

Kalkudfældning, fotosyntese og fosforbinding hos kransnålalger i småsøer

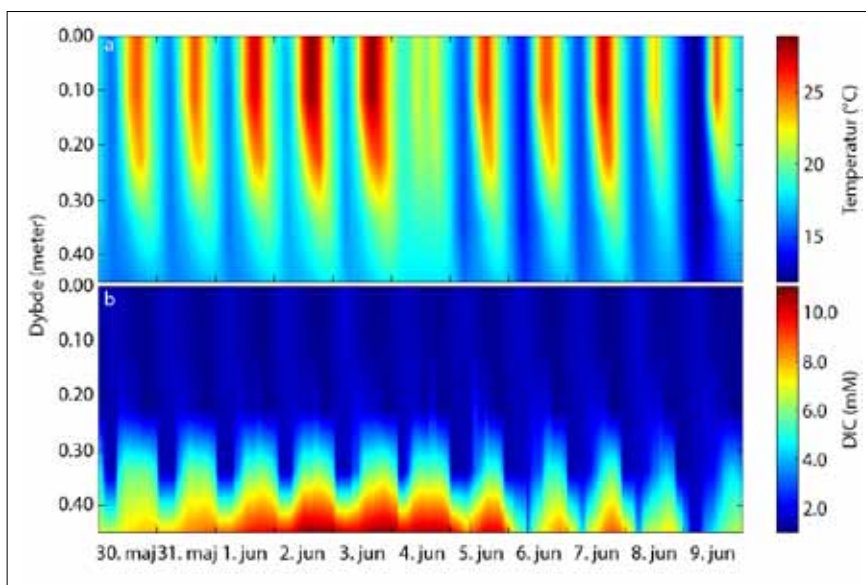
Indholdet af calcium og bikarbonat falder i mange søer om sommeren pga. kalkudfældning. Fotosyntesen øger pH i søvandet, så bikarbonat omdannes til karbonationer, der udfældes som calciumkarbonat, kalk. Men mange planter og alger på sten fælder også kalken direkte på deres overflader som led i CO₂-forsyningen til fotosyntesen. Kransnålalger er mestre i kalkudfældning og styrer omsætningen i næringsfattige småsøer på hidtil oversete måder.

KAJ SAND-JENSEN, MIKKEL ANDERSEN,
THEIS KRAGH, EMIL KRISTENSEN &
KENNETH MARTINSEN

Kransnålalgesøer og damme

Gamle danske studier fra før 1850 beretter om stor udbredelse og massiv forekomst af kransnålalger i søer og damme, især i de kalkrige og næringsfattige /1/. I Furesø indeholdt den dominerende kransnålalgevegetation elleve arter, som endte med helt at forsvinde pga. forurening i 1960-1980'erne, men i de seneste år er små bestande med tre-fire arter vendt tilbage /2/. I Gentofte Sø og Maglesø på Sjælland og Nors Sø og Vandet Sø i Thy har kransnålalgerne i højere grad bevaret dominansen /3/. Damme i titusinder var tidligere fyldt med kransnålalger, mens de nu optræder meget mere sparsomt i landskabet. De bedste nuværende lokaliteter for kransnålalger er råstofgrave, som er passende kalkrige og næringsfattige, og hvor kransnålalgerne kan udnytte deres evne til hurtigt at indvandre og spire fra hårdføre sporer. Her udvikler kransnålalgerne tætte bestande med massive kalkudfældninger.

I kalkstensbrud på Øland har vi studeret lavvandede 30-70 cm dybe damme i april-august, hvor kransnålalger dækker hele bunden og skaber ekstreme miljøgradienter med dybden og over døgnet tæt koblet til vandsøjlen



