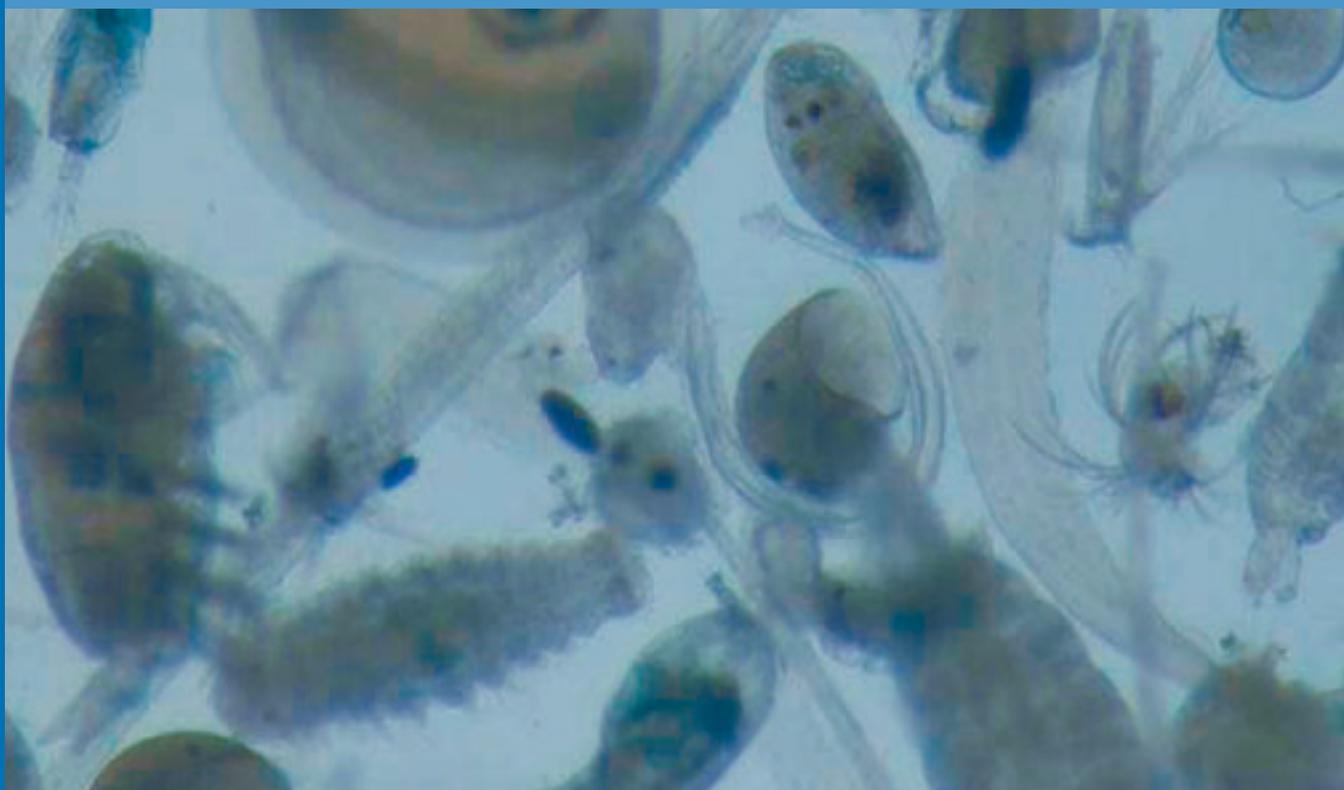


# Struktur og funktion af fødenettet i havets frie vandmasser

---



Doktor disputats  
2005

*Torkel Gissel Nielsen*



“ Du kjender da sagtens et forstørrelsesglas, saadan et rundt Brillglas, der gjør Alting hundred Gange større end det er? Naar man tager og holder det for Øiet og seer paa en vanddraabe ude fra Dammen, saa seer man tusinde underlige Dyr, som man ellers aldrig seer i vandet, men de ere der og det er virkelig. Det seer næsten ud, som en heel Talerken fuld af Reier, der springe mellem hverandre, og de ere saa glubende, de rive Arme og Been, Ender og Kanter af hverandre og dog ere de glade og fornøide, paa deres Maade. ”

H. C. Andersen: Eventyr 39: Vanddraaben (1848).



# Struktur og funktion af fødenettet i havets frie vandmasser

Doktordisputats  
2005

*Torkel Gissel Nielsen*

Afdeling for Marin Økologi

**Danmarks Miljøundersøgelser**  
Miljøministeriet

## Datablad

**Titel:** Struktur og funktion af fødenettet i havets frie vandmasser  
**Undertitel:** Doktordisputats

**Forfatter:** Torkel Gissel Nielsen  
**Afdeling:** Afdeling for Marin Økologi

**Udgiver:** Danmarks Miljøundersøgelser  
Miljøministeriet

**URL:** <http://dmu.dk>

**Udgivelsestidspunkt:** Marts 2005

**Finansiel støtte:** Forskningsrådet for Natur & Univers

**Bedes citeret:** T.G. Nielsen 2005: Struktur og funktion af fødenettet i havets frie vandmasser. Doktordisputats. Danmarks Miljøundersøgelser. 71 s.

Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse

**Sammenfatning:** Denne afhandling er en syntese af 15 års arbejde med strukturen og funktionen af fødenettet i havets frie vandmasser. Undersøgelserne har fokuseret på tre forskellige havområder: de danske farvande, Diskobugten ved Vestgrønland og Andamanerhavet vest for Phuket i det sydlige Thailand. Disse områder repræsenterer qua deres geografiske position meget forskellige økosystemer. Trods de åbenbare forskelle i de overordnede fysiske og kemiske forhold, som f.eks. lysregime, temperatur og næringsrigdom, er der alligevel slående ligheder med hensyn til hvordan planktonsamfundene er sammensat og fungerer. Selv i havområder og i perioder, hvor man traditionelt har antaget, at den klassiske fødekæde og vandlopperne dominerer har alle mine undersøgelser understreget det mikrobielle fødenets store betydning for omsætningen. Helt overordnet er mikroprotozoerne og det mikrobielle fødenet af grundlæggende betydning for primærproduktionens skæbne i havet. Derfor bør den mikrobielle del af havets fødenet, på lige fod med vandlopperne, have en central placering i den fremtidige forskning, overvågning og modellering af havets pelagiske fødenet.

**Emneord:** Biologisk Oceanografi, Plankton økologi, Den klassiske fødekæde, Det mikrobielle fødenet, Planktonsuccession, Tempererede marine fødekæder, Arktiske marine fødekæder, Tropiske marine fødekæder.

**Figurer:** Kai Olsen og Britta Munter  
**Layout:** Britta Munter  
**Forsidefoto:** Suree Satapoomin

**Papir:** Gallerie Art Silk  
**Tryk:** Schultz Grafisk, miljøcertificeret efter EMAS, ISO 14001 og FSC.  
 Tryksagen er Svanemærket  
**ISBN:** 87-7772-859-9

**Sideantal:** 71

**Internet-version:** Disputatsen kan også findes som pdf-fil på DMU's hjemmeside [www2.dmu.dk/1\\_viden/2\\_publicationer/3\\_ovrige/rapporter/dsc\\_tgn.pdf](http://www2.dmu.dk/1_viden/2_publicationer/3_ovrige/rapporter/dsc_tgn.pdf)

# I Indhold

---

Forord	7
<b>1 Indledning</b>	<b>9</b>
<b>2 De anvendte metoder</b>	<b>15</b>
2.1 Biologisk oceanografi	15
2.2 De målte parametre	16
2.2.1 Biomasser	17
2.2.2 Procesrater (græsning, vækst og produktion)	17
2.2.3 Protozooplankton – græsning og vækst	18
2.2.4 Vandloppersnes græsning og produktion	18
2.3 Flowdiagrammer for primærproduktionens skæbne	20
<b>3 Tempererede pelagiske økosystemer</b>	<b>21</b>
3.1 Årssuccessionen i tempererede planktonsystemer	21
3.1.1 Forårsopblomstringen	21
3.1.2 Opblomstringer i skillefladen	25
3.1.3 Efterårets opblomstringer	26
3.1.4 Vinddreven opblanding	27
3.2 Horisontal variation i planktonfødekæden	30
3.2.1 Den kuppelformede skilleflade i Skagerrak	31
3.2.2 Nordsøens fronter	32
3.2.2.1 Regulering af vandloppebestande	34
3.2.3 Saltholdighed som strukturerende faktor	37
<b>4 Arktiske pelagiske økosystemer</b>	<b>41</b>
4.1 Globale klimaforandringer	41
4.2 Arktiske pelagiske fødekæder	41
4.3 Diskobugten	43
4.4 Årssuccessionen i Diskobugtens pelagiske økosystem	44
4.4.1 Vinteren	44
4.4.2 Foråret	46
4.4.3 Sommeren	48
4.5 Reguleringen af udviklingen i arktiske planktonsystemer	49
4.5.1 Isdækkets betydning for planktonsuccessionen	51
<b>5 Tropiske pelagiske økosystemer</b>	<b>53</b>
5.1 Sæsonvariation	55
5.2 Betydningen af den interne bølge for områdets produktivitet	56
5.3 Dybdevariation i planktonsamfundet	56
5.4 Strukturen af Andamanerhavets pelagiske fødekæde	57
5.5 Mesozooplankton	59
5.6 Protozoers betydning for vandloppersnes produktion	61
<b>6 Sammenfatning og konklusion</b>	<b>63</b>
6.1 Betydningen af de forskellige dele af fødenettet	63
Litteratur	67
Indleverede artikler	71



# F Forord

---

Denne afhandling er en dansk sammenfatning og perspektivering af 20 udvalgte videnskabelige afhandlinger, som i juni 2004 er indleveret til Københavns Universitet til bedømmelse for den naturvidenskabelige doktorgrad. Min personlige baggrund for nærværende disputats er en dyb fascination af havets plankton og kompleksiteten af de marine pelagiske fødekæder. Siden starten af mit specialestudium på Ferskvandsbiologisk Laboratorium i 1985 har jeg beskæftiget mig med studier af struktur og funktion af marine planktonsystemer. I forbindelse med mit ph.d.-studium på Marinbiologisk Laboratorium blev jeg introduceret til den biologiske oceanografi, dvs. samspillet mellem oceanografi og pelagisk biologi, som siden har været mit forskningsfelt. I den forbindelse skylder jeg Tom Fenchel og Thomas Kiørboe en stor tak for at have vejledt, inspireret og udfordret min faglige nysgerrighed. Hovedparten af forskningen, som ligger til grund for denne afhandling, har jeg udført i Afdeling for Marin Økologi ved Danmarks Miljøundersøgelser. Jeg skylder min chef Bo Riemann og min arbejdsplads en stor tak for gennem sin rummelighed at have givet mig frihed til at arbejde på forskellige steder som polynierne ved Nordgrønland og Andamanerhavet ved ækvator. Med nærværende arbejde håber jeg at tydeliggøre, at disse eksotiske steder også har bidraget til den generelle forståelse af funktionen af planktonsystemerne i vore hjemlige farvande.

Biologisk oceanografi er en logistisk og økonomisk krævende disciplin. Gennem tiderne har jeg modtaget uundværlig økonomisk støtte fra en række forskningsprogrammer og fonde, herunder Miljøstyrelsens Hav-90 program, Statens Naturvidenskabelige Forskningsråd, Carlsbergfondet, EU og DANIDA. Gennemførelsen af de forskellige projekter havde aldrig været mulig uden et velfungerende og fleksibelt teamarbejde. Jeg vil i denne forbindelse gerne takke besætningerne på de forskningsskibe, hvorfra jeg har arbejdet, *Dana*, *Gunnar Thorson*, *Adolf Jensen*, *Porsild* og *Chakratong Tongyai*, for godt samarbejde. Men først og fremmest skylder jeg de laboranter, som jeg gennem tiderne har samarbejdet med, Winnie Martinsen, Alice Christoffersen, Jack Melbye, Alexandra C. Nielsen, Jens Larsen og sidst, men ikke mindst, Birgit Søborg, en stor tak for godt og inspirerende samarbejde. Birgit har styret logistikken i loppecirkuset med humor og stort overblik. Uden Birgit havde det hele været temmelig uoverskueligt.

En kilde til stadig inspiration er det netværk, som blev grundlagt i Helsingør og på DFU under mit ph.d.-studium.

Benni W. Hansen, Per Juel Hansen, Peter K. Bjørnsen, Thomas Kiørboe, Peter Munk, Katherine Richardson og Helge A. Thomsen – jer skylder jeg alle den største tak for uundværlig faglig og menneskelig sparring samt selskab under feltarbejde. Desuden skylder jeg en lang række speciale- og ph.d.-studerende tak for godt samarbejde og for at have bidraget til et spændende og dynamisk fagligt miljø på DMU. Desuden vil jeg gerne takke Peter Henriksen, Marc Andersen, Benni W. Hansen, Thomas Kiørboe, Peter Munk, Jørgen Nielsen, Kirsten Christoffersen, Per Juel Hansen, Jens K. Pedersen, Bo Riemann, Ole Schou og Peter Bondo Christensen for kritisk og konstruktivt at have gennemlæst forskellige udgaver af nærværende disputats og dermed øget dens læsbarhed betydeligt. Desuden vil jeg gerne takke Britta Munter for at have hjulpet mig med figurerne og Anne van Acker for at have sat manuskriptet til disputatsen op.

Sidst, men ikke mindst, skylder jeg min kone Pia uendelig megen tak for opbakning og støtte og for at have fået vores familie til at fungere i de lange perioder, hvor jeg har været væk fra hjemmet. Uden dig havde det slet ikke kunnet lade sig gøre.

De vedlagte primærafhandlinger er i denne disputats refereret til ved deres numre angivet i listen på side 71.

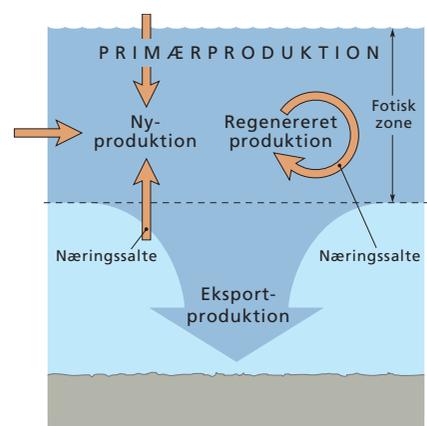
*Søborg, juni 2004  
Torkel Gissel Nielsen*

# 1 Indledning

Et af de væsentligste miljøproblemer i danske farvande er eutrofiering, hvor en berigelse af vandmiljøet med næringsstoffer fører til en øget vækst af planteplankton og vandplanter. Det er veldokumenteret, at en øget mængde næringsalte i havet øger primærproduktionen, hvilket forringer vandkvaliteten og reducerer områdets nytteværdi for mennesker. Desværre er situationen den, at vore havområder modtager så mange næringsalte, at også bestandene af fisk og bunddyr på-virkes negativt. Miljøproblemer, som f.eks. algeopblomstringer og iltsvind, skyldes bl.a. at dyreplanktonets græsning ikke kan følge med produktionen af planteplankton. Derfor blomstrer planteplanktonet op og kan efterfølgende give anledning til iltsvind når det bundfældes. I nærværende afhandling diskuterer jeg bl.a. hvordan og af hvilke organismer planteplankton omsættes i havets frie vandmasser.

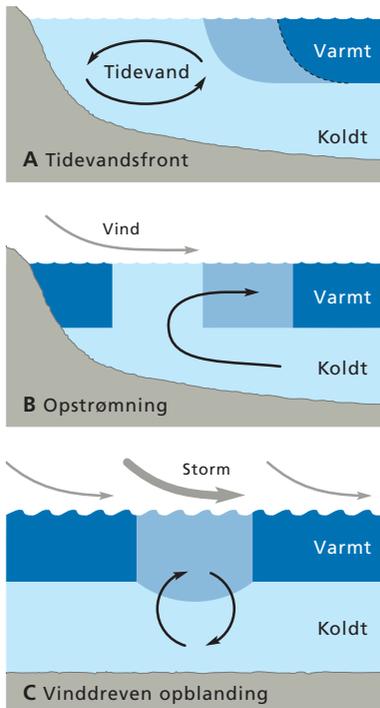
I det åbne hav er planteplankton og cyanobakterier (blågrøn-alger) de væsentligste primærproducenter. Det er mængden af næringsalte og lys, der helt overordnet bestemmer primærproduktionens størrelse. Primærproduktionen er baseret på to typer af næringsalte, de 'nye' næringsalte, som tilføres systemet udefra og de 'regenererede' næringsalte, som produceres i den fotiske zone ved aktiviteten af det heterotrofe plankton (Dugdale & Goering 1967). Størrelsen af 'ny-produktionen' bestemmer, hvor stor en del af primærproduktionen der potentielt kan eksporteres fra den fotiske zone (**Figur 1**). Den del af produktionen, der potentielt kan bundfældes (eksportproduktionen), er afgørende for fødetilførslen til de bundlevende dyr og iltforbruget i bundvandet. Mængden af dyreplankton har derfor en central betydning. Balancen mellem planktonalgernes produktion og den mængde dyreplanktonet æder afgør, hvor stor en andel af produktionen, som forbliver i de frie vandmasser og går videre op gennem fødekæden i vandet, og hvor meget der synker ned og bliver omsat i havbunden. På langt sigt er der i et givet havområde balance mellem ny-produktionen og eksportproduktionen.

Planteplankton i lagdelte og næringsfattige områder er generelt domineret af små former, hvorimod turbulente og næringsrige forhold ofte favoriserer større former, typisk kiselalger (Kiørboe 1993). En række forskellige processer kan forårsage opblanding af en lagdelt vandmasse og dermed føre nye næringsalte fra dybet op til den fotiske zone (**Figur 2**). Sådanne opblandinger vil give ophav til kortvarige eller lokale stigninger i ny-produktion. Fødekædestrukturen og den samlede produktion i havet er helt afhængig af hvor tit og over



**Figur 1**

Planktonalgernes vækst, og dermed primærproduktionen, er afhængig af to kilder af næringsalte 1) de nye næringsalte, som tilføres udefra, f.eks. nitrat,  $\text{NO}_3^-$  og 2) de regenererede næringsalte f.eks. ammonium,  $\text{NH}_4^+$ , der produceres af de heterotrofe organismer i den fotiske zone. Størrelsen af ny-produktionen, dvs. primærproduktionen baseret på nye næringsalte, er afgørende for hvor stor en del af den samlede produktion, der kan eksporteres. Pilene viser at næringsaltene tilføres udefra i forbindelse med ny-produktionen og efterfølgende recirkuleres i overfladelaget under den regenererede produktion. Man ser typisk et sådan skift fra ny-produktion til regenereret-produktion i forbindelse med afslutningen af forårsopblomstringen.



**Figur 2**  
 En række hydrodynamiske processer kan bryde lagdelingen af vandsøjlen og tilføre nye næringsalte til den fotiske zone: **A**) en tidevandsfront, **B**) opstrømning af næringsrigt bundvand og **C**) vinddreven opblanding af næringsrigt bundvand. Dette giver ophav til kortvarige eller lokale hændelser af nyproduktion. Hyppigheden eller udbredelsen af disse hændelser er afgørende for et havområdes produktion og fødekædestruktur.

hvor store områder, sådanne opblandinger af vandmassen finder sted (Legendre 1981, Legendre & Demers 1984).

Dyreplankton er en meget blandet gruppe, som omfatter både encellede og flercellede organismer. Overordnet kan dyreplankton inddeles i to hovedgrupper: 1) holoplankton som gennemfører hele deres livscyklus i de frie vandmasser og 2) meroplankton (larveplankton) som er udviklings- og spredningsstadier af dyr, hvis voksenformer sidder på havbunden.

Omkring 75% af alle danske bunddyr har planktoniske larvestadier. Afhængigt af temperatur og fødemængde lever larverne mellem en uge og to måneder i de frie vandmasser inden de etablerer sig på bunden. Dvs. at deres forekomst i planktonet er forholdsvis kortvarig. Den relative betydning af larveplankton stiger fra de åbne havområder ind mod kysterne, hvor larveplankton i perioder kan dominere den pelagiske omsætning.

Når man undersøger en planktonprøve under mikroskop, bliver man umiddelbart slået af den store artsrigdom. For at overskue og beskrive struktur og funktion af fødekæderne i de frie vandmasser er det derfor nødvendigt at forenkle beskrivelsen, da det hverken er muligt eller nødvendigt at tage hensyn til den store diversitet. I det følgende gennemgår jeg kort, hvordan man gennem tiden har opfattet og beskrevet fødekæderne i havets frie vandmasser.

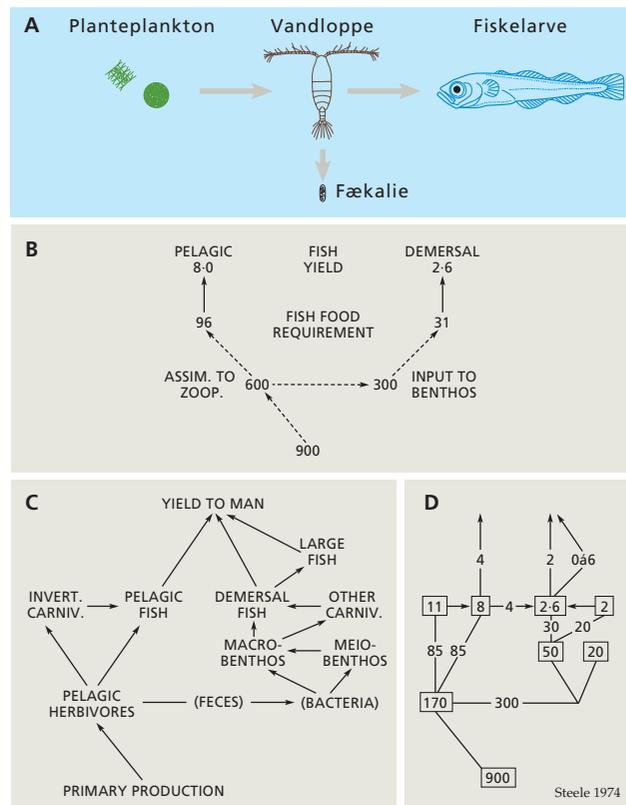
En milepæl i udforskningen af de marine fødekæder er John H. Steeles bog fra 1974 'The Structure of Marine Ecosystems'. I bogen fremsætter Steele en model for den pelagiske fødekæde i Nordsøen, baseret på målinger af primærproduktion, planktondata fra 'The Continuous Plankton Recorder' og statistik over fiskefangster fra International Council for the Exploration of the Sea (ICES). Under antagelse af at primærproduktionen hovedsageligt varetages af planteplankton større end 20 µm (netplankton) og at 'planteplankton ædes af herbivore vandløpper lige så hurtigt som det produceres' etablerede Steele en model for, hvordan primærproduktionen kanaliseres op til fisk gennem en kort fødekæde (**Figur 3A-D**). Tilførslen af organisk materiale til bunden sker i modellen næsten udelukkende via fækalier fra vandløpperne. I den forbindelse diskuterede Steele bakteriers mulige betydning i planktonet, men konkluderede dog, at bakteriernes væsentligste rolle er som nedbrydere af det organiske materiale, som bundfældes fra den fotiske zone, og som derved beriger det døde organiske materiale (detritus), bunddyrene lever af (**Figur 3C**).

Samtidig med Steeles bog publicerede L.R. Pomeroy en anden klassiker, 'The Ocean's Food Web: A Changing Paradigm'. Flere af hans centrale konklusioner var i modstrid med Steeles lineære opfattelse af primærproduktionens skæbne i havet. De centrale uoverensstemmelser i forhold til Steeles Nordsømodel var: 1) de dominerende primærproducenter var ikke netplanteplankton som hos Steele, men derimod nanoplanteplankton der kun er 2-20 µm store, 2) Pomeroy

havde fundet ud af, at små dyreplankton-organismer ( $< 336 \mu\text{m}$ ) stod for den væsentligste del af iltforbruget og dermed omsætningen i havet og 3) Pomeroy hævdede, at opløst organisk materiale (DOM) var et vigtigt element i de marine fødekæder og at det primært omsættes af heterotrofe mikroorganismer.

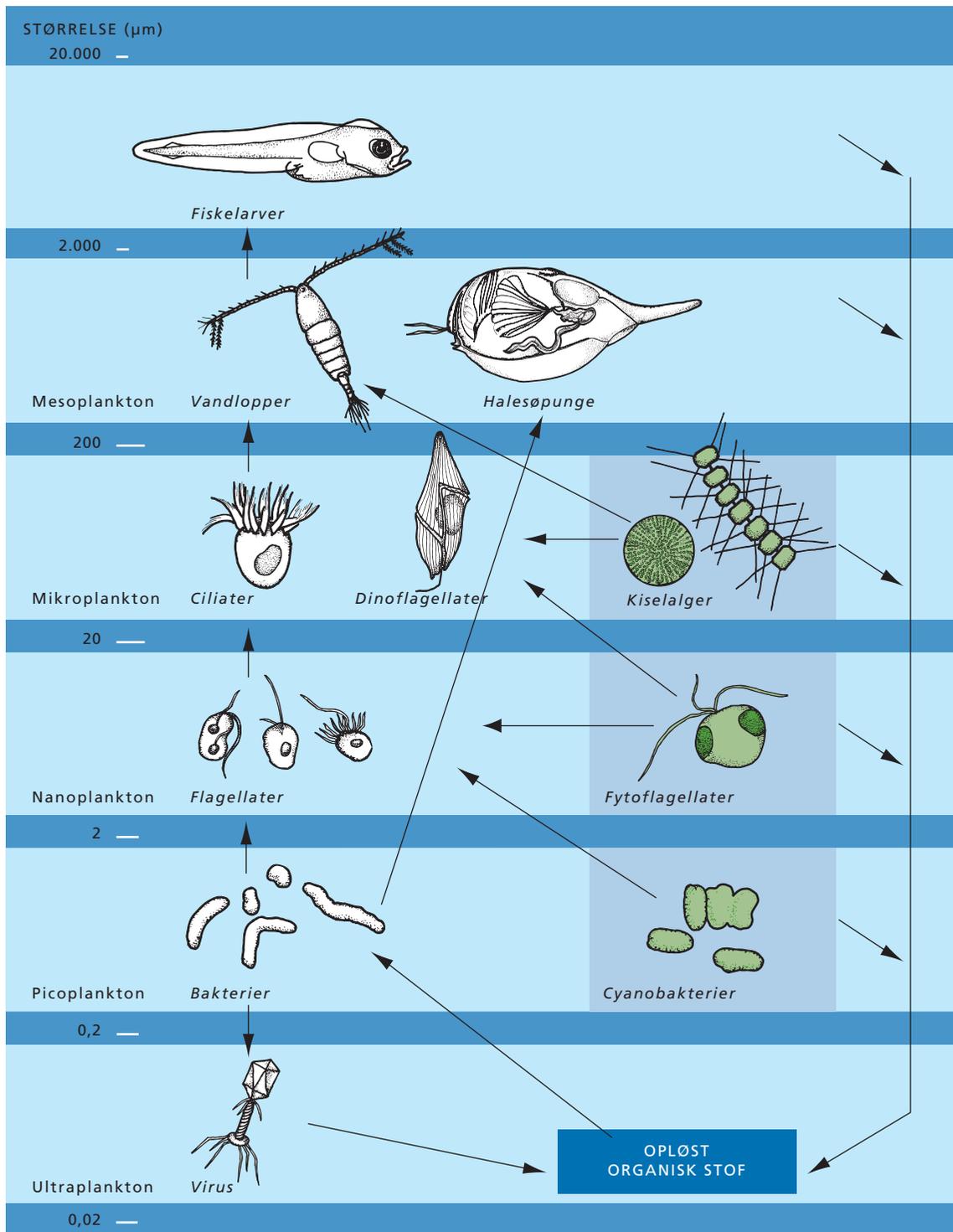
Williams (1981) understregede senere betydningen af bakterier og af det allermindste dyreplankton (heterotrofe nanoflagellater og mikrozooplankton). På baggrund af resultater fra mesokosmos-eksperimenter viste Williams, at organismer, der var mindre end  $30 \mu\text{m}$ , stod for hovedparten af iltforbruget i de frie vandmasser. Parallelt med disse opdagelser blev der udviklet nye metoder til at bestemme bakteriernes biomasse (f.eks. Hobbie *et al.* 1977, Haas 1982) og produktion (f.eks. Fuhrmann & Azam 1980), som gjorde det muligt rutinemæssigt at kvantificere betydningen af denne dynamiske komponent i planktonet. Til trods for bakteriernes store vækstpotentiale er deres biomasse i akvatiske miljøer relativt konstant, hvilket antyder at der er en betydelig græsning på dem. Laboratorie- og feltforsøg har vist, at heterotrofe nanoflagellater er i stand til at 'følge med' og græsse på de hurtigt voksende bakterier i et sådant omfang, at de kan regulere bakteriebestandens størrelse (Fenchel 1982 a, b, 1988).

I 1983 samlede Azam og medarbejdere (1983) den eksisterende viden om opløst organisk stof og mikrobielle fødekæder i en ny model af havets fødenet, som de kaldte 'the microbial loop' (dansk: 'den mikrobielle løkke') (Figur 4). De antog, at dyreplankton æder bytte som er ca. 10 gange mindre end sig selv, og at bakterierne optager det opløste organiske materiale, som primærproducenterne og dyreplanktonet taber i forbindelse med deres vækst og græsning. Bakterierne ædes af nanoflagellater, som igen ædes af ciliater, der når de ædes af f.eks. vandlopper udgør koblingen til den klassiske del af fødekæden som Steele havde beskrevet. Bakterierne fører altså den 'tabte' energi tilbage til hovedfødekæden. Den ovennævnte beskrivelse af fødenettet er stadig grundstammen i de fleste modeller over fødenettet i havet. Overordnet er beskrivelsen dækkende, men der er undtagelser, især fordi størrelsesforholdet mellem dyreplankton og bytte kan variere meget (B. W. Hansen *et al.* 1994). De heterotrofe dinoflagellater og halesøpungene (appendicularier) er de vigtigste undtagelser (Figur 4). De fleste heterotrofe dinoflagellater tilhører ligesom ciliaterne mikroplankton ( $20\text{-}200 \mu\text{m}$ ), men dinoflagellaterne foretrækker bytte af samme størrelse som sig selv, hvorimod cilia-



**Figur 3**

**A)** Den klassiske enstrengede fødekæde hvor store planteplanktonformer græsses af vandlopper, som igen er fødegrundlaget for fiskelarver. **B, C** og **D)** Denne opfattelse af den pelagiske fødekæde dannede grundlaget for en af de første samlede modeller over primærproduktionens skæbne i havets fødekæder, (Steele 1974). Enhederne for **B** og **D** er  $\text{kcal m}^{-2} \text{år}^{-1}$ .



Figur 4

Havets pelagiske fødenet anno 2005. Organismerne er organiseret i logaritmiske størrelsesklasser. Organismerne til højre er autotrofe, dem til venstre heterotrofe. Generelt æder de heterotrofe organismer bytte, som er 10 gange mindre end dem selv. De væsentligste undtagelser for denne antagelse, de heterotrofe dinoflagellater og halesøpungene, er også indtegnet. Den mikrobielle løkke består af bakterier, heterotrofe nanoflagellater og ciliater. Det opløste organiske stof som de forskellige organismer "taber" i forbindelse med vækst og græsning føres via den mikrobielle løkke tilbage til den klassiske fødekæde. Virus derimod inficerer bakterier og andre planktonorganismer og producerer når værtscellerne sprænges opløst organiske stof, som så kan optages af bakterierne der inficeres med virus osv.

ternes føde mest består af nanoplankton (2-20  $\mu\text{m}$ ) (B.W. Hansen *et al.* 1994). Det betyder, at de heterotrofe dinoflagellater æder af den samme planktonfraktion som de langt større vandløpper. Halesøpungene, derimod, tilhører ligesom vandløpperne mesozooplanktonet (> 200  $\mu\text{m}$ ) men lever hovedsageligt af bakterier og andet pikoplankton (< 2  $\mu\text{m}$ ) (Flood & Deibel 1998), hvorfor de så at sige 'kortsletter' den mikrobielle løkke (Figur 4).

Den væsentligste nyopdagelse siden den mikrobielle løkke er uden tvivl, at også virus spiller en vigtig rolle i det marine fødenet (Riemann & Middelboe 2002). Virus er sammen med de bakterieædende protozoer (primært heterotrofe nanoflagellater) ansvarlige for det meste af dødeligheden blandt bakterier i akvatiske miljøer. Traditionelt opfattes zooplanktongræsning eller -udsynkning som de væsentligste regulerende faktorer, der regulerer opblomstringer af planteplankton. Virus kan også have afgørende betydning for afslutningen af algeopblomstringer (Suttle *et al.* 1990, Bratbak *et al.* 1993). I modsætning til den mikrobielle løkke, som fører 'tabt' organisk materiale tilbage til fødekæden, producerer virus DOM ved at forårsage en sprængning af bakteriecellerne. Dette DOM vil igen omsættes af bakterier, som atter kan blive virusinficerede osv. (Figur 4). Betydningen af virus er ikke behandlet i de indleverede artikler og vil derfor ikke blive diskuteret yderligere.

