

Ø
K
O
L
O
G
I



Rosa, Mollerup Skov. TSS-1008#111

BASIS

Indhold

Økosystemet	side 3
Ordforklaring	side 4
Økosystembegrebet	side 5
Produktion og omsætning	side 11
Næringsioner og ionbytning	side 17
Nedbrydning og nedbrydere	side 19
Stofkredsløb - kvælstofomsætning i økosystemet	side 22
Plankton typer	side 25
Litteratur	side 31
Stikordsregister	side 33

Indledning

Økologi er den gren af biologien, der beskæftiger sig med organismers afhængighed af og påvirkning af hinanden og det miljø, som organismerne befinder sig i. Til sammen udgør organismer og miljø et økosystem.

Dette bind er en introduktion til økologien, som præsenterer de væsentligste begreber og sammenhænge. Hæftet er tænkt til NF undervisning eller andre C-niveauer.

Hvert kapitel er forsynet med ordforklaring og opgaver.

I

Økosystemet

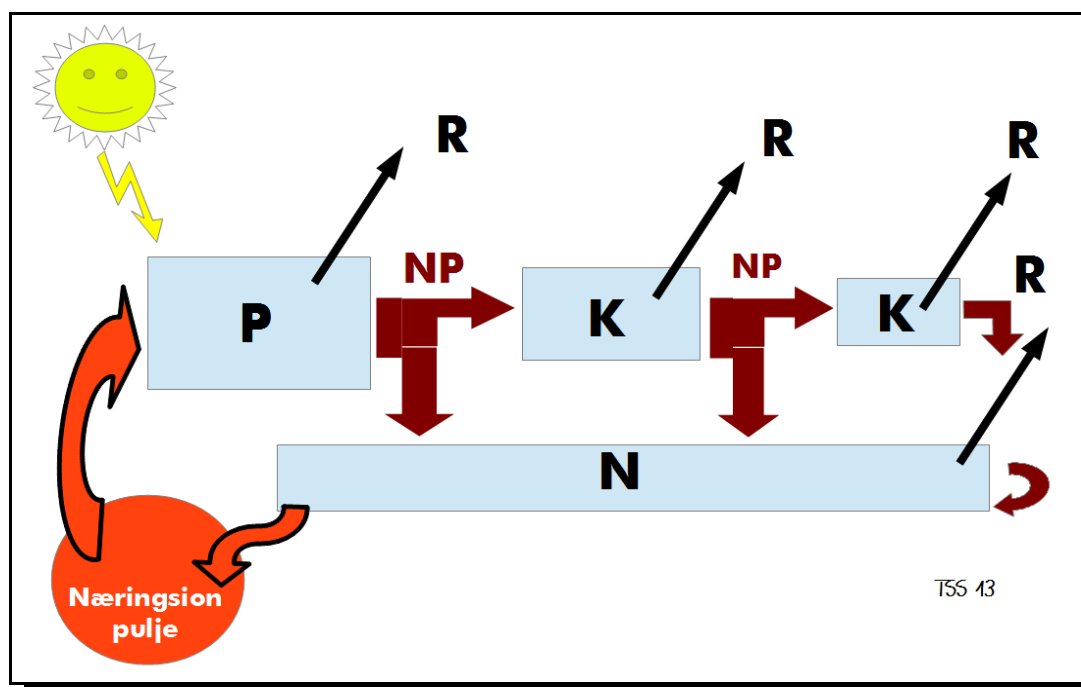
Oversigt over økologiske begreber, primærproduktion, struktur og omsætning, nedbrydning og nedbrydere samt stofkredsløb

Ordforklaring

Assimilation	En heterotrof organismes bruttoproduktion; lig med fødeindtag - ekskrementer
Autotrof	Organisme, der kan fremstille organisk stof alene ud fra CO₂, H₂O, næringsioner og lysenergi
Bruttoproduktion (BP)	Den totale mængde glucose, en plante fremstiller ved fotosyntesen
Fotosyntese	Kemisk proces, der fremstiller glucose ud fra kuldioxid, vand og lysenergi
Heterotrof	Organisme, der kræver allerede forarbejdet organisk stof
Konsument	Alle heterotrofe organismer i en fødekæde, et fødenet eller et økosystem. Konsumenterne er planteædere, rovdyr (og nedbrydere).
Nedbrydere	En del af konsumenterne, som primært lever af dødt organisk stof
Næringsioner	Mineraler fra forvitring eller nedbrydning: NH₄⁺, H₂PO₄⁻, SO₄⁻, Mg⁺⁺, K⁺ etc. Desuden NO₃⁻ fra nitrifikation. Alle stofferne er ioner.
Producent	Alle autotrofe organismer i en fødekæde, et fødenet eller et økosystem. Producenterne er planter med fotosyntese
Respiration	Organismernes universelle proces til fremstilling af energi, der skal bruges i organismens stofskifte
Ionbytning	

Økosystembegrebet

Økosystemet er en dynamisk ligevægt mellem organismer indbyrdes og mellem organismerne og deres omgivende miljø. Alle organismerne indgår i en vekselvirkning med hinanden, og de er afhængige af de øvrige organismers tilstedeværelse og funktion.



Figur 1 Standardmodel af økosystemets struktur.

I økosystemet opbygges organisk stof (lyseblå) ved fotosyntese (gul pil). Stoffet omsættes i de tre funktionsled i økosystemet: **producenter (P)**; **konsumenter (K)** og **nedbrydere (N)** (sorte bogstaver).

De røde pile repræsenterer hvert ledes nettoproduktion (NP), som dels optages i efterfølgende led, dels tilfalder nedbrydere som uomsat biomasse. De sorte pile repræsenterer leveomkostningerne i hvert led: **respiration (R)**

Overskydende uorganiske næringsstoffer fra mikroorganismernes stofskifte tilføres puljen i jorden, hvorfra planterne atter optager dem.

Økosystemet indeholder mange forskellige typer organismer; men de kan inddeles i tre hovedgrupper efter deres funktion i systemet: *producenter*, *konsumenter* og *nedbrydere* (figur 1).

Producenter er en fællesbetegnelse for alle organismer med *fotosyntese* eller *kemosyntese* - det vil sige organismer, der kan fremstille organisk stof af kuldioxid og vand ved hjælp af solenergi eller kemisk energi.

Producenterne er *autotrofe*¹. De kræver foruden vand og kuldioxid kun et passende udbud af mineraler (næringsioner - tabel 1). Dette trin udgør primærproduktionen i økosystemet.

¹ se oversigtsfigur Fysiologikompedium side 18

De øvrige organismer er *heterotrofe*². De kan ikke opbygge organisk stof fra grunden, som de autotrofe producenter kan, men de er henvist til at tage udgangspunkt i organisk stof, som andre har fremstillet. De lever af andre organismer; fordøjer dem til simple organiske stoffer, som fx aminosyrer og glucose og opbygger herfra deres egne proteiner, enzymer, kulhydrater, m.m. Konsumenter lever af plantemateriale eller dyrisk materiale; de kaldes henholdsvis planteædere og rovdyr. Organismer der lever af hinanden udgør en fødekæde eller - mere realistisk - et fødenet, da de fleste organismer har flere fødemuligheder end en enkelt planteart eller et enkelt byttedyr.

Nedbryderne er også heterotrofe organismer. Til forskel fra konsumenterne lever de af dødt organisk stof. Nedbryderne spiller en nøglerolle i økosystemet: de kan returnere uorganisk stof til producenterne fra den pulje af organiske rester, der til stadighed fremkommer - visne blade, døde stammer og rødder, ådsler, ekskrementer, m.m.; resultatet er at økosystemets stof bevæger sig i stadige kredsløb.

