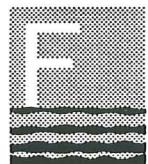
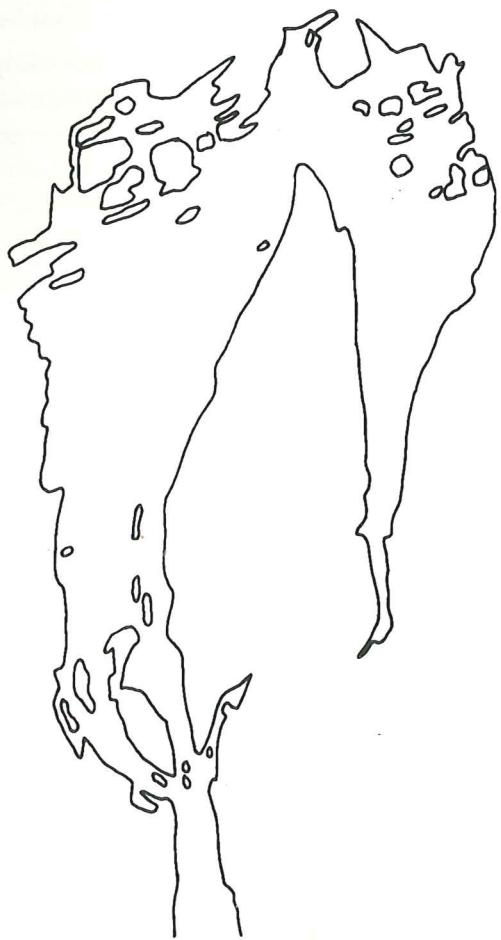


Lnr. 3117/94

## Eutrofimodell for indre Oslofjord

En modell for omsetning av organiske stoff og næringssalter i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning

## Rapport 6: Filtrering og vekst hos blåskjell som funksjon av miljøforhold



Fagrådet



Miljøverndepartementet

## Oversikt over rapporter:

**EUTROFIMODELL FOR INDRE OSLOFJORD**  
En modell for omsetning av organisk stoff og næringssalter  
i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning.

*Rapport 1: Praktisk utprøving på indre Oslofjord.*

*NIVA-rapport lnr. 3112*

Hovedrapport som også presenterer modellen ved å vise resultater fra kjøringer, sammenligne med observasjoner, og gi eksempler på hvordan den kan belyse virkningen av ytterligere tiltak mot forurensninger i indre Oslofjord.

*Rapport 2: Faglig beskrivelse av innholdet i modellen*

*NIVA-rapport lnr. 3113*

Her gis det en oversikt over hvordan både fysiske, biologiske og kjemiske prosesser er beskrevet matematisk i modellen, og hvilke faglige forutsetninger og forenklinger som ligger til grunn.

*Rapport 3: EDB-teknisk beskrivelse og praktisk brukerveiledning.* *NIVA-rapport lnr. 3114*

Her beskrives hvordan modellen skal brukes rent teknisk og hva som må gjøres for å tilpasse modellen til andre fjordområder. Det gis også noe informasjon om hvordan programmet er bygd opp, til veileding for eventuell videre-utvikling. Rapporten inneholder også en beskrivelse av hvordan modellen er verifisert, dvs. hva som er gjort for å bygge inn internkontroll og luke ut feil i programkoden og sikre at EDB-programmet fungerer etter forutsetningene.

*Rapport 4: Fysiske prosesser. Litteraturstudium og dataanalyse.* *NIVA-rapport lnr. 3115*

Her beskrives hvordan fysiske forhold behandles i modellen. Rapporten redegjør også for hva modelleringen av fysiske forhold bygger på av litteratur og data.

*Rapport 5: Fytoplankton-prosesser - et litteraturstudium.* *NIVA-rapport lnr. 3116*

Denne rapporten beskriver bakgrunnen for modelleringen av de viktigste fytoplankton-prosessene, spesielt når det gjelder fotosyntese og næringssopptak, og viser hvordan modellbeskrivelsen er utviklet.

*Rapport 6: Filtrering og vekst hos blåskjell som funksjon av miljøforhold.*

*NIVA-rapport lnr. 3117*

Beskriver en feltundersøkelse som ble gjort i 1989 for å få et biomasse-estimat, og et litteraturstudium som har dannet grunnlag for delmodellen for blåskjell-bestanden og dens betydning for omsetningen i fjorden.

# NIVA - RAPPOR

Norsk institutt for vannforskning  NIVA

Prosjektnr.: O-90188	Undernr.:
Løpenr.: 3117	Begr. distrib.:

Hovedkontor	Sørlandsavdelingen	Østlandsavdelingen	Vestlandsavdelingen	Akvaplan-NIVA A/S
Postboks 173, Kjelsås 0411 Oslo	Televeien 1 4890 Grimstad	Rute 866 2312 Ottestad	Thormøhlensgt 55 5008 Bergen	Søndre Tollbugate 3 9000 Tromsø
Telefon (47) 22 18 51 00	Telefon (47) 37 04 30 33	Telefon (47) 62 57 64 00	Telefon (47) 55 32 56 40	Telefon (47) 77 68 52 80
Telefax (47) 22 18 52 00	Telefax (47) 37 04 45 13	Telefax (47) 62 57 66 53	Telefax (47) 55 32 88 33	Telefax (47) 77 68 05 09

Rapportens tittel:  Eutrofimodell for indre Oslofjord En modell for omsetning av organisk stoff og næringssalter i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning. Rapport 6: Filtrering og vekst hos blåskjell som funksjon av miljøforhold. Feltundersøkelse og litteraturstudium.	Dato: 22/8-94 Trykket: NIVA 1994
Forfatter(e):  Birger Bjerkeng Lars Kirkerud	Faggruppe:  Marin økologi
	Geografisk område:  Indre Oslofjord
	Antall sider: 78 Opplag:

Oppdragsgiver:  Fylkesmannen i Oslo og Akershus	Oppdragsg. ref.:
---	------------------

Ekstrakt:
Denne rapporten er en av tre bakgrunnsrapporter som er laget i forbindelse med utviklingen av en eutrofimodell for indre Oslofjord. Et viktig grunnlag for modellarbeidet er å få estimert de biomasser som gir størst produksjon eller konsum av organisk materiale og få modellert dem som dynamiske elementer i den biologiske omsetningen knyttet til eutrofistand. Rapporten beskriver en feltundersøkelse i indre Oslofjord, hvor målet var å estimere biomasse for de viktigste organisme-typene i strandsonen. Dernest inneholder den resultatet av et litteraturstudium på blåskjell som viktigste benthiske biomasse. Dette munner ut i formulering av en grov modell av fødeopptak, vekst og populasjonsutvikling hos blåskjell.

4 emneord, norske

1. Eutrofiering
2. Marin økologi
3. Blåskjell
4. Simuleringsmodell

4 emneord, engelske

1. Eutrophication
2. Marine Ecology
3. Blue Mussels
4. Simulation model

Prosjektleder

  
Birger Bjerkeng

For administrasjonen

  
Torgeir Bakke

82-577-2595-1

Norsk institutt for vannforskning

**O-90188**

## **EUTROFIMODELL FOR INDRE OSLOFJORD**

En modell for omsetning av organisk stoff og næringssalter  
i innelukkede fjorder med vertikal sjiktning.

### **Rapport 6: Filtrering og vekst hos blåskjell som funksjon av miljøforhold.**

**Feltundersøkelse og litteraturstudium  
som grunnlag for delmodell for blåskjell.**

Forfattere:  
Lars Kirkerud  
Birger Bjerkeng

Dato: 22.08.94

## Forord

*Denne rapporten inngår i en serie på seks rapporter som beskriver resultatet av et modell-utviklingsprosjekt utført ved NIVA. Prosjektet ble først skissert i et programforslag (Bjerkeng et. al. 1987) og siden i et forprosjekt finansiert av NIVAs basisbevilgning (Bjerkeng et. al. 1988).*

*Prosjektet er gjennomført som et kombinert oppdrags- og forskningsprosjekt. Miljøverndepartementet og Fagrådet for vann- og avløps-teknisk samarbeid i indre Oslofjord bevilget 1.5 mill. kr. hver, og NIVA har skutt inn omrent samme beløp av egne forskningsmidler, slik at den totale rammen har vært omkring 4.5 mill kr. Oppdragsgiver og kontraktPartner har vært Fylkesmannen i Oslo og Akershus, på vegne av de bevilgende instanser.*

*Lars Kirkerud har stått for planlegging og utføring av feltundersøkelsen i kapittel 2. Under selve feltundersøkelsen deltok Bjørn Faafeng, Frank Kjellberg, Mette Tobiesen og Lise Tveiten fra NIVA. Lars Kirkerud har også utført litteraturstudiet i kapittel 4. Resten av rapporten er skrevet på basis av dette, i samarbeid mellom forfatterne.*

*Oslo 22.08.94*

*Birger Bjerkeng*

# INNHOLD

1.	INNLEDNING .....	9
2.	FELTUNDERSØKELSE AV MENGDE OG SAMMENSETNING AV BIOMASSE I STRANDSONEN .....	9
2.1.	Metode.....	9
2.2.	Resultater - biomassetetthet og sammensetning.....	12
3.	MASSEBEREGNINGER FOR INDRE OSLOFJORD UT FRA FELTUNDERSØKELSEN .....	16
3.1.	Beregning av strandlinjens lengde.....	16
3.2.	Beregning av biomasse og innhold av organisk karbon, nitrogen og fosfor .....	18
4.	STOFFOMSETNING OG VEKST HOS BLÅSKJELL, LITTERATURSTUDIUM .....	20
4.1.	Biomasse .....	20
4.2.	Sesongvariasjon i biomassen - dødelighet og rekruttering.....	21
4.3.	Filtrering og næringsopptak. ....	24
4.3.1.	Retensjon av fødepartikler.....	27
4.3.2.	Pumping.....	28
4.3.2.1.	Pumping som funksjon av skjell-størrelse.....	29
4.3.2.2.	Pumping som funksjon av partikel-konsentrasjon og temperatur.....	32
4.3.3.	Filtrering .....	35
4.3.4.	Pseudofeces .....	35
4.3.5.	Rasjon .....	36
4.3.6.	Assimilering .....	38
4.3.7.	Fødekvalitet .....	38
4.4.	Vekst og formering.....	39
4.5.	Respirasjon .....	44
4.5.1.	Respirasjon som funksjon av individ-størrelse.....	46
4.5.2.	Respirasjon som funksjon av temperatur.....	51
4.6.	Ekskresjon .....	55

5.	MODELL FOR BLÅSKJELL-PROSESSER.....	57
5.1.	Variable som beskriver blåskjellbestand .....	57
5.2.	Tidsutviklingen i blåskjellmodellen .....	58
5.2.1.	Tidsutviklingen for eldre skjell.....	58
5.2.2.	Tidsutviklingen for yngel, dvs. skjell bunnslått inneværende kalenderår. ....	59
5.2.3.	Beregning av skall-lengde som funksjon av tid.....	60
5.3.	Oppdatering av beskrivelsen ved hvert årsskifte.....	61
5.4.	Beskrivelse av blåskjell-aktivitet.....	61
5.4.1.	Filtrering av fødepartikler.....	61
5.4.1.1.	Beregning av effektiv fødekonsentrasjon .....	61
5.4.1.2.	Pumping som funksjon av individstørrelse og temperatur.....	62
5.4.1.3.	Pumping som funksjon av føde-konsentrasjon i vannet.....	63
5.4.2.	Assimilering, fekalieproduksjon og ekskresjon.....	65
5.4.3.	Reproduksjon og gyting for kjønnsmodne skjell (alder >1 år).....	67
5.4.4.	Rekruttering og vekst hos yngel .....	68
5.4.5.	Respirasjon .....	69
5.4.6.	Dødelighet .....	71
	LITTERATUR. .....	73

## Tabeller

Tabell 1.	Valg av stasjoner for blåskjellundersøkelse av indre Oslofjord.....	10
Tabell 2.	Biomassetetthet i de undersøkte gruntvannsprofiler.....	13
Tabell 3.	Biomassetetthet pr. strandlinje for undersøkte stasjoner.....	14
Tabell 4.	Sammenheng mellom tørrvekt og rundvekt i materialet.....	14
Tabell 5.	Innhold av karbon, nitrogen og fosfor i blåskjell og tang .....	15
Tabell 6	Vekt- og atomforhold for biomasse i strandsonen i indre Oslofjord.....	15
Tabell 7.	Fraktaldimensjoner D i indre Oslofjord. ....	17
Tabell 8.	Beregnehede strandlengder (km) i Indre Oslofjord.....	17
Tabell 9.	Beregnet innhold av organisk C, N og P i strandsonen i indre Oslofjord, november 1988.....	18
Tabell 10.	Litteraturdata for biomasse av blåskjell som rundvekt.....	20
Tabell 11.	Litteraturdata for sesongvariasjon i individtetthet og biomasse.....	21
Tabell 12.	Litteraturdata for partikkelkonsentrasjon og rasjon ved start av pseudofeces-produksjon. ....	37
Tabell 13.	Respirasjon som funksjon av bløtdel tørrstoff (g) hos blåskjell.....	47
Tabell 14.	Sesongverdier for respirasjon og ekskresjon av ammonium-nitrogen hos blåskjell som funksjon av temperatur.....	56

## Figurer

Figur 1.	Kart over indre Oslofjord med undersøkte stasjoner avmerket.....	11
Figur 2.	Aldersfordelingen i en sublittoral blåskjellpopulasjon fra indre Oslofjord.....	22
Figur 3.	Blåskjellmål. Treårige skjell med L=4.2cm, B=1.9cm og H=2.6cm som vokser i matte med enden opp .....	23
Figur 4.	Kvalitativ modell for produksjon og stoffomsetning i et blåskjelldominert gruntvannssamfunn. ....	24
Figur 5.	Blåskjellets filtersystem, skjematisk. ....	25
Figur 6.	Flytskjema for materialstrømmer gjennom blåskjellets filtrerings- og fordøyelses-system. ....	26
Figur 7.	Retensjon som funksjon av partikkeldiameter. ....	28
Figur 8.	Pumping som funksjon av kroppsvekt under aktiv filtrering ved antatt optimal temperatur. ....	30
Figur 9.	Pumping hos skjell med bløtdel tørrvekt fra 0.4 til 1 g som funksjon av partikkel-konsentrasjon og temperatur. ....	33
Figur 10.	Pumping hos blåskjell med tørrvekt bløtdel 0.4-2g som funksjon av temperatur.....	34
Figur 11.	Formering (reproductive effort) som funksjon av alder. ....	39
Figur 12.	Formering (reproductive effort) som funksjon av individvekt.....	40
Figur 13.	Lengdevekst av blåskjell fra ulike områder.....	41
Figur 14.	Vekst i bløtdel tørrstoff hos blåskjell fra ulike områder .....	42
Figur 15.	Rutine-respirasjon hos blåskjell som funksjon av individ-vekt. ....	48
Figur 16.	Sult-respirasjon hos blåskjell som funksjon av individ-vekt. ....	49
Figur 17.	Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca. 1g som funksjon av årstid. ....	52
Figur 18.	Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca.1g som funksjon av temperatur.....	52
Figur 19.	Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca.1g som funksjon av partikkel-konsentrasjon ved ulike temperaturer. ....	53
Figur 20.	Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca.1g, korrigert til 15°C, som funksjon av partikkel-konsentrasjon. ....	54

## 1. INNLEDNING

Denne rapporten er en av tre bakgrunnsrapporter som er laget i forbindelse med utviklingen av en eutrofimodell for indre Oslofjord, vist på kartskisse i figur 1. Et viktig grunnlag for modellarbeidet er å få estimert de biomassene som gir størst produksjon eller konsum av organisk materiale, og få modellert dem som dynamiske elementer i den biologiske omsetningen knyttet til eutrofilstand. Blåskjell er en flerårig organisme som finnes i mer eller mindre tette matter langs strandsonen, ned til noen få meters dyp. Det ernærer seg ved å filtrere vannet for planktoniske organismer. I Oslofjorden ble i utgangspunktet både blåskjell og fastsittende alger antatt å kunne være av betydning, og denne rapporten redegjør for det arbeidet som er gjort innenfor prosjektet for å avklare dette og ta stilling til hvilke elementer som burde være med, og utvikle nødvendige modellbeskrivelser til bruk i eutrofimodellen.

Arbeidet har bestått av to hovedelementer. For det første er det utført en feltundersøkelse i indre Oslofjord (kapittel 2.) hvor målet var å estimere biomasse for de viktigste organismetyperne i strandsonen. Dernest er det gjort et litteraturstudium på blåskjell som er den viktigste benthiske biomassen, og dette munner ut i formulering av en grov modell av fødeopptak, vekst og populasjonsutvikling hos blåskjell, som er bygd inn i eutrofimodellen.

## 2. FELTUNDERSØKELSE AV MENGE OG SAMMENSETNING AV BIOMASSE I STRANDSONEN

### 2.1. Metode

Baardseth (1970) beskriver en fullstendig metode for estimering av den littorale tangbestanden i større distrikter. Metoden forutsetter ikke annet topografisk underlag enn de vanlige sjøkartene. Materialet innsamles fra 0.5 m brede stribes som er valgt ut på forhånd ved en kombinasjon av tilfeldig valg av lokalitet (primærrute) og systematisk valg av stribes innen hver lokalitet.

I vårt tilfelle er oppgaven å estimere biomassen ned til 10 meters dyp i avgrensede bassenger, som på forhånd er planimetert i 0 og 10 m nivå. Kart finnes i målestokk 1:10.000 (hydrografiske originaler) med loddskudd i dm. Det ble her funnet mest rasjonelt å velge et antall stribes tilfeldig innen hvert basseng, og bestemme biomasse-tettheten innen disse ( $\text{kg}/\text{m}^2$ ). I stedet for å la stribene gå i retning N-S eller Ø-V, lot vi stribene gå vinkelrett på strandsonen.

Utvælget av stasjoner foregikk i flere trinn. Første trinn var å avmerke krysningspunkter mellom kystlinjen (også bær i vannskorpen) og lengde- og breddesirkler. Breddesirklene ble lagt inn for hvert bueminutt +0.2, der desimalen var bestemt tilfeldig. Lengdesirklene ble lagt inn for hvert partalls minutt +0.0, også denne desimalen var bestemt tilfeldig. Når to punkter kom nærmere hverandre enn ca. 180 m ble det ene utelukket ved tilfeldig valg.

På denne måten ble det oppnådd 187 punkter, tilfeldig fordelt på bassengene i fjorden. Grensen mellom bassengene var da definert ved minste gjennomstrømningstverrsnitt i overflaten. Ved ytre grense for Vestfjorden ble det også tatt hensyn til militær sone med dykkerforbud.

Annet trinn var å bestemme et antall stasjoner blant de 187 punktene som maksimalt skulle undersøkes. Stasjonene ble da nummerert fortløpende rundt kysten. Ved hjelp av en tabell over tilfeldige tall ble halvparten av stasjonene innen hvert basseng trukket ut og notert i den rekkefølge de ble trukket.

I tredje trinn ble ønsket antall stasjoner med registrering bestemt for hvert basseng. Under registreringen skulle stasjoner der det ikke var noe materiale bare noteres, og det skulle så føyes en stasjon til lista over de som skulle undersøkes, i rekkefølge etter uttrekningen under annet trinn, inntil ønsket antall stasjoner med positive funn var oppnådd. Andelen tomme stasjoner skulle da selvsagt inngå i den statistiske beregningen.

I fjerde trinn ble nøyaktig sted og retning bestemt på forhånd ut fra sjøkartet. Stedet ble bestemt som avstand i meter fra et karakteristisk punkt, og retningen ble oppgitt i grader.

**Tabell 1. Valg av stasjoner for blåskjellundersøkelse av indre Oslofjord.**

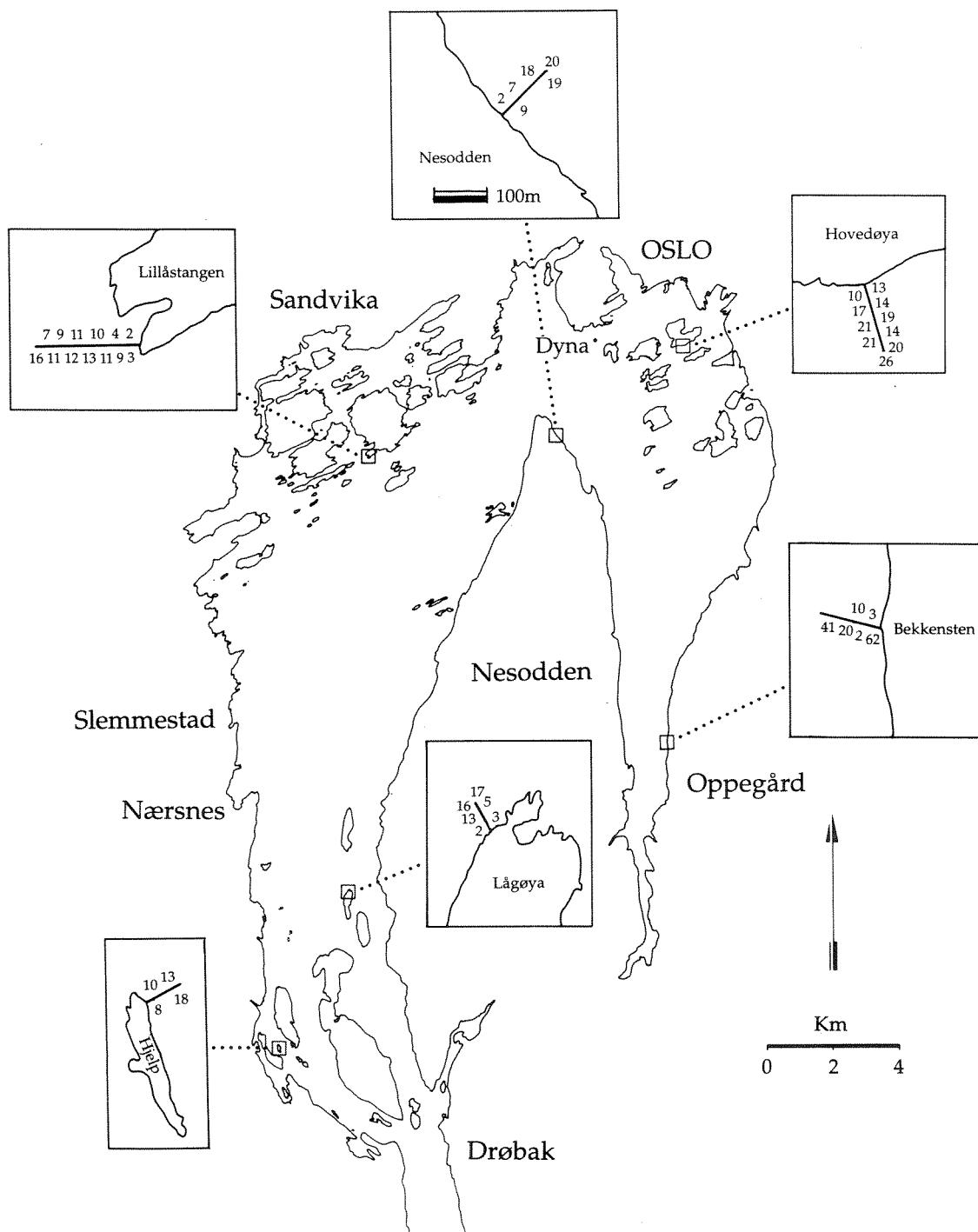
Basseng	Antall punkter		
	Trukket i 1.trinn	Ønsket i 3.trinn	Undersøkt høsten 1988
Vestfjorden, Oslofeltet	35	4	1
" øvrige deler	62	6	2
Bærumsbassenget	26	3	0
Lysakerfjorden	11	2	0
Oslo havn - Bekkelagsbassenget	21	3	1
Bunnefjorden	32	4	2

Tabell 1 viser hvordan de opprinnelige punktene fordelte seg på bassengene, hvilket antall stasjoner som var ønsket i hvert basseng, og hvor mange stasjoner som tilslutt ble undersøkt. Som det fremgår av tabellen ble ialt 6 stasjoner undersøkt. Plasseringen av disse stasjonene er vist i figur 1. Når det ikke ble tatt flere stasjoner, skyldes det større tidsforbruk både i felt og laboratorium enn det som var lagt til grunn ved budsjetteringen.

På alle stasjonene var det materiale, skjønt stasjonen ved Nesodden (Bunnefjorden) var tydelig preget av å ligge på fyllingen over en kloakkledning.

Eutrofi-modellen vil representere fjorden ved skiver ned til 1 m tykkelse i de øvre vannlag. Det ble derfor ansett å være hensiktsmessig med en viss oppdeling av prøvetakingen etter dyp. Innsamlingen av materialet ble derfor oppdelt i 0-1 m sonen og sonen fra 1 m og nedover så langt det var biomasse av alger eller blåskjell. Nullmeternivået ble funnet ved å ringe trafikksentralen ved havnekontoret i Oslo og få vannstanden idet vi la ut rutenettet. Rutenettet med ruter på  $0.5 \times 0.5$ m ble definert ved hjelp av en taustige med hvitmalte jerntrinn. Det ble brukt 2 stiger på 10 meters lengde som kunne kobles sammen. Dette var oftest både nødvendig og tilstrekkelig for å komme dypt nok.

I 0-1 m sonen ble materialet oftest innsamlet fra hver annen rute (1, 3 og 5 osv.), mens det fra 1 m og dypere ble samlet materiale fra hver 3. til hver 7. rute. Innsamlingen ble gjort av 2 dykkere som arbeidet samtidig. De var utstyrt med samlenett og kniv.



**Figur 1. Kart over indre Oslofjord med undersøkte stasjoner avmerket.**

Stasjonene er vist i innlagte detaljkart, med undersøkt transekt angitt som linje ut fra land. Tallene langs transektene angir dyp i m.

Tidsforbruket ved innsamling og sortering/veiing var i alt ca. 260 timer for de 6 stasjoner som ble undersøkt, dvs. 43 timer pr. stasjon. Mot slutten av undersøkelsen gikk imidlertid arbeidet raskere, og det er rimelig å beregne pr. stasjon:

- ca. 15 timer (3 pers. i 5 timer) til felter arbeid når det benyttes en velegnet båt.
- ca. 20 timer til laboratoriearbeid når samlet prøveflate pr. stasjon er ca. 2-2,5 m<sup>2</sup>.

Materialet ble lagret i bøtter m/lokk ved 0-8°C og sortert og veid i løpet av 4 dager etter innsamlingen.

Blåskjell ble skrapet rene for rur og annen påvekst og overført til kar med friskt sjøvann. Før veiing ble de forstyrret under vann slik at de lukket seg. Deretter ble de raskt tatt opp av vannet og veid våte, og altså med vannfylte skall. Denne vekten kaller vi rundvekt. For representative prøver ble det funnet rundvekt, og vekten av skall og bløtdeler både før og etter tørking ved 105°C. All veiing ble foretatt med en Mettler presisjonsvekt type PJ 4000 til nærmeste 0.1g.

Yngel <5-6 mm ble ikke sortert ut kvantitativt, men utgjorde bare en liten del av biomassen. På den annen side var det praktisk vanskelig å fjerne alle rur-skall som var sammenfiltret med den minste yngelfraksjonen, slik at noen av disse er inkludert. Alt i alt kan sorteringsarbeidet ha tilført en usikkerhet på anslagsvis 10% for yngelens vedkommende.

Tang ble så langt det var praktisk mulig rensket for rur og annen påvekst (unntatt Membranipora) og veid våt. For representative prøver ble våtvekt relatert til tørrvekt (105°C).

Rød- og grønnalger ble behandlet på samme måte som tang, men innslaget av påvekst som ikke lot seg fjerne, spesielt blåskjellyngel, var betydelig i enkelte prøver.

Sjøstjerner, snegler og sjøpinnsvin ble innsamlet på 4 av stasjonene.

## 2.2. Resultater - biomassetetthet og sammensetning

Biomassetetthet og tørrvektbestemmelser er presentert i tabell 2, 3 og 4.

Som tabell 2 viser, er det svært stor spredning mellom målt rundvekt i kg/m<sup>2</sup> for de ulike stasjonene, også innen samme basseng. Resultatene for en organismetype sprer seg typisk over 1 til 2 dekader, dessuten forekommer endel null-registreringer.

Det er vanskelig å se noe bestemt mønster i variasjonene, både fra stasjon til stasjon og når det gjelder det innbyrdes forholdet mellom organismegrupper. Det er også lite samvariasjon mellom organismegruppene når det gjelder biomasse-tetthet over og under 1m dyp. Det eneste unntaket er muligens *Annen fauna* og *Brunalger*, som ser ut til å være positivt korrelert. Usikkerheten i hvert av delbidragene til total biomasse regnes derfor som uavhengige feil-ledd som skal kvadratsummeres.

Ser vi på forholdet mellom blåskjell-yngel og blåskjell eldre enn 1 år, får vi et svært variabelt bilde. I strandsonen fra 0 til 1 meters dyp er det yngel som er i overvekt. Den dominerer fullstendig på 3 av stasjonene, mens de utgjør 30-50% på de to andre stasjonene som i det hele tatt har blåskjell i dette dypintervallet. Stasjonen ved kloakkutløpet på Nesodden har ikke blåskjell i den øverste meteren i det hele tatt. For sonen under 1 m dyp er det generelt en tendens til overvekt av eldre skjell, med klar dominans på 4 stasjoner, mens yngel er dominerende på to stasjoner (Bekkensten i Bunnefjorden, Hjelp i Vestfjorden).

Disse variasjonene kan peke i retning av en populasjonsdynamikk med et episodisk og heterogent preg, hvor stor dødelighet i en periode på et sted følges av en tilvekstperiode, men det kan også være at de stasjonene hvor yngel dominerer har jevnt dårlige oppvekstvilkår, slik at forventet levetid er mye kortere. En måtte ha gjentatte observasjoner på de samme stasjonene for å få et bilde av det.

**Tabell 2. Biomassetetthet i de undersøkte gruntvannsprofiler.**

Enkelte grupper ble ikke tatt med på de første stasjonene, det er angitt med -.

Stasjon	Sjikt (m)	Lengde langs bunn (m)	Prøve-areal (m <sup>2</sup> )	Bestandstetthet, kg rundvekt/m <sup>2</sup> , nov. 1988								Annet, merknad	
				Blåskjell		Annен fauna			Brun-alger	Grønn-alger	Rød-alger		
				Yngel	>1 år	Sjøstj.	Snegl	Sjø-pinnsvin					
<u>Bekkelagsbassenget</u>													
Hovedøya nr. 146	0-1 1-6.7	6 13	1.5 1.75	1.185 1.621	3.416 12.814	- -	- -	- -	0.081 0.082	0 0.002	- -	Småstein/ Småstein/døde skall	
<u>Bunnefjorden</u>													
Bekkensten nr. 167	0-1 1-5.3	2.5 17.5	0.75 1.5	3.023 3.723	0 0.258	0 0.045	0.003 0.028	0 0.006	0.014 0.013	0 0	0.135 0.019	Fjell, sand Sjøpong, 0.180/ sand	
Nesodden nr. 185 (på kloakk-utløp)	0-1 1-3	2.5 12.5	0.75 1.25	0 0.011	0 1.561	0 0.086	0 0.034	0 0.014	0.035 0.384	0.022 0	0.001 0.191	Steiner Stein	
<u>Vestfjorden</u>													
Lågøya, nr. 22	0-1 1-5	3 17	0.75 1.75	3.011 0.018	0.139 1.785	0.001 0.051	0.013 0.078	0 0.038	0.120 0.900	0.023 0.001	0.079 0.342	Fjell/ Småstein/døde skall	
Hjelp nr. 49	0-1 1-3	2.5 4	0.5 0.5	5.240 0.840	0.021 0.034	- 0.906	- 0.113	- 0.261	0.005 3.360	0.005 0.035	0.007 0.112	Fjell Fjell	
Lillåstg. nr. 91 (Oslo-feltet)	0-1 1-3	5 17	0.75 1.75	3.877 0.524	3.193 3.121	- -	- -	- -	0.113 0.012	0.095 0.001	0.279 0.024	Fjell, stein Småstein/døde skall	
<u>Bunnefjorden</u>													
Gjennomsnitt 1-4.2	0-1 1-4.2	2.5 15		1.516 1.867	0 0.910	0 0.066	0.002 0.031	0 0.010	0.025 0.199	0.011 0	0.068 0.105		
<u>Vestfjorden</u>													
Gjennomsnitt (og standardfeil)	0-1 1-3.7	3.5 12.7		4.0 (±0.6)	1.1 (±1.0)				0.08 (±0.04)		0.12 (±0.08)		
				0.5 (±0.25)	1.7 (±0.9)				1.4 (±1.00)		0.6 (±0.09)		

De innsamlede data skal brukes til å anslå total biomasse og mengden av fosfor og nitrogen bundet i benthisk flora og fauna. Som et ledd i dette er hver enkelt måleverdi for rundvekt regnet om fra kg/m<sup>2</sup> til kg/m strandlinje, ved å multiplisere med målt lengde langs bunnen. Deretter er verdiene for skiktet fra 0-1 meter og fra 1 meter og nedover addert, slik at vi får et

samletall for rundvekt pr. meter strandlinje, med enhet kg/m, for hver stasjon og hver organismetype. Sjøstjerner, snegl og sjøpinnsvin er slått sammen under rubrikken *Annen fauna*. Resultatet av denne beregningen er vist i tabell 3. Fortsatt er det svært store svingninger mellom stasjonene og lite samvariasjon mellom organismegrupper.