I litteraturen er der en del debat om, hvorvidt den mikrobielle løkke er et 'link' (en tilførsel) eller et 'sink' (tab af) for kulstof i det marine fødenet. De mange trofiske led fra opløst organisk kulstof til den klassiske del af fødekæden kan betyde, at størstedelen af materialet respireres og derved tabes undervejs (Ducklow *et al.* 1986). På den anden side er der havområder, f.eks. i tropenerne, hvor primærproduktionen er domineret af pikoplankton (< 2  $\mu\text{m}$ ), som er for småt til at mesozooplanktonet kan æde det direkte. I stedet er mesozooplanktonet afhængigt af, at den mikrobielle løkke gør primærproduktionen tilgængelig for dem. Så svaret på 'link eller sink' spørgsmålet er ikke entydigt, men er bl.a. afhængig af antallet af trofiske niveauer i fødekæden. Den absolutte betydning af den mikrobielle løkke kan variere, men uanset hvad, bidrager den med et tilskud til produktionen på de højere trofiske niveauer. Set fra et fiskeri- eller miljøforvaltningsmæssigt synspunkt er det dog væsentligt at forstå, hvor og hvornår den klassiske græsningsfødekæde, hhv. det mikrobielle fødenet, dominerer omsætningen af primærproduktionen, idet den korte græsningsfødekæde i stor udstrækning er synonym med en stor produktion af fiskeføde og høj bundfældning (Kiørboe 1998), mens de mikrobielle processer i større udstrækning recirkulerer næringssaltene i den øvre del af de frie vandmasser (Figur 1).

Det er altså klart, at planteplanktonets sammensætning er af afgørende betydning for sammensætningen og kompleksiteten af den efterfølgende heterotrofe del af fødekæden. Ge-

nerelt medfører store planktonalger en kort fødekæde, mens små primærproducenter fører til et langt mere komplekst fødenet. Et godt kendskab til zooplanktonsamfundets sammensætning er således nødvendigt for at forstå primærproduktions skæbne i havet.

Da jeg begyndte at arbejde med biologisk oceanografi, var der megen fokus på det omtalte paradigmeskift inden for den pelagiske biologi. Det førte til dels til en deling af forskere mellem dem som arbejdede med vandlopper og den klassiske del af fødekæden, og den forskning der arbejdede med de mikrobielle processer. Til trods for at man nu gennem de sidste tre årtier har været opmærksom på betydningen af bakterier og encellede græssere i det marine fødenet, er integrerede undersøgelser af både den mikrobielle og klassiske fødekædes betydning stadig relativt fåtallige. Min forskning har været drevet af et ønske om at forstå, hvordan de forskellige grene i fødenettet spiller sammen, og under hvilke betingelser den klassiske hhv. den mikrobielle del af fødenettet er dominerende.

Planktonets sæsonmæssige variation i havet er primært styret af mængden af næringssalte, solindstråling og temperatur. Gennem min forskning har jeg haft mulighed for at sammenligne struktur og funktion af det pelagiske fødenet mellem danske farvande og så forskelligartede områder som arktiske og tropiske marine økosystemer, hvilket har givet mig et unikt grundlag for at forstå og beskrive nogle overordnede mønstre. Mit ønske, og dermed formålet, med denne disputats er at sammenfatte mine studier af det pelagiske fødenet i disse meget forskellige systemer og derved bidrage til en større forståelse af den pelagiske fødekæde fra Arktis til troperne. Specielt fokuserer jeg på den betydning, som vandlopper og encellede heterotrofe planktonorganismer (mikroprotozoerne) har på stofomsætningen.

# 2 De anvendte metoder

---

## 2.1 Biologisk oceanografi

Denne disputats repræsenterer et forsøg på gennem samtidige målinger af oceanografi, vandkemi og pelagisk biologi at opnå en samlet forståelse af de væsentlige faktorer, som er afgørende for struktur og funktion af havets pelagiske fødenet. Dataindsamlingen og eksperimenterne er typisk foretaget som tidsserier på den samme station eller langs transekter på tværs af oceanografiske diskontinuiteter som f.eks. frontområder, hvor to forskellige vandmasser mødes. En prøvetagning i et så dynamisk miljø som de frie vandmasser, repræsenterer et øjeblikbillede af et meget kompliceret samspil af fysiske, kemiske og biologiske faktorer. Derfor er det vigtigt at vide, om de forskelle man måler over tid, eller mellem to stationer, er reelle forskelle eller blot er udslag af tilfældigheder.

Plankton er per definition vandlevende organismer, der flyder eller kun har en svag egenbevægelse. Fordelingen af plankton er derfor underlagt vandets bevægelser. Det akvatiske miljø forekommer umiddelbart meget homogent. Denne umiddelbare ensartethed kombineret med den store planktondiversitet inspirerede i 1962 G.E. Hutchinson til at publicere 'The Paradox of the Plankton'. Hutchinson undrede sig over, hvordan man i et så ensartet miljø kan have sameksistens af et stort antal arter, der konkurrerer om de samme ressourcer. En forklaring på Hutchinsons paradoks er, at de frie vandmasser langt fra er et homogent miljø og at plankton, definitionen til trods, ikke er homogent fordelt i havet, men forekommer i klumper (patches).

Den klumpede planktonfordeling i havet er betinget af både fysiske og biologiske processer, og den relative betydning af de to typer processer er afhængig af, hvilken skala man arbejder på. Det er forskellige processer, der afgør udviklingen af planktonpatches på henholdsvis mm- til km-skala eller sekund- til måneds-skala. Overordnet betyder de biologiske processer mest på mikroskala, mens fysikken er mest betydende på stor skala. Størrelsen og varigheden af disse patches defineres som den afstand eller det tidsrum, inden for hvilken planktonkoncentrationen er konstant.

En af de helt store udfordringer inden for biologisk oceanografi er derfor at tage højde for klumpede fordelinger af planktonet i kombination med vandets bevægelser. For at kunne adskille og sammenligne strukturen af plankton mellem to prøveudtagninger, er det derfor væsentligt at kunne separere forskelle, der er forårsaget af biologiske processer

såsom græsning, vækst eller dødelighed fra forskelle, som skyldes vandbevægelser og planktons klumpede fordeling. En måde at reducere variationen på, er at analysere plankton-data i forhold til en bestemt vandmasse i stedet for den geografiske position langs et transekt. På denne måde prøver man at tage hensyn til at vandet (og planktonet) flytter sig.

## 2.2 De målte parametre

Den overordnede problemstilling bag mine undersøgelser er et ønske om at forstå den tidslige og rumlige variation i strukturen og funktionen af havets pelagiske fødenet i forhold til oceanografien. Rammen for de biologiske prøvetagninger er derfor en beskrivelse af strukturen af vandsøjlen, dvs. dybdefordelingen af vandets saltholdighed, temperatur og klorofylkoncentration. Disse parametre måles automatisk med meget høj dybdeopløsning ned gennem vandsøjlen med hhv. en CTD- og en fluorescensprobe. Sammenlignet med beskrivelsen af den fysiske oceanografi og klorofylkoncentrationen, er beskrivelsen af de kemiske og de øvrige biologiske parametre begrænset af hvor mange prøver det er muligt at indsamle og ikke mindst oparbejde. Denne biologiske 'under sampling' er et klassisk dilemma inden for den biologiske oceanografi. Hvis man på den ene side ønsker samtidige målinger af fysik, kemi og biologi og samtidig gerne vil undersøge en række stationer f.eks. på tværs af en front, må man nødvendigvis gå på kompromis med den dybdemæssige og rumlige opløsning af de kemiske og biologiske prøver. Mit kompromis har været at vælge prøvetagningsdybder ud fra dybdefordelingen af vandets saltholdighed, temperatur og fluorescens, så de 5-7 prøver, der typisk er blevet analyseret, repræsenterer de forskellige vandmasser samt den dybdemæssige klorofyltop, hvis en sådan var til stede.

For at kunne forstå transporten af stof og energi gennem det pelagiske fødenet, den store diversitet til trods, er det nødvendigt at identificere centrale trofiske grupper i systemet. Meget ofte er det nogle få nøgleorganismer, eller grupper af nøgleorganismer, som står for det meste af stofomsætningen. Det er derfor væsentligt at identificere disse arter eller funktionelle grupper for at kunne beskrive og sammenligne fødekæder i forskellige havområder. Vandlopper dominerer typisk mesozooplankton (Verity & Smetacek 1996), men meroplankton (larver af bunddyr) kan dog i perioder dominere mesozooplankton, specielt i kystnære områder. Blandt mikroprotozoerne dominerer ciliater og heterotrofe dinoflagellater normalt. Disse to grupper har dog meget forskellig fødebiologi, idet ciliater og små dinoflagellater (< 20 µm) normalt udnytter piko- og nanoplankton, mens de større heterotrofe dinoflagellater (> 20 µm) hovedsageligt udnytter mikroplankton. Det betyder, at ciliaterne og de små heterotrofe dinoflagellater fungerer som bindeled mellem de mindste primærproducenter og

vandlopperne, mens de store heterotrofe dinoflagellater i stedet konkurrerer med vandlopperne om føden. I de fleste af mine arbejder har jeg fokuseret på de to dominerende grupper af encellede græssere, ciliater og heterotrofe dinoflagellater, samt på vandlopper, som størstedelen af året dominerer den heterotrofe biomasse i marine pelagiske økosystemer.

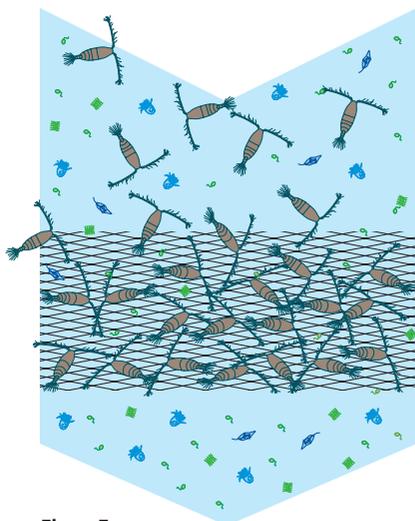
### 2.2.1 Biomasser

I mine undersøgelser er biomasserne af de forskellige planktongrupper kvantificeret ved hjælp af standardteknikker og udtrykt som koncentrationen ( $\text{mg C m}^{-3}$ ) eller som dybdeintegrerede værdier, ( $\text{mg C m}^{-2}$ ). En korrekt bestemmelse af biomassen på de respektive trofiske niveauer er central for beskrivelsen af transporten af energi gennem en fødekæde, idet transporten af stof fra ét niveau i fødekæden til det næste i mange tilfælde beregnes som biomassen ganget med vækstraten. I mange undersøgelser er procesraterne blevet bestemt med stor præcision, da de umiddelbart afspejler ændringer i miljøet bedre end biomasser. Biomasserne blev derimod i mange tilfælde beregnet på baggrund af et enkelt dybdeintegreret nettræk eller vandhenterprøver fra nogle få dybder. Denne fremgangsmåde rummer en væsentlig usikkerhed; derfor har jeg specielt i mine senere arbejder prioriteret at indsamle mange biomasseprøver for at få en god bestemmelse af denne centrale parameter.

### 2.2.2 Procesrater (græsning, vækst og produktion)

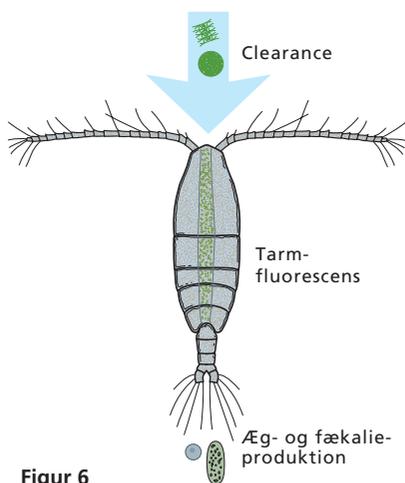
Hvis man skal forstå, hvordan organisk materiale eller næringsstoffer kanaliseres gennem fødekæderne er transporthastigheden (raten) umiddelbart vigtigere end målingerne af biomasserne, da raterne illustrerer hvor hurtigt biomassen bliver fornyet og ført videre i fødekæderne. Primærproduktion er den basale procesrate, og er målt ved hjælp af indbygning af radioaktivt kulstof,  $^{14}\text{C}$  (Steeman-Nielsen 1952), enten i en inkubator (transektundersøgelserne) eller ved *in situ* inkubationer (i forbindelse med tidsstudierne). Den sidste metode har umiddelbart den fordel, at temperatur og lysforhold er helt naturlige, samt at den er lavteknologisk og nem at gennemføre fra mindre skibe. Bakterierproduktionen er målt ved hjælp af indbygning af radioaktivt mærket  $^3\text{H}$ -thymidin i bakteriernes DNA (Fuhrman & Azam 1980). Væksten og produktionen af de heterotrofe nanoflagellater er beregnet på baggrund af empiriske sammenhænge mellem det beregnede cellevolumen og græsningsraten (P.J. Hansen *et al.* 1997).

Hovedfokus i de fleste undersøgelser har været på ciliater, heterotrofe dinoflagellater og vandlopper, hvorfor jeg i det følgende kort vil beskrive fordele og ulemper ved de metoder, som jeg har anvendt til at bestemme græsnings- og vækstrater hos disse grupper.



**Figur 5**

Størrelsesfraktionerings-teknikken til måling af vækstrater hos planktonorganismer udnytter at der generelt er en størrelsesforskel mellem rovdyr og deres bytte (Figur 4). Planktonprøven filtreres forsigtigt gennem en sigte så vandlopperne fjernes. Derefter inkuberes prøven under naturlige temperatur og lysforhold i ca. et døgn. Vækstraten beregnes derefter ud fra organismernes tilvækst under inkubationen.



**Figur 6**

Græsning og vækst hos vandlopper kan måles med en række forskellige metoder. F.eks. ved måling af: Clearance, som er det vandvolumen vandloppen tømmer for plankton per tidsenhed, Tarmfluorescensmetoden, hvor vandloppens indhold af klorofyl måles og vha. tarmtømmingshastigheden omregnes til en græsningsrate og ud fra produktionen af æg eller fækaliopiller, der ligeledes under en række antagelser kan omregnes til græsnings og produktions rater. Se afsnit 2.2.4 for yderligere forklaring.

### 2.2.3 Protozooplankton – græsning og vækst

Mikroprotozoers vækst- og græsningsrate kan bestemmes med en række metoder, som alle har forskellige begrænsninger (Kemp *et al.* 2000). En af de metoder jeg har anvendt er størrelsesfraktionerings-teknikken (Verity 1986). Forudsætningen for denne metode er, at prædatorer generelt er større end deres bytte, og at man derfor kan bryde fødekæden ved filtrering (Figur 5). Efter en forsigtig filtrering af prøven, hvor man fjerner de større prædatorer (dvs. vandlopper), inkuberes prøven i en flaske på et planktonhjul (for at holde planktonet i suspension) i en given periode, hvorefter protozoernes nettovækst kan beregnes ud fra ændringen i antallet af protozoer over tid. Vækstraten kan efterfølgende omregnes til en græsningsrate under antagelse af en væksteffektivitet på f.eks. 33% (P.J. Hansen *et al.* 1997). De beregnede vækstrater er minimumsrater, da en række prædatorer, som f.eks. en række rovciliater og de store heterotrofe dinoflagellater, har samme størrelse som deres bytte og derfor ikke bliver fjernet ved en størrelsesfraktionering som f.eks. en 50-µm filtrering. Generelt fungerer metoden godt i næringsrige systemer, og jeg har med succes anvendt den i tempererede [5,16] og arktiske [10] områder. Vi har også prøvet at anvende størrelsesfraktionering i det oligotrofe, tropiske Andamanerhav, hvor det umiddelbart virker nemt at adskille vandlopperne fra pikoplanktonet og mikrogræsserne. Men netop i Andamanerhavet var der store bestande af heterotrofe dinoflagellater, som græssede på ciliaterne med det resultat, at der ingen vækst var i inkubationsflaskerne. I sådanne tilfælde har jeg anvendt empiriske sammenhænge fra litteraturen til at beregne mikroprotozooplanktons vækst- og græsningsrater (P.J. Hansen *et al.* 1997).

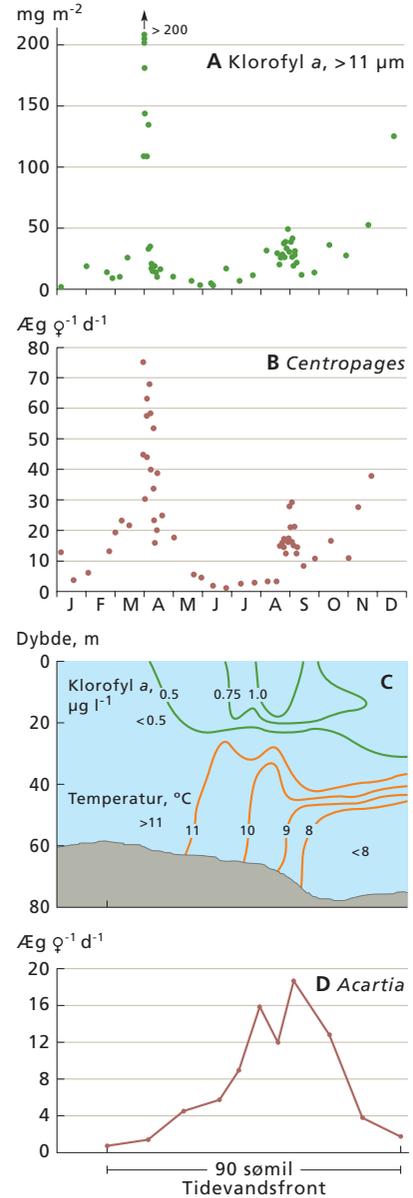
### 2.2.4 Vandloppers græsning og produktion

Der eksisterer en række metoder til at bestemme græsningsrater hos vandlopper (Harris *et al.* 2000) (Figur 6). Den klassiske metode til bestemmelse er flaskeinkubationer, hvor klorofyl *a*- eller planktonkoncentrationen i flasker hhv. med og uden vandlopper sammenlignes efter en inkubationsperiode [7,11,20]. Den hurtige version er måling af klorofylkoncentrationen, men den giver kun information om, hvor meget planteplankton, som er ædt. Hvis man ønsker en mere detaljeret viden om vandloppernes græsning, f.eks. størrelsespræference eller andel af heterotroft bytte, skal planktonet i flaskerne analyseres og tælles i mikroskop, hvilket er meget tidskrævende. En anden metode, som jeg har anvendt, er tarmfluorescensmetoden [6,15], som igen kun giver information om græsningen på planteplankton. Under forudsætning af at klorofyl ikke nedbrydes ved passagen gennem vandloppernes tarm, kan man beregne græsningsraten ved hjælp af kendskab til tarmpassagetiden og klorofylkoncentration i vandlopperne (Shuman & Lorenzen 1975). Da hovedparten

af vandlopperne græsser på andet end planteplankton, er det væsentligt, at de metoder man anvender tager hensyn til hele det potentielle fødeudbud. Resultaterne fra tarmfluorescensmetoden kan derfor ikke stå alene.

Den metode som jeg har anvendt i alle de undersøgte systemer er ægproduktionsmetoden [2,3,4,6,7,8,11,13,15,17,19,20]. Det er en meget følsom metode (Tester & Turner 1990) da vandloppers ægproduktion hurtigt reagerer på ændringer i fødeudbudet (Figur 7). Metoden bygger på laboratorieforsøg, som har vist at ca.  $\frac{1}{3}$  af det en voksen hunvandloppe æder går til ægproduktion (Kiørboe *et al.* 1985). Desuden forudsættes det, at de voksne hunners specifikke vækstrate også er repræsentativ for vækstraten hos de yngre vandloppestadier. Denne forudsætning er testet i laboratoriet under optimale betingelser med små kystlevende vandlopper (Berggreen *et al.* 1988), men under mere næringsfattige forhold, f.eks. troperne, er de små stadiers vækstrater formodentlig væsentlig højere end hunnernes [19]. Ægproduktionen hos fritgydende vandlopper bestemmes typisk ved inkubation af voksne hunner i 24 timer, hvorefter de producerede æg tælles og måles, og den specifikke produktion udregnes ud fra kulstofindholdet i de producerede æg og hunnen. Græsningsraten kan efterfølgende beregnes fra den specifikke ægproduktion under antagelse af en væksteffektivitet. Ægproduktionsmetoden er mest brugbar til bestemmelse af græsningen hos mindre, fritgydende vandlopper uden store lipidreserver. Det skyldes, at de store vandlopper, der har lipidreserver, som f.eks. *Calanus finmarchicus*, i perioder kan lægge æg uden samtidigt at indtage føde, eksempelvis før forårsopblomstringen. Under selve forårsopblomstringen er der dog en god overensstemmelse mellem græsningen og den specifikke ægproduktionsrate, selv hos de store *Calanus*-arter [6,15] og ægproduktionsraten kan i sådanne tilfælde anvendes som et mål for græsningsraten.

Ægproduktionsmetoden kan vanskeligt overføres til ægbærende vandlopper såsom *Oithona*, *Pseudocalanus* og *Eurytemora*, da disse arter bærer rundt på æggene i flere dage og følgelig har en mere uregelmæssig ægproduktion. De ægbærende vandloppers ægproduktion kan til gengæld beregnes ved hjælp af æg:hun ratiometoden (Edmonson 1971). Denne metode kræver, at man har kendskab til forholdet mellem antallet af æg og hunner i bestanden, til den temperaturafhængige ægklækningstid (Andersen & Nielsen 1997, Nielsen *et al.* 2002) og til kulstofindholdet i hhv. hunner og æg. På baggrund af disse informationer er det muligt at beregne de ægbærende vandloppers produktion og græsning selv ud fra fikserede prøver [7,15,17,19,20].



**Figur 7**

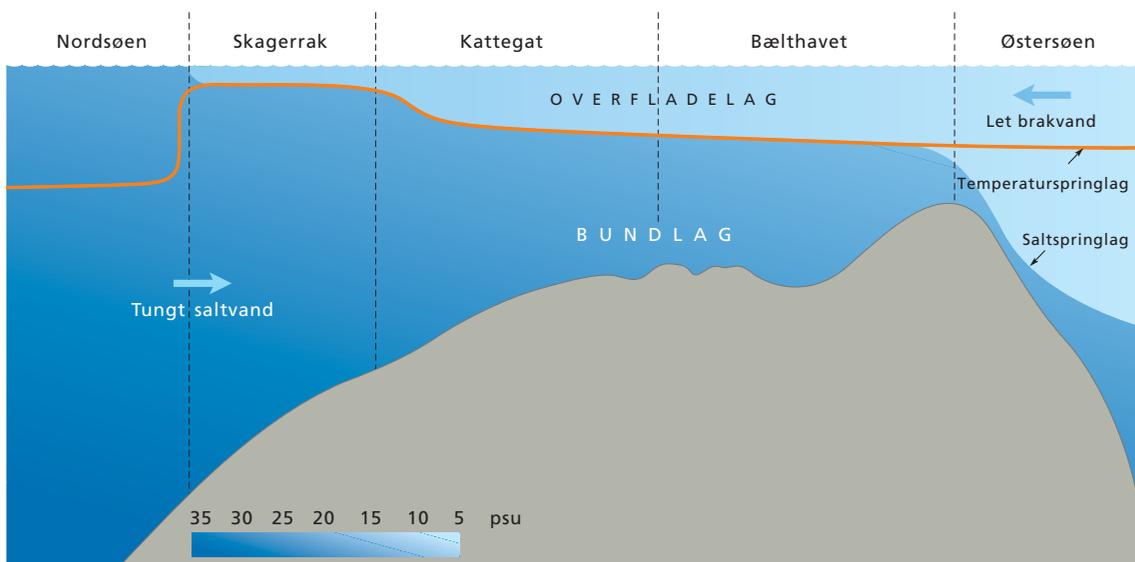
Havets vandloppebestande er fødebe-grænsede en stor del af året [4]. Ved ændringer i fødeudbudet øges vandloppers ægproduktion umiddelbart. Vandloppers ægproduktion er derfor et godt mål for produktionsforholdene i havet. **A)** viser sæsonudviklingen i planteplankton i det sydlige Kattegat, og **B)** viser ændringen i ægproduktionen hos en af de dominerende vandloppeslægter, *Centropages* [4]. Ægproduktionen er ligeledes en god indikator for områder med gode vækstbetingelser. **C)** viser henholdsvis dybdefordelingen af klorofyl og temperatur, og **D)** *Acartias* ægproduktion på tværs af en tidevandsfront i Nordsøen (modificeret fra Kiørboe *et al.* 1988).

## 2.3 Flowdiagrammer for primærproduktionens skæbne

Gennem målinger af biomasser og procesrater er det mit ønske at etablere nogle enkle flowdiagrammer for skæbnen af primærproduktionen i de forskellige pelagiske økosystemer. Disse diagrammer er gennemgående udtrykt i kulstofenheder, da empirien vedr. planktonorganismers kulstofindhold er mere komplet end f.eks. empirien vedr. kvælstof- eller fosforindhold. Flowdiagrammerne er meget følsomme over for valget af omregningsfaktorer. Men da det er tidskrævende at måle alle relevante faktorer, bygger flowdiagrammerne på en række antagelser fra litteraturen, f.eks. vedr. organismernes kulstofindhold, væksteffektivitet og temperaturafhængighed. Disse faktorer er ikke konstante, men varierer med en række forhold. For at opnå sammenlignelighed undersøgelserne imellem har jeg dog forsøgt at holde dem konstante. Alle grunddata er tilgængelige i artiklerne, således at resultaterne relativt nemt kan omregnes, hvis de skal anvendes i andre sammenhænge. Det er væsentligt at være opmærksom på at flowdiagrammerne repræsenterer øjeblikbilleder og primært skal ses som en metode til at få et samlet overblik over det pågældende pelagiske fødenet.

# 3 Tempererede pelagiske økosystemer

De danske farvande dækker overgangszonen mellem den brakke Østersø og den saltholdige Nordsø (Figur 8). Området er karakteriseret ved store horisontale forskelle i lagdeling og saltholdighed. I dette afsnit vil jeg med eksempler fra vore farvande præsentere væsentlige styrende elementer for den tidlige og horisontale variation i sammensætningen af det planktoniske fødenet.



## 3.1 Årssuccessionen i tempererede planktonsystemer

Med udgangspunkt i mine undersøgelser i Kattegat vil jeg i det følgende beskrive de væsentligste ændringer gennem året i et tempereret pelagisk økosystem. Undersøgelserne er gennemført på en 28 m dyb lokalitet i det sydlige Kattegat i 1989 (Figur 9).

### 3.1.1 Forårsopblomstringen

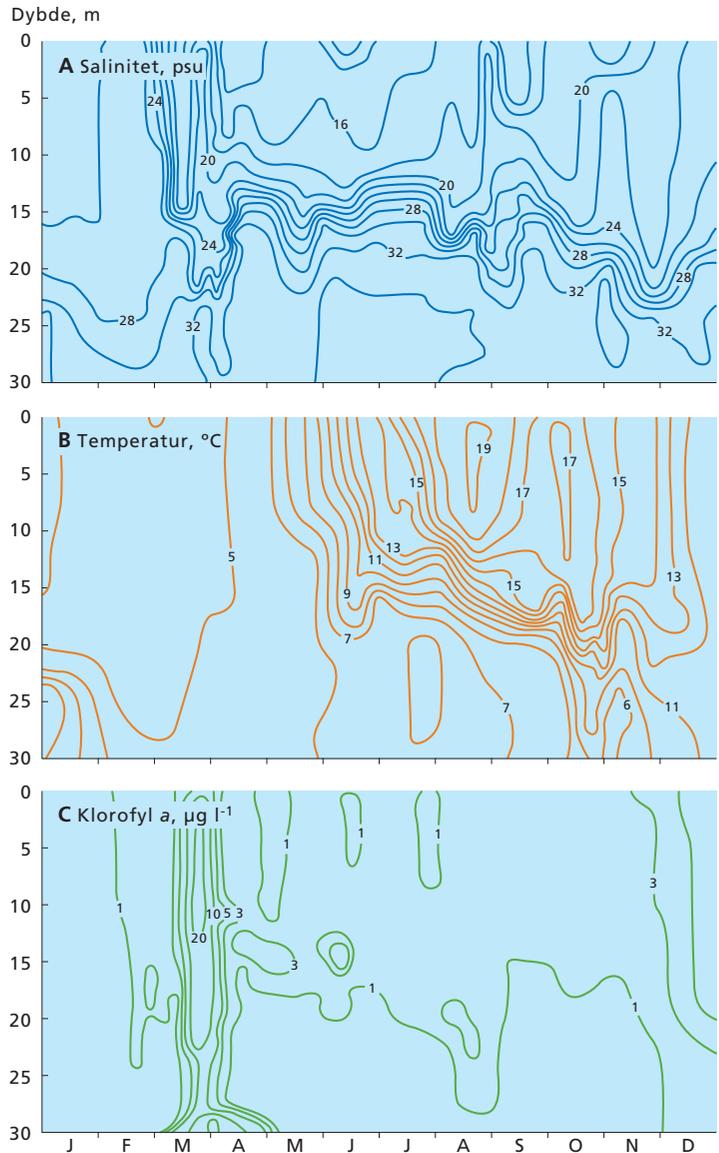
Årstidsvariationen i det pelagiske fødenet er styret af ændringer i lagdeling og tilgængelighed af næringssalte. I Kattegat er vandsøjlen lagdelt hovedparten af året som følge af udstrømningen af brakvand fra Østersøen. Vinden bryder dog hyppigt lagdelingen i efterårs- og vinterperioden. Denne omrøring opblander de næringssalte, som under den lagdelte periode er

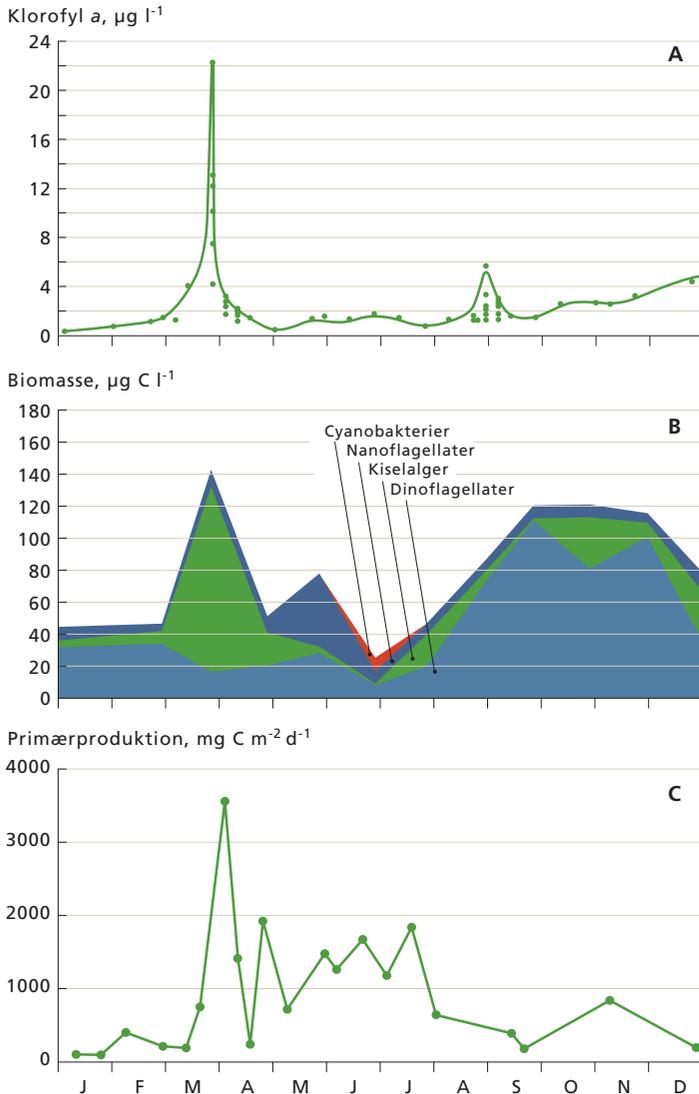
**Figur 8**

Et nord-syd tværsnit gennem de danske farvande om sommeren illustrerer de store rumlige og dybdemæssige variationer i vandets saltholdighed – en parameter som potentielt har stor betydning for fordelingen af plankton (se afsnit 3.2.3).

blevet remineraliseret i bundvandet. I vinterperioden, hvor solindstrålingen er lav og vandsøjlen ustabil, er primærproduktionen lav (Richardson & Christoffersen 1991). Forårsopblomstringen kan i solrige år etableres så tidligt som i januar-februar (Edler 2002). Så snart vandsøjlen lagdeles, sker der en kraftig vækst af kiselalger (Figur 9, Figur 10), som fortsætter indtil nitraten i overfladelaget er opbrugt, hvorefter en stor del af kiselalgerne bundfældes (J.L.S. Hansen & Josefson 2001, Josefson & Hansen 2003). Det planteplankton, som dominerer forårsopblomstringen, er god føde for vandlopperne. Men da vinterbestanden af vandlopper i lavvandede kystnære områder som Kattegat er beskednen, og forårsopblomstringen allerede finder sted ved vandtemperaturer på 4-5°C, hvor vandlopperne udvikles relativt langsomt, er de kun i stand til at omsætte en meget lille del af forårsopblomstringen [4] (Figur 11, Figur 12A). I modsætning til vandlopperne er de domine-

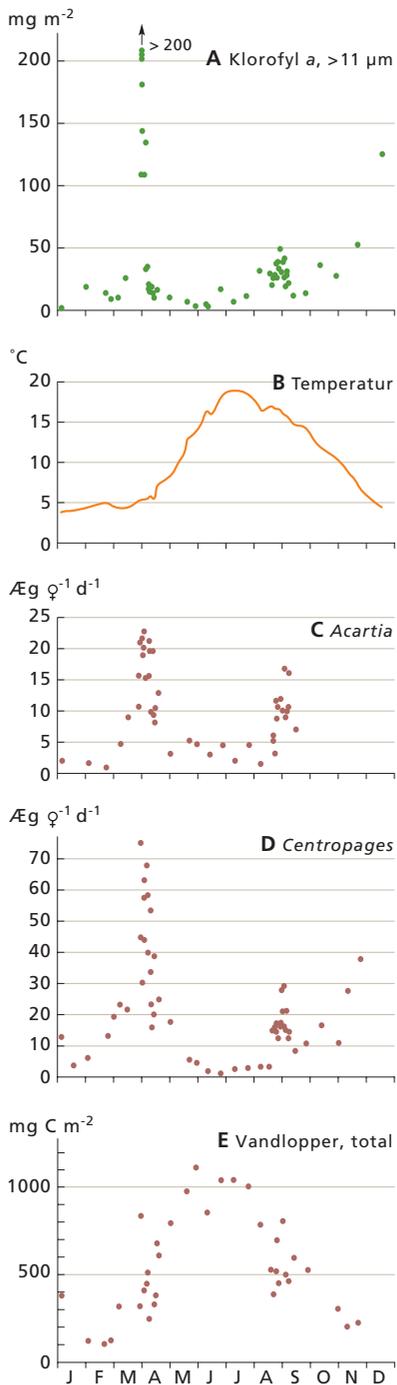
**Figur 9**  
Den sæsonmæssige udvikling i dybdefordelingen af **A**) vandets saltholdighed, **B**) temperatur og **C**) planteplanktonbiomasse i det sydlige Kattegat [4]. Under forårsopblomstringen opbruger planteplanktonet næringssaltene i overfladelaget, hvorefter de synker til bunds. Den højeste planteplanktonmængde findes derefter i skillefladen indtil efteråret, hvor den øgede stormfrekvens svækker lagdelingen af vandsøjlen og igen tilfører næringsalte til overfladen.



