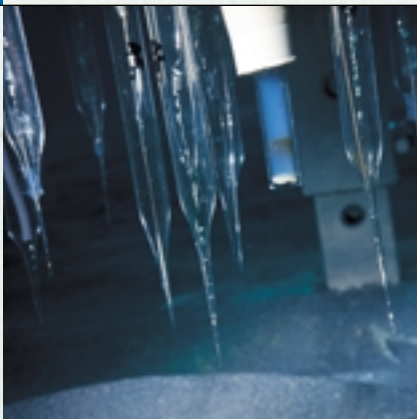


42/2002

TEMA-rapport fra DMU



## Stofomsætning i havbunden





# Stofomsætning i havbunden

Peter Bondo Christensen  
Tage Dalsgaard  
Henrik Fossing  
Søren Rysgaard  
Niels Sloth

TEMA-rapport fra DMU, 42/2002,  
Stofomsætning i havbunden

Forfattere: Peter Bondo Christensen, Tage Dalsgaard, Henrik Fossing, Søren Rysgaard & Niels Sloth  
Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Marin Økologi

Udgiver: Danmarks Miljøundersøgelser®, Miljøministeriet  
Hjemmeside: <http://www.dmu.dk>  
Udgivelsestidspunkt: April 2002

Layout, illustrationer og produktion: Juana Jacobsen og Kathe Møgelvang  
Omslagsfoto: Peter Bondo Christensen, DMU og Jens Gundersen, Unisense

Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse

Tryk: Silkeborg Bogtryk, ISO 14001 miljøcertificeret,  
EMAS reg. nr. DK-S-0084 miljøregistreret, ISO 9002 kvalitetsgodkendt.  
Trykfarver: Vegetabiliske uden opløsningsmidler.  
Omslag lakeret med vegetabilisk lak.  
Papir: Cyclus Print, 100 % genbrugspapir



Sideantal: 62  
Oplag: 2000  
Trykt: April 2002

ISSN (trykt): 0909-8704  
ISSN (elektronisk): 1399-4999  
ISBN: 87-7772-667-7

Pris: 50,- kr. Klassesæt á 10 stk: 375,- kr. Abonnement (5 numre): 225,- kr.  
(Alle priser er incl. 25 % moms, excl. forsendelse)  
Rapporten kan også findes som PDF-fil på DMU's hjemmeside.  
<http://temarapporter.dmu.dk>

Købes i boghandelen eller hos:

**Danmarks Miljøundersøgelser**  
Vejlsovej 25  
Postboks 314  
8600 Silkeborg  
Tel: 89 20 14 00  
Fax: 89 20 14 14  
E-mail: [dmu@dmu.dk](mailto:dmu@dmu.dk)  
Hjemmeside: [www.dmu.dk](http://www.dmu.dk)

**Miljøbutikken**  
Information & bøger  
Læderstræde 1-3  
1201 København K  
Tel: 33 95 40 00  
Fax: 33 92 76 90  
E-mail: [butik@mem.dk](mailto:butik@mem.dk)  
Hjemmeside: [www.mem.dk/butik](http://www.mem.dk/butik)

# Indhold

5	<b>Stofomsætning i havbunden</b>
7	<b>Nedbrydning i havbunden</b>
11	<b>Hvad er primærproduktion og respiration ?</b>
12	Autotrof primærproduktion
15	Heterotrof respiration
17	<b>Kæde af forskellige stofskifter ned gennem havbunden</b>
18	Respiration med ilt
18	Denitrifikation
19	Mangan- og jernreduktion
19	Sulfatreduktion
19	Metanproduktion
21	<b>Ilt til restprodukterne</b>
22	Forbrug af ilt i havbunden
27	<b>Jern – en vigtig krumtap</b>
31	<b>Liglagen og bundvending</b>
35	<b>Iltsvind</b>
39	<b>Næringsstoffer bliver frigivet</b>
39	Kvælstof
41	Fosfor
42	Dyr og planter påvirker omsætningen
45	<b>Fjorde tilbageholder og fjerner næringsstoffer</b>
45	Næringsstoffer ud af kredsløbet
45	Næringsstoffer bundet i planter og dyr
46	Kvælstoffjernelse
49	Fjordene løser ikke kvælstofproblemet
51	<b>Havbunden afspejler miljøtilstanden</b>
51	Overvågning af havbunden
52	Næringsstoffer fra havbunden
53	Modellering af processer i havbunden
57	<b>Bakterier – en vigtig del af livet</b>
59	<b>Sammenfatning</b>
60	<b>Supplerende litteratur</b>
61	<b>Tidligere TEMA-rapporter fra DMU</b>
62	<b>Danmarks Miljøundersøgelser</b>

Vi vil gerne takke nedenstående, der alle har bidraget med konstruktive kommentarer til manuskriptet:

Professor Kaj Sand-Jensen  
Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet

Lektor Lars Peter Nielsen  
Afdeling for Mikrobiel Økologi, Århus Universitet

Lektor Ronnie Glud  
Marinbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet

Lektor Annelise Holstebro  
Vesterbro Enkeltfags-HF



## Stofomsætning i havbunden

Havbunden ser vi sjældent, men vi kender den alle fra sommerens bade-ture: Sten, det gør ondt at træde på; ålegræs, der kilder på benene; mudder, der presser sig op mellem tærerne; eller dejligt sand, man kan løbe på og bygge sandslotte i ved lavvande. Men her stopper kendskabet til havbunden så for de fleste.

Havbunden er imidlertid et vigtigt levested for mange forskellige dyr, planter og en mængde forskellige bakterier. Bakterier, der spiller en vigtig rolle ved at nedbryde organisk materiale som fx døde plante- og dyrerester. Bakterierne er afgørende for at få livets kredsløb til at køre rundt. De nedbryder dyre- og planterester og danner nye forbindelser – bl.a. næringsstoffer og kuldioxid, der er nødvendige byggesten for nyt liv.

Meget af det materiale, der bliver produceret på land, ender på et eller andet tidspunkt i havet. Og i sidste ende havner en stor del af det på havbunden. En betydelig del af det materiale, der bliver produceret i selve havet, drysser også ned på havbunden. Derfor er havbunden interessant, når man

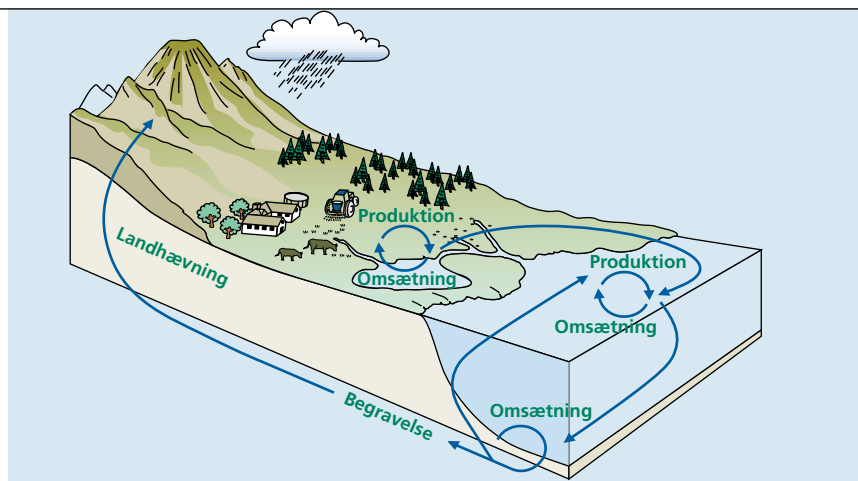
skal beskrive omsætningen af organisk materiale.

