

# NPo-forskning fra Miljøstyrelsen

Nr. C3 1990

## Eutrofiering - effekter på marine primærproducenter



Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**

**NPo-forskning fra Miljøstyrelsen  
Nr. C3 1990**

# **Eutrofiering - effekter på marine primærproducenter**

Jens Borum  
Ole Geertz-Hansen  
Kaj Sand-Jensen  
Søren Wium-Andersen

Ferskvandsbiologisk Laboratorium,  
Københavns Universitet

**MILJØSTYRELSEN**  
BIBLIOTEK  
STRANDGADE 58  
1401 KØBENHAVN K.

**Miljøministeriet  
Miljøstyrelsen**



## Indholdsfortegnelse

	Side
<u>Sammendrag</u>	7
1. <u>Indledning</u>	9
Baggrund og formål	9
2. <u>Materiale og metoder</u>	13
Karakteristik af forsøgsområde	13
Prøvetagning og eksperimenter	15
Biomasseopgørelser	15
Produktion	15
Iltvariation	16
Kammerforsøg	17
Næringsstofkonservering hos Ålegræs	18
Empiriske sammenhænge	18
3. <u>Resultater</u>	18
Plantesamfundenes sammensætning	18
Empiriske relationer	19
Biomasse	21
Primerproduktion	26
Iltvariation	33
Kammerforsøg	38
Næringsstofkonservering hos Ålegræs	39
4. <u>Diskussion</u>	43
<u>Litteratur</u>	51



## Ordforklaring

Vi har i det følgende taget en række mere eller mindre veldefinerede fag-termer i brug for at skelne de forskellige plantetyper fra hinanden. Da der eksisterer en del forvirring omkring disse termer, har vi nedenfor angivet i hvilken betydning, vi har anvendt dem.

**Makrofyter:** omfatter såvel rodfæstede blomsterplanter som fasthæftede eller fritsvømmende makroalger.

**Makroalger:** "større" alger som for eksempel blæretang eller søsalat.

**Fritsvømmende makroalger:** makroalger der starter som fasthæftede men rives løs og vokser videre i løs tilstand som for eksempel søsalat og Cladophora.

**Ephemerale alger:** makroalger med kort opblomstringstid (få uger eller måneder) i modsætning til langsommenvoksende, flerårige alger.

**Mikroalger:** mikroskopiske alger som for eksempel kiselalger. Visse mikroalger danner kolonier, og disse kan blive flere millimeter store. Der er ikke nogen veldefineret grænse mellem mikro- og makroalger.

**Perifyter:** mikroalger der er fasthæftet på sten, sand, planter eller andet substrat.

**Bentiske mikroalger:** mikroalger der er fasthæftet på sand eller mudder.

**Epifyter:** mikroalger der er fasthæftet på planter.



## Sammendrag

Undersøgelsens indhold	Næringsrigdommens indflydelse på forskellige marine primærproducenters udbredelse, biomasse og produktion samt på tilforholdene undersøges ved sammenligning af tilstanden i to bredninger med forskellig næringsrigdom i Roskilde Fjord.
Eutrofiering reducerer bundvegetationens dybdeudbredelse	Med øget næringsrigdom reduceredes bundvegetationens dybdeudbredelse i Roskilde Fjord. Denne effekt synes at være et generelt fænomen, idet der kunne opstilles signifikante, empiriske relationer mellem næringsrigdom (udtrykt ved koncentrationen af Total-N), fytoplanktonbiomasse, lysforhold og forskellige makrofyters nedre dybdegrænse ud fra data stammende fra flere danske kystområder. Sådanne relationer fandtes ikke for Total-P.
Eutrofiering reducerer den totale, autotrofe biomasse	Øget næringsrigdom reducerede biomassen af flerårige, rodfæstede planter samt af bentiske mikroalger men stimulerede forekomsten af énårige makroalger og især af fytoplankton. Den samlede, gennemsnitlige biomasse faldt. Fytoplanktonets produktion blev forøget, medens de øvrige komponenters produktion var uændret eller reduceredes. Øget næringsrigdom nedsatte de enkelte plantekomponenters produktionsevne per biomasseenhed, men samlet set øgedes P/B-raten, fordi komponenter med høj P/B-rate tørekom i større mængde. Den totale, årlige produktion var på omkring $400 \text{ gC m}^{-2}$ og øgedes ikke med stigende næringsrigdom. Fytoplankton stod for mellem 37 og 56% af den årlige produktion.
Eutrofiering øger ikke den totale primærproduktion	Ifølge den traditionelle opfattelse, der primært har været baseret på studier af fytoplankton-samfund, har stigende næringsrigdom været formodet at resultere i større autotrof biomasse og produktion. Denne formodning synes ikke at holde stik i det lavvandede kystområde. Øget næringsrigdom medfører i stedet, at hurtigtvoksende plantekomponenter erstatter langsomtvoksende, hvis arealmæssige produktion er stor selv under næringsfattige kår. Derfor synes hverken den samlede, autotrofe biomasse eller produktion at være næringsstofbegrenset. Sandsynligvis er det fortrinsvis lysforhold og fysisk eksponering, der sætter øvre grænser for disse parametre.
Hurtigtvoksende planter erstatter langsomtvoksende	

Iltsvind skyldes ikke øget produktion men ændret kvalitet af produktionen

Forekomsten af sekundære eutrofieringseffekter som iltsvind eller egentlig iltmangel skyldes således ikke en øget primærproduktion med deraf følgende stigning i iltforbrug. Årsagen må i stedet findes i de ændringer i nedbrydningsveje og -hastigheder, som den kvalitative ændring i primærproduktionen medfører. I kystområdet overstiger iltforbrugsraterne langt raterne kendt fra åbne havområder. Derfor optræder der meget betydelige iltsvingninger over døgnet selv på helt lavt vand. Det kræver derfor også kun små tidslige eller rumlige forskydninger mellem produktion og respiration eller kortvarige lagdelinger af vandsøjlen, før alvorlige iltproblemer kan opstå i kystvandene.

Hvorfor stiger produktionen ikke ved øget næringsrigdom?

Det kan synes paradoxalt, at flerårige makrofyter kan opretholde høj produktion under næringsfattige kår, samt at øget næringsrigdom ikke resulterer i øget produktion. Årsagerne hertil skal søges i de forskellige plantekomponenters næringsstofbehov, -husholdning og -konservering afhængigt af livsform og vækststrategi. Alegåsplanter er i stand til at akkumulere kvalstof i perioder med lav vækst samt at konservere næringsstoffet i perioder med høj vækst. Derved nedsættes afhængigheden af eksterne kvalstoftilførsler i sommerperioden, hvor tilgængeligheden er lav. Dette forhold gør sig sandsynligvis også gældende (men i varierende grad) for andre makrofyter. Planktonalger er derimod direkte afhængige af de øjeblikkelige næringsstofkoncentrationer i vandsøjlen. Øget næringsrigdom og stigende andel af fytoplankton betyder derfor sandsynligvis, at den samlede næringsstofudnyttelse reduceres uden forøgelse af den totale primærproduktion. Der er behov for grundige undersøgelser af de forskellige autotrofers næringsstofudnyttelse i relation til livsform, vækststrategi og samfundsopbygning, såfremt en mere indgående forståelse af disse forhold skal etableres.

Fordi arter med en effektiv næringsstofudnyttelse erstattes af mindre effektive arter

## 1. Indledning

### Baggrund og formål

Eutrofieringseffekter i lavvandede kystområder

De fleste danske kystområder er lavvandede, og den biologiske struktur og omsætning i littoralzonen er derfor af afgørende betydning for vandområdernes kvalitet for dyr og mennesker. I den hidtidige behandling af eutrofieringseffekter har vi i vid udstrækning koncentreret os om at beskrive forholdene i det åbne vand. Således tager den stadige diskussion om virkningen af den påbegyndte handlingsplan for vandmiljøet næsten udelukkende udgangspunkt i iltkoncentrationen i Kattegat trods det faktum, at de største og sikreste effekter forventeligt vil opnås i kystzonen, hvor belastningskilderne er afklarede, og hvor den "almindelige dansker" dagligt konfronteres med resultaterne af hidtidig udledningspraksis.

Forskydning imellem primærproducenter

Ifølge vor nuværende viden vil tilførsel af næringsstoffer til de kystnære, marine områder forskyde primærproduktionen fra dominans af de fasthæftede bundplanter (rodfæstede planter, makroalger, benthiske mikroalger) til dominans af fytoplankton samt i visse tilfælde også af fritsvømmende makroalger (søsalat, Cladophora). Eutrofieringseffekter som iltsvind, bundvending og bundfauna-/fiskedød har ifølge den traditionelle opfattelse været forklaret med en forøgelse af den samlede organiske stofproduktion og et deraf følgende forøget iltforbrug. Ved eutrofiering af lavvandede fjordområder kan man imidlertid ud fra teoretiske overvejelser forvente, at iltsvindsproblemerne i højere grad skyldes kvalitative end kvantitative ændringer i primærproduktionen. Effekten skal således søges i andre nedbrydningsveje og -hastigheder og ikke i mængden af det organiske stof, der skal omsættes. Baggrunden for denne forventning er for det første, at estuarier repræsenterer nogle af de mest produktive områder på kloden (Odum, 1963), hvor lyset frem for næringsrigdom synes at sætte grænser for den totale primærproduktion. For det andet er bestande af ålegræs og brunalg selv i relativt næringsfattige områder overordentlig produktive på dybder ud til 10-20 meter, og produktionen i disse samfund er lige så stor som fytoplanktonproduktionen i selv stærkt næringsstofbelastede områder. En øget næringsrigdom fører altså blot til, at én plantetype erstatter

Eutrofiering øger fytoplanktonmængden en anden. Forklaringen herpå kan være, at de bentiske samfund evner at optimere udnyttelsen af den indkomne lysenergi via stabil biomasse og en mere lukket næringsstofcyklus i intim kontakt med sedimentet og med balance mellem næringsstofbehov og -regenerering. Fytoplanktonpopulationerne i næringsbelastede områder er derimod stærkt svingende, og produktion og nedbrydning er ofte forskudt i tid og rum. I relation til næringsstoffer er fytoplanktonsamfundet i langt højere grad et "tabssystem" med stadig udsynning fra det belyste vandlag.

Eutrofiering giver flere énårige og færre flerårige planter De helt lavvandede områder ændrer sig ved øget belastning fra at være domineret af de stabile, flerårige samfund af ålegræs og store brunalger til dominans af mere ustabile, énårige generationer af rodfæstede planter (havgræs, vandaks) og fritsvømmende alger. De forskellige fritsvømmende alger, hvis levevis nærmer sig fytoplanktonets, afløser ofte hinanden i løbet af sæsonen, idet de undergår maksimal tilvækst efterfulgt af kollaps og nedbrydning. Disse svingende algeophblomstringer udgør indlysende æstetiske problemer. De er ledsgaget af store iltsvingninger og er derfor kritiske for bund- og fiskefaunaen på det helt lave vand.

Der eksisterer meget få undersøgelser, hvor kystzonens totale, autotrofe biomasse og primærproduktion er estimeret. Årsagen hertil er sikkert, at det falder folk svært at indgå det kompromis, hvor inddragelse af mange primærproducenter sker på bekostning af den sikkerhed, hvormed den enkelte parameter kan bestemmes. Vi har derfor måttet udarbejde vores arbejdshypotheser og forventninger ved sammenstykning af resultaterne fra spredte undersøgelser af enkeltkomponenters respons på øget næringsstoftilgang.

Vores grundliggende arbejdshypotese er at:

Arbejdshypotese  
"ved øget næringsstofbelastning af et lavvandet kystområde sker der ingen kvantitativ ændring i den totale primærproduktion, men de forskellige plantekomponenters relative bidrag ændres, således at hurtigtvoksende, kortlivede former varetager en større del af produktionen på bekostning af langsomtvoksende, flerårige former".

Som konsekvens af bl.a. ovenstående har vi desuden opstillet en række forventninger til ændringer i biomasse-, produktions- og

iltforhold i relation til øget næringsrigdom:

-den autotrofe biomasse vil stige på lavt vand i kraft af akkumuleringen af fritsvømmende makro-alger men falde på dybt vand, hvor bestande af flerårige makrofyter erstattes af fytoplankton. Den totale, autotrofe biomasse vil aftage.

-primærproduktionen vil koncentreres i smallere zoner i littoralzonen samt i det åbne vands øvre lag.

-overgangen fra langsomtvoksende former (lavt P/B) til hurtigtvoksende vil generelt øge P/B-forholdet for den autotrofe biomasse i området.

-overgangen fra langsomtvoksende former (højt C:N-forhold) til hurtigtvoksende (lavt C:N-forhold) vil øge omsætteligheden af det producerede materiale.

-forskydningerne i plantekomponenternes forekomst giver større iltvariation over døgnet på lavt vand samt i det åbne vands øvre vandlag, men mindre iltvariation samt dårligere iltforhold i bundvandet på større dybde.

Undersøgelsen har til formål at teste ædrueligheden af disse hypoteser/forventninger.

Undersøgelseslokationer og fremgangsmåde

Datamaterialet er indsamlet langs to transekter udlagt i bredninger af forskellig næringsstatus i Roskilde Fjord. Transekterne dækkede området fra strandkanten og ud til ca. 5 meters dybde. På forskellige dybder blev der udført biomassebestemmelser, vækstmålinger og bestemmelse af iltvariation over døgnet. Herudover blev de forskellige plantekomponenters fotosyntese/lysrelation fastlagt ved kamperforsøg på lavt vand. Undersøgelsene gennemførtes på tre årstider svarende til forår (april), sommer (juni/juli) og sensommer (september). Dataindsamlingen var fordelt over de tre år 1986-88, og vi har i vores beregninger antaget, at disse år i alle henseender var ens.

Vi har desuden ønsket at etablere mere generelle sammenhænge mellem næringsstofferhold og balancen mellem plantekomponenter i danske kystområder. I erkendelse af, at der, spredt i en række tekniske rapporter fra amter og konsulentvirksomheder, eksisterer en betydelig mængde information om næringsstatus, udvikling af fytoplankton, lysforhold og udbredelse af bentiske

plantesamfund, har vi forsøgt at samle disse og opstille simple empiriske sammenhænge i stil med, hvad der kendes fra øer.

Kan ålegræs konservere næringsstoffer?

Slutteligt har vi ønsket at undersøge, om ålegræsplanten besidder en mekanisme til konservering af næringsstoffer indenfor planten. Det kan synes lidt paradoxalt, at en så produktiv plante kan opretholde sin aktivitet i så relativt næringsfattige omgivelser. Vi har derfor gennemført eksperimenter til belysning af plantens næringsstofhusholdning. Eksperimenterne er udført dels som et pilotforsøg foretaget under et studieophold i USA dels som en mere grundig undersøgelse af en ålegræspopulation i Øresund.

Taksigelser

Ferskvandsbiologisk Laboratorium har stået for størstedelen af det praktiske arbejde men Miljøstyrelsens Havforureningslaboratorium har bidraget aktivt i undersøgelserne af kvælstofhusholdningen hos ålegræs.

