Aktivitetskoeffesienten kan beregnes via Debye-Hückels ligning når ionetyrken ( $I$ ) er mindre enn 0.01 M, eller via Güntelberg ligningen. Dette er imidlertid komplisert og man benytter derfor:

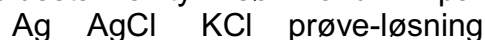
$$pH = \log H^+$$

Det vil si:

$$H^+ = 10^{-pH}$$

pH-meteret er et millivoltmeter med høy indre resistanse. Vanligst er en "kombinasjonselektrode" hvor to elektroder er koblet sammen. Denne består av en referanseelektrode med et potensial som ikke forandres ved ulike  $H^+$ -konsentrasjoner, og en glasselektrode hvor en membranen slipper igjennom og er følsom for  $H^+$ .

Standard hydrogen elektrode er upraktisk å bruke og en sølv-sølvklorid elektrode brukes ofte som referanse. Denne består i en tynn sølvklorid-film på sølv nedsenket i 0.1 M HCl.



Glasselektroden virker som et batteri hvor batterispenningen er avhengig av aktiviteten til  $H^+$  i løsningen som den er dyppet i. Størrelsen på potensialet  $E$  er gitt ved Nernst-ligningen.

Ved 25 °C blir denne:

$$E = E_0 - 0.059 \text{ pH}$$

Dette er en rett linje av formen:  $y = a x + b$  og blir som vist på figuren nedenfor.

Den skal ha en stigningskoeffisient på -0.059 eller 59 mV pr. pH-enhet. Avviker den reelle linjen fra dette blir linjen som på figuren. Med temperatur-kontrollen på pH-meteret dreies linjen rundt O.

$E_0$  er ukjent og derfor må man bruke referanse-buffere til å kalibrere pH-meteret.

Husk at rent vann har pH ca. 5.5 - 5.8. I vannprøver med svært lav og høy ionestyrke er vanskelig å måle pH riktig.

## Jord

Berggrunnen, er utgangsmaterialet for jorda, og består av aluminiumsilikater, metallsilikater og kvarts. Bergartene kan deles i de **eruptive** (krystalliserte smeltmasser), **metamorfe** (omdannet under stort trykk) og **sedimentære** (løsmaterialer avsatt i vann). De eruptive kan videre inndeles i **dagbergarter**, **gangbergarter** og **dypbergarter**. Mineralkornenes størrelse vil påvirkes av om bergartene er eruptive, sedimentære eller metamorfe. Størknende (eruptive) bergarter som avkjøles sakte får

større krystaller enn de som avkjøles raskt. Inneholder bergarten mye kisel kalles de sure. Lite kisel og mye kalsium og magnesium gir basiske bergarter.

Jorda yrer og myldrer av liv. Hattsoppene lever i jorda for oss et ubemerket liv inntil fruktlegemene dukker opp opp høsten. Anaerobe og aerobe bakterier er ofte samlet i geleaktige aggregater i jorda. Jorda kan deles i **fast fase**, **væskefase** og **gassfase**. Porene mellom mineralpartiklene og humusstoffene som er fylt med luft eller vann er stedet for jordorganismene lever (edafon). Jorda har stort spesifikt overflateareal som kan være fra 20-1000 m<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> jord. **Jordstrukturen** bestemmes av partikkelstørrelse og humusinnhold. Jord som kultiveres og overutnyttes er utsatt for **jorderosjon**.

Jorda inneholder **kolloider** (leirpartikler 1-100 nm) og humussubstanser med negativ elektrisk ladning. Kationene bindes til disse og kan tas opp av plantene ved ionebytting. Jo større ladning kationene har desto sterkere bindes de til kolloidene; og for kationer med samme ladning bindes de med minst hydratiseringsvann hardest. Det finnes også bindingsmuligheter for anioner i jorda, men adskillig færre enn for kationer. I rekken PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup> bindes fosfat sterkest. I jord varierer pH fra 3 til 9. Saltjord kan ha pH 7.3-8.5, imens en myrjord kan ha pH 3. pH måles i en vandig løsning av siktet jord i forholdet jord:vann 1:2.5 eller 1:1. pH i jord er vanskelig å tolke. F.eks. vil hydratisert aluminium innvirke på jordas pH.

Forsuring har følgende årsaker:

- fjerning av basekationer ved utvasking og ionebytting. Heri inngår sur nedbør og naturlige forsuringprosesser.
- Utskillelse av organiske syrer fra planterøtter og mikroorganismer.
- Utvasking av surt strøfall.
- Dissosiasjon av karbonsyre som akkumuleres i jorden som et produkt av respirasjon og fermentering.

Avhengig av berggrunn som utgangsmateriale og grad av metning av kolloider med kationer, er jorda buffret innen visse pH områder. Kalkjord buffres primært av systemet CaCO<sub>3</sub>/Ca(HCO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>. pH i jorda varierer med årstidene og lokalt nedover i jorda. pH påvirker strukturen av jorda og prosesser som forvitring, humifisering og ionebytting. I sur jord kan giftige former av aluminium frigis og virke som gift for planterøttene og kalsium, magnesium, kalium, fosfor og molybden utvaskes. I alkalisk jord blir jern, mangan, fosfor og visse sporelementer bundet hardt i uløselige komplekser som plantene har vanskeligheter med å få tak i. pH i jorda påvirker plantenes livskraft og har effekter på næringstilgangen. Under pH 3 og over pH forårsakes som regel ubotelig skade på plantene. Mikroorganismene har enda smalere pH områder som de kan vokse under enn plantene. På sur jord går derfor nedbrytningen sakte og det skjer en akkumulering av ammonium. Omdannelse av organisk nitrogen til ammonium kalles **ammonifisering**. Sopp er mer resistent mot sure betingelser og dominerer på sur jord. Ammonium oksideres videre til nitrat av jordbakterier.