**Figur 10**

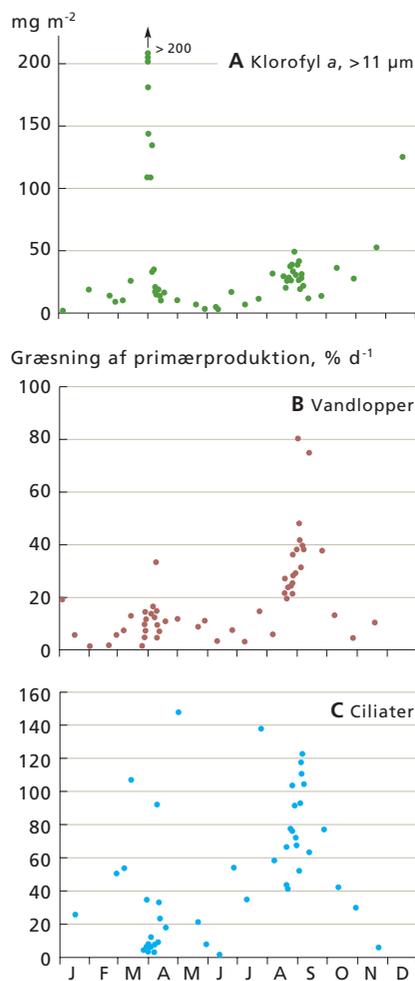
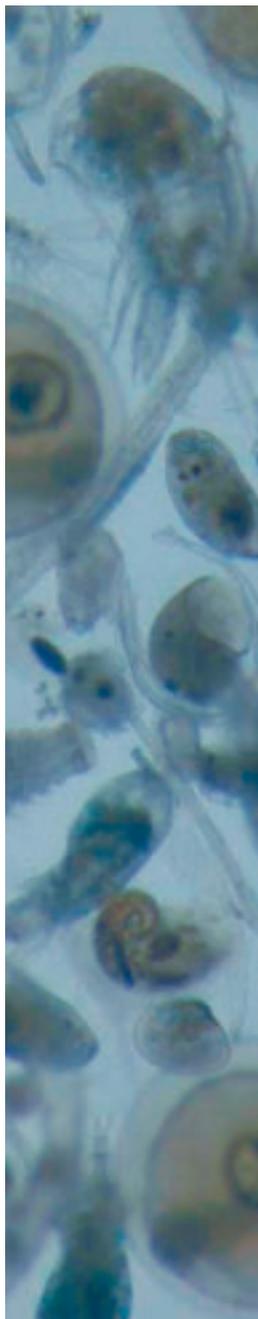
Den sæsonmæssige udvikling i overfladelagets planteplanktonsamfund i det sydlige Kattegat udtrykt som **A**) klorofyl a-koncentrationen (Richardson & Christoffersen 1991) og **B**) Planteplankton biomasse (Thomsen 1992). Begge måleserier illustrerer det typiske totoppe forløb for tempererede lagdelte havområder, med høje biomasser af store planteplanktonarter og perioderne med ny produktion forår og efterår. I den mellemliggende periode er produktionen af små former baseret på regenererede næringsalte, og det dybdemæssige maksimum findes ofte omkring skillefladen (**Figur 9**, **Figur 14**). Den nederste kurve (**C**) viser den integrerede primærproduktion. Her slår skillefladeproduktionen igennem i den lagdelte sommer periode (Richardson & Christoffersen 1991).

rende mikroprotozoer [5] (P.J. Hansen 1991) i stand til at udnytte planteplanktonet (**Figur 12B**) på grund af deres store vækstpotentiale og korte generationstid og vokse op samtidigt med forårsopblomstringen (**Figur 13**). Ciliater og heterotrofe dinoflagellater er de to mest betydningsfulde grupper af marine pelagiske protozoer. Til trods for at de tilhører samme størrelsesklasse (**Figur 4**), er de meget forskellige mht. fødebiologi (P.J. Hansen & Calado 1999). Ciliaterne æder relativt småt bytte ved at filtrere vandet. Det foretrukne bytte er typisk  $\frac{1}{10}$  af deres eget cellevolumen. Dinoflagellaterne derimod er 'rovdyr', som foretrækker bytte på størrelse med dem selv. De store heterotrofe dinoflagellater udnytter de store kiselalger, mens ciliaterne græsser på mindre kiselalger og flagellater, som også har relativt høje biomasser selv under forårsopblomstringen. Når næringssaltene er opbrugt ved afslutningen af forårsopblomstringen og bundet i planktonbiomasse, er størrelsen af den regenererede sommerproduktion bestemt af, hvor stor en mængde næringsalte der tilba-



**Figur 11**

Årstidsvariationen i det sydlige Kattegat i **A)** algebiomasse mg klorofyl *a*, >11 µm m<sup>-2</sup>, **B)** temperaturen i overfladen; ægproduktionen hos de to vandloppeslægter **C)** *Acartia* og **D)** *Centropages*, og **E)** den samlede vandloppebiomasse. Fra [4].



**Figur 12**

Årstidsvariationen i det sydlige Kattegat af **A)** algebiomasse, mg klorofyl *a* > 11 µm<sup>-2</sup> **B)** vandloppernes [4] og **C)** ciliaternes [5] græsning af primærproduktionen (% dag). På grund af deres store vækstpotentiale har ciliaterne trods af lav biomasse sammenlignet med vandlopperne, en meget stor græsnings kapacitet.

**Figur 13**

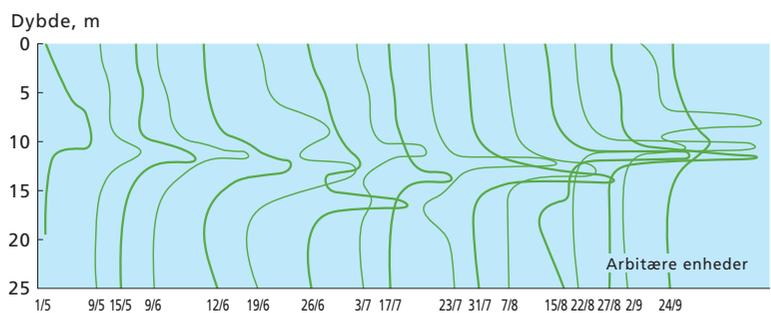
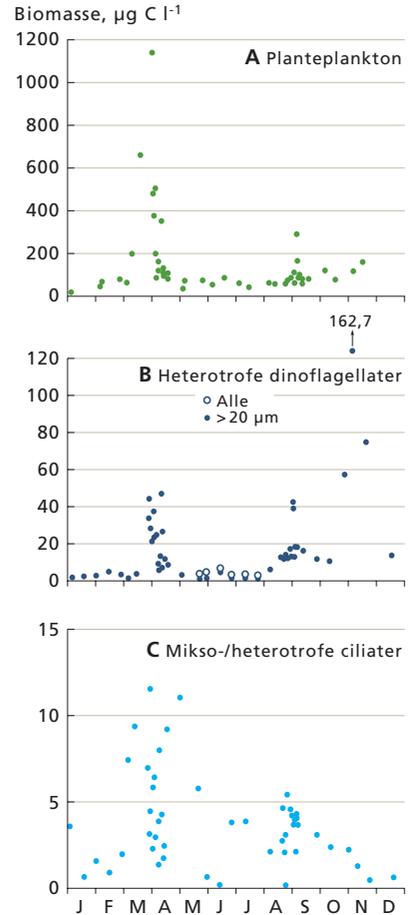
Årstidsvariationen i overfladelaget i det sydlige Kattegat i biomassen af **A**) planteplankton, **B**) heterotrofe dinoflagellater (fra P.J. Hansen 1991) og **C**) mikro-/heterotrofe ciliater [5]. Biomassen og betydningen af disse encellede græssere er størst under forårs- og efterårsopblomstringerne, hvor vandloppernes fødeoptagelse mættes med planteplankton, og deres prædation på dinoflagellaterne og ciliaterne derfor nedsættes [5].

geholdes i den fotiske zone i stedet for at bundfældes. I denne forbindelse har bestanden af mikrozooplankton en central rolle ved at holde en del af næringssaltene oppe i den øvre del af vandsøjlen til gavn for det planktonsamfund, som etableres i det næringsaltbegrænsede overfladelag i sommerperioden.

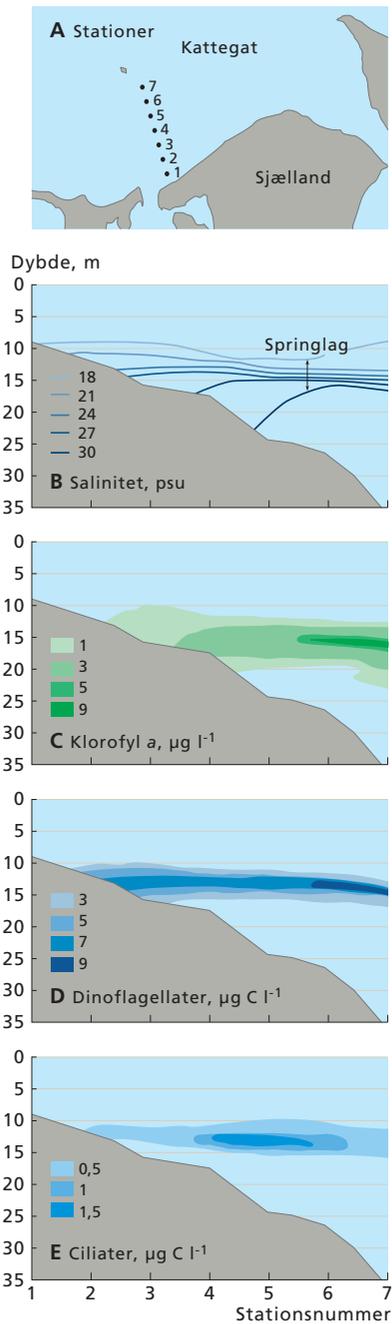
### 3.1.2 Opblomstringer i skillefladen

Lagdelingen af vandsøjlen forstærkes i løbet af sommeren, når solindstrålingen og opvarmningen af overfladelaget øges (**Figur 9**). Efter forårsopblomstringen hvor nitraten i overfladelaget er opbrugt, er primærproduktionen i overfladelaget lav og reguleret af regenererede næringsalte. Da planktonbiomassen i overfladelaget er beskedent, og lyssvækkelsen derfor lav, vil der i denne periode ofte udvikles opblomstringer af plankton i skillefladen (Nielsen *et al.* 1990, [1,2], **Figur 14**). Allerede i 1920'erne og 30'erne publicerede fysiske oceanografer undersøgelser, som ved hjælp af lysmåleteknik dokumenterede høje planktonforekomster i skillefladen (Pettersson 1934). Helt frem til 1980'erne blev disse forekomster fortolket som døende alger, der var ved at bundfælde. Men med opblomstringen af den giftige nanoflagellat *Chrysochromulina polylepis* i 1988 blev det for alvor klart, at planteplankton i skillefladen var i stand til at vokse (Nielsen *et al.* 1990, Kaas *et al.* 1991).

Opblomstringer i skillefladen kan således fungere som refugium for udviklingen af kraftige opblomstringer af giftige algearter. Den mest kendte var opblomstringen af *Chrysochromulina polylepis*, som i juni 1988 dækkede det meste af Kattegatområdet (Nielsen *et al.* 1990). Da opblomstringen var på sit højeste, var der ingen potentielle græssere i skillefladen, hvor koncentrationen af *Chrysochromulina* toppede. Et tilsvarende eksempel undersøgte vi i forbindelse med en opblomstring af den giftige dinoflagellat *Gyrodinium aureolum* (nu kaldet *Karenia mikimotoi*) [1], hvor der heller ikke var græssere i skillefladen til at æde planktonalgerne.


**Figur 14**

Efter forårsopblomstringen, hvor vandsøjlen er stabil og næringsaltene er opbrugt i overfladelaget, kan der opbygges store biomasser af planteplankton i skillefladen. Her kan de udnytte næringsaltene fra undersiden af skillefladen og lyset ovenfra. Figuren viser dybdefordelingen af klorofylfluorescens i det sydlige Kattegat fra 1. maj til 1. oktober 1990.



**Figur 15**  
I perioden efter forårsopblomstringen udvikles der ofte karakteristiske opblomstringer af plankton omkring skillefladen. Figuren viser **B)** dybdefordelingen af vandets saltholdighed, **C)** mængden af planteplankton, og biomassen af **D)** ciliater og **E)** dinoflagellater langs med et transekt i det sydlige Kattegat (**A**) den 20. maj 1992. Det er tydeligt, at en stor del af dyreplankton findes i det smalle vandlag omkring skillefladen, hvor biomassen af planteplankton er højest.

I hovedparten af sommerperioden består skillefladebestandene af ikke-giftige former, som kan ædes af zooplankton, og de her forhøjede mængder af planteplankton er ofte afgørende for dybdefordeling og produktion af de heterotrofe planktonorganismer (**Figur 15**). Midt på sommeren er bestanden af vandløpper vokset op ud fra overvintrede hvileæg og den ægproduktion, som fandt sted hos vandløpperne under forårets opblomstring af kiselalger. I overfladelaget er der kun få primærproducenter, og nanoflagellater dominerer. På grund af deres ringe størrelse græsses de dårligt af vandløpper, og vandløppers ægproduktion er derfor stærkt fødebegrenset i denne periode (**Figur 11**). Ciliaterne og de heterotrofe dinoflagellater udgør et væsentligt fødetilskud og gør samtidigt primærproduktionen tilgængelig for vandløpperne. Til trods for protozoernes store vækstpotentiale [5] er vandløppers græsning i stand til at kontrollere biomassen af ciliater (Nielsen & Kiørboe 1991), som holdes relativt lav og konstant sommeren igennem (Nielsen *et al.* 1990, P.J. Hansen 1991). På tilsvarende måde holder vandløppers græsning også biomassen af netplanteplankton nede i sommerperioden [4].

Gennem sommeren har opblomstringer i skillefladen stor betydning for udviklingen af planktonsamfundene. Planteplanktonet, og dermed vandløppers føde, er meget ujævnt fordelt over dybden, men laboratorieforsøg har påvist, at både vandløpper og protozoer kan finde sådanne lag med høj koncentration af planteplankton og blive i lagene (Tiselius 1992, Saiz *et al.* 1993, Fenchel & Blackburn 1999). På den måde kan de opnå en højere produktion i skillefladen end ved overfladen, hvilket er af stor betydning for specielt vandløppers ægproduktion.

### 3.1.3 Efterårets opblomstringer

Opblomstringer af dinoflagellater af slægten *Ceratium* er et tilbagevendende element i planktonsuccessionen i tempererede lagdelte havområder, og typisk finder disse opblomstringer sted i skillefladen (Nielsen 1991, Maar *et al.* 2003, 2004). Man antog tidligere, at algerne ikke blev omsat af de pelagiske græssere pga. *Ceratiums* store størrelse og specielle form med lange horn. Inspireret af observationer af store forekomster af protozooplankton og vandløppers høje ægproduktion under en *Ceratium*-opblomstring (Nielsen 1991), har jeg imidlertid påvist, at ceratier bliver græsset af flere vandløppesarter samt af de marine dafnier (*Podon* og *Evadne*). Den sidstnævnte gruppe har ofte sin sæsonmæssige hovedudbredelse og maksimale biomasse under disse opblomstringer (Nielsen 1991). Protozooplanktonet var domineret af store pansrede dinoflagellater af slægten *Protopteridinium*, som gerne æder *Ceratium*, mens de dominerende ciliater med nogle få undtagelser (primært *Tiarina fusus*) ikke var i stand til at æde ceratier. Disse feltobservationer er siden blevet bekræftet af

resultater fra laboratorieforsøg, som har vist at visse protozoer (P.J. Hansen & Nielsen 1996) og f.eks. vandloppen *Acartia tonsa* kan håndtere og æde *Ceratium* (Møller & Nielsen 2001). Efterårets opblomstringer af ceratier har også en indirekte betydning for bestandsudviklingen af mikroprotozoer, da biomassen af ceratier mætter vandloppernes fødeoptagelse og gør, at bestanden af ciliater og dinoflagellater kan vokse op [5] (P.J. Hansen 1991) (Figur 13).

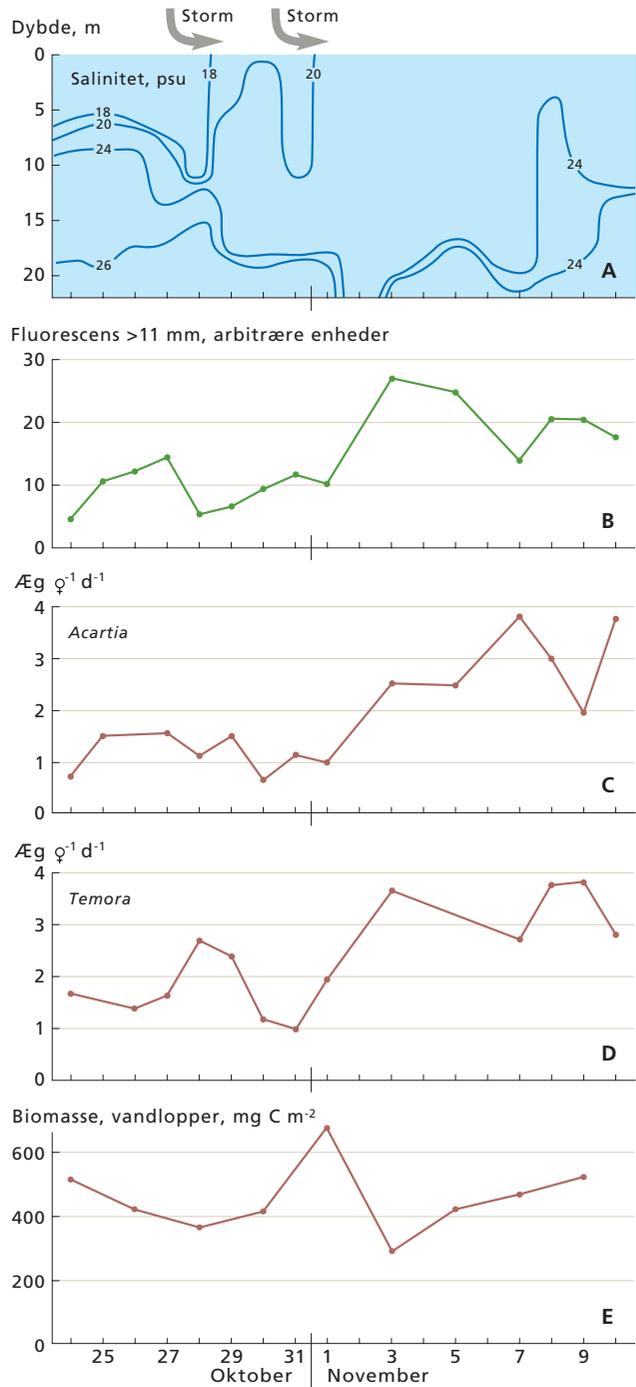
### 3.1.4 Vinddreven opblanding

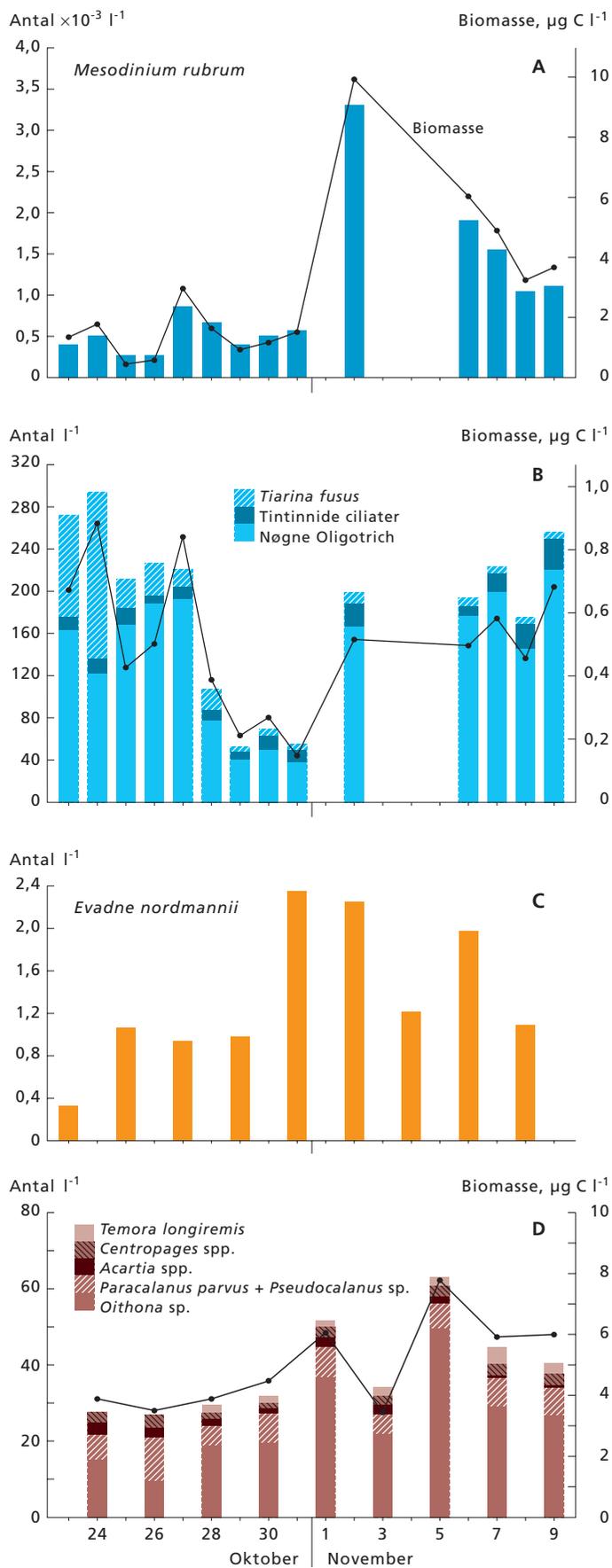
En tilbagevendende hændelse i planktonsuccessionen i Kattegat og andre lagdelte havområder er algeopblomstringer forårsaget af den vindgenererede opblanding af vandsøjlen om efteråret. På denne årstid fører den øgede blæst kombineret med den generelle afkøling af vandsøjlen til at lagdelingen nedbrydes. Når vandsøjlen bliver blandet op, kommer der nye næringssalte op i overfladelaget fra bundvandet, og hvis vejrforholdene efterfølgende bliver stabile, opstår der kraftige algeopblomstringer. Skæbnen af den vindgenererede nyproduktion er afhængig af tidspunktet på året og planktonsamfundets sammensætning og græsningskapacitet. De forskellige planktongrupper reagerer forskelligt på en pludselig puls af nyproduktion. Dette kan illustreres med en intensiv undersøgelse vi udførte i efteråret 1989 (Kiørboe & Nielsen 1990, Nielsen & Kiørboe 1991, Figur 16, Figur 17, Figur 18).

De kraftige vinde gennem oktober medførte en gradvis nedbrydning af springlaget. Forløbet kulminerede med en storm på  $25 \text{ m s}^{-1}$  den 1. november, hvor vandsøjlen blev totalt opblandet (Figur 16). Ved opblandingen blev hele den akkumulerede nitratpulje i bundvandet tilgængelig. Dette forøgede primærproduktionen og planteplanktonbiomassen og medførte en ændring i størrelsessammensætningen af planteplankton, hvor andelen af planteplankton der var større end  $11 \mu\text{m}$  steg efter stormen. En anden umiddelbar effekt af stormen var, at også græsserne blev blandet op, hvilket reducerede græsningsstrykket på planteplankton i den øvre fotiske zone. Den øgede biomasse og ændrede sammensætning af planteplankton gav et funktionelt respons hos den

**Figur 16**

Effekten af en storm på A) vandsøjlestrukturen, B) den potentielle vandloppeføde dvs. planteplankton  $>11\mu\text{m}$ , ægproduktionen hos C) *Acartia* og D) *Temora longicornis* samt biomassen af vandlopper E). Den vinddrevede tilførsel af nitrat til overfladen stimulerer planteplankton, hvilket umiddelbart giver en respons i de to vandloppers ægproduktion (Modificeret efter Kiørboe & Nielsen 1990).





**Figur 17**  
 Udviklingen i biomassen af forskellige planktonorganismer før, efter og under en efterårsstorm i 1988. **A)** den mikstrofofe ciliat *Mesodinium rubrum*, **B)** de heterotrofofe ciliater, **C)** dafnien *Evadne nordmannii* og **D)** vandloppenauplier. (Modificeret fra Nielsen & Kiørboe 1991).

fødebegrænsede vandloppebestand og resulterede i en fordobling af æggproduktionen (Figur 16) og dermed en øget biomasse af nauplier (Figur 17D). Men på grund af vandlopperne relativt lange generationstid (uger) var der ingen målbar ændring i den samlede biomasse af vandlopper. I modsætning til vandlopperne, fordobledes biomassen af dafnier efter stormen (Figur 17C). Det skyldes at dafnierne på grund af deres partenogenetiske reproduktion har meget hurtige vækstrater.

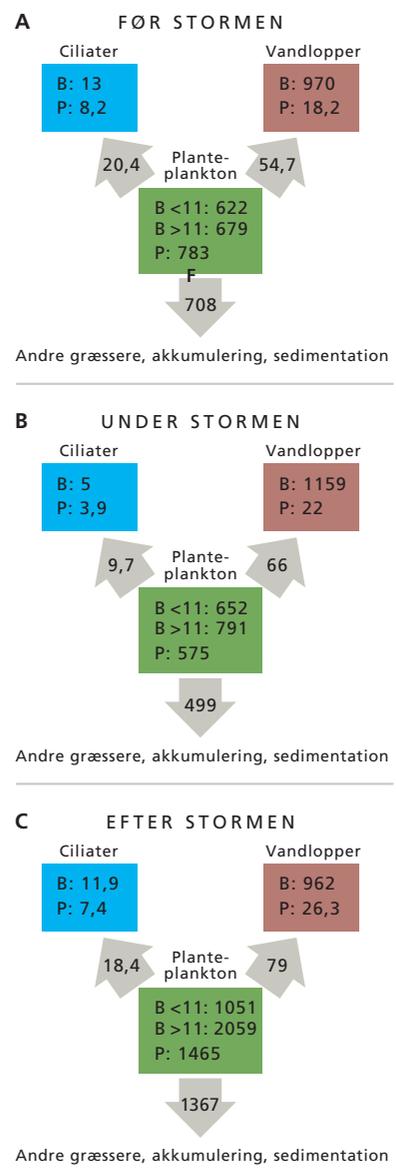
Hverken biomasse eller vækstrater ændredes hos de heterotrofe ciliater efter stormen (Figur 17B), hvilket bekræfter antagelsen om, at de ikke var fødebegrænsede [5] i den lagdelte periode inden stormen (Nielsen & Kiørboe 1991). Forklaringen på at deres biomasse er relativt konstant til trods for deres store vækspotentiale og den rigelige føde, er at vandloppebestanden er i stand til at græsse hele den daglige ciliatproduktion [5] (Nielsen & Kiørboe 1991). I modsætning til de heterotrofe ciliater reagerede den mikсотrofe ciliat *Mesodinium rubrum* på nitrattilførslen på samme måde som planteplanktonet, dvs. med en fordobling af biomassen efter stormen (Figur 17A).

De forskellige heterotrofe komponenter i det pelagiske fødenet reagerede således forskelligt på den øgede planteplanktonbiomasse; enten med et funktionelt respons (dvs. øget fødeoptagelse og æggproduktion som set hos de voksne vandlopper), et numerisk respons (dvs. øget biomasse som set hos dafnierne og vandloppenauplier), eller intet respons, som illustreret ved de heterotrofe ciliater. Alt i alt blev den samlede zooplanktongræsning ca. 50% større efter stormen. Denne stigning i græsningstryk kunne dog langt fra modsvare den øgede primærproduktion. En sammenligning af pelagiske kulstofbudgetter før, under og efter stormen (Figur 18) illustrerer, at der trods en øget pelagisk græsning var en fordobling af den mængde planteplankton der sank til bunden efter stormen. En stormgenereret nyproduktion tidligere på året, hvor biomassen af vandlopper og temperaturen er højere, vil formodentlig i større udstrækning blive omsat i den fotiske zone.

I takt med den begrænsede solindstråling, lavere vandtemperatur og øgede stormfrekvens i det sene efterår mindskes primærproduktionen. Vinteren igennem er Kattegats vand søjle ustabil, da kraftige storme til stadighed opblander vandet (Figur 9). I denne periode er nettoprimærproduktionen meget lav, da planteplankton en stor del af tiden befinder i sig mørke under kompensationsdybden (Figur 10C). De dominerende calanoide vandlopper (f.eks. *Acartia* og *Centrophages*) overvintrer i stor udstrækning som hvileæg på bunden (Madhupratap *et al.* 1996), og i denne periode dominerer i stedet cyclopoide vandlopper af slægten *Oithona*, der er aktiv vinteren igennem [4,7]. I løbet af vinteren kan perioder med stille, solrigt vejr stimulere opblomstring af kiselalger, som også afspejles i biomassen af protozoerne (P.J. Hansen 1991).

Figur 18

Pelagiske kulstofbudgetter for det sydlige Kattegat i forbindelse med stormen oktober-november 1988: A) før stormen, B) under stormen og C) efter stormen. B er biomasse i  $\text{mg C m}^{-2}$  og P er produktion i  $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Andelen af planteplankton  $>0 < 11 \mu\text{m}$  er angivet i planteplankton bokse. Tallene i pilene er græsnings- og sedimentationsrater. (Fra Nielsen & Kiørboe 1991).