I havbunden har mange forskellige bakterier specialiseret sig i at få energi og gro ved at omsætte det organiske materiale. De gør det på mange forskellige måder. Vi siger, at de har forskellige stofskifteprocesser. Tilsammen nedbryder bakterierne de komplekse organiske molekyler til kuldioxid og næringsstoffer. Bakterierne i havbunden er derfor uundværlige medspillere i det store kredsløb, der opretholder produktion af føde til dyr og mennesker.

Bakterierne omsætter dog ikke alt materiale, der havner på bunden. Noget stof bliver begravet i havbunden. På den måde trækkes organisk materiale ud af det biologiske kredsløb, indtil det millioner af år senere igen kommer til Jordens overflade ved landhævninger, vulkansk aktivitet eller hentes op som olie eller gas.

Denne temarapport beskriver, hvordan bakterier omsætter organisk materiale i havbunden. Vi sætter fokus på bakteriernes rolle, og diskuterer, hvordan forskellige bakteriegrupper lever og påvirker havmiljøet.

Meget organisk materiale ender på havbunden, hvor det bliver nedbrudt og omsat til nye komponenter. Bl.a. til kuldioxid og næringsstoffer, der er byggesten for nyt liv.



Under havets overflade findes der et liv, der er ukendt for de fleste.







## Nedbrydning i havbunden

Algeceller, døde dyr, ekskrementer, ja, alle partikler i havet synker mod bunden, hvis de ikke aktivt bevæger sig. Flere små partikler kitter sig ofte sammen til større, hvide klumper, som synker hurtigere mod bunden. For en dykker ligner det næsten snevejr, og regnen af partikler mod havbunden kaldes da også for marin sne.

Allerede mens partiklerne synker mod bunden, starter nedbrydningen og omsætningen. I de dybe oceaner synker partiklerne flere kilometer, og derfor bliver det meste af det organiske stof omsat i vandsøjlen. De danske farvande er derimod ikke særlig dybe, så her når næsten alt materiale ned på bunden, inden det er nedbrudt. Som tommelfingerregel siger man, at mere end halvdel af det organiske stof når havbunden ved vanddybder under 200 m.

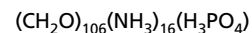
Organisk stof bliver også dannet på selve havbunden. På lavt vand vokser større planter som fx ålegræs og store alger (tang). Blandt sandpartiklerne på overfladen af havbunden lever der endvidere mikroskopiske alger, specielt kiselalger og blågrønalger. Vi kalder dem **benthiske mikroalger\*** og de producerer meget organisk stof i de danske farvande. De skal ikke have meget lys for at leve, og de kan derfor vokse på havbunden helt ned til 25 meters dybde.

Dyr, der lever på og i havbunden, er afhængige af den føde, der kommer ned til dem. Blåmuslinger, søpunge, forskellige orme og sønemoner filtrerer planktonorganismer og andre partikler ud af vandet for at skaffe mad. På den måde trækker de aktivt materiale ned mod bunden. Andre dyr, som fx snegle og slangestjerner, græsser af det materiale, der ligger på selve bunden. Og atter andre, som

### Organisk stof

**Organisk stof** er en betegnelse, der bl.a. dækker de fedtstoffer, proteiner, sukkerstoffer mv., som alle levende organismer er bygget op af. Organisk stof er derfor også hovedbestanddelen i alle døde organismer, fækalier og andre affaldsprodukter, der tilføres havbunden. Organisk stof er energirigt og indeholder næringsstoffer. Det er derfor "mad" for organismer, der lever som nedbrydere, fx bakterier.

Organisk stof er altså en fællesbetegnelse, der dækker mange forskellige forbindelser. Generelt kan man skrive organisk stof som:



Formlen fortæller, at organisk stof foruden ilt (O) og brint (H) indeholder både kulstof (C), kvælstof (N) og fosfor (P), og at C, N og P ofte er til stede i forholdet 106:16:1. For enkelhedens skyld vil vi i denne temarapport nøjes med at skrive organisk stof som:



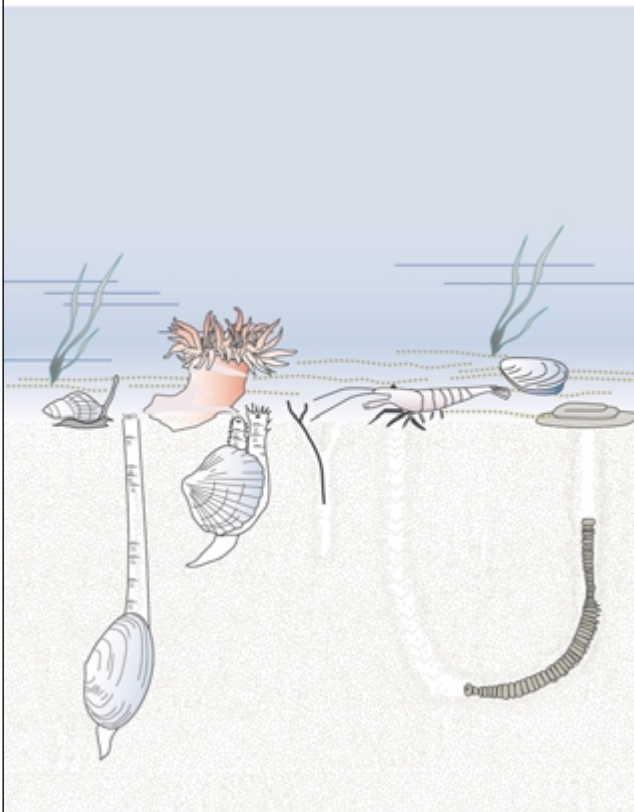
fx sandorm, slikkrebs og sandmusling, finder føden på overfladen, men trækker det ned i havbunden. Det er et vigtigt arbejde, da disse dyr transporterer organisk materiale et godt stykke ned i havbunden.

Når de bundlevende dyr tager føde til sig, finder og omsætter de den. Noget af føden optager de. Resten kommer ud i miljøet igen som en slags affaldsprodukt. På den måde er dyrene et vigtigt første led i nedbrydningen.

**Dyr på havbunden er første led i nedbrydningen. På billedet ser man bl.a. en sønemon, ånderør fra muslinger, slangestjerner og rurer, der filtrerer partikler ud af vandet.**

\* Når et vigtigt fagudtryk præsenteres første gang er det fremhævet med blå skrift.

## Havbundens dyreliv



Bunddyr filtrerer planktonpartikler ud af vandet og trækker materiale ned til og ned i havbunden, hvor det bliver omsat. Blåmuslinger, søanemoner, sækdyr og rurer rager bl.a. op i vandet og filtrerer planktonorganismer ud af vandet. Oven på havbunden kravler bl.a. dyndsnegle og dværgkonksnegle. De græsser begge mikroskopiske alger, der ligger på selve overfladen. Nedgravet i havbunden sidder sandmuslingen med det lange ånderør stikkende op i vandet. På tegningen er der endvidere en hjertemusling, som har korte ånderør, en lille børsteorm i sit forgrenede, lodrette sandrør og en sandorm, der ligger nede i sit u-formede rør. Sandormen trækker sandet ned til hovedet og spiser, hvad der sidder af føde på sandpartiklerne, bl.a. mikroskopiske alger. Resten bliver atter afleveret på overfladen, hvor det ligger som de karakteristiske ekskrementhobe. På overfladen af havbunden er der vist en søanemone og en hestereje.

