

Havforskning fra Miljøstyrelsen

Nr. 10 1992

Planktondynamik og stofomsætning i Kattegat



Om Hav90 forskningsprogrammet

Hav90 forskningsprogrammet skal

- bidrage til at evaluere effekterne af den iværksatte Vandmiljøplan.
- styrke beslutningsgrundlaget for de forholdsregler, der skal tages i fremtiden for at imødegå stigende eutrofiering - og dermed beskytte havmiljøet omkring Danmark.

Denne rapport er én af ca. 55 rapporter, der udsendes som et resultat af Hav90 forskningsprogrammet. Med Miljøstyrelsen som ansvarlig for programmets gennemførsel, er der sat omkring 65 Hav90 projekter i gang ved 15-20 institutioner.

I forbindelse med Folketingets vedtagelse af Vandmiljøplanen i 1987, blev det aktuelt, at få en bedre forståelse af de fysiske og kemiske processer samt de biologiske effekter af belastningen i de danske havområder. Endvidere var der behov for undersøgelser af, hvilken påvirkning af havområderne der sker ved tilførsel af næringsstoffer fra atmosfæren og tilstødende udenlandske farvande. Herudover blev det fundet hensigtsmæssigt at udvikle modeller til beskrivelse af vand- og stoftransporten samt stofomsætningen i de danske farvande.

Med henblik på at skaffe en større viden indenfor disse områder besluttede Folketinget, i forbindelse med Vandmiljøplanens vedtagelse, at bevilge 85 mio. kr. til et forskningsprogram, der skulle strække sig over en 5-årig periode fra 1988 frem til udgangen af 1992.

I 1987 nedsatte Miljøministeren et rådgivende ekspertorgan, der skulle bistå Miljøstyrelsen, dels ved planlægning af den fremtidige havmiljøforskning, dels være med til at sikre den faglige og økonomiske afvejning af denne forskning. Der blev nedsat 4 koordinationsgrupper, som hver fik det faglige ansvar for følgende områder:

- Stofomsætningen- og transporten i kystvandene, herunder belastningernes effekt på samme.
- Stofomsætningen i de frie vandmasser.
- Sedimentets rolle i stofomsætningen.
- Meteorologiske processers betydning for eutrofieringsforholdene.

Rapporterne udsendes i serien: "Havforskning fra Miljøstyrelsen".

Miljøstyrelsens Hav- og Spildevandskontor har været sekretariat for programmets tekniske arbejde og har sammen med koordinationsgrupperne stået for redaktionen af rapportserien.

Havforskning fra Miljøstyrelsen

Nr. 10 1992

Planktondynamik og stofomsætning i Kattegat

**Planktons udbredelse i tid og rum, omsætning
og kobling med havbunden**

Tom Fenchel (red.)
Marinbiologisk Laboratorium
Københavns Universitet

Indholdsfortegnelse

Sammenfattende diskussion og resumé	5
English Summary	15
1. Indledning	17
2. Hydrografiske og kemiske målinger	19
2.1 Indledning	19
2.2 Hydrografiske målinger	19
2.3 Kemiske målinger	25
2.4 Referencer	29
3. Fytoplankton og heterotroft nanoplankton	31
3.1 Indledning	31
3.2 Overordnede successionsmønstre	32
3.3 Kisclalger	34
3.4 Dinoflagellater	35
3.4.1 <i>Thecate dinoflagellater</i>	37
3.4.2 <i>Athecate dinoflagellater</i>	38
3.4.3 <i>Toksiske dinoflagellater</i>	42
3.5 Cyanobakterier (Blågrønalger)	42
3.6 Flagellater (ekskl. dinoflagellater)	42
3.6.1 <i>Fotoautotrofer</i>	43
3.6.2 <i>Mixotrofer</i>	47
3.6.3 <i>Heterotrofer</i>	47
3.7 Andre organismegrupper	53
3.8 Kulturforsøg	55
3.9 Konklusion	56
3.10 Taksigelser	57
3.11 Referencer	57
4. Mikrozooplankton	61
4.1 Indledning	61
4.2 Fødeoptagelsesmekanismer	61
4.3 Materialer og metoder	62
4.4 Årstidsvariation	64
4.5 Trofisk rolle	69
4.6 Eksempler på græsningsregulering af ciliater og heterotrofe dinoflagellater	72
4.7 Vækstrater	73
4.8 Kvantitativ betydning i Kattegat	74
4.9 Konklusion	75
4.10 Referencer	75

5.	Mesozooplankton, produktion og græsning	77
5.1	Indledning	77
5.3	Materialer og Metoder	79
5.3	Sæsonvariationer i plankton	80
5.4	Effekten af en storm	84
5.5	<i>Chrysochromulina polylepis</i> opblomstringen 1988	87
5.6	Mesozooplanktonets betydning for omsætningen af primærproduktionen	89
5.7	Sæsonvariationer i mesozooplanktionets sammensætning i sydlige Kattegat	92
5.8	Skagerrak	95
5.9	Sammenfatning og konklusion	97
5.10	Referencer	99
6.	Primærproduktion	103
6.1	Indledning	103
6.2	Materiale og Metoder	103
6.2.1	<i>Prøvetagning ved bøjen</i>	103
6.2.2	<i>Prøvetagning fra undersøgelsesskib DANA</i>	104
6.2.3	<i>Klorofylmålinger</i>	104
6.2.4	<i>Primærproduktionsmålinger</i>	104
6.2.5	<i>Beregning af døgnproduktion</i>	105
6.3	Resultater	106
6.3.1	<i>Klorofylfordeling</i>	106
6.3.2	<i>Primærproduktion og næringssaltfordeling</i>	109
6.3.3	<i>Betydning af forårsopblomstringen for årsproduktionen</i>	116
6.3.4	<i>Betydning af pyknoklinpopulationen for årsproduktionen</i>	116
6.4	Diskussion og konklusioner	116
6.4.1	<i>Betydning af springlagsfytoplanktonstoppe for den totale primærproduktion</i>	116
6.4.2	<i>Forårsopblomstringen</i>	117
6.4.3	<i>Kvæstoftilførslen og primærproduktion</i>	117
6.5	Referencer	119
7.	Opadrettet transport af næringssalte til den fotiske zone	121
7.1	Introduktion	121
7.2	Materialer og metoder	123
7.3	Resultater	126
7.3.1	<i>April 1989</i>	126
7.3.2	<i>August–September 1989</i>	126
7.4	Diskussion af opadrettete transport	130
7.5	Referencer	135

8.	Bakteriplankton og bakteriegræsning	137
8.1	Bakterieplanktonet	137
8.2	Undersøgelse af bakterieplanktonet	139
8.3	Sæsonvariation ved Bøjestationen	140
8.4	Bakterieplanktonets respons på afslutningen af en algeopblomstring	141
8.5	Bakterieplanktonets respons på vind-induceret totalopblanding	142
8.6	Bakterieplanktonets respons på et blandet algemaksimum	143
8.7	Hæmning af bakterieproduktionen	144
8.8	Undersøgelse af bakteriegræsning	146
8.9	Bakterieplanktonets kvantitative betydning og skæbne i stofomsætningen	147
8.10	Referencer	148
9.	Planktonodynamik i skillefladen	151
9.1	Indledning	151
9.2	Chrysochromulina polylepis opblomstringen i maj–juni 1988	152
9.3	Udviklingen i 1989	153
9.4	Ceratium opblomstringer	157
9.5	Subsurface opblomstringer med stor horisontal udbredelse	157
9.6	Gradient-sampleren	160
9.7	Tidsmæssig og horisontal udbredelse af springlags opblomstringer	163
9.8	Regulering af springlagsopblomstringer	164
9.9	Fremtidig monitering	165
9.10	Referencer	165
10.	Sedimentation af organisk materiale fra den fotiske zone i det sydlige Kattegat	167
10.1	Indledning	167
10.2	Oprindelsen af sedimentererende organisk stof	167
10.3	Sedimentationen af organisk stof fra den fotiske zone i det sydlige Kattegat	170
10.3.1	<i>Generelt om undersøgelsen</i>	170
10.3.2	<i>Den vertikale og sæsonmæssige variation i vandmassen</i>	172
10.3.3	<i>Forårsopblomstringens forløb</i>	174
10.3.4	<i>Forårsopblomstringens skæbne</i>	174
10.3.5	<i>Sedimentationen fra den fotiske zone (marts–september)</i>	177
10.4	Taksigelser	180
10.5	Referencer	181

11.	Kobling mellem vandmasse og bund	185
11.1	Indledning	185
11.2	Materialer og metoder	188
11.3	Stoftilførsel til havbunden i Kattegat	189
11.4	Sammenfatning for stoftilførselsdelen	205
11.5	Mineralisering og omsætning af fosfor i sedimentet	209
11.6	Sammenfatning af mineraliseringsdelen	232
11.7	Referencer	234
12.	Liste over indtil nu udkomne publikationer baseret på materiale fra Kattegat–projektet	239

Sammenfattende diskussion og resumé

Tom Fenchel
Marinbiologisk Laboratorium
Københavns Universitet

Produktionsforhold i
de åbne havområder

I de åbne havområder skyldes primærproduktionen udelukkende planktoniske algers aktivitet i de øverste belyste vandlag (den "fotiske zone" hvor lysintensiteten er mere end én procent af overfladens lysintensitet; i Kattegat normalt ca. 15 m). Gennem plankeplanktonets produktion optages CO₂ og essentielle næringssalte (N i form af nitrat, ammonium eller urinstof, P som ortofosfat, Si som silikat, o.s.v.) og der dannes organisk stof. I havet begrænses den algbiomasse der kan opbygges tilsvyneladende altid af mængden af tilgængeligt kvælstof. For kulstofs, kvælstofs og svovls vedkommende sker der en "assimilatorisk reduktion" og denne modsvares af en produktion af et tilsvarende antal ækvivalenter af O₂. Når dyr æder algecellerne (eller andre algeædende dyr) og når bakterier nedbryder dødt partikulært eller opløst organisk stof sker der en mineralisering: For hvert trin af fødekæderne frigøres der gennem organismernes energistofskifte en del af de næringssalte (og CO₂) som algerne optog og en tilsvarende mængde O₂ forbruges. Som beskrevet ovenfor er disse processer i balance og skulle således ikke kunne medføre iltsvind selv om produktionen øges f.eks. gennem ekstra tilførsel af kvælstof.

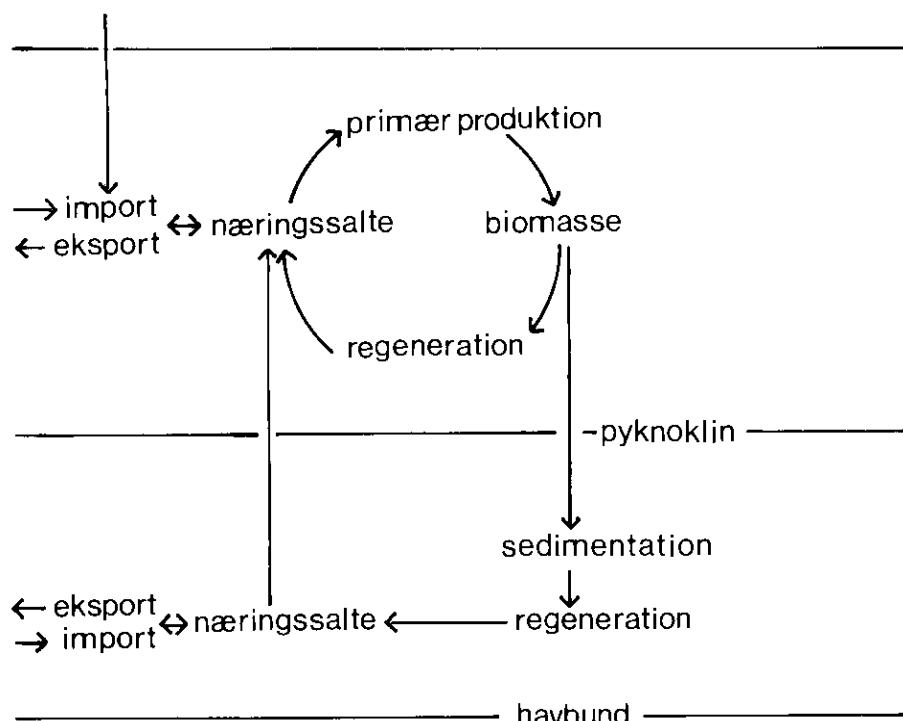


Fig. 0.1

Processernes vertikale
fordeling i vandsøjlen

Fig. 0.1. viser hvorfor det ikke nødvendigvis forholder sig sådan. Vandmasserne i havet er typisk vertikalt opdelte. I varmere have og om sommeren i tempererede have adskiller en "termoklin" de

Den rumlige adskillelse af produktion og mineralisering

varmere og lettere overfladelag fra de dybe koldere vandmasser og denne opdeling er forholdsvis stabil. Overfladevandet er forholdsvis opblandet på grund af vindpåvirkning medens turbulent vandbevægelse er stærkt reduceret under termoklinen. I de danske indre farvande forstærkes denne opdeling af det forhold at overfladevandet på grund af vandtilførslen fra Østersøen har en mindre saltholdighed end de dybere vandmasser; der dannes således en (typisk med termoklinen sammenfaldende) "haloklin". Denne skilleflade, hvis eksistens altså skyldes vægtfyldeforskelle benævnes også "pyknoklinen". Når produktionen i den fotiske zone over pyknoklinen kan give anledning til iltsvind i de dybe vandmasser skyldes det at en del af produktionen bundfældes og forbruger ilt i de dybe vandmasser ligesom næringssaltene frigøres her. Den fotosyntesisk producerede ilt er i lige vægt med atmosfæren, men den ilt der forbruges under pyknoklinen tages fra en begrænset og isoleret pulje. Med andre ord er primærproduktionen og den resulterende mineralisering i nogen udstrækning fysisk adskilte.

Den ovenstående hydrografiske beskrivelse er stærkt forenklet (Hansen *et al.*, Havforskning fra Miljøstyrelsen, Nr. 1, 1990; Pedersen: Hydrografiske grundelementer i de indre danske farvande, ISVA/DTH, 1990 og kapitel 2 i nærværende rapport), men den vil være tilstrækkelig for disse indledende betragtninger.

Planktonproduktionens årscyklus

Når den stabiliserende varme-flux aftager og tilsidst bliver negativ (efterår/vinter) vil vindens blanding have nemmere ved at bringe næringssalte op i den fotiske zone. Dette medfører at næringssalte bringes op i de fotiske lag. Dette giver sig på grund af den lave lysintensitet ikke umiddelbart udslag i en øget primærproduktion. I marts måned (det eksakte tidspunkt varierer fra år til år) når lyset er tiltaget og vandmassernes lagdeling igen er mere stabiliseret, sker der over få uger en voldsom "opblomstring" af kiselalger i overfladelaget. Henimod slutningen af opblomstringen synker cellerne ud eller græsses af protozoer eller planktoniske dyr; en betydelig biomasse (og dermed næringssalte) samles hermed under pyknoklinen. Gennem hele sommerperioden er algebiomassen i den fotiske zone forholdsvis lav, men i eftersommeren og efteråret kan der opbygges nye store populationer, der nu typisk er domineret af store dinoflagellater (furealger).

Ny og regenereret produktion

I forbindelse med iltsvindsproblematikken er det hensigtsmæssigt at skelne mellem to "slags" primærproduktion: Den der er baseret på importerede næringssalte samt på næringssalte der transporteres fra de dybere lag og op i den fotiske zone (såkaldt "ny produktion") og den produktion der er baseret på næringssalte der mineraliseres i den fotiske zone (såkaldt "regenereret produktion"). Det er den ny produktion der udgør det "overskud" der kan synke ud af den fotiske zone og dens størrelse bør derfor principielt modsvare iltkonsumptionen under pyknoklinen.

En overordnet målsætning for projektet var således at kvantificere den ny og den regenererede produktion, at forstå relationen mellem

næringsaltforholdene, størrelsen af den regenererede produktion og strukturen og sammensætningen af planktonsamfundene.

De enkelte kapitler i rapporten redegør på en langt mere detaljeret måde for problemstillinger og metoder og for en rigdom af detaljer vedrørende struktur og funktion af Kattegats plankton. I denne oversigt vil det være rimeligt at begrænse diskussionen til de aspekter der er af betydning for overvejelser over eutrofiering og Kattegats miljø og desuden for de kvalitativt nye opdagelser der er gjort under arbejdet og som giver principiel ny indsigt i planktonøkosystemers funktion.

Primærproduktionen i Kattegat

Integration af regelmæssige målinger af primærproduktionen i Kattegat (kapitel 6) viser en årlig bruttoproduktion på ca. 290 g organisk kulstof pr. kvadratmeter. Af denne udgør forårsopblomstringen ca. 19%, og altså – i modsætning til hvad man tidligere antog – kun en forholdsmaessig beskeden andel af den samlede produktion. Den såkaldte skilleflade produktion (dette er en ny opdagelse, der vil blive omtalt mere detaljeret nedenfor) udgør ca. 30% medens resten skyldes produktion over pyknoklinen gennem hele sommeren og eftersommerens opblomstringer af dinoflagellater.

Forholdet mellem C og N i algceller

I levende celler (og således i planktonalger) er der et forholdsvis konstant forhold mellem indholdet af kulstof og kvælstof (samt fosfor og svovl, men dette er af mindre betydning her). Dette såkaldte "Redfield forhold" C:N er ca. 6 (på molær basis). Man kan således beregne den ny produktion der kan ske på basis af den mængde reaktivt kvælstof (overvejende som nitrat), der findes i vandsøjlen om vinteren (før forårsopblomstringen) plus den estimerede mængde der tilføres i løbet af vækstperioden (som afløb fra land og via atmosfæren). Denne produktion kan beregnes til 37 g kulstof pr. m². Dette udgør et minimumsestimat af den ny produktion. Resultaterne antyder under alle omstændigheder at den regenererede produktion er meget betydelig og at målinger af den totale primærproduktion ikke nødvendigvis er noget følsomt eller præcist mål for ændringer i systemet som f.eks. øget nitrattilførselsrate gennem de sidste 30 år kan have afstedkommet.

Genbrug af næringsalte

Der er flere mekanismer der medfører, at den ny produktion er højere end de ca. 13% af totalproduktionen. De beror dels på at mineraliseret kvælstof i nogen udstrækning føres fra bundvandet og op i den fotoske zone i løbet af vækstperioden og dels på en afkobling af C- og N-kredsløbet i den fotoske zone. Disse mekanismer adskiller sig fra regeneret produktion i den forstand at de giver anledning til en produktion af organisk kulstof, der eksporteres fra den fotoske zone og derfor bidrager til ny produktion. Især som følge af vindpåvirkning sker der nogen meddrivning af vand (og dermed af næringsalte) gennem pyknoklinen (Hansen *et al.* Haf-forskning fra Miljøstyrelsen, 1, 1990). Denne effekt dokumenteres i kapitel 7 gennem direkte måling af den relative betydning af nitrat (ny produktion) og ammonium (regenereret produktion) for algerne. Mekanismens betydning under forskellige vind- og hydrografiske

forhold demonstreres; det er imidlertid vanskeligt at integrere disse data over hele vækstperioden.

Stormperioder kan bevirkede en kraftig opblanding af det dybe, næringssaltholdige vand med overfladevandet. En sådan begivenhed blev fulgt i detaljer over tre uger i oktober–november 1988 (kapitel 5). Den gav anledning til en kortvarig opblomstring af store algeceller og øget produktion af zooplankton. En sidste mulighed er en delvis afkobling af kvælstof og kulstof under mineraliseringen i den fotiske zone. Det vil sige, at kvælstofrige organiske forbindelser nedbrydes inden udsynkning. Resultatet bliver at relativt kvælstoffattige organiske partikler kan synke tilbunds (og med tiden konsumere ilt) medens en relativt større del af kvælstoffet mineraliseres i den fotiske zone og kan genbruges til produktion. Materiale i sedimentfælder viser at C:N forholdet i sedimenteret materiale er højere (8,4) end C:N forholdet af suspenderet materiale i den fotiske zone (6,6) og dermed at denne mekanisme er reel (kapitel 10).

Sedimentation til havbunden

Ingen af disse undersøgelser i vandmassen vil let kunne omsættes til et præcist estimat af den ny produktion, der vil udsynke og kunne forklare iltforbruget under pyknoklinen. Dette beror dels på den episodiske karakter af medrivning og upwelling og dels på vanskeligheden i præcist at kvantificere mineraliseringen af organisk kulstof over pyknoklinen. Derimod er det muligt at måle den akkumulerede sedimentation (kapitel 10 og 12). Denne er på ca. 62 g C pr. kvadratmeter og år og altså ca. 20% af den totale produktion. Et andet estimat baseret på sedimentfælder ved bunden og korrektion for resuspenderet materiale giver en noget højere værdi (80–90 g C pr. m² pr. år; se kapitel 11). Medens en kortvarig maksimumsrate under og efter forårsopblomstringen kan registreres synes billede ellers at være domineret af en nogenlunde konstant regn af organiske partikler gennem hele vækstperioden. Under forårsopblomstringen består det synkende materiale for en stor del af levende diatoméceller, men også af delvist omsat materiale. Senere på året består det sedimenterende materiale overvejende af flokkulent og delvis omsat materiale. Materialet synes overvejende at blive omsat i de dybeste vandlag snarere end i sedimentet. Analyser af klorofylindhold og af klorofylllets grad af nedbrydning giver et mere nuanceret billede af begivenhederne i vandsøjen og genspejler de perioder hvor ny produktion der især finder sted (kapitel 10 og 11).

Sedimentation og iltsænkning

Ifølge data i kapitel 10 finder der altså på årsbasis en total sedimentering af 62 g organisk kulstof sted og sammen med det 7,4 g kvælstof pr. m². Det sedimenterede kvælstof er i forholdsvis god overensstemmelse med estimerater over det tilgængelige kvælstof for ny produktion. Det sedimenterede kulstof vil kræve 165 g O₂ for at iltes til CO₂ og tilsvarende vil det sedimenterede kvælstof (der forekommer med iltningstrinnet -3) kræve 34 g O₂ for at iltes til nitrat; ialt må der således medgå 199 g O₂ til mineralisering af det sedimenterede materiale.

Medrivning gennem pyknoklinen

I perioden fra foråret til efteråret måltes i bundvandet en iltsænkning på 61 g O₂ (kapitel 10 og 11). Imidlertid vil bundvandet i løbet af vækstperioden jævnligt få tilført ilt gennem den laterale udskiftning af bundvand og i nogen udstrækning gennem medrivning ved pyknoklinen (helt på samme måde som næringssalte i nogen udstrækning transporterer opad gennem pyknoklinen). Modelberegninger over denne transport af ilt (Hansen *et al.*, Havforskning fra Miljøstyrelsen, nr.1, 1990) giver en god overensstemmelse med et beregnet iltforbrug på ca. 190 g pr. m² pr. år og en målt iltsænkning på ca. 60 g.

Undersøgelserne der rapporteres her støtter derfor den antagelse at 1) produktion i Kattegat er kvælstofbegrænset og 2) at den øgede iltsænkning der er påvist i de sidste ti år er direkte relateret til den øgede kvælstoftilførsel der også har givet sig udslag i en øget vinterkoncentration af nitrat (se også kapitel 6).

Forholdet mellem kvælstoftilførslen og ny produktion

De ovenfor beskrevne resultater viser imidlertid også at der ikke nødvendigvis er nogen simpel forbindelse mellem raten af eksternt tilført kvælstof og den dermed øgede udsynkning af organisk stof. Det er således vist at en given stigning i kvælstoftilførsel giver sig udslag i en ny produktion (i mol C) der overstiger 6 gange det tilførte antal mol N. Dette sker altså delvis fordi N-holdige organiske stoffer mineraliseres hurtigere i den fotiske zone medens mere N-fattige organiske partikler synker tilbunds og delvis fordi mineraliseret N i bundvandet bringes tilbage til den fotiske zone i løbet af vækstperioden. Den ny produktion der kan gøres rede for gennem vinter-koncentrationen af mineralsk N plus den udefra tilførte N var 37 g C pr. m². Da sedimentationen er 62 g C (eller 80–90 g ifølge et andet estimat) vil det sige at hvert N-atom kan bruges 62/37 eller 1.7 gange (eller op til 2.4 gange ifølge det højere sedimentations-estimat) til ny produktion. Det er dog ikke sikkert at denne lineære forbindelse mellem tilført N og ny produktion kan ekstrapoleres til meget højere eller lavere tilførsler af N end de der nu gør sig gældende.

Planktonfødekædens struktur

En væsentlig problemstilling for de Hav90 projekter der beskrives i denne rapport har været at forstå hvordan planktonfødekæderne og planktons artssammensætning påvirkes af de hydrografiske betingelser. Fig. 0.2 illustrerer skematisk planktoniske fødekæder. Organisme-grupperne i den højre kolonne er primærproducenter medens den venstre kolonne repræsenterer heterotrofe organismer. Organismene er ydermere delt op efter størrelse (logaritmisk skala). En lineær ratio på 1:10 er et skøn på det gennemsnitlige længdeforhold mellem bytte- og rovorganismer.

Den "klassiske" fødekæde

Tidligere blev store algeceller (kiselalger, dinoflagellater) anset som de helt dominerende primærproducenter. Deres skæbne var at blive konsumeret af zooplankton (især vandlopper, men også dafnier, bunddyrlarver, m.m.) der igen blev ædt af større planktonorganismer (f.eks. pilorme og meduser, etc.) og af fisk. Det er tilsyneladende et særtræk ved vores indre farvande, at en relativ lille del af forårsop-

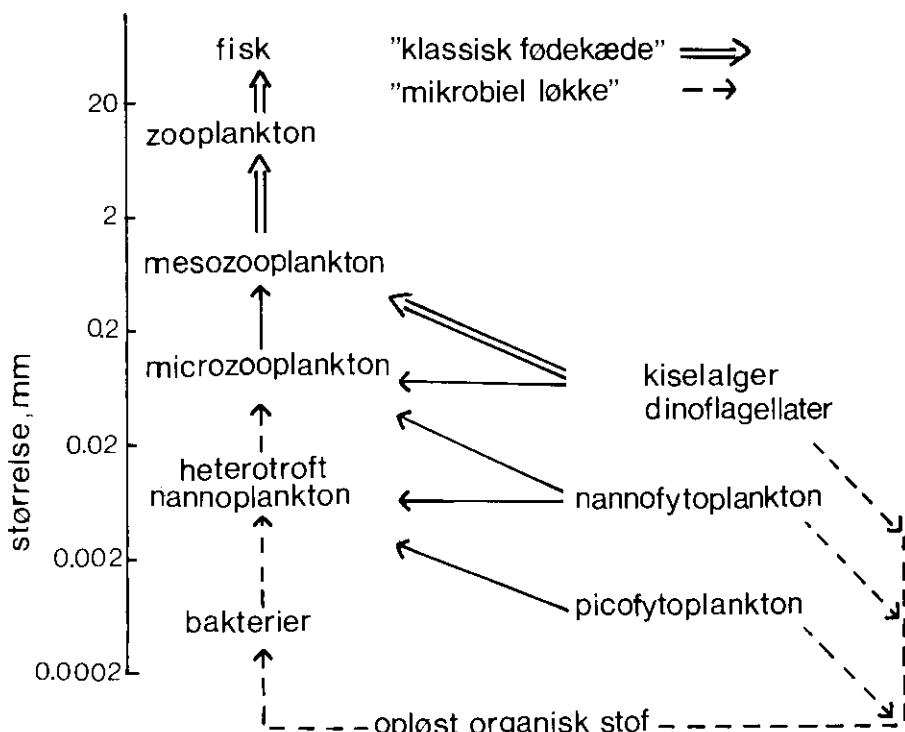


Fig. 0.2.

blomstringen af kiselalger konsumeres. Det synes at bero på at forårsopblomstringen sker specielt tidligt på grund af den stabile vertikale lagdeling. Opblomstringen sker således ved lave temperaturer og vandlopperne når ikke at opbygge tilstrækkeligt store populationer før intakte algceller synker tilbunds efter at nærings-saltene i overfladevandet er opbrugte. I Nordsøen sker forårsop-blomstringen senere ved højere temperaturer og efter dannelsen af en termoklin og en større del af kiselalgerne bliver ædt. Den nærværende undersøgelse har dog vist at forårsopblomstringen græsses (af vandlopper og af heterotrofe dinoflagellater) i et noget større omfang end tidligere antaget. Eftersommerens og efterårets opblomstringer af store dinoflagellater synes at blive effektivt udnyttet af de større zooplanktonorganismer; se kapitlerne 4 og 5. Den "klassiske" planktonfødekæde, som altså er baseret på store fytoplanktonceller, er angivet med tykke pile på Fig. 0.2.

Mikrobielle fødekæder

Den "mikrobielle løkke"

I de seneste 10–15 år har det imidlertid vist sig at fytoplanktonet (og primærproduktionen) ofte domineres af helt små flagellater og af blågrønne bakterier og at disse først og fremmest konsumeres af protozoer (heterotrofe flagellater og ciliater) der så igen kan konsumeres af større (flercellede) repræsentanter for zooplankton. Ydermere viste det sig at algceller taber en del fotosyntat i form af lavmolekylære organiske stoffer (kulhydrater, aminosyrer). Disse anvendes af bakterier, der igen konsumeres af de mindste protozoer. Dette sidste fænomen benævnes den "mikrobielle løkke" på grund af den løkke der fremkommer, når det planktoniske fødenet fremstilles som gjort på Fig. 0.2 (stippled pile).

Kapitlerne 3–5 og 8 beskriver planktonsamfundenes sammensætninger under forskellige omstændigheder gennem vækstperioden og

estimerer de forskellige funktionelle gruppers omsætning og produktion. Den mikrobielle løkkes betydning er stor; i kapitel 8 estimeres det at bakterier gennemsnitligt omsætter omkring 30% af primærproduktionen. Gennem langt den største del af vækstperioden fra marts til november er de mikrobielle processer (d.v.s. dem der må tilskrives nano- og picofytoplankton, bakterier og protozoer) dominerende. Kun ved episodiske tilførsler af høje koncentrationer af næringssalte (forårsopblomstringens start, efter stormperioder om efteråret) dominerer den klassiske fødekæde. Under størstedelen af sommerperioden er koncentrationen af næringssalte i den fotiske zone næsten umålelig. Under disse omstændigheder er der stadig en betydelig produktion, der imidlertid helt overvejende er baseret på regenererede næringssalte.

Betydningen af mikrobielle fødekæder

Den fundationale årsag hertil er at små organismer har en hurtigere stofomsætning end store organismer. Under tilsvarende temperatur og ubegrænset ressource-tilførsel er stofskifte og vækst (celleøgningsrate) omrent proportional med cellevolumen^{-0,25} når store og små organismer sammenlignes. Samtidig er små fytoplanktonceller mere kompetitive når det gælder om optagelse af meget lave koncentrationer af næringssalte (denne evne er omvendt proportional med cellediameteren). Resultatet er at ved lave næringssaltkoncentrationer kan en høj produktionsrate opretholdes med en forholdsvis lav biomasse og da de små heterotrofe organismer også har en høj omsætningsrate sker mineraliseringen hurtigt og overvejende i den fotiske zone. Kun under episodiske tilførsler af næringssalte er store algeceller konkurrencedygtige, også fordi de initialt er udsat for et mindre græsningstryk alene i kraft af deres størrelse end de små algeceller.

Skilleflade maksimum af klorofyl og produktion

Det sidste hovedresultat der skal nævnes er opdagelsen af det såkaldte "skilleflademaksimum" af klorofyl og produktion. (I de forskellige kapitler refereres der også til dette fænomen som "sub-surface bloom" og "grænseflade opblomstring"). Selvom der er tydelige successionsmønstre og til tider sammenbrud af populationerne af primærproducenter synes dette maksimum dog at være et nogenlunde permanent fænomen i perioden fra forårsopblomstring og til efterårets storme og betegnelsen "opblomstring" således ikke helt dækkende.

Opblomstring af toksiske alger i skillefladen

Fænomenets opdagelse beror i nogen udstrækning på en tilfældighed, nemlig den meget omtalte opblomstring af flagellaten *Chrysochromulina polylepis* omkring pyknoklinen i forsommeren 1988. Imidlertid synes det forhold at et maksimum af algebiomasse og fotosyntese udvikles i tilknytning til pyknoklinen efter forårsopblomstringen i de øverste vandmasser at være et permanent og karakteristisk træk for Kattegat og Skagerrak. Som nævnt ovenfor er algelaget i skillefladen ansvarlig for ca. 30% af den totale primærproduktion. Skilleflade-produktionen repræsenterer dog kun i et begrænset omfang ny produktion og en væsentlig del af den om sættes i selve pyknoklinen (se kapitel 7). Udviklingen af næsten rene monokulturer (som i tilfældet med *Chrysochromulina polylepis*)

er ikke nødvendigvis typisk; i den tilsvarende periode i 1989 var skillefladens sammensætning af alger og flagellater meget varieret (kapitel 3). I august 1990 opstod en anden sådan monokultur i springlaget. Denne gang var det en anden giftig flagellat, *Gyrodinium aureolum* der optrådte. Denne opblomstring var stort set koncentreret indenfor en halv meters zone, der indeholdt ca. 50% af hele vandsøjlens biomasse og en klorofyl koncentration der var 20 gange højere end den der fandtes i overfladevandet.

Det er endnu uklart hvorfor dette skilleflade samfund under nogle omstændigheder helt domineres af en enkelt art af flagellater. Det synes imidlertid forståeligt når der er tale om toxiske arter. Såvel under *Chrysochromulina* som under *Gyrodinium* opblomstringen holdt potentielle græssere sig borte fra dette lag og det vistes eksperimentelt at den bakterielle vækst blev hæmmet. Det er rimeligt at antage at disse flagellaters toxiner også påvirker eventuelle konkurrerende arter (kapitel 9).

Det er også forståeligt hvorfor dette skilleflade maksimum udvikles i almindelighed. Efter forårsopblomstringen vil der i og umiddelbart under pyknoklinen stadig være adgang til højere næringssaltkoncentration (delvis i forbindelse med medrivning) og såfremt pyknoklinen når op i den nederste del af den fotiske zone vil der her være basis for en højere biomasse end i de helt næringssaltsfattige øvre vandlag.

English Summary

Plankton in Kattegat: Temporal and Spatial Distribution, Flows of Materials and Energy and Benthic Pelagic Coupling

The plankton of Kattegat has been studied with special emphasis on dynamics, spatial and temporal heterogeneity, cycling of mineral nutrients, production and sedimentation of particulate material to the seabottom.

Kattegat is a shallow sea connecting the North Sea with the Baltic Sea. It is characterized by a stable halocline with brackish surface water deriving from the Baltic and fully marine (salinity about 31 ‰) deeper water layer deriving from the North Sea and Skagerrak. Most data presented in the report are based on samples taken at a fixed station in the southern part of Kattegat. Samples at several depths were taken at intervals of one or two weeks or, during some periods, every day.

The report includes a description of the quantitative and qualitative composition of the plankton (including bacterioplankton, heterotrophic and phototrophic nano- and microplankton and zooplankton) and measurements of the primary and heterotrophic production and of hydrographical and chemical factors, chlorophyll fluorescence and rates of sedimentation as well as experimental work.

The major results include the demonstration of a subsurface chlorophyll maximum which forms at the halocline after the end of the spring bloom and that this layer is sometimes constituted by mono-specific blooms of toxic flagellates. Microbial food chains dominate in the photic layer for most of the growth season, but episodes of upwelling lead to transient dominance of "classical" plankton food chains based on diatoms and dinoflagellates. It is also shown that sedimentation to the bottom is rather constant throughout the summer (following a short peak of sedimentation towards the end of the spring bloom). This explains that the minimum concentration of oxygen in the bottom waters occurs in late summer and early autumn rather than after the spring bloom in early summer. Most of the sedimented material consists of flocks of amorphous organic material. The sedimented material has a high C:N ratio relative to suspended material in the photic zone. This shows that the nitrogen and the carbon cycles are partly decoupled in the photic zone leading to a higher new production than that based solely on imported nitrogen. New production also results from vertical transport of mineral nitrogen from the bottom waters across the halocline especially during windy periods. Altogether these mechanisms mean that addition of allochthonous nitrogen results in an about two times higher new production than predicted on the basis of the Redfield ratio.

1. Forord

I 1987 søgte medarbejdere på Marinbiologisk Laboratorium, Institut for Sporeplanter (begge Københavns Universitet), Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser samt Afdeling for Havmiljø og Mikrobiologi, Danmarks Miljøundersøgelser om midler fra Hav90 til en undersøgelse af plankton, stofomsætningen i plankton og koblingen med havbunden og dens stofomsætning. Medens ansøgninger repræsenterede en række enkeltpunkter (2.03A-F, 2.11) fandt vi det rigtigst at samle resultaterne i en enkelt rapport, for dermed at give et så helt og komplet billede af systemets talrige processer og komponenter som det er muligt. Rapportens enkelte kapitler svarer dog (omtrent) til de oprindelige enkeltpunkter.

Projekternes overordnede formål var at beskrive Kattegats plankton og at beskrive og forstå hvordan hydrografiske forhold indvirker på planktonsamfundenes struktur og fødekæder og planktonets heterogenitet i tid og rum. Endvidere var det et væsentligt spørgsmål hvordan planktonets sammensætning påvirker energi- og stofomsætningen og dermed bundfældningen af organisk stof, der jo igen er bestemmende for iltforbruget i havbunden og de dybeste vandmasser. En række af disse spørgsmål er blevet besvaret gennem arbejderne der beskrives i denne rapport. På en række punkter har det været muligt at samle et enestående materiale om planktonet; dette skyldes især muligheden for at gennemføre prøvetagninger med korte mellemrum gennem en længere periode og også den brede og varierede ekspertise som forfatterne tilsammen besidder.

De data som ligger til grund for denne rapport er helt overvejende indsamlet på en fast station i det sydlige Kattegat, hvor der under den største del af projektperioden befandt sig en automatisk målebøje. Supplerende materiale fra Skagerrak og det nordlige Kattegat indgår dog også i rapporten. Den overvejende del af data blev indsamlet i 1988 og 1989, supplerende materiale fra 1990 og 1991 indgår også i rapporten.

De væsentlige resultater er eller vil i nær fremtid blive publiceret internationalt. En liste over de publikationer som hidtil er udkommet findes sidst i rapporten.

Forfatterne til denne rapport vil tilslut takke alle de medarbejdere hvis deltagelse i arbejdet har været uundværligt selv om de ikke er nævnt i forfatterlisten. Det drejer sig om kaptajner og besætninger på undersøgelsesskibene "Ophelia", "Gunnar Thorson" og "Dana" og alle de laboranter der har oparbejdet og analyseret betydelige mængder prøver.

2. Hydrografiske- og kemiske målinger

Katherine Richardson og O. Vagn Olsen
Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser
Charlottenlund Slot
2920 Charlottenlund

2.1 Indledning

Undersøgelsene beskrevet i de følgende kapitler baserer sig primært på togter udført på en fast position ($56^{\circ}11'N$; $12^{\circ}04'E$) også kaldet for "Bøjestation" i det sydlige Kattegat. På alle togter blev der indsamlet baggrundsdata om hydrografiske- og kemiske parametre (T° , $S\%$, næringssalte) gennem vandsøjlen. Da fortolkning af data omhandlet i mange af de følgende kapitler kræver kendskab til det fysisk-, kemiske miljø på undersøgelsestidspunktet, er formålet med dette kapitel at gøre disse data tilgængelige for læseren.

2.2 Hydrografiske målinger

I undersøgelsesperioden blev hydrografiske data indsamlet både ved hjælp af en målebøje, hvor der blev gennemført automatisk registrering af T° , $S\%$ samt strømme og på togter med undersøgelseskibene "Ophelia" (Marinbiologisk Laboratorium, K.U.), "Gunnar Thorson" (Miljøministeriet) og "Dana" (Fiskeriministeriet). Hovedparten af disse data blev dog indsamlet på "Ophelia", og dette kapitel omhandler kun disse data.

Der er ikke i kapitlet gjort forsøg på at beskrive de hydrografiske processer, der styrer temperatur- og salinitetsfordeling i det sydlige Kattegat, da en nærmere redegørelse for disse findes i Pedersen 1990 (afsluttende rapport for den hydrografiske del af "Bøjeprojektet"). Derimod vil alle T° , $S\%$ og næringssaldata indsamlet med "Ophelia" blive præsenteret her.

Salinitet og temperatur blev målt gennem vandsøjlen i intervaller af 0,5 – 1 m ved hjælp af en "Salinity Temperature Bridge" type M.C 5, Electronic Switchgear (London) Ltd. Resultater af disse målinger findes i Figs 2.1–2.8.

Figs 2.1 og 2.2 viser data indsamlet i to intensive dataindsamlingsperioder i 1988: 30. maj til 15. juni og 25. oktober til 5. november. I både den tidlige sommer og i efterårsperioden ses tydelige ændringer i T° , $S\%$ fordeling igennem vandsøjlen fra dag til dag. Maj/juni undersøgelsene er kendtegnet ved en meget kraftig T° og $S\%$ lagdeling, hvor skillefladen ligger omkring 10 m. I efterårsperioden er lagdelingen meget svagere, og i den seneste del af

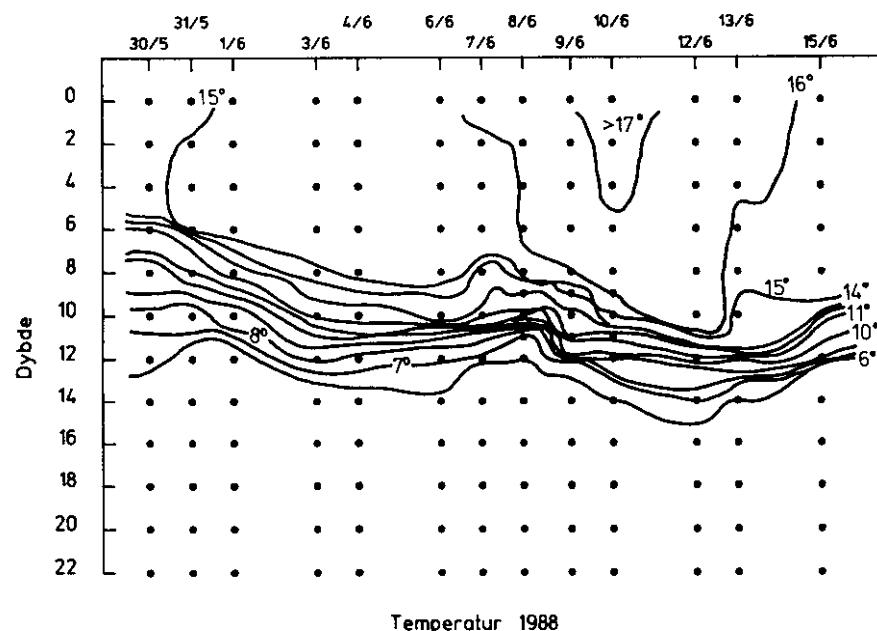
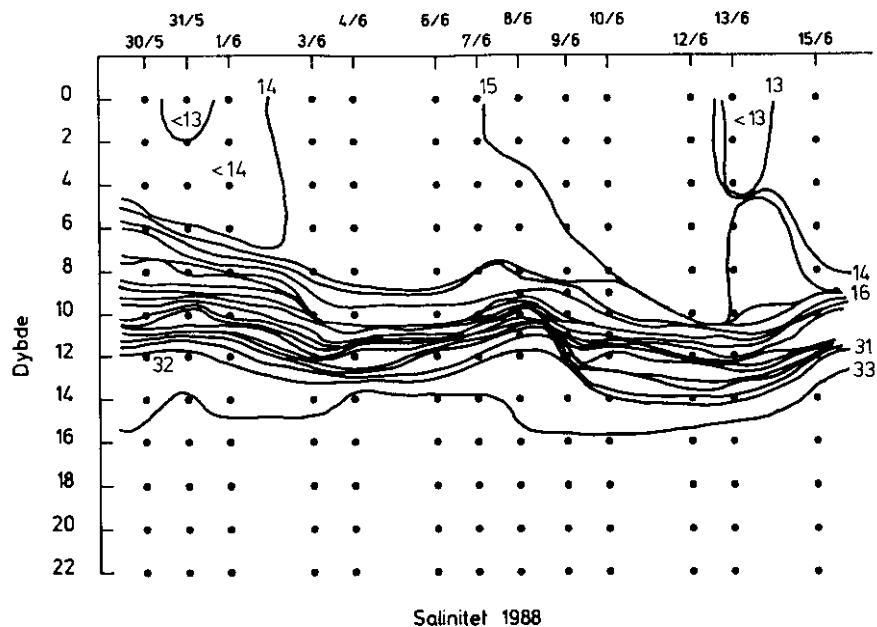


Fig. 2.1

Salinitet S‰ (a) og temperatur °C (b) ved Bøjestationen 30. maj – 15. juni 1988.

undersøgelsesperioden ligger skillefladen omkring 20 m. Generelt vil det mere urolige vejr i efteråret opblande overfladelaget og på denne måde sænke springlaget. Desuden vil en opvarmning af overfladelaget, som den der finder sted om foråret, virke stabiliserende på lagdelingen, idet overfladevandet vil få en lavere densitet end det underliggende koldere vand. Modsat vil en afkøling af overfladen have en destabiliserende virkning på lagdelingen. Se desuden Pedersen 1990. Uanset at springlaget kan ligge i forskellige dybder, er det yderst sjældent, at opblandingen går helt ned til bunden. Altså må tilførslen af ilt ske ved meddrivning og via nyt bundvand.

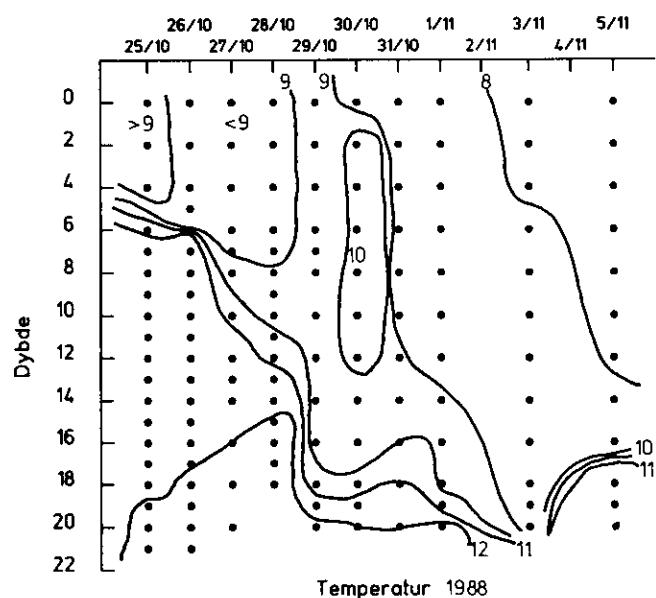
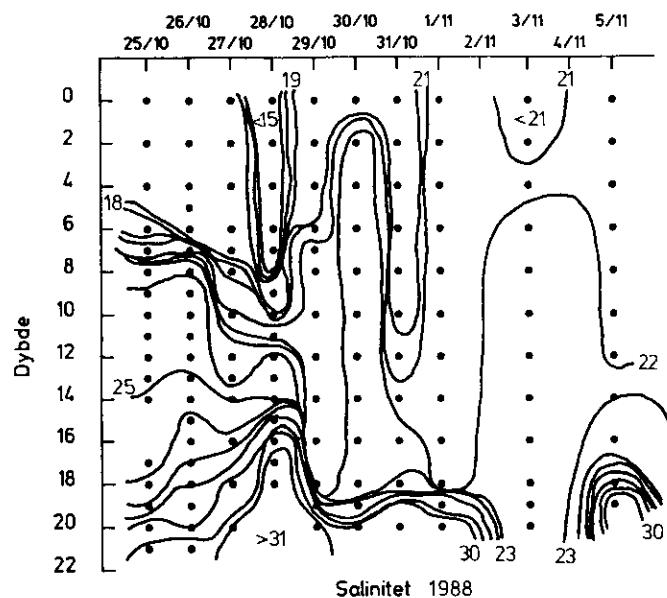


Fig. 2.2
Salinitet S ‰ (a) og temperatur °C (b) ved Bøjestationen 25. oktober – 5. november 1988.

Udvikling i T° , S‰ fordeling gennem vandsøjlen ved den faste måleposition i 1989 er vist i Fig. 2.3. Resultater fra de to intensive dataindsamlingsperioder i henholdsvis forår (28. marts – 9. april) og sensommer (21. august – 4. september) 1989 er vist i Figs 2.4 og 2.5. I undersøgelsesperioden i foråret ses betydelig mere struktur i salinitets- end i temperaturprofiler. Det kraftigste springlag fandtes på det tidspunkt omkring 20 m dybde. I sensommerperioden ses både salinitets- og temperaturlagdeling, og skillefladen ligger i ca. 18 m dybde.

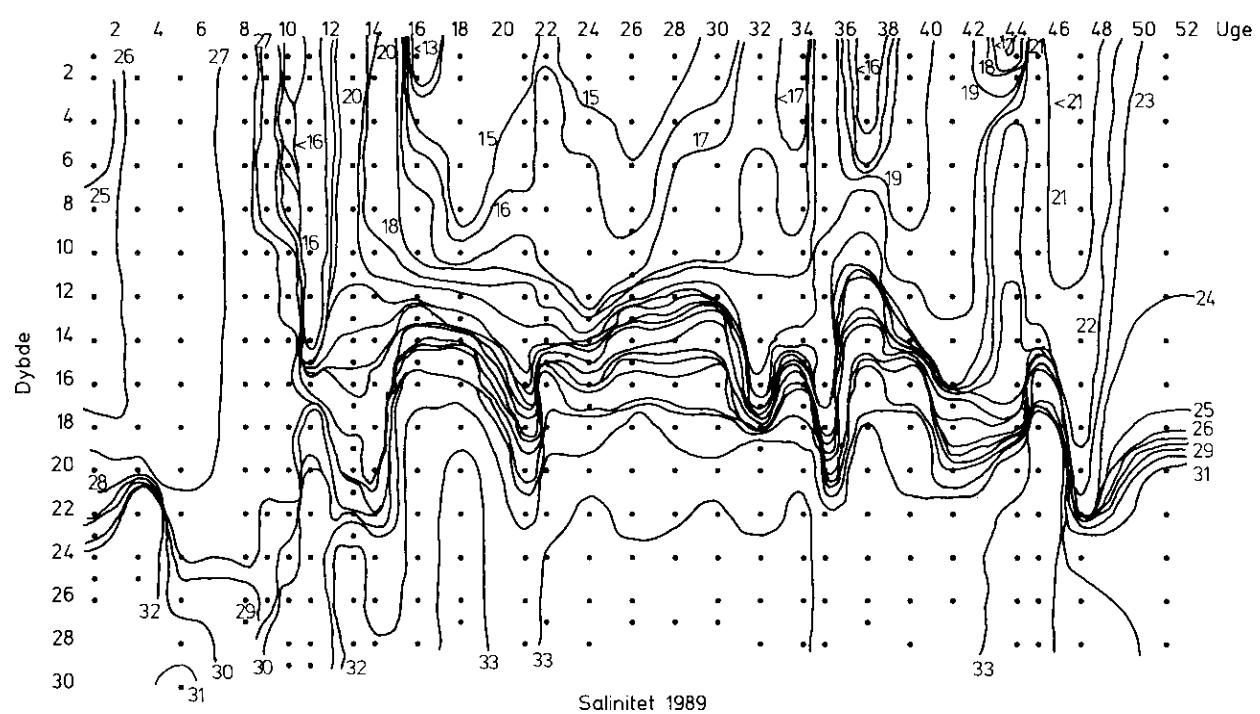
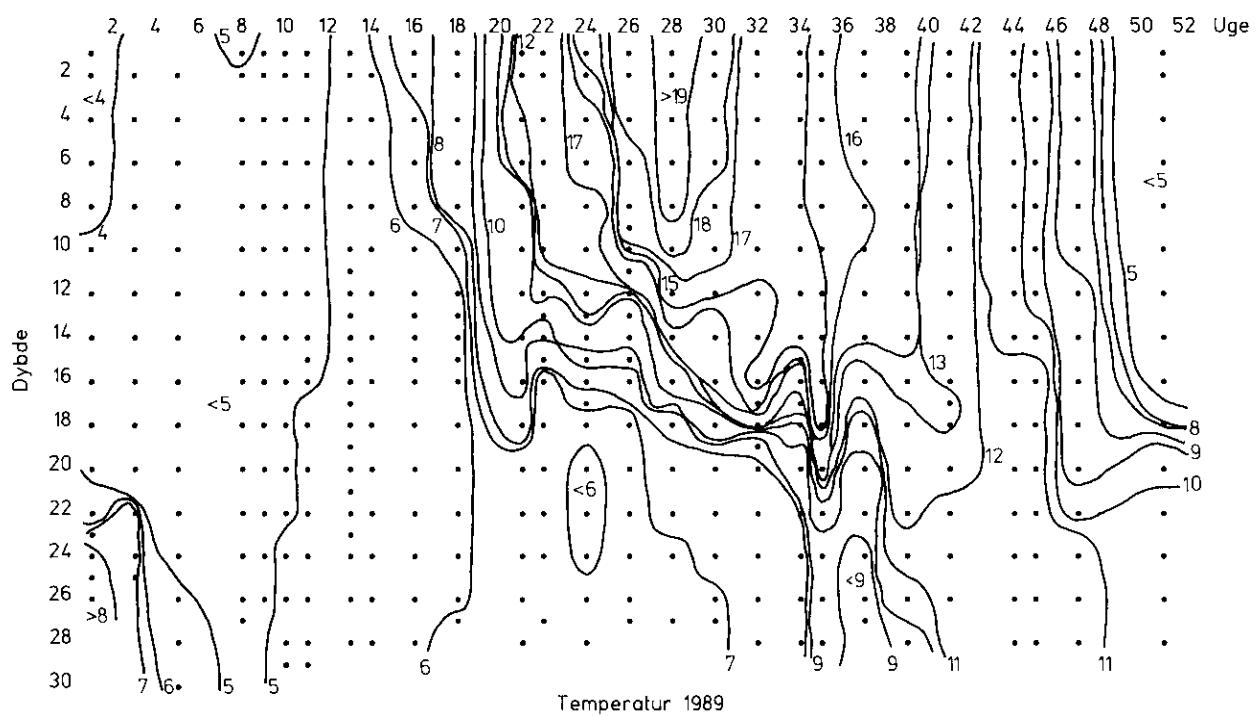


Fig. 2.3
Salinitet $S \text{ ‰}$ (a) og temperatur $^{\circ}\text{C}$ (b) igennem vandsøjlen ved Bøjestationen i 1989.

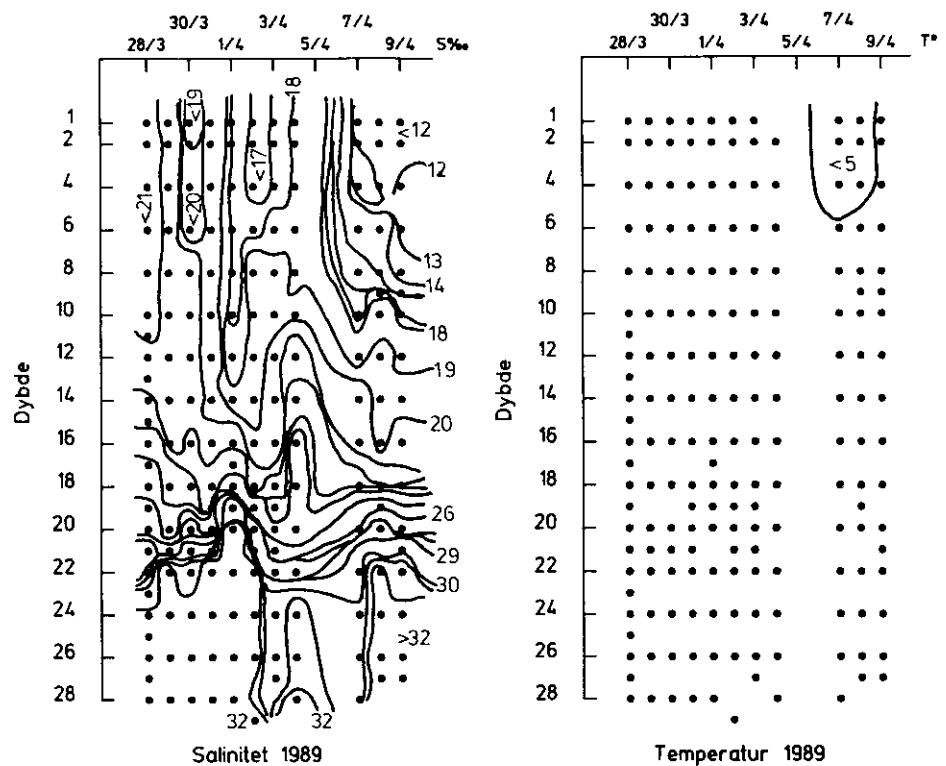


Fig. 2.4
Salinitet $S\text{‰}$ (a) og temperatur $^{\circ}\text{C}$ (b) ved Bøjestasjonen 20.
marts – 9. april 1989.

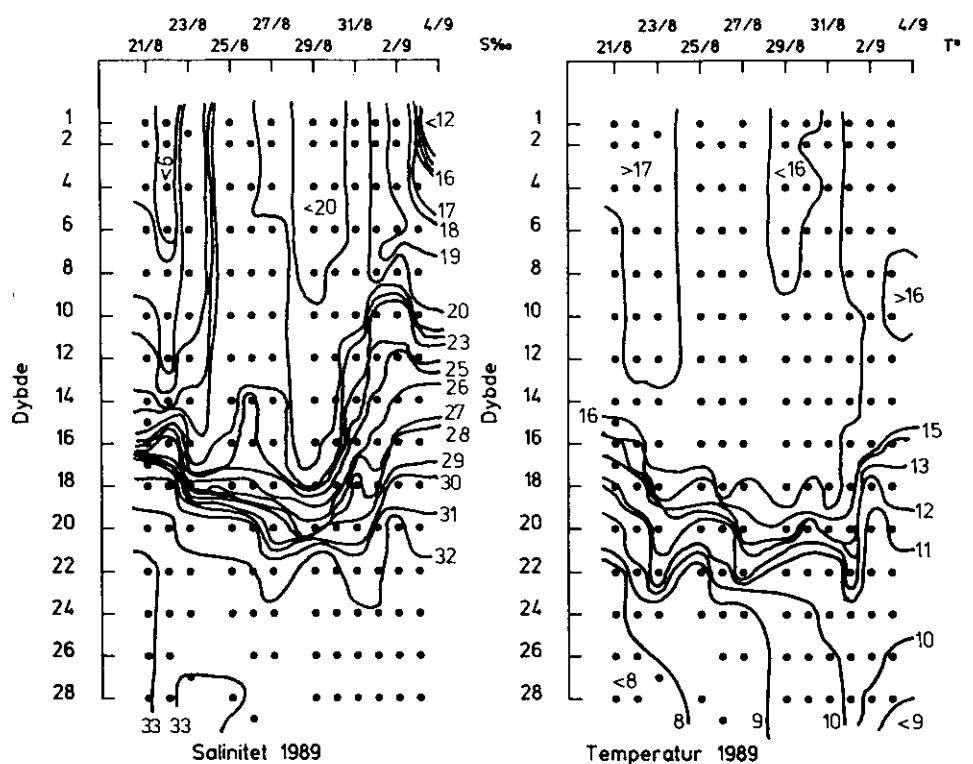


Fig. 2.5
Salinitet $S\text{‰}$ (a) og temperatur $^{\circ}\text{C}$ (b) ved Bøjestasjonen 21. august
– 4. september 1989.

Fig. 2.6 viser salinitets- og temperaturfordeling gennem vandsøjlen i 1990. Generelt kan man se, at strukturen i S‰ og T° i 1990 ligner den set i 1989 (Fig. 2.3), dog er temperaturen i efteråret 1990 en del lavere end den observeret i 1989.

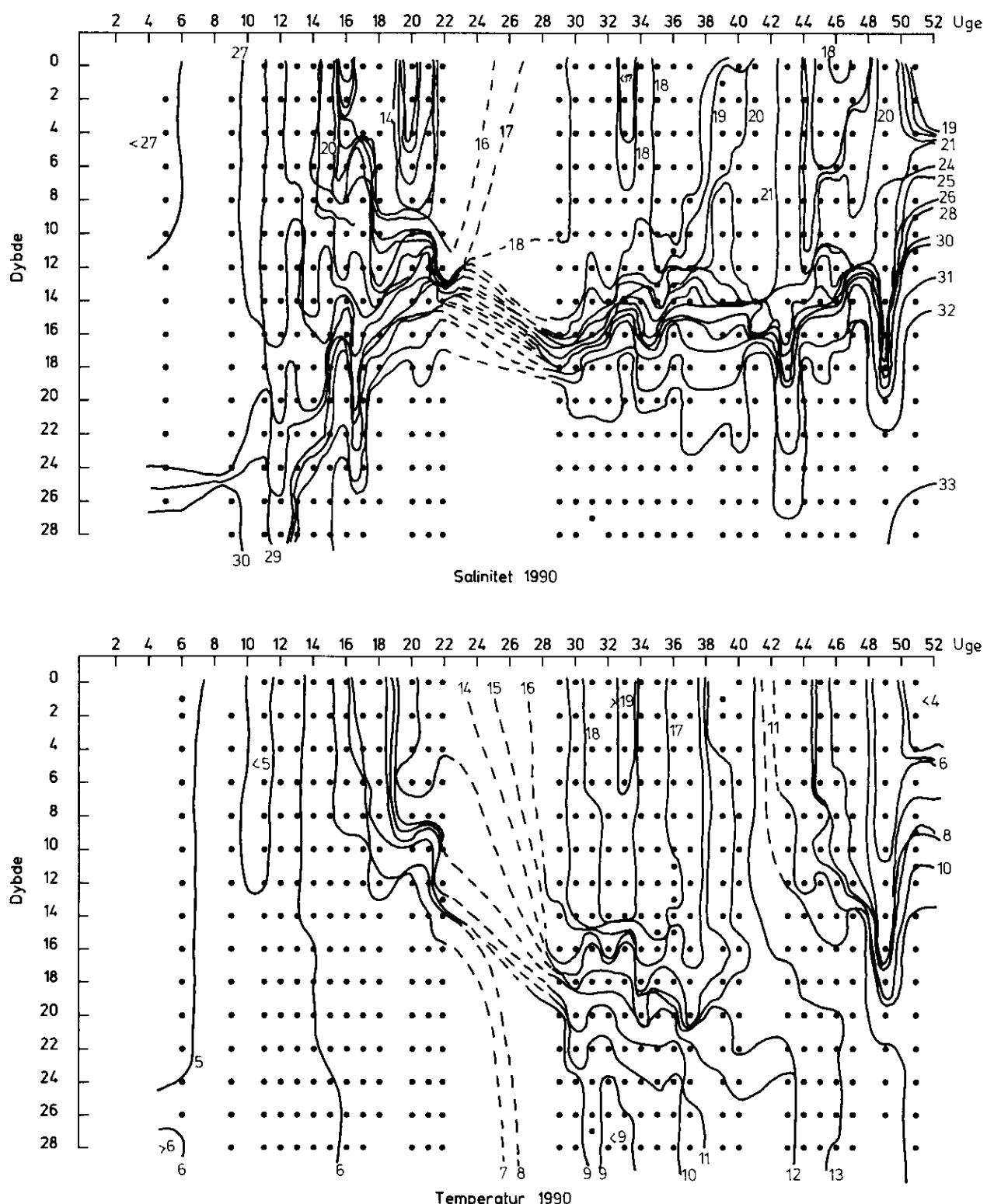


Fig. 2.6
Salinitet S‰ (a) og temperatur °C (b) igennem vandsøjlen ved Bøjestationen i 1990.

Data fra to intensive måleperioder i 1990 (27. marts – 12. april og 13. august – 6. september) er vist i Figs 2.7 og 2.8. Som i 1989 ses der i foråret 1990 (Fig. 2.4) mere struktur i salinitetsprofil end i temperaturprofilen. Iøvrigt var vandet ca. 1 til 1,5° varmere og mere saltholdig ved Bøjestationen i slutningen af marts/begyndelsen af april 1990 end i 1989.

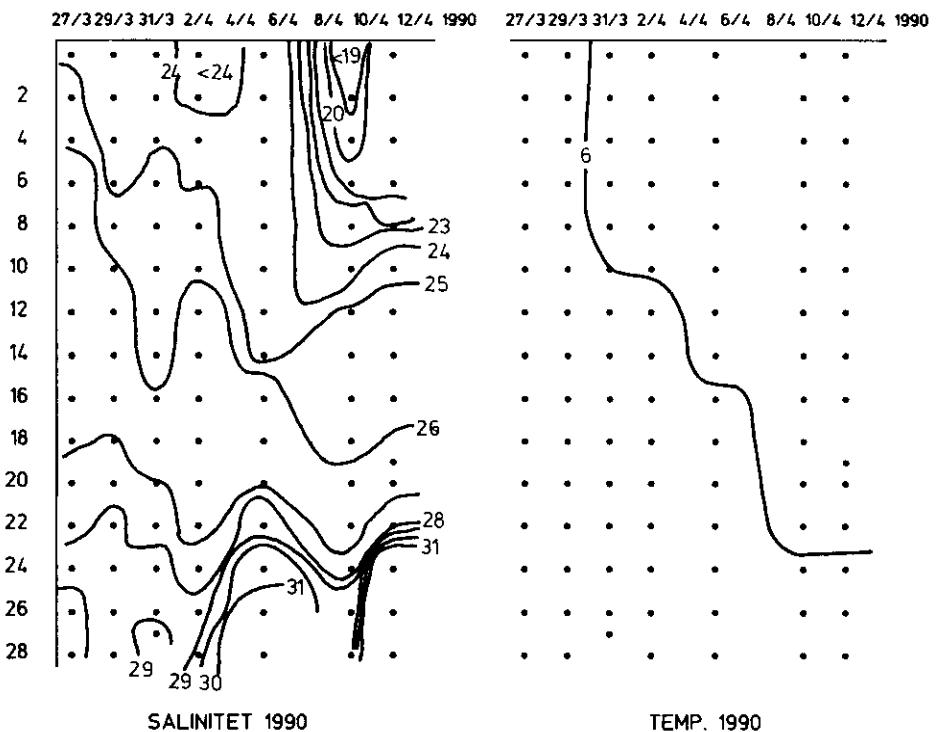
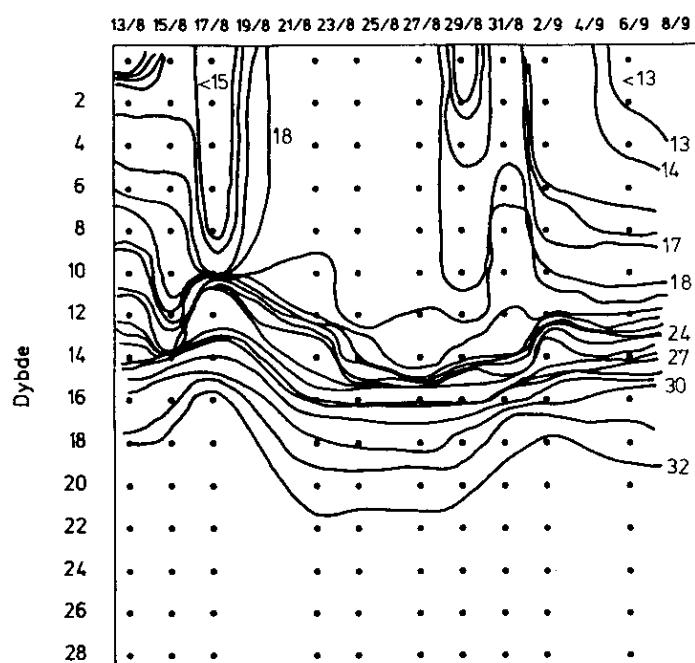


Fig. 2.7
Salinitet S ‰ (a) og temperatur °C (b) ved Bøjestationen 27. marts – 11. april 1990.

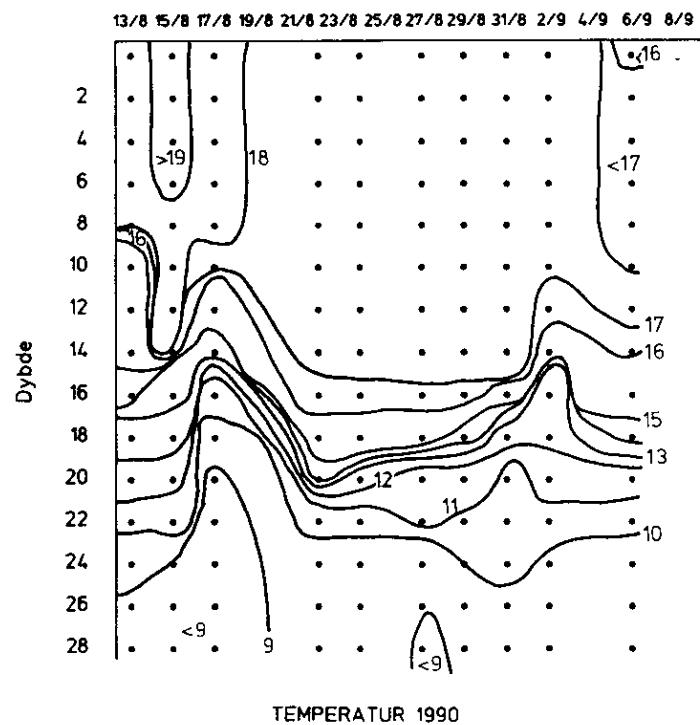
Når man sammenligner de måleperioder i slutningen af august/be- gyndelsen af september i 1989 (Fig. 2.5) og 1990 (Fig. 2.8) kan man igen se, at vandet var noget varmere i 1990 end i 1989.

2.3 Kemiske målinger

Alle næringssaltanalyser er foretaget på autoanalyzere på Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, hvor målinger foregår efter de bestemmelsesmetoder, som er skitseret i Grasshof (1976). Detektionsgrænsen for fosfat, nitrit og nitrat + nitrit ligger på $0,05 \mu\text{mol l}^{-1}$ og for silikat på $0,1 \mu\text{mol l}^{-1}$, analyseusikkerheden er på 5%, den samlede usikkerhed noget større. På grund af tekniske vanskeligheder findes der ikke næringssaldata for hele forsøgsperioden. De tilgængelige data er præsenteret i Figs 2.9 og 2.10. Generelt kan man se, at de ændringer, som er afspejlet i plottet, kan forklares på to måder:



SALINITET 1990



TEMPERATUR 1990

Fig. 2.8

Salinitet $S \text{‰}$ (a) og temperatur $^{\circ}\text{C}$ (b) ved Bøjestationen 13. august – 8. september 1990.

For det første sker der forandringer som følge af de biologiske og hydrografiske processer, der tilfører og forbruger næringssalte. Her er der især tale om de langsomme ændringer. Der sker også ændringer, fordi fronter mellem vandmasser passerer bøjepositionen. Disse ændringer sker hurtigt og til tider uafhængigt af hinanden over og under springlaget.

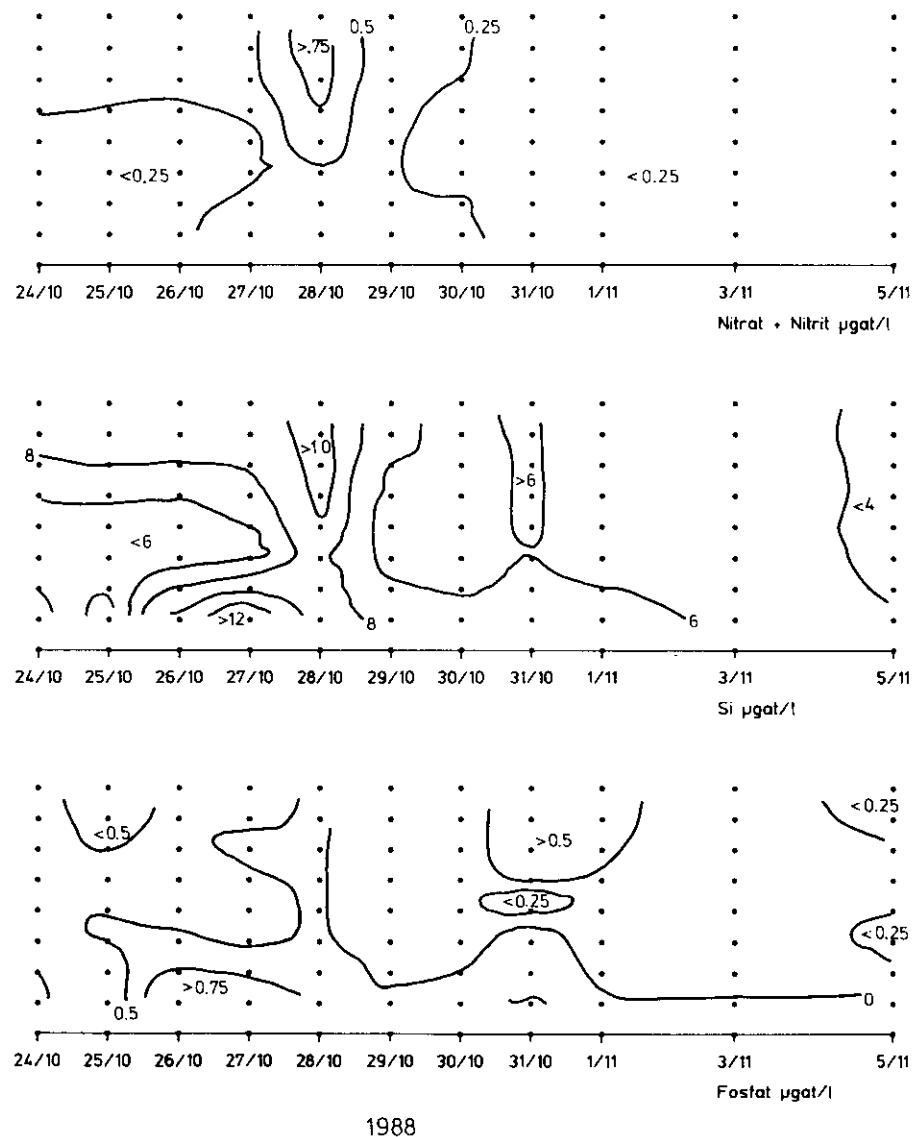


Fig. 2.9
Nitrat + nitrit, silikat, fosfat $\mu\text{mol l}^{-1}$ målt ved Bøjestationen i perioden 24. oktober – 5. november 1988.

Fig. 2.9 viser fordelingen af nitrat + nitrit, silikat og fosfat igennem vandsøjlen i perioden 24. oktober til 5. november 1988.

I hele perioden er der generelt jævnt meget silikat og en del fosfat og meget lidt nitrat. Den 28. oktober er der tydeligvis kommet en fremmed vandmasse ind i overfladen. Den er rig på silikat, indeholder en smule nitrat og meget lidt fosfat. Der er således muligvis tale om Østersøvand.

Udviklingen af næringssaltkoncentrationer i vandsøjlen i 1989 ses i Fig. 2.10. I perioden fra 4. januar til 28. marts kan man se, hvordan nitrat og silikat opbygges helt hen til forårsopblomstringen i begyndelsen af marts. Derefter opbruges nitrat og silikat ret hurtigt. I begyndelsen af perioden ligger der noget meget næringsrigt vand

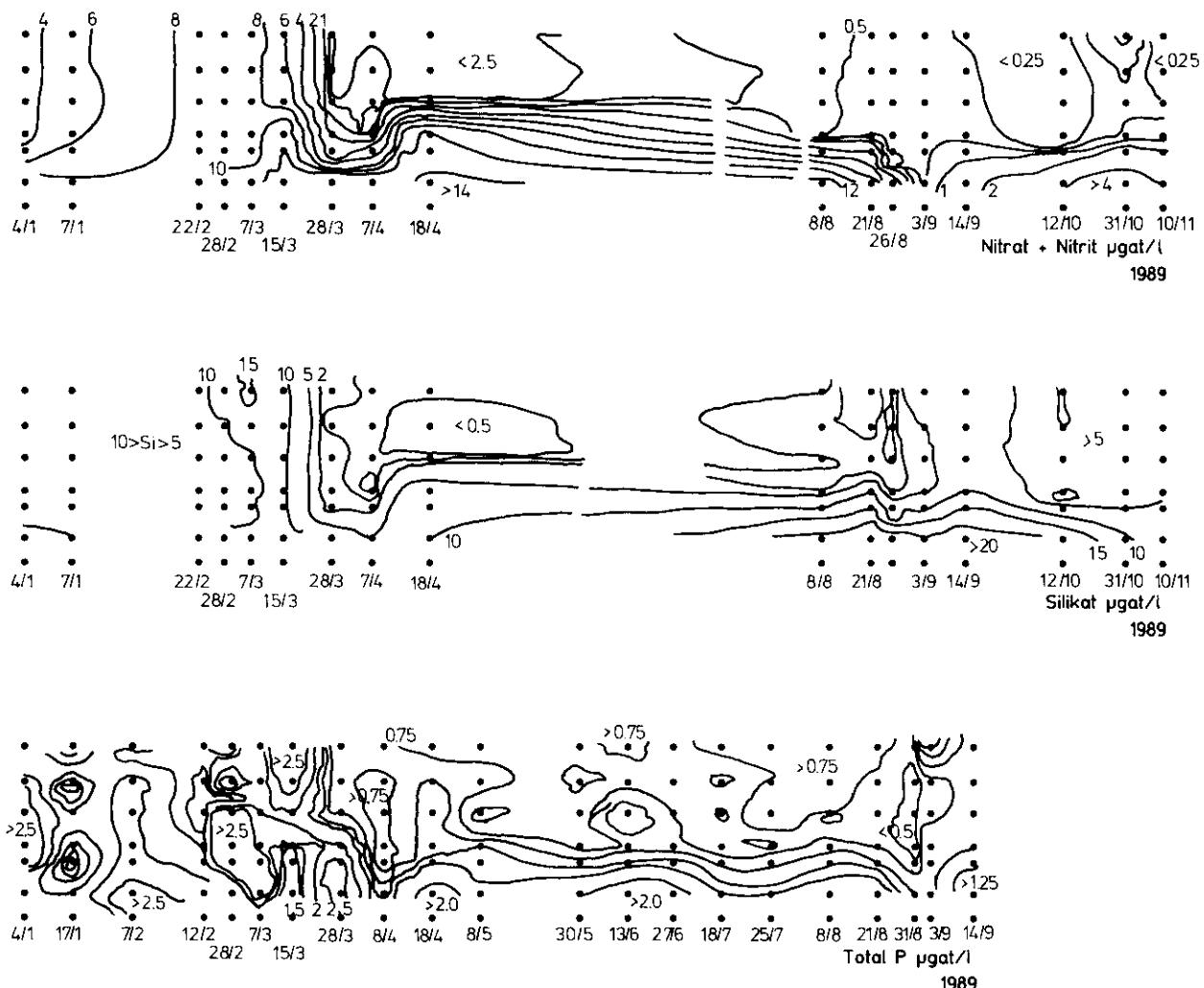


Fig. 2.10

Nitrat + nitrit, silikat $\mu\text{mol l}^{-1}$ målt i perioden 4. januar – 10. november 1989; total fosfor $\mu\text{mol l}^{-1}$ målt i perioden 4. januar – 14. september 1989.

nær bunden, der muligvis er vand fra bunden af Øresund. Totalfosfor giver et temmeligt forvirrende plot. Det skyldes formentlig, at den organisk bundne fosfor optræder både i nyproduceret plankton og i detritus. Allerede i slutningen af februar øges total fosfor både nær overfladen og ved bunden. Den nedgang, der finder sted mod periodens slutning, skyldes mest en nedgang i fosfatkoncentration i vandsøjlen.

Efter forårsopblomstringen af fytoplankton (i perioden fra 28. marts til 9. april) sker der kun små ændringer i nitrat + nitrit- og silikatkonzcentrationer i overfladelaget. Totalfosforplottet tyder dog på, at der stadig sker en del produktion, der opbruger tilførslerne, efterhånden som de indfinder sig, da der stadig findes en del fosfor, som er organisk bundet.

Det lave silikatindhold i nærbundvandet i perioden 3. – 7. april tyder på, at dette bundvand er noget "yngre" end i den øvrige periode.

I sensommeren (21. august til 3. september) er der generelt meget få næringssalte i overfladelaget, dog trænger der silikatholdigt vand ind mod periodens slutning. Dette vand er antagelig af Østersø- op- rindelse. Det fluktuerende indhold af de forskellige næringssalt- koncentrationer ved bunden i denne periode afspejler muligvis, at den faste position ligger i udkanten af en tunge Øresundsbundvand.

Lave nitrat + nitrit og silikatkonzentrationer fandtes i overfladelaget indtil 10. november. Derefter findes der ingen data. Sammenligning af Figs 2.9 og 2.10 viser en meget god overensstemmelse i nitrat- nitrit og silikatkonzentrationer i området i efteråret 1988 og i 1989.

2.4 Referencer

- Grasshoff, K. 1976. Methods of Seawater Analysis. Verlag Chemie, Weinheim, New York.
Pedersen, Fl. Bo 1990. Hydrografiske grundelementer i de indre danske farvande. Kompendium, ISVA/DTH.

3. Fytoplankton og heterotroft nanoplankton

Helge Abildhauge Thomsen, Gert Hansen, Jacob Larsen, Øjvind Moestrup, Naja Vørs

Institut for Sporeplanter, Københavns Universitet
Øster Farimagsgade 2D
DK-1353 København K

3.1 Indledning

Formål

Formålet med planktonprojektet har været at tilvejebringe en detaljeret oversigt over artsdiversiteten i indre danske farvande, baseret på analyser af materiale fra Bøjestationen suppleret med materiale fra togter i indre danske farvande (Danmarks Miljøundersøgelser's rutinetogter). Med udgangspunkt i bl.a. lys- og elektronmikroskopiske undersøgelser, af dels det friskt indsamlede materiale, dels kulturmateriale, samt tællinger i omvendt mikroskop, har projektet resulteret i en omfattende database over planktonets kvalitative og kvantitative sammensætning i Hav90 perioden, med hovedvægten lagt på kalenderåret 1989.

På trods af at den taksonomisk orienterede planktonforskning har mere end 100 år bag sig, er den biologiske diversitet, selv i intensivt studerede nordeuropæiske farvande, endnu ufuldstændigt beskrevet. Hav90 materialet vil således danne baggrund for nybeskrivelse af adskillige taxa (ca. 50), samt for første gang registrere et stort antal andre arter fra indre danske farvande.

Flere ultrastrukturelle arbejder, som baserer sig på Hav90 materiale, vil bidrage til forståelsen af protisternes evolution og fylogeni. Elektronmikroskopisk analyse af indholdet i fødevakuoler, samt ultrastrukturel beskrivelse af f.eks. mundapparat hos heterotrofe flagellater, vil medvirke til en større forståelse af den enkelte organismes niche i planktonfodenettet.

I forbindelse med bearbejdelsen af Hav90 materialet har vi generelt prioriteret til fordel for planktongrupper, som i vore farvande ikke tidligere er blevet bearbejdet under anvendelse af moderne lys- og elektronmikroskopiske teknikker. Dette betyder, at bl.a. kiselalgerne kun er blevet inddraget i de kvantitative undersøgelser, mens f.eks. de heterotrofe flagellater (inkl. dinoflagellaterne) generelt er blevet studeret intensivt i hele perioden.

Resultaterne fra Hav90 projektet, med hovedvægt på de heterotrofe organismegrupper, vil blive publiceret i en danskssproget håndbog, som udgives af Miljøstyrelsen (Thomsen 1992). Desuden vil mange Hav90 data, specielt vedrørende ultrastruktur af enkelte organismer, blive publiceret i internationale tidsskrifter.

Dette kapitel sigter mod både at introducere nogle af de overordnede, kvantitative successionsdata, samt eksemplificere forskningsindsatsen vedrørende den enkelte organisme.

3.2 Overordnede successionsmønstre

Total biomasse

Fig. 3.1 viser samtlige analyserede kvantitative prøver fra Bøje-stationen, og den totale protistbiomasses udsving ($\mu\text{g C l}^{-1}$) i overflade (2,5 m) og fluorescensmaksimum dybde (ft-dybde) i perioden oktober 1988 til december 1989.

Disse datasæt er fremkommet ved tælling i omvendt mikroskop af sedimenterede, Lugol-fikserede organismer (såkaldt Uthermöhlttek-nik). Konvertering fra celler/liter til biovolumen/liter er sket under anvendelse af størrelsesdata for den enkelte organisme samt geometriske formler, som modsvarer organismens facion. Den afslutten-de konvertering fra biovolumen til kulstofindhold er sket under antagelse af, at kulstofindholdet er direkte proportionalt med celle-volumen. I "håndbogen" (Thomsen 1992) er i detaljer redegjort for beregningen af cellevolumen og konverteringen til kulstof. Ved "ft-dybde" (= Fluorescens-Top dybde) forstås den dybde, som på den aktuelle indsamlingsdag gav det maksimale udsving på fluoro-metret (= klorofyl maksimum). Ved protister forstås alle encellede organismer (både fotoautotrofe og heterotrofe former). Det skal dog understreges, at ciliaterne ikke indgår i denne oversigt. Undersøgelsen omfatter ikke kvantificering af picoplankton fraktionen (organismer $< 2 \mu\text{m}$).

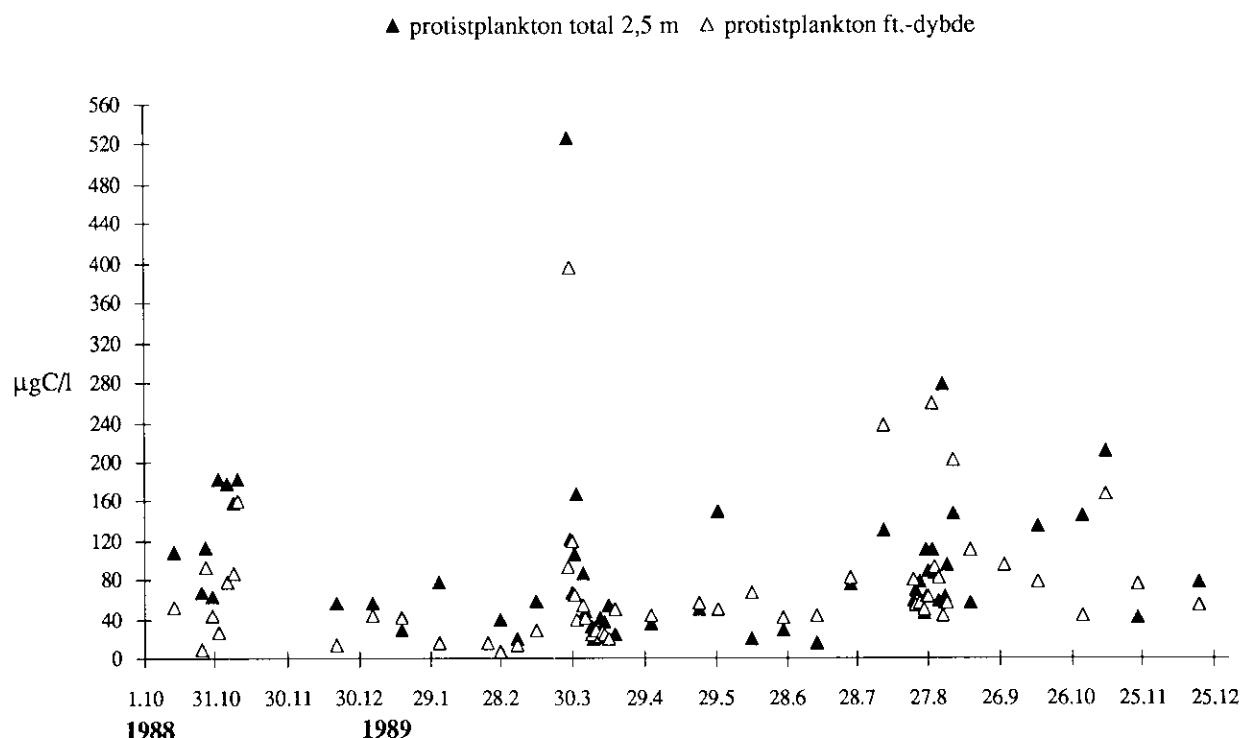


Fig. 3.1
Årstidsvariationen af den totale protistbiomasse (eksl. ciliater).

I oktober/november 88 ses et efterårsmaksimum med relativt høje biomasseværdier (maks. $180 \mu\text{g C l}^{-1}$). Planktonet er domineret af dinoflagellater (*Gyrodinium aureolum*, *Ceratium tripos*), som udgør

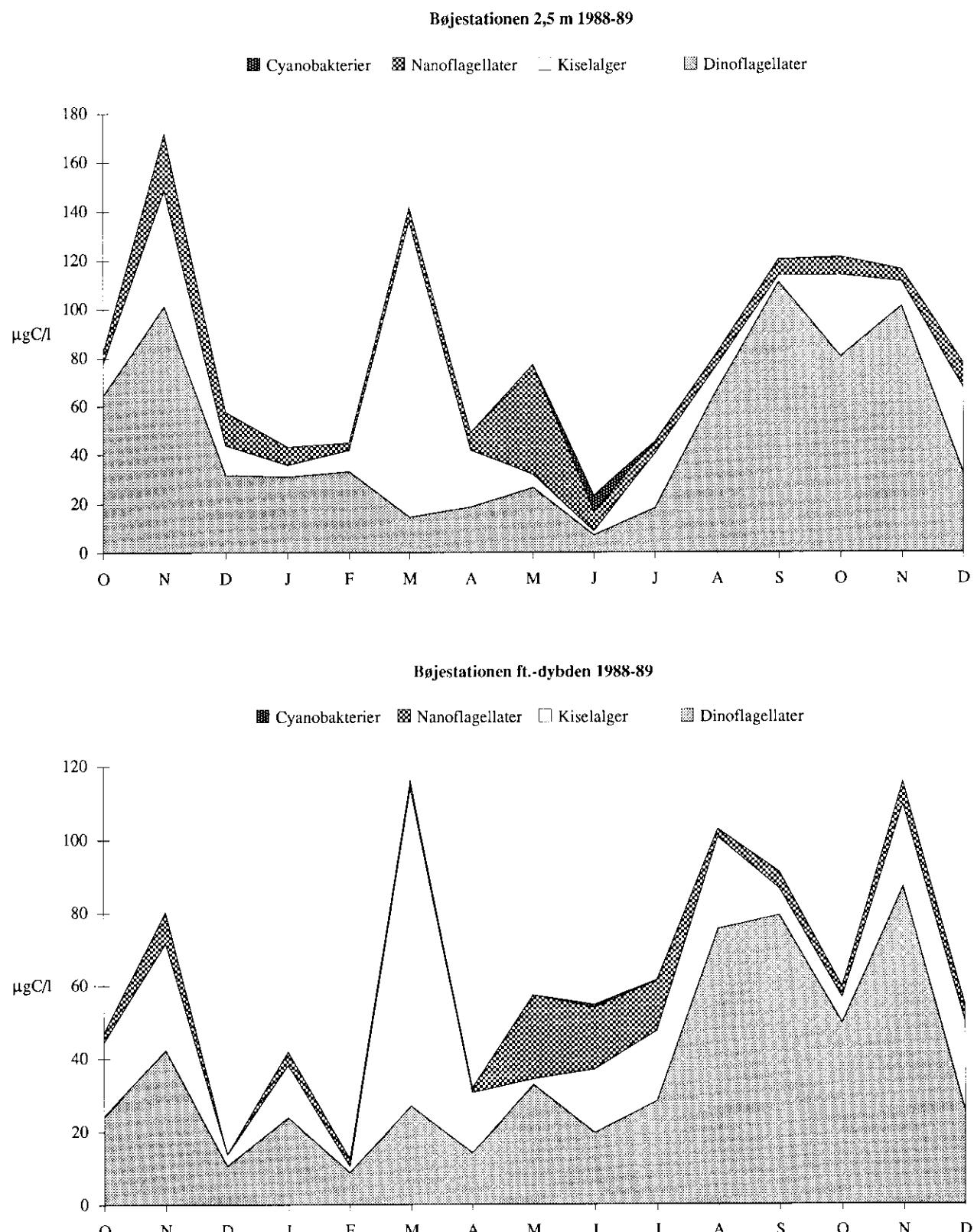


Fig. 3.2
Årstidsvariationen af planktonbiomasse. Månedlige gennemsnit for cyanobakterier, kiselalger, dinoflagellater og øvrige nanoflagellater.

op til ca. 60% af den samlede protistplankton biomasse. Forårsoplomstringen i marts 89 er domineret af kiselalger; 90 % af den totale biomasse med maks. værdier på op til $560 \mu\text{g C l}^{-1}$. Små flagellater er dominerende i sommermånedene og udgør i perioder mere end 50% af den totale biomasse. I midten af august ses en kortvarig stigning i den samlede biomasse (op til $260 \mu\text{g C l}^{-1}$). Denne stigning skyldes primært en opblomstring af kiselalger (*Rhizosolenia fragilissima*), men også dinoflagellaterne (ceratier) udgør en betragtelig del af den samlede biomasse. Dinoflagellaterne udgør fra slutningen af august hovedparten (op til 90%) af den totale biomasse. Det er specielt forskellige ceratier som dominerer, men også *Protoperidinium* spp. forekommer i forholdsvis store mængder. Biomassetoppen i slutningen af november skyldes en opblomstring af den athecate furealge *Polykrikos swartzii*.

3.3 Kiselalger

Succession

Et forsøg på at illustrere og generalisere årstidssvingninger i biomassefordeling mellem de klassiske planktonhovedgrupper er vist i Fig. 3.2. De anvendte værdier er beregnede månedlige gennemsnit. Kiselalgerne er den dominerende planktongruppe i marts-april, i forbindelse med forårsoplomstringen, og de har et andet mindre biomassemaksimum i de sene efterårsmånedere. Mens forårsoplomstringen domineredes af *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp., og *Coscinodiscus* spp., var arter som *Rhizosolenia fragilissima* og *Proboscia alata* hyppige i efterårsmånedene.

Nitzschia

I 1987 forårsagede en art af kiselalgeslægten *Nitzschia* stor opstandelse i Canada (Prince Edvard Island), da den viste sig at være årsag til muslingeforgiftninger. Kiselalger havde indtil da været betragtet som uskadelige. I Canada forårsagede *Nitzschia* arten *N. pungens* f. *multiseries* omkring 150 forgiftninger, heraf 3 dødsfald, idet den producerede et giftstof, domoinsyre, som ophobedes i blåmuslinger (Rao *et al.* 1988). Året efter fandtes yderligere en giftig *Nitzschia* art i det nordlige Canada, *N. pseudodelicatissima* (Martin *et al.* 1990). Symptomerne ved forgiftningerne var ofte meget alvorlige, bl.a. tab af hukommelse, og enkelte personer, som blev forgiftet i 1987, har formentlig permanent mistet hukommelsen. Andre symptomer af nervegiften er kramper, manglende orienteringssans, koma, og i svære tilfælde, død. Forgiftningerne fik betegnelsen ASP (Amnesic Shellfish Poisoning) på grund af de meget specielle neurologiske forgiftningssymptomer.

Slægten *Nitzschia*, omfattende ca. 40 arter, er udbredt over hele verden, og forgiftningen i Canada blev derfor genstand for stor opmærksomhed. De foreløbige undersøgelser af canadisk materiale har vist, at kun enkelte *Nitzschia* arter var giftige, samt at giftstoffet kun produceredes i den stationære fase (Pocklington *et al.* 1990).

I danske farvande er preliminært angivet *Nitzschia* arterne *N. pun-*

gens, *N. seriata* og *N. delicatissima*, men nøjere studier er ikke foretaget. *Nitzschia* arterne kan i de fleste tilfælde kun adskilles ved elektronmikroskopi.

I Hav90 prøverne forekom *Nitzschia* arter hovedsageligt i perioderne oktober–november og marts–april. Undersøgelser i transmissions-elektronmikroskop har vist, at materialet omfatter 3 forskellige typer af *Nitzschia* (*N. seriata*, *N. pungens f. pungens*, *N. pungens f. multiseries*). *Nitzschia seriata* er kendelig i både lys- og elektronmikroskopi og betragtes som ugiftig. De to underarter af *N. pungens* kan derimod kun adskilles ved elektronmikroskopi. *Nitzschia pungens f. pungens* betragtes som ugiftig, hvorimod *N. pungens f. multiseries* er netop den variant, som var ansvarlig for muslingeforgiftningerne i Canada.

Resultaterne fra undersøgelsen af dele af Hav90 materialet er i overensstemmelse med de af Hasle (1972) opgivne forekomster af *Nitzschia* i marine farvande. *Nitzschia seriata* betragtes som en koldtvandsform, som Hasle (1965, 1972) fra Oslofjorden angiver fra månederne februar–april (temp. $-1.4 - 10^{\circ}\text{C}$). Derimod angives såvel *N. pungens f. pungens* som *N. pungens f. multiseries* af Hasle som forekommende i nordlige egne i månederne september–februar (november/Hav90). Længere sydpå forekommer begge underarter næsten hele året.

Den anden giftige art, *N. pseudodelicatissima*, fandtes ikke i de undersøgte Hav90 prøver, men er netop konstateret i en prøve fra Øresund (september 1990). *Nitzschia pseudodelicatissima* angives af Hasle (1965) fra alle årstider, dog ikke i ekstremt kystnære områder.

Kiselalgen *Nitzschia* er ikke medtaget i oversigten over toksiske og potentielt toksiske alger fra danske farvande (Bjergskov *et al.* 1990).

Som foreløbig konklusion af disse data kan anføres, at de forskellige arter og underarter, som forekommer i Danmark, bør etableres i renkulturer, med henblik på at undersøge om de kan producere domoinsyre. Indtil dette er foretaget, må man især være på vagt overfor masseforekomster af *Nitzschia* arterne *N. pungens f. multiseries* og *N. pseudodelicatissima*.

3.4 Dinoflagellater

Dinoflagellaterne har traditionelt været opfattet som en del af fytoplanktonet, på trods af, at omkring halvdelen af alle kendte arter er heterotrofe (Gaines & Elbrächter 1987). Mens de fotoautotrofe arters rolle i økosystemet som primærproducenter forekommer relativt enkel, har de heterotrofe formers betydning i økologisk sammenhæng længe været uklar og er stadig ikke fuldt klarlagt. Gennem det seneste årti har imidlertid kvantitative undersøgelser af celletal og biomasse (f.eks. Kimor 1981, Lessard & Swift 1985,

Shapiro *et al.* 1989) kombineret med observationer af fødeoptagelsesbiologi (Elbrächter 1991) antydet en central rolle i økosystemet for de heterotrofe former.

