

Utviklingen i hardbunnssamfunn
på Skagerrakkysten etter
Chrysochromulina-oppblomstringen
våren 1988
- undersøkelser 1991

Hans Petter Leinaas
Hartvig Christie
Eli Rinde



Utviklingen i hardbunnssamfunn
på Skagerrakkysten etter
Chrysochromulina-oppblomstringen
våren 1988
- undersøkelser 1991

Hans Petter Leinaas
Hartvig Christie
Eli Rinde

NINAs publikasjoner

NINA utgir seks ulike faste publikasjoner:

NINA Forskningsrapport

Her publiseres resultater av NINAs eget forskningsarbeid, i den hensikt å spre forskningsresultater fra institusjonen til et større publikum. Forskningsrapporter utgis som et alternativ til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe mm. gjør dette nødvendig.

NINA Utredning

Serien omfatter problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, litteraturstudier, sammenstilling av andres materiale og annet som ikke primært er et resultat av NINAs egen forskningsaktivitet.

NINA Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. Opplaget er begrenset.

NINA Notat

Serien inneholder symposie-referater, korte faglige redegjørelser, statusrapporter, prosjektskisser o.l. i hovedsak rettet mot NINAs egne ansatte eller kolleger og institusjoner som arbeider med tilsvarende emner. Opplaget er begrenset.

NINA Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "allmenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvern- og turist- og friluftslivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

NINA Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINAs faglige virksomhet, og som er **publisert andre steder**, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

I tillegg publiserer NINA-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Leinaas, H.P., Christie, H. & Rinde, E. 1992.
Utviklingen i hardbunnssamfunn på Skagerakkysten etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen våren 1988 -undersøkelser i 1991.
NINA Oppdragsmelding 160: 1-22.

Oslo, desember 1992
ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0281-6

Klassifisering av publikasjonen:
Forurensning og miljøovervåkning i marint miljø
Pollution and monitoring of marine ecosystems

Copyright ©:
Stiftelsen Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Erik Framstad
NINA, Oslo

Design og layout:
Klaus Brinkmann
NINA, Ås

Sats: NINA

Trykk: Kopisentralen, Fredrikstad

Kopiert på 100% resirkulert papir!

Opplag: 100

Kontaktadresse:
NINA
Postboks 1037, Blindern
N-0315 OSLO
Tel: (02) 85 46 84

Referat

Leinaas, H.P., Christie, H. & Rinde, E. 1992. Utviklingen i hardbunnssamfunn på Skagerrakkysten etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen våren 1988 - undersøkelser i 1991. - NINA Oppdragsmelding 160: 1-22.

Oppblomstringen av den giftige algen *Chrysochromulina polylepis* i Skagerrak våren 1988 representerte et dramatisk, akutt stress på de kystnære økosystemene. På hardbunn ble det observert store effekter ned til 12-15 m dyp langs den ytre kystlinjen. Mange av disse akutte effektene var imidlertid relativt kortvarige, med stor grad av restituering/rekolonisering av de fleste påvirkete artene allerede samme høst.

De mest vidtrekkende konsekvensene skyldes indirekte effekter av at mange viktige predatorer ble sterkt redusert av giftalgene, med en påfølgende oppblomstring av et mektig blåskjellbelte som utkonkurrerte andre fastsittende organismer ned til 5-7 m dyp. Dette stimulerte deretter til masseforekomster av predatorer, først sjøstjerner og etterhvert også av ærfugl, som beitet på dette blåskjellbeltet. Resultatet var en labil samfunnsstruktur karakterisert av store svingninger i artsforekomstene i perioden etter algeoppblomstringen. En kartlegging av disse langtidseffektene og en analyse av de underliggende mekanismene i utviklingen har gitt økt forståelse av stabiliteten og sårbarheten i disse økosystemene. NINA har i denne undersøkelsen fulgt opp studiene av den videre utviklingen av hardbunnssamfunn etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen på strekningen Nevlunghavn-Tvedestrand gjennom 1991. Det meste av undersøkelsene er foretatt på utsiden av Jomfruland.

Det mektige blåskjellbeltet i sublittoralen ble beitet ned av sjøstjerner allerede i løpet av 1989-90. Tilsvarende nedbeiting i littoralsonen (tidevannssonen) skjedde først fra sommeren 1990 til seinvinteren 1991, etter invasjon av store mengder ærfugl. Etter som blåskjellbeltet ble borte, har de store sjøstjernene begynt å spre seg ned til større dyp, men fortsatt er de til dels meget tallrike også på grunt vann. Sjøstjernene har hatt kraftig rekruttering både i 1990 og 1991, men vekst og overlevelse av de små sjøstjernene synes å ha blitt sterkt begrenset av næringsmangel og predasjon. Ærfuglene forble også tallrike ved Jomfruland gjennom hele 1991. Opprettholdelsen av disse predator-forekomstene forventes fortsatt å ha betydning på den videre utviklingen i hardbunnssamfunnet, bl.a. etter det kraftige blåskjell-nedslaget i de øverste 1,5 -2 m på Jomfruland sommeren 1991, og således representere en forsinket effekt av alge-oppblomstringen. Purpurneglene, som normalt er den dominerende rovformen i tidevannssonen, har fortsatt vært for fåtallige til å kunne spille noen

vesentlig rolle i denne utviklingen. Økt predasjon bl.a. fra fugl har sannsynligvis ført til at den svake økningen av antall purpurnegl som ble observert i 1990, ikke har fortsatt i 1991.

Etter at blåskjellbeltet ble beitet ned, har hardbunnssamfunnet på Jomfruland blitt helt dominert av alger i sublittoralen ned til ca 12 m dyp. Denne vegetasjonen har i løpet av 1991 antatt en form som må sies å være forholdsvis naturlig for tilsvarende eksponerte lokaliteter. De øverste ca 6 m er preget av en vekslende forekomst av kortlevde alger, mens samfunnet på dypere vann har blitt mer og mer dominert av store langlevende brunalger. Særlig i littoralsonen og under ca 12 m dyp er fastsittende dyr til tider tallrike. Flere av de fastsittende dyrene på dypt vann er potensielle byttedyr for sjøstjerner, og gjennom 1990 og 1991 har vi registrert et økende beitepress på disse fra sjøstjerner som har vandret ned fra sin tidligere masseforekomst i blåskjellbeltet.

Etter undersøkelsene i 1991 kan vi si at mye av hardbunnssamfunnet på bølge-eksponerte lokaliteter har blitt restituert, 33% fortsatt kan vi registrere effekter etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen på Skagerrakkysten. De utviklingstrekkene som vi har funnet ved inngående studier på utsiden av Jomfruland, går også igjen på andre meget eksponerte lokaliteter. På moderat bølgeeksponerte og beskyttede lokaliteter restituerte samfunnene seg raskt etter algeoppblomstringen, og disse har siden vært dominert av stabile forekomster av langlevende store brunalger fra fjæra og ned til 10-12 m dyp.

Emneord: *Chrysochromulina*- langtidseffekter - bunn-alger - blåskjell - predasjon - sjøstjerner - ærfugl - purpurnegl.

Hans Petter Leinaas, Hartvig Christie og Eli Rinde, NINA, Boks 1037, Blindern, 0315 Oslo.

Abstract

Leinaas, H.P., Christie, H. & Rinde, E. 1992. The development of hard bottom communities on the Skagerrak coast after the *Chrysochromulina* bloom in 1988 - results from 1991. - NINA Oppdragsmelding 160: 1-22.

The bloom of the toxic algae *Chrysochromulina polylepis* in Skagerrak during spring 1988 introduced an acute stress to the coastal ecosystems, resulting in high mortality of hard bottom organisms down to 12-15 m depth along the outer coastline. Most of these initial effects were of short term character due to a rapid recovery or recolonization of many affected species.

The most considerable consequences were indirect effects with a long term pattern of development as a result of the initial mortality of major benthic predators. The lack of predators during the summer of 1988 gave opportunity for an establishment of a massive mussel bed which ousted all other sessile organisms down to 5-7 m depth. The mussels provided a surplus food resource for predators that responded by dense recruitment and rapid growth (starfish, *Asterias rubens*) or immigration (eider ducks) and started to graze down the mussels. Large fluctuations in species composition characterized the community structure in the years following the algae bloom.

The present report includes the development of the hard bottom organisms community throughout 1991 along the Skagerrak coast, concentrating on detailed studies at an exposed site on the island Jomfruland. The dense mussel bed in the upper 7 m of the sublittoral zone was grazed down by starfish during 1989-1990, while the eider ducks removed the mussels from the intertidal zone mainly in the period summer 1990-winter 1991. After the mussel bed decimation, parts of the dense starfish population migrated to deeper waters. Starfish recruitment was dense in 1990 and 1991 too, but growth and survival of these cohorts were poor due to predation and food limitations. A prevailing presence of eider ducks and older year classes of starfish (1988, 1989) lead to a rapid removal of a dense settlement of mussels in the upper 2 m during summer 1991, and the predators will probably continue to affect the community as a delayed effect of the algae bloom. Another long term effect is the slow recovery of the dog whelk *Nucella lapillus*. Predation by birds has probably retarded the limited recovery observed in 1990. *Nucella* is normally an important predator in the intertidal zone, but the number of dog whelks will for years be too low to play any part in the community organization along the Skagerrak coast.

After the disappearance of the mussel bed, the sublittoral hard

bottom community has been dominated by algal vegetation down to ca 12 m depth. Throughout 1991 the sequence of species composition approached the normal for such exposed sites. The upper ca 6 m have been dominated by fluctuations of seasonal read, brown and green algae, while the deeper zone has been dominated by larger and more persisting species of brown algae. In the littoral and deeper sublittoral zone the sessile fauna is more dominating. The sublittoral species are potential prey organisms for starfish, and increasing reduction has been found among this fauna with increasing dispersal of starfish to deeper waters during 1990 and 1991.

By 1991, most of the hard bottom community on the exposed parts of the Skagerrak coast has recovered, but the impact of *Chrysochromulina* can still be detected. The same pattern of community development as documented at Jomfruland has been recognised on other exposed sites studied in Skagerrak. On less exposed sites, the hard bottom communities recovered more rapidly, and these sites have been dominated by a more stable occurrence of larger brown algae.

Key words: *Chrysochromulina* - long term effects - benthic alga - mussels - predation - starfish - eider ducks - dog whelk.

Hans Petter Leinaas, Hartvig Christie and Eli Rinde, NINA, Box 1037, Blindern, N-0315 Oslo, Norway.

Forord

Direktoratet for naturforvaltning (DN) har ønsket å kartlegge langtidseffektene etter oppblomstringen av den giftige algen *Chrysochromulina polylepis* i Skagerrak våren 1988. NINA har vært engasjert for å registrere utviklingen i hardbunnssamfunn etter algeoppblomstringen på strekningen Nevlunghavn-Tvedestrand. I tilknytning til disse undersøkelsene er det også utført mer inngående studier på én lokalitet (Jomfruland) for å belyse økologiske prosesser som ligger til grunn for de endringene som observeres. I tillegg til denne undersøkelsen fra 1991, har DN også del-finansiert NINA-undersøkelser utført i 1988, 1989 og 1990.

Undersøkelsene er foretatt i regi av NINAs Østlandsavdeling, som også har fått støtte fra NINAs basisbevilgning til arbeidet.

Vi vil takke Arnfinn Skadsheim for feltassistanse.