Udover forfatterne har følgende personer deltaget i forskellige faser af projektet:

-cand. scient. Søren L. Nielsen  
-specialestuderende: Peter B. Jørgensen, Carsten D. Nielsen, Gert Jungerup, Morten F. Petersen  
-studentermedhjælp: Annette Christiansen, Dorte F. Hansen  
-laboranter: Annemette Thorsteinson, Lotte Thomsen, Birgit Kjøller, Lis Eplov  
-laborantelever: Annette Lundsgaard, Mette Petersen, Maj Nebelong, Lotte Jacobsen  
-mekanikere: Flemming Heegård, Carl E. Olsen  
-laboratoriebetjent: Finn Petersen  
-sekretærer: Vibeke Kolbe, Hanne Møller  
Teknisk tegning er udført af Svend Nielsen.  
Lektor Lars Kamp Nielsen har bidraget med fysisk-kemiske data.

Vi har derudover modtaget støtte fra en række personer og institutioner. For velvillig assistance vil vi således gerne takke Hydroteknisk Laboratorium, Tårstrup; Meteorologisk afd., Risø; Grundejerforeningen ved Økseholme, Jægerspris Skovdistrikts, B. Møllers Bådebryggeri og Kulhuse Havn. For teknisk assistance takker vi endvidere Institut for Genetik og Økologi, AAU, Marinbiologisk Laboratorium, KU, samt personale ved Miljøstyrelsens Havforureningslaboratorium. En særlig tak skal slutteligt rettes til Mogens Dyhr Nielsen, Miljøstyrelsen, for en smidig og handlekraftig håndtering af økonomiske og administrative problemer.

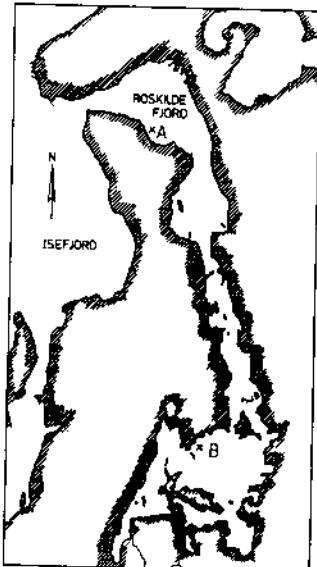
## 2. Materialer og metoder

### Karakteristik af forsøgsområde

#### Lokaliteter

Figur 1. Kort over Roskilde Fjord. De to undersøgte bredninger er markeret. Frederiksvarv Bredning (station A) er den nordligste og mindst eutrofierede og Roskilde Bredning den sydligste og mest eutrofierede.

Projektet er gennemført ved sammenligning af tilstanden i to bredninger af forskellig næringsrigdom i Roskilde Fjord (Figur 1).



Frederiksvarv Bredning (station A) er fjordens nordligste med direkte kontakt til Isefjorden og dermed nærmeste kontakt til det relativt næringsfattige Kattegat. Roskilde Bredning (station B) i fjordens sydlige del er mere ferskvandspåvirket og modtager ud over direkte tillæddinger bl.a. næringsalsalte fra Roskilde Vig, Kattinge Vig og Lejre Vig.

Geografiske, hydrauliske og vandkemiske data for de to undersøgte lokaliteter er givet i Tabel 1. Begge bredninger er lavvandede med en middeldybde på henholdsvis

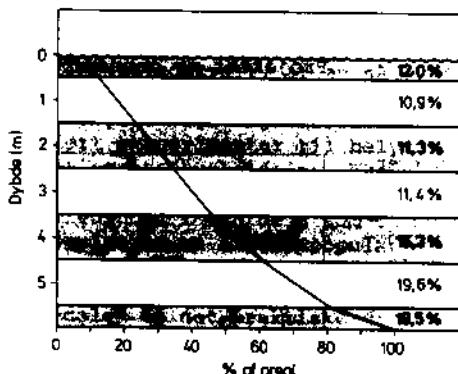
3.2 og 3.4 meter. Arealer og voluminer er af omtrent samme størrelse i de to bredninger, og dybdeprofilene er ligeledes ens (Figur 2). Sidstnævnte forhold er en forudsætning for dette projekts direkte sammenligninger af biomasse-, produktions- og iltforhold. Til alle totalopgørelser har vi således anvendt en standard-kvadratmeter, hvori indgår de forskellige dybdeintervallers bidrag vægtet efter deres respektive andel af bredsningernes totale areal.

#### Hydrauliske forhold

Den hydrauliske opholdstid er i begge bredninger primært bestemt af tidevand og vind-/strøm-inducerede vandstandsændringer. Beregnet ud fra ferskvandstilstrømmingen er opholdstiden et sted mellem ét og to år, men den reelle opholdstid er kun 1-2 måneder i Frederiksvarv Bredning og 3-4 måneder i Roskilde Bredning. Tidevandsbetingede

vandstandsændringer er på ca. 10 cm, medens vindinducerede vandstandsændringer kan være over 50 cm.

Figur 2. Standardiseret dybdeprofil for de undersøgte bredninger. Figuren viser hvor stor en del af bredningens areal (1 %), der har en dybde på mellem eksempelvis 0 og 1/2 meter (12%).



Tabel 1. Geografiske, hydrauliske og vandkemiske data for Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Intervaller og middelværdier er beregnet for perioden 1. marts - 31. oktober for et eller flere af årene 1985-88.

Lokalitet	A	B	
Areal	km <sup>2</sup>	32.25	26.63
Volumen	km <sup>3</sup>	0.103	0.091
Middeldybde	m	3.2	3.4
Afstrømmingsareal	km <sup>2</sup>	266	126
Opholdstid	måneder	1-2	3-4
Saltholdighed, middel	‰	15.8	12.1
" interval	"	14.7-16.7	11.8-12.5
N-belastning *	g total-N/m <sup>2</sup>	14.7	12.1
P-belastning *	g total-P/m <sup>2</sup>	9.5	2.2
Total-N konc., middel	µg total-N/l	750	1610
" interval	"	600-1000	930-2400
Total-P konc., middel	µg total-P/l	108	570
" interval	"	32-194	177-888
Sigtdybde, middel	m	4.1	3.1
" interval	"	2.0-6.1	1.1-4.5

\* diffus afstrømning og atmosfærisk bidrag ikke medtaget.

Som følge af forskelle i ferskvandstilstrømning og vandudskiftning er saltholdigheden højere i Frederiks værk Bredning ( $15.8\text{ °}/\text{o}$ , gennemsnit over året) end i Roskilde Bredning ( $12.1\text{ °}/\text{o}$ ). Sæsonvariationen er moderat i begge bredninger. Den generelt lave saltholdighed forhindrer indvandring af en række marine makroalger (eks. flere Laminaria-arter), men er dog altid så høj, at saltkravet for arter som blæretang og blomsterplanten ålegræs opfyldes.

#### Næringsstofferhold i Roskilde og Frederiks værk Bredning

Roskilde Fjords afstrømningsområde er præget af landbrug og en tæt bymæssig bebyggelse, og belastningen med både kvalstof og fosfor er derfor betydelig i alle fjordens bredninger. Trods tilstedeværelsen af en markant næringsstofgradient med højeste koncentrationer i de sydligste bredninger og aftagende koncentrationer ud mod Isefjord/Kattegat, så er i det mindste kvalstofbelastningen faktisk større i Frederiks værk Bredning end i Roskilde Bredning (Tabel 1). Dette skyldes, at førstnævnte har et større afstrømningsområde og modtager næringsstoffer fra de belastede, sydligere dele. Når Frederiks værk Bredning fremtræder som mindre "belastet"/eutrofieret, så skyldes det denne brednings væsentligt større vandudskiftning med deraf følgende fortyndning. I 1985 var koncentrationen af Total-P og Total-N således henholdsvis 5 og 2 gange højere i Roskilde Bredning end i Frederiks værk Bredning. I det følgende vil de to bredninger blive omtalt som henholdsvis næringsrig og næringsfattig. Dette skal kun opfattes relativt, idet hele Roskilde Fjord er eutrofieret i betydelig grad, ligesom det er tilfældet for samtlige andre danske fjorde.

#### Prøvetagning og eksperimenter

#### Metoder

I hver bredning blev et transekt udlagt fra strandkanten og ud til 5 meters dybde. Transekterne placeredes ud fra de østvendte kyster på steder, hvor lokale næringsstoftillledninger ikke influerede på tilstanden. Transekterne burde således repræsentere den generelle tilstand i de to bredninger. Samtlige prøvetagninger og feltmålinger blev foretaget indenfor tre perioder, april (forår), juni/juli (sommer) og september (sensommer/efterår).

Biomasseopgørelser. I 1986 bestemtes biomassen af henholdsvis rodfaste planter, fasthæftede og løstdrivende makroalger, bentiske og epifytiske mikroalger (periphyton) samt fytoplank-

ton. De to første komponenter opdeltes efter art, slægt eller algegruppe. Prøverne indsamledes af dykkere på de forskellige dybder. For hver dybde blev der taget 8 makrofytpørver á  $0,12 \text{ m}^2$  samt 5 sedimentprøver á  $3,8 \text{ cm}^2$  til bestemmelse af de benthiske mikroalgers biomasse. Epifytiske algens biomasse bestemtes ved afskrabning af 8 ålegræsplanter fra hver dybde. Fytoplanktonbiomassen bestemtes gentagne gange indenfor hver periode på vandprøver indsamlet fra åbent vand. Mikroalgernes biomasse måltes som mængden af total klorofyl efter ekstraktion med ethanol (Jørgensen og Nielsen, 1988), medens makrofyternes biomasse måltes som tørvægt. Relationer mellem tørvægt og klorofyl blev fastlagt for delprøver af forskellige makrofyter i løbet af året. Kulstof-indholdet blev enten bestemt ved direkte måling eller fastlagt ud fra litteraturen.

Produktion. De forskellige plantetyper/-komponenters primerproduktion blev bestemt i 1987 ved fire principielt forskellige metoder. De rodfæstede planters vækst blev beregnet ud fra mærkede ålegræsplanter *in situ* vækst målt over perioder på 1-2 uger (Sand-Jensen, 1975). Vækstforsøgene udførtes på 4 dybder, og dybdespecifikke P/B-rater fandtes ved interpolation. Produktionen af de hurtigtvoksende, énårige alger (ephemeraler alger, repræsenteret ved søsalat) bestemtes ud fra vækstforsøg med udstansede algeskiver eksponeret i felten over perioder på 1-2 uger (Geertz-Hansen og Sand-Jensen, 1989b). Produktionen på forskellige dybder beregnedes ud fra kendskabet til vækstens lysfølsomhed samt lysforholdene i felten. Benthiske mikroalgers produktion estimeredes ved i laboratoriet at registrere hjemtagne sediment-søjlers iltproduktion/-forbrug som funktion af lystilgang (Jungersen, 1988). *In situ* produktionen beregnedes ud fra kendskabet til lysfordeling over dybden og døgnet indenfor hver periode. Fytoplanktonets produktion bestemtes gentagne gange i hver periode ved måling af  $^{14}\text{C}$ -fiksering (partikulært plus opløst) som funktion af lystilgang. Bestemmelserne udførtes i inkubator i laboratoriet, hvorefter *in situ* produktionen beregnedes ud fra samme viden om lysforhold som for de benthiske mikroalger.

De anvendte produktionsmål tager i forskellig grad hensyn til selvskygning, respiration og udskillelse af opløst, organisk stof og er derfor ikke umiddelbart sammenlignelige.

Manglende korrektion for selvskygning fører således til en betydelig overestimering af de ephemeral algens produktionsbidrag. Det er dog vores opfattelse, at de fejl, man måtte introducere ved en sammenstilling af produktionsestimaterne, ikke ændrer væsentligt på undersøgelsens konklusioner vedrørende sammenligning af de to lokaliteter.

Iltvariation. I 1988 gennemførtes i hver undersøgelsesperiode et antal parallelle døgnundersøgelser, hvor iltkoncentrationen blev målt på 8-9 stationer langs hvert transekt. Målingerne blev foretaget som vertikale serier med største dybdeinterval på 1 meter og gennemførtes hver 2.-5. time over døgnet. Registreringerne blev udført med iltelektroder, der for hver måleserie blev kalibreret ved Winkler-titrering.

Døgnserierne blev udført på dage med svag vind og stor indstråling for at få maksimale iltvariationer og for bedre at kunne beskrive ilt-dynamikken i specifikke dybdeintervaller. Ved dette valg udviste resultaterne systematisk større iltvariation end, hvad der gennemsnitligt var gældende for lokaliteterne. Den store indstråling betød endvidere, at minimale iltkoncentrationer var højere end, hvad man ville måle på dage med middel eller lav indstråling.

Døgnserierne anvendtes desuden til beregning af total produktion og respiration på forskellige dybder. Ved beregningen integreredes iltvariationen over hele dybdeprofilet. Resultaterne blev korrigeret for iltudveksling med atmosfæren, der blev beregnet ud fra en serie geniltningsforsøg med undermåttet vand indsluttet i en plastindhegning. Iltudvekslingen bestemtes under forskellige vindhastigheder.

Kammerforsøg. For at kunne adskille de forskellige primærproducenters bidrag til iltodynamikken i felten gennemførtes i hver periode en serie kammerforsøg, hvor plantekomponenters iltproduktion/-forbrug blev beskrevet som funktion af lyset. Fire kamre indeholdt henholdsvis vand; vand + søsalat; vand + sediment; vand + sediment + ålegræs. Kamrene var isat iltelektroder, hvis udslag sammen med indstrålingen registreredes via en datalogger. Til ændring af lysforholdene anvendtes filtre af forskellig tæthed.

De plantespecifikke lysrespons anvendtes til beregning af total produktion og respiration på

forskellige dybder ud fra kendskabet til lysforhold og biomassesammensætning.

Næringsstofkonservering hos Ålegræs. Forsøgene udførtes dels som et pilotforsøg under et studieophold i USA dels som egentlig undersøgelse af en ålegræspopulation i Øresund. Sidstnævnte er ikke færdigbearbejdet. I Øresund bestemtes kvalstofbehov og -dynamik for en ålegræspopulation over en hel vækstsæson. Ud fra målinger af planternes vækst samt deres indhold af kvalstof i forskellige plantedele estimeredes populationens behov for optagelse af kvalstof fra det eksterne miljø. Forskellen imellem kvalstofindhold i yngste, fuldt udvoksede blad og ældste blad repræsenterer potentiel genbrug, og denne forskel blev anvendt til beregning af populationens interne genbrug. Genbrugets faktiske størrelse bestemmes ved at følge translokation af  $^{15}\text{N}$  indenfor planten under laboratorieforhold (Borum et al., subm.) og i felterne over perioder af 3-6 ugers varighed. Endvidere anvendtes  $^{15}\text{N}$  til adskillelse af kvalstofoptagelse fra sediment og vand under feltforhold.

