

Havets usynlige liv

Åke Hagström

Torkel Gissel Nielsen

Jens Kjerulf Petersen

Thomas Forbes


Danmarks Miljøundersøgelser, 1996

TEMA-rapport fra DMU, 1996/10
Havets usynlige liv

Forfattere: Åke Hagström, Torkel Gissel Nielsen, Jens Kjerulf Petersen, Thomas Forbes
Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Havmiljø og Mikrobiologi

Udgiver: Miljø- og Energiministeriet, Danmarks Miljøundersøgelser ©
Udgivelsesår: 1996

Grafisk tilrettelægning og illustrationer: 9laus design, Dorthe Nilausen
Fotos: Biofoto, DMU

Tryk: Miljøcertificeret trykkeri Phønix-Trykkeriet as, Århus (BS 7750)
Papirkvalitet: Trykt med vegetabiliske farver på officielt miljøgodkendt papir:
Zanders Mega Matt,  Licens nr. 204063
Oplag: 1.000 stk.
Sideantal: 36

Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse

ISSN: 0909-8704
ISBN: 87-7772-288-4

Pris: kr. 50,-
Klassesæt á 30 stk.: kr. 750,-
Abonnement (5 numre): kr. 225,-
(Alle priser er incl. moms, excl. forsendelse)

Købes i boghandlen eller hos:

Danmarks Miljøundersøgelser
Frederiksborgvej 399
Postboks 358
DK-4000 Roskilde
Tlf. 46 30 12 00
Fax 46 30 11 14

Miljøbutikken
Information og bøger
Læderstræde 1
DK-1201 København K
Tlf. 33 92 76 92 (Information)
Tlf. 33 37 92 92 (Bøger)

Forord	5
Usynligt liv i vandet	6
Mikrobielle fødekæder	11
Havbunden - havets kompost	15
Havmiljøet året rundt	20
Menneskets påvirkning	25
Afslutning	28
Sammmenfatning	29
Litteratur	30
Ordliste	31
Danmarks Miljøundersøgelser	33
Tidligere udgivelser i serien TEMA-rapporter fra DMU	34



Stigende interesse for havøkologi

Forvaltningen af havets levende ressourcer stiller øgede krav om indsigt i fundamentale økologiske processer. Viden om havøkosystemers struktur og dynamik er nødvendig, hvad enten man skal vurdere fiskeyngels vækst, nedbrydning af miljøfarlige stoffer eller effekter af trawlfiskeri. I det globale miljøperspektiv er havøkologien ligeledes central. Transport af drivhusgassen CO₂ fra atmosfæren til havoverfladen og videre ned i dybhavsbassiner, forårsaget af biologiske processer, er fx af stor betydning i forbindelse med drivhuseffekten. På baggrund af disse behov for viden har havøkologi fået fastslået sin gyldighed og der arbejdes i dag intensivt med emnet.

Sammenkobling af økosystemers struktur og funktion

Den havøkologiske forskning har hidtil fokuseret enten på havets organismer og deres fordeling i havet eller på strømme af stof og energi i havmiljøet. Begge områder har gjort betydningsfulde og spændende fremskridt gennem de seneste 20 år. Men såfremt vi ønsker at kunne forudsige effekter af ydre påvirkninger på havmiljøet, må der skabes en solid forbindelse mellem transport og omsætning af stoffer og energi og de organismer, som driver disse processer. Behovet for integrering er især nødvendig nu, hvor forstyrrelser i økosystemer opstår på grund af arter, der forsvinder som følge af fx overfiskning eller forurening. En forståelse af koblingen mellem organismers fordeling og forekomst og stof- og energistrøm vil kunne

forbedre forudsigelser af effekter af den menneskeskabte påvirkning af havmiljøet. For at nå dette mål må den økologiske havmiljøforskning arbejde hen imod en fundamental forståelse af, hvorledes forskellige biologiske samfund kontrollerer omsætningen af organisk materiale og energistrøm i marine økosystemer.

Denne TEMA-rapport forsøger at give et helhedsbillede af de dominerende biologiske processer og deres koblinger i det marine økosystem.

Usynligt liv i vandet

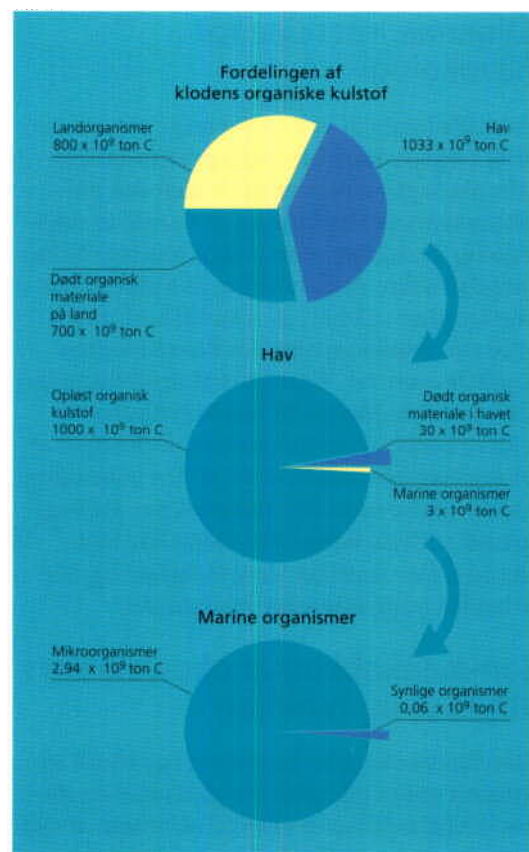
Små organismer spiller en stor rolle i havet

Set fra rummet er jorden en blå planet. Det skyldes, at 70% af jordens overflade er dækket af vand (figur 1). Det er derfor ikke overraskende, at en stor del af jordens *organiske*

Figur 1. 70% af jordens overflade er dækket af hav.



kulstof findes i havet (figur 2). Organisk kulstof er materiale, der indgår i levende organismer eller stammer fra disse og er derfor et udtryk for mængden af liv, der er eller har været i havet. Imidlertid kan havet ved en umiddelbar bedømmelse forekomme tomt, uden liv. Det skyldes, at vi med det blotte øje kun er i stand til at se nogle få promiller af de levende organismer, som findes i havet, fx fisk og rejer. De fleste organismer i havet er alt for små til at kunne ses med det blotte øje. Nogen gange bliver mikroskopiske alger dog synlige i form af en algeopblomstring. Men normalt er disse alger også kun en af aktørerne i et usynligt netværk af mikroorganismer, som har en afgørende rolle i forbindelse med havets miljø. I dette kapitel præsenterer vi aktørerne i havets usynlige liv, hvor de medvirkende alle sammen kan rummes i en mundfuld havvand (figur 3).



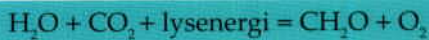
Figur 2. Fordelingen af kulstof (C) på de forskellige puljer, som indgår i det globale kredsløb.

Algeproduktion danner grundlag for fødenettet

Algerne og deres produktion er forudsætningen for al liv i havet, som planterne og deres produktion er forudsætningen for al liv på landjorden. Algerne omdanner, ved hjælp af energien fra sollyset, vand og kuldiioxid til de organiske forbindelser, som udgør deres celler.



Figur 3. Mængden af organismer i en mundfuld havvand. Fordelingen varierer med årstiden, men det totale antal organismer er nogenlunde konstant. Bakterier og virus indgår som en naturlig del af livet i havet og udgør ikke under normale forhold en sundhedsfare for os mennesker.



Denne *primærproduktion* (algers *fotosynteseaktivitet*) forsyner havet med *energi*, som alle andre havlevende organismer nyder godt af. Foruden solenergi behøver algerne også næringsalte, såsom kvælstof, fosfat og silikat for at kunne producere nye alger. Det organiske materiale, der opbygges i algerne under fotosyntesen, bliver omsat i algen. Denne omsætning resulterer som hos alle andre levende organismer i vækst (produktion) og *respiration*. Algernes *respiration* leder til, at der fra algerne udskilles primært CO_2 . Algeproduktionen i havet er generelt i balance forstået på den måde, at mængden af alger - eller *algebiomassen* - reguleres af forskellige produktions- og tabsprocesser. Produktionen er fx *afhængig* af mængden af solenergi og næringsalte, mens tabsprocesserne kan være fx *græsning* eller *sedimen-*

tation. Denne kontrol kan sammenlignes med reguleringen af vandstanden i en dragt: det er indlysende, at vandstanden stiger, hvis man hælder mere vand i dragten, end der kan løbe ud. Vandstanden falder derimod, hvis afløbet er større end tilløbet. For algerne betyder det, at i perioder, hvor produktionen er større end tabsprocesserne, opbygges biomasse, mens der tabes biomasse i de perioder, hvor tabsprocesserne er størst. I perioder med stor produktion og ringe græsning taler man om *algeopblomstringer*. Hvis de er tilstrækkeligt kraftige, vil de være synlige ved, at vandet bliver uklart og evt. farvet af algerne. Det er ikke al primærproduktion, der resulterer i planteceller. Det skyldes, at algecellerne ikke er helt tætte, men lækker ca. 10% af produktionen i form af opløst organisk kulstof, især kulhydrater. Desuden er det sådan, at når algerne bliver græsset, siver store mængder opløst organisk kulstof ud i vandet. Det samme sker, når andre af havets organismer bliver ædt. Tilsammen betyder udsivningen af opløst organisk kulstof, at op til 50% af den daglige primærproduktion frigives fra algerne til vandet. På denne måde fungerer algerne som *fødegrundlag* både for græsserfødekedden og for en fødekæde baseret på opløst organisk stof (beskrives nærmere i næste afsnit).

Planktonalger holder sig oppe i vandsøjlen

De vigtigste algegrupper i havet er kiselalger, furealger, nanoflagellater og blågrøn-alger (cyanobakterier) (figur 4). Disse i vandmasserne fritlevende alger kaldes *fytoplankton* og findes i forskellige størrelser fra 1 mm ned til $0,5 \mu\text{m}$ (en halv tusindedel af en mm). De største fytoplanktonarter synker, fordi deres massefylde er lidt større end vands. Da opblanding af vandmasserne ikke altid er tilstrækkelig til at holde algerne oppe i det belyste vandlag, har algerne udviklet forskellige metoder til at reducere sedimentation. Bestemte celleformer og udvækster, og

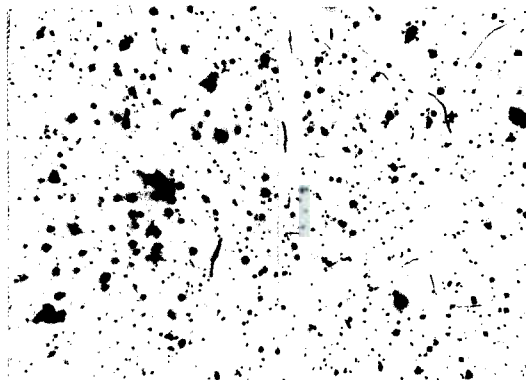


Figur 4. Fytoplanktonets smukke og varierende former, som det ses i mikroskopet ved 400 ganges forstørrelse.

vakuoler i cellen modvirker sedimentation. Visse alger kan bevæge sig ved hjælp af flageller og kan dermed holde sig i vandlag, hvor næringssaltmængden og lysforholdene er gode.

