Eutrofiering og klimaforandring er en giftig cocktail for ålegræs

Årtiers eutrofiering af vores kystnære farvande har medført algeopblomstring, uklart vand og iltsvind. Næringsstofudledningen er siden midten af 1990'erne reduceret og forholdene er bedret i nogle kystområder, men tendensen modvirkes af den globale opvarmning med flere perioder med særligt høje temperaturer. Kombinationen af fortsat eutrofiering og høje temperaturer er en trussel mod både flora og fauna.

Ane Løvendahl Raun,
Kaj Sand-Jensen & Jens Borum

Ålegræs behøver ilt fra vandet

Ålegræs bruger ilt til sit stofskifte i blade, jordstængler og rødder. Selv om planten, ligesom alle andre fotosyntetiserende organismer, producerer sin egen ilt ved fotosyntese i lys, har den i løbet af døgnets mørke timer behov for tilførsel af ilt fra det omgivende vand for at bevare et effektivt aerobt (iltkrævende) stofskifte (Boks 1). Planten kan godt overleve kortvarigt uden ilt, men dels er det anaerobe stofskifte energimæssigt langt dårligere end det aerobe, dels risikerer planten at opleve forsuring af cellerne og ophobe giftige stofskifteprodukter som for eksempel ethanol i vævene.

I tilgift til problemerne for stofskiftet har iltmangel i planterne den uheldige effekt, at plantens rødder bliver udsat for sulfid og andre giftige stofskifteprodukter dannet i sedimentet. Under normale, iltede forhold i planten vil en del af ilten diffundere igennem bladenes luftkanaler ned til de underjordiske dele og ud i sedimentet, hvor der dannes et tyndt iltskjold umiddelbart omkring rødderne. Iltskjoldet beskytter planten ved at oxidere bl.a. det stærkt giftige sulfid, før det kan trænge ind i planten og ødelægge vævet. Især er vækstpunktet ved overgangen mellem basis af bladene og jordstænglen følsomt, fordi vævet dels har dårligt udviklede luftkanaler, dels har et højt stofskifte og dermed et særligt stort iltbehov.

Trods indsatsen for at reducere næringsstofudledningerne til danske kystområder forekommer der jævnligt iltsvind i kortere eller længere perioder selv i lavvandede fjorde. Sammen med en stadig forekomst af uklart vand kan iltsvindene både ødelægge eksisterende ålegræsbestande og hindre eller forsinke rekoloniseringen af områder, hvor ålegræsset før voksede i tætte og udstrakte bestande.

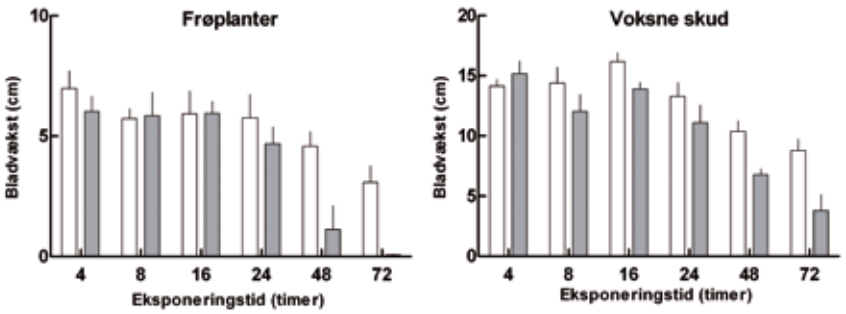
Ålegræssets tolerance overfor dårlige iltforhold er lav

Sammenlignet med mange andre sump- og undervandsplanter er ålegræssets tolerance overfor manglende ilt forbavsende lav. Især ødelægges det basale vækstpunkt, der danner blade og jordstængler, efter forholdsvis kortvarig iltmangel. Mens visse sumpplanter kan tåle iltfri forhold i dage, uger eller endog måneder, vil ålegræssets bladvækst ved en normal sommertemperatur omkring de 20°C reduceres efter kun 16-24 timers eksponering til iltfrit vand i mørke (fig. 1).