**Søpunge (øverst) filtrerer planktonorganismer ud af vandet mens slange-stjerner (nederst) bl.a. græsser benthiske mikroalger på overfladen af havbunden.**



Fotos: Peter Bondo Christensen, DMU.

Affaldsprodukter er kun affald for de organismer, der ikke kan bruge dem. Affaldsprodukterne kan indeholde både energi og næring, som mange andre organismer kan udnytte. Et af affaldsprodukterne fra dyrene er fx urin, eller urinsyre, som alger kan genbruge direkte. Andre større molekyler kan ikke bruges direkte og må flere gange gennem "møllen", før de i sidste ende bliver nedbrudt helt.

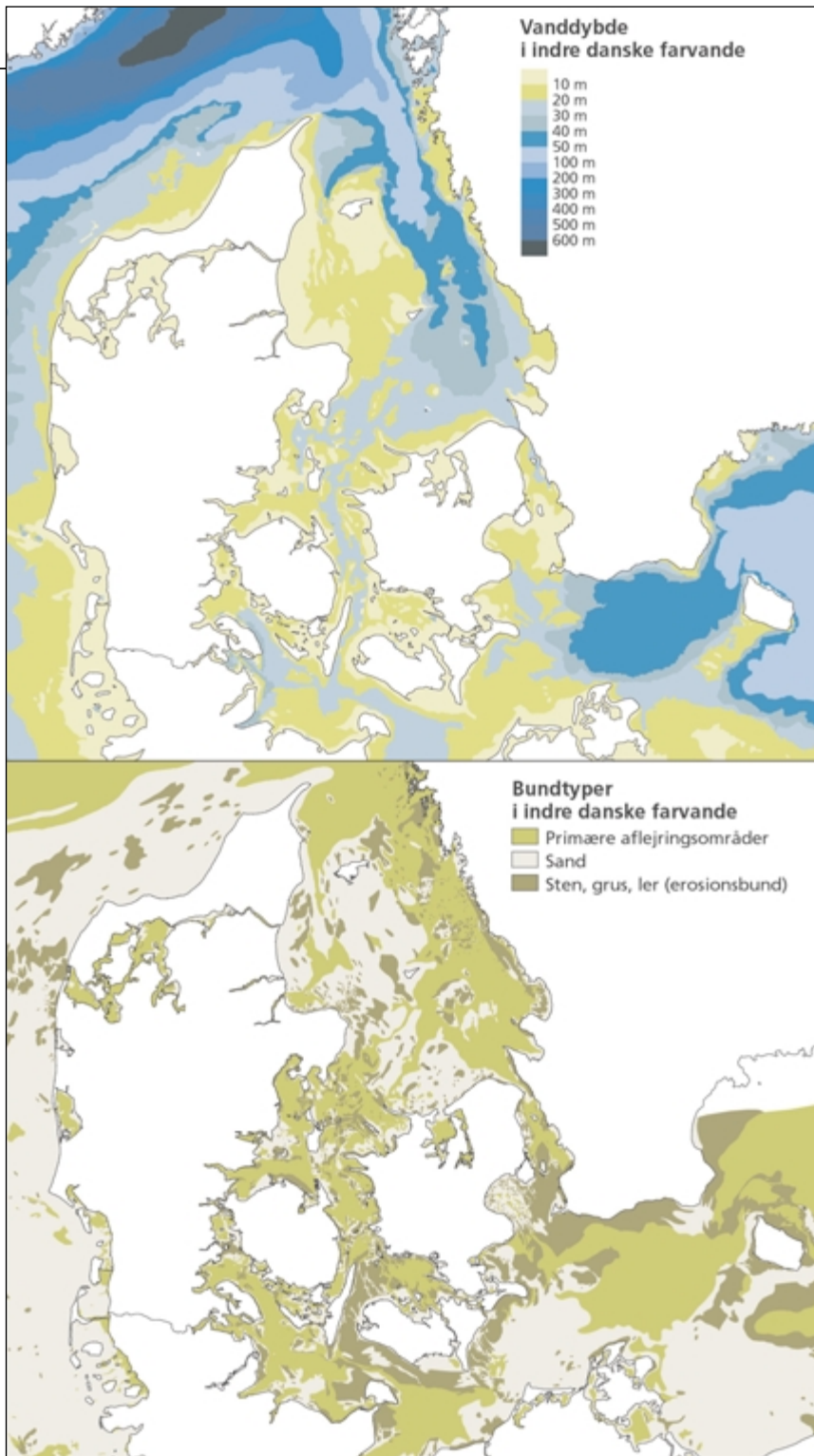
Her kommer bl.a. svampene og bakterierne på banen. De splitter store molekyler som fx kulhydrater, fedtstoffer, proteiner og aminosyrer til mindre molekyler. Det sker ved forgæring og hydrolyse.

Ved **forgæring** sker der populært sagt det, at ét organisk stof bliver lavet om til et eller flere andre organiske stoffer. Det eksempel, vi kender bedst, er gærceller, der laver sukker om til alkohol og kuldioxid. I havbunden sørger forgæringen for at nedbryde store organiske molekyler til mindre molekyler.

Ved **hydrolyse** skærer bakterierne de store molekyler i mindre stykker. Det sker uden for bakteriernes celler. Bakterierne udskiller enzymer, der deler de store molekyler i mindre. Efterfølgende optager bakterierne de små molekyler og bruger dem i deres stofskifte.

I sidste ende fuldfører bakterierne altså arbejdet med at omsætte de organiske forbindelser. Det sker ved mange forskellige processer, der giver bakterierne energi og mulighed for at opbygge kulstofforbindelser. Gennem deres stofskifte danner de forskellige "biprodukter", bl.a. næringsstoffer og kuldioxid.

I de kommende afsnit koncentrerer vi os om bakteriernes stofskifte og levevis, og senere i rapporten beskriver vi den økologiske rolle, biprodukterne har.



Figur 1

De indre danske farvande er kendetegnet ved at have relativt lave vanddybder, hvor der flere steder sker en stor **sedimentation** (nedsynkning) af organisk materiale (øverste kort).

**Sediment** er en betegnelse for aflejret materiale i vandløb, søer og havet. Sediment kan bestå af sand, sten, mudder, ler og organisk stof. Sedimentet er altså et andet ord for havbunden. I denne temarapport bruger vi ofte begrebet havbund i stedet for sediment.