Kvarts	$\text{SiO}_2$
Ortoklas	$\text{KAlSi}_3\text{O}_8$
Na-plagioklas	$\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$
Ca-plagioklas	$\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8$
Muskovitt	$\text{KAl}_3\text{Si}_3\text{O}_{10}(\text{OH})_2$ (lys glimmer)
Biotitt	$\text{KAl}(\text{Mg},\text{Fe})_3\text{Si}_3\text{O}_{10}(\text{OH})_2$ (mørk glimmer)
Hornblende	$\text{Ca}_2\text{Al}_2\text{Mg}_2\text{Fe}_3\text{Si}_6\text{O}_{22}(\text{OH})_2$
Augitt	$\text{Ca}_2(\text{Al},\text{Fe})_4(\text{Mg},\text{Fe})_4\text{Si}_6\text{O}_{24}$
Kalsitt	$\text{CaCO}_3$
Dolomitt	$\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$
Gips	$\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$
Apatitt	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{Cl},\text{F})$
Gibbsitt	$\text{Al}(\text{OH})_3$
Kaolinit	$\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$
Hematitt	$\text{Fe}_2\text{O}_3$
Potlandit	$\text{Ca}(\text{OH})_2$
Brucitt	$\text{Mg}(\text{OH})_2$
Hydroksyapatitt	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$

De vanligste mineralene i jorda.

De mest næringsrike jordtypene er i rekkefølgen:

- kalkspat
- leirskifer, fylitter
- gabbro, dioritt
- granitt, gneis (syenitt, glimmerskifer)
- kvartsitt, sparagmitt (eks. Rondane).

**Granitt** er en eruptiv dypbergart bestående av **kvarts**, **alkalifeltspat** og **glimmer**. Som gangbergart blir den til kvartsporfyrer. Feltspat deles inn i alkalifeltspat (eks. ortoklas) og Ca-Na-feltspat (plagioklas). Større mengder feltspat finnes i pegmatittganger. Dypbergarten **syenitt** består av Ca-Na-feltspat, med innslag av plagioklas, glimmer, hornblende og pyroksan. Gangbergarter og dagbergartene i denne gruppen kalles feltspatporfyrer f.eks. rombeporfyr.

Dypberarten **dioritt** består av plagioklas med hornblende, pyroksen og glimmer. Dypbergarten **gabbro** er mørk og tung og består av plagioklas og pyroksen. Pyroksen kan erstattes av hornblende. Som gangbergart blir den **diabas** og som dagbergart **basalt**.

Sedimentære bergarter blir til konglomerater, sandstein, leirskifer. Organiske sedimenter blir til kalkstein, kull eller flint. **Kalkstein** består av **kalkspat** ( $\text{CaCO}_3$ ) pluss leire og kvarts.

Metamorfe bergarter kalles krystallinske skifere. Leirskifer kan ved metamorfose gå over til **fylitt** (leirglimmerskifer). Kwartssandstein omdannes til kvartsitt eller kvartsskifer hvis den inneholder glimmer. Kalkstein og dolomitt kan gå over til marmor. **Gneis** er en krystallinsk bergart med forskjellig opprinnelse. Den kan dannes ved metamorfose av kvartsitt og granitt.

Fjellet **forvitrer** ved mekanisk erosjon. Vann i sprekker som fryser til is kan gi et trykk på  $10.000 \text{ kgcm}^{-2}$ . Planterøtter virker også med fysisk kraft. Kvarts og muskovit forviterer

meget seint. Feltspat og biotitt forviterer seint; og augitt, hornblende, olivin og kalsitt forviterer lett. **Kjemisk forvitring** skyldes sur nedbør, organiske syrer fra lav og planter og generelt andre sure nedbrytningsprodukter. CO<sub>2</sub> fra respirasjonen hos jordlevende organismer kan øke forvitringen.

**Kationbytterkapasiteten** (CEC) er et mål på antall negative ladninger på jordpartiklene som kan tiltrekke seg utbyttbare kationer. CEC i leirjord er fra 40-50 mekv per 100 g og fra 160-250 mekv per 100 g organisk jord. (1 mekv. er mengden stoff som vil reagere med eller erstatte 1 mg H). CEC påvirkes av leir- og humusinnholdet.

Jorddannelsen påvirkes av klima, organismene i jorda, topografi, berggrunn og tid. Vegetasjon og klima bestemmer jordtypen. Jordtypene identifiseres etter deres profil. Jordprofilen er et loddrett snitt gjennom de øverste delene av jorda.

Spodosolprofilen (podsol) kan være av typen jern-humus-, jern-, humus-, eller jernpanne. Jordtypen får endelsen -sol, fra det latinske solum=jord. **Podsolisering** skjer i temperert barskog i kaldt klima med mye nedbør. Øverst i podsolprofilen er det et tykt humuslag hvor det vaskes ut organiske syrer. H<sup>+</sup> fra syrene erstatter Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> og andre kationer som blir vasket ut. I anrikningslaget skjer det utfelling av humuskolloider, Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> og Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub>.