Fagotrofi

Arter med lysmikroskopisk synlige plader betegnes traditionelt som thecate, mens arter uden synlige plader betegnes athecate eller nøgne. Fagotrofi hos de athecate arter af dinoflagellater har længe været kendt. Derimod har der kun været få, ofte tvivlsomme, beskrivelser af fagotrofi hos thecate former, og det har været almindeligt antaget, at hovedparten har været osmotrofe. Dette er således anført i Drebes (1974), som ofte anvendes til identifikation af de almindeligt forekommende fytoplanktonorganismer i vores farvande. Undersøgelser af *Protoperidiniums* og andre thecate arters fødeoptagelsesbiologi (Gaines & Taylor 1984, Jacobsen & Anderson 1986, Hansen 1991) demonstrerede helt nye aspekter af dinoflagellaternes livsstrategi. Det blev således vist, at arter af *Protoperidinium* fagocyterer kiselalgers celleindhold ved hjælp af cytoplasmatiske udposninger beskrevet som "pallium" eller "feeding veil". Denne fagocytoseform betyder, at dinoflagellaten kan græsse på fødeemner af samme størrelsesorden som den selv, hvor et 1:10 forhold mellem fødeemne og prædator ellers er almindeligt hos protozoer (Fenchel 1987, Azam *et al.* 1983). Væsentligt er også, at disse undersøgelser viser, at heterotrofe thecate dinoflagellater er potentielt vigtige, måske de vigtigste græssere af kiselalgeplanktonet (se også kapitel 5).

Der henvises til Hansen & Larsen (1992) for en detaljeret beskrivelse af samtlige observerede arter af dinoflagellater i Kattegat-området.

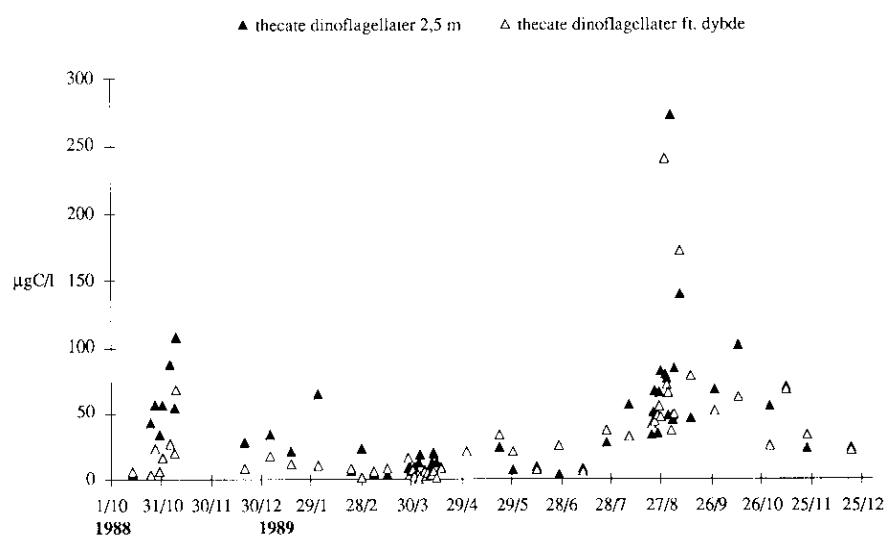


Fig. 3.3
Årstidsvariationen af
planktonbiomasse (thecate
dinoflagellater).

Biomasse

Dinoflagellaternes biomasseudvikling i perioden oktober 88 til december 89 er vist i Figs 3.2 og 3.3. I forbindelse med den generelle oversigt over biomassefordelingen på Bøjestationen, er allerede de dominerende grupper af dinoflagellater identificeret. Det er iøjnefaldende, at dinoflagellaterne spiller en relativt ringe rolle i

perioden fra forårsopblomstringen og indtil slutningen af august måned. Under forårsopblomstringen er dinoflagellatbiomassen således gennemsnitligt under $20 \mu\text{g C l}^{-1}$. Specielt forekommer i denne periode store former ($> 20 \mu\text{m}$; *Protoperidinium* spp., *Gymnodinium* spp., *Gyrodinium* spp., samt repræsentanter fra Diplopsalidaceae).

3.4.1 Thecate dinoflagellater

Biomassefordelingen på Bøjestationen mellem thecate og athecate dinoflagellater er vist i Fig. 3.4. Det er tydeligt, at de thecate dinoflagellater, fraset nogle få kortvarige perioder, er den klart dominerende dinoflagellatfraktion i det sydlige Kattegat i undersøgelsesperioden.

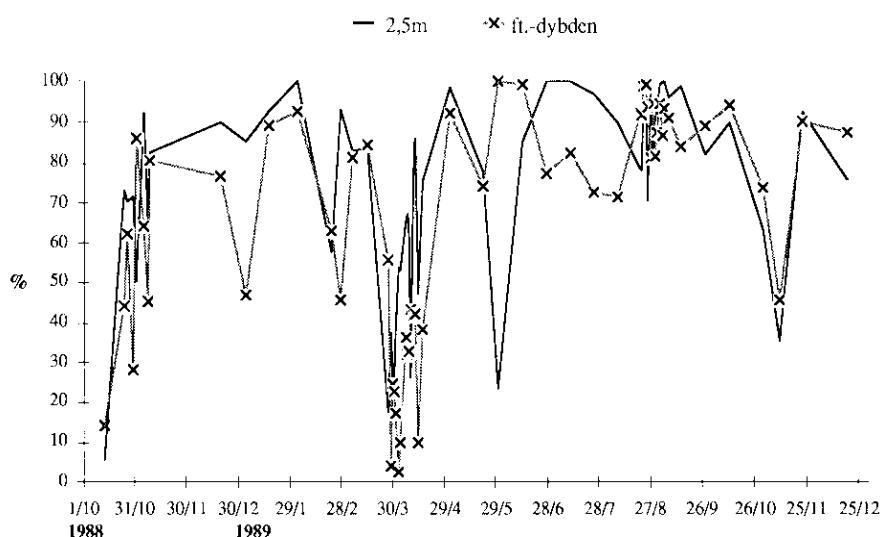


Fig. 3.4

De thecate dinoflagellaters andel af den samlede dinoflagellat biomasse.

Artsdiversitet

Der blev i den mest intensive undersøgelsesperiode (1989) observet 60 arter af thecate dinoflagellater i Bøjematerialet. Ni af disse er nye fund for Danmark, mens 11 arter ikke tidligere er fundet i

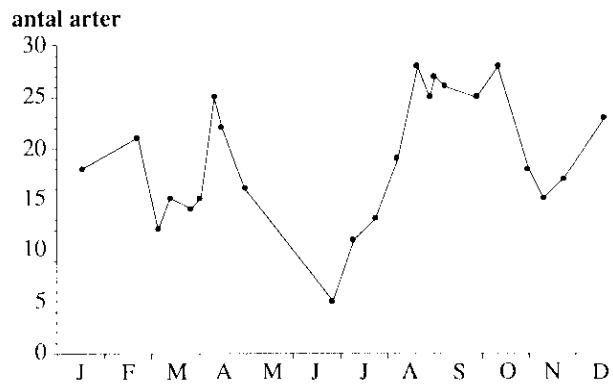


Fig. 3.5

Variationen i antallet af thecate dinoflagellatarter.

Kattegat. Antallet af arter, fundet i de enkelte prøver, varierede fra 5–28 (Fig. 3.5). Ikke uventet synes der at være en tendens til, at det

største antal arter forekommer om foråret og efteråret i tilknytning til kiselalgeoplombomstringen, med et klart sommerminimum (maj–juni).

I Fig. 3.6 (a–g) er vist eksempler på bidragene til den totale furealge–biomasse fra udvalgte arter blandt de kvantitativt mest betydningsfulde arter.

Prorocentrum

De fotoautotrofe *Prorocentrum* arter *P. micans* (Fig. 3.6a) og *P. minimum* (Fig. 3.6b) har begge et snævert biomasse maksimum i det tidlige efterår. De maksimale cellekoncentrationer var beskedne $7.700 \text{ celler l}^{-1}$ (*P. micans*) henholdsvis $90.000 \text{ celler l}^{-1}$ (*P. minimum*).

Dinophysis

Der blev i alt observeret 8 *Dinophysis* arter. Af disse optrådte kun *D. acuta* i signifikante mængder, med en markant opblomstring september–november 89 (Fig. 3.6c). De maksimale cellekoncentrationer fandtes i begyndelsen af oktober (12. oktober 89; $4500 \text{ celler l}^{-1}$; ca. $22 \mu\text{g C l}^{-1}$). Denne biomasse var ca. 15% af den samlede protistplankton biomasse på den pågældende dag.

Ceratium

Slægten *Ceratium* er kvantitativt den mest betydningsfulde repræsentant for de fotoautotrofe thecate dinoflagellater. Specielt i sen–sommeren og efteråret forekommer der en kraftig opblomstring af *Ceratium* spp. (udgørende op til 90% af den samlede planktonbiomasse). Den mest almindelige art er *C. tripos* (Fig. 3.6d). I modsætning til de øvrige *Ceratium* arter findes denne i næsten alle undersøgte prøver. Til sammenligning er medtaget biomassefordelingen for *C. furca* (Fig. 3.6e), som har en kortvarig, men intensiv opblomstring i efteråret.

Protoperdinium

De kvantitativt mest betydningsfulde heterotrofe dinoflagellater er *Protoperdinium* spp. og repræsentanter for familien Diplopsalidaceae. Der blev fundet i alt 21 arter af slægten *Protoperdinium*. Fig. 3.6f viser to biomasse toppe, en om foråret (maks. $15 \mu\text{g C l}^{-1}$), sammenfaldende med opblomstringen af kiselalger, og en anden, mere markant top (maks. $55 \mu\text{g C l}^{-1}$), i det tidlige efterår. Arter af slægten *Protoperdinium* græsser på kiselalger og andre dinoflagellater. Om foråret dominerer (Fig. 3.7) arterne *P. brevipes* og *P. pellucidum* (Fig. 3.11g). Om efteråret ses (Fig. 3.7) især arterne *P. divergens* (Fig. 3.11f) og *P. steinii*.

Diplopsalidaceae

Arter fra familien Diplopsalidaceae, som også primært græsser på kiselalger, har biomasseforløb (Fig. 3.6g), som er nøje sammenfaldende med *Protoperdinium* spp. Maksimum værdierne er dog signifikant mindre.

3.4.2 Athecate dinoflagellater

Fikseringsproblemer

De athecate dinoflagellater er blandt de dårligst kendte flagellatgrupper. En væsentlig årsag hertil er, at mange arter kun kan

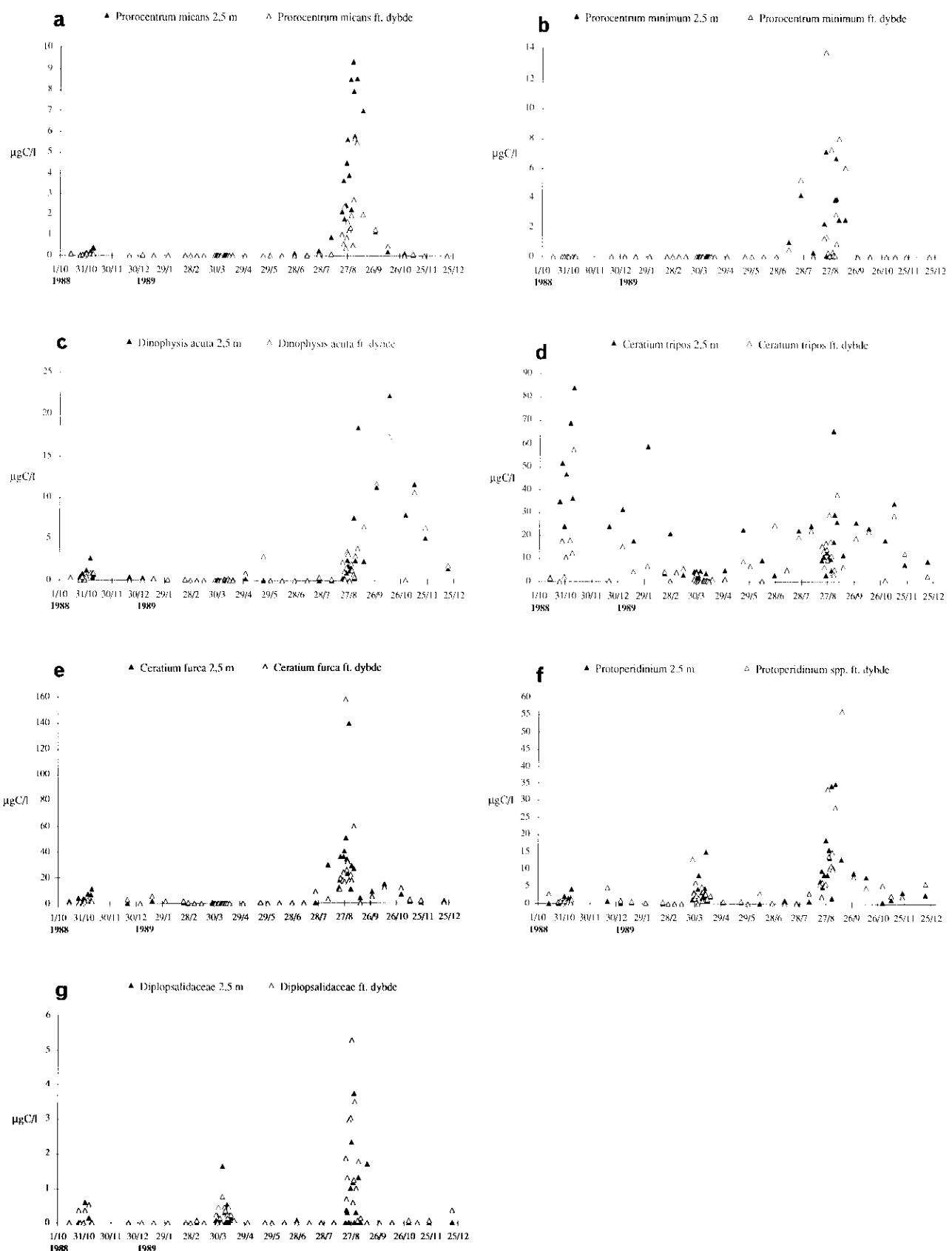


Fig. 3.6

Årstidsvariationen af planktonbiomasse for udvalgte arter, eller grupper af arter (a: *Prorocentrum micans*; b: *Prorocentrum minimum*; c: *Dinophysis acuta*; d: *Ceratium tripos*; e: *Ceratium furca*; f: *Protoperdinium* spp.; g: fam. *Diplopsalidaceae*).

identificeres i levende tilstand, da vigtige taksonomiske karakterer i mange tilfælde forsvinder ved fiksering. Imidlertid er adskillige tidligere beskrivelser af athecate dinoflagellater baseret på fikseret materiale og er således ufuldstændige eller mangelfulde, hvilket i høj grad vanskeliggør taksonomisk arbejde inden for denne gruppe.

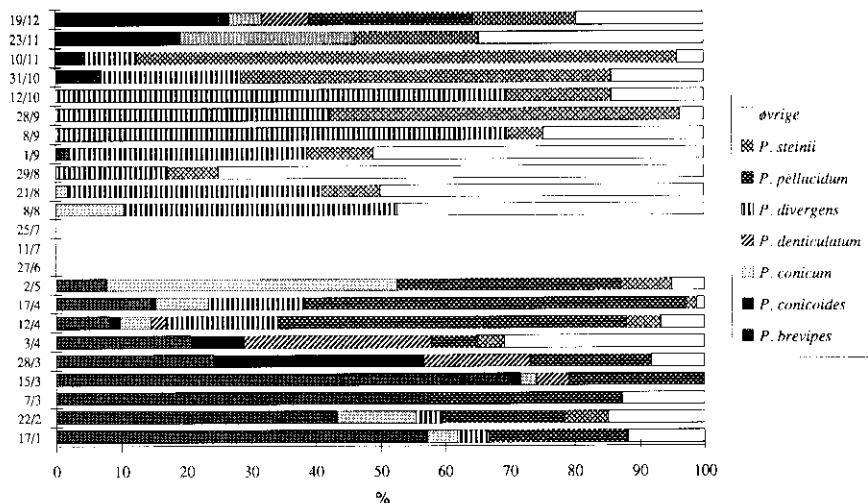


Fig. 3.7

Fordelingen af forskellige arter af *Protoperodinium* som % af det totale antal individer.

Nye arter

I Hav90 perioden er registreret 47 arter af athecate dinoflagellater fra de danske farvande, hvoraf 15 vil blive beskrevet som nye (Tab. 3.1). Hovedparten af de nye arter er små (<20 µm), heterotrofe former tilhørende slægterne *Gymnodinium* og *Gyrodinium*.

ATHECATE DINOFAGELLATER – ARTSTAL

	FOTOAUTOTR.	HETEROTR.	TOTAL
ACTINISCUS	–	1 (0)	1 (0)
AMPHIDINIUM	1 (0)	–	1 (0)
COCHLODINIUM	–	2 (1)	2 (1)
GYMNOCLADIA	9 (2)	11 (6)	20 (8)
GYRODINIUM	2 (0)	12 (6)	14 (6)
KATODINIUM	1 (0)	1 (0)	2 (0)
NEMATODINIUM	2 (0)	–	2 (0)
NOCTILUCA	–	1 (0)	1 (0)
POLYKRIKOS	–	1 (0)	1 (0)
PROTERYTHROPSIS	1 (0)	–	1 (0)
TORODINIUM	1 (0)	–	1 (0)
WARNOVIA	1 (0)	–	1 (0)
	18 (2)	29 (13)	47 (15)

Tabel 3.1. Artsdiversiteten af athecate dinoflagellater. Tallene i parentes angiver antallet af ubeskrevne arter.

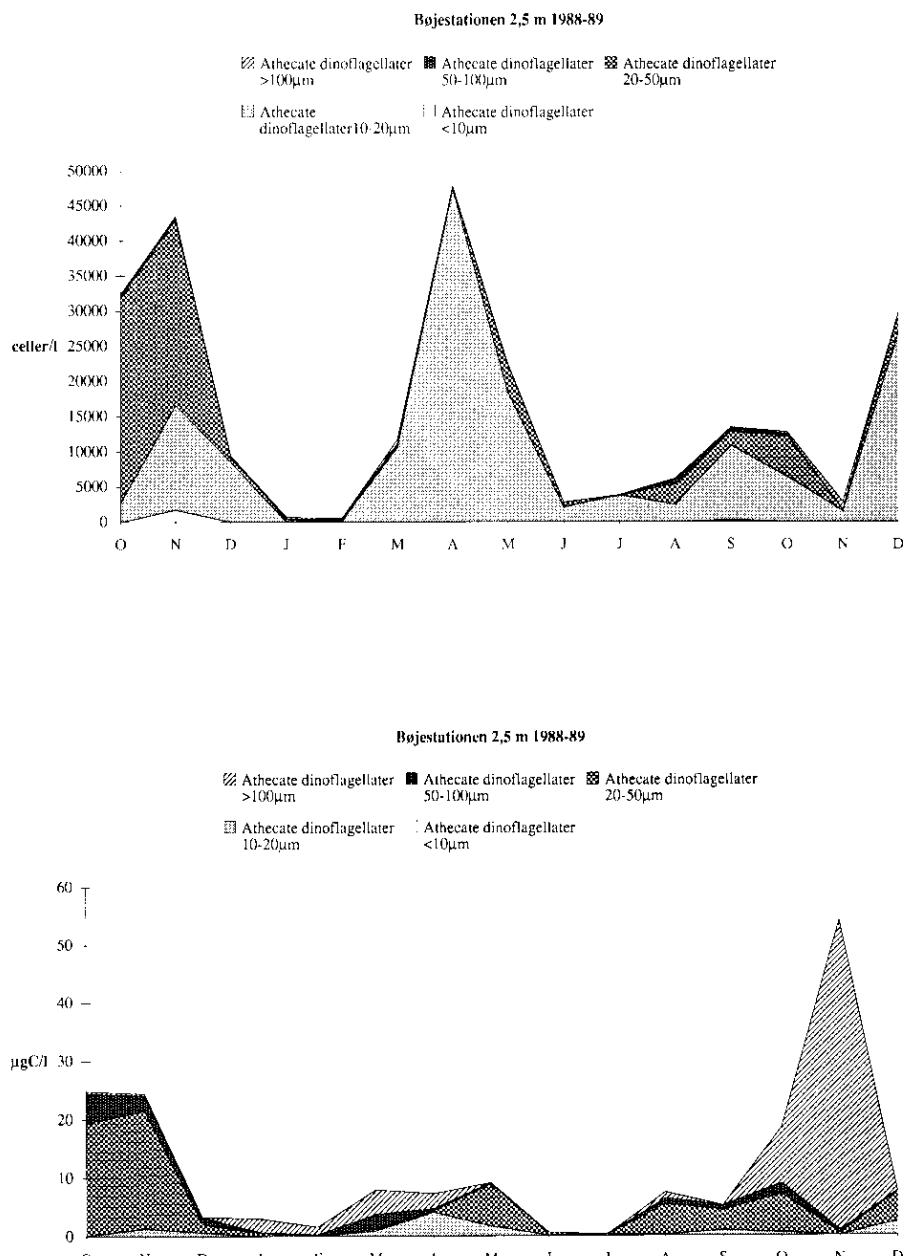


Fig. 3.8

Årstidsvariationen af planktonbiomasse. Månedlige gennemsnit for størrelsesgrupper af athecate dinoflagellater.

Succession

Talmæssigt er de athecate dinoflagellater hyppige i forårs- og efterårsmånedene, hvor de også udgør en betydelig del af den samlede dinoflagellatbiomasse, se Figs 3.4 og 3.8. I forårsperioden domineres biomassen af flere størrelsesfraktioner, hver med få karakteristiske, heterotrofe arter. I det tidlige forår (mars) er de store former ($>100 \mu\text{m}$, *Gyrodinium spirale*) sammen med 50–100 μm fraktionen, (*G. fusiforme*) særligt betydningsfulde, mens 20–50 μm fraktionen med *G. dominans* som den dominerende art, er vigtigst i det sene forår (maj). De små former (10–20 μm) er talmæssigt dominerende i hele forårsperioden, og udgør en væsentlig del af biomassen i en kort periode omkring april. Denne fraktion domineres af flere arter, bl.a. *Gyrodinium metum* samt flere ubeskrevne former.

I sommerperioden, juni–juli, forekommer næsten udelukkende

mindre former (10–20 μm), og deres bidrag til protistbiomassen er ubetydeligt. I denne periode er især fotoautotrofe arter almindelige, bl.a. *Gymnodinium micrum*, *G. pigmentosum* og *G. simplex*.

I sensommeren og det tidlige efterår ændrer dette billede sig, og *Gyrodinium aureolum* udgør her en væsentlig del af biomassen.

I november dominerer *Polykrikos schwartzii* den athecate dinoflagellatbiomasse og udgør en betydelig del af den samlede dinoflagellatbiomasse.

3.4.3 Toksiske dinoflagellater

Potentielt toksiske dinoflagellatarter forekom ikke i betydelige mængder i undersøgelsesperioden:

Alexandrium ostenfeldii fandtes fåtalligt i netprøver fra april–maj 1989.

Alexandrium tamarense optrådte med kun et enkelt individ.

Dinophysis acuminata forekom i maj–juni i koncentrationer på 800–1600 celler l^{-1} .

Gyrodinium aureolum forekom i efteråret 1988 i koncentrationer på 118.000 celler l^{-1} (14. oktober 1988).

Dinophysis acuta (se Fig. 3.6c).

Dinophysis norvegica observeredes fortrinsvis i efterårsperioden (< 1000 celler l^{-1}).

Prorocentrum minimum (se Fig. 3.6b).

3.5 Cyanobakterier (Blågrønalger)

De ikke-picoplanktoniske blågrønalger var kun kvantitativt signifikante, og kun i overfladeprøver, i en ganske kortvarig periode i juni 1989 (Fig. 3.2). De dominerende arter var fra slægterne *Nodularia* (*N. spumigena*) og *Anabaena*.

3.6 Flagellater (ekskl. dinoflagellater)

Nanoflagellatbiomassen er vist i Fig. 3.2. Året igennem ses et bidrag fra denne organismefraktion til den totale biomasse, men kun i sommerperioden er nanoflagellaterne et dominerende planktonelement.

3.6.1 Fotoautotrofer

Rekylalger (*Cryptophyceae*)

Rekylalger optræder i næsten samtlige Hav90 prøver. Fig. 3.9 viser, at biomassebidraget svinger markant gennem undersøgelsesperioden, dog uden at der afgører sig et klart mønster. Rekylalgerne er med hensyn til biomassebidrag blandt de vigtigste nanoflagellatgrupper. De viste totalværdier for rekylalge biomasse kan fordeles på 5 veldefinerede arter af rekylalger (*Teleaulax amphioxiea*, *T. acuta*, *Plagioselmis prolonga*, *Hemiselmis virescens*, og *Rhodomonas baltica/marina*) (Hill, Moestrup & Vørs 1992). De maksimale cellekoncentrationer er ca. 13 mill. celler l^{-1} .

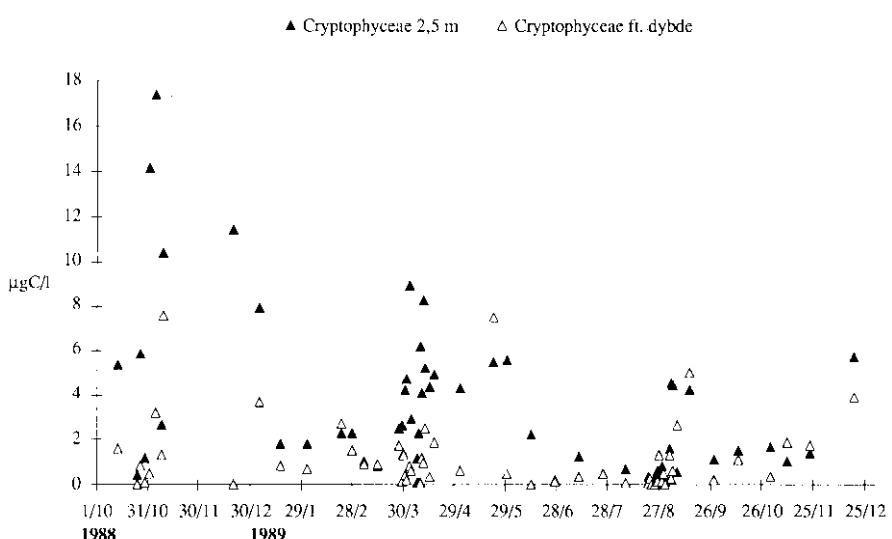


Fig. 3.9
Årstidsvariationen af
planktonbiomasse
(Rekylalger)

Stilkalger (*Prymnesiophyceae*)

Stilkalernes biomassebidrag er vist i Fig. 3.10. De maksimale forekomster er fundet i overfladeprøver fra juli og august 1989. Dominerende arter er *Chrysochromulina* spp., *Phaeocystis pouchetii* og *Imantonia rotundata*.

Imantonia rotundata

Imantonia rotundata (Fig. 3.11c) er en organisme, som kun er rapporteret fra ganske få steder i verden (Thomsen 1986). I Hav90 materialet er den i forbindelse med de elektronmikroskopiske rutineundersøgelser fundet i et stort antal prøver, ligesom den også var almindelig i fortyndingskulturer ($>10^4$ celler l^{-1}). Den fremstår således som en af de almindeligste stilkalgearter i det sydlige Kattegat.

Chrysochromulina polylepis

Den meget omtalte opblomstring i Kattegat/Skagerrak i maj/juni 1988 ("Det gule Tæppe") skyldtes stilkalgen *Chrysochromulina polylepis*. Denne organisme er fundet i adskillige Hav90 prøver, og var dominerende i maj 1989. De maksimale stilkalge koncentrationer i disse prøver var dog kun i størrelsesordenen 350.000 celler l^{-1} . I 1988 registreredes cellekoncentrationer på indtil 100 mill. celler l^{-1} i Kattegat (Kaas *et al.* 1988).

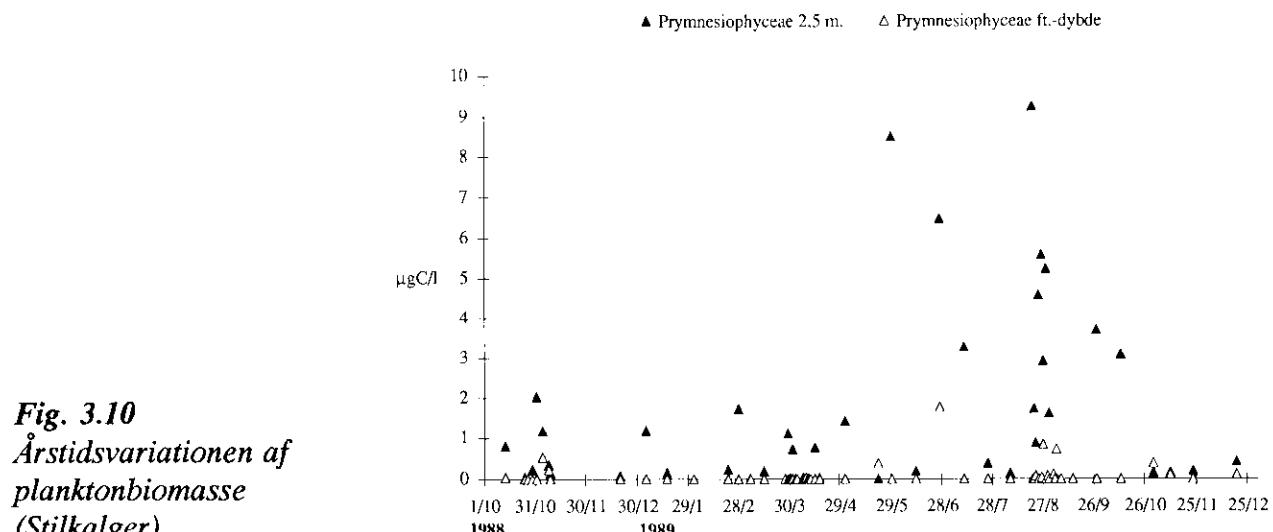


Fig. 3.10
Årstidsvariationen af
planktonbiomasse
(Stikalger)

Kalkflagellater

Fire arter af kalkflagellater er indtil nu fundet i Hav90 prøverne. Af disse kan der være grund til at omtale *Emiliania huxleyi* (Fig. 3.11b), som periodevis kan optræde i så stor mængde i Kattegat materiale, at dens biomassebidrag bliver signifikant. Der må derfor advares kraftigt mod fremover ukritisk at videreføre dogmet om, at kalkflagellater aldrig indgår som en væsentlig bestanddel af kulstofkredsløbet i indre danske farvande.

Gulalger (Chrysophyceae)

Dinobryon

De fotoautotrofe gulalger har deres hovedforekomst i perioden umiddelbart efter forårsopblomstringen (Fig. 3.12). De dominerende arter er *Dinobryon balticum* og *D. petiolatum*. Biomassetoppen i maj (ft-dybde; ca. $18 \mu\text{g C l}^{-1}$) skyldes en lokal koncentration af gulalgecyster (Fig. 3.11d,e), formodentlig stammende fra den umiddelbart forudgående opblomstring i overfladelaget.

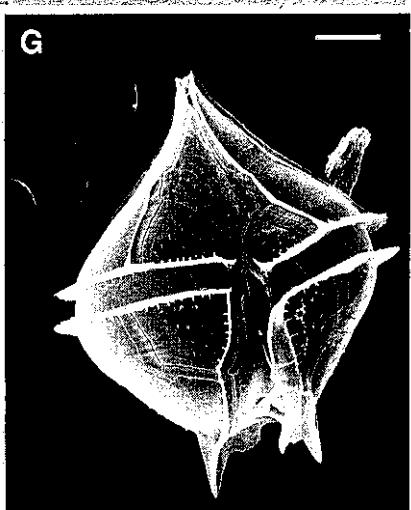
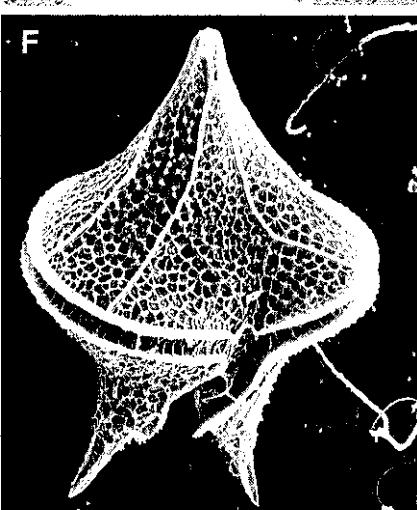
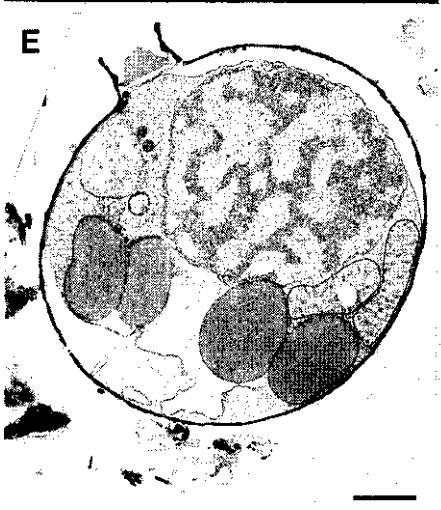
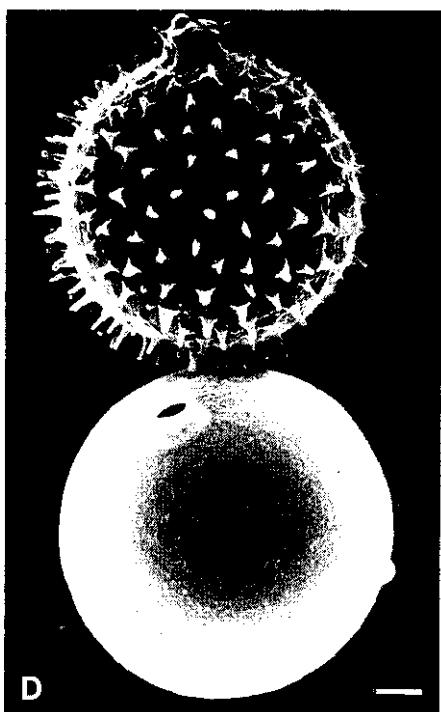
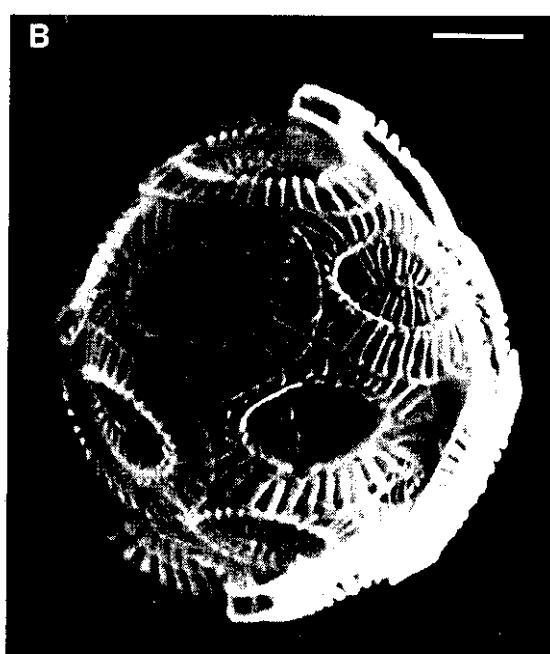
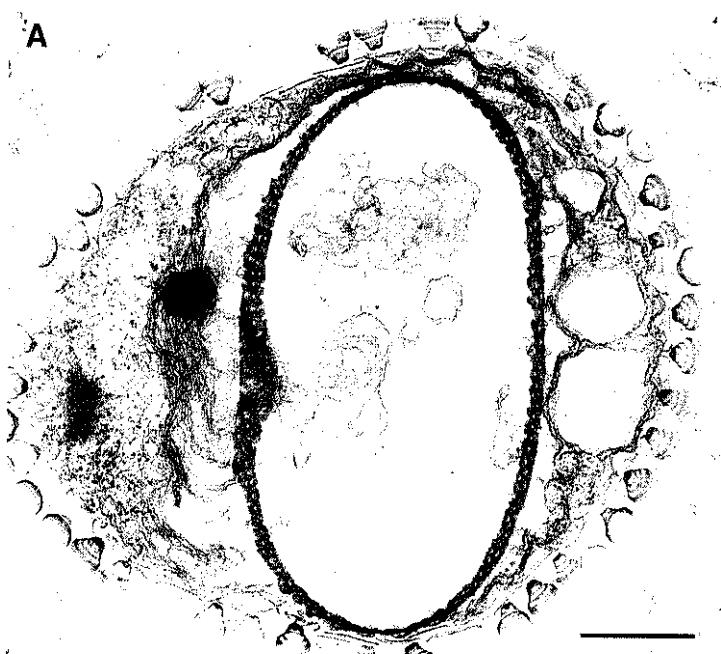
Dictyocha

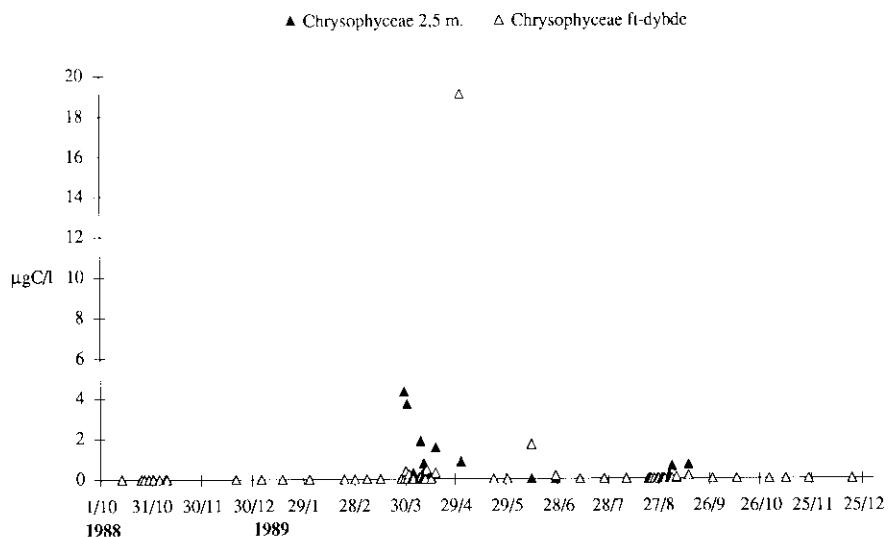
Silicoflagellaternes optræden i Hav90 prøverne er i overensstemmelse med de udbredelses- og forekomstmønstre, som der blev redegjort for i Moestrup & Thomsen (1990). Den mest markante forekomst af skeletbærende individer af *Dictyocha speculum* (ca. $6000 \text{ celler l}^{-1}$) var i de sene efterårmåneder. I slutningen af maj 89 observeredes en noget større, men kortvarig opblomstring af skeletbærende individer (maks. $171.000 \text{ celler l}^{-1}$).

Fig. 3.11

A: Mixotrof art af Chrysochromulina. TEM snit; B: *Emiliania huxleyi*. SEM; C: *Imantonia rotundata*. TEM; helcellepræparat; D: Cyster af *Dinobryon*. SEM; E: Cyste af *Dinobryon*. TEM snit; F: *Protoperidinium divergens*. SEM; G: *Protoperidinium pellucidum*. SEM.

Målestok = $0,5 \mu\text{m}$ (A); $1 \mu\text{m}$ (B-E); $10 \mu\text{m}$ (F,G).



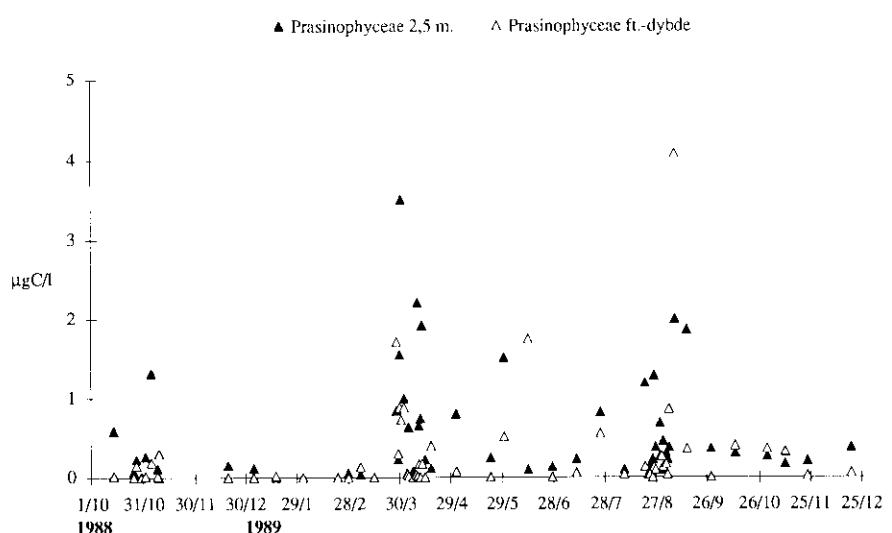


Prasinophyceae

Repræsentanter for denne gruppe (primært arter af slægten *Pyramimonas*) er fundet i adskillige Hav90 prøver (Moestrup & Thomsen 1992). Kun i nogle få prøver fra marts-april og august-september 1989 (Fig. 3.13) nærmer biomassebidraget sig $5 \mu\text{g C l}^{-1}$ (maks. cellekoncentration 350.000 celler l^{-1}).

Øjealger (Euglenophyceae)

De to biomasse toppe (Fig. 3.14) skyldes begge forekomster af *Eutreptiella* spp.



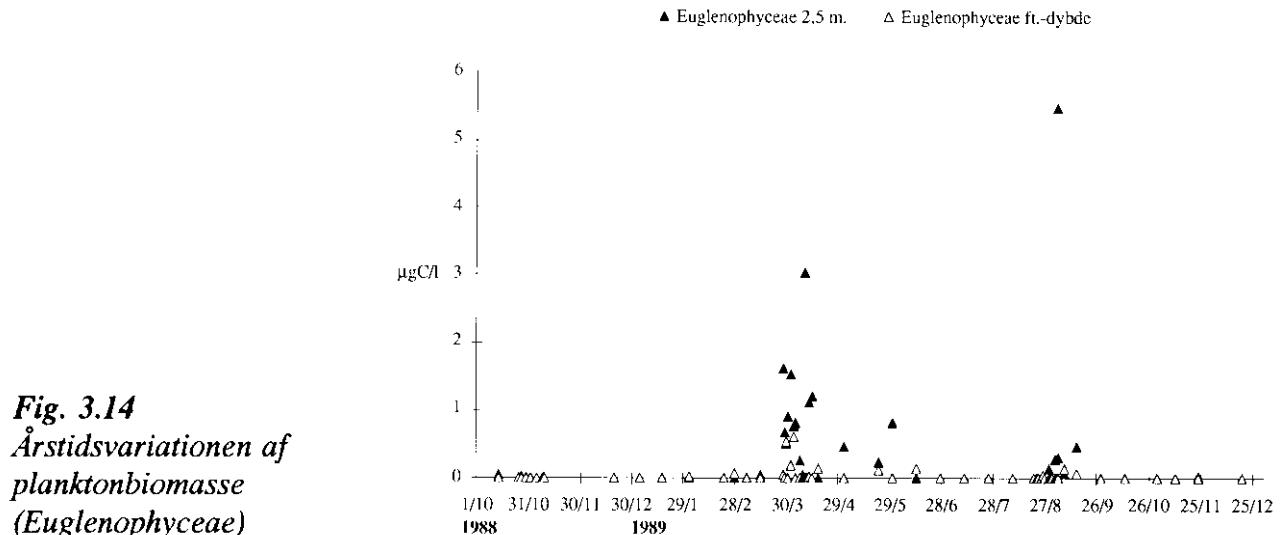


Fig. 3.14
Årstidsvariationen af
planktonbiomasse
(Euglenophyceae)

3.6.2 Mixotrofer

Mange nyere undersøgelser har dokumenteret, at adskillige organismer, med et tilsyneladende veludviklet fotosynteseapparat, ikke er egentlige fotoautotrofe organismer, idet de supplererende optager fast føde (Moestrup & Andersen 1991). Sådanne organismer betegnes mixotrofer.

Chrysochromulina sp.

I forbindelse med den elektronmikroskopiske rutinegennemgang af snittet materiale fra Bøjestationen, er flere "fotoautotrofe" organismer blevet observeret med fyldte fødevakuoler. Stikalge-slægten *Chrysochromulina* er et klassisk eksempel på en slægt, som rummer flere gode og veldokumenterede eksempler på mixotrofi. Fig. 3.11a viser et snit af en art fra *Chrysochromulina* "strobilus"-gruppen med resterne af en kiselalge i fødevakuolen.

Calycomonas

Arter fra gulalgeslægten *Calycomonas* har hidtil været anset for at være rent heterotrofe organismer. Snit af Bøjemateriale viser imidlertid nu, at arten *C. wulffii* har en typisk gulalgekloroplast, men i tilgift hertil fyldte fødevakuoler. Arten er således hverken hetero- eller autotrof, men endnu et eksempel på mixotrofi hos gulalger.

3.6.3 Heterotrofer

Undersøgelser fra det seneste tiår har vist, at heterotrofe flagellater generelt (og ikke blot dinoflagellaterne) spiller en ofte væsentlig rolle i energi- og stofkredsløbet i det marine pelagiske miljø (Fenchel 1988). Der er i første omgang blevet arbejdet intensivt med at kvantificere disse organismer og fastslå bl.a. deres betydning som bakteriegræssere, men også beskrivelsen af den enkelte organisme, omfattende taksonomiske, strukturelle og funktionelle aspekter er

blevet et højt prioriteret forskningsområde, som forventes at kunne bidrage væsentligt til en dybere forståelse af de heterotrofe flagellaters rolle i naturen. I lyset heraf er netop studiet af de fritsvømmende heterotrofe flagellater (inkl. dinoflagellaterne) blevet tildelt høj prioritet.

Metodik

Undersøgelse i lys- og elektronmikroskop af friskt indsamlet materiale, såvel som kulturmateriale, er en forudsætning for at kunne give en tilbundsgående analyse af diversiteten blandt de heterotrofe flagellater. Kun en brøkdel af disse organismer har overfladestrukturer (f.eks. skæl, theca eller lorica) som muliggør identifikation i transmissionselektronmikroskopiske præparerter. Omhyggelig observation af levende materiale i lysmikroskopet er ofte den eneste mulighed for at nå frem til en sikker identifikation.

Kulturer

Af de i alt 69 taxa (ekskl. loricabærende choanoflagellater) som er registreret i Hav90 Bøjematerialet (Vørs 1992) er 25 arter kun observeret i kulturmateriale (bakterie berigelseskulturer). Ca. 10 arter er omvendt kun fundet i nyindsamlede vandprøver. Det fremgår således, at en artsliste kan kompletteres på basis af langt færre vandprøver, når disse supplerende etableres som berigelseskulturer, end ved observation alene på friskt indsamlet materiale. Mange arter af heterotrofe flagellater er sjældne på biotopen (og derfor vanskelige at erkende i friske prøver), men de har et potentielle for massiv opblomstring under pludseligt opståede gunstige vilkår (i berigelseskulturer eller på biotopen, f.eks. ved en pludselig øget tilgængelighed af fødecmner).

Fordeling på grupper

En detaljeret gennemgang af alle fundne arter af heterotrofe flagellater (ca. 100) findes i Thomsen (1992) og Vørs (1992). Artsfordelingen på taxonomiske hovedgrupper er følgende: Cercomonadiae (2), Choanoflagellidae (ca. 50), Cryptophyceae (3), Euglenophyceae (2), Kinetoplastida (7), Heterolobosea (2), Bicosoecophyceae (4), Chrysophyceae (6), Pedinellales (3), Thaumatomastigaceae (5), Thecamonadidae (2), Incertae sedis (17). En placering i sidstnævnte gruppe indebærer, at den pågældende organisme i sin kombination af morfologiske og ultrastrukturelle karakterer afviger fra alle tidligere kendte heterotrofe flagellater. Fig. 3.15 illustrerer nogle af de hyppigst forekommende arter i Bøjematerialet.

Fødeoptagelse

Hovedparten af de marine heterotrofe flagellater er bakteriovore organismer, som græsser på bakterier og f.eks. picoplanktoniske cyanobakterier. Andre, fortrinsvis de større former, er i stand til at indfange og spise mindre fytoplanktonorganismer og andre heterotrofe flagellater. Heterotrofe organismer kan grupperes efter fødeoptagelses-strategi (Fenchel 1987). "Filter-feeders" filtrerer fødeemner fra en vandstrøm dannet af flagelbevægelse gennem et finere (Choanoflagellater) eller grovere (*Actinomonas/Pteridomonas*) tentakel-filter. "Raptorial feeders" (Bicosoecider, Chrysophyceer) indfanger (ved hjælp af flagel(ler), pseudopodier, udvækster fra mundapparat etc.) fødeemner fra en vandstrøm dannet ved flagelbevægelse. Andre "raptorial feeders" opsøger bytte ved selvbevægelig-

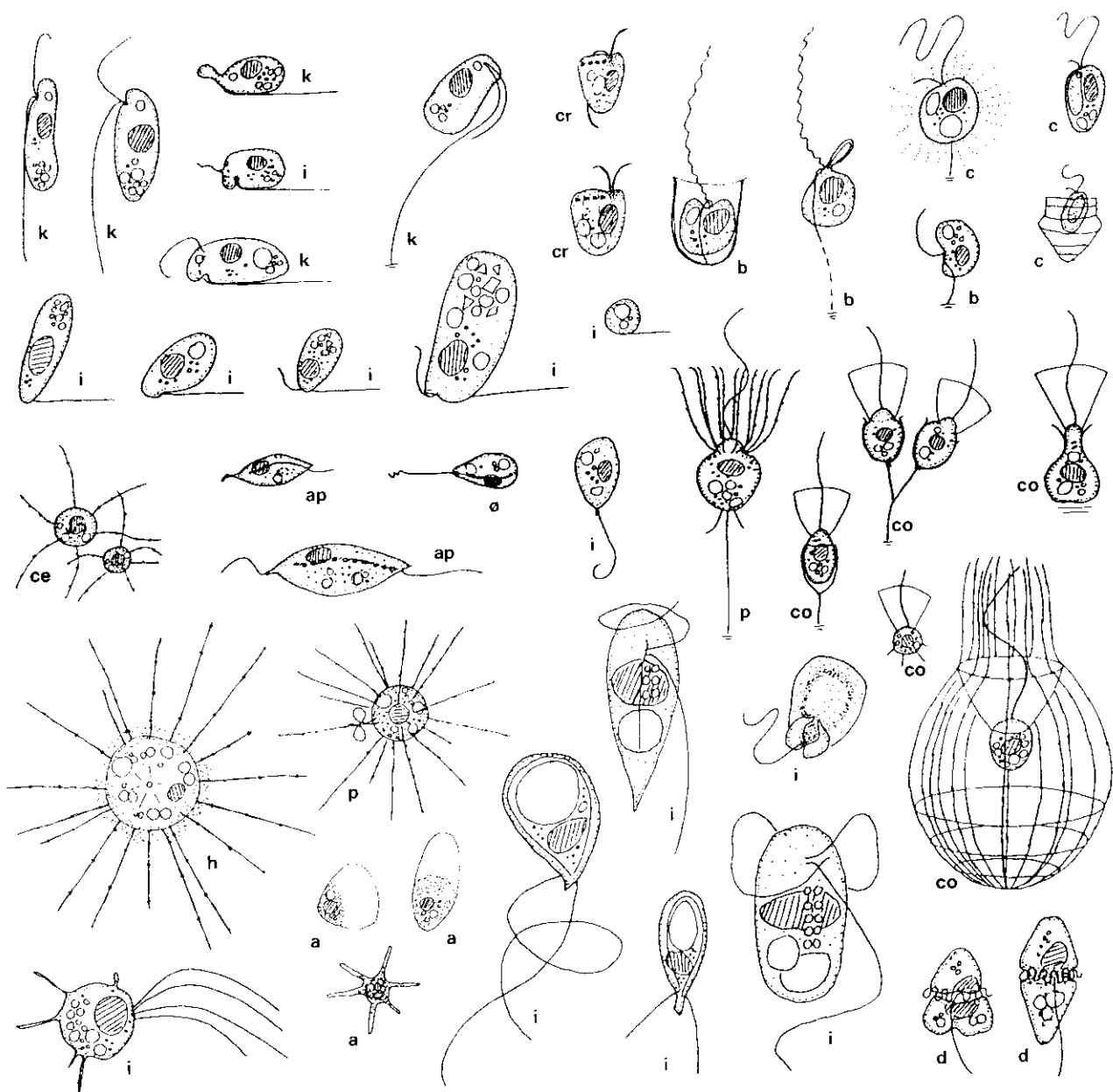


Fig. 3.15

De illustrerede arter repræsenterer følgende grupper: (a) Amøber; (ap) Apusomonadidae; (b) Bicosoecales; (c) Gulalger (Chrysophyceae); (Co) Choanoflagellater; (Cr) Rekylalger (Cryptophyceae); (d) Dinoflagellater; (h) Heliozoer; (i) Incertae sedis; (k) Kinetoplastida; (p) Pedinellales (Helioflagellater); (ø) Øjealger (Euglenophyceae)

hed. Disse organismer kan være enten fritsvømmende (f. eks. *Leucocryptos*, *Telonema*) eller "overflade-relaterede" (f. eks. *Bodo* spp., øjealger). Selve fødeoptagelsen sker som før ved hjælp af flageller, pseudopodier, udvækster fra mundapparat etc. Der er hos disse organismer ofte udviklet en celle-mund og et svælg, strukturer som fremmer fødeoptagelsesprocessen. "Diffusion-feeders" fanger

fødeemner passivt, fra vandfase eller partikeloverflader, ved hjælp af pseudopodier eller tentakler (f.eks. *Ciliophrys*, *Massisteria*). I Bøjematerialet ses en klar overvægt af bakteriovore, specielt "overflade"-orienterede arter.

Udbredelsesmønstre

De heterotrofe flagellater er forekomstmæssigt nøje knyttet til fordelingen på biotopen af egnede fødepartikler (fortrinsvis bakterier). Frikoblet fra den lysafhængighed som fastholder hovedparten af de fotoautotrofe planktonorganismer i den fotoske zone, er det da også karakteristisk for de bakteriovore heterotrofer, at disse findes udbredt i hele vandsjøen, og at der er et stort sammenfald i artslister over bakteriovore heterotrofer fra forskellige marine nichers. Bøjestationens pelagiske artsliste (Vørs 1992) er således næsten identisk med artslister fra marine sedimenter (Larsen & Patterson 1990). Heterotrofer som er specialiserede i at græsse på phytoplankton (f.eks. *Leucocryptos* og *Telonema*), kan dog på traditionel vis klassificeres som "planktiske" former. Også hovedparten af de loricabærende, bakteriovore kraveflagellater (Thomsen 1992) er egentlige planktiske former, omend de tydeligt begunstiges af tilgængelighed af "overflader" i det pelagiske miljø. Heterotrofe øjealger, som i Bøjelisten (Vørs 1992) kun er repræsenteret med to arter, er omvendt et godt eksempel på en organismegruppe, som næsten entydigt er knyttet til sedimentmiljøet.

Bøjestationens placering betinger et periodevis skifte mellem vandmasser af forskellig geografisk oprindelse. Tilstrømningen af brakvand fra Østersøen er i artslisterne (Vørs 1992) tydeligt afspejlet i forekomsten af flere organismer, som ellers traditionelt anses for at være ferskvandsorganismer (f.eks. choanoflagellaterne *Codosiga botrytis* og *Salpingoeca amphoridium*).

Succession

En mindre gruppe arter er fundet i næsten samtlige prøver fra Bøjestationen (incertae sedis flagellaterne *Ankyromonas sigmoides*, *Leucocryptos marina* og *Telonema subtile*, bicosoeciden *Cafeteria roenbergensis*, pedinelliderne *Actinomonas mirabilis/Pteridomonas danica*, og flere arter af kinetoplastid-slægten *Bodo*, *B. curvifilus*, *B. saliens*, *B. saltans*). Andre almindelige arter er rekylalgen *Goniomonas amphinema* og kinetoplastiden *Rhyncomonas nasuta*.

Kosmopolitter

En sammenligning af Bøjestationens artslistere (Thomsen 1992, Vørs 1992) med tilsvarende lister fra andre marine områder (indre Østersø, Arktis, Belize, Antarktis) viser klart, at der blandt de heterotrofe flagellater findes mange organismer, som uddover på den enkelte lokalitet at forekomme i flere nichers, også har en kosmopolitisk udbredelse.

Leucocryptos

Kosmopolitten *Leucocryptos marina* (Fig. 3.16) er en af de hyppigst observerede heterotrofe flagellater i marine pelagiske miljøer. Alligevel er det overraskende, så lidt man indtil nu har vidst om denne organismes ultrastruktur, fødeoptagelsestype, diæt etc. Traditionelt opfattes *L. marina* som værende en heterotrof repræsentant for rekylalgerne. Ultrastrukturelle undersøgelser af materiale fra

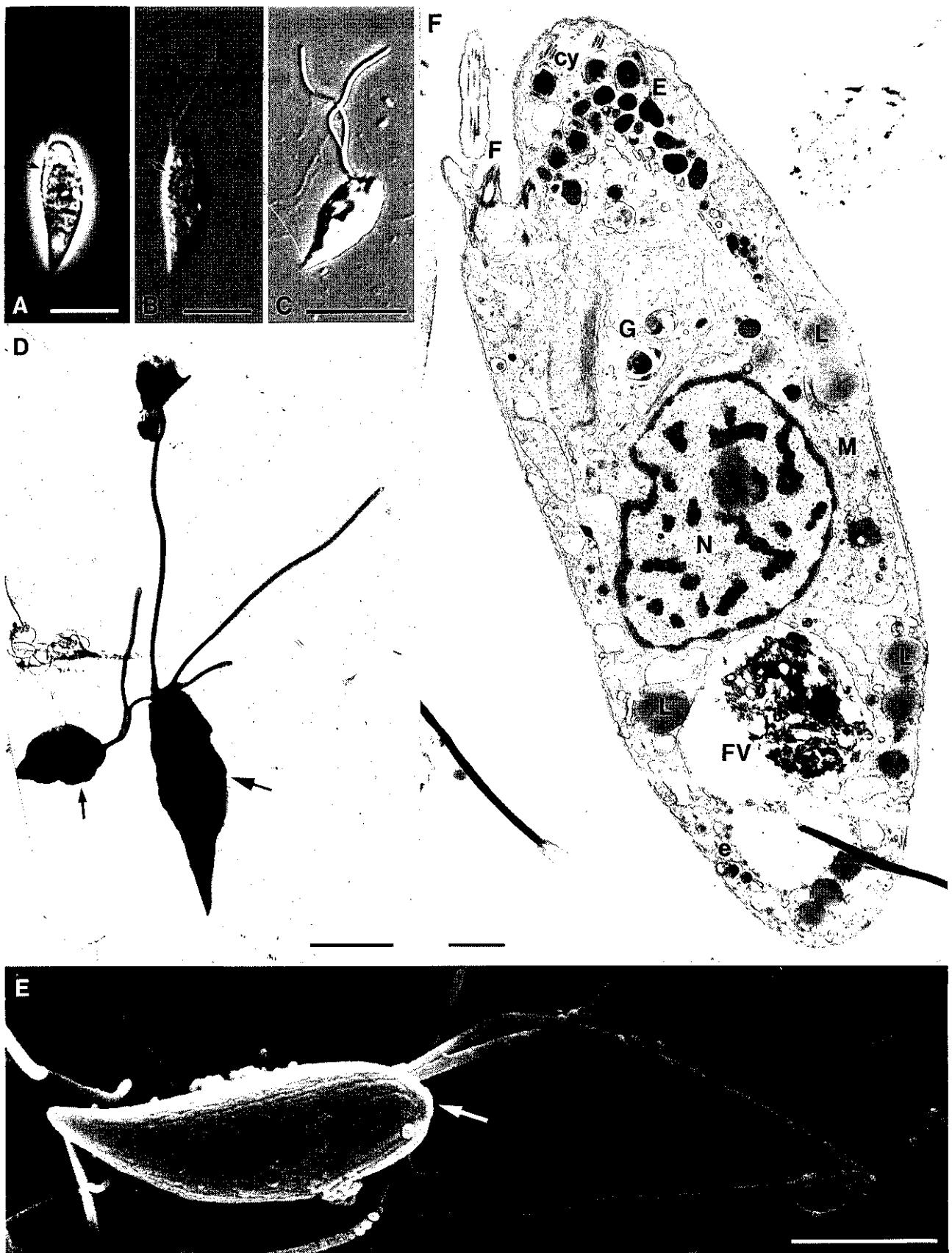


Fig. 3.16

Leucocryptos marina. A-C: LM; C: Tørpræp. af fikseret celle; D: TEM præp. som viser størrelses-variationen indenfor arten; E: SEM se flageller og overfladestribning; F: TEM længdesnit (F=flagel; CY=celle-mund; små (e) og medium type (E) ekstrusomer; G=golgiapparat; L=lipiddråber; M=mitochondrie; N=kerne; FV=fødevakuole).

Målestok = 15 µm (A-C); 5 µm (D,E); 1 µm (F).

Bøjen har imidlertid vist, at denne art er karakteriseret ved at have 3 typer af ekstrusomer, et kompliceret celle-skelet, en celle-mund, og et indre rørformet svælg. Celleoverfladen er dækket af et specielt "tomentum". *Leucocryptos marina* er derfor ikke en rekylalge, og må (midlertidigt) placeres i samlegruppen "incertae sedis". Fra indholdet i den basale fødevakuole (hos snittede individer) konkluderes, at diæten fortrinsvis består af nanoplanktonorganismer > 2-3 μm . *Leucocryptos* afviger således fra hovedparten af Bøjelistsens heterotrofe flagellater ved ikke at være bakteriorov.

Biomassedata (Fig. 3.17) viser, at *L. marina* findes på Bøjestationen i hele undersøgelsesperioden. De talrigeste forekomster er sammenfaldende med de perioder af året hvor nanoplanktonalgerne har opblomstringsperioder.

Telonema

Telonema subtile blev beskrevet allerede i begyndelsen af århundredet (Griessmann 1913). De lys- og elektronmikroskopiske undersøgelser af Bøjemateriale har vist, at denne organisme er en af de almindeligst forekommende heterotrofe flagellater, og at den har en ultrastruktur (bl.a. omfattende et veludviklet og kompliceret celle-skelet, fibrøse strukturer af en hidtil ukendt type, og en rørformet forende som indeholder en celle-mund), som afslører, at også denne

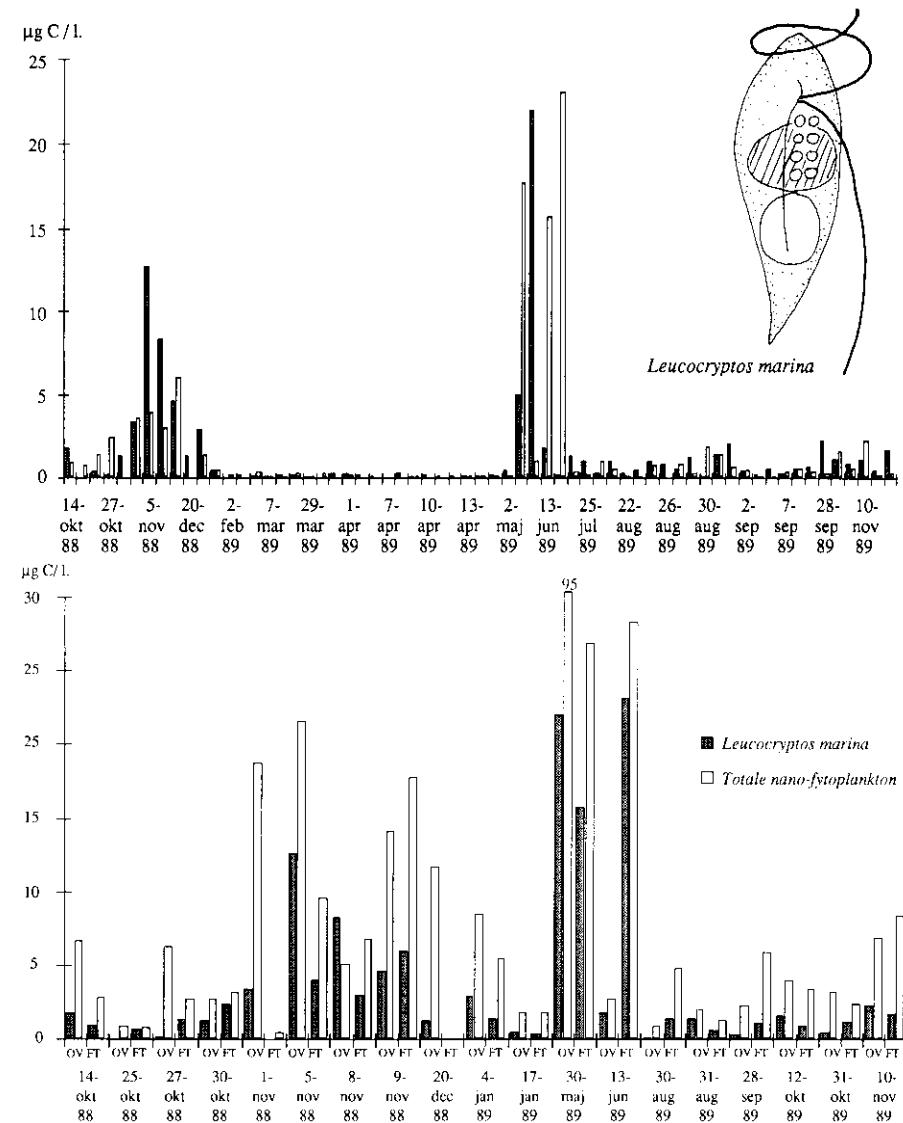


Fig. 3.17
Øverst: *Leucocryptos marina*. Biomassedata for Hav90 perioden; overflade (grå søjler) og ft-dybde (hvide søjler).
Nederst: *Leucocryptos marina* (grå søjler) og total nanofytoplankton. Udvalgte værdier for biomassen fra overflade (OV) og ft-dybde (FT).

organisme ikke for tiden lader sig placere i det taksonomiske system. Bøjematerialet omfatter endnu en art af denne slægt (*Telonema* sp. nov.).

Biomassedata (Fig. 3.18) viser, at *T. subtile* er mere almindelig end *Telonema* sp. nov., men at begge arter generelt er tilstede i hele undersøgelsesperioden. *Telonema* arternes fødevalg (små nanoplanktonformer) kan erkendes ved undersøgelse af fødevakuoleindhold, men afsløres også ved at disse arter er hyppigst i nanoplanktonrige perioder.

3.7 Andre organismegrupper

Under denne overskrift samles de organismegrupper som størrelsesmæssigt og forekomstmæssigt optræder sammen med de "klassiske" fytoplanktongrupper og de heterotrofe flagellater.

Udover amøber og vandsvampe, som omtales nærmere nedenfor, skal også fremhæves heliozoerne ("soldyrene") som i vandprøver fra indre danske farvande kan være repræsenteret med 15–20 arter.

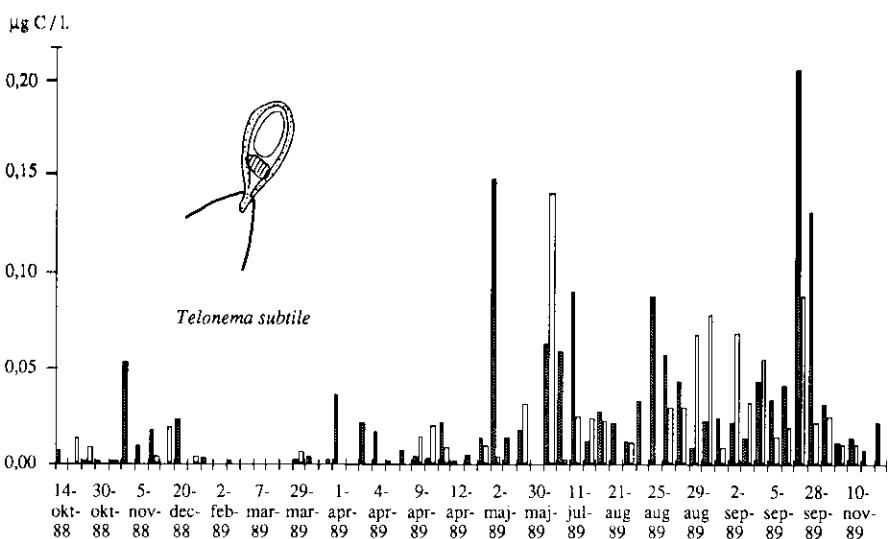
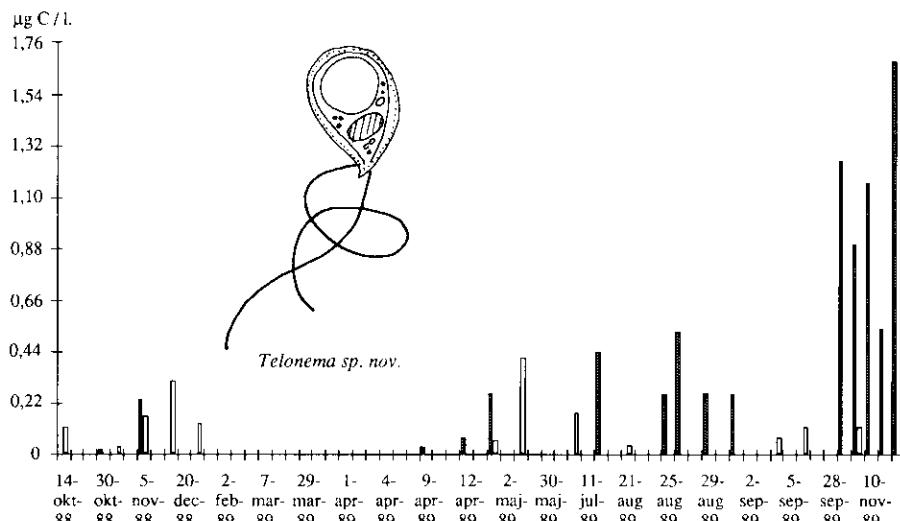


Fig. 3.18

Øverst: *Telonema subtile*. Biomassedata for Hav90 perioden; overflade (grå søjler) og ft-dybde (hvide søjler).

Nederst: *Telonema* sp. nov. Biomassedata for Hav90 perioden; overflade (grå søjler) og ft-dybde (hvide søjler).



Heliozoerne er "diffusion feeders". Arterne *Heterophrys myriopoda* og *Meringosphaera mediterranea* var oftest tilstede i Hav90 materialet.

Amøber

Denne gruppe omfatter fagotrofe organismer, som bevæger sig og indtager føde ved hjælp af temporære "udposninger" fra celleoverfladen (pseudopodier). Hav90 Bøjematerialet antyder, at amøber er langt talrigere i det pelagiske miljø end tidligere antaget. De fleste planktoniske amøber har et svæve stadium, hvor cellen er mobil, og et trofisk stadium, hvor cellen kan indtage føde. I svævestadiet er cellen typisk kugleformet, eventuelt med radierende pseudopodier (Fig. 3.19A,B), hvorimod den i det trofiske stadium er affladet, evt. langstrakt og cylindrisk (Fig. 3.19C-F). Amøberne er i den trofiske fase tilknyttet overflader i vandfasen: detritus, alger, isoverflader etc. Amøberne er således typiske "overflade"-orienterede "raptorial-feeders". Slægterne *Paramoeba*, *Paulinella* og *Vanella* (med 3 arter) er registreret i Hav90 materiale.

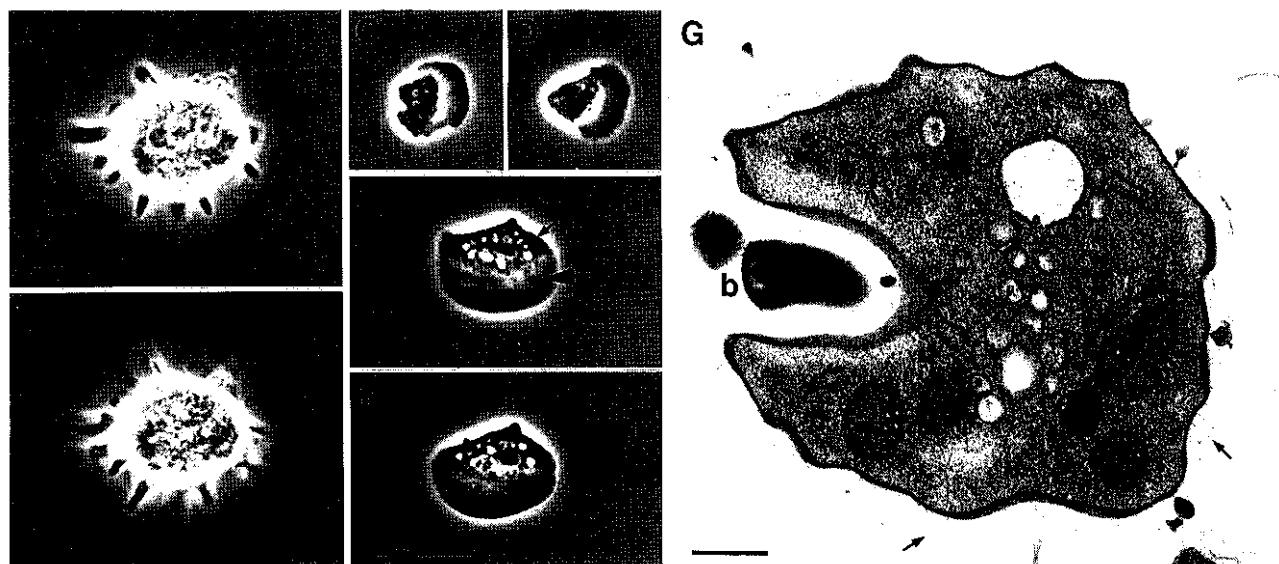


Fig. 3.19

Amøber. A,B: LM af svævestadium af *Vanella simplex*; C-F: LM af trofisk stadium af *Vanella aberdonica*; G: TEM snit som viser amøbe i færd med at spise en bakteriecelle (B). Pile peger på krystalline strukturer på celleoverfladen.

Målestok = 25 μm (A,B); 10 μm (F, gældende for C-F); 0.5 μm (G).

Chytrider

Under kiselalgeoplomstringen i marts 1989 var mange celler i store *Chaetoceros* arter (*C. diadema*, *C. laciniosus*, *C. subsecundus*) angrebet af saprofytske/parasitiske vandsvampe fra gruppen Chytridiomycetes (Fig. 3.20A,B). Angrebet startes med indtrængning i den enkelte celle af en sværmer (Fig. 3.20D). Denne forbruger cellens indhold af organisk materiale under dannelse af et sporangie. Fra sporangiet frigives, fra en tragtformet åbning, et stort antal nye sværmere, som kan gentage og intensivere angrebet på kiselalgepopulationen (Fig. 3.20C,E,F). Vandsvampe anses generelt for at være

sjældne i det pelagiske miljø, hvorimod de hyppigt optræder i materiale fra kystnære sedimenter (L. Olsson, personlig meddeelse). I Hav90 perioden registrerede vi kun dette ene chytrid-angreb, som imidlertid var så omfattende, at det formodes at have haft en populationsregulerende effekt.

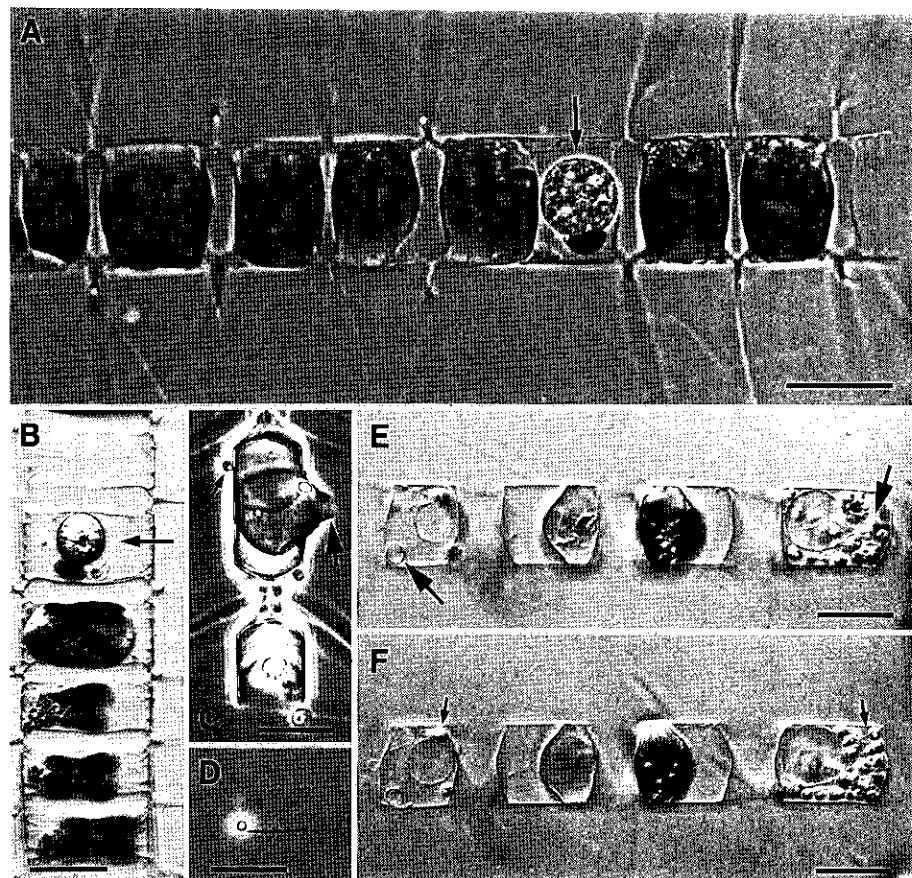


Fig. 3.20

Chytrider. A,B: *Chaetoceros* kæder hvor enkelte celler er angrebet, og hvor celleindholdet er konsumeret og erstattet af et kugleformet sporangium (pile); D: sværmer; C,E,F: modne sporangier hvorfra sværmere frigøres.

Målestok = 25 μm .

3.8 Kulturforsøg

Red tide

Chrysochromulina polylepis forårsagede i foråret 1988 den hidtil mest omfattende algeopblomstring – red tide – i danske og øvrige skandinaviske farvande. Opblomstringen vakte international opmærksomhed dels på grund af sin intensitet, og dels fordi *C. polylepis* ikke tidligere havde været sat i forbindelse med masseforekomster eller havde forårsaget skade på anden flora eller fauna. Under opblomstringen blev *C. polylepis* isoleret i kultur fra indsamlede vandprøver fra Kristineberg Marinbiologiske Station, Sverige.

Isolater af *C. polylepis* er dyrket under varierende saltholdigheder og temperaturer (Tab. 3.2). Ved temperaturer under 13°C findes kun ubetydelig vækst. De højeste vækstrater findes ved 18°C og ved saliniteter mellem 20 og 30‰; ved lavere saliniteter viser vækstraten aftagende tendens. Det er bemærkelsesværdigt, at den omvendte tendens findes ved lavere temperaturer (13°C). Nogen umiddelbar forklaring på dette forhold kan ikke gives.

Salinitet ‰ S	Temperatur °C		
	13	16	18 8
15	0.38	0.63	0.84
20	0.19	0.64	1.02
25	—	0.84	1.00
30	0.13	0.80	1.02

*Tabel 3.2. Effekt af temperatur og salinitet på vækstraten (delinger/døgn) af *Chrysochromulina polylepis*.*

Ud fra tilsvarende forsøg med *Gyrodinium aureolum* er opstillet en model, der viser, at optimal vækst hos denne art findes ved 17,5–22,5°C og 24,5–34‰ saltholdighed. Den maksimale vækstrate blev eksperimentelt fundet ved 20°C og 22,3‰ (Nielsen & Tønseth 1991). Det må bemærkes, at både *Chrysochromulina polylepis*, som var årsag til den hidtil alvorligste opblomstring i danske farvande, og *Gyrodinium aureolum*, som gennem de senere år regelmæssigt har forekommet i store mængder i sensommer- og efterårsperioden, har deres højeste, måske maksimale, vækstrater ved saltholdigheder mellem 20 og 30‰ – forhold der ofte findes i danske farvande.

3.9 Konklusion

Kalenderåret 1989, som er den mest intensivt analyserede periode i dette Bøjeprojekt, har med hensyn til de generelle træk af biomasse- og artsdiversitets successionsmønstrene, markeret sig som et "typisk" år, som i mange aspekter fremtræder "lærebogsagtigt". Det er dog iøjnefaldende, blot ved at sammenligne efteråret 1988 med efteråret 1989, at der i et område som det sydlige Kattegat naturligvis er store år-til-år svingninger (forårsaget bl.a. af hydrografisk og meteorologisk variation), som gør det i praksis umuligt at definere og beskrive et standardforløb i planktonudvikling i det omskiftelige

sydlige Kattegat-område, med udgangspunkt i kortvarige datasæt.

Selvom artslisterne er lange (se Thomsen 1992), må vi konstatere, at de endnu formodentlig langt fra afspejler den faktiske diversitet, som findes i indre danske farvande. Vi skal her specielt pege på organismegrupper som de athecate dinoflagellater og heterotrofe nanoflagellater. Disse mangler til trods, føler vi os dog overbeviste om, at beskrivelsen af diversiteten på Bøjestationen (Thomsen 1992) vil kunne blive et værdifuldt grundlag for fremtidige, mere rutineprægede planktonundersøgelser i dette geografiske område.

3.10 Taksigelser

Uden kvalificeret assistance fra en skare af studerende (Steen Arlstad, Niels Daugbjerg, Lise Evald Hansen, Karin Jensen, Kith Skovgaard og Jette Buch Østergaard) var datamængden (specielt vedr. de kvantitative undersøgelser) i Hav90 projektet ikke blevet så omfattende som det nu er tilfældet. Også tak til de tre fagmodulstudenter (Nina Lundholm, Jette Skov, Karen-Marie Vinther-Larsen), som ledte efter *Nitzschia* arter i prøverne. Lisbeth Haukrogh har præpareret utallige prøver for elektronmikroskop, Lene Christiansen har hjulpet i mørkekammeret, og Lea Andersen har sørget for vask af glasvarer. Tak til alle, ikke blot for det udførte arbejde, men også for positive bidrag til det almindelige arbejdsklima.

3.11 Referencer

- Azam, F., Fenchel, T. Field, J.G., Gray, J.S. Meyer-Reil, L.A. & Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 257–263.
- Bjergskov, T., Larsen, J., Moestrup, Ø., Sørensen, H.M. & Krogh, P. 1990. Toksiske og potentieligt toksiske alger i danske farvande: Kontrolforanstaltninger, taxonomi, økologi, toksikologi. Luna-Tryk, Aps., Copenhagen. 200 pp.
- Drebos, G. 1974. Marines Phytoplankton. Georg Thieme Verlag. Stuttgart. 186 pp.
- Elbrächter, M. 1991: Food uptake mechanisms in phagotrophic dinoflagellates and classification. In: *The biology of free-living heterotrophic flagellates*. (Eds. D.J. Patterson & J. Larsen) The Systematic Association special volume No. 45. Clarendon Press.
- Fenchel, T. 1987. Ecology of Protozoa. Springer Verlag. 197pp.
- Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 19–38.
- Gaines, G. & Elbrächter, M. 1987. Heterotrophic nutrition. In: *Biology of Dinoflagellates*. (Ed. F.J.R. Taylor) Blackwell, Oxford pp. 224–268.

- Gaines, G. & Taylor, F.J.R. 1984. Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *J. Plank. Res.* 6 (6): 1057–61.
- Griessmann, K. 1913. Über marine Flagellaten. *Arch. Protistenk.* 32: 1–78.
- Hansen, G. & Larsen, J. 1992. Dinoflagellater (Dinophyceae). In: *Plankton i indre danske farvande. En analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat.* (Thomsen, H.A. ed.). Miljøstyrelsen, Danmark.
- Hansen, P. J. 1991. *Dinophysis* – a planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 201–204.
- Hasle, G. R. 1965. *Nitzschia* og *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group Pseudonitzschia. *Norske Vidensk.- Akad. Skr. I (Mat.- Naturv. Kl.)* 18: 1–45.
- Hasle, G. R. 1972. The distribution of *Nitzschia seriata* Cleve and allied species. *Nova Hedwigia Beiheft*, 39: 171–190.
- Hill, D.J., Moestrup, Ø. & Vørs, N. 1992. Rekylalger (Cryptophyceae). In: *Plankton i indre danske farvande. En analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat.* (Thomsen, H.A. ed.). Miljøstyrelsen, Danmark.
- Jacobson, D. M. & Anderson, D. M. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.* 22: 249–258.
- Kaas, H., Larsen, J. & Thomsen, H.A. 1988. Algeopblomstringen i foråret 1988. *Urt* 4: 119–124.
- Kimor, B. 1981. The role of phagotrophic dinoflagellates in marine ecosystems. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5: 164–173.
- Larsen, J. & Patterson, D.J. 1990. Some flagellates (Protista) from tropical marine sediments. *J. Nat. Hist.* 24: 801–937.
- Lessard, E. J. & Swift, E. 1985. Species-specific grazing rates of heterotrophic in oceanic waters measured with a dual-label radioisotope technique. *Mar. Biol.* 87: 289–296.
- Martin, J.L., Haya, K., Barridge, L.E. & Wildish, D.J. 1990. *Nitzschia pseudodelicatissima* – a source of domoic acid in the Bay of Fundy, eastern Canada. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 67: 177–182.
- Moestrup, Ø. & Andersen, R.A. 1991. Heterotrophic heterokonts. In: *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates.* (Patterson, D.J. & Larsen, J., eds). Syst. Assoc. Spec. Vol. 45. Clarendon Press, Oxford.
- Moestrup, Ø. & Thomsen, H.A. 1990. *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. *Biol. Skr.* 37,: 1–57.
- Moestrup, Ø. & Thomsen, H.A. 1992. Prasinophyceae og andre grønne flagellater. In: *Plankton i indre danske farvande. En analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat.* (Thomsen, H.A. ed.). Miljøstyrelsen, Danmark.
- Nielsen, M.V. & Tønseth, C.P. 1991. Temperature and salinity effect on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture. *J. Plankton Res.* 13: 389–398.

- Pocklington, R., Milley, J.E., Bates, S.S., Bird, C.J., De Freitas, A.S., & Quilliam, M.A. 1990. Trace determination of domoic acid in seawater and phytoplankton by high-performance liquid chromatography of fluorenylmethoxycarbonyl (FMOC) derivative. *Int. J. Environm. Anal. Chem.* 38: 351–368.
- Rao, D.N.S., Quilliam, M.A. & Pocklington, R. 1988. Domoic acid – a neurotoxic amino acid produced by the marine diatom *Nitzschia pungens* in culture. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 45: 2076–2079.
- Shapiro, L.P., Haugen, E.M. & Carpenter, E.J. 1889. Occurrence and abundance of green-fluorescing dinoflagellates in surface waters of the northwest Atlantic and Northeast Pacific oceans. *J. Phycol.* 25:189–191.
- Thomsen, H.A. 1986. A survey of the smallest eucaryotic organisms of the marine phytoplankton. In: *Photosynthetic Picoplankton*. (Platt, T. & Li, W.K.W., eds). *Cdn. Bull. Fish. & Aquatic Sci.* 214, pp. 121–158.
- Thomsen, H.A. (ed.) 1992. Plankton i indre danske farvande. En analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater i Kattegat). Miljøstyrelsen, Danmark.
- Vørs, N. 1992. Heterotrofe protister (ekskl. dinoflagellater, lorica-bærende choanoflagellater og ciliater. In: *Plankton i indre danske farvande. En analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat*. (Thomsen, H.A. ed.). Miljøstyrelsen, Danmark.

4. Mikrozooplankton

Per Juel Hansen & Torkel Gissel Nielsen¹.

Marinbiologisk Laboratorium (Københavns Universitet) Helsingør.¹
Nuværende adresse: Danmarks Miljøundersøgelser, Afd. for Hav–
miljø og Mikrobiologi, Charlottenlund.

4.1 Indledning

Mikroplankton omfatter organismer indenfor størrelsesspektret 20 – 200 µm, hvilket medfører at mikrozooplankton både omfatter protozooplankton og de mindste metazooer (Sieburth *et al.* 1978). Mikrozooplanktons græsning af fytoplankton og andet protozooplankton betragtes i dag som et vigtigt led i det marine pelagiske fødenet (Azam *et al.* 1983). Traditionelt har det for protozoernes vedkommende primært været ciliater, man har studeret, mens det blandt metazoerne har været hjuldryrene (Rotifere). Selvom eksistensen af farveløse dinoflagellater (furealger) har været kendt siden århundredeskiftet, specielt blandt algetaksonomer, er det først indenfor de seneste år, at denne gruppe af mikrozooplankton har haft planktonøkologernes interesse.

I dette kapitel vil vi fokusere på protozooplankton; metazooplankton < 200 µm er behandlet i kap 6. Blandt protozooplanktonet er både ciliater og heterotrofe dinoflagellater almindelige i Kattegat. Da de små (< 20 µm) former indenfor disse to organismegrupper ikke er behandlet andetsteds er de inkluderet i dette kapitel.

4.2 Fødeoptagelsesmekanismer

Dinoflagellater

Blandt heterotrofe dinoflagellater er følgende ordener almindelige i marint plankton: Dinophysiales, Peridinales, Gymnodiniales, Noctilucales. Ofte inddeltes dinoflagellaterne i thecate og nøgne (athecate) former, afhængigt af om de har et panser (theca) af cellulose eller ej.

Tre typer af fødeoptagelse er kendt hos heterotrofe dinoflagellater og de var alle repræsenteret i Kattegat.

En gruppe af arter, udelukkende nøgne former, optager hele partikler ved almindelig fagocytose (f. eks. *Gyrodinium*, *Gymnodinium*, *Polykrikos*). Fødepartiklen optages i området ved længdefuren bagerst i cellen (Gaines & Elbrächter 1987, Hansen 1991b). Under optagelse af meget store partikler tager dinoflagellaten form efter byttet.

En anden gruppe optager føden ved hjælp af et pallium: Et pseudopodium, som stikkes ud gennem flagelporen for at omslutte byttet

(f. eks. *Protoperidinium*, "Diplopsalis"-gruppen; se Jacobson & Anderson 1987, Hansen 1991b).

Den sidste gruppe indeholder arter som udsuger byttet ved hjælp af en pedunkel: Et slags sugerør. Denne form for fødeoptagelse kaldes myzocytose og er kendt hos både nøgne og thecate former (*Amphidinium*, *Gymnodium* hhv. *Dinophysis*, Gaines & Elbrächter 1987, Larsen 1988, Hansen 1991a,b). Det er karakteristisk, at en art aldrig er i stand til at optage føde på mere end én måde.

Heterotrofe dinoflagellater er i stand til at græsse alt lige fra bakterier, flagellater og kiselalger til andre dinoflagellater, ciliater og metazoer (f.eks. Jacobson & Anderson 1986, Gaines & Elbrächter 1987, Hansen 1991a,b). Detaljerede undersøgelser af fødestørrelselspektra hos disse organismer mangler dog fortsat.

Der blev ikke i undersøgelsesperioden fundet arter af mixotrofe dinoflagellater.

Ciliater

I marint plankton er følgende ciliat-ordener almindelige: Gymnostomatida, Oligotrichida, Tintinnida, Scuticociliatida.

To typer af fødeoptagelsesmekanismer er kendt hos marine planktoniske ciliater. Hovedparten af ciliaterne ernærer sig som filtratorer. De benytter de orale cilier som både transport- og fødeoptagelsesmekanisme (f.eks. *Strombidium*, *Tintinnopsis*, *Favella*, *Lohmaniella*). Den øvre grænse for størrelsen af fødepartikler bestemmes af oral diameteren, således at disse organismer højest kan optage partikler som er ca. 45% af den orale diameter. Den nedre grænse sættes af afstanden mellem de orale membraneller. Dette betyder at de mindste ciliater (10 µm) er i stand til at udnytte bakterier, mens de største former (100 µm) kan ernære sig af partikler på op til 45 µm (Jonsson 1986, Heinbokel 1978). Indenfor de sidste år har det vist sig, at adskillige slægter indenfor ordenen Oligotrichida indeholder og udnytter kloroplaster der stammer fra bytte-organismer, men tilbageholdes funktionelle i nogen tid (f.eks. *Strombidium* spp., *Tontonia* spp., *Laboea strobila*, Jonsson 1887).

Den anden gruppe af arter udgøres af "rovciilater". Disse er generelt i stand til at ernære sig af et bytte der er af samme størrelse eller endog større end dem selv. Dette opnås ved at have et "fleksibelt" mundapparat (f.eks. *Tiarina*).

Endelig har vi medtaget *Mesodinium* spp., som egentlig burde inkluderes i fytoplankton, da de har symbiotiske alger og kan så vidt vides ikke fagocytere partikler.

4.3 Materialer og metoder

Størrelsesfordelingen af fytoplankton blev bestemt ved at prøver fra

overfladen (2,5 m) blev filtreret på 25 mm nucleopore-filtre med porestørrelse på ca. 0,45 µm, 3 µm og 11 µm hhv. 50 µm nitex plankton net. Klorofyl blev extraheret i 96% ethanol og bestemt fluorometrisk.

Prøver til bestemmelse af biomasse af ciliater og heterotrofe dinofagellater blev indsamlet ugentligt gennem 1989. Desuden blev der samme år indsamlet prøver dagligt i to intensive perioder (marts/april, august/september).

Der blev taget prøver i to dybder, i overfladen (2,5 m) og i springlaget eller i dybden for maksimum fluorescens. Til bestemmelse af biomassen af heterotrofe dinofagellater > 20 µm og ciliater blev 300 ml havvand fikseret i Lugols opløsning (slut koncentration 1%). Organismerne i mindst 50 ml blev talt ved hjælp af omvendt mikroskopi. Bestemmelsen af thecate dinofagellater blev kontrolleret i netprøver fikseret med Lugol eller formalin. Denne procedur er ikke mulig til bestemmelse af de nøgne former, hvorfor bestemmelsen af disse blev kontrolleret på levende prøver. Heterotrofe dinofagellater (< 20 µm) blev talt ved hjælp af epifluorescens mikroskopi: 15 ml prøve fikseret i glutaraldehyd (slutkoncentration 1%) blev farvet med proflavin og filtreret ned på sort farvede nucleopore filtre (porestørrelse 1 µm).

Cellevoluminer blev beregnet for de enkelte arter, slægter og størrelsesklasser ud fra de lineære dimensioner under forudsætning af simple geometriske dimensioner. Kulstofindhold blev bestemt ved at multiplicere volumen med 0,071, 0,11 og 0,13 for hhv. ciliater, nøgne og thecate dinofagellater (Fenchel & Finlay 1983, Edler 1979, Lessard 1991)

Vækstrater for ciliater blev bestemt i størrelsesfaktionerede vandprøver (2,4 l). Tre fraktioner blev valgt: Ufraktioneret, < 200 µm og < 50 µm. Prøver blev inkuberet i ca. 24. timer ved *in situ* temperatur. Antallet af ciliater før og efter inkubation blev talt og vækstraten beregnet ved hjælp af følgende formel: $r = \ln(N(t)/N(0))/t$, hvor $N(0)$ og $N(t)$ er antallet af ciliater ved hhv. start og slutning af forsøg; t er inkubationstiden i timer. En forudsætning for denne beregning er, at der ingen prædation finder sted inden for de enkelte fraktioner.

Vækstrater for heterotrofe dinofagellater blev bestemt for 5 arter (i størrelsesspektret 250 til 25.000 µm³) ved 15°C. Vækstforsøgene blev udført i flasker (70–150 ml), som blev monteret på et planktonhjul (1–2 omdrejninger pr. minut) for at hindre sedimentation af alger.

4.4 Årstidsvariation

Fytoplankton

Årstidsvariationen af fytoplankton biomassen blev studeret i overfladen (2,5 m) og i springlaget eller dybde for maks. fluorescens. Resultaterne fra de to dybder var forholdsvis ens, hvilket muligvis kan skyldes vanskeligheder med at tage prøver i et tyndt algelag i springlaget. Kun resultater fra overfladen er vist på Fig. 4.1. Fytoplankton biomassen var lav i vinterperioden indtil marts og april hvor forårsopblomstring af kolonidannende kiselalger udvikledes. Fytoplanktonbiomassen domineredes af fraktionen > 50 µm (Fig. 4.1). De dominerende arter var *Chaetoceros debilis*, *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira nordenskiöldii*, *Thalassiosira* spp., *Thalassione-ma nitzschiooides* og *Skeletonema costatum*. Efter sedimentationen af forårsopblomstringen i april og indtil juli var fytoplankton biomassen generelt lav og nanoplankton udgjorde en betydelig del af biomassen (Fig. 4.1). Gennem denne periode fandtes de højeste klorofyl niveauer i springlaget (se kap. 9). I august-september blev springlaget delvist nedbrudt, hvilket igangsatte en opblomstring af dinoflagellater (*Ceratium furca*, *C. fusus*, *C. longipes*, *C. tripos*, *Dinophysis norvegica*, *Dinophysis* spp., *Prorocentrum minimum*, *P. micans*) (Fig. 4.1). Igennem resten af året bestod fytoplanktonet af en blanding af kiselalger, dinoflagellater og silicoflagellater, dog afsluttes året med en opblomstring af kiselalgen *Rhizosolenia alata*.

Heterotrofe dinoflagellater

Biomassen af de forskellige funktionelle grupper af heterotrofe dinoflagellater i overfladen (2,5 m) er vist på Fig. 4.2. Store (> 20 µm) heterotrofe dinoflagellater var særligt udbredte i tre perioder: Marts/april, august/september og november. I disse perioder havde de store heterotrofe dinoflagellater en biomasse som svarede til 13–77% af fytoplanktonbiomassen (Fig. 4.2); i et tilfælde dog op til 134% af fytoplanktonbiomassen.

Blandt de store former var de nøgne former mest udbredte i marts/april og igen i november (Fig. 4.2). Arterne *Gyrodinium dominans* og *G. spirale* dominerede om foråret, mens *Polykrikos schwartzii* var den altdominerende art i november (Fig. 4.3).

De thecate former var mest udbredte i marts/april og i august/september (Fig. 4.2). I foråret dominerede arterne *Protoperidinium pellucidum* og *P. conicum/leonis*. I sensommeren var *Protoperidinium divergens* og *P. pellucidum* dominerende (Fig. 4.3). De små (< 20 µm) heterotrofe dinoflagellater bestod hele året udelukkende af nøgne former, de var mest udbredte om sommeren (Fig. 4.2). I denne periode udgjorde de 1–5% af fytoplanktonbiomassen, resten af året lå de under 1% (Fig. 4.2).

