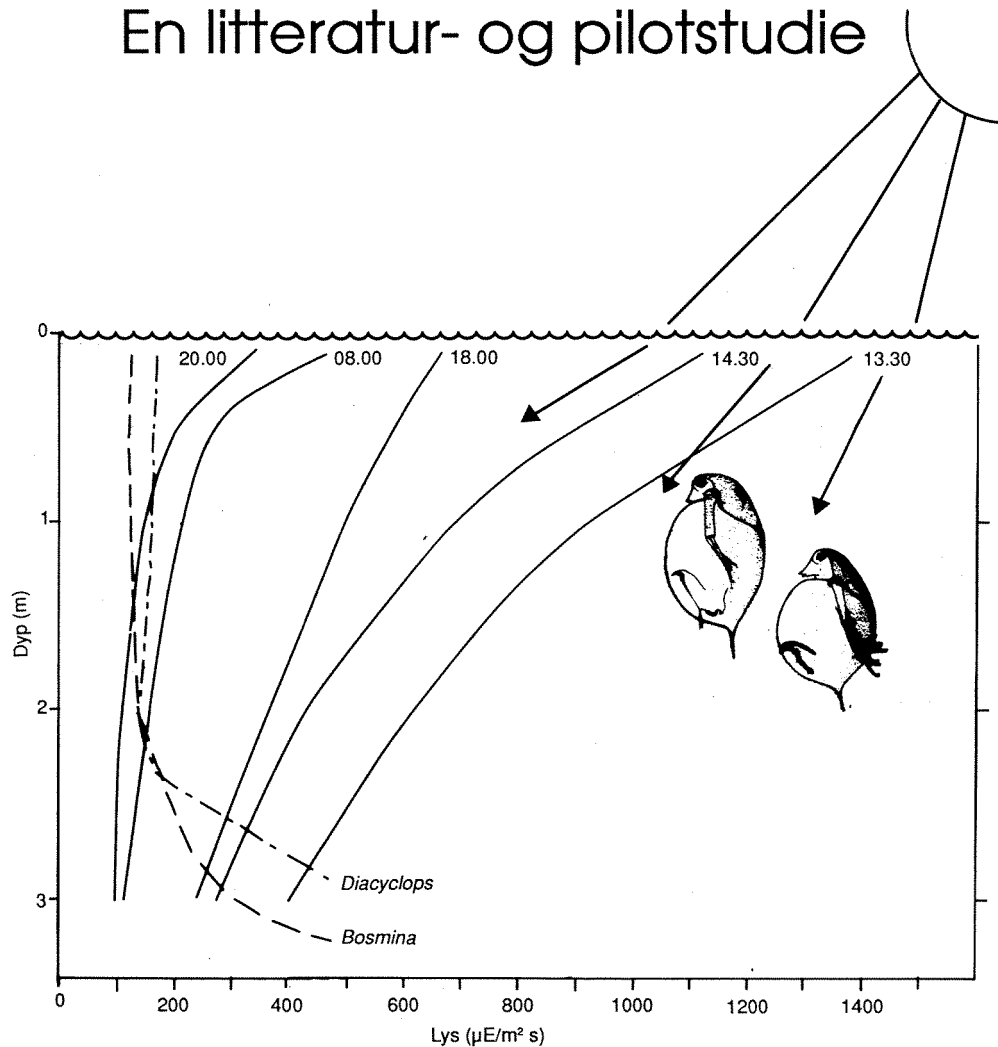


O-89133

UV-toleranse hos dyreplankton

En litteratur- og pilotstudie



NIVA – RAPPORT

Norsk institutt for vannforskning



NIVA

Hovedkontor
Postboks 33, Blindern
0313 Oslo 3
Telefon (02) 23 52 80
Telefax (02) 39 41 29

Sørlandsavdelingen
Grooseveien 36
4890 Grimstad
Telefon (041) 43 033
Telefax (041) 42 709

Østlandsavdelingen
Rute 866
2312 Ottestad
Telefon (065) 76 752

Vestlandsavdelingen
Breiviken 5
5035 Bergen - Sandviken
Telefon (05) 95 17 00
Telefax (05) 25 78 90

Prosjektnr.:	0-89133
Undernummer:	
Løpenummer:	2341
Begrenset distribusjon:	

Rapportens tittel:	Dato:
UV-toleranse hos dyreplankton. En litteratur- og pilotstudie	20.12.89
	Prosjektnummer:
	0-89133
Forfatter (e):	Faggruppe:
Dag O. Hessen	Vassdrag
	Geografisk område:
	Østlandet
	Antall sider (inkl. bilag):
	46

Oppdragsgiver:	Oppdragsg. ref. (evt. NTNf-nr.):
NAVF/Nasjonalkomiteén	

Ekstrakt:
Tilgjengelig litteratur indikerer at økt UV-stråling kan få store konsekvenser for plankton både i limnisk og marint miljø. Dyreplankton påvirkes både direkte, og indirekte via næringskjedene. Endringer i planktonsamfunnet vil få effekter videre oppover i næringskjedene. Undersøkelser i et høyfjellsområde (Finse) viste klar lysrespons på plante- og dyreplankton, men ingen effekt på bakterieplankton. Dyreplanktonet viste tilpasninger til høy strålingsintensitet både ved vertikalvandring og ulike typer av pigmentbeskyttelse.

4 emneord, norske:

1. Ozon
2. Ultrafiolett stråling
3. Ferskvann
4. Dyreplankton

4 emneord, engelske:

1. Ozon
2. Ultraviolet radiation
3. Freshwater
4. Zooplankton

Prosjektleder:

For administrasjonen:

ISBN 82-577-1623-5

NORSK INSTITUTT FOR VANNFORSKNING

0 - 89133

UV - TOLERANSE HOS DYREPLANKTON.

EN LITTERATUR- OG PILOTSTUDIE.

Prosjektleder: Dag O. Hessen

Medarbeidere: Tone J. Oredalen
Kai Sørensen

SAMMENDRAG

Undersøkelsen er tredelt og inkluderer en litteraturgjennomgang over området UV-effekter på plankton, samt en pilotstudie i felt og på lab. Tidligere studier viser at lys generelt har en sterk effekt på utbredelse og overlevelse hos planktoniske organismer. Hos alger og bakterier gir dette seg utslag i redusert tetthet og produksjon i øvre vannlag. Hos dyr med egenbevegelse får man ofte markerte døgnvandringar. Både lys i den synlige delen av spekteret (PAR-lys, bølgelengde 400-700 nm) og UV-lys (200-400 nm) kan virke inhiberende på planktoniske organismer, men skadeeffekter synes spesielt knyttet til den mest kortbølgede stråling som når jordoverflaten, UV-B stråling i området 280-320 nm. Litteraturstudier indikerer at mange planktoniske organismer har en vertikal- og sesongutbredelse som er styrt av intensiteten av innstrålt UV-lys, og at dagens strålingsnivå på den måten representerer toleransegrenser. Forsøk med UV-eksponering i overkant av naturlig stråling er vist å gi redusert overlevelse og produksjon hos ulike arter av dyreplankton. Økt UV-innstråling vil kunne ha markerte effekter på planktonisk produksjon i de øvre vannskikt både i limniske og marine systemer, og dermed påvirke totalproduksjon av akvatiske organismer på alle trofiske nivå.

Feltforsøkene viste en klar lysinhibering av primærproduksjonen i en alpin lokalitet med sterk lysinnstråling. Inkuberingsforsøk i flasker med ulik gjennomtrengelighet av UV-lys, indikerte imidlertid ingen klar effekt av bølgelengder i spekteret 300 - 400 nm sammenliknet med PAR-lys. Bakterielt opptak av radioaktivt merket løst substrat var ikke negativt relatert hverken til PAR-lys eller UV-lys.

Dyreplankton viste en meget klar migrasjonsrespons på innstrålt lys, med en utbredelse nær bunnen på dagtid og nær overflaten om natten. De to vanligste artene, Diacyclops bicuspidatus og Bosmina longispina viste en nesten identisk respons, og oppholdt seg gjennom hele døgnet i sjikt hvor lysintensiteten ikke oversteg $400 \mu E/m^2 s$. Inkuberingsforsøk i flasker med ulik gjennomtrengelighet for UV-lys viste små forskjeller i dødelighet som funksjon av lys, men en klar oppførselsmessig stressrespons i flasker utsatt for høy UV-intensitet. En lengre inkubasjonstid enn 24 timer er antakelig nødvendig for å indusere økt dødelighet.

Det planktoniske krepsdyret Daphnia longispina finnes i kloner med ulik pigmentering på Finse. En viss grad av karotenoidpigmentering ble påvist i alle kloner, i tillegg finnes en svart skallpigmentering (melanin) hos enkelte kloner. De melaninpigmenterte klonene var knyttet til lokaliteter med lav absorbans av UV-lys, og pigmenteringen

synes å være en adaptiv respons på høy UV-intensitet. Klonen med sterkeste melaninpigmentering hadde betydelig lavere innhold av karotenoider enn kloner uten melanin-pigmentering. Antakelig er melanin-pigmentering en adaptiv respons på høy UV-intensitet, men gir også en generell beskyttelse mot synlig (PAR) lys. Copepoder (hoppekreps) fra de samme lokalitetene hadde 10-15 ganger høyere konsentrasjon av karotenoider sammenliknet med daphnidene (hhv. 7.86 og 0.86 $\mu\text{g mg tørrvekt}^{-1}$), men her ble det ikke funnet noen klar sammenheng mellom UV-absorbans og pigmentering.

Laboratorieforsøket viste ingen klar responsforkjell på PAR-lys og UV-lys hos dyreplankton fra lokaliteter med ulik UV-eksponering. Forsøk med en kulturklon av Daphnia ga en svak reduksjon i eggproduksjon ved UV-eksponering, men ingen økt dødelighet blandt adulte. Dette indikerer at UV-eksponeringen var for lav, evt. at det emitterte lys hadde bølgelengder i overkant av det biologisk aktive område.

Det kan konkluderes med en plante- og dyreplankton viser en klar respons på høye lysintensiteter, og at dyreplanktonet i tillegg har fysiologiske tilpasninger i form av pigmentering. Manglende respons hos bakterieplanktonet kan dels skyldes adaptasjon til høye lysintensiteter, men kan også være et metodeartifakt. Forsøkene indikerte bare liten eller manglende biologisk tilleggseffekt på UV-stråling med bølgelengder > 300 nm sammenliknet med PAR-lys. Et hovedproblem under dette pilotstudiet har imidlertid vært mangelen på tilstrekkelig måleutstyr, spesielt undervanns UV-sensorer med tilstrekkelig følsomhet, samt en lyskilde med mulighet for monokromatisk stråling i UV-spekteret. Eventuelle framtidige endringer i innstrålt lys kan i like stor grad bli kvalitativ (bølgelengdespesifikk) som kvantitativ. Et videre arbeid med å karakterisere lyseffekter generelt, og UV-effekter spesielt, bør fokusere spesielt på hvilke spesifikke bølgelengder som har størst biologisk effekt samt toleransegrenser for disse.

SUMMARY

EFFECTS OF UV-RADIATION ON FRESHWATER ZOOPLANKTON

This pilot study is divided in three parts; a literature review on effects of UV-radiation on plankton in general, with emphasis on zooplankton, a field study in an alpine locality and a preliminary laboratory experiment. Previous studies on this topic clearly show that light in general has a strong impact on distribution and survival in planktonic organisms on all trophic levels. In algae and bacteria, this is often seen as a reduced biomass and production in the upper layers of lakes or oceans. Zooplankton may in part avoid high light intensities by having pronounced diurnal migrations. Both visible light (PAR-light, 400 - 700 nm) and UV-light (200 - 400 nm) may inhibit growth and affect distribution of planktonic organisms, but injurious effects is in particular coupled to the shortest wavelength reaching the earths surface, the mid-ultraviolet (UV-B) in the range 280-320 nm. Literature studies indicate that many planktonic organisms have a seasonal and vertical distribution partly governed by the intensity of UV-B-radiation so that present day UV-exposure approaches tolerance limits. Experiments with UV-exposure slightly exceeding natural intensity have demonstrated decreased survival and reproduction within different taxa of marine zooplankton. The few corresponding experiments in freshwater give basically the same results. Increased UV-radiation may thus have pronounced impacts on planktonic production in upper layers, and as such affect the total yield of aquatic organisms on all trophic levels.

In situ experiments revealed a pronounced inhibitory effect of light on primary production in a shallow alpine locality with high solar irradiance. Incubation experiments in bottles with different penetrability for UV-light did however not reveal any clearcut effects of light in the region 300-400 nm compared with PAR-light. Surprisingly, bacterial incorporation of labelled amino-acids was not related neither to PAR-light nor UV-light.

The zooplankton had a strong migratory response on total irradiation, with a distribution close to the bottom during day, an close to the surface during night. The absence of predators strongly suggest that light was the ultimate cause for this behaviour. The two common species, Diacyclops bicuspidatus and Bosmina longispina (both heavily pigmented) had an almost similar distribution and stayed always at depths where total irradiance did not exceed $400 \mu\text{E}/\text{m}^2 \text{ s}$. Short term incubations (24 h) in bottles with different penetrability for UV-

light gave only a slight decrease in survival at the highest UV-intensity, but a pronounced behavioural stress-response was observed among animals in these bottles. This indicates severe stress due to light in these bottles, but probably the 24 h exposure was inadequate to induce high death rates.

The common planktonic crustacean Daphnia longispina occur in clones with and without cuticular pigmentation (melanin) within this alpine area (Finse, Norway). The melanized clones was distributed only in clearwater localities with low absorbance of UV-light, and the cuticular pigmentation is probably an adaptive response on high UV-intensity. Internal body pigmentation by carotenoids, which probably act more like a general protection also against visible light, ranged 0.33 - 1.32 $\mu\text{g caroten } \mu\text{g DW}^{-1}$, with the lower values in the melanized clones, suggesting that melanin also act like a general light protection. The calanoid copepod Heterocope occurring in the same locality had 10-20 times higher levels of carotenoids (mean 7.86 $\mu\text{g caroten } \mu\text{g DW}^{-1}$) compared with Daphnia. Levels of pigmentation in Heterocope did not vary with UV-tranparency in the localities.

Laboratory experiments gave no significant difference in response upon PAR-light and UV-light in zooplankton from these alpine localities with different UV-exposure. Corresponding experiments with a cultured laboratory-clone of D. magna gave only a slight decrease in egg-production at the highest UV-intensities, but no increase in death rates among adults. Probably, UV-intensity was too low to affect the high-light adapted animals in these experiments, or the emitted light was outside the most biologically active wave-lengths.

In conclusion, the phyto- and zooplankton gave a pronounced response on high light intensities, and zooplankton also show physiological adaptations by body pigmentation. The lack of response in the bacterioplankton assay indicate adaptations to high light intensities, but may also be caused by methodological artifacts. These preliminary experiments indicate only weak or negligible additional effects of UV-light in the range $> 300 \text{ nm}$ compared with PAR-light. One should be aware that these results are no more than tentative as a main drawback with this study was the lack of adequate under-water UV-sensors and sources providing monochromatic light in the UV-region. Eventually future changes in irradiation may be qualitative as well as quantitative. As biological effects may be caused by a very restricted spectral range, a follow-up of this study should focus on these problems in particular.