Bakterier har ingen mund

Bakterier på 0,1 - 2 μm (*picoplankton*) er oftest stav- eller bananformede celler (figur 5). Antallet af bakterier i havvand varierer fra



Figur 5. I lysmikroskopet ser bakterierne selv ved maksimal forstørrelse (1200 gange) mere ens ud, end de i virkeligheden er. Elektronmikroskopi, som giver flere detaljer (se figur 6), er for arbejdskrævende til at kunne anvendes rutinemæssigt i forbindelse med miljøovervågning.

0,5 - 5 millioner celler pr. ml afhængig af næringstilførsel og grænsningstryk. Bakterier lever af opløst organisk materiale, som kulhydrater og aminosyrer, der frigøres fra bl.a. algerne og andre organismer i fødenettet. Det opløste organiske stof optages igennem cellemembranen og anvendes til opbygning af bakteriernes cellemateriale og som energikilde. Alligevel dækkes bakteriers behov for kvælstof og fosfat hovedsageligt af uorganiske næringssalte. Når de uorganiske kilder er udtømte, har bakterierne *enzym*er, som kan adskille kvælstof og fosfat fra organiske forbindelser.

Virus inficerer havets organismer

Virus er de mindste organismer i havet med en størrelse på 0,02 - 0,2 μm (ultraplankton). Antallet varierer typisk fra 10.000 - 100.000.000 virus pr. ml havvand. De største mængder findes i de mest produktive områder, fx under algeopblomstringer i kystområder. Virus inficerer andre planktonorganismer og udnytter dele af cellematerialet (figur 6). De har stor betydning for dødeligheden af planktonorganismer og dermed for kulstofom-

8

Figur 6. Tre bakterier som er inficeret med virus (de mørke pletter). Denne type bakterievirus er sekskantet, hvilket ses tydeligt på den frie viruspartikel. Virus formerer sig indeni bakterierne, som siden hen sprænges (lyserer), så viruspartiklerne frigives og kan inficere andre bakterier (foto: Johan Wikner).

sætningen i havet. Igennem de sidste år er det blevet klart, at virus-induceret nedbrydning af såvel bakterier som fytoplankton kan være ganske betydelig. Undersøgelser har vist, at op til 75% af de bakterier, som kan ses i mikroskop, er tomme, fordi de er blevet dræbt af virus. Bakterierne mister celleindholdet i forbindelse med, at virus sprænger cellemembranen, når cellen forlades. Inaktiverede viruspartikler og bakterie- og fytoplanktoncellerester ender i puljen af dødt organisk materiale, hvor de efter enzymatisk nedbrydning igen anvendes af bakterierne.

bakterie fordøjes. Herved fungerer flagellaterne i det første trin af transporten af partikulært materiale op igennem det pelagiske fødenet. Når flagellater æder bakterier, frigøres en del af bakterierne til det omgivende vand som opløst organisk stof på grund af udsivning fra fødevakuolen. Derfor spiller flagellaterne også en rolle i remineralisering af kvælstof- og fosforforbindelser. Flagellaterne ædes selv af det større zooplankton, og bakterieproduktionen kobles således indirekte via flagellaterne til græsningsfødekæden.

Nanoplankton indeholder havets mindste rovdyr

Nanoplankton (2 - 20 μm) består, udover alger, af *heterotrofe* og *mixotrofe* flagellater (se boks 1) samt af de mindste ciliater. Antallet af heterotrofe nano-flagellater er på ca. 1.000 pr. ml havvand. De heterotrofe flagellater er typisk i stand til at æde den daglige bakterieproduktion og kan følgelig holde bakteriebiomassen relativt konstant. Flagellater æder bakterier ved at indkrænge deres cellemembran til en fødevakuole, hvori den fangne

Mikroplankton er næste led i kæden

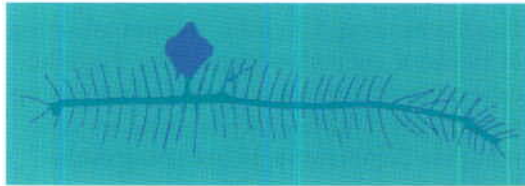
Mikroplankton (20 - 200 μm) domineres af ciliater, heterotrofe dinoflagellater og små flercellede organismer, som fx hjuldyr og vandloppelarver. Antallet af ciliater og heterotrofe dinoflagellater er typisk 1-10 celler pr. ml havvand. Fødeoptagelsen hos ciliater og heterotrofe flagellater sker ved, at de, samtidig med at de svømmer, driver en vandstrøm gennem deres *cilier* eller flageller, hvorved føden rammer mundfeltet og

Boks 1

Inddeling af organismer i "dyr" og "planter" er utilstrækkelig.

Den generelle inddeling af planktonorganismer i planter, der er *autotrofe* og ernærer sig ved fotosyntese og dyr, der er *heterotrofe* og som er afhængige af at kunne indtage og fordøje organisk materiale, er meget simplificeret. Specielt inden for de encellede organismer (nano- og mikroplankton) findes der med hensyn til ernæringsmåde en glidende overgang mellem de organismer, der traditionelt er klassificeret som enten planter eller dyr. Inden for "planterne" findes således rent heterotrofe arter, fx blandt dinoflagellaterne, og inden for "dyrene" findes arter, som udelukkende ernærer sig ved fotosyntese, fx ciliater. I begge disse grupper findes ligeledes *mixotrofe* former, dvs. organismer der både kan ernære sig ved fotosyntese og ved partikeloptagelse, dvs. fungerer som både "plante" og "dyr". De mixotrofe alger kan således supplere ernæringen ved at æde deres konkurrenter til næringsstofferne, nemlig andre alger og bakterier. Flere ciliater er i stand til at udnytte grønkorn (*kloroplaster*) fra deres bytte. Ved at forsinke nedbrydningen af de erhvervede kloroplaster er ciliaten i en periode i stand til at få kulstof vha. algens fotosynteseapparat.

ædes. Mikrozooplankton lever af små flagellater og fytoplankton og er selv fødegrundlag for større zooplankton, fx vandlopper. Heterotrofe dinoflagellater græsser dog primært på større alger, fx kiselalger (se figur 7 og boks 2).



Figur 7. Heterotrofe dinoflagellater kan æde organismer, der er lige så store eller større end dem selv, ved at fange dem i et fødenet. Ovenfor ses en dinoflagellat (lilla) som er ved at æde en kiselalge (grøn). (fra Jacobson & Anderson, 1986).

Vandlopper er forbindelsesled til fisk

Mesoplankton (> 200 µm) består af en række zooplanktongrupper (figur 8), som tilbringer hele deres liv i de frie vandmasser (*holoplankton*), samt en gruppe larvestadier af blandt andre børsteorme og muslinger, som kun optræder i plankton i en kortere del af deres livscyklus (*meroplankton*). Hovedparten af mesozooplanktongruppen er fler-cellede, men enkelte af de encellede græssere, fx furealgen *Noctiluca scintillans* der

laver morild, tilhører også denne størrelsesklasse. De fleste fisk er på et eller andet tidspunkt i deres livscyklus afhængige af vandlopper som føde. Derfor er vandlopperne meget væsentlige for den energimængde, der føres videre op gennem fødekæden og som eventuelt kan udnyttes af mennesker. Vandlopperne er den dominerende gruppe i mesozooplankton. Man finder typisk 100 - 1.000 af disse små krebsdyr pr. liter havvand. Vandlopper er i stand til at æde partikler fra 10 - 200 µm. Vandlopper benytter sig af to forskellige fødesøgningsstrategier, der afhænger af byttets størrelse og bevægelighed. Såfremt der er tale om plankton, som domineres af små ubevægelige former, fanges føden, ved at vandlopperne filtrerer vandet. Vandlopper kan dog også skifte til *selektiv* fangst, hvor et større bytte (fx en ciliat) lokaliseres, gribes og ædes.



Figur 8. Resultatet af en prøvetagning med et planktonnet med maskestørrelsen 0,1 mm er forskellige arter af zooplankton, primært vandlopper.

Boks 2

Heterotrofe dinoflagellater æder bytte af samme størrelse som dem selv.

Inden for de sidste årti har det vist sig, at antagelsen om et fast størrelsesforhold mellem byttedyr og rovdyr på 1:10 ikke er en universel regel i det marine plankton. Et godt eksempel på dette er de heterotrofe dinoflagellater, som i perioder er de væsentligste græssere på algebiomassen i vore havområder. Denne gruppe er på basis af størrelsen placeret i mikroplankton (20-200 µm) sammen med bl.a. ciliaterne. Men funktionelt er de heterotrofe dinoflagellaters rolle anderledes. I modsætning til ciliaterne, hvis fødeoptagelse følger den generelle antagelse om et størrelsesforhold på 1:10, er forholdet hos de heterotrofe dinoflagellater nærmere 1:1 (figur 7). Det vil sige, at dinoflagellaterne ikke konkurrerer med ciliaterne om føden, men snarere med vandlopperne.

Mikrobielle fødekæder

Fødekæde eller fødenet

Indtil midten af 1970'erne var de mikrobielle processers betydning i havet stærkt undervurderet og organismernes overset på grund af deres ringe størrelse og manglende teknikker til at bestemme deres biomasse. Indtil da mente man, at fytoplanktonalger var den mindste betydende enhed, og at fødekæden primært var en græsningsfødekæde bestående af alger - vandløpper - fisk. I løbet af 1980'erne forbedredes teknikkerne til bestemmelse af biomasse og produktion af især bakterier, hvorefter det viste sig, at organismerne i havet ikke danner en enstrengt fødekæde, men et tæt sammenhængende netværk (figur 9). Det blev endvidere klart, at en stor del af havets omsætning af kulstof og næringssalte domineres af mikroorganismer, og indenfor den biologisk *oceanografi* er man i dag meget opmærksom på mikroorganismernes rolle. Betydningen af de forskellige komponenter i det mikrobielle fødenet er forskellig som følge af varierende ydre betingelser, såsom mængden af næringssalte, opblanding af vandsøjlen og mængden af indstrålende lys. I dette kapitel vil vi prøve at vise nogle af de forskellige roller, som aktørerne i havets usynlige liv kan spille i afhængighed af de ydre fysiske og kemiske forhold.