Empiriske sammenhænge. For at kunne opstille empiriske sammenhænge mellem fysisk-kemiiske parametre, fytoplanktonbiomasse og makrofyters dybdegrænse indhentedes egnede datasæt fra amtskommunerne moniteringsdata. Da makrofyternes dybdegrænse, der var det primære mål for vores sammenstilling, er en funktion af den gennemsnitlige tilstand målt over en hel/flere vækstsæson(er) blev samtlige parametre beregnet som aritmetriske gennemsnit for perioden 1. marts - 31. oktober gældende for indsamlingsåret. Liniære eller logaritmiske sammenhænge opstilles mellem fytoplanktonbiomasse og Total-N, fytoplanktonbiomasse og sigtdybde, makrofytdybdegrænse og sigtdybde, samt makrofytdybdegrænse og Total-N.

### 3. Resultater

#### Plantesamfundenes sammensætning og udbredelse

Som det fremgår af det ovenstående, har vi ikke lagt vægt på kvalitative beskrivelser af de for-

## Beskrivelse af dominerende makrofyter

skellige plantesamfund. For eventuel sammenligning med andre danske fjordsystemer vil vi dog give en kort beskrivelse af de dominerende makrofyter i de to bredninger.

I Frederiksø Bredning udgjordes de rodfæstede makrofyter primært af Ålegræs, der voksende ud til godt 5 meters dybde. Havgræs (*Ruppia*) var også almindeligt forekommende, især på lavt vand, men med betydeligt ringere biomasse. I den mere næringsrige og mindre saline Roskilde Bredning fandtes udo over Ålegræs og havgræs tillige børstebladet vandaks og vandkrans. Alegræsset var også her dominerende men med en nedre dybdegrænse omkring 3-4 meter. Små mængder af vandkrans fandtes ud til 4 meters dybde.

Flerårige brunalger repræsenteret ved blæretang forekom kun sparsomt i begge bredninger og bidrog ikke væsentligt til den samlede biomasse af rodfæstede og/eller flerårige planter. Størst forekomst fandtes i Roskilde Bredning.

Hurtigtvoksende, énårige makroalger var rigeligt repræsenteret på begge lokaliteter. Fasthæftede rødalger (*Polysiphonia* og *Ceramium*) dominerede de ephemerale algesamfund i den mere næringsrige Roskilde Bredning, medens fritsvømmende grønalger (*Cladophora* og *Chaetomorpha*) udgjorde hovedparten af biomassen i Frederiksø Bredning. Største forekomst af søsalat fandtes i Roskilde Bredning. De ephemerale alger registreredes over hele dybdeprofilen på begge lokaliteter, men de forekom dog i størst mængde på 1-2 meters dybde.

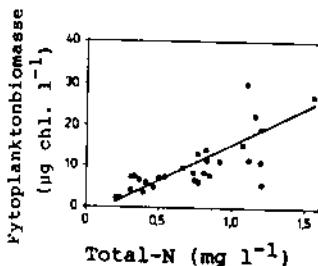
## Empiriske relationer

### Sammenhæng mellem næringsrigdom og biologiske forhold

De af amtskommunerne leverede dataset fra forskellige kystområder inddeltes indledningsvist i to grupper: potentielt kvælstofbegrenede ( $\text{Total-N}/\text{Total-P} < 14$  på vægtbasis svarende til det dobbelte af Redfield-ratioen på 7; Redfield 1934) eller potentielt fosforbegrenede ( $\text{Total-N}/\text{Total-P} > 3,5$  svarende til halv Redfield-ratio). For begge typer af vandområder udførtes korrelationsanalyse mellem fysisk-kemiske og biologiske parametre. Materialet indeholdt ingen signifikante sammenhænge mellem koncentrationen af fosfor og fysiske eller biologiske parametre, hvorfor kun relationer for de potentielt kvælstofbegrenede områder er beskrevet i det nedenstående.

Den gennemsnitlige fytoplanktonbiomasse var signifikant ( $p<0,001$ ) korreleret til den gennemsnitlige koncentration af Total-N (Figur 3). Sammenhængen var linier og kunne beskrives ved udtrykket: Fytobio =  $0,018\text{Total-N} - 2,358$ , hvor fytoplanktonbiomassen er i ug chl.  $^{-1}$  og Total-N i mg  $l^{-1}$ .

Figur 3. Fytoplanktonbiomasse (gennemsnit for perioden 1. marts til 31. oktober) som funktion af den gennemsnitlige koncentration af Total-N. Datasæt fra forskellige danske kystområder.

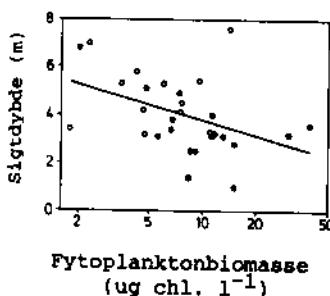


Det vil sige, at med stigende næringsrigdom øges fytoplanktonets biomasse, hvilket er i overensstemmelse med den almindelige erfaring.

#### Lysforhold

Med stigende fytoplanktonmængde forringes lysforholdene i vandsøjlen. Denne sammenhæng kan forventes at være logaritmisk som et resultat af Lambert-Beers lov, og resultaterne viste da også, at sigtdybden aftog med logaritmen til fytoplanktonbiomassen (Figur 4). Der var væsentlig mere spredning på kurven end på tilsvarende

Figur 4. Sigtdybde (gennemsnit for perioden 1. marts til 31. oktober) som funktion af den gennemsnitlige fytoplanktonbiomasse (log-skala). Datasæt fra forskellige danske kystområder.

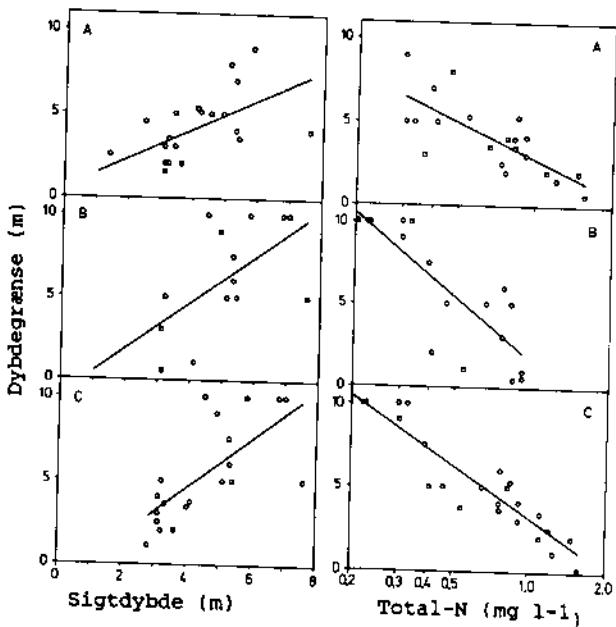


kurver fastlagt for eksempelvis sører. Årsagen hertil er, at de anvendte værdier er gennemsnit over en hel vækstsesong og altså blandt andet omfatter perioder, hvor lysforholdene i vandsøjlen i højere grad bestemmes af eksempelvis resuspension.

#### Makrofyters dybde-udbredelse

Makrofyterne deltes i undersøgelsen op i rodfæstede makrofyter, flerårige brunalger og andre makralger. Samtlige typers dybdegrænse steg signifikant med stigende sigtdybde (Figur 5). Tilsyneladende kan man altså forudsige makrofyternes nedre dybdegrænse ud fra kendskabet til de gennemsnitlige lysforhold i vandsøjlen. For de rodfæstede planter vedkommende var håldningen på kurven ca. 0.9 svarende til, at dybdegrænsen lige knapt følger sigtdybden. For makralgerne, der ikke stiller samme høje lyskrav som de rodfæstede planter, var håldningen i begge tilfælde omkring 1.4.

Det kan i en "management"-sammenhæng være en fordel at have udtryk, der relaterer makrofyters



Figur 5. Nedre dybdegrænse for A: rodfæstede planter (ålegræs), B: flerårige brunalger og C: andre makroalger som funktion af sigtdybden (gennemsnit for perioden 1. marts til 31. oktober). Data fra forskellige danske kystområder.

Figur 6. Nedre dybdegrænse for makrofyter (A, B og C som i Figur 5) som funktion af koncentrationen af Total-N (log-skala, 1. marts til 31. oktober). Data fra forskellige danske kystområder.

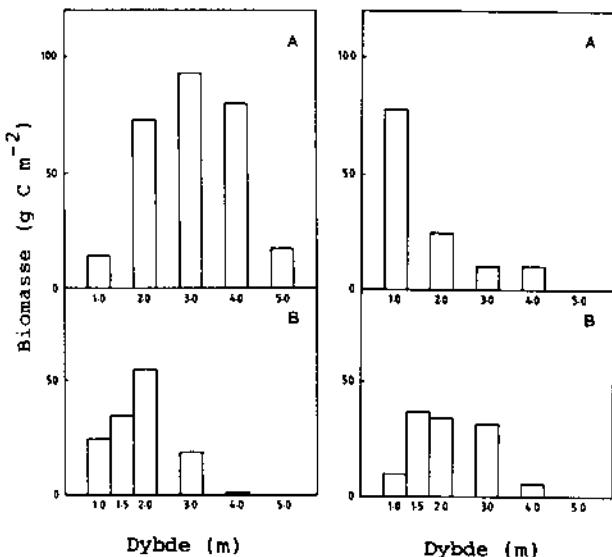
dybdegrænse direkte til en gennemsnitlig koncentration af Total-N. En sådan sammenhæng er således en kombination af den liniære sammenhæng mellem Total-N og fytoplanktonbiomasse; den logaritmiske sammenhæng mellem fytoplanktonbiomasse og sigtdybde, samt den liniære sammenhæng mellem sigtdybde og makrofyters dybdegrænse. Vi forventede derfor, at dybdegrænsene aftog med logaritmen til koncentrationen af Total-N, hvilket også viste sig at være tilfældet (Figur 6).

#### Biomasse

Biomasse på forskellig dybde

Biomasseopgørelsen omfatter data for samtlige plantekomponenter udtrykt som tørstof, kulstof og klorofyl på alle dybder, for alle tre under-

søgelsesperioder og begge bredninger. Materialet er imidlertid så omfattende, at det ikke kan præsenteres i sin helhed. Vi har derfor udvalgt de ifølge vores opfattelse mest informative datasæt til præsentation.



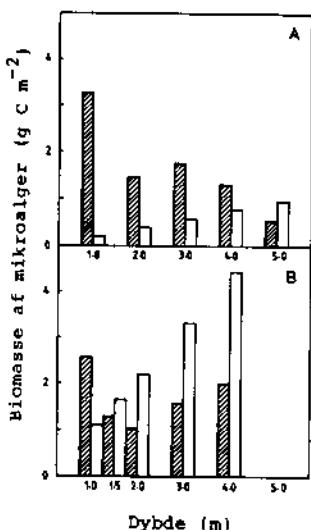
Figur 7. Biomasse i  $\text{gC m}^{-2}$ . Dybdefordeling af rodfæstede planter plus flerårige brunalger i Frederiksværk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data fra september.

Figur 8. Biomasse i  $\text{gC m}^{-2}$ . Dybdefordeling af hurtigtvoksende, énårige makroalger (A og B som i Figur 7). Data fra juni.

De "rodfæstede makrofyter" (inkluderer et lille bidrag fra flerårige brunalger - derfor citationstegnene) havde maksimal biomasseudvikling i september (Figur 7). I Frederiksværk Bredning fandtes en klokkeformet fordeling med maksimal biomasse, svarende til knap  $100 \text{ gC m}^{-2}$ , på 3 meters dybde. Selv på 4 meter var biomassen større end  $75 \text{ gC m}^{-2}$ . I Roskilde Bredning fandtes den maksimale tæthed, svarende til godt  $50 \text{ gC m}^{-2}$ , på 2 meters dybde, og på 4 meter var biomassen kun ca.  $1 \text{ gC m}^{-2}$ . Kun på 1 meters dybde oversteg biomassen af rodfæstede makrofyter i Roskilde Bredning den i Frederiksværk Bredning fundne.

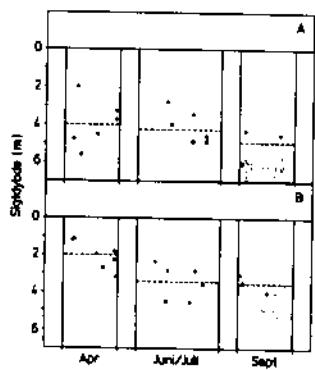
De hurtigtvoksende, énårlige alger (ephemeraler alger) som søsalat, Cladophora, Chaetomorpha og visse tyndløvede rødalger havde maksimal forekomst i juni (Figur 8). Største biomasse fandtes på 1 meters dybde i Frederiks værk Bredning, hvor en masseakkumulering af Cladophora observeredes. På større dybde aftog forekomsten. I Roskilde Bredning fandtes ingen masseakkumulering på helt lavt vand, men ephemerale alger forekom i store mængder på dybder mellem 1,5 og 3 meter.

Figur 9. Biomasse i  $\text{gC m}^{-2}$ . Dybdefordeling af perifytiske alger (skravering) og fytoplankton i Frederiks værk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Fytoplanktonfordelingen er beregnet ud fra målinger på 5 meters dybde. Data fra april.



på de forskellige dybder. Rent faktisk varierede algemængden per volumenenhed med vanddybden. På dage med stille vejr faldt klorofylkoncentrationen på dybder med ålegras og anden vegetation, idet disse dæmper vandets bevægelser og derfor stimulerer udsynkning. På dage med blæst og kraftig omrøring var koncentrationen af alger større på lavt vand som følge af kraftig resuspension.

Figur 10. Sigtddybde i Frederiks værk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B) forår, sommer og sensommer/efterår. Enkeltmålinger fra forskellige år samt aritmetiske gennemsnit.

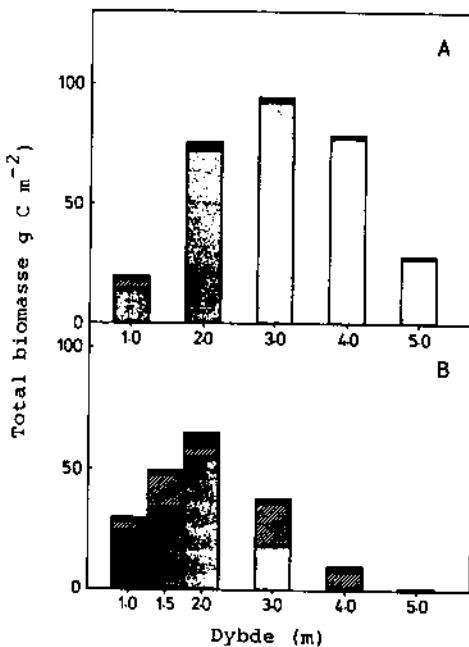


Fytoplanktonbiomassen var generelt størst i Roskilde Bredning, og sigtdybden var derfor også mindre på denne lokalitet end i Frederiks værk Bredning (Figur 10).