INNHALDSFORTEGNELSE

Seksjon	Side
SAMMENDRAG	2
SUMMARY	4
INNLEDNING	7
1. EFFEKTER AV UV-LYS PÅ PLANKTON, EN LITTERATURGJENNOMGANG...	
1.1. Innstrålt UV-lys	10
1.2. Effekter på planktonalger	13
1.3. Effekter på planktoniske bakterier	14
1.4. Effekter på dyreplankton	15
2. MATERIALE OG METODER	
2.1. Feltforsøk	20
2.2. Laboratorieforsøk	20
4. RESULTATER OG DISKUSJON	
4.1. Feltforsøk	24
4.1.1. Innstrålt lys	24
4.1.2. Primærproduksjon	24
4.1.3. Bakterielt opptak av organisk substrat	29
4.1.4. Flaskeinkubering av dyreplankton	30
4.1.5. Dyreplanktonets vertikalvandring	31
4.2. Pigmentanalyser	34
4.3. Laboratorieforsøk	37
5. GENERELL DISKUSJON	39
LITTERATUR	41
Legend to figures	46

INNLEDNING

Lys er en avgjørende faktor for planteplanktonets primærproduksjon, og dermed den totale produksjon av høyere trofiske nivå som dyreplankton og fisk både i marint og limnisk miljø. Lysabsorpsjon i vann gjør at bare de øverste metre er produktive i akvatisk miljø. Avhengig av vannets lysabsorberende egenskaper finnes en dybde hvor netto primærproduksjon blir null (kompensasjonsnivået). Denne dybden kan være alt fra noen få centimeter (sterkt eutrofe vann) til over 50 meter i ultraoligotrofe innsjøer eller lavproduktive havområder. I det aller øverste vannskikt finner man imidlertid ofte en redusert primærproduksjon på grunn av for høy lysintensitet. Denne lysinhiberingen forårsakes av lys med ulike bølgelengder, eller summen av lysintensitet over en større del av spekteret, men flere undersøkelser, først og fremst i marint miljø, har vist at store doser av kortbølget, energirikt lys i det ultrafiolette spekteret (UV-lys) har en spesielt inhiberende effekt på primærproduksjonen (se Smith 1989).

Lysinhibering har både indirekte og direkte effekter på de øvrige ledd i næringskjeden. En redusert primærproduksjon reduserer naturligvis produksjonsgrunnlaget for høyere trofiske nivå. Samtidig har UV-lys en direkte inhiberende effekt på dyreplankton, og på bakterier. Bakterier har vist seg generelt meget UV-sensitive, samtidig som de er en meget viktig gruppe planktonorganismer som har en tosidig funksjon: de står for en betydelig resirkulering av organisk bundne mineraler og organiske forbindelser og de tjener i noen grad som fødepartikler for dyreplankton. Fisk kan også påvirkes negativt av direkte UV-lys, dette gjelder spesielt pelagiske rogn og yngelstadier (Hunter m. fl. 1982, Chapman og Hardy 1988). En like viktig effekt er imidlertid indirekte via effekter på plante- og dyreplankton. Bunnorganismer er for en stor grad avhengige av det "regn" av organiske partikler som kommer ovenfra via dødt plante- og dyreplankton. Dermed vil også disse kunne påvirkes indirekte (og i neste rekke fisk som lever av disse).

Den naturlige lysinnstråling har markerte økologiske effekter på planktonsamfunnet, i tillegg til at den er en overordnet faktor for primærproduksjonen. Faktorer som vertikalutbredelse, vandringsmønstre og pigmentering av dyreplankton er knyttet til lysinnstråling, og antakelig spesielt innstrålt UV-lys. Vertikalutbredelse og produksjon i det totale planktonsamfunn er altså styrt av innstrålt lys, og da spesielt til de kortere bølgelengder i UV-spekteret. Mange organismer har en vertikalutbredelse på grensen av toleranseterskelen for bestråling, og selv små endringer kan gi markerte effekter. En

innsnevring av det produktive skikt i de øvre vannmasser, ved at effektene av fotoinhibering forsterkes, vil kunne ha betydelige effekter for den totale produksjon i akvatisk miljø.

En reduksjon av det stratosfæriske ozonlag vil gi økt innstråling av kortbølget lys. Etter at et "ozonhull" ble påvist over antarktiske områder, og en periodevis fortynning av det tilsvarende ozonlag også er påvist over arktiske områder, har diskusjonen om faren for en generell nedbryting av det stratosfæriske ozonskikt, med påfølgende økt UV-innstråling blitt påpekt. Det er i dag ingen klare indikasjoner på økt UV-innstråling ved jordoverflaten, men samtidig er det klart at atmosfæren tilføres betydelige mengder ozonspaltende stoffer, i første rekke klor-fluor-karboner, men også nitrose gasser. Selv meget beskjedne endringer i mengde innstrålt UV-lys vil kunne ha betydelige effekter på alt terrestrisk og akvatisk liv.

Forskning omkring biologiske effekter av innstrålt UV-lys har derfor to aspekter:

1. UV-lys er en viktig regulerende faktor for alt liv, og har betydelige økologiske implikasjoner. Basiskunnskap omkring effekter på molekylært-, genetisk-, organisme- og økosystemnivå er viktige også ut fra dagens strålingsnivå.
2. En økning av innstrålt UV-lys vil ha så dramatiske effekter, at selv ved lav sannsynlighetsgrad er det viktig å undersøke eventuelle effekter av dette.

Grunne ferskvannlokaliteter i alpine og polare områder vil være blandt de områder hvor man først kan forvente respons på økt UV-stråling. Mange av disse har lav egenabsorbans av UV, samtidig som planktonet har svært begrenset dybderefugium. Dette pilotstudiet har derfor i første rekke tatt sikte på å undersøke effekter av UV-stråling på dyreplankton i ferskvann. Fordi indirekte effekter via føde (alger, bakterier) er viktige faktorer i en totalvurdering av effekter på dyreplanktonet er disse inkludert i feltundersøkelsen. Både i polare og alpine områder forekommer lokale former av dyreplankton som er klart tilpasset høy lysintensitet ved ulike former for pigmentering. I humuspåvirkede lokaliteter samt dypere lokaliteter hvor planktonet gis anledning til en unnvikelse i dypet på dagtid finnes gjerne former med indre pigmentering (primært karotenoider), mens i grunnere, klare lokaliteter finnes varianter av de samme artene med en meget sterk skallpigmentering, antakelig melanin. Mindre pigmenterte former synes ikke å kunne overleve i slike lokaliteter med intens innstråling i hele vannsøylen. Krepsdyrplanktonet Daphnia, som

er viktig føde for fisk, er en gruppe hvor både UV-sensitive og UV-tolerante kloner forekommer innen samme art. Da denne gruppen plankton også er enkle å kultivere, samt har ukjønnnet formering (partenogenese), noe som gjør det enkelt å frembringe genetisk like testindivider (kloner), peker disse seg ut som en naturlig gruppe for videre studier. Disse ble også viet spesiell oppmerksomhet under denne forundersøkelsen.

Undersøkelsen var i utgangspunktet tenkt delt i tre:

1. En litteraturstudie over problemstillingen for å få status over dagens tilgjengelige metoder og kunnskapsnivå.
2. En feltstudie i en (eller flere) lokaliteter med betydelig UV-eksponering.
3. En laboratoriestudie dels basert på erfaringer fra feltstudiet.

Det er blitt lagt relativt stor vekt på en grundig litteraturgjennomgang som har gitt grunnlag for en "review" over tilgjengelig kunnskap på området. Dette fordi det er tildels spredt og mangelfull kunnskap på dette feltet. For dyreplanktonet bør denne også kunne tjene som en relativt fullstendig bibliografi på området. De fleste arbeider omkring problemstillingen UV-stråling/plankton har tatt utgangspunkt i planktonets tilpasninger til en gitt bakgrunnstråling. Meget få arbeider har tatt opp grenseverdier/toleranseterskler på bakgrunn av problemstillingen økende/varierende UV-innstråling.

Av budsjettmessige grunner ble den feltmessige delen av arbeidet lagt til Finse. Her finnes flere lokaliteter som er godt undersøkt, og hvor tidligere studier av dyreplankton har gitt klare indikasjoner på adaptasjonsmessige effekter av innstrålt lys (Halvorsen 1976, Wolf og Hobæk 1986).

Laboratorieeksperimentene ble nedtonet i dette pilotstudiet, også dette av budsjettmessige årsaker. Kvantitativ måleapparatur for undervanns UV-stråling kunne ikke skaffes innen de gitte bevilgninger, og hverken felt eller laboratorieforskene kan derfor gi grunnlag for fastsettelse av grenseverdier.

1. EFFEKTER AV UV-STRÅLING PÅ PLANKTON; EN LITTERATURGJENNOMGANG

1.1. Innstrålt UV-lys.

Det lys som når jordoverflaten styrer planters (og enkelte bakteriers) fotosynteseaktivitet og er dermed bestemmende for klodens totale produksjon på alle trofiske nivå både i terrestrisk og akvatisk miljø. Lys av forskjellig bølgelengde har imidlertid ulik effekt, og intensiteten av de ulike bølgelengde ved jordoverflaten styres i stor grad av atmosfæriske prosesser. Fotosynteseaktiviteten styres i alt vesentlig av lys i det synlige spekteret, 400-700 nm, s.k. PAR-lys (Photosynthetic Active Radiation). Kortbølget, energirikt lys i den ultrafiolette delen av spekteret (< 400 nm) har også stor betydning for de fleste økologiske prosesser. Det har stor betydning for oppvarming av jordoverflaten, men har også en negativ effekt ved at høye doser av UV-lys generelt virker negativt og vekstinhiberende på de fleste organismer. Tilstrekkelig høye doser kan gi genetiske skader (jfr. hudkreft hos menneske), og de fleste organismer som eksponeres for UV-lys har utviklet beskyttelsesmekanismer (vesentlig pigmentering).

UV-lys deles grovt inn i tre klasser:

-UV A er området fra 320-400 nm. Skadeeffektene fra dette området regnes normalt som små.

- UV B er bølgelengdene fra 280-320 nm. Dette absorberes bare delvis i atmosfæren, og det er andelen av dette som når jordoverflaten som er "biologisk aktivt", energirikt nok til å forårsake skader på cellenivå.

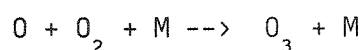
- UV C som er ekstremt kortbølget stråling (200-280 nm). Dette har en meget sterk biologisk effekt, og vil være lethalt for de fleste organismer som eksponeres for det. Lys i dette spekteret absorberes imidlertid fullstendig i atmosfæren.

Det skadelige spekteret synes å være ganske likt hos alle undersøkte organismer. Aksjonsspekteret som gir solbrenthet og hudkreft hos menneske når sitt maksimum ved bølgelengder < 300 nm og avtar så raskt opp mot 400 nm (Urbach 1989). Dette tilsvarer de aksjonsspektra som er påvist for planter og plankton generelt (se senere), og er ikke uventet ut fra de strukturelle likheter i proteiner og DNA man finner hos alle organismer.

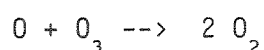
Selv dagens bakgrunnsnivå av innstrålt UV-lys har betydelige

implikasjoner for primærproduksjon og biologiske prosesser generelt, og er et interessant område for økologisk og cellebiologisk grunnforskning. Visse habitat som bl. a. øvre vannlag i ferskvann og marint miljø, samt alpine områder er antakelig i utgangspunktet produksjonsbegrenset på grunn av UV-intensiteten. Fordi beskyttelsesmekanismer mot UV-stråling er energikrevende, vil i de fleste organismer være tilpasset den stråling de normalt eksponeres for. Det vil si at dagens strålingsnivå i prinsippet også representerer en toleranseterskel.

Innstrålt mengde UV-lys styres også primært av atmosfæriske forhold, og en vesentlig del av innstrålt UV-lys absorberes av atmosfærisk ozon (O_3). Maksimal O_3 -konsentrasjon finnes i en høyde av ca. 25 km, og over 90 prosent av atmosfærens totale ozonmengde finnes i stratosfæren (> 10 km). Ozon dannes primært i høyder over 30 km, ved at kortbølget solstråling spalter oksygen til frie oksygenatomer. Disse frie oksygenatomene reagerer med oksygen etter likningen



Den frigjorte energi ved denne reaksjonen overføres til et annet molekyl, M. Ozon brytes ned ved reaksjonen



Denne reaksjonen katalyseres imidlertid ved nærvær av andre forbindelser som metan, nitrogendioksid, brom samt klorfluorkarboner (og andre klorforbindelser).

Endringer av de atmosfæriske ozonkonsentrasjoner vil gi endringer i innstrålt mengde UV-lys. Over de antarktiske områder er det atmosfæriske innhold av ozon redusert med nesten 50 % i løpet av siste tiår (Farman m. fl. 1985). I de siste par år er det også observert en avtakende ozonkonsentrasjon, i størrelsesorden 5 - 10 %, over arktiske områder (Angell 1987, Solomon 1988). Effekten er mest markert i vinterhalvåret. Om disse endringene i det arktiske område faller innenfor rammen av naturlige variasjoner vet man ennå ikke, men dette sammen den markerte nedgang i ozonkonsentrasjonen over de antarktiske områder har blitt tolket som en indikasjon på en begynnende generell svekkelse av klodens ozonlag. Den primære årsak til ozonreduksjonene antas å være økt tilførsel av industrielt dannede organiske klorfluor-karboner til atmosfæren (Watson 1988). En lang rekke andre forbindelser påvirker imidlertid også ozonkonsentrasjonene, og spesielt de sterkt økende utslippene av nitroser gasser kan ha en ozonreduserende effekt.

Det bør påpekes at den totale effekt av disse ozonreduksjoner er debattert. De påviste reduksjoner er knyttet til stratosfæriske målinger (> 10 km). Målinger i troposfæren (0-10 km) viser tildels økte ozonkonsentrasjoner, noe som dels kan utlikne endringene i stratosfæren (Penkett 1989). Dette gjelder spesielt over den nordlige halvkule hvor det er påvist en markert troposfærisk ozonakkumulering i løpet av de siste 50 år (Penkett 1989). Totaleffekten av ozonendringene er derfor vanskelig å forutsi, men det er uansett klart at en økt eller redusert innstråling av UV-lys vil kunne gi betydelige økologiske effekter.

Akvatiske systemer synes spesielt sensitive ovenfor UV-stråling, og som nevnt kan det både i marine og limniske systemer påvises en klart redusert primærproduksjon (fotoinhibering) i øvre vannlag som primært skyldes UV-lys. Redusert produksjon i de øvre lag av havet nevnes spesielt som en mulig effekt av økt UV-innstråling i Brundtlandkommisjonens rapport (1987).

