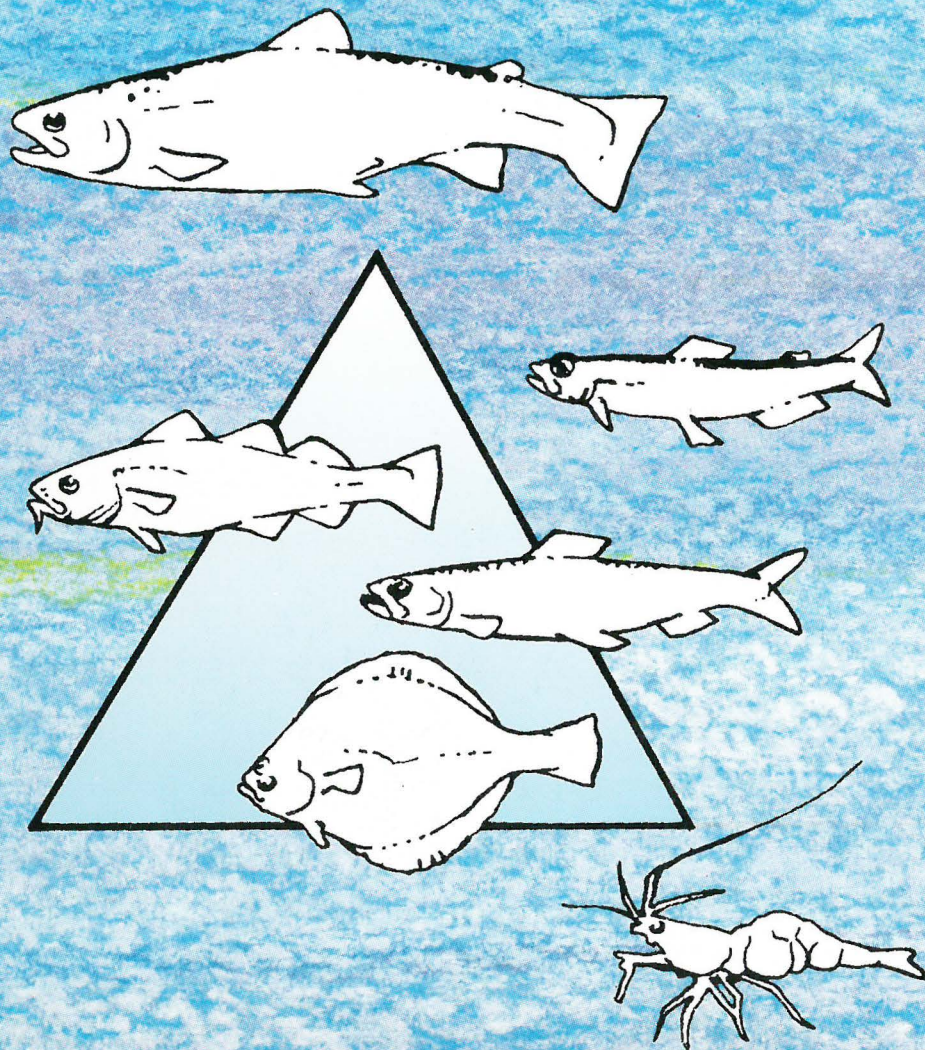


W. Melle, T. Knutsen, B. Ellertsen, S. Kaartvedt og T. Noji

**ØKOSYSTEMET
I ØSTLIGE NORSKEHAVET;
SOKKEL OG DYPHAV**



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

SENTER FOR MARINT MILJØ



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

SENTER FOR MARINT MILJØ

Postboks 1870, Nordnes N-5024 Bergen

Fax 05 238584

Telefon 05 238500

Tittel.

Økosystemet i østlige Norskehavet; sokkel og dyphav

Forfatter.

W. Melle, T. Knutsen, B. Ellertsen,
S. Kaartvedt og T. Noji

Seksjon.

Biologisk seksjon

Ansvarlig.

H.R. Skjoldal

Prosjekt nr.

208

Dato 18.02.1993

Sammendrag.

Biologisk bakgrunnsrapport for konsekvensutredning for området "Vøringplatået".

Oppsummerer hydrografi, strøm, primærproduksjon, benthos, herbivort og karnivort dyreplankton, fiskelarver, fisk og hval.

Presenterer nye data fra dyreplanktonundersøkelser i området.

Vurderer sårbarhet overfor olje for ulike ressurser basert på kunnskap om generelt strømmønster, vannmassefordeling, adveksjon av dyreplankton og fiskelarver, oppkonsentrerende mekanismer, plassering av gytefelt og gytetidspunkt.

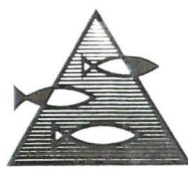
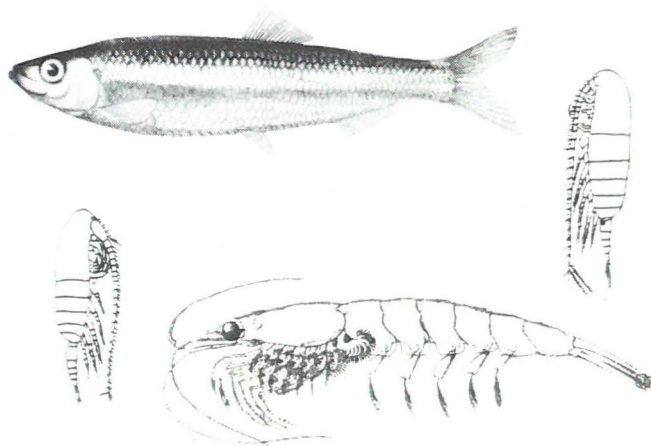
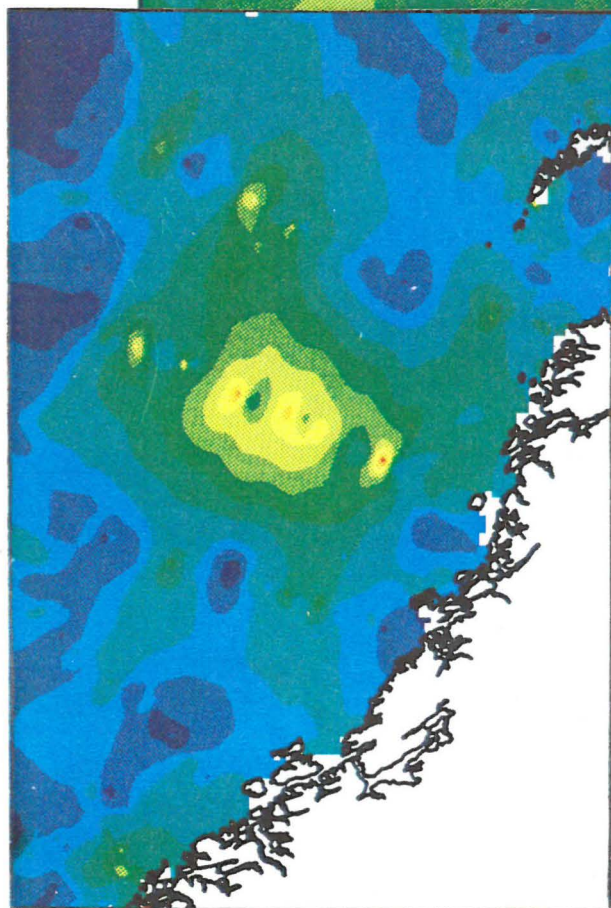
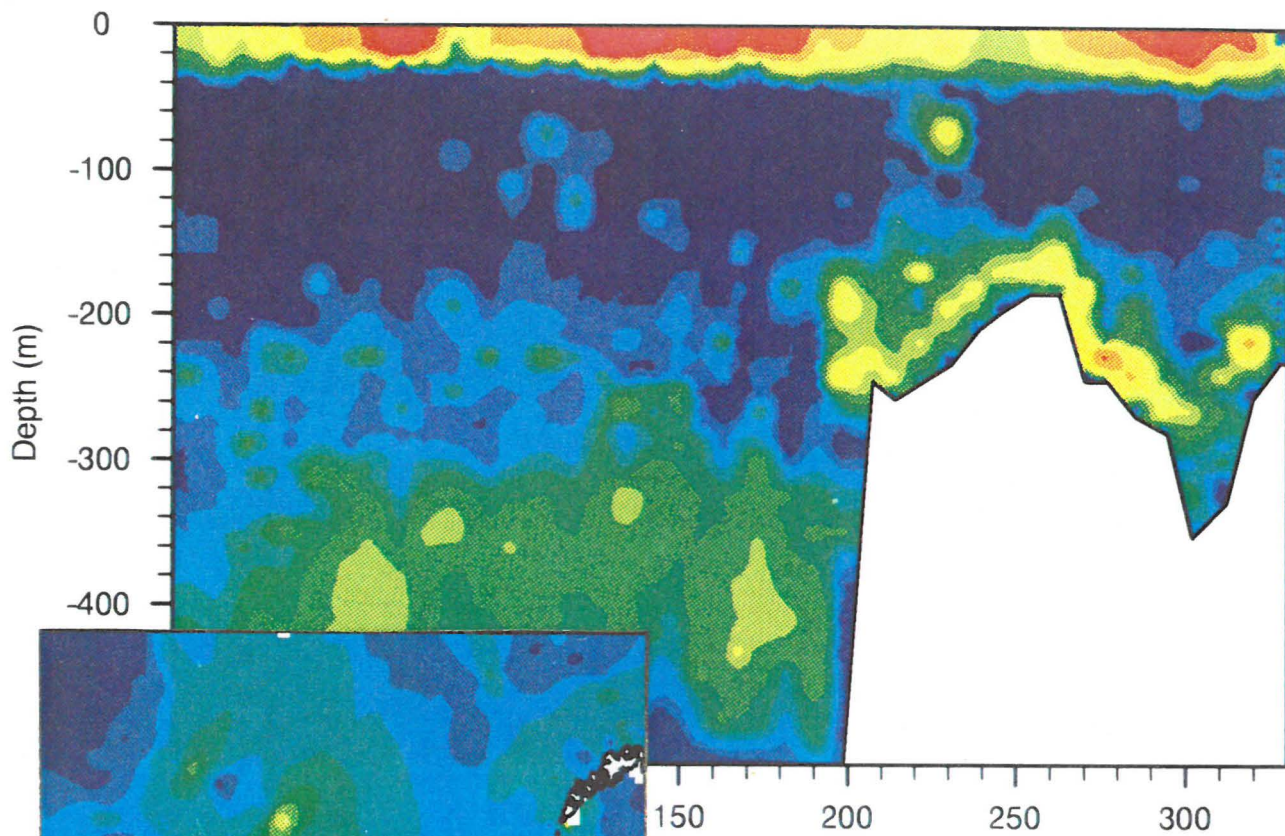
Stikkord.

Hydrografi

Plankton

Fiskelarver

Olje



HAV - LIV - MILJØ

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

SENTER FOR MARINT MILJØ

Postboks 1870, Nordnes N-5024 Bergen

Fax 05 238584

Telefon 05 238500

INNHold

1. INNLEDNING	1
2. TOPOGRAFI	2
3. STRØM	2
4. PRIMÆR PRODUKSJON	6
5. HERBIVORT DYREPLANKTON	8
6. KARNIVORT DYREPLANKTON	45
7. FISK OG FISKELARVER	48
8. HVAL	66
9. KOPLINGEN MELLOM DET BENTHISKE OG PELAGISKE ØKOSYSTEMET	67
10. BENTHOS	71
11. NYE DATA FRA UTREDNINGSOMRÅDET	75
12. ADVEKSJON, ADFERD OG FORDELINGSMØNSTER	92
13. SAMMENFATNING - GEOGRAFISK, FUNKSJONELT FOKUSERT	95
14. OLJE I ØKOSYSTEMET	96
15. LITTERATUR	100

1. INNLEDNING

Utenfor kontinentalsokkelen vurderes dypere områder av Norskehavet åpnet for oljeleting. Utredningsområdet faller i stor grad sammen med dyphavsplatået mellom 1000 og 1500 m, Vøringplatået. Sørlig og nordlig grense går ved henholdsvis $62^{\circ} 30' N$ og $68^{\circ} N$. I øst følger grensen eggakanten, mens utredningsområdet i vest inkluderer dyp ned til mer enn 2000 m, mellom 5°Ø og 1°V . Denne rapporten oppsummerer vår viten om fysiske og biologiske forhold innenfor utredningsområdet.

Utredningsområdet er svært diversert både med hensyn på fysikk og biologi. Under 600-700 m og ned til bunnen ligger det kalde Norskehavsvannet med arktiske trekk både når det gjelder fysikk og biologi. Over Norskehavsvannet strømmer i vestlige deler den varme Nord-Atlantiske strømmen inn. I øst vil varierende arealer bli dekket av ferskere og lett kystvann som flyter ut over de atlantiske vannmassene. Fronten mellom atlantisk vann i vest og kystvann i øst følger i hovedtrekk eggakanten og virker som en barriere mellom de to vannmassene. Det skjer dog en viss transport av vann og biologisk materiale på tvers av fronten, og virveldannelser i fronten vil kunne ha oppkonsentrerende effekter på plankton.

På bakgrunn av den betydning omkringliggende områder har for vannmassefordeling og tilførsel og eksport av biologisk materiale innenfor utredningsområdet er også fysikk og biologi over den norske kontinentalsokkelen beskrevet. Det østlige Norskehavet med den Nord-Atlantiske strømmen, fronten mellom atlantisk vann og kyst vann, kyststrømmen, sokkelen med de store bankene, eggakanten og kontinentalsokkelskråningen, sees her som et hele.

I denne rapporten beskrives fordelingen av dyreplankton og fisk i forhold til vannmasser. Årssyklus for planteplankton, herbivort og karnivort dyreplankton og fisk i ulike vannmasser blir beskrevet. I beskrivelsen av fisk legges det særlig vekt på gyteprosessen og fordeling av egg og yngel. Vannmassenes og strømsystemets betydning for artenes utbredelsesmønster og utvikling av reproduksjonsstrategier og beiteadferd blir oppsummert og danner grunnlag for en analyse av interaksjoner mellom artene, med særlig vekt på dyreplankton og mesopelagisk fisk.

Olje i økosystemet vil transporteres, spres og oppkonsentreres av de samme mekanismer som er med og styrer fordeling av plankton og egg/larver av fisk. Ulike scenarier der olje og sårbare ressurser møtes blir vurdert, og transport av olje eller egg/larver av fisk på tvers av fronten mellom atlantisk vann og kystvann anses å kunne få store konsekvenser fordi hele populasjoner av egg og larver er fordelt over relativt avgrensede områder.

Grunnlaget for rapporten er tidligere rapporterte arbeider fra det aktuelle området og en analyse og presentasjon av upublisert materiale som de senere år er samlet inn gjennom Havforskningsinstituttets forskningsprogram, særlig Nordnorsk Kystøkologi (Mare Nor).

2. TOPOGRAFI

Den kanskje viktigste strukturerende faktor for marine økosystemer er strømsystemene som i stor grad er styrt av bunntopografien. Økosystemet langs kysten av Norge er rikt på minst en måte ved at flere svært store fiskebestander har sine gytefelt eller beiter i området; f.eks. sild, torsk, hyse, sei og uer. På denne bakgrunn er egenskaper ved strømsystemet og hvordan disse styres av bunntopografien interessante.

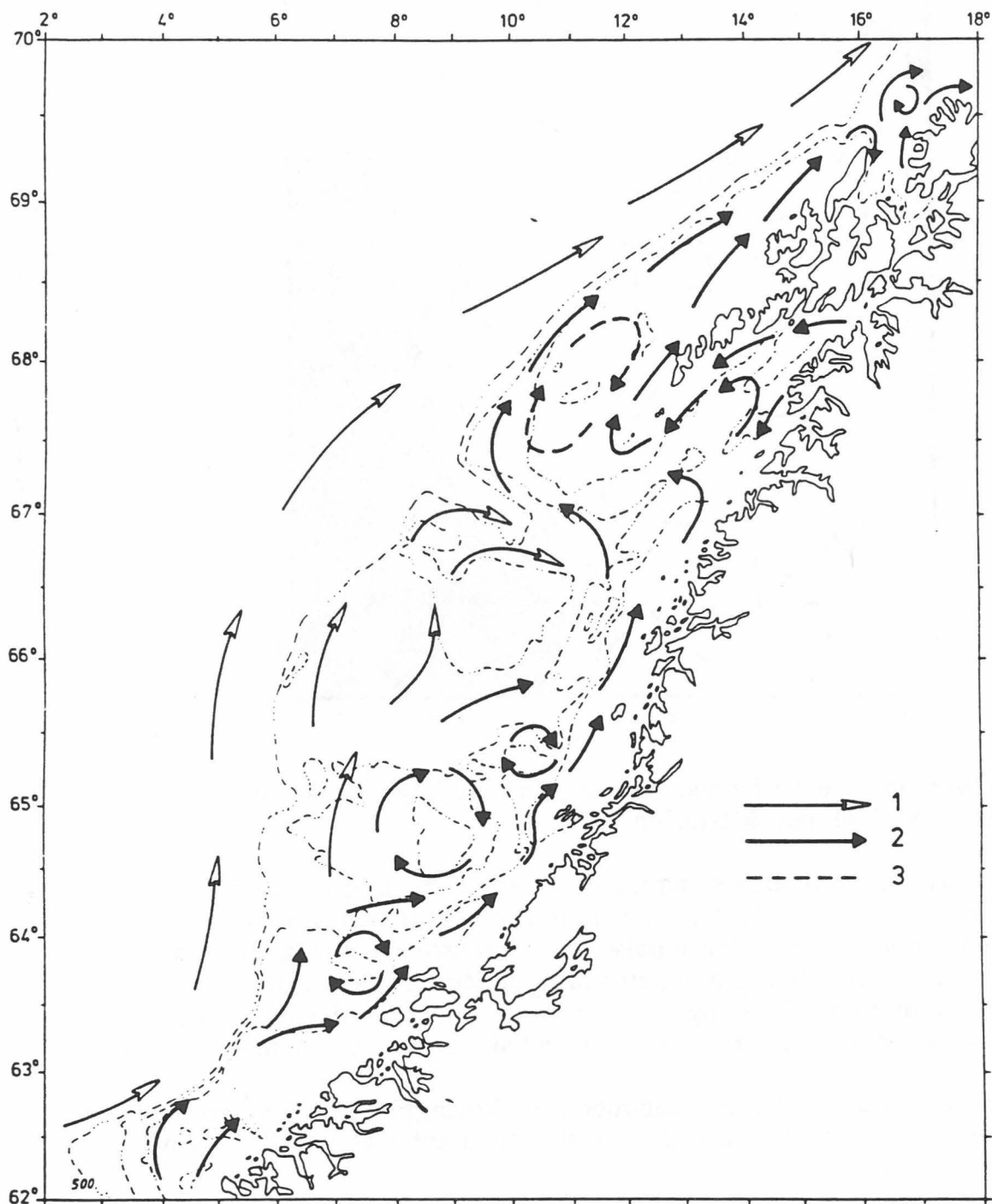
Sokkelen fra Stadt til Lofoten er variert både med hensyn på dyp og bredde. Utenfor Møre er sokkelen ca. 30 nm bred og mindre enn 200 m dyp. Sokkelen avsluttes i en relativt skarp kant mot kontinentalskråningen. Enkelte dypere renner skjærer seg ned i sokkelen, gjerne i forbindelse med de store fjordene. Utenfor Trøndelag og Helgeland er sokkelen mye bredere, 60-100 nm og 250-300 m dyp. I dette området ligger det flere store banker med dyp mindre enn 200 m; Frøyabanken, Haltenbanken, Sklinnabanken og Trænabanken (den siste ca. 225 m på det grunneste). Rundt bankene skjærer dype renner inn fra kontinentalsokkelskråningen, særlig sør og nord for Haltenbanken og Trænabanken. Renna nord for Trænabanken, Trænadjupet, går like inn i Vestfjorden. Nord for Trænadjupet bygger et nytt grunnere sokkelområde seg opp, Røstbanken og sokkelen utenfor Lofoten. Her er det grunnere enn 200 m og sokkelen avsluttes i en skarp kant, slik som på Møre. Sokkelen er i dette området ikke mer enn 15-30 nm bred (Fig. 1).

Fra sokkelen på Møre skråner det i vest ned mot sentrale dyp i Norskehavet på mer enn 3000 m. Mot sørvest skråner det ned mot Norskerenna, 300-400 m. Utenfor sokkelen på Helgeland, særlig nord for 66° N, flater skråningen av til et dyphavsplatå, Vøringplatået, 1200-1400 m. Vøringplatået har en nordgrense på ca. 69° 30' N og en vestgrense på ca. 2° V. Vest for Vøringplatået skråner det bratt ned mot dyp på mer enn 3000 m.

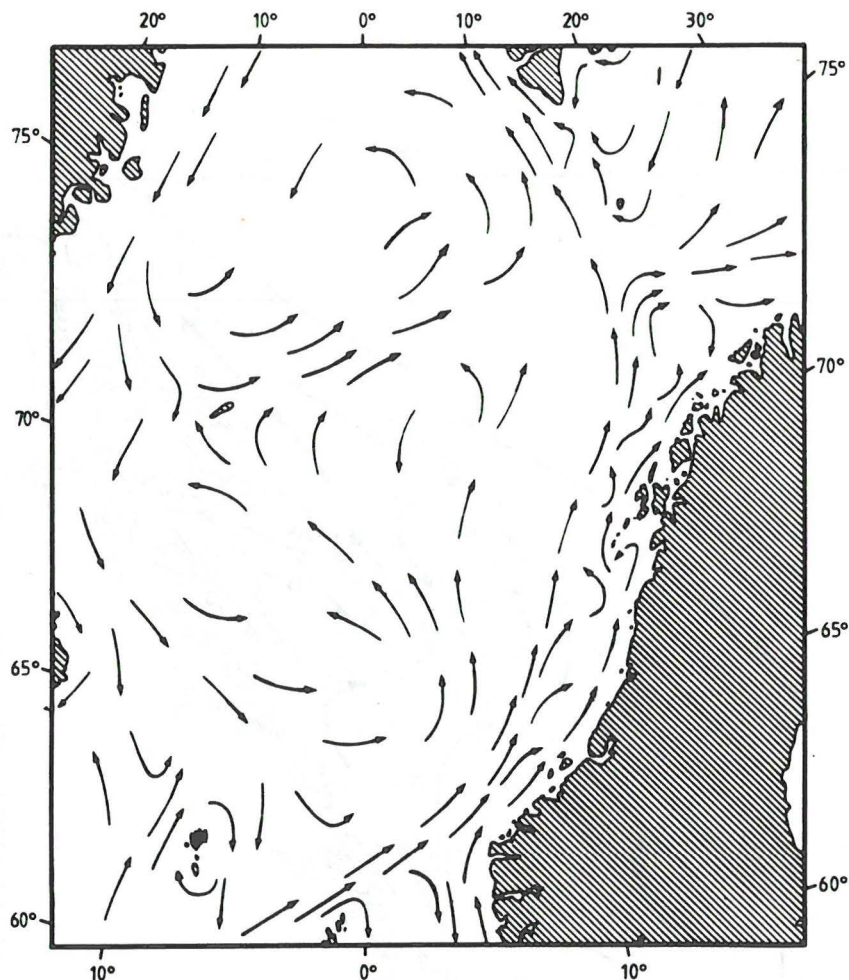
Mellom Island og Færøyene er det en grunn rygg med dyp mindre enn 400 m. Mellom Færøyene og Shetlandsøyene går en dypere renne mellom Atlanterhavet og Norskehavet, men også denne er mindre enn 700 m på det grunneste.

3. STRØM

Den Nord-Atlantiske strømmen som transporterer hovedtyngden av varmt atlantisk vann inn i Norskehavet går gjennom renna mellom Færøyene og Shetland. Mellom Island og Færøyene møter det atlantiske vannet den Øst-Islandske strømmen som transporterer kaldt arktisk vann fra nord for Island og sørøstover mot sentrale deler av Norskehavet. I dette området får en en blandingszone med mye virveldannelse. I Norskehavet dukker den Øst-Islandske strømmen inn under de atlantiske vannmassene.



Figur 1. Prinsippskisse av strømbildet utenfor kysten av Midt-Norge. Kystvann er markert med sorte piler og Atlanterhavsvann med hvite piler. Stiplete piler angir variable virvler (fra Sætre 1983).



Figur 2. Overflate strøm i Norskehavet og omkringliggende havområder. (Modifisert etter Alekseev & Istoshin 1956).

Fra Færøy-Shetlandkannalen strømmer atlantisk vann mot nordøst. Utenfor Stadt sprer strømmen seg og den østlige grensen for strømmen følger eggakanten nordover langs den norske kontinentalsokkelen (Fig. 2). Den vestlige grensen følger topografien av Vøringplatået. En del av strømmen dreier også nordvest mot Jan Mayen og polarfronten. I dette området vil en få en blandingssone mellom atlantisk vann og arktisk vann i Øst-Island-strømmen.

De atlantiske vannmasser som strømmer over Vøringplatået vil ha en tendens til å danne virvler i det den topografiske styringen avtar ved nordgrensen av platået (ikke antydnet i Fig. 2).

De atlantiske vannmassene som følger eggakanten vil trenge inn over sokkelen i de dypere rennene som går mellom bankene, og renna sør for Haltenbanken, Sklinnadjupet og Trænadjupet er steder der dette er observert.

Under det atlantiske vannet i Norskehavet har en Norskehavsvann med typisk temperatur og saltholdighet på henholdsvis -0.90°C og $34.90/_{00}$. Mellom de to vannmassene har en en overgangssone mellom 600 og 800 m. Det atlantiske vannet når dypest i nord.

Over sokkelen strømmer ferskere kystvann mot nord, og også denne strømmen er styrt av topografien (Fig. 1). Over Møre-platået er strømmen styrt av den skarpe fronten som skiller atlantisk vann og kystvann over eggakanten. Ved enden av Møreplatået over Buagrunnen vil det ofte dannes en virvel, og i renna nord for banken vil atlantisk vann kunne trenge inn. Det er kjent at det gjerne dannes virvler over Halten- og Sklinnabanken og atlantisk vann vil kunne komme inn over den dypere sokkelen rundt disse virvlene. Det er uvisst om stabile virvler dannes over den noe dypere Trænabanken, men også der vil atlantisk vann komme inn over sokkelen nord for banken. Vestfjorden som har atlantisk vann i dypere lag står i kontakt med Norskehavet gjennom Trænadjupet.

Utenfor Lofoten blir sokkelen grunner og smalere, og den skarpe fronten mot atlantisk vann styrer strømmen av kystvann. Der er antydning av en mulig virvel over Røstbanken (Fig. 1). Nordover mot Andøya smalner sokkelen ytterligere, og ved nordspissen av Andøya er det knapt noen sokkel tilbake. Det er klart at i dette området vil en få kraftig virveldannelse og en viss grad av blanding mellom kystvann og atlantisk vann (Fig. 1). Det er uvisst hvilke følger denne avsmalningen av sokkelen har for den totale transporten av kystvann nordover sokkelen. En viss opphopning i området sør for Lofoten er ikke utenkelig.

4. PRIMÆR PRODUKSJON

Primær produksjonen og biomassen av planteplankton varierer kraftig både i tid og rom (Rey *et al.* 1987), påvirket av solinnstråling, lagdeling, tilgang på næringssalter og dyreplankton sammensetning. Etter hvert som nitrat forbrukes og mengden av dyreplankton øker, blir primærproduksjonen i stor grad drevet av regenererte næringssalter (ammonium). I tillegg vil en viss vertikal tilførsel av næringssalter på tvers av pyknoklinen gi grunnlag for noe ny nitrat-basert produksjon, spesielt i nedre del av det vindblandete laget.

Ny produksjon er i hovedsak basert på næringssalter som blir blandet opp i øvre lag i løpet av vinteren og som representerer et reservoir av næring når lysforholdene igjen blir gunstige for algevekst. Selv om også fosfat og silikat kan bli remineralisert i dypet, for deretter og blandes opp i den euphotiske sonen, blir fosfat gjennomgående raskt resyklert i den euphotiske sonen og silikattilførselen er vanligvis ikke begrensende for primærproduksjonen. Endringer i nitratkonsentrasjonen blir således det beste målet for ny produksjon, selv om det forekommer unntak fra dette. Om våren er ny produksjon dominerende, og det kan også være en viss ny produksjon langs basis av pyknoklinen sommeren igjennom. Sommerperioden er imidlertid i hovedsak karakterisert av regenerert produksjon basert på ammoniumekskresjon fra beiterne.

Fjord og sokkel

I mange fjorder vil en øket ferskvannsavrenning og inntrenging av atlantisk vann føre til en rask utvikling av planteplanktonet tidlig på våren. Ettersom oppblanding fra dypere lag og avrenning vil kunne gi en vedvarende næringstilførsel til fjorden, kan det forventes en stor grad av sedimentering gjennom hele våren og ut i sommermånedene.

Det har vært dokumentert at starten på planteplanktonoppblomstringen på sokkelen er avhengig av graden av vertikal stabilitet i vannsøylen. Tre faktorer er vist å ha stor betydning; den gjensidige påvirkning mellom kystvann og atlanterhavsvann, vind og lokal topografi (Rey 1980a). Dette er nærmere beskrevet nedenfor.

En finner ofte høy primærproduksjon i frontområder mellom kystvann og atlantisk vann, likeens hvor fronter og topografi fører til tilførsel av vann fra dypere lag. Langs det snittet som også er foreslått for denne undersøkelsen har det vært foretatt datainnsamling hver måned i løpet av en toårs-periode. Disse dataene viser at kystvannet i overflaten og det dypere liggende atlanterhavsvannet har gitt en permanent pyknoklin på sokkelen og kontinentalskråningen. Dypet på denne pyknoklinen og i hvilken grad den strekker seg inn over sokkelen er sesongavhengig. Utbredelsen av pyknoklinen er vanligvis større om sommeren enn om vinteren, om våren er fluktuasjonene større, noe som har sammenheng med de rådene vindforholdene. Utviklingen av våroppblomstringen, som er basert på

næringsstoffer akkumulert gjennom vinteren, f.eks. nitrat, må forventes å variere med haloklinen. Om våren er haloklinen grunnere over skråningen i forhold til over sokkelen, dermed kan planteplanktonutviklingen starte tidligere over skråningen enn over selve sokkelen.

Generelt kan det forventes at våroppblomstringen starter i fjordene og på kontinentalskråningen. Fra disse to kildene vil oppblomstringen kunne spre seg inn over sokkelen.

Det har kun vært foretatt et fåtalls målinger av primærproduksjonen i undersøkelsesområdet, spesielt på sokkelen. Rey (1980b) rapporterer om en produksjonsrate på mellom 400 og 900 mg C m⁻² d⁻¹ på sokkelen øst for Vøringsplatået.

Atlanterhavsvann.

Den økte planteplanktonproduksjonen om våren er et resultat av oppvarming av overflatevann og et bedret lysklima. Planteplanktonoppblomstringen starter noen uker senere enn i fjordene og utvikler seg langsommere. På Vøringsplatået er det målt primærproduksjonsrater på ca. 500 mg C m⁻²d⁻¹. Planteplanktonet er dominert av diatoméer, slik som i fjordene og på sokkelen. Konsentrasjonene av flagellater og ciliater øker om sommeren.

Artssammensetning og utvikling gjennom året kan beskrives på bakgrunn av et ett-årig innsamlingsprogram på vær-stasjon M (66° N, 2° E) i 1948 og 1949 (se Halldal 1953). Som nevnt ovenfor er lagdelingen et resultat av oppvarming av vannmassene i overflaten, denne kan medføre et tetthetssprang på 25-50 meters dyp om våren og sommeren. Denne pyknoklinen brytes opp om høsten. Den årlige syklusen i planteplanktonet kan deles i fem perioder: (1) en fattig vinterfase, (2) en vårfase fra mars til mai med økende bestander, (3), en sommerperiode fra mai til september når bestandene kan nå et maksimum og vedvarende høye tettheter, (4), en høstperiode fra september til oktober med avtakende konsentrasjoner av planteplankton, og (5) en sen høstperiode med relativt lave konsentrasjoner, men med et potensielt sekundært årlig maksimum før overgang til vinterfase.

Bestandene av diatoméer øker raskt om våren og kan nå maksima sent på våren, event. tidlig på sommeren. En av de slektene som tidligst oppstår i tette konsentrasjoner er *Chaetoceros*. Andre vanlige diatoméer er *Fragilaria*, *Corethron*, *Rhizosolenia* og *Nitzschia*. Coccolithophorider har også sitt maksimum sent på våren, event. tidlig på sommeren. Vanlige slekter er *Acanthoica*, *Coccolithus*, *Anthosphaera* og *Ophiaster*. Dinoflagellater er vanlige om våren, men er også typisk forekommende om sommeren og høsten. Av de mer vanlige dinoflagellatene er *Dinophysis*, *Exuviella*, *Gonyaulax*, *Gymnodinium* og *Peridinium*.. Små flagellater og ciliater er mest vanlig på sommeren.

5. HERBIVORT DYREPLANKTON

Fra århundreskiftet fram til slutten av 1960-tallet ble det gjennomført flere betydelige dyreplanktonundersøkelser i Norskehavet, Islandshavet, Grønlandshavet og over de omkringliggende sokkelområder. Grunnleggende kunnskap om dyreplanktonsamfunnets artssammensetning og hvordan forekomstene varierte med dyp, mellom vannmasser og gjennom året ble samlet inn. Resultatene fra disse undersøkelsene er også i dag den viktigste kilde til forståelse av dyreplanktonsamfunnene i disse havområdene (Gran 1902, Paulsen 1906, Damas 1905, Farran 1910, 1911, Scott 1911, With 1915, Størmer 1929, Ruud 1929, Sømme 1934, Wiborg 1954, 1955, Østvedt 1955, Hansen 1960, Lie 1961, m.fl.). Danmark, Norge, Island, Russland og Storbritannia gjennomførte samtidige undersøkelser, og større samarbeidsprosjekter ble innledet mellom de fire førstnevnte landene. Etter at sildebestanden i Norskehavet ble fisket ned mot slutten av 1960-tallet ble forskningsinnsatsen trappet kraftig ned, men både russiske og tyske undersøkelser har vært gjennomført på 70- og 80-tallet (se Kap. 4). Resultatene fra de tidligere undersøkelsene er oppsummert av bl.a. Wiborg (1954, 1955), Østvedt (1955), Pavshits & Timokhina (1972) og Blindheim (1989). Her skal kort de viktigste resultatene gjengis, og det legges særlig vekt på noen få dominerende arter og beskrivelser fra de østlige områder av Norskehavet og den norske kontinentalsokkel og -skråning utenfor Midt-Norge.

Dominerende arter

Planktonundersøkelsene i Norskehavet ble gjennomført med vertikale og i noen grad horisontale håvtrekk der det ble benyttet såkalte Nansen- eller Hensen-håver. Disse håvene fanger ikke krill og annet makroplankton effektivt slik at resultater som entydig peker mot kopepoder som dominerende arter i Norskehavet må sees i lys av dette. Den relative artsfordeling innenfor gruppen mesoplankton som hovedsaklig er kopepoder kan imidlertid regnes for å være representativ.

Det meste av året dominerer kopepodene dyreplanktonet i Norskehavet. Om sommeren og utover høsten kommer imidlertid betydelige mengder av atlantisk dyreplankton inn i sentrale deler av Norskehavet med den Nord-Atlantiske strømmen. Disse kan, slik som *Limacina retroversa*, dominere planktonet i de atlantiske vannmasser (Wiborg 1954, Østvedt 1955). Det antas at bestanden av *L. retroversa* i Norskehavet er avhengig av tilførselen med atlanterhavsstrømmen for å opprettholdes (Hansen 1960), og at variasjoner i bestandsstørrelsen derfor er styrt av forhold utenfor Norskehavet og av variasjoner i strømmønsteret (se også Kap. 9).

Kopepoder

Generelle fordelingsmønstre

I det sørøstlige Norskehavet, utenfor den norske kontinentalsokkel, er *Calanus finmarchicus* den dominerende arten gjennom hele året, både med hensyn på biomasse og antall. Andre viktige arter i Atlantisk vann er *Pseudocalanus minutus*, *Metridia longa*, *M. lucens*, *Oithona spp.* og *Microcalanus spp.* (Wiborg 1954, Østvedt 1955). (Artene tilhørende slektene *Metridia* og *Oithona* er tatt med her til tross for deres omnivore levesett). Disse artene har et innbyrdes noe forskjellig forløp i antall gjennom året, slik det er beskrevet av Østvedt (1955). Hos *C. finmarchicus* og *P. minutus* finner en et minimum i antall i mars-april, like før årets første generasjon blir født. Deretter stiger antall individer mot et maksimum i løpet av sommeren eller tidlig på høsten. Gjennom vinteren og fram til neste vår viser antallet en jevn nedgang. De andre artene forekommer i noe jevnere antall gjennom året. Sammen med forskjellige mønstre i artenes vertikalvandring gir dette klare forskjeller i relative forekomster av artene gjennom året.

I kystvann over kontinentalsokkelen er *C. finmarchicus* den viktigste arten vår, sommer og langt ut på høsten, mens *Metridia lucens* dominerer planktonet fra høsten av og utover vinteren. *Pseudocalanus minutus* kan dominere planktonet til enkelte tider av året, men med en årssyklus svært lik den for *C. finmarchicus*, vil artens relative bidrag til planktonet ikke være særlig synlig. *Oithona spp.* og *Microcalanus spp.*, blir relativt viktigere om vinteren, men er antallsmessig viktige komponenter av kystplanktonet året rundt (Ruud 1929, Wiborg 1955, Sømme 1934).

Det synes å være et generelt mønster at biomassen av dyreplankton om sommeren er lavere i kjernen av den Nord-Atlantiske strømmen, enn i de omkringliggende områdene med blandingsvann. I den grad artene som utgjør planktonbiomassen er spesifisert skyldes denne fordelingen *Calanus finmarchicus* (Helland-Hansen & Nansen 1909, Ruud 1929, Hansen 1960, Lie 1961). Også biomassene i kystvann over de norske bankene og i kjernen av den arktisk dominerte Øst-Island-strømmen er lavere enn i de omkringliggende blandingssonene. Værstasjon-M ligger like vest for hovedkjernen i den Nord-Atlantiske strømmen, og der er planktonmengdene generelt mye større enn over sokkelen (Wiborg 1955, Østvedt 1955). Ruud (1932) fant de største mengdene av krill og kopepoder langs kontinental-soklene der den Nord-Atlantiske strømmen blandes med kystvann. Dette ble forklart med gode produksjonsforhold og akkumulering av plankton i bakevjer. I Tabell 1 er dyreplanktonforekomstene i ulike vannmasser systematisert med hensyn på biomasse eller art.

Tabell 1. Total biomasse av dyreplankton og antall *Calanus finmarchicus* i ulike vannmasser i Norskehavet.

Øst-Isl. str.	Øst-Isl./Atlant.	Atlantiskv.	Kystv./Atlant.	Kystvann	Plankton	Forfatter
9-20 ml	>20 ml	<9 ml	9-20 ml	9-20 ml	tot. biom.	Wiborg (1954)
<5 000	<30 000	5-10 000	5-30 000	5-30 000	C. finm.	Wiborg (1954)
				* 4-5 ml	tot. biom.	Wiborg (1955)
				** ~35 ml	tot. biom.	Wiborg (1955)
				* 18-77 000	C. finm.	Wiborg (1955)
				** ~240 000	C. finm.	Wiborg (1955)
			8-57	19-39	tot. biom.	Ruud (1929)
			3-16 000	13-19 000	C. finm.	Ruud (1929)
	10-40 000	1 167 ^a	32 000		C. finm.	²⁴ Ruud (1929)
	25-53 000	4-9 000	13 000		C. finm.	²⁶ Ruud (1929)
	25-40 ml	~12 ml			Tot. biom.	Hansen (1960)
<10 000	10->100 000	<50 000			C. finm.	Hansen (1960)
4.3 ml	10.3 ml	12.7 ml	14.4 ml		tot. biom.	Lie (1961)

* Middel for Sognesjøen, Ona, Skrova årene 1949-51

** Middel for Eggum årene 1949-51

Vertikalfordeling og -vandring

I Norskehavet gjennomfører *C. finmarchicus* sesongmessige vertikale vandring som dekker de øverste 1000m av vannsøylen, eller mer (Østvedt 1955). På værstasjon-M observerte Østvedt følgende syklus i vertikale vandringen gjennom årene 1948-49. Som kopepoditt-stadium 3-6 overvintrer arten på store dyp, vanlig under 600m i det kaldere arktiske Norskehavsvannet. I februar-mars starter vandringen mot overflaten. Når denne vandringen starter består bestanden fremdeles hovedsaklig av kopepoditter i stadium 4 og 5. Fra slutten av mars til mai står hele bestanden over 600m, men fram til midten av mai er fremdeles en svært liten del av bestanden over 100m. I denne perioden domineres bestanden av voksne hunner. Til samme tid og innenfor samme dybdeinterval er det flere hanner enn til noen annen tid eller på noe annet dyp. Dette antyder at befruktingen ikke er begrenset til de dypeste lagene midtvinters. Faktisk er forekomstene av hanner under 1000m svært lave. Først i midten av mai står størstedelen av bestanden over 100m, og dette skyldes i hovedsak framveksten av den nye generasjonen. I juni finnes også de første individ av den nye generasjonen under 600m, som da har startet en ny overvintring. I september er så godt som hele bestanden vandret ned under 600m.

Det store antall hunner som finnes mellom 100 og 600m fra begynnelsen av april til slutten av mai kan ha betydning for rekrutteringen av *C. finmarchicus* til bestanden over sokkelen (se senere diskusjon). Det er imidlertid uvisst om dette er individ som har stoppet i sin vandring mot de øvre vannlag, der gytingen skjer, eller om det er et utslag av vertikalvandring gjennom døgnet slik at det en her ser er individ som deler av døgnet finnes over 100m.

Vertikalfordeling og -vandring gjennom året hos *Pseudocalanus minutus* ligner på mønsteret beskrevet for *C. finmarchicus*. Arten overvintrer under 1000m, og kommer til overflaten for å gyte i mars-mai. Det kan synes som *P. minutus* i motsetning til *C. finmarchicus* går direkte til overflaten, og at arten finnes i intermediære dyp over et relativt kort tidsrom.

Metridia longa og *M. lucens* har et tyngdepunkt i sine fordelinger mellom 100 og 600m gjennom hele året. Det er likevel en økning i forekomstene over 100m i juni-juli, særlig hos *M. longa*. I de dypeste trekkene 1000-2000m finnes *M. lucens* bare om vinteren, og i svært lave tettheter, mens *M. longa* bare er borte fra dette dypet i månedene mai til juni. *M. lucens* er regnet for å være en god indikator for atlantisk vann.

Det er også to arter av slekten *Microcalanus* i prøvene fra værstasjon-M, *M. pygmaeus* og *M. pusillus*. Den største av de to, *M. pygmaeus*, finne hovedsaklig i de dypere vannlag, under 600m, mens *M. pusillus* er mest tallrik i de Atlantiske vannmasser. De største fangstene av arten er likevel gjort under 100m. I perioden mars til september er begge arter borte fra de øverste 50m, og sjeldne i de øvre 100m.

Over sokkelen er hovedtrekkene i artenes vertikalvandring gjennom året de samme som i dyphavet, men det er særlig to egenskaper ved miljøet over sokkelen som fører til klare skilnader. Det ene er bunndypet på sokkelen som sjelden er mer enn 500m, oftest mindre enn 300m. Det andre er starten i planteplanktonets våroppblomstring som skjer tidligere over sokkelen enn i dyphavet (Gran 1929, Rey 1980b).

De to kopepodene, *C. finmarchicus* og *P. minutus*, blir mindre viktige i planktonet over sokkelen etter at de vandrer ned for å overvintre (Wiborg 1955). De andre artene, *M. lucens*, *Microcalanus* spp. og *Oithona* spp., som i mindre grad har en årssyklus med en for populasjonen synkronisert nedvandring og dvaletilstand om vinteren, vil da dominere planktonet.

Det er antatt at de arter som oppholder seg over sokkelen om vinteren vil være utsatt for en kraftig transport bort fra området. De artene som har en utpreget nedvandring om vinteren vil kunne holdes tilbake ved å søke ned i dypere renner som går over sokkelen, eller de kan bli transportert inn i fjordene. Fra disse overvintringsområdene vil de kunne rekruttere til populasjonen over sokkelen etter oppvandringen om våren (se Kap 13).

C. finmarchicus kommer til de øvre produktive vannlag over sokkelen i mars (Ruud 1929, Sømme 1934, Wiborg 1955). Overvintringsbestanden er da kraftig redusert og består av typisk 300-500 individ pr. trekk i stadiene 5-6, mens i Norskehavet i april utgjør overvintringsbestanden mer enn 5000 individer pr. trekk med samme håv (Østvedt 1955). *P. minutus* kommer til overflaten noe tidligere enn *C. finmarchicus*, januar-februar, men også for denne arten er overvintringspopulasjonen over sokkelen liten, mindre enn 1000 individ pr. trekk, mot mer enn 2000 individ i Norskehavet (Wiborg 1955, Østvedt 1955).

Reproduksjon

Hos *Calanus finmarchicus* er gyteperioden nær knyttet til vertikalvandringen, som sammen er koblet til årstid og syklus i primærproduksjon. Det er knyttet empiriske relasjoner mellom artens gyting og primærproduksjonen i atlantiske vannmasser og i kystvann (Marshall & Orr 1955, Runge 1985, Hirche & Bohrer

1987, Hirche 1990, Diel & Tande 1992). I kystvann over sokkelen gyter *C. finmarchicus* første gang tidlig i mars og deretter i mai-juli og mulig i august-september (Ruud 1929, Wiborg 1954, 1955). I Vestfjorden skjer første gyting rundt 1. april (Sømme 1934, Ellertsen *et al.* 1990). I Vestfjorden er det en direkte sammenheng mellom gytetidspunkt og temperatur (Ellertsen *et al.* 1990), det vil si tidligere gyting i varme år. Det er dog ikke nødvendigvis en årsakssammenheng mellom temperatur og gyting. Slik er det trolig også i Norskehavet (Hansen 1960). Starten i våroppblomstringen og gyting hos *C. finmarchicus* finner sted noe senere på værstasjon-M sammenlignet med i kystområdene innenfor. Dette synes å være et generelt trekk for Norskehavet (Ruud 1929, Østvedt 1955, Wiborg 1954, Hansen 1960). Hovedgytingen på værstasjon-M finner sted i april og det samme synes å gjelde for norskehavspopulasjonen utenfor Møre (Ruud 1929, Østvedt 1955), men her kan det altså være store forskjeller mellom år. I august er det observert en ny gyting på værstasjon-M (Østvedt 1955).

Et gjennomgangstema i tidligere publikasjoner, og også i Havforskningsinstituttets dyreplanktonundersøkelser over kontinentalsokkelen, har vært betydningen av lokal gyting i forhold til transport inn fra omkringliggende områder. Ruud (1929) tolket en veldig økning i mengden av nauplier og kopepoditter av *C. finmarchicus* over Møreplataet i april som en effekt av transport av materiale fra tidligere og mer sørlige gytinger. Han avviste dog at materialet kunne stamme fra fjordene eller Norskehavet utenfor.

Dersom en tilbakeberegner gytetidspunkt ut fra stadiefordeling og sjøtemperatur gitt i Ruuds undersøkelse, finner en at nauplietoppen skulle opptre ca. 1. april. Med den åpne dekningen i undersøkelsen kan en ikke utelukke at nauplietoppen passerte uoppdaget. Det er med andre ord ikke nødvendig å anta at gytingen på sokkelen utenfor Møre kom for sent i gang til å kunne forklare et maksimum i CIV 28. april. Ruud antar også at den store mengden av nauplier og kopepoditter transporteres inn fra sør. Det er noe uklart hvilke områder av sokkelen eller fjordene som skulle inneholde mer overvintrende raudåte enn Møreplataet (se våre data og senere diskusjon).

De andre kopepodenes gyting vet en mindre om. *Pseudocalanus minutus* regnes for å ha en årssyklus svært lik *C. finmarchicus*. Den gyter muligens noe tidligere og har noe kortere generasjonstid slik at det blir noen flere generasjoner pr. år i de aktuelle områder (Wiborg 1954, 1955, Østvedt 1955, Hansen 1960).

Metridia lucens og *M. longa* gyter gjennom hele året, og i motsetning til de to forannevnte artene har *M. lucens* en hovedgyting i løpet av vinteren, desember-februar (Wiborg 1955). Dette gjenspeiler trolig disse artenes omnivore levesett som i noen grad frikopler gyteprosessen fra våroppblomstringen.

Oithona spp. gyter gjennom hele året, mulige topper i gytingen i januar-februar, mai-juni og august-september (Wiborg 1955).

Nedenfor følger noen nye data fra sokkel og dyphav utenfor Møre.

Rauåta 1991

Utviklingen av rauåte på Møre ble spesielt godt undersøkt i 1991. I det følgende er gitt en kortfattet oversikt over rauåtedata fra perioden januar-mai. En rekke prøver, spesielt prøver tatt med finmasket (180 μm) håv er p.t. ikke opparbeidet.

Januar.

