

Ø  
K  
O  
L  
O  
G  
I



Perikum. Fayal, Açores

**BIND I**



# Indhold

---

<b>I Økosystemet</b>	side 3
Oversigt og definitioner	side 5
Primærproduktion	side 10
Næringsioner og ionbytning	side 11
Struktur og omsætning	side 15
Stofkredsløb - kvælstofomsætning i økosystemet	side 18
Nedbrydning og nedbrydere	side 24
Mykorrhiza	side 28
<b>II Aspekter af skovens liv</b>	side 32
Efterår - vinter; løvfald	side 33
Efterårsfarver	side 35
Forår: Marts - april	side 36
Midvær: April - maj	side 36
Fuldvær: Maj - juni	side 37
Kvælstofomsætning i skoven	side 38
Sommer; bladmosaik	side 39
<b>III Vandøkosystemer</b>	side 41
Fysiske forhold - springlag og ilt	side 43
Plankton typer	side 45
Iltforbrug og vandforurening	side 49
<b>Litteratur</b>	side 51
<b>Stikordsregister</b>	<b>side 53</b>

---



## 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 organismen og miljøet et økosystem.

Ordet økologi er første gang sammenstillet af Ernst Haeckel i 1866 (i "*Generellen Morphologie*") af de græske begreber oikos = husholdning og logos = lære; men han anvendte dog mest begrebet i betydningen naturøkonomi.

Den moderne betydning skyldes botanikeren Eugen Warming. Han formulerede det ovenfor stående indhold i sine afhandlinger mellem 1870 og 1890.

Første kapitel i bind I er et generelt afsnit - her præsenteres de vigtigste økologiske sammenhænge, begreber og funktioner.



# I

---

## **Økosystemet**

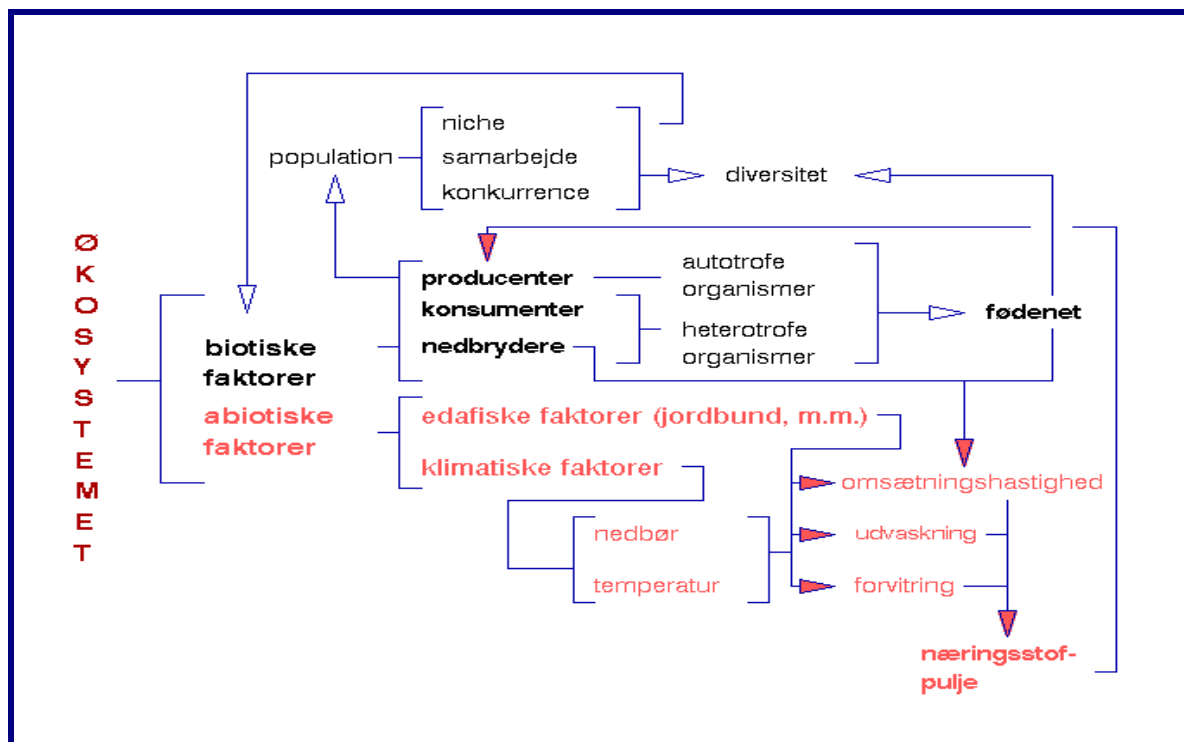
Oversigt over økologiske begreber, primærproduktion, struktur og omsætning, nedbrydning og nedbrydere, mykorrhiza og stofkredsløb





## Oversigt og definitioner

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



**Figur 3** Økosystemoversigt. Økologiske begreber sat i en indbyrdes sammenhæng. Sammenlign med figur 10.

Økosystemets organismer kaldes tilsammen de *biotiske* (dvs. levende) *faktorer*; medens klima, jordbund, næringsstoffer, m.m. udgør de *abiotiske* (dvs ikke-levende) *faktorer* i økosystemets dynamiske ligevægt.

Økosystemet indeholder mange forskellige typer organismer; men de kan inddeles i tre hovedgrupper efter deres funktion i systemet: *producenter*, *konsumenter* og *nedbrydere*. 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*. De kræver foruden vand og kuldioxid kun et passende udbud af mineraler (næringsioner). Dette trin udgør primærproduktionen i økosystemet.

De øvrige organismer er *heterotrofe*; 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,

enzymmer, 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. (se videre side 15, 24 og 18); resultatet er at økosystemets stof bevæger sig i stadige kredsløb (figur 5 og 18).

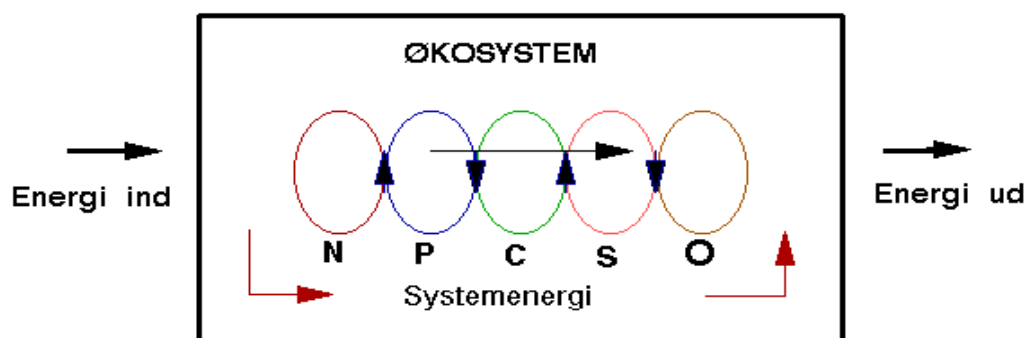
Genbruget af biologisk bundet materiale suppleres af nytilførsel af uorganiske stoffer gennem forvitring af økosystemets mineralske bestanddele; det er også denne mekaniske eller kemiske forvitring, der skaber forudsætningen for at kunne starte biologisk aktivitet i nye økosystemer (se figur 4).

Planterne optager mineraler 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.



**Figur 4** 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.

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



**Figur 5** 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 energifrigivelse ( $E_{ud}$  = varmetab). Energiophobningen i systemet - dvs. biomassetilvækst og uomdannet dødt organisk stof er markeret med  $E_{system}$

Figur 5 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. For økosystemet i figur 5 gælder følgende formel:

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

Dvs økosystemets samlede primærproduktion (bruttoprimærproduktion = den energi der bindes ved fotosynten) 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 -  $\Delta E_{system}$  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 (figur 6).

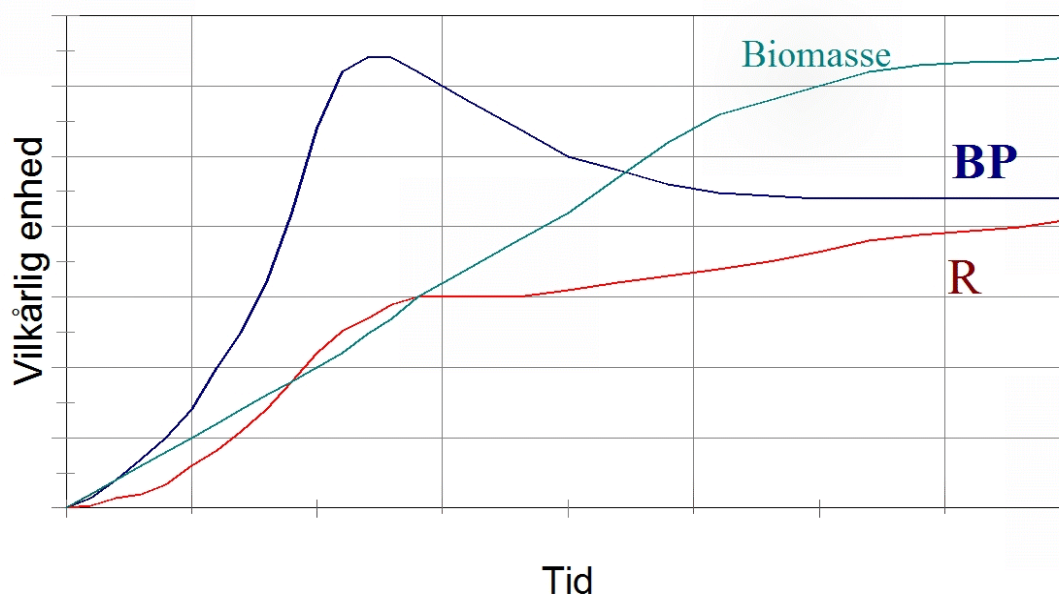
Økosystemets abiotiske faktorer omfatter de edafiske (dvs. jordbundsmæssige) forhold - dvs voksestedets mineralske udgangsmateriale: klippegrund, ler, sand, kalkholdigt eller ikke kalkholdigt, næringsrigt eller mindre næringsrigt materiale, m.m. - se eksempel i tabel 1.

Ler frigør mineraler ved forvitring, det gør sand ikke; muldjord karakteriseres af en hurtig stofomsætning og en rigelig mineralforsyning på grund af højere lerindhold i jorden, hvorimod morjord præges af en meget langsom eller svigtende stofomsætning.

Dertil kommer de klimatiske faktorer: temperatur og nedbør som dels regulerer nedbrydernes omsætnings hastighed, dels bestemmer forvitningsprocessernes hastighed og endelig også bestemmer graden af udvaskning af næringsstoffer fra systemet.

De klimatiske faktorer bestemmer i sidste ende også hvilke organismer, der kan eksistere i det givne økosystem.

Organismerne påvirker selv deres miljø - organismer og miljø er i en stadig vekselvirkning og udvikling.



**Figur 6** Teoretisk udvikling i et økosystems BPP, totale respiration ( $R$ ) og samlede biomasse som funktion af tiden.

Forskellen mellem BPP kurven og  $R$  kurven viser systemtilvæksten -  $\Delta E_s$  - som nærmer sig 0, når systemet bliver gammelt. Biomassen nærmer sig ligeledes et konstant niveau.

(efter Kira & Shidei)

En samling individer af samme art i et økosystem kaldes en *population*. To populationer kan *samarbejde* eller *konkurrere* indbyrdes om økosystemets ressourcer.

Jo ældre økosystemet er, des flere muligheder for forskellige måder at sameksistere på vil der være udviklet i økosystemet; det kaldes systemets *diversitet*.

En populations måde at fungere på i økosystemet kaldes artens *niche*; dette begreb skal som selve økosystemet forstås dynamisk, dvs arten ændrer sin egen niche direkte gennem påvirkning af den og indirekte gennem påvirkning fra de andre organismer i økosystemet (se videre bind 2).

pH	9	8	7	6	5	4	3
	basisk		neutral	sur			
kalk	kalkrig		kalkholdig	svagt kalkholdig		kalkfattig	
jordtype	muld				mor		
næringsmængde	stor (=eutrof)			middel (=mesotrof)		lille (=oligotrof)	
omsætning	hurtig		langsom			svag - svigtende	
nitrat	nitratrig		nitratfattig		uden nitrat		
mikroflora	bakterier og svampe				svampe		
dyreliv	regnorme				mider, springhaler		

**Table 1.** *Overview of edaphic factors - pH-value and nutrient content and nutrient turnover for muld- and mor soils.* (after Glenstrup)

□ □ □

## Primærproduktion

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 (- der er desuden en lille gruppe kemoautotrofe organismer (se side 19), som også er producenter).

Den totale mængde levende plantemateriale (rødder, blade, stængler, stammer, m.m.), der på et givent tidspunkt kan høstes pr m<sup>2</sup>, kaldes producenterens *biomasse*.

Biomassen forøges i løbet af en vækstperiode som resultat af fotosyntesen (figur 7), men tilvæksten er ikke lineær på grund af varierende miljøpåvirkninger (nedbør, næringsstoffer, temperatur, lysmængde, m.m.).

