

Kapitel 4: Strandengens økologi

Strandengens dannelse, morfologi og jordbundsforhold

Den vigtigste forudsætning for dannelse af strandenge med deres karakteristiske morfologi er, som det blev omtalt i kapitel 2, vandstandsvariationerne. Men derudover afhænger strandengens lokale udvikling og artssammensætning af graden af beskyttethed og af havvandets saltholdighed.

udvikling af strandrørsump og salteng

I områder med meget lav bølgeenergi, begrænsede tidevands-svingninger og lav saltholdighed (brakvand) udvikles der strandrørsumpe af *tagrør*, *strand-kogleaks* og *blågrøn kogleaks* på lavt vand i hydrolittoralzonen. Strandrørsumpe i hydrolittoralzonen forekommer derfor især ved Østersøen samt i forbindelse med tilledning af ferskvand. På grund af de beskyttede forhold og fraværet af større, regelmæssige vandstandssvingninger er tilførslen af sediment begrænset. Højdetilvæksten er derfor overvejende betinget af ophobning af dødt plantemateriale (tørv) (box 4.1), dannet på stedet.

Når overfladen er nået op til omkring middelvandstandsni-veauet, begynder strandengsplanter, først og fremmest *strand-an-nelgræs* og *kryb-hvene*, at indvandre, og den hydrolittorale (akvatiske) rørsump uden bunddækkende planter udvikler sig til en geolittoral (terrestrisk) rørsump med bunddække. Dersom der indføres græsning, vil rørsumpen derefter forvandles til en salteng.

Ved kystområder med større bølgeaktivitet, mere udtalt tidevand og højere saltholdighed trives rørsumplanterne dårligt eller slet ikke, og der udvikles derfor normalt ikke nogen strandrørsump, undtagen hvor ferskvand strømmer ud. På sådanne kyster dannes den geolittorale strandeng derfor ikke ud fra rørsump, men derimod ved sedimentation af materiale ved højvan-de.

marsk

Herhjemme er dannelsen af strandeng blevet studeret mest grundigt ved Vadehavet. Det vil derfor være formålstjenligt, at se lidt nærmere på den naturlige udvikling af den tidevandsbetin-gede strandeng (marsk).

Udviklingen af strandeng i et tidevandspræget miljø under

BOX 4.1 Strandengens substrattyper

Sediment	Herved forstås mere eller mindre finkornet materiale, der enten under rolige forhold er aflejret på bunden af vand, hvori det har været opslemmet, eller er blevet opfanget af vegetationen under højvande.
Slik	Frisk slik er en grålig, geléagtig aflejring, der består af finsand og silt samt små lerede klumper af silt og ler sammenkittet af en organisk substans - ofte muslingeekskremer, som spiller en betydelig rolle for sedimentationen i marsken.
Klæg	Klæg er slik, der i tørlægningsperioder på grund af vandafgivelse omdannes til et sammenhængende sediment, der er meget modstandsdygtigt over for erosion.
Tørv	Tørv er et organisk substrat, der dannes ved ophobning af døde plantedele under vandmættede iltfattige betingelser. Jordbunden i de nedre strandengszoner ved de indre farvande består ofte af en blanding af sediment og tørv oven på sand.
Muld	Muld er en velgennemluftet blanding af organisk og uorganisk materiale. Opblandingen skyldes en rig jordbundsfauna, bl.a. af regnorme. Omsætningen af organisk materiale og frigørelsen af næringsstoffer er god. Muld kan træffes i de øvre strandengszoner inkl. strandoverdrevet.
Tang	Tang aflejres ofte på strandengen ved højvande. Tangen tilfører organisk materiale og næringsstoffer, hvilket begunstiger visse arter, men kan være ødelæggende for vegetationen, hvor den aflejres. Svækkelsen af plantedækket kan medføre erosion.

eksponerede forhold er illustreret på figur 4.1. Marsken dannes ud fra vaden. Vaderne er meget svagt hældende sand- og siltflader, der tørlægges og oversvømmes to gange i døgn et ved hhv. lavvande og højvande. Særlig højtliggende sandede dele af vaden kaldes højsander. Med tidevandet transporteres store mængder fint materiale ind på vaderne, hvor en del aflejres. At materialet ikke fjernes igen ved næste højvande, skyldes for en stor del, at de øverste cm af vaden indeholder en flora af kiselalger og blågrønalger, som binder sedimentet; se kapitel 5.

Når vaderens niveau er hævet til omkring 25-30 cm under middelhøjvandslinien, begynder terrestriske planter, først og fremmest den énarige *kveller*, at indvandre, og der udvikles en

kvellervade i intervallet op til middelhøjvandslinien. Kveller-
vaden er strandengens pionérstadium.

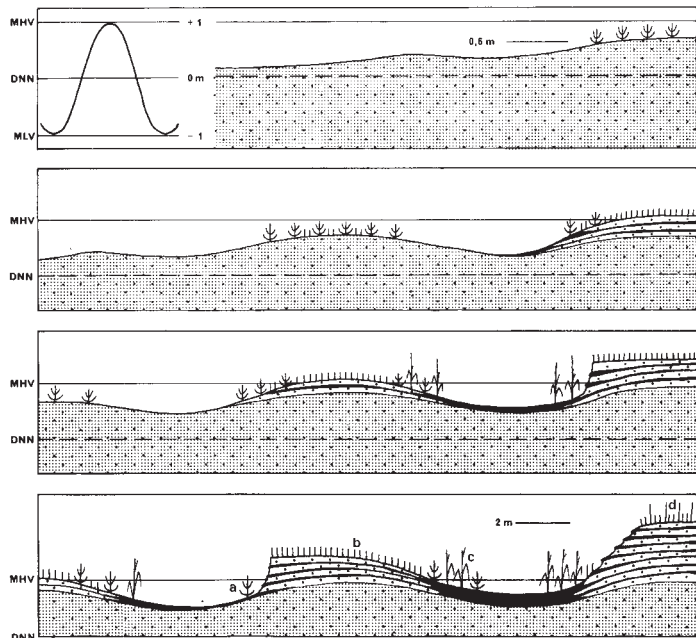
På den øverste del af kvellervaden, 10-20 cm under middel-
højvandslinien, begynder andre strandengsplanter, først og
fremmest *strand-annelgræs*, at indvandre, og fra omkring
middelhøjvandslinien udvikles der en sammenhængende marsk-
vegetation, som horisontalt kan være af meget betydelig ud-
strækning, men som vertikalt kun strækker sig op til ca. 1 meter
over middelhøjvandslinien.

Denne udvikling fremmes af vegetationens, især *annelgræs'*
og *vadegræs'*, evne til at tilbageholde det sediment, der er
opslemmet i vandet under højvandsperioder. Alt efter bølge-
aktiviteten i forbindelse med højvande aflejres der partikler af
forskellig kornstørrelse, hvilket kan resultere i et jordbundsprofil
med skiftende lag af finere og grovere partikler (figur 4.1).

forlandskanten

På strækninger, hvor tidevandsstrandengene er eksponerede, vil
der samtidig med strandengens højdevækst ske en erosion, som
resulterer i, at strandengen ud imod vaden afsluttes med en 10-
50 cm høj erosionsbrink - forlandskanten - hvor jordbundens

Figur 4.1. Udvikling af den eksponerede strandeng i et tidevandspræget miljø. Udviklingskitsen er generel og gælder også for strandengsdannelse i de indre danske farvande med svagt tidevand. Den tætprykkede del af profilet angiver strandplanssand/vadesand; spredt prikket: sand, aflejret i vegetation under højvande og storm; sort: silt/leraflejringer, sedimenteret under højvande og rolige vejrforhold samt i læ af opvækstområder. Fra Nielsen & Nielsen (1978).



a: Kveller; b: Strand-annelgræs; c: Vadegræs; d: Rød svingel.

lagdeling kommer til syne (figur 4.2). Som regel er strandengens overflade ved forlandskanten højere end noget længere inde på strandengen. Det skyldes, at ved højvande afsættes det meste og de groveste sedimenter umiddelbart indenfor forlandskanten.

marskens jordbund

Jordbunden på marskfladen er ofte relativt simpel i sin opbygning. Det bedst undersøgte marskområde herhjemme er Skallingenmarsken, der er en såkaldt højsandsmarsk. Her består jordbundsprofilen af kun to lag. Det øverste lag udgøres af klæg (se box 4.1), som er sedimenteret ved højvande. Klæglaget er fra få mm til 25 cm tykt, meget finkornet og med et lavt indhold af organisk stof. Under klæglaget er der vadesand.

andre morfologiske elementer

Strandengen er ikke nogen ensartet, jævn vegetationsdækket flade. Foruden forlandskanten og eventuelle 'fossile' forlandskanter bag denne, findes der flere andre karakteristiske morfologiske elementer. Se box 4.2. De morfologiske elementer er mest veludviklede ved Vadehavet. Men de findes også på de mindre tidevandsprægede strandenge ved de indre farvande. Blot er dimensionerne her ofte noget mindre.

loer og levéer

Det vigtigste element er afvandingsrenderne. De er især veludviklede i tidevandsområder, hvor de kaldes loer. Loerne udgør et naturligt dræningssystem; de eroderes baglæns ind gennem marsken og danner et mere og mere fint forgrenet system. Tæt ved loerne er marskens overflade ofte højere og sedimentet mere sandet og veldrænet end på den øvrige del af marsken. Et sådant højereliggende område nær kanten af en lo kaldes en levé. Levéen bærer som regel en vegetation, der afviger fra omgivelsernes.

tang

En faktor, der har stor betydning for differentieringen af vegetationen på strandengen, er tang (*bændeltang*, alger), der skylles ind over engen ved ekstraordinært højvande og aflejres i mere eller mindre brede bæltter. Når tangen rådner, tilføres der næringsstoffer til jordbunden, især kvælstofforbindelser. Mange af ukrudtsarterne på vore dyrkede marker, f.eks. *ager-svinemælk*, *burre-snerre*, *svine-mælde* og *vej-pileurt*, har formodentlig oprindeligt spredt sig ind på markerne fra tangpåvirkede vegetations typer langs kysterne.

I strandrørsumpen findes ofte brede, tangdækkede partier, som er et lysåbent voksested for arter af mælde. Det øverste tangbælte på strandengen falder ofte sammen med vinterhøjvandslinien, der markerer den øvre grænse for den geolittorale del af strandengen op mod strandoverdrevet (figur 4.3).

BOX 4.2 Strandengens morfologiske elementer

Lo	Loerne er et forgrenet system af afvandingsrender, som dræner strandengen efter højvande. Loerne er særligt veludviklede på tidevandsstrandengene.
Levé	En levé er en forhøjet lobred, der på grund af kraftig sedimentation af grovkornet materiale er højere og mere veldrænet end den omgivende strandeng.
Forlandskant	Betegner en 10-50 cm høj klint, der er dannet ved erosion af strandengen omkring middelhøjvandslinien.
'Huller og tuer'	Betegner det system af småtuer og mellemliggende huller, der dannes på den nedre, våde del af den græssede strandeng p.g.a. kvægets tramp.
Afløbsløst hul	Afløbsløse huller (erosionshuller) i strandengen dannes typisk, hvor aflejret tang har kvalt vegetationen, hvorefter erosion har kunnet få fat.
Saltpande	En lavning på strandengen, hvor saltkoncentrationen i jordoverfladen er høj p.g.a. fordampning.
Myretue	Kuppelformet, op til ca. 40 cm høj tue, dannet af den gule engmyre. Især i de øvre strandengszoner.
Stenbestrøning	Spredtliggende sten og blokke på strandeng, der er udviklet på et lavvandet område dannet ved bølgenes erosion af moræne materiale.

*Figur 4.2.
Erosionsbrink på
strandeng på Roden
Fed ved Guld-
borgsund,
Sydøstlolland, 1977.
Substratet under det
organiske lag er ler.*



afløbsløse huller

Et morfologisk element, der forekommer på de fleste strandenge, er forskellige former for afløbsløse huller, ofte fladbundede og med stejle kanter (Figur 1.6). Sådanne huller kan være dannet ved, at vegetationsdækket på mindre områder er blevet svækket eller ødelagt af opskyllet tang, der kvæler vegetationen, hvorved erosion kan få fat ved højvande. Hullerne kan også være udtørrede dele af ældre loer eller søer. Lokalt kan mindre, cirkulære, afløbsløse huller være dannet ved bortsprængning af store sten og blokke til vejbyggeri.