I Frederiks værk Bredning fandtes maksimal biomasse af bentiske mikroalger på helt lavt vand, og biomassen viste aftagende tendens

med stigende dybde (Figur 9). En tilsvarende tendens kunne ikke genfindes i Roskilde Bredning. Der syntes endvidere at være nogenlunde samme biomasse i de to bredninger. Det er dog forbundet med vanskeligheder at tolke biomassedata for bentiske mikroalger, idet udsunket fytoplankton ikke kan skelnes fra egentlige bentiske mikroalger. Relativt høje biomassetal for Roskilde Bredning kan således skyldes et større bidrag fra fytoplankton på denne lokalitet.

Figur 11. Biomasse i  $\text{gC m}^{-2}$ . Dybdefordeling af rodfæstede planter (raste), ephemerales alger (skravering), perifytiske alger (sort) og fytoplankton i Frederiksværk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data fra september.



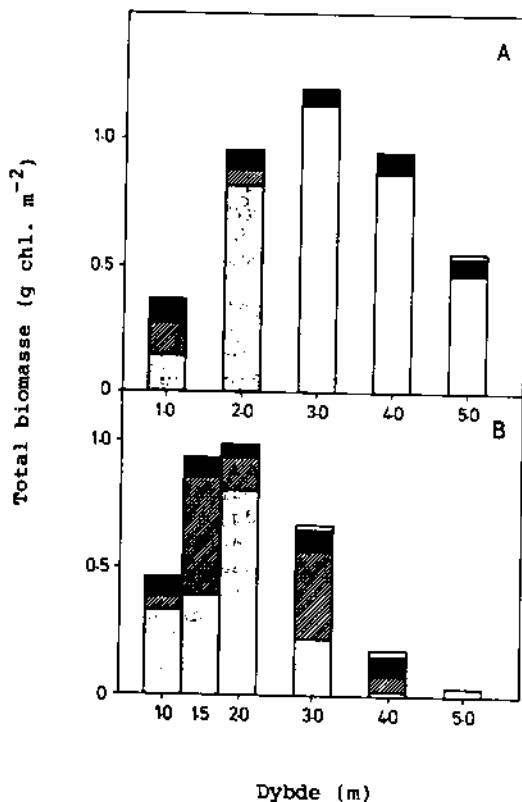
Dybdeudbredelsen af den samlede autotrofe biomasse fulgte i september i vid udstrækning den for de rodfæstede makrofyter (Figur 11), idet denne komponent på begge lokaliteter udgjorde hovedparten af biomassen. Afvigelser herfra fandtes i Frederiksværk Bredning kun på dybder over 5 meter, hvor fytoplankton dominerede det autotrofe samfund. I Roskilde Bredning fandtes allerede på 3 meters dybde en svag dominans af andre komponenter end de rodfæstede. Her og på 4 meter udgjorde summen af andre komponenter, herunder især ephemerales alger, hovedparten af biomassen. På 5 meter dominerede fytoplankton. Den samlede biomasse af primerproducenter var på alle dybder undtagen 1 meter større i den

"næringsfattige" Frederiksvarv Bredning end i den næringsrige Roskilde Bredning.

#### Klorofylmængde på forskellig dybde

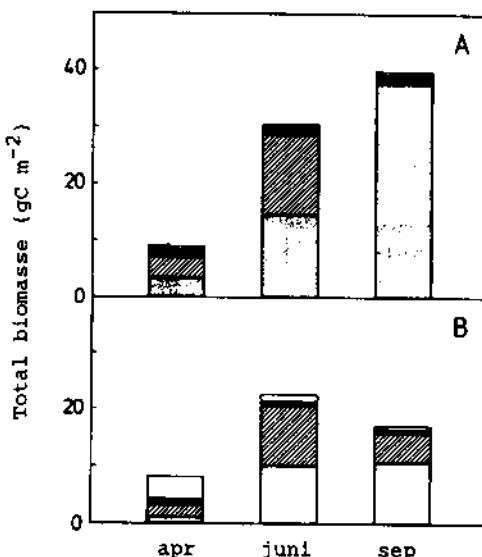
Udtrykt som klorofylmængde fulgte biomassens dybdefordeling samme forløb som på kulstofbasis (Figur 12). Da de forskellige plantekomponenter indeholdt forskellige klorofylmængder per tørvegts-/kulstofenhed var komponenternes relative bidrag til den totale biomasse imidlertid anderledes. De flerårige og rodfæstede planter havde lavere, specifikt klorofylindhold end de énårige makroalger, der igen havde lavere indhold end fytoplankton og bentiske mikroalger. De sidstnævnte komponenters andel af biomassen var således større udtrykt på klorofylbasis end på kulstofbasis.

Figur 12. Biomasse i g chl. m<sup>-2</sup>. Dybdefordeling af rodfæstede planter (røste), éphemeraler alger (skravering), pariftiske alger (sort) og fytoplankton i Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data fra juni.



De forskellige plantekomponenters relative bidrag til den samlede biomasse udtrykt på kulstofbasis ændrede sig betydeligt over sæsonen (Figur 13). Som tidligere omtalt havde mikroalgerne (fytoplankton, bentiske mikroalger og perifytiske alger) deres største forekomst i forårsperioden. Af disse former bidrog perifytiske alger kun lidt til biomassen. I foråret udgjorde mikroalgerne 23% af den samlede biomasse i Frederiks værk Bredning men mere end 60% i Roskilde Bredning.

Figur 13. Biomasse i  $\text{gC m}^{-2}$ . Sæsonvariation for rodfæstede planter (raste), ephemeraler alger (skravering), perifytiske alger (sort) og fytoplankton i Frederiks værk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data beregnet for en standardkvadratmeter.



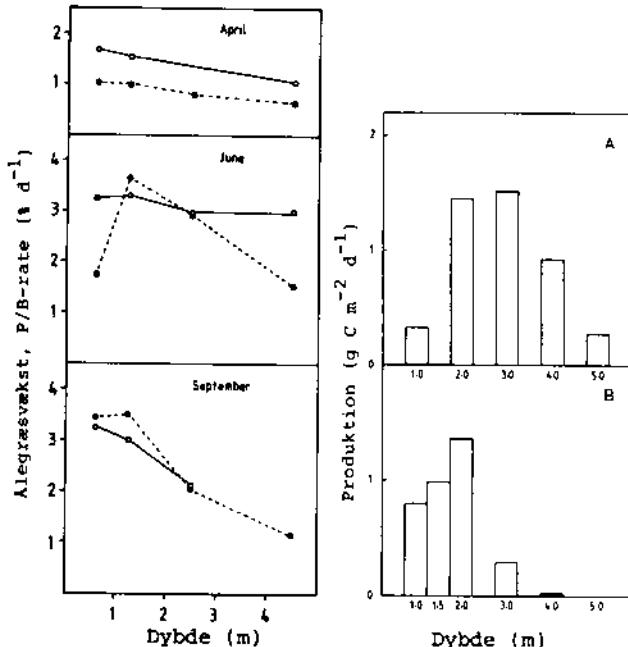
I juni, hvor de ephemeraler alger havde maksimal forekomst, udgjorde disse ca 45% af biomassen i begge bredninger eller omrent samme andel som de rodfæstede planter. Den maksimale forekomst af rodfæstede planter fandtes i september, hvor de udgjorde henholdsvis 95% og 63% af det samlede autotrofe samfund. Den største, samlede biomasse fandtes i Frederiks værk Bredning i september, hvor den gennemsnitlige biomasse per "standardkvadratmeter" var 40  $\text{gC}$  eller rundt regnet dobbelt så stor som den maksimale biomasse i Roskilde Bredning.

#### Primærproduktion

##### Alegræssets primærproduktion

Som eksempel på vekstmålinger for rodfæstede makrofyter er vist Alegræssets P/B-rate som funktion af dybden i de tre undersøgelsesperioder (Figur 14). I april lå Alegræssets produkti-

Figur 14. Ålegræssets P/B-rate ( $\% \text{ d}^{-1}$ ) som funktion af dybden i Frederiksvark Bredning og Roskilde Bredning (stiplet) i april, juni og september. Målt med mærkningsteknik i feltet.



Figur 15. Produktion i  $\text{gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Dybdefordeling for rodfæstede planter plus flerårige brunalger i Frederiksvark Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data fra september.

vitet i Roskilde Bredning konsekvent under produktiviteten i Frederiksvark Bredning. I juni og september, hvor lysforholdene i de to bredninger afveg knapt så meget, var der større overensstemmelse imellem målingerne. Der syntes dog at være signifikant lavere produktivitet på helt lavt vand og på dybt vand i Roskilde Bredning i juni måned. Det er iøvrigt bemerkelsesværdigt, at Ålegræsset udviste nettotilvækst i samtlige vækstforsøg, herunder også på dybder i Roskilde Bredning, der lå væsentligt under plantens nedre dybdegrænse. Vækstmålingerne forklarer således ikke plantens manglende tilstedeværelse på disse dybder.

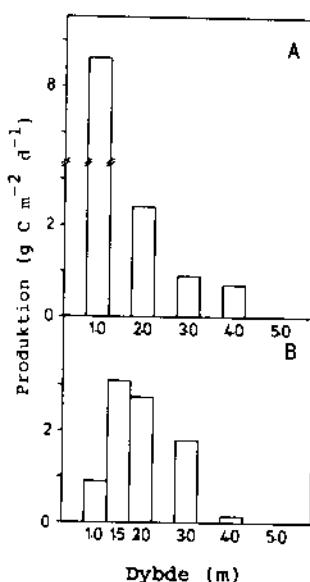
Fordelingen af de rodfæstede og flerårige makrofyters produktion i relation til dybden (Figur 15) fulgte stort set biomassens fordeling. I Frederiksvark Bredning var produktionen i september måned ca.  $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  i dybdeintervallet 2-4 meter, og selv på 5 meters dybde bidrog denne plantetype med et kvantitativt væsentligt bidrag til den samlede produktion. I Roskilde Bredning var produktionen høj på dybder ud til 2 meter, men lav eller 0 på 4 og 5 meters dybde.

**Énårige makroalgers primærproduktion**

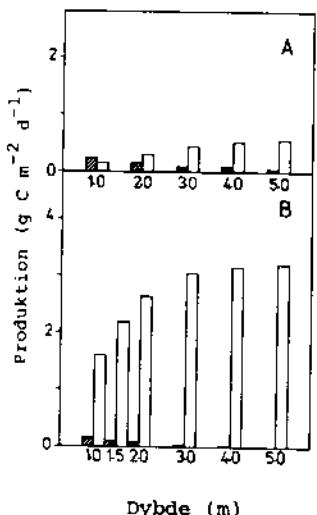
Figur 16. Produktion i  $\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Dybdefordeling for hurtigtvoksende, énårige makroalger i Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data fra juni.

**Mikroalgernes primærproduktion**

Produktionen af de hurtigtvoksende, énårige makroalger var størst i juni måned (Figur 16). Den beregnede kvadratmeter-produktion i de sammenkaldede *Cladophora*-populationer på lavt vand i Frederiksvarv Bredning repræsenterede den højeste produktion estimeret for en enkeltkomponent overhovedet i undersøgelsen. Det skal dog bemærkes, at produktionsestimaten er beregnet uden henlyttagen til eventuel selvskygning. Værdien er derfor overestimeret. På begge stationer fandtes produktionsværdier omkring 2-3  $\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$  på 1,5-2 meters dybde.



Figur 17. Produktion i  $\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Dybdefordeling for perifytiske alger (skravering) og fytoplankton i Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Fordelingen er beregnet ud fra målinger på 5 meters dybde. Data fra april.



Under mikroalgernes maksimale udvikling i forårsperioden eksisterede der en betydelig forskel mellem produktionsbidraget fra især fytoplankton i de to bredninger (Figur 17). Fytoplanktonets kvadratmeterproduktion på 5 meters dybde var således ca. 3  $\text{gC d}^{-1}$  i Roskilde Bredning eller 5 gange større end produktionen i Frederiksvarv Bredning.

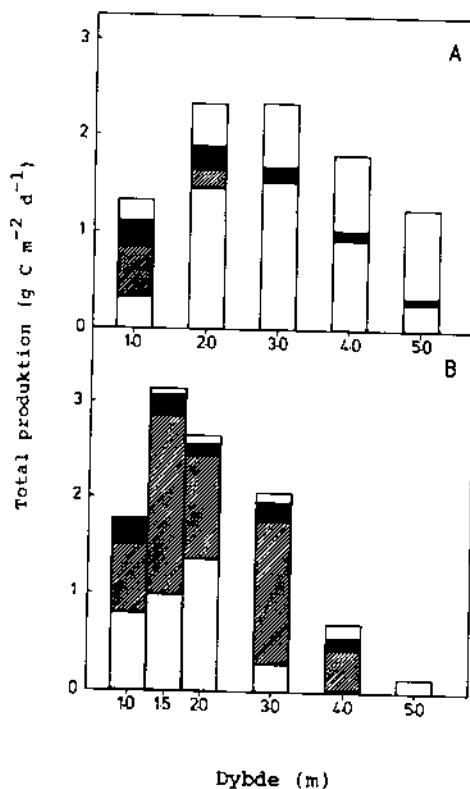
De fasthæftede mikroalgens produktion var i Roskilde Bredning ubetydelig set i forhold til planktonalgerne (Figur 17). Dette var også tilfældet på lavt vand. Komponenten spillede en større relativ rolle i Frederiksvarv Bredning, hvor perifytens produktion oversteg planktonproduktionen ud til 1 meters dybde. Som

helhed bidrog de fasthæftede mikroalger dog kun med en ringe del til den samlede primærproduktion i forårmånederne.

**Den totale primærproduktions dybdefordeling**

Dybdefordelingen af den samlede primærproduktion målt i september var relativt jævn i Frederiks-værk Bredning (Figur 18). På 1 og 5 meters dybde var produktionen godt  $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  og i dybde-intervallet 2-4 meter var den ca.  $2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . I Roskilde Bredning varierede produktionen mellem 0.2 og  $3.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  med de højeste værdier på dybder omkring 1,5-2 meter. Øget næringsrigdom førte altså til en forskydning af produktionen mod et mere smalt bælte i littoralzonen.

Figur 18. Produktion  $\text{gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Dybdefordeling for rodfæste planter (raste), ephemerale alger (skravering), perifytiske alger (sort) og fytoplankton i Frederiks-værk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data fra september.