Ciliater

Den sæsonmæssige fordeling af *Mesodinium rubrum* fulgte det generelle fytoplanktonmønster: En top om foråret (maksimale biomasser på 20–30 µg C l⁻¹), lav biomasse i sommerperioden, og en opblomstring i sensommeren som et respons på nedbrydningen af sommerens lagdeling og den deraf følgende tilførsel af næringssalte

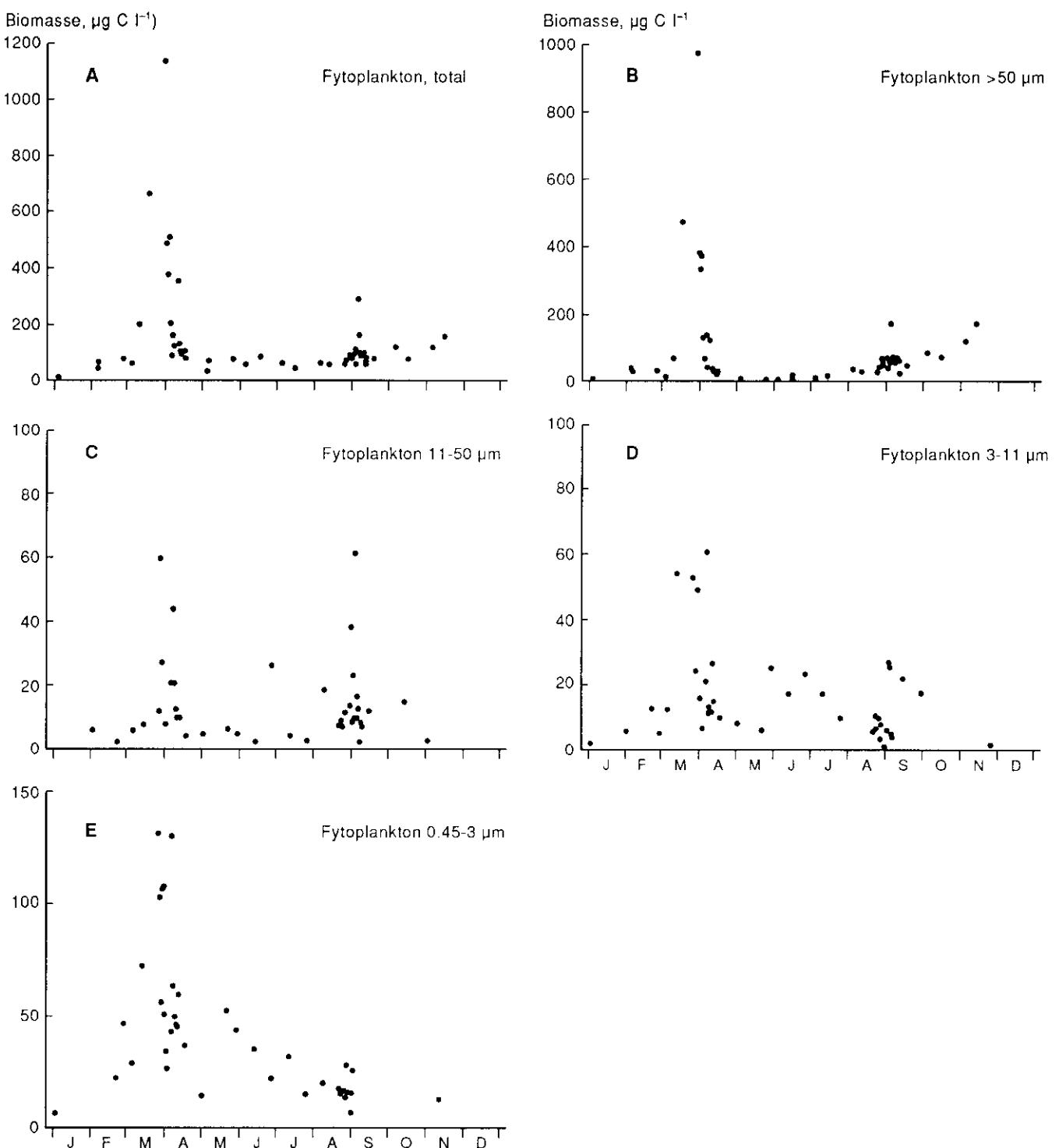


Fig. 4.1
 Årstidsvariation af fytoplanktonbiomasse i vandprøver fra 2,5 m dybde ($\mu\text{g kulstof pr. liter}$). (A) Total, (B) Fraktionen $> 50 \mu\text{m}$, (C) Fraktionen 11–50 μm , (D) Fraktionen 3–11 μm , (E) 0,45–3 μm .

til den fotiske zone (Fig. 4.4). Under forårsopblomstringen udgjorde *M. rubrum* 5% af fytoplanktonbiomassen; i et enkelt tilfælde 50%. Om sommeren var andelen generelt lav indtil efteråret, hvor de udgjorde op til 5% af fytoplanktonbiomassen (Fig. 4.4).

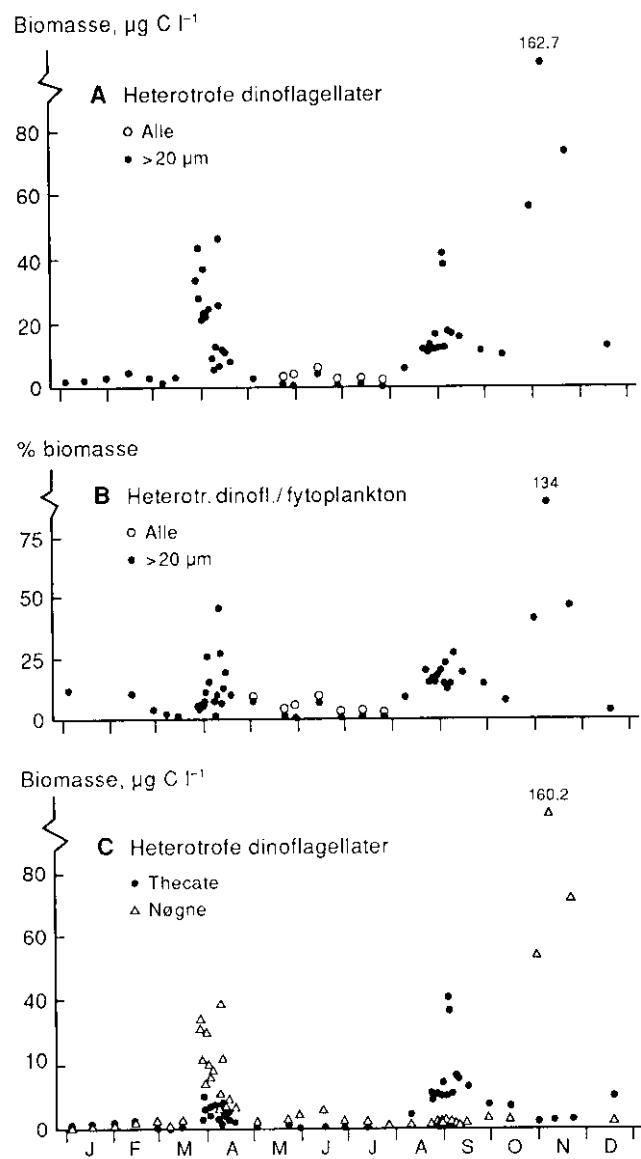


Fig. 4.2

Årstidsvariationen i biomassen af den heterotrofe dinoflagellatbiomasse ($\mu\text{g kulstof pr. liter}$) i vandprøver fra 2,5 m dybde. (A) Total, (B) Biomasse af heterotrofe dinoflagellater i % af fytoplankton, (C) Biomasse af nøgne og thecate heterotrofe dinoflagellater.

Den samlede biomasse af mixo/heterotrofe ciliater kulminerede i perioden lige efter forårsopblomstringen med en biomasse på op til $11 \mu\text{g C l}^{-1}$, hvilket svarer til ca. 10% af fytoplanktonbiomassen, herefter aftog biomassen til kun at udgøre få μg i efteråret. Ciliaterne udgjorde midt på sommeren en biomasse svarende til 30% af fytoplanktonet (Fig. 4.4).

Biomassen af de forskellige funktionelle grupper af ciliater i overfladen (2,5 m) er vist på Figs 4.4 og 4.5. Med funktionelle grupper menes dels hvorvidt organismerne er auto-, mixo-, heterotrofe. For mixo- og heterotrofe organismer benyttes termen ligeledes til at inddelte organismer i grupper som ernærer sig af samme spektrum af

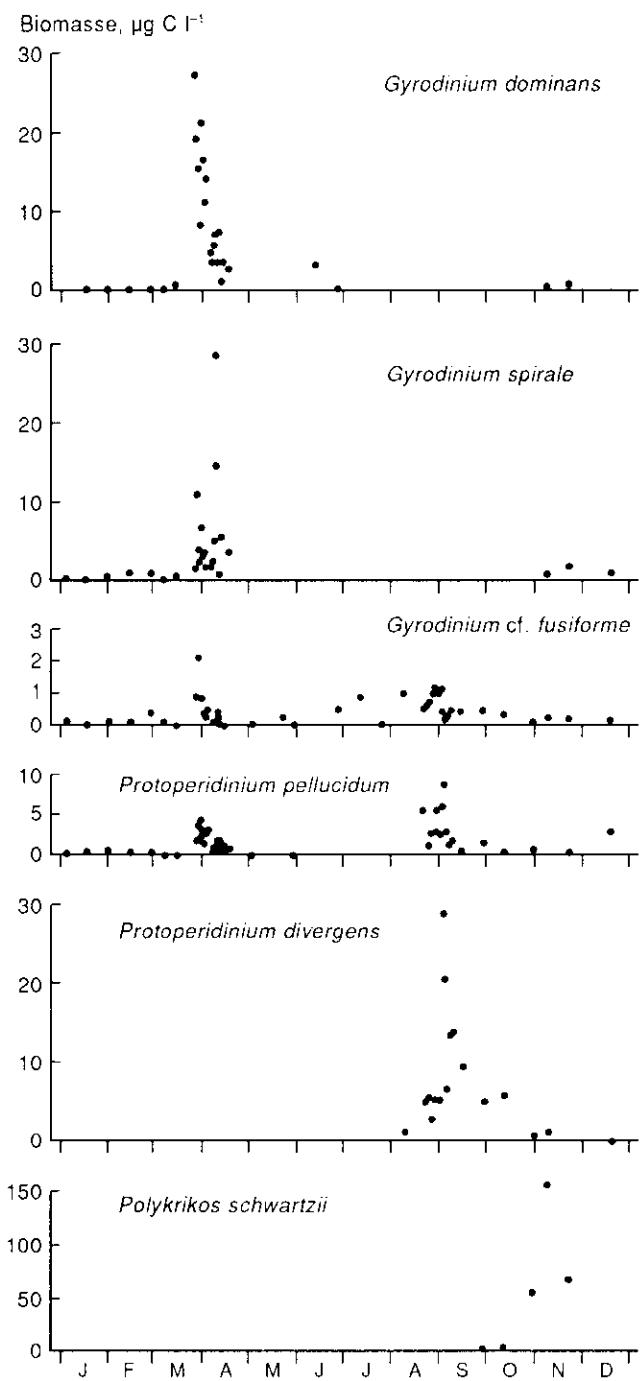


Fig. 4.3
 Årstidsvariation i biomassen af nogle vigtige arter af heterotrofe dinoflagellater ($\mu\text{g kulfstof pr. liter}$).

partikelstørrelser. Forekomsten af den obligat autotrofe ciliat *Mesodinium rubrum* var størst i marts/april, men en lille top forekom også i sensommeren. Samme årstidsvariation blev observeret hos de mixotrofe ciliater (domineret af *Laboea strobila* og *Tontonia* spp.).

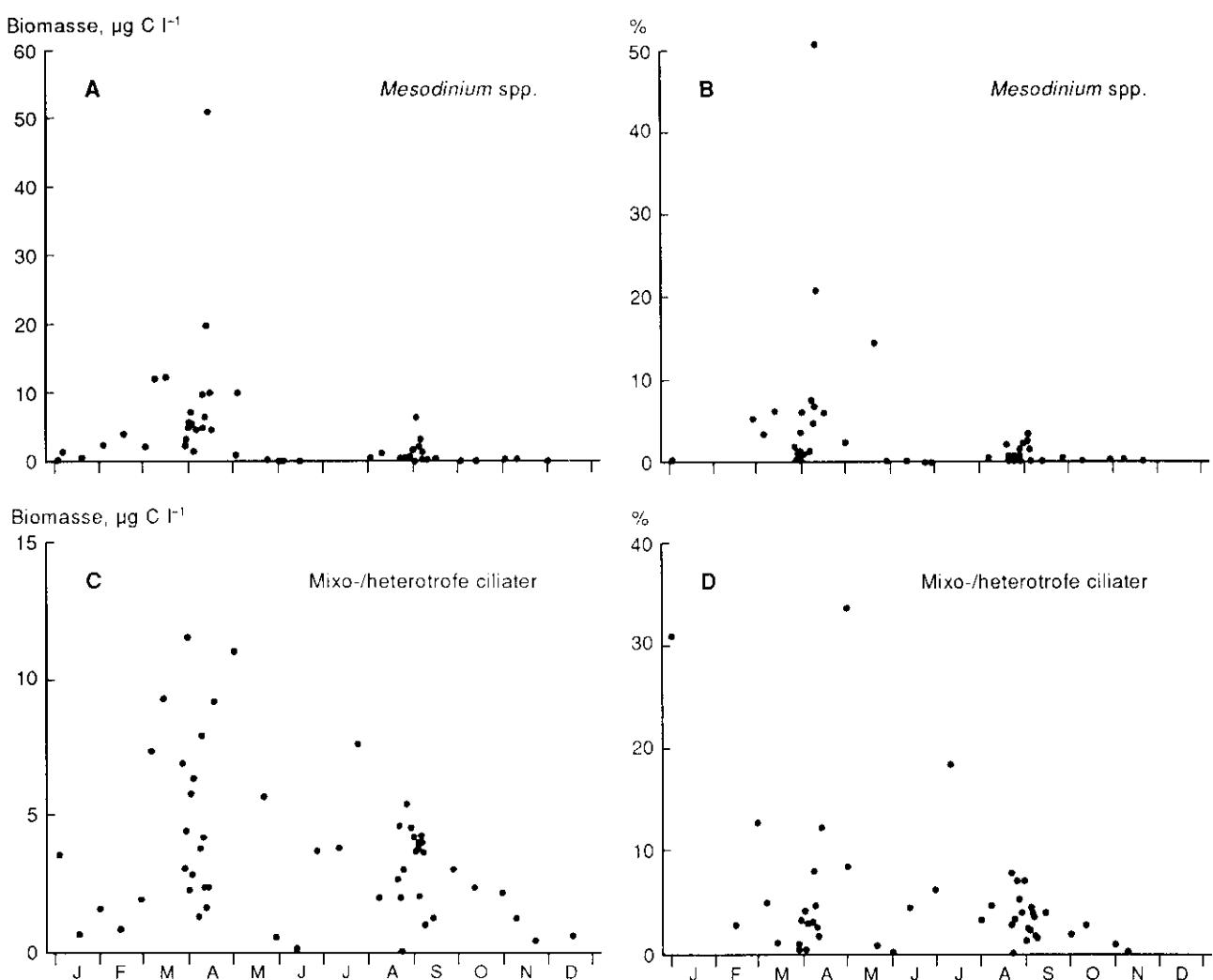


Fig. 4.4
 Årstidsvariation i biomasse ($\mu\text{g kulstof pr. liter}$) af henholdsvis autotrofe og mixo/heterotrofe ciliater. (A) Autotrofe (*Mesodinium* spp.), (B) Autotrofe i % af fytoplankton, (C) Mixo/heterotrofe, (D) Mixo/heterotrofe i % af fytoplankton.

Biomassen af de nøgne ciliater var domineret af store former på ca. 50 μm (hovedsageligt *Lohmaniella spiralis*, *Strombidium emergens* og *S. conicum*). Disse ciliater var mere eller mindre jævnt udbredt gennem hele året. De mindste (10–20 μm) nøgne ciliater (*Lohmaniella oviformis* og *Strombidium* spp.) havde en tilsvarende biomasse fordeling med hovedudbredelse i forårs og sensommerperioderne. Scuticociliater havde deres største udbredelse i perioden umiddelbart efter forårsopblomstringen.

De store tintinnider (domineret af *Tintinnopsis campanula*, *Tintinnopsis* sp, *Parafavella denticulata*, *Favella* sp.) nåede deres største udbredelse i forbindelse med forårsopblomstringen. Blandt de mindste tintinnider (ca. 50 μm) forekom *Stenosomella* sp., *Eutintinus* sp., *Tintinnopsis beroida* og *T. parvula*) i forbindelse med

forårsopblomstringen, mens *Helicostomella subulata* dominerede i sensommeren.

Rovciliater (domineret af *Didinium* spp. og *Tiarina fusus*) var mest udbredte om efteråret.

4.5 Trofisk rolle

Heterotrofe dinoflagellater

Detaljerede studier af heterotrofe dinoflagellaters trofiske rolle mangler. Studier af hvilke arter, der forekommer sammen med høje koncentrationer af et givent fødeemne, kan dog give en idé om fødepræferencer. Tre sådanne episoder fandtes i Kattegat i 1989: Opblomstringen af kiselalger i foråret, sommer-dominansen af nanoplankton, samt forekomsten af store autotrofe dinoflagellater i sensommeren.

Store nøgne såvel som thecate heterotrofe dinoflagellater opnåede store biomasser i forbindelse med forårsopblomstringen af kiselalger. Smetacek (1981) fandt en lignende respons af både nøgne og thecate former i Kiel bugt, mens andre har fundet en dominans af thecate former i andre kystnære farvande (Jacobson 1987, Lessard 1991). Bursa (1961) fandt høje koncentrationer af en nøgen heterotrof dinoflagellat i Arktis. Dette viser at både de nøgne og de thecate former er i stand til at tiltage i antal på grundlag af kiselalgeopblomstringer, selvom disse er domineret af kolonidannende og børstebærende former.

Kun nøgne former af heterotrofe dinoflagellater var tilstede i det nanoplankton-dominerede sommerplankton, hvoraf en betydelig del var < 20 µm. En tilsvarende observation blev gjort af Bjørnsen & Kupparinen (1991) i Weddell havet ved Antarktis. De forholdsvis store thecate former er her tilsyneladende ude af stand til at konkurrere med de nøgne former når plankton udgøres af små fødeemner. Dette blev bekræftet med laboratorieforsøg, hvor nanoflagellaten *Rhomonas baltica* blev tilsat vandprøver, som indeholdt både thecate og nøgne former af heterotrofe dinoflagellater. Det var altid populationer af nøgne former, der tiltog i antal og blev de dominerende prædatorer. En lille thecat heterotrof dinoflagellat (*Oblea rotunda*, 20 µm) er i stand til græsse på små flagellater (10 µm) (Jacobson & Anderson, 1986), men når den forekommer i store mængder i naturen, er det enten sammen med dinoflagellater (20–30 µm) eller kiselalger (Jacobson 1987, Lessard 1991).

Fytoplankton i sensommeren var domineret af store thecate dinoflagellater. Fraktionen af fytoplankton > 50 µm udgjorde omkring 75% af fytoplanktonbiomassen, og bestod overvejende af *Ceratium* spp. I denne periode var de eneste heterotrofe dinoflagellater af betydning store thecate former. De eneste nøgne former som var tilstede, var så små at de ikke var i stand til at græsse disse store fytoplanktonarter. Under en *Ceratium* spp. opblomstring i Kiel bugt fandt Smetacek (1981), at de to typer af heterotrofe dinoflagellater

var tilstede i lige store mængder. Det er uklart, hvorfor der ikke var nogle store nøgne former tilstede i Kattegat på dette tidspunkt.

Ciliater

Blandt de heterotrofe ciliater er det primært de store tintinnider (100 µm), som kan udnytte forårsopblomstringen af kiselalger, og det er da også her denne gruppe har sin største forekomst (Fig. 4.5). Biomassen af de små og mellemstore former af heterotrofe nøgne ciliater (10–20 µm og 30–60 µm) er relativ konstant fra og med forårsopblomstringen til midt i september. Deres forekomst falder sammen med udviklingen af de mindste fytoplankton grupper (fraktionerne 0,45–3 µm og 3–11 µm); deres størrelse ligger indenfor det størrelsesspektrum af partikler som disse ciliater kan optage. Dertil skal naturligvis lægges biomasse af heterotrofe former af nanoplankton, som også danner fødegrundlag for denne gruppe (se kap. 4).

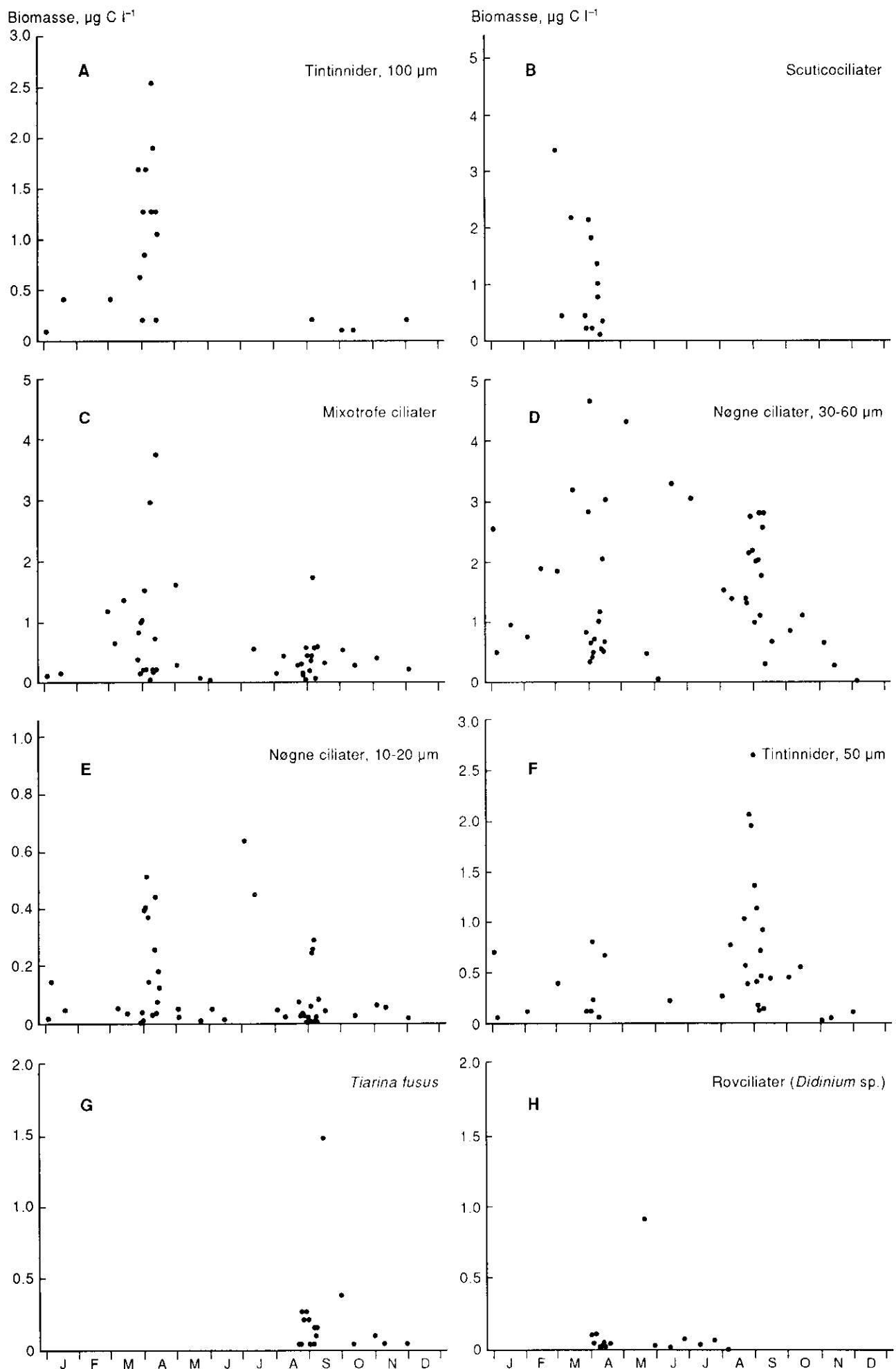
De små tintinnider (ca. 50 µm) har deres hovedudbredelse i forbindelse med efterårsopblomstringen af dinoflagellater. Her er det primært en 350 µm lang art, *Helicostomella subulata*, der dominerer. Da munddiameteren hos denne art er ca. 25 µm er den således ikke i stand til at udnytte de store autotrofe dinoflagellater, men må græsse de mindste planktonformer (0,45–11 µm). Umiddelbart er det vanskeligt at forstå, hvorfor denne art forekommer netop her; det kan ikke udelukkende forklares udfra fødestørrelsesspektret og andre regulerende faktorer må derfor tages i betragtning.

Den eneste ciliat som i Kattegat i 1989 var i stand til at græsse på efterårsopblomstringen af *Ceratium* spp. var rovciliaten *Tiarina fusus* (Nielsen 1991). Denne art viste sig da også at have sin forekomst nært korreleret til netop disse store planktonalger.

Hvis årstidsvariationen i ciliatbiomassen i Kattegat sammenlignes med et mere eutroft område f.eks. Limfjorden, fremkommer nogle væsentlige forskelle. Biomassen er generelt højere og mere svingende i de lavtvandede fjordområder end i de åbne havområder (Andersen & Sørensen 1986, Verity 1986). Andersen & Sørensen (1986) konkluderede på basis af observationer af koblede svingninger mellem ciliater og nanoplankton at ciliatbiomassen i Limfjorden var reguleret af den tilgængelige fødemængde. I Kattegat er ciliatbiomassen på trods af deres store vækstpotentiale relativ konstant og tilsyneladende ikke fødebegrænset. Men bestanden er tilsyneladende reguleret af prædation fra mesozooplankton (jvf. Fig. 4.8 og Nielsen & Kiørboe 1991).

Fig. 4.5

Årstidsvariation i biomasse (µg kulstof pr. liter) af nogle vigtige funktionelle grupper af ciliater. (A) Tintinnider (100 µm), (B) Scuticociliater, (C) mixotrofe ciliater, (D) nøgne ciliate (30–60 µm), (E) nøgne ciliater 10–20 µm, (F) Tintinnider (50 µm), (G) *Tiarina fusus* (rovciliat), (H) rovciliater (*Didinium* sp.)



4.6 Eksempler på græsningsregulering af ciliater og heterotrofe dinoflagellater

I sensommeren (1989) opstod en opblomstring af store autotrofe dinoflagellater, *Ceratium* spp. Kun de thecate former af heterotrofe dinoflagellater reagerede ved at øges i antal på denne opblomstring.

Dette til trods for, at der eksisterer nøgne heterotrofe former i Kattegat, som kan udnytte disse store planktonalger. Nielsen (1991) studerede neritiske copepoders græsning på de store former af autotrofe dinoflagellater (*Ceratium* spp.) og fandt at de dominerende copepodarter var ude af stand til at græsse dem på grund af deres kraftige theca. Så måske skyldes manglen af store nøgne heterotrofe dinoflagellater i denne periode, at mesozooplankton-græsningen var mere effektiv på nøgne end på thecate former. Et tilsvarende eksempel hos ciliaterne kan findes i den samme periode. Her er forekomsten af de små tintinnide ciliater domineret af den lange tintinnid *Helicostomella subulata*, som må formodes at være uhåndterbar for de dominerende vandlopper.

Et eksempel på, at det ikke kun er mesozooplankton som kan optræde som prædator på ciliaterne stammer ligeledes fra den samme periode. En af de få ciliater, som er i stand til at græsse på *Ceratium* spp., er rovciliaten *Tiarina fusus*. Forsøger denne ciliat at græsse på heterotrofe arter af dinoflagellat-slægten *Dinophysis*, som forekommer på samme årstid, bliver ciliaten selv bytte. Altså et eksempel på at ikke bare mesozooplankton kan regulere biomassen af ciliater, men også andre protozooer kan være i stand til det (Hansen 1991b).

Effekten af en tidsmæssigt begrænset upwelling på planktonfødekædens struktur, blev undersøgt i forbindelsen med en storm i oktober/november 1988 (Nielsen & Kiørboe 1991). Før stormen var vandsøjlen lagdelt og algebiomassen næringsaltbegrenset. Tilførslen af næringssalte til den fotiske zone, på grund af den vindinducererde opblanding, medførte en kraftig stigning i algebiomassen og primærproduktionen. De heterotrofe ciliater reagerede ikke på stigningen i fytoplanktonbiomassen, da der allerede før stormen var nok føde til maksimal fødeoptagelse. Beregninger viste at copepoderne var i stand til at græsse den daglige produktion af ciliater, hvorfor der ikke observeredes en stigning i antallet af disse. *Mesodinium rubrum* reagerede derimod, som fytoplankton, kraftigt på den øgede mængde af næringssalte. Laboratorieforsøg har vist, at copepod-græsning på *M. rubrum* er mindre, end hvad man ud fra deres størrelse skulle forvente på grund af deres meget kraftige flugt respons (Jonsson & Tiselius 1990).

4.7 Vækstrater

Vækstrater som funktion af temperaturen blev undersøgt for 4 størrelses klasser af nøgne ciliater. Udfra disse data kan en Q_{10} på 2,62 beregnes, hvilket stemmer godt overens med data fra litteraturen. Et eksempel på en vækst/temperatur relation er vist på Fig. 4.6.

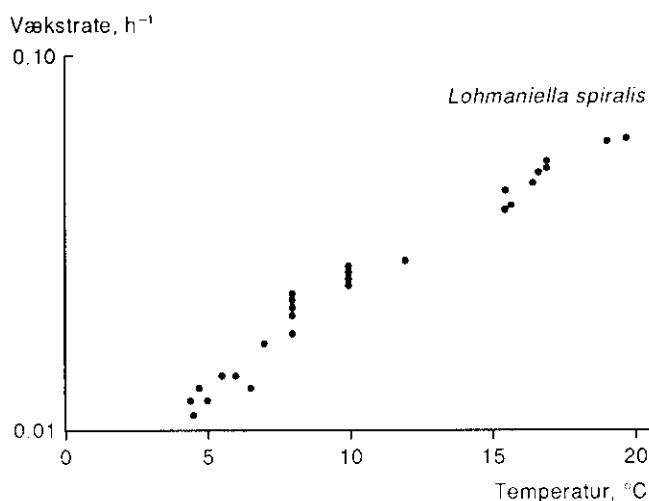


Fig. 4.6
Vækstrate af *Lohmaniella spiralis* som funktion af temperatur.

For nogle størrelsesgrupper af ciliater er vækstraten ved 10°C beregnet og vist på Fig. 4.7. På denne figur er ligeledes vist regressionen opnået på basis af data fra laboratorieforsøg (Fenchel & Finlay 1983). For hovedparten af størrelsesgrupperne er der god overensstemmelse med laboratoriebestemte værdier. Dette viser, at mixo/heterotrofe ciliater tilsyneladende ofte vokser med maksimale vækstrater i Kattegat. Ved inkubationerne af de fraktionerede vandprøver blev antallet af den autotrofe *Mesodinium rubrum* også opgjort, men i de fleste inkubationer blev der registeret nul eller endda negativ vækst. Disse ciliater kan åbenbart ikke tåle fraktioneringsprocessen.

Den maksimale vækstrate for 5 arter af heterotrofe dinoflagellater blev målt i laboratoriet. Resultaterne er vist på Fig. 4.7 sammen med felt- og laboratoriebestemte vækstrater for ciliater ($Q_{10} = 2,5$ er valgt for heterotrofe dinoflagellater). Disse resultater viser, at ciliater har en væsentlig højere maksimal vækstrate sammenlignet med heterotrofe dinoflagellater af samme størrelse (ca. 3 gange). Dog er det således, at vækstraten (som funktion af cellevolumen) for begge grupper aftager med stort set samme koefficient ($b = -0,24$ & $-0,30$).

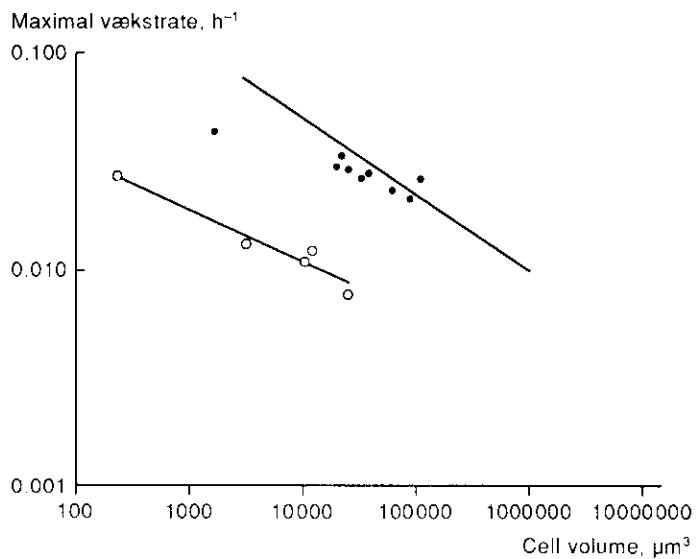


Fig. 4.7

Vækstrater som funktion af cellevolumen ved 10°C ($Q_{10} = 2,5$). (Åbne symboler): heterotrofe dinoflagellater, (Lukkede symboler): mixo/heterotrofe ciliater (felt-data). Den øverste regressionlinie er fra laboratoriedata på ciliater (Fenchel & Finlay 1983), mens den nederste er beregnet på grundlag af de opnåede data på de heterotrofe dinoflagellater.

4.8 Kvantitativ betydning i Kattegat

Udfra temperatur/vækst regressionerne og under antagelse af en væksteffektivitet på 40% kan ciliaternes potentielle græsning på fytoplankton beregnes (Fig. 4.8). Under forårsopblomstringen var

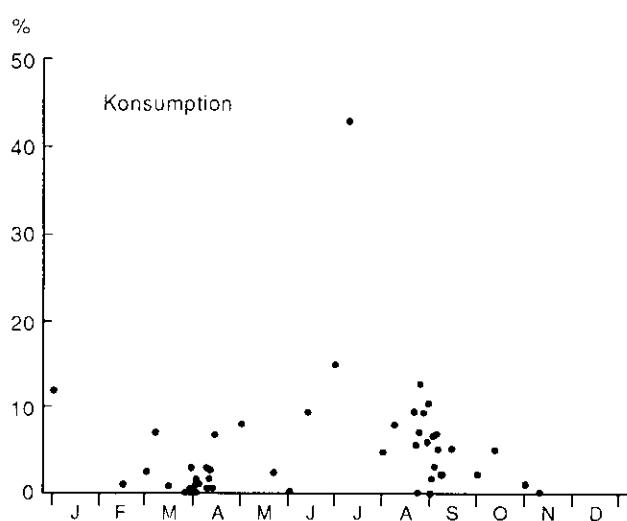


Fig. 4.8

Årstidvariation i ciliaternes potentielle græsning i % af fytoplanktonbiomasse.

ciliaternes græsning ringe (ca. 2% pr. dag). I sommerperioden var de i stand til at græsse omkring 20% pr. dag, dog enkelte dage op til 100% d^{-1} . Under *Ceratium* opblomstringen var græsningspotentialet af størrelsesordenen 10–20% pr. dag.

For dinoflagellaterne er den eksisterende viden meget lille hvad angår deres funktionelle respons. Hvis vi antager, at de ligesom ciliaterne vokser med maksimal rate i Kattegat og har en vækstefektivitet på 40%, fremkommer følgende estimat af denne gruppens potentielle græsning af fytoplanktonbiomassen. Under toppen af forårsopblomstringen (28. marts – 1. april) vil de heterotrofe dinoflagellaters potentielle græsning være 2,5% af fytoplanktonbiomassen pr. dag mens i perioden efter (2. april – 14. april) vil den udgøre 7,5% d^{-1} . I sommerperioden vil de være i stand til at græsse gennemsnitlig 9% af fytoplanktonbiomassen pr. dag, mens græsningspotentialet under *Ceratium* opblomstringen i sensommeren vil være ca. 20% pr. dag.

4.9 Konklusion

Mikrozooplankton spiller en vigtig rolle i kulstof omsætningen i Kattegat. Vi estimerede, at 10–20% af fytoplanktonbiomassen typisk bliver græsset pr. dag. Det var en overraskelse, at heterotrofe dinoflagellater ofte opnåede en biomasse, som overgik ciliaternes, specielt i perioder domineret af store fytoplankton former. Til gengæld fandt vi, at den maksimale vækstrate for ciliater var ca. 4 gange højere end for heterotrofe dinoflagellater af samme størrelse. De heterotrofe dinoflagellaters økologiske niche er således karakteriseret af preferens for store fødepartikler hvormed de adskiller sig fra ciliaterne. De to grupper af mikrozooplankton udfylder således hver deres niche i det marine planktonfødenet.

4.10 Referencer

- Andersen, P. & Sørensen, H.M. 1986. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 33:99–109.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. & Thingstad, F. 1983. The ecological role of watercolumn microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:257–263.
- Bjørnsen, P. & K. Kupparinen, J. 1991. Growth and herbivory by heterotrophic dinoflagellates in the Southern Ocean, studied by microcosm experiments. Mar. Biol. 109:397–405.
- Bursa, A.S. 1961. The annual oceanographical cycle in the Canadian Arctic. II. The phytoplankton. J. Fish. Res. Bd Can. 18:563–615.
- Edler, L. 1979. Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyl. The Baltic Marine Biologists Publication No. 5:1–38.

- Fenchel, T., Finlay, B.J. 1983. Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoa. *Microb. Ecol.* 9:99–122.
- Gaines, G. & Elbrächter, M. 1987. Heterotrophic nutrition. In: Taylor, F.J.R. (ed.) *The biology of dinoflagellates*. Blackwell, Oxford, p. 224–268.
- Hansen, P.J. 1991a. Dinophysis – A planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69:201–204.
- Hansen, P.J. 1991b. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73:253–261.
- Heinbokel, J.F. 1978a. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. *Mar. Biol.* 47:177–189.
- Heinbokel, J.F. 1978b. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations. *Mar. Biol.* 47:191–197.
- Jacobson, D.M. 1987. The ecology and feeding behavior of heterotrophic dinoflagellates. Ph.D. thesis. Massachusetts Institute of Technology/Woods Hole Oceanographic Institution.
- Jacobson, D.M. & Anderson, D.M. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.* 22:249–258.
- Jonsson, P.R. 1986. Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33:568–572.
- Jonsson, P.R. 1987. Photosynthetic assimilation of inorganic carbon in marine oligotrich ciliates (Ciliophora, Oligotrichina). *Mar. Microb. Food Webs* 2:55–68.
- Jonsson, P.R. & Tiselius, P. 1990. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60:35–44.
- Lessard, E. 1991. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments. *Mar. Microb. Food Webs* (in press).
- Nielsen, T.G. 1991. Contribution of zooplankton grazing to the decline of a *Ceratium* bloom. *Limnol. Oceanogr.* 36:1092–1106.
- Nielsen, T.G. & Kiørboe, T. 1991. Effects of a storm event on the structure of the pelagial food web with special emphasis on planktonic ciliates. *J. Plankton Res.* 13:35–51.
- Sieburth, J.M., Smetacek, V. & Lenz, J. 1978. Pelagial ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23:1256–1263.
- Smetacek, V. 1981. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* 63:1–11.
- Verity, P.V. 1986. Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29:105–115.

5. Mesozooplankton, produktion og græsning

¹Thomas Kiørboe & ²Torkel Gissel Nielsen

¹Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Charlottenlund

²Marinbiologisk Laboratorium
(Københavns Universitet) Helsingør og
Danmarks Miljøundersøgelser,
Afd. for Havmiljø og Mikrobiologi

5.1 Indledning

Mesozooplankton er den del af zooplanktonet som er større end 200 µm. Det omfatter en række holoplanktoniske grupper (organismer som gennemfører hele deres livscyklus i pelagialet, f.eks. vandlopper) og til tider store mængder meroplankton (udviklings- og spredningsstadier af organismer, hvis voksne former findes på bunden).

I marine områder domineres mesozooplanktonet af vandlopper i hovedparten af året. Pelagiske vandlopper har historisk haft en central placering i opfattelsen af den marine fødekæde. Steele (1974) argumenterede for vandloppernes væsentlige betydning for den pelagiske kulstofomsætning i Nordsøen, og antog at vandlopperne var ansvarlige for omsætningen af hovedparten af primærproduktionen, samt at deres fækaliepiller udgjorde det væsentligste input til de bundlevende dyr. Derudover udgør vandlopperne en væsentlig del af fødegrundlaget for fiskelarver og planktivore fisk og dermed grundlaget for et væsentligt kommersIELT fiskeri.

Op gennem 70'erne ændredes opfattelsen af det pelagiale fødenet. Det viste sig blandt andet at den mikrobielle løkke (bakterier-flagellater-ciliater) (se kapitel 9) periodisk kan være mere betydende end vandlopperne og den "klassiske" fødekæde (fytoplankton-vandlopper-fisk) i omsætningen af fytoplanktonet.

Fordelingen af fytoplanktonproduktionen mellem omsætning i den "klassiske" fødekæde og den mikrobielle løkke beror først og fremmest på størrelsesfordelingen af planktonalger. Små alger (<5–10 µm; nano- og picoplankton) omsættes først og fremmest bakterielt eller ædes af protozoer, medens større alger (>5–10 µm) potentelt ædes af mesozooplantonet. Biomasse og størrelsesfordeling af fytoplanktonet afhænger ultimativt af hydrodynamiske processer. Det antages således normalt at oligotrofe, vertikalt lagdelte havområder er karakteriseret af små former og lav biomasse, medens mere turbulente og vertikalt opblandede, eutrofe områder domineres af større former (f.eks. kiselalger) og er karakteriseret af

større biomasse (f.eks. Malone 1980, Legendre 1981, Cushing 1989). Dette skyldes de forskellige lys- og næringsforhold i lagdelte og opblandede vandmasser (f.eks. Kiørboe *et al.* 1990) såvel som forskelle i prædationsmortalitet mellem store og små alger.

Nano- og picoplankton og bakterier har generationstider af samme størrelsesorden (timer-dage) som deres prædatorer, flagellater og ciliater. Flagellater og ciliater er derfor i vid udstrækning i stand til at kontrollere populationsstørrelserne af byttepopulationerne (f.eks. Andersen & Fenchel 1985), og dette forklarer den relativt konstante koncentration af såvel bakterier (10^5 - 10^6 ml $^{-1}$) som nano- og picoplankton i havet (0,1-1,0 µg klorofyl l $^{-1}$). I modsætning hertil har vandlopper og det øvrige mesozooplankton generationstider, der generelt er mindst en størrelsesorden længere end netplanktonets (der er dog undtagelser, f.eks. dafnier). Mesozooplanktonet er derfor normalt ikke i stand til at kontrollere netplanktonets biomasse, og synes ofte, især under masseopblomstringer, kun at æde en relativt beskeden del af den tilgængelige fytoplanktonproduktion (f.eks. Nicolajsen *et al.* 1983, Tiselius 1988, Nielsen & Richardson 1989). Disse forskelle i generationstider har nogle vigtige implikationer. For det første kan det simpelthen begrunde eksistensen af større fytoplanktonarter i havet, trods disses ringe næringsoptagelses- og konkurrence-potentiale i forhold til små arter; store formers prædationsmortalitet er ganske enkelt ringere end små formers. For det andet kan det forklare hvorfor koncentrationen af netplankton – i modsætning til koncentrationen af nano- og picoplankton – typisk er meget variabel i havet (Malone 1980): Når "nye" næringssalte introduceres i den fotiske zone, f.eks. p.gr.a. lokaliseret eller temporært forøget vertikal opblanding, vil såvel store som små alger tiltage i biomasse. De små former kontrolleres imidlertid snart af små, hurtigtvoksende prædatorer, hvorimod de store arter kan fortsætte biomassetilvæksten stort set ugræssede, indtil nærings-saltene er brugt op, hvorefter størstedelen af opblomstringen sedermerterer til havbunden. Opblomstringer af store former er derfor et karakteristisk træk i episodiske miljøer, hvor der tilføres nye næringssalte til det belyste overfladelag. Dette fører endelig til en formodning om, at fødetilgængeligheden for, og dermed produktiviteten af, vandlopper og det øvrige mesozooplankton er meget variabel i tid og rum og tæt koblet til hydrodynamiske processer, der periodisk tilfører næringssalte til den fotiske zone; derimod forventes biomassen af mesozooplankton at variere stort set uafhængigt af fødekonzcentrationen p.gr.a. lange generationstider og et stærkt forsinket numerisk respons (Kiørboe 1991).

I det følgende vil mesozooplanktonets sammensætning og betydning for omsætningen i danske farvande (specielt ved Bøjestationen i det sydlige Kattegat) blive beskrevet og diskuteret i relation til hydrodynamiske processer og på grundlag af observationer og data indsamlet under Havforskningsprogram 90. Vi vil i denne fremstilling især belyse den episodiske karakter af mesozooplanktonets produktion. Hovedvægten er lagt på de planktoniske vandlopper, idet denne gruppe dominerer mesozooplanktonet. For en mere detaljeret

gennemgang af de opnåede resultater og konklusioner henvises til de originalafhandlinger, som er blevet til på grundlag af de indsamlede data (Tisellius 1989, Haslund & Fryd 1990, Kiørboe *et al.* 1990, Kiørboe & Nielsen 1990, Nielsen *et al.* 1990, Fryd *et al.* 1991, Kiørboe 1991, Nielsen & Kiørboe 1991, Peterson *et al.* 1991, Nielsen in press, Tisellius *et al.* in press).

5.2 Materiale og Metoder

Mesozooplankton blev indsamlet dagligt under 4 intensive, 3-ugers prøvetagningsperioder i 1988 og 1989 (juni 1988; oktober-november 1988; marts-april 1989 og august-september 1989) og desuden ca. hver 14. dag gennem hele 1989. Biomasseprøver blev indsamlet ved hjælp af en dykpumpe ($400 \text{ l}^{-1} \text{ min}^{-1}$) monteret med et 50 μm net. Pumpen blev med jævn hastighed ($5-10 \text{ m min}^{-1}$) hævet fra bunden til overfladen. Prøverne blev konserveret i 2% formalin. I laboratoriet blev zooplankton i en delprøve talt. Alt mesozooplankton blev henført til hovedgrupper, og alle vandlopper tillige arts- og stadiebestemt og længdemålt. Biomassen af vandlopper blev herefter beregnet på basis af længde-vægt regressioner fra litteraturen (se Kiørboe & Nielsen 1990).

Vandloppernes produktion blev bestemt ved hjælp af ægproduktionsmetoden (Kiørboe *et al.* 1985a, Berggreen *et al.* 1988). Vandlopper blev indsamlet i overfladevandet med et WP-2 net (200 μm) og indholdet af den ikke-filtrerende cod-end (netdåse) blev forfyndet ca. 10 gange i en 100 liters termokasse. Indenfor 3 timer blev voksne hunner frasorteret og overført til 600 ml flasker med vand fra indsamlingsdybden. For hver af de dominerende arter blev 4-6 flasker (hver med 3-6 hunner) monteret på et planktonhjul og inkuberet i et kølerum ved *in situ* lys og temperatur i et døgn. Ved forsøgets slutning blev æggene talt, hunnerne målt og den specifikke ægproduktionsrate beregnet. Produktionen af copepoder blev estimeret ved at antage, at hunnernes specifikke ægproduktionsrate er repræsentativ for de specifikke væksrater af alle udviklingsstadier (Berggreen *et al.* 1988, Fryd *et al.* 1991). Dvs., produktionsrate = specifik ægproduktionsrate \times biomasse (af alle stadier). Metodeundersøgelser gennemført under projektet har vist at denne metode giver et konservativt estimat af produktionen, idet ungdomsstadier af vandlopper, specielt nauplier, i perioder vokser betydeligt hurtigere end de voksne (Haslund & Fryd 1990, Peterson *et al.* 1991).

Endelig er vandloppernes konsumptionsrater estimeret ved at antage en bruttovæksteffektivitet på 33% (Kiørboe *et al.* 1985b). Dvs., konsumptionsrate = $3 \times$ produktionsrate.

Denne rapport omhandler primært data indsamlet ved Bøjestationen i det sydlige Kattegat. Imidlertid præsenteres også udvalgte data fra studier under Hav90 i Skagerrak, der kan belyse problemstil-

lingen. Disse data er indsamlet efter samme retningslinier, som beskrevet for Kattegatstationen.

5.3 Sæsonvariationer i plankton

I det følgende beskrives og diskuteres variationer i planktonet ved målebøjen i sydlige Kattegat gennem 1989, med særlig vægt på vandloppernes produktion og biomasse. Specielt skal vi se på tre årligt tilbagevendende fytoplanktonopblomstringer og på vandloppernes respons herpå: forårsopblomstringen i marts-april, opblomstringen af dinoflagellater i august-september, og efterårsopblomstringen i november-december. Alle disse tre opblomstringer er karakteriseret af store former og relativt høje biomasser (Fig. 5.1). I et senere afsnit beskriver vi sæsonvariationerne i mesozooplanktonets sammensætning.

Forårsopblomstring

Forårsopblomstringen er formodentlig den mest markante "begivenhed" i planktonet i tempererede farvande. Med overfladevandets opvarmning om foråret begynder vandsøjlen på et tidspunkt at temperaturlagdeles, planktonalgerne tilbageholdes i det belyste overfladelag, hvor de kan udnytte de næringssalte, som er remineraliseret og tilført overfladen i løbet af vinteren, og de blomstrer.

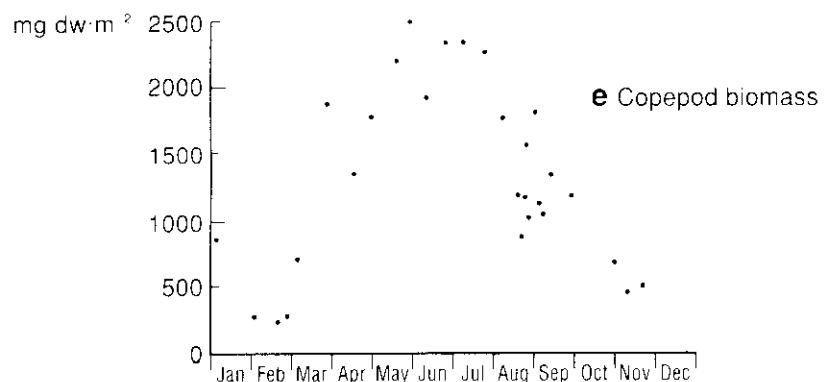
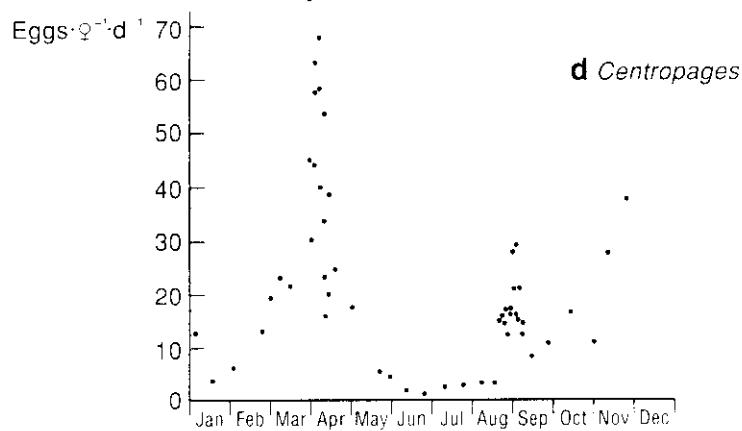
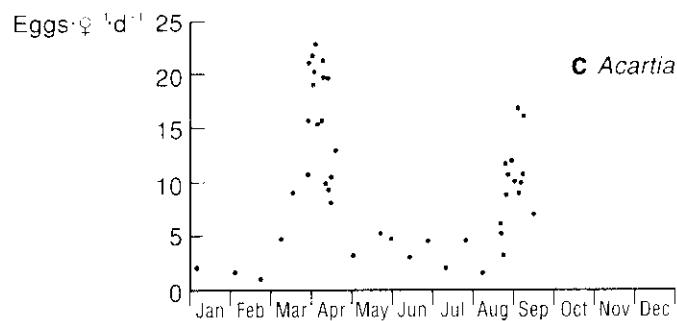
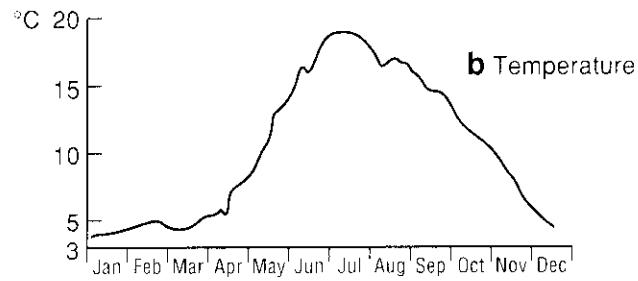
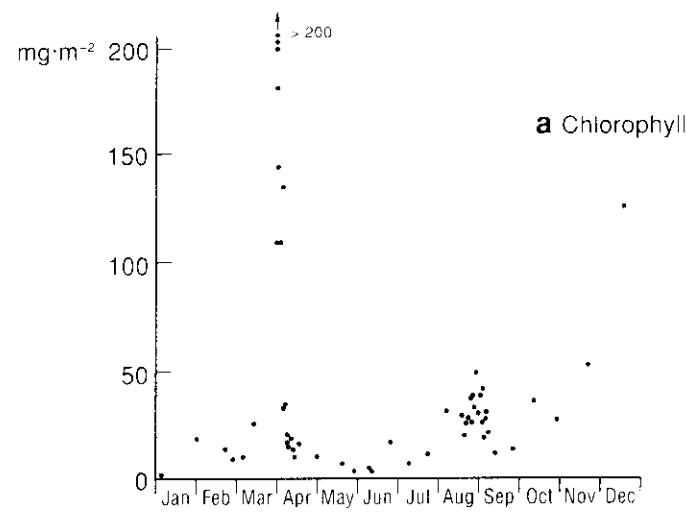
Forårsopblomstringen karakteriseres typisk af store kiselalger, der er perfekt føde for vandlopperne og det øvrige mesozooplankton. I mere lavvandede havområder, hvor lyset når helt til havbunden, eller i områder, der som Kattegat er mere eller mindre lagdelte året igennem p.gr.a. saltholdighedsforskelle, begynder forårsopblomstringen tidligere end i åbne havområder. I Kattegat således typisk i marts (Fig. 5.1) ved temperaturer omkring 1–2°C (Nicolajsen *et al.* 1983), i nordlige Nordsø først i begyndelsen af maj ved temperaturer > 5°C (f.eks. Krause & Thrams 1983).

Opblomstring af dinoflagellater

Opblomstringen af dinoflagellater, specielt af slægten *Ceratium*, er en anden årligt tilbagevendende sensommer-begivenhed i indre danske farvande. Denne opblomstring sker på et tidspunkt, hvor vandtemperaturen er høj, og hvor koncentrationen af næringssalte i den fotiske zone er under detektionsgrænsen. Opblomstringen er ikke på nogen åbenbar måde styret af hydrodynamiske processer, men det er blevet foreslået, at dinoflagellater i nogen udstrækning kan foretage vertikale døgnvandringer, og foretage assimilation af næringsioner nær bunden om natten og fotosyntese nær overfladen om dagen (Dortch & Maske 1982). Dette giver anledning til en bio-

Fig. 5.1

Årstidsvariationen (1989) i det sydlige Kattegat i A) algebiomasse > 11 µm, B) overflade temperatur, øgproduktion hos to af de almindeligste vandlopper, C) *Acartia spp.* og D) *Centropages hamatus* og E) den samlede vandloppbiomasse.



logisk betinget opadrettet transport af næringssalte. Det antages ofte at dinoflagellater, herunder *Ceratium*, ikke ædes af vandlopper. Vi har imidlertid gennemført forsøg, der viser, at såvel de større vandlopper som dafnier kan æde *Ceratium* (Nielsen in press).

Efterårsopblomstring

Efterårsopblomstringen genereres på principielt samme måde som forårsopblomstringen, omend begivenhederne indtræffer i omvendt rækkefølge: begyndende vindgenereret vertikal opblanding af nærringsrigt bundvand til overfladen fører til en opblomstring af store kiselalger.

Alle de tre nævnte opblomstringer giver anledning til et tydeligt signal i koncentrationen af klorofyl $>11 \mu\text{m}$, og omvendt er koncentrationen af store alger minimal i de mellemliggende perioder (Fig. 5.1a). Omend prøvetagningen under efterårsopblomstringen i 1989 er beskeden, er også denne opblomstring tydelig i klorofyl-målingerne.

Vandloppernes produktivitet (målt som ægproduktion) viser et markant respons på alle tre opblomstringer. I Fig. 5.1c og d er vist ægproduktionen hos to dominerende vandlopperarter ved målebøjen gennem 1989, *Acartia clausi* og *Centropages hamatus*. Hos begge arter følger ægproduktionen ganske nøje koncentrationen af store planktonalger (målt som koncentrationen af klorofyl $>11 \mu\text{m}$, Fig. 5.1a). De øvrige vandlopperarter (*Temora longicornis*, *Paracalanus parvus*, *Centropages typicus*, og *Calanus finmarchicus*), hvorfra der foreligger mindre komplette måleserier, viser ganske det samme mønster (Fig. 5.2). Det er karakteristisk at vandloppernes produktivitet i løbet af året er helt koncentreret omkring de tre opblomstringer, og er meget nær nul i den øvrige del af året. I store dele af året er vandlopperne derfor stærkt fødebegrænsede.

Vandlopperne viser enten intet eller et meget forsinket numerisk respons på de tre opblomstringer; biomassen af vandlopper begynder ganske vist at tiltage i forbindelse med forårsopblomstringen, men toppe først flere måneder senere på et tidspunkt, hvor biomassen af store planktonalger er lav (Fig. 5.1e). Dette skyldes vandloppernes generationstid, som specielt ved de lave forårstemperaturer er meget lang. De to algeopblomstringer senere på året giver heller ikke anledning til ændringer i vandloppebiomasse, der ikke på nogen abenbar måde er koblet til den øgede algebiomasse og vandloppernes øgede produktivitet. Generelt synes biomassen af vandlopper gennem året at være langt bedre relateret til temperaturen end til mængden af føde (fytoplankton) i vandet. Dette skyldes blandt andet, at vandloppernes udviklingshastighed er meget temperaturafhængig (f.eks. McLaren 1978).

Produktionen af vandlopper, estimeret som produktet af produktivitet (specifik ægproduktionsrate) og biomasse, kan på årsbasis estimeres til $12,2 \text{ g kulstof m}^{-2}$ ved Bojestationen i 1989. Til sammenligning er nettoakkumuleringen af vandloppebiomasse kun ca. 2 g tørstof eller ca. 1 g kulstof m^{-2} (Fig. 5.1e). Vandloppernes brutto-

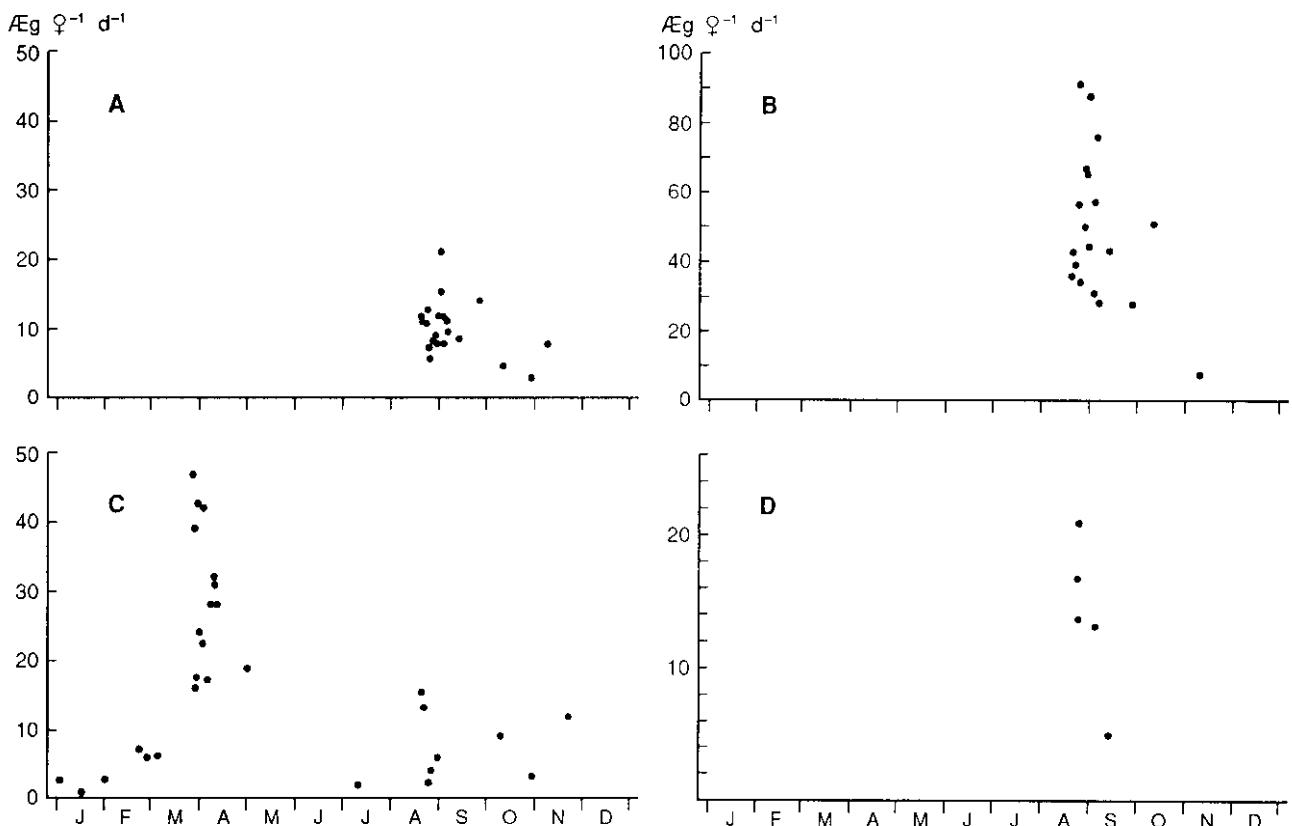


Fig. 5.2

Ægproduktion hos A) *Paracalanus parvus*, B) *Centropages typicus*, C) *Temora longicornis* og D) *Calanus finmarchicus* i det sydlige Kattegat gennem 1989.

produktion er altså mere end $10 \times$ så høj som nettoakkumuleringen af biomasse. Selv i forårsperioden (1. marts – 1. juni), hvor hele nettoakkumuleringen finder sted, svarer denne (ca. $10 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, fra Fig. 5.1e) kun til ca. 20% af den gennemsnitlige vandloppeproduktion (ca. $50 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, fra Fig. 5.3) i samme periode.

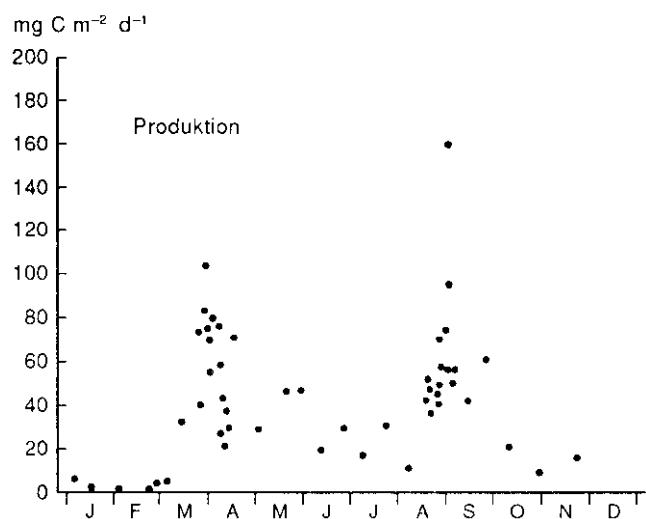


Fig. 5.3

Vandloppeproduktion gennem 1989 ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) i det sydlige Kattegat.

Fig. 5.4

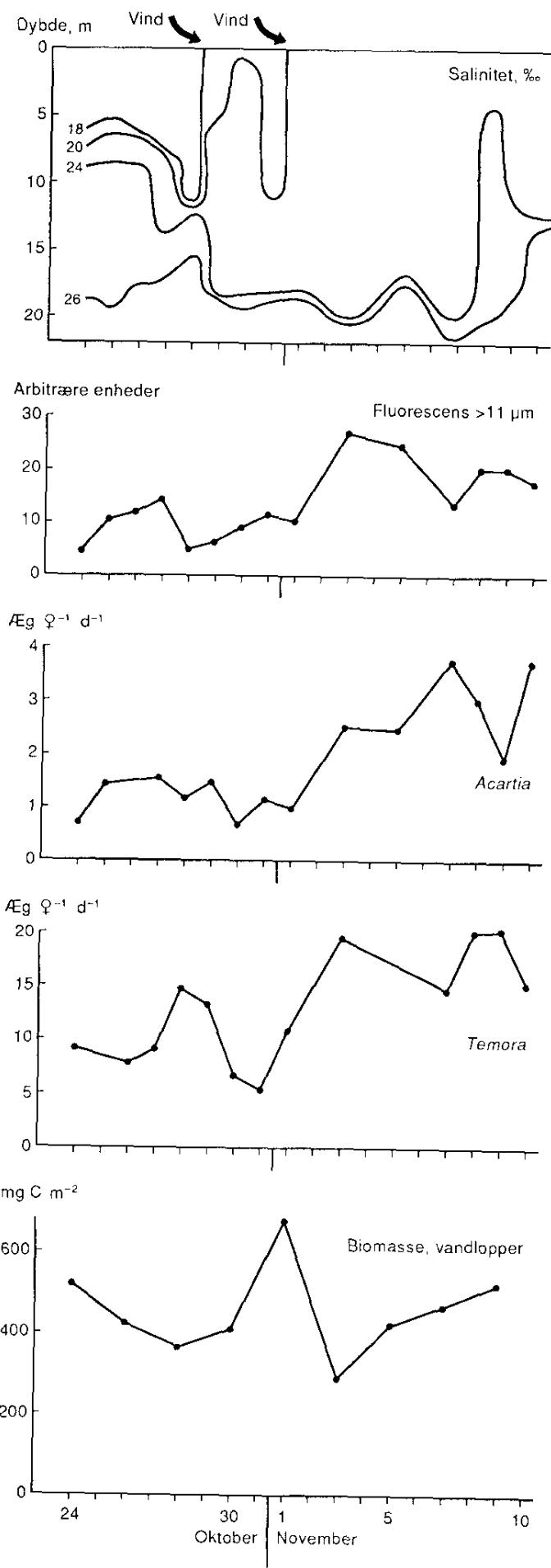
*Effekten af en storm på hydrografi og vandlopper. A) vertikal fordeling af salinitet, B) algebiomasse > 11 µm, ægproduktion hos C) *Acartia spp.* og D) *Temora longicornis*, samt biomassen af vandlopper.*

Den tidsmæssige variation i produktionen følger omrent det samme mønster som ægproduktionen, dvs. markante produktionstoppe omkring forårs- og sensommeropblomstringerne (utilstrækkelig prøvetagning under efterårsopblomstringen) og en beskeden produktion i de mellemliggende perioder (Fig. 5.3). Det må derfor sammenfattende konkluderes, at den helt overvejende del af mesozooplanktonproduktionen i Kattegat er koblet til episodiske opblomstringer af store planktonalger, der i sidste ende er betinget af vertikal transport af uorganiske næringssalte til den fotiske zone, hvadenten denne er fysisk (forårs- og efterårsopblomstringerne) eller biologisk betinget (dinoflagellat opblomstringen).

5.4 Effekten af en storm

Som nævnt ovenfor var prøvetagningshyppigheden under efterårsopblomstringen i 1989 meget beskeden. Men en af 3-ugers perioderne med daglig prøvetagning var i 1988 henlagt til det sene efterår (oktober–november), netop med henblik på at studere effekterne af vindgenereret opblanding på mesozooplanktonet og omstillingen i det pelagiske fødenet (Kiørboe & Nielsen 1990, Nielsen & Kiørboe 1991).

Undersøgelserne af vandloppernes produktivitet i forbindelse med vindgenereret opblanding bekræfter forestillingen om den episodiske og ultimativt hydrodynamisk betingede mesozooplankton produktion (Fig. 5.4). Kraftige vinde gennem oktober betød en gradvis erosion af springlaget, og forløbet kulminerede i en storm i begyndelsen af november med vindstyrker på op til 25 m s^{-1} og en total opblanding af vandsøjlen til følge. Denne opblanding resulterede i en tilførsel af $> 35 \text{ mmol nitrat m}^{-2}$ til den fotiske zone ved målebøjen. Tilførslen af næringssalte dannede grundlag for en forøget algebiomasse (Fig. 5.4b) og primærproduktion (Fig. 5.5) i dagene efter stormen, og der skete en ændring i størrelsessammensætningen af fytoplanktonet mod større alger. Den vindgenererede opblomstring af store alger resulterede endelig i en (statistisk signifikant) fordobling i vandloppernes produktivitet (målt som ægproduktion, Fig. 5.4c & d) og produktion. Derimod var der intet funktionelt respons, idet biomassen af vandlopper forblev omrentlig uændret (Fig. 5.4e). Den forøgede ægproduktion medførte dog nærværd en fordobling af koncentrationen af vandloppenaupler, som dog kun bidrager ubetydeligt til den samlede biomasse. Mønstret her er altså principielt det samme, som beskrevet ovenfor: Opblomstring af store alger som



følge af tilførsel af nye næringssalte til den fotiske zone, et umiddelbart funktionelt respons i vandloppernes produktivitet, men intet måleligt numerisk respons i biomassen af vandlopper.

Til trods for at vandloppernes produktivitet og dermed græsning steg som følge af den øgede algeproduktion efter stormen, udgjorde græsningen kun en beskeden del af primærproduktionen, mindre end 10%. Vandlopperne var altså, som forventet, ikke i stand til at

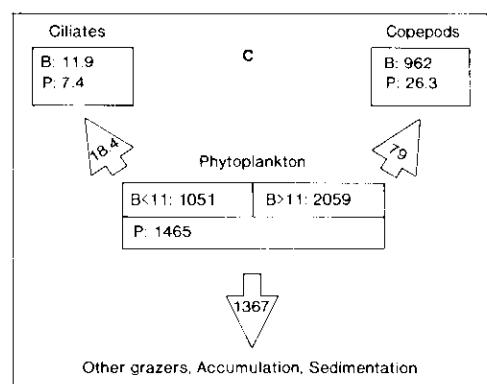
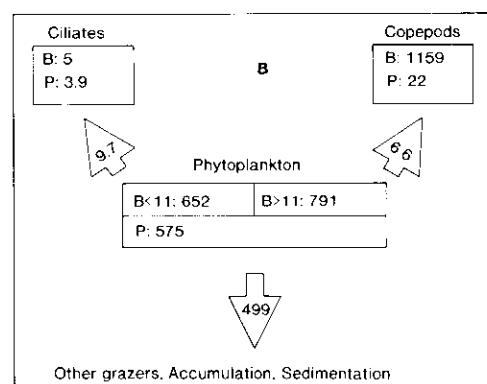
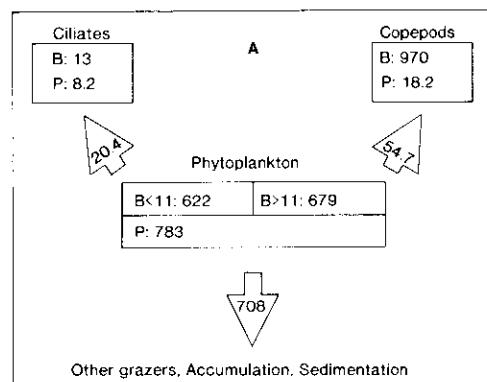


Fig. 5.5

Kulstofbudgetter for tre perioder i forbindelse med stormen i oktober/november 1988. A) før stormen B) under stormen og C) efter stormen. Enhederne for biomasse (B) og produktion (P) er hhv. mg C m⁻² og mg C m⁻² d⁻¹.

kontrollere opblomstringen. I Fig. 5.5 har vi summarisk analyseret effekten af den øgede primærproduktion på andre potentielle græssere af store alger, og på omsætningen af fytoplanktonproduktionen. De heterotrofe ciliater reagerede ikke måleligt på den øgede produktivitet; såvel væksthastighed som biomasse forblev uændrede. Dette tyder på at ciliaterne ikke på noget tidspunkt var fødebegrenset, men at deres populationsstørrelser snarere var begrænset af prædation. Vandlopperne er formodentlig de kvantitativt vigtigste prædatorer på ciliaterne. Beregninger af vandloppernes græsningspotentiale gennem perioden viser således at dette er af samme størrelsесorden som ciliaterne produktion (se også nedenfor).

Marine dafnier viste, i modsætning til vandlopperne, et tydeligt numerisk respons på den øgede produktion; koncentrationen af dafnier fordobledes som følge af stormen (Fig. 5.6). Dette skyldes, at dafnier er i stand til at formere sig partenogenetisk, og at de har meget korte generationstider, nogle få dage. Det er usandsynligt at det øvrige mikrozooplankton i nævneværdig udstrækning er i stand til at æde de større planktonalger (se dog om heterotrofe dinoflagellater kapitel 3 og 4). Det følger heraf, at langt hovedparten af den forøgede primærproduktion sedimenterer ud af vandsøjen, ligesom det er beskrevet for forårsopblomstringen (f.eks. Smetacek 1980). Dette må formodes at være et typisk træk ved episodiske opblomstringer af store alger, specielt på årstider, hvor biomassen af mesozooplankton er lav.

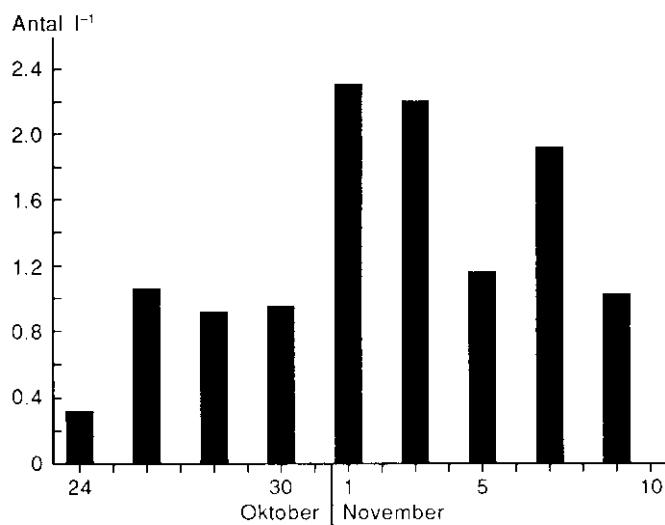


Fig. 5.6
Antallet af dafnier (*Evadne nordmanni*) i det sydlige Kattegat i forbindelse med stormen oktober/november 1989.

5.5 *Chrysochromulina polylepis* opblomstringen i 1988

Betydningen for vandloppeproduktiviteten af endnu en distinkt algeopblomstring skal omtales, nemlig opblomstringen af stikkalgen

Chrysochromulina polylepis i juni 1988. Der er hvert år i maj/juni en moderat koncentration af små, autotrofe flagellater i springlaget i Kattegat (se kapitel 9). På denne årstid ligger springlaget relativt højt i vandet, overfladevandet er meget klart, og det er kombinationen af lys og næringssalte i springlaget, der nærer denne population. Det usædvanlige i 1988 var, at koncentrationen af flagellater i springlaget var usædvanlig høj og helt domineret af *C. polylepis*. Flagellatopblomstringen i springlaget giver ikke normalt anledning til nævneværdig vandloppeproduktion (Fig. 5.1, se også Nicolaisen et al. 1983), bl.a. fordi flagellaterne er for små til at vandlopperne effektivt kan æde dem. *C. polylepis* er giftig for såvel vandlopper som for andre heterotrofe organismer; dette gav sig udslag i, at vandlopperne undgik det lag i vandsøjlen, hvor *C. polylepis* forekom, ligesom laboratorieforsøg viste, at vandlopperne ikke æder denne alge. Koncentrationen af fytoplankton i overfladelaget, herunder koncentrationen af netplankton, var uhyre beskeden, mindre end svarende til $1 \mu\text{g klorofyl l}^{-1}$. Alligevel var vandloppernes produktivitet (målt som ægproduktion) i overfladen ganske høj, og meget højere end i den tilsvarende periode i 1988 (Fig. 5.7). Det er et åbent spørgsmål hvad der har betinget den relativt høje vandloppeproduktivitet under opblomstringen af denne giftige alge, idet koncentrationen af planktoniske ciliater (alternativ fødekilde) også var for ubetydelig til at kunne bidrage signifikant til vandloppernes ernæring (se nedenfor).

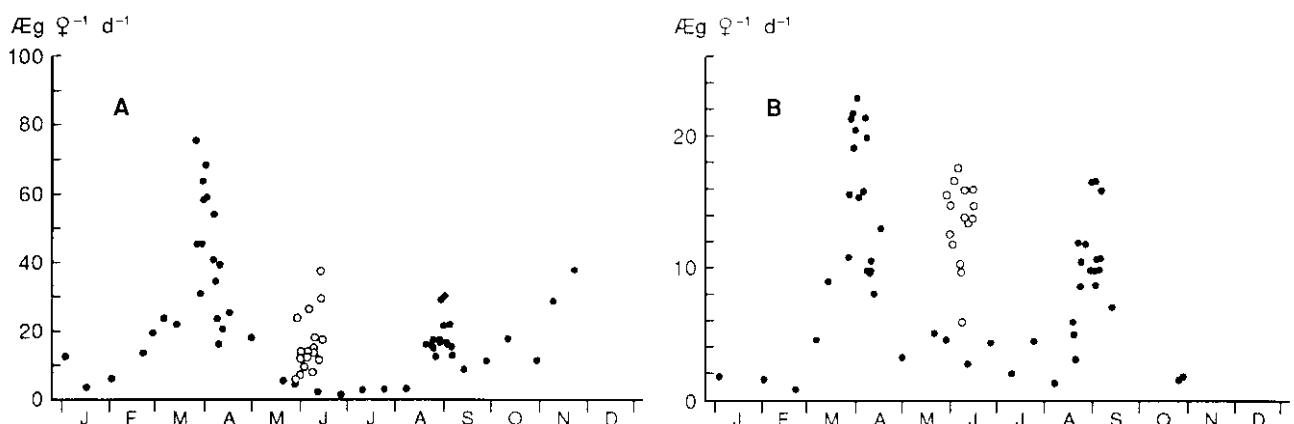


Fig. 5.7

Ægproduktionen hos A) *Centropages hamatus* og B) *Acartia sp.* i forbindelse med *Chrysochromulina polylepis* opblomstringen i 1988 sammenlignet med produktionen i 1989.

C. polylepis opblomstringen gav anledning til en betydelig primærproduktion, som ikke umiddelbart kunne udnyttes af heterotrofe organismer, og derfor også til en betydelig ophobning af plantebiomasse i vandsøjlen (se Nielsen et al. 1990). Det er meget tænkeligt, at de hendøende alger, der blev koloniseret af bakterier, har dannet større, ugiftige aggregater, og at disse har tjent som føde for vand-

lopperne. Desværre blev studierne af aggregatdannelse i Kattegat først påbegyndt i 1989, hvorfor denne mulighed ikke kan undersøges nærmere på grundlag af de foreliggende data.

5.6 Mesozooplanktonets betydning for omsætningen af primærproduktionen

I det foregående har vi beskrevet vandloppernes produktion og dennes tidsmæssige variation i Kattegat. Men hvor meget skal vandlopperne æde for at opnå denne produktion; og hvad er vandloppernes kvantitative bidrag til fytoplanktonets omsætning?

I Fig. 5.8 er dels vist vandloppernes samlede konsumption, og dels konsumptionen som procent af den totale algebiomasse, af biomassen af alger >11 µm og af primærproduktionen. At vi her har

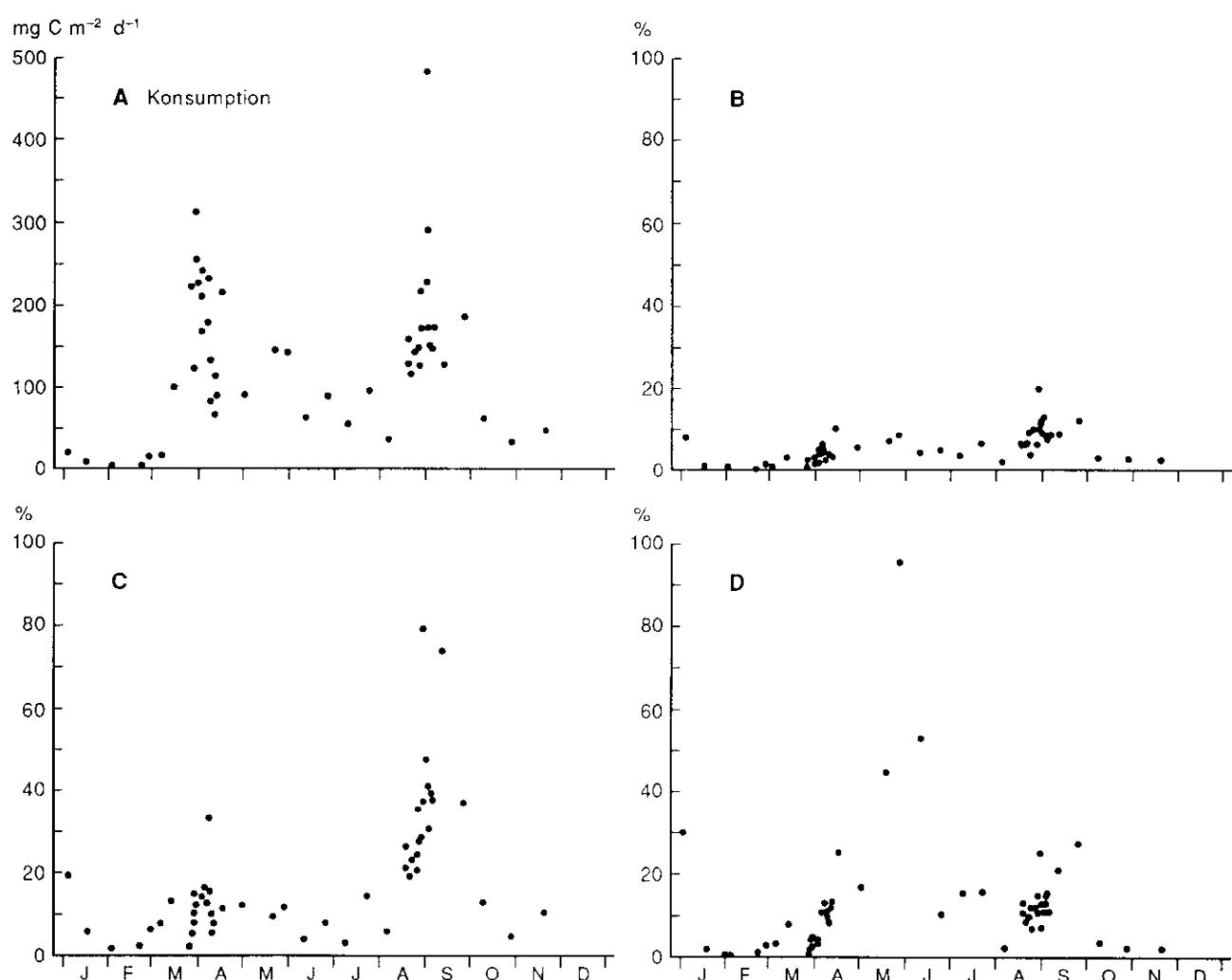


Fig. 5.8

A) vandloppernes konsumption ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) samt konsumptionen i % af B) den totale fytoplankton biomasse, C) primærproduktionen og D) biomassen af fytoplankton $> 11 \mu\text{m}$.

udtrykt konsumptionen som fraktion af algebiomasse og –produktion betyder ikke at vandlopperne kun æder alger; på den anden side stammer vandloppernes føde i sidste ende direkte eller indirekte overvejende fra den pelagiske primærproduktion.

Vandloppernes samlede konsumption er for 1989 estimeret til 37 g kulstof m⁻² i det sydlige Kattegat. Dette svarer til ca. 13% af den årlige primærproduktion. Tidsmæssigt varierer den samlede konsumption (Fig. 5.8a) på samme måde som produktionen, hvilket er en simpel følge af den måde, hvorpå konsumptionen er estimeret; altså to markante toppe under forårsvækst- og sensommeropblomstringerne.

Konsumptionen udtrykt som fraktion af den samlede algebiomasse og –produktion (Fig. 5.8b og c) viser omrent samme mønster som vandloppernes produktivitet, med maksima under forårsvækst- og dinoflagellatopblomstringerne, omend den relative betydning af vandloppegræsning er betragteligt større under sensommeropblomstringen end under forårsvækst. Dette er forventeligt, idet dinoflagellatopblomstringen er mindre, og temperaturen såvel som biomassen af vandlopper er større end under forårsvækst. Alligevel er det overraskende, at vandlopperne under den *Ceratium*-dominerede dinoflagellatopblomstring er i stand til at æde hvad der svarer til i gennemsnit 36% af primærproduktionen, fordi det ofte antages at vandlopper ikke æder *Ceratium* (Hargrave & Geen 1970, Graneli *et al.* 1989). Som nævnt ovenfor har vi i laboratorieforsøg demonstreret at specielt de større vandloppearter, som *Centropages*-arterne og flere arter af dafnier, rent faktisk æder *Ceratium*. På denne tid af året er dafnierne af kvantitativ betydning i Kattegat (se nedenfor). Vandloppernes og dafniernes samlede konsumption af *Ceratium* kan således redegøre for den totale *Ceratium*-produktion under opblomstringen. Mesozooplanktonet er altså tilsyneladende i stand til at kontrollere sensommeropblomstringen af dinoflagellater. Dette sker imidlertid ikke i kraft af et numerisk respons i mesozooplanktonet og som en klassisk Lotka–Volterra rovdyr–byttedyrlige vægt, men i kraft af at der på dette tidspunkt af året allerede findes en betydelig bestand af mesozooplankton i vandet.

O mend vandloppernes konsumption under forårsvækststringen udgør en betydeligt mindre del af primærproduktionen, i gennemsnit svarende til skønnet 12%, end under sensommeropblomstringen, er dette betydeligt mere end hvad vi tidligere har fundet i det nordlige Øresund. I foråret 1981 skønnede vi, at den samlede vandloppekonsumption var mindre end 1–5% af primærproduktionen under forårsvækststringen (Nicolajsen *et al.* 1983), hvilket svarer til, hvad andre har fundet i lignende lavvandede, kystnære tempererede havområder (se Tiselius 1988 og referencer deri). Denne betydelige forskel kan næppe alene tilskrives måleusikkerheder og forskelle i metoder imellem de to år. En anden væsentlig forskel mellem 1981 og 1989 er havvandstemperaturen under forårsvækststringen; omkring 1–2°C i 1981 og ca. 5°C i 1989. Vandloppers græsningsrater er stærkt temperaturafhængige, med typiske Q₁₀-værdier

melleml 3-5 (Kiørboe *et al.* 1982). Den meget høje græsning i 1989 er derfor muligvis atypisk, og forårsaget af den høje havvands-temperatur dette år.

I perioderne udenfor disse to markante algeopblomstringer, såvel som under efterårets opblomstring af kiselalger (se ovenfor) æder vandlopperne kun en beskeden del af den pelagiske primærproduktion.

Hvis vandloppernes konsumption udtrykkes i procent af biomassen af store alger, altså den del af algeflettaen, som de rent faktisk æder, fremkommer der et noget anderledes men konsistent mønster af sæsonvariationen (Fig. 5.8d). Græsningstrykket er størst midt på sommeren, hvor koncentrationen af store alger er mindst, og vandlopppopulationerne på deres højeste (jvnf. Fig. 5.1). Midt på sommeren er vandlopperne således i stand til at æde nær 100% af biomassen af netplankton hver dag; dette er tæt på netplanktonets formodede vækstrate. Vandlopperne syntes således i stand til at begrænse netplanktonet på denne tid af året.

Vi skal her til slut kort diskutere betydningen af vandloppernes græsning på ciliater. De planktoniske ciliater er topoprædatorerne i den mikrobielle løkke, og det har været foreslået, at ciliaterne, som føde for vandlopperne, udgør et kvantitativt vigtigt led ("missing trophic link") mellem den mikrobielle løkke og den klassiske fødekæde (Sheit *et al.* 1986). Vi har undersøgt dette "link" i Kattegat, dels ved at vurdere ciliaternes kvantitative betydning som føde for vandlopperne (Tiselius 1989), og dels ved at vurdere betydningen af vandlopperne som prædatorer på ciliaterne (Nielsen & Kiørboe 1991). I inkubationsforsøg målte vi gennem 3 uger i juni 1988 vandloppernes græsning på ciliater og estimerede samtidig vandloppernes samlede konsumption (af alger, ciliater og andet) ud fra ægproduktionsmålinger. Ciliaterne bidrog altid med mindre end 10% og oftest med mindre end 1% af vandloppernes samlede konsumption. Ciliater er altså af marginal betydning som føde for vandlopper, og det postulerede "link" mellem den mikrobielle løkke og den klassiske fødekæde ineffektiv, selv hvis vi ekstrapolerer de her opnåede målinger til situationer, hvor koncentrationen af ciliater er maksimal.

Som vist ovenfor i afsnittet om stormeffekter kan vandlopperne imidlertid omvendt være af afgørende betydning for ciliaterne, idet vandlopperne, ihvertfald periodisk, er i stand til at konsumere hele produktionen af ciliater i Kattegat. Ekstrapolerer vi observationerne fra oktober-november til den øvrige del af sommerhalvåret, hvor koncentrationen af vandlopper er langt større (Fig. 5.1), følger, at vandlopperne er i stand til at begrænse populationerne af ciliater i det meste af sommerhalvåret. I overensstemmelse hermed finder vi i Kattegat de største koncentrationer af ciliater på de tider af sommerhalvåret, hvor koncentrationen af vandlopper er mindst, specielt i det tidlige forår (se også kapitel 4 om mikrozooplankton).

5.7 Sæsonvariationer i mesozooplanktonets sammenstætning i sydlige Kattegat

I det foregående har vi overvejende behandlet de planktoniske vandlopper under et, og kun i begrænset omfang skelnet mellem arter. I dette afsnit beskriver vi dels vandloppefaunaens artssammensætning gennem året, dels den kvantitative forekomst af de øvrige grupper i mesozooplanktonet.

Vandloppefaunaen i det sydlige Kattegat var i 1988 og 89 domineret af følgende 8 arter/slægter: *Pseudocalanus* spp., *Paracalanus minutus*, *Oithona* spp., *Centrophages hamatus*, *C. typicus*, *Acartia* spp., *Temora longiremis* og *Calanus finmarchicus*. Fordelingen af disse arter er vist på Fig. 5.9a–g. De fem førstnævnte slægter dominerede biomassen gennem det meste af året (91–100%, gennemsnit 96%). Biomassen var generelt lav indtil forårspblomstringen, hvorefter populationerne begynder at bygges op. Biomasse af *Pseudocalanus* spp. toppede tidligt på året (april–maj) hvorimod *Paracalanus parvus*, *Oithona* spp. og *Centropages*-arterne først toppede senere på sommeren (juli–september). *Acartia*-arterne og *Temora longicornis* udviste en totoppet biomasse-fordeling med en top i henholdsvis foråret (april–maj) og efteråret (oktober–november). Forekomsten af *Calanus finmarchicus* var begrænset til efterårs-månederne i forbindelse med indstrømning af salt bundvand.

Dafnierne er en anden krebsdyr-gruppe, som har stor betydning som græssere på fytoplankton i ferskvand. I marine områder har de derimod ikke fået så stor opmærksomhed. De væsentligste årsager til dette er formodentlig tradition og problemer med at holde marine dafnier i laboratoriet. Fra udenlandske undersøgelser ved man, at forekomsten af dafnier ofte er størst i sensommeren i forbindelse med opblomstringer af store dinoflagellater (f.eks. Gieskes 1971, Erikson 1974). Under Bøjeprojektet blev biomassen af marine dafnier undersøgt (Fig. 5.10). De to slægter *Podon* og *Evadne* dominerede totalt biomassen, få eksemplarer af slægten *Pleopis* blev dog observeret. *Podon* og *Evadne* var tilstede gennem hele året, og mere markante koncentrationer forekommer i forbindelse med forår- og *Ceratium*-opblomstringerne. I forbindelse med *Ceratium*-opblomstringen i efteråret 1989 udgjorde dafnierne en væsentlig del af den samlede mesozooplankton biomasse, mellem 20–60% (i gennemsnit 28%), og var i vid udstrækning medansvarlige for græsnings-kontrollen af denne opblomstring.

Udover de planktoniske vandlopper og dafnier var der kun to andre holoplanktoniske grupper af kvantitativ betydning, harpacticoidé vandlopper (overvejende bundlevende former) og appendicularier, Fig. 5.11a og b. Antallet af harpacticoidé vandlopper var relativt højt sommeren igennem og fulgte stort set fordelingen af de øvrige vandlopper. Antallet af den anden betydende gruppe, Appendicularia, kulminerede i forbindelse med forår- og efterårsopblomstringerne.

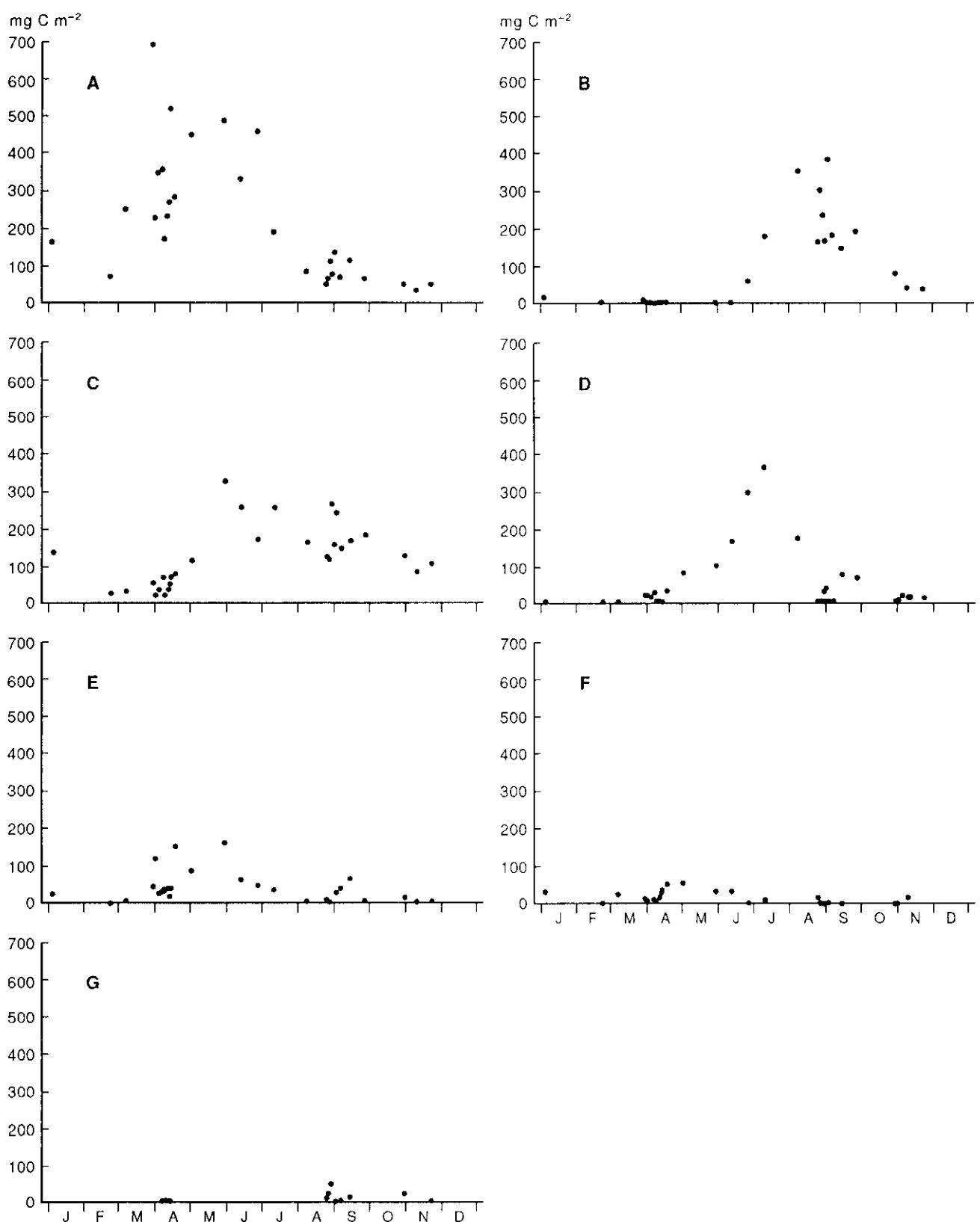


Fig. 5.9

Biomassen gennem 1989 af de dominerende vandlopper i det sydlige Kattegat. A) *Pseudocalanus* sp. B) *Paracalanus parvus* C) *Oithona* spp. D) *Centropages* spp. E) *Acartia* spp. F) *Temora longicornis* G) *Calanus finmarchicus*.

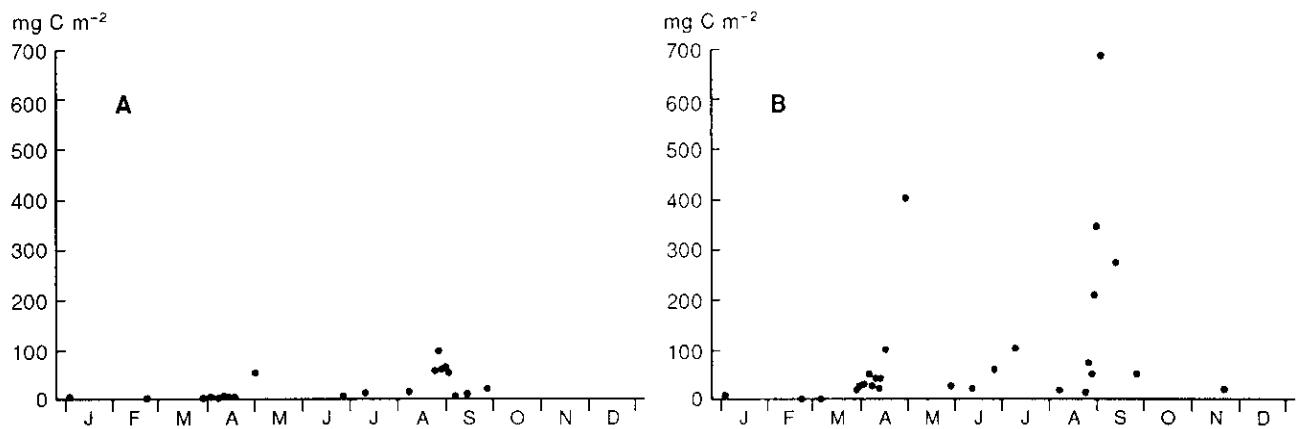


Fig. 5.10
Biomassen gennem 1989 af de to dominerende dafniearter i sydlige Kattegat. A) *Podon* spp. og B) *Evadne* sp.