I de afløbsløse huller opsamles ofte store mængder af tang. I sådanne tangpåvirkede lavninger kan f.eks. *spyd-mælde*, *strand-mælde*, *strandgåsefod* og *tangurt* danne store bestande.

bakteriesumpe

I de tangpåvirkede lavninger kan der også ses en anden udvikling. Hvis tangen nedbrydes under iltfrie forhold, frigives svovl som svovlbrinte. Det iltfrie miljø passer godt til forskellige arter af farvede svovlbakterier, der anvender svovlbrinten i stedet for vand ved deres fotosyntese. De mest påfaldende af de farvede svovlbakterier er *purpursvovlbakterierne*, hvoraf der både findes ubevægelige kolonier (*Lamprocystis roseopersicina*) og bevægelige former. *Purpursvovlbakterierne* ses ofte som rødlige overtræk på rådne alger, på erosionshullernes mudderbund eller på lavt vand udenfor strandrørsumpen, hvor alger og *bændeltang* ligger



Figur 4.3. Vinteropskylsline på overgangen mellem salteng og strandoverdrev på strandeng ved Jægerspris Nordskov, 1997.



Figur 4.5. Saltpande på strandeng ved Lyngholt, Læsø, 1997. Den sparsomme vegetation består af kveller og strandgåsefod.

Figur 4.4. Lagunebund ved Øsemagle Revle, Køge bugt, 1968, farvet rød af purpursvovlbakterier.



og rådner (figur 4.4). På overgangen mellem de mere iltholdige partier og svovlbrinteområderne ses hvide overtræk af tråde af den farveløse blågrønalg *Beggiatoa* med svovlkorn i cellerne.

saltpander

I dårligt drænedede dele af strandengen (hvor loernes fine forgreninger ikke når ind) kan der dannes de såkaldte saltpander. Ved kraftig højvande kan lavningen blive fyldt med havvand, som bliver stående, når vandet ved ebbe trækker sig tilbage fra den omgivende strandeng. Når vandet derefter fordamper, vil bunden af lavningen blive efterladt med en høj saltkoncentration - der er dannet en saltpande. Ofte vil der ligefrem udfældes saltkrystaller på jordoverfladen. Saltkoncentrationen på overfladen kan desuden forøges ved, at der på grund af fordampningen trækkes saltvand op fra dybere jordlag. På grund af den høje saltkoncentration vil bunden af saltpanderne ofte være vegetationsløs eller sparsomt bevokset med meget salttolerante arter (figur 4.5). Mere om dette senere (s. 80).

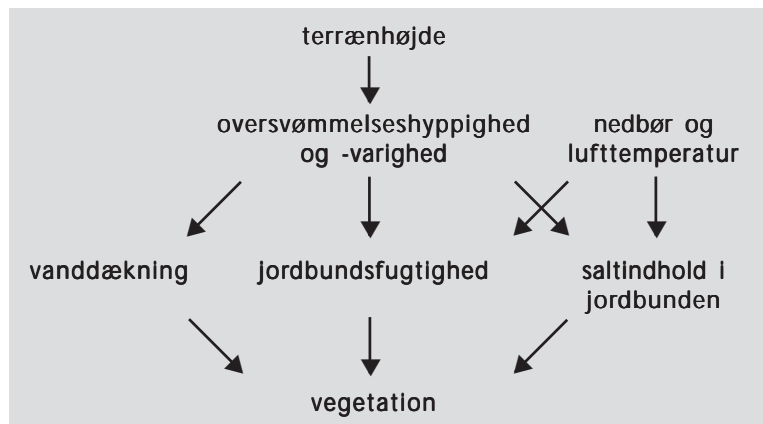
myretuer

Til slut må nævnes et meget almindeligt morfologisk karaktertræk på de øvre dele af græssede strandenge og strandoverdrev. Det er de kuppelformede, op til 30-40 cm høje myretuer, som dannes af *gul engmyre*. Tætheden af disse myretuer er ofte høj; på to danske strandenge fandt man således hhv. 31 og 59 myretuer pr. 10x10 m. Vi skal senere vende tilbage til disse myretuer (side 93 og 166).

stenbestrøninger

På saltenge, udviklet på abrasionsflak, d.v.s. lavvandede områder dannet ved bølgeerosion af morænemateriale, finder man ofte større eller mindre, spredtliggende sten og blokke, som er blevet

Figur 4.6.
Sammenhænge mellem nogle økologiske faktorer på strandenge. Pilene indikerer, at en faktor influerer på en anden faktor.



liggende tilbage efter at det mere finkornede materiale er blevet eroderet bort. På stenene er der ofte udviklet en smukt zoneret lavflora (se side 119).

terrænhøjden

Strandensplanternes økologi

Et af de mest karakteristiske træk ved strandene er, at vegetationen fremtræder i zoner, d.v.s. at plantesamfundene fordeler sig i bæltter op gennem stranden fra den øvre del af hydro-littoralzonen gennem geolittoralzonen til epilittoralzonen. Undersøgelser af plantesamfundenes fordeling i stranden i forhold til mange faktorer viser, at den faktor, som fordelingen af plantesamfundene er bedst korreleret med, netop er terrænhøjden.

Terrænhøjden er afgørende for hyppigheden og varigheden af oversvømmelser af stranden ved højvande (figur 2.3). De tidvise oversvømmelser med havvand medfører tre vigtige forhold: 1) Strandene er dækket med vand i højvandsperioden, 2) Jordbunden er mættet med vand i kortere eller længere tid, 3) Der tilføres salt til jordbunden (figur 4.6). De levende organismer på stranden er tilpasset disse forhold. Strandensplanterne kan således karakteriseres som salttående, terrestriske fugtigbundsplanter.

Vanddækningens betydning

Når planterne er dækket med vand ved højvande, er udvekslingen af gasser mellem planterne og atmosfæren afbrudt. Desuden er den tilgængelige lysmængde nedsat, især hvis vandet, som det ofte er tilfældet, er uklart på grund af opslemmede partikler. Derfor vil planternes fotosyntese være stærkt nedsat i højvandsperioden.

Derudover vil planterne, på trods af de relativt beskyttede forhold, være udsat for mekanisk skade på grund af bølgepåvirkning ved storm og højvande. Mange strandensplanter er ved anatomiske og morfologiske træk tilpasset til at modstå dette. Eksempelvis har mange strandensplanter små eller smalle blade, hvilket nedsætter planternes modstand imod strømmende vand.

Vandindholdet i jordbunden

Hyppigheden af oversvømmelser aftager eksponentielt op gennem stranden, mens klimaets indflydelse øges tilsvarende. Derved dannes der en fugtighedsgradient. I den nedre del af stranden er jordbunden ofte vandmættet med grundvands-

standen nær ved eller lige i jordoverfladen (figur 2.4). Højere oppe på strandengen bliver jordbunden mere og mere tør og gennemluftet.

helofyter = sumpplanter

Den ofte vandmættede jordbund har strandengen tilfælles med den ferske fugtigbundsvegetation - enge og moser. Der er da også tilpasningsmæssige ligheder imellem moseplanterne og strandengsplanterne. Mange af strandengens planter viser sig således, i lighed med moseplanterne, biologisk at være sumpplanter (helofyter).

iltfattigt miljø

Når jordbunden vandmættes, hæmmes diffusionen af ilt ned i jorden. Jordbunden bliver derfor iltfattig, anaerob, undtagen i det allerøverste jordlag. De anaerobe forhold betyder, at tilførslen af den nødvendige ilt til rødderne gennem jorden vil være stærkt nedsat, og at mange kemiske og biologiske forhold og processer i jordbunden ændres i en for planterne ugunstig retning. For eksempel vil svovl, der dannes ved nedbrydningen af organisk stof under anaerobe forhold, frigøres som sulfid, der er giftigt, i stedet for som sulfat.

sumpplanternes strategier

Sumpplanterne er tilpasset disse forhold. Hertil anvender de to strategier. Den ene er at udvikle rødder i det øverste, aerobe jordlag. Den anden er at ilte rhizosfæren, d.v.s. jordlaget lige omkring rødderne.

En strandengsplante som f.eks. *vadegræs* kombinerer disse strategier. Således finder man hos *vadegræs* to slags rødder, dels en masse af fine rødder oppe i det øverste, aerobe jordlag, dels et system af dyberegående forankringsrødder. Undersøgelse af de dybtgående rødder viser, at de er omgivet af et 2-3 mm tykt iltet jordlag. Det iltede jordlag, der fremtræder orange farvet i modsætning til den omgivende sorte, anaerobe jord, virker som en beskyttelse imod det anaerobe miljø i omgivelserne. Ilten til denne iltningproces kommer fra plantens overjordiske dele. Der er hos *vadegræs* konstateret udvikling af et luftvæv (aerenkym) i stængler og rødder. Igennem luftvævet kan der føres ilt fra skuddene ned i rødderne og videre ud i jorden omkring rødderne.

Udvikling af luftvæv er karakteristisk for de ægte sumpplanter, således f.eks. hos rørsumparter som *tagrør* og *blågrøn kogleaks*. Og det er konstateret hos strandengsplanter som *strand-asters* (figur 4.7) og *strand-trehage*.

Der kan således ikke være tvivl om, at tilpasning til vandmættede forhold er et af de vigtigste økologiske træk på strandengen.



Figur 4.7. En salt-tålede sumpplante: Strand-asters, Ølsemagle Revle, 1976.

Saltholdigheden

Udover den tidvise vanddækning af vegetationen og vandmætning af jordbunden bevirker oversvømmelserne med havvand tillige tilførsel af salt. Planternes tilpasning til et højt saltindhold i jorden er derfor en anden afgørende faktor i strandengens økologi.

jordvæskens ionsammen- sætning

De kvantitativt vigtigste ioner i havvandet er natrium og klor samt sulfat og magnesium. De tilførte ioner vil dels bindes til jordbundens kolloider, og dels findes opløst i jordvæsken, hvis kemiske sammensætning dermed kommer til at ligne havvandet.

Den høje saltholdighed har nogle vigtige konsekvenser for planterne på strandengen. For det første betyder det høje natrium-indhold, at en leret jords struktur ændres, således at jorden gøres vanskeligt gennemtrængelig for vand og luft.

