

Miljøministeriet



Danmarks  
Miljøundersøgelser

# Genetablering af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord

Succession efter genetablering  
af saltvandstilstanden i 1991.

Faglig rapport fra DMU, nr. 111  
1994



Ministry of  
the Environment



# Genetablering af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord

Succession efter genetablering  
af saltvandstilstanden i 1991.

Faglig rapport fra DMU, nr. 111  
1994

Anders Højgård Petersen  
*Afdeling for Havmiljø og Mikrobiologi*

Miljøministeriet  
Danmarks Miljøundersøgelser  
Måned 1994

# Datablad

Titel:	Genetablering af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord
Undertitel:	Succession efter genetablering af saltvandstilstanden i 1991
Forfatter:	Anders Højgård Petersen
Afdelingsnavn:	Afdeling for Havmiljø og Mikrobiologi
Serietitel og nummer:	Faglig rapport fra DMU nr. 111
Udgiver:	Miljøministeriet Danmarks Miljøundersøgelser ©
Udgivelsesår:	1994
Teknisk assistance:	Juliane Albjerg, Grete Dinesen, Kristine Garde, Gitte Nielsen og Alf Skovgaard
Bedes citeret:	Petersen, A. H. (1994): Genetablering af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord. Succession efter genetablering af saltvandstilstanden i 1991. Dan- marks Miljøundersøgelser. 46 s. - Faglig rapport fra DMU, nr. 111.  Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse.
Emneord:	Rekolonisering, succession, marin, makrofauna, salinitet, <i>Mya arenaria</i>

ISBN:	87-7772-164-0
ISSN:	0905-815X
Papirkvalitet:	80 g offset
Tryk:	Grønagers Grafisk Produktion
Oplag:	200
Sideantal:	46

Pris: kr. 50,- (incl. 25% moms, excl. forsendelse).

Købes hos:	Danmarks Miljøundersøgelser Afdeling for Havmiljø og Mikrobiologi Postboks 358 Frederiksborgvej 399 4000 Roskilde TLF. 46 30 12 00 Fax: 46 30 11 14	Miljøbutikken, Information og Bøger Læderstræde 1 1201 København K tlf: 33 92 76 92 (information) 33 93 92 92 (bøger)
------------	---	---

# Indhold

Forord 5

Resumé 7

1 Indledning 9

2 Materialer og metoder 12

2.1 Lokalitetsbeskrivelse 12

2.2 Feltundersøgelser 14

2.3 Laboratorieundersøgelser 15

3 Resultater 17

3.1 Artsantal 17

3.2 Individtæthed 17

3.3 Biomasse 22

3.4 Dominansforhold og successionsmønster 22

3.5 *Mya arenaria* 28

3.6 Tolerance- og vækstforsøg 28

4 Diskussion 30

4.1 *Mya arenaria* 30

4.2 Artssammensætning 31

4.3 Successionsforløb 32

4.4 Salinitetens betydning for juvenile *Mya arenaria*. 37

5 Konklusion 39

7 Referencer 41

Danmarks Miljøundersøgelser 46



## Forord

Viborg amtsråd besluttede i 1989 at genskabe saltvandstilstanden i Hjarbæk Fjord ved en åbning af sluserne i Virksund-dæmningen. Ved denne løsning beholdt man højvandsbeskyttelsen af de lavtliggende landområder. Sluseregulativet trådte i kraft den 20. april 1991.

Som led i belysning af miljøændringerne som følge af den ændrede slusepraksis, blev der i samarbejde med Skov- og Naturstyrelsen, Danmarks Miljøundersøgelser og Viborg Amt iværksat tre forskningsprojekter.

Forskningsprojekterne er udført af Danmarks Miljøundersøgelser og resultaterne heraf foreligger nu i følgende tre rapporter:

- 1: Næringssaltudveksling mellem sediment og vand i Hjarbæk Fjord efter etablering af saltvandstilstand i 1991
- 2: Genetablering af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord. Succession efter genetablering af saltvandstilstanden i 1991.
- 3: Hjarbæk Fjord. Udviklingen i fuglebestanden 1967 - 1993 set i relation til miljøforhold og ændring i slusedrift.

Projekterne er finansieret af Viborg Amt, Skov- og Naturstyrelsen og Danmarks Miljøundersøgelser i fællesskab.

Miljøtilstanden i fjorden følges fortsat af Viborg Amt. Amtets overvågning omfatter tilførsel og afgivelse af vand og næringsstoffer, fysiske og kemiske forhold i fjorden, biologiske forhold m.v.



## Resumé

Hjarbæk Fjord, er en lille lavvandet gren af Limfjordssystemet. Fjorden er adskilt fra resten af Limfjorden af en dæmning med en sluse som i årene 1966 - 1991 forhindrede indstrømning af saltvand. Hjarbæk Fjord var derfor i den periode både fysisk, kemisk og biologisk set et ferskvandsområde. I april 1991 åbnedes slusen for indstrømning af saltvand, hvorved saltvandstilstanden i fjorden blev genetableret. Vandet over fjordens saltspringlaget har siden haft en gennemsnitlig sommersalinitet (saltholdighed) på ca. 11-14 ‰ yderst og 7-10 ‰ inderst i fjorden. Overgangen til saltvandstilstand medførte, at de eksisterende ferskvandsorganismer blev udslettet, og genindvandring af marine organismer begyndte.

Formålet med dette projekt er gennem feltundersøgelser at beskrive genindvandringen og successionen af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord frem til oktober 1993; samt herigennem at belyse styrende og begrænsende faktorer. Potentielle årsagssammenhænge i successionsforløbet diskuteres primært i relation til salinitetsforholdene i fjorden. Undersøgelsen beskriver kun faunaaen på relativt lavt vand (ca. 1 - 1,5 m) dvs. over fjordens springlag.

I fjorden blev der registreret ialt 21 arter eller taxonomiske grupper. Af disse var de 11 hyppigt forekommende arter indvandret til de yderste dele af Hjarbæk Fjord allerede i foråret 1992, selvom individtætheden og navnlig biomassen stadig var relativt lav. Den største kolonisering af fjorden fandt sted i sommeren 1992, hvor såvel individtæthed og biomasse steg kraftigt i hele fjorden. Herefter steg individtætheden ikke væsentligt, hvorimod biomassen steg igennem hele undersøgelsesperioden. Igennem hele perioden var både individtæthed og biomasse væsentlig lavere i fjordens indre end i fjordens ydre dele.

Successionen, beskrevet som den tidsmæssige udvikling i arternes relative dominans, fulgte tilsyneladende et delvist parallelt forløb i hele fjorden. Der kunne imidlertid konstateres en tidsmæssig forsinkelse af forløbet indefter i fjorden. En af forklaringerne på dette mønster er sandsynligvis den faldende salinitet ind gennem fjorden, i kombination med at saliniteten i fjorden som helhed steg fra år til år gennem undersøgelsesperioden. Det er sandsynligt, at den salinitetsbetingede grænse for flere arters udbredelse således gradvist blev forskudt indad i fjorden. En medvirkende årsag til successionsmønsteret kan også være den øgede indvandringsdistance indefter i fjorden i sammenhæng med forskelle i arternes spredningspotentiale.

Ved undersøgelsens afslutning, dvs. 2½ år efter slusens åbning, må bunddyrsamfundet i Hjarbæk Fjords ydre dele siges at være typisk for en lavvandet dansk fjord uden bundvegetation. Faunaaen var domineret af dyndsnegle, (*Hydrobia ulvae*), slikkrebs (*Coro-*



*phium volutator*), børsteormene *Polydora ligni* og *Neanthes succinea* samt sandmuslinger (*Mya arenaria*) og hjertemuslinger, (*Cerastoderma glaucum*).

Inderst i fjorden var artssammensætningen stort set den samme, men de fleste arter forekom i meget lavt individantal. Samfundet var her igennem hele perioden oftest domineret af larver af dansemyggene *Chironomus salinarius* og/eller *Chironomus aprilinus*.

Den sparsomme kolonisering af Hjarbæk Fjords inderste dele skal sandsynligvis ses som en naturlig følge af den lave salinitet. Dette skal også ses i sammenhæng med, at saliniteten er højere i Lovns Bredning hvorfra arterne i Hjarbæk Fjord skal rekrutteres. Flere arter, som generelt set er almindelige ved saliniteter som de laveste i Hjarbæk Fjord, er af denne årsag sjældne i Lovns Bredning.

Meget bemærkelsesværdig var etableringen af en tæt bestand af sandmuslinger *Mya arenaria* i fjordens yderste del. Denne bestand havde i efteråret 1993 nogle steder opnået en meget høj biomasse (3 - 4 kg vådvægt pr. m<sup>2</sup>).

Sandmuslingerne synes ikke at brede sig indefter i fjorden i løbet af perioden. For at belyse årsagen til dette gennemførtes en laboratorieundersøgelse af forskellige saliniteters betydning for overlevelse og vækst hos juvenile individer (skallængde: 1 - 1,5 mm) af denne art. Forsøgene viste, at kun saliniteter helt nede på 1-2 ‰ var dødelige indenfor 10 dage, men at der var en klar sammenhæng mellem saliniteten i området 4 - 16 ‰ og de juvenile muslingers vækst. Dette kan indirekte påvirke artens udbredelse i Hjarbæk Fjord.

Det konkluderes således, at der i de ydre dele af Hjarbæk Fjord, i lighed med tidligere observationer i andre brakvandsområder, hurtigt udviklede sig en relativ individrig og divers fjordfauna; men at faunaen inderst i fjorden efter 2½ år stadig er bemærkelsesværdigt fattig. Udviklingen af bundfaunaen i fjorden fulgte delvist tidligere beskrevne successionsforløb i marine blødbundsområder, men forløbet syntes at blive modificeret i stigende grad indefter i fjorden. Det er sandsynligt, at faunaen inderst i fjorden er yderst følsom for selv små ændringer i vandets salinitet. Det konkluderes endvidere, at kun fortsatte undersøgelser kan afsløre hvor langt fjordens bunddyrsamfund er i dets udvikling, men at det endnu ikke er "færdigudviklet". Eksempelvis synes biomassen stadig at være stigende, og det kan forventes, at der inderst i fjorden vil ske en indvandring af visse arter, der endnu er sjældne eller ikke til stede. Omvendt er det sandsynligt, at nogle af de observerede successionssekvenser vil gentage sig senere som naturlige respons på vejrmæssige forandringer. Eksempelvis kan år med isvintre eller ekstra megen nedbør forstyrre fjordens dyresamfund og potentielt sætte dette "tilbage" i successionsstadium.

# 1 Indledning

Hjarbæk Fjord, som er en del af Limfjords-systemet, er en lille lavvandet og stærkt eutrofieret fjord med stor ferskvands-tilførelse. Etableringen af en dæmning i årene 1964-66 betød, at vandudskiftningen i fjorden siden har kunnet kontrolleres via en sluse. Slusepraksis i årene 1966 - 1991 forhindrede saltvandsindstrømning til fjorden og betød, at denne blev forandret fra et brakvandsområde til et ferskvandsområde med en flora og fauna, som var karakteristisk for en lavvandet eutrofieret sø. Fra foråret 1991 blev slusepraksis ændret, med det formål at gøre vandudskiftningen mere naturlig; dvs. at slusen blev genåbnet for saltvandsindstrømning. Herved blev vandet i fjorden igen brakt, den eksisterende ferskvandsflora- og fauna i fjorden udslettet, og en genindvandring af marine organismer fra resten af fjordsystemet begyndte.

Etablering og succession af den marine makrofauna i blødbundsområder helt eller delvist uden fauna er beskrevet siden 1970'erne. Eksemplerne omfatter kolonisering efter såvel naturlige som menneskeskabte forstyrrelser af varierende rumlig skala; f.eks. kraftig organisk forurening (Rosenberg 1976), sandsugning og uddybning (McCauley *et al.* 1977, Bonsdorf 1980, 1983), iltsvind (Santos & Simon 1980), "red tide" (Simon & Dauer 1977) og dannelse af en saltvandssø (Wolff *et al.* 1977) samt eksperimentelle studier af kolonisering af udsatte dyrefri sediment (Grassle 1977, McCall 1977, Richter & Sarnheim 1977, Rumohr 1980, Santos & Simon 1980, Arntz & Rumohr 1982, Zajac & Whitlatch 1982, Bonsdorf 1983, 1989, Fitzhardinge 1983, Bonsdorf & Österman 1985, Smith & Brumsic 1989 m. fl.).

Disse studier har afsløret, at væsentlige elementer i successionsmønstret ved etableringen af makrofaunasamfundene går igen på tværs af geografiske områder, fysiske forhold, typen af forstyrrelse, områdets størrelse m.m. Groft gengivet er det typiske successionsmønster, at et sediment først koloniseres af høje tætheder af en eller få små arter, opportunistiske arter med stort koloniserings og/eller formeringspotentiale ("peak of opportunists" Pearson & Rosenberg 1978). Efter en relativ kort periode aftager disse arter med et fald i den totale individtæthed til følge; større, længerelevende arter vandrer ind og artsantallet og biomassen stiger. Senere i forløbet kan artsantallet falde igen i takt med at samfundets struktur stabiliseres som følge af f.eks. konkurrence og predation.

De hidtidige koloniseringsstudier demonstrerer imidlertid også, at en lang række forhold kan modificere successionsforløbet og hastighed. Zajac & Whitlatch (1982, 1985) Bonsdorf (1985) og Bonsdorf & Österman (1985) m.fl. har opsummeret faktorer og mekanismer, som kan være ansvarlige for variationer i successionen. Blandt disse er fysiske faktorer som dybde, iltforhold, eks-

ponering, og habitatens kompleksitet, biologiske faktorer som arternes livshistorie og biologiske interaktioner samt endelig årstiden for kolonisationen, den tilrådighedsstående artspulje og områdets størrelse. Zajac & Whitlatch (1985) påpegede det hensigtsmæssige i at anvende en hierarkisk model i analysen af Årsagssammenhænge i successionsforløb (se også Wildish 1977). Forfatterne opstillede en model med tre niveauer: 1) Miljøfaktorer (fysiske faktorer) 2) arternes livshistorie og 3) biologiske interaktioner, hvor et højere niveau sætter rammerne indenfor hvilke, de lavere niveauer kan virke.

Generelt er saliniteten af væsentlig betydning for artssammensætningen og kompleksiteten af makrofaunasamfundene i estuarier (f.eks Muus 1967, Remane 1971, Arndt 1989). Menge & Sutherland's (1987) model for regulering af bentiske samfund forudsiger tillige, at den relative betydning af de fysiske faktorer i reguleringen af bundfaunasamfund er stigende i forhold til betydningen af de biologiske interaktioner i takt med hhv. stigende miljømæssig stresspåvirkning og faldende rekrutteringsintensitet.

At størrelsen af et nyopstået faunafrit område og dermed kolonisationsdistancen, har betydning for koloniseringen af og successionsforløbet i akvatiske miljøer er demonstreret i varierende rumlig skala (f.eks McCauley et al. 1977, Gore 1982, Bonsdorf 1983, Smith & Brumsic 1989). Immigrationsdistancen er tillige et element i McArthurs & Wilsons (1967) teorier omkring kolonisering af isolerede biotoper.

De fleste hidtidige koloniseringsstudier belyser successionen i tilfælde, hvor immigrationsdistancen er relativt lille, og hvor de rumlige variationer i de fysiske forhold er ringe såvel indenfor selve koloniseringsområdet som mellem kolonisationsområdet og det omkringliggende område.

Reetableringen af Hjarbæk Fjord som brakvandsområde udgør en enestående mulighed for at beskrive etableringen af makrofaunasamfundet i et helt estuarium. Der er to faktorer, der varierer systematisk fra fjordens munding og indefter, og som jvf. ovenstående kan have stor betydning for successionsforløbet. Disse faktorer er saliniteten og afstanden til den primære rekrutteringskilde. Den rumlige variation i successionsmønsteret ved makrofaunaens kolonisation af så stort et vandområde er ikke beskrevet før. Hvorledes successionen varierer langs et estuariums naturlige salinitetsgradient er tidligere kun beskrevet af Zajac og Whitlatch (1982) ved hjælp af udsatte sedimentkasser.

Med baggrund i ovenstående er formålet med nærværende undersøgelse primært:

1: Kvalitativt og kvantitativt at beskrive successionen under etableringen af den marine makrofauna på lavt vand (over skillefladen) i Hjarbæk Fjord, primært m.h.t. variationer i successionsmønsteret indefter i fjorden.