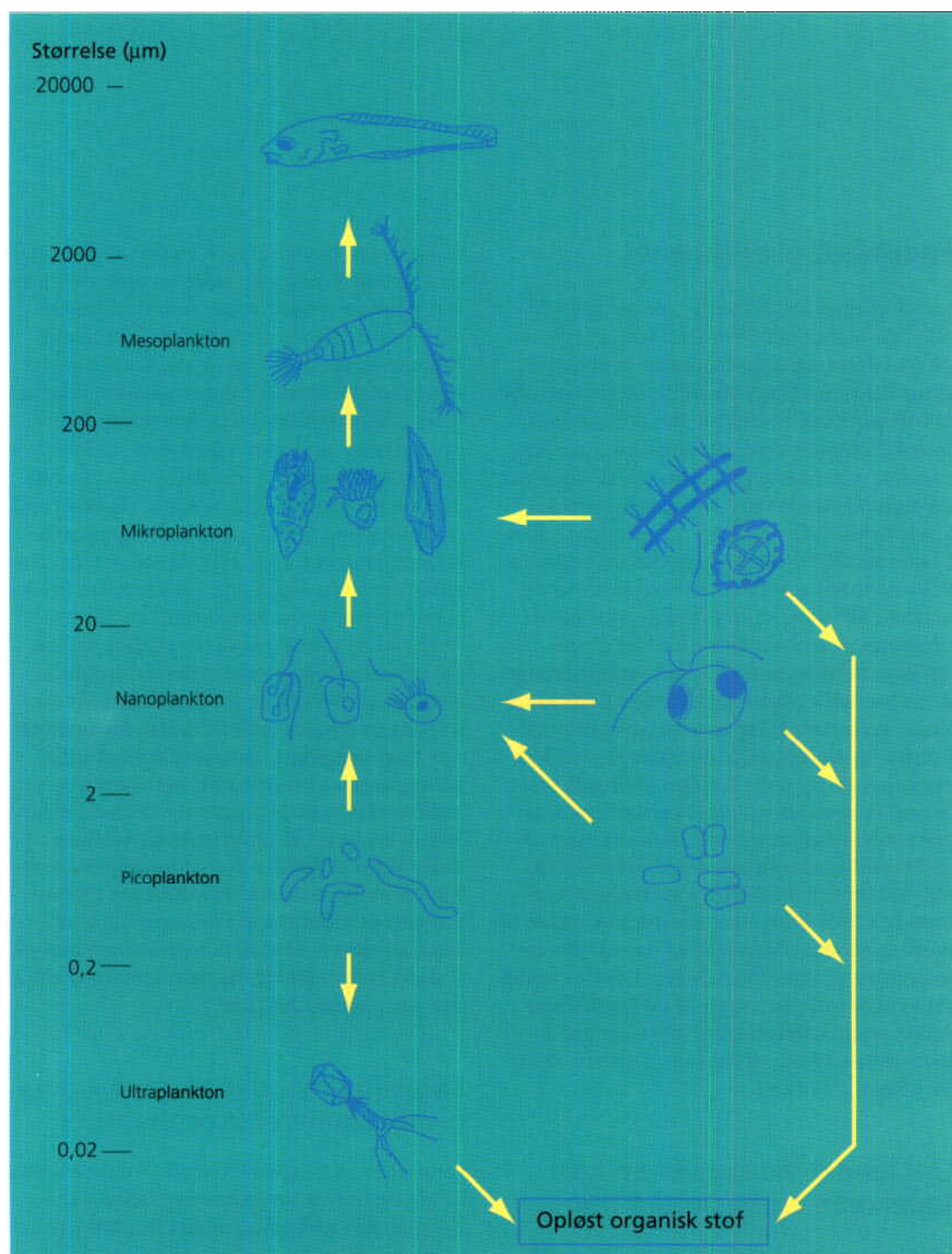
Opblandet vand giver en kort fødekæde og ny produktion

I perioder, hvor vandsøjlen som følge af vind- og strømforhold er *turbulent* og ofte opblandes, tilføres der ude fra næringssalte til de dele af vandsøjlen, hvor sollyset kan

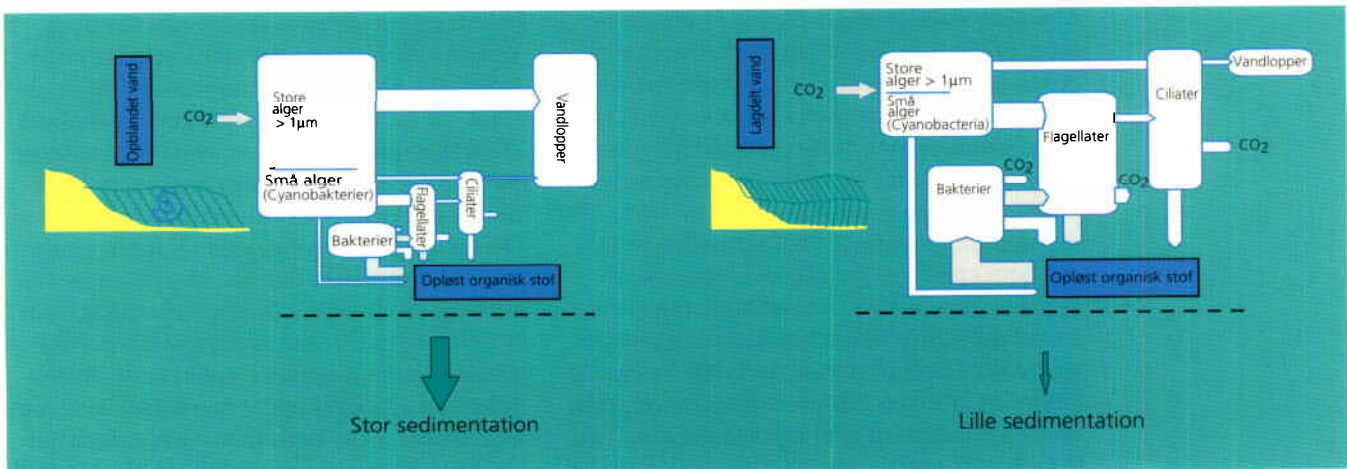
trænge ned. Under disse forhold udvikles der en kort fødekæde med store hurtigtvoksende fytoplanktonorganismer, som dominerer over mindre organismer i det mikrobielle fødenet (figur 10). Ved rigelig forsyning af næringssalte behøver organismerne ikke at være specielt effektive under næringsstofoptagelsen, og derfor satser de i stedet for på hurtig vækst. De små arter er i stand til at udnytte næringssaltene mere effektivt end de store arter, men de vokser til gengæld relativt langsommere og udkonkurreres følgelig. De store fytoplanktonceller kan græsses af vandløpper, som videre kan konsumeres af de næste led i fødekæden, fx fisk. De mindste organismer i det mikrobielle fødenet spiller under opblandede forhold en relativt mindre rolle for kulstofstrømmen, der hovedsageligt går via fytoplanktonet, som græsses af zooplanktonet. Samtidig er sedimentationen af organisk materiale relativt høj, dels i form af sedimenterede alger og dels i form af *fækalier* fra zooplankton. Koblelsen mellem de frie vandmasser og havbunden er således tæt i denne situation. Fordi primærproduktionen under opblandede forhold bygger på tilførte næringssalte, kaldes den for „ny produktion“.

Lagdelling tvinger til genbrug og giver regenereret produktion

I perioder med svag vind vil det mere salte, kolde og derfor tungere vand lægge sig i bunden af vandsøjlen, mens det mindre salte, varmere og derfor lettere vand vil lægge sig i overfladen. Der dannes et *springlag*, som deler vandsøjlen i tungere og lettere vandmasser og som forhindrer stof-



Figur 9. Schematisk præsentation af organismerne i det mikrobielle fødenet. Organismerne til højre er autotrofe. Organismerne til venstre er heterotrofe. Organismerne inddeles i logaritmiske størrelsesklasser, som angivet på figuren.



transport mellem lagene. Springlag dannes specielt om sommeren. Ved springlagsdannelse er næringsstofftilførslen fra havbunden til de øvre vandlag lille, og manglen på næringsstoffer bliver derfor en begrænsende faktor for det mikrobielle fødenet og dets produktion. I den lagdelte sommerperiode er produktionen i den øvre del af vandsøjlen baseret på næringsalte, der er *remineraliseret* i de øverste vandlag, og fytoplankton domineres af små former. Næringsstoffbegrænsningen bevirker, at de mest effektive organismer udkonkurrerer andre organismer, der er knapt så effektive til at optage næringsstoffer. Små organismer er på grund af deres *store* overflade i forhold til volumen mest effektive til at optage næringsalte og har derfor en fordel ved næringsbegrænsning. I sommersituationen er biomasseoverførslen til større organismer beskedet og kulstof tab pga. sedimentation er ligeledes relativt lille (figur 10). Under lagdelte forhold går strømmen af kulstof to veje. Den ene vej går gennem fytoplankton, som udnytter de remineraliserede næringsalte. Den anden vej går gennem bakterierne, på grund af deres evne til at genbruge opløst organisk materiale, som dels lækkes fra de øvrige organismer, dels er en følge af virusinfektion. På denne måde omdannes opløst organisk kulstof til partikler i form af bakterier, som større organismer kan udnytte. Det er nu ikke længere en simpel fødekæde,

men snarere et mere kompliceret fødenet (figur 9) med en „mikrobiel løkke“. Det mere komplicerede fødenet betyder, at kun en lille del af produktionen resulterer i organismer, der kan udnyttes af de højere synlige led i fødekæden. Fordi der i den lagdelte situation kun er meget ringe tilførsel af næringsalte ude fra, opretholdes den eksisterende biomasse hovedsageligt af interne kulstof- og næringspuljer, og man taler om „regenereret produktion“ i modsætning til „ny produktion“, der bygger på stor næringsstofftilførsel ude fra. Da vandmasserne ved lagdeling ikke er helt *homogene*, er det muligt for nogle få af de mindre effektive men hurtigt voksende organismer at overleve. Disse arter kan vokse i en situation, hvor der pludselig opstår rigelig næringsstofftilførsel, fx i forbindelse med at en storm tilfører overfladen næringsrigt bundvand.

Virus er en „dark horse“

Man er gennem de senere år blevet meget opmærksomme på, at en væsentlig del af strømmen af kulstof i det mikrobielle fødenet kan påvirkes af virusaktivitet. Man har således observeret, at virus kan inficere både bakterier og de øvrige aktører i det pelagiske fødenet. Dette har følger for kulstofstrømmen gennem det mikrobielle fødenet. Når virus inficerer bakterier, lækkes opløst orga-

Figur 10. Model af havets økosystem i to forskellige tilstande, svarende til henholdsvis lagdelt vandsøjle med regenereret produktion og opblandet vandsøjle med ny produktion.

nisk materiale til omgivelserne i forbindelse med, at virus forlader - og derved sprænger bakterien. Det betyder, at kulstofstrømmen ledes ind i en „virusløkke“, hvor opløst organisk materiale optages af bakterier, der sprænges af virus, hvorved der dannes nyt opløst organisk materiale. Over 70% af kulstofstrømmen gennem bakterier kan ledes gennem en sådan virusløkke. Ved at kulstoffet ledes ind i en virusløkke, tabes en større del af det til bakteriernes respiration og mindre kulstof resulterer i netto-vækst af bakterier, der kan udnyttes af større organismer og bringes op gennem fødekæden. Når fytoplanktonceller angribes af virus, betyder det, at en større del af kulstofstrømmen går gennem bakterier, der får et tilskud af opløst organisk materiale fra de sprængte celler, samt en større sedimentering i form af døde fytoplanktonceller. De fleste observationer af virus betydning er foretaget i kontrollerede forsøg, da metoderne til studier af virus stadig er under udvikling. Derfor er virus betydning i havets mikrobielle fødenet endnu ikke helt afklaret og vil kræve yderligere forskning de kommende år.

De mixotrofe alger - en ny fødekædestruktur

Om sommeren i den lagdelte situation, hvor der er rigeligt lys men mangel på nærings-salte, kan man i kystnære område opleve, at der er flere fytoplanktonceller i vandet, end man kunne forvente på baggrund af mængden af nærings-salte. I Århus Bugten har man i stille solskinsfyldte perioder med tydelig lagdeling af vandsøjlen fundet, at op til halvdelen af algebiomassen bestod af mixotrofe alger (se boks 1). Det kan forklares med, at der var en større algebiomasse, end man skulle have forventet, for de mixotrofe er ikke blot i stand til at lave fotosyntese, men de kan også æde bakterierne, som er deres primære konkurrenter om nærings-saltene. Faktisk kunne det for Århus Bugten beregnes, at de mixotrofe alger stod for næsten hele

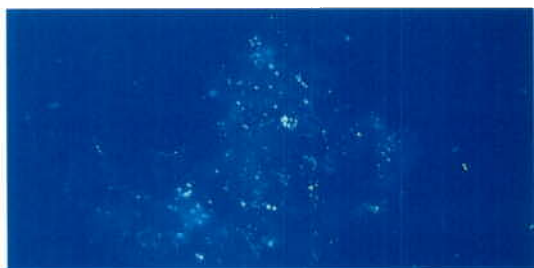
bakteriegræsningen i de belyste vandlag. Ved at æde bakterierne reducerer de mixotrofe ikke alene konkurrencen om nærings-salte, de får også et vigtigt næringstilskud. De mixotrofe organismer skal bruge energi på både et fotosynteseapparat og produktion af enzymer, der kan nedbryde partikler. Derfor vil de være svækket i konkurrencen under betingelser, der favoriserer enten ren autotrof henholdsvis heterotrof vækst, som fx ved rigelig tilførsel af nærings-salte. Men resultaterne fra Århus Bugten er et eksempel på, at en udpining af nærings-saltene kan lede til en ny og mere kompliceret fødenetstruktur, hvor de mixotrofe konkurrerer med autotrofe og heterotrofe ved at græsse på bakterierne.