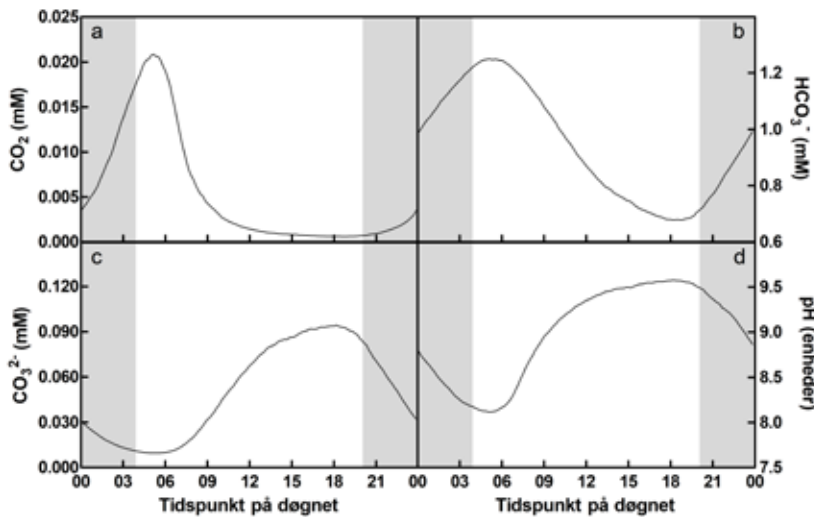
Figur 1. Ændringer med dybden af temperatur (A) og samlet pulje af uorganisk kulstof, DIC (B) i en 45 cm dyb dam med kransnålalger over en 11 dages periode fra 30. maj til 9. juni. Dammen udvikler springlag i 20-30 cm's dybde om dagen og omrøres om natten. mM er en forkortelse af mmol per liter.

opblanding og kransnålalgeres stofskifte og kalkudfældning /4/.

Fotosyntese og kalkudfældning

I sin simple form er fotosyntese CO₂ forbrug til produktion af organisk stof under splittelse af vand og frigivelse af ilt (ligning 1 i boks 1). Surt reagerende CO₂ forbruges ved processen, hvorfor pH stiger i vandet. Da CO₂'s koncentration og diffusionshastighed er lav i vand

har en meget høj andel af en- og flercellede alger og vandplanter af alle typer udviklet mekanismer til at udnytte bikarbonat (HCO₃⁻) i vandet til fotosyntesen (ligning 2). Udnyttelsen af bikarbonat frigør hydroxylioner, så pH stiger. Fælder organismene kalk i forbindelse med udnyttelse af bikarbonat skaffer de sig brintioner (H⁺), som kan neutralisere hydroxylionerne, så hæmmende pH stigning undgås eller mindskes (ligning 3). Kører processerne



Figur 2. Døgnsvingninger i overfladevandets koncentration af CO_2 (panel a), bikarbonat (HCO_3^- ; panel b) og karbonat (CO_3^{2-} ; panel c) samt pH (panel d). Gennemsnit af ændringer over 11 døgn i en lavvandet dam på Øland. Natten er vist med gråt. Se tekst til Figur 1.

synkront vil to bikarbonationer i kalciumrigt vand fordeles ligeligt til organisk stof og udfældet kalciumkarbonat (kalk, ligning 4). Sådan kan fotosyntesen og kalkudfældningen være koblede hos kransnålgler i ferskvand, men også hos koraller, kalkflagellater, rødalger og grønalger i havet, der som bekendt over geologisk tid har dannet kalkbjerge og andre kalkaflejringer /5/. I ferskvand kan kransnålglerne udføre fotosyntese uden kalkudfældning, når pH er lav og CO_2 indholdet højt. Indbygning af kulstof i organisk stof i forhold til i kalk er derfor fleksibel /6/.

Kulstofpumpen kører

De tætte bestande af kransnålgler i ølandske småsøer og damme når næsten til vandover-

fladen og udnytter lysindstrålingen til fotosyntese og omsætter energien til varme i de allerøverste vandlag /4/. Da bestandene bremser den vinddrevede opblanding, etableres hver eneste sommerdag et springlag. I det viste eksempel ligger springlaget i blot 20-25 cm's dybde og opvarmningen bliver derfor koncentreret til et tyndt overfladelag, som kan nå omkring 30 grader, mens temperaturen ved bunden på 40 cm's dybde blot er 15 grader (Figur 1). Springlaget betyder, at ilt og pH stiger og CO_2 og DIC (samlet kulstofpulje) falder pga. fotosyntese og kalkudfældning i overfladen, mens omvendt ilt og pH falder og CO_2 og DIC stiger i bundvandet pga. respiration og kalkopløsning (Figur 1 og 2). Om natten afkøles overfladevandet, så det bliver



Foto 1. En tæt bestand af kransnålgler med massive kalkudfældninger. Foto: Rune Stefan Jensen.

tungere og synker og derved opblander vandsøjlen til bunden, eller næsten til bunden, så alle dybdegradienter udviskes. Næste morgen begynder det hele forfra.