2: At diskutere potentielle årsager til variationer i successionsmønsteret med vægten lagt på salinitetsforholdene og koloniseringsdistancen, samt at relatere det observerede successionsforløb til generelle modeller for marin makrofaunas kolonisering af og succession i marine blødbundsområder.

Tidligt i studiet af Hjarbæk Fjord viste det sig at sandmuslingen *Mya arenaria* blev en særdeles dominerende organisme i fjordens yderste dele, men at arten havde en relativt begrænset udbredelse i fjorden. Til belysning af salinitetens betydning for rekrutteringen af *Mya arenaria* i Hjarbæk Fjord, gennemførtes et mindre eksperimentelt studium med det formål at bestemme betydningen af saliniteten på overlevelse og vækst af juvenile individer af denne art.

## 2 Materialer og metoder

### 2.1 Lokalitetsbeskrivelse

Hjarbæk Fjord er en lavvandet fjord (middeldybde 2 m, maximumdybde 6,5 m), der dækker et areal på 25 km<sup>2</sup> (fig. 1). Tidevandsamplituden i området er lille og variationen i vandstand, og dermed vandudskiftningen i fjorden, er primært meteorologisk betinget. De dybeste områder ligger nordligst i Hjarbæk Fjord, op mod Lovns Bredning hvori fjorden udmunder. Hjarbæk Fjord var oprindeligt forbundet med Lovns Bredning gennem en indsnævring med en dybde ned til Hjarbæk Fjords maximumdybde. Efter etableringen af dæmningen sker vandudvekslingen med Lovns Bredning imidlertid gennem en sluse med en tærskel i ca 2m's dybde. Dette forårsager i store dele af året en lagdeling af fjordens vandmasser med en skilleflade i ca. 2 m's dybde. Lagdelingen medfører i samspil med store fytoplankton-koncentrationer iltvind i de bundnære vandmasser over ca. 40 % af fjordens bundareal. På grund af ferskvandstilstrømning er der en salinitetsgradient indefter i fjorden Gennemsnitssaliniteten over haloklinen er i perioden april - oktober 3 - 4 ‰ lavere inderst i fjorden

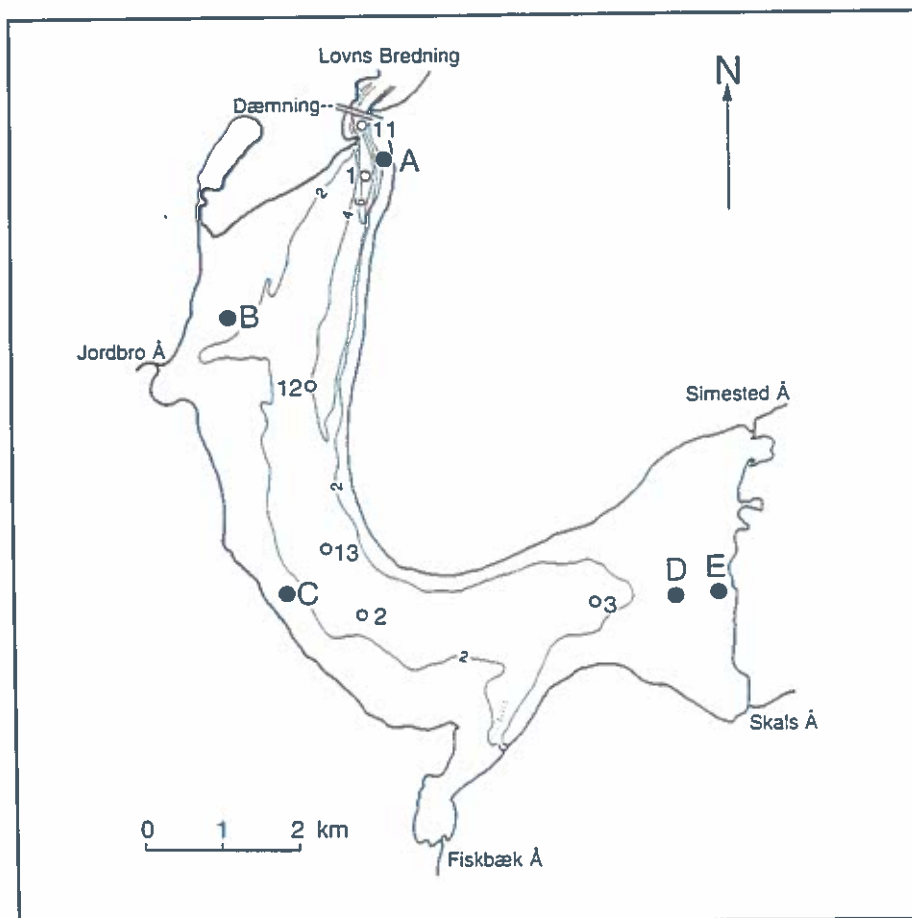
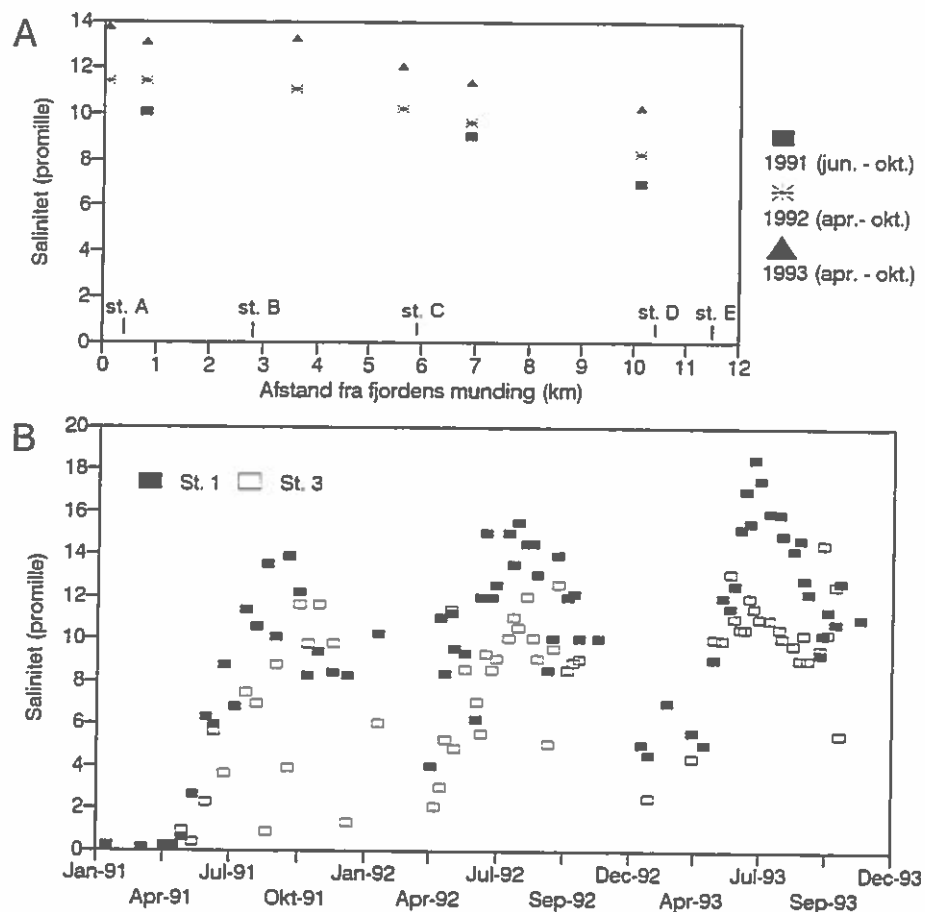


Fig. 1 Hjarbæk fjord. A - E viser de undersøgte stationer. Numrene 1 - 13 viser stationerne for hvilke saliniteten er vist i fig. 2



Figur 2. Saliniteten i Hjarbæk Fjord i 1991-1993. A: gennemsnit af alle målinger i de angivne perioder (2 - 4 pr måned) på stationerne angivet på fig. 1. Den angivne afstand er langs en linie midt gennem fjorden. B: Alle målinger fra fjordens ydre (st. 1) og indre (st. 3) dele. St. nr. refererer til fig. 1. (Data fra Viborg Amt).

end tæt på munden (fig 2A). Saliniteten varierer desuden kraftigt gennem året (fig 2B). Saliniteten steg desuden gennem de tre første år efter reetableringen af brakvandstilstanden. Denne stigning var primært meteorologisk betinget, idet de hydrografiske ændringer som direkte følge af åbningen for saltvandsindstrømning skulle være tilendebragt efter få uger. Vandets gennemsnitlige opholdstid i Hjarbæk Fjord er 3-4 uger. Middelsaliniteten i Lovns Bredning var 21 - 22 ‰ i årene 1982 - 1984.

Hjarbæk Fjord er stærkt eutrofieret, hvilket medfører i meget høje fytoplankton-koncentrationer store dele af året. Typiske klorofyl-koncentrationer er 50-125  $\mu\text{g l}^{-1}$  og koncentrationer over 200  $\mu\text{g l}^{-1}$  er målt hvert år efter slusens åbning (Data fra Viborg Amt). Der er ingen bundvegetation af betydning i fjorden. Temperaturen varierede i årene 1991-1993 fra typisk på 2-4 °C i vinterperioderne til typisk 15 - 18 °C, men op til over 20 °C, om sommeren.

Før etableringen af dæmningen i 1966, var vandmasserne i Hjarbæk fjord i reglen ikke lagdelte. Der var ålegræsbevoksninger i fjordens yderste dele, mens søsalat *Ulva lactuta* og trådalger *Cladophora* dominerede inderst i fjorden (Muus 1967). Der eksisterer

desværre ikke kvantitative beskrivelser af fjordens makrofauna fra før overgangen til ferskvandstilstand.

## 2.2 Feltundersøgelser

I Juli 1991 blev der taget bundprøver forskellige steder i fjorden for at bekræfte, at den eksisterende makrofauna var blevet ud-slettet ved overgangen til brakvandstilstand 3 mdr. tidligere.

I den egentlige undersøgelse af successionen i Hjarbæk Fjord blev der i perioden marts 1992 til oktober 1993 taget prøver på ialt 5 stationer (st A - E, fig. 1 og 2) beliggende i forskellig afstand fra fjordens munding og med en gennemsnitlig vanddybde på højst 1,6 meter dvs. i reglen over skillefladen i perioder, hvor vandmasserne var lagdelte. Dybde, sedimentbeskrivelse og prøvetagningsprogram er opgivet i tabel 1. St. E blev inddraget ved sidste prøvetagning, for at belyse dybdens og sedimentforholdenes betydning for faunaen på st. D (se diskussion). Stationerne blev lokaliseret ved hjælp af udsatte mærker eller, hvis disse var borte, ved hjælp af fotograferede landemærker.

Ialt blev der taget 111 sedimentkerner med et areal på 0,014 m<sup>2</sup> og en dybde på 15 - 20 cm (HAPS-kerner). Prøverne blev taget med en håndbetjent bundhenter og sigtet i felten gennem en sigte med maskevidden 1 mm. Sigteresten blev konserveret i 5 % formalin tilsat en buffer.

Station	A	B	C	D	E
Dybde	1,3 m	1,2 m	0,85 m	1,6 m	1,1 m
Sediment	Sand/mudret sand med skaller	Ler med, sand, grus, sten, skaller og plantester	Sand med lidt mudder og skaller	Ler med skaller	Sand
Dato: Antal prøver	09.03.92: 5	10.03.92: 5	10.03.92: 5	09.03.92: 2	
	28.04.92: 5	28.04.92: 5	28.04.92: 5	28.04.92: 2	
	02.07.92: 5	03.07.92: 5*			
	29.10.92: 5	30.10.92: 5	25.11.92: 5	25.11.92: 2	
	04.04.93: 5	04.04.93: 5	05.04.93: 5		
	10.07.93: 5*	10.07.93: 5*			
	25.10.93: 5	25.10.93: 5	25.10.93: 5	26.10.93: 5	26.10.93: 5

Tabel 1. Dybde og sedimentforhold på prøvetagningsstationer samt prøvetagningsdesign. Dybde er angivet ud fra mediandybden i fjorden i 1992. \* = Disse prøver sigtet ved 2 mm maskevidde og kun oparbejdet m.h.t. *Mya arenaria*.

I laboratoriet blev prøverne ved sigtning med 2 mm maskevidde delt i to fraktioner. Dyrene blev sorteret fra under lup; fraktionen > 2 mm ved 2 ganges forstørrelse og fraktionen < 2 mm ved 6 ganges forstørrelse. Prøverne blev farvet med lugol, i det omfang det blev skønnet nødvendigt. Dyrene blev identificeret til artsniveau, i det omfang det lod sig gøre (se resultat-afsnit). Nogle prøver blev kun oparbejdet m.h.t. sandmuslingen *Mya arenaria* (se tabel 1), i disse tilfælde blev kun fraktionen > 2 mm sorteret.

Vådvægten (formalinvægt) efter afdupning på filtrerpapir blev for alle taxonimiske grupper i hver prøve bestemt med en nøjagtighed på 0,1 mg (for *Mya arenaria* dog kun 1 mg). I prøver taget frem til og med april 1993 blev sandmuslingernes vægt bestemt udrænet. I senere prøver blev både den drænedede og udrænedede vægt bestemt, og faktoren bestemt ud fra dette, ( $0,78 \pm 0,03$ , gennemsnit og S.D. for 20 prøver fra st. A og B) blev anvendt til at omregne biomassen i tidligere prøver til drænet vægt. Største skallængde på alle *Mya arenaria* blev målt til nærmeste 0.1 mm med skydelære (individer >10 mm) eller med måle-okular under stereolup (individer < 10 mm).

Til at belyse variationen i artssammensætning over både tid og rum blev to multivariate analyser benyttet: MDS-ordination (Multi Dimensional scaling) (Kruskal & Wish 1978) og hierakisk klassifikation (cluster-analyse). Sidstnævnte beregnede grupperinger ud fra gruppe-gennemsnit. Begge blev udført på grundlag af faunasens similaritet beregnet med Bray-Curtiss-similaritetsindekset (Bray & Curtiss 1957). Similariteten blev beregnet på grundlag af de  $\sqrt{\text{ }}$ -transformerede individtætheder (ind.  $\text{m}^{-2}$ ) af alle taxonimiske grupper. Transformationen mindskede den relative betydning af de mest dominerende arter, hvorved den samlede artssammensætning i højere grad blev afspejlet i analyserne. En to-vejs similaritetsanalyse, ANOSIM (Clarke & Warwick 1994), blev benyttet til test for signifikante forskelle i faunasammensætningen såvel tidsligt som rumligt. Endelig blev resultaterne afbildet efter "ABC-metoden" (Warwick 1986) for at belyse tidlig og rumlig variation i makrofaunasamfundets dominansstruktur.

### 2.3 Laboratorieundersøgelser

Til laboratorieeksperimenterne blev juvenile sandmuslinger, *Mya arenaria* indsamlet i Hjarbæk Fjord på en position ved fjordens østlige bred ud for st C. med en vanddybde på ca. 1 m. Indsamlingen blev foretaget med en detritusslæde (Ockelmann-slæde) og materialet (muslinger, sand og detritus) blev herefter opbevaret ved stuetemperatur og med gennemluftning. Til forsøgene blev materiale udtaget med ske, sigtet gennem 0,4 mm net, og muslingerne sorteret ud under stereolup og udelukkende håndteret med pipette. Forsøgene foregik i klimarum ved 15 °C. Muslingerne var placeret i små plasticbægre med 1 - 2 cm sigtet sandet sediment fra Hjarbæk Fjord. Til hver enkelt forsøgsbæger blev



kontinuert tildryppet vand med de respektive saliniteter og algekoncentrationer. Vandvolumen i bægrene blev herved udskiftet 5-7 gange i timen. Muslingerne blev i starten af forsøgene akklimatiseret til forsøgsforholdene i et døgn ved 8 ‰. før de blev eksponeret for forsøgssaliniteten.

Ét tolerance-forsøg blev udført. I dette blev 4 × 5 forsøgsgrupper á ti muslinger i størrelsesintervallet 1,2 - 1,6 mm (skallængde) placeret tilfældigt ved saliniteterne 1, 2, 4, og 8 ‰. Efter hhv. 1, 2, 3, 5, og 10 døgn blev en tilfældigt udvalgt forsøgsgruppe fra hver salinitet udtaget, og antallet af overlevende muslinger blev registreret. Som døds-kriterium benyttedes total mangel på kontraktion ved berøring af skallen iagttaget under stereolup.