Næringsion	Eksempler på anvendelse i planten
NO_3^- , NH_4^+ (nitrat, ammonium)	Aminosyrer, protein, DNA, klorofyl
SO_4^{--} (sulfat)	Aminosyrer, enzymhjælpstoffer
H_2PO_4^- , HPO_4^{--} , PO_4^{---} (fosfat)	ATP, DNA, membranfedtstoffer
Mg^{++} (magnesium)	Klorofyl
Fe^{+++} , Cu^{++} , Zn^{++} (jern, kobber, zink)	Enzymhjælpstoffer

Tabel 1. Eksempler på anvendelsen af næringsioner i planten

Genbruget af biologisk bundet materiale suppleres af nytilførsel af uorganiske stoffer gennem forvitring af økosystemets mineralske bestanddele; det er også denne mekaniske eller kemiske forvitring, der skaber forudsætningen for at kunne starte biologisk aktivitet i nye økosystemer (se figur 2).

Planterne optager næringsioner (minerale på ion form) fra jordbunden. Næringsstofferne skal kunne optages med vandet gennem rødderne; derfor skal næringsstofferne findes i en tilgængelig form fremkommet ved forvitring af mineraljorden eller nedbrydning (mineralisering) af dødt organisk stof.

Karakteristisk for økosystemets funktion er at stof omsættes i kredsløb inde i systemet, medens energien strømmer gennem økosystemet og på den måde opretholder stofkredsløbene, organismernes og deres indbyrdes vekselvirkninger inde i det.

² se oversigtsfigur Fysiologikompændium side 19

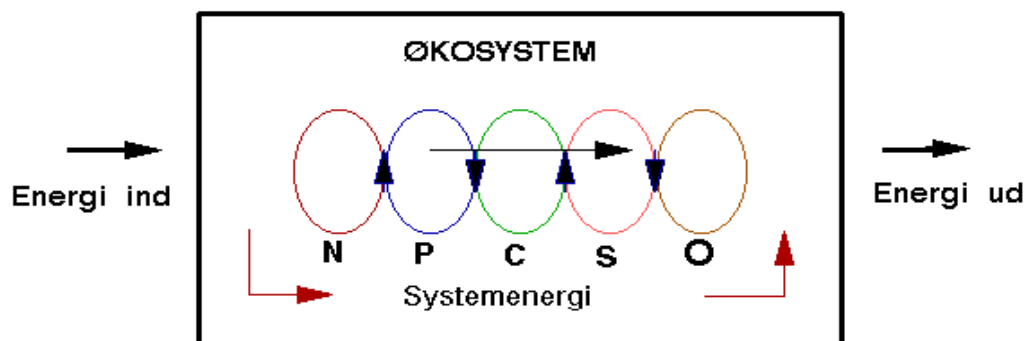
Figur 2

Eksempel på mekanisk forvitring:
 en "bombe", dvs en sten af vulkansk oprindelse udslynget ved et vulkanbrud i 1957 viser mekanisk forvitring af overfladen. Overfladen løsner sig i flager, smuldrer og lægger sig i et gruslag om stenens fod.

(TSS-9809#017 Fayal, Açores)



Figur 4 illustrerer meget skematisk stofkredsløbene i et ideelt, lukket økosystem. At økosystemet er et lukket system, betyder at der ikke udveksles stof med omgivelserne; men det er ikke isoleret - det modtager og afgiver energi.

**Figur 3 En model af et ideelt økosystem.**

Systemet er lukket, dvs. systemets stof omsættes i lukkede kredsløb - symboliseret med grundstofferne kvælstof (N), fosfor (P), kulstof (C), svovl (S) og ilt (O); men det er ikke isoleret, dvs. der er en energistrøm gennem økosystemet - symboliseret med energitilførsel (E_{ind} = lysenergi) og energiafgivelse (E_{ud} = varmetab). Energiophobningen i systemet - dvs biomassetilvækst og uomdannet dødt organisk stof er markeret med systemenergi (E_{system}).

For økosystemet i figur 3 gælder følgende formel:

$$E_{\text{ind}} = E_{\text{ud}} + \Delta E_{\text{system}}$$

Dvs økosystemets samlede primærproduktion (**bruttoprimærproduktion** = den energi der bindes ved fotosyntesen) er lig med systemets samlede energiforbrug (= totalrespiration) + ændringen i økosystemets indre energi (= biomassetilvækst).

I nye, umodne økosystemer vil der ophobes biomasse: der bliver flere og større organismer.

Efterhånden som systemet udvikles formindskes systemtilvæksten - ΔE_{system} i formelen ovenfor - og økosystemet nærmer sig den tilstand, der karakteriserer et modent, veludviklet og stabilt økosystem: at energitilførsel (bruttoproduktion) er lig med energiforbruget i systemet.

□ □ □

Opgave 1

Fødekæder i en skov.

Tegn fødekæder/fødenet mellem følgende organismer:

ugle	solsort	blåmejse	edderkop	ræv	mus
bladlus	plante	snegl	bille	sommer- fuglelarve	frø
tårnfalk	regnorm	spidsmus	mår		

Hvor mange forskellige fødekæder kan der tegnes?

Hvad er fordelene for organismerne ved at indgå i et fødenet?

Hvilke af organismerne er producenter, konsumenter og nedbrydere?

(efter Tjek på biologien; Gyldendal 2008)

Opgave 2

Et stigende antal gæs på vej til yngleområderne mod nord søger føde på dyrkede marker i stedet for som tidligere på uopdyrkede ferske og salte enge. Dette sker på trods af, at gæssene oftere forstyrres på dyrkede marker.

Tabellen viser hvor meget energi kortnæbbet gås optager og forbruger på henholdsvis en eng og en nysået kornmark i Vestjylland. En stor del af energioverskuddet i den optagne føde oplagres som fedt (fedt indeholder 38 kJ/g).

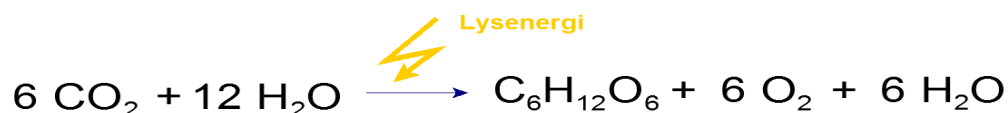
	Energiforbrug kJ/døgn	Energioptagelse kJ/døgn	Vægtforøgelse g/døgn
Fødesøgning på eng	1088	1267	
Fødesøgning på nysået mark	1280	2824	

- Beregn, hvor mange gram en gås tager på pr døgn, når den søger føde på en eng og når den søger føde på en nysået mark (beregn vægtforøgelsen som fedt).
- Hvorfor er energiforbruget forskelligt på de to fødesøgningssteder?
- Hvad opnår gæssene ved den ændrede adfærd?.

(efter Biofag nr 9, 1997)

Produktion og omsætning

Producenterne i økosystemet er de autotrofe organismer - dvs. de organismer, der ved hjælp af fotosyntesen kan omdanne lysenergi til kemisk energi og samtidigt udnytte denne energi til produktion af organisk stof.



Fotosyntesen indebærer, at vandmolekylet spaltes af lysenergien; hydrogenet reagerer med kuldioxid og bliver til glucose; resten af vandmolekylet udskilles som iltmolekyler³.

Processen foregår i bladenes grønkorn, som indeholder det grønne bladfarvestof *klorofyl*, som kan absorbere lysenergi (primært blå og rødt lys i det synlige spektrum).



Figur 4
Egeblade med begyndende efterårsfarve.

