

Notat om betydningen af fiskeri for zooplankton og fytoplankton samt en vurdering af det relative græsningstryk på fytoplankton fra zooplankton og bunddyr

Notat fra DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi

Dato: 4. november 2014

Marie Maar

Institut for Bioscience

Rekvirent:
Naturstyrelsen
Antal sider: 12

Faglig kommentering:
Eva Friis Møller
Kvalitetssikring, centret:
Poul Nordemann Jensen



AARHUS
UNIVERSITET

DCE – NATIONALT CENTER FOR MILJØ OG ENERGI

Tel.: +45 8715 0000
E-mail: dce@au.dk
<http://dce.au.dk>

Indhold

1.	Baggrund	3
2.	Betydningen af fangst af fisk for zooplankton og fytoplankton	3
3.	Vurdering af den relative betydning af zooplankton og bunddyr for græsningstrykket på fytoplankton i fjorde og kystnære områder	7
	Referencer	11

1. Baggrund

Naturstyrelsen har bedt DCE, Århus Universitet, om et notat om betydningen af fangst af fisk for zooplankton og dermed indirekte for fytoplankton (klorofyl *a*), som er et kvalitetselement iflg. Vandramme Direktivet og Havstrategi Direktivet. Vurderingen bliver baseret på modelsimuleringer, som dækker de indre danske farvande defineret som de åbne havområder fra Læsø til Arkona Bassinet (se afsnit 2). Notatet vil også inkludere en kvalitativ vurdering af den relative betydning af bunddyr og zooplankton for græsningstrykket i fjorde og kystnære områder (se afsnit 3).

2. Betydningen af fangst af fisk for zooplankton og fytoplankton

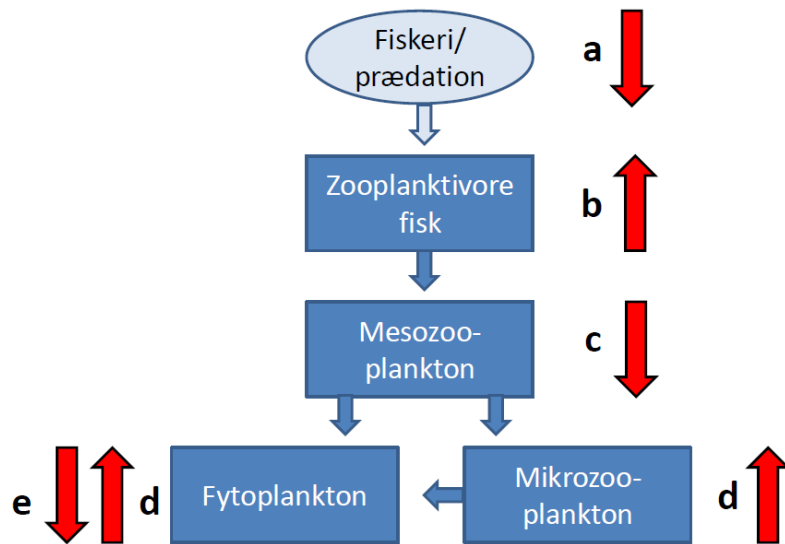
2.1 Indledning

Det pelagiske fødenet er sammensat af mange forskellige trofiske niveauer fra primærproducenterne (fytoplankton) til de forskellige størrelsesgrupper af zooplankton, som græsser på fytoplankton og hinanden. Fytoplankton kan deles op i mange grupper, men domineres af kiselalger og flagellater. Cyanobakterier er også en primærproducent og fikserer samtidig N_2 fra atmosfæren. Cyanobakterier optræder kun ved lave saliniteter og findes derfor især i Østersøen. De spredes med havstrømme ind i de sydlige dele af de danske farvande om sommeren, hvor de dog ikke formerer sig. Biomassen af fytoplankton måles som klorofyl *a* (chl *a*) i vandet og påvirker klarheden (sigtdybden) af vandet og dermed udbredelsen af bundvegetationen. Desuden vil nedbrydningen af fytoplankton, som synker til bunds efter opblomstringer, forbruge ilt og påvirke den generelle miljøtilstand i havet. Fytoplankton er et kvalitetselement iflg. Vandramme Direktivet og Havstrategi Direktivet. Zooplankton består både af encellede og flercellede organismer. Det encellede zooplankton (mikrozooplankton) består af ciliater, små flagellater og dinoflagellater. Det flercellede zooplankton (mesozooplankton) domineres især af vandlopper, men i nogle tilfælde kan dafnier og larver fra bunddyr også være af betydning (Hansen 2012). Zooplankton er et vigtigt led i fødekæden, da de kobler primærproducenterne med dyr højere i fødekæden. I de åbne farvande bliver zooplankton hovedsageligt spist af andet zooplankton, vandmænd, fiskelarver, sild og brisling, mens zooplankton i de mere lavvandede områder i højere grad også spises af bunddyr (Hansen 2012, Daewel et al. 2013, Maar et al. 2014). De zooplanktivore fisk spises primært af torsk (Voss et al. 2003).

