

Differences of the phyto- and zooplakton population in water samples taken from two different depths in the Gullmarsfjord

Anke Vollertsen; Anke.Vollertsen@t-online.de
Laura Zeugner; laura.e.zeugner@web.de
.de

Abstract

This field study examines the differences in phyto- and zooplankton in different depths in the water body of the Gullmarfjord. The Fjord is located at the west coast of Sweden and is fed by the waters of the Skagerrak, the Kattegat and the Baltic Sea. These waters create three layers of defined and different salinity (Vergara-Soto et al., 2010). This work focuses on the different types of plankton in the neritic layer and the first layer beneath the discontinuity layer and endeavours to count the amount of species and individuals in a sample volume of 10 l each. Many different species could be found, identified and photographed. It emerged that the amount of plankton in the surface water was considerably higher than beneath the halocline, but not of huge difference concerning the species found. The only species that could be found exclusively in the deep layer were larvae of *Terebratulina retusa*. Due to the common plankton blooms in autumn it was neither surprising to find high amounts of phytoplankton, such as *Asterionellopsis glacialis* or *Chaetocerus decipiens* and *Coscinodiscus* sp. nor to find accordingly high amounts of first consumers, such as copepods and other crustaceans. An unexpectedly high amount of plastic fibres was found in the deep layer, which was presumably led into the fjord from the Baltic Sea and could pose a threat to invertebrates.

Einleitung

Seit mehr als 100 Jahren wird im Gullmarfjord und den angrenzenden Gewässern in Schweden meeresbiologisch geforscht und schon vor fast 30 Jahren starteten Forschungsprogramme, die sich mit der Bestimmung der primären Phytoplanktonproduktion befassten (Lindahl et al., 2009). In den Studien wurde ermittelt, dass es insbesondere im Frühjahr und im Herbst zu Planktonblüten kommt und es in den Sommermonaten einen nicht unerheblichen Eintrag von Nährstoffen geben muss. Es wurde vorgeschlagen, dass es eine Verbindung zwischen den nordatlantischen Oszillationen, also den Schwankungen der Druckverhältnisse, dem Zustrom von Nährstoffen aus dem Skagerrak, Kattegat, und der Ostsee, dem Wind und der Primärproduktion im Gullmarfjord gibt, die aber auch klimatischen Einflüssen unterliegt. Wie in Abbildung 1 zu sehen ist, liegt der Gullmarfjord an der schwedischen Westküste des Skagerraks, etwa 100 km nördlich von Göteborg. Durch die Schwelle zum Skagerrak ist er der einzige richtige Fjord Schwedens und er erreicht an seiner tiefsten Stelle 120 m. Durch die Mee-

resströmungen erreichen den Gullmarfjord Wassermassen aus dem Kattegat/ Ostsee und Skagerrak und der Nordsee (Lindahl et al., 2009). Der Wasserkörper ist stratifiziert in drei Schichten, die jeweils unterschiedlichen Ursprungs sind und daher auch verschiedene Salinitäten aufweisen. Die unterste Schicht ab einer Tiefe von 50 m mit einer Salinität von >34 PSU (Practical Salinity Units) wird aus der Nordsee gespeist. Die mittlere Schicht von etwa 20-50 m beinhaltet Wasser aus dem Skagerrak und zeichnet sich durch eine Salinität von 31 bis 33 PSU aus. Das Wasser der obersten Schicht kommt aus der Ostsee und besitzt eine Salinität von <30 PSU, die allerdings starken Schwankungen durch den Zustrom von Wasser aus dem Skagerrak und Kattegat und auch dem Eintrag von Oberflächenwasser, wie Regenwasser, unterliegt (Lindahl & Hernroth, 1983)(siehe Abbildung 2). Die Schichtung wird sowohl durch die Winde beeinflusst, so können sie z.B. durch die Herbststürme wieder durchmischt werden, als auch durch Änderungen von Hoch- und Tiefdruckgebieten, die den Einstrom von Was-