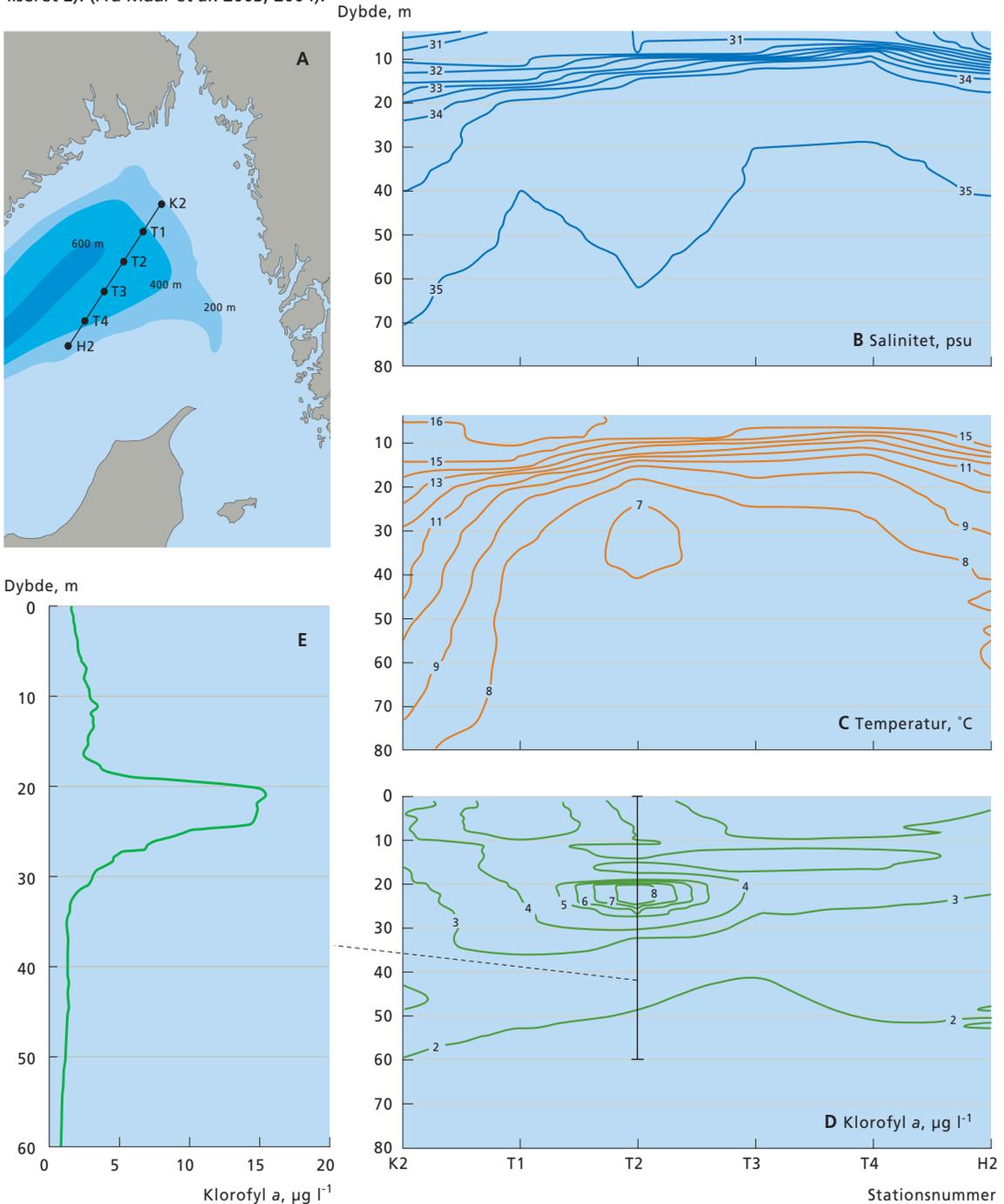


**Figur 19**

I august 2000 undersøgte vi plankton-dynamikken i Skagerrak **A**). Hydrografen i området er karakteriseret ved et kuppelformet springlag illustreret af dybdefordelingen af **B**) vandets salt-holdighed **C**) temperatur. Dybdefordelingen af planteplankton **D**) viser at den højeste klorofyl koncentration findes i skillefladen, hvor en meget kraftig opblomstring af *Ceratium* var lokaliseret **E**). (Fra Maar *et al.* 2003, 2004).

### 3.2 Horisontal variation i planktonfødekæden

I den foregående beskrivelse af Kattegat har jeg fokuseret på den sæsonmæssige variation i strukturen af planktonsamfundet. I de følgende afsnit vil jeg primært vise nogle eksempler på, hvordan sammensætningen af plankton kan variere rumligt i forhold til oceanografien.



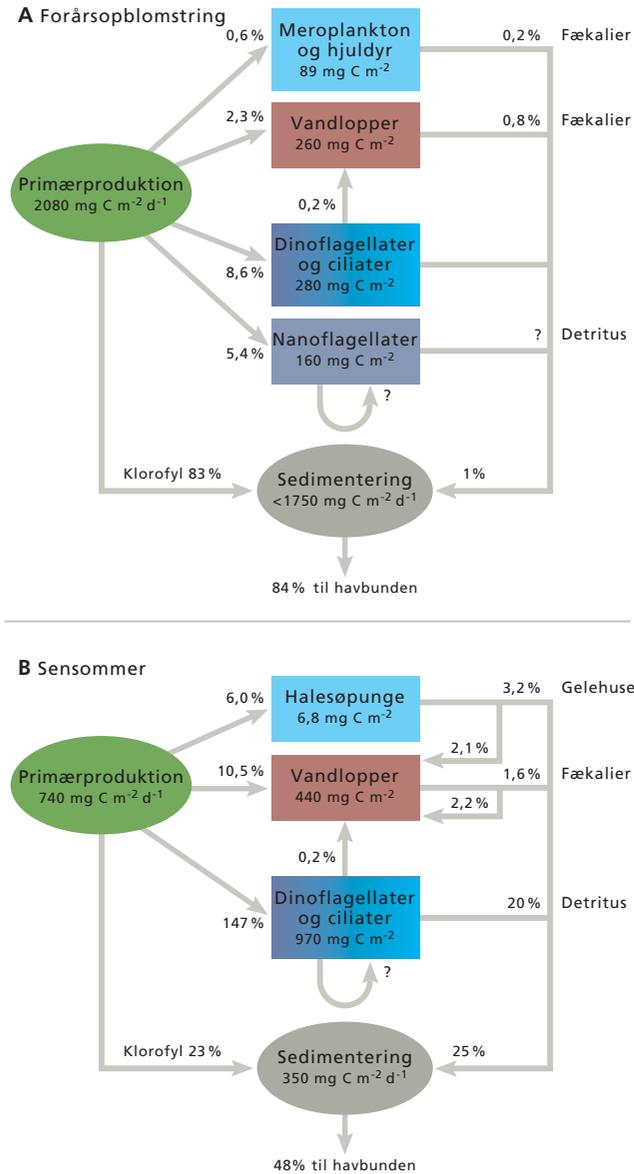
### 3.2.1 Den kuppelformede skilleflade i Skagerrak

Skagerrak udgør overgangen mellem det brakke og relativt lavvandede Kattegat og den dybere Nordsø (Figur 8). Dette havområde er lagdelt det meste af året og i sommerperioden karakteriseret ved en kuppelformet skilleflade mellem Danmark og Norge (Figur 19B & C). Den horisontale variation i vandsøjlestrukturen på tværs af Skagerrak kan i stor udstrækning ses som en parallel til den sæsonvariation man ser i løbet af året, f.eks. i Kattegat. Langs den danske kyst er vandet opblandet svarende til situationen om vinteren, på midten af bassinet er der en tiltagende grad af lagdeling og udvikling af skillefladeopblomstringer svarende til situationen om sommeren, og langs med den norske kyst er der igen en større grad af opblanding svarende til efteråret (Figur 19). De tidligere studier i Skagerrak fandt primært sted om sommeren, hvor lagdelingen er stærkest og de horisontale forskelle mest udtalte (Kiørboe *et al.* 1990, Rosenberg *et al.* 1990, Tiselius *et al.* 1991, Bjørnsen *et al.* 1993).

Som i andre tempererede havområder finder en væsentlig del af Skagerraks årlige primærproduktion sted i forbindelse med forårs- og efterårsopblomstringerne. Vi har derfor undersøgt strukturen af det pelagiske fødenet og den horisontale variation under forårsopblomstringen [15] og sidst på sommeren (Maar *et al.* 2004). Disse to perioder repræsenterer to ekstremer: forårsopblomstringen er den mest intense periode med ny-produktion, hvorimod sensommeren repræsenterer den periode hvor produktionen i størst omfang er baseret på regenererede næringssalte, og hvor den heterotrofe biomasse er størst.

Samfundet af vandlopper i Skagerrak er forskelligt fra det i Kattegat. Det består af en blanding af store oceaniske arter (f.eks. *Calanus* spp., *Metridia* spp. og *Euchaeta* spp.) og mindre kystarter (f.eks. *Acartia* spp. og *Centropages* spp.). Da Skagerrak har en overvintrende bestand af *Calanus finmarchicus* (Tiselius 1988), har man tidligere antaget at en større del af forårsopblomstringen i Skagerrak bliver omsat af vandlopper sammenlignet med f.eks. Kattegat, hvor forårets vandloppebestand er beskeden og består af små temperaturfølsomme kystarter [4].

Undersøgelsen af forårsopblomstringens skæbne i Skagerrak viste mod forventning, at den pelagiske omsætning, trods tilstedeværelsen af *Calanus*, var ganske ringe [15]. Det *Calanus*-dominerede vandloppesamfund omsatte kun 3% af primærproduktionen per dag mod ca. 10% per dag i det sydlige Kattegat, hvor vandloppesamfundet består af små arter (Figur 21). Forklaringen på den ringe græsning sammenlignet med græsningen i Nordsøen, der også huser en stor *Calanus*-bestand (Williams & Lindley 1980), er formodentlig, at vandsøjlestrukturens stærkere lagdeling i Skagerrak fører til en meget tidlig udvikling af forårsopblomstringen. Endvidere var vandloppernes græsning og ægproduktionen begrænset trods de



**Figur 20** Den relative betydning af vandlopper, larveplankton, halesøpunge og protozooplankton for omsætningen af primærproduktionen i Skagerrak under **A)** forårsopblomstringen [15] og **B)** sensommeropblomstringen af ceratier (fra Maar et al. 2004). Biomasse er udtrykt som mg C m<sup>-2</sup> og græsningen er udtrykt i % af primærproduktionen.

høje planteplanktonbiomasser (> 20 µg klorofyl a l<sup>-1</sup>), hvilket skyldtes at planteplankton var domineret af store, kædedannende kiselalger, som ikke umiddelbart kan håndteres af vandlopperne [15]. De øvrige mesozoo-planktongrupper var uden betydning. De væsentligste græssere under forårsopblomstringen var ciliater og heterotrofe dinoflagellater. Disse to protozoogrupper omsatte 4-5 gange så meget af primærproduktionen som hele det vandloppedominerede mesozooplanktonsamfund (**Figur 20**).

Senere på året, hvor lagdelingen var veludviklet, temperaturen høj og vandlopperbestanden havde nået sit sæsonmaksimum, forventede vi, at vandlopperne ville have en central rolle i omsætningen. Planteplankton var domineret af en *Ceratium*-opblomstring, som på de centrale Skagerrak-stationer havde udviklet sig i skillefladen (**Figur 19**). Som forventet viste det sig, at vandlopperne havde en større betydning end under forårsopblomstringen, og de omsatte dagligt ca. 10% af primærproduktionen. Men igen var den pelagiske omsætning totalt domineret af de encellede græssere (ciliater og heterotrofe dinoflagellater), som potentielt kunne omsætte hele den daglige primærproduktion (**Figur 20**). En anden gruppe organismer, som havde stor betydning trods deres relativt lave biomasse, var halesøpungene (appendicularierne), fordi de har en meget høj vækstrate og græsningskapacitet (Tiselius et al. 2003).

Sammenfattende kan det konkluderes, at mikroprotozoernes omsætning af planteplankton også i det mere marine og *Calanus*-dominerede Skagerrak var højere end vandlopperne på begge årstider. Halesøpungenes græsning var i nogle tilfælde af samme størrelse som vandlopperne, selv om halesøpungenes biomasse var mange gange lavere. Derfor må man tage andre græssere end vandlopper med i betragtning, selv i områder med dybt vand og med en overvintrende vandlopperbestand som i Skagerrak, hvor man traditionelt har antaget at den klassiske græsningsfødekæde dominerer.

### 3.2.2 Nordsøens fronter

Nordsøen er et af verdens bedst undersøgte havområder. Her har man nogle af de længste tidsserier over fiskelandinger (Pope & Macer 1996) og af sæsonudviklingen af netplante-

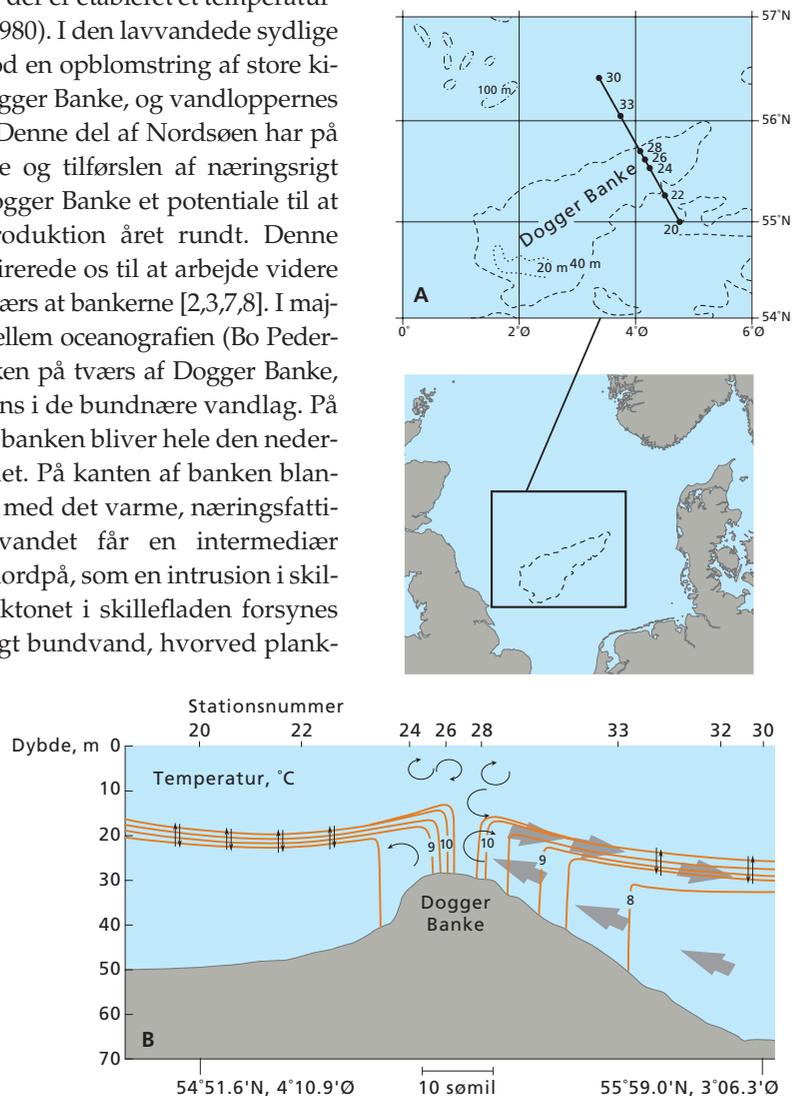
plankton og mesozooplankton (Beaugrand 2004). Dette omfattende datamateriale har bl.a. dannet baggrund for den klassiske opfattelse af havets pelagiske fødekæde (Steele 1974, Cushing 1975). På baggrund af bl.a. data fra kontinuerte planktonprøvetagninger fra kommercielle skibe (ved hjælp af en 'Continuous Plankton Recorder' eller 'CPR') har man beskrevet udviklingen af plankton i overfladen. I Nordsøen ses en forårs- og en efterårsopblomstring hvor imellem zooplanktonbiomassen topper som et klassisk eksempel på et 'mismatch' mellem primær- og sekundærproduktionen (Cushing 1975). På grund af områdets store fiskerimæssige betydning har fokus i Nordsøen været lagt på betydningen af den klassiske del af fødekæden, og kendskabet til den mikrobielle del af det marine fødenet var indtil for nyligt relativt begrænset.

På et togt i februar-marts 1988 undersøgte vi dynamikken i vinterplankton i Nordsøen (Nielsen & Richardson 1989). I det nordlige område var planktonbiomassen og aktiviteten som forventet lav i den ca. 100 m dybe, opblandede vandsøjle. Forårsopblomstringen i den nordlige del af Nordsøen begynder normalt først i april-maj, når der er etableret et temperaturspringlag (Williams & Lindley 1980). I den lavvandede sydlige del af Nordsøen var der derimod en opblomstring af store kiselalger i det lave vand over Dogger Banke, og vandloppernes ægproduktion var i fuld gang. Denne del af Nordsøen har på grund af den ringe vanddybde og tilførslen af næringsrigt vand langs med kanterne af Dogger Banke et potentiale til at opretholde en høj planktonproduktion året rundt. Denne overraskende observation inspirerede os til at arbejde videre med planktondynamikken på tværs af bankerne [2,3,7,8]. I maj-juni undersøgte vi koblingen mellem oceanografien (Bo Pedersen 1994) og planktondynamikken på tværs af Dogger Banke, hvor tidevandet skaber turbulens i de bundnære vandlag. På den lavvandede nordlige del af banken bliver hele den nederste del af vandmassen opblandet. På kanten af banken blandes det næringsrige bundvand med det varme, næringsfattige overfladevand. Blandingsvandet får en intermedier vægtfylde og spredes derefter nordpå, som en intrusion i skillefladen (Figur 21). Planteplanktonet i skillefladen forsynes på denne måde med næringsrigt bundvand, hvorved planktonproduktionen stimuleres og det karakteristiske sommermønster med den højeste planktonbiomasse i den øverste del af skillefladen forstærkes (Figur 22).

Undersøgelser af primærproduktionens skæbne viste igen, at mikroprotozooplankton var ansvarlig for langt den største del af omsætningen af primærproduktionen sammenlignet med

**Figur 21**

**A)** Undersøgellesområdet på tværs af Dogger Banke i den sydlige Nordsø og **B)** Dybdefordelingen af temperaturen på tværs af banken. Pilene illustrerer det dominerende strømningsmønster [2].

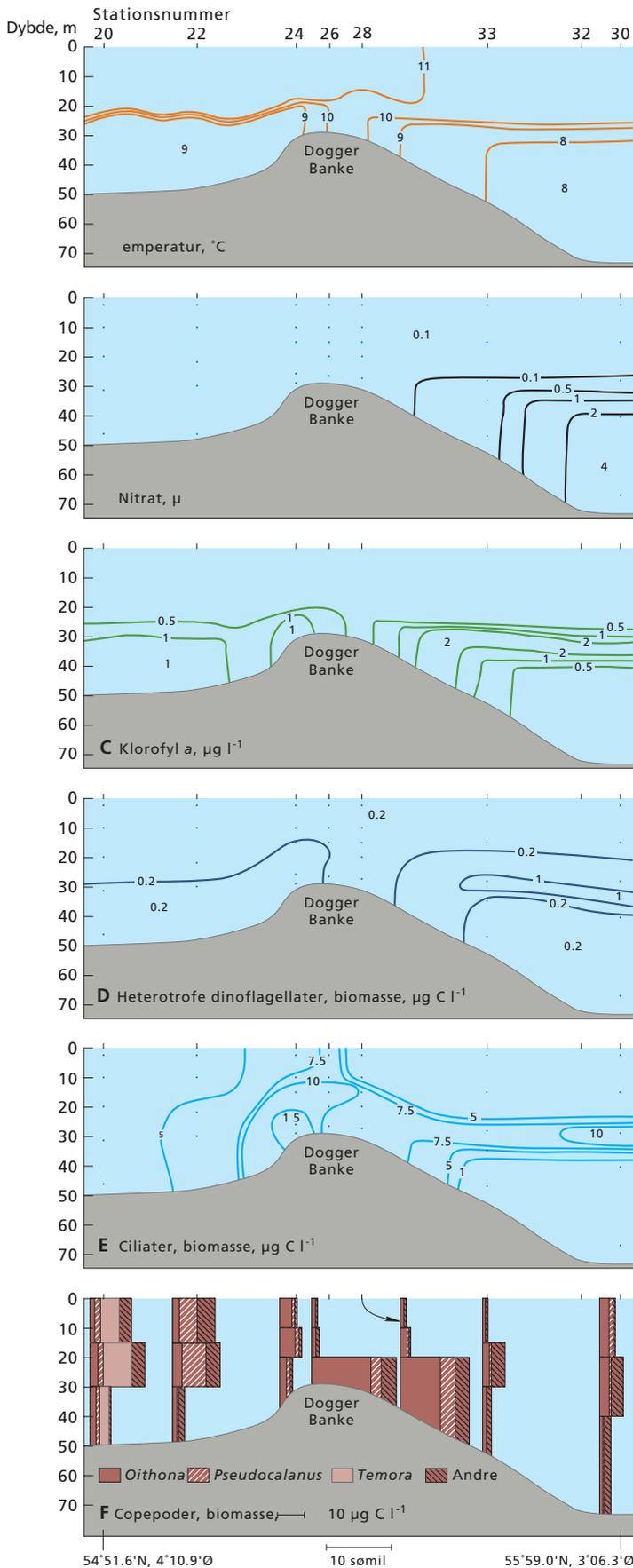


vandlopperne [2] (Richardson *et al.* 1998). En detaljeret analyse af de tidligere indsamlede mesozooplanktondata fra Nordsøen viste endvidere, at små cyclopoide vandlopper af slægten *Oithona* var en meget væsentlig græsser i dette traditionelt *Calanus*-dominerede økosystem. En af de primære årsager til at *Oithona* tidligere har været overset, er den rutinemæssige anvendelsen af grove net med en maskevidde på 200 µm til kvantificering af mesozooplankton (UNESCO 1968). Anvendelse af net med en maskevidde på f.eks. 50 µm, som indsamler alle vandloppesarter og -stadier giver et helt andet billede af vandloppesamfundet [7]. Det vil sige, at undersøgelser og modeller af primærproduktionens skæbne i Nordsøens fødenet, der traditionelt har været opfattet som simpelt, bør inkludere bakterier, protozoer [2] og små ikke-calanoide vandlopper [7], hvis produktionsforholdene i Nordsøen skal forstås.

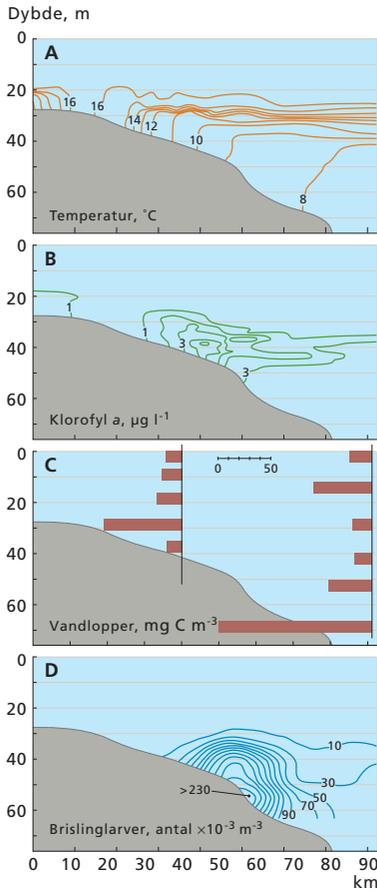
### 3.2.2.1 Regulering af vandloppebestande

Undersøgelser af marine bestande af vandlopper har i høj grad fokuseret på fødebegrænsning, men alt tyder på, at også prædation kan have en væsentlig betydning for de observerede variationer gennem sæsonen. Efterårets nedgang i vandloppebestanden sker på et tidspunkt, hvor ægproduktionen stadig er høj [4] og skyldes dels en livsstrategi hvor mange af de mindre arter overvintrer som hvileæg (Madhupratap *et al.* 1996), men kan også skyldes prædation. I limniske og brakke økosystemer er betydningen af fiskelarver og planktivore fisk for strukturen og dynamikken af det pelagiske fødenet kendt og velbeskrevet (Brooks & Dodson 1965, Fulton 1984, Hansson *et al.* 1990). Det er f.eks. blevet vist, at en stor bestand af planktonædende fisk kan påvirke omsætningen i søer ved at æde det større zooplankton og dermed indirekte forstærke effekterne af eutrofiering (Jeppesen 1998). Tilsvarende undersøgelser fra havområder er fåtallige og desværre meget mangelfulde. Umiddelbart vil man forvente en større 'top-down' effekt i havet end i ferskvandssystemer, idet forholdet mellem fiskeproduktion og primærproduktion er 5-10 gange højere i havet end i søer (Kjørboe 1998). I åbne marine systemer, som f.eks. Nordsøen, ved man ikke meget om, hvordan fiskelarvers prædationen påvirker vandloppebestandens dynamik. Sammenlignet med de 'velafgrænsede' søsystemer er den klumpede fordeling af det marine plankton, kombineret med de hydrografiske processers kompleksitet problematisk at håndtere, når man skal vurdere prædationens betydning for vandloppebestandene.

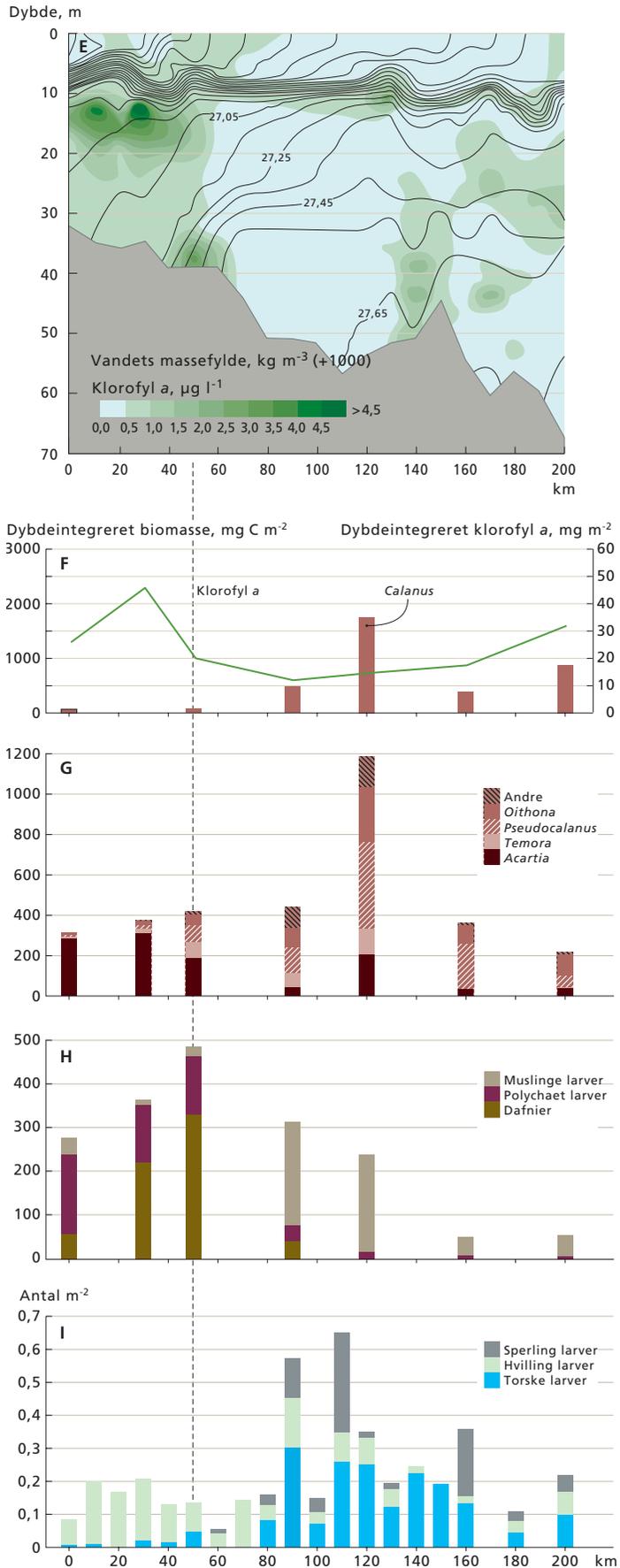
De stabile tidevandsfronter i den sydlige Nordsø og langs med Jyllands vestkyst, hvor der er et stort overlap mellem de forskellige trofiske niveauer fra primærproducenterne til fiskelarverne [3,8] gav os en mulighed for at vurdere effekten af fiskelarvernes prædation på vandloppernes bestandsdynamik (Figur 23). Vi undersøgte sammenhængen mellem fiskelarvernes prædation og vandloppernes produktion om


**Figur 22**

Den kraftige temperaturlagdeling er af afgørende betydning for dybdefordelingen af Nordsøens sommerplankton. Dybdefordelingen af **A**) temperatur, **B**) nitrat, **C**) klorofyl, **D**) heterotrofe dinoflagellater, **E**) ciliater og **F**) vandlopper. Modificeret fra [2]. Det ses at den største planktonkoncentration findes i området nord for Banken, hvor det næringsrige bundvand blandes op i den fotske zone og spredes nordpå i skillefladen [2].



**Figur 23** Havområder hvor lagdelte og opblandede vandmasser mødes (fronter) er vigtige for produktionsforholdene i havet. Figur A-D viser dybdefordelingen af temperatur, planteplankton, brislingelarver og vandlopper nord for Dogger Banke i sensommeren [3]. Den højeste biomasse af fiskelarver findes netop i fronten hvor den højeste planktonkoncentration er lokaliseret. Langs med den jyske vestkyst dannes fronterne, hvor vandmasser med forskellig temperatur og saltholdighed mødes. Figur E-I viser dybdefordelingen af vandets massefylde og klorofyl samt biomassen af forskellige planktonorganismer og torskelarver [8]. Biomassen af de forskellige grupper af plankton er højest i frontområdet. Fronten betyder ikke kun noget for de absolutte biomasser, på de to sider af fronten er der helt forskellige planktonsamfund. Et kystsamfund hvor zooplankton er domineret af små vandlopper, *Acartia*, dafnien *Evadne* og børsteormelarver og fiskene af hvilling. På ydersiden findes et helt andet samfund domineret af *Calanus*, torsk og spærling. Den stiplede linie angiver fronten.



foråret, hvor bestanden af vandlopper var i vækst pga. den store ægproduktion i forbindelse med forårsopblomstringen [8] og sidst på sommeren, hvor vandloppebestandens størrelse var maksimal [3]. Tidligt på sommeren er prædationen ubetydelig, og bestanden af vandlopper voksende, mens fiskelarverne i sensommeren var i stand til at opæde hele den daglige vandloppeproduktion. Det betyder, at efterårsnedgangen i vandloppesamfundet i stor udstrækning kan skyldes prædationen fra fiskelarver og -yngel.

De danske kystnære farvande huser store bestande af planktonædende fisk, og der er et stort behov for at forstå deres rolle i det marine økosystem. I denne forbindelse kunne danske fjordsystemer udgøre glimrende undersøgelsesområder for studier af betydningen af små planktonædende fisk for planktonstrukturen og dynamikken i vore havområder.

### 3.2.3 Saltholdighed som strukturerende faktor

Saltholdigheden er en af de vigtigste faktorer for udbredelsen af marine organismer (Remane 1934), men den eksisterende viden om effekten på marint plankton er begrænset. I vore farvande er der en kraftig stigning i diversiteten af plankton fra den brakke Østersø ud gennem Kattegat til Nordsøen, men betydningen af vandets saltholdighed for denne gradient er ikke undersøgt.

En væsentlig del af produktionen i havet finder sted i de kystnære, ferskvandspåvirkede økosystemer, og afstrømningen af ferskvand til vore marine områder har afgørende betydning for havets produktivitet og strukturen af fødekæderne. Tilførslen af ferskvand er central for den fysisk/kemiske oceanografi, bl.a. fordi den tilfører næringssalte, og fordi det ferske overfladevand skaber en lagdeling af vandsøjlen.

