



# SMÅ SØER

– talrige, oversete og oplagte studieobjekter

Vegetation af kransnålalger er meget tæt i denne lavvandede sø. I midten står stængler af tagrør. Foto Lars Lønsmann Iversen.

Kaj Sand-Jensen er professor  
ksandjensen@bio.ku.dk

Mikkel René Andersen er postdoc  
mrandersen@bio.ku.dk

Lars Lønsmann Iversen er postdoc  
liversen@bio.ku.dk

Theis Kragh er lektor  
tkragh@bio.ku.dk

Kenneth Martinsen er videnskabelig assistent

Alle er ved Ferskvandsbiologisk Sektion, Biologisk Institut, Københavns Universitet og har været tilknyttet projektet *Ekstreme kemiske gradienter i små søer* støttet af Carlsbergfondet.

**Hundrede tusinde små søer på under en hektar ligger spredt ud over det danske land. De udviser ekstreme variationer i temperatur, opblanding og vandkemi, som udfordrer organismernes tolerance og kalder på særlige tilpasninger.**

**A**t temperatur og vandkemi kan variere meget i små søer over døgn, uger og måneder har spredte målinger afsløret for længe siden. Men at variationerne også kan være ekstreme fra minut til minut og fra overfladen til bunden på blot 50 cm vand, det overraskede os godt nok, da vi kunne åbne op for denne verden med nye automatisk registrerende målesensorer

### Lagdeling og omrøring hver eneste døgn

Lysmålinger fortæller os om afsættelse af varmeenergi i vandet og planternes muligheder for at udføre fotosyntese, mens temperaturen afslører vandsøjlets fysik og desuden påvirker samtlige organismers

aktivitet. Allerede her begynder fortællingen om de små søers særegne træk.

Små lavvandede søer med vanddybder under 50 cm, som ligger eksponeret for vinden i det åbne landskab og er uden vegetation i vandet til at dæmpe omrøringen, opnår nogenlunde samme temperatur fra overfladen til bunden. Vinden driver omrøringen helt ned til bunden ved at skabe turbulente hvirvler i vandet.

Men er søen omgivet af træer, buske eller høje urter, skaber de læ og dæmper vindens påvirkning og nedsætter omrøringen i vandet. Er søvandet endvidere uklart af brunfarvede humusstoffer, som i

skovsøer, eller af mange mikroalger, som i næringsrige søer, afsættes solvarmen især i vandoverfladen, mens bundvandet forbliver koldere. Et såkaldt springlag kan opstå i søen med temperaturforskelle fra 1 til op mod 15 grader for overfladen til bunden, selvom søen er mindre end 50 cm dyb.

Har søen tæt undervandsvegetation dæmper den turbulensen i vandet, og ved overfladen kan vandet i dagtimerne om sommeren blive 20-30 grader, mens bundvandet måske blot er 15 grader, også selv om søen ligger frit eksponeret for vinden i åbent terræn.

Springlag i dagtimerne er almindeligt i små søer, især om

## Kontinuerlig måling af centrale miljøparametre

I flere år har vi anvendt små (4 x 4 cm) vandtætte sensorer med indbyggede dataloggere til at måle temperatur og lys i vand. Tidsopløsningen kan indstilles fra sekunder til timer, og opløseligheden er 0,1 grad. Prisbillige er sensorerne også (400 kr. per styk). Fem sensorer på et skolebudget vil kunne afsløre dybdeprofilen i lys og temperatur i den nærliggende sø eller dam.

It-sensorerne er dyrere (ca. 7.000 kr.), men prisen falder. De findes også med indbyggede datalogger og fungerer efter optode-princip

ved at udsende lys, der påvirkes af ilt i vandet, og returnerer til sensoren, som registrerer iltindholdet. Da de ikke kræver megen vedligeholdelse, kan de sidde ude i søerne og samle data i mange dage uden tilsyn.