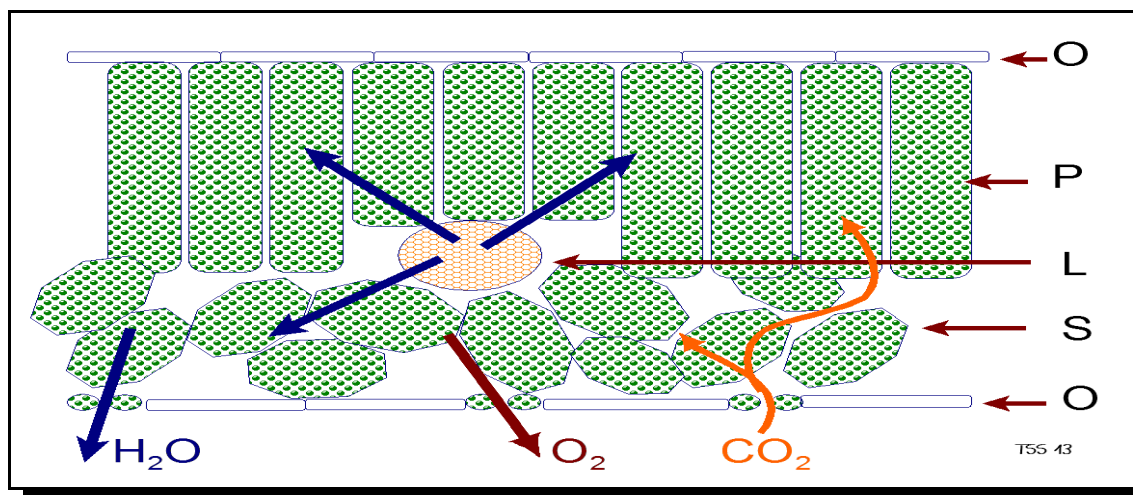
Klorofylmolekylerne trækkes tilbage fra bladene, således at bladet kan fældes uden et tab af værdifulde næringsstoffer (jvf tabel 1). Efterårsfarver: se Økologikompendium I side 33-36.

(TSS-201010#00)

Figur 5 viser skematisk opbygningen af et blad. Der er et eller flere lag af tætstillede, aflange celler på højkant - det ligner en palisade, deraf navnet palisadevæv - øverst, og nedenunder et løst væv af uregelmæssige celler med større eller mindre mellemrum imellem sig - svampevæv. På langs af bladet løber ledningsstrengene, som forsyner bladet

³ Reaktionen skrives ofte: $6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ O}_2$, men heraf fremgår det ikke, at det er vandmolekylet, der spaltes af lysenergien

med vand og næringsioner samt transporterer de opbyggede stoffer til ikke-fotosyntetiserende dele af planten - fx rødderne.

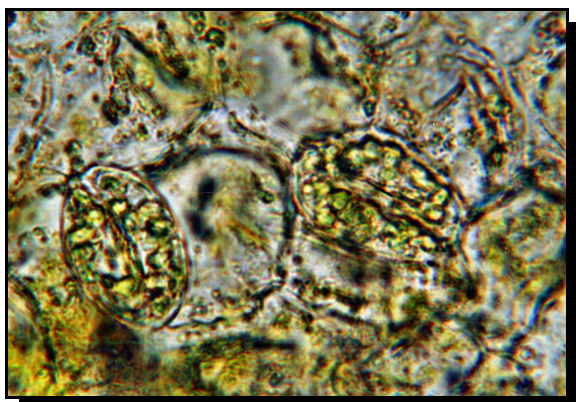


Figur 5 Skematisk tværsnit af et blad.

Spalteåbninger på undersiden med gønkornholdige celler. O = **overhud** (celler uden gønkorn); P = **palisadevæv** (af lange, lodret stillede celler med gønkorn); L = **ledningsstreng**; S = **svampevæv** (uregelmæssige celler med gønkorn - mellemrum mellem cellerne).

Blå pile: vandtransport; rød pil: iltransport; orange pil: kuldioxidtransport (alle tre diffusionsprocesser).

Kuldioxid diffunderer ind i bladets hulrum - og derfra ind i cellerne, gennem åbninger i bladundersiden - spalteåbninger, dannet af to ovale celler, som kan åbne og lukke for spalten imellem sig - læbeceller. Læbecellerne har gønkorn, hvorimod de omgivende overhudsceller er klorofylløse (figur 6).



Figur 6

Mikrografi af spalteåbninger/læbeceller på undersiden af et blad (x 50). (TSS-200809#00)

Fotosynteseprocessen i bladene ender med produktionen af glucose. Den totale mængde glucose produceret vha. fotosyntesen kaldes **bruttoproduktion (BP)**.

Glucose benyttes som råmateriale til fabrikation af alle andre plantestoffer - til dette formål skal der tilføres uorganiske ioner (se tabel 1). Denne produktion kaldes **nettoproduktion (NP)** og udgør plantens tilvækst.

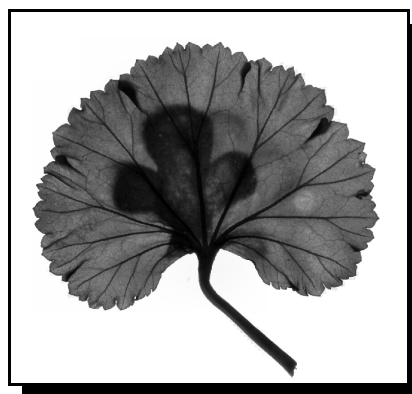
Ionerne transporteres med vandet fra rødderne gennem stænglens eller stammens ledningsstreng ud til bladstilkene og herfra gennem bladets ledningsstreng ud til de enkelte celler (figur 5).

Overskuds glucose lagres i dagtiden som stivelse i bladene (figur 7), men transporteres derefter - hos de fleste planter omdannet til saccharose - til andre ikke-fotosyntetiserende dele af planten for at indgå i produktion af organisk stof der eller indgå i opbygning af

kulhydratdepot. Ledningsstrengene er todelte, således at den ene halvdel tager sig af vand- og ion transport opad i planten og den anden halvdel tager sig af transport af organisk stof både opad og nedad i planten.

Figur 7 viser hvorledes det kan påvises, at bladet deponerer stivelse i dagtimerne og efterfølgende transporterer sukker væk fra bladet:⁴

Et pelargonieblad pakkes ind i en skærm, hvori der er udklippet et mønster (- i dette tilfælde en kløverblad-figur). Planten sættes i dagslys. Næste dags eftermiddag affarves bladet i alkohol og farves med J-KJ reagens. På de belyste områder farves stivelsen blåsort - ikke belyste områder farves ikke.



Figur 7

Et pelargonieblad har haft en skærm med en udklippet figur påsat et døgn. Derefter er bladet affarvet i alkohol og farvet med jodreagens (x 0,5). (TSS- 200809#00).

Det koster en stadig energitilførsel at holde plantens stofskifte igang. Denne energitilførsel kan betragtes som plantens leveomkostninger.

Planterne producerer energi til stofskifteprocesserne ved at forbrænde kulhydrat eller fedt - processen kaldes **respiration (R)**.



Fotosyntesen foregår kun i klorofylholdige dele af planten - og kun så længe, der er sollys; hvorimod respirationen foregår i alle dele af planten - hele døgnet.

Plantens bruttoproduktion (BP) er lig med nettoproduktion (NP) plus respiration eller ved at vende om på faktorerne: plantens tilvækst (NP) er lig med bruttoproduktionen (BP) minus respirationen (R).