Vi bliver klogere

De seneste par årtiers forskning i marin økologi har ledt til en betydelig nuancering af vor opfattelse af havet som økosystem. Biologerne opfatter ikke længere havets økosystem som opbygget af enkeltstrengede kæder, men som et fødenet med en mikrobiel løkke, hvor de ydre betingelser afgør, ad hvilke veje hovedparten af stof og energi løber. De nyeste opdagelser af virus og mixotrofe alger og ciliaters potentialer betyder, at vi igen må nuancere billedet og udvide nettet med en virusløkke og en mixotrof struktur. Dermed kommer der flere kasser og pile ind i vore diagrammer og vores model af virkeligheden bliver mere indviklet. Men den kommer også til at ligne virkeligheden mere end den simple model gjorde. Jo mere vores model ligner virkeligheden og jo bedre den beskriver strømmen af kulstof og energi, des bedre bliver vi til at forudsige, hvad der sker, når vi gennem den menneskelige aktivitet ændrer betingelserne for livet i havet.

Marin sne på vej mod bunden

Organisk materiale, der er blevet produceret i den belyste del af vandsøjlen, ender på havets bund i form af døde celler, cellerester, hvilesporer eller zooplankton-fækalier. På sin vej ned gennem vandsøjlen danner disse partikler større aggregater - marin sne (figur 11) - som synker mod bunden. På marin sne udvikles undervejs et mikrobielt samfund, som minder om strukturen i det mikrobielle fødenet, vi tidligere har beskrevet (boks 3). Størstedelen af det sedimenterede



Figur 11. Marin sne består af løst sammenhængende organisk materiale bevoxet med bakterier (de gule pletter).

organiske materiale omsættes i de øvre vandlag. I de dybe oceaner er det derfor kun det svært nedbrydelige organiske materiale der er tilbage efter den uge- eller månedlange vej på flere tusinde meter ned til bunden. Jo længere væk et havbundsområde befinder sig fra land, des langsommere tilføres området materiale. Hovedkilden til de næringssalte, der danner basis for produktionen af ny biomasse i havet, er nemlig tilførsel fra land. I de kystnære områder er primærproduktion og tilførsel af organisk materiale til sedimentet derfor høj, og der er en

tæt kobling mellem havbunden og vandsøjlen. Havbundens sammensætning strækker sig fra organisk rigt mudder i kystnære områder, hvor der sker en oplagring, til organisk fattigt ler i dybhavsområder, hvor nedbrydningen er hurtigere end tilførslen.

Forholdene i sedimentet

Når partiklerne når ned til havbunden, rammer de sedimentet, som er kendetegnet ved store kemiske forskelle over meget små afstande. Indholdet af fx ilt ændres hurtigt ned igennem sedimentet, fordi iltforbruget er meget stort i overfladen, hvor det sedimenterede organiske stof omsættes. Disse kemiske gradienter kan i høj grad påvirkes af de bundlevende dyr, der graver, indtager føde og respirerer i sedimentet, som fx sandorme der pumper vand fra sedimentoverfladen gennem deres rør. Bunddyrenes omblending af sedimentets øverste lag øger kontakten mellem næringspartikler og det mikrobielle samfund, der udfører størstedelen af omsætningen i sedimentet. I sedimentmiljøet og vandmiljøet står forskellige processer for transporten af kemiske forbindelser. I sedimentmiljøet er det primært *diffusions*processer (se boks 4), der dominerer stoftransporten, mens det i vandmiljøet hovedsageligt er vandets bevægelser. I dette kapitel vil vi præsentere nogle af aktørerne i havbundens liv og demonstrere deres betydning.

Havbundens bakterier lever meget tæt

Vi har tidligere vist, at der i en mundfuld havvand kunne forekomme mange millioner mikroorganismer. Når vi kommer til havbunden og skal vise det usynlige liv i sedimentet, vil en orms mundfuld give lige

så mange mikroorganismer (figur 12). De fleste af disse organismer er som i vandet bakterier. Hver milliliter sediment indeholder således 100-1000 gange så mange bakterier som en milliliter oppe i vandet. Det højeste antal organismer findes kun i de øverste sedimentlag, hvor det organiske materiale (*detritus*) akkumuleres og hvor der er tilfør-

Boks 3

Marin sne.

Når en dykker bruger en lygte, vil lyskeglen næsten altid belyse små partikler i vandet. Disse partikler kaldes marin sne, eftersom de ser hvide ud i lyskeglen. Udgangspunktet for marin sne er døde celler. Når cellerne sprænges som følge af næringsmangel, virusangreb eller af andre årsager, siver en slim bestående af proteiner og nukleinsyrer ud i vandet. Denne slim danner et net som til sidst er større end den oprindelige celle. Slimen er klistret og snart vil andre celler eller cellerester klæbe til snepartiklen, som derved vokser og bliver til synlig marin sne. Visse alger kan under særlige forhold producere så meget slim, at der dannes store "snefnug". Det udsivende slim tiltrækker bakterier, som ved hjælp af enzymer nedbryder slimen, hvorved mængden af opløst organisk materiale - og dermed antallet af bakterier - øges. Når der først er bakterier, tiltrækkes flagellater og ciliater, og der udvikles et lille mikrobielt fødenet på snepartiklerne. Det mikrobielle samfund lever på og af partiklen, som gradvist omsættes af organismernes aktivitet, og snepartiklen "smelter" på sin vej gennem vandsøjlen.

Boks 4

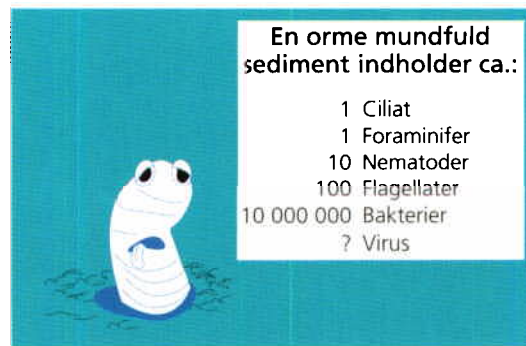
Molekylær diffusion og mikroorganismernes tilpasning.

Organismer i størrelsesordenen et par mikrometer og mindre benytter sig af molekylær diffusion under fødesøgning. Denne mekanisme har ikke noget sidestykke i den makroskopiske verden og er derfor vanskelig at relatere til en verden af vore dimensioner. Med faldende celledimension skifter organismens forhold til omverdenen fra fysisk bevægelse gennem en "suppe" til oplevelsen af et "vakuum", hvor organismen konstant bombarderes af fødepartikler. Jo mindre næringspartiklerne er, des hurtigere bliver deres tilfældige bevægelser i vandet (diffusion), og jo oftere kolliderer næringspartikler med bakteriernes cellemembraner. Når bakterier optager næringspartikler, er molekylær diffusion den dominerende faktor frem for bevægelse. Det er fordelagtigt at befinde sig i store koncentrationer af næringspartikler, men udbyttet ved at bevæge sig hurtigt med det formål at fange partikler er yderst beskedent. Mængden af partikler, som i forvejen kolliderer med bakterien som et resultat af molekylær diffusion, gør, at det ganske enkelt ikke kan betale sig at bevæge sig efter føden!

sel af ilt. Da tilførslen af organisk materiale er større end tilførslen af ilt, bliver der hurtigt iltfrie forhold et stykke nede i sedimentet. Hvor den iltfrie zone begynder, varierer sedimentets sammensætning og mængden af tilført detritus, men i de fleste tilfælde er det kun nogle få centimeter af sedimentets øverste lag, der er velforsynet med ilt. Dybere nede i den iltfrie del af sedimentet foregår den bakterielle nedbrydning *anaerobt* (boks 5) og ved væsentligt lavere hastigheder. Bakterierne ernærer sig ved hjælp af enzymer, der nedbryder detritus til opløst organisk materiale, som bakterierne optager.

Porevandets beboere

Antallet af større organismer afhænger i høj grad af sedimentpartiklernes sammensætning og fordeling. I en sandbund med et lavt indhold af *silt* og ler er mellemrummet mellem sedimentpartiklerne tilstrækkelig stort til, at encellede organismer, *protozoer*, kan søge føde. I mere finkornet sediment, er det fortrinsvis i de øverste millimeter, at protozoerne trives. Protozoerne udgøres ligesom i vandet af ciliater og flagellater, men amøber er en særlig vigtig gruppe. Amøberne (0,1-10 mm) har oftest en skal omkring cellen, men der findes også nøgne former. Skallen er for det meste lavet af kalk, men



Figur 12. Antallet af organismer i en orme-mundfuld sediment (10 µl). Antallet af organismer varierer med vanddybde og afstand fra kysten, men kan bruges som en sammenligning med antallet af organismer i vand-søjlen (figur 3).

hos nogle arter består skallen af små mineralpartikler, som er fæstnet sammen. Amøberne optager, ligesom heterotrofe flagellater, føde ved at krænge cellemembranen ind til en vakuole. Skalamøber (*foraminifere*) kan endvidere fange fødepartikler såsom bakterier ved hjælp af lange udvækster. Skalamøber er mest hyppige i de dybere dele af havet og i Skagerrak kan man finde op til 5000 individer pr. cm². I finkornet sediment og i de lidt dybere sedimentlag kan kun de mindste protozoer trænge ind mellem sedimentkornene. I stedet overtages scenen af små (mindre end 1 mm) flercellede rundorme, nematoder (figur 13), som kan sno sig mellem sedimentpartiklerne. Rundormene lever som regel af bakterier og detritus, men der findes også rundorme, der lever som rovdyr og æder protozoer og andre rundorme. Rundormene forekommer også i store tætheder med op til 2000 individer pr. cm².

Boks 5

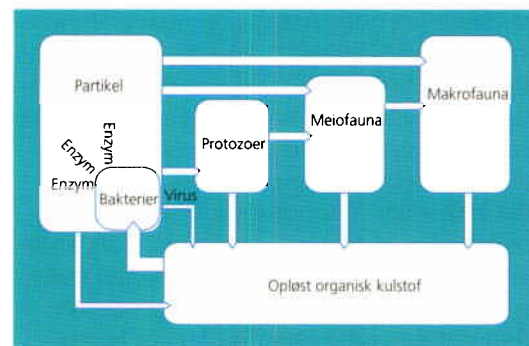
Anoksisk respiration.

De fleste heterotrofe organismer kræver tilstedeværelse af ilt for at kunne leve. I sedimentet trænger ilten imidlertid kun ned i et tyndt overfladelag. Derunder hersker der iltfrie, *anaerobe*, forhold. En del organismer, særlig bakteriearter, kan klare sig uden ilt og omsætter det organiske materiale anaerobt. I manglen på ilt nedbrydes det organiske materiale først ved forgæring, derefter omsætter bakterierne kulstoffet ved hjælp af andre oksidationsmidler end ilt, fx nitrat og sulfat. Slutproduktet af omsætningen med sulfat er sulfid, som giver sedimentet den karakteristiske lugt af svovl. I de tidlige faser af livet på jorden fandtes der ikke ilt, som først kom med den mere avancerede fotosyntese. Hos bakterieformer udvikledes da en række livsstrategier i et iltfrit miljø. Det er disse strategier, som kan genfindes i de iltfrie dele af sedimentet i dag.