Oslo, oktober 1992

Hans Petter Leinaas
prosjektleder

Innhold

	side
Referat	3
Abstract	4
Forord	5
1 Innledning	6
2 Lokalteter og metoder	7
3 Resultater og diskusjon	7
3.1 Jomfruland	7
3.1.1 Blåskjellbeltet	7
3.1.2 Predatorer på blåskjell	10
3.1.3 Utvikling av fastsittende organismer gjennom 1991	17
3.2 Jomfruland sammenliknet med andre lokaliteter	19
4 Konklusjon	21
5 Litteratur	22

1 Innledning

Siden oppblomstringen av den giftige algen *Chrysochromulina polylepis*, har NINA-Østlandet, delvis i samarbeid med Univ. i Oslo, fulgt utviklingen i hardbunnssamfunnene på 5 stasjoner fra Nevlunghavn til Tvedestrand, med hovedvekt på undersøkelser fra utsiden av Jomfruland (Edvardsen et al. 1988, Gray et al. 1989, Leinaas et al. 1990, Christie et al. 1991). Formålet har vært å studere hardbunnssamfunnets langtidsreaksjoner og reetableringsevne etter denne kraftige, akutte miljøforstyrrelsen. Algene påvirket en rekke organismer og rammet spesielt hardbunnssamfunn fra littoralsonen (tidevannssonen) og ned til 12-15 m dyp. Effekter ble registrert langs hele Skagerrakkysten og var mer merkbare i ytre kyststrøk enn innover i skjærgården og i fjordene (Berge et al. 1988, Edvardsen et al. 1988, Rosenberg et al. 1988). Purpursnegl og sjøstjerner ble nesten helt utryddet i de områdene som ble sterkest påvirket, og stor dødelighet ble registrert hos svamper, bløtdyr, pigghuder, sekkdyr, strandlevende fisk og rødalger. Andre dyre- og plantegrupper var langt mer tolerante overfor den giftige algen.

De fleste artene som ble direkte påvirket av giftalgene, viste betydelig grad av restituering allerede i løpet av 1988, enten ved nyrekruttering eller oppvandring fra dypere vann (Gray et al. 1989, Gjøsæter & Johannesen 1989). Allerede høsten 1988 ble det registrert et kraftig nedslag av sjøstjernelarver som vokste opp. Purpursnegl, derimot, forble meget fåtallig i denne perioden. De største forekomstene av arten ble observert i tidevannspoller hvor *Chrysochromulina* ikke hadde kommet inn pga lav vannstand i den kritiske perioden. Spredningen fra disse overlevelsessentrene har imidlertid foregått langsomt, men en liten økning ble observert i løpet av 1990.

Den mest iøynefallende effekten etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen skyldtes imidlertid en forsinket, indirekte reaksjon hos blåskjell. Normalt er predasjon en effektiv begrensende faktor for blåskjell på mer eksponerte lokaliteter, hvor de derfor oftest bare forekommer flekkvis nederst i tidevannssonen. Men, sannsynligvis fordi viktige predatorer ble sterkt redusert eller utryddet i de øvre 15 m av sublittoralsonen (og muligens også i løpet av det planktoniske larvestadiet), ble det i løpet av 1988-89 etablert et helt unormalt mektig blåskjellbelte langs det meste av de ytre deler av Skagerrakkysten. I våre undersøkelsesområder utgjorde dette et tett teppe fra tidevannssonen og ned til ca 5-7 m dyp. I grunne områder som på utsiden av Jomfruland strakte blåskjellbeltet seg 50-100 m utover. Disse blåskjellforekomstene utkonkurrerte annen fastsittende flora og fauna, men gav gode oppvekstbetingelser for predatorer og andre mobile dyr som levde mellom skjellene (særlig manglebørstemark og tanglopper). Pga disse gunstige

næringsbetingelsene og fravær av store predatorer, etablerte derfor sjøstjernelarver, som bunnslø høsten 1988, en meget kraftig årsklasse. Sjøstjernerens individuelle vekst var rask gjennom sommeren 1989, og effekten av beitingen på blåskjellbeltet ble tydelig utover høsten 1989 (Leinaas et al. 1990). Fram mot våren 1990 ble det meste av dette blåskjellbeltet beitet ned, først og fremst av sjøstjernerne. I de øverste 1-1,5 m, der bølgeeksponeringen i stor grad hindrer sjøstjernerne å komme til, holdt blåskjellbeltet fortsatt stand utover i 1990, men ble i løpet av sommer og tidlig høst kraftig desimert av ærfugl (Christie et al. 1991). Omfattende og effektiv ærfuglbeiting av blåskjell i littoralsonen ble observert allerede sommeren 1989 på de mer bølgebeskyttede lokalitetene i vårt undersøkelsesområde. Men på de ytre, eksponerte lokalitetene var ærfugl fåtallig inntil de indre områdene var renbeitet for blåskjell. I løpet av 1990 ble således ærfuglene meget tallrike på utsiden av Jomfruland, og i løpet av sommeren var det meste av blåskjellbeltet der også beitet opp.

Etter først å ha "unnsloppet" predatorer og derfor etablert et mektig belte, ble blåskjellene på denne måten på ny "innhentet" av predasjon. Resultatet var at blåskjellbeltet høsten 1990 på det nærmeste var utradert, samtidig som det fortsatt var meget store forekomster av viktige predatorer (med unntak av purpursnegl), som nå hadde et sviktende næringsgrunnlag. Pga denne reduserte næringstilgangen på grunt vann, viste sjøstjernerne en tendens til å spre seg utover på dypere vann under det opprinnelige blåskjellbeltet. I de områdene som tidligere var dekket av blåskjell, dominerte nå små, kortlevde, opportunistiske algearter (særlig rødalger).

På mer beskyttede lokaliteter hadde etableringen av blåskjellbeltet vært mindre. Det ble stort sett beitet ned av sjøstjerner og ærfugl allerede sommeren 1989, og disse lokalitetene har siden vært dominert av store langtlevende brunalger. På de mer eksponerte områdene, derimot, har de sekundære langtidseffektene på selve hardbunnssamfunnet vært kraftigere enn de effektene en kunne observere umiddelbart etter algeoppblomstringen. Og selv høsten 1990 var ettervirkningene fremdeles tydelige.

Denne rapporten er en oppfølging av de rapporter NINA årlig har utarbeidet om utviklingen i disse hardbunnssamfunnene (Leinaas et al. 1990, Christie et al. 1991), og denne beskriver utviklingen fra høsten 1990 til høsten 1991. Siden utviklingen på utsiden av Jomfruland har vist seg å være representativ for utviklingen på eksponerte lokaliteter på ytre kyststrøk (Leinaas et al. 1990, Christie et al. 1991), ble også undersøkelser i 1991 konsentrert om denne lokaliteten. Som rutine for registrering av utviklingen på hardbunnssamfunn på strekningen Nevlunghavn-Tvedestrand, foretok vi som tidligere år undersøkelser på fire andre stasjoner i mindre omfang.

2 Lokalteter og metoder

Figur 1 viser kart over strekningen fra Nevlunghavn til Tvedestrand med våre stasjoner avmerket. For en mer detaljert beskrivelse av stasjoner og innsamlingsmetodikk viser vi til Edvardsen et al. (1988). Undersøkelsene har vært mest omfattende på Jomfruland, med 6 tokt i 1991. Vi har der foretatt studier i littoralsonen i mars, juni, juli, september og oktober. Våre undersøkelser i sublittoralen ned til ca 17-18 m dyp er fulgt opp i mars, juni og oktober. Vi fortok også registreringer i sublittoralen i mai, men disse ble ufullstendige fordi vi måtte avbryte toktet pga økende vind og bølgepåvirkning. I littoralsonen er flora- og faunasammensetningen registrert ved ruteanalyser (0,5x0,5 m) på 5 utvalgte lokaliteter langs svabergstranden, og en mer inngående undersøkelse av rur-, blåskjell- og purpurneglføremkomster og av ulike vegetasjonstyper fra 0-2 m dyp langs en ca 15 m lang strandlinje.

I sublittoralen er undersøkelsene først og fremst basert på underannsfotografering i en ramme på 0,5x0,5 m supplert med semikvantitativ registrering av artsammensetning og videoregistreringer. 5 bilder er tatt på hhv. 15, 12, 9, 7, 6, 5, 4, 3, 2, og 1 m dyp. Bildene er analysert mhp dekningsgrad og individtetthet av artene. Registreringene er foretatt langs to transekter, et ytre transekt fra 15 m og opp til et lite skjær og et indre transekt fra dette skjæret og inn til stranden på Jomfruland. Begge transektene må betegnes som meget bølgeeksponerte, men indre transekt er noe mindre eksponert fordi de største bølgene bryter ved det lille skjæret.

De 4 andre stasjonene (se **figur 1**) er undersøkt i juni 1991. Her er artssammensetning registrert fra ca 0-15 m ved fotografering og semikvantitativ analyse. Dette gjelder to beskyttete lokaliteter (Arø og Svenskeholmen) i skjærgården innenfor Jomfruland, og to eksponerte lokaliteter, Oddane skjær utenfor Nevlunghavn og Langeboen utenfor Tvedestrand. De to sistnevnte er også besøkt i oktober, og her er også en beskyttet innside av skjæret registrert fra 0-3 m dyp.

3 Resultater og diskusjon

3.1 Jomfruland

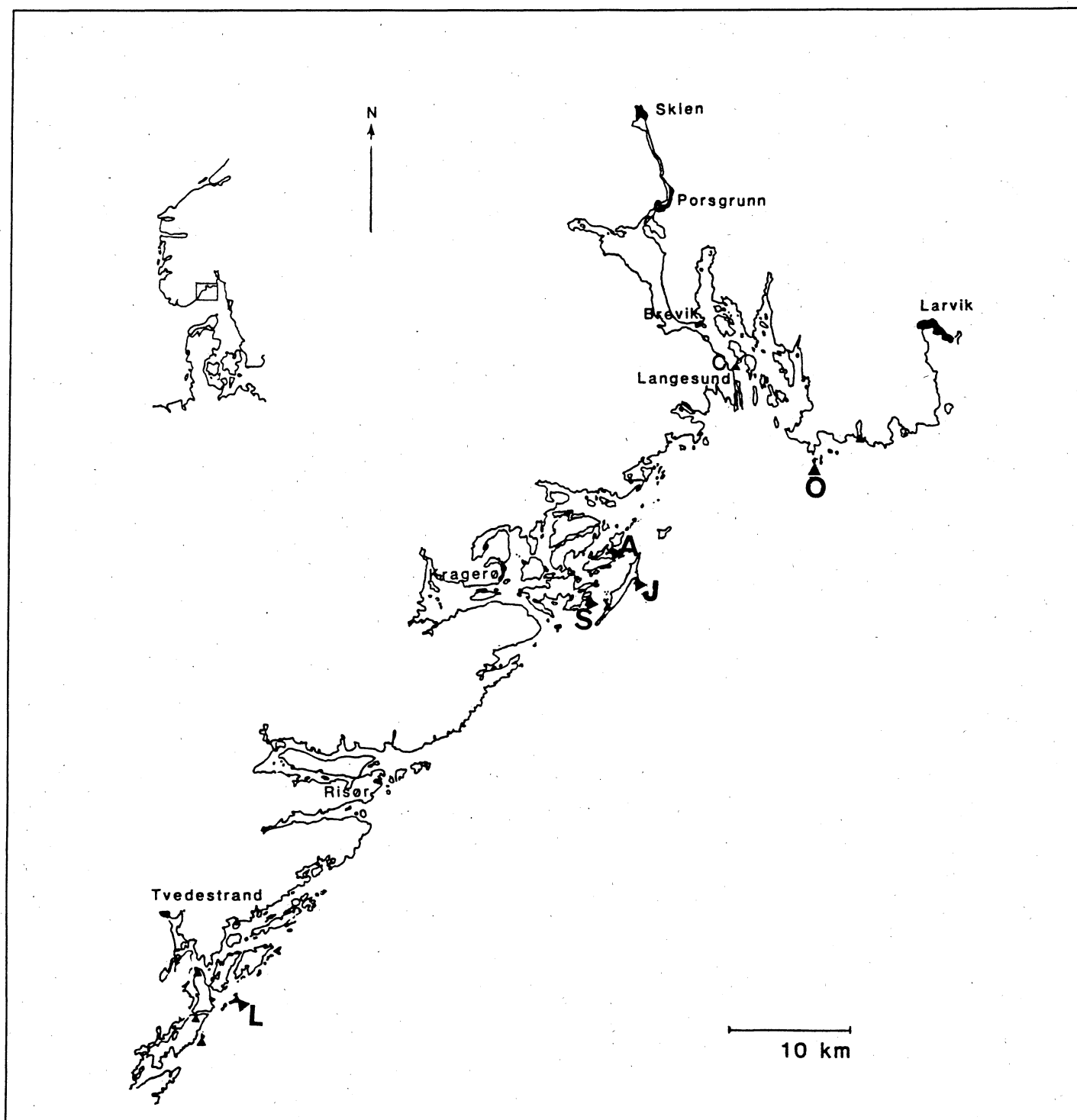
Som en undersøkelse lagt opp for å forstå samfunnsutviklingen på hardbunn fra november 1990 til oktober 1991, presenteres først de faktorer og prosesser som har representert drivkraften i den utviklingen vi har sett etter algeoppblomstringen. Denne delen fokuserer på blåskjell og dets predatorer. Derneft gis en beskrivelse av de viktigste utviklingstrendene i littoralsonen og sublittoralen ned til ca 15 m