For det andet findes ionerne i jordvæsken i en sammensætning, der ikke er gunstig for planterne. Således kan især natrium og klor forekomme i koncentrationer, der er giftige for planterne, og som betyder, at vigtige næringsstoffer som f.eks. kalium ikke kan optages i tilstrækkelig mængde.

problemer med vandoptagelsen

For det tredje betyder de høje saltkoncentrationer, at planterne vil have problemer med at optage vand. Det skyldes, at det osmotiske potentiale i jordvæsken på grund af det opløste salt er lavt, i havvand omkring -20 - -25 bar. Se box 4.3. Vand bevæger sig fra et punkt med højt osmotisk potentiale imod et punkt med lavere osmotisk potentiale. Det er derfor nødvendigt for planterne at de kan opbygge et internt osmotisk potentiale, der er lavere end potentialet i jordvæsken. Er planterne ikke i stand til det, kan de ikke optage vand og vil dø, d.v.s. de vil ikke være i stand til at konkurrere i det salte miljø.

saltplanternes tilpasning

De plantearter, der kan trives på strandengen, kaldes saltplanter eller halofyter. Der er imidlertid stor forskel på de forskellige arters evne til at tilpasse sig saltet.

en saltpande

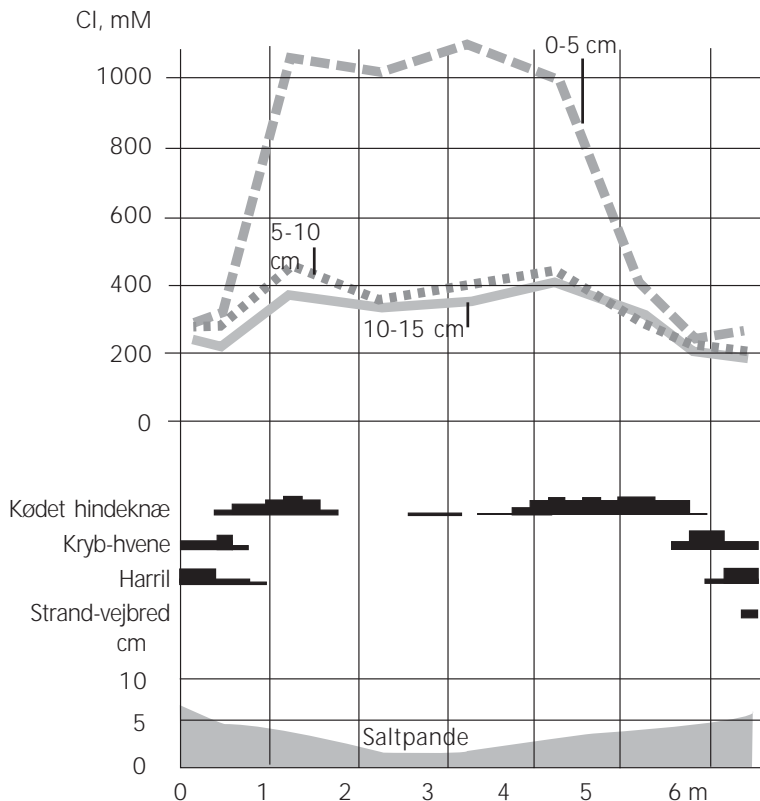
Figur 4.8 viser en saltpande, hvor havvandet efter højvande fordamper og efterlader en høj saltkoncentration. Den øverste kurve viser, at saltet opkoncentreres i de øverste 5 cm af jorden. Desuden er der vist fire strandengsarters fordeling omkring saltpanden. Man ser, at bunden af saltpanden stort set er bar på grund af den høje saltkoncentration, men at arterne iøvrigt fordeles sig forskelligt i relation til saltkoncentrationen. Der er således forskel på arternes salttolerance, med *kødet hindeknæ* som den mest salttålende og *strand-vejbred* som den mindst salttålende.

BOX 4.3. Det osmotiske potentiale

Det osmotiske potentiale er en komponent i vandpotentialet, der er et udtryk for, hvorledes vand vil bevæge sig. Enheden for vandpotentialet er bar. Vand vil altid bevæge sig fra et punkt med højere vandpotentiale til et punkt med lavere (mere negativt) vandpotentiale.

Det osmotiske potentiale er den del af vandpotentialet, der skyldes de stoffer, der er opløst i vand. Jo højere koncentration af opløste stoffer er, jo lavere er vandpotentialet. Vand vil således bevæge sig fra et medium, f.eks. en jordbund, med en vis koncentration af opløste stoffer, til et medium, f.eks. en plantero, med højere koncentration af opløste stoffer (= lavere osmotisk potentiale).

Figur 4.8. Tværsnit af en lavning i en salteng ved Østersøen. Nogle arters forekomst (dækningsgrad) er sat i relation til klorkoncentrationen i jordvæsken for forskellig jorddybde samt til jordoverfladens relief. Bunden af lavningen er en næsten vegetationsløs saltpande, hvor klorkoncentrationen på grund af fordampning er opkoncentreret i det øverste jordlag. Efter Tyler 1971.



BOX 4.4. Saltplanternes regulering af deres interne saltkoncentration

Selektiv ionoptagelse - Generelt har rødderne af højere planter evne til selektivitet m.h.t. i hvilket forhold de forskellige ioner optages. Det gælder også for saltplanterne. Optagelse af NaCl via transpirationsstrømmen bliver således reguleret af en barriere i rodsystemet.

Fortyndning af salt ved vækst eller ved sukkulens - Reduktion af saltkoncentrationen ved plantens vækst er kendt. Mere kendt under danske forhold er fortyndning af saltkoncentrationen ved sukkulens, d.v.s. en gradvis udvikling af et vandvæv, hvori saltkoncentrationen kan holdes nede under tolerancegrænsen. Dette kendes f.eks. hos kveller (figur 4.9), strandgåsefod, hindekne og i større eller mindre grad hos talrige andre strandensarter.

Saltudskillende kirtler - Talrige strandensarter har udviklet saltudskillende kirtler på bladene, hvorigennem saltkoncentrationen i plantevævet kan reduceres. Eksempler på danske arter er sandkryb (figur 4.10), vadegræs, hindebæger, engelskgræs m.fl. Saltudskillelsen er en aktiv, energikrævende proces.

Afkastning af ældre organer - Hos arter uden saltkirtler og med kun ringe udvikling af sukkulens, kan store mængder af salt deponeres i ældre organer, f.eks. i blade, der derefter afkastes. Dette kendes hos f.eks. strand-asters og harril.



Figur 4.9. To saltplanter, kveller og vadegræs, på vaden udenfor det fremskudte dige ved Højer. Kveller regulerer saltkoncentrationen i planten ved hjælp af sukkulens; vadegræs ved hjælp af saltudskillende kirtler.



Figur 4.10. Sandkryb, en salttålede plante, der regulerer saltkoncentrationen ved hjælp af saltudskillende kirtler.

lavt osmotisk potentiale

Saltplanternes salttolerance og forskellen mellem arterne kommer i stand ved hjælp af forskellige mekanismer. En af saltplanternes vigtigste egenskaber er som nævnt, at de kan opbygge et lavt internt osmotisk potentiale. Det opnås ved, at planterne gennem rødderne optager uorganiske ioner fra jordvæsken, især natrium og klor, men også ved at de internt er i stand til at syntetisere organiske stoffer.

salttolerance

Også saltplanterne har imidlertid en øvre grænse for, hvor høj en intern saltkoncentration, de kan tåle. Planterne har derfor behov for at kunne regulere saltkoncentrationen. Reguleringen sker på forskellig måde hos de forskellige arter (se f.eks. figur 4.9 og 4.10). Den kan foregå ved selektiv ionoptagelse, ved fortynding af saltet gennem vækst eller ved udvikling af sukkulens, ved udskillelse af salt gennem saltkirtler, ved hjælp af transpirationsnedsættende, xeromorfe (tørkeprægede) strukturer samt ved afkastning af ældre, saltfyldte organer. Se box 4.4.

Saltindholdets betydning for planternes fordeling på strandengen

Hvad angår de hydrologiske forhold på strandengen har vi set, at der findes en stort set ensrettet gradient med stigende terrænhøjde. Det er nærliggende at antage, at der findes en tilsvarende gradient for saltindholdet, der kan medvirke til at forklare plantesamfundenes zoner på strandengen.

tre strandenszoner

En sådan saltgradient har gennem mange år været lagt til grund ved studiet af strandengenes vegetation. Her i landet har man, efter V.M. Mikkelsen, i hovedtræk opereret med tre geolittorale zoner (figur 4.11): en nedre, stærk salt zone med en saltkoncentration i jordvæsken på 25-40 o/oo, domineret af *strand-annelgræs*; en mellemste, mellemsalt zone med en saltkoncentration på 10-25 o/oo, domineret af *harril*; og en øvre, svagt salt zone med en saltkoncentration på 2-10 o/oo, karakteriseret af bl.a. *jordbær-kløver*. Og på basis af strandensarternes forekomst i de forskellige zoner har Johs. Iversen inddelt strandensarterne i salttolerance- eller halobiotyper. Se box 4.5.

Nyere undersøgelser viser, som vi så i kap. 2, at der ikke nødvendigvis findes en ensrettet saltgradient op gennem strandengen, der entydigt kan forklare zoneringsen, men snarere, at 1) saltindholdet i strandengens nedre del er højt, men meget variabelt i tid og sted, og 2) at saltindholdet i strandengens øvre del er lavt og aftagende op imod grænsen mellem geolittoralzonen og epilittoralzonen. Se figur 4.12.

BOX 4.5. Johs. Iversens halobiotyper

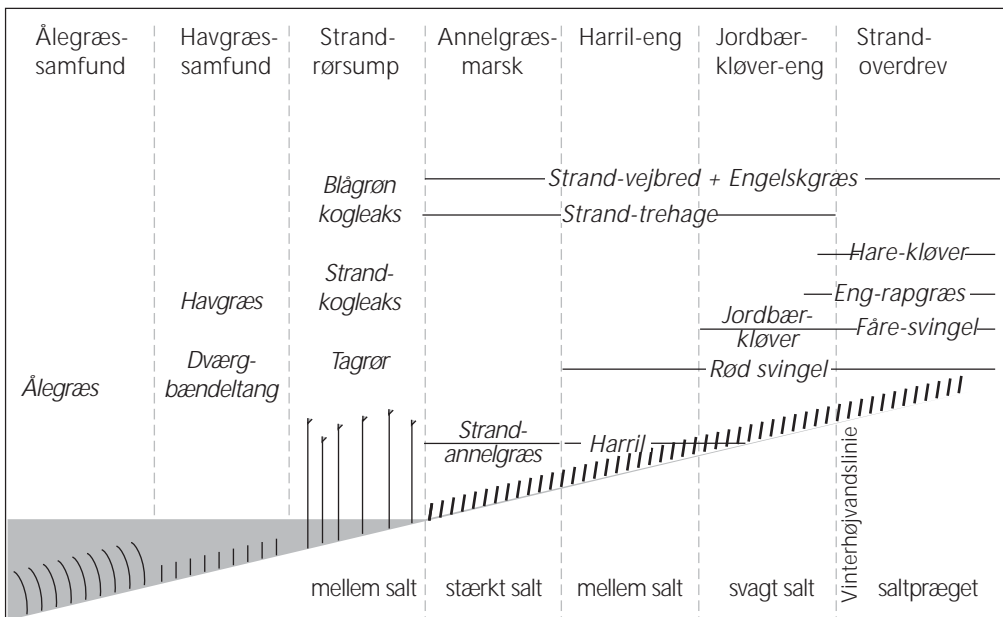
Efter strandensarternes forekomst i strandenszonerne er arterne blevet henført til salttolerancetyper, halobiotyper:

Hovedtyperne er

Euhalobe arter - forekommer fortrinsvis i strandens nedre, stærktsalte zone. Hertil f.eks. strand-annelgræs, strandgåsefod, kveller, vingefrøet hindeknæ, stilket og stilkløs kilebæger.

Mesohalobe arter - forekommer fortrinsvis i strandens mellemste, mellemsalte zone. Hertil f.eks. harril og sandkryb.

Oligohalobe arter - forekommer fortrinsvis i strandens øvre, svagtsalte zone. Hertil f.eks. jordbærkløver, strandtusindgylden, smalbladet kællingetand, fjernakset star og strand-rødtop.

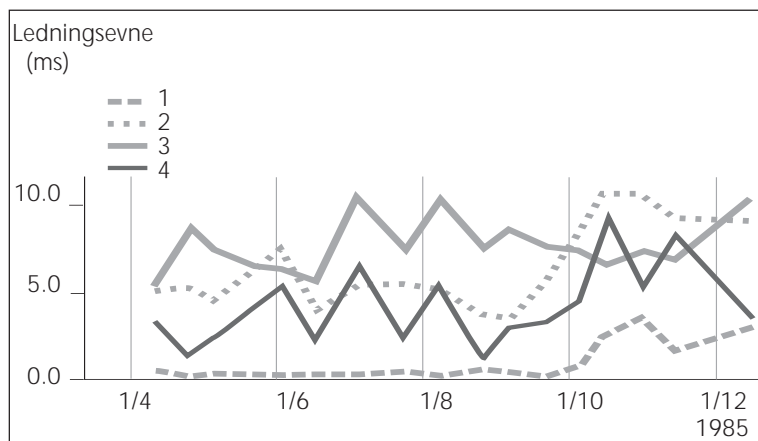


Figur 4.11. Plantesamfundene på græssede strandenge ved Isefjorden. Efter Mikkelsen 1949b.

saltet selekterer

Konklusionen vedrørende saltets betydning for strandengens flora er, at tilstedeværelsen af salt i jordbunden udøver en meget stærk selektion på hvilke arter, der er i stand til at konkurrere i strandengsmiljøet. Det forholder sig imidlertid sådan, at kun få af strandengens planter rent fysiologisk synes at foretrække salt bund. Dyrkningsforsøg viser således, at de fleste strandengsarter trives bedre på saltfri bund. At strandengsarterne forekommer netop hvor de gør, er derfor overvejende et spørgsmål om konkurrence. Det skal forstås på den måde, at strandengsarterne i naturen bliver udelukket fra saltfri bund af ikke-salttålende arter, som til gengæld ikke kan klare sig på den salte bund.