**Tabell 3. Biomassetetthet pr. strandlinje for undersøkte stasjoner**

Stasjon	nr.	Rundvekt pr. strandlengde (kg/m)					
		Blåskjell		Annен fauna	Alger		
		yngel	>=1år		Brune	Grønne	Røde
<u>Bunnefjorden/ Bekkelagsbassenget</u>							
Hovedøya	146	28.183	187.078	0.0000	1.5520	0.02600	0.0000
Bekkensten	167	72.710	4.515	1.3900	0.2625	0.00000	0.6700
Nesodden	185	0.138	19.513	1.6750	4.8875	0.05500	2.3900
<u>Vestfjorden</u>							
Lågøya	22	9.339	30.762	2.8810	15.6600	0.08600	6.0510
Hjelp	49	16.460	0.189	5.1200	13.4525	0.15250	0.4655
Lillåstangen	91	28.293	69.022	0.0000	0.7690	0.49200	1.8030

I eutrofisammenheng er vi interessert i å anslå mengden organisk stoff som organisk karbon (TOC), og mengden nitrogen (N) og fosfor (P) som er bundet i biomassen i strandsonen. Tabell 4 viser sammenhengen mellom rundvekt og tørrvekt, funnet ved tørking av noe av prøvematerialet.

**Tabell 4. Sammenheng mellom tørrvekt og rundvekt i materialet.**

Organisme, vev	Sted, sjikt	Tørrvekt Rundvekt	Tørrstoff i % av våtvekt bløtdeler
Blåskjell yngel, kjøtt	Hovedøya 0-1m	0.053	18.5
"	" 1-6,7m	0.043	17.5
"	Hjelp 0-1m	0.077	22.7
"	Lågøya 0-1m	0.103	25.6
Blåskjell >1 år, kjøtt	Hovedøya 0-1m	0.056	23.9
"	" 1-6,7m	0.055	19.4
"	Lågøya 1-5m	0.097	25.8
Blåskj.yngel, skall	Snitt, n=4 prøver	0.31 ( $\pm 0.012$ )	
Blåskj.>1 år, skall	Snitt, n=3 prøver	0.37 ( $\pm 0.007$ )	
Tang, hele busken	Lågøya	0.225	
"	Lillåstg. 0-1m	0.287	
Rødalge, grov	Lågøya	0.219	
" blanding	"	0.155	
"	Lillåstg.	0.301	
"	Bekkensten 0-1m	0.300	
Grønnalger	Lillåstg.	0.251	
"	Nesodden	0.105	
Sjøpong	Bekkenstenl-5,3m	0.089	

Tabell 5 viser innholdet av organisk C, N og P pr. mengde tørrvekt, for et lite utvalg prøver. For bløtdeler er totalt karbon målt, det vil si at alt antas å være organisk, mens det for blåskjellskall er målt spesifikt på organisk karbon. For blåskjell viser tabellen også hvordan total mengde karbon, nitrogen og fosfor i blåskjell fordeler seg mellom bløtdeler og skall. Det er beregnet ved å kombinere vektforholdene i tabell 5 med forholdet tørrvekt/rundvekt i tabell 4, som for bløtdel av blåskjell er 0.07 i snitt, og for skall ca. 0.34. Ut fra data i tabell 4 og 5 er så vektforhold og atomforhold anslått for de forskjellige organismegruppene. Resultatene er vist i tabell 6.

**Tabell 5. Innhold av karbon, nitrogen og fosfor i blåskjell og tang**

Organisme-type	Prøve-type:	Sted:	Vektforhold mg/g tørrvekt				Fordeling på bløtdel og skall i blåskjell		
			TOTC	TOC	TOTP	TOTN	C	N	P
Blåskjell	bløtdel	Hovedøya	446		12.6	82.3	82%	70%	93%
		Lågøya	460		10.3	64.6			
	skall	Hovedøya		17.3	0.20	5.4	18%	30%	7%
Tang		Lågøya	364		0.99	26.6			

**Tabell 6 Vekt- og atomforhold for biomasse i strandsonen i indre Oslofjord.**

Tall som involverer tørrvekt i blåskjell gjelder bare bløtdeler

	Blåskjell		Sjøstjerner og snegl	Alger		
	Yngel	>=1 år		Brune	Grønne	Røde
Tørrvekt/rundvekt	0.069	0.06933	0.089	0.250	0.178	0.187
Skallvekt/rundvekt	0.31	0.37				
Fosfor/tørrvekt	0.0114	0.0114	0.012	0.00099	0.00099	0.00099
Fosfor/skallvekt	0.00020	0.00020				
Fosfor/rundvekt	0.00085	0.00086	0.00107	0.00025	0.00018	0.00018
Nitrogen/tørrvekt	0.07345	0.07345	0.07345	0.0266	0.0266	0.0266
Nitrogen/skallvekt	0.0054	0.0054				
Nitrogen/rundvekt	0.00674	0.00709	0.00654	0.00665	0.00473	0.00497
Karbon/tørrvekt	0.453	0.453	0.453	0.364	0.364	0.364
Karbon/skallvekt	0.0173	0.0173				
Karbon/rundvekt	0.03662	0.03781	0.04032	0.0910	0.06479	0.06807
C:P atomforhold	112	113	98	954	954	954
C:N-atomforhold	6.3	6.2	7.2	16.0	16.0	16.0
N:P-atomforhold	18	18	14	60	60	60

### 3. MASSEBEREGNINGER FOR INDRE OSLOFJORD UT FRA FELTUNDERSØKELSEN

#### 3.1. Beregning av strandlinjens lengde

For å kunne beregne total rundvekt for biomasse i strandsonen i indre Oslofjord trenges et estimat for strandlinjen rundt fjorden. Strandlinjen kan anslås på to forskjellige måter:

1. Bunnareal for dypintervallet 0 til 10m for forskjellige områder i fjorden er kjent fra tidligere beregninger (Munthe-Kaas 1967). Av hydrografiske originaler kan vi lese av avstanden langs bunnen fra 0 til 10 meters dyp for de stasjonene som er brukt i denne undersøkelsen. Strandlinjen kan da beregnes grovt som forholdet mellom areal og gjennomsnittlig avstand fra 0 til 10 meters dyp. For de aktuelle stasjonene er stripen mellom 0 og 10m dyp gjennomsnittlig 48m bred, med en standardfeil i estimatet på ca. 8m. Denne usikkerheten gjør det mulig å anslå standardfeil i beregnet strandlinje.
2. Strandlinjen kan måles opp direkte på kart. Strandlengden er imidlertid ikke noen veldefinert størrelse, men avhenger av den skrittlenget som brukes. Blåskjell-populasjonen ble funnet i en stripe på ca. 20 meters bredde ut fra land, og bør følgelig beregnes med en strandlengde som er målt med skrittlenge ca. 20 meter. Det er ikke realistisk å måle opp med så kort skrittlenge direkte, og vi må bruke såkalt fraktalgeometri, beskrevet av Mandelbrot (1983).

Vi skal først anslå strandlinjen ved å bruke fraktalgeometri, og sammenligne resultatet med det som gis av arealforhold ifølge punkt 1 ovenfor. Ifølge fraktalgeometrien kan målt lengde av en naturlig kontur, f.eks. en kyst, for en stor grad beskrives som funksjon av skrittlenge ved formelen:

$$L = F \varepsilon^{1-D} \quad (1)$$

hvor  $L$  = målt lengde  
 $F$  = en konstant, karakteristisk for den kyststrekningen som måles.  
 $\varepsilon$  = skrittlenge  
 $D$  = fraktaldimensjon

Fraktaldimensjonen  $D$  kan variere for ulike kyststrekninger, men vil vanligvis ligge mellom 1.0 (for en rett linje) og 1.3.

Ved å måle  $L$  for to ulike skrittlenger  $\varepsilon_1$  og  $\varepsilon_2$  kan vi bestemme  $F$  og  $D$ , og dermed beregne  $L$  for en tredje, mye kortere skrittlenge  $\varepsilon_3$

$$\begin{aligned} D &= 1 - \ln(L_1/L_2)/\ln(\varepsilon_1/\varepsilon_2) \\ L_3 &= L_1 \cdot (\varepsilon_3/\varepsilon_1)^{1-D} \end{aligned} \quad (2)$$

På den måten kan en anslå hva en oppmåling med kort skrittlenge ville gi uten å gjennomføre en slik detaljert oppmåling. De  $D$ -verdier som er funnet på denne måten for indre Oslofjord vises i tabell 7.

**Tabell 7. Fraktaldimensjoner  $D$  i indre Oslofjord.**

Beregnet ut fra målinger med  $\epsilon=250-1000$ m.

En nøyaktighet for D-verdiene på  $\pm 0.02$  kan antydes.

Område	D
Vestfjordens vestside	1.24
Vestfjordens østside	1.09
Bærumsbassenget, fastlandet	1.19
Lysakerfjorden	1.15
Indre havn/Bekkelagsbassenget	1.18
Bunnefjorden	1.04
Øyer i sørvest (Langåra)	1.13
Øyer i nord (Nesøya,Ormøya)	1.26

Tabell 8 oppsummerer resultatene av de to beregningsmåtene. Verdiene i kolonne 1 er høyere enn i kolonne 2a. Det kan skyldes at de aktuelle stasjonene ikke er representative for gjennomsnittlig avstand fra 0-10 meter i fjorden. Forskjellen i resultat er likevel ikke større enn en kan vente ut fra usikkerheten i de to metodene, og dette kan bidra til å overbevise om at fraktalmetoden ikke overestimerer strandlengden. Den siste kolonnen i tabell 8, kolonne 2b, er tatt med for å vise målegrunnlaget, og viser hvilken betydning det har å ta hensyn til skrittlenget. Vi ser at korrekjonen for skrittlenget ned til 20 meter gir omtrent en fordobling av strandlengden i forhold til det som er oppmålt direkte med skrittlenget omkring 500 meter.

**Tabell 8. Beregnede strandlengder (km) i Indre Oslofjord.**

Standardfeil for estimatene er angitt i parentes.

Geografisk område	1. Beregnet som forhold mellom areal og bredde for 0-10m dyp. Standard usikkerhet beregnet ut fra variasjon i bredde på de 6 stasjonene (km)	2. Beregning ved hjelp av fraktalgeometri. Hver lengde er addert av flere strekninger, med ulike D-verdier.	
		2a. Beregnet for $\epsilon=20$ m (km)	2b. Målt med $\epsilon=500$ m (km)
Indre havn/ Bekkelagsbassenget	84 ( $\pm 13$ )	50 <sup>§</sup>	23
Bunnefjorden	69 ( $\pm 11$ )	50	40
Bærumsbassenget	86 ( $\pm 13$ )	70	36
Vestfjorden m. Lysakerfjorden	280 ( $\pm 43$ )	230	130
SUM	520 ( $\pm 81$ )	400	228
			$\pm 10\%$

§ Selve havnebassenget, fra Skarpsno til Ormøya, er ikke med.  
Det antas at det her ikke er vesentlige mengder flora eller fauna.

### 3.2. Beregning av biomasse og innhold av organisk karbon, nitrogen og fosfor

Total biomasse kan beregnes ved å finne gjennomsnitt og spredning for biomasse/løpemeter langs stranden for alle stasjoner, og anta at dette er representativt for hele fjorden. Spredningen innenfor hvert basseng er for stor til at vi kan fastslå noen systematiske forskjeller mellom bassengene, derfor er nok denne fremgangsmåten riktigst rent statistisk.

I tabell 9 er det beregnet estimater for samlet rundvekt i fjorden for hver organismegruppe. Dette gir, når det kobles sammen med vektforholdene ovenfor, grunnlag for å anslå mengde C, N og P bundet i hver organismegruppe, og samlet for all benthisk flora og fauna. Standardfeilen for estimatet for hver organismegruppe er beregnet ut fra usikkerheten i mengde pr. løpemeter strandlinje. Angitt standardfeil for summen over alle organisme-grupper tar også hensyn til usikkerheten i anslått strandlinje. Usikkerhet i spesifikke vektforhold er ikke tatt med i beregningen.

**Tabell 9. Beregnet innhold av organisk C, N og P i strandsonen i indre Oslofjord, november 1988.**

SE: standardfeil i estimatet.

	Blåskjell		Sjø-stjerner og snegl	Alger			Sum over alle organisme- gruppene	
	Yngel	>=1år		Brune	Grønne	Røde		
Biomasse, rund-vekt (1000tonn)	Snitt: SE:	10.3 4.4	20.7 11.5	0.74 0.32	2.44 1.11	0.054 0.030	0.76 0.36	35.0 13.5
Fosfor ) (tonn	Snitt: SE:	8.8 3.8	17.9 10.0	0.79 0.34	0.60 0.27	0.009 0.005	0.140 0.067	28.0 11.5
Nitrogen (tonn)	Snitt: SE:	70. 30.	147. 82.	4.8 2.1	16.2 7.4	0.26 0.14	3.8 1.8	240 95
Karbon (tonn)	Snitt: SE:	380 160	780 440	30 13	222 101	3.5 1.9	52 25	1470 526

For å få et begrep om hvor viktig organismesamfunnene i strandsonen er for den totale omsetningen i indre Oslofjord, kan vi sammenligne biomasseestimatene med den biomasse som befinner seg i vannmassene. Data for overflatelaget i indre Oslofjord i 1986 (Paasche og Erga 1988) viste maksimalkonsentrasjoner av partikulært materiale i overflatelaget på i størrelsesordenen  $1500\mu\text{g organiskC/l}$ ,  $200\mu\text{gN/l}$  og  $20\mu\text{gP/l}$ , med vanlige verdier på 50-20% av dette. For de øverste 10 m med et totalt volum på  $1800 \cdot 10^6\text{m}^3$  vil maksimalverdiene tilsvare 2700 tonn C, 360 tonn N og 36 tonn P.

Samlet blåskjellbiomasse er omkring 50% av disse verdiene, og er altså like stor som vanlige verdier på pelagisk biomasse. Blåskjell ser derfor ut til å kunne ha betydning. Sjøstjerner og snegl ser ut til å være neglisjerbart i biomassesammenheng, i allfall på dette tidspunktet. Sjøstjerner kan likevel ha indirekte betydning, fordi beiter på blåskjellbestanden, og det kan være store svingninger fra år til år.

Av de fastsittende algene er det brunalgene som dominerer, men total biomasse for algene sammenlignet med maksimal pelagisk biomasse er bare henholdsvis 10, 5 og 2% for karbon, nitrogen og fosfor. Når spesifikk vekst og omsetning dessuten er langt lavere for fastsittende alger enn for planktonalgene, er det grunn til å anta at fastsittende vegetasjon kan neglisjeres i en total massebalanse for fjorden.

Konklusjonen blir at det er grunn til å ta med blåskjell som beiter på plankton og som lager for næringsstoff og organisk stoff, mens andre deler av organismesamfunnene i strandsonen antagelig kan neglisjeres i første omgang. På sikt kan det være aktuelt også å ta med sjøstjerner, som et ledd i en forbedret blåskjellmodell.

## 4. STOFFOMSETNING OG VEKST HOS BLÅSKJELL, LITTERATURSTUDIUM

### 4.1. Biomasse

Mengden av blåskjell pr. kvadratmeter i vekstsonen eller pr. meter strandlinje betegnes her som biomasse. Mengdeenheten som er brukt her er rundvekt, dvs. vekten av det levende dyr med kappuhulen vannfylt og skallet lukket. I tabell 10 er resultater fra litteraturen stilt sammen, i noen tilfelle etter omregning.

**Tabell 10. Litteraturdata for biomasse av blåskjell som rundvekt.**

r: rekalkulert, s: somatisk, t: total

Område	Biomasse		Relativ produksjon ( $\text{år}^{-1}$ )	Referanse
	kg/m <sup>2</sup>	kg/m		
Ythan Estuary, Skottland	3.5 (r)		1.1 (s)	Milne & Dunnet (1972)
Killary Harbour, Irland	1.4 (r)			Rodhouse et al. (1985)
Wadden Sea			1.1 (s)	Beukema (1983)
Nederland	11.9 (r)			Dame & Dankers (1988)
Narragansett Bay, USA	22.0 (r)			Nixon et al. (1971)
Conway Estuary England	19.3 (r)			Reynolds (1969)
Newfoundland	8.6 (r) 15.9 (r)		0.8 (t) 0.3 (s)	Thompson (1984b) jan " juni
Morecambe Bay, England	18.6		2.9	Dare (1976)
Mutsu Bay, Japan	36			Tsuchiya (1980)
Askø, Østersjøen 2 - 10m 0 - 25m	2.6 (r) 1.4 (r)	16 (r)		Kautsky (1982)
Lindåspollene stratum 1 2 3 4		27 8.4 1.6 0.06		Olafsson & Høisæter (1988)
Indre Oslofjord Bunnefjorden Vestfjorden Bekkelagsbassenget	2.5 2.9 13.0	51 48 215		Dette arbeidet

Biomasse pr. flateenhet fra Oslofjorden ligger innenfor variasjonsområdet fra litteraturen. Resultatene fra Bunnefjorden og Vestfjorden ligger i nærheten av andre gjennomsnitt for større områder (Ythanestuaret, Killary Harbour, Askøområdet). Verdien for stasjonen i Bekkelagsbassenget minner mer om typiske skjellmatter (eksempler fra Nederland, Narragansett Bay, Conway-estuaret, Morecambe Bay)

Biomasse pr. meter strandlinje var høy sammenlignet med Lindåspollene. Bunnefjorden og Vestfjorden hadde høyere biomasse enn Lindåspollenes stratum 1. Stasjonen i Bekkelagsbassenget hadde 4 ganger så høy bestand pr. m strandlinje som resten av fjorden.

Karakteristisk for Bekkelagsbassenget var overvekt av eldre skjell, ofte 6-8 år gamle etter vekstsonene å dømme, tett bestand helt ned til 9-10 meters dyp og fravær av sjøstjerner. Skjellene var tilgrodde med skipsrur, og biomassen av disse var anslagsvis 20% av blåskjellbiomassen.

## 4.2. Sesongvariasjon i biomassen - dødelighet og rekruttering.

Milne & Dunnet (1972) undersøkte sesongvariasjonen i en rekke dyrebestander i Ythan-estuaret, Skottland. Individantallet av blåskjell pr. m<sup>2</sup> sank jevnt fra ca 30000 i januar til ca 7000 i juli, steg så til nærmere 75000 i september grunnet årsyngel, og sank igjen til 40000 i november.

Biomassen som bløtdel-tørrstoff (g/m<sup>2</sup>) økte fra ca 135 i januar til 240 i mai, flatet så ut fram til juli, men økte deretter til et maksimum på 390 i september. Så fulgte en nedgang parallelt med individantallet til 200 (g/m<sup>2</sup>) i november, se tabell 11.

Individtettheten i Conway-estuaret følger samme type variasjon som i Ythan-estuaret, selv om tallene er langt lavere. Ved Askø var individtettheten nokså konstant over året. Tar vi hensyn til den gjennomsnittlige biomasse pr individ som ble observert i Ythan-estuaret, er det klart at konstant individtall ikke betyr konstant biomasse over året. I Lindåspollene ble det funnet en reduksjon på ca.18% rundvekt fra mai til oktober.

**Tabell 11. Litteraturdata for sesongvariasjon i individtetthet og biomasse.**

Individtetthet (antall pr m<sup>2</sup>) og biomasse (som bløtdel-tørrstoff pr m<sup>2</sup>)

Måned	Ythan Estuary <sup>1)</sup>			Conway <sup>2)</sup> 1000/m <sup>2</sup>	Askø <sup>3)</sup> 1000/m <sup>2</sup>
	1000/m <sup>2</sup>	g tv/m <sup>2</sup>	mg tv/ind		
januar	30	135	4.5	-	-
februar	-	-	-	1.5	-
mars	-	-	-	1.6	24
april	-	-	-	1.5	24
mai	20	239	12.0	1.6	-
juni	-	-	-	2.2	28
juli	6.7	230	34.3	1.3	-
august	-	-	-	1.3	26
september	75	391	5.2	2.7	-
oktober	-	-	-	2.4	-
november	40	209	5.2	-	-
desember	-	-	-	-	-

1) Milne & Dunnet (1972)

2) Reynolds (1969)

3) Kautsky (1982)

Beukema (1983) studerte sesongvariasjonen hos bunndyrsamfunnet i Wadden Sea over flere år. Han fant en fast rytme i total biomasse med minimum i desember - mars og maksimum i juni - september. Maksimum var ca 2 ganger minimum. Blåskjellet utgjorde bare en mindre del av totalbiomassen i dette området, men resultatene er antakelig i prinsippet også overførbare på totalbiomassen i strand- og gruntvannsonen i Oslofjorden. Når blåskjell spises av predatorer, elimineres de som blåskjell-biomasse. Men største delen av det organiske stoffet assimileres av predatoren og nedbrytes gradvis som følge av dennes respirasjon og ekskresjon.

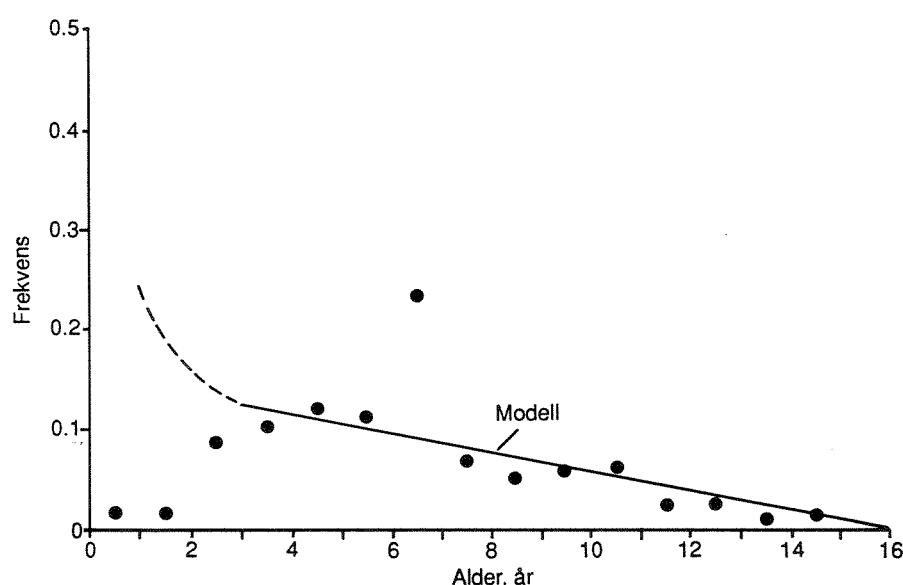
Av årsakene til årstidsvariasjon i blåskjellbestanden er rekruttering, vekst, dødelighet (inkl. predasjon) og gyting de viktigste.

Den individuelle vekst er først og fremst avhengig av nærings-tilgangen, og derfor størst i produksjonsperioden for planteplankton. Ved temperaturer lavere enn 5°C og høyere enn 25°C reduseres veksten. (Theede 1963, Widdows 1978).

Dødelighet skyldes først og fremst overgroing, både av andre blåskjell, rur og alger, og predasjon av krabber, sjøstjerner, sjøfugl og fisk (jfr. Milne & Dunnet 1972). Samtlige av disse er aktuelle i Indre Oslofjord, men sjøstjerner er kanskje viktigst. Disse tåler ikke særlig reduksjon i saltholdigheten, og holder seg oftest dypere enn 0.5 - 1 m i fjordbassengen. Det ser også ut til at de ikke trives i den vannkvalitet vi har i Bekkelagsbassengen. Her var de praktisk talt fraværende. Kvalvågnæs (1972) undersøkte forekomsten av sjøstjerner i Indre Oslofjord, og fant en tydelig reduksjon av den store typen nær Oslo.

Om vinteren er tørrlegging kombinert med frost en viktig årsak til dødelighet i flomålet jfr. Williams (1970). Dette gjelder bare den øverste halvmeteren av blåskjellbeltet. Her er skjellene også utsatt for isskuring. Evnen til å tåle tørrlegging ved høyere temperaturer er undersøkt av Hummel et al. (1988).

Aldring kan være årsak til markert høyere dødelighet hos eldre (8 - 10 år gamle) individer (Thompson 1984b). I Sør-England var høy endogen dødelighet også for yngre skjell forbundet med gyting i sommerperioden (Worrall & Widdows 1984).

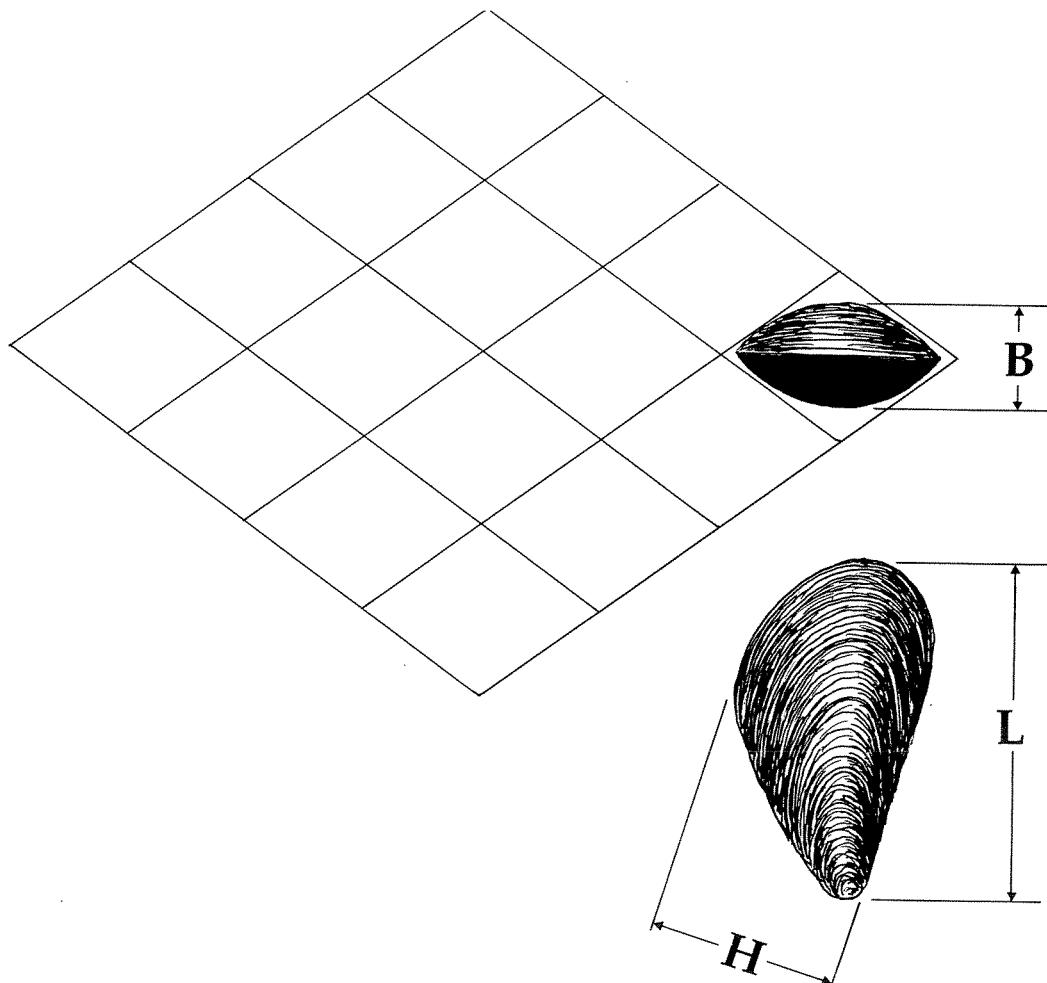


**Figur 2. Aldersfordelingen i en sublittoral blåskjellpopulasjon fra indre Oslofjord.**  
(Slemmestad, des. 1990). Prøven var i alt på 117 individer, og alder er basert på ytre vinterstopp-ringer.

Figur 2 viser observert aldersfordeling i indre Oslofjord ved Slemmestad, des. 1990. For skjell eldre enn 2 - 3 år kan det se ut som individantallet avtar omtrent lineært med alder. Unntaket er aldersklasse 6+, hvor det er forholdsvis mye større individtall enn i årsklassene før og etter. Det kan ha med spesielt gunstige bunnslåings- eller overlevelsesbetingelser på det aktuelle stedet det året disse skjellene var yngel. For aldersgruppene 0 - 2+ år er det forholdsvis mye færre skjell, og de to yngste aldersklassene er så å si fraværende. Dette skyldes nok at disse årsklasser er beitet bort i det dypet der prøven ble tatt.

For små skjell er konkurransen om plass og næring hard, og bestanden tynnes ut i takt med individuell vekst. I de første 2 - 3 leveår danner skjellene på eksponerte steder i fjærresonen mer eller mindre sammenhengende matter, hvor hvert skjell opptar et visst areal karakterisert ved en bredde  $B$  og en høyde  $H$ , som vist i figur 3. Individvekst må da nødvendigvis føre til at mange individer elimineres, selv om også noen kan emigrere til mer tynt besatte områder. I mer beskyttede områder og dypere, vokser skjellene ofte oppå hverandre i lag eller hauger.

Her vil maksimal bestandstetthet også avhenge av vannutskiftning og næringstilgang (Jfr. Fréchette et al. 1992). Skjell-dimensjonene ble undersøkt for materialet fra Hovedøya. For små skjell med lengde  $L = 1.6$  til  $2.9$  cm var plasskravet gitt ved  $B = 0.447 L$  og  $H = 0.619 L$  i gjennomsnitt.



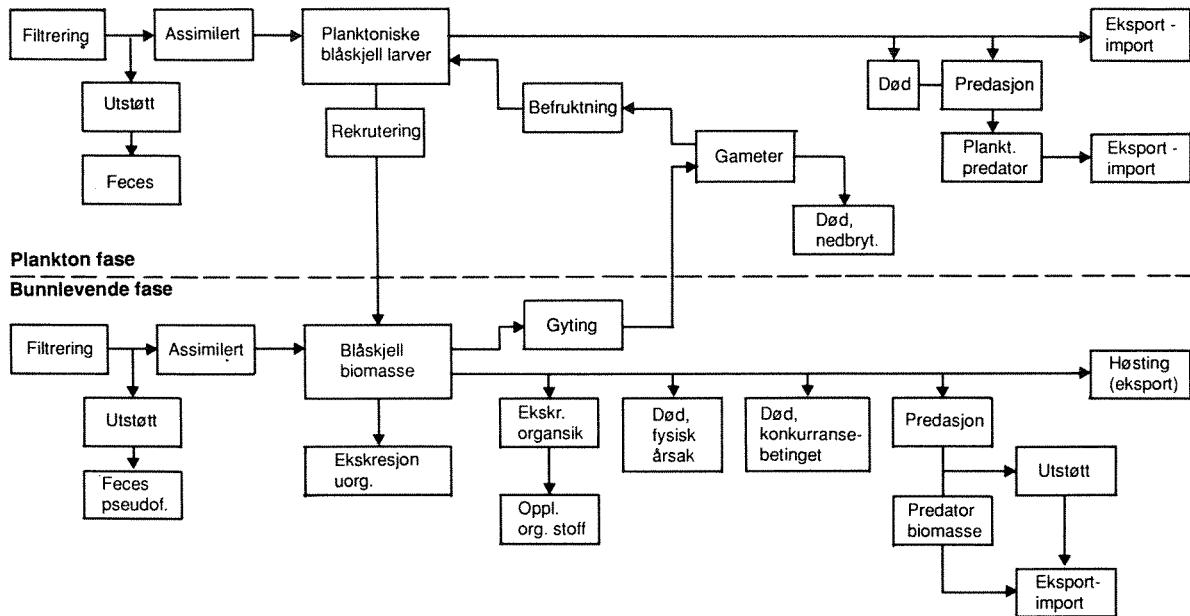
**Figur 3. Blåskjellmål. Treårige skjell med  $L=4.2\text{cm}$ ,  $B=1.9\text{cm}$  og  $H=2.6\text{cm}$  som vokser i matte med enden opp.**

Gyting hos eldre individer representerer et tap på ca. halvparten av bløtdeltørrstoffet, og foregår i sommerperioden ved vanntemperaturer høyere enn ca  $8 - 10^\circ\text{C}$ , tidligst hos dyr i god kondisjon. Befruktede egg utvikler seg til pelagiske larver som lever fritt i det øvre vannlag og fester seg til bunnen eller fastsittende alger etter 4 - 10 uker avhengig av temperatur og næring (Chipperfield, fide Bøhle 1965, Bayne 1976).

Rekruttering skjer ved bunnslåing av larver. Rett etter bunnslåing har skjellene en diameter på ca.  $300\mu$ , og bløtdel tørrvekt er ifølge Sprung (1984) ca.  $0.8 \mu\text{g}$ , mens Jørgensen (1976) anvender en vekt  $1.2 \mu\text{g}$ . I Oslofjorden er det observert bunnslåing fra midten av juni til midten av oktober (Bøhle 1965). Som regel danner yngelen om høsten i indre Oslofjord en tett matte av individer fra  $0.3 - 30$  mm lange, der det er egnet feste. Yngelavsetningen er gjerne størst i den nedre del av tidevannsonen og ned til  $0.5 - 1$  m dyp.

Det kan - så langt - skisseres et flytskjema for hvordan organisk stoff og næringssalter tas opp, akkumuleres og resirkuleres av et blåskjelldominert gruntvannsamfunn (figur 4).

Reabsorbsjon av næring hos bunnlevende planter og dyr (jfr. Dame & Dankers 1988, Galkina 1982) er ikke tatt med i skjemaet, men bør vurderes ved anvendelsen av eventuelle produksjonsmodeller.