3.1.1 Blåskjellbeltet

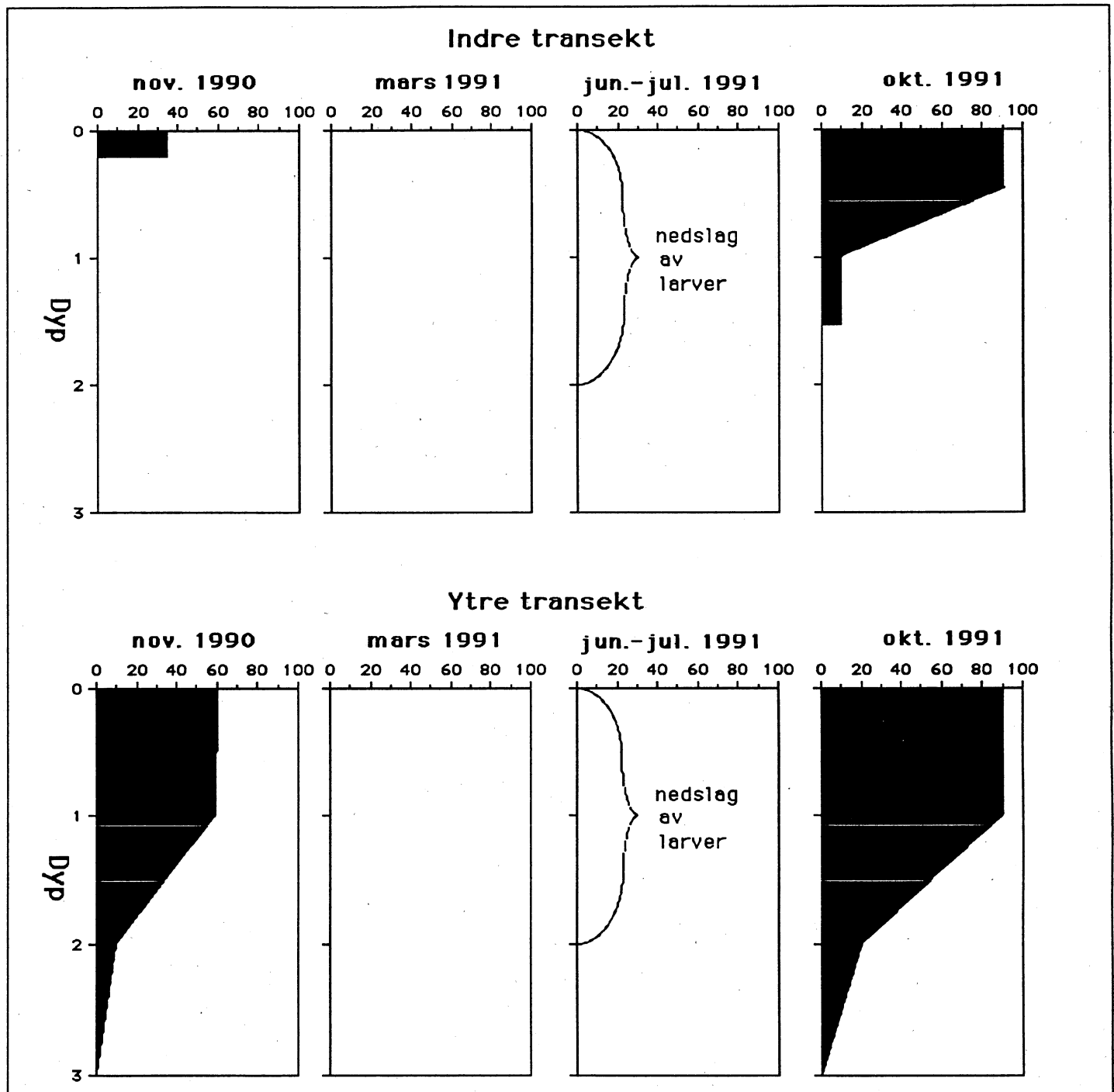
Figur 2 viser blåskjellforekomster langs indre og ytre transekt ved Jomfruland. Høsten 1990 gikk blåskjellbeltet lengst ned på det mest bølgeeksponerte ytre transekt, hvor brenningene stort sett hindrer sjøstjernene å beite i den øverste sonen på ca 1-1,5 m, og det var heller ingen tegn til omfattende ærfuglbeiting. I november 1990 var dekningsgraden av blåskjell fremdeles over 50% i den øverste meteren, og selv ved 2 m dyp var det en dekningsgrad på ca 10%. Mesteparten av dette beltet besto av relativt små blåskjell, som hadde slått seg ned i løpet av 1990. På indre transekt hadde ærfuglene i løpet av seinsommeren og høsten beitet ned det meste av det gjenstående blåskjellbeltet i tidevannssonen. I november 1990 var det her bare igjen blåskjell i de øverste 10-20 cm (2-3 m horisontal utbredelse), med en dekningsgrad på 30-40%. Nedslaget av 1990-årsklassen hadde ikke greid å etablere seg her, sannsynligvis pga predasjon fra sjøstjerner.

I løpet av vinteren, fram til slutten av mars, hadde så ærfuglene nærmest gjort rent bord. På ytre transekt fantes det nå bare noen flekker med små 1990 års blåskjell i sprekker o.l. Ved indre transekt var alle blåskjell borte, en forandring som tydeligvis hadde skjedd nylig, ettersom områdene som hadde vært dekket av blåskjell i november (30-40% av øvre 10-20 cm), nå bare var dekket av nylig avrevne byssustråder og ingen algevegetasjon. Resten av denne sonen var dekket av et tett lag med grønske. Over alt på svaberget var det store mengder med ærfuglekrementer som helt overveiende besto av blåskjellrester. De eneste stedene hvor vi fortsatt hadde blåskjell langs indre strand, var i større eller mindre innbuktninger og tidevannspoller som var mer eller mindre avsnørt fra sjøen ved lavvann. Gradvis i løpet av våren og sommeren beitet ærfuglene også ned disse restbestandene av blåskjell.

Fram til sommeren var det således bare noen flekkvise forekomster av blåskjell i undersøkelsesområdet, som utgjorde en

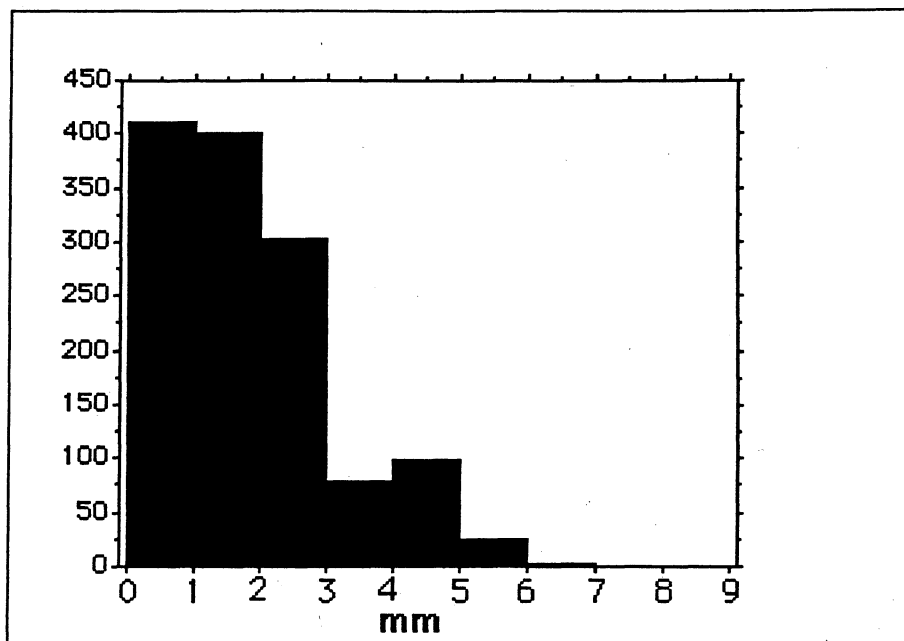


Figur 1
 Kart over undersøkelsesområdet med våre stasjoner avmerket. O - Oddane skjær, J - Jomfruland, A - Arø, S - Svenskeholmen, L - Langeboen.
 Map of the Skagerrak coast showing our investigated stations. O - Oddane skjær, J - Jomfruland, A - Arø, S - Svenskeholmen, L - Langeboen.



Figur 2
 Utvikling av blåskjellbeltet på indre og ytre transekt, 0-3 m dyp, på Jomfruland fra nov. 1990 til okt. 1991. Den prosentvise dekningsgraden av blåskjellforekomstene er angitt ved svart skravering. Observert nedslag av blåskjellyngel i algebeltet er også markert.
 Changes in the mussel bed cover on the upper 3 m depth on the inner and outer transect at the Jomfruland site. Percent cover of the mussels is shown as black shading. Observed settlement of mussels in the turft algae is also shown.

Figur 3
Størrelsesfordeling (mm skallengde) av blåskjell fra Jomfruland 21. september 1991 som antall dyr i 1 mm intervaller.
Size distribution of mussels from Jomfruland, 21th September 1991, given as number of individuals in 1 mm intervals of valve length.



helt neglisjerbar dekningsgrad. I juni og juli observerte vi, imidlertid, et nytt kraftig nedslag av blåskjell (<1 mm) i vegetasjonen (vesentlig rekeklo) ned til ca 2 m dyp. Selv i juli så vi bare skjell i vegetasjonen. Fram til slutten av september hadde det så skjedd store forandringer. Blåskjellene hadde vokst betydelig (opptil 6-7 mm; **figur 3**) og vandret ned på bunnen. I de øverste ca 50 cm var det nå et blåskjelldekke med ca 90% dekning, som hadde fullstendig overgrodd alger og rur. På større dyp var det dels stor predasjon fra sjøstjerner, her avtok dekningsgraden av blåskjell til ca 10% på 1-1,5 m dyp. Under det var det ingen blåskjell på se. På dykkertoktet 3 uker senere (10. oktober) ble det på ytre transekt registrert en etablering av et tilsvarende nytt, men enda kraftigere blåskjellbelte, med ca 90% dekning ned til 1 m, og som selv på 2 m hadde en dekning på nesten 20%. På indre transekt skjedde det lite endringer i blåskjelldekket mellom de to høsttoktene (21. sept. og 10. okt.).

Figur 3 viser størrelsesfordelingen av blåskjell fra nedre del av littoralsonen ved indre transekt den 21. september, basert på ca 1300 dyr. Et foreløpig estimat antyder at tettheten av blåskjell i littoralsonen denne datoen var i størrelsesordenen 500.000 ind. pr m². Størrelsesfordelingen med dominans av meget små dyr viser at det må ha vært et betydelig larvenedslag gjennom hele sommeren (men i størrelsesorden 50.000 dyr pr m² hadde nådd en størrelse > 3 mm). Inntil 10. oktober var det ingen synlige tegn på ærfuglbeiting, og den videre skjebnen til denne nye årsklassen av blåskjell er fortsatt uklar.