Den første dekingen fra Stad til Buagrunden og områdene utenfor ble foretatt 8.-13.1. Det ble tatt en rekke håvtrekk etter dyreplankton, fra bunn til overflate. En del av disse er bearbeidet, og resultatene viser; a, svært små mengder rauåte i området, b, at kun stadier f.o.m. kop.st.IV var tilstede. I snitt ble det funnet ca. 440 *C. finmarchicus* pr. m² overflate, eller 1.8 ind. pr. m³. Omtrent samtlige prøver, på sokkelen/Buagrunden og på skråningen, ned til 330 m dyp, ga samme resultat, dvs. svært små mengder.

Fig. 3 viser biomassefordelingen av plankton i januar, planktonet er tatt med J-36 (180 μm) fra bunn til overflate. Av figuren går fram at de største planktonmengdene ble observert på de dype stasjonene, utenfor sokkelen.

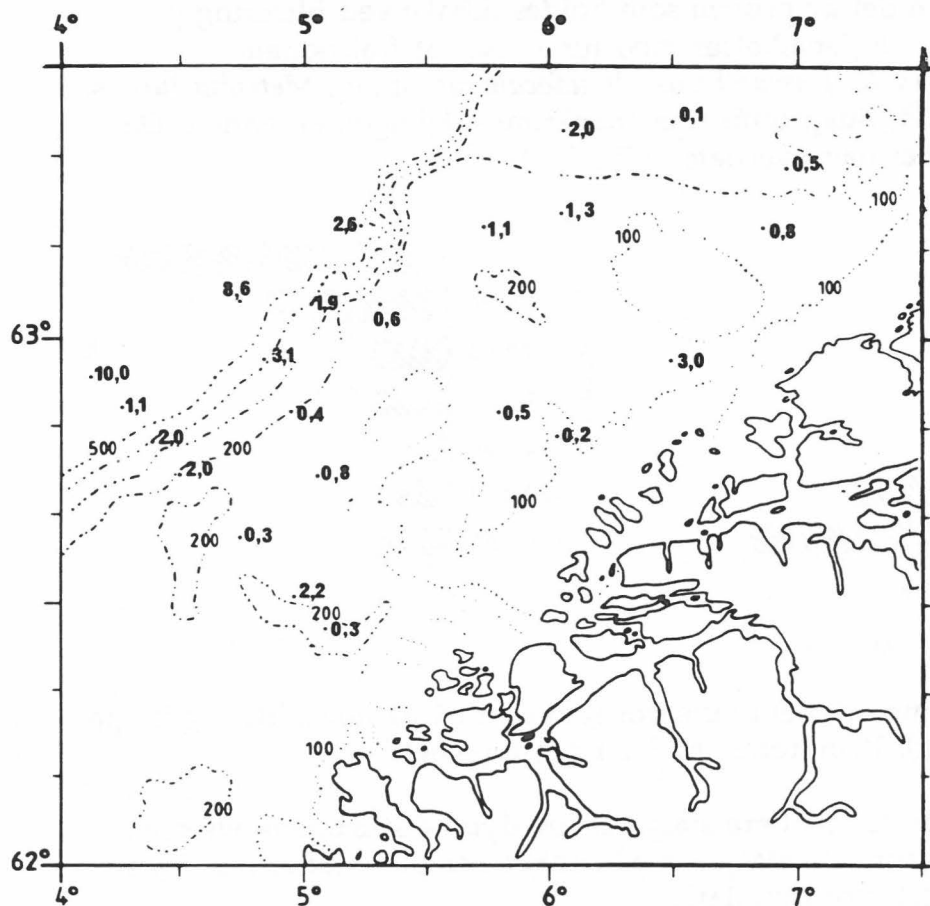


Fig. 3. Planktonbiomasse (tørrvekt g/m²) på Møre januar 1991.

Stadiesammensetningen av rauåte er vist i Fig. 4 som et snitt for 7 stasjoner. Kop.st. V dominerer, kop.st.IV, hunner og hanner er tilstede. Stadiefordelingen viser at rauåta på dette tidspunkt tilhører overvintringsgenerasjonen, alle individene er produsert året før. De små mengdene viser også at rauåta kun i liten grad har overvintret på Møreplatået i 1991.

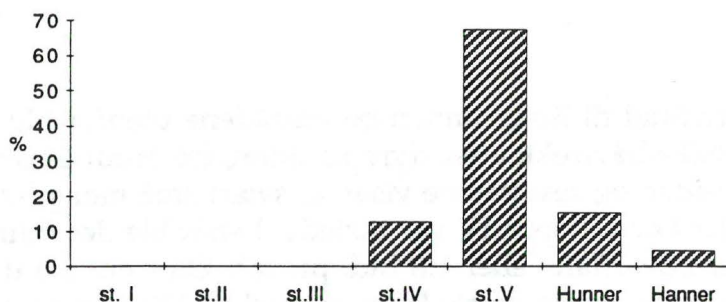


Fig. 4. Stadiesammensetning av rauåte på Møre januar 1991.

Fig. 5a viser biomassen av plankton i MOCNESS-prøver på pos. 62°59'N 3°51'Ø, dvs. utenfor skråningen på Svinøysnittet. Planktonet er konsentrert nær bunnen, ca. 80 % under 500 m dyp. Hovedparten tilhører "filterfraksjonen" 1000-2000µm, dvs. den del av prøven som holdes tilbake ved filtrering på 1000µm planktonduk. Undersøkelser med lupe viser at fraksjonen hovedsakelig består av *C. finmarchicus*, *Pseudocalanus* sp. og *Metridia lucens*. På pos. 63°03'N 5°50'Ø, Buagrunden, er planktonfordelingen en annen. De største mengdene er her nær overflaten (Fig. 5b).

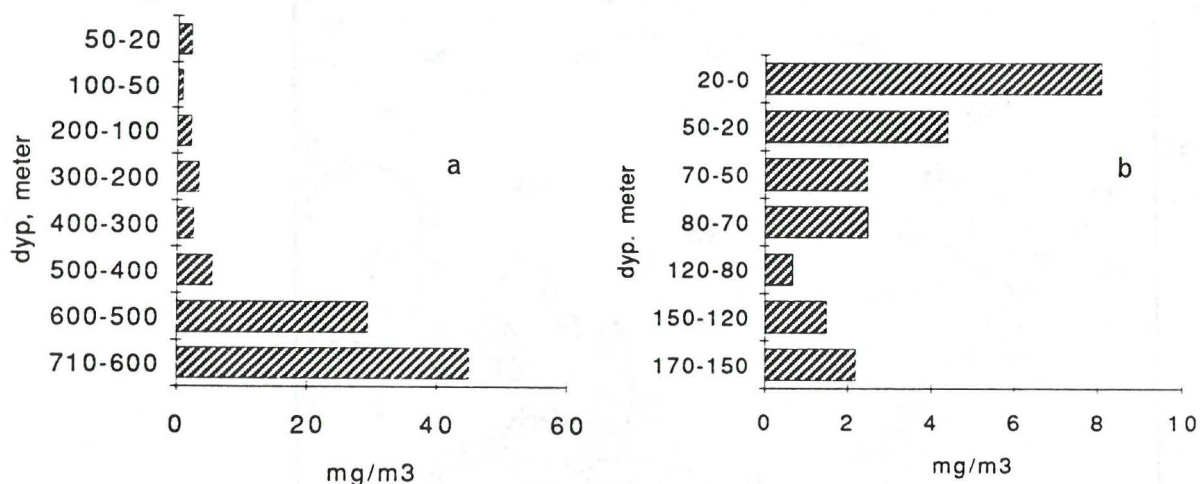


Fig. 5. Biomassefordeling i dypet a) utenfor sokkelen på Svinøysnittet og b, på sokkelen (Buagrunden). Planktonmengder i mg tørrvekt/m³.

Dette mønsteret gjentar seg på flere stasjoner, de dypere stasjonene viser en fordeling i dypet, på grunnere stasjoner på bankene er planktonet mer jevnt fordelt eller konsentrert mot overflaten.

Februar-mars

Den neste undersøkelsen ble foretatt i februar-mars. Prøver tatt med J36 er ikke bearbeidet med unntak for st. 24, for MOCNESS-prøver foreligger biomassedata.

Fig. 6 fra st. 24 ("M.Sars") på Sunnmøre-feltet NV for Stad viser at de største organismene, f.eks. krill, øker i mengde mot bunnen, mens de minste er tettest konsentrert i overflatelaget.

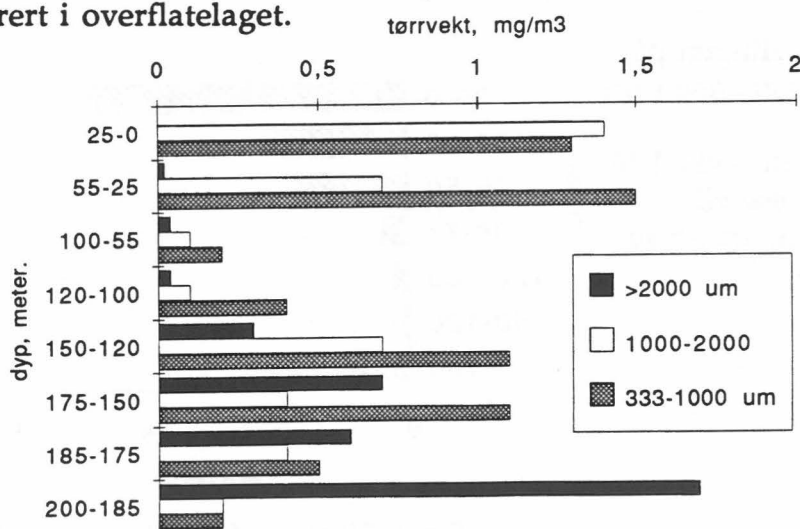


Fig. 6. Planktonbiomasse i tre filterfraksjoner fra st. 24 NV for Stad 22.2.91.

Prøver tatt med J-36 180 µm på samme stasjon viser tilstedeværelsen av unge rauåtestadier allerede 22. februar. Stadiesammensetningen fra en trekk i dypet 100 - 0 m er vist i Fig. 7.

Voksne hunner dominerer, forøvrig er det endel kop.st.V av 0-generasjonen. Den nye generasjonen (I) er representert med kop.st.I og II som h.h.vis 13 og 2 % av rauåta.

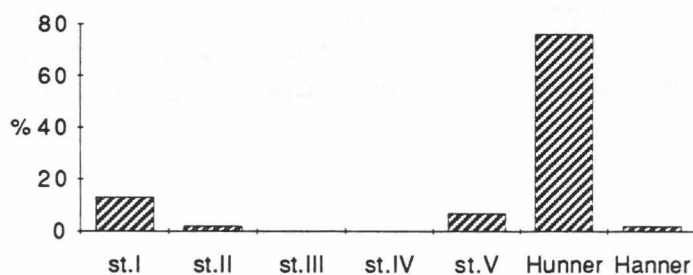


Fig. 7. Stadiefordeling av rauåte st. 24 (Sunnmøre) 22. 4. 1991.

Ved den aktuelle temperatur på Møre i januar-februar (ca. 8 °C i overflatelaget) er utviklingstiden fra egg til kop.st.II ca. 20 dager;

$$D = 8014(T + 10.60)^{-2.05} \quad (\text{Corkett, McLaren and Sevigny 1986})$$

Dette tilsier at produksjonen av rauåte på Møre i 1991 startet allerede tidlig i februar.

Et håvtrekk i dypet 225 (bunn)-100 m på samme stasjon ga noen få rauåte. De fleste var hunner, mens den nye generasjonen ikke ble observert. Dette bekrefter at rauåta før dette tidspunkt hadde vandret opp for å gyte. Forøvrig ble det observert en god del *Metridia* sp. i dette dypet, disse utgjorde en stor del av den totale biomassen.

Fordelingen av næringsalter (se Kap. 12) viser et stort forbruk av nitrat over sokkelen allerede i januar. Verdiene over sokkelen lå på ca. 4-5 μM , i de atlantiske vannmassene utenfor sokkelen på 12-13 μM . Dette tyder på at planteplanktonproduksjonen allerede er i gang i januar. Denne ble så fulgt av en svært tidlig produksjon av rauåte.

Fig. 8 viser biomassefordelingen på samme tidspunkt på Buagrunnen fra MOCNESS.

Det gjenstår å bearbeide en rekke J.36 prøver fra dette toktet, disse vil forhåpentligvis gi et bedre grunnlag for å vurdere den tidlige produksjonen av rauåte.

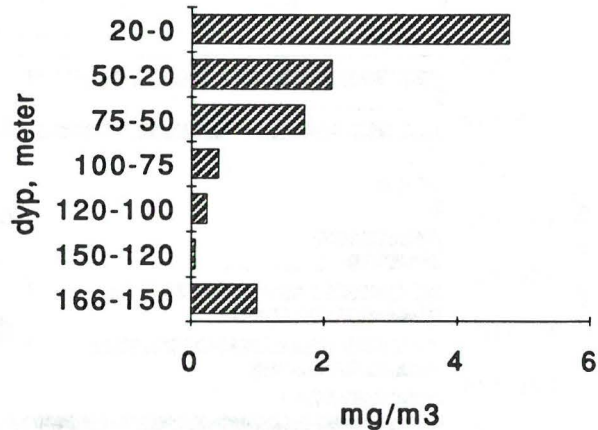


Fig.8. Biomassefordeling på Buagrunnen 27.2.

Mars-april.

Fra ca. 18.3 til 26.4 ble det foretatt omfattende undersøkelser over sildeklekkingen på Sunnmøre og på Buagrunnen med M/S "Opal". I tillegg til innsamling av sildelarver med en 180 μm håv ble det tatt prøver med en mindre 90 μm håv etter sildens næringsorganismer; kopepodegg og-nauplier.

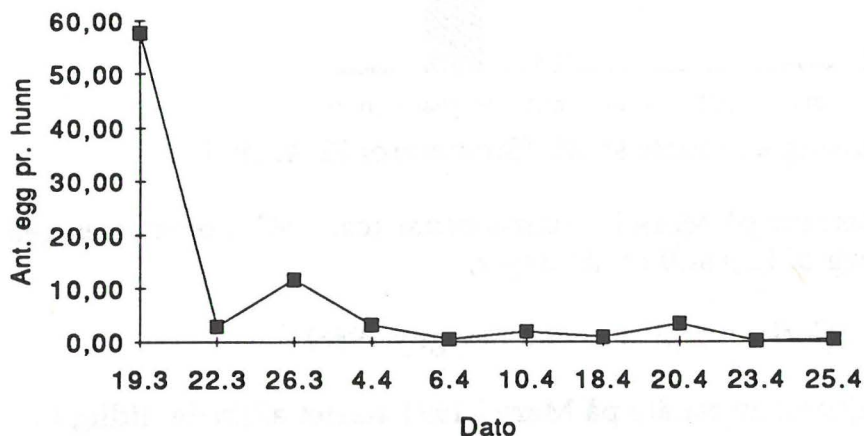


Fig. 9. Antall egg pr. rauåtehunn på Buagrunnen 19.3-25.4

Fig. 9 viser antall rauåteegg pr. hunn på Buagrunnen i denne perioden. Det høyeste antallet ble observert første dag i undersøkelsen, sannsynligvis hadde

gyteaktiviteten vært enda større tidligere. En rekke prøver med Niskin-vannhentere vil muligens avklare dette, disse er p.t. ikke bearbeidet. Fig. 10 viser en tilsvarende utvikling på Sunnmørsfeltet.

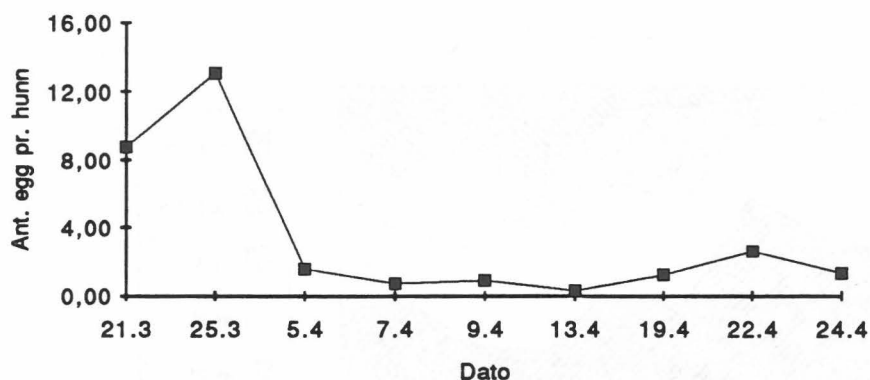


Fig. 10. Antall egg pr. rauåtehunn på Sunnmøre 21.1-24.4

En oversikt over nauplier pr. m² overflate i denne perioden er vist i Fig. 11 og 13, h.h.vis Buagrunnen og Sunnmørsfeltet. På begge de undersøkte områdene ble de største naupliemengdene observert helt tidlig i undersøkelsen, sannsynligvis hadde maksimum for hele gyteperioden vært tidligere.

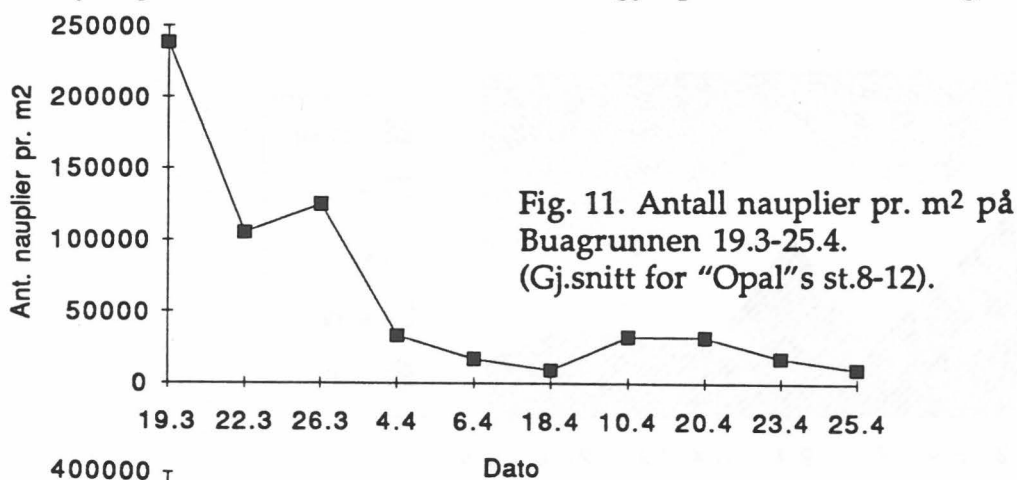


Fig. 11. Antall nauplier pr. m² på Buagrunnen 19.3-25.4. (Gj.snitt for "Opal"s st.8-12).

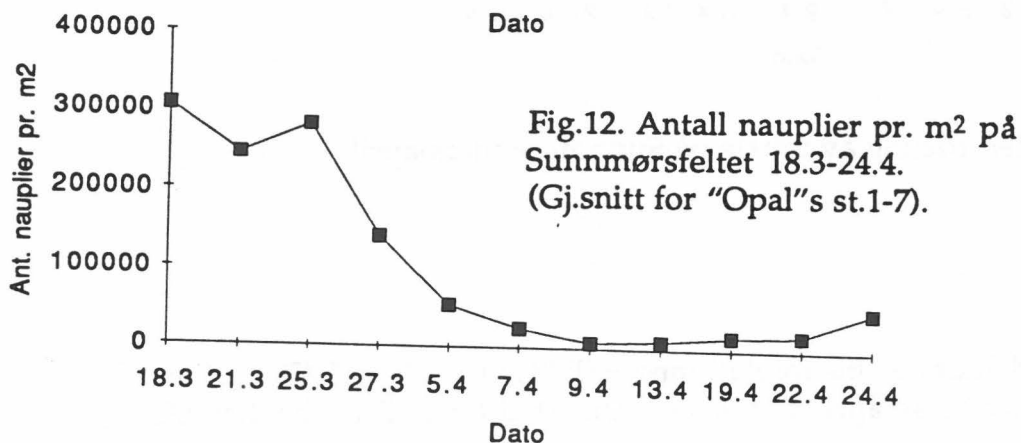


Fig. 12. Antall nauplier pr. m² på Sunnmørsfeltet 18.3-24.4. (Gj.snitt for "Opal"s st.1-7).

Prøver tatt med 375 μ m håv etter sildelarver er også bearbeidet mht. rauåte. Kop.st.I og II vil ikke fanges representativt i dette redskapet. Av den grunn er kop.st.I og II ikke tatt med i Fig. 13 og 14, som viser stadiefordelingen av rauåte på de to områdene. Som en ser er utviklingen svært lik. Figurene viser en dominans av st.III i mars, på dette tidspunkt utgjør voksne individer en liten prosent av rauåta.

Utover i april øker frekvensen av eldre utviklingsstadier og av adulte individer.

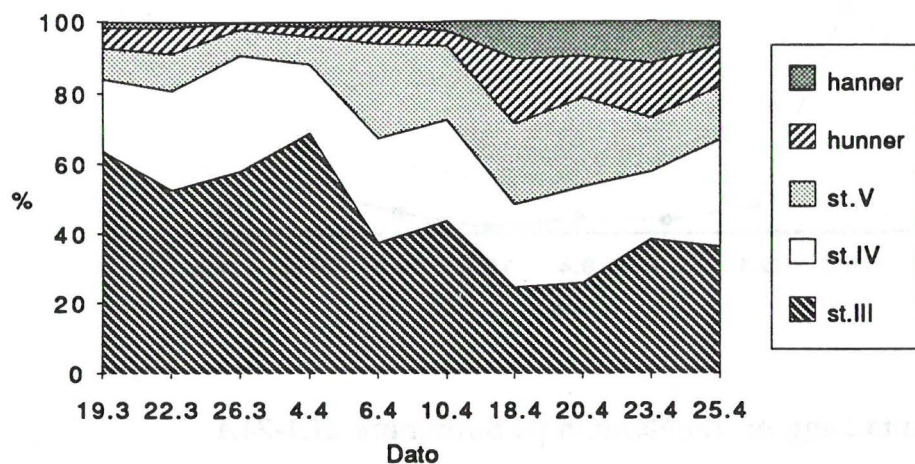


Fig. 13. Stadiefordeling av rauåte på Buagrunden mars-april.

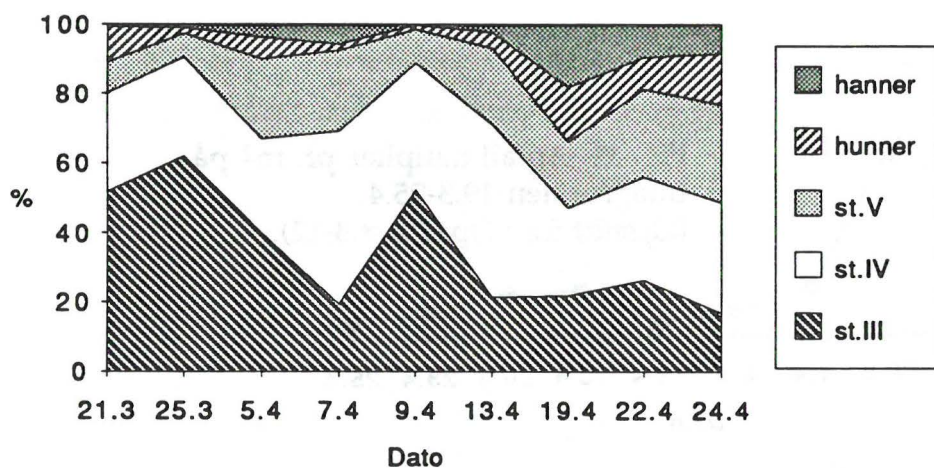


Fig. 14. Stadiefordeling av rauåte på Sunnmøre mars-april.

April.

Den neste rauåte-dekningen ble foretatt med F/F "G.O.Sars" og F/F "Håkon Mosby" i første halvdel av april. Området f.o.m. Stad t.o.m. Frøyabanken ble

undersøkt (Fig.15, "G.O.Sars").

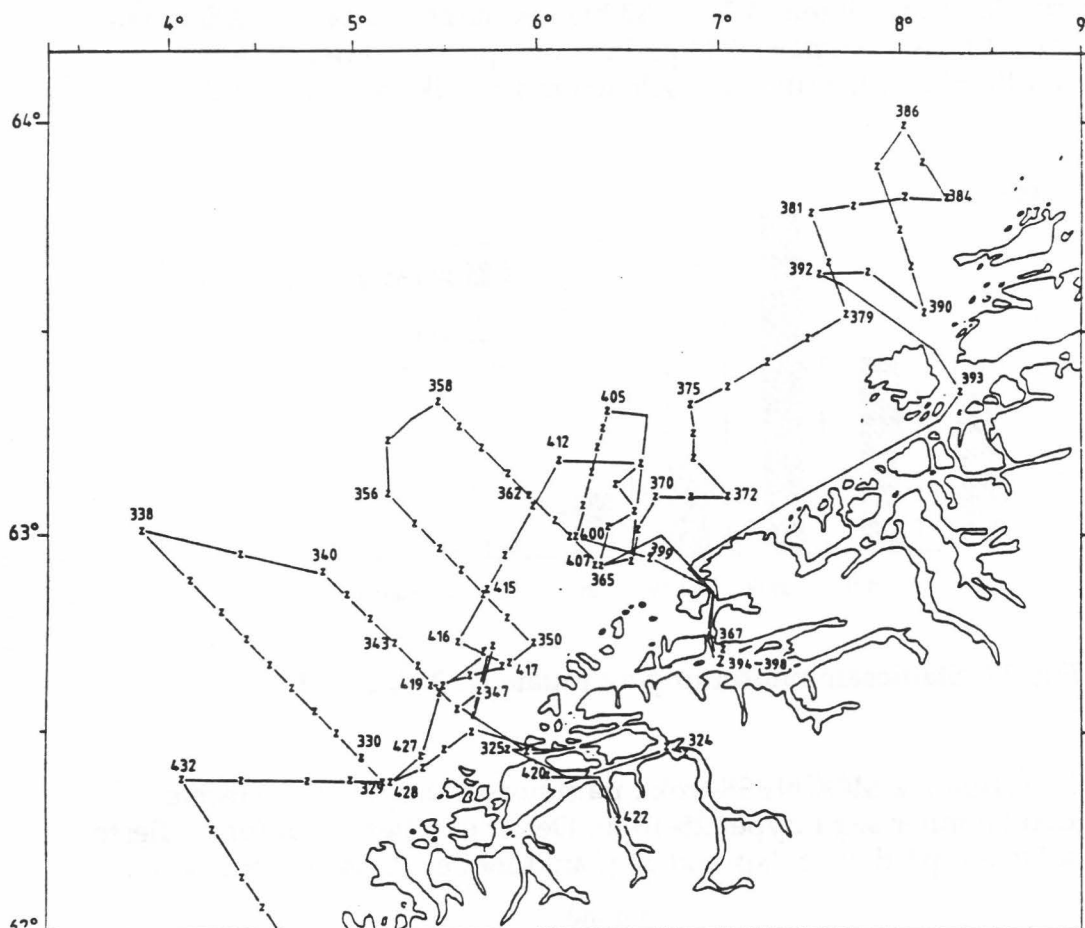


Fig. 15. Stasjonsnett for "G.O.Sars" 4.-13.april 1991

Fig. 16 og 17 viser stadiesammensetningen av rauåta h.h.vis inne (st. 330) og langt ute (st. 338) på snittet NV for Svinøy 4-5.april. Nærmest land ble det observert adulte individer spesielt i de dypeste trekkene, voksne rauåte var omtrent fraværende lengre ute. Ytterst på snittet var frekvensen av kop.st.I og II noe høyere enn nær land.

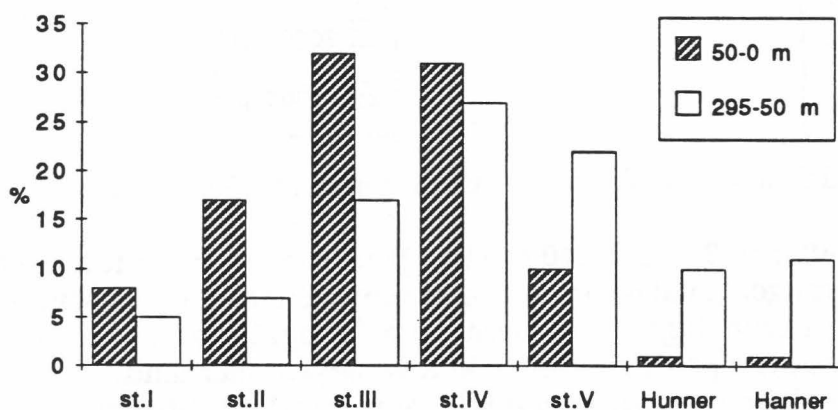


Fig. 16. Stadiesammensetning av rauåte st. 330, 4.4.91.

Planktonmengden er imidlertid helt forskjellig på stasjoner nærland og langt ute på snittet, spesielt i overflaten. På st. 330 ble det observert ca. 550 000 rauåte pr.m²i 50-0 m dyp, tilsvarende på st. 338 ga 1100 ind. pr. m². I det dypere trekket, fra bunn til 50 m var rauåtemengdene omtrent lik, ca.10 000 ind. pr. m².

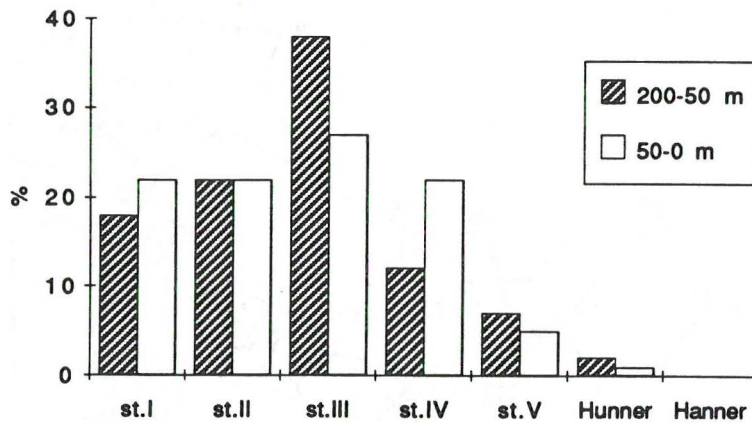


Fig. 17. Stadiesammensetning av rauåte st. 338, 5.4.91

Fig. 18 viser biomassen fra MOCNESS-trekk på innerste stasjon, den største planktonmengden befinner seg i dypet 25-10 m. Det er et felles trekk for de fleste stasjonene på sokkelen på dette tidspunkt at planktonet er konsentrert i de øvre vannlagene.

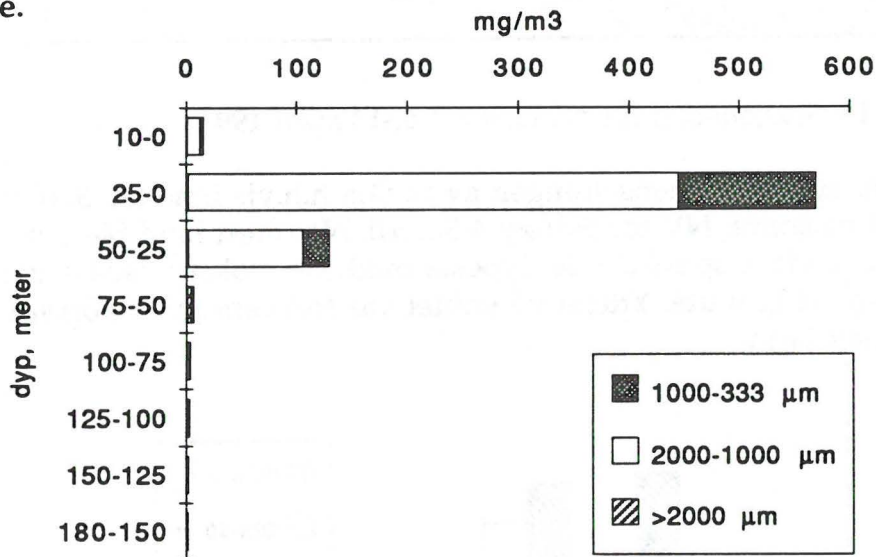


Fig. 18. Fordeling av planktonbiomasse i dypet, st. 330, 4.4.91

Rauåtemengden på snittet st. 326, 346-340 er vist i Fig. 19. Prøvene er tatt med en 375 µm håv som ikke fanger rauåtas kop.st.I og II representativt. Disse stadiene er derfor ikke tatt med i grunnlaget for figuren. Som det også framgikk av st. 300 og 338 var rauåtemengdene på dette tidspunkt mye høyere nær land. Stadiefordelingen på snittet viser en noenlunde jevn fordeling, likevel med en tendens til en høyere frekvens av voksne individer lengst ute (Fig. 20).

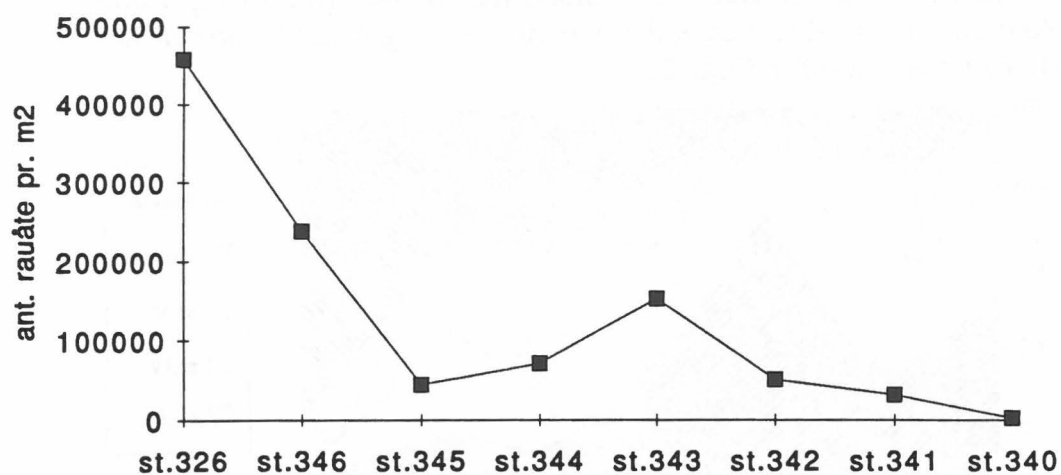


Fig. 19. Rauåtemengder på snittet st. 326, 346 - 340 . Ant. rauåte pr. m².

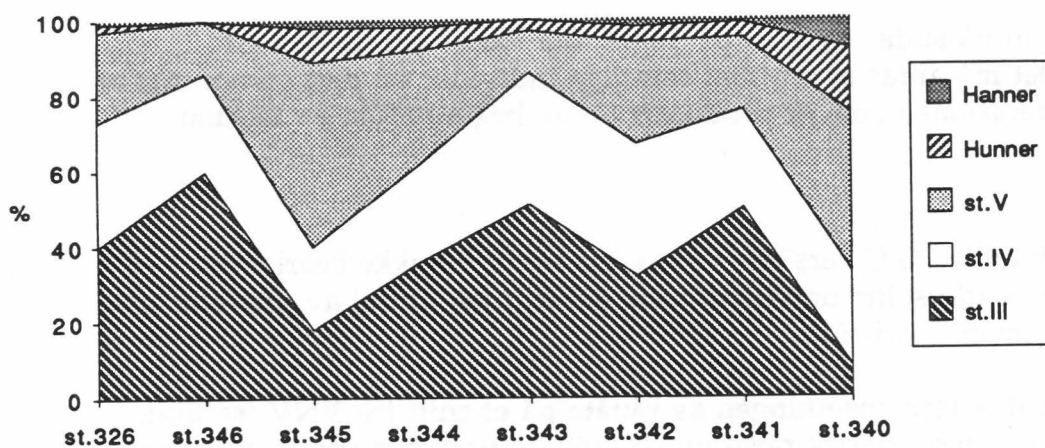


Fig. 20. Stadiefordeling av rauåte st. 326, 346 -340 på Sunnmøre.

Tilsvarende undersøkelser over Buagrunden på samme tid ("Håkon Mosby") viser en liknende fordeling av rauåtemengdene; mest rauåte nær land (Fig.21). På sokkelen vest for Buagrunden og utenfor sokkelen (fra st. 5) er mengden redusert svært mye.

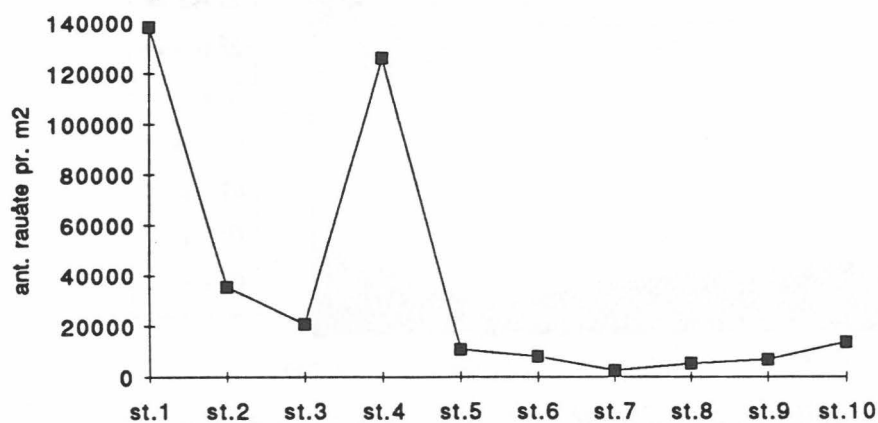


Fig. 21. Rauåtemengder på snitt over Buagrunden 7-8.4.91

Stadiefordelingen viser en markert forskjell fra sokkelområdet og utenfor. Mens sokkelen var dominert av st.III, var det st.V og adulte hunner som dominerte området utenfor (Fig. 22)

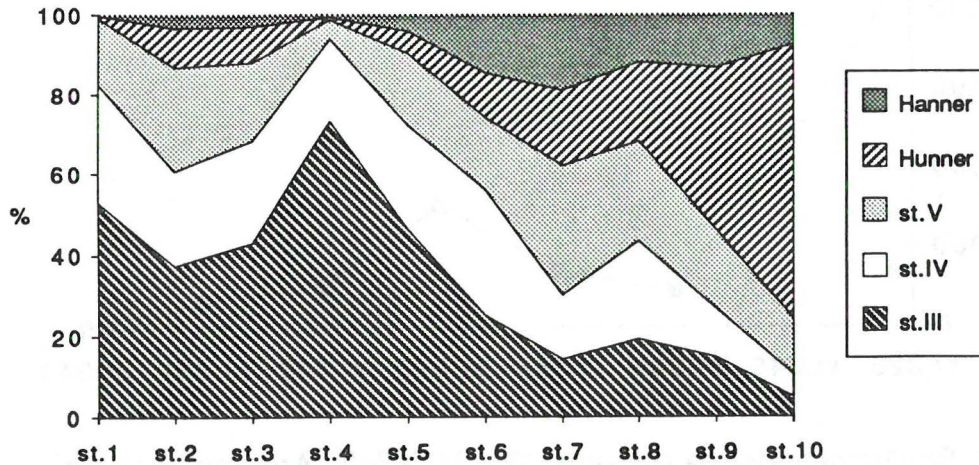


Fig. 22. Stadiefordeling av rauåte på snitt over Buagrunden 7-8.4.91

Stadiefordelingen på sildas gytefelt på Sunnmøre var svært lik den på Buagrunden. Det må antas at omtrent samtlige individer på dette tidspunkt er av den nye generasjonen som er produsert f.o.m. begynnelsen av februar.

Mai

Prøver ble tatt fra F/F "G.O.Sars" tidlig i mai, disse er p.t. ikke bearbeidet. F/F "Håkon Mosby" undersøkte området i siste del av mai. Endel av prøvene tatt med WP-2 180 µm er bearbeidet.

Fig. 23 viser stadiesammensetningen av rauåta på et snitt fra VNV fra Bud, over Buagrunden, med ytterste posisjon (st. 358) i atlantiske vannmasser godt utenfor sokkelen. Voksne individer ble funnet innenfor Buagrunden (opptil 20 %) og i atlantiske vannmasser utenfor (ca. 20 %). På selve grunden ble det observert kun et fåtall enkeltindivider av voksne hunner. Kop.st. IV dominerte over hele snittet.

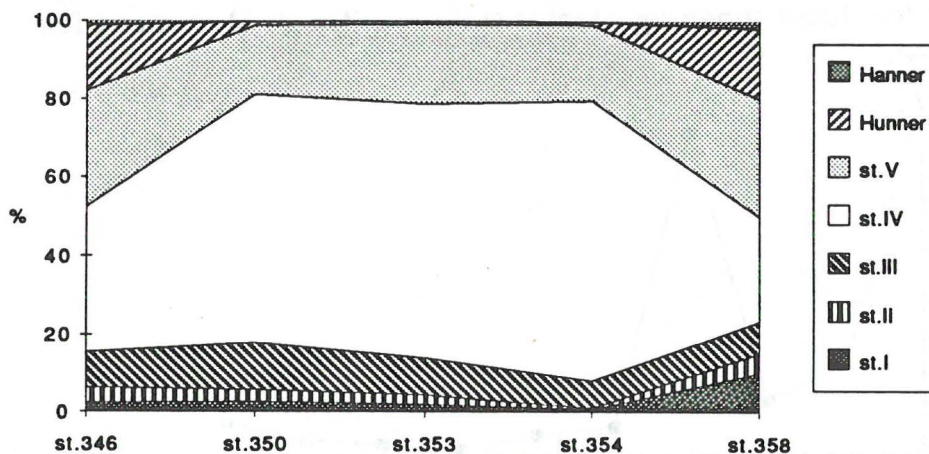


Fig. 23. Stadiefordeling av rauåte på snitt over Buagrunden 26-27.5.

Med kjennskap til temperaturene i perioden januar-mai og utviklingstiden for de ulike rauåtestadiene, kan en rekonstruere gyteprosessene i perioden.

Gytingen av 0-generasjonen (overvintringsgenerasjonen) starter tidlig i februar. Omfanget og forløpet av denne gytingen er noe usikker siden håvprøver fra februar ennå ikke er bearbeidet. Imidlertid må en anta at denne gytingen er langstrakt, maksimum gyting skjer muligens sent i februar, tidlig i mars. Våre undersøkelser fra 18.3 viser at naupliemengdene på dette tidspunkt er på vei nedover.

Ved gjeldene temperatur i overflaten (8 °C) må en forvente å finne adulte individer tilhørende generasjon I i siste halvdel av mars, med en økende frekvens utover i april. Dette er hva vi finner i våre undersøkelser med "Opal" i mars-april, vist i Fig. 20.

Frekvensen adulte individer av I-generasjonen er størst i perioden rundt 20. april. Gyting av denne generasjonen etter en kort modning vil resultere i kop.st.IV (gen.II) 35-40 dager senere

$$D=11601(T+10.60)^{-2.05} \text{ (Corkett et al., op. cit.)}$$

Dette er i samsvar med observasjonene fra "Håkon Mosby" i slutten av mai 21, hvor det er en stor dominans av kop.st.IV (Fig. 23), som dermed må antas å tilhøre II-generasjonen.

Det ble tatt en rekke planktonprøver i området Møre-Lofoten i de følgende månedene. Disse er p.t. ikke bearbeidet mht. rauåte.

Det gjenstår å bearbeide en rekke prøver, spesielt prøver tatt med finmasket håv, og spm dermed inneholder de tidligste utviklingstrinnene hos rauåte. Når disse datene foreligger, vil en ha bedre grunnlag til å vurdere dynamikken i rauåtegyting og -fordeling i sammenheng med de øvrige biologiske og fysiske forhold. Et mål er å avklare i vilken grad de endringer en ser i rauåtemengde og-sammensetning kan relateres til ulike populasjoner på sokkelen og utenfor og drift av overvintrende rauåte fra dypet til sokkelområdet.

Krill

En rekke arter er vanlige i utredningsområdet. Storkrillen *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) og *Thysanoessa inermis* (Krøyer), også kalt "småkrill" av Ruud (1932), er imidlertid de dominerende artene med hensyn på biomasse. I atlantiske vannmasser er den mindre *Thysanoessa longicaudata* (Krøyer) til tider svært tallrik. *Euphausia krohnii* (Brandt) er en særlig form som transporteres til området med atlantiske vannmasser. Arten er hovedsaklig knyttet til overflatelagene og kan periodisk være tallrik over ytre del av kontinentalsokkelen. *Nematoscelis megalops* (G.O. Sars) og *Thysanopoda acutifrons* (Holt & Tattersall) er arter som hovedsaklig er knyttet til dypere liggende atlantiske vannmasser. Forekomst av disse artene over kontinentalsokkelen og i fjordene kan derfor tyde på innstrømning av atlantisk vann. *Nyctiphanes couchi* (Bell) er periodisk tallrik på kontinentalsokkelen. Arten har sin hovedutbredelse i den sørlige delen av Nordsjøen og transporteres trolig nordover med kyststrømmen. *Thysanoessa raschi* (M. Sars) er også en art som finnes regelmessig i utredningsområdet, men arten er mest tallrik i det kystnære området og i fjordene. De artene som har størst økologiske betydning i området er imidlertid *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis* og *Thysanoessa longicaudata*. Disse artenes fordeling og reproduksjon er mer detaljert behandlet i den foreliggende rapporten.

Thysanoessa inermis (Krøyer)

Horisontal- og vertikalfordeling

Thysanoessa inermis (Krøyer) er en arktisk-boreal art (Einarsson, 1945) og i hovedsak knyttet til kontinentalsokkel-områdene. Arten er en aktiv vertikalvandrer og på kontinental-sokkelen utnytter den hele vannsøylen fra overflaten til bunn på 2-300m dyp. Lindley & Williams (1980) viste at voksne individer på Fladen grunn i Nordsjøen foretar utstrakte vertikale vandring mellom overflaten og de dypere deler av kontinentalsokkelen. Hovedtyngden av bestanden oppholdt seg i de øvre 50m om natten. Adulte individer hadde en tetthet på 10-25 ind./m² fra mars til mai.

Våre undersøkelser på Møre og Helgelandskysten støtter disse observasjonene. I januar 1991 var *T. inermis* svært tallrik over dyprenner og forsenkninger i kontinentalsokkelen. Hovedtyngden av bestanden oppholdt seg mellom 50-0m om natten (Fig. 24). Registreringer også i den dypere delen av vannsøylen indikerer imidlertid at en del av populasjonen ikke vandrer til overflaten. På dagtid ble det også funnet høye konsentrasjoner av *T. inermis* mellom 50-0m, selv om antall individer var lavere enn om natten. En økning i antall individer ble observert helt ned mot bunn (Fig. 24). Dette kan tyde på at en del av populasjonen trykker mot bunn på dagtid, kanskje for å unngå predasjon, mens den resterende del av bestanden utnytter ressursene i den øvre del av vannsøylen. I de nærmeste meterne ned mot bunn er det imidlertid vanskelig å samle krill kvantitativt, fordi planktontrålene som benyttes lett vil ødelegges dersom de kommer i kontakt med bunnsedimentene. Derfor vil krill-fangstene fra det bunnære området alltid være minimumsanslag. Data fra april (Fig. 25) ,

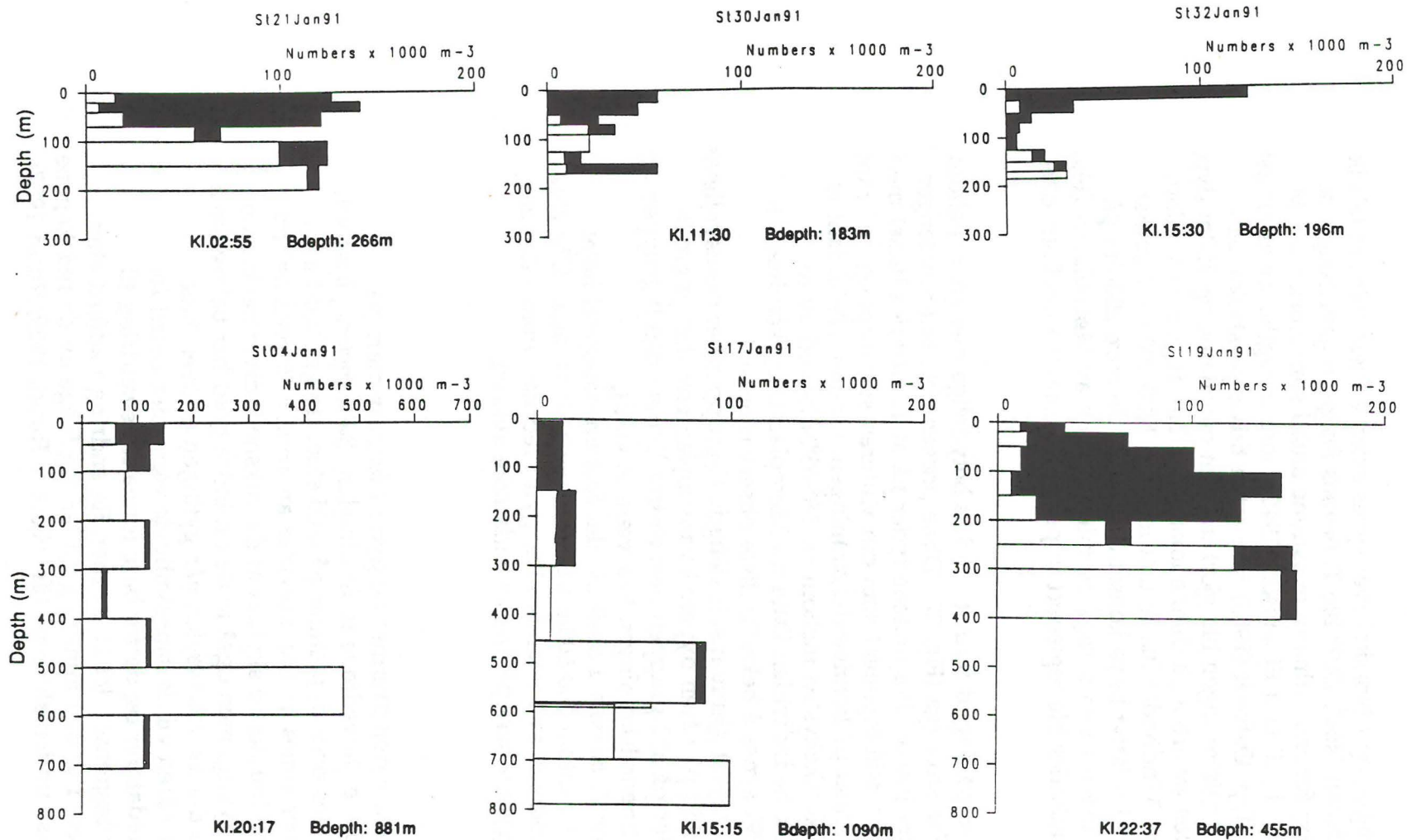
mai og juni (Fig. 26) 1991 viser at *T. inermis* i hele denne perioden er svært tallrik på midtnorsk sokkel, og sannsynligvis en av de viktigste komponentene i planktonsamfunnet på denne årstiden.