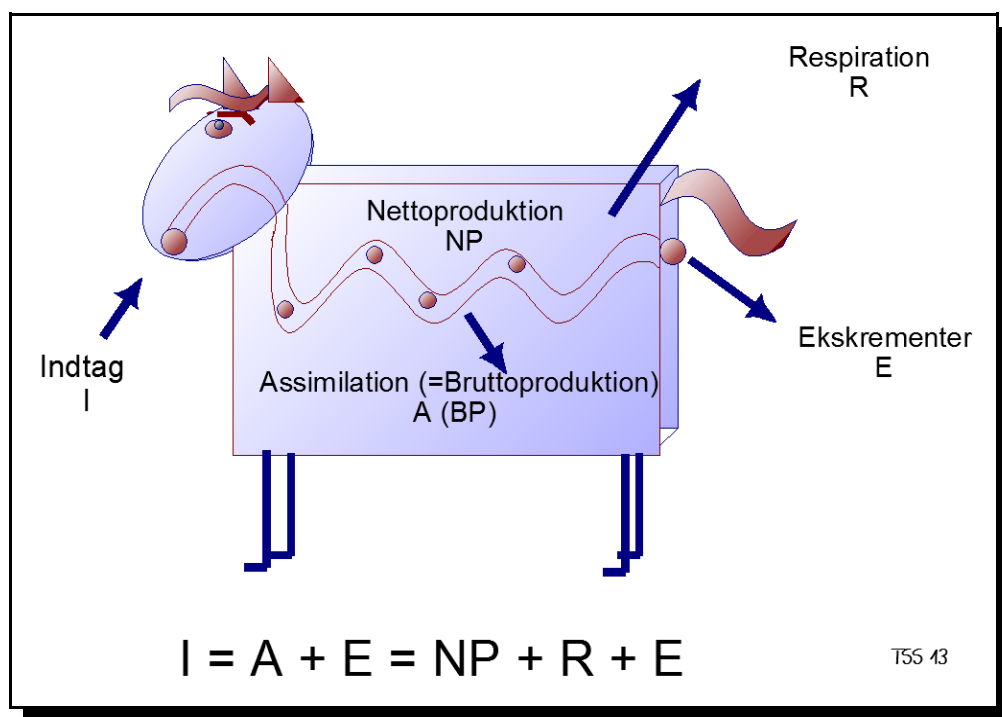
$$\text{BP} = \text{NP} + \text{R}$$

Det er nettoproduktionen, der omsættes i fødekæden. Plantematerialet ædes af planteædere eller rovdyr æder planteædere eller andre rovdyr (figur 1 og 8).

Dyret indtager en fødemængde (I). Føden fordøjes og den fordøjelige del optages fra tarmen. Den fordøjelige del udgør dyrets **assimilation (A)**; begrebet svarer til plantens bruttoproduktion. Ufordøjelige dele udskilles som **ekskremitter (E)**.

Dyr har lige som planter en konstant energiproduktion til at holde stofskifteprocesser, m.m. i gang - det er dyrets leveomkostning (**respiration R**). Trækkes respirationen fra assimilationen fås dyrets tilvækst (**nettoproduktion NP**).

⁴ Forsøget er et elegant, klassisk forsøg udført i 1862 af Julius von Sachs. Forsøgsbeskrivelse: Vejledninger 3: Småforsøg side 14.

**Figur 8**

Skematisk oversigt over stofskifte og stofomsætning i en heterotrof organisme = et dyr. Føde indtages; føden fordøjes - det der kan fordøjes optages (assimilation), resten udskilles som ekskrementer. Noget af det assimilerede stof forbrændes (respiration) og resten udgør dyrets vækst (nettoproduktion). (Sammenlign figur 20 i fysiologikompendium)

Fødeindtaget bliver dermed lig med assimilation plus ekskrementer eller lig med nettoproduktion plus respiration plus ekskrementer (se ligning i figur 8).
 Eller hvis ligningen omordnes: nettoproduktion = fødeindtag - respiration - ekskrementer.

Man kan beregne tre forskellige effektiviteter, som definerer organismens nettoeffektivitet, dens fødekædeeffektivitet og dens fordøjelseffektivitet.

Boks 1. Stadier mod forståelsen af fotosyntesen.

Julius von Sachs forsøg til påvisning af stivelsesdannelse i blade (figur 7) var en del af den række af eksperimenter og teorier, der langsomt førte frem til den viden om og opfattelse af fotosyntesen, vi har i dag. Før ham havde Joseph Priestley allerede i 1771 udført en række forsøg for at undersøge den virkning, som levende organismer har på en afspærret luftmængde. Han fandt, at dyr "fordærver" luften, således at et dyr ikke kan leve og et lys ikke brænde i den; men tillige, at planterne er i stand til at rense en sådan "fordærvet" luft, således at den igen kan nære forbrændinger og tjene til ophold for dyr.

To år senere opdagede han luftarten ilt.

Pristley skriver:

"..Den syttende August 1771 satte jeg et Mynteskud ind i en Luftmasse, hvori et Lys ikke længere kunde brænde, og den syv og tyvende samme Maaned fandt jeg, at nu kunne et Lys meget godt brænde deri. Jeg gentog dette Forsøg uden mindste Forandring i Resultatet 8-10 Gange i løbet af Sommeren"

"..Når man sætter Mynteskud i Luft, der er meget fordærvet ved Gæring, dør de snart og Bladene bliver sorte; men dersom de ikke dør straks, vokser de deri paa den mest overraskende Maade. Og jeg har aldrig under nogen Omstændigheder set en saa kraftig Vækst som i denne Slags Luft, der er saa ødelæggende for Dyrenes Liv"

"...Denne Iagttagelse har ledet mig til den slutning, at Planterne, langt fra at paavirke Luften paa samme Maade som Dyrene ved deres Respiration, frembringer de modsatte Virkninger og stræber efter at bevare Atmosfæren mild og sund, naar den er bleven skadelig som Følge af deres Død og Forraadnelse."

"...Forsøgene over den delvise Forbedring af Luften ved Hjælp af voksende Planter, - skønt disse ved forsøgene var indesluttede i et unaturligt Fængsel, - tjener til at gøre det meget sandsynligt, at den Skade, som Atmosfæren bestandig lider ved en saa stor Mængde Dyrs Respiration og ved Forraadnelsen af en saa stor Masse Plante- og Dyrestof, oprettes af Planterne i det mindste for en Del; og naar man med Hensyn til den store Mængde Luft, der af de omtalte Aarsager daglig fordærves, ser hen til den umaadelig store Mængde Planter, der vokser paa Jordens Overflade paa steder, der passer for deres Natur, og som følgelig i fuld Frihed udøver alle deres indaandende og udaandende Kræfter, saa kan man ikke undslaa sig for at tro, at alt er kompenseret, og at Lægemidlet er afpasset efter Ondet"

Joseph Priestley: Observations on different Kinds of Air vol 1, 1774. Citeret i P. Boysen Jensen: Plantefysiologi 2. Udg. Munksgaard 1943.

Næringsioner og ionbytning

Planterne kræver en stadig tilførsel af næringsstoffer for at holde produktionen i gang; men da mængden af tilgængelige plantenæringsstoffer i en given jordtype er begrænset, er planterne afhængige af at næringsstofferne kan genbruges og cirkulere i økosystemet (se figur 1 og 3).

Kulstoffet, der er bundet i nedfaldsløvet, må returneres til atmosfæren for at holde fotosyntesen igang. Næringsionerne - Na^+ , K^+ , Mg^{++} , Ca^{++} , Fe^{++} , H_2PO_4^- , NO_3^- , NH_4^+ , etc. - som planterne har optaget og indbygget i organisk stof, skal ligeledes returneres til jorden, så de kan optages påny (figur 9; se også stofkredsløb i økosystemet: kvælstofs kredsløb, side 22). Nedbryderne - dvs mikroorganismene og svampene - er det led som sørger for denne stofcirkulering.

