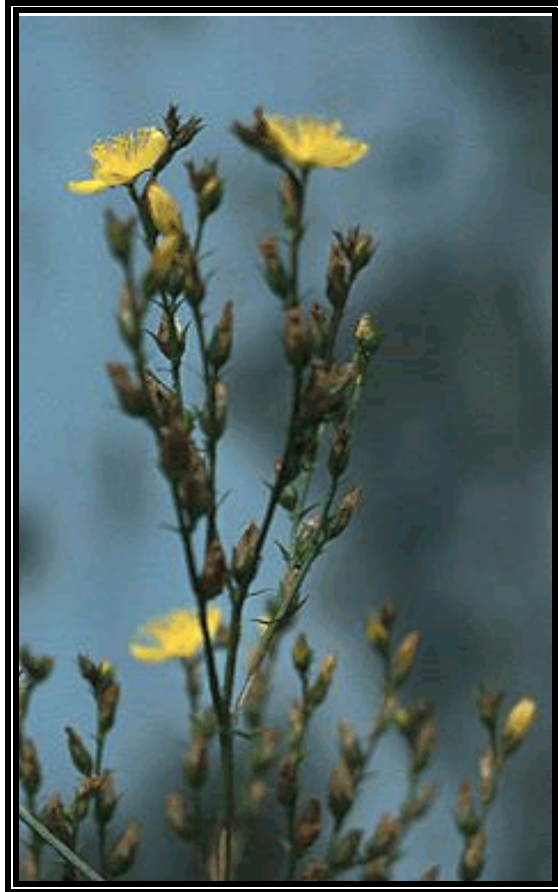


Ø  
K  
O  
L  
O  
G  
I



Perikum. Fayal, Açores

**BIND I - TEKST**



# Indhold

---

I	Økosystemet	side 3
	Oversigt	side 3
	Struktur	side 8
	Stofkredsløb	side 10
	Produktion	side 16
	Omsætning	side 18
	Nedbrydning	side 19
	Mykorrhiza	side 23
II	Vandøkosystemer	side 27
	Iltforbrug og vandforurening	side 29
III	Populationer	side 33
IV	Metodeoversigt	side 35
	1    BO <sub>5</sub> - bestemmelse	side 35
	2    Tællemetoder	side 37
	3    Populationsbestemmelse	side 38
	Litteratur	side 41
	Stikordsregister	side 45

---



## Indledning

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

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

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

Bind I indeholder tekst.

Bind II indeholder oplæg til praktiske forsøg og undersøgelser.

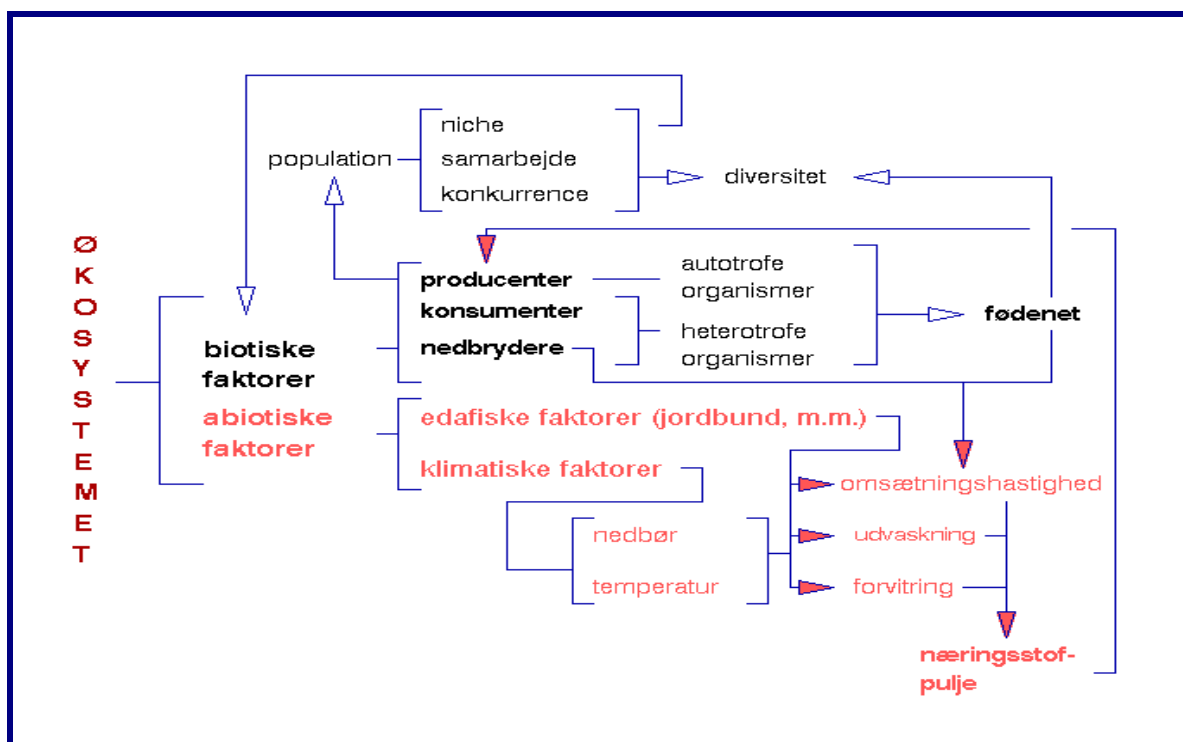
Første kapitel i bind I er et generelt afsnit - her præsenteres de vigtigste økologiske sammenhænge, begreber og funktioner. Dernæst følger den teoretiske baggrund for forsøgene og undersøgelserne i bind II; men bind I kan godt læses uden samtidig at udføre forsøgene.



# I Økosystemet

## Oversigt og definitioner

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



**Figur 3.** *Økosystemoversigt. Økologiske begreber sat i en indbyrdes sammenhæng. Sammenlign med figur 8.*

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

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

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

i økosystemet.

Producenterne er *autotrofe*. De kræver foruden vand og kuldioxid kun et passende udbud af mineraler.

De øvrige organismer er *heterotrofe*; de kan ikke opbygge organisk stof fra grunden, som de autotrofe producenter kan, men de er henvist til at tage udgangspunkt i organisk stof, som andre har fremstillet. De lever af andre organismer; fordøjer dem til simple organiske stoffer, som fx aminosyrer og glucose og opbygger herfra deres egne proteiner, enzymer, kulhydrater, m.m.

*Konsumenter* lever af plantemateriale eller dyrisk materiale; de kaldes henholdsvis planteædere og rovdyr. Organismer der lever af hinanden udgør en *fødekæde* eller - mere realistisk - et *fødenet*, da de fleste organismer har flere fødemuligheder end en enkelt planteart eller et enkelt byttedyr.

*Nedbryderne* er også heterotrofe organismer. Til forskel fra konsumenterne lever de af dødt organisk stof. Nedbryderne spiller en nøglerolle i økosystemet: de kan returnere uorganisk stof til producenterne fra den pulje af organiske rester, der til stadighed fremkommer - visne blade, døde stammer og rødder, ådsler, ekskrementer, m.m. (se videre side 8, 10 og 19); resultatet er at økosystemets stof bevæger sig i stadige kredsløb (figur 5 og 10).

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

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



Capelinhos, Fayal, Açores

**Figur 4.**

Eksempel på mekanisk forvitring:

en "bombe", dvs en sten af vulkansk oprin-

delse udslynget ved et vulkanbrud i 1957 viser mekanisk forvitring af overfladen. Overfladen løsner sig i flager, smuldrer og lægger sig i et gruslag om stenens fod.



Økosystemets *abiotiske faktorer* omfatter netop de edafiske (dvs. jordbundsmæssige) forhold - voksestedets mineralske udgangsmateriale: klippegrund, ler, sand, kalkholdigt eller ikke kalkholdigt, næringsrigt eller mindre næringsrigt materiale, m.m. - se eksempel i tabel 6: ler frigør mineraler ved forvitring, det gør sand ikke i samme grad; muldjord karakteriseres af en hurtig stofomsætning og en rigelig mineralforsyning på grund af højere lerindhold i jorden, hvorimod morjord præges af en meget langsom eller svigtende stofomsætning.

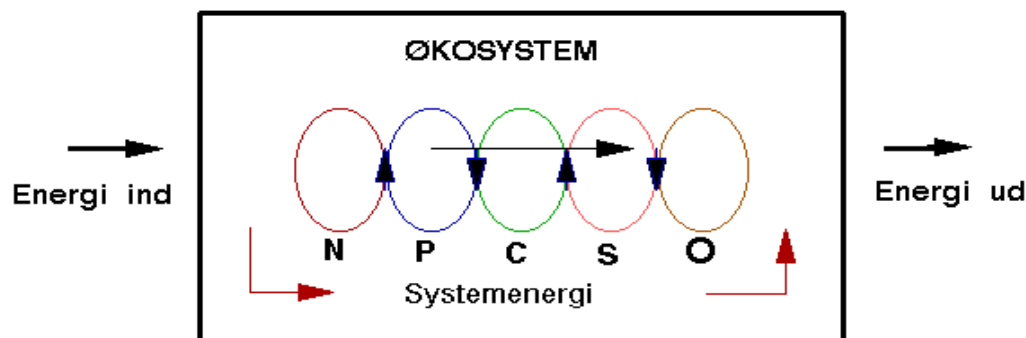
Dertil kommer de klimatiske faktorer: temperatur og nedbør som dels regulerer nedbrydernes omsætnings hastighed, dels bestemmer forvitringsprocessernes hastighed og endelig også bestemmer graden af udvaskning af næringsstoffer fra systemet.

