

## Effekten av bølger og strøm på stortarens morfologi

Av Trine Bekkby, Hege Gundersen, Eli Rinde, Kjell Magnus Norderhaug, Janne K. Gitmark, Hartvig Christie

Alle forfatterne er forskere ved Norsk institutt for vannforskning (NIVA). Trine Bekkby er også forsker ved Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, og Kjell Magnus Norderhaug er førsteamanuensis ved Institutt for biovitenskap, Universitetet i Oslo.

### Summary

**Affect of wave exposure and current speed on kelp morphology.** Water movement has a major influence on kelp, both negatively by harming or removing plants and positively by improving light conditions and carbon/nutrient uptake. We examined how wave exposure and current speed interact to affect kelp (*Laminaria hyperborea*) morphology. We collected kelp plants at 27 stations on the northwest coast of Norway and recorded age and properties related to length and strength of the kelp. We found that high degree of water movement (both in terms of waves and currents) affected kelp stipe thickness and holdfast weight. Wave exposure was more influential than current, and the effect of current speed was higher at low than at high levels of wave exposure. Stipe length was affected by wave exposure, but not by current. Our results suggest that the strong, orbital and stochastic mode of water movement resulting from waves has a greater effect than the more regular drag from currents.

### Sammendrag

Vannbevegelse har stor påvirkning på tare, både negativt ved å skade eller rive løs planten og positivt ved å forbedre lysforhold og karbon- og næringsopptak. Vi har studert hvordan bølgeeksponering og strømhastighet virker sammen

på stortarens (*Laminaria hyperborea*) morfologi. Vi samlet inn tareplanter på 27 stasjoner på Mørkekysten og registrerte alder og egenskaper knyttet til tares lengde og styrke. Vi fant at høy grad av vannbevegelse (både i form av bølger og strøm) påvirket tarestilkens tykkelse og festeorganets (som fester taren til underlaget) vekt. Bølgeeksponeringen hadde større effekt enn strøm, og strøm hadde større effekt ved lave enn ved høye nivåer av bølgeeksponering. Stilk lengden var påvirket av bølgeeksponering, men ikke av strøm. Våre resultater antyder at den sterke, orbitale og stokastiske formen for bevegelse som kommer fra bølger har en større effekt enn det jevne draget fra strøm.

### Innledning

Vannbevegelse er en nøkkelfaktor for utbredelse av makroalger. Det kan påvirke lysforhold, karbonopptak (f. eks. Wing og Patterson 1993), fotosyntese, næringsopptak (Wheeler 1988), rekruttering (Vadas m. fl. 1990) og vekst (Hepburn m. fl. 2007), og det kan skade eller rive løs planter. Mange arter av makroalger har stor variasjon i størrelse og morfologi, noe som blant annet er en tilpasning til vannkreftene (f. eks. Hurd 2000 og referanser i denne, Martone m. fl. 2012, Pedersen m. fl. 2012).

Studier har vist at både lengde- og styrke-relaterte egenskaper varierer med vannbevegelse, med tilpasninger som gir arten mulighet til å overleve og vokse under ulike forhold (Sultan 2001). Flere tarearter får lengre stilk og blad med økt bølgeeksponering (f. eks. Wernberg og Thomson 2005, Wernberg og Vanderklift 2010, Pedersen m. fl. 2012). Dette er en tilpasning til bølgenes orbitale og stokastiske bevegelser, fordi en lang og fleksibel stilk følger bevegelsen og dermed reduserer de hydrodynamiske kreftene (Denny m. fl. 1998, Koehl 1999, Friedland og Denny 1995). Studier har også vist en økning i styrke-relaterte egenskaper, som stilkens tykkelse og festeorganets (som fester taren til underlaget) størrelse, med økt vannbevegelse, noe som reduserer sjansen for å knekke eller bli revet løs (f. eks. Koehl m. fl. 2008, Wernberg og Vanderklift 2010).

Tareskogen dominerer fjell- og steinbunn i den tempererte delen av verden og er et svært produktivt system (Mann 2000). Stortaren (*Laminaria hyperborea* Gunnerus Foslie) finnes de fleste steder i Nordøst-Atlanteren, fra Portugal i sør (Kain 1971a) til Murmanskysten i nord (Schoschina 1997). I Norge dominerer arten ned til 30 m dyp i middels eksponerte og eksponerte områder (Kain 1971a, Bekkby m. fl. 2009). Tareskogen danner et tredimensjonalt leveområde for mange arter og individer av dyr og alger (Whittick 1983, Norderhaug m. fl. 2005). Betydningen av tareskog for biologisk mangfold er koblet til størrelsen til tareplantene og kompleksiteten til habitatene som tareskogen tilbyr gjennom store festeorganer og et stort antall og mangfold av påvekstalger på tarestilken (Christie m. fl. 2003, Norderhaug m. fl. 2007).