Det er veldokumenteret at det pelagiske fødenet reguleres af mængden af næringsstoffer (Hansen 2012, Lindegren et al. 2012, Lyngsgaard et al. 2014), som tilføres systemet fra landbaserede kilder, atmosfæren eller fra de tilstødende havområder (Jørgensen et al. 2014). Effekter af ændringer i fiskeri på de lavere trofiske niveauer er dog langt mindre undersøgt. I en konceptuel model for det pelagiske fødenet (Figur 2.1), er de potentielle kaskadeeffekter fra ændringer i fiskeri opstillet. Ændringer i fiskeripraksis kan føre til direkte påvirkninger af de zooplanktivore fisk gennem fangst eller indirekte gennem ændringer i fangsten af rovfisk og dermed af prædationstrykket på de zooplanktivore fisk. Et mindre fiskeritryk eller prædation på de zooplanktivore fisk (via øget fangst af rovfisk) (a) forårsager en større biomasse af zooplanktivore fisk (b), en mindre biomasse af mesozooplankton (c) og dermed et mindre græsningstryk og større biomasse af mikrozooplankton og fytoplankton (d). Omvendt vil den større biomasse af mikrozooplankton give en større græsning og mindre biomasse af fytoplankton (e). De modsat-

rettede påvirkninger på fytoplankton (d og e) gør det således vanskeligt at afgøre, hvorledes kaskadeeffekterne fra fiskeri i sidste ende udmøntes for fytoplankton. Det samme gør sig gældende for det modsatte scenarie med et større fiskeri- eller prædationstryk på zooplanktivore fisk, hvor de tilsvarende kaskadeændringer i figur 2.1 nu er modsatrettede. Kaskadeeffekterne afhænger i høj grad af sæsonmæssige og rumlige mønstre af plankton og produktion samt af sammensætningen af planktonsamfundet. I denne sammenhæng er 3d dynamiske økologiske modeller et nyttigt værktøj til at beskrive disse komplicerede sammenhænge.

Figur 2.1. Konceptuelt diagram for hvordan ændringer i fiskeri eller prædation fra rovfisk (blå cirkel) påvirker de trofiske niveauer (blå bokse) i det pelagiske fødenet gennem en ændring i græsningstryk (blå pile). De røde pile (a-e) angiver i hvilken retning et lavere fiskeri eller prædationstryk på zooplanktivore fisk potentielt påvirker biomassen for de forskellige trofiske niveauer (se tekst for yderligere forklaring).