<b>Alfisol</b> -	Inneholder leire som har blitt vasket ned ovenfra med moderat basmetning
<b>Aridisol</b> -	(l. <i>aridus</i> =tørr) Jord i tørre strøk
<b>Entisol</b> -	Nyavsatt jord uten profildannelse
<b>Histosol</b> -	(gr. <i>histos</i> =vev) Organisk jord, myr.
<b>Inceptisol</b> -	(l. <i>inceptum</i> =begynnelse) Ung uforvitret jord
<b>Mollisol</b> -	(l. <i>mollis</i> =myk) Moldjord med høy basmetning, brunjord
<b>Oxisol= latisol</b> -	Jord med oksidert lag, lav CEC, bestående av kaolinit, jernoksider og kvarts.
<b>Spodosol</b> -	(gr. <i>spodos</i> =treaske) Sterkt utvasket, podsol.
<b>Ultisol</b> -	(l. <i>ultimus</i> =sist) Sterkt utvasketeks. lateritt
<b>Vertisol</b> -	(l. <i>verto</i> =snu) Mye montmorillonit, dype sprekker, tropisk.

Eksempler på jordtyper.

**Laterittisering** skjer i tropiske strøk med varmt klima og mye nedbør. Jorden inneholder lite organisk materiale og omtrent hele næringskapitalen befinner seg i vegetasjonen. Jorden er rødfarget og inneholder oksider av jern og aluminium. **Kalsifisering** skjer på grassletter med lite nedbør med veksling i varmt og kaldt klima hvor det er kalsiumrik humus som feller ut kalsiumkarbonat (CaCO<sub>3</sub>) i et steinhardt lag. **Gleisering** skjer på en vannmettet tundra i kaldt og fuktig klima. Øverst ligger en vannmettet torv. Lengder ned i profilen kan det finnes en blågrå leire med utfelling av FeO.

Lukten av jord skyldes Actinomyceter i jorda som skiller ut bl.a. geosmin.

**Saltbitterjord** er en grå, alkalisk jord i tørre strøk med stor fordampning som øverst i Gudbrandsdalen.

**Leirjordsprofil** skyldes høyt innhold av finleir. Blåleire er lite forvitret. Særlig hestehov trives på leire. Ved tråkk blir leirjorda tett og kompakt og gir bla. tunrapp gode vekstbetingelser.

**Mojord** har mye partikler mellom 0.06 og 0.002 mm, en mellomting mellom finsand og grovleire. Eksempler er mjela på Romeriket, kvabb i Østerdalen (fra sparagmitt) og Hallingdal (kvitkvabb), koppjord i Solør etter oversvømmelse og avsetning av finpartikler, kleimjord i Solør etter oversvømmelse av Glomma om våren.

Andre typer jord er skredjord, forvittringsjord, morenejord, flyvesand og organisk jord (myr), og grusjord. Frostsprengning kan gi skredjord.

Plantene utøver hovedkontrollen i økosystemet fordi det er via plantene karbon og næringsstoffer kommer inn i økosystemet. Plantene er spesialisert til en rekke forskjellige terrestriske systemer.

Artene med størst surhetstoleranse som gran, furu, røsslyng etc produserer et tungt nedbrytbart strø p.g.a. lavt nitrogeninnhold og høyt innhold av løselige fenoler. På slik jord blir det et tykt råhumuslag med liten nitrifikasjon.

Syreproduksjonen som følger av  $\text{NH}_4^+$  opptak kommer i de øverste 10 - 20 cm i jordprofilen. Dette gir podsoldannelse. Vi kan si at en granskog naturlig vil gi en forsuring. En utvikling fra "rik" til "fattig" vegetasjon gir et naturlig syrestress. Det er en nær sammenheng mellom syrestress og næringsmangel. Det er kjent at aluminium kan påvirke opptaket av magnesium hos gran. Under "Svartedauen" hvor dyrkingen av jorda stoppet opp og skogen rykket frem på nytt var det en naturlig forsuringssprosess. Dette må ikke blandes sammen med de effektene vi får av "sur nedbør".

Avhengig av innholdet av  $\text{SiO}_2$  kan jorda deles inn i:

> 66 % sur jord

52-66 % middels

45-52 % basisk

< 45 % ultrabasisk

På sur dyrket mark vokser småsyre og linbendel.

Planterester fra løvskog samt passe tilgang på varme, luft, bakterier og næringsrikt vann gir rask nedbrytning. Når det er stort innhold av humus i mineraljorda blir det kalt **mold**. Under mer ugunstige forhold med surt og tungt nedbrytbart organisk materiale blir humusen omdannet til **råhumus** som ligger som en avgrenset matte over mineraljorda, sammenvevd med sopphyfer.

**Podsolfprofilen** oppstår i kalde og fuktige områder med mye nedbør som gir utvasking fra bergarter med lite baser. Øverst er det et strølag med uomsatte planterester og råhumuslaget. Døde planterester vil gradvis bli omsatt til humus i et humuslag. Etter grad av nedbrytning og innhold av mineraljord kalles den organiske jorda torv, råhumus eller mold. Utvaskingen av det øverste jordlaget gir et lyst grått eller hvitt sjikt kalt bleikjordslaget som ligger under humusdekket. Deretter følger et rustødfarget utfellings- eller anrikningsslag hvor utvaskede ioner blir utfelt og hvor jernsalter akkumuleres. Over dette laget kan det i noen tilfeller finnes et svart lag hvor humus er utfelt. Under disse lagene ligger undergrunnen. Det er forskjellige typer podsoler: jernpodsol, humuspodsol og jernhumuspodsol. Podsolfprofilen er karakterisert av stor grad av utvasking, dannelse av et tykt lag råhumus, og fravær av nitrifikasjon. Det er få organismer som omdanner den sure humus og jorda har en fattig mikroflora og fauna.

I en kraftig utviklet podsol kan det etterhvert bli problemer med naturlig foryngelse. Nye individer klarer ikke å få røttene ned til utfellingslag og undergrunn hvor det er god næringstilgang.



For å bøte på dette drives skogplanting. Dette påvirker den naturlige utviklingen av skogsøkosystemet.