**Figur 4. Kvalitativ modell for produksjon og stoffomsetning i et blåskjelldominert gruntvannssamfunn.**

#### 4.3. Filtrering og næringsopptak.

Blåskjellet tar inn vann gjennom en åpning mellom skallene på buksiden (figur 5), det drives gjennom gjellefilamentene ved hjelp av ciliebevegelser, og slippes ut gjennom en åpning på bak/rygg-siden. Gjellefilamentene bærer cirrer, som igjen bærer cilier, slik at spalteåpningene eller 'maskevidden' kan komme helt ned i  $0.6 - 1 \mu$  (Moore 1971, Jørgensen 1975). Ved ulik koordinering av cirrenes bevegelser kan skjellet til en viss grad bestemme hvor små partikler det vil filtrere (jfr. Bayne et al. 1976).

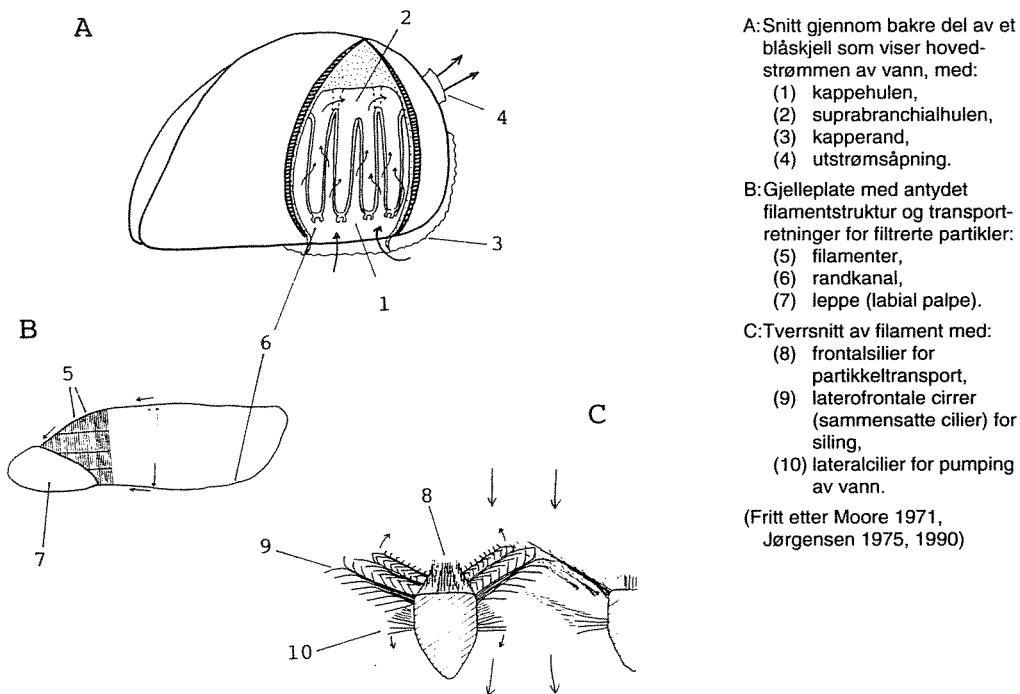
Pumping ( $V$ ) er betegnelsen på vannstrømmen som settes opp gjennom blåskjellets filter-system. Et eksempel på direkte måling av denne størrelsen er Famme et al. (1986). Ellers estimeres pumpingen ved indirekte metoder. Partikkelstrømmen inn til filteret er gitt ved  $VQ$ , hvor  $Q$  er konsentrasjonen av filtrerbare partikler i det vannet som tas inn av blåskjellet.

Filtreringen ( $F$ ) kaller vi her strømmen av partikler fra filteret i retning munnområdet, jfr. Widdows et al. (1979). Målinger av filtreringen utføres ved å bestemme partikkel-konsentrasjonen inn og ut av gjennomstrømningsakvarier, reduksjonen av partikler over tid i statiske systemer, eller partikkelmengde som må tilsettes for å holde konstant partikkelkonsentrasjon i et turbidostatsystem.

Andelen av partikler som filtreres fra vannet kalles retensjonseffektiviteten, i fortsettelsen forkortet til retensjonen  $E_V$ . Dersom skjellet fanger opp alle partikler av en viss type i den

vannstrømmen det pumper inn og ut, er retensjonen for disse partiklene  $E_V=1$  (100%). Retensjonen er pr. definisjon gitt som:

$$E_V = \frac{F}{VQ} \quad (3)$$



**Figur 5. Blåskjellets filtersystem, skjematiske.**

Betegnelsene "volume swept clear", "clearing", "filtration rate" eller "ventilation rate" brukes om den del av vannstrømmen  $V$  som filtreres fullstendig for partikler av en viss type. I fortsettelsen brukes betegnelsen klaring,  $V_k$ , om denne størrelsen. Hvis filtreringen er fastlagt ved målinger som beskrevet ovenfor, kan klaringen beregnes som:

$$V_k = F/Q = E_V V \quad (4)$$

For partikler større enn  $5 \mu$  er  $E_V$  i praksis oftest = 1 ved vanlig forekommende partikkelsentrerasjoner, og følgelig  $V_k=V$ . Klaring anvendt som estimat av pumping er en viktig fysiologisk parameter. Metodikken har vært gjennom en omfattende diskusjon i litteraturen. Beregningen baseres gjerne på partikkelsentrerasjon i vannet tellet med Coulter-counter innenfor et visst størrelses-intervall som forutsettes å gi tilnærmet 100% retensjon.

I fortsettelsen av dette litteraturstudiet vil vi i praksis sette likhetstegn mellom pumping og klaring, og snakker da for det meste bare om pumping i forbindelse med data fra litteraturen. Det er da underforstått at det dreier seg om målt klaring av partikler med antatt retensjonskoeffisient  $E_V = 1$ .

Ikke alt materiale som filtreres fra vannet trenger å passere tarmkanalen. Med sine ciliekledde munnlappar (labial palps) kan skjellet velge ut en delstrøm som spises, mens resten sendes

ut som *pseudofeces*. Her er det også påvist at blåskjellene kan skjelne mellom enkelte typer partikler som algeceller og siltpartikler og foreta en seleksjon (Kiørboe et al. 1980), mens forsøk med kunstige partikler som aluminium og grafitt ikke viste noen seleksjon (Foster-Smith 1975). *Pseudofeces* (og likeså *feces*) er relativt store pakker av partikler som sedimenterer raskt og lett kan skiller ut for analyse.

Partikkelenstrømmen som spises, eller den organiske del av denne, kalles gjerne "*ingestion rate*", "*feeding rate*" eller "*ration*". Den siste betegnelsen er også blitt brukt om konsentrasjonen av fødepartikler i vannet. I denne rapporten er det valgt å la *rasjon* ( $I$ ) betegne partikkelenstrømmen som spises. Hvis  $U$  betegner produksjonen av *pseudofeces* blir sammenhengen mellom  $I$  og  $F$  gitt ved

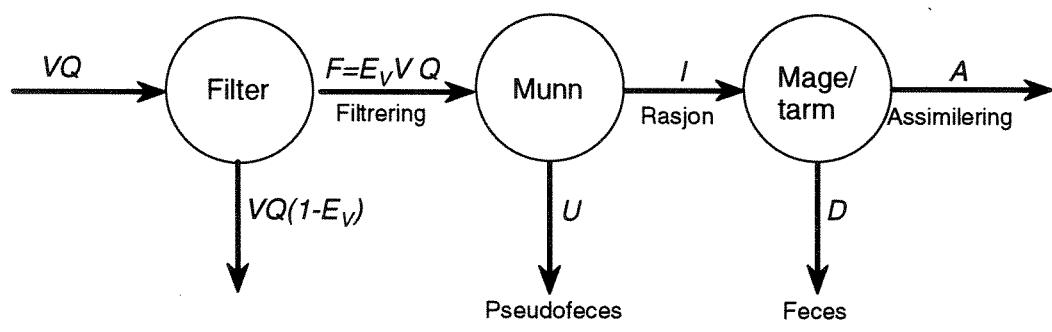
$$I = F - U \quad (5)$$

Størrelsene  $F$ ,  $I$  og  $U$  ovenfor er definert som mengde partikler (vekt) pr. tidsenhet. For å få strømmene av organisk stoff, organisk karbon, nitrogen eller fosfor må partikkelenstrømmene multiplisieres med konsentrasjonene av vedkommende stoff i partiklene, henholdsvis  $C_O$ ,  $C_C$ ,  $C_N$  eller  $C_P$ . Nedenfor blir disse konsentrasjonene generelt betegnet med  $C$  uten noen indeks.

I mage-tarmkanalen blir føden oppmalt, sortert og tatt inn i fordøyelseslommene for fordøyelse og assimilering (absorbsjon) (Bayne et al. 1976). Den minst fordøyelige fraksjonen går antakelig igjennom tarmkanalen uten å bli tatt inn i fordøyelseslommene, og ved høy rasjon av organiske partikler, kan også et overskudd av disse sendes mer eller mindre urørt gjennom tarmkanalen (Bayne et al., 1976). Ved overføring med organiske partikler produseres da *feces* ( $D$ ), som dels består av ufordøyd materiale og dels materiale som er godt fordøyd og der det organiske stoffet er absorbert.

Av det organiske stoff og de næringsstoffer som spises, er det altså bare en viss del,  $A$ , som assimileres eller absorberes av organismen, mens resten støtes ut med *feces*.

Figur 6 viser skjematisk hvordan de forskjellige materialstrømmene for et næringsemne henger sammen i blåskjellets filtrerings- og fordøyelses-system.



**Figur 6. Flytskjema for materialstrømmer gjennom blåskjellets filtrerings- og fordøyelses-system.**

Rasjonen kan være anriket på organisk stoff og næringsemner ved partikkel-seleksjon. Hvis vi lar  $C'_e$  betegne den anrikede konsentrasjonen i rasjonen  $I$  av et eller annet næringsemne  $e$ , kan assimilasjonen for dette næringsemnet uttrykkes:

$$A_e = E_{A,e} I C'_e \quad (6)$$

Dette kan ses som en ligning som definerer assimilasjonseffektiviteten  $E_{A,e}$ . Denne koeffisienten vil ha forskjellig verdi for de ulike næringsemner. Assimileringen  $A_e$  er her definert som strøm av et bestemt næringsemne.

I forbindelse med transporten av partikler fra gjellefilamentene og i tarmen tilføres også organisk materiale som slim. Men om vi lar  $E_{A,e}$  være netto assimilasjonseffektivitet, blir assimilert organisk stoff eller næringsemner som angitt i ligning (6), og det som overføres til pseudofeces og feces for det aktuelle næringsemnet er:

$$C_{D,e}(U + D) = F C_e - E_{A,e} I C'_e = V_k Q C_e - E_A I C'_e \quad (7)$$

der  $C_{D,e}$  er konsentrasjonen av næringsemne i pseudofeces og feces sett under ett.

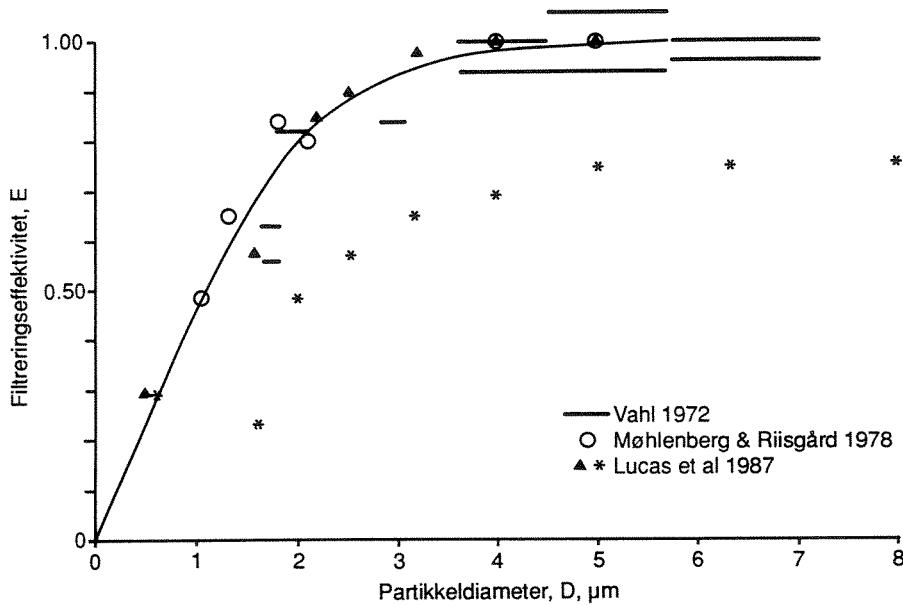
I de etterfølgende avsnittene skal vi se nærmere på de enkelte prosesser og hva som først og fremst bestemmer størrelsen av disse.

#### 4.3.1. Retensjon av fødepartikler

Eksperimentelle undersøkelser av retensjonen som funksjon av partikkelstørrelse er vist på Figur 7. Forsøk ved 3 forskjellige laboratorier ga nær sammenfallende resultater. Et enkelt forsøk med svært tett bakteriekultur blandet med alger ga tydelig redusert retensjon av partikler opp til 10  $\mu$  i diameter. (Lucas et al. 1987). Hoveddelen av resultatene stemmer godt overens med de anatomiske muligheter som er klarlagt.

Lucas et al. (1987) fant at bakterieplankton i størrelsесområdet 0,25 - 0,73  $\mu$  (gjennomsnittlig sfærisk diameter 0,52  $\mu$ ) ble filtrert med en retensjon på 0,28 (28 %). Blåskjell fra et gruntvannsområde på østkysten av USA filtrerte ikke bakterier (Wright et al. 1982). Det gjorde derimot muslingen *Geukensia demissa*. Blåskjellets filter hadde her en cilieavstand på 1,1 - 1,25  $\mu$  som er større enn det som er funnet for europeiske skjell, mens *Geukensia* hadde et tettere filter (0,5 - 0,7  $\mu$ ) og stor overlapping mellom ciliene fra nabocirrer. *Geukensia* filtrerte små bakterier (0,2 - 0,4  $\mu$ ) med 30 % retensjon og mellomstore (0,4 - 0,6  $\mu$ ) med hele 86 % retensjon. Selv om blåskjellet er blant de mer effektive til å filtrere små partikler, bl.a koliforme bakterier (Bernard 1989, Charles et al. 1992) og også har vist seg å filtrere naturlige marine bakterier, er *Geukensia demissa* spesialist på denne ressursen. Det må derfor ha skjedd en nisjeoppdeling der *Geukensia* og *Mytilus* har levd i samme område over lang tid.

Øvre grense for partikkelstørrelser som blåskjellet utnytter er lite undersøkt. Newell et al. (1989) gjengir en liste over organismer funnet i tarmen hos blåskjell undersøkt av Field (1911). De største organismene som var vanlige i blåskjellets tarm var benthiske diatomeer med lengde 236 - 500  $\mu$  og tykkelse 28 - 32  $\mu$ . To ciliatarter, *Tintinnopsis beroidea* og *T. davidoffi*, var henholdsvis svært vanlige og vanlige. Newell et al's egne resultater viste at ciliater med lengde 75 - 110  $\mu$  var vanlige i blåskjellets tarminnhold. Kiørboe et al. (1981) nevner også i diskusjonen av sine resultater at blåskjellet spiser ciliater. Den eneste kvantitative undersøkelsen gjelder muslingen *Geukensia demissa*. Denne filtrerte store heterotrofer, vesentlig ciliater med en retensjon på 20 - 42 % av gjennomsnittet for små autotrofe, små heterotrofe og blågrønnalger (Kemp et al. 1990).



**Figur 7. Retensjon som funksjon av partikkeldiameter.**

Kurven representerer ligningen  $E_V = 1 - \exp(-0.635 \cdot D^{1.34})$ , der  $D$  er partikkeldiametren i  $\mu$ .

Krepsdyrplankton er ikke nevnt som tarminnhold i blåskjell, men Newell et al. (1989) angir "zooplankton strew", antakelig skallrester og andre fragmenter, som vanlig. Antakelig er egenbevegelsen hos krepsdyra tilstrekkelig stor til at de holder seg unna filterstrømmen, eller kan svømme ut av mantelhulen.

Resultatene hos Vahl (1972) viser ingen sammenheng mellom retensjonen og skjellets størrelse.

Partikkelseleksjon under selve filtreringen vil virke direkte på retensjonen. Newell et al. (1989) fant at klaringen var omtrent 40 % høyere for planterplanktonceller enn for ikke-fluoriserende partikler i løpet av 5 av 6 forsøksdager. Den sjette dagen var innholdet av ikke-fluoriserende partikler høyt, og blåskjellene greide da ikke å filtrere selektivt. Indikasjonene på at slik seleksjon kan forekomme gjør at en må tolke eldre forsøksresultater med varsomhet, fordi de ofte forutsatte at klaringen bare er avhengig av partikelstørrelsen.

#### 4.3.2. Pumping

Pumpingen  $V$  som vannvolum pr. tidsenhet og individ er selvagt først og fremst avhengig av skjellets størrelse, men er også undersøkt som funksjon av temperatur og partikelkonsentrasjon. I litteraturen har vi funnet endel data om dette fra flere forskjellige forsøk. Det datamaterialet vi har basert oss på når det gjelder pumping kan naturlig deles i to grupper:

- Forsøk som gir et godt bilde av variasjon i pumping med individvekt under antatt optimale ytre forhold, men hvor temperaturen varierer lite, og hvor data om partikelkonsentrasjonen ikke er gitt.
- Forsøk hvor individ-vekten varierer lite og ligger omkring 1 gram tørrstoff bløtdel, men hvor partikel-konsentrasjon og temperatur varierer over omtrent de intervallene vi har i naturlige vannmasser.

Vi vil derfor først se på hvordan pumping varierer som funksjon av individvekt, og deretter drøfte betydning av partikkkel-konsentrasjon og temperatur i sammenheng.

#### 4.3.2.1. Pumping som funksjon av skjell-størrelse

Variasjonen med størrelse beskrives tradisjonelt som en funksjon av blåskjellets vekt,  $W$ , ved en potensfunksjon:

$$V = v \cdot W^q \quad (8)$$

der eksponenten  $q$  er i området 0.38 - 0.75 (Winter 1978). Koeffisienten  $v$  er her pumpingen med enhet (*volum/tid*) for et skjell med "standardvekt" vekt  $W=1$  i den enheten vekten oppgis i, f.eks. ved 1g bløtdel tørrstoff. Det betyr at  $W$  i ligning (8) tolkes som en dimensjonsløs verdi, nemlig vekt *relativt til en standardvekt*.

Undersøkelsene til Winter (1978) og senere undersøkelser har vist at pumpingen påvirkes av en rekke faktorer. I noen tilfeller avpasses filtreringen etter partikkkelkonsentrasjon og sammensetning i vannet (jfr. Winter 1978, Widdows et al. 1979, Kiørboe et al. 1980, Doering & Oviatt 1986).

Et annet problem med ligning (8) er at den eksponensielle sammenhengen med størrelsen varierer, slik at  $q$  avtar når skjellene når en viss størrelse (Winter 1978). Dette er antakelig et aldersfenomen som henger sammen med formforandring og overgang til en større vekt på formering.

En annen årsak til at  $q$  varierer kan være genetisk og miljøbetinget variasjon hos dyrene med hensyn til vekst (jfr. Koehn & Gaffney 1984, Mallet et al. 1987, Gosling 1989, Strømgren & Nielsen 1989). Et individ kan være lite fordi det er ung, eller fordi det vokser sent. Ved tilfeldig utvalg i en naturlig populasjon, vil man derfor ha en tendens til å få med en overvekt av sentvoksende individer blant de små og hurtigvoksende individer blant de store. Hvis  $q$  bestemmes ved måling på individer av forskjellig størrelse vil den bli for høy dersom en tenker seg at ligning (8) skal beskrive hvordan pumpingen varierer med størrelse for ett bestemt individ ettersom det vokser. Det samme gjelder i forhold til en populasjonsmodell hvor blåskjellene deles inn etter alder.

Foster-Smith (1975) påviste ren proporsjonalitet mellom kvadratroten av gjelleareal og skall-lengde hos blåskjell i området 1.8 - 5.3 cm. Forsøksresultatene hos samme forfatter tyder også på at maksimal pumping hos ulike arter av skjell er proporsjonal med det samlede areal av gjellespalter. Ved form-proporsjonal vekst, hvor areal øker som  $L^2$  og volum og vekt øker som  $L^3$ , skulle dette tilsi sammenhengen

$$V = kL^2 \quad (9)$$

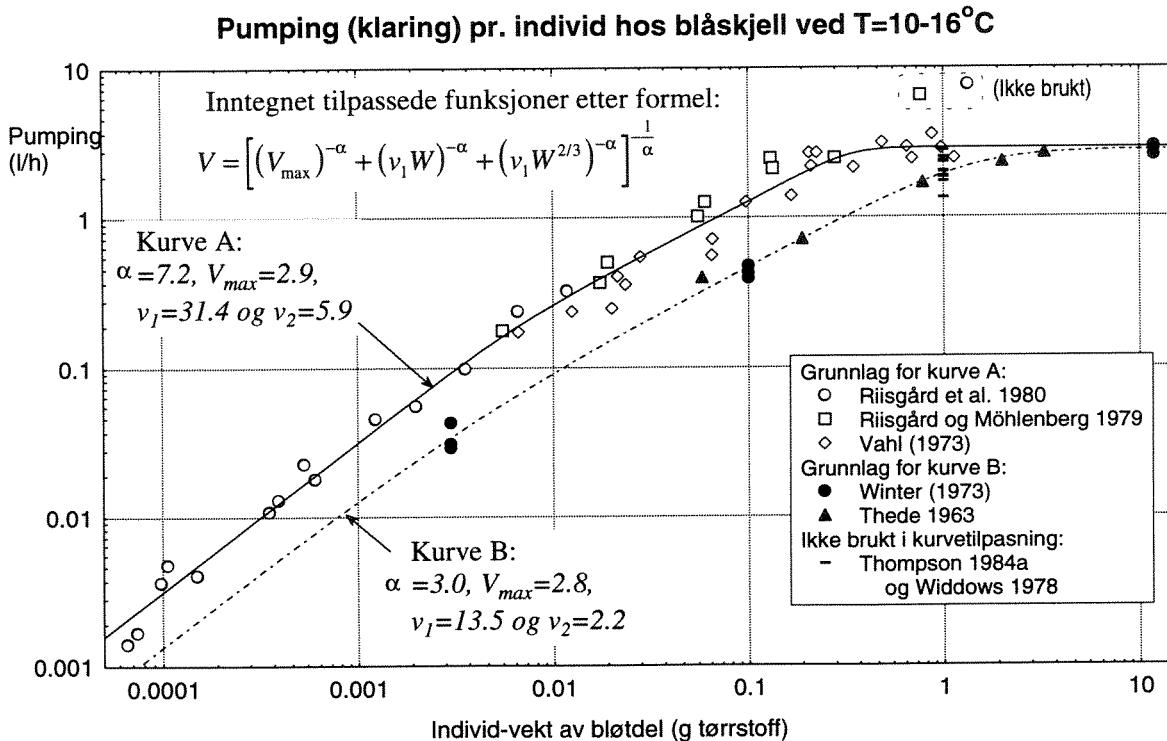
eller:

$$V = v \cdot W^{0.667} \quad (10)$$

Utledningen ovenfor bekreftes av resultatene til Møhlenberg og Riisgård (1979) for skjell med bløtdel tørrvekt 0.01-0.9g.

En modell som tar hensyn til at eksponenten  $q$  varierer med størrelsen kan settes opp ved å samle data fra litteraturen og analysere dem. Vi baserer oss da på data for et temperatur-

område 10-16°C, idet variasjoner innenfor dette området har nokså sikkert ingen virkning. De data som er brukt er vist i Figur 8.



**Figur 8. Pumping som funksjon av kroppsvekt under aktiv filtrering ved antatt optimal temperatur.**

Data for pumping hos små skjell, dvs. med tørrvekt av bløtdel i området 0.00006g til 0.012g, er gitt av Riisgård et al. (1980) for temperatur 12°C. Data her beskrives godt av sammenhengen  $V=v_1 \cdot W$  hvor  $v_1=40.5 \text{ l/h}$  og  $W$  er vekt som g bløtdel tørrvekt.

For større skjell med  $W = 0.01$  til 1g er det gitt endel verdier i Riisgård og Møhlenberg (1979) målt ved 15°C og Vahl (1973) ved 10°C, dessuten finnes en enkeltverdi for vekt 1.3g i Riisgård et al. (1980). Sett som funksjon av vekt ligger disse verdiene i forlengelsen av sammenhengen for små skjell, men de større skjellene viser svakere økning med vekten, og det antydes et knekkpunkt i sammenhengen rundt  $W = 0.007\text{g}$  bløtdel tørrvekt.

Disse dataene beskrives ganske godt av funksjonen:

$$V = \left[ (V_{max})^{-\alpha} + (v_1 W)^{-\alpha} + (v_2 W^{2/3})^{-\alpha} \right]^{-1/\alpha} \quad (11)$$

Funksjonsformen svarer til en kombinasjon av flere begrensninger. Det er en konstant øvre grense for store individer, en begrensning proporsjonalt med vekten som dominerer for skjell med bløtdelsvekt <0.01g, og en begrensning proporsjonalt med  $W^{2/3}$ , dvs. mer proporsjonalt med areal, som dominerer for vekter mellom 0.01 og 0.3g. Funksjonsformen er valgt ut fra en kombinasjon av visuell vurdering av datapunktene og dimensjonsbetraktninger, idet det antas at en spesifikk begrensning pr. vekt (volum) kan dominere for små skjell, mens arealbegrensninger ( $W^{2/3}$ ) slår ut for større skjell. Størrelsen  $W$  kan her begrepsmessig betraktes som et dimensjonsløst mål på vekten, relativt til et individ med bløtdel tørrstoff på 1g, slik at alle de tre størrelsene  $V_{max}$ ,  $v_1$  og  $v_2$  får enhet l/h.

Estimering av parametrene i ligningen ved å minimere kvadratsum av avvik i  $\log(V)$  for disse data gir følgende resultatet:

$$\begin{aligned}\alpha &= 7.2 \\ V_{\max} &= 2.9 \text{ l/h} \\ v_1 &= 31.4 \text{ l/h} \\ v_2 &= 5.9 \text{ l/h.}\end{aligned}$$

Grafen for funksjonen er tegnet inn som kurve A i Figur 8. Det er egentlig ikke grunnlag for å fastslå noen øvre grense  $V_{\max}$ , men den fremkommer når vi utelukker et par høye avvikende verdier for skjell med ca. 1g bløtdelsvekt, det ene fra Riisgård et al. (1980), og dessuten et fra Riisgård og Møhlenberg (1979). Målt pumping var her 6-7 l/h/individ, altså 2-3 ganger mer enn anslått asymptotisk maksimum for skjell med vekt >1g. Disse verdiene er ikke brukt i kurvetilpasningen.

Data fra to andre kilder er også vist i figuren. Winter (1973) gir verdier for skjell med vekt fra 0.003 til 10g målt ved 15°C, og Thede (1963) fra 0.07 til 3g målt ved 12°C. Disse to datasettene passer svært godt sammen innbyrdes, og forløpet beskrives også nå godt av ligning (11), men nå med følgende estimerte parameterverdier:

$$\begin{aligned}\alpha &= 3.0 \\ V_{\max} &= 2.8 \text{ l/h} \\ v_1 &= 13.5 \text{ l/h} \\ v_2 &= 2.2 \text{ l/h.}\end{aligned}$$

Denne funksjonen er vist som kurve B i Figur 8. Maksimalverdien for store skjell stemmer, kanskje rent tilfeldig, ganske godt med det andre datasettet. Tilsammen indikerer de to datasettene en utfloating for store skjell, men det kan ikke anses påvist. Pumpingen for skjell <0.3g bløtdel tørrvekt er etter kurve B ca. 40% av det som er gitt av Riisgård et al. (1980), Riisgård og Møhlenberg (1979) og Vahl (1973). Kurve B viser bra overensstemmelse med verdier for pumping ved 1g bløtdelsvekt og temperatur fra 10 til 16°C bestemt av Thompson (1984a) og Widdows (1978) som statistiske estimerer ut fra data for et størrelsesintervall rundt denne vekten, disse punktene er også tegnet inn på Figur 8.

Ved begge kurve-tilpasningene er funksjonsform og eksponenter valgt à priori ut fra dimensjonsbetrakninger, og koeffisientene  $V_{\max}$ ,  $v_1$ ,  $v_2$  og  $\alpha$  bestemt ved ikke-lineær regresjon av  $\log(V)$  mot  $W$ . Det er imidlertid ikke datagrunnlag for å fastslå at en slik funksjonsform gir noe vesentlig bedre tilpasning enn andre enklere funksjoner, f.eks.

$$V = \left[ (V_{\max})^{-\alpha} + (v_1 W^k)^{-\alpha} \right]^{-\frac{1}{\alpha}} \quad (12)$$

hvor  $k$  da kan være en fritt estimert parameter.

For begge de to kurvene har eksponenten  $\alpha$  en høy verdi, og som en også ser av figuren tilsvarer det en nokså brå overgang mellom de ulike områdene. Faktisk kan datapunktene beskrives like godt av en skarp overgang mellom de forskjellige formene for begrensning, tilsvarende at en lar  $\alpha \rightarrow \infty$ :

$$V = \min(V_{\max}, v_1 W, v_2 W^{2/3}) \quad (13)$$

Selv om de to datasettene gir modeller som spriker noe innbyrdes, viser de det samme kvalitative bilde, nemlig en antydning til oppdeling i tre områder med ulik karakteristikk, og med forholdsvis skarp overgang mellom de tre områdene.

#### **4.3.2.2. Pumping som funksjon av partikkel-konsentrasjon og temperatur**

Konsentrasjonen av partikler i vannet kan også ha betydning for pumpingen. I filtrert sjøvann reduserer blåskjellet pumpingen til et minimum (Theede 1963), antakelig bare tilstrekkelig for oksygentilførselen. Samtidig er respirasjonen også lav. Ved en viss terskelkonsentrasjon av partikler, øker pumpingen brått. Denne terskelkonsentrasjonen er svært lav, og ligger i området 0.003 - 0.03 mg organisk stoff pr liter (Thompson & Bayne 1972, 1974, Riisgård & Rndløv 1981, Bayne et al. 1987, Møhlenberg og Riisgård (1979).

Resultatene for oksygenopptak som funksjon av partikkelkonsentrasjon hos Thompson & Bayne (1974) tyder på at terskelverdien for aktiv metabolisme hos blåskjell med ca 1 g bløtdel tørrstoff er i området 0.01 - 0.03 mg/l. For mindre skjell ligger terskelen lavere. I modellsammenheng bør det være tilstrekkelig å operere med en fast grense ved f.eks 0.03 mg/l organisk stoff, dvs. omkring 10 - 15 µgC/l.

Når pumpingen først er kommet igang, ligger den på et høyt nivå så lenge partikkelinnholdet er moderat, dvs. mindre enn eller lik 10 mg tørrstoff/l (Foster-Smith 1975, Winter 1978, Widdows et al. 1979, Kiørboe et al. 1980). Et lite innslag av silt (3.4 mg/l) stimulerte pumping og rasjon hos skjell i forsøkene til Kiørboe et al., mens økende tilsetning av silt i området 10 - 55 mg/l ga en gradvis reduksjon av pumpingen til 60 % av maksimal-verdien. Widdows et al. (1979) fant at pumpingen varierte som en invers funksjon av konsentrasjonen av partikler, men det gjaldt området fra 10 mg/l og opp til 300 mg/l.

Skjellet har anatomiske og fysiologiske muligheter til å kontrollere de ulike prosessene forbundet med næringsopptak (Bayne et al. 1976) og dermed adaptere seg rasjonelt til ulike typer betingelser både i naturen og i laboratoriet. Dette kan forklare de ofte tilsynelatende motstridende forsøksresultater.