Lys av ulike bølgelengder absorberes ulikt i vannmassene (Fig. 1, Tabell 1). I destillert vann vil langbølget lys opp mot 800 nm (infrarødt) absorberes raskt, noe som gir en markert oppvarming av de øvre vannskikt, mens bølgelengder i det blå området (nær 450 nm) har størst gjennomtrengelighet. Mot kortere bølgelengder øker igjen absorpsjonen noe, men UV-lys har fortsatt lav absorpsjon i destillert vann. Med økt innhold av organisk materiale øker imidlertid lysabsorbansen betraktelig, og det skjer også en selektiv absorpsjon av ulike bølgelengder, hvor UV-lys absorberes spesielt sterkt. (UV-absorbans brukes som mål på innhold av organisk materiale). I humuspåvirket vann vil derfor UV-lys samt blå og grønne bølgelengder bli fullstendig absorbert i overflateskiktet. Forventet effekt av UV-lys er derfor i utgangspunktet avhengig av vannkvalitet, men i de fleste havområder og nordiske innsjøer er innholdet av organisk materiale så lavt og sikten så stor at man kan forvente effekter helt ned til under 10 meter, dvs. store deler av det produktive skikt. Effektene i polare og alpine områder vil bli forsterket ved at det også er her man finner det klareste vannet. Selv om humus i stor grad absorberer UV, bør man være oppmerksom på en annen potensiell effekt her. I en nylig undersøkelse (Gjessing og Kallqvist, unpubl.) er det påvist at UV-bestråling av akvatisk humus ga betydelige gifteeffekter og dramatisk redusert produksjon av planktonalger, antakelig som følge av dannelsen av sterkt oksyderende OH radikaler.

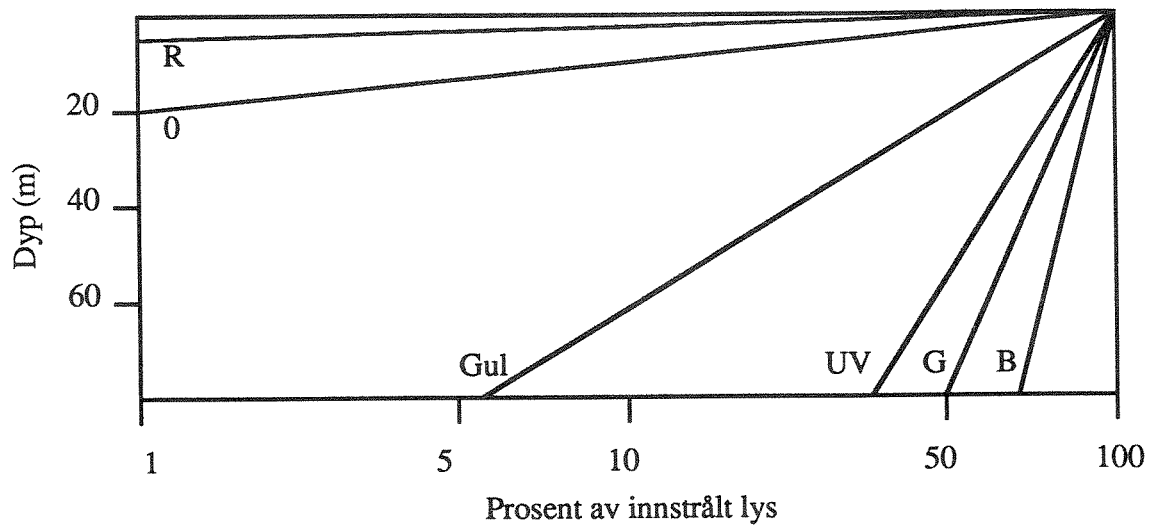


Fig. 1. Absorpsjon av ulike bølgelengder i destillert vann (Etter Wetzel 1975). R (rød)=720 nm, O(orange)=620 nm, Gul=560 nm, UV=390 nm, G(grønn)=510 nm og B(blå)=460 nm. Merk logaritmisk x-akse.

Tabell 1. Absorpsjonskoeffisienter for destillert vann. (Fra Smith og Baker 1981).

λ (nm)	a (m^{-1})	λ (nm)	a (m^{-1})
310	0.105	560	0.0708
320	0.0844	570	0.0799
330	0.0678	580	0.108
340	0.0561	590	0.157
350	0.0463	600	0.244
360	0.0379	610	0.289
370	0.0300	620	0.309
380	0.0220	630	0.319
390	0.0191	640	0.329
400	0.0171	650	0.349
410	0.0162	660	0.400
420	0.0153	670	0.430
430	0.0144	680	0.450
440	0.0145	690	0.500
450	0.0145	700	0.650
460	0.0156	710	0.839
470	0.0156	720	1.169
480	0.0176	730	1.799
490	0.0196	740	2.38
500	0.0257	750	2.47
510	0.0357	760	2.55
520	0.0477	770	2.51
530	0.0507	780	2.36
540	0.0558	790	2.16
550	0.0638	800	2.07

Dette prosjektet vil spesielt fokusere på de direkte effekter av UV-stråling på dyreplankton, og det er derfor lagt mest vekt på dette i den videre framstillingen. Effekter på primærprodusenter (planktonalger) og planktoniske bakterier blir imidlertid også berørt.

1.2. Effekter på planktonalger.

Effektene bak fotoinhibering er ikke studert så inngående hos planktonalger som hos høyere planter. Fordi fotosyntesereaksjonene i prinsippet er identiske, må man også kunne forvente en relativt lik respons på ulike bølgelengder, selv om akvatiske planter er eksponert for langt lavere lyseksposering enn frittstående terrestrisk vegetasjon. Aksjonsspekteret for fotoinhibering generelt er meget bredt, og omfatter også bølgelengder i det meste av det synlige spekteret, mens DNA aksjonsspekteret avtar raskt med økende bølgelengde, og er uibetydelig ved bølgelengder over 320 nm (Worrest 1982). Jones og Kok (1966) fant maksimal fotoinhibering i regionen 250-260 nm for spinat. Smith m. fl. (1980) fant et tilnærmet likt reaksjonsmønster hos marint planteplankton. 50 % av fotoinhiberingen ble forårsaket av bølgelengder mindre enn 390 nm. Ved moderat innhold av planktonalger (0.5 µg klorofyll/l) ble 50 % av fotoinhiberingen forårsaket av bølgelengder mindre enn 430 nm på 10 m dyp. Som regel blir ikke planktonalger eksponert for kontinuerlig lys. Enkelte flagellerte former har en viss egenbevegelse, men også ikke-flagellerte former vil ha en betydelig passiv vertikalbevegelse forårsaker av vertikale strømninger (Kirk 1983).

De fleste undersøkelser over UV-effekter har vært utført ved parallelle inkuberinger i flasker med ulik gjennomtrengelighet for UV-lys. Det bør bemerkes at dette i alt vesentlig er undersøkelser i marint miljø. Generelt viser disse redusert primærproduksjon ved økt innstråling av UV (jfr. Smith 1989). Hader (1988) viste at også UV-B stråling forstyrrer bevegelighet og fototaxis hos flagellerte alger, og anfører dette som en årsak til økt dødelighet. De cellulære mottaksorganer for UV synes å være pigmenter i vel så stor grad som DNA.

1.3. Effekter på planktoniske bakterier.

Fotosyntetiserende bakterier som blågrønn"alger" viser et fotoinhiberingsmønster i øvre vannlag parallelt med planktonalger. Visse former for heterotrofe bakterier er meget UV-sensitive, og UV-bestråling er en meget anvendt desinfiseringsmetode også for vann. Man må imidlertid forvente en betydelig høyere toleranse hos akvatiske

bakterier enn tarmbakterier. Heterotrofe bakterier har ofte pigmenter (karotenoider) (Liaaen-Jensen 1979), og disse har sannsynligvis en lysbeskyttende funksjon. Krinsky (1971) fant imidlertid at bakterielle karotenoider ikke beskyttet mot stråling i UV-spekteret. Moehring (1980) fant redusert opptak av glucose som følge av UV-eksponering, men konkluderte med at effektene i første rekke var indirekte (reduert primærproduksjon). Stadium i delingsfase synes å være en avgjørende faktor for UV-sensitivitet hos bakterier (Eisenstark 1982). Bakterier i eksponentiell vekst, med hyppige doblinger, har lav toleranse, men stasjonære celler har meget høy toleranse. I hvilken grad populasjoner og bakterier som er utsatt for kronisk UV-eksponering adapteres via seleksjon, pigmentering o.l. er lite kjent.

1.4. Effekter på dyreplankton.

De fleste former for dyreplankton har planktonalger (og i noen grad bakterier) som viktigste fødekilde. Det er derfor åpenbart at redusert primærproduksjon også vil gi sekundæreffekter i form av redusert biomasse og produksjon også av dyreplankton. Dyreplankton er imidlertid generelt sensitive for UV-stråling, noe som vil kunne gi også markerte direkte effekter av UV-eksponering.

Det ble tidlig antatt at anrikning av fargede pigmenter hos dyreplankton hadde en funksjon i form av lysbeskyttelse. Allerede i 1938 ble det av Brehm påpekt av rødpigmentert dyreplankton i første rekke forekom i alpine og polare områder. Av flere hypoteser ble UV-beskyttelse nevnt. Green (1957) gjorde en generell studie av karotenoider i krepsdyrplanktonet *Daphnia* og fant at dyr eksponert for lys fikk opp til tre ganger høyere pigmentkonsentrasjoner sammenliknet med dyr i mørke selv om de ble foret likt. Han konkluderte at det dominerende pigment, β -karoten med absorpsjonsspektra rundt 450 - 476 nm, spilte en viktig rolle i lysbeskyttelse. Ringelberg (1976) og Hairston (1976, 1978) gjorde en serie mer grunnleggende arbeider omkring denne problemstillingen. De påviste at individer av copepoder (hoppekreps) med markert vertikalvandring (opphold i dyplag om dagen) hadde mindre markert pigmentering enn de individer som oppholdt seg nær overflaten også om dagen. Det ble også påvist en døgnvariasjon i pigmentnivå hos dyrene, med markert høyere nivå av karotenoider om dagen. Dette kan ha sammenheng med algenes karotenoidnivå og dyreplanktonets beitemønster, da dyreplanktonet ikke har egensyntese av karotenoider, men benytter karotenoider fra assimilerte alger (Ringelberg 1978). Hairston (1976) viste klart høyere dødelighet hos upigmenterte dyr ved eksponering for blått lys, men betydelig lavere dødelighet (og ingen forskjell på pigmenterte og upigmenterte

individer) ved fravær av lys. Disse og enkelte senere forsøk indikerer at dyreplankton også er sensitive for høy intensitet av PAR-lys.

Den første som eksperimentelt undersøkte UV-toleranse hos limnisk dyreplankton var Siebeck (1978). I en serie enkle forsøk demonstrerte han at upigmenterte individer av Daphnia hadde nær 100 % dødelighet når de ble eksponert for sollys i høyfjellet. Pigmenterte individer fra en alpin lokalitet viste svært lav dødelighet ved samme belysning. Når det ble satt glasslokk på forsøkskarene (dvs. UV-lyset ble holdt tilbake) sank dødeligheten også på upigmenterte individer til nær null. Dette ble tatt som bevis for at dødeligheten primært var forårsaket av lys i UV-spekteret. Påfølgende forsøk med eksponering for kunstig UV-lys understøttet disse antakelsene. Kanskje noe overraskende viste imidlertid disse undersøkelsene en betydelig effekt av langbølget UV-stråling (> 350 nm). Forsøket viste også at både pigmenterte og upigmenterte dyr som ble eksponert for PAR-lys etter UV-eksponering tålte opp til 20 ganger høyere stråledoser enn de som etter eksponering ble satt i mørke. Dette understreker den uhyre viktige effekten av fotoreaktivering som er avhengig av synlig lys. Dette er det eneste arbeid over denne type effekter hos en så økologisk viktig gruppe som cladocerene.

En grundigere studie over UV-effekter på marine copepoder er imidlertid utført i en serie arbeider de senere år (Karansas m. fl. 1979, Damkaer m. fl. 1980, Damkaer m. fl. 1981, Karansas m. fl. 1981, Damkaer og Dey 1983, Dey m. fl. 1988). Ulike arter av planktoniske krepssdyr viser forskjellig toleranse ovenfor UV-stråling. Bestrålingsforsøk utført i spekteret 290 - 315 nm viste, ikke overraskende, at arter og stadier som oppholdt seg nær overflaten under perioder med høy strålingsintensitet generelt var minst sensitive for UV-stråling under laboratoriebetingelser (Dey m. fl. 1988). Arter av hoppekrepssene Acartia og Pseudocalanus samt larver av reker og Euphausider (krill), alle vanlige også i norske farvann, viste generelt lavest UV-toleranse. Voksne euphausider, megalopastadier av krabber samt hoppekrepssene Calanus pacificus hadde betydelig høyere UV-toleranse. Det er viktige å merke seg at ulike stadier innen en art eller gruppe kan ha svært forskjellig UV-toleranse. F. eks. har megalopalarver hos krabber betydelig høyere UV-toleranse enn zoea-larver. Voksne euphausider har betydelig høyere toleranse enn larvestadiene.

Dey m. fl. (1988) fant generelt at terskelverdier for UV-B stråling for de fleste arter lå nær den målte innstråling ved 1 m dyp, og betydelig lavere enn målte overflateverdier. Dette innebærer at ved en kalkulert økning av UV-B innstråling som følge av en 5 % reduksjon i

atmosfærisk ozon ville flere av de artene som oppholdt seg nær overflaten på dagtid overstige sine målte terskelverdier. Det er uklart hvor reell en slik beregning er. Ved økt dødelighet i overflatelagene som følge av økt UV-stråling ville man forvente en adaptiv respons med økt vertikalmigrasjon også hos disse artene. Dey m. fl. (1988) påviste også at fotoreparasjonsmekanismene ble aktivert ved relativt lav intensitet av PAR-lys.

Den eneste tilsvarende studie i ferskvann (Ringelberg m. fl. 1984), gir en tilsvarende konklusjon. Den vanlige ferskvannshoppekrepsen Acanthodiptomus denticornis ble eksponert for UV-stråling av samme intensitet som beregnede verdier fra øvre vannlag i en høyfjellsjø. Forsøkene indikerte at man kan forvente lethale effekter i de øvre vannlag (ned mot 5 m) som følge av naturlig stråling. Igjen viste en pigmentert (rød) morf av denne arten en betydelig høyere UV-toleranse enn en ikke-pigmentert (blå) morf. Den røde morf fantes naturlig i fjellsjøen, men hadde en markert migrasjon til dypere vannskikt om dagen.

Karansas (1981) fant markerte effekter av UV-B stråling på overlevelse av den marine hoppekrepsen Acartia clausii. Han fant også en betydelig reduksjon i antall egg samt i antall overlevende nauplier (tidlige stadier) hos individer som var eksponert for UV-stråling. Interessant nok ble det ikke påvist redusert overlevelse eller vekst hos overlevende nauplier hvis foreldregenerasjon var eksponert for UV. Dette indikerer at det ikke har skjedd noen letal arvbar mutasjon ved bestrålingen. Det bør likevel bemerkes at for å fastslå eventuelle arvbare mutasjoner bør flere generasjoner følges.