3.1.2 Predatorer på blåskjell

Den reduksjonen av blåskjellbeltet som ble observert gjennom 1989 og 1990, skyldes at flere predatorer reagerte positivt på de gode næringsbetingelsene som denne blåskjellforekomsten representerte. Reaksjonsmønsteret til flere predatorer (sjøstjerner, purpursnegl, ærfugl, krabbe) har sannsynligvis hatt betydning for forløpet i denne utviklingen. Selv om sjøstjerner antas å være den viktigste predatoren på blåskjell i sublittoralen, vil også ærfugl og krabbe kunne ha betydelig effekt. I littoralsonen er det purpursnegl og ærfugl som er de potensielt viktigste predatorene.

Purpursnegl

Purpursnegl regnes for å være et viktig rovdyr på blåskjell og rur i littoralsonen på forholdsvis eksponerte lokaliteter, men i motsetning til andre viktige hardbunnsrovdyr i området hadde de lite evne til å utnytte den store blåskjellforekomsten etter algeoppblomstringen. Purpursnegl hadde meget høy dødlighet under algeoppblomstringen. På grunn av relativt lav reproduksjon og liten spredningsevne, forutså vi allerede etter første befaring (juni 1988) at restitueringen av denne arten ville ta tid og i stor grad være uavhengig av den store næringstilgangen som blåskjellene i littoralsonen representerte. Fremdeles har vi bare observert noen få hundre purpursnegl langs en strandlinje hvor vi i 1988 så flere tusen døde snegl etter algeoppblomstringen. Registreringene vi jevnlig har utført langs en ca 15 m lang strandlinje, viste en stagnerende tendens i populasjonsutviklingen gjennom 1991 (**tabell 1**). Som en forsterkende

Tabell 1 Registreringer av purpursnegl fra 0-2 m dyp langs en ca 15 m lang strandlinje på Jomfruland.
Recordings of dog whelks on 0-2 m depth along a ca 15 m horizontal transect at the Jomfruland site.

Dato	antall snegl registrert
8. sep. 1989	11
15. nov. 1989	15
27. mar. 1990	18
19. jun. 1990	50
29. aug. 1990	439
25. mar. 1991	180
3. jul. 1991	243
21. sep. 1991	207

effekt har den lave restpopulasjonen til tider vært utsatt for betydelig predasjon. Vi har ingen informasjon om predasjon på de aller minste sneglene, men har bare registrert at selv i poller med lokal høy overlevelse gjennom algeoppblomstringen, har seinere stor produksjon av eggkapsler resultert i liten synlig rekruttering av snegl. Predasjon fra fugl på større snegl har derimot vært iøynefallende, i det vi jevnlig finner mange istykkerhakkede purpursneglskall på svabergene. Purpursneglenes tendens til å samle seg i tette klumper forsterker faren for at fuglepredasjon kan bli betydningsfull. Ut fra det vi har sett av sneglskall, kan denne predasjonen synes å ha vært større i 1991 enn tidligere. Dette kan muligens settes i sammenheng med at sneglene har blitt mer eksponert for fuglepredasjon når de har måttet skifte fra å beite blåskjell til rur (de sitter oppå ruren og er lett synlige ved lavvann, mens de er mer gjemt mellom blåskjellene når de beiter på dem).

Normalt forekommer purpursneglene i tette ansamlinger på opptil noen hundre individer, som ofte fjerner alle blåskjell og rur fra større eller mindre felter. På den måten er de med på å utforme den typiske mosaikkstrukturen av fastsittende dyr og alger en ofte finner i littoralsonen. Mangelen på denne predatoren de første årene etter algeoppblomstringen var en viktig forutsetning for opprettholdelsen av et uniformt blåskjelldekke i littoralsonen på Jomfruland, helt til dette ble beitet ned av ærfugl på sensommeren 1990. Siden 1989 har det blitt registrert en vesentlig økning av antall purpursnegl langs stranda (Christie et al. 1991), men tettheten var fremdeles forholdsvis lav i 1991. Et viktig spørsmål for 1992 er om pur-

pursneglene nå har økt tilstrekkelig i antall til å ha en påvirkning på det nye blåskjellbeltet som er dannet i littoralsonen. Våre registreringer fra 1991 antyder at de fortsatt vil ha liten effekt.

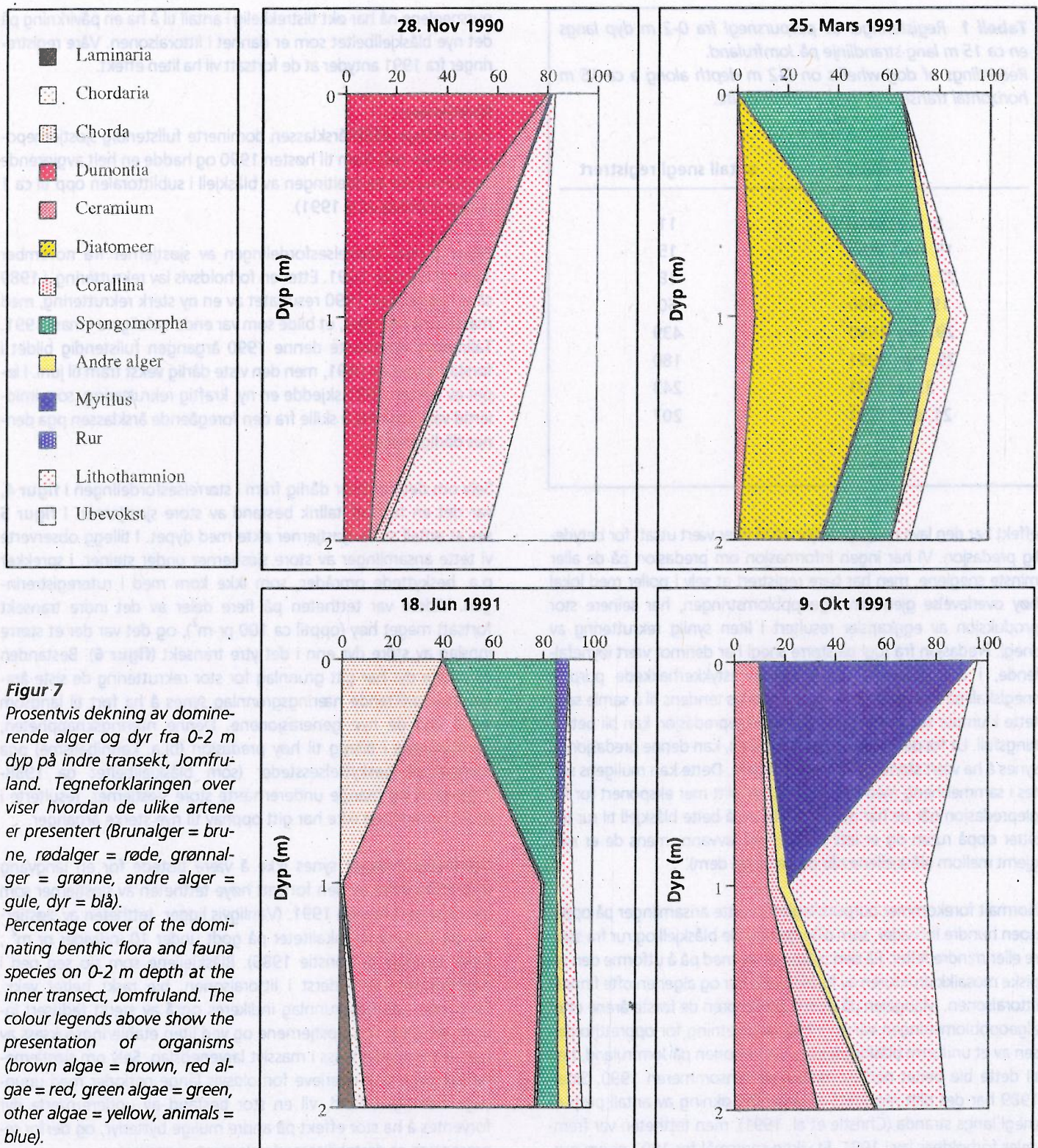
Sjøstjerner

Den kraftige 1988-årsklassen dominerte fullstendig sjøstjernerpopulasjonen helt fram til høsten 1990 og hadde en helt avgjørende betydning for nedbeitingen av blåskjell i sublittoralen opp til ca 1 m dyp (Christie et al 1991).

Figur 4 viser størrelsesfordelingen av sjøstjerner fra november 1990 til oktober 1991. Etter en forholdsvis lav rekruttering i 1989 så vi i november 1990 resultatet av en ny sterk rekruttering, med masse små individer, et bilde som var enda tydeligere i mars 1991. Tallmessig dominerte denne 1990 årgangen fullstendig bildet i første halvdel av 1991, men den viste dårlig vekst fram til juni. I løpet av høsten 1991 skjedde en ny, kraftig rekruttering, som imidlertid var vanskelig å skille fra den foregående årsklassen pga denes dårlige vekst.

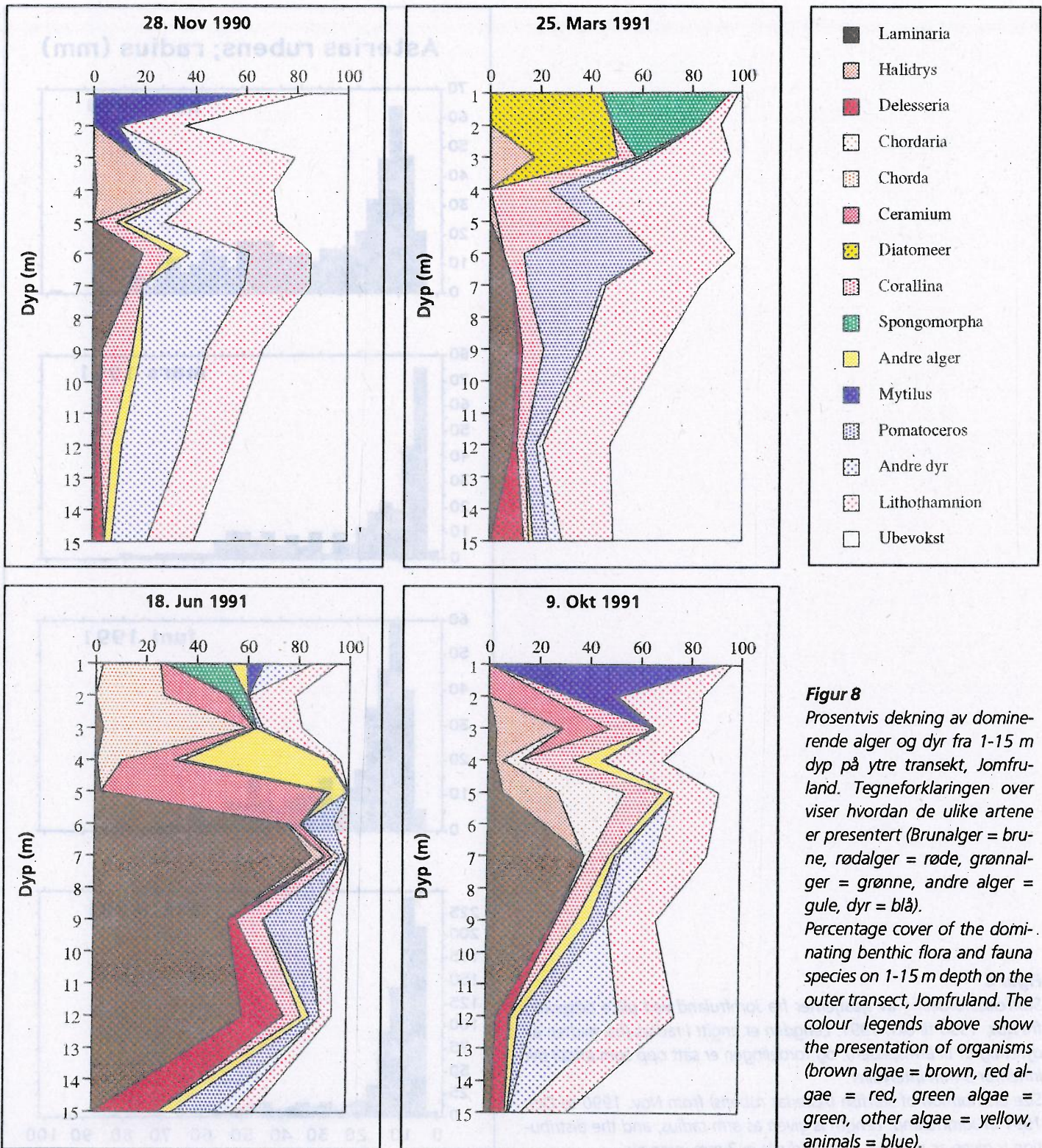
Selv om det kommer dårlig fram i størrelsesfordelingen i **figur 4**, var det en fortsatt tallrik bestand av store sjøstjerner. I **figur 5** ses at antall store sjøstjerner økte med dyppet. I tillegg observerte vi tette ansamlinger av store sjøstjerner under steiner, i sprekker o.a. beskyttede områder, som ikke kom med i ruteregistreringen. Videre var tettheten på flere deler av det indre transekt fortsatt meget høy (opptil ca 100 pr m²), og det var der et større innslag av store dyr enn i det ytre transekt (**figur 6**). Bestanden av adulte dyr har gitt grunnlag for stor rekruttering de siste årene, men sviktende næringsgrunnlag synes å ha ført til langsom vekst hos de nye generasjonene. Denne næringsknappheten, sannsynligvis i tillegg til høy predasjon (bl.a. kannibalisme) pga manglende beskyttelsessteder (som blåskjellbeltet ga 1988-årgangen) og mange underernærte store sjøstjerner, resulterte i at rekrutteringen ikke har gitt opphav til nye sterke årganger.