Flere studier har dokumentert betydningen av bølgeeksponering på stortarens utbredelse, vekst, biomasse, produksjon, dødelighet og morfologi (f. eks. Svendsen og Kain 1971, Sjøtun og Fredriksen 1995, Sjøtun m. fl. 1998, Bekkby m. fl. 2009, Pedersen m. fl. 2012). Få har studert effekten av strøm på denne arten (men se Bekkby m. fl. 2009 og diskusjonen i Kain 1971b). Kombinasjonen av tidevann og komplekse terrengforhold mange steder langs norskekysten gjør at

strøm blir en betydelig fysisk faktor som det også er rimelig å anta påvirker tarens vekst og overlevelse.

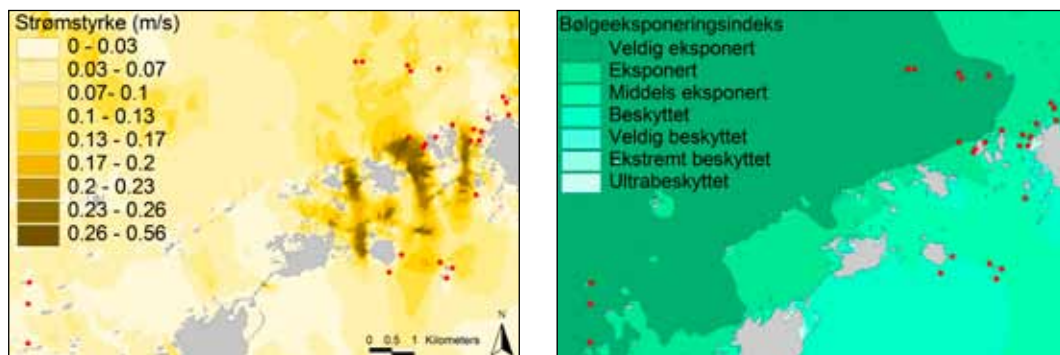
Det har tidligere vært rapportert at makroalger responderer på den totale mengde av vannbevegelse, uavhengig av om den er i form av bølger eller strøm (Kregting m. fl. 2013). Men bølger og tidevannsdrevet strøm er forskjellige både når det gjelder frekvens, intensitet og retning. Bølger er drevet av vind og er orbitale og stokastiske. Tidevannsdrevet strøm er jevnere både i retning, intensitet og frekvens, da den følger tidevannssyklusen. Det er derfor rimelig å anta at bølger og tidevannsstrøm påvirker tarens morfologi forskjellig. Målet med dette arbeidet har vært å studere hvordan stortarens morfologi varierer med ulike nivåer av bølgeeksponering og strøm og hvordan disse to vannkreftene virker sammen. Selv om andre har studert betydningen av bølger og strøm separat (f. eks. Eckmann m. fl. 2003, Duggins m. fl. 2003), så mangler det undersøkelser på hvordan disse virker sammen. Denne artikkelen er basert på et større arbeid presentert i Bekkby m. fl. (2014).

## Metoder

### Studieområde og innsamlingsdesign

Stortareplanter (*Laminaria hyperborea*) ble samlet inn på 27 stasjoner i skjærgården rundt Finnøy (Sandøy kommune, Møre og Romsdal, 62°N) mellom 26. august og 2. september 2008, figur 1. Det er mye bølger og dønninger fra Norskehavet i vest i dette området, og østre del av studieområdet er dermed beskyttet mot vind og bølger av øyer, skjær og grunner. Tidevannsforskjellen er 1,8 m. Sammen med terrenget i området, med øyer, skjær, trange sund og nærhet til fjordområder, lager dette store forskjeller i tidevannsstrømmene i området.