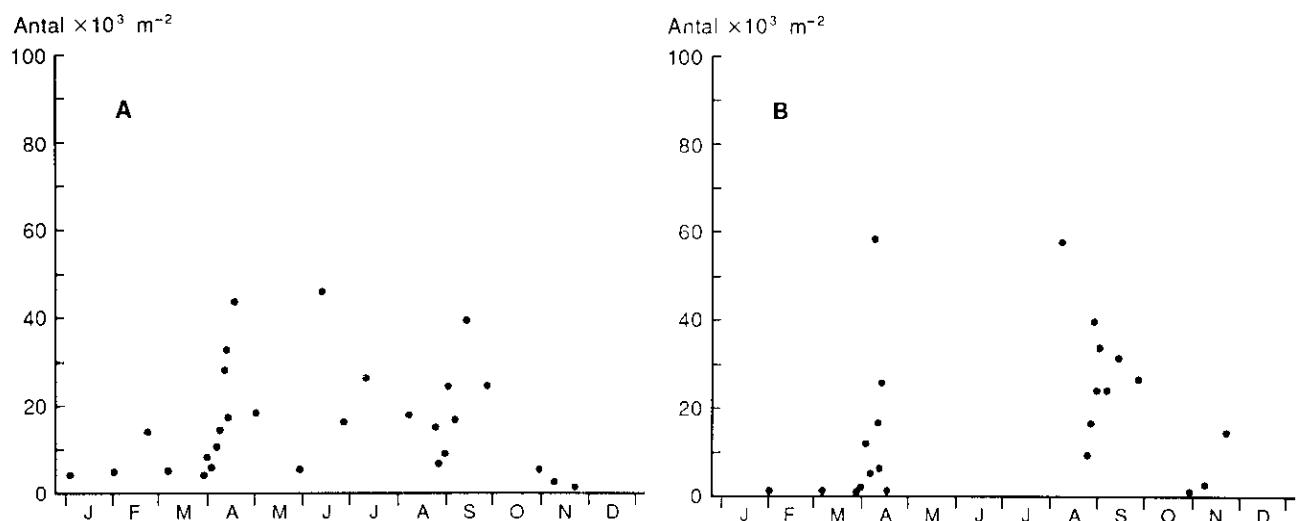


Fig. 5.11
Antallet af A) harpacticioide vandlopper og B) appendicularier gennem 1989 i sydlige Kattegat.

Blandt meroplanktonet (Fig. 5.12a-d) er muslingelarver året rundt den dominerende gruppe. Den højeste koncentration blev registreret midt på sommeren. Antallet af snegle- og pighude larver toppede i august-september i forbindelse med dinoflagellatopblomstringen. Koncentrationen af børsteormelarver var ringe året igennem. Udover de her omtalte meroplanktoniske grupper fandtes der til tider få larver af benthiske krebsdyr og mosdyr i plankton (ikke vist).

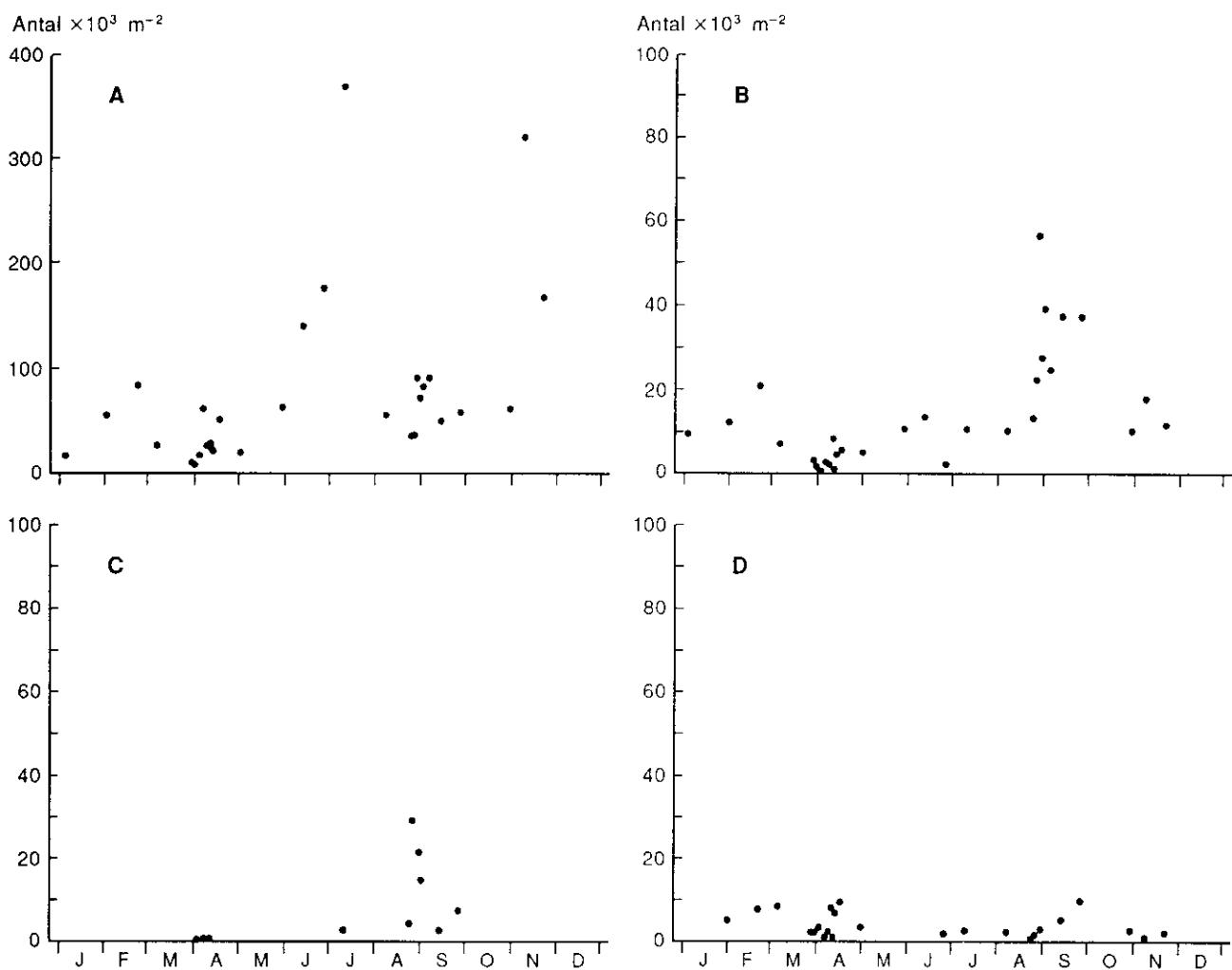


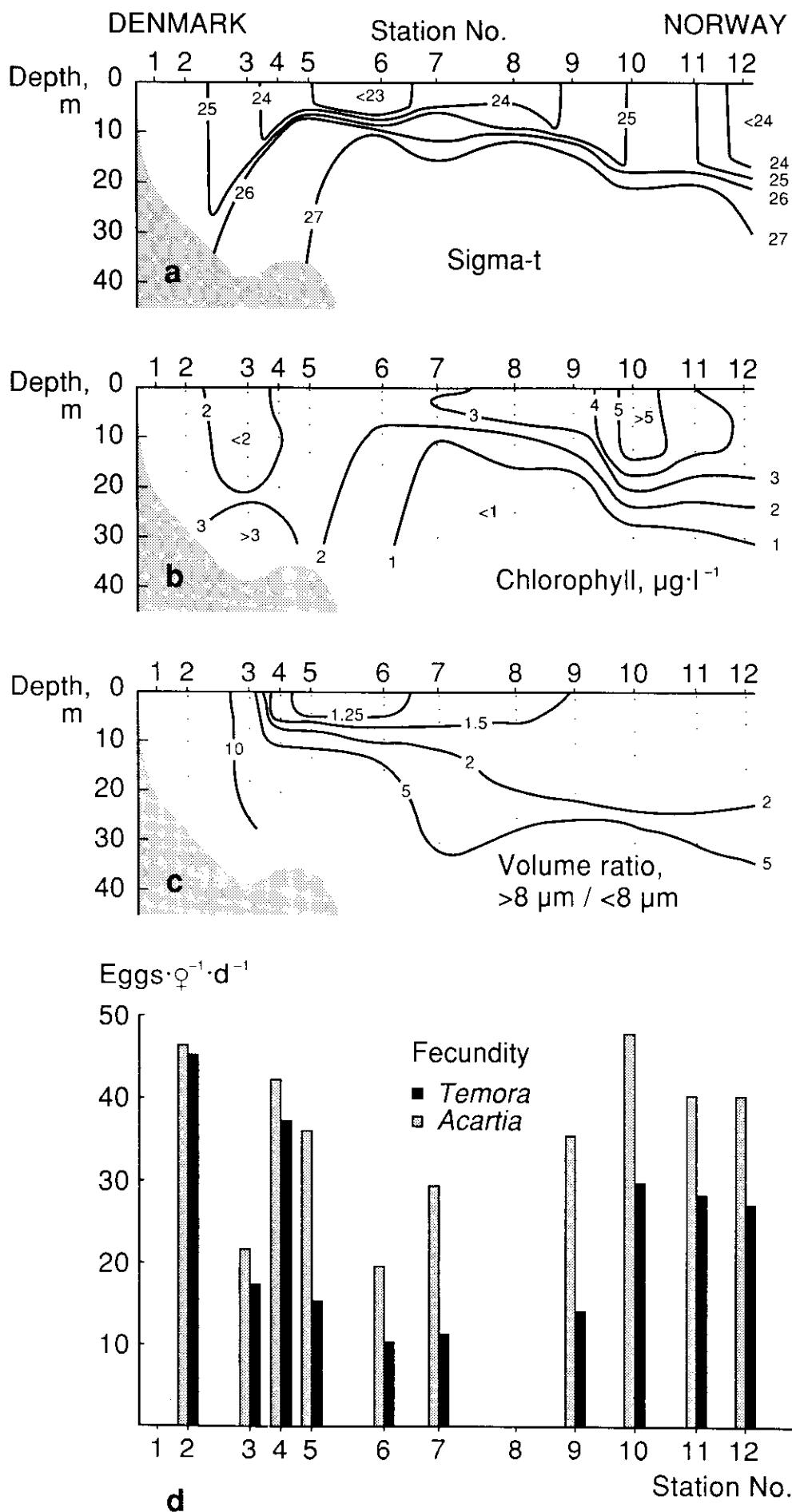
Fig. 5.12

Antallet af meroplankton gennem 1989 i sydlige Kattegat. A) muslingelarver, B) sneglelarver, C) pighudelarver, D) børsteormelarver.

5.8 Skagerrak

I det foregående har vi alene beskæftiget os med *tidsmæssige* variationer i hydrodynamiske processer, disses indvirkning på fytoplanktonets produktion og størrelsessammensætning samt det resulterende respons i mesozooplanktonet. I forbindelse med Hav90 programmet har vi imidlertid gennemført en række undersøgelser af mesozooplanktonets produktion og kobling til hydrodynamikken i Skagerrak (Kiørboe *et al.* 1990, Peterson *et al.* 1991, Tiselius *et al.* in press), og disse data kan bruges til at beskrive *horizontale* variationer.

I Fig. 5.13 er vist data fra et transekt gennem Skagerrak opmålt i maj måned. Skagerrak er karakteriseret ved at skillefladen (springlaget) er kuppelformet: det øvre opblandede lag er tyndt i midten og



dybt i periferien (Fig. 5.13a). Der er altså en betydelig horizontal variation i intensiteten af vertikal opblanding og i beliggenheden af springlaget, som minder om den sæsonmæssige variation i tempererede havområder: sejler man således langs transekten fra Hirtshals i Jylland til Torungen i Norge, starter man i helt op blandet vand (svarende til vinter), bevæger sig mod tiltagende vertikal lagdeling (forår) til en markant stabiliseret vandsøjle i den centrale del (sommer); videre mod den Norske kyst øges intensiteten af den vertikale opblanding i overfladelaget efter (efterår). Biomasse- og størrelsesfordelingen af planktonalger samt vandloppernes produktivitet langs dette transekt minder tilsvarende om årstidsvariationen i tempererede farvande: Der er opblomstringer i begge overgangsområder mellem delvist op blandet og kraftigt lagdelt vand (hhv. i bundvandet nær station 3 og i overfladen omkring station 10, Fig. 5.13b). Størrelsesfordelingen af planktonalger, udtrykt som volumenforholdet mellem store ($> 8 \mu\text{m}$) og små ($< 8 \mu\text{m}$) alger, viser at den centrale, lagdelte del af Skagerrak er karakteriseret af små former, medens de perifere, mere op blandede områder er domineret af store former (Fig. 5.13c). Endelig er produktiviteten (målt som ægproduktion) hos to vandlopperarter, *Acartia clausi* og *Temora longicornis*, mindst i den centrale del og størst i periferien af Skagerrak (Fig. 5.13d). Hvor de tidsmæssige undersøgelser i Kattegat har demonstreret vandloppproduktionens episodiske karakter, demonstrerer disse data, at vandloppproduktionen ydermere horizontalt er lokaliseret til hydrodynamiske processer, der transporterer næringssalte til overfladen, og giver anledning til opblomstringer af store planktonalger. Mekanismerne er præcis de samme.

5.9 Sammenfatning og konklusion

Masseopblomstringer af planktonalger i de danske farvande har gennem de senere år været genstand for en betydelig offentlig opmærksomhed. Dette skyldes dels at disse opblomstringer ofte er direkte synlige for den miljøbekymrede offentlighed, dels den potentielle rolle af sådanne opblomstringer for udviklingen af iltsvind i vores farvande. De tre årligt tilbagevendende opblomstringer, som især er behandlet i denne rapport, er alle karakteriseret af store alger. Idet vandlopperne og det øvrige mesozooplankton er de kvantitatativt vigtigste græssere på netplanktonet, er en beskrivelse af mesozooplanktonets populationsdynamik og græsning en vigtig forudsætning for forståelsen af disse opblomstringer.

Fig. 5.13

*Vertikal fordeling af A) Sigma-t, B) Klorofyl, C) forholdet mellem store ($> 8 \mu\text{m}$) og små ($< 8 \mu\text{m}$) alger og ægproduktionen hos vandlopperne *Temora longicornis* og *Acartia clausi* langs et transekt på tværs af Skagerrak (Hirtshals–Torungen) i maj 1988.*

Undersøgelserne i Kattegat er de første af sin art i et kystnært område, hvor vandloppernes biomasse, produktion og græsning er blevet fulgt gennem en hel årscyklus med så høj en tidsmæssig opløsning. Specielt har anvendelsen af en meget tids- og stedsspecifik metode til bestemmelse af produktivitet, produktion og græsning (ægproduktionsmetoden) givet anledning til en mere nuanceret opfattelse af vandloppernes (og det øvrige mesozooplanktons) betydning for omsætningen af den pelagiske primærproduktion gennem året end tidligere studier i kystnære områder, som overvejende har baseret sig på biomassemålinger.

Opblomstringer af netplanton er typisk resultatet af lokalt eller periodisk forøget tilgængelighed af uorganiske næringssalte og lys i den fotiske zone og muliggøres af en betydelig tidsmæssig forsinkelse i mesozooplanktonets numeriske respons. Vi har i denne rapport på den ene side beskrevet, hvordan mesozooplanktonets produktion syntes nøje koblet til disse opblomstringer, og at mesozooplanktonets produktion derved bliver af en meget periodisk karakter og ultimativt styret af de samme processer, som genererer netplanktonopblomstringer. Og vi har på den anden side beskrevet den betydelige tidsforsinkelse i mesozooplanktonets numeriske respons, som bevirker at mesozooplanktonet ikke er i stand til at *kontrollere* netplanktonopblomstringerne. På årsbasis æder vandlopperne, som udgør den kvantitativt væsentligste del af mesozooplanktonet, således kun svarende til ca. 13% af primærproduktionen. Den betydelige tidsforsinkelse i mesozooplanktonets numeriske respons bevirker imidlertid, at mesozooplanktonet midt på sommeren, hvor biomassen er størst, i vid udstrækning er i stand til at *begrænse* netplanktonet. Det er således karakteristisk at de to største netplanktonopblomstringer, forårs- og efterårsopblomstringerne af kiselalger, indtræffer på årstider, hvor mesozooplanktonbiomassen er lavest, medens sensommeropblomstringen af dinoflagellater begrænses af mesozooplanktonet. Det er også i overensstemmelse med vores beskrivelse, at kraftige planktonopblomstringer midt på sommeren typisk består af giftige flagellater, som vandlopperne ikke kan æde.

Set fra et fiskeribiologisk synspunkt giver vores beskrivelse også anledning til en ændret opfattelse af, hvad der ultimativt bestemmer produktionen af føde for planktonædende fisk og fiskelarver. Langt hovedparten af mesozooplanktonets produktion gennem året er koblet til episodiske netplanktonopblomstringer, og produktionen i de mellemliggende perioder, hvor mesozooplanktonbiomassen kan være betydelig, er beskedent. Det bliver derved hyppigheden (i tid og rum) af de oceanografiske "begivenheder", som giver anledning til lokale eller episodiske netplanktonopblomstringer og dermed zooplanktonproduktion, snarere end et havområdes samlede primærproduktion, der i sidste ende er bestemmende for fødetilgængeligheden for planktonædende fisk og fiskelarver. Samspillet mellem net- og mesozooplankton har således både "godc" og "negative" effekter; det er en væsentlig forudsætning for såvel masscop-blom-

stringer af fytoplankton, med potentielt iltsvind til følge, såvel som for fiskeproduktion og fiskeri i vore farvande.

5.10 Referencer

- Andersen, P. & Fenchel, T. 1985. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. Limnol. Oceanogr. 30:198–202.
- Berggreen, U., Hansen, B. & Kiørboe, T. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa*: implications for the determination of copepod production. Mar. Biol. 99:341–352.
- Cushing, D.J. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and those that are only weakly stratified. J. Plank. Res. 11:1–13.
- Dortch, Q. & Maske, H. 1982. Dark uptake of nitrate and nitrate reductase activity of red-tide populations off Peru. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9:299–303.
- Erikson, 1974. The occurrence of marine cladocera on the west coast of Sweden. Mar. Biol. 319–327.
- Fryd, M., Haslund, O.H. & Wohlgemuth, O. 1991. Development, growth and egg production of the two copepod species *Centropages hamatus* and *Centropages typicus* in the laboratory. J. Plank. Res. 13:683–689.
- Gieskes, W.W.C. 1971. Ecology of the cladocera of the North Atlantic and the North Sea. Neth. J. Sea Res. 5(3): 342–376.
- Graneli, E., Carlson, P., Olsson, P., Sundström, B., Graneli, W. & Lindahl, O. 1989. From amoxia to fish poisoning: the last ten years of phytoplankton blooms in Swedish marine waters. In: Cosper, E.M., Bricelj, V.M. & Carpenter, E.J. (eds) Novel Phytoplankton Blooms, Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms. Coastal Estuarine Studies 35. Springer-Verlag, Berlin, pp 407–428.
- Hargrave, B.T. & Green, G. 1970. Effects of grazing on two natural phytoplankton populations. J. Fish. Res. Bd. Can. 27:1395–1403.
- Haslund, O.H. & Fryd, M. 1990. *In situ* undersøgelse af juvenile copepoders vækstrater gennem en sæson i Kattegat. Specielrapport. Københavns Universitet.
- Kiørboe, T. 1991. Pelagic fisheries and spatio-temporal variability in zooplankton productivity. J. Plank. Soc. Japan. Spec. Vol. :229–249.
- Kiørboe, T. & Nielsen, T.G. 1990. Effects of wind stress on vertical water column structure, phytoplankton growth, and productivity of planktonic copepods. In: Barnes, M. & Gibson, R.N. (eds) Trophic Relationships in the Marine Environment, Aberdeen University Press, p. 28–40.

- Kiørboe, T., Kaas, H., Kruuse, B., Møhlenberg, F., Tiselius, P. & Ærtebjerg, G. 1990. The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerrak. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59:19–32.
- Kiørboe, T., Møhlenberg, F. & Riisgård, H.U. 1985a. *In situ* feeding rates of planktonic copepods: A comparison of four methods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 88:67–81.
- Kiørboe, T., Møhlenberg, F. & Hamburger, K. 1985b. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26:85–97.
- Kiørboe, T., Møhlenberg, F. & Nicolajsen, H. 1982. Ingestion rate and gut clearance in the planktonic copepod *Centropages hamatus* (Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature. Ophelia 21:181–194.
- Krause, M. & Thrams, J. 1983. Zooplankton dynamics during FLEX'76. In: Sündermann, J. & Lenz, W. (eds). North Sea Dynamics, Springer Verlag, Berlin, pp. 632–661.
- Legendre, L. 1981. Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: The paradox of stability. In: Nihoul, J.C.J. (ed.) Ecohydrodynamics. Proc. 12th Int. Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics. Elsevier, Amsterdam, pp. 191–207.
- Malone, T.C. 1980. Algal size. In: Morris, I. (ed.) The Physiological Ecology of Phytoplankton. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 433–463.
- McLaren, I.A. 1978. Generation lengths of some temperate copepods: Estimation, prediction, and implications. J. Fish. Res. Board Ca. 35:1330–1342.
- Nicolajsen, H., Møhlenberg, F. & Kiørboe, T. 1983. Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus* sp.: Diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Øresund. Ophelia 22:15–31.
- Nielsen, T.G. (in press). Contribution of zooplankton grazing to the decline of a *Ceratium* bloom. Limnol. Oceanogr.
- Nielsen, T.G. & Kiørboe, T. 1991. Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. J. Plank. Res. 13 (1):35–51.
- Nielsen, T.G., Kiørboe, T. & Bjørnsen, P.K. 1990. Effects of a *Chrysochromulina polylepis* subsurface bloom on the plankton community. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62:21–35.
- Nielsen, T.G. & Richardson, K. 1989. Food chain structure of the North Sea plankton communities: Seasonal variation of the role of the microbial loop. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56:75–87.
- Peterson, W.T., Tiselius, P. & Kiørboe, T. 1991. Copepod egg production, moulting and growth rates, and secondary production in the Skagerrak in August 1988. J. Plank. Res. 13:131–154.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & Paffenhöfer, G.-A. 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazo: a missing trophic link in marine pelagic food webs. Mar. Microbial. Food Webs 1:61–80.

- Smetacek, V. 1980. Annual cycles and sedimentation in relation to plankton ecology in Western Kiel Bight. *Ophelia Suppl.* 1:65–76.
- Steele, J.H. 1974. The structure of marine ecosystems. Harward University Press, Cambridge, 128 pp.
- Tiselius, P. 1988. Effects of diurnal feeding rhythms, species composition and vertical migration on the grazing impact of calanoid copepods in the Skagerrak and Kattegat. *Ophelia* 28:215–230.
- Tiselius, P. 1989. Contribution of alloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56:49–56.
- Tiselius, P., Nielsen, T.G., Brevel, G., Jaanus, A., Korshenko, A. & Witek, Z. 1991. Copepod egg production in the Skagerrak during SKAGEX June 1990. *Mar. Biol.* Submitted.

6. Primærproduktion

Katherine Richardson og Alice Christoffersen
Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser
Charlottenlund Slot
2920 Charlottenlund

6.1 Indledning

De mere eller mindre årligt tilbagevendende tilfælde af iltsvind (hypoxi og anoxi) der er observeret i løbet af 80'erne i det sydlige Kattegat og Bælthavet har ført til betydelig spekulation om størrelsesordenen af disse farvandes produktion af organisk materiale. Men hidtil er de fleste undersøgelser af pelagisk produktion og omsætning i de åbne farvande i denne region udført i begrænsede tidsperioder (Nicolaisen *et al.* 1983, Astheimer & Haardt 1984, Richardson 1985, Nielsen *et al.* 1990). Undersøgelser af årlige mønstre (variationer) (Nicolaisen & Christensen 1986) har i stor udstrækning drejet sig om biomasse og ikke produktionsfordeling.

Alle studierne, som er nævnt ovenfor, viser tilstedeværelsen af en springlagsklorofyltop under en del af eller i hele undersøgelsesperioden. Hvor hydrografiske data er præsenteret (Richardson 1985, Nicolaisen & Christensen 1985, Nielsen *et al.* 1990) er det klart, at koncentrationen er forbundet med pyknoklinen, som deler overfladevand med relativ lav salinitet (stammende fra Østersøen) og bundvand med højere salinitet (stammende fra Skagerrak/Nordsøen). Skønt tilstedeværelsen af en springlagsklorofyltop i Kattegat er et velkendt fænomen, har ingen af de undersøgelser, der er foretaget indtil videre, rejst spørgsmålet om, hvilken rolle springlagsfytoplanktontoppe spiller for den totale produktion, som finder sted i denne region.

Undersøgelsen, som beskrives her, har det specifikke formål at måle den totale årlige primærproduktion, som finder sted i Kattegat og beskrive årstidsvariation i fordeling og produktion af fytoplankton i denne region.

6.2 Materiale og Metoder

6.2.1 Prøvetagning ved bøjen

Klorofyl *a* og primærproduktionsbestemmelser blev gennemført igennem vandsøjlen ved Bøjepositionen i det sydlige Kattegat fra 1988 til 1990. Den mest intensive dataindsamling fandt sted i 1989, da 55 fytoplanktonbestemmelser blev gennemført ved stationen. Disse besøg skete med ca. 2 ugers intervaller i løbet af året. Hertil kommer 2 intensive prøvetagnings-perioder i 1989 af ca. 3 ugers varighed, hvor der hver dag blev indsamlet prøver ved stationen (når vejret tillod det). Mindre intensiv prøvetagning blev udført i

1988 og 1990. Data fra disse år er medinddraget for at undersøge, om årstidsvariationen i fytoplankton fordeling/aktivitet identificeret i 1989 kan betragtes som typisk for området.

6.2.2 Prøvetagning fra undersøgelsesskib DANA

I forbindelse med de indsamlede data på rutinebesøgene ved den faste station, er der inkluderet data indsamlet på et Dana-togt (Fiskeriministeriet) i Kattegat i løbet af marts 1990. De metoder, der blev anvendt på Dana, er identiske med dem, som anvendtes på rutinebesøgene ved den faste station med undtagelse af salinitet- og temperatur-bestemmelser igennem vandsøjlen. Ved rutinebesøg på stationen blev disse parametre bestemt ved hjælp af en "Salinity-Temperature Bridge" (Type M.C.5, Electronic Switchgear, (London) Ltd.). Ombord på Dana blev salinitet ($S\%$) og temperatur (T°) målt ved hjælp af en Niel Brown CTD. Lysintensitet igennem vandsøjlen blev bestemt på alle stationer/besøg. Uorganisk næringssaltbestemmelser blev udført i henhold til metoder angivet af Grasshoff (1976).

6.2.3 Klorofylmålinger

Klorofyl *a* ekstraktioner (90% acetone) blev udført på 3–5 forskellige dybder (valgt på basis af en fluoroscensprofil ved hjælp af et "Q Instruments" fluorometer) efter Lorenzenmetoden (Strickland & Parsons 1972). Ud over de bølgelængder, som anbefales efter Lorenzenmetoden, blev absorption målt ved 480 nm på acetone-ekstrakter. 480/665 forhold (korrigeret for absorption ved 750 nm) blev brugt som en kvalitetsindikator af næringssalt (kvælstof) udtdømning i fytoplanktonkolonierne (se Heath *et al.* 1990).

6.2.4 Primærproduktionsmålinger

Primærproduktionsinkubationer blev lavet i scintillationsglas (med plastikbeklædte låg). Prøver til inkubation (9 ml/scintillationsglas) blev indsamlet fra 2–3 dybder igennem vandsøjlen. Prøver i overfladen (ca. 2,5 m) og i pyknoklinen (eller midt i vandsøjlen) blev altid taget. I nogle tilfælde blev der også taget en prøve under pyknoklinen. I 1988 blev der udført 2 typer af inkubationer: I den første blev 6 replikater returneret til indsamlingsdybden og inkuberet i 2–3 timer. Den anden metode og den metode som i de senere år er anvendt involverer brugen af en inkubator med naturligt lys; inkubatoren afkøles i havvand og anbringes på skibsdækket. Inkubatoren er delt ind i rum dækket med forskellige filtre, således at inkubationer kan gennemføres ved 6 forskellige lysintensiteter (foton flux) og i mørke. Ca. 0,75 μ Ci¹⁴CO₂ (Carbon 14 Centralen, Hørsholm) blev tilsat til hvert glas ved start af inkubation, og 3 replikater blev inkuberet (2–3 timer) ved forskellige lysintensiteter. Indholdet af ¹⁴C blev undersøgt ved at tage 50 μ l ekstra prøver fra inkubationsmediet og til sætte 0,5 ml β -fenylthylamin. Disse prøver blev opbevaret til senere måling. Inkubationerne blev stoppet ved at til sætte 0,1 ml 2N HCl og anbringe ampullerne i mørke. Indstråling blev målt med 10 min intervaller under hele inkubationsperioden ved hjælp af en kosinusindsamler.

Ved ankomst til laboratoriet blev prøverne gennemboblet (luft; 30 minutter) for at fjerne overskydende $^{14}\text{CO}_2$, og scintillationsvæske (Instagel) blev tilsat. Indhold af radioaktivitet blev målt på Carbon 14 Centralen. Inkubationsdata blev omsat til fotosyntese versus Foton Flux intensiteter (P vs I) kurver efter retningslinier beskrevet i Richardson (1987).

Skønt det formodes, at ^{14}C metoden mäter noget midt imellem netto- og bruttofotosyntese, er der ikke lavet nogen korrektion for respiration. Begrundelsen for ikke at inkludere en respirationskorrektion er usikkerheden om, hvad ^{14}C metoden faktisk mäter (se Peterson 1980), og efterhånden er der samlet bevis for, at ^{14}C metoden i nogle tilfælde kan undervurdere nettofotosyntesen (Li & Goldman 1981, Richardson *et al.* 1984, A.M. Jespersen, upubliceret data). Med denne usikkerhed synes det overflødig at lave en korrektion (af usikker størrelsesorden, men sandsynligvis omkring 10%). I alle tilfælde giver ^{14}C produktionsdata kun et skøn over de undersøgte processer.

6.2.5 Beregning af døgnproduktion

Da den anvendte metode til beregning af døgnproduktion har vist sig at påvirke de opnåede resultater markant (Anon. 1990), gives der her en mere detaljeret beskrivelse af den anvendte model. Modellen anvender faktisk dagslængde for hver 15. dag i hver måned. Lys formodes at stige proportionalt og falde i løbet af dagen efter det samme mønster hver måned. Imidlertid varierer maksimumindstrålingen midt på dagen fra måned til måned. En matrix, som beskriver lysklimaet under vandet for hver time med 1 m interval, er således genereret ved hjælp af brugen af en lysdæmpende koefficient (k) opnået efter Lambert-Beer's lov. Formerne på P vs I kurverne opnået ved forskellige dybder formodes at være repræsentativ for de vandmasser, hvor prøverne er taget (som angivet ved den hydrografiske profil foretaget ved hver station). Imidlertid formodes P_{\max} at være en lineær funktion af klorofylkoncentration indenfor de forskellige vandmasser. Fluoroscensprofiler blev omdannet til klorofylkoncentration for hver 1 m dybdeinterval. Ved at anvende lysmatrixen til P vs I kurve og P_{\max} bestemt for hver dybde gives et overslag over døgnproduktionen.

Til beregning af årsproduktionen blev et ugentligt gennemsnit bestemt for disse perioder, hvor mere end 1 prøve blev indsamlet pr. uge. Hvor der kun indsamles én prøve, formodes denne at være repræsentativ for dagene i den pågældende uge, og i de uger hvor der ingen prøver blev taget, blev døgnprimærproduktionsværdien fastsat via ekstrapolation. Gennemsnit for døgnværdierne for hver uge blev beregnet og ganget med 365 for at give årsproduktion.

6.3 Resultater

6.3.1 Klorofylfordeling

Fordelingen af klorofyl *a* i overfladevand (2,5 m) for 1989 er vist i Fig. 6.1. En markant forårssopblomstring ses i løbet af ugerne 11–14 (dvs. de sidste 3 uger af marts og første uge af april). I løbet af sommermånederne var klorofylkoncentrationen i overfladevand generelt under $2 \mu\text{g l}^{-1}$. Der kan have været en let stigning i overflade klorofylkoncentrationer i forbindelse med en *Ceratium* opblomstring (de domininerende arter er *C. furca*, *C. tripos* og *C. fusus*) omkring uge 35 (ca. 1. september). Imidlertid var prøvetagning i denne periode mere intensiv end i den omkringliggende periode, og den statistiske signifikans af den formodede stigning kan ikke fastlægges. Klorofylkoncentrationen i overfladevand begyndte at stige omkring uge 45 (midt i november) og nåede en værdi på over $5 \mu\text{g l}^{-1}$ i uge 51 (midt i december).

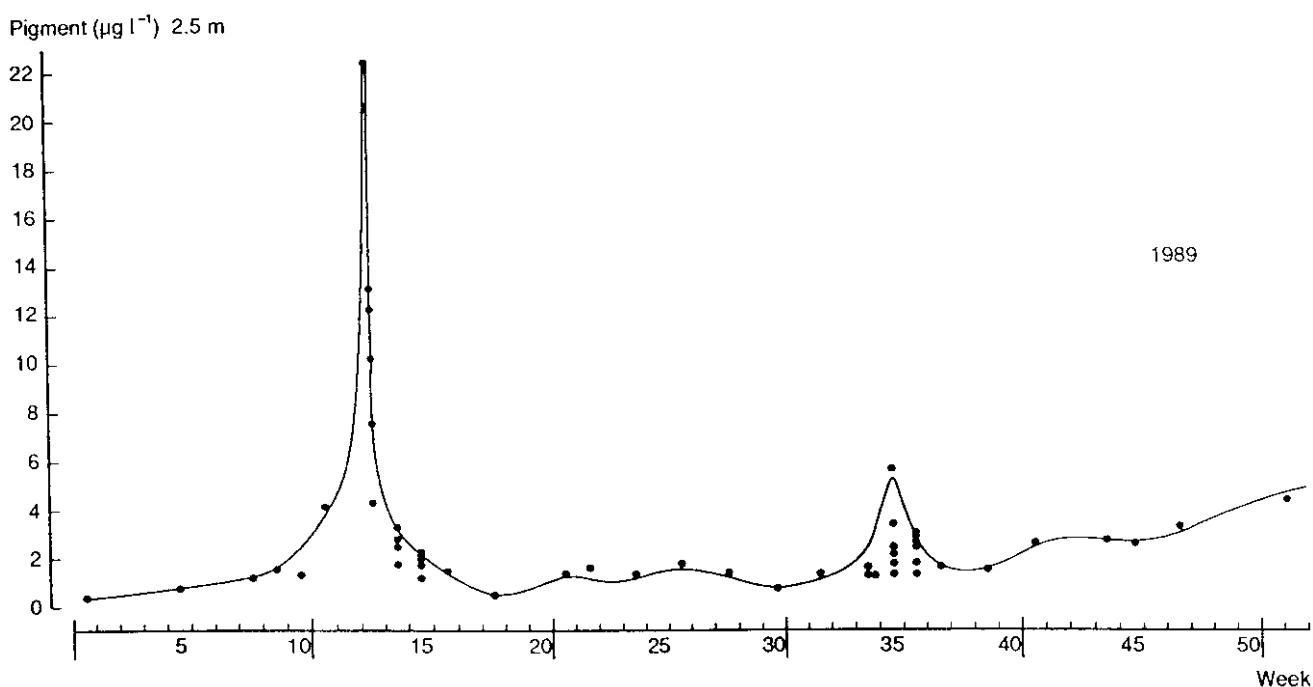


Fig. 6.1

Klorofyl *a* fordeling ($\mu\text{g l}^{-1}$) i overfladen (2,5 m) ved en fast position i det sydlige Kattegat i 1989.

De højeste klorofyl *a* koncentrationer målt under forårssopblomstringen synes forbundet med en frontpassage ved den faste station udtrykt ved tilstedevarelsen af lavere salinitet i overfladen (Fig. 6.2). Fra salinitetsfordelingen kan det konkluderes, at denne front angiver grænsen for udløb fra Østersøen.

Fra den 24. til 27. marts 1990 blev CTD og overflade klorofyl data indsamlet på 19 stationer i Kattegat mellem $55^{\circ}50'N$ og $57^{\circ}00'N$ under forårssopblomstringen. Ved at afbilde overflade klorofylkon-

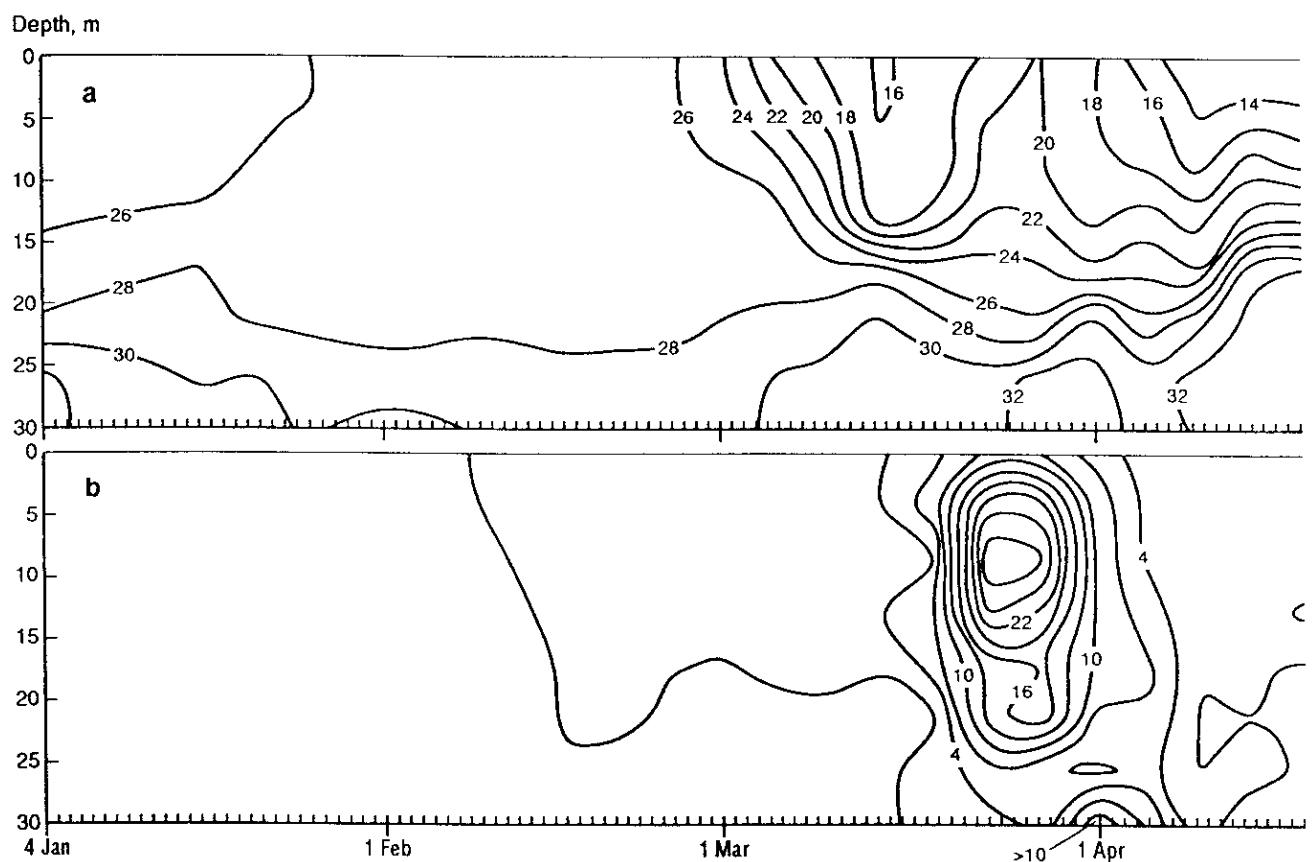


Fig. 6.2

Fordeling af a) salinitet (S ‰) og b) klorofyl a ($\mu\text{g l}^{-1}$) igennem vandsøjlen ved en fast position i det sydlige Kattegat i perioden omkring og under forårsopblomstringen i 1989.

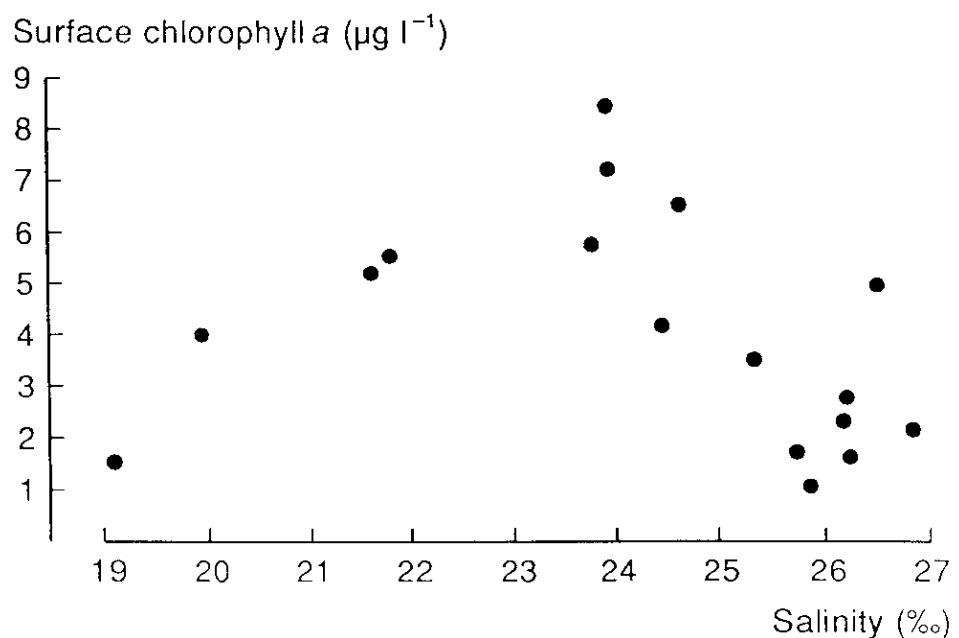


Fig. 6.3

Klorofyl a ($\mu\text{g l}^{-1}$) i overflade (2,5) vand udtrykt som funktion af salinitet af overfladenvand på alle stationer syd for $57^{\circ}00'N$ og nord for $55^{\circ}50'N$ fra tog 90/3 med havundersøgelsesskibet DANA i Kattegat fra 24–27. marts 1990.

centrationer som en funktion af overflade salinitet (Fig. 6.3) ses, at forhøjet klorofylkoncentration er forbundet med overgangsvandene mellem Kattegat og det lavere salinitetsudløb fra Østersøen og ikke selve udløbet fra Østersøen.

Den 26. marts 1990 (uge 13) blev 4 stationer på en linie, der skærer positionen for den faste station meget tæt, indgående undersøgt. Overflade klorofylfordelinger og salinitetsfordelinger gennem vandsøjlen er vist i Fig. 6.4a og b. Station 2 svarer meget nøje til den faste prøveindsamlingsstation. Det ses som i 1989, at de højeste klorofylkoncentrationer er forbundet med frontvande. Men på det tidspunkt strakte fronten sig ikke til den faste station. Grunden til at man observerede de lave overflade klorofylkoncentrationer ved den faste station i 1990 i sammenligning med 1989 (højest i forårsopblomstringen 1990 = $5,4 \mu\text{g l}^{-1}$) kan være, at fronten ikke strakte sig over den faste prøvestation i 1990. Beregnet døgnprimærproduktion under forårsopblomstringen ved den faste station er tilsvarende lavere i 1990 end i 1989.

Klorofyl *a* koncentration ved 2,5 m delt med den højeste klorofylkoncentration målt i vandsøjlen (bestemt ved ekstraktion, ikke fluoroscens) er indtegnet i Fig. 6.5. Fra tidspunktet for forårsopblomstringens ophør (uge 14–15) til *Ceratium* opblomstringen i begyndelsen af september, var maksimum klorofylkoncentrationerne forbundet med springlagsklorofyltoppe (klorofyl ved 2,5 m/højeste klorofylkoncentration <1). Som regel er disse springlagsklorofyltoppe forbundet med isopyknaler.

14 besøg til den faste station udført i perioden 28. maj til 16. juni 1988 viser også, at tilstede værelsen af springlagsklorofyltoppe alle er forbundet med isopyknaler på nær ved et besøg. For begge år kunne koncentrationsmængden variere betydeligt fra dag til dag. Under den intensive prøvetagning i 1988 varierede klorofylkoncentrationen i springlagstoppen fra $10,2 \mu\text{g l}^{-1}$ (når *Chrysochromulina polylepis* var tilstede ved pyknoklinen) til $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$. Overflade (2,5 m) klorofyl *a* koncentrationer varierede fra 0,2 til $0,7 \mu\text{g l}^{-1}$ i løbet af samme periode.

Springlagsklorofyltoppe kan bidrage væsentligt til den primærproduktion, som findes ved den faste station. Fig. 6.6 viser fordelingen af primærproduktion gennem vandsøjlen den 31. maj 1988 (hvor *Chrysochromulina polylepis* var tilstede i pyknoklinen). Denne profil blev genereret ved hjælp af inkubationsdata (hvor en P vs I kurve blev genereret og total dagsproduktion kan beregnes). Under *C. polylepis* opblomstringen viste *in situ* inkubationer imidlertid, at timeproduktionsrater ved 10,5 m var op til 30 gange større end ved 2,5 m. Lignende profiler sås fra april til oktober i 1989. Der findes ingen primærproduktionsdata fra august 1989. Imidlertid viser klorofylfordelingerne i denne periode (ugerne 31–35) tilstede værelse af betydelige klorofyltoppe i en række tilfælde (se Fig. 6.5). Fem primærproduktionsmålinger blev udført 5 dage i august ved Bøjestationen i 1990. Der fandtes et produktivt algelag ved pyknokli-

nen alle dagene. Desuden var der aktive springlagsfytoplanktonstoppe ved Bøjestationen den 6. og 24. september 1990, som bidrog betydeligt til vandsøjens totale produktion.

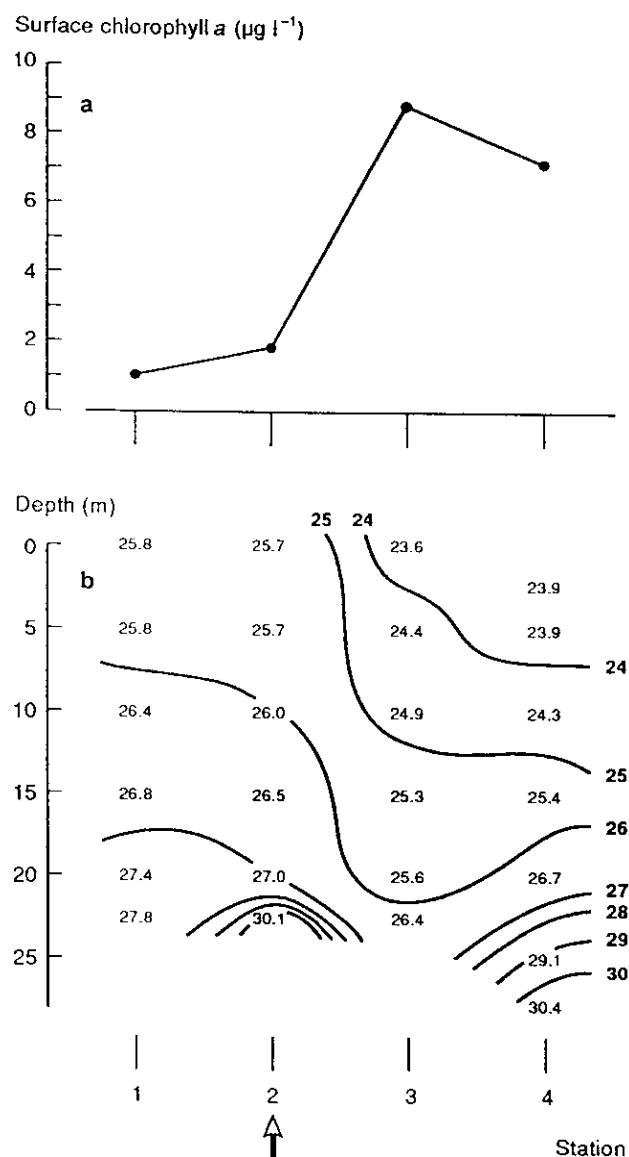


Fig. 6.4

a) Overfladechlorofyl (2,5 m) på fire stationer på et sydvest-nordøst transekt i det sydlige Kattegat indsamlet den 26. marts 1990. b) Salinitetsfordelinger gennem vandsøjlen på det samme transekts. Station 2 med koordinater $56^{\circ}12'N$ og $12^{\circ}03'E$ ligger tættest på den faste prøveposition.

6.3.2 Primærproduktion og næringssaltfordeling

Den målte fordeling af primærproduktion ved den faste station i 1989 er vist i Fig. 6.7. Her ses betydningen af springlagsklorofyltoppe ved primærproduktion ved at relativ høj primærproduktion bibeholdes i perioden, der følger efter forårsopblomstringen indtil ugerne 28 og 30 (sidste halvdel af juli). Den intensive prøvetagning mellem ugerne 22–24 (maj–juni) i 1988 viser også betydningen af springlagsklorofyltoppe ved fordelingen af total døgnprimærpro-

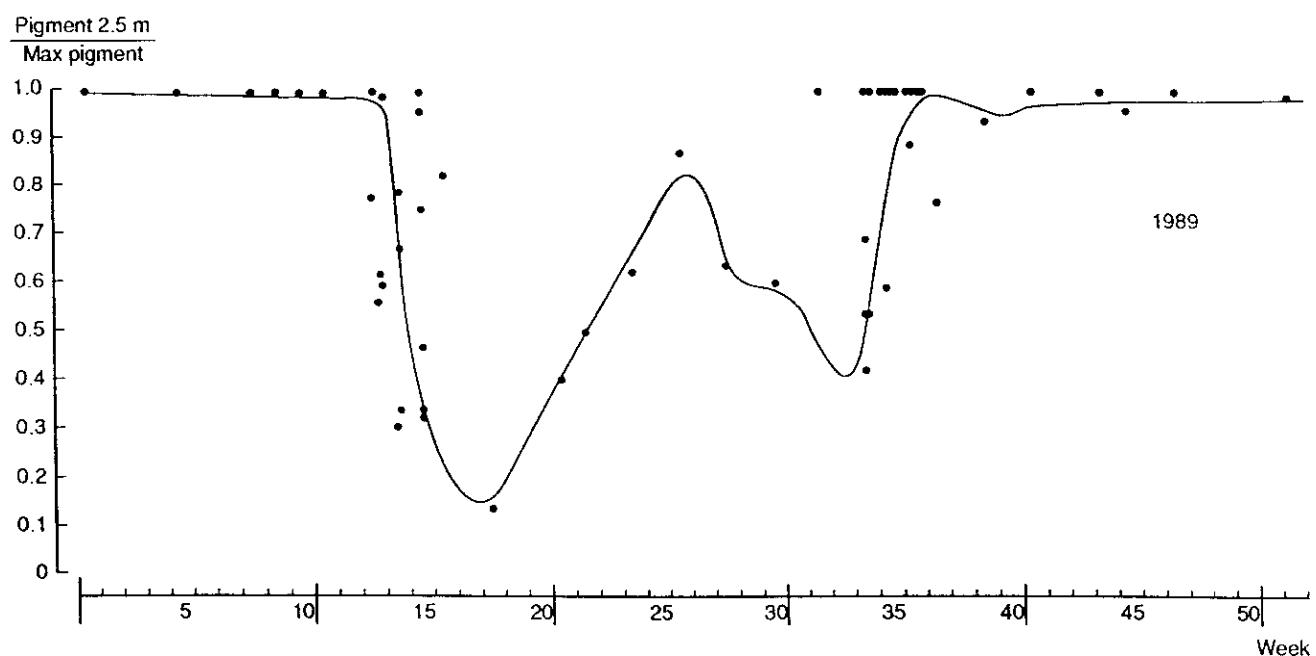


Fig. 6.5
Overflade (2,5 m) klorofyl a koncentrationer ($\mu\text{g l}^{-1}$) delt med den højeste klorofyl koncentration målt (ved ekstraktion) i vandsøjlen.

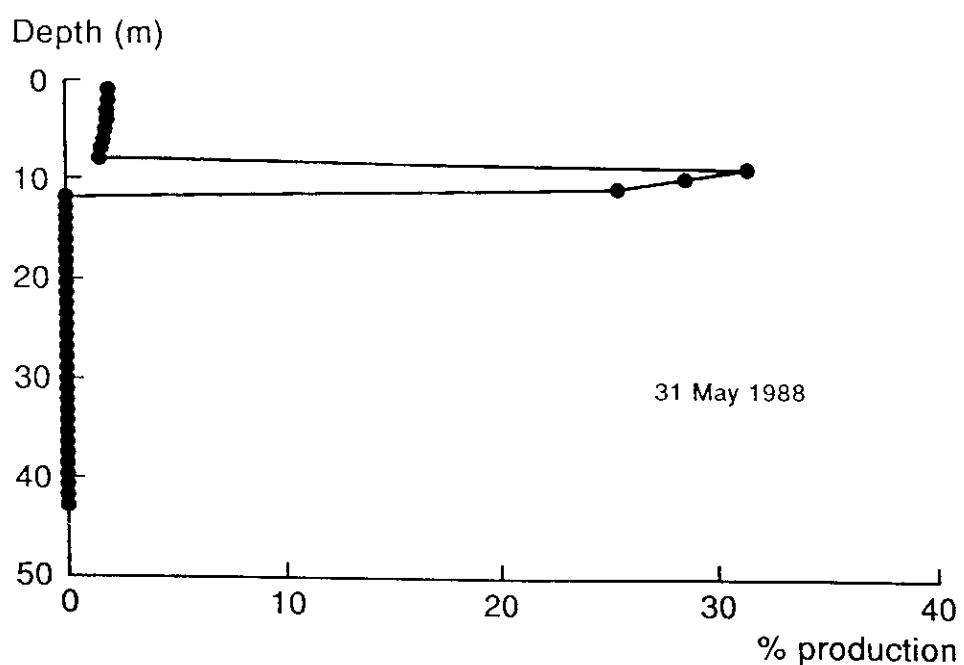


Fig. 6.6
Fordeling af primærproduktion igennem vandsøjlen den 31. maj 1988. På det tidspunkt dominerede *Chrysochromulina polylepis* ved pyknoklinen. Total primærproduktion for disse data blev beregnet til $2796 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

duktion. I løbet af denne periode blev der målt en betydelig variation af den anslæde døgnproduktion ($209-2796 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$). Denne variation reflekterer afvigelserne af størrelsesordenen af den springlagstop, som er diskuteret ovenfor. Gennemsnittet af døgn-primærproduktionen i denne periode var $916 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

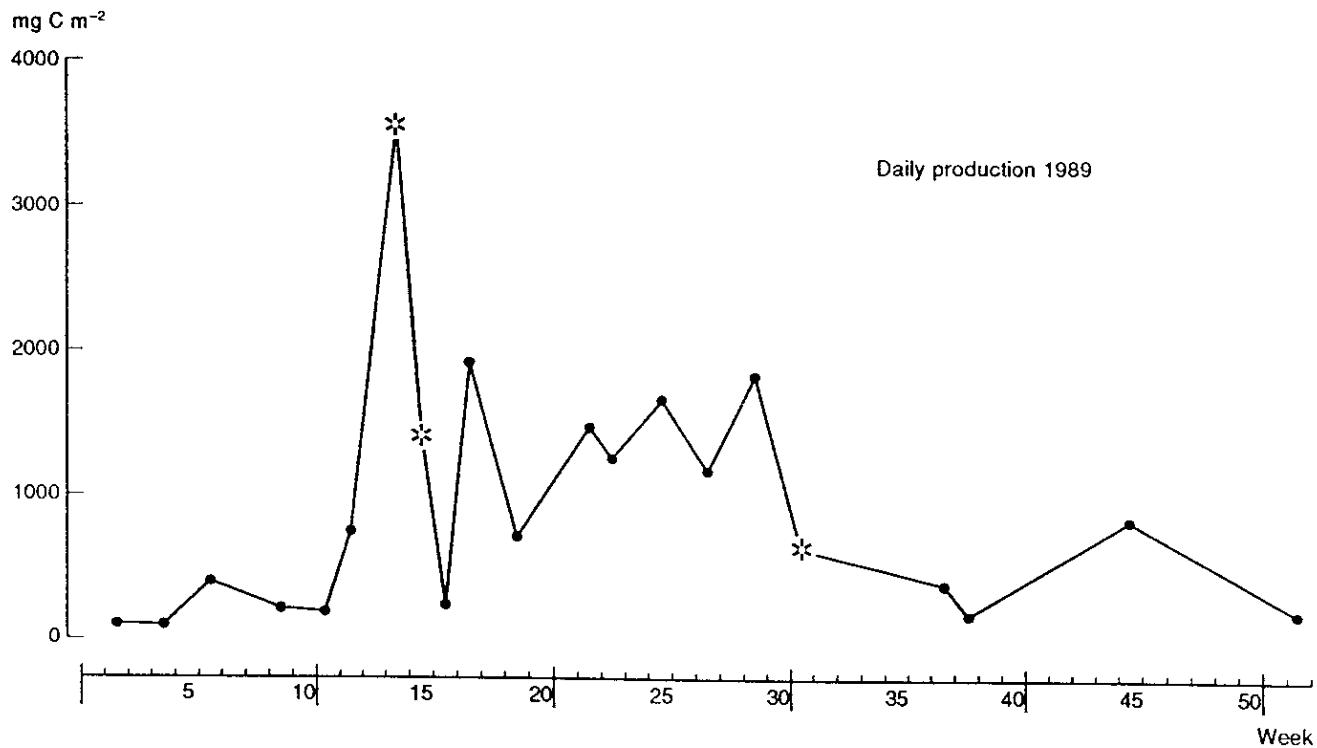


Fig. 6.7

Daglig primærproduktion ved en fast station i det sydlige Kattegat i 1989. Uger, hvor der findes målinger fra flere dage, betegnes med *.

480/665 absorptionsforhold på klorofylekstraktioner er vist i Fig. 6.8. Denne ratio er vist at være relateret kvalitativt til næringssaltstatus (kulstof/kvælstof forhold) af fytoplankton (Watson & Osborne 1979, Heath *et al.* 1990). Man kan ikke ud fra forholdet sige præcis, hvornår næringssaltbegrænsning indtræder, men værdier i nærheden af eller over 2,0 viser næringssalt (kvælstof) begrænsning. Stigningen i 480/665 forhold fra 1,1 til over 2,0 i overfladevand i ugerne efter forårsopblomstringen viser begyndelsen til kvælstofbe-

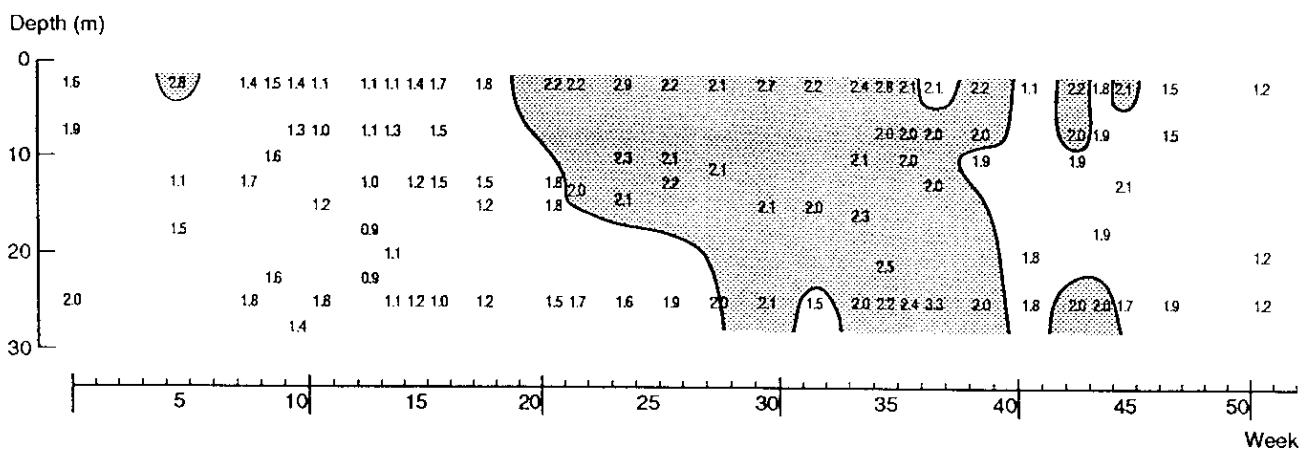


Fig. 6.8

Fordeling af 480/665 absorptionsforhold igennem vandsøjlen ved en fast station i det sydlige Kattegat i 1989. Værdier over ca. 2,0 (skygget) viser en fytoplanktonpopulation, som er næringssalt (kvælstof) begrænset (se Heath *et al.* 1990).

grænsning i overfladen efter forårsopblomstringen. I Fig. 6.9 er vist nitrat og silikatfordelinger igennem vandsøjlen ved den faste station i løbet af perioden omkring forårsopblomstringen i 1989. Nitrat sås ikke længere fra uge 13 (28. marts), mens silikat sås under hele perioden.

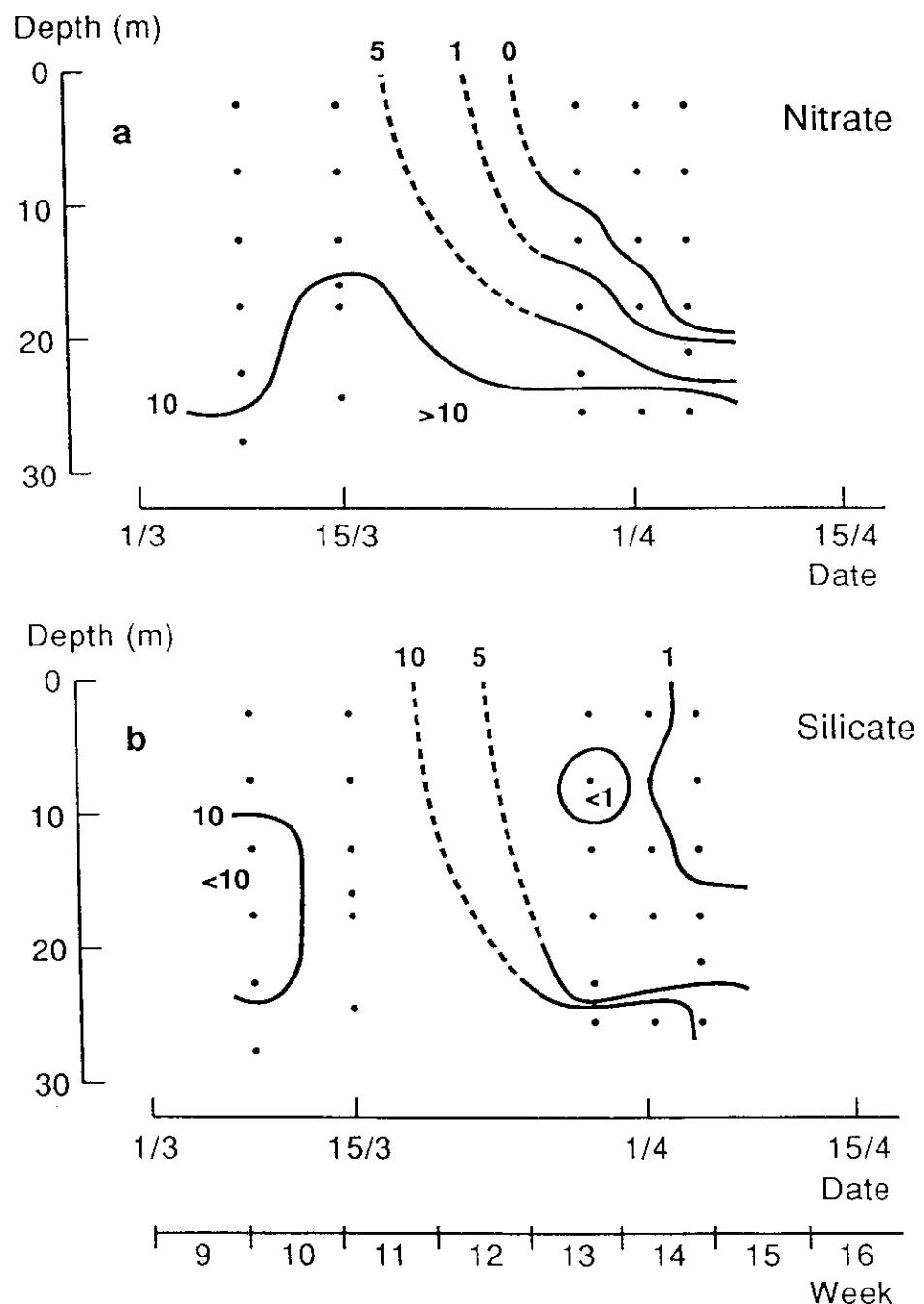


Fig. 6.9

a) Nitrat ($\mu\text{mol l}^{-1}$) og b) silikat ($\mu\text{mol l}^{-1}$) koncentrationer igennem vandsøjlen i perioden under forårsopblomstringen ved en fast station i det sydlige Kattegat i 1989.

Uge 13 er også det punkt, hvor springlagsklorofylkoncentrationer først observeredes i 1989 (Fig. 6.5).

480/665 forhold angiver næringsaltbegrænset fytoplankton igennem hele vandsøjlen fra ca. uge 28 til ca. uge 39. Næringsaltkoncentra-

tioner igennem vandsøjlen ved den faste station i sommermånederne findes desværre ikke. Danmarks Miljøundersøgelser har hvert år på forskellige tidspunkter af året gennemført rutinemæssig indsamling af næringssaltprøver i det sydlige Kattegat. Den gennemsnitlige bundkoncentration af nitrat blev observeret i det sydlige Kattegat under moniteringstogtet fra 10–14. juli 1989 og var $12,6 \mu\text{mol l}^{-1}$ ($\text{STD} = 2,9 n = 5$). På toget i august var denne værdi $9,6 \mu\text{g mol l}^{-1}$ ($\text{STD} = 1,8 n = 5$).

De gennemsnitlige nitratkoncentrationer i vand nær bunden fra stationer med en dybde på over 20 m, som findes i det Internationale Havforskningsråds database for årene 1971–1987, er indtegnet for august i Fig. 6.10. Stationerne er udvalgt fra 2 områder i det sydlige Kattegat ($55^{\circ}55'–56^{\circ}50'\text{N}$; $11^{\circ}30'–12^{\circ}20'\text{E}$ og $55^{\circ}55'–56^{\circ}35'\text{N}$; $10^{\circ}40'–11^{\circ}30'\text{E}$). Det ses, at nitratkoncentrationer i vand nær bunden (fra det begrænsede materiale, der er til rådighed) er steget fra $<2,0 \mu\text{mol l}^{-1}$ i begyndelsen af 70'erne til $>6 \mu\text{mol l}^{-1}$ i de senere år, og at de nitratværdier, som i 1989 er set nær bunden, passer med den tendens, som er observeret i de senere år.

NO_3 (August)

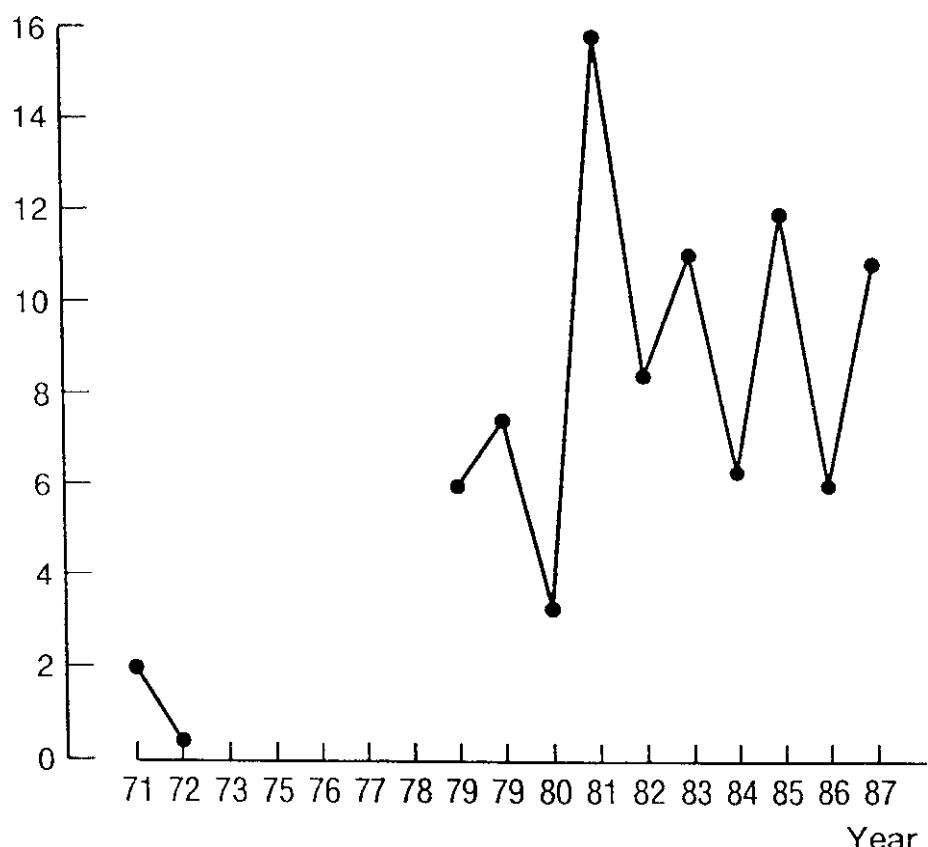


Fig. 6.10

Gennemsnitlige nitratkoncentrationer ($\mu\text{mol l}^{-1}$) fra vand nær bunden i det sydlige Kattegat i perioden fra 1971–1987. Data er taget fra ICES database og inkluderer stationer med en dybde >20 m og som er placeret indenfor $55^{\circ}55'–56^{\circ}50'\text{N}$; $11^{\circ}30'–12^{\circ}20'\text{E}$ eller $55^{\circ}55'–56^{\circ}35'\text{N}$; $10^{\circ}40'–11^{\circ}30'\text{E}$.

480/665 forhold tyder på, at der var næringssaltbegrenset fytoplankton i bundvandet i sommeren 1989, men nitratkoncentrationerne nær bunden viser, at kvælstof var til stede i bundvand (Fig. 6.8). De målte lysekstinktionskoefficienter for vandsøjlen ved den faste station viser imidlertid, at i løbet af juli og august ligger 1% niveauet mellem ca. 15 og 18 m. Undersøgelse af nitratkoncentrationer ved 15 og 20 m ved stationen nær den faste position fra maj til september 1989 (Tabel 6.1) antyder, at nitrat ikke kan ses ved 15 m i august, og kun meget lave koncentrationer er målt ved 20 m. Dette viser, at nutriklinen lå nær eller under 1% indstrålingsniveauet i sensommeren 1989. Mangel på kvælstof i den eufotiske zone kan både forklare den tilsyneladende kvælstofbegrensning af fytoplankton i vandsøjlen (Fig. 6.8) og det fald i primærproduktion (Fig. 6.7), der blev set ved den faste position i sensommeren 1989.

	29.5	11.7	14.8	18.9
15 m	0,2	0,5	0,7	0,3
20 m	12,4	11,5	0,7	1,3

Tabel 6.1

Nitratkoncentrationer ($\mu\text{mol l}^{-1}$) ved 15 og 20 m fra maj til september i 1982 i det sydlige Kattegat ($56^{\circ}10'N$; $11^{\circ}48'E$) nær ved den faste position ($56^{\circ}11'N$, $12^{\circ}4'E$), som diskuteres i teksten. Data fra Danmarks Miljøundersøgelser.

Det var også muligt at få en datatidsserie over nitratkoncentrationer ved 15 og 20 m i månederne juli og august fra Damarks Miljøundersøgelser fra en station, som lå ca. 30 sømil nord for den faste position (Tabel 6.2). Af tabellen ses, at lave eller ikke-påviselige nitratkoncentrationer ofte findes ved 15 m både i juli og august. Koncentrationer ved 20 m kan være høje i juli, men med undtagelse af 1983, hvor de faldt til under $1,0 \mu\text{mol l}^{-1}$ i august. Under henstanden til dybden af nutriklinen synes det som om 1989 har fulgt mønsteret, som er observeret for de senere år.

Et fald i total døgnproduktion i 1989 (Fig. 6.7) indtræffer efter uge 28, hvor nutriklinen formodes at nærme sig eller falde under 1% af indstrålingsdybden. Primærproduktion begynder at stige igen i ugerne 37 og 44, hvilket falder sammen med perioden, hvor næringssaltbegrensningen tilsyneladende slutter (Fig. 6.8).

Skønt prøveindsamlingen i efteråret 1989 ikke var så hyppig som i foråret, er størrelsesordenen af den anslæde primærproduktion i overensstemmelse med den som blev målt i 1988, hvor prøvetagningen var mere intensiv. I 1988 (24. oktober til 11. november, ugerne 43–45) blev der taget 15 prøver ved den faste station.

		Juli	August
1981	15m	0,5	0
	20m	0,2	0,4
1982	15m	0	0
	20m	0,7	0
1983	15m	0	0,1
	20m	10,6	2,1
1984	15m	0,2	0
	20m	0,1	0
1985	15m	0,1	0
	20m	0,1	0,1
1986	15m	0,7	0
	20m	1,9	0,5
1987	15m	0,1	0,5
	20m	1,9	0,5
1988	15m	ingen data	0
	20m	ingen data	0

Tabel 6.2

Nitratkonzcentrationer ($\mu\text{mol l}^{-1}$) ved 15 og 20 m i løbet af månederne juli og august ved en station i det sydlige Kattegat ($56^{\circ}40'N$; $12^{\circ}07'E$) nær ved den faste position ($56^{\circ}11'N$; $12^{\circ}04'E$) i løbet af 1980'erne, som diskuteres i teksten. Data fra Danmarks Miljøundersøgelser.

Gennemsnittet af døgnprimærproduktion for denne periode var 923 mg C $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, hvilket svarer til det, der blev målt i 1989 (se Fig. 6.7). I 1990 blev der foretaget flere primærproduktionsmålinger i efteråret. Døgnproduktion den 4. oktober blev målt til 88 mg (C $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$; den 11. oktober 531 mg C $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, og den 30. oktober var det 259 mg C $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

Den 13. november blev døgnproduktion målt til 142 mg C $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, og den 6. december blev den målt til 223 mg C $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

Primærproduktionsværdien, som måltes i uge 51 i 1989 forekommer lav i sammenligning med de samtidigt målte klorofylværdier (Fig. 6.1). Imidlertid skal det bemærkes, at indstrålingen på prøvetagningsdagen var yderst lav, og de P vs I kurver, der blev genereret i inkubator ved naturligt lys viser, at fotosyntesen sandsynligvis er undervurderet i beregning af døgnprimærproduktion.

Den totale årsproduktion ved den faste station i 1989, er målt til at være ca. 290 g C m^{-2} .

6.3.3 Betydning af forårsopblomstringen for årsproduktionen

Forårsopblomstringen fandt sted i ugerne 11–14. Der er 1 måling af døgnprimærproduktion i uge 11 ($x = 772 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$). Der er 5 målinger i uge 13 ($x = 3614 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$) og 4 målinger i uge 14 ($x = 1417 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$). Der er ingen målinger i uge 12, men vi kan anslå en værdi, som ligger midt imellem det målte for ugerne 11 og 14 ($2193 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$). Ved at tage gennemsnittet af døgnproduktionsbestemmelser for de 4 uger og gange med 28 dage ses, at ca. 56 g C m^{-2} dannedes i løbet af forårsopblomstringen, hvilket svarer til ca. 19% af den totale årlige primærproduktion ved denne station.

6.3.4 Betydning af pyknoklinpopulationen for årsproduktionen

Det er ikke så ligetil at beregne fordeling af total primærproduktion med den fotosyntese, som sker i springlagsklorofyltoppene på grund af a) den større variation som ses i springlagsfyttoplanktonstoppe og b) vanskeligheden ved nøjagtig prøvetagning af de springlagstoppe, som kunne være fra 1–2 m til ca. 10 m i dybden. Springlagsklorofyltoppe blev set konstant i perioden fra ca. uge 15 til 35 (se Fig. 6.5). Undertiden blev op til ca. 90% af den totale døgnprimærproduktion beregnet til at finde sted i springlaget (se Fig. 6.6). Når springlagstoppene var mindre udtalt, blev der målt værdier på 30–40% af den totale vandsøjleproduktion. Anslår vi forsigtigt, at 50% af den totale vandsøjleproduktion findes i springlagsfyttoplanktonstoppe i perioden fra ugerne 15–35, kan vi beregne, at ca. 87 g C m^{-2} blev bundet i springlagsfyttoplanktonstoppene i 1989. Dette svarer til, at ca. 30% af den totale årlige primærproduktion, der finder sted ved denne station.

6.4 Diskussion og konklusioner

6.4.1 Betydning af springlagsfyttoplanktonstoppe for den totale primærproduktion

Denne undersøgelse har vist den relative betydning af den primærproduktion, der opstår i forbindelse med springlagsklorofyltoppe for den totale primærproduktion, der finder sted ved en fast station i det sydlige Kattegat. I 1989 blev det anslættet, at ca. 19% af den totale årlige primærproduktion ved denne station skete under forårsopblomstringen, mens ca. 30% af det totale blev bundet i forbindelse med springlagsklorofyltoppe.

Som regel findes disse springlagstoppe ved pyknoklinen i løbet af sommermånederne i Kattegat sædvanligvis sammen med nutriklinen. Springlagstoppe dominerer fordelingen af klorofyl *a* i perioden, som følger umiddelbart efter forårsopblomstringen (tidlig april) til ca. 1. september (Fig. 6.5). Denne periode svarer meget godt til den periode, hvor 480/665 absorptionsforhold for acetoneekstrationer (se Heath *et al.* 1990) viser næringssaltbegrenset fytoplankton i overfladevand (Fig. 6.8). Det må formodes, at tilstedeværelse af springlagsfyttoplanktonpopulationer er et resultat af, at der findes både til-

strækkeligt lys og næringssalte i området i denne periode.

Yderligere bevis på denne konklusion ses i nedgangen i døgnprimærproduktionsestimater, som blev observeret efter uge 28 (Fig. 6.7). Fra uge 28 viser 480/665 forhold, at næringssaltbegrensningen strækker sig over hele den eufotiske zone. Data som præsenteres her viser, at nitrat ikke længere er tilstede i lag over 1% indstrålingsniveauet i løbet af midt-sensommer.

Til trods for den faldende indstråling steg døgnprimærproduktionsraten i efteråret 1989 (Fig. 6.6), da 480/665 forhold viser, at fytoplanktonets biomasse ikke længere er kontrolleret af næringssalttilgængelighed.

6.4.2 Forårsopblomstringen

Forårsopblomstringen i undersøgelsesområdet synes mest udalt i frontregionen, der deler Kattegatvand og vand fra Østersøens udløb (Figs 6.2, 6.3 og 6.4). Forklaringen på denne opblomstringsstimulering i frontvand findes ikke umiddelbart i forekomsten af uorganiske næringssalte i de 2 vandmasser. Rutinemonitoringstogter udført af Danmarks Miljøundersøgelser (G. Årtebjerg, upublicerede data) fra 12–23. februar og 12–22. marts 1990 viser, at nitrat, silikat og fosfat alle fandtes på begge togter i målelige koncentrationer på begge sider af fronten. (På det andet tog tog blev der indsamlet prøver på de stationer, som lå nærmest den faste position mellem den 20. og 22. marts). På disse togter var næringssaltkoncentrationen marginalt højere i udløbsvand fra Østersøen end i overfladevand fra Kattegat (udløb fra Østersøen: nitrat februar/marts = $7.7/1.9 \mu\text{mol l}^{-1}$, silikat = $6.8/1.9 \mu\text{mol l}^{-1}$, fosfat = $0.9/0.6 \mu\text{mol l}^{-1}$; Kattegat overfladevand: nitrat = $6.4/1.7 \mu\text{mol l}^{-1}$, silikat = $5.8/1.5 \mu\text{mol l}^{-1}$, fosfat = $0.8/0.6 \mu\text{mol l}^{-1}$). Den kendsgerning, at disse næringssalte kunne måles, viser at de ikke var begrænsende på nogen sider af fronten før eller under forårsopblomstringen i 1990. (Fald i forårsopblomstringen i overfladevand synes imidlertid at være relateret til næringssalttilførslen (nitrat) i overfladevand, se Fig. 6.9). Yderligere studier af forholdet mellem forårsopblomstring og frontaktivitet i Kattegat er påkrævet. Men én mulig forklaring på de øgede klorofylkoncentrationer i frontområdet er at strukturen af vandsøjlen (en formodet reduktion i dybden af "overfladelag") fremmer fytoplanktonvækst i området.

6.4.3 Kvælstoftilførslen og primærproduktion

Denne undersøgelse samt et antal andre undersøgelser har vist, at kvælstoftilstedeværelse er begrænset for primærproduktion i overfladevand i Kattegat i løbet af somtermånederne (Granéli 1984, Granéli 1987, Larsson 1988). Hvis vi antager, at den årlige primærproduktion (290 g C m^{-2}), som måltes ved den faste station i Kattegat er typisk for Kattegat og Bælthavet som helhed (område = 38.000 km^2), så kan den totale årlige primærproduktion for dette område anslås at være ca. $1 \times 10^7 \text{ t C}$ i 1989. Anvendelse af Redfield ratio ($\text{C/N} = 5.68$ vægtforhold) viser et tilsvarende behov $1.8 \times 10^6 \text{ t N}$.

Den årlige nettotilførsel af den totale mængde kvælstof fra alle kilder til Kattegat/Bælthavet er anslået til $1,5 \times 10^5$ t N (Anon. 1987). Udo over tilført kvælstof til systemet i Kattegat/Bælthavet findes der allerede en "kvælstof-pulje" i systemet. Da vinter kvælstofkoncentrationer i Kattegat er ca. $140 \mu\text{g l}^{-1}$ kan "puljens" størrelse i denne region beregnes til ca. 10^5 t N. Således kan der kun gøres rede for tilførsel af $2,5 \times 10^5$ t N, mens primærproduktionsestimater viser, at $1,8 \times 10^6$ t N er nødvendig for at underbygge produktionen.

Der er mindst tre mulige forklaringer på denne uoverensstemmelse:

- 1) Den årlige primærproduktion (ca. $290 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) kan være overvurderet. Dette synes usandsynligt, da uafhængige estimater (G. Ærtebjerg, upubliceret) er af en lignende størrelsesorden. Yderligere vil Kattegat's eutrofierede tilstand argumentere imod en årlig primær produktionsrate på kun ca. $40 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, som er det maksimum, der kan underbygges af den beregnede mængde kvælstof der er disponibel. Allerede i 1950 registrerede Steeman Nielsen værdier af årlig primærproduktion ved en station midt i Kattegat ("Anholt Nord") på mellem 70 og $110 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. (Data vist i Svansson 1975). Tilfælde af iltsvind i de senere år viser højere primærproduktionsforhold end i halvtredserne.
- 2) Tilførslen af kvælstof til systemet kan være undervurderet. Denne forklaring synes usandsynlig, da kvælstofbalancen for Kattegat/Bælthavet er blevet undersøgt kritisk af flere forskere og interessegrupper i forbindelse med de iltsvindsproblemer, man i de senere år har set i dette område. Alle estimater er af samme størrelsesorden. Således er det usandsynligt, at kvælstoftilførsel til Kattegat/Bælthavet undervurderes med en faktor på ca. 7.
- 3) Den mest sandsynlige forklaring på diskrepansen mellem den kvælstofmængde, som er nødvendig for at underbygge primærproduktionen i Kattegat/Bælthavet og estimatorer af mængden af tilgængeligt kvælstof er, at meget af det kvælstof, som bruges i produktionen, bliver genbrugt i systemet. Således bruges noget eller alt kvælstof, som ledes ind i systemet, mange gange i løbet af et år. Det er vigtigt her at understrege, at "genbrug" indenfor systemet ikke nødvendigvis er lig med "regenereret" produktion (*sensu* Dugdale & Goering 1967). Næringsalte transporteret fra bund til overfladevand i løbet af vækstsæsonen kan give anledning til "ny" produktion (*sensu* Dugdale & Goering 1967). Hvis et kvælstofmolekyle f.eks. bliver inkorporeret i fytoplankton under forårsopblomstring (ny produktion), som synker til bunds og bliver omsat således, at kvælstof bliver frigjort til bundvandet, kan det blive transporteret til overfladen, hvor det kan blive "genbrugt" og igen give anledning til "ny" produktion.

Yderligere undersøgelser er nødvendige for at afprøve hypotesen om genbrug, men de betragtninger, som er beskrevet i ovennævnte, demonstrerer, at størrelsesordenen af primærproduktionen i Katte-

gat/Bælthavet, ikke kan forklares med de kendte tilførsler af kvælstof til dette område.

Hvis recirkulation af næringssalte indenfor systemet er forklaringen på uoverensstemmelsen mellem den beregnede primærproduktion og tilførsel af kvælstof i denne region, så er det usandsynligt, at alt kvælstof som føres ind i systemet, ledes igennem produktionskredslobet det samme antal gange. I løbet af vintermånederne eller tidligt forår vil kvælstof i systemet være mindre betydningsfuld, når fytoplankton ikke er næringssaltbegrenset end det er i det sene forår og om sommeren, når der er bevis for næringssaltbegrensning indenfor fytoplanktonområdet.

For at komme videre i forståelsen af eutrofieringsrelaterede processer i Kattegat/Bælthavet og betydningen af forskellige næringssaltkilder på planktondynamikken i denne region, er det nødvendigt i fremtiden at undersøge næringssaltenes skæbne, når de kommer ind i systemet ved forskellige dybder og på forskellige tidspunkter af året og at kombinere denne viden med studier af næringssaltenes udnyttelse og omsætningshastigheder på forskellige tidspunkter af året.

6.5 Referencer

- Anon. 1987. Kvælstof og fosfor i vandmiljøet: konsensusrapport. Planlægningsrådet for Forskningen, Forskningssekretariatet, Danmark.
- Anon. 1990. Report of the ICES ^{14}C primary production intercomparison exercise. Cooperative Research Report No. 170, ICES, København.
- Astheimer, H. & Haardt, H. 1984. Small-scale patchiness of the chlorofyl fluorescence in the sea: Aspects of instrumentation, data processing, and interpretation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15 (3):233–245.
- Dugdale, R.C. & Goering, J.J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnol. & Oceanogr. 12:196–206.
- Granéli, E. 1984. Algal growth potential and limiting nutrients for phytoplankton production in Øresund Water of Baltic and Kattegat origin. Limnologica. 15 (2):563–569.
- Granéli, E. 1987. Nutrient limitation of phytoplankton biomass in a brackish water bay highly influenced by river discharge. Estuar. Coast. Shelf Sci. 25 (5):555–565.
- Grasshoff, K. 1976. Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Weinheim, New York.
- Heath, M.R., Richardson, K. & Kiørboe, T. 1990. Optical assessment of phytoplankton nutrient depletion. J. Plank. Res. 12 (2):381–396.
- Larsson, U. 1988. Kvæve och fosfor som biomassabegränsande ämnen i havet. Vatten. 44 (1):19–28.

- Li, W.K.W. & Goldman, J.C. 1981. Problems in estimating growth rates of marine phytoplankton from short-term ^{14}C assays. *Microbiol. Ecol.* 7:113–121.
- Nicolaisen, W. & Christensen, H. 1986. Pelagic turnover and transport to the bottom of particulate organic material in the northern Øresund. *Ophelia*. 26:317–332.
- Nicolaisen, H., Møhlenberg, F. & Kiørboe, T. 1983. Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus* sp.: Diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Øresund. *Ophelia*. 22:15–31.
- Nielsen, T.G., Kiørboe, T. & Bjørnseth, P.K. 1990. Effects of a *Chrysochromulina polylepis* subsurface bloom on the planktonic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62:21–35.
- Peterson, B.J. 1980. Aquatic primary productivity and the $^{14}\text{CO}_2$ method: a history of the productivity problem. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:369–385.
- Richardson, K. 1985. Plankton distribution and activity in the North Sea/Skagerrak–Kattegat frontal area in April, 1984. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26:233–244.
- Richardson, K. (ed.) 1987. Primary production: Guidelines for measurement by ^{14}C incorporation. *Techniques in Mar. Env. Sci.* No. 5, ICES, København.
- Richardson, K., Samuelsson, G. & Hellgren, J-E. 1984. The relationship between photosynthesis measured by ^{14}C incorporation and by uptake of inorganic carbon in unicellular algae. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 81:241–250.
- Strickland, J.D.H. & Parson, T.R. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Ca.* 167:1–310.
- Svansson, A. 1975. Physical and chemical oceanography of the Skagerrak and the Kattegat. I. Open sea conditions. *Fish. Bd. Swe. Inst. Mar. Res. Report No. 1*.
- Watson, R.A., Osborne, P.L. 1979. An algal pigment ratio as an indicator of the nitrogen supply to phytoplankton in three Norfolk broads. *Freshwater Biol.* 9:585–594.

7. Opadrettet transport af næringssalte til den fotiske zone

Hanne Kaas, Henrik H. Kaas, Flemming Møhlenberg

Danmarks Miljøundersøgelser, Afd. for Havmiljø og Mikrobiologi

7.1 Introduktion

Ny og regenereret produktion

Primærproduktionen i havet, dvs. planktonalgernes vækst, er baseret på to kilder af næringssalte: 1) regenererede næringssalte, der produceres af heterotrofe organismer i den vandmasse hvori primærproduktionen sker, dvs. i den fotiske zone og 2) "nye" næringssalte, der tilføres udefra.

På baggrund af den forskellige oprindelse af næringssaltene benævnes de to komponenter af primærproduktionen "regenereret" og "ny" produktion (Dugdale & Goering 1967).

I oceanerne udgør ny produktion fra mindre end 10% til ca. 30% af den totale primærproduktion (Eppley & Peterson 1979, Platt *et al.* 1989). I helt kystnære områder vil tilførsler af "nye" næringssalte fra land være af stor betydning, og ny produktion kan udgøre en væsentlig andel af primærproduktionen (Carpenter & Dunham 1985).

Ny produktions betydning

Den totale primærproduktion er generelt højere i havområder med stor tilførsel af "nye" næringssalte end i områder med lille tilførsel (Eppley & Peterson 1979, Eppley 1981).

Størrelsen af ny produktion er bestemmende, for hvor store mængder af organisk stof, der kan eksporteres ud af systemet. Eksporten sker ved sedimentation til havbunden, ved transport til andre områder og ved fiskeri. Det organiske stof, der synker ned til havbunden, vil nedbrydes under forbrug af ilt, og i tilfælde med stagnerende eller lagdelte vandmasser kan iltforbruget give ophav til iltsvind. En stor ny produktion kan således øge risikoen for iltsvind. Over et længere tidsrum, f.eks. et år, vil der generelt være balance mellem ny produktion og den eksporterede produktion (Eppley & Peterson 1979).

Kilder til ny produktion

De "nye" næringssalte tilføres ved vertikal transport fra dybereliggende næringsrige vandlag, fra luften, fra andre vandområder og fra land. Den relative betydning af de forskellige kilder afhænger af afstanden til land, størrelsen af ferskvandsafstrømningen og af de hydrografiske forhold.

Generelt er den væsentligste kilde til ny produktion i oceanerne

næringsalte tilført fra underliggende vandlag – den såkaldte opadrettede transport, mens de landbaserede kilder får større og større betydning jo mindre afstanden til land bliver.

Ny produktion i Kattegat

I Kattegat vil såvel opadrettet transport af næringsalte samt tilførsler fra land og andre havområder have betydning for den ny produktion. Betydningen af tilførslen af kvælstof fra luften er stadig usikker.

Opadrettet transport

Teoretiske beregninger har vist, at den opadrettede transport på årsbasis er betydningsfuld (Rydberg & Sundberg 1986, Hansen *et al.* 1990). Undersøgelser i Kattegat i 1988 viste, at algebiomassen i springlaget i visse perioder er høj (Kaas *et al.* 1990). Da algevækst i springlaget er vist for en stor del at være baseret på næringsalte fra bundvandet (Harrison 1990), indikerer dette en væsentlig opadrettet transport. Der er imidlertid ikke før den her beskrevne undersøgelse foretaget direkte målinger til bestemmelse af den opadrettede transport i Kattegat.

Nitrat

Den opadrettede transport af næringsalte kan beregnes på forskellige måder dels baseret på fysiske parametre, dels på biologiske. De fysiske beregninger sker på basis af målinger eller kalkulationer af den turbulente energi i vandet. De biologiske beregninger er hyppigt baseret på målinger af nitratforbruget i den fotiske zone, idet nitrat udgør hovedparten af den uorganiske kvælstofpulje i bundvandet.

To væsentlige forudsætninger for at beregne den opadrettede kvælstoftransport på basis af nitratforbruget er: 1) at systemet er i平衡 (det forbrugte nitrat erstattes af nyt nitrat), og 2) at al det nye nitrat i den fotiske zone stammer fra opadrettet transport, dvs. at der kan ses bort fra horizontal tilførsel og *in situ* produktion. Kendskabet til Kattegats hydrografi var begrænset, da Bøjeprojektet startede. På basis af den foreliggende viden blev det antaget at horizontale tilførsler var insignifikante i perioder med meget lave (ikke målelige) nitratkoncentrationer i overfladevandet i Kattegat og tilstødende havområder.

Hvorvidt der foregår en signifikant *in situ* produktion af nitrat i den fotiske zone er endnu usikkert. Nitratproduktionen (nitrifikationen) i den fotiske zone er hidtil antaget at være ubetydelig (Ward *et al.* 1989). Baggrunden for denne antagelse er bl.a. at nitrifikationen hæmmes af lys (Horrigan *et al.* 1981). Dertil kommer at metodiske problemer har gjort det vanskeligt at bestemme *in situ* raterne. Flere undersøgelser har påvist et højt potentiale for nitratproduktion i de øvre vandlag, og enkelte nyere undersøgelser tyder på at *in situ* produktionen i nogle områder kan være betydelig, specielt i den nedre del af den fotiske zone (Ward *et al.* 1989).

Nitratkoncentrationen i bundvandet er i størstedelen af vækstsæsonen det altdominerende kvælstofnæringsalt, og den opadrettede transport af nitrat kan derfor tages som udtryk for den opadrettede transport af kvælstofnæringsalte. Under forudsætning af, at nitrifi-

kationen og bakteriers nitratassimilation spiller en minimal rolle for nitratomsætningen (begge aspekter bør undersøges nærmere), vil den produktion, der er baseret på nitrat være identisk ned ny produktion i situationer, hvor horizontal transport kan udelukkes.

Fosfat

Uorganisk fosfor i havet findes kun på én form, som fosfat, dvs. fosfor findes altid på samme kemiske form uanset om det er tilført eller regenereret. Den opadrettede transport af fosfor beregnes derfor som differencen mellem det totale fosfatforbrug og den mængde fosfat der gendannes ved regenerationen i den fotiske zone. Som for nitrat er en forudsætning for denne beregning at den horisontale transport er ubetydelig.

Denne undersøgelse

Formålet med den undersøgelse, der omtales her, var at sammenholde biologisk baserede beregninger af den opadrettede transport med fysisk baserede teoretiske beregninger, at øge forståelsen af sammenhængen mellem de hydrografiske forhold og tilgangen af "nye" næringssalte ved opadrettet transport samt at bestemme ny produktion i de situationer, hvor dette er relevant. I det følgende beskrives hovedresultaterne af undersøgelsen ved Bøjestationen i det sydøstlige Kattegat.

7.2 Materialer og metoder

Angrebsmåde

Undersøgelsen omfatter målinger af: 1) optagelsen af nitrat-N i dybdeprofiler, samt 2) optagelsen af fosfat-P og 3) remineraliseringen af fosfat-P i dybdeprofiler.

Optagelse af nitrat-N pr. m² er beregnet ved trapcointegration.

Optagelsen af "nyt"-P er beregnet som differencen mellem total fosfatoptagelse og regenereringen af fosfat. Da denne difference hyppigt var negativ er beregninger af opadrettet transport ikke foretaget på grundlag af "nyt"-P optag.

Den fysisk baserede beregning tager udgangspunkt i Pedersen (1986). Pedersens beregningsmodel bygger på et to-laget vandsystem, hvor vindinduceret blandingsenergi medfører en opblanding (meddrivning) af bundvand til overfladevandet.

V_e

Meddrivningskoefficienten (V_e) er beskrevet ved:

$$V_e = \text{blandingsenergien} / a \quad (a)$$

hvor salinitetsforskellen mellem de 2 lag og dybden af det øvre lag indgår i a. Blandingsenergien er proportional med vindhastigheden i tredje potens.

Næringssaltflux

Transporten af næringssalte beregnes ved:

$$F = V_e \times M$$

(b)

hvor F er fluxen og M koncentrationen af det givne næringssalt i det vandlag hvorfra meddrivningen sker. Er systemet i balance (i steady state) og den horisontale transport uvæsentlig, kan formlen omskrives til:

$$A = V_e \times M$$

(c)

hvor A = optaget af nye næringssalte i det øvre lag.