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

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

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

Figur 5 illustrerer meget skematisk stofkredsløbene i et ideelt, lukket økosystem. At økosystemet er et lukket system, betyder at der ikke udveksles stof med omgivelserne; men det er ikke isoleret - det modtager og afgiver energi.



**Figur 5.**

En model af et ideelt økosystem:

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

For økosystemet i figur 5 gælder følgende formel:

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

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

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

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

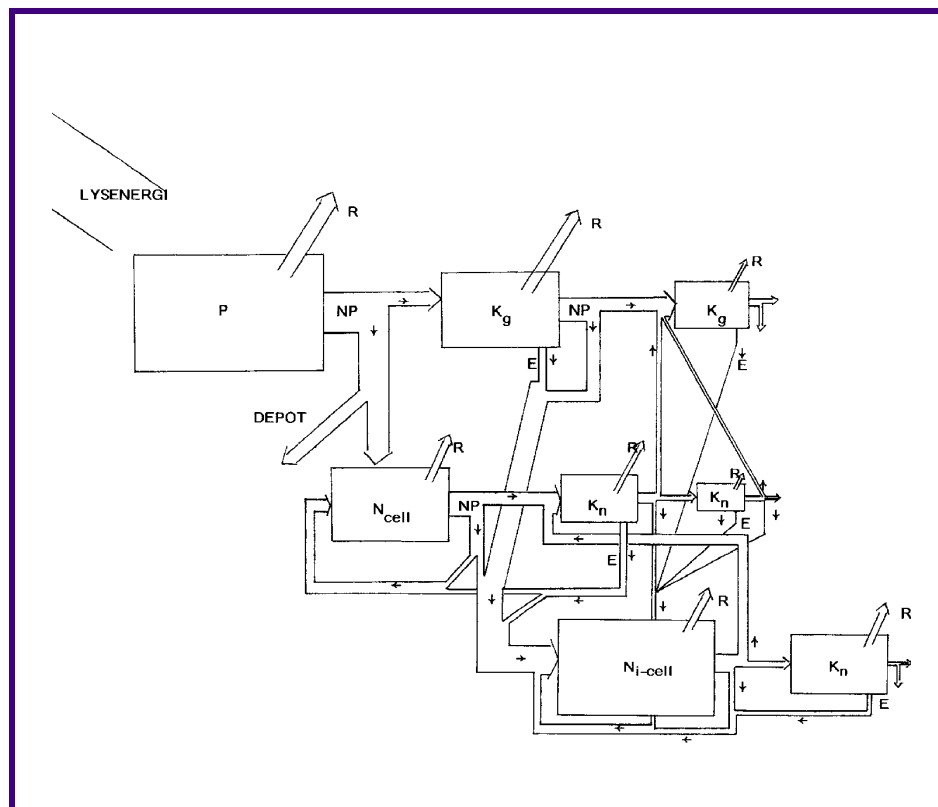
pH	9	8	7	6	5	4	3
	basisk		neutral	sur			
kalk	kalkrig		kalkholdig	svagt kalkholdig		kalkfattig	
jordtype	muld				mor		
næringsmængde	stor (=eutrof)			middel (=mesotrof)		lille (=oligotrof)	
omsætning	hurtig		langsom		svag - svigtende		
nitrat	nitratrig		nitratfattig		uden nitrat		
mikroflora	bakterier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

**Tabel 6.** Oversigt over edafiske faktorer - pH-værdi og næringstoftindhold samt stofomsætning for muld- og morjorder. (efter Glenstrup (25))

En samling individer af samme art i et økosystem kaldes en *population*. To populationer kan *samarbejde* eller *konkurrere* indbyrdes om økosystemets ressourcer. Jo ældre økosystemet er, des flere muligheder for forskellige måder at sameksistere på vil der være udviklet i økosystemet; det kaldes systemets *diversitet*.

En populations måde at fungere på i økosystemet kaldes artens *niche*; dette begreb skal som selve økosystemet forstås dynamisk, dvs arten ændrer sin egen niche direkte gennem påvirkning af den og indirekte gennem påvirkning af de andre organismer i økosystemet (se videre side 33).

## Struktur og funktion



**Figur 8.** Økosystemstruktur: skematisk oversigt over nettoprimærproduktionens omsætning i økosystemet. Sammenlign med figur 3.

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

Overskydende nettoproduktion, ekskrementer og overskydende dyrisk nettoproduktion omsættes i nedbryderfødekæderne:

$(NP+E) \rightarrow K_n \rightarrow K_n$ ; parenteser markerer at det er dødt udgangsmateriale.

(P: producenter. K<sub>g</sub>: konsumenter i græsningsfødekæde; K<sub>n</sub>: konsumenter i nedbryderfødekæde. E: ekskrementer. N: nedbrydere; (N<sub>cell</sub>: bakterier og svampe der kan spalte cellulose, N<sub>i-cell</sub>: alle andre nedbrydermikroorganismer)).

Figur 8 viser en model af, hvorledes organismerne i fx et skovøkosystem kan tænkes at indgå i en dynamisk ligevægt med hinanden.

Producenterne (dvs træer og græsser og urter) opbygger gennem fotosyntesen den mængde organisk stof - nettoprimærproduktionen - som omsættes i økosystemet.

En del af planternes nettoproduktion fortæres af insekter, fugle, pattedyr, etc. på skovbunden og i bladhanget. Dyrene er igen bytte for andre dyr - rovdyr - i skoven.

Disse mere eller mindre forgrenede fødekæder udgør de såkaldte græsningsfødekæder i økosystemet. Her er det *levende stof*, der omsættes.

Størstedelen af planternes nettoproduktion omsættes dog ikke i græsningsfødekæderne, men derimod i nedbryderfødekæder i eller i nær kontakt med jordbunden (se også side 18 og side 19) .

Gennemsnitligt er det kun 5 - 10 % af nettoproduktionen, der omsættes i græsningsfødekæderne. En del bliver stående som biomassetilvækst i træer og skovbundsplanter. Resten - ca 90 - 95 % - omsættes gennem nedbryderfødekæderne.

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

Planterne kræver en stadig tilførsel af næringsstoffer for at holde produktionen i gang; men da mængden af tilgængelige plantenæringsstoffer i en given jordtype er begrænset, er planterne afhængige af at næringsstofferne kan genbruges og cirkulere i økosystemet (se figur 3 og tabel 6).

Kulstoffet, der er bundet i nedfaldsløvet, må returneres til atmosfæren for at holde fotosyntesen igang, og de mineraler ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Fe}^{++}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ , etc.), som planterne har optaget og indbygget i organisk stof, skal ligeledes returneres til jorden, så de kan optages påny; se eksempel på stofkredsløb i økosystemet: kvælstofs kredsløb, side 10.

Mikroorganismene og svampene er det led som sørger for denne stofcirkulering.

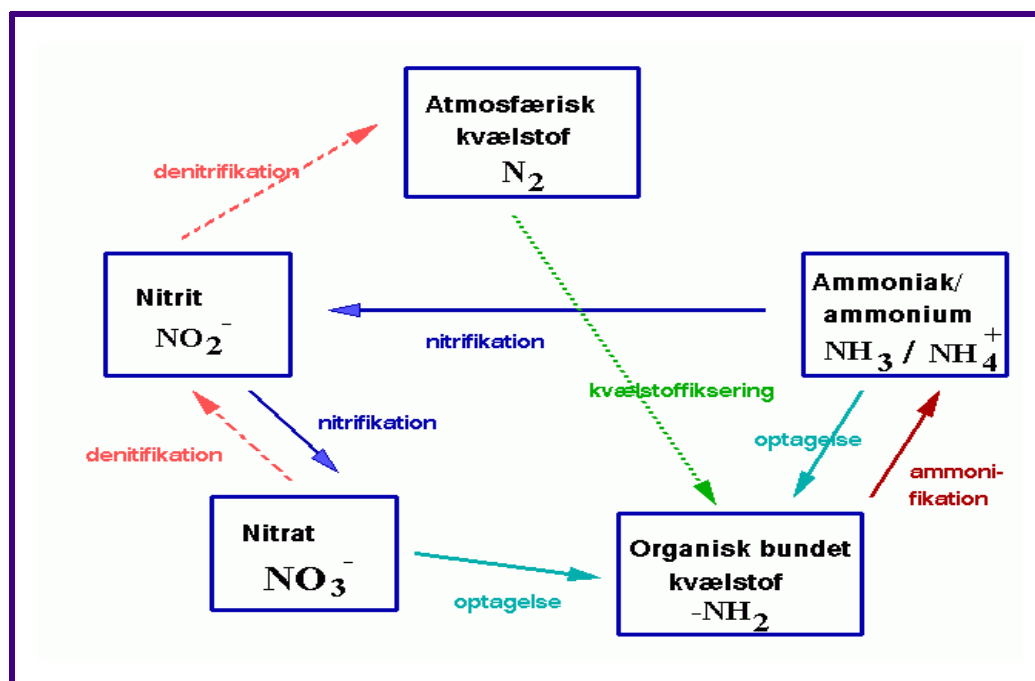
Under nedbrydningen af plantematerialet udskilles overskydende uorganisk stof til puljen i jordbunden, hvorfra planterødderne så kan optage det.

Samtidig med at de større jordbundsdyr udfører deres del af nedbrydningen, medvirker de til gennemluftningen af de øverste 50 cm af jordoverfladen. Her er mængden af både planterødder og nedbrydere størst, de er mest aktive og deres iltforbrug størst.

Uden jordbundsdyrenes gennemluftning af jordbunden ville iltforsyningen ikke strække til og aktiviteten måtte nedsættes; dvs. lavere produktion.

