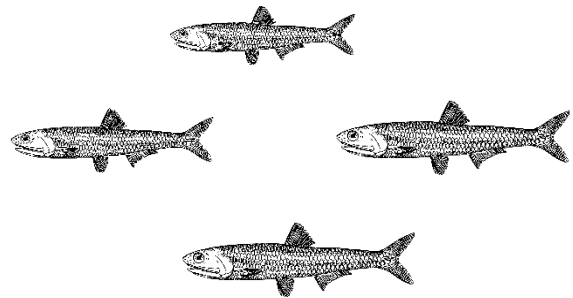
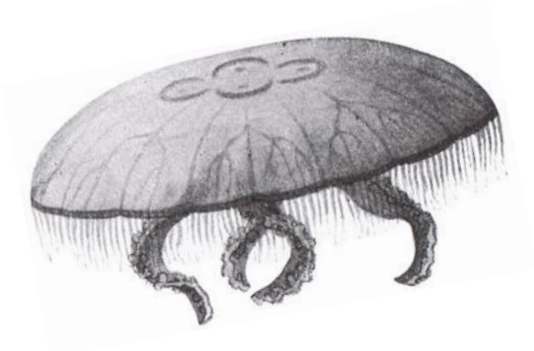


Et *Killing the Winner*-studie av visuelle og taktile organismer i Svartehavet



Masteroppgave i teoretisk økologi

av

Thomas Njerne Olsen



Institutt for biologi

Universitetet i Bergen

Juni 2016

Tegning av *Engraulis encrasicolus* er hentet fra:

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anchovy_\(PSF\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anchovy_(PSF).png)

(Nedlastet 20.05.2016).

Tegning av *Aurelia aurita* er hentet fra:

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ohrenqualle_\(Aurelia_aurita\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ohrenqualle_(Aurelia_aurita).jpg)

(Nedlastet 20.05.2016).

Forord

Først og fremst vil jeg takke min hovedveileder, Dr. Anders Frugård Opdal, for gode innspill, konstruktive tilbakemeldinger og godt humør. Du har alltid hatt tid til besøk på kontoret, og med stor iver veiledet meg eksemplarisk gjennom tidsserier, Svartehavet og MATLAB. En stor takk rettes også til min biveileder, professor Dag Lorents Aksnes, for god veiledning inn mot arbeidet med *Killing the Winner*.

Videre vil jeg gi en stor takk til lektorklassen, kull 2011, ved Universitet i Bergen. Tusen takk for herlig samhold, minnerike opplevelser og utallige timer på lesesalen gjennom fem spennende år. Studietiden hadde aldri vært den samme uten dere! #lektorlove

Avslutningsvis ønsker jeg å rette en takk til mine foreldre, som har heiet meg fram til lektortittelen gjennom seks studieår. Økonomisk støtte, hjemturer og telefonsamtaler har vært til stor hjelp gjennom en utfordrende og fantastisk studietid. En siste takk må også rettes til min kjære Hanne Martha, som gjennom mastertiden har bidratt med forståelse, tålmodighet og lån av PC.

Sammendrag

I løpet av de to siste tiårene har det blitt rapportert om trender som tyder på at det er en økning i manetblomstringer i flere store marine økosystemer. Parallelt med den økende oppblomstringen av maneter er det også observert reduserte forekomster av fisk. Dette har blant annet resultert i teorier om at maneter kan utkonkurrere fisk ved å beite på fiskens egg, larver og byttedyr. En alternativ teori som også er foreslått, tar utgangspunkt i at fisk kan være bedre konkurrenter enn maneter fordi de kan se byttedyret sitt. Maneter finner hovedsakelig byttedyr gjennom berøring. Fiskens visuelle fortrinn er avhengig av klart vann, og om vannet blir uklart kan det resultere i gode vekstvilkår for maneter. Til å studere sistnevnte teori kan man bruke en generisk modell kalt *Killing the Winner*. Denne modellen har sin opprinnelse fra mikrobiologi, og har tidligere blitt modifisert for å anvendes på forholdet mellom fisk og maneter i Østersjøen. Analysene antydet da at prediksjoner fra modellen samsvarte med observasjoner. I denne oppgaven har tilgjengelig tidsseriedata gjort det mulig å anvende *Killing the Winner* på Svartehavet. Resultatene antyder at modellen for Østersjøen også kan gjelde for dette økosystemet. Prediksjoner fra modellen var mulig å etterprøve gjennom lineære regresjonstester av data, og predikerte vinkelkoeffisienter for pelagisk fisk, maneter og zooplankton var alle i tråd med *Killing the Winner*-forventinger ved høy eutrofigrad/lavt siktedyp. Modellen predikerte også et vendepunkt som markerte overgangen fra stigende- til synkende biomasse for pelagisk fisk, men dette var det imidlertid ingen støtte for. Samsvarende prediksjoner og observasjoner fra Svartehavet og Østersjøen indikerer at *Killing the Winner* får frem viktige aspekter i masseforholdet mellom fisk og maneter i eutrofierte systemer. Modellen kan derfor fremstå som et interessant verktøy i videre arbeid med å studere økosystemer som har vært gjenstand for manetblomstringer og reduserte forekomster av fisk.

Innholdsfortegnelse

Forord	3
Sammendrag	5
1 Introduksjon	9
1.1 Bakgrunn	9
1.2 Teori.....	9
1.3 Svartehavet	13
2 Materialer og metode	17
2.1 Data.....	17
2.1.1 Innledning.....	17
2.1.2 Biomasser	17
2.1.3 Fangst	21
2.1.4 Siktedyp.....	21
2.2 <i>Killing the Winner</i> -modell	22
2.2.1 Bakgrunn	22
2.2.2 Original <i>Killing the Winner</i> -modell	24
2.2.3 Modifisert <i>Killing the Winner</i> -modell.....	27
2.2.4 Antatte og estimerte verdier av modellkoeffisienter	30
2.3 Lineære regresjonsanalyser	30
2.4 Programmer og dataverktøy	32
3 Resultater	33
3.1 Datagrunnlag for analyser	33
3.1.1 Biomasser og siktedyp	33
3.1.2 Fangst	33
3.2 Analyser.....	34
3.2.1 Biomasser og modellkoeffisienter.....	34
3.2.2 Original <i>Killing the Winner</i> -modell	36
3.2.3 Modifisert <i>Killing the Winner</i> -modell.....	37
3.2.4 Lineære regresjonsanalyser av biomasser og siktedyp.....	39
4 Diskusjon	43
4.1 Hovedfunn	43
4.2 <i>Killing the Winner</i> -resultater	45
4.3 Usikkerhet knyttet til analyser	46
4.4 Konklusjon og veien videre	47

5	Referanser	49
1	Appendiks	55
1.1	Illustrasjon av regimeskifter	55
1.2	Likevektløsninger for modifisert <i>Killing the Winner</i> -modell.....	55
1.3	MATLAB-koder	58
1.3.1	Original modell	58
1.3.2	Modifisert modell	60
1.4	Sensitivitetsanalyser	64
1.4.1	Variasjon av toppredatorbiomasse	65
1.4.2	Likevektløsninger for kortere tidsperioder.....	66

1 Introduksjon

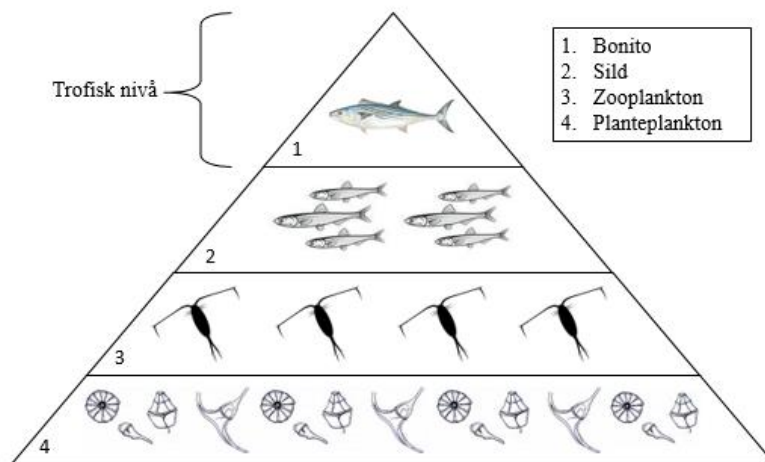
1.1 Bakgrunn

I løpet av de to siste tiårene har det blitt rapportert om trender som tyder på at det er en økning i manetblomstringer i flere store marine økosystemer (Brotz et al. 2012). Dette kan karakteriseres som store forekomster av nesledyr (*Cnidaria*) (Fautin & Mariscal 1991) og ribbemaneter (*Ctenophora*) (Tamm 1982). Studier har indikert at dette blant annet har skjedd i Beringhavet (Brodeur et al. 2008), Svartehavet (Kideys 2002), Middelhavet (Yahia et al. 2010) og i enkelte norske fjorder (Sørnes et al. 2007). Parallelt med den økende oppblomstringen av maneter er det også observert reduserte forekomster av fisk, spesielt i områder med høyt fiskepress, og dette har resultert i teorier om at maneter utkonkurrerer fisk ved å beite på fiskens egg, larver og byttedyr (Moller 1984, Bakun & Weeks 2006, Lynam et al. 2006). Det har blitt diskutert om dette er en trend som skjer på verdensbasis (Mills 2001), og situasjonen har resultert i mye medieoppstyr som følge av at turiststrender, fiskerier og kystplanter har blitt rammet (Schrope 2012, Boero et al. 2013). Det er blitt foreslått at manetblomstringer av denne størrelsen kan være svært ødeleggende for marine økosystemer, og det er stilt spørsmål om slike trender potensielt kan være irreversible (Williams 2015). Grunnen til at manetblomstringer i utgangspunktet er et uønsket fenomen er at de kan være truende for akvakultur, fiskebestander og marin flora, som igjen kan få økologiske og samfunnsøkonomiske konsekvenser (Richardson et al. 2009, Purcell 2012). Man vet fortsatt ganske lite om maneters økologi, og kunnskap om disse organismene er nødvendig å opparbeide for å forstå deres samspill, og legge til rette for hvordan vi mennesker potensielt kan reagere om deres fremtredelse skulle få store uønskede effekter (Mills 2001, Angel et al. 2016). Et av de økosystemene som har vært hardest rammet av store manetblomstringer og reduserte forekomster av fisk er Svartehavet (Kideys 2002).

1.2 Teori

I følge klassisk økologisk teori så karakteriseres marine økosystemer ved at de gjerne består av flere trofiske nivå som sammen utgjør et næringsnett (Paine 1966, Pimm & Lawton 1977). Slike næringsnett synliggjør ofte biomasse av bestanddelene, og peker på «hvem som spiser hvem» i næringskjeden. Begrepet trofisk nivå viser til hvilket nivå i kjeden som en organisme tilhører (Figur 1). Økosystem av denne typen kontrolleres vanligvis av predasjon (top-down),

og av tilgjengelig mat og produksjon (bottom-up) (Frederiksen et al. 2006). Førstnevnte sees gjerne på som det mest stabile, og om et økosystem skulle gå fra top-down- til bottom-up-kontroll kaller man det for et regimeskifte eller en trofisk kaskade (Pace et al. 1999, Scheffer & Carpenter 2003) (Appendiks - Figur A16). Årsaker til regimeskifter kan ofte skyldes antropogene og klimaendrende faktorer (Jackson 2008), hvilket er foreslått å være tilfelle for blant annet Svartehavet (Daskalov et al. 2007). Her ble havets næringskjede utsatt for forstyrrende faktorer, og gikk fra å domineres av mye fisk (top-down) til å ha lave fiskebestander og store forekomster av maneter (bottom-up).



Figur 1. Grafisk fremstilling av en marin næringskjede. Hver del i pyramiden utgjør et trofisk nivå, og biomassen til hvert nivå øker jo lenger ned i pyramiden man kommer. I dette eksemplet har man tatt utgangspunkt i at bonito, en fisk som lever i Svartehavet, lever av sild. Silden lever så av zooplankton, som igjen lever av planteplankton.

Det har blitt foreslått flere teorier om hvorfor maneters inntog i økosystem stimulerer til regimeskifter og utfordrer etablerte næringsnett. Studier har indikert at maneter trives, og kan spre seg, ved avtagende vannkvalitet som følge av forurensing (Duarte et al. 2013), redusert sikt (Haraldsson et al. 2012) og underskudd på oksygen (Stramma et al. 2010). Det er også foreslått at klimaendringer kan bedre vekstvilkårene for maneter (Mora et al. 2013). Høyt fiskepress kan også gi rom for store manetforekomster (Oguz et al. 2012), og det er foreslått at maneter direkte kan redusere fiskebestander ved å utkonkurrere dem (Shiganova 1998, Kideys 2002, Lynam et al. 2005, Boero et al. 2013). Sistnevnte har dannet utgangspunkt for tre teorier som kan forklare hvordan maneter direkte kan utkonkurrere fisk, og hver av dem presenteres i avsnittene under.

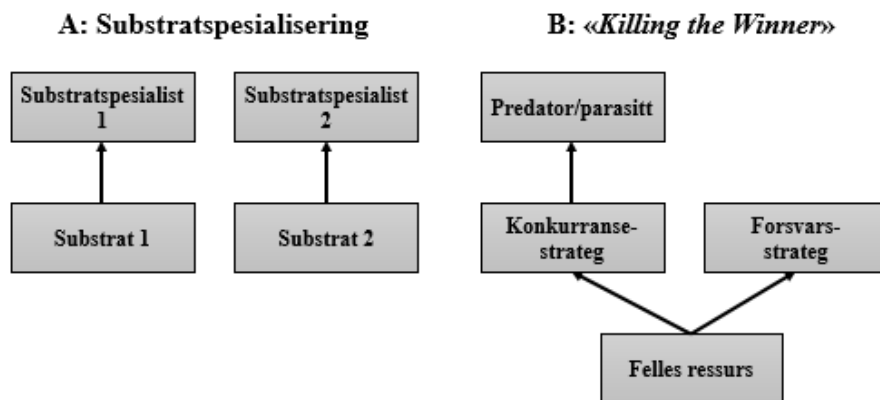
Den første teorien baserer seg på at maneter kan være effektive predatorer mot de tidlige livsfasene hos fisk (Moller 1984, Lynam et al. 2005, Purcell 2012). Det innebærer at maneter livnærer seg på fiskens egg og larver, og en økning i deres forekomst i forhold til pelagisk fisk kan begrense rekrutteringen av fisk (Bakun & Weeks 2006, Richardson et al. 2009). Store forekomster av maneter kan derfor forventes å gi en nedgang i fiskebestander som følge av at fisk blir beitet på i tidlige livsstadier.

Den andre teorien baserer seg på observasjoner om at både maneter og pelagiske fisk begge spiser zooplankton (Mutlu 1999). Dette har vært gjenstand for en teori om at manetene er bedre konkurrenter enn fisken i evnen til å livnære seg av zooplankton (Lynam et al. 2006, Acuña et al. 2011). En relativ økning i manetetthet i forhold til pelagisk fisk kan derfor utkonkurrere fisken som følge av dette, og store forekomster av maneter kan forventes i slike tilfeller (Pauly et al. 2009). Ut i fra denne teorien skulle man opprinnelig forvente lave fiskebestander og store manetbestander, men det stemmer nødvendigvis ikke da det finnes økosystemer med mye fisk og lite maneter. Et godt eksempel på det kan være Svartehavet i tiden før 1970 (Kideys 2002). Dette indikerer at også faktorer som optiske forhold (Aksnes 2007), vannkvalitet (Stramma et al. 2010, Duarte et al. 2013, Mora et al. 2013) og predasjon på maneter (Milisenda et al. 2014) kan være avgjørende for forekomsten av fisk og maneter.

Den tredje teorien, som føyer seg inn i rekken med de to andre, tar utgangspunkt i at fiskens evne til å visualisere byttet gjør den til en god konkurransestrateg (Sørnes & Aksnes 2004, Acuña et al. 2011). Hvis de optiske forholdene i et økosystem svekkes, vil fiskens evne til å lokalisere byttedyr reduseres. Optiske egenskaper henger gjerne sammen mye næringsstoffer og næringssalter i sjøvannet om de stimulerer til algevekst, og dette kan videre legge til rette for manetblomstringer. Maneter er i hovedsak taktile organismer, noe som betyr at de lokaliserer sine byttedyr ved berøring (Eiane et al. 1997). En økning i naturlige- og antropogene næringsstoffer og redusert sikt vil derfor ikke påvirke maneters jaktevner, i motsetning til hvordan fisk blir rammet, og denne teorien ønsker jeg å studere nærmere i denne oppgaven. Det er viktig å presisere at de tre overnevnte teoriene ikke utelukker hverandre, men er hver foreslått å bidra til endringer økosystemer har fått som følge av oppblomstringen av maneter.

Til å studere sistnevnte teori kan man bruke en generisk modell som opprinnelig kommer fra mikrobiologien (Thingstad et al. 2010, Winter et al. 2010). Hypoteser for manetblomstringer og reduserte forekomster av fisk er gjerne vanskelige å utføre eksperimentelt siden de skjer i stor skala, og derfor er økologisk modellering et godt alternativ (Pauly et al. 2009). Modellen bærer navnet «*Killing the Winner*», og er en teori på hvordan ulike organismer som lever av ganske like næringsstoffer i et relativt homogent miljø kan sameksistere (Thingstad 2000, Winter et al. 2010) (Figur 2).

Sameksistens



Figur 2. Sameksistens for arter som lever av samme ressurser i relativt homogent miljø kan i utgangspunktet forklares på to måter. Den ene (A) er at artene spesialisere seg på å utnytte forskjellige ressurser. Den andre (B) er at en konkurransstrateg blir beitet på av en predator/parasitt, slik at en forsvarsstrateg klarer å etablere seg på det gjenværende ressursoverskuddet som konkurransstrategen ikke klarer å utnytte.

Denne modellen gjør det mulig å predikere hvordan massen til to konkurrerende arter, for eksempel maneter og fisk, vil fordele seg i et økosystem som en funksjon av tilgjengelige næringsressurser. Det er også mulig å inkludere vannets optiske egenskaper ved å modifisere den opprinnelige modellen (Haraldsson et al. 2012). Som tidligere nevnt var Svartehavet et av de økosystemene som har vært hardest rammet av store manetblomstringer og reduserte forekomster av fisk (Kideys 2002), og har i så måte blitt brukt som studie i denne masteroppgaven. Neste avsnitt presenterer nevnte scenario i nærmere detalj for dette økosystemet.

1.3 Svartehavet

Svartehavet er et hav som befinner seg mellom sørøst-Europa og vest-Asia. Det har et totalt overflateareal på 436 400 km², og har en åpen forbindelse til Egeerhavet og Middelhavet gjennom Marmarahavet og Bosporosstredet (Figur 3).



Figur 3. Kart over Svartehavet. Bildet er hentet fra:

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/52/Black_Sea_map.png (Nedlastet: 25.05.2016).

Før 1950 var Svartehavet dominert av mange forskjellige marine predatorer, og det ble sett på som et sunt hav (Kideys 2002). Fra 1970-tallet, og noen årtier fram i tid, ble Svartehavet gjenstand for store påvirkninger på det marine økosystemet. Økte utslipp av jordbruksavfall fra elver førte til høy eutrofiering (Kideys 1994, Yunev et al. 2005), noe som innebar at sjøvannet fikk tilført store mengder næringsstoffer og næringsalter. Svartehavet ble i 1970- og 1980-årene utsatt for overfiske fra fiskeriene (Oguz et al. 2012), og den økte eutrofieringen førte videre til et redusert siktedyp (Vladimirov et al. 1997). Et redusert siktedyp innebærer at sikten i vannet blir dårligere, og dette kan ha påvirket de visuelle forholdene som fisken er avhengig av for å kunne se byttet sitt (Eiane et al. 1999). I 1982 ble også ribbemaneten *Mnemiopsis leidyi* observert for første gang, og den ble mest sannsynlig brakt til Svartehavet i ballastvannet til oljetankere fra USA (Boero et al. 2013). De påfølgende årene vokste den ekstremt raskt, og det ble foreslått at arten skapte hodebry for fiskeriene ved at den spiste fiskelarver og satte seg fast i fiskeredskaper (Kideys 1994). Summen av dette, kombinert med

overnevnte faktorer og global oppvarming, kan ha gjort at Svartehavet som økosystem har vært i ferd med å gjennomgå et regimeskifte (Daskalov et al. 2007).

