

Laboratorium for ferskvannsekologi og innlandsfiske (LFI)

Naturhistorisk museum

Rapport nr. 249 – 2007

ISSN 0333-161x

Virkning av lav sommervannstand på fisk i reguleringsmagasiner.



Åge Brabrand



Universitetet i Oslo

**Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI),
Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo.**

Postadresse: Boks 1172, Blindern, 0318 Oslo
Besøksadresse: Zoologisk Museum, Sarsgt. 1, 0562 Oslo.

Tlf. 22 85 17 60.

Telefax 22 85 18 37

<http://www.nhm.uio.no/zoomus/lfi/index.html>

Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI) ble opprettet i 1969. Laboratoriet skal drive oppdragsforskning på fagområdet ferskvannøkologi, og har spesiell kompetanse på bunndyr og fisk (laks, ørret, sik, abborfisk og karpefisk).

For tiden har laboratoriet oppdrag i forbindelse med:

- Vassdragsreguleringer
- Vassdragsskjønn
- Eutrofiering
- Vassdragsovervåking
- Biotopforbedring
- Fiskeforsterkning

Lønn og drift dekkes av de enkelte oppdragsgivere. Arbeidsgiver er Universitetet i Oslo. LFI-Oslo har idag følgende personale:

Forskere: cand. real. Åge Brabrand
 dr. philos John E. Brittain
 cand. scient. Trond Bremnes
 Professor II dr. philos Jan Heggenes
 1. amanuensis: cand. real. Svein Jakob Saltveit (leder)

Avdelingsingeniør: Henning Pavels
Avdelingsingeniør: Finn Smedstad

Utover laboratoriets faste stab dekkes øvrige tjenester av engasjert personale, eller ved kontakt med annet personale ved Universitetet i Oslo.

Resultater fra undersøkelsene presenteres i egen rapportserie. Forespørsler om rapporter rettes direkte til laboratoriet. Sitat av resultater er ønskelig dersom rapporten refereres. Anvendelse av primærdata til videre publisering ansees som begrenset, og kan eventuelt bare gjøres etter avtale med laboratoriet.

Forsidebilde: Kjelavatn i Telemark i august 2006.

Foto: Prosjektleder Finn Johansen, Fylkesmannen i Telemark, Miljøvernavdelingen

Virkning på fisk av lav sommervannstand i
reguleringsmagasiner.

Åge Brabrand

**Laboratorium for ferskvannsekologi og innlandsfiske,
Naturhistorisk museum, Zoologisk museum, Universitetet i Oslo,
Boks 1172 Blindern, 0318 Oslo**

Forord

En rekke reguleringsmagasiner i Sør-Norge var preget av lav vannstand gjennom deler av sommeren og høsten 2006. Statkraft har i denne forbindelse ønsket en faglig gjennomgang av virkningene på fisk og fiskens næringsdyr, både på kort og lang sikt, og virkning på ulike kategorier fiskesamfunn. Det er blitt hevdet at både mengden fisk i fangstene har gått ned i flere magasiner sammenliknet med tidligere år, og ikke minst at kvaliteten er blitt dårligere. Dette er i den offentlige debatt satt i direkte sammenheng med usedvanlig lave vannstander og vannføringer på denne tiden av året.

Gjennomgangen er basert på litteratur og erfaringer fra tidligere senkninger og lave sommervannstander, og enkelte resultater fra prøvefiske. Det er i flere av Statkrafts magasiner i Telemark og Buskerud tidligere gjennomført fiskeribiologiske undersøkelser i forbindelse med evaluering av utsettingspålegg. Slike undersøkelser ble også gjennomført i flere magasiner i 2006. Det er derfor valgt ut noen magasiner der det foreligger datagrunnlag, og disse magasinene er behandlet spesielt mtp. gjennomgang av sannsynlige virkninger på næringsdyr, fiskens kvalitet og magasinenes totale fiskeproduksjon.

Data fra prøvefiske i forbindelse med utsettingspålegg er stilt til disposisjon fra Fylkesmannen i Telemark ved prosjektleder Finn Johansen, Fylkesmannen i Telemark, Miljøvernavdelingen. Professor Reidar Borgstrøm har stilt materialet fra Bordalsvatn til disposisjon, innsamlet av grunneiere i oktober 2006. Materiale fra Pålsvu-fjorden fra perioden 2002-2005 er innsamlet av LFI i regi av undersøkelser finansiert av Numedalslaugens Brugseierforening (NLB). Data fra Aursjoen i Oppland på forekomst av skjoldkreps er oversendt fra seniorforsker Trygve Hesthagen, Norsk institutt for naturforskning. Alle som er kontaktet har umiddelbart stilt materialet til disposisjon, og alle takkes herved.

Rent fiskerifaglig er det vanskelig å vurdere virkningen av senkning enkelte år på næringsdyr og fisk. Det som etterspørres er virkningen av spesielle senkninger utover den ordinære reguleringen. Det er her hele økosystemer som skal vurderes der tildels rekruttering, beskatning og fiskens næringsgrunnlag ikke er kjent. På grunnlag av enkeltepisoder og litteratur har det likevel vært mulig å sette fokus på viktige faktorer.

Oslo 27. februar 2006

Åge Brabrand

Innhold

Sammendrag.....	6
Innledning.....	7
Mål	7
Vannstandsvariasjon og biologiske samfunn	8
Vannstandsvariasjon som ytre påvirkning	8
Hypoteser og begrepsbruk.....	9
Sesongvariasjon, habitatvariasjon og diversitet	11
Næringsdyr for fisk i magasiner.....	11
Permanente vannboere	12
Vanninsekter.....	12
Landinsekter	13
Zooplankton	13
Bunnlevende halvplanktoniske krepsdyr.	15
Skjoldkreps.....	15
Linsekreps	17
Manøvrering.....	18
Fisketetthet	19
Fiskesamfunn	19
Langtidseffekter	20
Areal/volum endringer	21
Endret rekruttering	22
Magasiner med økt turbiditet og virkning på limnisk næringskjede.....	22
Ringedalsmagasinet.....	22
Ustedalsfjord	25
Magasiner med manøvreringsvirkning på skjoldkreps	26
Mårvann	27
Aursjoen, Skjåk i Oppland	28
Magasiner med lav og uregelmessig sommervannstand	29
Pålsbufjorden.....	29
Variabel og lav sommervannstand	29
Ørretens kondisjon	33
Mageprøver	35
Lav sommervannstand 2006 i noen utvalgte magasiner	36
Materiale og metode.....	36
Forventet effekt av lav sommervannstand	37
Hva merker fiskeren?	39
Botnedalsvatn	39
Bordalsvatn.....	41
Kjelavatn	45
Ståvatn.....	47
Songa.....	48
Oppsummering.....	50
Virkning på kort sikt	50
Virkning på lang sikt.....	52
Lav sommervannstand hvert 5-7 år	52
Virkning på ørret i ulike fiskesamfunn	52
Litteratur.....	53

Sammendrag

Virkningen av lav sommervannstand i reguleringsmagasiner på ørret og ørretens næringsdyr er vurdert på grunnlag av litteratur og prøvofiske i enkelte magasiner i Telemark og Buskerud foretatt høsten 2006. Rapporten omhandler virkningen av lav sommervannstand som *sjelden* hendelse i en ellers regulær manøvrering og som hendelser hvert 5-7 år.

For næringsdyr og fisk er det tre forhold ved lav sommervannstand som har virkning på magasinets totale fiskeproduksjon og på fiskens kvalitet:

- i) Den totale fiskeproduksjonen avgjøres av magasinets *vanddekkete areal / vannvolum* i den delen av året det foregår mest biologisk produksjon, i høyfjellet regnet til perioden juli-oktober. Under forutsetning av at ras og erosjon ikke øker vannets innhold av partikler, kan den arealspesifikke fiskeproduksjonen i høyfjellsmagasiner i Sør-Norge grovt settes til 2 kg/ha*år. Et magasin på 1 km² ved HRV vil da produsere 200 kg ørret/år, og tilsvarende i størrelsesorden 100 kg/år dersom vannstanden gir et vanddekket areal på 0,5 km².
- ii) Dersom vannets innhold av *partikler* øker vil dette ha dramatiske konsekvenser på biologisk produksjon i den limniske næringskjeden, og spesielt enkelte grupper zooplankton rammes betydelig. Den arealspesifikke fiskeproduksjonen vil da være mindre enn 2 kg/ha*år.
- iii) Dersom vannstanden ikke når opp til den *kotehøyden* der det ligger egg av linsekrepss og skjoldkrepss, så kan det skje en betydelig reduksjon i produksjonen av disse to næringsdyrene. Denne kotehøyden er definert av vannstanden under egglegging i august-oktober året forut.

Lav sommervannstand som uvanlig hendelse vil gi en akutt fortetning av fiskebestanden, noe som vil gi mindre tilgjengelig næring for den enkelte fisk. Lav sommervannstand vil *alltid* øke fisketettheten og i tillegg *alltid* redusere det totale næringsgrunnlaget i kraft av redusert vanddekket areal og volum. Utover dette vil i tillegg enkelte næringsdyr rammes spesielt, slik at produksjon pr. areal/volumenhet for disse blir redusert. Dette kan skape en sårbar situasjon for fisk. Der det i utgangspunktet er tett ørretbestand (næringsbegrenset bestand) er det påvist lavere individuell vekst, lavere kondisjon og mindre andel gytefisk. I enkelte tilfeller også sannsynligvis økt dødelighet gjennom påfølgende vinter. Der det i utgangspunktet er lav fisketetthet og ørret med god kondisjon, er effekten på fiskens kvalitet mindre eller ikke påvisbar.

Dersom vannstanden normaliseres etter *en* sommer med lav vannstand og den regulære manøvreringen fortsetter som før enkelthendelsen, vil det kunne regnes med normalisering av fiskebestandens kvalitet i løpet av den påfølgende sommersesong. Ugunstig manøvrering for skjoldkrepss/-linsekrepss hvert 5-7 år vil trolig føre til at skjoldkrepss forsvinner eller blir redusert, mens linsekrepss opprettholder forekomsten.

Der ørret er eneste fiskeart er zooplankton viktig (alternativ) næring der regulering har gitt mindre bunndyrproduksjon i strandsonen. Der tettheten av ørret i utgangspunktet er lav kan produksjon av zooplankton kompensere noe for virkningen av lav sommervannstand. Dette forutsetter imidlertid at magasinet ikke får økt innhold av partikler. Der ørret lever sammen med typiske zooplanktonpisere (røye/sik) er tilgjengeligheten av zooplankton for ørret betydelig mindre, og virkning av lav sommervannstand på ørret derved større. Der ørret lever sammen med ørekyt vil næringskonkurranse øke når arealet blir mindre, men tilgjengeligheten av ørekyt som byttefisk vil øke.

Innledning

Sommer og høst 2006 representerte på mange måter en ekstraordinær hendelse når det gjaldt vannstandsforholdene i en rekke høyfjellsmagasiner i deler av Hardangervidda. Lite snø, tørr sommer og produksjon av elektrisk kraft førte til synkende og uvanlig lav vannstand i mange magasiner store deler av sommeren og høsten 2006.

Manøvreringen av de fleste reguleringsmagasiner i Norge gir mer eller mindre jevnt synkende vannstand utover vinteren med laveste vannstand umiddelbart før vårflommen. Oppfylling av magasinene har skjedd i forbindelse med vårflommen og videre gjennom sommer og høst. Uavhengig av selve reguleringshøyden har det vært stor grad av regularitet i selve manøvreringen. Målet har vært å fylle opp magasinene under vårflommen og utover sommeren, med nedtapping utover vinteren og senvinteren.

På tross av regulering, til dels med betydelig reguleringshøyde, kan produksjonen av enkelte næringsdyr fortsatt være betydelig og derved gi grunnlag for produksjon av fisk med rimelig god kvalitet. Dette er forårsaket av at den biologiske produksjonen som foregår utnyttes av næringsdyr som i et gitt magasin tåler både **i)** vannstandsamplituden og **ii)** manøvreringen.

Innenfor en gitt vannstandsvariasjon kan vi tenke oss to scenarier, **i)** en helt årvisst manøvrering og **ii)** en helt tilfeldig og uregelmessig manøvrering. I biologisk forstand innebærer dette to helt forskjellige situasjoner, hvis ”utfall” kan forstås ut fra kunnskap om livssyklus, og generell økologisk teori om hvordan biologiske samfunn responderer på henholdsvis regulære og irregulære hendelser.

Mål

Den foreliggende rapport har som målsetting å vurdere:

- Hvilke biologiske konsekvenser som følger av lav sommervannstand på kort sikt
- Hvor lenge de biologiske virkningene kan merkes dersom lav sommervannstand er en ”engangshendelse”
- Biologiske effekter på lengre sikt dersom lav sommervannstand oppstår hvert 5-7 år
- Hvilken virkning som kan forventes for ulike fiskesamfunn

Det er fokusert på produksjon av næringsdyr, biologisk bæreevne og magasinenes produktive areal, og vurderingen inkluderer forhold der ørret er alene og sammen med strandlevende og pelagiske fiskearter, henholdsvis ørekyte og røye/sik.

I det følgende er det gitt en beskrivelse av hvordan enkeltarter og biologiske samfunn påvirkes av vannstandsvariasjon (både naturlig og menneskeskapt) og hvilke biologiske prosesser som induseres av endret manøvrering i gamle reguleringsmagasiner. I fravær av god dokumentasjon på biologisk virkning av lav sommervannstand i 2006 er det benyttet eksempler fra tidligere undersøkelser, primært fra høyfjellsområdene i det sentrale østlandsområdet og på vestlandet.

Rapporten tar ikke for seg reguleringseffekter på fisk og fiskens næringsdyr som sådan, og gir heller ingen beskrivelse av effekten av ulike reguleringshøyder.

Vannstandsvariasjon og biologiske samfunn

Store variasjoner i avrenningen er en del av vassdragenes natur (NOU 1996). Høy og lav avrenning kommer til uttrykk i innsjøene som vannstand, og det er denne som lettest kan observeres og måles. Som en direkte følge av variasjon i vannstand vil forhold som vann-dekket areal, totaldyp og vannmassenes oppholdstid også endres når vannstanden endrer seg.

Vassdragene er derfor dynamiske systemer der variasjon i avrenningen inngår som en naturlig del. En vurdering av hvordan vannstandsvariasjon virker på organismer som lever i akvatisk miljø vil derfor omfatte innsikt i hvordan organismene mestrer selve variasjonen. Sentralt i denne sammenhengen er hvordan enkeltpopulasjoner og biologiske samfunn utvikler seg under og etter en markert endring i vannstandsforholdene, slik forholdene var i flere reguleringsmagsiner i Sør-Norge i 2006.

Vannstandsvariasjon som ytre påvirkning

Vannstandsvariasjon i innsjøer og magasiner er endel av den abiotiske variasjon som enkeltpopulasjoner og biologiske samfunn utsettes for. For å forstå biologiske prosesser ved endringer i vannstanden er det viktig å skille mellom:

- Endret vannstand som sjelden hendelse (i tid).
- Endret vannstand som en del av et ordinært regime.

Dersom oppfylling av magasiner om våren av en eller annen årsak skulle utebli helt, så er dette en sjelden hendelse. En sesongmessig variasjon i vannstand som følger et bestemt mønster år etter år representerer det motsatte. Endret vannstand som sjelden hendelse vil forekomme uregelmessig og i tilfeldige år, mens endret vannstand som en del av et ordinært regime vil forekomme forutsigbart og ofte.

Det er i biologisk forstand fundamental forskjell på disse to måtene å manøvrere magasiner på, og det er nødvendig å gi noen betraktninger om hvordan biologiske samfunn responderer på disse to manøvringsregimene.

Dersom en endring i vannstanden defineres som en sjelden hendelse i tid kan det argumenteres for at biologiske samfunn og enkeltarter vil svare på dette som om dette var en (helt) tilfeldig hendelse. Dette kan ha helt uforutsigbare biologiske konsekvenser, fordi det er lite belegg for å hevde at arter har tilpasninger til tilfeldige hendelser (Jennings 1997).

Dersom en endring i vannstanden er en del av et regulært mønster, vil biologiske samfunn og enkeltarter respondere iht. de tilpasninger de måtte ha til regulære hendelser. I motsetning til de tilfeldige hendelsene finnes det stor dokumentasjon om tilpasninger til et variabelt abiotisk miljø.

Av dette følger en forventning om at arter viser adaptasjon mer til årstidsregulære vannstandsvariasjoner enn til årstidsirregulære og tilfeldige vannstandsvariasjoner, noe som også er dokumentert (Decamps et al. 1988, Junk et al. 1989).

Vannstandsvariasjon som tilfeldig hendelse eller innenfor rammen av årvisse miljøvariasjon avgjør hvilke biologiske begreper som bør anvendes når virkningen av vannstand på biologiske samfunn og reetablering og suksesser skal omtales.

I reguleringsmagasiner kan uvanlig senking ha korttidsvirkning og mer langsiktige virkninger på både enkeltpopulasjoner og på hele biologiske samfunn. Virkning på populasjoner er økt tetthet eller andre populasjonsforhold som dødelighet og aldersfordeling, mens virkning på biologiske samfunn inkluderer både korttidsvirkninger og mer langsiktige forhold som reetablering og suksesjon etter komplekse mønstre.

Mens økt dødelighet gir absolutt reduksjon i populasjonstetthet som varer lenger enn selve perioden med lav vannstand, vil redusert vanddekket areal gi en økning i tetthet som bare varer mens det er lav vannstand. Når vannstanden normaliseres, vil det skje rekolonisering og eventuelle suksesjoner. Dette vil skje uavhengig av om senkningen har endret de fysiske forholdene permanent eller ikke.

Hypoteser og begrepsbruk

Arter og biologiske samfunn responderer på vannstandsendringer etter forutsigbare mønstre, og det kan skilles mellom korttidsvirkninger og en mer langvarig reetableringsfase der næringsdyr og fiskebestand pånytt kommer i likevekt med de fysiske forholdene i magasinet. Begge faser vil berøre organismenes romlige fordeling (makro- og mikrohabitatbruk, refugier), dels populasjonsdynamiske endringer og økosystemendringer over tid etter ny vannstand. Viktige prosesser og begreper er angitt i tabell 1.

Selv om ørret og eventuelt annen edelfisk er de høstbare artene, bør nivåene populasjon og art ha mindre oppmerksomhet til fordel for økosystem og samfunn, ikke bare for å forstå omfang av eventuelle ”skader”, men for å forstå prosesser som avgjør den biologiske produksjonen. Denne tilnærmingen gjelder også selv om det er bare en eller få arter som er interessante når det gjelder beskatning.

Relevant tidsperspektiv kan være timer/døgn/uker når det gjelder korttidsvirkninger av mekanisk karakter med påfølgende romlig forflytning, endret tilgjengelighet av refugier og eventuelt selektiv mortalitet. Virkning av fortetning uten akutt dødelighet vil omfatte tetthetsavhengige faktorer og har uker og måneder som tidsperspektiv, mens reetablering etter fylling kan ta uker og opp til noen år.

Begrepet reetablering er upresist, men omfatter her prosesser som skjer etter at senkningsperioden er over og vannstanden igjen er normal (vanlig). Det mest generelle mønsteret for reetablering av biologiske samfunn etter ytre hendelser er knyttet til suksesjoner og suksesjonsforløp. Dette er forhold i fiskebestanden som går utover det den enkelte fisker vil registrere. Dette er knyttet til vekst, reproduksjon for gjenværende individer på lokaliteten, foruten kolonisering fra refugier eller innvandring/-spredning fra omkringliggende områder som ikke har vært påvirket. Vekst, reproduksjon og kolonisering er alle tetthetsavhengige og derved relatert til individtetthet og ressurstilgang. Senkning kan, avhengig av bestandspåvirkning og eventuell næringstilførsel, i betydelig grad endre vekst, reproduksjon og kolonisering.

Dersom det ofte er lav sommervannstand, og denne er uforutsigbar, forventes favorisering av arter som raskt kan respondere på nye forhold, og økt ressurstilgang. Forekomst av ulike suksesjonsstadier og innslag av arter med høy reproduksjon og kort livssyklus reflekterer skiftende forhold. Dette inkluderer også lavvannsepisoder dersom dette foregår ofte. Her ”rekker” aldri bestandene å komme i likevekt med de fysiske forholdene. Stabile systemer har derimot større innslag av arter med lav reproduksjon, men som lever forholdsvis lenge.

Forutsigbar (dvs. regelmessighet) vannstandsvariasjon der vannet dekker nye arealer over en viss tid vil gi mulighet for akvatiske organismer til å gjennomføre viktige deler av livssyklus (Johnsen et al. 1995). Kortvarig eller tilfeldig vanddekning gir ikke denne muligheten (Junk et al. 1989). Tilsvarende vil langvarige senkninger (måneder/år) gi terrestrisk vegetasjon mulighet til å etablere seg. Vannstandsendringer som kommer på uvanlige tider av året kan gi redusert produksjon eller andre effekter fordi det ikke skjer på en tid med ugunstig lys og temperatur.

Samvirke mellom de abiotiske faktorene på den ene siden og eksisterende biologiske samfunn i en gitt tilstand på den andre, vil avgjøre hvilke direkte og indirekte effekter på enkeltarter, populasjoner og hele samfunn som initieres. Med tilstand forstås her primært hvilken del av årssyklus/-livssyklus enkeltarter, populasjoner og samfunn befinner seg i, noe som selvsagt er relatert til hvilken tid på året vannstandsvariasjonen inntreffer. Varig effekt vil kunne komme som varig endring i en eller flere av disse parametrene.

Tabell 1. Biologiske begreper som bør brukes for prosessorientert forståelse av vannstandsvariasjon på enkeltarter og biologiske samfunn.

Habitatbruk/refugier	Habitatbruk knyttet til artenes nyttbare areal/-volum. Refugier kan være nøkkelområder i habitatet som gir høy overlevelse, ofte for bestemte livssyklusstadier. Områdene kan være ekstremt viktige områder i kritiske tidsperioder. Fravær eller bortfall av refugier kan ha stor effekt på artens tetthet.
Flom-puls	Fokuserer på vannstandsheving og vannets fremmarsj innover reguleringssone, våtmark og terrestrisk område, og tilsvarende tilbaketrekking under senking.
Suksesjon	Endring av biologisk samfunn over tid. Mønster ved kolonisering og re-etablering av samfunn etter hydrofysiske endringer.
Energetiske forhold	Angir import av terrestrisk materiale og landinsekter fra omkringliggende landområder.

Inndeling av akvatiske samfunn kan gjøres på grunnlag av dominante arter, nøkkelarter eller definerte utvalg av arter (kjernearter, sekundærarter, satelittarter (Tonn et al. 1990)).

Spesielt nøkkelarter bør benyttes både i forbindelse med senkning og andre menneskelige inngrep, fordi det angir hvilke arter som er viktige for å ivareta økosystemets karakter, egenart og produksjon. Dette er arter som ikke nødvendigvis er dominante eller lett synlige (fig. 1). En nøkkelart kan defineres som en art med stor virkning på biologisk samfunn eller økosystem, og mye større enn forventet ut fra artens biomasse eller antallsmessige forekomst (Power et al. 1996). I regulerte innsjøer kan skjoldkreps være en slik nøkkelart, der produksjon av ørret mer eller mindre er basert på dette næringsdyret. Uteblir skjoldkreps av en eller annen grunn, vil det føre til store endringer i fiskeproduksjonen.

I dette ligger det at nøkkelarter er viktige arter som opprettholder et gitt biologisk samfunn. Dersom nøkkelarter forsvinner eller forekomsten endres, vil hele det biologiske samfunn kunne endres. I akvatiske systemer er ofte fisk nøkkelarter ved at de er konsumenter på ulike nivåer i næringskjeden (Power et al. 1996).