Forøgelsen i biomasse pr tidsenhed kaldes *nettoprimærproduktionen*:

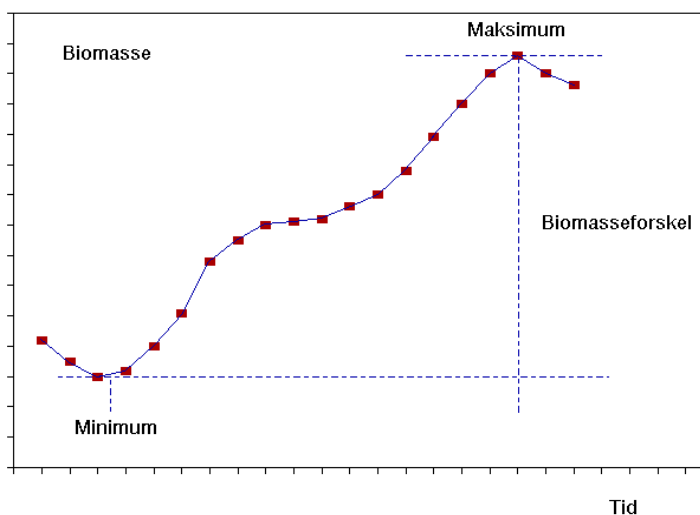
$$NP = \frac{\Delta B}{\Delta T} ; \quad \left[ \begin{array}{l} B = \text{biomasse} \\ T = \text{tid} \end{array} \right]$$

Tidsenheden sættes oftest lig med et år, men den egentlige vækstperiode er som regel kortere. De fleste planters vækst går i stå, hvis temperaturen falder under 5 °C. Vækstperioden herhjemme er derfor månederne marts/april til september/oktober.

Nettoproduktionen er imidlertid ikke udtryk for hele den mængde stof, som planterne i økosystemet producerer i vækstperioden.

Planterne har en større eller mindre *respiration* sideløbende med produktionen. Denne respiration (= stofskifte) repræsenterer de omkostninger, der er forbundet med plantens livsprocesser og vækst.

Respirationen udgør mellem 5 og 75% af den totale produktion afhængig af, hvilken type plante der er tale om. Respirationen afhænger ligeledes af forholdet mellem fotosyntetiserende og ikke-fotosyntetiserende væv, tilgængeligheden af næringsstoffer og vand, omgivelsernes temperatur og meget mere. Encellede alger har den mindste respiration (udtrykt i % af bruttoproduktionen), tropiske træer har den højeste.



**Figur 7** *Producentbiomasse som funktion af tiden (teoretisk kurve).*

Den totale produktion (= *bruttoproduktion*, *BP*) fås ved at lægge nettoproduktion og respiration (*R*) sammen:

$$BP = NP + R$$

Bruttoproduktionen kan sjældent bestemmes direkte, men nettoproduktionen kan - i princippet - bestemmes ved at beregne forskellen mellem den minimale og den maksimale biomasse indenfor vækstperioden (jvf. figur 7).

Metoden kræver altså mindst to biomassebestemmelser for at kunne anvendes, og så er der ikke taget hensyn til den del af produktionen, der er fortæret af planteædere mellem de to prøvetagninger og heller ikke til tab af plantedele, fx visnede og affaldne blade.

En mere generel formel for nettoproduktionen er:

$$NP = \frac{\Delta B + K + P}{\Delta T} ; \quad \left[ \begin{array}{l} \Delta B = \text{biomassetilvækst} \\ K = \text{konsumeret biomasse} \\ P = \text{tab af plantedele} \\ \Delta T = \text{tidsperiode} \end{array} \right]$$

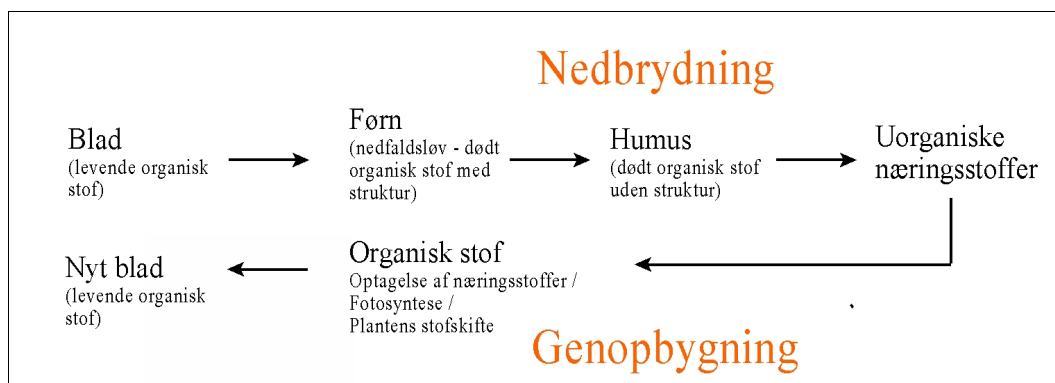
For landbrugsafgrøder, som sås i starten af en vækstsæson og høstes i slutningen af samme vækstsæson, kan biomassebestemmelsen indskrænkes til en slutbestemmelse, men der er stadig de to øvrige usikkerhedsmomenter.

## Næringsioner og ionbytning

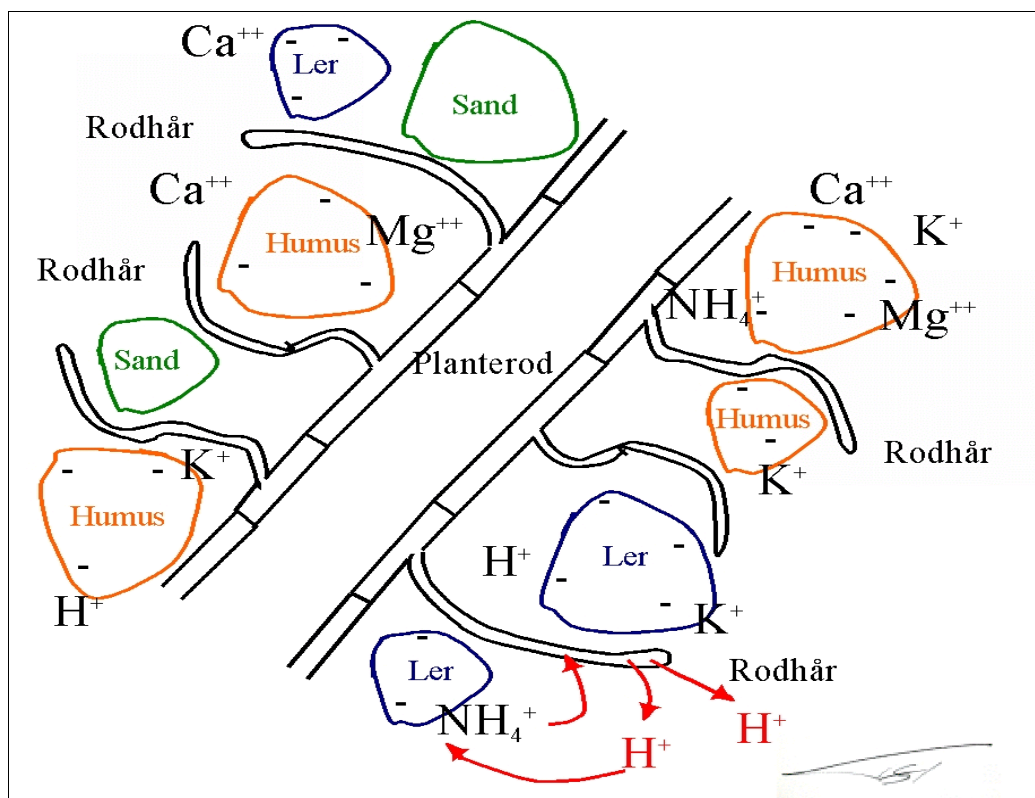
Planterne kræver en stadig tilførsel af næringsstoffer for at holde produktionen i gang; men da mængden af tilgængelige plantenæringsstoffer i en given jordtype er begrænset, er planterne afhængige af at næringsstofferne kan genbruges og cirkulere i økosystemet (se figur 5 og 8).

Kulstoffet, der er bundet i nedfaldsløvet, må returneres til atmosfæren for at holde fotosyntesen igang. Næringsionerne -  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Fe}^{++}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ , etc. - som planterne har optaget og indbygget i organisk stof, skal ligeledes returneres til jorden, så de kan optages påny (figur 8; se også stofkredsløb i økosystemet: kvælstofs kredsløb, side 18). Nedbryderne - dvs mikroorganismene og svampene - er det led som sørger for denne stofcirkulering (se videre side 24).

Almindelig muddjord (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 8 og 11); humuspartiklerne består især af lignin - den sværest nedbrydelige del af plantematerialet (se videre side 17).



**Figur 9** Princippet i økosystemet: organiske stoffer nedbrydes til uorganiske næringsioner, som genoptages og indbygges i nyt plantemateriale: stofkredsløb (sammenlign med figur 5). "Levende" organisk stof bruges i betydningen organisk stof i levende celler.



**Figur 8** 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 rodhårcellerne (røde pile). Der er sket en ionbytning



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 rodhårcellerne (ATP-koblet ionpumpe). Rodhårcellerne udskiller desuden  $CO_2$  fra respirationen, som ved reaktion med vandet i jorden danner kulsyre; kulsyren fraspalter  $H^+$  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 rodhårcellernes membran, som udnyttes til at drive de opløste positive næringsioner ind i cellen gennem specialiserede transportproteiner (specifikke for en eller flere slags ioner).

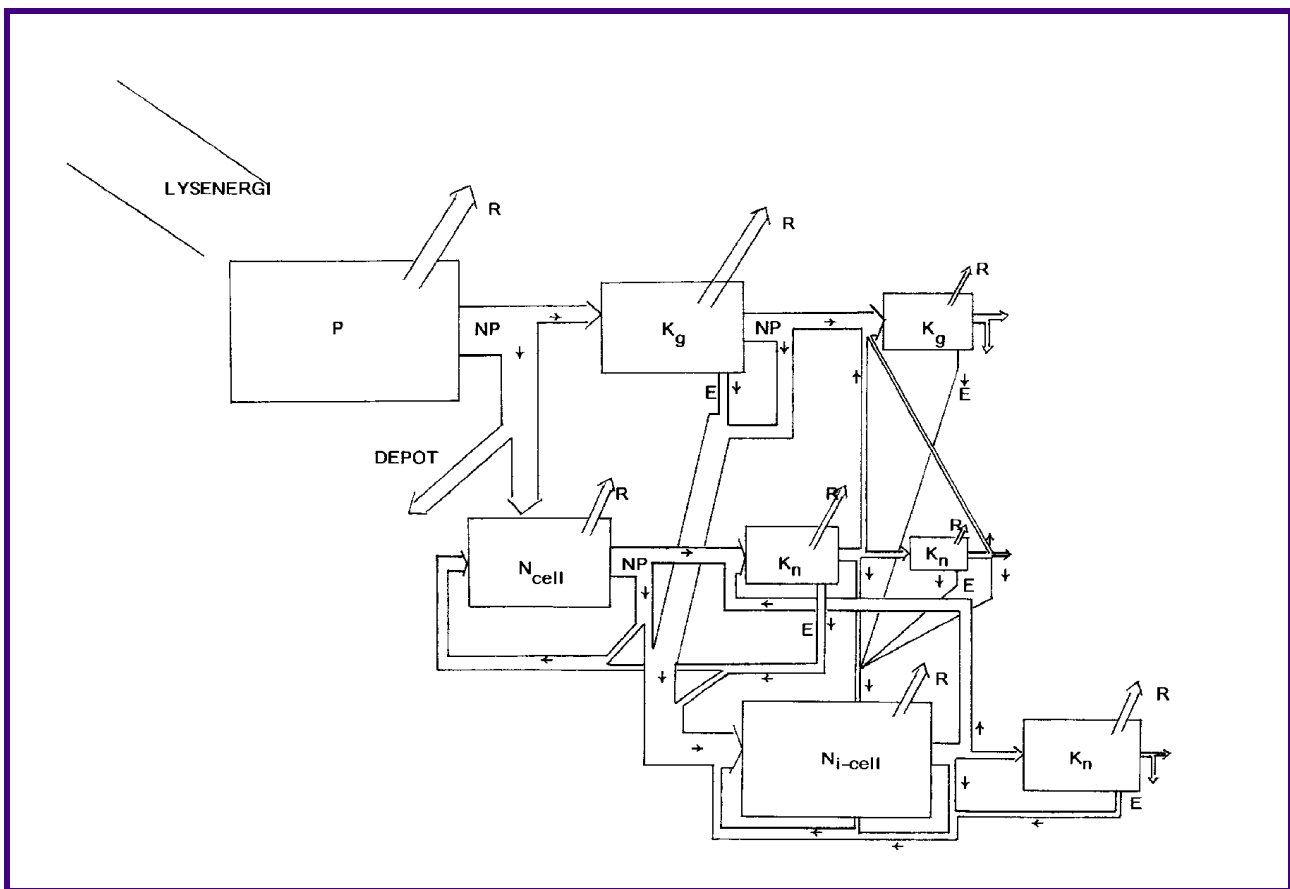
Negative næringsioner binder til  $H^+$  ioner og det neutrale molekyle transporteres gennem tilsvarende særlige transportmolekyler.

□ □ □

## Struktur og omsætning

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 10 viser en model af, hvorledes organismernes i fx et skovøkosystem indgår i en dynamisk ligevægt med hinanden.



**Figur 10** Økosystemstruktur: skematisk oversigt over nettoprimærproduktionens omsætning i økosystemet. Sammenlign med figur 5.