**Brunjordsprofilen** i løvskog har ingen utpreget lagdeling som podsolprofilen. Jordprofilen består av et lag mold over mineraljorda, og er karakterisert av høy pH, nitrifikasjon og liten grad av utvasking. Den jevne overgangen mellom humus og mineraljord i brunjord skyldes for en stor del meitemarkens aktivitet. Brunjord er mer permeabel for vann og er tørrere og varmere enn podsol.

Det er en rekke buffersystemer i jorda avhengig av pH. Ved pH lavere enn 4 er det aluminium og jernbuffersystemer. I området pH 4-5 er det silikat og utbyttningsreaksjonbuffer. Ved pH større enn 6 er det et karbonat-buffersystem.

Et skogsøkosystem utviser større eller mindre grad av stabilitet og elastisitet. Undersøkelse av dette økosystemet har to formål. Forklare hva som skjer og stille en prognose for utviklingen av økosystemet som påvirkes ved menneskelig aktivitet. Begreper som "klimakssamfunn" og "naturlige plantesamfunn" uttrykker at økosystemet er klimaavhengig, men vi vet lite om de tidsavhengige prosesser.

Vi kan bruke følgende inndeling av jord avhengig av redokspotensialet:

Oksidert jord +400 til +600 mV

Moderat redusert jord -300 til + 100 mV

Redusert jord -300 til +100 mV

Grensen for å få dannet lystgass er + 200 mV. Ved -200 mV reduseres lystgass videre til nitrogengass (N<sub>2</sub>)

## Klorofyllfluorescens som mål på stress

Idag finnes det instrumenter som måler **klorofyllfluorescens** *in vivo* innen stressfysiologi.

Fluorescens er utsendelse av et lyskvant fra et eksitert molekyl. Fotosystem II er hovedkilden for fluorescens ved romtemperatur.

Eksitasjonsenergi som kommer fra til reaksjonsenterklorofyll P680 i fotosystem II kan:

- ☞ initiere donering av elektroner
- ☞ omdannes til varme
- ☞ gå tilbake til antennene og avgis som fluorescens

Den første stabile elektronakseptoren i fotosystem II er et kinon bundet til protein (Q<sub>A</sub>). Fluorescens avhenger av i hvilken grad Q<sub>A</sub> er redusert. Når Q<sub>A</sub> er oksidert kan det motta elektroner fra eksitert reaksjonsenterklorofyll P680. Når Q<sub>A</sub> er redusert øker fluorescensen. Q<sub>A</sub> holdes oksidert ved at det kontinuerlig overføres elektroner videre til NADP<sup>+</sup> og CO<sub>2</sub>. Hvis man har sprøytet planter med et ugrasmiddel av typen ureaherbicid, f.eks. Diuron®, så kan ikke elektroner passere fra Q<sub>A</sub> til Q<sub>B</sub> og fluorescensen øker raskere. **Fotokjemisk quenching** (qP) skyldes minskning i fluorescens som resultat av elektrontransport fra Q<sub>A</sub>. **Ikke-fotokjemisk quenching** (qN) er relatert til protongradienten over thylakoidmembranen og gir et tilbakekoblingstrykk på elektrontransporten. Det skjer da en dissipering av energi fra fluorescens til termiske kanaler (varme). Varme og energi til fotosyntesen er relatert til qN. qN er også relatert til plastoquinon-nivå og fosforylering av det lyshøstende klorofyllkompleks II. Det viser seg at elektrontransporten i fotosyntesen går raskere hvis den frakobles H<sup>+</sup>-gradienten. Hvis det er nok ADP og uorganisk fosfat (P<sub>i</sub>) vil H<sup>+</sup>-gradienten utlades via ATP-syntese.

Det elektriske feltet over thylakoidmembranen er en del av den protondrivende kraft og utvikles i løpet av sekunder.

I følge **Franck-Codon-prinsippet** er absorpsjonen og emisjonen av lyskvantet meget rask sammenlignet med hastigheten til molekylære vibrasjoner. Energien kan overføres fra et eksitert pigment til det neste ved **induktiv resonans**. Dette forutsetter tilstrekkelig nærhet mellom molekylene, og gunstig orientering. Fluorescensspekteret til det eksiterte molekylet må dekke absorpsjonsspekteret til mottagermolekylet hvis energioverføringen skal være effektiv.

**Stokes skift** vil si at overføringen av energi skjer mot økende bølgelengder dvs. det lyset som absorberes sendes ut igjen ved ca. 25 nm lenger bølgelengde.

Kloroplaster ved romtemperatur belyst ved 435 nm fluorescerer ved en topp ved 685 nm, en skulder ved 695 nm og en bred topp ved 720-740 nm. Man får lite fluorescens fra lyshøstende klorofyllkompleks II når det er bundet til fotosystem II.

Hva fluorescensen fra planter betyr har utviklet seg fra oppdagelsen av **Kautsky-effekten** (1931) via instrumentering og metodologi utviklet av Schreiber, Ögren og Krause.

Fluorescensen kan angis som:

$$Fluorescens = I \cdot a \cdot k \frac{fluorescens}{fluorescens + varme + energi\ til\ PSI + fotokjemi}$$

$I$ - absorbert lysfluks;  $k$ - konstant;  $a$ - andel av lyset som absorberes av klorofyll a i fotosystem II.

Et lyskvant absorberes i antennekomplekset til fotosystem II og danner et **eksiton** som med induktiv resonans kan overføres fra molekyl til molekyl. Energien kan avgis som:

☞ **minimum fluorescens** ( $F_0$ ): Når alle reaksjonssentrene i fotosystem II er åpne og primære elektronakseptor  $Q_A$  er oksidert.