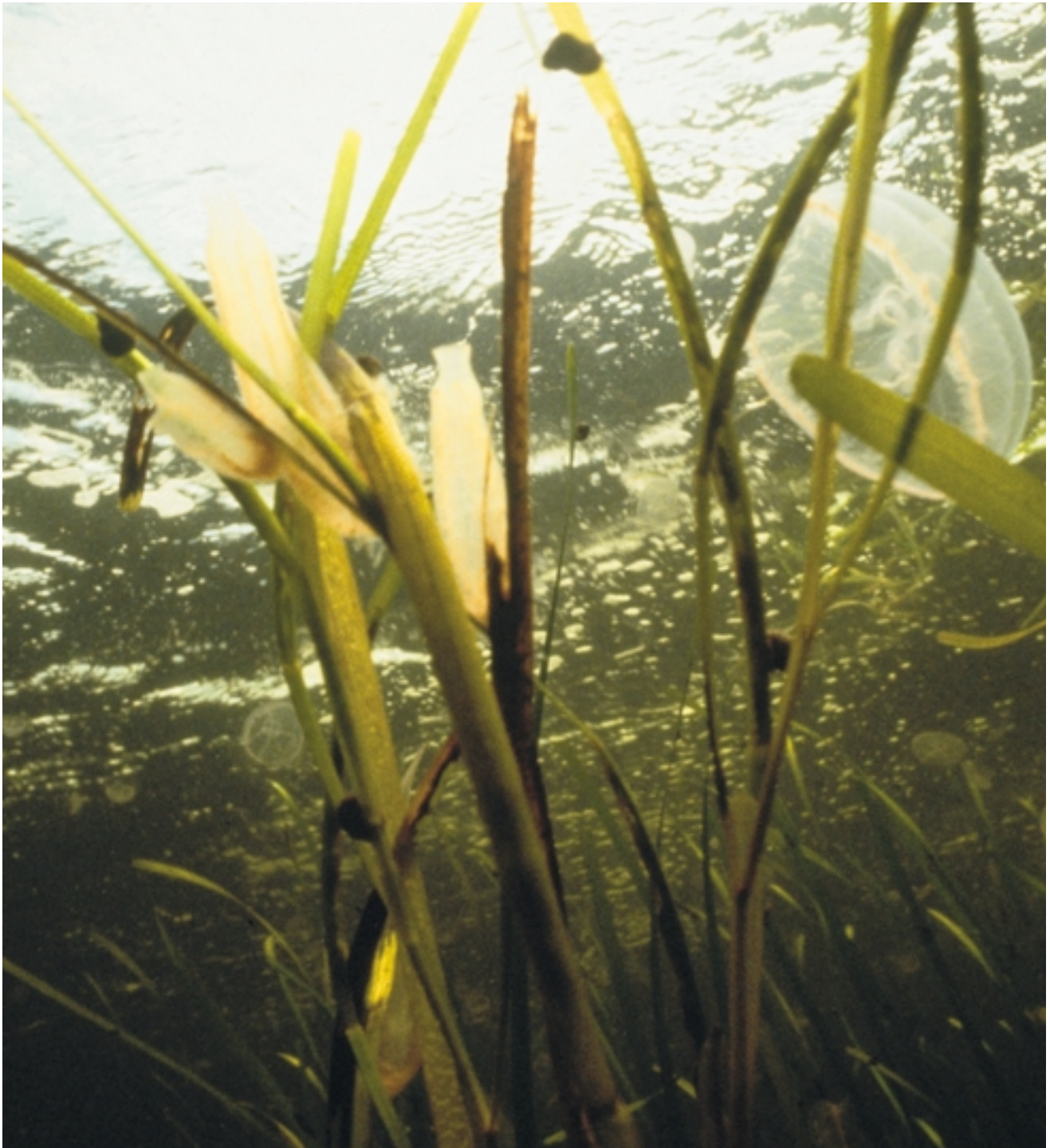
Tæt ved kysterne er havbunden ofte sandet, fordi bølgebevægelser vasker de fine partikler væk. På dybere vand er havbunden mere finkornet som fint mudder. En mudret havbund er ikke nødvendigvis tegn på forurening.

I bestemte områder af de danske farvande ophobes der specielt meget organisk materiale. Disse områder betegner man som **aflejringsområder** eller akkumulationsområder. Omvendt fjernes der sediment fra **erosionsområder** pga. af kraftig strøm eller bølgepåvirkning.

Øverst: Omtegnet efter Hav90, nr. 42, Miljøstyrelsen, 1994.

Nederst: Bearbejdet efter Havbundstyper, GEUS, 1999.





## Hvad er primærproduktion og respiration?

Før vi bevæger os videre i bakteriernes virke i havbunden, stopper vi op et øjeblik og slår nogle grundbegreber fast.

Grønne planter binder solens energi og kuldioxid (uorganisk kulstof) gennem en proces, vi kalder for **fotosyntese**. Processen opbygger organiske kulstofforbindelser – vi kalder det for **primærproduktion**. Organismer, der binder kuldioxid, er **autotrofe**.

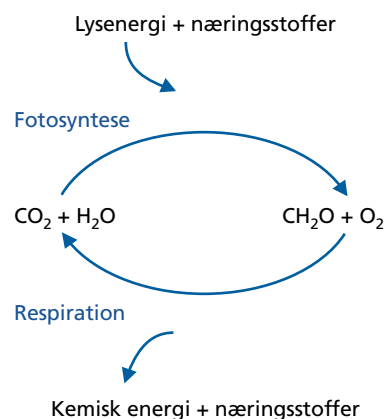
I modsætning hertil skal alle **heterotrofe** organismer (bl.a. mennesket) have tilført tidligere producerede kulstofforbindelser, som de bruger til at opbygge nye forbindelser i cellerne. De fleste heterotrofe får samtidig energi ved at oxidere (ilte) de organiske forbindelser. Den proces kalder man for **respiration** eller **ånding**. Energien, der bliver frigivet ved respirationen, er nødvendig til at opbygge de forbindelser, organismen har brug for.

Der findes faktisk heterotrofe bakterier, der ikke behøver organisk stof som energikilde. De bruger et uorganisk stof som energikilde, men organisk kulstof som kulstofkilde. Man har derfor behov for at inddele organismer mere detaljeret end blot i autotrofe og heterotrofe. Alle organismer kan faktisk systematiseres efter deres energikilde, deres kulstofkilde og den kilde, der leverer elektroner til energiproduktionen:

**Autotrofe planter binder kuldioxid ved fotosyntese, mens heterotrofe dyr bruger de kulstofforbindelser, som planterne opbygger. På ålegræsbladene sidder sækdyr, der filtrerer planktonalger ud af vandet. De små strandsnegle på bladene græsser belægningen af mikroskopiske alger og bakterier, mens vandmændene (goplerne) filtrerer dyreplankton ud af vandet.**

### Fotosyntese og respiration

Forsimpler kan fotosyntese og respiration skrives som:



Man ser at de to processer er et spejlbillede af hinanden. Fotosyntese bruger (sol)energi, mens respirationen giver energi. CH<sub>2</sub>O er her brugt som en kort betegnelse for organisk stof.

Endelsen "trof" stammer fra det græske ord "trofos", der betyder ernæring. Oversigten beskriver hvordan ernæringen eller stofskiftet fungerer hos forskellige organismer.

Energikilde	Elektron donor	Kulstofkilde
<b>Fototrofe</b> Lys	<b>Litotrofe</b> Uorganiske forbindelser (fx H <sub>2</sub> O, H <sub>2</sub> S, Fe <sup>2+</sup> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , H <sup>+</sup> )	<b>Autotrofe</b> Uorganisk kulstof (CO <sub>2</sub> )
<b>Kemotrofe</b> Oxidation af uorganisk eller organisk stof	<b>Organotrofe</b> Organisk kulstof	<b>Heterotrofe</b> Organisk kulstof



### Energi, elektroner og respirationsmiddel

I levende organismer er energi ofte bundet i nogle energirige forbindelser. Mange af dem indeholder fosfor. Det gælder bl.a. ATP (adenosintrifosfat), som er en af de vigtigste transportører af energi. Man kan sige, at disse fosforforbindelser fungerer som et genopladeligt batteri, hvor organismen lagrer og tapper energi.

