

Havforskning fra Miljøstyrelsen

Nr. 41 1994

Vækst- og næringsstofdynamik hos marine planter



Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**

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 gennemførelse, 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 programmet og har sammen med koordinationsgrupperne stået for redaktionen af rapportserien.

Indholdsfortegnelse

Forord	5
Sammenfatning	7
Summary	9
1. Indledning	11
2. Materialer og metoder	15
2.1 Feltundersøgelser	15
2.1.1 <i>Undersøgelseslokaliteter</i>	15
2.1.2 <i>Målinger i felten</i>	16
2.2 Laboratoricundersøgelser	17
2.2.1 <i>Bestemmelse af N og P i vand og planter</i>	17
2.2.2 <i>Planters næringsstofoptagelse</i>	17
2.2.3 <i>Planters næringsstofbehov og lagerkapacitet</i>	17
2.2.4 <i>Intern recykling af N</i>	18
2.2.5 <i>Salinitets- og temperaturforsøg med makroalger</i>	18
2.2.6 <i>Etablering og dyrkning af kulturer</i>	19
2.2.7 <i>Vækstforsøg i laboratoriet</i>	19
3. Resultater og diskussion	21
3.1 Planternes vækst og næringshusholdning	22
3.1.1 <i>Fysisk-kemiske forhold i felten</i>	22
3.1.2 <i>Vækstmålinger i felten</i>	22
3.1.3 <i>Næringsstoffbegrænsning</i>	23
3.1.4 <i>Maksimal vækstrater</i>	24
3.1.5 <i>Planternes N- og P-indhold</i>	25
3.1.6 <i>Krav til N-indhold</i>	28
3.1.7 <i>Oplagring af N</i>	29
3.1.8 <i>Kvælstofoptagelse</i>	31
3.1.9 <i>Optagelse kontra behov</i>	33
3.1.10 <i>Intern recykling</i>	35
3.1.11 <i>Konklusion</i>	37
3.2 Masseakkumulerende makroalger	38
3.2.1 <i>Forekomst i Roskilde Fjord</i>	38
3.2.2 <i>Temperatur og salinitet i felten</i>	41
3.2.3 <i>Næringsrigdom i Roskilde Fjord</i>	42
3.2.4 <i>Forskelle i vækst og næringshusholdning</i>	42
3.2.5 <i>Salinitetens indflydelse på vækst</i>	44
3.2.6 <i>Temperaturens indflydelse på vækst</i>	45
3.2.7 <i>Konklusion</i>	46
4. Referencer	49
Ordliste	55

Bilag 1

Artsliste over makrofyter registreret ved Kulhuse og Selsø, Roskilde Fjord, 1992	57
---	----

Bilag 2

Detaljeret beskrivelse af de i undersøgelsen behandlede arter af makroalger, der kan danne masseforekomst.	58
---	----

Forord

Den foreliggende rapport er udarbejdet på baggrund af undersøgelser, der er udført under Havforskningsprogram-90 projekt 1.22 "Effekter af reduceret næringsstofbelastning på den biologiske struktur, stofomsætning og stoftransport i fjorde" samt projekt 1.25 "Undersøgelse af masseakkumulerende makroalgers vækst og næringshusholdning". Et af de overordnede formål med projekt 1.22 var at belyse forskellige plantekomponenters indbyrdes konkurrenceevne, vurderet ud fra deres samlede næringshusholdning. Undersøgelserne startede i begyndelsen af 1991 og udførtes af medarbejdere ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet. Fra starten af 1992 blev disse aktiviteter suppleret via etablering af et samarbejdsprojekt, projekt 1.25, under ledelse af algeafdelingen på Botanisk Institut, Københavns Universitet. Formålet med dette projekt var at udvide analysen af vækstdynamik til, udover næringshusholdning, tillige at omfatte effekten af temperatur og salinitet på en række udvalgte makroalger, der er kendt for at kunne danne masseforekomster i danske kystvande.

Under projektførelsen har Erik Frausing og Cathrine Bøgh, Ferskvandsbiologisk Laboratorium, været tilknyttet som specialestuderende, og dele af de præsenterede data er hentet fra deres arbejder. Endvidere vil vi rette en tak til Birgit Kjølner, Flemming Brundam, Finn Pedersen, Hanne Heegaard og Hanne Møller fra Ferskvandsbiologisk Laboratorium, samt Jette Boeskov og Lene Christiansen fra Botanisk Institut for teknisk assistance. Kaj Sand-Jensen, Ferskvandsbiologisk Laboratorium, har været overordnet projektansvarlig for projekt 1.22 og har deltaget i diskussioner af undersøgelsens udformning, resultater og konklusioner.

Sammenfatning

Øgede næringsstofftilførsler til kystnære farvande resulterer i en ændret sammensætning af områdernes plantesamfund således, at hurtigtvoksende planktonalger og makroalger med flere generationer per år (ephemerale makroalger) favoriseres på bekostning af de langsomtvoksende og flerårige brunalger og havgræsser. Såvel planktonalger som ephemerale makroalger kan danne masseforekomst med alvorlige negative konsekvenser for kystområdernes økologi samt fiskerimæssige og rekreative værdi.

Undersøgelsernes overordnede formål var at forbedre kendskabet til vækst- og næringsstoffdynamik hos marine plantekomponenter af forskellig størrelse og livsform (fra mikroalger til rodfæstede blomsterplanter) for bedre at kunne forstå og forudsige skift i plantesamfundenes sammensætning forårsaget af ændrede næringsstofftilførsler til kystvandene.

Undersøgelserne er gennemført ved, via en kombination af feltundersøgelser og laboratorieforsøg, at beskrive og sammenligne sæsonmæssige variationer i plantekomponenternes vækstdynamik og næringsstoffhus-holdning. Feltundersøgelser samt indsamling af plantemateriale til laboratorieforsøg blev fortrinsvis udført i Roskilde Fjord. Undersøgelserne i felten omfattede registrering af den sæsonmæssige variation i 5 udvalgte ephemerale algers (*Pilayella littoralis* (dunalge), *Ectocarpus siliculosus* (vatalge), *Ulva lactuca* (søsalat), *Chaetomorpha linum* (krølhårstang) og *Cladophora* spp. (vandhår)) forekomst samt årstidsvariationen i vækstrater, næringsstoffbegrænsning og næringsstoffindhold hos et bredt spektrum af forskellige plantekomponenter. Planternes behov for tilførsel af næringsstoffer til vækst samt deres evne til at optage, oplagre og eventuelt recykle næringsstoffer vurderedes ud fra felt- og laboratorieeksperimenter ved manipulation af tilgængeligheden af næringsstoffer og ved anvendelse af ^{15}N -teknikker. De ephemerale makroalgers respons på variationer i salinitet og temperatur blev endvidere beskrevet ved vækstofforsøg i laboratoriet.

De forskellige planters vækstrater varierede betydeligt i løbet af sæsonen som følge af variationer i lys, temperatur og næringsstofforhold, men de observerede maksimale vækstrater ($\mu = 0,021\text{--}0,66 \text{ d}^{-1}$ (ln-enheder)) kunne beskrives tilfredsstillende alene ud fra forskelle i planternes overflade:volumen forhold. Planter med et stort overflade:volumen forhold havde de største vækstrater. Vækstens variation over sæsonen kunne i forskellig grad tilskrives optræden af næringsstoffbegrænsning. Flerårige planter med et lille overflade:volumen forhold var kun næringsbegrænsede i en kort periode sidst på sommeren, mens væksten hos de hurtigtvoksende makroalger og fytoplanktonet var næringsbegrænset i længere perioder.

Evnen til at optage næringsstoffer per biomasseenhed var størst hos planter med et stort overflade:volumen forhold, selv om deres optagelse per arealenhed viste sig at være langsommere end hos mere tykløvede planter, hvor løvet er differentieret i bark og marv. De tykløvede planter fik dækket deres næringsbehov via optagelse ved lavere eksterne næringsstoffkoncentrationer end hurtigtvoksende planter. Planterne havde

omtrentlig ens evne til at akkumulere næringsstoffer i vævet ved høj næringsstofftilgængelighed, men, da næringsstoffbehovet hos langsomtvoksende former var lavt, kunne internt oplagrede puljer af næringsstoffer dække behovet til maksimal vækst i længere perioder end hos hurtigt voksende former.

Flerårige planter med lav vækst synes at have bedre muligheder end ephemerale makroalger og fytoplankton for at opretholde maksimal vækst under næringsfattige kår. Denne plantetype har endvidere mulighed for at recykle næringsstoffer internt. Forskelle i næringsstofhusholdning kan bidrage væsentligt til at forklare forskydninger i plantesamfundenes succes som følge af ændringer i kystvandenes næringsstofbelastning.

De undersøgte masseakkumulerende makroalger havde forskellig forekomst i løbet af sæsonen på de to undersøgte lokaliteter. Ved Kulhuse i fjordens nordligste og mest næringsfattige bredning udvikledes betydelige forekomster af *Cladophora flexuosa* og *Chaetomorpha linum* i hele sommerperioden, mens *Cladophora vagabunda* og *Ulva lactuca* dominerede ved Selsø i fjordens sydlige og mest næringsrige bredning. Brunalgerne *Pilayella littoralis* og *Ectocarpus siliculosus* forekom kun sporadisk på begge lokaliteter.

De generelle sammenhænge mellem overflade:volumen forhold, vækst og næringshusholdning, fundet ved sammenligning af det brede spektrum af marine planter, kunne ikke genfindes indenfor de ephemerale makroalger. Således havde de ephemerale makroalger forholdsvis ens maksimale vækstrater ($\mu = 0,17-0,34 \text{ d}^{-1}$), men betydelige forskelle i overflade:volumen forhold. Endvidere fandtes de højeste maksimale optagelsesrater hos *P. littoralis* og *C. linum*, der havde henholdsvis størst og mindst overflade:volumen forhold. Trods afvigelserne fra de generelle sammenhænge bidrog de beskrevne forskelle i planternes næringshusholdning til at forklare forskelle i arternes forekomst imellem de to undersøgelseslokaliteter. *U. lactuca* havde de største næringsstoffbehov og ringe lagerkapacitet, mens *C. linum* havde lave behov og større lagerkapacitet. I overensstemmelse hermed fandtes den største udbredelse af *U. lactuca* i den mest næringsrige del af Roskilde Fjord, mens udbredelsen af *C. linum* var størst i den mere næringsfattige nordlige del.

De ephemerale algers væksthastighed responderede forskelligt på variationer i salinitet og temperatur. De fleste arter voksede bedst ved høj salinitet (20‰), men *C. linum* klarede sig bedst ved 10‰. Saliniteten bidrog ikke til at forklare de observerede forskelle i arternes forekomst. Saliniteten påvirkede de forskellige makroalgers temperaturfølsomhed, men *P. littoralis* og *E. siliculosus* syntes dog generelt at have lavere temperaturoptima end de øvrige arter, hvilket stemmer overens med, at disse to arter havde størst succes om foråret. *C. linum* var mindst følsom overfor variationer i temperaturen.

Den forskellige forekomst af ephemerale makroalger på de to undersøgte lokaliteter samt i forskellige danske kystområder kunne ikke forklares alene ud fra de undersøgte vækstregulerende faktorer. Processer, der regulerer biomassetab, må derfor inddrages i forklaringsmodellen.

Summary

Nutrient enrichment of coastal marine areas causes changes in the composition of plant communities by stimulating fast-growing phytoplankters and ephemeral macroalgae at the expense of slow-growing perennial macroalgae and seagrasses. Phytoplankters and ephemeral macroalgae may form mass accumulations with serious consequences for the ecology and for the commercial and recreational values of coastal areas.

The primary aim of this project was to expand the knowledge within the field of growth and nutrient dynamics of marine plant components of different size and life form (from microalgae to rooted macrophytes) in order to achieve a better understanding and a better basis for prediction of changes in plant communities with changing nutrient richness in coastal waters.

The project was conducted by describing and comparing seasonal changes in growth dynamics and nutrient acquisition of different plant components using a combination of field studies and laboratory experiments. The field studies were primarily made at localities in the Roskilde Fjord estuary and covered seasonal changes in the abundance of five selected species of ephemeral macroalgae (*Pilayella littoralis*, *Ectocarpus siliculosus*, *Ulva lactuca*, *Chaetomorpha linum* and *Cladophora* spp.). The field programme also comprised seasonal changes in growth rates, nutrient contents, and nutrient limitation of a broad range of different plant components. Nutrient requirements for plant growth, rates of nutrient uptake, nutrient storage capacity, and internal nutrient recycling in plants were examined by manipulating nutrient availability or by using ^{15}N -techniques in field and laboratory experiments. Finally, effects of salinity and water temperature on growth of ephemeral macroalgae were assessed during growth experiments in the laboratory.

The specific growth rates of different plant components varied substantially with changes in light, temperature and nutrient conditions, but maximal rates ($\mu=0.021\text{--}0.66\text{ d}^{-1}$ (ln-units)) related primarily to differences in the surface:volume ratio. Plants with a large relative surface area exhibited the highest growth rates. Seasonal changes in component growth could to a variable degree be explained by occurrence of nutrient limitation. Perennial plants with low surface:volume ratios were nutrient limited only during short late summer periods, while fast-growing macroalgae and phytoplankters experienced nutrient limitation during longer periods.

The ability to take up nutrients per unit of biomass increased with increasing surface:volume ratio of plant components although uptake rates per unit of surface area were higher for plants with thick thalli. Nutrient requirements for growth of plants with low surface:volume ratios were satisfied at lower external nutrient concentrations than for fast-growing plants. The ability to accumulate nutrients within plant tissues was approximately the same for all plant components, but since the nutrient demand of perennial plants was low, their internally stored nutrient pools covered longer periods of maximal growth than those of fast-growing forms.

Perennial plants with low growth rates seemed more capable in sustaining maximum growth under nutrient-poor conditions than fast-growing ephemeral algae. Furthermore, some perennial plants possess the ability to recycle nutrients internally. A substantial part of the changes in plant communities related to changing nutrient richness of coastal areas can be explained by the described differences in nutrient acquisition.

Abundances of ephemeral macroalgae were different at the two study sites in Roskilde Fjord. *Cladophora flexuosa* and *Chaetomorpha linum* occurred in large amounts at Kulhuse in the northern and most nutrient-poor broad, while *Cladophora vagabunda* and *Ulva lactuca* dominated in the southern and most nutrient-rich area. The abundances of the brown algae *Pilayella littoralis* and *Ectocarpus siliculosus* were in general low in Roskilde Fjord.

Maximum growth rates ($\mu=0.17-0.34\text{ d}^{-1}$) were about the same for all ephemeral macroalgae, but the species exhibited substantial differences in surface:volume ratios, rates of nutrient uptake, nutrient demands and storage capacity, and these differences contributed to explain observed differences in abundance at the two study sites.

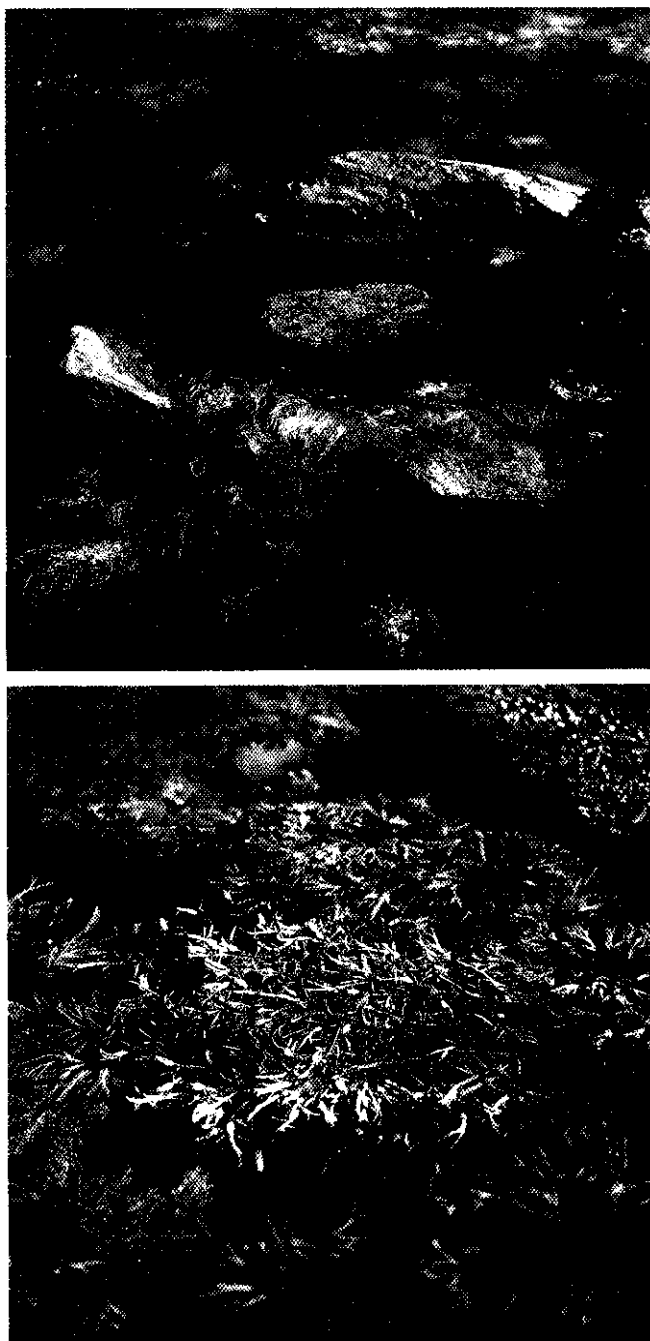
Growth rates of ephemeral macroalgae responded differently to changes in salinity and water temperature. Most species had higher growth rates at high salinity (20‰) but *Chaetomorpha linum* grew faster at 10‰. Variations in salinity could not explain the observed differences in species abundance. Changes in salinity affected the temperature tolerance of macroalgal growth, but, in general, *P. littoralis* and *E. siliculosus* seemed to have maximum growth at relatively low temperatures, and these species also had their largest abundance in spring. *C. linum* was the most tolerant macroalgae with respect to variations in temperature.

The varying abundance of ephemeral macroalgae at the two study sites could only be partly explained by differences in the examined growth regulating factors. Processes regulating biomass losses have to be included in the analysis to establish a more general understanding of the differential success of ephemeral macroalgae.

1. Indledning

Formål

Undersøgelsernes overordnede formål var at forbedre kendskabet til vækst- og næringsstoffdynamik hos marine plantekomponenter af forskellig størrelse og livsform (fra mikroalger til blomsterplanter) for bedre at kunne forstå og forudsige de skift i de autotrofe samfunds sammensætning, der er en følge af ændrede næringsstoftilførsler til kystnære vandområder.



Figur 1. Eksempler på makroalger med forskellig vækststrategi. Øverst ses en massiv forekomst af én af de hurtigtvoksende, énårige grønne alger (her rørhinde), der i perioder kan dominere plantesamfundet på lavt vand. Nederst er vist en tæt bestand af den langsomtvoksende, flerårige brunalge savtang. (Foto: Erik Frausing/AMPHIPHOT).

Eutrofieringseffekter

Forøgede næringsstofudledninger til marine områder giver anledning til en række eutrofieringsfænomener som iltvind, svovlbrinteophobning i de øvre sedimentlag, bundvendinger, bunddyrdød og fiskedød. I de frie vandmasser øges planteplanktonets biomasse og produktion (Nixon *et al.*, 1986; Boynton *et al.*, 1982). På lavt vand stimuleres løstdrivende makroalger til at danne masseforekomster (Harlin & Thorne-Miller, 1981), og dybdeudbredelsen af de flerårige makroalger og rodfæstede blomsterplanter, der kendetegner vegetationen i ubelastede eller svagt belastede kystområder, indskrænkes (Sand-Jensen *et al.*, 1994). Den egentlige årsag til disse fænomeners opståen er næringsstofberigelsens varierende stimulering af de forskellige plantekomponenters væksthastighed og en deraf følgende forøgelse af økosystemernes omsætning af organisk stof eller forskydning imellem de forskellige plantekomponenters relative bidrag til den samlede produktion af organisk stof (Borum *et al.*, 1990).

Næringsstofbegrænsning

Potentielt vil alle marine primærproducenter kunne opleve mangel på næringsstoffer i dele af deres livscyklus, når tilgængeligheden af især makronæringsstofferne kvælstof (N) og fosfor (P) i vandsøjlen er lav. Selv havgræsser, som vores hjemlige ålegræs (*Zostera marina* L.), kan udvise næringsbegrænset vækst (Orth, 1977; Murray *et al.*, 1992) trods røddernes adgang til at udnytte sedimentets store puljer af tilgængelige næringsstoffer. Følgelig vil en menneskeligt betinget forøgelse af næringsrigdommen initielt kunne komme alle plantekomponenter til gode, men den efterfølgende konkurrence om lyset, der uden undtagelse er en begrænsende ressource for alle land- og vandplanter, medfører, at de forskellige plantekomponenter får varierende succes.

Næringsstofoptagelse

Fytoplanktonsamfundets biomasse og vækst er meget ofte næringsbegrænset (Howarth, 1988), og det reagerer da også umiddelbart og kraftigere på næringstilførsler end andre plantekomponenter. Planktonalgerne er små og har derfor et forholdsvis lille volumen (biomasse), hvis næringsstofbehov skal dækkes gennem optagelse fra det eksterne miljø via en stor, eksponeret overflade. Jo mindre algen er, desto bedre er den til at tilegne sig de sparsomme næringsressourcer per biomasseenhed. Dette ene forhold er traditionelt blevet brugt til at forklare, hvorfor planktonsamfundet opnår et konkurrencemæssigt fortrin ved øgede næringsstofftilledninger, samt hvorfor mindre planktonalger ofte dominerer i næringsfattige vandområder. Et stort overflade:volumen forhold kan tilsvarende forklare, hvorfor ephemerale makroalger med tynde thalli stimuleres kraftigt ved øget næringsrigdom. Det forklarer imidlertid ikke, hvorfor andre planteformer med tilsyneladende mindre effektiv optagelsesevne får lov til at dominere det autotrofe samfund ved lav næringsstofftilgængelighed, og heller ikke hvorfor planter med stort overflade:volumen forhold ikke også dominerer planktonsamfundet under næringsrige kår.