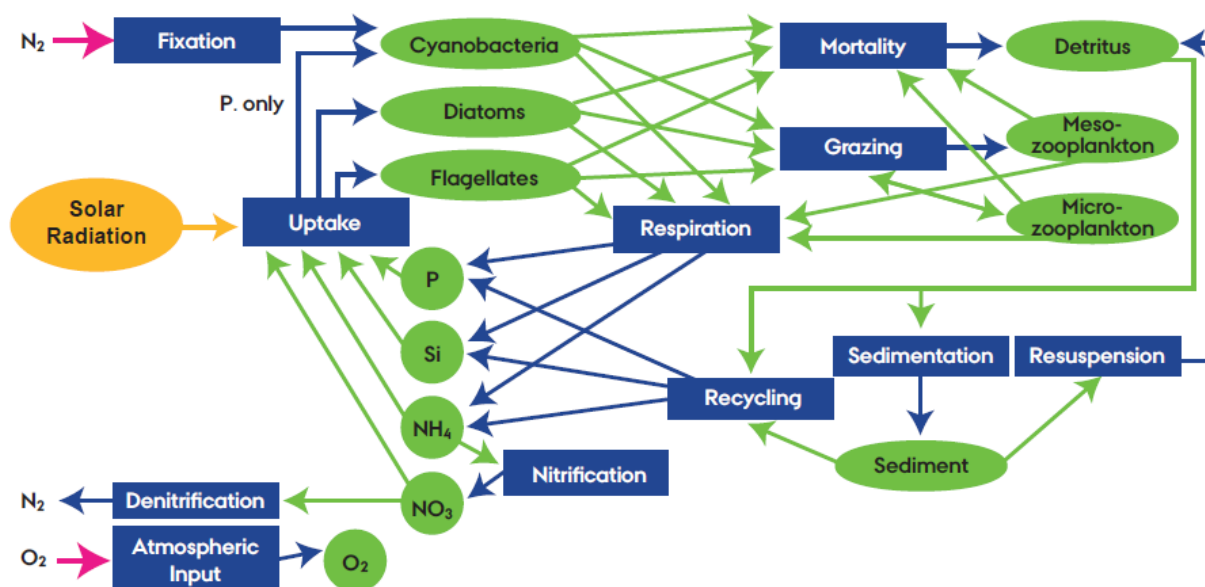


2.2. Modellering

Betydningen af fiskeri for zooplanktivore fisk og dermed for zooplankton og fytoplankton i de indre danske farvande vurderes ud fra modelscenarier udført med en 3d hydrodynamisk model (HMB) koblet til en biogeokemisk model (ERGOM). Modellen er tidligere blevet beskrevet og valideret (Maar et al. 2011, 2014). ERGOM indeholder beskrivelse af næringssalte (NH_4 , NO_3 , PO_4 , Si), ilt, 3 grupper af fytoplankton (kiselalger, flagellater, cyanobakterier), 2 grupper af zooplankton (mikrozooplankton og mesozooplankton), detritus og organisk indhold i sedimentet (Figur 2.2). Mesozooplankton i modellen har en baggrunds dødelighed (prædation fra andet zooplankton, gopler, sygdom m.m.) og en dødelighed som skyldes prædation fra fisk. Dødeligheden af mikrozooplankton i modellen skyldes prædation fra mesozooplankton. Både mesozooplankton og mikrozooplankton græsser på fytoplankton (Figur 2.2). Modellen dækker Nordsøen-Østersøen med et modelnet på 6 sømil og med en finere opløsning på 1 sømil i de indre danske farvande. Modellen drives af meteorologiske data fra DMI's vejrmiddel og modtager næringssalte fra 134 danske og udenlandske ferskvandstilførsler.

De anvendte modelscenarier med et ændret fiskeprædationstryk på mesozooplankton er et forsøg på at forenkle effekten af en ændring i fiskeripraksis. Det antages at et forøget fiskeri på rovfisk (f.eks. torsk) eller et mindre fiskeri på zooplanktivore fisk (f.eks. sild og brisling) begge fører til en forøget mængde zooplanktivore fisk og vice versa. Et ændret fiskeritryk på specifikke arter af fisk vil i virkeligheden påvirke en lang række meget komplicerede interaktioner mellem fisk med forskellige fødevalg og livsstrategier. F.eks. så spiser torsk zooplankton i de tidlige livstadiet, mens brisling også

spiser torskeæg og påvirker dermed rekrutteringen af torsk. Dvs. at en ændring i fiskeriet på specifikke arter eller grupper ikke umiddelbart kan omsættes til et tilsvarende ændret prædationstryk på mesozooplankton, men kræver en anden form for analyse f.eks. flerartsmodeller for fisk. I dette studie anvendes i stedet sensitivitetsanalyse til at undersøge effekten af en ændret prædation på $\pm 20\%$ på mesozooplankton. Denne variation er baseret på estimerede fiskeprædationer over 4 år i et tidligere studie (Maar et al. 2014), som antages at afspejle ændringer i fiskesamfundet bl.a. pga. fiskeriet. Kaskadeeffekterne af en ændret fiskeprædation på $\pm 20\%$ vurderes ud fra procentvise ændringer i den modellerede zooplanktonbiomasse og fytoplanktonbiomasse (udtrykt som klorofyl *a*) i sommerperioden april-september.