GIS-modeller av bølgeeksponering og strømstyrke (beskrevet i mer detalj nedenfor) ble brukt til å velge stasjoner som representerer variasjonen i vannbevegelsene i området. Vi sørget for at stasjonene var så like som mulige når det gjelder lysforhold (alle var på 5 m dyp), terrengforhold (skråning og himmelretning) og



Figur 1. Stortareplanter (*Laminaria hyperborea*) ble samlet inn på 27 stasjoner ved Finnøy (Sandøy kommune, Møre og Romsdal, 62°N), langs gradienter av modellert strømstyrke (til venstre) og bølgeeksponering (til høyre). Land vises med grått, stasjonene med rødt.

tetthet av tareplanter fordi dette påvirker lysinnstråling og «trengsel-effekter», og dermed tares vekst og morfologi (Hymanson m. fl. 1990, Wernberg 2005, Gorman m. fl. 2013). Vi forsikret oss også om at stasjonene ikke hadde vært høstet av taretrålere (sjekk av høstingssektorene til FMC Biopolymer).

Tareplantene ble samlet inn fra de som utgjorde toppsjiktet («trekronen») langs gradienter av modellert bølgeeksponering og strømstyrke i et stasjonsoppsett som egner seg for å studere eventuelle interaksjoner mellom disse to vannbevegelsene. På hver stasjon samlet vi inn 10-12 planter (tilfeldig valgt), totalt 278 planter. Posisjonen for hver stasjon ble registrert med en GPS (Garmin GPSmap 76CSx med nøyaktighet  $\pm 5$  m). Vi målte stilkens vekt (våtvekt), lengde og tykkelse og festeorganets vekt. Figur 2 viser stilk og festeorgan. Stilk lengden ble målt fra overgangen mellom festeorgan og stilk til overgangen mellom stilk og blad. Stilkens tykkelse (diameter) ble målt rett over festeorganet. Alder ble bestemt ved å telle årringer på kuttfaten rett over festeorganet (jfr. Kain 1963, figur 2).

### Modellerte prediktorvariable – bølgeeksponering og strøm

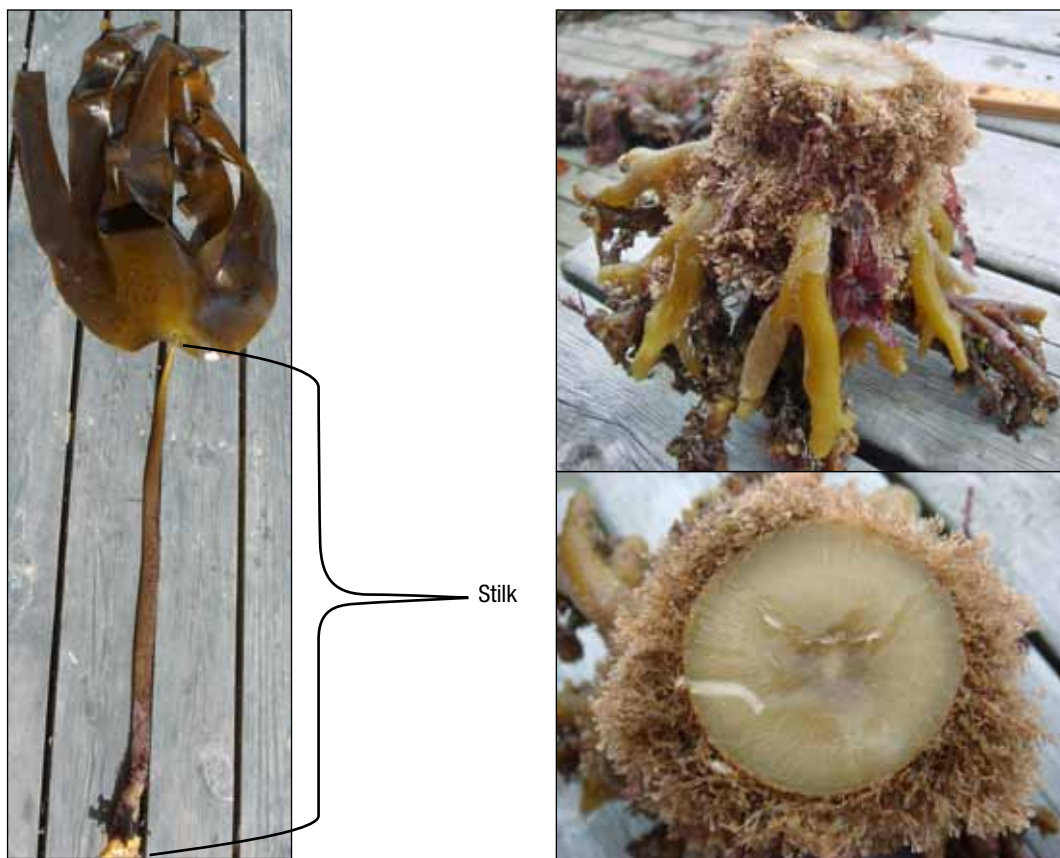
En bølgeeksponeringsindeks ble modellert, figur 1, med en romlig oppløsning på 10 m ved hjelp av data på strøklengde (eng: «fetch», dvs. avstand