Det foreligger få studier over cladocerenes respons på UV-stråling siden Siebecks (1978) arbeid. Cladocerenene er i alt vesentlig knyttet til ferskvann. Mens marint plankton og ferskvannsplankton i dypere sjøer har et refugium i dypere vannlag på dagtid, så vil plankton i grunne lokaliteter og dammer mangle dette. I grunne alpine og polare lokaliteter dominerer ofte cladocerenene. Hos Daphnia i slike lokaliteter finner man ofte pigmentering av kitinskallet i tillegg til karotenoid-pigmentering. Sannsynligvis er dette en melanin-pigmentering (Hebert og McWalter 1983), og er trolig en direkte tilpasning til høy UV-intensitet (Luecke og O'Brien 1983, Emery 1984). Det synes å være en sammenheng mellom vannets evne til lysabsorbans og pigmentering. På Finse, hvor pigmenterte og upigmenterte kloner eksisterer innen samme område, er de pigmenterte klonene spesielt knyttet til klarvannslokaliteter (Wolf og Hobæk 1986). Tendensen til melanin-pigmentering øker med økende breddegrad (Beaton og Hebert 1986). Av spesiell interesse er sammenhengen mellom melanin-

pigmentering og polyploidi (flere kromosomsett). Mens praktisk talt alle upigmenterte (ikke-melaniserte) Daphnier er vanlig diploide, er de melaniserte bestandene tri-, tetra- eller opp til pentaploide. Samtidig er de aller fleste av disse bestandene obligat aseksuelle (bare hunner tilstede gjennom hele årssyklus). Uten å gå nærmere inn på dette bør det bemerkes at alle Daphnier, også upigmenterte lavlandsmorfer, danner hvileegg med et melanisert hylster. Hvileeggene flyter ofte en periode i overflaten, og utsettes for en betydelig stråling. Genet for melaninsyntese er altså tilstede hos alle Daphnier (og antakelig de fleste cladocerer). Hos ekstremt UV-eksponerte kloner har det skjedd en tilpasning ved at melaninsyntese også finner sted i skallet. Denne egenskapen synes koblet til graden av polyploidi.

Det kan konkluderes med at lys, og da spesielt UV-lys spiller en betydelig rolle for vertikal utbredelse av dyreplankton. Flere arter av hoppekreps (copepoder), både marine og ferskvanns- synes å være eksponert for en naturlig UV-stråling på grensen av toleranseterkelen. Lokale tilpasninger til høyt strålingsnivå er vandringsmønstre og pigmentering. En spesiell pigmentering har oppstått hos alpine og arktiske former av Daphnia, hvor akkumulering av melanin i skallet gir økt toleranse for UV.

Et viktig moment m.h.t. en eventuell tilpasning til økt UV-innstråling i form av økt vertikalvandring er organismenes evne til å registrere og respondere på denne strålingen. Damkaer og Dey (1982) viste imidlertid at dyrene ikke responderer med unnvikelse på økt UV-stråling, noe som indikerer manglende reseptormekanismer for denne delen av spekteret. Dette betyr at en tilpasning til økt stråling vil måtte skje langsomt som en følge av evolusjon i retning av individer (eller arter) med vertikalvandring.

DNA er hovedreseptor for skadelig UV-stråling hos de fleste organismer. Ved UV-eksponering skjer en lang rekke forskjellige mutasjoner kontinuerlig (for en generell oversikt se Friedberg 1985). Dette kan påvises og dels kvantifiseres som spaltningsprodukter av DNA (pyrimidindimerer). Det foregår imidlertid også en kontinuerlig enzymatisk reaktiveringsprosess av skadet DNA, som normalt holder tritt med skadeeffektene. Reaktiveringsprosessen er sterkt avhengig av lys i den synlige delen av spekteret (fotoreaktivering). Der UV-dosen blir for stor vil varige mutasjoner inntre. De fleste av disse er umiddelbart letale eller subletale, men i noen grad vil også slike genetiske endringer kunne akkumuleres og videreføres til de neste generasjoner. Koblingen mellom skadeeffekter og DNA gjør at man som et mål for skadelig dose UV gjerne benytter kun integrert innstråling over DNA-aksjonsspekteret (285-315 nm). Proteiner er imidlertid også

viktige reseptorer for skadelig UV-stråling, samtidig som disse også kan påvirkes negativt av lys ved lengre bølgelengder.

2. MATERIALE OG METODER

2.1. Felteforsøk

Feltekspesimentene ble foretatt i et mindre tjern ved Høyfjellsøkologisk Feltstasjon på Finse, 5-6. juli 1989. Lokaliteten ligger 1210 m.o.h., har et areal på 2100 m² og et maks. dyp på 3.2 m. Lokaliteten er tidligere undersøkt (Wolf og Hobæk 1986, Børsheim og Andersen 1987, Hessen unpubl. data). Vannet må karakteriseres som ultraoligotroft, med lav tetthet av planteplankton, og et siktedyp som langt overstiger maksdypet på 3.2. Det har likevel et variert samfunn av krepsdyrplankton med artene Daphnia longispina, Holopedium gibberum, Bosmina longispina, Cyclops scutifer og Diacyclops bicuspidatus, men et artsfattig og fåtallig hjuldyrsamfunn. Daphnia, Bosmina og Diacyclops er karakterisert ved meget sterk skallpigmentering, antakelig melanin, noe som tolkes som en tilpasning til (beskyttelse mot) intens UV-innstråling (se kap. 1).

Innstrålt PAR-lys gjennom døgnet ble målt med et LI-COR Kvantum/Radiometer/Fotometer LI-185 A med fotometriske sensorer LI-210S (luft) og LI-212S (vann). Integreert innstråling over tid ble målt med en LI-1000 datalogger med sensor.

Prøver for kvantitativ bestemmelse av klorofyll ble tatt ved å filtrere 1 l på GF/C glassfiberfilter. Filtrene ble tørket i felt og klorofyll bestemt spektrofotometrisk etter etanolekstraksjon.

Gjennom et døgnforsøk ble det tatt prøver av planteplanktonets primærproduksjon, bakterielt opptak av løst organisk substrat og dyreplanktonets dypdeutbredelse (vertikalmigrasjon). Alle prøver ble foretatt ved dypene 0.1 m, 1 m, 2 m og 3 m.

Primærproduksjon ble målt som opptak av radioaktivt karbon (¹⁴C) korrigert for mørkeopptak. Alle flasker ble fylt med vann fra 1 m dyp. Primærproduksjon ble målt både i 120 ml glassflasker og 280 ml PVC-vevskulturflasker (NUNC). Mens glassflaskene kun slipper igjennom lys i den synlige delen av spekteret, har cellekulturflaskene svært lav absorbans av lys helt ned til 320 nm (Fig. 2). Inkubasjonsflasker med høy grad av transmisjon av kortbølget lys (< 300 nm), f.eks. kvartsglass, var ikke tilgjengelig.

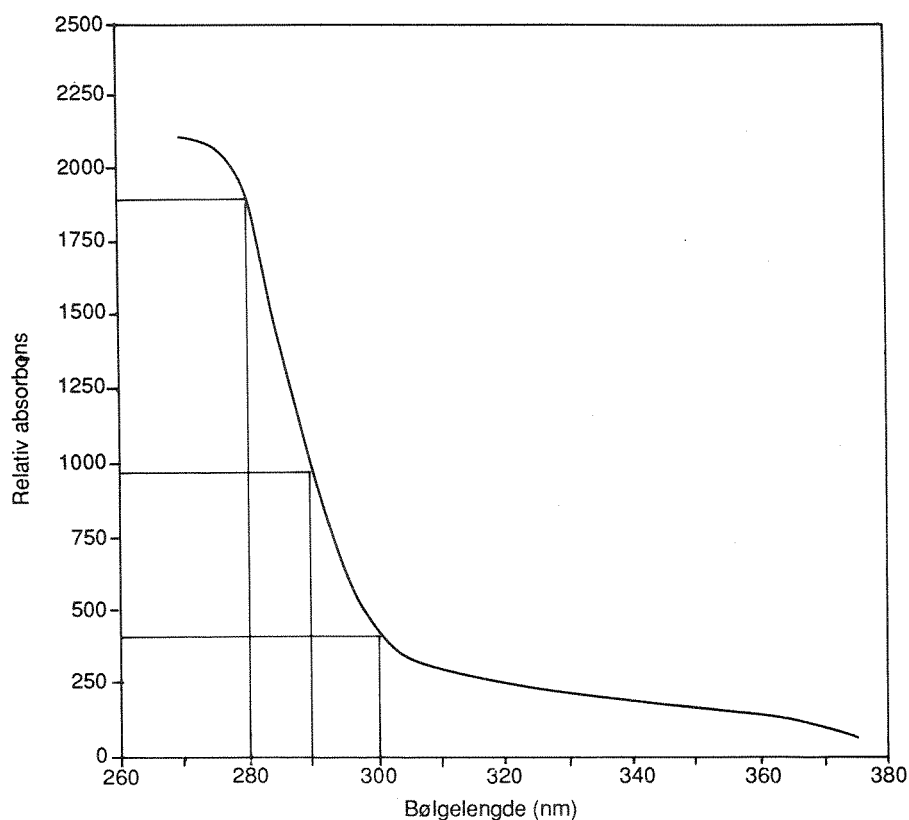


Fig. 2. Absorpsjonskurve for 1 mm polystyrene, tilsvarende vegg i NUNC cellekulturflasker (Data fra NUNC A/S, Danmark).

120 ml flaskene ble inkubert med 200 μl ^{14}C -bikarbonat, 280 ml flaskene med 465 μl ^{14}C -bikarbonat, dvs. en spesifikk aktivitet på 0.15 MBq ml^{-1} ($4.2 \mu\text{Ci ml}^{-1}$) i alle flasker. Flaskene ble inkubert på 0.1, 1, 2 og 3 m (mørkeflasker på 0.1 og 3 m) i to perioder; 13.45 - 17.30 (5. juli) og 09.00 - 12.30 (6. juli). Prøvene ble høstet ved filtrering på 0.45 μm Gelman membranfiltre, tørket og lagt i scintillasjonsglass. Etter tilsetning av scintillasjonsvæske (Optiflour-0, Packard) ble prøvene telt på en Packard Tri-Carb 4000 Minaxi med konvertering av relative (CPM) til absolutte telletall (DPM) ved bruk av interne standarder. Den totale konsentrasjon av løst uorganisk karbon ble målt ved infrarød gassanalysator. Omregning til fiksert karbon pr. volumenhet ble beregnet etter et NIVA-utviklet program (Faafeng m. fl. 1982).

Bakteriell fiksering av løst substrat ble målt ved tilsetning av radioaktivt proteinhydrolysat (^{14}C -merkede aminosyrer), som blir effektivt tatt opp av planktoniske bakterier (Hessen m. fl. 1989).

Inkuberingen foregikk her i den samme type flasker som beskrevet ovenfor. Klare glass og plastflasker, samt mørke flasker ble inkubert på 0.1, 1, 2 og 3 m. Flaskene ble tilsatt hhv. 24 MBq (120 ml flasker) og 56 MBq (280 ml flasker) proteinhydrolysat. Inkuberingen startet kl. 13 00 (?) og prøver ble tatt etter 0, 1.5, 3.5 og 6 timer ved at 1 ml prøve ble filtrert på 0.45 µm nucleoporfilter. Etter tørking ble filtrene lagt i scintillasjonsglass og telt opp som beskrevet under primærproduksjon.

Dyreplankton ble inkubert i tilsvarende flasker (her ble brukt 250 ml glassflasker). 20 individer av Diacyclops og Bosmina ble pipetert over i flasker og inkubert på 0.1, 1, 2 og 3 m. dyp. Etter 24 t ble dødelighet og evt. annen respons notert.

Dyreplanktonets vertikalvandring ble undersøkt ved at kvantitative prøver ble tatt fra dypene 0.1, 1, 2 og 3 m kl. 09.30, 15.00, 20.00 og 24.00.

Pigmentering hos cladoceren Daphnia longispina og copepoden Heterocope saliens i relasjon til UV absorpsjon i vannet ble undersøkt i fem nærliggende lokaliteter på Finse. Lokalitet 1 er beskrevet ovenfor. Dette var den dypeste av lokalitetene (3 m). De andre var alle grunnere enn 1 m, men med noe varierende innhold av organisk materiale. 12 september -89 ble det tatt vannprøver (for bestemmelse av UV-absorpsjon) og hovtrekk fra de fem lokalitetene. Dyreplanktonet ble frosset ned i påvente av analyse. UV -absorpsjon ble målt ved 253,7 nm i 1 cm kvartskuvette. For pigmentanalyse ble 20 individer av begge arter ble plukket ut under lupe. Samtidig ble graden av skallpigmentering (melanin) visuelt bedømt. Etter frysetørking ble dyrene behandlet i ultralydbad og pigment ekstrahert over 12 timer med 100 % etanol. Absorpsjonen ble scannet over spekteret 220 til 700 nm for begge arter. For Heterocope ble benyttet 1 cm kvartskuvette, for Daphnia 5 cm kuvette (på grunn av lavere pigmentinnhold).

Parallellt ble plukket ut 10 individer av samme størrelse av begge arter fra hver lokalitet for tørrvektsbestemmelse. Dyrene ble overført til pre-veide tinnkapsler, tørket ved romtemperatur i 48 timer og veid. Pigmentinnhold i forhold til tørrvekt ble beregnet etter i hht. Hairston (1978) etter formelen

$$C = \frac{DV * 10^4}{\frac{1\%}{E \text{ l cm}}}$$

der C er konsentrasjon av karotenoid som µg i ekstraktet, D = absorpsjon ved 474 nm og V = volum av ekstraktet i ml. Det ble her

antatt at en ekstinksjonskoeffesient på 2500 var representativ for karotenoider.

2.1. Laboratorieforsøk

I begynnelsen av september ble dyreplankton samlet inn fra fire ulike lokaliteter, to med melaninpigmenterte Daphnier (tilpasset sterk UV-innstråling) og to med ikke-pigmenterte Daphnier (tilpasset svakere UV-eksponering). Fra hver lokalitet ble 10 individer pippetert over i cellekulturflasker og eksponert for ulik intensitet av PAR-lys (lysrør) og ulik intensitet av UV-lys (kvikksølvlampe med maks intensitet ved 322 nm). Ved hver lyskilde ble 5 flasker fra hver lokalitet inkubert i over 1 uke. Daglig ble hver flaske tilsatt 1 ml av en algekultur (Selenastrum capricornutum i stasjonær fase). Dødeligheten ble observert daglig. En parallell inkubering ble foretatt med en kulturklon av Daphnia magna, som etter flere generasjoner på lab var antatt å ha lav UV-toleranse.

5 og 5 flasker fra hver lokalitet ble satt med økende avstand til lyskilden, og lysintensiteten initielt (i forkant av første flaske) samt den suksessivt avtakende lysintensitet ved utgangen av hver flaske ble målt med Photo/Radiometer UDT Mod. 81. Her måles total lysintensitet over intervallet 320 - 700 nm.

4. RESULTATER

4.1. Feltforsøk:

Feltforsøkene ble utført 5. og 6. juli. Begge dager var det klar sol med maksimal innstråling for årstiden. På grunn av store snømengder var det usedvanlig sen isgang. Omkring forsøkslokaliteten lå fortsatt store snøfonner, og mindre partier av vannet var fortsatt isdekt. Mens normalt alle de vanlige arter av dyreplankton er etablert på dette tidspunktet (jfr. Børsheim og Andersen 1987), var det nå bare copepoden Diacyclops bicuspidatus og cladoceren Bosmina longispina som var etablert i større bestander. Enkelte nyklekkede individer av Daphnia longispina ble også påvist.