Det som skjedde da *Mnemiopsis leidyi* ble introdusert for Svartehavet, var at den trivdes svært godt. Sommeren 1989 kunne det rapporteres om store mengder biomasse av maneten ($>1\text{ kg m}^{-2}$), og det er foreslått at dette påvirket næringskjeden for hele Svartehavet (Kideys 2002). Man kan fort stille spørsmål om hvorfor de opprinnelige manetene ikke etablerte seg i hopetall da mulighetene var tilstede. *Mnemiopsis leidyi* sin store oppblomstring tyder på at forholdene for manetvekst var gode, og fra før av fantes også nesledyret *Aurelia aurita*. Denne maneten er bedre kjent som glassmanet, og rapporter indikerte at det var lave bestander av maneten i perioden før 1970 (Mutlu 2001). I 1970- og 1980-årene begynte bestanden til *Aurelia aurita* å vokse, før den så avtok da *Mnemiopsis leidyi* begynte å vokse raskt og utgjorde etter hvert mesteparten av manetbestanden i Svartehavet (Sommer et al. 2002). Det finnes flere hypoteser som kan forklare lave manetbestander i Svartehavet i tiden før 1970, og en av dem kan være at de koevolverte i takt med sine byttedyr og predatorer (Boero et al. 2013). Koevolusjon i biologi betyr at arter utvikler seg, og tilpasser seg, sine fiender og byttedyr (Connell 1980). I tillegg innhar Svartehavet i utgangspunktet en lav biologisk diversitet som følge av varierende kjemiske forhold og lavt saltinnhold, og evnen til å utnytte dette potensialet for de opprinnelige manetene kan derfor ha vært begrenset (Shiganova 1998). Underveis og etter denne blomstringen ble det meldt om store nedganger i fiskefangst og zooplanktonbiomasse (Mutlu 1999). Samtidig ble det observert større biomasser med planteplankton (Moncheva et al. 2001), og dette, sammen med økte forekomster av uorganisk fosfor og nitrogen som følge av utslipp i innkommende elver, bidro til den økte eutrofieringen i Svartehavet (Kideys 2002, Yunev et al. 2005). Summen av disse faktorene kan alle ha vært med å påvirke det nevnte regimeskiftet, men mekanismene som i hovedsak har blitt drøftet som avgjørende for skiftet er manetblomstringer (Kideys 2002) og overfiske fra fiskeriene (Daskalov et al. 2007, Llope et al. 2011).

For å gjennomføre analyser knyttet til Svartehavet har jeg tatt utgangspunkt i tidsserier som inneholdt informasjon om zooplankton-, manet- og fiskebiomasser, i tillegg til tidsserier om siktedyp og fangststatistikk. Dette er data som ikke har blitt sammenstilt før, og kan videre brukes til å kjøre simuleringer med *Killing the Winner*-modellen. Prediksjonene fra modellen ble deretter testet for signifikans gjennom lineære regresjonsanalyser. Etter det jeg kjenner til har denne modellen kun én gang blitt anvendt på andre fagområder enn mikrobiologi, og tok da for seg et lignende scenario i Østersjøen (Haraldsson et al. 2012). Østersjøen som

økosystem har på mange måter gjennomgått lignende forandringer som Svartehavet, og har gjennom det siste århundret blant annet vært utsatt for økt eutrofiering (Struck et al. 2000, Meier et al. 2011) og redusert vannklarhet (Sanden & Hakansson 1996). I tillegg har man observert en introduksjon av ribbemaneten *Mnemiopsis leidyi* (Javidpour et al. 2006), men store manetblomstringer av denne arten har foreløpig uteblitt (Haraldsson & Hansson 2011). Fra før av er nesledyret *Aurelia aurita* den mest dominerende maneten i Østersjøen (Haraldsson & Hansson 2011), og situasjonen kan derfor korrespondere med scenarioet i Svartehavet tidlig på 1980-tallet; rett før masseblomstringen av *Mnemiopsis leidyi* fant sted (Weisse & Gomoiu 2000).

Formålet med denne masteroppgaven har derfor vært å teste *Killing the Winner*-modellen på Svartehavet som økosystem, og etterprøve om idéen fra Haraldsson et al. (2012) kan gjelde for Svartehavet.

2 Materialer og metode

2.1 Data

2.1.1 Innledning

Fra litteraturen har det vært mulig å innhente data om komponenter fra Svartehavet som har hatt en sentral rolle i scenarioet som nevnes i introduksjonen. Disse har dannet utgangspunkt for analysene i oppgaven, og aktuell data presenteres i avsnittene under. I korte trekk så har *Killing the Winner*-modellen (Thingstad et al. 2010, Winter et al. 2010) blitt brukt til å teste observasjoner hentet inn for Svartehavet. Dette foregikk ved at biomassedata, fangstdata og data om siktedyp ble bearbeidet for å kunne brukes i simuleringer av nevnte modell.

Tilgjengelige tidsserier overlappet i perioden 1965-1999, og dannet i så måte grunnlag for gjennomsnittsverdier brukt til å fremstille *Killing the Winner*-resultater. Prediksjonene fra modellen ble til slutt testet gjennom lineære regresjonsanalyser.

2.1.2 Biomasser

Tidsserier for biomasser til zooplankton, maneter og pelagisk fisk ble benyttet (Tabell 1).

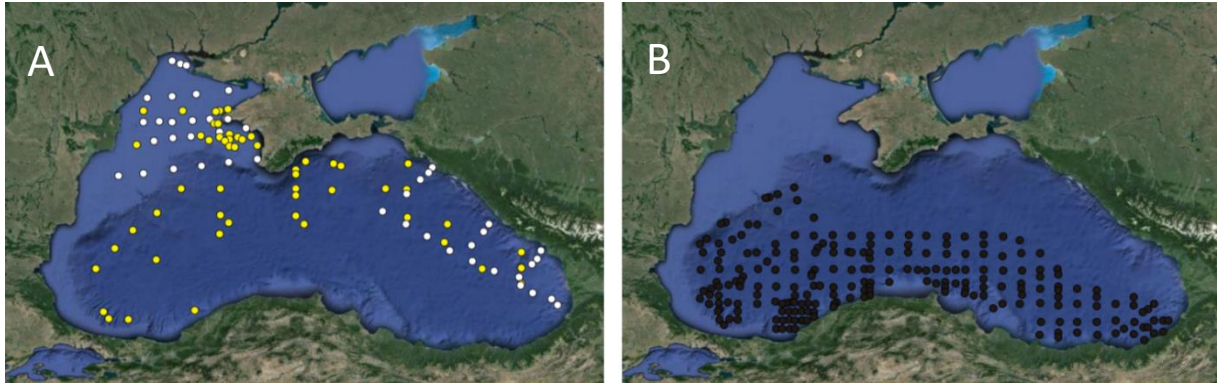
Nærmere detaljer om biomassedataene utdypes i avsnittene under.

Tabell 1. Oversikt over biomassedata for aktuelle organismegrupper. For å gjøre om g/m^2 til total biomasse ble data multiplisert med arealet til Svartehavet ($436\,400\text{ km}^2$). Symbolbruken er hentet fra Haraldsson et al. (2012).

Organismegruppe	Symbol	Enhet	Tidsperiode	Kilde
Zooplankton	Z	g/m^2	1964-1999 (÷ 1995 og 1998)	Kovalev & Oguz (1998), Kideys (2002)
Maneter				
<i>Aurelia aurita</i>	J	g/m^2	1965-2000	Daskalov et al. (2007)
<i>Mnemiopsis Leidyi</i>			1988-2000	
Pelagisk fisk				
<i>Ansjos</i>	F	000' tonn	1950-2000	Daskalov et al. (2007)
<i>Brisling</i>			1950-2000	
<i>Hestmakrell</i>			1950-2000	

Zooplankton

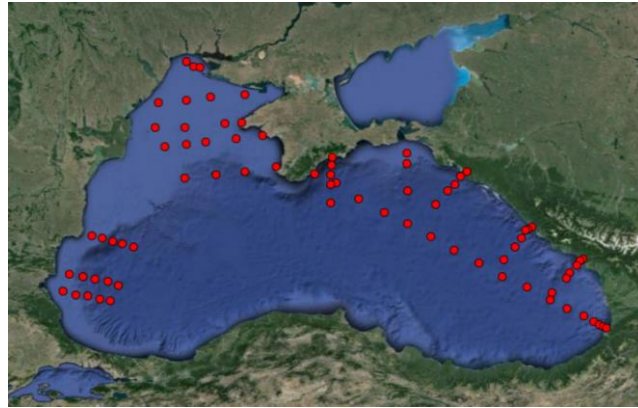
Data for zooplankton er gjennomsnittsmålinger foretatt i mars, mai, juni, juli og august hentet fra Figur 1 i supplementet til Kideys (2002). Denne figuren ble laget på grunnlag av data fra Kovalev & Oguz (1998). Dataene ble samlet inn fra åpent vann ved flere marine stasjoner (Figur 4), og målingene ble foretatt omtrent annenhver uke i de aktuelle månedene.



Figur 4. Koordinater for innsamling av data til zooplankton i Svartehavet. Bilde A illustrerer prøvetakinger gjort ved ukrainske målestasjoner innsamlet av IBSS (gul) og YugNIRO (hvit). Bilde B illustrerer prøvetakinger gjort ved tyrkiske målestasjoner innsamlet av IMS (svart). Koordinatene er hentet fra Kovalev et al. (1998).

Maneter

For maneter eksisterte det tidsserier for to arter (Daskalov et al. 2007). Målinger av biomasse til *Aurelia aurita* (1965-1988) ble samlet inn ved bruk av en 23 meter lang spesialdesignt pelagisk trål med en åpning på fem meter. Disse målingene ble kombinert med en vertikal prøvetaking utført med et planktonnett med en åpning på 80 cm, for å så bli brukt til å estimere den vertikale utbredelsen til *Aurelia aurita* i vannlaget fra 0-100 meters dyp. I perioden 1989-2001 ble det utført målinger av *Aurelia aurita* og *Mnemiopsis Leidyi* ved hjelp av skrå prøvetaking med et bongonett med diameter på 61 cm. Resultatene her ble kombinert med vertikal prøvetaking utført med nevnte planktonnett, og årlig gjennomsnitt av biomasser til manetene kunne så estimeres. Koordinater for prøvetaking er markert på kartet i Figur 5.

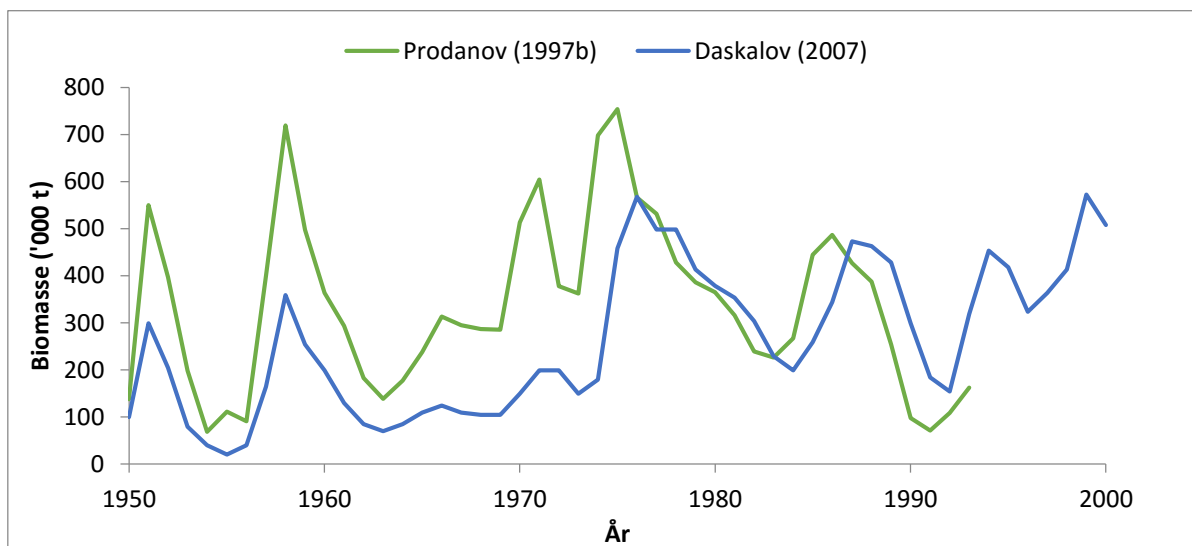


Figur 5. Koordinater for innsamling av data til maneter i Svartehavet. Koordinatene er hentet fra Daskalov et al. (2007).

Pelagisk fisk

Biomassedata for de pelagiske fiskene ansjos (*Engraulis encrasicolus*), brisling (*Sprattus sprattus*) og hestmakrell (*Trachurus mediterraneus*) var mulig å oppdrive fra to kilder. 1) Daskalov et al. (2007) oppgir biomasser for de tre artene mellom 1950 og 2000. 2) Prodanov et al. (1997b) oppgir tidsserier med biomasser for ansjos (1967-1993), brisling (1945-1993) og hestmakrell (1950-1995), og har tidligere blitt benyttet i noen av analysene i Aksnes (2007).

Disse tidsseriene samsvarer ikke for brisling (Figur 6).



Figur 6. Tidsserier med biomasse til brisling i Svartehavet hentet fra Prodanov et al. (1997b) og Daskalov et al. (2007). Figuren antyder at dataseriene er ulike før 1973. Korrelasjonsanalyser for brisling gir $r = 0,10$ og $p = 0,11$. Samme kilder gir korrelasjonen $r = 0,99$ og $p < 0,01$ for ansjos, og $r = 0,96$ og $p < 0,01$ for hestmakrell.

Nærmere undersøkelser av undertegnede viser at årsaken til den dårlige korrelasjonen mellom tidsseriene for brisling i Daskalov et al. (2007) og Prodanov et al. (1997b), mest sannsynlig ligger i at det finnes to publikasjoner av samme forfattere om samme biomasser publisert i 1997; Prodanov et al. (1997a) og Prodanov et al. (1997b). Disse to tidsseriene oppgir begge estimater for biomasse til brisling, men estimatene er forskjellige i tiden før 1973 (Prodanov et al. 1997a, Prodanov et al. 1997b). Daskalov et al. (2007) baserer sine estimater på Prodanov et al. (1997a), og det er derfor dette som blir utslagsgivende for at kurvene i Figur 6 ikke følger hverandre i tiden før 1973. I denne oppgaven valgte jeg å basere arbeidet mitt på Daskalov et al. (2007) fordi den inneholdt biomassedata for ansjos, brisling og hestmakrell for hele perioden 1950-2000, i tillegg til at arbeidet i Prodanov et al. (1997a) er antydnet å være en forbedring av arbeidet i Prodanov et al. (1997b) (Daskalov 1998).

Toppredatorer

Biomasse for toppredatorer er ikke tilgjengelig, og ble derfor anslått basert på fangstdata. Disse tidsseriene presenteres i neste avsnitt, og det ble funnet data på atlantisk bonito (*Sarda sarda*), bluefish (*Pomatomus saltatrix*) og makrell (*Scomber scombrus*). I analysene ble det gjort simuleringer med en toppredatorbiomasse som varierte mellom å være to til seks ganger så stor som fangstmengden.

Konverteringsfaktorer

Før analysene tok til ble alle biomassegruppene regnet om fra våtvekt til mengde karbon (C). Fordelen med å gjøre dette er at maneter har et svært høyt vanninnhold (Larson 1986), og mengden organisk masse i en fisk er nødvendigvis ikke den samme som i maneter til tross for noenlunde lik våtvekt. Til å gjennomføre dette ble det brukt konverteringsfaktorer som var tilpasset hver organismegruppe (Tabell 2) (Akoglu et al. 2014). Tidsserier for manetarter ble i analyser summert, og et gjennomsnitt av aktuelle konverteringsfaktorer ble benyttet (0,0015).

Tabell 2. Faktorer som ble brukt til å konvertere biomasser og fangstdata fra våtvekt til karbon.

Gruppe	Konverteringsfaktor	Kilde
Zooplankton	0,08	
Maneter		
<i>Aurelia aurita</i>	0,002	Akoglu et al. (2014)
<i>Mnemiopsis Leidyi</i>	0,001	
Fiskegrupper	0,11	

2.1.3 Fangst

Fangstdata ble brukt til å estimere toppredatorbiomasse og modellkoeffisienter i *Killing the Winner*-modellen. Data for pelagisk fisk ble hentet fra en database om Svartehavet (FAO 2016) (Tabell 3). Fangstdata for toppredator ble hentet fra Figur 4 i supplementet til Daskalov et al. (2007), som igjen hadde hentet informasjon fra regionale og nasjonale fangststatistikker (Prodanov et al. 1997a, FAO 2006).

Tabell 3. Oversikt over fangstdata for pelagisk fisk og toppredator i Svartehavet.

Organismegruppe	Enhet	Tidsperiode	Kilde
Pelagisk fisk			
<i>Ansjos</i>	'tonn	1970-2000	FAO (2016)
<i>Brisling</i>		1970-2000	
<i>Hestmakrell</i>		1970-1994	
Toppredator			
<i>Bonito</i>	000' tonn	1950-2000	Daskalov et al. (2007)
<i>Bluefish</i>		1950-2000	
<i>Makrell</i>		1950-2000	

2.1.4 Siktedyp

Data om optiske forhold ble funnet i tidsserier på gjennomsnittsmålinger av siktedyp. Med siktedyp så vises det til den avstanden fra vannoverflaten hvor en hvit skive som senkes ned, forsvinner av syne (Preisendorfer 1986). Denne skiven omtales gjerne som en «Secchi-disk». Faktorer som kan være med å påvirke denne avstanden er innholdet av partikulært og oppløst materiale. Sammen er de med på å bestemme vannklarhet. Vannklarhet er en fysisk egenskap som definerer hvor klart, eller gjennomsiktig, vannet er (Davies-Colley & Smith 2001). Dette kan gjerne måles ved å se på turbiditet (Cloern 1987), som er en optisk bestemmelse av vannklarhet. For eksempel så vil vann fra en elv full av gjørme ha en høy turbiditet, mens drikkevann fra springen vil ha en lav turbiditet. Dette kan også sees i sammenheng med siktedypet, der den hvite skiven, som senkes ned i vannet, vil forsvinne ut av syne ganske raskt i gjørmete vann, mens den potensielt ikke forsvinner i veldig klart vann. Eutrofiering innebærer at sjøvann får tilført store mengder næringsstoffer og næringssalter (Nixon 1995), og dette kan igjen påvirke siktedypet via algevekst (Preisendorfer 1986). Til analysene i denne studien har det vært mulig å inkludere en tidsserie fra 1953-1998 som nesten komplett inneholder årlige gjennomsnittsdata på siktedyp (m) i Svartehavet (Vladimirov et al. 1997, Dr. Viktor Mankovsky, personlig kommunikasjon med professor Dag L. Aksnes, 19. juli 2001)

(Tabell 4). Informasjon om siktedypet er interessant i den forstand at det kan påføre fisk visuelle begrensinger (Aksnes 2007), og vann med mye eutrofiering kan bli uklart og igjen gi lavt siktedyp. I videre analyser ble derfor siktedypet brukt som en representant for eutrofieringsgrad. Dette utdypes nærmere i Avsnitt 2.2.3.

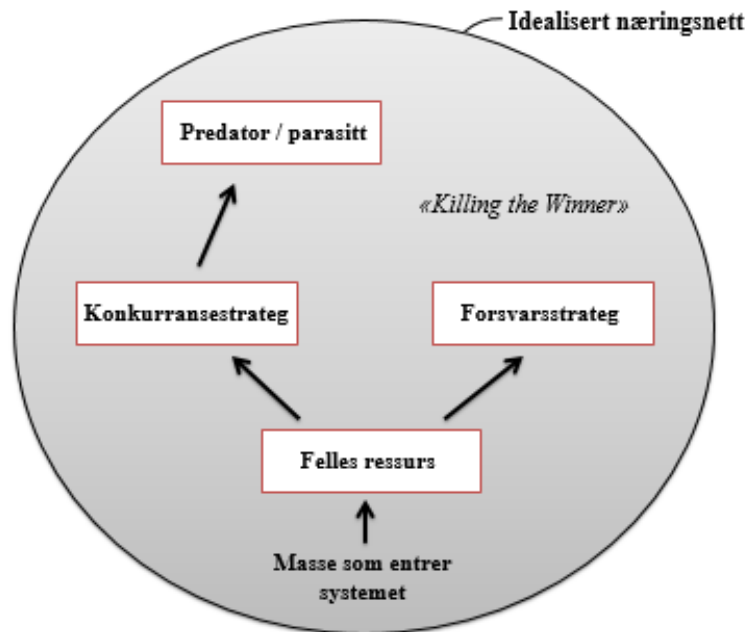
Tabell 4. Tidsserier for årlige gjennomsnittsdata på siktedyp i Svartehavet.