Energien dannes ved, at ladede partikler, elektroner, afgiver deres energi til fosforforbindelserne. For at få energi er der altså brug for et stof, der kan aflevere elektroner. Det stof kalder vi for en elektrondonor. Produktionen af energi sker gennem den såkaldte elektrontransportkæde, hvor energien hives ud af elektronerne gennem en række små trin. Man kan forestille sig et billede, hvor elektronerne falder ned ad en trappe. Undervejs afgiver de den energi, de har i sig. Ved bunden af trappen findes der et stof, der modtager elektronerne. Vi kalder det for en elektronacceptor. Elektronacceptoren er det samme som respirationsmidlet. Man kan også støde på navne som åndingsmiddel, oxidationsmiddel eller iltningsmiddel. I denne temarapport kalder vi det konsekvent for respirationsmiddel.

Organismer skal altså bruge en elektrondonor og et respirationsmiddel for at få energi. Hos os mennesker er det organisk kulstof, der leverer elektronerne. Og det er ilt, der modtager elektronerne. Vi er organotrofe. Da vores kulstofkilde er organisk kulstof kan vi samlet betegnes som kemo-organo-heterotrofe.

Der findes bakterier, der bruger uorganiske forbindelser som elektrondonor til deres energiproduktion. De er litotrofe. Blandt de litotrofe er der både fototrofe og kemotrofe bakterier, ligesom bakterier både kan være autotrofe og heterotrofe.

Grønne planter bruger solen som energikilde, vand som elektrondonor og fixerer uorganisk kulstof. De er foto-lito-autotrofe.

Men der er også fototrofe bakterier, der bruger lysets energi til at lave fotosyntese.

### Autotrof primærproduktion

Man tænker ofte på de grønne planter når man taler om autotrofe organismer. Da planterne får deres energi fra sollyset, kalder vi dem også foto-autotrofe. Det er vand, der sørger for de elektroner, der er nødvendige for at få energi i elektrontransportkæden, og grønne planter er derfor foto-lito-autotrofe. Man bruger dog sjældent denne komplicerede betegnelse.

Det stof, der fanger sollyset hos de grønne planter er primært klorofyl a. Man kalder det for et fotosyntesepigment. Klorofyl a farver planterne grønne. Fotosyntesepigmentet kan hos andre organismer bestå primært af carotenoider. De giver en rødlig farve.

Ålegræs og store tangplanter (makroalger) er de største og de mest iøjnefaldende autotrofe planter i havet.

Planktonalger i vandet er sværere at se, men er blandt de vigtigste autotrofe organismer og ophav til størstedelen af livet i havet. Nogle gange vokser planktonalgerne særlig kraftigt. Samles store mængder på et sted, taler man om masseopblomstring.

Der er imidlertid også bakterier, der er autotrofe og som laver fotosyntese med sollyset som energikilde. Et godt eksempel er purpursvovlbakterier. Man ser ofte bakterierne som rødlige belægnings i strandkanten. Specielt udtalte kan de være i områder, hvor sammenskyttet tang ligger og rådner. Sådanne områder kalder man for sulfuréter. Sulfuréter lugter kraftigt af rådne æg. Det er svovlbrinte ( $H_2S$ ), der giver denne lugt. Og det er netop svovlbrinte og ikke vand, der er elektrondonor ved purpursvovlbakteriernes fotosyntese. Bakterierne danner derfor ikke ilt ved fotosyntesen, men derimod frit svovl (partikulært svovl, dvs. svovlkorn,  $S^0$ ) og sulfat ( $SO_4^{2-}$ ).

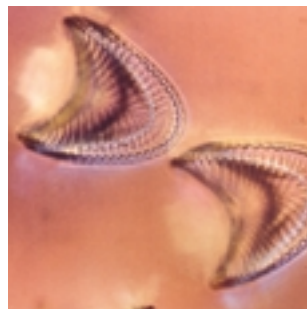
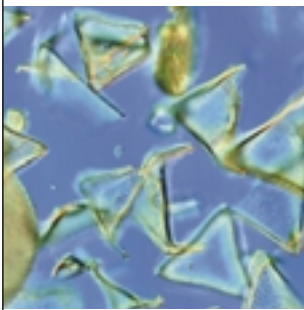
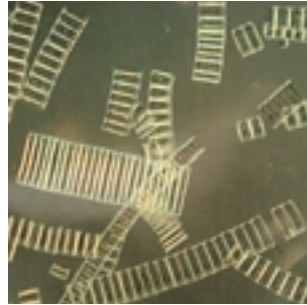


Foto: Darlyne A. Murawski.

Planktonalger er grundlaget for det meste liv i havet. De optræder i et utal af forskellige former og er meget fascinerende at studere. Her er vist forskellige arktiske isalger set gennem et mikroskop.



Foto: Vejle Amt.

Når planktonalger samles i store mængder, taler man om masseopblomstring. Her er milliarder af en lille furealge (*Prorocentrum minimum*) samlet i Kolding fjord. De mange planktonalger farver vandet helt rødt.



Foto: Tom Fenchel, KU.

Sulfurét med purpursvovlbakterier ved Nivå Bugt. Man ser ofte sådanne belægninger på lavt vand eller på strandkanten, hvor der er skyllet mange planterester sammen.

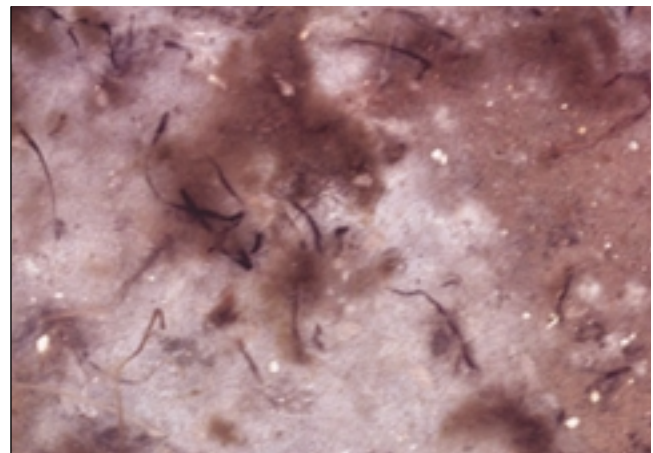


Foto: Tom Fenchel, KU.

Purpursvovlbakterier er bakterier, der laver fotosyntese. De danner frit svovl og sulfat i stedet for ilt ved fotosyntesen. Bakteriernes fotosyntesepigmenter (de stoffer, der fanger sollyset) er primært carotenoider. Det er carotenoiderne, der danner den purpurrøde farve.