Den anden del af konklusionen er, at arternes (og plante-samfundenes) fordeling indenfor strandengen bestemmes af oversvømmelseshyppigheden, saltindholdet og de hydrologiske forhold i kombination, og at saltindholdet i den henseende ikke er vigtigere end de øvrige faktorer.



Figur 4.12. Svingninger i saltindholdet i jorden, målt som ledningsevne, i fire strandengssamfund langs en terrængradient på Ølsemagle Revle, Køge Bugt. Efter Vestergaard (1994).

1: Øvre geolittoral (rød svingel), 2: øvre-mellem geolittoral (rød svingel med strand-kogleaks), 3: nedre-mellem geolittoral (strand-kogleaks med kryb-hvene), 4: Nedre geolittoral (strand-kogleaks med kryb-hvene).

Saltindholdet svinger meget i løbet af året, men er mest konstant på den øverste del af strandengen, hvor saltindholdet er lavest. Det højeste saltindhold findes ikke på strandengens nederste del, men ca. 1/3 oppe på strandengen.

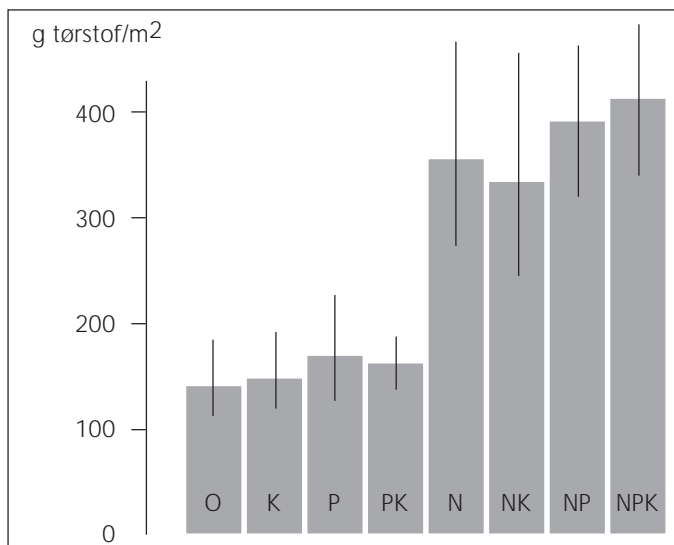
Strandengens næringsstofforhold og produktivitet

Strandengen anses for at være et naturligt næringsrigt eller eutroft system. Plantesamfundene i strandengen er således blevet karakteriseret som overflodssamfund, hvor der er rigeligt af de fleste essentielle næringsstoffer. Det skyldes, at havvandet, der oversvømmer strandengen ved højvande, er rigt på plantenæringsstoffer med undtagelse af kvælstof. Og netop kvælstof har vist sig at være begrænsende for strandengplanternes vækst.

Gødskningsforsøg

Undersøgelse af, om et bestemt næringsstof virker begrænsende for en given vegetationstype, kan foretages ved hjælp af gødskningsforsøg. Et sådant forsøg er blevet udført af Arne Jensen, Gitte Blicher-Mathiesen og Karin Skovhus fra Århus Universitet på en strandeng på Skallingen, domineret af *strand-annelgræs*. Her undersøgte man effekten på planteproduktionen af gødskning med kvælstof, fosfor og kalium hver for sig og i kombination. Udbyttet af plantemateriale (g tørvægt pr. m²) er vist på figur 4.13. Gødsning med kvælstof alene eller i kombination med fosfor og/eller kalium gav samme udbytte, som var godt og vel dobbelt så højt som udbyttet i de felter, der ikke var blevet gødsket med kvælstof. Gødsning med fosfor og kalium hver for sig eller i kombination gav ikke højere udbytte end kontrolfelterne. Resultatet viser, at det naturlige indhold af kvælstof i strandengsjorden begrænser planteproduktionens størrelse, mens dette

Figur 4.13. Udbytte af plantemateriale i g tørvægt pr. m² ved gødsning med kvælstof (N), fosfor (P) og kalium (K) enkeltvis og i kombination i et strand-annelgræssamfund på Skallingen. Gødningen blev tilført 21/6 1986 og plantematerialet blev afhøstet 21/9 1986. O er kontrolfelter. De lodrette streger angiver 95% konfidensgrænser. Fra Jensen et al. 1987.



ikke er tilfældet for fosfor og kalium, som således synes at findes i rigelige mængder.

kvælstoffiksering

En anden mulighed for kvælstoftilførsel til strandengen end med havvandet, er fiksering af atmosfærens kvælstof ved hjælp af fritlevende blågrønalger og fritlevende eller symbiontiske bakterier. Kvælstoffikserende blågrønalger kan forekomme hyppigt i jordoverfladen i loer og lavninger og på lysåbne pletter i strandengen og kan på årsbasis tilføre op til omkring 30 kg kvælstof pr. ha. I sammenhængende strandengsvegetation, hvor planterne skygger jordoverfladen, er blågrønalgerne kvælstoffiksering væsentligt lavere; her forøges til gengæld bidraget fra kvælstoffikserende bakterier.

På den højereliggende, mere aerobe og mindre salte del af strandengen kan kvælstoffikserende knoldbakterier, knyttet til rodknolde af ærteblomstrede karplanter spille en betydelig rolle i kvælstofforsyningen. På græsset strandeng, domineret af *hvidkløver* eller *jordbær-kløver*, har man således anslået en årlig kvælstoffiksering på omkring 35 kg kvælstof pr. ha.

denitrifikation

Hvor meget af den fikserede kvælstof, der kommer strandengsplanterne til gode, er dog et åbent spørgsmål. På grund af de anaerobe forhold i jorden går måske størstedelen af kvælstoffet igen tabt til atmosfæren ved denitrifikation.

tørstofproduktion

Når strandengen beskrives som et overflodssamfund, kunne man tro, at tørstofproduktionen på strandengen er særligt høj sammenlignet med produktionen i f.eks. ferske fugtigbunds-samfund. Tabel 4.1 viser, at nettoproduktionen, målt som g tørstof pr. m², på strandengen varierer meget fra samfund til samfund, men at den er lavere end på den næringsrige eng.

høj respiration

En medvirkende årsag til den relativt lave nettoproduktion på strandengen kan være, at respirationen er høj. Således er der i vadegræs-vegetation i England fundet en respiration på helt op til 70% af bruttoproduktionen. Den høje respiration kan bl.a. skyldes, at planternes tilpasning til de salte omgivelser, f.eks. funktionen af de saltudskillende kirtler, er meget energikrævende.

tidsmæssig forskel

Udover at der er forskel mellem de forskellige strandengssamfund m.h.t. samlet tørstofproduktion, er der også forskel på den tidsmæssige fordeling af produktionen af tørstof i forskellige samfund. Således fandt Arne Jensen og hans medarbejdere ved undersøgelse på forskellige lokaliteter i Vestjylland (figur 4.14), at harril-strandengen havde en forholdsvis stor del af sin pro-

Tabel 4.1

Tørstofproduktion på nogle ugræssede og ugødskede strandengs- og ferskengssamfund. Tallene viser biomassen i august måned i g tørstof pr. m². (1): Jensen et al. (1987), (2): Vøstergaard (upubliceret), (3): Madsen (1987).

	g/m ²
Strandengssamfund, Plet Enge (1):	
Harril	280
Strand-annelgræs	250
Strandengssamfund, Skallingen (1):	
Harril	180
Strand-annelgræs	100
Strandengssamfund, Ølseagle Revle (2):	
Rød svingel, øvre geolittoral	385
Rød svingel, mellem geolittoral	697
Rød svingel og tagrør, øvre geolittoral	500
Rød svingel og tagrør, mellem geolittoral	419
Strand-kogleaks-sump, nedre geolittoral	351
Tagrør-sump, nedre geolittoral	582
Overgangsrigkær, Torpet Mose (3):	710-760

duktion tidligt på vækstsæsonen, mens annelgræs-strandengen havde en forholdsvis større del af sin produktion noget senere på sæsonen.

Græsningens betydning for strandengene

Sammen med terrænets højde over middelvandstanden er landbrugsmæssig udnyttelse i form af græsning og slæt den faktor, der betyder mest for fordelingen af arterne og plantesamfundene på strandengene. Således er græsning og/eller slæt en forudsætning for opretholdelse af strandengene som lavtvoksende, artsrige saltenge, og den typiske saltengszonering er i høj grad betinget af kontinuerlig udnyttelse.

græssende dyr

Græsning med kreaturer, får, heste og tamgæs er den udnyttelsesform, som gennem tiden har været og stadig er mest anvendt på strandengene. Kreaturgræsning er mest udbredt - oftest med ungkreaturer, da disse ikke kræver så meget tilsyn som køer. Græsning med får anvendes især på marskforlandet i Vadehavet, i de øvrige dele af landet i mindre omfang. Af mindre betydning er græsning med heste. Heste anvendes fortrinsvis til græsning på de mest tørre dele af strandengen, da de på grund af deres vægt let træder vegetationen i stykker. Græsning med tamgæs har næppe nogen i nutidens landbrug. Derimod græsses en del strandengsarealer, først og fremmest i Jylland, af vilde gåsearter. Græsningens påvirkning af strandengens vegetation og jordbund

græsnings- trykket

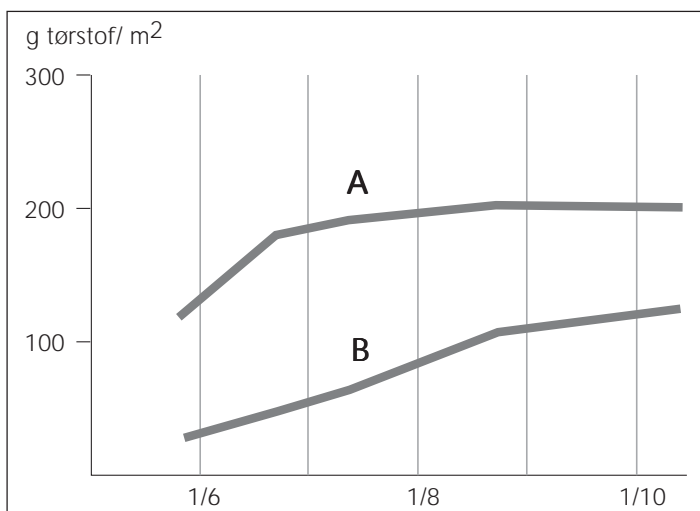
- græsningstrykket - afhænger af tre faktorer: hvilken dyreart, der er tale om, antallet af græssende dyr pr. arealenhed samt græsningsperioden. Derudover vil også græsningsarealets beliggenhed og tilgængelighed spille en rolle for, hvor intensivt det udnyttes. I praksis bruges begrebet græsningstryk oftest alene om antallet af græssende dyr pr. arealenhed.

Græsningsperioden strækker sig her i landet for det meste fra midten af maj til midten af oktober.

Antallet af dyr, der kan eller bør græsse på et givet areal, afhænger af mange faktorer. For det første, om formålet med græsningen alene er et økonomisk udbytte, eller om der tillige er tale om opretholdelse af en artsrig vegetation som led i naturpleje. Dernæst om der bliver gødsket på arealet. Gødskning vil give en højere planteproduktion og dermed mulighed for flere dyr, men vil også resultere i en mindre artsrig vegetation. Endelig vil antallet af dyr afhænge af, hvilken dyreart der vælges.