Enhet	Tidsperiode	Kilde
m	1953-1995 (÷ 1954,1955,1959,1971,1976,1977)	Vladimirov et al. (1997)
m	1996-1998	Dr. Viktor Mankovsky, personlig kommunikasjon med professor Dag L. Aksnes, 19. juli 2001)

2.2 *Killing the Winner*-modell

2.2.1 Bakgrunn

Til å studere scenarioet som utspilte seg i Svartehavet tok jeg i bruk en generisk modell som opprinnelig kommer fra mikrobiologien (Thingstad et al. 2010). Den kalles for *Killing the Winner*-hypotesen (fra nå av kalt *KtW*), og er en teori for hvordan ulike organismer som lever av samme ressurs i et homogent miljø kan sameksistere (Thingstad 2000, Winter et al. 2010). Den tar utgangspunkt i et idealisert næringsnett der to arter lever av en felles, begrensende ressurs. De to artene omtales som henholdsvis en konkurransestrateg og en forsvarsstrateg, noe som gjenspeiler deres livsstrategier (Figur 7). Konkurransestrategen investerer mye i vekst, mens forsvarsstrategen investerer mye i forsvar. Konkurransestrategen blir i tillegg «holdt i sjakk» av en predator eller parasitt, og dette hindrer artens potensiale til å utkonkurrere forsvarsstrategen. Sistnevnte får derfor mulighet til å etablere seg på det gjenværende ressursoverskuddet som konkurransestrategen ikke klarer å utnytte, til tross for at den selv har en redusert konkurranseevne.



Figur 7. Oversikt over komponenter i Killing the Winner-modell. Sameksistens muliggjøres ved at konkurransestrateg beites på av en parasitt/predator, slik at forsvarsstrateg kan etablere seg på det gjenværende ressuroverskuddet. Figuren er laget på bakgrunn av informasjon fra Haraldsson et al. (2012) og Winter et al. (2010).

I modellen ligger det også en antagelse om at det er en pris i valget mellom konkurranse- og forsvarsstrategi, og forsvar kan derfor ikke optimaliseres uten at konkurransevnen svekkes og *vice-versa*. Uten predatorer eller parasitter vil konkurransestrategen overta systemet, men med disse til stede vil konkurransestrategen holdes nede og frigjør ressurser for forsvarsstrategen. Øker den totale mengden ressurser vil det blir mer til overs for forsvarsstrategen, og balansen mellom konkurranse- og forsvarsstrateg skyves i retning forsvarsstrategen. «Vinneren», som navnet på modellen viser til, er derfor ikke nødvendigvis den organismetypen som dominerer, men den som ville ha vunnet dersom man fjernet predatorer eller parasitter.

Et slikt konkurranseforhold er velkjent i generell klassisk økologi, der en predator kontrollerer et byttedyr slik at det blir rom for en annen, gjerne svakere, konkurrent (Paine 1974). *KtW* tar i tillegg til dette utgangspunkt i at artene deler samme ressurs, og at det finnes en total mengde ressurser tilgjengelig i systemet. Det er den frie delen av disse ressursene som er tilgjengelig for de andre komponentene, og dette kombineres med prinsippet om massebevaring (Buchdahl 1966).

For å anvende *KtW*-modellen i Svartehavet kan pelagisk fisk og maneter innta rollene som henholdsvis konkurransestrateg og forsvarsstrateg. Bakgrunnen for dette er at fiskens evne til

å visualisere byttet gjør den til en god konkurransestrategi (Sørnes & Aksnes 2004, Acuña et al. 2011). Dette er en strategi som er fordelaktig om sikten er god, men om de optiske forholdene i et økosystem svekkes, vil fiskens evne til å lokalisere byttedyr reduseres. Optiske egenskaper henger gjerne sammen med eutrofiering, og kan videre legge til rette for manetblomstringer (Eiane et al. 1999). Maneter kan sees på som forsvarsstrateger fordi de gjennom evolusjonens løp har investert mye i forsvar. Det innebærer at deres høye vanninnhold gjør dem til lite attraktive bytter for predatorer, men har en pris som medfører langsom bevegelse og lav predasjonseffektivitet (Sørnes & Aksnes 2004). Både pelagisk fisk og maneter beiter på zooplankton (Lynam et al. 2006), og sistnevnte kan da utgjøre den begrensende ressursen som begge strategene lever av. Videre har det seg slik at de aktuelle pelagiske fiskene kan bli beitet på av de pelagiske toppredatorfiskene som presenteres i fangstavsnittet (Peterson & Ausubel 1984, Juanes et al. 1996, Campo et al. 2006) (Tabell 3). Det betyr at den sistnevnte fiskegruppen kan innta rollen som predator i *KtW*-modellen, og sammen med de overnevnte komponentene kan man gjøre simuleringer som kan predikere hvordan masse kanaliseres mellom fisk og maneter som en funksjon av eutrofiering og vannklarhet (Haraldsson et al. 2012).

2.2.2 Original *Killing the Winner*-modell

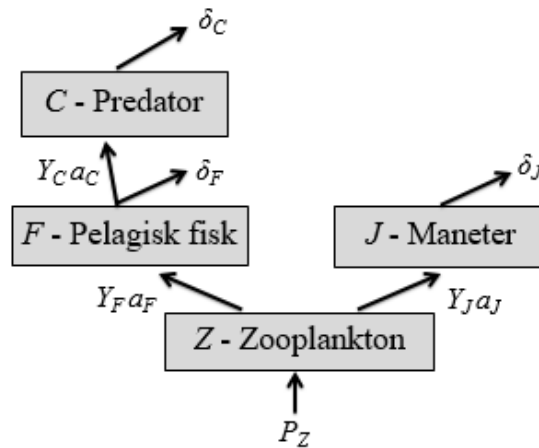
Den originale *KtW*-modellen består i utgangspunktet av tre differensialligninger som hver beskriver forekomsten til konkurransestrategen, forsvarsstrategen og predatoren som en funksjon av tid. Disse ligningene suppleres så av en ligning om massebevaring som utgjør summen av aktørene og begrenset næringsstoff (Thingstad et al. 2010, Winter et al. 2010). Den opprinnelige modellen er i utgangspunktet tilpasset små mikrobielle systemer, og i arbeidet til Haraldsson et al. (2012) fra Østersjøen ble det gjort endringer i ligningene for å tilpasse modellen til analyser på høyere nivå i næringskjeden. Endringene gikk ut på at ligningen om massebevaring ble erstattet med et annet massebevarende prinsipp, og det kom til uttrykk ved at total mengde begrensende næringsstoff ble antatt å være massen som strømmer gjennom zooplankton (P_z) (Haraldsson et al. 2012). Dette resulterte i en modell som bestod av fire differensialligninger som hver beskrev forekomsten til henholdsvis konkurransestrateg, forsvarsstrateg, predator og zooplankton (Ligninger 1a-1d). Sistnevnte utgjorde den felles ressursen. Dette dannet videre utgangspunkt for det idealiserte *KtW*-systemet som ble benyttet i denne oppgaven (Figur 8).

$$\frac{dZ}{dt} = P_Z - a_F Z F - a_J Z J \quad (1a)$$

$$\frac{dJ}{dt} = Y_J a_J Z J - \delta_J J \quad (1b)$$

$$\frac{dF}{dt} = Y_F a_F Z F - a_C C F - \delta_F F \quad (1c)$$

$$\frac{dC}{dt} = Y_C a_C F C - \delta_C C \quad (1d)$$



Figur 8. Grafisk fremstilling av komponenter i Killing the Winner-modell for denne studien. δ er tapsrate, a er predasjonskoeffisient og Y er konverteringseffektivitet. P_Z representerer grad av eutrofiering gjennom mengden masse som entrer systemet gjennom zooplankton. Symbolbruk er hentet fra Haraldsson et al. (2012).

Ligningene 1a-1d tar for seg aktuelle bestanddeler som summerer vekst- og tpsfaktorer for bestandene i modellen. Tapsraten (δ) er summen av fangst og naturlig dødelighet, mens grad av eutrofiering uttrykkes gjennom mengden masse som entrer systemet gjennom zooplankton (P_Z). Det er karbon (C) som nyttes som mål på masse. a og Y representerer henholdsvis predasjonskoeffisienter- og konverteringseffektivitet mellom to trofiske nivåer. For eksempel så vil a_C være den spesifikke predasjonskoeffisienten til predator på pelagisk fisk, slik at produktet $a_C F C$ er mengden pelagisk fisk som blir fjernet av predator per tidsenhet. Konverteringseffektiviteten (Y_C) vil så konvertere utbyttet til predatorbiomasse. Z , J , F og C uttrykker biomasse til hver av organismegruppene (g C), og sammen utgjør de systemets totale biomasse. Ligningene over kan videre løses for likevekter («steady state»), slik at de fire differensialligningene ikke endrer seg i tid. Dette betyr i praksis at vi kan sette alle ligningene lik null, og så beregne forekomsten av de fire organismegruppene som en funksjon av eutrofiering (Haraldsson et al. 2012). Da vil man kunne gjøre analyser som beskriver

forhold mellom biomassetilstander og eutrofieringsgrad, og følgende ligninger oppnås:

$$Z^* = \frac{\delta_J}{Y_J a_J} \quad (2a)$$

$$J^* = \frac{Y_J}{\delta_J} P_Z - \frac{a_F}{Y_C a_C a_J} \delta_C \quad (2b)$$

$$F^* = \frac{\delta_C}{Y_C a_C} \quad (2c)$$

$$C^* = a_C^{-1} \left(\frac{Y_F a_F}{Y_J a_J} \delta_J - \delta_F \right) \quad (2d)$$

Fra ligning (2b) kan man se at positive verdier for manetekstensitet krever en viss grad av eutrofiering, og denne terskelverdien kan uttrykkes gjennom følgende ligning:

$$P_Z > \frac{a_F}{Y_C Y_J a_C a_J} \delta_C \delta_J \quad (3)$$

Når P_Z er mindre enn denne terskelverdien er det ikke eksistensgrunnlag for maneter og systemet kan uttrykkes gjennom resterende ligninger:

$$\frac{dZ}{dt} = P_Z - a_F Z F \quad (4a)$$

$$\frac{dF}{dt} = Y_F a_F Z F - a_C C F - \delta_F F \quad (4b)$$

$$\frac{dC}{dt} = Y_C a_C F C - \delta_C C \quad (4c)$$

Disse har likevektløsningene:

$$Z^* = \frac{Y_C a_C}{\delta_C a_F} P_Z \quad (5a)$$

$$F^* = \frac{\delta_C}{Y_C a_C} \quad (5b)$$

$$C^* = a_C^{-1} \left(Y_F Y_C \frac{a_C}{\delta_C} P_Z - \delta_F \right) \quad (5c)$$

Fra ligning (5c) kan man se at predatoreksistens krever at P_Z må overskride følgende terskelverdi:

$$P_Z > \frac{\delta_C \delta_F}{Y_F Y_C a_C} \quad (6)$$

Når P_Z er mindre enn denne terskelverdien er det ikke eksistensgrunnlag for predator, og systemet kan uttrykkes gjennom resterende ligninger:

$$\frac{dZ}{dt} = P_Z - a_F Z F \quad (7a)$$

$$\frac{dF}{dt} = Y_F a_F Z F - \delta_F F \quad (7b)$$

Disse ligningene har følgende likevekstløsninger:

$$Z^* = \frac{\delta_F}{Y_F a_F} \quad (8a)$$

$$F^* = \frac{Y_F}{\delta_F} P_Z \quad (8b)$$

Ut i fra overnevnte resonnement så vil et idealisert *KtW*-system øke i kompleksitet ved økende eutrofiering. De ulike ligningene kan introduseres når aktuell eutrofigrad oppnås, og på den måten kan man studere hvordan den totale massen i systemet vil oppføre seg ved ulike eutrofistadier.

2.2.3 Modifisert *Killing the Winner*-modell

I den originale modellen impliserer økt eutrofiering en høyere primærproduksjon, og mer zooplankton tilgjengelig for fisk og maneter. Modellen forutsetter også at eutrofieringen ikke har noen optisk påvirkning på habitatet til organismene, noe som kan stemme for zooplankton og maneter, men ikke nødvendigvis for fiskene (Eiane et al. 1999).

Maneter, som er taktile organismer, vil ved lave byttedyrskonsentrasjoner være mindre effektive til å fange mat sammenlignet med fiskens visuelle fortrinn. Grunnen til det er at fisken i hovedsak bruker synet sitt til å lete etter byttedyr, mens maneter i hovedsak finner

byttedyr gjennom berøring (Eiane et al. 1999). Hvis konsentrasjonen av byttedyr er lav, vil derfor fisken, ved hjelp av synet, være bedre rustet enn maneten til å lokalisere byttet (Sørnes & Aksnes 2004). Fordelen med å være taktil kommer først til syne når vannklarheten avtar, eller når konsentrasjonen av byttedyr er høy. Det kan for eksempel skje ved økt eutrofiering, og under slike forhold vil manetens strategi kunne bli mer effektiv. Da vil fiskens fortrinn reduseres som følge av dårligere sikt, og høy byttedyrskonsentrasjon gjør at manetene treffer på flere byttedyr. Mye eutrofiering kan i utgangspunktet være gagnlig for begge typer organismer, da det som oftest er et resultat av økt primærproduksjon og flere tilgjengelige næringsstoffer (Nixon 1995). Likevel har ikke fisken mye å stille opp med hvis de optiske forholdene svekkes, og baner vei for taktile egenskaper som er uavhengig av sikt (Aksnes 2007).

Det var mulig å inkludere vannets optiske egenskaper i KtW -modellen, og det ble gjort ved å modifisere ligningene man startet med (Ligninger 1a-1d) (Haraldsson et al. 2012). Man antok at fødehabitatet til fiskene ble mindre ved økt eutrofiering fordi sikten ble dårligere, samtidig som at habitatene til zooplankton og maneteter holdt seg uendret. For å kunne gjøre dette var det forutsatt en kopling mellom eutrofigrad og sikt som følge av antagelsen om at klorofyll øker med eutrofigrad (Paerl et al. 2003). For å gjøre dette introduserte man habitatvolum for de fire biomassegruppene i modellen. Et slikt volum består av en vertikal og en horisontal komponent, og kan uttrykkes $V_x = A \cdot H_x$ der A (m^2) uttrykker arealet av Svartehavet, og H_x (m) uttrykker den vertikale utbredelsen til habitatet til biomassegruppe «x».

Det ble antatt at hver organismegruppe hadde en maksimal vertikal habitatutbredelse på 50 m. For de to fiskegruppene ble denne utbredelsen antatt å gradvis bli mindre som følge av redusert vannklarhet (Aksnes 2007). Dette ble gjort ved sammenhengen $H_x \propto (c + K)^{-1}$ der c er stråledempingskonstanten (m^{-1}) og K er demping av nedgående irradians (m^{-1}) (Mobley 1994). I praksis vil det si at c bestemmer maksimal siktdistanse til en visuell predator, mens K bestemmer lysintensiteten på dypet. Utbredelse av visuelt habitat kan derfor antas å være omvendt proporsjonal med økt eutrofiering. Ved å uttrykke systemet gjennom biomassetetthet (masse/volum), kunne man introdusere volumparameteren ved ligningene under (9a-9d). Fullstendig utregning av likevektløsninger finnes i Avsnitt 1.2 i Appendiks. Ved å introdusere volum i modellen ble enheten til predasjonskoeffisientene endret fra $(Mt C)^{-1} \text{ år}^{-1}$ til $m^3 (g C)^{-1} \text{ år}^{-1}$. I ligningene under er derfor «a» byttet ut med «a».

$$\frac{dZ}{dt} = P_Z - \frac{\alpha_F}{V_F} ZF - \frac{\alpha_J}{V_J} ZJ \quad (9a)$$

$$\frac{dJ}{dt} = Y_J \frac{\alpha_J}{V_Z} ZJ - \delta_J J \quad (9b)$$

$$\frac{dF}{dt} = Y_F \frac{\alpha_F}{V_Z} ZF - \frac{\alpha_C}{V_C} CF - \delta_F F \quad (9c)$$

$$\frac{dC}{dt} = Y_C \frac{\alpha_C}{V_F} FC - \delta_C C \quad (9d)$$

Data om siktedypet i Svartehavet ble også brukt i analysene med den modifiserte *KtW*-modellen. Grunnen til det var at siktedypet er, i likhet med H_x , relatert inverst til c og K (Preisendorfer 1986). Det gjør at vi får $S \propto (c + K)^{-1}$, som igjen gir oss at $H_x \propto S$. Dette medfører at forandring i siktedypet kan sees på som proporsjonal med høyden til de vertikale habitatkomponentene. Sistnevnte er, som nevnt, også omvendt proporsjonal med eutrofieringsgrad, og denne sammenhengen har blitt benyttet i videre analyser.

For å simulere ulike eutrofigrader var det også nødvendig å bruke verdier som representerte gjennomsnittlig eutrofieringsgrad for perioden som samsvarte med data om biomasser, fangst og sikt. Fra litteratur ble det funnet at Svartehavet i 1970-årene gikk fra å være et oligotroft system ($< 100 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$) til å bli et eutroft system med verdier fra 300- til over $500 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Oguz 2005). Gjennomsnittet av de to sistnevnte verdiene ble derfor brukt som utgangspunkt for aktuelle simuleringer ($400 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$), med unntak av analyser som gikk spesifikt på dataserier før 1974. Her ble det tatt høyde for Svartehavets daværende oligotrofe tilstand ved å sette gjennomsnittlig eutrofieringsgrad til å være $200 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$. Den vertikale habitatutbredelsen (50m) til fiskene ble i analysene redusert med 60 %, fra 50m til 20m, for å samsvare med sikt og eutrofigrad i tidsperioden 1965-1999. Analyser av data før 1974 ble behandlet med en habitatreduksjon på 40 %, fra 50m til 30m, som følge av Svartehavets daværende oligotrofe tilstand. Dette gjaldt sensitivitetsanalyser som presenteres i Appendiks (Figur A19 og Figur A20). Eutrofigraden ble i simuleringene uttrykt ved primærproduksjon (P_p) gjennom å konvertere estimerte verdier av P_Z . Det foregikk ved at estimerte verdier av P_Z (uttrykt pr. $\text{g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$) ble dividert med gjennomsnittlig eutrofigrad ($400 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$). Denne konverteringsfaktoren ($K_{P_Z \rightarrow P_p}$) ble så dividert med eutrofigradienten i *KtW*-resultatene, og modifisert gradient, nå uttrykt ved P_P , dannet utgangspunkt for analysene i resultatdelen.

2.2.4 Antatte og estimerte verdier av modellkoeffisienter

De resterende komponentene i *KtW*-modellene, som ikke var biomasser, beskrives nærmere i Tabell 5. Da *KtW*-ligningene er ulike i original- og modifisert versjon, vil man for de to modellene få forskjellige verdier for massen som entrer systemet gjennom zooplankton (P_Z), og predasjonskoeffisienter (a og α). Konverteringseffektiviteten (Y) og tapsratene (δ) er like i begge modellene.

Tabell 5. Oversikt over modellkoeffisienter. P_Z er masse som entrer systemet gjennom zooplankton, a og α er spesifikk predasjonskoeffisient fra en predator på et byttedyr, Y er konverteringseffektivitet og δ er tapsrate.