4.1.1. Innstrålt lys:

Innstrålt lys over døgnet er vist i Fig. 3 . Maksimum solhøyde var kl. 14. Målingene ble foretatt over to dager, men skyfri himmel ga likevel en nesten perfekt kurvetilpasning. Reduksjon av overflatelyst som funksjon av dyp er vist i Fig. 4. Mens lyssvekningen kl. 08 og kl. 18 best kunne beskrives med en eksponentiell kurvetilpasning, var den ved sterkere lys logaritmisk (kl. 12 nesten lineær). Mens lysstyrken var svært forskjellig i de øvre vannlag, var den relative forskjellen over døgnet betydelig mindre nær bunnen. Dette lyssvekningsmønsteret har åpenbar betydning for dyreplanktonets utbredelse, og planteplanktonets primærproduksjon (se senere). Innen de gitte bevilgninger kunne det imidlertid ikke skaffes undervanns måleutstyr for UV, lysmengdene refererer seg derfor til totallys i PAR-regionen.

4.1.2. Primærproduksjon:

Algebiomasse i form av klorofyllkonsentrasjon var henholdsvis 1.15 og 1.23 $\mu\text{g Chl. a/l}$ på 0.5 og 2 m dyp. Alle primærproduksjonsmålinger ble imidlertid utført på vann fra en blandprøve (1 - 3 m dyp).

Primærproduksjonen viste både for glass og plastflasker en klar lysinhibering i øvre vannlag (Fig. 5). På ettermiddagen (kl. 13.45 -17.30) ble den laveste produksjon målt i overflaten, og den høyeste i bunnskiktet. Den samme tendensen ble funnet både i glass og plastflaskene, men mest markert for glassflaskene hvor en 70 %

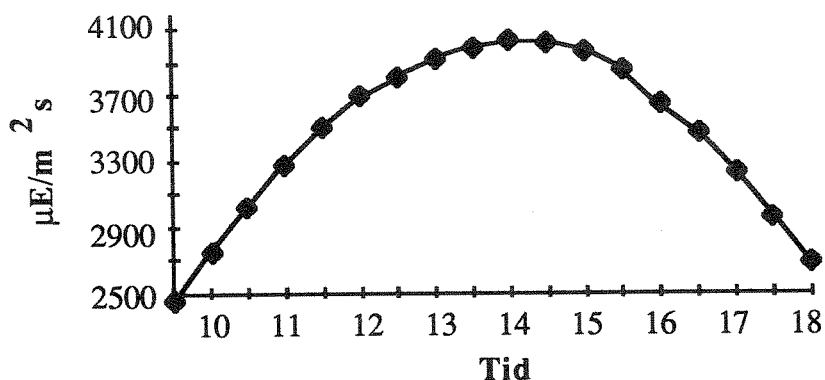


Fig. 3. Innstrålt lys (PAR) over døgnet i undersøkelsesperioden.

reduksjon i primærproduksjon ble funnet fra bunn til overflate (0.142 og 0.043 $\mu\text{g C/l/time}$). Den tilsvarende reduksjon i plastflaskene var 25 % (0.131 og 0.175 $\mu\text{g C/l/time}$). Den generelt noe høyere produksjonen i plastflaskene kan ikke tillegges noen vekt, da disse flasketyperne ikke er direkte sammenliknbare.

Også ved formiddagsinkuberingen (09.00 - 12.30) ble det funnet en lysinhibering i det øvre vannlag, men her var responsen noe forskjellig mellom glass- og plastflasker (Figur 3). Glassflaskene ga også nå en jevnt økende produksjon mot bunnen, med en nær 25 % lavere produksjon i overflate sammenliknet med 3 m (0.138 og 0.181 $\mu\text{g C/l/time}$). Plastflaskene hadde også produksjonsminimum i overflaten (0.125 $\mu\text{g C/l/time}$), men et maksimum på 1 m (0.258 $\mu\text{g C/l/time}$) og igjen et gradvis avtak med dypet.

Integrert over dyp ga formiddagsinkuberingen en produksjon på h.h.v. 0.696 og 0.580 $\text{mg C/m}^2/\text{time}$ i plast og glassflasker. Tilsvarende tall for ettermiddagsinkuberingen var 0.513 og 0.354 $\text{mg C/m}^2/\text{time}$. I begge inkuberingsperioder var det klar sol.

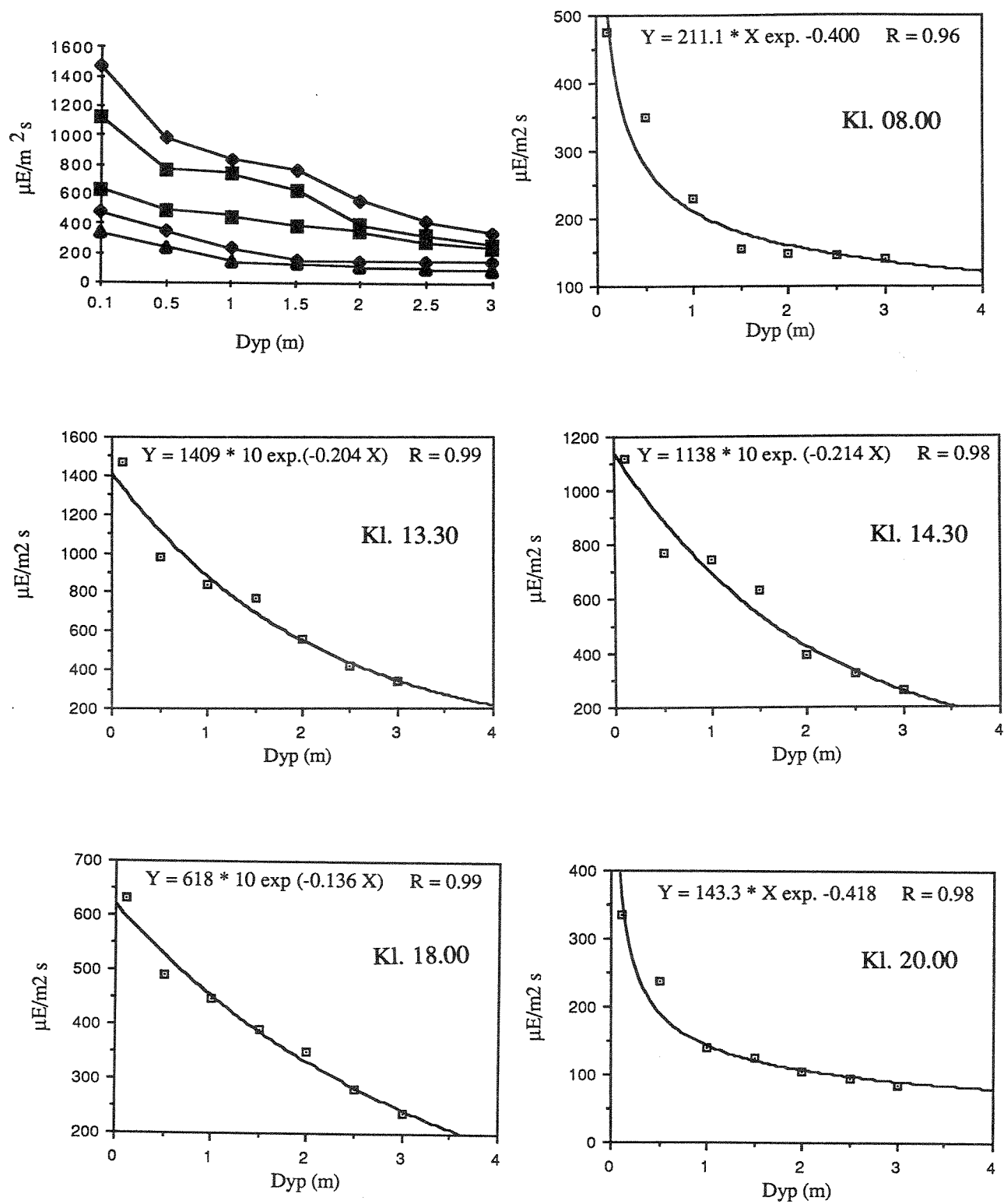


Fig. 4. Lyssvekning med dypet gjennom døgnet.

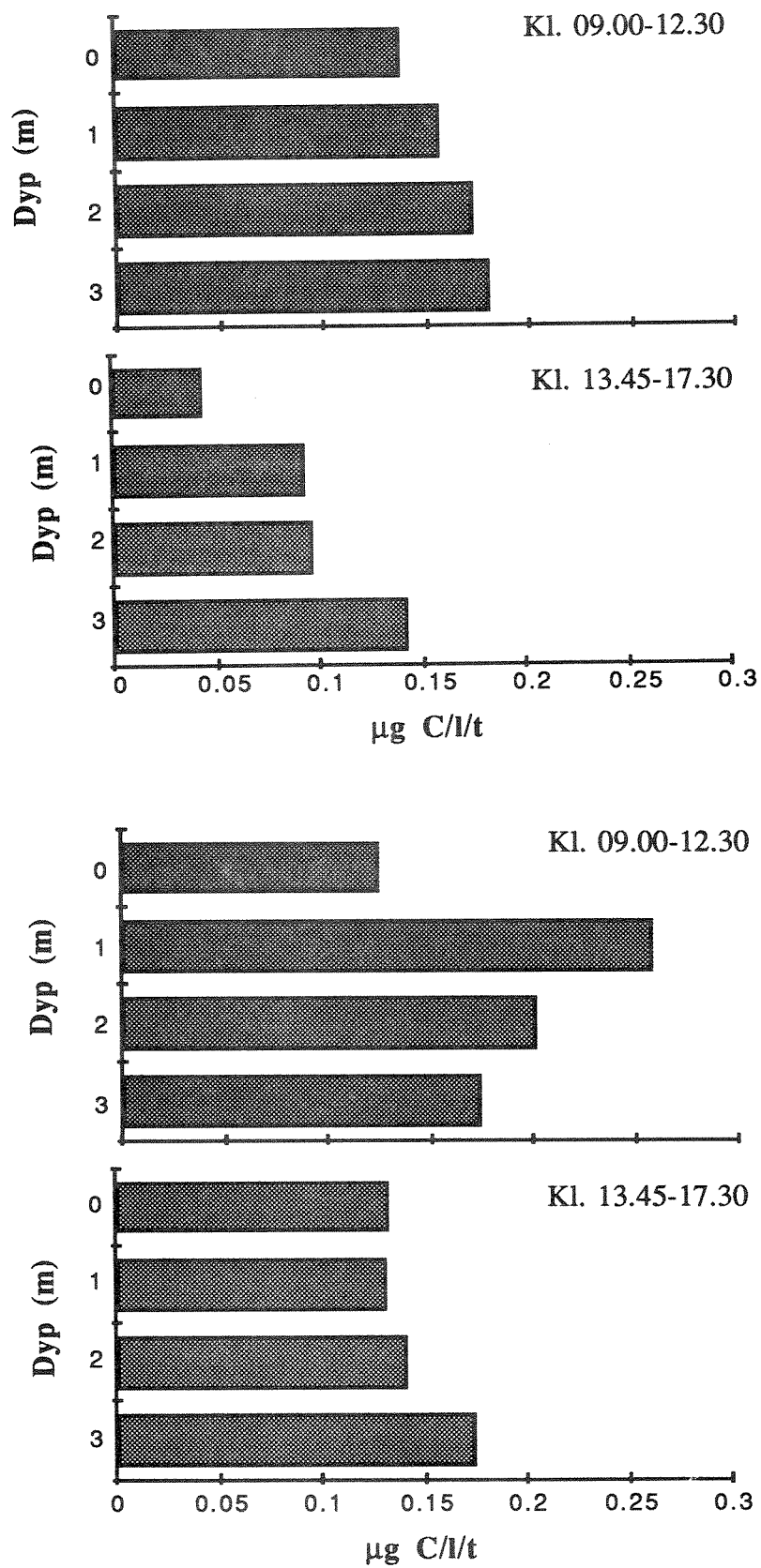


Fig. 5. Primærproduksjon i glass (øverst) og plastflasker ved to inkuberinger.

Produksjonsestimatene stemmer godt overens med tilsvarende målinger foretatt 29. juni 1984 av Børsheim og Andersen (1987). Det ble her funnet en primærproduksjon ved 1 og 3 m dyp på henholdsvis 0.36 og 0.44 $\mu\text{g C/l/time}$ ved inkubering fra 09.45-13.00, og tilsvarende 0.29 og 0.23 $\mu\text{g C/l/time}$. Selve produksjonsnivået må karakteriseres som typisk for ultraoligotrofe lokaliteter.

Fotoinhibering i øvre vannlag er ofte mest karakteristisk ved lave temperaturer, noe som gjør arktiske og alpine lokaliteter spesielt sensitive (Goldman m. fl. 1963 a, b). I døgnstudier av primærproduksjon i slike lokaliteter finner man generelt en nær kobling mellom innstrålt lys og graden av fotoinhibering i overflaten (Berge m. fl. 1988). I klare lokaliteter gjør disse effektene seg gjeldene ned til 2-3 m dyp.

Dataene fra forsøket på Finse gir ikke noe klart holdepunkt for å hevde at UV-stråling gir større grad av fotoinhibering enn PAR-lys. Produksjonsmønsteret i glassflaskene viser klart at en fotoinhibering finner sted også i fravær av UV-lys. Et problem med inkubering i plastflaskene er imidlertid at også disse absorberer en vesentlig del av lys med bølgelengder $< 300 \text{ nm}$, slik at effekten av stråling i UV-B spekteret blir sterkt redusert.

4.1.3. Bakterielt opptak av organisk substrat:

Opptak av isotop i bakterier ga ingen indikasjon på lysinhibering (Fig. 6). Ved alle flasketyper var opptaket høyest ved overflaten og avtok med dypet. Den samme tendens ble funnet for mørkeflaskene, men her med meget små forskjeller. Opptaksforskjellene i mørkeflaskene kan være tilfeldige eller et uttrykk for en svakt avtakende vanntemperatur med dypet, idet en må forvente et temperaturavhengig isotop-opptak.