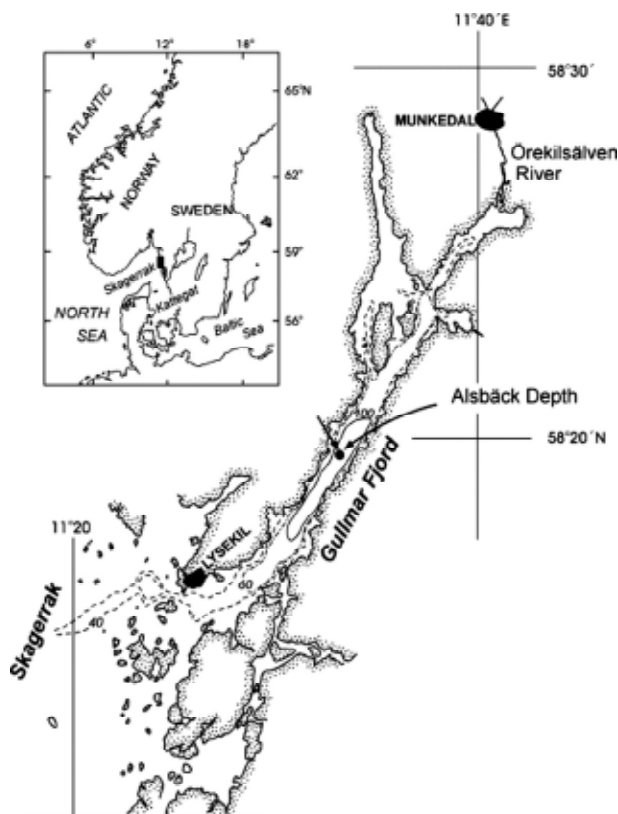


Abb. 1. Der Gullmarsfjord: Schwedens einziger echter Fjord.

Material und Methoden

Forschungsort

Die Forschungsarbeit wurde an der Klubban biologiska station in Fiskebäckskil am Gullmarsfjord an der Westküste Schwedens durchgeführt. Der Fjord ist 28 km lang, 1-2 km breit und hat eine maximale Tiefe von 120 m. Die Wassersäule setzt sich aus drei Schichten mit unterschiedlichem Salzgehalt zusammen; die oberste Schicht reicht bis etwa 20 m in die Tiefe und weist eine Salinität zwischen 15 und 27 PSU auf. Die mittlere Schicht liegt zwischen 20 und 50 m Tiefe und hat einen höheren Salzgehalt,

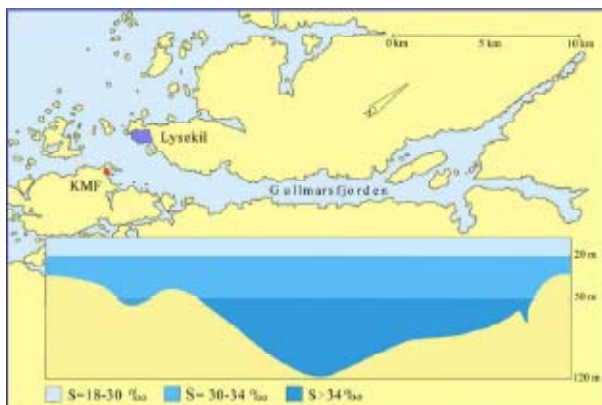


Abb. 2. Tiefenprofil und die drei Wasserschichten des Gullmarsfjords mit ihrer unterschiedlichen Salinität im Längsschnitt (Lindahl et al., 2009).

ser aus wahlweise der Ost- oder Nordsee in den Fjord bestimmen. Der Gullmarfjord wird kaum durch den Zustrom von industriellen Abwässern verunreinigt, was ihn im besonderen Maße zu einem guten Forschungsobjekt für die marine Biologie macht (Lindahl et al., 2009). Durch die Schwelle zum Skagerrak bilden sich schon in den 120 m Tiefe Bedingungen heraus, wie sie sonst nur in der Tiefsee zu finden sind. Da sich die Bedingungen in den drei Schichten unterscheiden, wurde in der vorliegenden Arbeit die Verbreitung von Phyto- und Zooplankton in der oberen und mittleren Schicht des Gullmarfjords untersucht und miteinander verglichen.