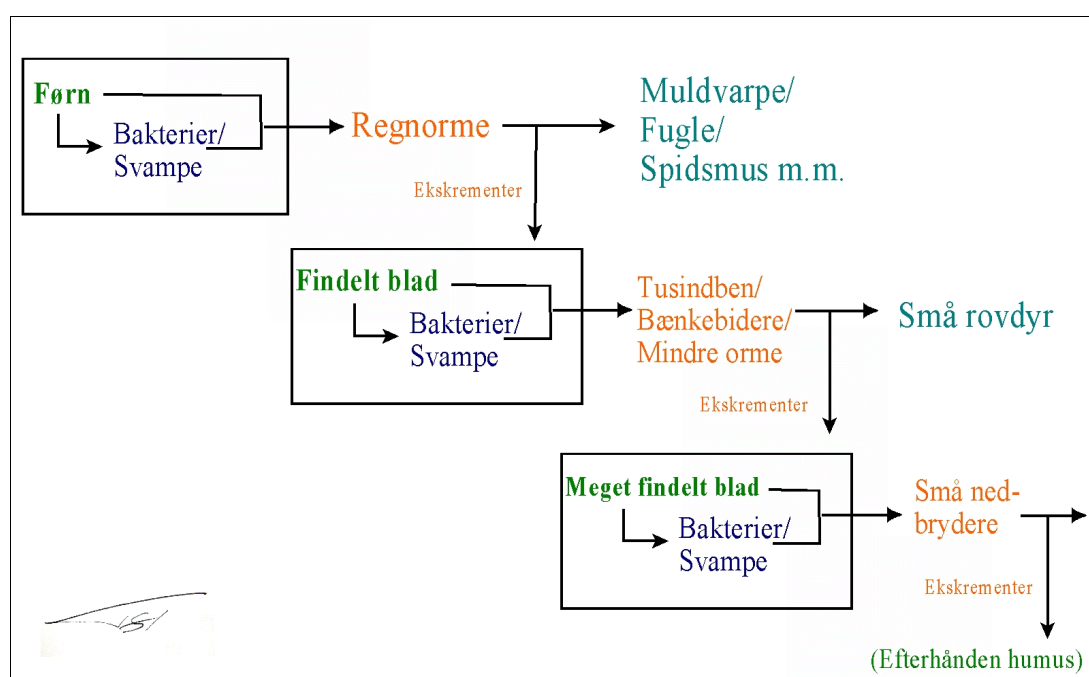
I græsningsfødekæden:  $P \rightarrow K_g \rightarrow K_g$  omsættes levende biomasse.

Overskydende nettoproduktion, ekskrementer og overskydende dyrisk nettoproduktion omsættes i nedbryderfødekæderne:  $(NP+E) \rightarrow K_n \rightarrow K_n$ ; parenteser markerer at det er dødt udgangsmateriale.

( $P$ : producenter,  $K_g$ : konsumenter i græsningsfødekæde;  $K_n$ : konsumenter i nedbryderfødekæde.  $E$ : ekskrementer.  $N$ : nedbrydere; ( $N_{cell}$ : bakterier og svampe der kan spalte cellulose,  $N_{i-cell}$ : alle andre nedbrydermikroorganismer)).

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.



**Figur 11** Nedbrydere og hjælpenedbrydere omsætter i en langsom, trinvis proces planterester til humus; sammenlign figur 8 og 9. De egentlige nedbrydere er bakterier og svampe (blå); hjælpenedbrydere er orme, bænkebidere, tusindben, m.m. (orange).

Størstedelen af planternes nettoproduktion omsættes dog ikke i græsningsfødekæderne, men derimod i *nedbryderfødekæder* i eller i nær kontakt med jordbunden (figur 10 og 11; se også side 24).

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 (*hjelpenedbrydere*), som delvis lever af letomsættelige stoffer i plantematerialet, men hovedsageligt af bakterier og svampe - fx regnorme, rundorme, tusindben og bænkebidere.

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

I dette led sammenvæves nedbryderfødekæden og græsningsfødekæden ofte, således at resultatet bliver et fødenet (se figur 10).

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.

Planterne cellevægge indeholder cellulosefibre<sup>1</sup> indlejret i en grundmasse af hovedsagelig hemicellulose<sup>2</sup>. Den færdige fiberstruktur stabiliseres af lignin<sup>3</sup> 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 ( i figur 10 er de cellulospaltende nedbryderbakterier markeret for sig selv).

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 11). Nedbryderbakterierne har måske heller ikke alle de enzymer, der skal bruges til en komplet nedbrydning af strukturstofferne - de vil afløse hinanden efterhånden som materialet bliver tjenligt (se videre side 24).

## C:N forhold

Svampe og bakterier har som andre organismer behov for kvælstof til opbygning af cellemateriale; det vil sige, at de kun kan udnytte kulstofforbindelserne i plantematerialet, hvis de samtidigt også har adgang til kvælstofforbindelser.

Forholdet mellem kulstof og kvælstof (C:N forholdet) i udgangsmaterialet er derfor af afgørende betydning for nedbrydningens forløb. Frisk nedfaldsløv af fx eg og bøg har et C:N forhold på 30:1; ved kan have et C:N forhold over 200:1. Begge materialer er altså kvælstoffattige.

Efterhånden som nedbrydningen skrider frem, formindskes forholdet; kvælstoffet ophobes i nedbryderorganismen, medens kulstoffet reduceres ved mikroorganismens stofskifte - udskilles som CO<sub>2</sub> - indtil der nås et niveau svarende til organismernes eget celleindhold (C:N ca 12:1). Yderligere nedbrydning resulterer i at kvælstof afgives som ammoniak

---

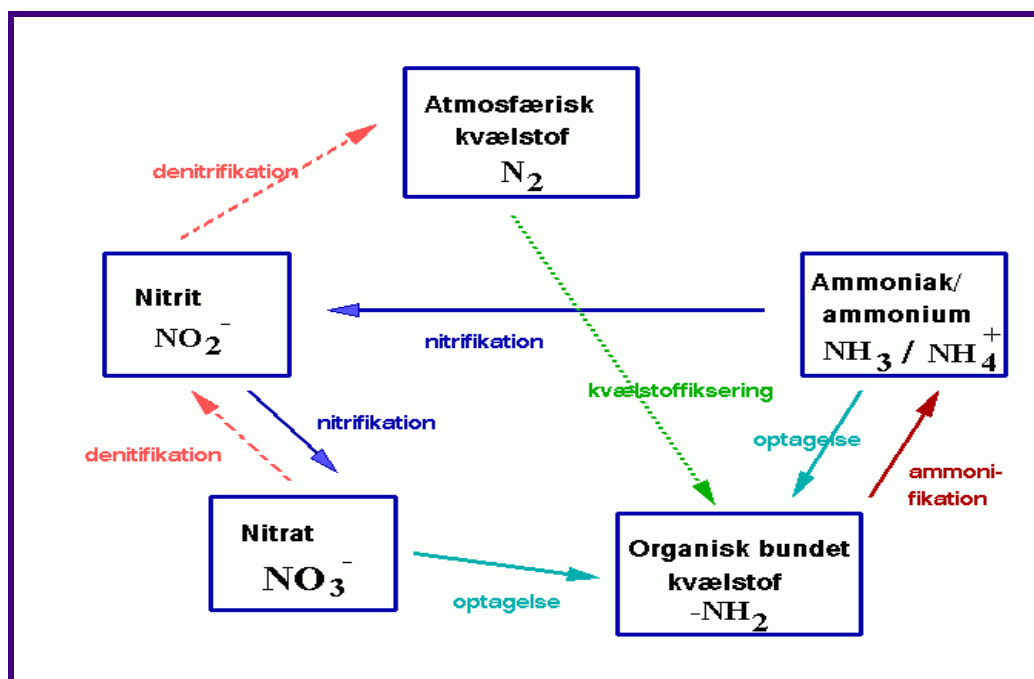
<sup>1</sup> Cellulose er et polysaccharid sammensat af  $\beta$  glucose molekyler (1-4 $\beta$  glucosidbindinger). Et molekyle består af omkring 14000 glucoseenheder. Celulosemolekylet er mange gange foldet og foldningen stabiliseret af brintbindinger. Bundter af foldede cellulosemolekyler udgør en fibril. Bundter af fibriller udgør en cellulosefiber.

<sup>2</sup> Hemicellulose (= xylan) er et polysaccharid sammensat af xylose (1-4 $\beta$  glucosidbindinger) med sidekæder af bl. a. arabinose.

<sup>3</sup> 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.

## Stofkredsløb - kvælstofomsætning i økosystemet

Organiske kvælstofforbindelser fx proteiner, urinstof, nukleinsyrer og kvælstofholdige kulhydrater tilføres jordbunden ved planter, dyrs og mikroorganismers død og gennem dyrenes ekskrementer og omsættes af bakterier og svampe til uorganisk kvælstof i form af ammoniak ( $\text{NH}_3$ ) (*ammonifikation*, proces I i tabel 2, figur 11).



**Figur 12** Skematisk oversigt over kvælstofs kredsløb i økosystemet. (efter Hunding).

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 ( $\text{NH}_4^+$ ).

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.

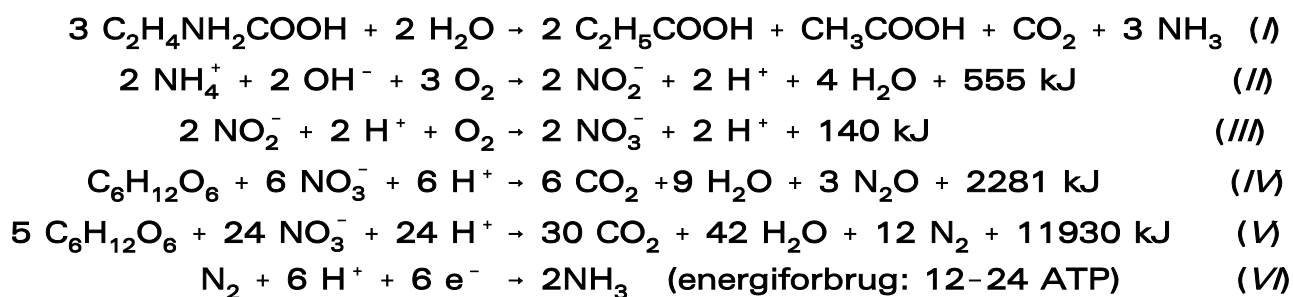
Begge kvælstof-ioner optages gennem rødderne; men optagelsen af ammonium-ioner sker i konkurrence med en anden type autotrofe organismer i jorden: *kemoautotrofe* bakterier af slægten *Nitrosomonas*.

Disse bakterier anvender ammonium både som kvælstofkilde og som energikilde. Ammonium iltes til nitrit ( $\text{NO}_2^-$ ), 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<sub>3</sub><sup>-</sup>). 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.



**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: **Kvælstoffiksering:** atmosfærisk kvælstof reduceres til ammoniak. Processen kræver tilstedeværelse af et særligt enzym - nitrogenase - og er desuden særdeles energikrævende.

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

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<sub>2</sub> eller N<sub>2</sub>O (egentlig denitrifikation) foretages kun af visse denitrifikationsbakterier - arter af Pseudomonas, Paracoccus og Thiobacillus<sup>4</sup>.

Denitrifikationsbakterierne kan ved fravær af ilt lade nitrat være elektronacceptor i næstsidste trin af respirationssystemet og således opretholde en respiration under

<sup>4</sup> Thiobacillus er desuden kemoautotrof med produktion af glucose ud fra svovlbrinte og vand.

anaerobe<sup>5</sup> forhold (*nitratrespiration*, proces IV og V i tabel 2). Andre denitrifikationsbakterier reducerer dog kun nitraten til nitrit eller ammoniak (*nitratammonifikation*). Dette gælder især arter af *Bacillus* (men også tarmbakterierne *Escherichia* og *Enterobacter*). 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.

## Kvælstoffixering - bælgplanter

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

Kvælstofbindingen kræver medvirken af et særligt enzym - nitrogenase - som kun er påvist hos bakterier og nogle ganske få svampe. Nitrogenasen er et enzymkompleks med én stor molybdæn- og jernholdig del (molekylvægt ca 220 000; 1-2 molybdæn atomer og ca 24 jern atomer) samt en mindre kun jernholdig del (molekylvægt ca 60 000; 4 jern atomer). Man forestiller sig, at det er molybdæn-jern-delen, der overfører elektroner til kvælstoffet i tre omgange á to elektroner (kvælstoffet reduceres), medens den rent jernholdige del af enzymet via andre co-enzymmer står for forbindelsen til den del af cellens stofskifte, der leverer elektronerne (og brintioner). Energtilførselen til reduktionsprocessen leveres af cellen ved fx forbrænding af glucose; det koster mellem 12 og 24 ATP molekyler at binde et molekyle kvælstof.

Ofte har bælgplanter samtidig med kvælstoffikseringssymbiosen en yderligere symbiose - mykorrhiza (se side 28), for at kunne sikre en tilpas høj fosfatoptagelse.

Evnen til kvælstofbinding findes hos mange forskellige typer bakterier: aerobe eller anaerobe, fritlevende bakterier, bakterier i symbiose med andre organismer og endelig fotosyntetiserende bakterier.

De mest betydende kvælstofbindere er bakterier af slægten *Rhizobium* i symbiose med bælgplanter, cyanobakterierne *Nostoc* og *Anabaena* som samtidig er fotosyntetiserende, aktinomyceter af slægten *Frankia* i symbiose med træer eller buske (El, Pors, Havtorn) samt de fritlevende bakterier *Azotobacter* og *Clostridium* (et skøn over de tilførte kvælstofmængder findes i tabel 3).

Det højest udviklede og mest effektive kvælstofbindingssystem er symbiosen mellem bælgplanter og *Rhizobium*arter. Symbiosen starter med at *Rhizobium*bakterien møder et rodhår fra værtsplanten.

---

<sup>5</sup> Nogle bakterier er obligat anaerobe, dvs. de forekommer kun under iltfrie betingelser; andre er fakultativt anaerobe, dvs. de kan eksistere både med og uden ilt i miljøet.