Almindelig muldjord (fx skovjord eller markjord) består af en blanding af sand, ler og humus. Sand og ler fremkommer ved forvitring af det mineralske udgangsmateriale (jvf side 7), medens humus fremkommer ved nedbrydning af planterester: humus er de større eller mindre partikler, der er tilbage, når nedbrydningen er så langt fremskreden, at den oprindelige struktur ikke længere kan erkendes (figur 9 og ?); humuspartiklerne består især af lignin - den sværest nedbrydelige del af plantematerialet.

Under forvitring af lerpartikler og nedbrydning af planterester opstår der negative overfladeladninger på partiklerne. De negative ladninger fastholder de frigivne positive ioner, der er opløst i jordvæsken.

Partiklerne fungerer som næringsionmagasin for planterne, det vil sige at de positive næringsioner, der frigives ved nedbrydning fastholdes af humuspartiklerne indtil planterødderne har brug for dem. På denne måde forhindres udvaskning af næringsionerne.

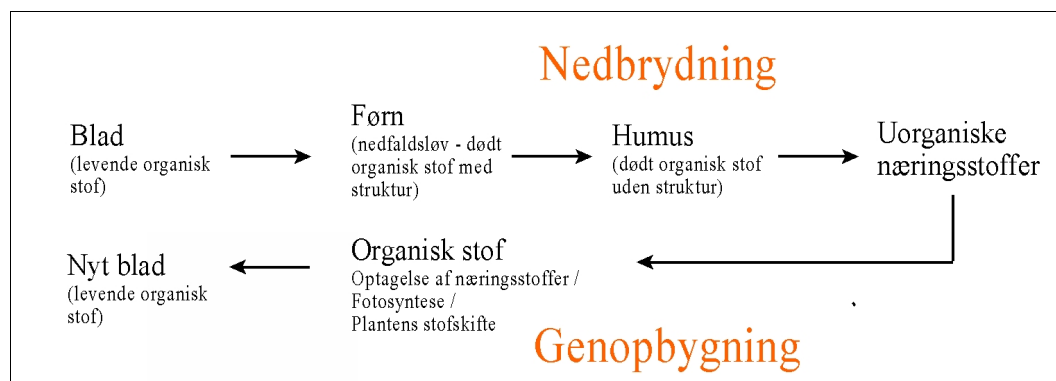
Planterødderne udskiller H^+ ioner fra rodhårscellerne. Rodhårscellerne udskiller desuden CO_2 fra respirationen, som ved reaktion med vandet i jorden danner kulsyre; kulsyren fraspalter også H^+ ioner.

H^+ ioner binder stærkere til jordpartikler end de øvrige positive næringsioner og skubber de bundne ioner fri af partiklerne og ud i opløsning.

Hele processen er en *ionbytning*.

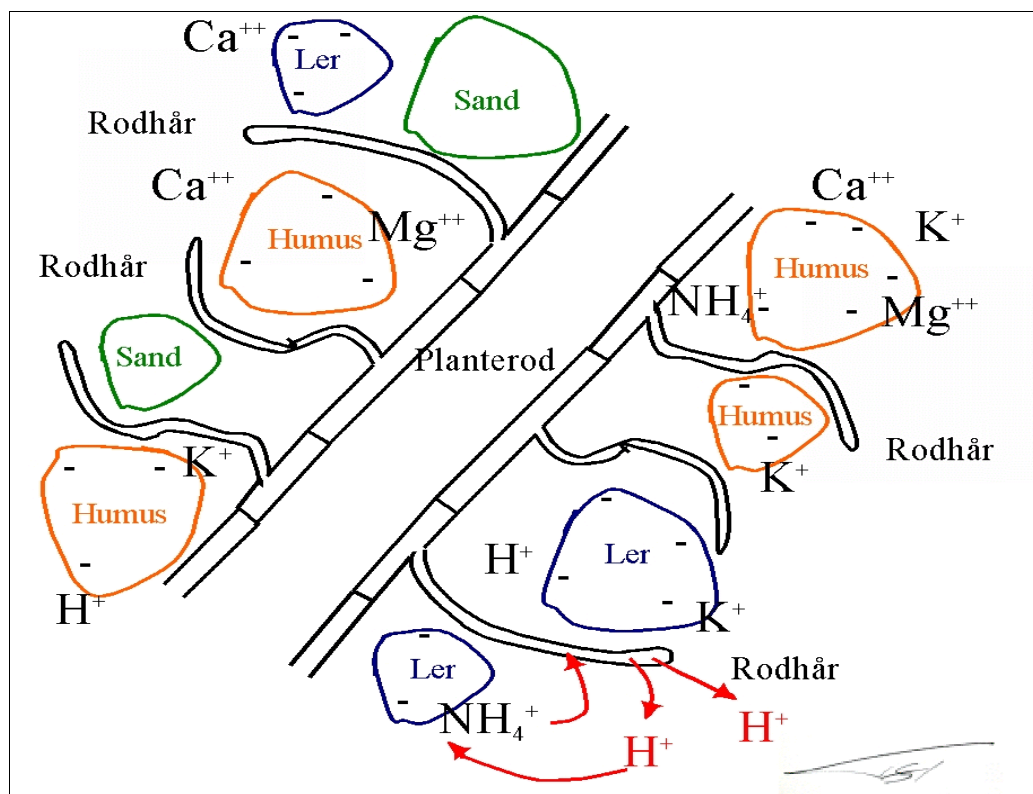
H^+ ionerne skaber desuden en elektrisk potentialeforskel over rodhårscellernes membran, som udnyttes til at drive de opløste positive næringsioner ind i cellen gennem specialiserede transportproteiner (specifikke for en eller flere slags ioner).

Negative næringsioner bindes til H^+ ioner og det neutrale molekyle transporteres gennem tilsvarende særlige transportmolekyler.



Figur 9 Princippet i økosystemet.

Organiske stoffer nedbrydes til uorganiske næringsioner, som genoptages og indbygges i nyt plantemateriale: stofkredsløb (sammenlign med figur 6). "Levende" organisk stof bruges i betydningen organisk stof i levende celler.



Figur 10 Meget skematisk illustration af jordstruktur og ionbytning.

Rodhårene udpumper H^+ ioner (rød farve) eller H^+ ioner fremkommer, ved at de aktive rodceller udskiller CO_2 som ved reaktion med vandet i jorden laver kulsyre. Humus- og lerpartiklerne i jorden har en negativ overfladeladning (som resultat af forvitring/nedbrydning). Den negative ladning tiltrækker og fastholder positive næringsioner i jordvæsken (Ca^{++} , K^+ , NH_4^+ , m.fl.). H^+ ioner bindes stærkere til jordpartiklerne end de øvrige; H^+ ionerne tvinger de øvrige ioner i opløsning, hvorfra de kan optages af rodhårscellerne (røde pile). Der er sket en ionbytning

Nedbrydning og nedbrydere

Organismerne i et økosystem inddeles i de tre hovedgrupper: producenter, konsumenter og nedbrydere efter deres placering og funktion i økosystemet.

Det fælles udgangspunkt for alle fødekæderne er producenterne. Producenterne er alle økosystemets planter med fotosyntese. De opbygger det organiske stof, der omsættes af de efterfølgende led i fødekæderne. Figur 12 viser et eksempel på et skovøkosystem.