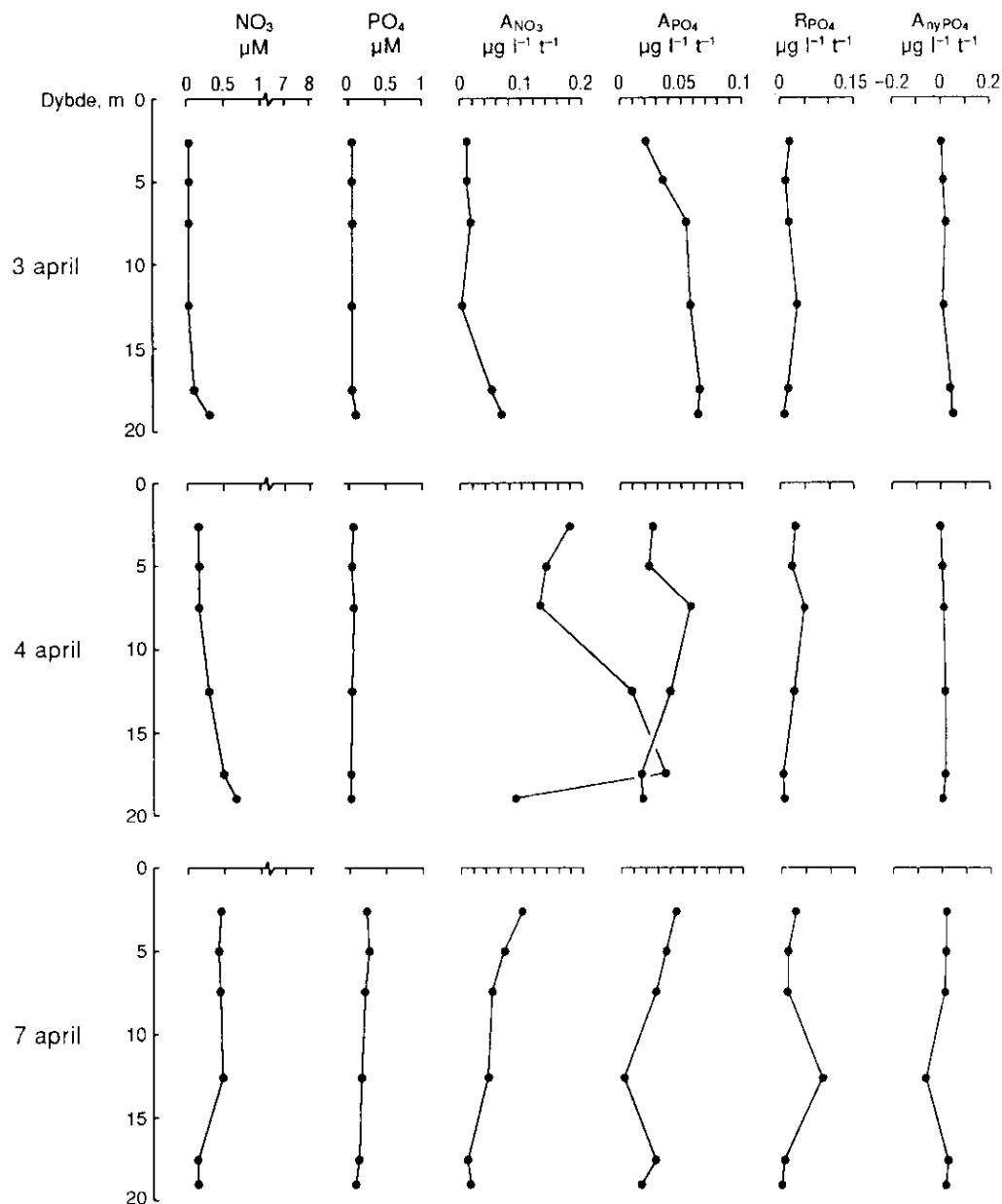


Fig. 7.1

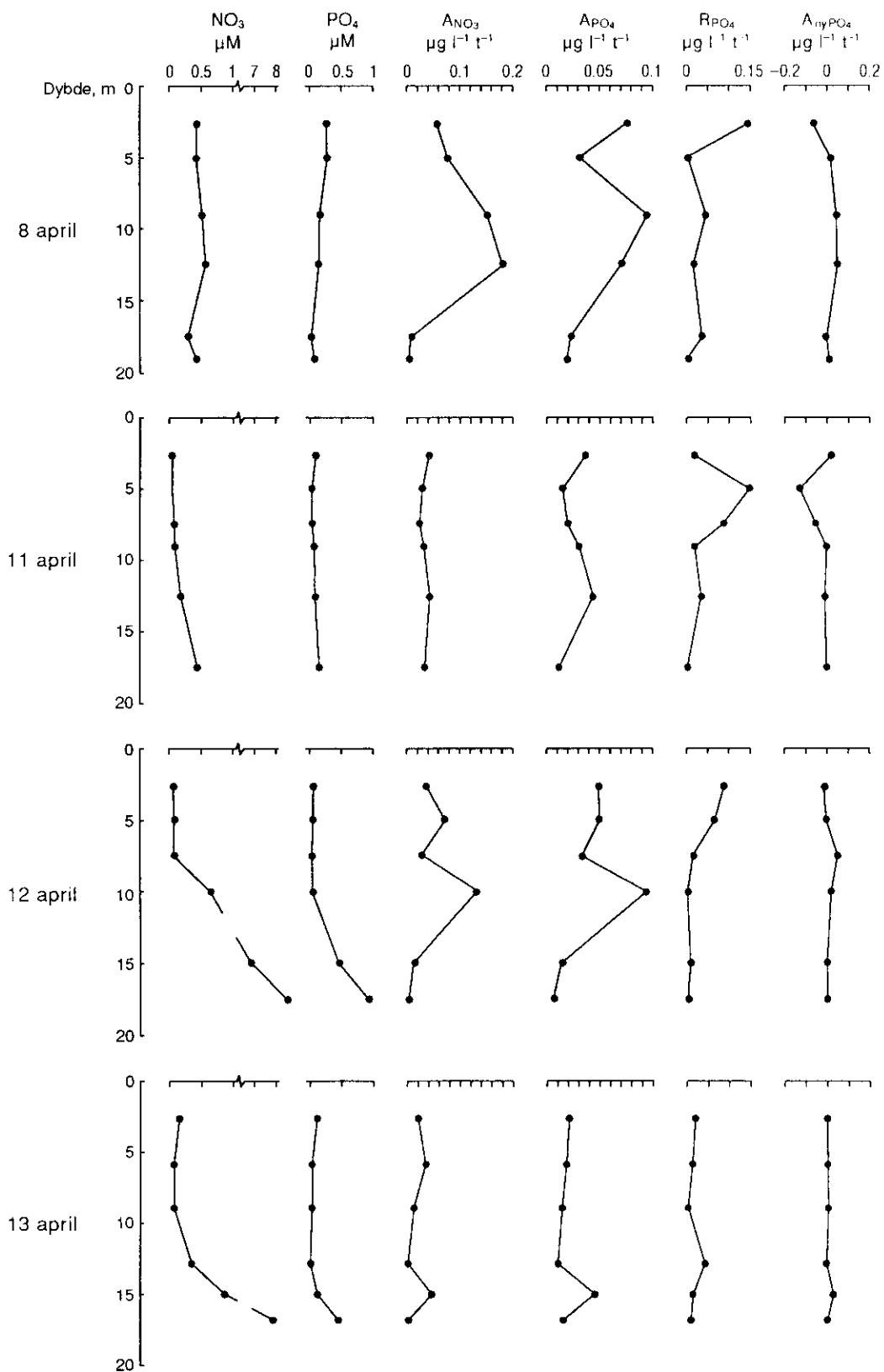
Bøjestationen, april 1989. Den rumlige variation i a) nitratkoncentrationen (μM), b) fosfatkoncentrationen (μM), c) nitratoptagelsen, d) fosfatoptagelsen, e) fosfatremineraliseringen, f) "ny"-fosfatoptagelse. c) – f) er angivet i $\mu g l^{-1} t^{-1}$.

Måleperioder

Flg. behandling er koncentreret om målinger gennemført på Bøjestationen i april og august/september 1989.

Kemiske analyser

Vandprøver blev indsamlet i 6 dybder fra overfladen og ned til det primære springlag (se kapitel 2). Prøverne blev analyseret for koncentrationen af næringssalte (nitrat (NO_3^-), nitrit (NO_2^-), ammonium (NH_4^+) og fosfat (PO_4^{3-})), partikulært organisk kvælstof, fosfor og kulstof (PON, POP, POC) og i de fleste tilfælde klorofyl *a*.



Biologiske analyser

Primærproduktion, nitratoptagelse samt fosfatoptagelse og -remineralisering blev målt i vandprøverne ved isotopteknik ($H^{14}CO_2^+$, $^{15}NO_3^-$ og $^{32}PO_4^{3-}$). Metodikken for næringssaltforsøgene er nøjere beskrevet i Kaas *et al.* (1991) med den forskel at inkubationerne i denne undersøgelse foregik i 0,5 l's polycarbonatflasker screenet for at simulere *in situ* lysforholdene i den givne dybde. Inkubationerne forløb i 3–5 timer i dæk-inkubatorer.

Nitratoptagelsesraterne blev bestemt ved 3 koncentrationer. Beregningen skete efter Dugdale & Wilkerson (1986). Fosfatoptagelses- og remineraliseringssraterne er bestemt ved tracetilsætning og beregnet i henhold til Harrison & Harris (1986).

Primærproduktionen blev målt som "total" $^{14}CO_2$ -fiksering omfattende partikulært og EOC-bundet ^{14}C . Glasvials med 10 ml havvand og 2 μCi $H^{14}CO_2^+$ blev inkuberet i nitrat-flaskerne. Beregningerne skete iflg. Årtebjerg & Bresta (1984).

Den relative betydning af nitratbaseret produktion er udtrykt ved $f =$ nitratoptagelsen / totale kvælstof(N)-behov (Eppley & Peterson 1979), hvor sidstnævnte er beregnet fra kulstof(C)-fikseringen under antagelse af, at C:N optages i vægtforholdet 6:1.

7.3 Resultater

Figs 7.1–7.2 viser den rumlige fordeling i næringssaltkoncentrationer (NO_3^- og PO_4^{3-}), primærproduktion samt nitratoptagelse og fosfatoptagelse/remineralisering i april og august/september 1989 på Bøjestationen.

7.3.1 April 1989

Vandsøjlens struktur

Vandsøjlen bestod på alle måltidspunkter af 3–4 vandlag: øverst lå et lavsalint vandlag på 11–17‰ (varierede gennem perioden) og ved bunden et vandlag med saliniteter på > 32‰. Imellem det øvre og nedre vandlag fandtes 1–2 lag med intermediære densiteter, der ikke kunne være resultatet af en direkte blanding mellem det øvre og nedre lag (se eksempel fra august, Fig. 7.3). Sådanne strukturer opstår ved at lavsalint vand strømmer hen over stationen (lock-exchange) eller ved at vand af intermediær densitet trænger ind (= intrusion) mellem overflade- og bundvand. Overgangen mellem det salte bundvand og det ovenliggende vandlag benævnes det primære springlag (= primære skilleflade).

Næringssalte

De højeste næringssaltniveauer fandtes i det salte bundvand (8–10 μM , dybere end 20 m, ikke vist). Stigningen i næringssaltkoncentrationen (= nutriklinen) faldt sammen med det primære springlag.

Nitrat

Nitrat var tilstede i alle vandlag. Koncentrationen varierede i de øverste 15 m mellem <0,05–0,7 μM . I slutningen af perioden øgedes koncentrationerne i 15–17 m dybde til 7–8 μM i takt med at det primære springlag flyttedes op i denne dybde (Fig. 7.1a). Nitratkon-

	centrationen i overfladen var højest i det lav-saline vand, der kom ind over stationen den 7–8. april (<14%).
Fosfat	Fosfatkoncentrationen varierede mellem 0,04 og 0,3 μM i de øverste 15 m, og viste en stigning svarende til nitrat i 15–17 m sidst i perioden (til 0,4–0,9 μM) (Fig. 7.1b). Som for nitrat, var niveauerne i overfladen højest i det lav-saline vand.
Nitratoptag	Nitratoptagelsen var i de fleste tilfælde højest i de mellemste/nedre prøvetagningsdybder (Fig. 7.1c).
Fosfatoptag	Fosfatoptagelsen viste i de fleste tilfælde en dybtliggende top svarende til nitratoptagelses-toppen (Fig. 7.1d). Fosfat-remineraliseringen var ligeledes højest i de nederste prøvetagningsdybder (Fig. 7.1e). De højeste niveauer forekom den 8. og 11. april. Differencen mellem fosfatoptagelsen og –remineraliseringen indikerer tilførsel af nye næringssalte den 3. og 4. april, mens tolkningen resten af perioden vanskeliggøres af negative differencer (Fig. 7.1f).
Primærproduktion	Primærproduktionen blev kun målt den 11–13. april (ikke vist). Her var der en markant top i 10 meters dybde den 12. april. Nitrat-baseret produktion udgjorde 2–8% af totalproduktionen i dette mellemlag.
Summeret nitratforbrug	I Tabel 7.1 er det samlede nitratforbrug i øvre og mellemste vandlag beregnet ved trapezintegration.

APRIL							
	3.	4.	7.	8.	11.	12.	13.
Øvre vandlag	5,6	32,1	33,3	46,4	13,5	16	11
Mlm. vandlag	20,3	184	41	99	34,5	46	15

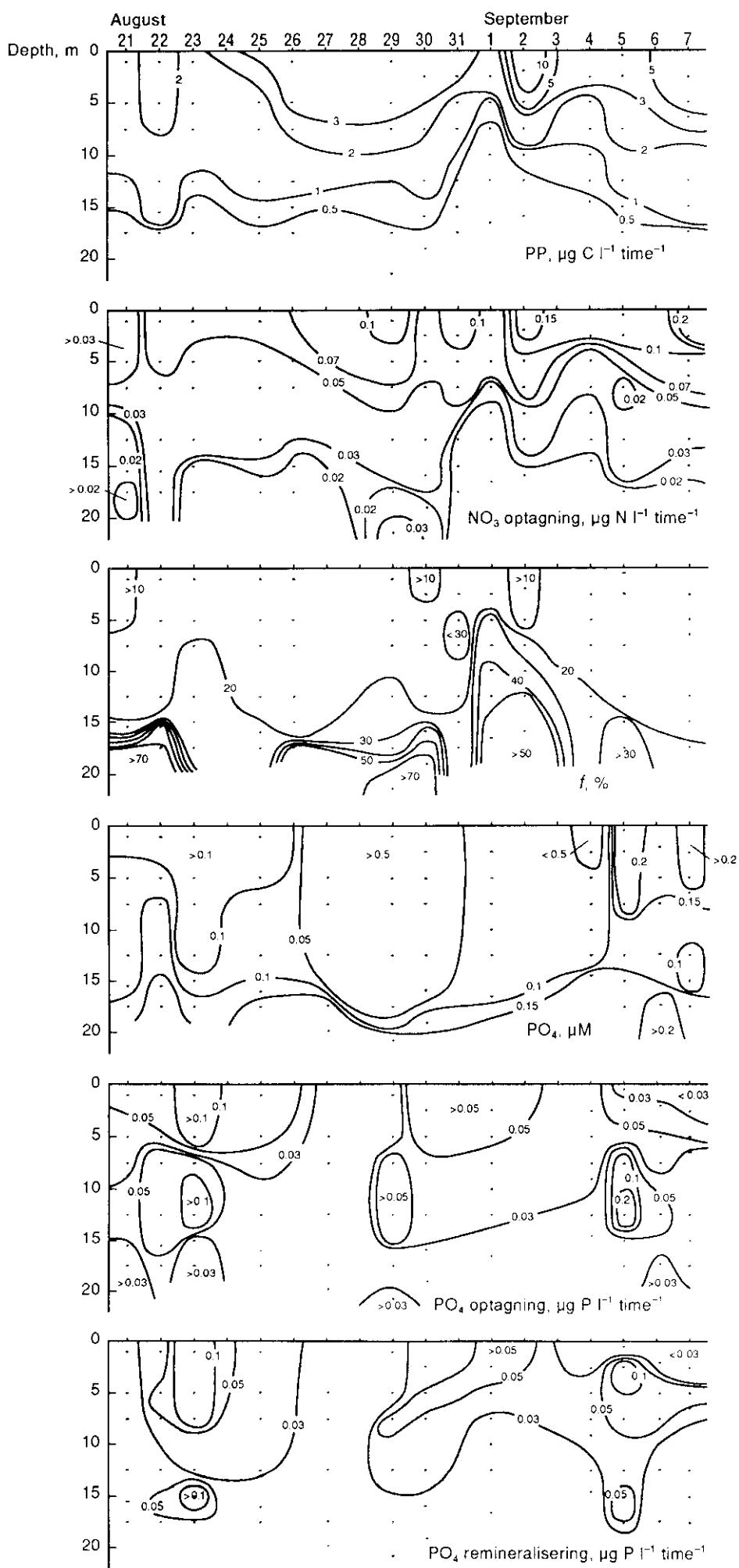
Tabel 7.1

De ved trapezintegration summerede optagelsesrater for det øvre og de mellemste vandlag på Bøjestationen, april 1989 (enhed: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{t}^{-1}$).

7.3.2 August–September 1989

Vandsøjlens struktur bestod gennem hele perioden af 3 vandlag (se forklaring under april og Fig. 7.3).

Nitrat-koncentrationen i det produktive lag (øvre og mellemste vandlag) var under detektionsgrænsen på 0,05 μM . Nutriklinen faldt sammen med det primære springlag i ca. 20 m dybde, men kun i starten af perioden var koncentrationen i bundvandet høj, ca. 6–8 μM (saltpromillen >32,5%). I slutningen af august faldt bundvandskoncentrationen til omkring 0,1–1 μM (salinitet <32,5%). De lave niveauer i det mindre salte bundvand bekræftes af DMU's målinger på et overvågningstogt umiddelbart inden måleperioden.



Fosfat	Fosfat-koncentrationen svingede fra 0,1 til 0,35 μM i det produktive lag, hyppigt med en tendens til stigende koncentrationer i de nederste prøvetagningsdybder (Fig. 7.2d). I 25 m dybde lå koncentrationen på godt 1 μM i starten af perioden og 0,1–0,7 μM medio og ultimo perioden (ikke vist).
Nitratoptag	Da nitratkoncentrationerne var under detektionsgrænsen er nitratoptagelse angivet som optagelsen ved 0,05 μM , og er derfor et overestimat.
Nitratoptag Primærproduktion	Generelt var primærproduktionen og nitratoptagelsen højest i overfladen og faldende med dybden (Fig. 7.2a og b). Den relative betydning af nitratoptagelsen steg ofte med dybden (Fig. 7.2c). F-forholdet varierede mellem 5 og 33% i de øverste prøvetagningsdybder og 12 og 96% lige over det primære springlag.
Fosfatoptag	Mønsteret i fosfatoptagelsen var mindre entydigt, men viste ligelædes i mange tilfælde en faldende tendens med dybden (Fig. 7.2e). Remineraliseringen af PO_4^{3-} var højest 23. august og viste desuden en mindre top 5. september. (Fig. 7.2f).
Summeret nitratforbrug	I Tabel 7.2 er det samlede nitratforbrug i øvre og mellem vandlag beregnet ved trapez-integration.

AUGUST							
	21.	22.	23.	25.	26.	29.	30.
Øvre vndl.	18	28	25		46	50	17
Mlm. vndl.	11	54	19	49	9	36	41
SEPTEMBER							
	1.	2.	4.	5.	5.	7.	
Øvre vandlag	27	49	28	15	13	75	
Mlm. vandlag	9	44	23	58	57	42	

Tabel 7.2

Det ved trapezintegration summerede nitratoptag i det øvre (ø.) og mellemste (mlm.) vandlag (v.) på Bøjestationen i august-september 1989. (enhed: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{t}^{-1}$).

Fig. 7.2

Bøjestationen, august-september 1989. Den rumlige variation i a) primærproduktionen, b) nitratoptagelsen, c) nitratbaseret produktion udtrykt ved f-forholdet = nitratoptagelsen/totalt N-behov beregnet fra kulstoffikseringen under antagelse af en optagelsesratio på C:N=6:1 (vægtbasis), d) fosfatkoncentrationen, e) fosfatoptagelsen, samt f) fosfatremineraliseringen. a) – c) og e) – f) er angivet i $\mu\text{g l}^{-1} \text{t}^{-1}$, d) i μM .

7.4 Diskussion af opadrettet transport

Bestemmende:

- energi
- næringssalte

Den opadrettede transport vil i de lavvandede danske farvande være bestemt af 1) den energi, der tilføres systemet og 2) næringssaltgradienten (Pedersen 1990). Energitilførsel giver anledning til turbulens i vandet, som igen medfører udveksling af vand over spring-laget. Denne udveksling kaldes meddrivning og kan være en-vejs, f.eks. fra bundvandet til overfladevandet, eller to-vejs. Den opadrettede komponent i meddrivningen vil såfremt der er næringssstoffer i bundvandet give ophav til en opadrettet transport af næringssalte. I danske farvande vil de væsentligste kilder til turbulens være vind og strøm, hvor høje vindhastigheder vil have langt den største effekt.

Meddrivning

Beregninger af meddrivning, og dermed opadrettet transport, er meget komplicerede (McCarthy & Carpenter 1983, Pedersen 1986), og der er endnu ikke udviklet en model der kan dække enhver situation. I Kattegat forstærkes komplikationerne af dets meget dynamiske hydrografi som påvist gennem Hav90-projekterne.

Bøjestationen

Bøjestationen var i de to måleperioder karakteriseret ved en manglægt (> 2) vandsøjlestruktur. Dette betyder at den vindinducede turbulente energi ikke var stor nok til at give en fuldstændig opblanding af overfladevandet ned til det primære springlag og dermed ned til det næringssrige bundvand. Den opadrettede transport kan derfor ikke beregnes udfra vindenergien som i formel (a). I stedet kræves direkte målinger af den turbulente energi eller andre turbulensinducerende energikilder som f.eks. strømmen. Kun i enkelte tilfælde var det derfor muligt at foretage en fysisk baseret beregning af den opadrettede transport.

Blæsevejr = høj energitilførsel
= ± stor transport

I 3 korte perioder var vinden meget kraftig: 5. april, samt 24–25. og 27–28. august. Blæsevejrs-situationsne demonstrerede, at det skal blæse kraftigt i flere dage før de øvre vandlag er fuldstændigt opblandede, således at der kan ske en signifikant opadrettet transport af næringssalte. Hvor stor energitilførslen skal være vil afhænge af densitetsgradienten og dybden af det lag, der skal opblandes for at nå ned til det næringssrige vand.

Den 24–25. august tog det omkring et døgn med vindstyrker på ca. 10 m s^{-1} at opblade vandet ned til det næringssrige bundvand i ca. 20 meters dybde. T-S diagrammet fra den 25. august, knap et døgn efter det blæste op, viser at opblandingen endnu ikke var fuldstændig (Fig. 7.3). Profilerne fra den 26. august illustrerer den meget dynamiske situation på Bøjestationen. Den flerlagede struktur i vandsøjen er nu genetableret, knap et døgn efter blæsevejret, ved at vand af intermediær densitet er trængt ind over det primære springlag.

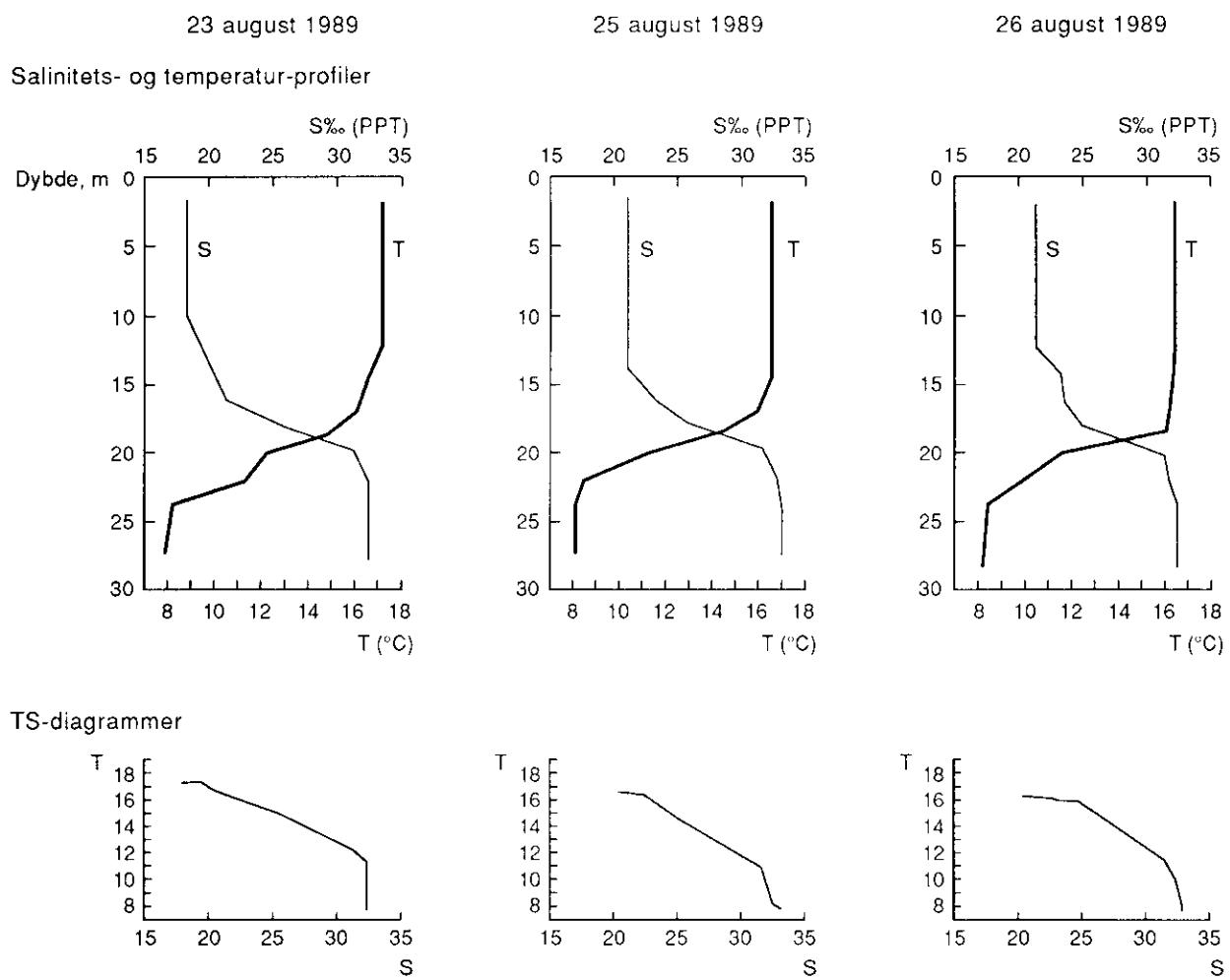


Fig. 7.3
Salinitets- og temperaturprofiler samt TS-plot for Bøjestationen den 23., 25. og 26. august 1989.

Beregninger af meddrivningskoefficienten for den 4–5. april (Tabel 7.3) viser, at vindstyrker på omkring 11 m s^{-1} gennem 1 døgn ikke kunne erodere ned til det næringsrige bundvand i godt 20 meters dybde, og at den opadrettede transport var minimal. Den lille effekt af vinden skyldes dels at salinitetsforskellen mellem det øvre og mellemste vandlag var stor og dels at det mellemste lag havde en stor udstrækning ($> 10 \text{ m}$).

V_e og flux

Sammenholdes de fysisk og biologisk baserede beregninger af V_e og næringssaltfluxen for den 25–26. august (Tabel 7.3), ses det, at de fysiske processer tilførte flere næringssalte end algerne var i stand til at optage. Den fysisk baserede beregning giver en næringssaltflux på $93 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ t}^{-1}$ mod en biologisk baseret på $49 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ t}^{-1}$.

		DATO		
		april	august	
		5.	25.	28.
	W_d (m s ⁻¹)	11	9,7	13,6
A	V_{et} (m s ⁻¹) × 10 ⁻⁶	-	2,9	-
	Timeflux (μmol N m ⁻² t ⁻¹)	-	93	-
	V_{ed} (m s ⁻¹) × 10 ⁻⁶	2,1	3,3	7,7
	Døgnflux (μmol N m ⁻² d ⁻¹)	3,6	25×10 ²	39×10 ²
	NO ₃ (μmol N/L)	<<0,005	0,13	0,17
	Ny PP (mg C m ⁻² d ⁻¹)	0,3	211	330
B	Timeflux (μmol N m ⁻² t ⁻¹)	-	49	-
	V_{et} (m s ⁻¹) × 10 ⁻⁶	-	1,6	-

Tabel 7.3

Meddrivningskoefficienten (V_e) og næringssaltfluxe på tre dage med kraftig vind på Bøjestationen. Beregningerne for den 5. april og 28. august er baseret på data fra den 4. april og 27. august. A: beregninger på basis af fysiske data (formel (a)). B: beregning på basis af biologiske data (tabel 7.2) (formel (c)). V_{et} = meddrivningskoefficienten udregnet med vindhastigheden og nitratoptagelsen på prøvetagningstidspunktet. V_{ed} = meddrivningskoefficienten udregnet med middelvindhastigheden for døgnet (= W_d). NO₃ = den øgning i nitratkoncentrationen, der kunne ventes efter et døgn, hvis der ikke var et forbrug. Ny PP = den primærproduktion NO₃-fluxen kan give grundlag for, hvis C og N optages i forholdet 6:1 (vægtbasis). B: timeflux = summerede nitratoptag over springlaget.

Algernes produktion og næringssaltoptagelse var sandsynligvis hæmmet af den kraftige turbulens i vandet. Turbulensen vil føre algerne op og ned i vandsøjlen og dermed begrænse den mængde lys de får til rådighed.

Nitratkoncentrationen i overfladevandet stiger når tilførslen overstiger forbruget, men da stormvejret blev efterfulgt af kraftig horizontal transport af vand, var vandet på stationen skiftet ud inden næste prøvetagning, og en stigning i nitratkoncentrationen kunne ikke demonstreres.

Ny produktion

Tilførslen af nitrat gennem døgnet den 25. august kan give ophav til en ny produktion på ca. 211 mg C m⁻² eller, hvis det antages, at forholdet mellem kulstof og klorofyl er 30 mg C mg⁻¹ klorofyl, 7 mg klorofyl m⁻². Dette svarer til en stigning i algebiomassen på ca. 700%. Den kraftigere blæst den 28. august kan give grundlag for en ny produktion på ca. 330 mg C m⁻².

Lille energi-tilførsel

Vandsøjlen var i hovedparten af undersøgelsesperioderne mangelaet (3–4), og det er derfor ikke muligt at gennemføre den fysisk baserede beregning af den opadrettede transport. Udfra den summerede nitratoptagelse i tabel 7.1–7.2 og antagelsen at systemet er i balance, kan V_e beregnes med formel (c) (Fig. 7.4). En hydrografisk tommelfingerregel siger, at V_e maksimalt kan være $1 \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1}$. Som det fremgår af Fig. 7.3 er de beregnede V_e -værdier hyppigt meget større end denne værdi; specielt ses meget høje værdier i september.

Med mindre den antagne maksimumsgrænse for meddrivning er for lav eller systemet ikke er i balance, indikerer de høje nitratoptagelses- og V_e -værdier, at den opadrettede transport ikke var den eneste kilde til nitratpuljen i overfladelagene i september. V_e -værdierne for september er overestimerede, da nitratkoncentrationen lå under detektionsgrænsen og nitratoptagelsen derfor er beregnet for en koncentration på $0,05 \mu\text{M NO}_3$ (detektionsgrænsen). Antages koncentrationen at være en tiendedel af den anvendte (dvs. $0,005 \mu\text{M}$), vil det summerede optag og dermed V_e imidlertid stadig være høj (knap en $1/10$ af de angivne). Andre kilder til nitratpuljen kan være horizontal transport og produktion af nitrat i den fotiske zone.

Horizontal transport er uden tvivl en vigtig mekanisme for nærings-salttransport i Kattegat. Af Pedersens analyse af salinitets- og temperaturdata fra de 2 undersøgelsesperioder fremgår det at vandudskiftningen på Bøjestationen var meget stor (Pedersen 1990). Da nitratkoncentrationerne generelt var meget lave i september er horizontal tilførsel af nitrat imidlertid ikke sandsynlig.

Nitrifikation

Produktion af nitrat i den fotiske zone (nitrifikation) er en anden mekanisme, der kunne bidrage til nitratpuljen. Betydningen af nitrifikation i den fotiske zone er endnu ikke klarlagt. For Chesapeake Bay, angiver McCarthy *et al.* (1983) potentielle nitrifikationsrater på $0,03\text{--}0,1 \mu\text{mol N l}^{-1} \text{ t}^{-1}$, dvs. en faktor 10 højere end optagelsesraterne målt på Bøjestationen (Fig. 7.2b). I Østersøen har Enoksson (1986) målt døgnrater i den fotiske zone på maksimalt $0,045 \mu\text{mol l}^{-1} \text{ dag}^{-1}$, hvilket svarer til timeraten på Bøjestationen. Enoksson (1986) gør opmærksom på, at en del metodiske problemer skal løses, før vi kan få sikre målinger af nitrifikationsraterne i de frie vandmasser. Ward *et al.* (1989) kunne ved anvendelse af forbedret og mere følsom metodik, vise rater på op til $0,06 \mu\text{mol N l}^{-1} \text{ t}^{-1}$ i den Californiske Bugt, og nitrifikationen modsvarede i flere tilfælde nitratoptagelsen. På baggrund af det vide spektrum af nitrifikationsrater der er målt i den fotiske zone kan det ikke udelukkes at en større eller mindre del af nitratforbruget på Bøjestationen dækkes ved *in situ* nitrifikation.

I april var der stadig næringssalte i den fotiske zone, og nitratoptaget kan derfor ikke udelukkende tages som udtryk for den opadrettede transport. Under forårsopblomstringen er systemet ikke i steady state, idet forbruget af næringssalte overstiger tilførslen, og koncentrationerne falder mod sommerniveauet (nær 0).

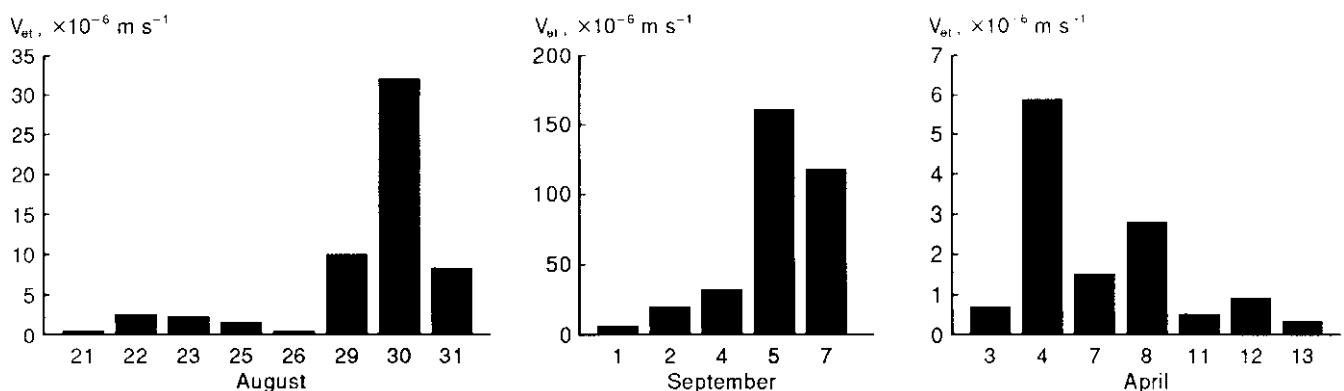


Fig. 7.4

V_{et} , Bøjestationen, april og august/september 1989, beregnet med formel (c) under antagelse af det integrererede nitratoptag er udtryk for den opadrettede flux af nitrat. Bemærk forskellig y-akse. $V_{et} = 1 \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1}$ er indtegnet.

Intrusioner

Den flerlagede vandsøjle på Bøjestationen opstår ved horisontale transporter af vandmasser med forskellig densitet. Vandmasser, der trænger ind mellem overflade- og bundlaget, kaldes intrusioner. Sådanne intrusioner var meget almindelige på Bøjestationen i 1989, og de var oftest karakteriseret ved en høj klorofylbiomasse (se f.eks. Fig. 7.5). Da intrusionsvandet dannes ved vindgenereret meddrivning og/eller ved blandingsprocesser i kystzonen, formodes den primære kilde til disse opblomstringers vækst at være "nye" næringssalte.

I "gamle" intrusioner synes regenererede næringssalte at være den væsentligste kilde til primærproduktionen. I begyndelsen af september blev der konstateret høje klorofylværdier i et intrusionslag af blandingsvand dannet den 25. august (se kapitel 2). Der var ingen eller meget lidt nitrat i intrusionsvandet ($< 0,05 \mu\text{M}$), og nitratbaseret produktion (udtrykt ved f-forholdet) udgjorde kun omkring 10% af den totale produktion. Det relativt høje summerede nitratforbrug i tabel 7.2 skyldes den høje biomasse. I et intrusionslag den 12. april dannet ved kraftig blæst den 25–26. marts (Pedersen 1990), var andelen af ny produktion ca. 3 uger efter dannelsen ligeledes lille (omkring 8%). Omkring 90% af produktionen var dermed baseret på ammonium (urea er vist at være af minimal betydning for algevækst i det åbne Kattegat (Kaas *et al.* 1990)), og den mest sandsynlige kilde til dette ammonium er *in situ* remineralisering. Under *Chrysochromulina polylepis* opblomstringen i pyknoklinen i Kattegat blev det, ved direkte målinger af remineralisering og optag, vist at denne kunne svare for ammoniumforbruget som igen svarede for ca. 85% af kvælstofforbruget (Kaas *et al.* 1991). At regenereret produktion har stor betydning underbygges af den store forekomst af græssere i intrusionslaget.

Vækst i pyknoklinen er dermed ikke altid, som det traditionelt antages, udtryk for ny produktion bygget på næringssalte tilført ved opadrettet transport. Formodentligt udvikler intrusions-opblomstrin-

gerne sig fra at være domineret af ny produktion til overvejende at være baseret på regenererede næringssalte. Med andre ord bruges de næringssalte, der tilføres flere gange. Levetiden af intrusions-opblomstringerne og andre pyknoklin-opblomstringer vil afhænge af tilførslen af nye næringssalte og af tabsprocesserne.

De mekanismer, der ligger til grund for pyknoklin-vækst, er mere komplicerede end oprindeligt antaget, og det er nødvendigt at forstå processerne bag dannelsen af intrusioner og den videre skæbne af intrusionsvandet for at kunne beskrive transporten og omsætningen af næringssalte i Kattegat. Derudover vil det være vigtigt at få klarlagt om nitrifikation i den fotiske zone er af signifikant betydning for kvælstofbudgettet.

7.5 Referencer

- Carpenter, E.J. & Durham, S. 1985. Nitrogenous nutrient uptake., primary production, and species composition of phytoplankton in the Carmans River estuary, Long Island, New York. Limnol. Oceanogr. 30:513–526.
- Dugdale, R.C. & Goering, J.J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnol. Oceanogr. 112:196–206.
- Dugdale, R.C. & Wilkerson, I.P. 1986. The use of ^{15}N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans: experimental considerations. Limnol. Oceanogr. 31:673–689.
- Enoksson, V. 1986. Nitrification rates in the Baltic Sea: Comparison of three isotope techniques. Appl. Env. Microbiol. 51:244–250.
- Eppley, R.W. 1981. Autotrophic production of particulate matter. In: Analysis of marine ecosystems. (ed. A.R. Longhurst). Academic Press, London. pp. 343–361.
- Eppley, R.W. & Peterson, B.J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep sea. Nature 282:677–680.
- Hansen, J.S., G. Ærtebjerg, L.A. Jørgensen & Pedersen, F.B. 1990. Analyse af iltsænkning i Kattegat, Bælthavet og V. Østersø. Hafvforskning fra Miljøstyrelsen Nr. 1.
- Harrison, W.G. 1990. Nitrogen utilization in chlorophyll and primary productivity maximum layers: an analysis based on f-ratio. Mar. Ecol. Prog. Ser. 60:85–90.
- Harrison, W.G. & Harris, L.R. 1986. Isotope dilution and its effect on the measurement of nitrogen and phosphorus uptake by oceanic microplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 27:69–113.
- Horrigan, S.G., A.F. Carlucci & Williams, P.M. 1981. Light inhibition of nitrification in sea-surface films. J. Mar. Res. 39:557–565.
- Kaas, H., H. H. Kaas & Møhlenberg, F. 1990. Kvælstof og fosfor i havet. NPO-forskning fra Miljøstyrelsen, nr. C8.

- Kaas, H., J. Larsen, F. Møhlenberg & Richardson, K. 1991. The *Chrysochromulina polylepis* bloom in the Kattegat (Scandinavia) May–June 1988. Distribution, primary production and nutrient dynamics in the late stage of the bloom. Mar. Ecol. Prog. Ser. 79, 151–161.
- McCarthy, J.J. & Carpenter, E.J. 1983. Nitrogen cycling in near-surface waters of the open ocean. In: Nitrogen in the marine environment. (eds E.J. Carpenter og D.G. Capone). Academic Press, London, pp. 487–572.
- McCarthy, J.J., W.R. Kaplan & Nevins, J.L. 1983. Sources and sinks of nitrite in the York River and Chesapeake Bay. Limnol. Oceanogr. 29:84–98.
- Pedersen, F.B. 1986. Environmental hydraulics: Stratified Flows. Springer–Verlag, Berlin.
- Pedersen, F.B. 1990. Kompendium. Hydrografiske grundelementer i de indre danske farvande. Institut for Strømning og Vandbygning, DTH.
- Platt, T., W.G. Harrison, M.R. Lewis, W.K.W. Li, H.S. Sathyendranath, R.E.H. Smith & Uezina, A.F. 1989. Biological production of the oceans: a case of consensus. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52:77–88.
- Rydberg, L. & Sundberg, J. 1986 Seasonal nutrient supply to coastal waters. In: Marine Interfaces Hydrodynamics, (ed. J.J. Nihoul), Elsevier Oceanography series 42:467–488.
- Ward, B.B., K.A. Kilpatrick, E.H. Renger & Eppley, R.W. 1989. Biological nitrogen cycling in the nitracline. Limnol. Oceanogr. 34:493–513.
- Ærtebjerg, G. & Bresta, A. 1984. Guidelines for the measurement of primary production. The Baltic Marine Biologists 1, pp. 1–23.

8. Bakterieplankton og bakteriegræsning

Peter Koefoed Bjørnsen, Lotte Hansen, Bo Løkkegaard og Lisbeth Berg

Marinbiologisk Laboratorium (Københavns Universitet), Helsingør.

8.1 Bakterieplanktonet

Bakterieplanktonet er normalt ansvarlig for 30–50% af stofomsætningen

Bakterierne måler 0,2–0,6 µm og er tilpasset udnyttelsen af opløste organiske forbindelser

Havets opløste organiske stof er sammen sat pulje af forbindel ser med varierende nedbrydelighed

Bakterieplanktonet udgør et vigtigt led i stof- og energiomsætningen i havets frie vandmasser. Bakterierne udgør ofte en betydelig del af den samlede biomasse (Cho & Azam 1990), og de repræsenterer et nøgleled i omdannelsen af opløst organisk stof til partikulært materiale, som derved bliver tilgængeligt for zooplanktonet (Azam *et al.* 1983). Bakterieplanktonets kvantitative betydning i stofomsætningen varierer i tid og rum, men generelt regner man med at op til 30–50% af de frie vandmassers samlede omsætning kanaliseres gennem bakterieleddet (Cole *et al.* 1988).

Bakterieplanktonets produktion oppebæres af letomsættelige opløste organiske forbindelser. Havets planktoniske bakterier er betydelig mindre end de kulturbakterier fra fordøjelsessystemer, som bakteriologer traditionelt har beskæftiget sig med. De fleste marine bakterier er 0,2–0,6 µm i diameter og har således et stort overflade/volumen forhold. Sammenholdt med en høj celletæthed (omkring en millard pr. liter havvand) giver det bakterierne en samlet reaktiv overflade der som regel helt dominerer planktonsamfundet. Bakterieplanktonet antages derfor generelt at være ene om at udnytte den stof- og energiressource, der ligger i det opløste organiske stof (Williams 1981).

Opprørt organisk stof i havet omfatter et utal af forskellige kemiske forbindelser. Bakterieplanktonet kan umiddelbart optage og udnytte en del af disse, f.eks. aminosyrer, simple sukkerstoffer og andre lavmolekylære forbindelser, medens højmolekylære forbindelser, f.eks. proteiner og kulhydrater, først må spaltes af ekstracellulære enzymer, før de kan optages af bakterierne; efter andre stofgrupper, f.eks. humusstoffer, er så svært nedbrydelige, at de omsættes meget langsomt ved ikke-bakterielle processer (Toggweiler 1988). Disse refraktære forbindelser udgør hovedparten af den opløste organiske pulje, medens de lavmolekylære forbindelser holdes i meget lave koncentrationer, som regel få nanomolær ($nM = 10^{-9}$ mol liter⁻¹), hvilket netop afspejler bakteriernes evne til effektivt at optage dem. Da blot et enkelt molekyle af et stof inden i en bakterie på 0,6 µm i diameter vil medføre en koncentration på 100 nM, er det oplagt at optagelsen af opløst organisk stof i det marine miljø foregår aktivt og mod en betydelig koncentrationsgradient. Middelboe *et al.* (1992) fandt i det sydlige Kattegat at 10–20% af det opløste organiske stof kunne omsættes bakterielt i løbet af 4 uger ved 18°C. Til sammen-

ligning fandt Kirchman *et al.* (1991) under en forårsopblomstring i Nordatlanten at 30% af det opløste organiske stof kunne omsættes på få dage.

Opløste organiske forbindelser udskilles af havets alger og zooplankton eller tilføres udefra

Letomsættelige organiske forbindelser udskilles sandsynligvis af alle pelagiske organismer i større eller mindre omfang. Interessen har især samlet sig om fytoplanktonets udskillelse, som kan udgøre 5-50% af nettoprimærproduktionen (Williams 1990). Dette betydelige exudations-tab af organisk stof fra fytoplanktonet kan forklares enten som en løkage fra algecellerne eller som en aktiv udskillelse af overskydende kulhydrater ved næringssaltmangel. I sådanne situationer vil bakterierne behøve næringssalte for at kunne udnytte kulhydraterne, som ikke indeholder kvælstof eller fosfor, og de vil dermed konkurrere med fytoplanktonet om de knappe næringssalte (Azam *et al.* 1983). Foruden exudationen fra det aktive fytoplankton udskilles der også opløste organiske forbindelser når fytoplankton ædes af zooplankton (græsnings-spild) eller når fytoplanktonet henfalder, f.eks. ved slutningen af en opblomstring (Williams 1981, Jumars *et al.* 1989).

Opløste organiske forbindelser kan endvidere tilføres fra eksterne (allochtone) kilder, f.eks. fra spildevand eller humusstoffer fra floder. Disse forbindelser vil som beskrevet ovenfor være mere eller mindre tilgængelige for bakterial nedbrydning. De lettest tilgængelige stoffer vil blive nedbrudt nærmest ved kilderne, dvs. i fjorde og estuarier, medens de tungt nedbrydelige vil dominere i mere åbne farvande.

Miljøfremmede organiske stoffer vil indgå i puljen af allochtone forbindelser og vil blive omsat sammen med denne i forhold til stoffernes nedbrydelighed. Bakterieplanktonet har nærmest monopol på at udnytte opløste organiske forbindelser i havet, og de er tilpasset udnyttelse af et utal af forskellige stoffer i meget lave koncentrationer. Miljøfremmede stoffers skæbne i havet må derfor formodes at gå via bakterieplanktonet, men vores konkrete viden om bakteriernes potentiale for optagelse, nedbrydning og akkumulering af forskellige stoffer er meget begrænset, og bakterieplanktonet inddrages normalt ikke i økotoxikologiske undersøgelser og effektstudier.

Bakterieplanktonet udgør fødegrundlaget for en række planktonorganismer

Bakterietætheden i havvand holder sig ret konstant omkring en milliard celler pr. liter, medens bakterieproduktionen kan variere med tid og sted indenfor flere størrelsesordner. Den forholdsvis konstante bakterietæthed kan skyldes, at bakterierne fjernes med samme hastighed som de produceres, f.eks. ved at de bliver spist af zooplankton (Azam *et al.* 1983). Bakterieplanktonet udgør en stor føderessource, men spredningen af den på mange partikler begrænser dens udnyttelse. Teoretiske overvejelser såvel som praktiske erfaringer har vist, at bakterieplanktonet kun græsses effektivt af de mindste zooplanktonorganismer, specielt de heterotrofe nanofagelater (2-20 µm, Fenchel 1982), og i nogen grad også små ciliater (Gast 1985). Disse organismer ædes igen af større zooplanktonor-

ganismer, og bakterierne bidrager således til det pelagiske fødenet. En del bakterier, såvel som andre pelagiske organismer, nedbrydes muligvis af *virus*-plankton (Bergh *et al.* 1989), men denne opdagelse er så ny, at der på nuværende tidspunkt ikke kan siges noget generelt om omfanget heraf.

Visse alger kan æde bakterier

For nyligt er man endvidere blevet opmærksom på, at en række autotrofe flagellater kan supplere deres fotosyntese ved at æde bakterier (Bird & Kalff 1987). Fytoflagellaternes fordel ved denne *mixotrofi* kunne være at have et alternativ til fotosyntesen i ugunstige situationer, f.eks. ved mangel på lys eller næringssalte. Bakteriegræsningen kunne også udgøre en alternativ måde at optage næringssalte på, idet bakterier indeholder relativt meget kvælstof og fosfor.

Bakterier koloniserer partikler i vandet

De fleste planktoniske bakterier lever suspenderet enkeltvis, med minimal selvbevægelse i forhold til det omgivende vand. En mindre del af bakterieplanktonet er knyttet til partikulært detritus, f.eks. døde organismer, fækalier og aggregater, som koloniseres og delvist nedbrydes under deres udsynkning mod bunden. Dette er nærmere beskrevet i kapitel 10.

Bakterierne er et led i en mikrobiel løkke

De planktoniske bakterier spiller således en sammensat rolle i havets stofomsætning. De er ansvarlige for omsætningen af opløst organisk stof, herunder miljøfremmede organiske forbindelser, og de er sandsynligvis medansvarlige for omsætningen af partikulært detritus. De udgør en betydelig føderessource for zooplanktonet. De kan være konkurrenter til fytoplanktonet om næringssaltene, men kan også via mixotrofi være en alternativ næringssaltkilde for fytoplanktonet. Disse aspekter er forsøgt sammenfattet i begrebet 'den mikrobielle løkke' (Azam *et al.* 1983, Sherr & Sherr 1988).

8.2 Undersøgelse af bakterieplanktonet

Nye metoder er taget i anvendelse i studiet af bakterieplanktonet

Bakterieplanktonets betydning i de frie vandmassers stofomsætning blev åbenlys i sidste halvdel af 1970'erne som følge af metodiske gennembrud. Den klassiske bestemmelse af bakterietæthed ved hjælp af udspredning og dyrkning på agarplader blev erstattet af direkte tællinger af fluorokrom-farvede bakterieceller under pålysmikroskop, hvilket forøgede biomasse-estimaterne med op til en faktor 1000 (Ferguson & Rublee 1977). Anvendelse af radioaktive sporstoffer påviste en hurtig mikrobiel omsætning af opløste organiske forbindelser (Azam & Hodson 1977). I begyndelsen af 1980'erne introduceredes flere metoder til bestemmelse af bakteriel produktion, hvoraf den såkaldte TTI-metode (tritieret thymidin-indbygning, Fuhrman & Azam 1980) synes at have fået en blivende stilling og har været anvendt rutinemæssigt i adskillige akvatisk miljøer. I de seneste år er produktionsmålingerne i stigende grad blevet suppleret med forsøg på at kvantificere omsætningen af bakterierne via zooplankton-græsning.

Bakteriebiomassen bestemmes ved epifluorescensmikroskopi

Bakterieproduktionen måles udfra indbygning af radioaktivt sporstof

Bakterieplanktonets biomasse blev i denne undersøgelse bestemt i formalin-fikserede vandprøver, som blev filtreret på sortfarvede filtre. Bakterierne blev indfarvet med fluorescerende acridin-orange og talt under pålysmikroskop (Hobbie *et al.* 1977). I udvalgte prøver blev bakteriernes størrelse målt og deres middelcellevolumen beregnet. Ved beregning af biomasse antog vi en kulstofdensitet på 0,35 pg kulstof pr. μm^3 bakterie (Bjørnsen 1986, Simon & Azam 1989).

Bakterieplanktonets nettoproduktion blev rutinemæssigt bestemt udfra målinger af den hastighed, hvormed tritium-mærket thymidin blev indbygget i bakteriernes DNA (Fuhrman & Azam 1980). En omregningsfaktor på 1100 celler produceret pr. nmol (10^{-9} mol) indbygget thymidin blev anvendt. Denne omregningsfaktor er verificeret i Kattegat (Larsen *et al.* 1985), Roskilde Fjord (Riemann *et al.* 1987) og Limfjorden (upubl. data). Ubehandlede vandprøver blev inkuberet i 30 minutter med 5 nM [^3H]-thymidin, fikseret med formalin, filtreret på cellulosenitrat-filtre og ekstraheret med kold trikloreddike-syre. Præfiksere blindprøver blev behandlet tilsvarende. En omregningsfaktor 1100 celler produceret pr. nmol indbygget thymidin blev anvendt (Larsen *et al.* 1985, Riemann *et al.* 1987).

8.3 Sæsonvariation ved Bøjestationen

Bakterieproduktionen blev målt vha. TTI metoden i tre vanddybder (2,5 m, springlagsdybden og 25 m dybde) ved 30 prøvetagninger i løbet af 1989. Bakterieplanktonet viste et kraftigt respons på fytoplanktonets forårsmaksimum med en forsinkelse på under en uge i forhold til maksimummet i algepigment, og med maksimale bakterieproduktionsrater på over 3 milliarder celler liter $^{-1}$ dag $^{-1}$ (Fig. 8.1). Herefter var bakterieproduktionen lav gennem hele sommeren med værdier på omkring 100 millioner celler liter $^{-1}$ dag $^{-1}$ indtil september, hvor der viste sig en mindre stigning i produktionen som faldt sammen med en opblomstring af furealger (jvf. kap. 4). Der var ingen gennemgående forskel i bakterieproduktionen mellem de tre måledybder.

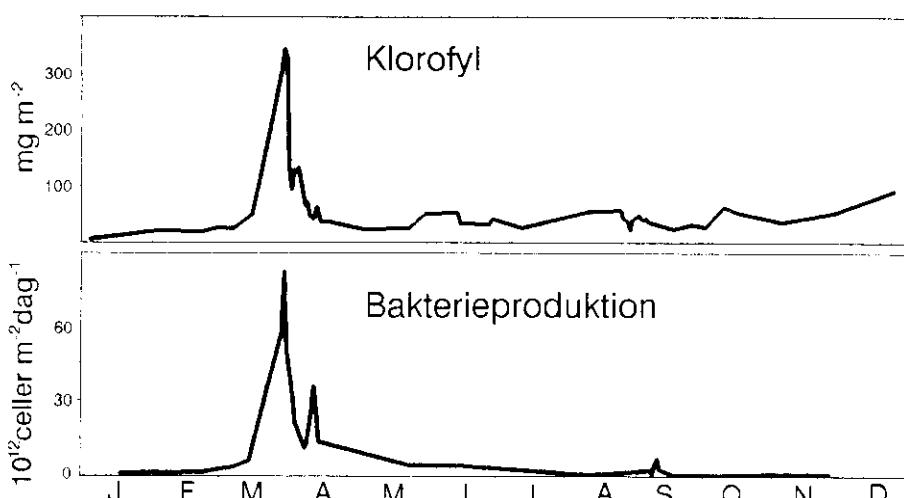


Fig. 8.1
Sæson-variationen gen-nem 1989 i klorofyl og bakterieplanktonets produktion ved Bøjes-tationen i Kattegat.

Den bakterielle omsætning målt ved Bøjestationen gennem 1989 udgjorde 30% af primærproduktionen

Den integrerede bakterielle nettoproduktion ved Bøjestationen beløb sig i 1989 til 1.76×10^{15} celler $m^{-2} \text{ år}^{-1}$, hvilket med en forsigtig omregning svarer til omkring 35 g kulstof $m^{-2} \text{ år}^{-1}$. Antages en bakteriel væksteffektivitet på 40%, bliver den årlige bakterielle stofomsætning (produktion plus respiration) på omkring 90 g kulstof m^{-2} , hvilket svarer til omkring 30% af den årlige nettoprimærproduktion (jvf. kapitel 6). Som beskrevet ovenfor vil en del af bakterieproduktionen dog bero på heterotrofe og eksterne substratkilder. Den fundne respons på forårsmaximummet er også beskrevet i Nordsøen (Billen & Fontigny 1989) og i Østersøen (Larsson & Hagström 1982). I de følgende afsnit vil vi give yderligere tre eksempler på positiv bakteriel respons i tid og rum.

8.4 Bakterieplanktonets respons på afslutningen af en algeopblomstring

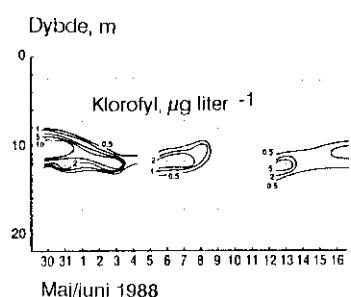


Fig. 8.2
Kontur-diagram af klorofylkoncentrationen ved Bøjestationen under stilkalge-opblomstringen i foråret 1988. Fra Nielsen et al., 1990.

Bakterieplanktonets biomasse og nettoproduktion blev målt dagligt i 4 hhv. 5 dybder under slutfasen af opblomstringen af *Chrysochromalina polylepis* i Kattegat i juni 1988. Som beskrevet i kapitel 9 var algeopblomstringen knyttet til et tyndt lag omkring skillefladen i ca. 10 m dybde, og den gik gradvist i opløsning i begyndelsen af juni samtidig med en markant reduktion af lysindstrålingen (Fig. 8.2). Medens bakterieproduktionen var reduceret i algelaget under opblomstringen, dvs. medens algen endnu var produktiv, sås en kraftig øgning af bakterieproduktionen i algelaget i forbindelse med algeopblomstringens kollaps (Tabel 8.1). Også bakterietætheden viste en stigning i springlaget ved opblomstringens afslutning (Tabel 8.2), og i pålysmikroskopet kunne det direkte iagttages, at de henfaldende *C. polylepis* celler blev koloniseret af store bakterier. Disse fasthæftede bakterier er sandsynligvis blevet ædt sammen med algecellerne af de små ciliater, som hurtigt invaderede algelaget (jvf. kapitel 9).

Dybde	Dato													
	30.5	31.5	1.65	2.6	3.6	4.6	6.6	7.6	8.6	9.6	10.6	15.6	15.6	16.6
Overflade	232	106	61	155	22	40	55	37	66	38	68	109	185	149
Springlag	2	1	0	20	855	226	55	250	162	290	1300	606	824	43
Bundvand	5	5	0	-	131	83	37	70	64	125	110	83	63	54

Tabel 8.1
Bakterieplanktonets produktion (millioner celler liter⁻¹dag⁻¹) ved Bøjestationen under stilkalgeopblomstringen.

Dybde	Dato													
	3.0.5	31.5	1.65	2.6	3.6	4.6	6.6	7.6	8.6	9.6	10.6	15.6	15.6	16.6
Overflade	3.0	3.3	2.6	2.5	1.1	1.7	2.0	1.8	1.9	2.4	1.9	1.6	1.6	0.8
Springlag	1.7	1.8	1.4	1.3	4.1	2.8	3.0	3.8	2.7	2.9	6.30	2.7	2.8	5.6
Bundvand	1.1	1.2	1.1	-	1.3	1.4	1.1	1.3	1.3	1.6	1.2	-	0.6	0.7

Tabel 8.2

Bakterietæthed (milliarder celler liter⁻¹) målt ved Bøjestationen under stilkalgeopblomstringen.

8.5 Bakterieplanktonets respons på vind-induceret totalopblanding

Bøjeprojektets anden intensivperiode i efteråret 1988 faldt i en periode med kraftig vind, som gradvist opblandede den ellers lagdelte vandmasse (jvf. kapitel 5), ved at erodere springlaget ned mod bunden. Bakteriel produktion og celletæthed blev målt dagligt i to dybder, undtagen når vejret forhindrede prøvetagning.

Bakterieproduktionen kan øges pludseligt efter en algeopblomstring eller efter storm

Bakterieproduktionen viste en faldende tendens gennem perioden fra godt 100 til godt 50 millioner celler liter⁻¹dag⁻¹. Dette kan skyldes faldende temperatur og algbiomasse. Dog viste der sig to kortvarige forøgelser i bakterie-produktionen omkring den 28. oktober og 1–3. november (Fig. 8.3), hvilket faldt sammen med de kraftigste vindhastigheder. Den mest markante forøgelse fandt sted efter at vinderosionen af springlaget nåede bunden den 1. november. Bakterietæthed var nogenlunde konstant omkring 1 millard celler liter⁻¹ med undtagelse af en enkelt afvigende mæling den 8. november.

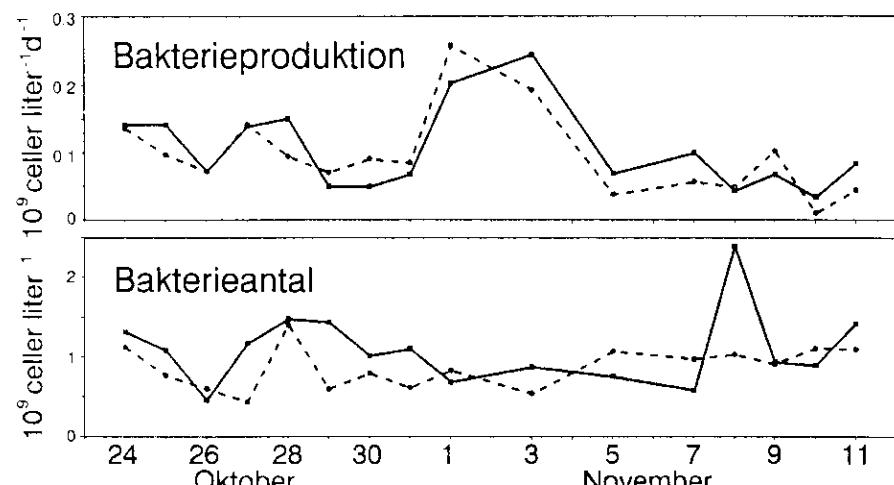


Fig. 8.3
Bakterieplanktonets produktion og biomasse ved Bøjestationen i efteråret 1988.

Den vindinducedede opblanding af vandsøjlen førte næringssalte fra bundvandet op til overfladelaget og forårsagede derved en fremvækst af fytoplankton som blev konsumeret af vandlopper. En forøgelse af bakterieproduktionen som følge af algeopblomstringen

blev ikke observeret, men kan muligvis være sket efter undersøgelsens afslutning. Den observerede forøgelse synes således at være direkte knyttet til opblandingen, muligvis ved resuspension af organisk materiale fra bunden.

8.6 Bakterieplanktonets respons på et blandet algemaksimum

I juni 1990 blev et transekt i Skagerrak gennemsejlet tre gange i forbindelse med det internationale SKAGEX-projekt organiseret af ICES. Som beskrevet i kapitel 10 var et blandet fytoplanktonmaksimum under opbygning under springlaget i denne periode. Bakteriel produktion og biomasse blev målt i overfladen og i algemaksimummet. Ved den første gennemsejling af transektet var der ikke nogen forskel i bakteriel produktion og biomasse mellem de to prøvetagningsdybder, men under den anden og tredje gennemsejling viste prøverne fra algemaksimummet en to-tre gange større produktion end overfladeprøven (Fig. 8.4), og biomassen var også markant forskellig. Den bakterielle nettoproduktion i algemaksimet

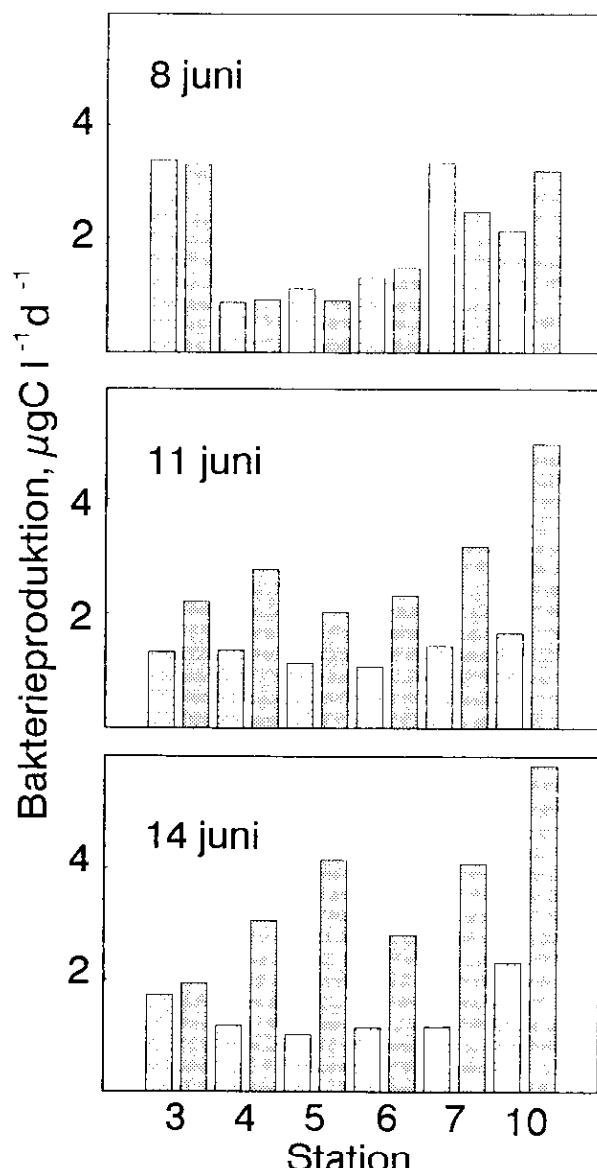


Fig. 8.4
Bakterieproduktionen
langs SKAGEX-transekten.

svarede til omkring 30% af den beregnede nettoprimærproduktion (Richardson, upubl.), og bakteriernes turnovertid ("generationstid") var omkring 10 dage i både overfladelag og algemaksimum. Biomassen af heterotrofe nanoflagellater var også større i algelaget end i overfladen (Fig. 8.5), og bakterieproduktionen svarede stort set til flagellaternes forventede græsning (forudsat en filtreringsrate på 10^5 gange kropsvoluminet pr. time, Fenchel 1982).

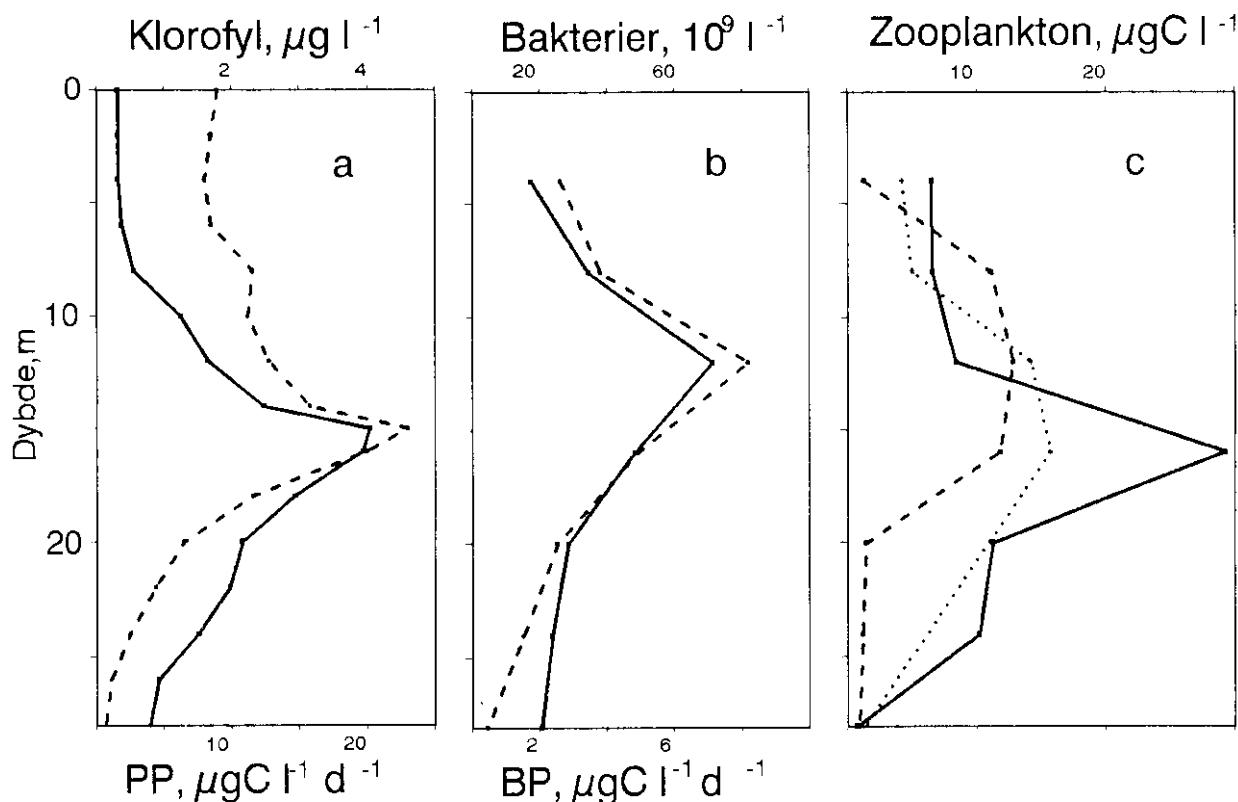
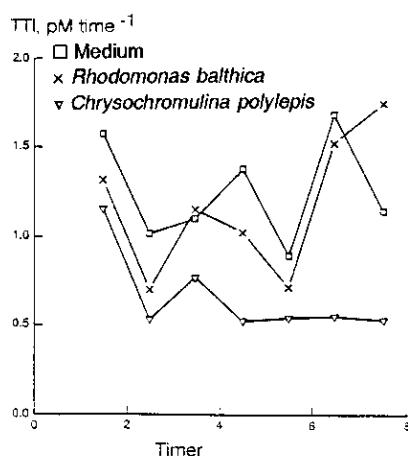


Fig. 8.5
Dybde-fordeling af a) klorofyl (—) og primærproduktion (---), b) bakteriel biomasse (—) og produktion (---) samt c) biomasser af ciliater (—), heterotrofe dinoflagellater (---) og bakterieædende flagellater (···) d. 9 juni 1990 i Skagerrak.

8.7 Hæmning af bakterieproduktionen

Høj algbiomasse og primærproduktion medfører normalt en høj bakterieproduktion (Cole *et al.* 1988), men under Bøjeprojektet er det modsatte også blevet observeret. Under den aktive fase af *Chrysochromulina*-opblomstringen i sommeren 1988 (jf. kapitel 10) var bakterieproduktionen således meget lav i algelaget (Tabel 8.1). Denne reduktion i bakterieproduktionen kunne tilskrives én af følgende tre årsager: intensiv græsning på bakterierne, mangel på substrat eller toksisk hæmning. Græsning syntes at være en mulighed, idet beslægtede alger til *C. polylepis* har vist sig at være mixotrofe, men kunne i dette tilfælde udelukkes, idet bakteriebiomassen ikke var væsentligt reduceret i algelaget (Tabel 8.2).



Muligheden for toksicitet blev bekræftet i eksperimenter, hvor bakterieplankton blev tilsat filtrat fra en *C. polylepis* kultur, hvorefter bakterieproduktionen faldt i forhold til kontroleeksperimenter (Fig. 8.6). I august 1990 blev der under en opblomstring af *Gyrodinium aureolum* i skillefladen igen observeret en reduktion af bakterieproduktionen, medens bakteriebiomassen var højere i algelaget end uden for dette (Fig. 8.7). Forsøgene og feltobservationerne tyder altså på, at de to nævnte algearter, som er toksiske overfor højere organismer, også kan hæmme bakterieplanktonets aktivitet.

Fig. 8.6

Eksperimentel påvisning af, at stikalgen *Chrysochromulina polylepis* hæmmer bakterieplanktonets aktivitet. Fra Nielsen et al., 1990.

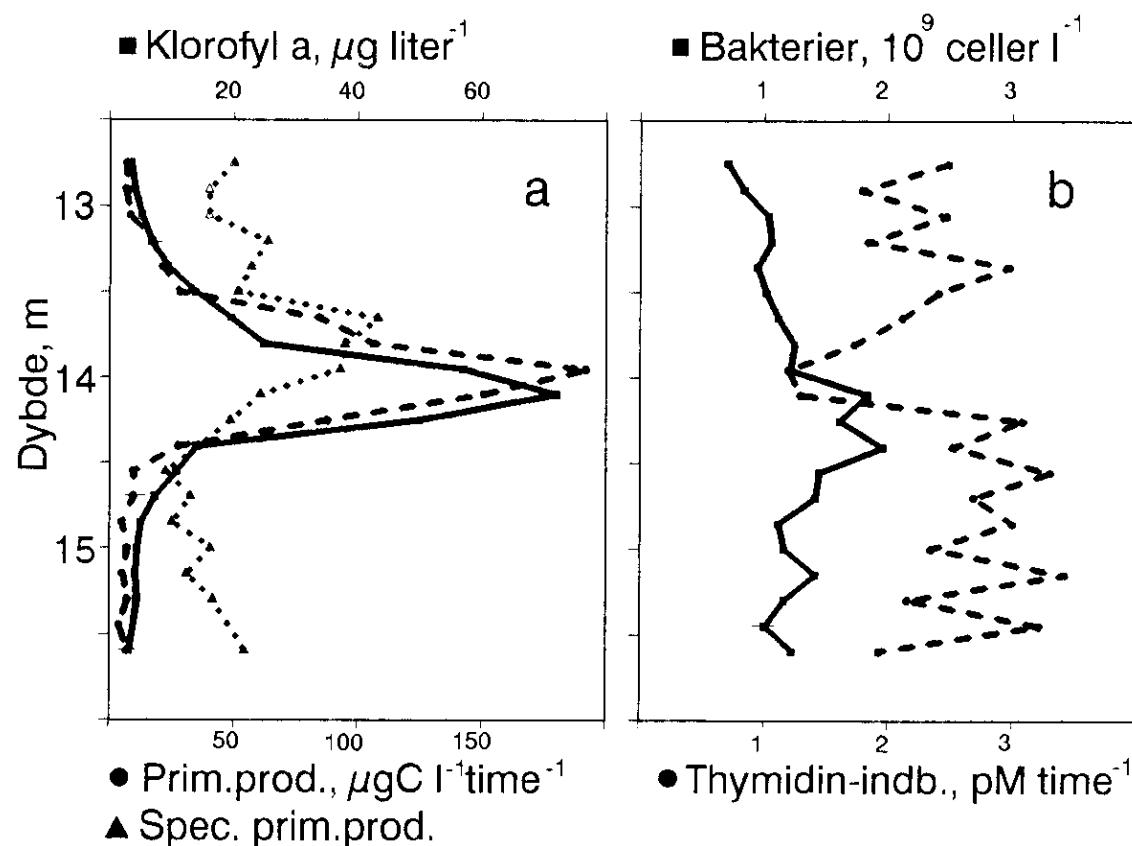


Fig. 8.7

a) dybde-fordelingen af klorofyl (—), primærproduktion (---) og specifik primærproduktivitet (···), arbitrærskala) ved Bøjestationen 15. august 1990, b) reduceret bakterieproduktion (---) og forøget bakteriebiomasse (—) i klorofyl-maksimummet.

8.8 Undersøgelse af bakteriegræsning

De tidligste metoder til bestemmelse af zooplanktonets græsning på bakterier byggede på mærkning af bakterierne med radioaktive sporstoffer, anvendelse af specifikke antibiotika eller fjernelse af græsserne ved størrelses-fraktionering. Disse metoder var alle meget upræcise og krævede lange inkubationstider, hvorunder forsøgsomstændighederne kunne ændre sig fra de naturlige (Bjørnsen 1988). Endvidere giver disse metoder kun oplysning om den totale græsning, men ikke om hvilke organismer der er ansvarlige for græsningen.

Bakteriernes betydning som føde blev undersøgt med farvede bakterier, som kan ses i mikroskopet selv efter at de er blevet ædt af zooplankton

En nyligt lanceret metode (Sherr *et al.* 1987) blev afprøvet og tilpasset i forbindelse med Bøjeprojektet. Naturligt bakterieplankton blev koncentreret fra havvand og indfarvet med det fluorescerende farvestof DTAF (5-[4,6-dichloro-Nazin-2-yl]amino-fluorecein) og tilsat en ubehandlet vandprøve i sporkoncentration (10–20% af den naturlige bakterietæthed). Efter 10 minutters inkubation blev prøven fikseret, og de fluorokrom-farvede bakterier kunne herefter erkendes under pålysmikroskop inde i de enkelte flagellater, som endvidere blev klassificeret med hensyn til størrelse ($<>150 \mu\text{m}^3$) og i autotrofe (kloroplastbærende) versus heterotrofe organismer. Metodens styrke er den korte inkubationstid og brugen af 'rigtige' bakterier som sporpartikler, i modsætning til tidligere versioner af metoden, hvor man har anvendt farvede plastkugler som sporfødeemne (McManus & Fuhrman 1986). Mere end 1500 flagellater blev undersøgt for hver bestemmelse, og trods delvis automatisering med digital billedanalyse indebar dette et betydeligt tidsforbrug.

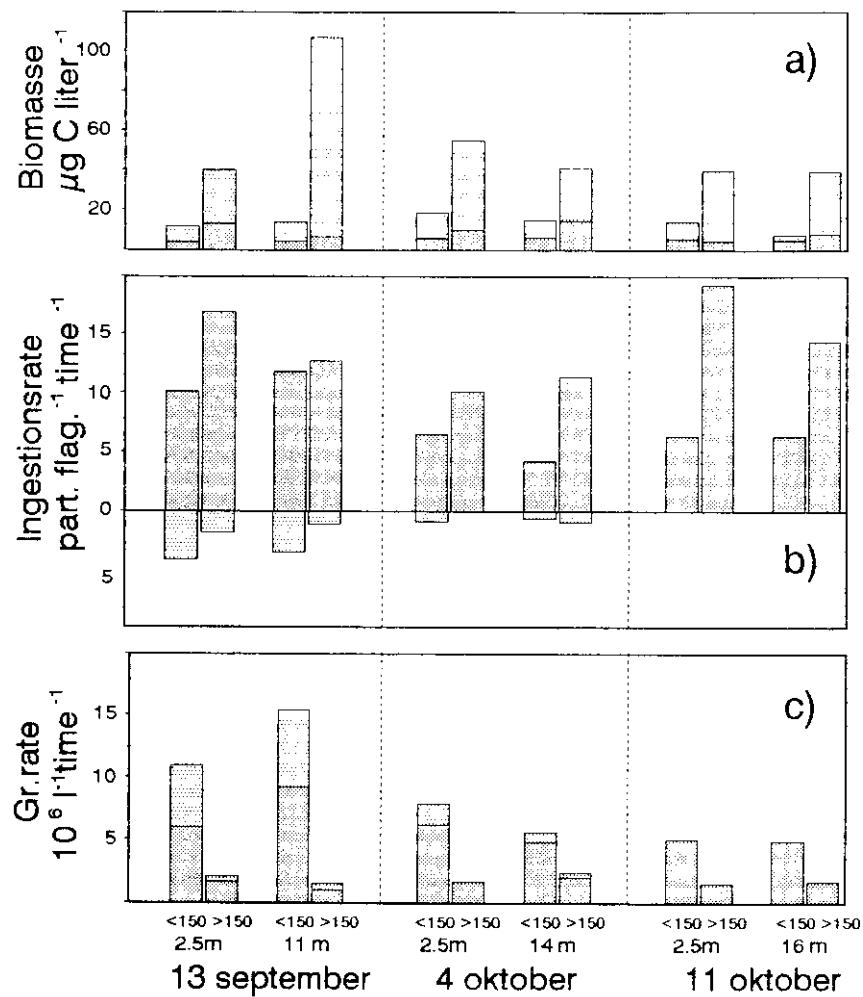
Bakterierne i Kattegat blev hovedsageligt ædt af små ($< 7\mu\text{m}$) farveløse flagellater

Metoden blev efter afprøvning på flagellatkulturer anvendt ved tre prøvetagninger i to dybder (overflade og springlag) i efteråret 1990. Den samlede biomasse af nanoflagellater var mellem 50 og 150 μg kulstof liter $^{-1}$ (Fig. 8.8a). Klorofylbærende flagellater dominerede over de rent heterotrofe. Store flagellater ($> 150 \mu\text{m}^3$) udgjorde en højere biomasse end små flagellater, selvom disse ofte dominerede antalsmæssigt. Biomassen i springlaget var højere end i overfladen for alle klasser, jvf. kapitel 9. Flagellaternes *ingestionsrate*, som er et mål for hvor mange bakterier hver flagellat æder pr. time, var langt højere for de heterotrofe end for de klorofylbærende flagellater, hvoraf kun en del er mixotrofe (Fig. 8.8b). De store heterotrofe flagellater åd flere bakterier end de små, men hvis ingestionsraten opgøres i forhold til flagellaternes egen biomasse, vender billede til fordel for de små flagellater (data ikke vist). Når ingestionsraten multipliceres med flagellat-tætheden fås et mål for *græsningsraten*, som er et mål for bakteriernes mortalitetsrate og dermed sammenlignelig med bakteriernes produktionsrate. Den samlede græsningsrate var i undersøgelsesperioden omkring 10 millioner bakterier liter $^{-1}$ time $^{-1}$ (Fig. 8.8c), og hovedparten af græsningen skyldtes flagellater $< 150 \mu\text{m}^3$. De mixotrofe flagellaters andel af græsningen varierede fra 0% 11. oktober til omkring 50% af den samlede

En varierende andel af bakterierne (0–50%) blev ædt af alger

græsning 13. september, hvor den mixotrofe kolonidannende gule alge *Dinobryon baltica* var talrig. Desværre foreligger der ikke tal for bakterieproduktionen fra de samme datoer, men tages græsningsraten i forhold til en bakterietæthed på 1,0 milliard liter⁻¹ ($\pm 10\%$ SEM), fås at omkring 1% af bakteriebiomassen blev ædt pr. time, hvilket svarer udmærket til de generelt observerede specifikke produktionsrater for bakterieplanktonet (generationstid 100 timer = 4 døgn). Nanoplanktonets græsning balancerer altså tilsyneladende bakteriernes produktion.

Fig. 8.8
Bakterie-græsning i overflade og springlag på tre prøvetagninger i efteråret 1990.
a) Biomasse ($\mu\text{g C liter}^{-1}$) af klorofyl-bærende (▨) og heterotrofe (▨) nanoflagellater opdelt i to størrelsesklasser ($< > 150 \mu\text{m}^3$ cellevolumen);
b) ingestionsrater (bakterier flagellat $^{-1}$ time $^{-1}$) målt med fluoro-krom-farvede bakterier;
c) græsningsrater af bakterier (millioner celler liter $^{-1}$ time $^{-1}$).



8.9 Bakterieplanktonets kvantitative betydning og skæbne i stofomsætningen

Bakterierne skønnes at være ansvarlige for omkring 20% af det samlede iltforbrug i Kattegat

På basis af målingerne gennem 1989 ved Bøjen i Kattegat svarer bakteriernes kulstofkonsum til omkring 30% af primærproduktionen, og bakteriernes iltforbrug udgør hermed omkring 20% af det samlede iltforbrug (både de frie vandmassers og bundens) under antagelse af en bakteriel væksteffektivitet på 40%. Det beregnede forhold mellem bakteriernes konsum og primærproduktionen ligger mellem estimeret opgivet for Østersøen (knap 50%, Elmgren 1985) og for Nordsøen (8–25%, Nielsen & Richardson 1989). Det må dog understreges, at tallene er behæftet med en betydelig usikkerhed,

Bakterierne reagerer hurtigt på ændringer i deres omgivelser

Bakterierne ædes af små flagellater og deres

betydning for produktionen af zooplankton er derfor ringe

idet der hersker tvivl om, hvorvidt bakterieproduktion og primærproduktion måles korrekt med de eksisterende metoder (Peterson 1980, Riemann & Bell 1990).

Bakterieproduktionen kan udvise betydelig variation i tid og rum. Som beskrevet ovenfor reagerer bakterieplanktonet hurtigt på tilførsler af substrat, og falder derefter hurtigt tilbage til udgangsniveauet. Bakterieproduktionen er således ikke normalfordelt med tiden men måske snarere logaritmisk normalfordelt. En konsekvens heraf er at det observerede gennemsnit er følsomt overfor prøvetagningsfrekvensen – jo hyppigere prøvetagning, des højere resultat. Dette fremgår tydeligt af Fig. 8.1, hvor den intensive prøvetagning i sensommeren giver indtryk af en højere bakterieproduktion.

Bakteriernes rolle som føde for zooplanktonet må generelt skønnes at være begrænset, idet bakterierne tilsyneladende hovedsageligt ædes

af de små heterotrofe nanoflagellater ($< 150 \mu\text{m}^3$ volumen svarende til $< 7 \mu\text{m}$ diameter). Efter respirationstabet i nanoflagellatleddet er der ikke meget kulstof tilbage til de større zooplanktonorganismer fra den mikrobielle løkke, som derfor generelt mere virker som et dræn end som en kilde for kulstof (Ducklow *et al.* 1986). Dette billede kan dog sandsynligvis ændres i korte perioder med forhøjet bakteriel aktivitet. Visse alger kan i perioder æde en betydelig andel af bakterieproduktionen. Betydningen heraf for næringssalt-dynamikken er stort set ukendt.

8.10 Referencer

- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. & Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Progr. Ser. 10:257–263.
- Azam, F. & Hodson, R.E. 1977. Size distribution and activity of marine micro-heterotrophs. Limnol. Oceanogr. 22:492–501.
- Bergh, Ø., Børshøj, K.Y., Bratbak, G. & Heldal, M. 1989. High abundances of viruses found in aquatic environments. Nature 340:467–468.
- Billen, G. & Fontigny, A. 1987. Dynamics of a *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgian coastal waters. II. Bacterioplankton dynamics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 37:249–257.
- Bird, D.F. & Kalff, J. 1987. Algal phagotrophy: regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). Limnol. Oceanogr. 32:277–284.
- Bjørnsen, P.K. 1986. Automatic determination of bacterioplankton biomass by image analysis. Appl. Environ. Microbiol. 51:1199–1204.
- Bjørnsen, P.K. 1988. Grazing by heterotrophic nanoflagellates: a test of methods. Arch. Hydrobiol.

- Cho, B.C. & Azam, F. 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the oceans euphotic zone. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 63:253–259.
- Cole, J.J., Findlay, S. & Pace, M.L. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 43:1–10.
- Ducklow, H.W., Purdie, D.A. & Williams, P.J. leB. 1986. Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232:865–867.
- Elmgren, R. 1984. Trophic dynamics in the enclosed brackish Baltic Sea. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183:152–169.
- Fenchel, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8:225–231.
- Ferguson, R.L. & Rublee, P. 1976. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.* 21:141–145.
- Fuhrman, J.A. & og Azam, F. 1982. Thymidine incorporation as a measure of bacterioplankton production in marine surface waters. *Mar. Biol.* 66:109–120.
- Gast, V. 1985. Bacteria as a food source for microzooplankton in the Schlei Fjord and Baltic Sea, with special reference to ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22:107–120.
- Hobbie, J.E., Daley, R.J. & Jasper, S. 1977. Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33:1225–1228.
- Jumars, P.A., Perry, D.L., Baross, J.A., Perry, M.J. & Frost, B.W. 1989. Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. *Deep Sea Res.* 36:483–495.
- Kirchman, D.L., Suzuki, Y., Garside, C. & Ducklow, H.W. 1991. High turnover rates of dissolved organic carbon during a spring phytoplankton bloom. *Nature* 352:612–614.
- Larsen, J.B., BjørnSEN, P.K., Geertz-Hansen, O. & Olesen, M. 1985. Provisional investigations of the pelagic carbon flow in open Danish waters. *Rep. Mar. Pollut. Lab* 8:1–49.
- Larsson, U. & Hagström, Å. 1982. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.* 67:57–70.
- McManus, G.B. & Fuhrman, J.A. 1986. Bacterivory in sea water studied with the use of inert fluorescent particles. *Limnol. Oceanogr.* 31:420–426.
- Middelboe, M., Nielsen, B. & Søndergaard, M. 1992. Bacterial utilization of dissolved organic carbon (DOC) in coastal waters – determination of growth yield. *Arch. Hydrobiol. Beih. (in press)*.
- Nielsen, T.G. & Richardson, K. 1989. Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56:75–87.
- Peterson, B.J. 1980. Aquatic primary productivity and the $^{14}\text{CO}_2$ -method. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1980:359–385.

- Riemann, B. & Bell, R. 1990. Advances in estimating bacterial biomass and growth in aquatic systems. *Arch. Hydrobiol.* 118:385–402.
- Riemann, B., Bjørnsen, P.K., Newell, S. & Fallon, R. 1987. Calculation of cell production of coastal bacteria based on measured incorporation of ^3H -thymidine. *Limnol. Oceanogr.* 32:471–475.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Fallon, R.D. 1987. Use of monodispersed fluorescently labeled bacteria to estimate *in situ* protozoan bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.* 53:958–965.
- Sherr, E.B. & Sherr, B.F. 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33:1225–1227.
- Simon, M. & Azam, F. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 51:201–213.
- Toggweiler, J.R. 1988. Deep sea carbon, a burning issue. *Nature* 334:468.
- Williams, P.J.leB. 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the marine food web. *Kieler Meeresforsch.* 5:1–28.
- Williams, P.J.leB. 1990. The importance of losses during microbial growth: commentary on the physiology, measurement and ecology of dissolved organic material. *Mar. Microb. Food Webs* 4:175–206.

9. Planktodynamik i skillefladen

¹Peter Koefoed Bjørnsen & ^{1,2}Torkel Gissel Nielsen.

¹Marinbiologisk Laboratorium (Københavns Universitet), Helsingør.

²Danmarks Miljøundersøgelser, afd. f. Havmiljø og Mikrobiologi.

9.1 Indledning

Planktonets sæsonvariation i vores indre farvande er koblet til de hydrografiske forhold

Planktonundersøgelser i de danske farvande er traditionelt foregået ved prøvetagning i fastlagte dybder med hovedvægt på de øverste 10–15 m. Det er blevet antaget at algeproduktionen er begrænset til det vindopblandede overfladelag som følge af lysets begrænsede nedtrængning i vandet. Denne konventionelle prøvetagningsteknik har dannet grundlag for den klassiske opfattelse af sæsonvariationen i fytoplankton i tempererede områder (f.eks. Cushing 1959, Steele 1974). En kortvarig forårsoplomstring domineret af kiselalger forbruger de i løbet af vinteren akkumulerede næringssalte i overfladevandet. Efter forårsoplomstringens sedimentation er fytoplanktonet sommeren igennem karakteriseret af lav biomasse baseret på regenererede næringssalte. Denne tilstand varer ved til de kraftige efterårsstorme opblander vandmasserne og igen tilfører overfladelaget næringssalte, hvilket ofte forårsager en opblomstring af store furealger eller kiselalger i det tidlige efterår, indtil produktionen bliver lysbegrenset senere på året.

Skillefladen giver mulighed for en høj algeproduktion

Kattegat er sommeren igennem lagdelt i et brakt nærigsfattigt overfladelag og et salt, koldt nærigsrigt bundlag. Forekomster af høje algebiomasser i springlaget mellem de to lag har inden for de seneste år påkaldt sig stigende opmærksomhed (Fig. 9.1). Specielt de kraftige opblomstringer af de giftige arter *Chrysochromulina polylepis* og *Gyrodinium aureolum* har givet anledning til en kraftig mediedækning i forbindelse med opblomstringernes effekter på bundfauna og havbrug.

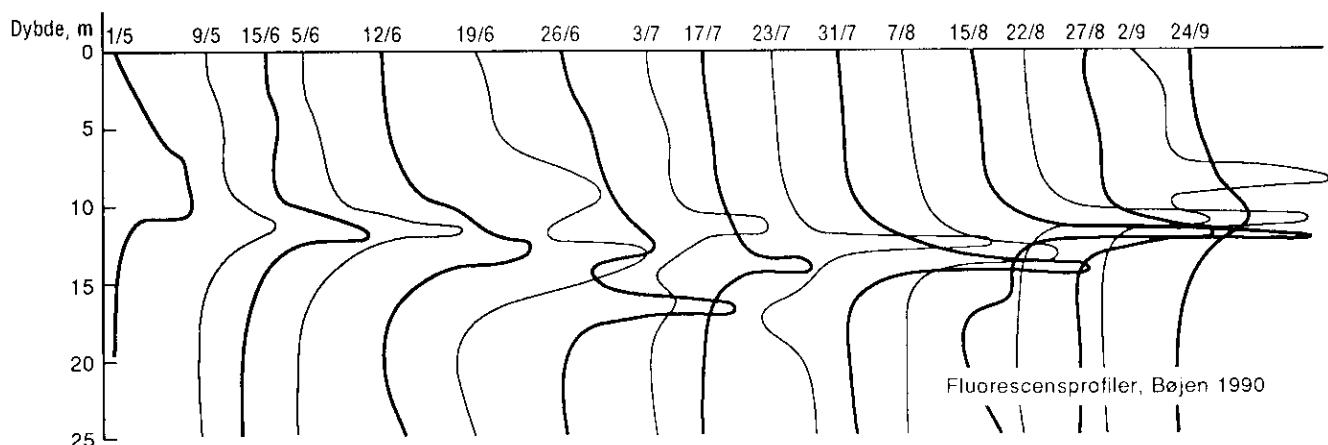


Fig 9.1

Fluorescensprofiler fra Bøjestationen i det sydlige Kattegat fra 1. maj til 29. september 1990.

Dette kapitel fokuserer på de forskellige former for springlagsopblomstringer som er blevet undersøgt i forbindelse med Hav90 projekterne.

9.2 *Chrysochromulina polylepis* opblomstringen maj-juni 1988

I maj 1988 fremkaldte en algeopblomstring store avisoverskrifter, da der udvikledes en kraftig opblomstring af den autotrofe flagellat *Chrysochromulina polylepis* i Skagerrak-Kattegat området (Barth & Nielsen 1989) (Fig. 9.2). Opblomstringen blev først opdaget ved et laksebrug i Gulmar Fjorden d. 9. maj; herefter spredtes opblomstringen dels med den norske kyststrøm og dels ned over Kattegat. Opblomstringen var monospecific (bestod af én art) og da den kulminerede blev koncentrationer på op til 100 millioner celler pr. liter registreret i springlaget. Algen viste sig at være toksisk overfor en lang række marine organismer f. eks. makroalger, bunddyr (specielt echinodermer) og fisk (Granmo *et al.* 1988, Rosenberg *et al.* 1988).

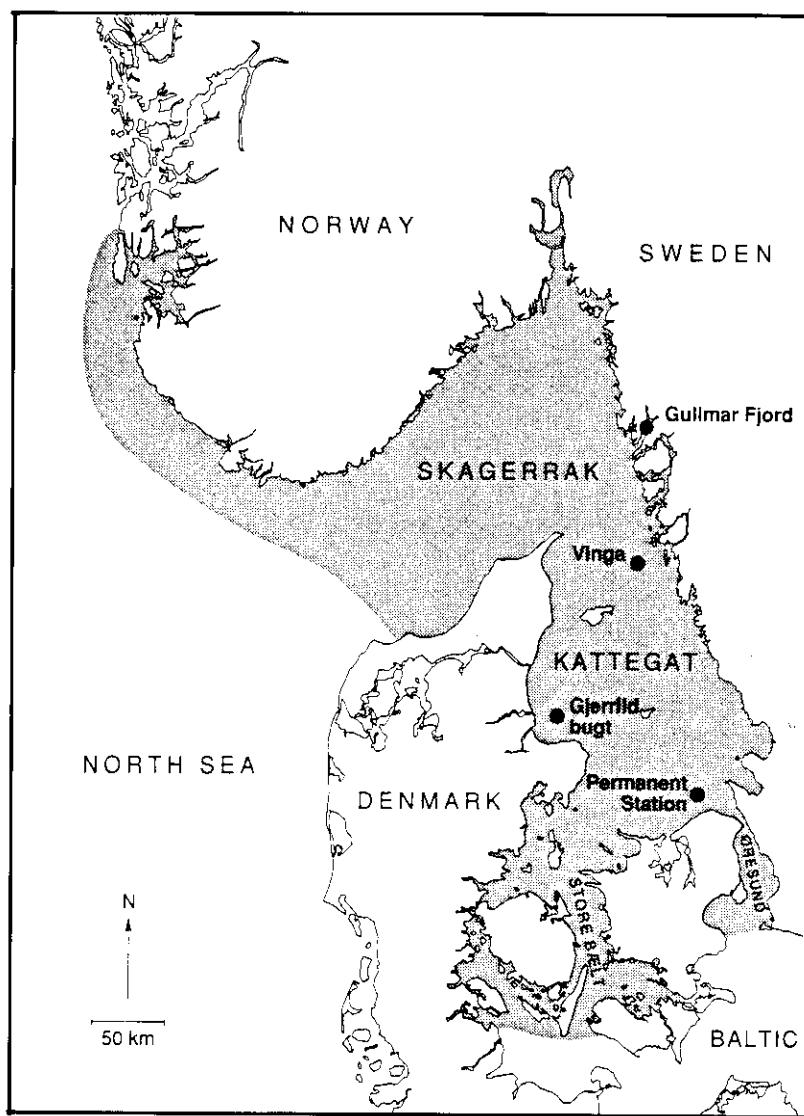


Fig 9.2
Horisontal udbredelse
af *Chrysochromulina*
polylepis i maj/juni
1988 (fra Nielsen *et*
al. 1990).

Chrysochromulina opblomstringen blev undersøgt i forbindelse med den første intensivperiode ved Bøjen (maj–juni 1988). Vi fik her lejlighed til at undersøge effekten af *Chrysochromulina polylepis* på de heterotrofe pelagiske organismer, da vi foretog daglige målinger af biomasse og produktion af bakterier, heterotrofe flagellater, ciliater og vandlopper (Nielsen *et al.* 1990). Algeopblomstringen var koncentreret i springlaget i 10–12 m dybde (Fig. 9.3) hvor algekoncentrationen de sidste dage af maj var 50–70 millioner celler pr. liter. Salt- og temperatur–springlaget udgjorde også en skilleflade for næringssaltene nitrat og fosfat. På dette stadium af opblomstringen var der ingen potentielle prædatorer i algelaget (Fig. 9.4a og 9.5a) og bakterieproduktionen var meget lav til trods for at algbiomassen her var meget højere end andre steder i vandsøjlen.

I begyndelsen af juni halveredes antallet af solskinstimer pr. dag. Samtidigt begyndte algerne at henfalde, hvilket blandt andet resulterede i en voldsom stigning i bakterieproduktionen, og algelaget blev hurtigt koloniseret af små ciliater med en generationstid på kun 7–8 timer.

Fjorten dage efter algeopblomstringen kulminerede i det sydlige Kattegat var der intet tilbage af *C. polylepis* og det pelagiske føde net i springlaget var retableret (Fig. 9.4b & 9.5b).