Symbol	Beskrivelse	Enhet
P_Z	Uttrykk for grad av eutrofiering gjennom mengden masse som entrer systemet gjennom zooplankton. Er i videre analyser blitt brukt som eutrofigrad. Estimeres ved å anta «steady state» ($dx/dt = 0$) til ligningene 1a og 9a, og løse med hensyn på P_Z .	Mt C år ⁻¹ (Uttrykt per overflateareal: g C m ⁻² år ⁻¹)
a og α	Spesifikk konstant for hver organisme i modellen. Estimeres ved å anta «steady state» ($dx/dt = 0$) til ligningene 1a-1d og 9a-9d, og løse med hensyn på a og α .	Original: (Mt C) ⁻¹ år ⁻¹ Modifisert: m ³ (g C) ⁻¹ år ⁻¹
Y	Mengde biomasse fra et trofisk nivå som omgjøres til biomasse på et høyere trofisk nivå. Dette utbyttet er i original- og modifisert modell antatt å være 0,1 (Haraldsson et al. 2012).	-
δ	Tapsrate er spesifikk for hver organisme i modellen. For maneter ble den antatt å være 1 % d ⁻¹ , mens hos fiskene utgjorde den summen av fangst og naturlig dødelighet. Den naturlige dødeligheten ble antatt å være 0,1 år ⁻¹ for pelagisk fisk og 0,2 år ⁻¹ for toppredatorfisk (Haraldsson et al. 2012).	år ⁻¹

2.3 Lineære regresjonsanalyser

For å teste om *KtW*-prediksjonene samsvarte med observasjoner, ble det utført to lineære regresjonsanalyser. Ved erstatte tiden i tidsseriene for biomasser med siktedyp, fikk man en

observert sammenheng mellom biomasser og eutrofi uttrykt som siktedyp. Dette utgjorde grunnlag for at regresjonsanalysene kunne sammenlignes med *KtW*-prediksjoner.

Ved å plote biomasser til pelagisk fisk, maneter og zooplankton mot siktedyp, kunne man ved hjelp av MATLAB teste om datasettene utviste signifikante lineære regresjonslinjer. Disse regresjonslinjene kan på generell form uttrykkes ved « $y = ax + b$ », der « a » utgjør vinkelkoeffisienten/stigningstall, og b utgjør skjæringspunktet med y -aksen.

Vinkelkoeffisienten indikerer hvor mange y -enheter linjen forflytter seg per enhet på x -aksen, og kunne i denne analysen potensielt anslå hvor mye biomassen til hver organismegruppe endret seg per meter endring i siktedyp.

Karakteristisk for den modifiserte *KtW*-modellen er at den predikerer et vendepunkt som markerer overgangen fra økende- til synkende biomasse for pelagisk fisk (Figur 3 & Figur 4 i Haraldsson et al. (2012)). Dette punktet uttrykker eutrofigraden, eller siktedypet, hvor biomassen til pelagisk fisk er maksimal. Etter dette punktet forventes det at nevnte biomasse vil avta, og at manetbiomassen vil øke lineært. For zooplankton forventes det at biomassen vil holde seg uendret. Disse prediksjonene fra modifisert modell ble derfor testet gjennom lineære regresjonsanalyser, og vinkelkoeffisienten til de tilpassede linjene var forventet å være negativ for pelagisk fisk, positiv for maneter og 0 for zooplankton (Haraldsson et al. 2012). Grunnet mangel på tidsseriedata ble det ikke gjort regresjonsanalyser på toppredator.

Ved å utføre lineære regresjonsanalyser ble det også undersøkt om det var støtte for nevnte vendepunkt i tilgjengelig datamateriale. Det ble testet for om vendepunktet kunne knyttes til en bestemt siktedypsverdi, og verdiene 19-15 meter ble undersøkt. Grunnen til at nevnte tall oppgis i motsatt av naturlig rekkefølge, ligger i at x -aksen i analyser ble invertert for å få frem at høyt siktedyp uttrykte liten eutrofigrad og motsatt. Bakgrunnen for valg av disse verdiene ligger i Daskalov et al. (2007) sine forslag om at det kan ha forekommet regimeskifter med nedgang i biomasse for pelagisk planktivor fisk og pelagisk predatorfisk i perioden 1965-1975 (Figur 1 i Daskalov et al. (2007)). Ved å ta gjennomsnittet av gjennomsnittlig siktedyp fra denne perioden (Tabell 4) får man en siktedypsverdi på 16,8 meter. Dette siktedypet ble brukt som utgangspunkt for å lage testintervallet 19-15 meter. Vinkelkoeffisientene for pelagisk fisk var forventet å være positiv før vendepunkt, og negativ etterpå (Haraldsson et al. 2012).

Den første regresjonsanalysen, som tok for seg siktedyp lavere enn predikert vendepunkt, ble basert på data fra 1965-1998. Dette var tidsperioden (\div 1999) som dannet grunnlag for gjennomsnittsverdier brukt i original- og modifisert modell.

Den andre regresjonsanalysen, som testet om det var støtte for et predikert vendepunkt i tilgjengelig datamateriale, tok for seg perioden 1953-1998. Grunnen til at tidsperioden ble utvidet i denne analysen, sammenlignet med forrige, var at Svartehavet før 1970 inneholdt forholdsvis høye målinger av siktedyp (Vladimirov et al. 1997). Data før dette tidspunktet kunne derfor i større grad representere KtW ved høyt siktedyp, og potensielt styrke analysen i søk etter siktedypsverdi som kunne markere predikert vendepunkt.

2.4 Programmer og dataverktøy

Analysene foregikk ved at all data først ble samlet i Microsoft Excel. Herfra ble mesteparten konvertert til MATLAB, og bearbeidet med nødvendige omregninger til riktige enheter. KtW -modellene ble programmert ved å ta utgangspunkt i aktuelle parametere, og bruke de som initialverdier. Resultatene ble utarbeidet i tabeller og plottet i figurer. Noen få beregninger ble også gjort i Excel, deriblant utregninger av snittverdier for hvert år hvis man tok høyde for flere arter i en organismegruppe. Dette ble for eksempel gjort for maneter, toppredatorer og pelagisk fisk. De lineære regresjonsanalysene ble foretatt i MATLAB. Den aktuelle programvaren av MATLAB som ble brukt var MATLAB R2015a, og nødvendige koder kan studeres nærmere i Avsnitt 1.3 i Appendiks.

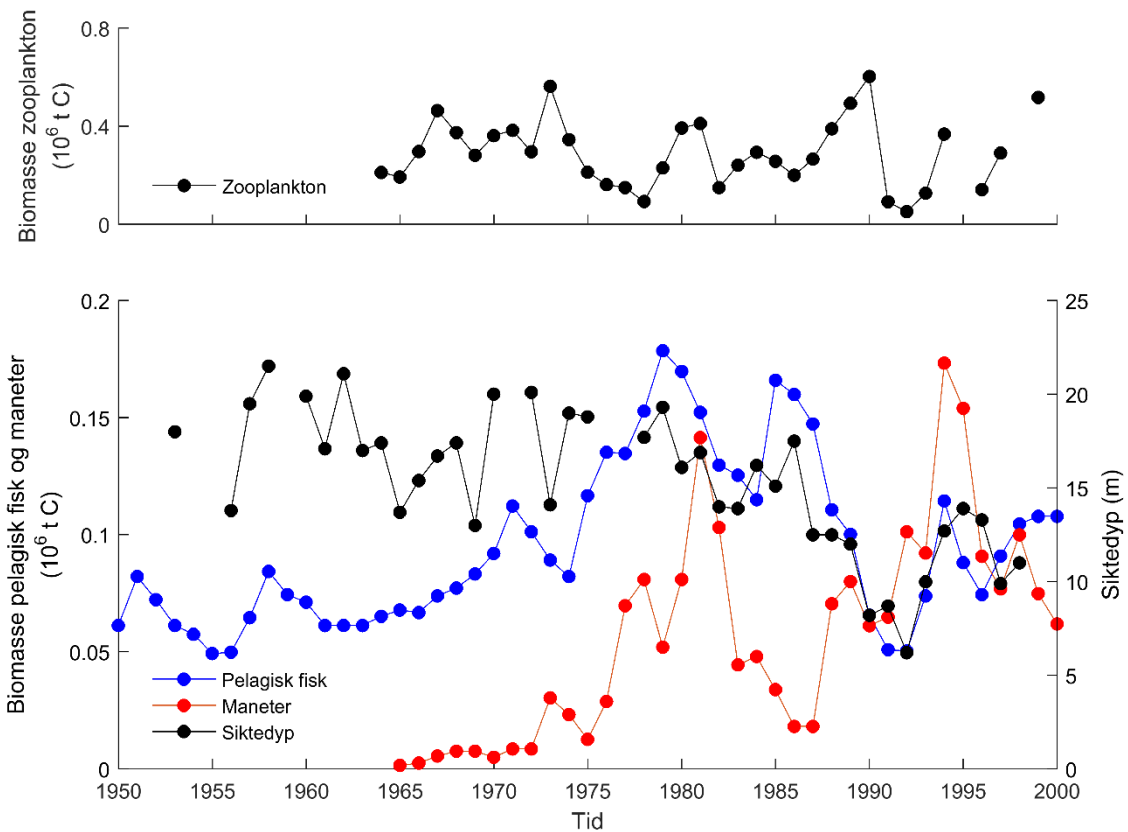
3 Resultater

3.1 Datagrunnlag for analyser

3.1.1 Biomasser og siktedyp

Tidsseriene med data for biomasser og siktedyp (Avsnitt 2.1.2 & Avsnitt 2.1.4) ble plottet mot tid (Figur 9). Maneter har samlet sett hatt en økende biomasse, mens pelagisk fisk har hatt en økende biomasse fram til slutten av 1970-tallet. Etter dette har biomassen sunket.

Zooplankton har hatt en varierende biomasse, og siktedypet har gått fra å være høyt til å gradvis bli lavere.

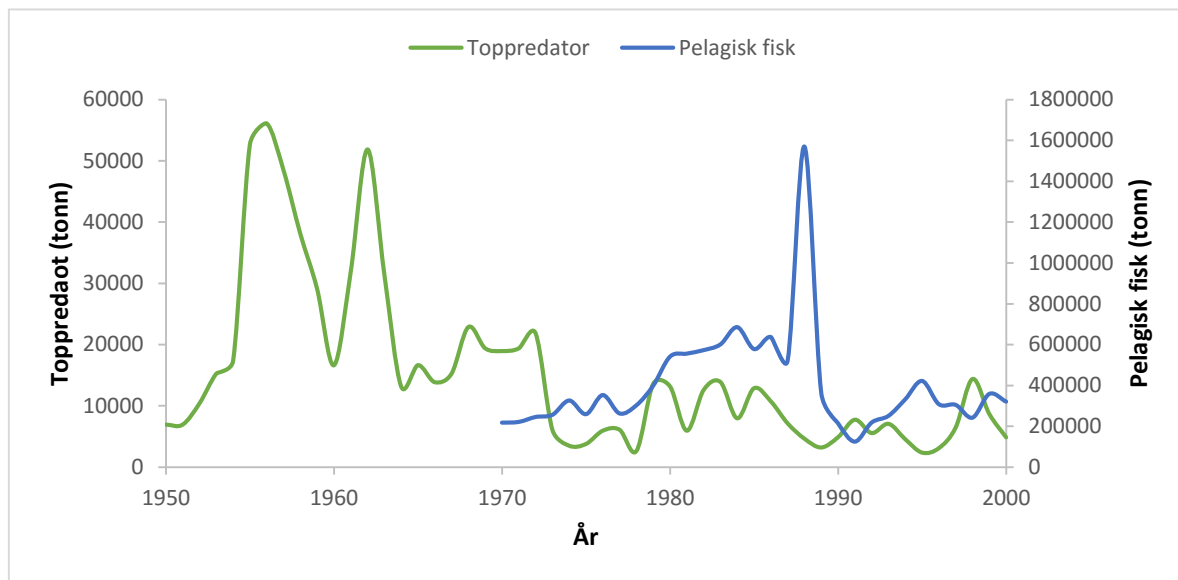


Figur 9. Presentasjon av tidsserier for biomasser og siktedyp. Øverste panel viser biomassen til zooplankton over tid. Nederste panel viser biomassen til pelagisk fisk (blå) og maneter (rød) på venstre y-akse, og siktedypet (svart) på høyre y-akse. Figuren ble laget på grunnlag av data fra Tabell 1 og Tabell 4.

3.1.2 Fangst

Ved å plote fangstdata mot tid kunne man se at det ble fisket mye toppredator i perioden

1950-1974, og lite i perioden 1975-2000 (Figur 10). Pelagisk fisk ble det fisket mest av i 1980-1989, og mindre av i 1970-1979 og 1990-2000. Denne informasjonen ble brukt til å anslå toppredatorbiomasse, og til å estimere tapsrater (δ) for fisk i *KtW*-modell (Tabell 5 & Tabell 6).



Figur 10. Tidsserier med fangstdata for toppredator (grønn) og pelagisk fisk (blå) i Svartehavet. Toppredator utgjør summen av total fangst for bonito, bluefish og makrell. Pelagisk fisk utgjør summen av total fangst for ansjos, brisling og hestmakrell. Figuren ble laget på grunnlag av data fra Tabell 3.

3.2 Analyser

3.2.1 Biomasser og modellkoeffisienter

Biomasser og fangst, brukt i *KtW*-simuleringer, ble beregnet ved å finne gjennomsnittsverdier for 1965-1999 (Tabell 6). Dette var tidsperioden som inneholdt overlappende data for nødvendige komponenter. Analysene ble gjennomført med en toppredatorbiomasse som var fire ganger så stor som fangstmengden. For å ta høyde for sensitivitet i analysene ble det gjennomført simuleringer som tok for seg variasjon av toppredatorbiomasse og verdier fra kortere tidsperioder (Appendiks - Avsnitt 1.4).

Tabell 6. Oversikt over gjennomsnittsverdier av biomasser, fangst og tapsrater som ble brukt i simuleringer av original- og modifisert Killing the Winner-modell. Biomasser og fangst ble konvertert fra våtvekt til karbon ved hjelp av konverteringsfaktorer i Tabell 2.

Gruppe	Biomasse (10^6 t C) \pm SD	Fangst (10^6 t C) \pm SD	Tapsrate (δ , år^{-1})	Tidsperiode
Zooplankton (Z)	0,2937 \pm 0,1404	-	-	1965-1999 (\div 1995,1998)
Maneter (J)	0,0564 \pm 0,0456	-	3,6	1965-1999
Pelagisk fisk (F)	0,1075 \pm 0,0350	0,0446 \pm 0,0288	0,51	1965-1999
Toppredator (C)	0,0044 \pm 0,0026	0,0011 \pm 0,0006	0,45	1965-1999

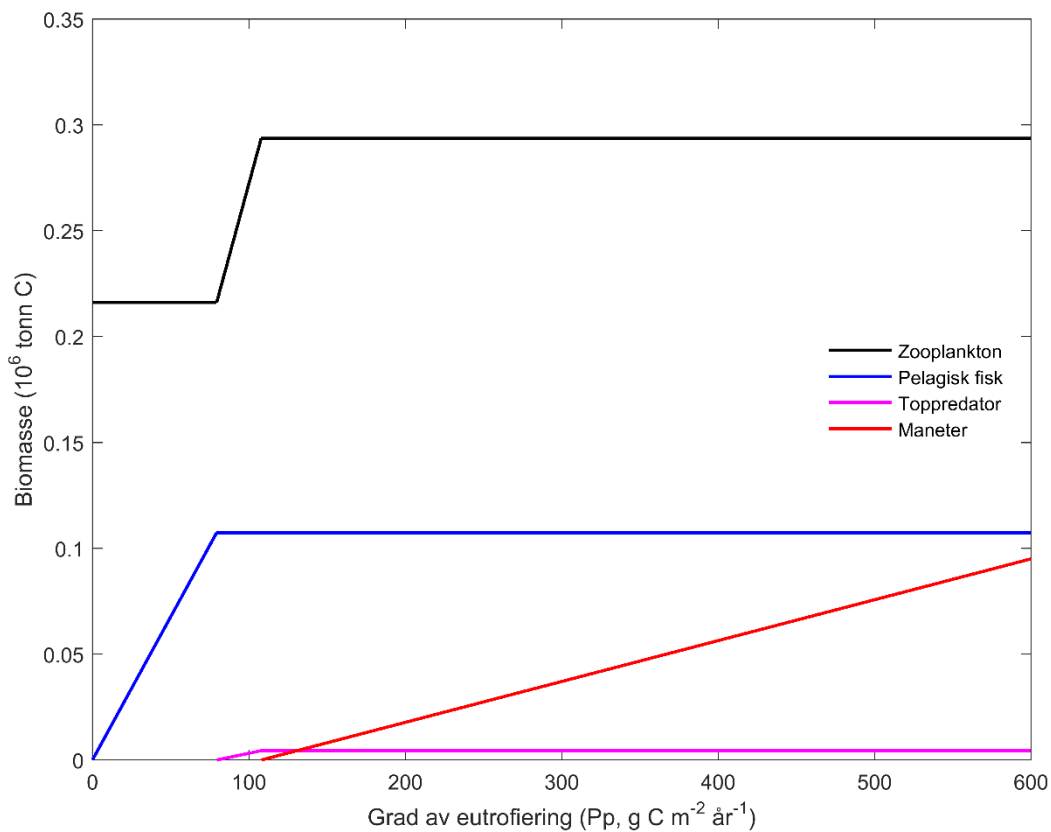
Estimerte gjennomsnittsverdier av predasjonskoeffisienter (a og α), og masse som entrer systemet gjennom zooplankton (P_Z), ble basert på gjennomsnittsverdier av likevektløsninger til *KtW*-modell for tidsperioden 1965-1999 (Tabell 7).

Tabell 7. Oversikt over estimerte modellkoeffisienter i original- og modifisert Killing the Winner-modell. Tabellen viser verdiene for masse som entret systemet gjennom zooplankton (P_Z), og predasjonskoeffisientene til maneter (a_J og α_J), pelagisk fisk (a_F og α_F) og toppredator (a_C og α_C).

	Symbol	Estimat	Enhet
<i>Masse som entrer gjennom zooplankton</i>			
Original modell		2,78	Mt C år^{-1}
Uttrykt pr. overflateareal		6,37	g C m^{-2} år^{-1}
	P_Z		
Modifisert modell		3,89	Mt C år^{-1}
Uttrykt pr. overflateareal		8,95	g C m^{-2} år^{-1}
<i>Predasjonskoeffisienter</i>			
Maneter (J)	a_J	122,6	Mt C år^{-1}
	α_J	2674	g C m^{-2} år^{-1}
Pelagisk fisk (F)	a_F	23,8	Mt C år^{-1}
	α_F	518	g C m^{-2} år^{-1}
Toppredator (C)	a_C	41,9	Mt C år^{-1}
	α_C	365,4	g C m^{-2} år^{-1}

3.2.2 Original *Killing the Winner*-modell

Resultatene fra den originale *KtW*-modellen viser at eksistensgrunnlag for toppredator skjer ved en eutrofigrad på 78,9 g C m⁻² år⁻¹, og eksistensgrunnlag for maneter skjer ved en eutrofigrad på 111,2 g C m⁻² år⁻¹ (Figur 11). At det ved lav eutrofigrad kun er eksistensgrunnlag for zooplankton og pelagisk fisk, før toppredator, og etter hvert maneter, entrer systemet, er et resultat av *KtW*-modellens generiske egenskaper (Avsnitt 2.1.1). Eutrofieringsgraden ble konvertert til primærproduksjon (P_p) gjennom faktoren $K_{P_z \rightarrow P_p} = 6,37 / 400 = 0,016$ (Avsnitt 2.2.3). Verdiene av *KtW*-koeffisientene som ligger til grunn for simuleringen ble estimert ved å anta en eutrofigrad på 400 g C m⁻² år⁻¹ (Avsnitt 2.2.3). Fargekodene i *KtW*-resultater er gjennomgående for hele oppgaven.