Figur 13. Nematoder er små orme, der kan sno sig mellem sedimentkornene.

Havbundens fødenet

På vanddybder større end 20 m er aktørerne i bundens fødenet helt afhængige af tilførsel af materiale produceret i de belyste vandlag. De tilførte partikler bliver koloniseret af bakterier, som ved hjælp af enzymer nedbryder partiklerne til opløst organisk materiale, og danner derved udgangspunkt for bundens mikrobielle fødenet (figur 14). På og omkring partiklerne kommer der protozoer, som lever af bakterierne. Protozoerne, og i et vist omfang de delvist nedbrudte partikler, danner fødegrundlag for den næste størrelsesgruppe, *meiofaunaen* (0,2-2 mm), der udgøres af forskellige smådyr som rundorme, bjørnedyr (*tardigrader*), muslingekrebs (*ostracoder*), større dyrs larveformer og de største af skalamøberne (figur 15). Den sidste gruppe af dyr er *makrofaunaen* (større end 1 mm), som omfatter en række forskellige synlige dyr som fx muslinger, orme og slangestjerne, der danner fødegrundlag for de bundlevende fiskearter. Nogle makrofaunaarter såsom muslinger lever udelukkende af de sedimenterende partikler, som de fanger, lige inden de når bunden, mens andre arter kan være rene rovdyr. Derimellem findes ormene, som æder sedimenterede



Figur 14. Havbundens mikrobielle fødenet. Figuren viser, hvordan organismene er koblet sammen og hvordan det organiske materiale omsættes.

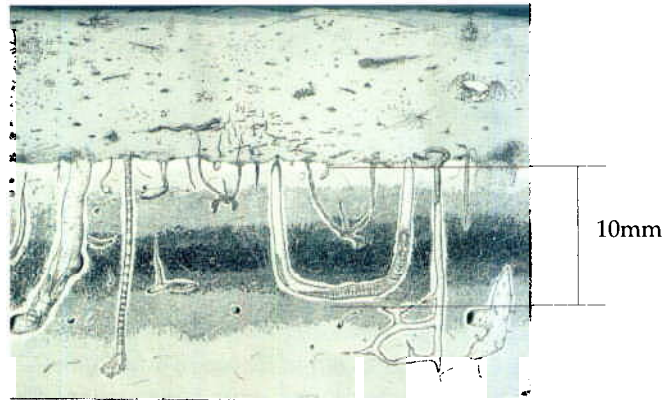
partikler med den tilhørende mikro- og meiofauna. Når de forskellige organisme-grupper æder, tabes store dele af føden i form af opløst organisk materiale, som kan udnyttes af bakterierne. Dermed minder havbundens mikrobielle fødenet om det, vi tidligere har beskrevet i de belyste vandlag. Blot er udgangspunktet ikke udelukkende levende fytoplanktonceller, men også døde celler. På tilsvarende vis, som i vandmasserne, kan vi i forbindelse med stor sedimentation - fx om foråret - observere stor produktion hos bundfauna. I perioder med lille sedimentation - fx om sommeren - er

Figur 15. Bjørnedyr er højt specialiserede dyr, der lever i sedimentet.

produktionen lav og kulstofstrømmen kanaliseres i større grad gennem de mindste komponenter i havbundens mikrobielle fødenet, og man kan tale om regenereret produktion. En væsentlig tilføjelse til bundens fødenet er tilstedeværelsen af den iltfrie omsætning i de dybere sedimentlag. Denne omsætning er dog kvantitativt væsentlig mindre end omsætningen under iltede forhold.

Rørbyggere ventilerer havbunden

Da tilstedeværelsen af ilt er af stor betydning for havbundens omsætning, har makrofaunaen en særlig betydning for havbundens liv. En del makrofaunaarter, som muslinger og i særlig grad orme, graver nemlig i sedimentet, hvor de kan være delvist beskyttede mod havbundens rovdyr. På figur 16 ses et tværsnit gennem sedimentet. Den øverste lyse del af sedimentet er det iltede lag, mens det mørke lag længere nede viser den sorte sulfidudfældning under anaerobe forhold. Man kan på figuren se, hvordan de forskellige ormegange, som følge af at dyrene pumper vand gennem gangene, har iltede lyse vægge, som kan koloniseres af bakterier og tilhørende fauna. Disse gange øger havbundens overflade betydeligt og dyrenes ventilation af gangene fører ilt ned i sedimentet, hvorved omsætningshastigheden af organisk materiale øges. Den resulterende øgede omsætning øger også respirationen og dermed iltforbruget på bunden. Under særlige forhold med stor tilførsel af organisk materiale og lille tilførsel af ilt overstiger iltforbruget tilførslen, og et iltvind kan opbygges til skade for makrofaunaen, der i modsætning til fiskene ikke kan flygte fra områder med dårlige iltforhold.



Figur 16. Tværsnit af havbunden i de dybere dele af Kattegat, som viser de rør og gange, der graves af ormene (tegning: Alf Josefson).

Kattegat som eksempel

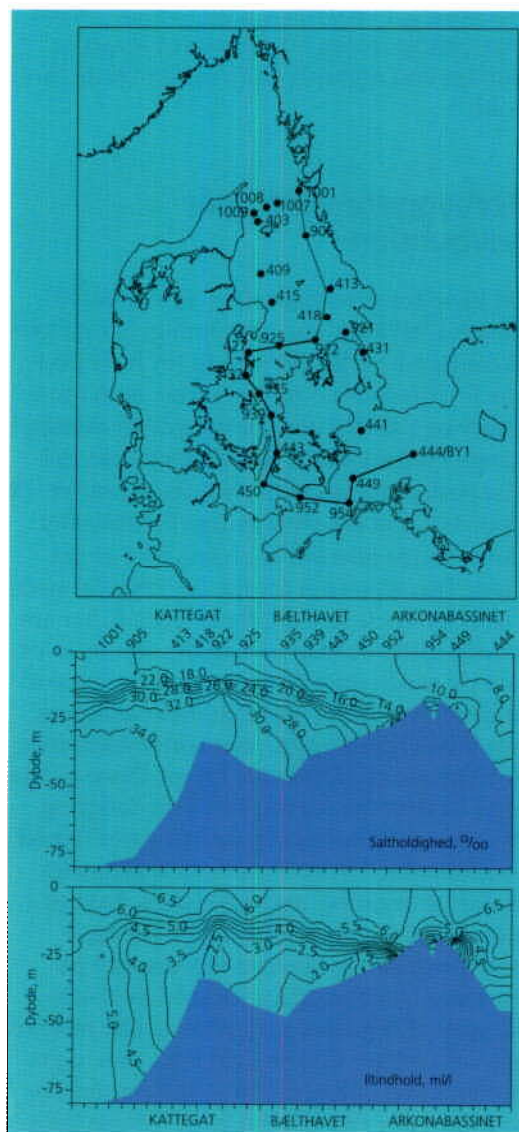
Danmarks Miljøundersøgelser er ansvarlige for overvågningen af de indre danske farvande. Denne overvågning foretages med ca. 10 årlige togter (figur 17). Vi har her valgt Kattegat som ramme for en gennemgang af en årscyklus i et marint økosystem. De væsentligste hændelser i Kattegat er repræsentative for, hvad man observerer i andre marine områder. (Der er dog nogle hydrografiske og biologiske forskelle, som her kort vil blive beskrevet.)

Vandtransporten mellem Østersøen og Kattegat

Kattegat forbinder Østersøen med Nordsøen og består af et brakvandsoverfladelag af udstrømmende vand fra Østersøen og en kompenserende modsat indstrømning af mere salt bundvand fra Skagerrak. De to vandmasser er adskilt af et springlag i 10-20 meters dybde (figur 18). Saltholdigheden falder betydeligt fra Kattegat ind mod Østersøen, hvor springlaget ligger væsentligt dybere end i Kattegat. Fra Kattegat ud gennem Skagerrak til Nordsøen stiger saltholdigheden i overfladevandet, og saltspringlaget er ikke længere så markant (mindre forskel mellem overflade- og bundvandets saltholdighed). I den åbne del af Nordsøen er der således meget ringe vertikale forskelle i vandets saltholdighed. Sommerlagdelingen er her primært styret af temperaturforskelle mellem overflade og bundvand.



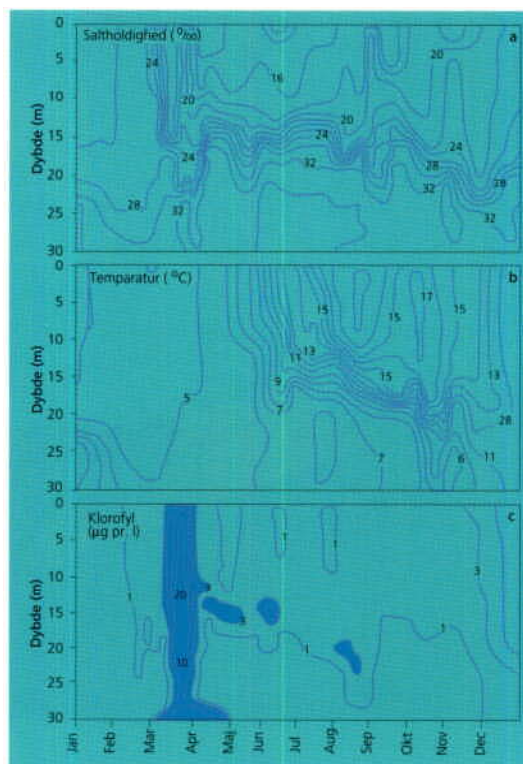
Figur 17. Prøvetagning i Kattegat foregår året rundt.



Figur 18. Øverst ses Danmarks Miljøundersøgelseres faste prøvetagningsstationer i de indre danske farvande. Nederst ses, hvordan saltholdighed og iltkoncentration varierer (i september) fra Skagerrak (station 1001 yderst til venstre) ind til Østersøen (station 444).

Forårsopblomstringen sætter skub i produktionen

I vinterperioden er fytoplanktonproduktionen lysbegrænset som følge af de korte dage. De forbedrede lysforhold i det tidlige forår starter forårsopblomstringen af store kiselalger, som udnytter de næringssalte, der er tilført overfladen i løbet af vinteren (figur 19). Forårsopblomstringen fortsætter, indtil næringssaltene i overfladelaget er opbrugt. I det tidlige forår er det primært de heterotrofe dinoflagellater, som er klar til at græsse direkte på algerne. De er i denne periode de væsentligste græssere af primærproduktionen, og de udviser et kraftigt respons i biomasse på forårsopblomstringen (figur 20). Eftersom vandlopperne hovedsageligt overvintrer som hvileæg, og væksten er temperaturbegrænset, vokser bestanden sig ikke stor før langt efter forårsopblomstringen. Bakterierproduktionen øges til gengæld kraftigt i Kattegat umiddelbart efter forårsopblomstringen (figur 21). Algerne udskiller store mængder opløst organisk stof til vandet, som herefter indbygges i bakterierne. De bakterieædende nanoflagellater responderer på den øgede bakterieproduktion i forbindelse med forårsopblomstringen. Mængden af ciliater følger også i store træk fytoplanktonbiomassen. Dette skyldes de dominerende rovdyr (vandlopperne) ikke er til stede i stort antal eller er optaget af at græsse på algerne. På grund af den begrænsede græsningskapacitet om foråret sedimenterer en væsentlig del af forårsopblomstringen og bliver ædt af sedimentlevende organismer. I Kattegat kan op til halvdelen af den bentske omsætning forklares ved organisk stoffiltørsel fra den pelagiske forårsproduktion. Adskillige bunddyrs livscyklus er tilpasset denne fødeforsyning og har høje vækst- og reproduktionsrater om foråret. Yderligere tillader de relativt lave forårstemperaturer et nedsat basalstofskifte, og derved er den bentske produktion lige så høj som på senere tidspunkter af året.