Næringshusholdning

En plantes næringshusholdning er imidlertid afhængig af andet og mere end overflade:volumen forholdet. Næringshusholdningen skal sikre, at planten kan vedligeholde sine organeller og sit syntescapparat og dermed opretholde eller øge sin biomasse og produktion, også igennem perioder med lav ekstern næringstilgængelighed. Dette kan ske ved:

- a) at sikre en stor og stabil tilførsel via effektive optagelsesmekanismer eller adgang til alternative og mere rige kilder (f.eks. sediment),

- b) at optage og oplagre næringsstoffer i perioder med stor tilgængelighed til brug i efterfølgende perioder med lav ekstern tilgængelighed,
- c) at nedsætte næringsbehovet via lave vækstrater,
- d) at nedsætte kravene til interne næringskoncentrationer igennem funktionsopdeling af vævet (støttevæv, fotosyntesevæv, lokale vækstzoner),
- e) at genbruge næringsstoffer (intern recykling) indenfor planten ved reabsorption fra gammelt væv inden det tabes fra skudet, og reallokering til nyt væv i aktiv vækst,
- f) at genbruge næringsstoffer indenfor plantesamfundet ved at sikre nær kontakt mellem gamle henfaldende plantedele og nye væv med god optagelseskapacitet.

De opstillede strategier er delvist koblete og stiller i varierende grad krav til planternes livsform og vækststrategi.

Arbejdshypoteser

Vores grundlæggende hypotese er, at alle planteceller som udgangspunkt har samme behov for intern næringsstofbeholdning, har samme optagelsesevne per overfladeenhed og samme oplagringsskapacitet uanset planteart, og at forskelle i deres samlede næringshusholdning og dermed respons på ydre næringsvilkår alene skyldes forskelle i planternes morfologi og genetisk bestemte væksthastighed. Hertil kommer, at vævsdifferentiering med dannelse af lokale vækstzoner giver mulighed for intern recykling af næringsstoffer og dermed nedsatte krav til næringsoptagelse fra det eksterne miljø.

Undersøgelser af næringshusholdning

Ovenstående er søgt vurderet ved: 1) at følge variationerne i planternes interne koncentrationer af næringssalte (fortrinsvis N), væksthastighed samt tidsmæssige udstrækning af næringsstofbegrænset vækst set i relation til den eksterne næringsstofftilgængelighed på en enkelt lokalitet i Roskilde Fjord; 2) at opgøre de forskellige plantetyperes næringsbehov ud fra observerede væksthastigheder ved forskellige interne næringsstofkoncentrationer bestemt ved laboratorieforsøg; 3) at bestemme forskelle i planternes evne til at optage og oplagre næringsstoffer; samt 4) at undersøge eventuel forekomst og betydning af intern recykling i mere komplekst opbyggede planter.

Masseakkumulerende makroalger

En række ephemerale makroalger (*Ulva lactuca* (søsalat), *Chaetomorpha linum* (krølhårstang), *Cladophora* spp. (vandhår), *Ectocarpus siliculosus* (vatalge), *Pilayella littoralis* (dunalge) m.fl.) er alle kendt for at kunne optræde i masseforekomst ved stor næringsrigdom. Disse alger har relativt ens livsform og vækststrategi og derfor sandsynligvis også næsten identisk håndtering af næringsstoffer. I Køge Bugt har masseforekomster af de trådformede brunalger *E. siliculosus* og *P. littoralis* i mange år givet anledning til æstetiske og fiskerimæssige problemer (Kaas *et al.*, 1986). I flere meget lavvandede områder, som i indre dele af Roskilde Fjord samt ved Seden Strand i Odense Fjord, udgør *U. lactuca* det største problem (Hansen, 1984), mens man i f.eks. Kertinge Nor (Christensen *et al.*, 1994), ydre dele af Roskilde Fjord samt mange steder i Limfjorden har masseforekomst af de trådformede grønalger *C. linum* og *Cladophora* spp.. Endeligt findes der områder som det Sydfynske Øhav, hvor flere af de ovennævnte arter afløser hinanden i løbet af vækstsæsonen (Rasmussen *et al.*, 1993). Det er uklart, hvilke faktorer der bestemmer

den forskellige dominans af arter i forskellige kystområder og på forskellige tidspunkter af året.

Effekter af temperatur og salinitet

De masseakkumulerende algers varierende succes i belastede kystområder kan ikke forventes forklaret alene ud fra de formodentlig små forskelle i næringshusholdning, men må tillige vurderes ud fra de faktorer, der i øvrigt kendetegner forholdene i de forskellige kystvande. Lavvandede fjorde er karakteriseret ved store døgn- og sæsonmæssige svingninger i temperaturen samt ved betydelige variationer i saliniteten, og de tilstedeværende algearter må derfor nødvendigvis være tolerante overfor sådanne variationer (eurythermale og euryhaline arter). Vidt udbredte (kosmopolitiske) arter vides at udvikle varierende økotyper med forskellige temperatur- og salinitetsoptima (Bolton, 1983; Russell, 1988), men forskelle i tolerance bør kunne bidrage til at forklare makroalgernes varierende succes i forskellige systemer og på forskellige tidspunkter af året.

Undersøgelser vedr. salinitet og temperatur

Med henblik på en vurdering af de masseakkumulerende makroalgers indbyrdes konkurrenceevne har vi udvalgt en række arter, hvis sæsonmæssige forekomst er blevet intensivt registreret på to lokaliteter af forskellig næringsrigdom i Roskilde Fjord. Udover eventuelle forskelle i næringshusholdning er temperaturens og salinitetens indflydelse på arternes vækst indgående beskrevet ved vækstforsøg i laboratoriet. Resultaterne fra vækstforsøgene er dernæst blevet sammenholdt med arternes forekomst i Roskilde Fjord samt med data fra andre danske kystområder.

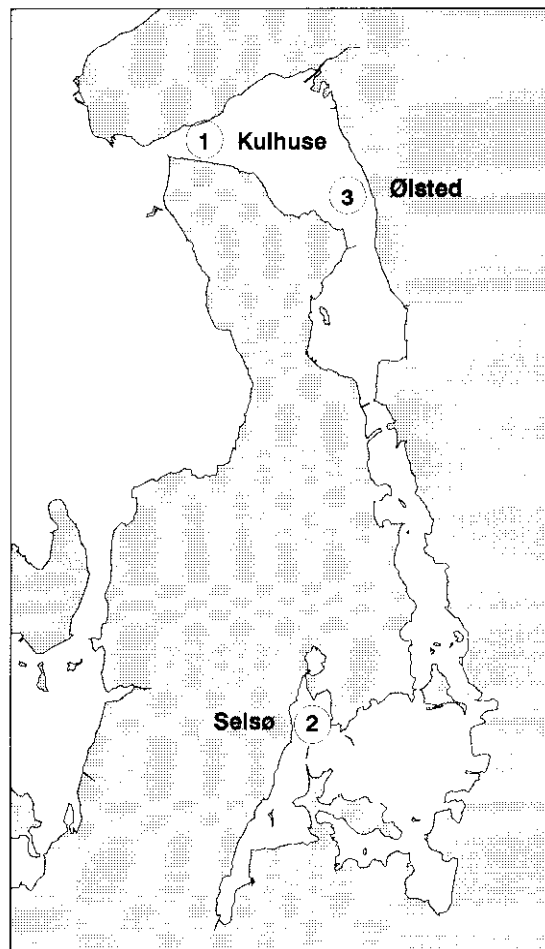
2. Materialer og metoder

2.1 Feltundersøgelser

2.1.1 Undersøgelseslokaliteter

Lokaliteter i Roskilde Fjord

Feltundersøgelserne er foregået på tre lokaliteter i Roskilde Fjord. Sæsonvariationen i ephemere makroalgers forekomst er beskrevet henholdsvis ved Kulhuse Havn, Frederiksværk Bredning, og ved udløbet fra Selsø til den nordlige del af Lejre Vig, vest for Roskilde Bredning (figur 2). Disse to lokaliteter er valgt således, at de havde omtrentlig ens dybde og eksponeringsgrad, men forskellig salinitet og næringsrigdom. Frederiksværk Bredning ligger i den ydre del af Roskilde Fjord med direkte forbindelse til Isefjord og Kattegat. Undersøgelseslokaliteten er beskyttet mod eksponering fra syd og vest. Næringsstofbelastningen er lav set i forhold til de øvrige lokaliteter, og saltholdigheden er relativt høj (gennemsnit = 18‰) på grund af vandudvekslingen med Kattegat. Saliniteten er lav (gennemsnit = 14‰) ved Selsø, og næringsstofbelastningen er høj på grund af udledning fra Skibby rensningsanlæg og næringsrigt ferskvand fra Selsø. Lokaliteten er beskyttet mod eksponering fra nord og vest. Indsamling af plantemateriale til laboratorieforsøg og vandprøver er på begge lokaliteter sket på lavt vand (ca. 0,5 m).



Figur 2. Kort over Roskilde Fjord med angivelse af de tre anvendte undersøgelseslokaliteter.

Den sæsonmæssige beskrivelse af plantekomponenters vækstrater og næringsstofindhold i felten samt forsøg med kunstig næringsberigelse er gennemført ved Ølsted Strand i Frederiksværk Bredning (figur 2). Alle indsamlinger er foretaget på lavt vand (ca. 1 m). Lokaliteten er næringsrig på grund af den generelle belastning af Frederiksværk Bredning og på grund af udsivning fra et tilstødende sommerhusområde. Plantemateriale til kulturer og laboratorieforsøg er fortrinsvis indsamlet ved Ølsted Strand eller Kulhuse.

2.1.2 Målinger i felten

Forekomst af makroalger

De ephemerale makroalgers forekomst ved henholdsvis Kulhuse og Selsø bestemtes igennem en periode på ét år og med en hyppighed varierende fra én gang per uge i den mest aktive vækstsæson (maj til oktober) til én gang per måned i vinterperioden. Forekomsten/frekvensen målt hver gang på 5 steder langs et fast transekt på ialt 20 meter ved at notere de forskellige algearters eventuelle tilstedeværelse indenfor udlagte 0,25 m² rammer hver inddelt i 25 delfelter. Ved hver registrering undersøgtes således ialt 125 felter, og forekomsten er udtrykt som antallet af felter, hvori en given art er fundet divideret med 125. Ved en forekomst på 0,2 er en art således fundet i 25 ud af 125 felter. Vandtemperaturen blev målt med almindeligt termometer, saliniteten bestemtes med et refraktometer, og der blev indsamlet vandprøver (triplikater) til bestemmelse af uorganisk og total N og P ved hvert besøg. Vandprøverne opbevarede nedfrosset indtil analyse. Med passende mellemrum indsamledes plantemateriale til senere bestemmelse af interne koncentrationer af kvælstof og fosfor. Planterne blev tørret ved 100°C og opbevaret tørt indtil analyse.

Vækstmålinger

Den tidsmæssige variation i vækstraterne for fytoplanktonsamfundet samt for en række arter af makroalger (*U. lactuca*, *C. linum*, *Cladophora* spp., *Ceramium rubrum* (klotang), *Fucus vesiculosus* (blæretang) samt i en kortere periode *P. littoralis*) bestemtes på lokaliteten ved Ølsted Strand i perioden fra marts til november 1991. Vækstraterne blev målt som biomassetilvækst med og uden næringsstofberigelse (N eller P; Pedersen, 1993). Hovedformålet var at bestemme, i hvilke perioder de enkelte arter var begrænset af næringsstofftilgængeligheden under de naturgivne forhold samt at fastlægge hvilket næringsstof, der eventuelt var begrænsende. Alle vækstofforsøg blev udført i triplikater.

Fytoplanktonvækst

Fytoplanktonsamfundets nettotilvækst blev estimeret ved at følge ændringer i klorofylkoncentration i vand indesluttet i transparente plastdunke (20 l), der blev forankret i felten i fire dage (Pedersen, 1993). Inden inkubationen blev vandet filtreret igennem et 200 µm net for at reducere mængden af græssende zooplankton. Teknikken afviger fra den, der nedenfor er beskrevet for makroalgerne, ved at næringsstofftilgængeligheden alene er bestemt af den initielt tilstedeværende næringsstoffpulje i den indesluttede vandmasse, medens nytillførsel fra eksempelvis sedimentet ikke kan finde sted under inkubationen. Derudover foregår der stadig græsning på fytoplanktonet trods forfiltreringen. De observerede vækstrater er derfor underestimerede og repræsenterer samfundets nettovækstrate. Ved berigelse tilførtes henholdsvis 400 µmol NH₄⁺ eller 160 µmol PO₄³⁻.

Makroalgevækst

Makroalgernes vækstrate blev estimeret ved at indeslutte en kendt mængde algemateriale (ca. 1 g vådvægt) i cylindriske plexiglasrør (20 cm

lange, 10 cm i diameter) lukket i begge ender med 0,5 mm net for at tillade vandudskiftning og forhindre græsning (Geertz-Hansen & Sand-Jensen, 1994). For blæretang anvendtes skudspidser. Inkubationen varede 6-14 dage afhængigt af væksthastigheden, hvorefter planterne blev indsamlet og frysetørret. Ved hver inkubations start indsamledes planteprøver til beskrivelse af relationen mellem tør- og vådvægt. Næringsstofberigelse blev foretaget ved at placere perforerede plastvials fyldt med agar indeholdende 130 $\mu\text{mol NH}_4\text{Cl}$ eller 150 $\mu\text{mol KH}_2\text{PO}_4$. Agaren opløses og næringsstofferne frigøres i løbet af ca. 10 dage. For både fytoplankton og makroalger blev vækstraten beregnet ud fra biomassetilvæksten under antagelse af konstant vækstrate (eksponentiel vækst) under hele inkubationen. Vævsindholdet af N og P bestemtes på plantemateriale før og efter inkubationerne. Ved hvert besøg på lokaliteten indsamledes vandprøver (triplikater), som blev filtreret og analyseret for NH_4^+ og PO_4^{3-} indenfor 1 time efter prøvetagningen, medens delprøver til bestemmelse af NO_3^- blev nedfrosset til senere analyse.

2.2 Laboratorieundersøgelser

2.2.1 Bestemmelse af N og P i vand og planter

Næringsstofanalyser

Vandets indhold af ammonium målttes efter Solorzano (1969) og fosfat efter Strickland & Parsons (1968). Nitratanalyser (Strickland & Parsons, 1968) blev udført på en autoanalyser (Alpha Chem). Planternes indhold af C og N bestemtes ved afbrænding og analyse af filtre (fytoplankton) eller en kendt mængde plantemateriale i en Carlo Erba Elemental Analyzer. Indholdet af P målttes som fosfat efter våd-oxidation (Kjeldahl-destruktion) af en kendt mængde plantemateriale (Strickland & Parsons, 1968).

2.2.2 Planters næringsstofoptagelse

Udtømningsforsøg

Planternes evne til at optage næringsstoffer ved forskellige eksterne tilgængeligheder blev bestemt ved udtømningsforsøg udført i laboratoriet. Plantemateriale (ca. 0,5 g tørvægt) blev efter akklimatisering inkuberet i en batch (3 l) med beriget og filtreret (GF/C) havvand, konstant lys ($400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) og med kontinuert omrøring. Herefter fulgtes ændringerne i koncentrationen af NH_4^+ eller NO_3^- med tiden. Initielt blev prøverne taget med korte intervaller (15 min.) for at kunne beskrive det såkaldte "surge"-optag, der er et kortvarigt forhøjet optag ved pludselig tilførsel af stor næringsrigdom. Senere forlængedes intervallerne til 30 min., indtil puljen af uorganiske næringsstoffer nærmede sig detektionsgrænsen. Forsøgene varede typisk kun 6-8 timer, og der er derfor ikke taget højde for en eventuel biomassetilvækst i beregningen af optagelseshastighed per biomasseenhed. Der er ikke udført optagelsesforsøg med fytoplankton og ålegræs, men repræsentative rater er fundet i litteraturen til sammenligning.

2.2.3 Planters næringsstofbehov og lagerkapacitet

Næringsstofbehov

For at fastlægge ved hvilke interne næringsstofkoncentrationer planterne ikke længere udviser næringsstofbegrænset vækst, er planternes behov (kritiske niveauer) forsøgt opgjort. For fytoplanktonet er Redfield-ratioen anvendt (C:N:P = 106:16:1 på mol-basis, Redfield *et al.*, 1963). For makroalgerne er der anvendt publicerede værdier for de respektive eller nærtstående arter.

Kritisk N-indhold

For *Chaetomorpha linum*, *Ulva lactuca* og *Ceramium rubrum* er de kritiske N-indhold desuden bestemt ved vækstforsøg i laboratoriet. Planter indsamlet i felten blev dyrket i kultur under forskellig N-tilgængelighed for at få materiale med forskellige interne N-beholdninger. Herefter blev der udført vækstforsøg ved ens N-tilgængelighed og lysmængde ($400 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), og planternes vækstrate blev beskrevet som funktion af N-indhold.

Næringsstofoplagring

Planternes evne til at oplagre næringsstoffer udover de mængder, der er behov for til udførelse af maksimal vækst, er vurderet ud fra de maksimale, interne koncentrationer observeret i felten, de kritiske værdier taget fra litteraturen samt observerede vækstrater. De højeste interne næringskoncentrationer er typisk målt i perioder med lav temperatur og indstråling og dermed lav væksthastighed. Oplagring er beregnet som differencen mellem maksimalt observeret og kritisk koncentration. Lagerets størrelse og potentielle betydning for fortsat vækst er endvidere søgt anskueliggjort ved at beregne, hvor lang tid en given art kan opretholde maksimal vækst alene baseret på udnyttelse af det interne lager.

Recykling i ålegræs

2.2.4 Intern recykling af kvælstof

Evnen til at mobilisere kvælstof i gammelt væv og reallokere det til nyt og aktivt voksende væv inden det gamle væv henfalder eller afstødes er tidligere undersøgt for ålegræs (Borum *et al.*, 1989; Pedersen & Borum, 1992). Undersøgelserne er udført ved, efter præinkubation med ^{15}N , at følge mobilitet og transport af ^{15}N i forskellige blade og rhizom-segmenter i en vækstperiode på op til 3 uger i enten laboratorium eller felt. Forsøgene viste, at den nedgang i kvælstofindhold, der sker fra vævet er fuldt udvokset og til det afstødes eller henfalder, fortrinsvis (>90%) skyldes reallokering. Derfor kan betydningen af intern recykling i ålegræs beregnes på årsbasis ud fra ændringerne i forskellen mellem kvælstofindholdet i nyligt udvoksede og gamle væv, hvilket i nærværende undersøgelse er gjort for en ålegræspopulation i Øresund.

Recykling i brunalger

Betydningen af intern N-cykling for N-husholdningen i den flerårige brun-alge, *Fucus serratus* (savtang), blev undersøgt med en tilsvarende ^{15}N -teknik, som anvendt på ålegræs i Øresund (Pedersen & Borum, 1992). Planter indsamlet ved Rågeleje på Sjællands nordkyst præinkuberedes i laboratoriet med konstant lys og med $^{15}\text{NH}_4^+$ som kvælstofkilde over en periode på 14 dage. Planterne blev derefter genudsat i felten, og ved jævnlige indhøstninger fordelt over en efterfølgende 12 ugers periode bestemtes algerne vækst samt ændringerne i de interne puljer og fordelinger af både ^{14}N og ^{15}N . Den interne recyklings potentielle rolle vurderedes herefter ud fra ændringerne i N-biomasse og den interne N-fordeling. Resultaterne fra disse undersøgelser er dog ikke fuldt færdigbehandlede.

Udvalgte arter

2.2.5 Salinitets- og temperaturforsøg med makroalger

De hurtigt voksende blad- og trådformede makroalgers væksthastighed under kombinationer af forskellige salinitets- og temperaturforhold blev bestemt ved forsøg i laboratoriet for at kunne vurdere, i hvilken udstrækning forskelle i salinitet- og temperaturrespons kan forklare, hvorfor forskellige arter opnår dominans i forskellige lavvandede kystvande med omtrentlig ens næringsrigdom. De omhandlede arter var:

Ulva lactuca, *Chaetomorpha linum*, *Cladophora vagabunda*, *C. flexuosa*, *Ectocarpus siliculosus* og *Pilayella littoralis*.