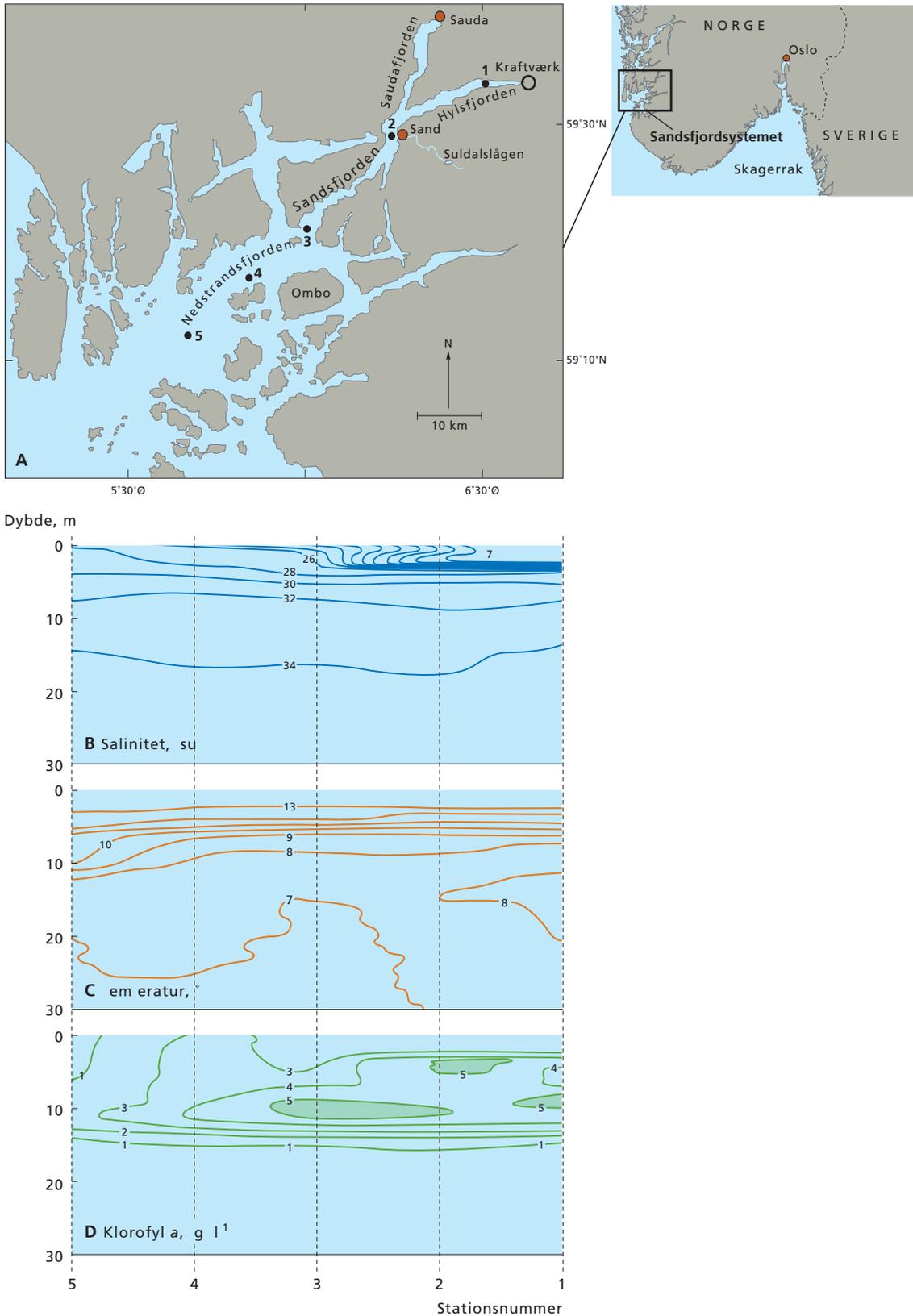
Fjordene udgør et væsentlig element i kystzonen. Her omsættes, bindes og bundfældes næringssalte eller de transporteres ud til det åbne hav. Planktonodynamikken i vore lavvandede fjorde er i stor udstrækning styret af vind og de bundlevende muslingers filtration af plankton (Riemann *et al.* 1988, Horsted *et al.* 1988, Møhlenberg 1995). I kystnære havområder, såsom de indre danske farvande, vil en kraftig ferskvandstilførsel medføre, at vandsøjlen er lagdelt en stor del af året, hvilket potentielt påvirker planktonets mulighed for at udnytte hele vandmassen. Endvidere vil plankton ved opblanding af vandsøjlen kunne blive udsat for pludselige ændringer i salinitet og et heraf følgende osmotisk stress.

Sammenhængen mellem saltholdighed og dybdefordeling af plankton undersøgte vi i Sandsfjordsystemet i det sydlige Norge (**Figur 24**) [16,17]. I bunden af fjorden løber vandet fra Norges største vanddrevne elkraftværk ud, så fjorden var meget kraftigt lagdelt. Et 2 m tykt brakt overfladelag på 6 psu, overlejrede det salte bundvand på 34 psu. Saltholdigheden steg altså næsten 30 psu på tværs af skillefladen (2 m). Ud gen-

nem fjorden opblandes det brakke overfladelag gradvist i det underliggende salte vand (**Figur 24**). Dette fjordsystem udgør derfor et meget velegnet område til undersøgelser af betydningen af vandets saltholdighed for strukturen og fordelingen af de forskellige komponenter af det pelagiske fødenet.

I forbindelse med udstrømning af ferskvandet fra vandkraftværket skabes et cirkulationsmønster med en udadgående overfladestrøm og en kompenserende indstrømning af saltvand under springlaget. Planktonorganismene kan blive fanget i den indadgående kompensationsstrøm og derved blive transporteret ind til blandingszonen, hvor de udsættes for store pludselige ændringer i saltholdigheden, hvilket kan have fatale konsekvenser for specielt de højmarine arter (Kaartvedt & Aksnes 1992). Sammensætningen af planktonsamfundet i fjorden er en funktion af balancen mellem allerede eksisterende arter og nye arter, som bringes ind med det salte bundvand fra det tilstødende havområde. For de egentlige brakvandsarter vil betingelsen for at opretholde en bestand i fjorden være afhængig af deres evne til at vandre vertikalt for på denne måde at udnytte den indgående strøm til at blive i fjorden. Men også et højt vækstpotentiale er afgørende for at kunne opretholde en bestand i overfladen [17]. En vurdering af zooplanktons vækstpotentiale i forhold til vandskiftet viste at kun vandloppen *Eurytemora affinis*, dafnien *Evadne nordmanni* og protozooplankton havde vækstrater, som var høje nok til at kompensere for det advektive tab af individer fra overfladebestanden [17]. Denne modelberegning blev også bekræftet af, at overfladelagets planktonsamfund netop bestod af ovenstående arter [16].

Dybdefordelingen af de forskellige zooplanktonorganismer demonstrerede, at saltholdigheden er afgørende for artssammensætning af det heterotrofe plankton, da de kraftige saltgradienter havde afgørende betydning for dybdefordelingen af de forskellige planktonorganismer. Den øverste og brakke del af vandsøjlen var ikke tilgængelig for hovedparten af mesozooplanktonbiomassen (**Figur 25**). På nær tre brakvandsarter, vandloppen *Eurytemora affinis* og de to dafnier *Evadne nordmanni* og *Podon* sp., var omsætningen i det brakke overfladelag totalt domineret af ciliater og heterotrofe dinoflagellater [17]. Saltholdigheden er en altafgørende parameter for dybdefordelingen og strukturen af planktonfødekæden. I Kattegat kan der til tider være stor forskel på saltholdigheden i overflade- og bundlaget. Effekten af denne saltgradient for produktionsforhold, fødekædestrukturer og skæbnen af primærproduktionen er ukendt og bør undersøges.

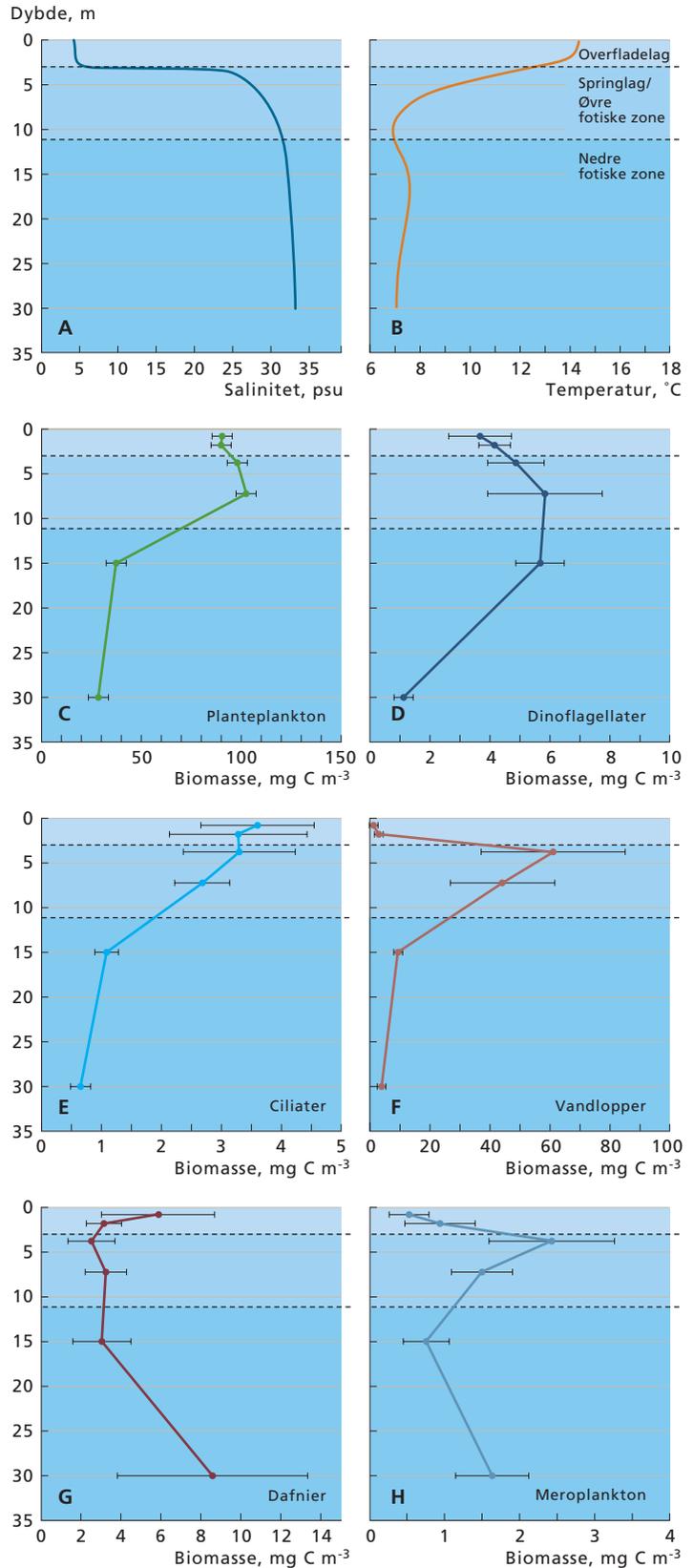


**Figur 24**

I bunden af Sandsfjorden i det sydlige Norge (A) udmunder Norges største vanddrivne kraftværk [16, 17]. Tilførslen af ferskvand har stor betydning for strukturen af vand søjlen og produktionsforholdene i fjorden, her illustreret ved dybdefordeling af B) vandets saltholdighed, C) temperatur og D) algebiomasse.

**Figur 25**

Dybdefordelingen af saltholdighed, temperatur, planteplankton, heterotrofe dinoflagellater, ciliater, vandlopper og dafnier i Sandsfjorden juli 1995. Det ses tydeligt, at vandlopperne ikke har 'adgang' til det brakke overfladelag, hvor det heterotrofe plankton domineres af mikroprotozooplankton [17].



# 4 Arktiske pelagiske økosystemer

---

## 4.1 Globale klimaforandringer

En væsentlig grund til den øgede forskningsaktivitet i de arktiske områder inden for de sidste tiår er bekymringen for effekterne af en eventuel global opvarmning (Hansen & Lebedeff 1987). En global opvarmning vil umiddelbart have de største effekter i arktiske områder, men effekterne i Arktis vil potentielt have globale konsekvenser. Flere modeller forudsiger, at stigningen i den globale temperatur vil betyde reduktioner i tykkelsen og udbredelsen af den arktiske havis (Johannesen *et al.* 1999, Kerr 1999). Dette vil ændre vandbalancen i f.eks. Nordatlanten og potentielt have konsekvenser for dybvandsdannelsen og dermed påvirke de globale havstrømme (Schäfer *et al.* 2001). En ændring i udbredelsen af havisen vil også have stor lokal betydning for de områder, som i dag er isdækket, bl.a. fordi det vil reducere overfladelagets saltholdighed og dermed forstærke lagdelingen af vandsøjlen samt varigheden af primærproducenternes vækstsæson, og dette vil igen påvirke grundlaget for det marine fødenet.

Grønland har traditionelt en meget tæt tilknytning til havet, da en stor del af befolkningen lever som jægere og fangere. Desuden stammer hovedparten af Grønlands eksportindtægter fra fiskeriet. I 2002 udgjorde eksporten af fisk, krebsdyr og bløddyr 92% af Grønlands samlede eksport (Anon. 2003). Klimatisk betingede ændringer af f.eks. isudbredelsen har derfor ikke kun akademisk interesse, men kan påvirke den grønlandske kultur, samfundsstruktur og det økonomiske grundlag radikalt. På nuværende tidspunkt er kendskabet til de marine fødekæder, som er grundlaget for den vigtige marine produktion, relativt begrænset. For at kunne vurdere de biologiske effekter af eventuelle klimaændringer er det vigtigt at have en god grundbeskrivelse af de pelagiske økosystemer i farvandene omkring Grønland. Desuden forudsætter en bæredygtig udnyttelse af havets ressourcer en grundlæggende forståelse af, hvordan det økosystem fungerer, som er grundlaget for produktionen af disse ressourcer.

## 4.2 Arktiske pelagiske fødekæder

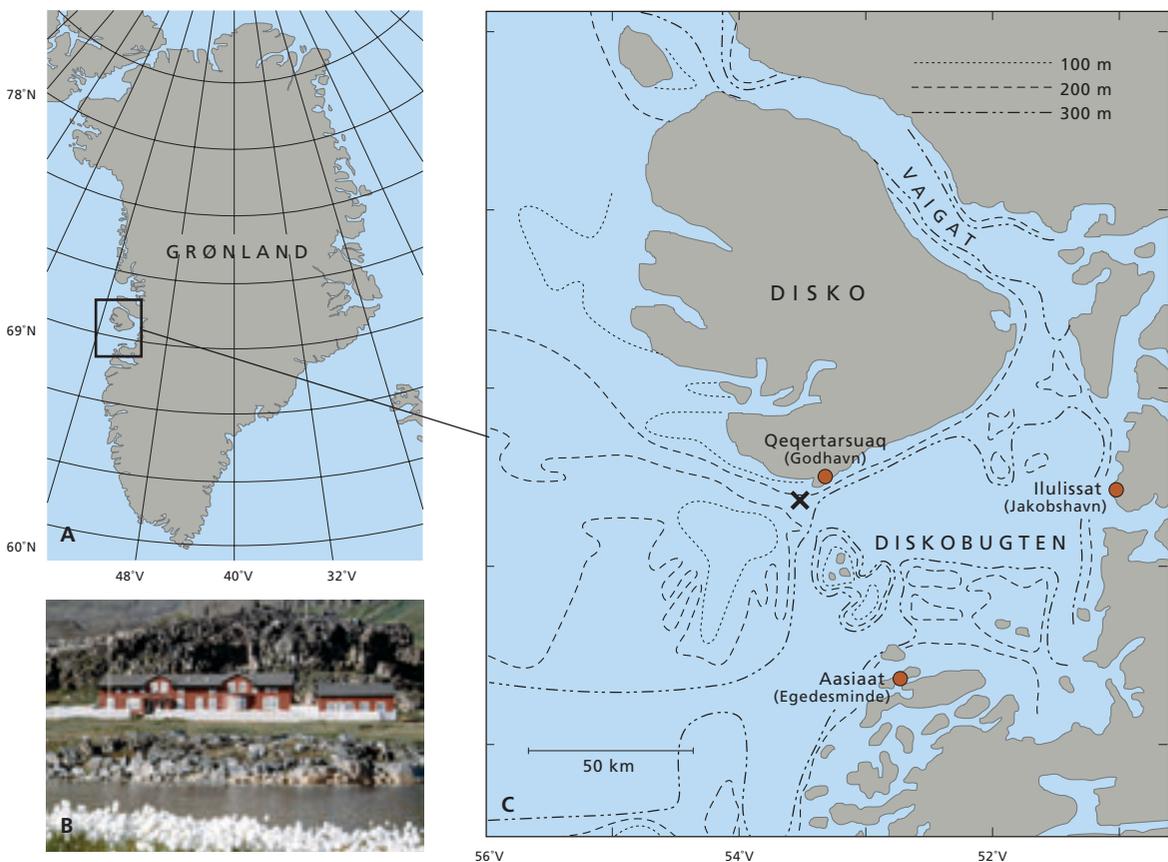
Tidligere har forskningen i arktiske fødekæder i stor grad fokuseret på den klassiske fødekæde, nærmere bestemt de store *Calanus*-arters omsætning af kiselalger. Til trods for at beskrivelsen af de mikrobielle dele af de pelagiske fødenet kom for

30 år siden (Pomeroy 1974), er det først inden for de sidste ca. 10 år, at de mindste planktonkomponenter er blevet undersøgt i arktiske marine økosystemer. En af grundene hertil er formodentlig 'the cold water paradigm' fremsat af Pomeroy og Deibel i 1986. Ved undersøgelser ud for Newfoundlands kyst viste de, at den bakterielle aktivitet var meget lav under forårsopblomstringen. Tilsyneladende var bakterieproduktionen mere hæmmet af forårets lave vandtemperaturer end primærproduktionen var. De konkluderede således, at når en mindre andel af primærproduktionen bliver omsat af bakterier, må en større del af primærproduktionen være direkte tilgængelig for vandlopper og bunddyr. Greibmeier *et al.* skrev ligeledes så sent som i 1995: 'Microbial food webs operate at high latitudes, but do not seem as quantitative important as in temperate neritic environments'. Dette er et typisk eksempel på, at en formodentlig korrekt lokal iagttagelse gennem hyppige citeringer er endt som en generel egenskab for arktiske pelagiske økosystemer. Siden er der dog sat spørgsmålstegn ved den almene gyldighed af 'the cold-water paradigm', f.eks. er temperaturen under den arktiske forårsopblomstring ikke meget lavere end temperaturen under forårsopblomstringen i tempererede områder, hvor der normalt finder en stor mikrobiel aktivitet sted (Nielsen & Richardson 1989, [15]).

Lanceringen af 'the cold water paradigm' har uden tvivl været en vigtig årsag til den ringe forskningsindsats i de arkti-

**Figur 26**

A) Diskobugten ligger på Grønlands vestkyst. Hovedparten af mine undersøgelser er foretaget fra Københavns Universitets Arktiske Station i Qeqertarsuaq på Disko B), på en 300 m dyb station i udkanten af bugten (x) C). Foto: Torkel Gissel Nielsen.





ske mikrobielle fødekæder. Det kan i denne forbindelse undre, at observationerne af aktive mikrobielle systemer ved Antarktis siden 1980'erne (f.eks. Fuhrman & Azam 1980) ikke har ført til mere forskning i arktiske områder. I visse tilfælde har de samme forskningsskibe om vinteren undersøgt mikrobielle processer i Antarktis, sejlet til Europa, skiftet besætning, for derefter at sejle nordpå og undersøge de *Calanus*-dominerede fødekæder om sommeren, uden at der har været interesse for de mindre komponenter i fødenettet.

Ovenstående forenklaede tilgang til de arktiske fødekæder inspirerede til vores undersøgelser af planktonsystemet i Diskobugten. Overordnet ønskede vi at undersøge den pelagiske fødekæde specielt med henblik på at vurdere betydningen af de mikrobielle dele af planktonfødekæden.

### 4.3 Diskobugten

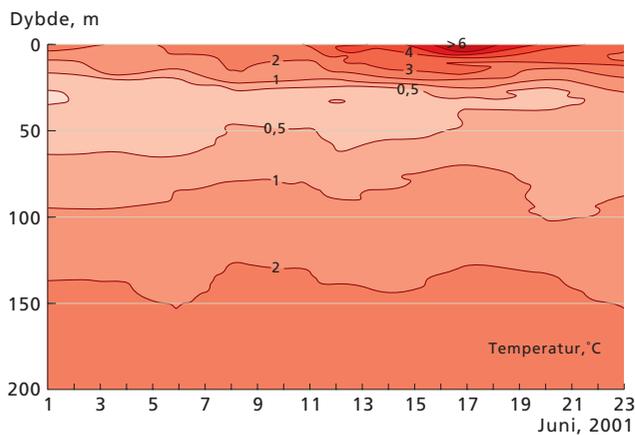
Diskobugten er en 10.000 km<sup>2</sup> stor bugt på Grønlands vestkyst, ca. 300 km nord for polarcirklen (Figur 26). Bugten er afgrænset mod Baffinbugten af Disko Banke, og bundforholdene er meget varierede med render, hvor dybden når ned til 600 m. Inderst i bugten udmunder en af den nordlige halvkugles mest produktive gletsjere, Ilulissat Isbræ (Figur 27). Hydrografien i overfladelaget er meget påvirket af vejrforholdene. Overfladevandet afkøles kraftigt om vinteren, og konvektionen opblander vandsøjlen ned til 150 m. Normalt er bugten isdækket i 2-5 måneder hver vinter. I det tidlige forår opvarmes overfladelaget, og lagdelingen forstærkes yderligere, når ferskvand fra de smeltende gletsjere tilføres overfladen. Om sommeren består vandsøjlen af tre lag (Buch 2000), et 20-30 m tykt ferskvandspåvirket overfladelag, som opvarmes af solen, et koldt mellemlag på 100-150 meters tykkelse, som stammer fra vinterkonvektionen af koldt overfladevand (Figur 28) og herunder igen et varmere lag (2°C), som formodentlig



Figur 27

Ilulissat Gletscheren (A) har stor betydning for lagdelingen af vandsøjlen i Diskobugten, da smeltvand fra gletscheren medvirker til en stærk lagdeling af overfladevandet i bugten (B). I løbet af sommeren forstærkes lagdelingen på grund af opvarmningen af de ferskvandspåvirkede overfladelag (C). Modifieret efter Buch 2000.

Foto: Torkel Gissel Nielsen.



**Figur 28**

Dybdefordelingen af temperatur ud for Qeqertarsuaq juni 2001. Resterne af det kolde vintervand ses mellem det varme overfladelag og det relativt varme bundvand (Nielsen upubliceret).

stammer fra den sydfra kommende Vestgrønlandske Strøm. Det overordnede strømningsmønster i bugten er påvirket af den Vestgrønlandske Strøm, som løber ind i den sydlige del af bugten og efter en cyklonisk (mod uret) cirkulation forlader bugtens nordligste del.

Hovedparten af vores undersøgelser er foretaget med Arktisk Station (Københavns Universitet) som base på en 250-300 m dyb station i Diskobugten ud for Qeqertarsuaq (**Figur 26**). Prøvestationen er placeret centralt i den rende, som fører overfladevandet ud af

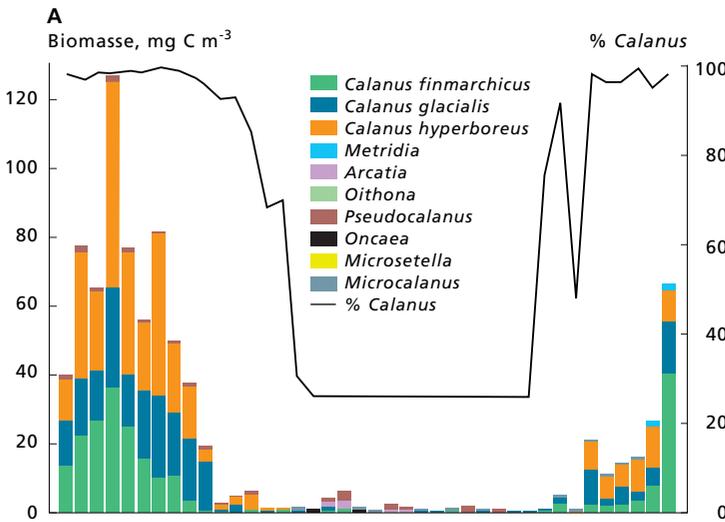
bugten. De observerede udviklingsmønstre i planktonet ud for Qeqertarsuaq antages således at repræsentere planktonudviklingen i selve bugten.

## 4.4 Årssuccessionen i Diskobugtens pelagiske økosystem

### 4.4.1 Vinteren

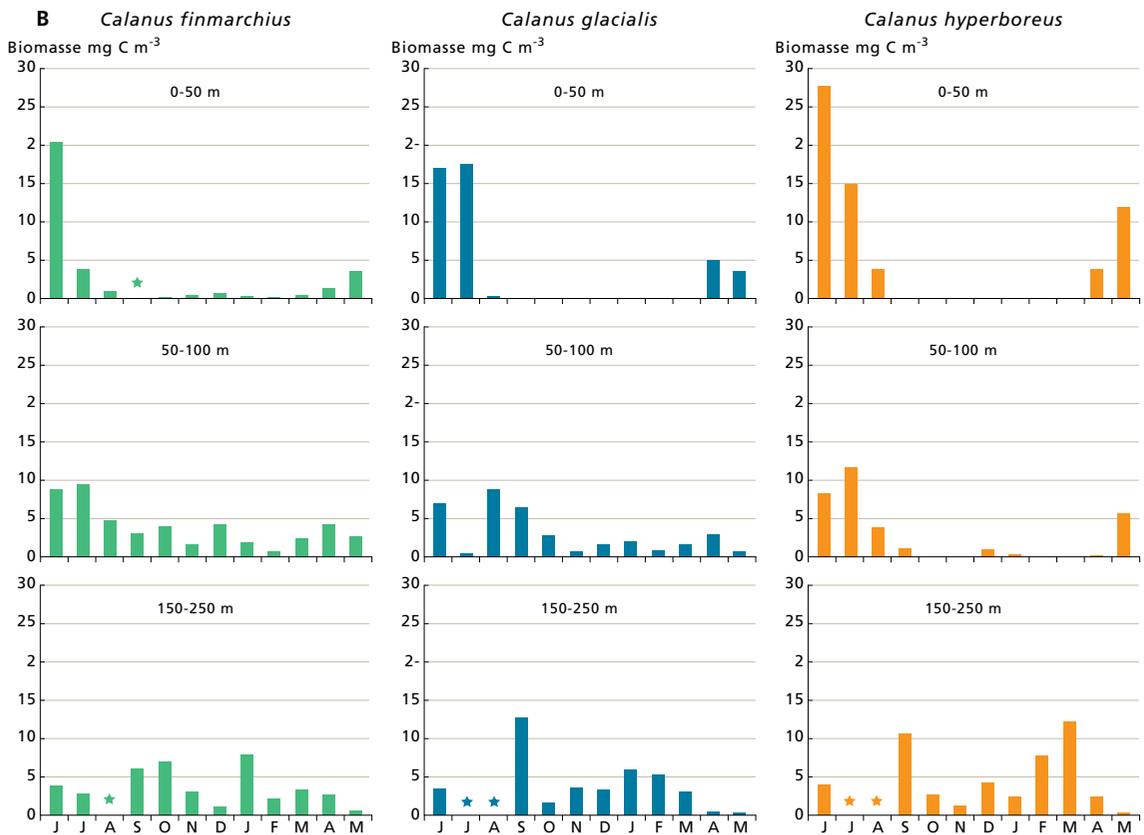
Den helt store udfordring for planktonorganismene i arktiske havområder som Diskobugten er vinteren med to måneders polarmørke, langvarigt isdække og lav primærproduktion. De forskellige planktonorganismer har udviklet forskellige strategier til at komme igennem denne ugunstige periode. De store flerårige *Calanus*-arter har en livsstrategi, som er tilpasset de store svingninger i udbudet af føde. Efter at have lagt æg i det tidlige forår, æder de sig fede under forårsopblomstringen for derefter allerede midt i juni at forlade overfladelaget. De følgende 8-9 måneder tilbringer de i dvale på store dybder indtil næste forår (**Figur 29**). De mindre vandlopper (*Acartia longiremis*, *Pseudocalanus* spp., *Microcalanus* spp., *Oithona similis*, *Oncaea* spp., *Microsetella* spp.) bliver derimod i de øvre vandlag igennem vinteren. Biomassen af plante- og protozooplankton er meget lav (**Figur 30**), men både *Acartia*, *Pseudocalanus* og *Microcalanus* har et relativt bredt fødevalg og kan bl.a. udnytte detritus og finde føde nok til at overleve vinteren, indtil isalgerne vokser frem i det tidlige forår. Den rovlevende *Oithona similis* har et lavt stofskifte og kan overleve på de få nauplier, som er til stede i overfladelaget gennem vinteren. Slægter som *Oncaea* og *Microsetella* lever primært knyttet til marin sne og har derfor adgang til forhøjede fødekonzentrationer sammenlignet med de meget lave koncentrationer i det omgivende vand.

En stor udfordring var at forstå, hvordan de hurtigt voksende protozoer overlever vinteren i Diskobugten. I forbindelsen med årstidsstudiet af ciliater og heterotrofe dinoflagellater fandt vi et tyndt (<150 celler l<sup>-1</sup>) men alligevel

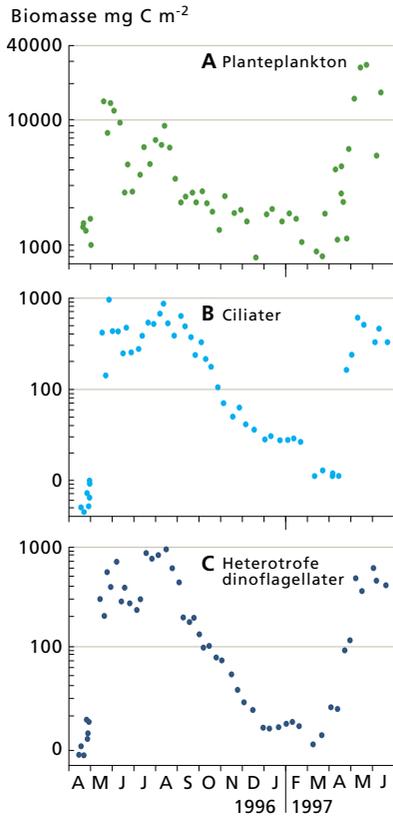

**Figur 29**

A) Sammensætningen af vandloppebestanden i Diskobugten fra maj 1996 til juni 1997 B) og dybfordelingen af de tre dominerende *Calanus*-arter (fra Madsen et al. 2001). Når *Calanus* er tilstede i overfladelaget dominerer de vandloppesamfundet.

★ = ingen prøvetagninger



artsrigt protozosamfund i overfladelaget vinteren igennem [12]. Det undrede os, da koncentrationen af potentiel føde i flere måneder var langt under den laveste koncentration, der kan opretholde organismerne, når de dyrkes i laboratoriet. Vi diskuterede flere mulige strategier for succesfuld overvintring hos de pelagiske protozoer [12]: 1) de lever af fødekilder tilført sydfra med den Vestgrønlandske Strøm, 2) de kommer igennem vinteren ved at danne hvilesporer, 3) de overlever i patches med forhøjet fødekonzentration eller 4) de overlever ved at nedsætte stofskiftet og sulter sig igennem vinteren.



**Figur 30**  
Den dybdeintegrerede biomasse af **A)** planteplankton, **B)** ciliater og **C)** heterotrofe dinoflagellater, fra [12]. I modsætning til vandlopperne har protozooplankton vækstrater af samme størrelsesorden som planteplanktonet, så bestanden kan følge med og udvikles i takt med forårsopblomstringen.

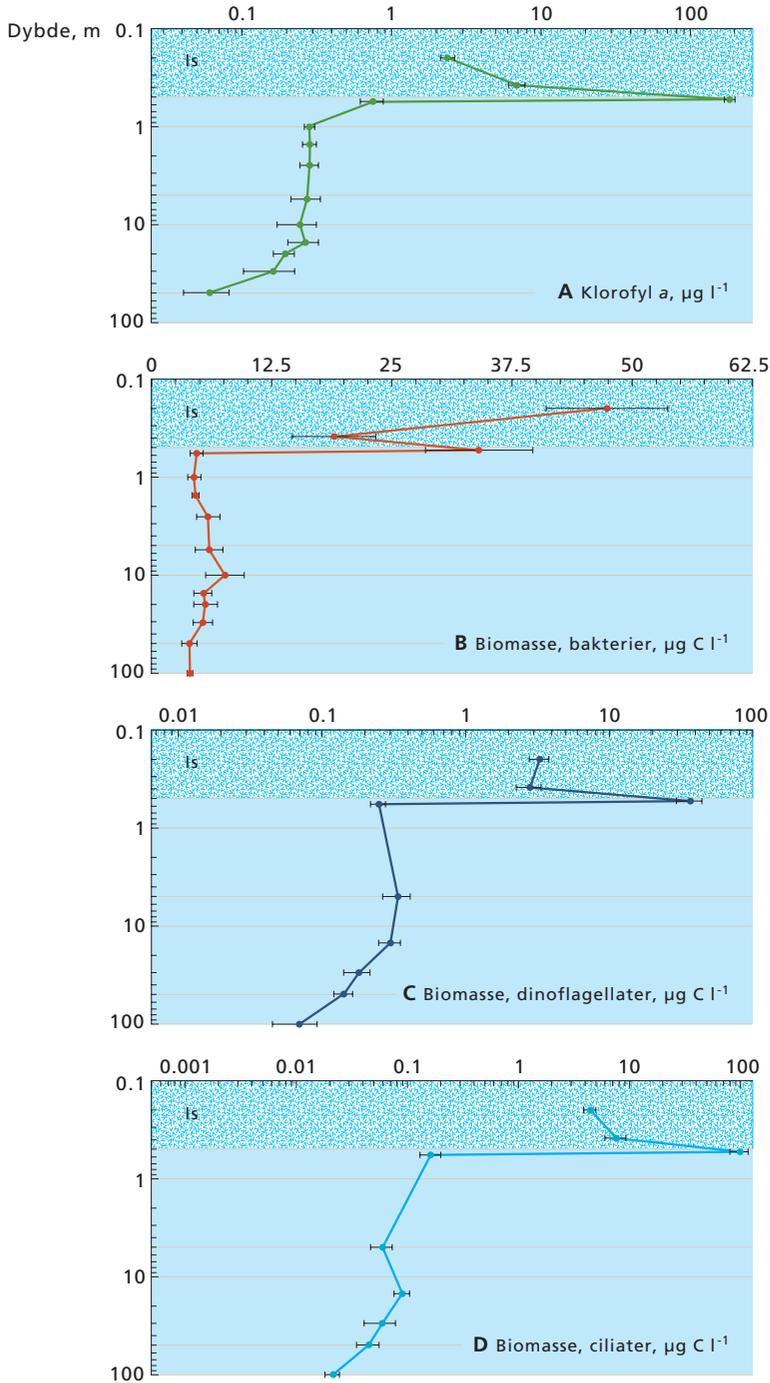
Den strategi vi fandt mest sandsynlig var, at protozoerne kommer gennem vinteren ved at sulte. Det underbyggede vi med beregninger baseret på laboratorieforsøg og under antagelse af, at ciliater kan nedsætte deres stofskifte markant, når de sultner. Disse beregninger viste, at de dominerende protozoarter ved at reducere stofskiftet kunne sulte (skrump) sig gennem vinteren. Denne hypotese understøttes af udviklingen i de gennemsnitlige cellestørrelser af ciliaten *Laboea strobila* og dinoflagellaten *Gyrodinium spirale*, der reduceredes drastisk i løbet af vinteren [12].