Næringsgrunnlaget synes ikke å være tilstede for en langvarig opprettholdelse av den fortsatt høye tettheten av sjøstjerner som ble observert høsten 1991. (Vanligvis ligger tettheten av sjøstjerner på tilsvarende lokaliteter på godt under 10 individer pr m²; f.eks. Lundälv & Christie 1986). Blåskjellene som slo seg ned i sublittoralen og nederst i littoralsonen, ble raskt beitet vekk. Sviktende næringsgrunnlag indikeres også av sterkt redusert individuell vekst hos sjøstjernerne og ved liten etableringssuksess av nye generasjoner trass i massivt larvenedslag. Selv om sjøstjernerne har evne til å overleve forholdsvis lange perioder med ugunstige næringsforhold, vil en stor bestand av underernærte dyr forventes å ha stor effekt på andre mulige byttedyr, og derfor presentere et destabiliserende element i systemet.

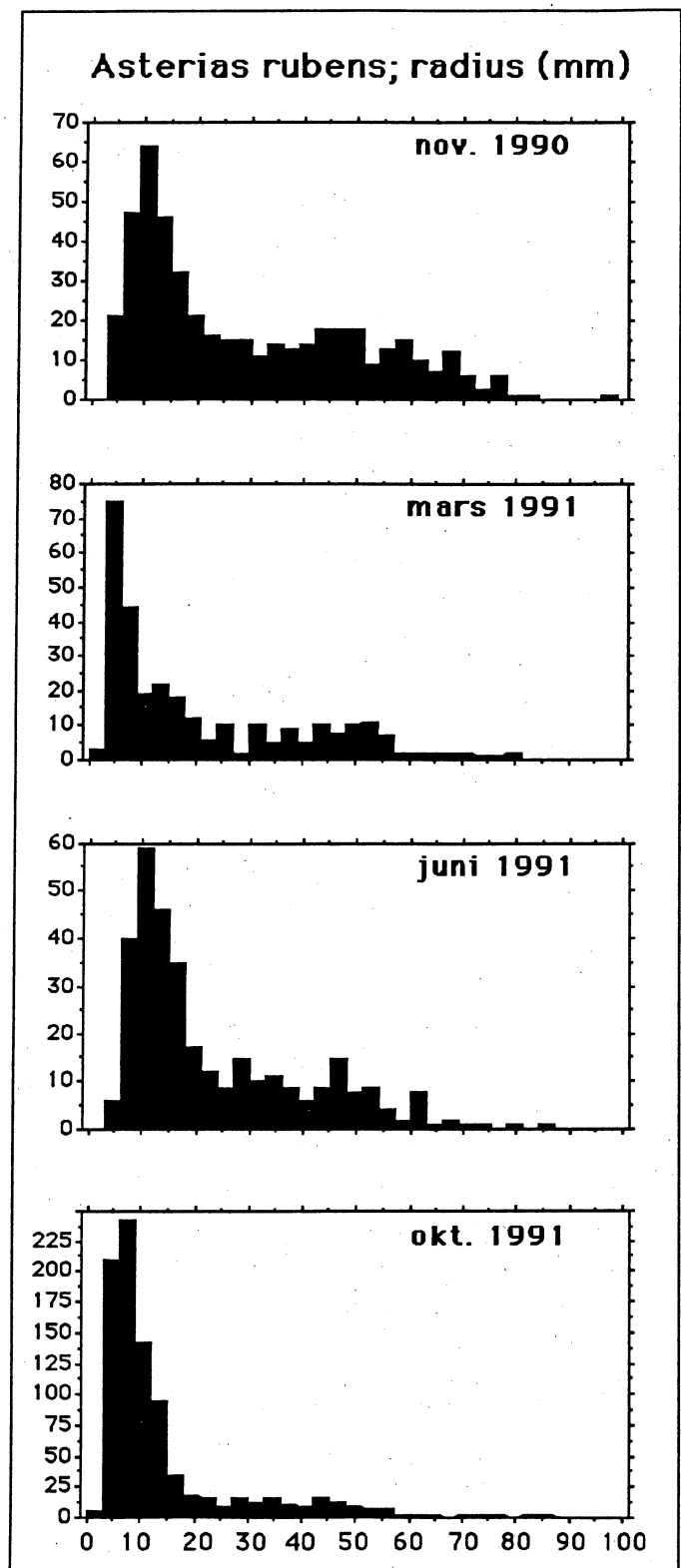
**Figur 7**

Prosentvis dekning av dominerende alger og dyr fra 0-2 m dyp på indre transekt, Jomfruland. Tegneforklaringen over viser hvordan de ulike artene er presentert (Brunalger = brune, rødalger = røde, grønnalger = grønne, andre alger = gule, dyr = blå).

Percentage cover of the dominating benthic flora and fauna species on 0-2 m depth at the inner transect, Jomfruland. The colour legends above show the presentation of organisms (brown algae = brown, red algae = red, green algae = green, other algae = yellow, animals = blue).

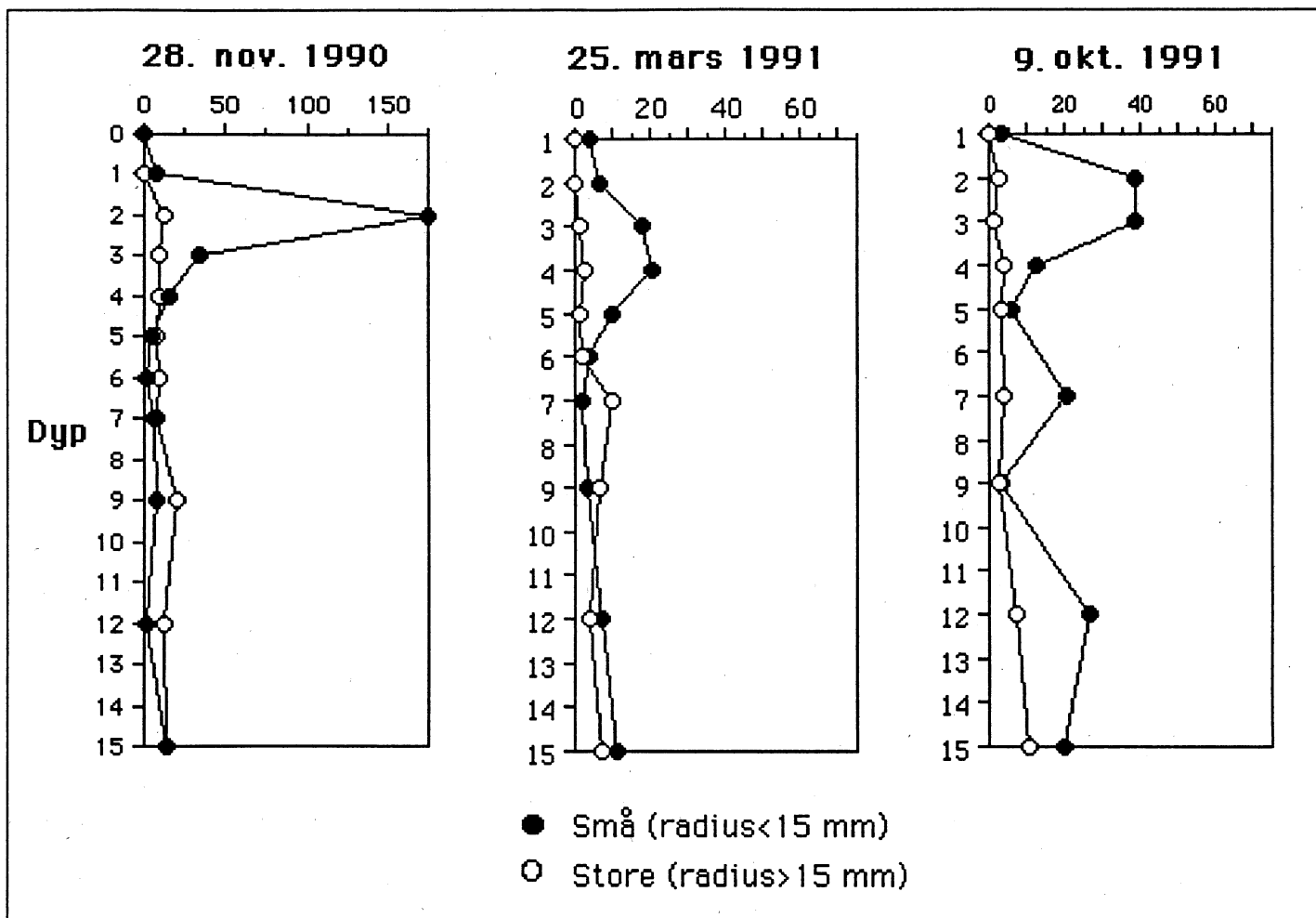


Figur 8
 Prosentvis dekning av dominerende alger og dyr fra 1-15 m dyp på ytre transekt, Jomfruland. Tegneforklaringen over viser hvordan de ulike artene er presentert (Brunalger = brune, rødalger = røde, grønnalger = grønne, andre alger = gule, dyr = blå).
 Percentage cover of the dominating benthic flora and fauna species on 1-15 m depth on the outer transect, Jomfruland. The colour legends above show the presentation of organisms (brown algae = brown, red algae = red, green algae = green, other algae = yellow, animals = blue).

**Figur 4**

Størrelsesfordeling av sjøstjerner fra Jomfruland ved ulike tidspunkt fra nov. 1990 til okt. 1991. Lengden er angitt i radius (fra midten av dyret og ut til armspissen), og fordelingen er satt opp som antall dyr innenfor 3 mm intervaller.

Size distribution of starfish (*Asterias rubens*) from Nov. 1990 to Oct. 1991 at Jomfruland. Length is given as arm radius, and the distribution is given as number of individuals in 3 mm intervals.

**Figur 5**

Vertikalfordeling (antall pr m^2) av store (radius > 15 mm) og små (radius < 15 mm) sjøstjerner i nov. 1990, mars 1991 og okt. 1991 på ytre transekt, Jomfruland.

Vertical distribution (no per m^2) of large (arm radius > 15 mm) and small (radius < 15 mm) starfish in Nov. 1990, March 1991 and Oct. 1991 on the outer transect, Jomfruland.

Økende predasjon (bl.a. fra ærfugl), kannibalisme og migrasjon ned på dypere vann (utover en sandslette som skråner slakt nedover fra ca 18 m dyp) er forhold som kan forklare den nedgangen i populasjonstettheten vi har sett til nå, og som kan bidra til en raskere tilbakevending til mer normale tettheter enn det kun næringsbegrensningen skulle tilsi. Allerede fra høsten 1989 skjedde det en spredning av sjøstjerner ned på større dyp. Denne tendensen ble tydeligere utover i 1990 ettersom næringen i de øvre 5-6 m ble beitet ned.