De forskellige dyrearter påvirker vegetationen i forskellig grad, bl.a. afhængig af dyrenes vægt. For at muliggøre en sammenligning af græsningstrykket mellem arealer, der afgræsses af forskellige dyrearter, vil det derfor være nyttigt, hvis antallet af dyr pr. arealenhed kan udtrykkes ved en fælles regneenhed. Da græsning med ungkreaturer i vore dage er den mest udbredte form for græsning på strandengene, vil det være naturligt at benytte 'antal ungkreaturer pr. ha' som en sådan enhed. Følgende omregningsfaktorer er blevet foreslået for strandengene: 1 ammeko = 2 ungkreaturer; 1 får = 0.25 ungkreaturer; 1 hest = 1.5 ungkreaturer.

Figur 4.14.
Gennemsnitsværdier for udbyttet af plantemateriale akkumuleret gennem vækstsæsonen 1986 i et ugødsket harrilsamfund (A) og et ugødsket strandannelgræs-samfund (B) på Skallingen. Efter Jensen et al. (1987).



**græsningstryk
på danske
strandenge**

Hvor stort er græsningstrykket på strandenge i Danmark? Figur 4.15 viser som eksempel forholdet mellem antal dyr pr. ha, udtrykt som ungkreaturer, og græsningsarealets størrelse på 20 lokaliteter i det sydøstlige Danmark. Antallet af ungkreaturer pr. ha varierer meget, fra 0.5 til mere end 7 pr. ha. Selv om der kan være forskel på græsningsperiodens længde fra lokalitet til lokalitet, viser tallene alligevel, at der er stor forskel på, hvor intensivt strandengene udnyttes.

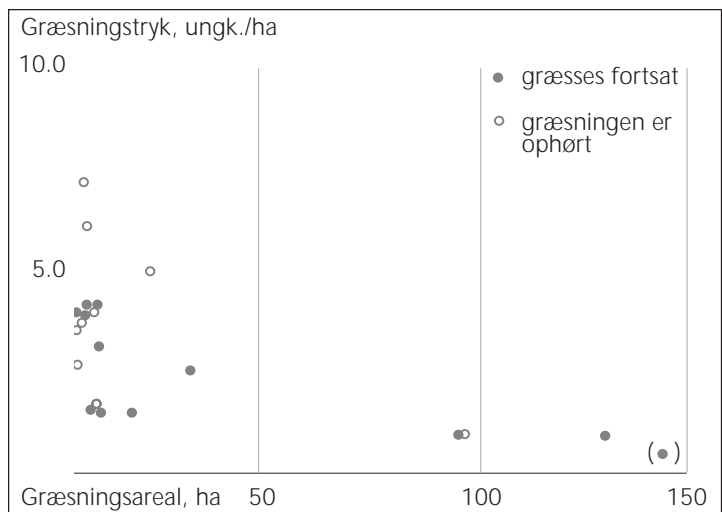
**små arealer: højt
græsningstryk**

Små arealer, der drives af en enkelt landmand, ser ud til at blive udnyttet, eller blev før i tiden udnyttet, mest intensivt, men da ofte i forbindelse med gødskning, og formentlig suppleret med tilskudsfordring. Til gengæld er det mest på de små arealer, at græsningen gennem de senere årtier er blevet opgivet.

**store arealer
udnyttes
ekstensivt**

På store arealer, der drives af en enkelt ejer eller af flere ejere som fællesgræsning, er udnyttelsen mere ekstensiv; antallet af dyr er betydeligt lavere, 0.5-1 ungkreaturer pr. ha. Og der er tendens til, at græsningen oftere opretholdes på de store arealer end på de små arealer. Som eksempler på store græsningsarealer, hvor antallet af græssende dyr pr. ha er lavt, ca. 0.5 ungkreaturer pr. ha, kan nævnes Saltholm, hvor græsningen drives af mange ejere som fællesgræsning, og Skallingen, hvor staten står for græsningen.

Figur 4.15.
Græsningstrykket og tendensen til at græsningen ophører på strandenge i Sydøstdanmark i relation til græsningsarealets størrelse. Efter Vestergaard (1998). Jo større strandengen er, jo mindre er risikoen for at græsningen bliver opgivet, og jo lavere er græsningstrykket. Saltholm (1130 ha) er medtaget i parentes.



Græsningens påvirkning af vegetation og jordbund

De græssende dyrs påvirkning af plantedækket og jordbunden på strandengen er af Arne Jensen blevet sammenfattet i følgende punkter: 1) afløvning og oprodning af planterne, 2) fjernelse af næringsstoffer og organisk materiale, 3) deponering af urin og fast gødning, 4) trampning. Desuden spiller dyrenes græsningsadfærd, herunder hvilke plantearter, de særligt udvælger sig, en vigtig rolle for vegetationens sammensætning.

afløvning og oprodning

Den vigtigste direkte effekt af græsningen er reduktion af plantedækkets overjordiske biomasse. Derved hæmmes planternes reproduktion, idet såvel mængden af blomstrende skud som planternes vegetative dele reduceres. Hvor jordbunden er fugtig og blød, medfører græsningen, at planternes rødder og rhizomer rives op og beskadiges.

Men afløvningen har også positive effekter. Fjernelse af plantemateriale medfører således, at planternes nedre skud og blade får forlænget deres levetid, og at der kommer mere lys til jordoverfladen, hvilket kan resultere i bedre mulighed for frøspiring og forøget vækst af kvælstoffikserende blågrønalger. Desuden kan afløvningen forbedre vandforsyningen til de tilbageværende plantedele ved nedsættelse af evapotranspirationen.

forøget produktivitet

En vigtig effekt af græsningen er, at de tilbageværende planters overjordiske produktivitet forøges. Det skyldes, at der flyttes ressourcer fra planternes underjordiske biomasse til de tilbageværende overjordiske dele, hvorved deres vækst forøges. Konkrete undersøgelser har påvist en forøgelse af den overjordiske produktivitet på 35-77% på grund af græsning.

omsætning af næringsstoffer og organisk materiale

Græsningen stimulerer omsætningen af organisk stof og næringsstoffer på strandengen. Ved græsningen fjernes organisk materiale og næringsstoffer som sekundær produktion, og en stor del af kulstoffet i det konsumerede materiale returneres til atmosfæren ved dyrenes respiration. Cirkulationen af mineralnæringsstoffer kan blive forøget fem til ti gange på grund af græsningen. Derved forøges imidlertid risikoen for, at næringsstofferne bliver udvasket. Nettovirkningen af græsningen for næringsstofomsætningen på strandengen er i de fleste tilfælde negativ, idet en del næringsstoffer fjernes ved sekundær produktion og en del bliver udvasket.

***deponering af
urin og fast
gødning.***

Store mængder af de plantenæringsstoffer, især kvælstof, fosfor og kalium, dyrene optager ved græsningen, bliver dog returneret til strandengen i form af urin og fast gødning. Således angives det, at mere end 90% af de næringsstoffer, der bliver konsumeret af et græssende dyr bliver returneret. Næringsstofferne i urinen er umiddelbart tilgængelige for planterne; næringsstofferne i den faste gødning er tilgængelige ret kort tid efter deponeringen.

***flytning af
næringsstoffer***

Desuden medfører de græssende dyrs adfærd, at der sker en rumlig omfordeling af næringsstofferne indenfor strandengsområdet, græsser fortrinsvis på de lavere, mere fugtige dele af engen; men derefter bevæger de sig op på de højereliggende dele af engen for at hvile og tygge drøv. Som følge deraf deponeres urin og gødning fortrinsvis på de højereliggende arealer. Derved flyttes næringsstofferne fra den lavere del til den højere del af strandengen.

dyrenes tramp

En vigtig virkning af græsningen er dyrenes påvirkning af strandengens mikrotopografi samt jordbundens fysiske struktur og kemiske karakteristika.

Dyrenes færdsel presser jorden sammen. Derved formindskes jordens porevolumen og vandpermeabilitet, hvorved dræningen efter højvande forsinkes.

Hvor jordbunden er leret og vandindholdet højt, d.v.s. på den nedre, fugtige del af saltengen, bevirker dyrenes tramp, at humuslaget brydes, og at overfladen trædes op i 10-30 cm høje tuer. Tuedannelsen forstærkes af, at kreaturerne har for vane kun at træde i hullerne, hvorved disse bliver endnu dybere, og af at planterne fortrinsvis vokser på tuerne. Ved tuedannelsen sker der en kraftig æltning af jorden mellem tuerne, således at jordens struktur ødelægges og dræningen yderligere forringes. Derved ændres den kemiske tilstand af jordbunden mellem tuerne i retning af højere saltindhold og anaerobe forhold med deraf følgende svovlbrintedannelse.

En effekt af sammentrædningen af jorden er tillige, at denitrifikationen forstærkes på grund de anaerobe forhold, der skyldes, at tilgangen af ilt til jordbunden hæmmes. Tab af kvælstof til atmosfæren ved denitrifikation er derfor større på græssede end på ugræssede strandenge.

Dyrenes tramp påvirker også strandengsvegetationens produktivitet. Det har vist sig, at den fysiske skade på planternes skud og rødder kan reducere produktiviteten med omkring 50-60%.

Græsningen kan således virke såvel forøgende som reducerende på strandengens produktivitet. Hvilken vej det går i det

konkrete tilfælde, vil afhænge af græsningstrykket. Hvis det er for højt, vil der være risiko for, at produktiviteten går ned.

myretuer En indirekte virkning af græsning gennem lang tid er, at strandoverdrevet og den øvre del af saltengen koloniseres af myrearter, mest *gul engmyre* (*Lasius flavus*), der bygger karakteristiske, kuppelformede, op til 30-40 cm høje myretuer. Myretuerne har stor betydning for den botaniske diversitet på strandengen. Myretuerne afviger fra omgivelserne ved, at jorden er mere løs og vel-drænet, ved større variation i mikroklima og ved lavere oversvømmeshyppighed. Derfor huser myretuerne plantearter, som ikke findes i tuernes umiddelbare omgivelser. Flere arter regnes for særligt karakteristiske for myretuer på strandenge, f.eks. *strand-firling*, *smalbladet hareøre* og *fliget vejbred*. *Gul engmyre* og dens tuer behandles nærmere i kapitel 6.

Dyrenes græsningsadfærd

Når dyrene græsser, udvælger de deres føde på basis af føle-, syns- og lugtesansen. Hvilke egenskaber ved planterne er det, der gør, at nogle arter foretrækkes, mens andre arter vrages af de græssende dyr?

arter, der foretrækkes, og arter, der vrages

Arter, der foretrækkes, er de letfordøjelige med et højt indhold af næringsstoffer og protein. Tilsyneladende virker også højt saltindhold tiltrækkende. På strandengene synes især *strand-annelgræs*, *strand-trehage*, *strand-vejbred*, *rød svingel* og *strand-asters* at blive græsset hyppigt.