til nærmeste kyst), vindstyrke og vindfrekvens (jf. Isæus 2004). Data på vindstyrke og -retning ble levert av Meteorologisk institutt. Denne modellen har blitt brukt i flere prosjekter, både i Norge (f. eks. Norderhaug m. fl. 2012, Pedersen m. fl. 2012), Sverige (f. eks. Eriksson m. fl. 2004), Finland (Isæus og Rygg 2005), den danske delen av Skagerrak og den russiske, latviske, estlandske, litauiske og tyske delen av Østersjøen (Wijkmark og Isæus 2010).

Strømstyrke ble modellert, figur 1, ved hjelp av den tredimensjonale numeriske havmodellen ROMS (Shchepetkin og McWilliams 2005), beregnet på to nivåer. Nivå 1: havmodeller, atmosfæriske varslinger fra Meteorologisk institutt og data på tilførsler fra elver driver en modell med 500 m romlig oppløsning. Nivå 2: feltene fra 500 m-modellen driver en serie indre modeller som inkorporerer detaljer om dyp og terreng og resulterer i en sluttmodell med 25 m romlig oppløsning. ROMS har gitt gode resultater når den har blitt sammenlignet med feltmålinger (LaCasce m. fl. 2007) og har brukere både over hele verden (myroms.org).

### Statistiske analyser

Vi analyserte den relative betydningen av bølgeeksponering og strøm og interaksjonen mellom dem på de fire morfologiske målene stilkvekt, stilk lengde, festeorganets vekt og stilktykkelse. Vi tok høyde for plantealder i analysene og stasjon



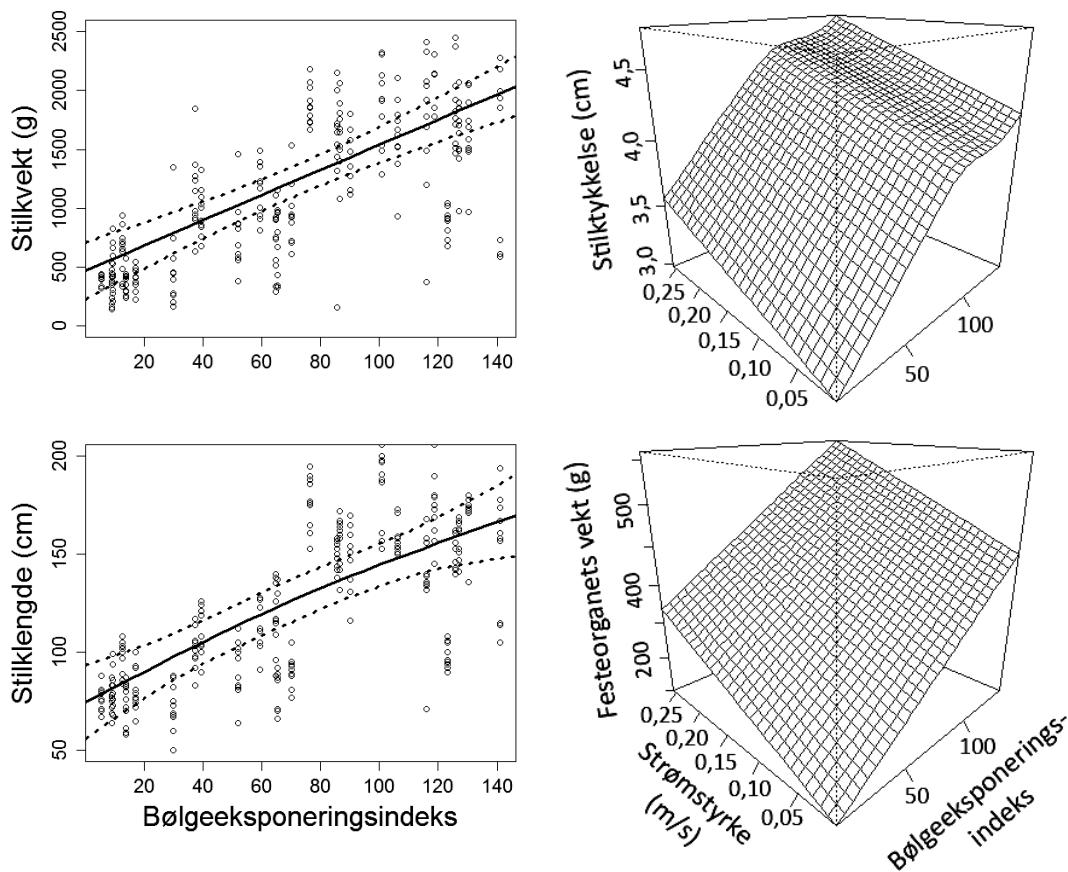
Figur 2. Stilk (venstre), festeorgan (som fester taren til underlaget, øverst til høyre) og årringer (nederst til høyre). Vi målte stilkens vekt (våtvekt), lengde og tykkelse og festeorganets vekt. Alder ble bestemt ved å telle årringer på kuttflaten rett over festeorganet.