Auf Grund der beginnenden Herbststürme war die zwischen Mai und September bestehende Thermokline in einer Tiefe von 15 – 20 m schon nicht mehr existent und damit für die Versuche vernachlässigbar

welcher zwischen 32 und 34 PSU liegt (Vergara-Soto et al., 2010).

Probenentnahme

Es wurden am 30.09.13 und 01.10.13 jeweils 10 l an Wasserproben aus der oberen und der mittleren Schicht dem Fjord entnommen. Beide Probenentnahmen fanden gegen 11 Uhr vormittags an aufeinanderfolgenden Tagen statt. Die Salinität und Temperatur des Wassers wurde an den beiden Standorten mit einem Salinometer bestimmt.

Um die Probe aus 45 m Tiefe zu entnehmen, wurde mit einem Ruderboot nach 58°15.736' N, 11°27.880' E gefahren und fünfmal Wasser mit einem 2 l-Wasserprobennehmer in einen Eimer gefüllt. Die Probe wurde anschließend durch einen Filtersatz, bestehend aus drei Filtern mit unterschiedlicher Porengröße (500 µm, 200 µm und 50 µm), filtriert. Das Plankton wurde mit einer Spritzflasche aus den jeweiligen Filtern gespült und in einem Behälter pro Größenbereich gesammelt. Die Organismen wurden durch eine Lösung mit 4%igem Formol fixiert. Nach 1-2 h wurde die Formollösung durch den 50 µm Filter ausgespült. Die fixierten Plankton-Proben wurden

jeweils in 20-30 ml des filtrierten Probenwassers suspendiert.

Die Probe aus der oberen Schicht wurde mit einem 10 l Eimer bei 58° 15.070' N, 11° 27.850' E vom Pier aus am Hafenbecken aus der Wasseroberfläche entnommen. Diese wurde gemäß dem oben beschriebenen Prinzip anschließend filtriert und fixiert.

Auswertung der Proben

Das Plankton in jeder Probe wurde unter einem Bino-kular ausgezählt. Dazu wurden 2 ml in eine mit einem Zählgitter markierte Petrischale gefüllt. Anschließend wurde das Zoo- und Phytoplankton mit einer Glas-pipette auf einem Objektträger gesammelt und unter dem Mikroskop bei 100-facher bzw. 200-facher Ver-

größerung betrachtet und mittels einer Digitalkamera fotografiert, deren Zoom auch zusätzlich verwendet wurde. Die verschiedenen Arten wurden mithilfe der Referenzliteratur (Larink & Westheide, 2006; Larink & Westheide, 2011; Todd et al., 1996; Newell, 1963) bestimmt. Die Proben aus 45 m Tiefe mit den Größenbereichen für Organismen >500 μm und 200-500 μm wurden auf diese Weise vollständig ausgezählt. Für die Auswertung der Probe mit Plankton im Größenbereich 50-200 μm wurden insgesamt 10 ml betrachtet, was einem Gesamtprobenvolumen von 5 l entspricht. Aus den Wasseroberflächenproben wurde nur die Probe mit Plankton >500 μm vollständig ausgezählt. Zur Auswertung der Planktonproben in den beiden anderen Größenbereichen wurden jeweils insgesamt 4 ml entnommen, was einem Gesamtprobenvolumen von jeweils 2 l entspricht.

Ergebnisse

Die Häufigkeiten der gefundenen Spezies sind in Tabelle 1 zusammengefasst und vergleichend in Diagramm 1 dargestellt. Oberhalb der Sprungschicht, wurden fünf bis 13 mal so viele Organismen gefunden wie unterhalb der Halokline. Das meiste Plankton wurde in der Probe aus 30 cm Tiefe im Größenbereich zwi-

schen 50 und 200 μm gezählt. Hochgerechnet auf 10 l waren in dieser Probe annähernd 2000 Organismen vorhanden. In der Probe aus 45 m Tiefe dagegen waren im selben Volumen nur etwa 150 Organismen zu beobachten.