#### 4.4.2 Foråret

Når solen kommer tilbage i det tidlige forår, forhindrer havisen lyset i at trænge ned til planktonalgerne. Efterhånden som sneen smelter og isen bliver tyndere, udvikles der et samfund af isalger på undersiden af isen (**Figur 31**). Isalgerne bidrag til den årlige primærproduktion er meget variabel og primært afhængigt af havisdækkets tykkelse og varighed. I april 1996 målte vi meget høje klorofylkoncentrationer i og på undersiden af isen, samt en meget høj mikrobiel aktivitet (**Figur 31**). Biomassen af isalger og det tilknyttede mikrobielle fødenet fra is-vand skillefladen var flere størrelsesordere større end i den underliggende vandsøjle (**Figur 31**). Som nævnt er det pelagiske økosystem stærkt fødebegrænset frem til forårsopblomstringen. De største vandlopper vandrer helt op på undersiden af isen og græsser direkte på isalgerne og udnytter denne ressource frem til isens opbrud, hvor forårsopblomstringen starter (Runge & Ingram 1991).

Så snart isen bryder op begynder forårsopblomstringen og hele det pelagiske system at 'kick-startes' (**Figur 32**). Sammenhængen mellem primærproduktionen i isen og forårsopblomstringen har været diskuteret i litteraturen. Nogle anser det for to adskilte algesamfund (Horner & Alexander 1972), mens andre mener, at isalgerne danner grundlag for den pelagiske forårsopblomstring, når isen bryder op og algerne frigives til overfladelaget (Garrison & Buck 1985, Michel *et al.* 1993). I foråret 1996 undersøgte vi overgangen fra isdække til åbent vand, og vi fandt ikke umiddelbart en sammenhæng mellem artssammensætningen af kiselalger i isen, og hvilke arter som dominerede den efterfølgende forårsopblomstring. I dette tilfælde drejede det sig derfor om to separate samfund.

I modsætning til kystnære tempererede planktonsystemer, hvor biomassen af vandlopper først når sit sæsonmaksimum efter forårsopblomstringen, er hovedparten af den arktiske vandloppebestand til stede i overfladelaget allerede før isen bryder op og opblomstringen starter (**Figur 29**). De tre dominerende *Calanus*-arter har forskellige livsstrategier, hvor de to mindste arter vandrer op under isen og begynder at lægge æg allerede i marts-april, dvs. før forårsopblomstringen, *Calanus glacialis* først og *Calanus finmarchicus* noget se-

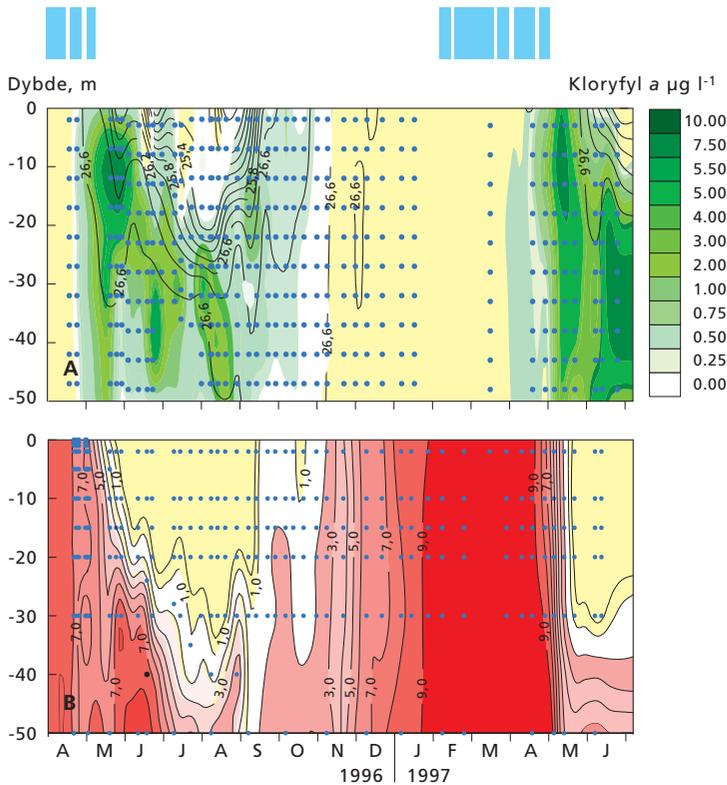


**Figur 31**

Når lyset kommer tilbage i det tidlige forår udvikles der et samfund af alger, protozoer og metazoer i og på undersiden af isen. I maj 1996 undersøgte vi planktondynamikken i forbindelse med isopbruddet i Diskobugten. På figuren ses at der i overgangszonen fra is til vand er en meget tæt bestand af **A)** kiselalger, og af de efterfølgende led i fødekæden, **B)** bakterier, **C)** heterotrofe dinoflagellaer og **D)** ciliater, der reagerer på den øgede fødemængde.

Foto: Torkel Gissel Nielsen.

ner. Begge arter får energi til ægproduktionen fra lipider, som de har oplagret det foregående år. Men samtidigt er de i stand til at lokalisere og udnytte de høje algekoncentrationer i is-vand skillefladen og på denne måde forlænge æglægningsperioden. Den største *Calanus*-art, *C. hyperboreus*, lægger sine æg på store dybder fra december til lige før forårsopblomstringen (Niehoff *et al.* 2002, Madsen *et al.* 2001), således at de nyklækkede nauplier er klar til at udnytte forårsopblomstringen.



**Figur 32** Dybdefordelingen af **A)** vandets massefylde  $\text{kg m}^{-3}$  (+1000) og klorofyl koncentration og **B)** nitrat. Så snart isen bryder, starter forårsopblomstringen af kiselalger, som hurtigt opbruger nitraten i overfladelaget. Den øverste blå bjælke angiver isdækket.

tidspunkt var der trods lave temperaturer ( $0^{\circ}\text{C}$ ) høj aktivitet i både den klassiske og den mikrobielle del af fødenettet. Dette studie understregede den potentielle betydning af bakterier og det mikrobielle fødenet selv ved lave temperaturer og dominans af store kiselalger. Aktiviteten af bakterierne og deres relative betydning var sammenlignelig med observationer fra Nordsøen [2] (Nielsen & Richardson 1989, Richardson *et al.* 1998) og Skagerrak [15]. En anden ny opdagelse var, at mikroprotozoernes græsning af planteplankton var af samme størrelsesorden som det *Calanus*-dominerede vandloppesamfunds græsning [6]. I modsætning til vandlopperne, som gennem produktion af fækaliepiller accelererer udsynkningen fra den fotiske zone, bidrager protozoerne til at en del af næringssaltene tilbageholdes i den fotiske zone, til gavn for produktionen i den efterfølgende næringssaltbegrænsede periode.

#### 4.4.3 Sommeren

Så snart isen bryder begynder solen at opvarme overfladelaget [6]. Opvarmningen medfører desuden en afsmeltning af ferskvand fra isbjergene, hvilket yderligere forstærker lagdelingen i bugten (Figur 27). Efter forårsopblomstringen udvikles der i overfladelaget et divers plantep planktonsamfund domineret af mindre kiselalger og autotrofe flagellater [9]. Til trods for at protozoerne vokser med maksimale vækstrater [10], ses en nedgang i biomassen af ciliater og heterotrofe dino-flagellater i forhold til biomassen under forårsopblomstringen. Forklaringen er, at vandloppebestanden nu er stærkt fødebe-

Protozoerne reagerer på forårsopblomstringen med umiddelbar vækst og vækstrater af samme størrelsesorden som kiselalgernes [12]. Væksten af protozoer begynder formodentlig i vandlaget lige under isen, hvor planteplanktonkoncentration er noget højere end i den underliggende vandsøjle (Figur 31). Det protozosamfund, der udvikles i de frie vandmasser sammen med forårsopblomstringen, stammer fra selve vandsøjlen.

Hvis vejret er stille, er forårsopblomstringen af kiselalger relativ kortvarig. Nitraten i overfladelaget opbruges hurtigt og algerne synker mod bunden. Det første år vi studerede planktonfødekæden i Diskobugten, 1992, skete opbrudet af havisen så sent som i starten af juni [6] og vi fik lejlighed til at følge afslutningen på forårsopblomstringen. På dette

grænset, og at både de voksne *Calanus* [11] og deres nauplier (Turner *et al.* 2001) i stor udstrækning ernærer sig af protozoer. De voksne samt de ældste copepoditstadier af *Calanus* bliver i overfladen indtil midt på sommeren, hvorefter de vandrer til overvintringsdybderne nær bunden. Så længe *Calanus* er til stede i den fotiske zone, er de tilsyneladende i stand til at kontrollere bestanden af de hurtigt voksende ciliater og dinoflagellater [10,13,14].

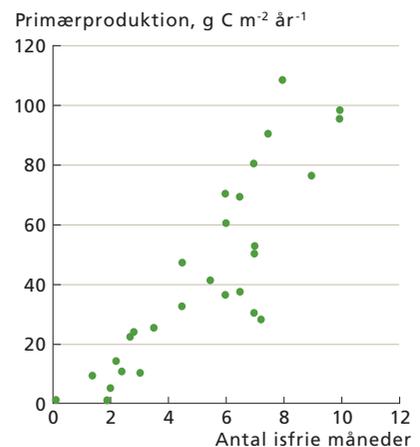
Når de voksne *Calanus* forlader overfladelaget midt på sommeren, stiger biomassen af ciliater og dinoflagellater som følge af det mindskede græsningstryk [14]. Mikroprotozoerne dominerer nu, sammen med de små vandloppearter og de forskellige udviklingsstadier af *Calanus*, græsningen frem til næste forår [13]. Den kortere dagslængde og afkølingen af overfladelaget i september-oktober starter konvektionen af vandsøjlen, hvorved planktonet opblandes og vinteren for alvor sætter ind.

Helt overordnet kan det konkluderes, at bakterier og mikroprotozoer er centrale elementer i Diskobugtens pelagiske fødenet. Bakterieplanktonet er specielt vigtigt i forbindelse med forårsopblomstringen, da de optager det opløste organiske stof som henholdsvis algerne taber (Bjørnsen 1988) og som tabes ved zooplanktons græsningsaktivitet [13] (Møller *et al.* 2003). På denne måde holdes en del af forårsproduktionen inden for den fotiske zone til gavn for produktionen i den efterfølgende lagdelte sommerperiode. Mikroprotozoerne har, udover en central rolle som græssere på planteplankton, også en væsentlig betydning som alternativ fødekilde for vandlopperne [11] i perioden efter forårsopblomstringen, hvor planteplanktonbiomassen er lav og domineret af små arter.

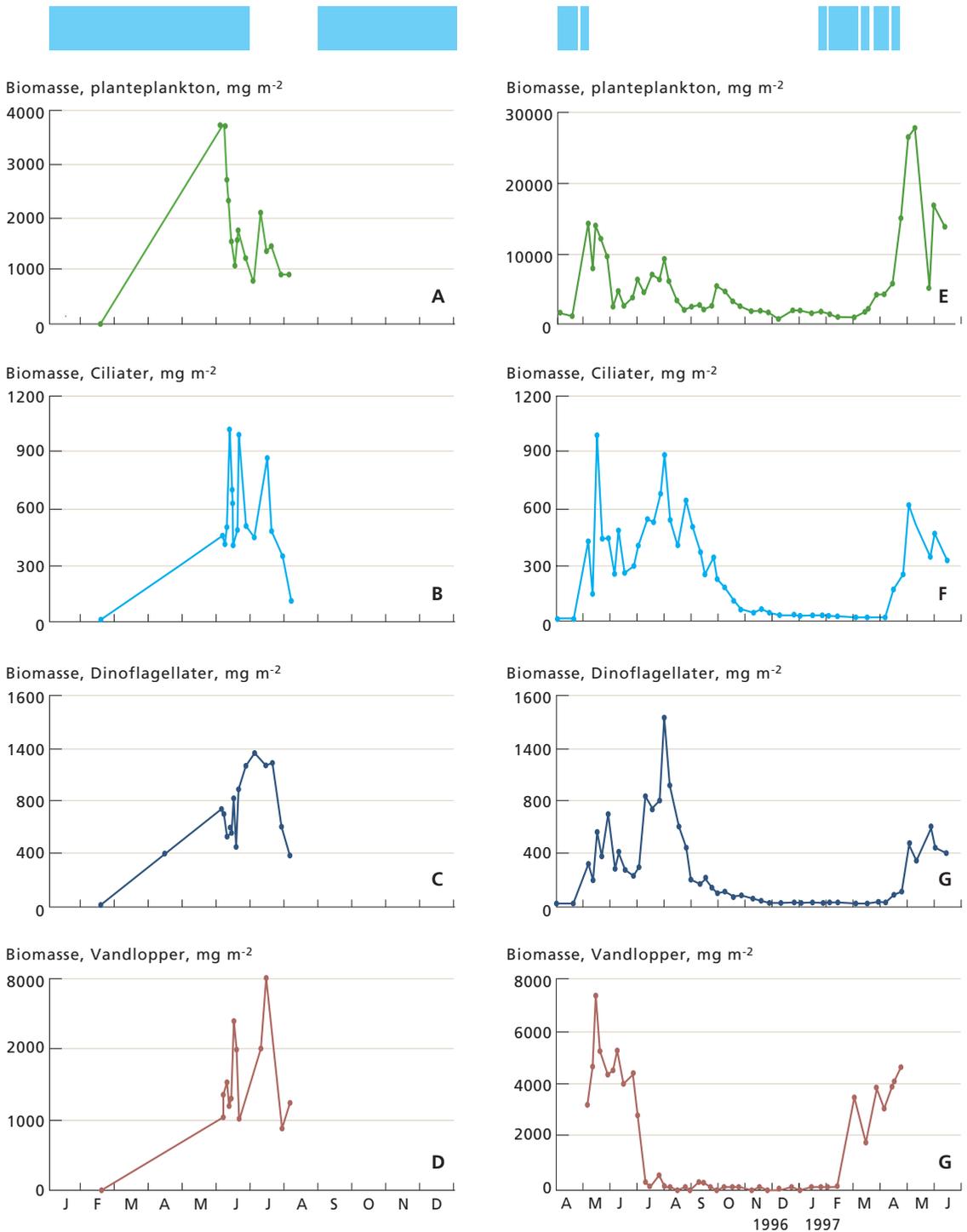
## 4.5 Reguleringen af udviklingen i arktiske planktonsystemer

Den afgørende faktor for successionen i arktiske planktonsystemer er varigheden, udbredelsen og tykkelsen af isdækket. Når solen kommer tilbage i det tidlige forår, forhindrer et evt. isdække lyset i at nå det lysbegrænsede planteplankton i det næringsrige overfladelag. En sammenstilling af alle kendte målinger af primærproduktion og varigheden af isdækket (Rysgaard *et al.* 1999) viser en tydelig positiv sammenhæng mellem den årlige pelagiske primærproduktion og varigheden af den isfrie periode (Figur 33). En længere periode med åbent vand vil ikke kun medføre en større primærproduktion, men også mulighed for længerevarende successioner og udviklingen af mere komplekse fødenet [14].

Varigheden af isdækket påvirker altså successionen i det pelagiske fødenet. I Diskobugten observerede vi, at *Calanus*-bestandens forsvinden fra overfladelaget skabte 'plads' til, at protozooplankton og de mindre vandloppearter kunne etablere sig og stå for den væsentligste del af omsætningen



**Figur 33**  
Sammenhængen mellem den årlige primærproduktion og isfrie måneder (modificeret efter Rysgaard *et al.* 1999).



**Figur 34**

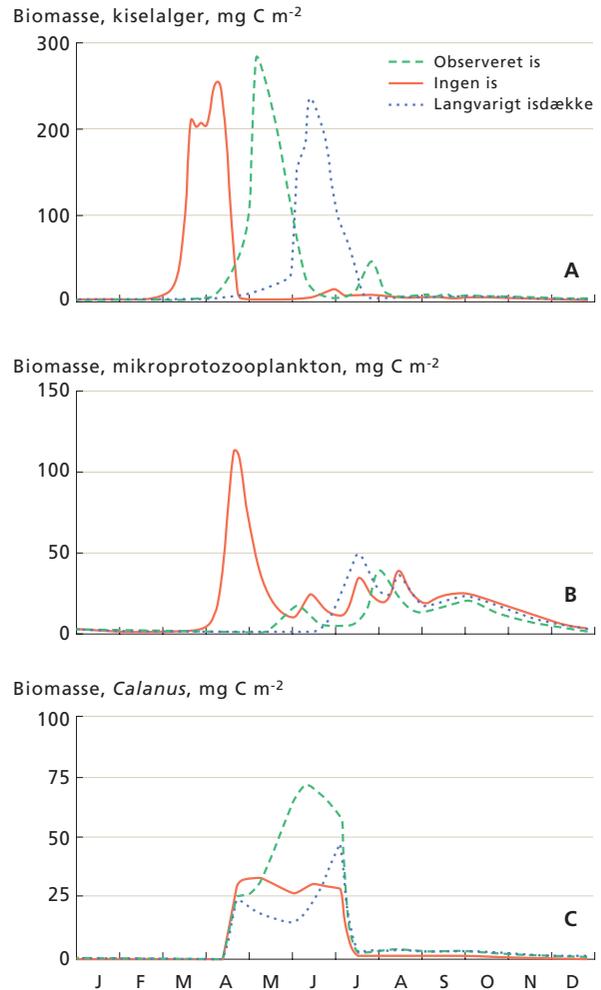
Varigheden af isdækket er af afgørende betydning for udviklingen og successionen i arktiske pelagiske økosystemer. De isblå bjælker øverst på figuren viser udbredelsen af havisen. Figur A-D viser udviklingen i fjorden Young Sund i Nordøstgrønland på baggrund af data fra 1996 og 1999. Når isen bryder op midt på sommeren er alle planktonkomponenterne tilstede samtidigt, vandlopperne græsser først primært på planteplankton derefter på protozooplankton og forbliver oppe i vandet til isen kommer igen. I Diskobugten (E-G) er varigheden af isdækket kortere og efter *Calanus* har forladt overfladelager udvikles der et sensommermaksimum af protozoer, som derefter står for omsætningen af planteplanktonet.

efter midsommer (Figur 34). Et langvarigt isdække, som på Figur 34 er eksemplificeret ved fjorden Young Sund i nordøst Grønland, medførte derimod, at *Calanus* dominerede omsætningen i hele perioden med åbent vand. Først som græssere på planteplankton og derefter på protozoobestanden som de holder nede (Rysgaard *et al.* 1999, Nielsen *et al.* under trykning) indtil lyset igen forsvinder og havisen genetableres. Et tilsvarende succesionsforløb, dvs. uden sensommermaksimum af protozoer, har vi observeret i Grønlandshavet, hvor de største forekomster af protozoerne faldt sammen med tilstedeværelsen af *Calanus* under og lige efter forårsopblomstringen (Møller *et al.* indleveret). Her var der en stor bestand af mindre vandløpper som overtog græsningen på protozoerne efter at *Calanus*-bestanden havde forladt den fotiske zone og således forhindrede udviklingen af et sensommer maksimum af protozoer.

Samtlige mine undersøgelser tyder på, at mikroprotozoer primært vil være dominerende i systemer, hvor der er perioder med lav prædation fra vandløpperne [14]. Enten fordi vandløpperne har forladt den fotiske zone i sensommeren [11,15], eller fordi bestanden af vandløpper er fødemættet med planteplankton som f.eks. under forårsopblomstringen [4,5,11,15] eller under andre opblomstringer [4,5].

#### 4.5.1 Isdækkets betydning for planktonsuccessionen

Diskobugten ligger på den sydlige grænse for udbredelsen af havisen, og isdækkets varighed er derfor meget variabel fra år til år. Ændringer i isdækket er afgørende for successionen i det pelagiske økosystem, da starten på forårsopblomstringen er betinget af, hvornår isen bryder op og planteplankton kan vokse op. Som nævnt ovenfor overvintrer de store dominerende *Calanus*-arter ved bunden på store dybder. Tilsyneladende vender hovedparten af *Calanus*-bestanden tilbage til overfladen på samme tidspunkt år efter år, uafhængigt af hvornår forårsopblomstringen begynder. Hvad der udløser vandringen mod overfladen er ikke kendt. Når *Calanus* ikke afstemmer sin ankomst til overfladelaget efter isdækket vil et tidligt opbrud af havisen medføre et 'mismatch' mellem forårsopblomstringen og vandloppetbestanden (A.S. Hansen *et al.* 2003). Et sådant 'mismatch' mellem vandløpperne og deres føde kan have store konsekvenser for successionen i det pelagiske fødenet og rekrutteringen af fisk og rejer. I A.S.



**Figur 35**

Betydningen af varigheden af isdækket i Diskobugten for successionen i plankton blev undersøgt vha. en model. Modelresultater fra 1998 isdækket, intet isdække og langvarigt isdække. **A)** biomasse af kiselalger, **B)** mikroprotozooplankton biomasse og **C)** *Calanus*-biomasse. Fra A.S. Hansen *et al.* 2003.

Hansen *et al.* (2003) beregnede vi udfaldet af forskellige realistiske scenarier: 1) intet isdække, det vil sige, at forårsopblomstringen starter når lyset kommer, 2) et langvarigt isdække med opbrud primo juni og 3) et 'normalt år'. Vores modelstudier viste, at i år uden havis vil vandlopperne 'komme for sent' til forårsopblomstringen. Protozoerne reagerer derimod umiddelbart på forårsopblomstringen, da de befinder sig i overfladen, og de vil derfor stå for en væsentlig del af omsætningen. Ved vandloppers ankomst er hovedparten af planteplankton allerede omsat af protozoer eller bundfældet, og vandlopperne er henvist til at leve af den opbyggede biomasse af protozooplankton. Dvs., til trods for en længere produktionsperiode og højere primærproduktion, bliver vandloppers græsning direkte på kiselalgerne mindre. Dette medfører en mindre vandloppeproduktion og en mindre sedimentation af fækalier. Konsekvensen er at en større del af primærproduktionen bliver respireret op i det mikrobielle fødenet i overfladen frem for at blive ført videre op gennem fødenettet eller til bunden som fækalier (**Figur 35**).

Disse modelbetragtninger er naturligvis generaliserede; f.eks. vil en del af *Calanus*-bestanden ankomme enten før eller efter hovedbestanden og på denne måde ramme forårsopblomstringen bedre og derfor have en større rekrutteringssucces året efter. Isscenarierne kan dog illustrere mulige konsekvenser for det pelagiske system i et område som Diskobugten, hvor varigheden af isdækket er stærkt svingende og uforudsigeligt og derfor vanskeligt at tilpasse sig. Da de store *Calanus*-arter er flerårige (Madsen *et al.* 2001), vil de kunne klare år med ringe succes, men hvis forholdene ofte skifter, vil det være vanskeligt for dem at tilpasse sig. Den væsentligste økologiske konsekvens af den ændrede havisudbredelse vil formodentlig være, at fødegrundlaget (nauplieproduktionen) for fiskelarverne i år med 'mismatch' mellem forårsopblomstringen og vandloppers ankomst vil være ringere. Dvs. at ændringer i isdækket potentielt kan få konsekvenser for det grønlandske fiskeri og dermed landets økonomi.

# 5 Tropiske pelagiske økosystemer

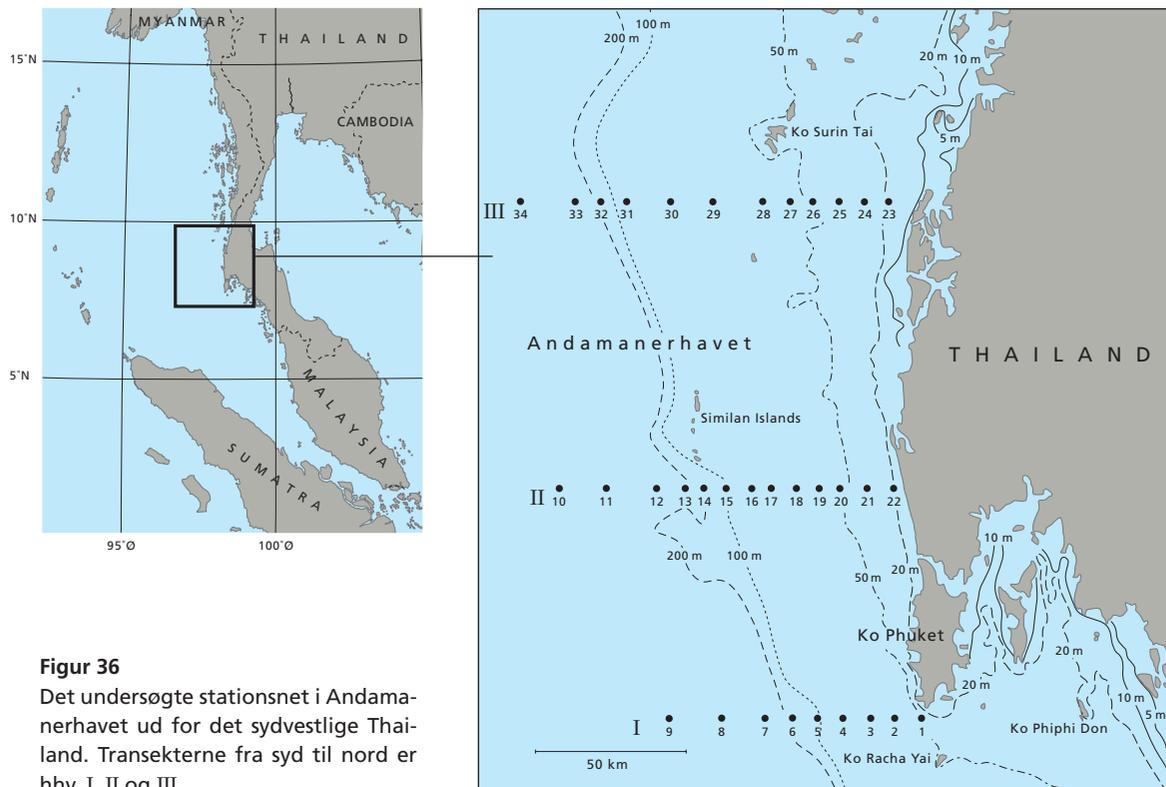
I troperne er den sæsonmæssige variation i klimaet væsentlig mindre end i arktiske og tempererede områder. Den regelmæssige solindstråling og den konstant høje temperatur gør, at vandsøjlen altid er kraftig lagdelt og planktonproduktionen i overfladen stærkt næringssaltbegrænset.

De tropiske have udgør 42% af jordens samlede havoverflade (Longhurst & Pauly 1987), men alligevel er kendskabet til planktondynamikken væsentlig mindre end ved højere breddegrader. En række store internationale forskningsprogrammer har dog for nyligt undersøgt planktondynamikken i den ækvatoriale del af Stillehavet (Chavez *et al.* 1996) og det Arabiske Hav (Krishnaswami & Nair 1996, Smith 2001) og herigennem øget vores viden om struktur og funktion af tropiske økosystemer betydeligt.

De væsentligste styrende faktorer for planktonproduktionen i de tropiske oceaner er havstrømmene og de periodiske monsunvinde. Almindeligt kendte eksempler på højproduktive tropiske økosystemer er opstrømningsområderne langs vestkysten af hhv. Sydamerika, Afrika og Indien. Opstrømningsområderne langs med Perus kyster er konstante (Walsh 1976), mens de øvrige er sæsonbetingede og bl.a. styret af monsunvindene. Grundlæggende sker der det, at koldt, næringsrigt bundvand drives op til overfladen (**Fig 2B**), hvor det er grundlag for en høj primærproduktion, som hurtigt kanaliseres op gennem en kort, lineær fødekæde.

I det Indiske Ocean er det hovedsageligt monsunen, der styrer strukturen af vandsøjlen over kontinentalsoklen. Disse periodiske vinde er afgørende for opstrømningen af næringsrigt bundvand langs med kontinentalsoklen og kysterne, samt for opblandingen af de øvre vandlag. Vestkysten af Thailand er underlagt to monsunperioder, Nordøst- og Sydvestmonsunen. Under Nordøstmonsunen er vandsøjlen over kontinentalsoklen stærkt lagdelt, mens den øgede vindstyrke under Sydøstmonsunen medfører en opblanding af vandet (Yesaki & Jantarapagdee 1981). Effekten af disse oceanografiske ændringer på planktondynamikken er ikke tidligere undersøgt i Andamanerhavet, og kendskabet til planktondynamikken i den østlige del af det Indiske Ocean er i det hele taget relativt begrænset.

I forbindelse med min deltagelse i et DANIDA-finansieret dansk-thailandsk samarbejdsprojekt 'The five-year (1996-2001) scientific co-operation programme in connection with the supply of a marine research vessel for PMBC' har vi sammen med en forskergruppe fra Phuket Marinbiologiske Center



**Figur 36**

Det undersøgte stationsnet i Andamanerhavet ud for det sydvestlige Thailand. Transekterne fra syd til nord er hhv. I, II og III.

undersøgt den rumlige og sæsonmæssige variation i planktonodynamikken i Andamanerhavet [18,19,20]. Andamanerhavet er et delbassin af det Indiske Ocean, afgrænset af den malaysiske halvø mod øst og øgrupperne Andamanerne og Nicobarene mod vest (Figur 36).

Planktonforskningen i Andamanerhavet har traditionelt været taksonomisk og fokuseret på de kystnære områder. De få eksisterende undersøgelser af primærproduktionen ved kontinentalsokkelskrænten har antydnet, at området har en meget høj produktion (Wium-Andersen 1977, Yesaki & Jantarapagdee 1981, Kiørboe *et al.* 1991). Disse observationer, kombineret med lokale fiskeres og biologers observationer af store koncentrationer af pelagiske fisk, blæksprutter og delfiner, dannede udgangspunkt for projektets centrale formål: at undersøge om kontinentalsokkelskrænten var et område med forhøjet primær- og sekundærproduktion, og derfor et område hvor fiskeriindsatsen kunne udbygges. Det nye skib *Chakratong Tongyai*, som er fuldt udrustet til oceanografisk arbejde, gav mulighed for at udvide det tidligere undersøgelsesområde ganske væsentligt og bl.a. undersøge planktonfødekæden omkring kontinentalsokkelskrænten.

Med udgangspunkt i [18,19,20] vil jeg i det følgende beskrive og diskutere den tidsmæssige og rumlige variation i Andamanerhavets pelagiske fødenet. Arbejdet har været koncentreret omkring en række togter. I 1996 og 1997 var der to årlige 14-dages togter. Formålet med disse var, at undersøge fødenettets struktur og produktivitet fra de lavvandede

kystområde hen over kontinentalsoklen til de dybere områder uden for kontinentalsokkelskrænten (Figur 36). Desuden undersøgte vi forskelle mellem de to mest ekstreme årstider: 1) den tørre Nordøstmonsun, 'turistsæsonen', fra januar til maj præget af tørre vinde fra land og 2) den våde, stormfulde Sydvestmonsunperiode fra august til november domineret af fugtige vinde fra havet.

## 5.1 Sæsonvariation

De sæsonmæssige svingninger i solindstråling og vindpåvirkning, der medfører store og forudsigelige variationer i planteplanktons sammensætning og biomasse i arktiske og tempererede egne året igennem, er relativt små i troperne. I [19] og Munk *et al.* (2004) var formålet at beskrive Andamanerhavets hydrografi og overordnede planktonstruktur, specielt med henblik på at undersøge de sæsonmæssige og horisontale forskelle i planktonstrukturen og produktionen fra kysten ud over kontinentalsokkelskrænten til en dybde af ca. 500 m (Figur 40).