ble inkludert som tilfeldig faktor for å ta høyde for pseudoreplisering forårsaket av at 10-12 planter ble samlet inn på samme stasjon.

Vi analyserte dataene i R (versjon 2.8.1, R Development Core Team 2008) ved hjelp av generaliserte additive «mixed» modeller (GAMM, bibliotek: *mgcv*, Wood 2011), som er en fleksibel metode som tillater ikke-lineære sammenhenger mellom variabler og responser. Kandidatmodeller som inneholdt én eller begge forklaringsvariable, med og uten interaksjoner ble testet. Vi brukte Akaike informasjonskriterium (AICc, Burnham m. fl. 2011) for modellseleksjon (Barton 2013, bibliotek: *MuMIn*). De beste modellene ifølge AICc er de som får mest støtte av dataene samtidig som de ikke er for kompliserte.

## Resultater

Tarestilken var i gjennomsnitt 1,2 m lang, 3,8 cm tykk og 1,2 kg tung, med maksimumsverdier på hhv. 2,1 m, 5,8 cm og 3,8 kg. Stilken ble både lenger og tyngre med økende bølgeeksponering, figur 3. Stilken ble også tykkere med en økning i både bølgeeksponering og strøm, selv om effekten av strøm var større ved lav bølgeeksponering enn ved høy, figur 3. Festeorganets vekt økte med bølgeeksponering og strøm, fra et gjennomsnitt på 1,3 kg i de mest beskyttede områdene til 3,6 kg i de mest eksponerte. Også her var effekten av strøm høyest ved lave nivåer av bølgeeksponering, figur 3. Detaljert informasjon i tabellform kan leses i Bekkby m. fl. (2014).



Figur 3. Effekten ( $\pm 2$  standardfeil for 2D-plottene) av bølger og/eller strøm på stortarens (*Laminaria hyperborea*) morfologi. 3D-plott for effekten av bølger og strøm er kun vist der begge disse er med i den beste modellen.

## Diskusjon

Resultatene viser at bølgeeksponering og strøm har ulik effekt på tarens (*Laminaria hyperborea*) størrelse og morfologi. Stor vannbevegelse, både når det gjelder bølger og strøm, ga styrkerelatert respons i taren, altså store festeorganer og tykke stilker. De to vannkreftene virket sammen, og en økning i strømstyrke hadde en klar effekt ved lave nivåer av bølgeeksponering. Denne effekten avtok etter hvert som bølgeeksponeringen økte. Den orbitale og stokastiske bølgeeksponeringen hadde en større effekt enn den jevnere tidevannsdrevne strømmen. Stilk lengden økte med bølgeeksponering, men ikke med strøm.

## Lengderelatert egenskaper

Tarestilkene var i gjennomsnitt 1,2 m lange (minste lengde var 0,5 m, største var 2,1 m). Stilk lengden økte med bølgeeksponering og var i gjennomsnitt dobbelt så lang i de mest eksponerte områdene sammenlignet med de mest beskyttede. Denne sammenhengen stemmer overens med tidligere funn, både for stortare (Sjøtun m. fl. 1998, Pedersen m. fl. 2012) og for andre tarearter (f. eks. Wernberg og Thomson 2005, Wernberg og Vanderklift 2010). Dette er mest sannsynlig en nødvendig tilpasning til stor effekt av bølgeslag, etter som en lang og fleksibel stilk kan følge bevegelsen og dermed redusere de hydrodynamiske kreftene fra de orbitale og