Ved overfladen er CO_2 indholdet tæt på luftligevægt tidligt om morgenen, men det falder hurtigt til meget lave værdier, som ikke kan drive fotosyntesen (Figur 2). Den afhænger derfor udelukkende af det meget højere indhold af bikarbonat. Karbonatindholdet stiger kraftigt ved den højere pH i dagens løb, hvorved kalciumkarbonats opløselighed overskrides, så kalken fælder ud fra vandsøjlen. Endvidere fælder kalken i stor stil ud på kransnålgernes overflader ved deres fotosyntese.

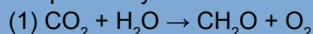
Udfældning og genopløsning af kalk over døgnet følger ret tæt nettoproduktionen af organisk stof, som er differencen mellem fotosyntese og respiration (Figur 3). Processerne ændrer sig med lysindstrålingen til fotosyntesen med de højeste hastigheder midt på dagen. Dog er kalkudfældningen forskudt en smule hen mod eftermiddagen i forhold til fotosyntesen, fordi stigende pH i dagens løb forstærker kalkudfældningen. Derfor er det samlede tab af DIC i forhold til assimileringen af DIC ved fotosyntesen højere om eftermiddagen (i eksemplet 1,9) end om formiddagen (1,5) i det undersøgte tidsrum. I en anden periode var det samlede DIC tab i forhold til fotosyntesen over hele dagen i gennemsnit 1,5, hvilket svarer til en ligelig fordeling af fotosyntesen uden kalkudfældning (ligning 2) og fotosyntese med kalkudfældning (ligning 4, boks 1).

Fotosyntesen kan måles både som iltproduktion og DIC fjernelse, når kalkudfældningen trækkes fra og alene indbygningen i organisk kulstof regnes med. Ilt dannelse og opbygning af organisk kulstof ved fotosyntese følger hinanden tæt med et forhold tæt på 1 til 1 i fuld overstemmelse med den klassiske fotosynteseprocess. Resultatet understreger, at det er muligt at måle stofskifteprocesser ganske præcist og skelne mellem DIC forbrug til kalkdannelse og fotosyntese selvom målingerne foregår i felten og det er nødvendigt at korrigere for ilt og CO_2 's udveksling med atmosfæren.

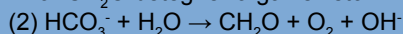
Den samlede uorganiske kulstofpulje (DIC) falder markant (40%) i vandsøjlen i løbet af dagen ved kombineret fotosyntese og kalkudfældning (Figur 3). Men i den undersøgte periode genopbygges DIC-puljen fuldt ud i løbet af aftenen og natten ved respiration og kalkopløsning ved bunden; eksempelvis af de små kalkkrystaller, som udfældes fra vandet og ved almindelig kalkopløsning i sedimentet. Springlaget er en vigtig forudsætning for at opbygge en høj CO_2 koncentration ved bunden og

Boks 1. Fotosyntese og kalkudfældning: ligninger og målinger

Simpel fotosyntese beskrives traditionelt:

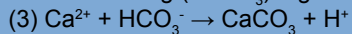


Hvor CH_2O betegner organisk stof. Når bikarbonat er den direkte kilde er sammenhængen:

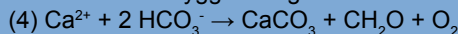


Det fremgår, at syreneutraliseringen ikke ændrer sig, når HCO_3^- erstattes med hydroxylioner (OH^-), men pH stiger, da OH^- er en stærkere base end HCO_3^- .