Algekulturer

2.2.6 Etablering og dyrkning af kulturer

Algemateriale blev indsamlet fra de to lokaliteter i Roskilde Fjord til etablering af kulturer ved isolering af sværmere, skudspidser eller thallusstykker (Chapman, 1973). Algerne opbevarede ved 15°C og langdagsbetingelser (16 timer lys, 8 timer mørke), ved en lysintensitet på ca. 10 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ og ved henholdsvis 10 og 20‰ saltholdighed afhængigt af indsamlingslokaliteten. Før forsøgsstart produceredes større mængder af algemateriale ved en forøgelse af lys og temperatur. De anvendte vækstmedier til kulturer og forsøg bestod af filtreret og fortyndet Kattegatvand tilsat næringsstoffer og vitaminer (Christensen, 1982)

Forsøgsbetingelser

2.2.7 Vækstforsøg i laboratoriet

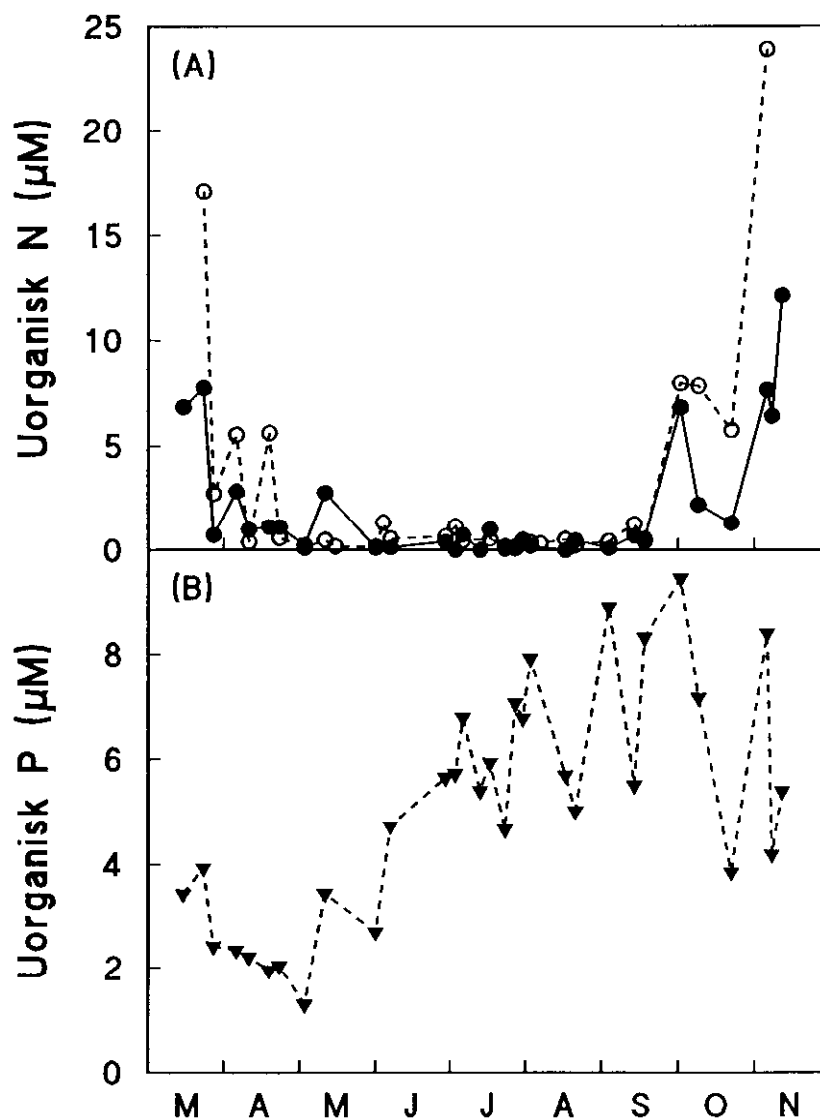
Vækstforsøgene er for alle arter foregået ved to forskellige saliniteter (10 og 20‰) svarende til lidt under og lidt over saliniteterne ved Selsø og Kulhuse i Roskilde Fjord. Ved forsøgsstart overførtes kimplanter, skudspidser eller thallusstykker til krystallisationsskåle med 100 ml medie og låg. Gennembobling sikrede konstant omrøring af mediet. Skålene placeredes på en temperaturgradientplade dækkende temperaturintervaller på 6-23, 12-27 eller 6-27°C. For hver temperatur og salinitet anvendtes 8 replikater. Forsøgene blev udført ved langdagsbetingelser (16:8) med en lysintensitet på ca. 70 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Vækstperioden varede 2-4 uger afhængigt af algeart, og midtvejs i perioden tilførtes redestilleret vand som kompensation for fordampningstabene. Næringsindholdet i mediet blev ikke begrænsende for væksten indenfor de anvendte forsøgsperioder. Ved forsøgets ophør overførtes plantematerialet til GF/C filtre, og algernes tørvægt bestemtes.

Der blev desuden gennemført en række vækstforsøg under forskellige lysforhold for at afsløre eventuelle forskelle i de ephemerale algers lyskrav. Kvaliteten af disse forsøg viste sig imidlertid at være utilstrækkelig til at gennemføre en grundig analyse af problemstillingen, hvorfor de ikke vil blive behandlet i nærværende rapport.

3. Resultater og diskussion

Planters succes

En plantes eller en plantetypes succes i et givet økosystem kan udtrykkes ved den andel af den samlede autotrofe biomasse den udgør eller alternativt ved den andel af det samlede energiflow, den kanaliserer. Forudsætningen for stor succes er at biomassen kan opretholdes eller øges under de komplekse vilkår, planten lever under. En plantes tilstedeværelse samt dens evne til at opretholde eller øge sin biomasse er et produkt af samtlige, mulige fysisk-kemiske og biologiske aktioner af relevans for organismen, men i relation til næringsberigelse og eutrofiering er fokus naturligt nok sat på plantens ressource-tilgang og dermed produktivitet/væksthastighed, hvilket er emnet for nærværende projekt. Ved vurdering af eutrofieringseffekter bør man blot huske, at tabsprocesserne er lige så væsentlige faktorer, og at indirekte effekter af eutrofiering via konkurrerende planter, herbivorer og carnivorer kan være den primære årsag til en plantes manglende succes.



Figur 3. Sæsonmæssige variationer i vandets koncentration af (A) uorganisk kvælstof (NO_3^- : cirkler ; NH_4^+ : udfyldte cirkler) og (B) fosfor ved Ølsted Strand, Roskilde Fjord.

3.1 Planternes vækst og næringsstofhusholdning

3.1.1 Fysisk-kemiske forhold i felten

Temperatur og salinitet

Fosfor

Kvælstof

Planternes vækstrater varierer over sæsonen som følge af en kombination af ændringerne i lys, temperatur og næringsstofforhold. Indstrålingen har et sæsonmæssigt forløb med maksimale værdier i slutningen af juni, og vandtemperaturen følger et tilsvarende forløb med en let forsinkelse. Ved Ølsted Strand var koncentrationen af uorganisk P lav i april, umiddelbart efter fytoplanktonets forårsopblomstring, men steg derefter jævnt igennem sommeren på grund af intern belastning fra sedimentet (figur 3). Bortset fra i april oversteg P-koncentrationerne langt de niveauer, hvor både mikro- og makroalgers P-optagelse synes at være mættet. Mængden af nitrat var høj i det tidlige forår og sidst på efteråret men lav og ofte under detektionsgrænsen i hele den aktive vækstperiode (figur 3). Ammonium fulgte et tilsvarende sæsonmæssigt forløb, omend der hele tiden var detekterbare koncentrationer af ammonium i vækstperioden. Uorganiske N-koncentrationer mindre end $1 \mu\text{M}$ er for lave til at opretholde maksimal N-optagelse for de fleste mikro- og makroalger, og længere perioder med sådanne niveauer øger risikoen for næringsbe- grænsning af væksten (Eppley *et al.*, 1969).

3.1.2 Vækstmålinger i felten

Fytoplanktonvækst

Planternes væksthastighed under uberigede forhold fulgte forskellige forløb over sæsonen (figur 4a). Fytoplanktonsamfundets nettovækstrate var størst i marts og april, men tolkningen af vækstofforsøgene vanskeliggøres af, at der, trods den indledende fjernelse af det større zooplankton ved filtrering gennem et $200 \mu\text{m}$ net, stadig forekom en betydelig græsning under inkubationen. Således er de negative "vækstrater" målt i store dele af sommerperioden udtryk for, at græsningstabene oversteg biomassetilvæksten. Græsningstab er sandsynligvis årsag til, at vækstrater bestemt som biomassetilvækst i naturen generelt er lave sammenlignet med resultater fra kulturforsøg (Eppley & Sloan, 1966). Fytoplanktonvækstrater bestemt ved biomassetilvækst i felten er således ikke umiddelbart sammenlignelige med målte rater for makroalger, hvor eventuelle artefakter som følge af græsning nemt kan erkendes.

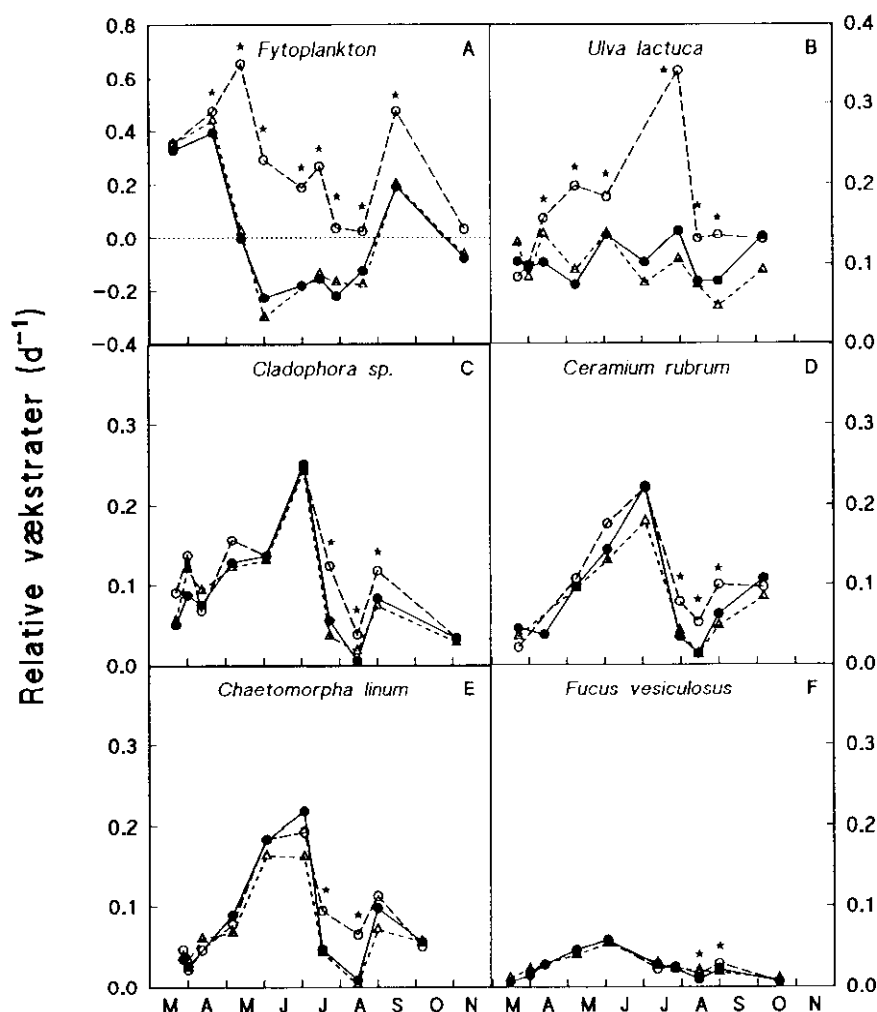
Makroalgevækst

Vækstraten for uberiget *Ulva lactuca* varierede fra 0,08 til $0,14 \text{ d}^{-1}$ (ln-enheder) og var relativt konstant over sæsonen (figur 4b). Vækstraterne for *Cladophora*, *Chaetomorpha* og *Ceramium* varierede fra nær 0 til over $0,25 \text{ d}^{-1}$ og fulgte stort set samme sæsonmæssige forløb med maksimale værdier i slutningen af juli efterfulgt af lave rater i juli-august for så atter at stige i september (figur 4c-e). Vækstraten hos *Fucus vesiculosus* tenderede til at følge samme tidsmæssige mønster men på et meget lavere niveau ($\mu=0,006-0,065$; figur 4f). Tidligere beskrivelser af den sæsonmæssige variation i ålegræssets vækstrate har ligeledes vist maksimal vækst i juni, hvor indstrålingen er højest, og en efterfølgende nedgang i væksten, der væsentligt overstiger den effekt, der kan tilskrives den gradvist aftagende indstråling (Wium-Andersen & Borum, 1984; Pedersen & Borum, 1993).

Vækstregulering

En negativ effekt af høje temperaturer eller næringsstofmangel synes at være de mest nærliggende forklaringer på den temporære væksthæmning for makrofyter i sensommeren. Vandtemperaturen i danske kystområder når dog kun ekstraordinært så højt op, at ålegræssets vækst kan forventes påvirket (Biebl & McRoy, 1971), og tilsvarende oversteg

vandtemperaturen ved Ølsted Strand ikke niveauer, der burde hæmme makroalgernes vækst væsentligt (se senere). Følgelig er næringsstofmangel efter den længere tids lave eksterne tilgængelighed i sommerperioden den sandsynligste forklaring på det observerede forløb sidst på sommeren.



Figur 4. Forskellige algers specifikke (relative) væksthastighed målt ved Ølsted Strand under berigede og uberigede forhold. Væksthastigheden er beregnet under antagelsen af eksponentiel biomassetilvækst, og enheden er d^{-1} ("ln-enheder"). Uberiget: udfyldte cirkler; beriget med N: cirkler; beriget med P: trekanter. *: signifikant forskel mellem kontrol og N-beriget.

3.1.3 Næringsstoffbegrænsning

Fosforbegrænsning?

Berigelse af inkubationskamrene med uorganisk P havde ingen signifikant stimulerende effekt på de forskellige plantekomponenters vækstrater (figur 4). For *U. lactuca* og *C. flexuosa* registreredes en svag P-stimulering af vækstraten i det tidlige forår, hvor den eksterne P-tilgængelighed var lav, og vi har tidligere vist, at der ved sammenstilling af data fra en række danske kystområder tillige er en positiv sammenhæng mellem P-mængder og fytoplanktonbiomasse i det tidlige forår men ikke i resten af vækstsæsonen (Sand-Jensen *et al.*, 1994). Frigivelse af sedimentbundet P i løbet af sommerperioden øger som oftest P-tilgængeligheden i kystvande til niveauer, hvor det ikke længere kan begrænse algers vækst, og derfor bliver N-tilgængeligheden bestemmende for de autotrofe

organismers vækstmuligheder (Ryther & Dunstan, 1971; Wallentinus, 1984; Graneli *et al.*, 1990; Lavery & McComb, 1991).

Kvælstofbegrænsning?

I overensstemmelse med ovenstående gav en berigelse af inkubations kamrene med N oftere anledning til stimulering af planternes vækstrate (figur 4). Fytoplanktonsamfundets vækstrate responderede positivt på N-berigelse i hele den undersøgte periode undtagen i det meget tidlige forår. For *U. lactuca* sås tilsvarende en markant stimulering af vækstraten fra april til september i overensstemmelse med, hvad der tidligere er beskrevet fra Roskilde Fjord (Geertz-Hansen & Sand-Jensen, 1994). For de trådformede, ephemerale makroalger af slægterne *Cladophora*, *Chaetomorpha* og *Ceramium* (figur 4c-e) fandtes den mest markante effekt af N-berigelse i sensommeren (juli-september), hvor vækstraten under uberigede forhold var særligt lav. *Fucus vesiculosus* blev ikke eller kun svagt stimuleret af berigelse. Et signifikant respons blev kun fundet i august, hvilket også syntes at gælde for ålegræs ved tilsvarende undersøgelser i Øresund (Pedersen & Borum, 1993). Der er altså en markant forskel i de forskellige plantekomponenters respons på N-berigelse, således at graden samt den tidsmæssige udstrækning af N-begrænsning aftager med stigende morfologisk kompleksitet samt faldende maksimal væksthastighed.

Fytoplankton

3.1.4 Maksimale vækstrater

De forskellige plantekomponenters maksimale væksthastighed varierer tilsyneladende med organismernes livsform, morfologi og grad af vævs-differentiering. De maksimale vækstrater målt i felten (beriget eller uberiget) var som ventet størst for fytoplankton ($\mu=0,66 \text{ d}^{-1}$, svarende til en fordoblingstid på 1,1 dag; tabel 1). På grund af det tidligere nævnte metodemæssige problem ligger den reelle, maksimale vækstrate for fytoplankton dog væsentligt under mere eksakt bestemte vækstrater for fytoplankton ($\mu=1-2 \text{ d}^{-1}$; Blasco *et al.*, 1982; Eppley & Sloan, 1966).

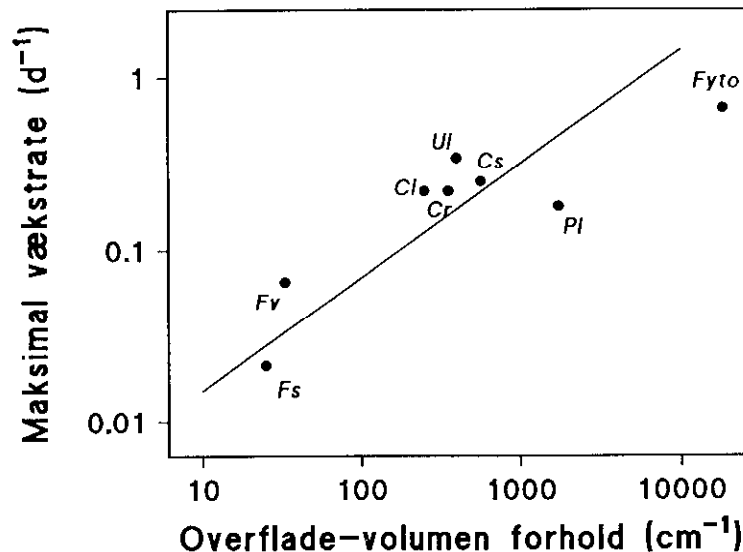
Tabel 1. Forskellige marine planters overflade:volumen forhold (Nielsen & Sand-Jensen 1990) og målte maksimale vækstrater ($\pm SD$, $n=3$).

	Overflade:volumen ($\text{cm}^2 \text{ cm}^{-3}$)	$\mu_{\max}$ (d^{-1})
Fytoplankton	10^5-10^6	$0,66 \pm 0,02$
<i>Pilayella littoralis</i>	1737	$0,18 \pm 0,03$
<i>Cladophora sp.</i>	569	$0,25 \pm 0,03$
<i>Ulva lactuca</i>	400	$0,34 \pm 0,01$
<i>Ceramium rubrum</i>	355	$0,22 \pm 0,02$
<i>Chaetomorpha linum</i>	250	$0,22 \pm 0,02$
<i>Fucus vesiculosus</i>	33	$0,065 \pm 0,025$
<i>Fucus serratus</i>	25	$0,021 \pm 0,006$

Makroalger

Makroalgernes maksimale vækstrate aftog med stigende vævstykkelse og -differentiering og var lavest for *F. vesiculosus* ($\mu=0,065 \text{ d}^{-1}$, fordoblingstid = 11 dage; tabel 1). De målte vækstrater svarede til, hvad

der tidligere er fundet i andre undersøgelser (f.eks. Harris, 1986; Olesen, 1989) og følger en generel sammenstilling af målte vækstrater for planter plottet mod deres overflade:volumen forhold (Nielsen & Sand-Jensen, 1990; figur 5). Tilsyneladende kan forskelle i overflade:volumen forhold forklare langt hovedparten af variationen i autotrofe organismers maksimale vækstrater (Littler & Littler, 1980).



Figur 5. Maksimale vækstrater plottet mod overflade:volumen forhold for de undersøgte plantearter. En regression beregnet på grundlag af 92 datasæt dækkende mikroalger, makroalger og rodfæstede planter (fra Nielsen & Sand-Jensen, 1990) er angivet til sammenligning.

3.1.5 Planternes N- og P-indhold

P-indhold i fytoplankton

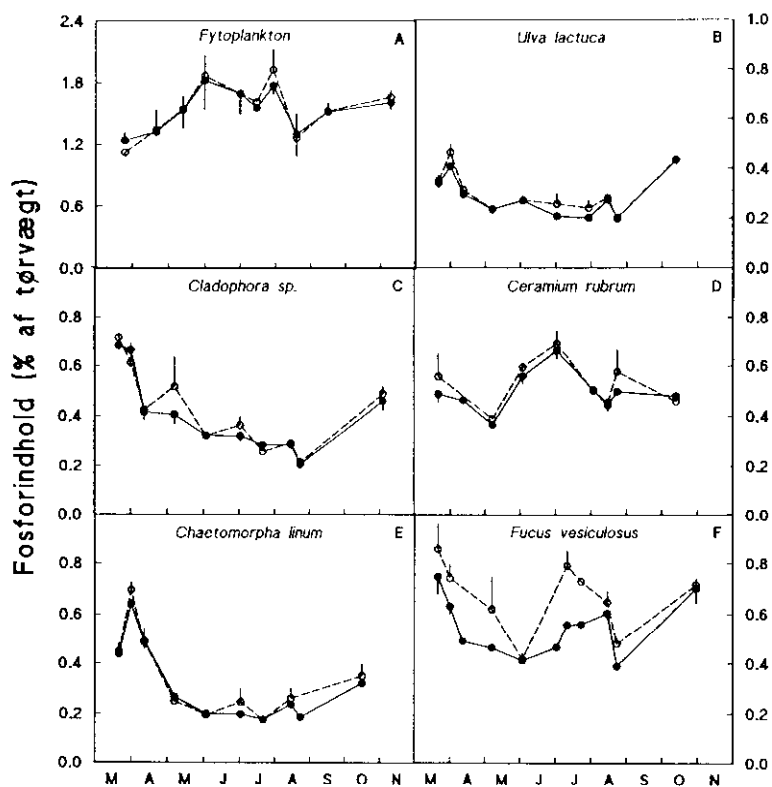
Plantekomponenternes interne koncentrationer af P og N varierede betydeligt over sæsonen (figur 6 og 7). For fytoplanktonsamfundet, der inkluderede såvel heterotrofe organismer som partikulært materiale under 200 μm , var P-koncentrationerne lavest forår og efterår (figur 6). P-indholdet udgjorde dog mere end 1,2% af tørvægten og var således rigeligt til stede hele året. Ifølge Redfields ratio (C:N:P = 106:16:1 på mol-basis) vil fytoplanktonsamfundet som en gennemsnitlig betragtning skulle have et P-indhold på 0,8% af tørvægten for at kunne vokse maksimalt, og det syntes altid at være opfyldt ved Ølsted Strand.