På kontinentalskråningen og i Norskehavet synes arten å være mindre tallrik. På stasjon M i Norskehavet N66°, Ø02° ble *T. inermis* fanget regelmessig i de øvre 100m om natten og faktisk i tilnærmet samme antall som storkrillen *M. norvegica* (Wiborg, 1955). I juli fant Einarsson (1945) store mengder av arten øst for Island på ca. 600m dyp. Østvedt (1955) fant arten tidvis på stasjon M i Norskehavet. De fleste registreringene ble gjort mellom overflaten og 100m dyp, men den største fangsten av arten på denne lokaliteten ble registrert mellom 1000-600m i mars, mens 3 individer ble funnet mellom 2000-1000m. I januar 1991 ble arten registrert i relativt høye konsentrasjoner i de øvre 200-0m på kontinentalskråningen utenfor den sørlige og midtre delen av Møreplatået (Fig. 24). Et mindre antall individer ble registrert dypere i vannsøylen, mellom 200-700m.

I februar 1991 ble arten på dagtid funnet i tildels betydelige mengder mellom 250 og 600m dyp utenfor Storegga (Fig. 27). Disse prøvene ble tatt noe lenger nord enn våre prøver fra januar. Resultatene tyder på at *T. inermis* i likhet med *M. norvegica* har en bestandskomponent som om vinteren står dypt og ned mot det kalde Norskehavsvannet på kontinentalskråningen. Lindley (1980) fant at gytebestanden utenfor Norskekysten mellom ca. 58°-63°N bestod av to størrelsesgrupper av voksne individer. Data fra Møreplatået og kontinentalskråningen utenfor i 1991 synes å bekrefte disse observasjonene. Størrelsesgruppen med høyest gjennomsnittslengde (I-gruppen) er sannsynligvis eldst og befinner seg tidlig på våren dypere i vannsøylen enn den yngre 0-gruppen. Våre data tyder på at I-gruppen overvintrer dypere enn 0-gruppen og at området utenfor kontinentalskråningen kan være et viktig overvintringsområde for *T. inermis*. I april ble det fortsatt observert høye konsentrasjoner av arten mellom 300-600m på kontinentalskråningen (Fig 25). Hvorvidt denne komponenten av bestanden har gytt i februar/mars eller om den vandrer opp for å gyte senere på året er enda ikke avklart.

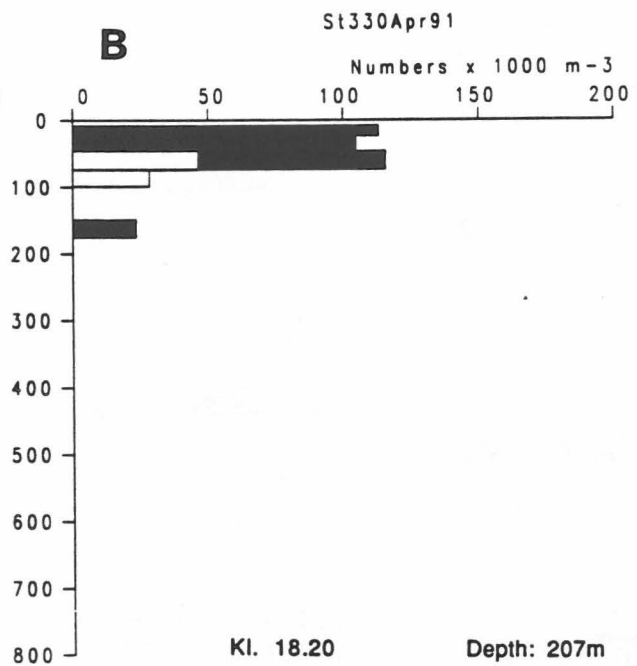
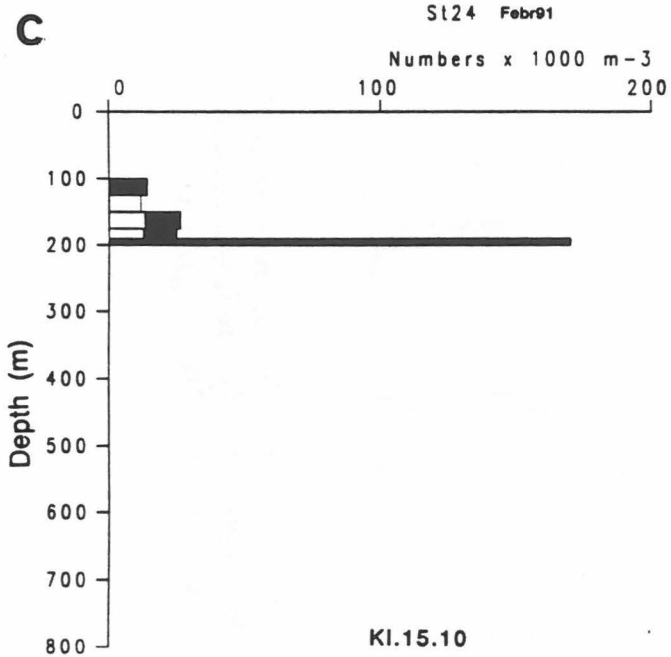
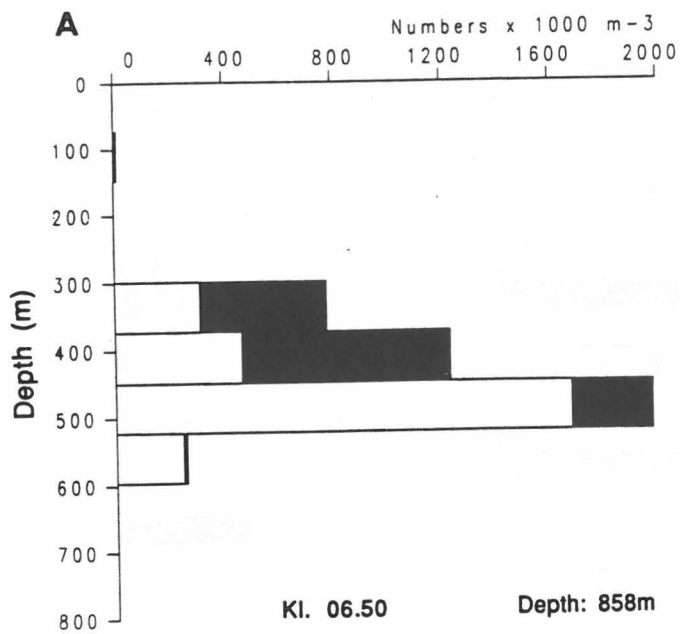
Reproduksjon

Ruud (1932) observerte at arten svermer og gyter i februar-mars på Møreplatået og at den da er hovedføde til finnhvalen (*Balaenoptera physalus*). Spesielt var gytingen intens over dyprenner på sokkelen. Ifølge Ruud avtar gytingen i mars og senere synes adulte individer av arten å "forsvinne" fra sokkelområdet. Dette kan imidlertid skyldes at de voksne individene har en høyere dødelighet etter gyting, men også at de i mindre grad har behov for å oppholde seg i den øvre del av vannsøylen når gytingen er over. Siden lysmengden øker utover våren vil de sannsynligvis være mer utsatt for predasjon fra visuelle predatorer og derfor bare foreta fødevandring til overflatelagene i en mer begrenset del av døgnet. En endring i adferd etter gyting kan derfor resultere i at de i mindre grad lar seg fange av de redskapene som ble benyttet ved disse undersøkelsene (jfr. Hjort & Ruud, 1929; Ruud 1927;

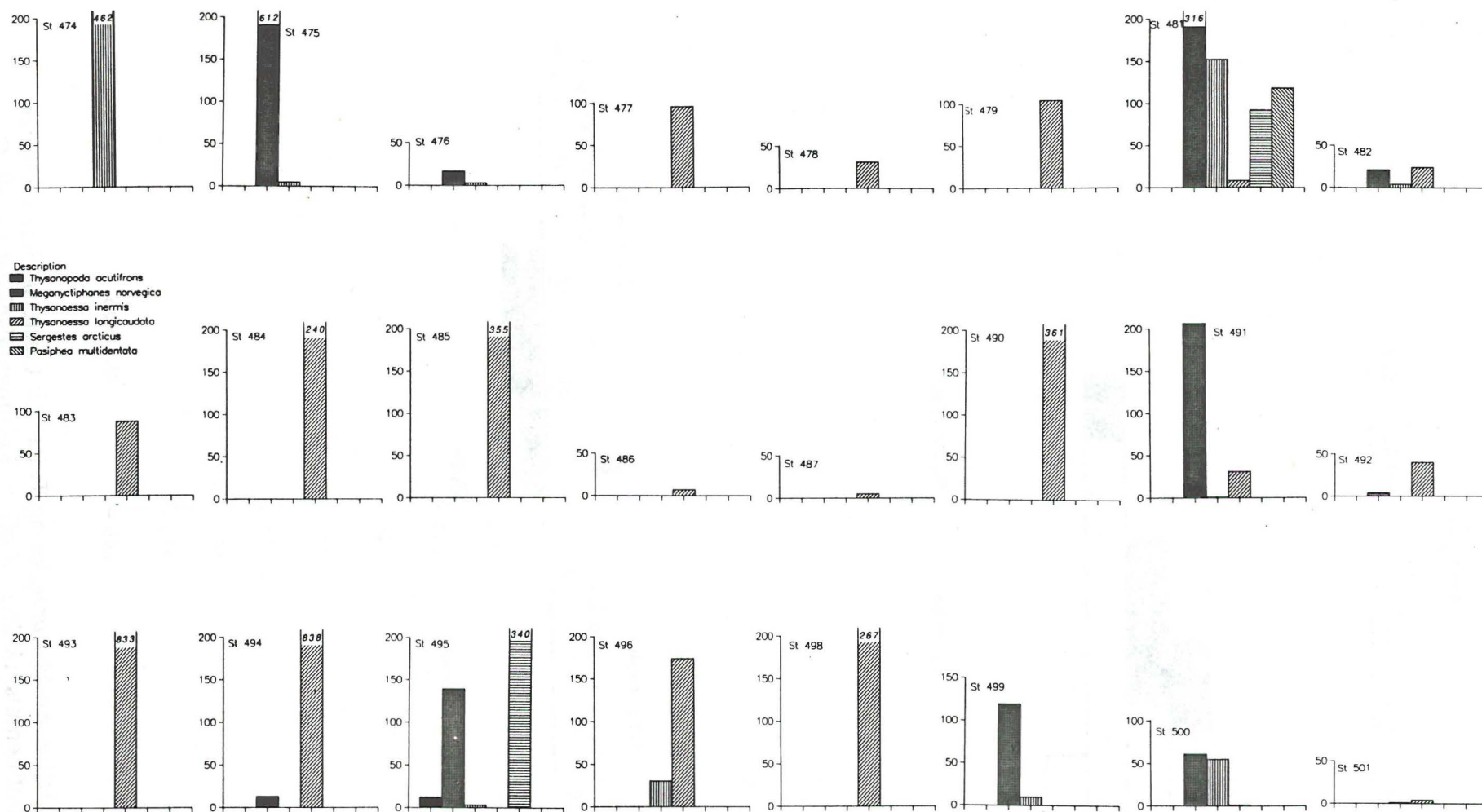


Figur 24. Vertikalfordeling av *M. norvegica* og *T. inermis* (sorte søyler) i januar 1991. Øverst: Kontinentalsokkelen. Nederst: Kontinentalskråningen.

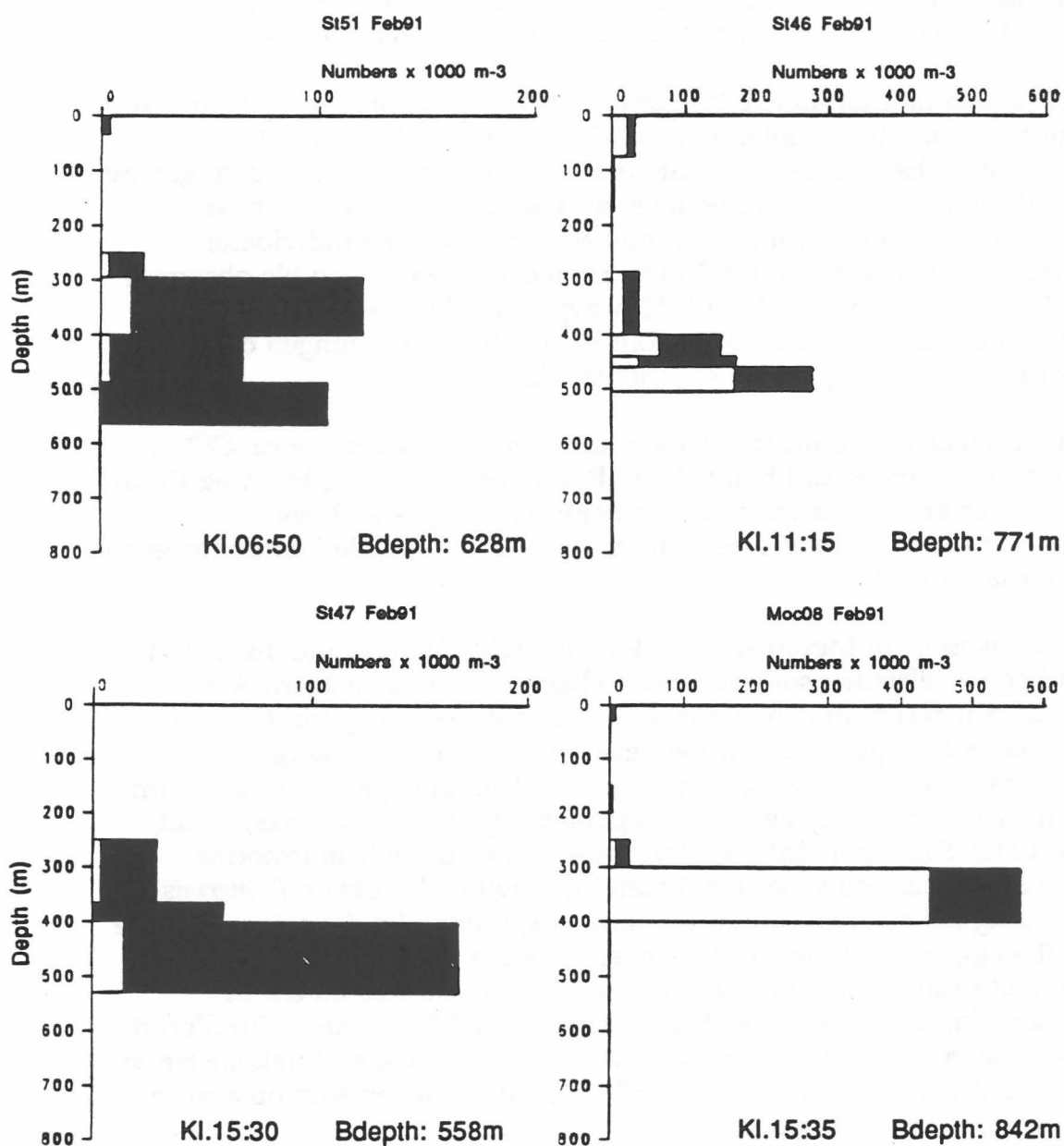
St338Apr91



Figur 25. Vertikalfordeling av *M. norvegica* og *T. inermis* (sorte søyler) i februar og april 1991. A. Kontinentalskråning i april. B. Kontinentalsokkel i april. C. Kontinentalsokkel i februar.



Figur 26. Artssammensetning og mengde av krill og reker fanget med Harstadtrål (40-0m) og i dypere liggende ekkolag i juni 1991 på midtnorsk sokkel. Mengde angitt i våtvekt (g)/nm.



Figur 27. Vertikalfordeling av *M. norvegica* og *T. inermis* (sorte søyler) på kontinental-skråningen i februar 1991.

1928; 1932).

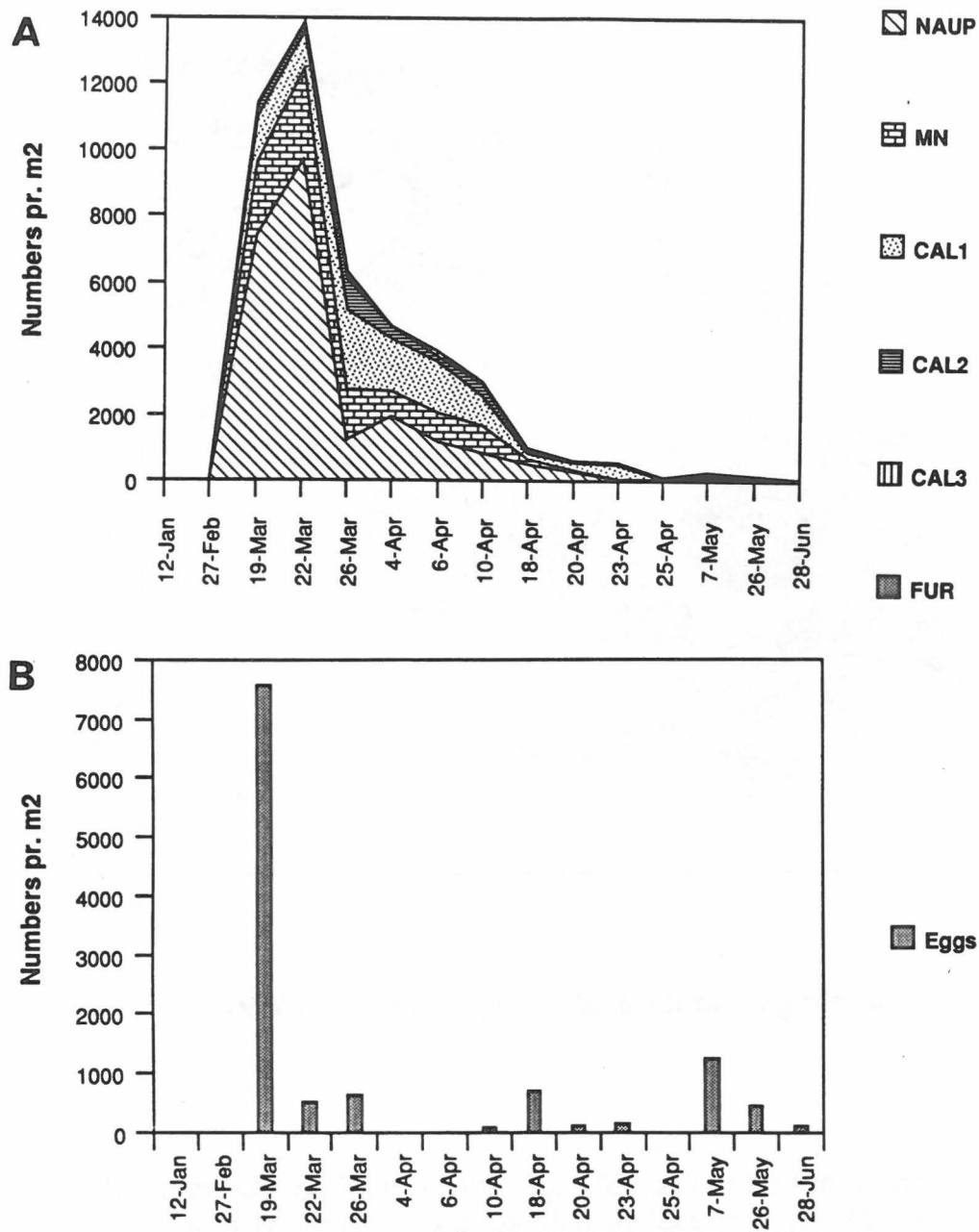
Lindley (1980) fant en signifikant sammenheng mellom tidspunkt for våroppblomstringen og for når hovedtyngden av de voksne individene bar spermatoforer. Han fant også at det kun syntes å være en gyteperiode hvert år hvor populasjonen bestod av to størrelsesgrupper av gytende adulte individer. Eldre larvestadier (furcilier) ble først observert i mai (1966 og 1977). En stor andel adulte hanner og hunner bar imidlertid spermatoforer allerede i mars.

På Fladen grunn fant Lindley & Williams (1980) at de første furciliene dukket opp i slutten av april. Sammenlignet med Norskekysten ble det her bare observert en størrelsesgruppe av adulte individer. Den vertikale fordelingen av egg var nært knyttet til verikalfordelingen av voksne individer. Det høye antallet egg som ble funnet om natten indikerer at de voksne individene vandrer nært opp til overflaten for å gyte. Hovedtyngden av egg ble observert mellom 0-50m med en topp mellom 0-10m dyp. I mai ble hovedtyngden av voksne individer funnet mellom 0-20m om natten, mens fordelingen om dagen viste at populasjonen da oppholdt seg mellom 40-100m.

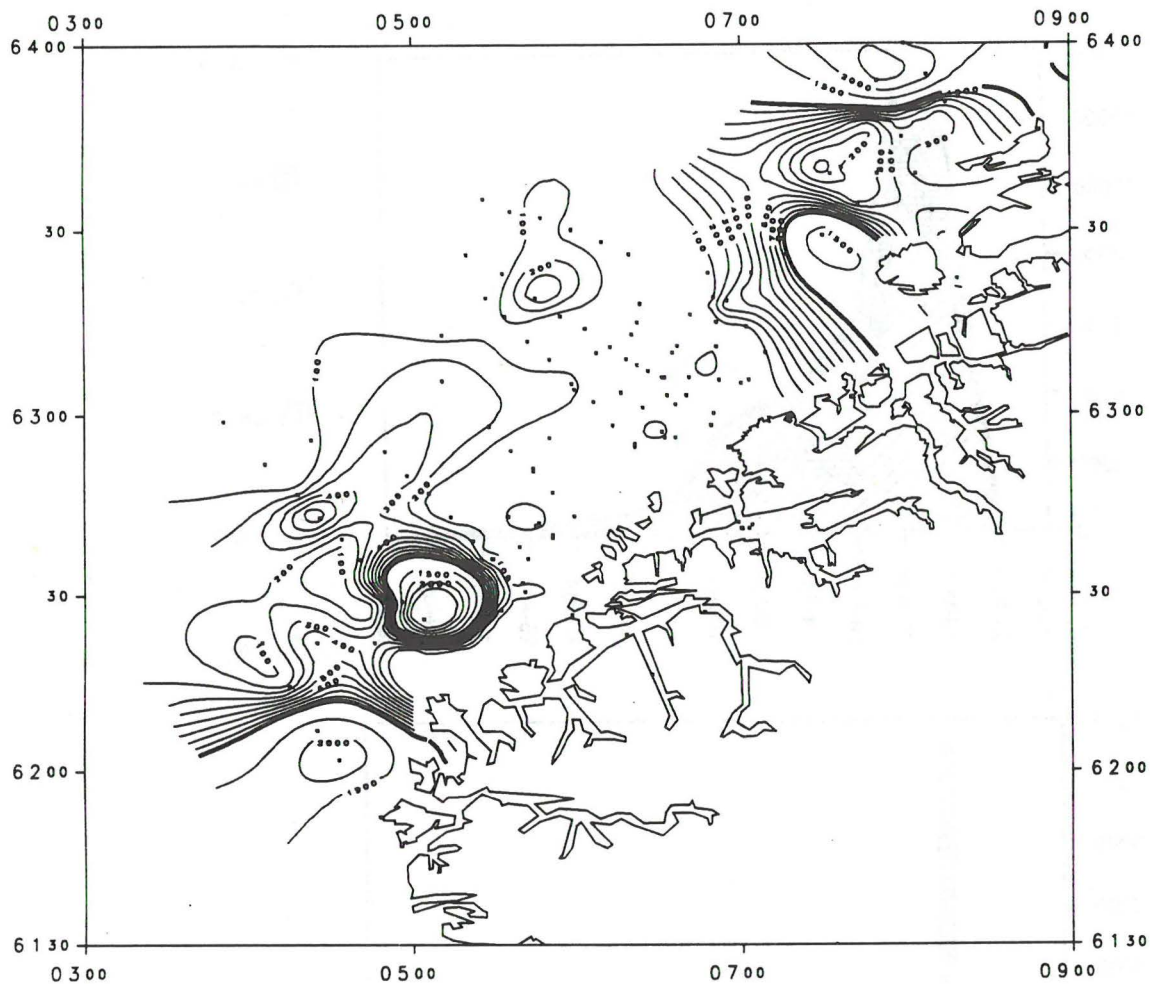
Larver av arten er imidlertid tallrik over kontinental-sokkelen fra ca. 62°N i hele perioden fra mars og ut i juni måned. Ruud (1927, 1928) og Hjort og Ruud (1929) fant larver av arten langs hele Norskekysten og spesielt høye konsentrasjoner i Lofoten hvor arten var en av de dominerende komponentene i dyreplanktonsamfunnet.

Våre undersøkelser fra Møreplataet og kontinentalskråningen utenfor i 1991 viser at krilleegg er tilstede i sokkelområdet allerede i februar måned. Antall krilleegg viste et maksimum den 19 mars 1991 med ca. 6000 egg/m² (Fig. 28). Det høye antallet krilleegg faller sammen med et høyt antall av tidlige larvestadier av *T.inermis*. Tidspunktet for gytemaksimum synes også å stemme godt med tidligere observasjoner på Møreplataet (Hjort & Ruud, 1929; Ruud, 1927; 1928; 1932). Sammenholdt med forekomsten av adulte kjønnsmodne individer i samme periode synes det å være liten tvil om at det er *T. inermis* som er ansvarlig for gytemaksimum på dette tidspunktet. Imidlertid er det ikke mulig å skille egg av *T. inermis* og *M. norvegica*. Siden larver av *M. norvegica* også ble funnet i samme periode kan en ikke utelukke at også en del av gytingen må tilskrives denne arten. Sammenlignet med *T. inermis* er imidlertid antallet larver av *M. norvegica* svært lavt i mars. På grunnlag av forekomsten av tidlige larvestadier av de to artene kan 95% av gyteaktiviteten som observeres i midten av mars tilskrives *T. inermis*.

Fordelingen av krilleegg i april 1991 (Fig. 29) viser høye konsentrasjoner av egg over dyprennene på indre del av kontinentalsokkelen, mens det over de grunnere bankområdene (<100m dyp) var svært få egg (<100 egg/m²). Larver av *T. inermis* er svært tallrike og igjen synes forekomsten å være høyest på indre del av kontinentalsokkelen. Prøver fra Romsdalsfjorden og Storfjorden viser imidlertid at antall krilleegg og larver er betydelig høyere her enn på kontinentalsokkelen utenfor (Fig. 30). Fortsatt dominerer *T. inermis* antallsmessig, men andelen larver av *M. norvegica* er nå betydelig høyere enn i februar-mars. I de atlantiske vannmassene (St338) utenfor eggakanten er antall

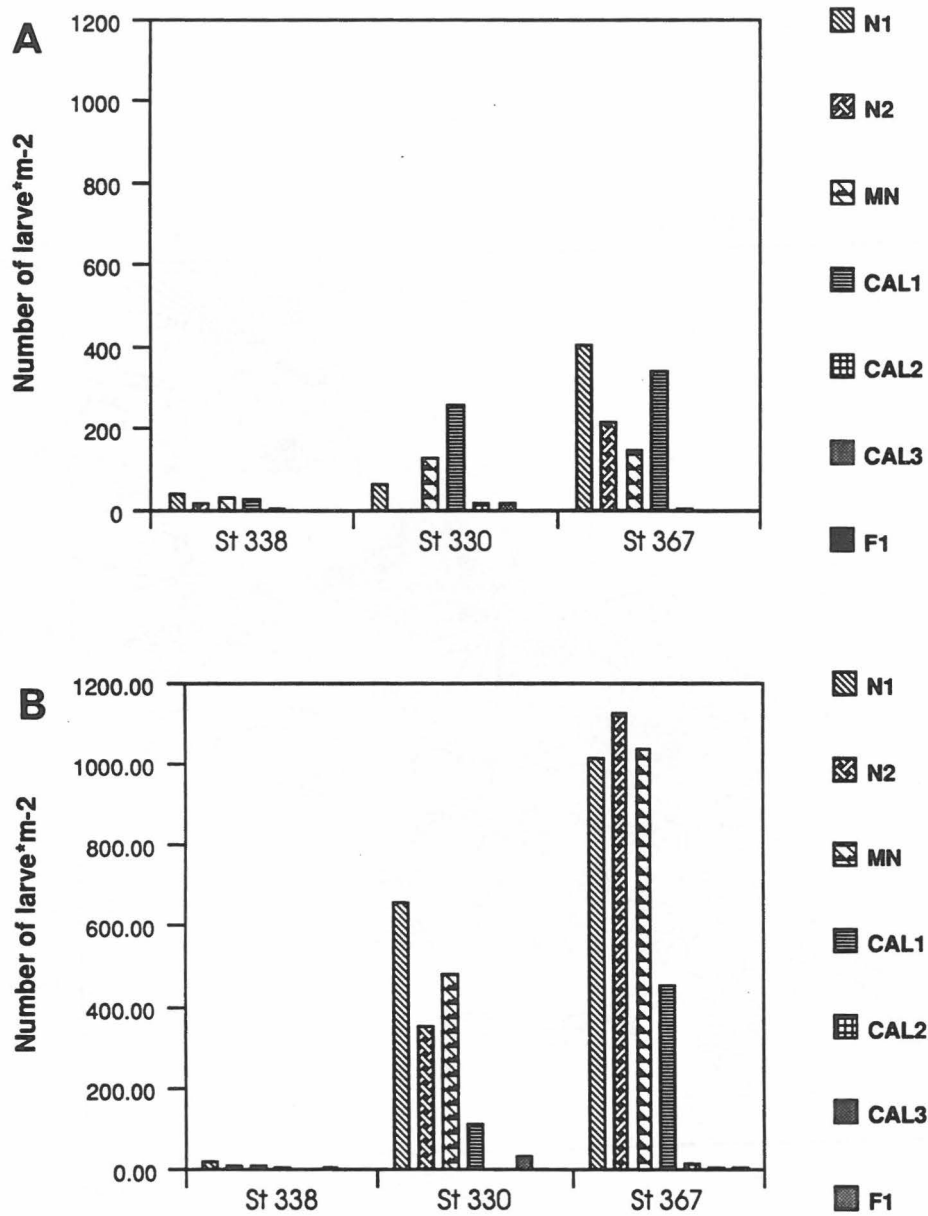


Figur 28. A. Larveutvikling for *T. inermis* på Møreplatået. B. Antall krilleegg pr. m² overflate. Perioden 12 januar - 28 juni 1991.

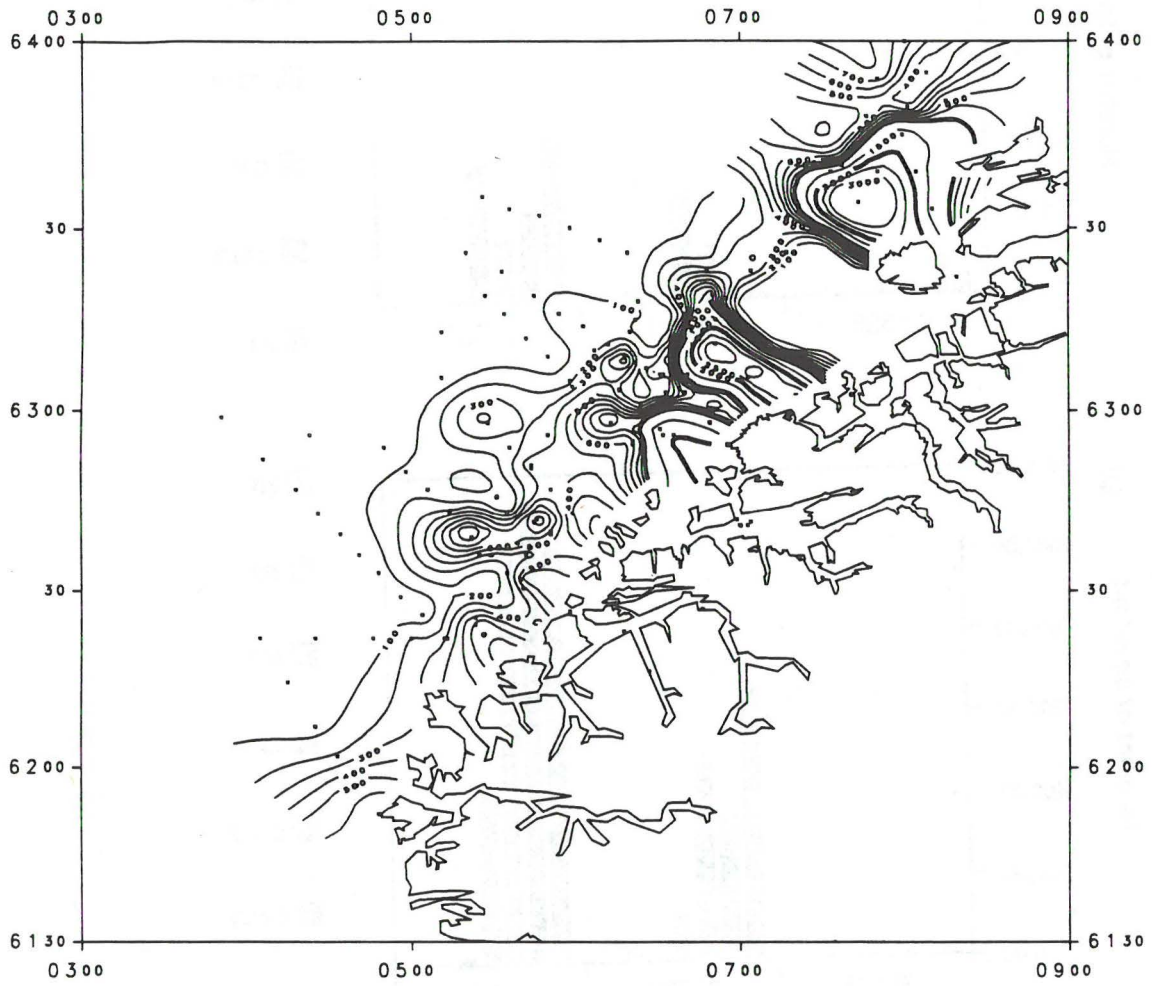


Figur 29. Fordeling av krillegg på Møreplatået i april 1991.

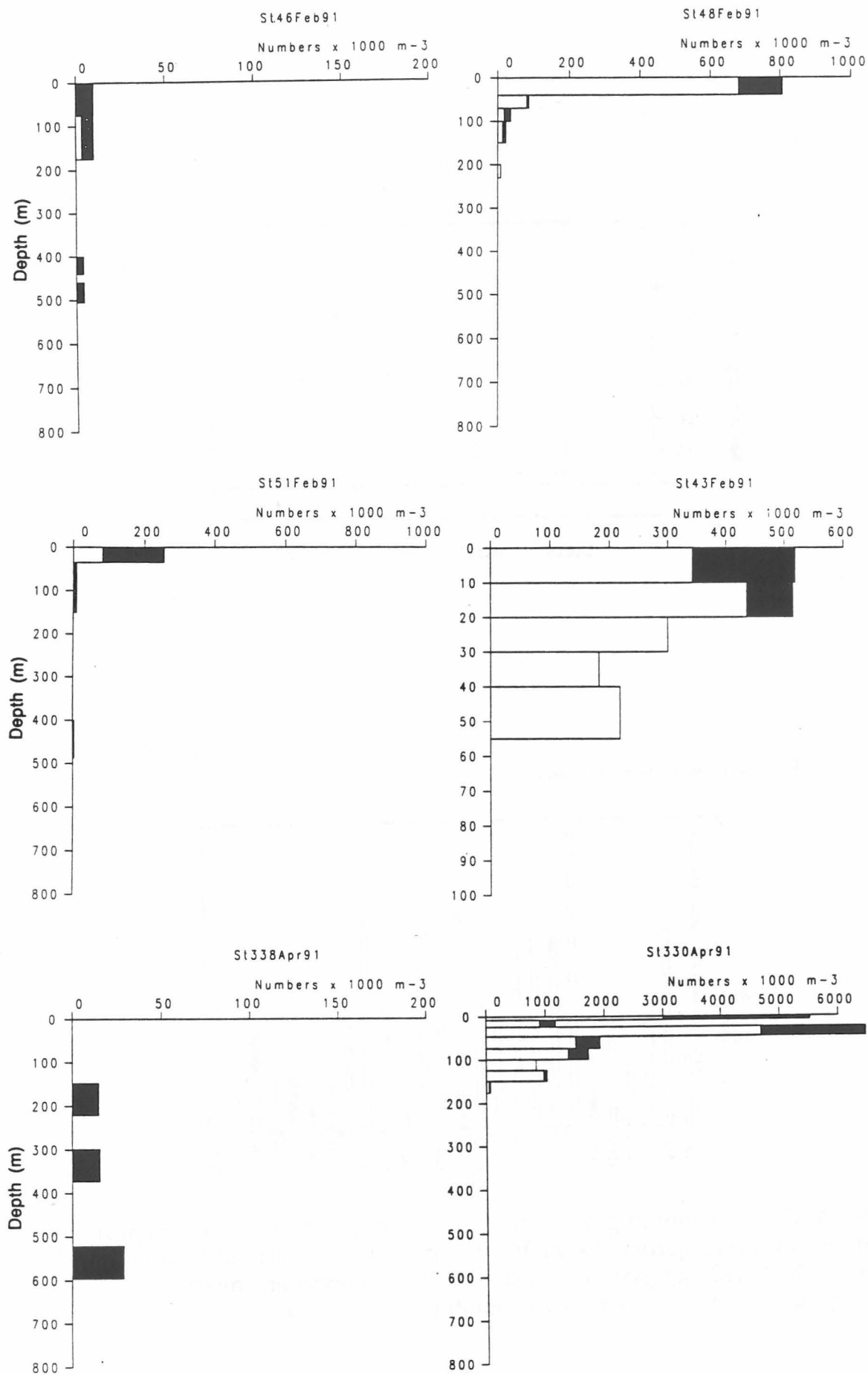
larver av *T. inermis* svært lavt (Fig. 30 og 31) og krillegg ble ikke observert på dette tidspunktet (Fig. 32). Eggproduksjonsmålinger på *T. inermis* viser at fjordpopulasjonene av krill har en høyere gyteaktivitet enn individer fra kontinentalsokkelområdet. Dataene viser også at krill fra ytre deler av kontinentalsokkelen har en større andel modnende oocytter tilbake i ovariet etter gyting (Fig. 33). Dette indikerer også at gyteaktiviteten er lavere her. Antallet yngre larvestadier av *T. inermis* avtar på indre del av sokkelen fra april til juni. Selv om hovedgytingen foregår i mars synes arten å ha en relativt langstrakt gyteperiode fra februar til mai/juni på Møreplatået.



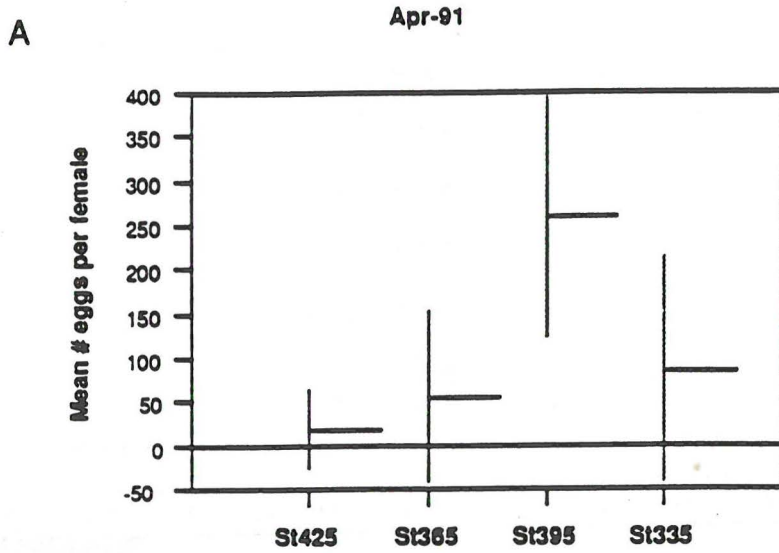
Figur 30. Antall larver og stadier av *M. norvegica* (A) og *T. inermis* (B) på Møre i april 1991. St 338: Kontinentalskråning. St 330: Svinøydypet. St367: Storfjorden.



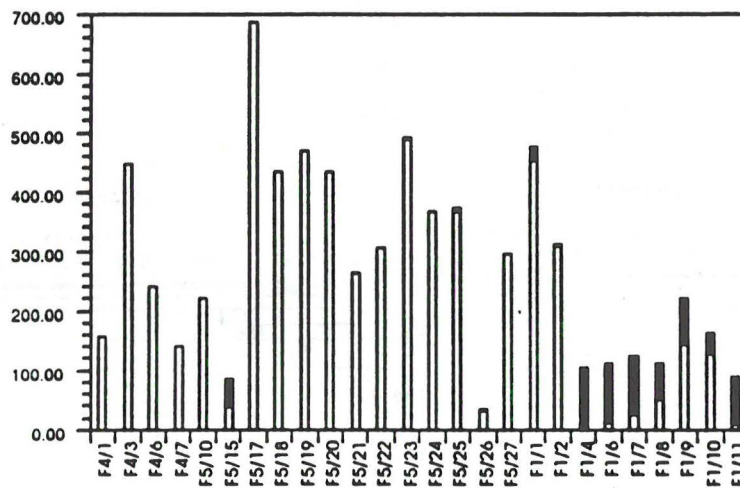
Figur 31. Fordeling av larver av *T. inermis* på Møreplatået i april 1991.



Figur 32. Vertikalfordeling av krilllegg og larver (sorte søyler) på Møreplatået i februar og april 1991. Venstre side: Kontinentalskråningen. Høyre side: Kontinentalsokkelen.



B F4-F5: Romsdalsfjorden, F1: Outer shelf



Figur 33. A. Gjennomsnittlig gyteaktivitet for *T. inermis* på Møreplatået i april 1991. St 395: Romsdalsfjorden. De andre stasjonene er lokalisert til kontinentalskråningen. B. Antall egg gytt og andelen modnende oocytter i ovariet. F4-F5: Romsdalsfjorden. F1: Ytre del av kontinentalsokkelen.

Thysanoessa longicaudata (Krøyer)

Denne arten er karakteristisk for atlantiske vannmasser og hovedtyngden i forekomst er utenfor eggakanten. Sporadisk finnes arten også over kontinentalsokkelen, men da over de noe dypere deler av sokkelen som ofte er influert av atlantiske vannmasser. I de dype fjordene kan arten registreres regelmessig spesielt i perioder når atlantisk vann strømmer inn om våren (Jørgensen & Matthews, 1975).

Lindley (1977) rapporterer at Østvedt (1955) fant en markert sesongmessig vertikal vandring hos *T. longicaudata* og at overvintringsbestanden oppholdt seg dypere enn 600m (Værskip M) i Norskehavet i perioden fra november til mars.

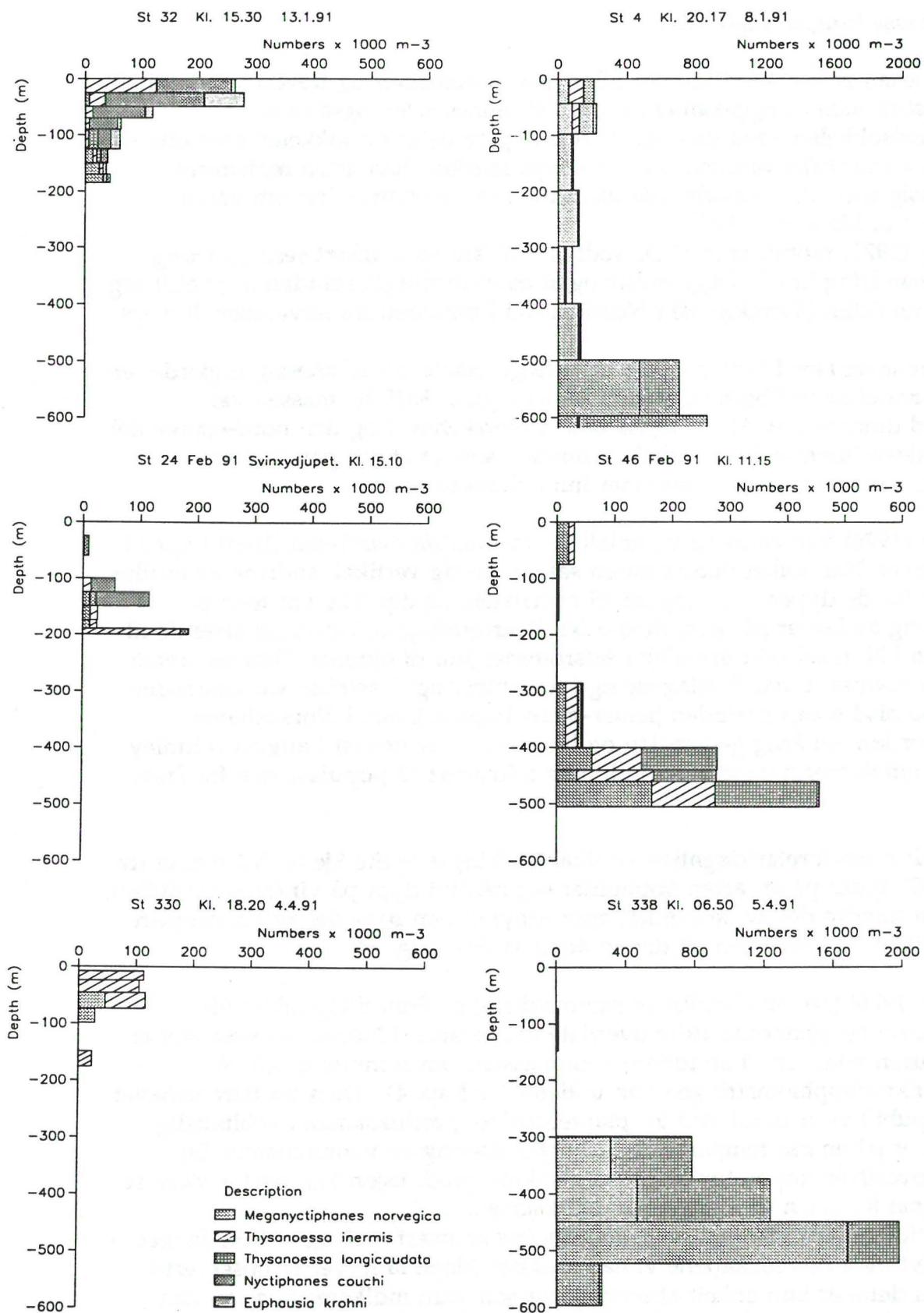
I Norskehavet fant Lindley (1982) at *T. longicaudata* antallsmessig utgjorde en like stor andel av krillbestanden som *M. norvegica*. Krill biomassen var imidlertid dominert av *M. norvegica* både i Norskehavet og den nord-østlige del av Nordsjøen (utenfor Vestlandet), et område som er sterkt påvirket av atlantiske vannmasser som strømmer inn i Norskerenna.

Lindley (1978) fant en økning i antall *T. longicaudata* overflaten (10m) i april i Norskehavet. Han tolket dette som en sesongmessig vertikalvandring av adulte individer fra de dypere vannlagene til overflaten, da det ikke var tegn på rekruttering av larver på dette tidspunkt. Rekruttering av larver og juvenile til bestanden i Norskehavet foregikk i tidsrommet juni til oktober. Deretter avtok antallet individer i overflatelagene og i november og desember var bestanden på samme nivå som i perioden januar-mars. Populasjonen i Norskehavet produserer kun en årlig generasjon og biomassen var høyest i august (Lindley, 1978) og reflekterer mengden av individer rekruttert til populasjonen fra årets gyting.

Hvorvidt arten foretar døgnlige vertikallvandring er lite kjent. Våre data fra januar 1991 tyder på at arten oppholder seg relativt dypt på vinterstid (>400m), men at en mindre del av bestanden også utnytter den øvre del av vannsøylen mellom 400m og overflaten på denne tiden av året (Fig. 34).

Lindley (1978) fant en signifikant sammenheng mellom tidspunktet for reproduksjon og gjennomsnittlig overflate temperatur. I Norskehavssystemet er temperaturen viktig for å stratifiere vannmassene om sommeren slik at planteplanktonoppblomstringen kan initieres (se Kap. 4). Data fra Barentshavet (Melle, unpubl.) viser imidlertid at planteplanktonproduksjonen øyeblikkelig responderer på en økt temperaturinitiert stabilisering av vannmassene. En økning i overflatetemperatur og planteplankton-produksjon kan derfor være et viktig signal for arten til å starte reproduksjonen.