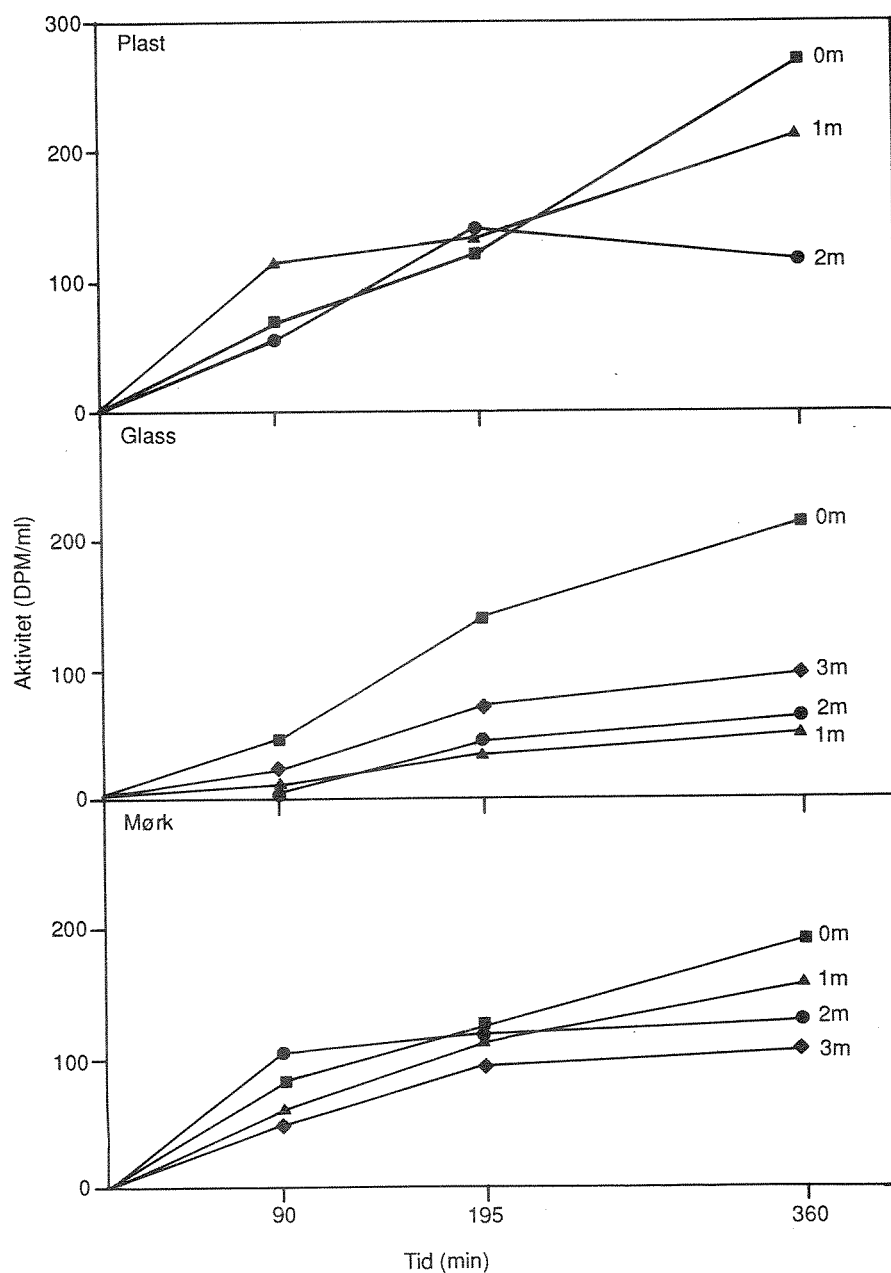


Fig. 6. Opptak av ¹⁴C-merkede aminosyrer (proteinhydrolysat) i bakterier.

For plast- og glassflaskene så lys snarere ut til å være en stimulerende enn en inhiberende faktor for opptak. Generelt ble det funnet noe høyere opptak i plastflaskene enn glassflaskene, men igjen må man være klar over at disse to inkuberingsflaskene ikke er direkte sammenliknbare på grunn av ulikt volum samt ulike lysbrytningsforhold og veggmateriale. Det ble ikke påvist noen generell trend til lyskorrelert opptak i tidsforsøket. Inkuberingen ble foretatt i en periode med avtakende lysintensitet, men dette kunne ikke spores som noe entydig økning eller avtak i opptakskurvene.

Da bakterier generelt er kjent for å være UV-sensitive (se foran), var de like opptakskurvene i plast-, glass- og mørkeflasker samt fravær av lyskorrelert opptak overraskende. I lokaliteter med sterk UV-eksponering kan man forvente en viss seleksjon i retning av UV-tolerante arter/stammer av bakterier, men en så markert UV-toleranse virker lite sannsynlig. Produksjonsestimater foretatt av Børsheim og Andersen (1987) viste en markert lavere bakterieproduksjon på 1 m dyp i forhold til 3 m (44 og 20 % reduksjon ved to målinger).

4.1.4. Flaskeinkubering av dyreplankton.

Det ble ikke funnet økt dødelighet i glassflaskene i forhold til mørkeflasker. I begge flasker var det nær 100 % overlevelse på alle dyp. I plastflaskene ble det observert en noe større andel døde copepoder i overflaten, men selv her var overlevelsen over 80 %. Copepodene i plastflasken i overflaten viste likevel en oppførselsmessig respons i forhold til øvrige flasker. En stor andel av planktonet viste avvik fra normal svømmeadferd ved gjentatt "looping", noe som klart indikerer en stressituasjon. For cladoceren Bosmina ble ikke observert noen effekter.

Siebeck (1978) observerte total dødelighet av de upigmenterte cladocerene Daphnia galeata og D. longispina allerede etter 6 timer ved eksponering for direkte sollys, og etter 8 timer økende dødelighet også hos den pigmenterte D. pulex. Ved samme eksponering, men nå under glasslokk, ble dødeligheten sterkt redusert. Ringelberg m. fl. (1984) fant klare effekter etter 48 timers eksponering av copepoder, mens Hairston (1978) fant ca. 20 % dødelighet etter et døgn, og 50 % etter to døgn hos en upigmentert copepode, men klare effekter (> 25 % dødelighet) først etter 4 dager eksponering av en pigmentert morf. Også forsøkene med marine copepoder indikerer at en eksponering på minimum 4 dager kreves for å få noen klar respons (Damkaer m. fl. 1980). Det er mulig at det generelt trengs lengre responstid hos copepoder enn hos cladocerer. Den eksponeringstid som ble benyttet i

dette forsøket synes for kort til å få markert dødelighet både hos Diacyclops og Bosmina. Det bør også bemerkes at begge arter var sterkt pigmenterte.

4.1.5. Dyreplanktonets vertikalvandring.

De to artene som forekom i noen særlig tetthet, Bosmina longispina og Diacyclops bicuspidatus viste begge en betydelig døgnvandring, og et nesten identisk vandringsmønster (Fig. 7 og 8). Kl. 09.30 var dyreplanktonet på vei nedover, med praktisk talt hele populasjonen rundt 1.5 m dyp. Kl. 13 sto hovedtyngden av populasjonene nær bunnen, mest markert for Diacyclops, hvor nesten hele populasjonen sto nede ved bunnen. Kl. 20 var begge populasjoner på vei opp, og ved midnatt sto begge populasjoner helt i overflaten. De få individer av Daphnia som ble funnet hadde samme migrasjonsmønster.

Det ble ikke funnet noen systematisk variasjon i dybdeutbredelse mellom juvenile (ungstadier) og adulte (voksne). Det ble observert bare få eggbærende copepoder. Disse ble bare unntaksvis registrert over 2 m dyp, og sto generelt dypere enn gjennomsnittet.

Det finnes flere hypoteser for å forklare vertikalmigrasjon hos dyreplankton (som er et svært utbredt fenomen). Den vanligste hypotese er at migrasjon til dypere skikt om dagen er en respons for å unngå predasjon fra planktonspisende fisk. De fleste fisk er visuelle predatorer, og har problemer med å lokalisere byttedyr i dyplag med lav lysintensitet (Zaret & Suffern 1976). Fravær av fisk (og andre predatorer) i denne lokaliteten utelukker denne hypotesen i dette tilfellet. En annen hypotese er at dyrene oppnår metabolsk gevinst ved å oppholde seg i kalde dyplag om dagen (reduisert respirasjon) og beite i varmere overflatelag om natta (McLaren 1963). Med de svært lave temperaturer, og de marginale temperaturforskjeller som ble observert her, står ikke dette som noen sannsynlig forklaring. Hairston (1980) nevner unnvikelse fra intens overflatestråling som en tredje mulighet. Med de små fysisk/kjemiske gradientene som kunne påvises i den undersøkte lokaliteten står denne siste hypotesen som den klart mest sannsynlige. Aggregering i overflaten om natten kan være en tilpasning for å utnytte den noe høyere temperatur som ble påvist her for å øke veksthastigheten.

Som vist i Fig. 9, synes en totalt innstrålt lysmengde (PAR-lys) på ca. $400 \mu\text{E}/\text{m}^2 \text{ s}$ å representere en slags grenseverdi for begge arter. Det er imidlertid ikke nødvendigvis summen av bølgelengder som er avgjørende faktor. Zooplankton reagerer ulikt på ulike bølgelengder også innen den synlige delen av spekteret. Moen og Langeland (1989)

fant at dybdeutbredelsen (vandringmønsteret) hos Mysis relicta var best korrelert til bølgelengder i den grønne (480-590 nm) og røde (600-700 nm) delen av spekteret, men ikke korrelert til blått lys (400-510 nm). Det kan imidlertid godt tenkes at en styrende faktor, selv ned til 3 m dyp, er UV-lysets intensitet. Manglende måleutstyr gjorde det imidlertid umulig å skille effekten av UV-lys og PAR-lys.

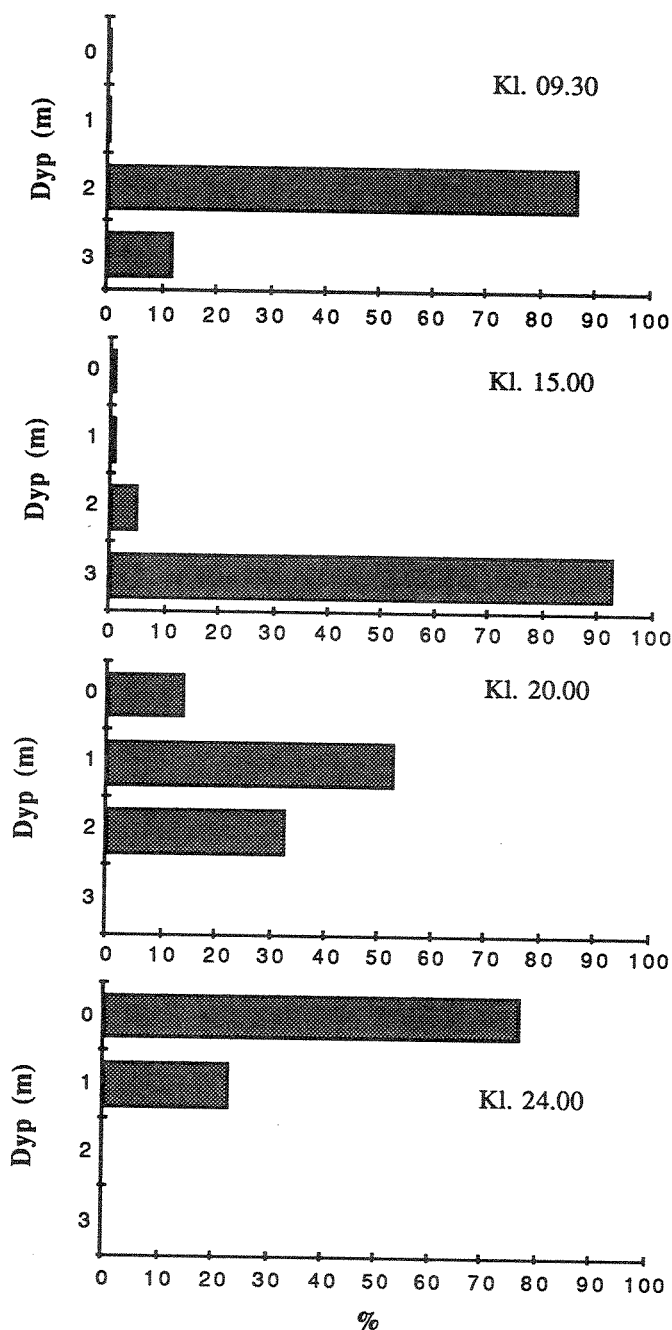


Fig. 7. Vertikal utbredelse av Diacyclops bicuspidatus gjennom døgnet.

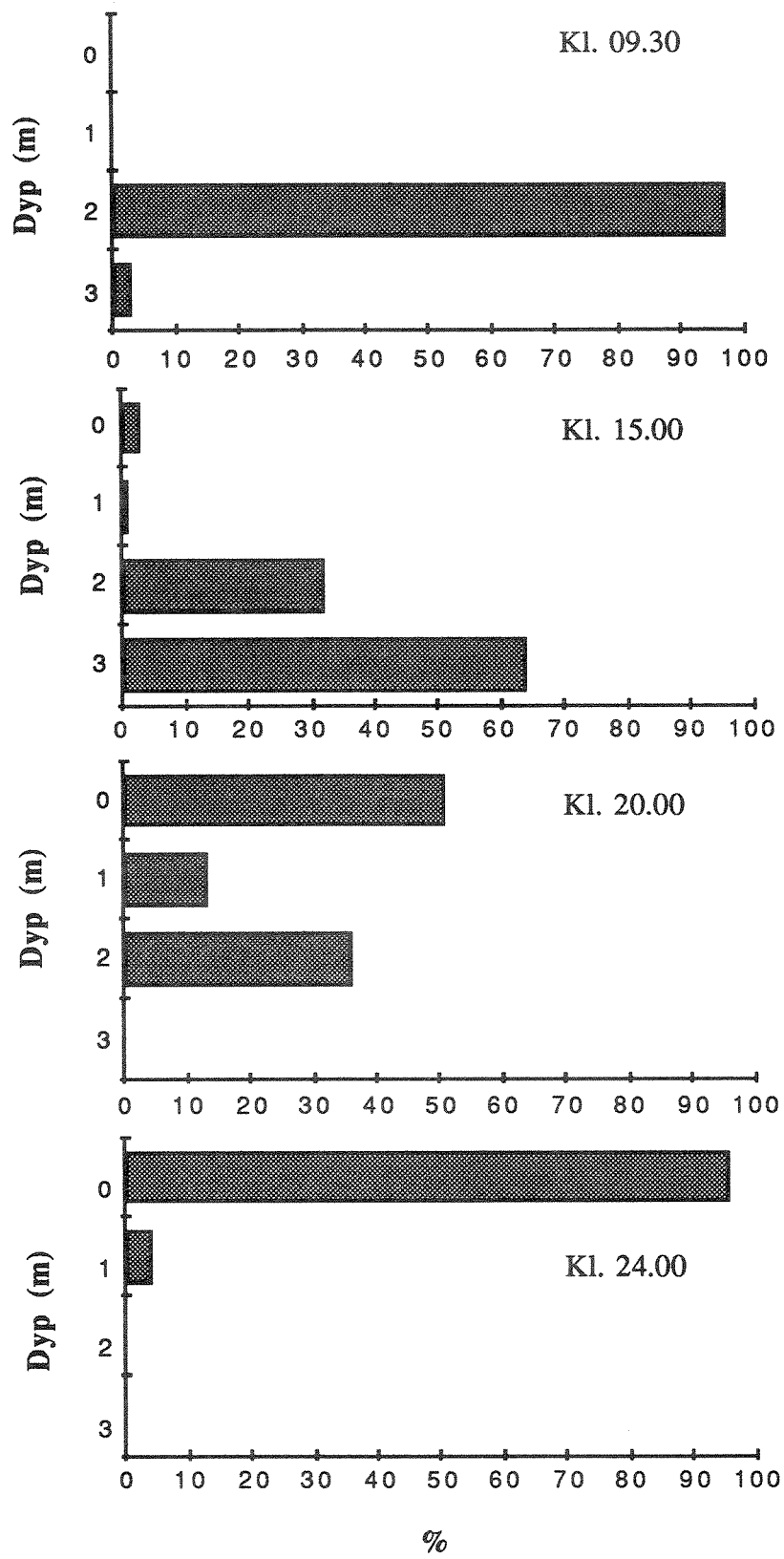


Fig. 8. Vertikal utbredelse av Bosmina longispina gjennom døgnet.