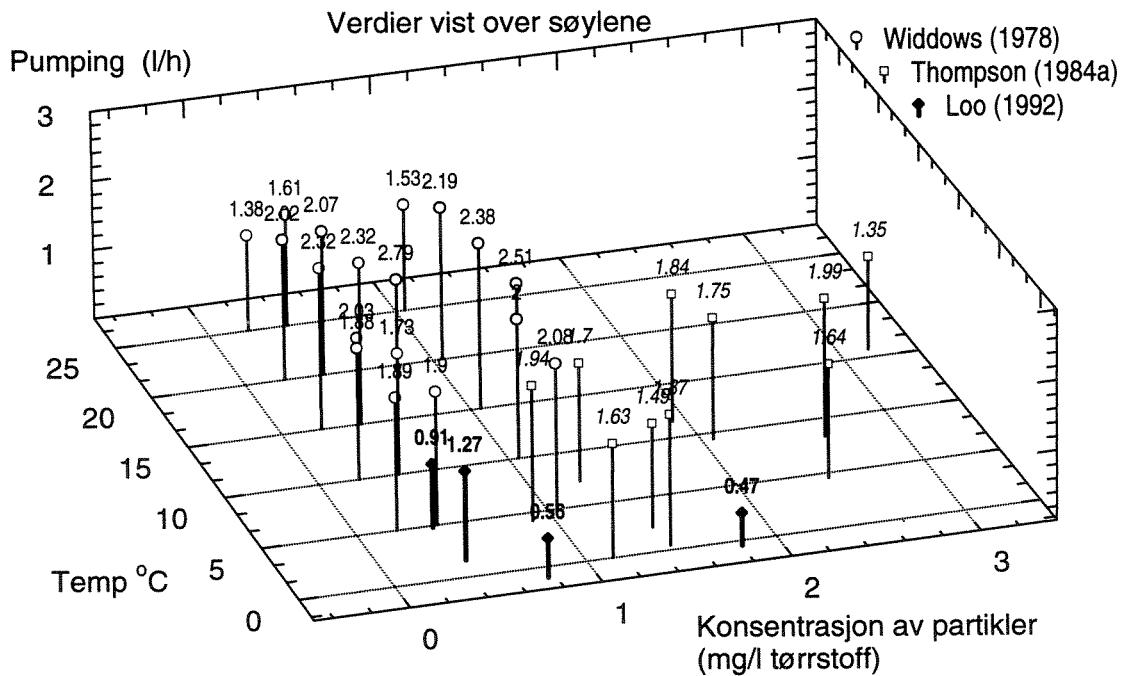
I et naturlig miljø med varierende partikkelkonsentrasjon og varierende fordeling mellom organiske og mineralske partikler, synes skjellet å satse på høy pumping sålenge filtreringen som partikkelstrøm holder seg innenfor en viss maksimumsgrense, som ligger atskillig høyere enn det skjellet kan utnytte. (Widdows et al. 1979). Denne adferd kan forklares med at skjellet har evne til å anrike organiske partikler fra filterstrømmen før overskuddet sendes ut som pseudofeces (Kiørboe et al. 1980). Det forklarer også den konstante pumpingen ved varierende konsentrasjon av algeceller som ble funnet av Foster-Smith (1975), siden skjellene her ikke ble gitt noen adaptasjonstid hverken til førkvalitet eller mengde. Winter (1973) derimot gjennomførte langtidstester ved konstante betingelser og ren algesuspensjon. Her adapterte skjellene seg tydeligvis til situasjonen ved å avpassa pumpingen etter partikkelkonsentrasjonen slik at filtreringen svarte til den optimale rasjon. Pseudofeces ble ikke dannet her.

Temperaturen har stor effekt på pumpingen når den endres fra det nivået skjellene er adaptert til (Theede 1963, Widdows & Bayne 1971, Widdows 1973a,b, Jørgensen et al. 1990). Med tilstrekkelig tid til adaptering har temperaturen vist relativt liten betydning for pumpingen i området 5 - 20°C (Widdows 1973a, 1978), se figur 10. Jørgensen et al. (1990) fant imidlertid en økning i pumpingen på 60-70% når temperaturen økte fra 6-17°C. Også dette gjaldt sesongadapterte skjell. Spørsmålet om temperaturavhengighet er derfor fortsatt under diskusjon. Resultatene til Jørgensen et al. (1990) er oppgitt pr. cm<sup>2</sup> gjelleoverflate.

Blåskjell er observert åpne og aktive helt ned i  $-1^{\circ}\text{C}$  (Loo 1992). Sannsynligvis kan pumpingen fortsette så lenge vannet ikke fryser. I Oslofjordens overflatelag varierer saliniteten stort sett mellom 22 og 34‰ i overflaten om vinteren, dvs. at frysepunktet vil ligge i området  $-1.2$  til  $-1.8^{\circ}\text{C}$ , med  $-1.5^{\circ}\text{C}$  som et gjennomsnitt. Ved lavere temperaturer vil blåskjellet lukke seg og sette ned stoffskiftet for å overleve.

Øvre temperaturgrense for naturlige populasjoner av blåskjell ligger omkring  $27^{\circ}\text{C}$  (Seed 1976). Blåskjell fra Sør-England klarte heller ikke helt å adaptere seg til en temperatur på  $25^{\circ}\text{C}$  (Widdows 1973a,b, Bayne et al. 1976). Hjertefrekvensen (*heart rate*) økte jevnt fra  $5 - 10 \text{ min}^{-1}$  ved  $5^{\circ}\text{C}$  til  $30 - 40 \text{ min}^{-1}$  ved  $25^{\circ}\text{C}$  i forsøk utført av Widdows (1973a), for deretter å synke til under  $20 \text{ min}^{-1}$  ved  $30^{\circ}\text{C}$ .

Figur 9 viser et tredimensjonalt plott av pumping som funksjon av partikulært organisk tørrstoff (POM) og temperatur under naturlige forhold for skjell med individvekt omkring 1g bløtdel tørrvekt. De fleste data er hentet fra Widdows (1978) og Thompson (1984a). Deres verdier er estimert for 1g bløtdel tørrvekt ved logaritmisk regresjon. Det er også tatt med noen punkter basert på Loo (1992), hvor individvekten er  $0.39 - 0.6 \text{ g}^{\$}$ , de er ikke justert etter individvekt, siden det ifølge forrige avsnitt ikke er noe sikkert grunnlag for å si noe om en videre økning i pumpingen med størrelse for skjell over 0.3g bløtdel tørrstoff.



**Figur 9. Pumping hos skjell med bløtdel tørrvekt fra 0.4 til 1 g som funksjon av partikkel-konsentrasjon og temperatur.**

§ Verdier for pumping basert på Loo (1992) er beregnet for 4 av 5 observasjonsdatoer ved å kombinere oppgitt seston-konsentrasjon  $Q$  i vannet med beregnet gjennomsnittsverdi for filtrering  $F$ , basert på enkeltobservasjoner vist i fig. 3 i Loo (1992). Bare  $F$ -verdier som var målt ved gjennomstrøming over  $5\text{l}/\text{h}$  er brukt her, fordi det ser ut til at filtreringen avtok ved lavere gjennomstrøming, dvs. at konsentrasjonene antagelig er påvirket av pumpingen. En dato, den 9.mars, er ikke tatt med, fordi filtreringen da varierte med gjennomstrømningen over hele variasjonsområdet.

Figuren viser at det generelt ikke er særlig tegn til at filtreringen varierer systematisk med POM i området 0.2-2.5 mg/l, som er det variasjonsområdet vi finner i et område som indre Oslofjord, og pumpingen ser også ut til å være omtrent uavhengig av temperatur over et stort variasjonsområde.

Figur 10 viser de samme data, men nå bare som funksjon av temperatur. For alle de viste punktene gjelder at nøyaktigheten i anslatte verdier er oppgitt eller kan beregnes ut fra gitte opplysninger, og de er derfor tegnet inn som 95% konfidensintervall, gitt ved

$$\left[ \frac{\bar{V}}{f_{95}}, \bar{V} \cdot f_{95} \right] \text{ hvor } f_{95} = 1 + 2 \cdot \sigma_v$$

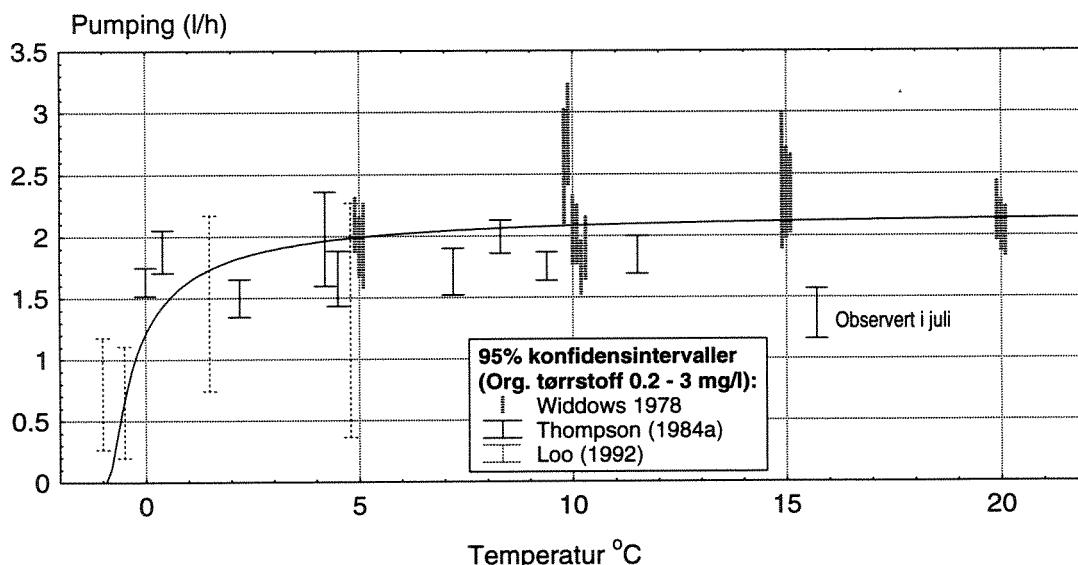
hvor  $\bar{V}$  = oppgitt middelverdi og  $\sigma_v$  er standardfeil for middelverdien.

Verdiene fra Loo (1992) ved lave temperaturer er beregnet av oss på en nokså indirekte måte ut fra andre gitte data, og kan være usikre, og det er som tidligere nevnt også litt mindre skjell. Thompsons (1984a) data ved 15.7°C er fra juli måned. Det er kjent at blåskjell kan nedsette pumpingen under gyting, og det kan ikke utelukkes at dette er forklaringen på den relativt lave verdien. Ser vi bort fra juliobservasjonene, er det ingen klare tegn til nedsatt pumping ved høye temperaturer. Hvis temperaturer blir høyere enn 20-25°C forventes nedsatt pumping, men vi har ikke data fra naturlige forhold som sier noe om det, og det har heller ikke særlig relevans for modellens bruk i norske farvann.

For bruk i en vekst-modell er det valgt å anta en nedsatt pumpingskapasitet bare ved lav temperatur, som først blir merkbar når temperaturen går under 1 - 2°C, etter formelen:

$$V = \begin{cases} V_{\max} e^{-0.3/(T+1)} & T > -1^\circ C \\ 0 & T \leq -1^\circ C \end{cases} \quad (14)$$

Grafen til denne funksjonen er tegnet inn i Figur 10.



**Figur 10. Pumping hos blåskjell med tørvekt bløtdel 0.4-2g som funksjon av temperatur.**

### 4.3.3. Filtrering

Filtreringen kaller vi her den filtrerte partikelstrømmen som føres langs flimrebaner mot munnpartiet. Konsentrasjonen av organisk stoff eller næringsemner i denne partikelstrømmen kan forenklet uttrykkes ved:

$$C = \sum_i p_i C_i \quad (15)$$

der  $p_i$  er andelen av partikkeltypen  $i$  av den totale filtermassen, og  $C_i$  er konsentrasjonen av vedkommende næringsemne i partikkeltypen.

Dette transportsystemet må også ha en begrenset kapasitet avhengig av dyrets størrelse. Denne begrensningen i transportkapasitet vil før eller senere erfares når partikelinnholdet i vannet øker. I forsøkene til Widdows et al. (1979) flatet filtreringen ut først ved partikelkonsentrasjoner på 50 - 100 mg/liter. Dette innebærer at pumpingen her avtar ettersom partikelkonsentrasjonen øker (tilnærmet omvendt proporsjonalt). Men det er uvisst om det observerte maksimum skyldes anatomisk-fysiologiske muligheter eller maksimering av energoverskudd. Testene er imidlertid utført ved betingelser som ligger nær opp til de normale, og skulle derfor evt. gi grunnlag for modellbeskrivelser, dersom så høye konsentrasjoner var aktuelle.

I et område som indre Oslofjord, som er uten noen spesiell silt- eller leirpåvirkning, og hvor partikelkonsentrasjonene typisk ligger omkring 2-3 mg tørrstoff/l, bør en imidlertid kunne se bort fra at blåskjellene har begrenset kapasitet for håndtering av partikler.

Ved lave partikelkonsentrasjoner kan imidlertid ytre begrensninger i tilgangen på nytt vann gjøre seg gjeldende. Når filtrering beregnes på grunnlag av eksperimentelt bestemt pumping og partikelanalyser fra miljøet ( $F=V\cdot Q$ ), må det påses at verdiene for partikeltetthet gjelder det vannet skjellene faktisk pumper inn. Skjellenes aktivitet fjerner stadig partikler fra vannet, og ved begrenset vann-bevegelse og utskifting reduseres dermed filtreringen (Wildish & Kristmanson 1984, Fréchette & Bourget 1985, Fréchette et al. 1989, Fréchette et al. 1992). Når det gjelder vannutskifting og grensesjikt, er antakelig redusert vannbevegelse og planktonbiomasse en hovedårsak til at skjell på bunnen vokser så mye langsmmere enn skjell i hengende kultur (se f.eks Rodhouse et al. 1984). Feltforsøk med blåskjell i bur plassert i og over en blåskjellmatte viste ca. 40% redusert vekst ved bunnen i ytterkant av matten sammenlignet med 1 m over bunnen (Fréchette & Bourget, 1985). Analyser av klorofyll ved bunnen og 0.5 og 1 m over bunnen hvert 5. minutt over en tidevannsyklus ga en reduksjon på 0 - 90% (gjennomsnittlig ca. 50%) ved bunnen sammenlignet med 1 m over (Fréchette et al. 1989).

### 4.3.4. Pseudofeces

Dannelsen av pseudofeces har lenge vært betraktet bare som en måte skjellet bruker for å kvitte seg med overskuddet av filtrert partikelmasse. Etter at Kiørboe et al. (1980) påviste seleksjon av partikler i forbindelse med pseudofeces-produksjonen, må denne også betraktes som en anrikningsprosess. Siden blåskjellet jo lever i bølgleslagsonen, hvor det ofte vil være betydelig resuspendering av ikke-organisk partikulært materiale, vil en selektiv anrikning av algeceller eller frasortering av mineralpartikler ha stor betydning. En slik prosess kan også forklare hvorfor skjellet i enkelte tilfeller starter produksjonen av pseudofeces allerede ved en partikelkonsentrasjon på 1 - 5 mg/l (se tabell 12).

Ettersom partikkkelkonsentrasjonen øker, og dermed filtreringen, vil en stadig større del av den filtrerte partikkelmassen støtes ut som pseudofeces (Bayne et al. 1976, Kiørboe et al. 1980, Tsuchiya 1980). Ved høye partikkkelkonsentrasjoner (20 - 50 mg/l) i laboratorieforsøk, gikk hele 88 - 98 % av filtreringen til pseudofeces.

Kiørboe et al. (1980) ga blåskjell en definert blanding av silt og algeceller, og fant at klorofyllinnholdet i pseudofeces var tydelig redusert i forhold til klorofyll i mediets partikkelmasse. Denne reduksjonen må skyldes en form for seleksjon av algeceller framfor silt-partikler. Seleksjonen uttrykt ved forholdet:

$$\frac{\text{klorofyll i mediets partikkelmasse}}{\text{klorofyll i pseudofeces}}$$

varierte fra individ til individ, men var ikke påviselig avhengig av andel alger i mediet. Gjennomsnittlig var dette forholdet  $2.9 \pm 0.4$  for skjell fra Öresund, mens 8 skjell fra Wadden Sea ga et gjennomsnitt på  $9.1 \pm 1.5$ .

Siden klorofyllet er knyttet til algene, er forholdet:

$$\frac{\text{klorofyll i mediets partikkelmasse}}{\text{klorofyll i pseudofeces}} = \frac{p}{p_u}$$

der  $p$  er andelen av alger i partikkelstrømmen  $F$ , og  $p_u$  er algeandelen i partikkelstrømmen  $U$  (se figur 6). Det forutsettes da samme retensjon for alle typer partikler.

Ward & Targett (1989) ga blåskjell en blanding av fargete og ufargete småkuler (10 µm) i mediet for enkelt å kunne identifisere dem i feces og pseudofeces. Kulene ble satt inn med ekstrakter av forskjellige arter planktonalger, både slike som stimulerer filtreringen hos blåskjell og slike som hemmer. Det viste seg at blåskjellet her selekterte på grunnlag av kjemisk sansning. Stedet for denne typen seleksjon - som for dannelse av pseudofeces - er dyrets labial-palper (se Bayne et al. 1976 for nærmere beskrivelse). Kuler innsatt med ekstrakt av alger som blåskjellet likte ble selektert for, mens et par arter som blåskjell erfaringmessig ikke liker ble selektert mot.

Det ville kreve et stort forskningsarbeid å kvantifisere seleksjonen hos blåskjell på de ulike typer partikler i sjøvannet med tanke på å inkorporere dette i en modell. Men kunnskapen så langt er viktig ved tolkningen av undersøkelser av fordøyelse og næringsabsorbsjon og ved planlegging av slike forsøk.

#### 4.3.5. Rasjon

Den delen av partikkkelstrømmen som spises er i laboratoriet stort sett bestemt på 2 måter. Den ene går ut på å bestemme filtrering og pseudofeces og anvende sammenhengen  $I = F - U$  (eks. Foster-Smith 1975). Ved den andre metoden samles feces kvantitativt, og andel organisk stoff i feces og fødepartikler bestemmes. Om man antar at den uorganiske fraksjonen går urørt gjennom tarmkanalen, kan dermed rasjonen beregnes (eks. Kiørboe et al. 1980). Den siste metoden forutsetter at det ikke skjer noen seleksjon, eller at seleksjonen kan kvantifiseres.

Ved lav partikkkelkonsentrasjon dannes det ikke pseudofeces, og rasjonen er lik filtreringen. Ved en viss terskel-verdi for partikkkelkonsentrasjon ( $Q_u$ ) og oppnådd rasjon ( $I_u$ ) starter dannelsen av pseudofeces. Noen data er vist i tabell 12. Hvis vi antar at  $Q_u$  er definert som

høyeste konsentrasjon hvor retensjonen er 100%, kan pumpingen beregnes som  $V=I_u/Q_u$ . I tabellen er det gjort, og rasjonen er regnet om til spesifikk verdi pr. blåskjell-vekt.

**Tabell 12. Litteraturdata for partikkelkonsentrasjon og rasjon ved start av pseudofeces-produksjon.**

$Q_u$  = partikkelkonsentrasjon (tørrstoff),  $I_u$  = rasjon

<i>Bløtdel tørrvekt (g)</i>	$Q_u$ (mg/l)	$I_u$ (mg/h)	$V=I_u/Q_u$	<i>Spesifikk rasjon</i> ( $mgh^{-1}g^{-1}$ )	$d^{-1}$	<i>Referanse</i>
0.043	2.6	2.21	0.85	51.4	1.23	Widdows et. al (1979)
0.37	4.3	6.23	1.5	16.8	0.40	(naturlig seston)
1.45	4.6	10.1	2.2	7.0	0.17	
2.99	5.0	11.0	2.2	3.7	0.09	
0.003	0.25	0.036	0.14	12.0	0.29	Winter (1973,1978)
0.10	0.51	0.52	1.0	5.2	0.12	(alger)
1.2	0.65	2.7	4.2	2.3	0.055	
0.40	1.02	3.48	3.4	8.7	0.21	Kiørboe et. al (1980) (alger+silt)

Det går fram av tabell 12 at selv om små skjell har en mye større spesifikk rasjon enn større skjell, varierer pumpingen enda sterkere, slik at små skjell starter å produsere pseudofeces ved lavere partikkelkonsentrasjon enn tilfellet er for større skjell. Den relative variasjonen i  $Q$  med vekt er omtrent den samme i dataene til Widdows og Winter, selv om absolutt nivå er forskjellig. De to datasettene beskrives godt av funksjonen:

$$Q_u = Q_{0,i} W^u \quad (16)$$

hvor  $u=0.16$  gjelder for begge datasettene, og  $i$  angir datasett (førkvalitet). Tilpasningen til data ved å minimere kvadratsum av logaritmiske avvik gir  $Q_0=4.45$  (mg/l) for seston og 0.66 (mg/l) for alger.

Om vi skal konkludere på bakgrunn av et såpass lite datamateriale, ser det altså ut til at små skjell i tillegg til å ha større spesifikk produksjon enn store skjell, også har relativt større filtreringskapasitet sammenlignet med vekstvennen, slik at næringsmetning inntrer ved lavere konsentrasjoner i vannet. Dette kan uttrykkes enten ved å ha med en metningskonsentrasjon ( $Q_u$ ) i modellen som varierer med individvekt, eller ved å sette opp en øvre grense for veksten som øker litt sterkere med vekt enn pumpingen, ut fra tallene ovenfor med en eksponent ca.0.9, altså ikke så langt unna ren proporsjonalitet. Hvilken av beskrivelsene som best lar seg utvide til svært små skjell, er det ikke grunnlag for å si noe om her.

Ved økning av partikkelkonsentrasjonen i vannet over  $Q_u$  vil en stadig større andel av filtermassen gå til pseudofeces. Men også rasjonen viser oftest en fortsatt økning (Foster Smith 1975, Kiørboe et al. 1980, Tsuchiya 1980). Hva som bestemmer størrelsen på rasjonen hos blåskjell er ikke tilstrekkelig undersøkt. Taghon (1981) gir en rekke eksempler fra litteraturen på egenskaper ved føden som har gitt utslag på fødeinntaket hos dyr. Foruten tilgjengelighet, gjelder det fordøyelighet, tekstur og næringsinnhold. Fordøyelighet og næringsinnhold er av Taghon og flere samlet i begrepet "food quality" altså fødekvalitet. Taghon (1981) nevner to retninger eller skoler når det gjelder sammenhengen mellom fødekvalitet og fødeinntak hos dyr generelt. Den ene gruppen rapporterer at fødeinntak varierer invers med fødekvalitet som for å opprettholde et konstant inntak av næring, f.eks energi. Andre derimot finner at fødeinntak er positivt relatert til fødekvalitet, noe Taghon mener kan forklares som en maksimering av netto energiutbytte.

#### 4.3.6. Assimilering

Assimileringen,  $A$ , foregår i fordøyelseslommene, små kanaler som strekker seg fra tarmkanalen inn i fordøyelseskjertelen. Andelen av organisk stoff eller næringsstoffer som absorberes kalles assimilasjonseffektiviteten, i denne rapporten betegnet med  $E_a$ . Denne størrelsen regnes som en viktig parameter, og er undersøkt under en rekke betingelser, både når det gjelder formengde og førkvalitet (Thompson & Bayne 1974, Widdows 1978, Kiørboe et al. 1980, 1981, Riisgård & Rndløv 1981, Bayne et al. 1987).

Assimilasjonseffektiviteten ligger oftest i området 0.4 - 0.8. Høy rasjon med spesielt godt eller spesielt dårlig organisk innhold gir lav  $E_a$ . Generelt gir økende rasjon en reduksjon i  $E_a$ . En økning av partikkelinnholdet i vannet gir sterkest reduksjon hos små individer (Widdows 1978).

Fordøyelse og assimilering av organisk stoff i fordøyelseskjertelen er høyverdig (Bayne et al. 1976) mens kapasiteten må være begrenset. Det antas at fordøyelsen av organisk materiale som tas inn i kanalene krever en viss minimumstid. Med begrenset volum vil det derfor finnes en øvre grense for massetransporten til kanalene. Det antas at oppholdstiden i disse kanalene ikke påvirkes særlig av konsentrasjonen av organisk stoff så lenge denne er lav. Ved økende konsentrasjon er det mulig at også absorbsjonsmekanismene kan mettes, og oppholdstiden nærme seg til å bli proporsjonal med konsentrasjonen av organisk stoff, fordi det da er større mengder som skal absorberes. (Jfr. diskusjon av absorbsjonsavhengig metabolisme i Widdows & Hawkins 1989.)

Widdows (1978) fant ingen signifikant effekt av den sesongmessige temperaturen på assimilasjonseffektiviteten. Det er derfor rimelig å betrakte  $E_a$  som uavhengig av temperaturen.

#### 4.3.7. Fødekvalitet

I marint planteplankton varierer C:N:P-forholdet (atomært) omkring 106:16:1. Dette er praktisk talt det samme som for blåskjell (se kap 2.2.). Siden en del av det absorberte organiske karbonet går til respirasjon, er det nærliggende å anta at det vil være fødepartiklenes innhold av assimilerbart organisk karbon som er avgjørende for veksten, dersom da ikke fosfor er vesentlig mindre assimilerbare.

Fordøyelsesapparatet hos blåskjell (jfr Bayne et al. 1976) innebærer muligheten for selektivt opptak av næringsemner som karbohydrater, lipider og proteiner.

Ifølge Bayne et al. (1976) absorberes fosfor omtrent i samme grad som totalt organisk materiale eller litt dårligere. Det skulle da ikke være noen grunn til at fosfor som sådant skulle være begrensende næringsemne. Hawkins & Bayne (1984) fant omtrent samme absorbsjons-effektivitet for radioaktivt merket karbon og nitrogen hos blåskjell.

Thompson & Harrison (1992) fant størst vekst hos østerslarver ved relativt høyt C:N-forhold i fødealgen. Innhold av essensielle fettsyrer (EFA) var her samtidig høyt, og forfatterne konkluderte med at dette var utslagsgivende.

Selv om ernæringen av skjell og muslinger har vært viet stor oppmerksomhet (jfr. Thompson & Harrison 1992) er spørsmålet om vekstregulerende faktorer fortsatt uklart. Men så lenge C:N-forholdet i partikkelmassen holder seg innen rimelighetens grenser (<10 atomært) er det sannsynligvis en god tilnærming å knytte næringsoptak og vekst til organisk karbon.

#### 4.4. Vekst og formering.

Som tidligere nevnt bruker voksne skjell en stor del av sitt årlige overskudd av organisk stoff til produksjon av egg og spermier (Rodhouse et al. 1984, Thompson 1984b). Det er ikke naturlig å behandle dette på linje med ekskresjon, siden det jo direkte leder til ny biomasse, først pelagisk, senere bunnlevende. Allikevel er det et biomassetap for det enkelte individ som må trekkes fra i løpet av sommeren (mai - august).

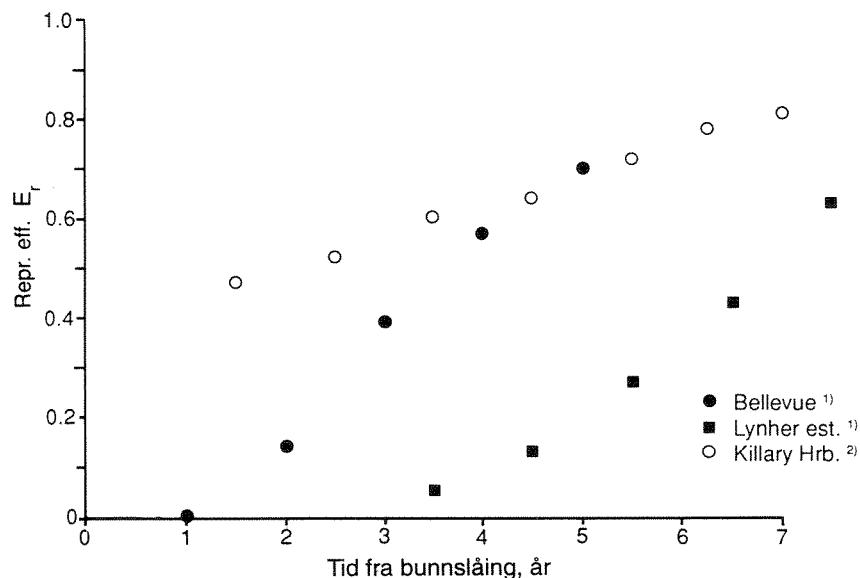
Lar vi  $P_r$  betegne gytt biomasse (produksjon som går til reproduksjon), og  $A$ ,  $R$  og  $X$  henholdsvis assimilering, respirasjon og ekskresjon pr. år, blir den blivende årlige individuelle veksten ( $P_g$ ):

$$P_g = A - R - X - P_r \quad (17)$$

Andelen av total produksjon som går til reproduksjon kalles '*reproductive effort*', vi betegner den her med  $E_r$ , den er gitt ved ligningen

$$E_r = \frac{P_r}{P_r + P_g} \quad (18)$$

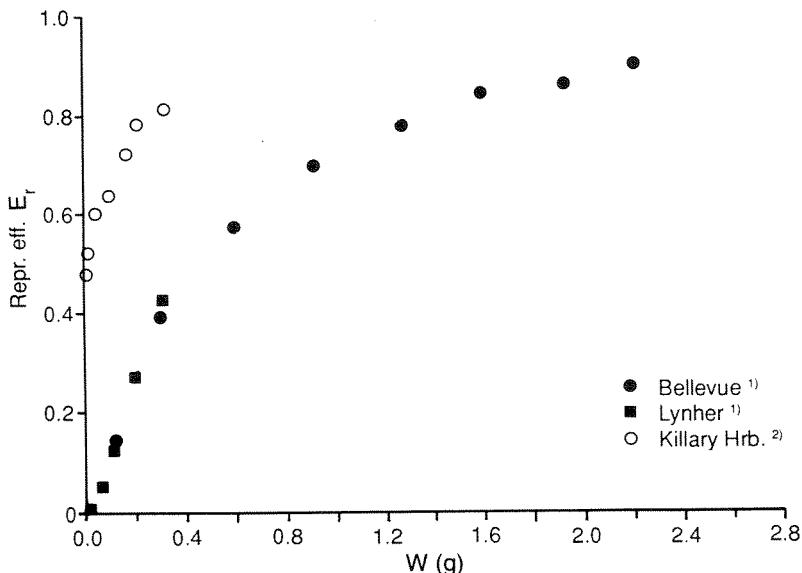
Kjønnsmodningen inntrer gjerne 1 - 3 år etter sommeren da befruktingen skjedde. (Jfr. Thompson 1984b, Rodhouse et al., 1984). Hos 2-årige skjell fra Newfoundland undersøkt av Thompson (1984b) var reproduksjonsandelen  $E_r$  ca 0.15, og den økte til ca. 0.55 etter 4 år og 0.8 etter 6 år. Hos en mer sentvoksende populasjon fra Lynher-estuaret i England tok det 6 - 7 år før  $E_r$  nådde opp i 0.5. (samme forfatter). I Killary Harbour var  $E_r$  ca. 0.45 allerede ved 1.5 års alder, og ca. 0.8 i 7-årsalderen. (Rodhouse et al. 1984).



Figur 11. Formering (*reproductive effort*) som funksjon av alder.

1) Thompson (1984b), 2) Rodhouse et al. (1984)

Dataene for  $E_r$  fra de 3 områdene er plottet mot alder (figur 11) og vekt (figur 12). Sammenhengen med vekt viste best overensstemmelse mellom de ulike områdene i Thompson (1984b). Resultatene hos Rodhouse et al. avviker sterkt fra de øvrige, og viser at blåskjell kan oppføre seg nokså forskjellig fra sted til sted når det gjelder å satse på formering.



**Figur 12. Formering (reproductive effort) som funksjon av individvekt  
(askefri tørrvekt av bløtdel)**

1) Thompson (1984b)      2) Rodhouse et al. (1984).

Gyting hos blåskjell (tidligere omtalt på s.23) ble av Bøhle (1965) registrert fra midten av mai ved en vanntemperatur på ca. 8°C. Gytemodne skjell ble registrert hele sommeren 1963. Fra midten av mai til og med juli foregikk det meste av gytingen, registrert som tap av kroppsvekt. Fra og med august økte kroppsvekten relativt til skall-lengde gradvis, men bunnslåing av larver midt i oktober viser at gyting må ha foregått til ut i september.

Den blivende, langsiktige veksten hos blåskjellet vil være knyttet til størrelsen  $P_g$  definert ovenfor. Siden  $E_r$  øker med alderen, og forholdet mellom filtreringskapasitet og respirasjon samtidig blir ugunstigere, vil veksten ha en tendens til å stagnere når skjellene kommer opp i en viss størrelse. Hvis vi antar at stagnerende vekst i hovedsak er et resultat av økende reproduksjon, kan det være en idé å bruke data om vekst over tid som et utgangspunkt for å modellere utviklingen i  $E_r$  med alderen.

Fordi lengde er enklere å måle enn vekt, er det mye brukt som parameter for å måle størrelsesutvikling. Det gjøres ved å måle lengden på skjellene, og samtidig aldersbestemme dem ved å telle åringer i skallet. Lengdevekst hos blåskjell er undersøkt i en rekke områder (Boëtius 1962, Bøhle 1965, Baird 1966, Dare 1976, Seed 1976, Wallace 1980, Thompson 1984b, Dickie et al. 1984, Mallet et al. 1987). Noen av resultatene er vist i figur 13 sammen med data fra indre Oslofjord. Figur 14 viser tilsvarende for vekst av bløtdel tørrstoff.

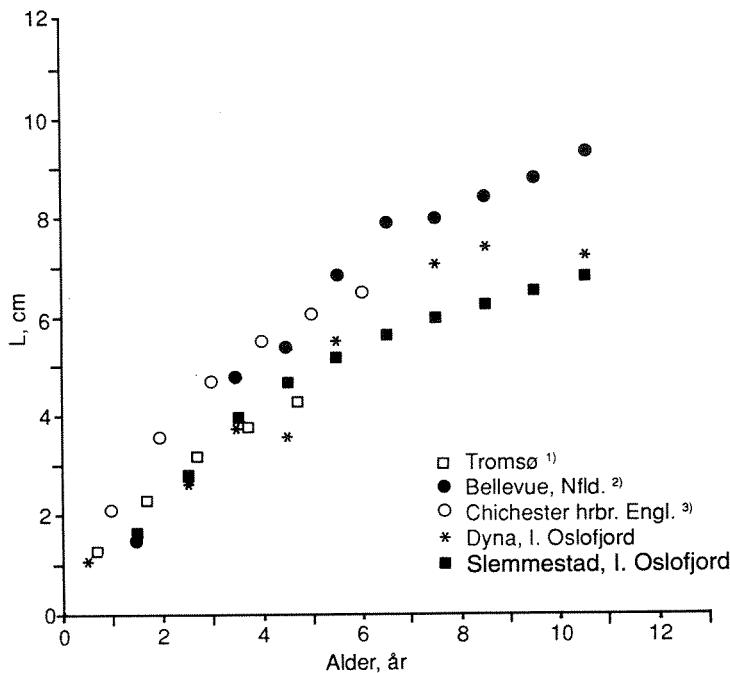
Lengdeveksten tilpasses oftest med en eksponentiell metningskurve (Bertalanffys vekstkurve):

$$L = L_{\max} \left[ 1 - e^{-k(t-t_0)} \right] \quad (19)$$

hvor  $t$  betegner alderen på skjellet, og  $t_0$  er en konstant som må justeres for å få riktig start verdi. Veksthastigheten er ifølge ligning (19)

$$\frac{dL}{dt} = L_{\max} k e^{-k(t-t_0)} \Big|_{t=t_0} = L_{\max} k \quad (20)$$

For naturlige populasjoner varierer  $L_{\max}$  stort sett fra 6 til 10 cm og  $k$  fra 0.2 til 0.8  $\text{år}^{-1}$ , dvs. at  $L_{\max}k$  kan være fra 12 mm/år og oppover. For de data som er vist i figur 13 ligger  $L_{\max}k$  i området 10-20 mm/år.