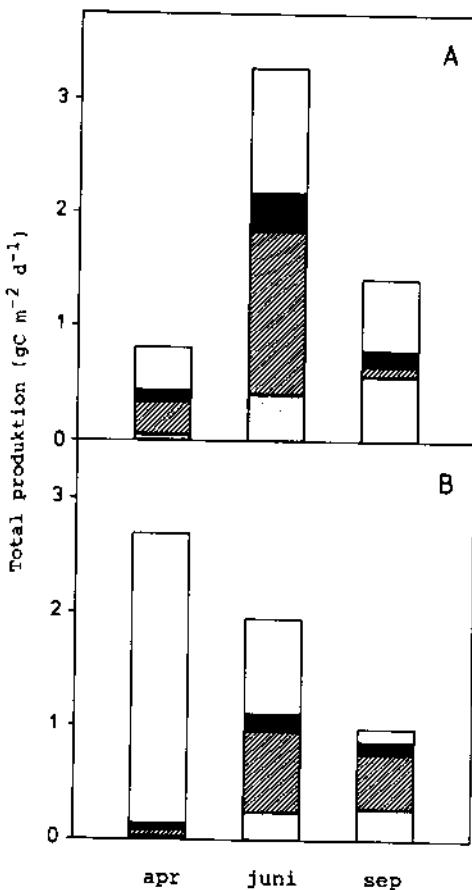


**Den totale primærproduktions sæsonvariation**

Ligesom det var gældende for biomassen ændrede de forskellige plantekomponenters relative bidrag til den totale primærproduktion (beregnet per standardkvadratmeter) sig betydeligt over

sæsonen i begge bredninger (Figur 19). Forårsperioden domineredes af mikroalger, medens mikroalger og ephemeraler alger spillede jævnbyrdige og betydelige roller i sommerproduktionen. De rodfæstede makrofyters andel af produktionen var størst i september, men oversteg aldrig 50% af den samlede produktion. Selv om de rodfæstede planter biomassebidrag i Frederiksvarv Bredning udgjorde 95% i september, bidrog de resterende 5% altså med hovedparten af primærproduktionen. Maksimal produktion var i begge bredninger omkring  $3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , men hvor denne måltes i Roskilde Bredning i april opnåedes den først i juni i Frederiksvarv Bredning.

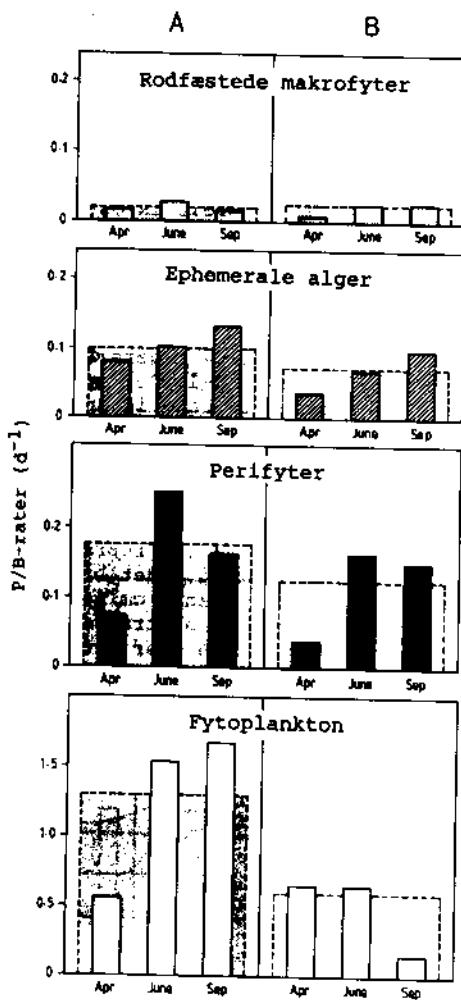
Figur 19. Produktion i  $\text{gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Sæsonvariation for rodfæstede planter (røste), ephemeraler alger (skravering), perifytiske alger (sort) og fytoplankton i Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data beregnet for en standardkvadratmeter.



Arlig primærproduktion

På basis af de forskellige komponenters produktionsbidrag beregnet for en standardkvadratmeter beregnede vi den totale, årlige primærproduktion i de to bredninger, idet vi valgte at lade undersøgelsesperioderne april, juni og september repræsentere henholdsvis 45, 90 og 60 produktionsdage. På de i alt 195 dage produceredes  $416 \text{ gC m}^{-2}$  i Frederiksvarv Bredning mod kun  $354 \text{ gC m}^{-2}$  i Roskilde Bredning. Da produktionsverdiene for de to lokaliteter varierede uafhængigt mellem perioderne (Figur 19), introducerer det foretagne valg af periodelængder potentielt en betydelig

Figur 20. P/B-rater i  $\text{d}^{-1}$ . Sæsonvariation for de forskellige plantekomponenter i Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Gennemsnit for en standardkvadratmeter samt vægtede årgennemsnit (stippled).

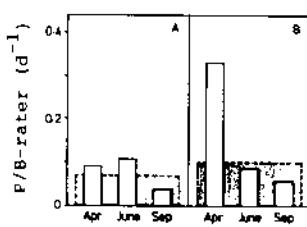


fejl i beregningen af den årlige primærproduktion. Ved at lade aprilmålingerne være repræsentative for en længere periode reduceredes produktionen i Frederiksøvrk Bredning således medens den øgedes i Roskilde Bredning. Vores valg af forårsperiodens længde er imidlertid baseret på gentagne og relativt robuste observationer af længden af fytoplanktonets forårmaksimum, og ifølge disse observationer er en periode på 1 1/2 måned endda i overkanten. Dernæst gælder det, at kun meget betydelige og vanskeligt forsvarlige ændringer i periodernes længde kan ændre på den konklusion, at den totale, årlige produktion ikke øgedes med stigende næringsrigdom. I stedet øgedes fytoplanktonets relative bidrag på bekostning af alle øvrige komponenters. Det bør bemærkes, at fytoplanktonproduktionen kun udgjorde henholdsvis 37 og 56% af den samlede produktion.

#### Planternes omsætningshastighed

De forskellige plantekomponenters P/B-rate varierede betydeligt (Figur 20). Turnoverhastigheden var generelt lavest for de flerårige og rodfæstede planter. De repræsenterer en livsform, hvor akumulering af biomasse tjener til at ned sætte organismernes følsomhed overfor temporære forringelser i levevilkårene. Til gengæld overstiger P/B-raten kun sjældent 0.02-0.03 d<sup>-1</sup>. De ephemeral algens P/B-rate varierede mellem 0.04 og 0.13 d<sup>-1</sup>. Der syntes at være en generelt stigende rate igennem sæsonen på begge lokaliteter, men det foreliggende materiale tillader ikke en nøjere analyse af denne tendens. Mikroalgernes turnover lå som helhed betydeligt over makrofyternes (Figur 20). De bentiske mikroalgens P/B-rate varierede mellem 0.04 og 0.25 d<sup>-1</sup>, men disse tal repræsenterer en betydelig underestimering, idet biomassen bestemtes som indholdet i en 1 cm sedimentsøjle medens lyset vides kun at trænge 2-3 mm ned i sedimentet. Opgørelsen over fytoplanktonets P/B-rate er betydeligt mere troværdig. Sommer og efterår var planktonalgernes turnover væsentlig hurtigere i den næringsfattige Frederiksøvrk Bredning end i Roskilde Bredning.

Figur 21. P/B-rater i d<sup>-1</sup>. Sæsonvariation for det samlede autotrofe samfund i Frederiksøvrk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Gennemsnit for en standardkvadratmeter samt vægtede årgennemsnit (stippled).



Trots det forhold, at P/B-raten for alle komponenter undtagen de rodfæstede planter var generelt mindre i Roskilde Bredning end i Frederiksøvrk Bredning

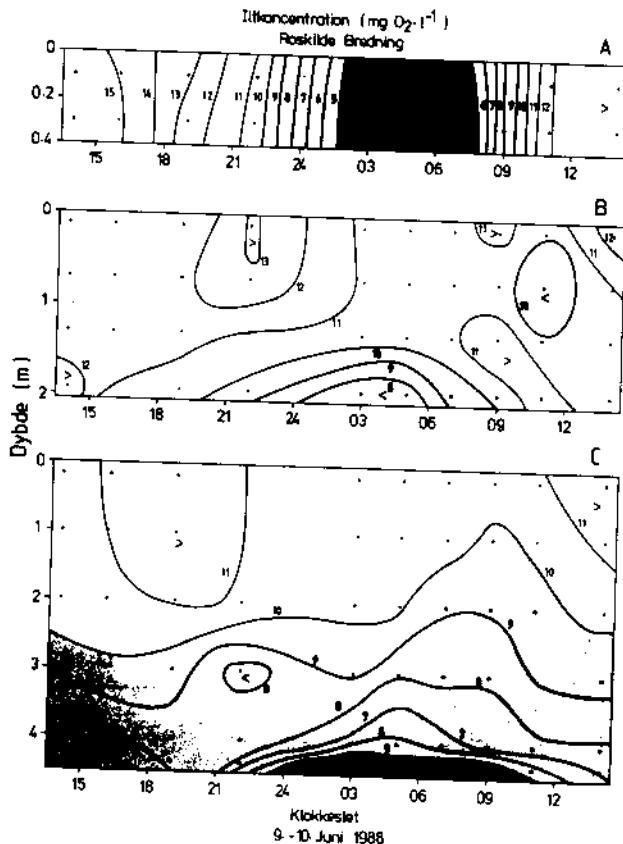
(Figur 20), så var den samlede rate af samme størrelse eller endda større på førstnævnte lokalitet (Figur 21). P/B-raten i Frederiks værk Bredning svarede til en fuldstændig udskiftning af den autotrofe biomasse hver 14. dag mod hver 10. dag i Roskilde Bredning.

### Iltvariation

Iltvariationer over døgnet samt over dybden

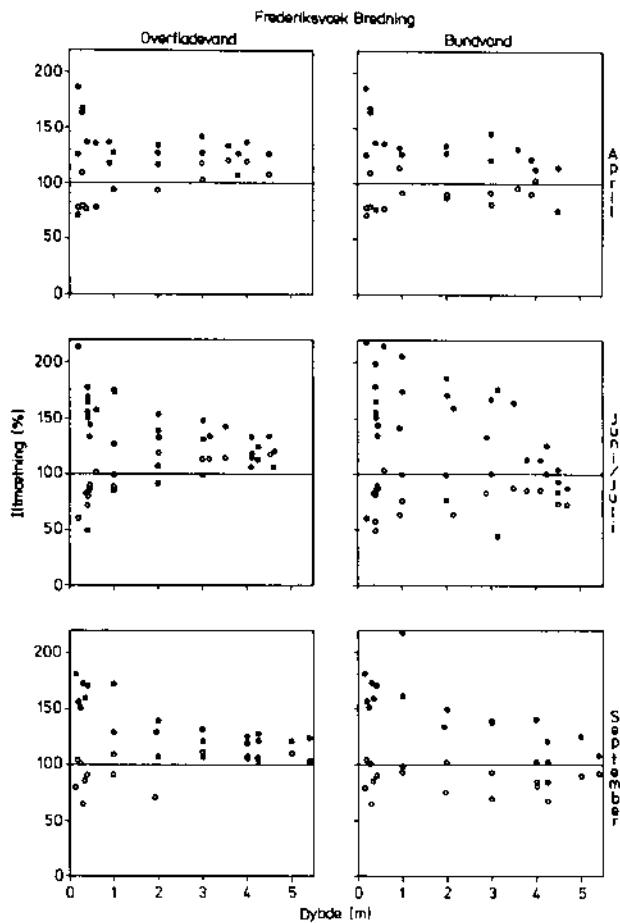
Datamaterialet omfattede 15 døgnserier hver bestående af omkring 350 iltmålinger. Vi kan derfor ikke præsentere det samlede materiale. For at give et eksempel på døgnvariationen har vi udvalgt en måleserie fra Roskilde Bredning, juni 1988, og lavet isopleth-diagrammer for tre af de ni stationer langs transekten (Figur 22). På helt lavt vand, svarende til 40 cm's dybde, var vand-søjlen fuldt opblandedt døgnet igennem, og nævneværdige, vertikale forskelle i iltkoncentration

Figur 22. Isopleth-diagram over iltkoncentrationer målt i Roskilde Bredning 9.-10. juni 1988.  
Eksempler fra vanddybderne 0,4 m (A),  
2 m (B) og 4,5 m (C).



fandtes derfor ikke. Over døgnet varierede iltkoncentrationen imidlertid mere end 12 mg l<sup>-1</sup>. Højeste værdier fandtes om eftermiddagen og laveste tidlig morgen. På 2 meters dybde (Figur 22B) var iltvariationen over døgnet mere moderat, men trods den lave vanddybde var der betydelige, vertikale forskelle. På denne station fandtes en blandet bundvegetation af ålegræs og søsalat. Også på dybere vand fandtes vertikale forskelle i iltkoncentration (Figur 22C), men disse var mere traditionelle, idet bundvandet indeholdt konsekvent mindre ilt end overfladevandet. Sidst på natten og tidlig morgen faldt iltkoncentrationen fra over 10 mg l<sup>-1</sup> i overfladen til 3-4 mg l<sup>-1</sup> ved bunden. På denne station fandtes kun en ubetydelig bundvegetation.

**Figur 23.** Maksimale (udfyldte) og minimale iltindhold (i % af fuld mætrung) på forskellige dybder og årstider. Overfladevand og bundvand fra Frederiksvarv Bredning.



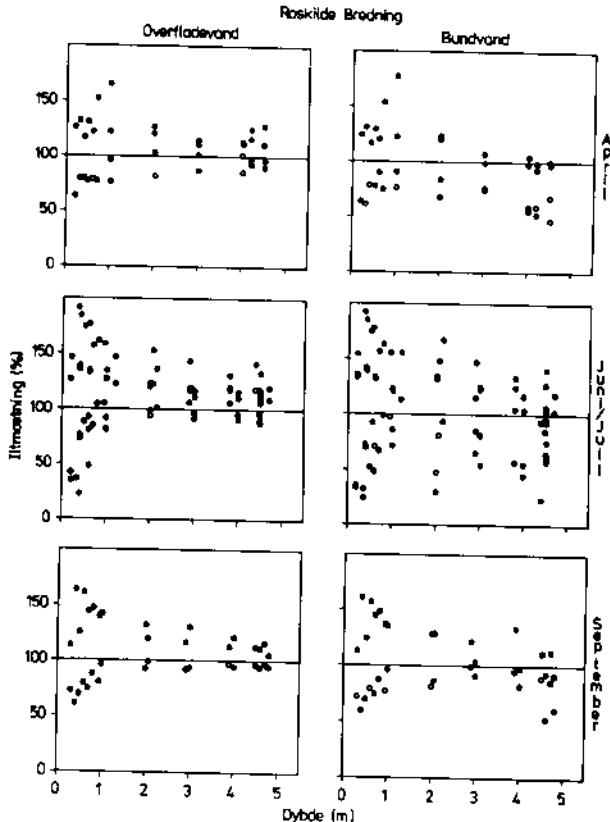
## Maksimale og minimale iltkoncentrationer

På Figur 23 og 24 er maksimale og minimale iltmætninger plottet som funktion af dybden på forskellige årstider for henholdsvis Frederiksvark og Roskilde Bredning. På begge lokaliteter fandtes de største iltvariationer på helt lavt vand. Med stigende dybde aftog variationen i såvel bund- som overfladevand. Iltkoncentrationen i bundvandet udviste generelt større variation end i overfladevandet på grund af tilstedevarrelsen af bundvegetation. På begge lokaliteter fandtes de største variationer i sommerperioden. I overfladevandet var der en generel tendens til, at iltintervallerne var forskudt til over mætningspunktet. Med andre ord udviste lokaliteterne netto-produktion for hele systemet.