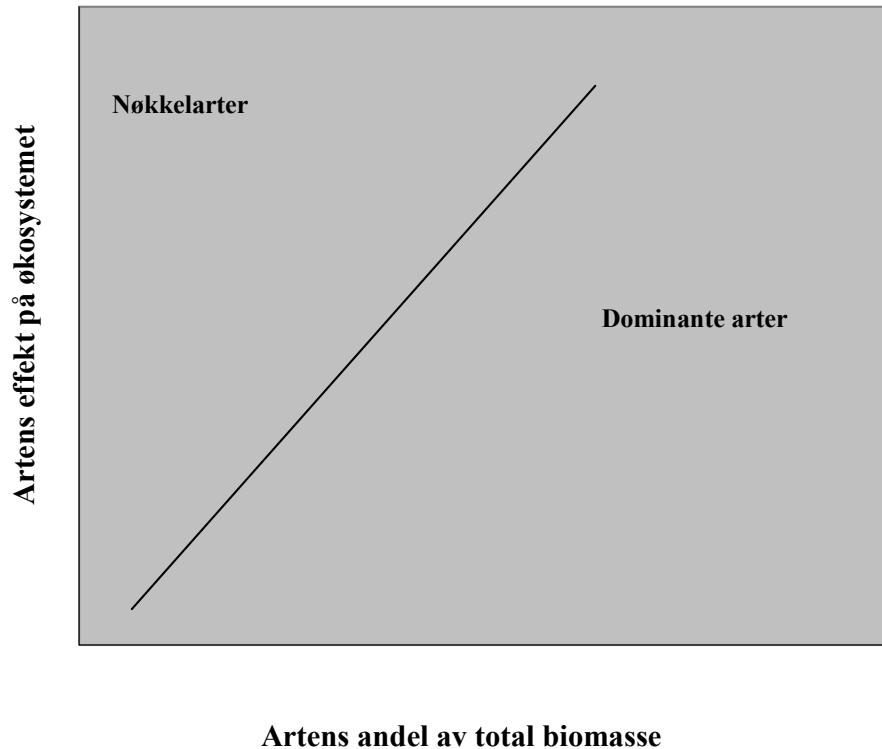


Fig. 1. Artenes relative betydning på biologiske samfunn i forhold til deres forekomst. Punkter på den rette linjen $x=y$ vil representere arter der deres betydning er proporsjonal med hvor mye de utgjør av det biologiske samfunnet. Nøkkelarter har en effekt som er større enn deres forekomst vil tilsi (se Power et al. 1996).

Sesongvariasjon, habitatvariasjon og diversitet

Nøkkelarter må sees i sammenheng med økosystemets diversitet (Frost et al. 1995), hvilket trofisk nivå de tilhører (Power et al. 1996) og tiden i biogeografisk/ evolusjonær sammenheng (Zaret and Paine 1973). “Gamle” systemer med høy diversitet kan ha større muligheter for å kompensere for tap av nøkkelarter enn unge systemer med få arter.

I internasjonal litteratur er vannstandsvariasjon (spesielt de regelmessige) angitt som en av de helt sentrale faktorer som styrer biologiske samfunn i ferskvann (Schlosser 1991, Baylay 1995, Power et al. 1996). Det gjelder spesielt på elvesletter, delta- og våtmark, og det gjelder i magasiner. Dette skjer ved at vannstandsheving og senking griper direkte inn i sesong- og livssyklus og ved at vanndekning opprettholder habitatvariasjon (tid, rom). Begge forhold har avgjørende effekt på biologiske forhold som biodiversitet, biologisk mangfold og artsdominans. En viktig prosess ved vannstand/ vanndekning er derfor direkte knyttet til livssyklus og vassdragets habitatvariasjon.

Næringsdyr for fisk i magasiner

Næringsdyr for fisk i ferskvann kan systematiseres på flere måter. I fig. 2 er det lagt vekt på tilgjengeligheten av viktige næringsdyr, samlet i 5 hovedgrupper.

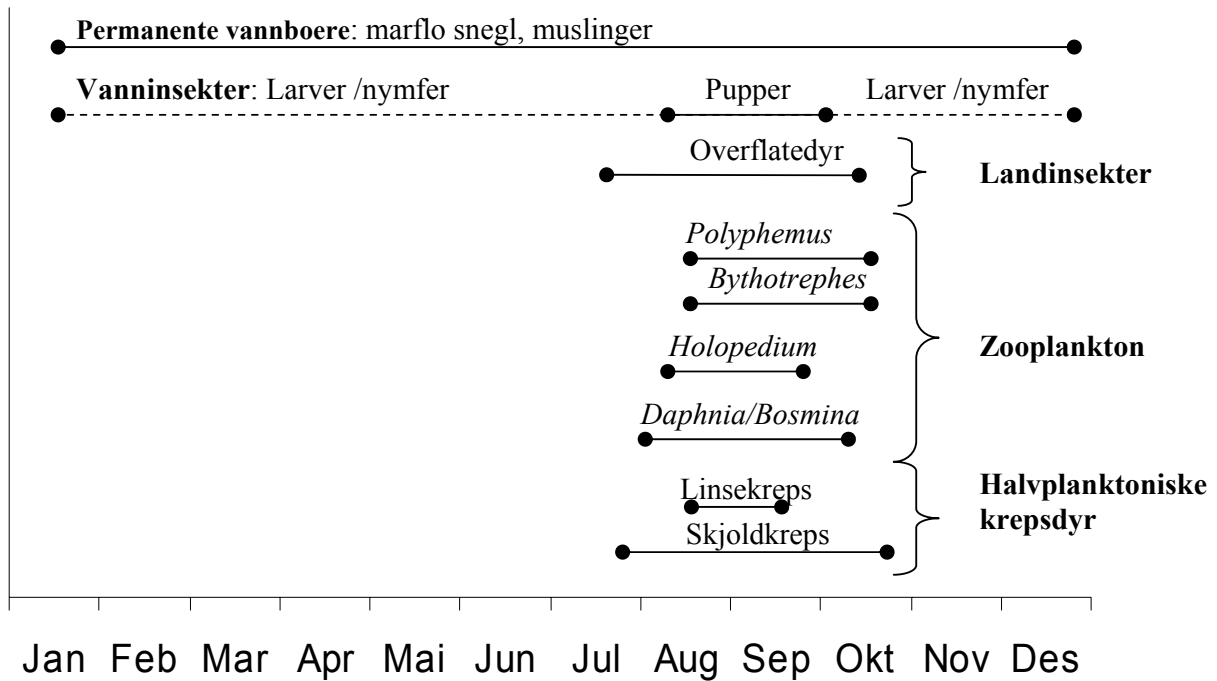


Fig. 2. Forenklet skisse over tilgjengelighet av viktige næringsdyr for fisk i innsjøer og reguleringsmagasiner, fordelt på **i)** permanente tilgjengelige vannboere **ii)** vanninsekter, **iii)** landinsekter, **iv)** planktoniske krepsdyr og **v)** bunnlevende halvplanktoniske krepsdyr.

Permanente vannboere

Til denne gruppen regnes her bunndyr som oppholder seg i vann hele livet, og omfatter bl.a. marflop, snegl, muslinger, fåbørstemark. De er tilgjengelige som næring for fisk gjennom store deler av året. I uregulerte innsjøer holder flere grupper til i strandsonen, mens muslinger og fåbørstemark kan også oppholde seg på dypt vann. Ved reguleringer blir denne biologiske produksjonen redusert, fordi strandsonen stadig blir tørrlagt (Grimås 1962). De gruppene som er mobile, for eksempel marflop, kan trekke ut på dypere vann når vannstanden går ned.

Virkingen på bestander av mobile næringsdyr kan derfor være mindre dramatisk enn for de mindre mobile (muslinger, snegl) (Petersen 2004). Finere substrat og mindre tilgjengelige skjulsteder kan imidlertid føre til hard nedbeiting fra fisk når større næringsdyr må trekke ut på dypere vann.

Vanninsekter

Mange insekter gjennomfører deler av livssyklus i vann, der larver, nymfer og pupper er viktige næringsdyr for fisk. Etter klekking er tilgjengeligheten redusert. Livssyklus kan være synkron eller ikke synkron, og det kan være en eller flere generasjoner gjennom året.

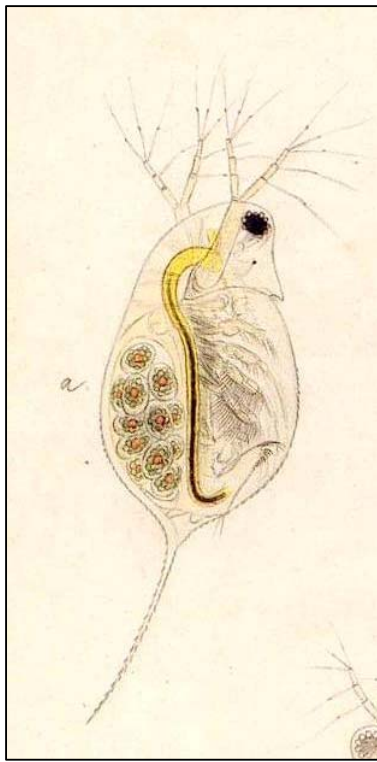
Mange større grupper holder til i strandsonen, og blir sterkt influert av regulering. Andre og mer gravende former (fjærmygg) holder til på bunnen på dypere vann og er i mindre grad påvirket av regulering.

Landinsekter

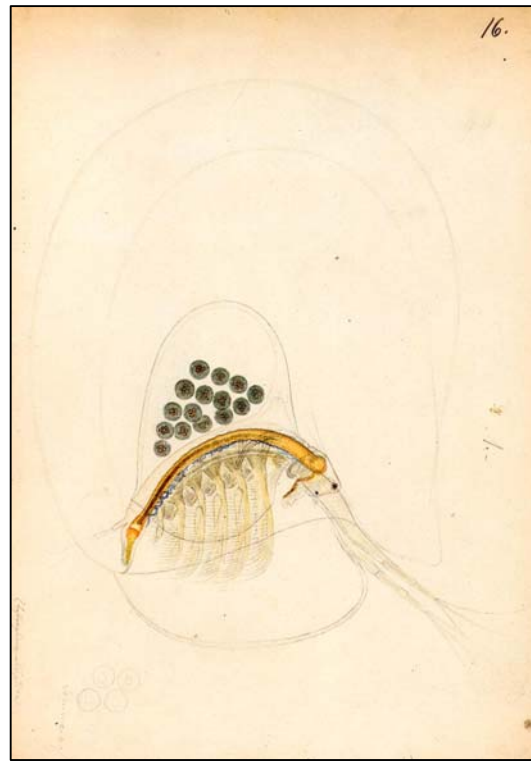
Landinsekter er produsert i de terrestre områdene rundt magasinet, og havner gjerne på vannoverflaten i forbindelse med vind. Dette kan være et betydelig bidrag til næring for fisk i innsjø/magasin i forbindelse med masseforekomst på ettersommer og tidlig høst (Lien 1978). Lav vannstand kan føre til stor avstand mellom vannflaten og omkringliggende landområder, og derved redusert næringstilbud fra land, men dette blir antagelser.

Zooplankton

Dette er små planktoniske krepser som opptrer i frie vannmasser uavhengig av bunnen og strandsonen. Zooplankton kan være svært viktig næring for ørret der ørret opptrer alene, og spesielt i reguleringsmagasiner der næringstilbudet av bunndyr i reguleringssonen er begrenset (Aass 1969). Røye og/eller sik er bedre tilpasset opptak av zooplankton, og vil langt på vei utkonkurrere ørret i de frie vannmassene.



Daphnia longispina



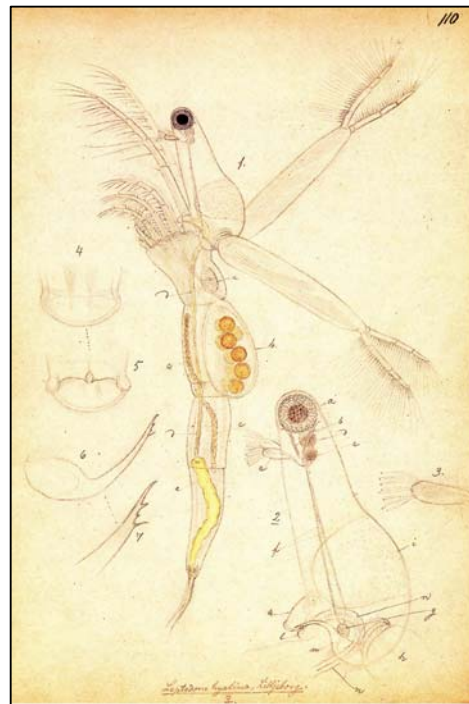
Gelèkrepser, *Holopedium gibberum*

Fig. 3. Filtrerende arter av zooplankton er viktig næring for pelagiske fiskearter i reguleringsmagasiner. Tatt fra Sars (1865).

Den limniske næringskjeden er energetisk basert på planteplankton og til en viss grad også dødt organisk materialet gjennom tilløpsbekker og elver. Mange arter zooplankton (*Daphnia*, *Bosmina*, *Holopedium*) lever som filtratorer (fig. 3), mens andre er selv rovformer (fig. 4). Zooplankton er viktig næring for fisk på sensommeren og tidlig høst, med kulminasjon i høyfjellet i siste del av august eller begynnelsen av september.



Bythotrephes longimanus



Leptodora kindtii

Fig. 4. Rovformer av zooplankton er store og kan være viktig næring for pelagiske fiskearter og ørret. Tatt fra Sars (1865).

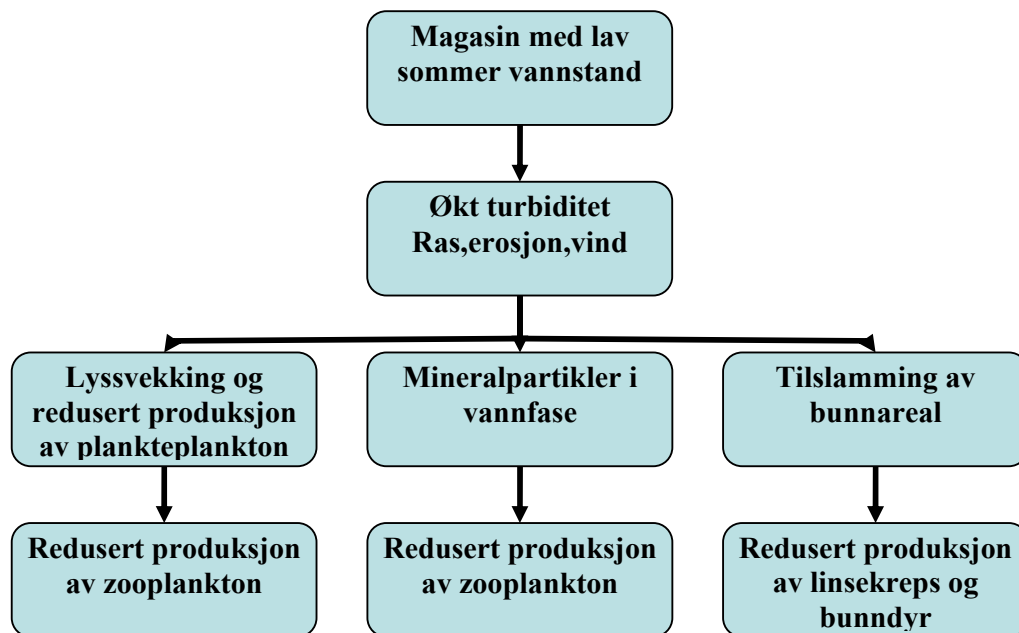


Fig. 5. Virkning på pelagisk næringskjede i magasiner der lav sommervannstand fører til økt mengde partikler (økt turbiditet) i vannmassene.

Den limniske næringskjeden er til dels ekstremt følsom for økt turbiditet i form av uorganiske partikler (Hessen, 1985, 1986), fig. 5. Dels svekker dette lysforholdene og derved primærproduksjonen, dels vil zooplankton (cladocerer) få i seg uorganiske partikler når vannet filtreres. De artene som har et selektivt næringsopptak og derved kan "velge" næring er mindre utsatt. Økt turbiditet på grunn av utrasninger og bølgeerosjon kan derved føre til dramatisk reduksjon i produksjon av cladocerer (Borgstrøm et al. 1992).

Dette ser også ut til å gjelde for breslampåvirkete sjøer. Blakar og Jacobsen (1979) fant ikke cladocerer i Juvatn, men et zooplanktonsamfunn bestående av hjuldyr og hoppekreps som enten ikke eller i liten grad spises av fisk.

Bunnlevende halvplanktoniske krepser.

La oss her begrense denne gruppen til to viktige næringsdyr for fisk, skjoldkreps (*Lepidurus arcticus*) og linsekreps (*Eurycercus lamellatus*). Begge viser en sterk sesongmessig forekomst som næring for fisk og opptrer spesielt tallrik i mageinnhold hos fisk i august-september. Skjoldkreps er i Sør-Norge lokalisert til høyfjellet, gjerne høyere enn ca 900 m o.h., mens linsekreps finnes i lavlandet og opp til ca 1400 m o.h. Linsekreps er også vidt utbredt i innsjøer med forskjellig vannkvalitet (pH, ledningsevne, eutrofi).

Skjoldkreps

Skjoldkreps er en typisk arktisk art, der kjerneområdet i Sør-Norge er Hardangervidda, Jotunheimen og de sydlige Trøndelagsfjellene. Her ligger de fleste lokalitetene over 900 m o.h., mens lokaliteter i Nordland, Troms og Finmark ligger betydelig lavere. Skjoldkreps (fig. 6) er et forholdsvis stort krepserdyr med lengde opp til 3 cm.

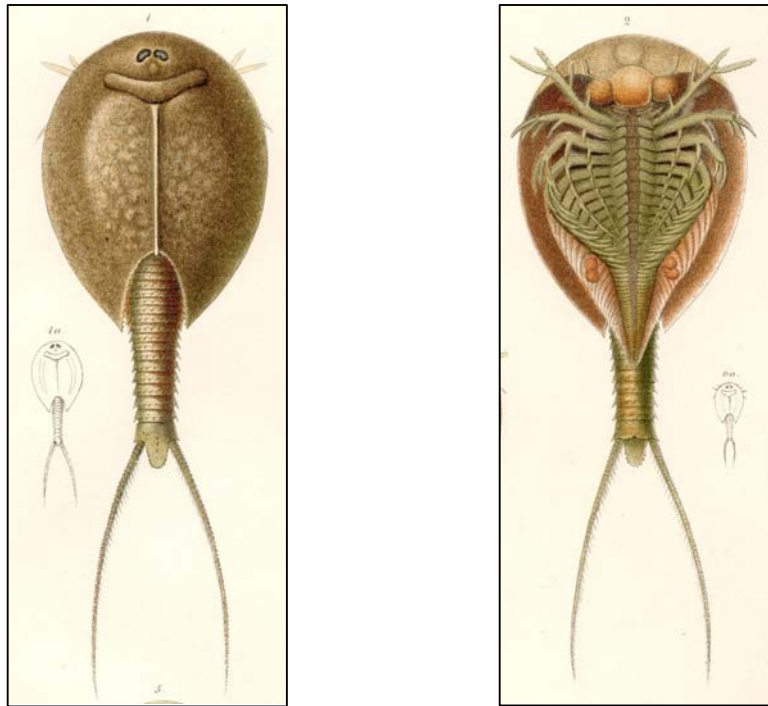


Fig. 6. Skjoldkreps er et arktisk krepserdyr som er svært viktig næringsdyr for ørret i høyfjellsmagasiner (Sars 1896).

Skjoldkrepsen gjennomfører livssyklus på ett år. Eggene legges på grunt vann om høsten, og klekker når isen går neste vår. Flere ungestadier lever som plankton, før de blir bunnlevende (Borgstrøm og Larsson 1974). Skjoldkreps eter primært dødt organisk materiale, men er også rapportert å ta zooplankton i form av *Daphnia*, copepoder og bentiske organismer (Christoffersen 2001, Jeppesen 2001).

Skjoldkreps regnes sammen med marflo som svært viktige næringsdyr for fisk i høyfjellet. De er store, og spesielt skjoldkreps kan være viktig i magasiner med stor regulerings høyde. Der fisketettheten er stor kan skjoldkreps utsettes for betydelig nedbeiting fra både ørret (Borgstrøm 1970), røye (Jeppesen et al. 2001) og ørekyte (Borgstrøm et al. 1985).

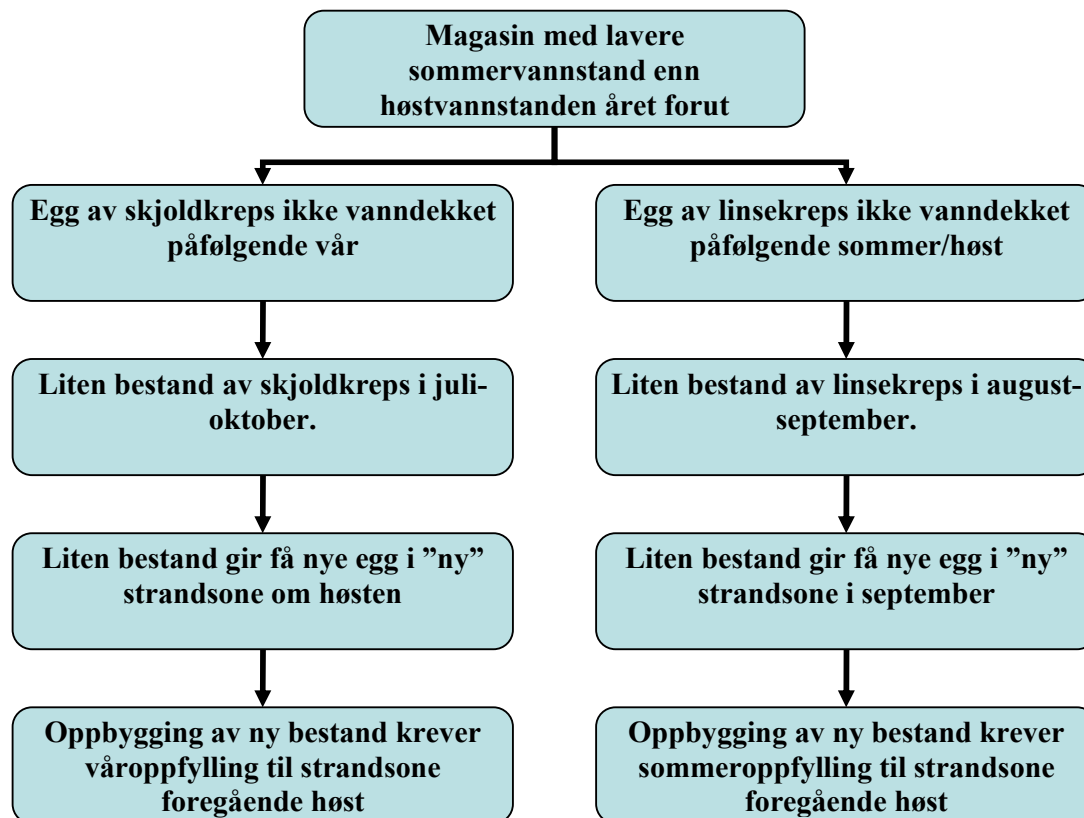


Fig. 7. Klekkesuksess hos linsekreps og skjoldkreps blir berørt i magasiner der sommervannstanden er lavere enn høstvannstanden foregående høst.