Figur 13. Lengdevekst av blåskjell fra ulike områder

1) Wallace 1980, 2) Thompson 1984b, 3) Seed 1976

Et gjennomgående trekk er at en økning av årlig middeltemperatur gir en økning av  $k$  men en reduksjon av  $L_{\max}$ , det vil altså si at maksimal størrelse nås raskere, men at skjellene ikke blir så store.

Om man i stedet uttrykker tidsaksen i daggrader, dvs. tidsintegralet av temperaturen,

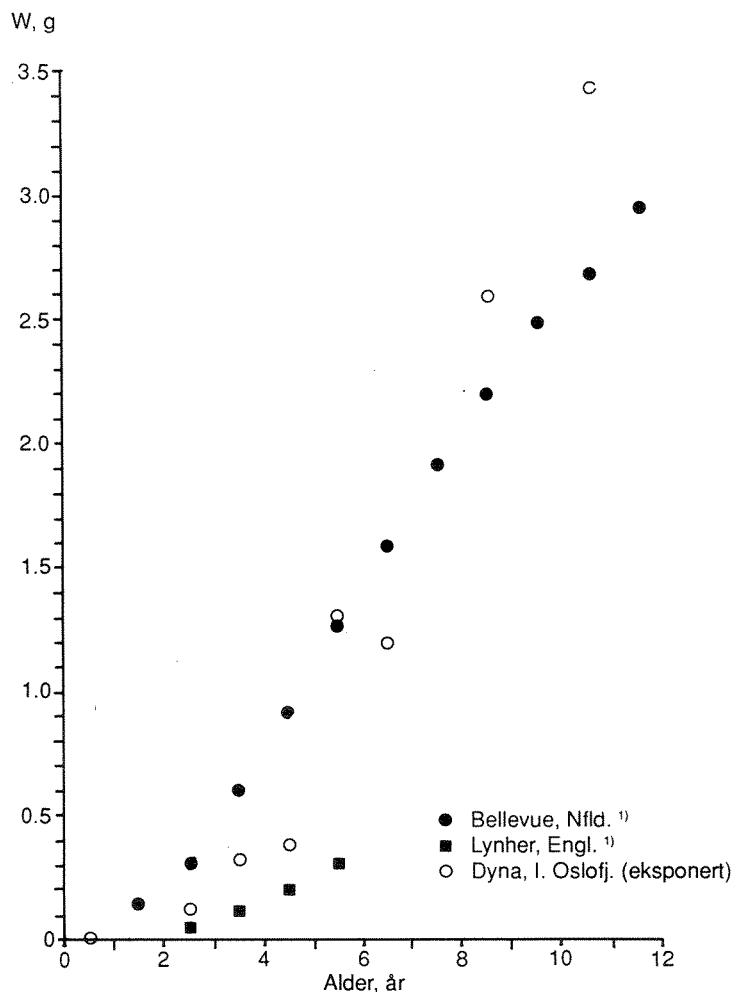
$$\int \text{Temperatur} \cdot dt$$

oppnås bedre tilpasning for variasjonen i løpet av året (Boëtius 1962), men dette skyldes sannsynligvis at næringstilgangen over året er sterkt korrelert med temperaturen. Det er derfor ingen grunn til å koble inn daggrader i en modell som tar sikte på å etterligne effekten av ulike eutrofinivåer, fordi veksten da ilstedet beskrives direkte som funksjon av ulik næringstilgang.

Det skal presiseres at vekstkurven gitt av ligning (21) er en tilnærming, selv om den kanskje er den beste med bare 3 parametre. Men Thompson (1984b) påviste et sigmoid parti i de første år av veksten, og antyder at en kurve med 4 parametre kunne gi bedre tilpasning. En nærliggende mulighet for en mer tilpasnings-fleksibel funksjon er:

$$L = L_{\max} \left[ 1 - e^{-k(t-t_0)} \right]^{\beta} \quad (21)$$

hvor koeffisientverdi  $\beta > 1$  vil gi et sigmoid forløp. Det er også mulig at det slett ikke er noen  $L_{max}$  som lar seg definere matematisk. Data i figur 13 viser generelt ingen full utflating mot en maksimal verdi over ca. 10 år, forløpene er stort sett like forenlig med en konstant, men lavere veksthastighet for eldre skjell.



**Figur 14. Vekst i bløtdel tørrstoff hos blåskjell fra ulike områder**

1) Thompson 1984b

Utviklingen over skjellets levetid av lengde og bløtdelvekt burde henge sammen ved funksjonen  $W = k_w L^3$ , dersom dyret ikke endrer form og fyllingsgrad under veksten. Fyllingsgraden varierer betydelig i løpet av året, så  $k_w$  som en konstant kan bare gjelde for maksimal vekt i løpet av året, dvs. at årstidsvariasjoner i vekten ikke er med. Undersøkelser av relasjonen mellom  $\log L$  og  $\log W$  hos Dare (1976) viser at formelen ovenfor gir en god beskrivelse av utviklingen fra år til år for yngre skjell. I Oslofjorden i november 1988 var  $k_w$  relativt konstant (0.0074 - 0.0089 gram/cm<sup>3</sup>).

Det er kjent at formen på blåskjellet gradvis endrer seg etter kjønnsmodning. Det vokser etter hvert mer i bredden, relativt til høyde og lengde. Uten at dette er undersøkt spesielt, ser formforandringen ut til å henge sammen med den økende fordeling av produksjonen til formering. Det er da rimelig å knytte lengden bare til den vekstaktive, blivende del av bløtdelen,  $W_a$ , og bruke en noe lavere verdi på  $k_w$ . Da kan følgende sammenheng antydes:

$$W_a = k_{wa} L^m \quad ; \quad m = 3 \quad (22)$$

der  $W_a$  er i gram og  $L$  i cm,  $k_{wa} = 0.00592$  er vekstaktiv bløtdel som gram tørrstoff for et skjell med lengde  $L = 1\text{cm}$ .

Denne ligningen kan snus til

$$L = (1/k_w)^{1/3} W_a^{1/3} = k_L W_a^{1/3}, \text{ med } k_L = 5.53 \quad (23)$$

Hvis vi går ut fra at ligning (21) har riktig form når det gjelder å beskrive størrelsesutviklingen fra år til år, kan vi utlede et uttrykk for vektøkningen  $dW_a/dt$  som funksjon av vekt  $W_a$ . Ved å sette  $L$  fra ligning (21) inn i ligning (22) og derivere med hensyn på tiden  $t$  finner vi:

$$\frac{dW_a}{dt} = \frac{k}{\gamma} (W_{a,\max}^\gamma - W_a^\gamma) W_a^{1-\gamma}, \quad \gamma = \frac{1}{m\beta}, \quad W_{a,\max} = k_{wa} L_{\max}^m, \quad m = 3 \quad (24)$$

For små skjell,  $W_a \ll W_{a,\max}$ , vil veksten ifølge ligning (24) bli tilnærmet:

$$\frac{dW_a}{dt} \xrightarrow{W_a \rightarrow 0} = \frac{k}{\gamma} W_{a,\max}^\gamma W_a^{1-\gamma} \quad (25)$$

Med  $\beta=1$ ,  $m=3$ , og følgelig  $\gamma=1/3$  vil altså tilveksten i starten følge omrent samme vektavhengighet som pumping og respirasjon for skjell med  $W>0.007\text{g}$ , dvs. den er  $\approx W^{0.7}$ . Ettersom skjellet blir større vil mer og mer gå med til reproduksjon. Hvis vi gjetter på at ligning (25) beskriver total nettoproduksjon også for skjell hvor tilveksten er i ferd med å stangere, og at forskjellen mellom ligning (24) og ligning (25) skyldes avsetning av materiale til gyting, får vi følgende uttrykk for  $E_r$ :

$$E_r = 1 - \frac{dW_a/dt}{dW_{tot}/dt} = \left( \frac{W_a}{W_{a,\max}} \right)^\gamma \quad (26)$$

En slik kurve, med  $\gamma=1/3$  og  $W_{a,\max} = 3.0\text{g}$ , vil beskrive dataene i figur 11 fra Bellevue og Lynher meget bra, i allfall for vekter over  $0.4\text{g}$ . Hvis  $W_a$  i ligning (26) erstattes med  $W_a - W_{E,0}$  hvor  $W_{E,0} = 0.05\text{g}$ , vil kurven følge data ganske nøyaktig for alle punkter hvor  $E_r > 0$ .

Det må understres at denne utledningen er noe spekulativ og matematisk basert, en grundigere vurdering basert på et større datamateriale burde gjøres. Den forutsetter at totalproduksjon følger den samme kurven  $\approx W^{0.7}$  selv for store skjell, mens vi foran fant visse tegn til at pumping og filtrering vil nå et tak og flate ut for store skjell. Vi velger likevel å bruke den, fordi resultatet stemmer ganske godt med tilgjengelige data.

## 4.5. Respirasjon

Blåskjellet kan ha både aerob og anaerob stoffomsetning. Den siste benyttes når skjellet lukker seg, enten ved tørrlegging, (Widdows & Shick (1985), brå endringer av saltholdigheten (Widdows 1985, Aunaas et al. 1988) eller annen ugunstig vannkvalitet, og ved angrep av andre organismer. Det opparbeides da en oksygengjeld som betales i løpet av 1 - 3 timer etter at skjellet igjen er neddykket og har åpnet seg (Widdows & Shick 1985). Hos individer i fjærresonen ble stoffomsetningen, registrert som varmeutvikling, redusert til ca 15 % av den normale stoffomsetningen i vann (1.7 ml O<sub>2</sub>/g/h). Dette gjør at energioverskuddet til vekst ("scope for growth") ikke blir så redusert ved regelmessig tørrlegging som det ellers ville blitt.

Gassutvekslingen mellom vannet og skjellets kroppsvæske foregår gjennom gjellene. Disse er dimensjonert for filtrering av store vannvolumer, og normalt ekstraheres bare 3 - 10 % av oksygenet. Men ved redusert oksygeninnhold i vannet kan ekstraksjonen øke til 30 % (Bayne et al. 1976).

Observasjon av blåskjell som sulter (jfr. Widdows & Hawkins 1989) viser at pumpingen er svært lav og med korte støt med visse mellomrom for å holde oksygeninnholdet rundt gjellene vedlike. Dette tilsier at gjellearealet til vanlig ikke setter noen grense for respirasjonen.

Bayne et al. (1976) skiller mellom 3 respirasjonsnivåer hos blåskjell som er neddykket i vann under normale forhold: "*standard metabolism*" eller sultenivået, "*active metabolism*" som er et høyt nivå forbundet med start av fødeopptak etter en sultperiode, og "*routine metabolism*" som er nivået ved stadig filtreringsaktivitet og fødeopptak. Rutinenivået ligger mellom de 2 ekstremene, men vil variere med næringsforholdene.

Typiske respirasjonsverdier for sultnivået hos et individ med 1g bløtdel tørrstoff ved 15°C vil være i området 0.15 til 0.27 ml O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup>. Sultnivået skal dekke de prosesser som holder skjellet i live (uten næringsopptak) og er forbundet med metabolisme av eget vev (katabolisme). En kan grovt si at 1mlO<sub>2</sub> tilsvarer ca. 1 mg tørrstoff, det betyr at sultrespirasjon hos et slikt individ ved 15°C innebærer et spesifikt forbruk av vev på omkring 0.005 dag<sup>-1</sup>. Ifølge Bayne et al. (1976) påvirkes sultrespirasjonen av formeringssyklus med relativt høye verdier vinter og tidlig vår, da det meste av biosyntesen av egg og spermier foregår. Det er usikkert i hvilken grad denne prosessen hemmes av sult. I Oslofjorden vil antakelig sultnivået erfares mer eller mindre i vinterperioden (november - februar).

Størstedelen av året vil blåskjell i Oslofjorden ha tilstrekkelig med fødepartikler til å være aktivt spisende. Respirasjonen (rutinenivået) skal nå dekke vedlikehold av kroppen (sultnivået), mekanisk arbeid ved filtrering og transport av partikler, fordøyelse og absorbsjon av næring, og biosyntese/vekst.

For blåskjell med 10 mg bløtdel tørrstoff fant Hawkins et al. (1989) en lineær sammenheng mellom respirasjon  $R$  og fødeinntak (rasjon)  $I$  ved konstante betingelser ( $T=15^{\circ}\text{C}$  over 26 døgn (se også Widdows & Hawkins 1989)):

$$R = 3.11_{(\pm 0.63)} + 3.88_{(\pm 1.4)} \cdot I \quad (27)$$

der  $R$  er gitt i  $J\text{ d}^{-1}$  og  $I$  er gitt i mg algetørrstoff  $\text{d}^{-1}$  (0.2 - 0.73 mg  $\text{d}^{-1}$ ). Widdows & Hawkins (1989) undersøkte videre energikostnadene ved næringsopptak og absorbsjon. De rent mekaniske energiutgiftene til filtrering av mineralske partikler ble funnet å være små, noe

som stemmer med beregninger utført av Silvester & Sleigh (1984) og Jørgensen (1990). Energiutgiftene til næringsopptak, fordøyelse og absorbsjon ble undersøkt ved å måle endringen i respirasjon ved plutselig overgang fra sult til næringsopptak og omvendt, innenfor et tidsrom som tilsvarer oppholdstiden for føden i tarmsystemet (*gut passage time*). Forandringen i respirasjon,  $\Delta R$ , ble registrert ved 4 ulike rasjoner. Det ble ikke registrert noen forskjell mellom  $\Delta R$  ved overgang sult→føde og  $-\Delta R$  ved overgang føde→sult (ANOVA).

$\Delta R$  ble knyttet til rasjon ved en eksponensiell metningskurve:  $\Delta R = 1.005 (1 - e^{-4.335 \cdot I})$ , der  $\Delta R$  er gitt i  $Jd^{-1}$  og  $I$  i mg algetørrstoff ·  $d^{-1}$  (1 mg algetørrstoff tilsvarer 26.9 J ifølge Widdows & Hawkins, 1989).

I vår sammenheng er det ønskelig å knytte denne komponenten av respirasjonen til absorbert strøm av næring ( $A$ ), noe som også er naturlig ut fra Widdows & Hawkins' diskusjon. Vi kaller respirasjonen forbundet med næringsopptak, fordøyelse og absorbsjon  $R_A$  ( $= \Delta R$ ). Ved lineær regresjon av  $R_A$  mot  $A$  (= metabolizable energy intake in  $Jd^{-1}$  (data fra Hawkins et al., 1989) ble:

$$R_A = 0.475 Jd^{-1} + 0.0357 \cdot A \quad (28)$$

Konstantleddet i (28) kan forsøksvis tolkes som energiutgiftene ved å holde næringsopptak, fordøyelse og absorbsjon igang på et minimumsnivå. For å skaffe seg et næringsopptak tilsvarende  $0.475 Jd^{-1}$  ville et skjell på denne størrelsen med pumping  $V = 0.3 l/h$  (se fig. 8) og  $E_a = 0.5$  kreve et innhold av partikulært organisk tørrstoff på

$$\frac{0.475}{26.9 \cdot 24 \cdot 0.3 \cdot 0.5} \text{ mg/l} = 0.005 \text{ mg/l}$$

Dette er i nedre del av området for terskelkonsentrasjon for pumping (kap. 4.3.2.2.), noe som gjør antagelsen ovenfor rimelig. Dersom antagelsen ovenfor er riktig, er det nærliggende å se konstantleddet i forhold til skjellets størrelse eller vedlikeholdsrespirasjon. Forholdet mellom konstantleddet og vedlikeholdsrespirasjonen var  $0.475/3.11 = 0.153$ .

Energikostnadene til vekst ( $R_G$ ) ble av Widdows & Hawkins (1989) beregnet som *total respirasjon - vedlikeholdsrespirasjon - energikostnadene ved næringssassimilasjon*. Ut fra sammenhengen ovenfor (28) er  $R_G$  rekalkulert og proporsjonalitetsfakturen  $r_G$  uttrykt ved:

$$r_G = R_G \left/ \left( \frac{dW}{dt} \right) \right. ; \quad \frac{dW}{dt} > 0 \quad (29)$$

Med denne beregningsmåten varierer  $r_G$  fra 0.13 til 0.25 med et gjennomsnitt på 0.18. Widdows & Hawkins (1989) egne beregninger som bygde på at  $R_A$  ble knyttet til rasjonen ved en tilpasset eksponensiell metningskurve, ga samme variasjonsområde for  $r_G$  (0.13 - 0.25), men litt høyere gjennomsnitt (0.195). For et 0.1 g blåskjell ved 15°C kan respirasjonen nå inndeles i

$$R = R_m + R_A + R_G \quad (30)$$

der  $R_m = 3.11 Jd^{-1}$  (vekt-, temperatur- og sesongavhengig)

$R_A = 0.153 \cdot R_m + 0.057 \cdot A$  (=0 under terskelkonsentrasjon for filtrering)

$$R_G = 0.18 dW/dt$$

I hvilken grad faktorene i uttrykkene for  $R_A$  og  $R_G$  avhenger av størrelse og temperatur skal vi ta opp i det følgende.

#### 4.5.1. Respirasjon som funksjon av individ-størrelse

Variasjonen av total  $R$  med kroppsvekt er undersøkt ved flere laboratorier. I de fleste tilfeller er resultatene tilnærmet med funksjonen

$$R = r_1 W^b \quad (31)$$

der  $r_1$  og  $b$  er bestemt ved lineær regresjon på logaritmisk transformerte data. De oftest siterte resultatene er sammenstilt i tabell 13.

Skjell til slike forsøk tas ut på grunnlag av skallengde, deretter bestemmes respirasjonen før skjellet åpnes og bløtdelen tørkes og veies. For små yngel bestemmes istedet ofte totalt askefritt tørrstoff, som så omregnes til bløtdel tørrstoff. For larver er bløtdel tørrstoff blitt beregnet fra målt største skalldiameter ved en etablert sammenheng (Hamburger et al. 1983).

På grunn av betydelig individuell variasjon, både i respirasjon og fyllingsgrad, vil bestemmelsen av regresjonslinja bli usikker dersom materialet ikke spenner over et tilstrekkelig stort størrelsесintervall. Forholdet mellom vekten av største og minste individ bør være minimum 50 iflg. Krüger (1960). Resultatene i tabell 13 ovenfra og ned t.o.m Hamburger et al. (1983) fyller dette kravet.

Bruken av vanlig lineær regresjon på slike data har også vært kritisert (jfr. Bayne et al. 1976), men dette har ikke ført til endret praksis.

Temperatur-adaptering er et annet problem ved tolkningen av data fra slike undersøkelser. I noen tilfeller er forsøkene gjort ved kunstig forhøyet temperatur (Krügers mars-serie, Thompson et Baynes vinterserier, Bayne et al's vinterserie og Widdows' juli-serie). Dette kan gi kunstig forhøyet respirasjon (jfr. Widdows 1973a,b), spesielt hos store skjell som bruker mye energi på å danne kjønnsceller og dermed både lede til for høy verdi på  $r_1$  og for høyt stigningstall ( $b$ -verdi). Det tydeligste resultatet for  $b$  er at verdien er relativt høy for små til store yngel (ca. 0.9) og lavere for små til store skjell (0.66 - 0.75) om vi ser bort fra Krügers mars-serie. Den gjennomsnittlige  $b$ -verdi for sesongadapterte, relativt store skjell hos Widdows (1978) var 0.65.

Den sammenhengen som antas mellom respirasjon og størrelse vil ha stor innvirkning på den vekstmodellen vi forsøker å komme fram til. Det er derfor viktig å få denne så riktig som mulig, spesielt sett i forhold til filtrering og næringsopptak.

Av spesiell interesse kan det være å se hvordan forholdet mellom pumping og respirasjon forskyver seg med størrelse. Widdows (1978) undersøkte både pumping og respirasjon over en årssyklus og beregnet eksponentene  $q$  for pumping og  $b$  for respirasjon for ialt 18 grupper av skjell med vekt  $W$  fra 0.1 til 3g. Differansen  $b-q$  var positiv for alle forsøk, dvs. over hele året, og gjennomsnittlig forskjell er  $0.384 \pm 0.039$  (standardavvik på snittet). Eksponenten for respirasjonen var altså her tydelig større enn tilsvarende for pumping, spesielt gjaldt dette for større (eldre) skjell. For yngel og små skjell ( $>0.007\text{g}$ ) viste forsøkene til Vahl (1973) eksponenter for respirasjon og pumping på henholdsvis 0.75 og 0.60. For små yngel fra 0.07 - 10 mg bløtdel tørrstoff fant Riisgård et al. (1980)  $b$ -verdier for respirasjon og pumping på henholdsvis 1.14 og 1.03. Sett i sammenheng gir disse resultatene et visst grunnlag for å hevde generelt at respirasjon øker raskere med størrelsen enn pumpingen.

**Tabell 13. Respirasjon som funksjon av bløtdel tørrstoff (g) hos blåskjell.**

Parametrene i uttrykket:  $R = r_1 W^b$  er oppgitt sammen med intervall for individvekt og aktivitetsnivå (Sult = *standard metabolism*, rutine=*routine metabolism*). Verdiene er delvis rundet av litt, men antall desimaler indikerer likevel ikke nøyaktigheten i estimatene.

Bløtdel tørrstoff $W$ (g)	$r_1$ (ml O <sub>2</sub> /h)	$b$	Aktivitets-nivå, årstid	T (°C)	Referanse
2·10 <sup>-8</sup> -1.4·10 <sup>-6</sup> ##		0.8	(larver)		Zeuthen (1953)
1.4·10 <sup>-6</sup> -6·10 <sup>-3</sup>		0.95			
6·10 <sup>-3</sup> -1.2		0.65			
0.01 - 2.3	0.49	0.93	sult, mars	15	Krüger (1960)*
0.07 - 3.5	0.24	0.70	sult, august	15	
0.007 - 1.0	0.37	0.75	rutine, mai	10	Vahl (1973)
0.0013 - 0.32	0.48	0.66	rutine (lab.)	14	Hamburger et al. (1983)
1·10 <sup>-6</sup> - 0.0056	0.32	0.89	§	12-15	
0.11 - 1.68	0.70	0.66	rutine	16	Rotthauwe (1958)
0.20 - 4.0	0.56	0.60	rutine	12	Read (1962)†
0.12 - 2.3	0.26	0.61	sult, vinter	15	Thompson et Bayne (1972)
0.12 - 2.3	0.55	0.80	rutine, vinter	15	
0.07 - 3.0	0.26	0.72	sult, vinter	15	Bayne et al. (1973)
	0.55	0.77	rutine, vinter	15	
	0.16	0.67	sult, sommer	15	
	0.34	0.70	rutine, sommer	15	
0.1 - 3.0	0.23	0.65	rutine, febr.	5	Widdows (1978)‡
	0.30	"	" april	10	
	0.36	"	" juni	15	
	0.62	"	" juli	25	
	0.39	"	" aug.	20	
	0.23	"	" nov.	10	
0.28 -2.7	0.23	0.71	rutine, nov	7	Thompson (1984a)
0.26 -2.3	0.10	1.04	" des	2	
0.051 - 2.17	0.13	0.40	" des	4	
0.18 -2.81	0.16	0.96	" jan	0	
0.26 -2.56	0.17	1.04	" mars	0	
0.25 -2.85	0.21	0.82	" apr	4	
0.11 -2.5	0.23	0.28	" juni	8	
0.10 -2.22	0.42	0.86	" juli	1	
0.076 - 2.08	0.27	0.60	" sep	1	
0.11 -2.03	0.28	1.11	" okt	9	
0.39	0.24		rutine jan	1.5	Loo (1992)‡
0.6	0.41		" april	4.8	

## Omregnet fra nitrogen med antatt 2.5%N og 20% tørrstoff av våtvekt

\* Omregnet fra våtvekt med antatt 20% tørrstoff i mars og 15% i august

§ Regresjon satt sammen av to datasett: vekter  $W < 1 \cdot 10^{-4}$ , sult, 15°C, og  $W \geq 1 \cdot 10^{-4}$ , rutine, 12°C

† Skjell samlet inn fra naturlige forhold ved 9°C, respirasjon målt innen 2 døgn.

# Widdows (1978) fant ikke signifikant forskjellige b-verdier for de forskjellige årstidene.

Han beregnet derfor en felles b-verdi for alle forsøksseriene, og faktoren r ble rekalkulert deretter.

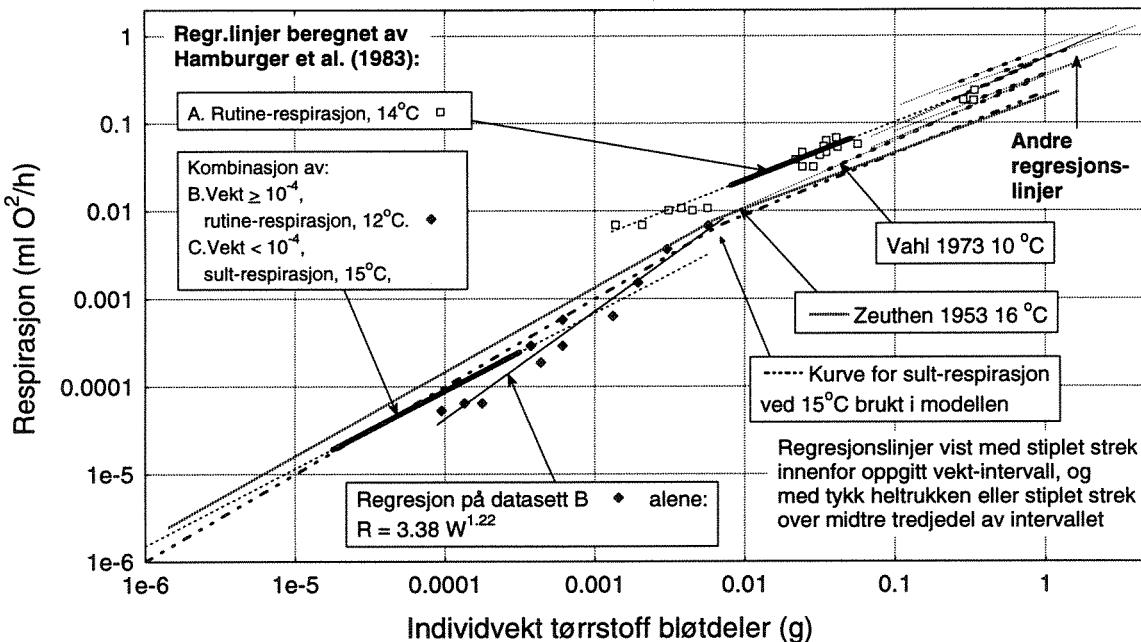
‡  $r_1$ -verdien er beregnet av oss, vi har da antatt  $b=0.75$

Vekst som funksjon av størrelse under optimale ytre betingelser er undersøkt og bearbeidet av Jørgensen (1952, 1976). Han beregnet en netto produksjonseffektivitet,  $NGE$ , definert ved:

$$NGE = \frac{P}{P + R} \quad (32)$$

der  $P$  er total netto produksjon og  $R$  er total respirasjon. Jørgensen fant at  $NGE$  varierte lite fra larvestørrelse og til bløtdel tørrvekt på ca.0.1g, med et omtrent konstant avvik fra 1. Dette skulle innebære at føde-assimilasjon, respirasjon og vekst viser samme avhengighet av størrelsen. Når bløtdel tørrvekt øker fra ca.0.1g og opp mot ca.10g synker  $NGE$  mot 0. Dette skyldes ifølge Jørgensen at næringsopptaket nå blir mer begrenset av gjellearealet enn tilfelle er for respirasjonen. Selv om datamaterialet var spinkelt, er det likevel en bekreftelse på at respirasjon øker sterkere med vekt enn filtreringen, når skjellene blir store nok. Noen av datasettene for pumping, f.eks. Vahl (1973) kan tyde på at forskjellen ikke gjelder over hele størrelsesintervallet, men i stedet skyldes at pumpingen flater ut over en viss størrelse (ca. 0.2-0.3 g bløtdel tørrvekt) mens respirasjonen fortsetter å øke også over denne vekten.

Figur 15 og 16 viser del av de dobbelt-logaritmiske regresjonslinjene i tabell 13 for henholdsvis rutine- og sult-respirasjon, sammen med noen av de tilgjengelige enkelt-punkter. Bare data som gjelder temperaturer mellom 10 og 16°C er tatt med, og det antas at temperaturvariasjonene da er uvesentlige i forhold til variasjonen med vekt som går over flere dekader.



**Figur 15. Rutine-respirasjon hos blåskjell som funksjon av individ-vekt.**  
Regresjonslinjer fra tabell 13 for temperaturer fra 10 til 16°C.

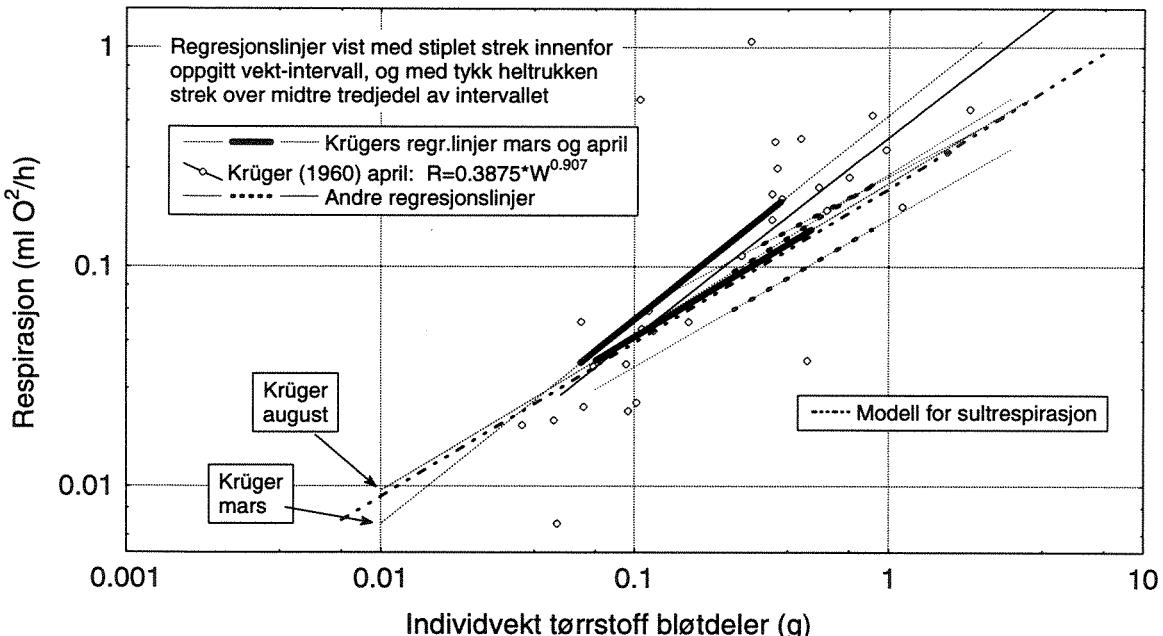
Figur 15 viser data for rutine-respirasjon. Enkelpunktene her er hentet fra Hamburger et al.'s resultater, de gjelder spisende skjell ved 12 og 14°C, og inngår som en del av grunnlaget for regresjonslinjene. Den ene regresjonslinjen til Hamburger et al. er i tillegg basert på data for larver og svært små skjell i sulttilstand ved 15°C, men disse punktene er ikke med i figuren.

For skjell med tørrvekt av bløtdel > 0.01g viser alle datasett stort sett en  $b$ -verdi på ca. 2/3, mens  $r_1$  varierer med en faktor 2 til begge sider rundt en median-verdi  $\approx 0.5 \text{ mlO}_2/\text{l}$ . Hamburger et al.'s data skiller seg her ikke ut fra de andre resultatene, mens Zeuthens data (med W anslått ut fra mengde nitrogen) ligger litt under de andre kurvene.

For mindre skjell har vi bare data fra Hamburger et al. (1983) og Zeuthen (1953). Hamburger et al.'s to datasett, som stammer fra to ulike forsøk, avviker med opp mot en dekade i størrelsesområdet 0.001 til 0.01g. Datasett A ligger i forlengelsen av forløpet for større skjell, men datasett B viser lavere respirasjon ved samme vekt og også sterkere variasjon med vekt (større  $b$ -verdi). Avviket mellom datasettene ligger innenfor det som kan ventes mellom ulike forsøk ut fra de andre kurvene.

Av Hamburgers et al.'s to datasett er det datasett B som ser ut til å stemme best med det forløpet Zeuthen fant når det gjelder nivået. Hamburger et al.'s datasett B alene gir en  $b=1.22$  (se figur 15), men deres regresjon basert på dette datasettet sammen med data for sultrespirasjon hos helt små skjell bidrar til en lavere  $b=0.89$  som stemmer godt med Zeuthens verdi 0.95.