☞ varme

☞ til reaksjonssenteret

☞ energioverføring

☞ **maksimal fluorescens** ( $F_m$ ): når alle reaksjonssentrene i fotosystem II er lukket og  $Q_A$  er redusert

**Variabel fluorescens** ( $F_v$ ) er forskjellen mellom  $F_m$  og  $F_0$ .

## Fluorescens induksjonskinetikk (Kautsky-effekt)

Hvis et blad er blitt holdt i mørke ca. 30 minutter eller lenger og så belyses med sterkt lys vil fluorescensen øke i løpet av millisekunder til en topp før deretter å minske til en steady-state verdi. Kurven får en form O-I-D (rask kinetikk ca. 2 sekunder) og P-S-M-T (sakte kinetikk opptil 4 minutter). Man antar at kurveforløpet skyldes følgende:

**O**- nullnivå: Fra eksiterte klorofyll i antennene til fotosystem II før eksitonet når reaksjonssenteret. Alt  $Q_A$  er oksidert.

**I**- infleksjon:  $Q_A$  antas å være i likevekt med plastokinon og endringene i fluorescens ved I og D (dip) antas å skyldes ubalanse mellom reduksjon og reoksidasjon av  $Q_A$ . Fra 0 til I er reduksjonen dominerende.

**P**- peak (topp): Maksimal fluorescens i sterkt lys. Fordholdet  $F_v/F_0$  er fra 4-6.

**S**- semistabilt

**M**- sekundært maksimum

**T**- terminal.

Figuren er komplisert og kan skyldes en variabel fluorescens som ligger på en konstant bakgrunnsfluorescens.

O er startpunktet hvor den variable fluorescensen starter å øke. Det er en dump ved D og en topp ved P. Vi får høy fluorescens når alle  $Q_A$  er redusert. Hvor P blir avhenger av lysintensiteten og ved hvilken lysintensitet plantene har vokst ved. Når  $Q_A^-$  reoksideres minsker fluorescensen (quenching).

## PAM- fluorimeter ("Pulse amplitude modulation")

PAM-fluorimeteret er utviklet av Schreiber og gir måleverdier for **bakgrunnsfluorescens** ( $F_0$ ), **maksimal fluorescens** ( $F_m$ ) (ved bruk av en mettende lyspuls), **fotokjemisk quenching** ( $qQ = qP$ ) og **ikke-fotokjemisk quenching** ( $qE = qN = qP$ ) under både fluorescensinduksjonskinetikk og steady-state fluorescens. Prinsippet for modulerte systemer er at meget svakt lys ( $1-5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) skrues raskt av og på (modulert). Dette er så lite lys at det ikke kan drive elektrontransport og  $F_0$  kan derved bestemmes.

Målesystemet måler bare fluorescensen som kommer fra det modulerte eksiterende lyset. Maksimal fluorescens ( $F_m$ ) måles under et kort lysglimt, stort nok til å lukke alle reaksjonssentrene for et kort øyeblikk.  $F_m$  bestemmes når en mørkeadaptert plante får en mettende lyspuls.

$qP$  er fotokjemisk quenching som gir et mål på undertrykking av fluorescensen forårsaket av  $CO_2$  fiksering, fotorespirasjon etc., altså prosesser som bruker ATP og NADPH

$qN$  er ikke-fotokjemisk quenching og angir termisk dissipering av energi i antennekomplekset eller i reaksjonssenteret selv. Økning i  $qN$  gir minskning i  $F_v/F_m$ .  $qN$  og  $qP$  har et inverst forhold til fluorescens slik at fluorescensen minsker når quenchingen øker.

$qN$  øker under stress, tørke og ved bruk av ugrasmidler, mens  $qP$  påvirkes lite.

$F_v$ , den variable fluorescensen og fluorescensintensiteten ved aktinisk lys faller raskt under den maksimale ( $F_v$ )<sub>m</sub>.

( $F_v$ )<sub>s</sub> er fluorescensen når systemet er mettet med lys og all  $qP$  er fjernet og bare  $qN$  er tilbake.

Fotokjemisk quenching ( $qP$ ) angir den delen av eksitasjonsenergien som fanges i åpent reaksjonssenter. Fotokjemisk quenching gir uttrykk for undertrykking av fluorescens som følge av  $CO_2$ -fiksering og fotorespirasjon og andre prosesser som bruker ATP og NADPH.

Ikke-fotokjemisk quenching ( $qN$ ) er termisk dissipering av energi i antennekomplekset eller reaksjonssenteret selv. En økning i ikke-fotokjemisk quenching minsker  $F_v/F_m$ -forholdet og energien fjernes som varme.

$qN$  er lineært relatert til intrathylakoid protonkonsentrasjon.

Forholdet  $F_v/F_m$  er direkte proporsjonalt med **kvanteutbytte** til fotosyntesen og er en indikator på ødeleggelsen av fotosystem II.  $F_v/F_m$  er maksimalt  $0.832 \pm 0.004$ .

Kvanteutbytte til fotosystem II ( $\Phi$ ) er

$$\Phi = \frac{F_v}{F_m} q_p$$

Fotoinhibering gir redusert verdi på forholdet  $F_v/F_m$ .

Thylakoidmembranene, spesielt fotosystem II er følsomme for stress og derfor er fluorescensmålinger viktige ifm studier av effekten av høy temperatur, kjøleskader, frost, tørke og fotoinhibering i planter.

Ved en mettepuls med lys (f.eks.  $7500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  i  $700 \text{ msek.}$ ) blir alle reaksjonssentrene i fotosystem II lukket og  $qP$  blir 0 og  $0 < qN < 1$ . Når  $Q_A$  er oksidert er  $qP=1$ . Målelyset er svakt (ca.  $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

$$qP = \frac{(F_v)_{M'} - F_v(t)}{(F_v)_{M'}} = 1 - \frac{F_v(t)}{(F_v)_{M'}}$$

$(F_v)_{M'}$  er intermediær maksimal fluorescens.