Kalkudfældning (CaCO_3) frigør brintioner (H^+), som kan neutralisere pH-stigningen ifølge:



Når fotosyntese og kalkudfældningen forløber samtidigt (ligning 2 og 3) omdannes halvdelen af HCO_3^- til kalk og den anden halvdel indbygges i organisk stof:



De seneste års udvikling af målesensorer har gjort det muligt at følge fotosyntese og kalkudfældning løbende over minutters intervaller i feltet. Ildannelsen ved fotosyntesen følges med optiske iltensorer med behørig korrektion for iltudveksling med atmosfæren vha. vindmodeller. Da calcium- og bikarbonationer er tæt lineært koblet til vandets ledningsevne, og pH bestemmer fordelingen mellem de tre uorganiske kulstofforbindelser ($\text{DIC} = \text{CO}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$), kan sensormålinger af ledningsevne og pH benyttes til flere beregninger. Den samlede mængde og de forskellige typer uorganisk kulstof samt reduktionen af syreneutraliserende alkalinitet ved kalkudfældning kan beregnes. Uden kalkudfældning holder alkaliniteten sig konstant (ligning 2), men for hver udfældet kalkmolekyle tabes to syreneutraliserende ækvivalenter (ligning 4). Punktmålinger af alkalinitet og calcium ved titrering på vandprøver viser, at disse forudsætninger er opfyldt. Da tabet af uorganisk kulstof og kalkdannelse følges løbende, kan vi beregne, hvor meget kulstof, der bruges til henholdsvis produktion af organisk stof og kalkudfældning (ligning 4).

opløse kalken. Opblandingen om natten er til gengæld forudsætningen for at tilbageføre den gendannede DIC fra bundlaget til overfladen til fornyet fotosyntese fra næste morgen.

Hvis DIC-puljen ikke blev genopbygget om natten ville fotosyntesen hurtigt gå i stå. Med et dagligt DIC fald på 40% af puljen i eksemplet, ville det blot vare to dage før puljen var faldet til et kritisk lavt niveau med mindre nyt DIC blev tilført med vand udefra eller CO_2 optag fra atmosfæren, men det sker yderst langsomt. Så den gentagne etablering af springlaget om dagen og omrøring af vandsøjlen om natten er sandsynligvis en afgørende forudsætning for den intensive omsætning. Var springlaget stabilt om sommeren, som tilfældet er i dybere søer, ville DIC dannet ved opløsning af udfældet kalk og nedbrydning organiske partikler forblive i bundvandet, og overfladevandet ville ikke få genopbygget DIC-puljen før end ved efterårets omrøring af vandsøjlen. Omvendt, var vandsøjlen altid velomrørt, kunne der ikke opbygges de høje CO_2 koncentrationer i bundvandet, som er vigtige for at opløse udfældet kalk. Vi undersøger i øjeblikket konsekvenserne for fotosyntesen af at slukke for omrøring ved at forhindre afkøling af overfladevandet og opblanding om natten eller omvendt etablere konstant omrøring vha. pumper i dammene.

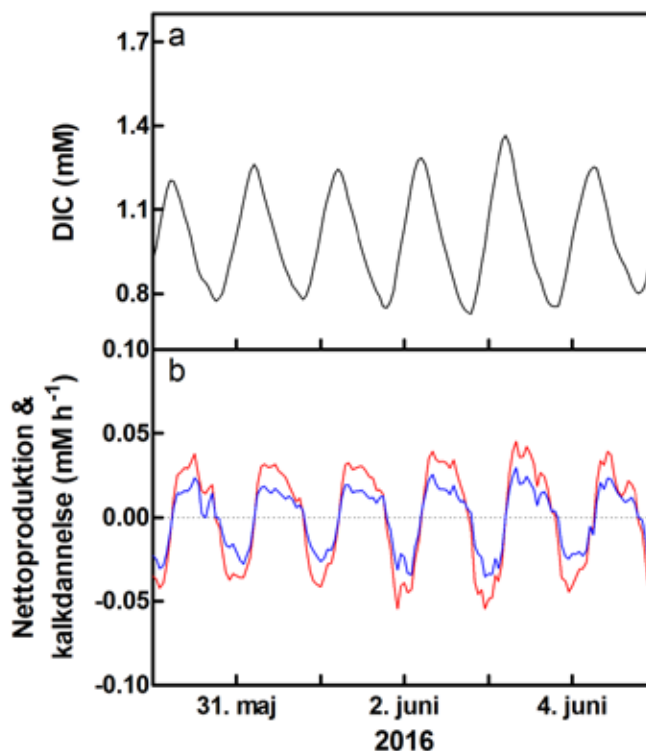
Kalkudfældninger – binder de fosfat?