stokastiske bølgene (Denny m. fl. 1998, Koehl 1999, Friedland og Denny 1995). Den høye bølgeeksponeringen gir også gode forhold for vekst, ettersom den øker lysinnstråling (pga. vaiende blader, Lobban og Harrison 1994) og næringsopptak (pga. redusert diffusjonslag, Gerard 1982, Hurd m. fl. 1996). Den observerte mangelen på effekt av ulike nivåer av strøm på stilkengde støtter «følg bevegelsen»-teorien, da strøm er jevnere enn bølgeeksponeringen, noe som gir mindre behov for tilpasning.

### Styrkerelaterte egenskaper

Vi fant at taren utviklet en i gjennomsnitt 1,6 ganger tykkere stilk og et mer enn tre ganger tyngre festeorgan i områder med høy vannbevegelse sammenlignet med mer beskyttede områder. Våre funn viser typiske styrkerelatert respons og er en viktig tilpasning til vannbevegelse som gjør at stortaren kan vokse i områder med mye næringstransport og lite påvekst på bladet uten å knekke (noe som også er observert av f. eks. Sjøtun og Fredriksen 1995, Wernberg og Vanderklift 2010).

Effekten av bølgeeksponering var større enn effekten av strøm. Dette kan skyldes den ulike formen de to vannkreftene har. Bølgeeksponeringen er mer orbital, turbulent og stokastisk, mens strøm er jevnere både i retning, intensitet og frekvens, noe som kan gi sterkere styrkerelaterte effekter fra bølger enn fra strøm (støttes av Miller m. fl. 2011). Kain (1971b) foreslo at det var forskjeller i tarens morfologi ved høy strøm og høye bølger, men få har kvantifisert den relative betydningen av disse to vannkreftene (men se Eckmann m. fl. 2003). Våre analyser viser at en økning i strømstyrke hadde stor betydning ved lave nivåer av bølgeeksponering og at denne effekten forsvant der nivået av bølger allerede var høyt. Den svake påvirkningen av strøm sammenlignet med bølger kan være et resultat av at disse to vannkreftene er på ulik størrelsesnivåer. Lobban og Harrison (1994) mente at en jevn strøm på 0,5 m/s (som er maksimumsverdien modellert for vårt område) generelt er høyt, men at det er svakt sammenlignet med det eksponeringsnivået man får fra bølger. I og med at strøm-

men er jevn, ikke orbital og stokastisk på samme måte som bølgeeksponering, kan resultatene også komme av en høyere skyggeeffekt ved høy strøm enn ved høy bølgeeksponering. Dette støttes av Stevens m. fl. (2003) som mente at det er formen på vannbevegelsen, ikke styrken, som bestemmer de morfologiske forskjellene.

En av tareskogens viktigste økologiske funksjoner er som leveområde for arter av alger og dyr (Whittick 1983, Christie m. fl. 2003, Norderhaug m. fl. 2005). Betydningen av stortare (*Laminaria hyperborea*) som leveområde er i stor grad koblet til størrelse og strukturell kompleksitet, i og med at lange og tykke stilker og store festeorganer gir mer plass for påvekst alger og tilhørende dyr (Christie m. fl. 2003, Norderhaug m. fl. 2007). Kunnskapen om morfologisk variasjon langs gradienter av bølger og strøm oppnådd i dette prosjektet er viktig for forståelsen av forskjeller i økosystemfunksjonen i tareskogen. Kunnskapen vil ha stor betydning både for forvaltere (som ønsker å beskytte biomangfold og økosystemfunksjoner) og taretrålere (som ønsker en kostnadseffektiv høsting).

Prosjektet ble finansiert av HAVKYST-programmet til Norges forskningsråd ("KelpPredict", prosjektnr. 184638, 2008-2012) og Norsk institutt for vannforskning (NIVA). Takk til Dr. Martin Isæus (AquaBiota, Sverige) for bølgeeksponeringsmodellen, André Staalstrøm (NIVA) for strømmodellen og til Finnøy Sjøhus for å ha tatt godt vare på oss under feltarbeid.