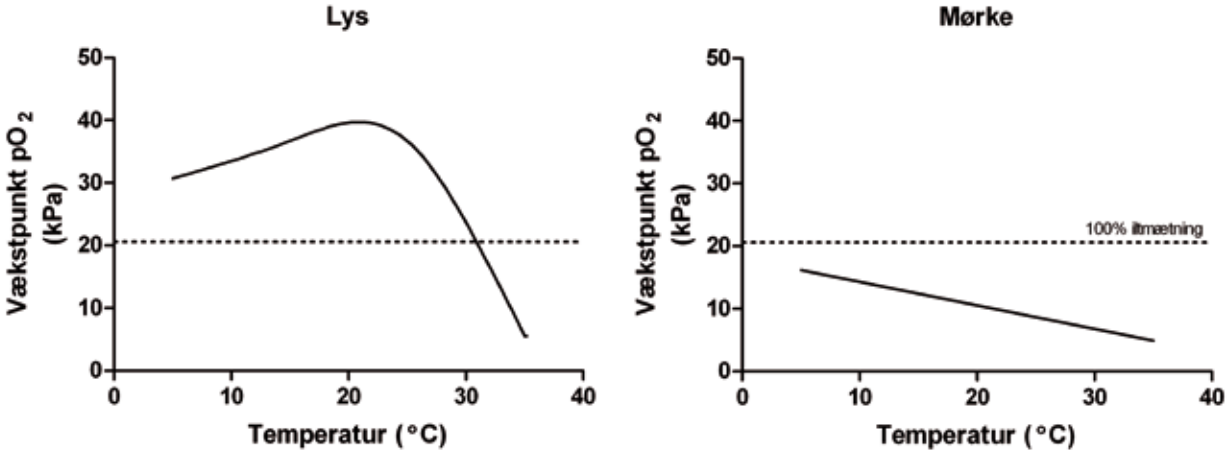
Vi forventede, at de spæde frøplanter ville være endnu mindre tolerante overfor iltmangel end voksne planter, men hæmningen af bladvæksten var stort set den samme hos de spæde frøplanter som for de voksne (fig. 1). Det er tidligere vist, at tolerancen overfor iltmangel nedsættes drastisk ved stigende temperatur /2/. Ved 25°C påvirkes bladvæksten således efter kun 12 timers eksponering til iltmangel og ved 30°C allerede efter 2 timer. Der er altså et stærkt samspil mellem iltmangel og temperatur, hvor ødelæggelsen af ålegræssets vækstpunkt forøges dramatisk ved forøgelse af temperaturen ud over de normale sommertemperaturer i danske kystvande.

Høj temperatur skader ålegræs

Ålegræs er en tempereret plante men findes så langt sydpå som i Middelhavet, hvor vandtemperaturen om sommeren sagtens kan



Figur 1. *Ålegræssets bladvækst målt over 4 dage på spæde frøplanter og voksne planter efter 24 timers eksponering ved henholdsvis 100% iltmætning og iltfri forhold i mørke. Bladvæksten hæmmes hos både frøplanter og voksne planter efter 16-24 timer under iltfri forhold, omend nedgangen i frøplanternes vækst er størst. Omtegnet efter /1/.*



Figur 2. *Iltens partialtryk i vækstpunktet, der er placeret mellem bladenes basis og jordstænglen, ved forskellige temperaturer og i henholdsvis lys og mørke. Selv om det omgivende vand er mættet med ilt, falder vækstpunktets ilttryk markant i både lys og mørke ved temperaturer over 20°C. Omtegnet efter /1/.*

nærme sig 30°C, men vores hjemlige plante bryder sig ikke om så høje temperaturer.

Ved høj temperatur øges alle organismers respiration og dermed iltbehov, hvilket dels påvirker iltforholdene i vandet, dels iltforholdene inde i organismerne (boks 2). Ålegræsset akklimatiserer sig delvist til de ændrede temperaturer i løbet af året, men planterne kan ikke nå at tilpasse sig hurtige temperaturstigninger f.eks. under en pludselig hedebølge /3/. I stedet øges respirationen dramatisk, vævene risikerer iltsvind og nettofotosyntesen aftager, fordi respirationen stiger mere end fotosyntesen ved høj temperatur.