Kalkudfældninger på kransålgaller fremtræder massive. Men hvor massive er de i grunden og kræver DIC tabet i den udfældede kalk, at kransålgaller udnytter bikarbonat særlig effektivt sammenlignet med konkurre-

rende vandplanter? Endvidere – binder kalkudfældning fosfat som kalkfosfat og hæmmer dermed vækst af planktonalger i vandet og holder vandet klart? Med andre ord, har kransålgaller egenskaber, der kan fremme det miljø, som sikrer deres egen dominans? Det er vigtige spørgsmål knyttet til kalkudfældning.

Der er ingen tvivl om, at kalkudfældningen

på kransålgallerne er massiv – i runde tal ligger den mellem 0,5 og 1,0 kg kalk per m^2 i fire undersøgte damme på Øland i juni (Tabel 1). Sammenlignet med vægten af kransålgallerne selv er kalken 2-4 gange tungere; tilsvarende høje tal er fundet i polske søer. Når kransålgallerne dør og henfalder, skaber de et meget højt kalkindhold i sedimentet, en kalkgytje.



Figur 3. Døgnsvingninger i puljen af uorganisk kulstof, DIC (øverst) og hastigheden af kalkudfældning og kalkopløsning samt nettoproduktion (nederst) som gennemsnit for hele vandsøjlen i en lavvandet kransålgalledam over 6 dage fra 30. maj til 5. juni. Se tekst til Figur 1.

Tabel 1. Variationsbredde af stofpuljer per m² af den bevoksede bund i kransnålalgebestande i fire damme på Øland i juni. Organisk stof, udfældet kalk, fosfor totalt i alger+kalk og i kalk alene. Procent fosfor i kalk af total mængde i alger + kalk er også vist.

Organisk stof (g tørvægt m ⁻²)	Udfældet kalk (g tørvægt m ⁻²)	Fosfor samlet (mg P m ⁻²)	Fosfor i kalk (mg P m ⁻²)	Fosfor i kalk (% af total)
259 – 488	546 – 1037	677-1533	171-655	17-61

Sådanne udnyttede man tidligere i stor stil til jordforbedring af sure jorder. Mergelgrave blev nemlig ofte anlagt oven på tidligere damme og lavvandede søer, hvor døde kransnålalger over årtier havde aflejret store kalkmængder.

Kransnålalgerne er effektive til at udnytte bikarbonat til fotosyntesen. Ved pH 9,0, hvor CO₂ indholdet i vandet er lavt, opretholder de alligevel en maksimal fotosyntesehastighed samtidig med, at de fælder kalk (se ligning 4, boks 1). Fotosyntesen går først i stå ved høj pH nær 10-10,3 /5/. Kransnålalger er tilsyneladende også mere effektive til at udnytte bikarbonat og opretholde fotosyntesen ned til lave DIC koncentrationer end de hidtil undersøgte blomsterplanter /7/. Men sammenligningen omfatter kun ganske få arter, så en generel konklusion kan endnu ikke drages.