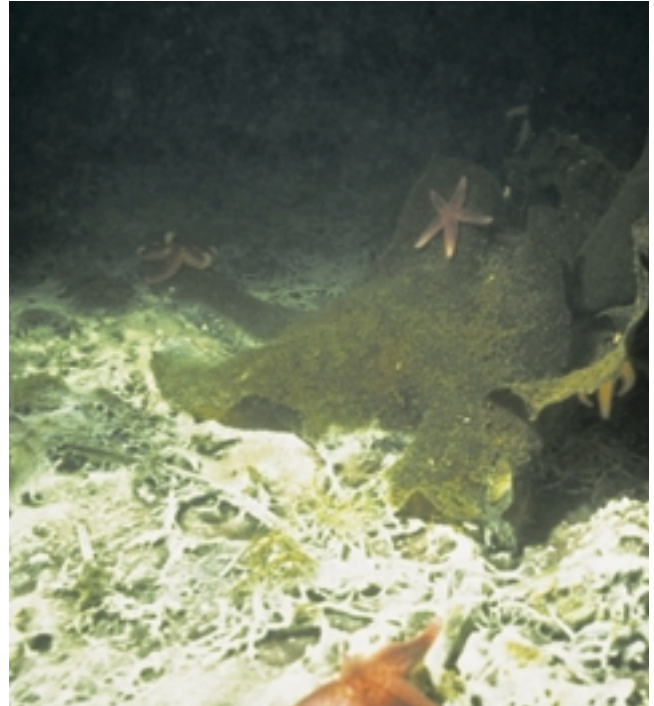
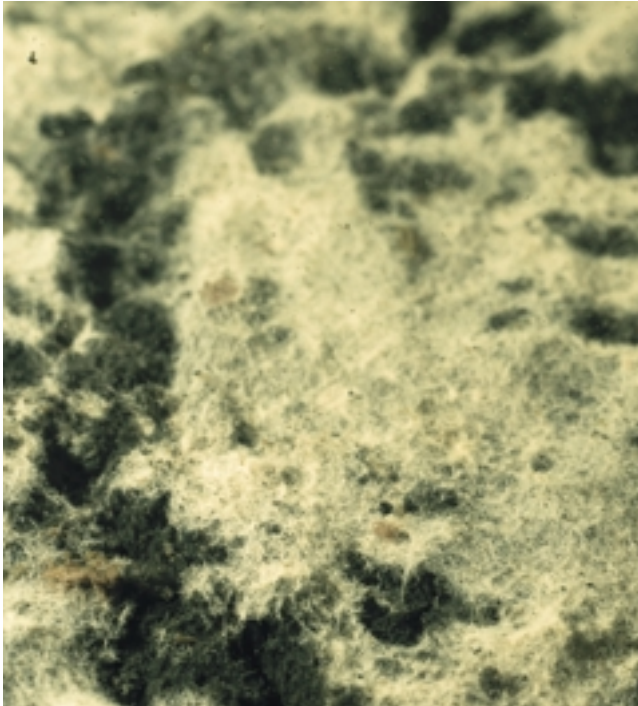


Foto: Nanna Rask, Fyns Amt.



Fotos: Peter Bondo Christensen, DMU.



Endelig er der autotrofe bakterier, der fikserer kuldioxid, men som ikke bruger solens energi til processen. De får derimod deres energi fra en biokemisk reaktion og er derfor **kemo-autotrofe**. Et eksempel på en sådan levevis er de nitrificerende kvælstofbakterier. Bakterierne lever ved at oxidere ammonium til nitrat og er altså **kemo-lito-autotrofe**: De får energi ved at oxidere kemiske forbindelser, i dette tilfælde  $\text{NH}_4^+$  (der derfor fungerer som elektrondonor), og de fikserer  $\text{CO}_2$  ligesom planterne. De nitrificerende bakterier er økologisk meget vigtige i kvælstofkredsløbet (se side 40).

Et andet eksempel på kemo-autotrofe bakterier er svovlbakterien *Beggiatoa*, der er en stor og meget alsidig bakterie. Den er mest kendt for at danne en tæt sammenhængende, hvid belægning på havbunden under dårlige iltforhold – det såkaldte **liglagen** (se side 31), der kan ses med det blotte øje. *Beggiatoa* ligger oven på bunden og lever lige på grænsen mellem det iltholdige (**oxiske**) miljø foroven og det iltfrie (**anoxiske**) miljø forneden. Bakterien bruger ilt fra vandet til at oxidere svovlbrinte, der kommer fra dybere lag i havbunden. Energien, der frigøres ved denne oxidation, bruger nogle svovlbakterier til at binde kuldioxid. Der findes både autotrofe og heterotrofe arter af *Beggiatoa*. Man siger derfor, at gruppen er **mixotrof**.

### Heterotrof respiration

Heterotrofe organismer skal som nævnt have tilført kulstof-forbindelser for at bygge nye op. Mennesket er en heterotrof organisme. Vi får energi og byggesten ved at spise organisk materiale (fx et æble), som vi oxiderer med den ilt, vi indånder. Iltten reduceres til vand, og det organiske stof oxideres (forbrændes) og forlader vores krop med udåndingsluften som  $\text{CO}_2$ .

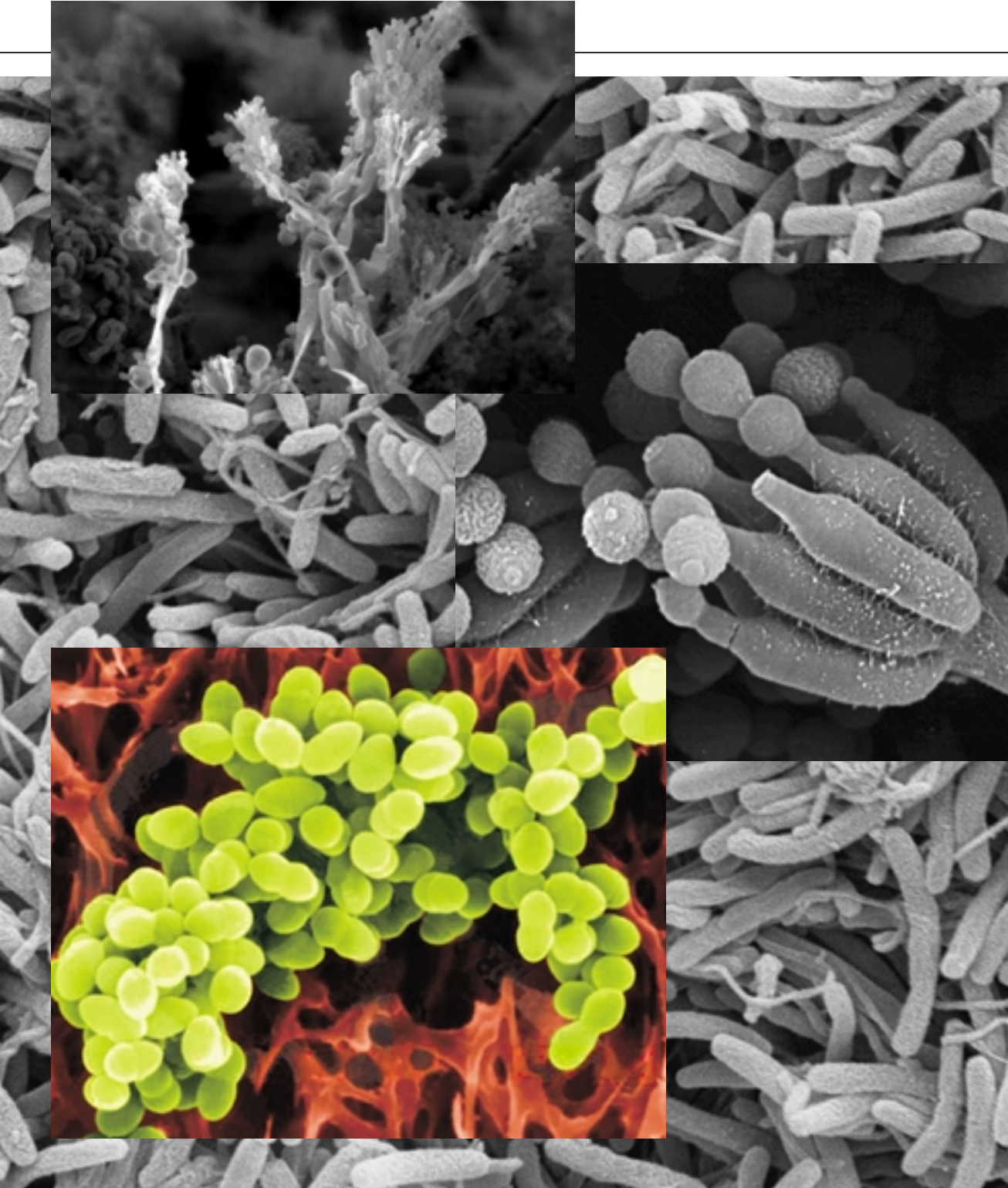
Æblet fungerer som elektrondonor, dvs. leverer elektroner til et respirationsmiddel, nemlig ilt. Herved bliver kulstofforbindelserne i æblet oxideret, mens ilt bliver reduceret. Slutproduktet er altså energi, kuldioxid, vand samt en række næringsstoffer. Den dannede energi bliver sammen med kulstofforbindelserne i æblet brugt til at opbygge nye organiske forbindelser.