Ét vækstforsøg blev udført. I dette blev 9 størrelsesmæssigt ens forsøgsgrupper á 10 muslinger udsortet. 3 grupper blev anbragt ved hver af saliniteterne 4, 8 og 16 ‰. Alle muslinger var i størrelsesintervallet 1,26 - 1,46 mm. Under forsøget blev muslingerne fodret med planktoniske alger, *Rhodomonas balthica* eller *Phaeodactylum tricorutum* i koncentrationer på hhv. 14000 - 18000 celler ml<sup>-1</sup> og 20000 - 50000 celler ml<sup>-1</sup>. Disse høje koncentrationer blev valgt for at afspejle de høje fytoplanktonkoncentrationer i Hjarbæk Fjord. Algekoncentrationerne blev kontrolleret mindst hver 2. dag med elektronisk partikeltæller (Elzone 180).

Under forsøget blev forsøgsbægrene jævnlige iagttaget under stereolup. Nogle muslinger døde meget tidligt i forsøget; disse individer blev taget ud og målt.

Før forsøget og efter 15 døgn blev alle muslingers skallængde målt under stereolup med måleokular til nærmeste 0,02 mm. Ved afslutningen af forsøget blev alle grupper målt 2 gange. De absolutte vækstrater (mm døgn<sup>-1</sup>) blev beregnet som gennemsnit i hver forsøgsgruppe ud fra differensen i gennemsnitsskallængde ved forsøgets start og slutning. Gennemsnits-skallængden ved forsøgsstart blev korrigeret for muslinger, der døde tidligt i forsøget. Gennemsnits-skallængden ved forsøgets afslutning blev beregnet på grundlag af begge opmålinger af muslingerne. Forskelle i absolutte vækstrater mellem de tre saliniteter blev testet statistisk med en Kruskal-Wallis-test.

## 3 Resultater

Kurver for udviklingen i artsantal, individtæthed og biomasse for samtlige stationer er præsenteret i fig. 3. Individtæthed og biomasse for de enkelte arter er opgivet i tabel 2A og 2B.

### 3.1 Artsantal

Det totale antal arter (taxonomiske grupper) ved hver prøvetagning lå relativt stabilt mellem 12 og 16 i hele perioden (fig. 3A). Der var i foråret 1992 lidt flere arter på st A end i i resten af fjorden, men senere var artsantallet temmelig ensartet i hele den yderste del af fjorden (st. A, B og C). I efteråret 1993 var der tilsyneladende et fald i artsantal yderst i fjorden. Inderst i fjorden bød den ekstremt sparsomme fauna på st. D kun på én art i foråret 1992 og kun 4 arter 2½ år efter slusens åbning, mens der på lidt lavere vand (st. E) var 8 arter på dette tidspunkt (fig. 3A).

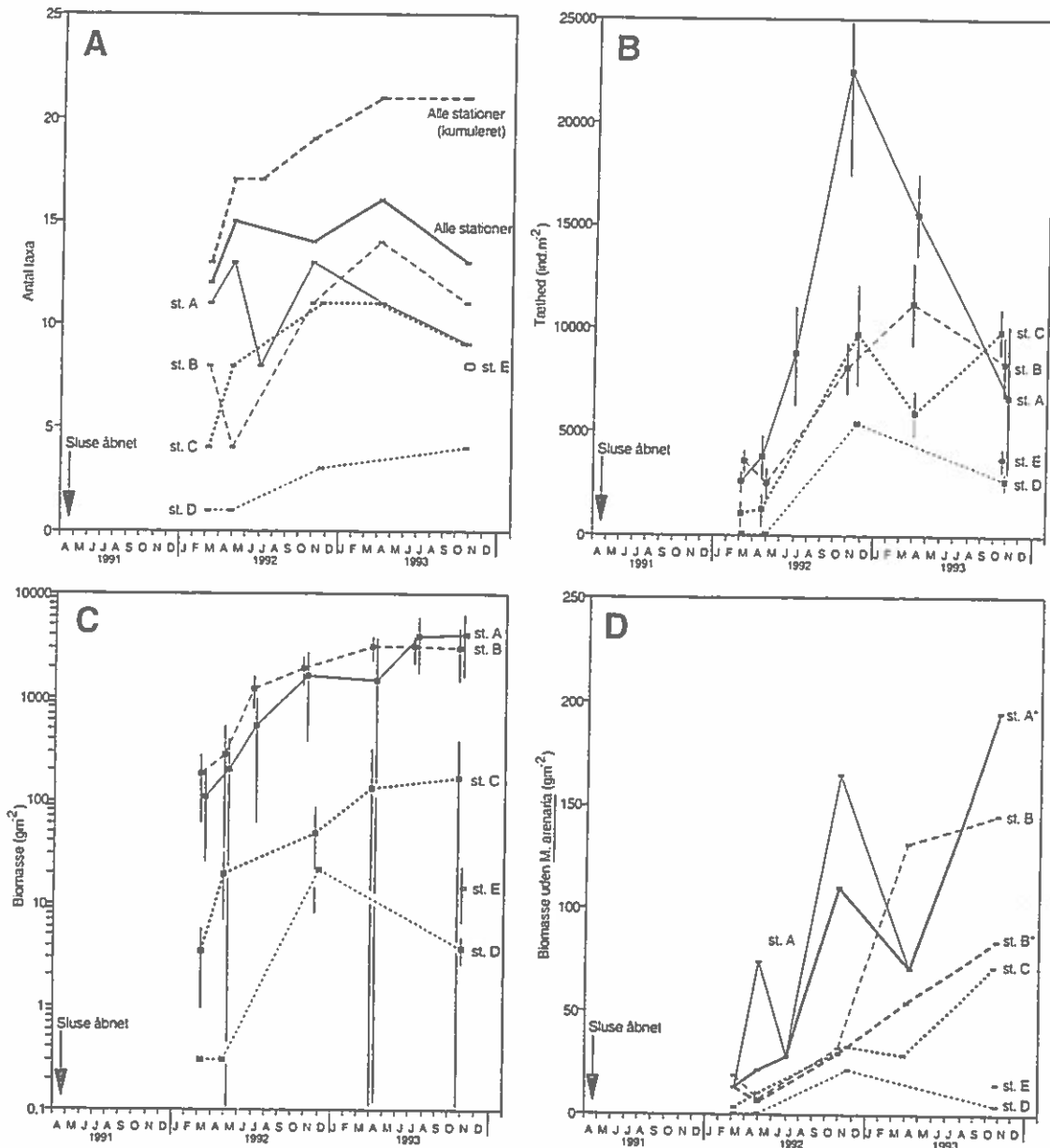
Kurven for antal taxonomiske grupper for samtlige stationer kumuleret over tiden (fig. 3A) viser, at indvandringen af arter efter foråret 1992 var ringe. I samtlige prøver blev der kun identificeret 21 taxonomiske grupper, af hvilke de 10 kun forekom sporadisk (tabel 2). De 11 almindeligt forekommende taxa blev alle observeret allerede i foråret 1992 samt ved alle senere prøvetagninger. Disse grupper var: Sandmuslingen *Mya arenaria*, hjertemuslingen *Cerastoderma glaucum*, dyndsnegle *Hydrobia* spp., polychaeterne *Polydora* spp., *Neanthes succinea*, *Heteromastus filiformis*, *Pygospio elegans*, slikkrebse *Corophium volutator*, ruren *Balanus improvisus*, samt Chironomide-larverne, *Chironomus salinarius* og *Chironomus aprilius* (for de øvrige arter se tabel 2). Det samlede antal arter var antageligt lidt større, idet ikke alle individer blev bestemt til art med sikkerhed. Imidlertid var *Hydrobia* spp. oftest kun repræsenteret af *Hydrobia ulvae*, og *Polydora* spp. var med enkelte undtagelser kun repræsenteret af *Polydora ligni*, hvorfor de pågældende grupper omtales ved disse artsnavne i det følgende. Endelig kan der for *Chironomus salinarius*'s vedkommende i enkelte tilfælde have været tale om andre arter af chironimidae.

### 3.2 Individtæthed

I foråret 1992, dvs. ca. ét år efter koloniseringen af Hjarbæk fjord begyndte, var individtætheden af makrofaunaen lav og generelt aftagende fra udmundingen af fjorden og indefter. (fig. 3B) På st. A var der 2628-3775 ind. m<sup>-2</sup>, mens faunaen på st D var ekstremt sparsom med kun 30-40 ind m<sup>-2</sup>. I efteråret 1992 var individtæt-

Table 2. Hjarbæk Fjord. Makrofaunaens individtæthed (ind. m<sup>-2</sup>) (A) og biomasse (g vådvægt m<sup>-2</sup>) (B) fordelt på taxonimiske grupper. - = ingen individer.

Art	St. A					St. B					St. C					St. E					
	03.92	04.92	07.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.93		
<b>A</b>																					
Md. nr.	03.92	04.92	07.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.93		
Art																					
<i>Polydora</i> spp.	-	503	5159	2474	895	769	28	545	338	767	14	322	2768	70	1384	-	-	35	28	1556	
<i>Heteromastus filiformis</i>	98	140	126	42	531	42	42	98	126	182	42	42	210	126	169	-	-	-	-	-	
<i>Pygospio elegans</i>	84	112	322	853	28	42	42	28	308	126	-	28	28	42	-	-	-	-	-	-	
<i>Neanthes succinea</i>	14	14	266	447	154	-	-	14	252	70	-	14	224	140	70	-	-	-	-	14	
<i>Neanthes vitans</i>	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hediste diversicolor</i>	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cephalia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hydrobia</i> spp.	1650	2181	1831	6571	5228	3187	2544	2027	2013	3845	2810	639	615	643	377	3048	-	-	28	-	
<i>Mya arenaria</i>	377	294	391	1678	825	825	829	350	587	909	559	28	98	14	42	58	-	-	-	14	
<i>Cerastoderma glaucum</i>	14	14	238	84	166	-	-	84	140	14	14	14	14	112	-	-	-	-	-	14	
<i>Macoma balthica</i>	14	-	-	14	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Mytilus edulis</i>	28	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	14	42	28	1590	-	-	-	-	14	
<i>Corophium volutator</i>	188	84	601	6710	3900	657	-	-	14	56	338	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Gammarus salinus</i>	14	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	
<i>Gammarus zaddachi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Idothea viridis</i>	-	14	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Neomysis integer</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Balanus improvisus</i>	14	419	-	112	-	-	28	268	182	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Chironomus aprinus</i>	154	58	545	923	475	-	238	639	923	-	128	42	1775	1384	-	35	35	5103	56	433	
<i>Chironomus salinaris</i>	-	140	3034	2293	363	-	-	3872	3998	3201	-	14	4180	3383	3579	-	-	315	2630	1454	
<i>Ceratopogonidae</i>	-	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Middel	2828	3775	8821	22480	15518	6882	3585	2502	8122	11198	8290	1007	1202	9744	5888	9888	35	35	5452	2842	3877
S.D.	590	1127	2408	4818	2158	3874	550	758	1234	2006	1816	552	752	2373	1082	1143	-	-	597	573	
<b>B</b>																					
Md. nr.	03.92	04.92	07.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.92	10.93	03.92	04.92	10.92	10.93		
Art																					
<i>Polydora</i> spp.	-	3.33	12.25	11.52	4.42	3.42	0.10	1.49	1.07	4.12	0.16	3.28	7.16	0.36	6.97	-	-	0.02	0.12	4.92	
<i>Heteromastus filiformis</i>	3.02	-	1.32	5.02	1.30	6.72	1.29	0.76	2.71	4.00	7.48	-	2.20	7.48	6.51	-	-	-	-	2.72	
<i>Pygospio elegans</i>	0.11	-	-	0.08	0.74	0.01	0.05	-	0.04	0.22	0.04	-	0.04	0.02	0.12	0.02	-	-	-	-	
<i>Neanthes succinea</i>	0.20	0.05	0.81	16.05	7.81	35.73	-	-	1.25	11.78	29.29	0.00	3.85	4.28	2.12	23.82	-	-	-	1.17	
<i>Neanthes vitans</i>	-	8.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.71	-	-	-	-	-	
<i>Hediste diversicolor</i>	-	-	-	0.54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cephalia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hydrobia</i> spp.	5.21	7.25	7.61	27.54	15.14	18.53	8.97	5.22	14.53	23.42	24.52	1.93	1.92	4.18	1.38	16.57	-	-	0.10	-	
<i>Mya arenaria</i>	98	125	502	1473	1385	3838	180	275	1871	2970	2887	0.02	9.05	101.21	93.55	-	-	-	-	0.04	
<i>Cerastoderma glaucum</i>	0.05	2.18	-	17.40	0.28	125.46	-	-	1.34	2.10	1.18	-	-	0.93	0.73	-	-	-	-	2.07	
<i>Macoma balthica</i>	1.60	-	-	7.58	-	-	-	-	-	10.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Mytilus edulis</i>	-	0.06	-	-	-	-	-	-	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Corophium volutator</i>	1.31	0.43	3.10	21.29	38.70	1.63	-	0.04	1.03	1.49	-	0.59	0.23	0.20	5.63	-	-	-	-	0.06	
<i>Gammarus salinus</i>	0.53	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Gammarus zaddachi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.36	-	-	-	-	-	-	
<i>Idothea viridis</i>	-	0.09	-	-	-	-	-	-	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Neomysis integer</i>	-	-	-	-	-	-	0.42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Balanus improvisus</i>	0.02	52.27	-	54.26	-	-	6.22	1.43	2.89	77.91	60.58	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Chironomus aprinus</i>	1.27	0.20	2.41	0.58	0.67	-	2.18	-	2.01	4.38	-	1.30	0.40	4.59	7.95	-	0.29	0.28	21.08	0.75	
<i>Chironomus salinaris</i>	-	-	0.40	2.59	1.51	0.41	-	-	6.10	5.78	7.01	0.00	0.08	10.21	8.09	7.93	-	-	0.23	2.68	
<i>Ceratopogonidae</i>	-	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Allt. arifor	110	189	530	1638	1458	4031	179	282	1903	3102	3012	3.4	10.3	47.3	130	165	0.3	0.3	21.3	3.7	
S.D. (5 prøver)	84	203	484	1227	2285	2400	118	248	840	874	1602	2	12	39	188	223	-	-	1	8.1	



Figur 3. A: Antal arter (total antal taxonomiske grupper i 5 prøver). B: Individttæthed C: Biomasse. (st. B juli 1992 og st A og B juli 1993 angiver kun *Mya arenaria*). D: Biomasse uden *Mya arenaria* (\*: uden *Balanus improvisus*). Figur B - C angiver gennemsnit ( $\pm$  S.D.) af 5 prøver.

heden steget betydeligt på alle stationer. Yderst i fjorden (st. A) var der på dette tidspunkt omkring 22000 ind.  $m^{-2}$  (fig. 3B), den højeste tæthed observeret gennem hele undersøgelsen. Generelt set steg individtætheden ikke væsentligt senere hen, men var i foråret 1993 stadig betydeligt højere end på samme tid året før (fig. 3B). På station A var tætheden i oktober 1993 betydeligt lavere end både i april 1993 og oktober 1992. En tilsvarende nedgang fandt ikke sted på station B og C, hvilket betød, at individtætheden i efteråret 1993, modsat tidligere, var relativt ensartet i hele den yderste del af fjorden, men stadig lavere inderst i fjorden (fig. 3B).