Laboratorieforsøg foretaget med kulturer af *Chrysochromulina polylepis* indsamlet i Kattegat viste at et filtrat fra algekulturer med en tæthed på 20–50 millioner celler pr. liter hæmmede bakteriers og ciliaters vækst. Eksperimentel bestemmelse af græsning og ægproduktion hos vandloppen *Acartia tonsa* viste, at *C. polylepis* var en dårlig fødekilde sammenlignet med den ugiftige flagellat *Rhodomonas baltica*.

De her beskrevne felt– og laboratoriedata viser tydeligt at en af årsagerne til den store udbredelse af *C. polylepis* i tid og rum skyldtes det stabile vejr med mange solskinstimer i kombination med *C. polylepis* hæmmende effekt på de øvrige pelagiske organismer.

9.3 Udviklingen i 1989

Som følge af udviklingen i 1988 var man i 1989 meget opmærksom på udviklingen i planktonet i foråret. I maj udvikledes som året før en kraftig opblomstring af flagellater i skillefladen (Fig. 9.6); men dette år bestod opblomstringen af en blanding af forskellige ugiftige flagellater, og laget indeholdt en stor mængde ciliater. Gennem resten af sommeren var der springlagsopblomstringer i skillefladen. Beregninger over betydningen af skillefladeopblomstringerne i sommermånederne viste at produktionen udgjorde ca. 30% af den samlede primærproduktion og ca. dobbelt så meget som forårsopblomstringen (19%, Richardson & Christoffersen in press).

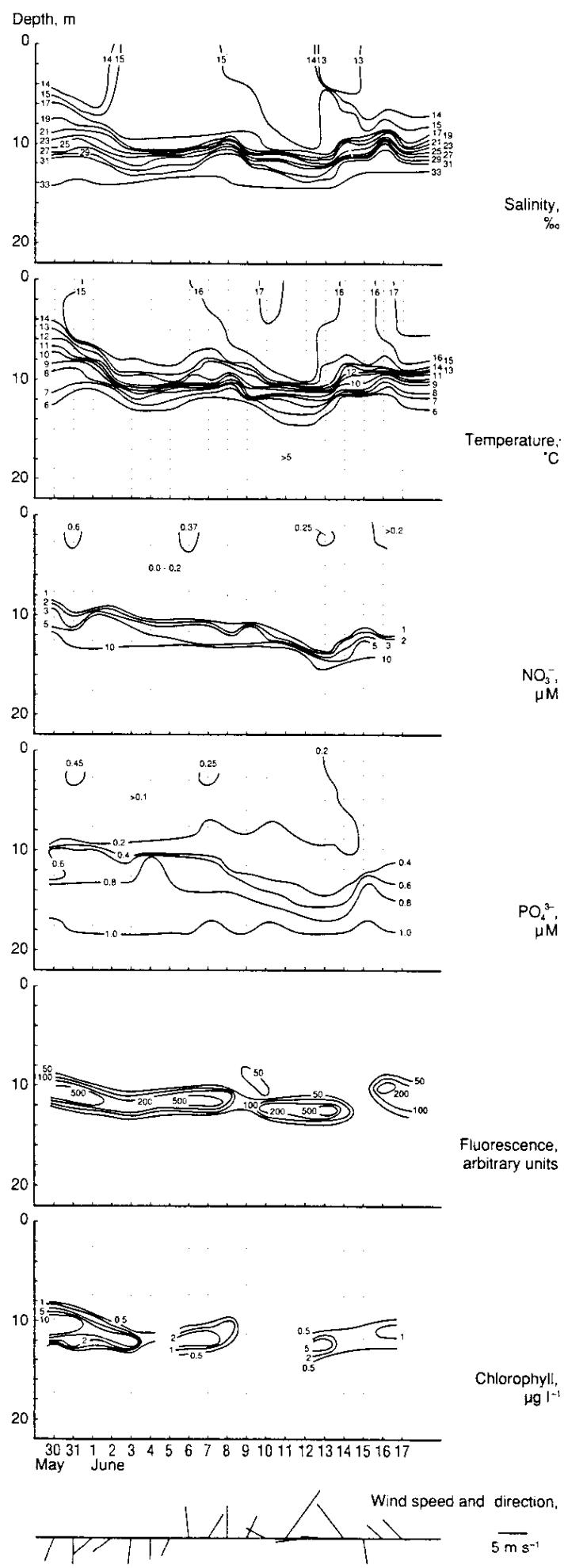


Fig. 9.3
*Den vertikale fordeling af A) salinitet,
 B) temperatur, C) nitrat
 og D) fluorescens ved
 Bøjen i forbindelse med
 Chrysochromulina polylepis
 opblomstringen i 1988
 (modificeret fra Nielsen
 et al. 1990).*

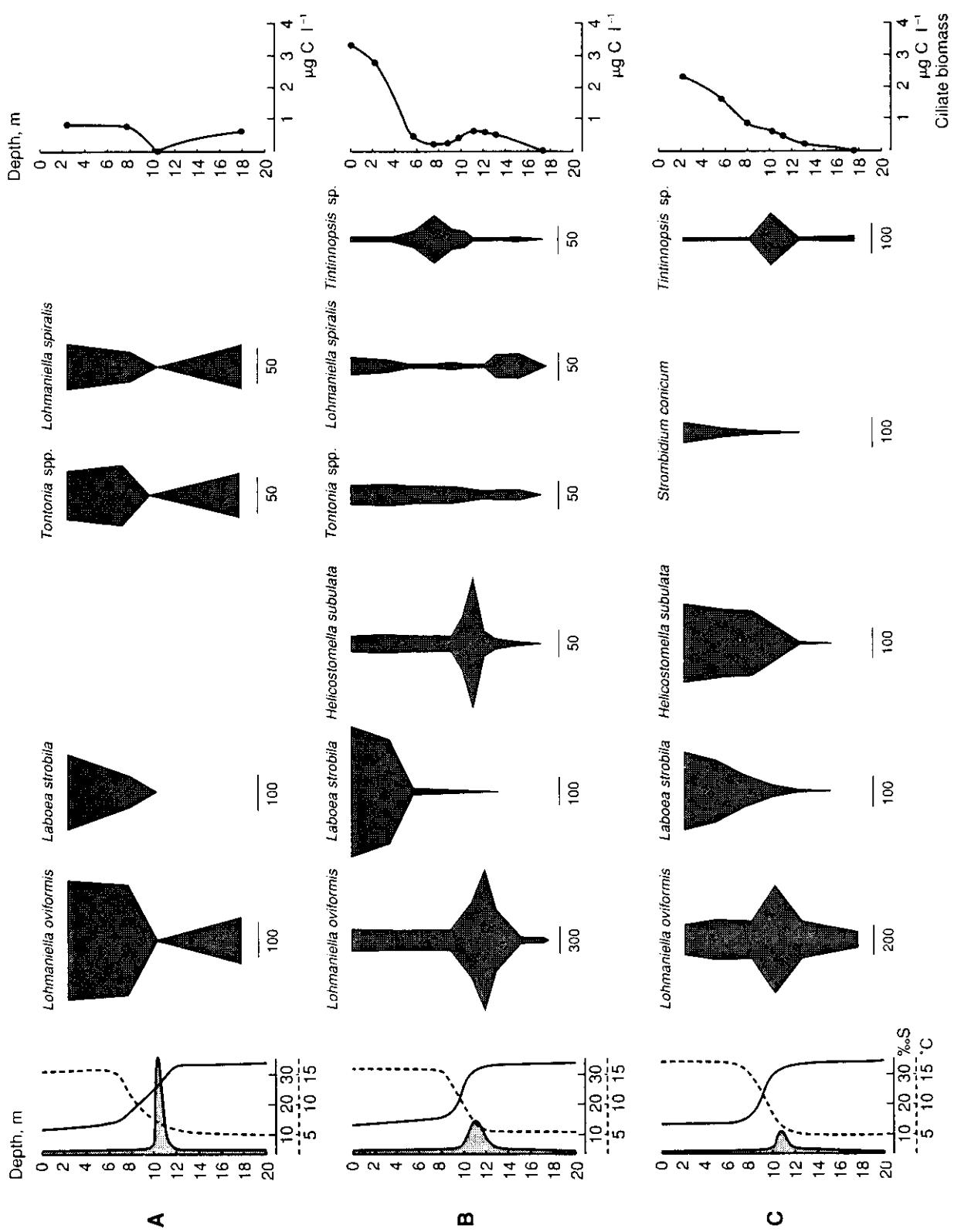


Fig. 9.4

Vertikal fordeling af de dominerende ciliater, total ciliat biomasse ($\mu\text{g kulstof pr. liter}$), temperatur (stiplet linie), salinitet (optrukken linie) samt fluorescens (skraveret område), A) under opblomstringen af *Chrysochromulina polylepis* og B) efter opblomstringen (modificeret efter Nielsen et al. 1990).

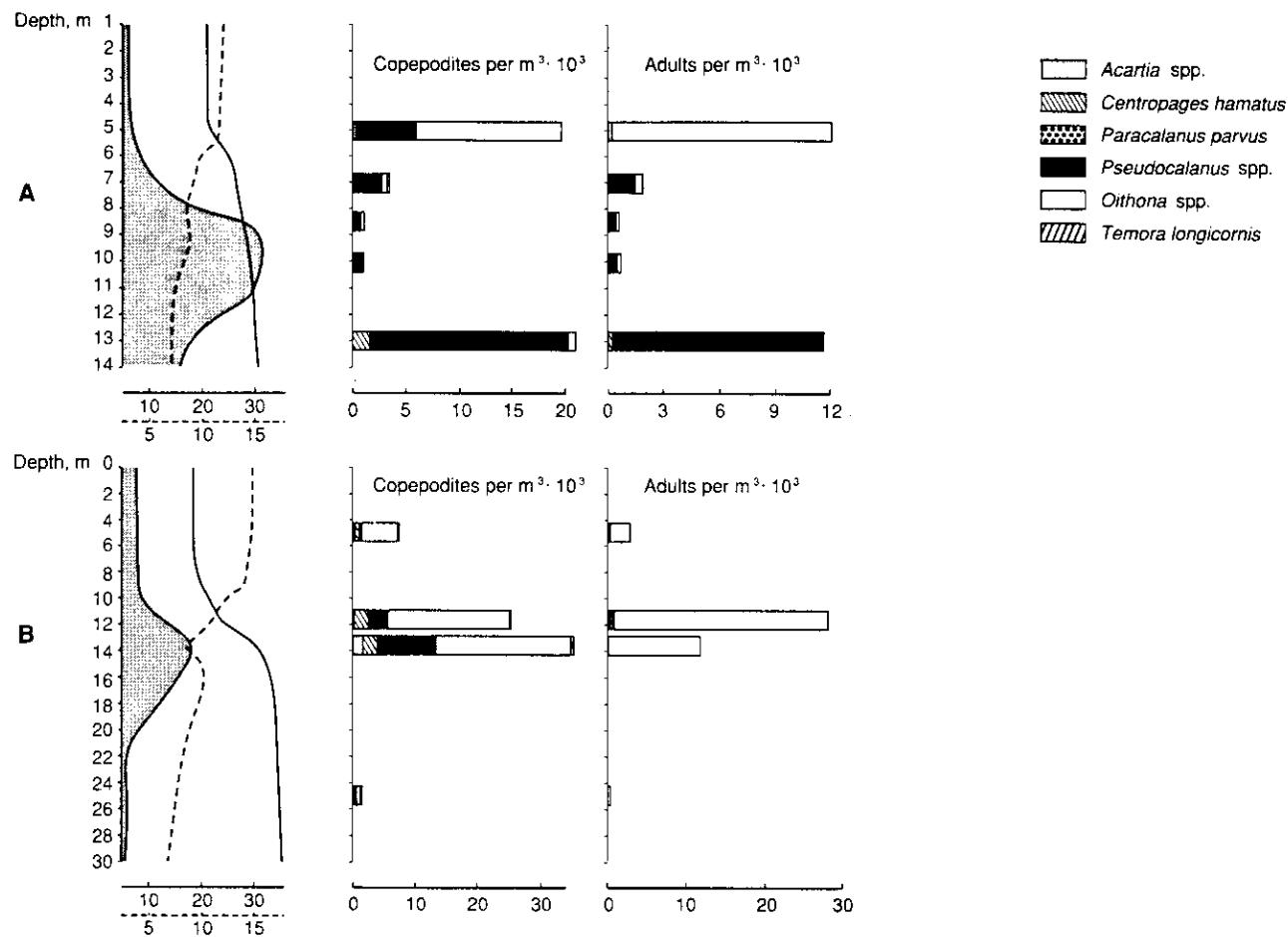


Fig. 9.5

Vertikal fordeling af de dominerende vandlopper 2. juni 1988 på to stationer i Kattegat A) Gjerrild bugt med en koncentration på 80 millioner Chrysochromulina pr. liter i springlaget og B) ved Vinga hvor opblomstringen var blandet med dinoflagellater. Modificeret efter Nielsen et al. (1990).

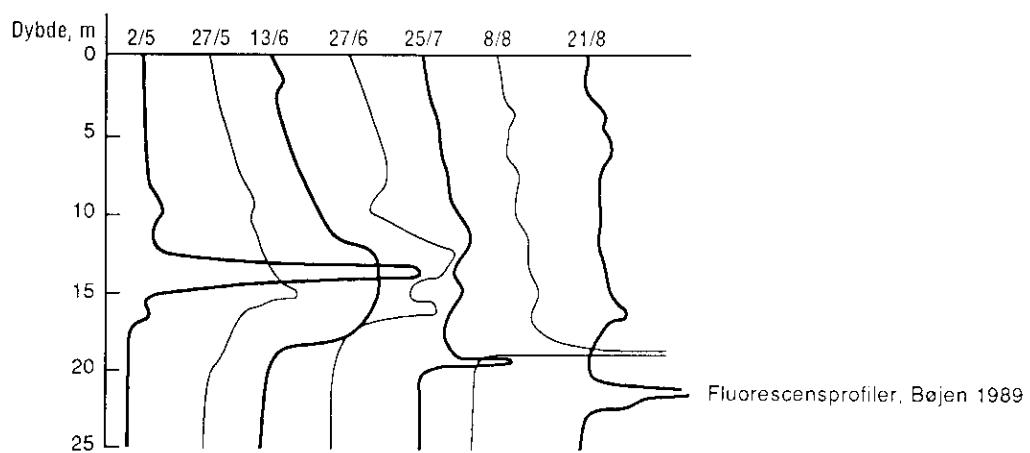


Fig. 9.6

Fluorescensprofiler fra Bøjen gennem sommeren 1989.

9.4 *Ceratium* opblomstringer

En tilbagevendende begivenhed i algesuccesjonen i det sydlige Kattegat er opblomstringer af store furealger i sensommeren. Disse opblomstringer er ofte domineret af alger tilhørende slægten *Ceratium*. Udenlandske undersøgelser har vist at en betydelig sedimentation finder sted i forbindelse med disse opblomstringer (f.eks. Smetacek 1984), og da disse opblomstringer forekommer på et tidspunkt hvor man inden for de seneste ti år har observeret iltsvind i bundvandet, har de tiltrukket sig nogen opmærksomhed (Lindahl & Hernroth 1983).

Disse store alger er ofte lokaliseret i springlaget, jævnfør de dybtliggende maksima i august (Figs 9.1 og 9.6). På grund af deres betydelige svømmeevne er de i stand til at holde sig i meget tynde lag i springlaget. På grund af deres størrelse er de dominerende vandlopper i kystnære farvande ikke i stand til at græsse på *Ceratium* (Nielsen 1991).

9.5 Subsurface opblomstringer med stor horisontal udbredelse

Gennem deltagelse i SKAGEX fik vi juni 1990 lejlighed til at undersøge plantodynamikken langs et transekts på tværs af Skagerrak. I denne undersøgelse deltog 20 forskningsskibe fra landene omkring Skagerrak/Kattegat samt Østersø-området. Formålet med projektet var at få gode synoptiske data mht. hydrografi, nærings-salt-dynamik samt biologiske processer fra Skagerrak-området.

Under SKAGEX viste det sig at der i hele Skagerrak-området var en opblomstring af fytoplankton i forbindelse med springlaget. Opblomstringen bestod af en blanding af forskellige autotrofe flagellater samt forskellige kisel- og furealger.

Transekten blev gennemsejlet tre gange i løbet af toget (8., 11. og 14. juni). Prøvetagnings-programmet omfattede vertikale profiler med måling af fysiske (salt, temperatur og fluorescens) og kemiske parametre (nitrat, fosfat) samt en række biologiske mål for biomasser og produktionsrater (fytoplankton, bakterie, nano-, mikro- og mesozooplankton).

De fleste af stationerne var kraftigt lagdelt med et varmt brakt overfladelag (24–29‰, 13–17°C og et koldt salt bundlag, 34–35‰, 7–8°C), og lagdelingen var kraftigst på de midterste stationer. Koncentrationerne af næringssalte var under detektionsgrænsen over springlaget, mens bundvandet indeholdt 8 µM nitrat og 0,7 µM fosfat.

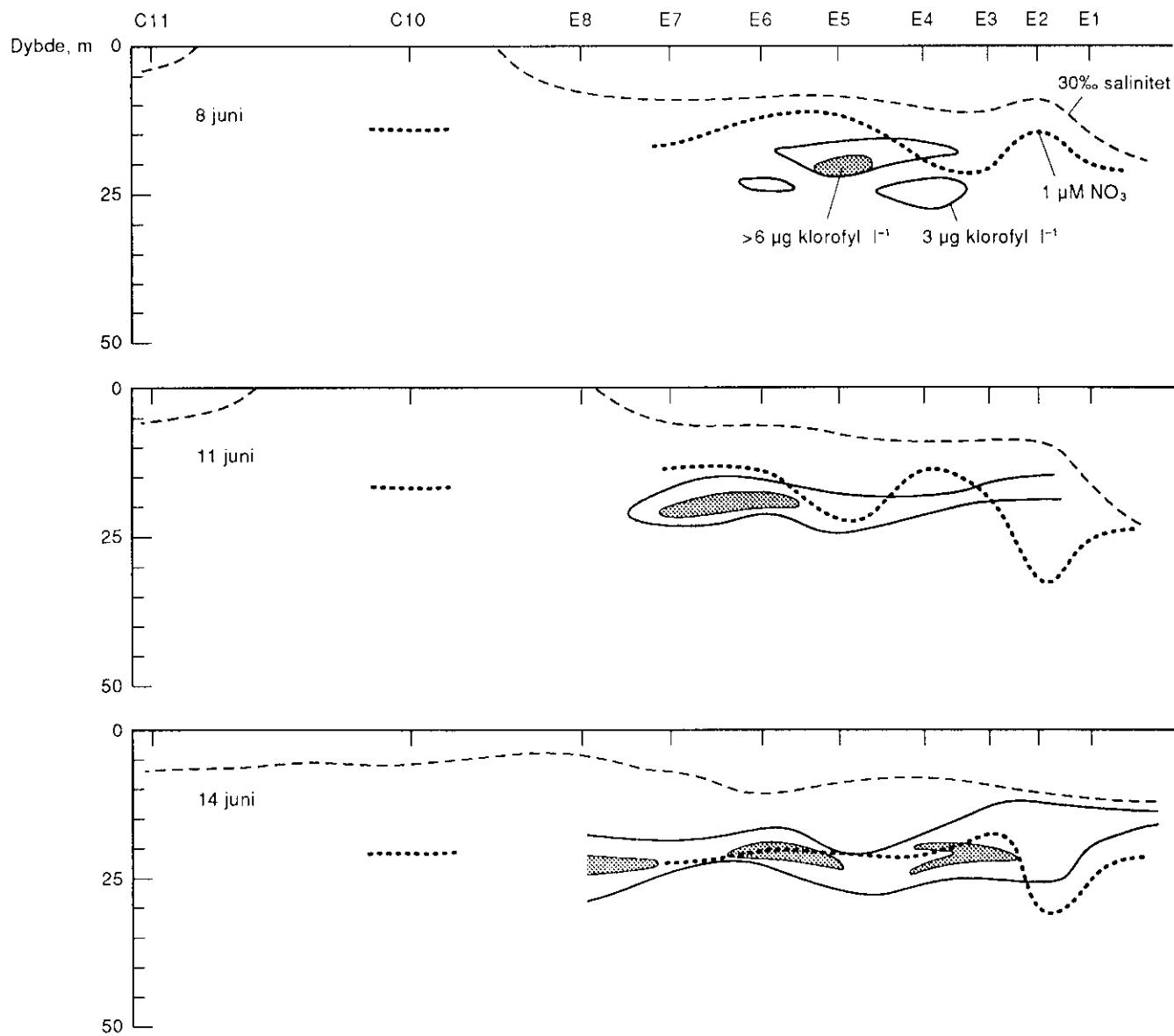


Fig. 9.7

Fordeling af klorofyl langs et transekt i Skagerrak juni 1990. Den stippled linje viser 30‰ isolinien og den prikkede viser 1 μM nitrat isolinien A) 8. juni, B) 11. juni og C) 14. juni.

Langs det undersøgte transekt blev der registreret en subsurface opblomstring af alger under springlaget. Næringsaltkoncentrationerne steg over en stejl gradient (nutriklinen), som var placeret et stykke under salt- og temperatur springlaget (pyknoklinen). Medens pyknoklinen forblev i 5–10 m dybde under hele undersøgelsen, sank placeringen af nutriklinen fra omkring 15 meters dybde d. 8. juni til omkring 25 m dybde d. 14. juni. Et dyb-maksimum (eng. subsurface maximum) af klorofyl blev observeret på alle stationer gennem undersøgelsesperioden, tilsyneladende associeret med nutriklinen snarere end med pyknoklinen. Den horisontale udbredelse af dybmaksimummet voksede gennem perioden ligesom de maksimalt observerede klorofylkoncentrationer, der d. 14. juni nåede over 10

Algerne i Skagerrak "gnavede" sig ned gennem det næringsrige bundvand

$\mu\text{g liter}^{-1}$. Klorofyl-maksimummet fulgte nutriklinens tendens til at synke gennem perioden (Fig. 9.7).

Temperatur-salinitets plot viste ikke indikationer på intrusioner omkring nutriklinen, og observationerne stemte overens med observationer fra de øvrige deltagende fartøjer i SKAGEX. Vi tolker derfor den observerede sænkning i nutriklinens og klorofyl-maksimummets placering som udtryk for en tidsmæssig udvikling snarere end horisontale forskelle. Vi antager at klorofylmaksimummet blev dannet i nutriklinen og derefter "gnavede" sig ned i det næringsrige bundvand. Et tilsvarende fænomen er såvidt vi ved endnu ikke beskrevet i litteraturen.

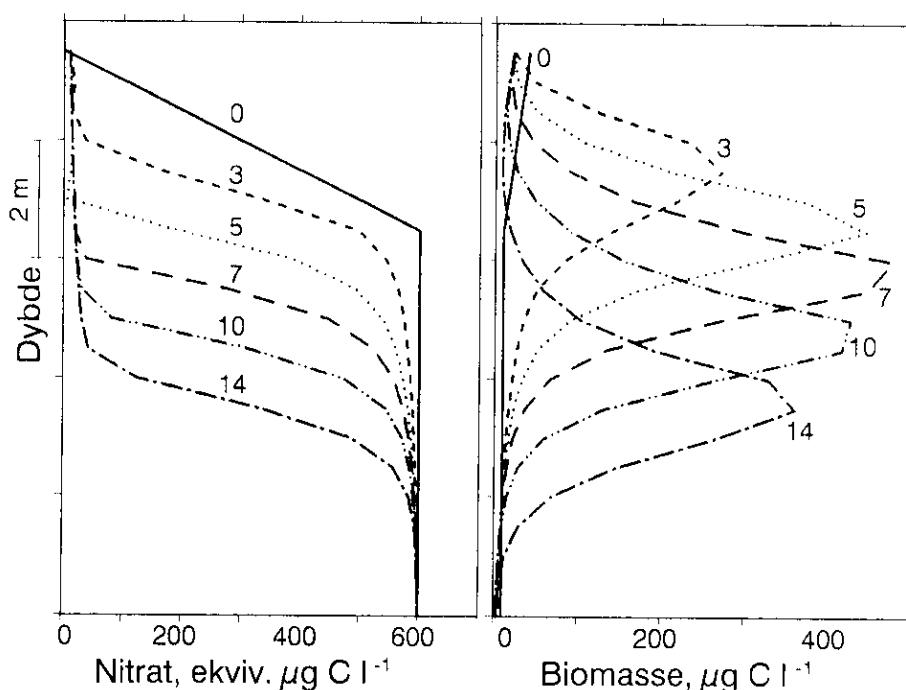


Fig. 9.8

En simpel dynamisk model til beskrivelse af vertikalfordeling og tidsmæssig udvikling af næringssalt koncentration (i ekvivalente kulstof enheder) og algebiomasse samt et eksempel på en simulering (tallene angiver tiden i dage).

For at understøtte denne tolkning, opstillede vi en enkel computermodel til at simulere ændringer med dybde og tid i koncentrationer af næringssalte og klorofyl. Modellen sammenfatter næringssalt- og lysbegrensning af primærproduktionen i skillefladen, selvskygning, turbulent opblanding samt sedimentation og udsynkningstab (Tabel 9.1). Modellen skelner mellem enkelte algecellers langsomme sedimentation (S) og det hurtige udsynkningstab (M) af aggregater, zooplankton-fækalier og andre større partikler. Modellen giver en kvalitativ god beskrivelse af det observerede forløb (Fig. 9.8) og den er robust indenfor realistiske parametriseringer. Derimod er det vanskeligt at simulere en så hurtig sænkning af nutriklinen og klorofylmaksimum som observeret uden at antage urealistisk høje vækstrater for fytoplanktonet. Modellen forudsiger, at hastigheden

Konstanter	Fork.	Enhed	Startværdi
Turbulent diffusivitet	D	cm ² h ⁻¹	10 ⁻³
Absorbans af vand	A _w	cm ⁻¹	2 × 10 ⁻³
Absorbans af biomasse	A _B	cm ⁻¹ (μg C l ⁻¹) ⁻¹	2 × 10 ⁻⁶
Fotosyntetisk kapacitet	P _{max}	h ⁻¹ (μE m ⁻² sec ⁻¹) ⁻¹	3 × 10 ⁻³
Halvmætning f. nær.optag	K _m	μg C l ⁻¹	85
Fytoplankton tabsrate	M	h ⁻¹	5 × 10 ⁻²
Fytoplankton respiration	R	h ⁻¹	10 ⁻²
Fytoplankton synkehast.	S	cm h ⁻¹	1
Afhængige variable	Fork.	Enhed	Ligning
Fytoplankton biomasse	B	μg C l ⁻¹	dB/δt = B(P-M) + D·δ ² B/δl ² - S·δB/δl
Næringsalt konc.	N	μg C l ⁻¹	δN/δt = -N·P + D·δ ² N/δl ²
Belysning	I	μE m ⁻² sec ⁻¹	δI/δl = -I(A _w + B·A _B)
Fytoplankton produktion	P	h ⁻¹	P = P _{max} ·I·N/(N+K _m) - R

Tabel 9.1

En model af fytoplankton-næringsalt-lys som funktion af dybde (l, i cm) og tid (t, i timer).

hvormed algemaksimumet og nutriklinen synker især afhænger af algernes vækstrate og lysindstrålingen, medens den maksimale klorofylkoncentration især afhænger af udsynkningstabet (M), hvorimod sedimentationen af enkeltceller og turbulent opblanding er af mindre betydning.

Den vertikale heterogenitet er vist for en enkelt station midt i transektet (Fig 9.9). Maksimummet i algebiomasse og primærproduktion er placeret mellem den observerede nutriklin og den hypotetiske nutriklin, som ville blive resultatet af simpel blanding af overflade og bundvand. Lysintensiteten i maksimummet var kun 0,5–1% af indstrålingen ved havoverfladen. Heterotrof aktivitet udviser også dyb-maksimum. Bakterie-biomasse og –produktion er maksimal et stykke over klorofylmaksimummet, medens ciliater og heterotrofe dinoflagellater viser højere biomasser i selve algelaget. Biomassen af andre heterotrofe nanoflagellater, fortrinsvis bakterieædere, følger bakteriebiomassen snarere end klorofylkoncentrationen.

9.6 Gradient-sampleren

Arbejdet med de forskellige subsurfaceproblemer og erkendelsen af vanskelighederne ved at indsamle en repræsentativ vandprøve med en 0,5–1 m lang traditionel vandhenter inspirerede en udvikling og konstruktion af en vandhenter som kan indsamle prøver med den ønskede vertikale opløsning. Gradient-vandhenteren består af 40 katedersprøjter à 150 ml parvis monteret på en aluminiumsramme

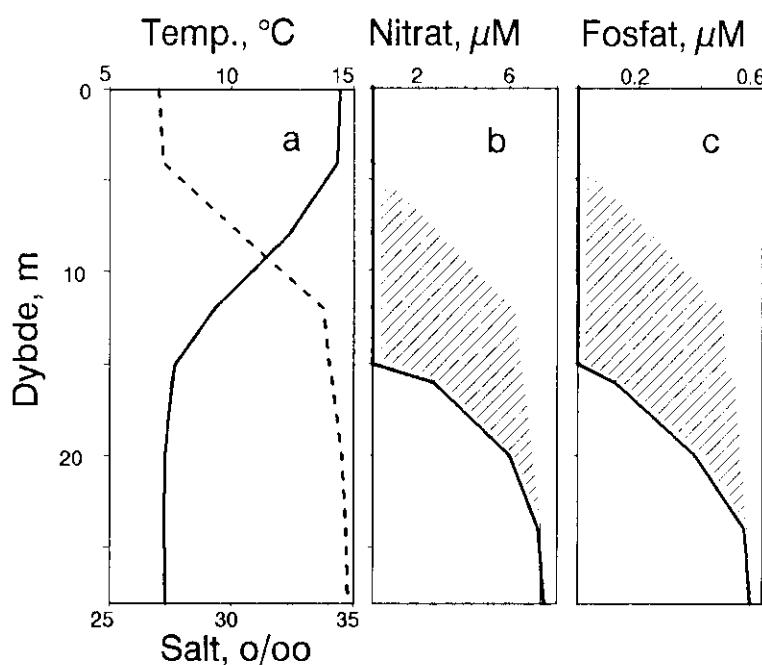
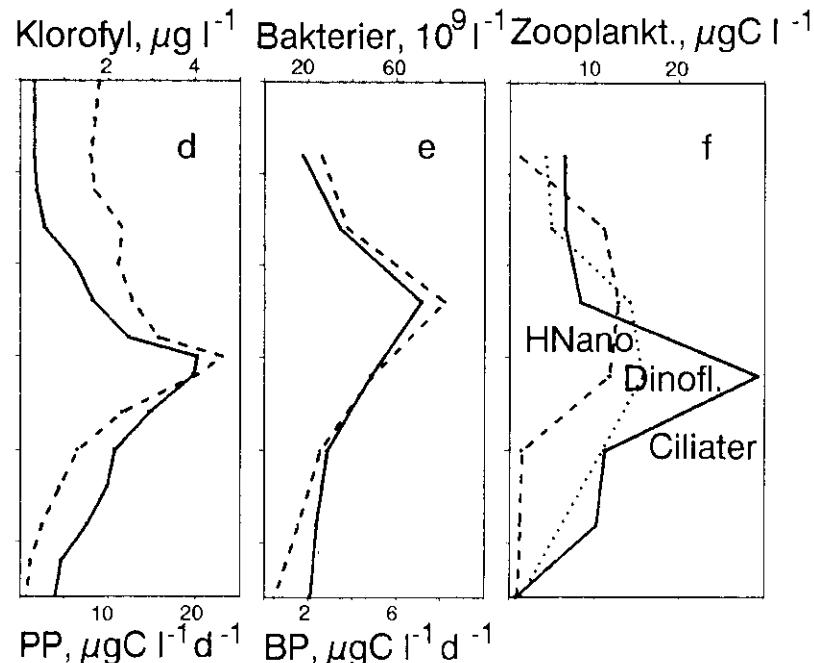


Fig. 9.9
Vertikal fordeling af fysiske, kemiske og biologiske parametre i Skagerrak 9. juni 1990 A) salt og temperatur, B-C) nitrat og fosfat, D) klorofyl-koncentration (—) og primærproduktion (---), E) bakterie-planktonets biomasse (—) og produktion (---), F) nano- og mikrozooplanktonets biomasse.



med 15 cm afstand (Fig. 9.10). Sprøjtestemplerne er parvis låst i en ladeanordning, som med kraftige elastikker er fastspændt til rammens bagkant. Vandhenteren sænkes til springlaget og udløses med et faldlod, hvorefter sprøjterne fyldes i løbet af 0,8 sek.

Fra april til oktober 1991 er denne vandhenter blevet anvendt ved undersøgelser af planktonodynamik i springlaget på 4 af DMU's rutinstationer i Kattegat. Hovedparten af dette projekt vil først blive rapporteret april 1992 ved projektets ophør. Her vil dog en enkelt prøvetagning fra det sydlige Kattegat blive beskrevet.

En prøve taget 15. august 1990 viste et klorofylmaksimum i springlaget på $70 \mu\text{g klorofyl liter}^{-1}$, hvilket svarede til 20 gange over

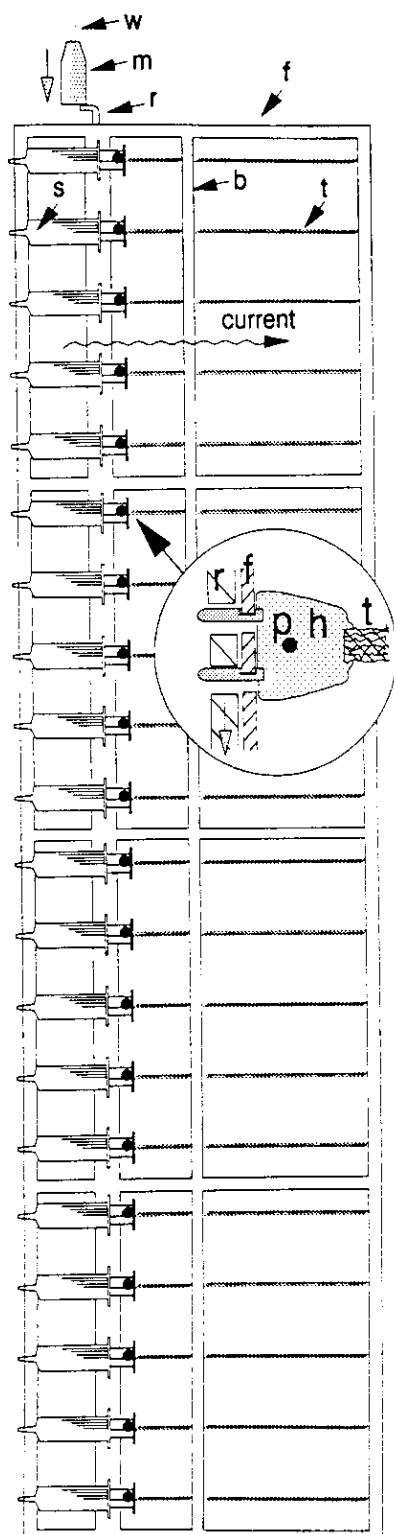


Fig. 9.10
Gradientsampleren
(fra Bjørnsen &
Nielsen 1991).

flade-koncentrationen og iøvrigt er den højeste værdi som er målt i løbet af Hav90 projektet. Algemaksimummet var kun ca. 0,5 meter tykt men indeholdt alligevel over halvdelen af vandsøjens samlede biomasse pr. m². Fytoplankton var på dette tidspunkt totalt domineret af den giftige furcalge *Gyrodinium aureolum* med en koncentration på 3,25 millioner celler pr. liter (Fig. 9.11a). Opblom-

stringen havde tilsyneladende en hæmmende effekt på bakterieplanktonets produktion, og desuden var biomassen af potentielle græssere (heterotrofe dinoflagellater, ciliater og vandlopper) ringe i laget hvilket tyder på at *G. aureolum* også har en hæmmende effekt på disse organismer (Fig. 9.11b).

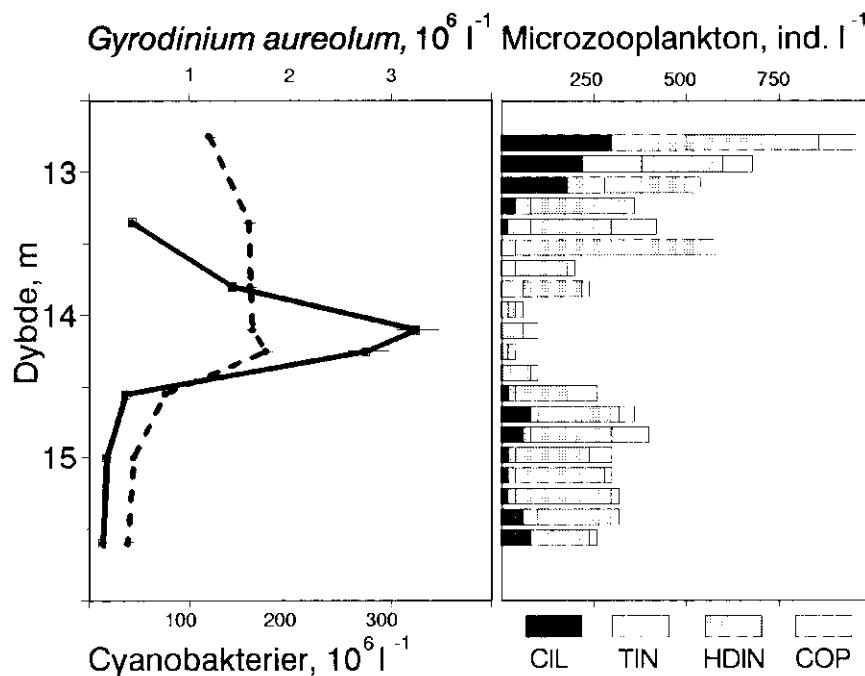


Fig. 9.11

Vertikal fordeling af A) *Gyrodinium aureolum* og cyanobakterier B) mikrozooplankton omkring springlaget 15. august 1990 (fra Bjørn-sen & Nielsen 1991).

Den maksimalt observerede klorofylkoncentration er omkring tre gange højere end den bærekapacitet som er fastlagt af bundvandets indhold af nitrat og fosfat, under antagelse af et forhold mellem algekulstof og klorofyl på 30 (g:g, verificeret ved mikroskopi) og ct kulstof:kvælstof forhold på 6 (mol:mol, Redfield 1958). Dette kan kun opnås ved at algerne foretager vertikale vandringer i vandsøjen, hvorved de henter næringssalte fra bundvandet op til lyset. Denne hypotese støttes af laboratorietekspertner med *Gonyaulax tamarensis*, som viser at denne alge vandrer mod lyset bremses af en skarp haloklin (salinitet–springlag) (Rasmussen & Richardson 1989).

9.7 Tidsmæssig og horizontal udbredelse af springlags-opblomstringer

Tætte algeforskømster i skillefladen forekommer hyppigt om sommeren i Kattegat og Skagerrak

De her beskrevne undersøgelser i det sydlige Kattegat gennem en treårig periode viser at udviklingen af subsurface opblomstringer i den lagdelte periode tilsyneladende er en tilbagevendende hændelse i fytoplanktonets udvikling i området. Det er et åbent spørgsmål hvorvidt disse subsurface–opblomstringer er relateret til eksterne

input af næringssalte (eutrofiering), idet bundvandet i Kattegat hovedsageligt stammer fra Atlantisk vand, som dog undervejs modtager næringssalte i Nordsøen, før det via Jyllandsstrømmen når Kattegat.

Under et togt med fiskeriministeriets skib Dana (togt 6/90) i maj 1990 blev den vertikale fordeling af fytoplanktonet undersøgt på 80 stationer i den sydlige del af Nordsøen, og på hovedparten af stationerne blev de højeste algebiomasser observeret i eller lige under springlaget. I dette lag var også hovedparten af vandsøljens heterotrofe aktivitet lokaliseret. Umiddelbart efter dette togt viste resultaterne fra SKAGEX-toget i juni 1990 at det meste af Skagerak var dækket af en subsurface opblomstring.

9.8 Regulering af springlagsopblomstringer

En række faktorer er afgørende for dannelse og opretholdelse af høje fytoplanktonbiomasser i springlaget:

- 1) høj indstråling og ringe vind (stabil lagdeling);
- 2) passiv ophobning, på grund af nedsat faldhastighed i springlaget;
- 3) positiv fototaksi kombineret med aktiv respons til salt- og næringssaltgradienter;
- 4) forøget vækst på grund af gunstige lys- og næringssalt-forhold;
- 5) nedsat græsning på grund af størrelse (f. eks. *Ceratium*) eller toksicitet (f.eks. *Chrysochromulina polylepis* og *Gyrodinium aureolum*).

Algerne i skillefladen er tilpasset ringe lysforhold og fungerer som et "filter" for den opadrettede transport af næringssalte

Perioder karakteriseret af høj lysindstråling og ringe vind giver optimale muligheder for opbygning af algemaksima i springlaget. Her kan algerne tilføres næringssalte nedefra og lys ovenfra. Gennem forbruget af næringssalte fungerer algerne som et filter for den opadrettede transport af næringssalte og modvirker på denne måde opbygning af skyggende algepopulationer i den øvre del af vandsølen.

Det virker umiddelbart ikke sandsynligt at sedimentation skulle spille en væsentlig rolle ved dannelse af de meget tynde subsurface toppe som dem der er observeret ved Bøjen.

Fototaksi er beskrevet for en række dinoflagellatarter. Endvidere har man beskrevet at visse dinoflagellater svømmer mod lyset indtil de bliver næringssaltbegrensete, hvorefter de begynder at synke, til de igen når næringsrigt vand. Dette kan i høj grad medvirke til opretholdelse af subsurface opblomstringer af alger.

Skillefladen kan være et refugium for giftige alger

Hæmning af de potentielle græssere gennem toksinproduktion er en anden væsentlig faktor til opretholdelse af høje biomasser i springlaget.

9.9 Fremtidig monitering

Et aspekt som gør det væsentligt at få inddraget springlagets opblomstringer i rutineundersøgelserne er at springlaget kan fungere som refugium for giftige alger. Hvis algerne når overfladen f.eks. i forbindelse med upwelling eller når de kommer i kontakt med havbrug (som det skete under *Chrysochromulina polylepis* opblomstringen) kan de medføre store økologiske og økonomiske konsekvenser. Bedre forståelse af opblomstringernes tidlige stadier vil forbedre mulighederne for varsling om og overvågning af opblomstringernes udbrud.

Hyppigheden og den tilsyneladende store horisontale udbredelse af store algebiomasser i forbindelse med springlaget understreger betydningen af, at disse algefekomster inkluderes i rutineundersøgelser. Der er behov for en prøvetagning som tager hensyn til hydrografi og fluorescensprofiler og ikke udelukkende tager prøver i på forhånd fastlagte dybder, hvis man skal forbedre data-grundlaget og dermed forståelsen af sommerplanktonets dynamik.

9.10 Referencer

- Barth, H. & Nielsen, A. 1989. The occurrence of *Chrysochromulina polylepis* in the Skagerrak and Kattegat in May/June 1988: an analysis of extent, effects and causes. Commision of the European Communities, Luxemborg. Water pollution research report 10.
- BjørnSEN, P.K. & Nielsen, T.G. 1991. Decimeter scale heterogeneity in the plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73: 263–267.
- BjørnSEN, P.K., Kaas, H., Kaas, H.H., Nielsen, T.G., Olesen, M. & Richardson, K. Formation and fate of a subsurface ftooplankton maxima in the Skagerrak.
- Cushing, D.H. 1959. On the nature of production in the sea. Fishery. Invest. London. Ser. 2, 22 (6):1–40.
- Granmo, Å., Havenhand, J., Magnusson, K. & Svane, I. 1988. Effects of the planktonic flagellate *Chrysochromulina polylepis* (Manton et Park) on the fertilization and early development of the acidian *Ciona intestinalis*. J. exp. mar. Biol. Ecol. 124:65–71.
- Lindahl, O. & Hernroth, L. 1983. Phytoplankton community in the coastal waters of western Sweden – an ecosystem off balance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:119–126.

- Nielsen, T.G., Kiørboe, T. & Bjørnsen, P.K. 1990. Effects of a *Chrysochromulina polylepis* subsurface bloom on the planktonic community. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62:21–35.
- Nielsen, T.G. 1991. Contribution of zooplankton grazing to the decline of a *Ceratium* bloom. Limnol. Oceanogr.
- Rasmussen, J. & Richardson, K. 1989. Response of *Gonyaulax tamarensis* to the presence of a pycnocline in an artificial water column. J. Plank. Res. 11:747–762.
- Richardson, K. & Christoffersen, A. (in press). Seasonal distribution and production of phytoplankton i the Southern Kattegat. Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Rosenberg, R., Lindahl, O. & Blanck, H. 1988 Silent spring in the sea. Ambio 17(4):289–290.
- Smetacek, V. 1984. The food supply to the benthos. In: Fasham, M. J. (ed.) Flows of energy and material in marine ecosystems: theory and practice. Plenum Press. pp. 517–548.
- Steele, J.H. 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard University press, Cambridge.

10. Sedimentation af organisk materiale fra den fotiske zone i det sydlige Kattegat

Michael Olesen & Claus Lundsgaard

Marinbiologisk Laboratorium
Københavns Universitet
Strandpromenaden 5
3000 Helsingør

10.1 Indledning

De tilbagevendende iltsvindshændelser i bundvandet i de danske farvande har aktualiseret behovet for at undersøge den organiske stoftransport til bunden. De områder, der især rammes af langvarige iltsvind, findes sædvanligvis på relativt dybt vand og henligger derfor ofte i permanent mørke. Det betyder at oprindelsen af det organiske materiale der giver anledning til et iltforbrug i bundvandet, skal søges andre steder end i bundlaget.

10.2 Oprindelsen af sedimenterende organisk stof

Udledning fra land

Den direkte udledning af organisk stof fra land fra dansk og svensk side til de indre danske farvande (overfladeareal ca. 40.000 km²), blev for perioden 1975–81 i middel beregnet til ca. 850.000 t COD pr. år (Miljøstyrelsen 1984), svarende til en gennemsnitlig tilførsel på knap 8 g C m⁻² år⁻¹ (RQ = 1). Udledning fordelte sig med 25 og 75% på henholdsvis diffuse- og punktkilder. I lyset af de seneste års indsats på spildevandsområdet, er mængden derfor antagelig idag en del mindre (Miljøstyrelsen 1990). Det sydlige Kattegat vil yderligere som et åbent farvand være lidet berørt af den organiske udledning fra land, idet størsteparten vil blive omsat og bundfældet i de kystnære områder (Seitzinger & Nixon 1985, Miljøstyrelsen 1983). Vi kan derfor se bort fra den kilde som betydende for tilførslen af organisk stof til Kattegat.

Tilførslen fra Østersøen og Skagerrak

Umiddelbart kan det sydlige Kattegat opfattes som et bundfældningsområde for organisk stof fra det indstrømmende overfladenvand fra Sundet og Bæltene (Pheiffer-Madsen & Larsen 1986). Den sæsonvarierende koncentration af partikulært organisk materiale i det indstrømmende vand er dog sædvanligvis noget mindre end den vi finder i selve Kattegat. POC målinger over pyknoklinen ved Kattegat-bøjen i 1989 fra marts til oktober (Olesen & Lundsgaard 1992) viste en gennemsnitlig koncentration på 280 µg C l⁻¹ (168–374 µg C l⁻¹), mens tilsvarende middelkoncentrationer af POC i det brakke overfladenvand i Øresund og Storebælt typisk ligger under 200 µg C l⁻¹ (Ærtebjerg *et al.* 1981). Det indstrømmende salte bundvand fra Skagerrak har et meget lille indhold af POC (< 20 µg

$\text{m}^{-2} \text{ år}^{-1}$) (Rydberg & Andersson 1989). Såfremt alt partikulært organisk materiale fra det indstrømmende vand deponeres i Kattegat, vil det repræsentere et gennemsnitligt bidrag til sedimentet på knap $10 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. En stor del af dette materiale vil dog sandsynligvis have en størrelse og form, der gør at det ikke sedimenterer under dets ophold i Kattegat (det indstrømmende vands gennemsnitlige opholdstid er ca. 3,5 md. for overfladevandet og ca. 2,8 md. for bundvandet). Da der endvidere forsvinder en tilsvarende POC-mængde med det nordgående overfladevand fra Kattegat til Skagerrak (Andersson & Rydberg 1988), kan den organiske belastning fra det indstrømmende vand til Kattegat betragtes som neglighibel i forhold til egenproduktionen.

Lavvandede områder

En tredje potentiel ekstern eller allochton kilde af partikulært organisk stof til de dybere liggende partier af Kattegat, kan være en lateral transport fra de lavvandede kystzoner. En hypsografisk afbildning af Kattegat (Andersson & Rydberg 1988) viser at arealet under 15 m dybdekurven udgør ca. halvdelen af overfladearealet. Dvs. at den fotiske zone i Kattegat groft taget har en dobbelt så stor horisontal udstrækning som bundarealet under den typiske sommerpyknoklin.

Kvælstotilførslen fra land og atmosfæren

Tilførslen af tilgængeligt kvælstof for en ny produktion ("netto system-produktion") i de indre danske farvande er for årene 1980–87 opgjort til ca. $7 \text{ g N m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Schested-Hansen *et al.* 1990). Heraf udgør det lokale bidrag (afstrømning fra land og atmosfærisk deposition) ca. 40%. Samme størrelsesorden er rapporteret fra svensk side, hvor tilførslen af total-kvælstof til Kattegat fra land og atmosfæren er opgjort til $2,7\text{--}3,8 \text{ g N m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Andersson & Rydberg 1988). Da der tilsyneladende ikke sker nogen nettoudveksling af kvælstof med de tilstødende havområder (Skagerrak og Østersøen, Andersson & Rydberg 1988, Vandmiljøinstitutterne 1988), kan det konkluderes at der fra Kattegats vandmasser årligt forsvinder en kvælstofmængde svarende til den lokale tilførsel. Det er rimeligt at antage at denne fjernelse først og fremmest sker via denitrifikation og akkumulering i sedimentet.

Akkumulering og denitrifikation i kystområderne

Den permanente ophobning af kvælstof i sedimentet i lavvandede kystområder anses dog sædvanligvis for at være ubetydelig (Kelly & Nixon 1984, Nordberg & Bergsten 1988). Der foreligger en del målinger med et næsten tilsvarende antal varierende resultater af denitrifikationen i såvel danske kystområder som estuarier i andre tempererede dele af verden (Andersen *et al.* 1984, Enoksson *et al.* 1990, Jørgensen & Sørensen 1985, Seitzinger 1987, Jensen *et al.* 1988). Indtil en vis grænse, ofte som følge af en utilstrækkelig ilt-tilførsel (Sørensen *et al.* 1979, Seitzinger & Nixon 1985), synes der dog at være en positiv relation mellem denitrifikation og kvælstoftilførsel (Seitzinger & Nixon 1985), hvilket viser at kystsedimenter har kapacitet til at denitrificere op til 50% af det eksternt tilførte kvælstof (Nishio *et al.* 1982, Seitzinger 1988, Jørgensen & Sørensen 1988). Denitrifikations-aktiviteten i de citerede arbejder er bestemt ud fra acetyl-inhiberings teknikken der baserer sig på at

måle N_2O akkumuleringen efter tilsætning af acetylen, der hæmmer reduktionen af N_2O til N_2 . Det er siden blevet dokumenteret at teknikken hverken er særlig specifik eller effektiv, og at den kan underestimere denitrifikationsraten med op til flere hundrede procent (Seitzinger *et al.* 1992).

Lateral advektion af organisk stof

Det må derfor konkluderes at det stadig er et åbent spørgsmål i hvilken grad lavvandede kystområder bidrager med organisk stof til dybere liggende havområder. Der findes dog enkelte andre indicier for at der kan ske en betydelig lateral advektion af organisk materiale fra kystområderne (dybde < 15 m) til sedimentet i den stratificerede del af Kattegat. En undersøgelse af resuspensionen i Kattegat (Floderus & Håkansson 1989) sandsynliggør hvorledes en stor del af den ny produktion i de lavvandede områder af Kattegat transportereres til de dybere liggende arealer ved en stadig vekslen mellem resuspension og sedimentation i det bundnære vand (såkaldt sediment-fokusering). Hovedparten af denne stoftransport vil antagelig bestå af resuspendede detrituspartikler med et typisk C/N forhold på 10.

Iltforbruget i bundvandet

Iltforbruget under pyknoklinen i Kattegat kan derfor være større end det, der kan gøres rede for på baggrund af den ny produktion i den fotiske zone over springlaget (autochtont materiale). En nyere undersøgelse i det sydøstlige Kattegat (Granéli, i manuskript) synes at bekræfte dette forhold, idet remineraliseringen under pyknoklinen i sommerhalvåret (marts–oktober) er målt til over 150% af den ny produktion i vandmassen over pyknoklinen. De undersøgte lokaliteter var dog relativt dybe (31–49 m) og havde generelt en kystnær beliggenhed, hvorfor undersøgelsen næppe er repræsentativ for hele det sydlige Kattegat.

Primærproduktionen i Kattegat

I kapitel 6 er den årlige totale primærproduktion ved Bøjen i 1989 målt og beregnet til ca. $290 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$, hvilket er højt sammenlignet med andre undersøgelser i det sydlige Kattegat. En del svenske undersøgelser i det sydøstlige Kattegat (Rydberg *et al.* 1990, Sahlsten *et al.* 1988, Granéli i manuskript) rapporterer om værdier fra $140\text{--}180 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$, mens en tidligere dansk undersøgelse for årene 1975–77 (Ærtebjerg *et al.* 1981) angiver en gennemsnitlig værdi for Kattegat på omkring $105 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. Den ny produktion er i de svenske undersøgelser beregnet og anslået på grundlag af fytoplanktons NO_3^- -optagelse til ca. 30% af total-primærproduktionen.

Ny produktion

Ud fra den empiriske fundne relation mellem ny og total primærproduktion i oceanerne (Eppley & Petersen 1979), er en lignende relation for kystnære områder i den boreale zone af det Nordatlantiske område bestemt til $P_E = 0,049 P_T^{1,41}$, hvor P_E = ny eller eksport produktion og P_T = total produktion (Wassman 1990). Den ny produktion i det sydlige Kattegat kan således anslås til mellem 35 og $145 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$.

Kvælstof, ny produktion og sedimentation

Kvælstof er den mest sandsynlige begrænsende faktor for netto primærproduktionen i Kattegat i sommerhalvåret (Granéli *et al.* 1990, Ærtebjerg 1986), og da kvælstof hverken permanent ophobes eller denitrificeres i den fotiske zone, kan den potentielle sedimentation af autochtont organisk stof estimeres ud fra det udefra tilførte kvælstof. Ved anvendelse af Redfield forholdet på den fornævnte opgørelse over tilgængeligt kvælstof for ny primærproduktion (Sehested-Hansen *et al.* 1990) kan denne produktion som middel for årene 1980–87 beregnes til ca. $40 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$.

Autochtont materiale udgør således den helt overvejende del af den organiske sedimentation til bunden i den stratificerede del af Kattegat. Allochtont materiale hidrørende fra planteproduktionen på de lavvandede områder af Kattegat, kan dog mere lokalt forventes at bidrage til den organisk stoftilførsel til bundvandet under pyknoklinen i Kattegat. Et mere direkte mål samt beskrivelse af sedimentationen fra overfladelaget i det sydlige Kattegat er emnet for det følgende.

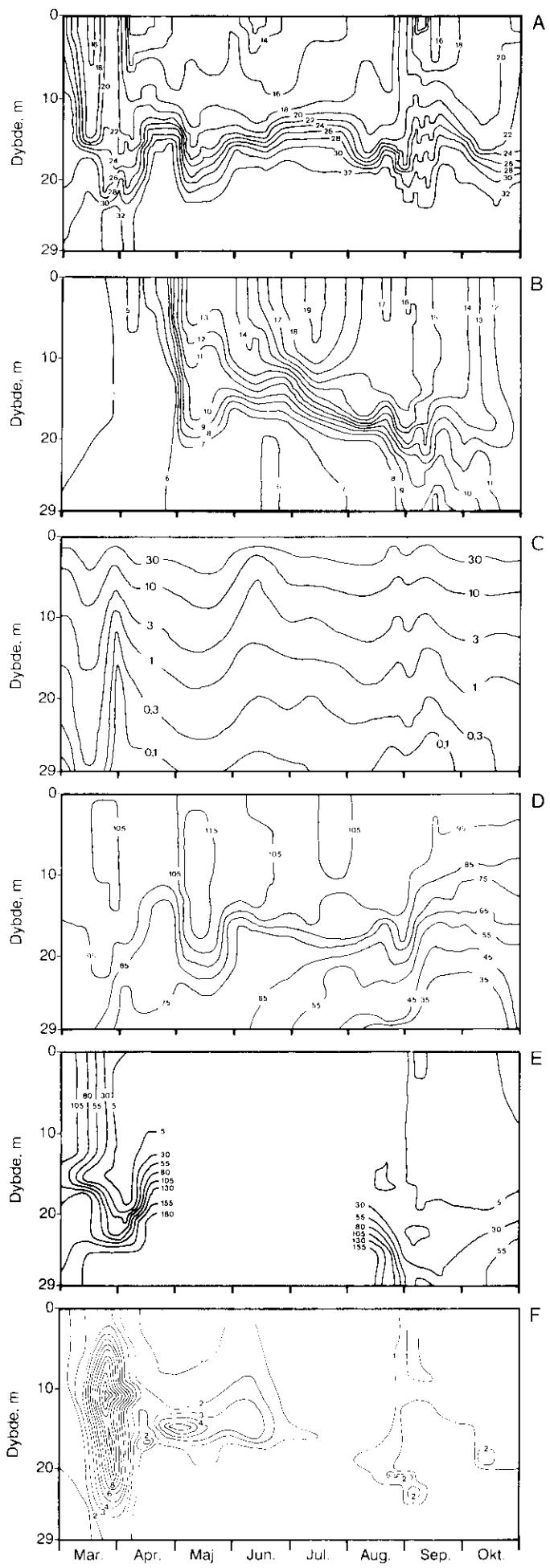
10.3 Sedimentationen af organisk stof fra den fotiske zone i det sydlige Kattegat

10.3.1 Generelt om undersøgelsen

Nedsynkningen af partikulært organisk materiale i den fotiske zone og gennem pyknoklinen til bundvandet, blev i den stratificerede periode (marts – oktober 1989) målt v.h.a. sedimentfælder ved Bøjestationen i det sydlige Kattegat. Undersøgelsesperioden repræsenterer den produktive del af året, idet eksistensen af et springlag udgør en forudsætning for en nettoproduktion (Sverdrup 1953, Smetacek & Passow 1990). Fælderne blev normalt eksponeret i 24 timer i 3 til 6 forskellige dybder over og under springlaget. POC, PON og klorofyl *a* blev målt i såvel fælder som i vandet fra den pågældende dybde. Prøver til mikroskopisk bestemmelse af partikelsammensætningen blev ligeledes udtaget fra fælder og omgivne vand. For hver af de 52 sejlads til Bøjen, blev de vertikale profiler af saltholdighed, temperatur, ilts relative partialtryk, lysintensitet og klorofylfluorescens målt. En mere detaljeret gennemgang af materialer og metoder findes i Olesen & Lundsgaard (1992). Alle C/N-forhold (forholdet mellem partikulært organisk kulstof (POC) og kvælstof (PON)) er opgivet som vægtforhold.

Fig. 10.1

Fordelingen af A): saltholdigheden, B): temperaturen ($^{\circ}\text{C}$), C): lyssets nedstrøgning (% af overfladelyset), D): iltindhold (% som partialtrykket, 1atm.), E): Nitrat-N koncentration ($\mu\text{g l}^{-1}$) og F): klorofyl *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$) i vandmassen i det sydlige Kattegat (Bøjestationen) i perioden med lagdeling (marts – oktober, 1989).



Etablering af springlag

10.3.2 Den vertikale og sæsonmæssige variation i vandmassen

En markant pyknoklin etablerede sig i det sydlige Kattegat i midten af marts og blev opretholdt i 10 – 20 meters dybde gennem hele måleperioden til oktober (Fig. 10.1A). Saltholdigheden i overfladelaget svingede sædvanligvis mellem 18 og 25‰. I perioder blev de øverste 2–4 m dog erstattet af et mere brakt vandlag (9–18‰), idet det udstrømmende Østersøvand langs svenskekysten i perioder med strømskift tvinges østover (Pedersen 1990). Saltholdigheden i bundvandet holdt sig mere konstant på 30–33‰. En egentlig termoklin observeredes først 1–2 måneder efter dannelsen af saltspringlaget (Fig. 10.1B). Dette mønster er særdeles velkendt for det sydlige Kattegat.

Den fotiske zone

Den fotiske zone, der som "tommelfinger-regel" strækker sig ned til dybden, hvor der resterer 1% af overfladens lysintensitet, havde en dybdegrænse der varierede fra 9–19 m hvilket var over eller sammenfaldende med pyknoklinen i hele perioden (Fig. 10.1C).

Iltforholdene i bundvandet

Det relative ilttryk i bundvandet faldt jævnt med dybden og i løbet af undersøgelsesperioden (Fig. 10.1D). Den 15. marts var koncentrationen i bundvandet $9,5 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-3}$, svarende til et relativt partialtryk på 95%. I september var rel. pO_2 lige over bunden faldet til ca. 30%. På samme tid og sted forrige år (1988) var rel. pO_2 ca. 15%. Den laveste registrerede gennemsnitskoncentration i bundvandet ved Bøjestationen i 1989 blev målt den 7. oktober til $2,8 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-3}$ (rel. $\text{pO}_2 = 31\%$).

Klorofyl fordelingen

Klorofyl *a* fordelingen i vandsøjlen fra marts til oktober er afbildet i Fig. 10.1F. Forårsopblomstringen startede i midten af marts og havde en varighed af ca. 3 uger. Under forårsopblomstringen fordelte klorofyl *a* sig rimeligt jævnt i overfladelaget. I sommermånederne (juni–august) sås de højeste klorofyl *a* koncentrationer i forbindelse med pyknoklinen.

Næringssalte

Nitrat, der sædvanligvis er den form kvælstofsaltene findes på ved forårsopblomstringens start (Sahlsten *et al.* 1988), var ikke længere målelig i overfladelaget efter den 28. marts, hvor opblomstringen kulminerede (Fig. 10.1E). Både fosfat og silikat fulgte et tilsvarende, omend mindre udtaalt, mønster, hvilket peger på kvælstof som den begrænsende faktor for forårsopblomstringen. Ved springlagets etablering medio marts var der ca. $2,1 \text{ g NO}_3^--\text{N m}^{-2}$ i den fotiske zone.

Årsvariationen i fytoplankton og total-POC

Mængden af algekulstof og total-POC i vandsøjlen over pyknoklinen er for undersøgelsesperioden afbildet i Fig. 10.2. Fytoplanktonbiomassen udtrykt som kulstof er omregnet fra klorofyl *a* v.h.a. lineær regression for klorofyl *a* og total-POC (Tabel 10.1). Værdierne stemte overens med opgørelser af algekulstof bestemt ud fra mikroskopoptællinger, og svarer til det generelle mønster i udviklingen af C/klorofyl *a* forholdet gennem året (Steele & Baird 1965).

Forårsopblomstringen var karakteriseret ved en markant klorofyltop, der nåede sit maksimum omkring den 28. marts ($266 \text{ mg klorofyl } a \text{ m}^{-2}$). Toppen holdt sig i ca. 3 dage og repræsenterede en middelkoncentration i overfladevandet på ca. $13 \mu\text{g klorofyl } a \text{ l}^{-1}$. Den 30. marts måltes fytoplanktonbiomassen i klorofyl *a* enheder til 251 mg m^{-2} .

PERIODE	C/Chl. <i>a</i>	Non-alge POC ($\mu\text{g l}^{-1}$)	r^2	n
30/3 – 8/4	37	216	0,96	9
18/4 – 29/5	66	213	0,54	12
22/8 – 3/9	107	168	0,80	16

Tabel 10.1

Estimerede værdier for fytoplankton kulstof/klorofyl *a* forhold samt mængden af ikke-fytoplankton POC ud fra lineær regression af middelværdier i overfladevandet af klorofyl *a* versus total-POC.

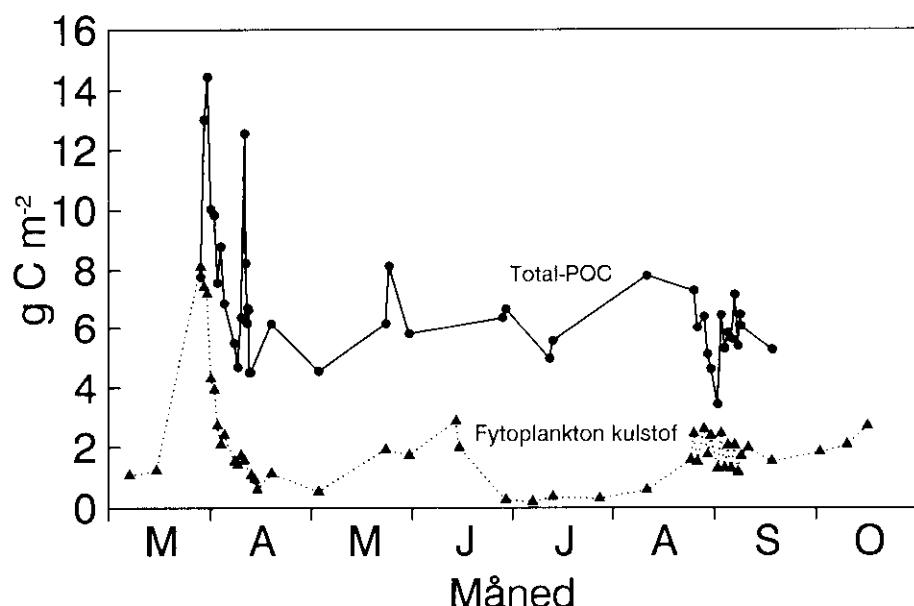


Fig. 10.2

Mængden af total-POC og fytoplankton-kulstof i vandet over pyknoklinen ved "Kattegatbøjen", marts – oktober, 1989.

Middelkoncentrationen for klorofyl *a* i overfladelaget efter forårsopblomstringen lå mellem $0,5$ og $2,5 \mu\text{g l}^{-1}$. I forbindelse med sommeropblomstringen måltes de højeste værdier (op til $10 \mu\text{g l}^{-1}$) i springlaget.

Sommerværdier for POC og PON

Fra midten af april og frem til begyndelsen af oktober forblev den gennemsnitlige middelkoncentration for POC og PON i vandet over pyknoklinen næsten konstant på $280 \mu\text{g C l}^{-1}$ (168 – $398 \mu\text{g C l}^{-1}$) og $49 \mu\text{g N l}^{-1}$ (28 – $61 \mu\text{g N l}^{-1}$). Fytoplanktons kulstofindhold udgjorde

i perioden efter forårspblomstringen mindre end 30% af overfladelagets total-POC.

Hydrografisk betingede POC variationer

Kulstof/klorofyl-forhold

Sedimentationens årsvariation

Forårstoppens henfald

10.3.3 Forårspblomstringens forløb

Total-POC prægede forårspblomstringen med to små toppe, nemlig den 30. marts og 10. april, med middelkoncentrationer over pyknoklinen på henholdsvis 680 og $604 \mu\text{g C l}^{-1}$ (hhv. $14,4$ og $12,5 \text{ g C m}^{-2}$). Selv om især den første top lå udpræget i tilknytning til forårstoppen, var begge POC-toppe karakteriseret ved høje C/N-forhold på ca. $7,6$, hvor C/N-forholdet i øvrigt for perioden (28. marts – 9. april) lå på $5,9$ (s.d. = $0,7$; n = 10). Dette viser om at POC toppene delvis skyldes kortvarige passager ved Bøjen af detritusholdigt vand.

Af tabel 10.1 ses at algekulstof/klorofyl *a* forholdet under forårspblomstringen (korrigert for de to POC-toppe) er 37 , og at baggrundskoncentration af ikke-alge POC ligger på omkring $216 \mu\text{g l}^{-1}$.

10.3.4 Forårspblomstringens skæbne

Sedimentation af fytoplankton kulstof og total partikulært kulstof ved Bøjen er vist på Fig. 10.3.

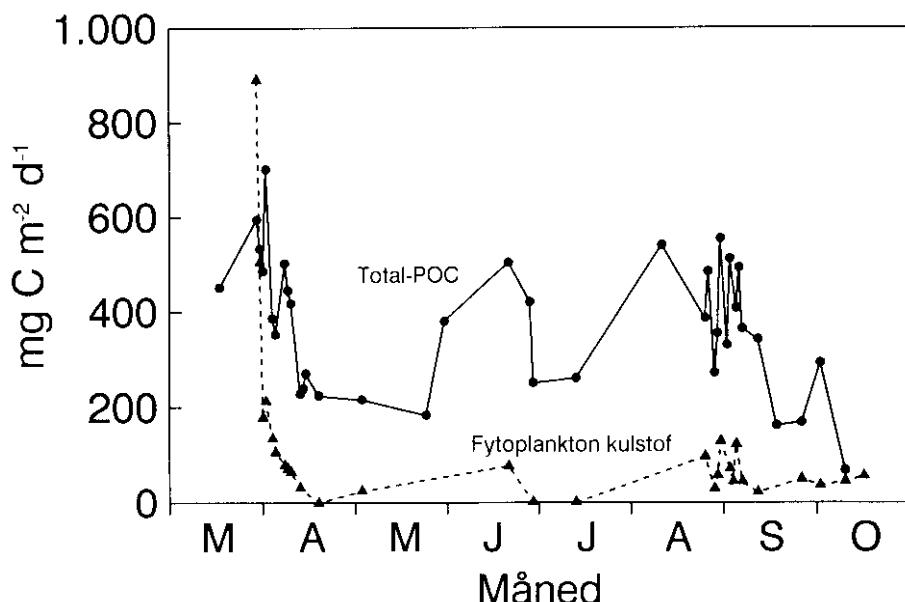


Fig. 10.3

Sedimentationen af total-POC og fytoplankton-kulstof fra den fotiske zone over pyknoklinen til bundvandet ved Kattegatbøjen, marts – oktober, 1989.

I de 9 dage der følger forårspblomstringens top (30. marts – 8. april) sker der en gradvis reduktion af total-POC, total-PON og klorofyl *a* på henholdsvis $9,8 \text{ g C m}^{-2}$, $1,1 \text{ g N m}^{-2}$ og $192 \text{ mg klorofyl } a \text{ m}^{-2}$ i vandmassen over pyknoklinen. Henfaldsraten kan beregnes til henholdsvis $12,5$, $8,9$ og $16,1 \% \text{ d}^{-1}$. Noget af tabet skal dog sandsynligvis tilskrives en udskiftning af overfladevand ved

Korrigeret partikeltab

Bøjen med vand med et betydelig mindre indhold af partikler. Mellem 30. og 31. marts falder indholdet således brat med 45% POC, 26% PON og 32% klorofyl *a* af det samlede tab. Af forskellen mellem POC- og PON-faldet ses det, at udskiftningen især berører partikulært materiale med et højt C/N-forhold (>10). Det forbigående materiale har derfor antagelig en overvejende allochton oprindelse uden nævneværdig betydning for sedimentationen ved Bøjen. Ud fra de beregnede henfaldsrater for perioden 31. marts – 8. april, kan partikel-reduktionen for hele perioden (30. marts – 8. april) korrigeret for den laterale partikelfraførsel, bestemmes til 6,4 g kulstof m^{-2} , 0,92 g kvælstof m^{-2} og 160 mg klorofyl *a* m^{-2} . Idet det antages at vækstraten er ubetydelig, kan den korrigerede partikelreduktion tilskrives sedimentation og/eller nedbrydning i overfladevandet.

Sedimentationen sammenlignet med tabet i vandet

Den samlede sedimentation fra den fotiske zone under forårstoppen henfald (30. marts – 8. april), blev målt til $4,98 \text{ g C m}^{-2}$, $0,67 \text{ g N m}^{-2}$ og $46,1 \text{ mg klorofyl } a \text{ m}^{-2}$. En sammenligning af sedimentationen fra overfladelaget med det korrigerede partikeltab i perioden efter forårstopblomstringens top, viser at sedimentationen kan gøre rede for ca. 78 % af POC-tabet og 73% af PON-tabet, men kun 29% af klorofyl *a* reduktionen.

C/N i vand og fælder

Sedimentationens specifikke karakter i perioden efter forårstoppen (31. marts – 8. april) afspejler sig i forskellen mellem det sedimenterede materiales C/N-forhold på 7,4 og de suspenderede partiklers gennemsnitlige C/N-forhold på 6,2 (s.d. = 0,5; n = 7). Partiklerne der forlader overfladevandet via sedimentation har et signifikant højere C/N-forhold end partiklerne i suspension, hvilket vidner om at udsynkningen især berører den relativt kvælstoffattige del af materialet i vandet.

Heterotrof kulstof respiration

Faldet i POC i de 9 dage der følger forårstoppen og som ikke skyldes sedimentation, udgør 22% af det samlede korrigerede tab, hvilket svarer til $1,4 \text{ g C m}^{-2}$ (i gennemsnit $109 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Dette tab kan muligvis forklares med en heterotrof nedbrydning. I et andet kapitel (kapitel 4) berettes om en betydelig forekomst af heterotrofe dinoflagellater i umiddelbar forlængelse af forårstoppen. Den heterotrofe biomasse i overfladevandet svinger i denne periode mellem 400 og 800 mg C m^{-2} . Med en anslået konsumptionsrate på 1 d^{-1} af egenbiomassen og en respirationsrate på minimum 25% af konsumptionen (Hansen 1992), kan CO₂-frigivelsen under forårstopblomstringens henfaldsperiode skønnes til $100\text{--}200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Hertil kommer ciliater og mesozooplankton samt bakteriernes respiration.

Heterotrof græsning

Et fald i syreforholdet målt ved klorofylanalyserne (= en relativ stigning faeophytin indholdet) fra 1,8 til 1,5 i overfladevandet i de første dage efter forårstoppen, vidner om en betydelig zooplankton græsning. De heterotrofe dinoflagellaters fytoplankton-ingestion kan ud fra fornævnte biomassebestemmelse skønnes til $400\text{--}800 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, svarende til en samlet græsning i de 9 dage efter forårstop-

pen på mellem 3,6 og 7,2 g C m⁻². Ud fra det beregnede kulstof/klorofyl *a* forhold på 37 for perioden, kan græsningen i klorofyl *a* ækvivalenter skønnes til mellem 97 og 194 mg klorofyl *a* m⁻². Dinoflagellaterne alene vil således kunne forklare den del af vandmassens klorofyl *a* tab (114 mg klorofyl m⁻² svarende til 71% af det korrigerede klorofyl *a* tab), der ikke kan tilskrives sedimentation i ugen efter forårstoppen.

Forårsopblomstringens skæbne

Den tilrådestående nitratmængde i den fotiske zone i forbindelse med springlagets etablering i det tidlige forår i Kattegat i 1989 blev målt til 2,1 g N m⁻², hvilket stemmer præcist med de estimerede værdier (Sehested-Hansen *et al.* 1990, Årtebjerg *et al.* 1990). Den ny produktion i forbindelse med forårsopblomstringen kan derfor anlås til knap 12 g C m⁻². Forårsopblomstringen kulminerer i slutningen af marts med en klorofyl *a* mængde i den fotiske zone på godt 250 mg m⁻² svarende til en fytoplanktonbiomasse på 9,3 g C m⁻². Selv om det ikke er målt, udgør sedimentation af intakt fytoplankton i forbindelse med forårstoppens opbygning i de forudgående to uger den mest sandsynlige forklaring på differencen på 2,7 g C m⁻². Ud fra nærværende undersøgelse af forårstoppens skæbne og et kulstof/klorofyl *a* forhold på 37 kan det udledes, at af en fytoplanktonbiomasse på 9,3 g C m⁻² føres 1,2 g C m⁻² bort med vandudskiftning i overfladenvandet, 1,7 g C m⁻² sedimenterer som intakt fytoplankton, 4,2 g C m⁻² konsumeres af heterotrofe organismer, mens ca. 2,2 g C m⁻² resterer som plantebiomasse i den fotiske zone ved henfaldsperiodens slutning.

Sedimentation af sekundær produktion

Den totale POC og PON sedimentation i henfaldsperioden blev målt til henholdsvis 4,98 g C m⁻² og 0,67 g N m⁻² mens sedimentationen af intakt fytoplankton blev målt til 1,71 g C m⁻² (svarende til 0,30 g N m⁻²), dvs. at klorofylløst materiale i fælderne udgør 3,27 g C m⁻² og 0,42 g N m⁻². Selv om POC sedimentationen i henfaldsperioden kan have været påvirket af den forbigående "detritus-sky" den 30. marts, vidner C/N-forholdet i det klorofylløse fældemateriale på 8,8 om, at langt den overvejende del af den pigmentløse fraktion i sedimentfælderne kan tilskrives forholdsvis friske produkter fra den heterotrofe omsætning.

Opsummering

Det kan således konkluderes at sedimentationen af total-POC i forbindelse med forårsopblomstringen i 1989 (medio marts – 8. april) tegner sig for over 60% af den anslåede ny kulstofproduktion på 12 g C m⁻² (heraf udgør intakte alger knap 60% og heterotrofe produkter ca. 40%) mens sedimentationen af PON kun udgør godt 50% af den ny produktion udtrykt som kvælstofækvivalenter. Resten af kvælstoffet vil antagelig helt overvejende forblive i den fotiske zone og således kunne indgå i den efterfølgende biologiske opbygning i vandet over springlaget.

Den traditionelle forårs-sedimentation

Den herskende opfattelse i de senere år er ellers den at biomassen under forårsopblomstringen i stratificerede tempererede havområder, synker næsten intakt til bunden (Smetacek 1980, Kanneffow & Christensen 1986, Riebesell 1989). Forårsopblomstringen anses

Mikroskopering af synkende partikler

samtidig normalt for den kvantitative (og kvalitative) vigtigste periode af året for tilførsel af organisk materiale til bunden (Fors-skåhl *et al.* 1982, Christensen & Kanneworff 1986).

Total-sedimentationen

En mikroskopisk bedømmelse af fældemateriale eller af det flokkulente lag, der præger sedimentoverfladen i forbindelse med forårssopblomstringen, efterlader da også et umiddelbart indtryk af, at materialet næsten udelukkende består af fytoplankton. Kulstofbestemmelser ud fra celletallet i fælderne sammenholdt med en kemisk analyse af kulstofindholdet viser dog at fytoplanktonkulstoffet typisk udgør mindre end 33% af total-POC. En nærmere mikroskopisk bedømmelse af fældematerialet afslører relativt store mængder amorfte partikler uden genkendelige strukturer. Bestanddele i dette materiale er så små ($< 10 \mu\text{m}$) at de næppe i sig selv vil synke. Det må derfor antages, at materialet ankommer til fælderne i form af større aggregater.

10.3.5 Sedimentationen fra den fotiske zone (marts–september)

Den kumulerede sedimentation af partikulært organisk kulstof og kvælstof samt algekulstof gennem pyknoklinen ved Bøjen i løbet af den stratificerede periode fra marts til oktober er vist på Fig. 10.4. Bortset fra nedsynkningen i tilknytning til forårssopblomstringen er sedimentationen rimelig konstant gennem hele perioden. Det samlede tab af POC og PON fra den fotiske zone til bundvandet kan for perioden opgøres til 62 g C m^{-2} og $7,1 \text{ g N m}^{-2}$. Heraf udgør kulstosedimentationen i forbindelse med forårssopblomstringens henfald under 10%.

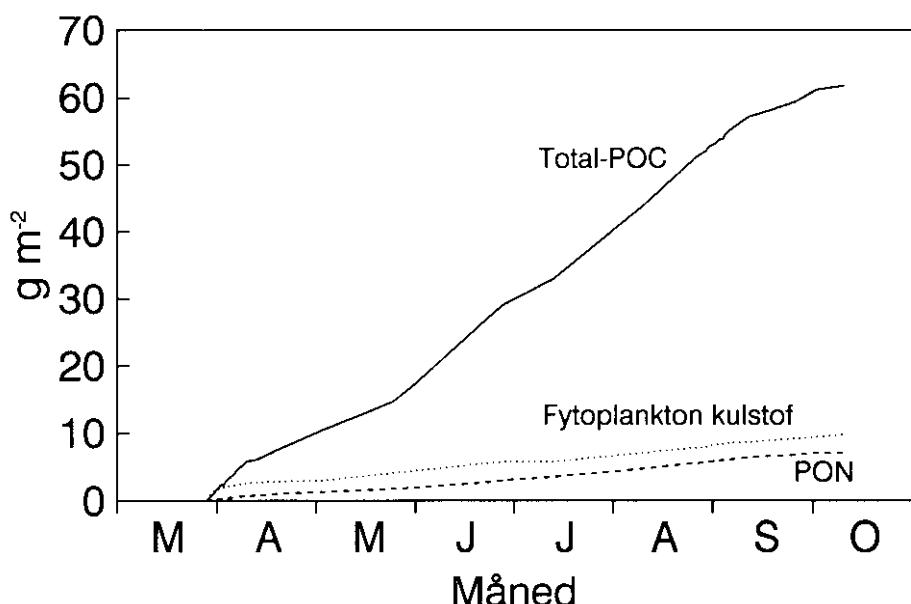


Fig. 10.4

Den samlede sedimentation af total-POC, fytoplankton-kulstof og PON gennem pyknoklinen ved Kattegatbøjen fra forårssopblomstringen i slutningen af marts til springlagets gradvise opløsning i begyndelsen af oktober, 1989.

Kvælstof/kulstof sedimentationen

Sedimentationen af kvælstof stemmer overens med den beregnede tilførsel af kvælstof til overfladelaget i den produktive periode af 1989 på $7,5 \text{ g N m}^{-2}$ (Sehested-Hansen *et al.* 1990). Derimod er den målte kulstos sedimentation større end den der kan beregnes vha. Redfield-forholdet ud fra kvælstoftilførslen (62 versus 42 g C m^{-2}). En forklaring på denne forskel kan hentes ved at sammenligne C/N-forholdet i overfladevandet og i det sedimentterende materiale: C/N-forholdet for det partikulære materiale i vandmassen over pyknoklinen er signifikant lavere end for fældematerialet (*t*-test for parrede observationer; $n = 26$, $P < 0,001$). Som gennemsnit for perioden er C/N-forholdet i vandmassen og i fældematerialet henholdsvis 6,6 (s.d. = 0,8) og 8,4 (s.d. = 1,9).

N remineraliseres hurtigere end C

Ny "overproduktion"

Hvis det antages, at materialet repræsenteret i fælderne og i vandet har en helt overvejende autochton oprindelse, kan man fra forskellen i C/N-forholdene udlede, at kvælstof remineraliseres ca. 1,3 gange mere effektivt end kulstof i overfladevandet. Da det remineraliserede kvælstof antageligvis hurtigt igen vil blive organisk bundet, kan der ud fra den beregnede kvælstoftilførsel beregnes en "overproduktion" af organisk kulstof på ca. 11 g C m^{-2} . Da kvælstof som tidligere omtalt udgør den mest sandsynlige begrænsning for nettoprimærproduktionen og dermed for sedimentationen af organisk stof i det sydlige Kattegat, vil denne mekanisme i sig selv give anledning til et yderligt iltforbrug i bundvandet.

Sedimentationen og iltforbruget i bundvandet

Iltforbruget i bundvandet ved en fuldstændig nedbrydning af det sedimenterede materiale kan beregnes støkiometrisk. De vigtigste komponenter for iltforbruget ved aerob omsætning af autochton materiale er organisk kulstof og kvælstof. Med en respiratorisk koeficient på 1 vil de 62 g C m^{-2} og $7,1 \text{ g N m}^{-2}$ således repræsentere et samlet iltforbrug på $198 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}$.

Bundvandets iltkoncentration

Sænkningen i bundvandets iltkoncentration var i samme tidsrum 61 $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2}$, beregnet som de summerede ændringer i iltkoncentrationen over 37 målinger fordelt over perioden marts til september. Bundvandet, defineret fra den nedre afslutning på den stejle saltgradient i pyknoklinen, havde i reglen en tykkelse på 7–9 meter der sporadisk øgedes til 10–13 meter (gennemsnitsdybden for perioden kan beregnes til 8,5 m). Iltkoncentrationen vil, ud over af den biologiske nedbrydningen af organisk stof, være bestemt af de hydrografiske forhold for området. Til bundvandet vil der være tale om en vertikal ilttilførsel som følge af turbulent meddrivning af mere iltrigt vand fra overfladevandet, samt en lateral iltudveksling med tilstødende havområder. Molekylær diffusion spiller i denne sammenhæng ingen rolle. På baggrund af en hydrografisk model for iltkoncentrationen i bundvandet i de indre danske farvande, udviklet af Ian Sehested Hansen, Dansk Hydraulisk Institut for Miljøstyrelsen (Hav90 projekt nr. 2-19), er start- og slutkoncentrationen i bundvandet som gennemsnit for Kattegat i perioden marts til september 1989 estimeret til henholdsvis $9,9$ og $4,7 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$. Modellen opererede med en nettosedimentation der ækvivaler $123 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}$. En tilsvarende kørsel hvor iltforbruget i stedet er sat til 198

$\text{g O}_2 \text{ m}^{-2}$ anslår en iltsænkning på $57 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}$ ved en bundlagstykke på 8,5 m.

Lateral til- eller fraførsel af organisk stof

Der er således god overensstemmelse mellem den målte iltsænkning ved Bøjestationen i det sydlige Kattegat og iltsænkningen beregnet ud fra den aktuelle målte nettosedimentation. Derimod kan man ikke ud fra modellen afgøre om der sker en lateral nettotilførsel af organisk stof til området som forudsagt tidligere. Snarere tværtimod, idet iltmassebalanceen i modellen er beregnet for Kattegat som helhed og hvor den gennemsnitlige bundlagstykke er sat til 15,6 m. Den beregnede iltsænkning i bundvandet i det sydlige Kattegat kan derfor være noget underestimeret. Under alle omstændigheder ligger den målte og beregnede iltsænkning så tæt op ad hinanden at der næppe ud fra disse tal levnes plads til nogen lateral nettoudveksling eller nettodeponering af organisk stof. I en undersøgelse af ^{210}Pb -datering af sedimentet ved Bøjestationen (Valeur *et al.* 1991), er der registreret en beskeden årlig akkumuleringsrate.

Samlet stofbudget

I Fig. 10.5 er det overordnede stofbudget for den produktive periode fra slutningen af marts til begyndelsen af oktober ved målebøjen i 1989 opsummeret. Budgettet viser forholdet mellem total produktion og sedimentteret produktion for partikulært organisk kulstof og kvælstof, samt det ækvivalente iltbudget i henholdsvis overfladevandet og bundvandet. Den totale primærproduktion i perioden er målt til 290 g C m^{-2} (kapitel 4), hvilket ud fra Redfield-forholdet svarer til 51 g N m^{-2} . Af denne sedimenterer 62 g POC m^{-2} og $7,1 \text{ g PON m}^{-2}$, svarende til henholdsvis 21% og 14% af den totale produktion.

Resuspension fra bunden

Som tidligere vist kan det sandsynliggøres at autochton materiale udgør hovedparten af den organiske stoftransport gennem pyknoklinen til bundvandet i Kattegat. Dette kan yderligere understøttes af at POC koncentrationen generelt falder med dybden: i perioden fra marts til september blev middelkoncentrationer for POC målt til $350 \mu\text{g l}^{-1}$ i overfladen (0–10 m), $300 \mu\text{g l}^{-1}$ i midterlaget (10 m – springlagsdybden) og $200 \mu\text{g l}^{-1}$ i bundvandet under pyknoklinen. Bundvandet vil derfor ikke kunne øge overfladevandets indhold af suspenderede partikler.

Specifik sedimentation

Fytoplanktonkulstof repræsenterer mindre end 20% af den totale kulstosedimentation (Fig. 10.4). Hertil kommer at fældemateriale har en overvejende autochthon oprindelse. Derfor (i lighed med sedimentationen under henfaldet af forårstoppen) kan det konkluderes, at størstedelen af den ny produktion i overfladevandet om sættes af heterotrofe organismer før den synker til bundvandet. Et plot af POC-sedimentationen mod vandets indhold af fytoplanktonkulstof viser en daglig omsætning på 17% (s.d. = 10%). Dette indicerer at transporten af sekundær produktion til bundvandet er effektiv, og at ny produktion udgør en stor del af den totale primærproduktion. Hvis fytoplanktons specifikke aktivitet er $0,5 \text{ d}^{-1}$, udgør ny produktion således 34% af den totale primærproduktion. Selv om mikroskopisk eksamination af fældematerialet antyder at

aggregater må spille en central rolle for sedimentationen af de heterotrofe produkter, er mekanismen bag aggregatdannelsen stadig ukendt.

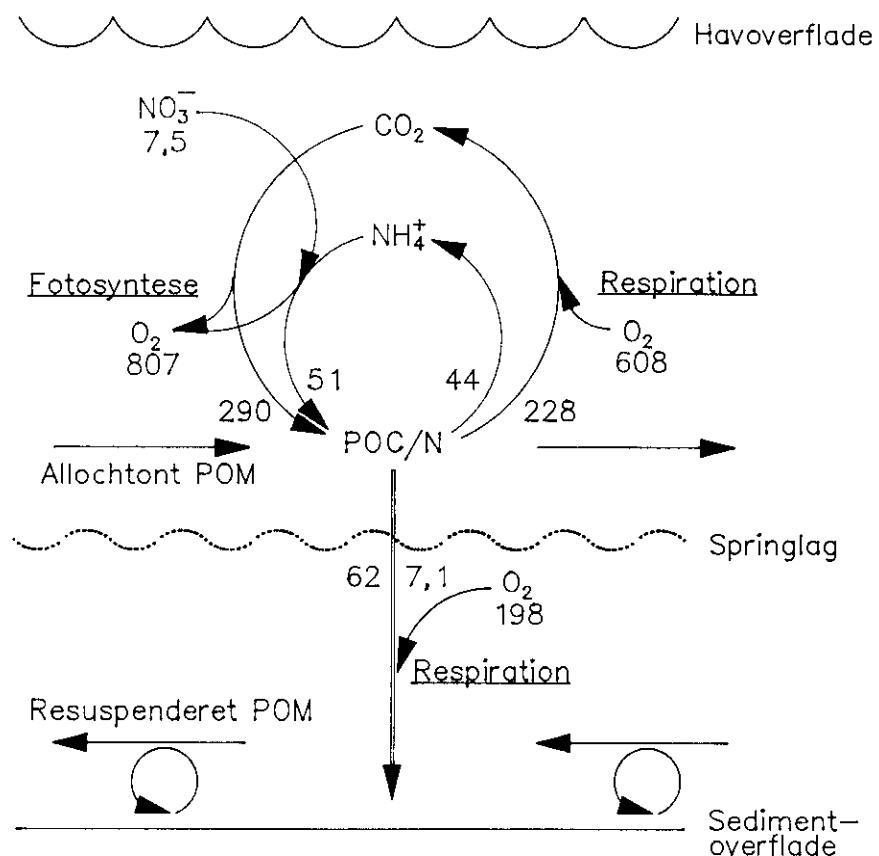


Fig. 10.5

Massebalance pr. m^2 for den produktive periode (marts - oktober) i det sydlige Kattegat (Bøjen, 1989). Kvælstof-strømmen (g N m^{-2}), kulstof-strømmen (g C m^{-2}) og iltudveksling ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2}$). Basistallene er total-primærproduktionen på $290 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (kapitel 6), kvælstoftilførslen på $7,5 \text{ g N m}^{-2}$ (Sehested-Hansen et al. 1990), total-POC og total-PON sedimentationen på hhv. 62 og $7,1 \text{ g m}^{-2}$.

10.4 Taksigelser

Vi vil gerne rette en tak til besætningen på *Ophelia*, Benly Thrue og Bendt Jørgensen for deres velvillige indsats ved de mange sejladser til Bøjestationen og særlig deres kyndige navigation under ofte besværlige forhold ved udsætning og optagning af udstyr. Ligeledes skal Lisbeth Olsen takkes for grundig oparbejdelse og analyse af talrige prøver. En varmt tak til laboratoriets stab i øvrigt for god praktisk og faglig støtte samt altid positive indstilling.

10.5 Referencer

- Andersen, T.K., Jensen, M.H. & Sørensen, J. 1984. Diurnal variation of nitrogen cycling in coastal, marine sediments. I. Denitrification. *Mar. Biol.* 83:171–176.
- Andersson, L. & Rydberg, L. 1988. Trends in nutrient and oxygen conditions within the Kattegat: Effects of local nutrient supply. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 26:559–579.
- Christensen, H. & Kanneworff, E. 1986. Sedimentation of phytoplankton during a spring bloom in the Øresund. *Ophelia* 26:109–122.
- Enoksen, V., Sörensson, F. & Granéli, W. 1990. Nitrogen transformations in the Kattegat. *Ambio* 19:159–166.
- Eppley, R.W. & Peterson, B.J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282:677–680.
- Floderus, S. & Håkonsson, L. 1989. Resuspension, ephemeral mud blankets and nitrogen cycling in Laholmsbukten, South East Kattegat. *Hydrobiologia* 176/177:61–75.
- Forsskåhl, M., Laakkonen, A., Lepänen, J.M., Niemi, Å., Sundberg, A. & Tamelander, G. 1982. Seasonal cycle of production and sedimentation of organic matter at the entrance to the Gulf of Finland. *Neth. J. Sea Res.* 16:290–299.
- Granéli, E.K., Wallström, K., Larsson, U., Granéli, W. & Elmgren, R. 1990. Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Ambio* 19:142–151.
- Granéli, W. (i manuskrift). Below-halocline oxygen consumption in the Kattegat.
- Hansen, P.J. 1992. Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale*. *Mar. Biol.* (in press)
- Jensen, M.H., Andersen, T.K. & Sørensen, J. 1988. Denitrification in coastal bay sediment: regional and seasonal variation in Aarhus Bight, Denmark. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 48:155–162.
- Jørgensen, B.B. & Sørensen, J. 1985. Seasonal cycles of O_2 , NO_3^- and SO_4^{2-} reduction in estuarine sediment: the significance of a NO_3^- reduction maximum in spring. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 24:65–74.
- Jørgensen, K. & Sørensen, J. 1988. Two annual maxima of nitrate reduction and denitrification in estuarine sediment (Norsminde Fjord, Denmark). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58:147–154.
- Kanneworff, E. & Christensen, H. 1986. Benthic community respiration in relation to sedimentation of phytoplankton in the Øresund. *Ophelia* 26:269–284.
- Kelly, J.R. & Nixon, S.W. 1984. Experimental studies of the effect of organic deposition on the metabolism of a coastal marine bottom community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17:157–169.
- Nordberg, K. & Bergsten, H. 1988. Biostratigraphic and sedimentological evidence of hydrographic changes in the Kattegat during the later part of the holocene. *Mar. Geol.* 83:135–158.

- Miljøstyrelsen 1983. Opgørelse af belastning fra land af de indre danske farvande med organisk stof, Total-N og Total-P. Miljøstyrelsen, 85 pp.
- Miljøstyrelsen 1984. Iltsvind og Fiskedød i 1981. Omfang og årsager. Miljøstyrelsen, 247 pp.
- Miljøstyrelsen 1990. Vandmiljø-90. Samlet status over vandmiljøet i Danmark. Redegørelse fra Miljøstyrelsen, nr. 1 1990, 204 pp.
- Nishio, T., Koike, I. & Hattori, A. 1982. Denitrification, nitrate reduction and oxygen consumption in coastal and estuarine sediments. *Appl. environ. Microbiol.* 47:1106–1112.
- Olesen, M. & Lundsgaard, C. 1992. Seasonal sedimentation of autochthonous material from the euphotic zone of a coastal system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* (in press)
- Pedersen, F.B. 1990. Hydrografiske forhold i det sydlige Kattegat. Hafsforskningsprogram 90. ISWA/DTH.
- Pheiffer-Madsen, P. & Larsen, B. 1986. Accumulation of mud sediments and trace metals in the Kattegat and the Belt Sea. Miljøstyrelsens Havforureningslaboratoriet. Report 10, 54 pp.
- Riebesell, U. 1989. Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54:109–119.
- Rydberg, L. & Andersson, L. 1989. Measurements of velocities, hydrography and nutrients in the northern Kattegat during 1984–1988. Data report no. 49. Dept. of Oceanography, University of Gothenburg, 30 pp.
- Rydberg, L., Edler, L., Floderus, S. & Granéli, W. 1990. Interaction between supply of nutrients, primary production, sedimentation and oxygen consumption in SE Kattegat. *Ambio* 19:134–141.
- Sahlsten, E., Sørensen, F. & Pettersson, K. 1988. Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121:227–246.
- Sehested-Hansen, I., Pedersen, F.B., Jørgensen, L.A. & Årtebjerg, G. 1990. Analyse af iltsenkning i Kattegat, Bælthavet og vestlige Østersø. Miljøstyrelsen.
- Seitzinger, S.P. & Nixon, S.W. 1985. Eutrophication and the rate of denitrification and N₂O production in coastal marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 30:1332–1339.
- Seitzinger, S. 1987. Nitrogen chemistry in an unpolluted estuary: the importance of benthic denitrification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41:177–186.
- Seitzinger, S.P. 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystem: Ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.* 33:702–724.
- Seitzinger, S.P., Nielsen, L.P., Caffrey, J. & Christensen, P.B. 1992. Denitrification measurements in aquatic sediments: a comparison of three methods. (in press).
- Smetacek, V.S. 1980. Annual cycle of sedimentation in relation to phytoplankton ecology in Western Kiel Bight. *Ophelia. Suppl.* 1:66–76.

- Smetacek, V.S. & Passow, U. 1990. Spring bloom initiation and Sverdrup's critical-depth model. Limnol. Oceanogr. 35 (1):228–234.
- Steele, J.H. & Baird, I.E. 1965. The chlorophyll *a* content of particulate organic matter in the northern North Sea. Limnol. Oceanogr. 10 (1):261–267.
- Sverdrup, H.U. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Cons. pem. int. Expl. Mer. 18(3):287–295.
- Sørensen, J., Jørgensen, B.B. & Revsbech, N.P. 1979. A comparison of oxygen, nitrate and sulfate respiration in coastal marine sediments. Microbial Ecol. 5:105–115.
- Valeur, J., Pejrup, M. & Jensen, A. 1991. Sedimentationsprocesser i det marine miljø. Status rapport for Hav90, projekt nr. 3.05. Miljøstyrelsen.
- Vandmiljøinstitutterne 1988. Vandmiljøplanen, Kvælstoffet og ilten i havet. Årsager til iltsvind i havet omkring Danmark og vandmiljøplanens muligheder for at forbedre iltforholdene i havet. Vandmiljøinstitutterne, 88 pp.
- Wassman, P. 1990. Relationship between primary and export production in the boreal coastal zone of the North Atlantic. Limnol. Oceanogr. 35:464–471.
- Ærtebjerg, G., Jacobsen, T., Gargas, E. & Buch, E. 1981. The Belt Project. Evaluation of the physical, chemical and biological measurements. Miljøstyrelsen, 54 pp.
- Ærtebjerg, G. 1987. Årsager til og effekter af eutrofieringen i Kattegat og Bælthavet. 22. Nord. Symp. om Vattenforskning, Laugarvatn, Island, 14 pp.
- Ærtebjerg, G., Jørgensen, L.A., Sandbech, P., Jensen, J.N. & Kaas, H. 1990. Marine områder – Vandmiljøplanens Overvågningsprogram 1989. Faglig rapport fra DMU, nr. 8, 102 p.