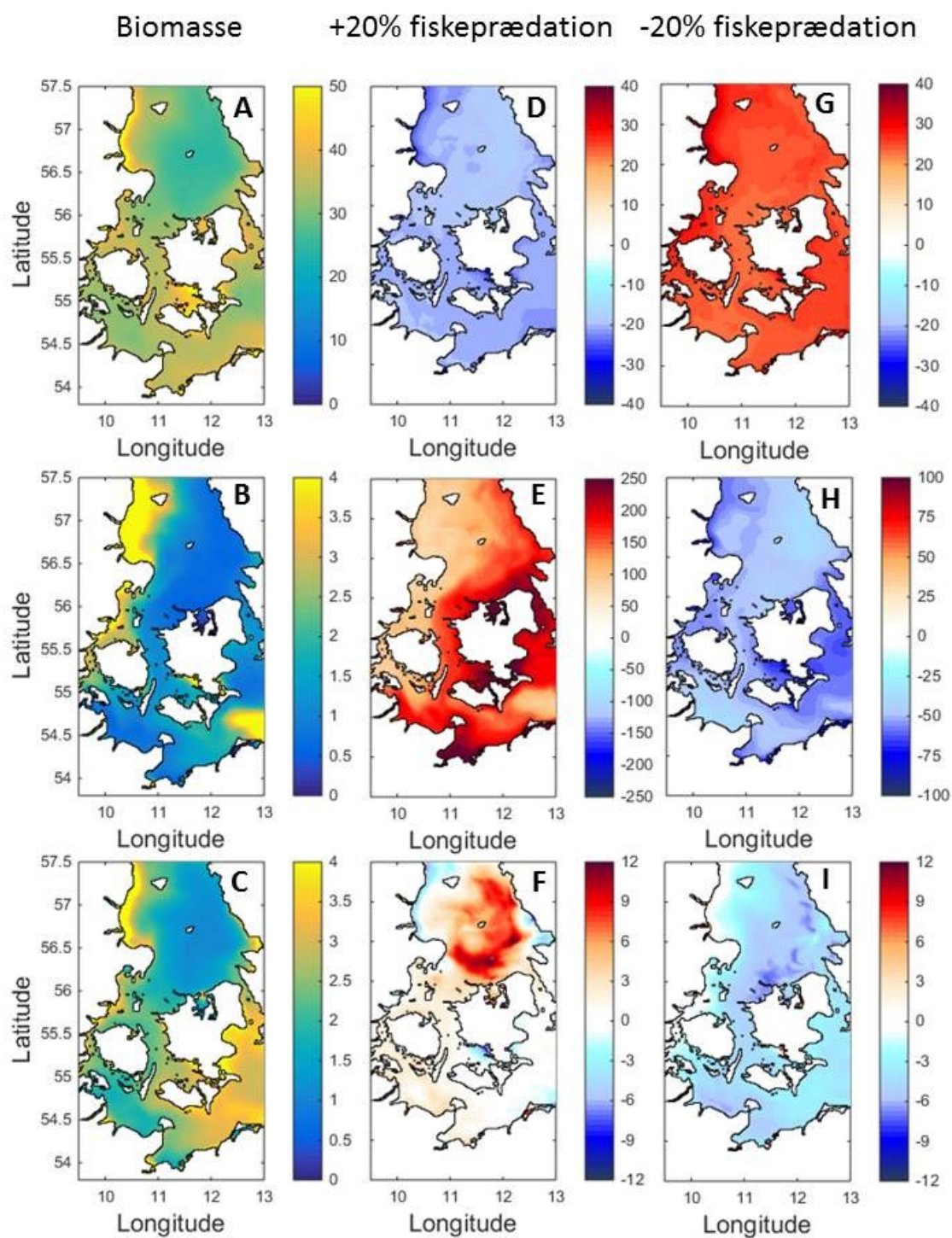
Figur 2.2. Konceptuelt diagram for ERGOM modellen. De grønne bokse er tilstandsvariable og de blå bokse er processerne.

2.3. Sammenfatning

Biomassen af mesozooplankton er generelt højest i de kystnæreområder, Bælthavet, Øresund og Femern Bælt med op til 50 mg-C m^{-3} i sommerperioden (Figur 2.3.a). Mikrozooplanktonbiomassen og fytoplanktonbiomassen (chl *a*) er generelt højest i den vestlige del af Kattegat og Bælthavet samt i Arkonabassinet (Figur 2.3.b-c). Den høje chl *a* koncentration ($3\text{-}4 \text{ mg-chl } a \text{ m}^{-3}$) i Arkonabassinet skyldes især opblomstring af cyanobakterier.

De efterfølgende vurderinger er alle foretaget med udgangspunkt i en ændret prædation på mesozooplankton. Scenarierne med en $\pm 20\%$ ændring i fiskeprædation gav som forventet en tilsvarende reduktion på omkring $\pm 20\%$ af mesozooplanktonbiomassen (Figur 2.3d, g). En forøget fiskeprædation gav en forholdsvis stor forøgelse (50-200%) i biomassen af mikrozooplankton (Figur 2.3e), da disse favoriseres gennem en lavere prædation fra mesozooplankton, en større tilgængelig fødemængde i form af fytoplankton og deres høje vækstsrespons på mere føde. I dette tilfælde forøgedes fytoplanktonbiomassen i de åbne områder af Kattegat med op til 12% (Figur 2.3f). En mindre fiskeprædation giver omvendt en mindre mikrozooplanktonbiomasse i hele området på 25-75% (Figur 2.3h) pga. det større prædationstryk fra mesozooplankton og mindre føde i form af fytoplankton (Figur 2.3i). I dette scenarie, reduceredes

fytoplanktonbiomassen med 3-9% med den største reduktion i det åbne Kattegat og Femern Bælt.