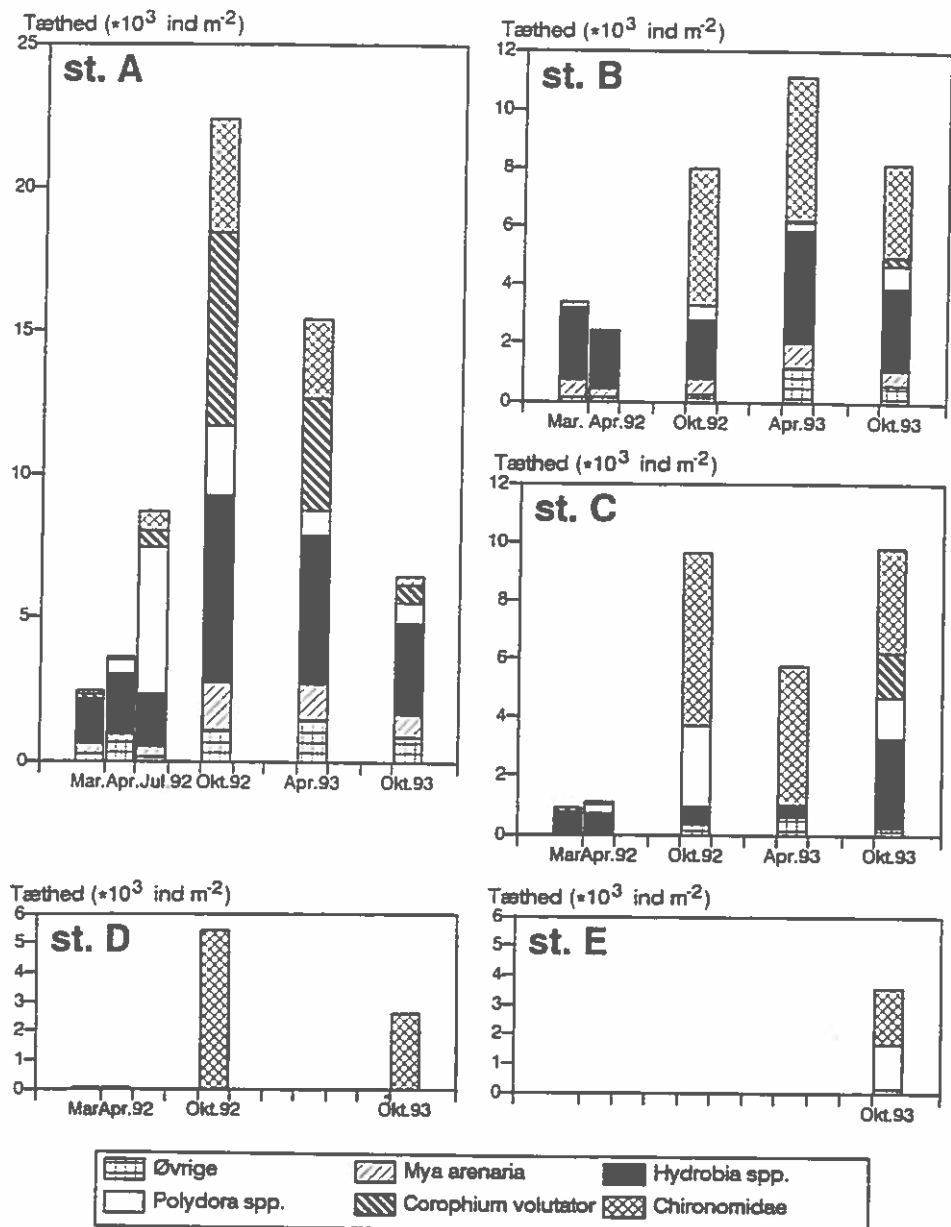
### 3.3 Biomasse

Igennem hele undersøgelsesperioden var biomassen meget større i fjordens yderste del (st. A og B) end længere inde (st. C, D og E)(fig. 3C). I løbet af sommerhalvåret 1992, dvs. den anden vækst- og koloniseringsæson efter slusens åbning, steg biomassen drastisk. Biomassen var således fra ca. 10 (st. B) til ca. 70 (st. D) gange højere om efteråret end om foråret 1992. I fjordens yderste del (st. A, B, og C) steg biomassen fortsat og var i oktober 1993 helt oppe på ca. 4 og 3 kg vådvægt  $m^{-2}$  på hhv. st. A og B. Biomassen var stadigvæk meget lavere ( $<165 g m^{-2}$ ) længere inde i fjorden (st. C, D og E)(fig. 3C). Den meget store biomasseforøgelse på station A og B skal primært tilskrives sandmuslingen *Mya arenaria*, der fra efteråret 1992 og fremefter udgjorde over 90 % af biomassen på begge disse stationer (tabel 4). Det er for disse to stationer svært at fortolke den observerede variation i biomasse fra og med oktober 1992, fordi der er meget store usikkerhed på biomasse-estimerne (fig. 3C, tabel 2B). Dette skyldes den lille prøvestørrelse i sammenhæng med dominansen af store individer af *Mya arenaria*, som særligt på st. A var meget klumpet fordelt (fig. 8).

For at give et indtryk af udviklingen af det øvrige makrofaunasamfund er biomassen uden *Mya arenaria* opgivet i fig. 3D. Denne biomasse var i fjordens yderste halvdel (st. A, B og C) trods svingninger (fald gennem vinteren på st. A og C) stigende gennem hele undersøgelsesperioden. En sammenligning af udviklingen af hhv. biomasse uden *Mya arenaria* og individtæthed viser, at forøgelsen gennem sommeren 1992 på både st. A, B og C primært skyldtes rekruttering af individer. Forøgelsen i biomasse gennem sommeren 1993 skyldtes på st. A og B en stigning i den gennemsnitlige individstørrelse, idet der samtidig sker fald i individtæthed. Denne udvikling skyldtes primært fremgang for de større arter *Cerastoderma glaucum* og *Neanthes succinea*, som herefter på st. A dominerede biomassen, når der ses bort fra *Mya arenaria* (tabel 4). På st. C var individtætheden stadig i 1993 afgørende for biomassens størrelse.

### 3.4 Dominansforhold og successionsmønster

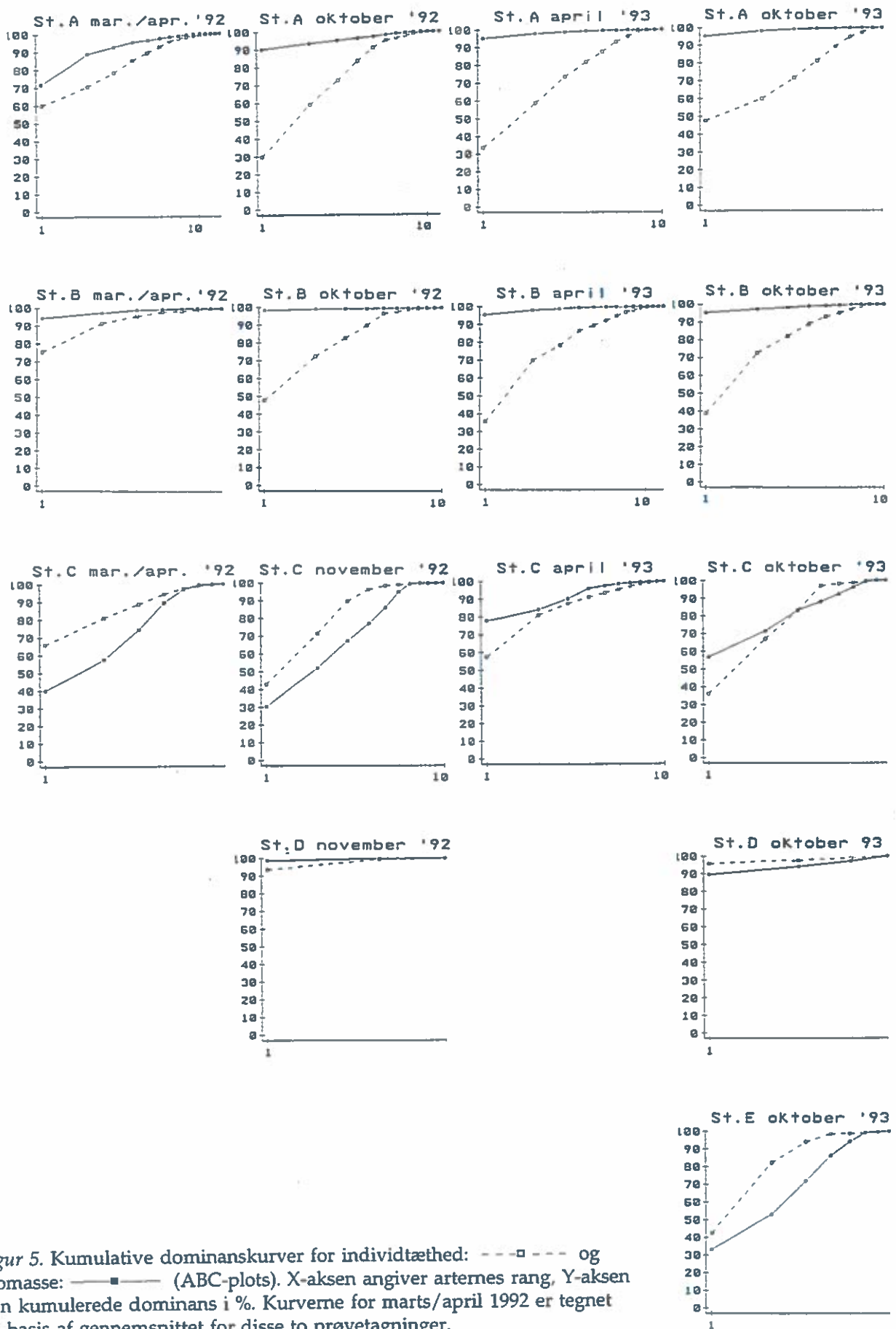
Arternes relative dominans mht. individtæthed var skiftende gennem hele perioden (fig. 4, tabel 3). I foråret 1991 dominerede *Hydrobia* spp. i hele den yderste del af fjorden, mens *Chironomus aprilius* var den eneste art på st. D. Gennem sommeren 1992 koloniseredes st. A af høje tætheder af primært *Polydora ligni*, *Corophium volutator*, *Chironomus salinarius*, *Chironomus aprilius*, mens også *Hydrobia ulvae* og *Mya arenaria* gik frem. Længere inde i fjorden var det hovedsageligt chironimide-larverne *Chironomus salinarius* og *Chironomus aprilius*, der stod for fremgangen i individtæthed, og disse arter dominerede faunaen både i efteråret 1992 og, navnlig på st. C, i foråret 1993 (fig. 4, tabel 3). Gennem



Figur 4. Den totale individtæthed fordelt på de dominerende taxonomiske grupper.

sommeren 1993 faldt tætheden af alle de hyppigste arter på st. A og *Hydrobia ulvae* dominerede igen faunaen. I efteråret 1993 var *Chironomus salinarius* stadig almindelig, mens *Chironomus aprilius*, som den eneste tidligere hyppige art, helt var forsvundet i den yderste del af fjorden (tabel 2). På st. C gik arter, som tidligere kun dominerede længere ude i fjorden, *Hydrobia ulvae*, *Polydora ligni* og *Corophium volutator*, frem gennem sommeren 1993. På st. D var faunaen nu totalt domineret af *Chironomus salinarius*, mens der på st. E også var høje tætheder af *Polydora ligni*. Gennem hele perioden optrådte *Mya arenaria* i relativt høje tætheder på st. A og B, mens den var fåtallig eller fraværende længere inde i fjorden. (tabel 2, fig. 4).

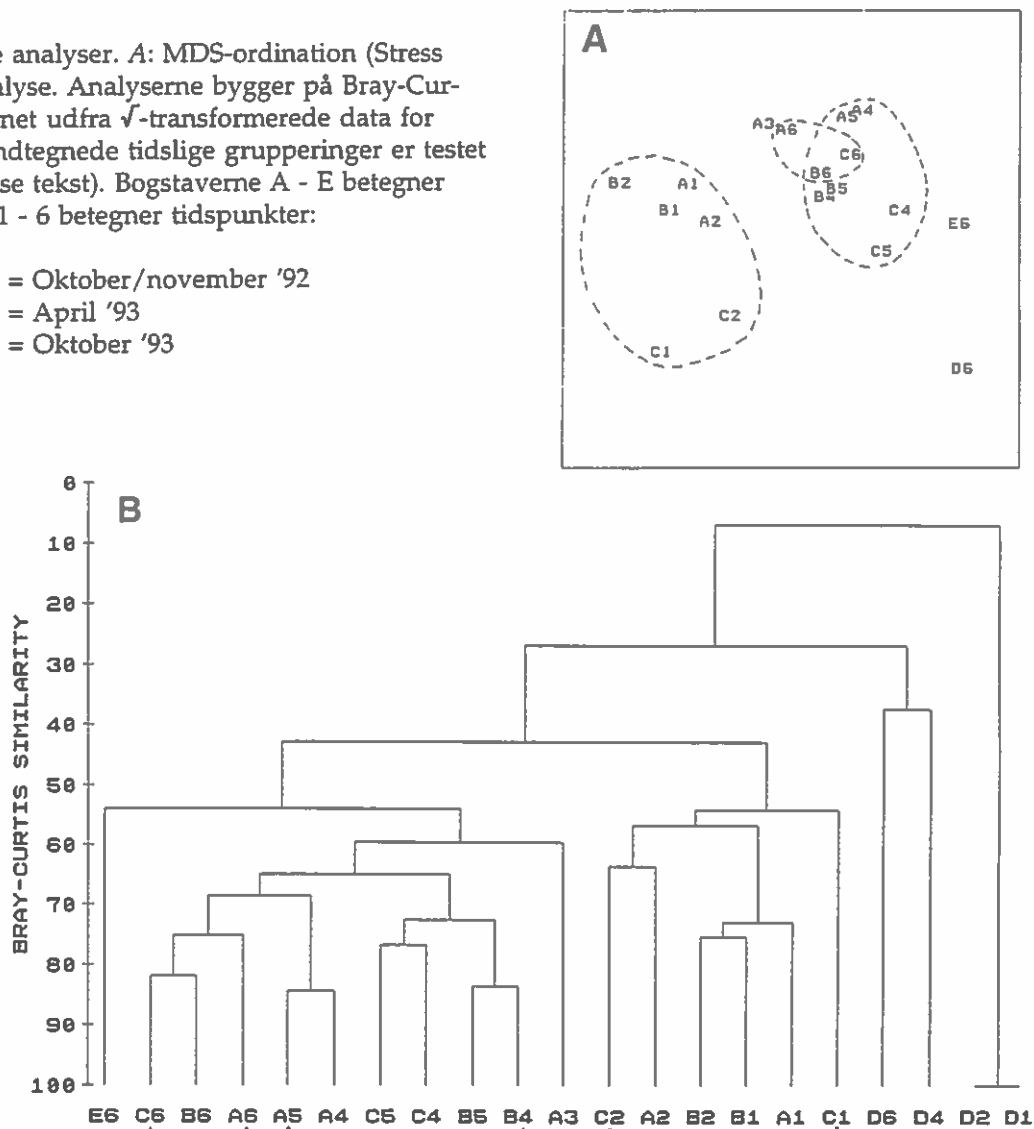




Figur 5. Kumulative dominanskurver for individtæthed: ---□--- og biomasse: —■— (ABC-plots). X-aksen angiver arternes rang, Y-aksen den kumulerede dominans i %. Kurverne for marts/april 1992 er tegnet på basis af gennemsnittet for disse to prøvetagninger.