Arter, der vrages, er bl.a. grove arter, f.eks. *mose-bunke* på ferskvandspåvirkede steder; arter med torne, f.eks. *strand-krageklo*; bitre arter og giftige arter.

selektivitet

Der er imidlertid betydelig forskel på, hvor selektive dyrearterne er, og hvilke planter de hver især undgår eller foretrækker.

får

Får er meget selektive og kan udvælge sig enkelte blade, f.eks. på stikkende arter. De kan bide små mundfulde af vegetationen og græsser græsdominerede samfund ned i en ensartet, lav højde. Får vrager ikke vegetation, der er påvirket af kreaturgødning, og de foretrækker planter med let bitter smag, hvorfor de gerne æder en del af de arter, der vrages af kreaturerne. Der er dog stor forskel på de enkelte fåreracers fødevalg og græsningsadfærd.

kvæg

Kvæg er ikke særligt selektive i deres græsning, idet de æder

store totter vegetation i hver mundfuld. Kreaturerne vandrer langsomt gennem engen og tager successive mundfulde ved at rulle tungen om et bundt planter og rive dem løs. Hvis planterne er godt rodfæstede, brækker bladene af; men mange planter, specielt hvis de gror på bløde sedimenter, bliver trukket op med rode ved denne græsningsmåde. Visse grove arter, f.eks. *katteskæg*, *mose-bunke*, *lyse-siv* og *knop-siv*, vrages af kreaturerne. Kreaturerne undgår pletter, der er påvirkede af fast gødning, i en længere periode. En eng, der græsses af kvæg, giver derfor et langt mere heterogent indtryk end en fåregræsset eng. Urinpletter vrages kun i kortere tid, og foretrækkes derefter på grund af et højere kvælstofindhold i planterne.

heste Heste påvirker vegetationen mere end får og kvæg. De er i stand til nøje at udvælge særligt attraktive plantedele og kan bide tæt til jorden. De udvælger friske, grønne spirer og græsser det foretrukne areal ned til en lav, grøn plæne. Til gengæld er slideffekten stor, da heste bevæger sig mere omkring end andre dyrearter, og da de på grund af deres vægt relativt let træder vegetationen og humuslaget i stykker. Da heste afbider græsset meget tæt ved jorden, og tillige, hvis der er mangel på foder, rykker planterne op med rødder eller skraber planterødder op ved hjælp af forbenene, kan græsningen resultere i, at græstørven ødelægges, specielt hvis hestene går på små arealer.

Hestene koncentrerer deres gødningsdeponering på få større områder inden for græsningsarealet og begunstiger derved næringskrævende plantearter.

Planternes tolerance overfor græsning

Der er i Danmark, såvel som i udlandet, udført en hel del undersøgelser, der beskæftiger sig med strandensarternes tolerance overfor græsning. Undersøgelserne bygger fortrinsvis på iagttagelser af, hvilke arter der fremmes eller begunstiges i konkurrencen under græsning, og hvilke arter der hæmmes, evt. elimineres ved græsning.

Der er stor forskel på de forskellige arters tolerance overfor græsning. Alene det forhold, at nogle arter foretrækkes, mens andre arter vrages af kreaturerne, er af stor betydning. Men der er også andre faktorer, der kan være medvirkende til, at en art er tolerant overfor græsning. Arne Jensen opregner ialt ti forhold, der er relateret til arternes morfologi, næringsstoføkonomi, reproduktion, evne til genvækst og tolerance overfor tramp og deponering af gødning. Se box 4.6.

BOX 4.6 Egenskaber, der gør plantearter tolerante overfor græsning

1. at planterne er i stand til at tåle afløvning, d.v.s. tab af blade, skud og reproduktive organer i løbet af vækstsæsonen
2. at rodsystemet er stærkt nok til at modstå oprodning
3. at plantens morfologi sikrer, at der er tilstrækkeligt med bladareal til fotosyntese, selv under højt græsningstryk
4. at planterne har relativt meget underjordisk biomasse og oplagringsorganer
5. at planten er i stand til hurtigt at reallokere næringsstoffer og assimilere kulstof
6. at planten har hurtig genvækst efter afbidning
7. at planten kan opretholde sin reproduktion efter afbidning, enten ved frø eller ved vegetativ formering
8. at planten kan tåle tramp
9. at planten kan tolerere deponering af gødning, eller alternativt kan kolonisere et naboområde
10. at planten kan tolerere deponering af urin.

Efter Jensen (1985)

BOX 4.7

Nogle strandengsplanter, der fortrinsvis fremmes ved græsning

Engelskgræs
Enskælet Sumpstrå
Fliget Vejbred
Strand-Vejbred
Harril
Hvid-Kløver
Jordbær-Kløver
Kryb-Hvene
Kveller
Kødet Hindeknæ
Vingefrøet Hindeknæ
Sandkryb
Stilket Kilebæger
Strand-Annelgræs
Strandgåsefod
Strand-Trehage

Nogle strandengsplanter, der fortrinsvis hæmmes ved græsning

Alm. Kvik
Blågrøn Kogleaks
Strand-Kogleaks
Tagrør
Engelsk Kokleare
Læge-Kokleare
Slangetunge
Spyd-Mælde
Stilkløs Kilebæger
Strand-Asters
Strand-Malurt
Udspilet Star
Vadegræs

Delvis efter Würtz Jensen (1988)

arter der fremmes

I box 4.7 findes en liste over arter, der hhv. fremmes og hævnes ved græsning. Mange af de arter, der fremmes ved græsning, er naturligt nok netop arter, der er karakteristiske for græssede saltenge, f.eks. flerårige arter som *harril*, *kryb-hvene*, *sandkryb*, *strand-annelgræs*, *jordbær-kløver*, *strand-trehage* og *strand-vejbred*. Flere af disse arter har en stor del af deres biomasse koncentreret nær jordoverfladen, hvorfor de er mindre sårbare overfor afbidning. Men også énårige arter som *kveller* og *strandgåsefod* fremmes. Det skyldes dels, at græsningen reducerer konkurrencen fra de flerårige arter, dels at græsningen skaber vegetationsløse pletter, hvor de énårige arter kan spire og etablere sig. Dette begunstiger også en flerårig art som *strand-vejbred*. Dens frøsætning reduceres ganske vist af græsningen; men til gengæld forøges overlevelsen hos *strand-vejbreds* kimplanter. Adskillige af strandrørsumpens arter vrages af heste. Sjældne arter som *læge-stokrose*, *vild selleri* og *strand-loppeurt* forekommer således på hestegræssede saltenge i landets sydøstlige egne.

arter der hævnes

Arter, der hævnes af græsning, er arter, der ikke tåler, at en stor del af deres overjordiske skud fjernes. Det gælder f.eks. rørsumpplanterne *tagrør*, *strand-kogleaks* og *blågrøn kogleaks*. Desuden kan nogle arter blive skadet fysisk ved tråd, eller deres vækst hævnes ved sammentrædning af jorden og deraf følgende ringe iltmængde. Det gælder f.eks. for *strand-malurt* og *stilkløs kilebæger*.

indifferent arter

Andre arter synes at være overvejende indifferente overfor græsning. Disse arter optræder derfor på såvel græssede som ugræssede strandenge. Det gælder f.eks. *rød svingel* og *tæt blomstret hindebæger*. I virkeligheden forekommer mange strandengsarter både under græssede og ugræssede forhold; blot er deres fremtrædelsesform, f.eks. størrelse og blomstring samt dominansforhold forskellig.

Som konklusion skal fremhæves græsningens afgørende betydning for strandengenes vegetation. Dels forrykkes konkurrenceforholdet mellem plantearterne på grund af arternes forskellige tolerance overfor og tilpasning til græsning. Derved ændres strandengens artssammensætning og vegetationstruktur. Således er vegetationszonerne væsentligt mere distinkte på græssede end på ugræssede strandenge. Dels påvirker græsningen strandengens mikrotopografi og jordbundsforhold, hvorved antallet af mikrohabitater på strandengen forøges - der bliver voksemulighed for flere arter.

Slæt - hvorved adskiller det sig fra græsning?

Tidligere var høproduktion i form af høslæt et væsentligt element i landbrugets husdyrhold. Også strandengene har i et vist omfang været udnyttet til høslæt. Gennem de senere årtier har slæt på strandenge dog været stærkt på retur, og anvendes i vore dage især til friskslået græs til grovfodring, til grøntpilleproduktion og i et vist omfang til ensilage.

Høslæt på strandenge foretages i reglen midt i juli måned og efterfølges ofte af græsning. Slæt udføres fortrinsvis på de mere tørre dele af strandengen (figur 4.16), men forenes ikke godt med forekomsten af *gul engmyre* og dens tuer, da disse ikke kan undgå at blive beskadiget, især ved maskinel slåning.

slættets virkning på vegetation og næringsstoffer

Vor viden om slættets virkning på sammensætningen af strandengenes vegetation er langt mere begrænset end med hensyn til græsning. På trods af den fundamentale lighed mellem græsning og slæt - fjernelse af biomasse - er slættets indflydelse på vegetationen på mange måder forskellig fra græsningens. Ved slæt afskæres alle arter på samme tidspunkt, med samme frekvens og ved samme højde over jordoverfladen. Slæt er derfor langt mindre selektiv end græsning. Men arter, der har det meste af deres assimilerende biomasse koncentreret nær ved jordoverfladen, klarer sig bedre end højere arter, der får en større del af deres biomasse afskåret af slåmaskinen.

Ved slæt, hvor hele den afhøstede biomasse udnyttes, fjernes en langt større næringsstofmængde fra strandengen, end det er tilfældet ved græsning, hvor hovedparten af næringsstofferne bliver returneret til det afgræssede areal i form af urin og fast gødning.

Figur 4.16. Strandengsareal, der drives med slæt til frisk græsfoder. Møn, 1984.



**vegetationen
bliver mindre
divers**

Slættets ensartede påvirkning over større arealer samt fraværet af trampning og gødningspåvirkning medfører, at en strandeng, der drives med slæt uden eftergræsning bliver mere homogen end en græsset strandeng. Antallet af forskelligartede levesteder, habitater, og arter bliver lavere. Eksempelvis vil åbne pletter i vegetationen være langt mindre hyppige end på den græssede strandeng; derved formindskes muligheden for frøspiring og for kimplanters overlevelse. Det vil især gå ud over de énårige arter.

Ophør af græsning og slæt

Hvis græsning eller slæt ophører på en salteng, vil der ske en forskydning af plantearternes indbyrdes konkurrenceforhold. Arter, der har været hæmmet af græsningen, vil blive begunstiget. Det vil typisk være rørsumparterne. Men også adskillige af saltengens arter, f.eks. *strand-asters* og *rød svingel*, vil få bedre betingelser. Og lavtvoksende arter, der har været begunstiget af græsningen, får dårligere betingelser på grund af konkurrence fra de højt voksende arter og manglende spiringsmuligheder. Resultatet vil blive, at vegetationen først ændrer udseende, og efter nogle år også artssammensætning.

**undersøgelse
omkring et hegn**

Man kan få et indtryk af virkningen på vegetationen på strandengen ved græsningsophør ved at undersøge vegetationen på de to sider af et hegn, der adskiller en græsset og en ugræsset strandeng. Figur 4.17 og 4.18 viser nogle resultater fra en sådan undersøgelse på en strandeng, hvor græsningen på en del af arealet var ophørt ca. 40 år tidligere.

Vegetationens artssammensætning blev undersøgt ved analyse af 1 m² store prøveflader, der var placeret parvist på hhv. den græssede og ugræssede side af et hegn op gennem strandengen. Undersøgelsen viste, at de 40 år uden græsning havde ændret vegetationen radikalt. Således var f.eks. *strand-annelgræs* og *vingefrøet hindeknæ* helt forsvundet, mens andre af saltengens arter var blevet stærkt undertrykt, f.eks. *kveller*, *strand-vejbred*, *strand-trehage*, *harril* og *sandkryb*. Til gengæld var *strand-kogleaks* og *alm. kvik* indvandret, mens arter, der havde været stærkt undertrykt i den græssede salteng, som f.eks. *strand-asters*, *lægekogleare*, *spyd-mælde*, *tagrør* og *rød svingel*, nu havde taget over.

**jordbundsforhold-
ene ændres**

Samtidig med at artssammensætningen ændrer sig, når græsningen hører op, ændres også jordbundsforholdene. Da der ikke længere fjernes biomasse, vil planterne, når de visner, ophobes på jordoverfladen som førne. Selv om en vis del af førnen løbende bliver omsat, vil jordoverfladens niveau gradvis blive hæ-

	græsset							ugræsset						
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
Strand-Annelgræs	4-5	1-2		1-2		4	1-2							
Strand-Asters	1	1				1		3-4	3	1-2	1		1-2	1
Kveller	1	1		4-5		2	1	1				1		
Sandkryb	1-2	2					3				1			1
Strand-Vedbred	1	3		1		1-2	3-4	2	1					
Vingefrøet Hindeknæ	1	1-2		1		1	1							
Læge-Kokleare	1							5	5	4	2		5	3
Spyd-Mælde	1							2	2	3	2-3		3	1
Strand-Trehage	1	2		4		1	1				1			
Tagrør		1						5	5	4-5	1			
Strand-Mælde								1	1-2				1	2
Harril		5		2			5						1	
Strandgåsefod		1										1		
Rød Svingel		1						1		5	5			2
Tæt-bl. Hindebæger				1				1			2-3			
Alm. Kvik											1			5
Strand-Kogleaks											1	4	4	
Antal arter	9	11		7		6	9	7	6	5	10	3	6	7



Figur 4.17. Parvise vegetationsanalyser langs med hegn mellem græsset og ugræsset strandeng ved Tårs, Västlolland, 1976. Efter Vøstergaard (1978). Cifrene angiver arternes dækningsgrad efter Hult-Sernanders 1-5 skala indenfor 1 m² felter.