Figur 2.3. Biomasser (mg-C m^{-3} eller mg-Chl a m^{-3}) i overfladen og biomasseændringer (%) af mesozooplankton (1. række, a, d, g), mikrozooplankton (2. række, b, e, h) og fytoplankton (3. række, c, f, i) for scenarierne med $\pm 20\%$ ændring i prædation på mesozooplankton for perioden april til september

Konklusionen er at en ændring i fiskeprædation som følge af ændringer i fiskeriet vil kunne påvirke både zooplankton og fytoplankton med den største effekt på mikrozooplanktonet. En 20% ændring i fiskeprædation på meso-

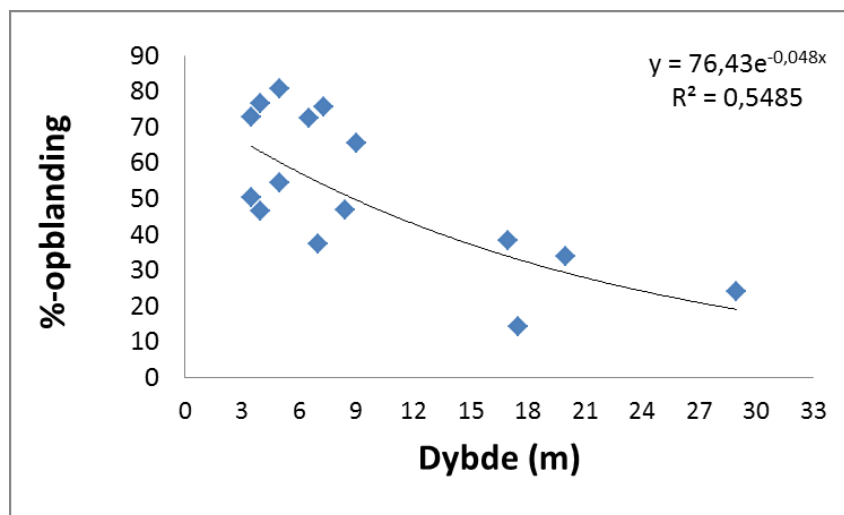
zooplankton giver en tilsvarende ca. 3-12% ændring i fytoplanktonbiomassen i de åbne havområder, mens effekten er mindre i de kystnære områder. En reduktion i fiskeriet af torsk (eller en forøgelse af fiskeriet på f.eks. sild og brisling) resulterer potentielt i en mindre prædation på mesozooplankton og vil således kunne påvirke vandkvaliteten i de åbne farvande positivt med lavere Chl *a* koncentrationer og mere klart vand. På længere sigt vil effekten af et mindre fiskeri på de ældre årgange af rovfisk forstærkes, da det samtidig forøger rekrutteringen og dermed mængden af rovfisk over tid. Omvendt vil flere torskelarver forøge prædationen på mesozooplankton og have en modsatrettet effekt. De anvendte modelresultater bygger på et relativt simpelt sensitivitetsstudie for lavere trofiske niveauer. Det vil kræve en mere detaljeret og kompleks analyse at teste ændringer i fiskeriet på fiskebestandens alders- og artssammensætning og det deraf afledte prædationstryk på mesozooplankton over flere år.

3. Vurdering af den relative betydning af zooplankton og bunddyr for græsningstrykket på fytoplankton i fjorde og kystnære områder

3.1. Indledning

Bunddyr spiller en vigtig rolle i marine systemer, da de omsætter en stor del af den pelagiske primærproduktion. Dette gælder især for bunddyr, som lever af at filtrerer vandet for fytoplankton. Bundfiltratorer udgør ofte >80% af bunddyrene og domineres i de fleste områder af muslinger (blåmusling, sandmusling og hjertemusling) og i nogle tilfælde af børsteorme og søpunge (Josefson & Rasmussen 2000). På lavere vanddybder kan deres biomasse og filtrationspotentiale være så stort at de kontrollerer fytoplanktonet (Hansen 2013). Det beregnede filtrationspotentiale i 14 forskellige danske fjorde viste at bundfiltratorer kunne filtrere vandsøjlen op til 4 gange i døgnet med et gennemsnit på 0,9 per dag (Josefson & Rasmussen 2000). Selvom filtratorerne har kapacitet til at filtrere hele vandsøjlen, vil dette kun være muligt i perioder med opblanding. I de danske fjorde og kystnære farvande er vandsøjlen ofte lagdelt i perioder og begrænser dermed adgangen til føden i det øvre produktive lag. Lagdeling dannes pga. solopvarmning af overfladen i sommerhalvåret eller fordi vandsøjlen er adskilt af 2 forskellige vandmasser. Opblanding styres især af vind- og bølgepåvirkning i de kystnære områder (Petersen et al. 2012, 2013). I den lagdelte periode forøges fytoplanktonbiomassen indtil vandsøjlen igen opblandes og kontakten med bundfiltratorerne genetableres (Maar et al. 2010). Græsningstrykket på fytoplankton er potentielt størst i lavvandede områder, fordi vandvolumen er lille og der generelt er mere opblanding end i dybe områder (Figur 3.1, Tabel 3.1).

Figur 3.1. Den procentvise opblanding som funktion af dybden i en række fjorde (se tabel 3.1). Opblanding er beregnet ud fra forskellen i densitet mellem top og bund fra CTD-målinger.