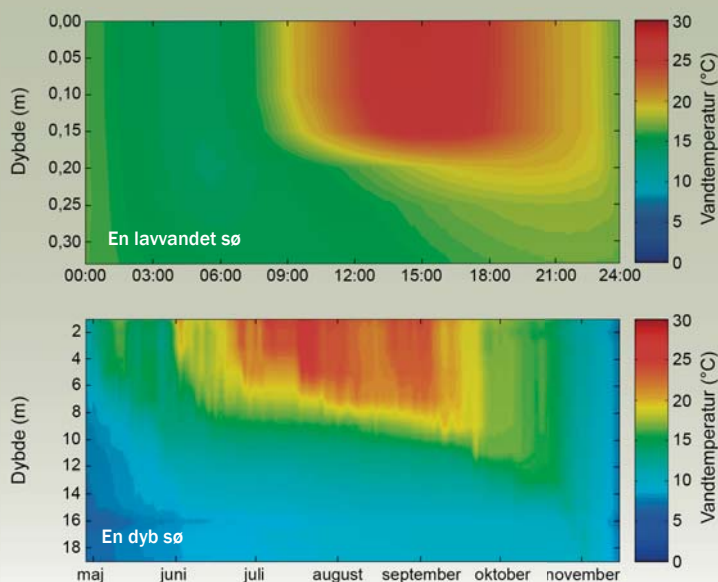
Også feltsensorer til løbende måling af vandstand, vandets pH og ledningsevne er nu til rådighed. Vandets ledningsevne har en tæt sammenhæng med indholdet af uorganisk kulstof. Når sammenhængen er fastlagt, er det muligt løbende at beregne indholdet af

CO<sub>2</sub>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> (hydrogenkarbonat) og CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> (karbonat) ved måling af ledningsevne, pH og temperatur.

Hidtil har udstyr til at måle CO<sub>2</sub> i luft været meget dyrt, men det er nu også faldet voldsomt i pris, da det benyttes i stor stil i ventilationsanlæg. Et luftfyldt kammer med indbygget CO<sub>2</sub>-sensor og dataopsamling, der flyder på vandoverfladen kan både måle CO<sub>2</sub>-udvekslingen mellem vand og luft og CO<sub>2</sub>'s partialtryk i vandet, når luftens CO<sub>2</sub>-tryk i kammeret efter nogle minutter når ligevægt med vandets.

Små, lavvandede søer med tæt vegetation opvarmes ved overfladen om dagen (røde farver), men bundvandet er koldere (grønne farver). Temperaturforskellen mellem overfladen og bunden udlignes om natten, når vandet ved overfladen afkøles, bliver tungere og blander vandsøjlen op (øverste panel).

Temperaturforløbet på et enkelt døgn minder om forløbet i en dyb sø over mange måneder fra forår til efterår (nederste panel).



sommeren, og i søer med undervandsvegetation. I ni lavvandede småsøer (400-4000 m<sup>2</sup> og 68-169 cm dybe) i åbent terræn ved Næstved optrådte springlag således på 64 % af dagene fra marts til november. På solrige dage med svag vind udviklede næsten samtlige søer springlag. Om aftenen og natten blev vandsøjlen som regel omrørt til bunden på grund af afkøling af overfladevandet. Afkølingen gør overfladevandet tungere og udløser nedadrettede vandstrømme til bunden og tvinger bundvand retur mod overfladen. Denne konvektive strømning hæmmes i mindre grad af vandplanternes tilstedeværelse end de turbulente hvirvler, som vindens påvirkninger udløser.

I løbet af et enkelt sommerdøgn gennemløber en lavvandet, vegetationsrig sø således en temperaturcyklus, som ligner den, der foregår over mange måneder i større søer med dybder over 4-5 meter. I de større søer er der fuld omrøring af vandsøjlen om foråret ved vindens påvirkning. Om sommeren, når solindstrålingen er høj, lagdeles vandsøjlen over flere måneder med varmt vand ved overfladen og koldere, tungere vand ved bunden. I efteråret, når indstrålingen falder, skaber vinden igen omrøring af vandsøjlen helt til bunden.