11. Kobling mellem vandmasse og bund

Kim Ejlersten og Ebbe Kanneworff

Marinbiologisk Laboratorium
(Københavns Universitet) Helsingør

11.1 Indledning

Iltsvind og grundforskning

Efter forekomsten af udbredte iltsvind i det sydlige Kattegat op gennem 80'erne, blev det klart at forskning i de åbne farvandes stofomsætningsprocesser, var stærkt underprioriteret. Målebøjen, som de her rapporterede Bøjeprojekter har navn efter, var placeret i et af de først kendte, store iltsvindsområder. Projekterne, bl.a. det foreliggende "Kobling mellem vandmassens stofproduktion og bundens stofomsætning" skal derfor ses som en tiltraegt grundforskningsmæssig oprustning samtidigt med at bidrage til forståelsen af de processer der fører til iltsvind i det undersøgte område.

Projektet består af en organisk stoftilførselsdel og en mineraliseringsdel, der med fosfor som eksempel behandler puljefordeling og strømme mellem vand og bund.

Først i 70'erne begyndte forsøg på at sammenholde størrelsen af vandmassens planteproduktion med organismernes stofomsætning i vandmasse og bund. Man fandt det energimæssige paradoks, at bunden ikke, af de på det tidspunkt kendte kanaler, kunne forsynes med en tilstrækkelig del af primærproduktionen til at der kunne gøres rede for den benthiske produktion. Samtidig begyndte den stadigt løbende diskussion vedr. størrelsen af den primære planteproduktion og dens rumlige og tidsmæssige fordeling, bl.a. hvordan, hvornår, hvor meget og i hvilken form den planteløse havbund modtager sin energiforsyning.

2 slags primær planteproduktion

Det blev hurtigt klart at der findes "2 slags" primær planteproduktion baseret på:

- Små alger der hurtigt dannes, nedbrydes og gendannes på samme sted i et sluttet kredsløb og uden stoftab for vandmassen. Som følge heraf er der ingen kobling mellem primærproduktionen og bund- eller iltsvindsproblematikken.
- Større alger der dannes og nedbrydes med rumlig og tidsmæssig adskillelse, og hvor der er tale om retningsbestemte energi- og stofstrømme. Disse strømme fører til en kobling mellem primærproduktionen og produktion af bund-invertebrater og fisk, men eventuelt også til iltsvind. Denne produktionstype henleder desuden opmærksomheden på behovet for studiet af processer, der kan tilbageføre næringssaltene til algernes vækstzone.

Bøjeprojekternes bidrag til disse diskussioner har bl.a. været at beskrive den biologiske sammenhæng med en kompliceret hydrografi, at vise at den primære produktion er væsentligt større end hidtil antaget (Richardson 1990), og at en stor del af den større primærproduktion er at finde i en dybtliggende zone langs de horisontale grænselag til bundvandet.

Stoftilførselsdelen

Stoftilførselsdelen i dette del-bøjeprojekt beskriver og kvantificerer tilførslen af plantemateriale til bund og det bundnære vandmiljø, med henblik på at undersøge koblinger mellem vandmassens stofproduktion og bundmiljøet, herunder bunddyrenes fourageringsbetingelser. Dette projekts særlige bidrag har bl.a. været at fastslå den regelmæssige sekvens af bundfældnings "haendelser" gennem året, grænselagets bidrag til bundens organiske stofpuljer og sammenhæng mellem bundfældning af plantemateriale og lokalt udviklet iltsvind. Desuden er der frembragt ny viden om sammenhængene mellem det udsynkende detritus og bakterieantallet i det bundnære vand samt bakterier såvel som fytodetritus' relative andele af de organiske og totale fosforpuljer i det bundnære miljø.

Mineraliseringsdelen

Mineraliseringsdelen beskriver det udsynkende detritus' rolle i sedimentets fosforomsætning og forsøger at kvantificere denne i forhold til sedimentets fosforpuljer. Betydende faktorer for fosfors sediment-vand udveksling diskuteres og der foretages nogle overordnede betragtninger for fosfors nettostrømme i det undersøgte sediment.

For Kattegat som helhed foregår der meget store årlige til- og fraførsler af fosforforbindelser. Fra Nordsøen og Skagerrak strømmer salt fosforholdigt vand ind i Kattegat og videre som bundvand til Bælthavet. Fra Østersøen strømmer relativt ferskt (brakt) fosforholdigt overfladevand ud gennem Øresund og Bælterne. Som følge af medrivning af bundvand og vindinduceret opblanding af det salte bundvand i overfladelaget, tilføres dette store mængder fosfor på årsbasis. Omvendt sker der lejlighedsvis fjernelse af store mængder fosfor fra overfladelaget til bundlaget i forbindelse med synkende planteplankton. Den begrænsede viden der eksisterer om fosfordynamikken i åbne marine områder førte til, at netop dette plante-næringsstof blev udvalgt for et samtidigt studie af plantepigment, kulstof og fosfor i det bundnære miljø. På baggrund af feltermålinger og laboratorieforsøg diskutes betydningen af tilført detritus, bundvandets temperatur og indhold af ilt og nitrat for sedimentets udveksling af fosfor og fordeling på fraktioner i sedimentet.

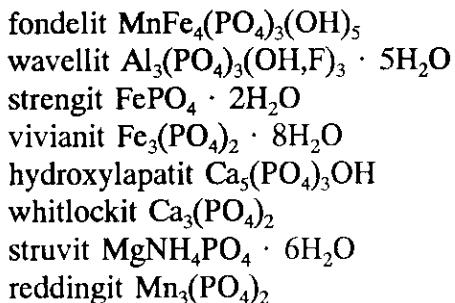
Fosfors bindingsformer i havvand

I naturen skifter fosfor aldrig oxidationstrin under den biogeokemi-ske cycling og findes altid på opløst eller partikulær form. I vandfasen i det marine miljø findes fosfor fordelt på en lang række uorganiske species, hvoraf de mest dominerende ved en salinitet på 34.8‰, 20°C og pH 8 udgøres af $MgHPO_4^{\circ}$ (41.4%), HPO_4^{2-} (28.7%), $NaHPO_4^-$ (15%), $CaPO_4^-$ (7.6%), $CaHPO_4^{\circ}$ (4.7%), $MgPO_4^-$ (1.5%) samt $H_2PO_4^-$ (0.9%) (Cembella *et al.* 1984). Hertil kommer fosfor knyttet til dødt organisk materiale på opløst eller partikulær

form eller i levende biomasse som polyfosfater, ADP, ATP eller som væsentlig bestanddel af cellernes DNA og RNA.

Fosfors bindingsformer i sediment

I sediment og partikulært uorganisk materiale samt suspenderede colloider er fosfor knyttet til en lang række fosforholdige mineraler eller udfældninger. I marine sedimentter drejer det sig f.eks. om fosfor associeret til jern- og mangan oxider og hydroxider, i forbindelser som



samt i forbindelse med lermineralers Si-Al gitterstrukturer (Gender & Larsen 1976, Aller 1980, Berner 1980, Stumm & Morgan 1981).

Fosfordynamikken i det bundnære vand

Det bundnære vands indhold af fosfor er et resultat af flere samvirkende faktorer. Dels sker der som nævnt en stadig tilførsel af nyt bundvand i form af tilstrømmende Nordsøvand og blandingsvand fra Skagerrak, dels sker der en påvirkning gennem sediment-vand udvekslingen sammen med sedimentation og resuspension. Såfremt vandtilstrømningen sker hurtigt som i vintermånedene (Ærtebjerg *et al.* 1990), vil betydningen af såvel sedimentation som sediment-vand udvekslingen blive relativ lille. Omvendt vil sedimentation og sediment-vand udvekslingen forventes at blive styrende i perioder med lav strømningshastighed. Bundvandet ved Kattegat-bøjens sedimentstation strømmer overvejende nordfra over et sandet muder sediment lig det der findes på stationen (Madsen & Larsen 1986). I perioder uden kraftig vandudskiftning og påvirkning fra pelagialet, afspejler de målte parametre sediment-vand udvekslingen for denne sedimenttype sammen med de pågående processer i det bundnære vand. Som en gennemsnitsbetragtning er der relativt lave strømhastigheder i den mest produktive periode fra forårsmånedene og frem til efteråret (Ærtebjerg *et al.* 1990).

Nomenklatur

For vandfasen over sedimentet skelnes i det følgende mellem total fosfor (TP), reaktivt fosfor (RP) samt organisk fosfor (ORG-P) der pr. definition udgøres af differensen mellem TP og RP. I porevand og sedimentfraktioner benævnes denne differens "ikke reaktivt fosfor" (IRP). RP er den del af den totale fosforpulje i en ubehandlet vandprøve, der indgår i fosfor-molybdænblåt komplekset som anvendes i den fotometriske bestemmelse. RP omfatter især labile puljer af uorganiske species, men også en del organisk bundet fosfor bestemmes på denne måde (Cembella *et al.*, 1984).

11.2 Materialer og metoder

Over en godt 2 årig periode fra maj 1989 til juli 1991 blev det bundnære vand 10 – 50 cm over sedimentet indsamlet med bundvandhenter der udløser ved kontakt med bunden. Bundvandprøver består af en blanding af vand fra dette dybdeinterval. Prøver til næringssaltanalyser blev frosset, prøver til tælling af bakterier samt deres prædatorer, blev konserveret i 2% formalin. Bakterier taltes med epifluorescens mikroskop på præparater farvet med acridin orange og 3 ml prøver undersøgtes for bakterieprædatorer i sedimentationskamre ved brug af omvendt mikroskopi. På stavformede bakterier måltes længde og bredde og sfærisk formede bakterier tilordnedes cirkelspektret i et New Porton G12 måleokular. Den samlede bakterielle biovolumen beregnedes ud fra summen af de respektive cylindervoluminer hhv. sfærevoluminer relateret til prøvens samlede baktericantal.

RP, NO_2 , NO_3 og NH_4 blev målt spektrofotometrisk (Unicam SP 500, PU 8630 UV/VIS/NIR, Technicon autoanalyser – Marin Mikro Göteborg, DF&H autoanalyser) ved anvendelse af standardmetoder for bestemmelse af næringssalte (Carlberg 1972, Grasshoff 1976), TP blev målt som RP efter 30 min. autoklavering 120°C, 1 ato, med persulfat i lukket nedbrydningsflaske (Carlberg 1972). TN blev målt som NO_3 efter 30 min. basisk autoklavering med persulfat 120°C, 1 ato, lukket nedbrydningsflaske, og fjernelse af overskydende oxydationsmiddel med glucose. Fe(2) og Fe(3) bestemtes ved kombineret brug af ferrozin og hydroxylaminhydrochlorid (Stookey 1979).

Opskæring af sedimentkerner skete oxisk ved brug af målcylinger og skæreplade, hvorved hele HAPS-snit isoleredes. Snit der skulle behandles anoxisk overførtes straks til handskepose med N_2 atmosfære, hvorefter snittene blev homogeniseret og delprøver udtaget. Karbonat bestemtes som CO_2 frigivet fra glødet sediment (1 time ved 550°C) ved brug af CHN analyser 900°C. Organisk kulstof og kvælstof bestemtes som differens mellem C hhv. N frigivelsen ved CHN analyse på tørret (48 timer 105°C) hhv. glødet sediment. Organisk P bestemtes som differens mellem 1 N HCl extraktet, 15 min. kogning, fra glødet og tørret sediment som hhv. udgør total og uorganisk fosfor (Andersen 1976). Alle angivne tørvægte er korrigeret for salt ud fra bestemmelse af vandindhold og bundvandsalinitet.

Porevand blev isoleret ved anoxisk eller oxisk homogenisering, centrifugeret anoxisk eller oxisk 3000 RPM i 10 min. og 0,45 µm filtreret anoxisk eller oxisk og frosset. Sedimentets fosforfraktioner blev bestemt ud fra proceduren beskrevet af Jensen & Andersen (1991). P-32 bestemtes ved LSC Cerenkowtælling. Redoxpotentialer måltes i fast opstilling med 5 platinalektroder med 5 mm spidser overfor calomelektrode i vand over sediment i HAPS kerne.

Kulstofmineralisering bestemtes ud fra iltforbruget med YSI

58/5739 elektrode i inkubationsforsøg med uforstyrret sediment (Kanneff & Christensen 1986). Efter endt iltforbrugsmåling monteredes HAPS inkubationskamrene med kunstig lunge af silicium til opretholdelse af *in situ* iltspænding. Næringsaltfluxen bestemtes over de efterfølgende ca. 2 døgn. Ved langtidsinkubationsforsøg anvendtes mikrokosmossystemer med uforstyrrede sedimentkerner med en indre diameter på 11 cm, hver med ovenliggende cirkulerende vandfase med bundvand fra lokaliteten. Den samlede volumen var incl. vandreservoir ca. 3 l ved forsøgsstart. I reservoirerne styredes iltspænding ligesom udtag af prøver foregik uden at forstyrre sediment-vand systemerne. Strømhastigheden 1 cm over sedimentet var 4–5 cm s⁻¹ og turnovertiden for vandet over kernerne 20–30 min. Alle systemer var nedsænket i et mørkt termostateret vandbassin.

Algepigmenter bestemtes efter Lorenzen (1967). De anvendte sedimentationsfælder til opsamling af plantemateriale der synker til bunden havde en rørdiameter på 10 cm, højde 60 cm og rørmundingen placeret 1 m over bunden. Alle målinger angives som gennemsnit af 4 fælder. POC bestemtes ved vådforbrænding med dikromat.

11.3 Stoftilførsel til havbunden i Kattegat

Resultater

Beskrivelsen er baseret på data fra 1990 på grund af årets tydelige iltsvind og modelagtige udvikling. De to undersøgte år – 1989 og 1990 – er i øvrigt meget ens.

Hydrografi –
sedimentation

Samspillet mellem atlantisk og baltisk vand synes overordnet at bestemme algernes fordeling, vækst og sedimentation. Baltisk udstrømning til det østlige Kattegat følges af en vestgående overfladestrøm der breder sig ud over Kattegatvandet. Der opstår således en lagdeling af vandmassen. Lagdelingen beskytter den primære haloklin mod vindskabt erosion (Pedersen 1990). Resultatet er, at opadrettet transport af næringssalte i størstedelen af sommerhalvåret reduceres, hvorfor algebiomassen i overfladevandet i denne periode er lille.

Begge år starter forårsopblomstringen af alger som en overfladeblomstring (bloom) i 0–15 m ved høje saltholdigheder (24–26‰) efter forudgående nedbrydning af den primære haloklin. Derefter trænger baltisk vand i stigende grad frem til Bøjestationen. Gennem april vokser lagtykkelsen af det baltiske overfladevand, medens det oprindelige 24–26‰ overfladevand gradvist fortrænges til større dybde. Fluorescens maksimummet (algemaksimummet) følger denne vandmasse og omkring 1. maj er det placeret over den primære haloklin. Blooms ved denne grænseflade ses hele sommeren og afsløses først igen af overfladeblooms i slutningen af september efter at den baltiske påvirkning er svækket.

Som det senere vises følges perioder med lagdelt overfladevand og relativ lav overfladesaltholdighed i maj, juni og september af lav sedimentation. Perioder med homogent overfladevand og relativ høj saltholdighed som ses i slutningen af marts, slutningen af maj til begyndelsen af juni, i juli, anden halvdel af august og i oktober, følges af høj sedimentation.

Grænseflade bloom

Den anvendte term grænseflade bloom er valgt fordi plantebiomassen er lejret i grænsefladens stejleste gradient og fordi fænomenet må tilskrives næringssalttransport gennem gradienten.

Subsurface bloom

Termen subsurface bloom bør forbeholdes den af Riley *et al.* 1949 beskrevne nedsynken af forårsbloomet som finder sted på grund af ændrede lys- og næringssaltbetingelser (Jammart *et al.* 1977), men som ikke er knyttet til et distinkt hydrografisk spring.

Algeplankton og syreforholdet

Algeplanktons tilstand kan på en meget enkel måde beskrives ved syreforholdet. Levende algeplankton i god vækst har et syreforhold på 1,7. Findes syreforhold på 1 betyder det, at klorofylet er forsureret og findes på nedbrudt form. En forsuring kan ske når algen dør eller f.eks. som følge af en passage gennem det sure miljø i en vandløppestarm. Forsuret klorofyl betegnes phaeofytin. Syreforholdet beskriver i virkeligheden forholdet mellem klorofyl og phaeofytin i vandprøven og tallet fremkommer fordi plantepigmenterne bestemmes ved spektrofotometrisk absorption (eller fluorescens) målt før og efter en tilsætning af syre til vandprøven (abs før/abs efter) og fordi phaeopigment absorberer (eller fluorescerer) 1,7 gange mindre end samme klorofyl.

Syreforhold

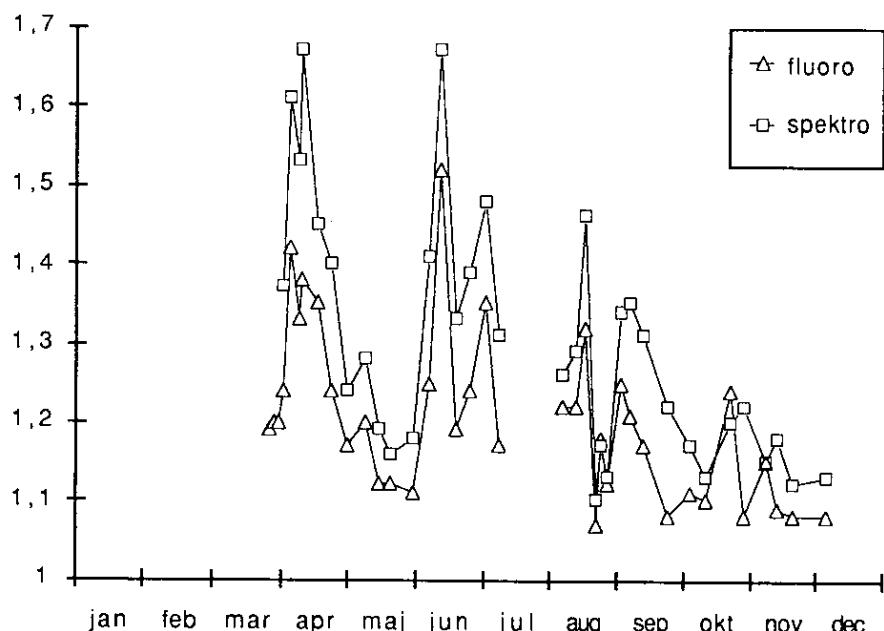


Fig. 11.1

Syreforhold i sedimentteret materiale i fælder opstillet på bunden. Den øverste kurve er fluorometrisk målt, den nederste spektrofotometrisk.

Syreforholdets variation gennem året

Den årlige variation i syreforholdet i opsamlet materiale i sedimentationsfælder ved bunden (Fig. 11.1) viste, at der var tale om tydeligt adskilte perioder af ret kort varighed, hvor syreforholdet var henholdsvis meget højt eller meget lavt. Disse perioder gentages meget identisk i de to undersøgte år og væsentlige dele af mønsteret genfindes i tidligere undersøgelser af havbundsmateriale og bunddyr i det nordlige Øresund.

Den skematiske karakter af "hændelser" gennem året som syreforholdet synes at beskrive, kan tjene til at inddække den følgende beskrivelse og diskussion. Syreforholdet viste i begyndelsen af april et totoppet forløb. Målt med fluorescensmetoden var forholdet mellem 1,6 og 1,7 og det tilførte algemateriale var således levende algeplankton. En tilsvarende høj syrefaktor fandtes i juni og med aftagende størrelse, men stadig smalle maksima, i juli og august. Mindre men bredere maksima fandtes i september og ved skiftet oktober–november.

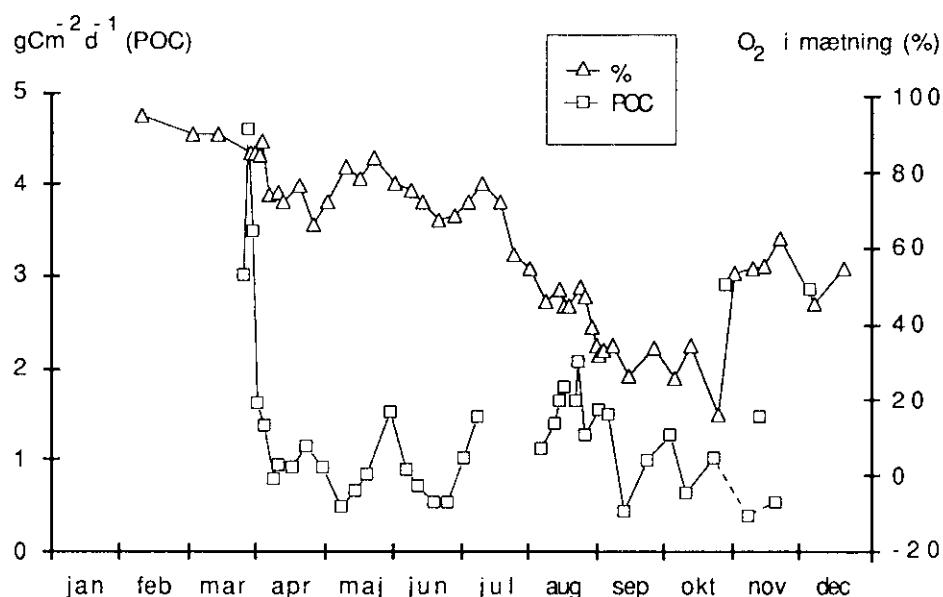


Fig. 11.2

Partikulært kulstof (POC) sedimenteret i fælder og iltmætning i 26 m dybde. – Ved stor kulstoftilførsel falder iltindholdet i bundvandet.

I maj og august sås en udtalet depression af syreforholdet som var tæt ved 1. Algematerialet var således overvejende nedbrudt. Begge depressioner faldt sammen med en stor tilførsel af overvejende pigmentløst POC (Fig. 11.2). Syreforholdet i bundvandsprøver lige over bunden, viste sammenfaldende maksimer med fældematerialet i forår og sommer. Afvigelser fandtes i maj, hvor bundvandets syreforhold var stærkt stigende gennem det meste af måneden og meget højere end i fældematerialet og i efteråret (september, oktober og november) hvor man så store "brede" maksimer (fluorescensværdier på 1,4) som ikke fandtes i fældematerialet.

Aprils maksimer i syreforholdet

Vertikale fluorescensprofiler for vandmassen viser, at den samlede fluorescerende mængde i hele vandmassen summeret under 1 m² var størst 31. marts svarende til ca. 200 mg klorofyl som igen svarer til ca. 10 g kulstof ($C = \text{klorofyl} \times 50$). Denne høje værdi nås på 10 dage fra ganske lave værdier (Fig. 11.3). Figuren viser også klorofylmængden i bundvandet (>ca. 12 m) og det ses at algernes nedsynken kun lige var begyndt 31. marts og at hovedparten af plantematerialet således befandt sig i det overfladenvand hvor det blev dannet. Bundvandets indhold af plantemateriale nåede sin maksimumværdi 2. april, men var 5. april igen lavt, og 9. april under det niveau som fandtes inden stigningen begyndte.

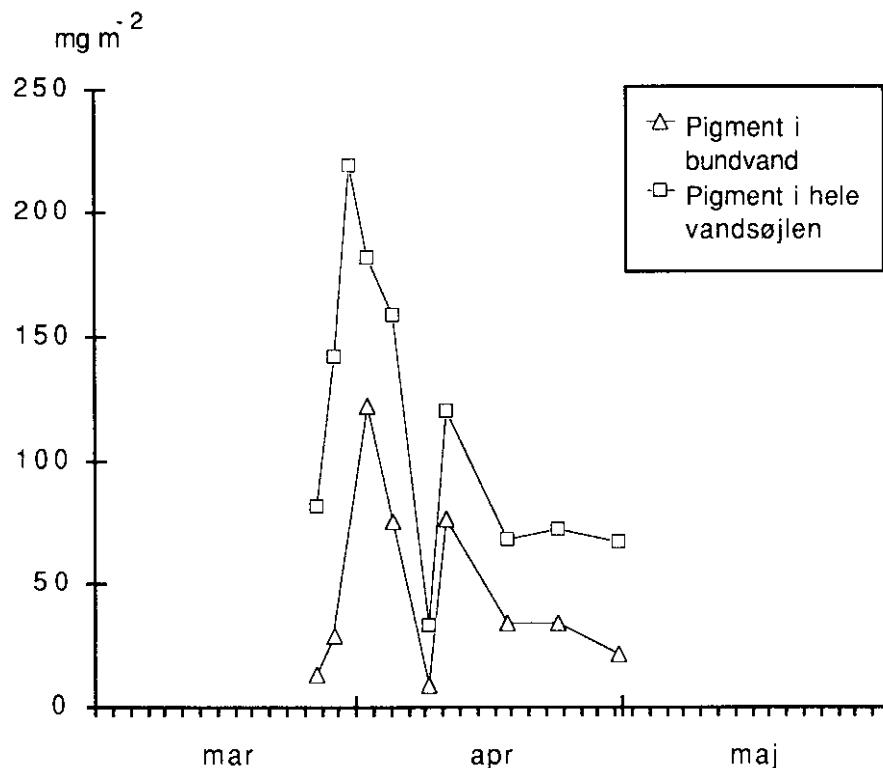


Fig. 11.3

Vandmassens klorofylindhold i marts og april bestemt ved felt-fluorescensmålinger kalibreret med måling af klorofyl i vandprøver. Totalindholdet og bundvandets indhold er vist under 1 m² havoverflade. – Læg mærke til den kortvarige forekomst af stor algemængde i vandmassen.

Forårsblooms bundfældning

Sedimentationsfældernes klorofylværdier viste en tilsvarende hurtig sedimentation (Fig. 11.4A) med et maksimum i tidsrummet 2. april – 5. april og minimum i tidsrummet 3. april – 9. april. Minimumsværdierne svarede til værdierne før bloomet. Der er således grund til at antage, at udsynkningen af forårets algeblomst først er begyndt efter 31. marts og at hele bundfældningsprocessen – fra forekomsten af maksimal klorofylmængde i vandmassen (0–10 m) og til plantematerialet er lejret på bundens overflade (28 m) – kun har varet 3–4 dage. Den samlede plantemasse synker derfor formodentlig på en gang og med en synkehastighed på 6–7 m pr. døgn.

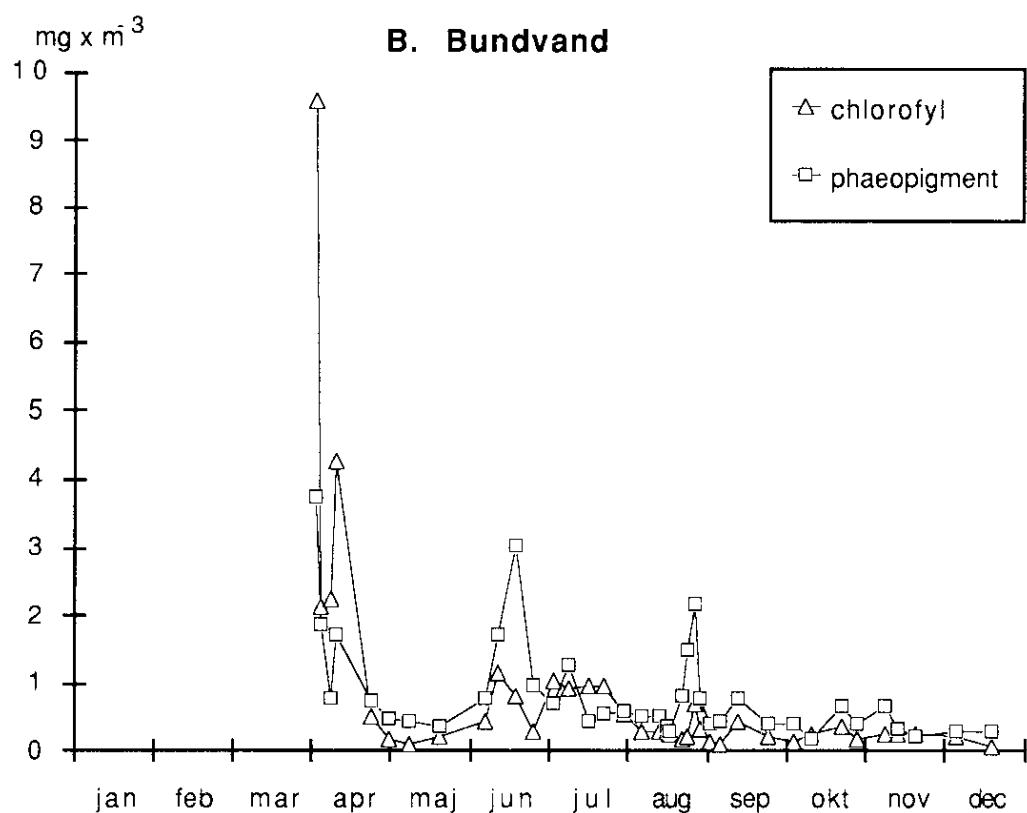
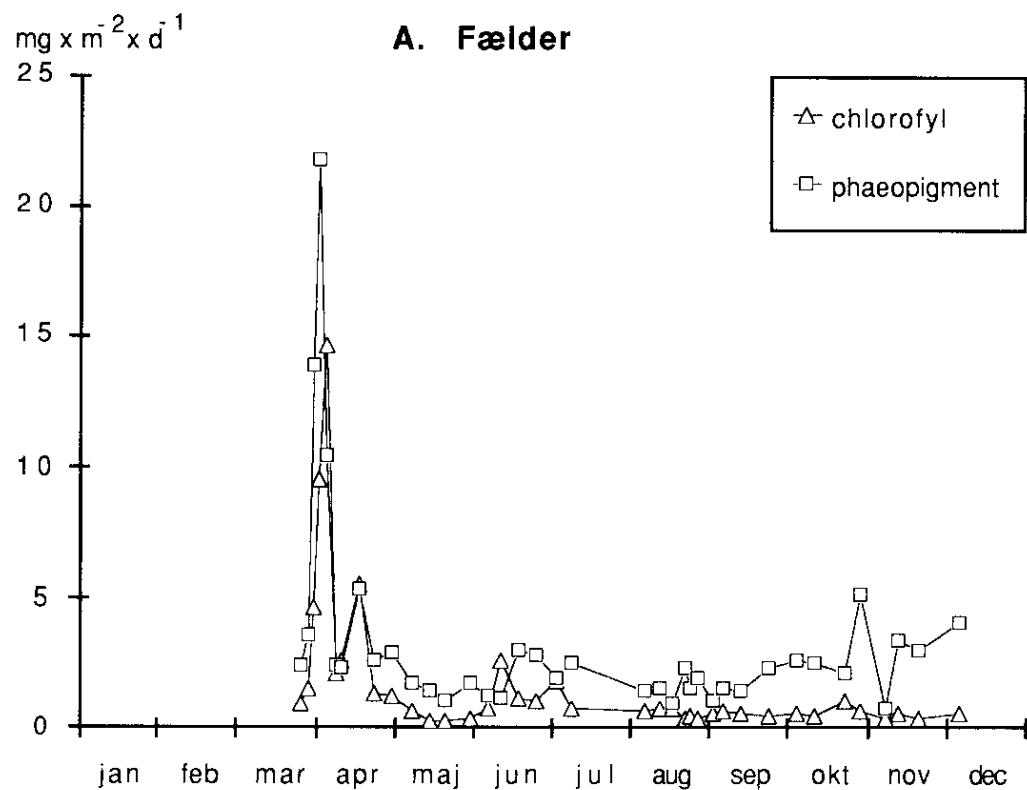


Fig. 11.4

Plantepigment (klorofyl og phaeopigment) sedimentteret i fælder (A) og i bundvand lige over bunden (B). – Den sedimenterede algemængde i april svarer til mængden der sedimenterer i resten af året.

Ovennævnte sedimentationshastighed kan imidlertid være undervurderet da et maksimum af forsuret klorofyl fandtes i fælderne d. 31. marts – 2. april ($21,7 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) – altså 3 dage før klorofyl maksimummet i vandet (0–10 m).

Den forsuredede klorofyl kan eventuelt skjule en klorofyltop der ligger senere end den samlede fluorescenstop (Fig. 11.3) idet den forsuredede klorofyl ikke lader sig skelne fra klorofylet i felfluorescensmålingerne.

Klorofylindholdet har sandsynligvis først været maksimalt 2. april og ikke 31. marts og bundfældningstiden er derfor snarere 2–3 dage.

Bundvandet (Fig. 11.4B) indeholdt 2. april ca. 2,5 gange mere klorofyl ($9,2 \mu\text{g l}^{-1}$) end phaeophytin, medens fældernes klorofylmængde var mellem 1/2 og 1/3 af phaeophytinmængden. Der er derfor grund til at antage at partikler som phaeophytin er knyttet til har en stor faldhastighed, medens bundvandets partikler i højere grad er en suspension af levende, langsomt synkende alger.

POC-værdierne i fælder havde et meget udalt maksimum 29. marts. Det er derfor sandsynligt at denne værdi og phaeophytinet i fælderne 2 april, delvist kan henføres til resuspendederet bundmateriale som har et stort indhold af phaeophytin. De hydrografiske figurer viser, at der umiddelbart inden forårsopblomstringen i både 1989 og 1990 skete en destabilisering af vandmassen som sandsynligvis førte til en totalomrøring og ophvirvling af bundmateriale. Dette kan bevirke en ophvirvling af algernes hvilestadier fra bundvand og sediment til overflade vandmassen som forudsætning for forårsbloomet (Smetacek & Pollehne 1986).

Størrelsen af forårets sedimentation

Den samlede mængde klorofyl i vandmassen på det tidspunkt hvor der er mest, er som nævnt beregnet til ca. 200 mg m^{-2} . Den samlede mængde pigment opsamlet i fælder indtil 9. april er 81 mg m^{-2} klorofyl og 97 mg m^{-2} phaeophytin. Omregnet til kulstof kan vandmassen have afgivet ca. 10 g m^{-2} medens der i fælder blev opsamlet 9 g m^{-2} heraf var de 4 g levende alger.

Det er tidligere vist (Christensen & Kanneworff 1986), at forårsopblomstringen i det sydlige Kattegat og nordlige Øresund er totippet. Mellem 5. april og 9. april trængte baltisk vand ind over Kattegatvandet (24%) og gav næring til en fornyet opblomstring. Dette andet maksimum sås i vandmassen 11. april, hvor også bundvandet havde de største værdier. Vandmassens maksimumværdi er beregnet til $120 \text{ mg klorofyl m}^{-2}$. I fælderne fandtes i perioden 10. april – 9. maj ca. $61 \text{ mg klorofyl m}^{-2}$ og $80 \text{ mg phaeophytin m}^{-2}$. Omregnet til kulstof kan vandmassen have afgivet ca. 6 g m^{-2} , medens der i fælderne blev opsamlet ca. 7 g m^{-2} , heraf var 3 g levende alger. Bundvandet indeholdt 11. april ca. 2,5 gange mere klorofyl ($4,3 \mu\text{g l}^{-1}$) end phaeophytin. Fældematerialet havde til sammenligning forholdet 1:1. Samlet POC mængde i fælder (Fig. 11.2) var på ca. 30 g kulstof.

Forholdet mellem kulstof (POC-måling) og algepigment i fælder var 5. april det lavest sete (50). Dette forhold findes i algeplankton.

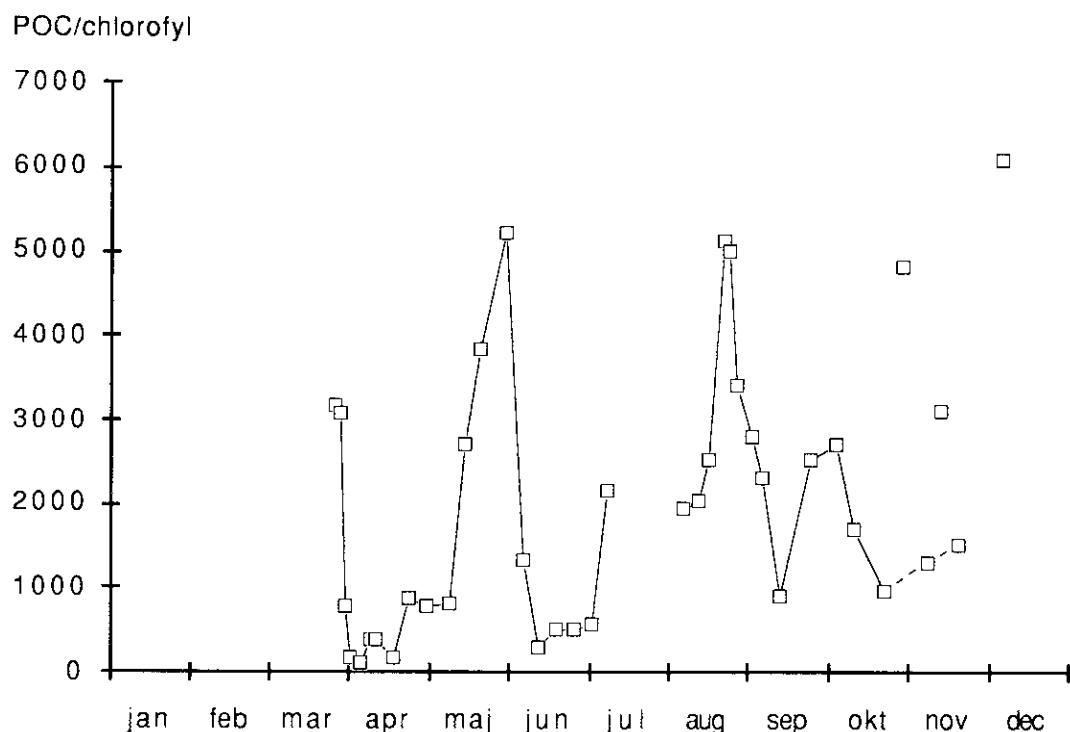


Fig. 11.5

Forholdet mellem partikulært kulstof (POC) og klorofyl i fælde-materialet.

I begge undersøgte år steg forholdet mellem kulstof og klorofyl (Fig. 11.5) til ca. 3000 i oktober, kun afbrudt af kortvarige stigninger og dyk, som beskrives i følgende afsnit.

Maj – depressionen af syreforholdet, grænseflade blooms

Gennem hele april og maj trængte baltisk vand stadig frem over Kattegatvandet og dannede overfladenvandmassen i dybderne 0–10 m. I begyndelsen af maj udvikledes som tidligere nævnt et dybtliggende smalt algemaksimum i ca. 12 m's dybde ved en saltholdighed svarende til det "gamle" Kattegatoverfladenvand ved forårsopblomstringen (24%). Algerne placeredes derved i overgangsområdet eller grænseområdet mellem overfladenvand og bundvand, hvor f.eks. saltholdighedsgradienten oftest er stejlest.

Gennem maj måned skete en fortsat vækst af algemassen i dette lag og midt i maj var en sådan dybtliggende "grænseflade-alge-blomst" (grænseflade bloom) udviklet med stor algemængde. Dette grænseflade bloom var en fast struktur i vandmassens algeproduktion i hele sommeren. Bortset fra at 4 grænseflade blooms afløste hinanden, fandtes strukturen uden afbrydelse til slutningen af september.

Maj's maksimum i POC sedimentation

Syreforholdets kraftige depression i maj, som fandtes i fældematerialet, skyldtes den næsten manglende tilførsel af levende algeceller fra grænseflade bloomet. Phacofytin tilførtes, efterhånden som resterne fra forårsopblomstringen forsvandt fra bundvandet, også i

meget ringe mængde. Det bundnære vand havde samme syreforhold i første del af maj, men derefter fandtes et stigende, men stadig meget lille, tab af levende alger fra vandmassen – og altså også et stigende syreforhold.

POC-sedimentation i fælder var derimod stærkt voksende. Stigningen svarer til en forøget tilførsel af kulstof på ca. 4 g m^{-2} . Forholdet mellem kulstof og klorofyl viste en kolossal stigning (>5000). Tabet fra grænseflade bloomet sank hurtigt til sedimentet og sandsynligvis i form af aggregeret materiale, stærkt nedbrudt og uden pigmentkendetegn. Den samlede mængdeforøgelse af sedimentationen i maj–juni var på i alt $8 \text{ g kulstof m}^{-2}$.

Juni's maksimum i syreforholdet, det synkende grænseflade bloom

Tab af levende planteceller til bundvandet accelereredes i juni. Fluorescens transekterne viste at grænseflade bloomet i begyndelsen af juni stod dybere end tidligere (18 m, 32%) og at et nyt (andet bloom) blev opbygget i 12–14 m. Kort efter optrådte en stor mængde levende alger i bundvand og fælder. Der synes ikke at have været en hydrografisk ændring som årsag til at grænseflade bloomet sank.

I de følgende 14 dage optrådte en stor mængde phaeophytin i bundvandprøverne. Det tyder på at algerne blev bundfældet langsomt under samtidig nedbrydning i bundvandet. Det var generelt alger $< 20 \mu\text{m}$ der dannede grænseflade bloomet i maj–juni. Kulstofmængden i fælder beregnet på klorofyl er i alt $1,5 \text{ g m}^{-2}$. Den beskedne mængde skyldes at den samlede algemasse var lille ($20–30 \text{ mg klorofyl m}^{-2}$) på grund af den beskedne vertikale udbredelse. De følgende blooms gennemgik samme udvikling.

Grænseflade blooms er epidsodiske

I juni kunne andet bloom følges fra dybden hvor det dannes, til bundfældning i begyndelsen af juli. I juli sank et tredje grænseflade bloom med ankomst til bundvandet i slutningen af måneden og bundfældning i midten af august. Et fjerde grænseflade bloom var under opbygning 13. august i 12–14 m's dybde ved en saltholdighed på 23–26%, med det oven for omtalte (tredie) synkende i 22 m (tabel 11.1).

Det fjerde grænseflade bloom opbyggede en meget stor biomasse i løbet af august ($30–40 \text{ mg klorofyl l}^{-1}$) i 22–24%'s dybden.

August depression af syreforhold, den maksimale POC sedimentation

Over 15 dage i anden del af august måltes en samlet primærproduktion på ca. 22 g C m^{-2} beregnet på basis af Richardsons målinger i 1990. Sedimentation af POC var ca. 24 g C m^{-2} . Resuspendert materiale kunne forklare dette, men i august–september var der en høj grad af stabilitet i bundvandet, hvilket fremgår af salinitets- og iltgradienterne over bunden. Heller ikke fluorescens transekterne viste særlig ophvirveling af bundmateriale. Bundvandsprøverne indeholdt dog en betydelig mængde phaeophytin ($2,2 \mu\text{g l}^{-1}$).

Sedimentering af POC fra sommerens grænseflade blooms var stor, men også stærkt stigende fra maj til august–september. I samme

periode udgjorde levende alger og phacopigment en aftagende andel i fælder og bundvand.

12/6	12–14 m 18 m	20–24% 32%	andet bloom første –
19/6	10 m 15 m	23% 30%	tredie – andet –
26/6	14 m 18–19 m	25% 32%	tredie – andet –
9/7	14 m Bundfældet	24%	tredie – andet –
13/8	12–14 m 22 m	23–26% 32%	fjerde – tredie –

Tabel 11.1

Dybde og saltholdighed for *fluorescens* maksima. Data fra felt-*fluorescens*-målinger. – I de fleste tilfælde ses maksima i 12–14 m dybde og i bundvandet. Dette skyldes at algesamfundet med mellemrum mister sin evne til at forblive i saltgradienten og synker mod bunden, medens et nyt bloomstrer op hvor det forrige befandt sig. De fire successive blooms er angivet.

Efterårets syreforhold i fælder og bundvand

Efter at sommerens grænseflade blooms var ophørt havde bundvandet lave pigmentværdier, men højere syreforhold. I fælderne fandtes en større og stigende mængde forsuret klorofyl, men POC var jævnt aftagende og klorofyl havde lave værdier. Hvis stigningen i forsuret klorofyl alene var et resultat af ophvirling fra bunden hvor koncentrationen af både forsuret klorofyl og POC er høj, så ville også POC stige. Dette fandtes på indsamlingsdatoer med kraftig vind. Det er derfor nærliggende at antage, at den forsurede klorofyl kommer med vandloppernes fækalier som synker til bunden efter at vandlopperne er begyndt fouragering på den nu tilkomne overfladeproduktion. I oktober blev der i begge år observeret særligt mange fækalier fra vandlopper i fælderne. Den lave og faldende POC-sedimentation korrelerede med 1 uges forsinkelse, forløbet af den primære produktion.

I slutningen af oktober sank en del af overfladeproduktionen til bunden. Dette blev fulgt af en stigning i forsuret klorofyl. Mængden var dog beskeden ($1,5 \text{ g kulstof } \text{m}^{-2}$ beregnet på klorofyl). Herefter fandtes kun lave primærproduktions tal.

Sedimentation og iltsvind i bundvand

Sammenfald mellem stor sedimenteret mængde og fald i bundvandets iltindhold blev observeret hele året (Fig. 11.2).

Ved den hurtigt forløbende første del af forårsbundfældningen, mellem 2. april og 5. april sås et samtidigt fald i iltmætning på ca. 15% i 26 m's dybde. Den beregnede iltmængde forbrugt i bundvandet fra 14 til 28 m's dybde svarer til oxidation af $5 \text{ g kulstof } \text{m}^{-2}$. Den anden del af forårsbundfældningen mellem 11. april og 18. april forbrugte en tilsvarende mængde. Ved bundfældningsminimet mellem 5. april og 9. april registreredes intet forbrug. I perioden for

første forårsbundfældning trængte saltere vand frem i 24–28 m's dybden. En tilbagevenden af det oprindelige bundvand 9. april viste at saltholdighedsændringen ingen sammenhæng havde haft med iltindholdet.

Iltforbruget viste at der var høj nedbrydningsaktivitet i bundvandet medens algerne sedimenterer. Iltforbruget i selve bunden målt i 1991 under en forårssedimentation var maksimalt $150 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Det partikulære materiale var ude af bundvandet i slutningen af april og iltmætningen begyndte igen at stige, en stigning der fortsatte ind i første halvdel af maj hvor der var minimal sedimentation. Denne stigning må være forårsaget af en stadig tilførsel af ilt til bundvandet.

Ved POC-maksimet i maj–juni fandtes et gennemsnitligt fald i bundvandets iltindhold på ca. 10% (fra 21. maj til 31. maj), svarende til 4 g C m^{-2} forbrugt på 10 dage.

Lav sedimentation i resten af juni fulgtes af stigende iltindhold. At se en gennemsnitlig iltmætning på 72% i bundvandet så sent på året, må siges at være usædvanligt i et tiår præget af iltsvind.

Iltsvindet i eftersommeren

Det store iltfald indledtes først i slutningen af juli og med et meget hurtigt forløb. Inden for 2 måneder halveres bundvandets iltindhold. Med en gennemsnitlig mægtighed af bundvandet på 9 m vil det svare til $28 \text{ l O}_2 \text{ m}^{-2}$ eller 14 g C m^{-2} forbrugt.

Det mest markante fald skete fra 20. august til 13. september (27%) hvor både primærproduktion og sedimentation blev målt. Både primærproduktion og sedimenteret POC var på ca. 30 g kulstof. Det målte iltfald svarer til hvad der kræves for at oxydere 9 g af den sedimenterede kulstofmængde.

Når iltfaldet i juli og august ikke blev større til trods for de kolløsale mængder kulstof der fandtes i vandmassen, kan det bl.a. skyldes en stor deponering i sedimentet hvilket vil medføre forsinket nedbrydning. I sedimentundersøgelser i det nordlige Øresund er en sådan stor kulstofdeponering tidligere blevet observeret (Christensen & Kanneworff 1985).

Det meget store iltsvind i eftersommeren var tydeligvis korreleret med en meget stor primærproduktion (maks. ca. $2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) og en efterfølgende stor sedimentation ($1,6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) der delvis blev nedbrudt i bundvandet. Primærproduktionens størrelse kan have sammenhæng med næringsaltilførsel til overfladevandet efter den kraftige vindomrøring i juli. Kulstofsedimentation og iltfald var kun det halve i 1989.

Lave sedimentationstal i september–december modsvares af stigende iltindhold i bundvandet, kun afløst af iltfald ned til 16% i forb. med 2 sedimentationspulser i oktober.

Det stigende iltindhold ved lav POC sedimentation og det forhold at den sedimenterede kulstofmængde er ca. 3 gange større end den mængde der beregnet medgår til reduktionen af bundvandets iltpulje viser, at der bl.a. kan foregå en betydelig advektiv ilttilførsel til stationen (se kapitel 10).

Der er ud fra den forudgående beskrivelse god grund til at antage, at iltsvind fremkaldes af en lokal primærproduktion, med tilsvarende kulstoftilførsel til bundvandet og at iltforbruget er særligt stort medens det sedimenterende materiale er i suspension i bundvandet. Bundens lave iltforbrug (ca. $100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ målt foråret 1991) synes ude af billedet til forklaring af kraftige iltvariationer. Hertil kommer at bundens iltforbrug ikke varierer betydeligt gennem året fordi en potentiel stigende bundaktivitet fremkaldt af høje temperaturer, modvirkes af faldende iltindhold i bundvandet som begrænser sedimentets ilt-optagelse. Iltindholdets fald i bundvandet er et modbillede af den stigende temperatur.

Syreforholdet i
fælde/bundvand,
suspenderet/sedimen-
teret materiale

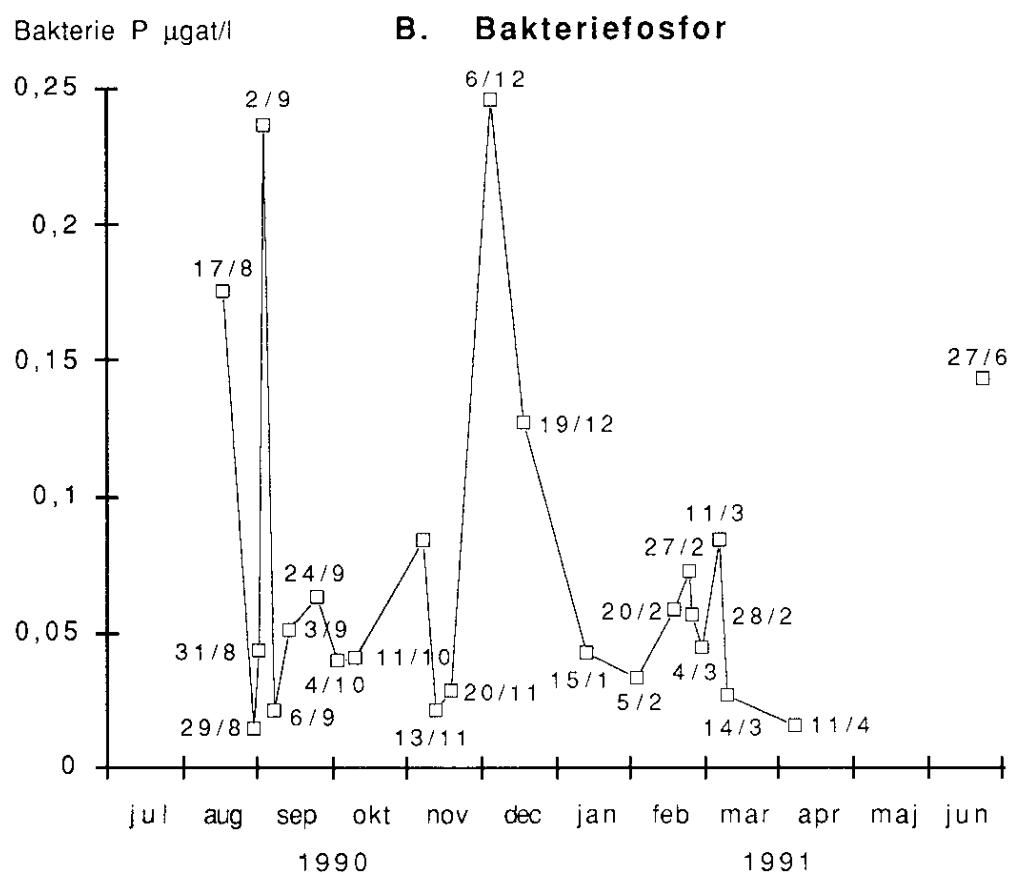
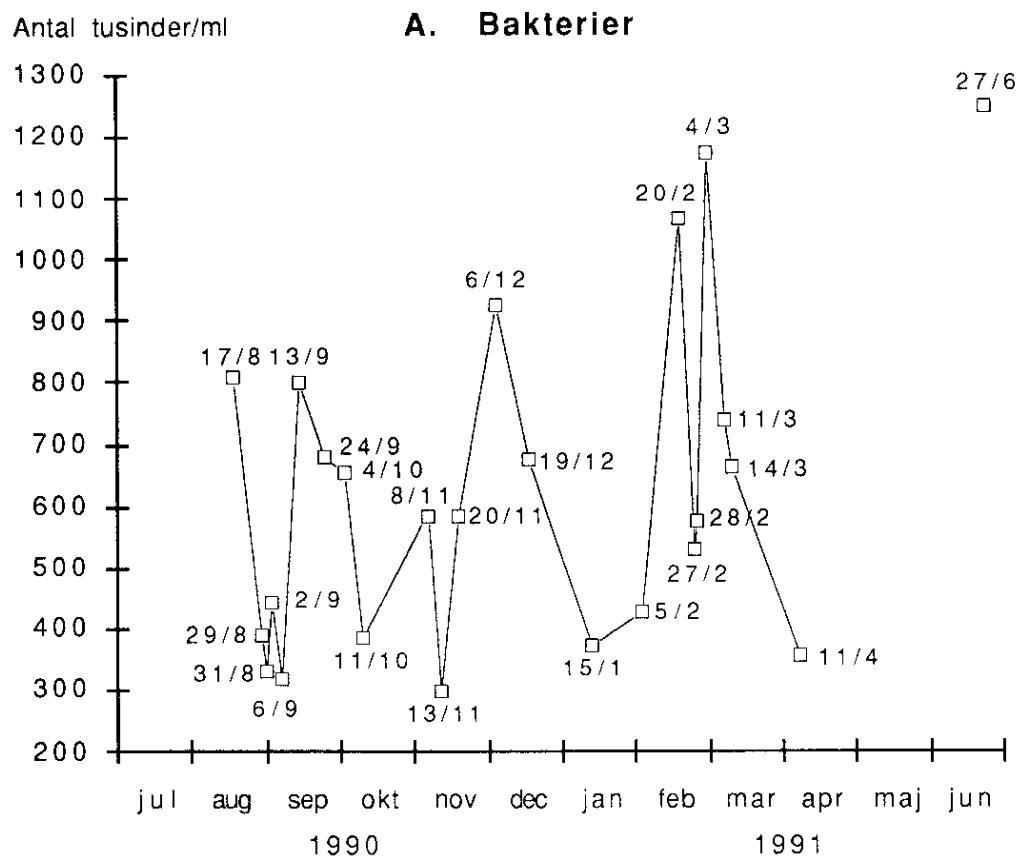
Generelt var syreforholdet i bundvandets partikulære materiale højere end i fældernes materiale, mest udpræget fra september til december. Kun ved massive udsynkninger af blooms var dette omvendt (forårsbloom og synkende grænsefladeblooms).

Bundvandet indeholder altså generelt en større fraktion af levende alger som har mindre tendens til at synke ud, medens fælderne indeholder en relativt større del nedbrudt materiale. Dette kan forklares ved at fælderne samler synkende materiale i form af aggregater hvor materialet er mere nedbrudt. Dette gælder som nævnt ikke forårsbloomets bundfældning.

Omsætningen i bundvandet vil derfor generelt baseres på kvalitativt bedre materiale, medens bundens sediment tilføres mere refraktivt kulstof. I tidligere undersøgelser (Christensen & Kanneworff 1985) fandt man, at filtrerende og suspensionsnærende bunddyr har gunstige vækstbetingelser i efteråret, medens arter der fouragerer på sedimentoverfladen og i sedimentet alene har gunstige ernærings- og vækstbetingelser i april, hvor levende algeplankton lægger sig direkte på bundoverfladen. Syreforholdet i bunddyrs optagne føde varierede i Øresundsundersøgelsen iøvrigt gennem året på samme overordnede måde som syreforholdet varierede i fældematerialet i 1990.

Bakterier og udsynkende
detritus generelt

Bakterieantallet i bundvandet var mindre eller i samme størrelsesorden som det der generelt blev fundet i pelagialet på stationen. Bakterieantallet i en og samme bundvandmasse kan komme fra tre forskellige kilder: Vækst, tilført med udsynkende detritus eller i forbindelse med ophvirvling af sedimentpartikler. I praksis er det vanskeligt at skelne, fordi der i bundvandet altid vil findes partikler med associerede bakterier. Et stigende bakterieantal kan lige så godt være knyttet til vækst på disse partikler som til udsynkende detritus. Det er også muligt, at udsynkende detritus er forudsætningen for en vækst af bakterier snarere end at bakterier tilføres med detritus.



Bakterier og udsynkende
forårs blooms og
grænseflade blooms

Opholdstiden for det udsunkne detritus over/på bunden vil afhænge af faktorer som detritus' karakter, makrofaunaens aktive indsamling og bioturbation samt graden af resuspension. Tilsammen vil ovennævnte forhold kunne medføre tidsforskydninger og komplekse koblingsforhold mellem bakterieantal og fosformængde i bundvandet. Dette til trods, synes det muligt at se visse sammenhænge.

Mineralisering af ORG-P
i bundvand og sediment

Fig. 11.6A og B viser bakterieantal og bakterievolumen udtrykt som bakteriefosfor. Sammenholder man disse med Fig. 11.1 ser man for perioden 17. august – 4. oktober 1990 en klar sammenhæng. De høje værdier der ses omkring 17. august og 13. september hænger sammen med udsynkningen af 2 grænseflade blooms og bakterieantal og volumen viser, at det er de levende eller helt friske alger, der har betydning og ikke så meget om der tilføres bunden store mængder strukturelt kulstof (Figs 11.2 og 11.5). Se f.eks. de lave bakterietal mellem 17. august og 13. september hvor der er maksimal POC tilførsel og desuden de høje værdier ved de to forårsblooms i 1991.

Fra 4. oktober til 6. december var primærproduktionen generelt lav, klorofyl værdierne i bundvandet meget lave og der blev registreret faldende POC-værdier i fælderne. I denne periode var bakterieantal og volumen svingende, men fra midt i november og frem til 6. december stærkt stigende. Svingningerne og stigningen kan for denne periode ikke kobles med nogle af de ovennævnte faktorer. Derimod var der stigende og meget høje temperaturer i bundvandet gennem hele efteråret og frem til årsskiftet (Fig. 11.7F).

Tilsvarende ses for denne periode en mindre stigning i ORG-P (Fig. 11.7C) frem til 30. oktober hvor der opnås en maksimal værdi på $0,43 \mu\text{gat l}^{-1}$ og derpå et stort fald på $0,29 \mu\text{gat l}^{-1}$ frem til 6. december. Et fald som følge af mineralisering vil give en tilsvarende stigning i RP. Den registrerede stigning i RP på $0,57 \mu\text{gat l}^{-1}$ viser, at der foruden mineralisering må være tilført fosfor fra sedimentet (Fig. 11.7B).

Faldet i ORG-P skyldes formodentlig ikke tilførsel af Skagerrak bundvand, da dette vand til sammenligning med Bøjestationens november-december værdier, generelt har meget høje ORG-P værdier på $0,82$ og $0,80 \mu\text{gat l}^{-1}$ for november og december og lavere RP værdier på $0,58$ og $0,68 \mu\text{gat l}^{-1}$ for november og decem-

Fig. 11.6

A. Bakterieantal i blanding af vand fra dybdeintervallet 10–50 cm over bunden. B. Bakterie fosfor i blanding af vand fra dybdeintervallet 10–50 cm over bunden. – Bestemmelsen bygger på målte bakterievoluminer og brug af ydergrænserne af P:tørvægt:volumen litteraturværdier. Et højeste estimat på 4% for P:tørvægt forholdet er anvendt. Kurveforløbet for bakterie fosfor afspejler altså også kurveforløbet i bakterievolumen.

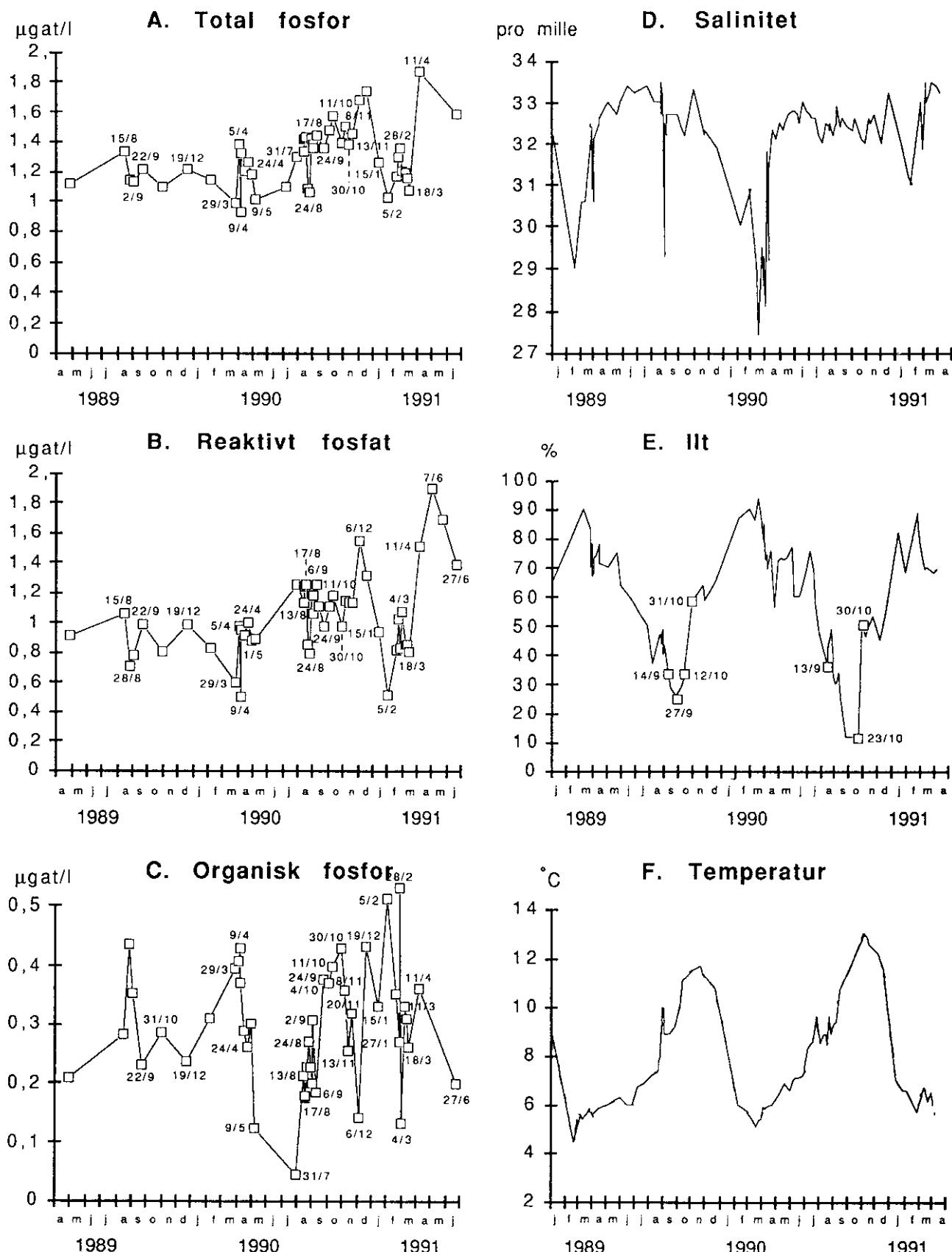


Fig. 11.7
A–F. Total, reaktivt og organisk fosfor i blanding af vand fra dybdeintervallet 10–50 cm over bunden, salinitet, ilt og temperatur målt 50 cm over bunden. 1989–1991.

ber beregnet ud fra samtlige data for 1980-erne (Ærtebjerg G. pers. medd.). Et vist vandskifte med vand fra tilstødende områder er der dog sket, idet der umiddelbart forud for det markante fald i ORG-P, mellem 23. oktober og 30. oktober, skete en stigning i bundvandets iltindhold fra 15–51%. For hele perioden fandtes et tydeligt salt-springlag.

Frigivelse af fosfor fra sedimentet

For ovennævnte periode viser TP en stigning på $0,28 \mu\text{gat l}^{-1}$. Dette kan ikke tilskrives udsynkende detritus eller tilførsel af vand med denne sammensætning, og det er endnu en bekræftelse på at der er tale om en fosforfrigivelse fra sedimentet. Denne kan enten ske direkte som RP eller som RP og ORG-P og hvoraf ORG-P om sættes i vandet.

Det stigende bakterieantal og den ændrede speciering af fosfor kan for denne periode derfor med rimelighed tolkes som en følge af bakteriel vækst og mineralisering i bundvand/sediment tillige med at der er sket frigivelse af fosfor fra sedimentet.

Tilstrømmende vands indflydelse på ORG-P og RP

Efter 6. december og frem til 5. februar 1991 stiger ORG-P samtidig med at TP såvel som RP falder. Dette forløb kan forklares ved indstrømning af Skagerrak vand typisk for årstiden i kombination med tiltagende opblanding med overfladevand. Dette medfører en fortynding af RP og tilførsel af ORG-P. Uden at kende bakterieantallet i det indstrømmende Skagerrak bundvand kunne et faldende antal også forklares med tilførsel af nyt vand med lavere bakterieantal.

Mikrobiel løkke i det bundnære vand

Det er velkendt at bakterier kan danne grundlag for en mikrobiel løkke (Fenchel 1988). I det bundnære miljø hvor der sker en koncentrering af udsynkende detritus samt generelt findes høje nærings-saltværdier og opløst organisk materiale, kunne de objektive betingelser for en bakteriebaseret fødekkæde tænkes opfyldt. Omvendt kan man indvende, at energitilførslen i form af potent organisk materiale er utilstrækkelig i et system der i travær af autotrofer må forlade sig på energien fra en udsynkende detritus af stærkt svigende kvalitet.

De observerede svingninger i såvel bakterieantal som bakterievolumen (bakterie-P) i Fig. 11.6A, B skulle i så fald koble med f.eks. heterotroft nanoplankton eller ciliater. Der blev imidlertid ikke i en eneste af bundvandprøverne fra 1990–1991 i dybdeintervallet 10–50 cm over bunden, registreret bakterieprædatorer. Derimod fandtes i et par prøver fra 31. juli 1990 afsuget med sprøjte umiddelbart over sedimentet i to HAPS kerner (0–0,5 cm over sediment) enkelte ciliater. Såfremt der eksisterer en mikrobiel løkke i det bundnære miljø, skal denne ud fra det foreliggende materiale søges i mm-cm snarere end i dm-m skala over sedimentet.

Bakterier og fytdetritus' andel af ORG-P og TP

Fig. 11.6A, B viser bakterieantal og bakteriebiovolumen, hvor sidstnævnte er udtrykt som fosforkoncentration ved brug af et øvre estimat på 4% (vægtbasis). Estimatet bygger på P:tørvægts:biovolu-

men-forholdene bestemt direkte på marine bakterier isoleret ved brug af ultracentrifugering (Børshøj *et al.* 1990). Herved søges et udtryk for bakteriernes maksimale andel af TP og ORG-P. Hvad den reelle pulje af bakterie-P er, vides imidlertid ikke dels fordi der anvendes en litteraturværdi hvis almennyldighed er usikker, dels fordi bakteriers P indhold kan variere med tiden som følge af ændrede omgivelsesfaktorer (Fenchel & Blackburn 1979). Med den valgte % ses bakterie-P at være tæt på eller at overstige ORG-P f.eks. 17. august 1990, 2. september 1990 og 6. december 1990. Dette indikerer at 4% nok er sat for højt. Forudsat der ikke sker store svingninger i bakteriernes P indhold i tiden, ser andelen af bakteriebundet fosfor ud til kun at udgøre en lille del af den samlede fosforpulje og en generelt lille men stærkt varierende del af den organiske fosforpulje.

Fytodetritus udgør ud fra de målte klorofyl koncentrationer i bundvandet (Fig. 11.4B) i størrelsesordenen $0,02 \mu\text{gat l}^{-1}$ som et generelt niveau, men under forårsbloomets udfald kan det beskrive hele den organiske P pulje eller mellem 1/3 og 1/2 af TP.

Relationer mellem TP, RP, ORG-P og bakterier i bundvandet

Forløbene af TP og RP i Fig. 11.7A og B ses at følge samme overordnede forløb, men ikke helt. I december 1989 og 1990 ser man, at der tilføres stationen vand med lavere salinitet og temperatur (Fig. 11.6D, F). TP og RP falder jævnt som følge af tilstrømmende Skagerrakvand og opblanding med overfladelaget, indtil det tidlige forår, hvor der sker indtrængning af salt bundvand. Forårsbloomets udsynkning ses tydelig i både 1990 og 1991. Fra april til november 1990 ses temperaturen at stige støt (Fig. 11.7F), et forløb man genfinder i TP og RP værdierne, men fra august til november følger RP ikke længere TP forløbet. ORG-P (Fig. 11.7C) ses i tidsintervallet derimod at følge det stigende temperaturforløb. Et egentligt bevis for en sammenhæng kan dog ikke gives. Faldet i ORG-P og stigningen i TP og RP fra 30. oktober – 6. december 1990 er diskuteret ovenfor i afsnittet "Mineralisering af ORG-P i bundvand og sediment".

Fra 30. oktober til 6. december viser de hydrografiske data ikke tegn på at der tilføres stationen kvalitativt anderledes vand. Springlaget skønnes i perioden til ca. 14 m og under antagelse af fuldstændig opblanding af bundvandet samt en TP konc. stigning på ca. $0,28 \mu\text{gat l}^{-1}$, fås et højeste estimat på ca. $0,12 \text{ g P m}^{-2}$ for sedimentets frigivelse af fosfor. Samtidig er der mineraliseret i størrelsesordenen $0,29 \mu\text{gat ORG-P l}^{-1}$ eller ca. $0,13 \text{ g P m}^{-2}$ i en vandsøjle på 14 m bundvand. Ved brug af et C:P masseforhold på 41 ækvivalenter dette en kulstofmængde på $5,2 \text{ g C m}^{-2}$ eller et teoretisk iltforbrug på ca. 20% frem til 6. december. Et sådant registreres hverken i det bundnære vand (Fig. 11.7E) eller i bundvandet som helhed. Forklaringen kan være, at der (på trods af hvad de hydrografiske data peger på) er sket tilførsel af kvalitativt nyt vand eller at de registrerede ændringer i RP og ORG-P er afgrænset til det bundnære vand. Hvis man tillægger den sidste forklaring størst vægt ligger sedimentets fosforfrigivelse måske en faktor 10

under de ovenfor beregnede $0,12 \text{ g P m}^{-2}$ for perioden. En teoretisk mulighed for fald i ORG-P konc. og dannelse af RP uden et iltforbrug kan tænkes at ske ved spaltning af polyfosfater. Polyfosfaternes andel af ORG-P i prøverne er ukendt.

5. februar – 18. marts 1991 ses effekten af forårsblooms udsynkning mest entydigt i TP efterfulgt af en evt. mineralisering i bundvand eller sediment med en kraftig stigning i RP frem til 7. maj 1991.

Sammenhænge mellem bakterieantal eller bakterievolumen, ORG-P og RP, (Figs 11.6A, 11.7C og 11.7B) ses tydeligt for datoer som 17. august 1990, 6. december 1990, 5. februar 1991 og 4. marts 1991.

Høje bakterietal synes således at kunne medføre omsætning af de organiske fosfor forbindelser, hvilket afspejles i stigninger i RP. Det samlede fosforindhold i bundvandet følger årsrytmen for tilstrømmende vand fra Skagerrak og er desuden et resultat af den kombinerede virkning af temperatur og tilført detritus på mineraliseringen i sediment og det bundnære vand.

Plantepigment, organisk kulstof, kvælstof og fosfor i sedimentet efter forårssedimentationen

I foråret 1991 undersøgtes effekten af det udsynkende forårsbloom på sedimentets indhold af bl. a. klorofyl, C, N og P, vandindhold, porositet og organisk stof. Størstedelen af forårsbloomet var sunket ud af vandsøjlen 4. marts 1991, hvor den første sedimentprøvetagning fandt sted. I de efterfølgende uger faldt sedimentationen til et lavt niveau og den 11. april 1991 fandt den anden sedimentprøvetagning sted. Der blev oparbejdet 9 horzionter i hver af 6 HAPS kerner ved begge prøvetagninger. I alle målte stofparametre sås det sedimenterede forårmaksimum i form af forhøjede overfladeværdier 4. marts 1991. Den 11. april var der lavere overfladeværdier samt en forskydning af de høje værdier ned i sedimentets øverste par cm. Især skete der fald i klorofyl som følge af den aftagende sedimentation og nedbrydning til phaeophytin. Phaeophytinen blev fra den 4. marts 1991 til den 11. april 1991 nedblandet i de øverste 2.5 cm. Men også i total kulstof, total fosfor og organisk kulstof og organisk fosfor sporedes dette billede. For organisk kvælstofs vedkommende sås et ubetydeligt fald i overfladen fra den 4. marts til 11. april samt en uforklarlig stor forskel i 4–6 cm dybde. Generelt må man sige at det kun er muligt at registrere udsynkningen i den aller øverste del af sedimentet. På trods af en betydelig stofomsætning i vandet over sedimentet tilføres dette registrerbare mængder af klorofyl og phaeophytin, C, N og P som grundlaget for sedimentets biogeokemiske omsætning.

11.4 Sammenfatning for stoftilførselsdelen

Fælder og bunddrys overfangst

Med opstilling af fælder tæt ved bunden gives der mulighed for at beskrive bunddyrenes fourageringsmiljø og de kvalitative ændringer gennem året, men samtidig tabes muligheden for en præcis kvantifi-

cering af den årlige tilførte mængde. (Her henvises til Bøjeprojekts beskrevne undersøgelse af vandmassens stof "overskud" i kapitel 10). Det sedimenterende materiale finder nemlig ikke altid blivende plads på bunden. Vandbevægelse og træge sedimenterings egen-skaber kan sætte materialet i fornyet suspension (rebound materiale) med gentagne bundfældninger til følge. Fældernes konstruktion forhindrer resuspension og giver derfor en "overfangst". Mange bunddyr har en effektiv indsamlingsadfærd som stimuleres af partikulær materialetilførsel. Hurtigt og effektivt kan de indsamle materialet i bundnær suspension og/eller afrense bundoverfladen. I denne sammenhæng repræsenterer fælderne dyrenes fouragerings betingelser, og den potentielle høst fra et afrenset overfladeareal.

Disse betragtninger introducerer samtidig baggrunden for havbundens meget store heterogenitet som således skabes af bunddyrenes "overfangst" og pletvise fordeling.

For bunddyrene kan "overfangst" være af varierende betydning. Forårsblooms alger synes at have en mindre udtalt rebound karakter end sedimenteret materiale på andre tider af året. "Overfangst" synes ikke i efteråret at kunne kompensere for lille tilførsel af levende plantemateriale, men store kulstofmængder kan måske tværtimod gøre det vanskeligere at udsortere den kvalitative komponent, jævnfør bunddyrenes langt bedre vækst uden for tidsrummet for maksimal sedimentation i august-september (Christensen & Kanneworff 1986). På dette tidspunkt var bakterietallet for bundvandet også lavt.

Størrelsen af sedimentationen

Skønnet for den samlede kulstoftilførsel (POC) i fælder incl. rebound materiale, vil fordele sig som 30 g C m^{-2} ved forårssedimenteringen og 150 g m^{-2} i den resterende del af året, med de 40 g alene i august. Klorofyl-C fordeler sig med 7 g m^{-2} i foråret og 6 g m^{-2} i resten af året.

POC målingerne er åbenlyst for høje, medens klorofylværdierne ser realistiske ud. Dette kan forklares ved at meget af klorofylet har kort levetid i rebound materiale (sandsynligvis kun få dage) medens refraktive kulstofpuljer kan udgøre en langlivet rebound pulje. Mellem pulserne i sedimentering i POC ses et meget konstant niveau på $0,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Hvis mængdeforøgelserne over dette basisniveau beregnes, vil den samlede årlige POC tilførsel være $80-90 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. Beregnet på et sådant rebound baggrundsniveau på $0,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ vil bundvandet respirere 50% af forårets (20 g C m^{-2}) og forsommernes (8 g C m^{-2}) stofpulje. Af august/septembers stofpulje (31 g C m^{-2}) respireres ca. 30%. En væsentlig del af stofnedbrydningen foregår derfor i bundvandet. Den resterende tilførte POC set i forhold til den estimerede årlige tilførsel på $80-90 \text{ g C m}^{-2}$ er med udgangspunkt i de 80 g C m^{-2} på $80-(28+31)=21 \text{ g C m}^{-2}$. 30% af denne kulstofmængde forudsættes også at blive respireret i bundvandet. Ialt tilføres sedimentet således ca. $45 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. Bundrespirationsmålinger i 1991 giver en lignende størrelse.

Størrelsen af fosfor-tilførslen til bunden

Ud fra klorofyl-kulstoffet og en respiration på 50% af kulstofbundet til fytodetritus, svarer dette til $0,085$ og $0,073 \text{ g P m}^{-2}$ for hhv. forårssituationen og den resterende del af året eller samlet ca. $0,16 \text{ g P m}^{-2}$ for hele året. I beregningen er anvendt et Redfield C:P masseforhold på 41. I foråret 1991 blev det samlede P udfald målt til $0,1 \text{ g P m}^{-2}$ over 33 dage. Et andet estimat opnås ud fra den maksimale klorofylpulje i vandmassen umiddelbart før sedimentationen i foråret 1991. Dette giver $0,24 \text{ g P m}^{-2}$ tilført det bundnære miljø under den forudsætning at der ikke sker tab af fosfor under udfaldet.

Udover bidraget fra fytodetritus må man forestille sig fosfor tilført i form af forskellige mineraler og delvis nedbrudt organisk materiale i det udsynkende detritus. Størrelsen af denne fraktion er vanskelig at vurdere eksakt, men ud fra det målte udfald af POC kan man foretage et estimat. Til ovennævnte $0,16 \text{ g m}^{-2}$ fra fytodetritus skal altså lægges en POC komponent.

Ved brug af et organisk C/P masseforhold på 152 bestemt i sedimentets øverste 0–0,5 cm 11. april 1991 på den ikke fytodetritusbaserede C fås en tilført fosformængde på $0,30 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. Sammen med de $0,16 \text{ g P m}^{-2}$ fra fytodetritus fås en samlet tilførsel på $0,46 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$.

Forholdet mellem sementeret kulstof og klorofyl

Det generelt stigende forhold mellem kulstof og klorofyl fra forår til efterår er både en funktion af den gradvise opbygning af et mere effektivt nedbrydersystem i vandmassen, men også en følge af et organismeskift fra kiselalger til furealger. Strukturelle kulstoffer er skeletbygningsmateriale hos furealger. Det er desuden velkendt, at furealgers celluloseskelet adskilles i vandet (Abele 1988) og at intakte furealger sjeldent ses i sedimentfælder. Hansen (1991) beskrev at biomassen af heterotrofe furealger var særlig høj i slutningen af august (60–70% af algebiomassen). Det meget store kulstof/klorofyl forhold i august må ses som det samlede resultat af disse forhold. Der ses en tilsvarende effektiv nedbrydning i april, men under andre betingelser og med små alger som producenter (Fig. 11.5).

Grænseflade bloomets betydning for sedimentationen

Bjørnsen & Nielsen (1991) beskriver subsurface bloomet af *Gyrodinium aureolum* midt i august 1990. Bloomet ses i 14 m dybde, turmovertiden for biomassen er 1 dag og den heterotrofe aktivitet er lav. Biomassebestemmelse blev i vores undersøgelse foretaget ved hjælp af hhv. coulter counter og ud fra fluorescensprofilerne. De viste for august måned omkring 1 g C m^{-2} .

Grænseflade bloomet må betragtes som "ny produktion" *in sensu* Dugdale & Goering 1967 placeret i grænselagets opadrettede næringssaltstrøm. Sammenholdt med den lave heterotrofe aktivitet kan en stor del af planteproduktionen eksporteres til bundvandet hvor den egentlige nedbrydning må foregå. I august findes en tilsvarende stor klorofylmængde i vandmassen over grænseflade bloomet og da den målte primærproduktion er så stor som 2 g C m^{-2}

$^2 \text{ d}^{-1}$ kan en sedimentationsværdi korrigeres for rebound materiale på $1,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ være sandsynlig. Som tidligere nævnt respireres 30% af kulstoffet i bundvandet og resten deponeres i bunden. Udsynkningen af grænseflade blooms førte til stigninger i såvel syreforhold som bakterieantal.

Detritus og bakterier i bundvandet

Bakterieantallet i bundvandet var mindre eller i samme størrelsesorden som det der generelt blev fundet i pelagialet på stationen.

I perioder med betydende sedimentation af fytodetritus varierede bakterieantal såvel som bakteriebiovolumen på samme måde som syrefaktoren i såvel fælder som i bundvand. At det netop er syrefaktoren der korrelerer med bakterieantallet og volumen viser, at det er de levende eller helt friske alger, der har betydning for bakterieantallet og bakterievoluminet i bundvandet enten direkte ved at tilføres med det udsynkende detritus eller indirekte gennem detritus' stimulation af bakterierne i bundvandet.

Bakteriel omsætning af fosfor

Udsynkende fytodetritus er ikke den eneste kilde til bakteriel vækst. I november-december 1990 registreredes bakteriel vækst og mineralisering af ORG-P til RP. Puljen af ORG-P var ved periodens begyndelse stor, og tillige med den høje temperatur har betingelserne for udnyttelse af denne kulstofkilde været til stede. Det er ikke ud fra det foreliggende muligt at sige, hvor stor en andel af ORG-P der direkte eller indirekte stammer fra sedimentet. Dette forhold vil blive diskuteret senere.

Det samlede fosforindhold i bundvandet ser ud til at følge årsrytmen for tilstrømmende vand fra Skagerrak overlejret af den kombinerede virkning af temperatur og tilført detritus på mineraliseringen i sediment og det bundnære vand.

Bakterier og fytodetritus' andel af ORG-P og TP

Andelen af bakteriebundet fosfor udgjorde kun en lille del af den samlede fosforpulje og en generelt lille men stærkt varierende del af den organiske fosforpulje. Fytodetritus kan i forårssituationen gøre rede for hele den organiske fosforpulje, og i størrelsesordenen 1/2 - 1/3 af den samlede fosforpulje. For året som helhed er fytodetritus uden betydning ($0,02 \mu\text{g atP l}^{-1}$).

Mikrobiel løkke i det bundnære vand

Det har ikke været muligt at konstatere tilstedeværelsen af en mikrobiel løkke i det bundnære vand indenfor en skala af 10-50 cm over bunden. Dette kan forklares med, at der i lange perioder ikke tilføres det bundnære system tilstrækkelig energi i form af let omstættelige exudater og opløst organisk stof fra døde eller døende organismer. Dette peger på, at der i størstedelen af året må ske betydelig nedbrydning af det udsynkende detritus på dets vej mod bunden. De målte syrefaktorer og POC sammenholdt med pigmentværdierne i bundvandet og bundfælder peger alle i denne retning.

11.5 Mineralisering og omsætning af fosfor i sedimentet

Resultater

I det følgende forsøger vi med fosfor som eksempel, at behandle nogle af de sammensatte problemstillinger der er knyttet til den benthisk pelagiske kobling og transformation mellem fosforspecies i sedimentet. Det undersøgte sediment kan karakteriseres som et stærkt bioturberet sandet muddersediment med blødbundsarter som *Amphiura filiformis* og *Amphiura chiajei* som de mest dominerende. Af andre skal nævnes *Brissopsis lyrifera*, *Pectinaria auricoma* og *Polyphysia crassa*.

Sedimentets indhold af fosfor

Fig. 11.8 viser total fosfor, uorganisk fosfor og organisk fosfor i 12 HAPS kerner fra 4. marts og 11. april 1991. Total fosfor bestemmes udført i februar, september og november 1990 samt juli 1991 viser et lidt lavere niveau i overfladen. Puljerne bestemt 4. marts og 11. april 1991 anvendes i det følgende – på trods af den synlige effekt af forårsbloomet i de øverste horisonter – som repræsentative for total fosforpuljen på årsbasis på stationen. Dette niveau for total fosfor er af samme størrelse som fundet i sandet mudder i Kiel Bugt (Baltzer 1986), men 2–3 gange mindre end hvad man har fundet i Århus Bugt (Jensen & Andersen 1991, Mortensen & Rasmussen 1991). Organisk fosfor bestemt efter Andersen 1976, udgør kun mellem 20 og 30% af det samlede fosforindhold i det undersøgte Kattegatsediment. Til sammenligning udgør organisk kulstof og kvælstof størstedelen af sedimentets totale C og N puljer. Sedimentets indhold af organisk C og N var på hhv. 1287 g m^{-2} og 110 g m^{-2} i dybdeintervallet 0–13 cm.

Sekventiel ekstraktion af fosfor i sedimentet

Fosfors fordeling på forskellige bindingsformer i sedimentet blev undersøgt med en nyudviklet metode for sekventiel ekstraktion af fosforpuljer i marint sediment (Jensen & Andersen 1991, Psenner *et al.* 1988). Fraktionerne definerer kemisk forskellige fosforforbindelser som også er funktionelt forskellige (Jensen & Andersen 1991). Der anvendes friskt – anaerobt homogeniseret – sediment.

Trin 1: NaCl fraktion. Anoxisk udrystning i kunstig NaCl opl. med *in situ* salinitet – svarer til fosfor frigivet under resuspension og kaldes her let adsorberet P.

Trin 2: BD fraktion. Anoxisk udrystning i en bikarbonat dithionit opl. reducerer redoxfølsomme forbindelser f.eks. jern- og mangan oxider/hydroxider – svarer til den potentielle fosforfrigivelse under anoxiske forhold og kaldes her for jern-P.

Trin 3: NaOH fraktion. Oxisk udrystning med NaOH eks-traherer fosfor sorberet til f.eks. aluminiumoxider og lermineraler samt en organisk fosforpulje formodent-

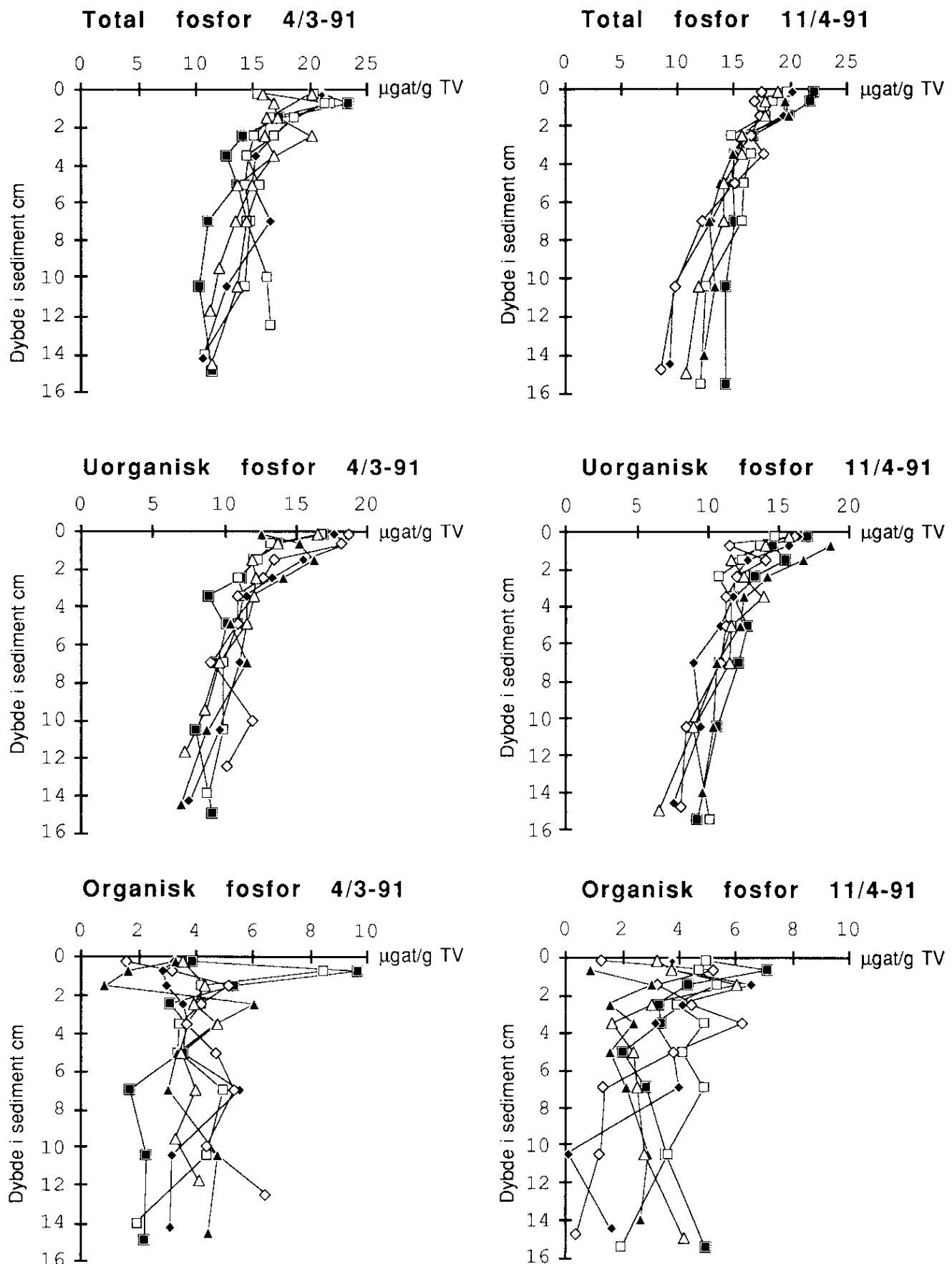


Fig. 11.8
Total, uorganisk og organisk fosfor i sedimentet 4. marts og 11. april 1991.

lig bestående af bakterie- og algebundet fosfor – den uorganiske pulje kaldes her ler-P.

- Trin 4: HCl fraktion. Oxisk udrystning med HCl ekstraherer fosfor bundet til f.eks. Ca og Mg forbindelser – svarer til fosfor bundet i nydannede såvel som gamle mineraler f.eks. apatitter og kaldes her for Ca-P.

I disse undersøgelser bestemtes TP og RP i alle ekstrakter. Summen af ekstrakternes IRP henføres til fosfor af organisk oprindelse selv om dette kun er vist entydigt i NaCl- og NaOH fraktionerne (Jensen & Andersen 1991). BD fraktionens IRP kan dog forklares ved mekanisk og osmotisk destruktion af bakterier og alger under BD ekstraktionen. Denne pulje IRP tilhører derfor sandsynligvis NaOH fraktionen ligesom NaCl-IRP kan være overestimeret eller fremkommet på lignende vis. De tre første fraktioners IRP udgør generelt mellem 60 og 90% af den samlede IRP pulje. Den resterende fosforpulje efter trin 4 bestemtes i disse undersøgelser ud fra differensen af summen af fraktionernes TP puljer og så den efter Andersen 1976 parallelt bestemte totale fosfor i sedimentet. Dette residualfosfor viste sig for flere horisonters vedkommende negativt med nogle få procent. I horisonter med negativt residual er mankoen fordelt relativt på fraktionernes procentvise fordeling. Der er generelt tale om ubetydelige justeringer der ikke flytter ved de konklusioner der kan drages af disse resultater.

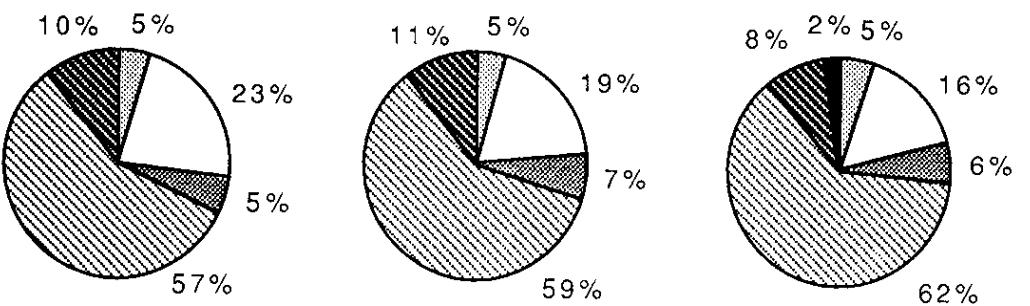
Der blev udført fraktioneringsforløb i november 1990 på 3 HAPS kerner opdelt i 3 dybder, samt i juli 1991 på 4 HAPS kerner opdelt i 9 dybder. November resultaterne viser principielt samme billede som juli resultaterne bortset fra at NaCl fraktionen i juli generelt var større. Resultaterne for juli 1991 antages derfor repræsentative for året som helhed.

Resuspensionshændelsers betydning for bundvandets fosforindhold

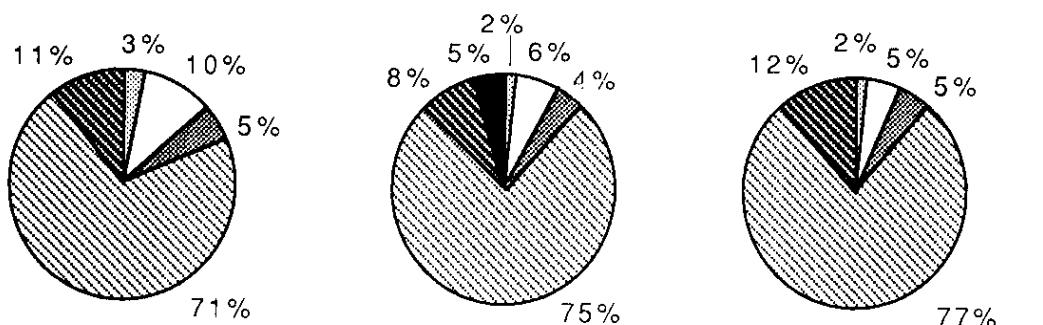
Fig. 11.9 viser gennemsnits resultaterne af sediment fraktioneringen 4. juli 1991. Man ser at den let adsorberbare fraktion falder fra 5% i sedimentets øverste 2 cm til 1% i dybden. En hændelse hvor den øverste cm af sedimentet bringes i suspension som følge af voldsom strøm i bundvandet, kan føre til en koncentrationsforøgelse i de nederste 15 m bundvand på ca. 17% eller hvis der er tale om totalomrøring ca. 12%.

Den jernbundne fosforpuljes indflydelse på bundvandets fosforindhold under iltsvind

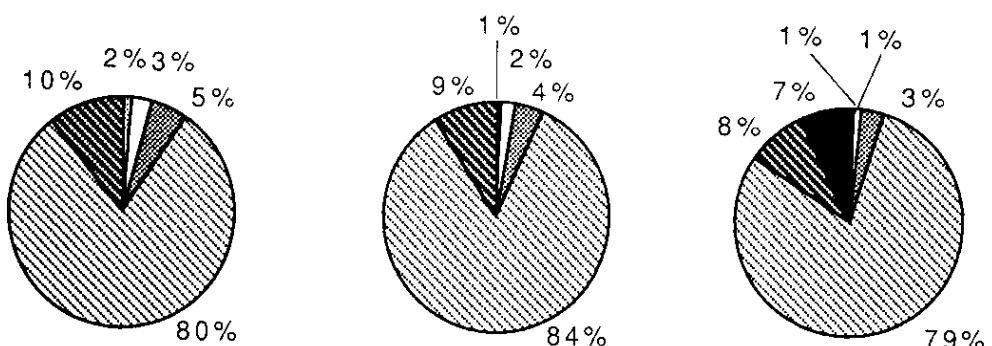
Det jern- og mangan bundne fosfor (Fig. 11.9) udgør den næststørste og relativt mest variable fraktion, hvilket hænger sammen med redoxpotentialets fald ned gennem sedimentet (Fig. 11.10A). En total frisætning af denne pulje til hele vandfasen kunne forøge koncentrationen med en faktor 2,3. En frisætning til bundvandet (nederste 15 m) kunne forøge koncentrationen med en faktor 4, men en sådan hændelse er urealistisk. Anoxiske fluxforsøg viste (se senere) at der f.eks. ved 3 ugers iltsvind (her menes helt iltfri) kan frisættes i størrelsesordenen $0,4 \text{ g P m}^{-2}$ hvilket svarer til en koncentrationsforøgelse i bundvandet på ca. 60%. Jernpuljens potentiale



A horisont 0-0,5 cm B horisont 0,5-1 cm C horisont 1-2 cm



D horisont 2-3 cm E horisont 3-4 cm F horisont 4-6 cm



G horisont 6-8 cm H horisont 8-13 cm I horisont 13-16,6 cm

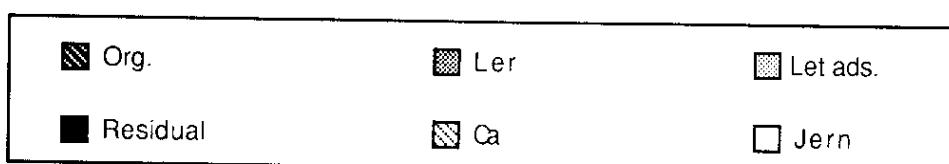


Fig. 11.9
Fosfors procentvise fordeling på fraktioner i 9 sedimenthorisonter.

Lermineraler og organisk (IRP) fosfor i sedimentet

Ca – Mg bundet fosfor som udtryk for sedimentets blivende P sedimentation

for frigivelse er derfor af stor betydning i forbindelse med iltsvindshændelser.

Andelen af fosfor bundet til lermineraler er konstant ned gennem sedimentet (Fig. 11.9). Det samme gælder organisk bundet fosfor (IRP), hvilket betyder at der sker et absolut fald som følge af det faldende totale fosforindhold (Fig. 11.8). Falder i den organiske fosforfraktion (IRP) kan tilskrives mineralisering.