### Referanser

- Barton, K. 2013. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.5. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bekkby, T., Rinde, E., Erikstad, L., Bakkestuen, V. 2009. Spatial predictive distribution modelling of the kelp species *Laminaria hyperborea*. ICES Journal of Marine Science 66: 2106-2115.
- Bekkby, T., Rinde, E., Gundersen, H., Norderhaug, K.M., Gitmark, J., Christie, H. 2014. Length, strength and water flow - the relative importance of wave and current exposure on kelp *Laminaria hyperborea* morphology. Marine Ecology Progress Series doi: 10.3354/meps10778.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral

- ecology: some background observations and comparisons. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 65: 23-35.
- Christie, H., Jørgensen, N.M., Norderhaug, K.M., Waage-Nielsen, E. 2003. Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *Journal of Marine Biology Association of the UK* 83: 687-699.
- Denny, M.W., Gaylord, B.P., Helmuth, B., Daniel, T. 1998. The menace of momentum: Dynamic forces on flexible organisms. *Limnology and Oceanography* 43: 955-968.
- Duggins, D., Eckman, J.E., Siddon, C.E., Klinger, T. 2003. Population, morphometric and biomechanical studies of three understory kelps along a hydrodynamic gradient. *Marine Ecology Progress Series* 265: 57-76.
- Eckmann, J.E., Duggins, D.O., Siddon, C.E. 2003. Current and wave dynamics in the shallow subtidal: implications to the ecology of understory and surface-canopy kelp. *Marine Ecology Progress Series* 265: 45-56.
- Eriksson, B.K., Sandström, A., Isæus, M., Schreiber, H., Karås, P. 2004. Effects of boating activities on aquatic vegetation in the Stockholm archipelago, Baltic Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 61: 339-349.
- Friedland, M.T., Denny, M.W. 1995. Surviving hydrodynamic forces in a wave-swept environment – consequences of morphology in the feather boa kelp, *Egregia menziesii* (Turner). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190: 109-33.
- Gerard, V.A. 1982. *In situ* water motion and nutrient uptake by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology* 69: 51-54.
- Gorman, D., Bajjouk, T., Populus, J., Vasquez, M., Ehrhold, A. 2013. Modeling kelp forest distribution and biomass along temperate rocky coastlines. *Marine Biology* 160: 309-325.
- Hepburn, C.D., Holborow, J.D., Wing, S.R., Frew, R.D., Hurd, C.L. 2007. Exposure to waves enhances the growth rate and nitrogen status of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Ecology Progress Series* 339: 99-108.
- Hurd, C.L. 2000. Water motion, marine macroalgal physiology, and reproduction. *Journal of Phycology* 36: 453-472.
- Hurd, C.L., Harrison, P.J., Druehl, L.D. 1996. Effect of seawater velocity on inorganic nitrogen uptake by morphologically distinct forms of *Macrocystis integrifolia* from wave-sheltered and exposed sites. *Marine Biology* 126: 205-214.
- Hymanson, Z.P., Reed, D.C., Foster, M.S., Carter, J.W. 1990. The validity of using morphological characteristics as predictors of age in the kelp *Pterygophora californica* Laminariales Phaeophyta. *Marine Ecology Progress Series* 59: 295-304.
- Isæus, M. 2004. Factors structuring *Fucus* communities at open and complex coastlines in the Baltic Sea. PhD-avhandling, Biologisk institutt, Stockholms Universitet.
- Isæus, M., Rygg, B. 2005. Wave exposure calculations for the Finnish coast. NIVA-rapport 5075.
- Kain, J.M. 1963. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. II. Age, weight and length. *Journal of Marine Biology Association of the UK* 43: 129-151.
- Kain, J.M. 1971a. The biology of *Laminaria hyperborea* VI. Some Norwegian populations. *Journal of Marine Biology Association of the UK* 51: 387-408.
- Kain, J.M. 1971b. Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*. FAO Fish Synopsis 87.
- Koehl, M.A.R. 1999. Ecological biomechanics: life history, mechanical design, and temporal patterns of mechanical stress. *Journal of Experimental Biology* 202: 3469-3476.
- Koehl, M.A.R., Silk, W.K., Liang, H., Mahadevan, L. 2008. How kelp produce blade shapes suited to different flow regimes: A new wrinkle. *Integrative and Comparative Biology* 48: 834-851.
- Kregting, L., Blight, A., Elsässer, B., Savidge, G. 2013. The influence of water motion on the growth rate of the kelp *Laminaria hyperborea*. *Journal of Experimental Biology* 448: 337-345.
- LaCasce, J.H., Røed, L.P., Bertino, L., Ådlandsvik, B. 2007. CONMAN Technical Report No. 2: Analysis of model results. met.no-rapport 5.
- Lobban, C.S., Harrison, P.J. 1994. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mann, K.H. 2000. *Ecology of coastal waters*. Blackwell, Malden, MA.
- Martone, P.T., Kost, L., Boller, M. 2012. Drag reduction in wave-swept macroalgae: alternative strategies and new predictions. *American Journal of Botany* 99: 806-815.
- Miller, S.M., Hurd, C.L., Wing, S.R. 2011. Variations in growth, erosion, productivity, and morphology of *Ecklonia radiata* (Alariaceae; Laminariales) along a fjord in Southern New Zealand. *Journal of Phycology* 47: 505-516.
- Norderhaug, K.M., Christie, H., Andersen, G.S., Bekkby, T. 2012. Does the diversity of kelp forest macrofauna increase with wave exposure? *Journal of Sea Research* 69: 36-42.