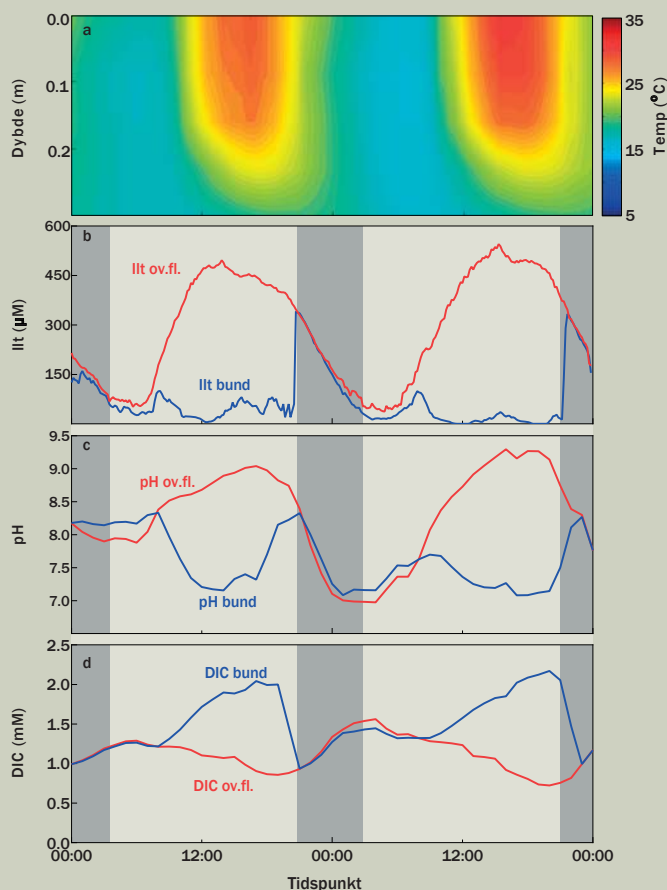
### Vandkemisk dramatik

Den gentagne dannelse af springlag om dagen og konvektive opblanding om natten skaber stor kemisk

dramatik i småsøer – især hvis vegetationen er tæt og absorberer alt lys ved overfladen og dermed udelukker fotosyntese ved bunden. Der opstår en situation med produktion af organisk stof ved overfladen om dagen og udelukkende nedbrydning ved bunden hele døgnet. Herved skabes ekstreme kemiske forskelle, hvis vandmasserne ikke blandes.

Fotosyntesen i det velbelyste overfladelag skaber overmætning af ilt og stigning i pH, mens koncentrationen af CO<sub>2</sub> og den samlede pulje af uorganisk kulstof falder. Uorganisk kulstof omfatter CO<sub>2</sub> og de to ioner hydrogenkarbonat (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) og karbonat (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>). Forhøjet pH øger koncentrationen af karbonationer, og der kan



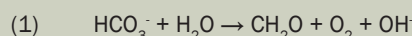


Temperatur og vandkemi ved overfladen (røde linjer) og bunden (blå linjer) i en lille vegetationsrig sø i løbet af et par sommerdøgn. Øverst: temperaturen. I midten: iltindholdet og pH. Nederst: den samlede uorganiske kulstofpulje (DIC:  $\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-$  og  $\text{CO}_3^{2-}$ ).

## Organisk stof og vandkemi

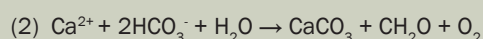
Produktion og nedbrydning af organisk stof påvirker vandkemi. Det foregår på følgende måde:

Produktion af organisk stof ved fotosyntesen i lys følger processen mod højre i ligningen herunder, mens nedbrydningen af organisk stof går den modsatte vej mod venstre (1). Sædvanligvis dominerer hydrogenkarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) som kulstofkilde i vand ved produktion af organisk stof (forkortet  $\text{CH}_2\text{O}$ ):

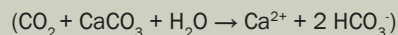


Fotosyntesen frigør ilt ( $\text{O}_2$ ) og hydroxylioner ( $\text{OH}^-$ ); sidstnævnte får pH til at stige.

Hos mange vandplanter foregår kalkdannelse sideløbende med produktion af organisk stof (2). Halvdelen af den uorganiske kulstof indbygges i organisk stof, mens den anden halvdel udfældes som kalk (kalciumkarbonat,  $\text{CaCO}_3$ ). Kalkdannelse danner brintioner, så pH stigning undgås. Kalken kan eventuelt indgå i et skelet (koraller og visse rødalger), eller udfælde på organismernes overflade og her beskytte mod dyrenes gnav.



Genopløsning af kalk og gendannelse af hydrogenkarbonat sker ved et højt  $\text{CO}_2$ -indhold i søers bundvand og bund



udfældes krystaller af kalciumkarbonat (kalk), som synker til bunds. Hos mange af vandplanterne er opbygning af organisk stof ved fotosyntesen endvidere direkte koblet sammen med kalkudfældning på planternes overflader. På den måde kan op mod halvdelen af den samlede uorganiske kulstofmængde forsvinde fra overfladevandet i løbet af blot 12 dagtimer i småsøer med tæt vegetation. I det mørke afsøndrede bundvand sker der så den stik modsatte udvikling ved nedbrydning af organisk stof. Iltindholdet og pH falder,  $\text{CO}_2$  stiger, mens kalk genopløses. Den samlede pulje af uorganisk kulstof i bundvandet stiger i mængde nogenlunde svarende til tabet fra overfladevandet.