Den Ca- og Mg bundne fosforpulje (Fig. 11.9) er langt den største af alle, og udgør selv i overfladen over halvdelen og stigende til ca. 80% i dybden. Man ser at fosfor i dybden næsten udelukkende består af denne fraktion sammen med organisk bundet fosfor, lidt ler-P og evt. noget ikke defineret residual fosfor. Det fosfor der blivende sedimenteres er således knyttet til refraktært organisk materiale, lermineraler og apatitter samt evt. forbindelser som struvit og vivianit. Den store andel af Ca-Mg bundet fosfor i overfladen kunne tyde på, at en betydelig tilførsel sker i form af refraktært mineralsk materiale.

Larsen (1986), foretog en korrelation mellem sedimentakkumulationsraten $\text{gTV m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ og netto akkumuleret fosfor. Materialet er for Kattegats vedkommende begrænset, men viste for Sundet og Bælthavet som helhed en generel positiv korrelation, hvilket Larsen tolker som at den lokale netto fosfor akkumulation i højere grad styres af områdets fysiske betingelser for sedimentation end af kemisk-biologiske faktorer. Når man ser på de absolutte Ca-Mg bundne fosforpuljer ned gennem sedimentet så udgør disse en konstant mængde, hvilket sammen med den faldende totale fosfor mængde forklarer den stigende procentvise andel. Denne fraktion kan forklare den langt overvejende del af den blivende sedimenterede fosfor (se herom senere). Inert mineralsk materiale kan tænkes at stamme fra fosforholdigt sediment eroderet fra havbund eller kystzone i Kattegat eller ved import fra Østersøen, hvorfra en sådan intern erosion er rapporteret (Larsen 1986), men for Kattegats vedkommende spiller især tilførsel fra Nordsøen en rolle (Madsen & Larsen 1986).

Dynamik mellem fosforfraktioner

Med det udsynkende detritus tilføres uorganiske såvel som organiske partikler til sedimentet. Inert erosionsmateriale og refraktivt organisk stof vil indgå som en "død" fosforpulje i sedimentets øverste del. Man må formode at det især er P knyttet til friskt organisk materiale, let ads. P og jern-P puljerne der er dynamiske m.h.t. omsætning af fosfor – f.eks. i form af mineralisering af organisk stof og frisætning af RP som derpå indgår i dynamiske uorganiske fosforpuljer som f.eks. jern-P. En forøget tilførsel til sedimentet i form af organisk bundet P må derfor forventes først at afspejles i form af en stigning i disse dynamiske puljer. Dernæst i forøgede fluxe ud af sedimentet og først på længere sigt i form af forøget netto akkumulation i dybden som følge af stigende porevandskoncentrationer og forøget udfældning af fosforholdige mineraler.

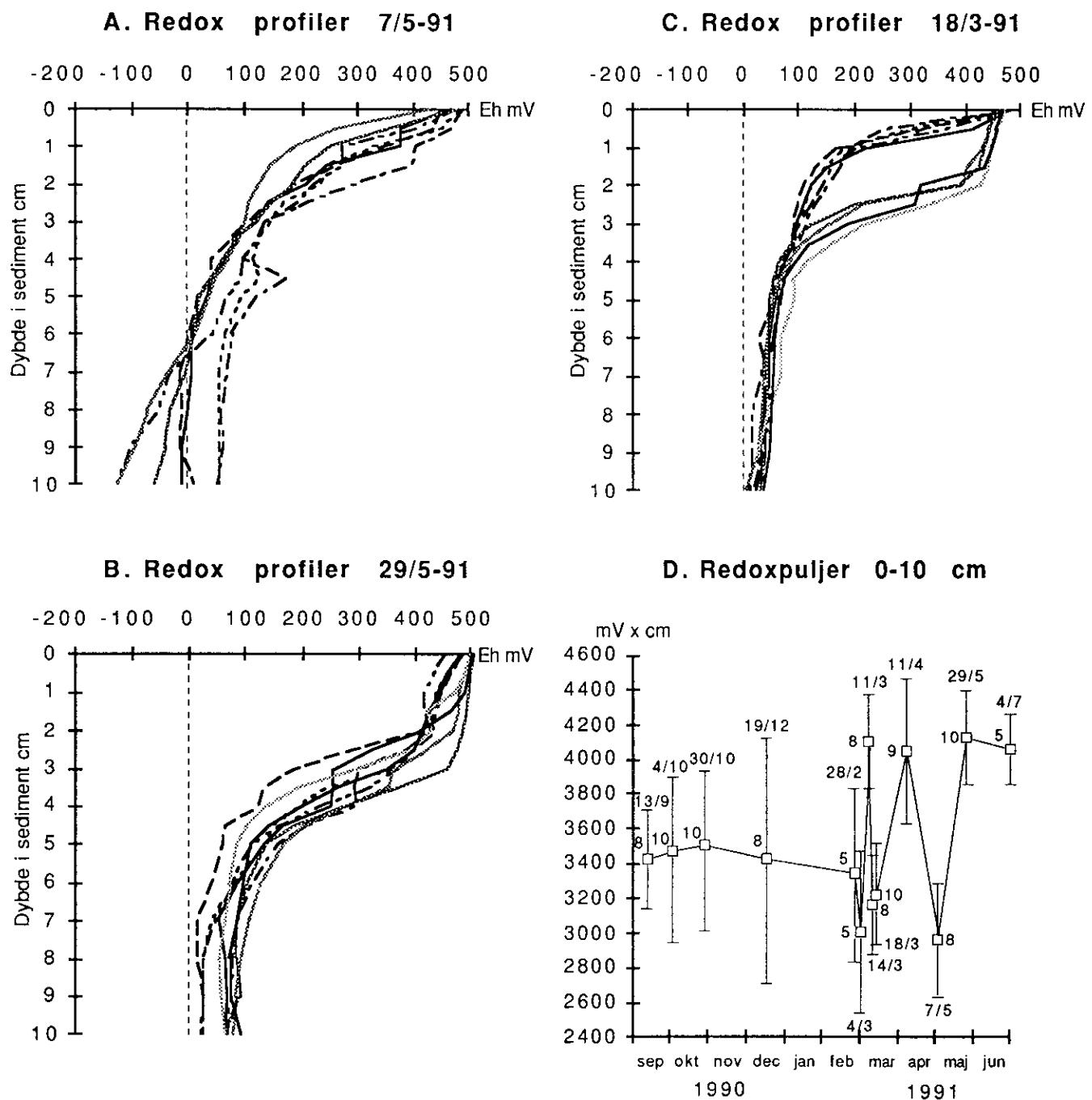


Fig. 11.10

Redoxmålinger på HAPS bundprøver. A. Dato med lavest målte redoxværdier. B. Dato med højest målte redoxværdier. C. Makrofaunas effekt på redoxværdier. – Øverste kurver målt på kerne med "mange huller", nederste kurver på kerne med "få huller" som udtryk for mængden af dyr i sedimentet. D. Variationen i "redoxpuljen" gennem året. – 95% konfidensgrænserne angivet sammen med antal profiler som de enkelte datoers værdier bygger på.

Sedimentets redoxforhold

Sedimentets redoxpotentiale blev målt fra september 1990 til juli 1991. Fig. 11.10A og B viser profilerne for datoerne for de hhv. højeste og laveste redoxpotentialer over hele året. De 2 målte kerner i Fig. 11.10A indeholdt få slangestjerner medens kernerne i Fig. 11.10B indeholdt mange. Ændringer i sedimentet over de 3 uger der er mellem målingerne kunne også være en forklaring, men når man betragter Fig. 11.10C hvor samme resultat ses samme dag, men i 2 forskellige kerner må dyrene tillægges stor betydning for sedimentets redoxforhold og ikke mindst heterogeniteten heri. Almindeligvis sker det største fald fra ca. 450–150 mV indenfor de øverste par cm for derpå at stabiliseres på mellem 0–100 mV i 6–10 cm dybde.

For at vurdere udviklingen gennem året er arealet under de enkelte datoers gennemsnits-redox kurve ned til -200 mV beregnet i 0–10 cm dybde. Der er tale om en relativ størrelse med dimensionen mV \times cm. På Fig. 11.10D er variationen over året i denne "redoxpulje" vist med de respektive 95% konfidensgrænser. Man ser at der på trods af de meget lave iltværdier i bundvandet i september og oktober 1990 (Fig. 11.7E) ikke sker målelige fald i redoxpuljen. Derimod sker der store fluktuationer omkring og et stykke tid efter forårssedimentationen, et forhold der som nævnt ovenfor først og fremmest må tilskrives makrofaunaen og her i kombination med tilførslen af store mængder fytoplitter.

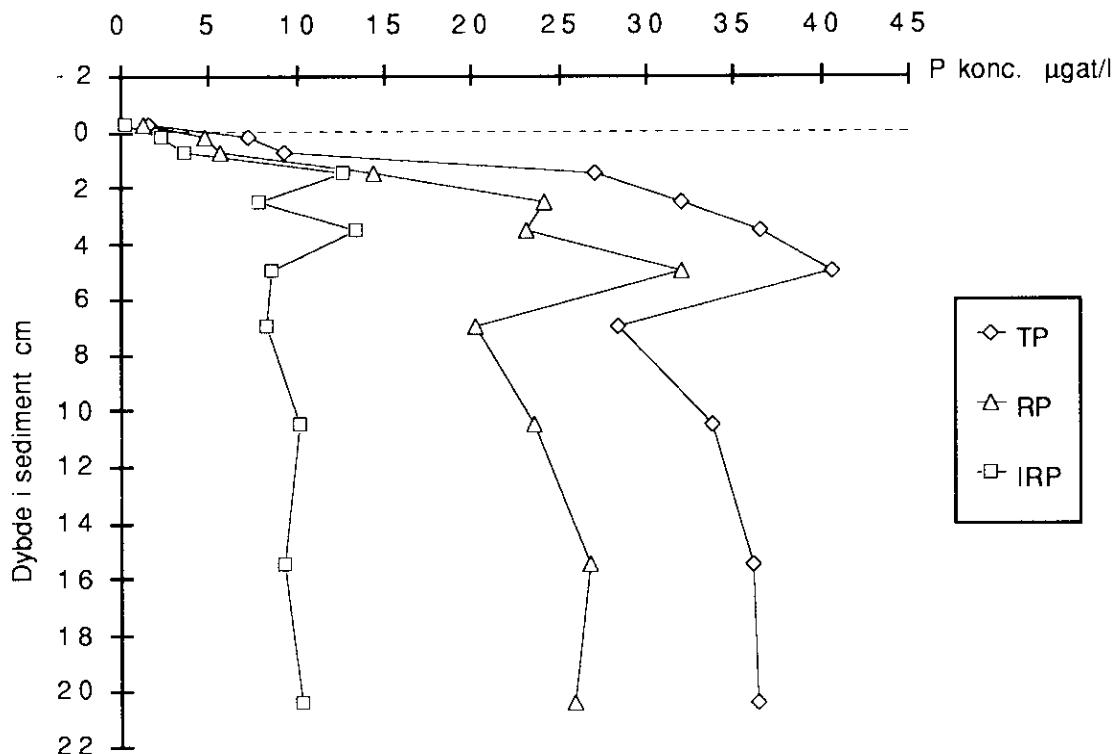


Fig. 11.11

Porevandets indhold af total, reaktivt og "ikke reaktivt" fosfor november 1990 sammen med de tilsvarende værdier i bundvandet 0–0,5 cm over sedimentet. Gennemsnitsværdien af 3 HAPS kerner vist. Porevand blev anoxisk isoleret. Alle prøver 0,45 µm filtreret.

Porevandets indhold af RP og ORG-P

Kattegatsedimentet er generelt oxyderet ($Eh > 0$ mV) og med et stort udbredelsesområde for processer som denitrifikation og nitratreduktion, manganreduktion og jernreduktion. Der ses stor variation selv inden for korte afstande (cm-dm). Denne heterogenitet bliver mest udtalet i forbindelse med forårets tilførsel af detritus og kan her stedvis bringe redoxpotentialet ned mod -100 mV i dybder større end 8–10 cm. De anvendte grove elektroder gør at der ikke registreres mikronicher med lave redoxpotentialer i den øvre oxiske zone. Eksistensen af sådanne niches indebærer at sedimentets heterogenitet reelt er langt større end hvad disse redoxmålinger viser.

I november 1990 undersøges porevandets indhold af TP, RP, Fe(2), Fe(3), NO_2 , NO_3 og NH_4 i 3 HAPS kerner (1 kerne 8. oktober og 2 kerner 13. november). Porevandet blev isoleret anoxisk i alle horisonter.

Fig. 11.11 viser gennemsnitsværdierne i de 3 kernes TP, RP og differensen IRP sammen med de tilsvarende gennemsnitsværdier i den nederste halve cm vand over sedimentet. Man ser, at der må ske en diffusionsbetinget flux ud af sedimentet af både RP og IRP som følge af de markante gradienter over sediment-vand grænsefladen. Man bemærker koncentrationsstigningerne i sedimentets øverste par cm. Dette tyder på, at der sker en produktion af RP og IRP i disse dybder. Foruden 8. november 1990 og 13. november 1990 registreredes RP koncentrationsgradienten mellem sedimentets øverste 0–0,5 cm og vandet 0–0,5 cm over sedimentet 28. februar 1991, 11. april 1991 og 4. juli 1991. På diffussiv basis foregår der altså sandsynligvis en RP nettoflux ud af sedimentet over hele året.

Opløselighedsprodukter og udfældning af fosforforbindelser

Fig. 11.12 viser RP sammen med $\text{Fe}(2)+\text{Fe}(3)$ og NH_4 . Toppene i kurveforløbene af RP og $\text{Fe}(2)+\text{Fe}(3)$ kunne tyde på, at der sker en produktion som følge af mineralisering i sedimentets øverste del samtidig med at der mod overfladen sker en fjernelse som følge af kontakt med det ovenliggende vand eller udfældning af fosfor sammen med jern- og mangan oxider/hydroxider som følge af de højere redoxpotentialer i sedimentets øverste del. I dybden vil $\text{Fe}(3)$ kunne reduceres af jernreducerende bakterier. At man ser et fald i $\text{Fe}(2)+\text{Fe}(3)$ med dybden kan forklares med $\text{Fe}(2)$'s evne til i mikronicher eller i dybden, at danne udfældninger ved lavere redoxpotentialer f.eks. vivianit ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$), whitlockit ($(\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{FeCO}_3)$ og ikke mindst jernsulfid (FeS) og pyrit (FeS_2). For fosfors vedkommende kan de betydnende koncentrationer af såvel PO_4 , $\text{Fe}(2)+\text{Fe}(3)$ og NH_4 foruden ovennævnte $\text{Fe}(2)$ -fosforforbindelser, teoretisk føre til dannelse af struvit ($\text{MgNH}_4\text{PO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$), hydroxylapatit ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$) og reddingit ($\text{Mn}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$) (Aller 1980). M.h.t. hydroxylapatit og whitlockit påpeger Aller, at udfældningen af disse forbindelser forhindres rent kinetisk i havvand. Omvendt diskuterer Berner (1980) betydningen af tilstede værelsen af CaCO_3 partikler som kim for apatit udfældning. Sedimentets carbonatindhold er på ca. 0,1% af tørvægten, men dertil kommer talrige synlige nedknuste skalfragmenter. Det samlede kurveforløb for fosfor med et lokalt maksimum og lavere koncen-

trationer derunder, kunne tyde på at der sker fældningsreaktioner i den mere reducerede del af sedimentet (Berner 1980).

En beregning af hvorvidt opløselighedsproduktet for f.eks. vivianit og struvit faktisk er overskredet med de aktuelt målte koncentrationer af PO_4 , $\text{Fe}(2)+\text{Fe}(3)$ og NH_4 kræver imidlertid, at der tages hensyn til alle betydende ioner i en aktivitetsberegnning. Desuden gælder de almindeligvis anvendte formler for beregning af opløselighedsprodukter ud fra opløselighed, kun for stærke syrer. For en svag syre som fosforsyre formindskes anionkoncentrationen p.g.a. reaktion med vand, hvilket gør at fosfater faktiske opløselighedsprodukter er mindre end de beregnede ud fra forbindelsernes oploselighed. Endelig er det et problem at finde en troværdig tabelværdi for fosformineralernes opløselighedsprodukter i det aktuelle sedimentmiljø. For Bojestationen foreligger der ikke undersøgelser m.h.t. sammensætningen af fosformineraler.

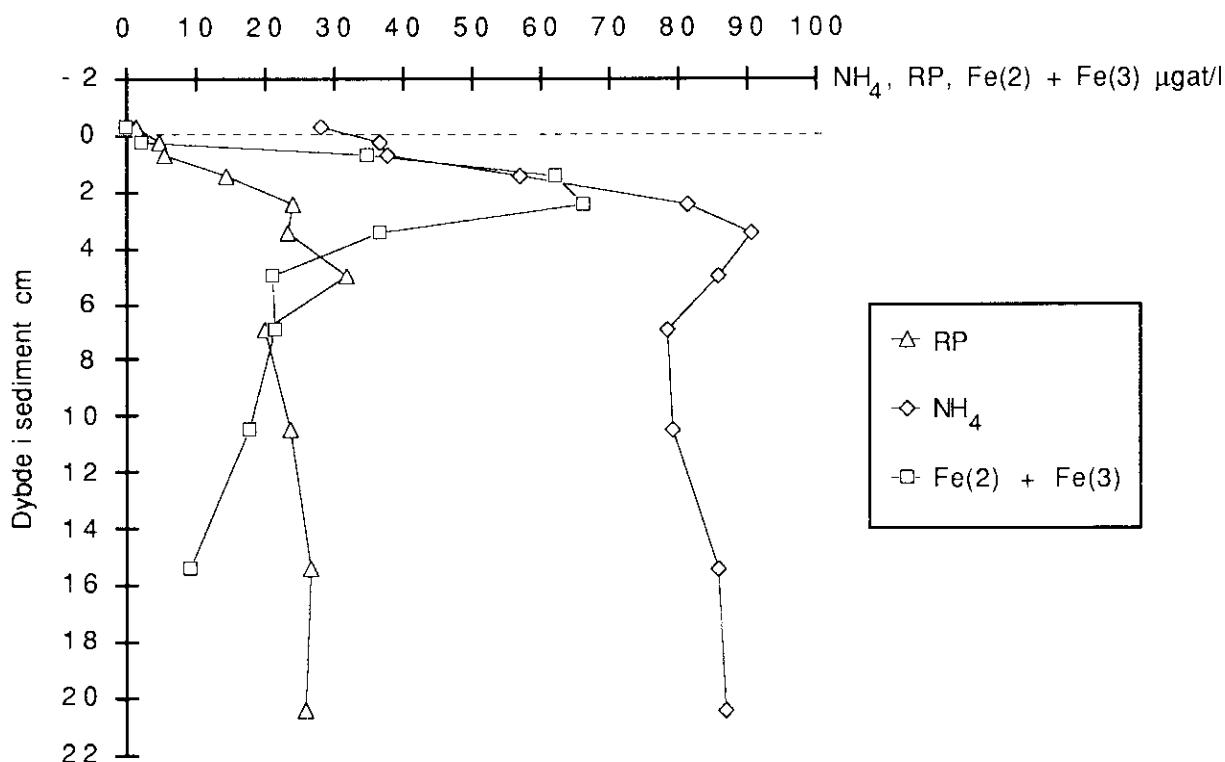


Fig. 11.12

Porevandets indhold af RP, $\text{Fe}(2)+\text{Fe}(3)$ og NH_4 sammen med værdierne i bundvandet 0–0,5 cm over sedimentet. Gennemsnitsværdien af 3 HAPS kerner vist. Porevand blev anoxisk isoleret. Alle prøver 0,45 μm filtreret.

Sediment-vand fluxe og indvirkende faktorer generelt

Med udsynkende detritus føres fosfor til sedimentet, hvor det opblandes i de øverste cm som følge af den bioturberende makrofaunas aktivitet. Det organiske stof mineraliseres af bakterier gennem en række redoxbetingede omsætningsprocesser (Stumm & Morgan 1981) eller ekskretes fra meio- og makrofauna.

Denne fosfor danner tillige med *in situ* koncentrationerne af betydende ioner i forbindelse med fosfors opløseligheds- og udfæld-

ningsreaktioner samt aktive overflader for adsorptions/desorptionsprocesser, sedimentets aktuelle porevandskoncentration.

Det bioturberede sediment vil have en tidsafhængig struktur med en stadig allokering af partikler mellem forskellige redoxregimer. Herved dannes en mosaik af mikronicher (Aller 1988). Mere permanente rørstrukturer virker som en indkrængning af sedimentoverfladen selvom der i sådanne gange sker store svingninger i f.eks. iltindholdet (Kristensen 1988).

Tilsammen accelererer makrofaunaen sedimentets mineralisering og sediment-vand udveksling tillige med at de interne fosforfluxe forøges. Gennem ventilationsstrømme og diffusion, er porevandet i kontakt med det bundnære vand, hvor netto stoftransporten kan estimeres ud fra koncentrationsmålinger i kendt volumen.

Den store heterogenitet sandsynliggør endvidere, at der samtidig og selv i tætliggende områder af sedimentet, foregår opløseligheds- og fældningsprocesser tillige med mineralisering. Alt efter disse områders placering og kontakt med bundvandet vil der etableres samtidige og modsat rettede strømme af fosfor mellem sediment og vand i forskellige områder af sediment-vand interfasen.

Sådanne strømme kan også etableres som følge af forskellig speciering mellem fosforforbindelser der strømmer ud af sedimentet (efflux) og fosforforbindelser der strømmer ind i sedimentet (influx). Endelig kan en efflux af opløste species evt. føre til partikeldannelse i det bundnære vand, hvorfra disse partikler kan føres tilbage til sedimentet som en partikulær influx. Dette kunne evt. ske ved at makrofaunaens respirationsstrømme fører reduceret jern- og mangan til bundvandet. Her vil der kunne ske oxidation og efterfølgende flokkulation af f.eks. amorse mangan oxider/hydroxider, hvortil bl.a. fosfor kan associeres (Davison & Tipping, 1984).

Oxiske og anoxiske fluxe og sedimentvand ligevægte

Der skelnes ofte mellem oxiske og anoxiske fluxe af fosfor. Hermed menes om forholdene over sedimentet er oxiske eller anoxiske i tidsintervallet hvor fluxen bestemmes. De forskelle der registreres mellem oxiske og anoxiske fluxe kommer i virkeligheden til veje gennem et kompliceret samspil mellem makrofaunaens reaktion på de anoxiske forhold (adfærdsændring, mortalitet), ændringer i den relative udbredelse af områder med høje og lave redoxværdier og inducerede skift i de mikrobielle omsætningsveje. Desuden vil de ikke-biologiske partikelrelaterede adsorptions/desorptions og fældnings/opløsnings processer der bufrer fosfor i porevandet (Froelich 1988) kunne tænkes at ændres i takt med at der sker forskydninger i porevandets ionsammensætning. Fig. 11.13 viser resultatet af 8 inkubationsforsøg med P-32, hvor der efter nogen tid blev etableret iltsvind. Den tilsatte tracer faldt først mod et ligevægts-niveau som udtryk for at samme specifikke aktivitet er ved at etableres i alle fosforkompartments. Efter iltsvindet ses stigende koncentrationer i vandfasen som udtryk for en markant ændring i sedimentets fosforbindingsevne.

Nitrats indvirkning på fosforfluxe

For det aktuelle Kattegatsediment viser dette den store betydning af de redoxfølsomme puljer – i god overensstemmelse med resultaterne fra fosforfraktioneringen. Man ser desuden at kraftig bioturbation bevirker en klart større fjernelsesrate af P-32 gennem forøget kontakt mellem sediment og vand (1 stk. *Brissopsis lyrifera* i kerne nr. 7).

Tilførslen og puljestørrelserne af oxyderende ækvivalenter så som NO_3^- , $\text{Mn}(4)$, $\text{Fe}(3)$ og SO_4^{2-} kan først og fremmest tænkes af betydning for fosforfluxene ved et skift fra oxiske til anoxiske forhold. I Kattegatsedimentet er det især jern- og mangan oxider/hydroxider i de øverste cm der indeholder den labile redoxfølsomme fosforpulje (se tidligere afsnit ang. fraktionering). Manganreducerende bakterier (Berner 1980, Davison & Tipping 1984) og jernreducerende bakterier (Sørensen 1982, Nealson 1983) vil med faldende redoxpotentiale udnytte hhv. $\text{Mn}(4)$ og $\text{Fe}(3)$ som elektronacceptorer i forbindelse med organisk stofomsætning (Stumm & Morgan 1981). Her ved falder overfladelagets evne til at tilbageholde fosfat som tilføres fra mere reducerede områder af sedimentet eller som produceres i sedimentets øverste del. Den overordnede sammenhæng mellem jern og fosfor ved skiftet fra oxiske til anoxiske forhold blev tidligt beskrevet af Einsele & Vetter (1938) og Mortimer (1941).

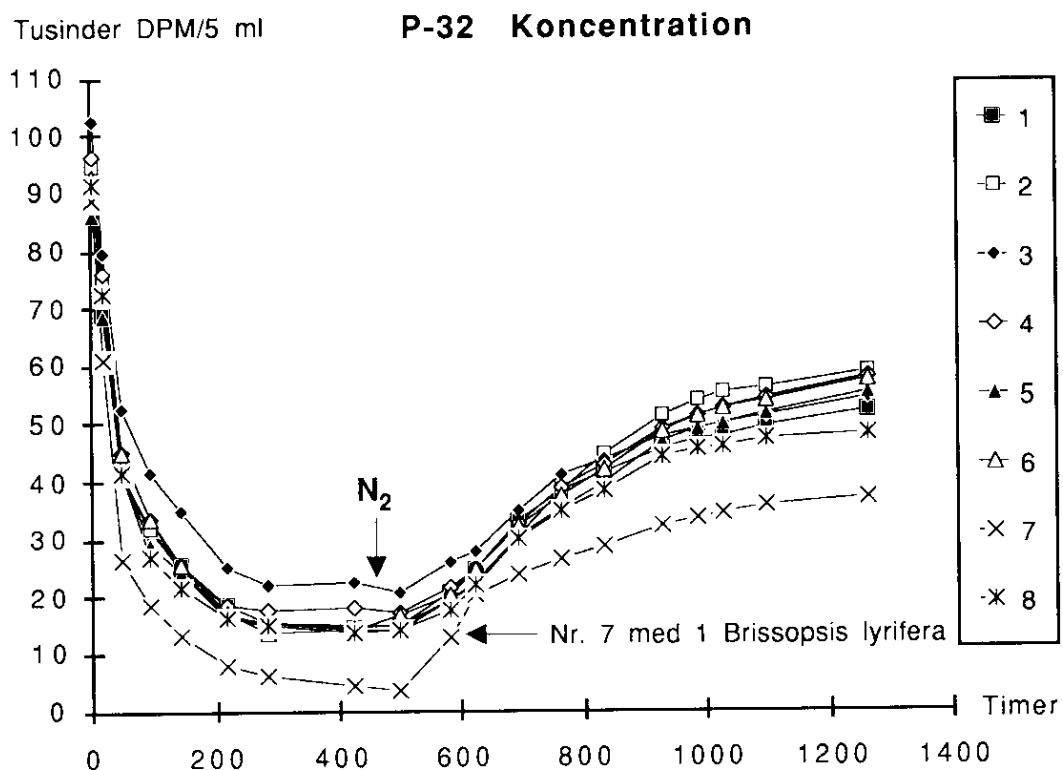


Fig. 11.13

P-32 koncentrationen i vandet over sedimentet i 8 inkubationsforsøg. Efter nogen tid etableres iltfrie forhold ved gennembobling med N_2

Der kan opstilles flere teorier vedr. nitrats betydning for fosfors fluxe mellem sediment og vand. Da anvendelsen af NO_3^- som elektronacceptor rent energetisk favoriseres forud for Mn(4) og Fe(3), har det været diskuteret (Ahl 1979, Andersen 1982, Sørensen 1982, Jones *et al.* 1983, Ryding 1985, Tiren & Petterson 1985, Jansson 1987), om et betydende NO_3^- indhold i vandet over sedimentet ved anoxiske forhold, er i stand til at udskyde tidspunktet hvor jernreduktionen vil stige, og dermed tidspunktet for hvornår der registreres en forøget fosforfrisætning. En anden mulighed kunne være, at en betydende NO_3^- koncentration forud for etableringen af anoxiske forhold, kunne føre til en stimulation af de jernreducerende bakterier – f.eks. viste Jansson (1987) at nitratreducerende bakterier som *Pseudomonas fluorescens* og *Alcaligenes* sp. også kan reducere Fe(3), og Sørensen (1982) fandt, at NO_3^- stimulerede enzymaktivering og vækst hos Fe(3)-reducerende marine bakterier. Herved kan det tænkes at potentialet for fosforfrisætning ved anoxiske forhold, forøges. En tredie mulighed er, at høje nitratkoncentrationer i almindelighed vil stimulere vækst og biomasse af de sedimentlevende bakterier. Herved stiger behovet for fosfor tilsvarende, og der oparbejdes evt. et potentiale for fosforoptag ved forøgede fosforkoncentrationer og dermed reduceret frigivelse fra sedimentet ved anoxiske forhold.

Som følge af de generelt stigende nitratværdier i Kattegat og de indre danske farvande samt faldende iltindhold i bundvandet (Helsinki Commission, 1987, 1990, Ærtebjerg *et al.* 1990) undersøgtes NO_3^- 's indvirkning på oxiske såvel som anoxiske fosforfluxe i foråret 1989, foråret 1990 og efteråret 1990.

Den kombinerede virkning af nitrat og ilt på fosfors sedimentvand fluxe

Forsøget i foråret 1989 bestod af 4 inkubationssystemer, hvoraf de 2 blev holdt oxiske under hele forsøget og de 2 andre gjort anoxiske ved N_2 gennembobling. På tidspunktet for iltsvindet tilskættes 22 μgat $\text{NO}_3^- \text{l}^{-1}$ til en af kernerne fra hver gruppe. Man så en stor frigivelse af RP såvel som ORG-P som følge af iltsvindet, men ingen synlig effekt af NO_3^- i form af en forsinket fosforfrisætning. I foråret 1990 tilskættes nitrat ($50 \mu\text{gat l}^{-1}$) til 2 systemer 2 uger forud for etableringen af et iltsvind. Et tredie system fungerede som reference. Resultaterne pegede i retning af, at en (for iltsvindet) forudgående NO_3^- tilskætning, var i stand til at stimulere den anoxiske fosforfrigivelse. Dette resultat lod sig ikke verificere i det efterfølgende forsøg som er beskrevet herunder.

I efteråret 1990 blev 9 inkubationssystemer delt i 3 ens grupper der efter nogen tid alle utsattes for et iltsvind. En kontrolgruppe uden nitrattilskætning, en gruppe hvor NO_3^- i vandet over sedimentet 2 gange justeredes til $50 \mu\text{gat l}^{-1}$ for at stimulere nitrat/jern reducerende bakterier forud for iltsvindet (svarende til forsøget i foråret 1990), og endelig en gruppe der justeres til samme NO_3^- koncentration ($35 \mu\text{gat l}^{-1}$) som forrige gruppe på tidspunktet for iltsvindet (svarende til forsøget forår 1989).

Fig. 11.14A–C viser den kombinerede virkning af nitrat og ilt på TP

gennem forsøget i de 3 grupper. Man ser den markante effekt af iltsvindet samt at der kan forekomme store forskelle mellem kerner-nes karakteristik for fosforfrisætningen. Specielt kernerne 1, 2 og 3 i Fig. 11.14A viser markante forskelle som delvis kan tilskrives polychaeter. System 7 indeholdt 1 stk. *Brissopsis lyrifera* – hvilket gav en meget stor initial anoxisk TP flux – og er udeladt tillige med system 6 der blev utæt.

Fig. 11.14D viser den anoxiske del for TP gennemsnitskurverne af de 3 grupper. Der er tale om et meget spinkelt materiale som medtages her, da det er det eneste af sin art for åbne marine om-råder. Såfremt der er tale om reelle forskelle mellem de forskellige grupper, så styrker resultatet ikke teorien om, at en nitratbelastning

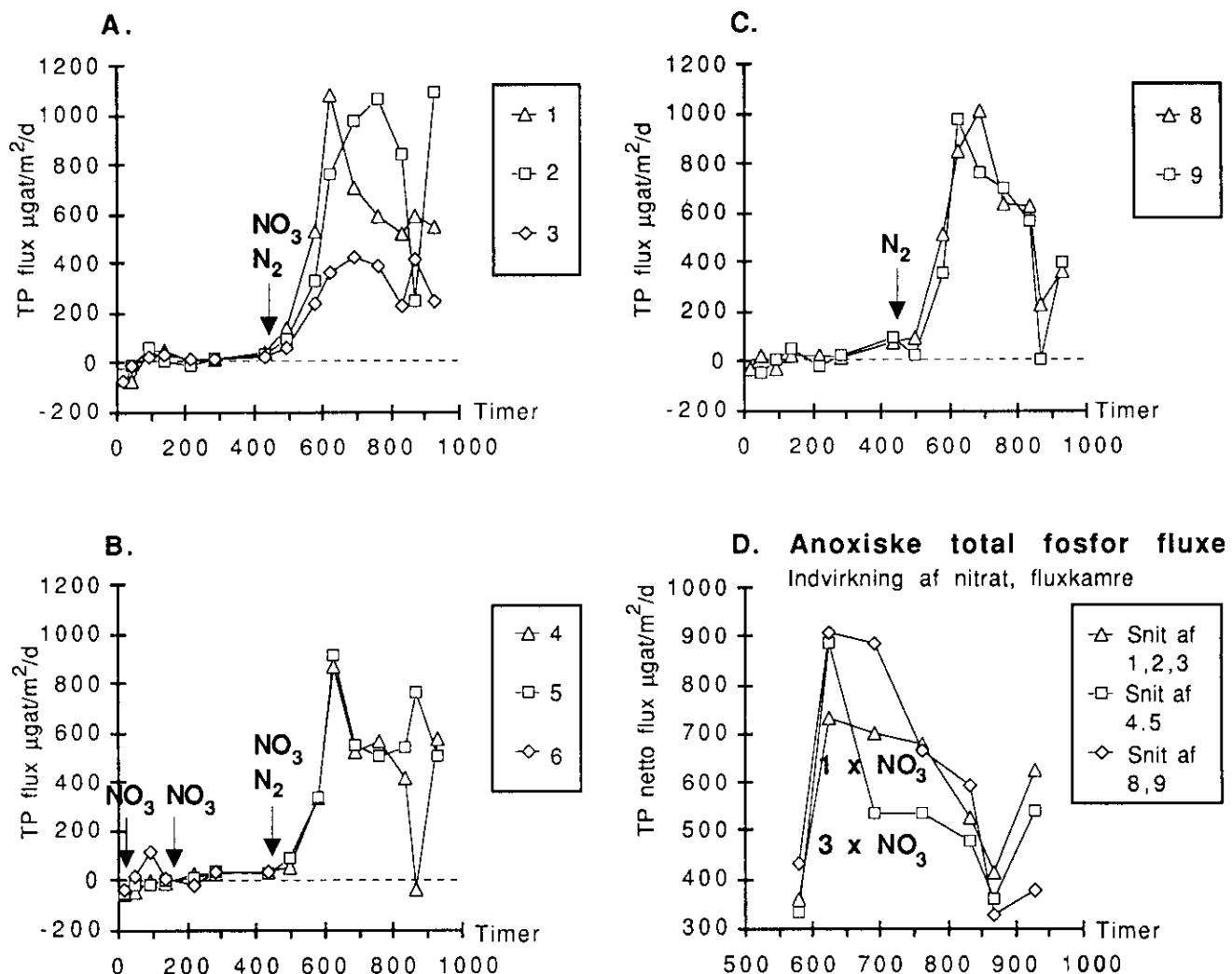


Fig. 11.14

A-C. Indvirkning af ilt og nitrat på total fosfor fluxene i inkuba-tionsforsøg fra efteråret 1990. De forskellige behandlinger med NO_3^- og N_2 gennembobling er markeret med pile. D. Viser gennemsnits-kurverne for den anoxiske del af A-C figurerne.

forud for et iltsvind vil forøge den anoxiske fosforfrisætning. Der er snarere en tendens til det modsatte. Ingen af de ovenfor nævnte tre teorier gør sig dermed markant gældende (som f.eks. effekten af ilt) eller også medfører nitrattilsætningen at flere modsatrettede processer foregår uden at det er muligt at registrere dette i form af ændrede netto fosfor fluxe.

Med en anoxisk flux på f.eks. $600 \mu\text{gat m}^{-2} \text{d}^{-1}$ vil et 3 ugers iltsvind (iltfri) kunne frisætte i størrelsesordenen $0,4 \text{ g P m}^{-2}$ svarende til ca. 15% af den jernbundne fosforpulje.

Temperaturens indvirkning på forsfors sedimentvand fluxe

Det er velkendt at temperaturen har en afgørende indflydelse på den anoxiske fosforfrigivelse fra søsedimenter (Jensen & Andersen 1990). Sammenligning af anoxiske fosforfluxe fra foråret og efteråret 1990 viste, at dette også er tilfældet for TP i åbne marine områder, og at der selv med de langt mere beskedne temperaturforskelle der findes her, frigives i størrelsesordenen 3 gange mere fosfor ved 12°C end ved 5°C .

Anoxiske TP fluxe ser derfor ud til først og fremmest at afhænge af temperaturen og fordelingen af makrofaunaen, og i mindre grad af nitratindholdet i det bundnære vand forud for etableringen af de anoxiske forhold.

Det er ikke ud fra det foreliggende materiale muligt at sige noget om temperaturens indvirkning på oxiske fosforfluxe.

Oxiske fluxe

Oxiske fluxe blev bestemt i 2 forsøg i foråret 1989, foråret 1990, efteråret 1990 og i 1991 under og efter udfaldet af forårsbloomet. Generelt er det et noget uensartet billede der tegner sig.

I foråret 1989 skete generelt en optagelse af TP i de udførte inkuberinger og med en samtidig kraftig stigning i ORG-P. I foråret 1990 sås en TP frigivelse i alle 8 systemer. TP koncentrationsstigningerne var sammensat af mindre fald i RP og betydelige stigninger i ORG-P. Tællinger og volumenopgørelser (P-indhold) af systemernes bakterier viste, at en betydelig del af den organiske fosfor kunne bestå af bakterie-P alt efter hvilken værdi der anvendes for bakteriers fosforindhold, og ligeledes at en betydelig del af stigningen i ORG-P kunne forklares ved stigningen i bakterievolumen og dermed bakterie-P. Resultaterne peger på, at der foregår flere samtidige processer.

Fra sedimentet må der under alle omstændigheder netto være ført fosfor til det ovenliggende vand. Det kunne ske i form af RP som indbygges i bakterier i vandfasen og som derpå løkker organiske fosforforbindelser. Bakterier som transformatorer af uorganisk P til ORG-P har været en meget anvendt forklaringsmodel i ferskvandsystemer (Hayes & Phillips 1958). Hvis dette er tilfældet behøver der kun at være en efflux af RP fra sedimentet og det ville være fejlagtigt at præsentere RP faldet som en influx.

Stigningen i ORG-P i vandet kunne imidlertid også ske som en direkte flux af organisk fosfor fra sedimentet og evt. en samtidig indbygning af RP i bakterier. I så fald ville der også kun være tale om en efflux.

Endelig kunne der ske en efflux af ORG-P samtidig med en influx af RP. Dette udelukker ikke transformationer i vandfasen, men lægger ikke hele vægten der. Det udelukker heller ikke at sådanne fluxe kan skyldes transformationer i sedimentet f.eks. foretaget af det meget store bakterieantal (Jørgensen *et al.* 1990) der kan findes især i sedimentets øverste del.

P-32 udvekslingsforsøg

Man kan ved et simpelt forsøg med P-32 vise, at der foregår samtidige og modsat rettede fluxe mellem sediment og vand. Der foretages en meget nøjagtig TP bestemmelse på vand fra inkubationssystemerne og vand fra disse tilsættes vials sammen med P-32 fosfat. Der vil straks begynde at ske en mærkning af samtlige fosforpuljer, de labile ioniske puljer mærkes indenfor brøkdele af et sekund medens andre puljer tager længere tid. Efter måling af aktiviteten og henstand ved lav temperatur i nogle timer, tilsættes indholdet fra vials til de respektive systemer og det resterende P-32 indhold bestemmes m.h.p. en nøjagtig opgørelse af den til systemerne tilsatte P-32 mængde.

Ved denne fremgangsmåde tilsættes en mærket vandmængde til systemerne hvorved så godt som alle fosforpuljer i vandet over sedimentet mærkes repræsentativt inden for minutter. Sammen med

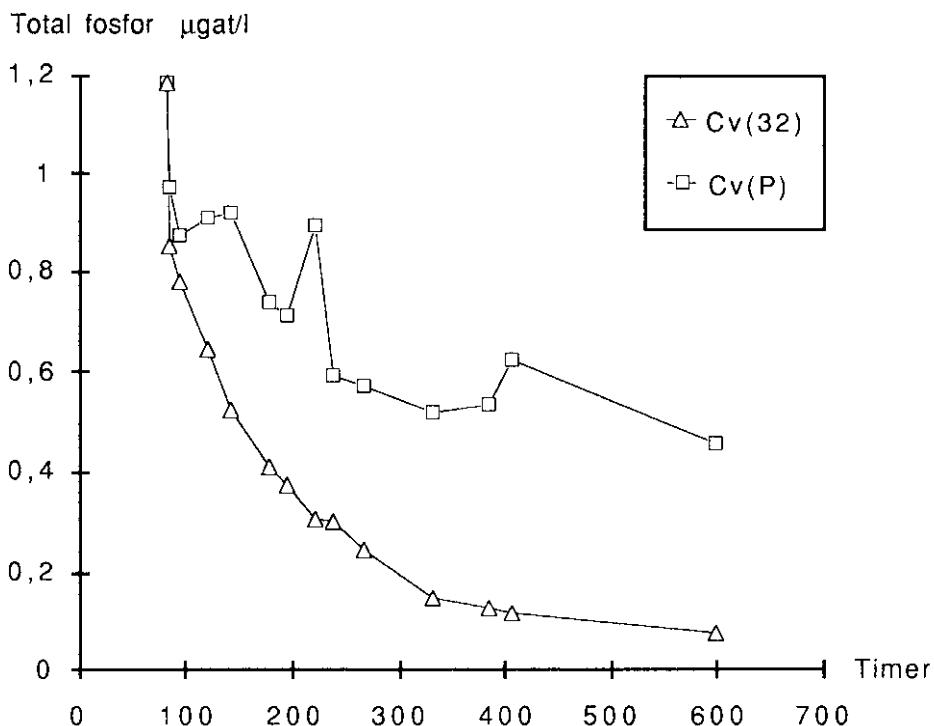


Fig. 11.15

Den øverste kurve $Cv(P)$ viser den målte "kolde" TP koncentration, $Cv(32)$ udtrykker fortyndingen af den oprindelige total fosfor koncentration målt med P-32.

den nøjagtig bestemte TP koncentration i systemerne, kan der beregnes et DPM/P forhold for tidspunktet for tilsætningen af det mærkede vand. Herved kan puljen af kold fosfor som findes i vandet over sedimentet ved tidspunktet for tilsætningen let følges med P-32. Hvis P-32 i vandfasen falder, er det et udtryk for, at noget af det fosfor der fandtes i vandet ved tidspunktet for tracertil-sætningen, er forsvundet og hvis omvendt den aktuelt målte kolde fosfor ikke ændres tilsvarende eller måske stiger, må der være sket en fortyndning af den oprindelige fosforpulje gennem udveksling med sedimentet. Fig. 11.15 viser et eksempel på fortyndning af den oprindelige vand-fosforpulje i foråret 1989.

Det er derfor rimeligt at antage, at der tillige med transformationer i vandfase og sediment, også sker en stadig udveksling mellem sediment og vand. Dette er også hvad man ville forvente som følge af makrofaunaens aktivitet og de dynamiske forhold der gælder i bioturberede sedimenter jævnf. diskussionen ovenfor.

Oxiske fluxe efteråret 1990

Resultaterne fra efteråret 1990 ses i Fig. 11.16A-C. I dette tilfælde ses en større initial influx af RP end TP. Herved bliver differencen positiv og man kan for tolke dette som en efflux af organiske fosforforbindelser. Men igen kan det ikke udelukkes at en del af de viste RP fluxe såvel som ORG-P fluxe, skyldes transformationer i vandfasen. Der ses ingen betydnende effekt af nitrattilsætningen til system 4, 5, 6. Man bemærker derimod, at TP fluxene skifter fra influx til efflux efter nogle dages inkubering. Dette komplicerer en diskussion af sedimentets rolle i mineralisering og tilbageføring af fosfor til pelagialet.

Oxiske fluxe under forårsbloomet 1991

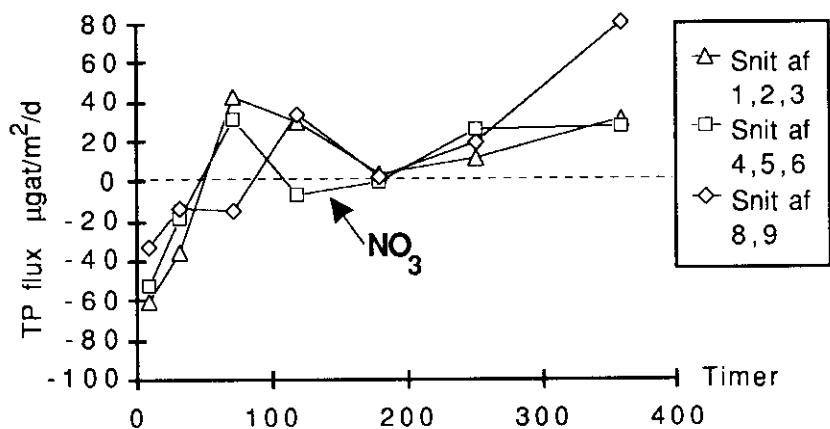
I foråret 1991 undersøgtes variationen i aerobic fosforfluxe under og efter udsynkningen af forårsalgcbloomet. 4-6 HAPS kerner inkuberedes i 2-3 døgn på hver af de viste datoer i Fig. 11.17A-C. På trods af at der i netop denne periode tilføres sedimentet den formentlig største samlede fosforpulje på årsbasis, ses næsten udelukkende TP optag. Det samme gælder for RP medens ORG-P ved 3 lejligheder har små fluxe ud af sedimentet.

I bundvandet i felten registreredes fra 18. marts – 7. maj 1991 en stor stigning i RP. Det kan ikke udelukkes at det sedimentterende fytopdetritus foruden at tilføre sedimentet store mængder af fosfor, tillige medfører et potentielle for binding af fosfor. Først efter nogen tid med aftagende sedimentation vil der ske en registrerbar frigivelse fra sedimentet. Et sådant forløb er blevet taget i inkubationsforsøg med sediment fra Laholms bugten (Enoksson 1987).

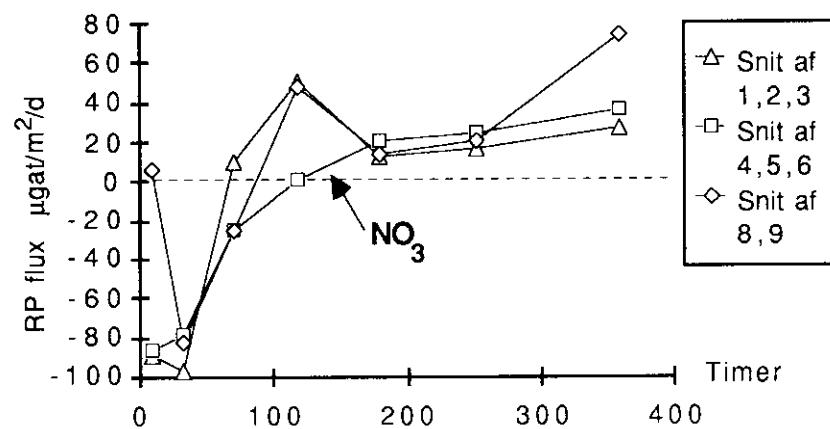
Fortolkning af fluxresultater

Spørgsmålet om hvorledes *in situ* fluxe bedst estimeres, er en afvejning af en lang række forhold. Anvendes initiale fluxe kan det tænkes at forstyrrelser af sedimentet under prøvetagningen (på trods af at prøverne ser uforstyrrede ud) kan medføre fejl. Hvis fluxene derimod først bestemmes nogen tid (dage) efter at kernerne er bragt til laboratoriet, kan det ikke udelukkes at en lang række forhold bliver afvigende i forhold til feltbetingelserne – f.eks. som følge af

A. Total fosfor flux



B. Reaktivt fosfat flux



C. Organisk fosfor flux

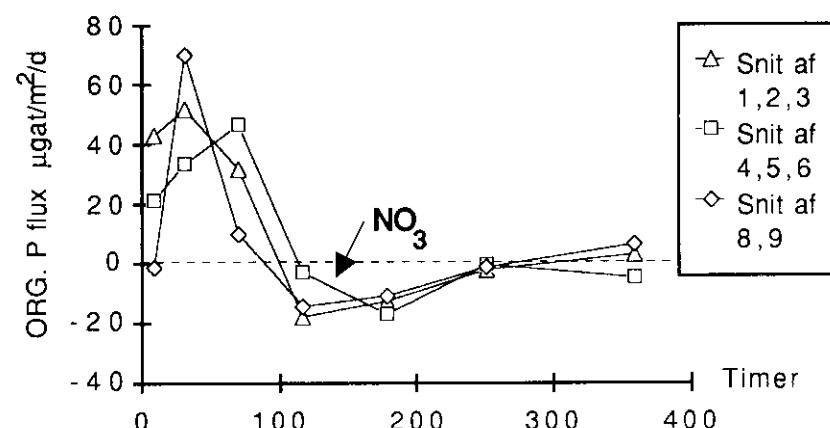


Fig. 11.16

A-C. Indvirkning af NO_3 på oxiske fluxe af total, reaktivt og organisk fosfor bestemt efteråret 1990. Kurverne viser gennemsnit af inkubationssystemer grupperet efter behandling med NO_3 . Til system 4, 5, 6 er der 2 gange tilsat NO_3 , medens der til 1, 2, 3 og 8, 9 intet blev tilsat – disse 2 sidste grupper kan opfattes som gentagelser.

afskæring af den stadige strøm af detritus fra pelagialet samt nedsat resuspension. Det vil igen sænke makrofaunaens og dermed sedimentets samlede aktivitet.

Anvendelsen af initiale fluxe virker derfor umidelbart mest korrekt men hvad de aktuelle fluxforsøg angår, så medfører anvendelsen af initiale fluxe, at der kun i foråret 1990 registreres oxiske efflux. I efteråret 1990 måltes effluxet efter nogle dage (Fig. 11.16). Man må spørge sig om det kan passe at der fra et sediment der modtager betydelige mængder kulstof og fosfor årligt, ikke i højere grad burde være fluxe ud af sedimentet. En mulig forklaring kan være at de udførte fluxforsøg ikke dækker året jævt og dermed at der på andre tidspunkter har været efflux. Vurderet ud fra målte koncentrationsgradienter over sediment-vand grænsefladen burde der være RP efflux hele året – også på tidspunkter hvor der registreres med influxe. Dette fører tanken hen på et sedimentnært fosforkreds-løb samtidige og modsat rettede fosforstrømme der ikke nødvendigvis kommer til udtryk i en netto koncentrationsændring i bundvandet som helhed.

I kystnære områder som Århus Bugt (Schmidt 1990) og Laholm Bugt (Enoksson 1990) fandtes oxiske fosforfluxe ud af sedimentet hele året.

Fosforbudget for¹
en kvadratmeter
Kattegatbund

I tilførselsdelen så vi hvorledes fosfor – tillige med kulstof og kvælstof – tilførtes sedimentet og det sedimentnære miljø med det udsynkende detritus. Efter lang opholdstid i den bioturberede zone, sedimenteres en del af dette fosfor blivende i sedimentets dybere dele. Differencen mellem den tilførte og den blivende sedimentation, må enten medgå til opbygning/opretholdelse af fosforpuljen i sedimentets øverste dele eller forlade sedimentet gennem fluxe af organiske såvel som uorganiske fosforspecies. Da de udførte oxiske fluxforsøg ikke var tilstrækkelig entydige til at summere hvad der sker på årsbasis, vil vi i det følgende ud fra simple massebetragtninger, forsøge helt overordnet og med de usikkerheder dette indebærer, at vurdere netto retningen for oxiske fosforfluxe på årsbasis. Desuden vil vi komme med et bud på størrelsen af den årlige puljeforøgelse i sedimentets øverste del.

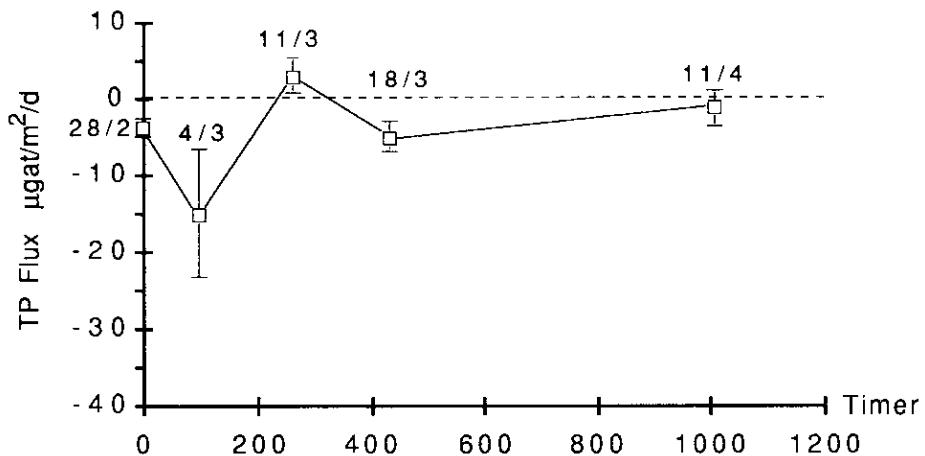
Betragtningen bygger på 1 m² havbund, sedimentets øverste del fra 0–13 cm og en ovenliggende vandsøjle på 28 m. Som årsdybde for skillefladen blev anvendt 13 m i lighed med Hansen *et al.* (1990). Hvis ikke andet er angivet er de opgivne flowstørrelser og puljer beregnet som års middelværdier. Puljer angives i g P m⁻² og flow i g P m⁻² år⁻¹ (Fig. 11.18).

Akkumuleringsrater

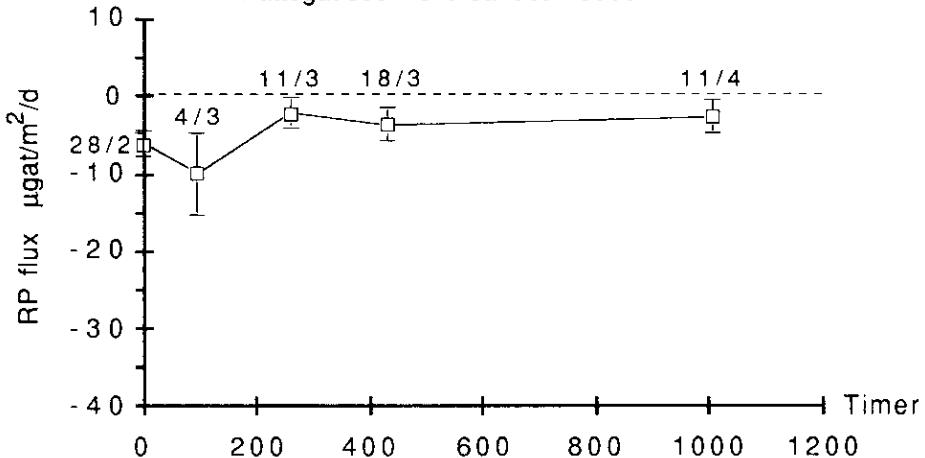
Til- og fraførslen af fosfor over randene Skagen-Marstrand, Ebeltoft-Sj. Odde, Gilleleje-Kullen, er beregnet ud fra DMU's målinger

¹ Tak til Gunni Ærtebjerg DMU, Afd. for Havmiljø og Mikrobiologi, for at have stillet oparbejdede pelagiale næringsalldata til rådighed for projektet.

A. Total fosfor flux
Kattegat sediment sandet mudder



B. Reaktivt fosfat flux
Kattegat sediment sandet mudder



C. Organisk fosfor flux
Kattegat sediment sandet mudder

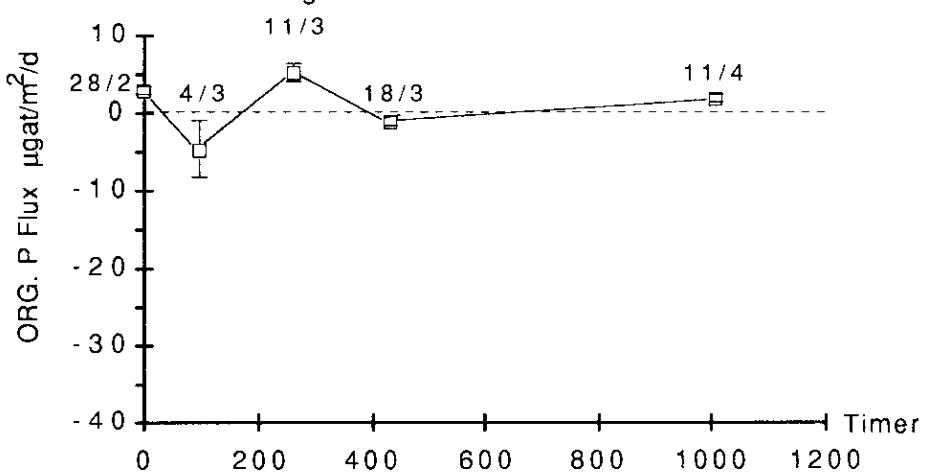


Fig. 11.17

A-C. Oxiske fluxe af total, reaktivt og organisk fosfor bestemt foråret 1991. Kattegat sandet mudder. Gennemsnitsværdier for 4-6 HAPS inkuberinger angivet sammen med spredningen på middelværdien.

af middel vandtransport og TP koncentrationer for 80-erne (Ærtebjerg G. pers. medd.) og sat i forhold til et areal for Kattegat på 21.100 km² (Hansen *et al.* 1990). Differencerne over randene giver en vandstrømsbaseret akkumulering af fosfor i hele Kattegat på ((3,23–2,92)–(2,14–1,69)) = 0,14 g m⁻² år⁻¹.

De årlige vand–bidrag fra Danmark (Helsinki Commission 1987, No. 20), Sverige (Löfgren & Olsson 1990) samt fra luften (Miljøstyrelsen 1988) giver hhv. 0,090, 0,043 og 0,014 g m⁻² år⁻¹ eller samlet ca. 0,15 g m⁻² år⁻¹. Den samlede akkumulering er derfor i størrelsesordenen 0,14+0,15 = 0,29 g m⁻² år⁻¹.

Puljer af fosfor i vand

De stående puljer i overfladenvand og bundvand er beregnet ud fra DF&H's TP analyser i 5 dybder samt egne tal fra vandet lige over bunden fra 38 besøg på Bøjestationen i månederne januar–oktober 1989. Tallene er vægtet efter tid og dybdeinterval. Overflade- og bundvandets puljer er hhv. 0,48 og 0,67 g m⁻² eller samlet 1,15 g m⁻².

Puljer af fosfor i sediment

Sedimentets fosforpulje bestemtes ud fra gennemsnittet af total fosfor i sedimentet målt på 12 HAPS kerner i 9 horisonter (Fig. 11.8) fra 4. marts og 11. april 1991. Puljestørrelsen er 44,16 g m⁻², heraf regnes 5,37 g m⁻² for labile puljer (se senere).

Blivende sedimentation

Den blivende sedimentation blev bestemt til 0,11 g P m⁻² år⁻¹ ud fra en sedimentakkumuleringsrate på 280 gTV år⁻¹ (Valeur *et al.* 1991) ved brug af Pb-210 metoden (Madsen & Sørensen 1979) og det konstante niveau for total fosfor som ses i sedimentets dybere dele (12,5 ugatP g⁻¹ TV ud fra gennemsnitskurven der kan tegnes på basis af de 12 total fosfor kurver i Fig. 11.8). Larsen (1986), fandt til sammenligning 0,16 g P m⁻² år⁻¹ på en station noget vestligere end Bøjestationen. Ud fra sedimentets samlede saltkorrigerede tørvægt på 100.111 g m⁻² i dybdeintervallet 0–13 cm, kan en sedimentationsperiode på 100.111/280=358 år beregnes.

Puljeforøgelser i sediment og vand

For den undersøgte m² af Kattegat sediment–vand systemet ophobes således 0,29–0,11=0,18 g m⁻² år⁻¹. Såfremt denne ophobning alene skete i vandet skulle den samlede vandpulje stige med 15,7% om året.

Beregning baseret på trendkoefficienter

Ud fra brug af gennemsnittet af trendkoefficienterne for TP (helt vandsøjen 1974–1989) for stationerne Anholt Ø og Kullen på hhv. 0,0306 og 0,0299 µgat l⁻¹ år⁻¹ (Ærtebjerg *et al.* 1989) samt 1989–tallene for vandpuljen (1,15 g m⁻²), beregnes den aktuelle stigning på Bøjestationen til 2,3% pr. år. Forskellen mellem de 15,7% og 2,3% må tilskrives akkumulering i sedimentet. Væksten i denne fosforpulje er på 0,18–(1,15×0,023)=0,15 g m⁻² år⁻¹. Denne puljeforøgelse er af samme størrelsesorden som det samlede bidrag fra Danmark, Sverige og fra luften. En alternativ forklaring kunne teoretisk set være advektiv fjernelse af meget store sedimentmængder tæt langs bunden over de sydlige rande. En sådan stoftransport

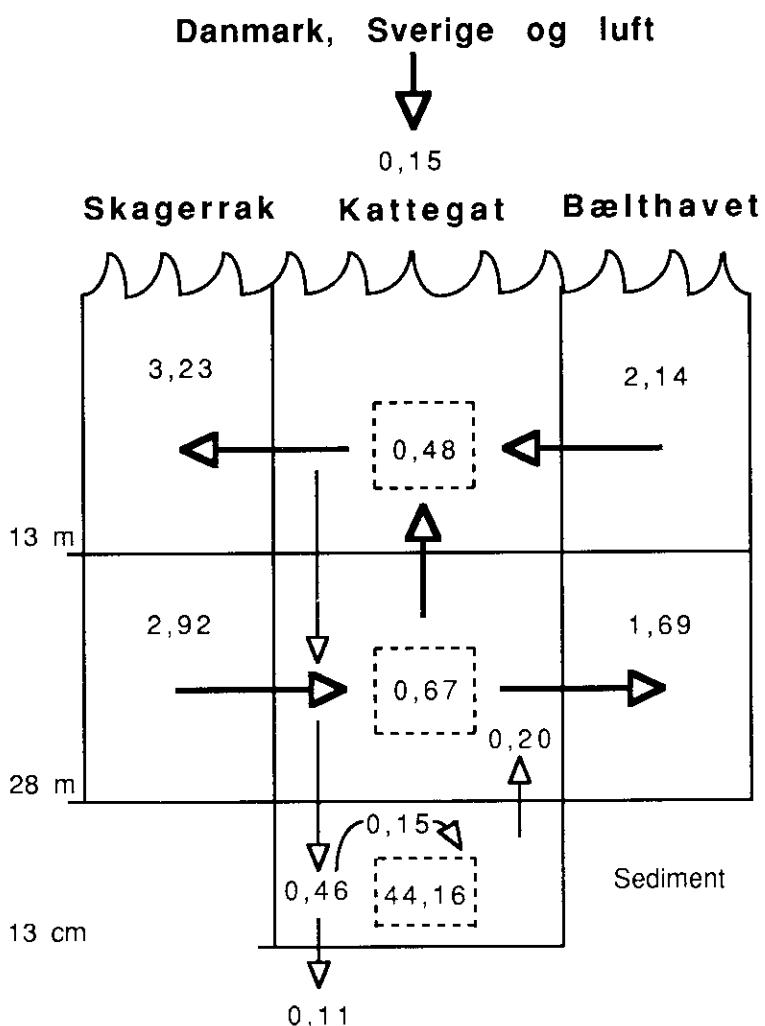


Fig. 11.18

Fosforbudget for 1 m² havbund (0–13 cm) med ovenliggende vand-søjle (28 m). I sedimentet ses den samlede fosforpulje sammen med estimerater for årlige flow via detritus, blivende sedimentation, labil fosfor puljeforøgelse samt flux fra sediment til vand. I vandsøjlen er vist de stående total fosfor puljer og årlige netto flow af total fosfor i overfladelaget (0–13 m) samt bundvandet (13–28 m). Desuden er de samlede total fosfor bidrag fra Danmark, Sverige og luften angivet.

er ikke rapporteret. Derimod foregår der en meget stor tilførsel af partikulært materiale over den nordlige rand og der er fundet meget store sedimentationsrater i området nord for Læsø (Madsen & Larsen 1986).

Beregning baseiet på vandpulje og labil sedimentpulje

Ud fra forholdet mellem vandpuljen og sedimentets labile P pulje kan man vurdere, hvorledes den samlede årlige fosforakkumulering fordeles i systemet. Fraktionerings resultaterne fra 4. juli 1991 viste, at det fosfor der deponeres i dybden for ca. 80% vedkommende er Ca–Mg bundet og at det udgør en konstant mængde fra overfladen og ned gennem sedimentet. Meget tyder derfor på, at denne fraktion overvejende tilføres sedimentet på denne form, selvom der også kan

tænkes at ske udfaldning af f.eks. apatitter og struvit i sedimentdybder med høje porevandskoncentrationer af ioner som indgår i disse forbindelser. Lerfraktionen ændres mængdemæssigt heller ikke markant ned gennem sedimentet ligesom andelen af organisk materiale i dybden er i samme størrelsesorden som i den øverste del. Andelen af refraktive organiske forbindelser i den øverste del af sedimentet er derfor sandsynligvis også stor. Det forekommer derfor ikke urimeligt at anvende det målte niveau på $12,5 \mu\text{gat g}^{-1}$ TV som værdi for den refraktære fosforpulje i den øverste del af sedimentet. Den samlede refraktære fosforpulje beregnes til $38,79 \text{ g m}^{-2}$. Den labile pulje kan beregnes ud fra dette tal og den totale fosforpulje på $44,16 \text{ g m}^{-2}$ og er således $5,37 \text{ g m}^{-2}$. Heraf udgør det jernbundne fosfor alene $2,66 \text{ g m}^{-2}$.

Med en pulje på $5,37 \text{ g m}^{-2}$ af ikke-refraktært fosfor og en samlet vandpulje på $1,15 \text{ g m}^{-2}$ fås et forhold på $4,67$ mellem sediment og vand, hvorefter puljeforøgelsen på $0,18 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ kan antages at fordele sig. Det ville give en puljeforøgelse i vandet på $0,18/4,67 = 0,039 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ og dermed ca. $0,14 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ i sedimentet.

Begge beregninger kommer altså frem til næsten samme tal. Ved brug af de $0,14 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ som et lavt estimat fås en årlig pulje forøgelse på $0,14/44,16 \times 100 = 0,32\%$ i sedimentets øverste 13 cm. I forhold til sedimentets labile pulje fås $0,14/5,37 \times 100 = 2,6\%$. En signifikant stigning må man derfor forvente først og fremmest viser sig i jern-P fraktionen.

Med en årlig puljeforøgelse på ca. $0,04 \text{ g m}^{-2}$ i vandet og en stående pulje på $1,15 \text{ g m}^{-2}$ fås en årlig stigning på $3,35\%$, hvilket er noget højere end de ovenfor beregnede $2,3\%$ ud fra de faktisk målte trendkoefficienter.

Naturlig eller antropogen puljeforøgelse

Hvis der er tale om en naturlig puljeforøgelse burde denne enten afspejles i den blivende sedimentation, eller overfladesedimentets P-puljer.

Den aktuelle samlede P mængde i sedimentets øverste 13 cm (358 år) skulle med en samlet akkumulering på $0,15 + 0,11 = 0,26$ være på $0,26 \times 358 = 93,08 \text{ g m}^{-2}$. Den aktuelt målte er på $44,16 \text{ g m}^{-2}$.

Man kan også foretage en vurdering ud fra den marine sedimentation som begyndte ved Kattegat's dannelses for i størrelsesordenen 7000 år (Larsen 1986) til 8000–9500 år (Madsen & Larsen 1986) siden. I fraktionerings afsnittet så vi, at det Ca-Mg bundne P udgjorde en konstant mængde i de øverste 13 cm, hvilket tyder på at der ikke er sket en registrerbar stigning i tilførslen i form af disse forbindelser i de seneste 358 år. Derimod så man hvorledes den labile pulje er stigende mod overfladen. Dette kunne tilskrives mineralisering og Fe-P's fald med redoxpotentialet i dybden, men måske også en deponering af forøgede tilførsler af omsætteligt P i overfladen.

Under forudsætning af at den forøgede tilførsel på $0,15 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ langt overvejende sker i form af omsætteligt fosfor, skulle forøgelsen genfindes i sedimentets labile pulje i sedimentets øverste del. Ved brug af et lavt estimat på 7000 år og en årlig puljeforøgelse på $0,15 \text{ g m}^{-2}$, skulle sedimentpuljen mindst være i størrelsesordenen 1050 g m^{-2} . Den aktuelt målte labile pulje er på $5,37 \text{ g m}^{-2}$ og den samlede pulje $44,16 \text{ g m}^{-2}$.

En tilsvarende betragtning kan gøres for fosfor indholdet i vandfasen som med en trendkoefficient på i størrelsesordenen $0,03 \mu\text{gat l}^{-1} \text{ år}^{-1}$ over 7000 år ville have medført helt urealistiske koncentrationer i vandet på over 200 ugat l^{-1} .

Trendkoefficenter af den nuværende størrelse såvel som massebetragtninger ud fra en sediment-puljeforøgelse på $0,15 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ peger alle på, at der må være tale om et fænomen af nyere dato. Det er oplagt at pege på den landbaserede påvirkning der direkte, eller indirekte gennem intern belastning fra fjorde, tilfører betydelige mængder fosfor til Kattegat. Men der kan også være tale om en effekt i form af eutrofiering og forringede tilforhold og forøget fosforfrisaetning fra sedimentet i tilstødende farvande, hvorved den vandstrømsbaserede akkumulering også kan være en del af forklaringen.

Fosfors sediment-vand fluxe ud fra massebe-
tragtninger

Den årlige tilførsel til sedimentet vil ud fra det foregående være på mindst $0,14$ (ud fra vand-labil pulje forhold) eller $0,15$ (ud fra trendkoefficenter) $\text{g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ plus de $0,11 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ til den blivende sedimentation eller ialt mellem $0,25$ og $0,26 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$.

Tilførsler ud over $0,26 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ må derfor forventes at medføre en netto flux ud af sedimentet.

I afsnittet "Størrelsen af sedimentationen" estimeredes den årlige fosfortilførsel ind i bunden til $0,46 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. Ud fra dette må der som et minimum ske en flux af fosfor ud af sedimentet på $0,46 - 0,26 = 0,20 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. En del af denne flux sker imidlertid i form af predation på bundinvertebrater. Med en skønnet stående biomasse på $2,5 \text{ g C m}^{-2}$ hvoraf 2 g C m^{-2} udgøres af *Amphiura filiformis* (Meyer & Stamphøj pers. medd.) og en prædation på $2,5 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ fås ved brug af et Redfield C/P masse forhold på 41 en "flux" på i størrelsesordenen $0,06 \text{ g P m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ ud af sedimentet. Fosforfluxen baseret på opløste fosforforbindelser kan derfor være nede på $0,14 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$, hvilket giver en flux på $12,4 \mu\text{gat m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ som årsgeomensnit. Dette er en meget lav flux der kan tænkes at være ujævt fordelt over året. Det er derfor ikke usandsynligt at der i fluxforsøg på forskellige tidspunkter af året ikke konstateres initiale fluxe ud af sedimentet.

RP koncentrationsgradienter over sediment-vand grænsefladen tydede på diffusionsbetingede effluxe på årsbasis. Disse såvel som andre fluxe ud af sedimentet, kan tænkes sløret af partikelgenerering i det sedimentnære miljø – og her især under indflydelse af Mn(4).

Et sedimentnært kredsløb vil ikke lade sig registrere som målte nettofluxe, men derimod i form af en fosforudveksling.

I afsnittet om "Relationer mellem TP, RP, ORG-P og bakterier i bundvandet" identificeredes en RP koncentrationsforøgelse i det bundnære vand til at stamme fra sedimentet, uden at det dog var muligt at bestemme den frisatte mængde.

11.6. Sammenfatning for mineraliseringssdelen

Puljefordeling

I denne del har vi set hvorledes den til sedimentet tilførte fosfor fordeles på forskellige bindingsformer i forskellig dybde samt hvorledes det samlede fosforindhold med dybden aftager mod et niveau på ca. 12,5 µgat g⁻¹TV svarende til en pulje på 44,16 g m⁻² (0–13 cm). Til sammenligning er de stående puljer i vandet små, men med store årlige flow gennem bundvand og overfladevand.

I forhold til de pelagiale flow er sediment-vand fosforudvekslingen lille under oxiske forhold. Sedimentet er imidlertid af stor betydning for Kattegats sediment-vand pulje fordeling og dermed – sammen med de antropogene input – også af stor betydning for de aktuelle fosfor koncentrationer i Kattegat samt tilstødende farvande. For vandmassen som helhed er der i Kattegat gennem en årrække konstateret signifikant stigende værdier af TP, stigninger som også kunne formodes at afspejles i sedimentet.

Puljeforøgelse i sedimentet

Ud fra simple massebetragtninger blev sedimentets årlige puljeopbygning beregnet til ca. 0,3% i forhold til den samlede fosforpulje, og 2,6% i forhold til de labile puljer. Den årlige puljeforøgelse er af samme størrelsesorden som vandtilførslerne fra Danmark og Sverige samt fra luften, men der kan også være tale om forøget tilførsel fra de tilstødende farvande som følge af eutrofiering og tiltagende fosforfrisætning p.g.a. ændrede sedimentforhold.

Beregnette nettofluxe

Ud fra massebetragtninger og brug af "Stoftilførselsdelens" tal for tilførslen ind i sedimentet blev et estimat for den årlige puljeforøgelse sammen med den blivende deposition beregnet. Dette viste at der på årsbasis må foregå en samlet netto fosforfrigivelse ud af sedimentet på i størrelsesordenen 0,20 g P m⁻² og heraf ca. 0,14 g P m⁻² i form af opløste fosforforbindelser svarende til ca. 12 µgat m⁻² d⁻¹ på årsbasis.

Primærproduktionsbehov og fosforfrigivelse fra sedimentet

I forhold til en primærproduktion på 290 g C m⁻² år⁻¹ (Richardson 1990) og dermed et Redfield P behov på 7,07 g P m⁻² år⁻¹ udgør de 0,14 g P m⁻² år⁻¹ fra bunden kun ca. 2%, og under forudsætning af en pelagial mineralisering af de ca. 0,06 g P m⁻² som fjernes fra bunden ved predation, da ialt ca. 3%. P behovet overstiger imidlertid også langt de stående puljer i den fotiske zone så der må dels ske en effektiv mineralisering og rccykling af fosfor i pelagialet i størstedelen af året dels en betydelig mineralisering og frisætning i

det bundnære vand, hvor en væsentlig mineralisering synes at foregå (se stoftilførselsdelen).

Med stadige input af fosfor fra land samt fra Skagerrak og Østersøen virker Kattegat som en stor chemostat. Når primærproduktionsbehovet alligevel langt overstiger samtlige tilførsler og stående puljer i den fotiske zone uden at fosforkoncentrationen – evt. pånær en ganske kortvarig periode sidst på sommeren – når detectionsgrænsen for reaktivt fosfat, må fosfor mineraliseringshastighederne og omfanget af tilførsel fra bundvandet være i stand til at følge med indbygningsraten i fytoplankton og bakterier. Set i denne sammenhæng er bidrag fra sedimentet kun af mindre betydning for primærproduktionen – også selv om samme fosforpulje anvendes flere gange. Dette betyder imidlertid ikke, at sedimentet er uvæsentligt for fosformineraliseringen og puljefordelingen mellem sediment og vand. Netop sediment–vand udvekslingen og sedimentets fosforbindingskapacitet, er styrende for den aktuelle puljefordeling mellem sediment og vand.

Mineralisering af fosfor i sedimentet

Kurveforløbene af porevandets reaktive fosfat tyder på, at der sker produktion af RP som følge af mineralisering i sedimentets øverste del. Samtidig sker der mod overfladen en fjernelse som følge af kontakt med det ovenliggende vand eller ved udfældning. I den mere reducerede del af sedimentet tyder kurveforløbet på fældningsreaktioner. I porevandet registreredes koncentrationer på op til $32 \mu\text{gat l}^{-1}$ RP og $13 \mu\text{gat l}^{-1}$ IRP. Til sammenligning var hele vandsøljens TP årsmiddel i 1989 på $1,32 \mu\text{gat l}^{-1}$.

Fald i sediment horisonternes samlede IRP pulje med dybden kan også tolkes som en mineralisering af organisk bundet fosfor. Dette kan enten skyldes sedimentædende organismer eller exoenzymers aktivitet. Den mineraliserede fosfat kan så påny indbygges i organisk stof – f.eks. bakterier, eller indgå i sedimentets labile uorganiske fosfor puljer – f.eks. jern–P. Herfra kan der påny ske indbygning i organisk stof i form af bakterier, eller der kan ved exoenzymers aktivitet ske mineralisering af organisk fosfor som efterfølgende kan indgå i sedimentets labile uorganiske puljer – f.eks jern–P.

Faktorer der kan påvirke forsfors puljefordeling mellem sediment og vand

Resuspension af sedimentets øverste cm (1 cm) kan med den let adsorberbare frakitions P indhold, forøge fosforindholdet i de nederste 15 m bundvand med ca. 17% eller ved totalomrøring ca. 12%.

I forsøg er det vist at sedimentets fosforbindingsevne reduceres markant når der opstår iltfri forhold i det bundnære vand. Den anoxiske frigivelse fra sedimentet er stærkt temperaturafhængig – ved 12°C frisættes således 3 gange mere fosfor end ved 5°C . Især jernpuljens potentiale for fosfor frigivelse er af stor betydning. F. eks. vil 3 ugers iltsvind (iltfrit) kunne frisætte i størrelsesordenen $0,4 \text{ g P m}^{-2}$ eller 15% af sedimentets samlede jernbundne pulje på $2,66 \text{ g m}^{-2}$. Effluxene består overvejende af RP men også ORG–P frigives. NO_3^- havde ud fra det foreliggende materiale ingen synlig

effekt på anoxiske fluxe af fosfor.

De laveste mætningsprocenter der måltes i bundvandet på Bøjestationen var i projektperioden ikke under 15% hvilket i forsøg ikke viste sig tilstrækkeligt lavt til en forøget fosforfrigivelse. Dette hænger for en stor del sammen med at det er makrofaunaens reaktion på de lave iltværdier, der skaber drastiske ændringer i sedimentet når dyrene går på overfladen og bioturbationen og ventilationen ophører. For slangestjernernes vedkommende sker dette først under ca. 10% iltmætning.

Kattegatsedimentet var i måleperioden generelt oxyderet ($Eh > 0$ mV) med de største udsving omkring og efter forårsblooms udsynkning. Makrofaunaen er årsag til stor heterogenitet i sedimentets redoxforhold.

Koncentrationsgradienterne over sediment–vand grænsefladen skaber diffusive fluxe af RP ud af sedimentet hele året. Samtidig er det ved P-32 forsøg vist, at der sker en udveksling mellem sediment og vand, og at denne kan bestå af samtidige og modsat rettede strømme. Det er således vist at der faktisk er tale om sediment–vand fluxe og ikke kun en ændret fosforspeciering i vandet over sedimentet. Interne fluxe i sediment–vand grænselaget som følge af partikeldannelse eller ændret speciering af fosfor, vil ikke nødvendigvis komme til udtryk i nettofluxe men alene som en fosforudveksling. Samtidig med denne udveksling kan der foregå transformationer mellem fosforspecies i vandet over sedimentet, men sandsynligvis også i sedimentet. Dette kan ske som følge af bakteriel aktivitet og udveksling mellem sedimentets labile puljer.

Oxiske fosforfluxe viste intet entydigt billede for de undersøgte årstider m.h.t. fluxretningen (især forår og efterår blev undersøgt). Dette kan tolkes således, at nok foregår der udveksling mellem sediment og vand, men ikke markante nettostrømme ud af sedimentet som det f.eks. er vist i Århus Bugt og Laholm Bugten. Det er ud fra det foreliggende materiale ikke muligt at sige noget om temperaturens indvirkning på oxiske fosforfluxe. NO_3^- har ud fra det foreliggende ingen virkning på de oxiske fluxe af fosfor.

11.7 Referencer

- Abele, D. 1988. Carotenoide als biogene Marker für benthische Macroalgen im sediment der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel. Berichte nr. 183:1–116.
- Ahl, T. 1979. Natural and human effects on trophic evolution. Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol. 13:259–277.
- Aller, R.C. 1980. Diagenetic processes near the sediment–water interface of Long Island Sound. I. Decomposition and nutrient element geochemistry (S,N,P). Advances in Geophysics. Vol. 22, pp. 237–349.

- Aller, R.C. 1988. Benthic Fauna and Biogeochemical processes in Marine Sediments: The Role of Burrow Structures. In: Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments. T.H. Blackburn & J. Sørensen (eds). Wiley.
- Andersen, J.M. 1976. An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. Water Research. Vol. 10, pp. 329–331.
- Andersen, J.M. 1982. Effect of Nitrate concentration in Lake Water on Phosphate Release from the Sediment. Water res. 16:1119–1126.
- Baltzer, W. 1986. Forms of phosphorus and its accumulation in coastal sediments of Kieler Bucht. Ophelia, 26:19–35.
- Berner, R.A. 1980. Early diagenesis, A theoretical approach. Princeton University Press.
- Bjørnseth, P.K. & Nielsen, T.G. 1991. Decimeter scale heterogeneity in the plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73:263–267.
- Børshøj, K.Y., Bratbak, G. & Heldal, M. 1990. Enumeration and biomass estimation of planktonic bacteria and viruses by transmission electron microscopy. Applied and Environmental Microbiology. Vol. 56. (2):352–356.
- Carlberg, S.R., ICES 1972. New Baltic Manual – with methods for sampling and analyses of physical, chemical and biological parameters: Determination of dissolved inorganic phosphorous and total phosphorus, by F. Koroleff. Cooperative Research Report series A no.29.
- Cembella, A.D., Antia, N.J. & Harrison, P.J. 1984. The utilization of inorganic and organic phosphorous compounds as nutrients by eucaryotic microalgae: A multidisciplinary perspective: Part 1. Critical Reviews in Microbiology. Vol 10. Issue 4:317–391.
- Christensen, H. & Kanneworff, E., 1985. Sedimentating phytoplankton as major food source for suspension and deposit feeders in the Øresund. Ophelia. 24. 3:223–244.
- Davison, W. & Tipping, E. 1984. Treading in Mortimer's Footsteps: The Geochemical Cycling of Iron and Manganese in Estwaite Water. Fifty-second Annual Report. Freshwater Biological Association. Ambleside. 91–101.
- Dugdale, R.C. & Goering, J.J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnol. Oceanogr. 12:196–206.
- Einsele, W. & Vetter, H. 1938. Untersuchungen über die Entwicklung der physikalischen und chemischen Verhältnisse im Jahreszyklus in einem mässig eutrophen See (Schleinsee bei Langenargen). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Heft 3/4:286–324.
- Enoksson, V. 1987. Nitrogen flux between sediment and water and its regulatory factors in coastal areas. Ph.D. thesis. Göteborg Universitet.
- Enoksson, V., Sörensson, F. & Graneli W. 1990. Nitrogen Transformations in the Kattegat. Ambio. Vol. 19. (3):159–166.

- Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:19–38.
- Fenchel, T. & Blackburn, T.H. 1979. Bacteria and mineral cycling. Academic press Inc. (London) Ltd.
- Froelich, P.N. 1988. Kinetic control of dissolved phosphate in natural rivers and estuaries: A primer on the phosphate buffer mechanism. *Limnology and Oceanography*. Vol. 33. No. 4 (2) 649–668.
- Genders, S. & Larsen, B. 1976. Sedimentundersøgelser fra farvandene mellem Skagerrak og vestlige Østersø. Miljøstyrelsen Bæltprojektet, Sediment undersøgelser, tekstdel.
- Grasshoff, K. 1976. Methods and Seawater Analysis. Verlag Chemie, Weinheim, New York.
- Hansen, P.J. 1991. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73:253–261.
- Hansen, I.S., Årtebjerg, G., Jørgensen, L.A. & Pedersen, F.B. 1990. Analyse af iltsænkning i Kattegat, Bælthavet og V. Østersø. Havforskning fra Miljøstyrelsen. Nr. 1, 1990. Miljøministeriet.
- Hayes, F.R. & Phillips, J.E. 1958. Lake water and sediments. IV. Radiophosphorus equilibrium with mud, plants and bacteria under oxidized and reduced conditions. *Limnol. Oceanog.* 3:459–475.
- Helsinki Commission, 1987. First Periodic Assessment of the State of the Marine Environment, 1980–1985; Background Document. Baltic Sea Environment Proceedings. No. 17 B.
- Helsinki Commission, 1987. First Baltic Sea Pollution Load Compilation. Baltic Sea Environment Proceedings. No. 20.
- Helsinki Commission, 1990. Second Periodic Assessment of the State of the Marine Environment, 1984–1988; Background Document. Baltic Sea Environment Proceedings. No. 35 B.
- Jammart, B.M., Winter, D.F., Banse, K., Anderson, G.C. & Lam, R.K. 1977. A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean of the north west U.S. coast. *Deep Sea Res.* 24:753–773.
- Jansson, M. 1987. Anaerobic dissolution of iron-phosphorus complexes in sediment due to activity of nitrate-reducing bacteria. *Microbial Ecology*. 14:81–89.
- Jensen, H.S. & Andersen, F.Ø. 1991. Sekventiel ekstraktion af fosforpuljer i marint sediment. Bilag A i Statusrapport for Hav 90 – projekt 3–19 A, marts 1991: Fosforomsætning i sedimentet og fosforudveksling mellem vand og sediment på en kystnær marin lokalitet.
- Jørgensen, B.B., Bang, M. & Blackburn, T.H. 1990. Anaerobic mineralization in marine sediments from the Baltic Sea–North Sea transition. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 59:39–54.
- Jones, J.G., Gardener, S. & Simon, B.M. 1983. *Journal of General Microbiology*. 129:131–139.

- Kanneworff, E. & Christensen, H. 1986. Benthic community respiration in relation to sedimentation of phytoplankton in the Øresund. *Ophelia*, 26:269–284.
- Kristensen, E. 1988. Benthic Fauna and Biogeochemical Processes in Marine Sediments: Microbial Activities and Fluxes. I: Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments. T.H. Blackburn & J. Sørensen (eds). Wiley.
- Larsen, B. 1986. Phosphorus accumulation in sediments from The Baltic Sea and The Danish Straits – A geological approach. 15. Conf. Baltic Oceanographers. Copenhagen 1986. Proc. Vol. I, 336–350.
- Lorenzen, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheophytins: Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12:343–346.
- Löfgren, S. & Olsson, H. 1990. Tilförsel av kräve och fosfor till vattendrag i Sveriges inland. Underlagsrapport till Hav-90 aktionsprogram mod havsforureninger. Naturvårdsverket. 100 pp.
- Madsen, P.P. & Larsen, B. 1986. Accumulation of mud sediments and trace metals in the Kattegat and Belt Sea. Report of the Marine Pollution Laboratory. DK-2920 Charlottenlund Denmark.
- Madsen, P.P. & Sørensen, J. 1979. Validation of the lead-210 dating method. *Journal of Radioanalytical Chemistry*. Vol. 54(1–2):39–48.
- Meyer, E. & Stamphøj, E.M. 1991. Pers. medd. Marinbiologisk Laboratorium.
- Miljøstyrelsen, 1988. Fosfor – kilder og virkninger. Redegørelse fra Miljøstyrelsen. No. 2.
- Mortensen, P.B. & Rasmussen, E.K. 1991. Fosforomsætning i sediment og fosforudveksling mellem vand og sediment på en kystnær marin lokalitet. Statusrapport for projekt 3-19 B.
- Mortimer, C.H. 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. Part I and II in: *Journal of Ecology*. 29. 280–329. Part III and IV in: *Journal of Ecology*. 30:147–201.
- Nealson, K.H. 1983. The Microbial Iron Cycle. Chapter 6 in *Microbial Geochemistry*. Ed. W.E. Krumbein. Blackwell Scientific Publications, Alden Press, Oxford.
- Pedersen, F.B. 1990. Hydrografiske grundelementer i de indre danske farvande. Kompendium. ISVA/DTH.
- Psenner, R., Boström, B., Dinka, M., Pettersson, K., Pucska, R. & Sager, M. 1988. Fractionation of phosphorus in suspended matter and sediment. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 30:98–110.
- Richardson, K. 1991. Pers. medd. DF&H.
- Richardson, K. & Christoffersen, A. 1990. Seasonal distribution and production of phytoplankton in the southern Kattegat. (In press).
- Riley, G.A., Stommel, H. & Bumpus, D.F. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 12:1–169.

- Ryding, S.O. 1985. Chemical and microbiological processes as regulators of the exchange of substances between sediments and water in shallow eutrophic lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 70(5):657–702.
- Schmidt, T.S. 1990. Jern- og fosforkredsløbet i marint sediment. Specialerapport. Inst. f. Genetik og Økologi. Århus Universitet.
- Smetacek, W. & Pollehne, F. 1986. Nutrient cycling in pelagic systems: A reappraisal of the conceptual framework. *Opheelia*. 26:401–428.
- Stookey L.L. 1979. Ferrozine – A new spectrophotometric reagent for iron. *Analytical Chemistry*. Vol. 42. No. 7:779–781.
- Stumm, W. & Morgan, J.J. 1981. *Aquatic Chemistry*, 2. edition, Wiley, New York.
- Sørensen, J. 1982. Reduction of Ferric Iron in Anaerobic, Marine Sediment and Interaction with Reduction of Nitrate and Sulfate. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 43(2):319–324.
- Tiren, T. & Petterson, K. 1985. The influence of nitrate on phosphorus flux to and from oxygen depleted lake sediments. *Hydrobiologia*. 120:207–223.
- Valeur, J., Pejrup, M. & Jensen, A. 1991. Sedimentationsprocesser i det marine miljø. Statusrapport for Hav-90 projekt 3.05, pr. 1. marts 1991. Geografisk Institut/KU, Force-Institutterne-/ATV.
- Ærtebjerg, G. 1991. Pers. medd. DMU. Miljøministeriet.
- Ærtebjerg, G., Jørgensen, L.A., Sandbeck, P., Nørrevang Jensen, J. og Kaas, Ha. 1990. Vandmiljøplanens overvågningsprogram 1989. Marine områder. Fjorde, Kyster og åbent hav. Faglig rapport nr. 8. Danmarks Miljøundersøgelser. Miljøministeriet.

12. Liste over indtil nu udkomne publikationer baseret på materiale fra Kattegat-projektet

- Bjergeskov, T., Larsen, J., Moestrup, Ø., Sørensen, H.M. & Krogh, P. 1990. Toksiske og potentelt toksiske alger i danske farvande. Udgivet af Fiskeriministeriets Industritilsyn. Luna-tryk, København, 200 pp.
- BjørnSEN, P.K. & Nielsen, T.G. 1991. Decimeter scale heterogeneity in the plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73:263–267.
- Buck, K.R., Ærtebjerg, G., Thomsen, H.A. & Larsen, J. 1992. Biomass and abundance of pelagic cyanobacteria and protists from the transition area between the Baltic Sea and the North Sea, July 1990. Proc. 12th Baltic Marine Biologist Symp. (in press).
- Fryd, M., Haslund, O.H. & Wohlgemuth, O. 1991. Development, growth and egg production of the two copepod species *Centropages hamatus* and *Centropages typicus* in the laboratory. J. Plank. Res. 13:683–689.
- Hansen, P.J. & Larsen, J. 1989. Havets planktonalger. Natur og Museum, 28,4,32 pp.
- Hansen, P.J. 1991. *Dinophysis* – A planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69:201–204.
- Hansen, P.J. 1991. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagic food web. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73:253–261.
- Hansen, P.J. 1992. Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine heterotrophic dinoflagellates. Mar. Biol. (in press).
- Kaas, H., Larsen, J., Møhlenberg, F. & Richardson, K. 1992. The *Chrysocromulina polylepis* (Manton and Parke) bloom in the Kattegat (Scandinavia) May–June 1988. Distribution, primary production and nutrient dynamics in the late stages of the bloom. Mar. Ecol. Prog. Ser. 79, 151–161.
- Kiørboe, T., Andersen, K. & Dam, H. 1990. Coagulation efficiency and aggregate formation in marine phytoplankton. Mar. Biol. 107:235–245.
- Kiørboe, T. & Nielsen, T.G. 1990. Effects of wind stress on vertical water column structure, phytoplankton growth, and productivity of plankton copepods. In: Barnes, M., Gibson, R.N. (eds): Trophic Relationships in the Marine Environment, Aberdeen University Press, pp 28–40.
- Kiørboe, T., Kruuse, B., Møhlenberg, F., Tiselius, P. & Ærtebjerg, G. 1990. The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerrak. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59:19–32.
- Larsen, J. & Patterson, D. 1991. The diversity of heterotrophic euglenids. In: Patterson, D.J., Larsen, J. (eds): Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford University Press.

- Larsen, J. & Sournia, A. 1991. The diversity of heterotrophic dinoflagellates. In: Patterson, D.J., Larsen, J. (eds): Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford University Press.
- Nielsen, T.G. 1991. Contribution of zooplankton grazing to the decline of a *Ceratium* bloom. Limnol. Oceanogr. 36:1091–1106.
- Nielsen, T.G. & Kiørboe, T. 1991. Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. J. Plank. Res. 13:35–51.
- Nielsen, T.G., Kiørboe, T. & Bjørnseth, P.K. 1990. Effects of a *Chrysochromulina polylepis* subsurface bloom on the plankton community. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62:21–35.
- Olesen, M. 1991. Kvælstoffet, sedimentationen og ilten i Kattegat. Vand og Miljø 2:53.
- Olesen, M. 1992. The fate of an early diatom spring bloom in the Kattegat. Ophelia (in press).
- Olesen, M. & Lundsgaard, C. 1992. Loss of organic material from the euphotic zone through sedimentation. Mar. Ecol. Prog. Ser. (in press).
- Peterson, W.T., Tisellius, P. & Kiørboe, T. 1991. Copepod egg production, moulting and growth rates, and secondary production in the Skagerrak in August 1988. J. Plank. Res. 13:131–154.
- Preisig, H., Vørs, N. & Hällfors, G. 1991. Diversity of heterotrophic heterokont flagellates. In: Patterson, D.J., Larsen, J. (eds): Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford University Press.
- Richardson, K. & Christoffersen, A. 1990. Fytoplanktonforekomst og produktion ved Kattegat bøjestation: 1989. In: Præsentationer ved det 6. Danske Havforskermøde. Faglig rapport fra DMU, 4:121–125.
- Richardson, K. & Christoffersen, A. 1991. Seasonal distribution and production of phytoplankton in the southerns Kattegat. Mar. Ecol. Prog. Ser. 78:217–227.
- Tisellius, P. 1989. Contribution of alloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal water. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56:49–56.
- Thomsen, H.A. & Buck, K.R. 1991. Choanoflagellate diversity with particular emphasis on Acanthoecidae. In: Patterson, D.J., Larsen, J. (eds): Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford University Press.

REGISTRERINGSBLAD

Udgiver: Miljøstyrelsen, Strandgade 29, 1401 København K

Serietitel, nr.: Havforskning fra Miljøstyrelsen, 10

Udgivelsesår: 1992

Titel:

Planktonodynamik og stofomsætning i Kattegat

Undertitel:

Planktons udbredelse i tid og rum, omsætning og kobling med havbunden

Forfatter(e):

Fenchel, Tom (red)

Udførende institution(er):

Københavns Universitet. Marinbiologisk Laboratorium

Resumé:

Plankton i det sydlige Kattegat beskrives med hensyn til sammensætning gennem tid og rum og hydrografiske forhold, primærproduktion, kvælstof- og fosforkredslob og nedsynkning af dødt, organisk materiale. Vigtigste resultater er opdagelsen af en betydelig primærproduktion i skillefladen i hele sommerhalvåret, forholdsvis konstant nedsynkning af partikulært, organisk materiale i hele vækstsæsonen, og at kvælstofrigt, organisk materiale omsættes relativt hurtigere i vandmasserne end mere kvælstoffattigt materiale.

Emneord:

plankton; primærproduktion; tidsvariationer; næringsstoffer; alger; bakterier; akvatisk toksikologi; hydrografi; omsætning; diversitet; prøvetagning; optællinger; Kattegat; Skagerrak

ISBN: 87-7810-032-1

ISSN:

Pris (inkl. moms): 200 kr.

Format: A4

Sideantal: 244

Md./år for redaktionens afslutning: august 1992

Oplag: 800

Andre oplysninger:

Rapport fra koordinationsgruppen for stofomsætningen i de frie vandmasser

Tryk: Scantryk, København

Havforskning fra Miljøstyrelsen

Rapporter fra Hav90 forskningsprogrammet:

- Nr. 1 : Analyse af iltsænkning i Kattegat, Bælthavet og V. Østersø
- Nr. 2 : Danmarks vindklima fra 1870 til nutiden
- Nr. 3 : Hydrografiske forhold i det sydlige Kattegat
- Nr. 4 : Kystnær omfordeling af sediment og næringssalte
- Nr. 5 : Bestemmelse af phytoplanktonets totale stofproduktion
- Nr. 6 : Den Jyske Kyststrøm
- Nr. 7 : Skagerrak-frontens dynamik
- Nr. 8 : Bornholmer Dybets hydrografi
- Nr. 9 : Modelsystem for fjorde og bugter
- Nr. 10 : Planktodynamik og stofomsætning i Kattegat
- Nr. 11 : Plankton i de indre danske farvande

Planktondynamik og stofomsætning i Kattegat

Plankton i det sydlige Kattegat beskrives med hensyn til sammensætning gennem tid og rum og hydrografiske forhold, primærproduktion, kvælstof- og fosforkredsløb og nedsynkning af dødt, organisk materiale. Vigtigste resultater er opdagelsen af en betydelig primærproduktion i skillefladen i hele sommerhalvåret, forholdsvis konstant nedsynkning af partikulært, organisk materiale i hele vækstsæsonen, og at kvælstofrigt, organisk materiale omsættes relativt hurtigere i vandmasserne end mere kvælstoffattigt materiale.



Pris kr. 200,- (inkl. 25% moms)

ISBN nr. 87-7810-032-1

Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**
Strandgade 29 · 1401 København K · Tlf. 31 57 83 10