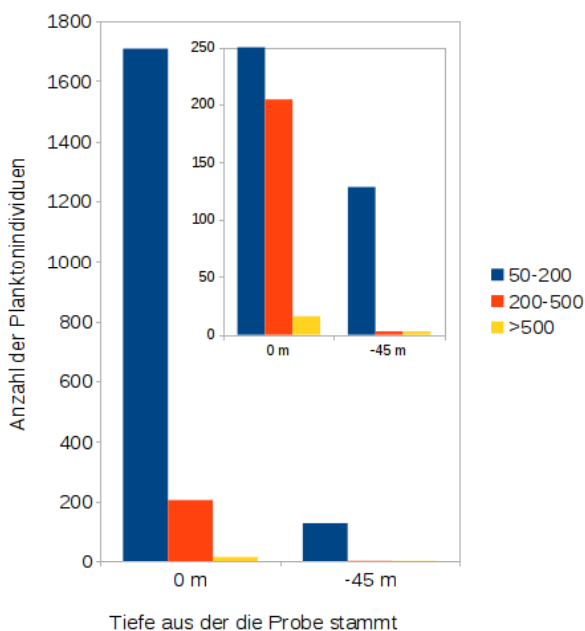


Diagramm 1. Häufigkeitsverteilung der gezählten Planktonorganismen in den zwei Wassertiefen sortiert nach den Größenbereichen der Maschen. Der Ausschnitt verdeutlicht das Häufigkeitsverhältnis der Proben mit einer geringen Anzahl an Planktonindividuen, ohne dabei das Plankton der Oberflächenprobe im Größenbereich 50 – 200 μm vollständig zu berücksichtigen.

In allen Proben war das Phytoplankton *Asterionellopsis glacialis* (Abbildung 3C) in großer Anzahl vorhanden. Im Größenbereich 50 bis 200 μm wurden bei beiden Salinitäten Vertreter der Dinoflagellata (Abbildung 3B), Bivalvia (vermutlich *Cerastoderma edule*, Abbildung 6C) und Naupliuslarven der Crustacea (Abbildung 6B) häufig gezählt. Nur oberhalb der Sprungschicht wurde das Manteltierchen *Oikopleura dioica* (Abbildung 3D) und in geringer Anzahl der Pfeilwurm *Sagitta* (Abbildung 3A) beobachtet. Die Brachiopodenlarve *Terebratulina retusa* (Abbildung 6A) dagegen war nur in der Probe aus 45 m Tiefe vorhanden.

Die erhöhte Vielfalt des größeren Zooplanktons (> 200 μm) oberhalb der Sprungschicht ist ebenfalls anhand der Proben zu bemerken. Es wurden unter anderem *Lineus albocinctus* (Abbildung 4A), Hydrozoa (Abbildung 4B), *Podon leuckarti* (Abbildung 5A) und *Membranipora* (Abbildung 5B) bestimmt. In der Tiefwasserprobe dagegen wurden nur Vertreter aus drei unterschiedlichen Phyla gefunden.

Tabelle 1. Ergebnisse der Auszählung des Planktons verschiedener Größen aus dem Oberflächenwasser und Wasser unterhalb der Sprungschicht in 45 m Tiefe.