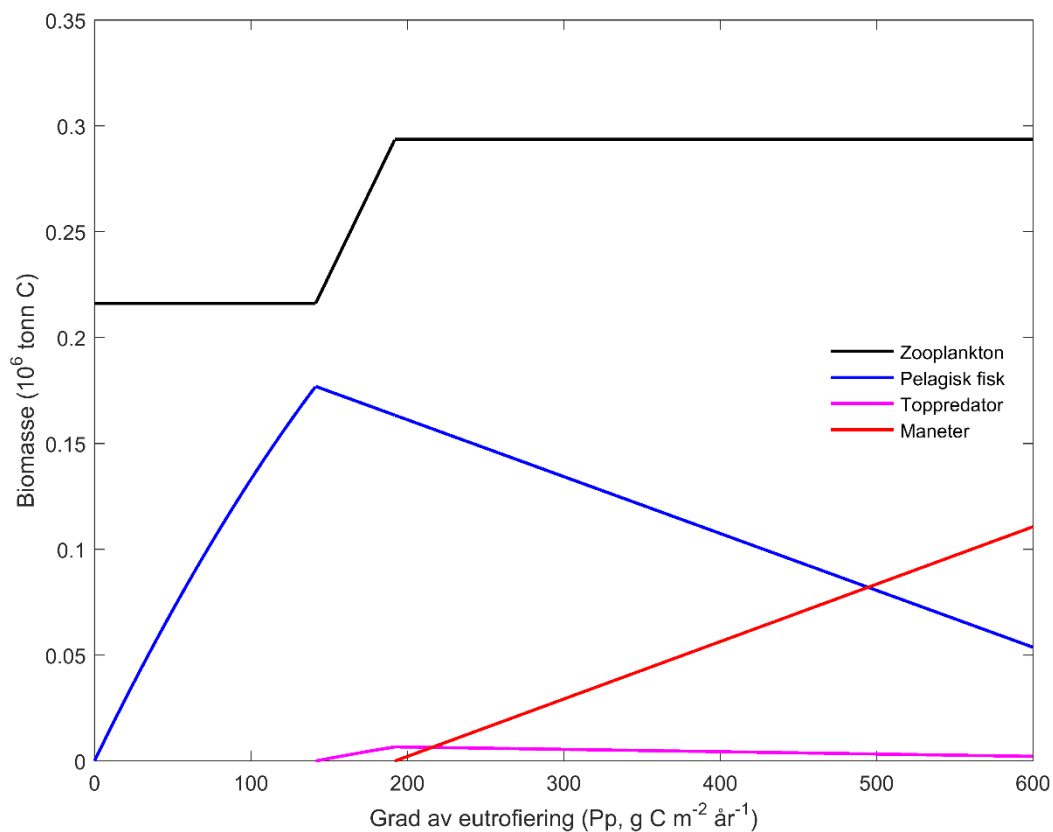


Figur 11. Likevektløsninger for original *Killing the Winner*-modell. Figuren beskriver analyser av tre trofiske nivåer. Kurvene viser forekomsten av zooplankton (svart), pelagisk fisk (blå), toppredator (rosa) og maneter (rød) som en funksjon av eutrofiering (P_p : Primærproduksjon).

3.2.3 Modifisert *Killing the Winner*-modell

Likevektløsninger som en funksjon av eutrofiering

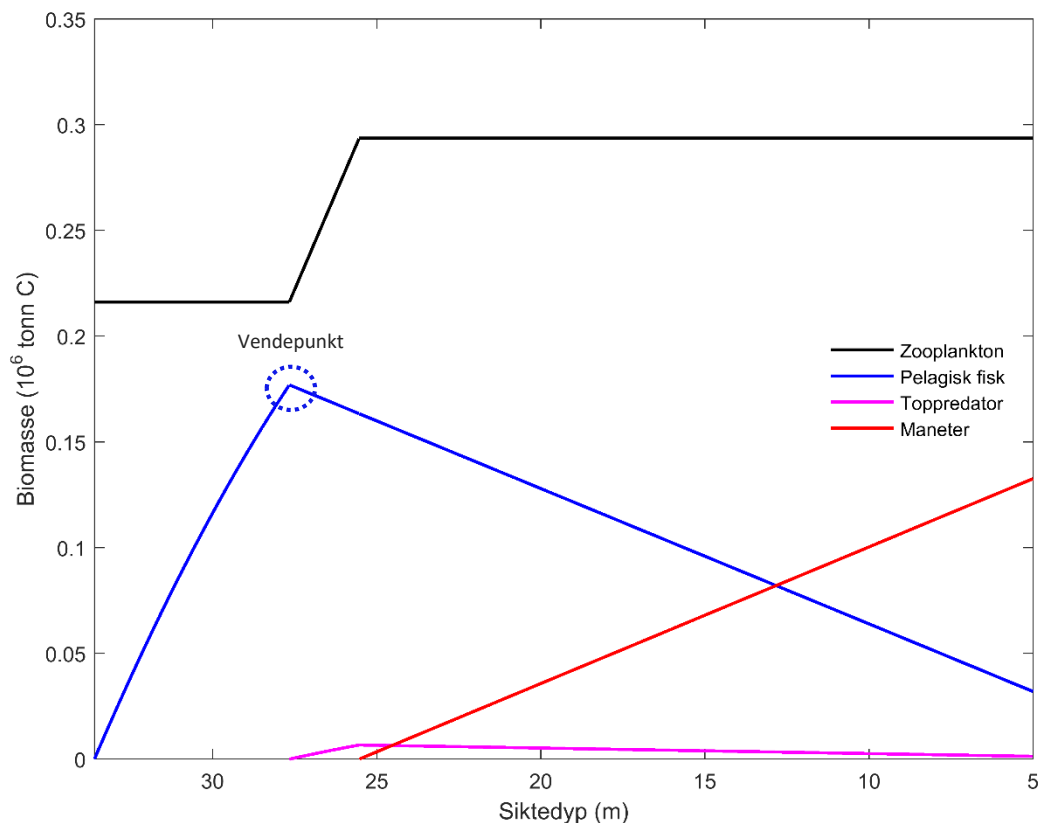
Resultatene fra den modifiserte *KtW*-modellen viser at eksistensgrunnlag for toppredator skjer ved en eutrofigrad på $145,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$, og eksistensgrunnlag for maneter skjer ved en eutrofigrad på $191,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Figur 12). Karakteristisk for denne modellen er at habitatet til fiskene blir mindre ved økt eutrofiering som følge av dårligere sikt. Dette illustreres på figuren ved at pelagisk fisk og toppredator først øker i biomasse, for å så avta etter som eutrofieringen øker. Manetene og zooplankton er ikke påvirket av habitatreduksjonen. Eutrofieringsgraden ble konvertert til primærproduksjon (P_p) gjennom faktoren $K_{P_z \rightarrow P_p} = 8,95 / 400 = 0,022$ (Avsnitt 2.2.3). Verdiene av *KtW*-koeffisientene som ligger til grunn for simuleringen ble estimert ved å anta en eutrofigrad på $400 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Avsnitt 2.2.3).



Figur 12. Likevektløsninger for modifisert *Killing the Winner*-modell. Figuren beskriver analyser av tre trofiske nivåer. Kurvene viser forekomsten av zooplankton (svart), pelagisk fisk (blå), toppredator (rosa) og maneter (rød) som en funksjon av eutrofiering (P_p : Primærproduksjon).

Likevektløsninger som en funksjon av siktedyp

Resultatene fra den modifiserte *KtW*-modellen, som en funksjon av siktedyp, viser at eksistensgrunnlag for toppredator skjer ved et siktedyp på 27,9 meter, og eksistensgrunnlag for maneter skjer ved et siktedyp på 25,5 meter (Figur 13). Figuren ble laget på bakgrunn av samme informasjon som den modifiserte modellen som en funksjon av eutrofiering, med unntak av at primærproduksjon på x-aksen ble byttet ut med en invertert siktedypsgradient (Avsnitt 2.3). Høyest målte siktedyp fra tilgjengelig data ble målt til 30,0 meter i 1958 (Tabell 2 i Vladimirov et al. (1997)). Maksimalt siktedyp i Svartehavet ble antatt å være 10 % høyere enn denne verdien (33,0 meter). Bakgrunnen for å tilføre siktedyp til denne figuren ligger i at resultatet kan sammenlignes med siktedypsmålinger over tid, og dette muliggjøres gjennom antagelsen om at vertikal habitatutbredelse er omvendt proporsjonal med eutrofigrad. Sistnevnte er videre proporsjonal med siktedyp (Avsnitt 2.2.3). Predikert vendepunkt, som markerte overgangen fra økende- til synkende biomasse for pelagisk fisk, inntraff ved et siktedyp på 27,9 meter.

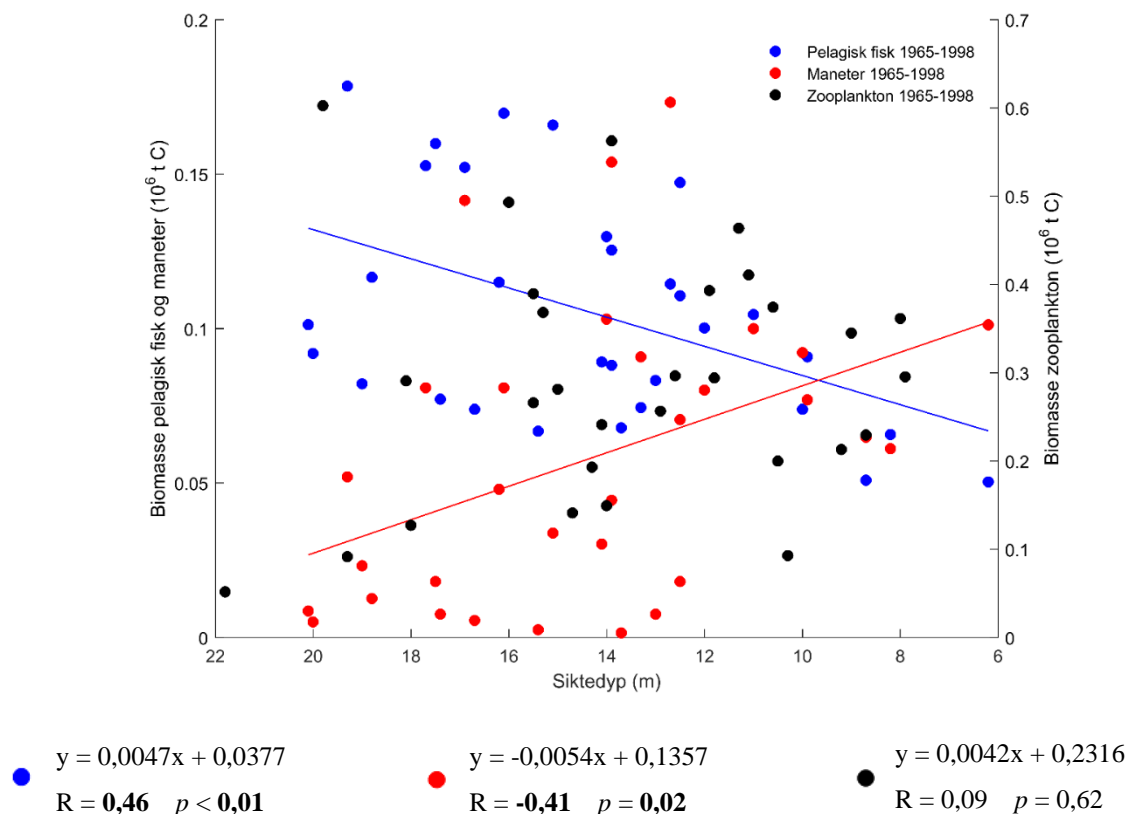


Figur 13. Likevektløsninger for modifisert Killing the Winner-modell. Kurvene viser forekomsten av zooplankton (svart), pelagisk fisk (blå), toppredator (rosa) og maneter (rød) som en funksjon av siktedyp. Predikert vendepunkt for pelagisk fisk inntraff ved et siktedyp på 27,9 meter (blå sirkel).

3.2.4 Lineære regresjonsanalyser av biomasser og siktedyp

Lineær regresjon på siktedyp lavere enn predikert vendepunkt for pelagisk fisk

I tråd med *KtW*-forventninger fra modifisert modell, etter vendepunktet for pelagisk fisk (Avsnitt 2.3) (Figur 13), beskrev resultatet av regresjonsanalysen at vinkelkoeffisienten for maneter var positiv, mens den for pelagisk fisk var negativ (Figur 14). For å få frem at høyt siktedyp uttrykte liten eutrofigrad, og motsatt, ble x-aksen invertert. Motsatte fortegn for vinkelkoeffisienter og R-verdier sammenlignet med regresjonslinjer skyldes derfor sistnevnte. Regresjonslinjene utviste signifikante *p*-verdier for pelagisk fisk ($y = 0,0047x + 0,0377$, $p < 0,01$) og maneter ($y = -0,0054x + 0,1357$, $p = 0,02$), men ikke for zooplankton ($y = 0,0042x + 0,2316$, $p = 0,62$). Sistnevnte var derfor også i tråd med *KtW*-prediksjoner, da vinkelkoeffisienten ikke var signifikant forskjellig fra 0. Vinkelkoeffisientene anslo videre, i henhold til siktedyp, at biomasse til pelagisk fisk ble redusert med $0,0047 \text{ g C m}^{-1}$, og biomasse til maneter økte med $0,0054 \text{ g C m}^{-1}$.



Figur 14. Lineær regresjonsanalyse av biomasser og siktedyp fra 1965-1998. Signifikante verdier er merket med fet skrift. Av figuren kan man se at biomassen til pelagisk fisk er høy når siktedyp er høyt, og motsatt (blå linje). For maneter er biomassen lav ved høyt siktedyp, mens den øker ved lavere siktedyp (rød linje). For zooplankton

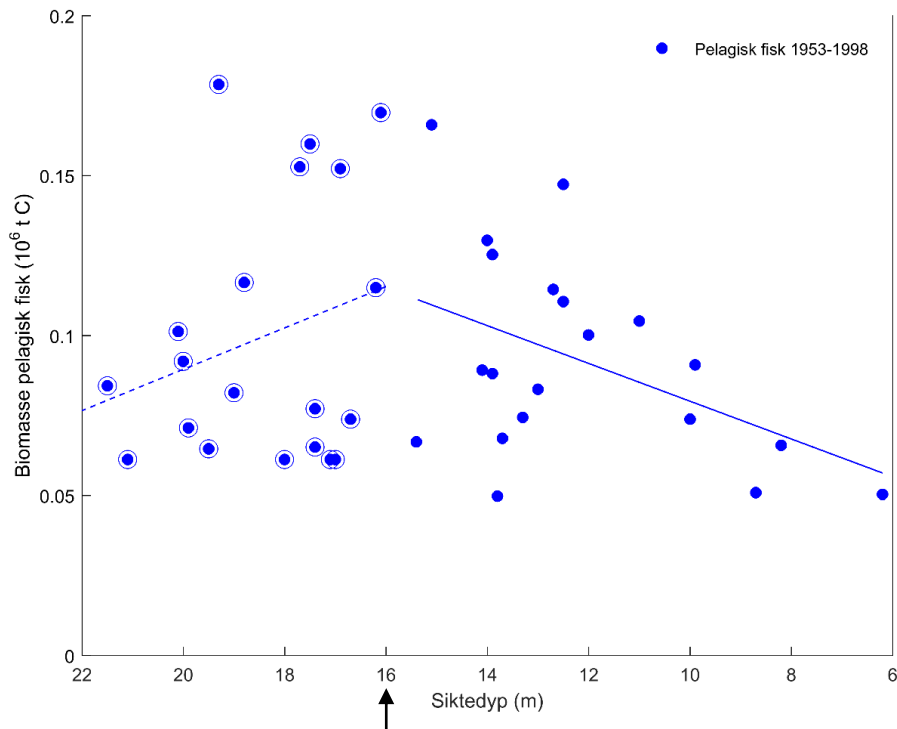
ble det ikke funnet noen signifikante verdier. Grunnen til at vinkelkoeffisienter har motsatt fortegn sammenlignet med regresjonslinjer, er at x-aksen på figuren er invertert.

Lineær regresjon i søk etter støtte for predikert vendepunkt for pelagisk fisk

Det ble testet for vendepunkt for pelagisk fisk på siktedypene 19-15 meter (Daskalov et al. 2007) (Avsnitt 2.3). Ingen av siktedypene viste signifikante verdier for positive vinkelkoeffisienter før-, og negative vinkelkoeffisienter etter, predikert vendepunkt (Tabell 8). For siktedypene 17-15 meter ble det funnet signifikante verdier for negative vinkelkoeffisienter. Regresjonsanalysen som tok for seg vendepunkt ved siktedyp på 16 meter presenteres i Figur 15.

Tabell 8. R og p-verdier som tar for seg predikert vendepunkt for siktedyp som markerer overgang fra økning- til nedgang i biomasse til pelagisk fisk. Verdiene knyttet til «Over:» markerer økningen i biomasse fram til vendepunkt ved siktedyp over gitt verdi. Verdiene knyttet til «Under:» markerer nedgangen i biomasse etter vendepunkt ved siktedyp under gitt verdi. Fra tabellen kan man se at vendepunkt ved siktedyp på 17-15 meter gir signifikante verdier for nedgang i fiskebiomasse. En økning i fiskebiomasse ved høyere siktedyp finnes det ingen signifikante verdier for.

Vendepunkt siktedyp	Pelagisk fisk	
	R	p
19 m	Over: -0,35	0,39
	Under: 0,31	0,08
18 m	Over: -0,41	0,28
	Under: 0,29	0,11
17 m	Over: -0,05	0,84
	Under: 0,51	0,01
16 m	Over: -0,25	0,27
	Under: 0,44	0,04
15 m	Over: -0,27	0,22
	Under: 0,46	0,05



$y = -0,0057x + 0,2165 \rightarrow 16 < x$
 $R = -0,25 \quad p = 0,27$

$y = 0,0053x + 0,0287 \rightarrow 16 > x$
 $R = \mathbf{0,44} \quad p = \mathbf{0,04}$

Figur 15. Lineær regresjonsanalyse som markerer 16 meters siktedyb som vendepunkt for overgangen fra økning- til nedgang i biomasse til pelagisk fisk. Signifikante verdier er markert med fet skrift. Merk at dette kun er et eksempel, og siktedybene 17- og 15 meter var også signifikante for negativ vinkelkoeffisient etter vendepunkt (Tabell 8). Blå stiplet linje markerer økning i biomasse for pelagisk fisk ved siktedyb over 16 meter (blå prikker med sirkel, ikke signifikant). Blå heltrukken linje marker nedgang i biomasse for pelagisk fisk ved siktedyb under 16 meter (blå prikker, signifikant). Grunnen til at vinkelkoeffisienter og R-verdier har motsatt fortegn sammenlignet med regresjonslinjer, er at x-aksen på figuren er invertert.

4 Diskusjon

4.1 Hovedfunn

Det første hovedfunnet var at predikerte vinkelkoeffisienter for pelagisk fisk og maneter i modifisert *KtW*-modell (Figur 12 & Figur 13), etter vendepunktet for pelagisk fisk (Avsnitt 2.3), viste signifikans ved å bli testet gjennom lineære regresjonsanalyser av data for biomasser og siktedyp fra tidsperioden 1965-1998 (Figur 14). Både modell og regresjonsanalyser indikerte en negativ vinkelkoeffisient for biomasse til pelagisk fisk, og en positiv vinkelkoeffisient for biomasse til maneter, ved eutrofigrader høyere enn, eller siktedyp lavere enn, predikert vendepunkt. Vinkelkoeffisienten for zooplankton var i samme analyser ikke signifikant forskjellig fra 0, og var også i tråd med *KtW*-prediksjoner.

Det andre hovedfunnet var at lineære regresjonsanalyser ikke viste signifikans for et predikert vendepunkt for pelagisk fisk (Avsnitt 2.3). Undersøkte data for biomasser og siktedyp i tidsperioden 1953-1998 lå til grunn for dette funnet (Tabell 8). Det ble undersøkt om predikert vendepunkt kunne knyttes til en bestemt siktedypsverdi, og siktedypene 19-15 meter ble testet (Daskalov et al. 2007). For punktene 17-15 meter ble det funnet signifikante verdier for avtagende biomasser til pelagisk fisk, men noen økning i biomasse til pelagisk fisk ved eutrofigrader lavere enn, eller siktedyp høyere enn, testede siktedypsverdier for vendepunkt, var det ingen støtte for. Vinkelkoeffisienten til sistnevnte kunne likevel vise tendenser til et slikt scenario (Figur 15), men forblir spekulasjoner grunnet fravær av signifikans.

I lys av første hovedfunn har det tidligere blitt foreslått å være en sammenheng mellom fiskebiomasse og siktedyp i Svartehavet (Aksnes 2007). Det er etter min kjennskap ikke publisert studier om sammenhengen mellom maneter og siktedyp, og zooplankton og siktedyp. Det er kun spekulert i om eutrofiering kan stimulere til økning av manetbiomasser (Purcell et al. 1999, Purcell et al. 2007), og observasjoner fra Svartehavet kan antyde dette (Kideys 2002, Boero et al. 2013, Akoglu et al. 2014). For zooplankton kan observasjoner antyde at en kobling mellom masse og eutrofigrad er mer uklar (Park & Marshall 2000, Pinto-Coelho et al. 2005, Zervoudaki et al. 2009).