## Stofkredsløb; eksempel: kvælstofs kredsløb

Organiske kvælstofforbindelser fx proteiner, urinstof, nukleinsyrer og kvælstofholdige kulhydrater tilføres jordbunden ved planter, dyrs og mikroorganismers død og gennem dyrenes ekskrementer og omsættes af bakterier og svampe til uorganisk kvælstof i form af ammoniak ( $\text{NH}_3$ ) (*ammonifikation*, proces I i tabel 11, figur 10).



Figur 10. Skematisk oversigt over kvælstofs kredsløb i økosystemet. (after Hunding (27)).

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

Ammoniak udskilles som affaldsprodukt fra bakteriers og svampes stofskifte så længe, der er tilstrækkeligt med kvælstofforbindelser i materialet til at dække mikroorganismernes eget behov. Ammoniak omdannes straks ved kontakt med vandet i jorden til ammonium ( $\text{NH}_4^+$ )

Fotoautotrofe planter kan benytte såvel ammonium som nitrat som kvælstokilde - dog er nitrat den foretrukne kilde for græsser og andre landbrugsafgrøder (med undtagelse af ris), medens træer næsten udelukkende optager ammonium.

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

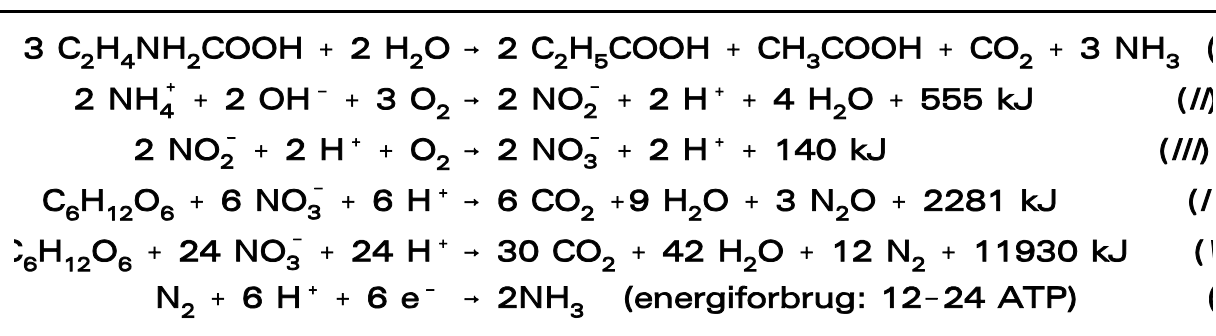
Begge kvælstof-ioner optages gennem rødderne; men optagelsen af ammonium-ioner sker i konkurrence med en anden type autotrofe organismer i jorden: *kemoautotrofe* bakterier af slægten *Nitrosomonas*.

Disse bakterier anvender ammonium både som kvælstofkilde og som energikilde. Ammonium iltes til nitrit ( $\text{NO}_2^-$ ), og den vundne energi bruges til opbygning af glucose ud fra kuldioxid og vand (*kemosyntese*).

En anden kemoautotrof bakterie, Nitrobacter, kan skaffe sig energi ved at ilte nitrit til nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ). Energien benyttes som for Nitrosomas vedkommende til produktion af glucose.

Resultatet af begge bakteriers aktivitet er at ammonium omdannes til nitrat; der er foregået en *nitrifikation* (proces II og III i tabel 11).

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



**Tabel 11.** Oversigt over kemiske reaktioner i kvælstofs kredsløb.

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

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

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

Ved denitrifikation forstås en bakteriel omsætning af nitrat til nitrit, ammoniak, kvælstofilte eller frit kvælstof.

Omsætning af nitrat helt til  $\text{N}_2$  eller  $\text{N}_2\text{O}$  (egentlig denitrifikation) foretages kun af visse denitrifikationsbakterier. Det drejer sig om arter af *Pseudomonas* (se fig 20),

Paracoccus og Thiobacillus<sup>1</sup>. Bakterierne kan ved fravær af ilt lade nitrat være elektronacceptor i sidste trin af respirationssystemet og således opretholde en respiration under anaerobe<sup>2</sup> forhold (*nitratrespiration*, proces IV og V i tabel 11).

Andre denitrifikationsbakterier reducerer dog kun nitraten til nitrit eller ammoniak (*nitratammonifikation*). Dette gælder især arter af Bacillus (men også tarmbakterierne Escherichia og Enterobacter).

Når der er iltmangel i jorden, blokeres nitrifikationen og ammoniak fra ammonifikation og denitrifikation vil ophobes i jorden og efterhånden fordampe til atmosfæren.

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

Atmosfærisk kvælstof (N<sub>2</sub>) kan atter bringes i biologisk kredsløb i økosystemerne ved en mikrobiel proces: *kvælstoffiksering*.

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

De kvælstoffikserende organismer er på denne måde uafhængige af andre kvælstofkilder selv om det kræver endog meget store energitilførsler at udføre processen (proces VI i tabel 11).

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

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

Ofte har bælgeplanter samtidig med kvælstoffikseringssymbiosen en yderligere symbiose - mykorrhiza (se side 23), for at kunne sikre en tilpas høj fosfatoptagelse.

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

De mest betydende kvælstofbindere er bakterier af slægten Rhizobium i symbiose med

---

<sup>1</sup> Thiobacillus er desuden kemoautotrof med produktion af glucose ud fra svovlbrinte og vand.

<sup>2</sup> Nogle bakterier er obligat anaerobe, dvs. de forekommer kun under iltfrie betingelser; andre er fakultativt anaerobe, dvs. de kan eksistere både med og uden ilt i miljøet.



bælgplanter, cyanobakterierne *Nostoc* og *Anabaena* som samtidig er fotosyntetiserende, aktinomyceter af slægten *Frankia* i symbiose med træer eller buske (El, Pors, Havtorn) samt de fritlevende bakterier *Azotobacter* og *Clostridium* (et skøn over de tilførte kvælstofmængder findes i tabel 13).

Det højest udviklede og mest effektive kvælstofbindingssystem er symbiosen mellem bælgplanter og *Rhizobium*arter. Symbiosen starter med at *Rhizobium*bakterien møder et rodhår fra værtsplanten. Gennem gensidige kemiske påvirkninger<sup>3</sup> løsnes cellulosenettet i plantens cellevægge, og bakterien sættes i stand til trænge gennem overhudscellerne ind til rodbarkcellerne indenfor. Cellevæggen krænges ind som en smal infektionskanal hvorigennem bakterierne når ind til og ind i barkcellerne. Inficerede værtsceller og bakterierne i dem formerer sig kraftigt og de ændrer efterhånden både udseende og stofskifte. Roden svulmer op; der er dannet en rodknold.

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

**Tabel 13.** Oversigt over biologiske kvælstoffikseringssystemer.

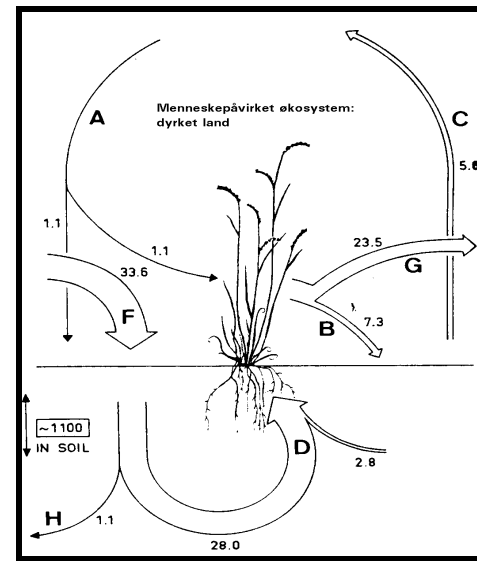
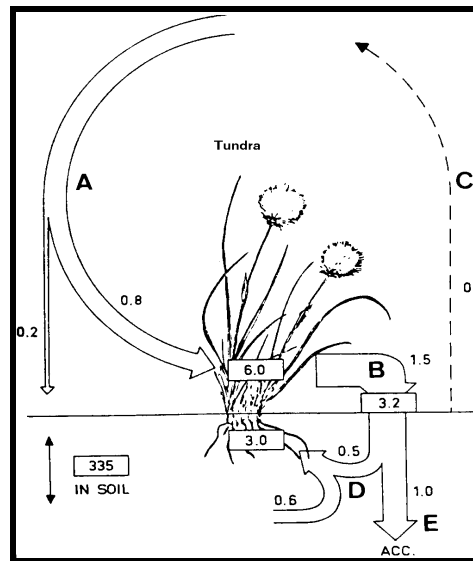
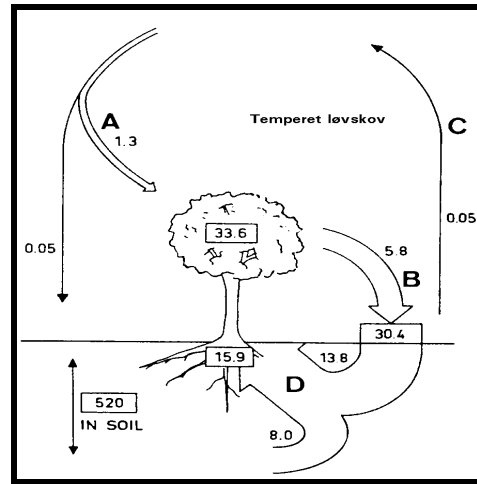
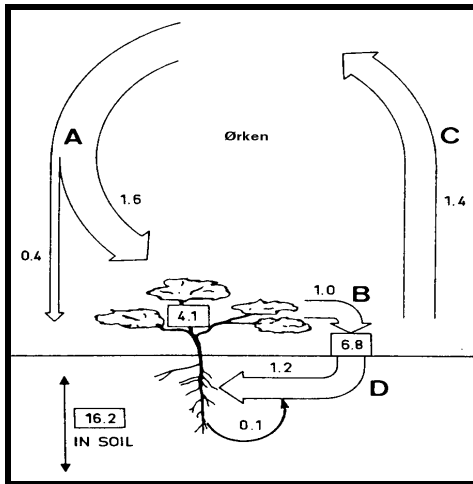
(efter Vincents Nissen (28))

Bakterierne ændrer udseende til opsvulmede, eventuelt grenede bacteroider, som ikke

<sup>3</sup>

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

længere kan dele sig; i stedet begynder de at binde kvælstof. Værtscellerne<sup>4</sup> ændrer stofskifte i retning af at kunne omsætte den producerede ammoniak og samtidig udvikles der kar i knoldvævet, som skal forsyne bakterierne



me  
su  
er  
be  
ge  
ns  
rte  
af  
æl  
ffo  
nd  
er  
ind  
pla  
n.

d  
kk  
og  
sør  
tra  
po  
n  
kv  
sto  
rbi  
els  
ne  
til  
nte

4

Bakterien inficerer formentlig kun celler som har fordoblet kromosomtallet (dvs er tetraploide).