Gennem gensidige kemiske påvirkninger<sup>6</sup> løsnes cellulosenettet i plantens cellevægge, og bakterien sættes i stand til trænge gennem overhudscellerne ind til rodbarkcellerne indenfor. Cellevæggen krænges ind som en smal infektionskanal hvorigennem bakterierne når ind til og ind i barkcellerne. Inficerede værtsceller og bakterierne i dem formerer sig kraftigt og de ændrer efterhånden både udseende og stofskifte. Roden svulmer op; der er dannet en rodknold.

Mikroorganisme	Anslået mængde bunden kvælstof [kg N ha <sup>-1</sup> år <sup>-1</sup> ]
Rhizobium i symbiose med bælgplanter	100 - 200
samme i tropiske områder	100 - 400
Frankia i symbiose med fx Havtorn, Pors eller El (i alt 13 slægter)	10- 120
Cyanobakterier i symbiose med vandbregner	80- 125
Cyanobakterier, fritlevende	10- 50
Azotobacter og andre fritlevende aerobe bakterier	2- 5
samme i tropiske områder	2- 50
Clostridium og andre fritlevende anaerobe bakterier	1- 2

**Tabel 3.** *Oversigt over biologiske kvælstoffikseringssystemer.*

*(efter Vincents Nissen)*

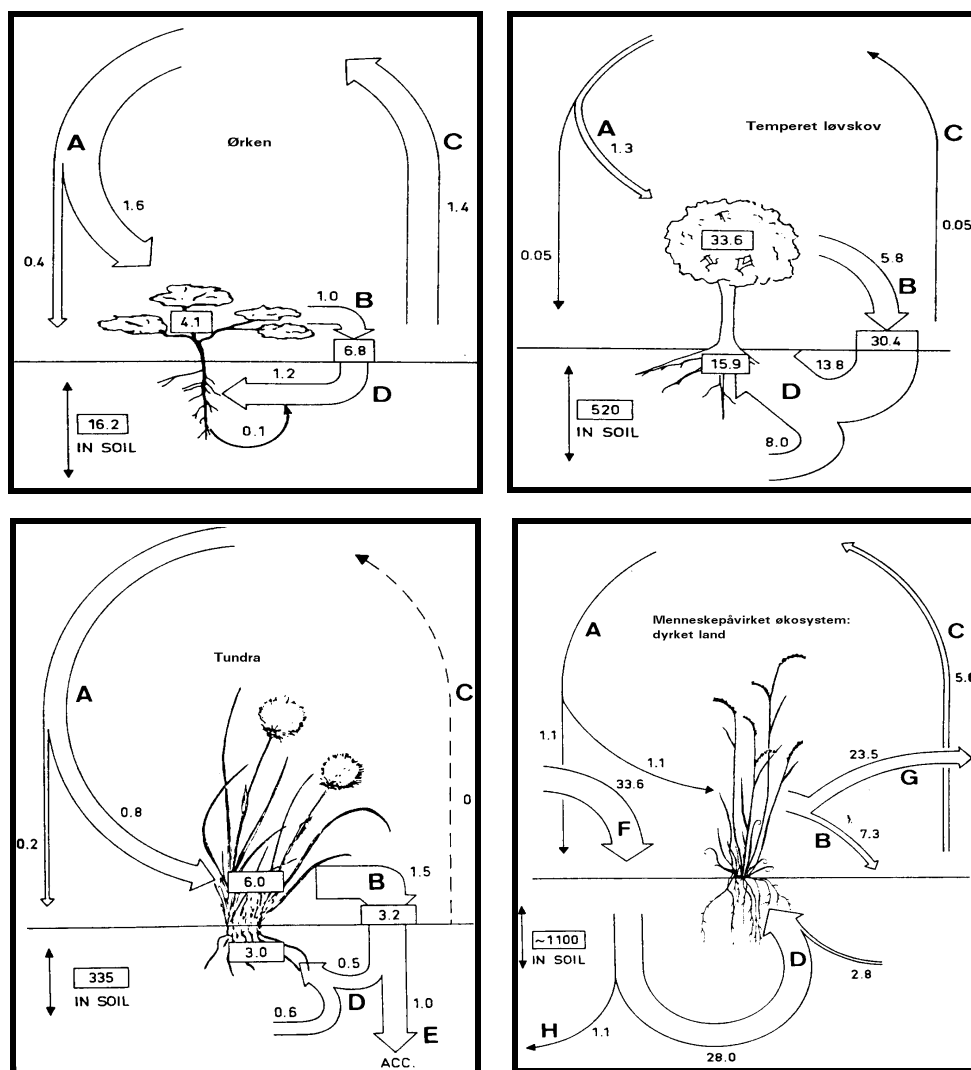
Bakterierne ændrer udseende til opsvulmede, eventuelt grenede bacteroider, som ikke længere kan dele sig; i stedet begynder de at binde kvælstof. Værtscellerne<sup>7</sup> ændrer stofskifte i retning af at kunne omsætte den producerede ammoniak og samtidig udvikles der kar i knoldvævet, som skal forsyne bakterierne med sukker og besørge transporten af kvælstofforbindelserne ind til planten. Værtscellerne producerer desuden et rødt protein - leghemoglobin - hvis funktion det er at holde koncentrationen af fri ilt meget lav - da nitrogenaseenzymet inaktiveres ved selv meget små koncentrationer af ilt - men samtidig sørge for at der rigeligt med ilt til produktionen af de store mængder ATP, der medgår til reduktionen af kvælstoffet.

<sup>6</sup> 1 - Bakterierne i rodzonen stimuleres til kraftig vækst af udskilte stoffer fra rodcellerne,  
2 - Rhizobium bakterierne producerer plantehormonet IAA ved at omdanne en aminosyre, der udskilles fra rodhårcellerne; IAA krøller rodhårene,  
3 - Bakterierne stimulerer rodhårcellerne til at danne enzymet polygalacturonase, som løsner cellevægstrukturen.

<sup>7</sup> Bakterien inficerer formentlig kun celler som har fordoblet kromosomtallet (dvs er tetraploide).



## Kvælstofomsætningstyper



**Figur 13.** Kvælstofkredsløb i fire forskellige økosystemer.

Pilene er tilnærmet proportionale med de enkelte omsætninger udtrykt i % af totalomsætningen i det enkelte system.

**A:** kvælstoffiksering; **B:** Kvælstof tilført jorden med dødt plantemateriale; **C:** denitrifikation og andre kvælstoftab til atmosfæren; **D:** kvælstofoptagelse gennem planterødder; **E:** kvælstofophobning i humus; **F:** tilført kvælstofgødning; **G:** kvælstof fjernet med afgrøde; **H:** udvaskning.

[Enheder: g N ha<sup>-1</sup> år<sup>-1</sup> (omsætning) og g N ha<sup>-1</sup> (indhold i planter og jord)]

(efter Rosswall (31))

I økosystemerne omsættes kvælstof i mere eller mindre lukkede kredsløb. Jo mere stabilt og udviklet et økosystem er, des mere lukket er kredsløbet. Et stabilt økosystem befinder sig i en dynamisk ligevægt, hvor tilførsel (kvæstoffiksering) og tab (denitrifikation, udvaskning) balancerer hinanden. Desuden er størstedelen af kvæstoffet bundet i organisk

stof.

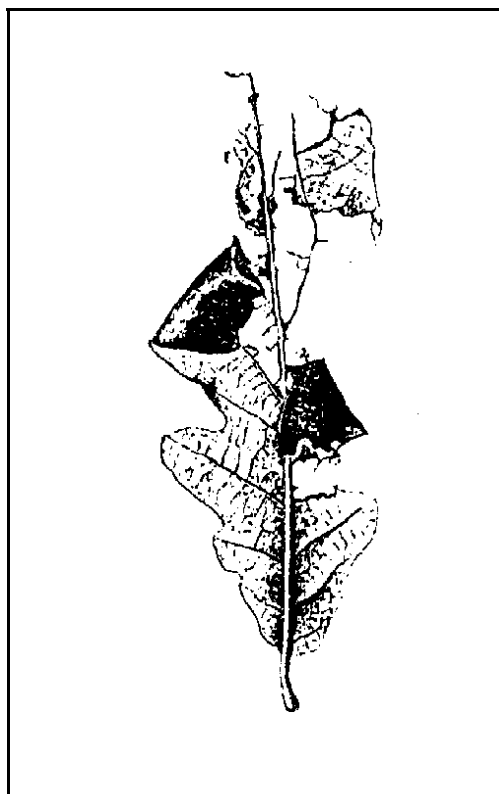
Kredsløbsmønstrene kan være meget forskellige fra et økosystem til et andet, figur 13 viser en sammenligning mellem fire forskellige økosystemer.

- I **Ørkenøkosystemet** er karakteriseret ved at have et forholdsvis åbent kredsløb. Kvælstofbinding og denitrifikation udgør en stor procentdel (60%) af den totale omsætning, og kun en lille del af den samlede kvælstofmængde befinder sig i vegetationen, dødt plantemateriale og jord. Systemet er stabilt, men det vil være følsomt for påvirkninger og relativt let at bringe ud af balance.
- II I modsætning hertil udgør kvælstofbinding og kvælstoftab en forsvindende lille del (mindre end 1 %) af kvælstofomsætningen i en **tempereret løvskov**. Størstedelen af kvælstoffet befinder sig på bunden form i vegetation eller i dødt plantemateriale. Desuden er der store reserver i jorden. Systemet er meget lukket og overordentligt stabilt.
- III **Tundra**-eksemplet viser et system, som ophober kvælstof i form af humus og tørv i jorden. Den lille kvælstofbinding som systemet udviser, opretholder produktiviteten i tundraen ved at opveje det tab, som deponeringen udgør.
- IV I det **menneskepåvirkede** system (*landbrug*) tilføres årligt store mængder gødning for at opretholde produktionsevnen. Det betyder til gengæld, at tab fra denitrifikation, ammoniakfordampning og udvaskning bliver til betydelige poster i kredsløbet (udvaskning og ammoniakfordampning kan forrykke balancen mellem producenter og konsumenter/nedbrydere i nærliggende vandøkosystem og skabe forurening, se side 41ff).  
Fra systemet fjernes store kvælstofmængder med den årlige høst. Systemet er i høj grad ustabil, og det fungerer kun i kraft af at gødningstilførselen opretholdes.

□ □ □

## Nedbrydning og nedbrydere

Producenterne i økosystemet leverer stof til konsumenterne, men den mængde der produceres er langt højere end den mængde konsumenterne kan omsætte.



**Figur 17** *Egeblad fra skovbunden. Insekter i græsningsfødekæden (Egevikler) har fortæret en lille del af det levende blad; nu er det nedbrydernes tur.*  
(Zethner-Møller)

Gennemsnitsnettoproduktion (NP) for danske løvskove er  $1500 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ , heraf er 400 g blade ( $350 - 500 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ ) og resten ved- og rodtilvækst.

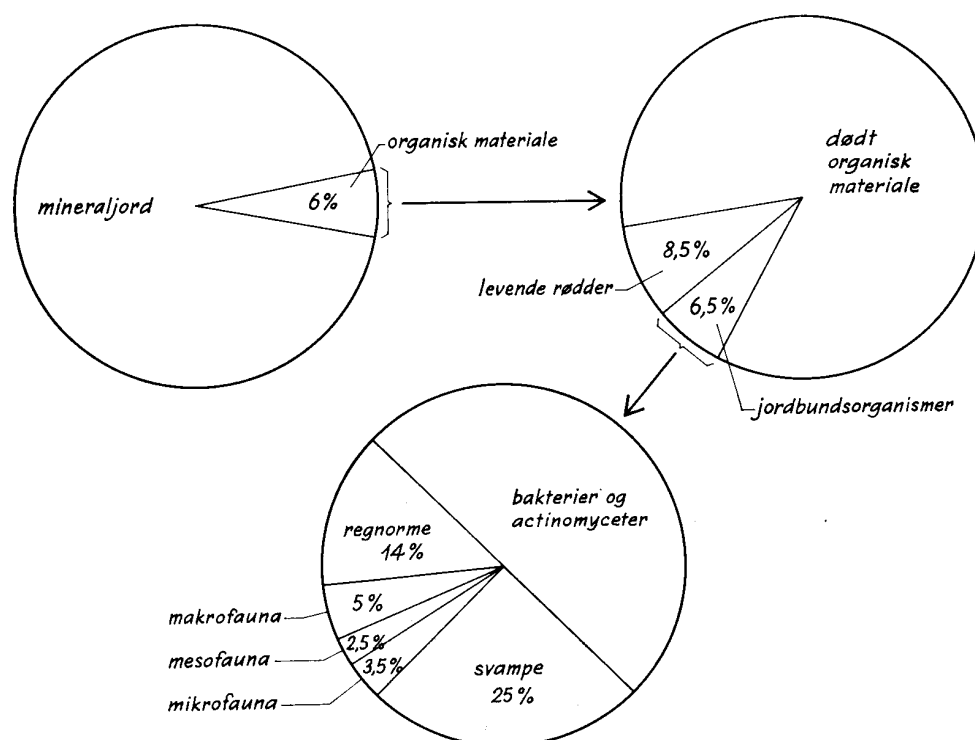
Mindre end 10% af blad-nettoproduktionen bliver i gennemsnit fortæret af konsumenterne i græsningsfødekæderne i skoven.

Resten af blad-nettoproduktionen -  $360 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$  - falder ned på skovbunden. Dertil kommer et ikke nøjere kendt bidrag fra grene, døde stammer og rødder. Dette materiale omsættes af jordens nedbryderorganismer.