Figur 11.
Kastaniestammer og skovbund. Vestereng Skov

(TSS-200907#59)

Producenterne (dvs træer og græsser og urter) opbygger gennem fotosyntesen den mængde organisk stof - nettoprimærproduktionen - som omsættes i økosystemet; desuden kan en del af produktionen deponeres i økosystemet (fx i vedtilvækst eller uomsat organisk stof: humus).

En del af planternes nettoproduktion fortæres af insekter, fugle, pattedyr, etc. på skovbunden og i bladhanget. Dyrene er igen bytte for andre dyr - rovdyr - i skoven. Disse mere eller mindre forgrenede fødekæder udgør de såkaldte *græsningsfødekæder* i økosystemet. Her er det *levende biomasse*, der omsættes.

Størstedelen af planternes nettopproduktion omsættes dog ikke i græsningsfødekæderne, men derimod i *nedbryderfødekæder* i eller i nær kontakt med jordbunden.

Nedbryderfødekæden tager udgangspunkt i *dødt plantemateriale*, fx nedfaldne blade (førn). Planteresterne omsættes - langsomt - af bakterier og svampe (*egentlige nedbrydere*). Disse organismer svarer til planteæderne i græsningsfødekæden, men de er ikke så iøjnefaldende - de er mikroorganismer.

Dernæst kommer en gruppe organismer (*hjælpenedbrydere*), som delvis lever af let-omsættelige stoffer i plantematerialet, men hovedsageligt af bakterier og svampe - fx regnorme, rundorme, tusindben og bænkebidere (fig 12).

Til sidst egentlige rovdyr: insekter, insektlarver, orme, muldvarpe etc.

I dette led sammenvæves nedbryderfødekæden og græsningsfødekæden ofte, således at resultatet bliver et fødenet.

Dødt dyrisk materiale og ekskrementer er udgangspunkt for tilsvarende nedbryderfødekæder. Her er insekter og insektlarver særdeles fremtrædende både i første, andet og tredje led (fx gødningsbiller, ådselbiller og rovbiller).

Nedbrydning af plantemateriale kompliceres af, at materialet indeholder cellulose og andre strukturstoffer.

Planternes cellevægge indeholder cellulosefibre⁵ indlejret i en grundmasse af forskellige andre kulhydrater. Den færdige fiberstruktur stabiliseres af lignin⁶ og evt andre imprægneringsstoffer - fx garvestoffer og harpikser.

Ligninmolekylerne ligger som et finmasket net uden om cellulosefibrene, og gør nedbrydningen vanskelig for organismene.

Desuden er det kun et fåtal af nedbryderbakterierne og -svampene, der er i besiddelse af cellulosespaltende enzymer.

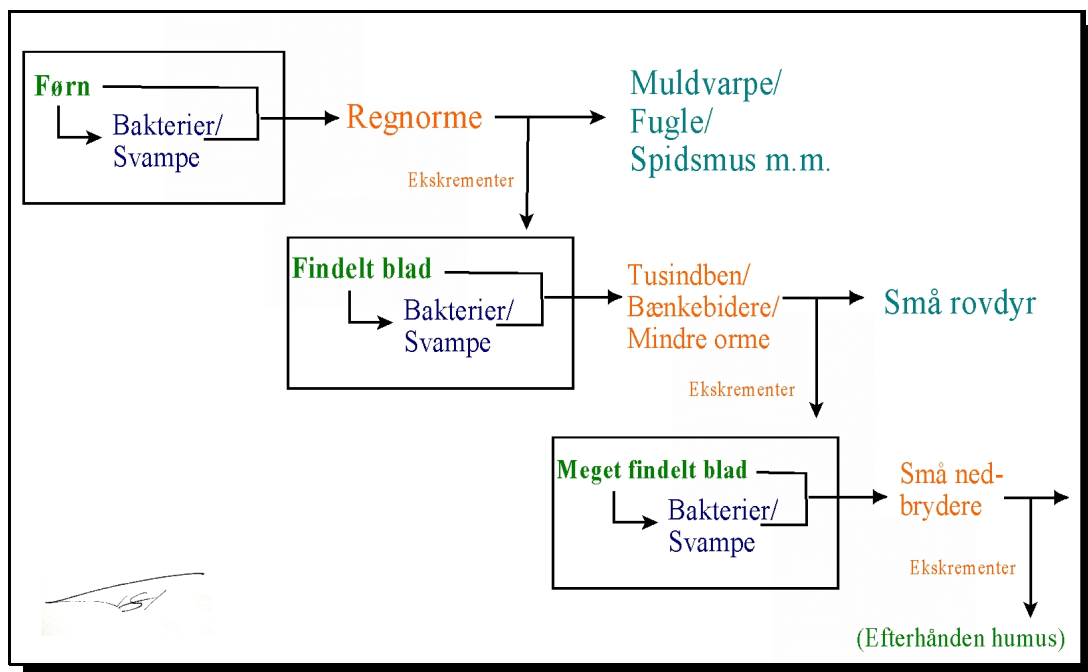
Det er her hjælpenedbrydernes tilstedeværelse bliver central: de findeler plantematerialet mekanisk - dvs bryder netstrukturen uden om cellulosefibrene - således at de egentlige nedbrydere får en meget større overflade, deres enzymer kan virke på (figur 13).



Figur 12 *Kugletusindben på blad*
(TSS-198310#00)

⁵ Cellulose er et polysachcarid sammensat af glucose molekyler. Et molekyle består af omkring 14000 glucoseenheder. Celulosemolekylet er mange gange foldet og foldningen stabiliseret af brintbindinger. Bundter af foldede cellulosemolekyler udgør en fibril. Bundter af fibriller udgør en cellulosefiber.

⁶ Lignin (= vedstof) er et komplekst molekyle med phenyl-propyl enheder som grundstruktur. Enhederne er sammenkoblet i en stort net ved reaktioner mellem -OH sidegrupper i molekylerne.



Figur 13 Nedbrydning.

Nedbrydere og hjælpenedbrydere omsætter i en langsom, trinvis proces planterester til humus (sammenlign med figur 9). De egentlige nedbrydere er bakterier og svampe (blå); hjælpenedbrydere er orme, bænkebidere, tusindben, m.m. (orange).

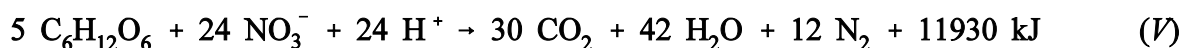
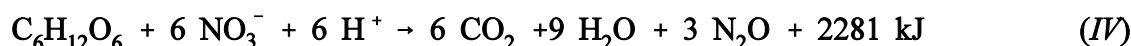
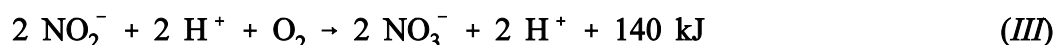
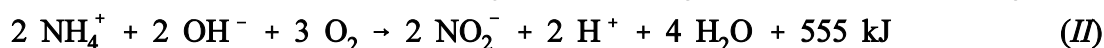
Nedbryderbakterierne har heller ikke altid alle de enzymer, der skal bruges til en komplet nedbrydning af strukturstofferne - de vil afløse hinanden efterhånden som materialet bliver tjenligt.

Stofkredsløb - kvælstofomsætning i økosystemet

Organiske kvælstofforbindelser fx proteiner, urinstof, nukleinsyrer og kvælstofholdige kulhydrater tilføres jordbunden ved planters, dyrs og mikroorganismers død og gennem dyrenes ekskrementer og omsættes af bakterier og svampe til uorganisk kvælstof i form af ammoniak (NH_3) (*ammonifikation*, proces I i tabel 2, figur 11).

Bakterier kan omsætte kvælstofforbindelserne både aerobt og anaerobt; den anaerobe omsætning kaldes aminosyregæring eller forrådnelse.