Vertikalfordelingen av sjøstjerner har i stor grad blitt påvirket av næringstilgangen (Leinaas et al. 1990, Christie et al. 1991). De før-

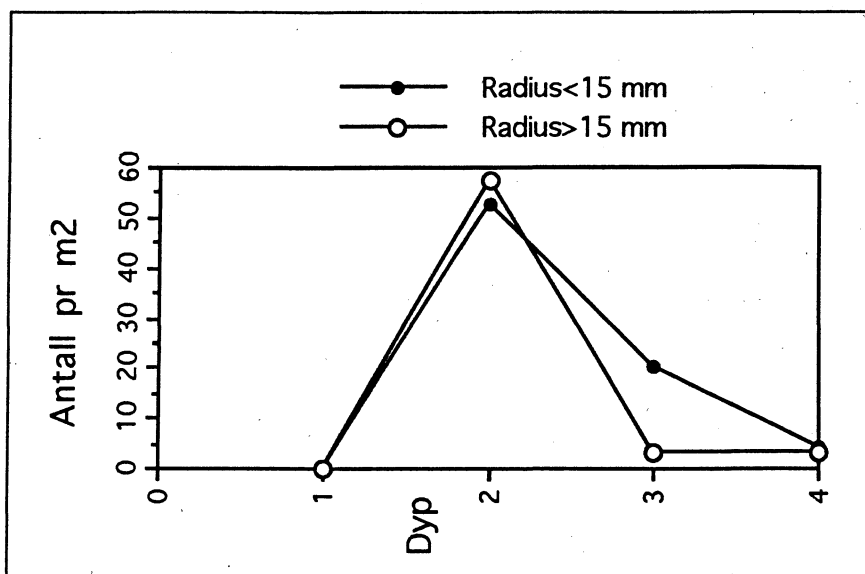
ste årene etter algeoppblomstringen var de konsentrert om det stadig mer nedbeitede blåskjellbeltet, men ettersom blåskjellbeltet forsvant også på grunt vann, skjedde det imidlertid i løpet av 1990 en utjevning av tettheten av store dyr langs hele dybdegradienten ned til sandbunnen på ca 15-18 m dyp (Christie et al. 1991).

Store og små sjøstjerner har forskjellig fødevalg. Ved å skille mellom vertikalfordelingen til små (< 15 mm radius) og større dyr (figur 5), ser en enda tydeligere hvordan denne fordelingen påvirkes av endringer i næringstilgangen. I november 1990 hadde de store dyrene forlatt de øverste 1-1,5 m, med en gradvis økning av tettheten nedover i dypet. Det vesentligste av den nylig

Figur 6

Vertikalfordeling av store (radius>15mm) og små (radius<15mm) sjøstjerner i 9. okt. 1991 på ytre del av indre transekt, Jomfruland.

Vertical distribution of large (arm radius>15 mm) and small (radius<15 mm) starfish 9th Oct. 1991 on the outer part of the inner transect, Jomfruland.



bunnslette 1990-årsklassen har imidlertid etablert seg i de øverste metrene og var dermed ansvarlig for et populasjonsmaksimum på grunt vann, hvor det også hadde skjedd et stort nedslag av blåskjell. I løpet av 1991 skjedde det en gradvis utjevning av fordelingen av små sjøstjerner langs hele dybdegradienten (figur 5). Forskjellen mellom november 1990 og oktober 1991 var i så måte meget markert, med høy tetthet av små individer selv på dypt vann i 1991, noe som indikerte at forholdene på grunt vann ikke lengre var spesielt gunstige. De store sjøstjernene viste derimot bare en langsom videre forsterkning av tendensen som allerede var klar høsten 1990, med en stadig økende tetthet av dyr nedover mot dypet. Det ble også observert en økende tendens til at store sjøstjerner vandret ut på sandbunnen utenfor klippeveggen. Dette er et område som strekker seg langt utover fra Jomfruland, og selv om tettheten her ikke ble estimert til mer enn ca 1-2 pr m², kan en slik utvandring (som følge av redusert næringstilgang) over dette store området forklare en del av den reduksjonen i forekomsten av store sjøstjerner som er registrert langs ytre transekt i løpet av 1990-91.

I motsetning til de forholdsvis klare endringene som er registrert langs ytre transekt, så har de store sjøstjernene opprettholdt en meget høy tetthet, selv på grunt vann, langs indre transekt (figur 6). Det er nærliggende å tro at de mer eller mindre har blitt fanget inn her av de utenforliggende skjærene som har hindret dem i å trekke ned på dypt vann. I forbindelse med nedslag av rur om våren og av blåskjell om sommeren har disse sjøstjernene blitt observert beitende helt opp i fjæra. Men store mengder av dem ses også stadig aggregert i sprekker og renner.

Undersøkelsene så langt har vist at sjøstjernene har reagert kraftig på de endrete næringsforholdene etter algeoppblomstringen. Høsten 1991 var disse effektene fremdeles tydelige, selv om totalbildet etterhvert blir mer og mer påvirket også av andre, naturlige variasjoner i systemet. De tydeligste konsekvensene av næringsendringene er: 1) fortsatt uvanlig høye forekomster av store sjøstjerner, etter den sterke 1988-årsklassen, og 2) en serie med endringer som vi kan relatere til den forverrede næringssituasjonen etter at blåskjellbeltet i sublittoralen har forsvunnet. Fordi sjøstjernene nå i stadig større grad blir avhengige av andre byttedyr, er et sentralt spørsmål hvor lenge de vil opprettholde den unormalt høye tettheten, og hvilke effekter dette vil ha for den videre utviklingen av hardbunnsamfunnet.

Ærfugl

I løpet av 1989 hadde ærfugl beitet ned det meste av det gjenstående blåskjellbeltet på de mer beskyttede lokalitetene vi undersøkte, og etterhvert som disse blåskjellforekomstene ble beitet ned, så vi stadig flere ærfugl på utsiden av Jomfruland utover i 1990 (Christie et al. 1991). Sannsynligvis som følge av de rike blåskjellforekomstene etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen, skjedde det også en immigrasjon av ærfugl til Skagerrakkysten i disse årene, samtidig som det var god hekkesuksess (Rune Bergstrøm, pers. medd.).

Våre analyser av mageinnhold hos ærfugl fra Jomfrulandområdet og andre deler av Skagerrakkysten viser at det i stor grad består av blåskjell (Christie et al. 1989). I perioden da blåskjellene i littoralsonen og øvre del av sublittoralen langs indre transekt for-

svant, var området tilholdsted for store mengder ærfugl som ble observert beitende på blåskjellene. Samtidig var svaberget oversådd med ærfuglskitt som vesentlig besto av blåskjellrester. Inni mellom ble det funnet skitt som besto av strandsnegl, sjøstjerner eller taskekrabberester, men disse var i mindretall. 10 ærfugl som ble skutt på Jomfruland høsten 1990 hadde alle spist blåskjell.

En ærfuglflokk er meget effektiv i sin beiting. Når de først starter å beite i et område, fjerner de store flak av skjell i løpet av kort tid, langt raskere enn tilsvarende predasjon fra selv de høyeste tetthetene av sjøstjerner. Mens en normalt høy tetthet av purpursnegl er med på å gi tidevannssamfunnet en mosaikkstruktur, renses ærfuglene hele tidevannsområdet for skjell og lagde dermed en ny uniform situasjon som virket synkroniserende på suksesjonen langs strandlinja.

Det er grunn til å tro at ærfuglene normalt ikke spiller noen viktig rolle i de mest eksponerte delene av kysten, som f.eks. utsiden av Jomfruland. Til det er blåskjellforekomstene der for små, da de blir holdt nede av andre predatorer (som sjøstjerner og purpursnegl). Imidlertid, under helt spesielle situasjoner, når andre mekanismer som normalt begrenser blåskjellene "svikter", kan vi få enorm oppvekst av blåskjell. Da vil ærfuglene kunne trekke ut fra mer beskyttede lokaliteter og være de mest effektive predatorerne på blåskjell. Etterhvert vil de også ta viktige rovdyr som sjøstjerner og små krabber. På denne måten har ærfuglene vist seg som topp-predatoren i systemet.

Det gjenstår nå å se i hvilken grad ærfuglene vil forbli i området og fortsatt påvirke både predatorer og ikke minst det nyetablerte blåskjellbeltet i littoralsonen.

3.1.3 Utvikling av fastsittende organismer gjennom 1991

Littoralsonen (0-1 m)

Etter nedbeitingen av blåskjellbeltet startet en kompleks serie med hendelser i littoralsonen (**figur 7** side 12). De områdene som ble rensket for skjell tidlig på høsten 1990, var allerede i november 1990 overgrodd med rødalgen bendelsleipe (*Dumontia contorta*), som er en vårart. Denne var forsvunnet innen mars (sannsynligvis pga frost), og en ny vårart, grønnalgen *Spongomorpha centralis*, dekket nå det samme området 100%. Samtidig var resten av blåskjellbeltet nylig beitet vekk og bare restene etter byssustråder sto tilbake. I løpet av våren ble området dekket av andre grønnalger (særlig *Spongomorpha aerogenosa*) og diatoméer, og etterhvert av rur. Ruren ble mer og mer dominerende utover sommeren, særlig i de områdene som sist (seinvinters) ble rensket for blåskjell.

Her var dekningsgraden av rur mer enn 50% allerede i juli (med tetthet i størrelsesorden 5000 pr. m²). Opprinnelig hadde det vært et stort nedslag av rur i hele den øvre 0,5 m, men vesentlig pga predasjon fra sjøstjerner (obs. i juli) ble nedre rurgrense hevet til ca 20-30 cm dyp i løpet av sommeren. Sommevegetasjonen domineres av kortlevende, opportunistiske arter, som strandtagl (*Chordaria flagelliformis*), rekeklo (*Ceramium rubrum*), dokke (*Polysiphonia* spp.) og fjæreslo (*Scytosiphon lomentaria*). Den unormale forekomsten av brunli om høsten var sannsynligvis en følge av at området nylig var rensket for blåskjell, og at den egentlige vinterarten dermed var fri for konkurranse. De seinere utviklingstrender gjennom våren og sommeren må derimot anses som normale for bølgeeksponerte strender.

I juni og særlig i juli ble det observert kraftig nedslag av blåskjell-larver i vegetasjonen, nederst i littoralsonen og øverst i sublittoralsonen. Innen september-undersøkelsene hadde blåskjellene vandret ned på bunnen og fortrent vegetasjonen. I littoralsonen dekket skjellene mer enn 90% (jf. **figur 2**). Fortsatt levde de overvokste rurene, men de vil sannsynligvis stryke med i løpet av vinteren. På dypere vann (1-2 m) var det meste av de nyslåtte blåskjellene beitet ned.

Den videre utviklingen i littoralsonen vil være helt avhengig av skjebnen til blåskjellbeltet. Frost eller ærfugl kan fjerne det fullstendig, og den sparsomme forekomsten av purpursnegl vil kunne ha en viss effekt i små flekker.

Sublittoralsonen (1-15 m)

Figur 7 og **8** (side 12 og 13) viser den videre utviklingen i forekomsten av de dominerende fastsittende arter (prosentvis dekningsgrad) på hhv. indre og ytre transekt på Jomfruland fra november 1990 til oktober 1991.