Figur 4.18. Græsset og ugræsset strandeng ved Tårs, Västlolland, 1976. Samme lokalitet som figur 4.17.

vet. Derved falder hyppigheden af oversvømmelser. Ophobningen af førne medfører også, at jordoverfladen tildækkes; det betyder, at der er færre muligheder for, at frø kan spire, og at kimplanter har vanskeligere ved at overleve.

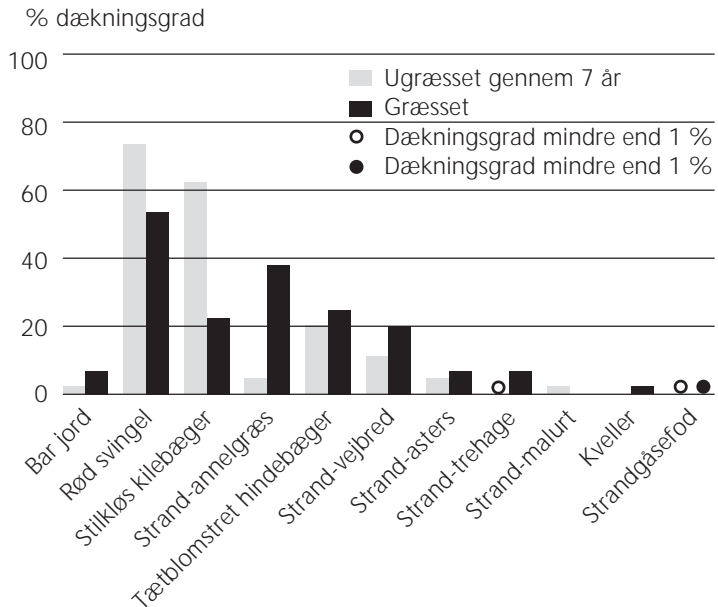
eksklusionsforsøg

Hvad der sker med vegetationen, når græsningen ophører, kan også studeres ved hjælp af eksklusionsforsøg, d.v.s. etablering af indhegnede felter på en græsset salteng, hvorfra dyrene holdes ude. Sådanne undersøgelser er udført på Skallingen. Figur 4.19 viser et eksempel. Efter syv år uden græsning havde vegetationen ændret sig stærkt, idet f.eks. *strand-annelgræs* var gået stærkt tilbage, mens *rød svingel* og især *stilkløs kilebæger* var gået frem. *Stilkløs kilebæger* er netop karakteristisk for den nedre del af den ugræssede tidevandsmarsk.

Artsantallet på strandenge

Antallet af arter i en vegetation afhænger af mange faktorer, bl.a. af næringsstofforholdene og af graden af forstyrrelse. På strandengen vil f.eks. også stressfaktorer som oversvømmelse ved højvande, det høje saltindhold og iltmangel i jordbunden på grund af højt vandindhold, have betydning for artsantallet.

Figur 4.19. Kvalitativ og kvantitativ ændring af artssammensætningen på en tidevandsstrand efter 7 år uden græsning. Efter Jensen (1985). *Strand-annelgræs* er gået stærkt tilbage efter græsningens ophør, mens den græsningsfølsomme *stilkløs kilebæger* er gået frem.



terrænhøjden

Antallet af arter på strandengen øges med terrænhøjden, hvilket gælder både på græssede og ugræssede strandenge. Figur 4.20 viser antallet af arter i plantesamfund på strandenge i det sydøstlige Danmark i forhold til terrænhøjden. På den græssede strandeng stiger det mediane antal arter fra under 10 i plantesamfund i den nedre del af geolittoralzonen til over 20 på strandoverdrevet i den epilittorale del af strandengen. På de ugræssede strandenge er antallet af arter generelt lavere. Men også her stiger artsantallet meget markant med terrænhøjden.

Stigningen i artsantallet med terrænhøjden skyldes, at forholdene gradvis bliver mindre ekstreme. Antallet af oversvømmelser og indholdet af vand og salt i jordbunden aftager. Det betyder, at flere og flere arter, der er mindre tolerante overfor våd og saltholdig jordbund, kan etablere sig.

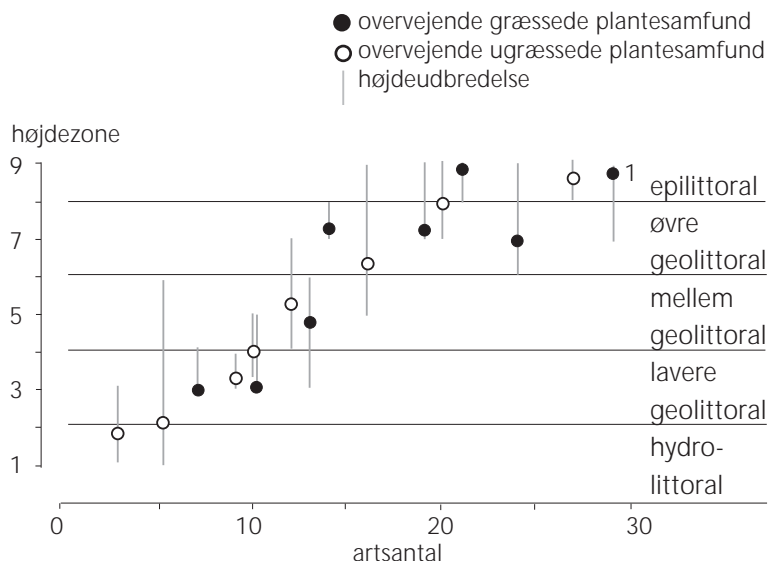
menneskets udnyttelse

Antallet af arter på strandengen afhænger ikke blot af terrænhøjden, men også af mange forhold som mennesket regulerer gennem sin udnyttelse af strandengen. Figur 4.21 viser en teoretisk sammenhæng mellem antallet af arter pr. arealenhed og dels den stående biomasse + førnemængden, dels graden af forstyrrelse; det vil i denne sammenhæng sige græsningspåvirkningen.

moderat græsning

Antallet af arter er højest ved moderat græsning, d.v.s. ved et græsningstryk på omkring 1-1.5 ungkreaturer pr. ha (A på figur 4.21). Det skyldes en række faktorer. Vegetationen holdes lav.

Figur 4.20.
Artsantallet
(medianværdier) i
græssede og ugræssede
plantesamfund på
strandenge i Sydøst-
danmark i relation til
terrænhøjden. Efter
Vestergaard (1998).



Der kommer derfor meget lys ned til bunden, hvilket fremmer kimplanternes vækst. Der er en varieret mikrotopografi med huller, tuer, myretuer m.v., hvilket giver levesteder for mange forskellige arter, herunder gode spiringsmuligheder for énårige arter, der kan 'springe til', eventuelt fra en frøbank i jorden, og etablere sig, når et hul opstår. Sådanne arter kaldes for R-strateger (se box 4.8). Dyrenes græsningsadfærd, herunder deres selektivitet og pletvise deponering af gødning, øger ligeledes strandestens heterogenitet.

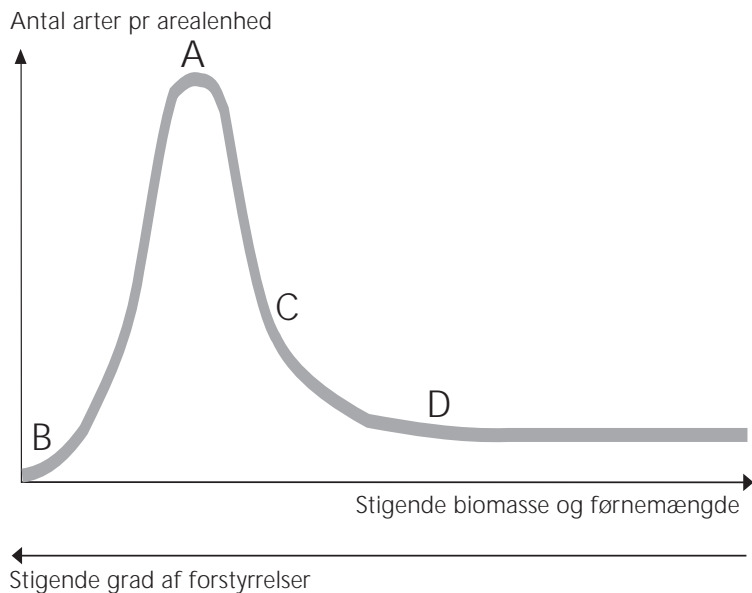
overgræsning

Hvis strandengen græsses for hårdt, d.v.s. hvis antallet af dyr pr. arealenhed er for højt i forhold til fødemængden, reduceres biomassen og antallet af arter (B på figur 4.21). Det skyldes dels slitage af jordoverfladen, dels at vegetationen græsses så tæt og så hyppigt, at planternes genvækst ikke kan holde trit med græsningen.

gødskning

Antallet af arter på strandengen reduceres ligeledes, hvis arealet gødskes, mens græsningen opretholdes (C på figur 4.21). Årsagen er, at tilførslen af næringsstoffer - på strandengene især kvælstof - begunstiger arter, der er tilpassede til at udnytte store næringsmængder, og som gennem deres vækst undertrykker andre arter. Sådanne arter kaldes C-strateger. Der synes endnu ikke at være udført konkrete undersøgelser, som nærmere belyser gødskningens indflydelse på artsantallet på strandengene.

Figur 4.21. En teoretisk sammenhæng mellem antallet af arter i vegetationen på strandenge og dels mængden af biomasse+førne, dels graden af forstyrrelse (græsning), på strandenge. Efter Grime (1979).



BOX 4.8. Grime's strategier

Vegetationens sammensætning er bestemt af tre økologiske vilkår:

- Tilgængeligheden af ressourcer - næringsstoffer, lys og vand
- Konkurrencen mellem arterne om at tilegne sig mest muligt af en begrænset ressource.
- Graden af forstyrrelse, f.eks. i form af græsning eller oversvømmelse ved højvande.

De enkelte plantearter er på forskellig måde tilpasset disse vilkår. Den engelske botaniker J.P. Grime (1979) har opstillet tre livshistoriestrategier eller blot strategier, som de enkelte arter i kraft af deres specifikke tilpasningsmønstre i større eller mindre udstrækning passer ind i:

C-strateger (konkurrence-strateger) er arter med høj vækstrate og stor konkurrenceevne; de forekommer i stabile miljøer med rigelige ressourcer, f.eks. i strandrørsumpe.

S-strateger (stress-tolerante eller nøjsomhedsstrateger) er arter med lav vækstrate og lille konkurrenceevne; de forekommer i stabile, men ressourcefattige miljøer, som f.eks. tørre strandoverdrev på strandvolde af rullesten.

R-strateger (ruderal- eller forstyrrelsesstrateger) er arter med høj vækstrate og lav konkurrenceevne. Det er ofte énarige arter, der forekommer i ressourcerige, men ustabile miljøer, på strandene f.eks. i erosionshuller og i lavninger mellem tuer, optrådt af kvæget.

ophør af græsning

Hvis græsningen hører op, vil antallet af arter på strandengen også blive reduceret (D på figur 4.21). Det skyldes, at plante-biomassen ved planternes død ophobes på jordoverfladen som førne, hvilket forhindrer frøspiring. Desuden har det også en betydning, at dominansen også i dette tilfælde overtages af højt-voksende C-strateger som *tagrør* og *strand-kogleaks*, men mange steder tillige af et tæt tæppe af bunddækkende græsser som *rød svingel*, *kryb-hvene* og *alm. kvik*. Eller, som ved Vadehavet, af *stilkløs kilebæger*, der danner sammenhængende bevoksninger over store arealer. Selvom der kommer nye arter til, når græsningen ophører, vil artsantallet alligevel gå ned, da de fleste af saltengens lavtvoksende arter bliver undertrykt.