Nedbryderfødekæderne rummer principielt to slags organismer: mikroorganismer<sup>8</sup>, dvs. bakterier og svampe, som kan kaldes de egentlige nedbrydere; og mindre eller større jordbundsdyr - hjælpenedbrydere, der ved deres mekaniske sønderdeling af plantematerialet fremmer nedbrydningen, men som ikke selv bidrager til strukturstoffernes nedbrydning. Disse organismer lever af bakterierne og svampene samt af de lettilgængelige og letomsættelige dele af plantematerialet (fx proteiner, fedtstoffer og simple kulhydrater) (se figur 10 og 11).

---

<sup>8</sup> Man definerer mikroorganismer, som organismer med en maksimal størrelse på 0,1 mm



**Figur 18** Vægtfordeling af jordbundens levende og døde bestanddele i en løvskov på god muldbund. (Brunberg Nielsen)

Biomassen af levende mikroorganismer er 5-25 g tørstof pr  $m^2$ . De udgør oftest mindre end 1 % af den samlede mængde organisk stof som jorden indeholder, resten er dødt materiale: humus.

Når mikroorganismene alligevel spiller en så stor rolle i omsætningen af dødt organisk stof i økosystemet, er det fordi de under gunstige vilkår på få minutter kan omsætte en stofmængde svarende til deres egen vægt.

Jordbunds bakterier findes i tre hovedtyper: stavformede celler 1-2  $\mu m$  x 0,5  $\mu m$ , kugleformede celler på omkring 0,5  $\mu m$  og trådformede, grenede celler med en diameter på 0,5  $\mu m$  (aktinomyceter).

Den mest karakteristiske type blandt de stavformede bakterier er den sporedannende bakterie: Inde i bakteriecellen dannes under ugunstige vækstbetingelser en speciel hvilecelle - en endospore, som er modstandsdygtig mod udtørring, giftstoffer, fordøjelsesenzymmer, m.m. Det meste af tiden befinder disse bakterier sig på den inaktive sporeform, men de kan på kort tid spire og opformeres til høje individualt, når gunstige betingelser byder sig.

Denne bakterietype er særligt tilpasset et miljø med stærkt vekslende vækstvilkår, og derfor er disse bakterier en meget betydningsfuld jordbunds bakterie i de øverste 40 cm af jorden (tabel 4).

Dybde [cm]	Antal [10 <sup>6</sup> g <sup>-1</sup> ]	Procentvis fordeling af hovedtyper		
		sporedannen- de stavforme- de bakterier	aktinomyceter	andre
0-8	26,9	22	18	60
8-20	5,1	39	26	35
20-40	2,8	23	36	41
40-100	2,4	11	66	23

**Tabel 4.** Bakteriemængden i forskellige dybder under jordoverfladen i en bøgeskov, og dens fordeling på nogle hovedtyper af bakterier.

(Jensen, 23)

Tabel 4 viser at aktinomyceterne fortrinsvis findes i den dybere del af jordbunden (fra 40 til 100 cm dybde). Aktinomyceterne er især knyttet til nedbrydningen af de sværtomsættelige humusstoffer, som er resultatet af de øvrige mikroorganismers bearbejdning af bladmaterialet. Jordbundens karakteristiske lugt skyldes formentlig stofskifteprodukter fra visse aktinomyceter (*Streptomyces* arter).

Svampes celler hænger sammen i lange tynde tråde (kun én celle tykke, diameter 1-15 µm). De kaldes hyfer og hele nettet af svampehyfer kaldes et mycelium. Kun når svampen danner frugtlegerer (dvs. paddehatte) samles hyferne i en sammenhængende struktur. Svampetal og myceliemængde aftager hurtigere med dybden end bakteriemængden (sammenlign tabel 4 og tabel 5).

Under 40 cm er der slet intet synligt mycelium og kun enkelte sporer. De nedbrydningsmæssigt mest betydningsfulde jordbundssvampe er skimmelsvampe og andre småsvampe, medens de hatdannende storsvampe har deres største betydning ved at være knyttet til træerne gennem mykorrhiza (se side 28).

Svampenes tolerance overfor pH-værdien i jorden er større end bakteriernes; det vil sige at svampene betyder relativt mere for stofomsætningen i jordbunden, når pH er lav som fx i skovbund på morjord og i hedejorder (se tabel 1).

Dybde [cm]	Antal svampe [10 <sup>3</sup> g <sup>-1</sup> ]	Samlet hyfelængde [m g <sup>-1</sup> ]
0-8	390	310
8-20	340	62
20-40	22	13
40-100	7	0

**Tabel 5**

*Svampetal og total myceliemængde i forskellige dybder under jordoverfladen i en bøgeskov.*

(Jensen, 23)

Svampe er heterotrofe organismer, der skaffer sig energi ved at nedbryde organiske forbindelser, som de på samme måde som dyr må skaffe sig udefra. Efter levevis kan de samles i to hovedgrupper - saprotrofe og biotrofe svampe:

**Saprotrofi = saprotrofisk levevis:**

*Svampen omsætter dødt organisk materiale. Svampen er **saprophyt**.  
Hertil hører de fleste nedbrydere i jordbunden.*

**Biotrofi = biotrofisk levevis** (dvs. samliv - **symbiose** - i bred forstand):

*Svampen omsætter lavmolekylære kulhydrater som leveres af den anden part i symbiosen.*

- I Får den anden part noget til gengæld er der tale om ægte symbiose (som bør kaldes mutualistisk symbiose, dvs gensidig symbiose).  
Svampen danner **mykorrhiza** med fx træer.*
- II Får den anden part ikke noget til gengæld, men eventuelt udnyttes så hårdt at den svækkes eller dør, er der tale om en snylter.  
Svampen er **parasit**.*

**(Nekrotrofi:** denne livsform kan betragtes som en mellemting: Svampen starter parasitisk, men den fortsætter som saprophyt, når værten er slået ihjel).

Kun ca 10% af bakterierne og svampene kan omdanne cellulose direkte, resten er henvist til at vente til de cellulosespaltende bakterier og svampe - og ikke mindst hjælpenedbrydere har forbejdet materialet, så det bliver tilgængeligt for alle.

Når én type mikroorganisme har udnyttet materialet så godt, som den formår, stagnerer dens vækst, den danner hvilesporer eller dør, og omsætningen fortsættes af andre typer af mikroorganismer.

## Mykorrhiza

Mykorrhiza er en symbiose mellem en plantes rødder og en svamp. Mykorrhiza optræder i to hovedformer: ektomykorrhiza og endomykorrhiza. Ektomykorrhiza findes først og fremmest i forbindelse med træer (ca 2000 plantearter), medens endomykorrhiza i flere undertyper findes hos urter, orkideer, græsser, lyngplanter (dvs lyng, blåbær, tyttebær m.fl.) samt visse træer. Endomykorrhiza er langt den hyppigste mykorrhizaform. I alt regner man med at 80 - 90 % af alle landplanter indgår i mykorrhiza med forskellige svampearter.

Mykorrhizasvampens hyfer rækker meget længere omkring i jorden end plantens egne rødder, og svampen sørger for en effektiv forsyning med vand og uorganiske næringsstoffer til planten mod til gengæld at få kulhydrater, aminosyrer og evt vitaminer fra planten. Svampen stimulerer rodcellerne til at omdanne glucose til sukkeralkoholer (fx mannitol og trehalose), som ikke indgår i plantens normale stofskifte og derfor kan eksporteres til svampen. Man regner med at 10 - 20% af plantens kulhydratproduktion afleveres til svampepartneren.

Endomykorrhiza i form af A-mykorrhiza kendes fra fossile planterødder med en alder af 400 millioner år og betragtes derfor som den oprindelige type - måske har svampene fungeret som rodsystem for de allertidligste, primitive landplanter.

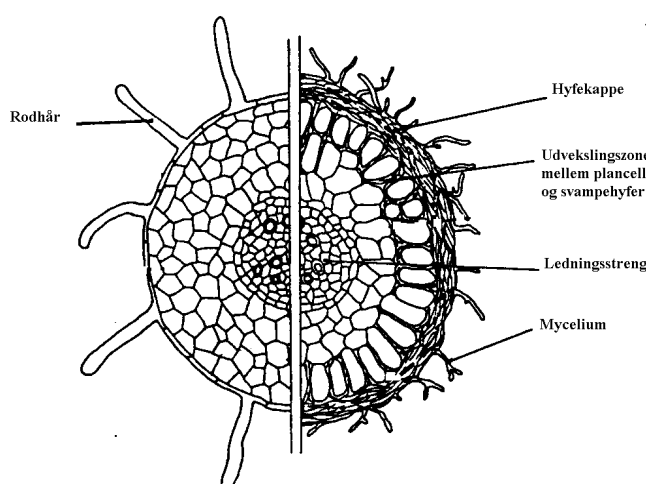
Ektomykorrhizasvampene er nok oprindeligt saprofyter, som mere eller mindre har mistet evnen til at spalte sammensatte kulhydrater og andre strukturstoffer (cellulose, hemicellulose, pektin og lignin (vedstof)), og de er derfor afhængig af kulhydratforsyningen fra plantepartneren.

### *Ektomykorrhiza*

Svampen trænger ikke ind i rodcellerne, men rodspidserne spindes ind i en tyk kappe af svampehyfer, som erstatter og supplerer rodhårene med hensyn til optagelse af vand og næringsstoffer. Svampekappen beskytter desuden roden mod angreb af skadelige svampe og bakterier.

Stofudveksling mellem svamp og plante finder sted i en zone mellem overhuden og de yderste rodbarkceller, hvor rodbarkcellerne omgives af et net af tynde svampehyfer.

Ektomykorrhiza dannes mellem mange forskellige stilk-



**Figur 18.** Rodkappe fremkaldt af mykorrhiza-svamp. (efter (26))

sporesvampe (basidiomyceter: fx skørhatte, mælkehatte, rørhatte, ridderhatte, fluesvampe, slørhatte og kantareller), nogle få sæksporesvampe (ascomyceter: forskellige trøffeltyper) og næsten alle løv- og nåletræer i den tempererede zone.

Gran og fyr har en lidt afvigende mykorrhizatypen, og blandt løvtræerne er ask, elm, ahorn, tjørn og hyld undtagelser ved at have endomykorrhiza.

### ***Endomykorrhiza***

Svampen trænger ind i rodcellerne og danner herinde et forgrenet hyfesystem. I modsætning til ektomykorrhiza er røddernes ydre upåvirket. Hovedtypen af endomykorrhiza kaldes A-mykorrhiza (i ældre litteratur: VA - mykorrhiza). Mykorrhizaen dannes ved at hyfer fra svampen trænger ind i celler i plantens rodbark gennem en indkrængning af cellevæg og cellemembran (jvf rhizobium symbiosen, side 21).

Inde i cellen danner svampen et stærkt forgrenet net af hyfer - *et arbuskel* - omgivet af den indkrængede cellemembran, således at der bliver en meget stor kontaktflade mellem svamp og værts-celler. Hertil bidrager at cellevæggen i den indkrængede del af cellen reduceres i tykkelse. Nogle typer danner tillige opsvulmede hyfeender - *vesikler*- imellem cellerne. De formodes at tjene som næringsstofdepot for svampen.

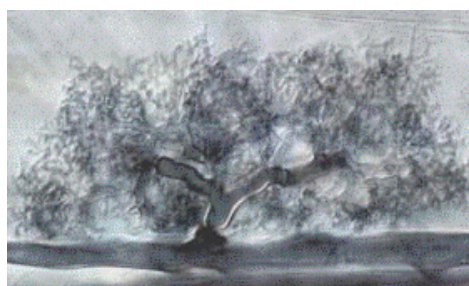
*Det er arbusklerne, der har givet navn til mykorrhizatypen: Arbuskulær mykorrhiza, forkortet A-mykorrhiza; hvis der også er vesikler, kan man tale om vesikulær-arbuskulær mykorrhiza: VA-mykorrhiza.*

A-mykorrhiza dannes mellem nogle få arter af koblingsvampe (zygomyceter: mugsvampe af især slægten *Glomus* (fire andre slægter: *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Sclero-cystis* og *Scutellospora* bidrager også)) og langt de fleste urteagtige planter, samt bregner og ulvefod. Dertil kommer et antal træer, der som nævnt ovenfor ikke har ektomykorrhiza: pil, ahorn, ask, elm, valnød, taks og thuja.

Foruden hovedtypen af endomykorrhiza findes der tre varianter inden for lyngplanterne og en variant som findes hos orkideer. Her er svampepartneren stilksporesvampe eller sæksporesvampe.

### ***Fosfatoptagelse:***

Den vigtigste effekt af mykorrhiza er en forbedret fosfatoptagelse. Fosfat findes i jorden i fire forskellige former: opløst fosfat -  $H_2PO_4^-$  eller  $HPO_4^{2-}$ ; i mineralform: apatit -  $Ca_5(PO_4)_3(OH)$  eller gødningsfosfat -  $CaHPO_4$ ; organisk bundet fosfat (fx fytat og nukleinsyrer) og endeligt bundet til jordpartikler (adsorberet). Det er især jern- og



**Figur 19.** Stærkt forgrenet hyfesystem inde i en rodbarkcelle (jvf figur 29). Hyfesystemet ligner et lille træ, derfor kaldes det et arbuskel.

(efter 32)



alluminiumoxider der binder fosfat og i mindre omfang lerminerale.