## Forskelle imellem lokaliteterne

Der syntes ikke umiddelbart at være væsentlige forskelle i iltvariationernes størrelse og fordeling imellem de to lokaliteter. Eneste afgivelse fandtes i bundvandet på dybder over 3-4 meter.

Figur 24. Maksimale (udfyldte) og minimale iltindhold (i % af fuld mætning) på forskellige dybder og årstider. Overfladevand og bundvand fra Roskilde Bredning.



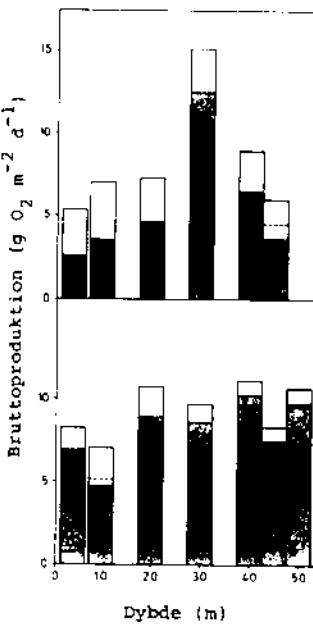
I Roskilde Bredning var iltindholdet her lavere end i Frederiksverk Bredning, og iltvariationens placering omkring mætningspunktet tydede på overvejende heterotrofe forhold i bundvandet i Roskilde Bredning. Herudover viste vore undersøgelser ikke forringede iltforhold i den mest næringsrige bredning.

Beregning af bruttoproduktion ud fra ændringer i iltkoncentration

Døgnvariationerne i ilt anvendtes til beregning af den samlede bruttoproduktion samt systemets respiration ved integration over tid og dybder. Dybdeafhængigheden for disse parametre i juni måned er vist på Figur 25. Beregningerne er følsomme for bestemmelsen af genluftringen, der især på lavt vand dækker over væsentlige dele af bruttoproduktionen. I begge bredninger lå produktionen i intervallet 5 til 15 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> svarende til mellem 1,5 og 4,5 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>.

Respirationen varierede mellem 2 og 12 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> og var som også nævnt ovenfor altså lavere end bruttoproduktionen. I Frederiksverk Bredning (Figur 25A) var produktionen lille på lavt vand og på dybt vand, medens maksimal produktion fandtes på 3 meters dybde. Denne fordeling er i overensstemmelse med, hvad der blev fundet ved direkte målinger af vækst/produktion. I Roskilde Bredning (Figur 25B) syntes produktionen derimod ikke ud fra nærværende opgørelse at være afhængig af vanddybden.

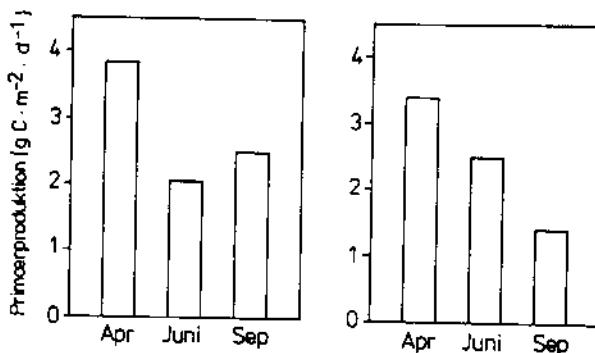
Figur 25. Dybdefordelingen af den samlede bruttoproduktion i Frederiksverk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B) beregnet for juni. Data er fremkommet ved summation af mørkerespiration, nettoakkumulering af ilt over døgnet samt den beregneade netto gasudveksling med atmosfæren integreret over hele vandsøjlen. Respiration plus nettoakkumulering er angivet med raste, og respirationen er angivet med den stippled linie.



Brutto-primerproduktionen per standardkvadratmeter var i begge bredninger størst om foråret (Figur 26), hvilket kun fandtes for Roskilde Bredning ved de direkte målinger af produktion (Figur 19). Også i juni måned afveg de to opgørelsesmetoder for Frederiksverk Bredning, medens der syntes at være generelt god overensstemmelse imellem opgørelserne for Roskilde Bredning.

Ved beregning af den årlige produktion er anvendt samme forudsætning som tidligere: april, juni og september repræsenterede henholdsvis 45, 90 og 60 dages produktion. Ifølge denne beregning var bruttoproduktionen  $510 \text{ gC m}^{-2} \text{ År}^{-1}$  i Frederiksverk Bredning og  $462 \text{ gC m}^{-2} \text{ År}^{-1}$  i Roskilde Bredning (Tabel 2). Disse værdier ligger lidt højere end resultatet af de direkte målinger. Dette var også et forvente, da primærproducenternes egenrespiration er inkluderet i nærværende estimeret, og da indstrålingen var over den gennemsnitlige ved iltmålingerne. Ifølge også denne opgørelse var

Figur 26. Sammenvariation i brutto-produktion (udtrykt i  $\text{gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) for en standardkvadratmeter i Frederiksverk Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data beregnet ud fra iltvariation over døgnet.



Tabel 2. Bruttoproduktion for Frederiksverk Bredning og Roskilde Bredning i april, juni og september samt total årlig produktion. Beregnet for en standardkvadratmeter ud fra døgnvariationer i ilt.

Lokalitet		Frederiksverk Bredning	Roskilde Bredning
Periode	antal dage	$\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	$\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
April	45	3,84	3,40
Juni	90	2,09	2,49
September	60	2,49	1,41
		$\text{g C m}^{-2} \text{ År}^{-1}$	$\text{g C m}^{-2} \text{ År}^{-1}$
Total	205	510	462

produktionen på den mest "næringsfattige" lokalitet faktisk mindre end i den mere næringsrige Roskilde Bredning.

#### Kammerforsøg

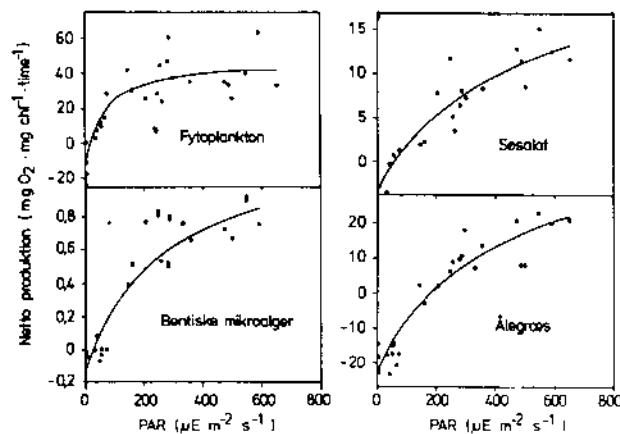
##### Planternes lysafhængighed

Ved kammerforsøgene forsøgtes lysafhængigheden af de forskellige autotrofe komponenters fotosyntese opgjort på forskellige årstider. Et eksempel på en enkelt måleserie er vist i Figur 27 (Roskilde Bredning, 9. juli 1987). Komponenternes respiration og fotosyntesekarakteristika (initial hældning, lysmætrning og  $P_{max}$ ) afveg betydeligt udtrykt per mg klorofyl. Kun fytoplanktonet nåede lysmætrning indenfor det anvendte lysinterval (svarede til ca.  $0-1100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  overfladeindstråling). De tre øvrige komponenter var alle lysbegrenede bl.a. som følge af selvskygning. Fytoplanktonet havde ligeledes den største fotosyntesekapacitet per klorofylmængde, medens de benthiske mikroalger havde den laveste. Det skal dog bemærkes, at de benthiske mikroalgers biomasse er opgjort for en 1 cm dyb sedimentsøjle, medens kun de øverste 2-3 mm bidrager til fotosyntesen. Søsalat og Ålegræs havde omrent ens lysudnyttelse.

Det lykkedes ikke umiddelbart at omsætte resultaterne fra kammerforsøgene til troværdige produktionsestimater for forskellige dybder eller for bredningerne som helhed. Såfremt sådanne skal etableres må beregninger af selvskygning inddrages i opgørelsen. Dette er endnu ikke gjort, og resultaterne vil derfor ikke blive præsenteret i denne rapport.

Figur 27. De forskellige plantekomponenters netto-produktion som funktion af aktuel lysintensitet.

Data fra kammerforsøg udført i Roskilde Bredning 9. juli 1987. De indlagte kurver er bedtætte fit til  $P = P_{max} \cdot a \cdot I / (P_{max} + a \cdot I) - R$ , hvor  $P_{max}$  er maksimal produktion,  $a$  er den initiale hældning på kurven,  $I$  er lysintensiteten, og  $R$  er respiration i mørke.



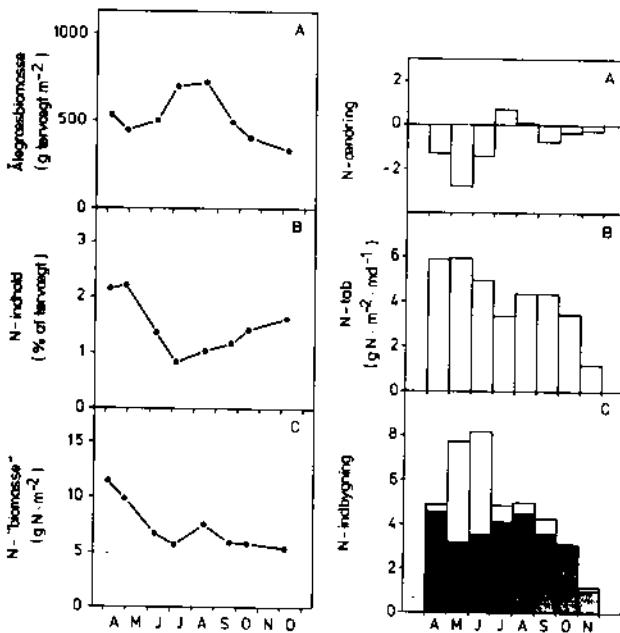
### Næringsstofkonservering hos ålegræs

Undersøgelserne havde til formål at beskrive kvalstofdynamikken i en ålegræspopulation over året; at belyse den sæsonmæssige fordeling af populationens kvalstofbehov; samt at vurdere betydningen af intern recykling set i forhold til kvalstofoptagelsen fra vand og sediment.

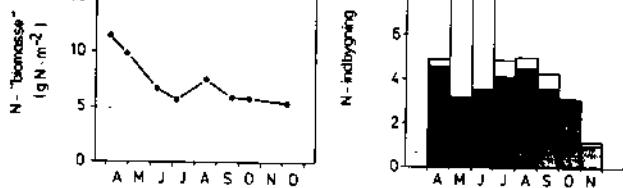
Som tidligere omtalt præsenteres kun resultater fra et pilotforsøg udført i USA samt dele af en egentlig undersøgelse udført i Øresund.

I Øresund varierede ålegræssets biomasse en faktor 2 over året fra 326 g tørstof m<sup>-2</sup> i december til 715 g tørstof m<sup>-2</sup> i august (Figur 28A). Det procentvise indhold af kvalstof i planterne var højest i april (2,15% af tørstoffet) og lavest midt på sommeren (0,83%) svarende til den mest aktive vækstperiode (Figur 28B). De sæsonmæssige svingninger i henholdsvis biomasse og N-indhold var således ude af fase, og den samlede pulje af kvalstof bundet i ålegræspopulationen (N-“biomasse”, Figur 28C) varierede derfor kun en faktor 2 over året med maksimalt indhold svarende til 11,4 g N m<sup>-2</sup> i april og minimalt indhold svarende til 5,4 g N m<sup>-2</sup> i december.

Figur 28. Sæsonvariation i tørvgært (A), relativt N-indhold (B) og absolut N-indhold (C) for en ålegræspopulation på lavt vand i Øresund.



Figur 29. Sæsonvariation i ændringen i N-indhold (A), beregnet N-tab (B) samt beregnet N-indbygning i nyt vev (C). N-indbygning er opdelt på beregnet recykling (raste) og optagelse fra det eksterne miljø. Data fra Øresund.



### Kvælstoftab fra ålegræs

Over det meste af undersøgelsesperioden forekom der nettotab af kvælstof fra ålegræsbevoksningen (Figur 29A). Kun i juli og august fandtes en mindre nettotilvækst i N-“biomassen”. En ålegræs-population mister til stadighed kvælstof via afstødning af gamle blade, henfald af gamle rhizom-led samt tab af hele planter. Beregnet ud fra kendskabet til kvælstoftindholdet i de forskellige plantedele samt i hele planter over sæsonen viste dette tab sig at være relativt uafhængigt af årstiden (Figur 29B). Bortset fra i november udgjorde det månedlige kvælstoftab 3-6 g N m<sup>-2</sup>. Kvælstoftindbygning i nyt væv beregnedes ud fra målinger af blad- og rodproduktionen samt kendskabet til indholdet af kvælstof i de yngste, fuldt udvoksede plantedele (Figur 29C).

### Kvælstoftindbygning i ålegræs

Den månedlige indbygning varierede fra 1,1 g N m<sup>-2</sup> i november til 8,2 g N m<sup>-2</sup> i juni svarende til den mest aktive vækstperiode. Behovet for N-optagelse fra det eksterne miljø beregnedes som summen af de månedlige ændringer i N-“biomassen” og det beregnede N-tab fra populationen (Figur 29C). Den resterende del af N-behovet er antaget dækket via recykling indenfor planten. Værdierne for recykling repræsenterer således den potentielle rolle denne mekanisme kan spille. For populationen som helhed var intern recykling kun kvantitativt væsentlig i den mest aktive vækstperiode (maj-juli), hvor mekanismen potentielt kunne dække op til 66% af det samlede N-behov.

Figur 30. Ålegræs-plante med blade af stigende alder (1-5) og grupper af rhizom-segmenter af stigende alder (1-3, 4-7 og 8-11).



Med henblik på direkte målinger af N-recykling i ålegræsplanten anvendtes <sup>15</sup>N-teknik. Efter pre-inkubering med <sup>15</sup>N i én uge fulgtes forskellige plantedelels 14N- og <sup>15</sup>N-indhold parallelt med planternes vækst over en periode på tre uger.

Plantens opbygning samt opdeling i blade og grupper af rhizomer fremgår af Figur 30. Blad 1 og 2 samt rhizomsegmenterne 1-3 er altid i kraftig vækst.

Kvælstoftranslokation imellem forskellige

plantedele beregnedes ud fra start- og slutkoncentrationer af  $^{15}\text{N}$  og Total-N i vævene samt den målte vægt for bladene 1-3 (Tabel 3). Beregningen forudsætter, at puljerne af  $^{14}\text{N}$  og  $^{15}\text{N}$  var lige mobile (transporteredes i det forhold hvor de fandtes i de forskellige donorvæv). Under inkubationen mistede de ældre blade (blad 2-5) en del af deres oprindelige N-indhold, og denne andel steg med stigende bladal-

Tabel 3. Kvalitofindhold ( $^{15}\text{N}$  og Total-N), ændring i kvalitofindhold over inkuberingssperioden ( $^{15}\text{N}$  og Total-N), translokation af Total-N og optagelse af Total-N for forskellige Alegrasvæv. Planter indsamlet i Chesapeake Bay, før inkubation med  $^{15}\text{NH}_4^+$  og efterfølgende inkubation i én uge (nyt blad tre uger) ved naturligt  $^{15}\text{N}$ -niveau.