Zooplankton er en anden vigtig græsser på fytoplankton, som er estimeret til at udgøre omkring 30% og >100% af primærproduktionen i hhv. fjorde og de åbne havområder (Zervoudaki et al. 2009). I lavvandede områder konkurrerer zooplankton med bundfiltratorer om fytoplankton som fødekilde, og samtidig fungerer zooplankton (mikrozooplankton og små vandloppestadier) som føde for bundfiltratorer (Jonsson et al. 2009, Nielsen & Maar 2007). Modelresultater fra Limfjorden viser at græsningstrykket fra zooplankton på fytoplankton forøges med graden af lagdeling pga. mindre prædation fra bundfiltratorerne og en akkumulering af føden i det øverste lag af vandsøjlen (Maar et al. 2010). Lagdeling og opblanding af vandsøjlen er derfor vigtige parametre for det relative græsningstryk mellem pelagiske og bundlevende filtratorer på fytoplankton.

Tabel 3.1. Den procentvise opblanding af vandsøjlen i perioden februar-oktober for årene 1998-2010, stationsdybden og antal prøvetagningsdage for en række fjorde. Opblanding >50% af tiden er markeret med fed skrift.

Fjord	Opblanding %	Dybde m	Antal prøvetag- ningsdage
Flensborg fjord	34	20,0	138
Horsens fjord (inder)	50	3,5	231
Horsens fjord (yder)	14	17,5	231
Isefjord	66	9,0	91
Kalundborg fjord	38	17,0	129
Kolding fjord	46	4,0	97
Løgstør bredning	76	7,3	101
Mariager fjord	24	29,0	244
Nissum bredning	72	6,5	103
Odense Fjord	47	8,4	241
Præstø fjord	81	5,0	62
Ringkøbing fjord	73	3,5	128
Roskilde fjord	77	4,0	86
Skive fjord Skive	54	5,0	252
Vejle fjord	37	7,0	131
Gennemsnit	53		

3.2. Beregning af græsningstryk

Et overslag over på den potentielle græsning af bundfiltratorer kan estimeres ud fra den gennemsnitlige produktion af bundfiltratorer estimeret fra 14

fjorde (Josefson & Rasmussen 2000) og en bruttovæksteffektivitet på 42% (Maar and Hansen 2011). Dette giver en gennemsnitlig potentiel græsning på 469 mg-C m⁻² d⁻¹ (Tabel 3.2). Den gennemsnitlige zooplanktonbiomassen bestående af vandlopper og mikrozooplankton er opgjort for fjorde og kystnære områder i NOVANA-programmet (Hansen 2012). Biomassen svarer til en græsning på 189 mg-C m⁻² d⁻¹ (Tabel 3.2) beregnet ud fra temperatur, individstørrelsen og den specifikke maximale græsningsrate (Hansen 1997). Primærproduktionsdata fra fjorde og kystnæreområder kommer fra NOVANA-programmet og er i gennemsnit 878 mg-C m⁻² d⁻¹ (Hansen 2013).

Tabel 3.2. Gennemsnitlig biomasse (g-tørvægt m⁻²) samt græsning fra filtratorer og primærproduktion (mg-C m⁻² d⁻¹) i fjorde og kystnære områder. Tørvægt (g-TV) er omregnet til g-kulstof ved faktoren 0,45 og askefri tørvægt er omregnet til tørvægt ved faktoren 1,3. Den gennemsnitlige stationsdybde er 4,5 m for benthos og 6,5 m for zooplankton. Værdierne er udregnet for den produktive sæson fra februar til oktober.

	Biomasse (g-TV m⁻²)	Potentiel græsning og primærproduktion (mg-C m⁻² d⁻¹)	Referencer
Bundfiltratorer	48	469	Josefson & Rasmussen 2000
Zooplankton	26	189	Hansen 2012
Fytoplankton		878	Hansen 2013

Lagdeling af vandsøjlen er defineret i forhold til hvor stor en forskel der er i densiteten mellem top og bund. I fjordene som er mindre vindpåvirkede end de åbne havområder, anvendes en densitetsforskel på >0,01 kg m⁻³ til at bestemme lagdeling. I de kystnære og åbne havområder, som er mere vindeksponerede, anvendes en densitetsforskel på >1 kg m⁻³. Densiteten for de kystnære og åbne havområder kommer fra modelresultater fra HBM-modellen (Maar et al. 2011). Densiteten i fjorde bestemmes ud fra CTD-målinger i NOVANA-programmet for 15 udvalgte fjorde, da HBM-modellen ikke er detaljeret nok for fjordene. Den procentvise opblandingsperiode (δ , %) beregnes som antal dage med opblanding i forhold til antallet af prøvetagningsdage fra 1998-2010 ganget med 100%. Dette giver at vandsøjlen i de udvalgte fjorde er opblandede 14-81 % af tiden med et gennemsnit på 53% (Tabel 3.1). Mange af de kystnære havområder er opblandede >50% af tiden markeret som 'gule' områder i Figur 3.2.