- Figur 14.** Kvælstofkredsløb i fire forskellige økosystemer. Pilene er tilnærmet proportionale med de enkelte omsætninger udtrykt i % af totalomsætningen i det enkelte system. **A:** kvælstoffiksering; **B:** Kvælstof tilført jorden med dødt plantemateriale; **C:** denitrifikation og andre kvælstoftab til atmosfæren; **D:** kvælstofoptagelse gennem planterødder; **E:** kvælstofophobning i humus; **F:** tilført kvælstofgødning; **G:** kvælstof fjernet med afgrøde; **H:** udvaskning. [Enheder:  $\text{g N ha}^{-1} \text{år}^{-1}$  (omsætning) og  $\text{g N ha}^{-1}$  (indhold i planter og jord)] (efter Rosswall (31))

Værtscellerne producerer desuden et rødt protein - leghemoglobin - hvis funktion det er at holde koncentrationen af fri ilt meget lav - da nitrogenaseenzymet inaktiveres ved selv meget små koncentrationer af ilt - men samtidig sørge for at der rigeligt med ilt til produktionen af de store mængder ATP der medgår til reduktionen af kvælstoffet.

I økosystemerne omsættes kvælstof i mere eller mindre lukkede kredsløb. Jo mere stabilt og udviklet et økosystem er, des mere lukket er kredsløbet. Et stabilt økosystem befinder

sig i en dynamisk ligevægt, hvor tilførsel (kvælstoffiksering) og tab (denitrifikation, udvaskning) balancerer hinanden. Desuden er størstedelen af kvælstoffet bundet i organisk stof.

Kredsløbsmønstrene kan være meget forskellige fra et økosystem til et andet, figur 14 viser en sammenligning mellem fire forskellige økosystemer.

- I **Ørkenøkosystemet** er karakteriseret ved at have et forholdsvis åbent kredsløb. Kvælstofbinding og denitrifikation udgør en stor procentdel (60%) af den totale omsætning, og kun en lille del af af den samlede kvælstofmængde befinder sig i vegetationen, dødt plantemateriale og jord. Systemet er stabilt, men det vil være følsomt for påvirkninger og relativt let at bringe ud af balance.
- II I modsætning hertil udgør kvælstofbinding og kvælstoftab en forsvindende lille del (mindre end 1 %) af kvælstofomsætningen i en **tempereret løvskov**. Størstedelen af kvælstoffet befinder sig på bunden form i vegetation eller i dødt plantemateriale. Desuden er der store reserver i jorden. Systemet er meget lukket og overordentligt stabilt.
- III **Tundra**-eksemplet viser et system, som ophober kvælstof i form af humus og tørv i jorden. Den lille kvælstofbinding som systemet udviser, opretholder

produktiviteten i tundraen ved at opveje det tab, som deponeringen udgør.

- IV I det *menneskepåvirkede* system (*landbrug*) tilføres årligt store mængder gødning for at opretholde produktionsevnen. Det betyder til gengæld, at tab fra denitrifikation, ammoniakfordampning og udvaskning bliver til betydelige poster i kredsløbet (udvaskning og ammoniakfordampning kan forrykke balancen mellem producenter og konsumenter/nedbrydere i nærliggende vandøkosystem og skabe forurening, se side 27ff).  
Fra systemet fjernes store kvælstofmængder med den årlige høst. Systemet er i høj grad ustabil, og det fungerer kun i kraft af at gødningstilførselen opretholdes.

□ □ □

## Produktion

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

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

Biomassen forøges i løbet af en vækstperiode som resultat af fotosyntesen (figur 16), men tilvæksten er ikke lineær på grund af varierende miljøpåvirkninger (nedbør, næringsstoffer, temperatur, lysmængde, m.m.).

Forøgelsen i biomasse pr tidsenhed kaldes *nettoprimærproduktionen*:

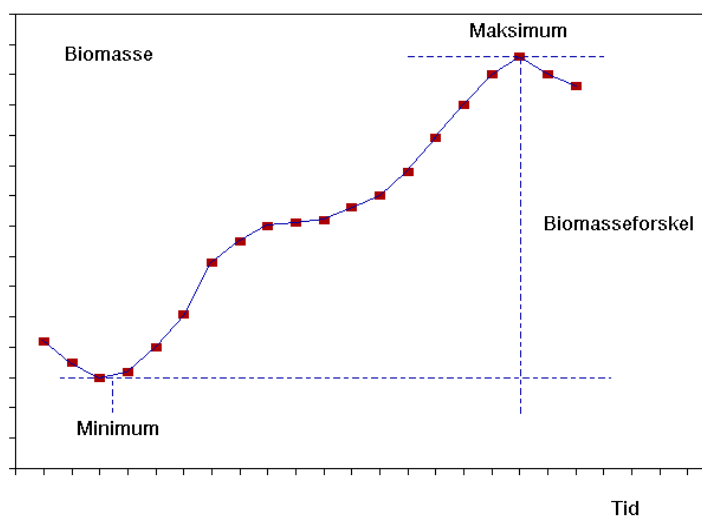
$$NP = \frac{\Delta B}{\Delta T} ; \left[ \begin{array}{l} B = \textit{biomasse} \\ T = \textit{tid} \end{array} \right]$$

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

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

Planterne har en større eller mindre *respiration* sideløbende med produktionen.

Denne respiration (= stofskifte) repræsenterer de omkostninger, der er forbundet med plantens livsprocesser og vækst.



**Figur 16.** Producentbiomasse som funktion af tiden (teoretisk kurve).

Respirationen udgør mellem 5 og 75% af den totale produktion afhængig af hvilken type plante, der er tale om.

Respirationen afhænger ligeledes af forholdet mellem fotosyntetiserende og ikke-fotosyntetiserende væv, tilgængeligheden af næringsstoffer og vand, omgivelsernes temperatur og meget mere.

Encellede alger har den mindste respiration (udtrykt i % af bruttoproduktionen), tropiske træer har den højeste.

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

$$BP = NP + R$$

Bruttoproduktionen kan sjældent bestemmes direkte, men nettoproduktionen kan - i princippet - bestemmes ved at beregne forskellen mellem den minimale og den maksimale biomasse indenfor vækstperioden (jvf. figur 16).

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

En mere generel formel bliver derfor:

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

Man kan foretage et skøn over den fortærede biomasse (*K*) ved at beregne hvor mange procent af bladene, der udgøres af synlige gnavespor.

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

□ □ □

## Omsætning af nettoproduktionen

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

Det fælles udgangspunkt for alle fødekæderne er producenterne. Producenterne er alle økosystemets planter med fotosyntese. De opbygger det organiske stof, der omsættes af de efterfølgende led i fødekæderne.

**Figur 18.** Egeblad fra skovbunden. Insekter i græsningsfødekæden (Egevikler) har fortæret en lille del af det levende blad; nu er det nedbrydernes tur.  
(Zethner-Møller (4))



Planternes nettoproduktion (nettoprimærproduktionen) omsættes i en græsningsfødekæde og en nedbryderfødekæde; desuden kan en del af produktionen deponeres i økosystemet (fx ved, førn og humus) (se figur 8).

Græsningsfødekæden omfatter de almindeligt kendte planteædere og rovdyr (pattedyr, fugle og insekter); her omsættes *levende biomasse*.

Nedbryderfødekæden tager udgangspunkt i *dødt plantemateriale*, fx nedfaldne blade. De omsættes - langsomt - af bakterier og svampe (gærsvampe kan findes på bladene allerede medens de sidder på træerne). Disse organismer svarer til planteæderne i græsningsfødekæden, men de er ikke så iøjnefaldende - de er mikroorganismer (se også side 9 og figur 19).

Dernæst kommer en gruppe organismer (hjælpenedbrydere), som delvis lever af letomsættelige stoffer i plantematerialet, men hovedsageligt af bakterier og svampe fx regnorme, rundorme, tusindben og bænkebidere.