Egg og tidlige larvestadier av *T. longicaudata* er svært små og er ikke fanget kvantitativt med de redskapene vi har benyttet. Noen få larver er observert i april, men dette er kun enkelt observasjoner som kun indikerer at arten kan starte reproduksjonen relativt tidlig. Det kan imidlertid også være larver som er gytt lenger sør og transportert nordover med de atlantiske vannmassene. Sør for Island fant Einarsson (1945) tallrike larver av arten i slutten av mai og



Figur 34. Vertikalfordeling av krill på Møreplatået og kontinentalskråningen utenfor i perioden januar-april 1991. Venstre side: Møreplatået. Høyre side: Kontinental-skråningen.

begynnelsen av juni.

Våre data fra juni 1991 tyder på at *T. longicaudata* er svært tallrik over Vøringplatået og kontinentalstråningen (Fig. 26), og at arten oppholder seg i de øvre 50-0m gjennom hele døgnet på denne årstiden. Alle adulte individer som ble funnet bar spermatoforer og indikerer at juni er en viktig gyteperiode for arten utenfor midtnorsk sokkel.

Meganyctiphanes norvegica (M. Sars)

Horisontal- og vertikalfordeling

Meganyctiphanes norvegica (M. Sars) er atlantisk boreal art som har hovedtyngden i sin utbredelse på kontinentalstråningene i den nord-østre delen av Atlanterhavet og i Norskehavet (Einarsson, 1945, Glover 1952; Mauchline & Fisher, 1969, Mauchline, 1980). Arten finnes imidlertid langs hele Norskekysten, i Norskerenna og i de dype fjordene (Wiborg 1966, 1971; Matthews 1973a, 1973b). Den observeres også i Barentshavet, men her er den kun en tilfeldig gjest transportert inn med atlantehavs-strømmen.

M. norvegica er relativt tallrik over de dypere deler av Møreplatået tidlig på året. Antallsmessig kan den sammenlignes med *T. inermis*. Imidlertid synes de to artene å være adskilt vertikalt ved at *M. norvegica* hovedsaklig forekommer dypere enn 100m på dagtid (Fig. 24 og 27). Om natten finner en *M. norvegica* i hele vannsøylen, med hovedsakelig 0-gruppe individer i de øvre 100m. Hovedtyngden av populasjonen oppholder seg imidlertid mellom bunn og 100m, og I-gruppen utgjør en økende andel av bestanden ned mot bunn.

I nord-vestre del av Møreplatået hvor kontinentalsokkelen blir dypere finner vi et tilsvarende mønster. Antall individer pr. m² overflate er høyere enn lenger øst på sokkelen, noe som sannsynligvis er et resultat av at sokkelen blir dypere. Fortsatt finner vi *M. norvegica* i hele vannsøylen, men hovedtyngden av individene står nå mellom 200m og bunn, og en større andel av bestanden i dette dybdeområdet er I-gruppe individer. Det er grunn til å anta at en vil finne dette mønsteret igjen på de dypere deler av midtnorsk sokkel da dette området er betydelig influert av atlantiske vannmasser spesielt vinter og tidlig vår.

Hjort & Ruud (1929) sier at mengdene av *M. norvegica* synes å avta nordover på midtnorsk sokkel. Et betydelig antall individer ble imidlertid observert ute på eggakanten i mars mellom 200-0m. Om sommeren ble det bare gjort spredte observasjoner av voksne *M. norvegica* og ingen larver av arten ble funnet i den nordlige delen av midtnorsk sokkel (Vestfjordområdet) på denne årstiden (Hjort & Ruud, 1929).

Våre undersøkelser indikerer imidlertid at *M. norvegica* i likhet med *T. inermis* er tallrik på store deler av midtnorsk sokkel opp mot Lofoten i perioden fra slutten av april til begynnelsen av juli (Fig. 26). Manglende samsvar i fordeling av arten mellom våre og tidligere undersøkelser kan ha sin årsak i redskapstypene som ble benyttet. Ved undersøkelser foretatt av Hjort og Ruud (1929) ble det hovedsaklig benyttet vertikale håvtrekk og overflatetrekk. Dette har sannsynligvis resultert i en betydelig underestimert mengde krill som registreres. I sommerhalvåret vil også lysforholdene med midnattsol

ha stor betydning ved visuell unnvikelse av fangstredskapene i dette området.

Kramp (1913) påpekte at *M. norvegica* i Skagerak synes å ha en sesongmessig vertikalvandring slik at den alltid søker kaldere vannmasser, om vinteren overflatelagene og om sommeren de dypere deler av vannsøylen. Einarsson (1945) betvilte denne forklaringen og mente det var andre forhold enn temperaturen som var bestemmende for den observerte fordelingen av arten gjennom året. Både våre data og tidligere undersøkelser kan i liten grad avklare dette problemet. For fjordene vet vi at bestandene av *M. norvegica* avtar utover våren og sommeren (Matthews, 1973a, 1973b; Knutsen, 1985). Dette kan ha sammenheng med temperaturforholdene, men er mest sannsynlig et resultat av inntrenging av atlantisk overflatevann som inneholder svært få individer av arten. Hvorvidt tilsvarende prosesser er viktige og kan forklare endringer i bestandene av *M. norvegica* på kontinentalsokkelen gjennom året er ikke mulig å avklare med det foreliggende materiale.

Tidligere undersøkelser har vist at *M. norvegica* er en art som er spesielt tallrik over kontinentalskråningene (Hjort, 1927, Hjort & Ruud, 1929; Ruud, 1927, 1932; Einarsson, 1945; Glover, 1952; Mauchline & Fisher, 1969). Arten er til tider observert svært dypt. Einarsson (1945) fant i juni *M. norvegica* på 1500 og 2000m dyp i Nord-Atlanteren mellom Grønland og Island. Grunnere i vannsøylen ble den ikke ble registrert. Hjort og Ruud (1929) fant store mengder av *M. norvegica* på ca. 1000m dyp nord for Færøyene sannsynligvis i august/september 1924.

Undersøkelser foretatt på kontinentalskråningen utenfor Møre i januar 1991 viser at *M. norvegica* om natten er tallrik i hele vannsøylen fra 700 til overflaten, med et maksimum mellom 500 og 600m (Fig. 24). På dagtid står hovedtyngden av individene mellom 400-800m og svært få individer ble fanget mellom 400m og overflaten. Prøvene viser at det hovedsaklig er 0-gruppe individer som står i den øvre del av vannsøylen (400-0m), mens den eldre I-gruppen dominerer dypere enn 400m om natten. Om dagen er ca. 50% av populasjonen som observers dypere enn 400m 0-gruppe individer. Dette betyr at den yngste generasjonen er den mest aktive komponenten i populasjonen på vinterstid. I februar er mønsteret svært likt det vi fant i januar (Fig. 27). Senere i april er det også en høy konsentrasjon av *M. norvegica* utenfor eggakanten. (Fig. 32).

Reproduksjon

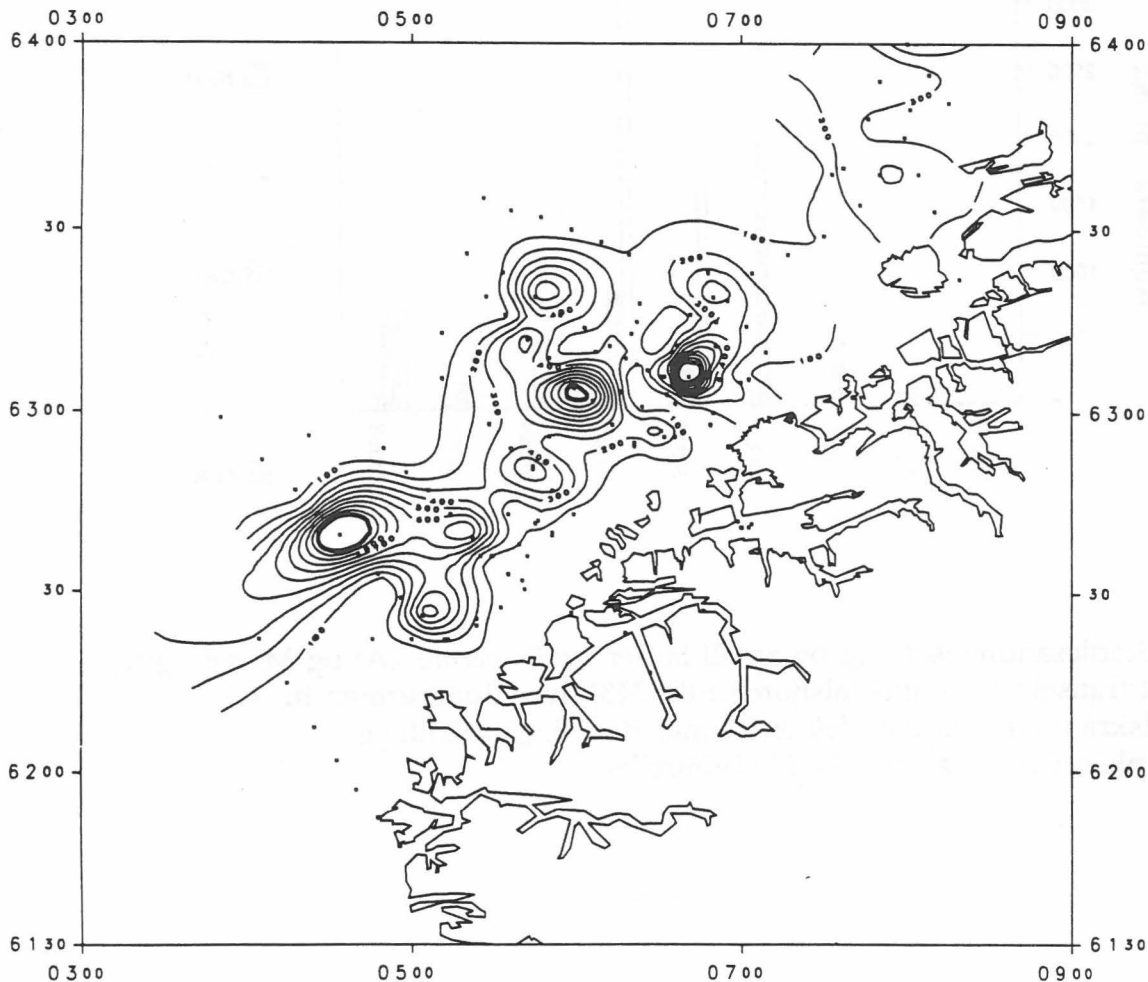
Arten har en livssyklus på ca. 2.5 år og 2 størrelsesgrupper eller årsklasser deltar i gytingen hvert år. Hvorvidt de to årsklassene gyter samtidig eller adskilt i tid er uklart. Indikasjoner på begge typer strategier finnes i litteraturen. Mauchline (1959) fant på vest-kysten av Scotland to toppe i gytingen, en i begynnelsen av april og en i juni. Han fant også at den eldste aldersgruppen (I-gruppen) i gjennomsnitt modnet 2-3 uker før 0-gruppen, men at de to aldersgruppene allikevel syntes å overføre spermatoferer og legge egg samtidig. I Middelhavet fant imidlertid Ruud (1936) at I-gruppen modnet og la egg tidligere enn 0-gruppen. Knutsen (1985) fant imidlertid at hovedtyngden av hunnene i I-gruppen (Korsfjorden utenfor Bergen) hadde fått overført spermatoferer ca. 2 mnd før hunnene i 0-gruppen. Funn av eldre larver

(furcillier) allerede i mai og observasjon av en bimodal fordeling av larver i august, tyder derfor på at I-gruppen gyter tidligere enn 0-gruppen.

Hjort og Ruud (1929) observerte at finnhvalen fra midten av mai til midten av august utelukkende ernærte seg på *M. norvegica* på Møreplatået, og mente at dette hadde sammenheng med krillens gyteadfærd og svermdannelse. De fant også at hunner av *M. norvegica* så tidlig som i mars hadde ovarier med store velutviklede egg, samtidig som en del hunner hadde fått overført spermatorer. De sier derfor at arten kan gyte tidlig på året, selv om hovedtyngden i gytingen skjer om sommeren. Til støtte for denne observasjonen fant de også larver av *M. norvegica* så tidlig som i april-mai.

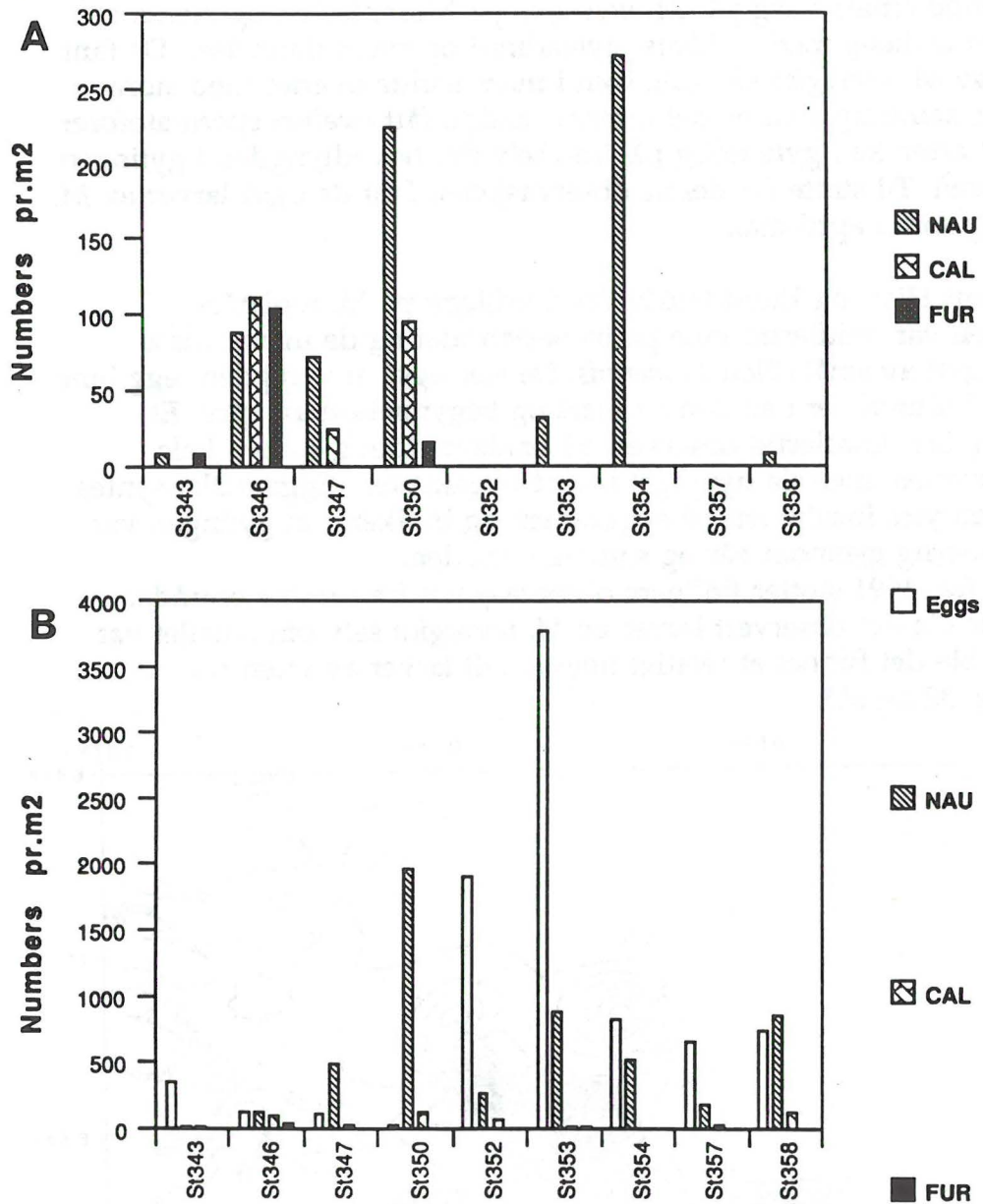
Tidlig i mars fant Hjort og Ruud (1929) alltid krillegg på Møreplatået, hovedforekomsten var imidlertid inne på bank-området og de mener disse hovedsaklig ble gytt av småkrillen *T. inermis*. De sier også at mengden egg inne på bankområdet kulminerer i slutten av mars og begynnelsen av april. Et mindre antall egg ble imidlertid observert på bankområdet gjennom hele undersøkelsesperioden, men da hyppigst ute på eggakanten. Eggantallet syntes ikke å avta på den ytre lokaliteten på eggakanten og indikerer at gytingen var tilnærmet kontinuerlig gjennom vår og sommerperioden.

Våre resultater fra 1991 støtter tidligere observasjoner fra samme område. Allerede i februar ble det observert larver av *M. norvegica* selv om antallet var lavt. I april 1991 ble det funnet et relativt høyt antall larver av arten på Møreplatået (Fig. 32 og 35).

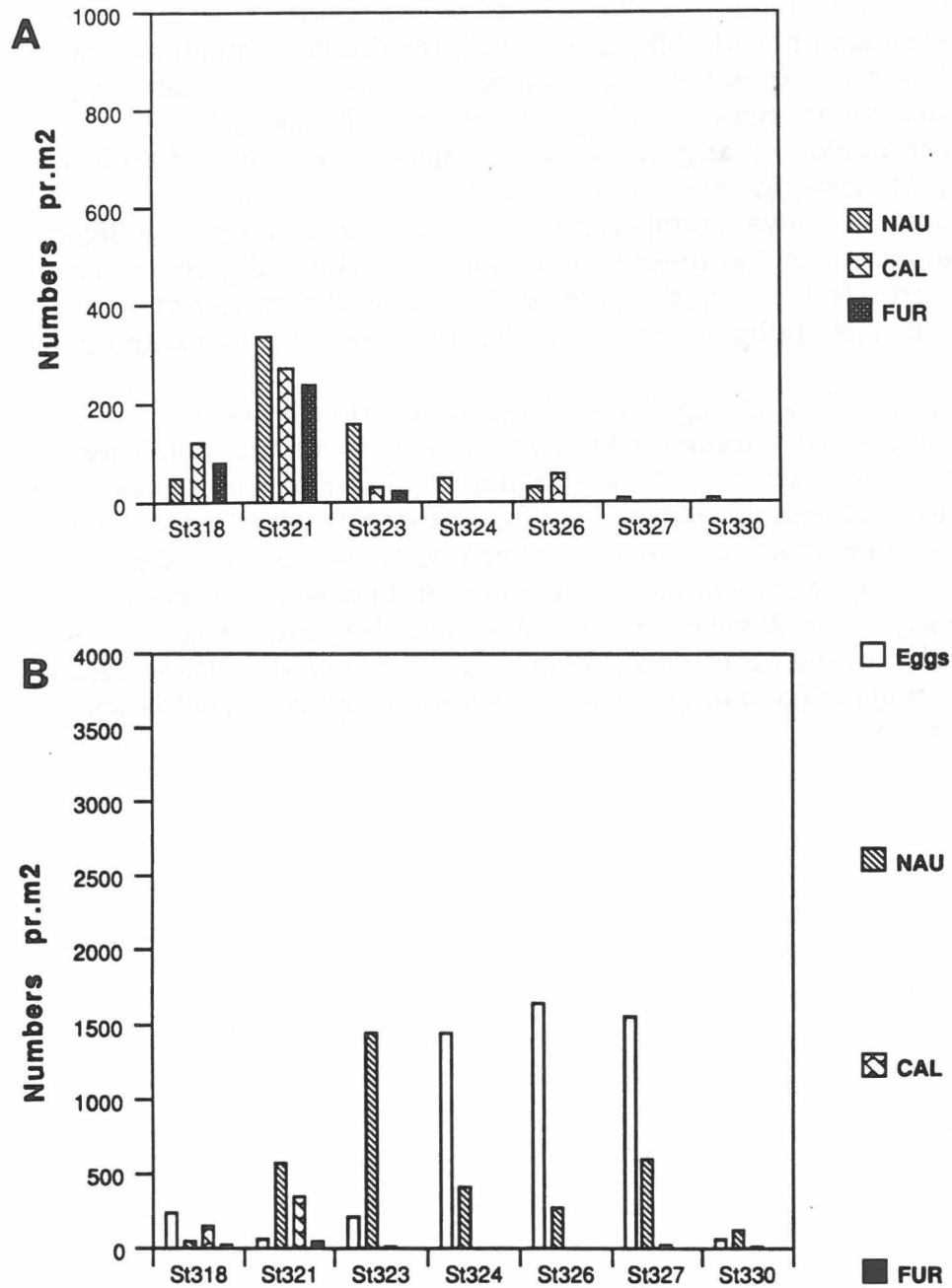


Figur 35. Fordeling av larver av *M. norvegica* på Møreplatået i april 1991.

Antallet yngre larvestadier av *M. norvegica* i mai var imidlertid betydelig høyere spesielt på midtre og ytre del av kontinentalsokkelen (Fig. 36 og 37).



Figur 36. Stadiesammensetning og antall larver av *T. inermis* (A) og *M. norvegica* (B) langs et transekt fra Romsdalsfjorden (St 343) over Buagrunnen til kontinentalskråningen (St 358) (50-0m) i mai 1991. Eggs=Krillegg, NAU=Nauplier, CAL=Calytopis, FUR=Furcilier.



Figur 37. Stadiesammensetning og antall larver av *T. inermis* (A) og *M. norvegica* (B) langs et transekt fra Storfjorden (St 318) over Langrunnsøyla til kontinentalskråningen (St 330) (50-0m) i mai 1991. Eggs=Krillegg, NAU=Nauplier, CAL=Calyptopis, FUR=Furcilier.

Her var antall krilleegg også høyt (1500-4000 egg/m²), mens antall egg og larver på indre del av sokkelen og i fjordene var betydelig lavere. Selv om nauplier av *T. inermis* også ble funnet i området på dette tidspunktet utgjorde andelen larver av denne arten i gjennomsnitt bare 10% av *M. norvegica*. Dette indikerer at det er *M. norvegica* som hovedsaklig er ansvarlig for det høye antall krilleegg som ble observert i mai, at hovedtyngden i gytingen hos denne arten foregår senere enn *T. inermis* og at artene er skilt geografisk med hensyn på gyteområde. En kan merke seg at gyteaktiviteten i fjordene er høyere i april for både *T. inermis* og *M. norvegica*, men dette skyldes sannsynligvis at fjordbestandene opplever høyere temperaturer gjennom vinteren og en tidligere start på våroppblomstringen. Fjordbestandene modnes derfor tidligere og har sannsynligvis en bedre fødetilgang tidligere på året, forhold som gjør at reproduksjonen kan starte tidligere her enn på kontinentalsokkel og skråning.

Ifølge Hjort og Ruud (1929) er eggakanten langs den sørlige delen av Norskehavet et sentralt gyteområde for *M. norvegica* i perioden mai-juli. Våre data fra 1991 viser en økt aktivitet i dette området i mai som kan tilskrives *M. norvegica*. Lokale forhold som virveldannelser og inntrenging av atlantisk vann kan imidlertid føre til en advektiv transport av egg og larver som gjør det vanskelig å lokalisere gytemaksimum i dette området. Likeledes kan dette gyteområde være avgrenset til smale frontområder med høy produksjon som vanskelig kan detekteres med tradisjonell hydrografisk metodikk. Det er derfor vanskelig med det tilgjengelige datagrunnlaget å avgrense gyteområdet langs eggakanten i rom og tid.

6. KARNIVORT DYREPLANKTON

Relativt lite er kjent om karnivort dyreplankton i utredningsområdet, noe som til dels er metodisk betinget. De fleste grupper karnivore er gjennomgående større og raskere svømmere enn herbivort plankton og er derfor bedre i stand til å unngå planktonredskaper. På den annen side er de ofte for små til å bli fanget med mer grovmasket redskap som brukes i undersøkelser av fisk. For en viktig karnivor gruppe som geleplanktonet (eks maneter og kammaneter) er det metodiske hovedproblemet at disse dyrene er skjøre og vanskelige å håndtere og enkelte blir også ødelagt ved fiksering.

Akustiske undersøkelser i kombinasjon med kvalitative innsamlinger er en måte å bestemme utbredelsen av makroplankton og mikronekton. Slike undersøkelser har vist to hovedstrukturer over Vøringplatået som i vesentlig grad utgjøres av karnivore (Fig 1). Det grunneste laget (100-200 om dagen) består i hovedsak av laksesild (*Maurolicus muelleri*), mens det dypeste laget (300-400 m om dagen) domineres av krill, pelagiske reker og lysprikkfisk. De dyperellevende predatorerne kommer til dels opp i øvre lag om natten. Fra de norske fjordene og Atlanterhavet vest for de Britiske øyer er det vist at krill, pelagiske reker og mesopelagisk fisk kan foreta døgnvandring med en amplitude på flere hundre meter og dermed vil være av betydning som predatorer også på planktonet i øvre lag (Matthews & Pinnoi 1973, Fasham & Foxton 1979, Roe 1984, Kaartvedt et al. 1988). Døgnvandringmønstrene til disse gruppene er imidlertid lite studert utenfor den norske sokkelen.

Akustiske integratorverdier fra vannsøylen over 500 m antyder at disse to lagene grovt står for 95 % av den biomassen som er registrerbar med et 38 kHz lodd (dvs organismer av et par cm og oppover). De resterende 5 % finnes over 50-70 m, men totalen inkluderer ikke vannsøylen i de øvre 10 m. Den relative mengden og fordelingen av viktige komponenter er imidlertid ikke klarlagt grunnet ulik fangsteffektivitet mellom ulike grupper. Spesielt mangler vi opplysninger om det dypeste laget.

Meganyctiphanes norvegica, som er den dominerende krillarten, står som tidligere nevnt i en trofisk mellomstilling og livnærer seg både som herbivor og karnivor. I denne sammenheng er det grunn til å merke seg at det finnes krill sammen med overvintrende *Calanus* som kanskje spiller en vesentlig rolle som predator på raudåte gjennom vinteren (se nedenfor).

Det er to arter pelagiske reker, *Sergestes arcticus*, som er den dominerende arten utenfor sokkelområdene, og *Pasiphaea multidentata*. Begge artene livnærer seg i stor grad av kopepoder, men dietten varierer etter hva som er tilgjengelig på et gitt dyp (Apollonio 1969, Roe 1984).

Målinger fra Norskehavet viser et plutselig fravær av akustiske registreringer ved omtrent 600 m dyp. Dette indikerer en endring i faunasammensetningen med en kraftig reduksjon i mengden større predatorer. Disse endringene kan knyttes til introduksjon av kaldt (-0.9 °C) Norskehavsvann under det betydelig varmere Atlanterhavsvannet. Innsamlinger tyder på at både pelagiske reker og mesopelagisk fisk unngår dette kalde vannet, mens det fanges krill ned til de største dypene vi har foretatt innsamlinger.

Til tross for lave (manglende) akustiske registreringer er det likevel betydelige planktonmengder i Norskehavsvannet, men disse utgjøres av organismer som i hovedsak er for små til å gi utslag på et 38 kHz ekkolodd. Norskehavsvannet synes å være senteret for overvintring av raudåte (*Calanus*) når denne søker ned til store dyp etter noen måneder i øvre lag om sommeren. *Calanus* sine segsongmessige vertikale vandringer kan knyttes til predatorunnavikelse ved at dyrene overvintrer i skjul for visuelle predatorer i mørke, dype lag, og til metabolske forhold siden dyrene går inn i en dvaletilstand under overvintringen.

I fravær av fisk og reker er trolig krill, pilormer, copepoder og evt. også maneter de viktigste predatorene på overvintrende raudåte. Data fra Østvedt (1955) viser at maneten *Aglantha digitale*, pilormene *Sagitta elegans* og *Eukronia hammata*, copepoden *Euchaeta norvegica*, samt amphipoden *Parathemisto abyssorum* er de tallmessig dominerende predatorene på dyp der *Calanus* overvintrer. Disse prøvene er tatt med redskap som trolig ikke fanger større individer særlig effektivt. I følge Noji & Noji (1991b) synes *Euchaeta norvegica* og pilormer å være spesielt tallrike på dyp som sammenfaller med overvintringsområdene. Disse gruppene ernærer seg i stor grad av kopepoder, men for enkelte av artene ligger overvintrende *Calanus* (stadium 4 og 5) muligens i øvre kant av det størrelsesspekteret som kan håndteres. *Pseudocalanus* er en annen viktig art som også overvintrer i stort antall i dypet (Østvedt 1955); denne er mindre og representerer en alternativ fødekilde for rovdypdyrene. Jegerne er videre mest effektive på bevegelig bytte, og det er usikkert i hvor stor grad de er i stand til å oppdage *Calanus* i dvaletilstand. Det er følgelig en rekke ubesvarte spørsmål knyttet til predasjonsratene på *Calanus* under overvintringen, men denne kan antas å være stor. Data fra Østvedt (1955) tyder på en 85 % reduksjon i løpet av overvintringen, og Longhurst & Williams (1992) estimerer vinterdødeligheten til 70-80 %.

I tidligere publiserte arbeider er det de metabolske konsekvensene av overvintringslokalitetens beskaffenhet (dyp/temperatur) som har vært mest fokusert (f.eks Hirche 1983). Overvintring i kaldt vann er i denne sammenheng gunstig siden dyrenes metabolisme er svært temperaturavhengig og nedsettes ved synkende temperatur. At overvintring i kaldt Norskehavsvann også kan ha en effekt for predatorunnavikelsen har ikke blitt behandlet i litteraturen. Fraværet av dominerende grupper reker og mesopelagisk fisk i Norskehavsvannet indikerer at predasjonsstrykket på *Calanus* under overvintring skiller seg vesentlig fra fjordene, der fordelingen av mesopelagisk fisk og reker overlapper med *Calanus* om vinteren. I de fleste fjordene er det relativt varmt Atlanterhavsvann helt til bunns siden dypvannet består av vann som tidligere er ført inn over terskelnivået (terskeldypet bestemmer vannkvaliteten). Et tilsvarende prinsipielt skille er sannsynlig mellom raudåtebestanden i Norskehavet og bestanden i Atlanterhavet vest for de Britiske øyer (vest for terskelen) hvor varmt Atlanterhavsvann med mesopelagisk fisk og reker finnes på de samme dyp som overvintrende *Calanus*.

I hovedsak er karnivort dyreplankton knyttet til dypere vann enn de herbivore, spesielt om dagen. Dette henger sammen med størrelsen; de relativt store predatorene er lettere å oppdage for fisk og må derfor skjule seg i dypere, mørke

vannlag. Kravet til dagdyp hos de større predatorene tilsier at disse i stor grad er ekskludert fra grunne sokkelområder, mao fører bunntopografien til en horisontal gradient i tilstedeværelsen av predatorer i snitt fra kysten og ut i åpent hav. Geleplanktonet, og i særlig grad maneter og kammaneter, er imidlertid mindre utsatt for predasjon og kan forekomme i store mengder i øvre lag døgnet igjennom, spesielt om sommeren. En slik vertikalfordeling impliserer også at disse kan forekomme i store mengder over sokkelområdene. Manetene og kammanetene er grådige rovdyr som spiser kopepoder, fiskelarver og annen føde, men det foreligger få data over den kvantitative rollen geleplanktonet spiller i økosystemet utenfor norskekysten.

Predasjon fra karnivort dyreplankton er potensielt svært viktig, men få data foreligger fra Norskehavet eller norske forhold i det hele tatt. For å antyde den mulige betydningen kan imidlertid data fra noen andre områder nevnes. I en fjord på vestkysten av USA ble det beregnet at predasjonsraten fra tre arter dyreplankton (*Euchaeta*, *Sagitta* og en krillart) om sommeren oversteg reproduksjonsraten til *Pseudocalanus* (Ohman 1986). Predasjonen fra fisk var i dette spesielle tilfellet til sammenlikning to størrelsesordener lavere (1/100) enn predasjonstrykket fra det karnivore planktonet. Modellberegninger fra Georges Bank (en viktig fiskebank på nord-østkysten av USA) antyder at det karnivore dyreplanktonet (pilormer, kammaneter, kopepoder) her er i stand til å kontrollere mengden av herbivore kopepoder (Davis 1984).

Mesopelagisk fisk.

De to dominerende artene av mesopelagisk fisk i norske fjorder og utenfor sokkelen (laksesild og lysprikkfisk) livnærer seg av dyreplankton, vesentligst av kopepoder og krill. Selv er de utsatt for predasjon fra større fisk som kolmule og sei (Giske et al. 1990). Som nevnt ovenfor står laksesilden gjennomgående grunnest, og utgjør hoveddelen av det klart definerte ekkolaget som om dagen kan sees på dyp mellom 100-200 m (Fig 11).

I fjordene er det en vertikal atskillelse mellom årsklassene, der de yngste og minste stadiene oppholder seg grunnest (Giske et al. 1990). Gyteperioden i vestnorske fjorder strekker seg fra mars til september (Lopes 1979, Gjøsæter 1981a), med et estimert maksimum i mai. Laksesilden blir kjønnsmoden ved ett års alder når lengden er omtrent 40 mm (Gjøsæter 1981a). Fisken kan nå en maksimalstørrelse på 7-8 cm og oppnå en alder av 4 år (Pethon 1985).

Lysprikkfisk (*Benthosema glaciale*) er en av de betydeligste biomassekomponentene i det dypeste ekkolaget utenfor sokkelen (Fig. 11), men som nevnt er den relative mengden av lysprikkfisk, eldre laksesild, reker og krill i det ekkolaget som ofte kan sees mellom 300-400 m ikke fullstendig klarlagt. Døgnvandring er mest studert i fjordene, der arten tildels svømmer opp i øvre lag om natten (Kaartvedt et al. (1988).

B. Glaciale blir kjønnsmoden ved en alder av 2-3 år når lengden har nådd 45-50 mm, og gytingen foregår i hovedsak om sommeren (Gjøsæter 1981b). Lysprikkfisken kan bli 8 år gammel med en maksimalstørrelse på 11 cm (Pethon 1985). Mortalitetsraten er ca 50 % per år (Gjøsæter 1981b).

7. FISK OG FISKELARVER

Arts- og tetthetsfordeling av fisk over den norske kontinentalsokkel, -skråningen og i Norskehavet bestemmes i stor grad av vannmassenes fordeling og artenes tilknytning til bunn. Generelt er de mest tallrike artene å finne i de Atlantiske vannmasser over det dypere Norskehavsvannet, eller i kystvannmassen over sokkelen.

Dypvannsfisk

Det er gjort få systematiske undersøkelser av fiskeressursene på dypt vann langs den norske kontinentalskråningen mot Norskehavet. I tre områder kartla Bakken *et al.* (1975) bunnfiskforekomstene fra eggakanten (300-400 m) og ned til 1000-1200 m. De to sørligste, utenfor Møre og Sklinnabanken, strekker seg inn i utredningsområdet for Vøringplatået. I en annen bunntrålundersøkelse dekkes et lignende dybdeområde mellom 62° 00' N og 62° 30' N (Bergstad & Isaksen 1987). Bergstad & Isaksen (1987) gir også en grundig gjennomgang av tidligere publiserte undersøkelser av dypvannsfisk i Norskehavet. Det følgende bygger i stor grad på deres beskrivelse og konklusjoner.

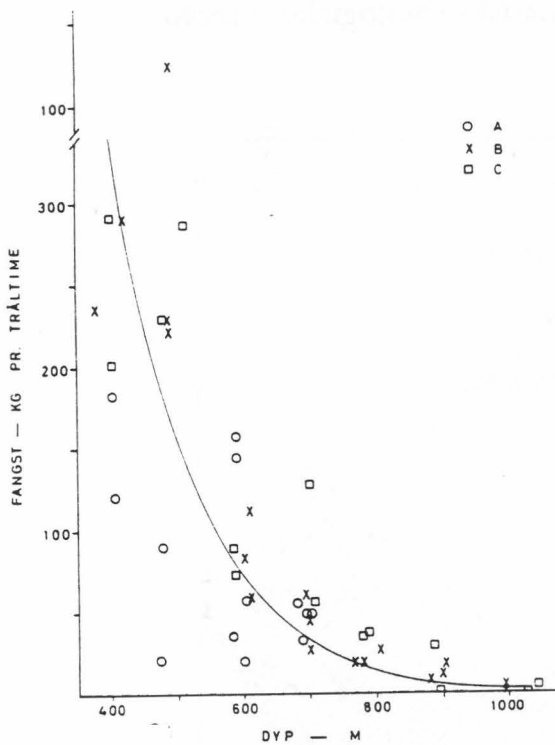
Begge de to nevnte undersøkelsene viste en klar nedgang i både total trålfangst og i antall arter med økende dyp (Fig. 38, 39). Generelt er både fisketetthet og antall arter mye lavere i Norskehavet enn i Nord-Atlanteren på samme dyp (Bakken *et al.* 1975).

I Norskehavsvannet, under 6-700 m, dominerer små arter tilhørende familiene *Zoarchidae*, *Cycloteridae* og *Cottunculidae*, men også større arter som *Somniosus microcephalus*, håkjerring, *Raja hyperborea*, isskate, *Reinhardtius hippoglossoides*, blåkkeite, og *Macrourus berglax*, isgalt, er vanlige (Bergstad og Isaksen 1987). De fleste arter en finner i Norskehavsvannet er ikke ekte dypvannsfisk, men arktiske og boreoarktiske arter som overlever ved de lave temperaturer som er typisk for denne vannmassen (Bergstad & Isaksen 1987). Isgalt er trolig den eneste utnyttede dyphavsressursen i Norskehavet (Bergstad & Isaksen 1987).

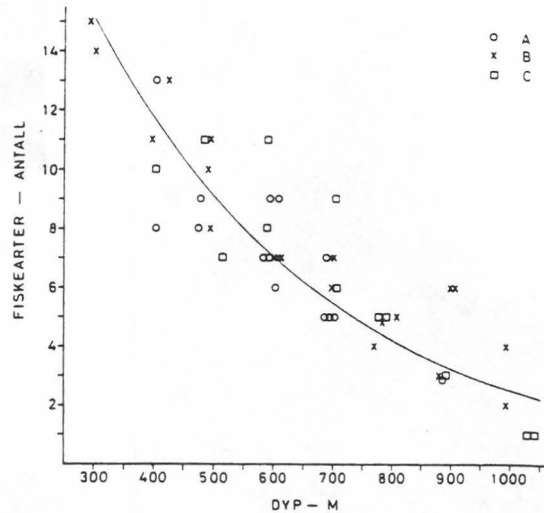
I Atlantisk vann, her ble dypet mellom 300 og 500 m dekket, utgjorde fem arter 95% av fangsten; *Argentinus silus*, vassild, *Micromesistius poutassou*, kolmule, *Gadiculus argenteus thori*, sølvtorsk og uerartene, *Sebastes viviparus*, *S. marinus* og *S. mentella*. Det er betegnende for de mengder som finnes av ekte bunnfisk i området at arter som kolmule, vassild og uer er typiske benthopelagiske arter som trolig er under-representert i fangstene. Disse artene utgjør også hoveddelen av kommersielle fangster som gjøres i skråningen og dypere sokkelområder (Bergstad & Isaksen 1987).

Artsfordelingen i blandingssonen mellom Atlantisk vann og Norskehavsvann, fra 500 til 700 m, fremstår som en blanding mellom artsfordelingene i de to vannmassene. Mens de fleste arter har klare preferanser for den ene eller andre vannmassen kan andre som blåkkeite, isgalt, og uerartene *Sebastes mentella* og

S. marinus synes å oppsøke dette overgangslaget.



Figur 38. Sammenhengen mellom fangst pr. tråltid og dyp i tre områder langs kontinentalskråningen utenfor Norge. A: 62°30'N, B: 65°N, C: 72°N. (Etter Bakken *et al.* 1975)



Figur 39. Sammenhengen mellom antall arter og dyp. Se også Fig. 39.

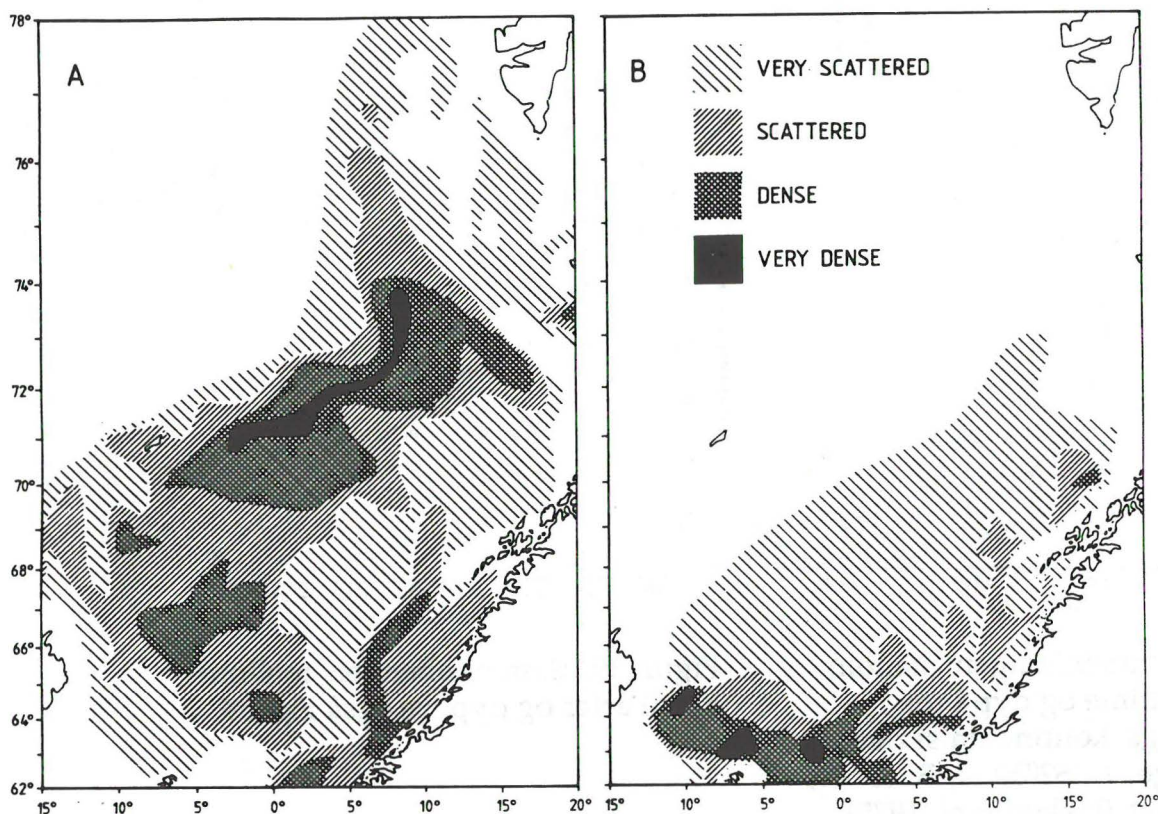
Laksesild og lysprikkfisker som er viktige arter i det mesopelagiske miljøet blir behandlet i avsnittet om karnivort dyreplankton og mikronekton.

Kolmule

Etter sammenbruddet i sildebestanden er kolmulen den største pelagiske fiskebestanden i Norskehavet. Det skilles mellom en nordlig og sydlig bestand av kolmule i Nordøst-Atlanteren. Totalbestanden for den nordlige komponenten har siden 1981 ligget rundt 4 mill. tonn. Det viktigste gytefeltet for den nordlige bestanden ligger vest av Irland. Der skjer også det viktigste fisket - rundt 500 000 tonn de senere år (Ressursoversikt 1992, Havforskningsinstituttet).

Den nordlige bestanden av kolmule beiter i Norskehavet om sommeren. I denne perioden finnes den vanlig mellom 250 og 500 m om natten og mellom 100 og 200 m om dagen. Vanligvis er utbredelsen begrenset til Atlantiske vannmasser med temperaturer over 20°C. Ut på høsten beiter store konsentrasjoner av kolmule langs polarfronten fra Island til Svalbard. Den

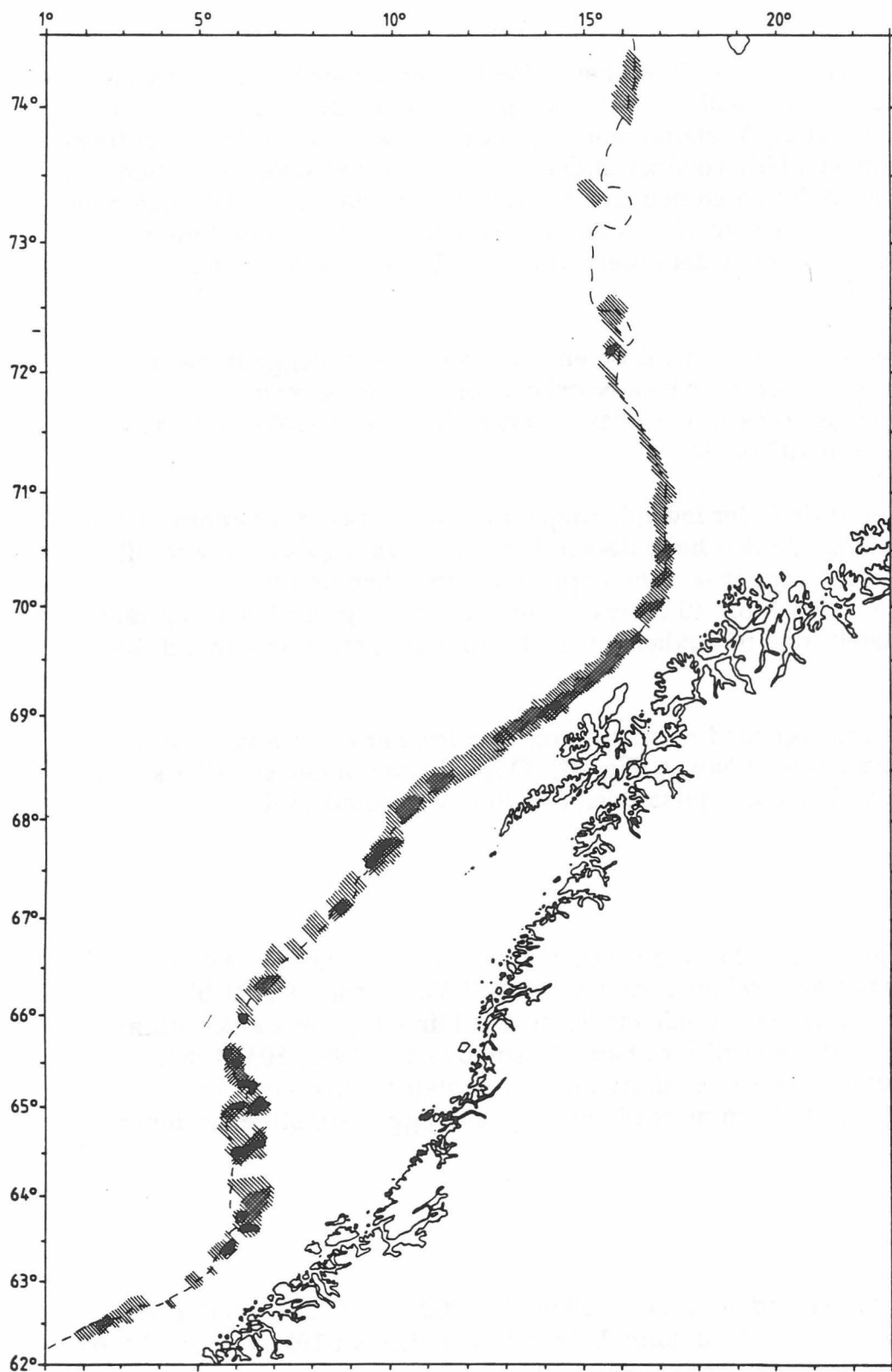
Yngste fiske står i den sør-østligste delen av havet (Blindheim 1989). Det er observert varierende fordelingsmønstre mellom år, og disse kan ha sitt opphav i varierende alderstruktur i bestanden eller i de klimatiske/biologiske forhold (Fig. 40).



Figur 40. Fordeling av kolmule. A) august 1989. B) august 1984.

Kolmulens diett består i hovedsak av krill og kopepoder. Små-uer og laksesild er heller ikke uvanlig (Blindheim 1989).

Kolmulen gyter vest av Irland i mars-april. Gytingen skjer pelagisk på 300-400 m dyp. Egg og larver er pelagiske. Forekomster av egg og larver langs kontinentalskråningen nord til 66°N, viser at kolmulen som står langs skråningen gyter der (Fossum & Øiestad 1992). I juli er det funnet noe yngel langs norskekysten, vesentlig sør for 65°N. Hovedoppvekstområdet for 0-gruppe gytt vest av Irland er i området sør for Skottland-Island-ryggen, det kan derfor ventes lite larver og yngel inne i Norskehavet (Blindheim 1989).



Figur 41. Ekkoregistrering av gytende snabeluer. Enkel skravering: integratorverdier 10-49. Dobbel skravering: int.verdier 50-99. Fylt område: int.verdier >100. (Kjell Nedreaas, HI, pers. medd.).

Uer

Det er i alt fire arter av uer i Norskehavet. De to kommersielle artene, vanlig uer (*Sebastes marinus*) og snabeluer (*S. mentella*), er også de mest tallrike. Sør for Lofoten finnes det også relativt store mengder lusuer inne på sokkelen (Pers. medd. Kjell Nedreaas, HI). Totalbestanden av vanlig uer er ikke kjent, men indirekte målinger tyder på en nedgang i bestanden fra 1987-1989. Bestanden av snabeluer falt i perioden 1970 til midten av 1980-tallet fra ca. 1 mill. tonn til ca. 200 000 tonn. De senere år er det observert en stabil økning i bestanden (Ressursoversikt 1992, HI).