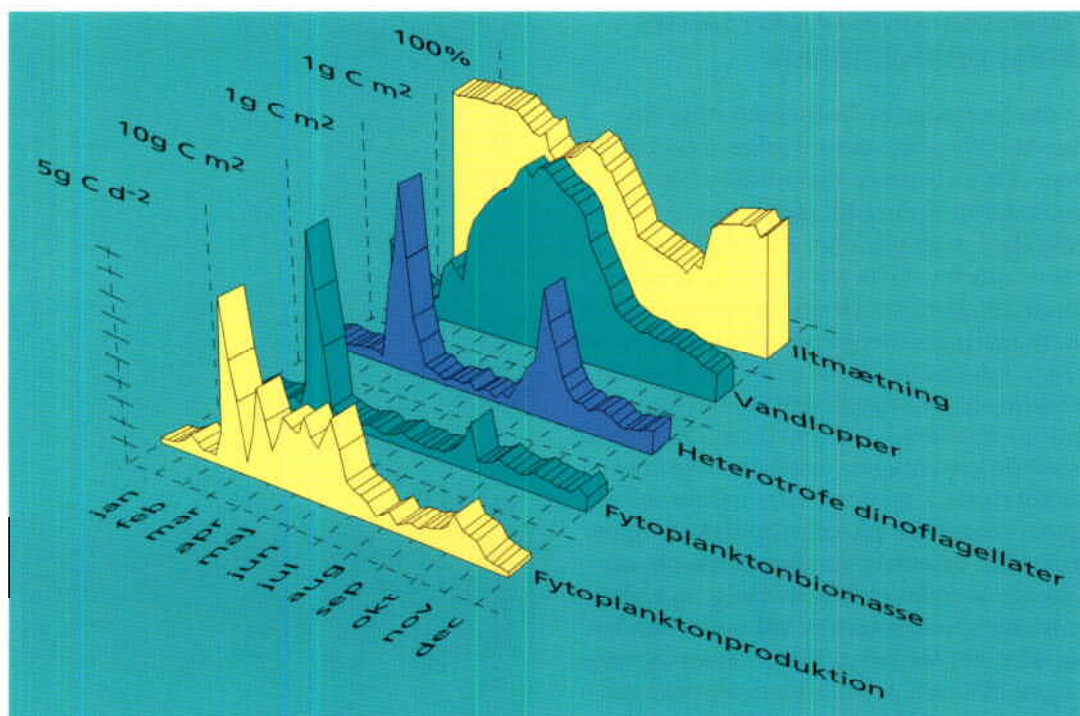


Figur 19. Årstidsvariationen af saltholdighed, temperatur og klorofyl-koncentration i det sydlige Kattegat.

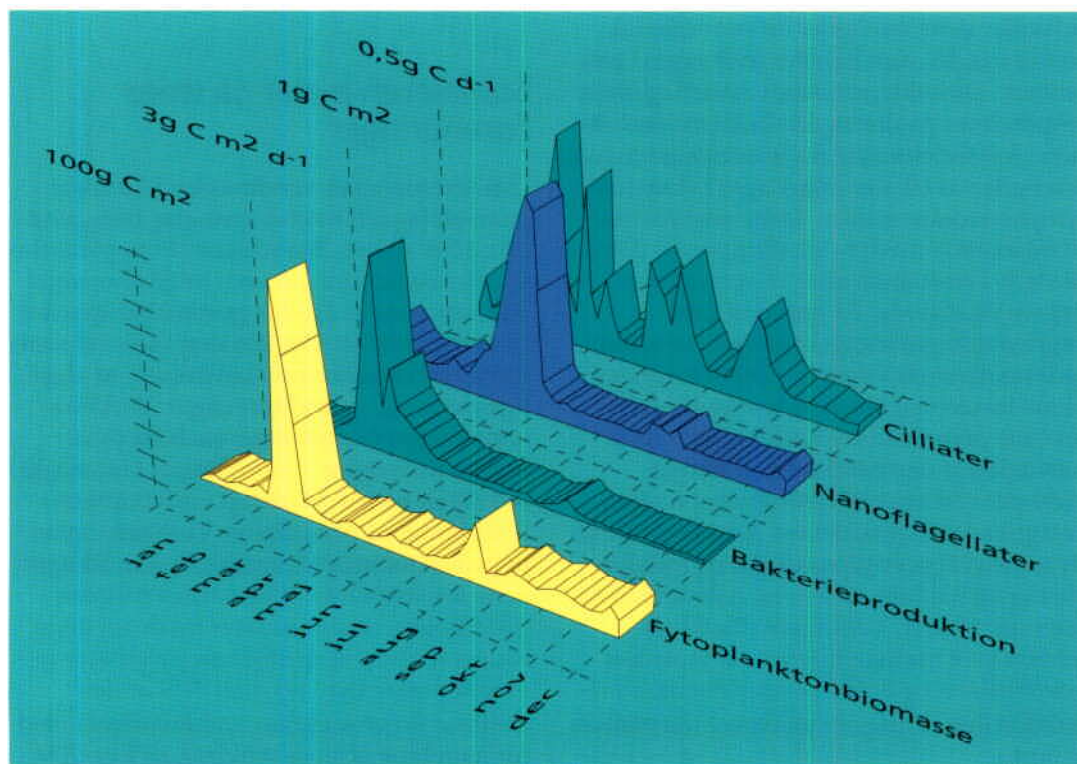
Sommeren byder på store forandringer

Om sommeren er vandmassen i Kattegat generelt lagdelt med et springlag beliggende i ca. 15 m dybde. Biomassen af fytoplankton er i denne periode lav som følge af mangel på næringssalte og stor græsningskapacitet hos zooplankton. Der kan dog i løbet af sommeren forekomme opblomstringer af alger lige omkring springlaget (figur 19). Disse springlagsopblomstringer (se boks 6) afspejles ikke rigtigt i udviklingen i biomasse over året, men ses tydeligt i udviklingen i fytoplanktons produktion. Tidligere opfattede man forårsopblomstringen som altafgørende for størrelsen af den årlige primærproduktion, men resultater fra det sydlige Kattegat viser, at springlagsopblomstringerne bidrager med op mod 30% af den samlede årsproduktion, sammenlignet med forårsopblomstringens bidrag på kun 20%.

Figur 20.
Årstidsvariation i den korte græsserfødekæde.



Figur 21.
Årstidsvariation i den mikrobielle fødekæde.



Biomassen af vandlopper topper i den lagdelte sommerperiode, hvor fytoplankton generelt er domineret af små fytoplanktonformer, som vandlopperne ikke kan udnytte. I disse perioder er vandlopperne kraftigt fødebegrænset, og ciliater og bakterieædende nanoflagellater udgør et væsentligt bidrag til vandloppernes føde. Det vil sige, at der i Kattegat om sommeren er mange led mellem vandlopperne og de små fytoplanktonarter i den mikrobielle del af fødenettet. Gennem den lagdelte sommerperiode er bakterieproduktionen lav og konstant. Biomassen af andre grupper, så som heterotrofe dinoflagellater, ciliater og heterotrofe nanoflagellater, er i løbet af sommeren lav, fordi de bliver ædt af vandlopperne. Den lave biomasse og vandloppernes effektive græsning betyder, at i sommerperioden aftager andelen af den pelagiske produktion, som sedimenterer, og dermed aftager tilførslen af føde til bundens organismer. Da basalstofskiftet hos de bundlevende organismer i samme periode stiger på grund af stigende temperatur, er nettoeffekten en aftagende produktion. Dyrenes vækst- og reproduktionsrater aftager, og det organiske materiale nær sedimentet bliver generelt svært omsætteligt. På denne tid af året

kan det høje iltforbrug ved bunden hovedsageligt forklares ved bakteriel respiration og ikke ved de sedimentlevende dyrs respiration.

Om efteråret blandes vandet igen

På grund af den kraftige lagdeling af vandmasserne og deraf følgende ringe udveksling på tværs af springlaget, kan der gradvist udvikles et iltsvind ved bunden i løbet af sommeren. Desuden sker der en ophobning af næringssalte i bundvandet i takt med, at det organiske materiale omsættes under forbrug af ilt, processer der fortsætter, indtil efterårsstorme igen tilfører bundvandet ilt (figur 22). Disse storme fører ikke bare ilt til bundvandet, men også næringssalte op til overfladen, hvilket ofte resulterer i en efterårsblomstring. Efterårsopblomstringen er ikke af samme størrelse som forårsopblomstringen. En række græssere med de heterotrofe dinoflagellater i spidsen står parat til at udnytte efterårsopblomstringen og øger i den forbindelse deres biomasse (figur 20). Den øgede primærproduktion, og dermed den større tilførsel af opløst or-

Boks 6

Springlagsopblomstring.

En skilleflade (springlag) adskiller vandsøjlen i et øvre og nedre lag, der har forskelle i massefylde (*densitet*). Skillefladen hæmmer vandets opblanding. Der er derfor også tit forskelle i indholdet af både ilt og næringsstoffer mellem de to lag. Springlaget er beliggende, hvor ændringen i vandets massefylde er størst. Lagdelingen af vandsøjlen i de indre danske farvande skyldes især forskelle i saltholdighed mellem et øvre lav-saltholdigt lag med oprindelse i Østersøen og et nedre høj-saltholdigt lag med oprindelse i Nordsøen. Solindstrålingen om sommeren kan hæve temperaturen i det øvre lag, hvorved vandets massefylde mindskes. I skillefladen mellem det lette, næringsfattige overfladevand og det tungere mere næringsrige bundvand vil der ofte være gode vækstbetingelser for planktonalger med lave lyskrav. Fordelen for algerne er, at de kan udnytte næringsstofferne fra bundvandet og det sparsomme lys fra oven. Algernes vækst er baseret på næringsstoffer, der primært tilføres fra bundvandet. På figur 19 ses nogle tydelige springlagsopblomstringer i løbet af sommeren.

Figur 22.

En storm kan have vidt forskellige effekter på omsætningen i den pelagiske fødekæde afhængig af vanddybden. I Kattegat vil en storm i den lagdelte periode typisk medføre en kortvarig omrøring og tilførsel af næringssalt fra bunden til overfladelaget, hvilket vil resultere i en stigning i primærproduktionen, når lagdelingen igen etableres. Samtidig tilføres bundvandet ilt. Sådanne vindbetingede algeopblomstringer ses typisk i forbindelse med storme om efteråret.

give en tilstrækkelig beskrivelse af forholdene i Kattegat, til at vi kan forudsige effekter af såvel naturlige som menneskeskabte påvirkninger.

ganisk materiale, leder til øget aktivitet i den mikrobielle løkke (figur 21). Mængden af ciliater følger i store træk efterårsopblomstringen. Dette skyldes, at vandlopperne æder alger i stedet for ciliater således, at ciliaterne kan vokse op i „ly af algerne“. Efterårsstormene bringer ikke blot ilt til bundvandet, men også en øget sedimentation i forbindelse med efterårsopblomstringen. De bedre iltforhold og tilførslen af friskt organisk materiale giver anledning til en øget bentiske produktion, og de sedimentlevende dyrs andel af den bentiske produktion stiger. Med vinteren kommer ringe lysforhold og lave temperaturer, hvilket får omsætningen hos alle organismegrupper til at falde til et minimum.