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

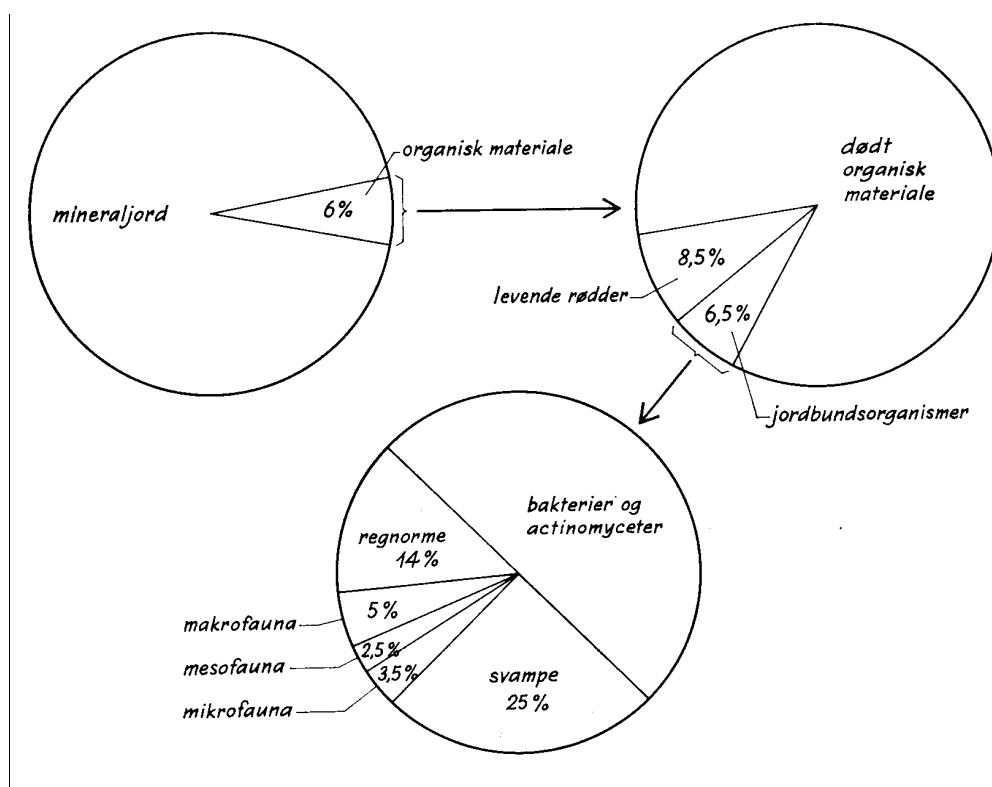
I dette led sammenvæves nedbryderfødekæden og græsningsfødekæden ofte, således at resultatet bliver et fødenet (se figur 8).

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

## Nedbrydning

Producenterne i økosystemet leverer stof til konsumenterne, men den mængde der produceres er langt højere end den mængde konsumenterne kan omsætte. Gennemsnitsnettoproduktion (NP) for danske løvskove er  $1500 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ , heraf er  $400 \text{ g}$  blade ( $350 - 500 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ ) og resten ved- og rodtilvækst.

Mindre end 10% af blad-nettoproduktionen bliver i gennemsnit fortæret af konsumenterne i græsningsfødekæderne i skoven. Resten af blad-nettoproduktionen -  $360 \text{ g m}^{-2} \text{ år}^{-1}$  - falder ned på skovbunden. Dertil kommer et ikke nøjere kendt bidrag fra grene, døde stammer og rødder.



**Figur 19.** Vægtfordeling af jordbundens levende og døde bestanddele i en løvskov på god muldbund. (Brunberg Nielsen efter Dunger (22))

Dette materiale omsættes af jordens nedbryderorganismer, hvoraf de væsentligste er mikroorganismene, dvs. bakterier og svampe. (man definerer mikroorganismer, som organismer med en maksimal størrelse på 0,1 mm).

Biomassen af levende mikroorganismer er 5-25 g tørstof pr  $\text{m}^2$ . De udgør oftest mindre end



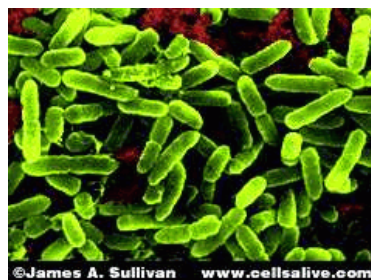
1 % af den samlede mængde organisk stof som jorden indeholder, resten er dødt materiale: humus.

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

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

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

Denne bakterietype er særligt tilpasset et miljø med stærkt vekslende vækstvilkår, og derfor er disse bakterier en meget betydningsfuld jordbunds bakterie i de øverste 40 cm af jorden (tabel 18).



Figur 20

Pseudomonas.

Stavformet, ikke-sporedannende jordbakterie.

Dybde [cm]	Antal [ $10^6 \text{ g}^{-1}$ ]	Procentvis fordeling af hovedtyper		
		sporedannende stavformede bakterier	aktinomycester	andre
0-8	26,9	22	18	60
8-20	5,1	39	26	35
20-40	2,8	23	36	41
40-100	2,4	11	66	23

Tabel 20. Bakteriemængden i forskellige dybder under jordoverfladen i en bøgoskov, og dens fordeling på nogle hovedtyper af bakterier.

(efter Jensen (23))

Tabel 20 viser at aktinomycesterne fortrinsvis findes i den dybere del af jordbunden (fra 40 til 100 cm dybde). Aktinomycesterne er især knyttet til nedbrydningen af de sværtomsættelige humusstoffer, som er resultatet af de øvrige mikroorganismers bearbejdning af bladmaterialet. Jordbundens karakteristiske lugt skyldes formentlig stofskifteprodukter fra visse aktinomycester (*Streptomyces* arter).

Svampes celler hænger sammen i lange tynde tråde (kun én celle tykke, diameter 1-15  $\mu\text{m}$ ). De kaldes hyfer og hele nettet af svampehyfer kaldes et mycelium. Kun når svampen danner frugtlegermer (dvs. paddehatte) samles hyferne i en sammenhængende struktur.

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

**Saprotrofi = saprotrofisk levevis:**

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

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

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

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

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

Svampetal og myceliemængde aftager hurtigere med dybden end bakteriemængden (sammenlign tabel 20 og tabel 21). Under 40 cm er der slet intet synligt mycelium og kun enkelte sporer. De nedbrydningsmæssigt mest betydningsfulde jordbundssvampe er skimmelsvampe og andre småsvampe, medens de hatdannende storsvampe har deres største betydning ved at være knyttet til træerne gennem mykorrhiza (se side 23). Svampenes tolerance overfor pH-værdien i jorden er større end bakteriernes; det betyder at svampene betyder relativt mere for stofomsætningen i jordbunden når pH er lav som fx i skovbund på morjord og i hedejorder (se tabel 6).

Dybde [cm]	Antal svampe [ $10^3 \text{ g}^{-1}$ ]	Samlet hyfelængde [ $\text{m g}^{-1}$ ]
0-8	390	310
8-20	340	62
20-40	22	13
40-100	7	0

**Tabel 21**

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

( efter Jensen (23))

Kun ca 10% af bakterierne og svampene kan omdanne cellulose direkte, resten er henvist til at vente til de cellulospaltende bakterier og svampe - og ikke mindst hjælpenedbrydere har forarbejdet materialet, så det bliver tilgængeligt for alle. Når én type mikroorganisme har udnyttet materialet så godt, som den formår, stagnerer dens vækst, den danner hvilesporer eller dør, og omsætningen fortsættes af andre typer af mikroorganismer.

□ □ □

## Mykorrhiza

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

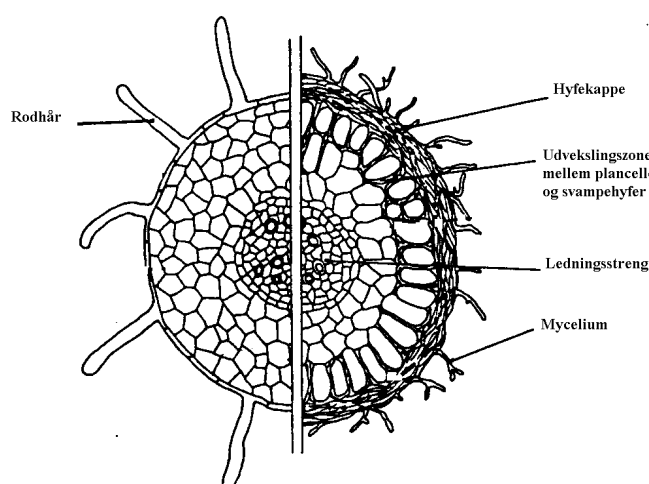
Mykorrhizasvampens hyfer rækker meget længere omkring i jorden end plantens egne rødder, og svampen sørger for en effektiv forsyning med vand og uorganiske næringsstoffer til planten mod til gengæld at få kulhydrater, aminosyrer og evt vitaminer fra planten. Svampen stimulerer rodcellerne til at omdanne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

Endomykorrhiza i form af arbuskemykorrhiza kendes fra fossile planterødder med en alder af 400 millioner år og betragtes derfor som den oprindelige type - måske har svampene fungeret som rodsystem for de allertidligste, primitive landplanter. Mykorrhizasvampene er nok oprindeligt saprofyter, men de har mere eller mindre mistet evnen til at spalte sammensatte kulhydrater og andre strukturstoffer (cellulose, hemicellulose, pektin og lignin (vedstof)), og de er derfor afhængig af kulhydratforsyningen fra plantepartnern.

### *Ektomykorrhiza:*

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

Stofudveksling mellem svamp og plante finder sted i en zone mellem overhuden og de yderste



**Figur 23.**  
Rodbappe fremkaldt af mykorrhiza-svamp.

(efter (26) )

rodbarkceller, hvor rodbarkcellerne omgives af et net af tynde svampehyfer. Ektomykorrhiza dannes mellem mange forskellige stilksporesvampe (basidiomyceter: fx skørhatte, mælkehatte, rørhatte, ridderhatte, fluesvampe, slørhatte og kantareller), nogle få sæksporesvampe (ascomyceter: forskellige trøffeltyper) og næsten alle løv- og nåletræer i den tempererede zone. Gran og fyr har en lidt afvigende mykorrhizatyp, og blandt løvtræerne er ask, elm, ahorn, tjørn og hylde undtagelser ved at have endomykorrhiza.

### ***Endomykorrhiza:***

Svampen trænger ind i rodcellerne og danner herinde et forgrenet hyfesystem. I modsætning til ektomykorrhiza er røddernes ydre upåvirket.