Plantedel	N-indhold	Netto N-tab/-tilførsel	Beregnet translokation til eller fra (-)	Beregnet optagelse
i $\mu\text{mol N mg}^{-1} \text{ tørvegt}$				
nyt blad	$^{15}\text{N}$ 0,49 TN 2,27	0 2,27	0,49 1,57 (69%)	0,69
blad 1	1,38 4,07	0,99 2,14	0,39 1,93	1,24 (64%) 0,69
blad 2	0,74 2,85	0,76 2,27	-0,02 0,58	-0,08 0,66
blad 3	0,29 1,87	0,42 1,71	-1,13 0,16	-0,67 0,83
blad 4	0,15 1,26	0,28 1,37	-0,13 -0,11	-0,81 0,70
blad 5	0,09 1,05	0,21 1,04	-0,12 0,01	-0,81 0,82
segmenter 1-3	0,93 3,44	0,61 1,73	0,32 1,71	1,73 (109%)
segmenter 4-7	0,18 1,10	0,14 1,02	0,04 0,08	0,13 (88%)*
segmenter 8-11	0,08 0,83	0,06 0,73	0,02 0,10	0,09 0,01*

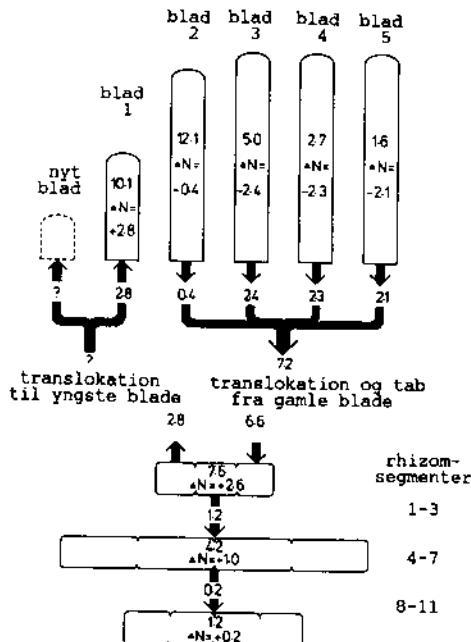
\* vægtede middelværdier

der. De to yngste blade samt alle rhizomsegmenter (men især de yngste) øgede deres N-indhold igennem bl.a. translokation fra de ældre blade. Translokationen og dermed den interne recykling dækkede således mellem 64 og 100% af de aktivt voksende plantelebes N-akkumulering/-behov.

#### Massebalance for kvælstof i Ålegræs

Af den opstillede massebalance for  $^{15}\text{N}$  fremgår hvilke plantelebes, der henholdsvis afgav og modtog mest kvælstof (Figur 31). På baggrund af massebalancen kan det desuden beregnes, at af det samlede "tab" af  $^{15}\text{N}$  fra de ældre blade genvandtes 92% i andre væv. Til denne værdi skal desuden lægges en forventet  $^{15}\text{N}$ -akkumulering i et nydannet blad, hvis størrelse på prøvetagningstidspunktet ikke tillod analyse. Nedgangen i ældre blades N-indhold skyldtes derfor i langt overvejende grad reallokering, medens tab til omgivelserne i form af løkning udgjorde mindre end 8%.

Figur 31.  $^{15}\text{N}$ -massebalance for en pre-inkubered Ålegræs-plante under efterfølgende inkubation ved naturligt  $^{15}\text{N}$ -niveau. Puljer er angivet i  $\mu\text{mol } ^{15}\text{N}$  plantelebel $^{-1}$  og rater  $\mu\text{mol } ^{15}\text{N}$  plantelebel $^{-1}$  uge $^{-1}$ .



#### 4. Diskussion

- Begge lokaliteter er eutrofierede De sammenlignede bredninger i Roskilde Fjord spænder over et relativt snævert interval indenfor eutrofieringsspektret, idet begge lokaliteter er påvirket af betydelige næringsstoftilledninger forårsaget af menneskets aktivitet. Ikke desto mindre har vi i undersøgelsen kunnet påvise klare, eutrofieringsbetingede forskelle i balancen mellem præmierproducenterne.
- Ingen forskelle i forekomsten af arter Som tidligere anført har vi ikke fokuseret på næringsrigdommens indflydelse på den artsmæssige sammensætning af planterne. Det er muligt, at meget nøje opgørelser over forekommende arter vil kunne afsløre sammenhæng mellem arters tilstedevarsel eller mangel på samme og eutrofiering, men vore grove opgørelser viser ikke én tydigt en sådan. Vi fandt arter i den mere næringsrige Roskilde Bredning, som ikke fandtes ved Frederiksvarv (vandkrans og børstebladet vandaks), men dette kan skyldes forskelle i salinitet fremfor i næringsrigdom. Det er tvivlsomt, om der eksisterer indikatorarter, der ved deres blotte tilstedevarsel én tydigt markerer en given tilstand. Som det tilsvarende er erkendt for eksempelvis vandløbsfaunaen kræver en mere detaljeret information inddragelse af arternes kvantitative forekomst. For kystområderne er denne udtrykt ved biomasse af arter/grupper samt dybdeudbredelsen af disse.
- Eutrofiering reducerer bundvegetationens dybdeudbredelse Alegresssets nedre dybdegrænse aftog således fra godt 5 meter i den næringsfattige Frederiksvar Bredning til godt 3 meter i Roskilde Bredning (denne undersøgelse; Borum, 1983). En sådan effekt af næringsstofberigelse kan betragtes som et generelt fænomen for samtlige typer af bundvegetation, hvilket dokumenteres af de opstillede, empiriske relationer, der er baseret på data fra vidt forskellige danske kystområder. Relationerne rummer en del støj, der skyldes, at de anvendte dataset er sammensat fra tætliggende men dog forskellige lokaliteter, samt at faktorer som substratudbud og -stabilitet, der er uafhængige af næringsrigdom, influerer på bundvegetationens forekomst.
- Der eksisterer dog en troværdig sammenhæng mellem næringsrigdom, udtrykt ved middelkoncentrationen af Total-N, og planternes dybdeudbre-

Eutrofiering foringer lysforholdene	delse. Denne sammenhæng afspejler forringede lysforhold forårsaget af øget fytoplanktonforekomst. Bundplanterne stiller krav til lysforhold for dels at kunne opretholde deres kulstofbalance dels at kunne tackle metabolske problemer koblet til lave iltindhold.
Kvalstof vigtigere end fosfor	Som det kunne forventes var makroalger i stand til at vokse på dybere vand end rodfæstede planter, idet sidstnævnte har større udgifter knyttet til vedligeholdelsen af rødder og rhizomer. Relationer mellem planters dybdegrænse og næringsrigdom er også observeret i sører (Chambers og Kalff, 1985), hvor det imidlertid syntes at være fosfor og ikke kvalstof, der er styrende faktor. Fra de danske kystområder kunne der ikke etableres signifikante relationer med fosfor - selv ikke for områder, hvor meget høje N/P-forhold indikerede P-begrænsning. Fosfors rolle i kystområders eutrofiering synes således også i denne sammenhæng at være ubetydelig.
Traditionelt forventes øget produktion ved eutrofiering	Forskelle i næringsrigdom afspejles tydeligt i plantekomponenternes biomasseforekomst og produktion. Som et levn fra de tider, hvor den akvatiske forskning primært omhandlede forholdene i de frie vandmasser (dybe sører og åbne havområder), har stigende næringsrigdom været formodet at resultere i større autotrof biomasse og produktion med deraf følgende sekundære effekter som dårlige iltforhold o.l.. Opgørrelser over C-, N- og P-cyklus har således alene omfattet fytoplanktonets rolle - selv i lavvandede områder, hvor mellem 25 og 95% af den autotrofe biomasse og produktion udgjordes af andre komponenter end fytoplanktonet. Dette forhold har hemmet vores forståelse af de tilstandsændringer, eutrofiering medfører.
Planktonet stimuleres	En fordobling af kvalstofkoncentrationen i Roskilde Fjord medførte en ca. 200% stigning i fytoplanktonbiomassen men kun en 33% stigning i planktonproduktionen. Planktonet må således antages at være næringsstofbegrenset og stimuleres ved øgede næringstilledninger. Denne stimulering var mest udtalt i forårsperioden, hvor planktonbiomassen i Roskilde Bredning var 5 gange højere end i Frederiksvar্ক Bredning. Dette forhold er tidligere påvist fra samme område (Borum, 1985; Jensen et al., 1987) og er i øvrigt alment kendt. Den forholdsvis lille stigning i planktonets produktion afspejler sandsynligvis en ringere kobling mellem produktion og græsning og dermed en langsommere remineralisering af næringsstof-

fer. Under mere næringsrige kår bliver fytoplanktonsamfundets produktionseffektivitet (produktion per tørvevægt eller klorofylmængde) derfor lavere. Dette fremgik også af resultaterne fra Roskilde Fjord.

Bentiske mikroalger hæmmes

De bentiske mikroalgers livsform repræsenterer en mellemting mellem planktonalernes og den øvrige bundvegetations. De er direkte afhængige af næringsstofttilgængeligheden i det eksterne miljø, men dette udgøres af sedimentet, der er væsentligt mere næringsrigt end vandsøjlen. Øget næringsrigdom reducerede de bentiske mikroalgers biomasse og produktion, hvilket betyder, at en eventuel stimulerende effekt af øget næringsstofttilgængelighed overlejredes af forringede levevilkår forårsaget af dårligere lysforhold.

Ephemeral makroalger uændrede

Ephemeral alger, der kan opnå meget høje vækstrater og dermed eksplosiv biomasseudvikling, forekommer i stigende mængder langs vore kyster, og det er almindeligt anerkendt, at disse organismer begunstiges af rigelig næringstilgængelighed. Der var dog ikke større produktion eller biomasse i Roskilde Bredning end i Frederiksverk Bredning. Masseakkumuleringer på helt lavt vand forekommer langs hele fjorden men kun på steder, hvor strømforholdene tillader sådanne. Kun på lokaliteten i Frederiksverk Bredning fandtes begyndende masseakkumulering og kun i sommerperioden. Det har ved tidligere undersøgelser i Roskilde Fjord vist sig, at de ephemeral algers forekomst ikke kan forklares direkte ud fra forskelle i næringsrigdom (Geertz-Hansen og Sand-Jensen, 1989a). Forskelle i græsning var i visse perioder således mere afgørende for biomasseakkumuleringen. Græsningstrykket er formodentligt bestemt indirekte af et områdes næringsstatus, hvorfor forekomst af ephemeral alger stadig er nært koblet til denne.

Rodfæstede planter hæmmes

Rodfæstede makrofyter som ålegræs kan på lavt vand være begrænset af næringsstofmangel (Orth, 1977; Harlin og Thorne-Miller 1981; nærværende undersøgelse i Øresund). Dette ses primært i sommerperioden, hvor væksten er størst. Vi antager imidlertid, at fænomenet alene er knyttet til de relativt fattige sandsedimenter på helt lavt vand. Undersøgelserne viste under alle omstændigheder klart, at de rodfæstede planters forekomst og produktion samlet set blev reduceret med stigende næringsrigdom. For disse organismer forringes levevilkårene, idet lyset svækkes under passage af både øgede plankton-

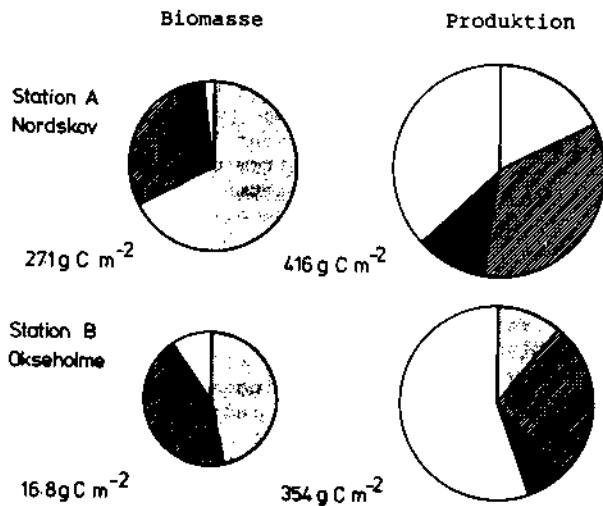
Eutrofiering reducerer den totale, autotrofe biomasse

Eutrofiering øger ikke den totale primærproduktion

mængder og øgede epifytforekomster (Borum, 1985; Sand-Jensen og Borum, 1984). Det er endnu ikke helt klart, om planternes bortdøen på dybere vand skyldes en negativ kulstofbalance eller metabolske problemer knyttet til periodevis iltmangel i planternes rod- og meristemdele.

Det samlede resultat af øget næringsrigdom var en forskydning af plantesammensætningen fra en dominans af makrofyter med en relativt stor dybdeudbredelse mod et mere fytoplanktondomineret samfund. Den samlede, gennemsnitlige biomasse var højere i den næringsfattige bredning end i den næringsrigte, og den totale, årlige produktion var uændret eller endog mindre med større næringsrigdom (Figur 32). Samtlige plantetyper havde lavere P/B-rater under næringsrike forhold, men forskydningen mellem typerne resulterede alligevel i en større samlet P/B-rate i Roskilde Bredning.

Figur 32. Gennemsnitlig biomasse i  $\text{g C m}^{-2}$  og total primærproduktion i  $\text{g C m}^{-2} \text{År}^{-1}$ . Fordeling mellem rodfæstede planter (raste), ephemerale makroalger (skraveret), perifytiske alger (sort) og fytoplankton i Frederiksvarv Bredning (A) og Roskilde Bredning (B). Data for en standardkvadratmeter.



Anvendelsen af de forskelligartede metoder til direkte bestemmelse af plantekomponenternes produktion kan kritiseres. Imidlertid råder vi ikke over en enkelt metodik, der kan anvendes på alle komponenter, og det er vores opfattelse, at de introducerede fejlkilder ikke ændrer væsentligt på de endelige konklusioner. Både resultatenes absolute og relative størrelse støttes således af den uafhængige opgørelse baseret på døgnvariationer i ilt. I overensstemmelse med den indledningsvist opstillede

hypotese er hverken autotrofernes totale biomasse eller produktion tilsyneladende begrænset af næringsstofrigdommen i dette lavvandede fjordsystem.

Hvad siger litteraturen?