Zeuthens kurve er basert på datapunkter dels for larver og yngel opp til omtrent bunnslåingsvekt (anslått  $W < 2 \cdot 10^{-6} \text{ g}$ ) og dels litt større skjell (anslått  $W > 0.0005 \text{ g}$ ). Zeuthen har ikke data for det mellomliggende området som bekrefter forløpet her.



**Figur 16. Sult-respirasjon hos blåskjell som funksjon av individ-vekt.**  
Rgresjonslinjer fra tabell 13 for temperaturer fra 10 til 16°C.

Figur 16 viser tilsvarende data for sult-respirasjon, alle ved 15°C. Her er det ikke så mange resultater, og vi har ikke hatt tilgjengelig data for små skjell, med unntak av de data Hamburger et al. (1983) inkluderte i sin ene regresjonslinje, de er ikke tatt med i figur 16. Fra Krüger (1960) har vi i tillegg til regresjonslinjene i tabell 13 tatt med noen enkeltverdier av et annet datasett, de lar seg beskrive godt av en regresjonslinje

$$R = 0.39 \cdot W^{0.9} \quad [\text{mlO}_2/\text{h}] \quad (33)$$

parallelt med, men litt under linjen for mars, med  $W$  rekalkulert som g bløtdel tørrstoff. Hvis begge disse datasettene er fremkommet ved kunstig forhøyet temperatur kan  $b$ -verdien tenkes å være forhøyet, fordi en slik temperaturøkning vil øke respirasjonen spesielt mye i store skjell med mye gonadevev. Da kan det være rimelig å legge vekt på de andre regresjonslinjene i figur 16. De dekker stort sett vektintervallet fra noe under 0.1 opp til 4g. En sammenligning av de to figurene viser at sultrespirasjonen i dette vektintervallet varierer nokså proporsjonalt med regresjonen for rutine-respirasjon som funksjon av vekt, men med verdier som typisk er ca. 50% av rutine-respirasjon. Det fremgår av tabell 13 at dette forholdstallet er nokså konstant for de refererte forsøk som omfatter parallele målinger av sult- og rutine-respirasjon. Vi vil derfor gå ut fra at dette er typisk ved temperatur omkring 15°C.

Konklusjonen ut fra disse data alene blir at det for skjell over 0.007g ser ut til å være omtrent samme vektavhengighet for respirasjon som for pumping, nemlig en  $b$ -verdi omkring 0.7, og at det gjelder uansett ernæringssituasjon. For mindre individer ser det ut til at respirasjonen avtar sterkere med vekten, slik også pumpingen gjør, men dette bygger bare på laboratorieforsøkene til Hamburger et al. (1983), og kan ikke gi grunnlag for noen sikker konklusjon.

I den modellen vi skisserte for respirasjonen i ligning (30) er det skilt mellom sultrespirasjon, som er en funksjon av vekt, temperatur og tid på året, og i tillegg kommer respirasjonsledd som er knyttet til assimilering og vekst. For disse tilleggene antas respirasjonen i hovedsak å være en direkte lineær funksjon av assimilert mengde, henholdsvis vektøkning. Disse størrelsene beregnes i modellen, og det er derfor bare for sult-respirasjonen vi trenger en modell med eksplisitt avhengighet av temperatur og vekt.

Data i figur 15 hvor vektvariasjonene er best dekket, viser samlet respirasjon, og vektavhengigheten vil derfor for en stor del i virkeligheten ut fra modellen i ligning (30) være uttrykk for avhengighet av assimilering og vekt. Idéelt sett ville en ønsket å bruke datagrunnlaget i figur 16 til å modellere sult-respirasjonen som funksjon av vekt, men her mangler data for små skjell. Det er derfor valgt å bruke datagrunnlaget i figur 15 til å sette opp en modell for sultrespirasjonen, idet vi bare må anta at omtrent samme vektavhengighet gjør seg gjeldende.

Både Zeuthens data alene, og Hamburger et al.'s data i figur 15 sett i sammenheng med de øvrige linjene for større skjell, viser da et knekkpunkt omkring 0.01g bløtdel tørrvekt. I stedet for å prøve å tilpasse kurver til utvalgte data, eller veie de ulike kurvene, bruker vi i modellen en skjønnsmessig valgt kurve for sultrespirasjonen med et slikt knekkpunkt, gitt ved:

$$R_m = r_c \cdot \begin{cases} (W/W_c)^{b_1} & \text{for } W_r \leq W_c \\ (W/W_c)^{b_2} & \text{for } W_r \geq W_c \end{cases} \quad (34)$$

hvor

$$r_c = 0.007_{\pm 0.01} \text{ mlO}_2/\text{h} \text{ (dette er ikke det samme som } r_1 \text{ i tabell 13)}$$

$$W_c = 0.007 \text{ g tørrstoff bløtdel}$$

$$b_1 = 1.0$$

$$b_2 = 0.7 \text{ (intervall 0.6-0.8)}$$

Denne kurven er tegnet inn i begge figurene, og ses å ligge noe under de fleste data for rutinerespirasjon, og omtrent riktig plassert i forhold til gjennomsnittet for sultrespirasjon. Både individvekt  $W_c$  i knekkpunktet  $W_c$  og eksponenter  $b_1$  og  $b_2$  er omtrent det samme som vi foran beregnet ut fra data om pumping, og egentlig valgt mye ut fra den kurven, siden det ikke er datagrunnlag for å anta store avvik i forløpet. En forskjell ligger i at det for pumpingen er brukt en modell med utfloating over et visst nivå, og det antas å ta hånd om den forskjellen i eksponentverdier for større skjell som er funnet i noen forsøk og som ble referert foran.

#### 4.5.2. Respirasjon som funksjon av temperatur

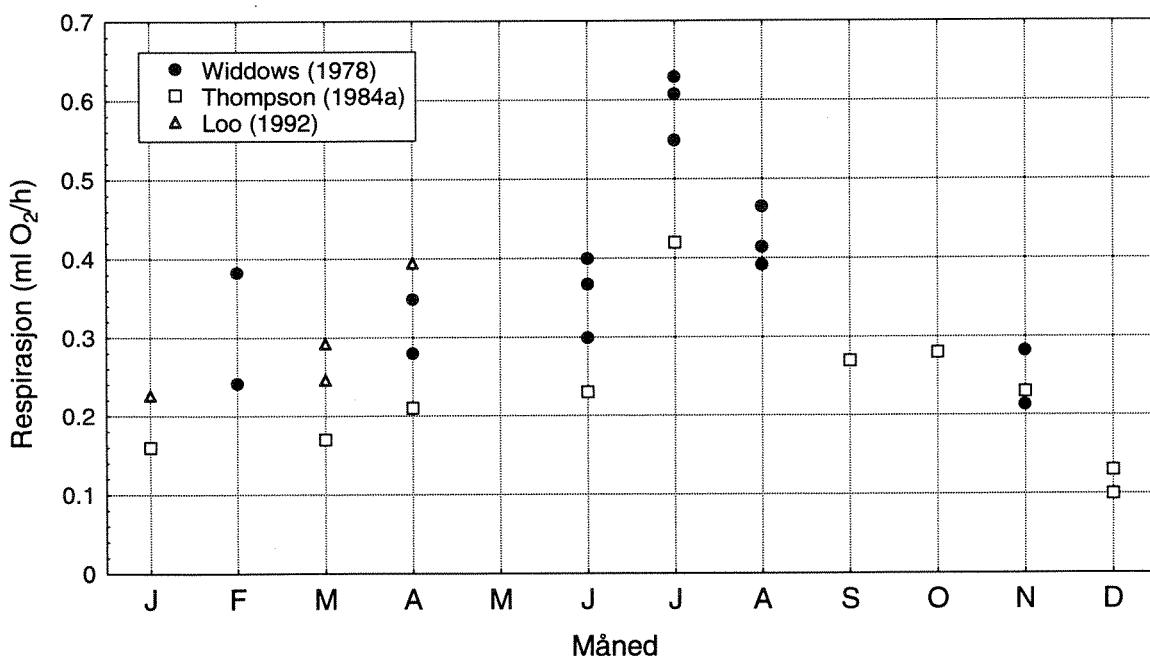
Temperaturen påvirker også respirasjonen. Raske endringer i temperaturnivået gir først et stort utslag i respirasjonen i samme retning, men i løpet av ca. 3 uker vil respirasjonen nærme seg utgangspunktet slik at det varige utslaget blir noe mindre (akklimatisering). Dette forløpet går klart fram av Widdows' (1973a) resultater. Til forskjell fra pumpingen økte imidlertid respirasjonen også ved temperatur-økning til 25°C, mens denne temperaturen heller førte til redusert pumping. Ved 25°C skjedde det heller ingen akklimatisering av betydning, slik at respirasjonen forble betraktelig høyere enn i utgangspunktet. Ved ytterligere akutt temperatur-økning til 30°C økte ikke respirasjonen tilsvarende (Widdows 1973b). Bruce (1926) fant reduksjon i respirasjonen allerede ved 25°C og dramatisk reduksjon ved 30°C (ca. 1/3 av toppnivået som ble målt ved 22.5°C) ved akutt temperaturendring.

Under naturlige forhold er temperaturendringene i vannet relativt langsomme og følger på våre breddegrader en nokså fast årssyklus med minimum omkring 0°C i februar - april og maksimum på ca. 18 - 22°C i juni - august. Årstidsvekslingen i respirasjon ser ut til å preges både av formeringssyklus og temperatur. Resultater referert av Bayne et al. (1976) tyder på at både sult- og rutinenivået øker noe med temperaturen i området 10 - 20°C. Men oppbygningen av gonadevev (november - april) skulle gi en komponent som øker i perioden november - mars, og avtar i april - juli. Denne vil altså delvis virke motsatt av temperaturen. Widdows (1978) velger å betrakte sesongvariasjonen som sådan, uten å trekke inn temperaturen. Sesongvariasjonen vil da inkludere effekten av formeringssyklus og miljøfaktorer som varierer regelmessig i løpet av året (unntatt fødetilgang, den ble styrt i forsøksoppsettet). En slik beskrivelse kan være et praktisk valg i det gjeldende kystområdet (Sør-England), og ville være tilstrekkelig for en modell som bare skal gjenspeile endringer i næringstilgangen og ikke i sesongavhengige miljøfaktorer. En slik sesongfunksjon måtte imidlertid etableres på nytt for Oslofjordområdet, noe som ville kreve et stort eksperimentelt arbeid.

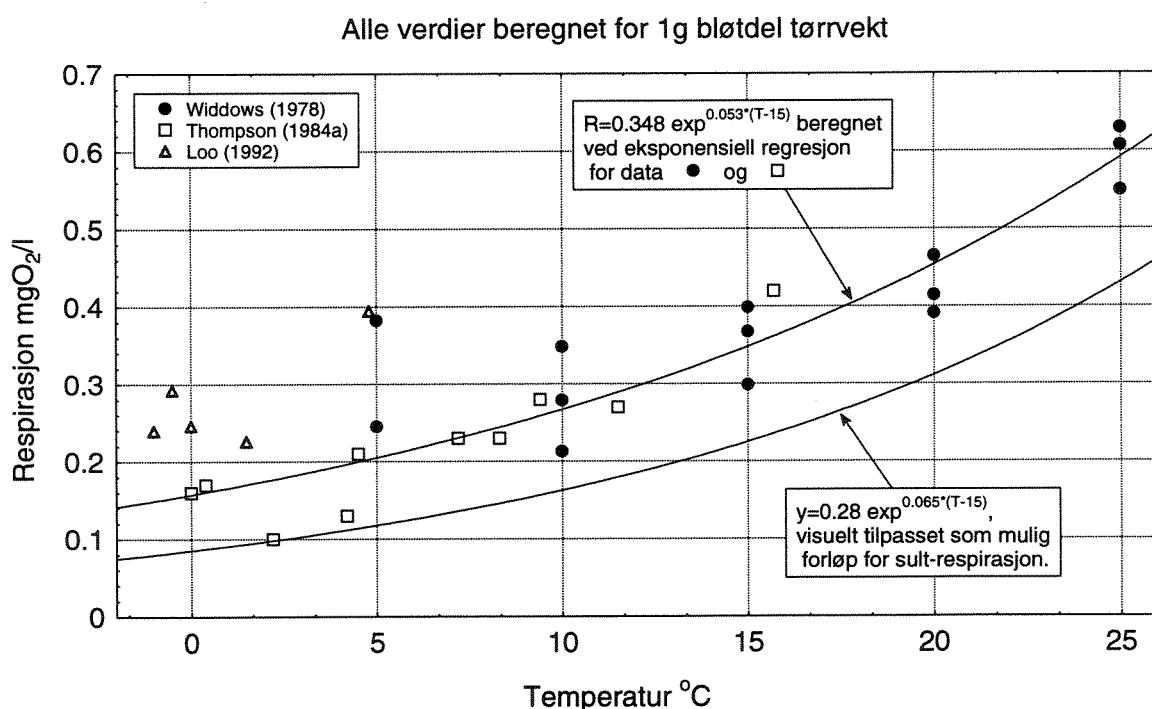
For å se hvor stor del av variasjonen som kan forklares med temperaturforskjell, er to datasett fra vidt forskjellige områder (Widdows 1978: Sør-England, Thompson 1984a: nordlige Newfoundland) plottet sammen både mot årstid (figur 17), og mot temperatur (figur 18). Verdiene gjelder for individvekter på 1g. Det ser ut til at temperaturen forklarer mye av forløpet gjennom året, og i stor grad også forskjellene mellom de to områdene. I figur 18 er det tilpasset en felles eksponensiell kurve til de to datasettene.

De to laveste verdiene fra Newfoundland gjelder desember, da også konsentrasjonen av partikulært organisk materiale ved denne lokaliteten var forholdsvis lavt, ca. 1 mg/l POM, mens det i sommerhalvåret var 2-3. For månedene januar til april (-1 til +5 °C) kan det se ut som vi har et årstidsavhengig tillegg i respirasjonen (tilsvarende hos Bruce (1926), men materialet er i tynnest laget til å kvantifisere dette med noen sikkerhet. Data fra Loo (1992) for vinterperioden er også tatt med i figurene, regnet om til 1g bløtdelsvekt etter relasjonen

$r=r_1 W^{2/3}$ . Disse verdiene ligger høyt i forhold til temperatur, det kan kanskje også være en årstidseffekt.

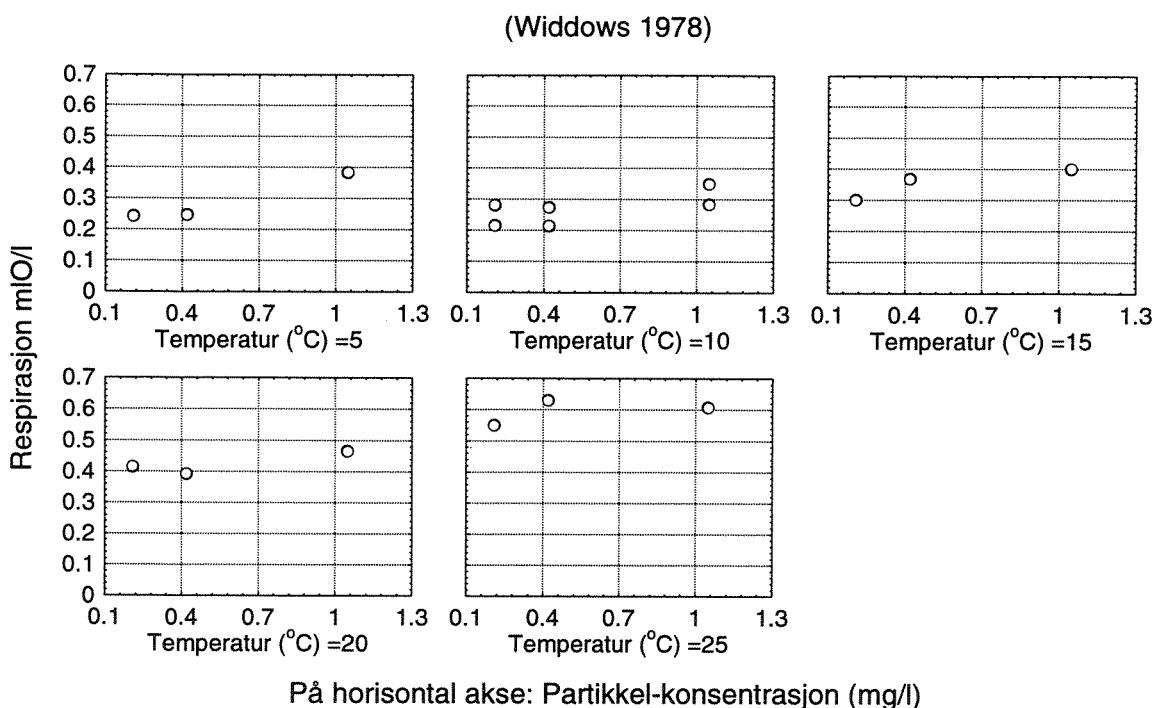


Figur 17. Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca. 1g som funksjon av årstid.



Figur 18. Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca.1g som funksjon av temperatur.

Sultnivået og rutinenivået ser ut til å bli påvirket noenlunde likt av akutt temperatur-økning (Bayne et al. 1976). For den langsomme temperaturpåvirkningen hos sesongmessig akklimatiserte blåskjell ser det derimot ut til at det kan være en forskjell på sultrespirasjon og rutine-respirasjon. Widdows (1978) varierte systematisk fødekoncentrationen mellom tre nivåer, 0.21, 0.42 og 1.05 mg/l i sine forsøk. Vi går ut fra at disse verdiene er under metningskoncentration og altså tilsvarer næringsbegrensning, slik at en ville vente at rasjonen var proporsjonal med koncentration. Figur 19 viser Widdows' data, de samme som i figur 18 og figur 17, men nå som funksjon av partikkels-koncentration ved de forskjellige temperaturer som ble brukt. Det går fram at respirasjonen først og fremst er avhengig av temperatur. Sekundært øker den noe med partikkels-koncentration. Det er ingen tendens til at partikkelskoncentration og temperatur har noen multiplikativ effekt, det er heller slik at partikkellinnholdet har mindre å si ved høye temperaturer.

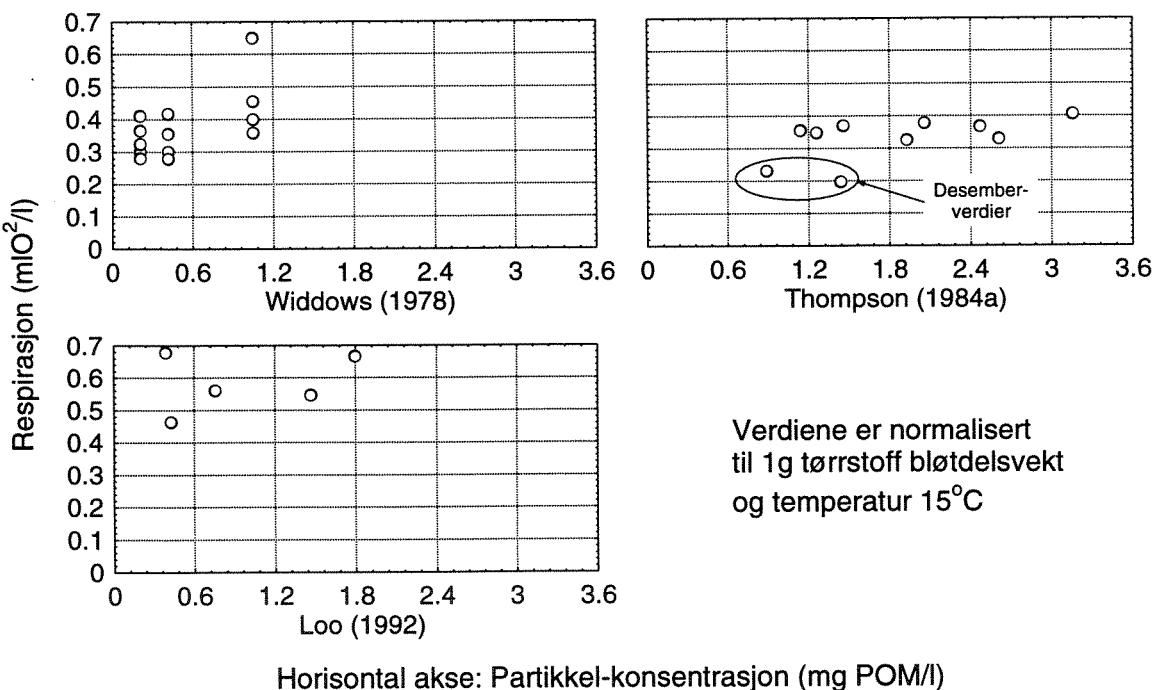


**Figur 19. Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca.1g som funksjon av partikkels-koncentration ved ulike temperaturer.**

Figur 20 viser data fra Widdows (1978), Thompson (1984a) og Loo (1992) korrigert til temperatur 15°C ved hjelp av den øverste kurven i figur 18 og plottet mot koncentration av partikulært materiale. Det ses at med unntak av de avmerkede desember-verdiene er temperaturkorrigert respirasjon i Thompsons data helt uavhengig av partikkels-koncentration. Her vet vi imidlertid ikke om partikkelskoncentrationene var begrensende, så noen bestemt slutning av det kan ikke trekkes, men det er i allfall ikke noe som motsier at respirasjonen er forholdsvis uavhengig av rasjon. Også for Widdows' og Loos data er det nokså lite variasjon med partikkelskoncentration.

Totalt sett ser det ut til at variasjonen i respirasjon med temperatur i hovedsak er uavhengig av fødetilgangen, og at den del av respirasjonen som er knyttet til næringsopptak ikke øker med temperatur. Av det følger også at sultrespirasjonen bør bli mer og mer dominerende ved økende temperatur. I tabell 13 gjengen vi resultater som tyder på at for store skjell med omkring 1g bløtdel tørrvekt og ved temperaturer 15°C utgjør sultrespirasjonen ca. halvparten

av total-respirasjonen ved aktivt næringsopptak og vekst. Samtidig viser figur 18 at de fleste respirasjonsverdier ved temperaturer omkring 0°C er ca. 50% av den samlede respirasjonen ved 15°C. Vi skal ikke trekke noen bastante konklusjoner av det, bare påpeke at en mulig tolkning av det er at sultrespirasjonen avtar ganske raskt med temperatur, og at den er overlagret en respirasjon knyttet til næringsopptak som er uavhengig av temperatur, og heller minsker med økende temperatur. Dersom de lave desember-verdiene til Thompson (1984a) tolkes som ren sultrespirasjon kan de tas som tegn på det samme.



**Figur 20. Rutine-respirasjon hos blåskjell med individvekt ca.1g, korrigert til 15°C, som funksjon av partikkel-konsentrasjon.**

Den nederste kurven som er tegnet inn i figur 18 er tilpasset visuelt som et mulig forløp for sultrespirasjon, tilsvarende omtrent 50% av respirasjon ved midlere temperaturer. Verdien ved 15°C er hentet fra modellen for sultrespirasjon som funksjon av vekt som ble tilpasset i avsnittet ovenfor:

$$R_m = 0.225[l\text{O}_2/h] \cdot \exp\{0.065(T - 15^\circ C)\} \quad (35)$$

Widdows har også utarbeidet en polynomisk multippelregresjon som oppsummerer ialt 520 enkeltresultater for akklimatiserte skjell med bløtdel tørvekt fra 0.1 til 3g, og hvor tiden på året inngår som forklaringsvariabel istedet for temperatur. Det ble brukt planmessig valgte partikkel-konsentrasjoner uavhengig av tid på året, og virkningen av årstid kunne derfor skilles fra virkning av partikkel-konsentrasjon.

Widdows kom frem til et nokså komplisert uttrykk, som vi her skjematisk sammenfatter slik:

$$R = R_{\text{konstant}} + R_{t,a}^{(7)} + R_{Q,a}^{(2)} + R_w^{(2)} + W \cdot R_{t,b}^{(2)} + W \cdot R_{Q,b}^{(2)} \quad (36)$$

I	II	III	IV	V	VI
---	----	-----	----	---	----

hvor  $R_{\text{konstant}}$  er et konstant ledd, og de andre  $R$ -leddene på høyre side er polynomer uten konstantledd. Tall i parentes angir graden på polynomet, og subindeksen angir delvis hvilken variabel som inngår, med  $t$ =tid på året,  $W$ =individvekt og  $Q$ =partikkelkonsentrasjon, delvis er det en ren nummerering ( $a$  og  $b$ ).

Enkeltleddene i ligning (36) kan ikke tolkes som selvstendige bidrag. Flere av dem er f.eks. uavhengig av vekt, og kan bare være modifikasjoner av de vektavhengige leddene med gyldighet innenfor et begrenset vekt-intervall. Det betyr at heller ikke de vektavhengige leddene kan ses isolert. Uttrykket må ifølge Widdows bare oppfattes som en oppsummering av det konkrete datasettet, uten gyldighet ut over det gjeldende variasjonsområde for de forklaringsvariable som inngår. Det går likevel an å bruke uttrykket til å se litt på hvilken relativ betydning  $t$ ,  $W$  og  $Q$  har for respirasjonen. Hvis vi f.eks. ser på alle kombinasjoner av verdisettene  $W(\text{g})=\{0.5, 1.0, 2\}$ ,  $Q(\text{mg/l})=\{0.1, 0.5, 1.4\}$ ,  $t(\text{uker})=\{7, 28\}$ , viser det seg at respirasjonen generelt domineres av de vektavhengige leddene (IV til VI), og det ledet som bare avhenger av vekt (IV) utgjør fra 50 til 100% av samlet respirasjon. Leddene som er uavhengig av vekt (I til III) bare modifiserer respirasjonen, med fra -25% til +15%.

Samlet årstidsavhengig bidrag (II+V) gir en modifikasjon fra -15 til +30% i forhold til summen av de andre leddene, og er altså mer et modifiserende enn et dominerende trekk ved respirasjonen. Det kan tyde på at temperatur bare påvirker en mindre del av respirasjonen. Ledene som er knyttet til partikkel-konsentrasjon (III+VI) gir alltid et samlet positivt bidrag, som utgjør fra 5 til 40% av total respirasjon.

Ligningen har ikke noe enkelt-ledd som både er avhengig av partikkelkonsentrasjon og årstid, og det kan være en indikasjon på at den delen av respirasjonen som er knyttet til fødeopptak og vekst ikke er temperaturavhengig. Hvis dette tolkes slik at temperatur og andre årstidseffekter bare gjør seg gjeldende på standard- eller vedlikeholdsnnivået ( $R_m$ ), mens den delen som er knyttet til fordøyelse og vekst ( $R_A$ ) ikke har noen systematisk variasjon med årstid og temperatur, kan altså ligning (30) skrives:

$$R = r_s(W, T, \text{årstid}) + r_A(W) \cdot A + r_G \frac{dW}{dt} \quad (37)$$

## 4.6. Ekskresjon

Sammenlignet med næringsopptak og respirasjon utgjør ekskresjonen av ammoniumnitrogen en relativt liten del av energiregnskapet, i størrelsesorden 2-10 % av respirasjonen, jfr. Bayne & Scullard (1977), Thompson (1984a) og Widdows & Johnson (1988). Resultatene til Bayne & Scullard viser at forholdet mellom respirasjon og ammoniumekskresjon (R/X) er høyere hos spisende og voksende dyr enn hos dyr som sulter. Dette slår ut i økende grad for avtakende individstørrelse (<0.5g). For store skjell (>2 g) nærmest atomært O:N-forhold seg 30, tilsvarende et N/O<sub>2</sub>-forhold på 0.042 mgN/mlO<sub>2</sub>, mens det sank til under 10 for små sultende skjell og steg til over 200 for små spisende skjell.

Verdiene for ekskresjonen av ammonium-nitrogen hos sesongadapterte skjell (Widdows 1978) viste stort sett lavere ekskresjon hos spisende enn hos sultende dyr (Tabell 14). N/O<sub>2</sub>-forholdet (mg/ml) varierte her fra 0.021 til 0.08 med et gjennomsnitt på 0.046.

Omsetningen av protein ville gitt et N/O<sub>2</sub>-forhold på ca. 0.147 mg/ml (Jfr. Hawkins et al. 1989). Gjennomsnittsverdien ovenfor tilsvarer da at ca. 31% av respirasjonen dekkes av proteinomsetning.

Ekskresjon av aminosyrer er ikke ubetydelig i nitrogen omsetningen; det utgjorde 28-55% av ekskresjonen av total-nitrogen (Bayne 1973). Aminosyrer kommer også inn under ekskresjonen av oppløst organisk stoff (se nedenfor).

Resirkuleringen av organisk bundet nitrogen til miljøet kan antakelig best beregnes som balansen mellom filtrert N og det som blir bundet i vevet. Ammoniakkdelen av dette kan grovt beregnes som en viss andel av respirasjonen.

Ekskresjonen av fosfor skjer først og fremst via tarmkanalen. Ved den vanlige måten å beregne stoffopptak på vil dette komme inn som fecalt fosfor, og derfor ikke som bidrag til assimilasjon eller ekskresjon av organisk stoff. Resirkuleringen til miljøet beregnes som differansen mellom filtrert P og vevsbundet P.

**Tabell 14. Sesongverdier for respirasjon og ekskresjon av ammonium-nitrogen hos blåskjell som funksjon av temperatur.**  
Etter Widdows(1978).

Måned	Temperatur °C	Partikulært tørrstoff (mg/l)	Respirasjon (R) (ml O <sub>2</sub> /h)	Ekskresjon (X) av NH <sub>4</sub> -N (mg/h)	X/R (mg/ml)
2	5	1.4	0.382	0.00874	0.0229
2	5	0.56	0.245	0.007	0.0286
2	5	0.28	0.241	0.0146	0.0606
2	5	0	0.149	0.00815	0.0547
4	10	1.4	0.348	0.00933	0.0268
4	10	0.56	0.272	0.00776	0.0285
4	10	0.28	0.279	0.0192	0.0688
4	10	0	0.312	0.0250	0.0801
6	15	1.4	0.399	0.0218	0.0547
6	15	0.56	0.367	0.0233	0.0634
6	15	0.28	0.299	0.0149	0.0499
6	15	0	0.367	0.0240	0.0654
8	20	1.4	0.465	0.00961	0.0207
8	20	0.56	0.391	0.0148	0.0378
8	20	0.28	0.414	0.0255	0.0615
8	20	0	0.385	0.0208	0.0539
11	10	1.4	0.282	0.00996	0.0353
11	10	0.56	0.213	0.00742	0.0348
11	10	0.28	0.214	0.00824	0.0385
11	10	0	0.205	0.00854	0.0417

Ekskresjonen av oppløst organisk stoff er ikke ubetydelig (Galkina 1982). Om vinteren var raten 1.6 mg/h / g bløtdel tørrstoff, om våren 5.1 og sommer og høst henholdsvis 2.8 og 2.7. Dette utgjør ifølge forfatteren 7-22 % av rasjonen. Undersøkelsene er gjort på en populasjon fra Murmansk-området, dvs under marine miljøbetingelser, slik at resultatene burde være relevante for Oslofjorden. Med tanke på at skjell også kan ta opp organisk oppløst stoff fra vannet (Jørgensen 1982, Manahan et al. 1983), skal vi imidlertid være varsomme med å legge for stor ensidig vekt på ekskresjonen. Organisk nitrogen utgjorde ca.1% av det organiske stoffet (Galkina 1982), og organisk fosfor ca.0.2 %. Dette er svært lite i forhold til N- og P-innholdet i blåskjell.

## 5. MODELL FOR BLÅSKJELL-PROSESSER

Ut fra det som er fremkommet ved litteraturstudiet ovenfor, kunne en tenke seg forholdsvis kompliserte uttrykk for veksten hos blåskjell, sammensatt av ulike prosesser med mange parametre bestemt hver for seg for de ulike prosessene. En slik rigid modell vil antakelig mislykkes, siden blåskjellet er en intelligent filtrerende beiter som reagerer på endringer i miljøet med et variert sett av reaksjoner for å oppnå maksimal overleving, vekst og reproduksjon. En mer fleksibel modell, hvor den totale virkningen av de ulike leddene beskrives i enklere uttrykk som kan bestemmes empirisk, har antagelig en større sjanse til å lykkes.

Nedenfor beskrives en slik modell-formulering som er bygd inn i eutrofimodellen for fjorder, med vekt på å beskrive blåskjell som dynamisk element i samspill med plankton i fjorder. Den er en matematisk systematisering av resultatene fra litteraturstudiet. Ikke alle deler av den er like godt empirisk fundert, modellen er supplert med noen *ad hoc* mekanismer der det finnes lite datagrunnlag. Den burde kunne gjøre nytte i en fjordmodell, der blåskjell bare skal fungere som en beitedyrbestand som er med på å regulere plankton. Til bruk ved tolkning av biotester (laboratorie- og feltforsøk) er den ennå utilstrekkelig, men det betyr at slike anvendelser kan være ledd i en videre utvikling av modellen.

I avsnittene nedenfor beskrives stort sett bare de deler av blåskjellmodellen som kan sies å være generelt relevant, uavhengig av hvilket fysisk system blåskjellene befinner seg i. Beskrivelsen er derfor stort sett begrenset til prosessene på individ-nivå, eller eventuelt for bestand pr. flate Den konkrete anvendelsen av blåskjellmodellen som en del av eutrofimodellen, med de elementer som er spesifikt knyttet til det konkrete systemet som skal modelleres, er beskrevet nærmere i den faglige hovedrapporten. Det gis likevel noe bakgrunnsinformasjon når det gjelder utveksling mellom vannmasser og nærsøren rundt blåskjellene, og når det gjelder rekruttering og dødelighet.