I de øverste 6-7 m ble den opprinnelige vegetasjonen fortrent av det mektige blåskjellbeltet som utviklet seg etter algeoppblomstringen. Etter at blåskjellbeltet forsvant, ble denne sonen dominert av ulike kortlevende algearter som viste store variasjoner i løpet av 1990 (Christie et al. 1991). Også i 1991 observerte vi her en sesongvariasjon i forekomst av kortlevende alger, som hadde mange fellestrekk med utviklingen foregående år. Det var en tydelig veksling mellom vår, sommer og høstalger, samtidig som den nedre del av sonen hadde et større innslag av mer langlevende arter som krasing (*Corralina officinalis*) og skolmetang (*Halidrys siliquosa*). Om mønsteret i sesongvariasjonene er likt, kan imidlertid arts-sammensetningen variere betraktelig fra år til år. I 1990 dominerte bendelsleipe (*Dumontia contorta*) på seinvinteren, mens buskdannende diatoméer (*Fragellaria* sp. o.a.) sammen med en grønske (*Spongomorpha centralis*) var de dominerende på samme tid i

1991. Som året før kom lodnetaum (*Chorda tomentosa*) inn og dominerte i løpet av første halvdel av året, men denne arten holdt lenger stand i 1991 samtidig som dominansen av rekeklo (*Ceramium rubrum*) om sommeren var langt lavere i 1991 enn året før. Andre alger, særlig kjerringhår (*Desmarestia* sp.) hadde en stor forekomst i løpet av sommeren, men de fleste av disse algene var forsvunnet eller kraftig redusert utover høsten. I oktober 1991 hadde en ny generasjon blåskjell etablert seg i de øverste 1-2 m, mens strandtagl (*Chordaria flagelliformis*) hadde etablert seg litt lenger ned. Selve substratet er i stor grad bevokst med et permanent lag skorpeformete kalkalger (*Lithothamnion* sp.), men den registrerte dekningsgraden vil variere med i hvilken grad dette skorpelaget er overgrodd av andre alger. Av dyr er det først og fremst blåskjell som har evnen til å kunne dominere kraftig i denne sonen (jf. tidevannssonen), men også kalkrørsmark kan forekomme i betydelige mengder, ofte noe dypere enn blåskjellene.

På indre transekt (0-3 m dyp) (figur 7 side 12) fant vi en liknende utvikling som på ytre transekt. Men buskformete rødalger, først og fremst rekeklo, dominerte mer sommer og høst enn på ytre transekt. Den store forekomsten av lodnetaum som er vist på figur 8 (side 13) på ytre transekt, ble også observert på indre transekt i mai, men den forsvant fortere her og vises ikke på figur 7 (side 12).

De raske sesongmessige endringene i algesamfunnet i denne øverste sonen ser ut til å være et normalt fenomen. Dette stemmer også med konklusjonene til Sundene (1953).

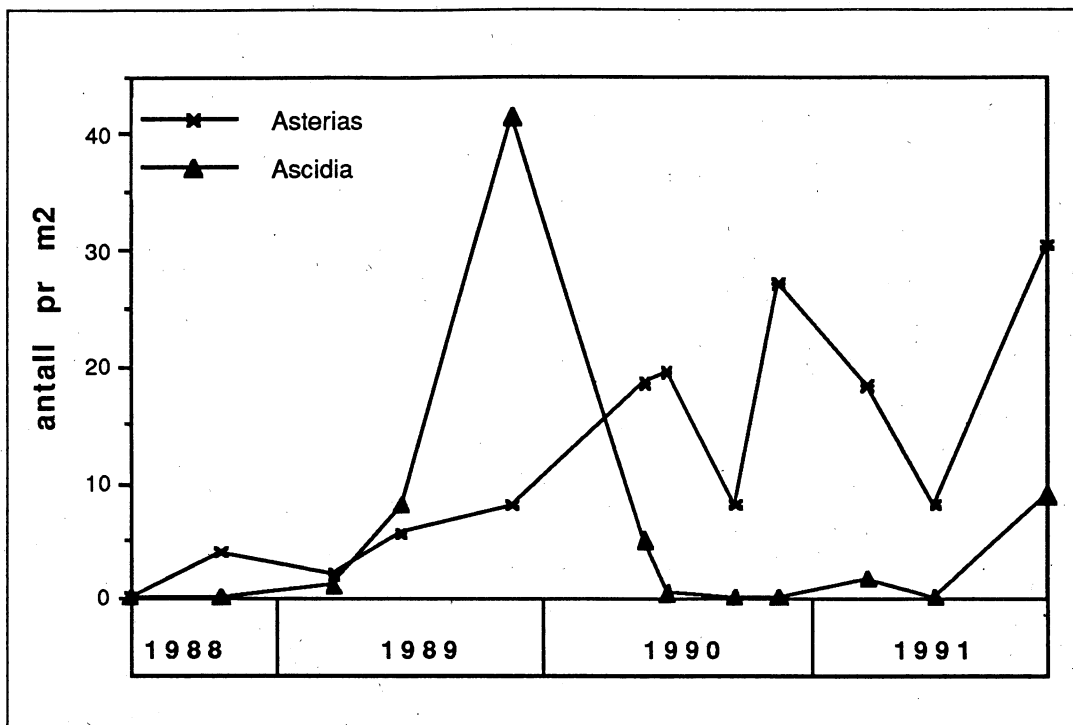
Plante- og dyrelivet nedenfor 6-7 m ble raskere restituert, og sonen ned til ca 12 m har hele tiden vært dominert av alger, mest rødalger og tare. I motsetning til de raske sesongvariasjonene i vegetasjonen på grunt vann domineres sonen således av flerårige arter. Helt siden undersøkelsene startet i 1988, har vi observert en økning av tare (stortare og sukkertare). Først i 1991 har disse begynt å anta en dominans som må antas å være normal for området. Vinteren og våren 1991 var det en kraftig rekruttering og oppvekst av tare, som deretter dominerte denne sonen gjennom sommersesongen og utover høsten. Redusert dekningsgrad i løpet av høsten skyldes at tarebladene slites i løpet av sommeren og høsten, og forekomstene vil igjen forventes å øke under neste vekstsesong (vinter og vår). Årsaken til den tidligere meget sparsomme tarevegetasjonen er ikke kjent, men det kan være et helt naturlig fenomen innenfor grensene av "naturlige fluktasjoner".

Den øvrige algevegetasjonen på 6-12 m utgjøres først og fremst av rødalger som *Lithothamnion* sp., *Corralina officinalis*, *Chondrus crispus*, *Delesseria sanguinea* og *Dilcea carnosae*. De fleste av disse algene har vekstsesong om våren og sommeren og reduseres utover høsten. Enkelte arter hydroider, mosdyr og kalkrørs-

mark rekrutterer utover sommeren og høsten og kan da registreres i denne sonen.

Sonen fra 12 til 15 m har vært mer preget av noen busk/bladformete rødalger, kalkalger og av fastsittende dyr (Leinaas et al. 1990, Christie et al. 1991). En frodig forekomst av fagerving (*Delesseria sanguinea*) har vært et karakteristisk innslag gjennom sommerhalvåret. I tillegg til fagerving og kalkalger er denne nederste sonen i stor grad preget av flater med ubevokst substrat. En annen faktor som skiller denne sonen fra de ovenfor, er et mer karakteristisk innslag av store og små fastsittende dyr som dødningehånd (*Alcyonium digitatum*), kalkrørsmark (*Pomatoceiros triqueter*), og flere arter hydroider og mosdyr. Bortsett fra kalkrørsmark (som har relativt stor forekomst langs nesten hele transektet) utgjør ikke disse dyrene stort i dekningsgrad. Denne nederste hardbunnssonen ender i en flat sandbunn.

Våre resultater tyder på at det meste av sublittoralen er restituert etter algeoppblomstringen. I den nederste delen av sublittoralen hadde de fleste artene kommet tilbake i løpet av det første året (Leinaas et al. 1990), mens den øvre del ikke vendte tilbake til mer normale tilstander før etter at det store blåskjellbeltet ble redusert fram mot våren 1990. Imidlertid finnes det stadig sekundære effekter av algeoppblomstringen i og med den høye tettheten av sjøstjerner som har spredt seg fra det tidligere blåskjellbeltet og nedover langs hele transektet i sublittoralen. Vi har tidligere tolket reduserte forekomster av sekkdyr, rur og andre fastsittende organismer som en effekt av sjøstjernebeiting (Christie et al. 1991), en tendens som fortsatte gjennom 1991. Ut fra sammenlikninger med tidligere års undersøkelser og undersøkelser på andre lokaliteter med mer sparsom forekomst av sjøstjerner, synes flere arter sekkdyr og steinrur (*Balanus balanus*) å fortsatt ha unormalt lave tettheter på Jomfruland. Vi har registrert sjøstjerner beite på rur og andre bunndyr. Figur 9 viser tetthet av sjøstjerner og sekkdyr (*Ascidia mentula* og *Ascidella* sp.) på 15 m dyp. De sekkdyrene som etablerte seg etter algeoppblomstringen, er blitt kraftig redusert etter at sjøstjernetettheten økte på dypere vann fra vinteren 1989/1990, og lite ny rekruttering ble observert. På andre lokaliteter med lave tettheter av sjøstjerner har vi sett både tidligere (Christie et al. 1991) og i 1991 at sekkdyr er en vanlig dyregruppe på hardbunn i sublittoralen. Dette stemmer også med registreringene til Lundälv & Christie (1986). Figur 10 viser forekomst av sjøstjerner og sekkdyr i oktober 1991 på ca 15 m dyp på de tre ytre lokalitetene som vi har studert langs Skagerrakkysten. På de lokalitetene der tettheten av store sjøstjerner var høy (Jomfruland og Oddane skjær), var tettheten av de ulike sekkdyrene lav. Derimot var det på Langeboen registrert meget få store sjøstjerner, mens det var store tettheter av sekkdyr (spesielt *Ascidia mentula*, *Ascidella* spp. og

**Figur 9**

Tettheter av sjøstjerner (*Asterias rubens*) og sekkdyr (artene *Ascidia mentula* + *Ascidiella* spp.) fra 15 m dyp på Jomfruland. Sekkdyrene *Ascidia mentula* og *Ascidiella* sp. er slått sammen da særlig de små individene kan være vanskelige å skille fra hverandre på bildeanalyse.

Density of starfish (*Asterias rubens*) and ascidians (*Ascidia mentula* + *Ascidiella* spp.) on 15 m depth, Jomfruland. The ascidians *Ascidia mentula* and *Ascidiella* sp. have been pooled due to difficulties in distinguishing the juveniles by picture analysis.

Corella parallelogramma). Tilsvarende har vi også observert godt med sekkedyr under 9-12 m dyp på de beskyttede lokalitetene Svenskeholmen og Arø, hvor sjøstjernene er fåtallige.

3.2 Jomfruland sammenliknet med andre lokaliteter

Andre lokaliteter på Skagerrakkysten har tidligere blitt besøkt 1-2 ganger i året som en komplettering av de mer intensive studiene på Jomfruland. To av disse lokalitetene har tilsvarende eksponering som stasjonen på Jomfruland: Oddane skjær utenfor Nevlunghavn og Langeboen utenfor Tvedestrand. Disse to er besøkt i juni og oktober 1991. To mer beskyttede lokaliteter på innsiden av Jomfruland (Arø, Svenskeholmen) er studert for å sammenlikne eksponerte og beskyttede samfunn, og disse er kun besøkt i juni. En beskyttet side på Oddane skjær og Langeboen er også studert fra 0-3 m dyp.