Det realiserede græsningstryk (RG , %) på fytoplankton fra bundfiltratorer beregnes ved at gange den potentielle græsning (PG , mg-C m⁻² d⁻¹) i tabel 3.2. med den procentvise opblandingsperiode divideret med primærproduktionen (PP , mg-C m⁻² d⁻¹):

$$RG_{ben} = \frac{PG_{ben} \times \delta}{PP} \times 100\%$$

Den beregnede græsning fra zooplankton (Tabel 3.2) antages at være repræsentativ for områder med en opblandet vandsøjle 53% af tiden, som svarer til den gennemsnitlige opblandingsgrad (Tabel 3.1). Ved mindre grad af opblanding forøges den lineært mens den mindskes tilsvarende ved øget opblanding. Det realiserede græsningstryk fra zooplankton beregnes derfor som:

$$RG_{zoo} = \frac{PG_{zoo} \times (153\% - \delta)}{PP} \times 100\%$$

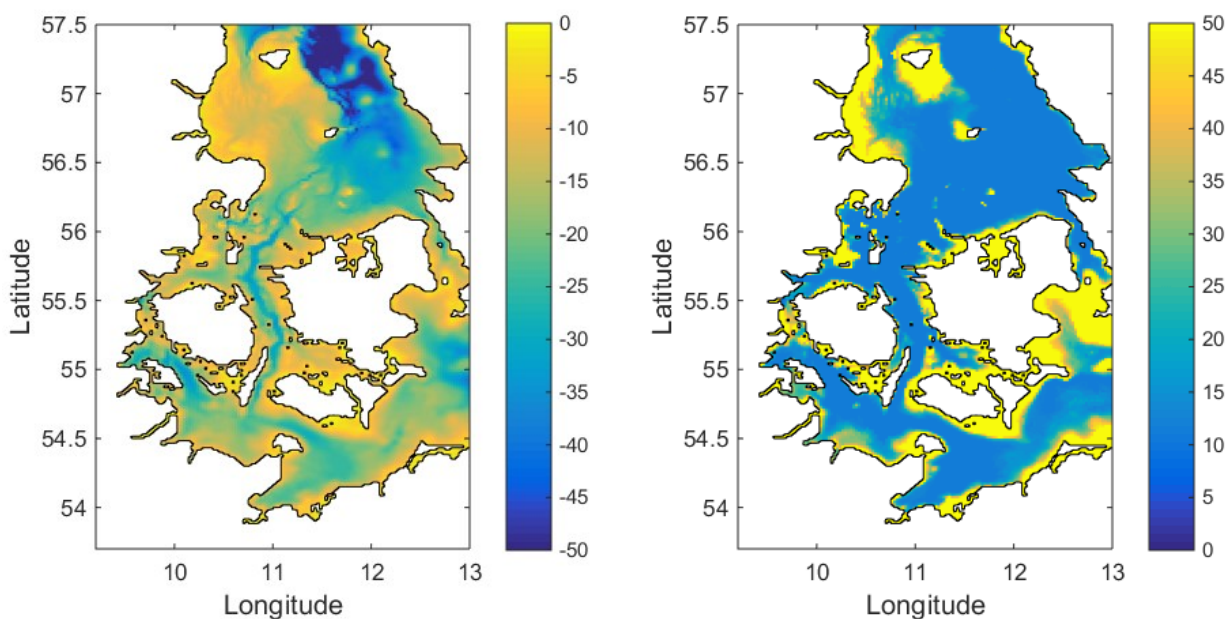
Det realiserede græsningstryk fra filtratorer kan således beregnes for forskellige grader af opblanding af vandsøjlen fra 0 til 100% (Tabel 3.3).

3.3 Sammenfatning

Græsningstrykket fra bundfiltratorer er 53% af primærproduktionen ved fuld (100%) opblanding af vandsøjlen og falder til <11% ved stærk lagdeling (Tabel 3.3). Zooplanktonets græsning udgør mellem 11 til 33% af primærproduktionen med det højeste græsningstryk ved fuld lagdeling pga. den tilsvarende begrænsede græsning fra bundfiltratorerne. Det totale græsningstryk fra bundlevende og pelagiske filtratorer udgør således 33 til 64% af primærproduktionen med forøget opblanding (Tabel 3.3). Den del af primærproduktionen som ikke græsses bliver enten omsat af det mikrobielle fødenet, synker ned til havbunden eller transporteres væk med strømmen til de tilstødende områder. Generelt viser resultaterne at bundfiltratorer dominerer græsningen ved $\geq 50\%$ opblanding af vandsøjlen over tid (Tabel 3.3). Bundfiltratorer vil derfor kunne dominere græsningen på fytoplankton i mange af fjordene (Tabel 3.1) og de kystnære områder (Figur 3.2) forudsat at der er en forholdsvis stor biomasse af filtratorer til stede. Det skal dog understreges at disse estimater er gennemsnitsbetragtninger, da der er stor variation i primærproduktionen og biomassen af bundfiltratorer og zooplankton mellem de forskellige fjorde og kystnære områder (Josefson & Rasmussen 2000, Hansen 2012). Estimaterne skal betragtes som en måde at belyse de mekanismer der bestemmer om bentiske filtratorer eller zooplankton vil være de dominerende græssere på planktonalgerne.