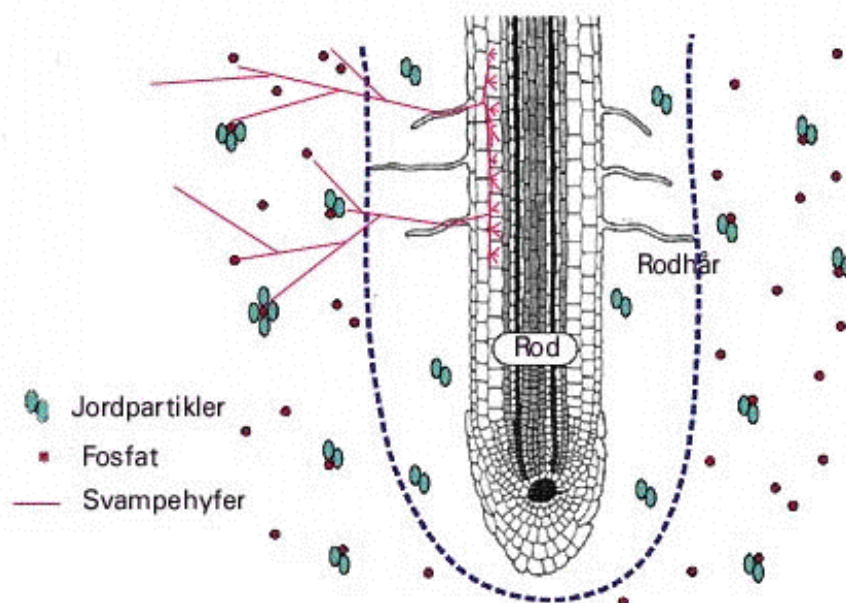
Der er en indbyrdes ligevægt mellem opløst fosfat, mineralfosfat og partikelbundet fosfat; men ligvægten er stærkt forskudt mod de to bundne former. Organisk bundet fosfat kan først udnyttes når det er frigivet gennem nedbrydernes aktivitet.

Det er kun opløst fosfat, som planterne selv kan optage. Rødderne er i stand til at optage næringsstoffer inden for en afstand af et par millimeter. Det lager jorden har af let tilgængelig fosfat i denne smalle zone bliver derfor hurtigt brugt af de aktive rødder.

En veludviklet mykorrhiza skønnes at have en samlet hyfelængde som er 200 gange den samlede rodlængde. Med sådan en forøgelse af den aktive optagelsesflade bliver fosfattoptagelseskapaciteten i det samlede system tilsvarende forøget.

Svampehyferne er i tæt kontakt med mineraler, bundet fosfat og organisk materiale i jorden. Svampen bruger oxalsyre eller andre organiske syrer til at opløse mineralerne og ionbytte fosfaten fra jordpartiklerne, og den tætte kontakt direkte til organisk materiale under nedbrydning sætter svampen i stand til effektivt at udnytte fosfatindholdet.

Mykorrhiza er en meget betydningsfuld økologisk faktor - ikke blot for den enkelte plante, men også for hele økosystemet. Man har efterhånden fundet flere eksempler på at en fælles mykorrhiza-partner aktivt kan styre udvekslingen af organisk stof mellem



**Figur 20 A-mykorrhiza og fosfattoptagelse.**

*A-mykorrhiza viser sig som forgrenede bundter af hyfer i rodbarkcellerne (rød signatur), medens rodhår og røddernes ydre er upåvirket (sammenlign figur 28). I en smal zone omkring planterødderne kan de aktive rodhår optage fosfat (dvs. inden for den stiplede linie). Denne zone bliver hurtigt tømt for opløseligt fosfat. Svampehyferne i A-mykorrhiza eller ektomykorrhiza er i stand til at hente fosfat fra et meget større område, og desuden kan svampehyferne frigøre fosfat, som er bundet til jordpartiklerne og i den form ellers ville være utilgængeligt for planterne. (efter 32)*

forskellige træer, således at en skov måske mere minder om et organsystem end om isolerede organismer.

□ □ □

# II

---

## Aspekter af skovens liv

Skovens liv gennem årstiderne, kvælstofomsætning, bladmosaik



Hestekastanie med den karakteristiske spiralsnoede stamme.



## Efterår - vinter; løvfald

Løvtræerne stilles overfor flere svære udfordringer i løbet af vinteren - lave temperaturer, ringe lysmængde og - den vigtigste: risiko for udtørring på grund af den frosne jord. Træernes tilpasning til problemerne er at fælde bladene og gå i vinterhvile, når den aftagende lysmængde i efteråret signalerer, at året er ved at være slut.



### Hestekastanie i løvfald

Oktober er den egentlige løvfaldsmåned; blæst og let nattefrost løsner bladstilkene og bladene falder til jorden.

I gennemsnit tilføres der skovbunden 360 g blade/m<sup>2</sup>/år

Hen imod slutningen af vækstsæsonen dannes et særligt lag af nye tyndvæggede celler tværs gennem bladstilkens grund. Laget er kun få celler tykt og kaldes løsningslaget. Processen stimuleres af plantehormoner (abscisin og måske også auxin), som selv kontrolleres af dagslyslængden.

De samme hormoner bevirker at cellerne i løsningslaget frigøres fra hinanden ved at midtlamellen, dvs celluloselaget der holder cellerne sammen, opløses.

Selv en svag vindpåvirkning vil derefter kunne få bladet til at løsnes, eller let nattefrost kan påvirke løsningslaget, således at bladene stille og roligt drysser ned når morgensolen rammer dem. Bladarret udvikler et fordampningshæmmende lag af korkceller lige under løsningslaget.

Efter løvfald står træerne tilbage med knopper. Knopperne er grundlaget for næste års løvspring, og de bliver allerede anlagt i løbet af sommeren. Knopperne er store, da der kun er kort tid (4 - 6 mdr.) til blomstring og frugtsætning; en mængde organer skal derfor være færdigt forberedte i knopperne.

Stammer og grene og nye skud udvikler et korklag yderst som værn mod fordampning, og knopperne er som regel beklædt med et antal fordampningshæmmende knopskæl

("vinterblade") med korklag på ydersiden, evt harpiks og luftfyldte hår. Knopudviklingen og forberedelserne til vinterhvilen er kontrolleret af de samme hormoner som ovenfor.

Gennemsnitsalderen af blade ved løvfald	
Træ	Dage
Tjørn	120-180
Hassel, bøg, seljepil, ælm, hyld, ær	160-170
Røn	150-160
Eg, ask, lind	140-150
Spidsløn	130-140

**Tabel 6** Gennemsnitlig bladlevetid - fra løvspring til løvfald .  
(*efter Eugen Warming*)



Hestekastanie

### Knopper.

Stor harpiksholdig knop af hestekastanie og lille knop af ask med de meget karakteristiske sorte knopskæl. Bladar ses tydeligt på begge grene.



Ask

## Efterårsfarver

I bladet er der fire slags farvestof: klorofyl, carotenoider, tanniner og i visse tilfælde anthocyaniner .

Den grønne bladfarve skyldes klorofyl. Klorofyl absorberer lysenergi og leverer den videre som kemisk energi til fotosyntese; carotenoider er hjælpefarvestoffer som sender lysenergi med lidt andre bølgelængder videre til klorofylet. Begge findes i grønkornene i cellerne. Tanniner er garvestoffer som findes i cellevæggene og også i cellernes cytoplasma. Anthocyaniner er farvestoffer knyttet til cellernes vakuoler.

Klorofylet i bladene befinder sig en dynamisk ligevægt mellem opbygnings- og nedbrydnings-processer. Der skal hele vækstsæsonen igennem tilføres kvælstofforbindelser til bladene, således at denne vedligeholdelse kan finde sted..

Den faldende daglængde og de lavere temperaturer er tegn til at løsningslaget i bladstilken dannes. Udvekslingen af næringsstoffer mellem bladet og resten af planten hæmmes gradvis, og klorofylindholdet i bladet kan ikke mere løbende fornyes.

Desuden medvirker hormonerne til at kvælstofforbindelser og fosfat fjernes fra bladene og opmagasineres i stammer og grene. Når klorofylindholdet i bladet falder, kommer de ellers skjulte carotenoider frem og giver bladene gule eller gyldne farver.

I visse planter er der en stor produktion af anthocyanidiner. Når forbindelsen til resten af planten blokeres, ophobes sukker i bladet. Derved fremmes dannelsen af glucosider af anthocyanidinerne: de bliver til anthocyaniner - røde farvestoffer



**Bøg**

#### **Bøg.**

*Unge planter og nye lavtsiddende skud på ældre stammer beholder ofte de visse blade om vinteren.*

*Bøgens brune efterårsfarve er en blanding af brune garvestoffer og gule eller orange carotenoider*

#### **Spidsløn.**

*Træ med gule/orange carotenoid farver*



**Spidsløn**

Bladene får røde eller orange farver. Dannelsen er også lysafhængig så de kraftigste farver kommer når klart solskin efterfølges af kølige nætter.

Hvis både klorofyl og det meste carotenoid i bladet er forsvundet træder garvestoffernes

brune farve frem. Bøgeblades gulbrune farve er en blanding af tannin- og carotenoidfarver. Ikke alle træer flytter de værdifulde og genanvendelige næringsstoffer væk fra bladet. Træer der vokser på særlig næringsrig jord: fx ask; eller træer der lever i symbiose med kvælstofbindende bakterier: fx æl - behøver ikke at spare på næringsstofferne. Derfor er aske- og ælleblade stadig grønne ved løvfald.

## Forår: Marts - april

Hasselen blomstrer som det allerførste forårstegn; men snart fulgt af eg, bøg og birk. Alle fire er afhængige af vindbestøvning og blomstrer før løvspring.

Skovbundsplanterne viser sig i løbet af april. Mange af dem skyder frem gennem jorden med krogbøjede stængelender: de "albuer" sig frem gennem jorden ved hjælp af ældre, fastere dele (fx anemone), så de nye skuddele ikke beskadiges.



Bøgestamme i februarlys



Hassel i blomst

### Forår

*Medens alt andet venter, blomstrer hasselen. Bemærk den ganske lille hunblomst øverst, hvor kun støvfanget stikker ud af knoppen.*

## Midvår: April - maj. Vårblomsternes tid.

Vorterod blomstrer fra sidst i april til midt i maj indtil løvspringet er fuldendt og træernes skygge bliver for stærk. Vorterod følges af bingelurt, anemone, ramsløg og guldstjerne. Alle forårsplanterne har forrådsorganer i form af knold eller løg eller jordstængel, således at de hurtigt kan sætte skud. Der er et betydningsfuldt samarbejde mellem forårsplanterne og træerne i skoven om at gøre næringsstofkredsløb så lukkede som muligt (se nedenfor). Mange har gule blomster med nektar eller pollen for at kunne tiltrække insekter; men bestøvningen svigter ofte fordi insekterne ikke er så tidligt fremme, således at planterne må ty til ukønnet formering - fx yngleknopper i bladhjørnerne hos vorterod.





Anemonetæppe



Bingelurt og ramsløg

## Fuldvår: Maj - juni. Skovtræernes udspringstid

Skovbunden er stadig dækket af hvid anemone, skvalderkål, ramsløg og bingelurt; men fra sidst i maj stiger skyggevirkningen fra træerne, og vorterod og anemone visner. Planterne går i "sommersøvn" et par måneder indtil næste års knopper udvikles i en fornyet efterårsvækstperiode.



Ahornknop på spring i februar



Ahornknop i udspring i april

Træernes knopper bryder. De sammenfoldede løvblade, endnu beskyttede af knopskæl og med bladribberne udadvendt folder sig ud.

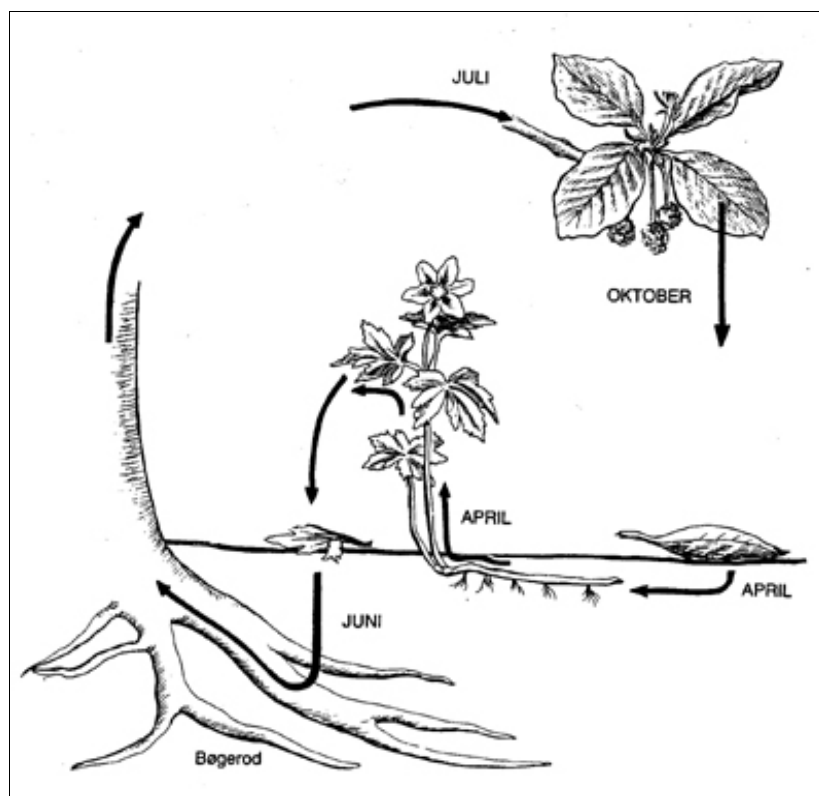
## Kvælstofomsætning i skoven

Løvskovene rummer 4-5 t N/ha. 10 % af kvælstoffet findes i vegetation, resten findes i jorden i form af organisk bundet kvælstof og kun en ringe mængde er fri uorganisk kvælstof (ammonium eller nitrat). Ammonium kan omdannes til nitrat af nitrificerende bakterier.