Det er viktig å merke seg at skjoldkreps egg legges på grunt vann om høsten (Borgstrøm 1970, 1973 a, Brabrand og Saltveit, 1980). I reguleringsmagasiner betyr det at egg legges i reguleringssonen og blir liggende på tørt land når vannstanden synker, se fig. 7. Skjoldkreps egg tåler frost og tørke (Aass 1969). I Stolsmagasinet fant Borgstrøm (1975) egg i øvre del av reguleringssonen på våren mens magasinet fremdeles var nedtappet 2,5 m, mens det samtidig ble funnet skjoldkreps i grunne dammer i reguleringssonen like under høyeste regulerte vannstand (Borgstrøm 1970). Dette viser at egg blir lagt fra grunt vann og ned til minst 2,5 m's dyp. Her ble da også eggbærende hunner av skjoldkreps funnet i størst tetthet på 5-6 m's dyp, noe som samsvarer med de dyp der det ble funnet egg. Men det ble funnet eggbærende hunner også på dypere vann, ned til 10 m i Buvatn (del av Stolsmagasinet) og ned til 28 m i

Steinbusjøen (Borgstrøm 1970). Samlet sett er det allikevel overveiende sannsynlig at den største mengden egg av skjoldkreps blir lagt fra strandkanten og noen få meter ned.

På mange måter får innsjøer et mer arktisk preg når de reguleres (Aass 1969). Dette kan være en av flere grunner til at skjoldkreps finnes lavere ned i regulerte innsjøer enn i de uregulerte (Brabrand og Saltveit 1980). Det kritiske for skjoldkreps er selvsagt at vannet må nå opp til det nivået der eggene ligger, som altså er definert av høstvannstanden da eggene ble lagt. Og dette må skje så tidlig at skjoldkreps rekker å gjennomføre livssyklus i løpet av sommer og høst.

Linsekreps

Linsekreps er et 2-3 mm (fig. 8) stort krepsdyr med et halvplanktonisk levevis, lokalisert til strand-sonen og grunne områder med organisk materiale. Mens det bare er eggleggende hunner og eggene hos skjoldkreps som er lokalisert til strandsonen, så er hele livssyklus hos linsekreps knyttet til grunne områder, fig. 7. Eggene tåler frost og tørke, og overlever derfor nedtapping. I tillegg hevdes det at frost kan virke stimulerende på selve klekkingen, og at dette er noe av årsaken til at linsekreps viser stor forekomst i reguleringsmagasiner (Aass 1969).

Når vannet stiger om våren klekker eggene. Linsekreps oppnår full størrelse i slutten av juli og er et viktig næringsdyr spesielt i august og september. Selv om linsekreps ikke er et typisk bunndyr, er den som flere andre bentiske bunndyr angitt å være ekstremt følsom for tilslamming av bunnarealer (Hessen 1986).

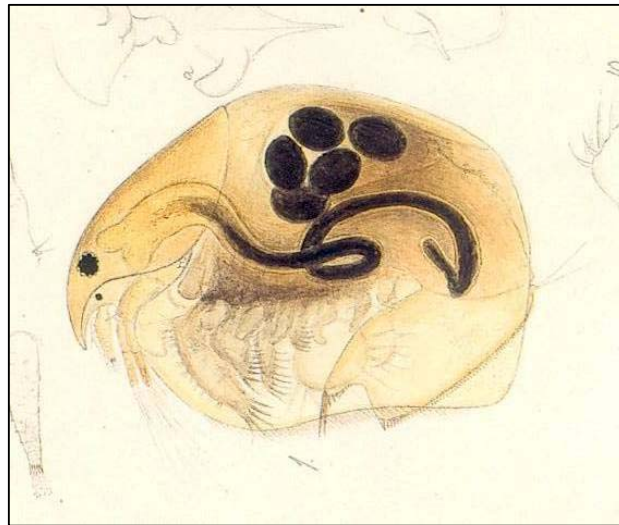


Fig. 8. Linsekreps (Eurycerus lamellatus) er et ca 2-3 mm langt krepsdyr som er et viktig næringsdyr for fisk i regulerte innsjøer, spesielt i grunne områder. Sars (1865).

Manøvrering

Det kan lages forventninger om hvordan vannstandsendringer virker på enkeltarter og biologiske samfunn. Disse må ta utgangspunkt i fysiske virkninger på den ene siden og enkeltarter og biologiske samfunn på den andre. Følgende enkle skjema kan illustrere generelt forløp:

Lav sommervannstand gir endret fysisk miljø



Korttidseffekter på individ- populasjonsnivå



Langtidseffekter: Biologiske prosesser på populasjons- og biologisk samfunnsnivå

Det kan her settes opp mer spesifikke forventninger, nært knyttet til magasintype, innsjøtype og hvilke biotiske prosesser som kan tenkes å bli satt i gang. De fysiske parametre som er nevnt i tabell 2 er selvsagt ikke uavhengige av hverandre.

Vannstandsendringer kan sette igang flere biologiske prosesser. Dette vil utløse sekundærprosesser, og effekten vil derfor kunne strekke seg over tid og til sammen kunne

Tabell 2. Senkning av vannstand og mulige abiotiske faktorer, forventet biologisk respons og biotiske prosesser forårsaket av sommervannsenkning som forekommer sjelden.

Abiotisk effekt	Prosess og forventning
Erosjon/ras*	Substratendring og substratforflytning gjennom mekanisk effekt. Avhengig av substrattypen, bølgeslag og strandprofil. Bunnlevende organismer, planter og dyr. <i>Forventning:</i> Mekanisk endring av reguleringssonen, deponering under LRV. Løsrivelse av makrofyter. Redusert overlevelse for bunndyr.
Mineralpartikkel transport	Mineralpartikler i vannfase. Kompliserte virkninger, men relatert til slipeeffekt hos bunndyr og fisk, og næringsopptak hos filtrerende bunndyr og zooplankton. Form, størrelse og mengde av stor betydning. <i>Forventning:</i> Kan redusere overlevelse hos fisk og bunndyr. Reduserer næringsopptak hos filtrerende organismer og svevekapasitet hos zooplankton.
Allokton partikkel transport	Relatert til ekstern tilførsel av næringspartikler, vesentlig terrestrisk plantemateriale. <i>Forventning:</i> Direkte positiv effekt på detritus- og bakteriespisende organismer, indirekte positiv effekt på sekundærkonsumenter. Positiv langtidseffekt i dypvannsområder.
Sedimentasjon	Endring/forflytning av habitat dominert av sedimentert masse. Begraver etablerte samfunn, primært littoral vannvegetasjon og fauna med liten egenbevegelse, øker profundal sedimentasjon. Skaper nye arealer som besettes gjennom suksesjon. Substratendring avhengig av partikkelmateriale. <i>Forventning:</i> Øker arealet av områder i tidlige suksesjonstrinn.
Oppløste salter	Knyttet til erosjon, allokton partikkeltransport og bunntype. Økt autokton produksjon. <i>Forventning:</i> Økt primærproduksjon for fytoplankton.
Lyssvekking*	Knyttet til partikkelinnhold. Gir endret lysregime for primærprodusenter. Endrer plantesamfunn, bunnfast vegetasjon og planktonsamfunn. <i>Forventning:</i> Redusert produksjon av fytoplankton og strandvegetasjon. Økt forekomst av lysømfintlige arter, og av flytebladvegetasjon.
Totalt vanndecket areal, totalt vanddypp*	Senking av magasiner gir redusert vanndecket areal. Avhengig av innsjømorfometri og hypsografisk kurve. Reduserer mengden av (mikro-)habitat, delvis med funksjon som refugier. Mindre vanndecket areal gir økt relativ tetthet av organismer. <i>Forventning:</i> Redusert vanndecket areal reduserer det produktive arealet/volumet og øker effekten av tetthetsavhengige parametre. Fravær av refugier gir økt dødelighet.

* Antatt spesielt viktige ifb. med lav sommervannstand

strukturere biologiske samfunn på flere nivå. Eksempelvis vil økt dødelighet av en predatorart kunne endre beitetrykket på byttepopulasjoner.

For et magasin der reguleringshøyden er gitt, vil selve manøvreringen ha betydning for flere grupper av næringsdyr. I fig. 2 fremgår det at en rekke næringsdyr har sin viktigste tilgjengelighet for fisk på ettersommer og høst. Innenfor en gitt reguleringshøyde vil det derfor være noen manøvreringsregimer som i vesentlig grad gir dårligere næringstilbud for fisk enn andre.

Organismer med stor egenbevegelse kan utnytte de ”nye” arealene etter normaliseringen, for eksempel fisk og enkelte bunndyr. Her vil større vanndekket areal gi en reduksjon i relativ tetthet. Redusert tetthet vil vare inntil ny rekruttering gir økt tetthet av fisk og næringsdyr.

Kvaliteten på ørret viser stor variasjon både i innsjøer og magasiner. Nøkkelfaktorer her er fisketetthet i forhold til ressurstilgang. Fisketettheten er avhengig av rekruttering og beskatning, mens tilgjengelighet av næringsdyr er avhengig av produksjon av næringsdyr og grad av nedbeiting (fisketetthet og næringskonkurrenter).

Fisketetthet

Lav fisketetthet vil gi bedre næringsforhold for bestanden, og derved bedre kvalitet på enkeltfisk. Lav fisketetthet kan være forårsaket av lav rekruttering eller høy beskatning. Motsatt vil stor fisketetthet gi dårligere næringsforhold og med dårligere kondisjon og vekst som resultat. Der fisketettheten er lav, er det derfor mulig å opprettholde god kvalitet selv om næringsgrunlaget blir noe dårligere.

Det er enklere å kontrollere den totale fisketettheten der ørret opptrer alene, men vanskeligere der det er flere fiskearter til stede. Der det er flere fiskearter kan det tenkes at hard beskatning på ørret vil øke tettheten av en annen konkurrerende art, dvs. at det ”rommet” som skapes når ørret beskattes, ikke brukes til å bedre kvaliteten på ørret, men for eksempel til å øke tettheten av småvokst røye.

Med dette som utgangspunkt er det mulig å angi effekten av et år med redusert næringstilgang for forskjellige typer magasiner, med forskjellig fiskesamfunn og med i utgangspunktet forskjellig kvalitet på ørret.

Fiskesamfunn

En viktig årsak til variasjon i fiskens kvalitet både mellom magasiner og over tid i et og samme magasin ligger i produksjon av næringsdyr. Det ligger utenfor mandatet for denne undersøkelsen å beskrive nærmere årsakene til denne variasjonen i uregulerte innsjøer, men der ørret opptrer alene vil både bunndyr i strandsonen og zooplankton i pelagisk sone inngå i ørretens diett.

De vanlige fiskesamfunnene i høyfjellsmagasiner i Sør-Norge er:

- **Littorale samfunn**
 - Ørret
 - Ørret-ørekyt
- **Pelagiske samfunn**
 - Ørret
 - Ørret-røye
 - Ørret-røye-sik

Der regulering gir dårligere næringstilbud i strandsonen kan ørreten slå over på økt opptak av zooplankton. I nærvær av mer effektive zooplanktonspisere (sik og røye) vil ørret ikke ha denne muligheten på samme måte. Effekten av regulering blir mer alvorlig for ørret der det også er sik og/eller røye, enn der ørret er eneste fiskeart i magasinet (Brabrand og Saltveit 1988). Dersom produksjonen av zooplankton blir redusert, for eksempel i forbindelse med økt innhold av mineralpartikler, vil dette gi et dårligere næringstilbud for fisk fra de frie vannmassene. Der ørret er alene og strandsonen har dårlig næringstilbud fra før pga. regulering, vil dette kunne ha katastrofal virkning på ørret. Da vil både bunndyr i strandsonen og zooplankton i pelagisk sone nærmest utebli (Ringedalsmagasinet, Borgstrøm et al. 1992). Dersom det er sik og røye i magasinet vil forholdene for ørret allerede i utgangspunktet være vanskelig, og med regulering vil dette bli ytterligere forsterket. Slike forhold finnes i Ustevann og det nedenforliggende Ustedalsfjorden (Aass 1978, 1986), der stor regulerings høyde ga dårlig næringstilbud i strandsonen, og utrasning og dårlig siktedyp i nærvær av sik og røye gir lav produksjon av zooplankton både for sik og røye. For ørret blir produksjonsforholdene svært dårlige.

Tilstedeværelse av ørekyt innebærer næringskonkurranse i strandsonen. Der skjoldkreps er tilstede er det påvist at ørekyt kan beite ned tidlige stadier av skjoldkreps, slik at bestanden av den voksne skjoldkrepsbestanden som næring for ørret kan bli mindre (Borgstrøm et al. 1985). Det er imidlertid vanskelig å vurdere slutteffekten av ørekyt på ørret i forbindelse med lav sommervannstand. På den ene siden blir det sannsynligvis større næringskonkurranse mellom ørret og ørekyt, men sannsynligvis vil ørekyt også bli et lettere bytte. Dette skjer både pga. fortetning ifb. med mindre vannvolum/vanndekket areal, og fordi strandsonen ved lavere vannstand vanligvis består av finere substrat slik at skjulmulighetene blir redusert. Det er fullt mulig å tenke seg at stor ørret får økt tilgjengelighet av byttfisk, mens småørret får økt næringskonkurranse.

Den respons endret næringstilbud får på ørretbestandene er derfor avhengig av fiskesamfunn og bestandsstruktur. Dersom vi forutsetter at ørret er den ønskete fiskearten, så kan den økende kompleksitet i fiskesamfunn som finnes i høyfjellsmagasiner i Sør-Norge klasifiseres etter økende næringskonkurranse mellom ørret og andre bunndyrspisende fiskearter (ørekyt) på den ene siden og ørret og zooplanktonspisende fiskearter (røye, sik) på den andre.

Langtidseffekter

Utover korttidsvirkningen vil en lavvannsperiode om sommeren kunne spores i fisk og næringsdyr også etter at vannstanden er normalisert. Redusert kondisjon, eventuelt økt dødelighet, redusert næringstilgang og redusert vanndekket areal gir på hver sin måte endringer i populasjonstettheten i forhold til ressurser. Økt dødelighet gir reduksjon i populasjonstetthet, og denne tetthetsreduksjonen varer lenger enn selve lavvannsperioden.

Korttidsvirkningen på organismene induserer altså langtidsvirkninger. Disse inntreffer som en konsekvens av de fysiske endringene i magasinet og den biologiske korttidsvirkningen. Langtidsvirkningen inkluderer kompliserte biologiske prosesser på flere biologiske nivå; populasjon, biologisk samfunn og økosystem. Dette bildet er forholdsvis komplisert, fordi en endring i en ellers årviss manøvrering vil kunne gi endringer både i klekking av egg og selve næringsdyrproduksjonen. Det gjelder spesielt for næringsdyr med forholdsvis langt livsløp (ettårig og synkron livssyklus), for næringsdyr med lav reproduksjonsrate og for de som stille bestemte krav i forbindelse med reproduksjonen. Et markert endring i manøvreringspraksis vil initiere suksessjonsforløp og det tar tid før nye likevekter oppnås.

Areal/volum endringer

Siden fisk er større organismer med langt livsløp, vil lav sommervannstand som en sjelden hendelse *ett* år ha en tidsforsinket effekt sammenliknet med næringsdyr med livsløp fra noen uker og opp til et år. Tetthet og biomasse av fisk i et magasin er basert på produksjonsgrunnlaget i årene før hendelsen. Et magasin som *ett* år har lav sommervannstand vil derfor ha en biomasse og tetthet av fisk som er basert på et areal og volum ved fullt magasin. Lav sommervannstand vil derfor i første omgang føre til økt tetthet av fisk, i omfang avhengig av hvor stor reduksjon det er i areal og volum, fig. 9. Økt fisketetthet vil i seg selv føre til økt næringskonkurranse og en rekke andre tetthetsavhengige faktorer. Når det i tillegg må regnes med mindre produksjon (pr. arealenhet) av næringsdyr i strandsonen (linsekreps, skjoldkreps), og muligens mindre produksjon av zooplankton ved økt turbiditet, så er det forventet at fiskeproduksjonen blir redusert, både pr. areal/volumenhet og derved totalt.

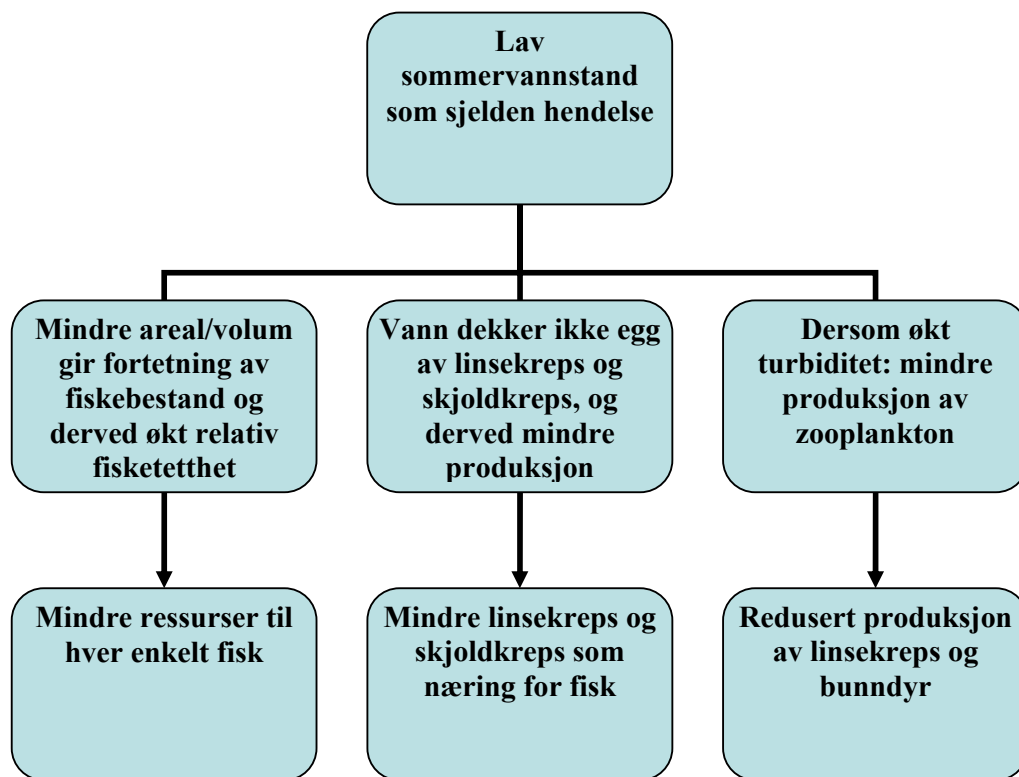


Fig. 9. Virkning på ørret i magasiner med lav sommervannstand som sjelden hendelse, men der magasinet vanligvis er fullt om sommeren.

Der senkningen har gitt økt populasjonstetthet ved fortetning og uten at det har gitt dødelighet, så vil tettheten være på opprinnelig nivå når vannstanden normaliseres. Der det har vært selektiv dødelighet av bestemte livsstadier av fisk og næringsdyr som følge av korttidsvirkningen, vil populasjonstettheten være redusert når vannstanden og derved vanddekket areal blir normalisert.

Lav populasjonstetthet etter normalisering kan gi påfølgende redusert dødelighet for hele eller deler av populasjonen, og det kan forventes økt vekst eller økt rekruttering. Konsekvensen er økt populasjonsvekst, eventuelt med endret demografisk fordeling eller sterke årsklasser /

kohorter som resultat. I magasiner med få arter vil populasjonsveksten kunne være stor inntil populasjonstettheten igjen er normalisert. Forløpet hos fisk vil selvsagt avhenge av hvordan næringsdyrproduksjonen forløper.

Endret rekruttering

For ørret kan lav høstvannstand i magasinene i seg selv skape økt tilgjengelig gyteareal ved at innløpselver og bekker blir tilgjengelige som rennende vann i reguleringssonen. Dette er generelt lite undersøkt, men dokumentert etter lav sommervannstand i Tunhovdfjorden i 1996 (Brabrand 1998) og i Aursjømagasinet (Aass pers.meddelelse). Dette er begge hevingsmagasiner, noe som betyr at elv i reguleringssonen er gammelt elveløp med elvesubstrat. Der det er senkningsmagasiner vil elv i reguleringssonen renne gjennom gammel innsjøbunn og det vil være større sannsynlighet for at den nye elvebunnen har uegnet gytesubstrat.

Der ørretbestanden er *rekrutteringsbegrenset* er det forventet god kvalitet på ørretbestanden. Det gjelder både i innsjøer og i magasiner. En lav sommer- og høstvannstand (et år) vil som korttidsvirkning uansett gi økt fisketetthet (fortetning) og endret næringstilbud. I fåtallige bestander der kondisjonen i utgangspunktet er god, vil dette sannsynligvis merkes som en beskjeden eller ikke påvisbar reduksjon i kondisjonen. Det er lite sannsynlig at det inntreffer dødelighet. Men det kan også som nevnt bety nye gyteområder og økt rekruttering. Dette vil eventuelt være en langtidseffekt. Dersom overlevelsen er stor vil dette kunne spores i bestanden som en sterk årsklasse.

Der ørretbestanden er *næringsbegrenset*, dvs. preget av stor rekruttering og vekststagnasjon, vil lav sommer- og høstvannstand ha større betydning for kvaliteten. Redusert areal/volum, og mindre produksjon av næringsdyr (også pr. areal/volumenhet) vil gi dårligere kondisjon. Dette kan gi mindre andel gytefisk og sannsynligvis økt dødelighet på eldre fisk i bestanden. Uavhengig av rekrutteringen vil dette pga. eventuell dødelighet gi en foryngelse av bestanden, noe som også må karakteriseres som en langtidseffekt.

Magasiner med økt turbiditet og virkning på limnisk næringskjede

Det er rimelig god dokumentasjon på virkningen av økt turbiditet (partikkelinnhold) på pelagisk næringskjede. Her skal kort omtales de erfaringer som er gjort i Ringedalsmagasinet (Borgstrøm et al. 1992, Fylkesmannen i Hordaland 2004) og Ustedalsfjorden (Aass 1986, 1992).

Ringedalsmagasinet

I Ringedalsmagasinet er det en reguleringshøyde på 94 m (465-371 m oh.), med en ekstraordinær lav vannstand sommer og høst 1985 og tilsvarende i 2003. Dette førte til at siktedypet ble redusert fra 18 m i juli 1984 til 0,3 m i juli 1985, men med økende siktedyp og normalisering i løpet av 1986 (fig. 10). Reduksjonen i siktedypet i 2003 var mindre dramatisk, da siktedypet var ca 5 m i juli 2003. Den direkte årsaken til økt partikkelinnhold var både i 1985 og i 2003 lav sommervannstand med påfølgende utrasninger og erosjon på grunn av bratt reguleringssoner.

De biologiske konsekvensene av redusert siktedyp i 1985 er publisert av Borgstrøm og medarb. (1992) og viste en dramatisk effekt på forekomsten av bestemte arter zooplankton. Zooplanktonsamfunnet var sommeren 1985 dominert av hoppekreps, mens *Holopedium gibberum* ikke ble påvist. I september 1985 ble *Bosmina longispina* påvist i et lite antall. I 1986 ble både *Bosmina* og *Holopedium* igjen påvist. Med en reguleringshøyde på 94 m, og

uten andre fiskearter tilstede, er ørret forventet å ha et pelagisk levesett, og en bestandstetthet basert på limnetisk næringskjede.

Redusert tetthet av zooplankton sommeren 1985 hadde effekter på ørretens habitatbruk og kondisjon. Stor fisketetthet i magasinet gjorde at bestanden i utgangspunktet var preget av lav årlig tilvekst, vekststagnasjon og fallende kondisjon med økende fiskelengde. Det ble beregnet økt dødelighet på eldre årsklasser og betydelig redusert andel hunnfisk med moden rogn i september 1985 sammenliknet med 1986 (se fig. 11), begge på grunn av redusert næringstilgang.

I 1985 var det en større andel av bestanden som hadde k-verdi lavere enn 0,80 og enkelte fisk hadde en kondisjonsfaktor på nær 0,50, fig. 12. Fram til juni 1986 var det ytterligere redusert kondisjon, da alle lengdegrupper > 14 cm hadde kondisjonsverdier lavere enn 0,80. Gjennom sommeren 1986 ble det parallelt med økende siktedyp funnet økende kondisjon. Forløpet i 1986 viste at kondisjonsøkningen er betydelig i tidsperioden juli til september, noe som sannsynligvis gjenspeiler tilgjengelig zooplankton i den samme perioden.