	Wassertiefe [m]	-0,3			-45		
	Salinität [‰ S]	23,4			43,2		
	Temperatur [°C]	11,6			15		
	Uhrzeit	~ 11 Uhr			~ 11 Uhr		
	Maschengröße [µm]	50-200	200-500	>500	50-200	200-500	>500
	Probenvolumen [l]	10	10	10	10	10	10
PHYTOPLANKTON:		Anzahl					
Bacillariophyta, Diatomeae (Kieselalgen)							
	<i>Asterionellopsis glacialis</i>	sehr viele	sehr viele	sehr viele	einige	einige	einige
	<i>Chaetoceros</i> sp.	viele	?		2		
	<i>Coscinodiscus</i> sp.	180			36		
	<i>Ditylimum brightwellii</i>	65					
	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> complex	viele					
	<i>Nitzschia longissima</i>	25					
Dinoflagellata (Dinoflagellaten)							
	<i>Ceratium</i> sp.	515					
	<i>Ceratium tripos</i>	355	7		4		
	<i>Ceratium furca</i>	315					
	<i>Ceratium horridum</i> , <i>Ceratium pavillorum</i>	45	7				
	<i>Protoperidinium depressum</i>	135					
ZOOPLANKTON:							
Radiolaria (Strahlentierchen)							
	<i>Acanthometra</i> sp.	5			2		
Spirotrachea: Tintinna (Tintinnen)							
	<i>Favella ehrenbergii</i>	25					
	<i>Eutintinnus</i> sp.	5					
	<i>Psychocyclops umula</i>	5					
Cnidaria (Nesseltiere): Hydrozoa				2			
Nemertea (Schnurwürmer)							
	<i>Lineus albocinctus</i>		3				
	<i>Cephalothrix</i> sp.		3				
Mollusca (Schnecken)							
	<i>Limacina retroverza</i>			6		1	1
	<i>Lameliana</i> sp.	30	10				
	<i>Carastoderma edule</i> , <i>Spisula</i> sp.	115			30		
Annelida: Polychaeta (Borstentwürmer)							
Crustacea (Krebse)							
	<i>Cyclopoid nauplius</i>	805	17		24		
Branchiopoda, Cladocera (Wasserlilche)							
	<i>Evadne nordmanni</i>		3				
	<i>Podon leuckharti</i>			1			
	<i>Penilia avirostris</i>		3	1			
Copepoda (Ruderfußkrebse) unter anderem:		655	150		64	2	
	<i>Acartia clausi</i>			2			
	<i>Calanus</i> sp.						
	<i>Githona helgolandica</i>						
	<i>Oncaea</i> sp.						
	<i>Centropages</i> sp.						1
Cirripedia (Rankenfüßer)							
	Barnacle, sessile			1			
Decapoda (Zehnfüßer)							
	<i>Mysis</i> sp.		1	3			
Bryzoa (Moostierchen)							
	<i>Membranipora</i> sp.						1
Brachiopoda (Armfüßer)							
	<i>Terebratulina retusa</i>				8		
Chaetognatha (Pfeilwürmer)							
	<i>Sagitta</i> sp.	5	3				
Echinodermata (Stachelhäuter): Ophiuroidea (Schlangensterne)							
	<i>Ophiura albida</i> , <i>pluteus</i>		3				
Tunicata (Manteltierchen)							
	<i>Oikopleura dioica</i>	60	7				

Mit einer Anzahl von drei hatten Copepoden das höchste Vorkommen. Ausschließlich in dieser Probe wurde der Copepod *Centropages* (Abbildung 7) beobachtet.