Strandengen som en dynamisk naturtype

Al vegetation er dynamisk, i den forstand, at vegetationens arts-sammensætning og struktur ændrer sig over tiden. Ændringerne af vegetationen på et givet sted kan ytre sig ved fluktuationer fra år til år omkring en 'gennemsnitlig' tilstand eller artssammensætning. Ændringerne kan også være retningsbestemte; det vil

sige, at vegetationen over en årrække ændrer sig fra én arts-sammensætning til en anden. Dette kalde en succession. Strandengen er i begge henseender en dynamisk naturtype.

fluktuationer

Fluktuationer over kortere eller længere tidsrum kan eksempelvis iagttages i forbindelse med lokale erosionsprocesser. I et nydannet erosionshul vil vegetationen være præget af énarige, stærkt salttålende arter. Se f.eks. figur 1.6. Efterhånden som sedimentationen ved højvande igen hæver bunden, vil de flerårige arter i omgivelserne genetablere sig og den tidligere vegetation vil gendannes.

Også i forbindelse med kreaturgræsning sker der fluktuationer i artssammensætningen og dominansforholdene på et givet sted, f.eks. hvor dyrene deponerer gødning. Sådanne pletter undgår dyrene i en vis periode, og arter, der dårligere tolererer græsning, får en chance. Efterhånden 'udviskes' gødningspletten, og de mere græsningstolerante arter tager igen over.

succession og klimaks

Hvis de ydre forhold, f.eks. græsningsintensiteten, ændrer sig varigt, vil strandengsvegetationen undergå en succession hen imod en ny artssammensætning, der vil være i ligevægt under de nye forhold. Dersom successionen forløber helt uden menneskelige indgriben, vil successionens slutstadium være et såkaldt klimaks. Et klimaks er den naturlige vegetation, der vil findes på et givet sted bestemt af de lokale klima- og jordbundsforhold. Den potentielle klimaksvegetation indenfor en region vil ofte være diskutabel og hypotetisk, ikke mindst på grund af menneskets indflydelse gennem århundreder. Under vore klimaforhold mener man, at klimaksvegetationen de fleste steder vil være en løvfældende skov.

subklimaks

I successionsforløbet på vejen mod klimaksstadiet kan der indgå et eller flere såkaldte subklimaksstadier, som er af en noget større stabilitet og længere varighed end de øvrige successionsstadier. På strandengene kan den terrestriske rørsump ses som et subklimaks. Det 'rigtige' klimaksstadium på et sådant rørsump-areal kan måske godt være skov. Udvikling af skov ud fra strandrørsump kan således tænkes at finde sted, hvis bunden på grund af førne- og tørveophobning i løbet af lange tidsrum hæver sig ovenud af geolittoralzonen, således at buske og træer kan indvandre.

naturlig strandengsvegetation

På de danske strandenge er den naturlige vegetation, d.v.s. den vegetation, der indenfor kortere tidsrum - årtier - udvikler sig uden menneskelig indgriben, forskellige former for subklimaks.

På strandengene ved de indre farvande er den naturlige vegetation således hydrolittoral og geolittoral strandrørsump, domineret af *tagrør* og *kogleaks*. På strandoverdrevene er den naturlige vegetation formodentlig forskellige typer af vedplantesamfund - krat og skov. Ved Vadehavet er den naturlige vegetationen i den øvre del af geolittoralzonen måske også en terrestrisk rørsump, især domineret af *tagrør*. På den nedre del af geolittoralen ved Vadehavet synes den naturlige vegetation derimod at være en vegetation, der er domineret af *stilkløs kilebæger*.

***saltengen er et
'falsk klimaks'***

Den græssede salteng må således betragtes som et kulturprodukt skabt af græsningen. På grund af saltengens relative uforandrethed over lange tidsrum ved konstant græsningstryk kan man opfatte saltengen som et 'falsk klimaks' (plagioklimaks). Hvis græsningen ophører (figur 4.22), vil der gå en succession igang, der igennem en årrække vil føre vegetationen frem imod subklimaksstadiet.

***strandenge, der
aldrig har været
græsset***

På nydannede lokaliteter, som aldrig har været udnyttet til græsning eller slæt, vil successionen føre direkte frem imod subklimaksstadiet. Det kan f.eks. iagttages på barrierøen Ølsemagle Revle i Køge Bugt, hvor store dele af den geolittorale zone efterhånden er blevet til terrestrisk rørsump (figur 4.23). Et kort tidsafsnit af den naturlige succession på Ølsemagle Revle blev fulgt fra 1979 til 1985 ved hjælp af permanente prøveflader. Blot i løbet af disse få år var det tydeligt, at arter som *tagrør*, *ager-svinemælk*, *harril* og *alm. kvik* bredte sig i den *rød svingel*-dominerede strandeng (tabel 4.2).

Figur 4.22. Strandeng under begyndende tilgroning efter ophør af græsning. Jægerspris, Nordsjælland, 1976.



**høslæt kan vende
successionen**

Omvendt kan subklimaksvegetationen føres tilbage til et tidligere successionsstadium, hvis der indføres eller genindføres græsning eller slæt. Noget sådant er også forsøgt på strandengen på Ølsemagle Revle. Her viste det sig, at en naturligt udviklet terrestrisk rørsump af *tagrør* med spredt bunddække af *kryb-hvene* ved ét årligt slæt i løbet af seks år kunne ændres (tilbage) til en tæt *kryb-hvene*-strandeng uden *tagrør* (figur 4.24) - en type, som på Ølsemagle-strandengen netop kendes som et tidligere successionsstadium i forhold til rørsumpen.



Figur 4.23. Naturlig succession på en strandeng, der aldrig har været græsset. Ølsemagle Revle, Køge Bugt, 1968. Geolittorale rød svingel og kryb-hvene samfund er under udvikling imod terrestrisk strandrørsump med tagrør og strand-kogleaks.



Figur 4.24. Prøveflade, der viser et kryb-hvene samfund med strand-asters, udviklet efter seks års slåning i august af en terrestrisk strandrørsump med tagrør. Ølsemagle Revle, Køge Bugt, 1985.

	1979	1985		1979	1985
Prøveflade 1			Prøveflade 2		
Rød svingel	100/5	100/5	Rød svingel	100/5	100/5
Ager-svinemælk	10/1	90/2	Kryb-hvene	20/1	5/1
Muse-vikke	-	+1	Strand-kogleaks	30/1	15/1
Harril	20/1	80/1	Strand-asters	+1	-
Strand-kogleaks	10/1	+1	Harril	+1	10/1
Tagrør	-	10/1	Alm. kvik	80/1	100/3
			Strand-trehage	+1	-
			Tagrør	-	35/1

Tabel 4.2. Analyse af permanente prøveflader på strandengen på Ølsemagle Revle i Køge Bugt 1979 og 1985. Hver prøveflade er på 5x5 m. Tallene viser: frekvens-%/gennemsnitlig dækningsgrad. +: kun noteret uden for analysecirklerne.

Litteratur

- Adam, P. 1990. Saltmarsh Ecology. Cambridge University Press. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney. 459 pp.
- Buttenschøn, R.M. 1993. Plejemetoder og driftsformer. I: Ovesen, C.H. & Søgård, S. (red.) Naturplejebogen. Miljøministeriet, Skov- og Naturstyrelsen. pp. 34-54.
- Faurholt, N. 1999. Hesten - en miskendt naturplejer. *Flore og Fauna* 105: 23-27.
- Gravesen, P. & Vestergaard, P. 1969. Vegetation of a Danish Off-shore Barrier island. *Botanisk Tidsskrift* 65:44-99.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons. Chichester, New York, Brisbane, Toronto. 222 pp.
- Iversen, J. 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. *Mitteilungen aus dem Skallinglaboratorium*. Munksgaard. København. 224 pp.
- Jakobsen, B. 1954. The tidal area in Southwestern Jutland and the process of salt marsh formation. *Geografisk Tidsskrift* 53:49-61.
- Jensen, A. 1978. Skallingen. Introduction to the excursion. I: Jensen, A. og Ovesen, C.H., (red.) Drift og pleje af våde områder i de Nordiske lande. Reports from the Botanical Institute, University of Aarhus 3:164-172.
- Jensen, A. 1980. Vadehavet og planterne. *Naturens Verden* 1980. pp. 282-296.
- Jensen, A. 1985. The effect of cattle and sheep grazing on salt-marsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio* 60:37-48.
- Jensen, A., Blicher-Mathiesen, G. & Skovhus, K. 1987. Kunstgødning af marsk og strandenge. Indflydelse på udbytte og kvalitet af planteproduktionen i naturlige samfund. Marginaljorder og Miljøinteresser. Miljøministeriets projektundersøgelser 1986. Tekniker-rapport nr. 30. 92 pp.
- Jensen, A., Skovhus, K. & Svendsen, A. 1990. Effects of grazing by domestic animals on saltmarsh vegetation and soils. A mechanistic approach. I: Ovesen, C.H., (red.) Saltmarsh management in the Wadden Sea region. Proceedings of the Working Conference, Rømø, Denmark, 10.-13. October 1989. Ministry of the Environment, The National Forest and Nature Agency. pp. 153-161.
- Jerling, L. & Andersson, M. 1982. Effects of selective grazing by cattle on the reproduction of *Plantago maritima*. *Holarctic Ecology* 5:405-411.
- Jespersen, M. & Rasmussen, E. 1989. Margrethe-Koog. Landgewinnung und Küstenschutz im südlichen Teil des dänischen Wattenmeeres. *Die Küste. Archiv für Forschung und Technik an der Nord- und Ostsee* 50:97-154.
- Long, S.P. & Mason, C.F. 1983. Saltmarsh Ecology. Blackie. Glasgow, London. 160 pp.
- Madsen, K.J. 1987. Gødskning af en fersk eng. *Urt* 1987, 3:87-94.
- Mikkelsen, V.M. 1949a. Ecological studies of the salt marsh vegetation in Isefjord. *Dansk Botanisk Arkiv* 13, 2:1-48.
- Mikkelsen, V.M. 1949b. Strandengene i Danmark og deres flora. *Naturens Verden* 1949. pp.290-308.
- Nielsen, J. & Nielsen, N. 1978. Kystmorfologi. Geografforlaget. Brenderup. 185 pp.
- Nørrevang, A. & Lundø, J., (red.) 1980. Danmarks Natur, bind 4, kyst, klit og marsk. Politikens Forlag. København. 524 pp.

- Petersen, P.M. & Vestergaard, P. 1998. Basisbog i vegetationsøkologi. 2. udgave. G.E.C. Gad. København. 164 pp.
- Tyler, G. 1967. On the effect of phosphorus and nitrogen, supplied to Baltic shore-meadow vegetation. *Botaniske Notiser* 120:443-447.
- Tyler, G. 1971. Hydrology and salinity of Baltic sea-shore meadows. *Studies in the ecology of Baltic sea-shore meadows* III. *Oikos* 22:1-20.
- Vestergaard, P. 1978. Græsningens betydning for vegetationen på øst-danske strandenge. I: Jensen, A. og Ovesen, C.H., (red.) *Drift og pleje af våde områder i de Nordiske lande. Reports from the Botanical Institute, University of Aarhus* 3:144-155.
- Vestergaard, P. 1994. Response to mowing of coastal brackish meadow plant communities along an elevational gradient. *Nordic Journal of Botany* 14:569-587.
- Vestergaard, P. 1998. Vegetation ecology of coastal meadows in Southeastern Denmark. *Opera Botanica* 134:1-69.
- Waisel, Y. 1972. *Biology of halophytes*. Academic Press. New York, London. 395 pp.
- Würtz Jensen, M. 1988. *Strandengsplejebogen*. Skov- og Naturstyrelsen. København. 72 pp.