Figur 6. Multivariate analyser. A: MDS-ordination (Stress 0,112) B: Cluster-analyse. Analyserne bygger på Bray-Curtiss-similaritet beregnet ud fra  $\sqrt{\text{}}$ -transformerede data for individtæthed. De indtegnede tidlige grupperinger er testet med ANOSIM-test (se tekst). Bogstaverne A - E betegner stationer og tallene 1 - 6 betegner tidspunkter:

1 = Marts '92      4 = Oktober/november '92  
 2 = April '92     5 = April '93  
 3 = Juli '92       6 = Oktober '93

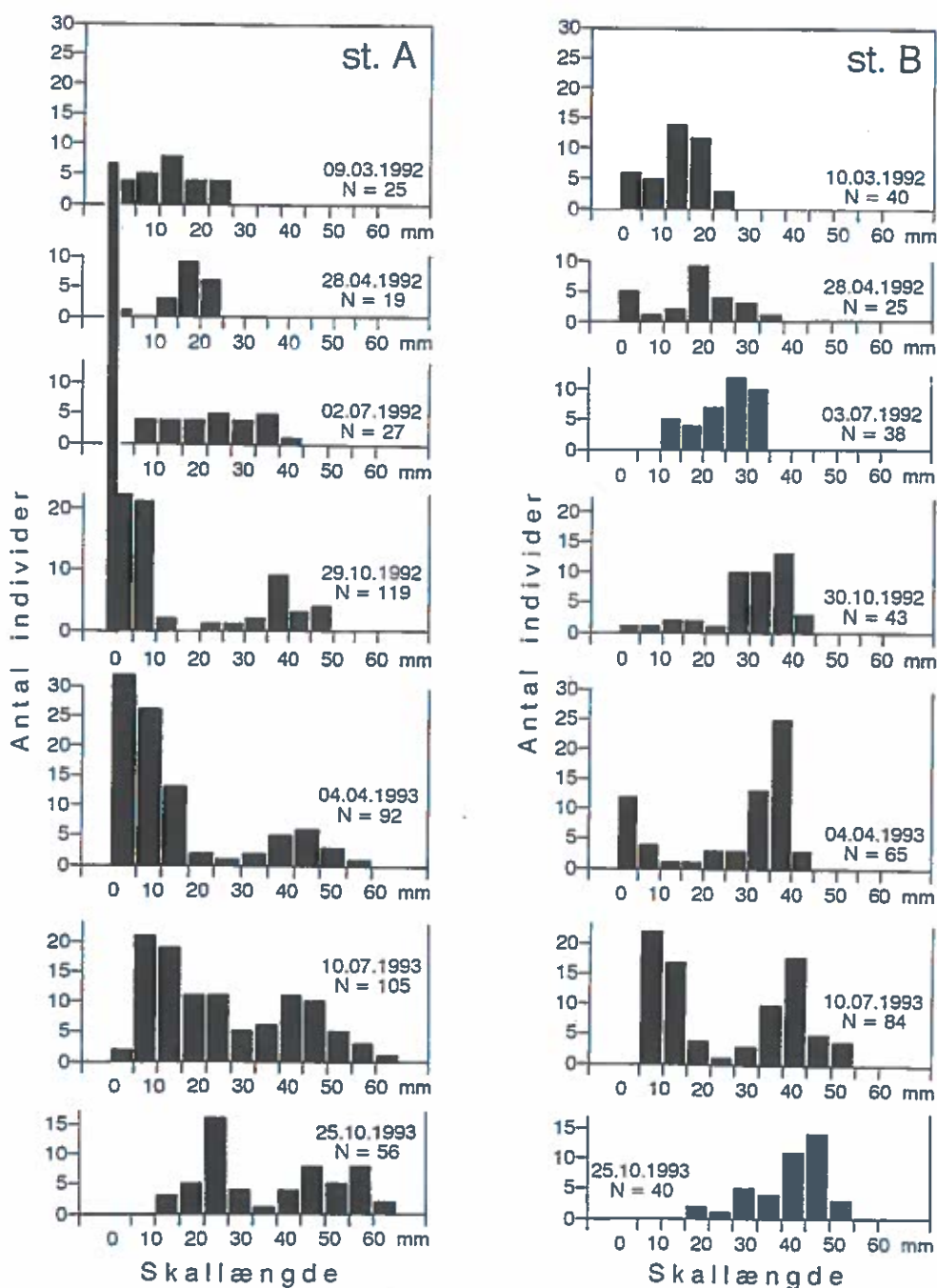


ABC-plots af data (fig. 5) demonstrerer, at dominansstrukturen af bundfaunasamfundet i Hjarbæk Fjord varierede på karakteristisk vis over såvel tid som rum. For data efter et års succession (forår '92) ligger den kumulative dominanskurve for biomasse over kurven for individtæthed på både station A og B, men for begge stationer divergerer kurverne mere med tiden. Biomassekurverne afspejler naturligvis her først og fremmest *Mya arenaria's* voldsomme dominans. På station C ligger biomassekurven nederst frem til og med november 1992, men den rykker senere opad og ligger over eller krydser tæthedskurven. Station D's fauna viser sig også i ABC-plottene afvigende, med næsten total dominans af én art i både biomasse og individtæthed. Kurvernes indbyrdes placering skifter. På station E, som har en lidt mere divers fauna, ligger tæthedskurven øverst i efteråret 1993.

I MDS-ordinationen baseret på individtæthed for de enkelte arter (fig. 6A) er data fra st D i 1992 udeladt, fordi disse stærkt afvigende data dels vil påvirke resten af ordinationen meget og dels er baseret på en mindre prøvestørrelse end de øvrige data. I denne ordination samt cluster-analysen (fig. 6B) udgøres de to klareste grupperinger af st. A, B og C i foråret 1992 hhv. st. A, B, C og E ved alle senere prøvetagninger. Begge analyser viser

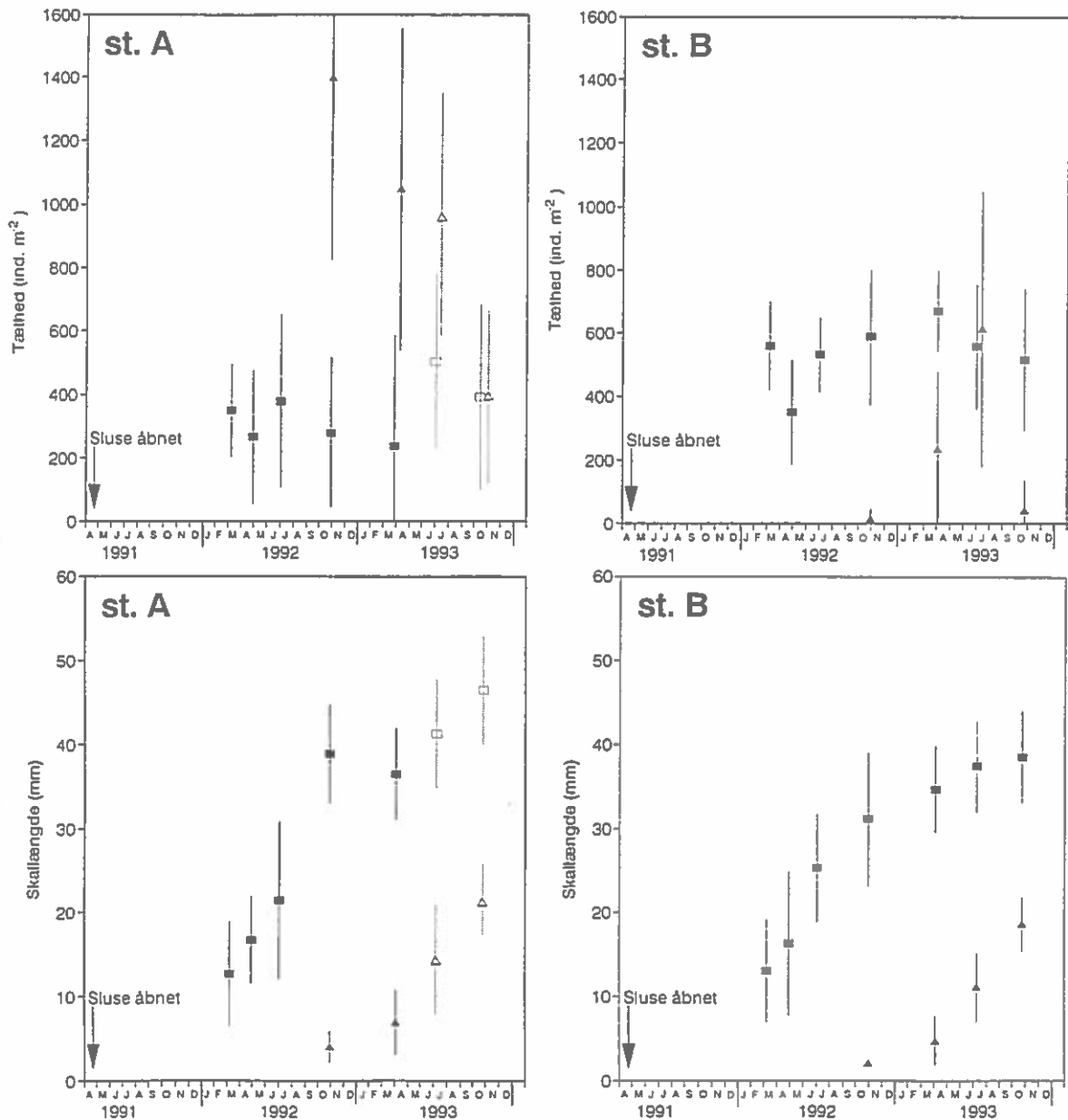
imidlertid også, at similariteten mellem st. A, B og C var øgetydeligere i oktober 1993, således at de tre stationer på dette tidspunkt udgør en gruppering for sig selv. Endelig viser clusteranalysen, at st. A, modsat st. B og C, allerede i efteråret 1992 og foråret 1993 grupperes sammen med st. A, B og C i oktober 1993.

En tovejs similaritetsanalyse (ANOSIM) med stationer som den ene faktor (st. A, B og C) og tid som den anden (3 tidlige grupper: Forår 1992, efterår 1992/forår 1993 og efterår 1993) viser, at der var signifikant forskel på faunasammensætningen både mel-



Figur 7. *Mya arenaria*, størrelsesfrekvens-fordeling på station A og B. Angiver antal individer tilbageholdt ved 1 mm maskevidde, undtagen st. B i juli 1992 og begge stationer i juli 1993, hvor der blev benyttet 2 mm maskevidde.

lem tidspunkter ( $P < 0,001$ ; 3375 permutationer) og stationer ( $P < 0,01$ ; 225 permutationer). Der var desuden parvis signifikant forskel på faunaen mellem alle tre tidsrum ( $P < 0,05$ , 27 permutationer i hver sammenligning. Testen tager ikke højde for flere sammenligninger). Parvise sammenligninger mellem stationerne blev ikke gennemført.



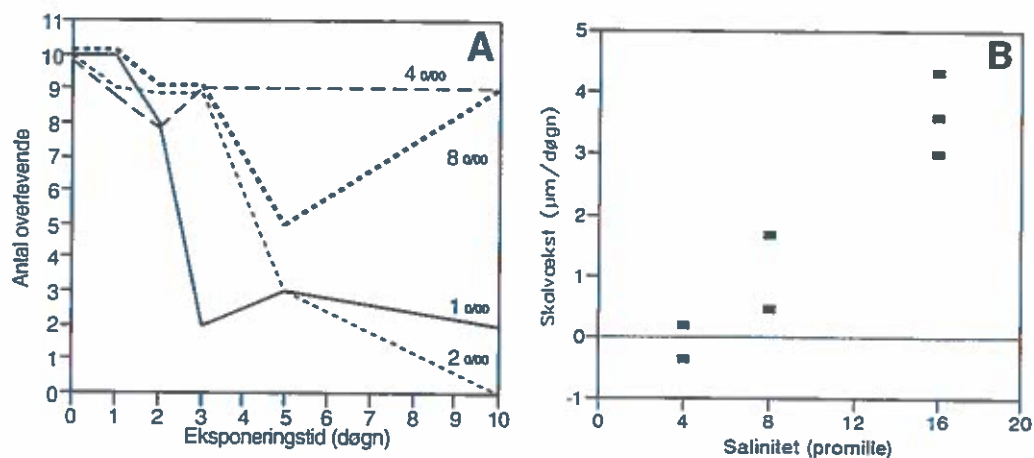
Figur 8. *Mya arenaria*, st. A og B. Individttæthed (gennemsnit  $\pm$  S.D. 5 prøver) og skallængde (gennemsnit  $\pm$  S.D for alle individer). Firkant: 1991-kohorten, trekant: 1992-kohorten. "Tynd" optegning angiver usikker kohorteadskillelse.

### 3.5 *Mya arenaria*

På baggrund af størrelsesfrekvens-diagrammer baseret på skal-længden (fig. 7) er *Mya arenaria*'s kohorter på st. A og B forsøgt adskilt. For st. B lod dette sig gøre uden vanskeligheder gennem hele perioden, mens nøje inspektion af størrelsesfrekvensen på st. A gjorde adskillelsen af kohorterne fra og med juli 1993 mere usikker. Trods denne usikkerhed, kan det for begge stationer slås fast, at de individer, der var tilstede i marts 1991, må have settlet året før, samt at individtætheden i denne kohorte var relativ konstant gennem hele perioden (fig. 7 og 8). På st. A var der igen i 1992 stor rekruttering af *Mya arenaria*, mens rekrutteringen på st. B enten var meget ujævnt fordelt eller ikke succesfuld. I efteråret 1993 kunne der ikke spores rekruttering af en ny kohorte (fig. 7 og 8). Vækstkurver tegnet ud fra størrelses-frekvensdiagrammerne viser en hurtig skalvækst hos 1991-kohorten på begge stationer (fig. 8). Muslingerne havde således i april 1993 en gennemsnits-skallængdelængde på hhv. 36,1 og 34,1 mm på st. A og B.

### 3.6 Tolerance- og vækstforsøg

Toleranceforsøget viste, at juvenile individer af *Mya arenaria* kan opholde sig i saliniteter helt ned til 4 ‰ ved 15 °C i op til 10 dage uden væsentlig dødelighed (fig. 9A). Ved 1 og 2 ‰ var dødeligheden væsentlig forhøjet efter 2 - 5 døgn, selvom enkelte individer var i live efter 10 døgn (fig. 9A). De individer, der overlevede ved de laveste saliniteter var imidlertid helt lukkede og så "svage" ud, dvs. meget gennemsigtige og med skidt og begroinger på skallen. Dette gjaldt også i nogen grad muslingerne ved 4 ‰. Dette stemmer overens med vækstforsøget, der viste, at muslingerne ved 4 ‰ ikke voksede (fig. 9A). Derudover viste forsøget en tydelig sammenhæng mellem muslingernes skalvækst og saliniteten mellem 4 og 16 ‰. Der var i forsøget en signifikant



Figur 9. Juvenile *Mya arenaria* ved forskellige saliniteter. A: Overlevelse. B: Skalvækst. Hver firkant angiver gennemsnitstilvækst i grupper på 7 - 10 individer.

effekt af saliniteten på den absolutte skaltilvækst ( $P < 0,05$ , Kruskal-Wallis-test). Variationen var imidlertid temmelig stor, og den absolutte skaltilvækst lille. Selv ved 16 ‰ voksede de tre grupper på 15 døgn kun hhv. 4,8 %, 4,0 % og 3,3% af gennemsnitsskallængden ved forsøgsstart. Der var også en betragtelig dødelighed under forsøgene. I to forsøgsgrupper døde alle individer, i én døde der 3 og i resten døde der 0 - 2 individer. Alle disse individer døde kort efter forsøgets start. Det blev iagttaget, at muslingerne ved 8 og 16 promille som regel var åbne og filterede med siphonerne strakt ud. Det blev endvidere iagttaget, at det varierede med tiden, hvor mange af muslingerne der hhv. var gravet ned i sedimentet eller lå ovenpå.

## 4 Diskussion

Efter 2½ års succession er der i de yderste dele af Hjarbæk Fjord udviklet et makrofaunasamfund med høj individtæthed, stedvis meget høj biomasse og en artssammensætning og struktur, som må anses for typisk for en boreal, lavvandet, mesohalin fjord (se f.eks Muus 1967). Der eksisterer desværre ikke kvantitative undersøgelser af faunaen i Hjarbæk Fjord fra før den blev fersk i 1966, som den nyetablerede fauna kan sammenlignes med. Hurtig etablering af makrofaunasamfund i brakvandsområder er demonstreret ofte før; f.eks af Simon & Dauer (1977), Arntz & Rumohr (1982), Bonsdorf (1980, 1983) og Bonsdorf & Österman 1985. Imidlertid var der i fjorden en bemærkelsesværdig variation i såvel successionens forløbet som bundfaunaens struktur efter 2½ år. Der var således ved undersøgelsens afslutning en meget høj biomasse og biomassemæssig total dominans af *Mya arenaria* i fjordens yderste del, længere inde var der et lignende bundfaunasamfund med meget lavere biomasse som følge af *Mya arenaria*'s begrænsede udbredelse, og endelig var der et usædvanlig fattigt bundfaunasamfund inderst i fjorden.