$F_v(t)$  er variabel fluorescens ved tid  $t$ .

$0 < qP < 1$

$$qN = \frac{(F_v)_M - (F_v)_{M'}}{(F_v)_M} = 1 - \frac{(F_v)_{M'}}{(F_v)_M}$$

Når det aktiniske lyset slås av beregnes en ny  $F_o'$

$$F_{M'} - F_{o'} = (F_v)_{M'} = F_v(t) qP \cdot (F_v)_{M'}$$

$$(F_v)_{M'} = (F_v)_M - qN \cdot (F_v)_M$$

Litteratur:

- Aber, J.D. & Melillo, J.M.: Terrestrial ecosystems. Saunders College Publ. 1991.
- Agosta, W.C.:** Chemical communication. The language of pheromones. Scientific American Library 1992 .
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D.:** Terrestrial plant ecology. The Benjamin/Cummings Publ. Comp. 1987.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V.:** Biogeography. Sinauer Ass. Inc. Publishers, USA. 1998.
- Bruneton, J.:** Pharmacognosy, phytochemistry, medicinal plants, Lavoisier Publ, Paris 1995.
- Callaghan, T.V., Headley, A.D. & Lee, J.A.:** Root function related to the morphology, life history and ecology of tundra plants. In Plant root growth. An ecological perspective. (ed. Atkinson, D.) Blackwell Scientific Publ. 1991.
- Crawford, R.M.M.:** Studies in ecology vol. 11: Studies in plant survival. Blackwell Scientific Publications 1989.
- Crawley, M.J. (ed):** Plant ecology. Blackwell Sci. Publ. 1986.
- Dey, P.M. & Harborne, J.B. (eds.):** Plant biochemistry. Academic Press 1997.
- Dawes, C.J.:** Marine Botany. John Wiley & Sons 1997.
- Duncan, G.:** Physics in the life sciences. Blackwell Scientific Publications 1990.
- Dyson, S.:** Origins of life. Cambridge University Press, Cambridge 1985.
- Etherington, J.R.:** Environment and plant ecology. W.H. Freeman & Comp. 1983 .
- Fenchel, T & Finlay, Bland J.:** Ecology and evolution in anoxic worlds. Oxford University Press 1995.
- Frohne, D. & Jensen, U.:** Systematik des Pflanzenreichs. Gustav Fischer Verlag 1992.
- Fowden, L., Mansfield, T. & Stoddart, J. (eds.):** Plant adaptation to environmental stress. Chapman & Hall 1993.
- Graham, Linda E.:** Origin of land plants. John Wiley & Sons 1993.
- Hall, D.O. & Rao, K.K.:** Photosynthesis. Cambridge University Press 1994.
- Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhár-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. & Long, S.P. (eds.):** Photosynthesis and production in a changing environment. Chapman & Hall 1993.
- Halliwell, B. & Gutteridge, J.M.:** Free radicals in biology and medicine. Clarendon Press 1989.
- Heywood, V.H. (ed.):** Taxonomy and ecology. Academic Press 1973.
- Hopkins, W.G.:** Introduction to plant physiology. John Wiley & Sons Inc. 1995
- Jackson, M.B. & Black, C.R. (eds):** NATO ARW on Interacting stresses on plants in a changing climate. Springer Verlag 1993.
- Jennings, D.H. & Lysek, G.:** Fungal Biology. Bios Scientific Publishers Ltd. 1996.
- Jones, H.G.:** Plants and microclimate. Cambridge University Press 1992.
- Krebs, C.J. :** Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 5.ed. Benjamin Cummings 2001.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L.:** Plant Physiological Ecology. Springer Verlag 1998.
- Larcher, W. :** Physiological plant ecology, Springer Verlag 1995.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M. & Parker, J.:** Biology of mikroorganisms. Prentice Hall International. 2000.
- Marschner, H.:** Mineral nutrition of higher plants. Academic Press 1995.
- McGarvey, D.J. & Croteau, R.:** Terpenoid metabolism. Plant Cell 7 (1995) 1015-1026.
- Mohr, H. & Schopfer, P.:** Plant Physiology. Springer Verlag 1995.
- Mooney, H.A., Winner, W.E. & Pell, E.J. (eds.):** Response of plants to multiple stresses. Academic Press 1991.
- Moore, P.D. & Chapman, S.B. (eds.):** Methods in plant ecology. Blackwell Sci. Publ. 1986.
- Monteith, J.L. & Unsworth, M.H.:** Principles of environmental physics. Edward Arnold 1990.
- Niklas, K.J.:** Plant biomechanics. The University of Chicago Press 1992.
- Nobel, P.S.:** Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press 1991.
- Peacocke, A. R. :** An introduction to the physical chemistry of biological organization. Clarendon press Oxford 1983.
- Press, M.C., Scholes, J.D. & Barker, M.G. (eds.):** Physiological plant ecology. Symposia of The British Ecological Society. Blackwell Science 1999.
- Prosad, M.N.V.:** Plant Ecophysiology. John Wiley & Sons 1997.
- Robinson, Trevor:** The organic constituents of higher plants. Cardus Press 1983.
- Ricklefs. R.E.** The economy of nature (3 ed.). W.H. Freeman 1993
- Sakai, A. & Larcher, W.:** Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Ecological studies 62. Springer -Verlag 1987.
- Schulze, E.-D, Beck, E. & Müller-Hohenstein, K.:** Plant Ecology. Springer Verlag 2005.
- Smirnoff, N. (ed.):** Environment and plant metabolism. BIOS Scientific Publ. 1995.
- Stoutjesdijk, Ph. & Barkman, J.J.:** Microclimate, vegetation and fauna. Opulus Press AB, Knivsta, Sverige 1992.
- Stumm, W. & Morgan, J.J.:** Aquatic chemistry. John Wiley & Sons 1996.