Ammoniak udskilles som affaldsprodukt fra bakteriers og svampes stofskifte så længe, der er tilstrækkeligt med kvælstofforbindelser i materialet til at dække mikroorganismernes eget behov (se C:N forhold forrige side). Ammoniak omdannes straks ved kontakt med vandet i jorden til ammonium (NH_4^+).



Tabel 2. Oversigt over kemiske reaktioner i kvælstofs kredsløb.

- I: **Ammonifikation:** eksempel på ammonifikation: aminosyren alanin omdannes til propionsyre, eddikesyre, kuldioxid og ammoniak.
- II og III: **Nitrifikation:** nitritbakterier ilter ammoniak til nitrit; nitratbakterier ilter nitrit til nitrat. Energiudbyttet er ikke særligt stort ved processerne, så nitritbakterierne skal ilte 19 mg ammonium for at få energi nok til at producere 1 mg glucose, tilsvarende skal nitratbakterierne ilte 140 mg nitrit pr mg glucose
- IV og V: **Denitrifikation:** glucose forbrændes ved en nitratrespiration til atmosfærisk kvælstof eller dinitrogenoxid. Til sammenligning er energiudbyttet ved en almindelig respiration 2820 kJ pr mol glucose.
- VI: **Kvæstoffiksering:** atmosfærisk kvælstof reduceres til ammoniak. Processen kræver tilstedeværelse af et særligt enzym - nitrogenase - og er desuden særdeles energikrævende.

Fotoautotrofe planter kan benytte såvel ammonium som nitrat som kvælstokilde - dog er

nitrat den foretrukne kilde for græsser og andre landbrugsafgrøder (med undtagelse af ris), medens træer næsten udelukkende optager ammonium.

Ammonium indgår direkte i plantens stofskifte, medens nitrat først skal omdannes til ammoniak, før kvælstoffet kan indbygges i organiske forbindelser.

Begge kvælstof-ioner optages gennem rødderne; men optagelsen af ammonium-ioner sker i konkurrence med en anden type autotrofe organismer i jorden: *kemoautotrofe* bakterier af slægten *Nitrosomonas*.

Disse bakterier anvender ammonium både som kvælstofkilde og som energikilde. Ammonium iltes til nitrit (NO_2^-), og den vundne energi bruges til opbygning af glucose ud fra kuldioxid og vand (*kemosyntese*).

En anden kemoautotrof bakterie, *Nitrobacter*, kan skaffe sig energi ved at ilte nitrit til nitrat (NO_3^-). Energien benyttes som for *Nitrosomas* vedkommende til produktion af glucose. Resultatet af begge bakteriers aktivitet er at ammonium omdannes til nitrat; der er foregået en *nitrifikation* (proces II og III i tabel 2).

Begge nitrifikationsbakterier er strengt aerobe, og de trives kun hvis iltforsyningen er god.

Nitraten optages af planterne, eller udvaskes hvis der er et nitratoverskud i forhold til planternes behov og optagelseevne.

Under iltfrie forhold som opstår i dårligt gennemluftet jord eller rundt om aktive planterødder, kan der også foregå en *denitrifikation*.

Ved denitrifikation forstås en bakteriel omsætning af nitrat til nitrit, ammoniak, kvælstofilte eller frit kvælstof. Omsætning af nitrat helt til N_2 eller N_2O (egentlig denitrifikation) foretages kun af visse denitrifikationsbakterier. Når der er iltmangel i jorden, blokeres nitrifikationen og ammoniak fra ammonifikation og denitrifikation vil ophobes i jorden og efterhånden fordampe til atmosfæren.

Konsekvensen af denitrifikationsprocesserne er, at kvælstof forsvinder ud af det biologiske kredsløb i økosystemerne.

Atmosfærisk kvælstof (N_2) kan atter bringes i biologisk kredsløb i økosystemerne ved en mikrobiel proces: *kvælstoffiksering*.

Kvælstofmolekylet spaltes og reduceres til ammoniak. Denne ammoniak indbygges dernæst i aminosyrer, nukleinsyrer og andre kvælstofforbindelser, som indgår i organismens stofskifte.

De kvælstoffikserende organismer er på denne måde uafhængige af andre kvælstofkilder selv om det kræver endog meget store energitilførsler at udføre processen (proces VI i tabel 2).

Ved organismernes henfald indgår det bundne kvælstof i systemets pulje af dødt organisk materiale.

De mest betydende kvælstofbindere er bakterier af slægten *Rhizobium* i symbiose med bælgeplanter og cyanobakterierne, som samtidig er fotosyntetiserende. Det højest udviklede og mest effektive kvælstofbindingssystem er symbiosen mellem bælgeplanter og *Rhizobium*arter.

II

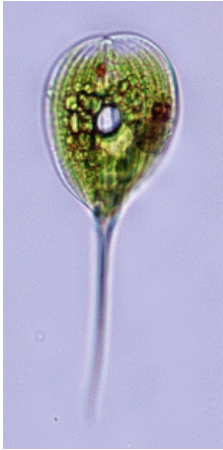

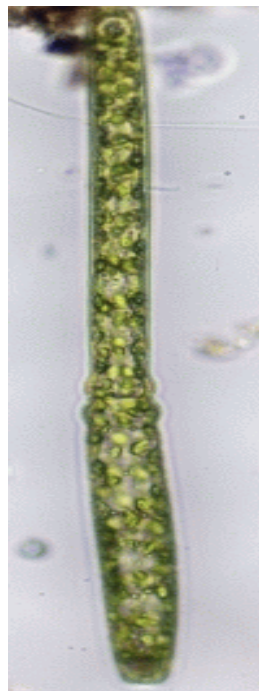
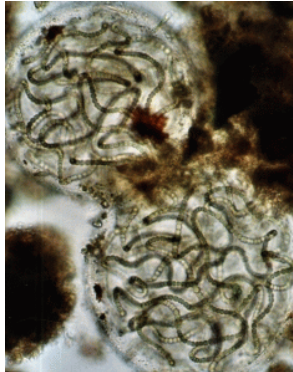
Vandøkosystemet

Plankton typer

Produktionen i søen er knyttet til planteplankton, bred- og flydeplanter og eventuelt bundplanter, hvis søen er tilstrækkeligt gennemsigtig. Afhængig af mængden af plankton og opslemmede partikler er lysgennemtrængeligheden 2-10 meter i sommerperioden. Hovedtyperne af planteplankton er kiselalger, gulalger, grønalger og cyanobakterier; alle algetyperne optræder i en mangfoldighed af arter - tabellerne giver kun et lille udvalg.