I de almindeligt forekommende skovtyper (normalt let sure skovjorder) er der for lidt ammonium til at nitrificerende bakterier udvikler sig i større omfang; det betyder at træerne optager ammonium. En del kvælstof leveres også af mykorrhizapartneren (ask og ahorn har endomykorrhiza; alle andre skovtræer har exomykorrhiza).

På mørk og frodig muldbund på fugtig bund med ask og æl er pH neutral og stofomsætning meget hurtig (½ år). Her er der nitratbakterier.

Sådan en skovbund favoriserer de såkaldte nitratplanter: nælde, skvalderkål, bingelurt, skovgaltetand, burrenerre, kørvel, ramsløg.



**Figur 34** Samarbejde mellem skovbundsplanter og træer, således at kvælstofomsætningen er så effektiv som muligt (sammenlign figur 12).

(Fog)

Planterne er i stand til at optage og deponere store mængder nitrat. At planterne optager mere nitrat end de skal bruge i proteinsyntesen og blot deponerer resten, tyder på at det nok snarere er den højere mængde tilgængelig fosfat i disse skovjorder, som planterne er ude efter.

Når kvælstof er en begrænset ressource, gælder det om at udvikle mekanismer der kan

holde på kvælstoffet og gøre kvælstofkredsløbet så lukket, som muligt. Løvfaldet om efteråret tilfører organisk bundet kvælstof (farveskift er tegn på kvælstoffjernelse fra bladene - ask fælder bladene grønne), som skal frigives gennem nedbrydernes virksomhed. Nedbrydernes aktivitet hæmmes dog hurtigt af den faldende jordtemperatur og nedbrydningen går næsten i stå vinteren over.

Når varmen kommer igen, i forårs månederne, kommer der gang i nedbrydningen, og skovbunden tilføres store mængder ammonium i løbet af kort tid. Hvis der er nitrificerende bakterier vil der foregå en vis nitrifikation, og dermed er der fare for udvaskning da trærødderne slet ikke er aktive endnu.

Forårsurterne (anemone, ramsløg, vorterod, etc) har alle forrådsorganer i form af løg, knold eller jordstængel. De kan hurtigt sætte skud og rødder og udnytte det tilgængelige kvælstof og forhindre udvaskning.

Et par måneder efter når lyset på skovbunden er for ringe til planternes behov visner bladene og nedbryderne kan nu atter frigive kvælstof til jorden.

Denne gang er træerne i fuld vækst og kvælstoffet optages lige så snart det frigives. Begge typer planter indgår i et gensidigt afhængighedsforhold.



Hestekastanie i sommerdragt

(sammenlign med billede side 34)

## Sommer

Lys er i sommerperioden, når hele løvhanget er foldet ud, den absolut vigtigste faktor for træerne og for urterne på skovbunden.

Lyset er langt svagere inde i skoven end samtidigt på fri mark.

Årsagen er at lyset må gå gennem trækronerne, hvor bladene absorberer, reflekterer og spreder lyset; jo tættere bladene er stillede, jo større og tykkere de er, des mindre lys vil der kunne trænge ind i kronernes indre og ned i skovbunden. Bladene fjerner gennemsnitligt 70-95% af lyset, når der er udviklet maksimal bladmasse.

Trægrupper inddelt efter lyskrav		Skyggevirkning %
<b>Bøgegruppen:</b> bøg, ær, elm, hestekastanie	skyggetålende - kraftig bladmosaik	92-98
<b>Askegruppen:</b> ask, eg	noget skyggetålende - ringe skyggegivning	80-90

<b>Elle gruppen:</b> el, birk	helt lysåbne - tåler ikke skygge	60-70
----------------------------------	----------------------------------	-------

**Tabel 7** Trægrupper inddelt efter lyskrav og skyggevirksomhed (efter Boysen Jensen)

Lyset inde i trækronerne er ikke længere direkte lys; men spredt lys som fordeles lodret ned til de nederste blade og skovbundsplanterne.

Bladpladernes flader må stilles vinkelret mod det stærkeste spredte lys, men samtidig skygge så lidt som muligt for hverandre. Målet er at danne så store assimilationsflader (dvs fotosyntetiserende) som muligt.

Skovtræerne fordeler sig i grupper efter deres krav til lys, deres skyggegivning og evne til at tåle skygge: Lystræer i modsætning til Skygge træer (tabel 7).

De typiske skygge træer - bøg, ahorn, elm, lind og hestekastanie - udnytter lyset maksimalt ved at arrangere bladene i mosaik.

- **Bøg, lind og elm: Spredte blade. Bladene danner vandret mosaik.**  
Bøgegrene har blade og sideskud siddende i samme plan men forskudt i forhold til hinanden. Bøgen veksler mellem normale langskud - med mange blade og lange led - og langsomt voksende kortskud med få blade og korte led. Bladene på hele skuddet danner en samlet mosaik.
- **Ahorn og hestekastanie: Modsatte blade. Lodret mosaik.**  
Blade i samme par er lige store og med lige lange bladstilke, men de forskellige kranser har forskellig størrelse af bladpladen og længde af stilken, således at ingen kommer i skygge af højere stående blade.
- **Ask, eg: Ingen bladmosaik.**  
Alle sammen lystræer som lader en stor del af dagslyset slippe ned til skovbunden. Sammensatte blade lader generelt mere lys slippe igennem end hele og delte blade (ask, hylde, alm. røn).



Flade skud af elm med en effektiv skyggevirksomhed.

# III

---

## Vandøkosystemer

Lagdeling, iltforsyning, plankton typer



I et vandøkosystem (fx en sø) finder man de samme tre funktionelle organismegrupper som i landøkosystemet, men producenterne er sædvanligvis små encellede organismer eller kolonier af få sammenhængende celler - planteplankton; deres nettoproduktion omsættes dels i overfladevandet i en konsumentfødekæde: dyreplankton, fisk/insekter, etc - dels på bunden i en nedbryderfødekæde: bakterier, muslinger/snegle/orme, fisk, etc. Produktionen i vandet foregår i de øverste meter af vandet - så langt som lyset kan trænge ned; når lysmængden er under 1% af overfladelyset, overstiger respirationen fotosyntesen og nettoproduktionen bliver negativ.

## Fysiske forhold - springlag og ilt

Efter vinteren er temperaturen ensartet i hele vandmassen - omkring 4 °C; hele vandmassen omrøres og er blandet.

Opvarmning af vandet om foråret og om sommeren starter fra oven og strækker sig gradvis dybere ned; men de kolde lag i dybden forbliver uændrede.

Det varme og lettere vand lægger sig over det kolde og tungere, og der opstår en årstidbestemt lagdeling af søen. Overgangslaget kaldes et springlag, fordi temperaturen på få meter kan ændres flere grader.

Det øverste vandlag opvarmes og afkøles regelmæssigt gennem døgnet. Det giver en konstant omrøring i hele denne del; men der er ingen udveksling - af ilt eller næringsstoffer - med det dybere liggende vandlag. Da planktonets massefylde generelt er større end vands, er organismerne afhængig af vandbevægelsen i overfladelaget, således at de ikke synker væk fra lyset.

I efteråret afkøles og synker overfladevandet nedad til det møder vandlag med samme temperatur og massefylde. Efterhånden udjævnes temperaturforskellen og når hele vandmassen igen har samme temperatur og massefylde er der atter total omrøring i vandet. I lavvandede damme vil der som regel være opblanding året rundt.

Art	Minimum iltkrav [mg/l]
<b>Børsteorm (Tubifex)</b>	<b>0,3</b>
<b>Dansemuggelarve (Chironomus)</b>	<b>0,7</b>
<b>Vandbænkebider (Asellus)</b>	<b>2,5</b>
<b>Døgnfluelarve (Heptagenia)</b>	<b>9,5</b>
<b>Karpe, suder</b>	<b>3</b>
<b>Gedde, ål</b>	<b>4-5</b>
<b>Laksefisk</b>	<b>6</b>

**Tabel 9**

*Minimum iltkrav for udvalgte ferskvandsorganismer.*

*(Bernstorff-Nielsen m.fl.)*

I vandøkosystemer er ilt en kritisk faktor for bundlevende organismer. Ilten produceres i overfladen eller til nogle meters dybde, afhængig af gennemsigtigheden. Hvis et springlag etableres, forhindrer det udvekslingen af ilt mellem overfladevand og bundvand, dvs. bundorganismerne har en begrænset mængde ilt til rådighed.

Falder iltindholdet i vandet i kortere eller længere perioder under deres minimumskrav

(tabel 9) ødelægges livsbetingelserne for dyrelivet på bunden.

Organismerne og produktionen i en uforstyrret sø er afpasset indbyrdes, således at iltforbruget i bundlaget under omsætning af det bundfældede materiale ikke overstiger den mængde, der er til rådighed i bundvandet under springlaget.

Tilføres der mere organisk materiale, end der kan omsættes med den til rådighed værende iltmængde, kan der optræde perioder med iltsvind ved bunden sidst på sommeren og i det tidlige efterår. Systemet er kommet ud af balance: søen er ramt af forurening.


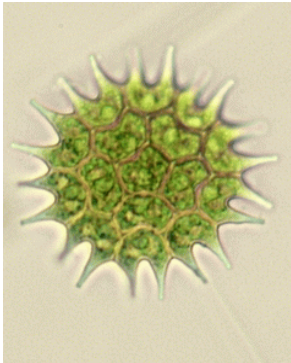
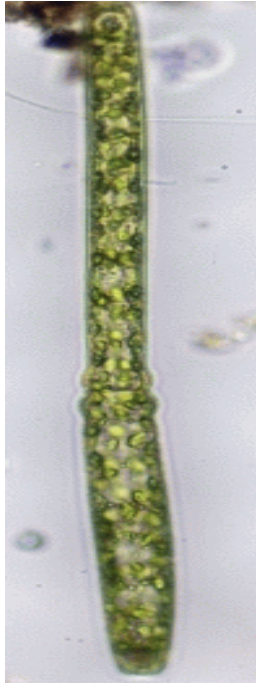
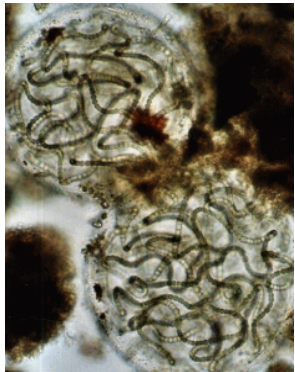


## Planktontyper

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.

<b>Hovedtyper af planktonalger I</b>		
<b>Gulalger</b>	<b>Kiselalger</b>	
<p>Forskellige typer af flagellater med gulbrune farver. Cellerne har to svingtråde.</p> <p><b>Gulalger</b> er oftest kolonidannende flagellater. Typisk koldtvalsformer.</p> <p><b>Panserflagellater</b> (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 bagudrettet 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: <b>Synura (ca 100 µm)</b></p>	<p>Panserflagellat: <b>Peridinium (ca 60 µm)</b></p>	<p>Kiselalge: <b>Pinnularia (ca 150 µm)</b></p>

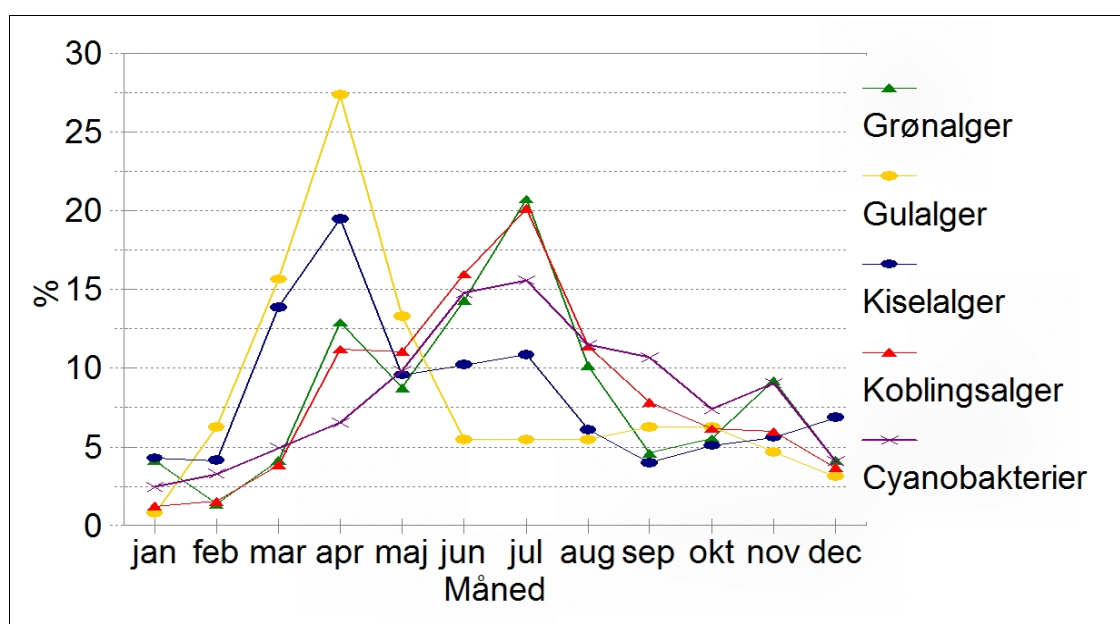
## Hovedtyper af planktonalger II

<b>Grønalger</b>		<b>Cyanobakterier</b>	
<p>Den største og mest manifolde af algegrupperne i ferskvand. Farven er altid klart grøn; formen varierer fra ubevægelige enkeltceller, over koloniformer, krybende trådformede alger til fritsvømmende flagellater.</p> <p><b>Øjeflagellater.</b> Encellede flagellater med to flageller</p> <p><b>Grønalger.</b> Kolondannende ubevægelige alger med cellulosevæg</p> <p><b>Koblingsalger.</b> 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: <b>Phacus</b> (ca 70 µm)	Grønalge: <b>Pediastrum</b> koloni (ca 60 µm)	<b>Koblingsalge</b> <b>Pleurotaenium</b> (ca 500 µm)	<b>Cyanobakterie</b> <b>Nostoc</b> (koloni ca 100 µm)

## Årstidsvariation

Lagdeling 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.