Tabel 3.3. Det realiserede græsningstryk (% af PP) af bundfiltratorer og zooplankton for forskellige grader af opblanding (%) over tid.

Grad af opblanding	Bundfiltratorer	Zooplankton	Total
0%	0	33	33
10%	5	31	36
20%	11	29	39
30%	16	26	42
40%	21	24	46
50%	27	22	49
60%	32	20	52
70%	37	18	55
80%	43	16	58
90%	48	14	62
100%	53	11	64



Figur 3.2. Vanddybde (m, t.v.) og den procentvise opblanding af vandsøjlen (% t.h.), hvor den gule farve indikerer at vandsøjlen er opblandet >50% af tiden. Data er baseret på model data fra HBM modellen (Maar et al. 2011).

Referencer

Daewel, U., Hjøllø, S. S., Huret, M., Ji, R., Maar, M., Niiranen, S., Travers-Trolet, M., Peck, M. A., van de Wolfshaar, K. E. (2014). Predation control of zooplankton dynamics: a review of observations and models. *ICES J Mar Sci*, 71(2): 254-271.

Hansen, J.W. (red.) 2012: Marine områder 2011. NOVANA. Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi, 154 s.- Videnskabelig rapport fra DCE - Nationalt Center for Miljø og Energi nr. 34. <http://www2.dmu.dk/Pub/SR34.pdf>

Hansen, J.W. (red.) 2013: Marine områder 2012. NOVANA. Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi, 162 s.- Videnskabelig rapport fra DCE - Nationalt Center for Miljø og Energi nr. 77. <http://dce2.au.dk/pub/SR77.pdf>.

Josefson AB, Rasmussen B (2000) Nutrient retention by benthic macrofaunal biomass of Danish estuaries: Importance of nutrient load and residence time. *Estuar Coast Shelf Sci* 50: 205-216.

Jonsson, A., Nielsen, T.G. Hrubenja, I., Maar, M. and Petersen J.K. (2009). Eating your competitor: on the triangle between turbulence, copepod escape behaviour and predation from mussels. *Mar Ecol-Prog Ser.* 376: 143-151.

Lindgren, M., Blencker, T., Stenseth, N.C. (2012). Nutrient reduction and climate change cause a potential shift from pelagic to benthic pathways in a eutrophic marine ecosystem. *Global Change Biology*, 18:3491-3503.

Lyngsgaard, M. M., Markager, S., and Richardson, K. (2014). Changes in the vertical distribution of primary production in response to land-based nutrient reduction. *Limnology and Oceanography*,

Maar, M., Møller, E.F., Larsen, J., Madsen, K.S., Wan, Z., She, J., Jonasson, L., Neumann, T., 2011. Ecosystem modelling across a salinity gradient from the North Sea to the Baltic Sea. *Ecological Modelling* 222, 1696–1711.

Maar, M., Rindorf, A., Møller E.F., Madsen, K.S., Christensen A., van Deurs, M. (2014). Zooplankton mortality in 3D ecosystem modelling considering variable spatial-temporal fish consumption in the North Sea. *Prog Oceanogr.* 124:78-91.

Maar, M., Timmermann, K., Petersen, J.K., Gustafsson, K.E., and Storm, L.M. (2010). A model study of the regulation of blue mussels by nutrient loadings and water column stability in a shallow estuary, the Limfjorden. *J Sea Res.* 64:322-333.

Nielsen, T.G. and Maar, M. (2007). Effects of a blue mussel (*Mytilus edulis*) bed on vertical distribution and composition of the pelagic food web. *Mar Ecol-Prog Ser.* 339: 186-198.

Petersen, J.K., Maar, M., Møhlenberg, F., Larsen, J.E.N. (2012). Benthic grazing impact: coupling and uncoupling in relation to physical forcing. *Mar Ecol Prog Ser.* 463:127-139.

Petersen J.K., Maar, M., Ysebaert, T., & Herman, P.M.J. (2013). Near-bed gradients in particles and nutrients above a mussel bed in the Limfjorden: influence of physical mixing and mussel activity. *Marine Ecol Prog Ser.* 490:137-146.

Voss, R., Köster, F. W., and Dickmann, M. 2003. Comparing the feeding habits of co-occurring sprat (*Sprattus sprattus*) and cod (*Gadus morhua*) larvae in the Bornholm Basin, Baltic Sea. *Fisheries Research*, 63: 97-111.