Langt på vei illustrerer dette forventet virkning i et forholdsvis enkelt magasin (en fiskeart, stor reguleringshøyde, bratt strandsoner), der det nærmest skjer et sammenbrudd i produksjon av zooplankton. Det er dokumentert en korttidsvirkning i den perioden lavvannsperioden inntreffer, med endring i populasjonsdynamiske forhold i ørretbestanden, og med en etterfølgende normalisering. Flere av de samme observasjonene ble gjort etter lav sommervannstand i 2003 (Fylkesmannen i Hordaland 2004).

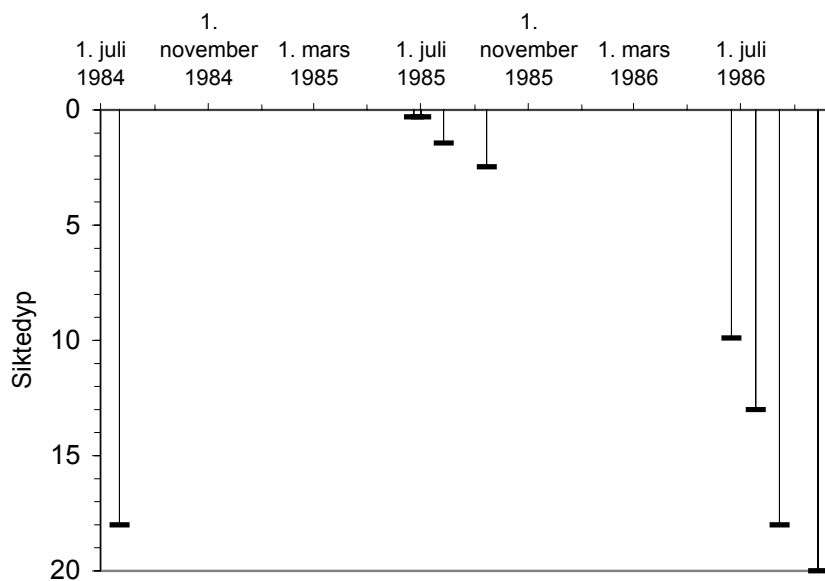


Fig. 10. Siktedyp (Secchi disc) fra juli 1984 til september 1986 i Ringedalsmagasinet, der lav sommervannstand i 1985 ga utrasing og erosjon med påfølgende lavt siktedyp. Etter Borgstrøm et al. (1992).

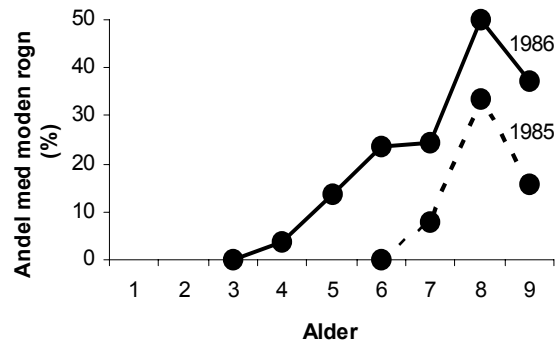


Fig. 11. Andel hunner fanget i Ringedals-magasinet med moden rogn i september 1985 og 1986.

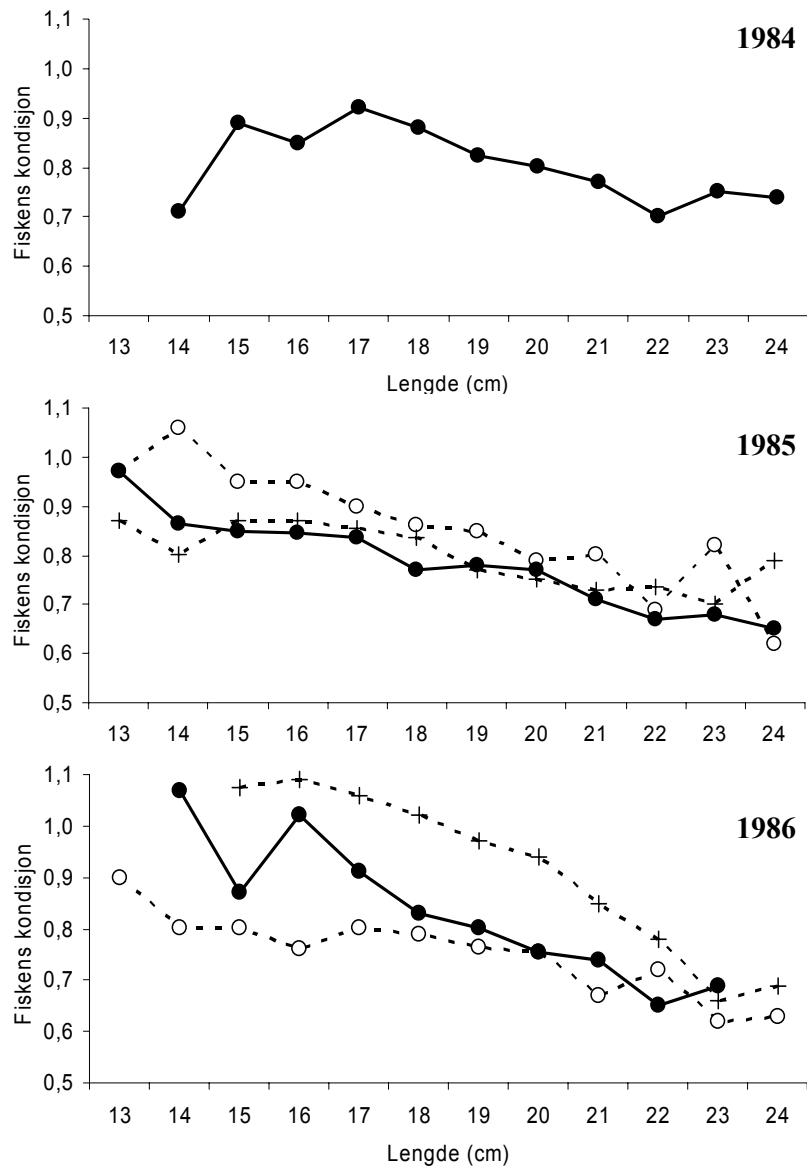


Fig. 12. Gjennomsnittlig kondisjonsfaktor for ørret i forskjellige lengdegrupper i juli 1984 og juni-september 1985 og 1986 i Ringedalsmagasinet. Juni: ○ --- ○ juli: ● — ●
September: + --- +

Ustedalsfjord

Dette reguleringsmagasinet ligger nedstrøms Ustevann og fikk gjennom tapping av Ustevann vår og forsommer 1966 tilført betydelige mengder vann med stort partikkelinnhold. Den 24. juni 1966 var Ustevann fullt med etterfølgende overløp over dammen. Store mengder breslam preget vannkvaliteten i Ustevann og derved også Ustedalsfjorden. Denne slampåvirkningen har vært langvarig og hadde store konsekvenser for fiskesamfunnet i Ustedalsfjorden (fig. 13), som i utgangspunktet hadde røye og ørret av god kvalitet.

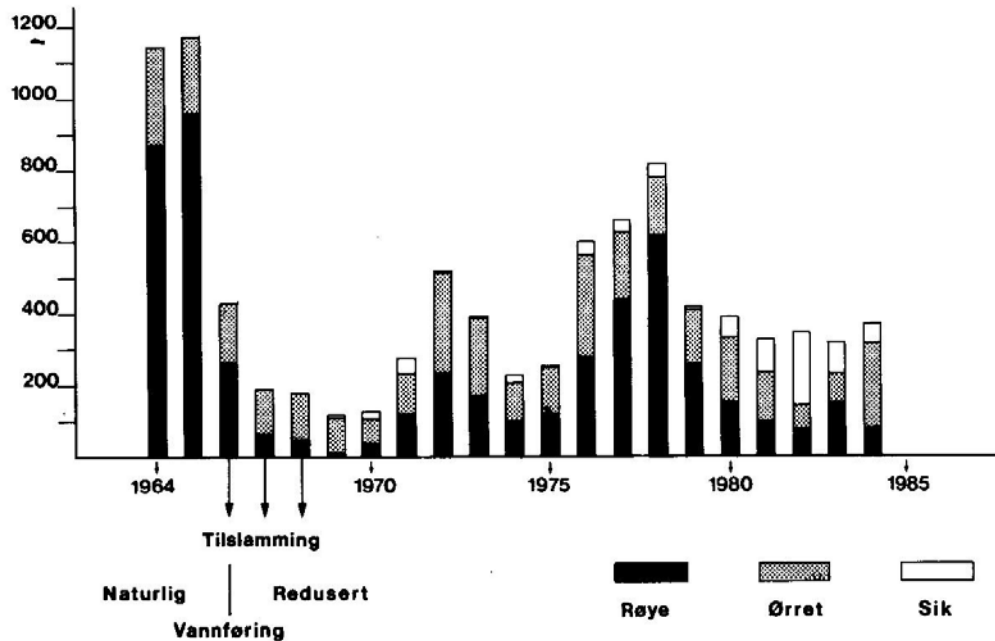


Fig. 13. Fangstutvikling i Ustedalsfjorden før og etter tilslamming i 1966, uttrykt som gram fisk/garnnatt på 45 mm maskevidde (Aass 1986).

Virkingen var størst på røyefangstene, og Aass (1978, 1986) understreker at virkningsmekanismen ikke er klarlagt, men at korttidsvirkningen kan skyldes rømming eller habitat-skifte, mens den med langvarige virkingen sannsynligvis er forårsaket av tilslamming av produksjonsområder for bunndyr. Det er sannsynlig at forhold for zooplankton er betydelig forringet.

Siden Ustedalsfjorden ikke selv er regulert, er effekten på fisk her utelukkende forårsaket av økt turbiditet uten reguleringseffekter som følge av vannstandsvariasjon.

Magasiner med manøvreringsvirkning på skjoldkreps

Mårvann i Telemark og Aursjomagasinet i Oppland er eksempler på at det er en sammenheng mellom bestanden av skjoldkreps og manøvrering. Dette gjelder i magasiner i høyfjellet, på ca 900-1000 m o.h. og høyere. Her vil skjoldkreps ofte være et svært viktig næringsdyr for ørret, fordi skjoldkreps er et forholdsvis stort næringsdyr, den tåler i utgangspunktet stor reguleringshøyde, og den er tilgjengelig en stor del av produksjonssesongen.

Det er tidligere angitt at skjoldkreps er sårbar for enkelte manøvreringsregimer. Skjoldkreps har en ettårig livssyklus og legger som tidligere nevnt eggene på forholdsvis grunt vann i august-oktober. Egg vil derfor bli liggende i et koteintervall som er bestemt av vannstanden i den perioden eggene legges. Dersom magasinet da har en vannstand på HRV, vil eggene bli liggende fra nær HRV og noen meter ned. Her ligger eggene etterhvert på tørt land i reguleringssonen utover høsten, gjennom vinteren og fram til vår/forsommer året etter. Fylling av magasinet fører da til at eggene dekkes med vann og klekking skjer umiddelbart. Dersom magasinet ikke fylles opp til det koteintervallet der eggene ligger, vil store deler av skjoldkrepsbestanden ikke klekke, og det kan da bli dramatisk reduksjon i næringstilbudet for fisk. Slike forhold kan skje i flerårsmagasiner, eller i magasiner der manøvreringen varierer fra år til år. Der det har vært lik manøvrering fra år til år, og det plutselig et år skjer en markert endring i regulariteten (fyllingsmønster), så vil dette kunne ha betydelige konsekvenser for klekkesuksessen av skjoldkreps.

Det er imidlertid ukjent hvor mye avvik fra ordinært fylling skjoldkreps tolererer. Det er sannsynlig at eggene må dekkes med vann innen en viss tid, slik at skjoldkreps rekker å gjennomføre livssyklus før vinteren, men den eventuelle kritiske tiden er ikke kjent. I Buvatn hadde skjoldkreps rask vekst, og hadde en vekstperiode fra klekking av egg i midten av juni og fram til voksne individer i august, dvs. på ca 5-6 uker (Borgstrøm 1970). Dette er sammenfallende med vekst i zooplanktonsamfunnene, som utgjør en viktig del av skjoldkrepsens ernæring. Det er ikke opplagt at utviklingsperioden lar seg forskyve noe vesentlig i tid.

Det må konkluderes med at dersom vannstanden i magasinet varierer under eggleggingen, så vil eggene ligge innenfor et større koteintervall, sammenliknet med en stabil vannstand under egglegging. Andre faktorer som kan påvirke fordelingen kan ikke utelukkes, som substrat, bølgepåvirkning og strandprofil.

I en vurdering av manøvrering og skjoldkrepsbestand vil det derfor være et hovedspørsmål om hvor stor andel av eggene som blir liggende på grunt vann, hvor bredt eggleggingsbeltet er og nedre kritisk tidsperiode for å fullføre livssyklus. Mye av dette er ikke kjent, men dette er alle faktorer som kan knytte forekomst og overlevelse av skjoldkreps direkte til vannstand, fyllingsmønster og variasjon i manøvrering fra et år til et annet.

Det er også dokumentert at skjoldkreps kan bli utsatt for betydelig nedbeiting av fisk (Jeppesen et al. 2001), og ørekyt kan påvirke forekomsten av skjoldkreps ved nedbeiting av unge stadier (Borgstrøm et al. 1985). Der ørekyt har fått økt utbredelse, vil dette vanskeliggjøre tolkningen av data fra gamle undersøkelser. Uavhengig av regulering er det derfor forventet lav forekomst av skjoldkreps der det i utgangspunktet er tette fiskebestander. Skjoldkreps er også følsom for surt vann (Borgstrøm and Hendrey 1976). Det vil derfor være flere forhold utover manøvrering som kan forklare den generelle forekomsten av skjoldkreps.

Mårvann

Mårvann i Telemark er et gammelt reguleringsmagasin, første gang regulert i 1917 med en reuleringshøyde på 7 m (kote 1114,3-1121,3), hvorav 6,7 m var heving og 0,3 m var senking. I 1960 ble magasinet ytterligere senket, til kote 1107,5. Dette førte til tilgrumsing av vannet, og avkastningen av ørret gikk ned (Borgstrøm 1972, 1973).

Siden Mårvann i 1917 og fram til 1959 ble regulert hovedsakelig ved heving, vil senkingene i 1960 og i 1969/70 eksponere gammel innsjøbunn og finere masser, noe som forklarer den økte turbiditeten.

Vinteren 1969-70 ble Mårvann ytterligere senket. I mai 1970 var vannstanden på kote 1101, og vannstanden var gjennom hele sommeren 1970 lavere enn den gamle LRV på kote 1113. Dette førte til tilgrumsing av vannet, og turbiditeten økte kraftig. Mens siktedypet i august 1969 lå på 7,5-9,0 m var siktedypet sommeren 1970 på bare 0,3 m, økende til 1-4 m i 1971. Først i 1972 var siktedypet igjen på 6-9 m.

Borgstrøm (1972) dokumenterte en rekke forhold i ørretbestanden og ørretens næringsdyr:

- Skjoldkreps nærmest borte fra mageprøvene i 1970-1971, mens den ved alle tidligere undersøkelser har vært svært viktig
- Skjoldkreps påvist i 1969, men ikke i 1970 i bunnprøver
- Linsekreps påvist i store mengder i 1969, sterk reduksjon i 1970
- Lavere fangster av ørret på garn
- Blekere kjøttfarge hos ørret
- Lavere kondisjon, spesielt etter gyting. Mest utpreget for større fisk.

Endringen i ørretbestanden settes i forbindelse med:

- Tilgrumsing og sammenbrudd i planktonsamfunnene og
- Fravær av heving av vannstanden i 1970.

Sammenbruddet i planktonsamfunnet bekreftes også ved at flere arter vannlopper var fraværende i mageprøvene i 1970 da tilgrumsingen var mest utpreget, men at de kom tilbake etter at siktedypet økte i løpet av 1971. Fraværet av vannstandsheving sommeren 1970 medførte imidlertid at egg av skjoldkreps som var lagt på grunt vann høsten 1969, ikke ble dekket med vann i løpet av forsommeren 1970. Uavhengig av tilgrumsingen må det derfor regnes med at en betydelig del av skjoldkrepsbestanden ikke ville ha klekket forsommeren 1970.

Undersøkelsene i Mårvann viser at planktonsamfunnene er normalisert parallelt med økende siktedyp. Mye tyder på at bestanden av linsekreps raskt bygges opp når siktedyp er normalisert. Skjoldkreps ser ut til å måtte ha lengre tid, sannsynligvis fordi det med ettårig livssyklus kreves både egglegging og vellykket klekking før bestanden kan bygges opp.

Aursjoen, Skjåk i Oppland

Flere observasjoner tyder på at det er lite som skal til før utviklingstiden blir for kort, eller forskyves i forhold til maksimal næringstilgang fra pelagisk næringskjede. Dette henger sammen med tidspunktet for fylling av magasinet opp til den koten eggene ligger. I Aursjoen, Skjåk i Oppland er betydningen av skjoldkreps som næring for ørret gått dramatisk tilbake i løpet av begynnelsen på 1990-tallet (fig. 14, Hesthagen og Saksgård 2001). Økt opptak av linsekreps har ikke kompensert for nedgang i skjoldkreps. Konsekvensen for ørret er redusert individuell vekstrate, dårligere kondisjon og en betydelig nedgang i fangstutbytte på garn.

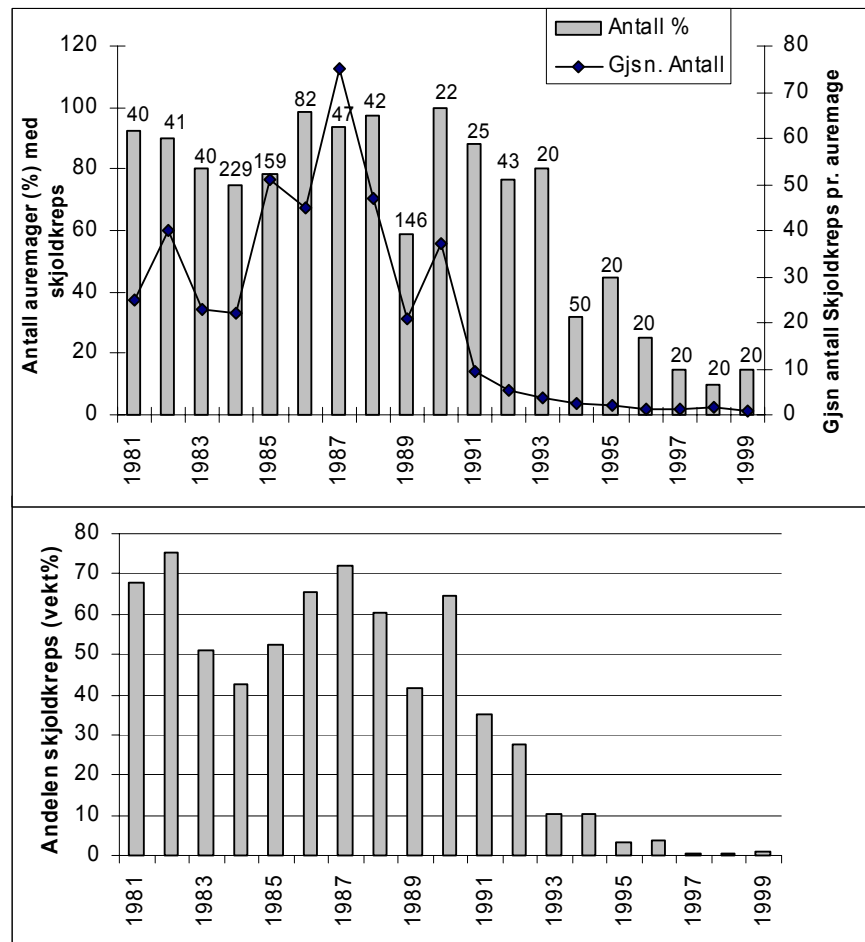


Fig. 14. Forekomst av skjoldkreps i mageprøver hos ørret i Aursjoen, Skjåk i Oppland, 1981-1999. **Over:** Hyppighet (%) av ørret med skjoldkreps, og gjennomsnittlig antall skjoldkreps pr. ørretmage. **Nederst:** Vektmessig andel av (%) av skjoldkreps i mageprøvene. Hesthagen og Saksgård (2001).

Det er imidlertid ikke helt klarlagt hva som er den primære grunnen til nedgangen i skjoldkrepsbestanden. Det er kun ørret i magasinet, og surt vann er utelukket. Det har imidlertid enkelte år vært sen fylling av magasinet, og Hesthagen (1995a) setter nedgangen i sammenheng med dette.

Dette kan tyde på at sen fylling noen år etter hverandre er tilstrekkelig til at skjoldkrepssbestanden går dramatisk tilbake, og at det kreves flere optimale år etter hverandre før bestanden er tilbake på sitt opprinnelige nivå. I magasiner der det er vanlig med uregelmessig fylling kan det godt tenkes at dette alene kan forklare lav forekomst av skjoldkreps.

Magasiner med lav og uregelmessig sommervannstand.

Pålsbufjorden

Pålsbufjorden er et gammelt reguleringsmagasin med 24,5 m reguleringshøyde. Magasinets areal er ved høyeste regulerte vannstand (HRV) 19,5 km² og ved laveste regulerte vannstand (LRV) redusert til 5,25 km². Det finnes tre fiskearter i magasinet; ørret, røye og ørekyt, der røye er utsatt ca. 1920 og ørekyt i 1930-årene.

Pålsbufjorden består av et hovedbasseng med nevnte reguleringshøyde, og et lite nordvestlig parti kalt Rødtjennan som bare har en reguleringshøyde på ca 12 m pga. terrengform og naturlig terskel. Magasinet ligger derfor godt til rette for å undersøke biologiske effekter av reguleringshøyde på 24,5 m og 12 m. Etter 2001 er Pålsbufjorden preget av stor variasjon i sommervannstanden i hovedbassenget, mens Rødtjennan ikke kan tappes ned mer enn 12 m, og er altså mer stabilt. Denne variasjonen i sommervannstanden har blant annet sin forklaring i nye konsesjonsvilkår av 18.05.2001 og pålegg om minstevannføring på lakseførende strekning i Numedalslågen. Der er Pålsbufjorden gitt laveste prioritet når det gjelder fylling av magasin.

De nye vilkårene pålegger også regulanten NLB (Numedals-Laugens Brugseierforening) å bygge en terskel ved Rødtjennan med topp vannstand 4 m (kote 745) under HRV (kote 749,07), som ledd i å redusere reguleringens skadevirkning. Tiltaket vil gi en stabilisering av vannstanden 4 m under HRV, mens hovedbassenget fortsatt vil ha en total reguleringshøyde på 24,5 m. Dette vil ikke bli omtalt i denne sammenhengen.

De år magasinet er tappet lavere enn ca 12 m om sommeren vil magasinet ligge godt til rette for også å undersøke effekten av lav og stabil (Rødtjennan) versus lav og variabel (hovedbasseng) sommervannstand. De biologiske undersøkelsene ifb. med terskel er gjennomført i perioden 2002-2006 (Brabrand m. fl. 2003, 2004, 2005, 2006, Brabrand 2004). Perioden er preget av forholdsvis sterkt nedtappet magasin, 10-15 m under HRV også etter vårflommen. Det må presiseres at det her er korte tidsserier.

De umiddelbare virkninger av lav sommervannstand er økt relativ fisketetthet som følge av et mindre vannvolum/vannareal, mindre biologisk produksjonsareal og endret tilgjengelig habitat. Lav vannstand har gitt gode muligheter for å befare store bunnområder både i strandsonen, på angitte områder for gyting hos røye og i området mellom hovedbassenget i Pålsbufjorden og i Rødtjennan, fig. 15.