### 5.1. Variable som beskriver blåskjellbestand

En gitt blåskjellbestand (totalt i et fjordbasseng eller pr. areal) er i modellen delt inn i et antall aldersklasser. Årets yngel utgjør en egen klasse, deretter følger årsklasser opp til en siste aldersklasse, som omfatter alle skjell eldre enn høyeste veldefinerte årsklasse. Det anses for tilstrekkelig å dele inn i ca. 10 aldersklasser totalt.

Bestanden kvantifiseres med følgende tilstandsvariable, hvor indeks  $i$  angir aldersklasse:

- $M_{t,i}$  = Samlet mengde organisk karbon, total mengde vev for aldersklasse  $i$ . For skjell med alder  $i > 1$  år inkluderer dette gytemateriale (egg). Denne størrelsen er et mål på den akkumulerte biomassen, og inngår i den totale massebalansen i eutrofimodellen.
- $M_{a,i}$  = Samlet mengde organisk karbon i vekst-aktivt vev for aldersklasse  $i$ , se mer om dette nedenfor.
- $N_i$  = Antall individer innenfor aldersklassen.

Forskjellen mellom  $M_{t,i}$  og  $M_{a,i}$  er for eldre skjell ( $i > 1$ ) rett og slett mengden gytemateriale. For yngel er  $M_{a,1}$  en nominell biomasse som styrer veksten. Den vil være litt større enn den akkumulerte biomassen  $M_{t,1}$ , fordi bunnslattede larver inngår i  $M_{a,i}$  med en startvekt pr. individ

$W_a > 0$ , gitt som en konstant, mens de inngår i  $M_{t,i}$  med startvekt 0. Se mer om det i avsnitt 5.2.2.

Selve skallmaterialet regnes ikke med i vekten, og inngår ikke i massebalansen i modellen, siden andelen av totalt C, N og P i skallet er forholdsvis lite. Ifølge data fra feltundersøkelsen av blåskjell i november 1988 ser dette ut til å kunne forsvarer: Tabell 5 på side 15 viser at av total mengde C, N og P er det henholdsvis ca. 80, 70 og 90% som finnes i bløtdelen.

Gjennomsnittsvekt som mengde karbon i bløtdel pr. individ innenfor hver aldersklasse kan til enhver tid beregnes som:

$$W_{a,i} = M_{a,i}/N_i = \text{mengde vekst-aktivt vev.}$$

$$W_{t,i} = M_{t,i}/N_i = \text{total bløtdel som inngår i massebalansen.}$$

Disse gjennomsnittsvektene brukes i modellen for filtrering, vekst etc.

## 5.2. Tidsutviklingen i blåskjellmodellen

Blåskjellmodellen er en dynamisk simuleringsmodell som innenfor hvert kalenderår oppdaterer tilstandsvariablene ved å integrere differensialligninger numerisk. Endring i blåskjellbestand og tilhørende biomasser over tid er bestemt av følgende prosesser:

1. Opptak av føde (ftoplankton, bakterier og evt. zooplankton), som gir vekst, produksjon av gytemateriale og fekalieproduksjon. Utskilte fekaliepartikler fordeles på det partikulære materialet på bunnen eller i vannmassene, og håndteres deretter av de generelle nedsynknings- og nedbrytnings-mekanismene i eutrofimodellen, de er beskrevet i den faglige hovedrapporten.
2. Respirasjon som gir remineralisering av organisk stoff som karbon, og utskilling av næringssalter. Det er antatt i modellen at C, N og P utskilles proporsjonalt med innholdet i blåskjellvevet ved det som kalles respirasjon i modellen. Det er nødvendig fordi C:N:P-forholdet i blåskjell antas konstant. Eventuell forbrenning av rene karbonforbindelser må betraktes som tatt inn i forholdet mellom filtrering og assimilering, med det selektive opptaket som ligger der.
3. Dødelighet, beskrevet svært enkelt, men antatt knyttet til beiting av sjøstjerner og andre organismer, isskuring og frost etc..
4. Gyting, i modellen beskrevet som overgang fra gytemateriale til zooplankton, og etterfølgende bunnslåing av larver som nye individer i årsklasse 0.

### 5.2.1. Tidsutviklingen for eldre skjell

Virkningen av disse prosessene for bestandene av eldre skjell, dvs, skjell som er mer enn ett år gamle, er oppsummert i følgende differensialligninger, hvor indeks  $i (>1)$  angir aldersklasse:

$$\frac{dM_{t,i}}{dt} = N_i (A_i - R_i - S_i) - M_{t,i} D_i \quad (38)$$

$$\frac{dM_{a,i}}{dt} = N_i \cdot f_a \cdot (A_i - R_i) - M_{a,i} D_i \quad \text{hvor } f_a = \begin{cases} 1 - E_{r,i} & \text{for } A_i > R_i \\ 1 & \text{for } A_i \leq R_i \end{cases} \quad (39)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = -N_i \cdot D_i \quad (40)$$

I disse ligningene er  $A_i$  assimilering,  $R_i$  er respirasjon, og  $S_i$  er materiale som angis ved gyting ("spawning"), alle gitt som mengde karbon pr. tidsenhet og individ.  $D_i$  er en relativ dødsrate med enhet (dag<sup>-1</sup>).  $E_{r,i}$  er andel av netto assimilert materiale som brukes til oppbygging av gytemateriale dersom assimilering er større enn respirasjon. Hvis respirasjonen er større enn assimileringen blir vektreduksjonen tatt ut som tap av aktivt vev. Selv om det antagelig også vil kunne foregå metabolisering av gytemateriale, antas at det vil være en siste-løsning for sultne skjell. Alle størrelsene er funksjoner av tid, bestemt av individvekt, temperatur og tid på året.

### 5.2.2. Tidsutviklingen for yngel, dvs. skjell bunnslått inneværende kalenderår.

For  $i=1$ , dvs. for yngel, foregår hverken gyting eller produksjon av gytemateriale. Det innebærer at det ikke er grunn til å definere en forskjell mellom total bløtdelsvekt  $M_t$  og aktivt vev  $M_a$  ut fra mengden gytemateriale. For yngel defineres derfor de to størrelsene litt annerledes.

$M_{t,1}$  er fortsatt et mål på samlet mengde organisk karbon, dvs. total mengde vev som inngår i den totale massebalansen. Her neglisjeres nå den vekten larvene har når de bunnslår, dvs. at all vektøkning skjer ved vekst etter bunnslåing. Dette forenkler modellen, fordi det ikke er nødvendig å trekke biomasse fra pelagiske komponenter (zooplankton) i forbindelse med bunnslåingen. Denne størrelsen kan da beregnes slik:

$$\frac{dM_{t,1}}{dt} = N_1 (A_1 - R_{t,1}) - M_{t,1} D_1 \quad (41)$$

her er

$A_1$  = assimilering av organisk karbon pr. individ, styrt av aktiv individvekt  $W_{a,1}$

$R_{t,1}$  = respirasjonsledd styrt av hhv.  $W_{t,1}$ ,

mens  $N_1$  og  $D_1$  er definert som for eldre klasser.

Størrelsen  $M_{a,1}$  er fortsatt et mål på total mengde vekstaktivt vev innen aldersklassen. Her tar vi hensyn til den vekt larvene har når de bunnslår, og ligningen for vekstaktiv biomasse blir derfor:

$$\frac{dM_{a,1}}{dt} = N_1 (A_1 - R_{a,1}) - M_{a,1} D_1 + n_1 W_0 \quad (42)$$

hvor

$n_1$  = antall larver som bunnslår pr. tidsenhet

$W_0$  = bløtdelsvekt ved bunnslåing, ca.  $10^{-6}$  g tørrvekt (kap. 4.2.)

$R_{a,1}$  = respirasjonsledd styrt av  $W_{a,1}$ .

Det fremgår av disse ligningene at vi i alminnelighet vil ha  $M_{a,1} > M_{t,1}$ . Forskjellen er å betrakte som den del av vekstaktiv blåskjellbiomasse som ennå ikke er trukket ut av pelagisk biomasse, men som i virkeligheten inngår i blåskjellbiomassen og bidrar til dens vekstevne.

Antall individer i yngelklassen utvikler seg ifølge ligningen:

$$\frac{dN_1}{dt} = -N_1 \cdot D_1 + n_1 \quad (43)$$

Inntil bunnslåingen begynner, vil alle de tre mengdemålene for yngel være = 0. Slik eutrofimodellen er bygd opp, vil bunnslåingen påvirke antall skjell i yngelklassen, men medfører ingen direkte økning i den totale vekten  $M_{t,1}$  som inngår i massebalansen, fordi larvene der antas å bunnslå med vekt = 0. All økning i blåskjellvekt  $M_{t,1}$  skjer ved vekst etter bunnslåing. Siden imidlertid filtrering og assimilering er en funksjon av vekt, og går mot null når vekten går mot null, ville det medføre at larvene aldri kom i gang med veksten dersom  $W_{t,1}$  ble brukt til å styre veksten. Modellen løser dette problemet ved å la veksten styres av  $W_{a,1}$  som er  $>0$  helt fra starten når bunnslåingen begynner, idet hver bunnslått larve gis en startvekt  $W_a = W_0$ . Mengden  $M_{a,1}$  inkluderer altså en biomasse som må antas å være aktiv som resultat av bunnslåingen, men som overføres litt forsinket til blåskjell-biomassen når en ser på massebalansen. Det betyr at de pelagiske komponentene blir litt for store i en periode, og spesielt zooplankton-delen, men erfaring med modellen viser at utslaget vil være nokså lite: Forskjellen mellom  $M_{a,1}$  og  $M_{t,1}$  blir raskt jevnet ut.

Det er forutsatt rikelig forekomst av larver, slik at dette ikke er noen begrensende faktor. Mengden av larver i vannet er derfor ikke tatt med i ligningen. Det betyr også en forenkling, fordi det ikke er nødvendig å ha noe mer enn en tidmessig kobling mellom gyting og bunnslåing.

### 5.2.3. Beregning av skall-lengde som funksjon av tid

Gjennomsnittlig lengde på skallene antas for eldre årsklasser ( $i > 1$ ) å være bestemt av to nedre grenser. For det første må lengden være minst så stor som vekten av aktivt vev tilsier. Siden lengden ikke kan minske i perioder med minskende vekt av vevet vil den også være begrenset nedad av tidligere verdi. Innenfor et kalenderår er derfor lengden gitt ved:

$$L(t)_i = \max(L(t_-)_i, L(W_{a,i}(t))) \quad (44)$$

hvor sammenhengen mellom lengde og vekt er:

$$L(W) = (W/W_{1cm})^{1/3} \quad (45)$$

I denne ligningen er  $W_{1cm}$  aktiv bløtdelsvekt ved lengde 1 cm, og  $L(t)$  er lengden rett før tidspunkt  $t$ . Ligningen brukes til å oppdatere  $L$  for hvert tidsskritt, og medfører at lengden hele tiden vil bestemmes av den største gjennomsnittsvekten som har vært oppnådd. Selv om vekten avtar pga. netto respirasjon, vil ikke skallet bli fysisk mindre.

For yngel må rekruttering med nye, mindre skjell tas i betraktnsing, og gjennomsnittslengden oppdateres i overenstemmelse med følgende differensial-ligning:

$$\frac{dL_1(t)}{dt} = \frac{\partial L(W)}{\partial W} \cdot \frac{d(\max_{\tau < t}[W_{a,1}(\tau)])}{dt} - \frac{n_1}{N_1} (L_1(t) - L_0) \quad (46)$$

hvor  $L_0$  er den skall-lengden som tilsvarer vekten ved bunnslåing.

### 5.3. Oppdatering av beskrivelsen ved hvert årsskifte

Ligningene ovenfor gjelder innenfor kalenderåret. Ved overgang til nytt år blir de tilstandsvariable  $M_{a,i}$ ,  $M_{t,i}$   $N_i$  oppdatert ved at:

Verdiene for nest siste årsklasse summeres inn i verdiene for den siste aldersklassen.

Verdiene for yngre klasser flyttes til neste årsklasse, dvs. fra indeks  $i$  til indeks  $i+1$ .

Verdiene for  $i=1$ , som skal gjelde årets yngel, nullstilles.

For  $L_i$  beregnes et veid snitt når de to øverste aldersklassene slås sammen, ellers behandles  $L_i$  parallelt til de andre variablene.

Fra starten på et nytt år og frem til bunnslåingen begynner vil det ikke finnes skjell i yngelklassen,  $i=1$ .

### 5.4. Beskrivelse av blåskjell-aktivitet

Nedenfor beskrives de forskjellige leddene i differensialligningene mer i detalj. Det er her stort sett underforstått at ligningene anvendes separat for hver årsklasse. Indeks  $i$  for årsklasse er derfor sløyfet unntatt der hvor det er nødvendig for sammenhengen. I modellen benyttes samlet filtrering summert over individer og årsklasser, slike summer er angitt ved indeks  $\Sigma$ .

#### 5.4.1. Filtrering av fødepartikler

##### 5.4.1.1. Beregning av effektiv fødekonsentrasjon

Blåskjell antas å kunne beite begge grupper av fytoplankton, og til en viss grad også bakterier og mikro-zooplankton. Som for mikrozooplankton er det lagt inn ulike koeffisienter for hvor tilgjengelig de forskjellige typer føde er. Konsentrasjonen av føde som organisk karbon beregnes som en vektet sum av konsentrasjonen av organisk karbon (pr.vannvolum) for alle disse komponentene. Hvis vi lar  $C_f$  betegne konsentrasjonen av tilgjengelig føde som mengde karbon pr. vannvolum gjelder at:

$$C_f = \sum_{i=1} e_{v,k} \cdot C_k \quad (47)$$

her er  $C_k$  = konsentrasjon ( $\mu\text{g C/l}$ ) av partikkeltyper eller føde-komponenter  $k$  (f.eks. bakterier, zooplankton og fytoplankton) og  $e_{v,k}$  er tilsvarende effektivitetskoeffisienter eller retensjonskoeffisienter ved filtrering av de ulike fødekomponentene.

Innholdet av N og P i føden summeres for seg, med bruk av de samme effektivitetskoeffisientene, men med fødekonsentrasjon gitt som N eller P ut fra sammensetningen av de forskjellig partikkeltypene

Effektivitetskoeffisientene er identisk med det som tidligere i denne rapporten ble kalt retensjonskoeffisienter. Filtrert mengde organisk materiale blir beregnet ved å multiplisere fødekonsentrasjonene ovenfor med pumpingen som vannvolum pr. tidsenhet. Dvs. at istedet for å beregne en klarinng som andel av pumpingen beregner vi en effektiv konsentrasjon som filtreringen virker på, hvor retensjonskoeffisientene inngår. Resultatet blir det samme.

Som det fremgår av kap. 4.3.1. kan med visse forbehold følgende retensjonskoeffisienter anvendes (gruppert etter økende partikelstørrelse):

<i>Bakterier</i>	0.2
<i>Fytoplankton</i>	1.0
<i>Mikrozooplankton</i>	0.2

For bakterier forutsettes at de hovedsakelig er av størrelse 0.3 - 0.7  $\mu$ .

For fytoplankton forutsettes at det ikke skjer noen frasortering eller redusert filtrering pga. toxiner eller lignende.

For mikrozooplankton er det ene kvantitative resultatet vi har for ciliater skjønnsmessig redusert med 50%, siden andre deler av zooplanktonet, f.eks. krepsdyr, må antas å unnslippe.

#### 5.4.1.2. Pumping som funksjon av individstørrelse og temperatur.

Modellen tar utgangspunkt i maksimal pumping under gunstige forhold, dvs. ved optimal temperatur, ved stadig tilgang på nytt vann og med fødekoncentrasjon som gir maksimal filtreringseffektivitet. På basis av den analysen av data fra litteraturen som ble presentert i avsnitt 4.3.2. side 28 og utover, er det i modellen valgt å beskrive maksimal pumping  $V$  ved å multiplisere en funksjon av temperaturen  $T$  med en funksjon av aktiv bløtdelsvekt  $W_a$ . Vektfunksjonen er stykkevis kontinuerlig, med brå overgang mellom ulike former for størrelsesebegrensning:

$$V(W_a, T) = V_c \cdot k_v(T) \cdot \begin{cases} (W_a/W_c)^{q_1} & \text{for } W_a \leq W_c \\ (W_a/W_c)^{q_2} & \text{for } W_c \leq W_a \leq W_m \\ (W_m/W_c)^{q_2} & \text{for } W_a \geq W_m \end{cases} \quad (48)$$

Egentlig må det selvsagt være en mer gradvis overgang, spesielt i en modell som skal midle over et større område, og beregne et slags statistisk forløp over tid, men data indikerer en forholdsvis brå overgang. Tallverdiene i ligningen er som et utgangspunkt satt slik:

$$\begin{aligned} q_1 &= 1.0 \\ q_2 &= 2/3 \\ W_c &= 0.007 \text{ (g tørrstoff i aktiv bløtdel)} \\ V_c &= 0.2 \text{ l/h = filtrering ved } W = W_c \\ W_m &= 0.35 \text{ (g tørrstoff i aktiv bløtdel)} \end{aligned}$$

Dette er basert på kurve A i figur 8, og er valgt siden denne ligningen bygger på det største datasettet. Parameterverdiene gir en maksimal konstant filtreringshastighet på ca. 2.7 l/h for individer med bløtdelsvekt  $>0.35$  g tørrstoff. Det må understrekkes at eksistensen av en slik øvre grense bare kan antydes helt tentativt, og ikke fastslås ut fra datamaterialet.

Siden tilgjengelige data ikke viser noen klar variasjon i filtrering med temperatur unntatt ved svært lave temperaturer, er det valgt å legge temperaturavhengighet inn som en reduksjonsfaktor på filtreringen etter følgende faste sammenheng:

$$k_v(T) = \begin{cases} e^{-0.3/(T+1)} & T > -1^\circ C \\ 0 & T \leq -1^\circ C \end{cases} \quad (49)$$

For temperaturer over 3°C er faktoren >0.9 og den går raskt mot 1.0 for T>10°C. En stor reduksjon opptrer bare ved temperaturer under 0°C. Det er valgt å ikke legge inn noen reduksjon for høye temperaturer. Det finnes indikasjoner på slik reduksjon ved T=25°C, men dette er ikke vesentlig i et miljø hvor temperaturen sjeldent overstiger 20°C. Det som dominerer er altså sammenhengen med individvekt.

Maksimal filtrering som partikkelmengde pr. individ pr. tidsenhet kan beskrives generelt med ligningen

$$f_x(W, T) = X_f \cdot V(W, T) \quad (50)$$

hvor  $X_f$  står for C, N eller P, dvs. som tilgjengelig mengde karbon, nitrogen eller fosfor pr. vannvolum.

#### 5.4.1.3. Pumping som funksjon av føde-konsentrasjon i vannet.

Det synes ikke å være grunnlag i foreliggende data til å modellere noen nedgang i pumpingen høye partikkkelkonsentrasjonen innenfor det konsentrasjonsintervall vi kan regne med i et system som indre Oslofjord.

Derimot bør en ha med at pumpingen kan stoppe opp ved lave fødekonsentrasjoner. Som nevnt tidligere må den faktiske filtreringen være begrenset av den tilgangen blåskjellet har på "nytt" vann. Hvis vannet er stillestående eller skiftes langsomt ut, vil blåskjellene i stor grad resirkulere vann som er filtrert før, og derfor ikke ha tilgang til den konsentrasjonen som finnes i nytt vann. I et akvarium med omrøring vil det være innstrømmende vann som må betraktes som nytt, i eutrofimodellen vann fra hovedvannmassene i fjorden. Ifølge observasjoner kan det forekomme reduksjonsfaktorer på 0.5-0.9 rundt blåskjellene (kap 4.3.3.).

Dersom det er lite tilgang på nytt vann, vil blåskjellene redusere konsentrasjonen av fødepartikler ved sin filtrering. Tilgjengelige data tyder på at blåskjellene grovt sett pumper nokså konstant ned til forholdsvis lave konsentrasjoner (10-15 µg C/l), og ikke pumper i det hele tatt under denne grensen. I et system hvor det er en viss begrenset tilgang på nytt vann pr. blåskjell, vil det ut fra en slik antagelse finnes et konsentrasjonintervall for innkommende vann hvor blåskjell ved å pumpe for fullt vil bringe konsentrasjonen under terskel-nivå, mens full stans i pumpingen vil gi konsentrasjoner over terskelen. Det vil si at begge disse to tilstandene er ustabile. I så fall er det rimelig å anta at pumpingen iallfall over tid innstiller seg på et redusert nivå, slik at konsentrasjonen pendler rundt terskelkonsentrasjonen. Vi må da tenke oss at blåskjellet bare pumper i perioder, hvis det dreier seg om en blåskjellbestand i et større system kan vi anta at en varierende andel  $p$  pumper på et visst tidspunkt.

Dersom maksimal pumping er stor i forhold til tilgjengelig mengde nytt vann pr. tidsenhet, vil filtreringen gi en merkbar reduksjon i fødekonsentrasjon. Hvis en skjematiske tenker seg at en gitt blåskjellpopulasjon tilsammen pumper en vannstrøm  $V_\Sigma$  inn og ut av et velblandet vannvolum som fornyes med en gjennomstrømning  $V_{lim}$ , vil konsentrasjonen i det vannet blåskjellet tar inn være redusert i forhold til innstrømmende vann med en faktor

$$E_v = \frac{V_{lim}}{V_{lim} + V_\Sigma} \leq 1 \quad (51)$$

Som påpekt i litteraturstudiet foran vil filtreringen opphøre ved svært lave føde-konsentrasjoner. Mengden karbon velges som relevant mål på partikkelmengden i denne forbindelsen, men bakterier regnes da ikke med, slik at den styrende variabelen blir

$$C_{f(p)} = C_f - e_{V,bact} C_{bact} \quad (52)$$

hvor  $e_{V,bact}$  og  $C_{bact}$  er retensjonskoeffisient og konsentrasjon av bakterier, indeks ( $p$ ) står for partikulær andel. Det antas nå at pumpingen vil opphøre helt ved partikulær føde-konsentrasjoner under en viss grense  $C_{f,min}$ , hvor det nå er valgt å angi partikkelmengden som karbon. Hvis konsentrasjonen i innstrømmende vann  $C_{f(p)} \leq C_{f,min}$  selv uten filtrering, vil pumpingen være helt skrudd av, og filtreringen av karbon  $F_C = 0$ .

Maksimal pumping kan bare foregå dersom den tilgjengelige fødekonsentrasjonen rundt blå-skjellene  $C_{f(p)} E_V \geq C_{f,min}$  hvor konsentrasjonen i "nytt" vann er  $C_f$ , dvs. at  $C_{f(p)} \geq C_{f,min}/E_V$ . Isåfall vil totalt filtrert biomasse som mengde karbon pr. tidsenhet, inkludert bakterier, være gitt ved:

$$F_c = (E_v C_f) \cdot V_\Sigma \quad (53)$$

For mellomtilfeller, dvs. hvis  $C_{f,min} < C_{f(p)} < C_{f,min}/E_V$  med  $E_V$  gitt av ligning (51), kan full pumping ikke lenger opprettholdes, fordi det ville bringe konsentrasjonen så langt ned at pumpingen istedet skulle opphøre. Det da naturlig å tenke seg at konsentrasjonen rundt blå-skjellene bringes ned til kritiske verdi, og at pumpingen på individnivå kobles inn og ut omtrent som for en termostat når konsentrasjonen varierer rundt denne verdien. Hvis dette skjer ukorrelert for hvert individ i en bestand på mange individer, vil resultatet bli at samlet pumping og filtrering over tid justeres slik at konsentrasjonen holder seg rundt grensen. Det kan tas inn i ligning (53) som en reduksjonsfaktor  $p_v$  som kan tolkes som en statistisk sannsynlighet for at et tilfeldig valgt skjell skal pumpe på et tilfeldig valgt tidspunkt. Vi antar at vi har en modifisert reduksjonsfaktor  $E_v^*$  for konsentrasjon:

$$E_v^* = \frac{V_{lim}}{V_{lim} + p_v V_\Sigma} \quad (54)$$

som kan fastsettes ut fra kriteriet:

$$E_v^* \cdot C_{f(p)} = C_{f,min} \quad (55)$$

Ved å kombinere (54) og (55) finnes  $p_v$  som

$$p_v = \frac{V_{lim} \cdot (C_{f(p)} - C_{f,min})}{V_\Sigma C_{f,min}} \quad (56)$$

og den totale filtreringen av organisk stoff er nå gitt ved:

$$F_c = (E_v^* C_f) \cdot p_v V \quad (57)$$

Generelt kan vi oppsummere alle de tre tilfellene ved å bruke ligningene (54) og (57) hvor  $p_V$  er gitt ved:

$$p_V = \begin{cases} 1 & \text{for } C_{f,\min} (1 + V_\Sigma / V_{\lim}) \leq C_{f(p)} \\ \frac{V_{\lim} (C_{f(p)} - C_{f,\min})}{V_\Sigma C_{f,\min}} & \text{for } C_{f,\min} \leq C_{f(p)} < C_{f,\min} (1 + V_\Sigma / V_{\lim}) \\ 0 & \text{for } C_{f(p)} < C_{f,\min} \end{cases} \quad (58)$$

Denne løsningen gir alltid nedsatt total filtrering med avtagende grad av pumping, slik den bør gjøre. Ut fra ligning (58) er det klart at vi alltid har  $p_V \leq 1$ , og ligning (51) og (54) gir

$$E_v^* p_V = \frac{V_{\lim}}{V_\Sigma + (V_{\lim} / p_V)} \leq E_v \quad \text{minskende mot 0 når } p_V \rightarrow 0 \quad (59)$$

Ved utledningen av  $p_V$  har vi sett bort fra at det må foregå en viss pumping av hensyn til oksygentilførselen. Denne pumpingen vil være lav, og bør trygt kunne neglisjeres.

#### 5.4.2. Assimilering, fekalieproduksjon og ekskresjon

En viss andel av det som filtreres blir assimilert i blåskjellet som biomasse, mens resten blir skilt ut som pseudofeces, feces, oppløst organisk stoff eller næringssalter. Ved lave fødekoncentrasjoner kan assimileringen være begrenset av hvor mye materiale blåskjellet greier å filtrere og hvor stor andel av dette som maksimalt kan assimileres ved fordøyelsen. De restene som blir igjen skiller ut som feces. Ved høye fødekoncentrasjoner vil det filtreres mye mer enn hva som kan utnyttes, og da vil endel av det filtrerte materialet bli utskilt som *pseudofeces* uten å passere fordøyelses-systemet, som beskrevet i avsnitt 4.3.4..

Å lage en modell for produksjon av pseudofeces og feces hver for seg, med seleksjon av partikler, vil kreve flere tilstandsvariable og kompliserte uttrykk med flere modell-parametre. For stoffomsetningen i fjorden skulle det ikke spille noen rolle om organisk stoff skiller ut som feces eller pseudofeces, bortsett fra at det første kanskje er noe mer fordøyd. Det satses derfor på å betrakte pseudofeces og feces under ett. I modellen setter vi derfor forenklet

$$U_C = F_C - A_C \quad (60)$$

der  $U_C$  er feces +pseudofeces +annen ekskresjon av organisk materiale, og  $A_C$  er assimilering (absorbsjon) av organisk stoff, begge deler som organisk karbon. Utskilling av N og P beregnes tilsvarende. I modellen vil altså økende grad av pseudofeces-produksjon med økende føde-konsentrasjon fremtre som redusert forhold mellom assimilering  $A_C$  og filtrert føde  $F_C$ , fordi  $A_C$  når en indre begrensning, mens  $F_C$  fortsetter å øke.

Den indre begrensningen på assimileringen, eller maksimal vekstevne  $A_{\max}$  er uttrykt gjennom å innføre begrepet tilstrekkelig fødekoncentrasjon  $C_{opt}$ , som er den fødekoncentrasjon som kreves for å gi optimal vekst ved maksimal pumping. Dette tilsvarer omtrent det som foran ble kalt  $Q_u$ , bortsett fra at eventuelle endringer i fordøyelsesgrad med fødetilgang nå er inkludert.  $C_{opt}$  er altså den føde-konsentrasjon hvor en ytterligere økning ikke vil gi økt produksjon.

I begrepet tilstrekkelig fødekonsentrasjon ligger at maksimal assimilering er gitt ved

$$A_{\max} = E_{a,C} \cdot C_{opt} \cdot V(W, T) \quad (61)$$

Her er  $C_{opt}V$  den *effektive* partikkelstrømmen inn til filteret ved denne konsentrasjonen (korrigert for retensjon av ulike typer partikler) og  $E_{a,C}$  assimilasjonseffektiviteten for det karbon som blir tatt inn i fordøyelseskanalen. Både  $E_{a,C}$  og  $C_{opt}$  er i den nåværende modellversjonen satt konstante, uavhengig av temperatur, og også uavhengig av individvekt. Det ble foran funnet indikasjoner på en viss økning i  $Q_u$  med individstørrelse, og vi setter i overenstemmelse med dette:

$$C_{opt} = C_{opt,1} W^\lambda ; \quad \lambda = 0.15 \quad (62)$$

For skjell større enn  $W_c$  opp til  $W_m$  (avsnitt 5.4.1.2.) vil det bety at  $A_{\max}$  øker med  $W^{0.85}$ .

Assimileringen er dels begrenset av den maksimale vekstevnen  $A_{\max}$  hos blåskjellene ved optimal fødetilgang, men kan være ytterligere begrenset av tilgangen på føde. Fødebegrensningen uttrykkes først og fremst i forhold til mengden av karbon, som er den gjennomgående biomasseenheten i modellen. Blåskjell er modellert med et fiksert C:N:P-forhold, og assimilering av karbon vil derfor medføre assimilering av N og P i et bestemt forhold, og det må også hentes fra føden. I eutrofimodellen har fytoplankton dynamisk variable C:N:P-forhold, og zooplankton og bakterier kan ha andre C:N:P-forhold enn blåskjell. Det er derfor nødvendig å skille mellom C, N og P når det gjelder opptak fra føden.

Siden blåskjell kan ha ulik assimilasjonsgrad for ulike næringsemner, er det lagt inn i modellformuleringen ulike øvre grenser for assimilasjonseffektivitet, selv om det ut fra avsnitt 4.3.7. kan se ut som erfaringsverdier for C, N og P er omtrent like. En må her ta i betraktning at erfaringsverdiene ikke nødvendigvis sier noe om øvre grenser. For karbon brukes samme  $E_{a,C}$  assimilasjonseffektivitet som i ligning (61), mens  $E_{a,N}$  og  $E_{a,P}$  brukes for maksimal assimileringseffektivitet for N og P. Det er valgt å bruke en enkel minimumsfaktormodell for assimilert mengde karbon pr. tidsenhet, selv om en jevn overgang kanskje ville vært mer riktig. Modellen for assimilasjon kan da uttrykkes slik:

$$A_C = \min \left( E_{a,C} F_C, \quad E_{a,N} \frac{F_N}{q_N}, \quad E_{a,P} \frac{F_P}{q_P}, \quad A_{\max} \right) \quad (63)$$

De tre første leddene er begrensning på hvor stor andel av den filtrerte føden skjellene greier å assimilere dersom fødetilgangen er begrensende. Her er  $F_C$ ,  $F_N$  og  $F_P$  filtrert mengde partikulært organisk C, N og P pr. individ, som funksjon av vekt og ytre forhold, og Koeffisientene  $q_N$  og  $q_P$  er her N:C og P:C-forhold i blåskjell, spesifisert som konstanter. Total assimilering av karbon begrenses altså av det stoffet det er minst av i forhold til opptaksevne og behov. Det andre og tredje ledet viser hvilken begrensning tilgangen på N og P kan legge på assimileringen av C.

Modellen åpner for å gi blåskjellene evne til å kunne kompensere for skjevt N:C eller P:C-forhold i føden ved å assimilere mer av den komponenten som det er lite av, ved at det kan legges inn ulike grenser for maksimal assimilasjonseffektivitet. Ved bruk av modellen for indre Oslofjord er brukt følgende verdier:  $E_{a,C}=0.5$ ,  $E_{a,N}=1.0$  og  $E_{a,P}=1.0$ , dvs. at blåskjellet antas å ha en evne til å ta opp en forholdsvis større andel av filtrert N og P, helt opp til omtrent 100%, dersom det er N- og P-fattig føde i forhold til blåskjellets behov.

Assimilering av nitrogen og fosfor er gitt direkte som:

$$\begin{aligned} A_N &= q_{N,m} A_C \\ A_P &= q_{P,m} A_C \end{aligned} \quad (64)$$

dvs. at det assimileres C, N og P proporsjonalt i forhold til innholdet i blåskjell. Tilsvarende vil tap av biomasse i modellen ved dødelighet, gyting og respirasjon også gi et tap av N og P proporsjonalt med innholdet i blåskjell. Det følger av at det er antatt et fast C:N:P-forhold for blåskjell.

Den assimilerte mengden av C, N og P fordeles på vekst av aktivt bløtdelsvev og på oppbygging av gytemateriale, som beskrevet i neste avsnitt. Det som filtreres men ikke assimileres, blir skilt ut som fekaliepartikler sammen med alt silikat som filtereres. Utskillingen av materiale  $U_X$  hvor X står for stoffene C, N og P, beregnes som et rent restledd  $F_X - A_X$  mellom  $F_X$  gitt av ligning (57) og tilsvarende, og  $A_X$  som beskrevet ovenfor. Det vil si at C:N:P-forholdet i det materialet som skilles ut også kan variere dynamisk. I tillegg kommer silikat som inngår i fytoplankton-modellen, og hvor alt som filtreres skilles ut igjen.