Iltforbruget i mørke ved bunden kan være så intenst, at iltten bruges helt

op. Det er en alvorlig udfordring for dyrs og planters overlevelse. Men uden ilt til stede kan de slå over på forgæring, men processen producerer meget mindre energi end respiration med ilt. Ved vedvarende iltsvind løber de derfor tør for energi. Bakteriesamfundet kan skifte fra at bruge ilt til respiration til at forbruge sulfat og iltet jern, som omdannes til henholdsvis sulfid og reduceret jern i bundvandet. Det skaber en særlig farlig cocktail af iltfrit bundvand med sulfid og reduceret jern, som organismerne må kunne tåle for at overleve.

Ved nattens omrøring af vandsøjlen tilføres ilt atter til bundvandet og sulfid og reduceret jern omdannes tilbage til sulfat og iltet jern. Når iltten kommer tilbage om natten kan dyr, planter og bakterier ved bunden atter genoptage respiration

med ilt, efter at de har klaret sig uden ilt om dagen.

Situationen er bemærkelsesværdig. De fleste tænker nok, at iltsvindet skal optræde om natten, når fotosyntesen stopper, og der ikke produceres ilt. Men her er det altså vandsøjlen lagdeling om dagen og opblanding om natten, der styrer forholdene. Iltsvindet optræder ved bunden om dagen, fordi vandsøjlen er lagdelt, mens iltten tilføres bundlaget om natten ved opblanding med det ilttrige overfladelag.

### Nattens opblanding stimulerer omsætningen

Den tilbagevendende natlige omrøring i de lavvandede søer er vigtig ikke bare for organismernes overlevelse og bakteriernes aktivitet ved søbunden, men også for den fortsatte fotosyntese og planteproduktion



↑ Adskillige vandplanter udfælder kalk på overfladen ved fotosyntesen. Kransålalgen *Nitella capillaris* har vekslende bånd med pH 10 og pH 6 på langs af cellen. Kalken fælder ud og skalber kalkbånd ved pH 10.

→ Heftigt kalkinkrusterede kransålalger ligger tilbage på jordoverfladen efter markvanding har udtørret denne sø på Øland. Fotos Rune Stefan Jensen.



tion ved overfladen om dagen. Da uorganisk kulstof og næringsstoffer forbruges i overfladevandet, ville planteproduktionen hurtigt falde og eventuelt helt gå i stå, hvis der ikke blev tilført nye ressourcer fra bunden til overfladen. Omrøringen om natten skaber en effektiv cirkulation af livsnødvendigt uorganisk kulstof og næringsstoffer til fornyet planteproduktion næste dag.

Selv om vandets næringsindhold er beskedent, kan lavvandede søer derfor godt opbygge en høj planteproduktion ved effektiv cirkulation af næringsstoffer fra bunden til overfladen. Omvendt vil dybe søer i samme situation have en meget mindre produktion, da mange af næringsstofferne hele sommeren forsvinder ud af cirkulation. De ophobes i bundvandet og søbunden under det permante springlag.

### Hvordan klarer planterne mosten?

Rodfæstede planter i lavvandede småsøer med tæt vegetation oplever ekstreme kemiske forskelle fra overfladen til søbunden og fra dag til nat. Plantevævet ved overfladen oplever typisk pH 9,5 og 200 % iltmætning om dagen og pH 7,5 og 30 % iltmætning om natten, mens døgnforløbet er det modsatte i bundvandet og med risiko for iltsvind om dagen.

Tolerancen for iltsvind har vi undersøgt hos de makroskopiske kransålalger, fordi de udvikler særligt tætte bestande og er med til at skabe de ekstreme kemiske forhold i lavvandede søer. Det viser sig, at kransålalgerne har en intensiv forgæring i iltfrit vand for at skaffe sig energi. De overlever endvidere i iltfrit bundvand med sulfid og redu-

ceret jern i 70 timer, selvom deres evne til efterfølgende at udføre fotosyntese gradvist falder til 30 % af den oprindelige i løbet af de mange timer. Gentagne iltsvind over 12 timer hver dag i bundvandet er de altså meget tolerante over for.

Hvordan egentlige blomsterplanter klarer mosten, har man ikke undersøgt. De har mulighed for at transportere ilt fra skudspidsen til rødderne i de indre luftkanaler, som løber gennem planterne, mens kransålalgerne mangler luftvæv til ilttransport fra skudspidsen til de rodformede rhizoider i søbunden.

### Et udfordrende miljø for dyrelivet

Mange af smådyrene i damme ånder med atmosfærisk luft, som de henter over overfladen og omgår herved problemerne med lavt iltind-

Stor kejserguldsmed indvandrede fra syd til danske småsøer i 1994 og har siden spredt sig til vandløb og større søer. Småsøerne har været trædesten i artens spredning. Foto: Erland Refling Nielsen.