Vanlig uer har en mer sørlig fordeling enn snabeluer, men begge finnes i pelagiske konsentrasjoner over hele Norskehavet, og særlig over kontinentalskråningen (Fossum & Øiestad 1992, Blindheim 1989). Artene er mest vanlige mellom 100 og 500 m.

Spesielt for uer er at de føder levende unger som de slipper fri i vannmassene. På den måten unngår de den høye dødeligheten som vanligvis er knyttet til eggstadiet. Snabeluer slipper larvene i april-mai langs kanten av kontinentalsokkelen fra Møre til Bjørnøya (Fig. 41). Vanlig uer har trolig mer konsentrerte gytefelt inne på sokkelen nær de store bankene (Pers. medd. Kjell Nedreaas, HI).

Yngelen driver nordover med strømmen og yngelen har en relativt vestlig fordeling utenfor kysten av Norge (Fig. 42). Oppvekstområdene strekker seg fra øst i Barentshavet til vest av Spitsbergen (Fossum & Øiestad 1992).

Vassild

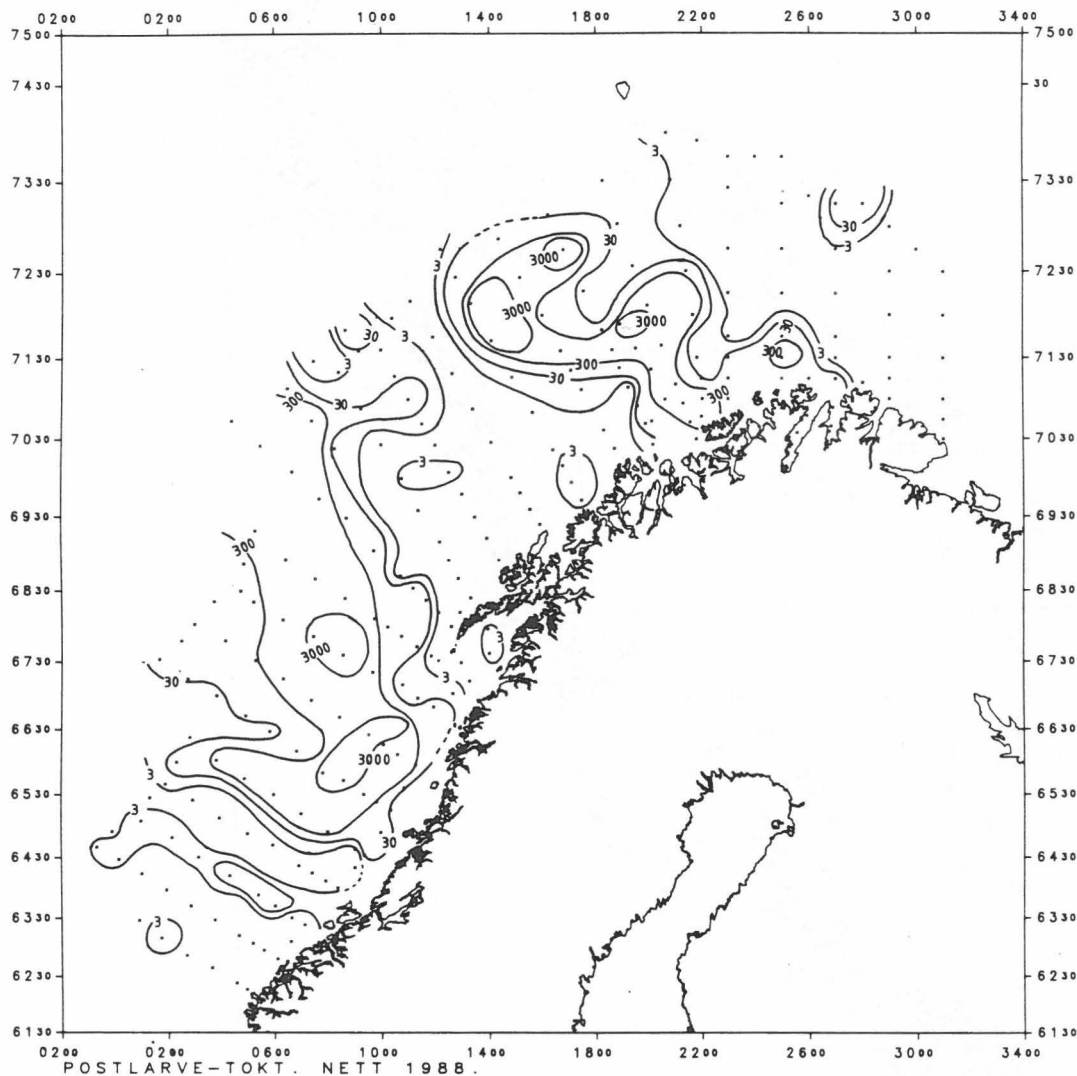
Det foreligger ingen anslag for totalbestanden av Vassild. Etter den årlige akustiske dekningen av forekomstene fra Stadt til Vestfjorden i 1991 ble imidlertid biomassen anslått til 450 000 tonn. Det blir årlig fisket et kvantum tilsvarende 1-2% av dette nord for Stadt (Ressursoversikt 1992, HI). Artens fordelingsmønster viser en nær tilknytning til kanten av sokkelen, hvor vassilda også gyter i perioden mars til juni (Fig. 43). Eggene er store og finnes i de øvre vannlag.

Sei nord for 62° N

Siden 1977 har totalbestanden variert mellom 500 000 og 600 000 tonn, mens bestanden før 1975 var på 1 mill. tonn. Utbyttet for seifisket i 1991 ventes å bli på over 100 000 tonn (Ressursoversikt 1992, HI).

Den voksne seien har sitt beiteområde i Barentshavet og vandre motstrøms mot sydligere gyteområder utenfor Møre, Helgeland og Lofoten (Fig. 44, Bergstad *et al.* 1987). Seien gyter på ca. 200 m dyp, relativt langt ute på sokkelen

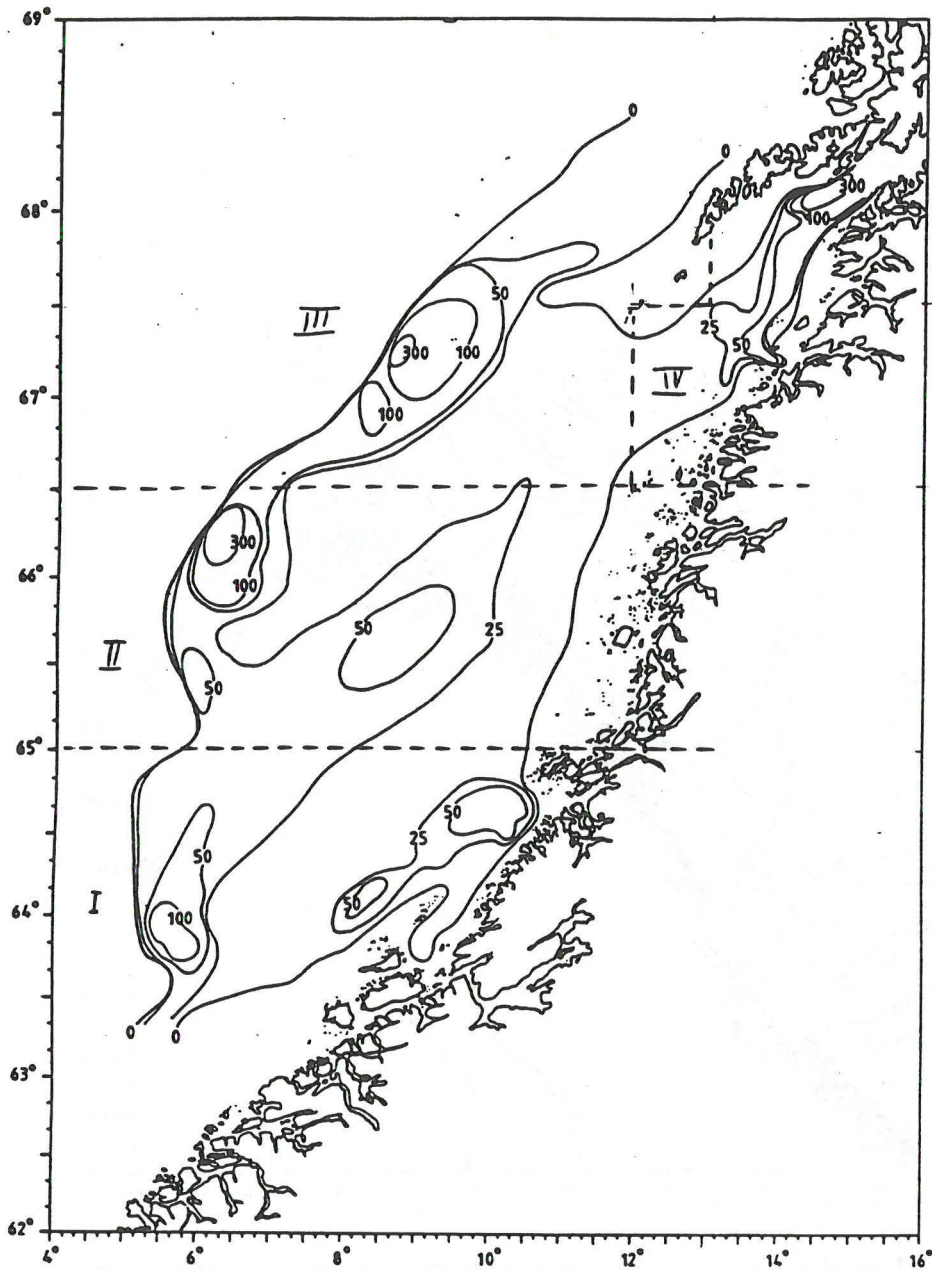
(jmf. torsken). Utenfor Møre gyter seien i perioden februar-mars (Fig. 45; Bjørke *et al.* 1987). Seieggene finnes stort sett i vannmassene over sokkelen (Bjørke *et al.* 1988), fordelingen av egg og larver av sei er dog mindre kjent enn tilfellet er for de andre store bestandene som gyter langs kysten.



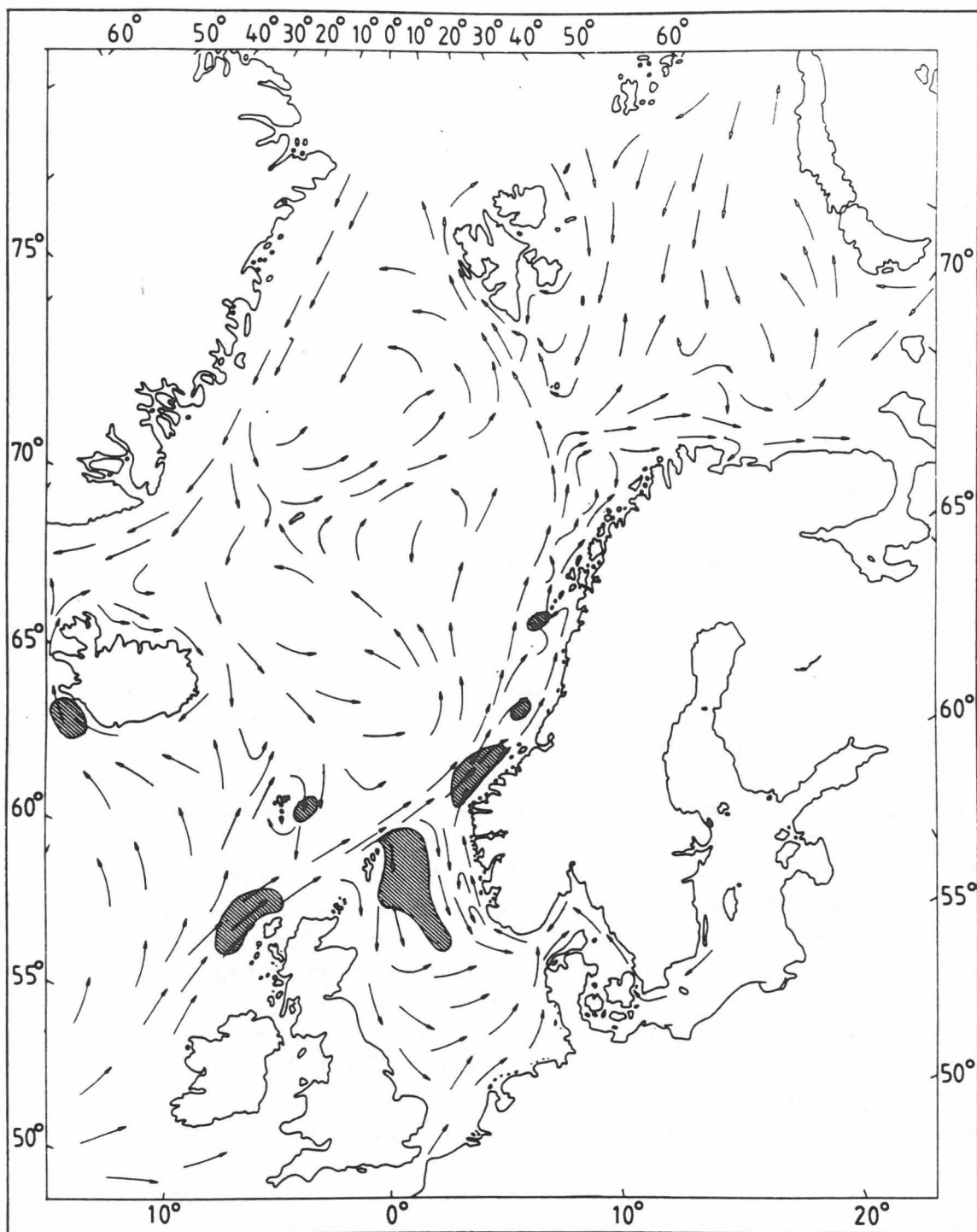
Figur. 42. Eksempel på fordeling av ueryngel. Juli 1988. Antall pr. tråltime (Etter Bjørke *et al.* 1989).

De relativt lave tetthetene av egg og larver som er funnet langs kysten står i sterk kontrast til de store mengdene av sei yngel som i mai finnes over sokkelen nord for Stadt, men også sør for Stadt og de fleste år langt vest i Norskehavet nord for Shetlands-øyene (Fig. 46; Bjørke & Sætre 1990). Det antas derfor at gyting på sydligere gyteområder (Fig. 44) har stor betydning for rekrutteringen til yngelbestanden langs norskekysten (Bjørke & Sætre 1990). I mai er sei yngelen

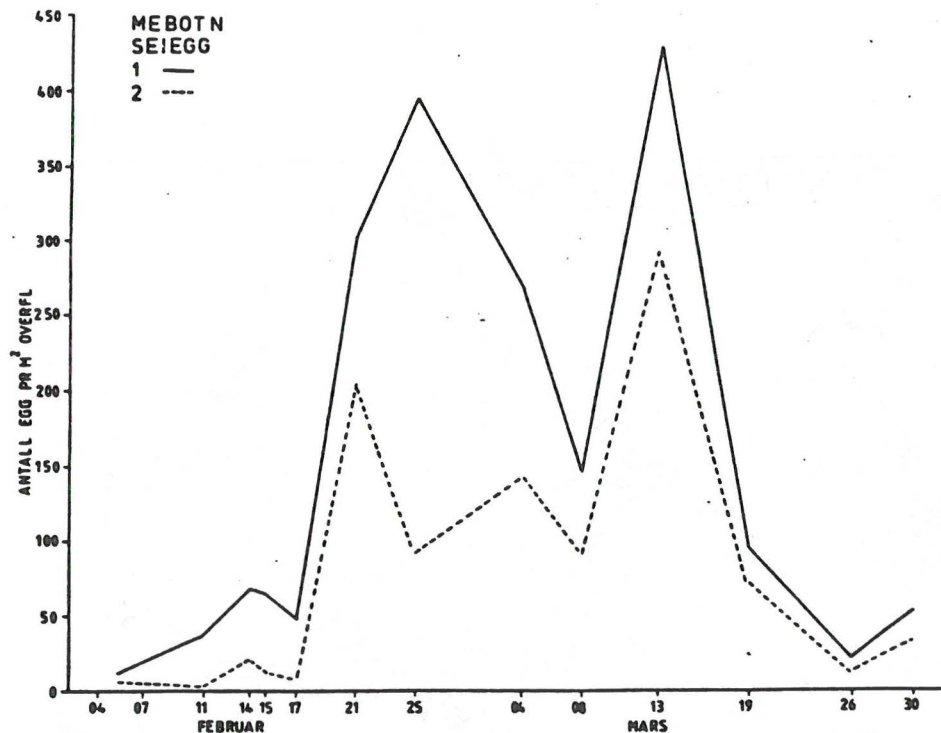
spredd over store deler av sokkelen og havområdene utenfor. Med økende svømmedyktighet starter sei yngelen sin vandring inn mot kysten og fra juni-august fram til den er 2-3 år gammel har den norskekysten som oppvekstområde (Bjørke *et al.* 1989).



Figur 43. Ekkoregistrering av vassild i april/mai 1992. Ekkointensitet i m^2/nm^2 . (Etter T. Monstad 1992, Intern toktrapport, HI).



Figur. 44. Gytefelt for sei i Nordøst-Atlanteren. (Etter Bergstad *et al.* 1987).



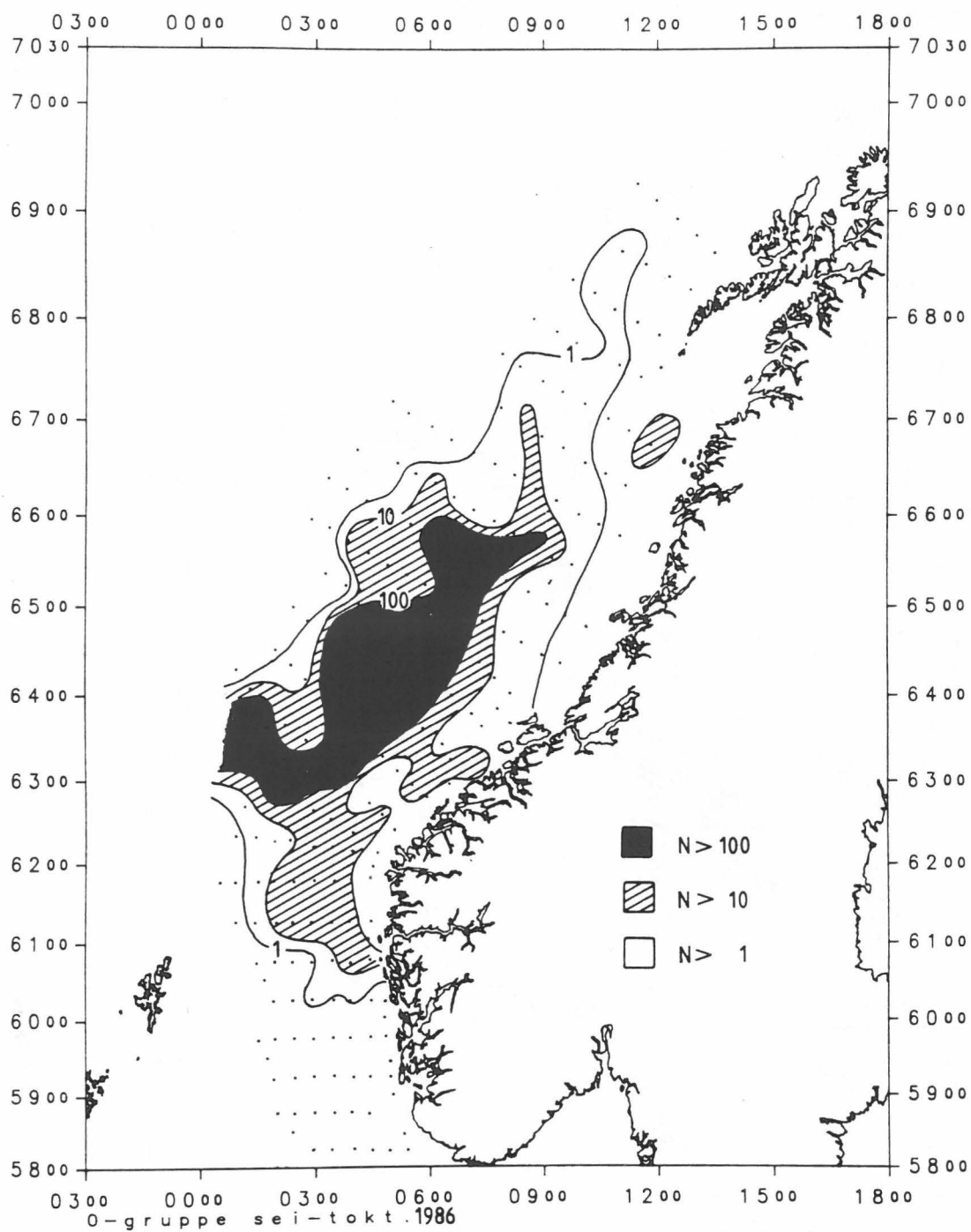
Figur 45. Gyteforløp for sei utenfor Møre 1986. (Etter Bjørke *et al.* 1987).

Norsk-arktisk hyse

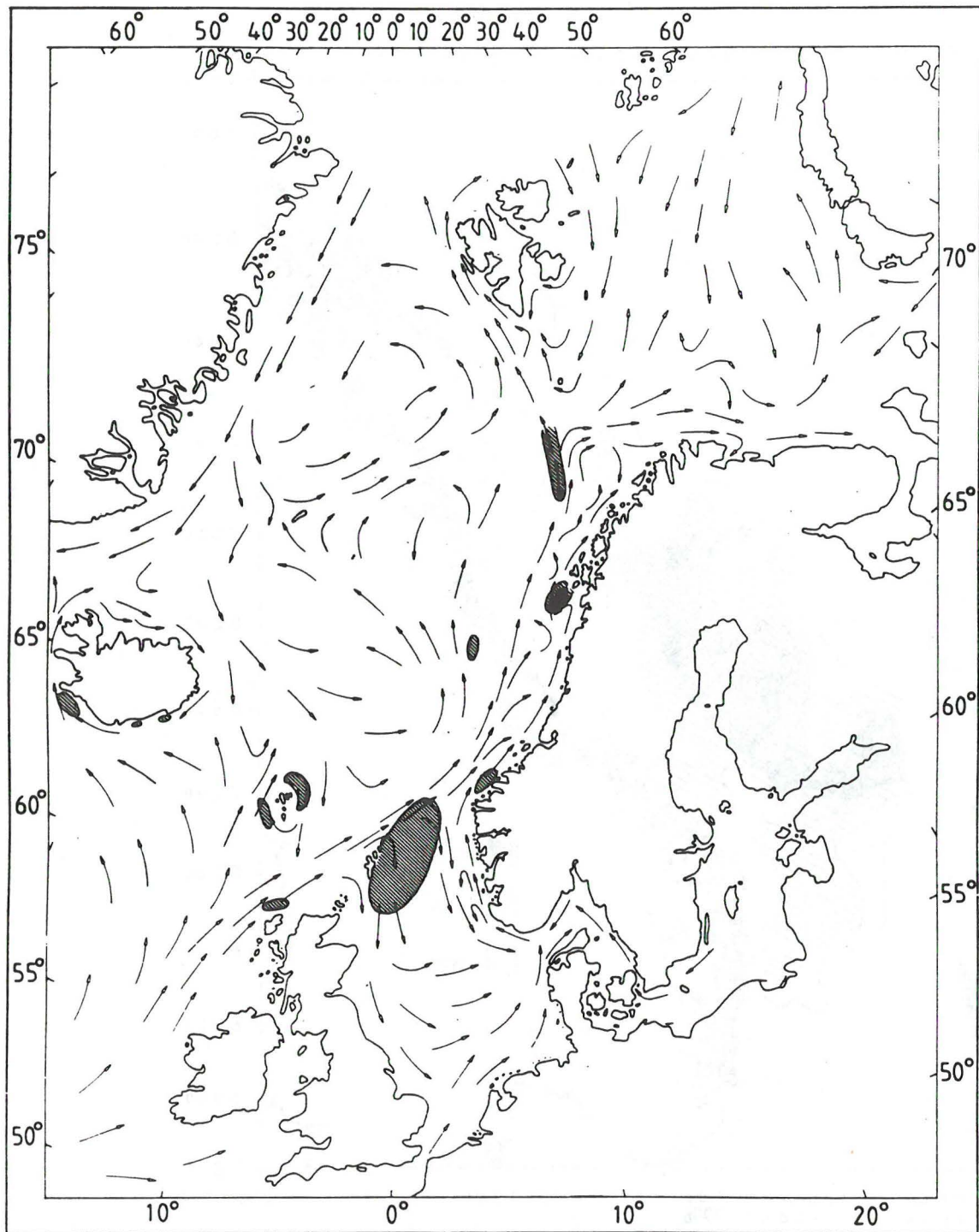
Etter at bestanden var nede på et minimum, mindre enn 100 000 tonn, har den vist en økende tendens og var i 1991 oppe i 250 000 tonn (Ressursoversikt 1992, HI). Det ble samme år fisket 26 000 tonn.

Hysen har som beskrevet for seien sitt viktigste beiteområde i Barentshavet og vandrer mot sør for å gyte langs den norske kontinentalsokkelen. Hysen gyter på ennå dypere vann enn seien, helt ned mot 700 m i Atlantisk vann med temperaturer mellom 4 og 6°C (Solemdal *et al.* 1989). Gytingen skjer i april-mai og der er to viktige gytefelt, ett utenfor Møre og et annet vest for Tromsøflaket, der det siste er det viktigste (Fig. 47, Solemdal *et al.* 1989). Etter gyting finnes eggene i de øvre vannlag, men på grunn av en relativt spredd gyting er det ikke registrert tette konsentrasjoner av egg eller larver av hyse i havet. Hyseyngel større enn 2-3 cm kan derimot finnes i tette slør (Fossum & Øiestad 1992). I juli har det meste av hyseyngelen drevet av sokkelen utenfor Møre og Nordland. Tyngdepunktet i fordelingen finnes nå vanligvis over Tromsøflaket (Fig. 48).

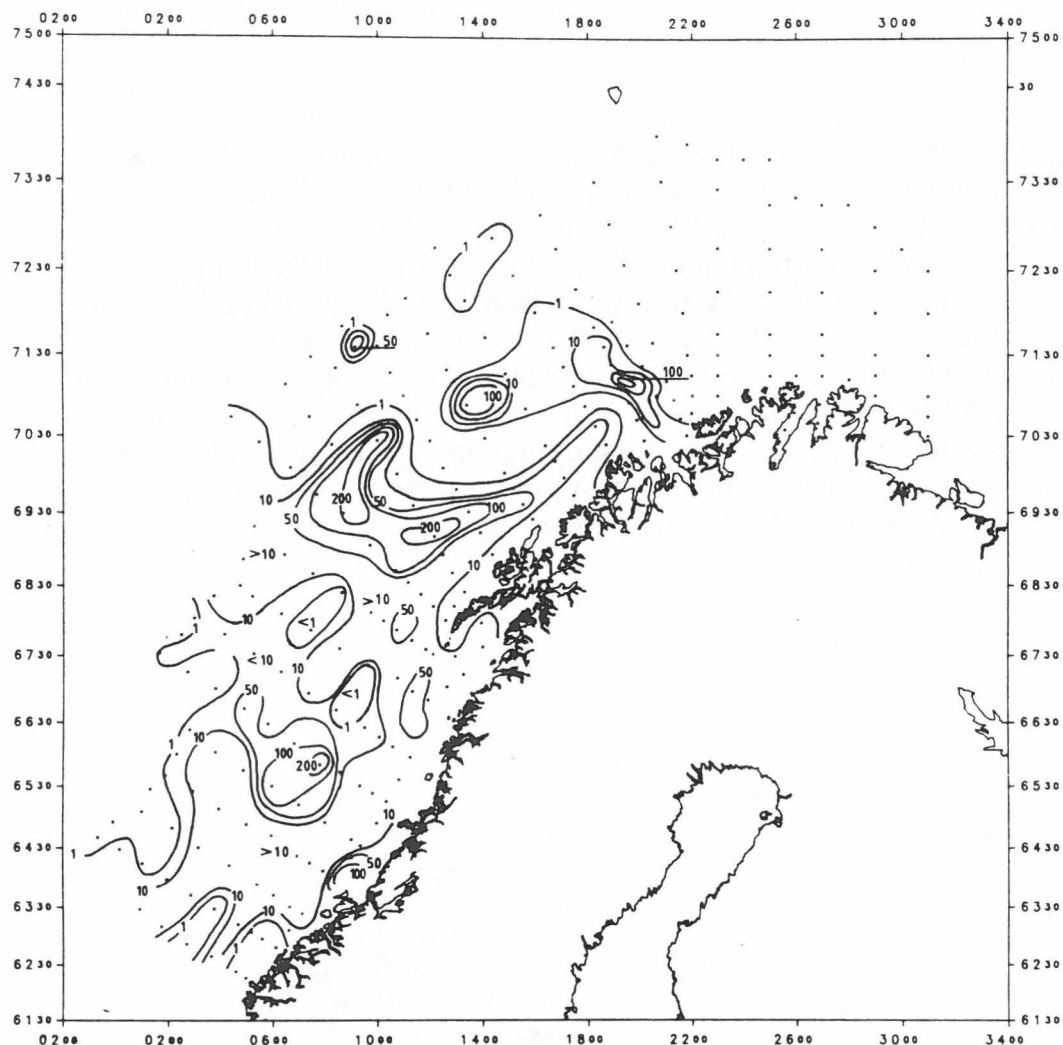
Det har vist seg at til samme tid om sommeren er hyseyngelen fanget utenfor Møre mye større en hyseyngelen på Tromsøflaket. Dette tilskrives at en stor del av hyseyngelen langs norskekysten gytes på et tidligere tidspunkt av gytebestander lenger sør (Fig. 47). Det antas således at der er en import av hyseyngel tilsvarende den som er beskrevet for sei yngel (Fossum & Øiestad 1992).



Figur 46. Fordeling av seiyngel i april-mai 1986, og stasjonsnett. (Etter Bjørke & Sætre 1990).



Figur 47. Gyttefelt for hyse i Nordøst-Atlanteren. (Etter Bergstad et al. 1987).



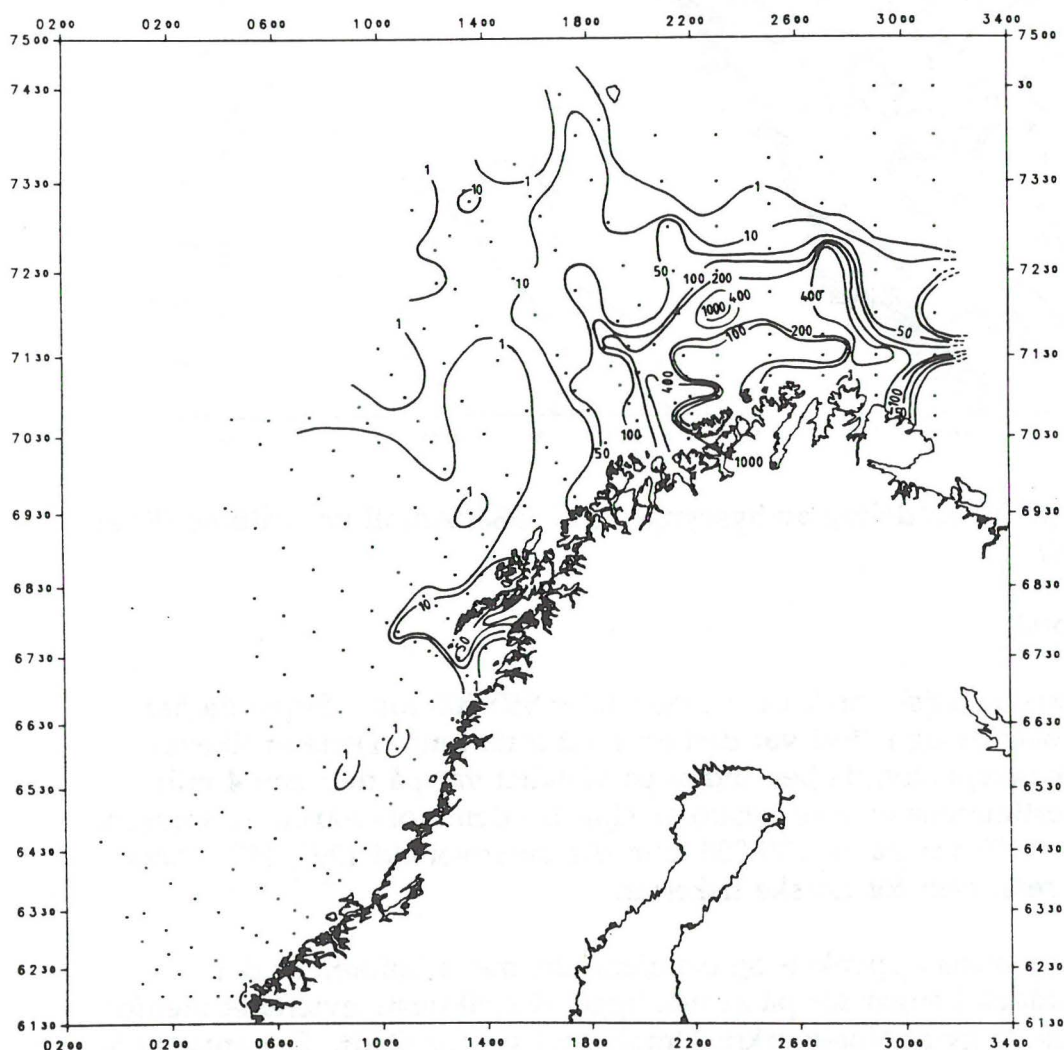
Figur 48. Eksempel på fordeling av hyseyngel. Juli 1988. Antall pr. tråltime (Etter Bjørke *et al.* 1989).

Norsk-arktisk torsk

Bestanden av Norsk-arktisk torsk var i 1988 under 850 000 tonn. Siden da har bestanden vært økende og i 1991 var den over 1.2 mill. tonn. Dette er likevel lavt i et historisk perspektiv, da bestanden på 40-tallet var på mer enn 4 mill. tonn. I bestandsestimatene er ikke kysttorsk skilt fra den Norsk-arktiske torsken. Totalfangsten for 1991 var på ca. 230 000 tonn (Ressursoversikt 1992, HI). Torsk er den viktigste ressursen for norske fiskerier.

Barentshavet er torskens oppvekst- og beiteområde, mens Lofoten er det viktigste gyteområdet. Lenger sør på kysten ligger det viktigste gytefeltet utenfor Møre, men enkelte år gyter Norsk-arktisk torsk også sør for Stadt. Det antas at 5-20% av bestanden gyter sør for Lofoten, og at fisk som har gytt på Møre ett år gjerne vender tilbake. Trolig kommer mye av skreien som gyter på Møre fra beiteområder langt vest, Bjørnøya-Spitsbergen (Sætre & Bjørke 1988).

I Lofoten gyter torsken over en 2 måneders periode med en gytetopp rundt 1. april. På Møre er gyteperioden trolig den samme (Sætre & Bjørke 1988). Gytingen på Møre skjer i hovedsak nær land og eggmengdene tynnes kraftig ut mot kanten av sokkelen (Sætre & Bjørke 1988). I Lofoten gyter skreien på ca. 100 m dyp i overgangen mellom kystvann og Atlantisk vann, ved rundt 40°C. Det meste av skreien gyter på innsiden av Lofoten, relativt nær land, men en varierende del av bestanden gyter på utsiden av Lofoten langs eggkanten (Fossum & Øiestad 1992). Størstedelen av larvene finnes i Vestfjorden og utenfor Vesterålen fram til slutten av mai (Ellertsen *et al.* 1990). I juli finner en at det meste av yngelen har forlatt sokkelområdene sør for Lofoten og tyngdepunktet i fordelingen ligger oftest over Tromsøflaket (Fig. 49; Bjørke *et al.* 1989). Både sei- og hyseyngel synes å ha en mer vestlig fordeling under den nordlige driften enn hva tilfellet er med torskeyngelen (Bjørke *et al.* 1989). Dette kan være en effekt av den omtalte importen av sei og hyse fra sørvestlige gytefelt, men kan også ha med at torskens gytefelt ligger nærmere land enn hva tilfellet er for sei og hyse.



Figur 49. Eksempel på fordeling av torskeyngel. Juli 1989. Antall pr. tråltid (Etter Bjørke *et al.* 1989).

Pelagisk fisk knyttet til øvre vannlag

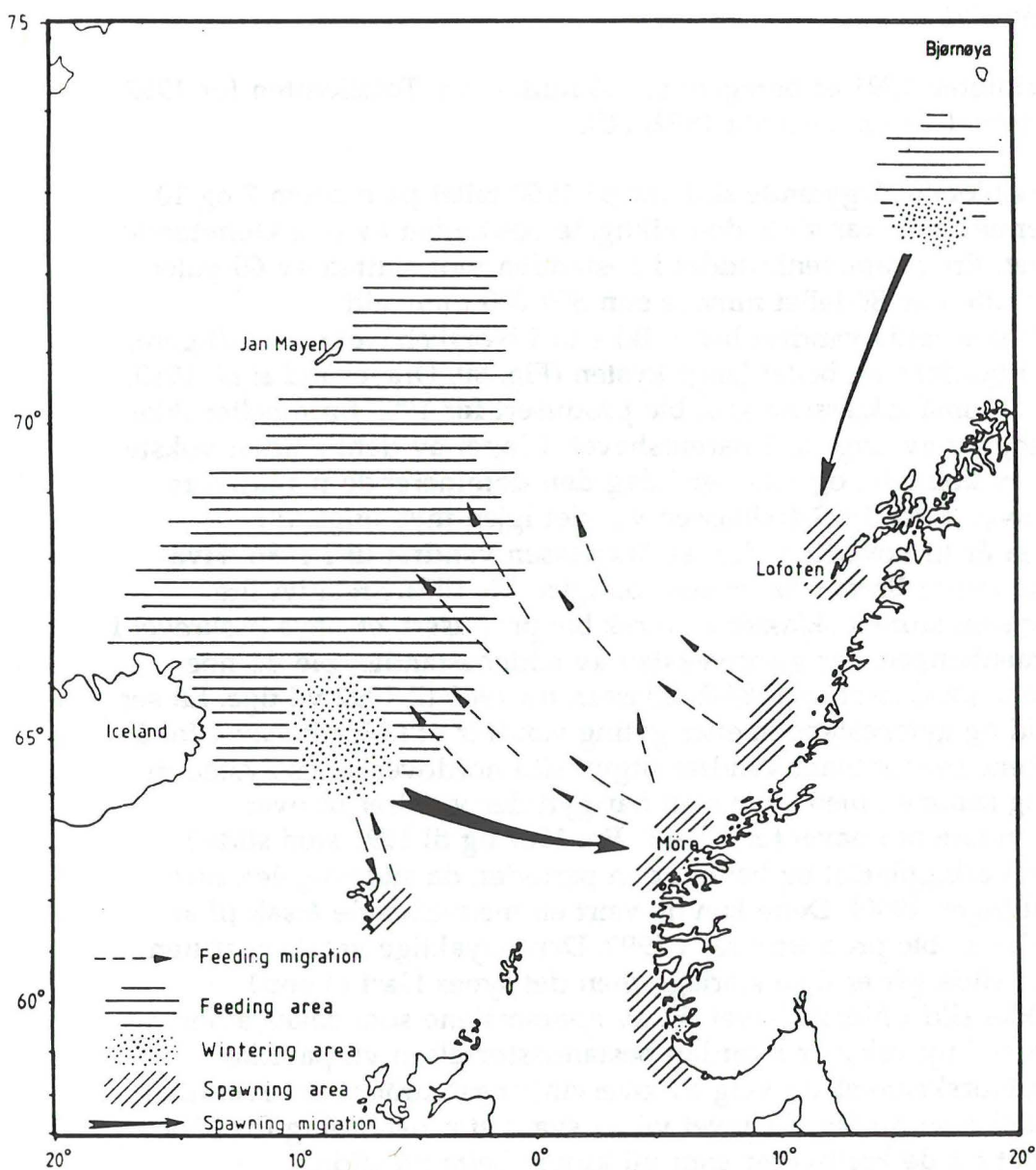
Norsk vårgytende sild

Gytebestanden vinteren 1991 er beregnet til 1.6 mill. tonn. Totalkvoten for 1992 er satt til 78 000 tonn (Ressursoversikt 1992, HI).

Gytebestanden av Norsk-vårgytende sild var på 1950-tallet på mellom 7 og 10 mill. tonn. På denne tiden var silda den viktigste bestanden av planktonetende fisk i Norskehavet. Etter sammenbruddet i bestanden mot slutten av 60-tallet var det fram til slutten av 80-tallet mindre enn 500 000 tonn sild i gytebestanden. Denne silda vandret heller ikke ut i Norskehavet som tidligere, men overvintret i fjordene og beitet langs kysten (Fig. 50, Dragesund *et al.* 1980, Røttingen 1990). De små årklassene som ble produsert før 1983 førte heller ikke til vesentlige mengder av ungsild i Barentshavet. I løpet av denne tiden vokste trolig bestanden av kolmule, og arten er i dag den dominerende planktivore fisken i Norskehavet. Etter 1983-årsklassen var det igjen mye ungsild i Barentshavet noen år til hovedtyngden av årsklassen vandret ut i 1986. Hva som hendte årene etter i Barentshavet som da igjen ble tilført relativt lite ungsild, samtidig som store årsklasser av torsk ble produsert, er nøye beskrevet i flere andre sammenhenger. For gjennveksten av sildebstanden ble de noe sterkere årsklassene produsert av 1983-årsklassen fra 1988 til 1992 viktige. En ser nå at både ungsild og gytebestanden etter gyting vandrer ut i Norskehavet for å beite. Fra gytefeltene sør for Stadt vandrer utgytt sild nordover langs kysten til Møre der de trolig sammen med silda som har gytt der vandrer ut over Vøringplataet og videre ut i havet for å beite. Fra 1987 og til 1991 stod silda i nordlige deler av Vøringplataet og beitet i den perioden da sildeyngelen drev forbi (Fig. 51; Røttingen 1990). Dette kan ha vært en medvirkende årsak til at ingen sterke årsklasser ble produsert før i 1991. Den nøyaktige vandringsruten og hvor langt vest silda går er ikke klarlagt, men det synes klart at ennå overvintret det ikke sild i Norskehavet. Et av spørsmålene som søkes avklart nå når bestanden er i ny vekst er hvordan bestandsstørrelsen vil påvirke vandringsruten i Norskehavet og valg av overvintringsområde. En eventuell framtidig stor sildebestand i Norskehavet vil ha svært stor betydning for både planktonsamfunnet og de karnivorer som vil kunne beite på silda.

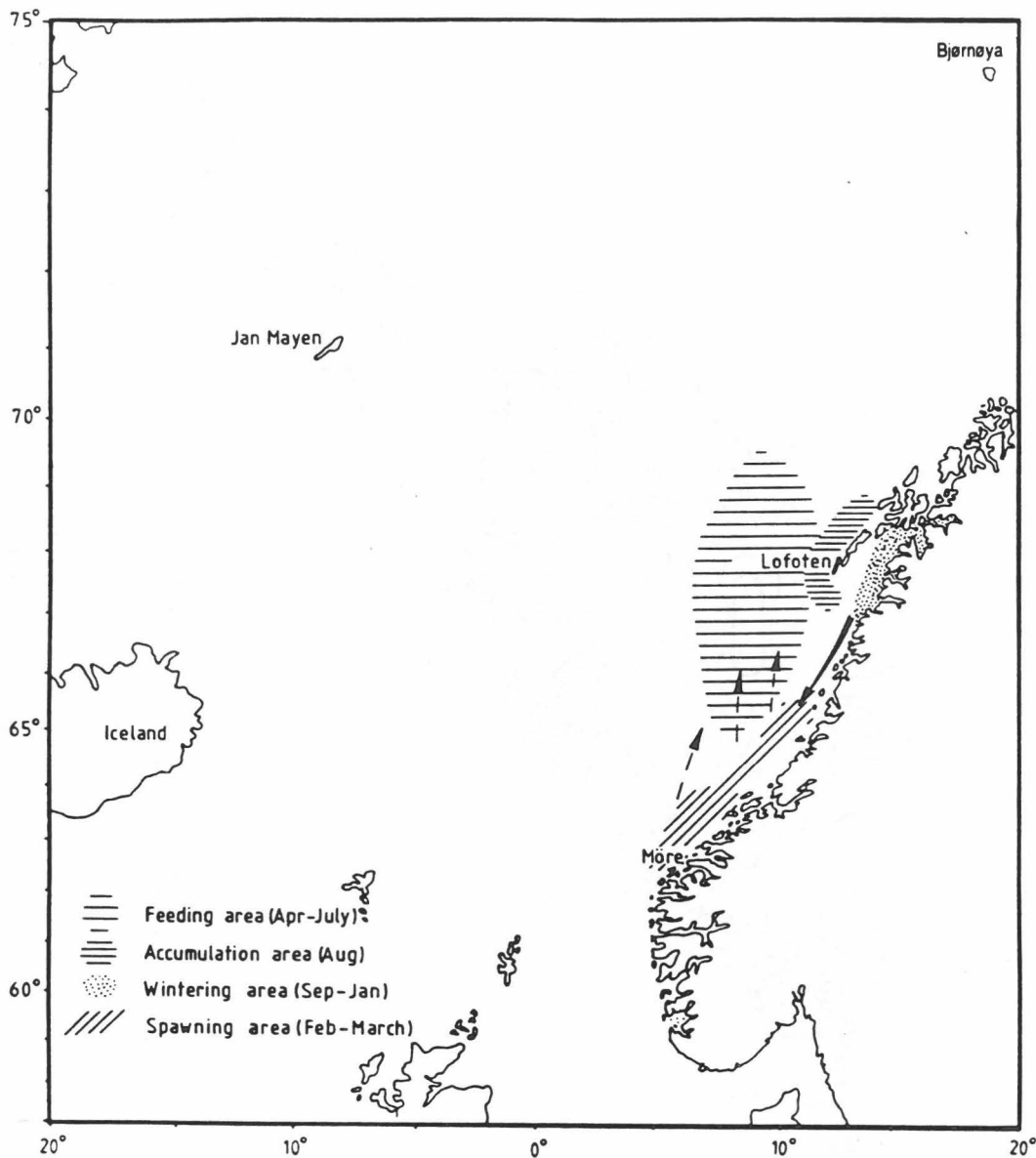
Da sildebstanden ennå var på et høgt nivå fra 1950 til 1962 ble beitevandringen fulgt av russiske forskere. De kartla planktonproduksjonen i Norskehavet og fant at den biologiske våren, formeringen hos dyreplanktonet, spredde seg som et belte fra sørøst mot nordvest. Silda vandret i samme periode ut fra gytefeltene og ved å følge denne bølgen av økt produksjon kunne silda til enhver tid være i de områder som hadde høyest biomasse av de byttedyr den foretrekker (i hovedsak eldre stadier av raudåte). Beitevandringen gikk fra det varme Atlantiske vannet, inn i områder med blandingsvannmasser og ble ikke avsluttet før silda nådde polarfronten (Pavshikov & Timokhina 1972).

Plasseringen av sildas gytefelt har variert gjennom historien (Dragesund *et al.* 1980). Feltene utenfor Møre har dog vært de mest stabile (Sætre & Bjørke 1988).



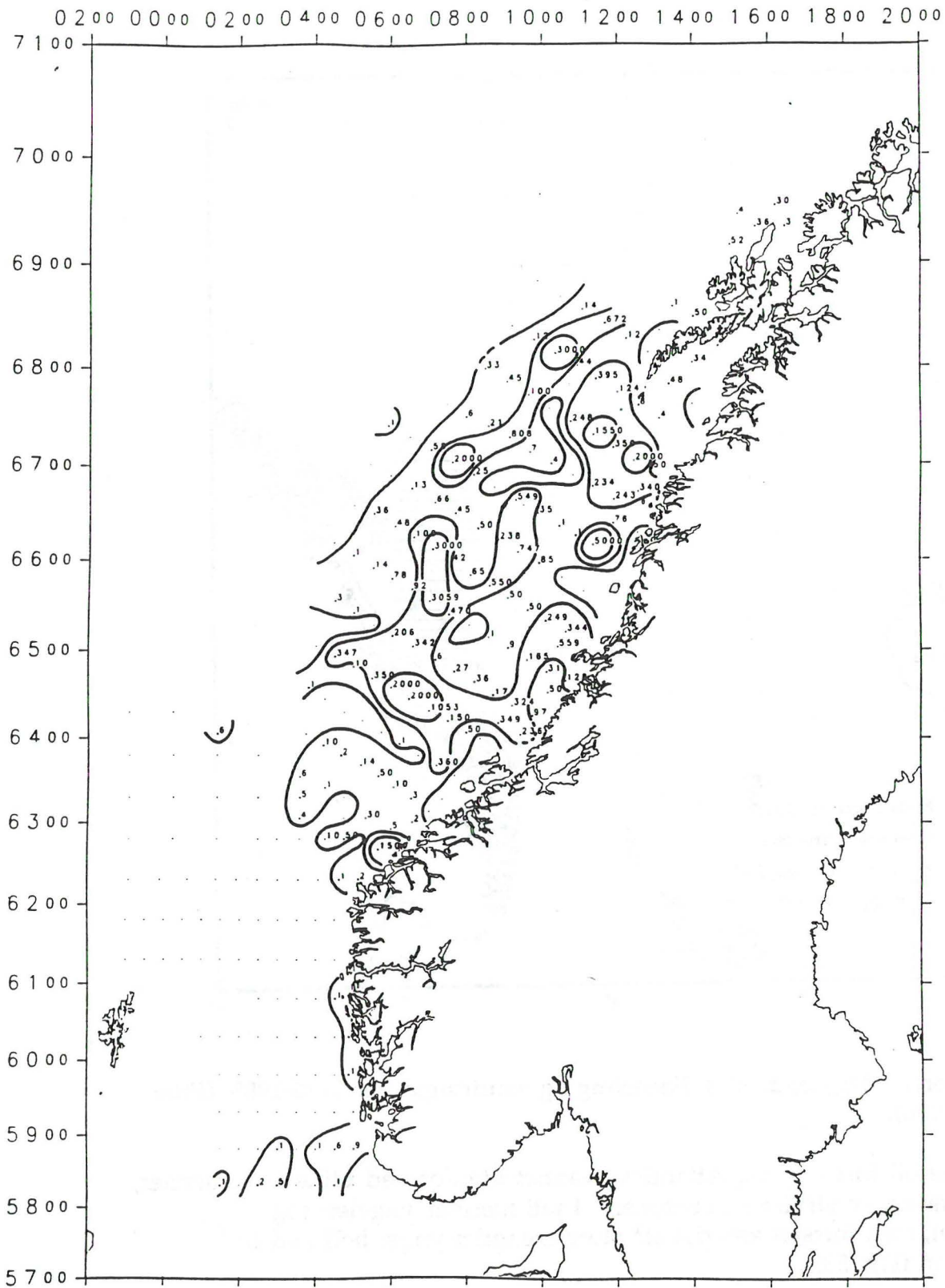
Figur 50. Norsk vårgytende sild. Fordeling og vandringsruter før 1970. (Etter Røttingen 1990).