Hovedtypen af endomykorrhiza kaldes A-mykorrhiza (i ældre litteratur: VA - mykorrhiza). Mykorrhizaen dannes ved at hyfer fra svampen trænger ind i celler i plantens rodbark gennem en indkrængning af cellevæg og cellemembran (jvf rhizobium symbiosen, side 13).

Inde i cellen danner svampen et stærkt forgrenet net af hyfer - *et arbuskel* - omgivet af den indkrængede cellemembran, således at der bliver en meget stor kontaktflade mellem svamp og værtsceller. Hertil bidrager at cellevæggen i den indkrængede del af cellen reduceres i tykkelse.

Nogle typer danner tillige opsvulmede hyfeender - *vesikler* - imellem cellerne. De formodes at tjene som næringsstofdepot for svampen.

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

A-mykorrhiza dannes mellem nogle få arter af koblingssvampe (zygomyceter: mugsvampe af især slægten *Glomus* (fire andre slægter: *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Sclerocystis* og *Scutellospora* bidrager også)) og langt de fleste urteagtige planter, samt bregner og ulvefod.

Dertil kommer et antal træer, der som nævnt ovenfor ikke har ektomykorrhiza: pil, ahorn, ask, elm, valnød, taks og thuja.

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

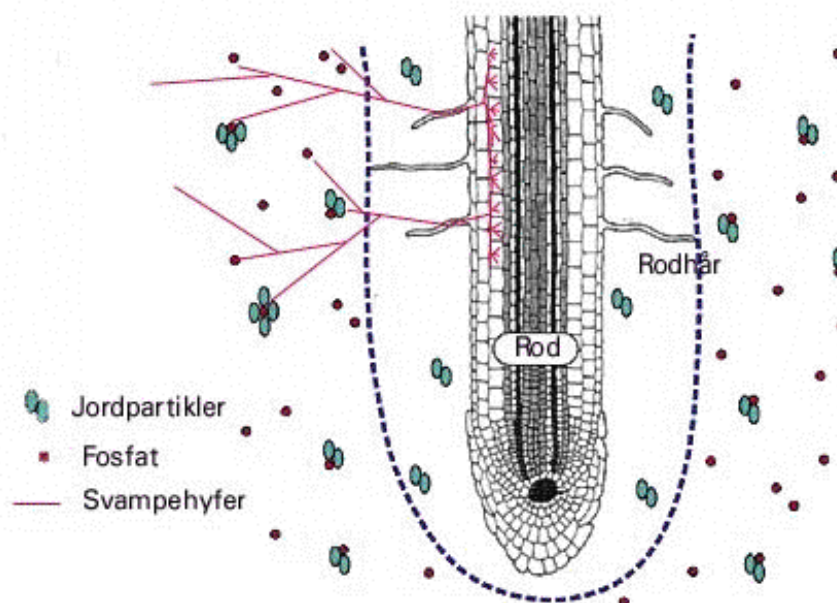


**Figur 24.** Stærkt forgrenet hyfesystem inde i en rodbarkcelle (jvf figur 25). Hyfesystemet ligner et lille træ, derfor kaldes det et arbuskel.

(efter 32)

### *Fosfatoptagelse:*

Den vigtigste effekt af mykorrhiza er en forbedret fosfatoptagelse. Fosfat findes i jorden i fire forskellige former: opløst fosfat -  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  eller  $\text{HPO}_4^{2-}$ ; i mineralform: apatit -  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$  eller gødningsfosfat -  $\text{CaHPO}_4$ ; organisk bundet fosfat (fx fytat og nukleinsyrer) og endeligt bundet til jordpartikler (adsorberet). Det er især jern- og aluminiumoxider der binder fosfat og i mindre omfang lerminerale.



**Figur 25** A-mykorrhiza og fosfatoptagelse.

*A-mykorrhiza viser sig som forgrenede bundter af hyfer i rodbarkcellerne (rød signatur), medens rodhår og røddernes ydre er upåvirket (sammenlign figur 23). I en smal zone omkring planterødderne kan de aktive rodhår optage fosfat (dvs. inden for den stiplede linie). Denne zone bliver hurtigt tømt for opløseligt fosfat. Svampehyferne i A-mykorrhiza eller ektomykorrhiza er i stand til at hente fosfat fra et meget større område, og desuden kan svampehyferne frigøre fosfat, som er bundet til jordpartiklerne og i den form ellers ville være utilgængeligt for planterne. (efter 32)*

Der er en indbyrdes ligevægt mellem opløst fosfat, mineralfosfat og partikelbundet fosfat; men ligvægten er stærkt forskudt mod de to bundne former. Organisk bundet fosfat kan første udnyttes når det er frigivet gennem nedbrydernes aktivitet. Det er kun opløst fosfat, som planterne selv kan optage. Rødderne er i stand til at optage næringsstoffer inden for en afstand af et par millimeter. Det lager jorden har af let tilgængelig fosfat i denne smalle zone bliver derfor hurtigt brugt af de aktive rødder.

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

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

Mykorrhiza er en meget betydningsfuld økologisk faktor - ikke blot for den enkelte plante, men også for hele økosystemet . Man har efterhånden fundet flere eksempler på at en fælles mykorrhiza-partner aktivt kan styre udvekslingen af organisk stof mellem forskellige træer, således at en skov måske mere minder om et organsystem end om isolerede organismer.

□ □ □





## II Vandøkosystemer

I et vandøkosystem (sø, å eller hav) vil der normalt være en balance mellem producenter, konsumenter og nedbrydere således at alle organismernes miljøkrav er opfyldt.

I vandøkosystemer er ilt en kritisk faktor for bundlevende organismer. Ilten produceres i overfladen eller til nogle meters dybde, afhængig af gennemsigtigheden, og bundlagenes iltindhold er afhængig af diffusion fra overfladen eller omrøring i vandet. I de fleste søer vil der, på grund af at opvarmningen af vandmassen i løbet af foråret og sommeren kun sker så langt ned, som lyset kan nå, opstå en lagdeling af vandet i søen. Bundvandet i søen vil på grund af den lavere temperatur have højere massefylde end det opvarmede overfladevand, og de to lag holdes derfor skarpt adskilt.

Overgangslaget kaldes *springlaget*, fordi temperaturen ændrer sig mere end 1 °C pr meter.

### **Tabel 27.**

*Minimum iltkrav for udvalgte ferskvandsorganismer.*

*(Bernstorff-Nielsen m.fl. (16))*

Springlaget forhindrer udveksling af ilt mellem overfladevand og bundvand, dvs. bundorganismerne har en begrænset mængde ilt til rådighed. Falder iltindholdet i vandet i kortere eller længere perioder under deres minimumskrav (tabel 27) ødelægges livsbetingelserne for dyrelivet på bunden.

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

Overfladevandet afkøles gradvist i løbet af efterårs- og vintermånederne. Det iltrige overfladevand bliver tungere og synker nedad, hvorved det trænger iltfattigt bundvand opad.

Omrøringen i vandet forstærkes desuden af efterårs- og vinterstorme. Springlaget ophæves og hele vandsøjlen får en ensartet temperatur og et ensartet og højt iltindhold, indtil springlaget etableres igen næste forår og sommer.

Produktionen i vandet foregår i de øverste meter af vandet - så langt som lyset kan trænge ned; når lysmængden er under 1 % af overfladelys, overstiger respirationen fotosyntesen, og nettoproduktionen bliver negativ.

Producenterne er planktonalger, og deres nettoproduktion omsættes dels i overfladevandet i en konsumentfødekæde: dyreplankton, fisk, insekter, etc. - dels på bunden i en nedbryderfødekæde: bakterier, muslinger, snegle, orme, fisk, etc.

30 - 70 % af nettoproduktionen bundfældes og omsættes i bundfødekæderne.

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

Tilføres der mere organisk materiale, end der kan omsættes med den til rådighed værende iltmængde, kan der optræde perioder med iltsvind ved bunden sidst på sommeren og i det tidlige efterår.

Systemet er kommet ud af balance: søen er ramt af forurening.

□ □ □

## Iltforbrug og vandforurening

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

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

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

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

**Tabel 29.** Eksempler på  $BO_5$ -værdier og iltindholdet i spildevand (Leth og Petersen (14))

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

Bakterierne i søen opformerer, når de får tilført organisk stof, og de mangedobler deres iltforbrug under nedbrydningen af materialet (tabel 29).

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

De dyr i søen, som kræver mere end et minimalt iltindhold i vandet - fisk, muslinger, insektlarver, m.fl. - forsvinder fra bundsamfundene; tilbage bliver i svære tilfælde kun børsteorme (Tubifex) og dansemyggelarver (Chironomus), som begge er specielt tilpassede sådanne miljøer (se tabel 27).

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

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

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

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

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

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

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

Overlades økosystemet til sig selv efter en forurening, vil der foregå en **selvrensning**. Det anaerobe bundmiljø fremmer omsætningen af nitrat til atmosfærisk kvælstof (denitrifikation:  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2$ , jvf side 11).

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

Saprobieindex	1		2		3		4	
	1,5	1,8	2,3	2,7	3,2	3,5		
Forureningsgrad	I	I/ II	II	II/ III	III	III/ IV	IV	
Iltindhold [mg/l]	8 - 6	6 - 4		4 - 2		0,1 - 0		
BO <sub>5</sub> [mg/l]	< 5	< 10		< 15		< 100		

**Tabel 30.** *Biologisk bedømmelse af vandkvalitet: Saprobieindex og Forureningsgrad (se 10, 13 og 15) sammenlignet med fysisk/kemiske målinger: iltindhold og BO<sub>5</sub>-analyse. BO<sub>5</sub>-værdierne gælder for stillestående vand (alle tal er tilnærmede eller gennemsnitsværdier efter Abrahamsen (10))*

Nedbrydernes (og producenternes) dominans i forureningspåvirkede økosystemer

viser sig ved en høj  $BO_5$ -værdi og ved at iltindholdet viser kraftige døgn- og årstidsvariationer. Dertil kommer de ændringer i dyrelivet som de ændrede miljøforhold medfører.