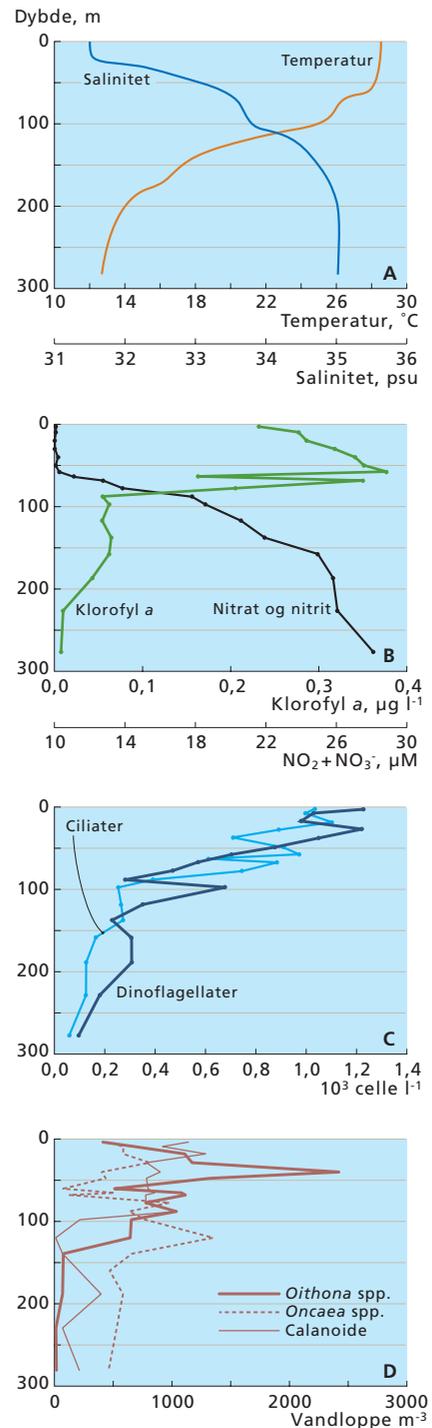
Generelt er Andamanerhavet meget forskelligt fra forholdene i danske farvande. Koncentrationen af planteplankton er lav og vandet er meget klart og lyset trænger næsten 100 m ned ved kontinentalsoklen. På grund af den stærke solindstråling er vandsøjlen meget kraftig temperaturlagdelt. Denne lagdeling bevirker, at der er en ringe udveksling af vand mellem overfladelaget og det næringsrige bundvand [18]. Som følge heraf er planktonsamfundet i overfladevandet stærkt næringsaltbegrænset [18]. De højeste klorofyl a koncentrationer findes i og omkring skillefladen, hvor planteplankton får tilført lys ovenfra og næringsalte fra undersiden af skillefladen (Figur 37).

Et meget karakteristisk oceanografisk fænomen i Andamanerhavet er de interne bølger. Interne bølger – eller solitons – er bølger under havoverfladen som typisk findes i forbindelse med skillefladen f.eks. nederst i det opblandede overfladelag, hvilket også er tilfældet i Andamanerhavet, hvor man finder verdens største interne bølger (Osborne & Burch 1986). De genereres ved øgruppen Nicobarene på den vestlige side af Andamanerhavet, når tidevandet presses igennem de lavvandede stræder mellem øerne (Osborne 1990).

Den væsentligste forskel mellem de to årstider var, ud over den dominerende vindretning, at stormfrekvensen, vindstyrken og amplituden af den interne bølge er kraftigere under Sydvestmonsunen end under Nordøstmonsunen. Konsekvensen af den øgede vindstyrke var, at skillefladedybden ændredes fra 34 til 62 m i den våde monsunperiode og at lagdelingen over kontinentalsoklen blev svækket. Umiddelbart havde vi forventet en højere planteplanktonbiomasse eller primærproduktion som følge af den øgede vindblanding af næringsrigt bundvand op i overfladelaget, men der var hverken forskel

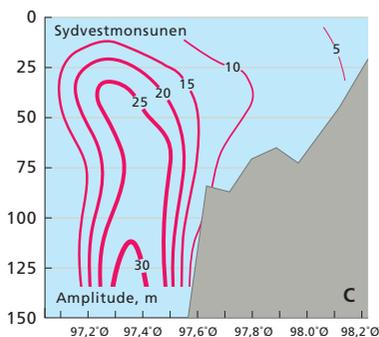
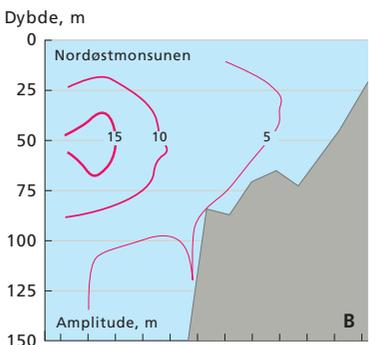
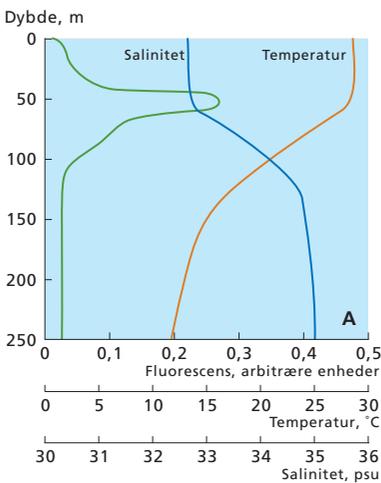
**Figur 37**

Dybdefordelingen af **A)** salt og temperatur, **B)** klorofyl a og nitrat, **C)** ciliater og heterotrofe dinoflagellater og **D)** vandlopper på en 280 m dyb lokalitet på kontinentalsokkelskrænten syd for Phuket.



**Figur 38**

Andamanerhavet rummer verdens største interne bølger med amplituder på op til 40 m [18]. Den interne bølge er centreret i skillefladen, på **A** ses dybdefordelingen af vandets saltholdighed, temperatur og planteplanktonkoncentration ved passagen af den interne bølge. De største amplitude ses ved kontinentalsokkelskrænten (**B** og **C**). I forbindelse med den kraftige stormfrekvens under Sydvestmonsunen øges amplituden af den interne bølge (**B** og **C**). Fra [18].

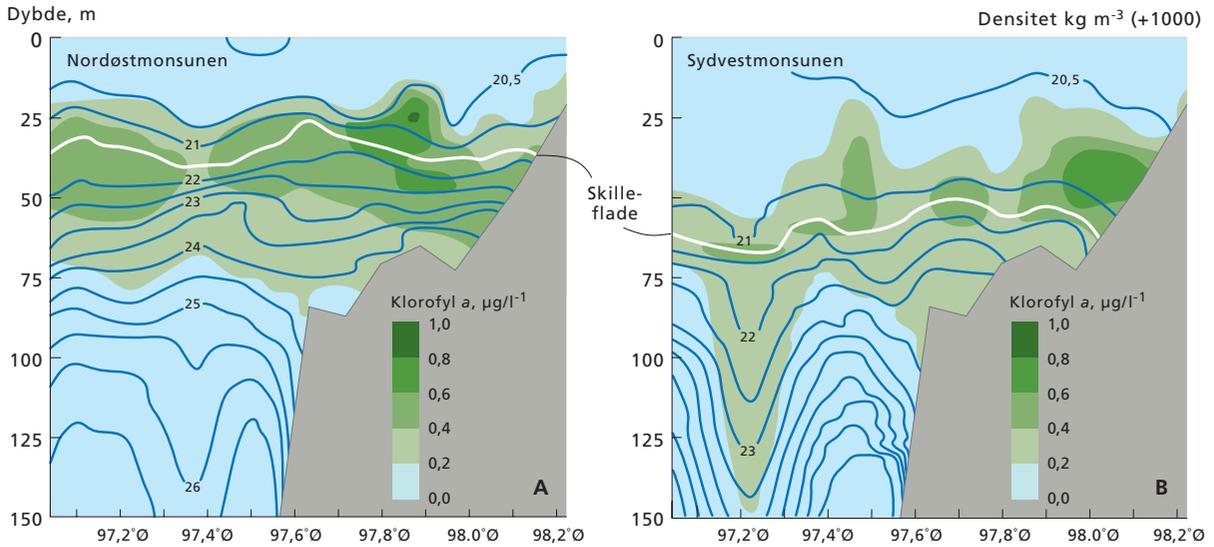


på planteplanktonbiomasse eller -produktion imellem årstiderne [18]. Selv ikke over kontinentalsokkelskrænten, hvor amplituden af den interne bølge var størst, var der nogen målbar forøgelse af primærproduktionen. Det eneste område med en forhøjet biomasse var i forbindelse med fronten midt på kontinentalsokken (60-70 m dybde), hvor skillefladen rammer bunden og salt, næringsrigt bundvand blev tilført den fotske zone [18].

I forbindelse med en serie af månedlige togter fra 1998 til 1999 observerede vi, at opblandingen af overfladelaget og eroderingen af skillefladen skete relativt hurtigt i forbindelse med den øgede vindstyrke i maj-juni. Denne opblanding tilfører en stor mængde nitrat til det kvælstofbegrænsede planteplankton i overfladelaget. Ved hjælp af mikrokosmosforsøg undersøgte vi, hvordan planktonsamfundet reagerede på en tilførsel af kvælstof (P.J. Hansen & T.G. Nielsen unpubl.). Det kvælstofbegrænsede plankton reagerede omgående, og primærproduktionen blev ført op gennem det mikrobielle fødenet. Vi formoder derfor, at der i forbindelse med de første kraftige monsunstorme finder episodiske planktonopblomstringer sted. Sådanne blev dog ikke registreret under vores togter. Den potentielle 'nye primærproduktion', som den tilførte og opblandede mængde kvælstof kunne give anledning til, var ca. 62 g C m<sup>2</sup>, hvilket er et væsentligt bidrag til årsproduktionen, som vi har estimeret til 229 g C m<sup>-2</sup>.

## 5.2 Betydningen af den interne bølge for områdets produktivitet

I forbindelse med vores togter havde vi ikke det nødvendige udstyr til at beskrive den interne bølge tilbunds gående. Men under et af togterne (SW-96) forsøgte vi at illustrere dynamikken af bølgerne langs med transekterne ved hjælp af temperaturloggere udhængt i skillefladen. Bølgen var primært synlig fra kystfronten (60 m dybde) og udad. Ifølge Osborne (1990) genereres bølgepakkerne hver 12.4 time. Bølgefrequensen var ikke umiddelbart korreleret med tidevandets cyklus, men var mere eller mindre kontinuert. Langs med transekterne observerede vi den kraftigste bølgeaktivitet på de 250 til 350 m dybdestationer på kontinentalsokkelskrænten (**Figur 38**). Som nævnt ovenfor var der ingen sammenhæng mellem de største amplituder på kontinentalsokkelskrænten og områdets produktivitet. Tilsyneladende er lagdelingen af vandsøjlen så kraftig, at den ikke brydes til trods for den kraftige bølgeaktivitet. Mindre tilførsler af næringsalte på tværs af skillefladen forårsaget af småskala-turbulens vil hurtigt blive optaget og omsat, og er derfor ikke målbare med de anvendte teknikker.



**Figur 39**

Dybdefordelingen af klorofyl *a* i forhold til vandets massefylde langs med transekt II under A) Nordøstmonsunen og B) Sydvestmonsunen. På grund af de kraftige vinde under Sydvestmonsunen blandes overfladelaget dybere ned, skillefladedybden flytter sig fra ca. 30 til 60 m's dybde. Fra [18].

### 5.3 Dybdevariation i plankton-samfundet

I Andamanerhavet findes den højeste koncentration af klorofyl i forbindelse med skillefladen (Figur 39). På alle de undersøgte lagdelte stationer fra kontinentalsokkelfronten og udad var der 2-3 gange højere klorofylkoncentration i skillefladen end i overfladelaget. Man ville altså umiddelbart forvente en højere planteplanktonbiomasse og heterotrof aktivitet i dette lag. Men den karakteristiske dybdefordeling af klorofyl *a* skyldes imidlertid udelukkende fotoakklimatisering, dvs. at planteplanktonet i skillefladen opbygger relativt mere klorofyl per celle end bestanden i overfladelaget for at kompensere for den lave lysmængde i skillefladen. Generelt var kulstof : klorofyl *a* forholdet således ca. 2,5 gange lavere i skillefladen end i overfladen [18]. Samtidig var biomassen af bakterier, heterotrofe nanoflagellater, ciliater og heterotrofe dinoflagellater identisk i overfladen og i skillefladen, selv om der var forhøjede koncentrationer af klorofyl *a* i skillefladen [18].

### 5.4 Strukturen af Andamanerhavets pelagiske fødekæde

Som i andre næringsfattige tropiske økosystemer er planteplanktonet i Andamanerhavet domineret af pikoplankton, dvs. organismer der er mindre end 2 µm [18,20]. Denne fraktion udgjorde ca. 75% af biomassen af primærproducenter på begge årstider [18]. Specielt cyanobakterierne udgjorde et karakteristisk element af planteplanktonet, og dominede således både den mindste fraktion (< 2 µm) (*Synechococcus*) og den største fraktion (> 20 µm) (*Trichodesmium*). Som diskuteres ovenfor må den vindgenererede opblanding af vandsøjlen ved starten af Sydvestmonsunen og tilførsel af kvælstof fra

bundlaget medføre ændringer i planteplanktonsamfundet. Dette støttes af den markante opvækst af kiselalger som vi observerede i vores nærings saltberigede mikrokosmos-eksperimenter (P.J. Hansen & T.G. Nielsen upubl.). Under vores togter i august var der imidlertid ingen signifikante ændringer i den taksonomiske eller størrelsesmæssige sammensætning af planteplankton i forhold til Nordøstmonsun-perioden (J.B. Østergaard *et al.* upubl.).

Som i tempererede og arktiske områder afhænger strukturen af fødenettets heterotrofe del af primærproducenternes størrelsessammensætning. De små primærproducenters dominans i Andamanerhavet giver således de heterotrofe nanoflagellater og ciliaterne en meget central rolle i fødenettet, da de i modsætning til vandlopperne kan udnytte pikoalgerne direkte (Hansen *et al.* 1994). Protozoernes græsning er som forventet generelt højere end vandlopperne [19], men da vandlopperne i stor udstrækning æder af ciliaterne bliver primærproduktionen alligevel gjort tilgængelig for vandlopperne [20]. Protozobiomassen domineredes af nøgne oligotriche ciliater (*Strombidium*, *Tontonnaia*, *Leegaardiella*, *Strobilidium* og *Mesodinium*) sammen med de nøgne heterotrofe dinoflagellater (*Gymnodinium*, *Gyrodinium* og *Amphidinium*). Husbærende ciliater og pansrede dinoflagellater var generelt mindre hyppige, men i vores mikrokosmos-eksperimenter, hvor det større zooplankton var fjernet og nærings saltet tilsat, var der en betydelig opvækst af disse to grupper af protozoer, hvilket antyder at netop disse grupper bliver kraftigt græsset af vandlopperne (P.J. Hansen & T.G. Nielsen upubl.).

De fleste ciliat-arter er filtratorer og kan udnytte de små primærproducenter direkte, hvorimod de heterotrofe dinoflagellater er rovdyr som foretrækker bytte af samme størrelse som dem selv (B. Hansen *et al.* 1994). Det var derfor overraskende at erfare, at en meget stor del af protozobiomassen i Andamanerhavet netop bestod af relativt store heterotrofe dinoflagellater som f.eks. *Gyrodinium spirale* [18,19,20]. Disse findes ellers typisk i forbindelse med opblomstringer af store planteplanktonceller (Smetacek 1981, P.J. Hansen 1991, [10,12,15]). Da *Gyrodinium spirale* ikke kan fange meget små primærproducenter, må de leve af ciliater og andre dinoflagellater samt det større planteplankton, som er til stede. Sammenligner man Andamanerhavet med de tempererede og arktiske økosystemer, er der altså skudt et ekstra led ind i fødekæden før primærproduktionen når frem til vandlopperne. Dette vanskeliggjorde vores forsøg på at måle væksten af protozoer ved størrelsesfraktionerings-metoden, da filtrering ikke kunne adskille ciliaterne fra deres formodentlig væsentligste prædatorer, de store heterotrofe dinoflagellater. Græsning og vækst af de tropiske protozoer er derfor beregnet med empiriske sammenhænge fra litteraturen (P.J. Hansen *et al.* 1997).

Biomassen og den relative sammensætning af protozooplanktonsamfundet var identisk på de to årstider og varierede ikke fra kysten og ud over kontinentalsokkelskrænten [18].

Generelt var bestanden af protozooplankton stærkt fødebe- grænset. I forbindelse med vores mikrokosmos-eksperimen- ter så vi, at protozooplanktonet kan reagere hurtigt når der bliver mere føde (P.J. Hansen & T.G. Nielsen upubl.). Følgelig burde områder med forøget produktion have en højere bio- masse eller alternativt en højere omsætning af protozoerne. Det var ikke tilfældet under hovedtogterne [18], men i forbin- delse med et togt syd for Phuket, hvor vi kom tættere på af- strømningen fra mangroven [20], observerede vi en ca. fem gange højere biomasse af ciliater og heterotrofe dinoflagella- ter på de helt kystnære og mere næringsrige stationer, hvor koncentrationen af planteplankton var højere [20].

Generelt er størrelsessammensætningen og biomassen af protozosamfundet afhængig af mængden og sammensæt- ningen af planteplanktonet samt af vandlopperens græsning. Vandloppebestanden er tilsyneladende i stand til at græsse den daglige produktion af protozoer [19,20]. Vores mikrokos- mos-eksperimenter, hvor vandlopperne var fjernet, viste, at en næringstilførsel resulterede i en hurtig forøgelse af bestan- den af ciliater og dinoflagellater. Omvendt illustrerer den meget ringe tilvækst af protozoerne i eksperimenter uden tilsætning af næringssalte, at de større græssere var vigtige for at remineralisere de næringssalte, der var nødvendige for at holde den pelagiske produktion i gang (P.J. Hansen & T.G. Nielsen, upubl.).

## 5.5 Mesozooplankton

Sammenlignet med arktiske og tempererede havområder, hvor 4-6 arter af vandlopper udgør hovedparten af biomas- sen, er artsdiversiteten langt højere i tropiske havområder som Andamanerhavet. Ud for Phuket er der eksempelvis ca. 150 arter af pelagiske vandlopper i et enkelt nettræk (Suwan- rumph 1980).

Tidligere indsamlinger af vandlopperne i Andamaner- havet har været foretaget med relativt stormaskede 200- $\mu$ m net og har derfor primært fokuseret på de største calanoide arter. Med vores undersøgelser ved hjælp af et 50- $\mu$ m net [19,20] har vi dokumenteret, at man hidtil har undervurderet biomassen af vandlopper på grund af det meget store bidrag fra de små arter. F.eks. udgør de cyclopoide (f.eks. *Oithona* spp.) og poecilostomatoide (f.eks. *Oncaea* spp.) vandlopper halvdelen af antallet og ca. 25% af den samlede vandloppe- biomasse [19,20]. Vi fandt hverken sæsonmæssige eller rum- lige forskelle i biomassen eller den taksonomiske sammen- sætning af vandloppesamfundet under hovedtogtet [19]. Men på transektet syd for Phuket fandt vi, som for protozo- erne, højere biomasse og produktion af vandlopper i det kystnære, næringsrige vand [20]. Den meget lille variation både i vandloppebiomassen og i mængden af deres poten- tielle føde vanskeliggør en analyse af sammenhænge imellem

de forskellige trofiske niveauer ud fra korrelationsanalyser. Dette er væsentligt nemmere i arktiske [14] og tempererede [4] havområder, hvor variationen i de styrende fysiske og kemiske parametre og forekomsten af de forskellige organismegrupper er meget større. En konstant biomasse er dog ikke nødvendigvis ensbetydende med en konstant produktion, og der kunne teoretisk set være horisontale forskelle i vandloppernes produktion i Andamanerhavet.

Da vandloppesamfundet var stærkt fødebegrenset [19,20], forventede vi umiddelbart at finde en højere græsning og ægproduktion i områder, hvor kvælstof blev tilført og primærproduktionen stimuleret. Ægproduktionen hos små calanoide vandlopper er nemlig en følsom parameter, som ændres umiddelbart, hvis fødegrundlaget ændres (Tester & Turner 1990). Langs transekterne sammenlignede vi produktionsforholdene hos syv nøglearter af vandlopper, som vi kunne genfinde på alle stationerne og som repræsenterede de forskellige taksonomiske og funktionelle grupper af det meget diverse vandloppesamfund. Det drejede sig om fire fritgydende calanoide vandloppesarter (*Acartia australis*, *Acrocalanus gibber*, *Centropages furcatus* og *Temora discaudata*) og tre ægbærende repræsentanter, den cyclopoide *Oithona plumifera*, den poecilostomatoide *Oncaea venusta* og den calanoide *Euchaeta marinella* [19]. Til trods for en meget høj rumlig opløsning og den store variation i aktiviteten af den interne bølge, var der ingen signifikante forskelle i vandloppernes ægproduktion mellem årstiderne eller på langs af transekterne [19]. I forbindelse med togtet syd for Phuket [20], hvor et mere næringsrigt område blev undersøgt, fandt vi en tydelig forøgelse af ægproduktionen hos den fritgydende calanoide *Acrocalanus gibber* ved den højere fødekonzentration inden for sokkelskrænten, mens der ingen ændringer var hos de ægbærende *Oithona* og *Oncaea* [20]. Dette illustrerer den grundlæggende forskel mellem de to reproduktionsstrategier, de fritgydende reagerer umiddelbart på ændringer i fødeudbudet, mens de ægbærende, som lægger æg med større tidsintervaller, ikke reagerer [4,7,17,19].

## 5.6 Protozoers betydning for vandloppernes produktion

Da det dominerende planteplankton ikke umiddelbart er tilgængeligt for vandlopperne [18,19,20], har protozoerne i Andamanerhavet en meget central rolle ved at gøre primærproduktionen tilgængelig for vandlopperne. Biomassen af ciliater og heterotrofe dinoflagellater bidrager således med mere end halvdelen af den potentielle vandloppeføde [18,19,20]. En sammenligning af vandloppernes græsning, beregnet ud fra den specifikke ægproduktion og produktionen af ciliater og heterotrofe dinoflagellater [18], viste, at vandlopperne potentielt kunne græsse hele den daglige produktion af mi-

kroprotozoer. Denne kobling undersøgte vi nærmere i en række felt- og laboratorieeksperimenter [20]. Vi anvendte de samme arter som i forbindelse med vores undersøgelser af ægproduktionen. Forskellene i vandloppernes fødebiologi betød, at der var store forskelle imellem arterne. Størst forskel var der mellem de undersøgte calanoide vandlopper. Den carnivore *Euchaeta marinella* udnyttede kun protozoerne i ringe grad. Hos de øvrige calanoide vandlopper, som alle kan filtrere vandet ved at danne en fødestrøm, varierede betydningen af mikroprotozoer i kosten fra ca. 10% hos den svømmende filtrator, *Temora*, til ca. 50% hos 'ambush feederne' *Acartia* og *Acrocalanus*. Størst betydning havde protozoerne for *Oithona* og *Oncaea* arterne, som i modsætning til de calanoide vandlopper ikke kan generere en fødestrøm, og derfor er afhængige af et hydrodynamisk signal fra byttet for at kunne registrere og fange det. For alle disse vigtige slægter kunne græsningen på protozoer dække hele den målte ægproduktion [20]. På baggrund af laboratorie- og feltdata estimerede vi, at ca. 30% af vandloppereproduktionen dækkes af deres græsning på mikroprotozoerne [20], hvilket understreger betydningen af dette trofiske bindeled.

Planktonsamfundet i Andamanerhavet er et meget stabilt system, trods den dynamiske oceanografi og de store sæsonmæssige variationer i stormfrekvensen. Det pelagiske fødenet er karakteriseret af en lille rumlig og tidsmæssig variation. Sammenlignet med de arktiske og tempererede økosystemer er strukturen og omsætningsvejene i det pelagiske fødenet også meget stabile over tid. Til trods for vores undersøgelser høje rumlige opløsning på tværs af den meget dynamiske kontinentalsokkelskrænt, observerede vi ikke områder med forhøjet primær- eller sekundærproduktion på sokkelskrænten. Det eneste område med forhøjet planktonproduktion var ved kystfronten på 60-70 m dybde, hvor næringsrigt bundvand blev tilført overfladelaget (**Figur 39**). Men den ekstra produktion var ikke målbar på de efterfølgende niveauer i fødenettet. Det planktoniske fødenet holder altså meget effektivt på næringssaltene, og tilførsel af små pulse af næringssalte bliver hurtigt optaget af det næringsbegrænsede plantep plankton og kanaliseret videre op gennem det pelagiske fødenet. Resultaterne af vores undersøgelser af strukturen og produktionen af Andamanerhavets planktoniske fødenet gjorde, at vi måtte forkaste hypotesen om en forhøjet planktonproduktion på kontinentalsokkelskrænten.

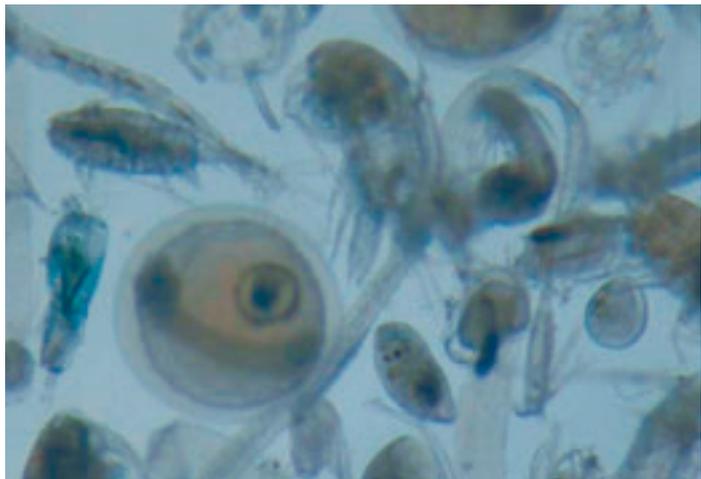
På grund af de meget små primær producenter er der mange led i fødekæden inden energien når op til Guldmakrellen.

Fotos: Ole Schou Hansen.



Vandlopper til ægproduktions eksperimenter indsamles i de øverste 50 m af vandsøjlen, hvorefter de hurtigt bringes ind i laboratorier. Her udvælges under mikroskop et antal hunner som fordeles i flasker med vand fra overfladen. Efter 10 timers inkubation filtreres indholdet af flaskerne og antallet af hunner og æg tælles. På baggrund af kulstof indholdet i hunnerne og de producerede æg kan den specifikke æg produktion beregnes. Se afsnit 2.2.4 for yderligere udvikling.

Foto: Suree Satapoomin



# 6 Sammenfatning og konklusion

---

Formålet med denne afhandling er at bidrage til forståelsen af strukturen og funktionen af havets pelagiske fødenet. Undersøgelserne har fokuseret på tre forskellige havområder: de danske farvande, Diskobugten ved Vestgrønland og Andamanerhavet vest for Phuket i det sydlige Thailand. Disse områder repræsenterer qua deres geografiske position meget forskellige økosystemer. Trods de åbenbare forskelle i de overordnede fysiske og kemiske forhold, som f.eks. lysregime, temperatur og næringsrigdom, er der alligevel slående ligheder med hensyn til hvordan planktonsamfundene er sammensat og fungerer.

## 6.1 Betydningen af de forskellige dele af fødenettet

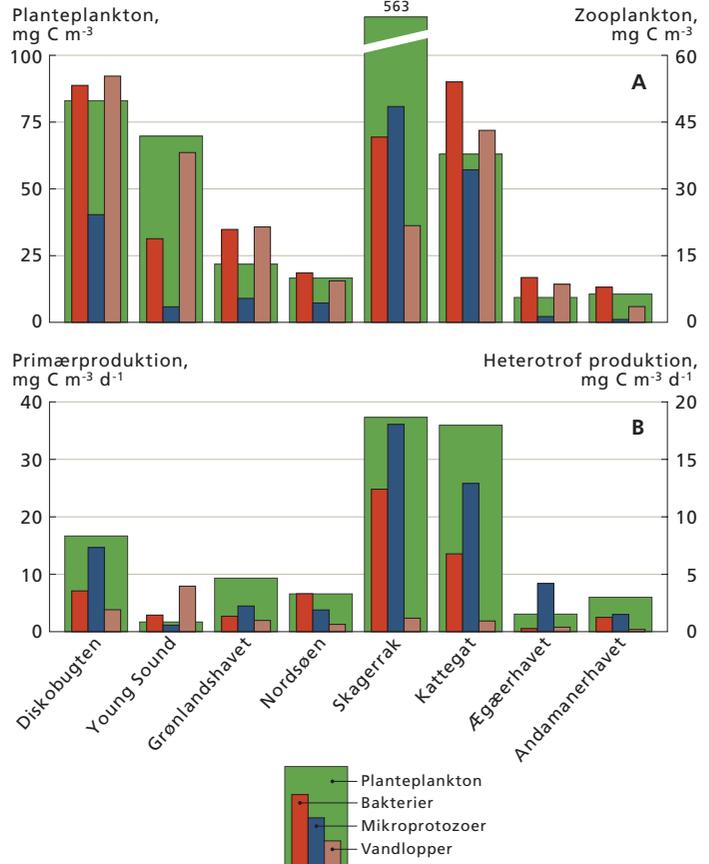
Alle mine undersøgelser af planktondynamikken har understreget det mikrobielle fødenets store betydning, og specielt de encellede græssere, ciliater og heterotrofe dinoflagellaters rolle i det pelagiske økosystem. Selv i havområder og i perioder, hvor man traditionelt har antaget, at den klassiske fødekæde og vandlopperne dominerer, som f.eks. Skagerrak, Nordsøen og Diskobugten, har det vist sig, at den mikrobielle omsætning og mikroprotozoerne har en meget central rolle. De bidrager væsentligt til den heterotrofe biomasse (**Figur 40A**), men deres trofiske potentiale bliver yderligere understreget, hvis man sammenligner produktionsraterne af de forskellige heterotrofe planktongrupper (**Figur 40B**).

Produktionen og sammensætningen i det pelagiske fødenet er overordnet styret af forholdet mellem perioder med hhv. ny og regenereret produktion, dvs. perioder med dominans af små eller store planteplanktonceller. Da vandlopperne græsning og produktion er fødebegrænset i store dele af året, er perioder eller områder med ny-produktion og store planteplanktonformer afgørende for vandloppebestandens succes. Imellem disse perioder eller uden for områder med ny-produktion er vandlopperne ofte afhængige af, at mikroprotozoerne gør de små primærproducenter tilgængelige for dem. På den anden side kontrollerer vandlopperne derved protozooplanktonbestandenes størrelse ved at græsse på dem.

I modsætning til vandlopperne var protozoernes vækstrater tilsyneladende ikke fødebegrænsede i den produktive del af året i de undersøgte arktiske og tempererede økosystemer. I det næringsfattige og stærkt lagdelte Andamanerhav

**Figur 40**

Den gennemsnitlige sommerbiomasse og produktion af planteplankton, bakterier, mikroprotozoer og vandlopper i den fotiske zone i forskellige pelagiske økosystemer. Blot ud fra den relative fordeling af biomasser **A** er det indlysende at bakterier og mikroprotozoerne har en central betydning i de frie vandmasser. Hvis man sammenligner produktionen **B** bliver den potentielle betydning af den mikrobielle del af fødenettet endnu tydeligere, da de højere vækstrater af de encellede organismer her slår igennem. Data beregnet fra; Diskobugten [6], Young Sound (Nielsen *et al.* indleveret), Grønlandshavet (Møller *et al.* indleveret), Nordsøen [2], Skagerrak (Maar *et al.* 2004), Kattegat (Richardson & Christoffersen 1991, Hansen & Løkkegaard 1991, [4] og [5], Ægæerhavet (Zervoudaki *et al.* indleveret) og Andamanerhavet [18, 19].



var protozobestandens vækst derimod stærkt fødebegrænset, og protozoerne lever ved meget lave fødekonzentrationer, der er sammenlignelige med koncentrationerne af planteplankton om vinteren i de mere næringsrige nordlige systemer.