I de senere år har også feltene utenfor Karmøy blitt stadig viktigere, og det har helt siden før sammenbruddet i sildebestanden vært en viss gyting utenfor Lofoten. Hovedgytingen på Mørefeltene finner sted de første ukene av mars. De fleste larvene klekkes i tiden 20. til 30. mars (Sætre & Bjørke 1988). De yngste larvene fra Mørefeltet er i hovedsak fordelt over sokkelen. I mai er larvene spredd nordover langs kysten fra Møre til Lofoten, og en finner høye tettheter langt fra land (Fig. 52). Selv om hovedtyngden av larvene drifter med kystvannmassene nordover fra gytefeltene (Sætre & Bjørke 1988), vil en del

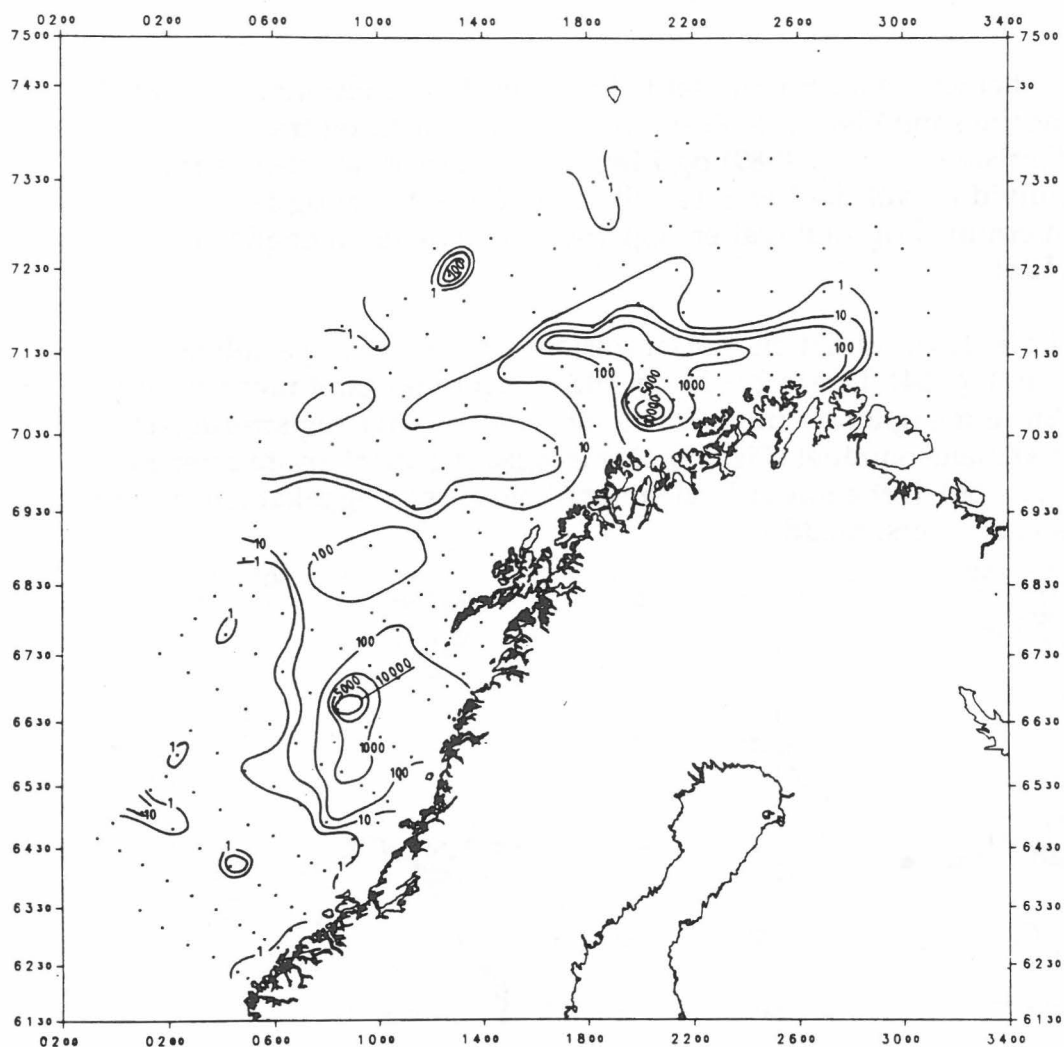


Figur 51. Norsk vårgytende sild. Fordeling og vandringsruter 1986-1988. (Etter Røttingen 1990).

larver kunne bli ført ut i det Atlantiske vannet utenfor ved ulike mekanismer, f. eks. avsnøring av virvler i frontsonen. I juli nærmer yngelen seg Barentshavet, men fortsatt kan det stå store mengder yngel helt ned til Haltenbanken (Fig. 53).



Figur 52. Eksempel på fordeling av sildelarver/yngel. April-mai 1992. Antall i trålhål á 1.5 nm. (Etter H. Senneset HI, intern toktrapport).



Figur 53. Eksempel på fordeling av sildeyngel. Juli 1988. Antall pr. tråltime (Etter Bjørke *et al.* 1989).

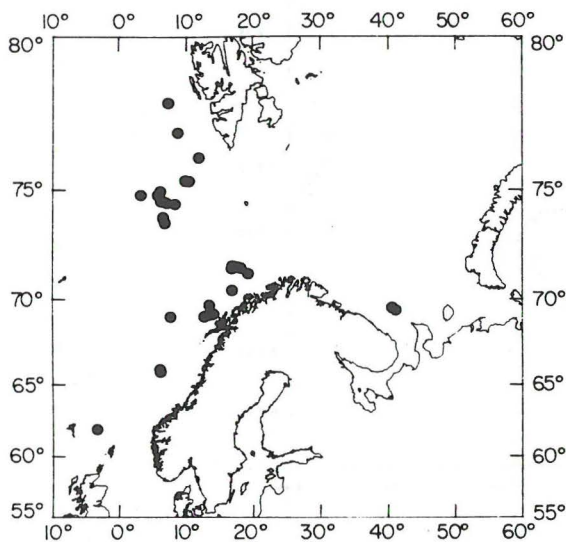
Makrell og laks

Makrellen gyter i Nordsjøen og sør-vest av Irland, og den Atlantiske laksen gyter i norske elver. Ingen av artene er å finne i Norskehavet før etter at de har nådd en alder av 1-2 år. For disse artene er altså Norskehavet og de norske sokkelområdene et beiteområde for bestandene først etter yngelstadiet. Laksen er den av artene som tradisjonelt går lengst mot nord og vest, men i de senere år med relativt høye temperaturer i Norskehavet er også makrellen observert nord til 73° N (Holst & Iversen 1992).

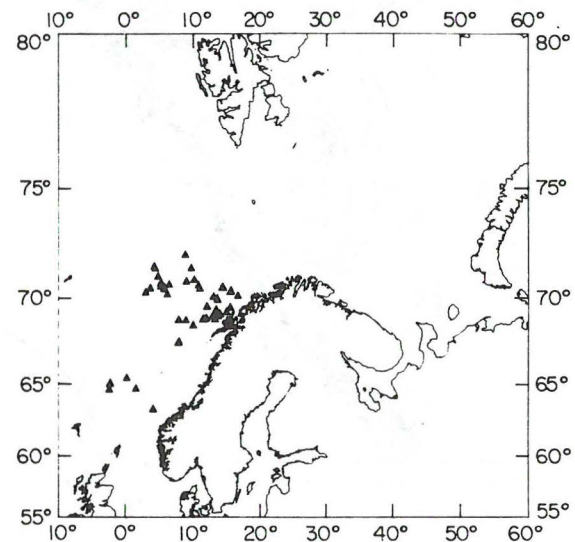
8. HVAL

Denne delen er i helhet hentet fra Sundet (1991). Utredningsområdet er antatt å være del av vandringsområdet til de fleste hvalarter på tur til og fra Barentshavet (Christensen *et al.* 1989) og i løpet av sommermånedene har opptil 10 000 individ av voksne hvalarter tilhold i Norskehavet og i Barentshavet. Spermhval og finnhval er registrert i betydelige mengder i utredningsområdet.

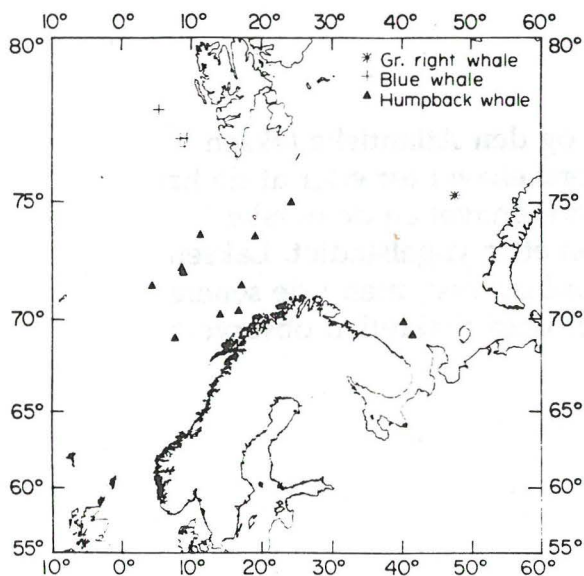
Sommeren 1989 ble det observert en konsentrasjon (ca. 1000) av spermhval nordvest av Møre (Fig. 54). Denne hvalarten ble tidligere fangstet utenfor Møre og Vesterålen. Store mengder av finnhval ble observert under registreringstokt i 1987-1989 i det aktuelle området (Fig. 55). Det er også registrert andre arter av hval i området (Fig. 56). Det antas at hvalene oppholder seg i eggakanten på jakt etter mat (Christensen pers. medd.).



Figur 54. Observasjoner av finnhval i juli 1989. (Etter Christensen *et al.* 1992).



Figur 55. Observasjoner av spermhval i juli 1989. (Etter Christensen *et al.* 1992).



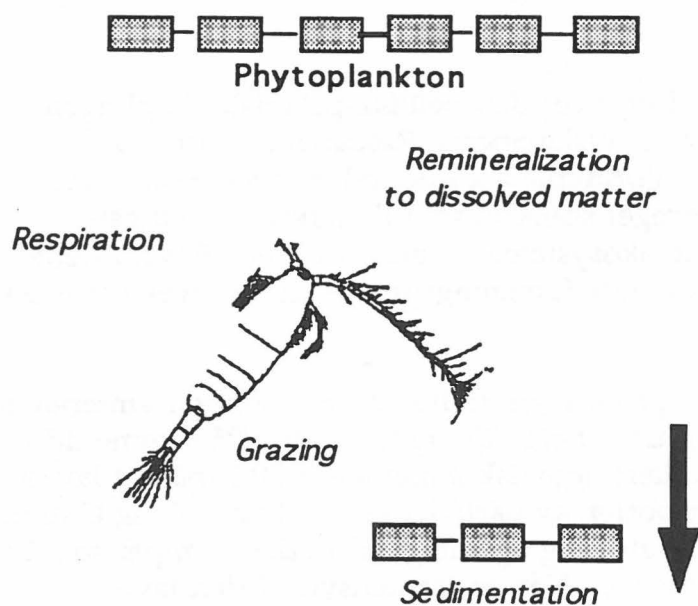
Figur 56. Observasjoner av andre hval i juli 1989. (Etter Christensen *et al.* 1992).

9. KOPLINGEN MELLOM DET BENTHISKE OG PELAGISKE ØKOSYSTEMET

Generelt

Hovedkilden for partikulært biogent materiale for de oseanisk pelagiske og bentiske økosystemene er primærproduksjonen av planteplankton. Størrelsen på denne produksjonen så vel som sammensetning og fordeling av de planktonorganismer som inngår i produksjonen kan variere, avhengig av et områdes fysiokjemiske og biologiske egenskaper og i forbindelse med større variasjoner i havklimaet. Lys, sesongavhengig stabilitet og strømninger i vannmassene er tre fysiske faktorer som sterkt påvirker planteplankton-samfunnet. De to siste kan endre seg raskt fra f.eks. sokkelen til åpne havområder langs norskekysten og ut fra vindforholdene. Biologiske nøkkelfaktorer som påvirker strukturen av planteplanktonbestander er selektiv beiting fra dyreplankton og den påfølgende produksjon av fekalt materiale og resirkulering av næringsstoffer. Dessuten er skjebnen til det biologiske materialet i vannsøylen avhengig av de samme faktorene. I hovedsak er det tre mulige veier det biologiske materialet kan ta - trofisk overføring av materiale innen næringskjeden via beiting, remineralisering av materialet til oppløste komponenter og sedimentering av materiale som ikke blir nyttiggjort i vannsøylen (Fig. 57).

Sedimentering er en viktig koplingsprosess mellom pelagiske og bentiske systemer. Bentisk remineralisering og blanding eller oppstrømning av vannmasser et viktig ledd i tilbakeføringen av materiale til det pelagiske systemet. Andre viktige faktorer som kopler disse to systemene er aktivt migrerende plankton inkludert meroplankton og hyperbenthos, likeens trofiske interaksjoner som demersal fisk som ernærer seg på bunnen og filtrering av bentisk makrofauna.



Figur 57. Skjebnen til den pelagisk biomassen, en prinsippskisse.

Fjorder og sokkel

Det har vært foretatt lite forskning mht. den bentiske-pelagiske koplingen i fjorder og på sokkelen utenfor Møre og Nordland. Innledende undersøkelser hvor en målte sedimentering på sokkelen nær Møre i 1990 ga ikke pålitelig informasjon om sedimentering i området. Imidlertid kan vi fra undersøkelser med sediment-feller i fjorder og poller på sørlandskysten (Wassmann 1984, Skjoldal og Wassmann 1987) og fra nord-Norge (Lutter et al. 1989, Noji et al., manuskript) ane visse mønster i koplingen mellom disse systemene.

I mange fjorder vil økt ferskvannsavrenning og inntrenging av atlantisk vann føre til en rask utvikling av planteplanktonbestandene om våren, som beskrevet tidligere. Hele denne nye produksjonen kan ikke konsumeres av dyreplanktonet, og en kan forvente en omfattende sedimentering av planteplanktonceller og detritus fra planteplanktonet. Siden næringstilførselen til den eufotiske sonen i fjordene kan fornyes via oppstrømning og avrenning, kan en forvente at denne omfattende sedimenteringen pågår gjennom hele våren og sommeren. Sedimenteringsrater fra den eufotiske sonen kan være flere hundre mg C m⁻²d⁻¹.

På sokkelen er primærproduksjonen hovedsakelig styrt av en vind-drevet haloklin nær overflaten (se avsnitt om planteplankton). Denne produksjonen sedimenterer delvis til bunnen, og kan være den viktigste tilførselen til bunnen i løpet av året. Planteplanktonbestandene og sedimenteringen kan bli supplert av bestander som driver ut fra fjordene om våren. Lokal topografi påvirker strømmønsteret langs sokkelen utenfor midt-Norge, dette kan gi opphav til avgrensede områder med sin egen primærproduksjon, akkumulering av biomasse og sedimentering. For eksempel kan en knytte en øket sedimentering til småskala virvler og fronter, som igjen kan gi et rikt bentisk økosystem.

Åpne atlantiske vannmasser.

Den mest omfattende undersøkelsen over den bentisk-pelagiske koplingen utenfor midt-Norge ble utført av det tyske Special Research Project 313 (Universitetet i Kiel) på eller nær Vøringplatået i perioden 1985-1990. I det følgende er beskrevet et sesongpreget scenario som illustrerer koplingen mellom det pelagiske og bentiske økosystemet i perioden 1986-1988 fra dette området, slik det er rapportert fra dette forskningsprosjektet (en oversikt er gitt i Kaartvedt et al. 1991).

Pelagialen er et system med liten produksjon tidlig på året. Sent på vinteren er primærproduksjonen på et minimum, f.eks. 15 mg C m⁻²d⁻¹. På samme tid er også konsentrasjonene av partikulært organisk materiale (POM) på sitt laveste. Til tross for at den vertikale transporten av partikler er lav, f.eks. 7 mg C m⁻²d⁻¹ på 500 meters dyp, er den likevel betydelig og kan gi sekundære topper som kan inneholde diatoméskall og fragmenter. Når en tar hensyn til den lave produksjonen sent på vinteren er størrelsen på denne sedimenteringen ved første øyekast forbausende. Imidlertid er ikke bestandene av dyreplankton i

overflatelagene fullt utviklet på dette tidspunkt. Til tross for at en populasjon av aktivt beitende kopepoder (*Calanus finmarchicus*) spiser mesteparten av det planteplanktonet som er produsert, er det nettverk av organismer som nyttiggjør seg POM ikke så effektivt som senere på året. I forhold til konsentrasjonen av POM i vannmassen vil en stor del av de organiske partiklene på denne måten ikke bli resirkulert i vannsøylen. Dette materialet sedimenterer. Høye konsentrasjoner av mikroskopiske fekale partikler indikerer at små dyreplanktonorganismer eller gelantinøst plankton i midlere dyp ernærer seg av dette sedimenterende materialet.

Gyting og utvikling av *Calanus finmarchicus* -bestandene, inkludert nauplier, kopepoditter og voksne strekker seg til sent på våren (Kap. 5). Mesteparten av den økte primærproduksjonen (beregnet til $500 \text{ mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$), som er dominert av små nakne flagellater, små diatoméer og coccolithophorider, blir derfor effektivt utnyttet av dyreplanktonet. Det er en nær forbindelse mellom autotrofe og heterotrofe organismer. Selv om bestandene av planteplankton øker, vil mesteparten av deres biomasse omdannes til fekalpartikler og fekalt detritus. Sedimenteringen er noe større enn sent på vinteren, men lav i forhold til den sterkt økende veksten av planteplanktonbestandene. På grunn av de svært høye konsentrasjonene av kopepoder i overflatelagene (max. over 50 mg C m^{-3} *C. finmarchicus*) vil sannsynligvis den viktigste faktoren som begrenser sedimenteringen sent på våren være den beiting og resirkulering som utføres av *C. finmarchicus*.

Om sommeren vil mesteparten av den nye generasjonen av *C. finmarchicus* kopepoditt-stadiumV (CV) vandre ned til midlere dyp for å overvintre i en tilstand av diapause. På dette tidspunkt er bestanden av planteplankton, som nå hovedsakelig består av større flagellater, fortsatt ganske stor. En omfattende nedvandring bryter forbindelsen mellom de autotrofe og heterotrofe organismene, noe som fører til en øket sedimentering. Fragmenteringen av fekale partikler skjer ikke i så stor grad pga reduksjonen i dyreplanktonbestandene. Dette gir en puls av fekale partikler og fekalt detritus til sedimentene, noe som gir en rask respons i den bentiske aktiviteten (Graf 1989).

Dyreplanktonet i midlere dyp kan i enkelte tilfeller gi opphav til en økning i størrelsen av det synkende materialet, ved filtrering kan de f.eks. ernære seg på mikroskopiske partikler, ikke fordøyet materiale vil pakkes sammen i større fekalpartikler. Disse hurtig synkende fekale partiklene vil kunne påskynde sedimenteringen.

Ettersom bestandene av herbivore kopepoder i overflaten avtar, vil populasjonene av protozoer vokse. Dette kan skyldes den reduserte beitingen på protozoer og en hurtig vekstrate. Sedimenteringen er nå på et maksimum for året, f.eks. omkring $25 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ på 500 meters dyp, hvilket kan indikere at disse små heterotrofe organismene ikke utnytter POM så grundig som de større herbivore planktonorganismer. Metazooplankton (f. eks. Sasaki *et al.* 1988), protozoer (f.eks. Frost 1987) og bakterier (f. eks. Cho og Azam 1988, Hagstrøm *et*

al. 1988, Karl *et al.* 1988) i midlere dyp er i stand til å utnytte en stor del av det sedimenterende materialet om sommeren.

Mindre næringskonkurransen fra herbivoren *C. finmarchicus* i de øvre vannlagene og en mulig redusert predasjon fra disse kopepodene på små juvenile stadier av andre herbivorer (rapportert for *Neocalanus cristatus* av Green og Landry 1988), fører til en rask vekst i bestandene av pteropoden *Limacina retroversa* sent på sommeren. Disse forekommer i store konsentrasjoner nær overflaten, f.eks. over 300 000 individer m⁻² i de øvre 25 meter. Enkelte år kan denne veksten dø ut allerede i juni (Wiborg 1955). Forholdene sent på sommeren favoriserer en rask vekst av *L. retroversa* i forhold til den del av bestanden av *C. finmarchicus* som fortsatt befinner seg i overflatelagene. Årsaken til dette kan være evnen *L. retroversa* har til å samle opp meget små partikler vha. et slimet slør. I regenererende systemer, som overflatelagene på Vøringplatået på sensommeren, er de typiske planteplanktonorganismene små (Margalef 1978, Smetacek 1988). Med et gjennomsnitt på ca. 320 mg m² d⁻¹ var primærproduksjonen omtrent som våren 1986. Sedimenteringsratene er lavere enn i perioden etter at *C. finmarchicus* har foretatt sin ontogenetiske nedvandring mot dypet, og med en rate på ca. 10 mg C m⁻² d⁻¹ på 500 meters dyp er sedimenteringen kvantitativ lik den en har sent på våren. En viktig komponent i sedimenteringen er aragonitt fra pteropod-skallene, denne synker raskt og fører store mengder uorganisk karbon til de dypere vannlagene. Mukøse aggregater som stammer fra pteropodene er også vanlige i det sedimenterende materialet. På sedimentoverflaten på Vøringplatået sent i august ble det observert aggregater som var lik i størrelse og utseende med aggregater fra sedimentfeller og fra eksperimenter. På overflaten av aggregatene ble det ofte observert detritus, noe som viser deres klebrige karakter (P. Jensen, pers. medd.). Dette ble funnet på samtlige 15 undersøkte sedimentkjerner (det ble benyttet en "multicorer" hvor overflaten av sedimentet forblir uforstyrret). Den vanligste skjebnen for disse aggregatene synes derfor å være sedimentering til store dyp.

Sedimenteringen tidlig på vinteren ble undersøkt to år, med svært forskjellig resultat. Sedimenteringen var langt større i 1987 enn i 1986. I 1987 kan relativt store mengder POM ha unngått resirkulering og respirasjon, og sedimentert. Tilstedeværelsen av et moderat antall diatoméskall og rester i sedimentfeller i november støtter opp under denne forklaringen. Imidlertid ble det funnet få intakte fekalpartikler i sedimentfellene, dette viser at det fortsatt foregikk en omfattende coprorhexy. Mengden *Oithona spinirostris* et stykke under overflatelaget kan være en viktig faktor i denne prosessen. Vintersituasjonen i 1986 var svært forskjellig. Undersøkelser av sedimentert materiale med mikroskop viste at foraminiferer og radiolariaer må ha vært vanlige i november-desember, dette viser sekundære maksima i sedimentering av deres faste kroppsdeler. Tilførselen av mikroskopiske fekalpartikler var også relativt stor, noe som indikerer en aktiv beiting av protozoer i midlere dyp. Svært store tilførsler av *L. retroversa*-skall ble målt i november 1986. Denne pteropoden er begrenset til overflatevannmassene i Atlanteren (Østvedt 1955). På denne måten ernærte heterotrofe metazooplanktoniske pteropoder seg i overflatelaget

mens protozoer tok for seg av partiklene i midlere dyp (muligens også nær overflaten) tidlig på vinteren 1986. POM-utnyttelsen innenfor et nettverk av dyreplanktonorganismer var ganske virksom vinteren 1986 og den vertikale sedimenteringen lav i forhold til det følgende året.

10. BENTHOS

Generelt

Bentalen eller havbunnen er karakterisert av remineralisering av organisk materiale vha bakterier og bentisk fauna og er derfor et viktig område for regenerering av næringsstoffer (Wassmann 1986). Hastigheten på denne bentiske remineraliseringen avhenger av en rekke faktorer inkludert egenskapene til de remineraliserte materialene, næringstilgangen, fysiske faktorer som redox-potensialet, pH-tilstanden i sedimentene og biologiske faktorer som den bentiske artssammensetningen, tetthet og fysiologisk aktivitet.

Mht. mattilførsel avhenger de bentiske områdene under den eufotiske sonen, dvs. mesteparten av havbunnen, direkte av det overliggende pelagiske økosystemet. Havbunnens og kystens topografi innvirker på strømmene som inneholder matkildene, dvs. planktonet. Derfor må topografien påvirke den bentiske aktiviteten. Siden utviklinegn av plante- og dyreplanktonet i boreale områder er svært sesongavhengig, vil både kvaliteten og kvantiteten av de sedimenterende partiklene gjennomgå en endring bundet til sesongen (f.eks. Bathmann *et al.* 1987, Noji 1991a). Pga disse sesongmessige mønstrene i kvalitet og kvantitet av det bentiske næringstilskuddet, kan en forvente en sesongpreget "bioturbation" (nedgraving av sedimentert materiale under sediment-overflaten) og metabolsk aktivitet i benthoset (f.eks. Jumars og Wheatcroft 1989). Dette vil igjen påvirke remineraliseringen av det sedimenterte materialet.

Benthos vil spille en særlig rolle i områder hvor sedimentene er blitt forstyrret av naturlige og antropogene årsaker, f.eks. stormer og bunntråling. Det er blitt vist at visse bentiske organismer raskt kan rekolonisere slike forstyrrede sedimenter og dermed gjenopprette gunstige betingelser for andre organismer (Noji og Noji 1991).

Etter hvert som interessen øker for sedimenteringsprosessene, den biologiske pumpen, CO₂ og karbonsyklusene, klimaendringer og marin biogeografi, vil det være av økende betydning å forstå de bentiske prosessene og hva som skjer med det sedimenterte materialet. Benthos eller den levende komponenten i sedimentene er et viktig forbindelsesledd mellom det som er produsert i vannsøylen og det som avleires i sedimentene, dvs. mellom planktologiske og geologiske prosesser. Benthoset kan påvirke sedimentet på flere måter, bl.a.:

- forbruk av organisk materiale og overføring til varme og CO₂
- forbruk av organisk materiale (inkl. toksiner) og opptak av dette i kropps og skjelett (skall) -vev
- frigjøring av næringsstoffer, en viktig kilde for planktonproduksjon
- produksjon av karbonat (skall)
- graving i sedimentet kan føre materiale ned under sedimentoverflaten, dette kalles "bioturbation"

Siden de bentiske organismene påvirker det som er avleiret i sedimentet, vil de sterk berøre de geologiske informasjoner slik disse er nedfelt i stratifiserte sedimentkjerner. Derfor vil kjennskap til bentiske prosesser i et havområde være til stor hjelp når en skal forstå prosesser som er relatert til klimaendringer i regionen.

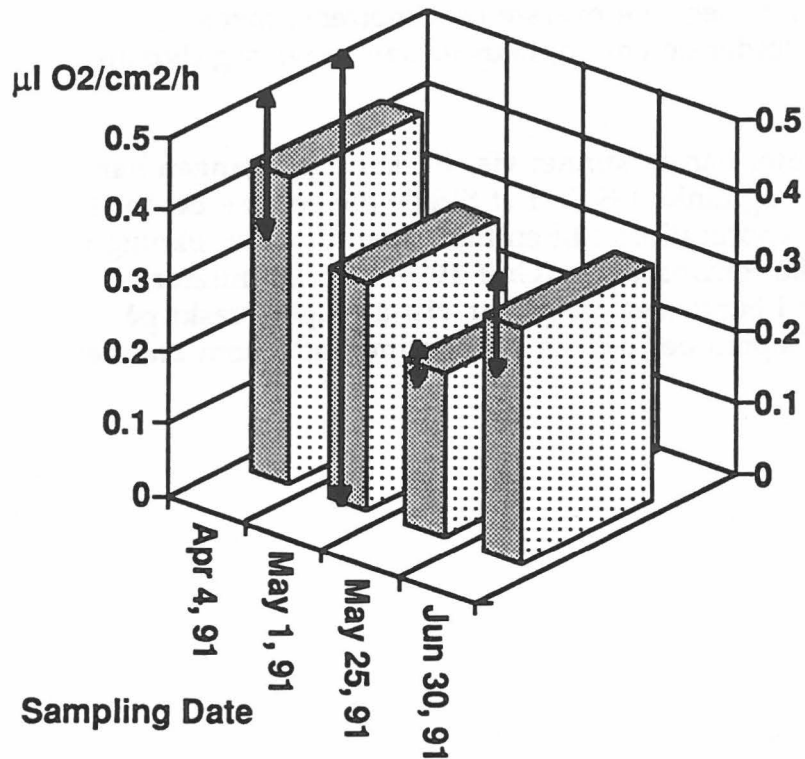
Andre funksjoner hos benthoset inkluderer:

- næringskilde for fisk
- forbedrer forstyrret havbunn, f.eks. sedimenter som har blitt utsatt og ødelagt av bunntål
- konsentrerer forurensende stoffer, f.eks. tungmetaller og PCB'er
- arter kan fungere som indikatorer på forurensning, på fysiske forstyrrelser og på normale biogeografiske grenser, f.eks. frontsystemer, havbasseng, saltholdighetsgradienter

Fjorder og sokkel

Betydningen av hyperbenthos (Brattegaard og Fosså 1991) er spesielt dokumentert i norske fjorder (f.eks. Kaartvedt et al. 1988). Dyr som er assosiert med aller avhengig av bunnen og som regelmessig beveger seg over denne defineres som hyperbenthos. Taxa som er godt representert i hyperbenthoset er amfipoder, mysider, isopoder, dekapoder og polychaeter (Fosså 1990). Det har vært påvist høy artsdiversitet og høy tetthet av organismer i hyperbenthoset, selv om det er svært vanskelig å oppnå et kvantitativt anslag over populasjonsstørrelsene. Det foregår både sesongavhengig og daglig migrasjon. Det kan være vanskelig å forutsi vilke arter som er dominerende i hyperbenthoset under terskeldypet i hydrografisk isolerte norske fjorder. Over terskeldypet, spesielt på grunne sandsedimenter, er visse amfipoder, mysider og dekapoder vanlige organismer i norske fjorder. Advective prosesser spiller en stor rolle mht. fordelingen av hyperbenthoset (Kaartvedt 1988).

Fem undersøkelser har rettet seg mot metabolske rater og aktivitet i benthoset i fjorder og på sokkelen utenfor Midt-Norge. Ut fra foreløpige resultater ser en at benthoset er rikt mht. biomasse, det viser en årlig syklus mht. metabolsk aktivitet og kan være en meget viktig konsument i det bentiske-pelagiske økosystemet. Figur 58 viser en tendens til redusert respirasjon i benthosamfunnet i perioden fra vår til sommer. Den høyeste utgangsraten er sannsynligvis resultat av en forhøyet sedimentering under og etter planteplanktonoppblomstringen på sokkelen.



Figur 58. Oksygenforbruk i benthossamfunnet i Breisunddjupet.

Atlantisk vann

Benthoset utenfor sokkelen i Midt-Norge kan deles i tre soner:

- 0-10 cm: et sterk blandet oksygenholdig lag som er karakterisert av omfattende "bioturbation" av polychaeter og sipunculoider.
- 10-17 cm: et overgangslag som inneholder lite oksygen.
- 17 cm og dypere: et grått historisk lag, anoksisk.

På Vøringplatået dominerer polychaeter fulgt av crustaceer. Infaunaen er vanligvis liten av størrelse, selv om det finnes endel unntak, f.eks. meterlange

enteropneuster (Jensen 1992). Mengder og diversitet er antakelig avhengig av den lokale sedimenteringen/næringstilførselen. F.eks. har "rike" og "fattige" soner mht. benthisk biomasse blitt identifisert i forhold til en stasjonær virvel på Vøringplatået. På skråningene kan rørboende former som spiser av sedimentet dominere. I slike tilfeller befinner over 90 % av biomassen seg i de øverste 2 cm.

På platåene dominerer organismer som livnærer seg av bunnfallet, og infaunaen kan trenge dypere ned i sedimentet, f.eks. ned til 10 cm. Vanligvis vil mollusker og crustaceer befinne seg i de øverste centimetrene, mens polychaeter, echiurider, sipunculoider og enteropneuster kan grave seg dypere ned i sedimentet.

Til og med på dyp over 1000 meter har en kunnet vise at næringstilgangen har vært sesongavhengig (f.eks. Graf og Linke 1991). I et tilfelle ble en øket benthisk respirasjon på 1400 meters dyp sporet tilbake til en liten, men distinkt, økning i sedimenteringen av klorofyll-rike fekalpartikler (Graf 1989). Foraminiferer er en viktig meiofauna-komponent i benthoset. Disse har vist å reagere raskt på økninger i næringstilbudet i kvileperioder og kan bli dominerende, som antydnet med ETS-undersøkelser.

11. NYE DATA FRA UTREDNINGSOMRÅDET

I det følgende vil vi presentere noen data-sett over nærinssalter, saltholdighet og temperatur, samt makroplankton og mikronektonfordeling over Vøringplatået og tilgrensende områder. Vi vil også antyde hvilke sammenhenger som finnes mellom de ulike fordelingene. En bred geografisk kartlegging ble foretatt langs kysten av Nordland og ned til Møre i juni 1991 (snittlinjene er gitt i Fig. 59). I tillegg er tidsutviklingen fra vinter til sommer presentert for snitt over Møreplatået og ut i Norskehavet, som tilsvarer Vøringplatåets sørgrense (Fig. 59). Den geografiske kartleggingen av hydrografiske data og næringssalter er basert på prøver fra 10 m dyp, og disse antas å være representative for det øvre, vindblandete laget. Akustiske data er overflateintegreerte verdier for vannskiktet 50-0 m. Ved å velge dette dybdeintervallet omfattes de øvre, produktive lagene, samtidig som visse effekter av bunntopografien elimineres (f.eks blir ikke dype fiskelag inkludert i beregningene).

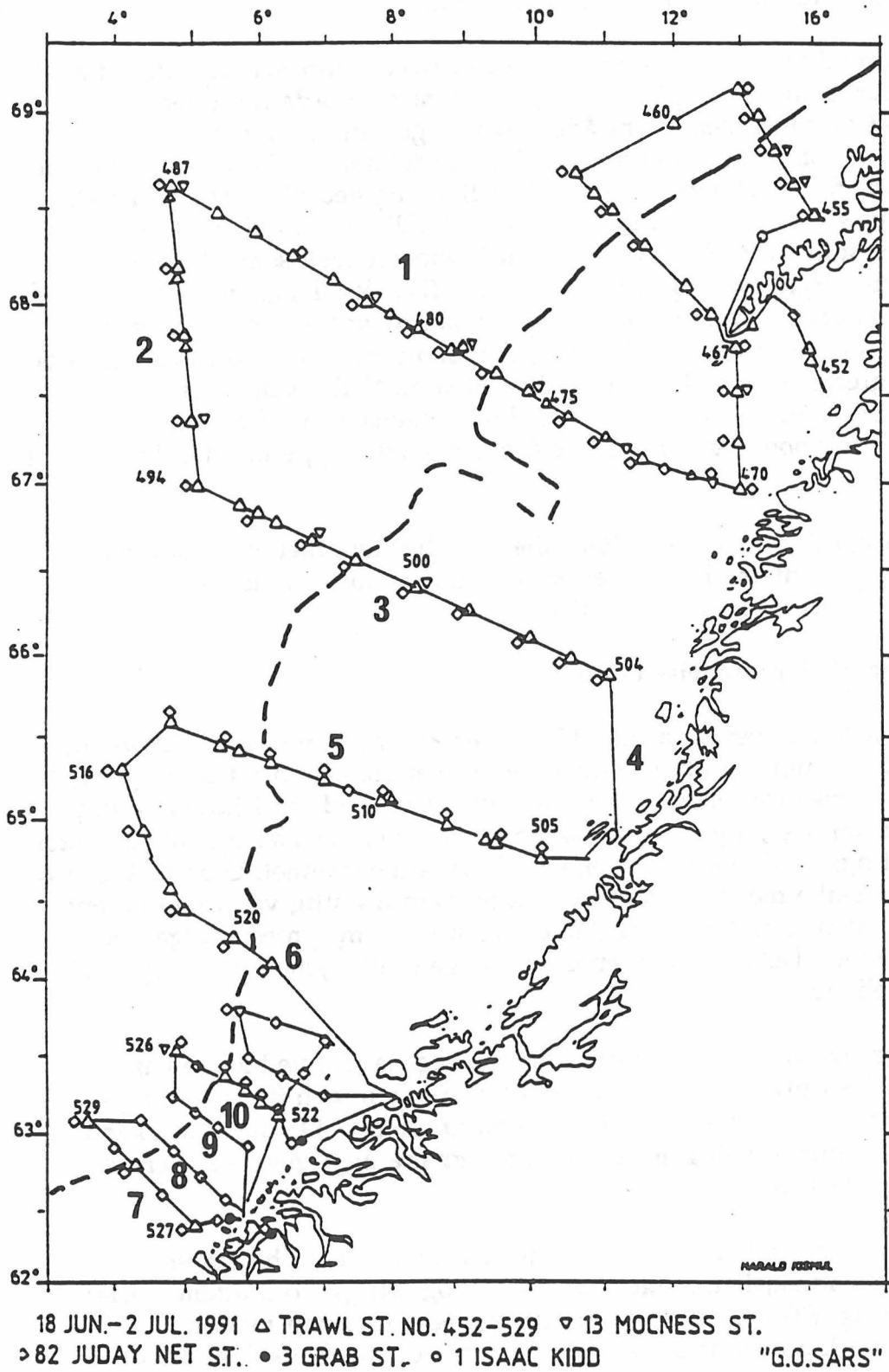
Data for hydrografi og næringssalter ville naturlig høre hjemme i tidligere kapitler, men presenteres her for lettere å kunne sammenlignes med fordelingene av makroplankton og fisk.

Storskala geografisk utbredelse i juni 1991

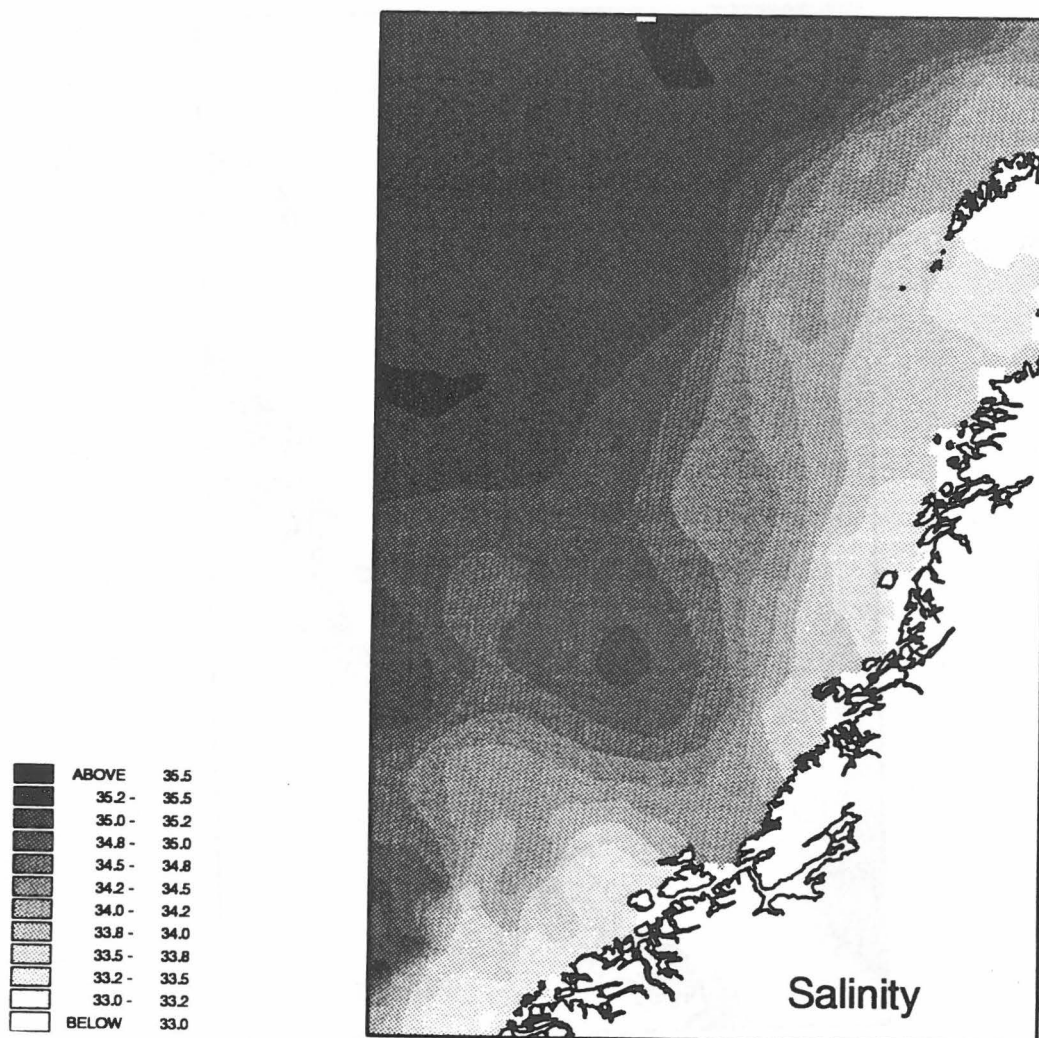
I salt- og nitratfordelingene var det klare øst-vest gradienter, med saltere og mer næringsrikt vann ute i Norskehavet enn over sokkelområdene (Fig. 60, 61). Variasjoner i konsentrasjonen av næringssalter var imidlertid ikke entydig knyttet til vannmasser, og i områdene nord for Møre var næringssaltene i stor grad forbrukt også i de østlige delene av Atlanterhavsvannet. Utenfor Møre var det derimot et skille mellom relativt ferskt og næringsfattig vann på den ene siden, og salt, næringsrikt vann på den andre siden som syntes å følge den skarpe eggakanten. Dette var den eneste tydelige indikasjonen på topografisk styring i fordelingene.

Salt og næringsrikt vann på 10 m dyp utenfor eggakanten ved Møre kan muligens skyldes upwelling. Det var imidlertid ingen tegn til upwelling i temperaturfordelingen (ingen tydelig øst-vest gradient). Det mest markante trekket i temperaturfordelingen var en nord-sør gradient, med varmere vann i sørlige områder (Fig. 62).

Akustiske data avdekket en utpreget horisontal patchiness i biomassefordelingen, der forskjellen mellom de rikeste og fattigste områdene varierte mer enn 50X (Fig. 63). De største konsentrasjonene forekom mellom Haltenbanken og Lofoten, og strakte seg fra ytre deler av sokkelområdene og ut over Vøringplatået. Biomassefordelingen fulgte ikke entydig noen av de øvrige parametrene, men var tildels korrelert med utbredelsen av varmt vann med noe redusert saltholdighet (se også nedenfor). Dessuten var biomassen lav i et område med saltere atlantisk vann som kom inn over sokkelen mellom Haltenbanken og Møreplatået. I trålhal fra de øvre 40 m spedt over hele undersøkelsesområdet var det på vektbasis mest voksen fisk (Fig. 64). Voksen fisk antas å være kraftig over-representert i fangstene og de neste viktigste gruppene var sildeyngel, krill og flekkvis gonatus og maneter (Fig. 64).



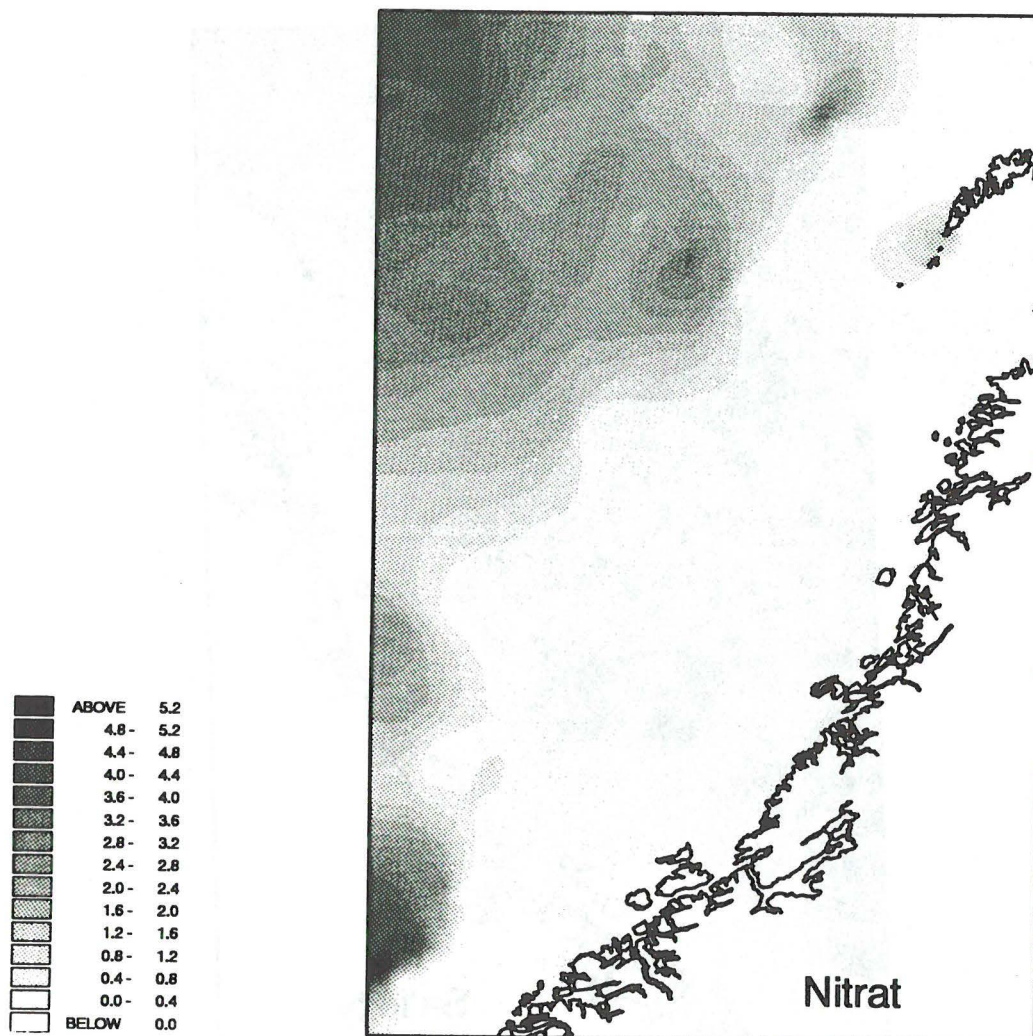
Figur 59. Kurslinjer og trålstasjoner juni-juli 1991. Snittene er nummerert.



Figur 60. Saltholdighet (‰) i 10 m i juni-juli 1991. Fra 62-70° N.