Til gengæld viser undersøgelser i de fire undersøgte Ølandsdamme, at fosfat fælder ud i ganske stort omfang sammen med kalken på overfladen af kransnålalgerne (Tabel 1). I kalkudfældninger på kransnålalgerne er der bundet mellem 171 og 655 mg P per m² af bunden, og den mængde udgør 17-61% af den samlede fosformængden i kransnålalgerne organiske biomasse og kalkudfældning tilsammen. De undersøgte damme har næringsfattigt vand, og vi forventer, at fosformængden udfældet sammen med kalken øges ved høj-

ere fosfatindholdet i vandet. Men de udfældede fosformængder i kalken er alligevel meget betydelige. Da dammene er omkring 0,5 m dybe, modsvarer mængden en fosfatkoncentration i vandet på 340-1300 mg P per m³. Det er store tal sammenlignet med, at der om sommeren måles fosforkoncentrationer i dammene nær nul (0 til 3 mg P per m³). Den øvre grænse for næringsfattige søers fosforindhold sættes normalt til 10 mg P per m³. Konklusionen bliver derfor, at kalkudfældningerne binder meget fosfor og det uden tvivl er vigtigt for at sikre et lavt fosforindhold i vandet. Kilderne til den udfældede fosfor i kalken er derimod mere usikre. Vi regner med, at den stammer fra fosfor, der tilføres med nyt vand til dammene fra efterår til forår, eller frigøres fra sedimentet til vandet. Men vi kan ikke udelukke, at kransnålalgerne, som optager fosfor til deres vækst fra bunden, gennem deres overflade også taber fosfor, som derefter bindes i den udfældede kalk.

I dette kalkrige miljø af damme og lavvandede søer på Øland slår kransnålalgerne andre vandplanter og planktonalger i konkurrencen ved at udvikle meget tætte bestande, oprettholde effektiv fotosyntese, optage fosfor fra sedimentet, binde fosfor i kalkudfældninger og overleve på trods af voldsomme svingninger i temperatur, iltkoncentration og tilgængelighed af uorganisk kulstof. Vi har søgt til

Øland, fordi dammene her repræsenterer et tilbageblik på Danmark for 100-150 år siden, da kransnålalgerne dominerede overalt i søer og damme i de kalkrige egne af landet og for den sags skyld også i de kalkrige egne i Polen, Tyskland, Holland, England og det øvrige Europa. Sidenhen har kransnålalgerne og deres egnede voksesteder i søer og damme været på tilbagegang, og man arbejder på at forbedre deres chancer for overlevelse. Her kan det være en fordel at vide, at kransnålalgerne selv kan bidrage til renselsesprocessen ved at udfælde fosfor sammen med kalken.

Litteratur

- /1/ Olsen S (1944) Danish Charophyta: Chorological, ecological and biological investigations. Munksgaard, København.
- /2/ Sand-Jensen K, Bruun HH & Baastrup-Spohr L (2017) Decade-long time delays in nutrient and plant species dynamics during eutrophication and re-oligotrophication of Lake Fure 1900-2015. *Journal of Ecology* 105: 690-700.
- /3/ Baastrup-Spohr L, Iversen LL, Dahl-Nielsen J & Sand-Jensen K (2013) Seventy years of change in the abundance of Danish charophytes. *Freshwater Biology* 58: 1682-1693.
- /4/ Andersen MR, Kragh T & Sand-Jensen K (2017) Extreme diel oxygen and carbon cycles in shallow vegetated lakes. *Proceedings Royal Society B*. 284.
- /5/ McConnaughey T & Whelan JF (1997) Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Science Revue* 42: 95-117.
- /6/ Sand-Jensen K, Jensen RS, Gomes M, Kristensen E, Martinsen KT, Kragh T, Baastrup-Spohr L & Borum J (2017) Photosynthesis and calcification of charophytes. *Aquatic Botany* 149: 46-51.
- /7/ Van den Bergh MS, Coops H, Simons J & Pilon J (2002) A comparative study of the use of inorganic carbon resources by *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus*. *Aquatic Botany* 72: 219-231.

KAJ SAND-JENSEN (ksandjensen@bio.ku.dk) er professor, THEIS KRAGH er lektor, EMIL KRISTENSEN er Ph.D.-studerende og KENNETH MARTINSEN er videnskabelig assistent på Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Biologisk Institut, Københavns Universitet. MIKKEL ANDERSEN er Post. Doc., Furnace Marine Institute, Ireland. Studierne af damme er støttet af Carlsbergfonden og COWIfonden med bevillinger til KSJ.



Foto 2. Kransnålalger danner en tæt grøn underskov i granathullerne på Amager Fælled. Foto Lars L. Iversen.