### 4.1 *Mya arenaria*

Yderst bemærkelsesværdig er biomasseopbygningen i de yderste dele af Hjarbæk fjord på op til over 3 kg vådvægt m<sup>-2</sup> på 18 mdr og ca 4 kg m<sup>-2</sup> på 30 mdr. Efter tilsvarende tidsrum fandt Arntz & Rumohr (1982) en biomasse på hhv ca. 300 og 1000 g m<sup>-2</sup> i eksperimentelle studier i Kiel Bugt og Bonsdorf (1983) kun omkring 80 og 100 g m<sup>-2</sup> i et område i den nordøstlige Østersø efter fysisk destruktions af faunaen ved uddybning af en sejlrende. Wolff *et al.* (1977) fandt hhv ca. 40 og 100 askefri tørvægt efter hhv 19 og 36 mdr. i en nyopstået brakvandssø, hvilket groft estimeret svarer til højst ca. 800 og 2000 g vådvægt (referencer i Rumohr *et al.* 1987) idet faunaen domineredes af muslinger. I de nævnte studier domineres faunaen efter kort tid af en eller få muslingearter, hvilket synes at være et næsten obligatorisk træk ved kolonisering af brakvandsområder. Hjarbæk Fjord er i så henseende blot et ekstremt tilfælde, idet sandmuslingen, *Mya arenaria*, i fjordens yderste del (st. A og B) allerede efter ét år udgjorde over 90 % af biomassen og på st. B omkring 95 % efter 2½ år, hvor yderligere *Cerastoderma glaucum* udgjorde over 60 % af den resterende biomasse. Selvom andre egentlige kolonisationsstudier ikke har vist en ligeså hurtig en biomasseopbygning, er det fra almindelige populationsstudier kendt, at netop *Mya arenaria* under gunstige rekrutterings og vækstforhold kan opbygge store biomasser på kort tid (Möller og Rosenberg 1982). Som årsag til sådanne særligt succesfulde rekrutteringer foreslår Möller & Rosenberg (1982) og Möller (1986) et lavt konkurrence- og predationstryk som følge af særlig lav tæthed af adulte muslinger og epibentiske predatorer. Ved overgangen til saltvandstilstand i Hjarbæk Fjord var disse be-

tingelser sandsynligvis opfyldt. Under naturlige omstændigheder kan sådanne betingelser opstå f.eks. efter isvintre (Möller 1985, Beukema 1986), hvorfor en lignende successions-sekvens i Hjarbæk Fjord potentielt kan gentage sig senere udløst af særligt kolde vintre.

Biomassen af *Mya arenaria*'s kohorter blev ikke bestemt særskilt. Alligevel kan det ud fra analyserne af artens vækst og populationsdynamik (fig. 8) slås fast, at opbygningen af biomasse på st. A og B primært skal tilskrives høj individvækst og en tilsyneladende meget lav dødelighed (efter marts 1992) i kohorten settlet allerede det første koloniseringsår (1991). På st. A må 1992-kohorten have bidraget i ikke ubetydelig grad til biomassestigningen i 1993, men det relative bidrag af denne kohorte er usikkert pga. den usikre kohorteadskillelse på stationen. Biomassebidraget fra senere kohorter til *Mya arenaria*'s population på st. B, må have været ubetydeligt.

*Mya arenaria* er suspensionsernærer, og den hurtige vækst er sandsynligvis bl.a. betinget af den høje fødetilgængelighed som følge af fjordens stærkt eutrofierede tilstand. Skalvæksten i Hjarbæk Fjord var hurtigere end flere hidtil publicerede eksempler på "hurtig vækst" af *Mya arenaria*, f. eks. Newcombe (1935) og Munch-Petersen (1973), men ikke væsentlig forskellig fra hvad Möller & Rosenberg (1983) fandt ved den svenske vestkyst. Som sandsynlig årsag til den hurtige vækst betoner disse forfattere områdets høje primærproduktion. Det pågældende vandområde havde imidlertid givetvis ikke Hjarbæks Fjords ekstremt høje koncentrationer af fytoplankton, hvorfor det er sandsynligt at *Mya arenaria*'s vækst i Hjarbæk Fjord ikke var fødebegrænset. Det skal dog bemærkes, at fytoplankton i Hjarbæk Fjord om sommeren domineres af blågrønalger (Viborg Amt 1993), hvis fødeværdi ofte anses for tvivlsom. *Mya arenaria*'s vækst er i Hjarbæk Fjord snarere begrænset af saliniteten. Dette understøttes bl.a. af vækstforsøgene i nærværende undersøgelse samt studier af artens kvælstof-stofskifte ved varierende salinitet (Groth & Theede 1989).

## 4.2 Artssammensætning

Selvom arternes individtæthed og relative dominans skiftede gennem hele perioden stabiliseredes artssammensætningen i fjorden hurtigt. 17 af ialt 21 taxa, deriblandt alle de senere dominerende, blev observeret allerede i foråret 1992 ét år efter koloniseringsens start. De fleste dominerende arter indvandrede imidlertid allerede sommeren før, idet 10 af disse blev observeret i august 1991 ca 4 mdr. efter slusens åbning (Bio/consult 1991).

Nærværende undersøgelse er koncentreret omkring faunaen på lavt vand over haloklinen, men nedenfor littoralzonen. Stationerne repræsenterer en væsentlig og typisk del af fjordens bund, men giver naturligvis ikke et komplet billede af fjordens fauna, som vil variere med bl.a. bundtype, eksponering og dybde (se f.eks. Muus



1967). Den kumulerede kurve for artsantal på alle stationer (fig. 3A) indikerer at prøverne, trods det relativt lille areal (0,07 m<sup>2</sup> pr. station pr. prøvetagning) og indenfor ovennævnte begrænsninger, giver et reelt billede af artsammensætningen af fjordens makrofauna. Prøvestørrelsen har dog betydning for tolkningen af resultaterne. F.eks. kan sammenhængen mellem artsantal og afstanden til fjordens munding (st. A, B og C) i 1992 være udtryk for, at arterne faktisk indvandrede senere til de mellemste dele af fjorden. Sammenhængen kan imidlertid også skyldes, at de "sjældne" arter længere inde i fjorden senere nåede tætheder, hvor de blev registreret i prøverne. Desuden kan eventuelle større mobile epibentiske arter som hesterejen, *Crangon crangon* og strandkrabben, *Carcinus maenas* ikke forventes at være repræsenteret. På grund af maskevidden benyttet ved sigtningen af prøverne blev nogle oligochater samt diverse meiofaunagrupper som ostracoder og nematoder heller ikke registreret.

Flere arter fra den primære indvandringsskilde Lovns Bredning (Viborg Amt 1986, Bio/consult 1991, 1992, 1993), blev ikke registreret i nærværende undersøgelse. Det gjaldt eksempelvis polychaeter som *Pectinaria koreni*, *Eteone longa* og hjertemuslingen *Cerastoderma edule*, dvs de ikke så euryhaline arter (Muus 1967, Remane 1971). Den lavere salinitet i Hjarbæk Fjord end i Lovns Bredning er givetvis den primære begrænsende faktor for artsantallet i fjorden over skillefladen. Det lave artsantal i brakvandsområder er i sig selv en sandsynlig årsag til den hurtige etablering af en relativt konstant artsammensætning, som også foreslået af Bonsdorf & Österman (1985) og Bonsdorf (1989) i forbindelse med koloniserings-eksperimenter i lavsaline områder i Østersøen.

En anden begrænsende faktor for artsantallet er givetvis artssammensætningen dvs. rekrutteringsgrundlaget i Lovns Bredning. F.eks findes *Hydrobia ventrosa*, den mest euryhaline *Hydrobia*-art ikke eller kun sparsomt i Lovns Bredning (Fenchel 1975, Bioconsult 1991, 1992, 1993). Denne art ville typisk forekomme i den inderste del af fjorden med den laveste salinitet (Muus 1967, Hylleberg 1986), hvilket arten ikke synes at gøre (nærværende undersøgelse, Bioconsult 1991, 1992, 1993). For polychaet-familien *Nereidae* gælder det også, at den eneste hyppigt forekommende art i Hjarbæk Fjord, *Neanthes succinea*, ikke er den mest euryhaline. Det er derimod *Hediste diversicolor*, som normalt dominerer i de inderste lavsaline dele af estuarier (Kristensen 1988). Det er sandsynligt, at bl.a. disse arter på et senere tidspunkt indvandrer til eller øger deres hyppighed i Hjarbæk fjord. Således kan sammensætningen af hyppige arter potentielt være længe om at stabiliseres, selvom det inden for tidsrammen af denne undersøgelse skete hurtigere end individtætheden og biomassen.

### 4.3 Successionsforløb

Det ses af såvel de direkte samfundsbaseerede variable diskuteret ovenfor som de multivariate analyser, som inddrager artssam-

mensætningen, at de største strukturelle forandringer i faunaen skete i løbet af sommeren 1992, den anden sommer efter fjordens overgang til brakvandstilstand.

Den store stigning i individtæthed i løbet af 1992 udgøres primært af arterne *Chironomus aprilius*, *Chironomus salinarius*, *Polydora ligni*, *Corophium volutator* og *Hydrobia ulvae* og er sandsynligvis et udtryk for en stor rekruttering til bunden, og ikke blot for sigtere rekruttering af individer rekrutteret til bunden året før (jvf f.eks. Muus 1973, Bachelet 1991). Dette konkluderes bl.a. på baggrund af undersøgelser i fjorden foretaget i juli 1991 (pers. obs.) og slutningen af august 1991 (Bio/consult 1991) under anvendelse af en sigte-maskevidde på 0,25 mm. Disse undersøgelser viste ikke tætheder af de pågældende arter, der kan gøre rede for stigningen gennem 1992.

Sandsynligvis skyldes den relativt sparsomme kolonisering den første sommer, at flere af de dominerende arter, f.eks. *Hydrobia ulvae*, *Corophium volutator*, *Polydora ligni*, har deres primære ynglesæson i foråret og først på sommeren (Muus 1967, Rasmussen 1973, Möller & Rosenberg 1982) dvs. før saliniteten i fjorden nåede et tilstrækkelig højt niveau for arterne. Derfor medvirkede kun en begrænset del af samme års afkom i kolonisationen. Kolonisationens stærke afhængighed af årstiden fremgik også af successionens videre forløb med små faunaforandringer gennem vinteren 1992/93 efterfulgt af større forandringer i sommeren 1993. Årstidens betydning for faunaens kolonisationspotentiale er tidligere demonstreret og diskuteret af blandt andre Santos & Simon (1980), Arntz & Rumohr (1982), Zajac & Whitlatch (1982) og Bonsdorf & Österman (1985).

En sandsynlig årsag til chironomidelarvernes lave kolonisering det første år er, at arterne er sjældne i de omkringliggende områder, hvor saliniteten er over deres typiske udbredelsesområde (Strenzke 1960, Parma & Krebs 1977). Arterne kunne derfor ikke udnytte deres fulde potentiale i Hjarbæk Fjord, før en ynglepopulation var opbygget i selve fjorden. Dette demonstrerer betydningen for kolonisationsforløbet af afvigelser i de fysisk-kemiske forhold mellem en nyopstået biotop og området, der udgør rekrutteringsgrundlaget, som også diskuteret for artssammensætningen.

I ovenstående diskussion forudsættes det, at kolonisationen af fjorden primært skete i forbindelse med arternes formering. Santos & Simon (1980) og Smith & Brumsicle (1989) har undersøgt betydningen af størrelsen af et dyrefrit område og fysiske barrierer, for med hvilke mekanismer dyrene koloniserer området. Da der i Hjarbæk Fjord er tale om migration i kilometerskala, og der tilmed er en tærskel (dæmning) mellem Lovns Bredning og fjorden, er det udfra nævnte undersøgelser en rimelig antagelse, at den overvejende del af kolonisationen i Hjarbæk Fjord skete ved settling af pelagiske larver eller aktiv og passiv redistribution af postlarvale og juvenile individer.

Tætheden af flere små arter på station A var i efteråret 1992 meget højere end på noget senere tidspunkt. Dette var sandsynligvis ikke udelukkende et udtryk for en naturligt varierende rekruttering, men kan have været betinget af, at tæthed og biomasse af den etablerede makrofauna stadig i foråret 1992 var lav. De høje tætheder i 1992 kan dermed have været et led i en egentlig succession mod et mere modent makrofaunasamfund, og lignede som sådan en opportunist-top ("peak of opportunists" jvf. Pearson & Rosenberg 1978). I efteråret 1993 efter den store tilbagegang for de små arter på st A, havde de større arter *Cerastoderma glaucum* og *Neanthes succinea* opnået kvantitativ betydning på st A og biomassen uden *Mya arenaria* voksede. Endelig var der i 1993 en tendens til fald i artsantal, omend dette kan have været et prøvetagningsartefakt. Disse elementer i successionsmønsteret stemmer kvalitativt overens med de mønstre for succession i marine blødbundsområder, som tidligere er demonstreret i flere eksperimentelle studier (McCall 1977, Arntz & Rumohr 1982, Bonsdorf 1983) og i studier efter forskellige naturlige og menneskeskabte forstyrrelser i marine blødbundsområder (Rosenberg 1976, Pearson & Rosenberg 1978, Bonsdorf 1980, 1983). Der var imidlertid på st. A også en række afvigelser fra de "klassiske" successionsmodeller, hvilket bl.a. ABC-plottene illustrer tydeligt. Eksempelvis er dominansen i individtæthed af enkeltarter på st. A er lavest i perioden, hvor den samlede individtæthed er højest, dvs under den potentielle opportunist-top i 1992-93. Oftest observeres højest dominans af enkeltarter i denne periode (f.eks Rosenberg 1976, McCall 1977, Rumohr 1980). Plottene viser også, at bundfaunasamfundet, på et tidspunkt hvor det som helhed endnu langt fra er i balance, udviser en dominansstruktur svarende til den, der forventes i mere "modne" eller mindre forstyrrede bundfaunasamfund (Warwick 1986). Årsagen hertil er imidlertid alene *Mya arenaria*'s voldsomme biomasse-mæssige dominans. Dette demonstrerer ABC-metodens store følsomhed overfor tilstedeværelsen af blot én art med store individer, som Dauer *et al.* (1993) konstaterede i dele af Chesapeake Bay. Forfatterne påpegede dette som potentiel svaghed ved metoden netop hvis den bruges i mesohaline estuarier.

Efter den store kolonisation i sommeren 1992 var både den tidlige og rumlige variation i fjordens yderste del (st. A, B og C) mindre; men variationen mellem faunaen i fjordens yderste og inderste del var stadig stor. Analyseres udviklingen gennem hele undersøgelsesperioden nøjere, skelnes imidlertid et mere nuanceret tidsligt og rumligt mønster, hvor st. A B og C til stadighed opnår højere similaritet, og hvor successionen på de tre stationer havde et delvist parallelt forløb, men med en tidsforsinkelse indefter i fjorden. Både MDS-ordinationen og navnlig cluster-analysen (fig. 6) viser denne "indadskridende" forøgelse i faunaens similaritet med faunaen yderst i fjorden (st. A) i oktober 1993. Det er også tydeligt, at udviklingen i arternes relative dominans på st. C midt i fjorden i 1993 lignede udviklingen, der fandt sted yderst i fjorden året før. Endelig understøttes mønsteret af sammenhængen mellem biomassen uden *Mya arenaria* og hhv individtæthed og -størrelse (fig. 3), ABC-diagrammerne (fig. 5)

samt i nogen grad udviklingen i artsantal. Indtrykket af en indadskridende succession forstærkes af faunaens struktur inderst i fjorden. Således var makrofaunaen på st E stadig efter 2½ års udvikling karakteriseret af lav biomasse og dominans af få små arter (ABC-plot fig. 5); heriblandt *Polydora ligni*, der ofte er betegnet som pioner-art ved kolonisation af dyrefri sedimenter (Simon & Dauer 1977, Rumohr 1980).

Det beskrevne mønster antyder, ud fra undersøgelsens oprindelige forudsætninger, at successionens hastighed dæmpes af enten den øgede kolonisationsdistance eller den faldende salinitet ind gennem fjorden. Fortolkningen kompliceres dog væsentlig af, at saliniteten steg gennem undersøgelsesperioden, således at stationer længere inde i fjorden succesivt fik lige så høj salinitet, som stationer længere ude havde året før (fig. 2).

Detaljerede analyser af de enkelte arters populationsdynamik under successionen ligger uden for denne undersøgelses formål og muligheder, bl.a. fordi flere af de dominerende arter naturligt har store og hurtige populationsfluktuationer, som den benyttede prøvetagningshyppighed ikke belyser i tilstrækkelig grad. Dette gælder i særlig grad *Corophium volutator*, *Polydora ligni* og *Pygospio elegans* (Muus 1967, Rasmussen 1973, Woolf *et al.* 1977, Möller & Rosenberg 1982). Som påpeget af blandt andre Wildish (1977) og Zajac & Whitlatch (1985) er det også vanskeligt at drage konklusioner om årsagssammenhænge ud fra rent deskriptive successionsstudier. Imidlertid kan nogle eksempler illustrere, at væsentlige dele af forløbet formentlig lader sig forklare primært ud fra fysiske faktorer i samspil med de enkelte arters biologi, uden at biologiske interaktioner behøver at spille nogen stor rolle. Disse tre hierakiske niveauer foreslog Zajac & Whitlatch (1985) benyttet i analysen af årsagssammenhænge i et successionsforløb. Eksemplerne belyser samtidig vanskeligheden ved at adskille effekter af salinitetsforholdene og immigrationsdistancen i sig selv.