Desværre eksisterer der kun få opgørelser af tilsvarende art i litteraturen. Det har længe været kendt, at fastsiddende vegetation kunne stå for hovedparten af den samlede primærproduktion i lavvandede kystområder (Mann, 1972; Thayer et al., 1975; Flemer et al., 1985), men kun i sidstnævnte reference berøres effekten af øget næringsrigdom. Vore resultater kan derfor ikke direkte sammenholdes med eksisterende viden. Fra opgørelser over enkeltkomponenters primærproduktion ved man imidlertid, at flerårige brunalger kan have en årlig produktion på op til 2000 gC m<sup>-2</sup> (Mann, 1972), og at havgræsser i tempererede og selv i ekstremt næringsfattige, tropiske områder kan producere samme stofmængde (Zieman og Wetzel, 1980). Sådanne produktionsstørrelser svarer til, hvad der kan opnås i kun meget intensivt dyrkede landbrugsafrøder og overstiger væsentligt fytoplanktonproduktion målt i selv hypereutrofe, marine områder. Vi kan derfor ikke forvente, at den totale primærproduktion i de lavvandede marine områder er begrænset af næringsstoftilgængelighed under normale, ubelastede situationer. Som anført af Odum (1963) udgør overgangen mellem land og hav et af de mest produktive områder på jorden, og sandsynligvis er det fortrinsvis lys og fysisk stress, der sætter øvre grænser for produktionen.

Iltsvind skyldes ikke øget produktion men ændret kvalitet af produktionen

Arsagen til forekomsten af sekundære eutrofieringseffekter som iltvind eller direkte iltmangel i selv relativt lavvandede områder kan altså ikke være en øget primærproduktion med deraf følgende stigning i iltforbrug. Arsagen må alene skyldes de ændringer i nedbrydningsveje og -hastigheder, som den kvalitative ændring i primærproduktionen medfører. Fytoplankton nedbrydes hurtigere end makroalger, der igen nedbrydes hurtigere end rodfæstede planter (Twilley et al., 1986). Efter markante fytoplankton-blooms følger derfor temporære men betydelige iltbehov til nedbrydning. Hvor makrofyterne dominerer er iltbehovet af en tilsvarende størrelse, men forbruget er jævnet ud over længere perioder og foregår på samme sted som materialet er produceret. Øget næringsrigdom afkobler tilsyneladende produktion og respiration tidsligt og måske især rumligt, men det

Årlige iltforbrug ændres ikke.

Store iltsvingninger på begge lokaliteter

Iltkoncentrationen varierede kraftigt over døgnet på begge de undersøgte lokaliteter, og størst variation fandtes på det helt lave vand. Her er produktion og respiration store, og ilt-puljen er begrænset på grund af det ringe vandvolumen. Gasudveksling med atmosfæren kompenserede for ca. halvdelen af iltproduktionen/-forbruget, men kunne under de relativt vindstille forhold ikke forhindre meget lave iltkoncentrationer efter mørkeperioderne. Vi målte aldrig under 2 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>, men havde områdernes udformning tilladt masseakumulering af fritsvømmende alger ville dette være sket. Lave iltkoncentrationer er ikke alene knyttet til bundvand på større dybde. Trods den nære atmosfærekontakt er det lave vand hyppigt utsat for omend temporære kritiske iltforhold, og faunaen må følgelig kunne modstå disse.

Største svingninger på lavt vand

Eutrofiering giver dårligere iltforhold i bundvandet

Iltvariationen over døgnet var også betydelig i bundvandet på begge lokaliteter især i sommermånerne. Den store variation skyldtes forekomsten af bundvegetation. Eneste tendens til forringede iltforhold i den mest næringsrige bredning fandtes i bundvandet, idet vi her dels målte lavere iltkoncentrationer efter mørke-perioder dels fandt overvejende heterotrof aktivitet på de helt dybe stationer. Herudover synes det næringsrige område ikke at være karakteriseret af generelt ringere iltforhold end det "næringsfattige".

Få dages lagdeling kan give iltsvind

I undersøgelsen har vi ikke registreret katastrofalt lave iltkoncentrationer. Selv på vanddybder på 4-5 meter har vandsøjlen været totalt op blandet. Med de målte produktions- og respirationsrater i disse områder kræver det imidlertid kun få dage med lagdeling af vandsøjlen, før der opstår iltmangel i bundvandet. Maksimal respiration måltes til 12 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> svarende til halvdelen af iltpuljen i en 3 meter vandsøjle ved fuld iltmætning. En sådan lagdeling registreredes i Roskilde Bredning i 1987 (Kanneworff, pers. kom.), hvor hele muslingefunaen gik til grunde på fladbunden.

Til trods for fjordens lavvandede karakter og manglen på længerevarende lagdelinger af vandsøjlen, kan iltforholdene i såvel bundvand som i det helt lave vand i littoralzonen blive kritiske for faunaen. Årsagen hertil er, at både produktions- og respirationsraterne udtrykt per

Højere produktions- og respirationsrater end i åbent hav

m2 væsentligt overstiger tilsvarende rater målt i det åbne hav (eksempelvis Kattegat), samt at processerne foregår i betydeligt mindre vandvolumina og dermed med udgangspunkt i en meget mindre iltpulje. Gasudveksling med atmosfæren kompenserer for en del af iltvariationen men foregår ikke hurtigt nok til at hindre forekomsten af kritisk lave iltkoncentrationer.

Primerproduktionen er ikke næringsstofbegrænset

Det kan synes paradoksalt, at øget næringsrigdom ikke øger primerproduktionen, der jo traditionelt er blevet betragtet som værende næringsstofbegrænset i det marine miljø. Det er tilsvarende paradoksalt, at populationer af flerårige brunalger og havgræsser kan opretholde meget høje produktionsrater selv i ekstremt oligotrofe, tropiske områder. Årsagen hertil skal søges i de forskellige plantekomponenters næringsstofbehov, -husholdning og -konserveringsevne. Den traditionelle opfattelse bygger fortrinsvis på kendskabet til fytoplanktonorganismernes direkte afhængighed af næringsstoftilgængeligheden i vandsøjlen. Planktonet har store næringsstofbehov; eventuel luksusoptagelse kan kun dække en kort produktionsperiode, og de encellede organismer kan ikke recykle næringsstoffer.

Flerårige makrofyter kan forme deres eget næringsstofmiljø

I modsætning hertil er de flerårige makrofyter karakteriseret ved relativt lave indhold af kvalstof og fosfor, hvorfor deres behov til ny vækst er mindre end fytoplanktonets. De har endvidere lave P/B-rater, og en eventuel lageropbygning af næringsstoffer i perioder med lav vækst kan derfor dække næringsstofbehovet under selv kraftig vækst i en lang periode med lave eksterne næringsstofkoncentrationer. Alegræsset opbygger således typisk en stor pulje i vinterperioden, hvor behovet er lavt og tilgængeligheden i det omgivende miljø er stor. Slutteligt har alegræsset og sandsynligvis også øvrige havgræsser og de flerårige brunalger mulighed for at reallokere næringsstoffer fra gammelt, udtjent væv til nyt og aktivt voksende væv. De kan derfor fungere som "kulstofpumper", der drives under genbrug af næringsstoffer.

De ephemrale og til tider løst drivende algers livsform ligger imellem fytoplanktonets og de flerårige makrofyters afhængigt af morfologi og vækstform. De er flercellede og har intermediane væksthastigheder (P/B-rater), hvilket øger den tidshorisont en luksusoptagelse vil kunne dække. Hvis de desuden har lokaliseret celledeingen i

specifikke vækstpunkter (eksempelvis topvækst) kan de potentielt besidde samme genbrugsmekanisme som de flerårige makrofyter. Efter endt vækstsæson tabes dog hele den opbyggede pulje af næringsstoffer.

De omtalte næringsstofferhold er alene diskuteret ud fra en betragtning af det enkelte individ. Optimering af næringsstofudnyttelsen kan imidlertid også ske på populationsniveau. I modsætning til fytoplanktonet former de flerårige makrofyter velorganiserede populationer, der muliggør relativt lukkede næringsstofkredsløb. Herved kan tabet af næringsstoffer til andre organismer eller til vandsøjlen minimeres. Nærværende undersøgelse muliggør imidlertid ikke en nærmere vurdering af disse forhold.

#### Øget næringsrigdom giver øget næringsstofbegrensning

Det samlede resultat af øget næringsrigdom var en forskydning fra plantekomponenter, der er relativt uafhængige af de øjeblikkelige, eksterne næringsstofkoncentrationer, mod komponenter med direkte afhængighed. I modsætning til hvad man ellers kunne forvente, bliver den samlede primerproduktion derfor i højere grad styret af næringsrigdommen, og næringsstofbegrensning kan således forventes at forekomme hyppigere i det næringsrige miljø.

#### Behov for bedre kendskab til kystområdernes næringsstofdynamik

En mere indgående forståelse af kystområdernes næringsstofdynamik og dermed af deres rolle i næringsstoftransporten fra land til åbent hav kræver et langt bedre overblik over effekten af balanceforskydningerne imellem primerproducenterne. Som konsekvens af denne erkendelse har vi stillet forslag til det nyligt igangsatte Havforskningsprogram 90 om iværksættelse af sådanne undersøgelser. Af uransaglige årsager har dette forslag ikke kunnet støttes af det nedsatte, rådgivende ekspertudvalg.

## Litteratur

- Borum, J. (1983): The quantitative role of macrophytes, epiphytes, and phytoplankton under different nutrient conditions in Roskilde Fjord, Denmark. Proc. Int. Symp. Aquat. Macrophytes, Nijmegen, 1983. pp. 35-40.
- Borum, J. (1985): Development of epiphytic communities on eelgrass (Zostera marina) along a nutrient gradient in a Danish estuary. Mar. Biol. 87, 211-218.
- Borum, J., Murray, L. og W.M. Kemp (subm.): Aspects of nitrogen acquisition and conservation in eelgrass plants. Aquat. Bot..
- Chambers, P.A. og J. Kalff (1985): Depth distribution and biomass of submerged aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42, 701-709.
- Fleming, D.A. et al. (1985): The Chesapeake Bay Program: A summary of scientific research to address management needs for Chesapeake Bay. Proc. Int. Symp. utilization of coastal ecosystems, Rio Grande, Brazil. pp. 399-438.
- Geertz-Hansen, O. og K. Sand-Jensen (1989a): Growth and grazing control of abundance of the marine macroalga Ulva lactuca L. in a eutrophic Danish estuary. (subm.)
- Geertz-Hansen, O. og K. Sand-Jensen (1989b): Growth dynamics of free-floating Ulva lactuca L. in a eutrophic Danish estuary. (subm.)
- Harlin, M.M. og B. Thorne-Miller (1981): Nutrient enrichment of seagrass beds in a Rhode Island coastal lagoon. Mar. Biol. 65, 221-229.
- Jensen, L., Marcher, S. og M. Hansen (1987): Produktion og omsætning af organisk stof i de frie vandmasser i Roskilde Fjord. Specialrapport, Ferskvandsbiologisk Laboratorium. pp. 128.
- Jungersen, G. (1988): Biomasse og produktion hos bentiske mikroalger i Roskilde Fjord. Speciale-rapport, Ferskvandsbiologisk Laboratorium. pp. 103.

Jørgensen, P.B. og C.D. Nielsen (1988): Biomasseregulering af bentiske mikroalger. Specialerapport, Ferskvandsbiologisk Laboratorium. pp. 71.

Mann, K.H. (1972): Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of seaweeds. Mar. Biol. 14, 199-209.

Odum, E.P. (1963): Ecology. Modern Biology Series. Holt, Rinehart and Winston, New York. pp. 152.

Orth, R.J. (1977): Effect of nutrient enrichment on growth of eelgrass in the Chesapeake Bay, Virginia, U.S.A.. Mar. Biol. 44, 187-194.

Redfield, A.C. (1934): On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. James Johnstone Memorial Volume, pp. 176-192. Liverpool University Press, Liverpool.

Sand-Jensen, K. (1975): Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (Zostera marina L.) population in Vellerup Vig, Denmark. Ophelia 14, 185-201.

Sand-Jensen, K. og J. Borum (1984): Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and diel metabolism of Lobelia dortmanna L. during the spring bloom in a Danish lake. Aquat. Bot. 20, 109-119.

Thayer, G.W., Wolfe, D.A. og R.B. Williams (1975): The impact of man on seagrass systems. Am. Scient. 63, 288-296.

Twilley, R.R., Ejdung, G., Romare, P. og W.M. Kemp (1986): A comparative study of decomposition, oxygen consumption and nutrient release for selected aquatic plants occurring in an estuarine environment. Oikos 47, 190-198.  
Zieman, J.C. og R.G. Wetzel (1980): Productivity in seagrasses: Methods and rates. I R.C. Phillips og C.P. McRoy (eds.) Handbook of seagrass biology. Garland STPM Press, New York. pp. 87-116.







## **Registreringsblad**

**Udgiver:** Miljøstyrelsen, Strandgade 29, 1401 København K.

**Serie titel, nr.:** NPo-forskning fra Miljøstyrelsen, C3

**Udgivesesår:** 1990

**Titel:**

Eutrofiering - effekter på marine primærproducenter

**Under titel:**

**Forfatter(e):**

Borum, Jens; Geertz-Hansen, Ole; Sand-Jensen, Kai;  
Wium-Andersen, Søren

**Udførende institution(er):**

Københavns Universitet, Ferskvandsbiologisk Laboratorium

**Resumé:**

Undersøgelsen bekræfter næringsrigdommens indflydelse på  
marine primærproducenters udbredelse, biomasse og produktion  
samt på den resulterende ilddynamic i et lavvandedt kystområde.

Ved stigende næringsrigdom reduceres bundplanternes dybde-  
udbredelse, og hurtigt voksende organismer som plankton og  
tyndlivede makroalger afløser flerårige alger og rodfejede  
planter. Den samlede primærproduktion øges ikke, men den  
ændrede plantesammensætning giver dårligere ildforhold på dybt  
og helt lavt vand.

**Emneord:**

eutrofiering; næringsstoffer; alger; reduktion; produktion;  
plankton; nitrogen CAS 7427-37-9; oxygen CAS 7782-44-7;  
fosfor CAS 7723-14-6

**ISBN:** 87-503-8366-3

**ISSN:**

**Pris:** 70,- (inkl. 22 % moms)

**Format:** A5

**Sideantal:** 56

**Md./år for redaktionens afslutning:** januar 1990

**Oplag:** 300

**Andre oplysninger:**

Tryk: Luna-Tryk ApS, København

# Eutrofiering - effekter på marine primærproducenter

Undersøgelsen beskriver næringsrigdommens indflydelse på marine primærproducenters udbredelse, biomasse og produktion samt på den resulterende iltodynamik i et lavvandet kystområde. Ved stigende næringsrigdom reduceres bundplanternes dybdeudbredelse, og hurtigt voksende organismer som plankton og tyndtløvede makroalger afløser flerårige alger og rodfæstede planter. Den samlede primærproduktion øges ikke, men den ændrede plantesammensætning giver dårligere iltforhold på dybt og helt lavt vand.



Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**

Strandgade 29, 1401 København K, tlf. 31 57 83 10

**Pris kr. 70.- inkl. 22% moms**

ISBN nr. 87-503-8366-3