P-indhold i makroalger

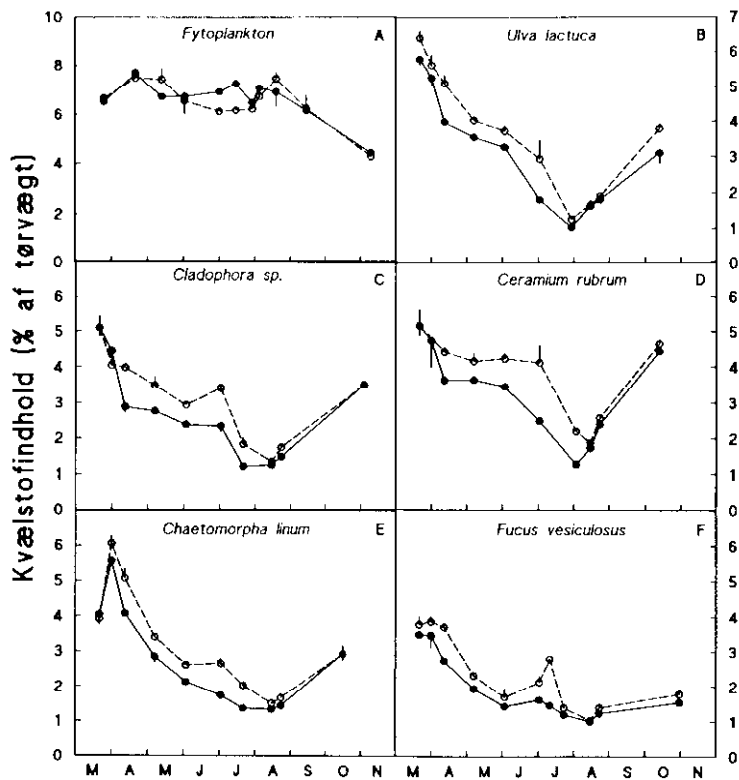
Makroalgernes interne P-koncentrationer fulgte et andet sæsonmæssigt forløb med høje værdier forår og efterår samt eventuelt et lokalt maksimum sidst på sommeren (figur 6b-c). Makroalger stiller mindre krav til interne koncentrationer af N og P end fytoplanktonsamfundet (Duarte, 1992), men alligevel nåede de ephemerale makroalgers interne koncentrationer i løbet af sommerperioden ned på niveauer, hvor der kan have været tale om P-begrænset vækst (Gorden *et al.*, 1981; Lavery & McComb, 1991). Hos *F. vesiculosus* var P-indholdet konsekvent højt (figur 6f).

Kobling mellem P- og indhold

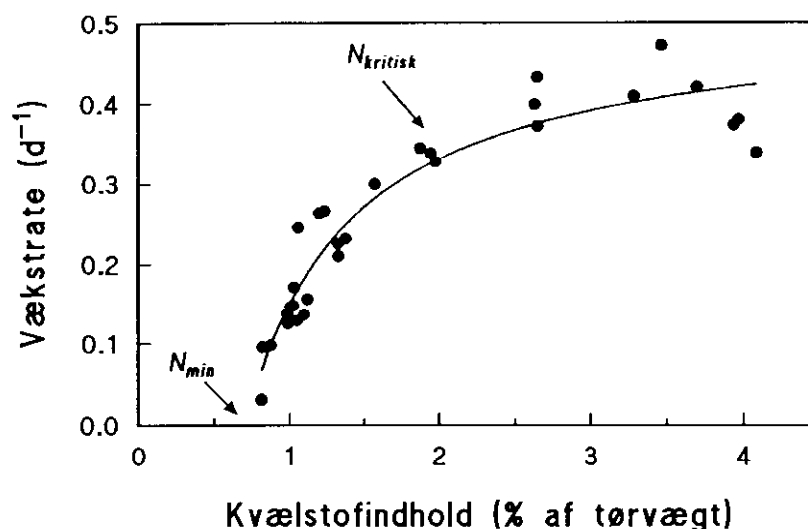
De lavere interne P-koncentrationer i makroalgerne om sommeren *N*-skyldes planternes stigende væksthastighed og forbrug, og selv om der var en stor og stadigt stigende ekstern tilgængelighed af uorganisk P i



Figur 6. Variation i plantekomponenternes indhold af P ved Ølsted Strand. Det, der er angivet som "fytoplankton", er indholdet målt i suspenderet partikulært materiale. Fuldt optrukket: uberiget; stiplet: efter berigelse med P.



Figur 7. Variation i plantekomponenternes indhold af N ved Ølsted Strand. Det, der er angivet som "fytoplankton", er indholdet målt i suspenderet partikulært materiale. Fuldt optrukket: uberiget; stiplet: efter berigelse med N.



Figur 8. Vækstrater for *Ulva lactuca* målt i laboratoriet ved forskellige N-indhold i planten. På figuren er angivet det omtrentlige niveau for det N-indhold, der mindst kræves for at opnå vækst (N_{min}) samt for at opnå maksimal vækst ($N_{kritisk}$).

sommerperioden, har organismene lidt overraskende ikke kunnet kompensere for P-forbruget. Dette kan skyldes en formodet fysiologisk kobling mellem P- og N-optagelse/indhold, idet lave N-indhold og dermed et lavt indhold af de nødvendige enzymer muligvis hæmmer optagelsesmekanismer generelt (Duarte, 1992). Berigelse af vækstkamrene med P resulterede i overensstemmelse hermed ikke i væsentligt forøgede P-indhold i makroalgerne.

Tabel 2. Kritiske ($N_{kritisk}$) samt minimale (N_{min}) N-indhold bestemt ud fra vækstforsøg udført i laboratoriet med forskellige alger. Til sammenligning er angivet kritiske N-niveauer fastlagt på baggrund af berigelsesforsøg i felten samt værdier taget fra litteraturen.

	Vækstforsøg		Feltforsøg	Litteratur
	N_{min}	$N_{kritisk}$	$N_{kritisk}$	$N_{kritisk}$
Enhed: %N af tørvægt				
Fytoplankton	-	-	7,7	5,7 ^{a)}
<i>Ulva lactuca</i>	0,7	2,1	3,9	2,4-3,0 ^{b)}
<i>Cladophora</i> sp.	-	-	1,5	2,1 ^{c)}
<i>Chaetomorpha linum</i>	0,4	1,2	1,4	1,2 ^{d)}
<i>Ceramium rubrum</i>	1,0	2,0	2,4	2,1 ^{e)}
<i>Fucus vesiculosus</i>	-	-	1,2	1,5 ^{f)}

a) Redfields ratio; b) Fujita et al. 1989 (for *Ulva rigida*); c) Gordon et al. 1981 (for *Cladophora* aff. *albida*); d) Lavery & McComb 1991 (for *Chaetomorpha linum*); e) Lyngby 1990 (for *Ceramium rubrum*); f) Rosenberg et al. 1984 (for *Fucus distichus*).

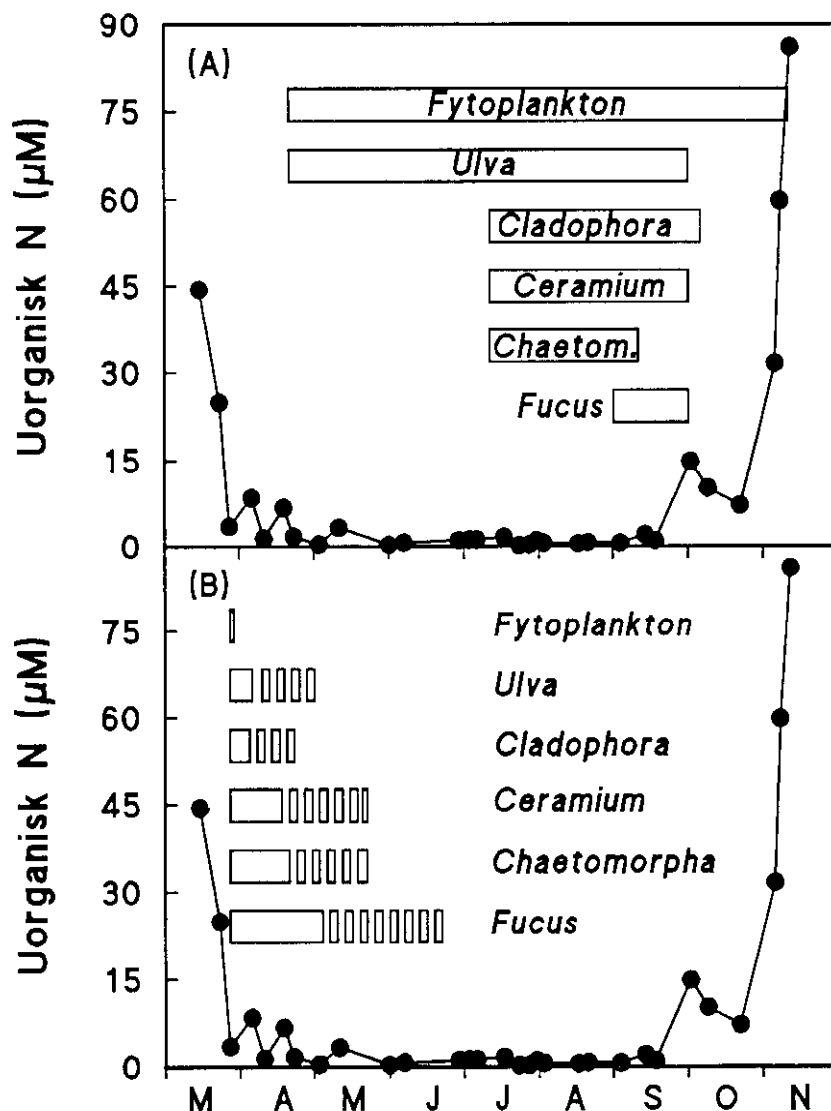
<i>N-indhold i fytoplankton</i>	De interne N-koncentrationer i fytoplanktonsamfundet varierede mellem og 8% af tørvægten i den mest aktive vækstsæson (figur 7a), hvilket ligesom for P overstiger det kritiske indhold beregnet efter Redfield ratioen (5,7% af tørvægten). Da samfundet imidlertid inkluderer bakterier og mindre zooplankton med et højere N-indhold end alger, kan algerne faktiske N-koncentrationer have været lavere end det kritiske niveau, som indikeret af vækstresponsen på N-berigelse. N:P forholdet i den partikulære fase lå konstant under 16, indikerende et underskud af N relativt til P, som også fundet af Graneli <i>et al.</i> (1990) i Kattegat og tilstødende havområder.
<i>N-indhold i makroalger</i>	Makroalgerne N-indhold udviste ens sæsonmæssige forløb med høje værdier om foråret, aftagende i sommerperioden og stigende i efteråret (figur 7b-f). Forløbet er bestemt af variationerne i såvel væksthastighed som ekstern tilgængelighed, og resultaterne svarer til, hvad der er fundet i andre undersøgelser af de sæsonmæssige variationer i makroalgers interne N-koncentrationer (f.eks. Asare & Harlin, 1983; Wheeler & Björnsäter, 1992). Berigelse med N førte til øgede interne N-koncentrationer om sommeren i alle de undersøgte makroalger, selv om de ephemere arter tillige responderede med forøgede vækstrater og dermed stigende "fortynding" af deres N-indhold (figur 4).
<i>"Kritisk N-indhold"</i>	3.1.6 Krav til N-indhold Det interne N-niveau der kræves for lige akkurat at opretholde algens maksimale vækst kaldes "det kritiske N-indhold" (<i>sensu</i> Hanisak, 1979). Indhold, der overstiger dette niveau, bør følgelig kunne betragtes som oplagring. Termen er i virkeligheden ikke særligt præcis, og niveauet er heller ikke nemt at fastlægge, idet der eksisterer en tæt kobling mellem N-begrænsning og lysbegrænsning (Geertz-Hansen & Sand-Jensen, 1994). Det omtrentlige niveau for kritiske N-indhold kan dog skønsmæssigt fastlægges ved laboratorieforsøg eller ved at sammenholde de sæsonmæssige variationer i interne N-koncentrationer med variationerne i planternes respons på N-berigelse i felten.
<i>Kritisk N-indhold målt i laboratoriet</i>	Som det fremgår af figur 8, er der en ganske betydelig usikkerhed ved skulle fastsætte den kritiske værdi ud fra laboratorieforsøg. Sammenhængen mellem vækst og intern N-koncentration kan bedst beskrives ved en Droop-model (Droop, 1974), hvor væksten nærmer sig asymptotisk den maksimale vækstrate med stigende N-indhold - d.v.s. uden en skarp markering af et kritisk niveau. Den fysiologiske baggrund for denne sammenhæng er, at øget N-indbygning giver sig udslag i øget klorofyl- og fotosynteseapparat, der igen giver øget fotosyntesehastighed uanset N-niveau. Den aftagende hældning med stigende N-indhold kan forklares med stigende selvskygning i organismen og afspejler altså ikke en egentlig oplagring af fysiologisk inaktivt N, men snarere en gradvist aftagende udnyttelsesgrad af den stigende N-pulje. Egentlig oplagring af fysiologisk inaktivt N finder kun sted i form af nitrat, som kan oplagres i varierende grad i forskellige makroalger (Asare & Harlin, 1983; Chapman & Craigie, 1977).
<i>Kritisk N-indhold målt i felten</i>	De "kritiske værdier" kan ud fra feltforsøgene fastlægges som de niveauer, under hvilke organismen begynder at respondere signifikant på N-berigelse (tabel 2). Publicerede resultater fra samme eller nærtstående arter samt resultaterne fra vækstofforsøg i laboratoriet er angivet i tabel 2 til sammenligning. På trods af variation i datasættet er den generelle

tendens, at de kritiske niveauer aftager med stigende morfologisk kompleksitet og faldende vækstrate hos organismerne. Samme tendens findes med hensyn til den minimale koncentration ($N_{\min}$), der er det indhold, som algen skal have for overhovedet at udvise vækst. Den langsomtvoksende *Fucus vesiculosus*, der har topcellevækst i skudspidserne, kræver således et mindre N-indhold for at opretholde maksimal vækst end en hurtigtvoksende makroalge som *Ulva lactuca* med udifferentieret væv.

Opbygning af N-reserver

3.1.7 Oplagring af N

Konsekvenserne af lavere krav til interne N-koncentrationer er, at organismerne kan producere en større kulstofbiomasse på en given mængde



Figur 9. Sæsonmæssig variation i tilgængeligheden af uorganisk N ved Ølsted Strand samt angivelse af varigheden af plantekomponenters næringsbegrænsning og beregnet lagerdækket produktion. A: Perioder, hvor plantekomponenterne responderede signifikant på N-berigelse ved vækstforsøg i felten. B: Beregnede perioder, hvor plantekomponenterne kan opretholde maksimal vækst (hele bjælker) eller submaksimal vækst (afbrudte bjælker) alene ved hjælp af N oplagret under stor N-tilgængelighed i forårsperioden. Lagrene dækker i realiteten længere vækstperioder, idet planternes næringsbehov dækkes delvist ved supplerende optagelse fra det eksterne miljø.

kvælstof end f.eks. et fytoplankton-samfund, samt at oplagrede N-reserver (eller ineffektivt udnyttede N-puljer) kan dække en længere vækstperiode uden ekstern tilførsel af næring, forudsat at alle alger kan akkumulere samme mængde N i cellerne. Da organismer med lave krav til interne N-koncentrationer tillige har lavere vækstrate, vil disse plantekomponenter blive endnu mindre afhængige af ekstern næringstilgængelighed. Fytoplanktonsamfundet har høj vækstrate og højt krav til intern N-koncentration, og, selv om de planktoniske organismer tilsyneladende er bedst til at akkumulere N (d.v.s. størst maksimale N-indhold), rækker den "oplagrede" pulje af N kun til 0,5 dages maksimal vækst uden ekstern næringstilførsel (tabel 3, figur 9). Med stigende morfologisk kompleksitet og faldende maksimal vækstrate kan den oplagrede N-pulje dække længere perioder. *F. vesiculosus* kan således opretholde nær maksimal vækst i 16,5 dage uden ekstern tilførsel (tabel 3), mens de ephemerale makroalger ligger imellem disse to ekstremer.

Tabel 3. Marine algers lagerkapacitet. Beregning af den tid alger vil kunne opretholde maksimal vækst alene baseret på interne lagre af overskydende N. Oplagret N er beregnet som differencen mellem registreret maksimalt N-indhold i felten ($N_{\max}$) og det kritiske indhold (N_{kritisk}) fastlagt ved laboratorieforsøg eller taget fra litteraturen.

	$\mu_{\max}$	$N_{\max}$	N_{kritisk}	N_{lager}	Kapacitet
	d ⁻¹	%N af tørvægt			d
Fytoplankton	0,66	7,70	5,7	2,0	0,5
<i>Ulva lactuca</i>	0,34	5,78	2,1	3,7	3,0
<i>Cladophora sp.</i>	0,25	5,10	2,1	3,0	3,5
<i>Chaetomorpha linum</i>	0,22	5,56	1,2	4,4	7,0
<i>Ceramium rubrum</i>	0,22	5,15	2,0	3,2	4,3
<i>Pilayella littoralis</i>	0,17	4,55	2,7	1,9	3,1
<i>Fucus vesiculosus</i>	0,07	3,48	1,2	2,3	16,4

Betydning af N-oplagring

Da den eksterne næringsstofftilgængelighed varierer betydeligt både over kort tid og over sæsonen, vil de langsomt voksende, flerårige organismer via deres oplagrede puljer af næring kunne få en konkurrencemæssig fordel fremfor hurtigt voksende, idet deres vækst i lange perioder kan fortsætte uafhængigt af en lav ekstern tilgængelighed (figur 9). For disse arter vil næringsbegrænsning først for alvor opstå sidst på sommeren som observeret for *F. vesiculosus* ved Ølsted Strand og ålegræs i Øresund. Dette forhold har også tidligere været anvendt til at forklare de sæsonmæssige ændringer i vækstdynamikken hos den flerårige brunalge *Laminaria longicruris* (Chapman & Craigie, 1977), hvor N oplagret i vinter- og forårsperiode sikrer fortsat høj vækst i store dele af sommerperioden.

Fordele ved oplagring

Vurderet ud fra oplagringsaspektet alene er langsomtvoksende organismer således bedre end hurtigtvoksende til at klare sig i områder med lav næringsstoftilgængelighed i sommerperioden, og kun ved en høj og stabil tilgængelighed af uorganiske næringsstoffer vil hurtigtvoksende former få tilfredsstillet deres næringsbehov. Evnen til at oplagre næringsstoffer afkobler således sammenhængen mellem vækst og næringsstoftilgængelighed i lange perioder hos de store, langsomtvoksende plantetyper.

N-optagelse og overflade: volumen forhold

3.1.8 Kvælstofoptagelse

Et andet afgørende aspekt for de forskellige plantetyper indbyrdes - konkurrenceevne er deres evne til at tilfredsstille næringsstofkrav via optagelse fra det omgivende miljø under lav ekstern næringsstoftilgængelighed. Udgangspunktet for denne vurdering er, at fytoplanktonorganismer i kraft af deres ringe størrelse har et stort overflade:volumen forhold og dermed en stor overflade til at forsyne en begrænset biomasse. Dette forhold anvendes traditionelt og rimeligt ukritisk (i såvel speciallitteratur som lærebøger) til at begrunde fytoplanktonets særlige konkurrencemæssige overlegenhed under lav ekstern næringsstoftilgængelighed. Argumentet er imidlertid kun vægtigt, såfremt det gunstige overflade:volumen forhold ikke modsvares af tilsvarende stigende næringsbehov som følge af de højere vækstrater og større krav til interne koncentrationer, og såfremt optagelsesevnen per eksponeret overfladeenhed er lige så stor hos planktonorganismer som hos makrofyter.

Optagelseskinetik

Optagelseskinetikken for kvælstof blev undersøgt ved udtømningsforsøg, hvor faldet i eksterne N-koncentrationer følges over tiden i kamre inkuberet med en kendt algemængde. Herudfra kan N-optagelsens størrelse, afhængighed af eksterne koncentrationer samt tidsmæssige forløb beskrives og beregnes. Optagelsesrater taget fra litteraturen viser for visse algearter meget store variationer på grund af forskelle i teknik samt inkuberingstid. En del af disse forskelle skyldes, at alger, der pludseligt oplever stor næringsstoftilgængelighed, udviser en temporært forøget optagelsesrate, den såkaldte "enhanced uptake" eller "surge uptake" (Harrison *et al.*, 1989).