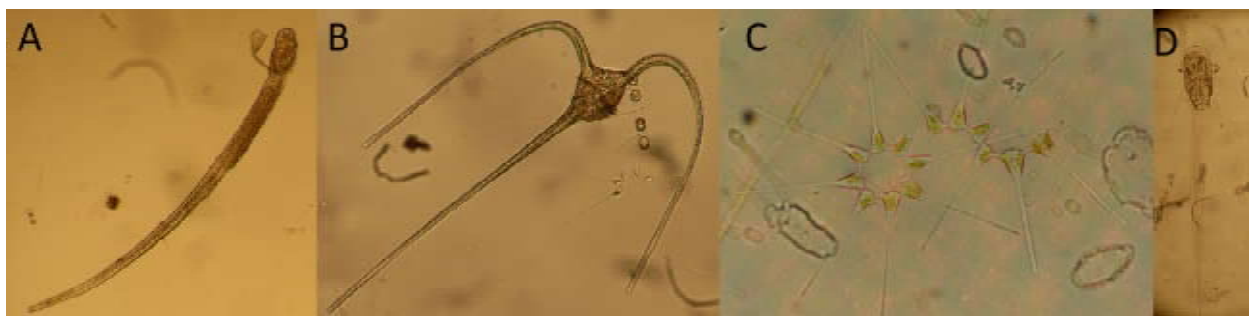


Abb. 3. Planktonvertreter aus 0 m Tiefe, Maschenweite: 50 µm, Mikroskopische Aufnahmen mit 200-facher Vergrößerung + optischer Zoom der Kamera: A: *Sagitta*, ein Pfeilwurm, B: Dinoflagellat: *Ceratium horridum*, C: *Asterionellopsis glacialis*, D: *Oikopleura dioica*.

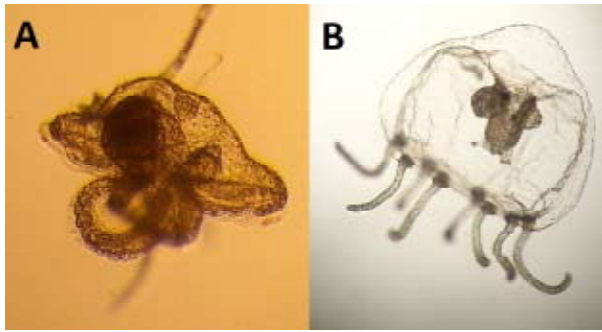


Abb. 4. Planktonvertreter aus 0 m Tiefe, Maschenweite: 200 μm , Mikroskopische Aufnahmen mit 200-facher Vergrößerung + optischer Zoom der Kamera: A: *Lineus albocinctus*, B: Hydrozo.

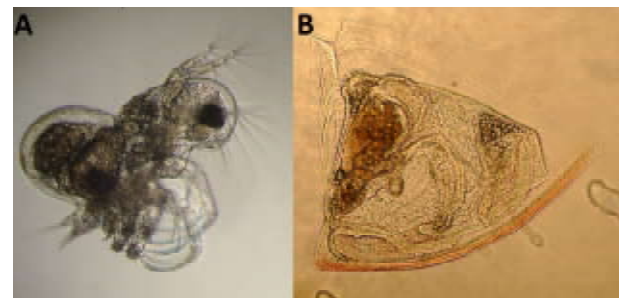


Abb. 5. Planktonvertreter aus 0 m Tiefe, Maschenweite: 500 μm , Mikroskopische Aufnahmen mit 100-facher Vergrößerung + optischer Zoom der Kamera: A: *Podon Leuckarti*, B: *Membranipora* sp.

Diskussion

Der Jahreszeit entsprechend konnte eine hohe Planktondichte erwartet werden. Die untersuchten Wasserproben enthielten entsprechend in der oberen, dem Licht stärker exponierten Wasserschicht sehr viele Primärproduzenten (Phytoplankton) und primäre Konsumenten (Zooplankton). Unterhalb der Halokline konnte wahrscheinlich auf Grund der geringeren Lichteinstrahlung und der erhöhten Salinität deutlich weniger Phytoplankton und damit einhergehend auch weniger Zooplankton gefunden werden.

Laut Lindahl und Hernroth (Lindahl & Hernroth, 1983) sind die enormen Vorkommen z.B. der Dinoflagellaten während der Herbstplanktonblüte durchaus zu erwarten, diese hohe Biomasse bedingt gleichermaßen die hohe Anzahl von Primärkonsumenten, wie Copepoden in den untersuchten Planktonproben. Laut eines Papers von Vergara-Soto et al. (Vergara-Soto et al., 2010) hätten eigentlich deutlich mehr Individuen des Pfeilwurms

Sagitta erwartet werden können. Es wurden allerdings sowohl in den für diese Arbeit entnommenen Wasserproben, als auch in anderen, während der Exkursion durchgeführten Planktonuntersuchungen nur einzelne Individuen dieser Gruppe gefunden. Da der pfeilartige Körperbau dem Wasser nur einen geringen Widerstand entgegengesetzt und sie seitlich am Körper Flossen besitzen, die in Fluchtsituationen abrupte Bewegungen ermöglichen, konnten sie eventuell beim Nehmen der Wasserproben dem Probenvolumen entkommen (Beck, 2013).