Sammenligner man resultatene med arbeidet til Haraldsson et al. (2012), så var det en sentral forskjell i tilgangen på data for å teste prediksjoner. I studiet av Østersjøen ble prediksjoner sammenlignet med gjennomsnittlige biomasser for aktuelle organismegrupper i tidsperiodene

1974-1979 og 2000-2009. Observerte forandringer for zooplankton, pelagisk fisk, maneter og toppredator i dette økosystemet var alle i tråd med forventninger fra modifisert *KtW*-modell, så fremt siktedypet var lavere i nyere tid enn før. Studier kunne antyde at dette var tilfelle (Fleming-Lehtinen & Laamanen 2012). Ved å sammenligne predikerte vinkelkoeffisienter i denne studien med regresjonslinjer fra data, har det i større grad vært mulig å teste *KtW*-prediksjonene for Svartehavet sammenlignet med Østersjøen. I henhold til samsvarende prediksjoner og observasjoner utført i denne oppgaven kan det antydes at *KtW*-idéen fra Haraldsson et al. (2012) også kan gjelde for Svartehavet.

Prediksjonene fra den modifiserte *KtW*-modellen anslo et vendepunkt ved siktedyp på 27,9 meter (Figur 13). Fra tilgjengelig siktedypsdata var det ingen gjennomsnittlige målinger over 21,5 meter (Figur 9). Årsaken til dette kan ligge i at tilgjengelige tidsserier ikke representerer perioder som kan tilsvare *KtW*-stadier ved antatt lav eutrofigrad eller høyt siktedyp.

Manglende signifikans for vendepunkt mellom 19-15 meter (Tabell 8) kan videre underbygge et predikert vendepunkt ved høyere siktedyp, men det må også stilles spørsmål om det predikerte vendepunktet i virkeligheten kan knyttes til én siktedypsverdi (Figur 13). Et vendepunkt rundt et siktedypsintervall er kanskje mer naturlig å forestille seg om dette skulle være tilfelle. Det er også mulig at effekten av eutrofiering/siktedyp på fiskebiomasser ikke kan forventes å være like stor ved veldig høye siktedyp, eller i oligotrofe systemer. Årsaken til det er at slike tilstander kan medføre andre biologiske- og kjemiske forhold for vekst (Nixon 1995). Hvordan dette vil påvirke et eventuelt *KtW*-vendepunkt er vanskelig å si.

Vinkelkoeffisientene til de tilpassede linjene for pelagisk fisk ($y = 0,0047x + 0,0377$, $p < 0,01$) og maneter ($y = -0,0054x + 0,1357$, $p = 0,02$) (Figur 14) anslo videre at biomassen til pelagisk fisk ble redusert med $0,0047 \text{ g C m}^{-1}$, og at biomassen til maneter økte med $0,0054 \text{ g C m}^{-1}$, i henhold til siktedyp. Omregninger til våtvekt indikerer at biomassen til pelagisk fisk ble redusert med $43 \cdot 10^6 \text{ kg m}^{-1}$, og biomassen til maneter økte med $3600 \cdot 10^6 \text{ kg m}^{-1}$.

Lignende estimat for førstnevnte i Svartehavet har tidligere blitt estimert i Aksnes (2007) for tidsperioden 1967-1993, og regresjonsanalyser indikerte da at biomassen til pelagisk fisk ble redusert med $112 \cdot 10^6 \text{ kg m}^{-1}$ (Figur 2 i Aksnes (2007)). Dette tallet er over dobbelt så stort som estimatet i denne oppgaven, og variasjonen kan skyldes ulike tidsperioder for analyser (1965-1998 i denne oppgaven), i tillegg til at arbeidet i Aksnes (2007) baserte seg på toårige gjennomsnittsmålinger av siktedyp plottet mot summen av total biomasse for ansjos og brisling fra samme år og året etterpå. Analysen i denne oppgaven baserte seg på totale biomasser for ansjos, brisling og hestmakrell plottet mot årlige gjennomsnittsmålinger av

siktedyp, og inkluderer derfor en ekstra fiskeart, i tillegg til forskjellig bearbeiding av siktedypsdata. I tillegg må det nevnes at tidsserier for ansjos og brisling i Aksnes (2007) baserer seg på data fra Prodanov et al. (1997b), mens tidsseriene for ansjos og brisling i denne oppgaven baserer seg på data fra Daskalov et al. (2007). Som det fremgår av Avsnitt 2.1.2 så samsvarer ikke disse to studiene i estimatene for brisling.

4.2 *Killing the Winner*-resultater

Resultatene fra både original- (Figur 11) og modifisert (Figur 12 & Figur 13) *KtW*-modell indikerer at det er en fordel å være konkurransestrateg når eutrofieringen er lav, og forsvarsstrateg når eutrofieringen er høy. Dette er generiske resultater, og samsvarer med arbeidene til Haraldsson et al. (2012) og Thingstad et al. (2010).

Resultatene fra original modell predikerte en uendret biomasse for pelagisk fisk ved høy eutrofigrad/lavt siktedyp (Figur 11). Dette fremstår som lite sannsynlig da observasjonene fra Svartehavet indikerte en vinkelkoeffisient for pelagisk fisk forskjellig fra 0 (Figur 14). Resultatene fra modifisert modell predikerte en nedgang i biomasse for pelagisk fisk ved økende eutrofiering/siktedyp (Figur 12 & Figur 13). Dette var som forventet (Avsnitt 2.2.3), og skyldes at den vertikale habitatkomponenten til fiskene gradvis ble redusert ved økende eutrofigrad. Sistnevnte er i tråd med forventningene om at redusert vannklarhet kan begrense fiskenes evne til å lokalisere byttedyr og videre deres forekomst (Eiane et al. 1999, Aksnes 2007). Prediksjonene for zooplankton og maneter ved høy eutrofigrad, eller lavt siktedyp, var like i både original- og modifisert modell, og hentet som tidligere nevnt støtte i regresjonsanalyser (Figur 14). I lys av predikerte manettrender må det også kommenteres at ingen av modellene indikerer noen negative effekter for maneter ved økende eutrofigrad. En ubegrenset lineær økning av denne organismegruppen framstår som betenkelig (Haraldsson et al. 2012).

Interessant er det at biomassen til pelagisk fisk oppnår en høyere maksimalverdi enn i original modell, og dette skyldes introduksjonen av volumkomponenten i modifisert modell (Haraldsson et al. 2012). Den gjennomsnittlige eutrofigraden for perioden som ble studert (1965-1999), ble i estimeringer for både original- og modifisert modell antatt å være $400 \text{ g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ (Avsnitt 2.2.3). Dette medførte at antagelsen om en habitatreduksjon på 60 % inntraff ved denne eutrofigraden, og en større habitatstørrelse før denne verdien gav rom for en høyere biomasse enn det som var resultatet av original modell (Haraldsson et al. 2012). Lavere antatt

habitatreduksjon i Østersjøen (50 %) skyldes at Svartehavet i aktuell periode var gjenstand for svært høy eutrofiering (Oguz 2005). Videre kan det høyere stigningstallet for manetkurven i modifisert modell (Figur 12 & Figur 13), sammenlignet med manetkurven i original modell (Figur 11), sees i sammenheng med avtagende fiskebiomasser som gir mer zooplanktonbiomasse tilgjengelig for manetene (Haraldsson et al. 2012).

Sammenligner man manetenes predikerte eksistensgrunnlag for siktedyp (25,5 meter, Figur 13) med Tabell 2 i Vladimirov et al. (1997), viser det seg at høyest målte siktedyp i overlappende tidsperioder (1965-1998) for maneter og siktedyp er 29,0 meter. Dette tyder på at det er målt høyere siktedyp enn predikert eksistensverdi for maneter, i en tidsperiode det fantes maneter i Svartehavet (Figur 9). Her må det nok tas i betraktning at *KtW*-resultatene tok utgangspunkt i gjennomsnittsmålinger for siktedyp, samtidig som det i litteraturen er antydning å være stor variasjon i siktedyp (Vladimirov et al. 1997) og manetbiomasse (*Aurelia aurita*) (Mutlu 2001) over hele Svartehavet. Høyest målte gjennomsnitt av siktedyp i aktuell periode var 20,5 meter (Figur 9), og kan i den forbindelse være i tråd med predikert siktedypsverdi som markerer eksistensgrunnlag for maneter.

4.3 Usikkerhet knyttet til analyser

Selv om deler av *KtW*-resultatene viste seg å være signifikante og i tråd med arbeidet til Haraldsson et al. (2012), er det mye usikkerhet knyttet til bruk av modell og analyser. Dette gjelder spesielt i henhold til det å idealisere naturlige fenomener gjennom antagelser, gjennomsnittsverdier og kvantifiseringer av biologiske fenomen. Summen av dette skaper mange variabler man aldri kan si helt sikkert at stemmer, og fører videre til usikkerheter knyttet til modellens resultater og gyldighet. Til arbeidet i Svartehavet er det flere usikkerhetsmomenter som kan kommenteres.

Biomassene til zooplankton og maneter var hentet fra gjennomsnittsverdier som skulle gjelde for hele Svartehavet. Målestasjonene for zooplankton representerte mye av Svartehavets overflate (Figur 4), men dette gjaldt ikke i like stor grad for maneter (Figur 5). Estimatenes av totale manetbiomasser var derfor basert på koordinater som utelatte store deler av Svartehavets areal. Som det fremgår av Avsnitt 2.1.2 var det også usikkerhet knyttet til tidsserier for brisling, og dette kom potensielt til uttrykk da vinkelkoeffisienter for pelagisk fisk ble sammenlignet med lignende estimater i Aksnes (2007). Tidsserier som ikke samsvarte

kunne antyde en forklaring på stor variasjon i estimater fra denne studien og sistnevnte (Avsnitt 4.1).

Videre ble biomassen til toppredator i *KtW*-analyser basert på fangstmengden. En biomasse som var fire ganger så stor som fangstmengden (to til seks ganger så stor i Avsnitt 1.4.1 i Appendix) var et veldig enkelt overslag, og fremstiller potensielt et feil bilde av virkeligheten. I tillegg må det også nevnes at det var usikkerheter knyttet til gjennomsnittsmålingene for årlig siktedyp i Svartehavet. I perioden 1965-1995 var det seks gjennomsnittsverdier som var basert på mindre enn ti målinger (Tabell 2 i Vladimirov et al. (1997)), og koordinater for målingene var ikke tilgjengelige. Siktedypene fra 1996-1998 ble overlevert i personlig mail til professor Dag L. Aksnes, og ingen bakgrunnsinformasjon var tilgjengelig.

Usikkerhet kan også knyttes til antatte og estimerte modellkoeffisienter i *KtW* (Tabell 5). Tapsrater til fisk som summerer naturlig dødelighet ($0,1 \text{ år}^{-1}$ for pelagisk fisk og $0,2 \text{ år}^{-1}$ for toppredator) og fangst, og en antagelse om at manetbiomassen har en dødelighet på 1 % hver dag, gir hensiktsmessige og enkle overslag til bruk i modell, men representerer nok på langt nær virkeligheten. Slike antagelser knytter videre usikkerheter til estimerte modellkoeffisienter som P_z og predasjonskoeffisienter, som blant annet baserer seg på nevnte faktorer. Manglende tidsserier gjorde det også usikkert å anta gjennomsnittlig eutrofigrad (Avsnitt 2.2.3), i tillegg til at habitatreduksjonen i modifisert *KtW*-modell inneholdt ukompliserte antagelser knyttet til prosentvis redusering av vertikal habitatkomponent. Som nevnt tidligere så skaper slike antagelser utgangspunkt for enkle og interessante analyser, men det kan alltid stilles spørsmål til om dem tar høyde for alle nødvendige faktorer – i den grad det er mulig.

4.4 Konklusjon og veien videre

Resultatene fra regresjonsanalyser og modifisert modell indikerer at *KtW* får fram viktige aspekter i masseforholdet mellom zooplankton, fisk og maneter i Svartehavet, til tross for nevnte usikkerheter. I henhold til lineære regresjonstester så samsvarte observasjoner med prediksjoner fra modifisert modell, og antyder at idéen fra Haraldsson et al. (2012) kan gjelde for Svartehavet. Et predikert vendepunkt, som markerte overgangen fra økende- til synkende biomasse for pelagisk fisk, var det imidlertid ingen støtte for. Kombinerer man resultatene fra dette studiet med samsvarende prediksjoner og observasjoner fra Østersjøen (Haraldsson et al.

2012), antydes det at *KtW* kan være et interessant verktøy for å predikere forekomsten av zooplankton, fisk og maneter i økosystemer som har vært gjenstand for eutrofiering, og der maneter er veldig vanlige (Østersjøen) (Hosia et al. 2012) eller svært utbredt (Svartehavet) (Boero et al. 2013).

I videre arbeid med *KtW* vil det være det være interessant å se om modellens komponenter kan bearbeides, og muligens utvides, ved å inkludere miljø- og biologiske faktorer som potensielt kan styrke analysen av forholdet mellom fisk, zooplankton og maneter. Det vil også være hensiktsmessig å anvende modellen på andre økosystemer, for eksempel inn mot hjemlig farvann der reduserte forekomster av fisk og økte forekomster av maneten *Periphylla periphylla* er observert i norske fjorder (Sørnes et al. 2007). *KtW* har til nå kun blitt anvendt på økosystemer med store forekomster av maneter, og det vil være interessant å se hvordan utfallet av modellen vil bli i systemer med ingen- eller begrenset tilstedeværelse av maneter.

5 Referanser

- Acuña, J. L., A. Lopez-Urrutia, & S. Colin. 2011. Faking Giants: The Evolution of High Prey Clearance Rates in Jellyfishes. *Science* **333**:1627-1629.
- Akoglu, E., B. Salihoglu, S. Libralato, T. Oguz, & C. Solidoro. 2014. An indicator-based evaluation of Black Sea food web dynamics during 1960-2000. *Journal of Marine Systems* **134**:113-125.
- Aksnes, D. L. 2007. Evidence for visual constraints in large marine fish stocks. *Limnology and Oceanography* **52**:198-203.
- Angel, D. L., D. Edelist, & S. Freeman. 2016. Local perspectives on regional challenges: jellyfish proliferation and fish stock management along the Israeli Mediterranean coast. *Regional Environmental Change* **16**:315-323.
- Bakun, A., & S. J. Weeks. 2006. Adverse feedback sequences in exploited marine systems: are deliberate interruptive actions warranted? *Fish and Fisheries* **7**:316-333.
- Boero, F., Food, & A. O. o. t. U. Nations. 2013. Review of Jellyfish Blooms in the Mediterranean and Black Sea. Fao Inter-Departmental Working Group.
- Brodeur, R. D., M. B. Decker, L. Ciannelli, J. E. Purcell, N. A. Bond, P. J. Stabeno, E. Acuna, & G. L. Hunt, Jr. 2008. Rise and fall of jellyfish in the eastern Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography* **77**:103-111.
- Brotz, L., W. W. L. Cheung, K. Kleisner, E. Pakhomov, & D. Pauly. 2012. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia* **690**:3-20.
- Buchdahl, H. A. 1966. *The Concepts of Classical Thermodynamics*. Cambridge University Press, London.
- Campo, D., E. Mostarda, L. Castriota, M. B. Scarabello, & F. Andaloro. 2006. Feeding habits of the Atlantic bonito, *Sarda sarda* (Bloch, 1793) in the southern Tyrrhenian sea. *Fisheries Research* **81**:169-175.
- Cloern, J. E. 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Continental Shelf Research* **7**:1367-1381.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**:131-138.
- Daskalov, G. 1998. Using abundance indices and fishing effort data to tune catch-at-age analyses of sprat *Sprattus sprattus* L., whiting *Merlangius merlangus* L. and spiny dogfish *Squalus acanthias* L. in the Black Sea. Pages 215-228 in J. Leonart, editor. *Dynamique des populations marines*. Zaragoza : CIHEAM.
- Daskalov, G. M., A. N. Grishin, S. Rodionov, & V. Mihneva. 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:10518-10523.
- Davies-Colley, R. J., & D. G. Smith. 2001. Turbidity, suspended sediment, and water clarity: A review. *Journal of the American Water Resources Association* **37**:1085-1101.
- Duarte, C. M., K. A. Pitt, C. H. Lucas, J. E. Purcell, S. Uye, K. Robinson, L. Brotz, M. B. Decker, K. R. Sutherland, A. Malej, L. Madin, H. Mianzan, J. M. Gili, V. Fuentes, D. Atienza, F. Pages, D. Breitburg, J. Malek, W. M. Graham, & R. H. Condon. 2013. Is

- global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment* **11**:91-97.
- Eiane, K., D. L. Aksnes, E. Bagoien, & S. Kaartvedt. 1999. Fish or jellies - a question of visibility? *Limnology and Oceanography* **44**:1352-1357.
- Eiane, K., D. L. Aksnes, & J. Giske. 1997. The significance of optical properties in competition among visual and tactile planktivores: A theoretical study. *Ecological Modelling* **98**:123-136.
- FAO. 2006. Forest Industries Development Survey. F. F. Department. Food and Agriculture Organization of the United Nations www.fao.org/fi/struct/fidi.asp#FIDS.
- FAO. 2016. FAO Major Fishing Areas - Mediterranean and the Black Sea (Major Fishing Area 37). Food and Agriculture Organization of the United Nations <http://www.fao.org/fishery/area/Area37/en>.
- Fautin, D. G., & R. N. Mariscal. 1991. *Cnidaria: Anthozoa*. Wiley-Liss Inc.
- Fleming-Lehtinen, V., & M. Laamanen. 2012. Long-term changes in Secchi depth and the role of phytoplankton in explaining light attenuation in the Baltic Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **102**:1-10.
- Frederiksen, M., M. Edwards, A. J. Richardson, N. C. Halliday, & S. Wanless. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* **75**:1259-1268.
- Haraldsson, H., & L. Hansson. 2011. New knowledge about the spatial and temporal changes of gelatinous zooplankton in the Baltic Sea. University of Gothenburg, Gothenburg.
- Haraldsson, M., K. Tönnesson, P. Tiselius, T. F. Thingstad, & D. L. Aksnes. 2012. Relationship between fish and jellyfish as a function of eutrophication and water clarity. *Marine Ecology Progress Series* **471**:73-85.
- Hosia, A., L. Granhag, T. Katajisto, & M. Lehtiniemi. 2012. Experimental feeding rates of gelatinous predators *Aurelia aurita* and *Mnemiopsis leidyi* at low northern Baltic Sea salinity. *Boreal Environment Research* **17**:473-483.
- Jackson, J. B. C. 2008. Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:11458-11465.
- Javidpour, J., U. Sommer, & T. Shiganova. 2006. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions* **1**:299-302.
- Juanes, F., J. A. Hare, & A. G. Miskiewicz. 1996. Comparing early life history strategies of *Pomatomus saltatrix*: A global approach. *Marine and Freshwater Research* **47**:365-379.
- Kideys, A. E. 1994. Recent dramatic changes in the Black-sea ecosystem - the reason for the sharp decline in turkish anchovy fisheries. *Journal of Marine Systems* **5**:171-181.
- Kideys, A. E. 2002. Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science* **297**:1482-1484.
- Kovalev, A., U. Niermann, V. Melnikov, V. Belokopitov, Z. Uysal, A. E. Kideys, M. Unsal, & D. Altukhov. 1998. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors. *NATO Science Series Partnership Sub-Series 2 Environmental Security* **47**:221-234.