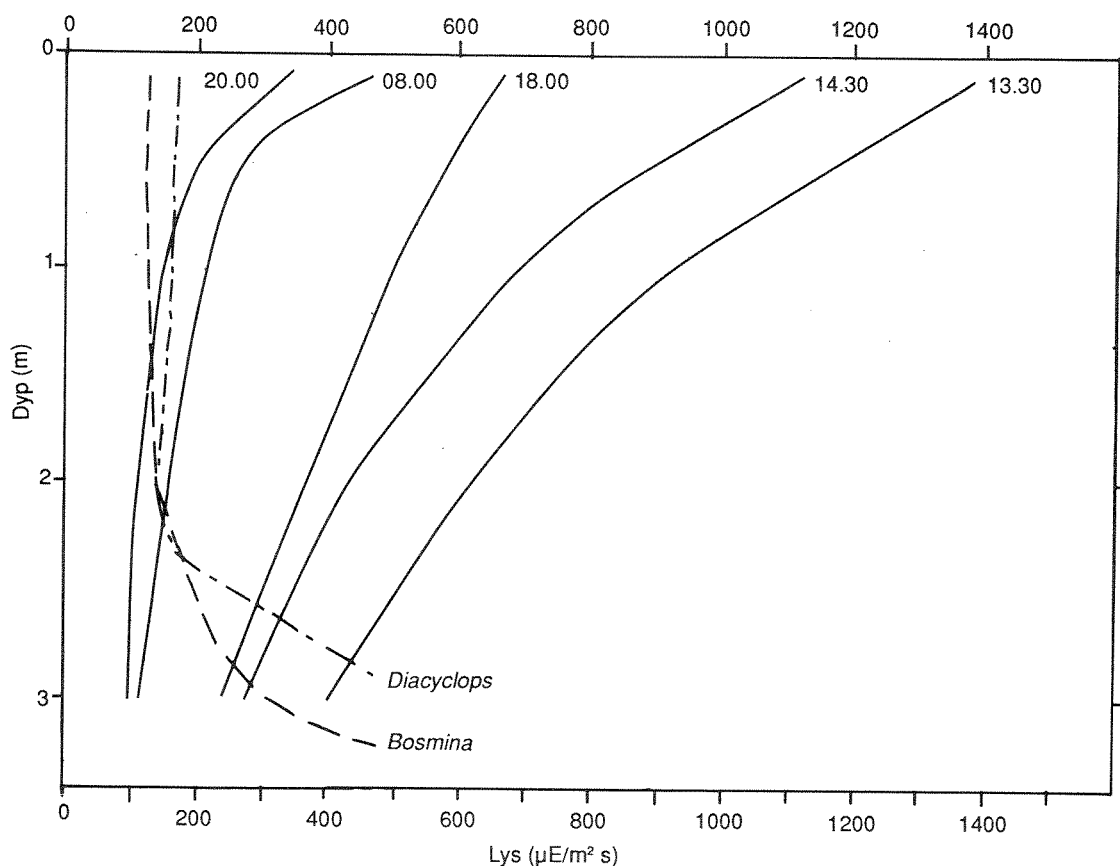


Fig. 9. Utbredelse av Diacyclops og Bosmina i forhold til lysmengde.

4.2. Pigmentanalyser.

Da melanin er uløselig i organiske løsningsmidler ble ikke skallmelanisering forsøkt kvantifisert. Det ble bare registrert hvorvidt dyrene hadde sterk, svak eller manglende melaninpigmentering. Det var et klart samsvar mellom vannets egenabsorbans av UV, og melaninpigmentering (Tabell 2). I lokalitet 1, hvor også felteksperimentene ble utført, syntes også Bosmina å ha melaninpigmentering. For Daphnia ble det også funnet en sammenheng mellom melanin- og karotenoidpigmentering, idet klonen med sterk melaninpigmentering også hadde markert lavere karotenoidinnhold. Det ble imidlertid ikke funnet noen klar sammenheng mellom UV-absorbans i vannet og karotenoidinnhold hos Daphnia. Dette indikerer at melanin er den primære UV-beskyttelse, og at karotenoidene er en mer generell beskyttelse mot PAR-lys. Krinsky (1971) fant at bakterielle karotenoider ikke beskyttet mot UV-lys.

Heterocope hadde generelt et nesten 10 ganger høyere innhold av karotenoider enn Daphnia (i snitt 7.86 mot 0.86 µg/mg, se tabell 2). Verdien for copepoden samsvarer godt med verdien på 7.49 µg/mg som Hairston (1978) fant for den calanoide copepoden Diaptomus kenai. Heller ikke for Heterocope ble det funnet noe entydig samsvar mellom UV-absorbans og karotenoidnivå.

Absorpsjonsspektra for de to artene var noe forskjellig (Fig..., Tab. 3). Mens Daphnia hadde absorpsjonsmaksimum nær 474 nm, hadde Heterocope et maksimum nær 478 nm. Dette, sammen med de noe forskjellige absorbans i UV-regionen indikerer at det her kan dreie seg om to ulike karotenoider. Absorpsjonstoppen for Daphnia tilsvarer den Hairston (1978) fant for Diaptomus kenai. For begge de undersøkte arter ble det funnet en "skulder" ved ca. 260 nm (Fig. 10). Forholdstallet mellom høyden på absorpsjonsmaksimum og skulderen var forskjellig i de to artene. Det er også verd å merke seg at spekteret hos den sterkt pigmenterte Daphnia-klonen i lokalitet 1 avviker noe fra de øvrige. Man må imidlertid være klar over at disse absorpsjonsnivåene refererer seg til ekstraherte pigmenter. Man vet lite om absorpsjonsspektra for proteinbundne pigmenter.

Tabell 2. Vannets egenabsorpsjon av UV (253,7 nm, 1 cm kuvette), samt relativ melanin og karotenoidpigmentering av Daphnia og Heterocope i de samme lokaliteter.

Lok.	UV-abs. i vann	Art	Abs. maks (nm)	Absorbans (A)	260nm/ topph.	Carot. µg/mg	Melanin
1	0.035	<u>Daphnia</u>	473.9	0.040	2.94	0.33	Mye
2	0.059	<u>Daphnia</u>	477.0	0.100	0.38	1.16	Litt
		<u>Heteroc.</u>	478.7	0.733	5.6	9.48	-
3	0.091	<u>Daphnia</u>	474.4	0.107	0.56	0.66	-
		<u>Heteroc.</u>	477.8	0.653	4.4	6.48	-
4	0.177	<u>Daphnia</u>	472.3	0.128	0.59	1.32	-
		<u>Heteroc.</u>	477.9	0.731	4.3	8.86	-
5	0.102	<u>Daphnia</u>	473.6	0.109	0.55	0.82	-
		<u>Heteroc.</u>	477.9	0.555	4.6	6.61	-

Tabell 3. Gjennomsnittlig absorpsjonsmaksimum (nm) og innhold av karotenoider ($\mu\text{g}/\text{mg}$) med standard avvik for Daphnia og Heterocope.

	Absorpsjonsmaksimum (nm)	Innhold av karotenoider
Daphnia	474.2 (1.7)	0.86 (0.39)
Heterocope	478.1 (0.4)	7.86 (1.54)

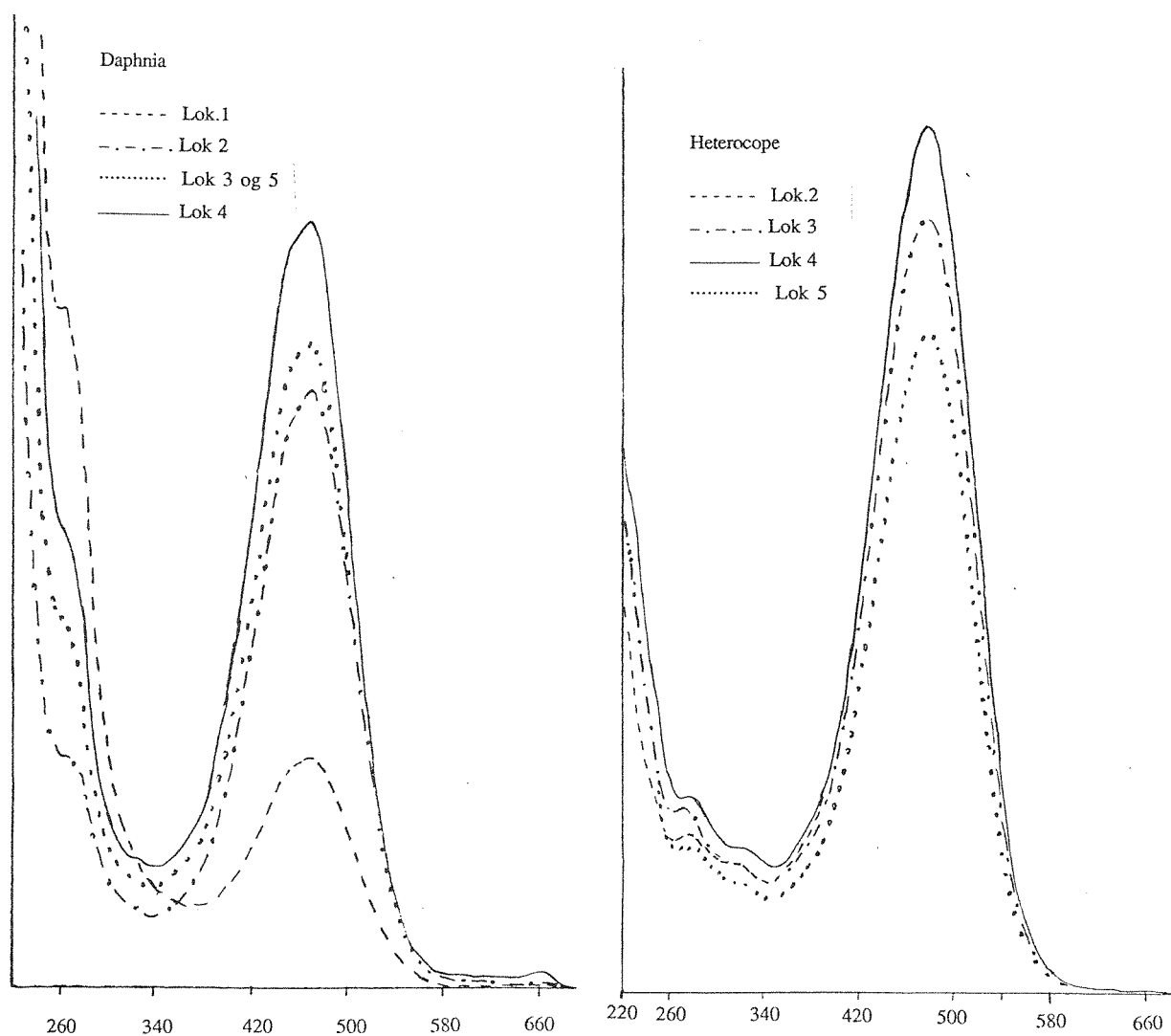


Fig. 10 Absorpsjonsspektra for Daphnia og Heterocope fra de ulike lokalitetene. Det er her ikke korrigert for ulik biomasse av dyr.

4.3. Laboratorieeksperimenter.

Dyrene i hver av de 5 plastflaskene fra hver lokalitet ble utsatt for suksessivt avtakende lys, $1.87 \cdot 10^5 - 0.67 \cdot 10^5$ Lux ($5.65 \cdot 10^3 - 1.52 \cdot 10^3 \mu\text{W}$) i flaskene eksponert for PAR-lys og $8.92 \cdot 10^3 - 1.11 \cdot 10^3$ Lux ($254 - 80 \mu\text{W}$) i flaskene eksponert for UV-lys. Dyrene som ble transportert fra Finse var imidlertid så sterkt svekket (pga. transport og temperaturendringer) allerede ved forsøkets begynnelse at den høye dødeligheten som ble observert i alle flasker, uavhengig av lyseksponering, må tolkes som en stressreaksjon. Det ble heller ikke funnet noen variasjon i dødelighet mellom pigmenterte og upigmenterte kloner av Daphnia.

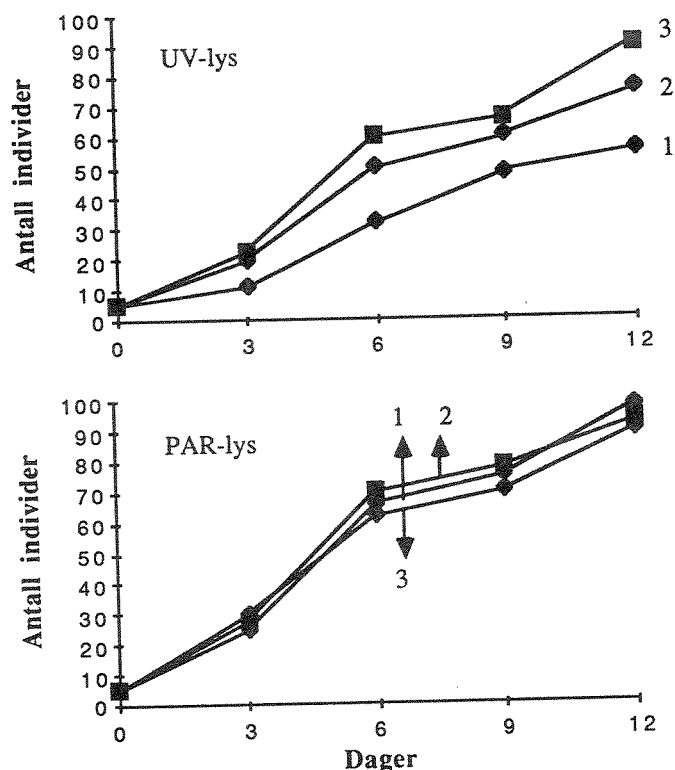


Fig. 11. Antall individer av Daphnia magna ved ulik eksponering for UV-lys og PAR-lys som funksjon av tid. Utgangspunkt: 5 adulte i hver flaske. UV-lys, flaske 1: $254 \mu\text{W}$, 2: $168 \mu\text{W}$, 3: $80 \mu\text{W}$. PAR-lys, flaske 1: $5.65 \cdot 10^3 \mu\text{W}$, 2: $3.6 \cdot 10^3 \mu\text{W}$, 3: $1.52 \cdot 10^3 \mu\text{W}$.

Kulturklonen av Daphnia magna viste også generelt liten respons på lyseksponering. Eksponering av PAR-lys ga ingen redusert overlevelse eller reproduksjon selv ved høyeste lysintensitet. I flaskene eksponert for UV-lys ble det ikke observert noen økt dødelighet av adulte, men reproduksjonsraten var markert lavere i de flaskene som

var eksponert for høyest UV-intensitet (Fig. 10). Den manglende effekten på eksponering for PAR-lys var ikke uventet, da dyrene er kultivert under denne lyskilden i mange generasjoner. Den lave respons på UV-lys indikerer at for lav intensitet ble benyttet, men den benyttede lyskilde avgir også lys vesentlig i overkant av UV-B området, samtidig som man har en betydelig absorpsjon av bølgelengder < 300 nm i plastflaskene.

5. GENERELL DISKUSJON

Undersøkelsen viser en generelt negativ effekt av totalt innstrålt lys på plante-og dyreplankton. Dersom den observerte mangelen på lys-inhibering av bakterieplanktonet er reell, er dette et interessant fenomen som bør studeres nærmere. For dyreplanktonet gir forsøkene bare indikasjoner på at UV-lys er den biologisk mest virksomme del av spekteret. Både under felt og laboratoriestudiet ble en differensiering av respons og effekter av ulike bølgelengder umuliggjort på grunn av manglende undervanns måleutstyr samt monokromatisk lyskilde ned i UV-spekteret. Tidligere undersøkelser tyder på at det biologisk aktive (skadelige) område er smalspektret, men det eksisterer få angitte grenseverdier for ulike organismegrupper. Det er også fortsatt uklart om det kun er stråling innen UV-B spekteret som er skadelig. Det finnes flere undersøkelser som peker hen mot en betydelig biologisk effekt av lengre bølgelengder på overgangen UV - blått lys. Dette er faktorer som er viktig å avklare i seg selv, men betydningen av økt kunnskap på dette område understrekes ved at atmosfæriske endringer vil ha selektive effekter på ulike deler av lysspekteret. En utdyping og avklaring av disse problemene kan ikke skje uten en betydelig innsats på utstyrssiden.