- Norderhaug, K.M., Christie, H., Fosså, J.H., Fredriksen, S. 2005. Fish-macrofauna interactions in a kelp (*Laminaria hyperborea*) forest. Journal of Marine Biology Association of the UK 85: 1279-1286.
- Norderhaug, K.M., Christie, H., Fredriksen, S. 2007. Is habitat size an important factor for faunal abundances on kelp (*Laminaria hyperborea*)? Journal of Sea Research 58: 120-124.
- Pedersen, M.F., Nejrup, L.B., Fredriksen, S., Christie, H., Norderhaug, K.M. 2012. Effects of wave exposure on population structure, demography, biomass and productivity in kelp, *Laminaria hyperborea*. Marine Ecology Progress Series 451: 45-60.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien, Østerrike. www.R-project.org
- Schoschina, E.V. 1997. On *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) on the Murman coast of the Barents Sea. Sarsia 82: 371-373.
- Shchepetkin, A.F., McWilliams, J.C. 2005. Regional ocean model system: a split-explicit ocean model with a free surface and topography-following vertical coordinate. Ocean Modelling 9: 347-404.
- Sjötun, K., Fredriksen, S. 1995. Growth allocation in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) in relation to age and wave exposure. Marine Ecology Progress Series 126: 213-222.
- Sjötun, K., Fredriksen, S., Rueness, J. 1998. Effect of canopy biomass and wave exposure on growth in *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae: Phaeophyta). European Journal of Phycology 33: 337-343.
- Stevens, C.L., Hurd, C.L., Isachsen, P.E. 2003. Modelling of diffusion boundary-layers in subtidal macroalgal canopies: The response to waves and currents. Aquatic Sciences 65: 81-91.
- Svendsen, P., Kain, J.M. 1971. The taxonomic status, distribution, and morphology of *Laminaria cucullata* sensu Jorde and Klavestad. Sarsia 46: 1-22.
- Sultan, S. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in polygonum species of contrasting ecological breadth. Ecology 82: 328-343.
- Vadas, R.L., Wright, W.A., Miller, S.L. 1990. Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality. Marine Ecology Progress Series 61: 263-72.
- Wernberg, T. 2005. Holdfast aggregation in relation to morphology, age, attachment and drag for the kelp *Ecklonia radiata*. Aquatic Botany 82: 168-80.
- Wernberg, T., Thomsen, M.S. 2005. The effect of wave exposure on the morphology of *Ecklonia radiata*. Aquatic Botany 83: 61-70.
- Wernberg, T., Vanderklift, M.A. 2010. Contribution of temporal and spatial components to morphological variation in the kelp *Ecklonia* (Laminariales). Journal of Phycology 46: 153-161.
- Wheeler, W.N. 1988. Algal productivity and hydrodynamics - a synthesis. Progress in Phycological Research 6: 23-58.
- Whittick, A. 1983. Spatial and temporal distributions of dominant epiphytes on the stipes of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. (Phaeophyta: Laminariales) in S.E. Scotland. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 73: 1-10.
- Wijkmark, N., Isæus, M. 2010. Wave exposure calculations for the Baltic Sea. AquaBiota-rapport 2.
- Wing, S.R., Patterson, M.R. 1993. Effects of wave-induced light flecks in the intertidal zone on photosynthesis in the macroalgae *Postelsia palmaeformis* and *Hedophyllum sessile* (Phaeophyceae). Marine Biology 116: 519-25.
- Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. Journal of the Royal Statistical Society (B) 73: 3-36.