**Taiz, L. & Zeiger, E.:** Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc. Publishers 1998.  
**Shiva, Vandana:** Til livets opphold. Kvinner, økologi og utvikling. Oktober A.S. 1989.  
**Smith, K.C. (ed.):** The Science of photobiology. Plenum Press 1989.  
**Vogel, S.:** Life's devices. The physical world of animals and plants. Princeton University Press 1988.  
**Wesson, R.:** Beyond natural selection. MIT Press 1991.  
**Willert, D.J. v., Matyssek, R. & Herppich, W.:** Experimentelle Pflanzenökologie. Georg Thieme Verlag 1995.

#### Oversiktsartikler og originalarbeider:

**Alberdi, M. & Corcuera, L.J.:** Cold acclimation in plants. *Phytochemistry* 30 (1991) 3177-3184.  
**Andersson, M.:** Toxicity and tolerance of aluminium in vascular plants. *Water, air, and soil pollution* 38 (1988) 439-462.  
**Andrews, C.J.:** How do plants survive ice. *Ann. Bot.* 78 (1996) 529-536.  
**Barthlott, W. & Neinhuis, C.:** Lotus-Effekt und Autolack: Die Selbstreinigungsfähigkeit mikrostrukturierter Oberflächen. *Biologie in unserer Zeit* 28 (1998) 314-320.  
**Block, E.:** The chemistry of garlic and onions. *Scientific American* 252 (1985) 94-99.  
**Bothe, H.:** Salzresistenz bei Pflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 6 (1976) 3-9.  
**Bray, E.A.:** Plant responses to water deficit. *Trends in plant science* 2 (1997) 48-54.  
**Britt, A.B.:** Repair of DNA damage induced by ultraviolet radiation. *Plant Physiol.* 108 (1995) 891-896.  
**Chrispeels, M.J. & Maurel, C.:** Aquaporins: The molecular basis of facilitated water movement through living plant cells ? *Plant Physiol.* 105 (1994) 9-13.  
**Dale, P.J.:** Spread of engineered genes to wild relatives. *Plant Physiol.* 100 (1992) 13-15.  
**Duve de, C.:** The beginnings of life on earth. *Amer. Sci.* 83 (1995) 428-437.  
**Delhaize, E. & Ryan, P.R.:** Aluminium toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.* 107 (1995) 315-321  
**Doley, D.:** Fluoride-induced enhancement and inhibition of photosynthesis in four taxa of *Pinus*. *New Phytol.* 110 (1988) 21-31.  
**Downum, K.R.:** Light-activated plant defence. *New Phytol.* 122 (1992) 401-420.  
**Emery, T.:** Iron metabolism in humans and plants. *American Scientist* 70 (1982) 627-632.  
**Ennos, A.R.:** The function and formation of buttresses. *TREE* 8 (1993) 350-351.  
**Furuya, M. & Schäfer, E.:** Photoperception and signalling of induction reactions by different phytochromes. *Trends in plant science* 1 (1996) 301-307.  
**Geurts, R. & Franssen, H.:** Signal transduction in *Rhizobium*-induced nodule formation. *Plant Physiol.* 112 (1996) 447-453.  
**Gurshtein, A.A.:** The origins of the concretions. *American Scientist* 85 (1997) 264-272.  
**Gutzwiller, M.C.:** Quantum chaos. *Scientific American* (1992) 26-32.  
**Gutteridge, J.M.C. & Halliwell, B.:** The measurement and mechanism of lipid peroxidation in biological systems. *TIBS* 15 (1990) 129-135.  
**Haug, A.:** Molecular aspects of aluminium toxicity. *Critical Reviews in Plant Sciences* 1 no 4. 345-371.  
**Hatanaka, A.:** The biogenesis of green odour by green leaves. *Phytochemistry* 34 (1993) 1201-1218.  
**Harrison, M.J.:** The arbuscular mycorrhizal symbiosis: as an underground association. *Trends in plant science* 2 (1997) 54-60.  
**Heide, O.M.:** Environmental control of flowering in some northern *Carex* species. *Ann. Bot.* 79 (1997) 319-327.  
**Herrmann, K.M.:** The shikimate pathway as an entry to aromatic secondary metabolism. *Plant Physiol.* 107 (1995) 7-12.  
**Hoffmann, C.A.:** Ecological risks of genetic engineering of crop plants. *Bioscience* 40 (1990) 434-437.  
**Ikegami, F. & Murakoshi, I.:** Enzymic synthesis of non-protein  $\beta$ -substituted alanines and some higher homologues in plants. *Phytochemistry* 35 (1994) 1089-1104.  
**Jackson, M.:** Hormones from roots as signals for the shoots of stressed plants. *Trends in plant science* 2 (1997) 22-28.  
**Jensen, K.S.:** Vandplanternes optagelse af uorganisk kulstof ved fotosyntesen. *Naturens Verden* (1985) 175-183  
**Krause, G.H.:** Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol. Plant.* 74 (1988) 566-574.  
**Lamb, C.J.:** Plant disease resistance genes in signal perception and transduction *Cell* 76 (1994) 419-422.  
**Larson, R.A. & Berenbaum, M.R.:** Environmental phototoxicity. *Environ. Sci. Technol.* 22 (1988) 354-360.  
**Lerdau, M., Guenther, A. & Monson, R.:** Plant production and emission of volatile organic compounds. *Bioscience* 47 (1997) 373-382.  
**Olsen, R.A., Clark, R.B. & Bennett, J.H.:** The enhancement of soil fertility by plant roots. *American Scientist* 69 (1981) 378-384.  
**Oxtoby, E. & Hughes, M.A.:** Engineering herbicide tolerance into crops. *TIBTECH* 8 (1990) 61-65  
**Matile, P., Hörtensteiner, S., Thomas, H. & Kräutler, B.:** Chlorophyll breakdown in senescent leaves. *Plant Physiol.* 112 (1996) 1403-1409.  
**Merwe, N.J. van der :** Carbon isotopes, photosynthesis, and archaeology. *American Scientist* 70 (1982) 596-606.  
**Michelet, B. & Boutry, M.:** The plasma membrane  $H^+$ -ATPase. *Plant Physiol.* 108 (1995) 1-6.  
**Nielsen, J.S.:** Kaos. *Naturens Verden* (1989) 460-468.