Organismer, der bruger ilt som respirationsmiddel, kaldes for **aerobe**. Men der findes en række bakterier, der kan leve uden ilt, og som derfor bruger andre respirationsmidler til at modtage elektronerne i elektrontransportkæden. Det kan fx være nitrat, oxideret mangan, oxideret jern eller sulfat. Organismer, der kan leve uden ilt kaldes for **anaerobe** organismer.

Nogle organismer kan leve både med og uden ilt. De kaldes for **fakultativt anaerobe**. Organismer, der kun kan leve uden ilt, kaldes **obligat anaerobe**. For disse organismer er ilt direkte giftigt.

---

Den hvide svovlbakterie *Beggiatoa* er en meget stor, trådformet bakterie, der kan blive over 1 cm lang. Bakterien får energi ved at oxidere svovlbrinte med ilt. Når svovlbrintefronten når helt op til overfladen af havbunden, kan *Beggiatoa* danne det såkaldte **liglagen** på havbunden.



Fotos: Niels Birger Ramsing, AU.



## Kæde af forskellige stofskifter ned gennem havbunden

Når bakterierne går i krig med den sidste del af nedbrydningen i havbunden, er mange forskellige stofskiftetyper repræsenteret. De aerobe bakterier bruger ilt til respirationen. Deres stofskifte ligner – meget forsimplet – stofskiftet hos os mennesker. De anaerobe bakterier omsætter organisk materiale, mens de respirerer med enten nitrat, oxideret mangan, oxideret jern eller sulfat.

Men de forskellige respirationsprocesser giver ikke lige meget energi. Det giver mest energi at bruge ilt som respirationsmiddel. Derefter aftager energiudbyttet med hhv. nitrat, mangan, jern og sulfat. Det respirationsmiddel, der giver mest energi, bliver først brugt. Det er med til at bestemme fordelingen af de forskellige bakterietyper og respirationsprocesser i havbunden (se Figur 2).

Allerøverst i havbunden respirerer bakterierne med ilt. Men ilten når som regel kun ganske få mm ned i havbunden, og omsætningen med ilt er derfor begrænset til denne øvre tynde zone.

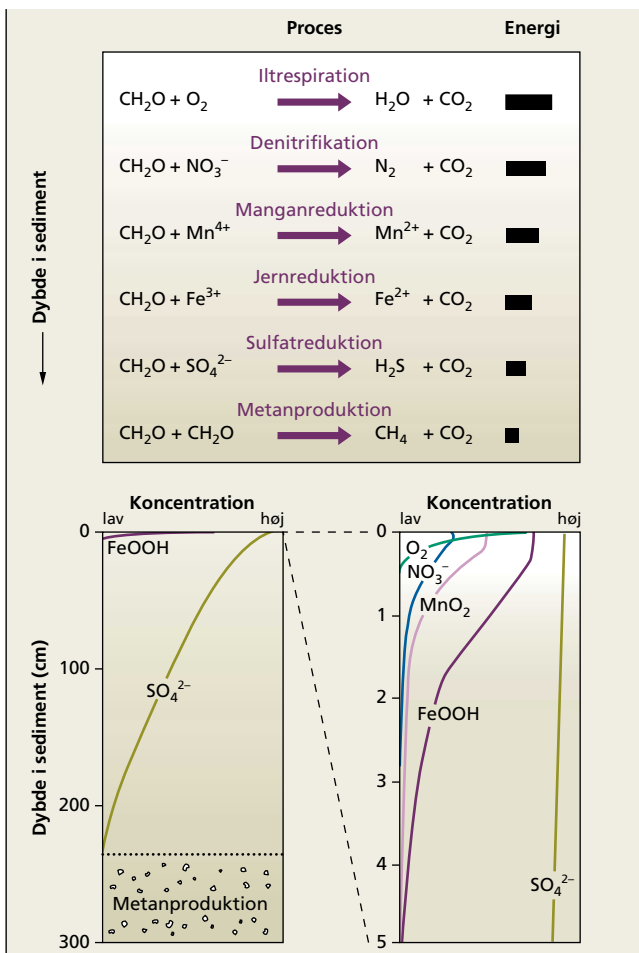
Hvor ilten ophører, begynder den anaerobe respiration. Først kommer respiration med nitrat (**denitrifikation**). Længere nede i havbunden kan visse bakterier respirere med oxideret mangan (**manganreduktion**), oxideret jern (**jernreduktion**) eller sulfat (**sulfatreduktion**). Når sulfat er opbrugt i de dybere lag, dannes der metan (**metanproduktion**).

Halvdelen eller mere af det tilførte organiske stof nedbrydes gennem de anaerobe respirationsprocesser, der derfor har stor betydning for stofomsætningen i havbunden.

Flere af de anaerobe respirationsprocesser danner energirige reducerede forbindelser ( $Mn^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $H_2S$  og  $CH_4$ , se Figur 2). I denne temarapport kalder vi de reducerede forbindelser for restprodukter. Restprodukterne frigiver igen energi, når de på et tidspunkt bliver oxideret (se side 22).

De forskellige respirationsprocesser er ikke nødvendigvis skarpt adskilte med dybden i havbunden. Man finder fx ofte sulfatreduktion i samme dybde af havbunden, hvor reduktion af jern finder sted. Dyr der graver i havbunden (**bioturbation**) giver eksempelvis en mere kompleks fordeling af processerne, da dyrene graver gange og pumper iltrigt vand og oxiderede forbindelser fra overfladen og dybt ned i sedimentet (se side 28).

Bakterier optræder i en mængde forskellige former og størrelser. Men man skal have et kraftigt mikroskop for at se dem.



Figur 2

Nedbrydning af organisk stof i havbunden. Respiration med ilt giver det største energiudbytte. Dernæst følger denitrifikation, manganreduktion, jernreduktion, sulfatreduktion og metanproduktion. Det aftagende energiudbytte og det faktum, at ilt er giftigt for mange anaerobe bakterier, skaber en karakteristisk dybdefordeling af processerne (øverst) og respirationsmidlerne i havbunden (nederst). En typisk fordeling af respirationsmidlerne er vist for de øverste 5 cm af havbunden (nederst til højre).