Hovedtyper af planktonalger I		
Gulalger	Kiselalger	
<p>Forskellige typer af flagellater med gulbrune farver. Cellerne har to svingtråde.</p> <p>Gulalger er oftest kolonidannende flagellater. Typisk koldtvalsformer.</p> <p>Panserflagellater (furealger) er encellede flagellater med et sammensat panser af celluloseplader under cellemembranen. Svingtrådene er anbragt i furer på cellens overflade: den ene i en tværfure rundt om cellen og den anden i en bagudrette længdefure.</p> <p>Typisk varmtvalsformer</p>	<p>Gulbrune alger med en ydre cellevæg af kisel. Væggen er opbygget af to dele - en overskal og en underskal, der omslutter cellen som låg- og bunddel af en æske. Skallerne er forsynet med symmetriske mønstre af fordybninger og huller. Cellerne er enkelte eller samlede i kolonier. De fleste kiselalger kan krybe ved at bevæge en tynd slimfilm ud og ind gennem skalhullerne</p>	
		
<p>Gulalge: Synura (ca 100 µm)</p>	<p>Panserflagellat: Peridinium (ca 60 µm)</p>	<p>Kiselalge: Pinnularia (ca 150 µm)</p>

Hovedtyper af planktonalger II

Grønalger		Cyanobakterier	
<p>Den største og mest manifoldige af algegrupperne i ferskvand. Farven er altid klart grøn; formen varierer fra ubevægelige enkeltceller, over koloniformer, krybende trådformede alger til fritsvømmende flagellater.</p> <p>Øjeflagellater. Encellede flagellater med to flageller</p> <p>Grønalger. Kolondannende ubevægelige alger med cellulosevæg</p> <p>Koblingsalger. Krybende, trådformede kolonier eller enkeltceller med cellulosevæg og slimovertræk</p>		<p>Fotosyntetiserende bakterier af en karakterisk blågrøn - olivengrøn farve. Cellerne hænger oftest sammen i tråde; eventuelt omgivet af et fælles slimlag. Typisk varmtvandsformer.</p>	
			
Øjeflagellat: Phacus (ca 70 µm)	Grønalge: Pediastrum koloni (ca 60 µm)	Koblingsalge Pleurotaenium (ca 500 µm)	Cyanobakterie Nostoc (koloni ca 100 µm)

Årstidsvariation

Lagdelingen medfører en årstidsvariation i tilgængeligheden af næringsstoffer, som sammen med årstidsvariationen i de to andre væsentlige økologiske faktorer: lys og temperatur er årsag til en markant årstidsvariation i planteplanktonet.

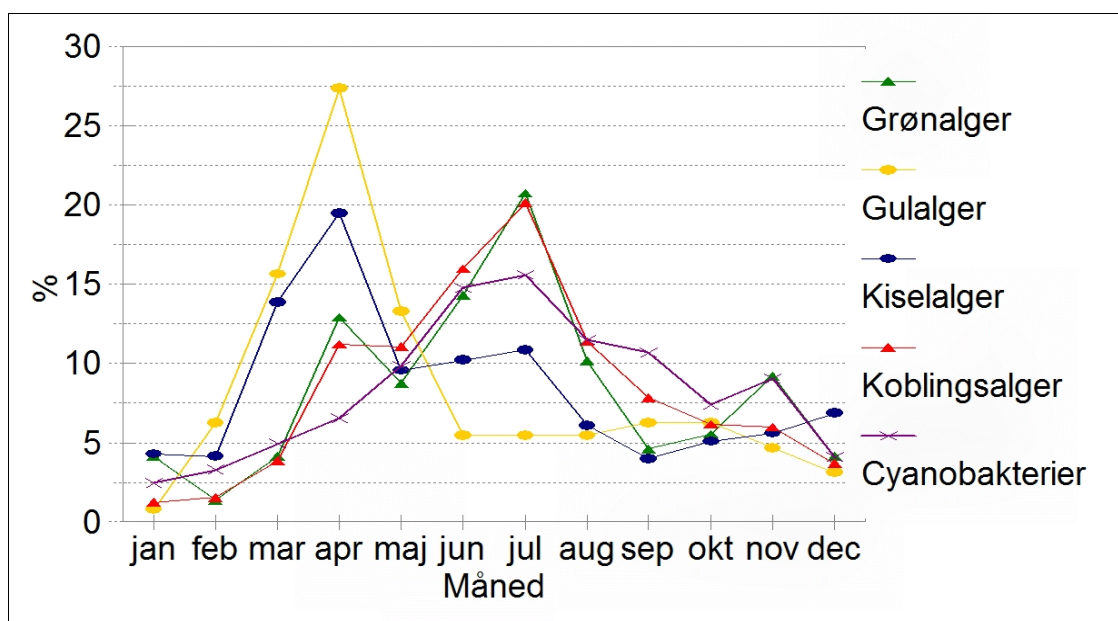
Kiselager optræder typisk forår og efterår. Forårsarterne er mest lyskrævende koldtvalsarter; efterårsarterne er til gengæld mere varmekrævende - men ikke så lyskrævende. I sommermånederne er mængden af kisel i overfladevandet under 0,03 mg l⁻¹ og kiselalgerens vækst begrænses. Til gengæld vil omrøringen i det øvre vandlag om sommeren

sammenholdt med den højere temperatur, kunne give en lokal stofnedbrydning og re-cirkulering af næringsstoffer. Det udnyttes af panserflagelater og grønalger. Cyanobakterier kan findes ved lave koncentrationer af uorganisk stof; men kræver rigeligt organisk stof og som regel højere temperaturer end de øvrige organismer.

I lavvandede damme er der en mere udvasket årstidsvariation og organismene er mere typisk knyttet til bundslam og vegetation.

Vinter

Meget smarsomme algemængder primært på grund af lysmangel. Enkelte gulalger kan



Figur 26 Årstidsfordeling af algetyperne (data fra 6 mindre vandhuller). Summen af de enkelte måneder for hver algetype er 100%.

findes i større mængder.

Forår

Lysmængden er stigende og forårsomrøringen bringer atter næringsstofferne fra bunden op i overfladelagene. Når vandlagene er stabiliserede, sættes der gang i en forårsopblomstring. I damme er det typisk gulalger. Når forholdene bliver ugunstige danner algerne hvilestadier, som synker til bunds, og der afventer næste forår. I søer kan der også være betragtelige mængder gulalger, men den altdominerende algetype er kiselalger.

Sommer

Kiselalgerne holder sig på lavt niveau sommeren igennem (mangel på kisel). Først på sommeren vil der ofte være mindre opblomstringer af panserflagellater efterfulgt af grønalger. Næringsstofmængden reduceres gradvis i løbet af sommeren og i august-september afløses grønalgerne af cyanobakterier (disse udskiller ofte giftstoffer, som især grønalger er følsomme overfor).

Efterår

Ny totalcirkulation af vandet i søen. Næringsstoffer fra bunden, bl. a. kisel fra nedbrudte

kiselalger fra foråret hvirvles op i overfladen og en ny population af kiselalger viser sig.

Stikordsregister

Aerob.	22, 23	ammonifikation.	22
Anaerob.	22	denitrifikation.	23
Autotrof.	5, 11	kvælstof.	22
Bakterier		kvælstoffiksering.	23
aktinomyceter.	23	nitritifikation.	23
ammonifikation.	22	Symbiose	
cyanobakterier.	23	kvælstoffiksering.	23
denitrifikation.	23	Økosystem.	5
kvælstoffiksering.	23	model.	7
nitrifikationsbakterier.	23		
Rhizobium.	23		
Biomasse			
biomassetilvækst.	8		
Bruttoproduktion			
bruttoprimærproduktion.	8		
Denitrifikation.	23		
Dynamisk ligevægt.	5		
Fotosyntese.	5, 11, 19		
fotoautotrofe.	22		
Fødekæde.	6, 19		
græsningsfødekæde.	20		
Fødenet.	6		
Heterotrof.	6		
Ilt			
aerobe bakterier.	23		
denitrifikation.	23		
iltfrie forhold.	23		
nitritifikation.	23		
Iltmangel.	23		
Kemosyntese.	5, 23		
kemoautotrof.	23		
Konsumenter	5, 19		
Kvælstoffiksering.	23		
bælgplanter.	23		
Nedbrydere.	5, 19		
nedbryderfødekæde.	20		
Nettoproduktion.	20		
nettoprimærproduktion.	19		
Nitritifikation.	23		
Næringsioner.	5, 17		
Primærproduktion.	5		
Producenter.	5, 19		
Respiration	8		
Stofkredsløb.	7, 17		

□ □ □