Tabell 2 viser en semikvantitativ angivelse av de mest dominerende samfunnskomponenter i den øverste sonen (0-3 m) på disse stasjonene i juni 1991. Mens de to andre eksponerte lokalitetene viste de samme utviklingstrender som Jomfrulandstasjonen i 1990 (Christie et al. 1991), var forholdene mer forskjellig i

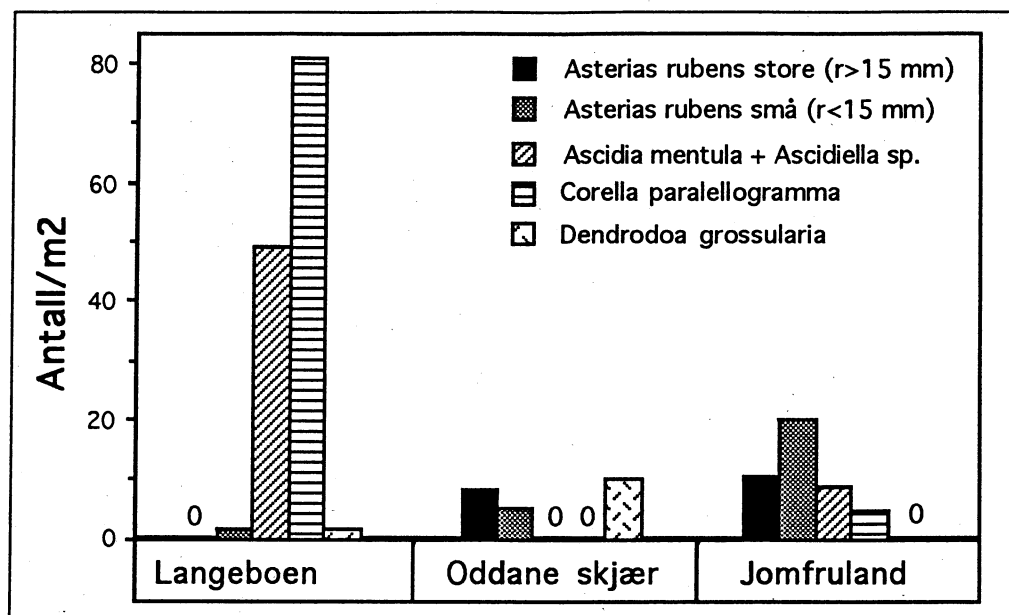
1991. Kun lokaliteten på Oddane skjær utviklet seg slik som beskrevet for Jomfruland. Her dominerte algene rekeklo og lodnetaum de øverste metrene om sommeren (**tabell 2**), og på begge disse stasjonene registrerte vi høsten 1991 etablering av et tett blåskjellbelte fra fjæra og ned til 1,5 m. På Langeboen utviklet det seg en vegetasjon av mer stabile langtlivende alger, uten etablering av noe blåskjellbelte. Øverst dominerte sagtang, og videre nedover dominerte sukkertare og stortare. Vanlig var også innslag av en rekke andre arter som skolmetang, krusflik, krasing og flere kortlevende rød- og grønnalger. Selv om Langeboen ligger helt ytterst i skjærgården, er den noe mer bølgebeskyttet enn Jomfruland og Oddane skjær, pga et utenforliggende gruntvannsområde. Forskjell i eksponering kan være årsaken til at det på de øverste metrene av sublittoralen på Langeboen har utviklet seg et algesamfunn som likner mer på det vi finner på de beskyttede lokalitetene (**tabell 2**).

Sagtang dominerer fullstendig i den øverste 1-2 m på alle de beskyttede lokalitetene, og sukkertare dominerer videre nedover til 10-12 m. I motsetning til de raske skiftningene i artssammensetning på de eksponerte lokalitetene, har de beskyttede lokalitetene helt siden 1988/89 vært dominert av langtlivende algearter, som er typiske for slike områder. Det ble heller ikke registrert noen etablering av blåskjell her i løpet av 1991.

Figur 10

Tetthet av store og små sjøstjerner og de vanligste arter sekkyr på 15 m dyp, oktober 1991, på de tre eksponerte lokalitetene i denne undersøkelsen. Sekkyrene *Ascidia mentula* og *Ascidiella sp.* er slått sammen.

Density of large and small starfish and the common ascidian species on 15 m depth, Oct. 1991, on the three most exposed sites studied. The ascidians *Ascidia mentula* and *Ascidiella sp.* are pooled.



Tabell 2 Semikvantitative estimater av forekomst av blåskjell, sjøstjerner og ulike alger fra 0-1,5 og 1,5-3 m dyp på eksponerte og beskyttede lokaliteter. Forekomst er delt i: 3- meget tallrik eller dominerende, 2- vanlig, 1- fåtallig, 0- ikke observert. Semiquantitative estimates of abundance of mussels, starfish and the most common algae species in the zones 0-1.5 and 1.5-3 m depth on different exposed and protected sites. 3- abundant or dominating, 2- common, 1- scarce, 0- not observed.

Stasjon	dyp	Blåskjell	Sjøstjerner	Rekeklo	Lodnetaum	Sagtang	Sukkertare	Andre rødalger	Andre brunalger
eksponert									
Oddane skjær, utsiden	0-1,5	1	1	3	3			1	1
Langeboen, utsiden	0-1,5			2	1	3		2	2
Jomfruland	0-1,5	2	1	3	3			1	1
Oddane skjær, utsiden	1,5-3		2	3	2		1	1	2
Langeboen, utsiden	1,5-3		1	1		2	2	2	2
Jomfruland	1,5-3		2	2	3		1	1	1
beskyttet									
Oddane skjær, innsiden	0-1,5		1	1		2		2	2
Langeboen, innsiden	0-1,5		1	1		3		1	1
Arø	0-1,5		1	1		3		1	1
Svenskeholmen	0-1,5		1	1		3		2	2
Oddane skjær, innsiden	1,5-3		1	1			2	2	2
Langeboen, innsiden	1,5-3		1	1			3	1	1
Arø	1,5-3		1	1			3	2	1
Svenskeholmen	1,5-3		1				3	2	2

4 Konklusjon

Undersøkelsene fra strekningen Nevlunghavn - Tvedestrand har i 1991 vist at hardbunnssamfunnene på ytre deler av Skagerrakkysten bør karakteriseres som et samfunn som fortsatt bærer preg av en viss ustabilitet som ettervirkninger etter en kraftig forstyrrelse. Men den helt unike situasjonen som *Chrysochromulina*-oppblomstringen skapte, med en total omveltning av artssammensetningen som følge av meget artsspesifikk mortalitet, har etterhvert blitt redusert og betydelig modifisert. Situasjonen høsten 1991 bar mer preg av en generell ustabilitet, som ikke kunne ha blitt ført tilbake til *Chrysochromulina*-oppblomstringen hvis ikke forhistorien var så godt dokumentert. I dette stadiet vil suksesjonen etter den opprinnelige forstyrrelsen i stor grad bli påvirket av sesongvariasjoner og andre naturlige fluktuasjoner.

De største langtidseffektene som fortsatt er tydelige på eksponerte lokaliteter, som Jomfruland, er store tettheter av sjøstjerner og lave tettheter av purpurnegl. Det sistnevnte forholdet er den eneste direkte effekten av algeoppblomstringen som fortsatt kan dokumenteres i dette systemet. Videre kan en fortsatt stor bestand av ærfugl langs ytre kystlinje betraktes som en indirekte seineffekt etter algeoppblomstringen. Også flere andre trekk ved samfunnsutviklingen på eksponerte lokaliteter vitner om dynamiske endringer, som imidlertid ikke entydig kan relateres til algeoppblomstringen, f.eks. utviklingen etter det kraftige blåskjellnedslaget på eksponerte lokaliteter i 1991, og utviklingen i fastsittende dyresamfunn under 10-12 m. Også vegetasjonen viste en del usikkerheter mht forståelse av suksesjonsforløpet etter algeoppblomstringen. Mest iøynefallende er den sterke vekst av tarebestanden på 6-12 m gjennom flere år. Men også de raske sesongvariasjonene på grunnere vann ved de eksponerte lokalitetene må fortsatt sies å være ufullstendig forstått basert på studier av ca 1,5 års suksesjon etter at blåskjellbeltet forsvant.

Undersøkelsen så langt har gitt oss økt forståelse av prosesser av betydning for strukturering og stabilitet i hardbunnssamfunn, og også av hvilke arter som er særlig viktige i denne dynamikken. På eksponerte lokaliteter spiller forhold mellom predatorer og blåskjell en avgjørende rolle, og disse interaksjonene har ført til mange sekundære svingninger i samfunnet. På mer bølgebeskyttede lokaliteter derimot dominerte langtlivende brunalger snart utviklingen i samfunnet og resulterte i en raskere restituering etter algeoppblomstringen enn på mer eksponerte lokaliteter.

Basert på våre nåværende kunnskaper mener vi at en videre oppfølging av dynamikken i disse hardbunnssamfunnene bør legge mer vekt på å studere forholdet (interaksjoner) mellom suksesjon og fluktuasjoner i systemet, og hva som er typiske

trekk ved samfunnsstrukturen, både mht sesongvariasjon og mer uforutsigbare langtidsvariasjoner. Prosesser som på denne måten kan bli belyst, vil ha konsekvenser for vår forståelse av stabiliteten og sårbarheten til systemet og være et viktig grunnlag for en videre økologisk overvåking av kystområdet.

En slik fokusering bør også legge vekt på betydningen av ulike bølgeeksponering, dvs. analysere forskjeller og likheter i dynamikken i hardbunnssamfunn langs gradienter utover i skjærgården. Den markerte forskjellen i utviklingen mellom de mest eksponerte lokalitetene og områder med selv bare svak grad av bølgebeskyttelse (jf. Jomfruland og Oddane skjær vs. Langeboen), viser at små forskjeller i miljøfaktorer kan totalt endre gangen i en suksesjon. Mye av drivkraften i denne dynamikken ligger sannsynligvis i hvordan de fysiske forholdene påvirker etableringssuksessen til ulike plantesamfunn.

5 Litteratur

- Berge, J.A., Green, N., Rygg, B. & Skulberg, O. 1988. Invasjon av planktonalgen *Chrysochromulina polylepis* langs Sør-Norge i mai-juni 1988. Akutte virkninger på organismsamfunn langs kysten. Del A. Sammendragsrapport. - NIVA, Overvåkingsrapport nr. 328a/88: 1- 44.
- Christie, H., Leinaas, H.P. & Reppe, B. 1989. Effekter av *Chrysochromulina*-oppblomstringen på bunndyr, med spesiell referanse til potensielle næringsorganismer for ærfugl. - I: Oppblomstring av *Chrysochromulina polylepis* 1988. DN Rapport. 12 - 1989: 50-53.
- Christie, H., Leinaas, H.P., Rinde, E. & Anstensrud, M. 1991. Hardbunnsamfunn i Skagerrak etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen våren 1988, - resultater fra 1990. - NINA Oppdragsmelding 61: 1- 21.
- Edwardsen, B., Anstensrud, M., Christie, H., Fredriksen, S., Gray, J.S., Leinaas, H.P., Schram, T., Saanum, I. & Winther-Larsen, T. 1988. Rapport fra undersøkelse om effekter på bunnlevende organismer og strandlevende fisk på kyststrekningen Langesund-Tvedestrand etter oppblomstringen av *Chrysochromulina polylepis*. - Rapport, Univ. i Oslo: 1-48.
- Gjøsæter, J. & Johannesen, T. 1989. Effekter av algeoppblomstringen på bunnfauna. - I: Oppblomstring av *Chrysochromulina polylepis* 1988. DN Rapport. 12 - 1989: 39-40.
- Gray, J.S., Anstensrud, M., Christie, H., Edwardsen, B. & Leinaas, H.P. 1989. Effekter av oppblomstringen på flora og fauna i kystområdet Langesund-Tvedestrand. - I: Oppblomstring av *Chrysochromulina polylepis* 1988. DN Rapport. 12 - 1989: 35-37.
- Leinaas, H.P., Christie, H. & Anstensrud, M. 1990. Utviklingen i hardbunnsamfunn langs deler av Skagerrakkysten etter *Chrysochromulina*-oppblomstringen våren 1988. Undersøkelser foretatt fram til november 1989. Upubl. rapport til DN, NINA Østlandsavd.
- Lundälv, T. & Christie, H. 1986. Comparative trends and ecological patterns of rocky subtidal communities in the Swedish and Norwegian Skagerrak area. - *Hydrobiologia* 142: 71-80.
- Rosenberg, R., Lindahl, O. & Blanck, H. 1988. Silent spring in the sea. - *Ambio*, 17(4): 289-290.
- Sundene, O. 1953. The algal vegetation of Oslofjord. - Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Mat.-Naturv. Klasse. No. 2: 1- 244.

160

nina
oppdrags-
melding

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0281-6

Norsk institutt for
naturforskning
Boks 1037, Blindern
N-0315 Oslo
Tel. (02) 85 46 84