Organisk stof er forsimplet angivet som CH<sub>2</sub>O, og de enkelte processer er ikke afstemte. Ved hvert enkelt respirationsproces bliver der endvidere frigjort næringsstoffer (se Figur 5 side 39).

Organisk materiale, der ikke bliver fuldstændigt omsat, bliver begravet i havbunden. Her kan det ligge i millioner af år og danne olie og gas – såkaldte fossile brændstoffer.

## Respiration med ilt

Aerob respiration – oxidation af organisk stof med ilt – er den mest energigivende og den mest velkendte respirationsproces. Iltforbruget i havbunden er stort, og ilten når derfor ikke ret langt ned i bunden. Om vinteren trænger ilten typisk 5-8 mm ned i havbunden i de indre danske farvande, mens den om sommeren højst når 1-3 mm ned.

Selvom der kun er ilt i den allerøverste del af havbunden, foregår op til halvdelen af den samlede årlige nedbrydning af organisk stof i havbunden ved iltrespiration.

Der er flere faktorer, der bestemmer, hvor vigtig omsætningen med ilt er: Koncentrationen af ilt i bundvandet, vandets strøm hen over bunden, bundens topografi (dvs. hvor flad eller bulet den er) og antallet af dyr, der graver i bunden.

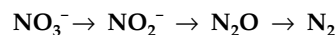
I en havbund med mange orme og andre dyr, der pumper iltholdigt vand langt ned i havbunden, kan respiration med ilt være den vigtigste proces for omsætningen af organisk stof. Det samme gælder for en sandbund, hvor bundvandet kan strømme gennem selve havbunden. Og i de åbne oceaner, hvor vanddybden kan blive mere end 3000 m, og hvor tilførslen af organisk stof til havbunden er meget ringe, trænger ilten dybt ned i sedimentet. Her sker stort set hele omsætningen ved respiration med ilt. Omvendt er bundvandet i den dybe del af Mariager Fjord eller i Sortehavet eksempelvis altid uden ilt. Her bliver der naturligvis ikke omsat noget organisk materiale i havbunden med ilt som respirationskilde.

## Denitrifikation

Lige under det iltede overfladelag kan de denitrificerende bakterier omsætte organisk stof med nitrat som respirationsmiddel. Bakterierne er altså kemo-organo-heterotrofe, præcist som mennesket er, men ud over ilt kan denne bakteriegruppe bruge nitrat som respirationsmiddel. De bruger kun nitrat, når der ikke er ilt tilstede.

Processen hedder denitrifikation, og den finder sted i laget lige under den øvre oxiske zone. Nitrat skal derfor transporteres ned til denne zone, før det kan fjernes ved denitrifikation. Men nitrat bliver hurtigt brugt op, og zonen med denitrifikation er derfor kun nogle få mm tyk.

Denitrifikation dækker faktisk over en række processer, hvor nitrat først bliver reduceret til nitrit, der igen reduceres til lattergas, der i sidste ende reduceres til frit kvælstof:



Hver reduktionsproces giver bakterierne energi, og slutproduktet er kvælstof på gasform, der afgasser til atmosfæren.

Denitrifikationen er ikke særlig vigtig for omsætningen af organisk stof i havbunden. Normalt bliver mindre end 10% af det organiske stof omsat ved denitrifikation. Til gengæld betyder processen meget for kvælstofbalancen i marine økosystemer. Processen fjerner nemlig permanent kvælstof fra vandmiljøet, da den dannede kvælstofgas afgasser til atmosfæren. Det giver mindre kvælstof til planternes vækst.

Nogle gange er slutproduktet ved denitrifikationen lattergas og ikke frit kvælstof. Det er det bl.a. i kystnære områder, der får tilført meget organisk materiale. Det er en uheldig udvikling. Lattergas er nemlig en skadelig drivhusgas, der bl.a. gør betydelig større skade på ozonlaget end kuldioxid.

### Mangan- og jernreduktion

Den nyeste forskning viser, at reduktionen af oxideret mangan og jern spiller en vigtig rolle for omsætningen af organisk materiale i kystnære farvande. Specielt er respiration med oxideret jern vigtig. I de danske farvande tegner respirationen med jern sig for op til 1/3 af den samlede anaerobe respiration. I Århus Bugt er det vist, at ca. 20% af den samlede stofomsætning i havbunden (dvs. summen af den aerobe og anaerobe respiration) sker ved bakteriernes anaerobe respiration med oxideret jern.

### Sulfatreduktion

Sulfatreduktion er den respirationsproces, der giver mindst energi, men processen er alligevel kolossalt vigtig for omsætningen af organisk stof i havbunden. Sulfatreduktionen tegner sig for op til 70% af den samlede anaerobe respiration i kystnære sedimenter, og ca. 40% – ofte en del mere – af alt organisk materiale i havbunden oxideres ved sulfatreduktion. Men der er også meget sulfat i havvandet. Typisk er der 100-150 gange mere sulfat end ilt i havvandet. Sulfat vaskes ud fra bjergene med regnvandet og opkoncentreres i havet.

Omsætningen af organisk stof med sulfat er særligt betydningsfuld om sommeren og efteråret (fra juli til november). I den periode er temperaturen høj, og de andre respirationsmidler i havbunden er stort set opbrugt. Op til 75% af den samlede årlige sulfatreduktion sker i løbet af sommeren og efteråret.



Foto: Patrik Fauser, DMU.

Man udnytter bakteriernes specielle stofskifte til at fjerne kvælstof i moderne biologiske rensningsanlæg. Ved først at tilføre ilt til spildevandet stimulerer man de nitrificerende bakteriers oxidation af ammonium til nitrat. Derefter fjerner man ilt fra spildevandet, og nu kan denitrificerende bakterier omdanne nitrat til frit kvælstof, der damper af til atmosfæren og som derfor ikke belaster miljøet.

Sulfatreduktionen producerer svovlbrinte som restprodukt. Svovlbrinte er giftigt for planter og dyr og skal derfor helst oxideres, inden det når op til overfladen af havbunden. Havbundens indhold af jern spiller en vigtig rolle i denne proces, og de to stoffer indgår i en række komplicerede processer, der bl.a. bestemmer havbundens udseende og dens evne til at modstå dårlige iltforhold (se side 29).

### Metanproduktion

Produktion af metan sker altid nede under den sulfatholdige zone. I områder med en stor nedsynkning af organisk stof, er stofomsætningen også stor. Her sker metanproduktionen tæt ved overfladen af havbunden. Produktionen af metan kan danne store metanbobler i sedimentet, og det fører nu og da til bundvendinger (se side 33). I bunden af søer, hvor der er meget lidt sulfat, er produktionen af metan betydelig højere end i havbunden. I søer ser man derfor ofte metanbobler fra bunden. Vi kalder det for **sumpgas**.

Metanproduktionen kan ske ved to forskellige processer. Ved den ene proces bliver kuldioxid reduceret til metan af brint. Der er altså tale om en respirationsproces, hvor det er kuldioxid (CO<sub>2</sub>), der er respirationsmidlet og brint (H<sub>2</sub>), der er elektronendonoren. Den anden proces kræver ikke noget respirationsmiddel, idet halvdelen af det organiske kulstof oxideres til kuldioxid, mens den anden halvdel reduceres til metan (Figur 2). Denne proces adskiller sig altså fra respirationsprocesserne og kaldes derfor en **forgæringproces**.