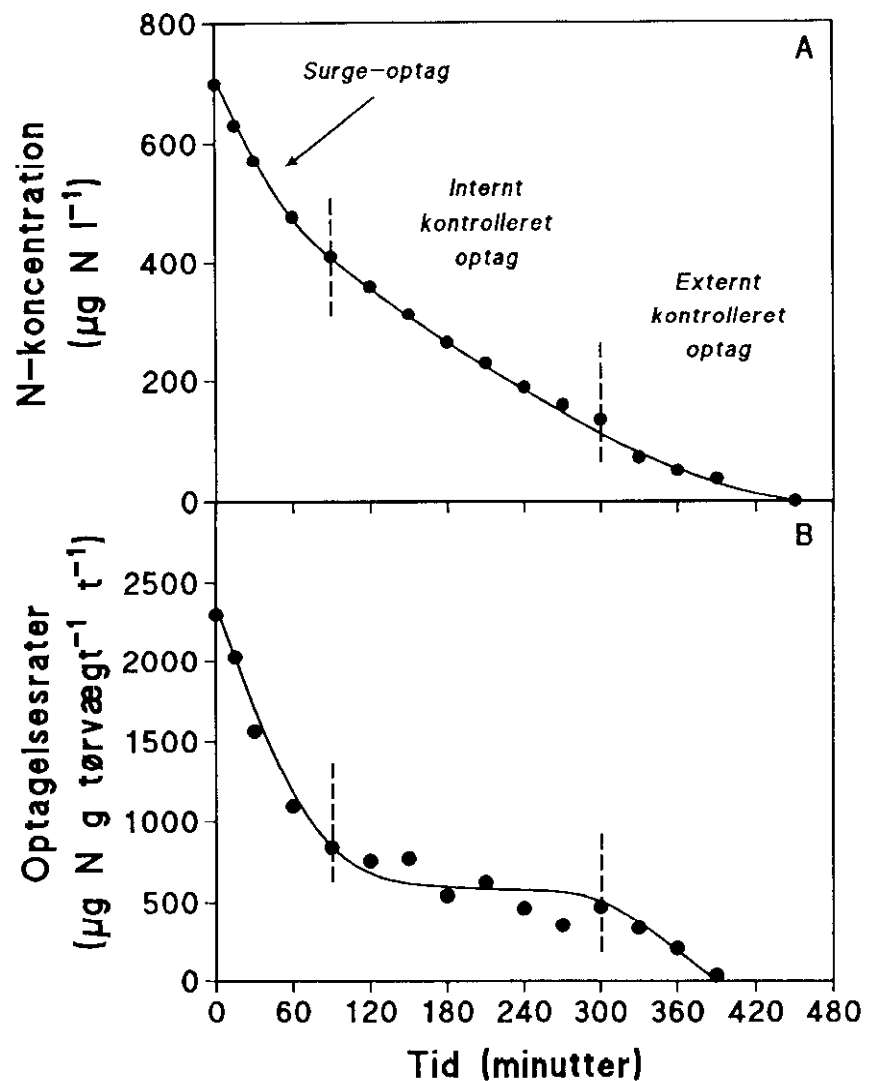
Optagelsens forskellige faser

Af figur 10 fremgår det, at den eksterne N-koncentration, i modsætning til hvad man kunne forvente ud fra en traditionel Michaelis-Menten kinetik, falder ikke-lineært i begyndelsen af udtømningsforsøget som også tidligere beskrevet i andre lignende undersøgelser (f.eks. Harrison *et al.*, 1989). Den beregnede optagelsesrate er initielt forhøjet, men aftager med tiden indtil en konstant optagelsesrate ved høje eksterne koncentrationer nås. Først når den eksterne N-koncentration bliver lav, aftager optagelsesraten som funktion af faldende ekstern tilgængelighed. Den initielt forhøjede rate tolkes som værende en hurtig opfyldning af små lagre af uorganisk N i plantecellerne, og størrelsen af optaget afhænger af de betingelser, organismen har levet under umiddelbart før forsøgets start (Harrison *et al.*, 1989, Thomas & Harrison, 1987). Den tid der går indtil lageret er fyldt op, afhænger ligeledes af vilkårene i den nære fortid, og den synes derudover at afhænge af organismens genetisk bestemte maksimale vækstrate, således at alger med høj væksthastighed har et kortere varende forhøjet optag.

Tidsafhængigt optag

Tidsafhængigt optag

Den efterfølgende tids- og koncentrationsafhængige optagelsesrate, som måles ved høje eksterne N-koncentrationer, er ikke påvirket af vilkårene



Figur 10. Eksempel på resultater fra et udtømningsforsøg med *Ulva lactuca* visende de forskellige faser i NH_4^+ -optagelse. A: N-koncentration i forsøgs-kamre som funktion af inkubationstid. B: Beregnede optagelsesrater som funktion af forsøgstid.

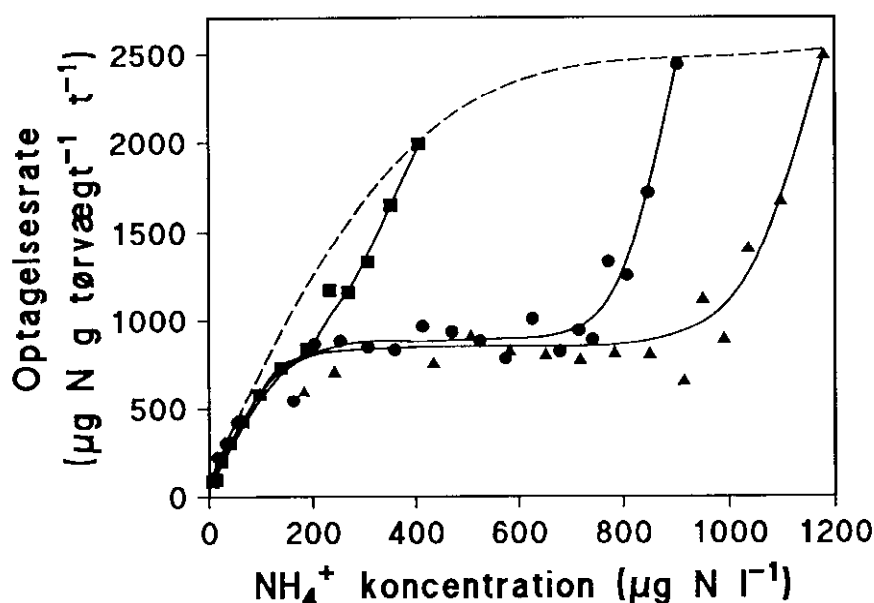
i organismens nære fortid. Raten er derimod afhængig af algens samlede, interne N-indhold og betegnes derfor som det internt kontrollerede optag. Optagelsesraten afspejler den hastighed, hvormed algen indbygger N i organiske komponenter. Først ved lave eksterne koncentrationer følger optagelsen den almindelige Michaelis-Menten kinetik, hvor selve optagelsen er den egentlig begrænsende proces, og hvor såvel optagelse som indbygning dermed er eksternt kontrolleret (Conway *et al.*, 1976).

Anvendelse af optagelsesdata

Optagelsesrater præsenteret i litteraturen varierer betydeligt selv for nærtstående algeformer og endda indenfor samme art (Wallentinus, 1984). En væsentlig del af denne variation skyldes, at de anvendte metoder ikke tager højde for de tre ovenfor beskrevne faser i optagelsen. Man skal derfor være varsom med ukritisk at anvende litteraturbaserede data til eksempelvis modelberegninger. Ved at anvende passende plantemængder i gentagne udtømningsforsøg med forskellig ekstern startkoncentration kan man beskrive optagelseskinetikken for såvel det initiale som det eksternt kontrollerede optag (figur 11).

Optagelsesraternes økologiske relevans

Både det initielt forhøjede og det eksternt kontrollerede optag kan have økologisk betydning, men selv ved pulsvise forøgelse af den tilgængelige N-pulje, som man ser over kort tid i lavvandede kystområder, vil N-koncentrationerne normalt ligge på så lave niveauer (0-5 μM), at den eksterne koncentration kontrollerer optaget. I denne fase kan det initielt forhøjede optag ikke eller kun vanskeligt skelnes fra det tids-uafhængige optag. Det er således denne del af optagelseskinetikken, der har størst økologisk relevans.



Figur 11. Eksempel på optagelsesratens koncentrationsafhængighed beregnet ud fra gentagne udtømningsforsøg med *Ulva lactuca*. Ved denne teknik kan Michaelis-Menten kinetikken for såvel "surge"-optag (stiplet) som det normale optag (sammenfaldende del af de fuldt optrukne kurver) beskrives.

Optagelse og overflade: volumen forhold

De målte værdier for maksimal optagelsesrate ($V_{\max}$) per biomasseenhed samt optagelseeffektiviteten ved lave eksterne koncentrationer (α) støtter den traditionelle opfattelse, at små organismer med stort overflade:volumen forhold er mest effektive til at optage N fra det eksterne miljø (tabel 4). Der er endvidere en positiv sammenhæng mellem maksimale optagelsesrater og overflade:volumen forhold for et bredt spektrum af marine planter (fra picoalger til tykløvede, flerårige brunalger; figur 12). Den lineære funktion har imidlertid en hældningskoefficient, der er signifikant mindre end 1, hvilket viser, at den maksimale optagelsesrate per overfladeareal er lavest for små organismer, forudsat at volumen:vægt forholdet er ens. De mere komplekse plantetyper overflade må altså være i besiddelse af flere eller mere effektive optagelsessteder per areal.

3.1.9 Optagelse kontra behov

Næringsoptagelse og -behov

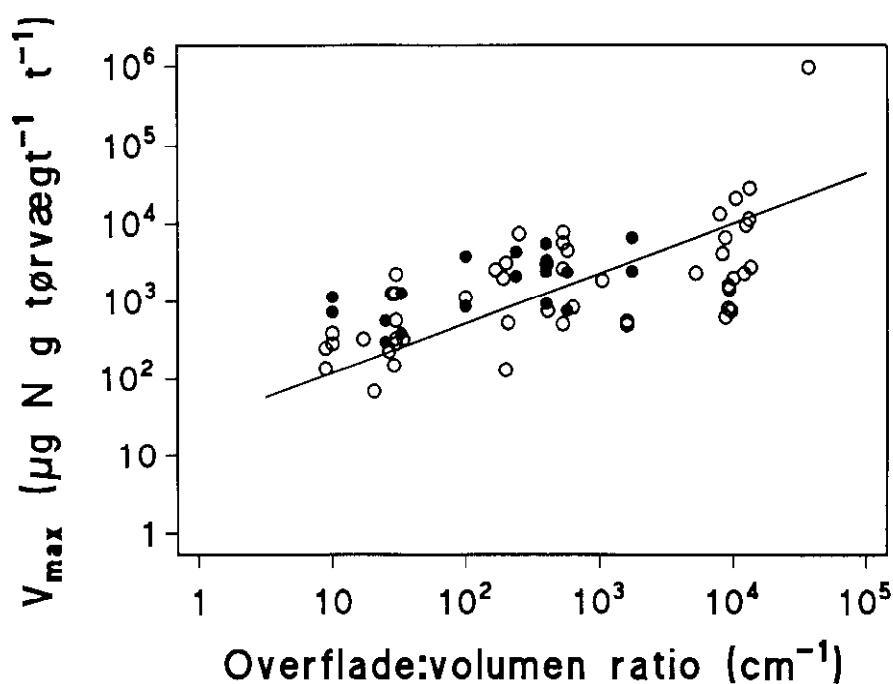
En vurdering af effektiviteten af de forskellige plantetyper optagelsesmekanismer skal som tidligere nævnt baseres på deres samlede evne til at tilfredsstille deres behov for næringsstofftilførsel. Optagelsen skal således vurderes overfor planternes maksimale vækstrater samt deres krav til interne næringskoncentrationer. Vi har suppleret vores egne resultater med værdier fra litteraturen og sammenstillet resultaterne til

Tabel 4. Maksimale ammonium-optagelsesrater ($V_{\max}$), halvmætningskonstanter (K_m) samt den initielle hældning på optagelseskurven (α) målt på forskellige marine makroalger ved gentagne udtømningsforsøg. Parametrene er angivet for både det initielt forhøjede optag (surge) og det internt/eksternt kontrollerede optag (assimilation).

	$V_{\max}$	K_m	α	$V_{\max}$	K_m	α
	Surge optagelse			Assimilation		
<i>Pilayella littoralis</i> *	6628	186	36,0	2450	172	14,0
<i>Petalonia fascia</i> *	5574	1796	3,1	2440	549	4,4
<i>Ulva lactuca</i> *	3409	339	10,1	931	73	12,8
<i>Cladophora sp.</i> *	2403	334	7,2	759	107	7,1
<i>Ceramium rubrum</i> *	3824	413	9,3	863	70	123
<i>Chaetomorpha linum</i> *	4380	176	25,0	2120	261	8,1
<i>Fucus vesiculosus</i>	569	287	2,0	301	189	1,6
<i>Fucus serratus</i>	1258	1044	1,2	391	301	1,3
<i>Codium fragile</i>	1138	344	3,3	730	247	3,0

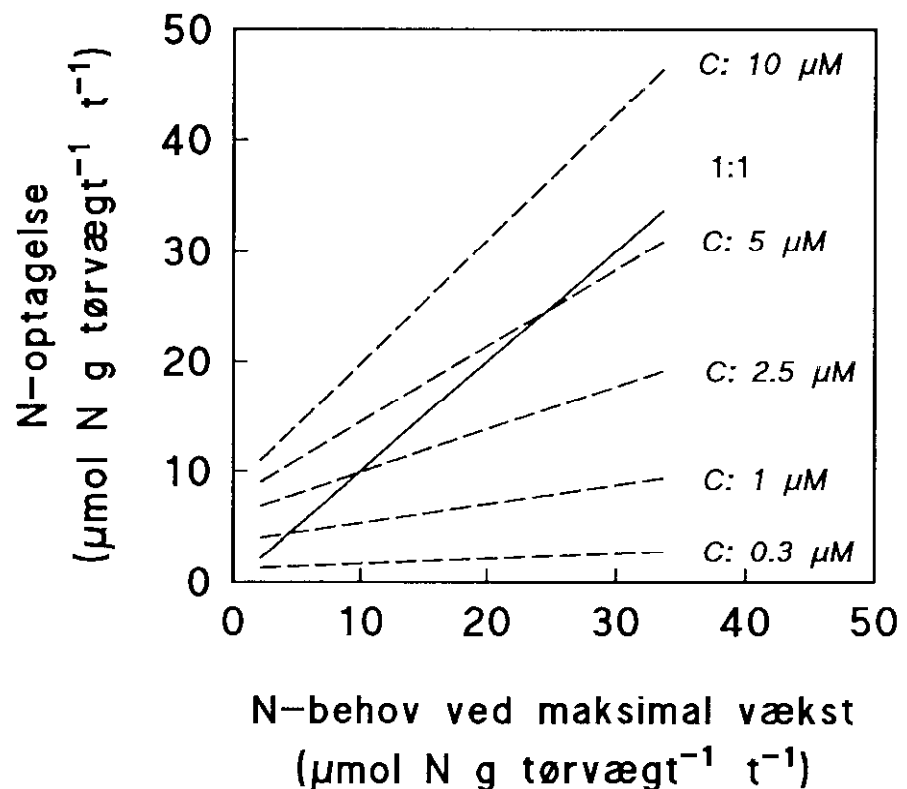
(*) Ephemerale makroalger.

Enheder: *Maksimal optagelsesrate ($V_{\max}$): $\mu\text{g N (g DW)}^{-1} \text{ t}^{-1}$*
Halvmætningskonstanten (K_m): $\mu\text{g N l}^{-1}$
Optagelseeffektivitet (α): $\mu\text{g N (g DW)}^{-1} \text{ t}^{-1} (\mu\text{g N l}^{-1})^{-1}$



Figur 12. Sammenhæng mellem maksimale optagelsesrater og overflade:volumen forhold for marine alger (fra picoalger til flerårige brunalger) baseret på egne data (udfyldte) og data fra litteraturen (åbne).

en sådan vurdering (figur 12). Planternes vækstrater samt krav til interne N-koncentrationer kan samlet udtrykkes ved deres N-behov per biomasse og per tidsenhed (X-aksen). Ved at afsætte optagelsesrater målt ved kendt ekstern N-tilgængelighed for de forskellige organismetyper (her repræsenteret ved regressionslinier for forskellige koncentrationer) kan afvigelser fra 1:1 linien, som udtrykker balance mellem optagelse og behov, anskueliggøres. Som det umiddelbart fremgår, kan organismer med lavt N-behov (lav vækst, lave krav til interne N-koncentrationer) få dækket behovet via optag ved meget lavere ekstern tilgængelighed end organismer med stort N-behov (f.eks. fytoplankton). Tendensen aftager med stigende ekstern koncentration, men først ved eksterne N-koncentrationer større end ca. $10 \mu\text{M}$ kan samtlige anvendte organismetyper få tilfredsstillet N-behovet til maksimal vækst via optagelse.



Figur 13. *Plantekomponenternes (fra picoalger til flerårige makroalger) N-optagelse beskrevet som funktion af deres beregnede N-behov under maksimal vækst. Resultaterne er fortrinsvis hentet fra litteraturen og er præsenteret som regressionslinier (stiplede) beregnet for forskellige eksterne N-koncentrationer (C). Den fuldt optrukne kurve (1:1) angiver, hvor der er balance mellem optag og behov.*

Ovenstående analyse viser, at, til trods for en meget lavere optagelsesrate per biomasse-enhed hos store, langsomtvoksende algearter, kan organismerne få dækket deres N-behov ved selv lave eksterne N-koncentrationer som følge af effektiv optagelse per areal-enhed, lave vækstrater og lave krav til interne N-koncentrationer.

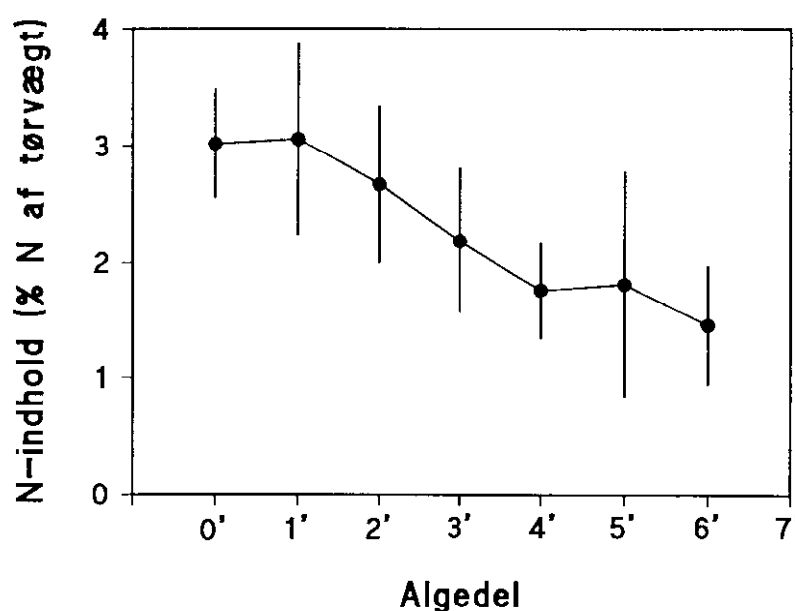
3.1.10 Intern recykling

De morfologisk mest komplekse planter (store brunalger og havgræsser) har udover en god udnyttelse af deres lagerkapacitet og en effektiv optagelse per overfladeareal muligheden for internt at recycle nærings-

Tabel 5. Årlig N-balance for en ålegræs-population i Øresund (Pedersen & Borum, 1993). N-indbygning, -reallokering, -optagelse samt -tab beregnet ud fra vækstdynamik og fordelingen af interne N-puljer i blade og rhizomer/rødder.

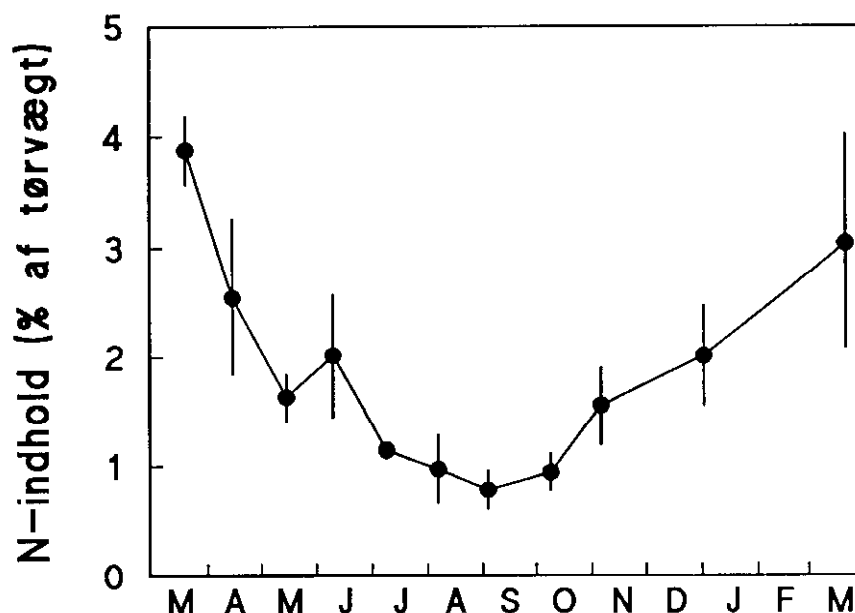
	g N m ⁻² år ⁻¹	(% af indbygningen)
N-indbygning i nyt væv	34,5	(100)
N-allokering fra gammelt væv	9,2	(27)
N-optag via blade	12,8	(37)
N-optag via rødder	12,5	(36)
N-tab via blade	19,2	(56)
N-tab via rhizomer/rødder	7,9	(23)

stoffer fra gammelt til nyt, aktivt voksende væv. Ålegræs vokser ved kontinuert at danne nye blade og rhizomled, mens gamle tabes med samme hastighed. Derved tabes potentielt vigtige næringsstoffer. Undersøgelser med ¹⁵N har vist, at N-indholdet i blade og rhizomer gradvist aftager med stigende alder som følge af reabsorption og efterfølgende reallokering til nye væv (Borum *et al.*, 1989; Pedersen & Borum, 1992). På trods af ålegræssets relativt lave behov for kvælstof er det arealmæssige N-behov ofte stort på grund af den store biomasse. Det årlige N-behov til ny vækst hos den undersøgte ålegræspopulation i Øresund var således 34,5 gN m⁻². Heraf dækkedes 73% gennem optagelse fra det eksterne miljø, mens de resterende 27% blev dækket via intern recykling i planterne (tabel 5). Behovet for eksternt tilført N til populationen kan potentielt reduceres yderligere via ekstern recykling, idet gamle rødder og rhizomer mineraliseres i sedimentet i tæt kontakt med levende rødder. Intern samt ekstern recykling ville tilsammen kunne dække 50% af ålegræspopulationens N-behov til vækst.



Figur 14. N-indhold ($\pm 95\%$ C.L.) i *Fucus serratus* (savtang) fra Rågeleje. N-indhold i plantedele af stigende alder (0': yngst; 8': ældst) målt april.

De flerårige, langsomtvoksende brunalger af slægten *Laminaria* har ligeledes en kontinuert udskiftning af væv, og man kan derfor forvente, at de udviser en tilsvarende recykling af næringsstoffer. *Fucus*-arterne har derimod vækstpunkterne placeret i skudspidserne og har derfor ikke samme udskiftning af vævet. Planterne vokser ved at skudspidserne deler sig og danner nye bladplader, mens kun de tyndere dele af det gamle væv henfalder. N-indholdet falder også her med stigende vævsalder (figur 14), og forsøgene ved Rågeleje viste, at ^{15}N reallokeredes fra gammelt til nyt, aktivt voksende væv. N-indholdet i *F. serratus* var højt i det tidlige forår og faldt støt frem til september (figur 15). I perioden marts til juli dannedes 7 nye delinger svarende til en 6-dobling af planternes biomasse. Biomasseforøgelsen modsvarede imidlertid af en tilsvarende reduktion i N-indholdet (figur 15), og N-biomassen per plante var derfor konstant og nettooptagelsen nul. Intern reallokering af N kunne således potentielt dække hele plantens N-behov til ny vækst i perioden marts til juli.