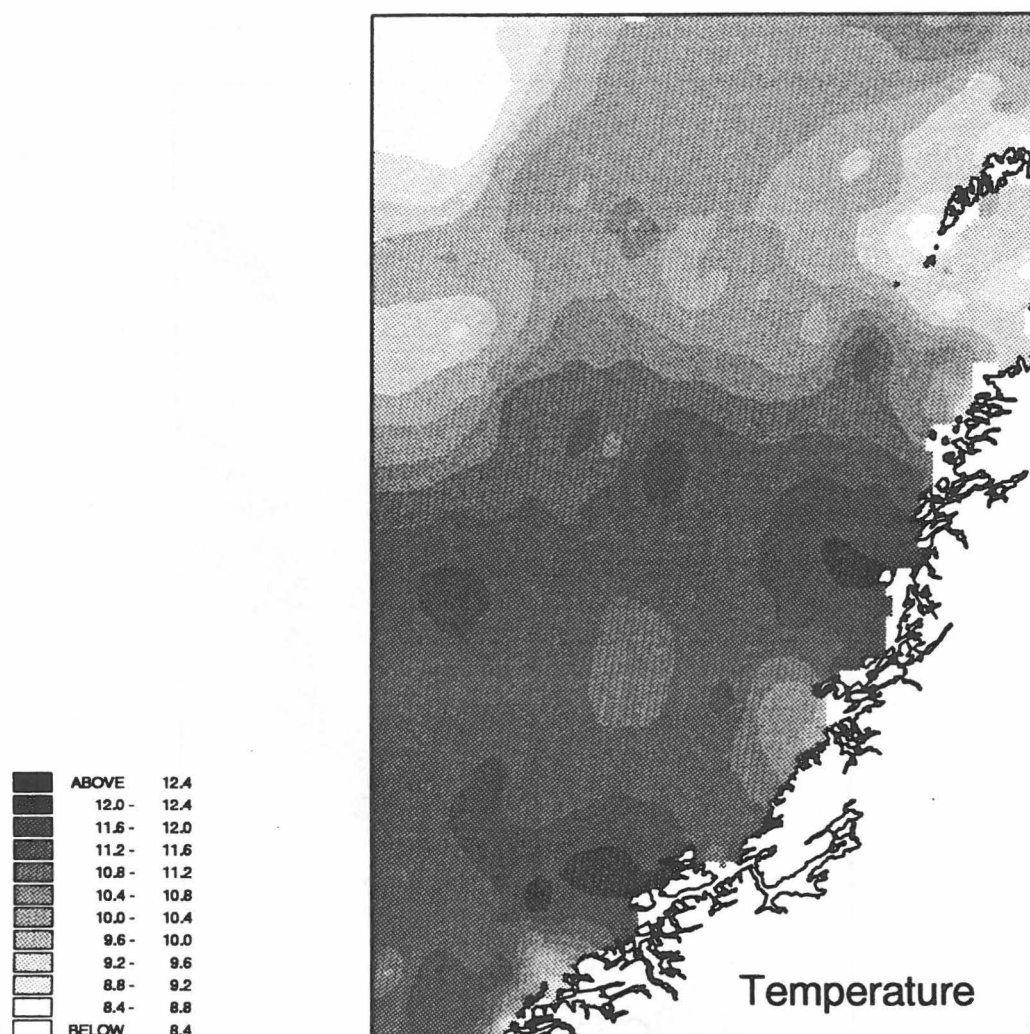
Akustiske snitt på tvers av sokkelområdene i juni 1991

Snitt som viser biomassefordelingen i de øvre 500 m fra kysten og ut i Norskehavet er vist i Figur 65. Transektene er nummerert i henhold til Figur 59. Langs hele kysten fra Lofoten til Møre var det biomasse-konsentrasjoner i de øvre 20 m, men med noe mer oppsplittede lag i områdene rundt Haltenbanken (snitt 5). I tråltrekk fra disse lagene dominerte pelagisk fisk, sildeyngel og krill (Fig. 64). Det var visse tegn på at biomasse-konsentrasjonene tildels fulgte vannmasser med en saltholdighet lavere enn 35‰ (Fig. 67), men utbredelsen synes ikke å være entydig knyttet til vannmassefordelingen (som vist ved saltprofiler).



Figur 61. Nitrat (μM) i 10 m i juni-juli 1991. Fra 62-70° N.

Andre konsistente trender var biomassekonsentrasjoner relativt tett ved bunnen over de nordlige bankområdene, og et lag mellom ca 300-500 m utenfor sokkelen (Fig 65). Dette laget var noe mer fremtredende i sørlige områder, hvor det i tillegg var et lag mellom ca 100-200 m. Tråling i lagene på dette og andre tokt har vist at det dypeste i hovedsak består av krill, reker, lysprikkfisk, laksesild og maneter, mens det grunneste i det alt vesentlige utgjøres av laksesild og krill (Fig. 66).



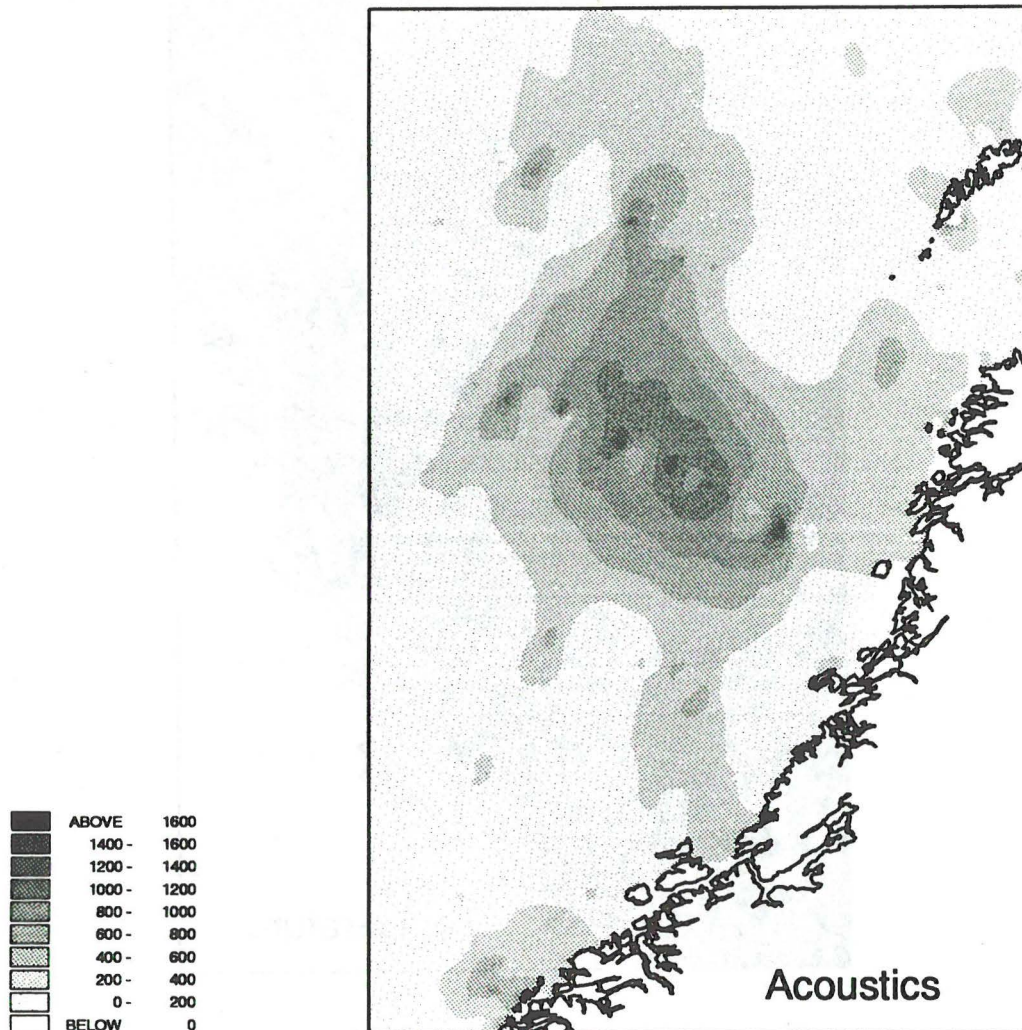
Figur 62. Temperatur (°C) i 10 m i juni-juli 1991. Fra 62-70° N.

Tidsutvikling fra snitt over Møreplatået

For å gi en grov oversikt over tidsmessige variasjoner har vi valgt å presentere snitt over Møreplatået og ut i Norskehavet fra januar, april, mai og juni 1991.

Salt

Saltholdigheten over sokkelområdene (og fjordene) var lavere enn ute i Norskehavet (Fig 67-70). Saltholdigheten i de øvre 100 m i kystvannet lå grovt

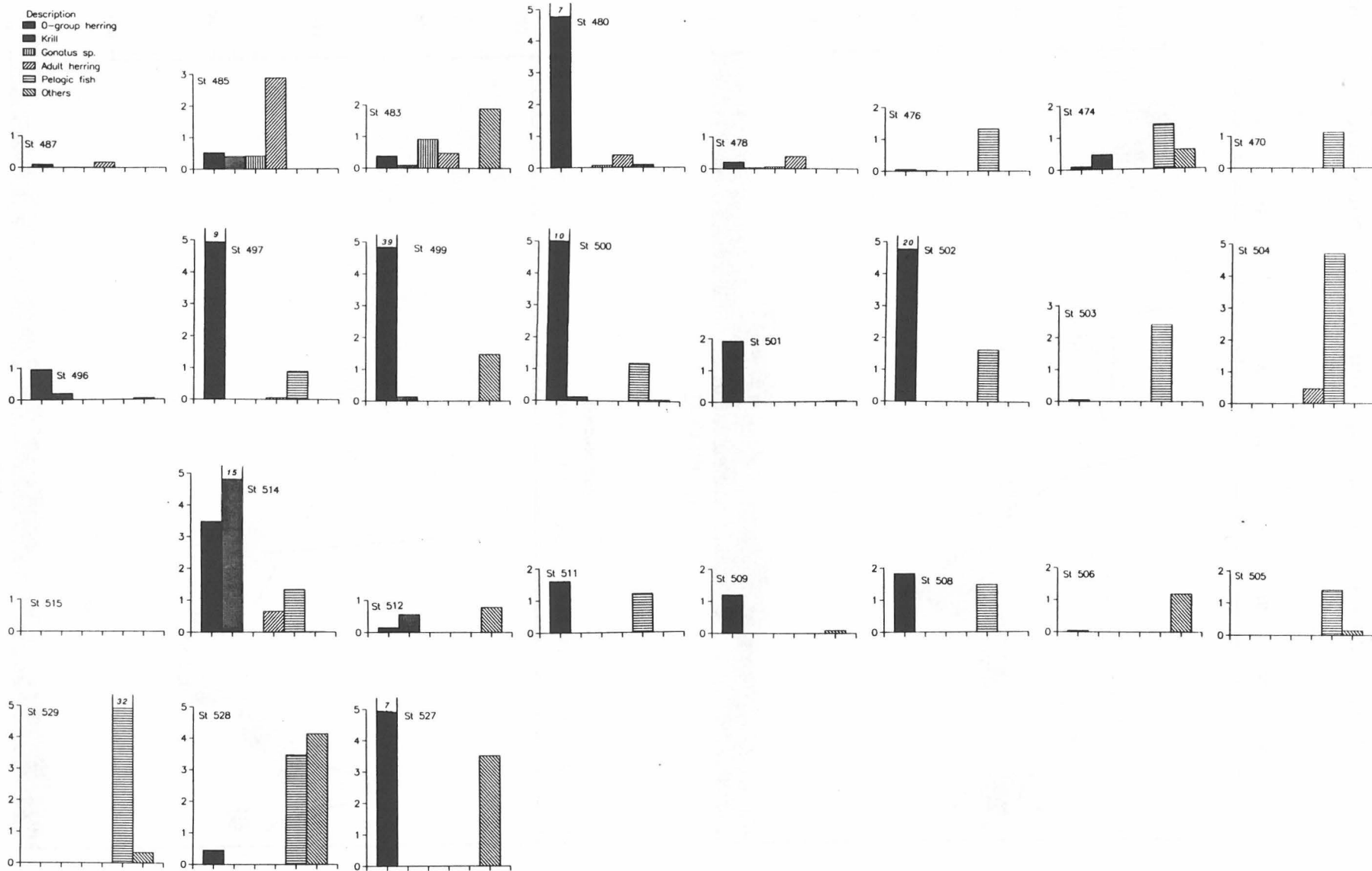


Figur 63. Total ekkomengde (m^2/nm^2) integrert over de øvre 50 m i juni-juli 1991. Fra 62-70° N.

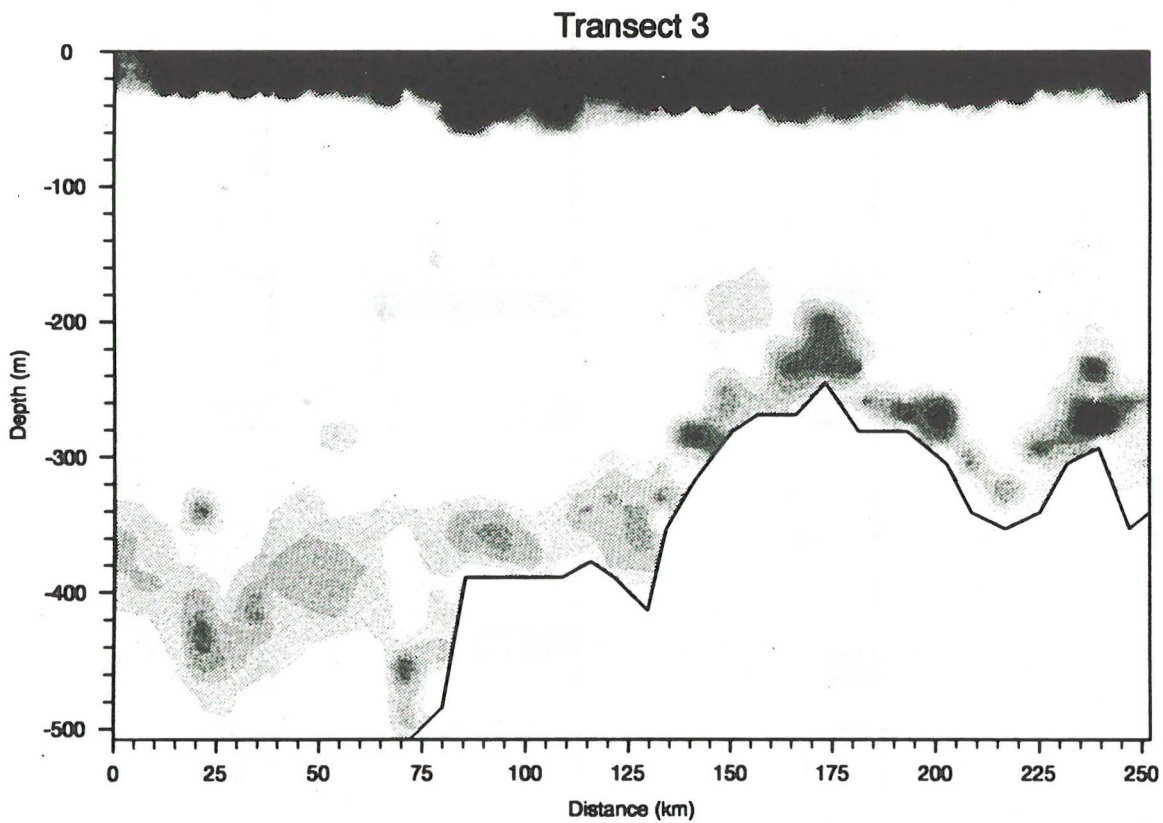
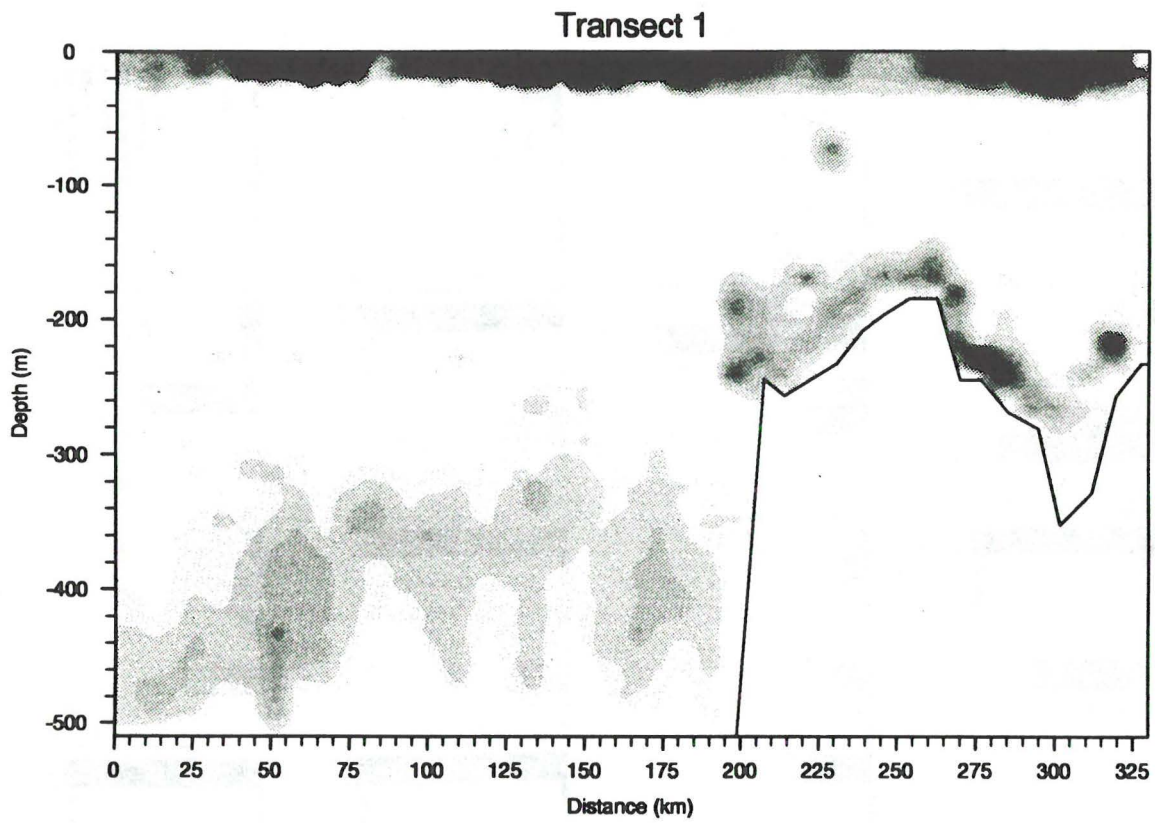
sett mellom 33 og 35⁰/₀₀ på alle tokt, med en viss vertikal lagdeling. Det var ingen tydelig sesongmessig trend i saltfordelingen. Utenfor eggkanten var overflatesaltholdigheten gjennomgående høyere enn 35⁰/₀₀ gjennom hele undersøkelsesperioden. Der var ingen vertikal lagdeling.

Temperatur

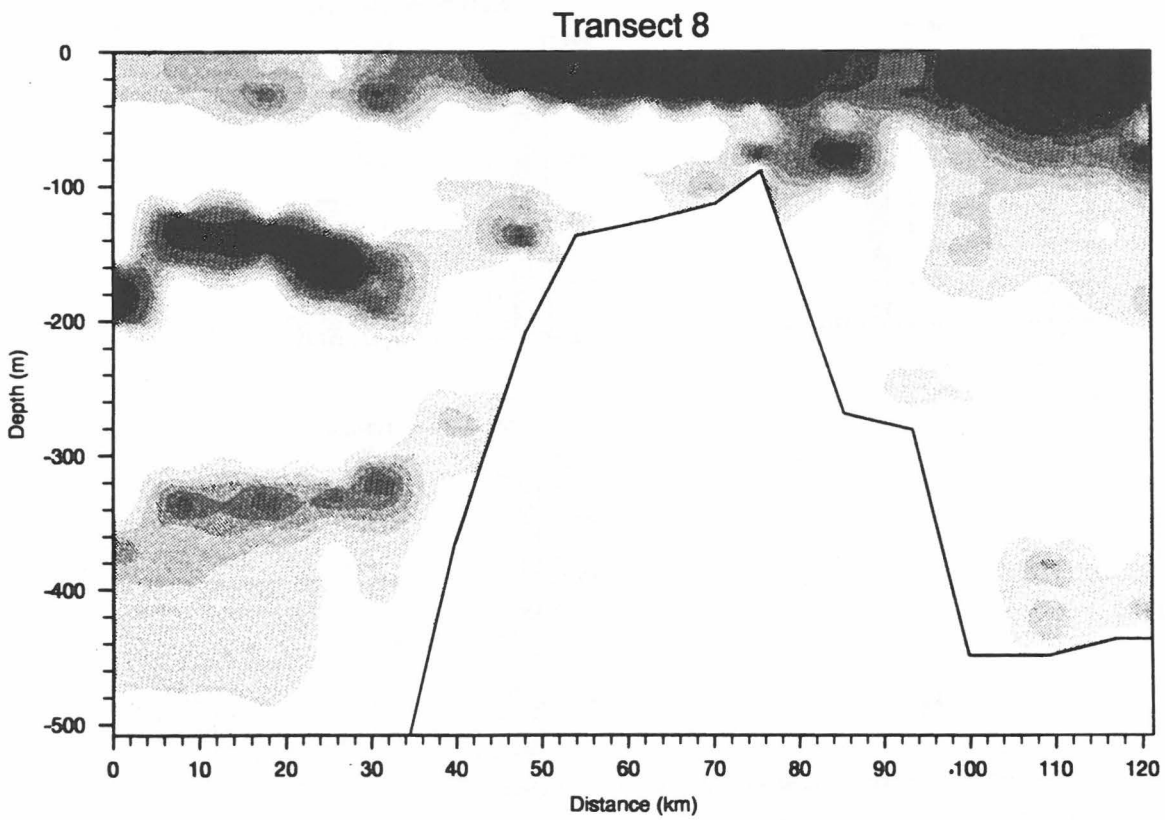
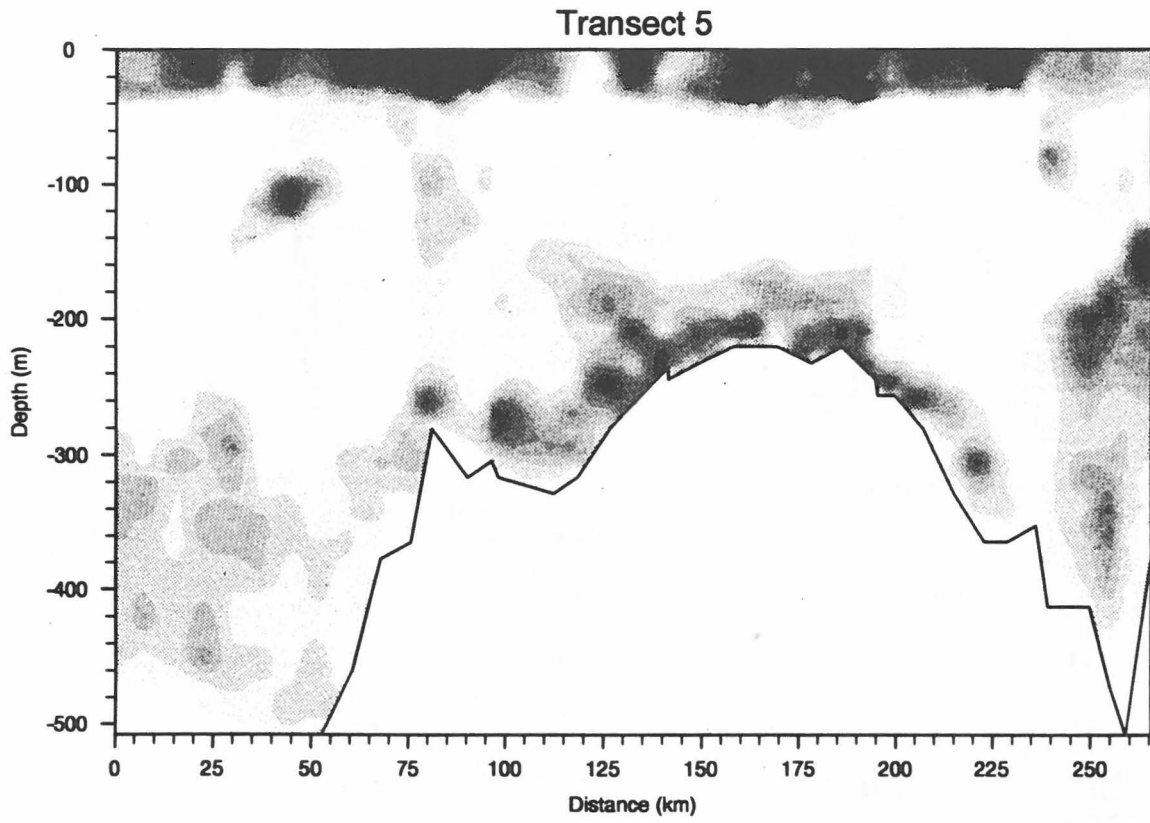
I januar var det ingen tydelige horisontale temperaturgradienter fra kysten



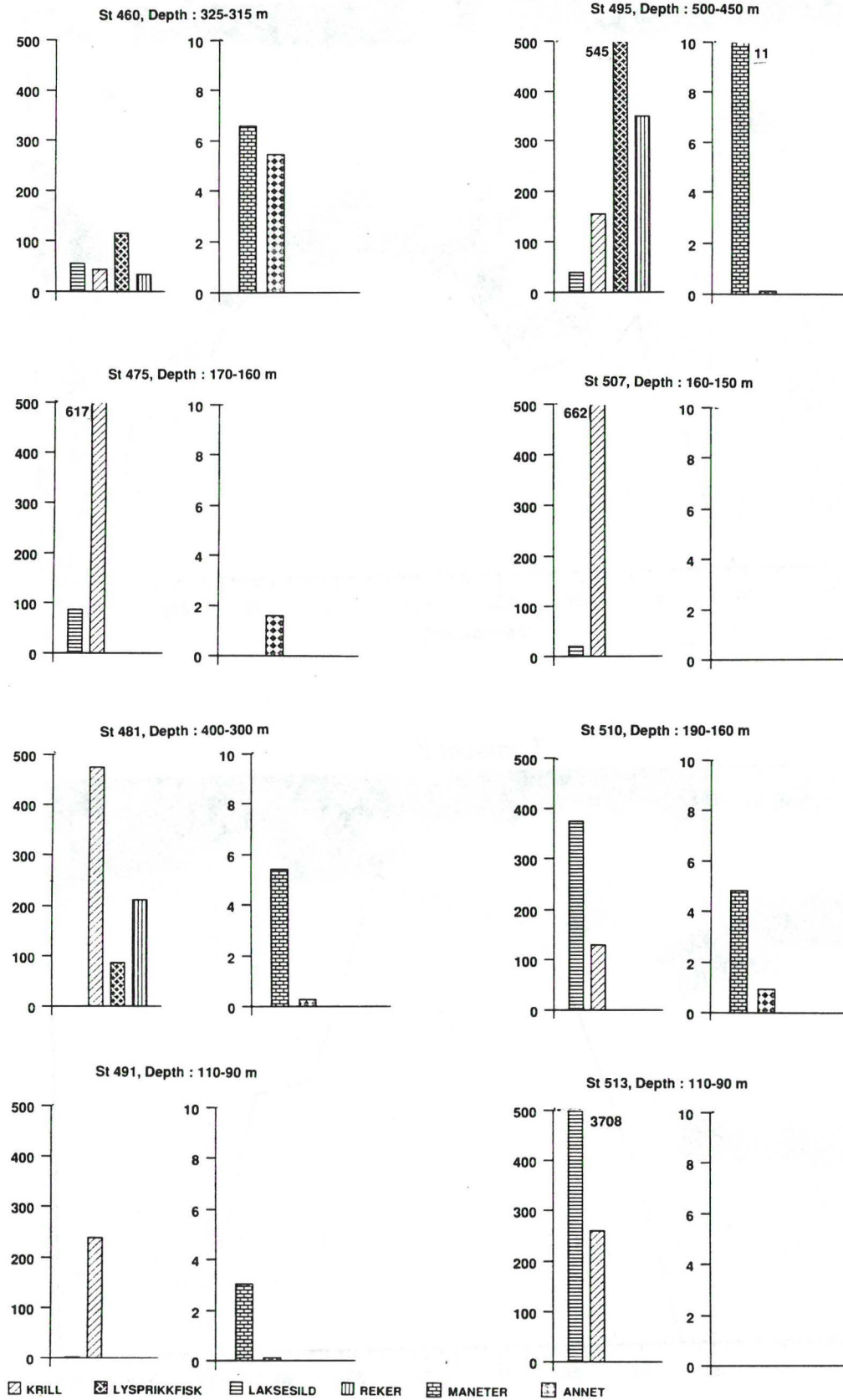
Figur 64. Totalfangst tatt med Harstadtrål (40-0 m) i juni-juli 1991. Fangsten er gruppert i viktige kategorier og mengde er angitt i våtvekt (kg/nm). Se stasjonskart Fig. 59.



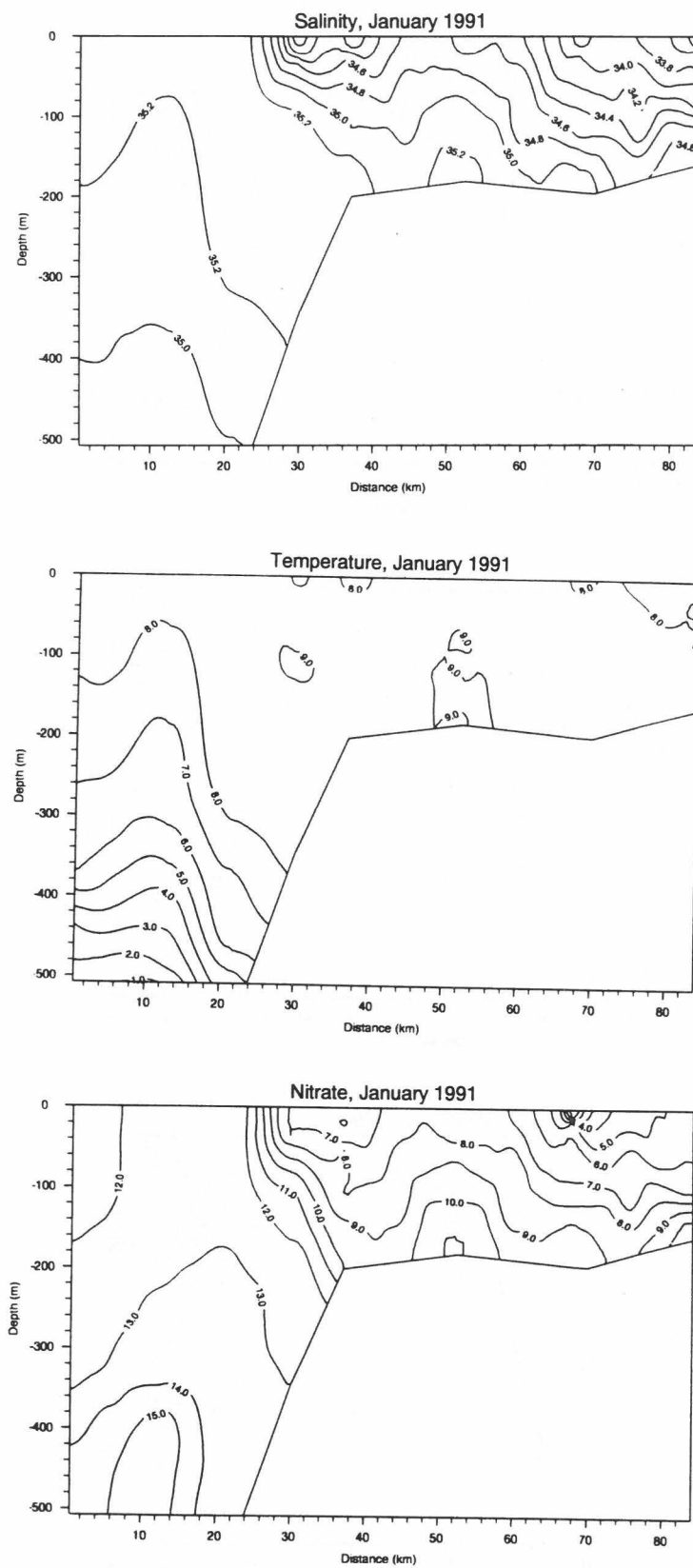
Figur 65. Total ekkomengde (m^2/nm^2). Integratorverdier fra 12 m kanaler i de øver 500 m. Juni-juli 1991. Gråtoneskala gitt i Fig. 71.



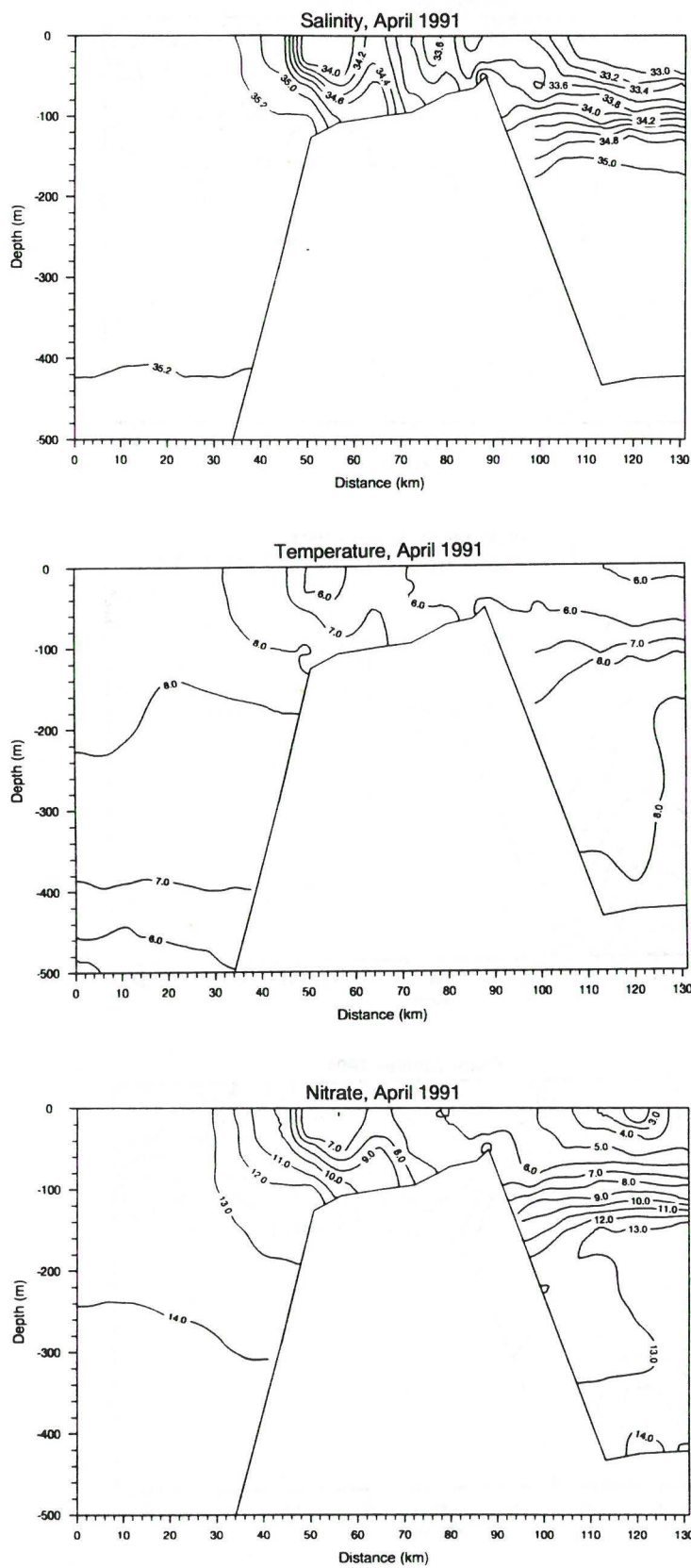
Figur 65. Forts.



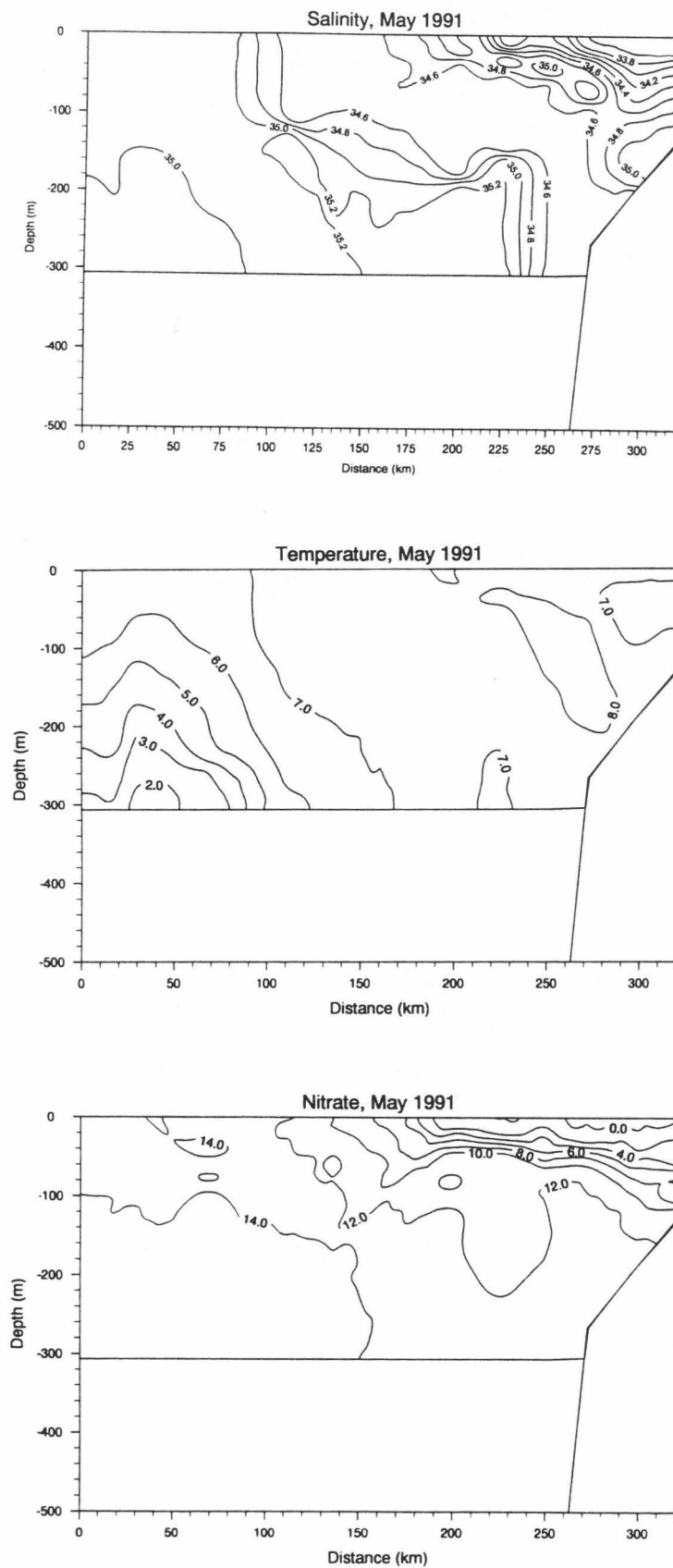
Figur 66. Totalfangst med Harstadtrål i dypere ekkolog i juni-juli 1991. Våtvekt av maneter og fisk (kg/nm), av krill, lysprikkfisk, laksesild og reker (g/nm). Se stasjonskart Fig. 59.



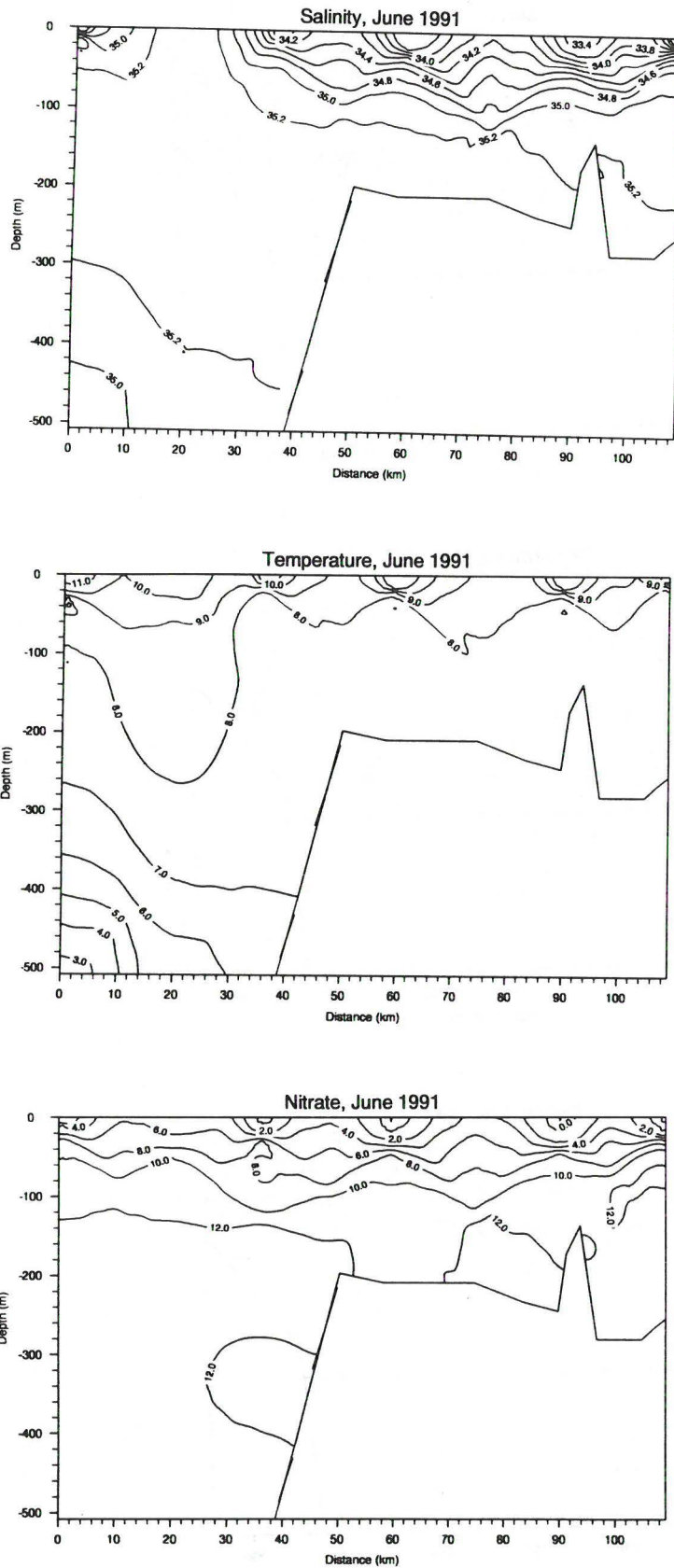
Figur 67. Saltholdighet ($^{\circ}/_{00}$), temperatur ($^{\circ}\text{C}$) og nitrat (μM) langs et snitt over Møre-platået. Januar 1991.



Figur 68. Saltholdighet ($^{\circ}/_{\infty}$), temperatur ($^{\circ}\text{C}$) og nitrat (μM) langs et snitt over Møre-plataet. April 1991.



Figur 69. Saltholdighet ($^{\circ}/_{00}$), temperatur ($^{\circ}\text{C}$) og nitrat (μM) langs et snitt over Møre-platået. Mai 1991.



Figur 70. Saltholdighet (‰), temperatur (°C) og nitrat (μM) langs et snitt over Møre-plataet. Juni 1991, snitt 7 i Fig 59.

og ut i Norskehavet. I de øverste 200 m var det heller ingen markerte vertikale temperaturgradienter, mens vannet i Norskehavet ble kaldere fra 250 m og nådde negative temperaturer ved ca 600 m dyp (Fig. 67-70).

I april var vannet over sokkelen 2-3 kaldere enn i Norskehavet. Det var ingen tydelige vertikale grader i de øverste 100 m ($< 1^{\circ}\text{C}$). I mai var bildet mere komplisert med et svakt temperaturmaksimum ved eggakanten. Det var fortsatt liten vertikal stratifisering.

I juni kunne det spores en oppvarming av overflatevannet langs hele snittet, noe som har medført stratifiserte vannmasser også i det atlantiske vannet. Overflatevannet i Norskehavet var ca 1° varmere enn overflatevannet over sokkelen. Langs hele snittet kunne det spores lommer med forhøyete temperaturer; disse falt sammen med lommer av ferskere vann (Fig 67-70).

Nitrat

I januar var det klare horisontale grader i nitratkonsentrasjonene fra sokkelområdene og ut i Norskehavet, med overraskende lave verdier (< 5) over sokkelen (Fig. 67-70). Her var det i tillegg en tydelig vertikalgradient, med lavest nitratverdier i det ferske vannet nær overflaten. Vi vet ikke hvorvidt dette skyldes et visst næringssaltforbruk også om vinteren eller at de relativt lave næringsverdiene er et resultat av at vannet over sokkelen er innblandet med "gammelt" overflatevann. I ukentlige rapporter om utviklingen i planteplanktonet langs norskekysten meldte Oceanor om uvanlig tidlig blomstring av diatomeer i 1991 (f.eks. Schjølberg & Dragsund 1991). I Norskehavet var overflate-konsentrasjonene rundt 12, mens verdiene dypere enn 400 m nådde $15 \mu\text{M}$.

Det hadde ikke inntrådt tydelige endringer i nitratfordelingen fra januar til april, og grovt sett framkom samme konsentrasjoner og vertikalprofiler som i januar både over sokkelen og i Norskehavet. Områdene med reduserte næringssaltkonsentrasjoner fulgte det noe ferskere og kaldere kystvannet.

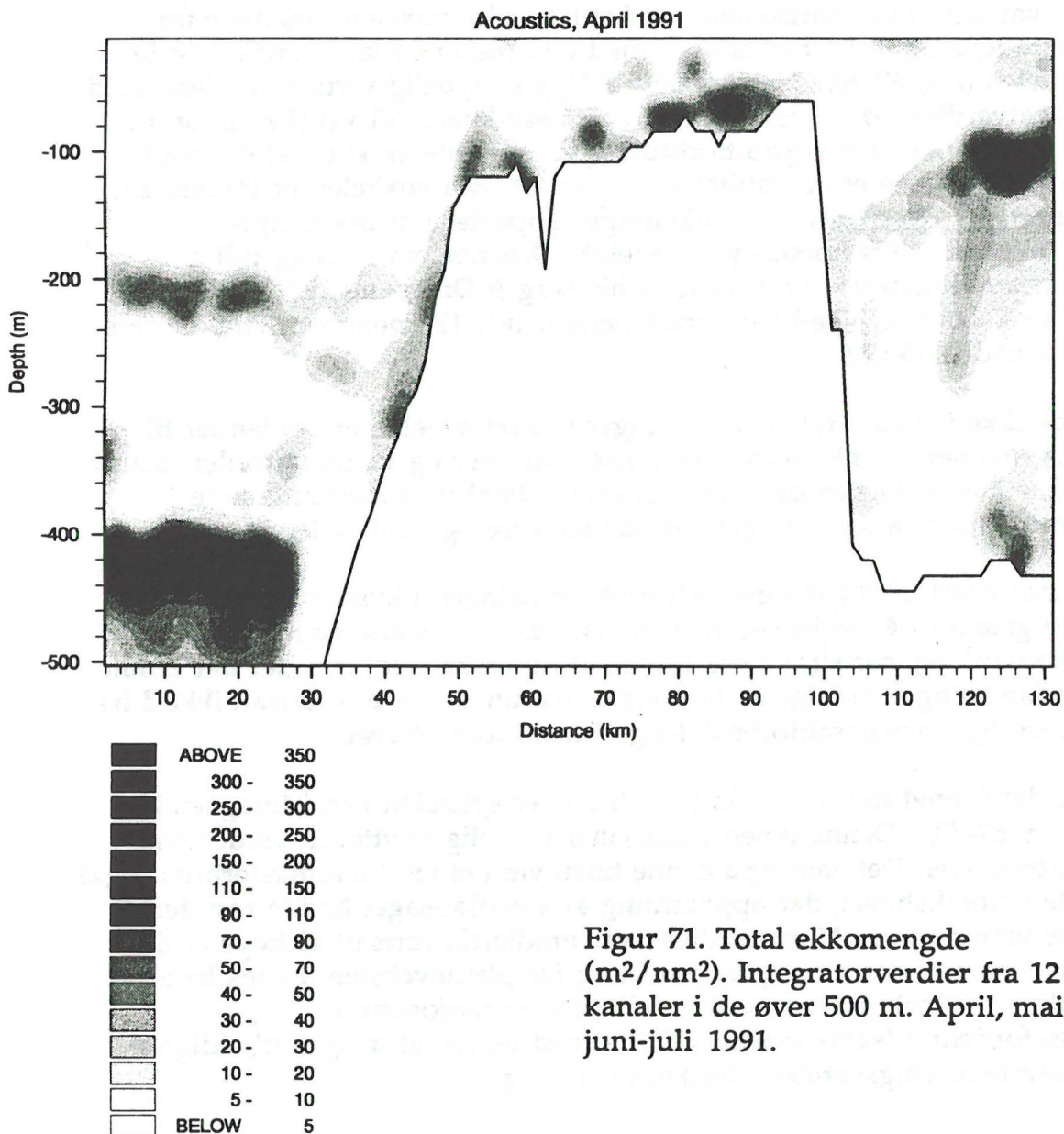
Toktet i mai etterfulgte tydeligvis våroppblomstringen i kysstrømmen. Det er imidlertid grunn til å merke seg at vannmassene med sterkt reduserte næringskonsentrasjoner strakk seg lenger ut i Norskehavet enn der det kunne spores en lagdeling som følge av ferskere kystvann. Det synes fortsatt ikke å ha vært noe særlig næringssaltforbruk lenger ute i Norskehavet.

I juni ble det funnet høyere næringsverdier over sokkelen enn i foregående måned (Fig. 67-70). Denne typen variasjoner er trolig knyttet til vinddrevne blandingsprosesser. Det hadde på denne tiden vært et visst næringsforbruk også lenger ute i Norskehavet, der oppvarming av overflatelaget hadde resultert i stratifiserte vannmasser. Nitratverdiene var imidlertid fortsatt så høye at det ikke synes å være noen næringsbegrensning for planteveksten. Langs hele snittet fulgte finstrukturen i nitratfordelingen variasjonene i vannmassefordeling (samvariasjoner både med temperatur og saltholdighet, med reduserte næringsverdier i ferske, varme lag).