Variabel og lav sommervannstand

Bunndyr både i hovedbassenget og i Rødtjennan er preget av grupper som er typiske for reguleringsmagasiner. Fåbørstemark og fjærmygglarver var antallsmessig totalt dominerende. I Rødtjennan ble det påvist marflo i hele perioden 2002-2004, både i bunnprøver og i mageprøver av ørret. Marflo, skjoldkreps og linsekreps er alle også funnet i Pålsbufjorden av Dahl (1932), Huitfeldt-Kaas (1935) og Aass (1969).

Den nye manøvreringen etter 2001 har medført at vannstandsvariasjonen er forskjellig i Rødtjennan og hovedbassenget. Ut fra den nevnte stabile lavvannstanden i Rødtjennan sammenliknet med den *variable* sommervannstanden i hovedbassenget, samt at regulerings høyden i hovedbassenget er større, vil det måtte forventes større regulerings effekter på bunndyr i hovedbassenget. Det synes også å være tilfelle. Det er funnet flere grupper, til dels mer reguleringsfølsomme grupper i Rødtjennan, selv om fåbørstemark og fjærmygglarver som nevnt dominerte også her.

Det er metodisk ikke enkelt å skille mellom effekter som skyldes regulering over en årrekke fram til 2001 og det som skyldes ny manøvreringspraksis etter 2001. Forventningen av en eventuell stabil lav sommervannstand i hovedbassenget er imidlertid at mindre reguleringsfølsomme bunndyrgrupper enten vil øke i antall eller reetableres, men at den totale fiskeproduksjonen (antall kg fisk) blir lav fordi arealet er lite.



Fig. 15. Pålshuffjorden ved lav vannstand. Sortering av løsmasser i reguleringssonen viser grov stein nær HRV og sand- og leirebunn mot dypere vann. Der strandsonen er bratt eller det er stor bølgeerosjon kan dette gir økt partikkelinnhold i vannmassene.

I tillegg til selve vannstandsvariasjon kommer bunnsbunnsstratets karakter. Dette er i dag et resultat av reguleringen, der utrasing, bølgeerosjon og sortering av masser har gitt en gradient fra grov rullestein i strandsonen nær HRV til sand og mudder nærmere LRV og dypere. Bunndyrsamfunnet i mudder og fine løsmasser domineres av fåbørstemark og fjærmygg,

mens andre insektlarver og marflo krever steinbunn med muligheter for skjul. Dersom vi teoretisk tenker oss en stabil vannstand i hovedbassenget nær LRV ville dette ikke i umiddelbar fremtid gi et bunndyrsamfunn som om det var en uregulert innsjø, nettopp fordi substratet består av fine løsmasser.

På grunnlag av det analyserte materialet av fåbørstemark og fjærmygglarver kan det foreløpig konkluderes med at Rødtjennan i 2002-04 var preget av relativt stabile forhold med mye bløtbunn. Faunaen i hovedbassenget tydet på ustabile forhold ved utvasking av strandsonen med et substrat av småstein og grus, og hadde lave tettheter av arter/grupper som er lite spesifikke i sine miljøkrav. Muligens finnes en del av artene som er karakteristiske for stabil mudderbunn i Rødtjennan også på stabil bløtbunn i hovedbassenget under laveste vannstand.

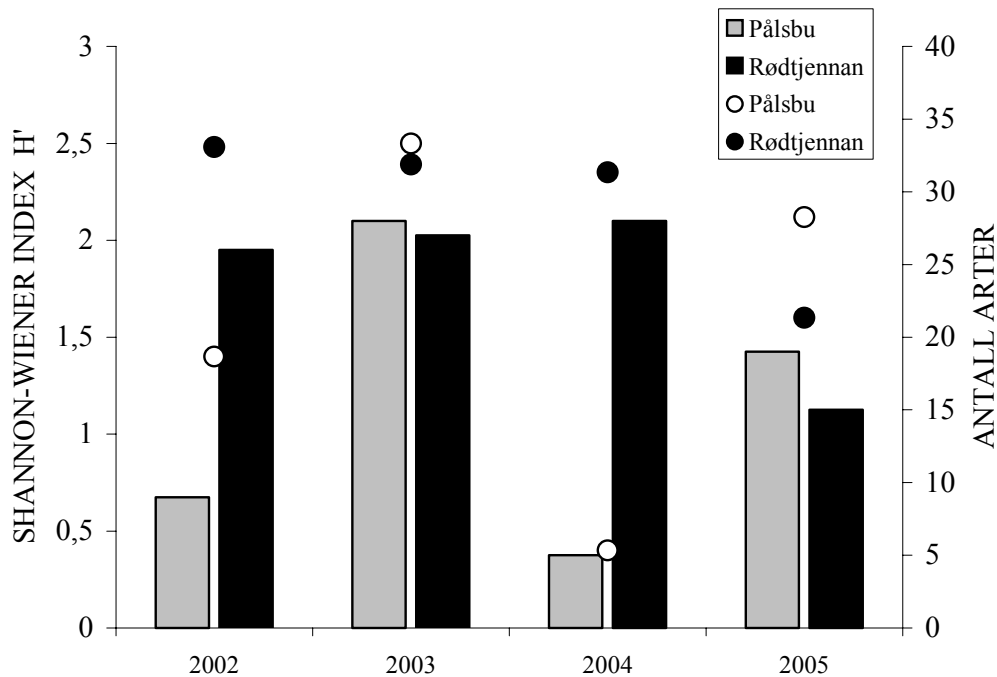


Fig. 16. Shannon-Wiener indeks (søyler) og arts/gruppeantall (punkter) for bunndyr i Rødtjennan og hovedbasseng i Pålsvufjorden i perioden 2002-2005. Brabrand og medarb. (2006).

I 2005 var det høyere vannstand enn i 2002-2004. Faunaen var da fattig både i Rødtjennan og Pålsvu, og preget av arter som raskt kan dra nytte av de endrete forholdene (*Corynoneura*, *Chironomus*) eller som også kan leve i fuktig jord (Enchytraeidae).

I hovedbassenget er både observert diversitetsindeks og artsantall mer ustabil (fig. 16). I 2002 og 2004 var det stor forskjell i artsantall og diversitet mellom Rødtjennan og hovedbasseng, mens forskjellen var liten i 2003 og 2005. Disse forskjellene mellom artsantall og diversitet mellom de to områdene skyldes som nevnt for fåbørstemark og fjærmygglarver forekomst av gravende arter og grupper. Dette er grupper som finnes på permanent vanndekket areal (altså lavere enn LRV), men hvor flere også kan overleve i fuktig mudder over vannlinjen. Dette vil nødvendigvis gi stor variasjon i overlevelse, der reguleringssone, hvor lenge sonen har vært vanndekket og hvorvidt den har vært fuktig i den perioden vannstanden har vært lav, vil ha betydning.

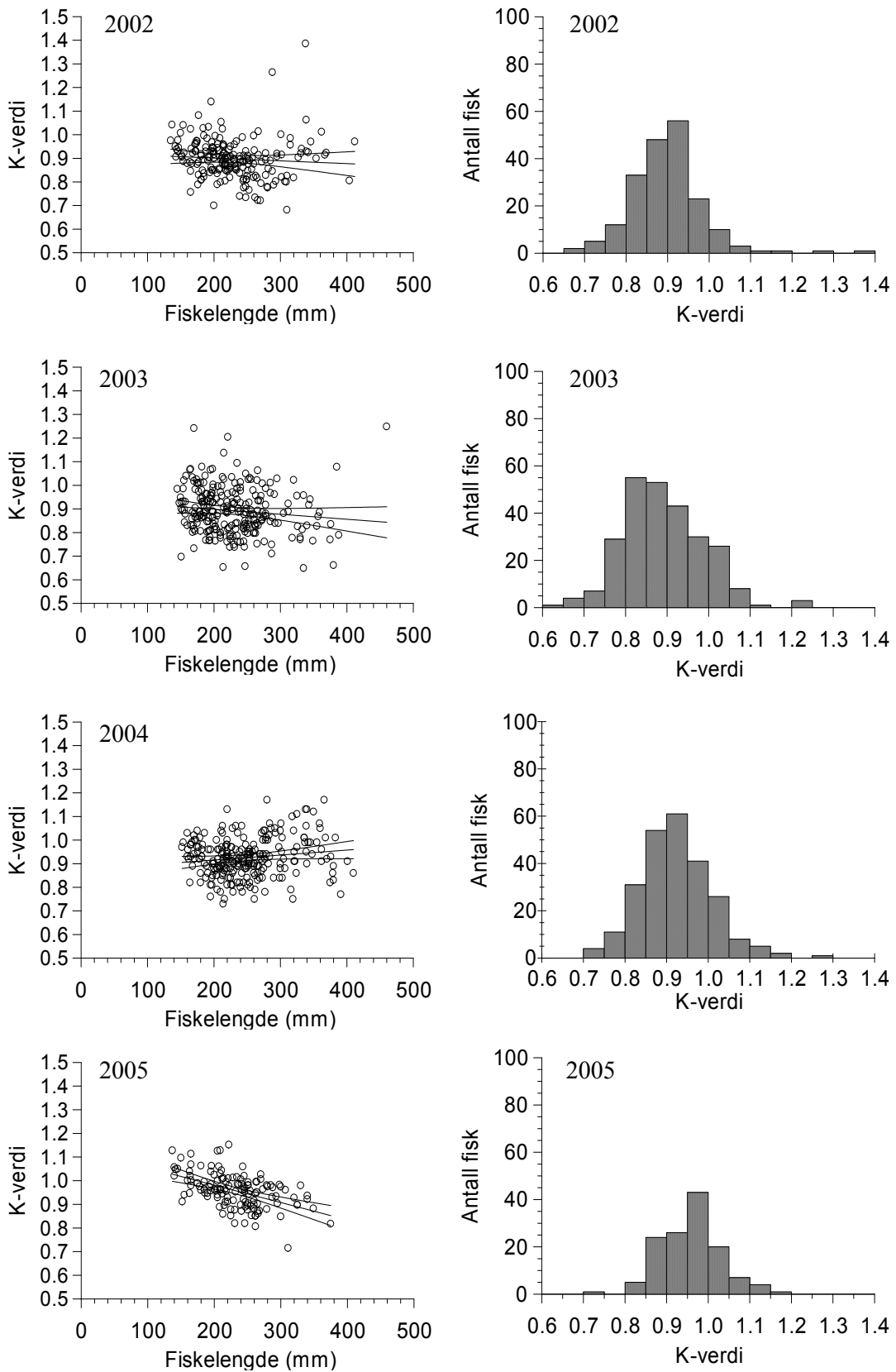


Fig. 17. Kondisjonsfaktor hos ørret (vill og utsatt) fra hovedbassenget under prøvefiske i Pålsbufforden 2002-2005. Brabrand og medarb. (2003-2006).

Bunnfaunaen i hovedbassenget under LRV kan være mer divers enn bunnprøvene fra strandsonen kan gi inntrykk av. Mageinnhold hos røye tatt på dypt vann i august 2005 hadde et påfallende variabelt næringsinntak, der marflo, skjoldkreps, muslinger, snegl og flere insektgrupper ble funnet, foruten de forventete arter zooplankton. Det er vanskelig å fastslå hvor røya har beitet disse næringsdyra, men det er sannsynlig at disse er tatt på dypt vann, idet røye (og ørret) tatt i strandsonen ikke ble funnet med verken skjoldkreps eller marflo, grupper som heller ikke ble funnet i bunnprøver i strandsonen eller i bunndyrfeller med agn.

Det er derfor sannsynlig at det til enhver tid er en fast, men liten bestand av marflo og skjoldkreps i hovedbassenget, men at disse er lokalisert til dypområdene som kan tenkes å fungere som "friområder" fra både regulering (gjelder marflo) og predasjon fra ørekyt (marflo og skjoldkreps). En regulering vil deponere organisk materiale på dypere vann, noe som er næring for nettopp disse gruppene. En rekrutteringsbegrenset røyebestand pga. tørrlagte gyteområder vil ytterligere bidra til at en bestand av marflo og skjoldkreps ikke blir helt nedbeitet.

Ørretens kondisjon

Et indirekte mål for produksjon av næringsdyr er ørretens kondisjon. Forventningen er at det skjer endringer i ørretens kondisjon dersom tilgjengelig mengde og kvalitet på næringsdyr endres. Imidlertid kan bestanden kompensere for endringer i forholdet mellom fiskebestand og næringsdyr. Fisk kan redusere lengdeveksten eller la være å produsere rogn og melke og på den måten opprettholde kondisjonen selv om næringsmengden går ned. Lavt magasin (og derved økt fisketetthet) kan også gi økt utvandring, noe som vil kompensere for økt tetthet.

Tabell 3. Gjennomsnittlig K-faktor ($\pm 95\%$ konfidensintervall) for vill ørret i Pålbufjordens hovedbasseng og i Rødtjennan.

	Vill ørret
Rødtjennan	$0,99 \pm 0,03$
Hovedbasseng	$0,94 \pm 0,02$

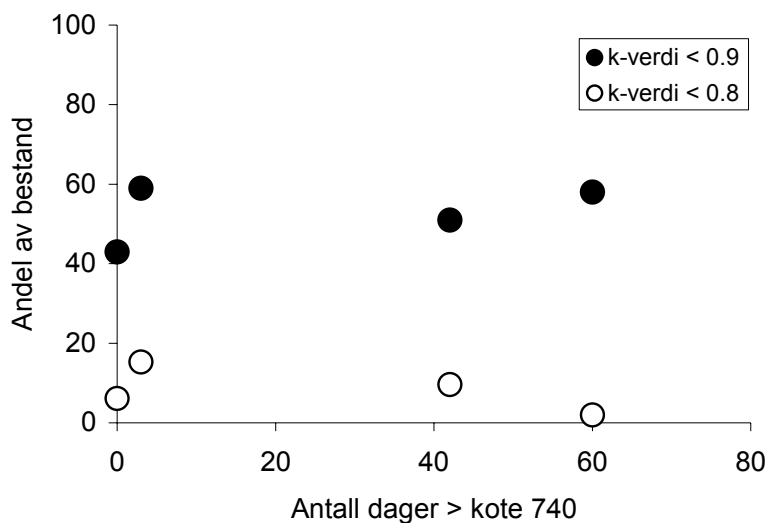


Fig. 18. Kondisjon og magasininfylling. Sammenheng mellom andel (%) av ørretbestand i Pålbufjordens (hovedbasseng) med kondisjonsverdi lavere enn 0,8 og 0,9 og fyllingsgrad av magasinet basert på antall dager i august og september med vannstand høyere enn kote 740. Materialet fra Brabrand og medarb. (2003-2006).

Ørretens gjennomsnittskondisjon i Pålbufjorden i august må betegnes som middels god til noe under middels for både villfisk og utsatt fisk, der hovedtyngden av fisk hadde en kondisjon mellom 0,8 og 1,0 (fig. 17). For vill ørret var det i 2005 signifikant lavere kondisjon i hovedbassenget sammenliknet med vill ørret i Rødtjennan (tabell 3), noe som sannsynligvis reflekterer mindre reguleringshøyde og flere grupper næringsdyr i Rødtjennan.

Spørsmålet er imidlertid om det er sammenhenger mellom kondisjon hos ørret og grad av magasinifilling det enkelte år. I fig. 18 går det fram at selv om gjennomsnittlig kondisjon bare er noe under middels, så er det stor variasjon, og 2-15 % av materiale i perioden 2002-2005 har kondisjonsverdier lavere enn 0,8 i august/september, dvs. før eventuell gyting.

Det er imidlertid ikke funnet enkle sammenhenger mellom kondisjon og magasinifilling det enkelte år, noe som kan skyldes kompensierende forhold som i) utvandring til Tunhovdfjorden når tettheten øker, ii) redusert lengdevekst og færre andel gytere. Det kan også spekuleres på betydningen av at røyebestanden sannsynligvis er lav og rekrutteringsbegrenset pga. tørrlagte

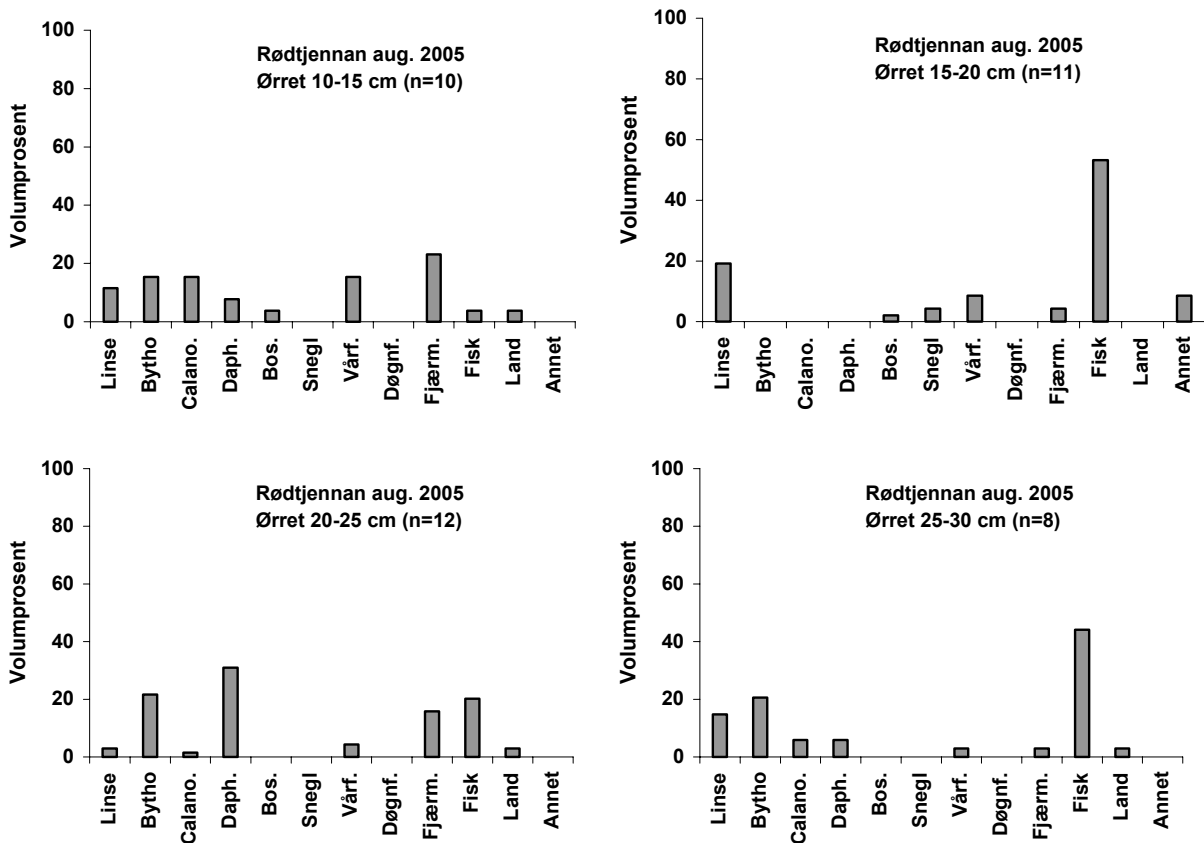


Fig. 19. Prosentvis fordeling (av total volummengde næringsdyr) av hovedkategorier av mageinnhold hos ørret tatt på bunngarn i august 2005 i Rødtjennan. Bythotrephes longimanus, linsekreps og vårfleuarver er viktige næringsdyr for ørret i Rødtjennan. Etter Brabrand og medarb. (2006).

gyteområder om vinteren, og at ørret derved kan slå over på zooplankton. Så lenge produksjonen av zooplankton ikke rammes og bestanden av både ørret og spesielt røye ikke er for stor, så kan gjennomsnittlig kondisjonen opprettholdes på et rimelig nivå på bestanden i Pålbufjorden. Den totale produksjonen, som altså er basert på totalt vanndeckt areal, forventes å være redusert det enkelte år.

Mageprøver

Rødtjennan - ørret

Mageprøver av ørret i Rødtjennan i august 2005 (fig. 19) viser opptak av zooplankton, landinsekter, bunndyr og fisk og at alle lengdegrupper av ørret hadde konsumert ørekyt. Av dyreplankton ble linsekreps, *Bythotrephes longimanus*, vannloppene *Daphnia* og *Bosmina* funnet, mens typiske bunndyr som vårfleuelarver og snegl ble funnet i mindre mengder. Næringsopptaket hos ørret i Rødtjennan besto av flere grupper enn i hovedbassenget, men hovedinntrykket er at ørekyt og større arter dyreplankton utgjør den viktigste delen av næringen hos ørret.

Hovedbasseng - ørret

Ørret i hovedbassengets strandsone hadde vesentlig tatt *B. longimanus* (fig.20). Dette var her det totalt dominerende næringsdyret, selv om også ørekyt og landinsekter ble påvist.

Ørret i den pelagiske delen av hovedbassenget hadde i det helt vesentligste tatt landinsekter, og bare få andre grupper. *B. longimanus*, *Daphnia* og *Bosmina* ble påvist i forholdsvis små mengder.

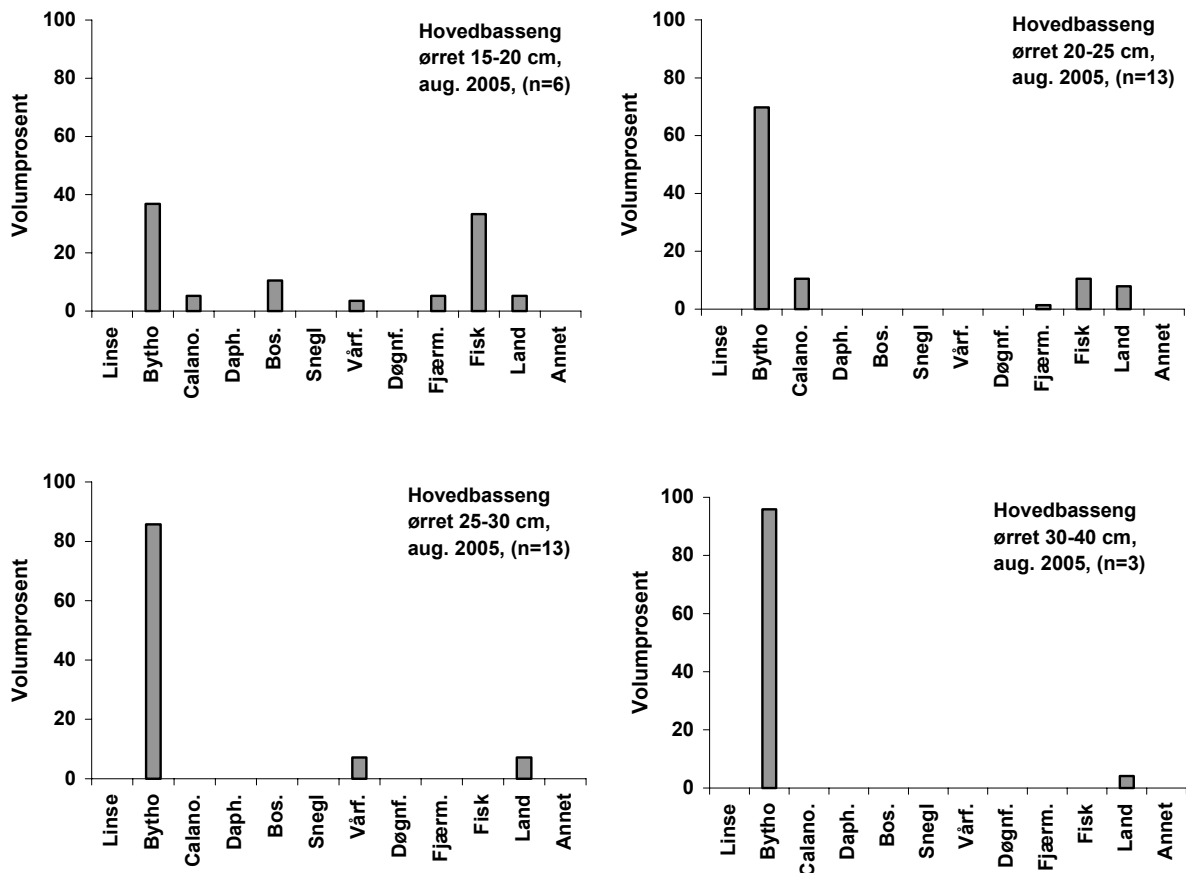


Fig. 20. Prosentvis fordeling av hovedkategorier av mageinnhold hos ørret tatt på bunngarn i strandsonen i hovedbassenget i Pålbufjorden i august 2005. Brabrand og medarb. (2006).