Figur 15. Sæsonvariation i det gennemsnitlige N-indhold ($\pm 95\%$ C.L.) for *Fucus serratus* indsamlet ved Rågeleje.

3.1.11 Konklusion

Ud fra en samlet vurdering af de forskellige plantetyper N-husholdning konkluderer vi, at de morfologisk komplekse og langsomtvoksende makroalger og havgræsser har bedre forudsætninger end planktonalgerne og de hurtigt voksende ephemerale makroalger for at tilfredsstille deres N-krav under lav ekstern tilgængelighed. Når dertil kommer, at de langsomtvoksende former typisk er flerårige og derfor igennem lang tid kan opbygge en stor og stabil biomasse repræsenterende en stor eksponeret overflade, er det forståeligt, at denne type planter dominerer i ubelastede eller lavt belastede kystnære områder. Fytoplanktonet, der ellers traditionelt er berømt for en effektiv udnyttelse af næringsstofferressourcerne, taber konkurrencen under disse forhold og får kun overtaget, når næringsstofftilgængeligheden er konstant og rigelig, eller når der mangler egnede substrater til hæfte for de langsomtvoksende planter indenfor den fotiske zone. Fytoplanktonorganismerne kan i

denne sammenhæng således betegnes som det akvatiske miljøes opportuniste eller ruderate, mens hurtigtvoksende, ephemerale makroalger kan betragtes som mellemformer mellem disse to ekstremer.

3.2 Masseakkumulerende makroalger

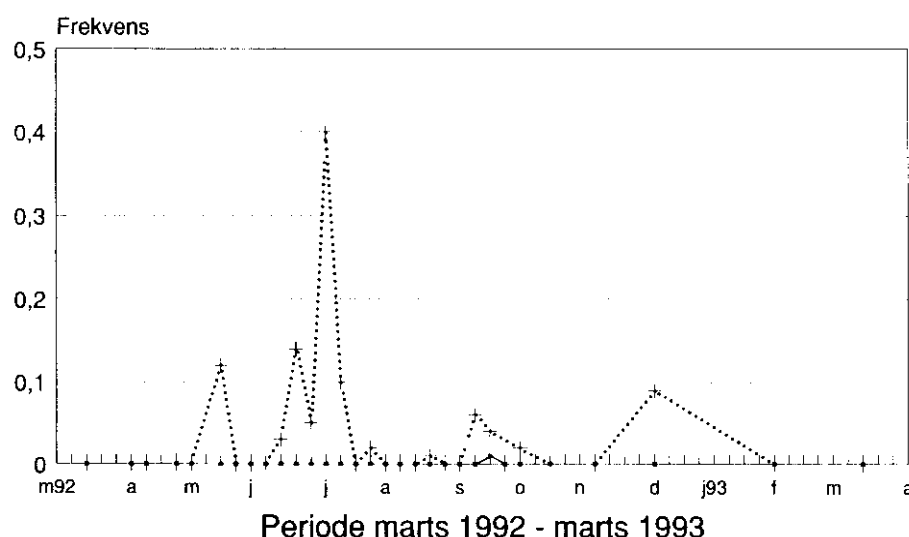
Effekter af masseakkumulerende makroalger

Stigende næringsrigdom i lavvandede kystområder giver ofte anledning til massiv opvækst af ephemerale makroalger (Sfriso *et al.*, 1992; McComb & Humphries, 1992), der danner tætte, løstdrivende populationer, selv om algerne i de tidlige vækststadier er hæftet til faste substrater. De løstdrivende alger er i store mængder til væsentlig gene for garnfiskeriet, og algeomåtterne giver såvel i frisk form som under nedbrydning anledning til æstetiske gener for badende og for folk, der opholder sig ved kysten. Herudover har de masseakkumulerende alger en række meget markante effekter på faunaføremst, næringsstoffdynamik og iltodynamik på det helt lave vand (Rasmussen *et al.*, 1993; Christensen *et al.*, 1994). Tilsyneladende er flere forskellige arter af hurtigtvoksende makroalger i stand til at optræde som masseakkumulerende. Som nævnt i indledningen skifter de dominerende arter alt efter hvilket område, der er på tale.

3.2.1 Forekomst i Roskilde Fjord

Søsalat

Ved feltundersøgelserne i Roskilde Fjord, hvor de ephemerale makroalgers forekomst på lavt vand blev registreret i løbet af 1992 på to stationer af forskellig næringsrigdom og saltholdighed, fandtes markante forskelle i arternes forekomst (figur 16-20; bemærk forskelle i skala på Y-aksen). *Ulva lactuca* fandtes især i den sydlige del af fjorden og opnåede i perioder spredt over hele sommeren og efteråret stor dækning (figur 16). Ved Kulhuse forekom arten kun i meget ringe mængde, som det også er beskrevet ved tidligere undersøgelser (Geertz-Hansen & Sand-Jensen, 1994).

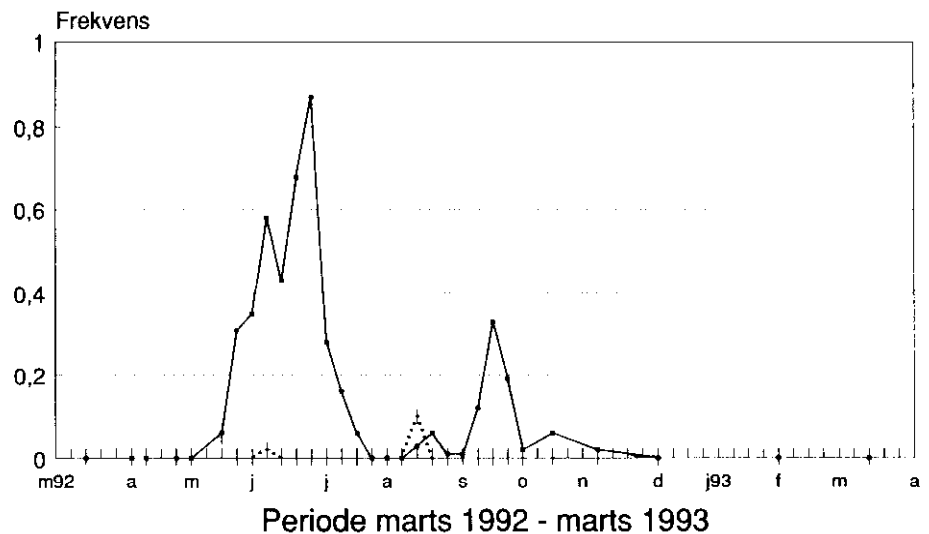


Figur 16. Sæsonmæssig variation i forekomst (frekvens) af *Ulva lactuca* (søsalat) ved Kulhuse (fuldt optrukket) og Selsø (punktet) i Roskilde Fjord.

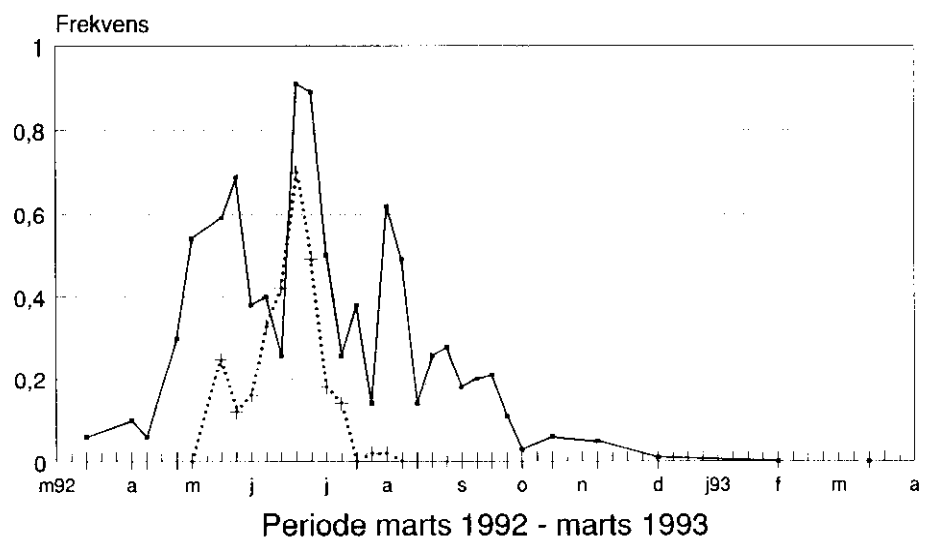
Trådformede grønalg

Forekomsten af den trådformede grønalge *Chaetomorpha linum* viste det modsatte billede (figur 17). Denne art var i hele juni og juli og i mindre udstrækning igen i oktober meget hyppig ved Kulhuse i fjordens nordlige

del, mens den kun forekom sporadisk ved Selsø. Den anden trådformede grønalgeslægt, *Cladophora*, fandtes periodevist i store mængder både ved Kulhuse og ved Selsø (figur 18). Der var imidlertid tale om to forskellige arter. Således var *Cladophora flexuosa* uhyre almindelig fra tidligt forår til sent efterår i den nordlige del af fjorden, medens *Cladophora vagabunda* forekom hyppigt ved Selsø omend kun i en kortere periode dækkende fra maj til juli.



Figur 17. Sæsonmæssig variation i forekomst (frekvens) af *Chaetomorpha linum* (krølhårstang) ved Kulhuse (fuldt optrukket) og Selsø (punkteret) i Roskilde Fjord.



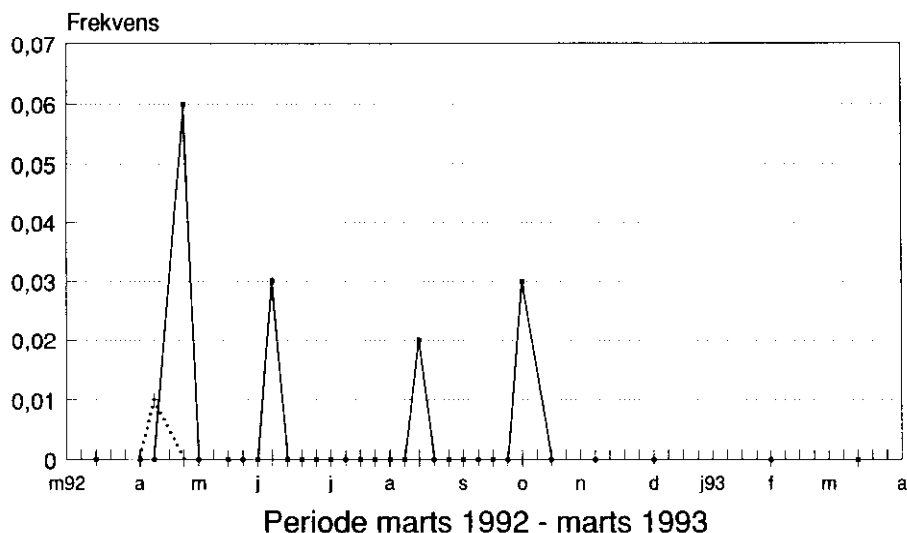
Figur 18. Sæsonmæssig variation i forekomst (frekvens) af *Cladophora* spp. (vandhår) ved Kulhuse (*C. flexuosa*; fuldt optrukket) og Selsø (*C. vagabunda*; punkteret) i Roskilde Fjord.

Trådformede brunalger

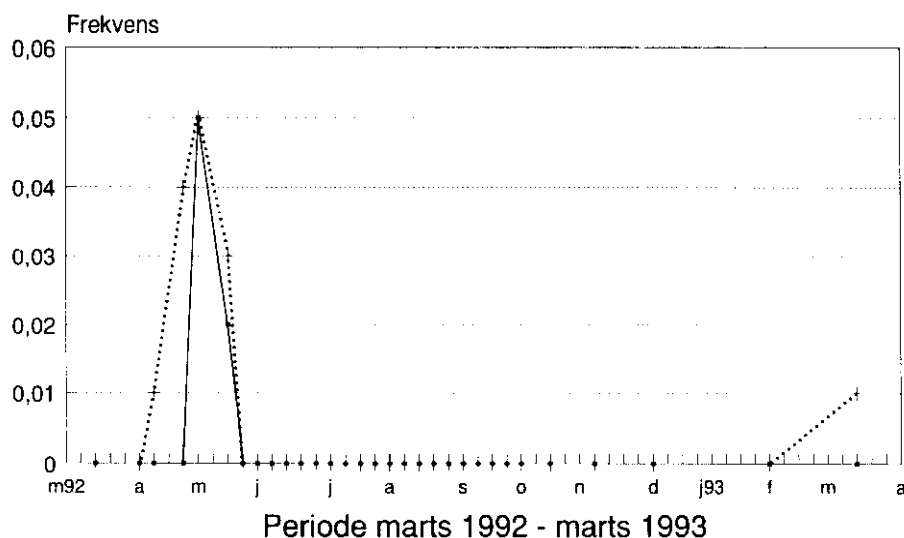
Brunalgerne *Ectocarpus siliculosus* og *Pilayella littoralis*, der som bekendt giver store problemer i Køge Bugt (Kaas *et al.*, 1986), var kun svagt repræsenterede i Roskilde Fjord og forekom primært i de tidlige forårs- og sommermåneder (figur 19 og 20). Der var ingen markante forskelle i deres forekomst imellem de to lokaliteter eller over sæsonen.

Dominans

Grønalgerne var således helt klart de dominerende ephemerale makroalger i Roskilde Fjord med *Chaetomorpha linum* og *Cladophora flexuosa* som vigtigste arter i den nordlige del af fjorden og med *Ulva lactuca* og *Cladophora vagabunda* i den sydlige. Der var ingen oplagt forskel imellem den samlede mængde af hurtigtvoksende makroalger på de to lokaliteter.



Figur 19. Sæsonmæssig variation i forekomst (frekvens) af *Ectocarpus siliculosus* (vatalge) ved Kulhuse (fuldt optrukket) og Selsø (punktteret) i Roskilde Fjord.



Figur 20. Sæsonmæssig variation i forekomst (frekvens) af *Pilayella littoralis* (dunalge) ved Kulhuse (fuldt optrukket) og Selsø (punktteret) i Roskilde Fjord.

Andre undersøgelser

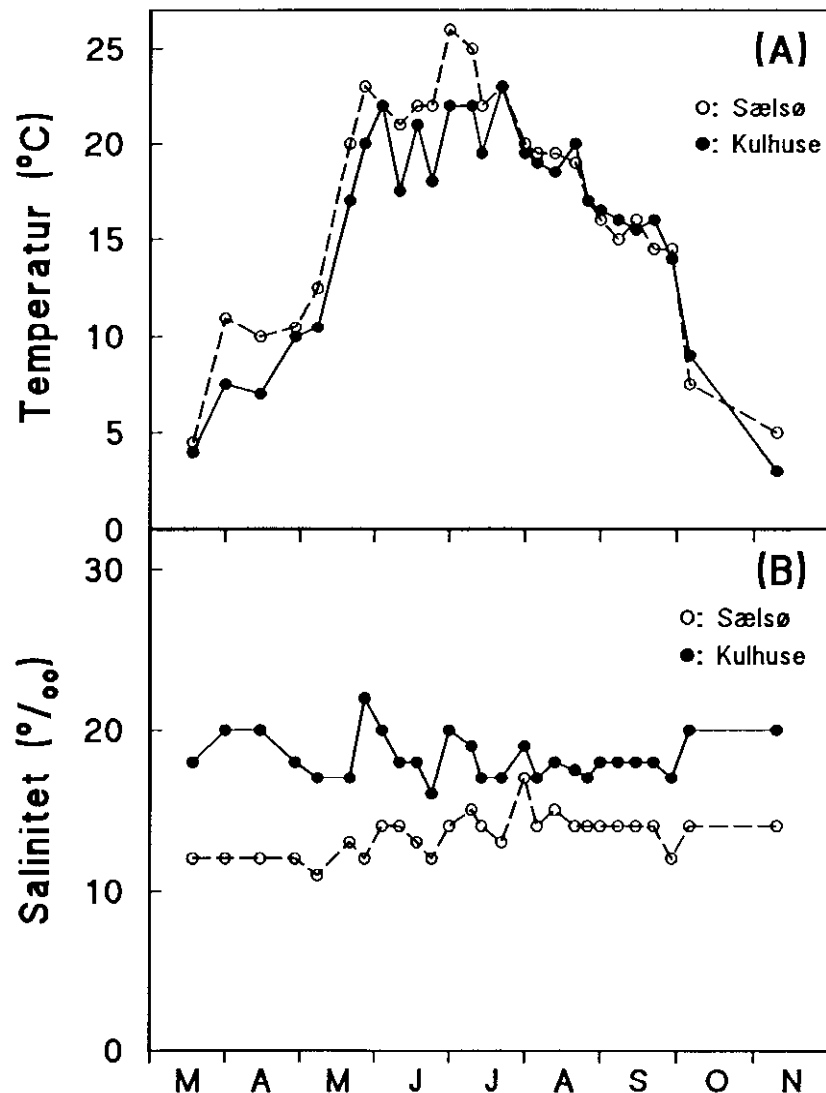
De fundne årstidsvariationer, dominansforhold og lokalitetsforskelle for de forskellige arter i Roskilde Fjord stemmer overens med resultaterne fra tidligere undersøgelser i fjorden (Hansen, 1984; Roskilde Amt, 1992; Frederiksborg Amt, 1993) og svarer til beskrivelser fra flere andre, lavvandede fjordområder som f.eks. Limfjorden og Odense Fjord. Fordelingen afviger markant fra forholdene i Køge Bugt, hvor de trådformede

brunalger *E. siliculosus* og *P. littoralis* er de altdominerende arter (Kaas *et al.*, 1986). Forekomsten af ephemerale makroalger i det Sydfynske Øhav synes at udgøre et kompromis mellem de ovennævnte lokaliteter, idet flere algetyper er repræsenteret, men blot afløser hinanden i løbet af sæsonen (Rasmussen *et al.*, 1993).

Forskelle i temperatur og salinitet

3.2.2 Temperatur og salinitet i felten

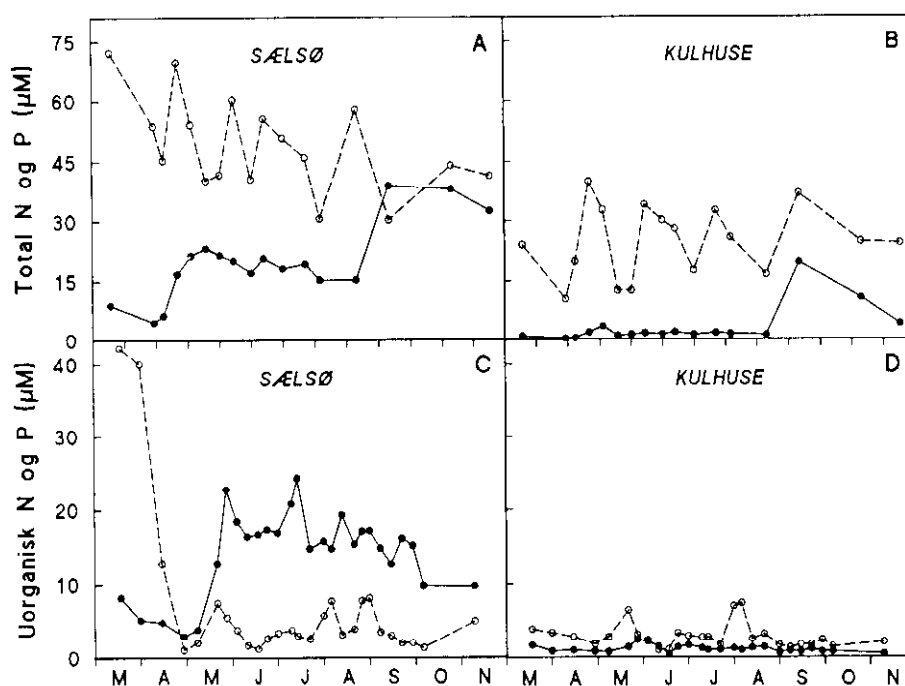
Forskellige algearter responderer forskelligt på variationer i temperatur og salinitet, og disse faktorer kan derfor medvirke til at forklare arternes varierende forekomst over sæsonen samt i områder af forskellig dybde eller saltholdighed. De to undersøgte lokaliteter i Roskilde Fjord var lagt på samme dybde og udviste derfor heller ingen væsentlige forskelle i temperaturens variation over vækstsæsonen (figur 21). Den sydlige lokalitet havde derimod konsekvent lavere saltholdighed (11-17‰ mod 16-22‰ i nord) på grund af en større ferskvandstilførsel samt en mindre tilførsel af mere saltholdigt Kattegatvand. Det er således kun forskelle i salinitet og næringsrigdom, der potentielt skal kunne forklare de observerede forskelle i algernes udbredelsesmønstre på henholdsvis den nordlige og sydlige lokalitet, mens temperaturtolerancen kan være bestemmende for variationen i arternes forekomst over sæsonen.



Figur 21. Variation i vandtemperatur (fuldt optrukket) og salinitet (punkteret) ved Sælsø (øverst) og Kulhuse (nederst), Roskilde Fjord.

3.2.3 Næringsrigdom i Roskilde Fjord

Sammenlignes variationerne i næringsstoftilgængelighed (udtrykt ved koncentrationerne af såvel total som uorganisk N og P; figur 22a og b) på de to undersøgelseslokaliteter i Roskilde Fjord, fremgår det at den sydlige undersøgelseslokalitet havde væsentligt større koncentrationer af N og P i overensstemmelse med, hvad der er fundet ved tidligere undersøgelser (Borum, 1985). Ved Selsø var koncentrationen af uorganisk N meget høj i marts og april men også periodevist i løbet af sommeren. Koncentrationen af uorganisk P oversteg i hele sommerperioden langt værdier, der kunne tænkes at være begrænsende for algers vækst. Den sæsonmæssige variation i koncentrationerne af uorganisk N og P ved Kulhuse var relativt lille, og koncentrationsniveauerne var lave. Forholdet mellem N og P tydede på begge stationer på, at N var det potentielt begrænsende næringsstof.