Laboratorieforsøg viser klart, at når temperaturen overstiger 20°C aftager planternes vækst, og skuddenes dødelighed stiger markant /4/. Tilsvarende har mesocosmosforsøg med simulering af en ekstrem varmeperiode, som optrådte i sommeren 2003, vist øget dødelighed og aktivering af gener, der danner proteiner relateret til varme-stress /5/. Det ser altså ud til, at høje temperaturer i sig selv kan hæmme ålegræssets vækst og øge dødeligheden evt. via påvirkning af membranernes egenskaber og dermed alle de fysiologiske processer og ionpumper relateret til cellemembranerne.

Iltsvind og høj temperatur giver planterne åndenød

Det er imidlertid ikke helt klart, om høj temperatur i sig selv er et problem, fordi temperatureffekten er vanskelig at adskille fra effekten af dårlige iltforhold internt i planten. Selv når ilten i det omgivende vand er i luftligevægt, falder iltens partialtryk i vækstpunktet systematisk med stigende temperatur i mørke og overraskende nok også i lys ved temperaturer over 20-25°C (fig. 2). Plantens respiration øges som nævnt med stigende temperatur, og forsyningen af ilt fra henholdsvis fotosyntesen i lys og ved diffusion fra vandsøjlen i mørke kan ikke følge med. Vævet tenderer til at få et meget lavt iltindhold eller endda blive iltfrit selv under gode iltforhold i vandsøjlen.

Den kombinerede effekt af høj temperatur og dårlige iltforhold i vandsøjlen på iltindholdet i ålegræssets vækstpunkt fremgår også tydeligt, når man måler iltprofiler igennem vækstpunktet i mørke (fig 3). Ved 5°C er der masser af ilt i vækstpunktet, hvis vandets ilttryk er 12,4 kPa svarende til 60% iltmætning, men allerede ved 15°C vil dele af vævet blive næsten iltfrit, og ved 25°C er hele vækstpunktet stort set iltfrit, hvilket også er situationen ved 30°C selv ved 100% iltmætning (20,6 kPa).

Ålegræssets vækst hæmmes af iltsvind og høj temperatur

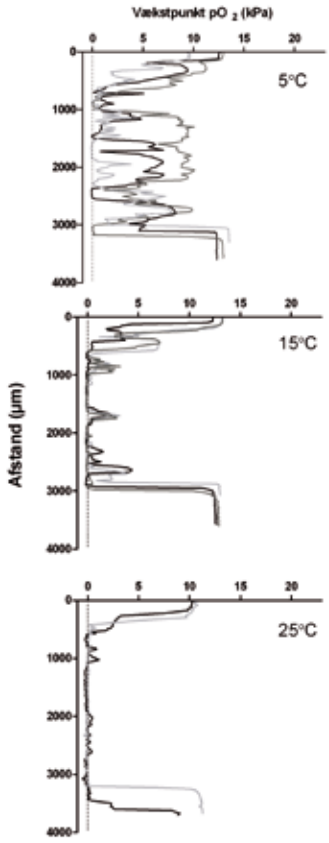
Vi har testet ålegræssets reaktion på forskellige kombinationer af temperatur og iltsvind over 24 timer i mørke (fig. 4). Bladenes fotosynteseapparat er ikke særligt følsomt overfor dårlige iltforhold ved stigende temperatur.

Boks 1. Ålegræssets iltforsyning

Ålegræs er afhængig af ilt til at understøtte sit stofskifte. I dagtimerne leverer planten selv den nødvendige ilt ved bladenes fotosyntese. Det meste af det producerede ilt frigives fra bladene til vandsøjlen, men en del af ilten transporteres ned til jordstængler og rødder via et system af indre luftkanaler. Transporten er hurtig og effektiv, fordi den foregår i luft, hvor diffusionen af gasser er 10.000 gange hurtigere end i vand.

I de underjordiske dele skal ilten først og fremmest understøtte stofskiftet, men en mindre del af ilten tabes til det omgivende sediment, hvor det hurtigt bruges af bakterier. Det tabte ilt har imidlertid den fordel for planten, at der dannes et tyndt (50-100 µm) iltskjold rundt om rødder og jordstængler. Skjoldet beskytter planten mod indtrængning af giftigt sulfid dannet i sedimentet, fordi bakterier meget effektivt re-oxiderer sulfid med ilt fra rødderne.