Virkelighed og modeller

Ved en sammenligning mellem årets gang i Kattegat og de generelle modeller, vi opridsede i de tidligere kapitler, kan man se, at det ikke er altid, at modeller og virkelighed passer helt sammen. Det skyldes selvfølgelig delvis den omstændighed, at 10 årlige togter aldrig kan give et præcist billede af de dynamiske forhold i havet, hvor pludselige storme kan føre næringssalte op til de belyste vandlag. Men det skyldes også, at vore modeller kun er skematiske fremstillinger af naturen og ikke en facitliste, som alle observationer passer ind i. Udfordringen for vor overvågning er derfor at kunne samle data ind på en sådan måde, at de sammen med studier af enkeltprocesser i havet kan

Menneskets påvirkning

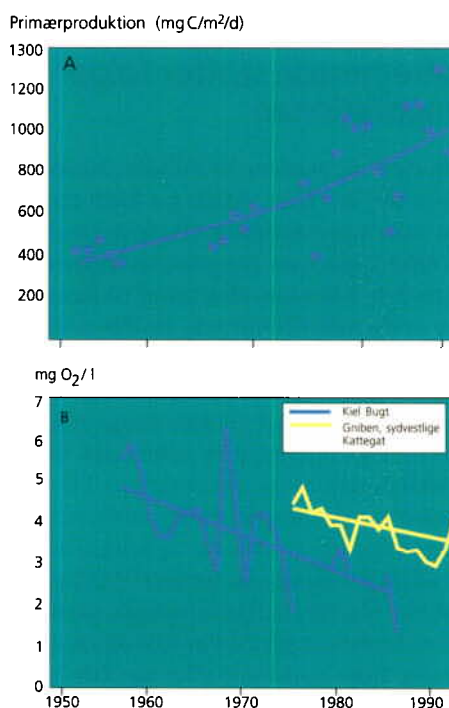
Mennesket påvirker havmiljøet

Menneskets aktiviteter påvirker havmiljøet på forskellige måder. Det kan være gennem anlæg af broer eller dæmninger, der ændrer vandbevægelserne og dermed ændrer transporten af fx næringssalte og ilt, eller det kan være gennem udledninger af overskuds- eller affaldsprodukter til havmiljøet. Denne tilførsel kan antage mange former og de stoffer, der udledes, er mangfoldige, men kan dog generelt deles i to grupper: naturligt forekommende stoffer og miljøfremmede stoffer. De naturligt forekommende stoffer er fortrinsvis næringssalte og opløste og partikulært organisk materiale, der stammer fra landbruget og husspildevand, mens de miljøfremmede stoffer primært stammer fra industriel produktion. Der er forskel på, hvordan naturlige og miljøfremmede stoffer påvirker havmiljøet, men begge typer indgår og omsættes i det marine fødenet. Vi skal nedenfor illustrere, hvordan udledninger af henholdsvis naturligt forekommende og miljøfremmede stoffer påvirker aktørerne i havets usynlige liv og dermed havmiljøet.

Eutrofiering leder til stor sedimentation

Eutrofiering er tilførsel af rigelige mængder næringssalte til havet fortrinsvis fra landbruget. Effekten af eutrofiering eller overgødskning er, at perioderne med ny og dermed stor produktion bliver længere og hyppigere. Der opbygges en større fytoplanktonbiomasse, der i ekstreme tilfælde bliver til synlige algeopblomstringer. Ofte er den øgede produktion ikke synlig i vandsøjlen,

men effekter af produktionen kan ses på bunden. Græsserne kan ikke følge med den øgede algebiomasse, som derfor i større udstrækning sedimenterer ned på bunden, hvor den bliver nedbrudt under forbrug af ilt. Specielt i lagdelte havområder vil det øgede iltforbrug lede til iltmangel på bunden. I perioden 1950-1990 har man i Kattegat observeret en stigende primærproduktion og samtidigt aftagende iltindhold i bundvandet i sensommeren (figur 23). Sen-



Figur 23. Stigende primærproduktion i Kattegat har medført øget iltforbrug og dermed faldende iltkoncentrationer. Dataserien fra Griben i Kattegat viser samme tendens som den længere data serie fra Kiel Bugt (figur fra Miljø og samfund, DMU 1993).

sommerens iltsvind påvirker bunddyrenes fødeoptagelse og graveaktivitet. Nogle arter, som er i stand til at modstå længerevarende perioder med iltsvind, som fx molbøsters, klarer sig ved at lukke skallerne og skifte over til anaerob stofskifte. Andre mindre tolerante organismer flygter fra iltsvindsområdet eller dør. Et langvarigt iltsvind kan efterlade havbunden helt uden større dyr, hvorefter faunaen totalt er domineret af mikroorganismer. Denne tilstand kan holde sig, indtil bunden på ny tilføres ilt og de større organismer kan genindvandre eller tilføres i form af larver. Sådanne forandringer i det benthiske dyreliv og artssammensætning har stor betydning for omsætningen af organisk materiale og næringssalte, fordi hele led i havbundens fødenet forsvinder eller reduceres til en minimal størrelse.

Miljøfremmede stoffer følger sedimentationen

Eutrofiering og skæbne af miljøfremmede stoffer er tæt koblede. Afløb fra land med forhøjede koncentrationer af næringssalte indeholder typisk en lang række miljøfremmede stoffer. Men i modsætning til næringssaltene er de miljøfremmede stoffer netop fremmede og kan ofte ikke umiddelbart udnyttes af det biologiske system. Mange af de miljøfremmede stoffer vil som følge af deres fysisk-kemiske egenskaber associeres til organiske partikler og sedimentere. Der er således en stærk sammenhæng mellem sedimenteret organisk materiale og koncentrationen af både organiske (fx *pesticider*) og uorganiske (fx bly) miljøfremmede stoffer. Derfor er koncentrationen af miljøfremmede stoffer ofte flere hundrede eller tusinde gange større i sedimentet end i vandmasserne, og i områder med stor sedimentationsrate vil man typisk også finde forhøjede koncentrationer af miljøfremmede stoffer. Det betyder, at eutrofieringen gennem dens effekt på sedimentationen kan øge mængden af miljøfremmede stoffer, der tilføres sedimentet.

Miljøfremmede stoffer angribes af bakterier

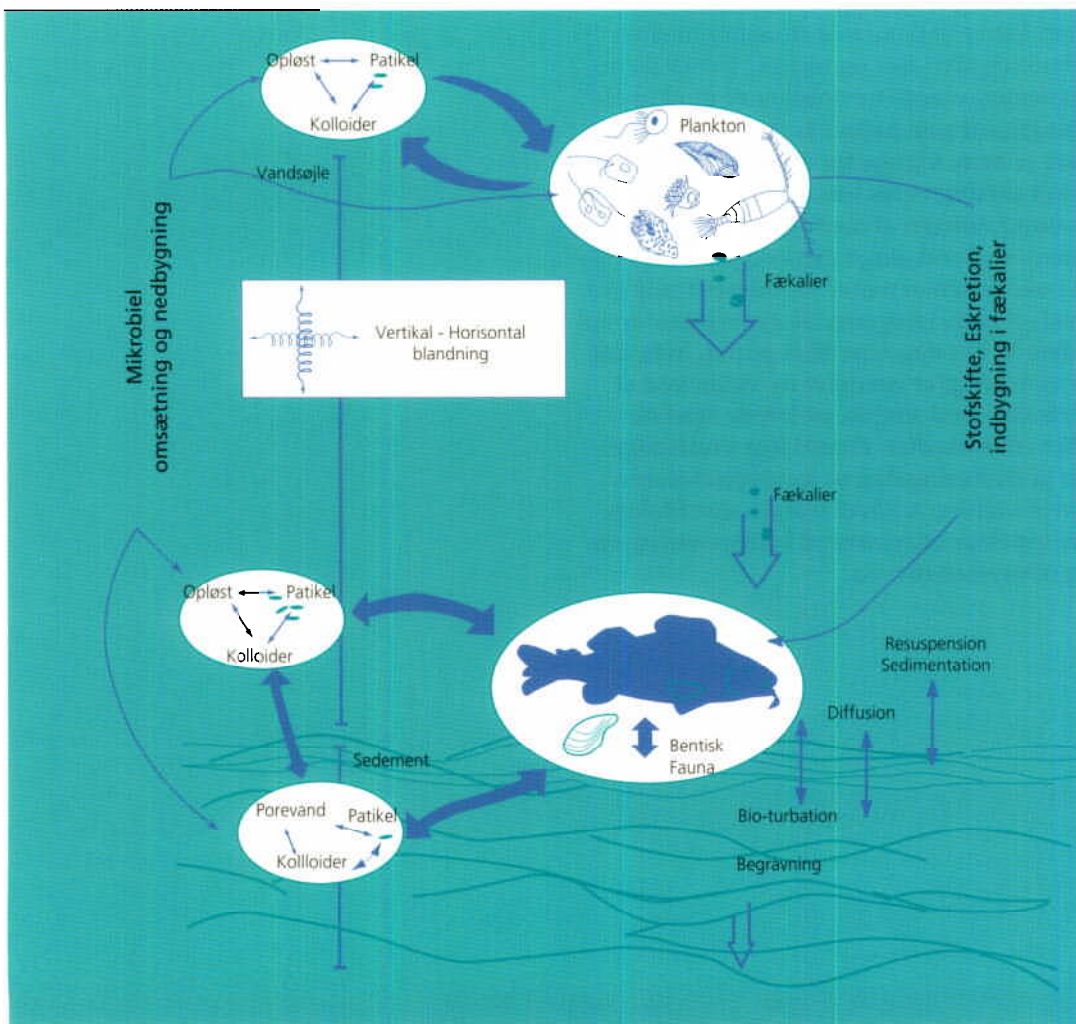
Selvom de miljøfremmede stoffer ikke umiddelbart kan udnyttes af det biologiske system, betyder det ikke, at de er helt modstandsdygtige. Fysiske parametre, som fx sollys og biologisk aktivitet fra fx enzymer udskilt af bakterier, vil starte en nedbrydning af de organiske forbindelser. Nedbrydningen starter i vandsøjlen, fx på den marine sne, og fortsætter i sedimentet. I sedimentet udføres langt størstedelen af nedbrydningen af miljøfremmede stoffer af det mikrobielle samfund, hvor primært bakterierne står for nedbrydning og omsætning af organiske (miljøfremmede) forbindelser. Omsætningen i sedimentet er, som vi tidligere har set, afhængig af forhold som organisk indhold, iltforhold og sammensætning af partikler. De organismer, der bedst er i stand til at påvirke forholdene i sedimentet, er den del af meio- og makrofaunaen, som lever af at æde detritus. Deres aktivitet influerer på den mikrobielle nedbrydning ved at påvirke sedimentets fysisk-kemiske egenskaber, koncentrationen af opløst organisk materiale og transporten af stof mellem sedimentet og vandet. Dermed er de gravende dyrs aktivitet afgørende for nedbrydningen af de miljøfremmede stoffer, selvom det meste af nedbrydningen udføres af det mikrobielle samfund.