Figur 22. Variation i næringsstofrigdom udtrykt ved såvel uorganiske som totale mængder af N (cirkler) og P (udfyldte cirkler) målt ved Selsø (øverst) og Kulhuse (nederst), Roskilde Fjord.

3.2.4 Forskelle i vækst og næringshusholdning

Data for fire (*Ectocarpus siliculosus* mangler) af de relevante ephemerale makroalgers overflade:volumen forhold, maksimale væksthastighed og næringshusholdning er vist i tabel 6. Sammenhængen mellem overflade:volumen forholdet og den maksimale vækstrate afviger fra den tidligere beskrevne generelle sammenhæng (se figur 5), idet eksempelvis *Ulva lactuca* havde den højeste vækstrate men en forholdsvis lille overflade per volumen. Ved en vurdering af de enkelte arters forventede succes, skønnet alene ud fra deres maksimale vækstrater, burde *U. lactuca* være de andre arter konkurrencemæssigt klart overlegen. Herefter følger *Cladophora* sp., *Chaetomorpha linum* og til sidst *P. littoralis*. Denne rækkefølge fordrer imidlertid, at algerne kan få dækket deres næringsstoffbehov til opretholdelse af de maksimale vækstrater.

Næringsstofoptagelse og -behov

P. littoralis var tilsyneladende bedst til at optage ammonium ved lave eksterne koncentrationer og opnåede også de højeste maksimale optagelsesrater (tabel 6), hvilket er i overensstemmelse med dens store overflade:volumen forhold. Efter *P. littoralis* fulgte *U. lactuca*, *Cladophora* sp. og sidst *C. linum*. De forskellige maksimale vækstrater giver anledning til varierende daglige N-behov. *U. lactuca* havde således langt det største behov, mens den daglige tilførsel, der krævedes for at opretholde maksimal vækst (under antagelse af konstant biomasse) hos *C. linum*, var 5 gange lavere end hos *U. lactuca*. Med den her beskrevne optagelseskinetik krævede *U. lactuca* en ekstern NH_4^+ -koncentration på 6 μM for at opretholde maksimal vækst under stabil næringstilførsel, mens *P. littoralis* og *C. linum* kun krævede en koncentration på 1 μM . *C. linum* syntes endvidere bedst egnet til at overleve perioder med ingen eller ekstremt lav ekstern N-tilgængelighed, idet dens lagerkapacitet udtrykt i tid (tabel 6) dækkede en væsentlig længere periode med maksimal vækst end de øvrige arter.

Tabel 6. Vækst- og kvælstofdynamik hos ephemerale makroalger, der optræder i masseforekomst i lavvandede kystområder. $V_{\max}$ og α angiver henholdsvis den maksimale ammonium optagelsesrate og den initiale hældning på optagelseskurven. N-behovet er beregnet som produktet mellem maksimal vækstrate ($\alpha_{\max}$) og N_{kritisk} . N_{konc} er den eksterne ammoniumkoncentration der skal være til stede i vandsøjlen for at algen kan få dækket sit N-behov under maksimal vækst.

	A:V ratio	$\mu_{\max}$	α	$V_{\max}$	N_{kritisk}	$N_{\max}$	N_{behov}	N_{konc}	Lager kapacitet
<i>P. littoralis</i>	1740	0,17	14,0	58,8	27	46	4,6	15	3,1
<i>Cladophora</i> sp.	570	0,25	7,1	18,2	21	51	5,2	42	3,5
<i>U. lactuca</i>	400	0,34	12,8	22,3	21	58	7,1	34	3,0
<i>C. linum</i>	250	0,22	6,2	50,8	12	56	2,6	14	7,0

Anvendte enheder:

Overflade:volumen ratio (A:V ratio): $\text{cm}^2 \text{cm}^{-3}$

Maksimal vækstrate ($\mu_{\max}$): d^{-1}

Initiel hældning (α): $\mu\text{g N (g DW)}^{-1} \text{t}^{-1}$ ($\mu\text{g N l}^{-1}$) $^{-1}$

Maksimal optagelsesrate ($V_{\max}$): $\text{mg N (g DW)}^{-1} \text{d}^{-1}$

Kritisk N-indhold (N_{kritisk}): mg N (g DW)^{-1}

Maksimalt N-indhold ($N_{\max}$): mg N (g DW)^{-1}

N-behov (N_{behov}): $\text{mg N (g DW)}^{-1} \text{d}^{-1}$

Nødvendig ammonium koncentration (N_{konc}): $\mu\text{g N l}^{-1}$

Lagerkapacitet: dage

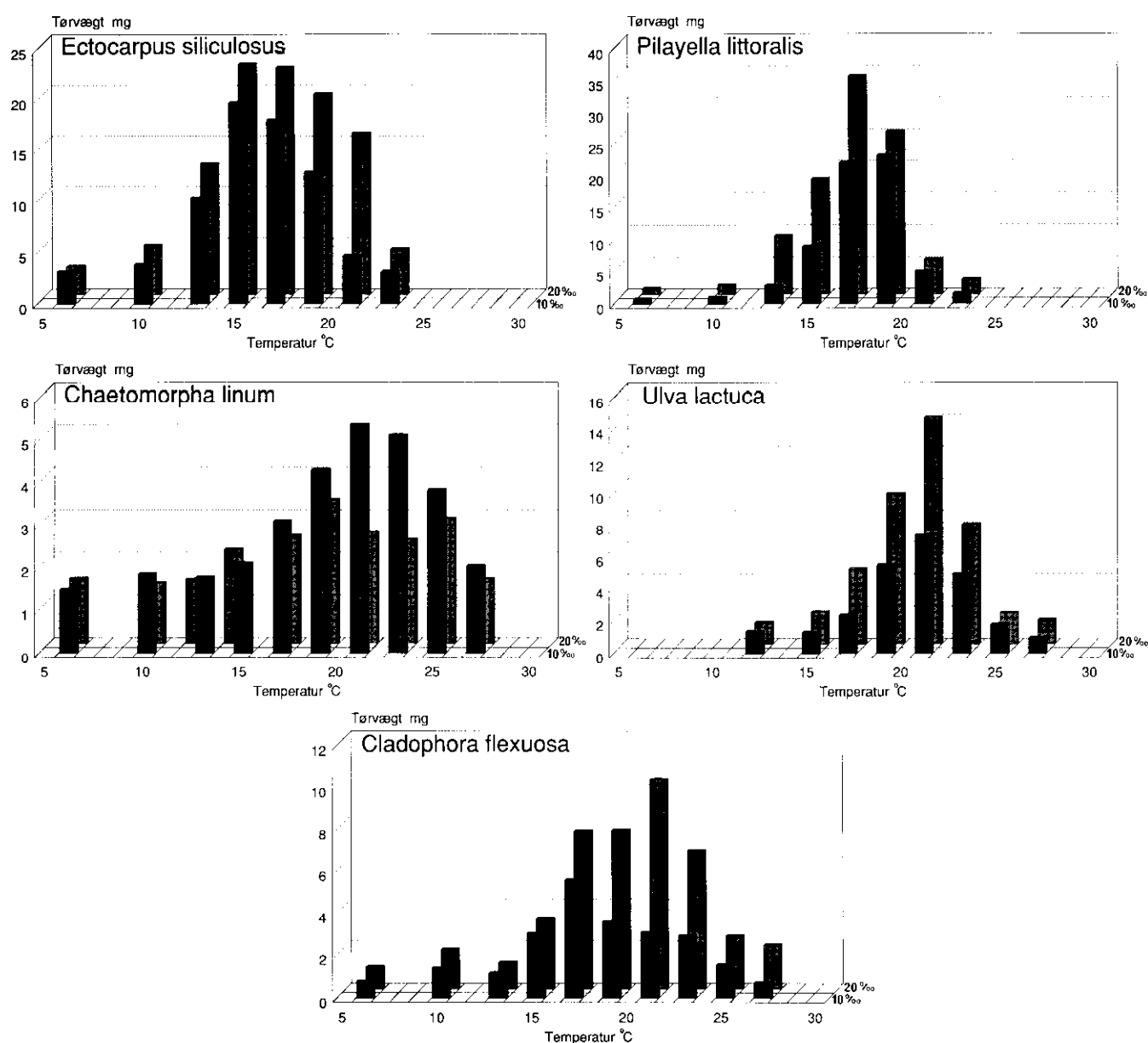
Vækst og næringshusholdning versus forekomst

Under *in situ* forhold med høj og stabil N-tilgængelighed bør *Ulva lactuca* via sin høje vækstrate have de bedste muligheder for at akkumulere stor biomasse. Sådanne forhold var tilnærmelsesvis tilstede i den meget næringsrige, sydlige del af Roskilde Fjord, og det var da også her *U. lactuca* havde den største forekomst (figur 16). Under forhold med stabil, men dog begrænset, N-tilgængelighed bør arter som *Pilayella littoralis* og *Chaetomorpha linum* blive favoriseret, idet de stiller de laveste krav til ekstern N-koncentration. Lavtvandspopulationerne af alger i den nordlige del af Roskilde Fjord oplever intermediære og meget variable næringskoncentrationer, og under sådanne forhold vil alger som *Cladophora* sp. og *C. linum* med en rimeligt effektiv nærings-

stofoptagelse og en vis lagerkapacitet have mulighed for at opnå stor biomasse, sådan som det også blev observeret ved Kulhuse (figur 17 og 18). På trods af de ephemere makroalgers forholdsvis ens livsform og vækststrategi kan de registrerede forskelle i arternes næringsstoffdynamik tilsyneladende bidrage væsentligt til at forklare forskelle i arternes forekomst langs næringsgradienten i Roskilde Fjord.

3.2.5 Salinitetens indflydelse på vækst

Algernes evne til at klare svingninger i saltholdigheden afspejler deres osmoregulatoriske formåen. Mange af de arter, man finder i fjordene har en bred tolerance overfor saliniteten (euryhaline arter) og kan endvidere udvikle økotyper, som har maksimal vækst ved lave saltholdigheder (Yarish *et al.*, 1979). Undersøgelser udført på *Ectocarpus siliculosus* fra den svenske østkyst udviste eksempelvis en salinitetstolerance mellem 8 og 32‰ (Thomas & Kirst, 1990).



Figur 23. Vækstforsøg med ephemere makroalger udført i laboratoriet ved forskellige temperaturer og saliniteter.

Salinitetsrespons

Vækstforsøg udført ved forskellig salinitet (henholdsvis 10 og 20‰; figur 22; tabel 7) og temperatur i laboratoriet viste, at alle de undersøgte arter undtagen *Chaetomorpha linum* voksede bedst ved den høje salinitet. *Ulva lactuca* opnåede således ca. dobbelt så stor slutbiomasse ved 20‰ som ved 10‰, når temperaturen tillod maksimal vækst. Dette synes at være i modstrid med *Ulva*'s større forekomst i den sydlige del af fjorden, hvor saliniteten er lavest. Tilsvarende voksede *Chaetomorpha linum* bedst ved 10‰ men forekom hyppigst ved den høje salinitet i den nordlige del af fjorden. *Pilayella littoralis* voksede bedst ved den høje salinitet, men forskellen i vækstrater var mere beskeden, og arten har i andre undersøgelser vist sig at have en stor salinitets-tolerance (Bolton, 1979). Beskrivelsen af salinitetsresponsen for de forskellige alger bidrager således ikke til nogen umiddelbar forklaring på artsfordelingen i Roskilde Fjord, snarere tværtimod.

Tabel 7. Temperaturoptima (T_{optimal}) samt biomassetilvækst (B_{slut}) ved henholdsvis 10 og 25°C udtrykt i % af tilvæksten ved optimal temperatur (B_{optimal}) for ephemerale makroalger fra Roskilde Fjord. Data fra vækstforsøg udført i laboratoriet ved 10 og 20‰ saltholdighed.

	T_{optimal} (°C)		B_{slut} (% af B_{optimal})			
	10‰	20‰	10‰		20‰	
			10°C	25°C	10°C	25°C
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	15	15	20	16*	21	20*
<i>Pilayella littoralis</i>	19	17	4	7*	4	7*
<i>Ulva lactuca</i>	21	21	19#	25	10#	14
<i>Cladophora flexuosa</i>	17	22	25	28	18	25
<i>Chaetomorpha linum</i>	21	19	34	72	42	87

*: 23 °C; #: 12 °C

3.2.6 Temperaturen indflydelse på vækst

Temperaturrespons

Ligesom for salinitetens vedkommende kan mange ephemerale makroalger også danne økotyper med forskellige temperaturoptima. Eksempelvis har Bolton (1983) vist, at forskellige geografiske stammer af *Ectocarpus siliculosus* har forskellige øvre lethaltertemperaturer spændende fra 33°C i Texas til 23°C i arktisk Canada. Andre algearter responderer på ændrede temperaturforhold ved at skifte livsform. Således danner *Scytosiphon lomentaria*, som er almindelig i Roskilde Fjord, cylindriske makrothalli op til 18-20°C, mens planten overlever som et skorpeformet mikrothallus (*Ralfsia*) ved højere temperaturer (Kristiansen *et al.*, 1991).

Temperaturoptima for vækst

Vækstens afhængighed af temperaturen (figur 23; tabel 5) viste, at samtlige de her undersøgte arter har temperaturoptima imellem 15 og 22°C. Salinitet og temperatur kan imidlertid have koblede effekter på algernes væksthastigheder (Boalch, 1961), hvor en højere temperatur eksempelvis kan give stigende salinitetsoptima. For arten *Cladophora flexuosa* betød øget salinitet således højere temperaturoptima, medens det modsatte var tilfældet for *Pilayella littoralis* og *Chaetomorpha linum*. Temperaturoptima for *Ulva lactuca* og *Ectocarpus siliculosus* blev derimod ikke påvirket af saliniteten.

Forekomst og temperatur-optima

Den sæsonmæssige forekomst af de forskellige arter afspejlede i nogen udstrækning forskelle i temperaturoptima. *E. siliculosus* og *P. littoralis* havde således størst forekomst om foråret (figur 19 og 20) i overensstemmelse med deres relativt lave temperaturoptima. I modsætning hertil havde *C. linum* og *C. flexuosa*, der har højere temperaturoptima, langt den største forekomst om sommeren (figur 17 og 18).

Vækst ved variabel temperatur

Ved vurdering af algernes succes under forskellige temperaturforhold er algernes respons på suboptimale lave eller høje temperaturer (tabel 7) af mindst lige så stor interesse som placeringen af temperaturoptima. Algen er i nogen grad selv i stand til at ændre temperaturoptimum via regulering af enzymsyntesen, ligesom de forskellige økoter har forskelligt temperaturrespons. Ikke alle algearter er imidlertid i stand til at kompensere for særligt lave eller særligt høje temperaturer, og perioder med sådanne forhold kan tænkes at være helt afgørende for arternes overlevelse og succes på det helt lave vand.

Temperatur og forekomst

Evnen til at opnå god vækst ved lave temperaturer (i tabel 7 udtrykt som biomassetilvækst ved 10°C i procent af maksimal tilvækst) er af stor betydning i det tidlige forår, hvor en hurtig opvækst kan give arten konkurrencemæssige fordele fremfor andre arter med højere temperaturkrav. Tilsvarende har evnen til at tolerere høje temperaturer (udtrykt som tilvækst ved 25°C i procent af maksimal tilvækst) betydning for artens evne til at overleve på lavt vand i vindstille sommerperioder med høj indstråling og stor opvarmning. Ud fra disse kriterier synes *Chaetomorpha linum* at være klart bedst tilpasset vilkårene på lavt vand (tabel 7). Dernæst følger *Cladophora flexuosa*, *Ectocarpus siliculosus*, *Ulva lactuca* og til sidst *Pilayella littoralis*, der tilsyneladende stiller meget snævre krav til temperaturen. Arter med en ringe vækstevne ved høje og lave temperaturer kan forventes at have større succes på dybere lokaliteter, hvor temperaturudsvingene er mere moderate.

3.2.7 Konklusion

Vækstregulering af ephemere makroalger

Ved en samlet vurdering af salinitetens, temperaturens og næringsholdningens betydning for artssammensætningen af de ephemere makroalger, må vi konstatere, at den største forklaringskraft er at finde i algernes næringsholdning, men også at kun en begrænset del af den observerede variation i arternes forekomst i Roskilde Fjord kan forklares éntydigt. Andre faktorer som f.eks. lysudnyttelse, invertebraters græsning samt tab via fysisk transport må inddrages i vurderingen for at få et mere fuldstændigt billede af algernes levevilkår og chance for at opnå dominans. Således tydede undersøgelser af græsningstrykket på *Ulva lactuca* på, at denne arts fordeling i fjorden fortrinsvis skyldes forskelle i græsningsintensitet, idet plantens specifikke vækste ikke ændrede sig markant ind igennem fjorden (Geertz-Hansen & Sand-Jensen, 1994). En art som *Chaetomorpha linum* græsses formentlig i mindre grad, og dens forekomst burde således ikke være bestemt af græsningsstrykket. Denne art får lov til at opbygge store biomasser i den nordlige del af fjorden, hvor tætheden af de mest almindelige græssende invertebrater (tanglus og strandsnegle) er høj (Rasmussen, 1973).

Ephemere makroalgers succes i lavvandede områder

Generelt synes de hurtigtvoksende grønne alger bedst adapteret til de næringsrige, lavvandede lokaliteter, idet de er rimeligt tolerante overfor variationer i salinitet og temperatur. *Ulva lactuca* har i kraft af højere

maksimal vækstrate muligvis en konkurrencemæssig fordel over de trådformede alger under forhold med høj og stabil næringsstoftilgængelighed og lav græssertæthed, og det kan være forklaringen på dens store succes i den sydlige del af Roskilde Fjord, ved Seden Strand og i aflukkede laguner under mere sydlige strøg (Sfriso *et al.*, 1992). Under fluktuerende næringsstoftilgængelighed og (for invertebraterne mere gunstige) høje saliniteter synes de trådformede arter af slægterne *Chaetomorpha* og *Cladophora* at burde have størst succes. Det er da også disse arter, der hyppigst giver anledning til problemer i lavvandede danske (Rasmussen *et al.*, 1993; Christensen *et al.*, 1994) og udenlandske områder (McComb og Humphries, 1992). Ophobninger af brunalger i form af *Ectocarpus* og *Pilayella* er sjældnere, selv om problemerne i Køge Bugt (Kaas *et al.*, 1986) via dagspressens bevågenhed står klart i folks bevidsthed. De trådformede brunalger har tilsyneladende gunstige kår i den forholdsvist dybe og dermed mere temperaturstabile Køge Bugt, hvor næringsstoftilgængeligheden desuden er moderat og lysforholdene derfor gode sammenlignet med mange af de lavvandede fjordområder.

Respons på ændrede belastningsforhold

Som det fremgår af ovenstående, afspejler en varierende dominans af de forskellige ephemerale arter i forskellige lavvandede områder ikke en simpel og éntydig sekvens med stigende eller aftagende næringsstofrigdom, idet temperatur- og salinitetsforholdene påvirker arternes vækst væsentligt, ligesom tabsfaktorer som f.eks. græsning kan spille en betydelig rolle. Dog vil aftagende belastning bedre lysforholdene i vandsøjlen (Sand-Jensen *et al.*, 1994), og dermed vil det kunne tænkes at skabe baggrund for opblomstring af trådformede brunalger på dybere vand som supplement til grønalgpopulationerne på lavt vand.

4. Referencer

- Asare, S. O. & Harlin, M. M. (1983): Seasonal fluctuations in tissue nitrogen for five species of perennial macroalgae in Rhode Island Sound. *J. Phycol.* 19: 254-257.
- Biebl, R. & McRoy, C. P. (1971): Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures. *Mar. Biol.* 8: 48-56.
- Blasco, D., Packard, T. T. & Garfield, P.C. (1982): Size dependence of growth rate, respiratory electron transport system activity, and chemical composition in marine diatoms in the laboratory. *J. Phycol.* 18: 58-63.
- Bliding, C. (1963): A critical survey of European taxa in Ulvales. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- Boalch, G. T. (1961): Studies on *Ectocarpus* in culture II. Growth and nutrition of a bacteriafree culture. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 41: 287-304.
- Bolton, J. J. (1979): Estuarine adaptation in populations of *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. (Phaeophyta, Etocarpales). *Estuarine and Coastal Marine Science* 9: 273-280.
- Bolton, J. J. (1983): Ecocline variation in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae) with respect to temperature growth optima and survival limits. *Mar. Biol.* 73: 131-138.
- Burrows, E. M. (1991): Seaweeds of the British Isles. Vol. 2: Chlorophyta. Natural History Museum Publications, London.
- Borum, J. (1985): Development of epiphytic communities on eelgrass (*Zostera marina*) along a nutrient gradient in a Danish estuary. *Mar. Biol.* 87: 211-218.
- Borum, J., Geertz-Hansen, O., Sand-Jensen, K. & Wium-Andersen, S. (1990): Eutrofiering - effekter på marine primærproducenter. NPO-forskning fra Miljøstyrelsen Nr. C3, pp. 52.
- Boynton, W. R., Kemp, W. M. & Keefe, C. W. (1982): A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. In: Kennedy, V. S. (ed.) *Estuarine comparisons*, pp. 69-90. Academic Press, New York.
- Chapman, A.R.O. (1973): Methods for macroscopic algae. In: Stein, J. R. (ed.): *Culture methods and growth measurements. Handbook of Phycological Methods*. Cambridge University Press.
- Chapman, A. R. O. & Craigie, J. S. (1977): Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.* 40: 197-205.

Christensen, P. B. (red.) (1994): Stoftransport og stofomsætning i Kertinge Nor/Kerteminde Fjord. Havforskning fra Miljøstyrelsen, nr. XX. Miljøstyrelsen.