Langt størstedelen af de forskellige områders sekundærproduktion er forbundet med episodiske hændelser af ny-produktion, f.eks. forårsopblomstringerne, vindgenereret produktion, fronter eller opstrømningsområder, hvor væksten af store planteplanktonceller favoriseres i det næringsrige vand. Traditionelt har man derfor fokuseret på den åbenbare betydning af den klassiske fødekæde i sådanne situationer. I denne afhandling har jeg dokumenteret, at mikroprotozoerne, på tværs af de undersøgte planktonsystemer er de vigtigste græssere på primærproduktionen (**Figur 40**), specielt i perioder eller områder med ny-produktion, og dermed også påvist, at de er de væsentligste sekundærproducenter. På grund af deres hurtige vækst er mikroprotozooplanktons bestandsdynamik tæt forbundet til primærproduktionen, og bestandene kan, i modsætning til de relativt langsomt voksende vandlopper, reagere numerisk og følge med planteplanktonet. I perioder eller områder (f.eks. næringsfattige systemer), hvor de dominerende planteplanktonarter er så små, at de ikke kan udnyttes direkte af vandlopperne, er protozoerne de

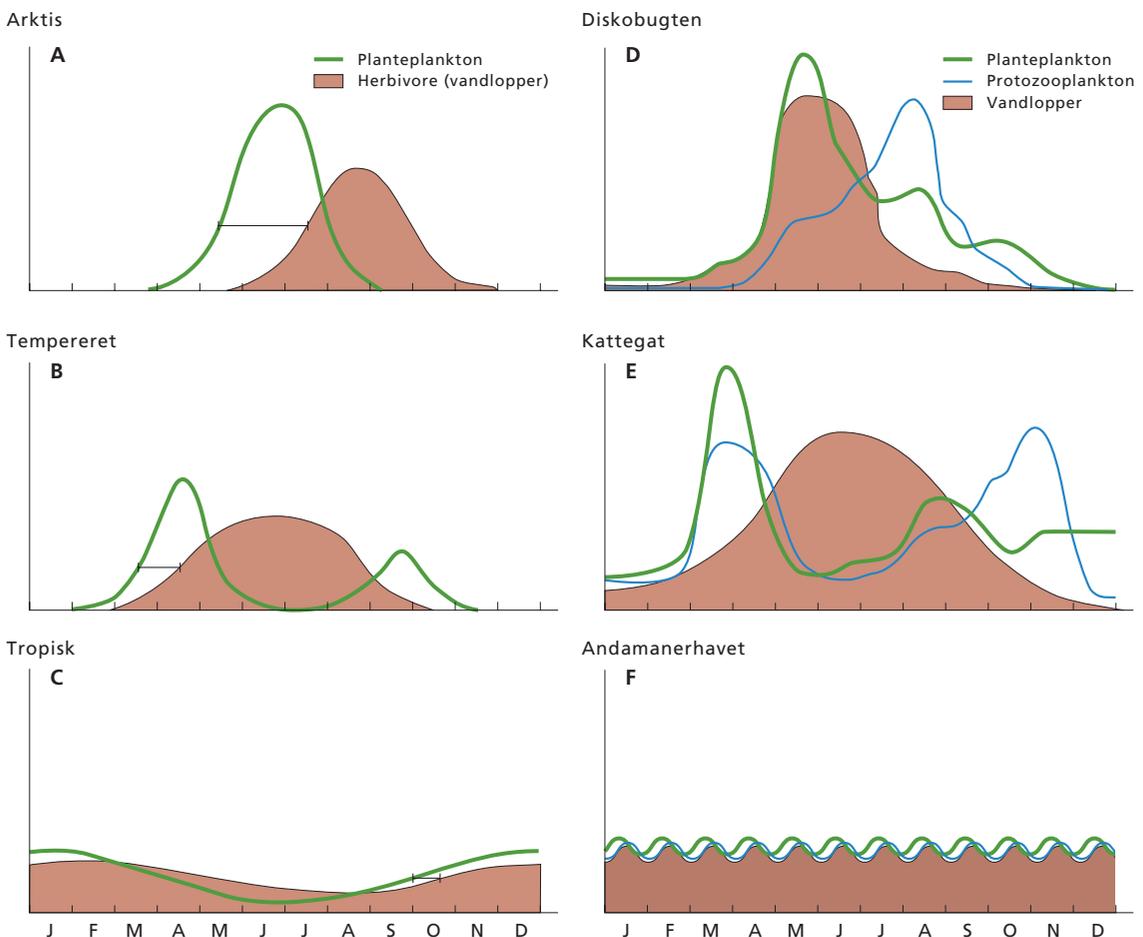
væsentligste græssere på primærproducenterne og udgør samtidig en vigtig alternativ fødekilde for vandlopperne.

Alt i alt er mikroprotozoer specielt betydningsfulde i systemer eller perioder, hvor der er lav prædation fra vandlopperne. Enten fordi de har forladt overfladelaget i sensommeren, eller fordi vandloppebestanden er fødemættet, som det ses under f.eks. forårsopblomstringen eller andre opblomstringer.

Den overordnede trofiske sammensætning af det heterotrofe plankton er tilsyneladende ens fra Andamanerhavet i syd til havområderne omkring Grønland i nord. Den relative betydning af de forskellige trofiske niveauer varierer dog i tid og rum inden for systemerne (**Figur 41**). Sammensætningen er primært styret af graden af ny-produktion og dermed biomassen og størrelsessammensætningen af det planteplankton, som driver produktionen.

**Figur 41**

Cushings generaliserede beskrivelse af produktionscyklus af planteplankton og herbivore (dvs. vandlopper) i **A** Arktis, **B** tempererede og **C** tropiske pelagiske økosystemer (modificeret fra Cushing 1975). Højre side af figuren viser mit bud på en opdateret beskrivelse af plante-, mikroprotozooplankton og vandlopper i **D** Arktis, **E** tempererede og **F** tropiske pelagiske økosystemer baseret på egne undersøgelser. Den væsentligste ændring er tilstedeværelsen af mikroprotozoerne. På grund af deres høje vækstrater kan de følge udviklingen i planteplankton tæt. I perioder eller områder hvor vandloppebestanden er lav eller vandloppernes fødeoptagelse er mættet vokser mikroprotozoerne op og bliver den væsentligste græsser.



Jeg håber, at jeg med denne disputats har bidraget til et mere nuanceret syn på sammensætningen af det pelagiske fødenet. Helt overordnet er mikroprotozoerne og det mikrobielle fødenet af grundlæggende betydning for primærproduktionens skæbne i havet. Derfor bør den mikrobielle del af havets fødenet, på lige fod med vandlopperne, have en central placering i den fremtidige forskning, monitorering og modellering af havets pelagiske fødenet.

# Litteratur

- Andersen, C.M. & T.G. Nielsen (1997). Hatching rate of the egg-carrying estuarine copepod *Eurytemora affinis*. – *Marine Ecology Progress Series* 160:283-289.
- Anon. (2003). Grønlands Statistik, Udenrigshandel 2003: 8 sider.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil & F. Thingstad (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. – *Marine Ecology Progress Series* 10:257-263.
- Beaugrand, G. (2004). Continuous plankton records: plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958-1999). Introduction and Methodology. – *Marine Ecology Progress Series, Suppl.* 2004: 3-10.
- Berggreen, U., B. Hansen & T. Kjørboe (1988). Food size spectra ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. – *Marine Biology* 99:341-352.
- Bjørnsen, P.K. (1988). Phytoplankton exudation of organic matter: Why do healthy cells do it? – *Limnology and Oceanography* 33:151-154.
- Bjørnsen, P.K., H. Kaas, T.G. Nielsen, M. Olesen & K. Richardson (1993). Dynamics of a subsurface phytoplankton maximum in the Skagerrak. – *Marine Ecology Progress Series* 95:279-294.
- Bratbak, G., J.K. Egge & M. Heldal (1993). Viral mortality of the marine alga *Emiliania huxleyi*, (Haptophyceae) and termination of algal blooms. – *Marine Ecology Progress Series* 93:39-48.
- Brooks, J.L. & S.I. Dodson (1965). Predation, body size, and composition of plankton. – *Science* 150:28-35.
- Buch, E. (2000). A monograph on the Physical Oceanography of the Greenland Waters. – Danish Meteorological Institute Scientific Report 00-12., 405 sider.
- Chavez, F.P., K.R. Buck, S.K. Service, J. Newton & R.T. Barber (1996). Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. – *Deep-Sea Research II* 43(4-6):835-870.
- Cushing, D.H. (1975). *Marine Ecology and Fisheries*. – Cambridge University Press, Cambridge. 277 sider.
- Dugdale, R. & J. Goering (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. – *Limnology and Oceanography* 12:196-206.
- Ducklow, H.W., D.A. Purdie, P.J. Williams & J.M. Davies (1986). Bacterioplankton – a sink for carbon in a coastal marine plankton community. – *Science* 232:865-867.
- Edler, L. (2002). Phytoplankton species composition and biomass. – I: Niilonen, T. (red.): *Environment of the Baltic Sea Area 1994-1998*. Helsinki Commission. – *Baltic Sea Environment Proceedings* 82B:104-106.
- Edmondson, W.T. (1971). Reproductive rates determined directly from egg ratio. – I: Edmondson, W.T. & G.G. Winberg (redr): *A Manual on Methods for Assessment of secondary Production in Fresh Waters*, side 165-169. Blackwell Scientific, Oxford.
- Fenchel, T. (1982a). Ecology of heterotrophic microflagellates. I. Some important forms and their functional morphology. – *Marine Ecology Progress Series* 8: 211-223.
- Fenchel, T. (1982b). Ecology of heterotrophic microflagellates II. Bioenergetics and growth. – *Marine Ecology Progress Series* 8: 225-231.
- Fenchel, T. (1988). Microfauna in pelagic food chains. – I: Blackburn, T.H. & J. Sørensen (redr): *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*, side 59-65. John Wiley & Sons Ltd, New York.
- Fenchel, T. & N. Blackburn (1999). Motile chemosensory behaviour of phagotrophic protists: Mechanisms for and efficiency in congregating at food patches. – *Protist* 150:325-336.
- Flood, P.R. & D. Deibel (1998). The appendicularian house. – I: Bone, Q. (red.): *The Biology of Pelagic Tunicates*, side 105-124. Oxford University Press, New York.
- Fuhrman, J.A. & F. Azam (1980). Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California. – *Applied and Environmental Microbiology* 39:1085-1095.
- Fulton, R.S. (1984). Predation, production, and the organization of an estuarine copepod community. – *Journal of Plankton Research* 6:399-413.
- Garrison, D.L. & K.R. Buck (1985). Sea-ice algal communities in the Weddell Sea: species composition in ice and plankton assemblages. – I: Gray, J.S. & M.E. Christiansen (redr): *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. Proceedings of the 18th European Marine Biology Symposium, University of Oslo, Norway, 14-20 August 1983*, side 103-122. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grebmeier, J., W.O. Smith, Jr. and R.J. Conover. 1995. Biological processes of Arctic: marginal ice zones and continental shelves. I- Smith, W.O., Jr. and J. Grebmeier (redr). *The Oceanography of the Arctic: Marginal Ice Zones and Continental Shelves*. side 231-262 American Geophysical Union, Washington, DC.
- Haas, L.W. (1982). Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic microorganism. *S. Annl. Inst Oceanogr* 58: 261-266.
- Hansen, A.S., T.G. Nielsen, H. Levensen, S.D. Madsen, T.F. Thingstad & B.W. Hansen (2003). Impact of changing ice cover on pelagic productivity and food web structure in Disko Bay, Western Greenland: A dynamic model approach. – *Deep-Sea Research* 50:171-187.
- Hansen, B., P.F. Bjørnsen & P.J. Hansen (1994). The size ratio between planktonic predators and their prey. – *Limnology and Oceanography* 39:395-403.
- Hansen, J.E. & S. Lebedeff (1987). Global trends of measured surface air temperature. – *Journal of Geophysical Research* 92:13345-13372.
- Hansen, J.L.S. & A.B. Josefson (2001). Pools of chlorophyll and live planktonic diatoms in aphotic marine sediments. – *Marine Biology* 139:289-299.
- Hansen, L. & B. Løkkegaard (1991). Pelagisk bakterieproduktion i det sydlige Kattegat og Doggerbanke (Nordsøen) Målt ved indbygning af tritierer leucin og thymidin. – *Specialrapport, Marinbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet*.
- Hansen, P.J. (1991). Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web. – *Marine Ecology Progress Series* 73:253-261.
- Hansen, P.J. & A.J. Calado (1999). Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates. – *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46:382-389.
- Hansen, P.J. & T.G. Nielsen (1997). Mixotrophic feeding of *Fragilidium Subglobosum* (Dinophyceae) on three species of Ceratium: effect of prey concentration, prey species and light intensity. – *Marine Ecology Progress Series* 147:187-197.
- Hansen, P.J., P.K. Bjørnsen & B.W. Hansen (1997). Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2000- $\mu$ m body size range. – *Limnology and Oceanography* 42: 687-704.
- Hansson, S., U. Larsson & S. Johansson (1990). Selective predation by herring and mysids, and zooplankton community structure in a Baltic Sea coastal area. – *Journal of Plankton Research* 12:1099-1116.
- Harris, R.P., P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Kjoldal & M. Huntley (redr) (2000). *ICES Zooplankton Methodology Manual*. – Academic Press: London, UK. ISBN 0-12-327645-4. 684 sider.

- Hobbie, J.E., R.J. Daley & S. Jasper (1977). Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. – *Applied and Environmental Microbiology* 33: 1225-1228.
- Horner, R.A. & V. Alexander (1972) Algal populations in Arctic Sea ice: an investigation of heterotrophy. – *Limnology and Oceanography* 17:454-458.
- Horsted, S.J., T.G. Nielsen, B. Riemann, J. Pock-Steen & P.K. Bjørnsen (1988). Regulation of zooplankton by suspension feeding bivalves and fish in estuarine enclosures. – *Marine Ecology Progress Series* 48:217-224.
- Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plankton. – *American Naturalist* 95:137-145.
- Jeppesen, E. (1998). Lavvandede søers økologi – Biologiske samspil i de frie vandmasser. – Doktordisputats. Afdeling for Sø- og Fjordøkologi. Danmarks Miljøundersøgelser. Faglig rapport fra DMU 248. 59 sider.
- Johannesen, O.M., E.V. Shalina & M.W. Miles (1999). Satellite evidence for an Arctic Sea ice cover in transformation. – *Science* 286:1937-1939.
- Josefson, A.B. & J.L.S.Hansen (2003). Quantifying plant pigments and live diatoms in aphotic sediments of Scandinavian coastal waters confirms a major route in the pelagic-benthic coupling. – *Marine Biology* 142:649-658.
- Kaartvedt S. & D.L. Aksnes (1992). Does freshwater discharge cause mortality of fjord-living zooplankton? – *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 34:305-313.
- Kaas, H., J. Larsen, F. Møhlenberg & K. Richardson (1991). The Chrysochromulina polylepis bloom in the Kattegat (Scandinavia) May-June 1988. Distribution, primary production and nutrient dynamics in the late stage of the bloom. – *Marine Ecology Progress Series* 79: 151-161.
- Kemp, P.F., B.F. Sherr, E.B. Sherr & J.J. Cole (2000). *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. – Lewis publishers. 777 sider.
- Kerr, R.A. (1999). Will the Arctic Ocean lose all its ice? – *Science* 286: 1828.
- Kjørboe, T. (1989). Phytoplankton growth rate and nitrogen content: implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. – *Marine Ecology Progress Series* 55:229-234.
- Kjørboe, T. (1991). Pelagic fisheries and spatio-temporal variability in zooplankton productivity. – *Bulletin Plankton Society Japan, Special Volume*:229-249.
- Kjørboe, T. (1993). Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. – *Advanced Marine Biology* 29:1-72.
- Kjørboe, T. (1998). Population regulation and role of meso-zooplankton in shaping marine pelagic food webs. – *Hydrobiologia* 363:13-27.
- Kjørboe, T. & T.G. Nielsen (1990). Effect of wind stress on vertical water column structure, phytoplankton growth and productivity of planktonic copepods. – I: Barnes, M. & R.N. Gibson (redr): *Trophic Interactions in the Marine Environment. Proc. 24th European Marine Biology Symposium*, side 28-40. Aberdeen University Press, Aberdeen.
- Kjørboe, T., F. Møhlenberg & K. Hamburger (1985). Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. – *Marine Ecology Progress Series* 26:85-97.
- Kjørboe, T., P. Munk, K. Richardson, V. Christensen & H. Paulsen (1988). Plankton dynamics and herring larval growth drift and survival in a frontal area. – *Marine Ecology Progress Series* 44:205-219.
- Kjørboe, T., H. Kaas, B. Kruse, F. Møhlenberg, P.T. Tiselius & G. Ærtebjerg (1990). The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerrak. – *Marine Ecology Progress Series* 59:19-32.
- Kjørboe, T., V. Janekarn, S. Pong-in, S. Sawangareeruks & P. Piu-khao (1991). New fisheries resources in the Andaman Shelf Sea?: Indirect oceanographical evidence. – *Thai Fisheries Gazette* 44(3):261-270.
- Krishnaswami, S. & R.R. Nair (1996). JGOFS (India) – Introduction. – *Current Science* 71:831-834.
- Legendre, L. (1981). Hydrodynamic control of marine phytoplankton: the paradox of stability. – I: Nihoul, J.C.J. (red.): *Ecohydrodynamics: Proceedings of the 12th International Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics*, side 191-207. Elsevier Oceanography Series: 32.
- Legendre, L. & S. Demers (1984). Towards dynamic biological oceanography and limnology. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41:2-19.
- Longhurst, A.R. & D. Pauly (1987). *Ecology of Tropical Oceans*. – Academic Press. San Diego. 407 sider.
- Maar, M., T.G. Nielsen, A. Stips & A. Visser (2003). Microscale distribution of zooplankton in relation to turbulent diffusion. – *Limnology and Oceanography* 48(3): 1312-1325.
- Maar, M., T.G. Nielsen, S. Gooding, K. Tønnesson, P. Tiselius, S. Zervoudaki, E. Christou, A. Sell & K. Richardson. (2004). Trophodynamic function of copepods, appendicularians and protozooplankton in the late summer zooplankton community in the Skagerrak. – *Marine Biology* 144:917-933.
- Madhupratap, M., S. Nehring & J. Lenz (1996). Resting eggs of zooplankton (Copepoda and Cladocera) from the Kiel Bay and adjacent waters (southwestern Baltic). – *Marine Biology* 125(1):77-87.
- Madsen, S.D., T.G. Nielsen & B.W. Hansen (2001). Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, Western Greenland. – *Marine Biology* 138(6):1121-1130.
- Michel, C., L. Legendre, J.-C. Therriault, S. Demers & T. Vandevelde (1993). Springtime coupling between ice algal and phytoplankton assemblages in southeastern Hudson Bay, Canadian Arctic. – *Polar Biology* 13: 441-449.
- Munk, P., P.K. Bjørnsen, P. Boonruang, M. Fryd, P.J. Hansen, V. Janekarn, V. Limtraluwong, T.G. Nielsen, O. Schou, S. Satapoomin, S. Sawanarereuks, H.A. Thomsen & J.B. Østergaard. (2004). Assemblages of fish larvae and meso-zooplankton across the continental shelf and shelf slope of the Andaman Sea (NE Indian Ocean). – *Marine Ecology Progress Series* 274:87-97
- Møhlenberg, F. (1995). Regulating mechanisms of phytoplankton growth and biomass in a shallow estuary. – *Ophelia* 42:229-256.
- Møller, E.F. & T.G. Nielsen (2001). DOM production by marine copepods: effect of phytoplankton biomass and cell size. – *Journal of Plankton Research* 23(5):527-536.
- Møller, E.F., P. Thor & T.G. Nielsen (2003). Production of DOC by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* through sloppy feeding and leakage from fecal pellets. – *Marine Ecology Progress Series* 262: 185-191.
- Møller, E.F., T.G. Nielsen & K. Richardson (indleveret). The zooplankton community in the Greenland Sea; composition and role in carbon turnover. – *Deep-Sea Research*.
- Niehoff, B., S.D. Madsen, B.W. Hansen & T.G. Nielsen (2002). Reproductive cycles of three dominant *Calanus* species in the Disko Bay, West-Greenland. – *Marine Biology* 140:567-576.
- Nielsen, T.G. (1991). Contribution of zooplankton grazing to the decline of a *Ceratium* bloom. – *Limnology and Oceanography* 36(6):1191-1106.
- Nielsen, T.G. & T. Kjørboe (1991). Effect of a storm event on the structure of the planktonic food web with special emphasis on planktonic ciliates. – *Journal of Plankton Research* 13:35-51.
- Nielsen, T.G. & K. Richardson (1989). Food chain structure of the North Sea plankton communities: Seasonal variations of the role of the microbial loop. – *Marine Ecology Progress Series* 56:75-87.
- Nielsen, T.G., T. Kjørboe & P.K. Bjørnsen (1990). Effects of a Chrysochromulina polylepis subsurface bloom on the plankton community. – *Marine Ecology Progress Series* 62:21-35.
- Nielsen, T.G., E.F. Møller, S. Satapoomin, M. Ringuette & R.R. Hopcroft (2002). Egg hatching rate of the cyclopoid copepod *Oithona similis* in arctic and temperate waters. – *Marine Ecology Progress Series* 236:301-306.
- Nielsen, T.G., L.D. Ottosen & B.W.Hansen (indleveret). Structure and function of the pelagic ecosystem in an ice covered arctic fjord. – I: Rysgaard, S. & R.N. Glud

- (redr): Carbon Cycling in Arctic Marine Ecosystems: Case study Young Sound. – Meddelelser Greenland, Bioscience Special Issue.
- Osborne, A.R. (1990). The generation of internal solitons in the Andaman Sea. – I: Fordy, A.P. (red.): Soliton Theory: a Survey of Results, 152-173. Manchester University Press, Manchester.
- Osborne, A.R. & T.I. Burch (1986). Internal solitons in the Andaman Sea. – Science 208:451-460.
- Pedersen, F. Bo (1994). The oceanographic and biological tidal cycle succession in shallow sea fronts in the North-Sea and the English-Channel. – Estuarine Coastal and Shelf Science 38(3):249-269.
- Pettersson, H. (1934). Scattering and extinction of light in seawater. – Meddelanden Göteborgs Högskolas Oceanografiska Institution., 4b(4).
- Pomeroy, L.R. (1974). The ocean's food web: A changing paradigm. – BioScience 24:499-504.
- Pomeroy, L.R. & D. Deibel (1986). Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters. – Science 233:359-360.
- Pope, K. & C.T. Macer (1996). An evaluation of the stock structure of North Sea cod, haddock, and whiting since 1920, together with a consideration of the impacts of fisheries and predation effect on their biomass and recruitment. – ICES Journal of Marine Science 53: 1157-1169.
- Remane, A. (1934). Die Brackwasserfauna. – Zoologischer Anzeiger (Supplement) 7:34-74.
- Richardson, K. & A. Christoffersen (1991). Seasonal distribution and production of phytoplankton in the southern Kattegat. – Marine Ecology Progress Series 78:217-227.
- Richardson, K., T.G. Nielsen, F.B. Pedersen, J.P. Heilmann, B. Lokkegård & H. Kaas (1998). Spatial heterogeneity in the structure of the planktonic food web in the North Sea. – Marine Ecology Progress Series 168:197-211.
- Riemann, L. & M. Middelboe (2002). Viral lysis of marine bacterioplankton: Implications for organic matter cycling and bacterial clonal composition. – Ophelia 56:57-68.
- Riemann, B., T.G. Nielsen, S.J. Horsted, P.K. Bjørnsen & J. Pock-Steen (1988). Regulation of the phytoplankton biomass in estuarine enclosures. – Marine Ecology Progress Series 48:205-215.
- Rosenberg, R., E. Dahl, L. Edler, L. Fyrberg, E. Granéli, W. Granéli, Å. Hagström, O. Lindahl, M.O. Matos, K. Petterson, E. Sahlsten, P. Tiselius, V. Turk & J. Wikner (1990). Pelagic nutrient and energy transfer during spring in the open and coastal Skagerrak. – Marine Ecology Progress Series 61:215-231.
- Runge, J.A. & R.G. Ingram (1991). Under-ice feeding and diel migration by the planktonic copepods *Calanus glacialis* and *Pseudocalanus minutus* in relation to the ice algal production cycle in southeastern Hudson Bay, Canada. – Marine Biology 108:217-225.
- Rysgaard, S., T.G. Nielsen & B.W. Hansen (1999). Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. – Marine Ecology Progress Series 179:13-25.
- Saiz, E., P. Tiselius, P.R. Jonsson, P.G. Verity & G.-A. Paffenhöfer (1993). Experimental records of the effects of food patchiness and predation on egg production of *Acartia tonsa*. – Limnology and Oceanography 38:280-289.
- Schäfer, P., J. Thiede, S. Gerlach, G. Graf, E. Suess & B. Zeitzschel (2001). The Environment of the northern North-Atlantic Ocean: Modern depositional processes and their historical documentation. I: P. Schäfer and W. Ritzrau, M. Schlüter & J. Thiede (redr): The Northern North Atlantic: A changing Environment, side 1-18. Springer-Verlag.
- Shuman, F.R. & C.J. Lorenzen (1975). Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. – Limnology and Oceanography 23:580-586.
- Smith, S.L. (2001). Understanding the Arabian Sea: reflections on the 1994-1996 Arabian Sea Expeditions. – Deep Sea Research II 48:1385-1402.
- Smetacek, V. (1981). The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. – Marine Biology 63:1-11.
- Steele, J.H. (1974). The Structure of Marine Ecosystems. – Harvard University Press, Cambridge, MA. 128 sider.
- Steemann-Nielsen, E. (1952). The use of radio-active carbon 14C for measuring organic production in the sea. – Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer V.18. N 3.:117-140.
- Suttle, C.A., A.M. Chan & M.T. Cottrell (1990). Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary production. – Nature 347:467-469.
- Suwanrumpha, W. (1980). Zooplankton in the inner Gulf of Thailand. II. Species group and seasonal variation in the copepods 1975-1976. – Technical Paper no. 22/7. Marine Fisheries Laboratory, Marine Fisheries Division, Department of Fisheries, Bangkok, Thailand. 89 sider.
- Tester, P.A. & J.T. Turner (1990). How long does it take copepods to make eggs? – Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 141:169-182.
- Tiselius, P. (1988). Effects of diurnal feeding rhythms, species compositions and vertical migration on the grazing impact of calanoid copepods in the Skagerrak and Kattegat. – Ophelia 28:215-230.
- Tiselius, P. (1992). Behavior of *Acartia tonsa* in patchy food environments. – Limnology and Oceanography 37: 1640-1651.
- Tiselius, P., T.G. Nielsen, G. Breul, A. Jaanus, A. Korschenko & Z. Witek (1991). Copepod egg production in the Skagerrak during SKAGEX, May-June 1990. – Marine Biology 111:445-453.
- Tiselius, P., J.K. Petersen, T.G. Nielsen, K. Tönnesson, M. Maar, E.F. Møller, S. Satapoomin, T. Zervoudaki, E.D. Christou, A. Giannakourou, A. Sell & C. Vargas (2003). Functional response of *Oikopleura dioica* to house clogging due to exposure to algae of different size. – Marine Biology 142:253-261.
- Thomsen, H.A. (1992). Plankton from inner Danish Waters. An analysis of the autotrophic and heterotrophic plankton in Kattegat. HAV 90 Report. Danish National Agency for Environmental Protection. – Havforskning fra Miljøstyrelsen 11:195-250. (In Danish).
- Turner, J.T., H. Levinsen, T.G. Nielsen & B.W. Hansen (2001). Zooplankton feeding ecology: grazing on phytoplankton and predation on protozoans by copepod and barnacle nauplii in Disko Bay, West Greenland. – Marine Ecology Progress Series 221:209-219.
- UNESCO, (1968). Monographs on Oceanographic Methodology. No. 2. Zoologic Sampling. – UNESCO. Paris. 174 sider.
- Verity, P.G. (1986). Growth rates of natural tintinnid populations in Narragansett Bay. – Marine Ecology Progress Series 29:117-126.
- Verity, P.G. & V. Smetacek (1996). Organism life cycles, predation, and the structure of pelagic ecosystems. – Marine Ecology Progress Series 130:277-293.
- Walsh, J.J. (1976). Models of the sea: – I: Cushing, D.H. & J.J. Walsh (redr): The Ecology of the Sea, side 388-446. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Williams, P.J.L. (1981). Microbial contribution to overall marine plankton metabolism: direct measurements of respiration. – Oceanologica Acta 4(3):359-364.
- Williams, R. & J.A. Lindley (1980). Plankton of the Fladen Ground during FLEX 76 I. Spring development of the plankton community. – Marine Biology 57:73-78.
- Wium-Andersen, S. (1977). Primary production in waters around Surin Islands off the west coast of Thailand. – Phuket Marine Biology Center, Research Bulletin 16:4 sider.
- Yesaki, M. & P. Jantarapagdee (1981). Wind stress and sea temperature changes off the west coast of Thailand. – Phuket Marine Biology Center, Research Bulletin 28: 27-41.
- Zervoudaki S, E.D. Christou, T.G. Nielsen, G. Assimakopoulou, A. Giannakourou, M. Maar, I. Siokou-Frangou, E. Krasakopoulou, U. Christaki, K. Pagou (Indsendt). The zooplankton community structure in the frontal area of the Aegean Sea. II. The role of the copepod community in the pelagic food web. – Marine Ecology Progress Series.



# I Indleverede artikler

- [1] Bjørnsen, P.K. & T.G. Nielsen (1991). Decimeter scale heterogeneity in the plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*. – *Marine Ecology Progress Series* 73:263-267.
- [2] Nielsen, T.G., B. Løkkegård, K. Richardson, F.B. Pedersen, L. Hansen (1993). Structure of the plankton communities in the Dogger Bank area (North Sea) during a stratified situation. – *Marine Ecology Progress Series* 95:115-131.
- [3] Munk, P. & T.G. Nielsen (1994). Trophodynamics of the plankton community at Dogger Bank: Predatory impact by larval fish. – *Journal of Plankton Research* 16(9):1225-1245.
- [4] Kiørboe, T. & T.G. Nielsen (1994). Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods. – *Limnology and Oceanography* 39:493-500.
- [5] Nielsen, T.G. & T. Kiørboe (1994). Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. – *Limnology and Oceanography* 39:508-519.
- [6] Nielsen, T.G. & B.W. Hansen (1999). Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during the stratified summer situation. I. Hydrography, phytoplankton and bacterioplankton. – *Aquatic Microbiological Ecology* 16(3):205-216.
- [7] Nielsen, T.G. & M. Sabatini (1996). The role of the copepod *Oithona* spp in North Sea plankton communities. – *Marine Ecology Progress Series* 139:79-93.
- [8] Nielsen, T.G. & P. Munk (1998). Zooplankton diversity and the predatory impact by larval and small juvenile fish at the Fisher Banks in the North Sea. – *Journal of Plankton Research* 20(11):2313-2332.
- [9] Nielsen, T.G. & B. Hansen (1995). Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during and after the sedimentation of a diatom bloom. – *Marine Ecology Progress Series* 125: 239-257.
- [10] Levinsen, H., T.G. Nielsen & B.W. Hansen (1999). Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during the stratified summer situation. II. Heterotrophic dinoflagellates and ciliates. – *Aquatic Microbiological Ecology* 16(3):217-232.
- [11] Levinsen, H., J.T. Turner, T.G. Nielsen & B.W. Hansen (2000). On the trophic coupling between protists and copepods in arctic marine ecosystems. – *Marine Ecology Progress Series* 204:65-77.
- [12] Levinsen, H., T.G. Nielsen & B.W. Hansen (2000). Annual succession of marine pelagic protozoans in Disko Bay, West Greenland, with emphasis on winter dynamics. – *Marine Ecology Progress Series* 206:119-134.
- [13] Møller, E.F. & T.G. Nielsen (2000). Plankton community structure and carbon cycling off the western coast of Greenland, with emphasis on sources of DOM for the bacterial community. – *Aquatic Microbiological Ecology* 22:13-25.
- [14] Levinsen, H. & T.G. Nielsen (2002). The trophic role of marine pelagic ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate coastal ecosystems: A cross latitude comparison. – *Limnology and Oceanography* 47:427-439.
- [15] Maar, M., T.G. Nielsen, K. Richardson, U. Christaki, O.S. Hansen, T. Zervoudaki & E.D. Christou (2002). The spatial and temporal temporal of food web structure during the spring bloom in the Skagerrak. – *Marine Ecology Progress Series* 239:11-29.
- [16] Andersen, C.M. & T.G. Nielsen (2002). The effect of a sharp pycnocline on plankton dynamics in a freshwater influenced Norwegian fjord. – *Ophelia* 56(3): 135-160.
- [17] Nielsen, T.G. & C.M. Andersen (2002). Plankton community structure and production along a freshwater influenced Norwegian fjord system. – *Marine Biology* 141(4):707-724.
- [18] Nielsen, T.G., P.K. Bjørnsen, P. Boonruang, M. Fryd, P.J. Hansen, V. Janekarn, V. Limtrakulwong, P. Munk, O. Schou, S. Satapoomin, S. Sawangraruks, H.A. Thomsen & J.B. Østergaard (2004). Hydrography, bacteria and protist communities across the continental shelf and slope of the Andaman Sea (NE Indian Ocean). – *Marine Ecology Progress Series* 274:side 69-86.
- [19] Satapoomin, S., T.G. Nielsen & P.J. Hansen (2004). Temporal and spatial variability in biomass and production of the Andaman Sea copepod community. – *Marine Ecology Progress Series* 274: side 99-122.
- [20] Satapoomin, S., P.J. Hansen & T.G. Nielsen (indleveret): The importance of protozooplankton in the diet of tropical copepods: experiments from the Andaman Sea. – *J. marine Biology Research*.



## Struktur og funktion af fødenettet i havets frie vandmasser

*Torkel Gissel Nielsen*

Denne afhandling er en syntese af 15 års arbejde med strukturen og funktionen af fødenettet i havets frie vandmasser. Undersøgelserne har fokuseret på tre forskellige havområder: de danske farvande, Diskobugten ved Vestgrønland og Andamanerhavet vest for Phuket i det sydlige Thailand. Disse områder repræsenterer qua deres geografiske position meget forskellige økosystemer. Trods de åbenbare forskelle i de overordnede fysiske og kemiske forhold, som f.eks. lysregime, temperatur og næringsrigdom, er der alligevel slående ligheder med hensyn til hvordan planktonsamfundene er sammensat og fungerer. Selv i havområder og i perioder, hvor man traditionelt har antaget, at den klassiske fødekæde og vandlopperne dominerer har alle mine undersøgelser understreget det mikrobielle fødenets store betydning for omsætningen. Helt overordnet er mikroprotozoerne og det mikrobielle fødenet af grundlæggende betydning for primærproduktionens skæbne i havet. Derfor bør den mikrobielle del af havets fødenet, på lige fod med vandlopperne, have en central placering i den fremtidige forskning, overvågning og modellering af havets pelagiske fødenet.



Danmarks Miljøundersøgelser  
Miljøministeriet

ISBN 87-7772-859-9