Die Genauigkeit der Planktonauszählung lässt sich kritisch hinterfragen, da auf Grund des vorgegebenen Zeitrahmens nicht alle Proben komplett ausgezählt werden konnten und die Individuenanzahl pro Spezies teilweise auf das Probenvolumen von 10 l hochgerechnet wurde. Zudem ist von einem Lerneffekt der Experimentatoren während der Untersuchungen auszugehen. Ferner wurde pro Tiefe



Abb. 6. Planktonvertreter aus -45 m Tiefe, Maschenweite: 50 μm , Mikroskopische Aufnahmen mit 200-facher Vergrößerung + optischer Zoom der Kamera: A: *Terebratulina retusa*, B: *Cyclopoid nauplius*, C: *Cerastoderma edule*.



Abb. 7. Planktonvertreter aus -45 m Tiefe, Maschenweite: 200 μm , Mikroskopische Aufnahmen mit 200-facher Vergrößerung + optischer Zoom der Kamera: *Acartia clausi*.

nur ein relativ geringes Probenvolumen von 10 l untersucht. Ein größeres Probenvolumen hätte die statistische Auswertbarkeit noch weiter verbessern können. Dennoch lassen sich auch schon bei diesem Untersuchungsvolumen deutliche Unterschiede in den Individuenanzahlen und der vermutete Trend bezüglich der Verteilungen erkennen. Für eine bessere Vergleichbarkeit der Proben wäre es allerdings sinnvoll an genau dem gleichen Standort das Tiefenwasser und die Oberflächennahen Probe zu entnehmen. Da dem Ruderboot kein Anker zur Verfügung stand und das Boot schnell abgetrieben wurde, konnte der Standort für die fünf Wasserprobenentnahmen nur grob eingehalten werden. Die Wasserprobe der oberflächennahen Schicht wurde zudem vom Pier aus am Hafenbecken entnommen und war somit weit von dem anderen Probenentnahmestandort entfernt.

Perspektivisch wäre es durchaus interessant die Untersuchungen auf verschiedene Standorte und Uhrzeiten auszuweiten, da sich das Plankton abhängig von der Tageszeit, bzw.

genauer, der Lichteinstrahlung, vertikal durch die Wassersäule bewegt und somit davon auszugehen ist in den untersuchten Tiefen zu verschiedenen Tageszeiten deutlich verschiedene Vertreter des Planktons finden zu können. Dabei stellt die Sprungschicht zur oberflächennahen Schicht durch die unterschiedliche Salinität eine Barriere für die Vertikalwanderung der in den Tiefen vorkommenden Planktonarten dar. Das im Oberflächenwasser lebende Phyto- und Zooplankton kann sich wiederum durch die Halokline hindurch bewegen, da sie gegenüber Schwankungen in der Salinität toleranter sind. Entgegen den hieraus erwachsenen Erwartungen konnte mit den wenigen Individuen von *Terebratulina retusa* nur eine Art in der Probe aus 45 m Tiefe gefunden werden, die nicht auch in der oberflächennahen Wasserprobe gefunden wurde. Bei *Terebratulina retusa* handelt es sich zudem um eine sublittoral, nur in 15 m bis >1500 m Tiefe lebende Brachiopode, weshalb es nicht verwunderlich ist, dass die zugehörigen Larven auch nur in dieser tieferen Wasserschicht zu finden waren (*T. retusa*). Kritisch ist außerdem zu bewerten, dass in der aus 45 m Tiefe stammenden 10 l-Wasserprobe im Gegensatz zu der oberflächennahen Probe ein enormer Anteil an Kunstfasern zu finden war. Da diese Schicht hauptsächlich von dem Skagerrak gespeist wird, kann man davon ausgehen, dass durch diesen Zufluss auch andere Verunreinigungen in den Gullmarsfjord eingetragen werden, was in der Zukunft durchaus ein Problem für die zur Zeit noch sehr gute Wasserqualität des Gullmarsfjords bedeuten kann und somit auch Auswirkungen auf die Planktonpopulationen haben könnte (Lindahl et al., 2009). Die Kunststoffpartikel sind wahrscheinlich größtenteils auf Verunreinigungen durch den Abrieb von Kleidung, Seilen und Verpackungen im näheren Umkreis des Gewässers zurückzuführen (Thompson et al., 2007).