#### Videre læsning:

Andersen, M. R., Sand-Jensen, K., Woolway, R. I., & Jones, I. D. (2016). *Profound daily vertical stratification and mixing in a small, shallow, wind-exposed lake with submerged macrophytes*. *Aquatic Sciences*, 2: 395-406.

Andersen, M. R., Kragh, T. & Sand-Jensen, K. (2017). *Extreme diel oxygen and carbon cycles in shallow vegetated lakes*. *Proceeding of the Royal Society B*, in press.

Kragh, T., Andersen, M. R. & Sand-Jensen, K. (2017). *Profound afternoon depression of ecosystem production and nighttime decline of respiration in a macrophyte-rich shallow lake*. *Oecologia*, in press.

Martinsen, K. T., Andersen, M. R., Kragh, T. & Sand-Jensen, K. (2017). *High rates and close diel coupling of primary production and ecosystem respiration in small, oligotrophic lakes*. *Aquatic Sciences*, DOI 10.1007/s00027-017-0550-3.

hold i vandet. De voksne vandkalve dykker fra overfladen og bringer en luftboble med sig, hvis iltindhold de gradvis bruger op under dykningen. Er der ilt i vandet, får luftboblen noget ilt herfra i takt med, at dyrene bruger ilten. Men i iltfattigt vand må de hurtigere tilbage til overfladen efter en ny luftboble end i iltrigt vand, og det koster energi og øger risikoen for at blive ædt af fjender.

Bevægelige smådyr, der ikke kan optage ilt over vandet, kan i stedet flytte sig rundt i søen for at opsøge mikromiljøer med lempeligere temperatur og iltforhold – ikke for høj temperatur og ikke for lavt iltindhold. I lavvandede søer skal de måske blot flytte sig 10-20 cm op eller ned i vandsøjlen for at finde det bedste kompromis mellem temperaturen og iltindholdet. Men alligevel kan de komme i krise.

Selv om de store mosesnegle er yderst robuste over for iltvind, har vi oplevet, at de i massevis søgte til overfladen om formiddagen i små vegetationsrige søer for hurtigt at få dækket en livstruende iltgæld. De lå fuldt eksponerede for rovfisk og fugle i vandoverfladen og ventilerede lungehulen i nogle timer, inden de var restituerede og igen

kravlede ned på dybere vand i søen.

Sagen er mere alvorlig for fastsiddende dyr. De kan ikke undslippe iltvind og sulfid, hvis de lever på eller nær bunden i vegetationsrige søer. Her forventer vi derfor at møde dyr, der er særligt tolerante over for lave iltkoncentrationer. Det undersøger vi i øjeblikket i en stribe små nabosøer, der ligner hinanden i størrelse og dybde, men adskiller sig fra hinanden i lysindfald og iltindhold. Resultaterne vil vise, om de ekstreme forhold tilgodeser særligt tolerante arter, og om bestemte arter kan tilpasse sig dårlige iltforhold.

Det er kendt, at dafnier vandrer op og ned i vandsøjlen i løbet af døgnnet, og at visse dafniearter tillige kan tilpasse sig et lavt iltindhold ved at producere iltbindende rødt hæmoglobin. Vi undersøger, om døgnfluenymfer kan øge deres gælleareal eller tætheden af luftfyldte trachéer i gællerne, hvis iltforholdene er særligt dårlige på levestedet.

#### Småsøernes rolle i evolutionen og arternes spredning

Vi forestiller os, at småsøer kan have en særlig rolle i vandlevende arters evolution og spredning af

flere grunde. Småsøerne er særligt talrige – herhjemme er de omkring 50 gange hyppigere end store søer. De talrige småsøer varierer endvidere meget mere indbyrdes med hensyn til fysiske, kemiske og biologiske forhold end de store søer. Variation skaber muligheder og kræver forskellige tilpasninger. Ekstremerne skaber øget selektionstryk og skubber derfor på arterne for at udvikle bedre miljøtilpasninger. Talrigheden af småsøer øger mulighederne yderligere. Og de små dyrebestande i små søer øger sandsynligheden for tilfældigheder og udvikling i forskellige retninger.

Så når temperaturerne stiger i disse år og kræver øget tolerance hos hjemmehørende vandlevende arter og får sydlige arter til at sprede sig mod nord, kan denne udvikling og spredning især ske i små søer.

Småsøernes ekstreme miljøforhold og deres mulige betydning for arters tilpasning, evolution og geografiske spredning gør det attraktivt at undersøge dem. De er nemme at gå til, så skoleelever og interesserede borgere kan selv gå i gang. ■