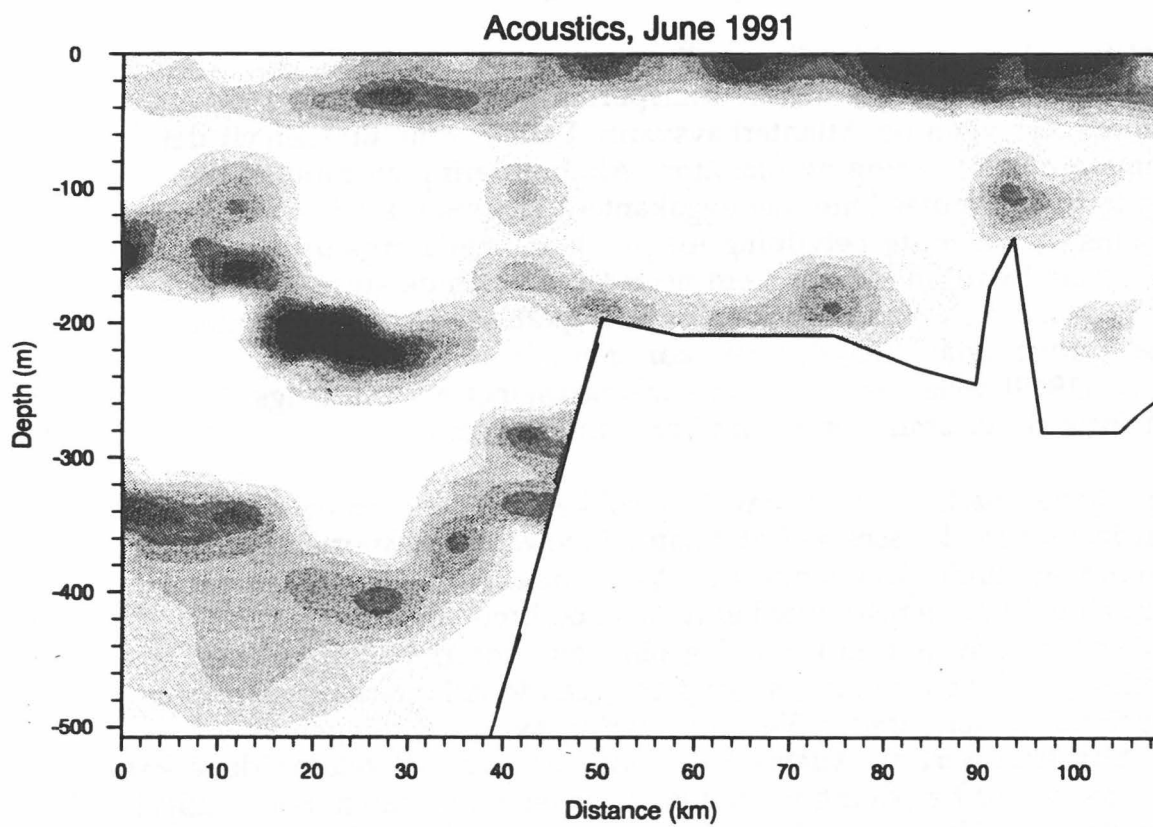
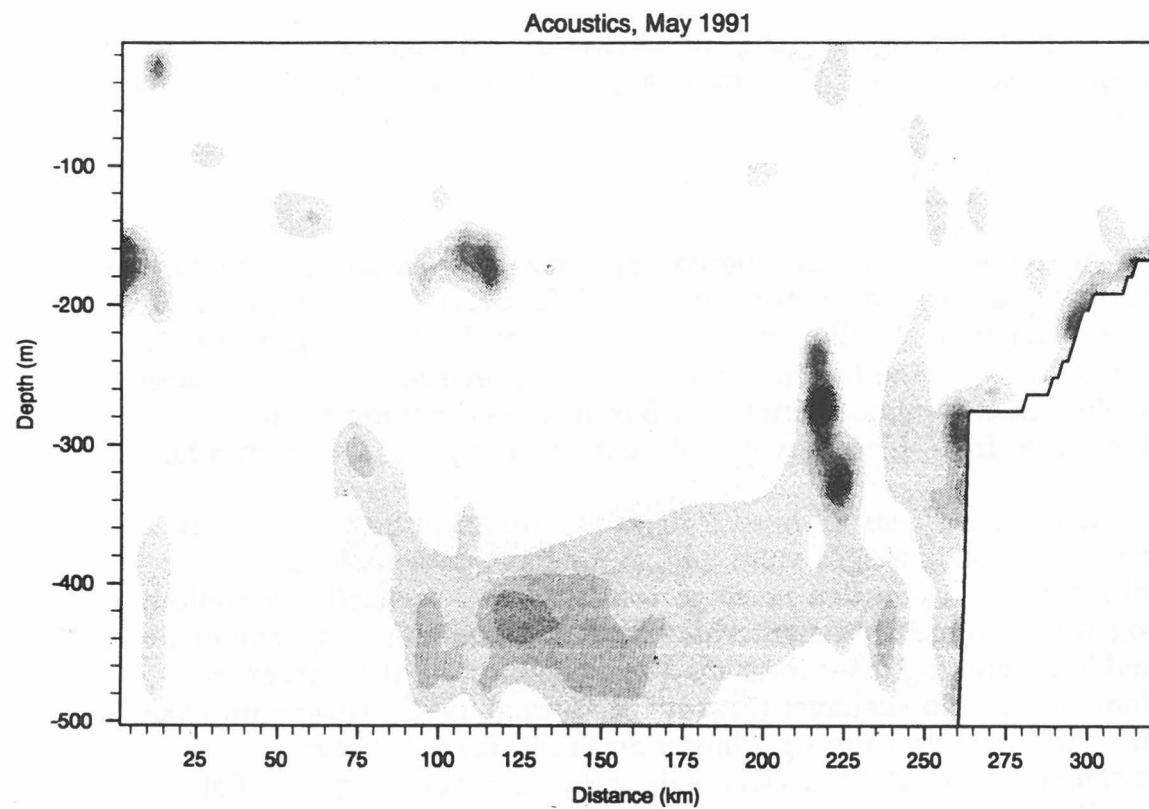
Akustikk

Fra toktet i januar mangler det akustiske data. Alle snittene er plottet med samme tetthetsskala, og skal derfor være direkte sammenlignbare (Fig. 71).

I april var biomassen generelt lav i alle dyp. En kan likevel se de typiske lagene ved 100-200 m og 300-500 m dyp. I de øvre 50 m er nesten ingen biomasse registrert. I mai var biomassen noe høyere enn i april, men fremdeles er det lite biomasse i de øvre 50 m. Først i juni registreres det høye biomasser i de øverste vannlag. Dette kan skyldes biomasse på større dyp som nå ha vandret mot overflatelagene, men det vil også være et utslag av årets produksjon hos makroplankton og fisk, som den store mengden sildeyngel er et direkte bevis for (Fig. 64). Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom fangst av raudåte og integratorverdiene i løpet av toktet i juni. Dette antyder også at det er mengde makroplankton/yngel/voksen fisk som registreres.



Figur 71. Total ekkomengde (m^2/nm^2). Integratorverdier fra 12 m kanaler i de øver 500 m. April, mai og juni-juli 1991.



Figur 71. forts.

12. ADVEKSJON, ADFERD OG FORDELINGSMØNSTER

Utbredelsen av plankton og fisk langs norskekysten avhenger av produksjonsprosesser, strømsystem, topografi, dyrenes adferd og predator/bytte interaksjoner.

Adveksjon

Ved evaluering av stømsystemenes betydning for økologien langs Norskekysten har transportprosesser fra sør til nord vært mest fokusert. Dette henger sammen med den fremherskende nordlige transporten både av kystvann og Atlantisk vann og betydningen denne har for adveksjon av fiskelarver fra gyteområder langs norskekysten til oppvekstområder i Barentshavet. Betydningen av tilførsel av raudåte fra Atlanterhavet til Barentshavet har også vært fremhevet.

I tillegg til transporten fra sør til nord foregår vannutvekslinger på tvers av sokkelområdene. Disse kan også være viktige for biologiske forhold, men er langt mindre undersøkt enn den nordlige transporten. I grenseflaten mellom kystvann og utenforliggende Atlanterhavsvann forekommer avsnøringer av hvirvler med kystvann, og disse fører med seg plankton og fiskelarver fra kystområdene og ut i Norskehavet (Fossum & Øiestad 1992). Tilsvarende kan lommer med Atlanterhavsvann og tilhørende fauna føres inn over sokkelområdene (Fig. 11). Det har vært registrert at det kan foregå en offshore transport av sildeyngel og en import av f.eks sei yngel, men det vært lagt liten vekt på kvantifisering av denne fluksen på fiskesiden og spørsmålet har vært så godt som neglisjert for plankton (se Fig. 63).

Selv om det foregår en viss blanding mellom vannet over sokkelen og havområdene utenfor blir den laterale transporten i øvre lag hemmet av fronten mellom kystvann og Atlanterhavsvann. I slike frontområder vil det ofte forekomme akkumulering av plankton. Akkumulering av raudåte der atlantisk og kystvann møtes (ofte nær eggakanten) kan resultere i konsentrasjoner av vesentlig betydning for planktonetende organismer. Hjort & Ruud (1929) viste hvordan sei hval (som nesten utelukkende spiser *Calanus*) trekker inn til skråningen ved nordsiden av Møreplatået i april/mai da det forekommer store raudåtemengder nær kontinentalskråningen. Hjort & Ruud (1929) viste også hvordan konsentrasjoner av krill langs eggakanten førte til ansamlinger av finnhval om sommeren.

Transport på tvers, mellom Norskehavet og sokkelområdene, foregår imidlertid også uten at fronter må krysses ved at Atlanterhavsvann transporteres frem og tilbake i dypere lag, under kystvannskilen. Ved vinder fra nord blir kystvann presset ut fra land og dette resulterer i et tynnere og bredere øvre lag. Den utoverrettede vanntransporten i øvre lag blir kompensert ved upwelling (oppstrømming) og innstrømming av dypere liggende Atlanterhavsvann over tilstrekkelig dype sokkelområder. Ved reversering av vindretningen snur strømmene. Slik transport av Atlanterhavsvann inn over sokkelområdene kan potensielt være av stor betydning for raudåte tilførselen om våren. Som tidligere nevnt overvintrer raudåta i vesentlig grad i Norskehavet (samt i andre dypområder som fjordene og Norskerenna) mens sokkelområdene gjennomgående er for grunne til å huse en særlig tallrik vinterbestand. Vi kan

tenke oss at når tilførsel av Atlantisk vann inn over sokkelområdene (drevet av nordlige vinder) faller sammen med oppvandring av *Calanus* vil vannet være rikt på plankton. Raudåta vil så selv vandre videre opp i kystvannet (altså ingen fysisk transport på tvers av fronter). Dersom hovedoppvandring av *Calanus* i Norskehavet skjer i perioder med sørlige vinder vil det på den annen side bli liten tilførsel av raudåte til sokkelområdene. Viktigheten av disse forholdene er imidlertid usikker. Lite er kjent om over hvor lang tid oppvandringen strekker seg, men data fra Østvedt (1955) tyder på at oppvandring kan foregå over en 6-8 ukers periode (se Kap. 5). Det er heller ikke klart hva som er den dominerende raudåtekilden for bankområdene, dvs i hvilken grad rekrutteringen skjer fra Norskehavet, Norskerenna og fjordene. Dersom lateral transport under oppvandring er viktig åpner dette for store stokastiske (klimastyrte) variasjoner i tilførselen av *Calanus* til sokkelområdene. Ved en modell der fødetilgang er avgjørende for overlevelse av fiskelarver blir slike variasjoner viktige. Dette er altså en rekrutteringsmekanisme som er fysisk styrt og frikoblet fra algeveksten i området.

Adveksjon er imidlertid ikke eneste viktige faktor. Størrelse og kvalitet av planteplanktonproduksjonen kan også være viktig for mengden av *Calanus* over sokkelen. Antall avkom en gitt *Calanus*-hunn produserer varierer nemlig betydelig med fødetilgangen. Variasjoner i fødemengden kan lede til endringer av størrelsesorden i antall egg produsert av *Calanus finmarchicus* (Runge 1988). *Calanus*-hunner trenger relativt høye konsentrasjoner for å oppnå maksimal eggproduksjonsrate, og denne kan variere med en faktor på 50 avhengig av fødetilgangen (Frost 1985). Vi har tidligere vist til at konsentrasjonen av *Calanus* over sokkelområdene om våren kan tilsvare ca 1/10 av mengden (m²) som overvintret i Norskehavsvannet (Kap. 5). Dette antyder at lokal rekruttering av *Calanus* til bestanden på sokkelområdene kan være betydelig i år med optimal fødetilgang.

Så langt har vi behandlet planktonet som passivt drivende partikler. Dette er i stor grad riktig for enkelte arter, mens andre arter har en adferd som i varierende grad modifierer driftsmønsteret. Også for krill er det grunn til å anta at horisontalutveksling mellom dyp- og sokkelområder kan være vesentlig, men disse artene påvirker i større grad enn raudåta sin horisontale utbredelse, f.eks ved vertikale vandringer mellom strømmer av ulik retning eller ved horisontale vandringer. Det er tidligere i rapporten vist til at ulike arter av krill har klart definerte horisontale og vertikale fordelingsmønstre i områder preget av sterke strømmer (Kap. 5). Dette indikerer at dyrenes vertikale adferd innvirker på horisontaltransporten.

Fra andre kyst- og sokkel økosystemer (f.eks Benguela upwelling system) er det vist klart definerte fordelingsmønstre av krill der ulike arter finnes innen diskrete soner både langs en nord/sør gradient og på tvers av sokkelen. Enkelte arter finnes på indre delen og andre ved ytterkanten av kontinentalsokkelen (Barange & Stuart 1991, Pillar et al 1991, Barange & Pillar 1992). Tilstedeværelsen av en front nær sokkelkanten hindrer transporten på tvers av sokkelen (Pillar et al. 1991). Disse fordelingsmønstrene kan likevel i stor grad forklares ved at dyr som er tilpasset miljøet har utviklet atferdsmønstre som gjør dem i stand til å opprettholde fordelingen; i disse tilfellene ved vertikale migrasjoner mellom strømmer av ulik retning. Vandringsmønstrene til artene langs skråningen

atskille seg fra vandringsmønstrene til arter som lever nærmere land, og nettoeffekten er atskilt horisontalfordeling. Slike vandringer kan foregå på en døgnlig skala, noe som bevirker retensjon på kort tidsskala, eller ulike livsstadier kan ha ulik vertikalfordeling slik at et rimelig fiksert fordelingsmønster sikres i løpet av generasjonstiden (unge stadier lever i ett dybdeskikt og eldre i et annet med motsatt rettede strømmer).

13. SAMMENFATNING - GEOGRAFISK, FUNKSJONELT FOKUSERT

I denne rapporten har vi trukket frem tre fysiske faktorer som synes å være spesielt viktige for økologien utenfor midt-Norge, nemlig vannmassekarakteristika, strømsystem og topografi. Disse forholdene er tildels avhengige av hverandre, f.eks. styrer topografien både vannmassefordeling og strømsystem.

Store predatorer er i hovedsak knyttet til dypområder og fiskelarver og herbivort plankton til grunnområder. Pilormer, maneter/kammaneter og kopepoder kan være viktige predatorer over sokkelområdene. Mesopelagisk fisk, pelagiske reker og større krill lever i skjul av mørket i dypere vannlag utenfor sokkelen og trekker i liten grad inn over bankområdene, sannsynligvis fordi de her vil være utsatt for predasjon fra fisk og kanskje fugl (visuelle predatorer). Dyr i øvre lag blir på den annen side akkumulert over bankområder på grunn av de virveldannelser som oppstår her.

Både i Atlanterhavsvannet og kystvannet er det en fremherskende nordlig transport som fører fiskelarver og annet plankton inn i Barentshavet. Hastighet og retning er imidlertid ikke konstant, strømmen er raskest langs eggakanten og langs land, mens det dannes hvirvler over bankområder der vannet kan ha lenger oppholdstid enn ellers i kyststrømmen. Både fiskelarver og annet plankton vil fanges opp i slike hvirvler. Ved at fisken gyter på bankområder holdes larver samlet i et miljø rikt på føde og fattig på predatorer (som i hovedsak finnes på dypere vann), mao reduseres både adveksjonstap og predasjonstap, mens vekst og overlevelse maksimeres.

Frontområder mellom kystvann og atlantisk vann nær eggakanten er produktive, samtidig kan fysisk akkumulering av plankton resultere i høye konsentrasjoner. Dette fører igjen til at dyr høyere i næringskjeden oppsøker frontene, og områdene langs eggakanten blir dermed blant de rikeste på alle trofiske nivå. Fronter danner tildels en barriere for horisontal utveksling mellom vannmassene, likevel foregår det trolig en vesentlig utveksling av organismer mellom atlanterhavsvannet og kystvannet. Produksjonen på sokkelområdene danner grunnlaget for noen av verdens rikeste fiskerier og samspillet med tilgrensende dypområder er trolig essensielt for den høye fiskeproduksjonen. Spesielt antas dette å være viktig for raudåte, som er avhengig av dypområder for overvintring, men spiller en avgjørende rolle, bl.a som fiskeføde, på de grunnere sokkelområdene vår og sommer.

Transporten på tvers av sokkelområdene har ikke blitt kvantifisert. Vi antar at klimatisk betingete (vind) variasjoner i denne transporten kan innføre et betydelig stokastisk element for planktondynamikken på sokkelområdene.

14. OLJE I ØKOSYSTEMET

Her vil vi gi en gjennomgang av hvordan oljen vil kunne spres og oppkonsentreres i ulike områder av økosystemet, avhengig av strømsystemet. Vi vil videre påpeke en del utsatte ressurser, når og hvor de er mest utsatt, og i denne sammenheng også eventuelt mindre utsatte områder og tidsrom for oljeutslipp.

Vi vil ikke her gå inn på en generell beskrivelse av oljens oppførsel og giftighet i sjøvann i relasjon til biologiske ressurser, men vise til flere analyser av dette som er referert i tidligere rapporter (Melle & Skjoldal 1987, Sætre & Bjørke 1988, Øiestad 1990, Fossum & Øiestad 1992).

Strømmønster og vannmasser

Innenfor utredningsområdet, "Vøringplatået", er det generelt en nordlig strøm. Det er den Nordøstlige Atlanterhavs-strømmen som transporterer varmt vann fra Atlanterhavet og nordover langs den norske kontinentalsokkelen (Fig. 1, 2). Østgrensen for utredningsområdet følger eggakanten, og langs denne ligger fronten mellom Atlanterhavsvann og kystvann. I den sørlige delen av utredningsområdet er fronten relativt skarp, styrt av det grunne Møre-platået som avsluttes i en bratt skråning. Lenger nord, utenfor Trøndelag og Helgeland er sokkelen mye dypere og fronten mindre skarp. Her vil Atlanterhavsvann ofte skylle inn over sokkelen (Kap. 3) og kystvann avsnøres i store virvler som transporteres langt til havs. Ved nordlig vind vil en få upwelling langs norskekysten og da transporteres kystvannet ut fra kysten i en tynn kile over Atlanterhavsvannet, mens Atlantisk vann trenger inn over sokkelen under kystvannet. I slike tilfeller vil østlige deler av utredningsområdet kunne være dekket av kystvann. Hvilket omfang dette vil kunne ha er derimot ukjent. I vestlige deler av Norskehavet møter de Atlantiske vannmassene kaldt arktisk vann fra Øst-Island-strømmen i et stort blandingsområde som strekker seg inn mot vestlige deler av utredningsområdet. I nordlige deler av utredningsområdet vil en gå fra Vøringplatået med et dyp på mellom 1200 og 1400 m til områder med dyp større enn 3000 m. I dette området er strømmønsteret lite kjent, men virveldannelser og oppbremsing av strømmen ved enden av Vøringplatået er ikke utenkelig. Trænadjupet skjærer inn gjennom sokkelen mot Vestfjorden øst for dette området og Atlantisk vann trenger her inn over sokkelen. Dette er kjent som en dypere transport, men kan nok også gjelde hele vannsøylen slik det er demonstrert for områdene ved Haltenbanken (Kap. 11).

Olje i havet

Driftretning for olje i sjøen er i stor grad bestemt av vindgenerert strøm. Selv om det er en generell nordlig strøm innenfor utredningsområdet vil en derfor likevel kunne få transportert olje i hvilken som helst retning innenfor området

avhengig av vindretningen. Vi vil her konsentrere oss om tilfeller som kan føre til transport ut av området, og muligheter for oppkonsentrering av oljen eller oppholdelse av oljens drift.

Virvler i fronten mellom kystvann og atlantisk vann vil kunne virke oppkonsentrerende for oljen. Også i området ved nordgrensen av Vøringplatået, og utredningsområdet, vil det kunne dannes virvler som oppholder oljen i området. Mulige østlige strømmer inn over sokkelen over Trænadjupet vil kunne føre olje inn i Vestfjorden. Det finnes imidlertid ikke datagrunnlag for å kunne bekrefte, lagt mindre kvantifisere, en slik effekt.

I perioder med upwelling når kystvann transporteres utover det atlantiske vannet som en tynn kile, vil oljeutslipp som kommer til overflaten kunne komme inn i kystvannmassen. Det må vurderes hvilke områder av utredningsområdet dette vil kunne gjelde. I samme situasjon vil olje nedblandet i de atlantiske vannmassene kunne føres inn over sokkelen under kystvannet og der stige opp i denne vannmassen. Denne siste mekanismen anses dog ikke å kunne tilføre kystvannet store mengder olje.

Det er gjort grundige undersøkelser av følsomhet for olje hos ulike livsstadier av fisk, og det konkluderes med at egg og tidlige larvestadier er de som lettest tar skade dersom de utsettes for olje og at senere stadier dessuten vil kunne unngå oljeinfiserte vannmasser (f.eks. Fossum & Øiestad 1992). Det er ikke gjort tilsvarende grundige analyser av følsomhet overfor olje hos dyreplankton, men det synes også der som de tidlige egg og larvestadier er de mest utsatte (f.eks. Melle & Skjoldal 1987).

Betydningen av borehullenes plassering, avstand til utsatte ressurser og endringer i oljens egenskaper over tid i sjøen blir ikke vurdert her.

Plankton

Plantep plankton-våroppblomstringen starter først over bankene i februar-mars. Siden starter trolig blomstringen i deler av fronten mellom kystvann og atlantisk vann, mens blomstringen i atlantisk vann ikke er i gang før i april-mai (Kap. 4, 11). Viktige dyreplanktonarter som raudåte og krill gyter i forbindelse med våroppblomstringen (Kap. 5). Mens raudåta gyter både i kystvann og i Atlantisk vann, finnes det av krill en hovedsaklig atlantisk art, *Meganyctiphanes norvegica*, og en kystvannsart, *Thyssanoessa inermis*. Egg og larver av disse artene blir gytt i de øvre lag og selv om eggene synker klekkes de relativt hurtig ved de temperaturer en har på og utenfor sokkelen, slik at også larvene finnes i de øvre vannlag - det vindblanda laget. I vannmassene rundt fronten vil en derfor ha en periode fra februar til mai da utsatte stadier av dyreplankton vil være tilstede i de øvre vannlag.

Eventuell skade på dyreplanktonbestanden vil trolig ikke ha innvirkning på disse bestandene totalt sett, da deres utbredelse er *relativt* homogen og dekker

store deler av Norskehavet. Tidlige stadier av dyreplankton er imidlertid viktig føde for fiskelarver og yngel, og disse har en langt mer konsentrert utbredelse slik at deler av bestandene vil kunne lide av matmangel som en følge av en geografisk begrenset reduksjon i dyreplanktonbestanden.

Både olje og plankton vil kunne oppkonsentreres i samme vannmasser i fronten, mulighetene for store skader i avgrensede områder er til stede (Kap. 7). Eventuell yngel av fisk i samme vannmasse vil da kunne lide av matmangel. Planktonet i kystvannmassen er den viktigste føden for fiskelarver og -yngel slik at innblanding av olje i denne vannmassen nok er det som vil kunne ha størst effekt på mattilbudet for disse. Dersom et oljeutslipp har redusert dyreplanktonbestanden i store områder av den atlantiske vannmassen kan en også tenke seg at fiskeyngel som avsnøres i pakker av kystvann og føres ut i atlantisk vann vil kunne lide av matmangel etterhvert som de gradvis blandes ut i den atlantiske vannmassen. Fordelingskartene for fiskeyngel viser at hos enkelte arter finnes store deler av yngelbestanden langt inn i de atlantiske vannmasser.

Egg, larver og yngel av fisk

Mulige indirekte effekter av olje på fiskelarver og -yngel gjennom redusert mattilbud er behandlet over. Her vil mulighetene for direkte oljeskade på larver og yngel av ulike arter bli vurdert. Bare de artene som gyter i stort antall inne i utredningsområdet eller på sokkelen innenfor blir vurdert.

Yngel av alle arter, de som gyter inne på sokkelen (sild, torsk og sei), de som gyter dypt ute på eggakanten (hyse, vassild) og uer som slipper yngelen mesopelagisk i frontsonen, sprer seg ut i de atlantiske vannmassene i varierende grad i løpet av mai-juli (Kap. 7). Mengde larver i atlantisk vann varierer med art og mellom år. Sei, hyse og uer er de som har størst andel av yngelen i atlantisk vann. Disse artene må derfor ventes å være mest utsatt ved et oljeutslipp i atlantisk vann. Hos sei og hyse gjør importen av yngel fra gytefelt lenger sør og i vest at en viss andel av yngelen driver gjennom sørlige deler av utredningsområdet i mai (Kap. 7). Varierende grader av upwelling, avhengig av mengde nordavind, er trolig bestemmende for hvor stor del av yngelen som finnes ute i atlantisk vann de enkelte år.

Store mengder olje vil kanskje ikke kunne trenge gjennom den stabile fronten utenfor Møre-platået, lenger nord viser hydrografien derimot at olje fra områdene vest for eggakanten vil kunne komme inn over sokkelen. Det synes derfor som de viktigste gytefeltene for sild er relativt beskyttet, mens torskens gytefelt i Lofoten kan være utsatt.

Kolmule er en mesopelagisk fisk som også gyter i skråningen mot Vøringplatået. Det er imidlertid uvisst om denne gytingen har stor betydning for rekrutteringen til den lokale populasjonen over Vøringplatået og langs kontinentalskråningen siden absolutt hovedtyngden av bestanden i

Norskehavet gyter vest av Irland og denne gytingen dominerer rekruttering til alle deler av Norskehavet.

Annen mesopelagisk fisk, lysprikkfisk og laksesild, er her behandlet sammen med karnivort dyreplankton, og grunnen til dette er den vide og relativt homogene horisontal utbredelsen. Det er heller ikke kjent at artene har en vandring mot et gytefelt. Dette gjør sannsynligheten for at et oljeutslipp skal kunne slå ut en stor del av artenes egg- eller larve-populasjoner liten.

Fisk

Voksen fisk regnes ikke å være direkte utsatt ved oljeutslipp. Det er imidlertid flere store bestander av pelagisk fisk, sild, makrell og laks, som beiter over Vøringplatået. Olje vil kunne redusere deler av mattilbudet for disse artene, men olje i sjøen i løpet av beiteperioden, april-august, vil kunne ha større effekt ved at fisken unngår områder med olje og dermed blir utelukket fra å kunne utnytte deler av sitt beiteområde. Særlig under situasjonen for noen år siden, da sild stod i nordlige deler av Vøringplatået og beitet på plankton i den Nord-Atlantiske strømmen gjennom hele sommeren, ville kunne blitt kraftig påvirket av store mengder olje. Det er imidlertid usikkert hvordan silda ville ha reagert, og etter 1991 har heller ikke sildas beiting vært begrenset til dette området.

Sjøfugl

Sjøfugl er ikke vurdert her da disse har vært gjenstand for egne utredningsprosjekt innen AKUP. Det vil imidlertid være naturlig å vurdere virkningen av eventuell skade på næringsgrunnlaget for enkelte arter i forbindelse med en konsekvensvurdering.

15. LITTERATUR

Alekseev, A.P. & B.V.Istoshin 1956. Chart of constant currents in the Norwegian and Greenland Seas. Knipovich polyar Sci. Inst.9:62-68. Transl. U.S. Dept. int. Fish and Wildl. Serv. Spec. Sc. Rep. - Fish. 327:69-76.

Appolonio, S. 1969. Breeding and fecundity of the Glass Shrimp, *Pasiphaea multidentata* (Decapoda, Carida), in the Gulf of Maine. J. Fish. Res. Bd. Can. 26: 1969-1983

Bakken, E., J.Lahn-Johannessen & J. Gjørseter 1975. Bunnfisk på den norske kontinentalskråning. Fiskets Gang 34: 557-565.

Barange, M & V. Stuart 1991. Distribution patterns, abundance and population dynamics of the euphausiids *Nyctiphanes capensis* and *Euphausia hanseni* in the northern Benguela upwelling region. Mar.Biol. 109: 93-101.

Barange, M. & S.C. Pillar 1992. Cross-shelf circulation, zonation and maintenance mechanisms of *Nyctiphanes capensis* and *Euphausia hanseni* (Euphausiacea) in the northern Benguela upwelling system. Cont. Shelf Res. 12: 1027-1042.

Bathmann, U.V., T.T.Noji, M.Voss & R.Peinert 1987. Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. Mar. Ecol. Prog. Ser. 38: 45-51.

Bergstad, O.A. & B. Isaksen 1987. Deep-water resources of the northeast Atlantic: distribution, abundance and exploration. Fisker Hav. 3: 1-56.

Bjørke, H., K.Hansen & W. Melle 1987. Sildeklekking og seigytting på Møre 1986. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP). Rapport 4. 14 s.

Bjørke, H., K.Bakkeplass & K.Hansen 1988a. Forekomster av fiskeegg fra Stad til Gimsøy i februar-april 1987. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP). Rapport 16. 44 s.

Bjørke, H., B.Ellertsen, K.Hansen & K.Bakkeplass 1989. Yngelundersøkelser i juli-august i 1988 og 1989 utenfor norskekysten. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP). Rapport 28. 74 s.

Bjørke, H. & R. Sætre 1990. "Import" av fiskeyngel til norske farvann. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP). Rapport 35. 31s.

Blindheim, J. 1989. Ecological features of the Norwegian Sea S. 366-401 i L. Rey & V. Alexander (red.), Proceedings of the sixth conference of the Comité Arctique International. 13-15 May 1985. E.J Brill, Leiden.

Brattegard, T. & J.H. Fosså 1991. Replicability of an epibenthic sampler. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 71 (1): 153-166.

Christensen, I., T.Haug & N.Øien 1992. Seasonal distribution, exploitation and

present abundance of stocks of large baleen whales (Mysticeti) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in Norwegian and adjacent waters. ICES J.mar.Sci. 49:341-355.

Cho, B.C. & F. Azam 1988 . Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. Nature 332: 441-443.

Corkett, C.J., I.A.McLaren & J.-M.Sevigny 1986. The rearing of the marine calanoid copepods *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *C. glacialis* Jaschnov and *C. hyperboreus* Kroyer with comment on the equiproportional rule. Syllogeus 58: 539-546. National Mus., Canada.

Damas, D. 1905. Notes Biologiques sur les copépodes de la mer Norvégienne. Publ. de Circonstance No. 22:1-24.

Davis, C.S. 1984. Predatory control of copepod seasonal cycles on Georges Bank. Mar. Biol. 82: 31-40.

Diel, S. & K.Tande 1992. Does the spawning of *Calanus finmarchicus* in high latitudes follow a reproducible pattern ? Mar. Biol. 113(1):21-32.

Dragesund, O., J.Hamre & Ø.Ulltang 1980. Biology and population dynamics of the norwegian spring-spawning herring. Rapp. P.-v.Réun. Cons. Explor.Mer, 177 : 43-71.

Einarsson, H. 1945. Euphausiacea I. North Atlantic species. Dana Rep. 27:1-191.

Ellertsen, B., P.Fossum, P.Solemdal, S.Sundby & S.Tilseth 1990. Environmental influence on recruitment and biomass yields in the Norwegian Sea ecosystem. S. 19-35 i Sherman, K, L.M.Alexander & B.D.Gold (red.) Large marine Ecosystems. Patterns, processes and yields. Am. Ass. Advanc. Science.

Farran, G.P. 1910. Copepoda. Bull. trimesteriel Part I-II.

-1911. Copepoda. Ibid. 2 : 81-105

Fasham, M.J.R. & P. Foxton 1979. Zonal distribution of pelagic Decapoda (Crustacea) in the eastern north Atlantic and its relation to the physical oceanography. J.exp.mar.Biol.Ecol. 37:225-253.

Fossum, P. & V. Øiestad 1992. De tidlige livsstadiene hos fisk i møte med trusselen fra petroleumsvirksomhet. Sluttrapport fra Havforskningsinstituttets egg og larveprogram - HELP (1985-1991).75 s.

Fosså, J.H. 1990. Spatial and temporal distribution of mysids in fjords. Ph.D. Thesis, University of Bergen, 139 s.

Frost, B.W. 1985. Food limitation of the planktonic marine copepod *Calanus pasificus* and *Pseudocalanus* sp. in a temperate fjord. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 21: 1-13.

- 1987. Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus* spp. Mar. Ecol. Prog. Ser. 39: 49-68.

Giske, J. D.L. Aksnes, B.M. Balino, S. Kaartvedt, U.Lie, J.T. Nordeide, A.G.V. Salvanes, S.M. Wakili & A. Aadnesen 1990. Vertical distribution and trophic interactions of zooplankton and fish in Masfjorden, Norway. Sarsia 75: 65-81.

Gjøsæter, J. 1981a. Life history and ecology of *Mauroliticus muelleri* (Gonostomatidae) in Norwegian waters. Fis.Dir Skr. Ser. HavUnders. 17: 109-131

- 1981b. Growth, production and reproduction of the myctophid fish *Benthosema glaciale* from Western Norway and adjacent seas. Fis.Dir Skr. Ser. HavUnders. 17: 79-108.

Glover, R.S. 1952. Continuous Plankton Records : The Euphausiacea of the North-Eastern Atlantic and the North Sea, 1946-1948. Hull Bull. Mar. Sci. 3:185-214.

Graf, G. 1991. Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. Nature 341 (6241): 437-439.

Graf, G. & P.Linke 1991. Adenosine nucleotides as indicators of deep-sea benthic metabolism. S. 237-243 i Rowe, G.T. & V.Pariante (red.). Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Vol. C360, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 237-243.

Gran, H.H. 1902. Das plankton des Norwegischen Nordmeeres, von Biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. 2 (5) : 222 pp.

- 1929. Investigation of the production of plankton outside the Romsdalsfjord 1926- 1927. Rapp. Proc. Verb. Vol. LVI.

Greene, C.H. & M.R.Landry 1988. Carnivorous suspension feeding by the subarctic calanoid copepod *Neocalanus cristatus*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1069-1074.

Hagstrøm, A., F.Azam, A.Andersson, J. Wikner & F.Rassoulzadegan 1988. Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes Mar. Ecol. Prog. Ser. 49: 171-178.

Halldall, P. 1953. Phytoplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea, 1948-49. Hvalrådets Skrifter Scien. Results Mar. Biol. Res. 38: 1-91.

Hansen, K. Vagn 1960. Investigations on the quantitative and qualitative distribution of zooplankton in the southern part of the Norwegian Sea. Medd. Danm. Fiskeri Havunders. Ny serie 2(23):1-53.

Helland-Hansen, B. & F.Nansen 1909. The Norwegian Sea. Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. 2 (2) : 390 pp.

Hirche, H.J. 1983. Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. Mar.Ecol.Prog.Ser. 11: 281-290

- 1990. Egg production of *Calanus finmarchicus* at low temperature. Mar. Biol. 106:53-58.

Hirche, H.-J. & R.N.Bohrer 1987. Reproduction of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. Mar. Biol. 94:11-18.

Hjort, J. 1927. The Zooplankton. Rep. of the Area Comm. North-eastern Area. Rapp.P.-v. Reun.Cons.int.Explor.Mer 41:14-118.

Hjort, J. & J.T. Ruud 1929. Whaling and fishing in the north Atlantic. Rapp. P.-v.Reun.Cons.Explor.Mer 56:123 pp.

Holst, J.C. & S.A.Iversen 1992. Distribution of Norwegian spring-spawning herring and mackerel in the Norwegian Sea in late summer, 1991. ICES C.M./H:13, 8s. + fig.

Jensen, P. 1992. 'An enteropneust's nest': results of the burrowing traits by the deep-sea acorn worm *Stereobalanus canadensis* (Spengel). Sarsia 77: 125-129.

Jumars, P.A. & R.A.Wheatcroft 1989. Responses of benthos to changing food quality and quantity, with a focus on deposit feeding and bioturbation. S. 235-253 i Berger, W.H., V.S.Smetacek & G. Wefer (red.). Productivity of the ocean: present and past. John Wiley & Sons, Limited.

Jørgensen, G. & J.B.L.Matthews 1975. Ecological studies of the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Population dynamics of six species of Euphausiids in 1968 and 1969. Sarsia 59:67-84.

Kaartvedt, S. 1988. Significance of vertical migrations for advection and retention of fjord-living crustaceans. Ph.D. Thesis, University of Bergen, 114 s.

Kaartvedt, S., D.L.Aksnes & A. Aadnesen 1988. Winter distribution of macroplankton and micronekton in Masfjorden, western Norway. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 45-55.

Kaartvedt, S., H.R.Skjoldal, T.T.Noji & C.I.-M. Noji 1991. Biologiske forhold på Vøringplatået: forprosjekt innen AKUPs utredningsprogram. HSM 11: 29 s.

Karl, D.M., G.A.Knauer & J.H. Martin 1988. Downward flux of particulate organic matter in the ocean: a particle decomposition paradox. Nature 332: 438-441.

Knutsen, T. 1985. Populasjonsendringer hos lyskrepsen *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) i Korsfjorden sett i forhold til hydrografi, strømforhold og populasjoner i omkringliggende områder. Hovedfagsoppgave i marinbiologi,

UiB, 233 s.

Kramp, P.L. 1913. Schizopoda. Bull. trimestriel Cons Perm. pour l'Expl. de la Mer. Résumé Planktonique, 3^e partie.

Lie, U. 1961. Zooplankton in relation to herring in the Norwegian Sea, June 1959. FiskDir.Skr.Ser.HavUnders. 13(1):1-14

Lindley, J.A. 1977. Continuous plankton records : The distribution of the Euphausiacea (Crustacea : Malacostraca) in the north Atlantic and the North Sea, 1966-1967. J.Biogeography 4:21-133.

- 1978. Population Dynamics and Production of Euphausiids. I. *Thysanoessa longicaudata* in the North Atlantic Ocean. Mar. Biol. 46:121-130.

- 1980. Population Dynamics and Production of Euphausiids. II. *Thysanoessa inermis* and *T.raschi* in the North Sea and American Coastal Waters. Mar. Biol. 59:225-233.

- 1982. Continuous Plankton Records: Geographical variations in Numerical Abundance, Biomass and Production of Euphausiids in the North Atlantic Ocean and the North Sea. Mar. Biol. 71:7-10.

Lindley, J.A. & R.Williams 1980. Plankton of the Fladen Ground during FLEX 76. II. Population dynamics and production of *Thysanoessa inermis* (Crustacea: Euphausiacea). Mar. Biol. 57:79-86.

Longhurst, A. & R. Williams 1992. Carbon flux by seasonal vertical migrant copepods is a small number. J. Plankton Res. 14: 1495-1509.

Lopes, P.D.C. 1979. Eggs and larvae of *Maurolicus muelleri* (Gonostomatidae) and other fish eggs and larvae from two fjords in western Norway. Sarsia 64: 199-210.

Lutter, S., J.P.Taasen, C.C.E. Hopkins & V.Smetacek 1989. Phytoplankton dynamics and sedimentation processes during spring and summer in Balsfjord, northern Norway. Polar Biology 10: 113-124.

Marshall, S.M. & A.P.Orr, 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver & Boyd, London, 195 pp.

Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta 1: 493-509.

Matthews, J.B.L. 1973a. Ecological studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Population dynamics of *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea, Euphausiacea) in 1968 and 1969. Sarsia 54:75-90.

- 1973b. The succession of generations in a population of *Meganyctiphanes norvegica*, with an estimate of the energy flux. ICES C.M./L:19, 6 s + fig.

- Matthews, J.B.L. & S. Pinnoi 1973. Ecological studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. The species of *Pasiphaea* and *Sergestes* ((Crustacea, Decapoda) recorded in 1968 and 1969. *Sarsia* 52: 123-144
- Mauchline, J. 1959. The development of the Euphausiacea (Crustacea) especially that of *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars). *Proc.zool. Soc.Lond.* 132:627-639
- 1960. The biology of the Euphausiid Crustacean *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars). *Proc.R.Soc.Edinb. B.* 67:141-179.
- 1980. The biology of mysids and euphausiids. *Adv. mar. Biol.* 18:1-681.
- Mauchline, J. & L.R.Fisher 1969. The biology of euphausiids. *Adv. mar. Biol.* 7:1-454.
- Melle, W. & H.R.Skjoldal 1987. Dyreplankton og dets reproduksjon i Barentshavet - grunnlagsmateriale for vurdering av mulige stader av oljesøl. AKUP-dokument 03-01-01. Havforskningsinstituttet, Bergen. 41 s.
- Noji, T.T. 1991. The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia* 76: 1-9.
- Noji, C.I.-M. & T.T. Noji 1991a. Tube lawns of spionid polychaetes and their significance for recolonization of disturbed benthic substrates. *Meeresforsch.* 33: 235-246.
- Noji, T.T. & C.I.-M. Noji 1991b. Report on the German SFB 313 (University of Kiel) in the Norwegian Sea. Havforskningsinstituttet. Rapport nr 11/1991/HSM
- Noji, T.T., C.I.-M. Noji & K.-G. Barthel (in press). Benthic-pelagic coupling during fall in a northern Norwegian fjord. III. Fate of pelagic material and a simple carbon budget. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Ohman, M.D, 1986. Predator-limited population growth of the copepod *Pseudocalanus* sp. *J. Plankton Res.* 8: 673-713.
- Paulsen, O. 1906. Studies on the biology of *Calanus finmarchicus* in the Waters round Island. *Med. Komm. for Havundersøgelser Serie Plankton.*1(4).
- Pavshtiks, E.A. & A.F.Timokhina 1972. History of investigations on plankton in the Norwegian Sea and the main results of Soviet investigations. *Pros. R.S.E.* (B) 73 (27):267-278.
- Pethon, P. 1985. Aschehougs store fiskebok. H. Aschehoug & Co. 448 s.
- Pillar, S.C., M. Barange & L. Hutchings 1991. Influence of the frontal system on the cross-shelf distribution of *Euphausia lucens* and *Euphausia recurva* (Euphausiacea) in the southern Benguela system. *S. Afr. J. mar. Sci.* 11: 475-481.
- Ressursoversikt 1992, Havforskningsinstituttet

Rey, F. 1980a. The development of the spring phytoplankton outburst at selected sites off the Norwegian coast. S. 649-680 i Sætre, R. & M.Mork (red.) The Norwegian Coastal Current. University of Bergen.

- 1980b. Primary production estimates in the Norwegian Coastal Current between 62° N and 72° N. S. 640-648 i Sætre, R. & M.Mork (red.) The Norwegian Coastal Current. University of Bergen.

Rey, F., H.R.Skjoldal & D. Slagstad 1987. Primary production in relation to climatic changes in the Barents Sea. S. 29-46 i Loeng, H. (red.). The effect of oceanographic conditions on distribution and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea. Proceedings of the third Soviet-Norwegian Symposium, Murmansk, 26-28 May 1986. Institute of Marine Research, Bergen.

Roe, H.S.J. 1984. The diel migration and distributions within a mesopelagic community in the north east Atlantic. 2. Vertical migrations and feeding of mysids and decapod crustacea. Prog. Oceanog. 13:269-318.

Runge, J.A. 1985. Egg production rates of *Calanus finmarchicus* in the sea off SW Nova Scotia. Archiv f. Hydrobiol., Beiheft 21: 33-40.

Runge, J.A. 1988. Should we expect a relationship between primary production and fisheries? Hydrobiologia 167/168: 61-71.

Ruud, J.T. 1927. Zooplankton off the coast of Møre 1926. A. Euphausiidae. Rep. of the Area Comm. North-eastern Area. Appendix A. Rapp.P.-v. Cons.Perm. int.Explor.Mer 41

- 1928. Fluctuations in the larval stages of Euphausiidae off Møre 1926-1927. Journ. du Conseil. 3(1).

- 1929. On the biology of copepods off Møre 1925-1927. Rapp.P.-v. Cons. Perm. int. Explor. Mer 56:1-84.

- 1932. On the Biology of Southern Euphausiidae. Hvalrådets Skrifter 2:1-105.

- 1936. Euphausiacea. Rep. Danish Oceanogr. Exp. 1908-10 to the Medit. and adj. Seas. II., D. 6.

Ruud, J.T. & B. Føyn 1929. Investigation of the phytoplankton at Lofoten, mars-april 1922-1927. Vid. Skr. Nat. No. 10.

Røttingen, I. 1990. A review of variability in the distribution and abundance of Norwegian spring spawning herring and Barents Sea capelin. Polar Research 8, 33-42.

Saski, H., H.Hattori & S.Nishizawa. 1988. Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. Deep-Sea Res. 35(4): 505-515.

Schølberg, P. & E. Dragsund 1991. Utvikling av operativt system for marin miljøovervåkning og varsling. Ukentlig datarapport nr. 05/91 28.jan.-3.feb 1991, Oceanor.

Scott, Th. 1911. Copepoda. Bull. Crios. pér. Explor. Mer. 2: 106-149.

Skjoldal, H.R. & P. Wassmann 1986. Sedimentation of particulate organic matter and silicium during spring and summer in Lindaaspollene, Western Norway. Mar. Ecol. Prog. Ser. 30: 49-63.

Smetacek, V. 1988. Plankton characteristics. S. 93-130 i Postma, H. & J.J. Zijlstra (red.): Ecosystems of the world, Vol. 27. Continental shelves. Elsevier, Amsterdam.

Solemdal, P., T. Knutsen & H. Bjørke 1989. Spawning areas and spawning period of the North-East Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.). Havforskningsinstituttets Egg og larveprogram (HELP). Rapport 25.

Størmer, L. 1929. Copepodes from the Michael Sars Expedition 1924. Conseil Perm. Internat.

Sundby, S. 1983. A one - dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. Deep-Sea Research 30(64):645-661.

Sundet, J.H. 1991. Biologisk og fysisk-oseanografisk grunnlagsmateriale som er tilgjengelig for utredningsområdet Vøringplatået. I Lind og Nilsen (red.) Rapport fra AKUP-seminar om utredningsprogram for Vøringplatået. 17 s.

Sætre, R. 1983. SDrømforhold i øvre vannlag utenfor Norge. Havforskningsinstituttet. Rapport FO 8306. 34 s.

Sætre, R. & H. Bjørke 1988. Oljevirkosomhet på Møre. Konsekvenser for fiskeressursene. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP). Rapport 19. 45 s.

Sømme, J.D. 1934. Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea. I. Production of *Calanus finmarchicus* (Gunn.) and *Calanus hyperboreus* (Krøyer) in the Lofoten area. Rep. Norw. Fish. Invest., 4 (9): 1-163.

Wassmann, P. 1984. Sedimentation and benthic mineralization of organic detritus in a Norwegian fjord. Mar. Biol. 83: 83-94.

- 1986. Benthic nutrient regeneration as related to primary productivity in the west-Norwegian coastal zone. Ophelia 26: 443-456.

Wiborg K.F. 1954. Investigations on Zooplankton in Coastal and Offshore waters off Western Northwestern Norway. Rep. Norw. Fish. Invest. 11 (1): 1-246.

- 1955. Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian Sea. Fisk.Dir. Skr. Ser. HavUnders. 11(4): 1-66.

- 1966. Undersøkelser av krill (lyskreps) i Hardangerfjorden og tilstøtende områder, samt på stasjon M i Norskehavet. Fiskets Gang 41:754-761.

- 1971. Investigations on euphausiids in some fjords on the west coast of Norway in 1966-1969. FiskDir.Skr.Ser.HavUnders. 16:10-35.

With, C. 1915. Copepoda I Calanoidea Amphascandria. The Dan. Ingolf Expd. Vol. III. Copenhagen.

Øiestad, V. 1990. Petroleumsvirksomhet utenfor kysten av Midt-Norge. Konsekvenser for fiskeressursene. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP). Rapport 33. 66s.

Østvedt, O.J. 1955. Zooplankton investigations from weathership M in the Norwegian Sea 1948-49. Hvalrådets Skr. 40: 1-93.

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

Senter for marine ressurser

Senter for marint miljø

Senter for havbruk

Administrasjon

Adr.: Nordnesparken 2

Postb. 1870 Nordnes

5024 Bergen

Telefon: 05-23 85 00

Telefax: 05-23 85 31

Telex: 42297 OCEAN N

Forskningsstasjonen Flødevigen

Adr.: 4817 His

Telefon: 041-10 580

Telefax: 041-10 515

Austevoll havbrukstasjon

Adr.: 5392 Storebø

Telefon: 05-38 03 42

Telefax: 05-38 03 98

Matre havbrukstasjon

Adr.: 5198 Matredal

Telefon: 05-36 60 40

Telefax: 05-36 61 43