Insbesondere für Invertebraten stellt diese Verschmutzung eine Bedrohung dar. Eine von KIMO (Kommunenenes Internasjonale Miljøorganisasjon) Schweden beauftragte Pilotstudie, die von N-Research durchgeführt wurde (Norén, 2007), bestätigt die deutliche Belastung mit Kunststofffasern im Gullmarsfjord

und weist darauf hin, dass sie insbesondere für filtrierende Invertebraten eine Gefahr darstellt. Sie empfehlen weitere Studien, die die Entwicklung dieser Verschmutzung im Auge behalten sollten. Eine weitere Studie geht noch ein Stück weiter und betont, dass durch die Langlebigkeit von Plastik und der nicht nachhaltige Umgang mit diesem Werkstoff zu einer weitergehenden Verschmutzung mit der Zeit führen wird und Methoden zur Quantifizierung der unterschiedlich kleinen Plastikpartikel entwickelt werden müssen. Außerdem müsse untersucht werden, inwiefern die Kunststoffe giftige Substanzen abgeben, die sich mit der Zeit auch in der Nahrungskette anreichern könnten (Thompson et al., 2007).

Literatur

- Abb1: <http://sp.lyellcollection.org/content/344/1/75/F1.large.jpg>
- Beck, E. Prof. Dr. Dr. h. c. (2013): Die Vielfalt des Lebens, Weinheim, Wiley-VHC Verlag
- Hayward, P.J., Ryland, J.S. (1995): Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe, New York: Oxford University Press
- Larink, O. & Westheide, W. (2011): Coastal Plankton – Photo guide for European seas, 2nd ed., München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil
- Lindahl, O., Hernroth, L. (1983): Phyto-Zooplankton Community in Coastal Waters of Western Sweden - An Ecosystem Off Balance? MARINE ECOLOGY - PROGRESS SERIES, 10: S. 119-126.
- Lindahl, O., Andersson, L., Belgrano, A. (2009): Primary phytoplankton productivity in the Gullmar Fjord, Sweden - An evaluation of the 1985 – 2008 time series, report 6306, The Swedish Environmental Protection Agency, Naturvårdsverket
- Larink, O. & Westheide, W. (2006): Coastal Plankton – Photo guide for European seas, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil
- Newell, G.E. & E.C (1963): Marine Plankton A practical guide, London: Hutchinson Educational LTD
- Norén, Dr. F. (2007): Small plastic particles in Coastal Swedish waters. Study by N-Research for KIMO Sweden
- Todd, C.D, Laverack, M.S., Boxshall, G.A. (1996): Coastal Marine Zooplankton – a practical manual for students, 2nd ed. London: Cambridge University Press
- Thompson, R. C., Olsen, Y., Mitchell, R. P. , Davis, A., Rowland, S.J., John, A. W. G., McGonigle, D. & Russell, A.E. (2004): Lost at sea: Where is all the plastic? Science 304:838.
- T.retusa: <http://www.marlin.ac.uk/speciesinformation.php?speciesID=4444> [11 Uhr, 03.10.13]
- Vergara-Soto, O., Calliari, D., Tiselius, P., Escribano, R., González, M. L., Soto-Mendoza, S. (2010): Functional response of *Sagitta setosa* (Chaetognatha) and *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) under variable food concentration in the Gullmar fjord, Sweden. Revista de biología marina y oceanografía, 45(1), 35-42