Om natten laver planten af gode grunde ikke ilt selv, og stofskiftet afhænger derfor af dels den pulje af ilt, der måtte være bygget op i løbet af dagen, dels af iltdiffusion fra vandsøjlen. Den interne pulje kan langt fra dække plantens iltbehov igennem en hel nat, så der skal ske tilførsel fra vandsøjlen. Under gode iltforhold i vandsøjlen vil der være en tilstrækkelig iltforsyning til at dække stofskiftet i de underjordiske dele og også til at opretholde et tyndt iltskjold omkring rødderne. Men hvis iltindholdet i vandet reduceres, bliver de mest iltforbrugende væv, herunder vækstpunkterne, iltfrie og må overleve baseret på et ineffektivt anaerobt stofskifte. Derudover forsvinder iltskjoldet, og sulfid kan trænge ind i planten fra sedimentet.



Figur 3. *Iltens partialtryk målt med mikroelektroder ind igennem vævet i ålegræssets basale vækstpunkt ved forskellige temperaturer og ved 60% iltmætning i det omgivende vand. Målingerne er foretaget i mørke og viser, at ilttrykket svinger voldsomt over korte afstande afspejlende, at vævet har et højt stofskifte og en varierende iltforsyning på grund af svagt udviklede luftkanaler. Målingerne viser desuden at ilttrykket falder markant med stigende temperatur. Omtegnet efter /1/.*

Boks 2. Eutrofiering og temperaturstigning giver begge iltproblemer

Det er velkendt, at eutrofiering kan give anledning til periodevise iltsvind. Iltproblemerne er ikke alene knyttet til bundvand men kan også forekomme i lavvandede områder. Iltproblemerne opstår fordi eutrofiering fører til stigende produktion af planktonalger og tyndløvede makroalger på bekostning af ålegræs og flerårige makroalger. Planktonalger og tyndløvede makroalger vokser og omsættes hurtigere end ålegræs og flerårige alger og giver dermed kraftigere svingninger i vandets iltindhold.

Ilts opløselighed falder ved øget temperatur, men da iltens diffusionshastighed øges mere end opløseligheden falder, udfordrer det ikke i sig selv organismerne, fordi iltforsyningen faktisk øges med temperaturen. Ved stigende temperatur opstår iltproblemerne derimod dels fordi nedbrydningen af organisk stof og det dermed forbundne iltforbrug øges, dels fordi temperaturen øger de enkelte organismers stofskifte og dermed deres iltbehov og -forbrug.

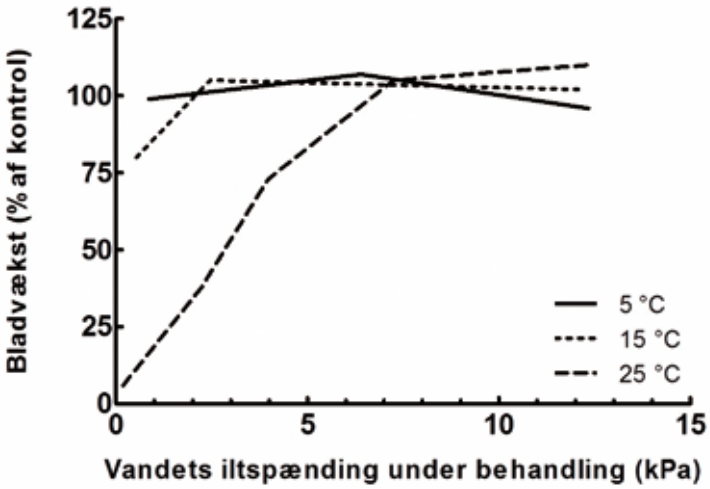
Eutrofiering og temperaturstigning har altså samme negative effekt på iltforholdene, og kombinationen af de to forstærker i alvorlig grad problemerne.

Fotosynteseffektiviteten påvirkes ikke nævneværdigt ved kombinationer af meget lavt iltindhold og temperaturer på henholdsvis 5 og 15°C, men ved 25°C falder effektiviteten markant. Den negative effekt af høj temperatur og lav iltspænding på bladvæksten – og altså på aktiviteten af vækstpunktet – er mere udtalt (fig. 4). Ved 25°C aftager væksten signifikant ved ilttryk under 7 kPa i vandet (ca. 30% mætning), og væksten stopper helt efter eksponering til iltfri forhold.