Lav sommervannstand 2006 i noen utvalgte magasiner

Av en rekke magasiner på Hardangervidda er det valgt ut fem magasiner i Telemark og Pålbufjorden i Buskerud som hadde lav sommervannstand i 2006. Av disse skal magasinene i Telemark kort omtales.

Materiale og metode

Fiskebestandene i magasinene i Telemark ble undersøkt av Fylkesmannen i Telemark i 1995-97 og på tilsvarende måte i august 2006 (Tabell 4). Bestanden i Songa ble undersøkt i 2000. Hensikten med disse undersøkelsene var å angi status for bestandene, primært for å justere utsettingspåleggene, Tabell 5. Det foreligger derfor et visst grunnlag for å vurdere bestandene før sommeren 2006.

Metodisk er det imidlertid ikke lett å fastslå på en vitenskapelig måte hvilken effekt lav vannstand i 2006 har hatt på bestandene, der effekten på fisk som skyldes lav vannstand i 2006 i prinsippet skal skilles fra det som skyldes ordinær manøvrering og andre sentrale miljøfaktorer som kan være begrensende. I feltstudier vil datasett helt naturlig være preget av stor variasjon mellom år, men også av og til av systematiske eller varige endringer over tid. Økt utbredelse av ørekyt og mindre sur nedbør i et område er eksempler på slike systematiske endringer over tid.

I det enkelte magasin viser det seg ofte at datagrunnlaget er mangelfullt for en mer detaljert gjennomgang. I tillegg er utsettingspålegget endret i flere magasiner på Hardangervidda etter 1995-97. Det må nevnes at vannstanden i flere av de undersøkte magasinene var lav også i 1996, noe som gjør det metodisk vanskelig å benytte disse dataene som sammenlikningsgrunnlag. Dessuten er beskatningen og den naturlige rekrutteringen ikke kjent.

Borgstrøm and Museth (2005) har påvist stor variasjon i den naturlige rekrutteringen i høytliggende innsjøer på Hardangervidda, der konsekvensen er sterke og svake årsklasser forårsaket av klimatiske faktorer.

Det betyr at **i**) bestandsstørrelsen ikke er kjent og at **ii**) bestandsstørrelsen og aldersfordeling vil variere mye over tid. Konsekvensen av dette er at de synlige konsekvensene av lav sommervannstand på fiskebestanden (vekst, kondisjon) i et og samme magasin vil variere over tid. Ørret har en levetid på mange år, og produksjonen året forut derfor er utgangspunktet for fiskens kondisjon når produksjonssesongen starter året etter.

Dette var tidligere rene ørretvann, men som i løpet av 1980 og 1990-tallet har fått bestander av ørekyt. Virkingen av ørekyt på ørretbestander ikke er entydig, men det er dokumentert at larver av skjoldkreps kan bli beitet ned av ørekyt, og at ørekyt på den måten kan endre næringsgrunnlaget for ørret (Borgstrøm et al. 1985).

Disse usikkerhetene gjør seg gjeldende både når virkningen av lav sommervannstand skal vurderes, og når bestandene eventuelt i fremtiden skal vurderes etter at sommervannstanden er ”normalisert”.

Det er likevel opplagt at bestandens utgangstetthet, individenes kondisjon og beitegrunnlaget i perioden med redusert areal har stor betydning. Dyr med langt livsløp har ”noe” å gå på hvis de i utgangspunktet er i god kondisjon og tettheten ikke er for stor. Dersom næringstilbudet er tilstrekkelig til ”vedlikehold” og bestanden responderer ved å redusere reproduksjonen og individuell vekstrate, så vil kvaliteten kunne være rimelig bra.

Tabell 4. Utvalgte magasiner der det er gjennomført prøvefiske av Fylkesmannen i Telemark i 1995, 1996 og 2000 og for 4 av magasinene også i 2006.

	Prøvefisket i 2006	Prøvefisket i 1995-00
Bordalsvatn	+	1996
Margittjønn (del av Bordalsvatn)	+	? ¹⁾
Kjelavatn	+	1995
Botnedalsvatn	+	1996
Songa	-	2000

¹⁾ Usikkert om det ble fisket i Margittjønn eller om materialet er slått sammen med Bordalsvatn.

Tabell 5. Utsettingspålegget før og etter 1998 i utvalgte magasiner.

Magasin	Pålegg før 1998	Pålegg etter 1998
Botnedalsvatn	3 000 ensomrige	2 000 ensomrige
Bordalsvatn	5 000 ensomrige	3 000 ensomrige
Kjelavatn	1 000 ensomrige	1 000 ensomrige
Ståvatn	6 000 ensomrige ¹⁾	6 000 ensomrige
Songa	10 000 ensomrige ²⁾	10 000 ensomrige
Pålsbufjorden	3 000 ett årige	3 000 ett årige

¹⁾Uendret fra 1993

²⁾Uendret fra 1973

Forventet effekt av lav sommervannstand

Den biologiske produksjonen (antall kg fisk/ha * år) for et gitt magasin vil være direkte knyttet til det biologiske produksjonsarealet, dvs. vanndecket areal. Dette arealet er beregnet for de respektive magasinene etter kotehøyde for juli/august-september 2006 og areal ved HRV og LRV, fig. 21. Når arealet i et magasin reduseres blir den biologiske totalproduksjonen mindre. Men det er ikke enkle og lineære sammenhenger mellom vannstand og biologisk totalproduksjon, bl.a. fordi forholdet mellom strandsone og bassengvolum er komplisert. I tillegg dreier det seg her om reguleringsmagasiner, og et nedtappet magasin vil ikke tilsvare de produksjonsforholdene som finnes i en tilsvarende liten uregulert innsjø.

Basert på litteratur, erfaring og skjønn kan årlig fiskeproduksjon for høvfjellsmagasiner settes til 2 kg ørret/ha (Dahl 1917, Kildahl 1982). Forenklet kan denne produksjonen tenkes fordelt på mange individer i tette bestander, noe som gir liten individuell tilvekst. I fåtallige bestander kan den samme produksjonen fordeles på et mindre antall fisk, og tilveksten blir større.

Det kan settes opp forventninger på virkningen av lav sommervannstand på fisk:

- Der ørretbestanden er fåtallig kommer redusert fiskeproduksjon mindre til uttrykk enn der bestanden er tett.
- Virkning av lav fiskeproduksjon kommer mest til uttrykk i de deler av ørretbestanden som i utgangspunktet har dårlig kondisjon.
- Der det også finnes ørekyt vil lav sommervannstand gi økt tilgjengelighet av ørekyt som byttefisk, basert på biologisk produksjonsareal året før.
- Der det over flere år har vært stor variasjon i manøvreringen er det ikke forventet forekomst av skjoldkreps.
- Der det i utgangspunktet har vært regelmessig manøvrering og forekomst av skjoldkreps, med lav sommervannstand som hendelse i 2006, forventes reduksjon i forekomst av skjoldkreps.
- Der lav sommervannstand har gitt økt partikkelinnhold forventes dramatisk reduksjon i produksjon av zooplankton (cladocerer) og linsekreps.

- Der lav sommervannstand har gitt mindre vekst forventes mindre garnfangster på de maskevidder som vanligvis er i bruk, selv om fisketettheten i realiteten er økt pga. mindre areal/volum. Dette kan gi økte fangster for stangfiskere.
- For de deler av bestanden som har kondisjonsverdi lavere enn 0,6-0,8 i august, kan det forventes økt vinterdødelighet.
- Flere år på rad med ugunstige forhold kan gi stor tilbakegang av skjoldkrepser og andre organismer med ettåring og synkron livssyklus.

Vanndekket produksjonsareal i juli/august-september og en arealspesifikk fiskeproduksjon på 2 kg /ha*år er lagt til grunn for beregning av magasinenes årsproduksjon av ørret, fig. 22.

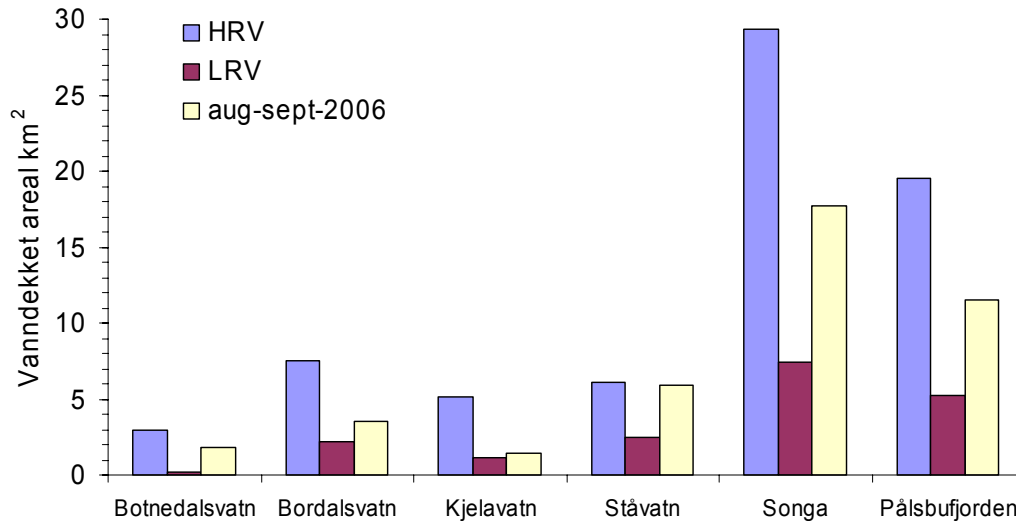


Fig. 21. Vanndekket areal ved fullt magasin (HRV) og ved laveste regulerte vannstand (LRV) i seks magasiner i Telemark og Buskerud.

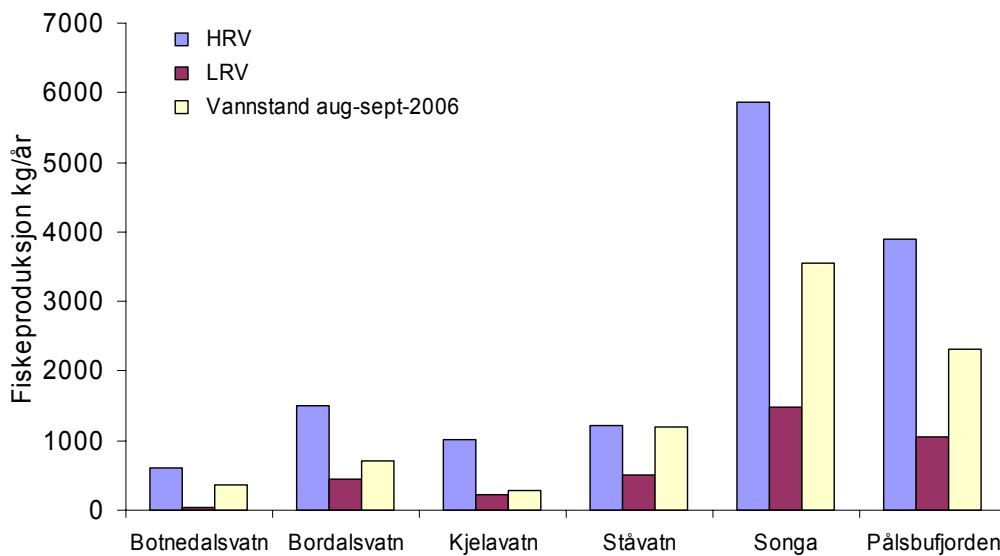


Fig. 22. Total fiskeproduksjon i seks magasiner basert på areal ved HRV, LRV og vannstanden i august-september 2006. Det er regnet med en fiskeproduksjon på 2 kg ha⁻¹ år⁻¹.

Hva merker fiskeren?

Det synlige resultatet som forventes av lav sommervannstand, er at fisken er i dårligere kondisjon enn den ellers ville vært. Siden fisketettheten har økt (fortetning), er det også forventet at fangstene vil øke.

Her vil det sannsynligvis være forskjell mellom bestander som er hardt beskattet med garn med en eller få maskevidder og de som beskattes primært med stang. Hardt garnfiske vil gi få fisk i bestanden som er større enn en viss størrelse, og ny del av bestanden som er fangbar vil avhenge av fiskenes vekst og kondisjon (Borgstrøm og Plahte 1992). Et år med lavere vekst og tynn fisk forventes derfor å gi lavere garnfangster på de maskevidder som vanligvis er i bruk, selv om fisketettheten i realiteten er økt pga. mindre areal/volum. Avmagret fisk kan også få nedsatt svømmehastighet og være mindre aktiv, og derved få nedsatt fangbarhet også av den grunn.

For stangfiskere, som fisker med ikke størrelsesselektivt redskap, kan derimot økt fisketetthet gi økte fangster.

Botnedalsvatn

Ordinær manøvrering av Botnedalsvatn innebærer fra nært fullt magasin til ca 10 m under HRV i perioden juli-september, fig. 23. Det produktive arealet er beregnet til 2,2 km² ved en vannstand på kote 730. Sammenliknet med et areal på 3,0 km² ved HRV er derfor det vanndekkete arealet vanligvis ikke vesentlig redusert i den perioden den biologiske produksjonen foregår. Enkelte år har det imidlertid vært usedvanlig lav sommervannstand, i 1991, i 1996 og i 2006. Lav kondisjon etter 1996 settes i forbindelse med de spesielle forholdene denne sommersesongen (Fylkesmannen 1997). Vannstandsforholdene i 1996 var ikke vesentlig forskjellig fra de i 2006. Det ble både i 1996 og 2006 funnet redusert kondisjon med økende fiskelengde, og ørret større enn 25 cm må karakteriseres som mager, fig. 25 og 26.

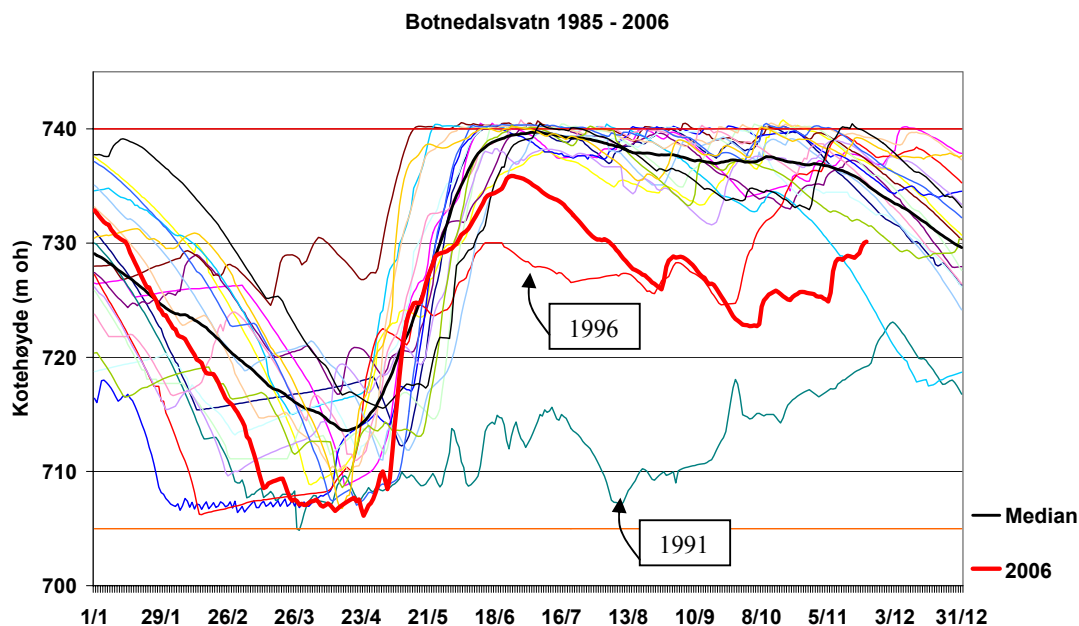


Fig. 23. Vannstand (kotehøyde m oh) i Botnedalsvatn i perioden 1985 – 2006. Median og vannstand 2006 er angitt. HRV: 740, LRV: 705.



Fig. 24. Botnedalsvatn i midten av august 2006, med vannstand ca 10 m under HRV. Foto: Finn Johansen, Fylkesmannen i Telemark.

Materialet fra 2006 (mottatt av Fylkesmannen) viser på samme måte fallende kondisjon for større fisk. Dette prøvofiske er foretatt midt i august, og det er forventet at virkningen av lav sommervannstand gir økende utslag utover ettersommer og høst, idet zooplankton og linsekreps har sine maksima i august-september.

Det ble ikke påvist skjoldkreps i mageprøver hos ørret i 1996, men linsekreps er sannsynligvis et svært viktig næringsdyr. Det er sannsynlig at skjoldkreps ikke er tilstede eller bare har ytterst liten bestand fordi Botnedalsvatnet ligger forholdsvis lavt (~ 750 m oh.). Det er derfor ikke sannsynlig at lav sommervannstand enkelte år (1991, 1996, 2006) er årsaken til dette.

Det produktive arealet i Botnedalsvatn er redusert fra 3 km² ved HRV til beregnet 2,2 km² i august-september i 2006. Det prøvofiske som er gjennomført i 1996 og i 2006 er begge ganger foretatt i sesonger med lave sommervannstander. Gammelsrud (1989) registrerte mye høyere kondisjon på det materialet han fanget i 1988. Dette gjør det sannsynlig at bestandsstatus i 1996 og 2006 nettopp beskriver konsekvensen av samme lave sommervannstand, men det må nevnes at forekomsten av ørekyt kan ha etablert seg eller hatt økt innflytelse etter 1988.

Sammenliknet med HRV i den biologiske produktive perioden, er den totale fiskeproduksjonen med lav sommervannstand i august-september 2006 beregnet redusert fra 640 kg/år til 440 kg/år. Det er sannsynlig at dette nettopp kommer til uttrykk som mager fisk og redusert tilvekst. Enkelte individer hadde kritisk lav kondisjon, og det er sannsynlig med forhøyet naturlig dødelighet gjennom vinteren.

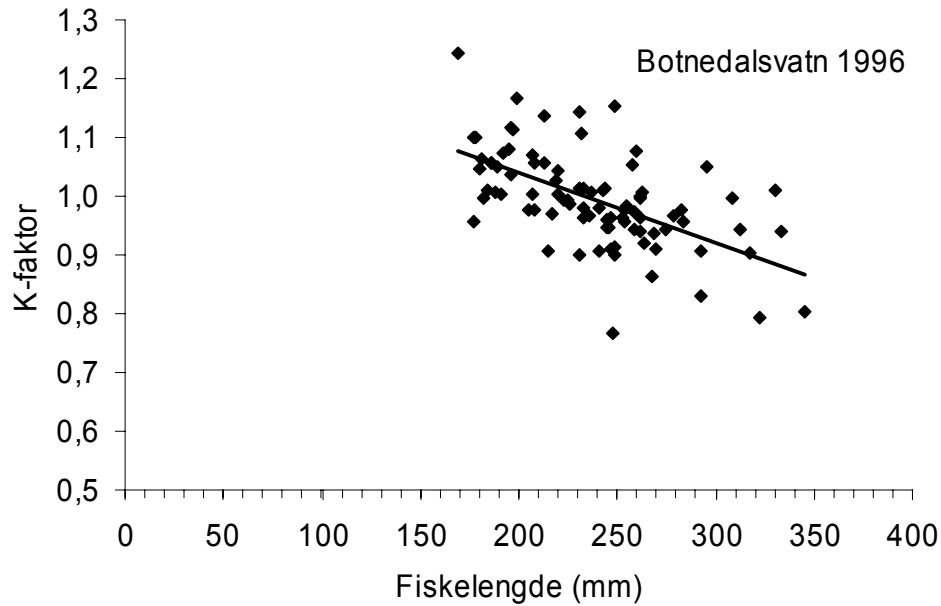


Fig. 25. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt av Fylkesmannen i Telemark i Botnedalsvatn i september 1996.

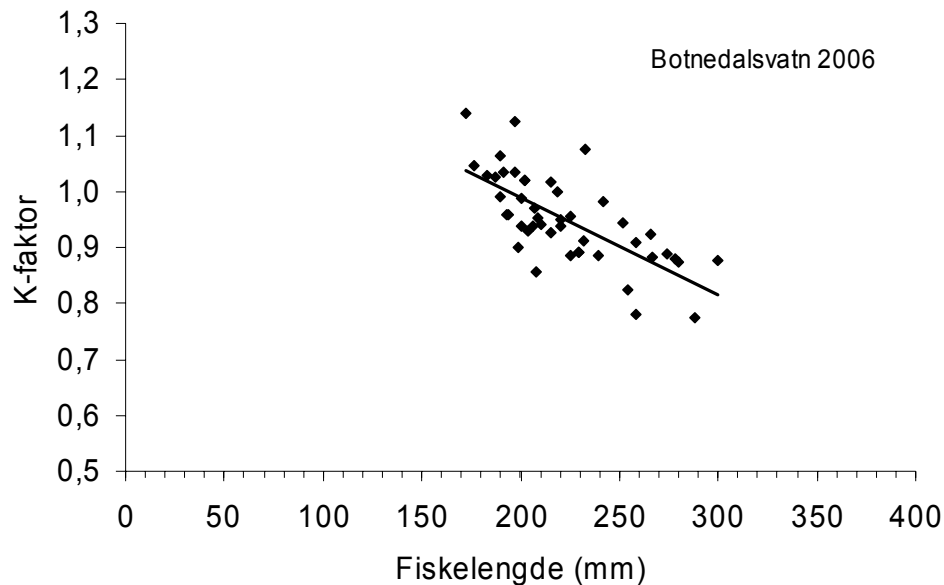


Fig. 26. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt av Fylkesmannen i Telemark i Botnedalsvatn 15.8.2006.

Bordalsvatn

Fyllingsforløpet av Bordalsvatnet er variabelt fra år til år. Selve variasjonen og den gjennomgående sene fyllingen gir uforutsigbare forhold for bunnlevende dyr med ettårig livssyklus og som har egg i reguleringssonen. Vannstanden vår, sommer og høst 2006 var imidlertid usedvanlig lav, fig. 27 og 28. Basert på fyllingsmønsteret, er det sannsynlig at næringsdyr produsert i den pelagiske sonen utgjør hovednæringen til ørret. I oktober 2006 ble

det hovedsakelig funnet landinsekter og ørekyt i mageprøver hos ørret (Borgstrøm pers. medd.).

Det produktive arealet/volumet vil derfor variere mye fra år til år, og dette vil i neste omgang gi stor variasjon i den totale mengde zooplankton. I august-september 2006 ble det vanndekkete arealet beregnet til 3,6 km² (kote 862), mens det ved HRV er 7,5 km².

Som for Botnedalsvatnet, ble det gjennomført prøvofiske i Bordalsvatn i 1996, og også her var det forholdsvis lav sommervannstand i 1996. Tettheten av ørret beskrives som lav (Fylkesmannen 1997), noe som opprettholder rimelig kvalitet selv om næringsforholdene i strandsonen er dårlige. Større fisk ble i 1996 karakterisert som mager, fig. 29.