- Kovalev, A. V., & T. Oguz. 1998. Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. *NATO Science Series Partnership Sub-Series 2 Environmental Security* **47**:i-xvii, 1-377.
- Larson, R. J. 1986. Water-content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **99**:107-120.
- Llope, M., G. M. Daskalov, T. A. Rouyer, V. Mihneva, K. S. Chan, A. N. Grishin, & N. C. Stenseth. 2011. Overfishing of top predators eroded the resilience of the Black Sea system regardless of the climate and anthropogenic conditions. *Global Change Biology* **17**:1251-1265.
- Lynam, C. P., M. J. Gibbons, B. E. Axelsen, C. A. J. Sparks, J. Coetzee, B. G. Heywood, & A. S. Brierley. 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology* **16**:R492-R493.
- Lynam, C. P., M. R. Heath, S. J. Hay, & A. S. Brierley. 2005. Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. *Marine Ecology Progress Series* **298**:157-167.
- Meier, H. E. M., H. C. Andersson, K. Eilola, B. G. Gustafsson, I. Kuznetsov, B. Muller-Karulis, T. Neumann, & O. P. Savchuk. 2011. Hypoxia in future climates: A model ensemble study for the Baltic Sea. *Geophysical Research Letters* **38**.
- Milisenda, G., S. Rosa, V. L. Fuentes, F. Boero, L. Guglielmo, J. E. Purcell, & S. Piraino. 2014. Jellyfish as Prey: Frequency of Predation and Selective Foraging of Boops boops (Vertebrata, Actinopterygii) on the Mauve Stinger *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa). *Plos One* **9**:10.
- Mills, C. E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia* **451**:55-68.
- Mobley, C. D. 1994. *Light and water: Radiative transfer in natural waters*. San Diego: Academic Press.
- Moller, H. 1984. Reduction of larval herring population by jellyfish predator. *Science* **224**:621-622.
- Moncheva, S., O. Gotsis-Skretas, K. Pagou, & A. Krastev. 2001. Phytoplankton blooms in Black Sea and Mediterranean coastal ecosystems subjected to anthropogenic eutrophication: Similarities and differences. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **53**:281-295.
- Mora, C., C.-L. Wei, A. Rollo, T. Amaro, A. R. Baco, D. Billett, L. Bopp, Q. Chen, M. Collier, R. Danovaro, A. J. Gooday, B. M. Grupe, P. R. Halloran, J. Ingels, D. O. B. Jones, L. A. Levin, H. Nakano, K. Norling, E. Ramirez-Llodra, M. Rex, H. A. Ruhl, C. R. Smith, A. K. Sweetman, A. R. Thurber, J. F. Tjiputra, P. Usseglio, L. Watling, T. Wu, & M. Yasuhara. 2013. Biotic and Human Vulnerability to Projected Changes in Ocean Biogeochemistry over the 21st Century. *Plos Biology* **11**.
- Mutlu, E. 1999. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology* **135**:603-613.
- Mutlu, E. 2001. Distribution and abundance of moon jellyfish (*Aurelia aurita*) and its zooplankton food in the Black Sea. *Marine Biology* **138**:329-339.

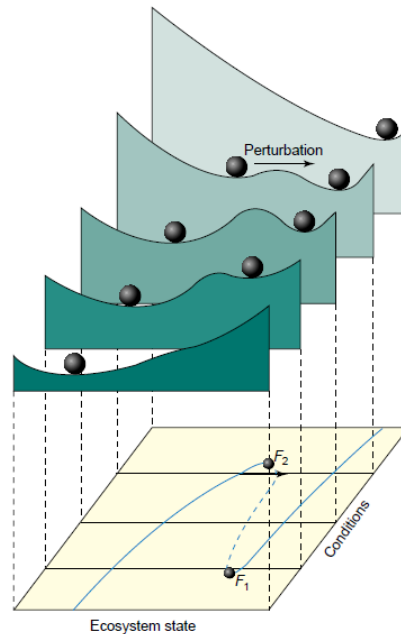
- Nixon, S. W. 1995. Coastal marine eutrophication - a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* **41**:199-219.
- Oguz, T. 2005. Long-Term Impacts of Anthropogenic Forcing on the Black Sea Ecosystem. *Oceanography* **18**:112-121.
- Oguz, T., E. Akoglu, & B. Salihoglu. 2012. Current state of overfishing and its regional differences in the Black Sea. *Ocean & Coastal Management* **58**:47-56.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, & J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:483-488.
- Paerl, H. W., L. M. Valdes, J. L. Pinckney, M. F. Piehler, J. Dyble, & P. H. Moisander. 2003. Phytoplankton photopigments as indicators of estuarine and coastal eutrophication. *Bioscience* **53**:953-964.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* **100**:65-+.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure - experimental studies on relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* **15**:93-120.
- Park, G. S., & H. G. Marshall. 2000. Estuarine relationships between zooplankton community structure and trophic gradients. *Journal of Plankton Research* **22**:121-135.
- Pauly, D., W. Graham, S. Libralato, L. Morissette, & M. L. D. Palomares. 2009. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia* **616**:67-85.
- Peterson, W. T., & S. J. Ausubel. 1984. Diets and selective feeding by larvae of atlantic mackerel *Scomber-scombrus* on zooplankton. *Marine Ecology Progress Series* **17**:65-75.
- Pimm, S. L., & J. H. Lawton. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* **268**:329-331.
- Pinto-Coelho, R. M., J. F. Bezerra-Neto, & C. A. Morais, Jr. 2005. Effects of eutrophication on size and biomass of crustacean zooplankton in a tropical reservoir. *Brazilian Journal of Biology* **65**:325-338.
- Preisendorfer, R. W. 1986. Secchi disk science - visual optics of natural-waters. *Limnology and Oceanography* **31**:909-926.
- Prodanov, K., K. Mikhailov, G. Daskalov, C. Maxim, A. Chashchin, A. Arkhipov, V. Shlyakhov, & E. Ozdamar. 1997a. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation. *Conseil General des Peches pour la Mediterranee Etudes et Revues* **68**:i-v, 1-178.
- Prodanov, K., K. Mikhailov, G. Daskalov, K. Maxim, A. Chashchin, A. Arkhipov, V. Shlyakhov, & E. Ozdamar. 1997b. Environmental Impact on Fish Resources in the Black Sea. Pages 163-181 *in* E. Özsoy and A. Mikaelyan, editors. *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Purcell, J. E. 2012. Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations. Pages 209-+ *in* C. A. Carlson and S. J. Giovannoni, editors. *Annual Review of Marine Science*, Vol 4.
- Purcell, J. E., A. Malej, & A. Benovic. 1999. Potential links of jellyfish to eutrophication and fisheries. *Coastal and Estuarine Studies* **55**:241-263.
- Purcell, J. E., S. Uye, & W. T. Lo. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series* **350**:153-174.

- Richardson, A. J., A. Bakun, G. C. Hays, & M. J. Gibbons. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:312-322.
- Sanden, P., & B. Hakansson. 1996. Long-term trends in Secchi depth in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* **41**:346-351.
- Scheffer, M., & S. R. Carpenter. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:648-656.
- Schrope, M. 2012. Attack of the blobs. *Nature* **482**:20-21.
- Shiganova, T. A. 1998. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fisheries Oceanography* **7**:305-310.
- Sommer, U., H. Stibor, A. Katschik, F. Sommer, & T. Hansen. 2002. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiologia* **484**:11-20.
- Stramma, L., S. Schmidt, L. A. Levin, & G. C. Johnson. 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* **57**:587-595.
- Struck, U., K. C. Emeis, M. Voss, C. Christiansen, & H. Kunzendorf. 2000. Records of southern and central Baltic Sea eutrophication in delta C-13 and delta N-15 of sedimentary organic matter. *Marine Geology* **164**:157-171.
- Sørnes, T. A., & D. L. Aksnes. 2004. Predation efficiency in visual and tactile zooplanktivores. *Limnology and Oceanography* **49**:69-75.
- Sørnes, T. A., D. L. Aksnes, U. Bamstedt, & M. J. Youngbluth. 2007. Causes for mass occurrences of the jellyfish *Periphylla periphylla*: a hypothesis that involves optically conditioned retention. *Journal of Plankton Research* **29**:157-167.
- Tamm, S. L. 1982. *Ctenophora*. Clarendon Press, Oxford.
- Thingstad, T. F. 2000. Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems. *Limnology and Oceanography* **45**:1320-1328.
- Thingstad, T. F., E. Strand, & A. Larsen. 2010. Stepwise building of plankton functional type (PFT) models: A feasible route to complex models? *Progress in Oceanography* **84**:6-15.
- Vladimirov, V. L., V. I. Mankovsky, M. V. Solov'ev, & A. V. Mishonov. 1997. Seasonal and Long-Term Variability of the Black Sea Optical Parameters. Pages 33-48 in E. Özsoy and A. Mikaelyan, editors. *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Weisse, T., & M. T. Gomoiu. 2000. Biomass and size structure of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the northwestern Black Sea during spring and summer. *Journal of Plankton Research* **22**:223-239.
- Williams, J. 2015. Are Jellyfish Taking Over The World? *Journal of Aquaculture & Marine Biology* **2**:13.
- Winter, C., T. Bouvier, M. G. Weinbauer, & T. F. Thingstad. 2010. Trade-Offs between Competition and Defense Specialists among Unicellular Planktonic Organisms: the "Killing the Winner" Hypothesis Revisited. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **74**:42-57.

- Yahia, M. N. D., M. Batistic, D. Lucic, M. L. F. de Puelles, P. Licandro, A. Malej, J.-C. Molinero, I. Siokou-Frangou, S. Zervoudaki, L. Prieto, J. Goy, & O. D. Yahia-Kefi. 2010. Are the outbreaks of *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775) more frequent in the Mediterranean basin? ICES Cooperative Research Report **300**:8-14.
- Yunev, O. A., S. Moncheva, & J. Carstensen. 2005. Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change. *Marine Ecology Progress Series* **294**:95-107.
- Zervoudaki, S., T. G. Nielsen, & J. Carstensen. 2009. Seasonal succession and composition of the zooplankton community along an eutrophication and salinity gradient exemplified by Danish waters. *Journal of Plankton Research* **31**:1475-1492.

1 Appendiks

1.1 Illustrasjon av regimeskifter



Figur A16. Illustrasjon som viser hvordan ytre forhold kan påvirke stabile økosystemstadier. Kulene på landskapskurvene representerer potensielle stadier økosystemet befinner seg i, og disse er mest stabile i bunnen av hver dal. Toppene mellom kulene korresponderer med stiplede linjer, og markerer den ustabile grensen som befinner seg mellom de stabile stadiene. Endringer i ytre forhold kan påvirke stabiliteten til landskapet på hver kurve, og dette kan forandre profilen mellom dalene. I dette eksemplet så påvirkes miljøforholdene til kula nærmest slik at forholdene gradvis gir to mulige stabile stadier. Etter hvert forsvinner toppen mellom stadiene, og to mulige stadier blir til ett stadium (bakerste kurve). Dette medfører en brå endring i økosystemets tilstand, og omtales som et regimeskifte (Scheffer & Carpenter 2003). For å komme tilbake til tilstanden før regimeskiftet (F_2) er det ikke tilstrekkelig å gjenopprette forholdene slik de var før skiftet. Det kreves store endringer i forholdene (F_1) for at økosystemet-stadiet skal gå tilbake til utgangspunktet før regimeskiftet. Figuren er hentet fra Scheffer & Carpenter (2003).

1.2 Likevektløsninger for modifisert *Killing the Winner*-modell

Til denne modellen ble habitatvolum introdusert. Det ble gjort ved at systemet først ble uttrykt gjennom biomassettheter (g C m^{-3}), i stedet for totale biomasser, og dette indikeres i ligningsgruppe A1 ved små bokstaver.

$$\begin{aligned}
\frac{dz}{dt} &= p_z - \alpha_F z f - \alpha_J z j \\
\frac{dj}{dt} &= Y_J \alpha_J z j - \delta_J j \\
\frac{df}{dt} &= Y_F \alpha_F z f - \alpha_C c f - \delta_F f \\
\frac{dc}{dt} &= Y_C \alpha_C f c - \delta_C c
\end{aligned}
\tag{A1}$$

Biomassetetthetene kan videre uttrykkes ved hjelp av totale biomasser gjennom $z = Z/V_Z$, $j = J/V_J$, $f = F/V_F$ og $c = C/V_C$, hvor V er det respektive habitatvolumet til hver organismegruppe. Videre har man også at $p_z = P_Z/V_Z$. Systemet kan nå uttrykkes ved totale biomasser gjennom følgende ligninger:

$$\begin{aligned}
\frac{dZ}{dt} &= P_Z - \frac{\alpha_F}{V_F} ZF - \frac{\alpha_J}{V_J} ZJ \\
\frac{dJ}{dt} &= Y_J \frac{\alpha_J}{V_Z} ZJ - \delta_J J \\
\frac{dF}{dt} &= Y_F \frac{\alpha_F}{V_Z} ZF - \frac{\alpha_C}{V_C} CF - \delta_F F \\
\frac{dC}{dt} &= Y_C \frac{\alpha_C}{V_F} FC - \delta_C C
\end{aligned}
\tag{A2}$$

Legg merke til at predasjonskoeffisientene i ligningsgruppe 2A er uttrykt ved α grunnet endring i enhet sammenlignet med a i original modell (Avsnitt 2.2.3). Løser man ligningene over for likevektløsninger oppnår man følgende uttrykk for biomasser:

$$\begin{aligned}
Z^* &= V_Z \frac{\delta_J}{Y_J \alpha_J} \\
J^* &= V_J \left(\frac{Y_J P_Z}{V_Z \delta_J} - \frac{\alpha_F \delta_C}{Y_C \alpha_C \alpha_J} \right) \\
F^* &= V_F \frac{\delta_C}{Y_C \alpha_C}
\end{aligned}
\tag{A3}$$

$$C^* = V_C \left(\frac{Y_F \alpha_F \delta_J}{Y_J \alpha_J \alpha_C} - \frac{\delta_F}{\alpha_C} \right)$$

Her kan man se at manetekstistens (positive verdier av J^*) krever en eutfieringsgrad som overskrider enn viss terskelverdi:

$$P_Z > V_Z \frac{\alpha_F \delta_C \delta_J}{Y_C Y_J \alpha_C \alpha_J} \quad (\text{A4})$$

For eutfieringsgrader (P_Z) under denne terskelverdien reduseres systemet til følgende ligninger:

$$\begin{aligned} \frac{dZ}{dt} &= P_Z - \frac{\alpha_F}{V_F} ZF \\ \frac{dF}{dt} &= Y_F \frac{\alpha_F}{V_Z} ZF - \frac{\alpha_C}{V_C} CF - \delta_F F \\ \frac{dC}{dt} &= Y_C \frac{\alpha_C}{V_F} FC - \delta_C C \end{aligned} \quad (\text{A5})$$

Disse ligningene har likevektløsningene:

$$\begin{aligned} Z^* &= P_Z \frac{Y_C \alpha_C}{\delta_C \alpha_F} \\ F^* &= V_F \frac{\delta_C}{Y_C \alpha_C} \\ C^* &= V_C \left(\frac{P_Z Y_F Y_C}{V_Z \delta_C} - \frac{\delta_F}{\alpha_C} \right) \end{aligned} \quad (\text{A6})$$

Her kan vi se at predatorekstistens (positive verdier av C^*) krever en eutfieringsgrad som overskrider enn viss terskelverdi:

$$P_Z > V_Z \frac{\delta_C \delta_F}{Y_F Y_C \alpha_C} \quad (\text{A7})$$

For eutrofieringsgrader (P_Z) under denne terskelverdien reduseres systemet til følgende ligninger:

$$\begin{aligned}\frac{dZ}{dt} &= P_Z - \frac{\alpha_F}{V_F} ZF \\ \frac{dF}{dt} &= Y_F - \frac{\alpha_F}{V_F} ZF - \delta_F F\end{aligned}\tag{A8}$$

Disse ligningene har likevektløsningene:

$$\begin{aligned}Z^* &= V_Z \frac{\delta_F}{Y_F \alpha_F} \\ F^* &= V_F \frac{P_Z Y_F}{V_Z \delta_F}\end{aligned}\tag{A9}$$

1.3 MATLAB-koder

Original- og modifisert *Killing the Winner*-modell ble programmert inn i MATLAB R2015a, og følgende koder dannet grunnlag for analyser i dette studiet:

1.3.1 Original modell

```
% Killing the Winner - original

clear all
close all
opengl('save', 'software')

% Initialverdier

areal = 436400; % km2
Yc = 0.1; % Yc = Konverteringseffektivitet - toppredator
Yj = 0.1; % Yj = Konverteringseffektivitet - maneter
Yf = 0.1; % Yf = Konverteringseffektivitet - pelagisk fisk

Dj = 3.6; % Tapsrate maneter
Dc = 0.450; % Tapsrate toppredator
Df = 0.514; % Tapsrate pelagisk fisk
Fs = 0.1075; % Biomasse pelagisk fisk
Cs = 0.0044; % Biomasse toppredator
Zs = 0.2937; % Biomasse zooplankton
Js = 0.0564; % Biomasse maneter
```

```

Ppcurrent = 400;      % Gjennomsnittlig eutrofieringsgrad 1965-1999

%%

% Predasjonskoeffisienter - ac, af og aj
ac = (Dc)/(Yc*Fs);
aj = ((Dj)/(Yj*Zs));
af = ((Df + (ac*Cs))*((Yj*aj)/(Yf*Dj)));

%%

% Uttrykk for primærproduksjon - Pz
Pz = (af*Fs*Zs) + (aj*Zs*Js);

% Primærproduksjon per areal Pz (g C per m2)
Pzareal = (Pz*1000*1000*1000*1000)/(areal*1000*1000);

% Konverteringsfaktor (Cf) fra millioner tonn C til g C per m2
Cf = Pzareal/Pz;

% Konverteringsfaktor Pz->Pp
PzPpfaktor = ((1)/(Pzareal/Ppcurrent));

% Terskelverdi for eutrofieringsgrad som gir manetekstans
PterskelJ = ((af*Dc*Dj)/(Yc*Yj*ac*aj));

% Terskelverdi for eutrofieringsgrad som gir toppredatorekstans
PterskelC = ((Df*Dc)/(Yf*Yc*ac));

%%

% Intervaller Pz
Pz1 = 0:0.001:PterskelC;      % Første intervall
Pz2 = PterskelC:0.001:PterskelJ; % Andre intervall
Pz3 = PterskelJ:0.001:25;     % Tredje intervall
Pz4 = PterskelC:0.001:25;     % Andre og tredje pelagisk fisk-intervall

%%

% Intervaller Pz*Cf
Pz11 = Pz1*Cf;
Pz22 = Pz2*Cf;
Pz33 = Pz3*Cf;
Pz44 = Pz4*Cf;

%%

% Intervaller Pp
Pp1 = Pz11*PzPpfaktor;
Pp2 = Pz22*PzPpfaktor;
Pp3 = Pz33*PzPpfaktor;
Pp4 = Pz44*PzPpfaktor;

%%

% Funksjonsuttrykk for Zooplankton

Z1 = ((Df)/(Yf*af))*ones(size(Pz1));      % Intervall = Pz1

```

```

Z2 = (Yc*ac*Pz2)/(Dc*af); % Intervall = Pz2
Z3 = (Dj)/(Yj*aj)*ones(size(Pz3)); % Intervall = Pz3

%%

%Funksjonsuttrykk for pelagisk fisk
F1 = (Yf*Pz1)/(Df); % Intervall = Pz1
F2 = ((Dc)/(Yc*ac))*ones(size(Pz4)); % Intervall = Pz4

%%

%Funksjonsuttrykk for predator
C2 = ((1/ac)*(((Yf*Yc*ac*Pz2)/(Dc))-Df)); % Intervall = Pz2
C3 = ((1/ac)*(((Yf*af*Dj)/(Yj*aj))-Df))*ones(size(Pz3)); % Intervall = Pz3

%%

%Funksjonsuttrykk for maneter
J3 = (((Yj*Pz3)/(Dj))-((af*Dc)/(Yc*ac*aj))); % Intervall = Pz3

%%

% Plot - zooplankton, pelagisk fisk, predator og maneter

figure(1);

q1 = plot(Pp1,Z1,'k-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp2,Z2,'k-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp3,Z3,'k-','LineWidth',1.5); hold on;
q2 = plot(Pp1,F1,'b-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp4,F2,'b-','LineWidth',1.5); hold on;
q3 = plot(Pp2,C2,'m-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp3,C3,'m-','LineWidth',1.5); hold on;
q4 = plot(Pp3,J3,'r-','LineWidth',1.5);

legend([q1,q2,q3,q4],'Zooplankton','Pelagisk
fisk','Toppredator','Maneter','location','east');
legend boxoff;

set(gca, 'ylim', [0 0.35] );
set(gca, 'xlim', [0 600]);
xlabel('Grad av eutrofiering (Pp, g C m^-2 år^-1)');
ylabel('Biomasse (10^6 tonn C)');

print -dtiff -r600 'Figurer/0405-O-KtW.tiff'

```

1.3.2 Modifisert modell

Som en funksjon av eutrofiering:

```

%% Killing the Winner - modifisert

clear all
close all