Ændringerne i dyrelivet kan anvendes til en biologisk bedømmelse af søens eller vandløbets forureningstilstand, som kan supplere det resultat, man opnår ved den kemiske standardmetode.

Den kritiske faktor for organismer i vandøkosystemer er iltforsyningen. Da iltforbruget er forårsaget af nedbrydningsprocesserne i økosystemet bliver det omfanget af disse nedbrydningsprocesser - det kalder man systemets saprobitet - der er bestemmende for systemets vandkvalitet og dermed for organismesammensætningen i vandløbet eller søen.

Organismerne har meget forskellig tolerance overfor saprobiteten i vandmiljøet. Nogle arter har meget snævre tolerancegrænser og findes kun ved en bestemt saprobitet, denne slags kaldes indikatororganismer og de er meget vigtige ved en bedømmelse af vandkvalitet.

Andre har betydeligt bredere tolerance, men optræder i masseforekomst kun i bestemte saprobieintervaller, denne type kaldes dominanter.

Traditionelt har man inddelt forurenede økosystemer i fire forureningsgrader (I til IV) hovedsagligt baseret på tilstedeværelse eller fravær af nogle få indikatorarter og dominanter.

Forureningsgrad IV (polysaprob) svarer til situationen lige efter en massiv spildevandspåvirkning i et vandløb: de bakterielle nedbrydningsprocesser er altdominerende,  $BO_5$ -værdien er høj og iltindholdet meget lavt eller 0 (se tabel 30).

Forureningsgrad I (oligosaprob) svarer til det upåvirkede økosystem: lav  $BO_5$ -værdi og højt iltindhold.

De mellemliggende grader III ( $\alpha$ -mesosaprob) og II ( $\beta$ -mesosaprob) er karakteriserede af at nedbrydningsprocesserne aftager, medens det øgede næringsaltindhold er årsag til en kraftig algevækst.

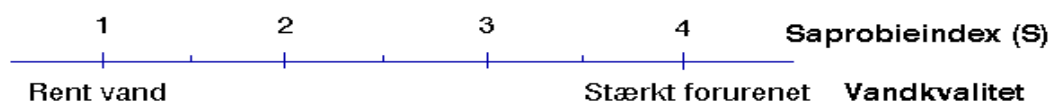
Det er algevæksten, der er ansvarlig for genoprettelsen af iltindholdet i vandet, men inden iltforbrug og iltproduktion har fundet en ny balance, vil iltindholdet ofte udvise ret voldsomme døgnvariationer, som dyrelivet reagerer på. Rentvandsarterne kan ikke overleve under disse betingelser, så selv om en række iltmålinger i et økosystem viser et næsten normalt gennemsnitsiltindhold, er det ikke nok til at karakterisere vandet som upåvirket; det er døgnets laveste iltindhold, der er den kritiske faktor for dyrelivet.

Indeling i disse fire forureningsgrader alene er for grov en metode til en vurdering af forureningstilstanden, hvis man vil kunne sammenligne økosystemer og følge udviklingen i et givent økosystem.

Dertil har man behov for en mere nyanceret vurdering og for en vurderingsmetode, der i fx et indekstal udtrykker, i hvor høj grad økosystemets oprindelige, naturlige

artsbestand er til stede eller forringet gennem vores påvirkning.

Flere økologer (bl. a. Abrahamsen og Sladecek se 10 og 14) har udviklet et sådant vurderingssystem (**Saprobieindekssystemet**):



Med **Saprobieindekssystemet** får man en kontinuert skala fra 1 til 4 og en eksakt biologisk vurdering af vandets forureningstilstand (jvf. tabel 30).

For hver art anvendes et eller flere saprobietal (summen af saprobietallene er 10), der viser artens største forekomst og økologiske spredning i en eller flere forureningszoner (I til IV ovenfor) samt en vægtfaktor afhængig af artens betydning for vurderingen (fx har indikatorarter høj vægtfaktor).

Ved hjælp af saprobietallene, vægtfaktorerne og hyppighedsfaktorer for økosystemets arter kan man beregne systemets saprobieindex og således få et biologisk mål for systemets vandkvalitet (se fremgangsmåde i Abrahamsen (10)).

□ □ □

### **III      Populationer**





## IV Metodeoversigt

### 1 BO<sub>5</sub>-bestemmelse

En vandprøve fortyndes med iltrigt ledningsvand.

Fortyndingen bør ideelt vælges så 40-70 % af den oprindelige iltmængde i den fortyndede prøve forbruges i løbet af prøvetiden (5 døgn). Fortyndingen afhænger altså af vandprøvens forventede iltforbrug, som ikke er kendt på forhånd.

For at ramme intervallet kan det være nødvendigt at anvende to eller tre fortyndinger. En fortynding mellem 1:19 og 1:49 vil være passende til BO<sub>5</sub>-måling i moderat til kraftigt forurenede vandøkosystemer.

Fortyndingen hældes på to 100 ml glasflasker med slebet prop. Iltindholdet i den ene flaske bestemmes straks ved Winklertitrering.

**Det giver startværdien: mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> til rådighed i flasken.**

Efter fem døgn henstand ved 20 °C i mørke bestemmes iltindholdet i den anden flaske.

**Det giver slutværdien: mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> tilbage i flasken.**

#### Winklertitreringsmetode til iltbestemmelse i vandprøver:

Ved sammenblanding af W.1 og W.2 dannes manganhydroxid:



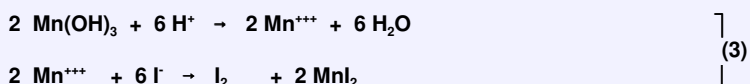
Manganhydroxiden oxideres af den ilt, der er opløst i vandet, og der dannes et bundfald af manganihydroxid:



Bundfaldet opløses ved tilsætning af koncentreret saltsyre.

De frigjorte manganiioner (Mn<sup>+++</sup>) oxiderer iodidionerne (I<sup>-</sup>) til frit iod (I<sub>2</sub>), som farver væsken gul.

(Iodidionerne er tilsat med W.1 opløsningen i starten):



Endeligt bestemmes mængden af af frigjort iod ved titrering med thiosulfat (stivelse anvendes som indikator; omslag fra blåsort til farveløs):



Resume: 4 mol S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>--</sup> svarer til 2 mol I<sub>2</sub> (reaktion 4), der svarer til 4 mol Mn(OH)<sub>3</sub> (reaktion 3), som atter svarer til 1 mol O<sub>2</sub> (reaktion 2).

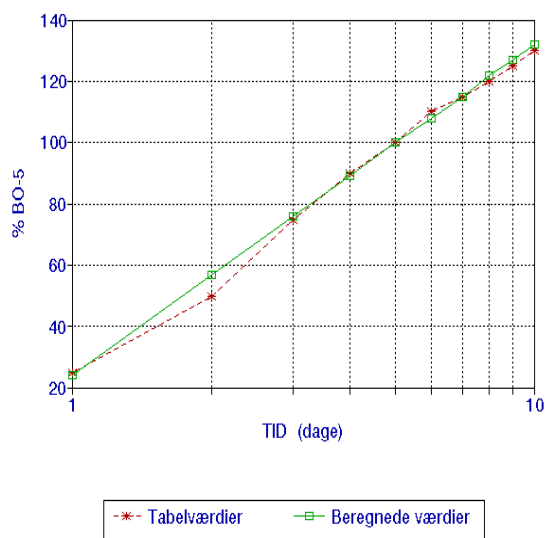
*1 mol thiosulfat svarer til 1/4 mol ilt.*

Differencen mellem startværdi og slutværdi ganget med fortyndingsfaktoren (20-50) giver BO<sub>5</sub>-værdien.

BO<sub>5</sub>-værdierne kan korrigeres (tilnærmede værdier) for kortere eller længere forsøgstid end standardforsøgstiden 5 døgn ved hjælp af følgende tabel, graf eller

formel<sup>5</sup> .

### Korrektion for afvigende forsøgstid



DØGN	% BO <sub>5</sub> (tabelværdi)	% BO <sub>5</sub> (beregnet)
1	25	24
2	50	57
3	75	76
4	90	89
5	100	100
6	110	108
7	115	115
8	120	122
9	125	127
10	130	132

$$BO_5 = \frac{BO_x}{0,24 + 0,47 \ln x} ; x = \text{antal døgn}$$

□ □ □

<sup>5</sup>

## 2 Tællemetoder

### I Direkte tælling.

Bakterierne tælles direkte i et tællekammer under mikroskop.

Denne metode tæller samtlige bakterier i jordprøven, men det kan være vanskeligt at skelne de mindste, runde bakterietyper fra jordpartikler og andet.

1 g findelt jord hældes i 100 ml vand og omrystes kraftigt. Lad jordpartiklerne synke til bunds og overfør en dråbe til hver side af et tællekammer.

Tæl bakterier systematisk i et passende antal felter. Tæl fx således at bakterier, der ligger på nedre og højre feltlinie medtælles til feltet og bakterier, der ligger på øvre og venstre feltlinie ikke medtælles til feltet.

Beregn et gennemsnitsantal pr felt og omregn til antal pr ml (hvert felt i et standardtællekammer svarer til et rumfang på  $1/4000 \text{ mm}^3$ ). Dette tal ganget med 100 giver antal bakterier pr g jord.