Akkumulering op gennem fødekæden

På trods af at det er bakterierne, der står for nedbrydningen af de miljøfremmede stoffer, er det ikke dem, der lukker stofferne ind i fødenettet. Miljøfremmede stoffer kommer ind i fødenettet via de partikler som de associerer til, og som bliver spist af partikelædende organismer i både vandsøjlen og på bunden. Partikelædende organismer er primærføde for større dyr, hvorved de miljøfremmede stoffer bringes videre op gennem

fødekæden, for til sidst at ende i toppen af fødekæden hos fisk, pattedyr og mennesker (figur 24). På bunden er det de detritusædende organismer, som primært optager miljøfremmede stoffer, og derved danner grundlaget for en akkumulering op gennem fødekæden. Detritusæderne optager de miljøfremmede stoffer dels fra det indtagede materiale, dels direkte fra porevandet. Da de kan æde sediment med et højt organisk indhold - og dermed høj koncentration af miljøfremmede stoffer - med stor hastighed og endda har evnen til at fravælge mere uorganisk sediment, har de potentialet til at ak-

kumulere miljøfremmede stoffer i organismen. Akkumulering af potentielt skadelige forbindelser i bunddyrene kan have en stor betydning for havets økosystemer. Dels fordi en stor del af remineraliseringen af næringssalte og organisk materiale udføres af havbundens samfund, dels fordi de udgør de nederste dele af et fødenet, som er vigtigt for mennesket. Således finder kommercielt vigtige arter som rødspætte og torsk deres føde på bunden.



Figur 24
Akkumulering af miljøfremmede stoffer op gennem fødekæden.

Reaktioner på ændringer i miljøforholdene i havet styres af et komplekst samspil blandt usynlige organismer. Forståelse af mikroorganismernes rolle er afgørende for forklaring af de synlige effekter af menneskets påvirkning af miljøet. I denne rapport har vi derfor kraftigt betonet mikroorganismernes funktion og betydning i havets økosystemer. Men hvad med de store organismer som krebsdyr, fisk og hvaler? Det er de organismer, vi som mennesker er direkte afhængige af som føde, hvorfor de umiddelbart er mere vigtige for os end bakterier, uanset sidstnævntes væsentlige betydning i fx omsætningen af næringsalte. Er der ikke behov for forskning i store organismers rolle i økosystemet mere? Jo, men det skal ske med en mere integrerende synsvinkel i fremtiden. Vi er i dag nået til et punkt, hvor det er vanskeligt at generere ny viden ved at fortsætte med simple, isolerede skæbne- eller effektstudier. Fremtidige undersøgelser af livsbetingelserne for organismerne i havet kræver, at såvel fysiske som biologiske aspekter integreres på både populations- og økosystemniveau.

Indtil midten af 1970'erne antog man, at omsætningen i havet primært blev varetaget af en simpel en-strengt fødekæde, hvor fytoplanktonproduktion via zooplankton blev overført til fisk. Siden da har en række opdagelser ændret vor opfattelse af stofomsætningen i havet. Hovedparten af disse nyopdagelser er gjort inden for den mikrobielle del af fødekæden, hvor man bl.a. har vist, at bakterier og virus er meget centrale elementer i de marine fødenet.

Den havøkologiske forskning har hidtil fokuseret enten på havets organismer og deres fordeling i havet eller på strømme af stof og energi i havmiljøet. Begge områder har gjort betydningsfulde og spændende fremskridt gennem de seneste 20 år. Men såfremt vi ønsker at kunne forudsige effekter af ydre påvirkninger på havmiljøet, må der skabes en solid forbindelse mellem transport og omsætning af stoffer og energi og de organismer, som driver disse processer. Behovet for integrering er især nødvendig nu, hvor forstyrrelser i økosystemer opstår på grund af arter, der forsvinder som følge af fx overfiskning eller forurening. En forståelse af koblingen mellem organismers fordeling og forekomst og stof- og energistrøm vil kunne forbedre forudsigelser af effekter af den menneskeskabte påvirkning af havmiljøet. For at nå dette mål må den økologiske havmiljøforskning arbejde hen imod en fundamental forståelse af, hvorledes forskellige biologiske samfund kontrollerer omsætningen af organisk materiale og energistrøm i marine økosystemer. Denne TEMA-rapport forsøger at give et

helhedsbillede af de dominerende biologiske processer og deres koblinger i det marine økosystem.

Christensen, N., Paaby, H. & Holten-Andersen, J. (red) (1993): Miljø og samfund - en status over udviklingen i Danmark. Danmarks Miljøundersøgelser. 160 s. - Faglig rapport fra DMU nr. 93.

Fenchel, T. (red) (1992): Plankton dynamik og stofomsætning i Kattegat. Miljøstyrelsen. 244 s. - Havforskning fra Miljøstyrelsen nr. 10/1992.

Pedersen, F. B. (1991): Hydrografiske forhold i det sydlige Kattegat. Miljøstyrelsen. 104 s. - Havforskning fra Miljøstyrelsen nr. 3/1991.

Thomsen, H. A. (red) (1992): Plankton i de indre danske farvande. Miljøstyrelsen. 336 s. - Havforskning fra Miljøstyrelsen, nr. 11/1992.

Jacobsen, D. M. and Anderson, D.M. (1986): Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behaviour and mechanisms. J. Phycol. 22: 249-258

<i>anaerob:</i>	iltfrit
<i>autotrof:</i>	organisme, der udelukkende ernærer sig ved fotosyntese (se denne)
<i>basalstofskifte:</i>	det stofskifte, der går til at opretholde de basale livsfunktioner; hvilestofskifte
<i>biomasse:</i>	vægten af organismer i et bestemt område
<i>cilier</i>	fimrehår
<i>densitet:</i>	massefylde; forholdet mellem masse/vægt og rumfang - måles i g/cm ³
<i>detritus:</i>	dødt organisk materiale
<i>diffusion:</i>	spredning; væskers eller luftarters blanding som følge af molekylernes egne bevægelser
<i>enzym:</i>	proteinlignende katalytisk virkende stoffer i organismen af afgørende betydning for livsprocesserne
<i>eutrofiering:</i>	tilførsel af rigelige mængder af næringssalte
<i>foraminifere:</i>	skalbærende amøber; encellede marine organismer
<i>fotosyntese:</i>	grønne planters omdannelse af vand og luftens kuldioxid til kulhydrater ved hjælp af sollyset
<i>fytoplankton:</i>	planteplankton
<i>fækalier:</i>	ekskremitter
<i>græsning:</i>	processen, når et dyr spiser planter, fx når vandlopper æder fytoplankton
<i>heterotrof:</i>	organisme, der kræver organisk kulstof som næring
<i>holoplankton:</i>	organisme, der tilbringer hele livet i de frie vandmasser
<i>homogen:</i>	ensartet
<i>kloroplast:</i>	grønkorn; den del af plantecellen, hvor sollys omdannes til kemisk energi
<i>makrofauna:</i>	dyr, der er større end 1 mm

<i>meiofauna:</i>	dyr, der er mellem 0,2-2 mm store
<i>meroplankton:</i>	gruppe af organismer, der kun optræder i plankton i en kortere del af deres livscyklus
<i>mixotrof:</i>	organisme, der både kan lave fotosyntese og samtidigt optage organisk materiale
<i>oceanografi:</i>	havforskning; fysisk, kemisk og biologisk udforskning af havene
<i>organisk kulstof:</i>	kulstofholdigt materiale, der stammer fra levende organismer
<i>ostracoder:</i>	muslingekrebs; gruppe af dafnielignende krebsdyr på mellem 0,2-2 mm
<i>pesticider:</i>	kemiske midler til bekæmpelse af skadeorganismer, bruges i landbrug, gartnerier etc.
<i>plankton:</i>	små organismer, der lever i de frie vandmasser
<i>primærproduktion:</i>	plantecellernes opbygning af organiske stoffer ved hjælp af fotosyntese
<i>protozoer:</i>	encellede dyr
<i>regenerere:</i>	genskabe; gendanne en tabt del
<i>remineralisering:</i>	nedbrydning af organisk stof til uorganisk stof
<i>respiration:</i>	ånding
<i>sedimentation:</i>	aflejring; materiale som falder ned på havbunden
<i>selektiv:</i>	udvælgende
<i>silt:</i>	aflejret dynd; bundslam
<i>springlag:</i>	overgangen mellem to vandmasser, der er adskilt pga. forskellig vægtfylde
<i>tardigrader:</i>	bjørnedyr; små (0,1-1 mm) leddyr
<i>turbulent:</i>	urolig, oprørt
<i>vakuole:</i>	hulrum i en celle fyldt af en vandholdig væske eller gas

Danmarks Miljøundersøgelser

Danmarks Miljøundersøgelser - DMU - er en forskningsinstitution i Miljø- og Energiministeriet. DMU's opgaver omfatter forskning, overvågning og faglig rådgivning inden for natur og miljø.

Henvendelser kan rettes til:

Danmarks Miljøundersøgelser
Postboks 358
Frederiksborgvej 399
4000 Roskilde
Tlf. 46 30 12 00
Fax 46 30 11 14

*Direktion og Sekretariat
Forsknings- og Udviklingssektion
Afd. for Atmosfærisk Miljø
Afd. for Havmiljø og Mikrobiologi
Afd. for Miljøkemi
Afd. for Systemanalyse
Afd. for Arktisk Miljø**

** Indtil der er etableret faciliteter i Roskilde:
Tagensvej 135, 4. sal, DK-2200 København N
Tlf. 35 82 14 15, Fax 35 82 14 20*

Danmarks Miljøundersøgelser
Postboks 314
Vejlsøvej 25
8600 Silkeborg
Tlf. 89 20 14 00
Fax 89 20 14 14

*Afd. for Sø- og Fjordøkologi
Afd. for Terrestrisk Økologi
Afd. for Vandløbsøkologi*

Danmarks Miljøundersøgelser
Grenåvej 12, Kalø
8410 Rønne
Tlf. 89 20 17 00
Fax 89 20 15 14

*Afd. for Kystzoneøkologi
Afd. for Landskabsøkologi*

DMU udgiver følgende publikationer:

Arbejdsrapporter
Faglige rapporter
Tekniske anvisninger
TEMA-rapporter
R&D Projects
Årsberetninger

I årsberetningen findes en oversigt over det pågældende års publikationer. Årsberetning samt en opdateret oversigt over årets publikationer fås ved henvendelse til telefon: 46 30 12 00.

Tidligere udgivelser i serien TEMA-rapporter fra DMU

- Nr. 1994/1: Kvælstoftilførsel til Limfjorden
Brian Kronvang m.fl., 16 sider, kr. 50,-
- Nr. 1994/2: Luftforurening i danske byer
Kåre Kemp og Finn Palmgren, 42 sider, kr. 100,-
- Nr. 1995/3: Ozon som luftforurening
Jes Fenger, 48 sider, kr. 80,-
- Nr. 1996/4: Tungmetaller i danske jorder
John Jensen m.fl., 40 sider, kr. 100,-
- Nr. 1996/5: Forureningsbekæmpelse med mikroorganismer
Ulrich Karlson m.fl., 32 sider, kr. 30,-
- Nr. 1996/6: Status og jagttider for danske vildarter
Jesper Madsen m.fl., 112 sider, kr. 110,-
- Nr. 1996/7: Naturens tålegrænser for luftforurening
Morten Strandberg og Lisbeth Mortensen, 39 sider, kr. 60,-
- Nr. 1996/8: Anskydning af vildt
Henning Noer m.fl., 52 sider, kr. 80,-
- Nr. 1996/9: Kvælstofbelastning af havmiljøet
Henrik Paaby og Flemming Møhlenberg, 40 sider, kr. 60,-