Bordalsvatn magasinutvikling 1985 - 2006

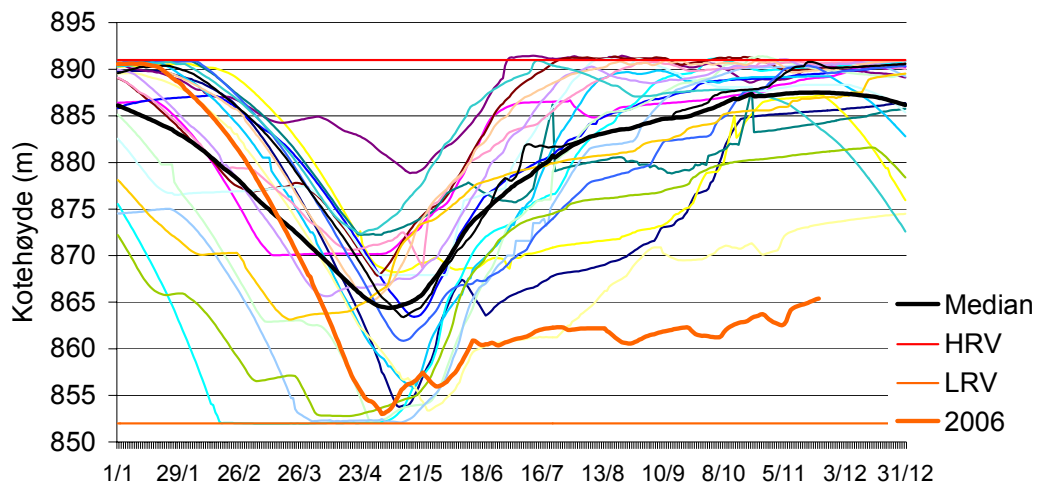


Fig. 27. Vannstand (kotehøyde m oh) i Bordalsvatn i perioden 1985 – 2006. Median og vannstand 2006 er angitt. HRV: 740, LRV: 705.



Fig. 28. Bordalsvatn i midten av august 2006, med vannstand ca 30 m under HRV. Foto: Finn Johansen, Fylkesmannen i Telemark.

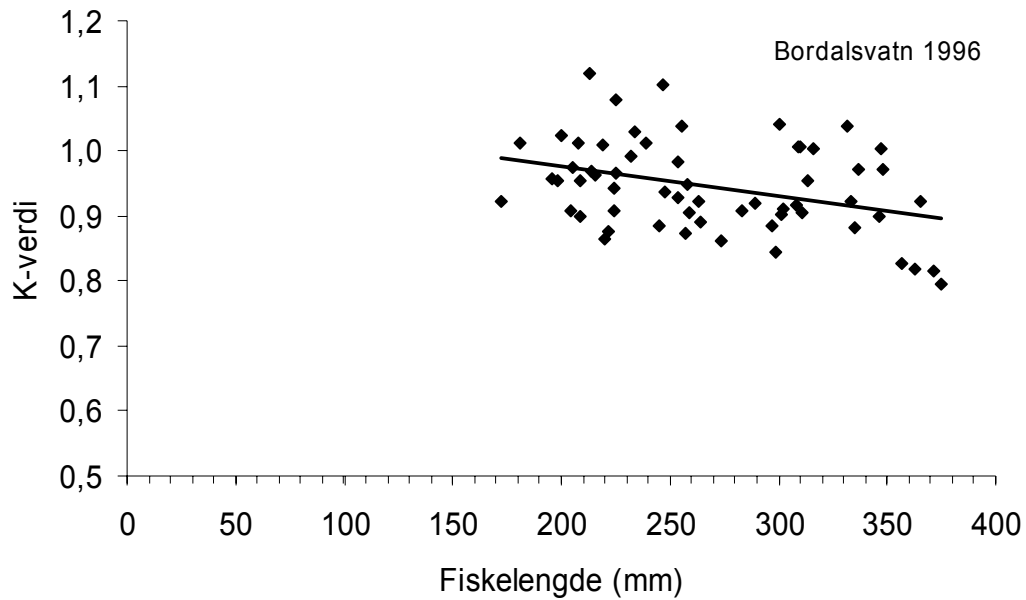


Fig. 29. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt i Bordalsvatn av Fylkesmannen i Telemark september 1996.

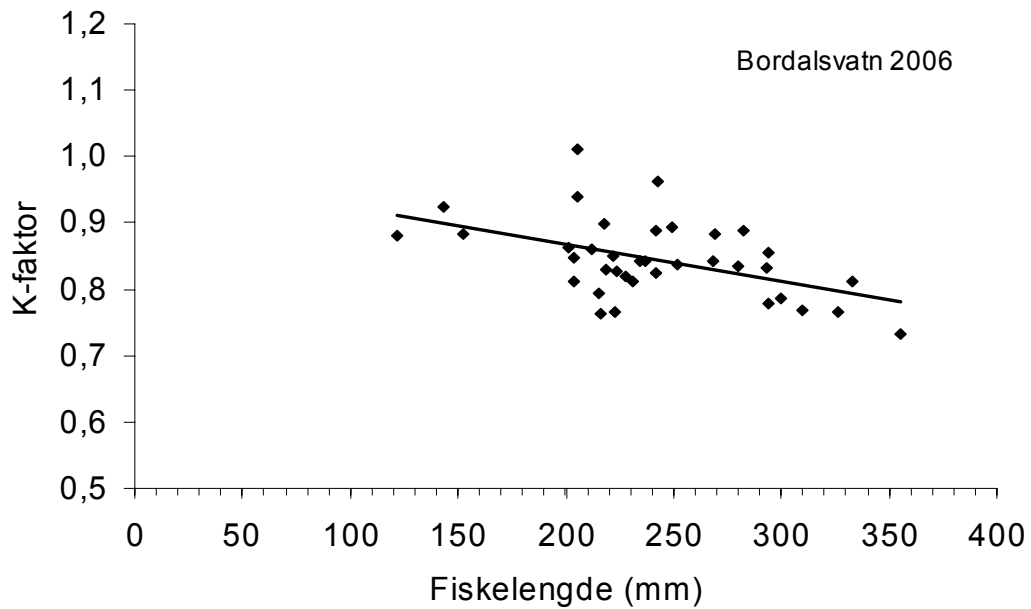


Fig. 30. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt i Bordalsvatn av Fylkesmannen i Telemark 15.8.2006.

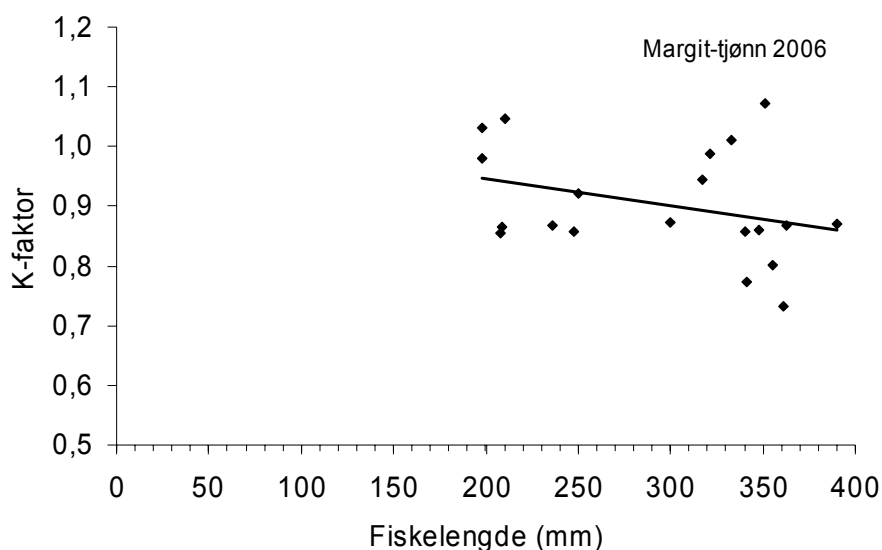


Fig. 31. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt av Fylkesmannen i Telemark 15.8.2006 i Margit-tjønn, som er en del av Bordalsvatn..

Vannstanden sommer og høst 2006 var lav og lavere enn i 1996. Det er sannsynlig at lavere fiskeproduksjon begge disse årene kommer til uttrykk som lav individuell vekst og redusert kondisjon for fisk over 25 cm. Materialet fra prøvefiske 2006 viser da også at fisk større enn 20-25 cm er mager (fig. 30), og i Bordalsvatn i dårligere kondisjon enn fisk med tilsvarende størrelse i 1996. I oktober 2006 hadde ørreten enda ikke gytt. Enkelte ørret hadde da noe dårligere kondisjon enn i august (Borgstrøm, pers.med), noe som er naturlig ut fra stor næringsbegrensning. Dette til tross for at det ble foretatt en betydelig reduksjon i utsettingspålegget i 1998 (fra 5000 til 3000 ensomrige). Det er derfor rimelig å sette lav kondisjon i både Bordalsvatn og Margit-tjønn i forbindelse med den spesielt lave sommervannstanden i 2006. Om det i utgangspunktet er for stor fisketetthet og at kondisjonen også er lav eller lavere enn ønskelig i et "normalår" er ikkje mulig å angi.



Fig. 32. Margit-tjønn, endel av Bordalsvatn, i midten av august 2006. Foto: Finn Johansen, Fylkesmannen i Telemark.

I Margit-tjønn er det større variasjon og noe bedre kondisjon, fig. 31. Det foreligger imidlertid ikke separat prøvofiskematerialet for denne delen av magasinet fra 1996.

Den gjennomgående store variasjonen i fyllingsgraden av Bordalsvatn fra år til år vil føre til at det produktive arealet og derved fiskeproduksjonen varierer tilsvarende. I sum vil dette føre til at de fleste individene i bestanden vil oppleve et eller flere år med svært forskjellig produksjon. Det er sannsynlig at dette vil gi en bestand med stor variasjon i de fleste populasjonsparametre, herunder naturlig dødelighet, alder ved kjønnsmodning og individuell vekst, og at dette nettopp kommer til uttrykk som stor variasjon i kvalitet innen en og samme fangstperiode.

Kjelavatn

Fyllingsforløpet i Kjelavatn er preget av til dels lavere sommervannstander og senere fylling i perioden 2003-2006 sammenliknet med tidligere år (fig. 33). Det er en tendens til stadig lavere sommervannstand i denne perioden, med laveste sommervannstand i 2006. Det generelle bildet er likevel en forsommertopp eller en rask stigning av vannstanden i forbindelse med snøsmeltinga, med påfølgende tapping av magasinet.

Det er påvist både skjoldkreps og linsekreps i mageinnholdet hos ørret i forbindelse med undersøkelsen foretatt i 1995 (Fylkesmannen 1996). En vurdering av vannstand og magasinfylling under egglegging hos skjoldkreps høsten 1994 viser at vannstandshevingen dekket eggleggingsområdene hos skjoldkreps med vann allerede i begynnelsen av juli 1995.

Den samme gunstige situasjonen for selve klekkingen av eggene mht. vannstand har funnet sted også årene 2003-2006, en periode som har vært preget av stadig lavere vannstand under egglegging, noe som gir mindre fyllingskrav på vårparten for at egg skal bli vanddekket (fig. 33). Det er forventet at vannstand og fyllingsmønster ikke har vært begrensende faktor for klekkingen, verken for skjoldkreps eller linsekreps i denne perioden.

Det har imidlertid tidligere skjedd sen fylling av Kjela som kan ha redusert klekkesuksessen til skjoldkreps, for eksempel ved sen fylling i 1996, etter at egg sannsynligvis ble liggende forholdsvis høyt pga. høy vannstand i august-september 1995.

Ørretbestanden i Kjelavatn beskrives å ha normalt god vekst, mens kondisjonen er lav og mellom 0,73-1,06 (Fylkesmannen 1996). Bildet er ikke entydig, og det er vanskelig å vurdere den naturlige rekrutteringa, ikke minst fordi fisk kan vandre ned fra det ovenforliggende Ståvatn.

Sammenliknet med undersøkelsen i 1995 er imidlertid det vanddekkete arealet i august-september 2006 svært mye lavere. Vanddekket areal er 5,1 km² ved HRV, mens arealet er beregnet til 1,4 km² fra midten av august til begynnelsen av november 2006 ved kote 920, mot 4,5 km² i tilsvarende periode i 1995. Ved HRV i produksjonssesongen er det beregnet en totalproduksjon på ca 1020 kg ørret, mot en totalproduksjon på 280 kg basert på vanddekket areal i aug-september 2006.

Kondisjonen for ørret i august 2006 er lavere for større fisk enn i 1995 (fig. 35 og 36). Det er sannsynlig at tendensen til dårligere kondisjon hos større fisk er et direkte resultat av redusert vanddekket areal. Denne tendensen er sannsynligvis forsterket utover høsten etter at prøvofiske ble gjennomført.

Kjelavatn 1985 - 2006

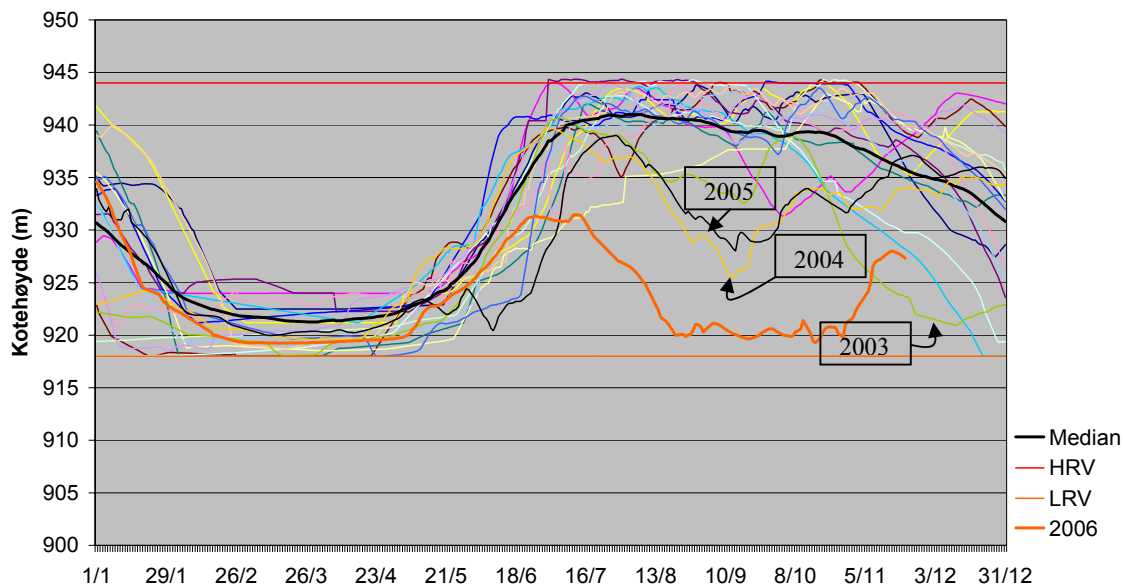


Fig. 33. Vannstand (kotehøyde moh) i Kjelavatn i perioden 1985 – 2006. Median og vannstand 2006 er angitt. HRV:944 , LRV: 918



Fig. 34. Kjelavatn i midten av august 2006, med vannstand ca 25 m under HRV. Foto: Finn Johansen, Fylkesmannen i Telemark.

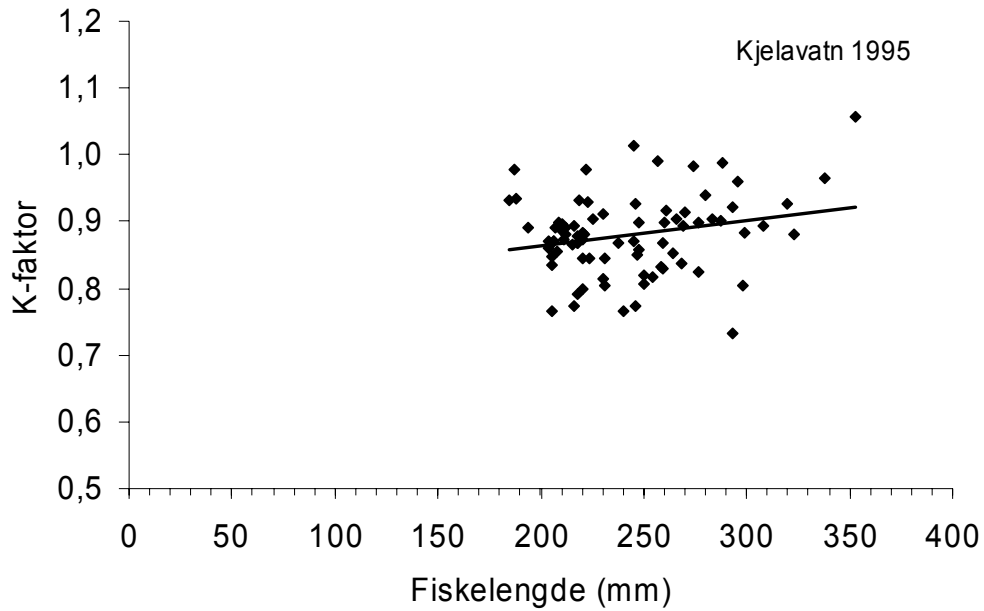


Fig. 35. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt av Fylkesmannen i Telemark i Kjelavatn i september 1995.

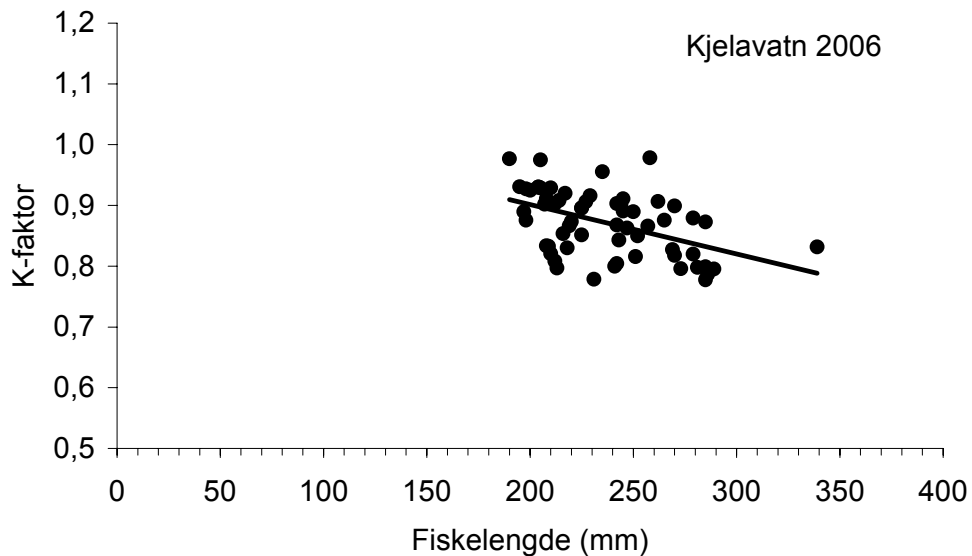


Fig. 36. Kondisjon hos ørret tatt under prøvefiske foretatt av Fylkesmannen i Telemark i Kjelavatn 23.8.2006.

Ståvatn

For Ståvatn skjer det vanligvis rask fylling opp til HRV. Det skjedde også i 2000 (forrige undersøkelse) og i 2006, fig. 37. Vannstanden i Ståvatn var derfor ikke spesielt forskjellig fra ordinær manøvrering, selv om tappingen startet noe tidligere, og det er sannsynlig at den totale fiskeproduksjonen og fiskens kvalitet i Ståvatn i 2006 har vært som tidligere år.

Fiskebestanden i Ståvatnet synes preget av stor variasjon i bestandstetthet på grunn av ujevn naturlig rekruttering. Det er derfor naturlig at ørretens kondisjon også vil variere som et direkte resultat av dette. Fra andre lokaliteter på Hardangervidda er det slått fast at årsklassestyrken hos ørret varierer med snødybden, som igjen avgjør isløsning og hvor lang produksjonsperioden blir (Borgstrøm and Museth 2005). Det er forventet at dette kommer mer til uttrykk i de høyereliggende vannene.

Det er tidligere publisert at 1997 årsklassen var sterk (Rognerud m. medarb. 2002), og at en rekke høyereliggende vann på Hardangervidda hadde god rekruttering dette året. Dette passer godt inn med fangstresultatet etter prøvefisket i 2000, da 65 % av fangstene besto av 3 årringer, altså klekket våren 1997. Fylkesmannen (2003) presiserer da også at det opp gjennom tidene har vært stor variasjon i kondisjon, aldersfordeling og individuell vekst hos ørret i Ståvatn.

Ståvatn 1985 - 2006

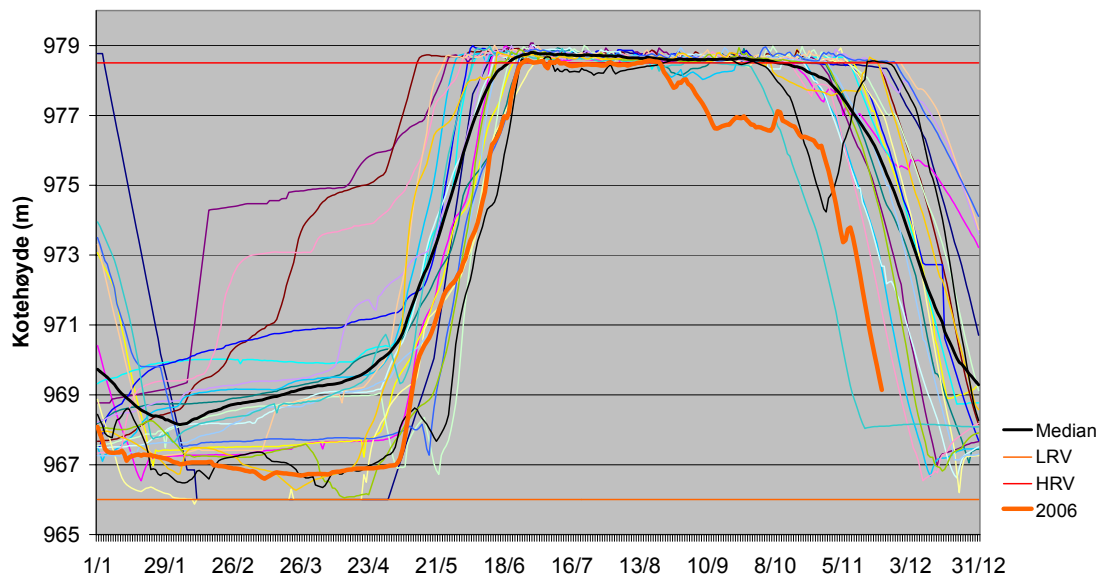


Fig. 37. Vannstand (kotehøyde m oh) i Ståvatn i perioden 1985 – 2006. Median og vannstand 2006 er angitt. HRV: 978,5 LRV: 966.

Songa

Songa hadde betydelig avvik i fyllingsmønsteret i 2006, og bare 1996 hadde et liknende forløp. Arealet av magasinet er 29,3 km² ved HRV og i august-september 2006 beregnet til 17,7 km² ved kote 956. Produksjonsarealet i 2006 er derved betydelig mindre enn alle andre år vist i fig. 38, og vannstanden var under vårperioden aldri høyere enn kote 959.

Det er påvist inntak av skjoldkreps hos ørret i Songa i 2000, foruten linsekreps og zooplankton. Vannstandsforhold og fyllingsmønster kan alene forklare forekomsten av skjoldkreps i ørret i 2000.

Selve fyllingsmønsteret i 1999-2000 er imidlertid svært forskjellig fra det i 2005-2006, og det er sannsynlig at skjoldkrebsbestanden er redusert betydelig i Songa i 2006 pga. lav vannstand både vår/forsommer og fra og med midten i juli og utover høsten. Utover skjoldkrebs er det sannsynlig at også bestanden av linsekrebs er redusert.