Den stigende salinitet kan f.eks. være medvirkende til at *Hydrobia ulvae* ikke før i 1993 opnåede høje tætheder på station C. På denne station befinder *Hydrobia ulvae* sig på kanten af sin normale udbredelse i danske fjorde, som går ved en salinitet på ca. 10 ‰ (Muus 1967, Hylleberg 1986). Hylleberg (1975) observerer endog kraftig hæmning af fødeindtagelsen ved 10 ‰ hos *Hydrobia ulvae* fra Limfjorden. Dette kan være årsag til, at individerne, der allerede var på stationen, ikke formåede sig succesfuldt før i 1993, hvor gennemsnitssaliniteten var omkring 12 ‰. Alternativt kan overlevelsen af pelagiske larver og juvenile individer tilført længere udefra have været højere i 1993. *Chironomus aprilius*' forsvinden fra fjordens yderste dele i 1993 kan også delvist hænge sammen med den stigende salinitet. Den er i naturen kun udbredt ved saliniteter op til 16 - 18 ‰ (Strenzke 1960, Parma & Krebs 1977), og arten kan således i takt med den stigende salinitet være blevet udkonkureret af *Chironomus salinarius*, der forekommer ved højere saliniteter (Strenzke 1960, Parma & Krebs 1977).

En anden væsentlig årsag til variation i rekrutterings mønsteret kan være koloniseringsdistancen (McCauley *et al.* 1977, Santos & Simon 1980, Gore 1982, Bonsdorf 1983), hvilket stemmer overens med flere af arternes formeringsbiologi. Chironomiderne, *Chironomus salinarius* og *Chironomus aprilius* opnår hurtigt høje tætheder over hele fjorden. Disse brakvandslevende arters biologi er kun dårligt beskrevet; men eksempelvis arten *Chironomus anthracinus*, der lever i søer, lægger æggene i vandoverfladen, hvorefter disse langsomt synker til bunden. Æggene kan derfor føres med strømmen inden de når bunden (Jónasson 1970). Spredningen af dansemyggelarverne i Hjarbæk Fjord kan derfor sandsynligvis sammenlignes med f. eks. *Polydora ligni*, *Heteromastus filiformis*, *Neanthes succinea* og *Mya arenaria*'s pelagiske larver, dog med den forskel at dansemyggene ikke i samme grad har én retningsmæssigt veldefineret rekrutteringskilde. Modsat de nævnte arter har *Hydrobia ulvae* et semipelagisk larvestadium med et begrænset spredningspotentiale (Thorson 1946, Muus 1967) og *Corophium volutator*, der som *Hydrobia ulvae* først når store tætheder på st C i 1993, har direkte formering uden et egentligt pelagisk spredningsstadium.

Successionen i den inderste del af fjorden er med kun én station frem til oktober 1993 dårligere belyst. Den meget sparsomme fauna på st. D kan skyldes at sedimentet her modsat de øvrige stationer er meget finkornet. Muus (1967) viser at faunaen ofte er sparsom i de inderste flade mudrede dele af danske fjorde. Omvendt var der på st E et meget sandet sediment, men denne station var tilgængelig mere eksponeret end de øvrige stationer. Imidlertid synes disse faktorer ikke alene at kunne forklare faunaens meget store afvigelse fra de øvrige stationer. Af de dominerende arter i fjorden er flere observeret på en decideret muderbund; det gælder *Mya arenaria* (Rasmussen 1973) *Corophium volutator* og *Polydora ligni* (Muus 1967), *Hydrobia ulvae* (Fenchel 1975) og *Neanthes succinea* (Kristensen 1988). Selvom det ikke kan udelukkes for visse arter f.eks. *Corophium volutator*, forekommer det usandsynligt, at immigrationsdistancen stadig efter mere end to år skulle spille en væsentlig rolle. Dette synspunkt forstærkes af, at rekrutteringspuljen i 1993 var rykket væsentligt nærmere, i takt med at flere arter havde opbygget ynglepopulationer i selve fjorden. Dette peger på saliniteten som en afgørende faktor; men det er igen påfaldende, at saliniteten inderst i fjorden i var næsten lige så høj i 1993, som den var yderst i fjorden i 1991 (fig. 9), hvor en væsentlig kolonisering faktisk fandt sted. De her omtalte saliniteter er gennemsnitsværdier for april-oktober de respektive år, men de få foreliggende salinitetsmålinger fra vinter- og forårsperioderne viser, at saliniteten faldt meget i disse perioder. Således var vandet inderst i fjorden om vinteren nogle gange nede på 1 - 2,5 ‰. På trods af at euryhaline invertebrater ofte udviser forøget tolerance overfor salinitetsstress ved lave temperaturer (Kinne 1964), er det tænkeligt at vintersaliniteten er medårsag til den pauvre fauna inderst i fjorden. Boesch (1977) foreslog på baggrund af sammenlignende studier i flere estuarier, at den årlige minimumssalinitet kan have stor indflydelse på faunasammensætningen langs estuariers salinitetsgradient.

Det er derfor muligt, at den sparsomme fauna inderst i fjorden skyldes tilbagevendende salinitetsstress, og at faunaen derfor ikke umiddelbart vil udvikle sig videre gennem de senere successionsstadier observeret længere ude i fjorden. Makrofaunasamfundet på st E var i oktober 1993 domineret af opportunistiske arter, men de fleste dominerende arter fra resten af fjorden forekom i lavt antal. Dette kan da også være udtryk for, at saliniteten først i 1993 blev tilstrækkelig høj til en væsentlig kolonisation af de tilrådhedstående arter.

Hvis væsentlige dele af successionsmønsteret, som diskuteret, kan henføres til den stigende salinitet gennem undersøgelsesperioden, kan dele af dette forventes gentaget i takt med klimatiske fluktuationer. Nichols *et al.* (1990) observerede således alternerende udslettelse og rekolonisering af dele af faunaen i et estuarie som følge af fluktuerende salinitet betinget af varierende afstrømning.

#### 4.4 Salinitetens betydning for juvenile *Mya arenaria*

*Mya arenaria* opnåede i 1991 kun høje individtætheder yderst i fjorden (st. A og B) og rekrutteredes i 1992 igen næsten udelukkende på disse stationer. I august 1993 observeredes temmelig store tætheder af juvenile individer på st. C (3-5000 ind m<sup>-2</sup>, pers obs), men ingen væsentlig rekruttering kunne spores i prøverne i oktober 1993. Vækst og toleranceforsøg blev gennemført, for at belyse salinitetens betydning for rekrutteringen af *Mya arenaria* i Hjarbæk Fjord. Forsøgene viste, at væksthastighed hos juvenile *Mya arenaria* var yderst afhængig af saliniteten i et interval, der typisk findes i Hjarbæk Fjord (4 - 16 ‰), selvom kun meget lave saliniteter var dødelige indenfor 10 dage. *Mya arenaria*'s naturlige udbredelse går i Østersøen ind i områder med en salinitet helt ned til 4,5 - 5 ‰ (Lassig 1965). Imidlertid er salinitetsforholdene i Østersøen meget stabile, sammenlignet med små estuarier som Hjarbæk Fjord. Der er også flere eksempler på, at en arts genetisk betingede salinitetstolerance varierer mellem populationer fra områder med forskellig salinitet. Dette gælder f.eks. den cellulære resistens hos adulte *Mya arenaria* fra hhv. Østersøen og Nordsøen (Theede & Lassig 1967) og fødeindtagelsen hos *Hydrobia ulvae* fra hhv. Østersøen og Limfjorden (Hylleberg 1975). Betydningen af saliniteten for væksten af juvenile muslinger er mig bekendt ikke tidligere undersøgt, men for andre euryhaline invertebrater f.eks. polycheaten *Hediste diversicolor* er det vist, at tolerancen overfor lave saliniteter er ringere i de tidligste benthiske stadier end hos voksne individer (Smith 1964).

En nedsat vækst vil i naturen kunne øge dødelighed f.eks. gennem en øget predation. Således er predationen på juvenile muslinger af epibenthiske predatorer som *Crangon crangon* og yngel af fladfisk størrelsesspecifik. (Möller & Rosenberg 1983, Jensen og Jensen 1985).

Det synes således ud fra resultaterne sandsynligt, at saliniteten inderst i Hjarbæk Fjord direkte eller indirekte kan begrænse rekrutteringen af *Mya arenaria*. Den observerede væksthæmning er imidlertid vanskelig at overføre direkte til forholdene i Hjarbæk Fjord, bl.a. fordi væksten i forsøgene generelt var meget lav. Ved den højeste salinitet (16 ‰) var skalvæksten 3,0 - 4,3  $\mu\text{m d}^{-1}$ . Til sammenligning kan en minimal skalvækstrate hos juvenile individer i Hjarbæk Fjord estimeres. På st. A var saliniteten gennemsnitligt 12,7 ‰ i perioden juli - oktober 1992. I slutningen af oktober det år var 2,5 mm en typisk skallængde for individer i den nyrekrutterede kohorte. Sættes settlingstidspunktet til 1. juli (se f.eks Möller og Rosenberg 1983) og vækstperioden til 120 døgn, har vækstraten været 18  $\mu\text{m d}^{-1}$ .

Der er ingen oplagt forklaring på hverken den lave væksthastighed eller den store dødelighed i to forsøgsgrupper, men det viser en åbenbar vanskelighed ved at udføre vækstforsøg med juvenile filtrerende muslinger. Fødekoncentrationen var i forsøgene generelt høj og f.eks. blåmuslingen *Mytilus edulis* vokser i reglen fint ved fodring med de to anvendte algearter (Kjørboe *et al.* 1981, pers. obs.). Ligesom *Mya arenaria* ernærer muslingerne *Macoma baltica* og *Abra alba* sig som adulte helt eller delvist ved filtration af vandet via sifonerne. Om disse arter ved man, at de, indtil de er 2-3 mm, lever nedgravet i sedimentet, hvor de tager føde til sig bl.a. ved hjælp af foden (Caddy 1969, Aabel 1983). Det blev imidlertid observeret, at de her anvendte individer af *Mya arenaria* på kun 1 - 1,5 mm, sad i overfladen af sedimentet og filtrerede via sifonerne. Anvendelse af planktoniske alger til fodring synes derfor en korrekt fremgangsmåde.

## 5 Konklusion

Indtil oktober 1993, dvs. i de første 2½ år efter Hjarbæk Fjords tilbagevenden til saltvandstilstand, foregik en væsentlig og hurtig reetablering af en typisk brakvandsfauna. Dette gælder for store dele af de lavvandede områder over springlaget. Særligt populationen af sandmuslingen *Mya arenaria* udviste et enormt potentiale mht. biomasseopbygning. Denne biomasseopbygning var antageligt bl.a. betinget af fjordens eutrofe tilstand. Omvendt var der ved undersøgelsens afslutning inderst i fjorden stadig tale om en meget sparsom fauna.

Yderst i fjorden stemte mange elementer i successionsmønsteret både tidsligt og kvalitativt overens med de mønstre for succession i marine blødbundsområder, som tidligere er beskrevet. I kraft af fjordens størrelse demonstrerede nærværende studium større variation i successionen indenfor kolonisationsområdet end noget tidligere rapporteret studium af akvatisk blødbundskolonisation, og mange afvigelser fra tidligere observerede mønstre. Det var sandsynligvis primært de fysiske faktorer i samspil med de enkelte arters biologi, der med øget afstand til fjordens munding i stigende grad forsinkede og/eller modificerede successionsmønsteret. De betydende faktorer var antageligt i særlig grad salinitetsgradienten i fjorden i samspil med en stigende salinitet gennem undersøgelsesperioden, og i mindre grad immigrationsdistancen i sig selv.

En afgørende faktor for artssammensætningen Hjarbæk Fjord indtil oktober 1993 var antageligt, at saliniteten ikke var den samme i kolonisationsområdet som i rekrutteringsområdet. Dette kan være årsag til, at visse arter, som generelt er typiske for en fjord af karakter som Hjarbæk Fjord, ikke var til stede i betydende omfang. Den lavere salinitet i Hjarbæk Fjord end i rekrutteringsområdet kan også, i samspil med fjordens størrelse, betyde, at både den hidtidige og fremtidige kolonisation af fjordens indre dele i betydeligt omfang bygger på rekruttering fra ynglepopulationer opbygget i selve fjorden dvs. *inden* for det samlede område hvor kolonisationen er fulgt. Dette afviger fra de fleste hidtidige studier af marin succession, som i reglen er foregået i en langt mindre rumlig skala.

Makrofaunasamfundet i Hjarbæk Fjord er givetvis ikke "færdigudviklet" endnu. Biomassen synes stadig stigende i det meste af fjorden, og nogle nu sjældne eller fraværende arter kan forventes at gå frem. Kun videre undersøgelser af faunaen i Hjarbæk fjord kan give et bedre indblik i, hvor stor en del af den hidtidige tidslige variation, der er udtryk for hhv. "retningsbestemt" succession og naturlige fluktuationer. Flere af de observerede og diskuterede successionssekvenser vil sandsynligvis gentage sig løbende, som led i faunaens respons på de voldsomme og uforudsigelige svingninger i de fysiske forhold, som karakteriserer en



lavvandet boreal fjord, hvor meteorologiske svingninger har stor gennemslagskraft.

Undersøgelsen har sandsynliggjort, at selv små stigninger i salinitet i Hjarbæk Fjords indre dele kan medføre udviklingen af en mere divers og individrig makrofauna med en større biomasse. Dette er væsentligt at tage i betragtning i den fortsatte forvaltning af Hjarbæk Fjord's genopretning som brakvandsområde.

## 7 Referencer

*Aabel, J.P. (1983):* Morphology and function in postmetamorphol *Abra alba* (Bivalvia:Tellinacea). *Sarsia* 68: 213-219.

*Arndt, E.A. (1989):* Ecological, physiological and historical aspects of brackish water fauna distribution. I "Reproduction, genetics and distribution of marine organisms". Ryland, J.S. & Tyler, P.A (eds.). Olsen & Olsen. pp. 327-338.

*Arnts, W.E. & Rumohr, H. (1982):* An experimental study of macrobentic colonization and succession, and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 64: 17-45.

*Bachelet, G. (1991):* The choice of a sieving mesh size in the quantitative assessment of marine macrobenthos: A necessary compromise between aims and constraints. *Marine Environmental Research* 30: 21-35.

*Beukema, J.J. (1985):* Zoobenthos survival during severe winters on high and low tidal flats in the Dutch Wadden Sea. I "Marine Biology of polar regions and effects of stress on marine organisms". Gray, J.S. & Christiansen, M.E. (eds.). John Wiley & Sons Ltd. pp. 351-361.

*Bio/consult (1991):* Hjarbæk Fjord og Lovens Bredning, bundfauna 1991. Notat til Viborg Amtskommune. 13 pp.

*Bio/consult (1992):* Hjarbæk Fjord og Lovens Bredning, bundfauna 1992. Notat til Viborg Amtskommune. 16 pp.

*Bio/consult (1993):* Hjarbæk Fjord og Lovens Bredning, bundfauna 1993. Notat til Viborg Amtskommune. 16 pp.

*Boesch, D.F. (1977):* A new look at the zonation of benthos along the estuarine gradient. I " Ecology of Marine Benthos". Coull, B.C. (ed.). University of South Carolina Press. pp. 245-266.

*Bonsdorff, E. (1980):* Macrozoobenthic recolonization of a dredged brackish water bay in SW Finland. *Ophelia*, Suppl. 1: 145-155.

*Bonsdorff, E. (1983):* Recovery potential of macrozoobenthos from dredging in shallow brackish waters. *Oceanol. Acta:* 27-32.

*Bonsdorff, E. (1985):* Recovery potential of the fauna of brackish-water softbottoms and marine intertidal rockpools. Department of Biology & Husö Biological Station. Åbo Akademi. Academic dissertation. 155 pp.

*Bonsdorff, E. (1989):* Infaunal colonization and its dependence on environmental variation - experimental evidence from the northern Baltic Sea. "Reproduction, genetics and distributions of marine organisms". Ryland, J.S. & Tyler, P.A (eds.). Olsen & Olsen. pp. 349-356.

*Bonsdorff, E. & Österman, C.-S. (1985):* The establishment, succession and dynamics of a zoobenthic community - an experimental study. "Proceedings of the 19'th European Marine Biology Symposium. Gibbs, P.E. (ed.). Cambridge University Press. pp. 287-297.

*Bray, J. R. & Curtiss J. T. (1957):* An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349

*Caddy, J.F. (1969):* Development of mantle organs, feeding and locomotion in postlarval *Macoma balthica* (L.)(Lamellibranchiata). *Can. J. Zool.* 47: 609-617.

*Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1994):* Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology* 118: 167-176.

*Dauer, M.D., M.W. Luckenbach & A.J. Rodi, Jr. (1993):* Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Marine Biology* 116: 507-518

*Fenchel, T. (1975):* Factors determining the distribution patterns of mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia (Berl.)* 20: 1-17.

*Fitzhardinge, R. (1983):* Comparisons of the invertebrate faunas colonizing soft sediments in two different habitats. *Bulletin of Marine Science* 33, no. 3: 745-752.

*Gore, J.A. (1982):* Benthic invertebrate colonization: source distance effects on community composition. *Hydrobiologia* 94: 183-193.

*Grassle, J.F. (1977):* Slow recolonisation of deep-sea sediment. *Nature* 265: 618-619.

*Groth, H. & Theede, H. (1989):* Does brackish water exert long-term stress on marine immigrants in the Baltic Sea? I " *Scient. Mar.* 53, no. 2-3: 677-684.

*Hylleberg, J. (1975):* The effect of salinity and temperature on egestion in mud snails (Gastropoda: Hydrobiidae). A study on niche overlap. *Oecologia (Berl.)* 21: 279-289.

*Hylleberg, J. (1986):* Distribution of hydrobiid snails in relation to salinity, with emphasis on shell size and co-existence of the species. *Ophelia, Suppl.* 4: 85-100.

- Jensen, K.T. & Jensen, J.N. (1985):* The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the danish Wadden Sea. *J. exp. Mar. Ecol.* 89: 157-174.
- Jónasson, P.M. (1970):* Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek): 220-331.
- Kinne, O. (1964):* The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 2: 281-339.
- Kjørboe, T, Møhlenberg, F. & Nøhr, O. (1981):* Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Marine Biology* 61: 283-288.
- Kristensen, E. (1988):* Factors influencing the distribution of nereid polychaetes in danish coastal waters. *Ophelia* 29, no. 2: 127-140.
- Kruskal, J.H. & Wish, M. (1978):* Multidimensional scaling. Sage Publications, Beverly Hills, California.
- Lassig, J. (1965):* The distribution of marine and brackishwater lamellibranchs in the northern Baltic area. *Commentationes Biologicae. Soc. Scient. Fennica* 28, no. 5: 3-41.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967):* The theory of island biogeography. Princetown University Press. 203 pp.
- McCall, P.L. (1977):* Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *Journal of Marine Research* 35, no. 2: 221-265.
- McCauley, J.E., Parr, R.A. & Hancock, D.R. (1977):* Benthic infauna and maintenance dredging: A case study. *Water Research* 11:233-242.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P. (1987):* Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130, no. 5: 730-757.
- Munch-Petersen, S. (1973):* An investigation of a population of the clam (*Mya arenaria* L.) in a Danish estuary. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser* 7, no. 3: 47-73.
- Muus, B. (1967):* The fauna of danish estuaries and lagoons. Academic dissertation. Andr. Fred. Høst & Søn, København. 316 pp.
- Muus, K. (1973):* Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. *Ophelia* 12: 79-116.
- Möller, P. (1986):* Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30: 33-47.

- Möller, P. & Rosenberg, R. (1982): Production and abundance of the amphipod *Corophium volutator* on the west coast of Sweden. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 127-140.
- Möller, P. & Rosenberg, R. (1983): Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden. *Ophelia* 22, no. 1: 33-35.
- Newcombe, C.L. (1935): Growth of *Mya arenaria* L. in the bay of Fundy region. *Canadian Journal of Research* 13, no. 6: 97-137.
- Nichols, F.H., Thompson, J.K. & Schemel, L.E. (1990): Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. II. Displacement of a former community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66: 95-101.
- Parma, S. & Krebs P.M. (1977): The distribution of chironomid larvae in relation to chloride concentration in a brackish water region of the Netherlands. *Hydrobiologia* 52, no. 1. 117-126.
- Pearson, T.H. & Rosenberg, R. (1978): Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 16: 229-331.
- Rasmussen, E. (1973): Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* 2: 1-495.
- Remane, A. (1971): Ecology of brackish water. I "Biology of Brackish Water". Remane, A & Schlieper, C. *Die Binnengewässer* 25: 1-210.
- Richter, W. & Sarntheim, M (1977): Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the western Baltic Sea. I "Biology of benthic organisms, Proc. 11.th. Eur. Mar. Biol. Symp.". Keegan, B. F. et al. (eds.). Pergamon Press Oxford. pp. 531-539.
- Rosenberg, R. (1976): Benthic faunal dynamics during succession following pollution abatement in a Swedish estuary. *Oikos* 27: 414-427.
- Rumohr, H. (1980): Der "benthosgarten" in der Kieler Bucht. Experimente zur Bodentierökologie. Diss. Math.-Nat. Fakultät Univ. Kiel.
- Rumohr, H., Brey, T. & Ankar, S. (1987): A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea. *The Baltic Marine Biologists Publication*, no. 9: 56 pp.
- Santos, S.L. & Simon, J.L. (1980): Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: Larval or adult recruitment? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2: 235-241.

Simon, J.L. & Dauer, D.M. (1977): Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. I "Ecology of marine benthos". Coull, B.C. (ed.). University of South Carolina Press. pp. 139-154.

Smith, R.I. (1964): On the early development of *Nereis diversicolor* in different salinities. J. Morph. 114: 437-464.

Smith, C.R. & Brumsickle, S.J. (1989): The effects of patch size and substrate isolation on colonization modes and rates in an intertidal sediment. Limnol. Oceanogr. 34, no. 7: 1263-1277.

Strenzke, K. (1960): Die systematische und ökologische differenzierung der gattung Chironomus. Ann. Ent. Fenn. 26, no. 2: 111-138.

Theede, H. & Lassig, J. (1967): Comparative studies on cellular resistance of bivalves from marine and brackish waters. Helg. Wiss. Meeresuntersuchungen. 16: 119-129.

Thorson, G. (1946): Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). Meddelelser fra kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. Serie: Plankton 4, no. 1. 523 pp.

Warwick, R.M. (1986): A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. Marine Biology 92: 557-562.

Viborg Amtskommune (1986): Hjarbæk Fjord Undersøgelser 1986-87. Vand- og miljøvæsenets rapport nr. 58. 74 pp.

Viborg Amt (1993): Miljøtilstanden i Hjarbæk Fjord, 1992. Forvaltningen for miljø og teknik. Rapport nr. 115 i miljøserien. 60 pp.

Wildish, D.J. (1977): Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 445-454.

Wolff, W.J, Sandee, A.J.J & de Wolf, L. (1977): The development of a benthic ecosystem. Hydrobiologia 52, no. 1: 107-115.

Zajac, R.N. & Whitlatch, R.B. (1982): Responses of estuarine infauna to disturbance. II. Spatial and temporal variation of succession. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10, no. 1: 15-27.

Zajac, R.N. & Whitlatch, R.B. (1985): A hierarchical approach to modelling soft-bottom successional dynamics. I "Proceedings of the 19'th European Marine Biology Symposium". Gibbs, P.E. (ed.). Cambridge University Press. pp. 265-276.

# Danmarks Miljøundersøgelser

Danmarks Miljøundersøgelser - DMU - er en forskningsinstitution i Miljøministeriet. DMU's opgaver omfatter forskning, overvågning og faglig rådgivning indenfor natur og miljø.

Henvendelse kan rettes til:

Danmarks Miljøundersøgelser	<i>Direktionen og Sekretariat</i>
Postboks 358	<i>Forsknings- og Udviklingssekretariat</i>
Frederiksborgvej 399	<i>Afd. for Forureningskilder og</i>
4000 Roskilde	<i>Luftforurening</i>
	<i>Afd. for Havmiljø og Mikrobiologi</i>
Tlf. 46 30 12 00	<i>Afd. for Miljøkemi</i>
Fax 46 30 11 14	<i>Afd. for Systemanalyse</i>

Danmarks Miljøundersøgelser	<i>Afd. for Ferskvandsøkologi</i>
Postboks 314	<i>Afd. for Terrestrisk Økologi</i>
Vejlsovej 25	
8600 Silkeborg	

Tlf. 89 20 14 00  
Fax 89 20 14 14

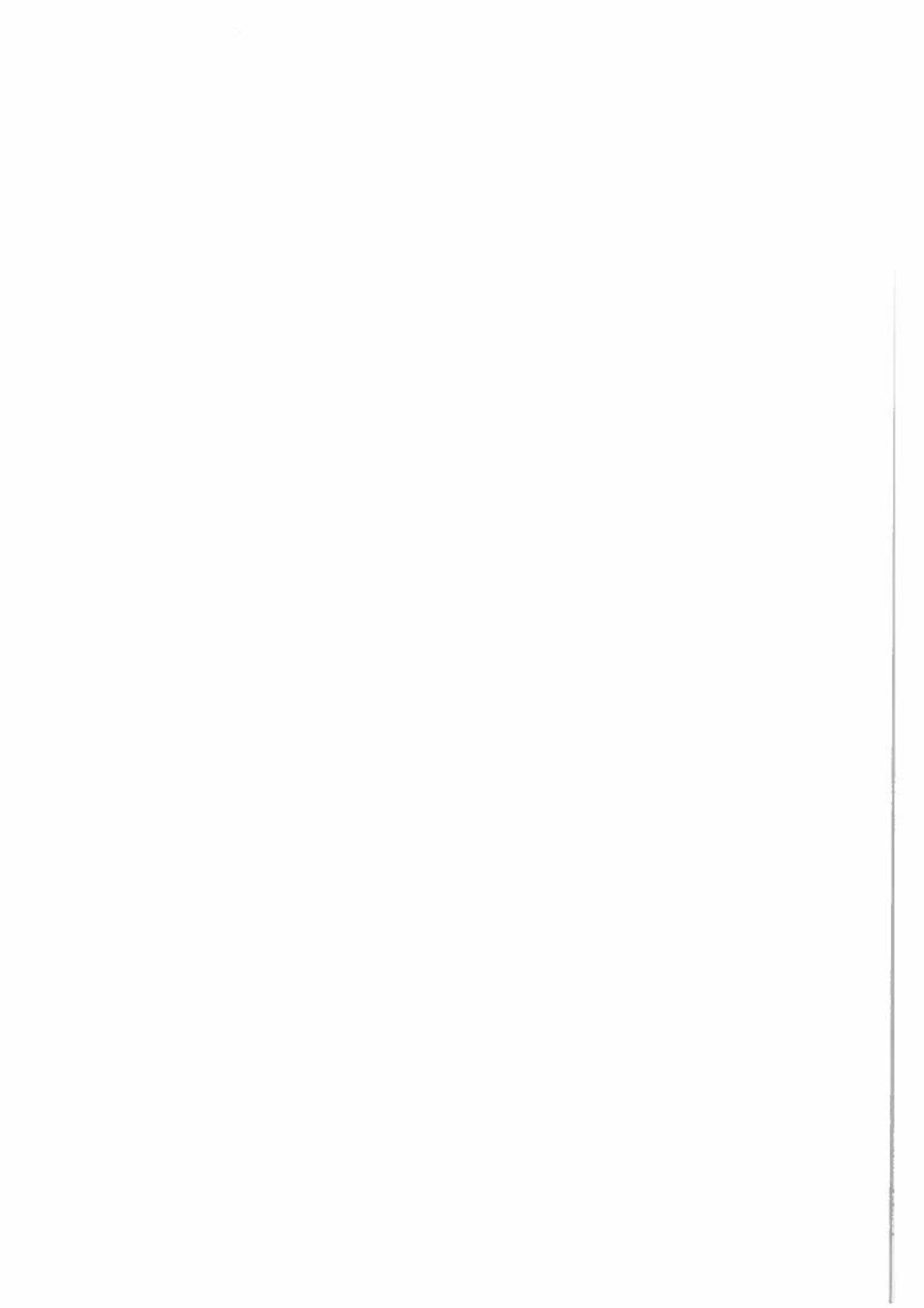
Danmarks Miljøundersøgelser	<i>Afd. for Flora- og Faunaøkologi</i>
Grenåvej 12, Kalø	
8410 Rønde	

Tlf. 89 20 14 00  
Fax 89 20 15 14

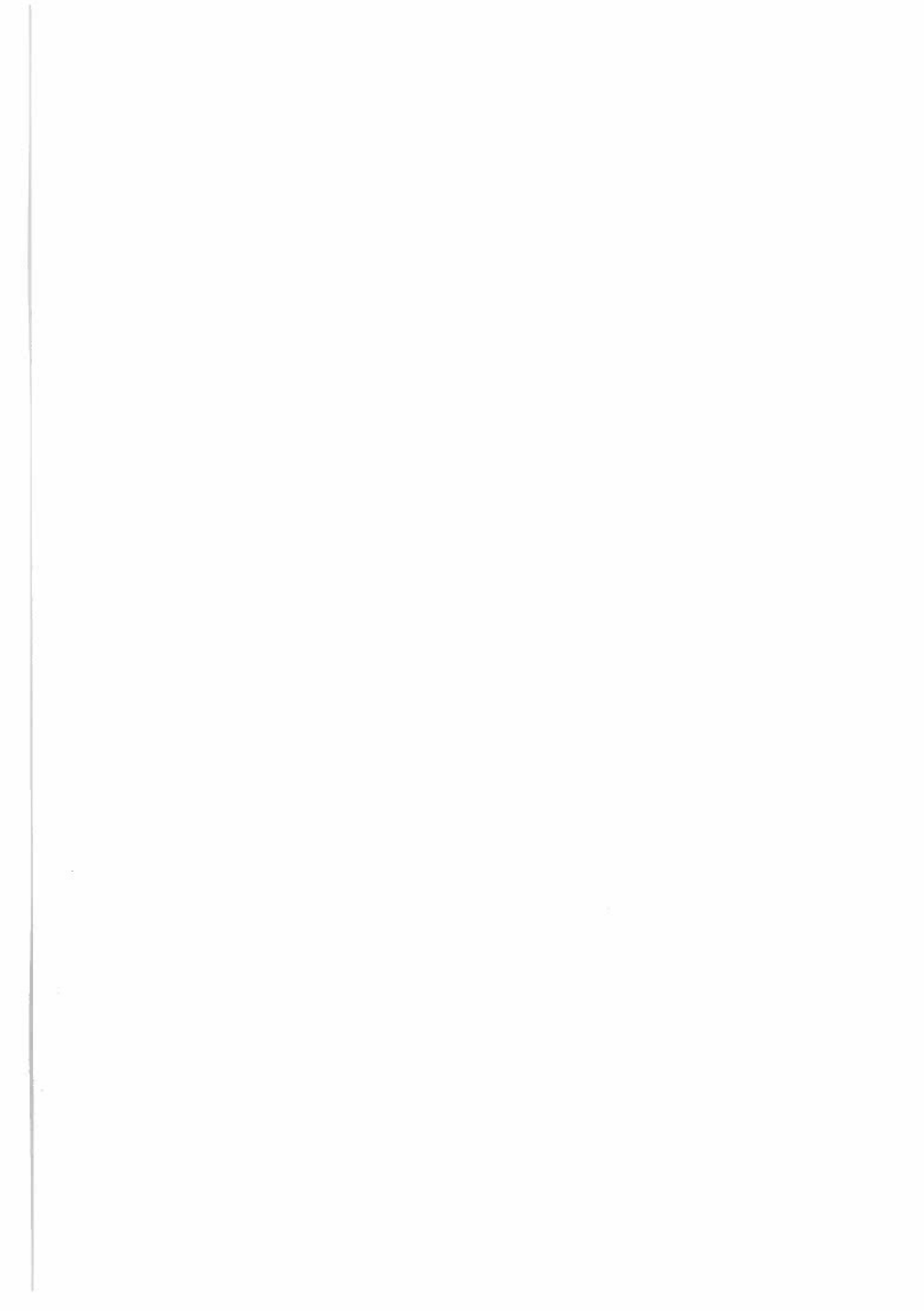
## Publikationer:

DMU udgiver faglige rapporter, tekniske anvisninger, særtryk af videnskabelige og faglige artikler, og Danish Review of Game Biology samt årsberetninger.

I årsberetningen findes en oversigt over det pågældende års publikationer. Årsberetning samt en opdateret oversigt over årets publikationer fås ved henvendelse til telefon: 46 30 12 00.







Genetablering af den marine makrofauna i Hjarbæk Fjord

ISBN 87-7772-164-0  
ISSN 0905-815X