Utskilte fekaliepartiklene vil antagelig i stor grad akkumuleres i sedimentert fraksjon på bunnen, men noe kan vel også bli suspendert i vannfasen. I den forbindelse må en ta i betraktnsing at utskilt materiale egentlig omfatter både partikulære og løste forbindelser. I overflatelagene i en fjord hvor det stort sett alltid er nok oksygen, spiller det ikke så stor rolle hvordan utskilt materiale fordeles i den videre omsetningen i fjord-modellen.

#### 5.4.3. Reproduksjon og gyting for kjønnsmodne skjell (alder >1 år)

Størrelsene  $A_C$ ,  $A_N$  og  $A_P$  fra forrige avsnitt er assimilering av C, N og P pr. individ. For kjønnsmodne skjell, som er mer enn ett år gamle, blir det assimilerte materialet fordelt på oppbygging av aktivt vev, altså generell størrelsesvekst, og oppbygging av gytemateriale. På bakgrunn av avsnitt 4.4. antas at den blivende tilveksten for større skjell etterhvert stagnerer, og at de istedet går over til å produsere gytemateriale. Det er uttrykt ved å la koeffisienten  $E_r$ , som uttrykker den relative andel av assimilert materiale som avsettes til gytemateriale ("effektivitet for reproduksjon") bestemmes dynamisk for hver årsklasse som funksjon av gjennomsnittlig individvekt (bløtdel aktivt vev) opp til en øvre grense, etter følgende funksjon:

$$E_r = E_{r,\max} \cdot \min \left[ 1, \left( \frac{W_a}{W_r} \right)^\gamma \right] \quad (65)$$

Modellkonstanter er  $E_{r,\max}$  = øvre grense for denne andelen, og  $W_r$  = tørrstoffvekt for aktivt vev hvor denne grensen nås. Eksponenten  $\gamma$  velges empirisk/skjønnsmessig, men en verdi på 1/3 antydes av analysen i avsnitt 4.4. Denne andelen brukes både for C, N og P, dvs. det antas samme C:N:P-forhold i aktivt vev og gytemateriale. Med  $\gamma > 0$  innebærer ligningen at en økende andel avsettes til gytemateriale ved økende individvekt. Dersom  $E_{r,\max}$  settes = 1 vil skjell asymptotisk gå mot en tilstand hvor de i snitt ikke vokser i det hele tatt, men bare produserer gytemateriale. Det kan også skje ved lavere verdier, avhengig av gjennomsnittlig respirasjon. Det er ikke lagt inn noen direkte sammenheng med alder, muligens burde det også vært trukket inn.

Som differensialligningene viser, vil  $E_r > 0$  medføre at  $M_t$  øker mer enn  $M_a$  sålenge det ikke foregår gyting, dvs. det akkumuleres gytemateriale.

Gyting er i modellen styrt av temperatur og av mengde gytemateriale, og foregår i alle aldersklasser unntatt yngel. Noe gyting kan komme igang når temperaturen overstiger 7°C, og kan antas å gå omtrent for fullt ved 10°C. Gyting  $S$  som avgitt mengde karbon pr. individ og tidsenhet modelleres rent skjønnsmessig ved følgende uttrykk:

$$S = \begin{cases} 0 & \text{for } T \leq 7 \\ \frac{W_t - W_a}{\tau_s} \cdot \frac{T-7}{T-6} & \text{for } T > 7 \end{cases} \quad (66)$$

hvor  $\tau_s$  er en 1.ordens tidskonstant for avgivelse av den mengden gytemateriale  $W_t - W_a$  som er igjen. Gytingen øker først lineært med temperatur  $T > 7^\circ\text{C}$ , og når 75% av maksimum ved  $T=10^\circ\text{C}$ .

Gytingen er representert i modellen som avgivelse av gytemateriale fra blåskjell til vannfasen, det vil si som et tilskudd til den generelle zooplanktonkomponenten. Det er gjort ut fra en tankegang om at eggene blir til larver som beiter på fytoplankton på linje med annet zooplankton. Den forenklede måten å gjøre det på betyr at en får med tilskuddet til beitepresset fra blåskjell-larvene uten å komplisere modellen.

Dersom en skulle få frem sammenhengen mellom gyting og bunnslåing på en riktig måte, burde kanskje blåskjell-larver vært en egen komponent i vannmassene, som ble dannet ved gyting og som senere regulerte bunnslåingen. Dette har bare betydning dersom larvemengden er begrensende for bunnslåingen. Iden nåværende utgaven av modellen er det regnet med at det alltid er overflod av larver, og at det er tilgjengelige arealer som begrenser bunnslåingen.

Muligens burde en legge inn et ekstra respirasjonsledd på avgitt gytemateriale for å ta hensyn til tap ved beiting på egg. Uten dette er det mulig at overgang fra egg til beitende larver blir alt for effektiv, slik at zooplankton gir for stort beitepress på fytoplankton. Et slikt ledd kompliserer ikke modellen mye, det kan legges inn som økt respirasjon knyttet til gyting, men en bør helst ha et visst datagrunnlag for å gjøre det.

Både for blåskjell og zooplankton er det bare karbon som modelleres direkte, mens N og P beregnes som en fiksert mengde pr. mengde C. For å ivareta massebalanse for N og P ved gytingen er det nødvendig å ta hensyn til eventuell forskjell i C:N:P-forhold mellom blåskjell og zooplankton. I den foreliggende modellversjonen er det gjort ved å la avviket justeres gjennom avgivelse eller opptak av fritt ammonium eller fosfat i vannfasen. Hvis gytematerialet inneholder mer N eller P enn i zooplankton blir overskuddet avgitt til vannet, inneholder det for lite blir det som mangler tatt opp fra vannet. Det presiseres at dette er et rent beregningsmessig tiltak som henger sammen med den forenklede måten å behandle blåskjell-larver som en del av zooplankton generelt, og ikke er ment å gjengi virkelige prosesser. Hensikten er bare å ivareta massebalanse for N og P.

#### 5.4.4. Rekruttering og vekst hos yngel

Rekruttering ved bunnslåing av nye larver foregår i modellen over et tidsrom på 2 måneder, med start ca. 30 dager etter at gytingen begynte i inneværende år, dvs. etter at temperaturen første gang nådde opp i tilstrekkelig temperatur. Antall larver  $n$  som bunnslår pr. tidsenhet i denne perioden er gitt ved følgende funksjon:

$$n = \frac{B_{\max}}{B_0 T_b} \cdot \frac{B_{\max}}{B_{\max} + B_{\Sigma}} \quad (67)$$

Her er:

- $B_{\max}$  = Maksimalt bunnareal som er egnet for blåskjell. Denne verdien settes (for hvert lag og hvert basseng) ut fra brukergitte spesifikasjoner i starten av simuleringen.
- $B_0$  = Bunnareal som opptas pr. skjell ved bunnslåing. Dette beregnes i modellen ut fra antatt størrelse ved bunnslåing. Denne antagelsen er bygd inn i modellen, og kan ikke endres av bruker.
- $B_{\Sigma}$  = Samlet bunnareal som er belagt av den totale blåskjellpopulasjonen. Det beregnes ved å summere areal pr. individ over alle aldersklasser, ut fra antall individer og gjennomsnittlig skjell-lengde, og med de proporsjoner som er gitt på side 22.
- $T_b$  = tidskonstant for oppfylling av ledig areal. Denne verdien er i utgangspunktet satt til 30 dager, og kan endres av bruker.

Ligningen ovenfor er satt opp på et rent pragmatisk grunnlag, ut fra kvalitative vurderinger. De koeffisientene som inngår, må mest ses som justeringshjelpe middler for å få rimelig omfang på bunnslåingen, selv om de i formuleringen er gitt en reell betydning.

Den første faktoren er satt opp slik at rekruttering på en flate uten noen blåskjell fra før i begynnelsen ville fylle opp en andel  $1/T_b$  av arealet pr. tidsenhet.

Den andre faktoren gir en reduksjon i bunnslåingen dersom mye av tilgjengelig (egnet) areal er opptatt av skjell fra før, men bunnslåingen stopper ikke selv om arealet rent matematisk er fylt opp av skjell. Det antas at en slik myk arealbegrensning kan være realistisk, i allfall har det vist seg at det gir et rimelig forløp.

#### 5.4.5. Respirasjon

Blåskjellenes respirasjon er først og fremst en funksjon av størrelse, temperatur og næringsopptak, som beskrevet foran i kap. 4.5. I eutrofimodellen har vi valgt å beskrive total respirasjon, uttrykt som mengde respirert karbon pr. individ og tidsenhet, som en sum av en sult- eller vedlikeholdsrespirasjon ( $R_m$ ) og et ledd knyttet til syntese av nytt vev ( $R_G$ ). Leddet  $R_A$  som ble innført i kap. 4.5. knyttet til assimilering av føde burde egentlig vært med, men i modellen slik den ser ut i første versjon, antas den å være håndtert som reduksjon i assimileringseffektiviteten.

Sultrespirasjonen er bare avhengig av temperatur og individ-vekt:

$$R_m(T, W) = r_{m,15} \cdot \exp(k_{T,r} \cdot (T - 15^\circ C)) \cdot \begin{cases} (W/W_c)^{b_1} & \text{for } W_r \leq W_c \\ (W/W_c)^{b_2} & \text{for } W_r \geq W_c \end{cases} \quad (68)$$

Den siste vekt-avhengige faktoren er en stykkevis log-log-lineær sammenheng med vekt, på samme måte som for pumpingen. På basis av litteraturstudiet er det valgt å bruke samme verdi på  $W_c$  som der, nemlig 0.007g bløtdel tørrstoff, og med omtrent samme eksponenter:

$$b_1 = 1.0$$

$$b_2 = 0.7$$

Tilgjengelige data antyder ikke at respirasjonen har noen øvre grense på samme måte som filtreringen, og dette er derfor ikke inkludert i modellen. Hvis en ser generelt på skjell med

$W > W_c$  vil dette føre til at respirasjonen i snitt varierer mer med vekt enn pumpingen, som funnet i noen undersøkelser. Til å styre respirasjonen brukes den vekten respirasjonen virker på, det vil si den vekten som biomasse til respirasjon hentes fra. For eldre skjell er det den aktive bløtdelsvekten  $W_a$  som regulerer respirasjonen (se avsnitt 5.1. og 5.2.2.) og mengden gytemateriale påvirker altså ikke respirasjonen. For yngel, hvor  $W_a$  og  $W_t$  har litt ulike definisjoner, beregnes respirasjon på begge størrelsene.

Koeffisient for temperaturavhengighet henter vi fra ligning (35) på side 54:  $k_{T,r} = 0.065 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ .

Verdi på  $r_{m,15}$  settes ved å gå ut fra en verdi  $R_{T=15^\circ\text{C}} = 0.25 \text{ ml O}_2/\text{h}$  for  $W = 1\text{g}$  bløtdel tørrstoff, altså litt lavere enn ifølge ligning (35). Omregning til  $0.007\text{g}$  bløtdel tørrstoff ved hjelp av ligning (68) gir  $r_{m,15} = 0.0086 \text{ ml O}_2/\text{h}$ . I modellen regnes dette om til mengde respirert karbon.

Oksygenforbruk kan omregnes til energienheter ved den generelt anvendte faktoren  $-450 \text{ kJ/mol O}_2$  (Widdows & Hawkins, 1989). (I deres undersøkelse var tilsvarende faktor  $-455$  og ikke signifikant forskjellig fra den generelt aksepterte). Ved omregning til vektenhet av oksygen gir dette  $450/32 = 14.06 \text{ kJ/g O}_2$ . I en undersøkelse av 19 ulike ferskvannsarter fant Salonen et al. (1976) et forhold mellom energi ved forbrenning og organisk karboninnhold i området  $43.2 - 48.8 \text{ kJ/gC}$ , i gjennomsnitt  $45.8 \text{ kJ/gC}$ . Ved å kombinere disse to estimatene fås følgende forhold mellom oksygen og organisk karbon ved oksisk respirasjon (forbrenning):

$$k = \frac{45.8}{14.06} \cdot \frac{1}{1.429} = 2.28 \frac{\text{ml O}_2}{\text{mg orgC}}$$

Slik at vi har:

$$r_{m,15} = 0.0038 \text{ mgC/h} = 0.091 \text{ mgC/dag.}$$

Siden et individ med  $W_c = 7\text{mg}$  inneholder omrent  $3.2\text{mg}$  karbon, gir det en spesifikk respirasjon på  $0.028 \text{ dag}^{-1}$ . For et individ på  $1\text{g}$  bløtdel tørrstoff, og  $450 \text{ mgC}$ , blir spesifikk rate for sultrespirasjon  $0.007 \text{ dag}^{-1}$ .

Respirasjonen vil motvirke økning i blåskjellvekt, og i perioder med lite føde kan individvekten til og med synke. Hvis sultrespirasjonen er større enn assimileringen vil det ikke bli noe tillegg i respirasjon knyttet til vekst, dvs.  $R_G = 0$ . Det antas da i modellen at vektredusjonen innvirker på den aktive vevsvekten, og lar gytematerialet være urørt.

Hvis assimileringen  $A$  er større enn sultrespirasjonen, vil netto vekst fordeles proporsjonalt på aktivt vev og gytemateriale ut fra fordelingskoeffisienten  $E$ , fra forrige avsnitt, men det beregnes da et respirasjonstap ut over sultrespirasjon. Tapet er satt som en konstant andel av den mengde assimilert karbon som går til oppbygging av nytt vev, uten å skille mellom produksjon av gytemateriale og annet vev. Vi har da:

$$R_G = r_G \cdot (A - R_G - R_m) \tag{69}$$

som også kan skrives:

$$R_G = (A - R_m) \cdot r_G / (1 + r_G) \tag{70}$$

Den totale respirasjonen blir:

$$R = R_m + R_G = \begin{cases} R_m & A \leq R_m \\ \frac{Ar_G + R_m}{1+r_G} & A > R_m \end{cases} \quad (71)$$

Ut fra litteraturstudiet foran kan det være rimelig å sette  $r_A=0.18$ . I første omgang settes den som en konstant uavhengig av individ-vekt og temperatur.

#### 5.4.6. Dødelighet

Blåskjelldødeligheten er modellert rent pragmatisk som en funksjon med koeffisienter som må justeres ved utprøving i modellen slik at den gir en rimelig alderssammensetning. For å gi tilstrekkelige frihetsgrader til å prøve ut alternativer er funksjonen satt sammen av flere bidrag som kan justeres uavhengig av hverandre.

Dødelighetsfunksjonen er bare en helt grov modellering som hverken tar hensyn til miljøfaktorer som temperatur og isskuring, eller sammenheng med bestand av f.eks. sjøstjerner som spiser blåskjell. Målet er bare å få en noenlunde rimelig alderssammensetning over tid, slik at blåskjellbestanden blir noenlunde realistisk sammensatt, ikke å modellere bestemte prosesser eller beskrive konkrete observerte tidsforløp hvor det kan opptre store svingninger med perioder på flere år.

Dødelighet beskrives som en spesifikk rate med enhet  $\text{år}^{-1}$ , separat for hver årsklasse. Total dødelighet for aldersklasse  $i$  er en sum av tre bidrag, men det er også lagt inn en nedre grense på dødeligheten i hver årsklasse knyttet til størrelsesvekst:

$$D_i = \max\left(\frac{2}{L_i} \cdot \frac{dL_i}{dt}, \sum_{k=1}^3 D_{k,i}\right) \quad (72)$$

Det første alternativet her uttrykker virkningen av individuell størrelsesvekst innen hver klasse separat, og er antatt knyttet til vekst i tette matter av omtrent like store individer, hvor antallet det er plass til er omvendt proporsjonalt med arealet pr. individ ( $\propto L^2$ ), se side 22. Dette setter en nedre grense for dødeligheten. For yngel vil denne begrensningen antagelig dominere. Det kunne kanskje vært aktuelt med en justerbar koeffisient i dette leddet, slik at en kunne ta hensyn til hvor stor andel av den totale populasjonen som er begrenset av dette ut fra forholdene på voksestedet, men det er ikke gjort her.

For de eldre klassene, hvor relativ størrelsesvekst er mindre, kan det andre alternativet bli bestemmende. Dødeligheten er her satt sammen av tre ledd. Det første leddet er en generell overdødelighet som følge av "overbefolkning" av blåskjell i forhold til egnert areal ut fra de samme arealmålene som brukt i rekrutteringsligningen. Plasskravet pr. skjell beregnes ut fra lengde etter de proporsjoner som er beskrevet på side 22, og dødeligheten er gitt ved:

$$D_{1,i} = DR_i \cdot \max\left(0, \frac{B_\Sigma}{B_{\max}} - 1\right) \quad (73)$$

Størrelsene  $B_\Sigma$  og  $B_{\max}$  angir henholdsvis plasskrav og tilgjengelig areal, og er definert foran i kap. 5.4.4. Dette leddet gir samme bidrag til relativ dødelighet for alle aldersklasser.

Det andre leddet er valgte konstante verdier, men med differensiering mellom yngel og eldre skjell. Dette leddet er bare lagt inn som en mulighet for *ad hoc* justering, uten noen nærmere begrunnelse, bortsett fra at det kanskje kan være rimelig å operere med en annen dødelighet pga. predasjon for yngel enn for eldre skjell:

$$D_{2,i} = \begin{cases} DR_2 & \text{for } i = 1 \text{ (yngel)} \\ DR_3 & \text{for } i > 1 \end{cases} \quad (74)$$

Det siste leddet gir økende dødelighet med aldersklasse  $i$  opp til en øvre grense  $I_{\max}$ , tilsvarende en omtrent lineær nedgang i antall med alder for eldre skjell, som observert i Oslofjorden, se side 22 :

$$D_{3,i} = \frac{DR_4}{\max(1, I_{\max} - i)} \quad (75)$$

Den samlede dødelighetsfunksjon justeres ved å sette verdier på de fire konstantene  $DR_k$ .

## LITTERATUR.

- Aunaas, T., Denstad, J.-P. & Zachariassen, K.E. (1988): Ecophysiological importance of the isolation response of hibernating blue mussels (*Mytilus edulis*). *Mar. Biol.* 98, 415 - 419.
- Baird, R.H. (1966): Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis* L.). *Fishery Investigations*, Ser. 2 Vol. 25, No 2.
- Bayne, B.L. (1973): Physiological changes in *Mytilus edulis* L. induced by temperature and nutritive stress. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 53, 39-58.
- Bayne, B.L. (1976): The biology of mussel larvae. Pp 81-120 in Bayne, B. L. (ed) Marine mussels: their ecology and physiology. *Cambridge university press*, Cambridge.
- Bayne, B.L., Hawkins, A. J. S. & Navarro, E. (1987): Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (bivalvia: mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 111, 1 - 22.
- Bayne, B.L. & Scullard, C. (1977): Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (bivalvia: mollusca). *J. mar. biol. Ass. U. K.* 57, 355 - 369.
- Bayne, B.L., Thompson, R.J. & Widdows, J. (1973): Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. Pp. 181-193 in W. Weser (ed.): Effects of temperature on ectothermic organisms. *Springer Verlag, Berlin*.
- Bayne, B.L., Thompson, R.J. & Widdows, J. (1976): Physiology I. Pp 121 - 206 in Bayne, B. L. (ed): Marine mussels: their ecology and physiology. *Cambridge university press*, Cambridge.
- Baardseth, E. (1970): A square-scanning, two-stage sampling method of estimating seaweed quantities. *Report of the Norwegian Institute of Seaweed Research* 33, 1 - 41.
- Bernhard, F.R. (1989): Uptake and elimination of coliform bacteria by four marine bivalve molluscs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1592 - 1599.
- Beukema, J.J. (1983): Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. Pp 4/134 - 4/142 in Wolff, W. J. (ed) *Ecology of the Wadden Sea, Vol. 1*, A. A. Balkema, Rotterdam.
- Boëtius, I. (1962): Temperature and growth in a population of *Mytilus edulis* (L.) from the Northern Harbour of Copenhagen (the Sound). *Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Medd. N. S.* 3, no. 11, 339 - 346.
- Bruce, J.R. (1926): The respiratory exchange of the mussel (*Mytilus edulis*, L.). *Biochem. J.*, 20, 829-846.
- Bøhle, B. (1965): Undersøkelser av blåskjell (*Mytilus edulis* L.) i Oslofjorden. *Fiskets Gang* 51, 388 - 394.
- Charles, F., Grémare, A., Amouroux, J.-M., & Cahet, G. (1992): Filtration of the enteric bacteria *Escherichia coli* by two filter-feeding bivalves, *Venus verrucosa* and *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Biol.* 113, 117 - 124.
- Dame, R. F. & Dankers, N. (1988): Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 118, 207 - 216.
- Dare, P. J. (1976): Settlement, growth and production of the mussel , *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England. *Fishery Investigations*, Ser. 2, Vol. 28, No 1.

- Dickie, L. M., Boudreau, P. R. & Freeman, K. R. (1984): Influences of stock and site on growth and mortality in the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, 134 - 140.
- Doering, P. H. & Oviatt, C. A. (1986): Application of filtration rate models to field populations of bivalves: an assessment using experimental mesocosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31, 265 - 275.
- Famme, P., Riisgård, H. U. & Jørgensen, C. B. (1986): On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 92, 323 - 327.
- Field, J.A. (1911): The food value of sea mussels. Bull. U.S. Bur. Fish, Vol. XXIX, pp. 85-128. *Fide Newell et al.*, 1989.
- Foster-Smith, R.L. (1975): The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 17, 1 - 22.
- Fréchette, M., Aitken, A.E. & Pagé, L. (1992): Interdependence of food and space limitation of a benthic suspension feeder: consequences for self-thinning relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83, 55-62.
- Fréchette, M. & Bourget, E. (1985): Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 1166-1170.
- Fréchette, M., Butman, C.A. & Geyer, W.R. (1989): The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis* L. *Limnol. Oceanogr.* 34, 19-36.
- Galkina, V.N. (1982): Metabolites of mussels (*Mytilus edulis*) in the organic matter dissolved in seawater. *Oceanology, Wash.* 22, 90 - 93. (Oversatt fra *Okeanologiya*, USSR.)
- Gosling, E.M. (1989): Genetic heterozygosity and growth rate in a cohort of *Mytilus edulis* from the Irish coast. *Mar. Biol.* 100, 211 - 215.
- Hamburger, K., Møhlenberg, F., Randløv, A. & Riisgård, H. U. (1983): Size, oxygen consumption and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 75, 303 - 306.
- Hawkins, A.J.S. & Bayne, B.L. (1984): Seasonal variation in the balance between physiological mechanisms of feeding and digestion in *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mollusca). *Mar. Biol.* 82, 233-240.
- Hawkins, A.J.S., Widdows, J. & Bayne, B.L. (1989): The relevance of whole-body protein metabolism to measured costs of maintenance and growth in *Mytilus edulis*. *Physiol. Zool.* 62, 745-763.
- Hummel, H., Fortuin, A. W., Wolf, L. De & Meijboom, A. (1988): Mortality of intertidal benthic animals after a period of prolonged emersion. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 121, 247 - 254.
- Jørgensen, C.B. (1952): Efficiency of growth in *Mytilus edulis* and two gastropod veligers. *Nature, Lond.*, 170, 714.
- Jørgensen, C.B. (1975): On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 13, 187 - 232.
- Jørgensen, C.B. (1976): Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L.: Review and interpretation. *Ophelia* 15, 175 - 192.

- Jørgensen, C.B. (1982): Uptake of dissolved amino acids from natural sea water in the mussel *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 21, 215 - 221.
- Jørgensen, C.B. (1990): Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. *Olsen & Olsen*, Fredensborg, DK. 141 s.
- Jørgensen, C.B., Larsen, P.S. & Riisgård, H.U. (1990): Effects of temperature on the mussel pump. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64, 89-97.
- Kautsky, N. (1982): Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Mar. Biol.* 68, 117 - 133.
- Kemp, P.F., Newell, S.Y. & Krambeck, C. (1990): Effects of filter-feeding by the ribbed mussel *Genkensis demissa* on the water-column microbiota of a *Spartina alterniflora* saltmarsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59, 119 - 131.
- Kiørboe, T., Møhlenberg, F. & Nøhr, O. (1980): Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia* 19, 193 - 205.
- Kiørboe, T., Møhlenberg, F. & Nøhr, O. (1981): Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 61, 283 - 288.
- Koehn, R.K. & Gaffney, P. M. (1984): Genetic heterozygosity and growth rate in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 82, 1 - 7.
- Krüger, F. (1960): Zur frage der größenabhängigkeit des sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L. *Helgol. wiss. Meeresunt.* 7, 125 - 148.
- Kvalvågnæs, K.H. (1972): Biologiske og miljømessige forskjeller hos *Asterias rubens* L. på to forskjellige lokaliteter i indre Oslofjord. *Hovedfagsoppgave, Universitetet i Oslo*, Oslo. 66 s. + tabeller.
- Loo, L.-O. (1992): Filtration, assimilation, respiration and growth of *Mytilus edulis* at low temperatures. *Ophelia* 35, 123 - 131.
- Lucas, M.I., Newell, R.C., Shumway, S.E., Seiderer, L.J. & Bally, R. (1987): Particle clearance and yield in relation to bacterioplankton and suspended particulate availability in estuarine and open coast populations of the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36, 215 - 224.
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., Coffen, S.S. & Freeman, K.R. (1987): Winter growth of the blue mussel *Mytilus edulis* L.: importance of stock and site. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 108, 217 - 228.
- Manahan, D.T., Wright, S.H. & Stephens, G.C. (1983): Simultaneous determination of net uptake of 16 amino acids by a marine bivalve. *Am. J. Physiol.* 244, R832 - R838.
- Mandelbrot, B.B. (1983): The fractal geometry of nature. *Freeman and Company*, New York.
- Milne, H. & Dunnet, G.M. (1972): Standing crop, productivity and trophic relations of the fauna of the Ythan Estuary. Pp 86 - 103 in Barnes, R. S. K. & Green, J. (eds) *The estuarine environment*. *Associated Scientific Publishers*, Amsterdam.
- Møhlenberg, F. & Riisgård, H.U. (1978): Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17, 239 - 246.

- Møhlenberg, F. & Riisgård, H.U. (1979): Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.* 54, 143 - 147.
- Moore, H. J. (1971): The structure of the latero-frontal cirri on the gills of certain lamellibranch molluscs and their role in suspension feeding. *Mar. Biol.* 11, 23 - 27.
- Munthe-Kaas, H. (1967): Oslofjorden og dens forurensningsproblemer, undersøkelsen 1962-1965, delrapport 15: Fjordens topografi. *Oslofjordprosjektet/Norsk Institutt for Vannforskning*, Oslo, 10s + tabeller og figurer.
- Newell, C.R., Shumway, S.E., Cucci, T.L. & Selvin, R. (1989): The effects of natural seston particle size and type on feeding rates, feeding selectivity and food resource availability for the mussel *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 at bottom culture sites in Maine. *J. Shellfish Res.* 8, 187 - 196.
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A., Rogers, C. & Taylor, K. (1971): Mass and metabolism of a mussel bed. *Oecologia (Berlin)* 8 , 21 - 30.
- Olafsson, E.B. & Høisæter, T. (1988): A stratified, two-stage sampling design for estimation of the biomass of *Mytilus edulis* L. in Lindåspollene, a land-locked fjord in western Norway. *Sarsia* 73, 267 - 281.
- Paasche, E. og Erga, S.R. (1988): Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia* 73, 229-243.
- Read, K.R.H. (1962): Respiration of the bivalved molluscs *Mytilus edulis* L. and *Brachiodontes demissus plicatulus* Lamarck as a function of size and temperature. *Comp. Biochem. Physiol.* 7, 89 - 101.
- Reynolds, N. (1969): The settlement and survival of young mussels in the Conway fishery. *Fish. Invest. Ser 2, Vol. 26, No 2.*
- Riisgård, H.U. & Møhlenberg, F. (1979): An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration. *Mar. Biol.* 52, 61 - 67.
- Riisgård, H.U., Randløv, A. & Kristensen, P.S. (1980): Rates of water processing, oxygen consumption and efficiency of particle retention in veligers and young post-metamorphic *Mytilus edulis*. *Ophelia* 19, 37 - 47.
- Riisgård, H.U. & Randløv, A. (1981): Energy budgets, growth and filtration rates in *Mytilus edulis* at different algal concentrations. *Mar. Biol.* 61, 227 - 234.
- Rodhouse, P.G., Roden, C. M., Hensey, M. P. & Ryan, T. H. (1984): Resource allocation in *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture. *Mar. Biol.* 84, 27 - 34.
- Rodhouse, P.G., Roden, C. M., Hensey, M. P. & Ryan, T. H. (1985): Production of mussels, *Mytilus edulis*, in suspended culture and estimates of carbon and nitrogen flow: Killary Harbour, Ireland. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 65, 55 - 68.
- Rotthauwe, H.-W. (1958): Untersuchungen zur atmungsphysiologie und osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit einem kurzen anhang über die blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in abhängigkeit vom elektrolytgehalt des aussenmediums. *Veröffentl. Inst. Meeresforschg. Bremerhaven* 5, 143 - 159.

- Salonen, K., Sarvala, J., Hakala, I & Viljanen, M.-L. (1976): The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnol. Oceanogr.* 21, 724-730.
- Seed, R. (1976): Ecology. Pp 13 - 65 in Bayne, B. L. (ed) Marine mussels: their ecology and physiology. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Silvester, N.R. & Sleigh, M.A. (1984): Hydrodynamic aspects of particle capture by *Mytilus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 64, 859-879.
- Sprung, M. (1984): Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17, 283-293.
- Strømgen, T. & Nielsen, M.V. (1989): Heritability of growth in larvae and juveniles of *Mytilus edulis*. *Aquaculture* 80, 1 - 6.
- Taghon, G.L. (1981): Beyond selection: Optimal ingestion rate as a function of food value. *The American Naturalist* 118, 202-214.
- Theede, H. (1963): Experimentelle untersuchungen über die filtrationsleistung der miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.* 19, 20 - 41.
- Thompson, P.A. & Harrison, P.J. (1992): Effects of monospecific algal diets of varying biochemical composition on the growth and survival of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae. *Mar. Biol.* 113, 645-654.
- Thompson, R.J. (1984a): The reproductive cycle and physiological ecology of the mussel *Mytilus edulis* in a subarctic, non-estuarine environment. *Mar. Biol.* 79, 277 - 288.
- Thompson, R.J. (1984b): Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16, 249 - 257.
- Thompson, R.J. & Bayne, B.L. (1972): Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 9, 111 - 124.
- Thompson, R.J. & Bayne, B.L. (1974): Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 27, 317 - 326.
- Tsuchiya, M. (1980): Biodeposit production by the mussel *Mytilus edulis* L. on rocky shores. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 47, 203 - 222.
- Vahl, O. (1972): Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 10, 17 - 25.
- Vahl, O. (1973): Pumping and oxygen cunsumption rates of *Mytilus* L. of different sizes. *Ophelia* 12, 45 - 52.
- Wallace, J.C. (1980): Growth rates of different populations of the edible mussel, *Mytilus edulis*, in north Norway. *Aquaculture* 19, 303 - 311.
- Ward, J.E. & Targett, N.M. (1989): Influence of marine microalgal metabolites on the feeding behaviour of the blue mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 101, 313 - 321.
- Widdows, J. (1973a): Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 20, 269 - 276.
- Widdows, J. (1973b): The effects of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. *Netherl. J. Sea Res.* 7, 387-398.

- Widdows, J. (1978): Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 58, 109 - 124.
- Widdows, J. (1985): The effects of fluctuating and abrupt changes in salinity on the performance of *Mytilus edulis*. Pp 555 - 566 in Gray, J. S. & Christiansen, M. (eds) Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms. *John Wiley & Sons Ltd.*
- Widdows, J. & Bayne, B.L. (1971): Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 51, 827-843.
- Widdows, J., Fieth, P. & Worrall, C. M. (1979): Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50, 195 - 207.
- Widdows, J. & Hawkins, A.J.S. (1989): Partitioning of rate of heat dissipation by *Mytilus edulis* into maintenance, feeding, and growth components. *Physiological Zoology* 62, 764 - 784.
- Widdows, J. & Johnson, D. (1988): Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46, 113 - 121.
- Widdows, J. & Shick, J.M. (1985): Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar. Biol.* 85, 217 - 232.
- Wildish, D. J. & Kristmanson, D. D. (1984): Importance to mussels of the benthic boundary layer. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, 1618 - 1625.
- Williams, R.J. (1970): Freezing tolerance in *Mytilus edulis*. *Comp.Biochem.Physiol.* 35, 145 - 161.
- Winter, J. E. (1973): The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.* 22, 317 - 328.
- Winter, J. E. (1978): A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture* 13, 1 - 33.
- Worrall, C.M. & Widdows, J. (1984): Investigation of factors influencing mortality in *Mytilus edulis* L. *Mar. Biol. Lett.* 5, 85-97.
- Wright, R.T., Coffin, R.B., Ersing, C.P. and Pearson, D. (1982): Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.* 27, 91 - 98.
- Zeuthen, E. (1953): Oxygen uptake as related to body size in organisms. *The Quarterly Review of Biology*, 28, 1-12.

---

**NIVA**



**Norsk institutt for vannforskning**

Postboks 173 Kjelsås, 0411 Oslo

Telefon: 22 18 51 00 Fax: 22 18 52 00

ISBN 82-577-2595-1