Songa 1985 - 2006

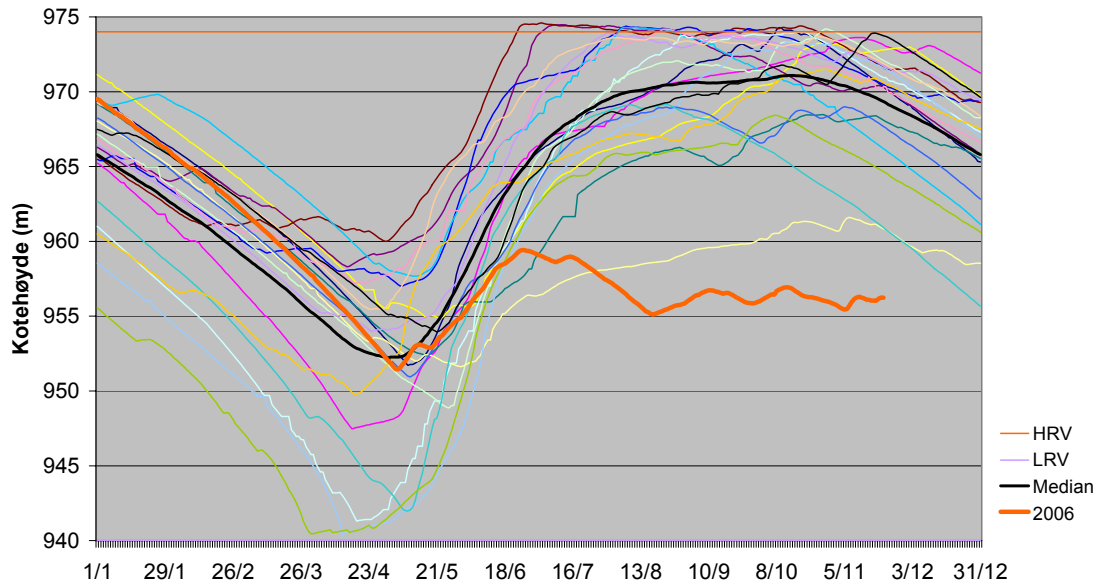


Fig. 38. Vannstand (kotehøyde m oh) i Songa i perioden 1985 – 2006. Median og vannstand 2006 er angitt. HRV:974 LRV: 940.

Dersom bare produksjonsarealet legges til grunn er det beregnet en totalproduksjon på 5860 kg ørret dersom magasinet er ved HRV gjennom produksjonsperioden, men 3545 kg ved vannstand som den i 2006. Det er sannsynlig at produksjonsreduksjonen er større fordi reduksjonen i bestanden av skjoldkrebs og linsekrebs vil være forholdsvis større enn reduksjonen i arealet skulle tilsi. Det er derfor sannsynlig at også fiskens kvalitet er blitt dårligere i løpet av sesongen 2006.

Songa er imidlertid et komplisert system som ved lav vannstand består av de opprinnelige innsjøene med elver mellom. Det vil derfor være deler av innsjøsystemet som vil ha mindre reguleringshøyde, og som kan fungere som refugier under de spesielle forholdene som var i 2006. Dette vil sannsynligvis virke positivt på re-etableringen av skjoldkrebs- og linsekrebsbestanden.

Med flere elvestrekninger til syne ved lav vannstand, så kan også den naturlige rekrutteringen øke. Utfallet av dette på bestandens vekst og kondisjon vil selvsagt avhenge av fyllingsmønsteret i 2007 og de etterfølgende år. Generelt må det forventes at kvaliteten blir redusert dersom mengden fisk øker og mengden næring er uforandret eller redusert.

Oppsummering

Begrepet lav sommervannstand er ikke entydig, men brukes vanligvis for å beskrive vannstanden i regulerte innsjøer når vannstanden er lavere enn det som oppfattes som normal sommervannstand, uavhengig av hvilken vannstand som har vært naturtilstanden.

Den vanlige manøvreringen har vært å tappe ned magasinene utover vinteren, med laveste vannstand like før vårmeltingen. Deretter vil magasinene fylles i løpet av vår og forsommer, eventuelt med fullt magasin ettersommer og høst. I magasiner der det er regelmessig vannstandsvariasjon endres faktorer som areal, volum og totaldyp som en direkte følge av vannstandsvariasjonen. Dersom dette er en foreteelse som gjentar seg på samme tid av året, år etter år, vil magasinets biologiske bæreevne, og derved fiskeproduksjonen, være direkte avhengig av den produksjonen av næringsdyr som foregår i magasinet under dette bestemte manøvreringsregimet.

Den foreliggende rapport har som målsetting å angi hvilke biologiske konsekvenser som følger når fyllingen ”plutselig” et år uteblir og vannstanden er lav hele sommer- og høstperioden. Rapporten omtaler konsekvenser for fisk og fiskens næringsdyr under følgende situasjoner:

- Virkning på kort sikt
- Virkning på lang sikt og hvor lenge en slik ”engangshendelse” kan merkes i bestandene
- Konsekvenser dersom dette er hendelser som gjentar seg hvert 5-7 år
- Ulike kategorier fiskesamfunn, dvs. ørret i nærvær av sik/røye og/eller ørekyt

En lav sommervannstand vil i motsetning til lav vintervannstand, skje i den biologisk produktive delen av året. En uvanlig lav sommervannstand vil føre til biologiske virkninger som virker både direkte på fisk og indirekte gjennom endret produksjon av næringsdyr. Videre kan det skilles mellom en korttidsvirkning som varer så lenge vannstanden er lav og en etterfølgende normaliseringsperiode.

Virkning på kort sikt

En viktig korttidsvirkning på fisk inkluderer alle såkalte tetthetsavhengige faktorer. Lav magasinbefylling i den biologisk produktive perioden vil gi mindre vannareal/-volum. Med et gitt antall fisk i magasinet vil dette umiddelbart føre til tilsvarende økt fisketetthet. Dette vil føre til økt konkurranse om næring innen ørretbestanden og mellom ørret og andre fiskearter. Det kan ikke regnes med tilsvarende fortetning av fiskens næringsdyr. Med en bestemt produksjon pr. arealenhet vil magasinets totale produksjon gå ned fordi vanddekket areal blir redusert. Det er påvist at mindre næring for ørret kan gi redusert vekst, lavere kondisjon og mindre andel gytere i bestanden. Der kondisjonen er ekstremt dårlig skjer det sannsynligvis også økt dødelighet gjennom påfølgende vinter.

For næringsdyr kan det skilles mellom effekter på pelagisk næringskjede (zooplankton) og endringer for strandlevende næringsdyr (halvplanktoniske krepsdyr og mobile bunndyr), spesielt skjoldkreps og linsekreps. Felles for både pelagisk næringskjede og strandlevende krepsdyr er at dette er viktig næring ettersommer og høst. Forskjellen i næringstilbudet mellom en ordinær manøvrering og en ny situasjon med lav sommervannstand vil derfor virke mest på fisk fra juli/august og utover høsten.

I hvilken grad økt fisketetthet og lavere næringsgrunnlag kommer til uttrykk i form av endret fiskekvalitet vil avhengige av vanndekket areal, bestandsstruktur og tetthet og virkning på næringsdyr.

Vanndekket areal/volum, eller mer presist, forskjellen i areal/volum mellom ordinær manøvrering og (det sjeldne) året med lav sommervannstand, vil sammen med bassengformen avgjøre fortetningen av fiskebestanden og hvor mye magasinets produktive areal og volum blir redusert.

Magasinets totale fiskeproduksjon kan anslås på grunnlag av vanndekket areal i perioden juli-oktober, og kan grovt settes til 2 kg fisk/ha*år. Der næringsgrunnlaget blir redusert er det påvist mindre vekst, dårligere kondisjon og mindre andel gytefisk.

Bestandsstruktur og tetthet i forhold til næringstilbud avgjør tilgjengelig næring for den enkelte fisk. Der bestanden er fåtallig vil selv et magasin med redusert næringstilbud kunne produsere fisk av rimelig god kvalitet, men den totale produksjonen er lav. I magasiner med redusert næringstilbud er det derfor viktig å ha lav fisketetthet, dersom kvaliteten skal opprettholdes. Der ørret opptrer alene kan dette oppnås ved kontrollert rekruttering og beskatning. Der ørret opptrer sammen med ørekyt og/eller spesielt pelagisk sik og røye er dette vanskeligere å oppnå, fordi sik og røye ofte har stor rekruttering og kan øke sin forekomst når bestanden av ørret reduseres.

Der ørretbestanden har stor naturlig rekruttering (eller ved store utsettinger) og kvaliteten i utgangspunktet er middels eller dårlig, vil lav sommervannstand som sjelden hendelse kunne forverre kvaliteten på ørret betydelig. Det er funnet kondisjonsverdier ned til 0,6-0,7, noe som antas å gi økt dødelighet. I nærvær av ørekyt og sik/røye, vil kvaliteten ytterligere forverres. Den kjønnsmodne og eldre delen av bestanden vil rammes mest ved et redusert næringstilbud, sammenliknet med ungfisk.

Dette betyr at aldersstruktur, vekst og kondisjon, bestandstetthet og tilstedeværelse av andre fiskearter er faktorer som avgjør utfallet av lav sommervannstand som sjelden hendelse.

Virkning på næringsdyr

Utover det reduserte næringsgrunnlaget i form av zooplankton og bunndyr som følger av redusert areal-/volum kan det inntreffe redusert produksjon pr. areal-/volumenhet av spesielle næringsdyr som følge av selve manøvreringen:

- Der lav magasinfylling fører til utrasninger og redusert siktedyp vil dette kunne gi til dels dramatisk reduksjon i produksjonen av zooplankton, spesielt av filtrerende former (vannlopper). For fisk som lever av zooplankton vil næringsgrunnlaget bli dramatisk dårligere. Det gjelder for røye og sik, og for ørret der denne finnes alene.
- Linsekreps og skjoldkreps kan bli betydelig påvirket ved lav sommervannstand, begge svært viktige næringsdyr for fisk i reguleringsmagasiner. Disse legger egg på grunt vann ettersommer og høst og eggene blir derfor liggende på tørt land ved senking av magasinet utover vinteren. Eggene klekker påfølgende forsommer når magasinet fylles og vannet dekker eggene. Dersom fyllingen uteblir vil også klekkingen utebli. Dersom fyllingen kommer sensommer eller tidlig høst vil muligens linsekreps gjennomføre livssyklus (større tålegrense), mens dette er mer tvilsomt for skjoldkreps. For produksjonen av bunndyr og strandlevende krepsdyr er selve senkningstidspunktet og varigheten av lavvannsperioden viktig.

Virkning på lang sikt

Korttidsvirkningen induserer langtidsvirkninger og disse vil i varierende grad kunne spores i fisk og næringsdyr også etter at vannstanden er normalisert. Dersom vannstandsvariasjonene normaliseres og det skjer regulær manøvrering i de påfølgende år, vil det skje en normalisering av fiskebestandens *kvalitet* i løpet av den påfølgende sommersesongen. Fisketettheten og aldersfordelingen i bestanden vil derimot kunne spores opp til flere år, avhengig av om det har skjedd dødelighet og om den naturlige gytingen øker eller minker.

Der korttidsvirkningen har gitt økt populasjonstetthet (gjennom redusert areal) med påfølgende selektiv dødelighet av bestemte livsstadier av fisk og næringsdyr, vil populasjonstettheten være lavere enn utgangspunktet når vannstanden blir normalisert. Lav populasjonstetthet etter normaliseringen kan gi påfølgende redusert dødelighet for hele eller deler av populasjonen. Konsekvensen er økt fisketetthet, eventuelt med endret aldersfordeling eller sterke årsklasser som resultat.

Lav sommervannstand hvert 5-7 år

Langtidsvirkningen etter *en* sommer med lav vannstand inkluderer også kompliserte biologiske prosesser på flere biologiske nivå; populasjon, biologisk samfunn og økosystem. Flere påfølgende år med lav sommervannstand vil komplisere forløpet. Dersom senking skjer hvert 5-7 år vil ørret oppleve dette minst en gang i løpet av livet. Konsekvensen for bestanden er da sannsynligvis stor variasjon i vekstforløp og kondisjon.

Det mest generelle mønsteret for reetablering av biologiske samfunn etter ytre hendelser er knyttet til suksessjoner og suksessjonsforløp, der biologiske samfunn (over tid) igjen kommer i likevekt med de fysiske forholdene. Her vil lavvannsepisoder gi ”nyrydning” med påfølgende kolonisering etter forutsigbare mønstre. Organismer med stor egenbevegelse, for eksempel fisk og enkelte bunndyr, kan utnytte de ”nye” arealene etter normaliseringen. Dersom det ofte er lav sommervannstand, og denne er uforutsigbar, forventes favorisering av arter med kort livsløp og høy rekruttering. Dette er arter som raskt kan respondere på nye forhold, og vil raskt profitere på økt ressurstilgang. Dette vil gi en fauna som reflekterer skiftende forhold. Dersom lavvannsepisoder forekommer ofte nok, for eksempel hvert 5-7 år, vil en del av det biologiske samfunnet aldri ”rekke” å komme i likevekt med de fysiske forholdene.

Virkning på ørret i ulike fiskesamfunn

Fiskesamfunnet kan bestå av bare ørret, ørret sammen med strandlevende arter (ørekyt, abbor) og ørret sammen med pelagiske fiskearter som sik og røye. Der utrasninger fører til redusert siktedyp kan næringstilbud for fisk fra pelagisk næringskjede bli dramatisk redusert. Dette vil ramme pelagiske fiskearter som røye og sik, og ørret som zooplanktoneter. Der strandlevende krepsdyr (linsekreps og skjoldkreps) rammes vil ørretens næringstilbud fra strandsonen bli sterkt redusert. Der ørret er alene og pelagisk næringskjede ikke rammes, vil ørret da kunne slå over på zooplankton, og derved kompensere for et redusert næringsopptak fra strandsonen.

Lav sommervannstand som sjelden hendelse vil derfor ramme ørret mindre der ørretbestanden er alene og tettheten i utgangspunktet er lav, sammenliknet med en i utgangspunktet tett bestand eller der ørret finnes sammen med andre fiskearter.

Litteratur

- Aass, P. 1969. Crustacea, especially *Lepidurus arcticus* Pallas, as brown trout food in Norwegian mountain reservoirs. Inst. Fresh. Res. Rep. Drottningholm, 49, 183-201
- Aass, P. 1978. Tilslammingen av Hallingdalselva 1966-67: fisket i Ustedalsfjord og Strandafjord. (I. Gunnerød, T.B. og Mellquist, P. red.). Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og lakseelver. Foredrag og diskusjoner ved symposiet mai 1978, NVE og DVF, 1979.
- Aass, P. 1986. Utvidet senking i regulerte innsjøer – effekt på fisket. Fauna 39, 85-91
- Baylay, P.B. 1995. Understanding Large River-Floodplain Ecosystems. BioScience 45, 3: 153-158
- Borgstrøm, R. 1970. *Lepidurus arcticus* i Stolsvatn i Hallingdal. Fauna 23, 12-20.
- Borgstrøm, R. 1972. Korttidseffekten av en øket senking a Mårvann på ørretbestanden. Rapp. Lab. FerskvØkol. Innlandsfiske, Universitetet i Oslo, 9, 23s
- Borgstrøm 1973 a. The effect of increased water level fluctuation upon the brown trout population of Mårvann, a Norwegian reservoir. Norw. J. Zool. 21, 101-112
- Borgstrøm, R. & Hendrey, G.R. 1976. pH tolerance of the first larval stages of *Lepidurus arcticus* (Pallas) and adult *Gammarus lacustris* G. O. Sars. - SNSF-project IR 22/76.
- Borgstrøm, R. and Larsson, P. 1974. The first three instars of *Lepidurus arcticus* (Pallas), (Crustacea:Notostraca). Norw. J. Zool. 22, 45-52
- Borgstrøm, R., Brabrand, Å. And Solheim, J.T. 1992. Effects of siltation on resource utilization and dynamics of allopatric brown trout, *Salmo trutta*, in a reservoir. Environ. Biol. Fishes 34, 247-255
- Borgstrøm, R., Garnås, E. and Saltveit, S.J. 1985. Interactions between brown trout, *Salmo trutta* L. and minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.) for their common prey, *Lepidurus arcticus* (Pallas). Verh.Internat. Verein. Limnol. 22, 2548-2552
- Borgstrøm, R. & Museth, J. 2005. Accumulated snow and summer temperature - critical factors for recruitment to high mountain populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). - Ecology of Freshwater Fish 14: 375-384.
- Borgstrøm, R. and Plahte, E. 1992. Gill Selectivity and a Modell for Capture Probabilities for a Stunted Brown Trout (*Salmo trutta*) Population. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49:1546-1554.
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Saltveit, S.J. og Aass P. 2003. Fiskeribiologiske undersøkelser i Pålbufjorden. Årsrapport 2002. Rapp. Lab. FerskvØkol. Innlandsfiske, Universitetets naturhistoriske museer, Oslo, 222, 16s
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Saltveit, S. J., Aass, P. 2004. Fiskeribiologiske undersøkelser i Pålbufjorden . Årsrapport 2003. Oslo: Univ. naturhist. museer, Lab. ferskvannsoØkol. innlandsfiske, 228, 20 s.
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Saltveit, S. J., Aass, P. 2005. Fiskeribiologiske undersøkelser i Pålbufjorden . Årsrapport 2004. Oslo: Univ. naturhist. museer, Lab. ferskvannsoØkol. innlandsfiske, 237, 30 s.
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Saltveit, S. J., Aass, P. 2006. Fiskeribiologiske undersøkelser i Pålbufjorden . Årsrapport 2005. Oslo: Univ. naturhist. museer, Lab. ferskvannsoØkol. innlandsfiske, 245, 35 s.
- Brabrand, Å. 2004. Fiskefaglige vurderinger ved etablering av magasinterskel i Pålbufjorden. Universitetets naturhistoriske museer, Lab. ferskvannsoØkol. innlandsfiske, Universitetet i Oslo, notat 1 2004. 10 s.
- Brabrand, Å. 1998. Naturlig rekruttering hos ørret i reguleringsmagasiner. Fiskesymposiet, Energiforsyningen Fellesorganisasjon. 19-24.
- Brabrand, Å. og Saltveit, S.J. 1980. Skjoldkreps, *Lepidurus arcticus*, i Volbufjorden 434 m o.h. i Øystre Slidre, Oppland. Fauna 33, 105-108
- Brabrand, Å. og Saltveit, S.J. 1988. Feeding behaviour and habitat shift in allopatric and sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta* L.): Effects of water level fluctuations versus interspecific competition. Rapp. Lab. FerskvsoØkol. Innlandsfiske, Universitetet i Oslo, 102, 13 s + vedlegg.
- Christoffersen, K. 2001. Predation on *Daphnia pulex* by *Lepidurus arcticus*. Hydrobiologia, 442, 223-229
- Dahl, K. 1917. Momenter til Bedømmelse av Vassdragsregulerings Virkninger paa Fiskeriene. Særtrykk av Teknisk Ukeblad (13), 7 s.
- Dahl, K. 1932. Influence of water storage on food conditions of trout in lake Paalsbufjord. Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. Mat. – Naturv. Klasse. 1931. No 4, 1- 53
- Decamps, H., Fortune, H., Gazelle, F. and Pautou, G. 1988. Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. Landscape Ecol. 1: 163-173
- Frost, T.M., Carpenter, S.R., Ives, A.R., and Kratz, T.K. 1995. Species compensation and complementary in ecosystem function. Pages 224-239 in Jones, C.G. and Lawton J.H. (eds): Linking species and ecosystems. NY, Chapman and Hall.
- Fylkesmannen i Hordaland, 2004. Fiskeundersøkelser i regulerte innsjøer og vassdrag i Hordaland. Fiskeressursprosjektet i Hordaland, 2003. Miljøvernvedlinga 12/2004, 40 s.
- Fylkesmannen i Telemark, 1996. Fiskeressurser i regulerte vassdrag i Telemark. Fagrapport 1995. Miljøvernvedlinga 02/1996, 173 s.

- Fylkesmannen i Telemark, 1997. Fiskeressurser i regulerte vassdrag i Telemark. Fagrapport 1996. Miljøvernavdelingen 02/1997, 174 s.
- Fylkesmannen i Telemark, 2003. Fiskeressurser i regulerte vassdrag i Telemark. Samlerapport 2000-2003. Miljøvernavdelingen, ikke paginert.
- Gammelsrud, S. 1989. Fiskeribiologiske undersøkelser i Byrtevatn og Botnedalsvatn, Tokke kommune september 1988. Statkraftnotat, 13 s.
- Grimås, U. 1962. The effect of increased water level fluctuations upon the bottom fauna in Lake Blåsjön, northern Sweden. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 44, 14-41.
- Hessen, D. 1985. Filtering structures and particle size selection in coexisting cladocera. *Oecologia* 66, 368-372
- Hessen, D. 1986. Zooplanktonets utnyttelse av ulike typer og størrelser av partikler. I. (Red. Nicholls, M. og Erlandsen, A.H., s. 65-70): Partikler i vann. Norsk Limnologforening, foredrag fra seminar 22.-23.1986.
- Hesthagen, T. Forseth, T., Fløystad, L. & Saksgård, R. 1995. Effekten av aureutsettinger i Aursjø-magasinet. NINA Oppdragsmelding 383. 29 s.
- Hesthagen, T. og Saksgård, R. 2001. Næringssvikt hos aure i et høyfjellsmagasin. – s. 62-65, I: Heggberget, T.M. (red.). Virkninger av fysiske naturinngrep – systemøkologisk innretting, sluttrapport. NINA temahefte 16, 98 s.
- Huitfeldt-Kaas, H. 1935. Der Einfluss der Gewässerregelungen auf den Fischbestand in Binnenseen.
- Jennings, S. 1997. Aquatic life cycle strategies: survival in a variable environment. *Tree* 12, 10: 384-385
- Jeppesen, E., Christoffersen, K., Landkildehus, F., Lauridsen, T., Amsinck, S.L., Riget, F. and Sødergaard, M. 2001. Fish and crustaceans in northeast Greenland lakes with special emphasis in interactions between Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), *Lepidurus arcticus* and benthic chydorids. *Hydrobiologia* 442, 329-337
- Johnsen, B.L., Richardson W.B. and T.J. Naimo. 1995. Past, Present, and Future Concepts in Large River Ecology. *BioScience* 45, 3: 134-143
- Oslo. 105 pp.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110-127
- Kildal, T. 1982. Fiskeribiologiske undersøkingar i Kvenna 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, fiskerikonsulenten i Øst-Norge Rapport 2/82. 36 s. + vedlegg.
- NOU 1996. Tiltak mot flom. Norges Offentlige Utredninger 1996: 16.
- Petersen, V. 2004. Effekter av fiskepredasjon på tetthet og fordeling av marflo og snegl. Cand.scient oppgave, Institutt for biologi og naturforvaltning, Norges Landbrukshøgskole, 48 s.
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J. and Paine, R.T. 1996. Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience* 46, 8: 609-620
- Rognerud, S., Borgstrøm, R., Qvenild, T. og Tysse, Å. 2003. Ørreten på Hardangervidda. Næringsnett, kvikksølvinnhold, ørekytspredning og klimavariasjoner – følger for fiske og forvaltning. NIVA Rapport LNR 4712.
- Sars, G.O. 1862. Hr. studios. Medic. G.O. Sars meddeelte en af talrige afbildninger ledsaget oversigt af de af ham i omegnen af Christiania iagttagne Crustacea cladocera. *Forh. VidenskSelsk.Krist.* 1861:144-167.
- Sars, G.O. 1896. Beskrivelse af de hidtil kjendte norske arter af underordnerne PHYLLOCARIDA og PHYLLOPODA. Fauna Norvegica. Bd. 1., Aktie-Bogtrykkeriet, Christiania.
- Schlosser, I.J. 1991. Stream Fish Ecology: A Landscape Perspective. *BioScience* 41, 10: 704-712
- Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M. and Toivonen, J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *Am. Nat.* 136, 3: 345-375
- Zaret, T.M. and Paine, R.T. 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449-455