### II Indirekte tælling.

Bakterierne tælles ved at en jordprøve fortyndes et antal gange (typisk til  $1/1000000$ ) og en prøve af fortyndingen derefter udsås på et passende vækstmedium i en petriskål. Efter et par dages forløb kan bakterierne ses som kolonier, der hver repræsenterer én bakterie i den udsåede fortynding.

Koloniantallet ganget med fortyndingsfaktoren giver det antal bakterier, der har været i jordprøven.

Denne metode tæller kun levende bakterier og kun bakterier, der kan vokse på det valgte medium i petriskålen.

### 3 Populationsbestemmelse

Det første skridt i en populationsbiologisk undersøgelse vil være indsamling af data til belysning af spørgsmålet: Hvor mange individer udgør populationen?

I de færreste tilfælde kan man indfange og dermed tælle samtlige populationens individer, men vil i stedet for være henvist til at arbejde med stikprøver.

*Fangst-genfangst metodens* princip er at mærke en stikprøve af populationen, sætte den ud igen og efter en passende tid atter at fange en stikprøve af populationen. Under forudsætning af at mærkede og ikke-mærkede individer blandes tilfældigt vil forholdet mellem mærkede og total antal dyr i 2. stikprøve svare til forholdet mellem antal mærkede, udsatte dyr og hele populationen<sup>6</sup>.

#### Metode:

- 1 En prøve af dyrene indsamles
- 2 Permanente mærker anbringes på dyrene
- 3 De mærkede dyr slippes løs i forsøgsområdet
- 4 Antallet af mærkede og umærkede dyr i den følgende prøve (2) gøres op.  
Denne prøve skal tages efter så tilpas lang tid, at mærkede og umærkede dyr har kunnet blandes tilfældigt i populationen.

Hvis man sætter

$$N = \text{populationsstørrelsen} \quad M = \text{antal mærkede og udsatte dyr i populationen}$$

$$n = \text{antal dyr i prøve 2} \quad m = \text{antal mærkede dyr i prøve 2}$$

og antager at de mærkede dyrs andel i populationen er lig med de mærkede dyrs andel i prøven kan populationsstørrelsen beregnes således:

$$\frac{M}{N} = \frac{m}{n} ; \quad \text{dvs.} \quad N = M \frac{n}{m}$$

Hvis man arbejder med små prøvestørrelser kan beregningssikkerheden forbedres ved at korrigere formlen således (efter Bailey (29)):

$$N = M \frac{n+1}{m+1}$$

<sup>6</sup>

Metoden er oprindeligt udviklet af C. G. Johs. Petersen (dansk marinbiolog 1860-1928), som har brugt den til tælling af rødspætter i Limfjorden 1889 og 1894.

### Vurdering af populationsbestemmelsens spredning

Hvis man antager at antallet af mærkede individer ( $m$ ) i en prøvetagning ( $n$ ) er tilnærmelsesvis normalfordelt vil det betyde, at der er mindst 95 % sandsynlighed for at  $m$  ligger i intervallet ( $\mu \pm 2\sigma$ ):

$$\left[ \frac{M n}{N} - 2\sqrt{\frac{M n}{N}}; \frac{M n}{N} + 2\sqrt{\frac{M n}{N}} \right]$$

dvs

$$\frac{M n}{N} - 2\sqrt{\frac{M n}{N}} \leq m \leq \frac{M n}{N} + 2\sqrt{\frac{M n}{N}}$$

Divideres igennem med  $m$  og ganges med  $(\sqrt{N})^2$  fås

$$\frac{M n}{m} - \frac{2}{m} \sqrt{M n} \sqrt{N} \leq (\sqrt{N})^2 \leq \frac{M n}{m} + \frac{2}{m} \sqrt{M n} \sqrt{N}$$

Ved at løse ulighederne kan man finde de sandsynlige intervalgrænser, som individantallet i populationen må ligge imellem (bearbejdet efter (30)).

□ □ □



## Litteratur

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

23. **Vagn Jensen**  
*Bøgeskovens mikroorganismer.*  
*Danmarks Natur bd 6, 3. udg.*  
*Politikens Forlag 1980.*
24. **Vagn Jensen**  
*Jordbundens mikroorganismer.*  
*Danmarks Natur bd. 2, 3. udg.*  
*Politikens Forlag 1979.*
25. **Aage Helweg Glenstrup**  
*Dansk feltbotanik*  
*Gjellerup 1965.*
26. **Franziska Steffens,**  
**Wolf-Rüdiger Arendholz,**  
**Jürgen G. Storrer**  
*Die Ektomykorrhiza: Eine Symbiose*  
*unter der Lupe*  
*Biologie in unserer Zeit 24, 4 1994;*  
*pp.: 211-218*
27. **Carsten Hunding**  
*Mikroorganismer og stofkredsløb i*  
*ferskvand*  
*Kasket nr 35 1978, pp. 18-31.*
28. **T. Vincents Nissen**  
*Den biologiske kvælstofbinding*  
*Ugeskrift for Jordbrug nr 33 1981, pp*  
*495-499.*
29. **Norman T.J. Bailey**  
*On Estimating The Size Of Mobile Po-*  
*pulations From Recapture Data*  
*Biometrika 38 1951; pp. 293-306.*
30. **Erik Kristensen & Ole Rindung**  
*Sandsynlighedsregning*  
*Gad 2. udg. 1969; pp. 110-111*
31. **T. Rosswal**  
*The internal nitrogen cycle between*  
*microorganisms, vegetation and soil*  
*SCOPE report 7: Ecol. Bull. 22 1976;*  
*pp. 157-167.*
32. **Mark Brundrett**  
*CSIRO Forestry and Forest Products*  
[http://www.ffp.csiro.au/research/  
mycorrhiza/vam.html#intro](http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/vam.html#intro)
33. **Jens H. Petersen**  
*Svamperiget*  
*Århus Universitetsforlag 1995*







## Stikordsregister

$\alpha$ -mesosaprob .....	31	Hjælpenedbrydere .....	9
B-mesosaprob .....	31	Humus .....	18
Abiotiske faktorer .....	3, 5	Hyfer .....	21, 23
Aerob .....	10, 11	Ilt	
Anaerob .....	10, 12	aerobe bakterier .....	11
Autotrof .....	4, 16	denitrifikation .....	11
Bakterier .....	9, 19, 29	iltfrie forhold .....	11
aktinomycester .....	13	nitratrespiration .....	12
ammonifikation .....	10	nitrifikation .....	11
biomasse .....	20	Iltforbrug .....	28, 29, 31
cyanobakterier .....	12	Iltmangel .....	12
denitrifikation .....	11	Iltproduktion .....	31
kvælstoffiksering .....	12	Iltsvind .....	28, 30
nitrifikationsbakterier .....	11	Kemosyntese .....	3, 11
Rhizobium .....	12	kemoautotrof .....	10
Biomasse .....	16, 18	Konsumenter .....	3, 18, 19, 27, 29
biomassebestemmelse .....	17	Kvælstoffiksering .....	12
biomassetilvækst .....	6, 9	bælgplanter .....	13
mikroorganismer .....	20	rodknold .....	13
Biotiske faktorer .....	3	Minimumskrav	
Biotrof .....	21	ilt .....	27
BO5 .....	31	Myceliemængde .....	21
Bruttoproduktion .....	17	Mycelium .....	21
BP .....	17	Mykorrhiza .....	21, 23
bruttoprimærproduktion .....	6	Nedbrydere .....	3, 9, 18, 19, 27, 29, 30
Denitrifikation .....	11, 30	hjælpenedbrydere .....	9
Diversitet .....	6	nedbryderfødekedede .....	9, 18, 28
Dynamisk ligevægt .....	3, 5, 8, 15	Nettoproduktion .....	9, 18, 19, 28
Døgnvariation		nettoprimærproduktion .....	8, 16
iltindhold .....	31	NP .....	16, 19
Edafiske faktorer .....	5	Niche .....	7
Fangst-gefangst metoden .....	38	Nitratammonifikation .....	12
Fortyndingsfaktor		Nitratrespiration .....	12
bakterietælling .....	37	Nitrifikation .....	11
Forurening .....	28	Oligosaprob .....	31
Forureningsgrader .....	31	Organisk stof .....	29
Forureningsstilstand .....	32	Parasit .....	21
Fotosyntese .....	3, 8, 16	Polysaprob .....	31
fotoautotrofe .....	10	Population .....	6
Fødekedede .....	4, 9	Primær forurening .....	29
græsningsfødekedede .....	9, 18, 19, 30	Primærproduktion .....	3
nedbryderfødekedede .....	9, 18	Producenter .....	3, 8, 18, 19, 27, 29
Fødenet .....	4	Respiration .....	6, 16
Førn .....	18	BO5 .....	29
Heterotrof .....	4	iltforbrug .....	29

nitratrespiration .....	12
R .....	17
Saprobieindex .....	32
Saprobietal .....	32
Saprobitet .....	31
Saprofyt .....	21
Saprotrof .....	21
Sekundær forurening .....	30
Selvrensning .....	30
Springlag .....	27, 30
Stofkredsløb .....	9, 10
ammonifikation .....	10
denitrifikation .....	11
kvælstof .....	10
kvælstoffiksering .....	12
nitrifikation .....	11
Svampe .....	9, 19
Symbiose .....	21
kvælstoffiksering .....	12
mykorrhiza .....	12, 21
parasit .....	21
Tælling	
bakterier .....	37
tællekammer .....	37
Vandkvalitet .....	32
Vægtfaktor	
saprobiesystem .....	32
Vækstperiode .....	16
Økosystem .....	3
abiotiske faktorer .....	3
biotiske faktorer .....	3
model .....	5
produktion .....	16
stofkredsløb .....	10
vandøkosystemer .....	27
økosystemstruktur .....	8