**Oaks, A.:** Efficiency of nitrogen utilization in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> cereals. *Plant Physiol.* 106 (1994) 407-414.

**O'Leary, M.H.:** Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience* 38 (1988) 328-335.

**Pigage, H.K.:** The Winogradsky column: A miniature pond bottom. *The American Biol. Teacher* 47 (1985) 239-240.

**Poulsen, C. & Verpoorte, R.:** Roles of chorismate mutase, isochorismate synthase and anthranilate synthase in plants. *Phytochemistry* 30 (1991) 377-386.

**Reinbothe, S. & Reinbothe, C.:** Regulation of chlorophyll biosynthesis in angiosperms. *Plant Physiol.* 111 (1996) 1-7

**Rocheft, L. & Woodward, F.I.:** Effects of climate change and a doubling of CO<sub>2</sub> on vegetation diversity. *J. Exper. Bot.* 43 (1992) 1169-1180

**Ryan, C.A.:** The search for the proteinase inhibitor-inducing factor, PIIF. *Plant Mol. Biol.* 19 (1992) 123-133.

**Saffo, M.B.:** New light on seaweeds. *Bioscience* 37 (1987) 654-664.

**Sandermann, H.:** Plant metabolism of xenobiotics. *TIBS* 17 (1992) 82-84.

**Scalbert, A.:** Antimicrobial properties of tannins. *Phytochemistry* 30 (1991) 3875-3883.

**Scandalios, J.G.:** Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiol.* 101 (1993) 7-12.

**Schuler, M.A.:** The role of cytochrome P450 monooxygenases in plant-insect interactions. *Plant Physiol.* 112 (1996) 1411-1419.

**Schulz, A., Wengenmayer, F. & Goodman, H.M.:** Genetic engineering of herbicide resistance in higher plants. *Critical Rev. Plant Sciences* 9 (1990) 1-11

**Selosse, M.-A. & Le Tacon, F.:** The land flora: a phototroph-fungus partnership? *TREE* 13 (1998) 15-19.

**Song, P.-S., Tapley, K.J.:** Photochemistry and photobiology of psoralens. *Phytochemistry* 1979 (29) 1177-1197.

**Stafford, H.A.:** Proanthocyanidins and the lignin connection. *Phytochemistry* 27 (1988) 1-6

**Steffens, F., Arendholz, W.-R. & Storrer, J.G.:** Die Ektomykorrhiza: Eine Symbiose unter der Lupe. *Biologie in unserer Zeit* 24 (1994) 211-218.

**Stolarski, R.S.:** The antarctic ozone hole. *Scientific American* 258 (1988) 20-26

**Thompson, A.M.:** The oxidizing capacity of the earth's atmosphere: Probable past and future changes. *Science* 256 (1992) 1157-1164.

**Tilman, D. & Wedin, D.:** Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353 (1991) 653-655.

**Tyree, M.T.:** The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. *J. Expt. Bot.* 48( 1997) 1753-1765.

**Vogel, S.:** Nature's pumps. *American Scientist* 82 (1994) 464-471.

**Walker, D.:** Excited leaves. *New Phytol.* 121 (1992) 325-345.

**Wilhelm, C., Krämer, P. & Wiedemann, I.:** Die Lichtsammelkomplexe der verschiedenen Algenstämme. *Biologie in unserer Zeit* 17 (1987) 138-143.

**Woodward, F.I.:** Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels. *Nature* 327 (1987) 617-618.

**Woodward, F.I.:** Ch. 4. Leaf responses to the environment and extrapolation of larger scales. *From Vegetation dynamics and global change.* Chapman & Hall 1993.

**Zimmer, W.:** Funktion und Bedeutung der Isoprenabgabe durch Pflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 27 (1997) 34-39.

**Aarnes, H.:** Varmeproducerende respirasjon hos munkehette (*Arum maculatum*). *Naturen* 106 (1982) 115-117.

**Aarnes, H.:** Cyanid og cyanogene glykosider hos planter. *Naturen* 101 (1977) 235-238.

**Aarnes, H.:** Forskjellige former for fotosyntese hos plantene: sukkulenter, C<sub>3</sub> og C<sub>4</sub>-planter. *Naturen* 100 (1976) 187-194.

**Aarnes, H.:** Oksygenrevolusjonen. *Kjemi* (1988) 6-10.

PS. Dette er som vanlig meget uferdig og rotete skrevet, men kanskje noen kan finne noe nyttig allikevel.

Selv om vi er pålagt å drive utadrettet virksomhet blir det ikke mye tid til denne delen av universitetsoppgaven. Beklager mange skrivefeil som det ikke har blitt tid til å rette opp.