Christensen, T. (1982): Alger i Naturen og Laboratoriet. Nucleus.

Conway, H. L., Harrison, P. J. & Davis, C. O. (1976): Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. II. Transient response of *Skeletonema costatum* to a single addition of the limiting nutrient. Mar. Biol. 35: 187-199.

Duarte, C. M. (1992): Nutrient concentration of aquatic plants: Patterns across species. Limnol. Oceanogr. 37: 882-889.

Eppley, R. W. & Sloan, P. R. (1966): Growth rates of marine phytoplankton: Correlation with light absorption by cell chlorophyll *a*. Physiol. Plant. 19: 47-59.

Eppley, R. W., Rogers, J. M. & McCarthy, J. J. (1969): Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 19: 912-920.

Droop, M. R. (1974): The nutrient status of algal cells in continuous culture. J. Biol. Assn. UK. 54: 825-855.

Frederiksborg Amt (1993): Dataudskrifter fra 1992-vegetationsundersøgelser. Udlånt af Helle U. Thomsen. Frederiksborg Amt.

Fujita, R. M., Wheeler, P. A. & Edwards, R. L. (1989): Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. Mar Ecol. Prog. Ser. 53: 293-303.

Geertz-Hansen, O. & Sand-Jensen, K. (1993): Growth dynamics of free-floating *Ulva lactuca* L. in a eutrophic Danish estuary. J. Phycol. (in press).

Gordon, D. M., Birch, P. B. & McComb, A. J. (1981): Effects of inorganic phosphorus and nitrogen on the growth of an estuarine *Cladophora* in culture. Bot. Mar. 14: 93-106.

Granéli, E., Wallström, K., Larsson, U., Granéli, W. & Elmgren, R. (1990): Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. Ambio 19: 142-151.

Hansen, F. G. (1984): Fordelingen af makroalger samt vækst af *Ulva lactuca* og *Fucus vesiculosus* langs en næringsstofgradient i Roskilde Fjord. Specialrapport fra Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet, pp. 142.

Hanisak, M. D. (1979): Nitrogen limitation of *Codium fragile* spp. tomentosoides as determined by tissue analysis. Mar. Biol. 50: 333-337.

Harlin, M. M. & B. Thorne-Miller (1981): Nutrient enrichment of seagrass beds in a Rhode Island coastal lagoon. Mar. Biol. 65: 221-229.

- Harris, G. P. (1986): Phytoplankton ecology: Structure, function and fluctuations. Chapman and Hall, London, pp. 384.
- Hock, C. van den (1963): Revision of the European species of *Cladophora*. E. J. Brill, Leiden.
- Howarth, R. W. (1988): Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Ann. Rev. Ecol.* 19: 89-110.
- Jónsson, S., Hock, C. van den & Bot, P. V. M. (1989): Clé de détermination des *Cladophora* des côtes Françaises. *Cryptogamie, Algol.* 10: 15-22.
- Kaas, H., Koch, C. & Pedersen, P. M. (1986): Fedtmøg i Køge Bugt, Hovedstadsrådet.
- Kristiansen, Aa., Pedersen, P. M. & Moseholm, L. (1991): Growth and reproduction of *Scytosiphon lomentaria* (Fucophyceae) in relation to temperature in two populations from Denmark. *Nord. J. Bot.* 11: 375-383.
- Lavery, P. S. & McComb, A. J. (1991): The nutritional eco-physiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in Peel Inlet, Western Australia. *Bot. Mar.* 34: 251-260.
- Little, M. M. & Little, D. S. (1980): The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: Field and laboratory tests of a functional form model. *Amer. Nat.* 116: 25-44.
- Lynghy, J. E. (1991): Monitoring of nutrient availability and limitation using the marine macroalga *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Ag. *Aquat. Bot.* 38: 153-161.
- McComb, A. J. & Humphries, R. (1992): Loss of nutrients from catchments and their ecological impacts in the Peel-Harvey estuarine system, Western Australia. *Estuaries* 15: 529-537.
- Murray, L., Dennison, W. C. & Kemp, W. M. (1992): Nitrogen versus phosphorus limitation for growth of an estuarine population of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.* 44: 83-100.
- Nielsen, S. L. & Sand-Jensen, K. (1990): Allometric scaling of maximal photosynthetic growth rate to surface/volume ratio. *Limnol. Oceanogr.* 35: 177-181.
- Nixon, S. W., Oviatt, C. A., Frithsen, J. & Sullivan, B. (1986): Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.* 12: 43-71.
- Olesen, B. (1989): Vækstregulering hos makroalger i et lavvandet kystområde. Specialrapport, Botanisk Institut, Aarhus Universitet, pp. 82.
- Orth, R. J. (1977): Effect of nutrient enrichment on growth of eelgrass in the Chesapeake Bay, Virginia, U.S.A.. *Mar. Biol.* 44: 187-194.

Pedersen, M. F. (1993): Vækst- og næringsstoffdynamik hos marine planter. Ph.D.-afhandling fra Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet, pp. 99.

Pedersen, M. F. & Borum, J. (1992): Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. Mar. Ecol. Prog. Ser. 80: 65-73.

Pedersen, M. F. & Borum, J. (1993): An annual nitrogen budget for a seagrass, *Zostera marina* L., population. Mar. Ecol. Prog. Ser. 101: 169-177.

Rasmussen, E. (1973): Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia 11: 1-507.

Rasmussen, M. B., Rask, N. & Christesen, M. T. (1993): Trådalger i det Sydfynske Øhav. Havforskning fra Miljøstyrelsen, nr. 17, 1993. Miljøstyrelsen.

Redfield, A. C., Ketchum, B. A. & Richards, F. A. (1963): The influence of organisms on the composition of sea-water. In: Hill, M. N. (ed.) The Sea, Vol. II. Wiley, London, p. 26-77.

Rosenberg, G., Proby, T. A. & Mann, K. H. (1984): Nutrient uptake and growth kinetics in brown seaweeds: Response to continuous and single additions of ammonium. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 80: 125-146.

Roskilde Amt (1992A): Bundvegetationen i de indre dele af Roskilde Fjord og Isefjord. Teknisk forvaltning, Miljøkontoret Roskilde.

Rueness, J. (1977): Norsk Algeflora. Universitets Forlag, Oslo.

Russel, G. (1988): The seaweed flora of a young semi-enclosed sea: the Baltic. Salinity as a possible agent of flora divergence. Helgoländer Meeresunters. 42: 243-250.

Ryther, J. H. & Dunstan, W. M. (1971): Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. Science 171: 1008-1013.

Sand-Jensen, K., Nielsen, S. L., Borum, J. & Geertz-Hansen, O. (1994): Fytoplankton- og makrofytudvikling i danske kystområder. Havforskning fra Miljøstyrelsen, nr. 30, 1994. Miljøstyrelsen.

Sfriso, A., Pavoni, B., Marcomini, A. & Orio, A. A. (1992): Macroalgae, nutrient cycles, and pollutants in the Lagoon of Venice. Estuaries 15: 517-528.

Solorzano, L. (1969): Determination of ammonia in natural waters by the phenylhypochlorite method. Limnol. Oceanogr. 14: 799-801.

Strickland, J. D. H. & Parsons, T. R. (1968): A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 167.

Thomas, T. E. & Harrison, P. J. (1987): Rapid ammonium uptake and nitrogen interactions in five intertidal seaweeds grown under field conditions. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 107: 1-8.

Thomas, D. N. & Kirst, G. O. (1991): Salt tolerance of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.: Comparison of gametophytes, sporophytes and isolates of different geographic origin. *Bot. Acta* 104: 26-36.

Wallentinus, I. (1984): Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Mar. Biol.* 80: 215-225.

Wheeler, P. A. & Björnsäter, B. R. (1992): Seasonal fluctuations in tissue nitrogen, phosphorus, and N:P for five macroalgal species common to the Pacific Northwest coast. *J. Phycol.* 28: 1-6.

Yarrish, C., Edwards, P. & Casey, S. (1979): A culture study of salinity response in ecotypes of two estuarine red algae. *J. Phycol.* 15: 341-346.

Ordliste

Ephemerale alger	Alger der hurtigt vokser op og efterfølgende henfalder. Forekommer kun i kortere perioder i løbet af vækstsæsonen.
Epifytiske alger	Alger der vokser på overfladen af andre planter
Kritisk næringsindhold	Det interne næringsstofindhold der kræves for lige akkurat at opretholde plantens maksimale vækst
Makroalger	Flercellede alger der er synlige med det blotte øje. Størrelse fra få mm til mere end 10 m.
Maksimalt næringsindhold	Det højeste interne næringsstofindhold der kan opbygges i planten ved stor næringstilgængelighed og ringe vækst.
Mikroalger	Éncellede og kolonidannende alger varierende i størrelse fra 0,2 μm til få mm.
Minimalt næringsindhold	Det interne næringsstofindhold planten mindst skal have for overhovedet at kunne vokse.
Næringsbehov	Den mængde næringsstof, der skal indbygges i en plante for at kunne opretholde maksimal vækst
Næringsbelastning	Tilførslen af næringsstoffer til et givet vandområde. Kan komme fra land, fra tilstødende havområder eller fra sedimentet (intern belastning).
Næringsrigdom	Den samlede mængde næringsstof (uorganisk + organisk) til stede per arealenhed.
Næringstilgængelighed	Næringsstofmængden der er tilgængelig for optagelse i planter (fortrinsvis uorganiske næringssalte).
Rhizomer	Blomsterplanters jordstængler.
Surge optag	Kortvarigt forhøjet næringsoptagelse hos planter, der pludseligt udsættes for høje koncentrationer af tilgængelige næringsstoffer.

Vækstrate

Rapporten opererer med relative vækstrater beregnet under antagelse af eksponentiel vækst. Enheden er d^{-1} ("ln-enheder").

Bilag 1

Artsliste over makrofyter registreret ved Kulhuse og Selsø, Roskilde Fjord, 1992

Ved feltundersøgelserne er samtlige makroalger, undtagen de skorpeformede arter og blomsterplanter inden for rammen, blevet registreret. Der er i listen ikke taget højde for arternes sæsonmæssige tilstedeværelse, ligesom listen er en samlet liste for både Kulhuse og Selsø. Det totale artsantal for de to transekter er på 26.

Blomsterplanter

Ruppia maritima

Zostera marina

Grønalger

Chaetomorpha linum

Chaetomorpha melagonium

Cladophora flexuosa

Cladophora vagabunda

Codium fragile

Enteromorpha intestinalis

Enteromorpha sp.

Monostroma grevillei

Ulothrix flacca

Ulva lactuca

Vaucheria littorea

Brunalger

Ectocarpus siliculosus

Fucus vesiculosus

Petalonia fascia

Pilayella littoralis

Scytosiphon lomentaria

Rødalger

Callithamnion corymbosum

Ceramium rubrum

Ceramium strictum/diaphanum

Chondrus crispus

Cystoclonium purpureum

Dumontia contorta

Polysiphonia nigrescens

Polysiphonia urceolata

Roskilde Amt (1992) har lavet en liste over forekommende arter i de indre dele af Roskilde Fjord. Listen er samlet for perioden 1980-90 og indeholder for Roskilde Bredning et artsantal på lidt over 20 arter eksklusive skorpeformede alger og blomsterplanter. I Frederiksborg Amt (1993) blev der ved en undersøgelse af en transekt ved Frederiksværk/Tørvegrund et artsantal på ialt 18 arter, inklusive blomsterplanter.

Bilag 2

Detaljeret beskrivelse af de i undersøgelsen behandlede arter af makroalger, der kan danne masseforekomst.

Alger, der indgår i undersøgelserne, er enårige hurtigtvoksende grøn- og brunalger. Algerne findes ofte i store, løstliggende mængder i fjorde og andre kystnære områder. De undersøgte arter er de to brunalger *Ectocarpus siliculosus* og *Pilayella littoralis* samt grønalgerne *Chaetomorpha linum*, *Cladophora flexuosa*, *Cladophora vagabunda* og *Ulva lactuca*.

Ectocarpus siliculosus (Dilw.) Lyngb. (vatalge)

Brunalgen *Ectocarpus siliculosus* består af enradede, grenede tråde og minder morfologisk om *Pilayella littoralis*. Forgreningen er alsidig, og *Ectocarpus* kan blive op til 30 cm lang (Rueness, 1977). De oprette tråde vokser fra et basalt system af krybende tråde, som kan være fasthæftet til et substrat. Væksten sker ved diffuse interkalære celledelinger, og cellerne indeholder flere båndformede kloroplaster. Arten forekommer hovedsageligt i sommermånederne. De flerrummede sporangier er aflange, let tilspidsede og placeret terminalt på sidegrenene. Formeringen sker kønnet ved frigivelse af gameter fra flerrummede sporangier, der sidder på morfologisk ens hanlige og hunlige haploide thalli. Ved en fusion af gameterne dannes et diploidt thallus, men sværmerne fra de haploide thalli kan også spire til nye planter uden at fusionere. Den ukønnede formering foregår ved frigivelse af sværmerne fra flerrummede eller enrummede sporangier, der sidder på et diploidt thallus. Sværmerne fra de flerrummede sporangier vil spire til diploide thalli, mens en eventuel reduktionsdeling vil forekomme i de enrummede sporangier. Her dannes så haploide sværmerne, som vil spire til haploide hanlige og hunlige thalli. At der er flere muligheder for formering ses af, at arten ikke altid benytter hele den beskrevne livshistorie. Således er der f.eks. ikke observeret kønnet formering hos danske isolater. Algen deler sig desuden ved fragmentering. *Ectocarpus* minder morfologisk om *Pilayella littoralis*.

Pilayella littoralis (L.) Kjellm. (dunalge)

Pilayella littoralis er ligeledes enradet, trådformet brunalge. Algen er uregelmæssigt forgrenet, men af og til med modsatte forgreninger, og den kan blive op til 40 cm lang (Rueness, 1977). Væksten sker diffust. Cellerne indeholder mange skiveformede kloroplaster, og enrummede sporangier er interkalære og kugleformede. Ovennævnte karakterer gør det relativt nemt at adskille arten fra *Ectocarpus siliculosus*, og i modsætning til *Ectocarpus* vil *Pilayella* oftest være at finde i det tidlige forår og frem til begyndelsen af sommeren. Formeringen svarer stort set til den for *Ectocarpus* beskrevne.

Chaetomorpha linum (Müll.) Kütz. (krølhårstang)

Grøn algen *Chaetomorpha linum* er enradet ugrenet med en tyk celle væg, der giver algen en stiv konsistens. Trådene kan blive meget lange, og de ligger ofte løst som krøllede, sammenfiltrede "totter". Væksten sker enten ved apikalvækst eller ved interkalære celledelinger. Hver celle indeholder en spongiøs kloroplast. Formeringen sker enten ukønnet ved dannelse af sværmerne i oprindelige vegetative celler eller kønnet ved

dannelse af gameter. De findes løstliggende i store mængder i forårs- til efterårsmånederne.

Cladophora spp. Kütz. (vandhår)

Arterne inden for slægten *Cladophora* består af enradede, grenede tråde med langstrakte cylindriske celler. Cellerne indeholder flere cellekerner, og hver celle har en spongiøs kloroplast. Væksten hos algerne sker enten ved apikalvækst og/eller interkalære celledelinger. Algens fasthæftning til substratet sker med rhizoidagtige grene. Formeringen sker normalt ukønnet ved sværmer med 4 svingtråde og kønnet ved gameter med 2 svingtråde, eller ved fragmentering af thallus. Dannelsen af sværmerne sker i oprindelige vegetative celler, oftest nær skudspidserne, og sværmerne frigøres gennem et hul i væggen (van den Hoek, 1963) og (Burrows, 1991). Det kan være meget svært at artsbestemme flere af *Cladophora*-arterne, idet mange af arterne ligner hinanden morfologisk. I undersøgelserne indgår to arter, hvoraf den ene er blevet bestemt til *Cladophora flexuosa* (Müll.) Kütz. (Jónsson *et al.*, 1989). Den anden art voksede i salinitetsforsøg ved både 0, 5, 10, 20 og 30‰ og er kun set med sværmer med to svingtråde. Dette betyder, at der ikke kan skelnes nøjagtigt mellem *C. glomerata* (L.) Kütz og *C. vagabunda* (L.) van den Hoek. Vi har dog valgt at kalde arten for *C. vagabunda*.

Ulva lactuca L. (søsalat)

Thallus er bladagtigt og to celleg tykt. Løstliggende eksemplarer kan blive meget store. Cellerne er mere eller mindre velorganiserede i rækker, og de har en kloroplast med normalt en pyrenoid. Fasthæftningen sker ved rhizoidagtige grene, og væksten foregår ved interkalære celledelinger. Dannelsen af sværmer sker fra cellerne i thallusranden, som ved fertilitet skifter farve (Bliding, 1963). Sværmerne fra de hanlige og hunlige haploide thalli kan enten fusionere og danne en diploid thalli eller spire til et nyt haploidt thallus. *Ulva* ses i løbet af foråret og i sommer- og efterårsmånederne.

Registreringsblad

Udgiver: Miljøstyrelsen, Strandgade 29, 1401 København K.

Serietitel, nr.:

Havforskning fra Miljøstyrelsen, nr. 41

Udgivelsesår: 1994

Titel:

Vækst- og næringsstoffdynamik hos marine planter

Undertitel:

Forfatter(e):

Borum, Jens; Pedersen, Morten Foldager; Kær, Lone;

Pedersen, Poul Møller

Udførende institution(er):

Københavns Universitet. Ferskvandsbiologisk Laboratorium;

Københavns Universitet. Botanisk Institut

Resumé:

Eutrofiering påvirker de marine plantesamfunds sammensætning ved at stimulere planteplankton og hurtigtvoksende makroalger og hæmme langsomtvoksende, flerårige brunalger og havgræsser. I beskyttede kystområder kan flere arter af makroalger danne masseforekomst. Ændringer i plantesamfundenes sammensætning ved stigende eutrofiering skyldes ofte forskelle i planternes næringshusholdning. Planternes udbredelse i lavvandede kystområder afhænger desuden af variationer i temperatur og saltholdighed.

Emneord:

eutrofiering; temperatur; salinitet; biomasse; alger; vandplanter; næringsstoffer; økosystemer; kystvande; sammensætning; plantefysiologi

ISBN: 87-7810-179-4

ISSN:

Pris (inkl. moms): 85 kr.

Format: A4

Sideantal: 59

Md./år for redaktionens afslutning: februar 1994

Oplag: 400

Andre oplysninger:

Rapport fra koordinationsgruppen for stofomsætningen og -transporten i kystvandene, herunder belastningernes effekt på samme

Tryk: Scantryk, København

Trykt på Multi Art Silk

Havforskning fra Miljøstyrelsen

Rapporter fra Hav90 forskningsprogrammet:

- Nr. 1 : Analyse af ilt-sænkning 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 : Planktondynamik og stofomsætning i Kattegat
- Nr. 11 : Plankton i de indre danske farvande
- Nr. 12 : Effekter af iltsvind og tungmetaller på marine bunddyr
- Nr. 13 : Nedbørforhold over Kattegat
- Nr. 14 : Partikulære næringsstofflux i Vejle Fjord og Århus Bugt
- Nr. 15 : Havbundens svovl-, jern- og mangankredsløb i Århus Bugt
- Nr. 16 : Havbundens kvælstofomsætning i Århus Bugt
- Nr. 17 : Fosforomsætning i sedimentet i Århus Bugt
- Nr. 18 : Sedimentation og resuspension i Århus Bugt
- Nr. 19 : Emission af NH₃, NO_x, SO₂ og NMVOC til atmosfæren i Danmark
- Nr. 20 : Analyse af hydrografiske data fra det sydlige Kattegat
- Nr. 21 : Vind, turbulens og grænselagshøjde over Kattegat
- Nr. 22 : Trådalger i Det Sydfynske Øhav
- Nr. 23 : Dynamik og kompleksitet i Århus Bugt
- Nr. 24 : Beskrivelse af atmosfærekemiske processer
- Nr. 25 : Præsentationer ved det 7. danske havforsker møde
- Nr. 26 : Processer for våddosition
- Nr. 27 : Bundfaunaens betydning for bundlevende fisk i det sydlige Kattegat
- Nr. 28 : Giftige alger i danske farvande
- Nr. 29 : Kvælstofreduktioners effekt på iltforhold i indre danske farvande
- Nr. 30 : Fytoplankton- og makrofyteudvikling i danske kystområder
- Nr. 31 : Blandingsenergi fra strøm og vind i Storebælt
- Nr. 32 : Blandingsmekanismer i kystnære farvande
- Nr. 33 : Planktondynamik omkring springlaget i Kattegat
- Nr. 34 : Effekter af springlagsopblomstring på benthos
- Nr. 35 : Processer for tørdeposition
- Nr. 36 : Redoxbalancen og mineraliseringens temperaturafhængighed i Århus Bugt
- Nr. 37 : Atmosfærisk tilførsel af kvælstofforbindelser til Kattegat
- Nr. 38 : Sedimentationsprocesser i et kystvandssystem
- Nr. 39 : Hydrografi og stoftransport i Århus Bugt
- Nr. 40 : Biotilgængelighed af kvælstof og fosfor
- Nr. 41 : Vækst- og næringsstoffdynamik hos marine planter

Vækst- og næringsstofdynamik hos marine planter

Eutrofiering påvirker de marine plantesamfunds sammensætning ved at stimulere planteplankton og hurtigtvoksende makroalger og hæmme langsomtvoksende, flerårige brunalger og havgræsser. I beskyttede kystområder kan flere arter af makroalger danne masseforekomst. Ændringer i plantesamfundenes sammensætning ved stigende eutrofiering skyldes ofte forskelle i planternes næringshusholdning. Planternes udbredelse i lavvandede kystområder afhænger desuden af variationer i temperatur og saltholdighed.



Pris kr. 85,- (inkl. 25% moms)

ISBN nr. 87-7810-179-4

Miljøministeriet **Miljøstyrelsen**

Strandgade 29 · 1401 København K · Tlf 32 66 01 00