Det er hevet over tvil at UV-lys en en viktig modifierende, og i de fleste tilfelle begrensende, faktor for planktonisk produksjon på flere nivå. Selv relativt beskjedne økninger i UV-innstråling vil gi en målbar reduksjon av primærproduksjon i øvre vannlag både i ferskvann og marint miljø, med konsekvenser oppover i næringskjedene. Omfanget av effektene vil i stor grad henge sammen med de ulike lokaliteters evne til å absorbere UV-lys. En framstilling av primær-, sekundær og tertiæreffekter av UV-stråling er skissert i Fig. 11. For bakterieplankton i øvre vannlag vil man måtte forvente redusert biomasse og produksjon. Bakteriene har stor betydning for remineralisering (frigivelse) av bundne elementer og næringsalter, men de er også næringskonkurrenter til algene ved at de tar opp løste mineraler. Nettoeffekten er ikke klart forutsigbar, men man må forvente en endret kvalitativ og kvantitativ næringssaltomsetning. Bakteriene utgjør også næringspartikler for dyreplankton, og kan ha en indirekte effekt via næringskjedene. Planteplanktonets primærproduksjon reduseres av UV-lys. I ferskvann vil flagellerte grupper av planktonalger i noen grad kunne oppsøke dypere vannskikt. I marint miljø vil sterke vertikale strømmer også bidra til at også alger med egenbevegelse i perioder bringes opp i de øvre vannlag. Dyreplankton blir i betydelig grad direkte påvirket av UV-lys, men den indirekte effekt via redusert primærproduksjon kan være en vel så viktig effekt. I tillegg vil man kunne forvente en betydelig seleksjon

og favorisering av grupper/arter med vertikalmigrasjon og pigmentering. Dersom direkte effekter av UV-lys gir redusert biomasse av dyreplankton, vil "feed-back" mekanismer på algene i form av redusert beiting kunne bli betydelig. Effekter på høyere trofiske nivå som fisk vil også ventes som en kombinasjon av direkte strålingsskader (primært på rogn og yngel) og indirekte effekter via næringskjedene.

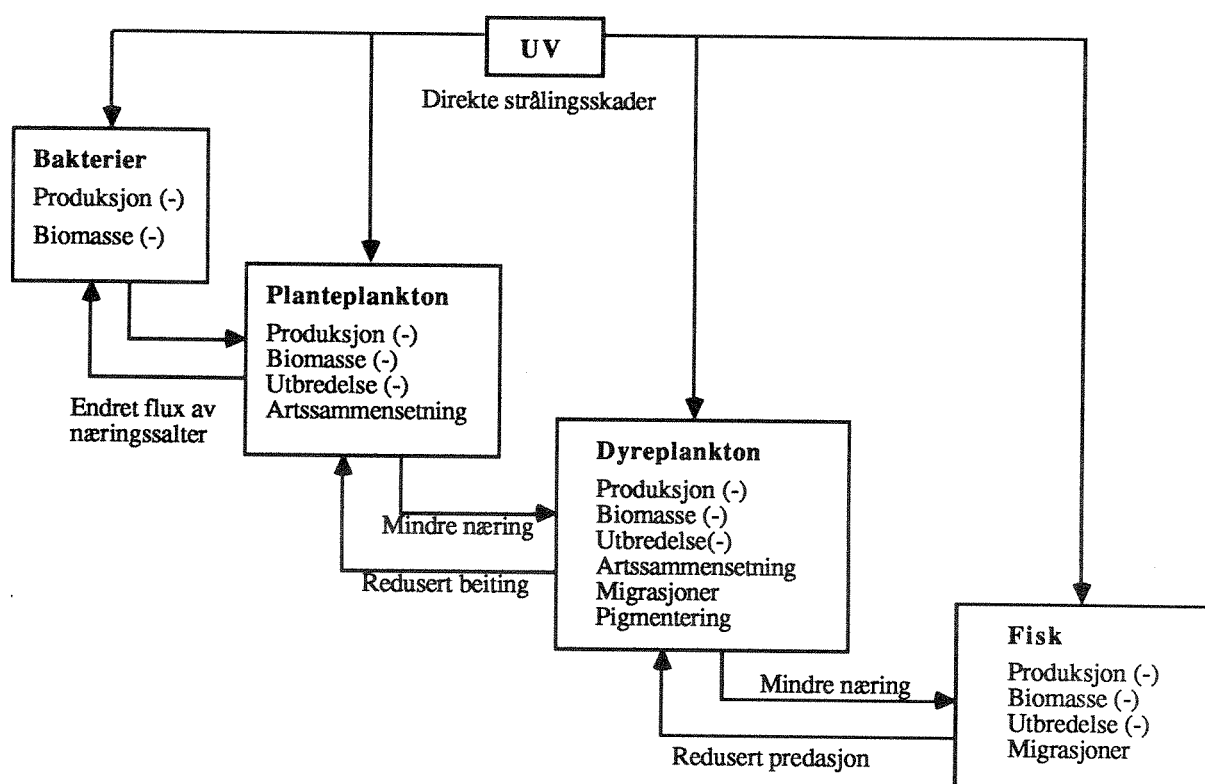


Fig. 12. Skjematisk fremstilling av primære og sekundære effekter på planktoniske organismer ved økt UV-stråling.

LITTERATUR

Beaton, M.J. & Hebert, P.D. 1988. Geographical parthenogenesis and polyploidy in Daphnia pulex. Am. Nat. 132: 837-845.

Berge, D. 1988. Planktonisk primærproduksjon i en arktisk innsjø 71,2 °N. Produksjonens døgnfordeling under midnattsol. NIVA-rapport 2113.

Brehm, V. 1938. Die Rotfärbung von Hochgebirgsorganismen. Biol. Rev. 13: 307-318.

Børsheim, K.Y. & Andersen, S. 1987. Grazing and food size selection by crustacean zooplankton compared to production of bacteria and phytoplankton in a shallow Norwegian mountain lake. J. Plankton Res. 9: 367-379.

Chapman, J. & Hardy, J.T. 1988. Effects of middle ultraviolet radiation on marine fishes. Final Report Oregon State Univ. US EPA Coop. Agrmt. CR-812688-02-0.

Damkaer, D.M. & Dey, D. B. 1982. Short-term responses in some planktonic crustacea exposed to enhanced UV-B radiation. S. 417-429 i Calkins, J.: The role of solar ultraviolet radiation in marine ecosystems. Plenum Press.

Damkaer, D.M. & Dey, D. B. 1983. UV damage and photoreactivation potentials of larval shrimp, Pandalus platyceros, and adult euphausiids, Thysanoessa raschii. Oecologia (Berlin) 60: 169-175.

Damkaer, D.M., Dey, D.B., Heron, G.A. & Prentice, E.F. 1980. Effects of UV-B Radiation on near-surface zooplankton in Puget Sound. Oecologia (Berlin) 44: 149-158.

Dey, D.B., Damkaer, D.M. & Heron, G.A. 1988. UV-B dose/dose-rate responses of seasonally abundant copepods of Puget Sound. Oecologia (Berlin) 76: 321-329.

Eisenstark, A. 1982. Sensitivity to UV-B irradiance as related to bacterial life cycles. S. 389-391 i Calkins, J.: The role of solar ultraviolet radiation in marine ecosystems. Plenum Press.

Emery, C.J. 1984. The ecological impact of near ultraviolet radiation in Daphnia pulex. Master's thesis. University of Windsor, Windsor,

Ontario.

Farman, J.C., Gardiner, B.G. & Shanklin, J.D. 1985. Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal ClOx/NOx interactions. *Nature* 315: 207-210.

Friedberg, E.C. 1985. DNA-repair. Freeman.

Faafeng, B., Berge, D. & Tjomsland, T. 1982. Planteplanktonets primærproduksjon III: Beregning av primærproduksjon ved in-situ metoden NIVA-rapport OF-80615.

Goldman, C.R., Mason, D.T. & Wood, B.J.B. 1963. Light injury and inhibition in Antarctic freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 8: 313-322.

Goldman, C.R. & Wetzel, R.G. 1963. A study of the primary productivity of Clear lake, Lake County, California. *Ecology* 44: 283-294.

Green, J. 1957. Carotenoids in Daphnia. *Proc. Royal Soc. London Ser. B.* 147: 392-402.

Hader, D.P. & Hader, M.A. 1988. Inhibition of motility and phototaxis in the green flagellate, Euglena gracilis, by UV-B radiation. *Arch. Microbiol.* 150: 20-25.

Hairston, N.G. Jr. 1976. Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod Diaptomus nevadensis. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.A.A.* 73: 971-974

Hairston, N.G. Jr. 1978. Carotenoid photoprotection in Diaptomus kenai *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2541-2545.

Hairston, N.G. Jr. 1980. The vertical distribution of diaptomic copepods in relation to body pigmentation. S. 98-110 i W.C. Kerfoot (Ed.): *Evolution and ecology in zooplankton communities*. Univ. Press of New England, Hanover.

Halvorsen, G. & Gullestad, N. 1976. Freshwater crustacea in some areas of Svalbard. *Arch. Hydrobiol.* 78: 383-395.

Hebert, D.N. & McWalter, D.B. 1983. Cuticular pigmentation in arctic Daphnia: adaptive diversification of asexual lineages? *Am. Nat.* 122: 286-291.

Hessen, D.O., Andersen, T. & Lyche, A. 1989. Differential grazing and

resource utilization of zooplankton in a humic lake. Arch. Hydrobiol. 114: 321-347.

Hunter, J.R., Taylor, J.H. & Moser, H.G. 1979. Effect of ultraviolet radiation on eggs and larvae of the northern anchovy, Engraulis mordax, and the Pacific mackerel Scomber japonicus during the embryonic stage. Photochem. Photobiol. 29: 325-338.

Jones, L.W. & Kok, B. 1966. Photoinhibition of chloroplast reactions. Plant Physiol. 41: 1037-1043.

Karansas, J.K., Van Dyke, H. & Worrest, R.C. 1979. Midultraviolet (UV-B) sensitivity of Acartia clausii Giesprecht (Copepoda). Limnol. Oceanogr. 24: 1104-1116.

Karansas, J.J., Worrest, R.C. & Van Dyke H. 1981. Impact of UV-B radiation on the fecundity of the copepod Acartia clausii. Marine Biology 65: 125-133.

Kirk, J.T.O. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge Press.

Krinsky, N.I. 1971. S 669-689 I Isler, O. (Ed.): Carotenoids. Birkhauser, Basel.

Liaaen-Jensen, S. 1979. Carotenoids - a chemosystematic approach. Pure Appl. Chem. 51: 661-975.

Luecke, C. & O'Brien, W.J. 1983. Photoprotective pigments in a pond morph of Daphnia middendorffiana. Arctic 36: 365-368.

McLaren, I.A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and its adaptive value of vertical migration. J. Fish. res. Bd. Can. 20: 685 - 727.

Moen, V. & Langeland, A. 1989. Diurnal vertical and seasonal horizontal distribution patterns of Mysis relicta in a large Norwegian lake. J. Plankt. Res. 11: 729-745.

Penkett, S.A. 1989. Ultraviolet levels down not up. Nature 341: 283-284.

Ringelberg, J. 1980. Aspects of red pigmentation in zooplankton, especially copepods. S. 91-97 i W.C. Kerfoot (Ed.): Evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. Press of New England,

Hanover.

Ringelberg, J. & Hallegraeff, G.M. 1976. Evidence for a diurnal variation in carotenoid content of *Acanthodiaptomus denticornis* (Crustacea, Copepoda) in Lac Pavin (Auvergne, France). *Hydrobiologia* 51: 113-118.

Ringelberg, J., Keyser, A.L. & Flik, B.J.G. 1984. The mortality of ultraviolet radiation in a translucent and in a red morph of *Acanthodiaptomus denticornis* (Crustacea, Copepoda) and its possible ecological relevance. *Hydrobiologia* 112: 217-222.

Siebeck, O. 1978. Ultraviolet tolerance of planktonic crustaceans. *Verh. Internat. Ver. Limnol.* 20: 2469-2473.

Smith, R.C. 1989. Ozone, middle ultraviolet radiation and the aquatic environment. *Photochem. Photophysiol.* 50: 459-468.

Smith, R.C. & Baker, K.S. 1981. Optical properties of the clearest natural waters (200-800 nm). *Appl. Opt.* 20: 177-184.

Smith, R.C., Baker, K.S., Holm-Hansen, O. & Olson, R. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural waters. *Photochem. Photobiol.* 31: 585-592.

Solomon, S., Mount, G.H., Sanders, R.W., Jakoubek, R.O. & Schmeltekopf, A.L. 1988. Observations of the nighttime abundance of OC10 in the winter stratosphere above Thule, Greenland. *Science* 242: 550-555.

Urbach, F. 1989. Potential effects of altered solar ultraviolet radiation on human skin cancer. *Photochem. Photobiol.* 50: 507-513.

Watson, R. 1988. Ozone Trends Panel. Executive Summary. NASA; Washington D.C. 20546.

Wetzel, R.G. 1975. *Limnology*. Saunders 743 p.

Wolf, H.G. & Hobæk, A. 1986. Ecological genetics of Norwegian *Daphnia*. I. Genetic differences between pigmented and unpigmented alpine pond populations. *Hereditas* 104: 193-198.

Worrest, R.C. 1982. Review of literature concerning the impact of UV-B radiation upon marine organisms. S. 429-457 i Calkins, J. *The role of solar ultraviolet radiation in marine ecosystems*. Plenum Press.

Zaret, T.M. & Suffern, J.S. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* 21: 804-813.

LEGEND TO FIGURES

Fig. 1. Absorption of different wavelenghts in distilled water (After Wetzel 1975).

Fig. 2. Absorption spectrum for 1 mm polystyrene, corresponding to the wall of the plastic flasks (NUNC culture bottles, data from NUNC inc.)

Fig. 3. Surface irradiance (PAR) during the experimental period.

Fig. 4. Decrease of PAR-light with depth during the experimental period.

Fig. 5. Primary production with depth in glass- and polystyrene bottles during two periods of incubation.

Fig. 6. Incorporation of ^{14}C -labelled aminoacids (proteinhydrolysate) with depth in planktonic bacteria in polystyrene (upper), glass and dark bottles.

Fig. 7. Diurnal migration of Diacyclops bicuspidatus.

Fig. 8. Diurnal migration of Bosmina longispina.

Fig. 9. Depth distribution of Diacyclops and Bosmina as related to light.

Fig. 10. Absorption spectra for carotenoids extracted from Daphnia and Heterocope from localities with different UV-absorbance.

Fig. 11. Population increase of Daphnia magna in polystyrene bottles exposed to various intensities of UV- (upper) and PAR-light. 1,2 and 3 represents decreasing light intensity.

Fig. 12. Schematic illustration of primary and secondary effects of increased UV-irradiance on various planktonic organisms.