Eutrofiering og klimaforandring er en giftig cocktail for ålegræs

Iltsvind er i sig selv et problem for ålegræs om natten uanset temperaturen, men problemet stiger dramatisk med stigende temperatur. Samspillet mellem iltsvind og temperatur er formentlig baggrunden for, hvorfor pludselig massedød af ålegræs fortrinsvis optræder sidst på sommeren efter stille perioder med særligt varmt vejr. Det er også i sensommeren, man ser de største mængder af opskyllede ålegræsplanter på stranden (fig. 5). Det skyldes ikke nødvendigvis massedød men blot en højere dødelighed af enkeltskud inde i de tætte bestande, der er opbygget i løbet af sommeren. Ser man på de opskyllede skud vil de ofte være henfaldende og brunlige omkring vækstpunktet, mens bladene ser friske og grønne ud, hvilket peger på iltproblemer i vækstpunktet som dødsårsag.

Som tidligere nævnt er næringsbelastningen af de kystnære områder gradvist reduceret i de senere år, og vi kunne forvente, at perioder med iltsvind i fremtiden blev færre og kortere. Dermed burde vi også opleve et fald i antallet af hændelser med udbredt ålegræsdød. Men klimaforandringernes gradvise forøgelse af temperaturen, og herunder særligt den forventede, øgede forekomst af perioder med ekstrem varme, modvirker effekten



Figur 4. *Ålegræssets bladvækst udtrykt i % af kontrolplanters vækst målt efter 24 timers forudgående eksponering i mørke ved forskellige kombinationer af temperatur og ilttryk i det omgivende vand. Ved 15°C falder bladvæksten først ved et ilttryk tæt på nul mens bladvæksten ved 25°C falder allerede ved ilttryk under godt 7 kPa (30% mætning). Omtegnet efter /1/.*

af den reducerede eutrofiering. Konsekvensen af samspillet mellem iltforhold og temperatur betyder således, at den ønskede forbedring af ålegræssets udbredelse, som bl.a. er hensigten med næringsaflastningen, kan forsinkes og i værste fald risikerer at udeblive med de stigende temperaturer. På sigt kan det betyde, at vi må reducere næringsbelastningen endnu mere end nu planlagt for at opnå god økologisk tilstand med en tilfredsstillende udbredelse af ålegræs i de danske, kystnære farvande.

Referencer

/1/ Raun A.L. og J. Borum (indsendt manuskript) Combined impact of water column oxygen and temperature on internal oxygen status and growth of *Zostera marina* seedlings and adult shoots. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.

/2/ Pulido C. og J. Borum 2010: Eelgrass (*Zostera marina*) tolerance to anoxia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 385: 8-13.

/3/ Staehr P.A. og J. Borum 2011. Seasonal acclimation in metabolism reduces light requirements of eelgrass (*Zostera marina*). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 407: 139-146.

/4/ Nejrup L.B. og M.F. Pedersen 2008: Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. Aquatic Botany 88: 239-246.

/5/ Bergmann N., Winters G. Rauch G. m.fl. 2010: Population-specificity of heat stress gene induction in northern and southern eelgrass *Zostera marina* populations under simulated global warming. Molecular Ecology 19: 2870-2883.

Ane Løvendahl Raun (alraun@bio.ku.dk) er PhD-studerende i ålegræsfysiologi og -økologi ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Biologisk Institut, Københavns Universitet. Professor Kaj Sand-Jensen (ksandjensen@bio.ku.dk) og lektor Jens Borum (jborum@bio.ku.dk) er ansat ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Biologisk Institut, Københavns Universitet. KSJ forsker i vandplanters økologi og fysiologi samt søers og vandløbs samlede stofomsætning. JB forsker i havgræssers og havalgers fysiologi og økologi i kystområder.

Figur 5. *Store mængder af opskyllet ålegræs i sensommeren kan indikere massedød forårsaget af dårlige iltforhold og høje temperaturer men er også et naturligt forekommende fænomen, hvor tætte bestande opbygget i løbet af vækstsæsonen udtyndes ved, at enkeltskud dør. Det er karakteristisk for begge situationer, at de nedre dele omkring planternes vækstpunkt i overgangen mellem skud og jordstængel (se pilene) er brunlige og henfaldende, mens bladene er friske og grønne.*