Kiselalger optræder typisk forår og efterår. Forårsarterne er mest lyskrævende koldtvasarter; efterårsarterne er til gengæld mere varmekrævende - men ikke så lyskrævende. I sommermånederne er mængden af kisel i overfladevandet under  $0,03 \text{ mg l}^{-1}$  og kiselalgerne 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 organismerne er mere typisk knyttet til bundslam og vegetation.



**Figur 44** Årstidsfordeling af algetyperne (data fra 6 mindre vandhuller). Summen af de enkelte måneder for hver algetype er 100%.

## Vinter

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

Nytotalcirkulation 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.

## Iltforbrug og vandforurening

Til rutinebedømmelse af et vandøkosystems forureningstilstand eller af den belastning, som en spildevandsudledning i et vandøkosystem ville have, anvender man en  $BO_5$ -analyse.

$BO_5$ -analysen er en biologisk-kemisk standardmetode, som indirekte viser hvormeget letomsætteligt organisk stof, der er i økosystemet eller i spildevandet.

Man måler det biologiske iltforbrug (dvs. især mikroorganismernes iltforbrug) i en passende fortyndet prøve af systemet eller af spildevandet i løbet af 5 døgn ( $\pm 1$  time) i mørke ved  $20\text{ }^\circ\text{C}$  ( $\pm 0,5\text{ }^\circ\text{C}$ ) ( $BO_5 =$  Biological Oxygenforbrug pr liter pr 5 døgn).

Ilts opløselighed i vand [mg $O_2$ /l]		$BO_5$ [mg $O_2$ /l/5 døgn]			
10 $^\circ\text{C}$	20 $^\circ\text{C}$	husholdningsspildevand	slakteri-og mejerispildevand	ajle, gylle, eller ensilage-saft	maksimumgrænse for udløb fra biologiske rensnings-anlæg
11	9	200 - 250	1000 - 2000	5000 - 60000	20

*Tabel 10. Eksempler på  $BO_5$ -værdier og iltindhold i vand. (Leth Petersen (14))*

Udledes der spildevand, som indholder organisk stof til en sø, forrykkes den naturlige balance mellem producenter, konsumenter og nedbrydere i søen til fordel for nedbryderne.

Bakterierne i søen opformerer, når de får tilført organisk stof, og de mangedobler deres iltforbrug under nedbrydningen af materialet (tabel 49).

De øvrige nedbrydere bidrager også med et øget iltforbrug, og hvis iltindholdet i vandet ikke rækker til en fuldstændig omsætningen af materialet, kan resultatet blive, at der ophobes slam på bunden af søen, og at der periodisk eller permanent kan opstå iltmangel i bundlagene (anaerobe forhold).

De dyr i søen, som kræver mere end et minimalt iltindhold i vandet - fisk, muslinger, insektlarver, m.fl. - forsvinder fra bundsamfundene; tilbage bliver i svære tilfælde kun børsteorme (Tubifex) og dansemyggelarver (Chironomus), som begge er specielt tilpassede sådanne miljøer (se tabel 9).

Forurening med organisk stof kaldes **primær forurening**.

Planktonalgerne i søen optager ammoniak, fosfat og de andre uorganiske stoffer, der er blevet frigjort til vandet under bakteriernes nedbrydning af det organiske stof, og

indbygger næringsstofferne i nyt organisk stof.

Planktonproduktionen stiger altså i søen. Samtidigt øges iltindholdet i de overfladenære dele af søen, men til gengæld falder lysgennemtrængeligheden på grund af de mange alger.

Når planktonproduktionen forøges, kan konsumenterne ikke følge med. Der bliver et overskud af planktonalger, der ikke kan nå at blive konsumeret i hovedfødekæden (græsningsfødekæden), inden de bundfældes.

De bundfældede alger indgår i puljen af organisk stof i bundlagene og omsættes af nedbryderne. Derfor stiger iltforbruget i bundlagene, og der vil være risiko for periodisk eller permanent iltsvind ved bunden - især hvis bundvandet bliver afspærret fra det iltrige overfladevand af et springlag (se side 27).

Faldet i lysgennemtrængelighed forstærker iltmangelen i bunden, da plantevæksten i bundlagene skygges ihjel.

Denne type forurening kaldes **sekundær forurening**. Den kan også fremkaldes ved direkte at tilføre uorganiske næringsstoffer.

Overlades økosystemet til sig selv efter en forurening, vil der foregå en **selvrensning**. Det anaerobe bundmiljø fremmer omsætningen af nitrat til atmosfærisk kvælstof (denitrifikation:  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2$ , jvf side 19).

Denitrifikationen fjerner kvælstof fra økosystemet, således at produktionen falder til et niveau, der kun er lidt højere end det oprindelige økosystems produktion. Derved genskabes balancen mellem producenter, konsumenter og nedbrydere, og iltmangelssymptomerne forsvinder.

## Litteratur

1. **B. Overgaard Nielsen:**  
*Stof og energi i naturen. Haase 1975 .*
2. **B. Overgaard Nielsen**  
*Bladminer på træer og buske.  
Natur og Museum 10. årg. nr 1-2. 1964.*
3. **B. Overgaard Nielsen,**  
*Above ground food resources and herbivory in a beech forest ecosystem.  
Oikos 31, pp. 273-279. 1978.*
4. **O. Zethner-Møller,**  
*Skadelige insekter og svampe på skovtræer. 2. Løvtræer.  
Natur Og Museum 13. årg. nr 1-2. 1968.*
5. **Frank B. Golley:**  
*Energy values of ecological materials.  
Ecology, 42: 581-584. 1961.*
6. **Frank B. Golley:**  
*Energy dynamics of a food chain of an old-field community.  
Ecol. Monogr., 30: 187-206. 1960.*
7. **John Philipson:**  
*Ecological Energetics.  
Edward Arnold 1966.*
8. **Eske Bruun, Bent Christensen & Bent Lauge Madsen:**  
*Grundbog i økologi (Vi og vore omgivelser 3). Gyldendal 1991.*
9. **Anon.:**  
*Limnologisk metodik. Københavns Universitet, Ferskvandsbiologisk Laboratorium. Akademisk forlag 1977.*
10. **S. E. Abrahamsen:**  
*Biologiske Ferskvandsundersøgelser.  
Forum 1976.*
11. **Tyge Christensen:**  
*Alger i naturen og i laboratoriet.  
Nucleus 1982.*
12. **Tom Fenchel og Barbara Hemmingsen:**  
*Manual of microbial ecology.  
Akademisk forlag 1974.*
13. **H. Liebmann:**  
*Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. München 1962.*
14. **Anne Leth Petersen:**  
*Spildevand og vandkvalitet.  
Nucleus 1987.*
15. **V. Sladeczek:**  
*System of Water Quality from the Biological Point of View.  
Ergebnisse der Limnologie, Heft 7.  
Archiv für Hydrobiologie  
Stuttgart 1973.*
16. **John Bernstorff-Nielsen og Per Kim Nielsen:**  
*Lærebog i økologi. NNF 1987.*
17. **Per Geckler:**  
*Miljø for milliarder. DR 1988.*
18. **Thomas Kiørboe:**  
*Vandloppernes betydning for havets stofomsætning.  
Kaskelot nr 62. 1985.*
19. **Arne Nielsen:**  
*Planktonblomstring og iltsvind.  
Kaskelot nr 58. 1984.*
20. **Hans Ulrik Riisgård:**  
*Næringssalte og iltmangel i Limfjorden.  
Kaskelot nr 58. 1984.*
21. **Kaj Sand-Jensen, Torben Moth Iversen og Claus Lindegaard:**  
*Basisbog i ferskvandsøkologi.  
Gad 1991.*
22. **Lise Brunberg Nielsen**  
*Jordbundsøkologi.  
Haase & Søn, 1971.*

23. **Vagn Jensen**  
*Bøgeskovens mikroorganismer.*  
*Danmarks Natur bd 6, 3. udg.*  
*Politikens Forlag 1980.*
24. **Vagn Jensen**  
*Jordbundens mikroorganismer.*  
*Danmarks Natur bd. 2, 3. udg.*  
*Politikens Forlag 1979.*
25. **Aage Helweg Glenstrup**  
*Dansk feltbotanik*  
*Gjellerup 1965.*
26. **Franziska Steffens,**  
**Wolf-Rüdiger Arendholz,**  
**Jürgen G. Storrer**  
*Die Ektomykorrhiza: Eine Symbiose*  
*unter der Lupe*  
*Biologie in unserer Zeit 24, 4 1994;*  
*pp.: 211-218*
27. **Carsten Hunding**  
*Mikroorganismer og stofkredsløb i*  
*ferskvand*  
*Kasketot nr 35 1978, pp. 18-31.*
28. **T. Vincents Nissen**  
*Den biologiske kvælstofbinding*  
*Ugeskrift for Jordbrug nr 33 1981, pp*  
*495-499.*
29. **Norman T.J. Bailey**  
*On Estimating The Size Of Mobile Po-*  
*populations From Recapture Data*  
*Biometrika 38 1951; pp. 293-306.*
30. **Erik Kristensen & Ole Rindung**  
*Sandsynlighedsregning*  
*Gad 2. udg. 1969; pp. 110-111*
31. **T. Rosswal**  
*The internal nitrogen cycle between*  
*microorganisms, vegetation and soil*  
*SCOPE report 7: Ecol. Bull. 22 1976;*  
*pp. 157-167.*
32. **Mark Brundrett**  
*CSIRO Forestry and Forest Products*  
[http://www.ffp.csiro.au/research/  
mycorrhiza/vam.html#intro](http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/vam.html#intro)
33. **Jens H. Petersen**  
*Svamperiget*  
*Århus Universitetsforlag 1995*
34. **Tatuo Kira & Tsunahide Shidei**  
*Primary production and turnover of*  
*organisc matter in different forest eco-*  
*systems of the western pacific*  
*Japanese Journal of Ecology 17, 2 1967;*  
*pp. 70-87*
35. **Eugen Warming**  
*Dansk Plantevækst; bind 3: Skovene*  
*Gyldendal. 1919*
36. **P. Boysen Jensen**  
*Studier over Skovtræernes Forhold til*  
*Lysset*  
*Tidsskrift for Skovvæsen 22 B,*  
*pp. 1-116. 1910*
37. **Kåre Fog**  
*Grundbog i Økologi;*  
*Nucleus. 1982*
38. **E.L. Oxlade**  
*An investigation of leaf mosaics*  
*Journal of Biological Education, 32*  
*pp 34-40. 1998*



## Stikordsregister

Abiotiske faktorer	5, 7	Iltmangel	20
Aerob	18, 19	Iltsvind	44, 50
Anaerob	18, 20	Kemosyntese	5, 19
Anthocyanin	35	kemoautotrof	18
Autotrof	5, 10	Klorofyl	35
Bakterier	24, 49	Konsumenter	5, 15, 24, 49
aktinomyceter	20	Kvælstoffiksering	20
ammonifikation	18	bælgplanter	20
biomasse	25	rodknold	21
cyanobakterier	20	Løsningslag	35
denitrifikation	19	Løvfald	33, 34
kvælstoffiksering	20	Minimumskrav	
nitrifikationsbakterier	19	ilt	44
Rhizobium	20	Myceliemængde	26
Biomasse	10	Mycelium	26
biomassebestemmelse	11	Mykorrhiza	27, 28
biomassetilvækst	7	Nedbrydere	5, 15, 24, 49
mikroorganismer	25	hjælpenedbrydere	24
Biotiske faktorer	5	nedbryderfødekæde	16
Biotrof	27	Nettoproduktion	16, 24
Bruttoproduktion	11	nettoprimærproduktion	10, 16
BP	11	NP	10, 24
bruttoprimærproduktion	7	Niche	8
Carotenoider	35	Nitratammonifikation	20
Denitrifikation	19, 50	Nitratrespiration	20
Diversitet	8	Nitrifikation	19
Dynamisk ligevægt	5, 6, 15, 23	Næringsioner	5, 11
Edafiske faktorer	7	Organisk stof	49
Efterårsfarver	35	Parasit	27
Forurening	44	Population	8
Fotosyntese	5, 10, 16	Primær forurening	49
fotoautotrofe	18	Primærproduktion	5
Fødekæde	6, 16	Producenter	5, 15, 16, 25, 49
græsningsfødekæde	16, 24, 50	Respiration	7, 10
Fødenet	6	BO5	49
Garvestoffer	35	iltforbrug	49
Heterotrof	5	nitratrespiration	20
Hjælpenedbrydere	24	R	11
Hyfer	26, 28	Saprophyt	27
Ilt		Saprotrof	27
aerobe bakterier	19	Sekundær forurening	50
denitrifikation	19	Selvrensning	50
iltfrie forhold	19	Springlag	50
nitratrespiration	20	Stofkredsløb	7, 11
nitrifikation	19	ammonifikation	18
Iltforbrug	44, 49	denitrifikation	19

---

kvælstof .....	18
kvælstoffiksering .....	20
nitrifikation .....	19
Svampe .....	24
Symbiose .....	27
kvælstoffiksering .....	20
mykorrhiza .....	20, 27
parasit .....	27
Tanniner .....	35
Vækstperiode .....	10
Økosystem .....	5
abiotiske faktorer .....	5
biotiske faktorer .....	5
model .....	7
vandøkosystemer .....	41
økosystemstruktur .....	15

□ □ □