```

```

opengl('save', 'software')

%% Initialverdier

areal = 436400; % km2
Yc = 0.1; % Yc = Konverteringseffektivitet - toppredator
Yj = 0.1; % Yj = Konverteringseffektivitet - maneter
Yf = 0.1; % Yf = Konverteringseffektivitet - pelagisk fisk

Dj = 3.6; % Tapsrate maneter
Dc = 0.450; % Tapsrate toppredator
Df = 0.514; % Tapsrate pelagisk fisk
Fs = 0.1075; % Biomasse pelagisk fisk
Cs = 0.0044; % Biomasse toppredator
Zs = 0.2937; % Biomasse zooplankton
Js = 0.0564; % Biomasse maneter
Ppcurrent = 400; % Gjennomsnittlig eutrofieringsgrad 1965-1999

Hvbegeggefisk = 20; % Vertikal habitatutbredelse fisk 1965-1999
Hvzoojelly = 50; % Vertikal habitatutbredelse zooplankton og maneter
1964-1999
secchiFaktor = 42; % Faktor som skalerer eutrofi til ønsket siktedyp

%%

Hvz = Hvzoojelly; % Antatt vertikal zoo: 50m
Hvf = Hvbegeggefisk; % Antatt vertikal pelagisk fisk: 20m
Hvj = Hvzoojelly; % Antatt vertikal Maneter: 50m
Hvc = Hvbegeggefisk; % Antatt vertikal predator: 20m

%%

% Tetthet for alle komponenter (g C m-3). (Masse/Volum)
Tz = ((Zs*1000*1000*1000*1000)/(areal*1000*1000*Hvz));
Tf = ((Fs*1000*1000*1000*1000)/(areal*1000*1000*Hvf));
Tj = ((Js*1000*1000*1000*1000)/(areal*1000*1000*Hvj));
Tc = ((Cs*1000*1000*1000*1000)/(areal*1000*1000*Hvc));
TotT = (Tz+Tf+Tj+Tc); %Total tetthet

%%

% Habitatvolum (Initialvolum)

iVz = (areal*1000*1000*Hvz);
iVf = (areal*1000*1000*Hvf);
iVj = (areal*1000*1000*Hvj);
iVc = (areal*1000*1000*Hvc);

%%

% Predasjonskoeffisienter
ac = ((Dc)/(Tf*Yc));
aj = ((Dj)/(Tz*Yj));
af = (((ac*Tc)+(Df))/(Tz*Yf));

%%

% Uttrykk for primærproduksjon - Pz

```

```

Pz = (Hvz)*((af*Tz*Tf)+(aj*Tz*Tj)); % g C m-2 år-1
PzmillCyr = (Pz*areal)/(1000*1000); % mill tonn C per år

%%

% Terskelverdi for eutrofieringsgrad som gir maneteksistens
PterskelJ = ((iVz*af*Dc*Dj)/(Yc*Yj*ac*aj)); % g C per år
PterskelJm2 = (PterskelJ)/(areal*1000*1000); % g C m-2 per år

%%

% Terskelverdi for eutrofieringsgrad som gir toppredatoreksistens
PterskelC = ((iVz*Df*Dc)/(Yf*Yc*ac)); % g C per år
PterskelCm2 = (PterskelC)/(areal*1000*1000); % g C m-2 per år

%%

% Intervaller Pz11 (g C m-2 per år)
Pz11 = 0:0.01:PterskelCm2;
Pz22 = PterskelCm2:0.01:PterskelJm2;
Pz33 = PterskelJm2:0.01:100;

% Intervaller Pz1 (g C)
Pz1 = Pz11*areal*1000*1000;
Pz2 = Pz22*areal*1000*1000;
Pz3 = Pz33*areal*1000*1000;

% Konverteringsfaktor Pz->Pp
PzPpfaktor = ((1)/(Pz/Ppcurrent));

% Intervaller Pp
Pp1 = Pz11*PzPpfaktor;
Pp2 = Pz22*PzPpfaktor;
Pp3 = Pz33*PzPpfaktor;

%%

% Utlede habitatvolum modell
Hvertical1 = ((Hvbeggefisk)-((Hvbeggefisk/Ppcurrent)*(Pp1-Ppcurrent)));
Hvertical2 = ((Hvbeggefisk)-((Hvbeggefisk/Ppcurrent)*(Pp2-Ppcurrent)));
Hvertical3 = ((Hvbeggefisk)-((Hvbeggefisk/Ppcurrent)*(Pp3-Ppcurrent)));

Hfisk1 = Hvertical1/Hvbeggefisk;
Hfisk2 = Hvertical2/Hvbeggefisk;
Hfisk3 = Hvertical3/Hvbeggefisk;

%%

%Habitatvolum modell
Vz1 = (iVz); % Zooplankton
Vz2 = (iVz);
Vz3 = (iVz);

Vj1 = (iVj); % Maneter
Vj2 = (iVj);
Vj3 = (iVj);

Vf1 = (iVf)*Hfisk1; % Pelagisk fisk

```

```

Vf2 = (iVf)*Hfisk2;
Vf3 = (iVf)*Hfisk3;

Vc1 = (iVc)*Hfisk1; % Predator
Vc2 = (iVc)*Hfisk2;
Vc3 = (iVc)*Hfisk3;

%%

% Funksjonsuttrykk (konvertering g til millioner tonn)
gtomillt = (1000*1000*1000*1000);

%%

% Funksjonsuttrykk for Zooplankton
Z1 = ((1/gtomillt)*((Vz1*Df)/(Yf*af)))*ones(size(Pz1));
Z2 = ((1/gtomillt)*((Pz2*Yc*ac)/(af*Dc)));
Z3 = ((1/gtomillt)*((Vz3*Dj)/(Yj*aj)))*ones(size(Pz3));

%%

% Funksjonsuttrykk for maneter
J3 = (1/gtomillt)*((Vj3)*(((Yj*Pz3)/(Vz3*Dj))-((af*Dc)/(Yc*ac*aj))));

%%

% Funksjonsuttrykk for pelagisk fisk
F1 = ((1/gtomillt)*(((Vf1.*Pz1)*Yf)/((Vz1*Df))));
F2 = (1/gtomillt)*((Vf2*Dc)/(Yc*ac));
F3 = (1/gtomillt)*((Vf3*Dc)/(Yc*ac));

%%

% Funksjonsuttrykk predator
C2 = (1/gtomillt)*(((Vc2.*Pz2)*Yf*Yc)/(Vz2*Dc))-((Vc2*Df)/(ac));
C3 = (1/gtomillt)*(((Vc3*Yf*af*Dj)/(Yj*aj*ac))-((Vc3*Df)/(ac)));

%%

% Plot - zooplankton, pelagisk fisk, predator og maneter

figure(1);

q1=plot(Pp1,Z1,'k-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp2,Z2,'k-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp3,Z3,'k-','LineWidth',1.5); hold on;
q2=plot(Pp1,F1,'b-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp2,F2,'b-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp3,F3,'b-','LineWidth',1.5); hold on;
q3=plot(Pp2,C2,'m-','LineWidth',1.5); hold on;
plot(Pp3,C3,'m-','LineWidth',1.5); hold on;
q4=plot(Pp3,J3,'r-','LineWidth',1.5);

legend([q1,q2,q3,q4],'Zooplankton','Pelagisk fisk',
'Toppredator','Maneter','location','east');
legend boxoff;

set(gca, 'ylim', [0 0.35] );

```

```

set(gca, 'xlim', [0 600]);
xlabel('Grad av eutrofiering (Pp, g C m-2 år-1 ');
ylabel('Biomasse (106 tonn C)');

print -dtiff -r600 'Figurer/0405-M-KtW.tiff'

```

Som en funksjon av siktedyp (fortsettelse fra koden over):

```

% Siktedyp

Secchi1 = Hvertical1/((Hvzoojelly)/secchiFaktor); % Skalerer
Secchi2 = Hvertical2/((Hvzoojelly)/secchiFaktor); % eutrofiintervaller til
Secchi3 = Hvertical3/((Hvzoojelly)/secchiFaktor); % siktedyp

%%

% Plot siktedyp

figure(2);

q1=plot(Secchi1,Z1,'k-', 'LineWidth',1.5); hold on;
plot(Secchi2,Z2,'k-', 'LineWidth',1.5); hold on;
plot(Secchi3,Z3,'k-', 'LineWidth',1.5); hold on;
q2=plot(Secchi1,F1,'b-', 'LineWidth',1.5); hold on;
plot(Secchi2,F2,'b-', 'LineWidth',1.5); hold on;
plot(Secchi3,F3,'b-', 'LineWidth',1.5); hold on;
q3=plot(Secchi2,C2,'m-', 'LineWidth',1.5); hold on;
plot(Secchi3,C3,'m-', 'LineWidth',1.5); hold on;
q4=plot(Secchi3,J3,'r-', 'LineWidth',1.5);

legend([q1,q2,q3,q4], 'Zooplankton', 'Pelagisk
fisk', 'Toppredator', 'Maneter', 'location', 'east');
legend boxoff;

set(gca, 'ylim', [0 0.35] );
set(gca, 'xlim', [5 33.0]);
set(gca, 'xdir', 'reverse')
xlabel('Siktedyp (m)');
ylabel('Biomasse (106 tonn C)');

print -dtiff -r600 'Figurer/0405-S-KtW.tiff'

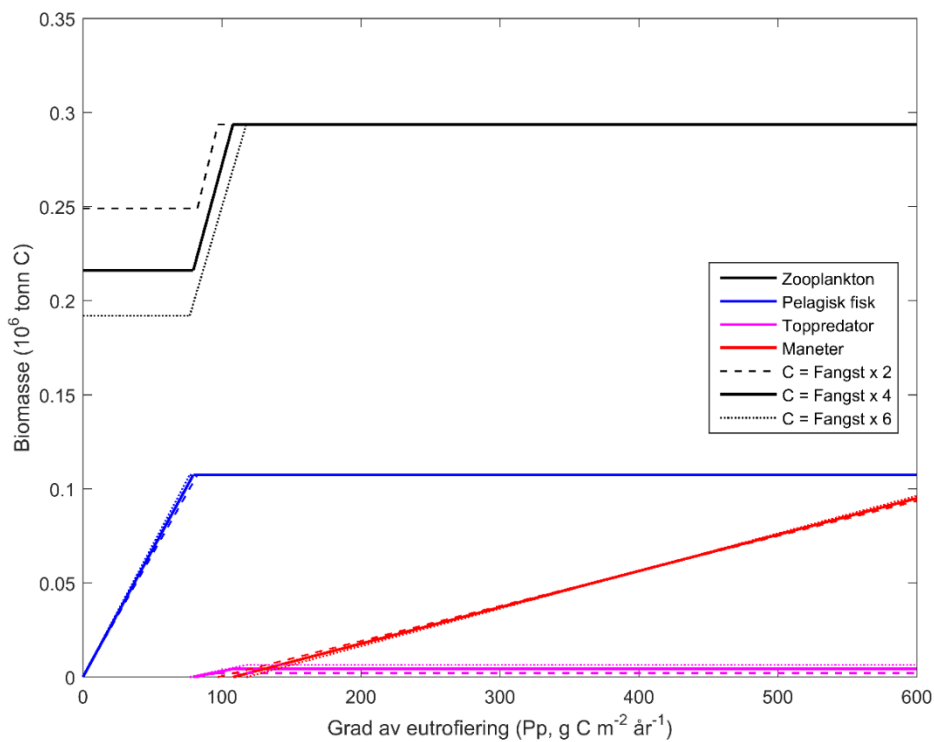
```

1.4 Sensitivitetsanalyser

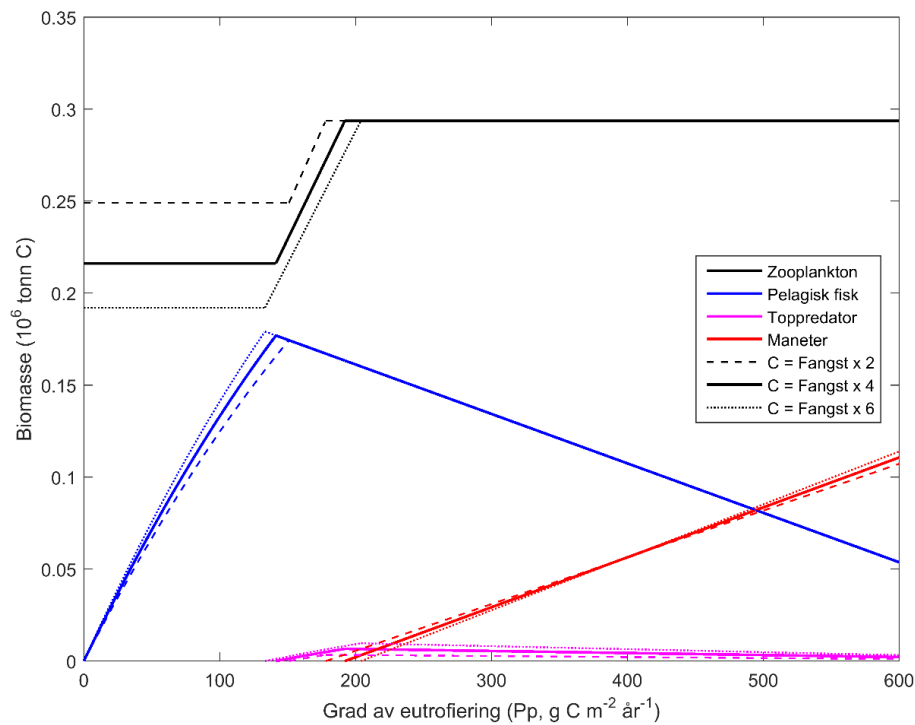
Som det fremgår av Avsnitt 2.1.2 og Avsnitt 3.2.1 ble det utført sensitivitetsanalyser i lys av *Killing the Winner*-resultater. Disse simuleringene tok for seg variasjon av toppredatorbiomasse og likevektløsninger for kortere tidsperioder. Resultatene presenteres i de neste avsnittene.

1.4.1 Variasjon av toppredatorbiomasse

Grunnet mangel på tidsserier for biomasser til toppredator, ble nevnte biomasse antatt å være fire ganger så stor som fangstmengden. På bakgrunn av dette ble det utført sensitivitetsanalyser for å se hvor utslagsgivende det var for systemet å basere total biomasse på fangstmengde (Figur A17 & Figur A18). Figurene under presenterer likevektløsninger med en total biomasse for toppredator som varierte mellom å være to til seks ganger så stor som fangstmengden.



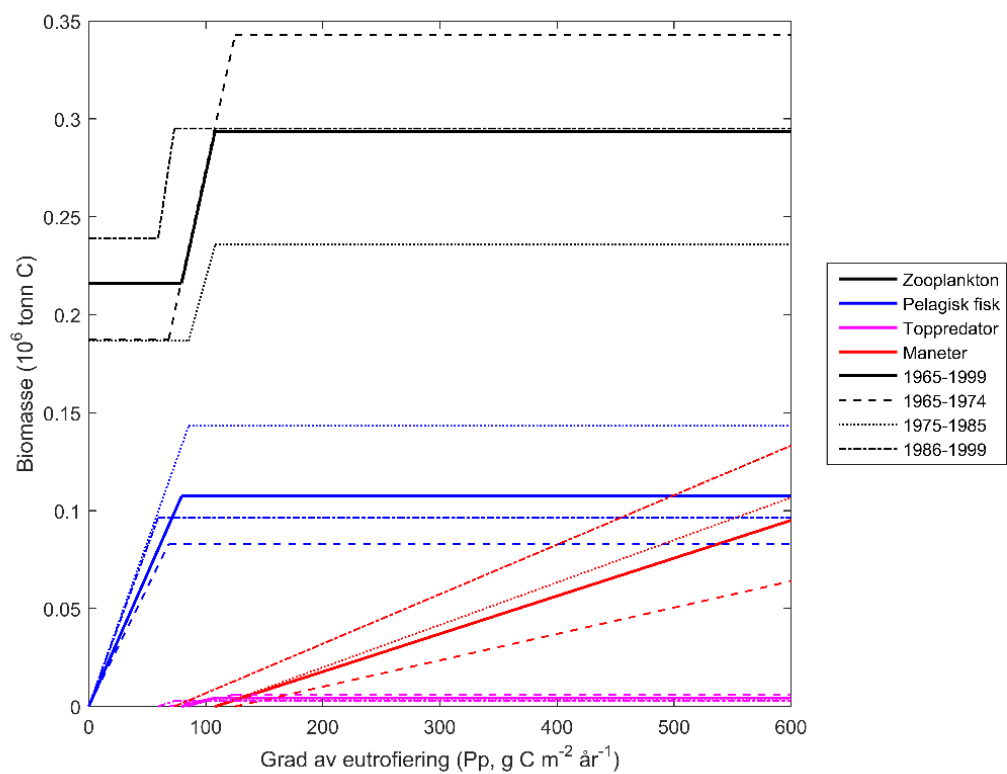
Figur A17. Likevektløsninger for original Killing the Winner-modell. Figuren er laget på grunnlag av gjennomsnittsdata for biomasser i perioden 1965-1999, og viser hvor utslagsgivende det var for systemet å variere toppredatorbiomasse (C) fra å være to til seks ganger så stor som fangstmengden.



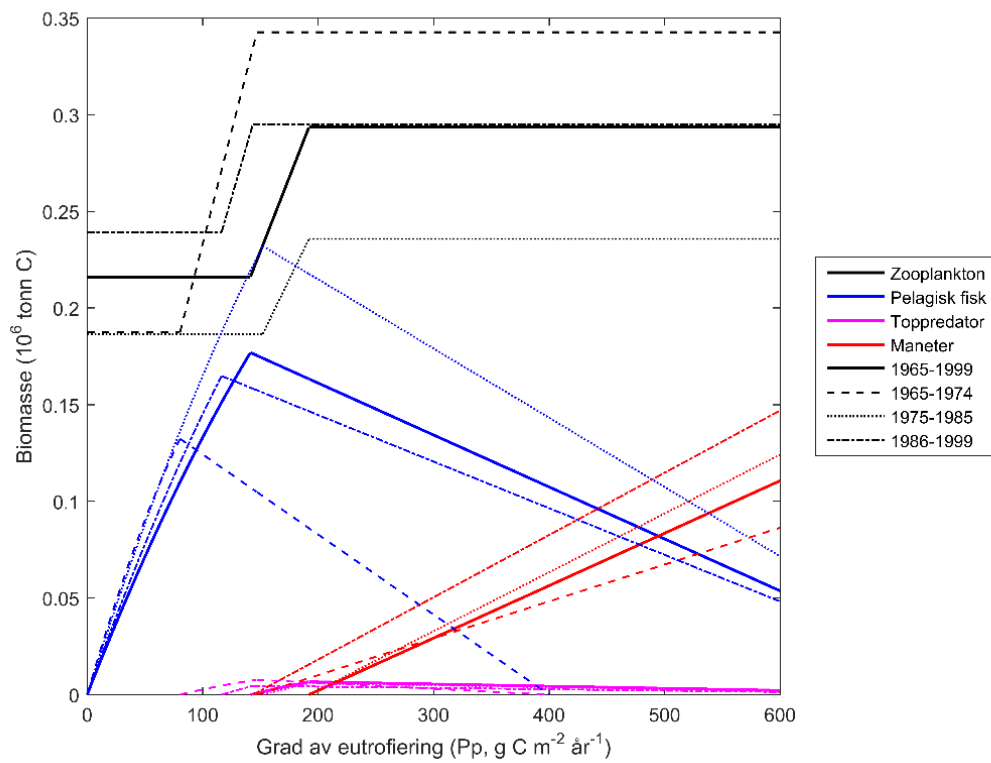
Figur A18. Likevektløsninger for modifisert Killing the Winner-modell. Figuren er laget på grunnlag av gjennomsnittsdata for biomasser i perioden 1965-1999, og viser hvor utslagsgivende det var for systemet å variere toppredatorbiomasse (C) fra å være to til seks ganger så stor som fangstmengden.

1.4.2 Likevektløsninger for kortere tidsperioder

Killing the Winner-resultatene som presenteres i resultatdel ble laget på grunnlag av gjennomsnittsverdier fra perioden 1965-1999. En alternativ måte å betrakte systemet på var å kjøre simuleringer med gjennomsnittsverdier fra kortere tidsperioder (Figur A19 & Figur A20). Dette foregikk ved at initialverdier ble estimert for bestemte tidsintervall. Tidsperiodene som ble inkludert i denne analysen var 1965-1974, 1975-1985 og 1986-1999, i tillegg til resultatene for 1965-1999.



Figur A19. Likevektløsninger for original Killing the Winner-modell. Figuren er laget på grunnlag av gjennomsnittsdata for biomasser i perioden 1965-1974, 1975-1985, 1986-1999 og 1965-1999. Figuren viser hvor utslagsgivende det var for systemet å løse modellen med hensyn på forskjellige tidsintervall.



Figur A20. Likevektløsninger for modifisert Killing the Winner-modell. Figuren er laget på grunnlag av gjennomsnittsdata for biomasser i perioden 1965-1974, 1975-1985, 1986-1999 og 1965-1999. Figuren viser hvor utslagsgivende det var for systemet å løse modellen med hensyn på forskjellige tidsintervall.